多维度分析小麦粒重基因：研究现状与育种展望

许娜丽 刘晓宇 汪丽平 钟思志 周国勤 尹志刚
陈 宏 陈真真 马家运 陈 俊 朱保磊 石守设

（信阳市农业科学院，464000，河南信阳）

摘 要 小麦是世界上三大粮食作物之一，对保障粮食安全有着极其重要的作用，而粒重是影响小麦产量的三要素之一。目前，国内外学者对粒重基因的研究很多，明确粒重是多基因控制的数量性状，受多种因素的影响。本文基于小麦粒重的影响因素、生物学调控途径、遗传定位分析、粒重相关基因的克隆及其变异类型、粒重分子标记在辅助育种中的应用 5 个方面，系统论述小麦粒重基因的研究进展，明确了小麦粒重是由多基因通过多种途径调控完成，遗传定位发掘小麦粒重相关数量性状位点（QTL）分布情况，同时明确现有粒重基因的优异等位变异及在小麦种质资源中的利用情况，为后续小麦产量性状的改良以及培育高产品种提供理论依据。

关键词 小麦；粒重；基因；调控途径；遗传定位；等位变异

小麦（*Triticum aestivum* L.）作为世界及我国最重要的粮食作物之一，为我国的粮食生产和安全提供了重要保障，也为全球提供了 21%的能量和 20%的蛋白质，是全球近 35%~40%人口的主要粮食来源[1]。在城镇化快速推进的背景下，提高国家粮食产量是当务之急，而小麦产量的高低与其穗粒数、有效穗数和粒重相关，其中粒重是控制产量的直接因素，在产量三要素中，粒重的遗传力高且稳定，受环境的影响也相对较小[2-4]。因此，粒重研究对小麦产量的提高具有重要意义。张泽源等[5]对 216 个家系重组自交系（RIL）群体进行 55K SNP 基因型分析，表明主效数量性状位点（QTL）*Qtkw.nwafu-2D.1* 和 *Qtkw.nwafu-7D* 利用加性互作效应可显著提高小麦的千粒重和粒宽。黄倩楠等[6]认为粒重对单株产量有直接正向影响，可以作为提高新疆冬小麦单株产量的筛选指标。梁倩等[7]利用小麦 100K 液相芯片，对以扬麦 18 和扬麦 22 为双亲构建的 RIL 群体进行分析，发现粒型与粒重间存在显著相关性。张天星等[8]利用 30 份小麦材料进行目标基因核苷酸多态性检测，并用 323 份普通小麦群体进行验证，结果发现在千粒重和籽粒大小方面，含有 *TaCYP78A17-Ap-HapII*或 *TaCYP78A17-Ap-HapIII*单倍型的小麦显著低于含有 *TaCYP78A17-Ap-HapI* 单倍型的小麦，且单倍型之间的差异明显。随着对小麦粒重基因的研究逐渐深入，通过增加粒重来提高小麦产量是目前最经济有效的方式之一。本研究从小麦粒重的影响因素、生物学调控机制、遗传定位分析、粒重相关基因的克隆及其变异类型、粒重分子标记在辅助育种中的应用 5 个方面进行论述，并对后续应用进行展望，以期为小麦粒重性状的改良提供理论依据，同时促进小麦高产新品种的培育。

1 小麦粒重的影响因素

小麦粒重不但受自身因素的影响，还受外界因素的影响。外界因素包括光照[9]、温度[9]和水分[10]等，其中温度胁迫是指影响小麦生长发育、产量及品质形成的逆境，主要包括冬前冻害、早春冻害、倒春寒和花后高温。自身因素比较复杂，主要由粒长、粒宽、粒形（粒长与粒宽之比）、粒厚和粒体积等要素构成，是多基因控制的数量性状，受遗传因素的影响；此外，自身因素还包括籽粒灌浆速率和持续时间，灌浆速率受基因型控制，与粒重呈显著正相关，而特定地区的气候和耕作栽培制度决定小麦灌浆持续的时间[11-12]，一般情况下，小麦灌浆持续时间越长，其体内积累的物质越多，产量也就越高。粒重是提高产量的直接因素，而籽粒灌浆速率是影响粒重的关键

作者简介：许娜丽，主要从事小麦遗传育种研究，E-mail：441259781@qq.com
朱保磊为通信作者，主要从事小麦遗传育种研究，E-mail：1067354457@qq.com；石守设为共同通信作者，主要从事小麦遗传育种研究，E-mail：shiss68@163.com
基金项目：国家小麦产业技术体系项目（CARS-03-01A）；河南省小麦产业技术体系项目（Z2010-01-01）；河南省科技攻关项目（252102111143）
收稿日期：2025-08-24；修回日期：2025-09-30；网络出版日期：2026-03-16

因素，通过增加籽粒灌浆物质累积量可提高小麦的产量。吴晓丽等[13]在 3 个生态点对 10 个四川小麦品种进行分析，结果表明粒重与灌浆速率呈显著正相关。范涛等[14]利用 RIL 群体开发了 1 对与籽粒粒长主效 QTL 连锁的 KASP 分子标记，*QKl.sau-3D.2* 对株高、千粒重、粒宽、粒径比和穗粒重有正向影响。刘皓等[15]对硬粒小麦 Altar84 与粗山羊草 CIGM86.940 合成的双二倍体的 114 个株系进行分析，发现随着小麦粒长或粒宽的增加会导致粒重提高，说明粒长、粒宽与粒重具有较强的相关性，但粒长同粒重的相关性较粒宽偏强。宋红玲等[16]通过对 76 份山西主推小麦品种的籽粒性状进行分析，发现千粒重与籽粒周长、粒长、粒宽、籽粒面积极显著正相关。由此可知，小麦粒重受多因素影响，其中自身因素对小麦粒重起到显著正向作用。因此，需加强对小麦粒重构成因素的研究，进而提高小麦产量。

2 小麦粒重的生物学调控途径

小麦粒重的分子调控机制主要围绕两大类基因展开，一类是淀粉合成代谢相关的基因；另一类是籽粒细胞发育和分化相关的基因。其中部分基因通过对籽粒发育进行正向调节进而提高小麦产量，如候选基因 *TaGDSL-7D*[17]、果激酶基因 *TaFRK2-7B1*[18]和细胞分裂素氧化酶/脱氢酶 TaCKX11-D[19]；部分基因通过对籽粒发育进行负向调节进而增加小麦产量，如 TaSG-D1-TaGAMyb 信号转导模块[20]、转录因子 TaDOF7.6[21]和 E3 泛素连接酶基因 *TaSDIR1-4A*[22]。通过对小麦粒重的分子调控机制进行研究分析，了解影响小麦粒重的内在因素，从而能基于分子层面对粒重性状进行改良，进而提高小麦产量。

2.1 调控因子 TaFT-D1 的调控途径

小麦开花关键调控因子 TaFT-D1 可调控粒重，编码磷脂酰乙醇胺结合蛋白 PEBP 的 *TaFT-D1* 作为小麦籽粒重量的候选基因，其第 3 个外显子中插入/缺失（InDel）（G/-）的 1 bp 导致蛋白质长度不同，通过促进细胞增殖和淀粉合成来增加籽粒尺寸，进而促进粒重增加[23-24]。小麦粒重正调控因子 TaFDL2 与下游细胞周期和淀粉合成相关基因的启动子结合，激活其表达，TaFT-D1 作为 TaFDL2 的辅助激活因子进一步增强表达，与 TaFDL2 相互作用形成复合体，从而正向调控小麦粒重[24]。

2.2 CAMTA2-GCN5 复合体的协同作用

组蛋白乙酰转移酶（GCN5）与钙调蛋白结合转录因子 CAMTA2 发生物理相互作用，并调节小麦籽粒大小和重量。CAMTA2 与 GCN5 形成复合体，直接与淀粉合成基因 *Sus2* 和 *SBEIc* 的启动子结合，并在小麦胚乳发育过程中建立 H3K9ac 和 H3K14ac 组蛋白标记，进而激活 *Sus2* 和 *SBEIc* 基因表达并促进淀粉积累[25]。

2.3 TaHDA9-TaSRK-TaPsbO 调控模块

TaHDA9-TaSRK 通过介导光系统 II 中的 TaPsbO 来增强小麦粒长的级联调控机制。研究[26]发现 *TaSRK* 是负向调控小麦籽粒长度的关键基因，TaHDA9 可直接去乙酰化 TaSRK，降低其蛋白积累，从而促进粒长和粒重增加。TaSRK 可在叶绿体中与 TaPsbO 相互作用，磷酸化 TaPsbO 并降低其蛋白丰度，而 TaHDA9 通过去乙酰化调控 TaSRK 进而促进 TaPsbO 的蛋白积累，最终影响小麦粒长和粒重[27]。

2.4 TaSnRK1-TabHLH489 调控模块

TabHLH489 是植物甾醇激素油菜素内酯（BR）的负调控因子，敲除 *TabHLH489* 及其同源基因会使小麦对 BR 的敏感性增强，籽粒变长，千粒重增加。植物能量感受器 TaSnRK1α1 与磷酸化的 TabHLH489 相互作用，促进其降解，从而促进小麦籽粒发育早期种皮细胞的伸长，糖处理诱导 TaSnRK1α1 蛋白积累，同时降低 TabHLH489 蛋白水平，共同调控小麦籽粒发育[28]。

2.5 OsGSK3-EOG1 调控模块

RNA 结合蛋白 EOG1 是水稻和小麦中粒径和重量的负调节因子，通过促进小穗壳中的细胞增殖来调节粒度。OsGSK3 与 EOG1 相互作用并磷酸化，从而增加 EOG1 的稳定性。通过基因编辑技术敲除 *EOG1* 在小麦中的同源基因 *TaEOG1A/B/D* 会显著增加籽粒的长、宽和粒重，表明 EOG1 在水稻和小麦中具有保守的功能[29]。

2.6 转录因子 MYB44 调控途径

TaMYB44 通过直接抑制淀粉生物合成基因的表达和调节次级代谢途径来抑制淀粉合成，负向调控胚乳淀粉合成与粒重，而 *TaMYB44* 的敲除突变体亦可显著提高籽粒淀粉含量及粒重[30]。

3 小麦粒重的遗传定位分析

粒重是影响小麦产量的三大要素之一，主要受

基因和环境作用，对其进行表观分析可能会有一定的误差，结合基因分析，可对粒重的研究更为精确。因此，国内外学者基于粒重这一性状进行遗传定位分析的研究较多。马明等[31]对 F_2 代小麦穗部和粒型性状进行基因分型（GBS）测序与 QTL 定位分析，在 1B 和 2D 染色体上定位到关于粒长和粒厚的 QTL，在 2D、3D 和 6D 染色体上定位到关于穗密度的 QTL，并且穗密度与粒长、粒重呈极显著负相关，说明穗密度越密，粒重越小。Guo 等[32]对 RIL 群体进行 QTL 检测并对主效 QTL *QTkw1B* 进行精细定位，最终将其定位在 1B 染色体上 698.15~700.19 Mb 区间内。胡西宁等[33]利用 55K 芯片对 RIL 群体进行 QTL 定位，共检测到 132 个 QTL，其中 2 个 QTL 簇分别位于 2D 和 7A 染色体上，同时预测到 2 个粒重相关的候选基因 *TraesCS2D02G445500* 和 *TraesCS2D02G461700*。Mangini 等[34]对 165 份圆锥小麦进行全基因组关联分析，共检测到 39 个与籽粒相关性状的 QTL，其中有 23 个 QTL 位于 1A、1B、2B、3B、4B、5A 和 6B 染色体上。He 等[35]对 RIL 群体进行 QTL 检测，在 5 个环境下共检测到 8 个 QTL，*QTkw.cau-3DL* 是 3DL 染色体组上的 1 个新型主效 QTL，对千粒重和粒长均有显著影响，分别占表型变异的 16.43% 和 13.87%。Huang 等[36]利用 55K SNP 芯片对 198 个品系组成双单倍体（DH）群体进行基因分型，共检测到 41 个 QTL，其中位于 2D 染色体上的千粒重 QTL *QTgw-2D.3* 和 *QTgw-2D.4* 以及位于 6A 染色体上的 *QTgw-6A.16A*，解释了 4.81%~18.67% 的表型变异，位于 3D、5B、5D 和 6A 染色体上的 5 个稳定 QTL，解释了 5.89%~7.08%的穗粒数表型变异，1 个稳定的穗粒重 QTL *QGws-4A* 解释了 6.08%~6.14%的表型变异。以上研究表明小麦粒重是个受多基因控制的复杂数量性状，在 21 条染色体上几乎均能检测到粒重相关基因的 QTL，为研究粒重基因提供了坚实的理论基础，同时也提供了下一步思路，但对小麦粒重基因的研究远不能止步于此，应该基于先进的分子技术进行更深层次的挖掘与研究。

4　小麦粒重相关基因的克隆及其变异类型

小麦属于异源六倍体，基因组庞大、重复序列较多，给克隆和分离小麦基因带来很大困难，但是随着现代分子技术的快速发展，小麦粒重相关基因的克隆也取得较快发展。尤其在水稻和拟南芥中克隆到了许多控制籽粒大小的相关基因，基于同样的方法，在小麦中也鉴定到并克隆了一些控制籽粒性状的基因，部分小麦粒重基因及其等位变异见表 1。目前，已证实有 45 个小麦粒重相关基因分布在除 1D、3B 和 4B 染色体之外的所有染色体上[5]。*TaGW2* 是水稻基因 *OsGW2* 的直系同源物，编码 E3 泛素连接酶（RING 型）并控制水稻中的粒径，而在小麦中同源克隆出 3 个 *TaGW2* 基因，并将其定位在小麦同源组 6 上，即 *TaGW2-6A*、*TaGW2-6B* 和 *TaGW2-6D*[37]。在小麦中关于粒重研究较深入的基因是 *TaGW2-6A*，而 *TaGW2-6B* 对千粒重的影响比 *TaGW2-6A* 和 *TaGW2-6D* 大。*TaGW2* 基因有 8 个外显子和 7 个内含子，cDNA 长 1275 bp，编码 423 个氨基酸，氨基酸 61~103 区域是 RING 型结构域，该结构域发挥 E3 泛素连接酶活性[38]。研究[22]表明 E3 泛素连接酶 TaSDIR1-4A 是粒径的负调节因子，其启动子区存在 2 个核苷酸变异，即 *Hap-4A-1* 和 *Hap-4A-2*，因乙烯反应因子 TaERF3 可以在 *Hap-4A-2* 中充当 *TaSDIR1-4A* 的转录阻遏因子，导致 *TaSDIR1-4A* 表达水平较低，进而使得含单倍型 *Hap-4A-2* 的小麦千粒重高于含单倍型 *Hap-4A-1*。Ma 等[39]对位于小麦染色体 2A 上的 *TaCwi-A1* 基因进行全长基因组 DNA 序列测定，发现 *TaCwi-A1* 由 7 个外显子和 6 个内含子组成，总计 3676 bp，开放阅读框（ORF）为 1767 bp。开发了 1 对互补显性标记 CWI21 和 CWI22，CWI21 在粒重较低的品种中扩增了 404 bp 的 PCR 片段，而在粒重较高的品种中，CWI22 产生了 402 bp 的 PCR 片段。研究[40]发现 *TaGS-D1* 基因测序显示外显子编码序列没有多样性，但在第 2 个内含子中存在 30 个单核苷酸多态性（SNP），其中 40 bp InDel 和 3 bp InDel 分别是千粒重较高和较低的基因型。Jiang 等[41]在 *TaSus2-2B* 中检测到 2 个 SNP，可扩增出 423 和 381 bp 的片段。研究[42]发现在部分品种中 *TaGS2-2B* 基因组序列第 4 外显子 3002 bp 位有“CTT”3 个碱基的缺失，导致其编码蛋白第 306 位苯丙氨酸缺失，分别将不含和含有“CTT”缺失的 *TaGS2-2B* 基因变异类型命名为 *TaGS2-2B-a* 和 *TaGS2-2B-b*。Wang 等[43]从面包小麦中克隆出 *TaGS5* 基因，通过测序发现在 *TaGS5-A1* 第 303 个外显子中有 1 个 SNP 并鉴定出 2 个等位基因。研究[44]发现 *TaGS1a* 基因全长 3415 bp，有 11 个外显子和 10

个内含子。在内含子中检测到 9 个 SNP 和 2 个 DNA 片段的插入和缺失，产生 2 种单倍型 *Hap1* 和 *Hap2*。Yue 等[45]在 24 份小麦材料的 *6-SFT-A2* 基因中共检测到 13 个 SNP，形成 3 种单倍型 *HapI*、*HapII*和 *HapIII*。Dong 等[46]研究发现 *TaGASR7-A1* 的 2 个主要单倍型（*H1c* 和 *H1g*）具有相同的 ORF，但在其 5′和 3′近端区域存在多个差异。研究[47]发现在 *TaCWI-4A* 启动子区有 2 个 SNP 位点，1 个 SNP 位于-1523（C/T），另 1 个 SNP 位于-1527（T/C），这 2 个 SNP 分别命名为 *Hap-4A-C* 和 *Hap-4A-T*。

表 1 小麦粒重相关基因的等位变异及其序列

Table1 Allelic variation and sequence of grain weight related genes in wheat

基因 Gene	等位变异 Allelic variation	标记类型 Marker type	序列（5′-3′） Sequence (5′-3′)	染色体位置 Chromosomal position	参考文献 Reference
TaCwi-A1	*TaCwi-A1a*	STS	F：GGTGATGAGTTCATGGTTAAT R：AGAAGCCCAACATTAAATCAAC	2AL	[48]
	TaCwi-A1b		F：GTGGTGATGAGTTCATGGTTAAG R：AGAAGCCCAACATTAAATCAAC		
TaGW2-6A	*Hap-6A-G*	CAPS	F：AGAAAGGGCTGGTGCTATGGA R：TAACGCTTGATAAACATAGGTAAT	6AS	[48]
	Hap-6A-A		F：GTTACCTCTGGTTTGGGTGTCGTG R：ACCTCTCGAAAATCTTCCCAATTA		
TaGW2-6B	*Hap-6B-1*	KASP	F：GTTGGTGTCATTTGTAAAGCCCA R：CCTGGGGTGCAAAACTGTTCGGA	6B	[49]
	其他		F：GTTGGTGTCATTTGTAAAGCCCC R：CCTGGGGTGCAAAACTGTTCGGA		
TaGS-D1	*TaGS-D1a*	STS	F：AACTTAGGGAGCGAAAACAA R：CACCAAGACTGGAGATGAAA	7DS	[50]
	TaGS-D1b				
TaSus2-2B	*TaSus2-2Ba*	—	F：TAAGCGATGAATTATGGC R：GGTGTCCTTGAGCTTCTGG	2B	[51]
	TaSus2-2Bb		F：CTATAGTATGAGCTGGATCAATGGC R：GGTGTCCTTGAGCTTCTGA		
TaGS2-2B	*TaGS2-2B-a*	InDel	F：GAGAGGGAGCCTCTGTCCTT R：CATCGTGGTCCTGCAGCT	2B	[42]
	TaGS2-2B-b				
TaGS5-A1	*TaGS5-A1a*	CAPS	F：GTGCAATCTTGGACAAACATCAG R：AGTGCTTTGTCAACAACAGATGC	3AS	[52]
	TaGS5-A1b		F：GTGCAATCTTGGACAAACATCAT R：AGTGCTTTGTCAACAACAGATGC		
TaGS1a	*Hap1*	CAPS	F：CAGAACCATTTACCTCTGTGAAGTGCAGTTC R：CAGTTACTACTTCCTCCGGTTCTAAATACTTGTC	6D	[44]
	Hap2				
TaGS5-3A	*TaGS5-3A-T*	CAPS	F：CCCTCCAACTTCACATG R：TCATCGGTGTGTAGGAAG	3A	[53]
	TaGS5-3A-G				
6-SFT-A2	*HapI*	CAPS	F：CTCTCTAGACATAATCAAAAGGGA R：TTCTTTGATCCAATGTAGCTTCA	4A	[45]
	HapII				
	HapIII				
TaGASR7-A1	*H1c*	KASP	F：ATAACTGCTCACCCCCCACC R：CGGGAAGGACGGGATGTATA	7A	[46]
	H1g		F：CACGGTAGAGGAGCCGGTTC R：CGGGAAGGACGGGATGTATA		
TaCWI-4A	*Hap-4A-C*	SNP	F：AGGGCGTCCGACCAAAGTG R：GCGACCTAGCGTGTATCAAGGAG	4A	[47]
	Hap-4A-T				
TaTGW6-4A	*TaTGW6-4Aa*	KASP	F：ACGGGCCCGAGAGCGTCGCCTTC R：TGTAGGGGCCTCGGCCCTGAGCGT	4A	[47]
	TaTGW6-4Ab		F：AGTGCACGGGCCCGAGAGCGTCG R：TGTAGGGGCCTCGGCCCTGAGCGT		
TaGW8-7B	*TaGW8-B1a*	STS	F：CGCTCATCCATTCCTTCATCG R：GCTATATGGGTTGGTGTCGC	7BS	[54]
	TaGW8-B1b				
TaFlo2-A1	*TaFlo2-A1a*	InDel	F：ACCCCTCCTCCGTTATCGTC R：CCTCCTTCTTCTTGCGGTCG	2AL	[55]
	TaFlo2-A1b				

5　小麦粒重分子标记在辅助育种中的应用

粒重对于提高小麦产量有极其重要的作用，国内外学者利用小麦粒重分子标记对小麦品种（系）进行鉴定分析，能有效准确鉴定出小麦粒重相关基因及变异类型，为后续研究提供了一定的理论依据，以期培育出高产小麦品种。曹俊梅等[56]利用 KASP 标记明确了 14 个粒重相关基因在 253 份小麦种质资源中的分布情况，并筛选出对育种辅助选择效应高的相关粒重基因。董海滨等[57]利用 4 个粒重基因分子标记鉴定了其在 395 份河南省小麦品种（系）中等位基因的分布情况。张维军等[58]利用 4 个粒重基因对 209 份小麦种质资源进行检测，明确不同粒重基因单倍型在种质资源中的分布情况，其中 *TaGW2-6B*、*TaGASR* 和 *TaCWI-4A* 能够区分粒重大小，有益于小麦粒重性状选择。李娜等[59]利用青海省育成的 64 份小麦品种探究粒重基因 *TaGW2-6A* 优异等位变异，结果表明单倍型 *Hap-6A-G* 是优异等位变异，可用于小麦育种研究。时佳等[60]分析 3 个粒重基因 *TaGW2-6A*、*TaCwi-A1* 和 *TaSus2-2B* 在 219 份新疆小麦中的等位变异情况及分布规律，为后续小麦产量改良提供理论依据。仝靖洋等[61]分析 *TaGW2-6A*、*TaCwi-A1* 和 *TaSus2-2B* 在 262 份小麦微核心种质材料中的等位变异情况，结果表明，单倍型 *TaCwi-A1* 和 *Sus2-2B-H* 是优异等位变异。张芳等[55]利用粒重相关基因 *TaGS-D1* 和 *TaFlo2-A1* 分析其对 298 份国内外冬小麦品种产量的影响情况，结果表明携带 *TaGS-D1*a 和 *TaFlo2-A1b* 等位变异的小麦其千粒重分别高于携带 *TaGS-D1b* 和 *TaFlo2- A1a* 的小麦，证明其是优异等位变异。杨雪敏等[62]鉴定粒重相关基因 *TaCwi-A1*、*TaSus2-2B* 和 *TaGW2-6A* 在 252 份贵州小麦品种中的等位变异情况，结果表明其等位变异较少，不利于种质资源育种工作的开展。

6　展望

小麦作为第三大粮食作物为国家粮食安全提供了保障，有效解决了粮食可能短缺的问题。如何增进粮食产量是目前需要解决的一大难题，已知小麦粒重是影响产量的关键因素之一。当前对小麦粒重形成的生物学基础、生理基础及与环境因子的关系研究较为深入，随着生物信息学和基因组学的发展，对粒重相关基因克隆的研究逐步深入[63-64]。粒重基因 *TaCwi-A1*、*TaSus2-2B*、*TaGS-D1a* 和 *TaGW2-6A* 等应用较为广泛，而且其等位变异较易区分，能够较好地应用于小麦育种改良[55,65-66]。此外，基因编辑技术凭借其精准、高效、操作简单及可定向修饰的优势，成为突破传统育种瓶颈的关键手段，为小麦粒重改良提供了全新路径[67]。其中，基因编辑技术（以 CRISPR-Cas9 为代表）可助力突破小麦多倍体基因组克隆难点，针对不同基因组上的同源粒重基因，设计特异性 sgRNA，可精准定位并验证不同基因组拷贝的功能。同时，对初步定位的候选基因进行敲除或激活，能快速验证其与粒重的关联，大幅缩短基因克隆与功能验证的周期。例如 Zhang 等[68]通过 CRISPR/Cas9 技术对 *TaGW2-6A* 进行编辑，创制了单突变体、双突变体和三突变体材料。基因编辑还能激活野生近缘种中沉默的隐性高粒重基因，如敲除其抑制因子，将野生资源的遗传潜力转化为可用育种材料；此外，对推广品种中的粒重基因进行定向编辑以提升千粒重，可通过精准靶点设计避免影响邻近的抗病、抗逆基因，解决传统育种的性状连锁问题。

目前对粒重基因的研究多是基因克隆与种质资源的鉴定，因此发掘粒重基因的遗传机制使其进入到生产实践中尤为重要，为了能让粒重基因更好地应用于小麦育种选择中，要做到以下几点：一、将禾本科植物（水稻、玉米等）及模式植物（拟南芥）中已发现的功能明确的粒重基因（如水稻的 *GW2* 和 *GW8* 基因）作为小麦粒重基因的研究依据，依据基因的同源性和共线性，同时依托高通量测序、基因编辑和蛋白互作分析等高科技技术平台，利用转录组测序、芯片技术和比较基因组学等方法对小麦基因组进行精细定位，克隆具有保守功能的同源基因。针对小麦多倍体基因组的复杂性，需重点挖掘非同源染色体上的特异性基因片段，开发可精准鉴定小麦粒重大小的分子标记，为后续基因筛选与应用奠定基础。二、针对已克隆的小麦粒重基因，借助亚细胞定位、生物信息学分析（如基因序列比对、蛋白结构预测）与转录组分析（如差异表达基因筛选、代谢通路富集分析）等技术手段分析基因在小麦籽粒形成、灌浆和成熟期等关键生育期的表达模式。同时，深入探究基因在激素代谢（如赤霉素和生长素调控）与信号传导（如蔗糖信号和胁迫响应信号通路）中的作用，明确基因在籽粒生长发育和光合产物转运分配等过程的分子调控机

制。三、利用已开发的粒重基因分子标记，对小麦种质资源（包括地方品种、野生近缘种和育种中间材料）进行鉴定分析，明确优异粒重基因在不同生态区和不同遗传背景下的分布规律，筛选出携带优异基因的核心种质资源。在此基础上，通过杂交育种和回交育种等传统手段，将优异粒重基因与抗病、抗逆及品质等优良性状基因进行聚合，培育兼顾千粒重提升与综合农艺、品质性状优良的小麦新品种。同时，结合分子标记辅助选择技术，可缩短育种周期，提高优异基因的传递效率，加速育种成果向生产实践转化。四、优化基因编辑转化方法（如采用农杆菌介导转化或基因枪转化），提高编辑植株的获得率，加强编辑后代的田间鉴定与分子检测，确保编辑位点的稳定性，避免脱靶效应对其他农艺性状产生不利影响。结合单细胞测序与合成生物学，可精准解析粒重基因在籽粒发育不同细胞中的表达规律，为基因编辑提供更精细的靶点设计，推动小麦粒重改良从“定向修饰”向“精准调控”升级。

小麦产量由有效穗数、穗粒数、千粒重三大要素共同决定，三者的协调提升是实现小麦增产的关键。粒重基因的挖掘与应用可直接突破千粒重的遗传限制，同时通过调控粒重与其他产量要素的协同关系，进一步提升小麦整体产量潜力。在未来研究中，需持续深化粒重基因的分子调控机制研究，结合基因组学和合成生物学等前沿手段，开发更高效的基因编辑与育种技术，以“高产、优质、广适”为目标培育小麦品种，为保障全球粮食安全提供重要的品种与技术支撑。

参考文献

[1] 许娜丽，余慧霞，姚明明，等. 基于 SSR 和 SRAP 标记小麦资源遗传多样性及农艺性状分析. 中国农业科技导报，2023，25(3)：30-46.

[2] Gegas V C，Nazari A，Griffiths S，et al. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat. The Plant Cell，2010，22(4)：1046-1056.

[3] 王春芳，张温典，姚钢乾，等. 主要农作物粒重的研究进展. 湖北农业科学，2015，54(6)：1281-1285.

[4] Guo L J，Ma M，Wu L N，et al. Modified expression of *TaCYP78A5* enhances grain weight with yield potential by accumulating auxin in wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Biotechnology Journal，2021，20(1)：168-182.

[5] 张泽源，李玥，赵文莎，等. 小麦粒重相关性状的 QTL 定位及分子标记的开发. 中国农业科学，2023，56(21)：4137-4149.

[6] 黄倩楠，马尔合巴·艾司拜尔，邹辉，等. 新疆冬小麦种质资源主要农艺性状遗传多样性分析. 新疆农业科学，2023，60(5)：1050-1058.

[7] 梁倩，刘颖，石如晴，等. 小麦粒重和粒型相关 QTL 定位及遗传效应分析. 江苏农业科学，2025，53(8)：122-130.

[8] 张天星，李梦，吴林楠，等. 小麦籽粒大小相关基因 *TaCYP78A17* 的功能标记开发. 作物学报，2024，50(12)：3025-3034.

[9] Li X L，Lv X，Wang X H，et al. Effects of abiotic stress on anthocyanin accumulation and grain weight in purple wheat. Crop and Pasture Science，2018，69(12)：1208-1214.

[10] 倪胜利，何瑞，刘媛，等. 不同水分条件下小麦粒重 QTL 定位及其元分析. 甘肃农业大学学报，2021，56(3)：45-54.

[11] 苗永杰，阎俊，赵德辉，等. 黄淮麦区小麦主栽品种粒重与籽粒灌浆特性的关系. 作物学报，2018，44(2)：260-267.

[12] 王丽娜，韩玉林，邹少奎，等. 不同小麦品种粒重与籽粒灌浆特性探究. 山东农业科学，2019，51(10)：40-44.

[13] 吴晓丽，汤永禄，李朝苏，等. 四川盆地小麦籽粒的灌浆特性. 作物学报，2014，40(2)：337-345.

[14] 范涛，李治，蒋庆，等. 小麦单位面积穗数和粒长主效 QTL 紧密连锁 KASP 标记的开发及其效应评价. 中国农业科学，2021，54(14)：2941-2951.

[15] 刘皓，王华忠，王立晖，等. 小麦粒长粒宽和粒重的相关性分析. 农产品加工，2015，6(12)：57-58.

[16] 宋红玲，杨进文，李宁，等. 山西省主推小麦品种籽粒形态性状分析. 中国农学通报，2022，38(13)：1-6.

[17] He F，Du D J，Chen Z Y，et al. A natural variation in the promoter of *TaGDSL-7D* contributes to grain weight and yield in wheat. Plant Biotechnology Journal，2025，23(9)：1-13.

[18] Yun L T，Chen T，Chen M，et al. The wheat fructokinase *TaFRK2-7B1* positively regulates grain size by modulating fructose metabolism. International Journal of Biological Macromolecules，2025，318：144939.

[19] Qian Q，Hu W G，Bi Z Z，et al. The cytokinin oxidase/dehydrogenase *TaCKX11-D* positively regulates grain size in wheat. Journal of Experimental Botany，2025，76(22)：6758-6775.

[20] Zhou Y，Cui G X，Wei S J，et al. *TaSG-D1-TaGAMyb* signaling module regulates seed weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). The Plant Journal，2025，123(2)：e70377.

[21] Zhang P P，Gao S，Jin J H，et al. Suppression of the transcription factor *TaDOF7.6* enhances photosynthesis and energy metabolism to boost wheat yield. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2025，73(26)：16660-16671.

[22] Wang J Y，Wang R T，Mao X G，et al. RING finger ubiquitin E3 ligase gene *TaSDIR1-4A* contributes to grain size in common wheat. Journal of Experimental Botany，2020，71(18)：5377-5388.

[23] Liu H，Zhang X T，Xu Y F，et al. Identification and validation of quantitative trait loci for kernel traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). BMC Plant Biology，2020，20(1)：529.

[24] Zhang Y H，Liu H X，Wang Y J，et al. *TaFT-D1* positively regulates grain weight by acting as a coactivator of *TaFDL2* in wheat. Plant Biotechnology Journal，2025，23(6)：2207-2223.

[25] Zhang R J，An K X，Gao Y J，et al. The transcription factor CAMTA2 interacts with the histone acetyltransferase GCN5 and regulates grain weight in wheat. The Plant Cell，2024，36(12)：4895-4913.

[26] 陈代英. 小麦籽粒大小调控基因 *TaSRK* 的克隆及功能研究. 郑州：河南农业大学，2023.

[27] Zhang N，Li S G，Sun Z P，et al. A lectin receptor-like kinase TaSRK that is deacetylated by TaHDA9 regulates wheat grain length by mediating the photosystem II protein TaPsbO. Science Bulletin，2025，70(19)：3120-3124.

[28] Lyu J Y，Wang D Z，Sun N，et al. The TaSnRK1-TabHLH489 module integrates brassinosteroid and sugar signalling to regulate the grain length in bread wheat. Plant Biotechnology Journal，2024，22(7)：1989-2006.

[29] Yan L，Jiao B Y，Duan P G，et al. Control of grain size and weight by the RNA-binding protein EOG1 in rice and wheat. Cell Reports，2024，43(11)：114856.

[30] Liu Y C，Wang M M，Wang Y J，et al. The transcription factor MYB44 suppresses starch synthesis to negatively regulate grain weight and yield in wheat and rice. Molecular Plant，2025，18(7)：1193-1209.

[31] 马明，王掌军，李清峰，等. 小麦穗部和粒型性状相关分析及 QTL 定位. 现代农业科技，2025(2)：170-174.

[32] Guo H R，Liu W，Yan G L，et al. Conditional QTL analysis and fine mapping for thousand-kernel weight in common wheat. Plants，2025，14(12)：1848.

[33] 胡西宁，许晴，郭祖良，等. 小麦粒重相关性状的 QTL 定位. 中国农业科技导报（中英文），2026，28(5)：39-49.

[34] Mangini G，Nigro D，Curci P L，et al. Genome-wide association study identifies QTL and candidate genes for grain size and weight in a *Triticum turgidum* collection. The Plant Genome，2025，18(1)：e20562.

[35] He X，Liu J L，Ren X M，et al. Mapping and validation of *QTkw.cau-3DL*, a major QTL controlling thousand-kernel weight in wheat. Theoretical and Applied Genetics，2025，138(2)：46.

[36] Huang F，Li X S，Du X Y，et al. SNP-based identification of QTLs for thousand-grain weight and related traits in wheat 8762/Keyi 5214 DH lines. Journal of Integrative Agriculture，2023，22(10)：2949-2960.

[37] Jaiswal V，Gahlaut V，Mathur S，et al. Identification of novel SNP in promoter sequence of *TaGW2-6A* associated with grain weight and other agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). PLoS One，2017，10(6)：e129400.

[38] 冯烨宏，王倩茜，吴旭，等. *TaGW2* 基因在超高产小麦‘烟农 1212’中的结构和功能分析. 分子植物育种. (2025-02-08) [2025-08-24]. https://link-cnki-net-s.webvpn.hnagri.org.cn/urlid/46.1068.S.20250208.1459.008.

[39] Ma D Y，Yan J，He Z H，et al. Characterization of a cell wall invertase gene *TaCwi-A1* on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. Molecular Breeding，2012，29(1)：43-52.

[40] Zhang Y J，Liu J D，Xia X C，et al. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. Molecular Breeding，2014，34(3)：1097-1107.

[41] Jiang Q Y，Hou J，Hao C Y，et al. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. Functional & Integrative Genomics，2011，11(1)：49-61.

[42] 王沙沙，裴星旭，黄超，等. 小麦 *TaGS2* 基因等位变异与粒重之间的关系分析. 植物遗传资源学报，2022，23(5)：1438- 1445.

[43] Wang S S，Zhang X F，Chen F，et al. A Single-nucleotide polymorphism of *TaGS5* gene revealed its association with kernel weight in Chinese bread wheat. Frontiers in Plant Science，2015，6：1166.

[44] Guo Y，Sun J J，Zhang G Z，et al. Haplotype, molecular marker and phenotype effects associated with mineral nutrient and grain size traits of *TaGS1a* in wheat. Field Crops Research，2013，154：119-125.

[45] Yue A Q，Li A，Mao X G，et al. Identification and development of a functional marker from *6-SFT-A2* associated with grain weight in wheat. Molecular Breeding，2015，35(2)：63.

[46] Dong L L，Wang F M，Liu T，et al. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. Molecular Breeding，2014，34(3)：937-947.

[47] Jiang Y M，Jiang Q Y，Hao C Y，et al. A yield-associated gene *TaCWI*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis. Theoretical and Applied Genetics，2015，128(1)：131-143.

[48] 韩利明，杨芳萍，夏先春，等. 株高、粒重及抗病相关基因在不同国家小麦品种中的分布. 麦类作物学报，2011，31(5)：824-831.

[49] Qin L，Hao C Y，Hou J，et al. Homologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2*. BMC Plant Biology，2014，14(1)：107.

[50] 陈杰，冉午玲，陈建辉，等. 黄淮麦区（南片）小麦粒重基因 *TaGS-D1* 和 *TaCwi-A1* 等位变异检测及效应分析. 麦类作物学报，2023，43(4)：409-416.

[51] 陈杰，徐永贵，冉午玲，等. 小麦粒重基因在河南小麦品种中的分布及效应分析. 分子植物育种. (2023-06-16)[2025-08-24]. https://link-cnki-net-s.webvpn.hnagri.org.cn/urlid/46.1068.S.20230616.1112.012.

[52] 李静雯，董亚超，肖永贵，等. 黄淮麦区部分小麦品种粒重基因 *TaGS5-A1* 的等位变异分布及其效应分析. 麦类作物学报，2021，41(3)：272-280.

[53] Ma L，Li T，Hao C Y，et al. *TaGS5-3A*, a grain size gene selected during wheat improvement for larger kernel and yield. Plant Biotechnology Journal，2016，14(5)：1269-1280.

[54] 张福彦，程仲杰，陈晓杰，等. 黄淮麦区小麦粒重基因等位变异的分子鉴定及育种应用. 作物学报，2021，47(11)：2091-2098.

[55] 张芳，任毅，严勇亮，等. 小麦 *TaGS-D1* 与 *TaFlo2-A1* 等位变异对粒重的影响. 麦类作物学报，2020，40(5)：533-546.

[56] 曹俊梅，周安定，刘娜，等. 新疆冬小麦种质资源粒重基因的分布与育种适用性分析. 麦类作物学报，2025，45(1)：37-44.

[57] 董海滨，任伟，韩留鹏，等. 河南省小麦品种（系）粒重相关基因等位变异的鉴定与分析. 麦类作物学报，2024，44(8)：996-1002.

[58] 张维军，赵俊杰，何进尚，等. 宁夏小麦种质资源粒重基因 KASP 标记检测及验证. 植物遗传资源学报，2021，23(2)：493-507.

[59] 李娜，曹东，陈文杰，等. *TaGW2-6A* 等位变异对青海省小麦育成品种千粒重的影响. 麦类作物学报，2018，38(1)：16-21.

[60] 时佳，白璐，任毅，等. 新疆小麦 *TaGW2-6A*、*TaCwi-A1*、*TaSus2-2B* 等位变异对粒重的影响及应用. 分子植物育种，2018，16(3)：848-858.

[61] 仝靖洋，李少鹏，刘胜杰，等. 小麦粒重基因等位变异的高通量分子检测及组合分析. 麦类作物学报，2018，38(11)：1300-1308.

[62] 杨雪敏，李鲁华，任明见，等. 贵州小麦品种（系）粒重相关基因 *TaCwi-A1*、*TaSus2-2B* 和 *TaGW2-6A* 等位变异类型鉴定. 南方农业学报，2020，51(9)：2071-2081.

[63] 潘庆民，于振文，王月福，等. 小麦粒重研究进展. 山东农业大学学报，1999，30(1)：92-97.

[64] 吕广德，孙宪印，亓晓蕾，等. 普通小麦粒重相关基因克隆的研究进展. 麦类作物学报，2017，37(10)：1301-1308.

[65] 陈杰，赵君瑶，宋全昊，等. 黄淮南片麦区小麦粒重基因 *TaSus2-2B* 和 *TaGw8-B1* 等位变异的分子检测. 分子植物育种，2024，22(18)：5944-5953.
[66] 王志伟，王志龙，乔祥梅，等. 云南小麦品种（系）株高和粒重相关功能基因的 KASP 标记检测. 种子，2020，39(3)：1-6.
[67] 王超. 小麦粒重候选基因挖掘与小麦 *TaGW2* 突变体材料创制. 杨凌：西北农林科技大学，2023.
[68] Zhang Y，Li D，Zhang D B，et al. Analysis of the functions of *TaGW2* homoeologs in wheat grain weight and protein content traits. The Plant Journal，2018，94(5)：857-866.

Multidimensional Analysis of Wheat Grain Weight Genes: Research Status and Breeding Prospects

Xu Nali, Liu Xiaoyu, Wang Liping, Zhong Sizhi, Zhou Guoqin, Yin Zhigang, Chen Hong, Chen Zhenzhen, Ma Jiayun, Chen Jun, Zhu Baolei, Shi Shoushe

(Xinyang Academy of Agricultural Sciences, Xinyang 464000, Henan, China)

Abstract Wheat is one of the three major food crops in the world and plays an extremely important role in ensuring food security, while grain weight is one of the three yield components restricting yield levels. At present, domestic and foreign scholars have conducted extensive research on grain weight genes, confirming that grain weight is a quantitative trait controlled by multiple genes and is affected by many factors. In this paper, the research progress of wheat grain weight genes is systematically reviewed based on five aspects: the influencing factors of wheat grain weight, biological regulation pathways, genetic mapping analysis, cloning and variation types of grain weight-related genes, and the application of grain weight molecular markers in assisted breeding. It clarifies that wheat grain weight is regulated by multiple genes through multiple pathways, summarizes the distribution of quantitative trait loci (QTLs) related to wheat grain weight, and reveals the favorable allelic variation of existing grain weight genes and their utilization in wheat germplasm resources, which provides a theoretical basis for the improvement of wheat yield traits and the cultivation of high-yield wheat varieties.

Key words Wheat; Grain weight; Gene; Regulation pathway; Genetic mapping; Allelic variation

欢迎订阅 2027 年《作物杂志》

《作物杂志》是由中国科学技术协会主管，中国作物学会、中国农业科学院作物科学研究所共同主办的有关农作物的科技期刊。《作物杂志》创刊于 1985 年，是国家新闻出版广电总局首批认定的学术期刊，为全国中文核心期刊、中国科技核心期刊、中国农业核心期刊。国内统一连续出版物号：CN 11-1808/S，国际标准连续出版物号：ISSN 1001-7283。

《作物杂志》主要栏目有专题综述、遗传育种·种质资源·生物技术、生理生化·植物营养·栽培耕作、植物保护、农业信息技术、种子科技、技术推荐等。读者对象主要是从事农作物研究的科研人员、大专院校师生和农业技术推广人员等。

《作物杂志》为双月刊，大 16 开，每期定价 36.00 元，全年 216.00 元。国内外公开发行，邮发代号：82-220，国外代号：BM5983。漏订者可直接汇款至编辑部订购。

地址：北京市海淀区学院南路 80 号《作物杂志》编辑部
邮编：100081
电话：010-82108790
E-mail：zwzz304@caas.cn
网址：http://zwzz.chinacrops.org/