

小麦株高分子遗传学研究进展

吕广德^{1,3}, 靳雪梅², 郭 营³, 赵 岩³, 钱兆国¹, 吴 科¹, 李斯深³

(¹ 泰安市农业科学研究院, 山东泰安 271000; ² 日照市农业科学研究院, 山东日照 276800; ³ 山东农业大学农学院, 泰安 271018)

摘要: 株高作为小麦重要的农艺性状之一, 受遗传因子和外部环境共同影响, 但遗传因子是最主要的决定因素。小麦株高性状受到多基因调控, 其数量性状位点广泛分布在小麦 21 条染色体上, 目前已开发多个直接应用于育种辅助选择的株高相关的分子标记。目前, 国内外学者围绕株高形成的遗传因素、基因定位与克隆、基因调控机理、分子标记辅助育种选择等进行了大量研究, 并取得了重要的研究进展。本文综述了小麦株高的构成因素, 阐述了小麦株高形成相关基因的遗传定位、克隆及其等位变异的挖掘和在小麦辅助育种中的利用, 并展望了小麦株高下一步研究的前景。

关键词: 小麦; 株高; 基因; 遗传定位; 分子标记; 育种

Advances in Molecular Genetics of Wheat Plant Height

LYU Guang-de^{1,3}, JIN Xue-mei², GUO Ying³, ZHAO Yan³, QIAN Zhao-guo¹, WU Ke¹, LI Si-shen³

(¹ Tai'an Academy of Agricultural Science, Shandong Tai'an 271000; ² Rizhao Agricultural Technology Station, Shandong Rizhao 276800; ³ Agronomy College of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018)

Abstract: Plant height is one of the important agronomic traits and controlled by a consequence interacting among the genetic factors, the endogenous hormones and external environment. In common wheat, plant height is recognized as a quantitative trait modulated by multiple genes that are found on 21 chromosomes. Several molecular markers associating with plant height are available for marker-assisted breeding. The important progress on determining the genetic factors, genetic localization and gene isolation, regulation mechanism and marker assisted selection have been achieved. This paper summarizes the factors that contribute to wheat plant height, as well as the achievements on genetic localization, gene cloning, allelic mining, marker-assisted wheat breeding, followed by the prospective on future focuses in wheat.

Key words: wheat; plant height; gene; genetic localization; molecular marker; breeding

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 作为世界上最重要的粮食作物之一, 在世界各地广泛分布, 是人类获取能量的主要来源。据预测, 到 2050 年, 世界人口将达到 97 亿, 对小麦的需求将会持续不断地增加^[1-2]。为了满足庞大人口的粮食需求, 改良小麦优异农艺性状成为提高小麦产量的重要途径^[3]。株高作为小麦重要的农艺性状, 影响植株的形态建成, 并与田间群体产量密切相关。小麦株高在形成过程中受到包括遗传因子、内源激素、外界环境等多

种因素的影响。目前, 国内外在围绕小麦株高形成的生理生化、内源激素代谢、基因遗传等机制以及水分、养分等外界环境因素开展了大量研究。植物内源激素如赤霉素 (GA)、细胞分裂素 (CTK)、生长素 (IAA)、脱落酸 (ABA)、油菜素内酯 (BR), 通过促进、抑制或改变生理活动, 参与植物株高的建成, 调控株高的生长发育进程^[4-7]。外界环境例如小麦不同时期的肥水、光照、干旱以及多重胁迫对小麦植株生长发育进程均具有重要影响^[8]。20 世纪 60 年

收稿日期: 2020-09-27 修回日期: 2021-02-05 网络出版日期: 2021-03-22

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200927001>

第一作者研究方向为小麦遗传育种, E-mail: 2007guangd@163.com; 靳雪梅为共同第一作者

通信作者: 吴科, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: sdtawuke1964@126.com

李斯深, 研究方向为小麦遗传育种, E-mail: ssls@sdaa.edu.cn

基金项目: 泰安市科技发展计划 (2017NS0100, 2019NS078); 山东省农业良种工程 (2019LZG010)

Foundation projects: Tai'an City Technology Program (2017NS0100, 2019NS078), Shandong Province Agricultural Good Seed Project (2019LZG010)

代,引起“绿色革命”的小麦赤霉素反应调节器基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 等的发现和利用,降低了株高,提高了小麦水肥利用效率,从而大幅度提高了产量,对现代小麦育种具有深远影响^[9]。经典遗传学研究表明,小麦株高是一个复杂性状,既有数量性状,也有质量性状,由多个基因控制,既存在主效基因,也有微效位点。目前,至少已发现了包括推动绿色革命的 *Rht1* 在内的 35 个控制小麦株高的基因^[10]。此外,国内外学者还定位了与小麦株高相关的大量 QTLs (Quantitative Trait Loci),对影响株高的因素和遗传机理等方面也已开展了大量的研究,并取得较大研究进展。由于影响株高的因素很多,有限篇幅很难做到详尽的总结,本文重点对小麦株高性状的遗传定位、相关基因的克隆和分子标记开发以及在育种中的应用等进行综述,并展望小麦株高基因的挖掘方法和利用策略,旨在为我国小麦分子育种提供参考和帮助。

1 小麦株高相关基因/QTL 的遗传定位及克隆

1.1 小麦株高构成因素的遗传定位

小麦株高构成包括各节间长与主穗长,小麦株高表型差异主要是因为控制各茎节间长及主穗长的遗传位点对小麦株高的遗传贡献不一致引起的。Cui 等^[11]在单个 QTL 水平上分析了株高与穗长及各节间长之间的关系,发现第三节长对株高影响最大。钟明志等^[12]以硬粒小麦 ANW16G 为材料研究株高及其茎节间长性状的遗传模型与基因的作用方式,并估测其主基因、多基因遗传效应与遗传率,株高与各节间长均极显著正相关,与倒一节间长的相关性最高。两者存在明显差异,究其原因,可能与所选材料和研究环境有关。目前,对小麦各茎节间长度的 QTL 定位研究有很多,Zhang 等^[13]通过对不同时期各个节间长度的测定,明确了 5 个与各个节间长度相关的稳定 QTL, *qPh-3A* 主要通过调节第一节长和第五节长调节株高, *qPh-3D* 影响全部的 5 个茎节间长度, *qPh-4B* 主要影响第一至第四节长, *qPh-5A.1* 主要控制第二至第四节长, *qPh-6B* 主要通过控制第一节长影响株高。余马等^[14]系统剖析小麦株高与穗长及各茎节间长的遗传关系发现,并非所有控制小麦株高的遗传位点对主穗长及各茎节间长起主导作用。姜朋等^[15]将各节间长度、穗长及总高度 QTL 聚焦到 6 个染色体区段,每个染色体区段对株高的贡献率不一致,初步明确了各节间对

株高的遗传调控机制,通过开发 KASP 标记,同时聚合 *Qph-2D* 与 *Qph-5A.1* 2 个位点具有较高的选择效率,而 *Qd1-5D* 可作为穗下节长的选择标记对株高开展优化选择。作为株高的构成因子,小麦穗长相关 QTL 位点在所有 21 条染色体上均有分布,其中 1B、2D、4B、5A 及 7A 染色体上的穗长 QTL 位点在多个遗传背景及环境下都有报道^[16-23]。所以,株高构成从遗传方面考虑,并不只是各节间长遗传位点的叠加,但具体的调控机理还不明确,需要进一步的研究。

1.2 小麦株高相关基因的遗传定位

小麦株高是由多基因控制或者少数主效基因和一些微效基因或修饰基因控制的复杂性状。国内外学者对其遗传机制进行了大量深入的研究,定位的 QTL 位点遍及小麦的全部 21 条染色体^[16-17, 24-28]。如 Börner 等^[16]以 Opata85 × W7984 构建的 RIL 群体在 1AS、2D、4AL 和 6AS 上共检测到 4 个株高主效 QTL。Sourdille 等^[17]利用 DH 群体在 4BS、4DL、7AL 和 7BL 染色体上定位到 4 个株高相关 QTL。Liu 等^[25]对 5 个不同发育时期株高性状的 QTL 进行分析,共定位到 9 个非条件 QTL 和 6 个条件 QTL,分别位于 2B、2D、3B、4A、4B、4D、5A 和 7B 染色体上。Griffiths 等^[26]利用 4 个 DH 群体检测到 16 个株高 Meta-QTL,分布于除 3D、4A、5D、7A、7B、7D 外的所有染色体上。Li 等^[29]在分子标记 *Xwmc256* 和 *Xbarc103* 之间鉴定到株高相关 *QPH.caas-6A*,可以解释 8.0%~10.4% 的表型变异,Tian 等^[30]将其命名为 *Rht24*。Singh 等^[27]利用 DH 群体,在 4B 和 6D 染色体上定位到 2 个环境稳定的 QTL,可分别解释 13%~43% 和 3.4%~6.5% 的表型变异。Guan 等^[28]在 8 个环境中检测到 33 个 QTL,有 17 个稳定 QTL 分别定位在 1B、2D、3A、4B、4D、5A、6A、6D、7A 和 7B 染色体上,其中 *QPh.cau-1B.1*、*QPh.cau-2D.2*、*QPh.cau-2D.3*、*QPh.cau-3A.1*、*QPh.cau-3A.3*、*QPh.cau-4B.2*、*QPh.cau-4D.1* 和 *QPh.cau-6A.2* 在 8 个环境中都可以重复检测到,可解释 95% 的株高表型变异。Chen 等^[31]在 2AL、3AS、3DS、4AL、5BL 和 6DS 染色体检测到 7 个稳定的株高 QTL,稳定的 *QPh.cau-3D1* 可以解释 78.36%~87.08% 的表型贡献率,且 *QPh.cau-3D1* 和控制千粒重、粒长的稳定 QTL 定位在同一个位置,说明该位点可能存在对小麦产量起到重要作用的位点。还有研究发现,克隆到的 *TraesCS4B01G043100* (*Rht1*) 也在产量 QTL *QTgwcau-4B-1*、*QGL.cau-4B-2* 和 *QGw.cau-4B*

的峰值位点,说明株高基因与产量有很大的相关性^[28,31]。Chai 等^[32]利用 Y8679 和 J411 构建的 RIL 群体,在 2DS 染色体上鉴定到 2 个与株高和穗长有关的 QTL 位点, *QPht/Sl.cau-2D.1* 和 *QPht/Sl.cau-2D.2*, 进一步研究发现,这 2 个 QTL 位点的遗传效应是相似的,株高分别降低 4.79~14.32 cm 和 9.49~14.43 cm。Huang 等^[24]利用 BC₂F₃ 家系的群体,定位到 5 个株高相关的 QTL,单个 QTL 解释株高表型变异 9.4%~29.5%。然而,由于不同研究者在不同环境条件下,采用不同的试验材料,检测出的株高 QTL 无论是位点数量、遗传效应还是对环境的稳定性都差异很大,反映出小麦株高遗传基础的复杂性。

近年来,随着小麦全基因组测序工作的飞速发展,开发了大量的分子标记,Wurschum 等^[33]利用关联分析定位了 75 个与株高紧密相关的 SNP 标记,其中 59 个有位置信息的 SNP 位于 3A、6A、4B、3D 和 4D 染色体上的 6 个 QTL 区间,共解释

53.0% 的表型变异。另外,部分主效 QTL 位点在不同背景中可重复检测到,比如位于 2D、4B、4D 和 5A 等染色体上的主效 QTL。加上二代测序快速发展,SNP 基因芯片、BSR-seq (Bulked Segregant RNA Sequencing) 和简化基因组测序 (Reduced-representation Sequencing) 等技术已经应用到小麦重要基因的精细定位和克隆^[34-35]。这些技术在基因组和转录组水平筛选与目标性状紧密连锁的序列差异位点,构建小麦饱和遗传图谱,大大加快了目标基因精细定位和基因克隆的进程(表 1)。

1.3 小麦株高相关基因的克隆及其变异类型

目前,只有少数小麦矮秆主效基因被克隆。利用比较基因组学, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 分别定位在 4B 和 4D 染色体的短臂上,研究发现它们在降低株高之后能显著提高小麦的产量^[9],由于定位材料的差异,当前共挖掘到 *Rht-B1b* 的 6 个等位变异基因(*Rht-B1c*、*Rht-B1d*、*Rht-B1e*、*Rht-B1f*、*Rht-B1g* 和 *Rht-B1p*) 和 *Rht-D1b* 的 4 个等位变异基因(*Rht-D1a*、

表 1 小麦株高相关基因的遗传定位

Table 1 Genetic mapping of genes related to wheat plant height

组合	群体类型	染色体	贡献率(%)	参考文献
Hybridized combination	Group types	Chromosomal	Rate of contribution	References
Opata85/W7984	RIL	1AS、2D、4AL、6AS	—	[16]
Courtot/ 中国春	DH	4BS、4DL、7AL、7BL	11.90~19.10	[17]
Courtot/Chinese Spring				
Renan/Recital	RIL	2B、4A、5A、6D、7A	7.70~15.40	[36]
W7984/Prinz	BC ₂ F ₂	2B、4B、4D、6A	9.40~29.50	[24]
TA4152-60/ND495	DH	3DS、4AL、5AL	3.13~8.50	[19]
和尚麦 / 豫 8679	RIL	1D、2D、3D、4D	5.83~25.24	[37]
Heshangmai/Yu 8679				
农大 3338/Altgold	RIL	2D、3B、4A、4B、4D、5A、7B	4.81~17.35	[25]
Nongda 3338/Altgold				
Avalon/Cadenza	DH	1A、1B、1D、2A、2B、2D、3A、3B、4B、4D、5A、5B、6A、6B、6D	—	[26]
周 8425B/ 中国春	RIL	2BL、4AL、4BS、4DS、5AS、7AL	2.60~33.20	[38]
Zhou 8425B/Chinese Spring				
Carberry/AC Cadillac	DH	4B、6D	3.40~43.00	[27]
豫 8679/ 京 411	RIL	2A、2B、2D、3B、4D、6A	4.30~14.87	[23]
Yu 8679/Jing 411				
周 8425B/ 小偃 81	RIL	1B、4A、4D、6B、7A、7B、7D	2.23~16.25	[38]
Zhou 8425B/Xiaoyan 81				
自然群体	自然群体	2D、3A、4B、4D、6A	2.30~53.00	[33]
Natural population				
农大 3338/ 京冬 8 号	DH	1B、2D、3A、4B、4D、5A、6A、6D、7A、7B	0.12~46.02	[28]
Nongda 3338/Jingdong 8				
核生 2 号 / 农大 4332	RIL	2AL、3AS、3DS、4AL、5BL、6DS	0.09~87.08	[34]
Hesheng 2 hao/Nongda 4332				

— 表示贡献率未知

— indicates unknown the rate of contribution

Rht-D1b、*Rht-D1c* 和 *Rht-D1d*)。如 *Rht-B1c* 是 *Rht-B1b* 的自然突变基因,与 *Rht-B1b* 相比,*Rht-B1c* 有 1 个 2 kb 的转座子插入,在基因上游序列有 4 个 SNP 位点,在编码区有 3 个 SNP 位点和 1 个 197 bp 的序列插入^[39]; *Rht-B1e* 和 *Rht-B1a* 的序列比较发现,在 *Rht-B1e* 核苷酸 181 位置出现 A 和 T 的置换,造成 DELLA 结构域的终止。*Rht-A1* 是 *Rht-B1* 和 *Rht-D1* 的同源基因,在面包小麦中被发现并得到了基因序列,但是其连锁的遗传标记并没有鉴定和挖掘。Ford 等^[5] 经过遗传群体定位和功能分析初步发现在 SNP 位点 *IWA3230* 和 *IWB62878* 标记之间的 *TaGA2oxA9* 基因为赤霉素敏感型矮秆基因 *Rht18*。Bazhenov 等^[40] 发现了 *Rht-B1* 基因的第 178 核苷酸处发生了 C 到 T 的替换,并引起了 DELLA 结构域的提前终止,将其命名为 *Rht-B1p*,通过对该基因构建分离群体发现,*Rht-B1p* 可以引起株高降低 30%~50%,并判断 *Rht-B1p* 基因为早期鉴定到的 *Rht17* 基因。Sun 等^[41] 在定位 *Rht12* 基因及转录组分析发现,在 5AL 染色体 *Rht12* 区域的 483 kb 范围内检测到 1 个赤霉素失活酶基因 *TaGA2oxA8*,该基因可以引起植株矮化。Zhao 等^[42] 利用 EMS 技术突变苏麦 3 号小麦,在 5D 染色体 *Rht23* 位置处的 *Q* 基因(5Dq)中检测出 1 个 SNP 位点,引起突变植株矮化,并伴随着株型紧凑,根据该 SNP 位点开发的标记在 RIL 群体中与 *Rht23* 共分离,初步认为该基因为 *Rht23* 基因。迄今为止,大部分矮秆基因只是在 QTL 分析和初步定位的阶段,并没有明确的证据获得目的基因。

小麦株高性状除受主效矮秆基因控制外,还受其他多个基因调节控制,例如水稻(*Oryza sativa* L.)

中编码叶绿素 P450 蛋白(CYP724B1)的矮秆基因 *Dwarf11*,是油菜素内酯生物合成途径中的同源基因,赵毅^[43] 在小麦中利用同源克隆的方法得到 *TaDwarf11*,开发功能标记并进行关联分析发现该基因与小麦株高极显著关联。水稻 *DEP1* 基因编码非典型的 Gγ 亚基,在水稻和大麦中突变失活该基因之后植株表现矮秆。Zhang 等^[44] 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术得到 *Tadep1* 突变体,发现小麦编辑植株呈现矮秆表型。乔麟轶等^[45] 针对生长素结合基因 *TaABP1-D* 上游调控区重复序列差异(GT)6/5 开发了一个 SSR 标记,该标记在 W7984/Oyata85 重组自交系(RIL)群体中对株高的表型变异解释率为 9.7%,是一个与株高极显著关联的功能标记。Zhang 等^[46] 研究甾醇甲基转移酶基因 *TaSTE* 及单倍型分析后发现,2 种单倍型之间的株高存在差异,即单倍型 II 比单倍型 I 株高降低。Zhang 等^[47] 在小麦中克隆了水稻绿色革命基因 *Ppd1* 的同源基因 *TaPRR37*,关联分析发现该基因是一个调控抽穗期和株高的光周期响应因子。Wang 等^[48] 通过序列分析,开发了胁迫相关蛋白基因 *TaSAP7-B* 的 dCAPS 标记,关联分析发现该标记与株高有关。Dong 等^[3] 克隆了耐冷相关基因 *TaCOLD1*,在 KN199 小麦中超表达之后,茎秆中细胞变小,株高明显降低。Dixon 等^[49] 发现调控株型和花序发育的 *TaTB1* 基因通过调控茎秆伸长来调节株高,在茎秆伸长前,表达量很少,在茎秆伸长的过程中,表达量升高,使茎秆伸长受阻,引起株高降低。目前,*TaDwarf11*、*TaABP1-D*、*TaSTE*、*TaPRR37*、*TaSAP7-B* 等基因只进行了标记与性状的关联分析,还需通过转基因功能验证方法证明目的基因与株高的相关性(表 2)。

表 2 小麦株高相关基因的名称、变异来源、染色体位置、连锁标记和基因注释

Table 2 The name, sources of variation, chromosomal locations, linkage markers and gene annotations of genes associated with wheat plant height

基因 Gene	变异来源 Sources of variation	染色体位置 Chromosomal locations	连锁标记 / 功能标记 Linkage markers	基因注释 Gene annotations	参考文献 References
<i>Rht-A1</i>	天然变异	4A	—	TraesCS4A02G271000	[50]
<i>Rht-B1b</i> (<i>Rht1</i>)	天然变异	4BS	<i>Xbarc10</i>	TraesCS4B02G043100	[10, 40]
<i>Rht-B1c</i> (<i>Rht3</i>)	天然变异	4BS	<i>Xmwig643</i>	TraesCS4B02G043100	[39]
<i>Rht-B1d</i>	天然变异	4BS	—	TraesCS4B02G043100	[51]
<i>Rht-B1e</i>	天然变异	4BS	<i>NH.BF.2/Me.R</i>	TraesCS4B02G043100	[52]
<i>Rht-B1f</i>	天然变异	4BS	—	TraesCS4B02G043100	[51]
<i>Rht-B1g</i>	人工变异	4BS	—	TraesCS4B02G043100	[51]
<i>Rht-dp</i>		4BS	<i>Xgpw3017</i>	TraesCS4B02G043100	[53]
<i>Rht-D1a</i>	天然变异	4DS	—	TraesCS4D02G040400	[51]

表 2(续)

基因 Gene	变异来源 Sources of variation	染色体位置 Chromosomal locations	连锁标记 / 功能标记 Linkage markers	基因注释 Gene annotations	参考文献 References
<i>Rht-D1b</i> (<i>Rht2</i>)	天然变异	4DS	—	TraesCS4D02G040400	[10]
<i>Rht-D1c</i> (<i>Rht10</i>)	天然变异	4DS	<i>Xpsr921/Xgwm165</i>	TraesCS4D02G040400	[51]
<i>Rht-D1d</i>	天然变异	4DS	—	TraesCS4D02G040400	[51]
<i>Rht4</i>	γ rays	2BL	<i>Xwms317</i>	—	[51]
<i>Rht5</i>	EMS	3BS	<i>Xbarc102</i>	—	[54]
<i>Rht6</i>	天然变异	—	—	—	[51]
<i>Rht7</i>	EMS	2AS	—	—	[51]
<i>Rht8</i>	天然变异	2DS	<i>Xgwm261</i>	—	[51]
<i>Rht9</i>	天然变异	5AL, 7BS	<i>Xbarc410</i>	—	[51]
<i>Rht11</i>	MNH	4BS	—	—	[51]
<i>Rht12</i>	γ rays	5AL	<i>Xgwm291</i>	—	[41]
<i>Rht13</i>	MNH	7BL	<i>Xwms577</i>	—	[55]
<i>Rht14</i>	—	6AS	—	—	[56]
<i>Rht15</i>	EMS	—	—	—	[51]
<i>Rht16</i>	EMS	6AS	—	—	[51]
<i>Rht17</i>	EMS	4BS	—	—	[40]
<i>Rht18</i>	Fn	6AS	—	TraesCS6A02G221900	[5]
<i>Rht19</i>	EMS	—	—	—	[51]
<i>Rht20</i>	γ rays	—	—	—	[51]
<i>Rht21</i>	—	2AS	—	—	[52]
<i>Rht22</i>	天然变异	7AS	—	—	[52]
<i>Rht23</i>	EMS	5DL	—	—	[42]
<i>Rht24</i>	天然变异	6A	<i>Xwmc256/Xbarc103</i>	—	[51, 57]
<i>Rht25</i>	天然变异	6AS	—	—	[10]
<i>Rht-NM9</i>	EMS	2AS	<i>SNP34/SNP41</i>	—	[58]
<i>TaSAP7-B</i>	—	5B	<i>SNP260</i>	TraesCS5B02G388000	[48]
<i>TaABP1-D</i>	—	5D	<i>qSF1/qSR1</i>	TraesCS5D02G111200	[45]
<i>TaCOLD1</i>	—	2A, 2B, 2D	—	TraesCS2A02G438900	[3]
			—	TraesCS2B02G458500	
			—	TraesCS2D02G435300	
<i>TaDEP1</i>	—	5A, 5B, 5D	—	TraesCS5A02G215100	[44]
				TraesCS5B02G208700	
				TraesCS5D02G216900	
<i>TaPRR73</i>	—	4A, 4B, 4D	73ASF1/73ASR1	TraesCS4A02G105300	[47]
			CF4/R4, TF4/R4	TraesCS4B02G198700	
			—	TraesCS4D02G199600	
<i>TaSTE</i>	—	3A, 3B, 3D	A-F1/R	TraesCS3A02G037600	[46]
			—	TraesCS3B02G046100	
			—	TraesCS3D02G041900	
<i>TaDwarf11</i>	—	2A, 2B, 2D	—	TraesCS2A02G331800	[43]
			<i>TaDwarf11-A/TaDwarf11-B</i>	TraesCS2B02G350400	
			—	TraesCS2D02G331100	
<i>TaGA2oxA8</i>	—	5A	—	TraesCS5A02G543100	[41]
<i>TaTB1</i>	—	4A, 4B, 4D	—	TraesCS4A02G271300	[49]
			—	TraesCS4B02G042700	
			—	TraesCS4D02G040100	

— 表示变异来源、基因染色体位置、连锁标记 / 功能标记或基因注释未知

— indicates unknown the source of variation, chromosomal location of gene, linkage marker/functional marker, or gene annotation

1.4 小麦株高相关基因与其他农艺性状的关联

在对已克隆的株高相关基因的功能研究过程中发现,很多基因存在一因多效的现象,所以研究株高基因的一因多效对小麦重要农艺性状的选择非常重要。Daoura 等^[59]发现位于 3BS 染色体的 *Rht5* 基因在降低株高的同时,可有效调控抽穗期、穗长、穗粒数和收获指数等性状。Liu 等^[60]在水旱条件下研究矮秆基因 *Rht4* 和 *Rht-B1b* 对主要农艺性状的作用时发现, *Rht4* 和 *Rht-B1b* 不仅降低了株高,还增加了品种的穗粒数,但显著降低了千粒重,其中只有含 *Rht-B1b* 基因的品种的穗数较高。与株高较高的品系相比,在充足水分和缺水条件下,含有 *Rht-B1b* 基因的品种虽然由于株高降低,减少了地上生物量,但提高了籽粒产量和收获指数,而 *Rht4* 对这些性状的影响较小。在 2 种水分条件下, *Rht4*+*Rht-B1b* 产量最高,穗粒数多,群体大,收获指数高。Lu 等^[58]研究 *Rht-NM9* 时发现,该基因不但调控株高,还可促进小麦分蘖数增多和籽粒体积增大。赵毅^[43]在定位研究驯化基因 Q 的过程中发现,在 NAUH164 突变体材料中, *5Dq* (*Rht23* 区域内) 编码 AP2 转录因子,序列内部含有 miR172 的结合位点,研究认为 *5Dq* 基因可能通过减少 miRNA 依赖的降解而提高其转录水平,从而对小穗密度和植株矮化产生多效性影响。Vikhe 等^[56]通过研究 *Rht14* 发现,该基因在降低株高的过程中,还与种子活性有关。Duan 等^[61]研究发现, *Rht14* 影响旗叶的长度、宽度和面积,但对穗粒数、穗数和产量没有明显影响,只是降低了千粒重。还有研究发现, *TaPRR73* 基因在调控株高的同时,对小麦的抽穗期也有作用。Zhang 等^[47]通过在水稻中转 *TaPPR73* 发现,超表达之后的植株较野生型植株的抽穗期提前了 6 d。从上述基因中可以看出,株高基因的功能研究可以对调控产量性状功能通路研究提供理论依据。

2 小麦株高相关基因的分子标记开发及其在育种中的应用

2.1 小麦株高相关基因的标记开发

绿色革命之前,生产上普遍利用的地方品种收获指数较低。矮秆基因的引入大幅度提高了小麦产量。传统小麦育种主要从表型的选择入手,但是环境条件、基因间互作均会对植物表型产生影响,从而降低育种效率。因此,与株高相关基因的分子标记挖掘和育种利用可以提高育种的选择效率,也

成为当前株高选择的研究热点之一。但小麦中株高基因克隆的还比较少,相应开发的功能标记也很少,与矮秆基因连锁的分子标记研究比较多。Ellis 等^[62]开发了多个矮秆基因的连锁标记,包括 *Rht4* (*Xwms317*)、*Rht5* (*Xbarc102*)、*Rht8* (*Xgwm261*)、*Rht9* (*Xbarc410*)、*Rht12* (*Xwmc410*) 和 *Rht13* (*WMS577*)。Li 等^[52]在克隆 *Rht-B1e* 和研究其功能的同时,基于差异序列开发了 NH.BF.2 和 Me.R 引物的特异标记,用来检测目标基因 *Rht-B1e*。Tian 等^[30]在定位 *Rht24* 基因时检测到 *Rht24* 基因的连锁标记 *Xbarc103* 和 *Xwmc256*。借助 660K 芯片加密 6A 染色体,利用 *Rht24* 附近的基因开发的 SNP 标记 *TaFAR* 和 *TaAP2* 鉴定了 *Rht24* 的品种分布情况。Zhang 等^[46]根据株高相关基因 *TaSTE1* 的序列差异开发的等位特异性功能标记 *A-F/RHapI* 和 *A-F/RHapII*,可以在小麦育种中作为特异标记进行辅助选择。Zhang 等^[47]开发了 *TaPRR73-A1* 和 *TaPRR73-B1* 的功能标记并用于单倍型分析,发现标记 *PASF2/PASR2*、*URSF1/URSRI* 和 *73ASF1/73ASRI* 将 *TaPRR73-A1* 分成 4 种单倍型, *CF4/R4* 和 *TF4/R4* 将 *TaPRR73-B1* 分成 2 种单倍型,关联分析发现开发的标记均与株高和抽穗期有关,且效应极显著。另外, *TaDwarf11* (*TaDwarf11-A/TaDwarf11-B*) 基因和 *TaABP1-D* (*qSF1/qSR1*) 基因也开发了相应的功能标记用以筛选矮秆小麦材料^[43,45](表 2)。

与株高显著关联的分子标记的挖掘对于研究小麦株高的遗传规律有重要作用。魏添梅等^[63]利用 117 个均匀分布于小麦各条染色体的 SSR 标记分析 136 份小麦抗旱品种的等位变异,结果在水、旱 2 种环境条件下检测出 9 个与株高极显著相关的标记,分别是 *Xgwm95* (2A)、*Xgwm130* (2B)、*Xbarc168* (2D)、*Xgwm285* (3B)、*Xgwm495* (4B)、*Xgwm126* (5A)、*Xgwm212* (5D)、*Xwmc396* (7B) 和 *Xbarc125* (7D),其中 *Xgwm285* (220bp)、*Xgwm495* (181 bp)、*Xgwm212* (99 bp) 和 *Xbarc125* (167 bp) 等位变异是与矮秆关联的优异等位位点。陈广凤等^[64]通过对 205 份中国冬麦区小麦品种(系)进行全基因组关联分析,发掘了一批与株高相关的优异等位变异,其中 BobWhite_c48009_52 等位变异位点可以平均降低小麦株高 12.9 cm, *BS00039422_51-C* 和 *IAAV1698-A* 等位变异位点,分别调控穗下节间长 5.9 cm 和 6.6 cm。虽然当前与株高关联的分子标记开发了很多,但是由于株高相关基因的克隆数量还很少,当前分子标记并不能满足小麦株高育种的需

求,还需要继续挖掘用于小麦育种的株高相关分子标记。

2.2 小麦株高相关基因在育种中的应用

小麦矮秆基因开发的功能标记还很少,在育种上应用有限。通过连锁标记鉴定矮秆基因在小麦品种中的分布及在育种上的应用,可以为小麦株高的遗传改良提供理论指导。研究发现,*Rht-B1b*、*Rht-D1b*、*Rht8* 和 *Rht24* 等少数矮秆基因广泛应用于小麦育种,所以等位变异分析也主要集中在这些基因当中。2DL 染色体上的 *Rht8* 可以使小麦株高降低 3~8 cm^[65]。有研究发现,*Rht8* 比绿色革命基因更有影响^[30]。*Rht24* 不仅可以降低株高(6.0~7.9 cm),还可以增加千粒重(2.0~3.4 g)。后来补充研究发现,相比绿色革命基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*,6A 染色体上的 *Rht24* 更早应用于小麦育种工作中^[30,66]。Zhang 等^[67]利用连锁标记对 220 份普通小麦材料进行筛选,发现 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 的分布频率分别为 24.5%、45.5% 和 46.7%;而对比 1990 年前后的材料发现,*Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的分布频率明显增加,*Rht8* 的分布频率并无变化。唐娜等^[68]对 3 个基因在我国小麦主产区的 129 份小麦主栽品种中分布情况进行了检测,结果表明:*Rht-B1b* 在 58 份小麦材料中被检测到;*Rht-D1b* 存在于 24 份小麦材料中;*Rht8* 基因存在于 73 份材料中;同时含有 *Rht-B1b* 和 *Rht8* 基因的有 35 份材料;同时检测到 *Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因的有 16 份小麦材料;比较 3 个矮秆基因在不同麦区的分布频率,*Rht-B1b* 和 *Rht8* 基因在黄淮冬麦区的分布频率分别占 55.4% 和 71.1%;*Rht-D1b* 基因在西南冬麦区的分布频率最高,为 37.5%;而 *Rht8* 基因在各个麦区均有分布。许琦等^[69]对 210 份普通冬小麦材料检测发现,51 份材料中可以检测到 *Rht-B1b* 基因,40 份材料中可以检测到 *Rht-D1b* 基因,94 份材料含有 *Rht8* 基因;通过对含有这 3 个基因和不含有这 3 个基因的株高比较发现,含有 *Rht-B1b* 的材料比不含有 *Rht-B1b* 的材料平均株高降低 9.7 cm;含有 *Rht-D1b* 的株高比不含有 *Rht-D1b* 的株高降低 16.7 cm;含有 *Rht8* 的材料比不含有 *Rht8* 的平均株高降低 2.5 cm。为系统了解青海小麦矮秆基因的分布特点,徐晶晶等^[70]利用 5 个矮秆基因的特异性分子标记对 82 份青海小麦品种资源进行了检测。分布频率分别是 28.0% (*Rht-B1b*)、23.2% (*Rht8*)、9.8% (*Rht-D1b*)、13.4% (*Rht5*)、9.8% (*Rht12*)。有 16 份材料同时含有 2 种及以上的矮秆基因,但未发现同时含有矮秆

基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的品种;有 2 份材料分别含有 3 种矮秆基因,即 *Rht-B1b*、*Rht8*、*Rht12* 和 *Rht-B1b*、*Rht5*、*Rht8*;其余 31 份材料仅含有 1 种矮秆基因。Korzun 等^[71]开发的 *Rht8* 的分子标记 *WMS261* 有 3 种等位变异,*WMS261-164* (164 bp)、*WMS261-174* (174 bp) 和 *WMS261-192* (192 bp)。Asplund 等^[72]利用该标记对 59 份 19 世纪的小麦材料进行检测,结果发现 15 份材料含有 *WMS261-164* 标记,36 份含有 *WMS261-174* 标记,2 份含有 *WMS261-192* 标记,而 3 份材料同时含有 *WMS261-164* 和 *WMS261-174* 标记,1 份材料同时含有 *WMS261-164* 和 *WMS261-192* 标记。周晓变等^[73]对我国黄淮麦区的 246 份小麦品种资源进行检测,结果显示 6 个矮秆基因 (*Rht1*、*Rht2*、*Rht4*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht12*) 在黄淮麦区小麦中均广泛分布,其中 *Rht1* 和 *Rht2* 分布最为广泛,占总数的 41.46%;*Rht-2* 基因占 63.41%,*Rht4* 基因占 66.67%;106 份材料含有 *Rht8* 基因,占 43.9%;83 份材料检测到 *Rht9-A1b* 矮秆基因,占 33.74%;85 份材料中检测到 *Rht12* 的矮秆基因 *Rht12-A1b*,占 34.55%。利用 *Rht24* 两边的基因 *TaFAR* 和 *TaAP2* 开发的分子标记筛选 242 份小麦材料,发现 185 份材料中有 *Rht24* 基因,占比 76.4%^[30]。太谷不育小麦和矮变一号小麦是我国重要的遗传资源,以二者为亲本,经过连续大群体测交筛选和细胞学研究,选育出显性育性基因 *Ms2* 和矮秆基因 *Rht10* 紧密连锁的表现既矮秆又雄性不育的矮败小麦。矮败小麦兼有异花授粉和自花授粉特性,是理想的小麦遗传改良工具,可方便地用于各种途径的小麦育种,解决了自花授粉小麦开展轮回选择的国际难题。经过多年研究与实践,建立了方便高效的矮败小麦育种技术体系,在我国小麦育种中发挥了重要作用,通过矮败小麦育种体系选育出的轮选 987 成为我国北方重要的栽培品种^[74]。由此可见,矮秆基因在当前小麦育种过程中被利用,为当前株高育种提供了基因基础。由于很多株高相关基因并没有开发出对应的标记,还无法进行目标基因在育种中的应用。

3 展望

虽然小麦中已经定位克隆了一些与株高性状相关的 QTL 和基因,但与玉米、水稻等二倍体作物相比,关于小麦株高基因分子调控机制、激素代谢和信号传导等方面的研究还不够深入。另外,小麦基因组庞大(16 Gb,约是水稻基因组的 40 倍),结构

复杂,也限制了关于株高形成基因的定位、克隆及调控机理的研究。当前,随着二代和三代测序技术快速发展,小麦基因组工作取得突破性进展:普通小麦中国春的全基因组鸟枪法测序^[75],粗山羊草物理图谱构建^[76],3B 染色体基因精细图谱绘制^[77],普通小麦 A 基因组原始二倍体供体乌拉尔图小麦(AA)^[78]和 D 基因组供体粗山羊草(DD)的基因组测序^[79-80],整合来自 BAC 序列、全基因组重测序序列以及 BioNano 单分子光学图谱技术等数据,组装了 D 基因组的 7 条染色体序列^[81],IWGSC 公布最新的中国春参考序列(IWGSC RefSeq v1.0)。这些基因组数据为小麦功能基因组学研究奠定了坚实基础。全基因组关联分析技术(GWAS, genome-wide association studies)和蛋白组测序技术等新兴技术的出现和快速发展,为分离株高等数量性状的优异等位基因及功能调控研究提供了有效途径。随着小麦遗传连锁图谱信息的公布和完善, GWAS 技术在小麦重要农艺性状的遗传和育种研究中也取得较快发展,如 Pang 等^[82]通过 327609 个 SNP 位点对 768 份小麦材料进行 GWAS 分析和 QTL 分析,定位到了已经克隆的 *Rht-D* 基因和 *Rht12* 的 QTL 位点。由于株高对小麦植株形态建成和产量提升的重要性,以及其遗传特征的复杂性,我们应该灵活运用高通量测序及 GWAS 分析技术^[83]、蛋白组测序技术及功能基因组学,在小麦株高形成过程中的关键时期,对其目的基因的定位、克隆、信号传导以及分子调控机制等分别进行深入系统的研究,阐明小麦株高形成的分子遗传调控机制,从而为小麦产量提升提供一定的理论依据。

参考文献

- [1] Julia B, Jane E P, Elizabeth A A, Giles E D O, Julian I S. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575: 109-118
- [2] 汪晓璐,韩冉,宫文萍,程敦公,郭军,曹新有,翟胜男,李法计,晁妍,刘爱峰,李豪圣,宋健民,刘成,刘建军. 外源染色体导入对小麦主要农艺性状的影响. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(4): 834-845
Wang X L, Han R, Gong W P, Cheng D G, Guo J, Cao X Y, Zhai S N, Li F J, Zi Y, Liu A F, Li H S, Song J M, Liu C, Liu J J. Effects of alien chromosome on main agronomic traits of wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(4): 834-845
- [3] Dong H X, Yan S L, Liu J, Liu P, Sun J Q. *TaCOLDA1* defines a new regulator of plant height in bread wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17: 687-699
- [4] Sun T P. Gibberellin-GID1-DELLA: a pivotal regulatory module for plant growth and development. *Plant Physiology*, 2010, 154: 567-570
- [5] Ford B A, Foo E, Sharwood R, Karafiatova M, Vrána J, MacMillan C, Nichols D S, Steuernagel B, Uauy C, Dolezel J, Chandler P M, Spielmeier W. *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased *GA2-oxidaseA9* expression and reduced GA content. *Plant Physiology*, 2018, 177: 168-180
- [6] Oh E, Yamaguchi S, Hu J, Yusuke J, Jung B, Paik I, Lee H S, Sun T P, Kamiya Y, Choi G. PIL5, a phytochrome-interacting b HLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the *GAI* and *RGA* promoters in *Arabidopsis* seeds. *The Plant Cell*, 2007, 19: 1192-1208
- [7] De V D, Van B E, Satoh K, Balidion J, Mauleon R, Choi I R, Vera-Cruz C, Kikuchi S, Hofte M. Brassinosteroids antagonize gibberellin and salicylate-mediated root immunity in rice. *Plant Physiology*, 2012, 158: 1833-1846
- [8] 郑永兴,李鸽子,康国章. 小麦应对 Cu²⁺ 胁迫的生理及 ASA-GSH 合成酶基因表达的响应. *中国农业科技导报*, 2021, 23(1): 21-29
Zheng Y X, Li G Z, Kang G Z. Changes at growth physiological and transcriptional levels of genes encoding ascorbate-glutathione synthesis enzymes in wheat plants suffering from Cu²⁺ stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2021, 23(1): 21-29
- [9] Peng J, Richards D E, Hartley N M, Murphy G, Devos K M, Flintham J, Beales J, Fish L J, Worland A J, Pelica F, Sudhakar D, Christou P, Snape J W, Gale M D, Harberd N P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 1999, 400: 256-261
- [10] Mo Y, Vanzetti L S, Hale L, Spagnolo E J, Guidobaldi F, Ai-Oboudo J, Odle N, Pearce S, Helguera M, Dubcovsky J. Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131: 2021-2035
- [11] Cui F, Li J, Ding A M, Zhao C H, Wang L, Wang X Q, Li S S, Bao Y G, Li X F, Feng D S, Kong L R, Wang H G. Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(8): 1517-1536
- [12] 钟明志,魏淑红,龚胤书,张家敏,杨在君,彭正松. 硬粒小麦 ANW16G 株高和节间长的数量遗传模型分析. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 2020, 41(1): 35-41
Zhong M Z, Wei S H, Gong Y S, Zhang J M, Yang Z J, Peng Z S. Quantitative genetic model analysis of plant height and internode length of durum wheat ANW16G. *Journal of China West Normal University: Natural Sciences*, 2020, 41(1): 35-41
- [13] Zhang N, Fan X, Cui F, Zhao C, Zhang W, Zhao X, Yang L, Pan R, Chen M, Han J. Characterization of the temporal and spatial expression of wheat (*Triticum aestivum* L.) plant height at the QTL level and their influence on yield-related traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130: 1235-1252
- [14] 余马,张洪,左文松,李明,侯大斌. 小麦株高及其构成因子 QTL 定位研究. *四川农业大学学报*, 2017, 35(4): 465-475
Yu M, Zhang H, Zuo W S, Li M, Hou D B. QTL Mapping for plant height and its components in recombinant intercross

- lines population of wheat. Journal of Sichuan Agricultural University, 2017, 35(4): 465-475
- [15] 姜朋, 何漪, 张旭, 吴磊, 张平平, 马鸿翔. 宁麦 9 号与扬麦 158 株高及其构成因素的遗传解析. 作物学报, 2020, 46(6): 858-868
- Jiang P, He Y, Zhang X, Wu L, Zhang P P, Ma H X. Genetic analysis of plant height and its components for wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars Ningmai 9 and Yangmai 158. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(6): 858-868
- [16] Börner A, Schumann A E, Furst A, Coster H, Leithold B, Roder M S, Weber W E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105: 921-936
- [17] Sourdille P, Cadalen T, Guyomarc'h H, Snape J W, Perretant M R, Charmet G, Boeuf C, Bernard S, Bernard M. An update of the Courtot/Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(3): 530-538
- [18] Kumar N, Kulwal P L, Balyan H S, Gupta P K. QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. Molecular Breeding, 2007, 19(2): 163-177
- [19] Chu C G, Xu S S, Friesen T L, Faris J D. Whole genome mapping in a wheat doubled haploid population using SSRs and TRAPs and the identification of QTL for agronomic traits. Molecular Breeding, 2008, 22(2): 251-266
- [20] Manickavelu A, Kawaura K, Imamura H, Mori M, Ogiwara Y. Molecular mapping of quantitative trait loci for domestication traits and β -glucan content in a wheat recombinant inbred line population. Euphytica, 2011, 177(2): 179-190
- [21] Yu M, Mao S H, Chen G Y, Pu Z E, Wei Y M, Zheng Y L. QTLs for uppermost internode and spike length in two wheat RIL populations and their affect upon plant height at an individual QTL level. Euphytica, 2014, 200(1): 95-108
- [22] Zhang J, Zhang J P, Liu W H, Han H M, Lu Y Q, Yang X M, Li X Q, Li L H. Introgression of agropyron cristatum 6P chromosome segment into common wheat for enhanced thousand-grain weight and spike length. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(9): 1827-1837
- [23] Zhai H J, Feng Z Y, Li J, Liu X Y, Xiao S H, Ni Z F, Sun Q X. QTL analysis of spike morphological traits and plant height in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density SNP and SSR-based linkage map. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1617
- [24] Huang X Q, Cöster M H, Ganai M W, Roder M S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(8): 1379-1389
- [25] Liu G, Xu S B, Ni Z F, Xie C J, Qin D D, Li J, Lu L H, Zhang J P, Peng H R, Sun Q X. Molecular dissection of plant height QTLs using recombinant inbred lines from hybrids between common wheat (*Triticum aestivum* L.) and spelt wheat (*Triticum spelta* L.). Chinese Science Bulletin, 2011, 56: 1897
- [26] Griffiths S, Simmonds J, Leverington M, Wang Y K, Fish L, Sayers L, Alibert L, Orford S, Wingen L, Snape J. Meta-QTL analysis of the genetic control of crop height in elite European winter wheat germplasm. Molecular Breeding, 2012, 29: 159-171
- [27] Singh A, Knox R E, Depauw R, Singh A, Cuthbert R, Kumar S, Campbell H. Campbell genetic mapping of common bunt resistance and plant height QTL in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129: 243-256
- [28] Guan P, Lu L, Jia L J, Kabir M R, Zhang J B, Lan T Y, Zhao Y, Xin M M, Hu Z R, Yao Y Y, Ni Z F, Sun Q X, Pen H R. 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.). Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 529
- [29] Li X M, Xia X C, Xiao Y G, He Z H, Wang D S, Trethowan R, Wang H, Chen X M. QTL mapping for plant height and yield components in common wheat under water-limited and full irrigation environments. Crop Pasture Science, 2015, 66(7): 660-670
- [30] Tian X L, Wen W E, Xie L, Fu L P, Xu D A, Fu C, Wang D S, Chen X M, Xia X C, Chen Q J, He Z H, Cao S H. Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1397
- [31] Chen W G, Sun D Z, Yan X, Li R Z, Wang S G, Shi Y G, Jing R L. QTL analysis of wheat kernel traits, and genetic effects of *qKW-6A* on kernel width. Euphytica, 2019, 215: 11
- [32] Chai L L, Chen Z Y, Bian R L, Zhai H J, Cheng X J, Peng H R, Yao Y Y, Hu Z R, Xin M M, Guo W L, Sun Q X, Zhao A J, Ni Z F. Dissection of two quantitative trait loci with pleiotropic effects on plant height and spike length linked in coupling phase on the short arm of chromosome 2D of common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(12): 1815-1831
- [33] Wurschum T, Langer S M, Longin C F, Tucker M R, Leiser W L. A modern green revolution gene for reduced height in wheat. The Plant Journal, 2017, 92(5): 892-903
- [34] Chen C, He Z, Lu J, Li J, Ren Y, Ma C, Xia X. Molecular mapping of stripe rust resistance gene *YrJ22* in Chinese wheat cultivar Jimai 22. Molecular Breeding, 2016, 36: 118
- [35] Zou C, Wang P X, Xu Y B. Bulk sample analysis in genetics, genomics and crop improvement. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14: 1941-1955
- [36] Wang R X, Hai L, Zhang X Y, You G X, Yan C S, Xiao S H. QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai $\times$ Yu8679. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(2): 313-325
- [37] Gao F M, Wen W E, Liu J D, Rasheed A, Yin G H, Xia X C, Wu X X, He Z H. Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1099
- [38] 武柄瑾, 冯洁, 崔紫霞, 张传量, 孙道杰. 利用 90K 基因芯片进行小麦株高 QTL 分析. 麦类作物学报, 2017, 37(5): 578-584
- Wu B J, Feng J, Cui Z X, Zhang C L, Sun D J. QTL analysis of plant height by using 90K chip technology. Journal of Triticeae Crops, 2017, 37(5): 578-584
- [39] Wen W, Deng Q Y, Jia H Y, Wei L Z, Wei J B, Wan H S, Yang

- L M, Cao W J, Ma Z Q. Sequence variations of the partially dominant DELLA gene *Rht-B1c* in wheat and their functional impacts. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(11): 3299-3312
- [40] Bazhenov M S, Divashuk M G, Amagai Y, Watanabe N, Karlow G I. Isolation of the dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker. *Molecular Breeding*, 2015, 35(11): 1-8
- [41] Sun L H, Yang W L, Li Y F, Shan Q Q, Ye X B, Wang D Z, Yu K, Lu W W, Xin P Y, Pei Z, Guo X L, Liu D C, Sun J Z, Zhan K H, Chu J F, Zhang A M. A wheat dominant dwarfing line with *Rht12* which reduces stem cell length and affects GA synthesis, is a 5AL terminal deletion line. *The Plant Journal*, 2019, 97(5): 887-900
- [42] Zhao K J, Xiao J, Liu Y, Chen S L, Yuan C X, Cao A Z, You F M, Yang D L, An S M, Wang H Y, Wang X E. *Rht23* (*5Dq'*) likely encodes a Q homeologue with pleiotropic effects on plant height and spike compactness. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131: 1825-1834
- [43] 赵毅. 小麦株高相关基因 *TaDwarf11* 的克隆与功能分析. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019
Zhao Y. Cloning and functional analysis of plant height related gene *TaDwarf11* in wheat (*Triticum aestivum* L.). Yangling: Northwest A & F University, 2019
- [44] Zhang Y, Liang Z, Zong Y, Wang Y P, Liu J X, Chen K L, Qiu J L, Gao C X. Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 12617
- [45] 乔麟铁, 张磊, 张文萍, 赵光耀, 王玺, 贾继增. 小麦生长素结合基因 *TaABPI-D* 的克隆、功能标记开发及其与株高的关联. *作物学报*, 2012, 38(11): 2034-2041
Qiao L Y, Zhang L, Zhang W P, Zhao G Y, Wang X, Jia J Z. Molecular cloning and development of a functional marker of *TaABPI-D* gene associated with plant height in bread wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(11): 2034-2041
- [46] Zhang W P, Zhang L, Qiao L Y, Wu J, Zhao G Y, Jing R L, Jia J Z. Cloning and haplotype analysis of *TaSTE*, which is associated with plant height in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 2013, 31(1): 47-56
- [47] Zhang W P, Zhao G Y, Gao L F, Kong X Y, Guo Z A, Wu B H, Jia J Z. Functional studies of heading date-related gene *TaPRR73*, a paralog of *Ppd1* in common wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 772
- [48] Wang Y X, Xu Q F, Chang X P, Hao C Y, Li R Z, Jing R L. A dCAPS marker developed from a stress associated protein gene *TaSAP7-B* governing grain size and plant height in wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(2): 276-284
- [49] Dixon L E, Pasquariello M, Boden S A. TEOSINTE BRANCHED1 regulates height and stem internode length in bread wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(16): 4742-4750
- [50] Pearce S, Saville R, Vaughan S P, Chandler P M, Wilhelm E P, Sparks C A, Al-Kaff N, Korolev A, Boulton M I, Phillips A L, Hedden P, Nicholson P, Thomas S G. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. *Plant Physiology*, 2011, 157: 1820-1831
- [51] 柴岭岭. 普通小麦 2D 染色体株高和穗长 QTL 的精细定位与图位克隆. 北京: 中国农业大学, 2018
- Chai L L. Fine mapping and map-based cloning of QTL controlling plant height and spike length on chromosome 2D in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: China Agricultural University, 2018
- [52] Li A X, Yang W L, Guo X L, Liu D C, Sun J Z, Zhang A M. Isolation of a gibberellin-insensitive dwarfing gene, *Rht-B1e*, and development of an allele-specific PCR marker. *Molecular Breeding*, 2012, 30: 1443-1451
- [53] Kang H Y, Lin L J, Song Z J, Yuan J Y, Zhong M Y, Zhang H Q, Fan X, Sha L N, Wang Y, Xu L L, Zeng J, Zhou Y H. Identification, fine mapping and characterization of *Rht-dp*, a recessive wheat dwarfing (reduced height) gene derived from *Triticum polonicum*. *Genes & Genomics*, 2012, 34: 509-515
- [54] Chen L, Yang Y, Cui C G, Lu S, Lu Q M, Du Y Y, Su R N, Chai Y M, Li H J, Chen F Z, Yu F, Hu Y G. Effects of *Vrn-B1* and *Ppd-D1* on developmental and agronomic traits in *Rht5* dwarf plants of bread wheat. *Field Crops Research*, 2018, 219: 24-32
- [55] Wang Y S, Du Y Y, Yang Z Y, Chen L, Condon A G, Hu Y G. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat. *Field Crops Research*, 2015, 179: 35-43
- [56] Vikhe P, Venkatesan S, Chavan A, Tamhankar S, Patil R. Mapping of dwarfing gene *Rht14* in durum wheat and its effect on seedling vigor, internode length and plant height. *The Crop Journal*, 2019, 7: 187-197
- [57] Herter C P, Ebmeyer E, Kollers S, Korzun V, Leiser W L, Würschum T, Miedaner T. *Rht24* reduces height in the winter wheat population 'Solitär × Bussard' without adverse effects on Fusarium head blight infection. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(6): 1263-1272
- [58] Lu Y, Xing L P, Xing S J, Hu P, Cui C F, Zhang M Y, Xiao J, Wang H Y, Zhang R Q, Wang X E, Chen P D, Cao A Z. Characterization of a putative new semi-dominant reduced height gene, *Rht_NM9*, in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Genomics*, 2015, 42: 685-698
- [59] Daoura B G, Chen L, Hu Y G. Agronomic traits affected by dwarfing gene *Rht-5* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Crop Science*, 2013, 7(9): 1270-1276
- [60] Liu Y X, Zhang J L, Hu Y G, Chen J L. Dwarfing genes *Rht4* and *Rht-B1b* affect plant height and key agronomic traits in common wheat under two water regimes. *Field Crops Research*, 2017, 204: 242-248
- [61] Duan S, Zhao Z C, Qiao Y, Cui C G, Morgunov A, Condon A G, Chen L, Hu Y G. GAR dwarf gene *Rht14* reduced plant height and affected agronomic traits in durum wheat (*Triticum durum*). *Field Crops Research*, 2020, 248: 107721
- [62] Ellis M H, Spielmeier W, Gale K R, Rebetzke G J, Richards R A. "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(6): 1038-1042
- [63] 魏添梅, 昌小平, 闵东红, 景蕊莲. 小麦抗旱品种的遗传多样性分析及株高优异等位变异挖掘. *作物学报*, 2010, 36(6): 895-904
Wei T M, Chang X P, Min D H, Jing R L. Analysis of genetic diversity and tapping elite alleles for plant height in drought-

- tolerant wheat varieties. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(6): 895-904
- [64] 陈广凤, 陈建省, 田纪春. 小麦株高相关性状与 SNP 标记全基因组关联分析. *作物学报*, 2015, 41(10): 1500-1509
Chen G F, Chen J S, Tian J C. Genome-wide association analysis between SNP markers and plant height related traits in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(10): 1500-1509
- [65] Worland A J, Sayers E J, Korzun V. Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes. *Euphytica*, 2001, 119: 157-161
- [66] Tian X L, Zhu Z W, Xie L, Xu D A, Li J H, Fu C, Chen X M, Wang D S, Xia X C, He Z H, Cao S H. Preliminary exploration of the source, spread, and distribution of *Rht24* reducing height in bread wheat. *Crop Science*, 2019, 59(1): 19-24
- [67] Zhang X K, Yang S J, Zhou Y, He Z H, Xia X C. Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica*, 2006, 152(1): 109-116
- [68] 唐娜, 李博, 闵红, 胡银岗. 分子标记检测矮秆基因 *Rht-B1b*, *Rht-D1b* 和 *Rht8* 在我国小麦中的分布. *中国农业大学学报*, 2012, 17(4): 21-26
Tang N, Li B, Min H, Hu Y G. Distribution of dwarfing genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* in Chinese bread wheat cultivar detected by molecular markers. *Journal of China Agricultural University*, 2012, 17(4): 21-26
- [69] 许琦, 杨娜, 柴永峰, 杨淑巧, 赵智勇, 裴蕾, 郭文治, 刘跃鹏. 中国小麦主要矮秆基因的分布及其对株高的影响. *西北农业学报*, 2014, 23(5): 59-64
Xu Q, Yang N, Chai Y F, Yang S Q, Zhao Z Y, Pei L, Guo W Z, Liu Y P. Distribution and impact on plant height of major wheat dwarfing genes in china. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(5): 59-64
- [70] 徐晶晶, 蒋礼玲, 马晓岗, 宋娇. 青海育成小麦 5 个主效矮秆基因的分子检测. *植物遗传资源学报*, 2017, 18(3): 564-572
Xu J J, Jiang L L, Ma X G, Song J. The molecular detection of give main effect dwarfing genes in qinghai bred wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(3): 564-572
- [71] Korzun V, Röder M S, Ganai M W, Worland A J, Law C N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 1104-1109
- [72] Asplund L, Leino M W, Hagenblad J. Allelic variation at the *Rht8* locus in a 19th century wheat collection. *The Scientific World Journal*, 2012, 2012: 385610
- [73] 周晓变, 赵磊, 陈建辉, 阳霞, 王永彦, 张香粉, 闫雪芳, 董中东, 崔党群, 陈锋. 黄淮麦区小麦种质资源矮秆基因分布及其与农艺性状的关系. *麦类作物学报*, 2017, 37(8): 997-1007
Zhou X B, Zhao L, Chen J H, Yang X, Wang Y Y, Zhang X F, Yan X F, Dong Z D, Cui D Q, Chen F. Distribution of dwarf genes and their association with agronomic traits in bread wheat from the yellow and huai wheat region. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(8): 997-1007
- [74] 刘宏伟, 刘秉华, 周阳, 杨丽, 王山荭. 矮败小麦育种技术研究进展. *中国农业科技导报*, 2013, 15(1): 25-29
Liu H W, Liu B H, Zhou Y, Yang L, Wang S H. Progress in dwarf male-sterile wheat breeding technology system. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15(1): 25-29
- [75] Brechley R, Spannagl M, Pfeifer M, Barker G L A, Damore R, Allen A M, McKenzie N, Kramer M, Kerhornou A, Bolser D, Kay S, Waite D, Trick M, Bancroft I, Gu Y, Huo N, Luo M C, Sehgal S K, Gill B S, Kianian S, Anderson O D, Kersey P, Dvorak J, Mccombie W R, Hall A, Mayer K F X, Edwards K J, Bevan M W, Hall N. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. *Nature*, 2012, 491(7426): 705-710
- [76] Luo M C, Gu Y Q, You F M, Deal K R, Ma Y, Hu Y, Huo N, Wang Y, Wang J, Chen S, Jorgensen C M, Zhang Y, McGuire P E, Pasternak S, Stein J C, Ware D, Kramer M, McCombie W R, Kianian S F, Martis M M, Mayer K F X, Sunish K, Sehgal S K, Li W, Gill B S, Bevan M W, Šimková H, Doležel J, Weining S, Lazo G R, Anderson O D, Dvorak J. A 4-gigabase physical map unlocks the structure and evolution of the complex genome of *Aegilops tauschii*, the wheat D-genome progenitor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(19): 7940-7945
- [77] Choulet F, Alberti A, Theil S, Glover N, Barbe V, Daron J, Pingault L, Sourdille P, Couloux A, Paux E, Leroy P, Mangenot S, Guilhot N, Gouis J L, Balfourier F, Alaux M, Jamilloux V, Poulain J, Durand C, Bellec A, Gaspin C, Safar J, Dolezel J, Rogers J, Vandepoele K, Aury J, Mayer K F X, Berges H, Quesneville H, Wincker P, Feuillet C. Structural and functional partitioning of bread wheat chromosome 3b. *Science*, 2014, 345(6194): 1249721
- [78] Ling H Q, Zhao S C, Liu D C, Wang J Y, Sun H, Zhang C, Fan H J, Li D, Dong L L, Tao Y, Gao C, Wu H L, Li Y W, Cui Y, Guo X S, Zheng S S, Wang B, Yu K, Liang Q S, Yang W L, Lou X Y, Chen J, Feng M J, Jian J B, Zhang X F, Luo G B, Jiang Y, Liu J J, Wang Z B, Sha Y H, Zhang B R, Wu H J, Tang D Z, Shen Q H, Xue P Y, Zou S H, Wang X J, Liu X, Wang F M, Yang Y P, An X L, Dong Z Y, Zhang K P, Zhang X Q, Luo M C, Dvorak J, Tong Y P, Wang J, Yang H M, Li Z S, Wang D W, Zhang A M, Wang J. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. *Nature*, 2013, 496(7443): 87
- [79] Jia J Z, Zhao S C, Kong X Y, Li Y R, Zhao G Y, He W M, Appels R, Pfeifer M, Tao Y, Zhang X Y, Jing R L, Zhang C, Ma Y Z, Gao L F, Gao C, Spannagl M, Mayer K F X, Li D, Pan S K, Zheng F Y, Hu Q, Xia X C, Li J W, Liang Q S, Chen J, Wicker T, Gou C Y, Kuang H H, He G Y, Luo Y D, Keller B, Xia Q J, Lu P, Wang J Y, Zou H F, Zhang R Z, Xu J Y, Gao J L, Middleton C P, Quan Z W, Liu G M, Wang J, Yang H M, Liu X, He Z H, Mao L, Wang J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 2013, 496(7443): 91
- [80] Zhao G Y, Zou C, Li K, Wang K, Li T B, Gao L F, Zhang X X, Wang H J, Yang Z J, Liu X, Jiang W K, Mao L, Kong X Y, Jiao Y N, Jia J Z. The *Aegilops tauschii* genome reveals multiple impacts of transposons. *Nature Plants*, 2017, 3(12): 946
- [81] Luo M C, Gu Y Q, Puiu D, Wang H, Twardziok S, Deal K R, Huo N X, Zhu T T, Wang L, Wang Y, McGuire P E, Liu S Y, Long H, Ramasamy R K, Rodríguez J C, Van S L, Yuan L X, Wang Z Z, Xia Z Q, Xiao L C, Anderson O D, Ouyang S H, Liang Y, Zimin A V, Pertea G, Qi P, Bennetzen J L, Dai X

- T, Dawson M W, Muller H, Kugler K G, Rivaroladuarte L, Spannagl M, Mayer K F X, Lu F H, Bevan M W, Leroy P, Li P C, You F M, Sun Q X, Liu Z Y, Lyons E H, Wicker T, Salzberg S L, Devos K M, Dvořák J. Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii*. *Nature*, 2017, 551 (23): 498-502
- [82] Pang Y L, Liu C X, Wang D F, Amand P, Bernardo A, Li W H, He F, Li L Z, Wang L M, Yuan X F, Dong L, Su Y, Zhang H R, Zhao M, Liang Y L, Jia H Z, Shen X T, Lu Y, Li A F, Wang H G, Kong L R, Bai G H, Liu S B. High-resolution genome-wide association study identifies genomic regions and candidate genes for important agronomic traits in wheat. *Molecular Plant*, 2020, 13 (9): 1311-1327
- [83] 张红杰, 邓中印, 陶姝, 孙国梁, 贾美玲, 王振玉, 廖如意, 郑兴卫, 李爱丽, 毛龙, 郑军, 耿帅锋. CIMMYT 新引进合成小麦株高性状全基因组关联分析. *植物遗传资源学报*, DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20201208002
- Zhang H J, Deng Z Y, Tao S, Sun G L, Jia M L, Wang Z Y, Liao R Y, Zheng X W, Li A L, Mao L, Zheng J, Geng S F. Genome-wide association study (GWAS) for plant height traits in synthetic wheat lines introduced in CIMMYT. *Journal of Plant Genetic Resources*, DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20201208002