

欧锦涟, 张中正, 宋元泽, 等. 小麦分子育种与传统育种耦合技术体系初探[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2): 11-17.

OU J L, ZHANG Z Z, SONG Y Z, et al. Preliminary exploration of coupling technology system of wheat molecular and traditional breeding[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2): 11-17.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.03

小麦分子育种与传统育种耦合技术体系初探

欧锦涟¹, 张中正¹, 宋元泽¹, 邱丽华¹, 戎鑫愉¹, 张家硕¹, 赵春华¹, 吴永振¹,
孙 晗¹, 秦 冉¹, 鲍印广², 于海涛³, 翟冬峰⁴, 刘广臣¹, 崔 法¹

(1. 鲁东大学 园艺学院/烟台市作物高产抗逆分子育种及高效栽培重点实验室, 山东 烟台 264025; 2. 山东农业大学 农学院, 山东 泰安 271018; 3. 潍坊市农业科学院, 山东 潍坊 261041; 4. 山东登海种业股份有限公司, 山东 莱州 261400)

摘 要: 小麦是全球重要的粮食作物, 进一步提升小麦产量和品质以及选育突破性高产、优质、抗逆、广适小麦新品种, 对于保障我国乃至全球粮食安全意义重大。文章对小麦分子育种技术体系进行了综合阐述, 对小麦分子育种有效实施的必要前提进行了综合分析, 重点阐述了基因挖掘及育种专用芯片在分子育种有效实施中的作用和地位。结合团队长期研究结果, 初步提出了“两严一松”“四结合”传统育种与分子育种耦合技术体系, 并阐述了其在组合选配、不同世代家系选择、品种潜力挖掘中的具体应用, 列举了相关技术在育种实践应用中的成功案例, 并对未来小麦分子育种应用前景进行了展望。

关键词: 小麦; 生物育种; 分子育种; “两严一松”“四结合”

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1002-2481(2025)02-0011-07

Preliminary Exploration of Coupling Technology System of Wheat Molecular and Traditional Breeding

OU Jinlian¹, ZHANG Zhongzheng¹, SONG Yuanze¹, QIU Lihua¹, RONG Xinyu¹,
ZHANG Jiashuo¹, ZHAO Chunhua¹, WU Yongzhen¹, SUN Han¹, QIN Ran¹,
BAO Yinguang², YU Haitao³, ZHAI Dongfeng⁴, LIU Guangchen¹, CUI Fa¹

(1. School of Horticulture, Ludong University/Yantai Key Laboratory of Molecular Breeding for High-Yield and Stress-Resistant Crops and Efficient Cultivation, Yantai 264025, China; 2. College of Agriculture, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; 3. Weifang Academy of Agricultural Sciences, Weifang 261041, China; 4. Shandong Denghai Seeds Co., Ltd., Laizhou 261400, China)

Abstract: Wheat is an important grain crop worldwide. Further improving wheat yield and quality and thus breeding new wheat varieties with breakthrough of high yield, high quality, stress resistance, and broad adaptability are of great significance to ensure the food security in China and even the whole world. In this paper, the technical system of wheat molecular breeding technology system was comprehensively described, the necessary prerequisites for the effective implementation of wheat molecular breeding technology were comprehensively analyzed. The key role and status of gene identification and breeding special SNP chip in the effective implementation of wheat molecular breeding technology were emphasized. Combined with the long-term research results of our team, the coupling technology system of "Strict on two points and loose on one" and "Four combinations" for traditional and molecular combined breeding strategy was initially proposed. The specific applications of the coupling technology in hybrid parental combination selection, family selection in different generations, and variety potential evaluation were described in detail. The successful cases of the corresponding technology in breeding practice were listed. Finally, the application prospect of wheat molecular breeding in the future was prospected.

Keywords: wheat; biological breeding; molecular breeding; "strict on two points and loose on one" "four combinations"

收稿日期: 2025-01-04

基金项目: 泰山学者(20230119); 山东省重点研发计划(2024LZGCQY012, 2022LZG002-2); 山东省自然科学基金(ZR2022MC119)

作者简介: 欧锦涟, 在读硕士, 研究方向: 数量遗传学及分子育种, E-mail: 3222123553@qq.com。欧锦涟、张中正为同等贡献作者

通信作者: 崔 法, 教授, 主要从事小麦数量遗传学、基因组学及分子育种研究, E-mail: sdaucf@126.com

于海涛, 高级农艺师, 主要从事小麦遗传育种研究, E-mail: sdauyuhaitao@126.com

当前,我国正面临人口增多、粮食需求增加、耕地面积减少、自然灾害频发的现状,加之国际局势动荡等诸多不确定因素,进一步提升小麦产量,尤其是提高小麦单产,对于解决我国粮食安全问题具有十分重要的意义。2024年,我国小麦播种总面积约0.233亿 hm^2 ,年总产量约1.4亿t,以占世界11.2%种植面积贡献了全球约17.8%的小麦总产量,在全球粮食安全保障中地位举足轻重(<https://www.stats.gov.cn/>)。纵观全球,粮食危机依旧存在,到2050年全球粮食产量必须在现有基础上增长70%,才能满足世界人口的基本需求^[1]。“种源是农业发展的芯片”,育种技术是培育优良作物新品种的关键,优化和完善育种技术体系,进一步加强生物育种技术的应用与推广,是确保未来国家粮食安全,落实“藏粮于地,藏粮于技”国家粮食安全战略的有效措施之一。笔者详细剖析了小麦分子育种的核心技术和关键环节,对其有效实施的必要前提进行了系统的分析,对小麦分子育种技术体系进行了全面而深入的综合阐述,结合鲁冬大学小麦分子育种研究团队长期的研究成果与实践经验,初步提出了“两严一松”“四结合”的传统育种与分子育种耦合技术体系,旨在为小麦育种领域的创新与发展提供了重要的理论参考和实践指导。

1 小麦遗传育种技术概述

育种的本质可概括为“创造变异,选择变异,固定变异”。育种技术创新包括创造变异技术的创新、高效精准选择变异技术的创新以及缩短固定变异周期技术的创新。传统杂交育种(包括远缘杂交及回交育种)、诱变育种、转基因及基因编辑育种是创造变异的有效手段,种质资源创新为遗传变异创造奠定了材料基础^[2]。杂交育种基于基因或等位基因间的重组、基因间互作产生新的遗传变异类型,是常规育种创造变异常用的手段;远缘杂交是引入外缘基因资源进行遗传改良、创造优异变异的有效手段^[3];回交育种是定向改良特定性状、有效创造特定变异的有效策略。诱变育种及基因编辑育种是通过非靶向或靶向手段改变等位基因变异类型,进而产生新的表型变异,尤其是基因编辑育种,将是未来实施智慧育种的有效途径之一^[4-6]。转基因育种可打破种属间生殖隔离,引入新的基因来创造新的优良变异,从而培育突破性作物新品种^[7]。

在作物新品种培育的过程中,对获得的变异群体性状进行精准鉴定和有效选择是高效选育新品种的关键,育种方法创新可为突破性品种选育提供技术支撑。育种技术发展可分为4个主要时期:原始驯化选育(1.0版)、常规育种(2.0版)、分子育种(3.0版)和智慧育种(4.0版)^[8-10]。目前,我国育种行业大部分还处于常规育种(2.0版)与分子育种(3.0版)结合过渡的阶段,基于大数据信息的智慧育种已经开始探索,包括分子设计育种、全基因组选择育种等^[11]。

基于传统育种技术的应用,我国小麦单产自1949年以来提高了8倍,总产增加了9倍,其在我国新品种升级换代、确保粮食安全及提高农民生活水平中作出了突出贡献。传统的作物育种是基于表型的直接选择,通过观察作物表型的变异选择优良后代,更多的是基于育种家的经验,被形象地概括为“一把尺子一杆秤,用牙咬,用眼瞪”,效率较低,周期长^[12]。

20世纪90年代以来,伴随着基因组测序完成、大量分子标记开发及部分重要基因被定位克隆,育种家逐步开始借助分子标记进行辅助育种。张启发院士领衔的研发团队提出了5G育种策略^[13],统筹考虑了基因组组装(Genome assembly)、种质资源鉴定(Germplasm characterization)、基因功能鉴定(Gene function identification)、基因组育种方法(Genomic breeding methodologies)和基因编辑(Gene editing)在分子育种实施中的作用和地位,为分子育种关键技术研究、实施和推广指明了方向。

普通小麦为异源多倍体,包含A、B、D等3个亚基因组,含有21对染色体,基因组庞大且复杂,包含约12万个基因,育种过程中基因纯合速度慢,固定遗传变异所需周期长^[14-16]。加快其繁殖周期,通过单倍体加倍,结合组织快繁技术,可快速纯合基因,固定遗传变异,进而显著加速育种进程^[17]。此外,结合补光补温的温室快速加代技术及以南繁为代表的异地加代技术,也可以缩短基因纯合周期,加快遗传变异的固定速度。

2 分子育种有效实施的前提

分子育种是在经典遗传学和分子生物学等理论指导下,将现代生物技术手段整合于传统育种方法中,实现表现型和基因型选择的有机结合,进而培育优良新品种。分子育种可概括为基于生物工程的高效创造变异和基于分子标记的高效选择

变异;其中前者又包括转基因育种、基因编辑育种等,后者包括分子标记辅助选择育种、全基因组选择育种等,也包括基于二者融合分子设计育种,又叫智慧育种^[2,18]。

基因挖掘及分子标记开发可为分子育种提供精准靶标信息,是分子育种有效实施的重要前提之一^[4,19]。基于连锁分析双亲作图群体的 QTL 定位和基于连锁不平衡自然作图群体的全基因组关联分析 QTL 定位是基于正向遗传学策略挖掘产量、品质及重要农艺性状的有效和常用的手段^[20-21]。基于目的基因定点突变、遗传转化进而明

确基因生物学功能的反向遗传学,是挖掘功能基因的另一有效途径,也在分子育种实施中发挥了关键作用^[22]。基于正向遗传学的基因定位,又包括初级定位、精细定位、基因候选及功能验证等步骤(图 1),一般存在工作量大、周期长、成本高、难度大的特点,也是目前小麦等作物挖掘新基因的常用手段;目前已有部分小麦基因通过该策略完成基因的分离和功能验证^[23-24]。在上述基因定位克隆过程中,又涉及到作图群体构建、分子标记开发、遗传连锁图谱构建、遗传转化及基因编辑等关键技术,在此不再一一赘述。

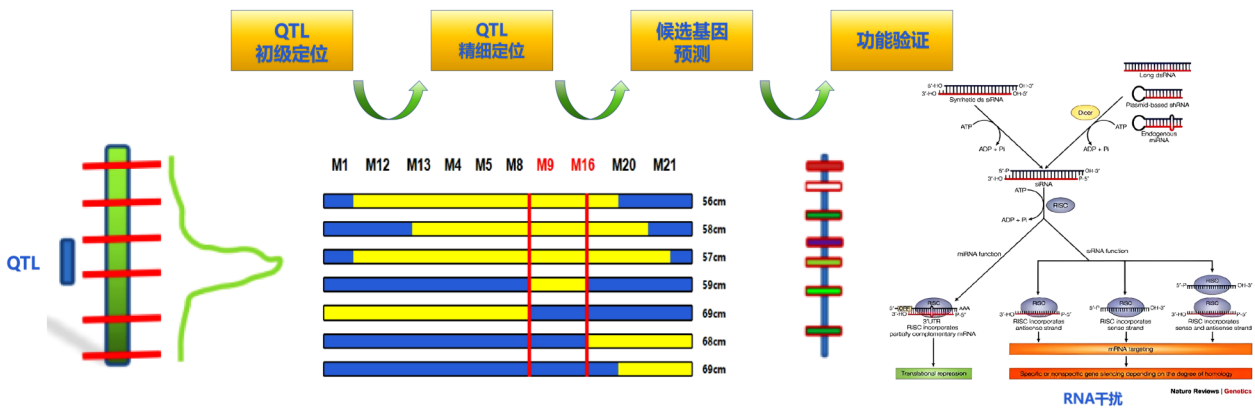


图 1 基于正向遗传学的基因克隆基本流程

Fig.1 Schematic diagram of the basic process of gene cloning based on forward genetics

普通小麦为异源六倍体,基因组庞大且复杂,完全实现所有基因克隆和功能解析尚需很长的路要走,小麦分子育种的实施势必需要与基因功能解析同步开展^[14]。建立分子标记与性状之间的关系,挖掘与产量、品质、农艺性状关键基因紧密连锁的分子标记,操作相对简单,实施时间相对较短,可为分子育种的实施提供有效靶标位点。

分子标记按照与性状之间的关系,又可分为位于基因内部功能已知的功能性分子标记、与性状紧密关联的连锁的中性分子标记及功能未知的普通分子标记等 3 种类型,其中前两者在分子育种实施尤其是前景选择中发挥关键作用,后者可在育种背景选择中发挥一定作用^[25-26]。

分子标记的快速高效检测及综合效应评价是分子育种快速推广并有效应用的另一重要前提。按照检测技术手段不同划分,分子标记发展大体经历了以 RFLP 为代表基于分子杂交技术的一代分子标记,以 SSR 为代表基于 PCR 扩增及聚丙烯酰胺凝胶电泳分离技术的二代分子标记,以及以 SNP 为代表基于基因组重测序和芯片检测技术的

三代分子标记(图 2)^[27-30]。上述分子标记在小麦遗传学及基因组学研究中发挥了关键作用,但其与分子育种的高效利用的要求还存在较大差距,原因包括检测成本高、通量低、综合表型效应估测不精准、综合育种价值评价结果不直观等。普通小麦品种一般为基因纯合的纯系品种,在亲本选配、低代分离世代选择、高世代综合基因型效应评价等方面均会涉及基因型检测、基因型效应评价等环节,工作量大、成本高、操作难度大,成为小麦分子育种快速推广及高效利用的卡脖子难题。



图 2 基于不同检测技术分子标记的发展进程及其分类
Fig.2 Schematic representation of the process of development of molecular markers based on different detection techniques and their classification

育种专用芯片及其配套的表型预测模型是促进分子育种有效实施的重要一环。DNA 芯片检测技术具有通量高、成本低、速度快的优点,在基因型检测方面优势突出。1996年第一款商业化基因芯片问世,目前全球已有10多家公司开发出多款商业化的产品和设备平台,最具有代表性的是Affymetrix、Agilen和Illumina三大主流芯片供应商;此外,基于靶向捕获测序技术的液相芯片也已经开始推广利用。目前,基于芯片检测技术的SNP分子标记已经在小麦遗传学、分子生物学、基因组学及分子育种中得以应用。在小麦分子育种领域常用的SNP芯片目前有8款,分别为Illumina Wheat 9K iSelect SNP array、Illumina Wheat 90K iSelect SNP array、Wheat 15K SNP array、Axiom® Wheat 660K SNP array、the Axiom® Wheat55K SNP array、the Axiom® HD Wheat genotyping (820K) array、Wheat Breeders' 35K Axiom array、Wheat 50K Triticum TraitBreed array、Wheat-Pan800K。系统分析表明,Axiom® Wheat 660K SNP array芯片在SNP数目、分布密度、关联的基因数、杂合度和应用等方面都具有显著优势;该款芯片包含了数目最高的有准确物理位置的基因组特异SNP位点(99.05%),且63.52%的SNP位点位于注释基因内或其启动子区域,为业内最为认可的小麦高密度SNP芯片^[30-31]。迄今尚未有一款在小麦分子育种中令育种家满意的专用育种芯片,个别育种芯片,如Wheat 15K SNP array小麦育种芯片,仅仅是包含了有限的已知功能标记,对

育种的指导价值与育种家的期望相距甚远,且缺少与之配套的预测模型,功能位点检测结果与育种家的期望存在差距。Axiom® Wheat 660K SNP array芯片优势突出,但其检测成本过高,育种家无法接受。有针对地基于遗传学研究结果经验值选择探针,降低探针数目进而降低检测成本,是未来分子育种专用芯片研发的方向。在成本可接受前提下,育种家最关注的是育种芯片提供的对育种具有建设性意见和建议的检测报告;直白地讲,就是能准确地对所检测的育种材料综合性状进行客观评价、准确排序,进而提高育种选择效率,节约成本,提高遗传收益。全基因组选择预测模型已有诸多研究,但目前其在小麦分子育种中的应用,尤其是在与小麦分子育种专用育种芯片的联合应用方面尚不成熟。

3 “两严一松”“四结合”传统育种与分子育种耦合技术体系初步探索

目前,小麦分子育种已经取得阶段性进展,成绩斐然,但分子育种技术实施的卡脖子难题尚未彻底解决,分子育种与传统育种的有机结合仍是小麦分子育种实施的有效途径。鲁东大学麦类分子育种创新团队长期致力于小麦数量遗传学、基因组学及分子育种相关研究,针对分子育种有效实施进行了多年的探索和研究分析,总结出了“两严一松”“四结合”传统育种与分子育种耦合技术体系(图3),以下针对该技术体系进行简要概述,以期对推动小麦分子育种有效实施提供一定的理论参考。

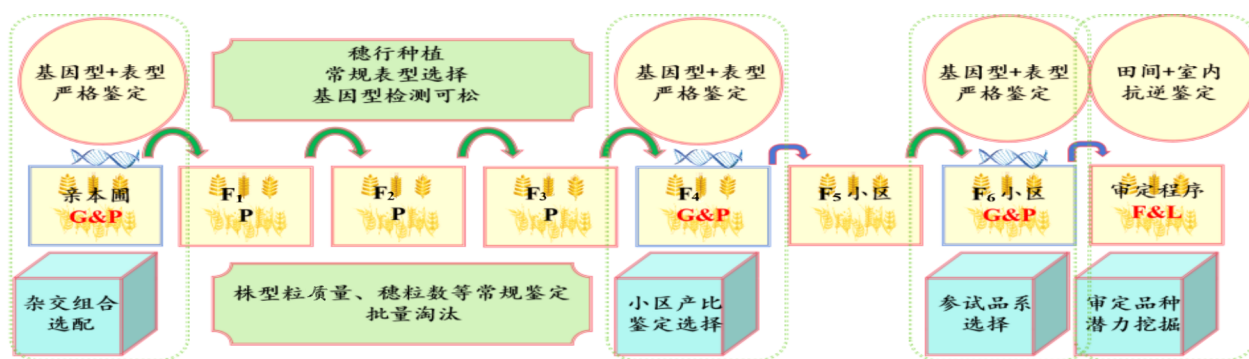


图3 小麦的“两严一松”“四结合”分子育种技术体系

Fig.3 Schematic diagram of the molecular breeding technology system of "Strict on two points and loose on one" and "Four combinations" for wheat

小麦育种程序一般包括亲本组合的确定,低代分离单株的选择,纯合家系的系选,优异高代家系的品比鉴定及参试,审定品种(系)综合潜力评

价,以及优良品种的推广应用等6个基本环节。分子标记基因型鉴定涉及到前5个环节,基因型检测成本显著提高,工作量急剧增加,基因型与环境的

互作也会导致表型预测准确度不够,育种选择效率及遗传收益达不到预期结果。此外,如果仅靠传统育种手段,表型鉴定的准确性、表型鉴定的工作量以及遗传收益的不确定性等关键科学难题仍然无法解决。

针对育种过程中杂交组合亲本选择目的性差,后代家系繁多,表型及分子鉴定工作量大,突破性品种潜力挖掘不够等生产中的实际问题,提出了“亲本圃分子鉴定要严”、“F₄及以后分子鉴定要严”和“F₄前分子鉴定可松”的“两严一松”基本原则,构建了“亲本圃关键核心材料基因型鉴定与表型鉴定相结合确定最优杂交组合”、“F₄基因型鉴定与穗行

表型鉴定相结合确定进入小区鉴定圃高代家系”、“F₆姊妹系间最优等位基因数量检测与小区关键目标性状表型差异鉴定相结合确定入选参试家系”、“大田表型鉴定与苗期多种抗逆鉴定相结合以评价参试品种综合潜力及生产应用推广范围”的“四结合”育种策略,构成了“两严一松”“四结合”分子育种技术体系的雏形(图3)。基于该策略,团队成员选育了包括科农 2011、科农 8162、山农 34、山农 66、山农 64、登海 206、登海 208、鲁东麦 1 号(LD18721B)、鲁东麦 2 号(LD17246)等数 10 个小麦优异新品种(系),相关技术已经在多个育种单位得以应用,反馈效果良好(图4)。

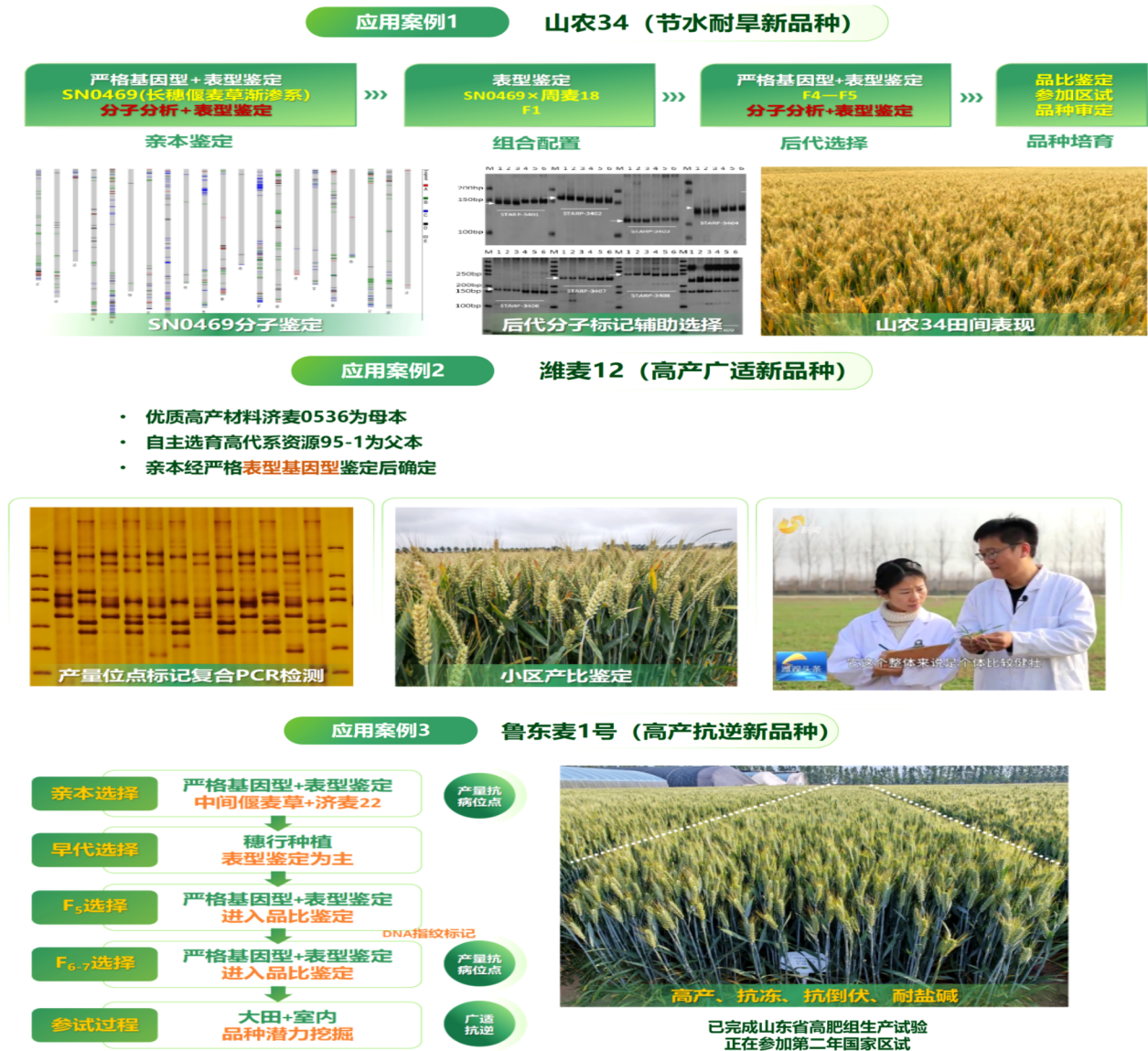


图4 基于“两严一松”“四结合”分子育种技术体系的部分品种选育

Fig.4 Partial wheat varieties bred based on the molecular breeding technology system of "Strict on two points and loose on one" and "Four combinations"

4 分子育种的展望

墨西哥依托国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)启动了“Seeds of Discovery”项目,投入资金7 000万美元,开展玉米和小麦种质资源的表型、基因型鉴定和全基因组关联研究。在《“十四五”推进农业农村现代化规划》中提出,对育种基础性研究以及重点育种项目给予长期稳定支持。加快实施农业生物育种重大科技项目,有序推进生物育种产业化应用。山东省“十四五”推进农业农村现代化规划的通知中强调,加快推进现代种业发展。大力开展种业自主创新,实施农业良种工程和现代种业提升工程,以培育突破性高质高效农业新品种为核心,整体设计种质创新、技术创新、品种培育和高效繁育等全创新链条。我国“十三五”启动了七大农作物育种、作物种质资源的精准鉴定与创新利用、作物分子设计育种等重点研发项目。山东省也分别启动了小麦全基因组选择技术研究与应用和小麦全基因组育种专用芯片研发与应用、小麦产量及抗病性状全基因组选择育种关键技术研究及应用等良种工程和省重大创新工程等项目,致力于推动农业生物育种的实施和重大技术的突破,推动作物种质资源中重要功能基因的高通量鉴定与分子育种应用。小麦分子育种研究已经成为热点,也将在未来很长一段时间继续成为研究热点。

生物育种兴起是育种学科发展的必然,生物育种和常规育种紧密结合将创造育种学科新的里程碑。过去几十年中,包括小麦在内的作物分子育种一般以分子标记辅助选择育种、分子模块育种、全基因组 QTL-allele 设计育种、转基因育种、基因编辑育种等形式进行实施^[8-10]。上述相关技术均是针对创造变异或选择变异某一方面技术的单一总结归纳,没有谈及其如何与传统育种的有效结合,也没有涉及所选育品种后续潜力挖掘及有针对性的推广利用相关内容。笔者首次提出“两严一松”“四结合”传统育种与分子育种耦合技术体系,内容涉及亲本圃的构建策略,分子育种与传统育种的有效衔接及结合,审定品种后续潜力挖掘及有针对性的推广方案,内容更加全面。但限于水平有限,育种策略实施周期相对较短,后续很多细节及详细指标有待进一步完善。限于小麦基因组庞大且复杂特殊性,未来在小麦关键基因克

隆及功能解析、分子育种专用芯片研发及配套预测模型设计、分子育种与传统育种有效耦合技术体系优化等方面还需要进一步深入研究。

参考文献:

- [1] VARSHNEY R K, BANSAL K C, AGGARWAL P K, et al. Agricultural biotechnology for crop improvement in a variable climate: hope or hype? [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(7):363-371.
- [2] 于明寨, 德青卓嘎. 麦类作物育种技术发展方向探讨[J]. *西藏农业科技*, 2024(4):112-116.
YU M Z, DECHEN D. Discussion on the direction of development of wheat crop breeding technology[J]. *Tibet Agricultural Science and Technology*, 2024(4):112-116.
- [3] 周志强, 于帅, 王思明. 种子为先: 新中国成立以来我国小麦远缘杂交技术发展历程探析[J]. *中国科技史杂志*, 2022, 43(1):46-54.
ZHOU Z Q, YU S, WANG S M. Seed first: a study on the development of wheat distant hybridization technology in China since the founding of PRC[J]. *The Chinese Journal for the History of Science and Technology*, 2022, 43(1):46-54.
- [4] IKRAM M, RAUF A, RAO M J, et al. CRISPR-Cas9 based molecular breeding in crop plants: a review[J]. *Molecular Biology Reports*, 2024, 51(1):227.
- [5] 张龔, 禹娟红. CRISPR/Cas9 基因编辑系统在作物抗性品种选育中的应用[J]. *现代农业科技*, 2024(22):129-137.
ZHANG Y, YU J H. Application of CRISPR/Cas9 gene editing system in the selection and breeding of resistant crop varieties [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2024(22):129-137.
- [6] 权莹, 张晓娟, 赵辉, 等. CRISPR/Cas9 系统在植物基因组定点修饰及作物遗传育种中的应用研究进展[J]. *中国农学通报*, 2022, 38(26):9-14.
QUAN Y, ZHANG X J, ZHAO H, et al. CRISPR/Cas9 system in plant genome modification and crop genetics and breeding: research progress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(26):9-14.
- [7] 何永辉, 马会男, 王菲菲. 作物转基因育种技术的实践与思考[J]. *种子科技*, 2024(22):33-34.
HE Y H, MA H N, WANG F F. Practice and reflection on crop transgenic breeding technology[J]. *Seed Science and Technology*, 2024(22):33-34.
- [8] 陈东升, 董艳, 张维军, 等. 作物学学科研究进展与展望[J]. *宁夏农林科技*, 2024, 65(5):30-34.
CHEN D S, DONG Y, ZHANG W J, et al. Advances and prospects in crop science research[J]. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology*, 2024, 65(5):30-34.
- [9] 张健. 中国重要农作物生物育种产业化应用的展望[J]. *中国农业科技导报*, 2022, 24(12):15-24.
ZHANG J. Prospects for commercialization of biotech breeding technology of important crops in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(12):15-24.
- [10] 杜维广. 常规育种与分子模块设计育种的讨论——我50年大豆育种科学生涯(第二部分)[J]. *大豆科学*, 2024, 43(6):

- 663-673.
DU W G. Discussion of conventional breeding and molecular module design breeding-My 50 year scientific career in soybean breeding(Part II)[J]. *Soy Science*, 2024, 43 (6):663-673.
- [11] 张雅婷. 智能育种技术的发展和初探[J]. *品种育繁*, 2024 (21):61-63.
ZANG Y T. Development and preliminary investigation of intelligent breeding technology[J]. *Variety Breeding*, 2024 (21): 61-63.
- [12] 王欣, 徐一亿, 徐扬, 等. 作物全基因组选择育种技术研究进展[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(3): 1-13.
WANG X, XU Y Y, XU Y, et al. Research progress in genomic selection breeding technology for crops[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(3): 1-13.
- [13] VARSHNEY R K, SINHA P, SINGH V K, et al. 5Gs for crop genetic improvement[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 56:190-196.
- [14] 傅向东, 刘倩, 李振声, 等. 小麦基因组研究现状与展望[J]. *中国科学院院刊*, 2018, 33(9):909-914.
FU X D, LIU Q, LI Z S, et al. Research achievement and prospect development on wheat genome[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(9):909-914.
- [15] LI A L, HAO C Y, WANG Z Y, et al. Wheat breeding history reveals synergistic selection of pleiotropic genomic sites for plant architecture and grain yield[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(3):504-519.
- [16] WALKOWIAK S, GAO L L, MONAT C, et al. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding[J]. *Nature*, 2020, 588:277-283.
- [17] 卜华虎, 任志强, 王晓清, 等. 植物单倍体育种研究进展[J]. *山西农业科学*, 2017, 45(12):2032-2037.
BU H H, REN Z Q, WANG X Q, et al. Research advances in haploid breeding of plants[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(12):2032-2037.
- [18] ZADOKAR A, KUMAR P, KUMAR A, et al. Insight into the molecular breeding research status for crop improvement in India: prospects and achievements[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2023, 41(4): 537-558.
- [19] WANG H, CHEN M J, WEI X, et al. Computational tools for plant genomics and breeding[J]. *Science China. Life Sciences*, 2024, 67(8):1579-1590.
- [20] GAUR A, JINDAL Y, SINGH V, et al. GWAS elucidated grain yield genetics in Indian spring wheat under diverse water conditions[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137 (8):177.
- [21] SEHGAL D, DREISIGACKER S. GWAS case studies in wheat[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2022, 2481:341-351.
- [22] CHEN Y M, WANG W X, YANG Z Z, et al. Innovative computational tools provide new insights into the polyploid wheat genome[J]. *aBIOTECH*, 2024, 5(1):52-70.
- [23] ZHANG X Y, JIA H Y, LI T, et al. *TaCol-B5* modifies spike architecture and enhances grain yield in wheat[J]. *Science*, 2022, 376:180-183.
- [24] WANG H W, SUN S L, GE W Y, et al. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat[J]. *Science*, 2020, 368:eaba5435.
- [25] 刘国圣, 张大乐. 功能性分子标记在小麦育种中的应用[J]. *生物技术通报*, 2016, 32(11):18-29.
LIU G S, ZHANG D L. The application of the functional molecular marker in wheat breeding[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(11):18-29.
- [26] RASHEED A, XIA X C. From markers to genome-based breeding in wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(3):767-784.
- [27] ZHAO C H, SUN H, GUAN C H, et al. Physical information of 2705 PCR-based molecular markers and the evaluation of their potential use in wheat[J]. *Journal of Genetics*, 2019, 98:69.
- [28] CUI F, ZHANG N, FAN X L, et al. Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1):3788.
- [29] CUI F, ZHAO C H, DING A M, et al. Construction of an integrative linkage map and QTL mapping of grain yield-related traits using three related wheat RIL populations[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(3):659-675.
- [30] 王晨阳. 基于小麦超高密度分子图谱产量性状遗传解析及全基因组选择应用[D]. 烟台:鲁东大学, 2024.
WANG C Y. Genetic analysis of yield traits and application of genome-wide selection based on ultra-high density molecular mapping in wheat[D]. Yantai: Ludong University, 2024.
- [31] SUN C W, DONG Z D, ZHAO L, et al. The Wheat 660K SNP array demonstrates great potential for marker-assisted selection in polyploid wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(6):1354-1360.