

关攀锋, 崔东洁, 马香花, 等. 小麦新品种郑大 181 优异功能基因组成解析[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2): 101-112.

GUAN P F, CUI D J, MA X H, et al. Composition analysis of superior alleles of functional genes in new wheat variety Zhengda 181 [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2): 101-112.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.13

小麦新品种郑大 181 优异功能基因组成解析

关攀锋¹, 崔东洁¹, 马香花¹, 马若男¹, 李兵¹, 池青¹, 孙昊¹, 许航博¹,
张世洁¹, 朱育攀¹, 吴玉萍¹, 康欣娜², 张学斌³, 焦澍¹

(1. 郑州大学农学院/河南省离子束绿色农业生物工程重点实验室, 河南 郑州 450001;

2. 石家庄市农林科学研究院, 河北 石家庄 050080; 3. 河南金梦种业有限公司, 河南 郑州 450008)

摘要: 郑大 181 是郑州大学农学院/河南省离子束绿色农业生物工程重点实验室利用有性杂交结合离子束诱变、分子标记辅助选择、多年系谱选育而成的国审小麦新品种。为解析郑大 181 控制重要性状的功能基因并挖掘优异等位变异, 利用 58 个与矮秆、产量、品质、适应性、抗病性、抗逆性等重要农艺性状基因相关的功能分子标记对郑大 181 进行基因型检测。结果表明, 郑大 181 携带 *Rht2*、*Rht4*、*Rht12*、*Rht25* 等多个矮秆基因, 其协同作用可能是该品种半矮秆株型及强抗倒伏性的遗传基础。在 15 个粒质量、粒数等产量基因中, 郑大 181 聚合了 *AWN*、*TaGS2-A1*、*TaGS2-B1*、*TaSus2-2B*、*TaCWI-4A*、*TaGW2-6B*、*TaTGW7*、*TaSus1-7A* 等 8 个优异等位基因, 占比 53.3%; 这些优异位点的聚合可能是其在各项田间试验中表现丰产的重要原因。在品质相关基因方面, 郑大 181 只在 *Glu-A3d*、*Glu-A3g*、*Glu-B3f* 位点表现为高分子量麦谷蛋白亚基类型, 与高分子量麦谷蛋白亚基 SDS-PAGE 检测结果一致, 其亚基组成为 Null、7+9 和 5+10, 符合中筋小麦分类标准。在适应性及抗性基因方面, 春化基因 *Vrn-A1* 和 *Vrn_5A* 为冬性类型等位变异, *Vrn-D3* 为春性类型, 而光周期基因 *TaELF3* 表现为晚开花类型; 同时郑大 181 携带抗穗发芽基因 *Vp1B1*、抗旱基因 *TaDreb-B1*、抗条锈基因 *Sr36* 和抗叶锈基因 *Lr34*; 而对于赤霉病, 郑大 181 属于感病类型。综上, 郑大 181 通过聚合矮化、高产、优质、多抗等优异功能基因, 表现出综合农艺性状优势。

关键词: 小麦; 功能基因; 分子标记; 郑大 181; 产量; 品质; 抗逆性

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1002-2481(2025)02-0101-12

Composition Analysis of Superior Alleles of Functional Genes in New Wheat Variety Zhengda 181

GUAN Panfeng¹, CUI Dongjie¹, MA Xianghua¹, MA Ruonan¹, LI Bing¹, CHI Qing¹,
SUN Hao¹, XU Hangbo¹, ZHANG Shijie¹, ZHU Yupan¹, WU Yuping¹,
KANG Xinna², ZHANG Xuebin³, JIAO Zhen¹

(1. School of Agricultural Sciences, Zhengzhou University/Henan Key Laboratory of Ion-Beam Green Agriculture Bioengineering, Zhengzhou 450001, China; 2. Shijiazhuang Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050080, China; 3. Henan Jinneng Seed Industry Co., Ltd., Zhengzhou 450008, China)

Abstract: Zhengda 181 is a novel nationally approved wheat variety developed by the Henan Key Laboratory of Ion-Beam Green Agriculture Bioengineering, and School of Agricultural Sciences, Zhengzhou University. This variety was created through sexual hybridization combined with ion-beam mutagenesis, molecular marker-assisted selection, and multiple years of pedigree selection. To analyze the superior alleles of functional genes controlling important traits in Zhengda 181 and explore excellent allelic variations, in this study, genotyping was conducted using 58 molecular markers of functional genes associated

收稿日期: 2025-01-31

基金项目: 河南省科技攻关项目(242102111135)

作者简介: 关攀锋, 副研究员, 博士, 主要从事小麦重要农艺性状基因挖掘与育种应用研究, Email: guanpanfeng@zzu.edu.cn。关攀锋、崔东洁为同等贡献作者

通信作者: 焦澍, 教授, 博士, 主要从事小麦诱变育种与绿色防控技术研究, Email: jiaozhen@zzu.edu.cn

with key agronomic traits, including dwarfism, yield, quality, adaptability, disease resistance, and stress resistance. The results showed that Zhengda 181 possessed several dwarfing genes, such as *Rht2*, *Rht4*, *Rht12*, and *Rht25*, which contributed to its semi-dwarf stature and robust lodging resistance. Regarding 15 yield-related genes, such as those influencing grain weight and grain number, Zhengda 181 contained eight favorable alleles, namely *AWN*, *TaGS2-A1*, *TaGS2-B1*, *TaSus2-2B*, *TaCWI-4A*, *TaGW2-6B*, *TaTGW7* and *TaSus1-7A*, accounting for 53.3%, which may result in its high and stable yield performance across various field trials. For quality-related genes, Zhengda 181 showed high molecular weight glutenin subunit type only in *Glu-A3d*, *Glu-A3g* and *Glu-B3f*, which was also consistent with the results of SDS-PAGE analysis of high molecular weight glutenin subunits. The subunit composition of Zhengda 181 was characterized as Null, 7+9 and 5+10, categorizing it as a medium gluten wheat variety. Concerning adaptability and resistance genes, vernalization genes of *Vrn-A1* and *Vrn_5A* were identified as winter types alleles, while *Vrn-D3* was a spring type allele, and a photoperiodic gene *TaELF3* was a late flowering type allele. In addition, Zhengda 181 harbored a pre-harvest sprouting tolerance gene *Vp1B1* and a drought resistance gene *TaDreb-B1*, as well as a stripe rust resistance gene *Sr36* and a leaf rust resistance gene *Lr34*. However, for the Fusarium head blight, Zhengda 181 belonged to the susceptible type. Overall, Zhengda 181 exhibited comprehensive advantages in key agronomic traits through the pyramiding of superior alleles of functional genes associated with dwarfism, high yield, superior quality, and multiple resistances.

Keywords: wheat; functional gene; molecular marker; Zhengda 181; yield; quality; stress resistance

小麦是世界上广泛种植的粮食作物之一,营养价值高,全球35%~40%人口以小麦为主要食粮,为人类提供了约21%的食物热量和20%的蛋白质。我国是全球最大的小麦生产国和消费国,小麦常年产量约占全球小麦生产总量的17%和消费总量的16%。因此,我国小麦产业的持续发展对保障国家粮食安全和人民生活质量以及稳定国际粮价具有重要意义^[1-2]。当前随着国家供给侧结构改革以及城镇化和工业化的发展,我们对小麦的需求不断增加,然而随着我国小麦播种面积趋于稳定,进一步提高小麦单产成为增加小麦总产的重要基础。改革开放以来,我国小麦单产从1978年的1 844.9 kg/hm²提高到了2024年的5 985.8 kg/hm²。已有研究表明,优良品种对提高小麦产量的贡献率超过1/3^[3]。目前,我国农作物良种覆盖率在96%以上,育种实践也表明,良种对我国农业增产的贡献率超过45%,其中,小麦超过50%。因此,不断培育高产、稳产、多抗、广适小麦新品种是保障我国小麦生产可持续发展与口粮绝对安全的重要途径。

近年来,随着生物技术和信息技术的快速发展,小麦基因组测序的完成和基因分型芯片的不断开发,小麦基础研究进入后基因组时代,越来越多的调控小麦高产、优质、抗病、抗旱、耐低温等重要功能基因被克隆,为解析小麦新品种遗传构成及重要性状功能基因构成奠定了基础^[4-8]。简大为等^[9]利用52个功能标记对136份新疆小麦改良品种和地方品种进行了遗传变异分析;杨正钊等^[10]利用全基因组重测序技术对小麦主栽品种济麦22与

良星99的基因组序列多态性进行了比较分析;陈晓杰等^[11]利用小麦50K-SNP芯片和功能基因KASP(Kompetitive Allele Specific PCR)分子标记对郑品麦24号的遗传构成及重要性状功能基因构成进行了解析。黄淮麦区是我国最大的小麦主产区,常年种植面积在1 333.3万hm²左右,约占全国小麦面积的55%,总产量约占全国小麦的64%。分析黄淮麦区小麦新品种的特征特性和遗传构成,挖掘其优异等位基因,将有助于新品种的遗传改良和栽培推广以及种质资源的创新。

郑大181是郑州大学农学院/河南省离子束绿色农业生物工程重点实验室自主培育的国审小麦新品种,2024年通过国家农作物品种审定委员会审定(审定编号:国审麦20241041)。该品种的优点是抗寒性好,叶功能好,后期较耐干热风,产量三要素(千粒质量、每穗粒数、单位面积穗数)较协调,抗倒伏,抗穗发芽,籽粒商品性好,可以用于馒头、面条、包子等我国传统面食的制作;适宜在黄淮冬麦区南片的河南省除信阳市和南阳市南部部分地区以外的平原灌区,陕西省的西安、渭南、咸阳、铜川和宝鸡市灌区,江苏省淮河、苏北灌溉总渠以北地区,安徽省沿淮及淮河以北地区,高中水肥地块早中茬种植。

因此,本研究介绍了该品种的选育过程和特征特性,并利用58个包括矮秆、产量、品质、适应性、抗病性、抗逆性等重要农艺性状基因相关的功能分子标记,解析了郑大181携带的优异等位基因,以期为其遗传改良和生产应用以及种质资源

创新提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为普通六倍体小麦新品种郑大 181, 由郑州大学农学院选育。母本冀麦 4 号是河北省农林科学院选育的高代品系, 具有抗寒性好的特点。父本郑农 17 是郑州市农林科学研究所采用有性杂交并经多年定向单株选择而成的高产、稳产、抗逆、抗病小麦品种^[12]。

1.2 基因组 DNA 提取

选取 30 粒籽粒饱满的小麦种子, 置于温室培养皿内培养, 待种子长出幼嫩的叶片(二叶期), 随机取 5 个单株的叶片混合, 置于液氮中研磨, 采用改进的十六烷基三甲基溴化铵法, 提取叶片组织 DNA^[13]。利用 NanoDrop 2000 超微量分光光度计(Thermo fisher scientific)检测 DNA 浓度, 加入适量 RNA 酶并在 37 °C 水浴保温 30 min 以去除 DNA 样品中的 RNA。

1.3 农艺性状分析与品质检测

小麦株高、千粒质量、单位面积穗数、穗粒数、抗寒性、抗病性等主要农艺性状由参加国家黄淮冬麦区南片水地组区域试验单位参照农作物品种区域试验技术规程小麦标准(NY/T 1301—2007)调查记载^[14]。小麦容重、粗蛋白含量、湿面筋含量、稳定时间等品质相关性状由农业农村部谷物品质

监督检验测试中心(郑州)检测。

小麦高分子量谷蛋白亚基(HMW-GS)采用十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)法检测, 对照品种为中国春和良星 99, 其中, 中国春优质亚基为 Null、7+8 和 2+12, 良星 99 优质亚基为 Null、7+8 和 5+12。麦谷蛋白的提取和制备参考郭军等^[15]方法进行, 亚基命名与判读参考 PAYNE 等^[16]方法进行, 对 SDS-PAGE 结果进行 2 次生物重复, 确保试验结果准确性。

1.4 功能分子标记检测

利用 SU 等^[17]开发的抗赤霉病基因 *Fhb1* 的功能标记 *TaHRC-GSM*(*TaHRC-GSM-F*: ATTCC TACTAGCCGCCTGGT; *TaHRC-GSM-R*: ACT GGGCAAGCAAACATTG)检测郑大 181 的基因组。选用已报道的 9 个矮秆基因紧密连锁功能分子标记(表 1)对郑大 181 等进行检测, 其中, *Rht1* 和 *Rht2* 为 KASP 标记类型^[18-22]。PCR 扩增时依据不同引物设定相应的退火温度, 扩增产物用 8% 的 SDS-PAGE 检测。小麦 KASP 功能分子标记(包括 15 个产量性状分子标记、16 个品质性状分子标记、7 个适应性性状分子标记和 9 个抗性性状分子标记)检测委托中玉金标记(北京)生物技术股份有限公司分子检测平台开展, 具体操作流程参考文献[23]和[24]。试验所用引物由生工生物工程(上海)股份有限公司。

表 1 矮秆基因功能标记的引物序列与扩增片段长度

Tab.1 Primer sequences and amplified fragment length of functional molecular marker for different dwarfing genes

基因	Gene	分子标记	Molecular marker	引物序列(5'—3')	Primer sequence(5'—3')	片段长度/bp	Fragment size
<i>Rht4</i>		<i>WMS317-F</i>		TGCTAGCAATGCTCCGGGTAAC		170	
		<i>WMS317-R</i>		TCACGAAACCTTTTCCTCCTCC			
<i>Rht5</i>		<i>BARC102-F</i>		GGAGAGGACCTGCTAAAATCGAAGACA		200	
		<i>BARC102-R</i>		GCGTTTACGGATCAGTGTGGAGA			
<i>Rht8</i>		<i>WMC503-F</i>		GCAATAGTTCCCGCAAGAAAAG		225	
		<i>WMC503-R</i>		ATCAACTACCTCCAGATCCCGT			
<i>Rht8</i>		<i>Xgwm261-F</i>		CTCCCTGTACGCTAAGGC		192	
		<i>Xgwm261-R</i>		CTCGCGCTACTAGCCATTG			
<i>Rht9</i>		<i>BARC151-F</i>		TGAGGAAAATGTCTCTATAGCATCC		220	
		<i>BARC151-R</i>		CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC			
<i>Rht12</i>		<i>WMS291-F</i>		CATCCCTACGCCACTCTGC		114	
		<i>WMS291-R</i>		AATGGTATCTATTCCGACCCG			
<i>Rht13</i>		<i>WMS577-F</i>		ATGGCATAATTTGGTCAAATTG		130	
		<i>WMS577-R</i>		TGTTTCAAGCCCAACTTCTATT			
<i>Rht25</i>		<i>PlzA-F2</i>		CTGTATATGCATGTGTGTCTC		141	
		<i>PlzA-R1</i>		GAGGCAGCAAAAGTGAAGG			

1.5 数据分析

利用 Microsoft Office LTSC 2021 软件和 IBM SPSS Statistics 25.0 软件对表型数据进行常规统计分析。

2 结果与分析

2.1 郑大181的选育过程与特征特性

郑大181以冀麦4号为母本,以郑农17为父本,采用有性杂交结合离子束诱变、分子标记辅助选择、多年系谱选育而成。2012年在新乡红旗区刘景屯试验基地配制杂交组合, F_1 单粒播种, 收获的种子 (F_2) 使用中国科学院近代物理研究所兰州重离子加速器生物终端进行辐照, 辐照离子为 $^{12}C^{6+}$, 能量 80 MeV/u, 束流强度为 30 nA, 剂量率为 80 Gy/min, 辐照剂量为 80 Gy, 辐照时室内温度大约为 20 °C。辐照后的种子单粒播种, F_2 代挑选综合性状良好的单株进行后续农艺性状鉴定。

经过多年系谱法选择, 2017年6月获得稳定品系 (A10-9), 试验地综合表现优异, 产量3要素协调。2018年10月参加国家黄淮冬麦区南片水地组试验, 材料命名为郑大181。经过2018—2019、2019—2020年共2 a品系比较试验, 2020—2021、2021—2022年共2 a区域试验, 2022—2023年度生产试验, 2024年通过国家农作物品种审定委员会审定 (审定编号: 国审麦20241041)。

郑大181属半冬性, 中熟品种, 全生育期 228.8 d, 比对照品种周麦18早熟2 d; 幼苗半匍匐, 冬季长势健壮, 冬、春季抗寒性较好; 叶色深绿, 叶片蜡质重, 旗叶直立上举, 通风透光好; 株高平均 79.4 cm, 茎秆粗壮, 抗倒性强; 穗层整齐, 纺锤形大穗, 白壳, 长芒, 结实性较好; 白粒, 籽粒半角质, 饱满度较好, 容重高; 后期较抗干热风, 熟相比较好; 每公顷穗数 584.1 万穗, 穗粒数 36.7 粒, 千粒质量 46.0 g; 属大穗、多穗、大粒型品种 (图1)。



图1 2024年度郑大181大田群体 (A) 与单株表型 (B)

Fig.1 Population (A) and individual (B) phenotypes of Zhengda 181 in the field in 2024.

2.2 郑大181的产量表型

从表2可以看出, 2018—2020年度参加国家冬麦区黄淮南片水地品种比较试验, 2 a产量分别为 8 868.0 kg/hm² (22点汇总试验平均产量)、8 538.0 kg/hm² (20点汇总试验平均产量), 比对照品种周麦18分别增产 2.6%、5.4%, 增产点率分别为 81.8%、95.0%。

2020—2022年度参加国家冬麦区黄淮南片水地组区域试验, 2 a产量分别为 8 242.5 kg/hm² 和 9 492.0 kg/hm², 比对照品种周麦18分别增产 4.4% (达极显著水平 ($P < 0.01$)), 增产 $\geq 2\%$ 的试点

率 82.6%)、4.4% (达极显著水平 ($P < 0.01$)), 增产 $\geq 2\%$ 的试点率 73.9%); 比对照品种周麦36分别增产 2.1%、3.6%。2 a平均产量 8 867.3 kg/hm², 比对照品种周麦18增产 4.4%, 比对照品种周麦36增产 2.8%, 2 a较对照品种增产差异均达极显著水平 ($P < 0.01$)。

2022—2023年生产试验结果表明, 22点汇总平均产量为 8 481.0 kg/hm², 比对照品种周麦36增产 3.7%, 增产点率为 90.9%, 比对照品种增产 $\geq 2\%$ 的点次率为 86.4%。

表 2 郑大 181 在小麦新品种试验中的产量表现

Tab.2 Yield performance of Zhengda 181 across different field trials used to register new wheat varieties

年份 Year	生育期/d Growth period	株高/cm Plant height	公顷穗数/万穗 Spike number per ha	穗粒数 Grain number per spike	千粒质量/g Thousand grain weight	产量/ (kg/hm ²) Grain yield	较对照周麦 18 增产率/% Yield increasing rate compared to the control Zhoumai 18	增产点率/% Proportion of experimental points with increasing yield
2018—2019	233.8	80.1	595.5	37.7	44.6	8 868.0	2.6	81.8
2019—2020	226.0	81.5	588.0	34.9	47.2	8 538.0	5.4	95.0
2020—2021	231.3	82.1	579.0	35.6	45.7	8 242.5	4.4	82.6
2021—2022	223.3	77.1	574.5	37.4	48.0	9 492.0	4.4	73.9
2022—2023	229.5	76.1	583.5	38.1	44.7	8 481.0	3.7	90.9
平均值 Average	228.8	79.4	584.1	36.7	46.0	8 724.3	4.1	84.8

2.3 郑大 181 的品质性状与亚基组成

郑大 181 的品质性状鉴定由农业农村部农产品质量监督检验测试中心(郑州)检测。郑大 181 的平均容重为 824.5 g/L, 平均粗蛋白含量(干基)为 13.2%, 平均湿面筋含量(14% 湿基)为 31.3%,

平均稳定时间为 3.0 min, 平均吸水率为 59.0% (表 3)。综上, 郑大 181 属中筋类型小麦品种。SDS-PAGE 结果如图 2 显示, 郑大 181 的亚基组成为 Null、7+9 和 5+10, 与品质检测结果一致。

表 3 郑大 181 在小麦新品种试验中的品质分析

Tab.3 Quality performance of Zhengda 181 across different field trials used to register new wheat varieties

年份 Year	容重/(g/L) Unit weight	粗蛋白含量/% Crude protein content	湿面筋含量/% Wet gluten content	稳定时间/min Dough stable time	吸水率/% Flour water absorption rate
2018—2019		13.9	29.3	2.5	56.1
2019—2020		12.7	26.6	1.6	60.0
2020—2021	808.0	13.4	32.5	1.9	58.0
2021—2022	841.0	13.0	30.1	4.0	60.0
平均值 Average	824.5	13.2	31.3	3.0	59.0

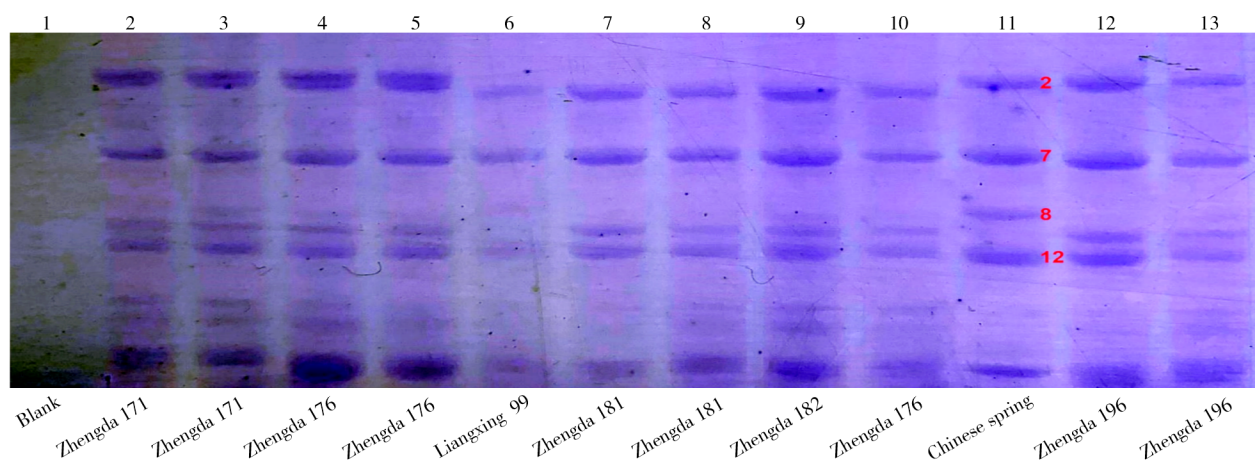


图 2 郑大 181 高分子量麦谷蛋白亚基分析

Fig.2 SDS-PAGE analysis of high molecular weight glutenin subunits for Zhengda 181

2.4 郑大 181 的抗性分析

郑大 181 连续 5 a 田间试验中, 非倒点率为 91.3%~100%, 平均非倒点率为 97.4%, 抗倒伏性较好(表 4)。在抗寒性方面, 冬季苗期抗寒性和春

季耐低温表现都较好。抗病性鉴定委托中国农业科学院植物保护研究所开展(表 4)。其中, 品比阶段, 2019 年度鉴定结果为高抗条锈病和叶锈病, 中抗白粉病, 高感赤霉病和纹枯病; 2020 年度鉴定结

果为高抗条锈病,中感叶锈病、白粉病和赤霉病,高感纹枯病。区域试验阶段,2021年度鉴定结果为中感条锈病,高感叶锈病、白粉病、纹枯病和赤霉病;2022年度鉴定结果为中感条锈病和纹枯病,

高感叶锈病、白粉病和赤霉病。综上,郑大181对条锈病、叶锈病抗性较好,易感白粉病,高感赤霉病、纹枯病。

表4 郑大181在小麦新品种试验中的抗性分析

Tab.4 Resistance analysis of Zhengda 181 across different field trials used to register new wheat varieties

年份 Year	抗倒性评价 Lodging resistance evaluation		抗寒性评价 Cold resistance evaluation		抗病性评价 Disease resistance evaluation						
	非倒点率/%		冬季抗寒性		春季耐低温		条锈病	叶锈病	白粉病	赤霉病	纹枯病
	Proportion of experimental points without lodging		Cold resistance in winter		Low temperature tolerance in spring		Yellow rust	Leaf rust	Powdery mildew	Fusarium head blight	Sheath blight
2018—2019	100.0		中等		较好		高抗	高抗	中抗	高感	高感
2019—2020	100.0		较好		较好		高抗	中感	中感	中感	高感
2020—2021	91.3		较好				中感	高感	高感	高感	高感
2021—2022	95.7						中感	高感	高感	高感	中感
2022—2023	100.0		较好		较好						

2.5 郑大181优异功能基因分析

2.5.1 矮秆基因分析 株高是株型的重要组成部分,也是影响作物产量的重要农艺性状。矮化育种是小麦株型改良最显著的办法,降低株高使小麦叶层重心下移,增强抗倒性,但是株高过低也会阻碍产量水平的进一步提高。田间试验结果表

明,不同年份郑大181株高比较稳定,属于半矮秆类型。为了检测郑大181携带的矮秆基因,我们利用分子标记对9个小麦矮秆基因进行了基因型检测(图3)。结果表明,郑大181含有 *Rht2*、*Rht4*、*Rht12* 和 *Rht25*(表5)等矮秆基因。

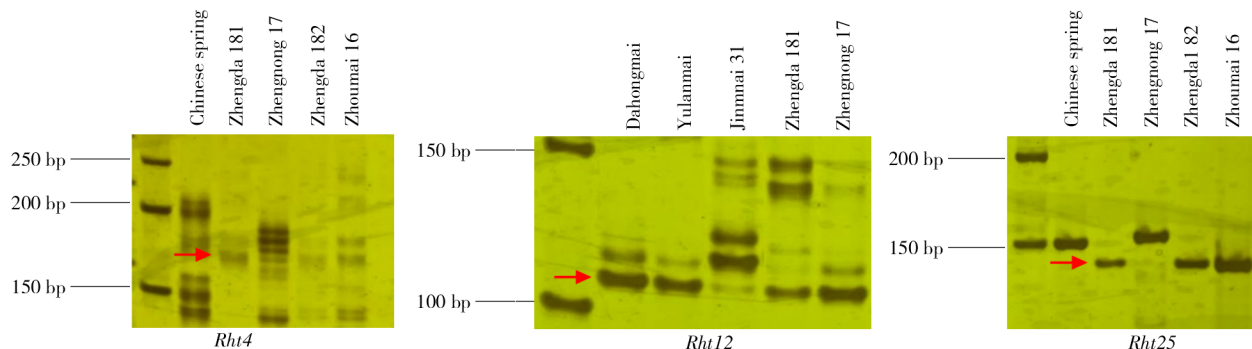


图3 不同矮秆基因分子标记检测结果

Fig.3 Detection of functional molecular markers for different dwarfing genes

表5 郑大181不同矮秆基因检测

Tab.5 Detection of different dwarfing genes in Zhengda 181

性状	Trait	矮秆基因	Dwarfing gene	染色体	Chromosome	基因型	Genotype	表现型	Phenotype
株高	Plant height	<i>Rht1</i>		4B		Rht-B1a		高秆	
		<i>Rht2</i>		4D		Rht-D1b		矮秆	
		<i>Rht4</i>		2B		Rht4		矮秆	
		<i>Rht5</i>		3B		rht5		高秆	
		<i>Rht8</i>		2D		rht8		高秆	
		<i>Rht9</i>		7B		rht9		高秆	
		<i>Rht12</i>		5A		Rht12		矮秆	
		<i>Rht13</i>		7B		rht13		高秆	
		<i>Rht25</i>		6A		Rht25		矮秆	

2.5.2 产量相关基因分析 千粒质量、每穗粒数和单位面积穗数是构成产量的 3 个关键因素。已有研究发现,芒长与小麦粒长和千粒质量显著相关^[25]。利用芒长、粒质量和粒数基因的 15 个 KASP 功能分子标记对郑大 181 进行基因型检测,结果表明,郑大 181 聚合了 *AWN*、*TaGS2-A1*、

TaGS2-B1、*TaSus2-2B*、*TaCWI-4A*、*TaGW2-6B*、*TaTGW7* 和 *TaSus1-7A* 等 8 个基因的优异等位变异,占比 53.3%(表 6)。上位点的聚合有效增加了郑大 181 的粒质量和产量,使其在各项试验中表现优异。

表 6 郑大 181 产量与品质相关基因分析

Tab.6 Analysis of functional genes associated with yield and quality in Zhengda 181

类别	Category	性状	Trait	基因	Gene	染色体	Chromosome	基因型	Genotype	表现型	Phenotype		
产量	Yield	芒	Awn	<i>AWN</i>		5A		<i>AWN+</i>		有芒			
			粒质量	Grain weight	<i>TaGS-D1</i>		1D		<i>TaGS-D1b</i>		低千粒质量		
					<i>TaGS2-A1</i>		2A		<i>TaGS2-A1b</i>		高千粒质量		
					<i>TaGS2-B1</i>		2B		<i>TaGS2B1-Hap-H</i>		高千粒质量		
					<i>TaSus2-2A</i>		2A		<i>Hap-G</i>		低千粒质量		
					<i>TaSus2-2B</i>		2B		<i>TaSus2-2B-Hap-H</i>		高千粒质量		
					<i>TaGS5-A1</i>		3A		<i>TaGS5-A1b</i>		低千粒质量		
					<i>TaTGW6-A1</i>		3A		<i>TaTGW6-A1b</i>		低千粒质量		
					<i>TaCWI-4A</i>		4A		<i>Hap-4A-T</i>		高千粒质量		
					<i>TaCWI-5D</i>		5D		<i>Hap-5D-G</i>		低千粒质量		
					<i>TaGW2-6B</i>		6B		<i>GW2-6B-Hap-1</i>		高千粒质量		
					<i>TaTGW7</i>		7A		<i>TaTGW-7Aa</i>		高千粒质量		
					<i>TaSus1-7A</i>		7A		<i>Hap-2</i>		高千粒质量		
					<i>TaSus1-7B</i>		7B		<i>Hap-C</i>		低千粒质量		
		品质	Quality	粒数	Grain number	<i>TaMoc-7A</i>		7A		<i>Hap-L</i>		低粒数	
籽粒品质	Grain quality				<i>Glu-A1</i>		1A		<i>Hap-G</i>		低筋型		
					<i>Glu-A3b</i>		1A		<i>Hap-C</i>		低分子量谷蛋白亚基		
					<i>Glu-A3d</i>		1A		<i>Hap-A</i>		高分子量谷蛋白亚基		
					<i>Glu-A3g</i>		1A		<i>Hap-A</i>		高分子量谷蛋白亚基		
					<i>Glu-B3e</i>		1B		<i>Hap-A</i>		低分子量谷蛋白亚基		
					<i>Glu-B3f</i>		1B		<i>Hap-T</i>		高分子量谷蛋白亚基		
					<i>Glu-B3g</i>		1B		<i>Hap-T</i>		低分子量谷蛋白亚基		
					<i>Tamyb10-B1</i>		3B		<i>R-B1b</i>		红粒		
					<i>NAM-A1</i>		6A		<i>NAM-A1b/A1d</i>		蛋白质含量低		
					<i>Gpc-B1</i>		6B		<i>GCP</i>		正常蛋白质含量		
				面粉品质	Flour quality	<i>Psy-A1</i>		7A		<i>PsyA1b</i>		低黄色素含量	
					<i>Psy-B1</i>		7B		<i>Psy-B1a/B1b</i>		低黄色素含量		
					<i>Ppo-A1</i>		2A		<i>Ppo-A1b</i>		低多酚氧化酶活性		
					<i>Ppo-A2</i>		2A		<i>Hap-T</i>		低多酚氧化酶活性		
		<i>Pds-B1</i>			4B		<i>TaPds-B1a</i>		高黄色素含量				
				<i>TaALPb-7A</i>		7A		<i>Silent alleles</i>		低面团强度			

2.5.3 品质相关基因分析 小麦的籽粒品质和面粉品质与小麦籽粒颜色、硬度、面筋含量、面团强度、黄色素含量以及多酚氧化酶活性等显著相关^[26]。高分子量麦谷蛋白亚基和低分子量麦谷蛋白亚基是决定小麦加工品质的重要因素,直接影

响小麦面团弹性和延展性,但其控制基因与等位变异较多。如表 6 所示,16 个品质相关基因的 KASP 分子标记检测结果表明,在 *Glu-A3d*、*Glu-A3g*、*Glu-B3f* 基因方面,郑大 181 表现为高分子量谷蛋白亚基类型,其余位点为低分子量谷蛋白亚

基类型;*Tamyb10-B1*基因是红粒类型;*NAM-A1*和*Gpc-B1*基因表现为低蛋白质含量类型;*Psy-A1*和*Psy-B1*基因是低黄色素含量类型;*Pds-B1*基因表现为高黄色素含量类型;*Ppo-A1*和*Ppo-A2*基因是低多酚氧化酶活性类型;*TaALPb-7A*基因是低面团强度变异类型。

2.5.4 适应性相关基因分析 在我国,普通小麦主要分为冬小麦和春小麦2大类,他们在生长周

期、适应性等方面存在显著差异,这也是新品种适宜推广区域划分的重要依据。KASP分子标记检测结果表明,在开花基因*TaELF3*方面,郑大181属于晚开花类型;春化基因方面,*Vrn-A1*和*Vrn-5A*基因鉴定结果为冬性类型,而*Vrn-D3*基因为春性类型;在光周期基因*TaPpdDD001*、*TaPpdDD002*和*TaPpdDI001*方面,郑大181表现为光周期敏感类型(表7)。

表7 郑大181适应性与抗性相关基因分析

Tab.7 Analysis of functional genes associated with adaptability and resistance in Zhengda 181

类别	Category	性状	Trait	基因	Gene	染色体	Chromosome	基因型	Genotype	表现型	Phenotype
适应性	Adaptation	开花	Flowering	<i>TaELF3</i>			1D		Cadenza type		晚开花型
		春化	Vernalization	<i>Vrn-A1</i>		5A		Vrn-A1b		冬性	
				<i>Vrn-5A</i>		5A		vrn_5A		冬性	
	光周期	Photoperiod	<i>Vrn-D3</i>		7D		Vrn-D3a		春性		
			<i>TaPpdDD001</i>		2D		Deletion		光周期敏感		
			<i>TaPpdDD002</i>		2D		Wild type		光周期敏感		
			<i>TaPpdDI001</i>		2D		Wild type		光周期敏感		
抗性	Resistance	赤霉病	Fusarium head blight	<i>Fhb1</i>		3B		Fhb1-		感病型	
		条锈病	Yellow rust	<i>Sr36</i>		7D		Sr36+		抗病型	
		叶锈病	Leaf rust	<i>Lr34</i>		7D		Lr34+		抗病型	
		穗发芽	Pre-harvest sprouting	<i>TaMFT-A1</i>		3A		CS-type		感穗发芽型	
	<i>Vp1B1</i>				3B		Vp-B1c		抗穗发芽型		
	<i>TaSdr-B1</i>				2B		TaSdr-B1b		感穗发芽型		
	抗旱性			Drought resistance	<i>TaDreb-B1</i>		3B		TaDREB-B1a		抗旱型
	抗倒性	Lodging resistance	<i>1-FEH w3</i>		6B		1-feh-w3		敏感型		
<i>TaCOMT</i>				3B		TaCOMT-3Bb		低木质素含量			

2.5.5 抗性相关基因分析 利用9个KASP功能分子标记对抗病性、抗穗发芽、抗旱性、抗倒性等相关基因进行鉴定。结果显示,郑大181不含有*Fhb1*抗病基因,KASP标记与*TaHRC-GSM*标记结果相一致(图4、表7)。在*Sr36*和*Lr34*基因方面,郑大181均携带抗病等位基因;抗穗发芽基因

方面,*Vp1B1*表现为抗穗发芽类型,而*TaMFT-A1*和*TaSdr-B1*基因属于感穗发芽类型;抗旱基因方面,郑大181携带*TaDreb-B1*抗旱等位变异类型,*1-FEH w3*基因是敏感类型;抗倒性方面,*TaCOMT*基因鉴定结果为低木质素含量类型(表7)。

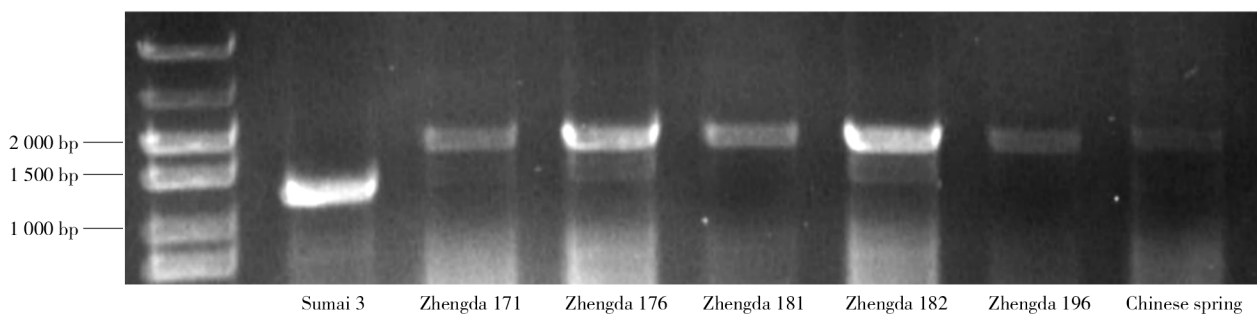


图4 抗赤霉病基因*Fhb1*的功能标记*TaHRC-GSM*检测结果

Fig.4 Detection of functional molecular marker *TaHRC-GSM* for Fusarium head blight resistance gene *Fhb1*

3 结论与讨论

小麦是我国第二大口粮作物,在保障国家粮食安全中发挥着重要作用。黄淮南片麦区是我国第一大麦区,位于南北方麦区的过渡地段,受大陆性季风气候影响,小麦生育期间气候多变,旱、涝、风、雹、霜冻等农业气象灾害和病虫害频发。赵虹等^[27]分析了 2010 年小麦生育期间黄淮南片麦区非生物灾害和病虫害发生特点及大面积生产和区域试验中表现较好品种的表现,发现大面积生产和区域试验中表现较好的品种一般是冬春抗寒性较强,抗倒性较好,后期根系活力强,耐热性好,灌浆快,抗(耐)病性好(抗(耐)赤霉病、叶锈病、白粉病、纹枯病、根腐病等)的品种。郑大 181 以常规有性杂交育种为主,以冀麦 4 号为母本,郑农 17 为父本配制组合,融入离子束诱变技术增加基因突变频率,结合分子标记辅助选择技术明确遗传组成,提高育种效率。作为黄淮南片麦区新审定的小麦新品种,郑大 181 主要优点是抗寒性好,叶功能好,后期较耐干热风,产量 3 要素较协调,抗倒伏,抗穗发芽,籽粒商品性好,因此,具有在黄淮南片冬麦区大面积推广应用的潜力。

矮秆抗倒小麦育种的重要目标性状之一,矮秆基因的利用是矮化育种的遗传学基础。上世纪 60—70 年代,发生了以半矮化育种为特征的第一次“绿色革命”,其最明显的特征是水稻和小麦株高降低,收获指数提高,解决了植株倒伏和减产问题,并与增施化肥相结合,使得全世界水稻和小麦产量翻了一番。已有研究表明,目前超过 95% 的栽培小麦品种含有至少 1 个“绿色革命”基因 *Rht1* 或 *Rht2*^[28]。株高是多基因控制的复杂数量性状,且受环境的影响,目前,已经命名的矮秆基因有 27 个(*Rht1*—*Rht27*),但是只有数量有限的矮秆基因被成功克隆^[29-30]。挖掘和利用新的矮秆基因资源,培育不依赖于 *Rht1* 或 *Rht2* 的半矮秆小麦新品种也一直是小麦遗传育种领域研究的热点问题之一。近期,SONG 等^[31]利用正向遗传学研究策略,在 4B 染色体短臂上鉴定到 1 个协同提升小麦产量和氮素利用效率的半矮秆位点 *r-e-z* 单倍型,并揭示了其通过调节 BR 与 GA 激素平衡调控小麦株型和产量的新机制。本研究利用功能分子标记对 9 个矮秆基因在郑大 181 中的变异类型进行了鉴定,发现郑大 181 含有“绿色革命”基因 *Rht2*,同

时还含有 *Rht4*、*Rht12* 和 *Rht25* 矮秆基因。因此,多个矮秆基因的聚合可能是郑大 181 在多年多点各项试验中表现为半矮秆和抗倒性强的主要原因,但是郑大 181 是否还含有新的矮秆基因以及其他已知矮秆基因的等位变异类型还需要进一步的研究。

小麦单位面积产量由单位面积穗数、穗粒数以及千粒质量 3 因素构成,且均是受多基因控制的复杂数量性状,基因型和环境对其均有显著影响,其中,千粒质量受遗传特性影响最大^[13,32-33]。庄巧生^[34]对我国 1949—2000 年间育成的小麦品种进行了系统分析,发现 20 世纪 70 年代品种的平均千粒质量为 40.5 g,与 50 年代初期的 31.4 g 相比,千粒质量遗传增益显著提高。WU 等^[35]通过分析我国 1945—2010 年间的小麦育成品种,发现粒质量与穗粒质量对小麦产量提高的贡献较为显著且可靠性最高。粒质量是一个受多基因控制的数量性状,同时也是一个由粒长、粒宽和粒厚等基本要素构成的复合性状^[36]。目前,控制粒质量及其构成要素的基因广泛分布在小麦 3 个基因组的各条染色体上,且已有多个可直接用于小麦粒质量辅助选择的分子标记被开发^[23,32]。本研究利用 15 个影响粒质量、粒数等基因的 KASP 功能分子标记分析郑大 181 基因型组成,发现其聚合了 *AWN*、*TaGS2-A1*、*TaGS2-B1*、*TaSus2-2B*、*TaCWI-4A*、*TaGW2-6B*、*TaTGW7* 和 *TaSus1-7A* 等 8 个优异等位基因,优异变异率为 53.3%,这与郑大 181 大粒和高千粒质量的表型相一致,可能是其在各项试验中表现为高产和稳产的重要遗传基础。

高产和优质是小麦育种的永恒目标,已有研究表明,产量和品质之间存在明显负相关^[37]。小麦品质是一个综合性状,与籽粒颜色、硬度、面筋含量、面团强度、多酚氧化酶活性、黄色素含量、脂肪氧化酶活性诸多因素有关^[26]。依据面筋蛋白的强度,一般将小麦品种划分为 3 类:制作面包的强筋小麦、制作馒头和面条的中筋小麦以及制作饼干和糕点的弱筋小麦。研究表明,高分子量麦谷蛋白对面筋蛋白的强度影响最大,是决定小麦加工品质的重要因素^[38]。小麦高分子量麦谷蛋白由位于 1A、1B、1D 染色体长臂上的 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 3 个复合位点上的编码基因控制,形成不同的亚基类型^[16]。本研究利用 KASP 分子标记对 *Glu* 基因进行了基因型鉴定,发现郑大 181 只在

Glu-A3d、*Glu-A3g*、*Glu-B3f*基因方面表现为高分子量谷蛋白亚基类型。SDS-PAGE结果显示,郑大181的亚基组成为Null,7+9和5+10。已有研究表明5+10亚基对小麦品质具有正向效应,属于优异亚基^[39]。尽管郑大181含有5+10优异亚基,但在*NAM-A1*和*Gpc-B1*基因方面表现为降低蛋白质含量类型,因此,郑大181品质综合表型鉴定结果为中筋小麦品种。已有研究表明,一些材料尽管携带1、7+8、5+10等优异亚基组合,但是其蛋白质含量较低,这可能与其它蛋白调控位点、低分子量麦谷蛋白亚基以及环境互作等因素造成的^[40]。此外,面粉色泽也是小麦的重要品质指标之一,已有研究表明,多酚氧化酶活性和黄色素含量与面粉品质显著相关^[41-42]。多酚氧化酶活性低,面制品质量好;黄色素含量低,面粉色泽较好,加工品质优。郑大181在*Psy-A1*和*Psy-B1*基因方面是低黄色素含量类型;在*Ppo-A1*和*Ppo-A2*基因方面是低多酚氧化酶活性类型。因此,郑大181可以用于馒头、面条、包子等我国传统面食的制作。

在适应性方面,郑大181含有春化基因*Vrn-A1*和*Vrn_5 A*冬性类型,*TaELF3*基因晚开花型等位变异,光周期基因*TaPpdDD001*、*TaPpdDD002*和*TaPpdDI001*敏感等位类型,与其半冬性、中熟特性、抗寒性较好相一致。已有研究表明,目前,黄淮南片大面积推广品种大部分属中等偏晚熟类型,这类品种具有冬春抗寒性较好、抗旱、抗干热风、适应性好、产量更高等特点^[27]。在抗病抗逆性方面,郑大181含有2个抗锈病基因*Sr36*和*Lr34*,1个*Vp1B1*抗穗发芽等位基因和1个*TaDREB*有利抗旱等位基因,使其具有一定的抗病性与抗旱性。赤霉病是全球范围的毁灭性小麦穗部病害,被称为“小麦癌症”,不仅会导致小麦减产,而且降低小麦的品质,同时感病麦粒内含有多种真菌毒素,危害人畜健康。近年来,受耕作制度变革、全球气候变化等因素影响,小麦赤霉病呈现频发、重发趋势且发生区域逐渐向北向西蔓延,因此,抗赤霉病成为黄淮南片小麦新品种选育的主要目标。*Fhb1*是位于3BS染色体上的一个抗赤霉病的主效基因,来源于我国小麦地方种望水白和苏麦3号^[43-44]。已有研究表明,利用*Fhb1*基因分子标记辅助回交育种可以显著提高黄淮冬小麦赤霉病抗性^[45-46]。*Fhb1*基因功能分子标记检测结果表

明,郑大181不含有赤霉病抗病基因*Fhb1*,与田间表型鉴定为高感赤霉病结果一致。因此,下一步通过离子束诱变、基因编辑、分子标记辅助选择等方法定向改良郑大181的赤霉病抗性是主攻方向。

参考文献:

- [1] 刘志勇,王道文,张爱民,等. 小麦育种行业创新现状与发展趋势[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 430-434.
LIU Z Y, WANG D W, ZHANG A M, et al. Current status and perspective of wheat genomics, genetics and breeding[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 430-434.
- [2] 何中虎,庄巧生,程顺和,等. 中国小麦产业发展与科技进步[J]. 农学学报, 2018, 8(1): 99-106.
HE Z H, ZHUANG Q S, CHENG S H, et al. Wheat production and technology improvement in China[J]. Journal of Agriculture, 2018, 8(1): 99-106.
- [3] BRANCOURT-HULMEL M, DOUSSINAULT G, LECOMTE C, et al. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992 [J]. Crop Science, 2003, 43(1): 37-45.
- [4] International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome[J]. Science, 2018, 361: eaar7191.
- [5] 蒯玮,郝晨阳,李甜,等. 基因组时代-麦类基因组学研究现状及趋势[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(4): 929-942.
XI W, HAO C Y, LI T, et al. The era genomics: current status and future trend of genomics research triticeae crops[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(4): 929-942.
- [6] LIU J, YAO Y Y, XIN M M, et al. Shaping polyploid wheat for success: origins, domestication, and the genetic improvement of agronomic traits[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(2): 536-563.
- [7] 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.
- [8] 乔玲,刘成,郑兴卫,等. 小麦骨干亲本临汾5064单元型区段的遗传解析[J]. 作物学报, 2018, 44(6): 931-937.
QIAO L, LIU C, ZHENG X W, et al. Genetic analysis of haplotype-blocks from wheat founder parent Linfen 5064[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(6): 931-937.
- [9] 简大为,周阳,刘宏伟,等. 利用功能标记揭示新疆小麦改良品种与地方品种的遗传变异[J]. 作物学报, 2018, 44(5): 657-671.
JIAN D W, ZHOU Y, LIU H W, et al. Functional markers reveal genetic variations in wheat improved cultivars and landraces from Xinjiang[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(5): 657-671.
- [10] 杨正钊,王梓豪,胡兆荣,等. 小麦主栽品种济麦22与良星99的基因组序列多态性比较分析[J]. 作物学报, 2020, 46(12): 1870-1883.
YANG Z Z, WANG Z H, HU Z R, et al. Comparative analysis of the genomic sequences between commercial wheat varieties Jimai 22 and Liangxing 99[J]. Acta Agronomica Sinica,

- 2020,46(12):1870-1883.
- [11] 陈晓杰,范家霖,杨保安,等. 郑品麦 24 号的遗传构成及重要性状功能基因组解析[J]. 河南农业科学, 2021, 50(11): 15-27.
CHEN X J, FAN J L, YANG B A, et al. Genetic component and important traits gene composition of new wheat variety Zhengpinmai 24[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2021, 50(11):15-27.
- [12] 马香花,王保林,周秋峰. 高产小麦新品种郑农 17 号的选育[J]. 河南农业科学, 2008, 37(1):27-28.
MA X H, WANG B L, ZHOU Q F. Breeding of a new wheat variety Zhengnong 17 with high yield [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2008, 37(1):27-28.
- [13] GUAN P F, LU L H, JIA L J, et al. Global QTL analysis identifies genomic regions on chromosomes 4A and 4B harboring stable loci for yield-related traits across different environments in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9:529.
- [14] 中华人民共和国农业部. 农作物品种(小麦)区域试验技术规程:NY/T 1301—2007[S]. 北京:中国统计出版社, 2007.
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Agricultural industry standard of the People's Republic of China: technical regulations for regional trials of crop varieties (wheat): NY/T 1301-2007[S]. Beijing: China Statistical Publishing House, 2007.
- [15] 郭军,毛瑞喜,李成磊,等. 山东省小麦新品系高分子量麦谷蛋白亚基组成分析[J]. 中国种业, 2022(5):84-89.
GUO J, MAO R X, LI C L, et al. Analysis of high molecular weight glutenin subunit composition of new wheat lines in Shandong province[J]. China Seed Industry, 2022(5):84-89.
- [16] PAYNE P I, LAWRENCE G J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1* which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat[J]. Cereal Research Communications, 1983, 11(1): 29-35.
- [17] SU Z Q, JIN S J, ZHANG D D, et al. Development and validation of diagnostic markers for *Fhb1* region, a major QTL for *Fusarium* head blight resistance in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(11):2371-2380.
- [18] WANG Y S, CHEN L, DU Y Y, et al. Genetic effect of dwarfing gene *Rht13* compared with *Rht-D1b* on plant height and some agronomic traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Field Crops Research, 2014, 162:39-47.
- [19] CHEN L, PHILLIPS A L, CONDON A G, et al. GA-responsive dwarfing gene *Rht12* affects the developmental and agronomic traits in common bread wheat[J]. PLoS One, 2013, 8(4):e62285.
- [20] 贺军与,尹顺琼,陈云琼,等. 小麦矮秆突变体的鉴定及其突变性状的关联分析[J]. 作物学报, 2021, 47(5):974-982.
HE J Y, YIN S Q, CHEN Y Q, et al. Identification of wheat dwarf mutants and analysis on association between the mutant traits of the dwarf plants[J]. Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(5):974-982.
- [21] 刘晓宇,禹海龙,裴星旭,等. 黄淮南部地区小麦品种矮秆基
- 因的组成及其对茎秆特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2024, 44(8):985-995.
LIU X Y, YU H L, PEI X X, et al. Composition of dwarfing genes and their effects on stem characteristics of wheat varieties in the southern area of Huanghuai wheat region[J]. Journal of Triticeae Crops, 2024, 44(8):985-995.
- [22] ZHANG J L, LI C X, ZHANG W J, et al. Wheat plant height locus *RHT25* encodes a PLATZ transcription factor that interacts with DELLA (RHT1) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023, 120(19):e2300203120.
- [23] RASHEED A, WEN W E, GAO F M, et al. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(10):1843-1860.
- [24] 陈真真,申冠宇,王轲,等. 小麦遗传构成及重要性状功能基因组解析[J]. 南方农业学报, 2024, 55(10):2980-2989.
CHEN Z Z, SHEN G Y, WANG K, et al. Genetic composition and important trait functional genes composition of wheat [J]. Journal of Southern Agriculture, 2024, 55(10):2980-2989.
- [25] WANG D Z, YU K, JIN D, et al. Natural variations in the promoter of *Awn Length Inhibitor 1 (ALI-1)* are associated with awn elongation and grain length in common wheat[J]. The Plant Journal, 2020, 101(5):1075-1090.
- [26] KHALID A, HAMEED A, TAHIR M F. Wheat quality: a review on chemical composition, nutritional attributes, grain anatomy, types, classification, and function of seed storage proteins in bread making quality[J]. Frontiers in Nutrition, 2023, 10:1053196.
- [27] 赵虹,王西成,胡卫国,等. 黄淮南片麦区小麦品种利用现状及建议[J]. 河南农业科学, 2016, 45(8):18-24, 38.
ZHAO H, WANG X C, HU W G, et al. Status and suggestion of wheat variety utilization in southern Huang-Huai wheat region[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2016, 45(8):18-24, 38.
- [28] HEDDEN P. The genes of the green revolution[J]. Trends in Genetics, 2003, 19(1):5-9.
- [29] 李彩华,赵彦坤,李占坤,等. 小麦矮秆基因研究进展[J]. 生物技术进展, 2024, 14(6):980-992.
LI C H, ZHAO Y K, LI Z K, et al. Research progress on *Rht* genes in wheat[J]. Current Biotechnology, 2024, 14(6):980-992.
- [30] LIU X L, ZHENG S S, TIAN S Q, et al. Natural variant of *Rht27*, a dwarfing gene, enhances yield potential in wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(6):128.
- [31] SONG L, LIU J, CAO B L, et al. Reducing brassinosteroid signalling enhances grain yield in semi-dwarf wheat[J]. Nature, 2023, 617:118-124.
- [32] 张福彦,范家霖,陈晓杰,等. 小麦粒重相关基因的遗传定位和分子标记辅助育种进展[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(3):507-516.
ZHANG F Y, FAN J L, CHEN X J, et al. Genetic localization and marker assisted breeding of grain weight-related genes in common wheat[J]. Journal of Plant Genetic Re-

- sources, 2020, 21(3):507-516.
- [33] GAO Y J, LI Y S, XIA W Y, et al. The regulation of grain weight in wheat[J]. *Seed Biology*, 2023, 2(1).
- [34] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析[M]. 北京:中国农业出版社, 2003:279.
- ZHUANG Q S. Chinese wheat improvement and pedigree analysis[M]. Beijing:China Agriculture Press, 2003:279.
- [35] WU W, LI C J, MA B L, et al. Genetic progress in wheat yield and associated traits in China since 1945 and future prospects[J]. *Euphytica*, 2014, 196(2):155-168.
- [36] GEGAS V C, NAZARI A, GRIFFITHS S, et al. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(4):1046-1056.
- [37] GEYER M, MOHLER V, HARTL L. Genetics of the inverse relationship between grain yield and grain protein content in common wheat[J]. *Plants*, 2022, 11(16):2146.
- [38] 朱保磊, 陈宏, 尹志刚, 等. 高分子量麦谷蛋白亚基组成及其对品质性状的影响[J/OL]. *分子植物育种*, 2023:1-8. [2023-02-02]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230130003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- ZHU B L, CHEN H, YIN Z G, et al. Composition of high molecular weight glutenin subunits and its effect on wheat quality traits[J/OL]. *China Industrial Economics*, 2023: 1-8. [2023-02-02]. <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=FZZW20230130003&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
- [39] PAYNE P I, NIGHTINGALE M A, KRATTIGER A F, et al. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1987, 40(1):51-65.
- [40] 陈杰, 朱保磊, 白冬, 等. 黄淮麦区(南片)小麦高分子量麦谷蛋白亚基组成分析[J]. *分子植物育种*, 2024, 22(21):7102-7109.
- CHEN J, ZHU B L, BAI D, et al. Composition analysis of high molecular weight glutenin subunits of wheat in Huang-huai southern wheat region[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(21):7102-7109.
- [41] HARISHA R, BALAKRISHNAN A P, MANJUNATH K K, et al. Polyphenol oxidase (PPO) in wheat (*Triticum aestivum*): a systematic review on bioactivity, inheritance, functionality and their effects on end products[J]. *Cereal Research Communications*, 2024:1-13.
- [42] NIAZ M, ZHANG B Y, ZHANG Y X, et al. Genetic and molecular basis of carotenoid metabolism in cereals[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(3):63.
- [43] SU Z Q, BERNARDO A, TIAN B, et al. A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to *Fusarium* head blight in wheat[J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(7):1099-1105.
- [44] LI G Q, ZHOU J Y, JIA H Y, et al. Mutation of a histidine-rich calcium-binding-protein gene in wheat confers resistance to *Fusarium* head blight[J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(7):1106-1112.
- [45] 代旭冉, 黄义文, 李腾, 等. 利用 *Fhb1* 基因分子标记辅助回交育种法改良黄淮冬小麦赤霉病抗性[J]. *麦类作物学报*, 2021, 41(9):1081-1089.
- DAI X R, HUANG Y W, LI T, et al. Improvement of resistance to *Fusarium* head blight by *Fhb1* molecular marker-assisted backcrossing in the Huang-Huai river valley winter wheat region[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(9):1081-1089.
- [46] 李国强, 贾海燕, 孔忠新, 等. 小麦抗赤霉病的遗传基础与育种应用[J]. *生命科学*, 2025: 1-34. [2025-03-01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1600.q.20250113.1356.002.html>.
- LI G Q, JIA H Y, KONG Z X, et al. Genetic basis of wheat resistance to *Fusarium* head blight and its breeding Applications[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2025: 1-34. [2025-03-01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1600.q.20250113.1356.002.html>.