麦类作物学报 2026,46(10):1313－1319
Journal of Triticeae Crops doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2026.10.05

网络出版时间:2026-09-04
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260904.1104.002

小麦三雌蕊性状早期鉴定分子标记的开发与辅助选择应用

景 帆[1],国钰环[1,2],易 红[1],杨在君[1]

(1.西华师范大学生命科学学院西南野生动植物资源保护教育部重点实验室,四川南充 637000; 2.四川农业大学小麦研究所,四川成都 611130)

摘 要:小麦三雌蕊突变体(*Triticum aestivum* L. with three pistils, TP)具有3个正常的雄蕊和3个可育的雌蕊,可形成2～3粒种子,能显著提高穗粒数,开发用于其性状早期精准鉴定的分子标记对辅助选择育种具有重要价值。本研究基于三雌蕊小麦2D染色体589.7～590.1 Mb区域特有结构变异,通过提取缺失区域及断点序列,分别设计靶向正常单雌蕊基因组保守的引物(SP)和跨越变异断点的引物(SV),经Fielder×TP的F_3群体PCR验证,获得4个特异性标记(SP1、SP2、SV1、SV2)。以23个三雌蕊小麦分离世代群体及其亲本(共255份试验材料)为对象,通过PCR扩增结合田间表型鉴定建立早期分子鉴定体系,并进一步验证分子标记辅助选择的有效性。结果表明,开发的SP1和SP2引物对可特异性鉴定单雌蕊小麦,SV1和SV2引物对可特异性鉴定三雌蕊小麦,两组分子标记相互验证可有效降低检测误差。利用开发的特异性标记对255份材料的分子检测结果与田间表型鉴定结果一致性达96.08%。基于染色体特异结构变异开发的分子标记具有较好的特异性与稳定性,可在苗期实现目标性状的早期精准鉴定,为三雌蕊小麦分子标记辅助选择育种及遗传资源挖掘利用提供技术支撑。

关键词:三雌蕊小麦;分子标记;早期鉴定

中图分类号:S512.1; S330 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2026)10-1313-07

Development of Molecular Markers for Early Identification of the Three-Pistil Trait in Wheat and Their Application in Marker-Assisted Selection

Jing Fan[1], Guo Yuhuan[1,2], Yi Hong[1], Yang Zaijun[1]

(1. College of Life Sciences, Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resource Conservation(Ministry of Education), China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637000, China; 2. Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China)

Abstract: *Triticum aestivum* L. with three pistils(TP) is characterized by three normal stamens and three fertile pistils, which can produce 2～3 seeds per floret and significantly increase the number of grains per spike. Therefore, developing specific molecular markers for early and accurate identification of the three-pistil trait is of great significance for marker-assisted selection breeding. Based on the unique structural variation in the 589.7～590.1 Mb region of chromosome 2D in three-pistil wheat, we extracted the deleted region and breakpoint sequences, and designed primers targeting the conserved sequences of normal single pistil wheat genome(SP1, SP2) and primers spanning the variant breakpoints(SV1, SV2), respectively. After PCR validation of their specificity in the Fielder×TP F_3 population, four specific markers were obtained. Subsequently, using 23 segregating populations of three-pistil wheat and their parents(a total of 255 experimental materials) as subjects, we established an early molecular identification system and verified the effectiveness of marker-assisted selection through PCR amplification and agarose gel electrophoresis, combined with field phenotypic investiga-

收稿日期:2026-04-21 修回日期:2026-06-17
基金项目:国家自然科学基金项目(32272066);四川省自然科学基金项目(2025ZNSFSC0156)
第一作者 E-mail:15328885327@163.com(景 帆)
通讯作者 E-mail:yangzaijun1@126.com(杨在君)

tion. The results showed that primer pairs SP1 and SP2 could specifically identify normal single pistil wheat genotype, whereas SV1 and SV2 were effective for distinguishing three-pistil wheat materials. Mutual validation between the two sets of markers confirmed the genotyping results and effectively reduced detection errors. The consistency between molecular detection results of the 255 materials using the developed markers and field phenotypic identification reached 96.08%. The molecular markers developed from chromosome-specific structural variations demonstrated high specificity and stability, enabling accurate early screening at the seedling stage. These markers provide valuable technical support for marker-assisted breeding and germplasm exploitation of three-pistil wheat.

Keywords: Three-pistil wheat; Molecular marker; Early identification

小麦(*Triticum aestivum* L.)作为全球核心粮食作物,是人类日常活动所需能量的基本来源[1]。随着全球人口增长、耕地资源缩减及气候变化加剧,其产量稳定与粮食安全保障密切相关,提升小麦单产已成为小麦育种领域的核心任务。产量性状受基因与环境共同影响,且各产量构成要素间亦存在相互制约的关联[2]。其中,穗粒数是决定单产水平的关键指标之一。二十世纪七十年代,陈济世等[3]首次报道了"三粒小麦",其每朵小花具有 3 个雌蕊,可结 3 粒种子。此后,相继报道了多种多雌蕊小麦,如小麦三雌蕊突变体(TP)、多子房小麦品系(多Ⅰ、多Ⅱ、多Ⅲ)、12TP(一朵小花中 3 个雌蕊)、HTS-1(小麦雄蕊心皮化)、*dms*(多雌蕊化不育突变体)等[4-10]。当前,在稳定穗数的基础上,增加穗粒数和千粒重是提高小麦单产的重要途径,近年育成的高产品种主要依靠穗粒数的增加[11]。三雌蕊小麦及其衍生材料能显著提高穗粒数,这一特殊性状为突破小麦产量瓶颈提供了新的育种方向。

传统育种工作繁琐,规模大,周期长,育种成本高。近年来分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)、转基因育种(genetically modified breeding, GMB)与基因编辑技术(gene editing)等新兴生物技术的发展利用,极大地提高了育种效率,加快了育种进程[12]。分子标记辅助选择是利用与目标性状基因紧密连锁的分子标记进行间接选择[13]。该技术能直接在 DNA 水平上揭示遗传差异,且检测结果不受环境因素干扰,选择结果可靠。常用的分子标记包括简单重复序列(SSR)、限制性片段长度多态性(RFLP)、序列特征性扩增区(SCAR)、扩增片段长度多态性(AFLP)、单核苷酸多态性(SNP)和序列标签位点(STS)等[14]。张国慧[15]运用 BSA 混合群体分离法,采用 30 对 SSR 引物对多子房性状和单子房性状的混合群体进行筛选,发现位于 6B 染色体上的引物 WMC494 在单子房群体中扩增出单一条带,在多子房群体中扩增出两条带,该标记可作为与小麦多子房性状基因连锁的分子标记。目前,尚缺乏针对小麦三雌蕊性状、可早期精准鉴定且经大群体验证的高特异性、高可靠性分子标记组合。

本研究基于国钰环[16]发现的三雌蕊基因 *Pis1* 定位区间(2D 染色体 589.7～590.1 Mb)内存在染色体结构变异(约 0.4 Mb 缺失和 30.8 kb 重复),针对该区域的特异序列位点设计分子标记,以 23 个三雌蕊小麦分离世代群体及其亲本为材料,通过 PCR 检测结合田间表型鉴定,期望建立一套高效、可靠的三雌蕊小麦早期精准鉴定技术体系,为三雌蕊小麦的分子标记辅助选择育种与遗传资源利用提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所用材料包括小麦三雌蕊突变体(TP)、川麦 28TP(CM28TP,三雌蕊)、Y29(三雌蕊,种子外观整体呈紫色)、HTS-1(雄蕊心皮化,三雌蕊)。TP、CM28TP 和 HTS-1 为西华师范大学生命科学学院植物遗传实验室创制或选育,Y29 来自中国农业科学院作物科学研究所。截至 2024 年,已构建 23 个分离世代群体(表 1)。所有材料种植于西华师范大学生命科学学院试验田(30°49′N,106°4′E)。

1.2 DNA 样本制备

于小麦三叶一心期分别采集幼苗的新鲜叶片约 100 mg,其中三雌蕊小麦的每个分离世代群体随机选取 10 个单株,其对应的父母本各 1 株,共 255 份材料。利用植物基因组 DNA 提取试剂盒(塞维尔生物)进行 DNA 提取及纯化,所得 DNA 经紫外分光光度计(NanoDrop 2000)检测($OD_{260/280}$ >

表 1　三雌蕊小麦分离世代群体及其亲本

Table 1　Segregating populations and their parents of three-pistil wheat

编号 Code	母本 Female parent	父本 Male parent	世代 Generation
1	凡 5 Fan 5	TP	F_4
2	12Y357	TP	F_4
3	3 号 4161 No. 3 4161	TP	F_4
4	8 号 5R-135 No. 8 5R-135	TP	F_4
5	7 号 5R-358 No. 7 5R-358	TP	F_4
6	4 号 5453 No. 4 5453	TP	F_4
7	2 号 6723 No. 2 6723	TP	F_4
8	TP	Fielder	F_1
9	Fielder	TP	F_3
10	CS	TP	F_2
11	CM28	CM28TP	F_3
12	EMS TP M4 7 号 EMS TP M4 No. 7	TP	F_3
13	HTS-1	秦岭黑麦 Qinling heimai	F_3
14	21PL4704 紫小麦 21PL4704 purple wheat	TP	F_3
15	21ZZ-39 紫小麦 21ZZ-39 purple wheat	TP	F_3
16	Y29	川辐紫 2 号 Chuanfuzi 2	F_1
17	CF14	TP	F_3
18	CF22	TP	F_3
19	中科紫糯麦 168 Zhongkezinuomai 168	TP	F_3
20	南麦 660 Nanmai 660	TP	F_2
21	川农 32 Chuannong 32	TP	F_3
22	蜀麦 276 Shumai 276	TP	F_2
23	川辐紫 2 号 Chuanfuzi 2	TP	F_3

1.8),调整终浓度至 20～50 ng·μL^{-1},−20 ℃储存备用。

1.3　特异性分子标记开发及 PCR 扩增

标记的开发基于 TP 在 2D 染色体 589.7～590.1 Mb 区域特有结构变异[16]。具体流程:首先提取 TP 缺失区段对应的中国春(CS)保守序列(正常单雌蕊小麦中保守)及跨越断点的序列(三雌蕊小麦中特有);针对两类靶点设计引物,其中一类是位于缺失区段内,预期在正常单雌蕊小麦中扩增,而在 TP 中因缺失而无产物,另一类跨越变异断点,预期仅能在 TP 中因新的序列拼接界面而特异性扩增(图 1)。使用 Primer Premier 5.0 软件设计引物序列,借助小麦族多组学平台(http://wheatomics.sdau.edu.cn)对引物进行 BLAST 比对,所有引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成(表 2)。

以 Fielder 和 TP 及其杂交的 F_3 群体的 DNA 为模板对候选引物进行 PCR 扩增和琼脂糖凝胶电泳筛选,选择条带单一、多态性清晰、重复性好的引物用于后续验证。利用筛选出的特异性引物对 255 份供试小麦材料进行 PCR 扩增。PCR 扩增体系为 20 μL:2×Taq PCR Master Mix 10 μL,上、下游引物各 0.5 μL,模板 DNA 1 μL;ddH_2O 8 μL。PCR 反应程序:94 ℃预变性 3 min,94 ℃变性 30 s,59～65 ℃退火 30 s(不同引物退火温度不同,表 2),72 ℃延伸 90 s,共 35 个循环;72 ℃继续延伸 5 min,12 ℃保温。3 次生物学重复,设置无模板对照(NTC)。用 1.5%琼脂糖凝胶电泳检测扩增结果,全自动凝胶成像分析系统(Gel imaging system)进行观测和拍照。

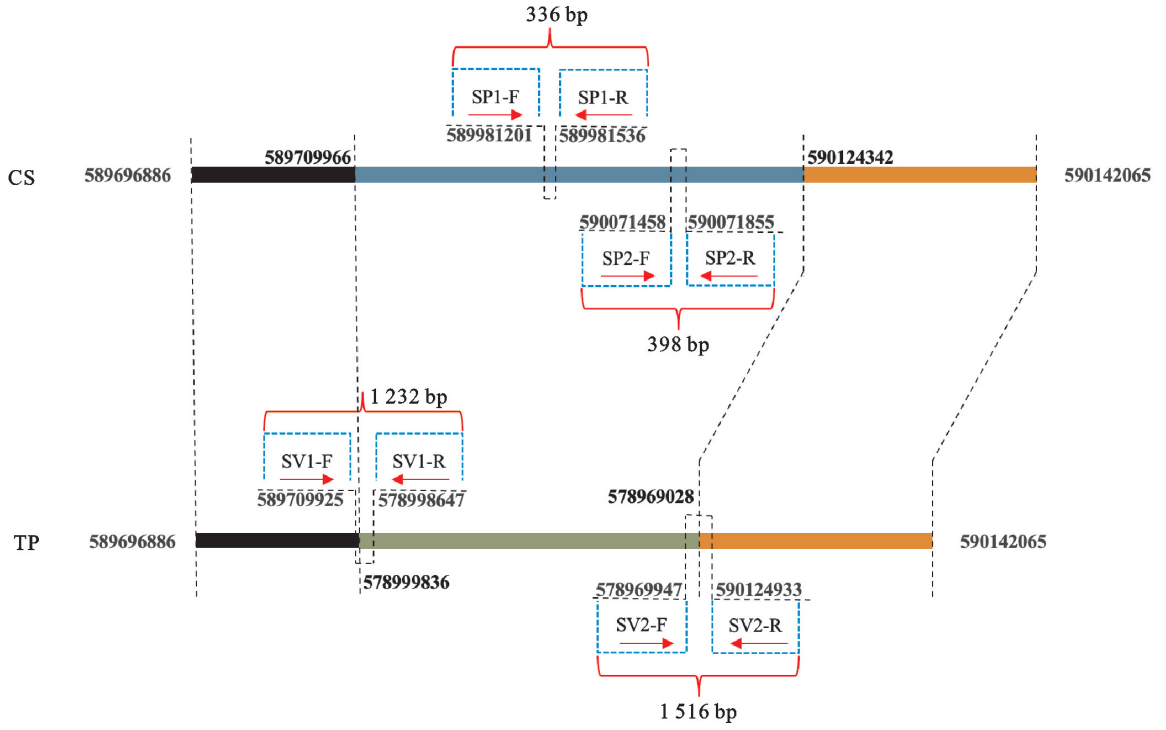
1.4　三雌蕊小麦分离世代群体的田间鉴定

于小麦抽穗期至扬花期(2025 年 4 月),以 23 个三雌蕊小麦分离世代群体为材料,每个群体随机选取 10 株,统计花器官雌蕊数目进行表型鉴定。

表 2　特异性分子标记引物序列

Table 2　Primer sequences of specific molecular markers

分子标记 Molecular marker	引物序列 Primer sequence(5′−3′)		退火温度 Annealing temperature/℃	产物长度 Product length/bp
	上游 Forward	下游 Reverse		
SP1	GCACCCAGTATCCACAAG	GTCGCAGAAAAAGACAAAGA	63.1	336
SP2	GTGGACAAAGAAATGGACT	AGGTGGCACTATCAGACA	63.1	398
SV1	GTACATGGGCATGGCACAGCG	CGCTAGATAGGCCATTCCCCGC	65.0	1 232
SV2	GTCGTATGATCGATTG	TCTTGAGCCTCCGTGATAGCATA	59.0	1 516



黑色、橙色矩形：小麦三雌蕊突变体(TP)和中国春(CS)相同 DNA 序列；绿色矩形：TP 染色体结构变异区域(约 0.4 Mb 的缺失和 30.8 kb 重复)；蓝色矩形：CS 与 TP 不同 DNA 序列片段；黑色数字：小麦 2D 染色体基因组物理位置；蓝色虚线方框：正/反向引物；红色箭头：引物扩增方向；红色大括号：引物扩增产物片段长度。

Black and orange rectangles: DNA sequences identical between three-pistil wheat mutant(TP) and Chinese Spring(CS); Green rectangle: Region of chromosomal structural variation in TP(approximately 0.4 Mb deletion and 30.8 kb duplication); Blue rectangle: DNA sequence fragments differing between CS and TP; Black numbers: Physical positions on wheat chromosome 2D; Blue dashed box: Forward/reverse primer; Red arrow: Primer amplification direction; Red brace: Length of the primer amplification product fragment.

图 1 特异性分子标记在基因组上位置示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the genomic locations of specific molecular markers

每朵小花中具 3 枚雌蕊的植株判定为三雌蕊小麦，具 1 枚雌蕊的植株判定为单雌蕊小麦。以此区分各分离群体中的两种表型，并将人工统计结果与分子标记检测结果进行对比，验证分子标记的准确性。

2 结果与分析

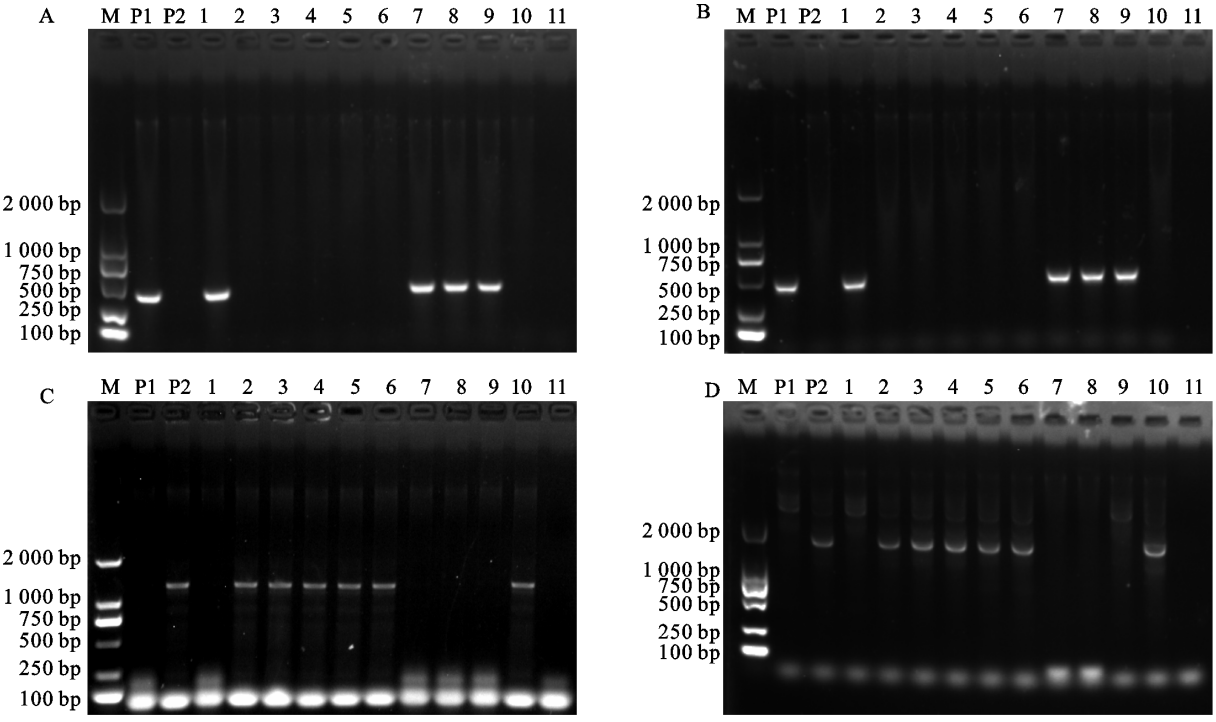
2.1 特异性分子标记的开发验证

基于三雌蕊小麦 2D 染色体 589.7～590.1 Mb 区域的特有结构变异，筛选出 4 个特异性分子标记 SP1、SP2、SV1 和 SV2(表 2)，以 Fielder 和 TP 及其杂交 F_3 群体的 DNA 为模板进行验证。结果(图 2)显示，SP1 和 SP2 在亲本 Fielder 分别扩增出 336 和 398 bp 单一的清晰条带，符合预期大小，在 TP 中无扩增条带；SV1 和 SV2 在 TP 中扩增出预期条带(分别为 1 232 和 1 516 bp)，Fielder 中无扩增条带。SP1 和 SP2 在 Fielder×TP 的杂交后代 1、7、8、9 中扩增出目的条带，而在杂交后代 2、3、4、5、6、10 中无扩增条带(图 2A 和图 2B)；SV1 和 SV2 在杂交后代 2、3、4、5、6、10 出现目的条带，而杂交后代 1、7、8、9 无扩增条带(图 2C 和图 2D)。对照组均无特异条带。综合两组标记的检测结果可知，母本 Fielder 及杂交后代 1、7、8、9 为单雌蕊植株，父本 TP 及杂交后代 2、3、4、5、6、10 为三雌蕊植株。该结果与田间统计结果一致，证实 SP1 和 SP2 为单雌蕊特异性标记，SV1 和 SV2 为三雌蕊特异性标记。

2.2 分离群体分子检测与田间表型鉴定

利用上述 4 个标记对 23 个分离世代群体共 255 份材料(含亲本)进行 PCR 检测，同时于抽穗至扬花期对各群体单株雌蕊数目进行田间统计，小麦三雌蕊突变体(TP)与中国春(Chinese Spring，CS)花器官结构差异如图 3 所示。将分子检测结果与田间统计结果逐一比对(表 3)，在 255 份样品中，结果完全一致的样品数为 245 份，准确率为 96.08%。进一步分析表明，表型与分子鉴

定结果存在偏差的植株主要集中在杂合程度较高的 F_2 和 F_3 分离世代,而遗传背景趋于纯合稳定的 F_4 群体符合率达 100%。因此,本研究开发的分子标记体系可在苗期实现对三雌蕊性状的精准早期鉴定,两组标记相互验证可有效降低检测误差。

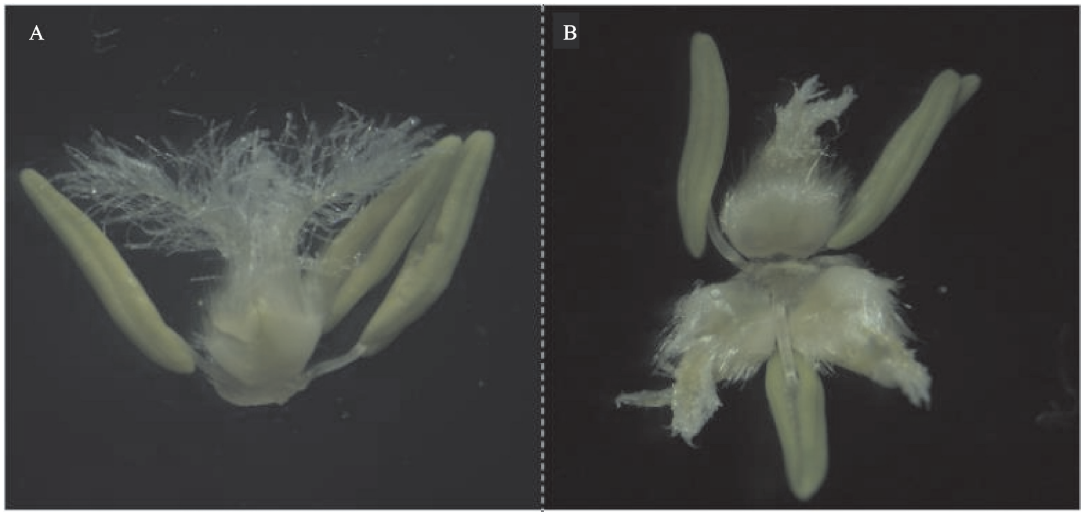


M:DL 2000;P1:Fielder(野生型单雌蕊,母本);P2:TP(小麦三雌蕊突变体,父本);1～10:F_3 分离后代单株;11:无模板对照;A～D 分别是分子标记 SP1、SP2、SV1 和 SV2 的扩增结果。

M: DL 2000; P1: Fielder(wild-type with a single pistil, female parent); P2: TP(three-pistil wheat mutant, male parent); 1－10: Individual plants of F_3 segregating population; 11: No template control; A－D: Represent the amplification results of molecular markers SP1, SP2, SV1, and SV2, respectively.

图 2　Fielder×TP F_3 分离群体的分子标记电泳检测结果

Fig. 2　Electrophoresis of molecular markers in F_3 segregating population from Fielder×TP



A:中国春,1 个雌蕊;B:小麦三雌蕊突变体,3 个雌蕊。

A: Chinese Spring, containing one pistil; B: Three-pistil wheat mutant, containing three pistils.

图 3　小麦三雌蕊突变体与中国春小麦花器官结构

Fig. 3　Schematic diagram of floral organ structures of three-pistil wheat mutant(TP) and Chinese Spring wheat(CS)

表 3 分子标记鉴定与田间表型鉴定结果统计

Table 3 Statistics of results from molecular marker detection and field phenotypic identification

编号 Code	世代 Generation	检测株数 Number of tested plants	鉴定一致株数 Number of consistently identified plants	符合率 Rate/%
1	F_4	10	10	100
2	F_4	10	10	100
3	F_4	10	10	100
4	F_4	10	10	100
5	F_4	10	10	100
6	F_4	10	10	100
7	F_4	10	10	100
8	F_1	10	10	100
9	F_3	10	10	100
10	F_2	10	8	80
11	F_3	10	9	90
12	F_3	10	10	100
13	F_3	10	8	80
14	F_3	10	10	100
15	F_3	10	9	90
16	F_1	10	10	100
17	F_3	10	10	100
18	F_3	10	9	90
19	F_3	10	10	100
20	F_2	10	8	80
21	F_3	10	10	100
22	F_2	10	9	90
23	F_3	10	10	100
亲本 Parents		25	25	100
总计 Total		255	245	96

组合编号同表 1。

The codes of hybrid populations are the same in table 1.

3 讨论

分子标记辅助育种可在 DNA 水平实现对目标性状的早期筛选，是提升育种筛选效率的核心技术之一[17]。基于染色体结构变异或特异性基因区段差异设计的分子标记，可有效规避常规标记特异性差、假阳性率高的缺陷，为作物突变性状的精准分型与种质筛选提供可靠技术支撑。分子标记开发策略已在小麦性状分子改良研究中得到验证。例如，王棕瑶[18]基于小麦-冰草 2PT-5 转录组测序及冰草参考基因组，通过 Blast 筛选一致度 100%的冰草特异序列，再将其与普通小麦中国春参考基因组比对，根据差异位点设计引物，成功开发了目标抗病基因区段的 STS 标记。罗小军等[19]在中间偃麦草来源的 STS 标记开发中，发现仅位于 G6-Chr2 染色体的标记能在中间偃麦草和 CH188 中扩增出目标条带，而在中国春中无扩增条带，证明了基于种间基因组差异设计特异性标记的可行性。

小麦作为异源六倍体作物，拥有庞大而复杂的基因组，遗传背景复杂，三雌蕊性状主效基因尚未克隆，缺乏明确的目标基因序列，无法通过直接检测主效基因鉴定三雌蕊小麦。前期研究中，彭正松等[6]和 Wang 等[20]将三雌蕊主效基因*Pis1/Mg*定位于 2DL 染色体 SSR 标记区间，但区间范围宽泛，标记特异性与检测精度不足；刘颖玺[21]进一步将*Pis-CH257*基因精细定位至 2D 染色体 586.91～591.10 Mb 物理区间，仍未锁定可直接用于标记开发的特异位点。已有研究证实，三雌蕊小麦在 2D 染色体 589.7～590.1 Mb 区域存在特异的染色体结构变异（含约 0.4 Mb 缺失片段和 30.8 kb 重复）[16]，该结构变异位点为三雌蕊小麦所特有，可作为性状鉴定的核心靶点。本研究避开了三雌蕊候选基因*TaWUS-D1*在三雌蕊小麦与普通小麦中均存在、无法作为检测靶点的缺陷[22]，直接以物种特异性结构变异为靶标设计引物，从基因组层面保证了标记的专一性。同时，本研究采用检测单雌蕊小麦的 SP1 和 SP2 与检测三雌蕊小麦的 SV1 和 SV2 两组标记互验，显著降低假阳性与假阴性，适用于更广泛遗传背景的群体检测。与 Yang 等[23]基于 GBS 技术的高密度图谱定位、Mahlandt 等[24]的辐射杂交定位方法相比，本研究基于结构变异的靶向标记开发策略更为直接、更适配田间育种的快速检测需求。然而，与多数结构变异标记类似，本研究仍无法完全消除遗传重组带来的少量偏差，这一现象与刘颖玺[21]、Mahlandt 等[24]定位研究中出现的分离偏差现象一致，表明结构变异标记难以实现 100%的吻合度，这也符合作物育种分子检测的普遍规律。

针对本研究中分子标记检测与田间表型鉴定出现的偏差分析认为：一方面，三雌蕊性状存在不完全外显特性，而植物通过基因、激素和环境的协调作用调控花器官发育[25]，田间栽培环境胁迫及少数植株自身激素调控异常，均易干扰花器官正常分化发育，进而影响三雌蕊性状的正常表达；另一方面，在抽穗期进行人工田间表型调查时，因小麦小花器官发育进度不一，易造成形态判别出现主观误差，致使表型记载存在偏差。总体而言，该类鉴定误差符合小麦复杂农艺性状分子鉴定的普

遍特征。

本研究基于三雌蕊小麦 2D 染色体的特定结构变异区域,开发出 SP1、SP2、SV1、SV2 共 4 个特异性分子标记。利用该标记体系对 255 份材料进行检测,结果与田间表型符合率达 96%,可在苗期实现目标性状的早期鉴定。本研究所构建的鉴定体系可为三雌蕊小麦遗传资源鉴定和分子标记辅助选择育种提供重要技术支撑。

参考文献:

[1] The International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat(*Triticum aestivum*) genome [J]. *Science*, 2014,345:1251788-1.

[2]钮力亚,于 亮,邹景伟,等. 旱地小麦产量构成因素的相关分析与通径分析[J]. 安徽农学通报,2023,29(6):60.
Niu L Y, Yu L, Zou J W, *et al*. Correlation analysis and path analysis of yield components of new wheat variety [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2023,29(6):60.

[3]陈济世,张岭华,吴秉礼."三粒小麦"的发现及选育初报[J]. 作物学报,1983,9(1):69.
Chen J S, Zhang L H, Wu B L. A preliminary report on the discovery and breeding of the "trigrain wheat" [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1983,9(1):69.

[4]Peng Z S. A new mutation in wheat producing three pistils in a floret [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2003,189(4):270.

[5]Peng Z S, Yang Z J, Ouyang Z M, *et al*. Characterization of a novel pistillody mutant in common wheat [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2013,7:159.

[6]Peng Z S, Martinek P, Kosuge K, *et al*. Genetic mapping of a mutant gene producing three pistils per floret in common wheat [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2008,49(2):135.

[7]Zhu X X, Ni Y J, He R S, *et al*. Genetic mapping and expressivity of a wheat multi-pistil gene in mutant 12TP [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019,18(3):532.

[8]马守才,张改生,刘宏伟,等. 多子房性状应用于杂种小麦的研究Ⅰ:多子房性状基因和细胞质效应[J]. 西北植物学报,2000,20(6):949.
Ma S C, Zhang G S, Liu H W, *et al*. Studies on the application of multi-ovary character to hybrid wheat Ⅰ: Multi-ovary gene loci and cytoplasm effect [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000,20(6):949.

[9]马守才,张改生,李红茹,等. 小麦品系多Ⅱ多子房性状的遗传分析[J]. 麦类作物学报,2006,26(1):35.
Ma S C, Zhang G S, Li H R, *et al*. Genetic analysis of multi-ovary character of wheat line Duo Ⅱ [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2006,26(1):35.

[10]Duan Z B, Shen C C, Li Q Y, *et al*. Identification of a novel male sterile wheat mutant dms conferring dwarf status and multi-pistils [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015,14(9):1706.

[11]王兆龙,曹卫星,戴廷波. 小麦穗粒数形成的基因型差异及增粒途径分析[J]. 作物学报,2001,27(2):237.
Wang Z L, Cao W X, Dai T B. Genotypic differences in formation of kernel number per spike and analysis of improvement approaches in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001,27(2):237.

[12]王 敏,李进永,郭 红,等. 小麦育种发展历程与研究进展[J]. 安徽农业科学,2025,53(21):12.
Wang M, Li J Y, Guo H, *et al*. The development history and research progress of wheat breeding [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2025,53(21):12.

[13]刘立峰,李自超,穆 平. 基于作物 QTL 的分子育种研究进展[J]. 分子植物育种,2004,2(1):78.
Liu L F, Li Z C, Mu P. Advances in crop molecular breeding based on QTL [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2004,2(1):78.

[14]Collard B C Y, Mackill D J. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century [J]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 2008,363(1491):557.

[15]张国慧. 小麦多子房性状的 SSR 分子标记及外显率影响因子的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2008:1.
Zhang G H. Study on factors influencing penetrance of multi-ovary wheat and its SSR molecular marker [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2008:1.

[16]国钰环. 控制小麦三雌蕊性状的候选基因筛选与鉴定[D]. 南充:西华师范大学,2023:29.
Guo Y H. Screening and identification of candidate genes controlling the development of three-pistil traits in wheat [D]. Nanchong: China West Normal University, 2023:29.

[17]王业建,王小东,唐怀君,等. 分子标记辅助选择技术在玉米遗传改良中的应用与展望[J]. 农业工程,2026,16(3):34.
Wang Y J, Wang X D, Tang H J, *et al*. Application and prospects of molecular marker-assisted selection in maize genetic improvement [J]. *Agricultural Engineering*, 2026,16(3):34.

[18]王棕瑶. 小麦-冰草 2P 附加系的特征与抗病基因区段分子标记分析[D]. 北京:中国农业科学院,2023:22.
Wang Z Y. Characteristics of wheat-*Agropyron cristatum* 2P addition lines and molecular marker analysis of disease resistance gene segments [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2023:22.

[19]罗小军,乔麟轶,李 欣,等. 小麦-中间偃麦草代换系 CH188 分子细胞学鉴定[J]. 山西农业科学,2020,48(3):317.
Luo X J, Qiao L Y, Li X, *et al*. Molecular cytogenetic identification of *Triticum aestivum-Thinopyrum intermedium* substitution line CH188 [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2020,48(3):317.

[20]Wang Z, Xu D, Ji J, *et al*. Genetic analysis and molecular markers associated with multi-gynoecia (*Mg*) gene in trigrain wheat [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2009,89(5):845.

[21]刘颖玺. 小麦三雌蕊基因的分子定位和候选基因分析[D]. 太谷:山西农业大学,2024:20.
Liu Y X. Molecular mapping and candidate gene analysis of trigynoecium gene in wheat [D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2024:20.

[22]Cai W L, Cheng X J, Gao Y J, *et al*. Activation of *TaWUSD1* drives multi-ovary floret development in bread wheat [J]. *Plant Communications*, 2026,7(2):101577.

[23]Yang Z J, Chen Z Y, Peng Z S, *et al*. Development of a high-density linkage map and mapping of the three-pistil gene (*Pis1*) in wheat using GBS markers [J]. *BMC Genomics*, 2017,18(1):567.

[24]Mahlandt A, Rawat N, Leonard J, *et al*. High-resolution mapping of the Mov-1 locus in wheat by combining radiation hybrid(RH) and recombination-based mapping approaches [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021,134(7):2303.

[25]王泽敏,彭正松,廖明莉. 小麦雄蕊心皮化的研究进展[J]. 麦类作物学报,2025,45(4):478.
Wang Z M, Peng Z S, Liao M L. Research progress in pistillody of wheat stamens [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2025,45(4):478.