

# 分子标记辅助选择在作物育种中的应用及展望

郭莹<sup>1</sup>, 化青春<sup>1</sup>, 虎梦霞<sup>1</sup>, 王勇<sup>1</sup>, 袁俊秀<sup>1</sup>, 杨芳萍<sup>1,2</sup>

(1. 甘肃省农业科学院小麦研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院  
农业经济与信息研究所, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 分子标记辅助选择(Marker-assisted-selection; MAS)是作物遗传改良的有效工具。随着高通量低成本 SNP 标记的开发应用和生物信息学的快速发展, MAS 的应用拓展到了全基因组选择(Genomic Selection, GS), 大大地提高了选择的效率和精准性。因技术和费用的限制, MAS 未能广泛应用。为拓展 MAS 在作物育种中的应用路径, 并发挥其最大潜力。通过查阅相关文献, 综述了 MAS 在作物育种中的优势及其应用途径; 分析了 MAS 应用受限的原因所在, 并针对具体问题提出了对策; 预测了 MAS 的应用前景: 因高通量基因分型及基因组测序技术等的快速发展, 未来 MAS 费用肯定显著降低, 选择效率将大幅提升, 致使 MAS 的应用空间更为广阔。

**关键词:** 分子标记辅助选择; 优势和限制因素; 全基因组选择; 作物育种; 展望

中图分类号: S33

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)09-0785-06

doi:10.3969/j.issn.2097-2172.2023.09.001

## Application and Prospect of Marker-assisted Selection in Crop Breeding

GUO Ying<sup>1</sup>, HUA Qingchun<sup>1</sup>, HU Mengxia<sup>1</sup>, WANG Yong<sup>1</sup>, YUAN Junxiu<sup>1</sup>, YANG Fangping<sup>1,2</sup>

(1. Wheat Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. Institute of Agricultural Economics and Information, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

**Abstract:** Marker-assisted selection (MAS) is an effective tool for crops genetic improvement. With the development and application of high-throughput and low-cost SNP markers and the rapid development of bioinformatics, the application of MAS has been expanded to genome-wide selection (GS), which greatly improves the efficiency and accuracy of selection. Due to restriction from the technology and cost, the function of MAS has not been fully used. In order to expand the application path of MAS in crop breeding and play an important role, this paper summarizes the wide application ways and advantages of MAS for crop breeding, and analyzes the reasons why the application of MAS is restricted, followed by the measures for solving corresponding problems and the application prospect of MAS. Due to the rapid development of high throughput genotyping and genome sequencing technology, the cost of MAS will be significantly decreased, and the selection efficiency will be greatly improved in the future to lead to a broader applying space for MAS.

**Key words:** MAS; Advantage and restricting factor; Genomic selection; Crop breeding; Prospect

分子标记辅助选择(Molecular Marker-assisted selection, MAS)是借助于目标性状分子标记对后代株系进行选择, 进而获得含有目标基因优良单株的育种技术。MAS 在作物育种中因能准确转移育种家感兴趣的基因片段和加速轮回亲本基因组的恢复而倍受青睐, 并被广泛应用<sup>[1-2]</sup>。MAS 在质量性状或由单个主效基因控制的数量性状改

良中得到成功应用, 已经成为辅助作物遗传改良的有力工具。但由于数量性状遗传的复杂性和 QTL 定位的局限性, 导致 MAS 在复杂数量性状改良特别是由多个微效基因控制的数量性状改良中的应用受到诸多限制。近年来, 随着高密度全基因组 SNP 标记的开发应用及高通量基因分型技术的发展, 全基因组选择(Genomic Selection, GS)作

收稿日期: 2023-08-09

基金项目: 国家自然科学基金(32160471); 甘肃省农业科学院生物育种专项(2021GAAS03); 甘肃省农业科学院重点研发计划(2021GAAS32); 兰州市科技计划项目(2021-1-169)。

作者简介: 郭莹(1986—), 女, 山西吕梁人, 助理研究员, 硕士, 主要从事小麦种质资源创新与应用研究。Email: 471601470@qq.com。

通信作者: 杨芳萍(1969—), 女, 甘肃甘谷人, 研究员, 博士, 主要从事小麦种质资源创新与应用研究。Email: yfp1023@163.com。

为 MAS 的一种新方法而备受关注<sup>[3]</sup>, GS-MAS 利用覆盖全基因组的高密度标记信息和表型对个体育种值进行估计,同时关联主效和微效基因,通过育种值在早期进行复杂性状(低遗传力、难测定等)预测和选择,从而缩短世代间隔,加快育种进程,提高选择精度,节约成本<sup>[3-4]</sup>。

MAS 的成功与否主要取决于转入的靶基因数量和类型、靶基因和侧翼标记间距、后代中被选择的基因型数目、种质资源的属性和选择技术等因素。尽管禾本科主要作物均已建立了分子标记遗传图谱,牧草作物研究较为滞后,但因大部分作物的分子标记的诊断性、辅助选择的成本、应用人员的技术水平及与常规育种人员的沟通程度等因素,导致 MAS 的广泛应用受到一定限制。一般情况 MAS 仅发达国家或发展中国家的国家级实验室、高等院校等科研经费充足和人力资源聚集单位能很好开展,而在欠发达国家 MAS 的应用和成效不太乐观,特别是大部分基层单位 MAS 的实施难度较大。

鉴于此,通过查阅相关文献,我们综述了 MAS 在作物中的应用途径及未能规模化应用的原因所在,也提出了对策,预测了应用前景,引导 MAS 在作物育种中发挥重要作用,为国家粮食安全、绿色环境创建和全面建设小康社会奠定基础。

### 1 MAS 在作物育种中的优势

后代选择是作物育种中最重要环节之一,通过表型间接对基因型进行选择具有周期长、效率低等缺点。最有效的选择方法应是直接依据个体基因型选择。MAS 从分子水平上快速准确的进行基因型选择,且选择优势明显。第一,分子标记可直接检测作物基因型,准确鉴定目标基因或性状的存在与否,避免了传统选择中盲目性和不确定性,确保了后代选择的准确性。第二, MAS 可以对种质资源进行全面、高效的评估和利用,快速筛选出具有目标基因或性状的材料,提高了遗传资源的利用率。第三,通过 MAS 可以快速、准确地鉴定作物基因型,避免了传统选择的烦琐、耗时和筛选难度,大大提高了选择效率,加速了育种进程。第四,传统育种方法只能选择可观测的表型性状, MAS 可直接选择基因型,而且对隐

性基因控制的性状或品质性状的选择优势更明显。第五, MAS 能在苗期或早代选择,尤其对生殖阶段表达的农艺性状选择非常有用,通过苗期早代 MAS 选择,淘汰不理想的植株,缩小后代群体的规模,降低工作量。第六,传统育种方法需要大量的人力物力和时间成本, MAS 可在较短的时间内完成大规模筛选,减少选择时间,提高选择效率。因此, MAS 因其高效准确性等优势,在遗传资源评价和作物品种改良等方面得到广泛应用。

### 2 MAS 在作物育种中的应用

以 DNA 标记为基础的 MAS 已应用于作物育种的许多方面,主要涉及种质资源鉴定、遗传多样性评价、品种指纹图谱及纯度鉴定、回交选择、多基因聚合等<sup>[5]</sup>。近年来,随着高密度全基因组 SNP 标记的开发应用及高通量基因分型技术的发展,对难以选择的复杂性状,以全基因组选择(GS-MAS)替代表型选择,可提高育种效率,发挥 MAS 的高效性和准确性。

#### 2.1 种质资源评价

作物育种有益变异获得的途径依赖于优异亲本的应用,遗传多样性丰富、性状互补资源是亲本选择的基本原则。核心亲本的确定需多品系鉴定及其遗传多样性评价。新品系选育前,组合配置需鉴定材料的同一性以保证材料的遗传纯度。以作物的指纹图谱为依据,与目标性状紧密连锁或共分离的 SSR、STS、AFLP 或 SNP 标记检验作物品种的纯度,较以资源材料的生育期、株高、芒的有无、穗粒的颜色等农艺性状确定纯度既快捷又准确<sup>[6]</sup>。传统常规育种通过农艺性状、籽粒等观察、测量及其鉴定数据分析来筛选亲本,工作量大且易受环境和育种家人为因素影响。DNA 标记是种质资源遗传多样性评价和纯度鉴定的有效工具,可为优良亲本作物筛选提供更详细、更准确的信息<sup>[7]</sup>。DNA 标记在玉米和高粱等异花授粉作物的杂种优势评价及强优势杂交组合获得方面非常有效<sup>[8]</sup>。但是,目前还不能根据 DNA 标记数据预测杂种优势的准确水平<sup>[9]</sup>。

#### 2.2 回交选择

回交是结合一个或多个基因渗入一个优良品种的特殊杂交方式。一般情况下,回交亲本具有良好的农艺性状,仅个别性状存在缺点;非回交

亲本具有回交亲本需要的目标性状, 且遗传力强, 受少数或单基因控制, 最好是显性遗传。在回交选择中 DNA 标记的广泛应用可提高选择效率。回交选择涉及三个方面<sup>[10]</sup>, 一是目标基因前景选择, 尤其适合传统育种中费时费力难选择的表型性状, 如品质性状、隐性基因控制的性状等; 二是重组选择, 即重组事件的测交后代选择。重组选择的目的是获得供体染色体片段, 减少连锁累赘; 三是背景选择, 即选择具有最大回交亲本染色体比率的测交后代, 高密度的分子连锁图谱可同时确定个体在若干个基因座上的标记基因型, 利用标记基因型可以对整个基因组进行选择。利用传统育种恢复轮回亲本至少需要回交 6~7 代, 且产生连锁累赘的可能性大, 利用标记回交选择仅需 2~4 代就可达到效果, 并能减小连锁累赘效应。源自中国小麦育种系 KM2939 的广谱显性抗白粉基因 *Pm2b*, 借助分子标记的前景和背景选择, 通过回交已将其渗入到石麦 15、石新 828 和科农 199 易感品种中<sup>[11]</sup>。

### 2.3 多基因聚合

作物育种是对控制产量、品质和抗逆性等多个目标性状的基因进行聚合选择的过程。常规育种主要依靠育种者的经验在大量后代群体中选择目标性状, 存在盲目性和不可预测性。分子标记为基因聚合开拓了广阔的前景。相对单个抗病基因, 病原菌克服 2 个或多个抗病基因的能力较弱, 聚合多个抗病基因成为提高品种(系)抗性水平的主要途径。应用连锁或功能标记鉴定和聚合抗病基因相对容易, 控制抗病基因/QTL 的结合为持久抗性品种选育奠定了基础<sup>[12-14]</sup>。

### 2.4 早代辅助选择

作物早代选择可提前淘汰不理想植株, 以缩小选择群体, 使选择的目标性增强, 并在一定程度上节约人力物力。另外, 如果标记和被关联的 QTL 连锁不十分紧密时, 早代 MAS 效率最高。自花授粉作物的重要目标是使目标等位基因重合, 通常在  $F_5 \sim F_6$  代(大部分位点基本纯合)选择。使用连锁共显性或功能 DNA 标记在  $F_2$  代选择重合个体是可行的(小部分位点已纯合), 但需要大群体。尤其当标记选择较表型选择花费较小且便利精准时, 使用 MAS 非常有效<sup>[15]</sup>。

### 2.5 全基因组选择育种

相对于传统的 MAS, GS-MAS 是在获得遍布全基因组的高密度分子图谱情况下, 所有的微效 QTL 都能找到与其处于连锁不平衡状态下的标记, 利用多态性 DNA 标记(如 SNP)对个体进行基因型分析, 并结合相关的遗传模型和统计方法, 能够更好地利用效应值较小的 QTL, 而不仅仅只利用显著性的标记进行选择<sup>[16]</sup>。相对于表型选择来说, GS-MAS 的遗传进度低于表型选择, 但是在后续测试群体中只进行基因型鉴定, 而不进行表型鉴定, 可缩短育种周期, 提高年平均遗传进度。研究表明, 采用 GS-MAS 策略育种能大大减少表型测定的样本量和花费。GS-MAS 方法具有很高的灵活性, 不仅能应用于双亲群体, 多亲群体、轮回选择群体, 杂交种育种也同样适用。Zhao 等<sup>[17]</sup>利用 GS 方法预测杂交小麦的表现, 双亲都被测验过的杂交种预测精度最高, GS 预测玉米杂交种表现的研究中也有类似的发现<sup>[18]</sup>。

## 3 MAS 应用较少的原因

### 3.1 20 世纪 DNA 标记发展较为缓慢

20 世纪 80 年代 DNA 标记首次被发展, 因 SSR、RFLP、AFLP 标记的开发耗资费时, 包括克隆、引物设计等过程, 标记发展比较缓慢。直到 20 世纪 90 年代末 SSR 标记才得以广泛应用。尽管重要性状基因得以标记定位, 但大部分标记很难在 MAS 中高效应用; 主要是大部分标记的开发定位依赖于特殊群体, 仅能应用于对应基因型的材料。例如目前命名的抗条锈基因、抗白粉病基因共有 250 个, 定位的 QTL 约有 460 多个<sup>[19-20]</sup>, 但能应用于辅助选择的有效标记很少。随着 SNP 等高通量标记的出现, 基因型的确定更为便利, 标记的开发速度大大提高。

### 3.2 QTL 定位的准确性及连锁不紧密

控制性状的微效基因/QTL 的数量环境、表型数据和群体大小、可重复性等因素均会影响 QTL 的准确性。当检测群体少于 200 个时, 检测到 QTL 的能力较低, 因此, 包含 QTL 区域的置信区间会扩大, 主效 QTL 贡献率会下降; 另外, 取样偏差会导致 QTL 效应估计值出现较大偏差, 群体更小时误差会更大<sup>[21]</sup>。QTL 位置和效应的精准性是标记选择的前提条件, 对 MAS 效应具有重要影

响。

标记与基因/QTL 之间距离较远, 连锁不紧密, 标记和基因/QTL 间会发生交换, 甚至初定位确定为紧密连锁的标记也有可能发生重组<sup>[22]</sup>, 使标记和基因分离; 标记验证的过程需要决定相关表型的可靠性, 突出侧翼标记的优势。

### 3.3 不同遗传背景 MAS 选择不同

在一些特殊群体中鉴定的 QTL, 在不同遗传背景中没有效应的现象也是经常存在的, 例如, Steele 等<sup>[23]</sup>发现 4 个根长 QTLs 中, 通过回交转育仅发现其中 1 个 QTL 被转入水稻品种中。QTL 定位通常利用双亲极端性状群体的材料, 以提高 QTL 鉴定的概率。这种方法的主要缺点是, 亲本可能拥有与育种中使用的优异种质相似甚至相同的 QTL 位点, 被转入优异材料的 QTL 的效应可能不显著; 在其他情况下, 由于和其他位点互作或上位效应, QTL 的效应在不同遗传背景下可能不同<sup>[24]</sup>。

### 3.4 QTL 与环境的互作会影响 MAS 的效应

虽然在不同环境下多个 QTL 表现一致, 但因环境和 QTL 的互作效应, QTL 影响的大小和方向可能根据环境条件的改变而改变, 当 QTL 效应较小时, QTL 受环境的影响更大<sup>[25]</sup>。因 QTL 定位研究仅限于特定年份(重复)或地点, QTL 与环境相互作用的程度通常是未知的。为了得到高效的 MAS 效应, 必须慎重考虑 QTL 与环境的互作。

### 3.5 MAS 的成本高

与传统的表型选择相比, MAS 的成本高出好几倍。据有关研究显示, MAS 的成本效益比将取决于几个因素, 例如性状的可遗传性、表型评价难易度、标记是否高通量、田间和温室光温燃料动力费及劳务费等<sup>[26-27]</sup>, 另外, 购置设备及仪器维护费以及知识产权成本等都会提高 MAS 的费用<sup>[28]</sup>。对于欠发达地区的科研院所和育种单位来说, 经费不足以支持大规模的 MAS 育种, 育种单位可提供亲本和辅助选择的后代材料, 由专业性生物公司执行 MAS, 以降低 MAS 的成本和提高选择效率。

### 3.6 分子生物学者与育种工作者缺乏沟通合作

近 20 年来, DNA 标记技术和 QTL 定位得到了快速发展。在一定程度上作物育种者不能全面

地理解分子生物学的理论和术语<sup>[29]</sup>, 加之许多高度专业化的设备都基于复杂操作流程, 作物育种者在实际操作中会遇到困难; 同样, 分子生物学者专注于自己的研究领域, 对作物育种中目标性状、变异创制及选择关注较少, 二者间沟通少, 合作就更欠缺, 各自对对方的需求了解不足, 这些原因限制了分子育种和传统育种的有效结合, 最终影响了 MAS 在新品种(系)研发中的快速应用。

## 4 MAS 在作物育种中的前景展望

作物改良要获得现实性进展, 传统育种必须与 MAS 结合, 特别是将 MAS 应用于早代选择作物。分子标记的高效性和检测方法是否高通量是决定 MAS 效率的关键因素。随着 DNA 测序技术的发展, 高通量 SNP 已成为遗传研究和作物育种的首选标记, 并被广泛应用于遗传资源鉴定、MAS、遗传图谱构建、连锁定位和 GS-MAS 等<sup>[30]</sup>。基于 PCR 和荧光检测的 KASP 分型技术能满足低、中、高通量基因分型要求, 可以检测到 SNP 插入和缺失(InDels), 此技术可以有效地鉴定多态性位点和单倍型分析。随着基因测序、标记检测等生物公司的应用而生, 一些新的 SNP 高通量方法费用已变得价廉而高效, MAS 的费用也随样品数量和分析标记数量的增大而降低<sup>[26]</sup>。因此, 随着基因测序、功能基因组的研究、高通量 SNP 标记的开发以及分型技术的发展, 未来在作物育种中 MAS 的应用前景更为广阔。

功能基因的鉴定可开发等位基因特异性标记, 功能标记较连锁标记更有效。过去 10 多年来基因组研究进展很快, 功能基因组研究的数据使控制许多性状的候选基因得以鉴定, 候选基因的 SNP 在关联分析和 MAS 中非常有用<sup>[31-32]</sup>。此外, 基因组测序将会提供大量的数据, 目前 Gramence 和 GrainGenes 是禾谷类作物中最广泛和有用的两个基因数据库<sup>[33]</sup>, 这些数据在可用于其他禾谷类作物 QTL 定位和标记开发<sup>[34-35]</sup>, 为 MAS 的广泛应用奠定了基础。

近年来, 生物信息学的发展促进了 GS-MAS 在作物育种中的广泛应用。GS-MAS 利用多态性 DNA 标记(如 SNP)对个体进行基因型分析, 能够捕获所有的遗传变异<sup>[36]</sup>, 不依赖表型信息进行个

体选择, 选择准确性更高。GS 可以绕过传统的繁殖试验, 无须进行大量的杂交和后代筛选, 通过育种值在早期进行复杂性状(低遗传力、难测定等)预测和选择, 从而缩短世代间隔, 大幅度加快育种进程, 提高选择精度, 节约成本<sup>[37]</sup>。同时, GS 通过对大规模的基因型和表型数据进行分析, 还可以发现新的遗传基因和相关性状, 这些信息可以帮助育种者更好地理解物种的遗传背景和表型变异, 并为育种目标的选择和优化提供指导。所以, 在短期内 MAS 在作物改良方面的应用不会减弱。另外, MAS 在一些缺乏基因组资源的孤生作物中应用相对较少, 在一些育种资金有限的发展中国家, 作物育种几乎没有采用 MAS 技术<sup>[38]</sup>, 所以 MAS 在孤生作物和一些发展中国家中存在很大的应用潜力。

总之, 随着水稻、玉米、小麦等作物全基因组测序的完成, 高通量标记技术(如 DArT 和 SNP 等)的革新、功能基因组的研究和生物信息学的快速发展, MAS 将会在作物选择育种中得到广泛应用, 为作物育种做出更大贡献, 使育种工作发生革命性变化。

#### 参考文献:

- [1] HASAN N, CHOUDHARY S, NAAZ N, et al. Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*. 2021, 19(1): 128–153.
- [2] GUPTA P K, KUMAR J, MIR R R, et al. Marker-assisted selection as a component of conventional plant breeding[J]. *Plant Breeding Reviews*, 2010, 33(7): 145–217.
- [3] NAKAYA A, ISOBE S N. Will genomic selection be a practical method for plant breeding[J]. *Annals of Botany*, 2012, 110(6): 1303–1318.
- [4] XU Y B, LU Y L, XIE C X, et al. Whole-genome strategies for marker-assisted plant breeding[J]. *Molecular Breeding*, 2012, 29(4): 833–854.
- [5] COLLARD B C, MACKILL D J. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2008, 363(8): 557–572.
- [6] JOSIA C, MASHINGAIDZE K, AMELEWORK A B, et al. SNP-based assessment of genetic purity and diversity in maize hybrid breeding[J]. *PLoS One*. 2021, 16(8): e0249505.
- [7] SURAPANENI M, BALAKIRSHNAN D, MESAPOGU S, et al. Genetic characterization and population structure of Indian rice cultivars and wild genotypes using core set markers[J]. *Biotech*, 2016, 6(1): 95.
- [8] BOEVEN P H, LONGIN C F H, WURSCHUM T. A unified framework for hybrid breeding and the establishment of heterotic groups in wheat[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(6): 1231–1245.
- [9] HUSSAIN I, ALI S, LIU W, et al. Identification of heterotic groups and patterns based on genotypic and phenotypic characteristics among rice accessions of diverse origins[J]. *Frontiers in Genetics*. 2022, 13:811124.
- [10] RIBAUT J M, RAGOT M. Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize: the backcross approach, perspectives, limitations, and alternatives[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 351–360.
- [11] XU H X, CAO Y W, XU Y F, et al. Marker-assisted development and evaluation of near-isogenic lines for broad-spectrum powdery mildew resistance gene Pm2b introgressed into different genetic backgrounds of wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8(7): 1322–1330.
- [12] PRADHAN S K, NAYAK D K, MOHANTY S, et al. Pyramiding of three bacterial blight resistance genes for broad-spectrum resistance in deep-water rice variety, Jalmagna[J]. *Rice*, 2015, 8(1): 1–14.
- [13] HITTALMANI S, PARCO A, MEW T V, et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100(7): 1121–1128.
- [14] CASTRO A J, CAPETTINI F, COREY A E, et al. Mapping and pyramiding of qualitative and quantitative resistance to stripe rust in barley[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(5): 922–930.
- [15] FLINT-GARCIA S A, DARRAH L L, MCMULLEN M D, et al. Phenotypic versus marker-assisted selection for stalk strength and second-generation European corn borer resistance in maize[J]. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003, 107(7): 1331–1336.
- [16] HEFFNER E L, SORRELLS M E, JANNINK J L. Genomic selection for crop improvement[J]. *Crop Science*, 2009, 49(1): 1–12.
- [17] ZHAO Y, ZENG J, FEMANDO R, et al. Genomic prediction of hybrid wheat performance[J]. *Crop Science*, 2013, 53(3): 802–810.

- [18] MASSMAN J M, GORDILLO A, LOTENZANA R E, et al. Genomewide predictions from maize single-cross data[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(1): 13–22.
- [19] CHEN X M, KANG Z S. Stripe rust, Chapter 5: Stripe rust resistance[M]. Springer: Dordrecht. 2017.
- [20] GUO J, LIU C, ZHAI S N, et al. Molecular and physical mapping of powdery mildew resistance genes and QTLs in wheat: A Review[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2017, 18(6): 965–970.
- [21] MELCHINGER A E, UTZ H F, SCHON C C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects[J]. *Genetics*, 1998, 1(4): 383–403.
- [22] TJOMAS W. Prospects for molecular breeding of barley [J]. *Annals of Applied Biology*, 2003, 142(1): 1–12.
- [23] STEELE K A, PRICE A H, SHASHIDHAR H E, et al. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112 (2): 208–221.
- [24] MENDEZ-VIGO B, MARTINEZ-ZAPATER J M, ALONSO-BLANCO C. The flowering repressor SVP underlies a novel *Arabidopsis thaliana* QTL interacting with the genetic background[J]. *PLOS Genetics*. 2013, 9(1): e1003289.
- [25] LI P, ZHANG Y, YIN S, et al. QTL-By-Environment interaction in the response of maize root and shoot traits to different water regimes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:229.
- [26] DREHER K, KHAIRALLAH M, RIBAUT J, et al. Money matters (I): costs of field and laboratory procedures associated with conventional and marker-assisted maize breeding at CIMMYT[J]. *Molecular Breeding*, 2003,11: 221–234.
- [27] MORRIS M, DREHER K, RIBAUT J M, et al. Money matters(II): costs of maize inbred line conversion schemes at CIMMYT using conventional and markerassisted selection[J]. *Molecular Breeding*, 2003, 11: 235–247.
- [28] JORASCH P. Intellectual property rights in the field of molecular marker analysis[J]. *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, 2004, 55: 433–471.
- [29] COLLARD B, JAHUFER M, BROUWER J B, et al. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts[J]. *Euphytica*, 2005, 142(1–2): 169–196.
- [30] RIMBERT H, DARRIER B, NAVARRO J, et al. High throughput SNP discovery and genotyping in hexaploid wheat[J]. *PLoS One*, 2018, 13(1): e0186329.
- [31] GUPTA P K, RUSTGI S, KULWAL P L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57(4): 461–485.
- [32] BRESEGHELLO, F. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars[J]. *Genetics*, 2006, 172(2):1165–1177.
- [33] MATTHEWS D E, CAROLLO V L, LAZO G R, et al. GrainGenes, the genome database for small-grain crops [J]. *Nucleic Acids Research*, 2003, 31(1): 183–186.
- [34] YUAN Q. Rice bioinformatics. Analysis of rice sequence data and leveraging the data to other plant species[J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(3): 1166–1174.
- [35] VARSHNEY R K, GRANER A, SORRELLS M E. Genic microsatellite markers in plants: features and applications[J]. *Trends in Biotechnology*, 2005, 23(1): 48–55.
- [36] TARANTO F, D’AGOSTINO N, RODRIGUEZ M, et al. Whole genome scan reveals molecular signatures of divergence and selection related to important traits in durum wheat germplasm[J]. *Frontiers in Genetics*, 2020. 11(4): 217–238.
- [37] 刘 策, 孟焕文, 程智慧. 植物全基因组选择育种技术原理与研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, 18 (16): 5335–5342.
- [38] NAYLOR R L, FALCON W P, GOODMAN R M, et al. Biotechnology in the developing world: a case for increased investments in orphan crops[J]. *Food Policy*, 2004, 29: 15–44.