

小麦矮秆基因研究进展

李彩华, 赵彦坤, 李占坤, 单子龙, 曹巧, 马亮, 王飞, 高振贤*

石家庄市农林科学研究院小麦研究中心, 石家庄 050041

摘要: 小麦是世界上种植最广泛的作物之一, 其株高是优化收获指数、实现粮食产量最大化的重要因素。系统综述了小麦矮秆(reduced height, *Rht*)基因的分类、多效性特征, 以及这些基因功能标记在小麦育种中的应用, 讨论了目前已发现的 26 个与小麦株高密切相关的基因对赤霉素的敏感性及其研究进展, 展望了采用各种技术手段挖掘新的矮秆基因的可行性及其在小麦遗传育种中的潜力, 以期为提高小麦产量研究提供理论参考。

关键词: 小麦; 矮秆基因; 分类; 多效性; 功能标记

DOI: 10.19586/j.2095-2341.2024.0084

中图分类号: Q75, S332

文献标志码: A

Research Progress on *Rht* Genes in Wheat

LI Caihua, ZHAO Yankun, LI Zhankun, SHAN Zilong, CAO Qiao, MA Liang, WANG Fei, GAO Zhenxian*

Wheat Research Center, Shijiazhuang Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050041, China

Abstract: Wheat is one of the most widely grown crops in the world and its plant height is an important factor in optimizing harvest index and maximize grain yield. This review systematically summarized the classification and pleiotropy characteristics of wheat *Rht* genes, as well as the application of gene functional markers in wheat breeding. The sensitivity and research progress of 26 genes related to plant height to gibberellins were discussed and the feasibility of exploiting new dwarf genes by various technical means and their potential in wheat genetic breeding were prospected, in order to provide theoretical reference for improving wheat yield research.

Key words: wheat; dwarf genes; classification; pleiotropy; functional markers

小麦为世界人口提供了 20% 的热量, 为欠发达国家约 25 亿人提供了类似比例的日常蛋白质。小麦作为种植最广泛的作物, 能够适应广泛的纬度、温度、灌溉制度以及土壤养分水平, 未来其产量对全球粮食安全的影响比任何作物都更为显著^[1]。20 世纪 60 年代, 在水稻(*Oryza sativa* L.) 和小麦中引入矮秆基因, 对“绿色革命”起到了重要的作用。这些携带抗倒伏且具备高产特性的半矮秆小麦品种(得益于其有效分蘖和生物量增加), 很好地响应了当时氮肥的开发利用和灌水措施的改良。结合小麦遗传学和农艺管理的综合改善, 大

大提高了粮食产量, 使得包括拉丁美洲和亚洲在内的多个发展中国家能够实现小麦的自给自足^[2]。

矮秆(*Rht*)基因造成的秸秆缩短, 进而引起株高降低, 长期以来被视为小麦收获指数增加的驱动因素^[3]。高产半矮秆品种含有从日本矮秆小麦‘Norin10’中引入的矮秆基因 *Rht1/Rht2* (即 *Rht-B1b/Rht-D1b*)。这些基因已被广泛用于小麦育种中, 目前超过 95% 的栽培小麦品种含有至少一个 *Rht1* 或 *Rht2* 等位基因^[4]。与日本品种‘Norin10’的基因转移类似, 20 世纪初来自‘Akakomugi’的降

收稿日期: 2024-04-15; 接受日期: 2024-05-20

基金项目: 科技部科技创新 2030 重大项目(2023ZD0402602); 现代农业小麦产业技术体系项目(CARS-03); 河北省现代农业产业技术体系项目(HBCT2023010206); 河北现代种业科技创新团队项目(21326318D)。

联系方式: 李彩华 E-mail: licaihua415@126.com; *通信作者 高振贤 E-mail: zhenxiangao@163.com

低株高基因 *Rht8* 被引入意大利小麦品种,后来又引入阿根廷和中南欧的小麦生产区^[5]。矮秆基因(*Rht1*、*Rht2*和*Rht8*)降低株高后成功提高了植株的抗倒性,对氮肥的反应以及最终的粮食产量,因此吸引了更多科学家在小麦中开发和鉴定其他矮秆基因。

截至目前,共有26个*Rht*基因被编目,分布在2A、2B、2D、3B、3D、4B、4D、5A、5D、6A、7A和7B染色体上^[6-7],但是只有数量有限的株高基因被分离出来。例如,被称为“绿色革命”基因的*RhtB1b*(*Rht1*)和*RhtD1b*(*Rht2*)于1999年被克隆,编码赤霉素信号通路的负转录调节因子DELLA蛋白,这两个基因及其等位基因对赤霉素(gibberellins, GA)不敏感,而其他*Rht*基因对GA敏感。2022年,*Rht8*基因 *TraesCSU02G024900* 被克隆,它编码一种核糖核酸酶H蛋白,通过参与GA生物合成来调控植株高度^[8]。*Rht24*编码赤霉素2-氧化酶TaGA2ox-A9,其等位基因*Rht24b*不仅能降低植株高度且产量不受损失,还显著提高了氮利用效率、光合速率及相关基因的表达^[9]。一个新的基因*TaWUS-like*,主要调控旗叶叶鞘包穗和植株形态建成,可抑制GA3和/或油菜素甾体(brassinosteroids, BRs)的合成,从而影响信号转导的功能,进一步促进茎缩短和植株矮化^[10]。随着越来越多矮秆基因被挖掘,不仅为小麦遗传育种改良提供新的矮秆基因来源,而且能促进适应不同生态环境小麦品种的遗传多样性发展。

1 矮秆基因的分类

引起植株矮化最常见的原因有两个,一个是参与GA信号通路的基因发生突变,另一个是控制植物激素GA生物合成的基因发生突变。GA是一组二萜类羧酸,在调控植物生长和发育相关生理过程中发挥重要作用,例如GA参与种子萌发、芽/茎伸长、细胞分裂和花发育的生理过程。根据对外施GA应答反应将相应的小麦矮化突变体分为GA不敏感和GA敏感两种类型^[11]。GA不敏感突变体在GA信号通路中负责正、负调控基因发生突变,通常被认为是GA生物合成缺陷。

1.1 GA不敏感型矮秆基因

自“绿色革命”以来,GA不敏感的矮秆基因

*Rht1*和*Rht2*一直是小麦育种中主要使用的矮秆基因。目前,熟知的GA不敏感的基因如*Rht-B1b*(*Rht1*)、*Rht-D1b*(*Rht2*)等也被描述为*Rht-1*基因,编码通过负调控赤霉素信号通路抑制植物细胞生长的DELLA蛋白,因此由*Rht-1*基因引起的侏儒症不能被外源GA挽救。

1.1.1 GA信号通路 GA是环状二萜分子,GA信号转导途径几乎调节植物整个生长发育过程。DELLA蛋白与GA信号通路的下游转录因子相互作用,作为核心负调控因子抑制多种GA反应。GA信号转导途径包括信号感知和信号转导,主要涉及GID1、DELLA蛋白和介导DELLA蛋白降解的其他调节因子(如F-box型蛋白)^[12]。DELLA属于植物特异性转录因子GRAS家族的一个亚群,DELLA蛋白由N末端GA信号结构域(包含DELLA和VHYNP基序)和高度保守的C末端GRAS结构域(包含LHR1、VHIID、LHR2、PYFRE和SAW基序)组成^[13]。DELLA的N-末端区域不同于GRAS家族的其余成员,所有DELLA都有与GID1结合所必需的N端GA感知区,C端GRAS结构域主要通过多种调节蛋白相互作用来抑制GA反应^[12]。GA与其受体蛋白GID1结合,通过诱导DELLA蛋白C端结构域的构象变化来促进GA-GID1-DELLA复合物的形成。这刺激SCF(SLY1/GID2)E3泛素连接酶对DELLA的多泛素化,并随后被26S蛋白酶体的降解。因此,GA通过刺激DELLA的降解来促进植物生长。

1.1.2 *Rht-1*基因 在六倍体小麦中,DELLA蛋白由位于第四同源群的3个同源*Rht-1*基因编码,这些野生型等位基因分别被命名为*Rht-A1a*、*Rht-B1a*和*Rht-D1a*。小麦植株高度降低是由等位基因*Rht-B1a*或*Rht-D1a*突变引起的,这些突变后的等位基因分别被命名为*Rht-B1b*和*Rht-D1b*(先前也被称为*Rht1*和*Rht2*)。*Rht-B1b*和*Rht-D1b*突变仅在小麦中被发现,它们发生在N端LEQLE基序中原来编码谷氨酰胺(Q, CAG; 对应于*Rht-B1b*)和谷氨酸(E, GAG; 对应于*Rht-D1b*)的密码子上。在这些突变中,密码子中的第一个核苷酸发生了T→C和T→G的碱基替换,这两种替换均导致了终止密码子(TAG)产生^[14]。由*Rht-B1b*和*Rht-D1b*引起的半矮秆是明显的功能获得性表型。前人曾假设,在这些基因发生突变之后,临近的1个或若干个AUG的起始密码子处可重新启动翻译,从而

产生N-末端截短的蛋白质赋予突变表型^[14]。在一个硬粒小麦中,发现了*Rht-B1b*基因内第二位点抑制突变。该突变位于GRAS结构域的PFYRE基序中,是一个产生错义突变(E529K),能够部分地抑制半矮化表型^[15]。从半矮秆到高秆的表型逆转,间接地为蛋白质的C端部分确实被翻译的假设提供了证据。随后在小麦中证明*Rht-B1b*和*Rht-D1b*通过蛋白质翻译重新启动产生N端截短的蛋白^[16]。截短的DELLA蛋白可在茎和穗中表达,但无法在种子的糊粉层中表达,由此证明了“绿色革命”等位基因的表型效应是由一种截短的、对GA不敏感的蛋白质引起的,其翻译取决于具有组织特异性翻译的重新启动^[16]。

在*Rht-B1*和*Rht-D1*基因座上,除了野生型等位基因(*Rht-B1a*和*Rht-D1a*)外,其他14个*Rht-B1*等位基因(*Rht-B1b*~*Rht-B1o*)和9个*Rht-D1*等位基因(*Rht-D1b*~*Rht-D1j*)也已被鉴定(表1),*Rht-B1b*~*Rht-B1g*、*Rht-D1b*~*Rht-D1d*主要通过基因图谱鉴定^[17],*Rht-B1h*~*Rht-B1o*和*Rht-D1e*~*Rht-D1j*利用改良的EcoTILLING技术检测中国小麦微核心种质,并对1500多个栽培品种进行鉴定^[17]。其中,快中子处理携带*Rht-B1b*小麦产生的*Rht-B1g*等位基因和筛选到的自然变异*Rht-B1i*赋予高秆表型;源自‘Tom Thumb’品种的*Rht-B1c*和源自‘矮变1

号’的*Rht1-D1c*(*Rht10*)是极端的矮化突变体^[13]。与野生型等位基因相比,*Rht-B1b*、*Rht-B1d*、*Rht-B1e*、*Rht-D1b*、*Rht-D1c*和*Rht-D1d*在DELLA区携带单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)变化,导致提前产生终止密码子^[13-14, 18-19],其中*Rht-B1d*编码框中发现的单碱基突变与*Rht-B1b*一致,但是其表型严重矮化,推测编码框外还存在未发现的突变影响植株高度^[13]。*Rht-B1c*引起的极端矮化表型是基因组序列中2026 bp片段插入引起的,在转录物中产生90 bp的插入序列,预测在高度保守的DELLA结构域插入了30个氨基酸^[13]。*Rht-D1c*的极度矮化是由于半矮秆等位基因*Rht-D1b*的过度表达,使基因拷贝数增加引起的^[13]。*Rht-B1h*、*Rht-B1i*、*Rht-B1j*、*Rht-B1m*、*Rht-B1n*、*Rht-B1o*、*Rht-D1e*、*Rht-D1f*和*Rht-D1h*编码区或非编码区存在一个或多个SNPs,除*Rht-B1n*仅产生无义突变外,其余均产生氨基酸改变,*Rht-B1k*、*Rht-B1l*和*Rht-D1g*编码区或非编码区中小片段的插入和缺失导致移码突变^[17]。酵母双杂试验显示,*Rht-B1b*~*Rht-B1g*、*Rht-D1b*~*Rht-D1e*、*Rht-D1h*等位变异均导致不能与GA受体GID1结合的DELLA蛋白。因此,*Rht-1*等位基因变异的发现大大丰富了小麦育种资源库,有助于小麦中*Rht*基因功能研究,促进小麦遗传资源改良。

表1 *Rht-1*位点基因信息
Table 1 The information of *Rht-1* locus

基因	等位变异	染色体	核苷酸变化 ^a	效应 ^b	参考文献
<i>Rht-A1</i>	<i>Rht-A1a</i>	4A	野生型	—	[17]
	<i>Rht-A1b</i>	4A	G994A	G332S	[17]
	<i>Rht-A1c</i>	4A	C1430A	S477Y	[17]
	<i>Rht-A1d</i>	4A	G817A, C818T	A273I	[17]
	<i>Rht-A1e</i>	4A	A(-33)G	5'-非编码	[17]
	<i>Rht-A1f</i>	4A	C420G	P140=	[17]
	<i>Rht-A1g</i>	4A	T565A	S189T	[17]
<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-B1a</i>	4B	野生型	—	[14]
	<i>Rht-B1b</i> (<i>Rht1</i>)	4B	C190T	Q64*	[14]
	<i>Rht-B1c</i>	4B	G43C, G75A, Veju插入	G15R, M25I, 30 K49后添加230个残留物	[13]
	<i>Rht-B1d</i>	4B	C190T	Q64*	[13]
	<i>Rht-B1e</i>	4B	A181T	K61*	[13]
	<i>Rht-B1f</i>	4B	—	—	[20]
	<i>Rht-B1g</i>	4B	—	—	[21]
	<i>Rht-B1h</i>	4B	G43C, G75A, A723G, A1761C, T1877:	G15R, M25I, A241=, A587=	[17]

续表

基因	等位变异	染色体	核苷酸变化 ^a	效应 ^b	参考文献
	<i>Rht-B1i</i>	4B	A614G	E205G	[17]
	<i>Rht-B1j</i>	4B	T911C, C913A	L304P	[17]
	<i>Rht-B1k</i>	4B	T983TT	L328, 移码	[17]
	<i>Rht-B1l</i>	4B	G(-33):20	5'-非编码	[17]
	<i>Rht-B1m</i>	4B	G1871T	3'-非编码	[17]
	<i>Rht-B1n</i>	4B	C1677T	N559=	[17]
	<i>Rht-B1o</i>	4B	B1o C716T、C924T	A239V、H308=	[17]
<i>Rht-D1</i>	<i>Rht-D1a</i>	4D	野生型	-	[14]
	<i>Rht-D1b(Rht2)</i>	4D	G181T	E61*	[14]
	<i>Rht-D1c</i>	4D	多拷贝 <i>Rht-D1b</i>	-	[13]
	<i>Rht-D1d</i>	4D	不是新等位变异	-	[13]
	<i>Rht-D1e</i>	4D	G1183C	A395P	[17]
	<i>Rht-D1f</i>	4D	T77C	M26T	[17]
	<i>Rht-D1g</i>	4D	T1322:10	N438, 移码	[17]
	<i>Rht-D1h</i>	4D	T1172G	L391R	[17]
	<i>Rht-D1i</i>	4D	G586A	G196S	[17]
	<i>Rht-D1j</i>	4D	A31C	S11R	[17]

注:a列数字表示翻译起始密码子中从碱基“A”开始的核苷酸变化位置,左边字母表示野生型核苷酸,右边的字母代表突变核苷酸;“-”表示5'非编码区;“:”表示碱基缺失,后面跟数字表示缺失的碱基数目。b列数字表示从甲硫氨酸开始的氨基酸变化位置,左边字母表示野生型氨基酸,右边字母代表突变氨基酸;“=”表示同义突变,“*”表示终止密码子。

在 *Rht-A1* 基因座上,鉴定了包括野生型 *Rht-A1a* 在内的7个等位基因(表1),其余6种新变异分别被命名为 *Rht-A1b~Rht-A1g*。具体而言, *Rht-A1e* 在5'非编码区含有一个SNP; *Rht-A1b*、*Rht-A1c*、*Rht-A1f*和 *Rht-A1g*在编码区各含有1个SNP;而 *Rht-A1d*则在编码区有两个相邻的SNP。在这7个等位基因中,有4个是错义突变(*Rht-A1b、c、d、g*),1个是同义突变(*Rht-A1f*)^[17]。预测的RHT-A1氨基酸序列包含所有已知的保守DELLA蛋白结构域,且与 *Rht-B1*和 *Rht-D1b*具有相似的表达谱,推测 *Rht-A1*可编码一种具有功能性的DELLA蛋白^[13]。酵母双杂试验发现,从中国春克隆的 *Rht-A1*基因编码DELLA蛋白,在GA3存在的情况下,可以和

TaGID1-A1、TaGID1-B1和TaGID1-D1发生强烈的相互作用^[22]。因此, *Rht-A1*基因的突变可能导致GA不敏感,但尚未发现或被选择,也可能不像其同源基因那样具有明显表型,进一步功能研究需要获得相应突变体材料。

1.2 GA敏感型矮秆基因

Rht4、*Rht5*、*Rht6*、*Rht7*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht12*、*Rht13*、*Rht14*、*Rht16*、*Rht18*、*Rht24*和 *Rht25*是与GA生物合成相关的基因,属于GA敏感矮秆基因^[9、23-25],其中 *Rht8*^[26]、*Rht12*^[27]、*Rht13*^[28]、*Rht18*^[29]、*Rht24*^[9]、*Rht25*^[30]已被克隆或已在小麦中开展了深入研究(表2)。这类矮秆基因对胚芽鞘长度和幼苗活力没有显著的负面影响,且由它们造成的

表2 GA敏感矮秆基因及其他矮秆基因

Table 2 GA sensitive dwarf genes and other dwarf genes

基因	染色体	编码基因	突变来源	是否GA敏感	是否克隆	克隆方法	参考文献
<i>Rht4</i>	2BL	-	Burt 经伽马射线辐射	是	否		[25]
<i>Rht5</i>	3BS	-	Marfed 经EMS诱变	是	是	图位克隆	[31]
<i>Rht8</i>	2DS	<i>RNase H-like</i> 蛋白	京411 经EMS诱变混合群体分离分析	是	是	混合群体分离分析	[8]
<i>Rht9</i>	5AL或者7B	-	Mai 18 和 Mara 重组自交系	是	否		[32]

续表

基因	染色体	编码基因	突变来源	是否 GA 敏感	是否克隆	克隆方法	参考文献
<i>Rht12</i> 5A		<i>GA2-b</i> -双加氧酶 (<i>GA2oxA13</i>)	γ 射线诱变获得 Karcagi 522M7K	是	是	混池转录组测序	[33]
<i>Rht13</i> 7BL		<i>NB-LRR</i>	‘Chuanmai 18’ 和 ‘Magnif M1’ 重组自交系	是	是	图位克隆结合测序	[28]
<i>Rht14</i> 6AS	—	—	栽培种	是	否	—	[34]
<i>Rht15</i> 未知	—	—	经 EMS 诱变获得 ‘Durox’	—	否	—	[35]
<i>Rht17</i> 未知	—	—	‘Chirs’ 经 DES 诱变	—	否	—	[35]
<i>Rht18</i> 6A		<i>GA2oxA9</i>	‘Icaro’ 经叠氮化钠诱变	是	是	图位克隆结合测序	[29]
<i>Rht19</i> 未知	—	—	‘Vic’ 经 EMS 诱变	—	否	—	[35]
<i>Rht20</i> 未知	—	—	‘Burt’ 经 γ -射线诱变	—	否	—	[35]
<i>Rht22</i> 7AS	—	—	dwarf Polish wheat 和 JAM 重组自交系	—	否	图位克隆	[36]
<i>Rht23</i> 5DL		<i>AP2</i> 转录因子	NAUH164(‘苏麦 3’ 经 EMS 诱变)	—	是	图位克隆	[37]
<i>Rht24</i> 6A		<i>GA2oxA9</i>	‘京冬 8 号’ 和 ‘矮抗 58’ 重 组自交系	是	是	图位克隆	[38]
<i>Rht25</i> 6AS		<i>PLATZ-A1</i>	‘UC1110’ 和 ‘PI610750’ 重 组自交系	是	是	图位克隆	[30]
<i>Rht26</i> 3DL	—	—	‘中麦 175’ 和 ‘轮选 987’ 重 组自交系	—	是	图位克隆	[7]

注:EMS—甲基磺酸乙酯;NB-LRR—富含亮氨酸核苷酸结合位点。

植株矮化及其他负面效应可以通过外施 GA 得以补救。

1.2.1 已克隆 GA 敏感型矮秆基因 GA 敏感的 *Rht8* 基因位于小麦 2D 染色体的短臂上,该基因既可以降低植株的高度,又能保持胚芽鞘长度不受影响,这一特性使得 *Rht8* 基因被广泛应用于小麦半矮化育种策略中。与 *Rht8* 紧密连锁的 SSR 标记 WMS261 常用来检测其基因型,通常有 165、174 和 192 bp 3 种不同的带型。与 174 bp 等位基因相比,192 bp 等位基因型使株高降低约 8 cm,而 165 bp 等位基因型使株高增加约 3 cm^[39]。值得一提的是,WMS261-192 bp 类型的 *Rht8* 矮秆等位变异,其发现可以追溯到 20 世纪 20 年代。当时,意大利育种家 Nazareno Strampelli 从日本小麦品种 ‘Akakomugi’ 中发现了这一优异等位变异^[40],之后通过杂交选育,此等位变异被成功应用到世界其他地区的小麦育种中。然而,在北欧 WMS261-192 bp 等位基因仅在乌克兰和保加利亚地区被发现^[5],这表明其地理分布仍具有一定的局限性。此外,*Rht8* 的 WMS261-192 bp 等位类型在我国小麦育种中也非常常见^[29]。有趣的是,在我国几个

地方种中也检测到 WMS261-192 bp 的存在,因此研究人员推测这种 *Rht8* 类型的等位基因并非完全来源于日本品种 ‘Akakomugi’ 经由意大利的单一路径,也有可能部分或全部源自中国本土小麦品种。这一观点与 ‘Akakomugi’-意大利起源的传统说法形成了并列考量。WMS261-174(bp) 等位类型在美国、英国、德国和法国的小麦品种中最为常见,它与光周期敏感的 *Ppd-D1b* 等位基因紧密连锁。这一连锁特性被推测可能对北方地区的小麦品种生长尤为有益^[39-40]。最近利用两个小麦突变体 *Rht8-2* 和 *Rht8-3* 构建的分离群体克隆了 *Rht8* 基因,发现其编码 RNase H-like 蛋白,通过影响具有生物活性的 GA 含量进而降低株高^[8]。此外,Chai 等^[26] 通过图位克隆方法也获得 *Rht8* 基因并研究了其功能,两项研究均表明 *Rht8* 的矮秆基因在小麦育种过程中被正向选择。

Rht12 是显性 GA 应答的矮秆基因,来源于 γ 射线诱导突变体材料 Karcagi 522M7K^[33]。*Rht12* 对株高的影响比 *Rht1* 或 *Rht2* 更大,能使小麦株高降低约 46%,且几乎对产量不产生负面影响。*Rht12* 与 *Rht18* 突变体在小麦育种中展现出一系列重要

的共享特征。首先,两者都来源于射线诱导的突变,对株高都具有相对较强的影响,而这种影响并不波及胚芽鞘的长度;其次,两者都是显性基因^[41-42]。然而,它们的基因组位置不同,*Rht12*位于5A染色体,而*Rht18*位于6A染色体^[41, 43]。*Rht12*降低株高的机制与*Rht18*相似,主要在于*Rht12*编码GA2-b-dioxygenase,并将其命名为GA2oxA14^[41];而Buss等^[27]则采用了Pearce的命名法,将其命名为GA2oxA13。当GA2oxA13的表达增加时,它会移除GA生物合成途径中早期的GA前体,从而导致GA₁含量降低,进而使植株高度变矮^[27]。推测在野生型中,存在转录抑制因子与GA2oxA13基因DNA调控区域的结合,这使其表达维持在较低水平。因此,确定激活GA2oxA13转录的分子机制将成为未来的研究方向。

*Rht18*由硬粒小麦经快中子突变获得,后转入普通小麦,并被确定位于6A染色体上^[44]。在*Rht18*突变体中,GA2oxA9的表达增加,导致GA含量降低。这是因为GA2oxA9将中间体GA₁₂转化为无活性代谢产物GA₁₁₀,从而有效减少了生物活性GA₁含量,使得株高降低,因此GA2oxA9被鉴定为矮秆基因^[29]。随后,研究发现*Rht24*也定位于6A号染色体上,能解释11%的株高变异^[44]。*Rht24*位点两侧,存在两个简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)标记,即Xwmc256和Xbarc103^[38]。值得注意的是,6A染色体上控制株高的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)在其他QTL定位研究中也有报道。将全球范围内收集到的1110个冬小麦品种进行全基因组关联分析,发现*Rht24*可以解释15.0%的株高变异,这一比例虽然略低于*Rht-D1*的21.3%,但仍然是影响株高的重要因素^[44]。具体而言,*Rht24*编码的是GA2-dioxygenase—TaGA2ox-A9^[9]。小麦拔节时期,检测到等位基因*Rht24b*在茎中高表达,这一现象直接导致茎中GA生物活性降低^[9]。此外,*Rht24b*显著提高了氮素利用效率、光合速率及其相关基因的表达。进化分析表明,*Rht24b*最早出现于超过一半的野生二粒小麦中,这表明它经历了自然和人工选择^[9]。针对*Rht18*的突变体及其原始材料进行的深入测序发现,在其GA2oxA9的开放阅读框(open reading frame, ORF)和转录起始上游7 kb的区域内没有检测到有多态性位点^[29]。进一步地,*Rht18*突变体中的GA2oxA9序列,在ORF和5'

上游启动子区的1.4 kb范围内,与*Rht24b*序列一致。然而,在遗传作图层面,*Rht18*的位置接近6A号染色体的着丝粒,这一区域由于缺乏重组难以进行精细作图^[29]。相比之下,*Rht24*被定位在6AL号染色体413.7Mb的遗传图谱上,与着丝粒之间存在着很大的遗传距离(283.3~288.7Mb),因此可以合理推测*Rht24*可能不等于*Rht18*^[9]。此外,有研究发现,硬粒小麦高秆和矮秆亲本中GA2oxA9的启动子和编码区序列无差异,但在启动子区存在明显的甲基化差异,TdGA2oxA9在矮系中的表达高于高系,GA1生物活性也较低^[45]。这一发现进一步揭示了两个高度一致的甲基化相关基因也位于该候选区域,并且在高系和矮系间表达不同,小麦可以通过调节GA2oxA9启动子中的DNA甲基化进而调控基因表达^[45]。然而,*Rht24*和*Rht18*是否也通过DNA甲基化进而调控该基因表达有待进一步研究。

*Rht13*是一个备受瞩目的候选基因,有望取代小麦当前广泛使用的矮秆基因。其独特之处在于能够降低最终植株高度,同时又不影响幼苗生长^[42, 46]。与*Rht-B13a*相比,*Rht-B13b*降低株高17%~34%,降低程度与小麦品种的遗传背景和生长条件有关^[23, 47-48]。*Rht13*定位于7B染色体长臂^[32]。该位点的NB-LRR基因编码具有核苷酸结合位点的自激活特性蛋白^[28]。*Rht13*自激活导致了发病机制相关基因的上调表达,包括过氧化物酶,可催化细胞壁化合物的交联以限制细胞伸长,最终降低小麦植株高度^[28]。

利用普通小麦品系间杂交(UC1110×PI 610750)产生的群体将RHT25(*Qht.ucw-6AS*)定位于6A染色体短臂上0.2 cm间隔内,对照中国春序列,该遗传区间注释了26个基因^[49]。其中,TraesCS6A02G156600被鉴定为是GA敏感矮秆基因RHT25,命名为PLATZ-A1^[30]。该基因主要在伸长的茎和发育中的穗中表达,编码植物特异性富含AT序列和锌结合蛋白PLATZ。自然突变和诱导PLATZ-A1功能缺失突变体能够降低植株高度,而过表达增加植株高度,表明PLATZ-A1是致矮基因RHT25^[30]。此外,酵母双杂和小麦原生质体试验中发现PLATZ-A1和RHT1编码的蛋白相互作用,表明PLATZ1可以通过调节DELLA蛋白影响小麦株高^[30]。

1.2.2 未克隆GA敏感型矮秆基因 小麦品种Burt被伽马射线辐射后发现了*Rht4*矮秆突变体^[25]。

Rht4 属于 GA 应答的一种隐性矮秆基因,它可以显著降低 8.8%~17% 植株高度,增加具有不同遗传背景下群体的穗粒数和收获指数^[50-51]。*Rht4* 不影响胚芽鞘的长度和幼苗活力,干旱地区利用这些特性改良小麦有很大的潜力^[52]。然而,与其他冬小麦相比,*Rht4* 大约延迟开花 15 d,这可能是由于 *Rht4* 突变造成 GA 合成受限引起的,进而影响籽粒灌浆,导致籽粒变小和粒重降低^[50]。对‘晋麦 47’和‘Burt’杂交的纯合 F4:5 和 F5:6 系进行研究时,发现外施 GA₃ (赤霉素)对重要农艺性状产生了显著的影响。具体而言,矮化品系的株高在 GA₃ 处理后平均增加 17.54%,同时还显著提高了粒重、最大灌浆速率以及平均灌浆速率等关键产量性状^[25]。

Rht5 是‘Marfed’经 EMS 诱变产生的显性突变基因,它可以使株高降低 25%~55%,单株可育分蘖增加约 37%,且不会影响胚芽鞘长度和幼苗活力,但是 *Rht5* 供体亲本的抽穗期较晚,穗长较短,粒径较小,这阻碍了 *Rht5* 在育种中的应用^[53]。*Ppd-D1* 和 *Rht5* 组合使用可以克服这些缺点,它们不会对植株生长、产量、穗部发育和开花时间产生负面影响^[53],这说明 *Rht5* 仍有很大的应用潜力。目前,*Rht5* 被定位于 3B 染色体上 1Mb 的区间段内,参考‘中国春’的基因组该区间包含 17 个基因。*TraesCS3B02G025600* 被认为是编码 CYP450 蛋白的一个潜在 *Rht5* 候选基因,该基因还有待于进一步的实验验证^[31]。

通过对‘Chuan Mai 18’与‘Mara’杂交形成的群体进行研究,将 *Rht9* 定位在 5AL 染色体上,且 Mara 矮源可降低小麦株高 4.6~6.8 cm^[32]。然而,该结果与先前用 Mara 单染色体替换系得到的 *Rht9* 定位于 7B 染色体不同,目前原因尚不明确。

Rht14 是一个显性矮秆基因,来源于 X 射线和热中子对栽培硬粒小麦‘Cappelle’照射后产生的突变,其位于染色体 6AS 上,是 *Rht16* 和 *Rht18* 等位基因^[34, 54]。*Rht14* 可能通过调节 *GA2oxA9* 启动子的 DNA 甲基化进而调控该基因表达,这为克隆 *Rht14* 和进一步研究其具体作用机制提供了一种途径^[45]。截至目前,已被鉴定的 *Rht14*、*Rht16*、*Rht18*、*Rht24* 和 *Rht25* 均位于 6A 染色体上^[54]。*Rht24* 基因位于 Xbarc103 和 Xwmc256 标记间^[38],其余 4 个基因邻近 Xbarc3 标记^[34, 49, 55-56]。Haque 等^[34]认为 *Rht14* 与 *Rht16*、*Rht18* 是等位基因,与 SSR 标记

Xbarc3 连锁,位于染色体 6AS 上。然而,Vikhe 等^[55]认为 *Rht14* 可能不是 *Rht18* 的等位基因。*Rht18* 除了降低株高外,还影响每穗小穗数、每穗粒数和千粒重。*Rht25* 对穗长、抽穗期、每穗小穗数、小穗密度、每穗粒数和粒重都有显著影响^[49]。Chen 等^[54]在 7 个环境中鉴定了一个控制株高稳定的主效 QTL—qPH-6A,同时发现该 QTL 具有多效性,与穗长、千粒重和可育小穗数有关,推测位于 6A 染色体上的矮秆基因可能是 qPH-6A 的候选基因。然而,位于 6A 染色体上究竟哪个或哪几个矮秆基因起作用及它们之间的关系还有待进一步研究。

1.3 其他矮秆基因

目前,矮秆基因除了参与 GA 信号通路和 GA 生物合成外,还发现了一些降低株高和参与生物学过程的其他类型的矮秆基因,但因其相关研究有限,尚未被育种家广泛应用。例如,*Rht15*、*Rht17*、*Rht19* 和 *Rht20* 矮秆基因的染色体位置尚未确定,这些矮秆基因分别是经 EMS、硫酸二乙酯(diethylsulfate, DES)或 γ -射线诱变产生。有研究通过对 20 个含不同矮秆基因(*Rht1*-*Rht20*)材料在非生物胁迫下幼苗出苗、早期幼苗生长和光合效率进行检测,发现 *Rht15* 最有希望被应用到干旱或半干旱环境中,其次是 *Rht19*^[35]。

在两个四倍体小麦地方品种‘Aiganfanmai’和‘Jiayangailanmai’中分别发现了矮秆基因 *Rht22*,该基因不仅降低株高,麦穗和籽粒也变短,但小穗数增加^[36]。目前,已将该基因定位于 7AS 染色体上的 Xbag295.s53 和 Xb295.191 之间^[57]。转录组分析结果表明 *Rht22* 通过破坏细胞增殖、减少节间细胞数,最终导致小麦株高降低。

从小麦突变材料 NAUH164 鉴定出的矮秆基因 *Rht23*,是编码 AP2 转录因子的 *Q* 基因的同源基因,其位于 5D 染色体长臂的远端,通常情况下位于 5B 和 5D 上的 *Q* 同源等位基因或者假基因,或者是低水平表达^[37, 57]。NAUH164 突变体中 *5Dq* 的 *miR172* 结合位点的点突变降低了 miRNA 依赖性降解,进而使 *5Dq* 转录物水平增加,这导致紧凑穗和植株矮化的多效性作用^[37]。

最近,利用‘中麦 175’和‘轮选 987’重组自交系群体构建的高密度遗传图谱,在染色体 3DL 上检测到一个稳定的控制株高的遗传位点,命名为 *RHT26*,可解释 6.8%~14.0% 的表型变异,但是对

产量没有影响^[7]。目前,研究人员预测 *TraesCS3D02G404000* 最有可能是 *RHT26* 的候选基因,但还需要如定量PCR、靶向基因测序和转基因分析等进一步实验来明确其功能^[7](表2)。

2 矮秆基因的多效性

GA作为一种植物激素,在调节多种生物学发育过程中发挥着不可替代的作用,这些过程包括种子萌发、叶片扩展、茎伸长、发育进程的阶段转化以及开花等重要生物学过程^[15]。多数矮秆基因参与了GA信号转导或合成,因此矮秆基因对小麦生长的影响是多方面的。

2.1 矮秆基因与品质

20世纪60年代,尽管小麦矮化使得粮食产量增加,总氮量也会增加,但有研究表明半矮秆基因 *Rht-X1x* 在增加产量的同时也降低了籽粒含氮量^[2, 58]。GA不敏感和GA敏感的 *Rht* 等位基因都在不增加产量的情况下稀释籽粒氮含量^[2]。矮化可以阻止花后地上生物量的氮素吸收^[59],这可能是导致晚期追氮肥与籽粒蛋白含量变化不成比例的原因。然而,目前还没有强有力的证据表明籽粒蛋白质含量降低可以直接归因于 *Rht-X1x* 等位基因的多效性。

全谷物小麦也是锌、铁、锰、镁、维生素B和维生素E等微量元素的主要来源,为人类提供了约40%的必需微量营养素摄入量^[60]。先前有研究表明, *Rht* 基因降低小麦籽粒中锌、铁、锰和镁的含量,而最新的小麦QTL定位了多个与籽粒锌和铁含量相关的QTL位点,进一步分析发现这些QTL位点与株高不相关^[60-61]。这一发现表明,提高半矮秆小麦产量的潜力与籽粒中微量营养素的浓度降低存在一定的关联,微量营养素的减少量取决于遗传背景及其对产量成分的多效性效应。

2.2 矮秆基因与抗病性

地球上多数温带地区的小麦赤霉病(*Fusarium head blight*, FHB)是一种严重的小麦病害,通常认为较高的小麦株系感染赤霉病的概率低,可能是因为它们穗头离土壤更远,或者穗部周围的小气候因品种高低不同有所差异。然而,有研究表明FHB抗性和株高之间存在复杂的关系,例如位于2DS上与小麦籽粒呕吐毒素(deoxynivalenol)累积有关的QTL和控制株高QTL一致^[62]。在Renan

和Recital群体中FHB和株高(plant height, PH)的QTL共同定位于5A的相同位点,而4A上控制株高的QTL与FHB抗性没有发现关联^[63]。在Arina和Forno群体中发现一些控制PH的QTL与FHB(如5B)重叠,位于2AL和5AL控制PH的主要QTL与FHB的QTL并不一致^[64]。同样在Dream和Lynx群体中,6A上FHB和PH的QTL是一致的,然而其他FHB和PH的QTL在该群体中是独立的^[65]。推测可能只有对高度有较大影响的QTL才对FHB的抗性产生显著影响。例如,Srinivasachary等^[66]研究表明,小麦对FHB易感性的增加与 *Rht-D1b* 半矮化等位基因有关,Hilton等^[67]研究发现在大多数情况下,携带 *Rht-B1b* 或 *Rht-D1b* 等位基因的小麦品系较携带野生型等位基因的品系更易感FHB。

小麦茎基腐病是由真菌引起的一种严重病害,导致茎基腐烂,植株倒伏,产量大幅下降。研究发现,位于不同染色体上的矮秆基因均可提高小麦的抗茎基腐病能力,但是相关抗性基因在 *Rht* 近等基因系中的表达量差异并不明显,暗示矮秆小麦的抗性增强与防御基因诱导表达无关。相反,高秆和矮秆小麦之间在茎基腐病抗性上的差异,可能更多地源于它们之间的株高差异本身,或者是由于这些差异所伴随的某些生理和结构上的特性不同所导致^[68]。

2.3 矮秆基因与抗旱性

早期研究表明,携带 *Rht-B1c* 和 *Rht-B1b* 等位基因的小麦植株,在干旱条件下比携带野生型等位基因 *Rht-B1a* 表现出最佳的适应性。这些植株不仅具有更好的膜完整性和渗透调节能力,还拥有更有效的抗氧化防御体系^[69]。特别地,矮秆 *Rht-B1c* 植株在干旱条件下比 *Rht-B1a* 植株展现出更稳定的光合作用效率以及更优的水分利用效率^[70]。但是也有报道显示在干旱或热胁迫环境下,携带矮秆等位基因的品种可能由于胚芽鞘长度缩短,导致幼苗出苗率降低而失去优势^[28]。因此,建议在耕作条件和水肥条件均较为优越的地块,在保证出苗的基础上,优先考虑种植半矮秆品种的小麦。而对于完全旱作的土壤,为了优先保证出苗率,则建议选择种植株高较高的品种。

2.4 矮秆基因与花药伸出特性

良好的雄花特征有助于小麦杂交育种所需的异花授粉能力,矮秆基因 *Rht-D1b* 对花药从花中伸出性状(anther extrusion, AE)、可见花药伸出性

状和花粉量均呈负相关^[71]。Langer等^[72]观察到小麦株高与花粉量呈正相关。半矮秆基因 *Rht1* 和 *Rht2* 降低了 AE、*Rht3*、*Rht2+3*、*Rht1+2* 对这一现象的加剧程度,导致花药基本完全保留 (<2.6% of AE),其反应程度还取决于基因型和环境^[73]。此外,不同矮化等位基因减少 AE 的效果在高产潜力的环境下尤为明显,例如光周期更长,温度适宜都会增加授粉持续时间^[74]。

2.5 矮秆基因与其他抗性

Rht-B1c 矮秆基因型增强镉耐受性,部分是由于从多胺和脯氨酸的合成到有毒金属螯合剂(如植物螯合素)的代谢转变引起^[75]。利用近等基因系比较 *Rht-B1a*、*Rht-B1b* 和 *Rht-B1c* 的抗冻性,结果发现抗冻性呈 *Rht-B1a*>*Rht-B1b*>*Rht-B1c* 递减,抗冻基因和 *Rht* 基因之间的相互作用仍需要进一步深入探究^[76]。

对以上矮秆基因的多效性分析发现,多数矮秆基因在增加产量的同时,往往会导致品质、抗病性、授粉效率、抗寒性等农艺性状出现不同程度的降低。因此,在众多的矮秆基因中进行筛选,或重新挖掘、改良现有矮秆基因,以期在提升产量的同

时,增强对其他农艺性状的有益影响,这也将是未来小麦改良工作的重要方向。

3 矮秆基因功能标记

功能或基因特异性标记(functional marker, FM)源自直接与表型变异相关的基因内多态位点。由于避免了重组过程,FM能够高效、快速、准确地鉴定并筛选具有等位基因多样性的种质资源。一旦遗传效应被分配到功能序列基序,FM可被用于锁定并固定优异等位基因,以用于小麦育种中。对于FM的发展,首先需要鉴定影响表型性状的基因及其核苷酸序列和功能特性;其次研究特定基因内的等位基因变异;最后必须在基因型之间进行等位基因测序,确定哪些多态性是引起表型性状变异的基础。

随着对小麦 *Rht* 基因研究的逐渐深入,目前已开发了部分 *Rht* 基因的功能标记(表3)。针对小麦 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 半矮秆基因在碱基对上的差异,开发出与表型关联的完美的功能基因标记,这些标记可以有效且准确地将小麦品种进行

表3 用于检测小麦矮秆基因的分子标记及其引物

Table 3 Molecular markers and primers for detecting wheat dwarf genes

基因	等位基因	标记	染色体	序列(5'→3')	大小/bp	退火温度/℃	参考文献
<i>Rht-B1</i>	<i>Rht-B1a</i>	BF-WR1	4B	5'-GGTAGGGAGGCGAGAGGCGAG-3' 5'-CATCCCCATGGCCATCTCGAGCTG-3'	237	63	[77]
	<i>Rht-B1b</i>	BF-MR1		5'-GGTAGGGAGGCGAGAGGCGAG-3' 5'-CATCCCCATGGCCATCTCGAGCTA-3'	237	63	[77]
<i>Rht-D1</i>	<i>Rht-D1a</i>	DF2-WR2	4D	5'-GGCAAGCAAAAGCTTCGCG-3' 5'-GGCCATCTCGAGCTGCAC-3'	264	63	[77]
	<i>Rht-D1b</i>	DF-MR2		5'-CGCGCAATTATTGGCCAGAGATAG-3' 5'-CCCCATGGCCATCTCGAGCTGCTA-3'	254	63	[77]
<i>Rht 4</i>		WMC317	2BL	5'-TGCTAGCAATGCTCCGGGTAAC-3' 5'-TCACGAAACCTTTTCCTCCTCC-3'	170	61	[43]
<i>Rht 5</i>		BARC102	3BS	5'-GGAGAGGACCTGCTAAAATCGAAGACA-3' 5'-GCGTTTACGGATCAGTGTGGAGA-3'	200	52	[32]
<i>Rht 8</i>		Xgwm261	2DS	5'-CTCCCTGTACGCCTAAGGC-3' 5'-CTCGCGCTACTAGCCATTG-3'	192	61	[78]
<i>Rht 9</i>		BARC151		5'-TGAGGAAAATGTCTCTATAGCATCC-3' 5'-CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC-3'	220	55	[32]
<i>Rht 12</i>		WMC410	5AL	5'-CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC-3' 5'-CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC-3'	114	61	[32]
<i>Rht 13</i>		WMS577	7BS	5'-ATGGCATAATTTGGTGAAATTG-3' 5'-TGTTTCAAGCCCAACTTCTATT-3'	130	55	[32]

基因分型^[77, 79]。此外,利用 *Rht4*、*Rht5*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht12* 和 *Rht13* 等微卫星标记对由于株高差异而筛选出的重组自交系或双单倍体系群体进行研究,结果显示这些标记各自在群体中解释了株高的大部分表型变异,其中 *Rht4* 甚至能够解释高达 30% 的高度变异^[32]。这些微卫星标记被应用在印度小麦和‘石矮 2’的矮秆基因检测中,为小麦品种矮秆基因的精准分型提供了有力支持^[80-81]。

矮秆基因功能标记的开发,促进了小麦育种和栽培管理方面的应用。例如,检测 102 个小麦品种在不同灌水制度下的株高基因和产量时,发现 *Rht-D1b* 比 *Rht-B1b* 能更有效降低小麦株高,且在灌溉 1 次和 2 次水的条件下,株高与产量呈现正相关;而在无灌溉(灌 0 水)的条件下,株高和产量则呈现负相关^[79]。*Rht* 基因的分型有助于筛选出合适等位类型的小麦品种,从而指导具有不同灌溉条件地区的小麦种植。同时,研究还表明,具有较强胚芽鞘伸长能力的小麦品种更受青睐。然而,值得注意的是,某些 GA3 不敏感的矮秆基因会在一定程度上抑制胚芽鞘伸长。*Rht8* 的农艺价值及其微卫星标记 Xgwm 261 的发现,引起了育种家对 *Rht8* 作为一种替代 GA3 不敏感矮秆基因的兴趣。有研究表明,Xgwm 261 标记基因座 192 bp 等位类型具有更高的商业应用价值^[40],但是也有研究发现 192 bp 和非 192 bp 基因型的频率分布没有显示 192 bp 等位类型对胚芽鞘伸长有优势^[82]。推测现代 *Rht8* 基因型小麦品种中存在其他的矮秆基因,可以抵消或掩盖 *Rht8* 的潜在效应。综合来看,开发高效便捷的 *Rht* 基因功能标记必将加速其在育种中的应用。

4 展望

矮秆基因可以降低小麦植株高度,增强抗倒伏能力。伴随着高水肥被广泛用于改良小麦农艺性状和提高小麦产量,矮秆基因使得小麦耐高水肥特性得到提升。

4.1 矮秆基因的挖掘

到目前为止,仅 *Rht1*、*Rht2*、*Rht8* 和 *Rht24* 少量矮秆基因在小麦商业品种中被广泛应用。需要注意的是,被广泛使用的少数矮秆基因很容易导致遗传多样性的丧失,并将矮秆基因的不利影响引入商业品种^[83],例如广泛应用的 *RhtB1b* 和 *RhtD1b*

导致胚芽鞘长度缩短和幼苗活力降低。有研究还发现,良好的水和肥料条件是从具有 *RhtB1b* 或 *RhtD1b* 等位基因的品种中获得更高产量所必需的^[84]。因此,鉴定新的矮秆小麦种质资源并将其用于小麦改良,就显得尤为重要。利用改良的 Eco-TILLING 技术分析 *Rht-A1*、*Rht-B1* 和 *Rht-D1* 这 3 个同源基因座的等位基因变异,鉴定出 6 个 *Rht-A1*、8 个 *Rht-B1* 以及 6 个 *Rht-D1* 新的等位基因变异,表明 *Rht-1* 基因座具有丰富的遗传多样性^[17]。此外,通过 EMS 处理‘Jing411’小麦品种,获得了两个新的半矮秆突变体 *je0199* 和 *je0105*。分析表明,这两个突变体均是由 EMS 诱导产生的 *Rht8* 等位基因,在有效降低 20% 株高的同时,并未对粮食产量造成明显的负面影响^[8]。除了上述自然变异和诱变技术外,热中子和快中子诱变也是获取小麦矮秆基因的有效手段。例如,*Rht14* 和 *Rht18* 矮秆基因均是通过这两种诱变方式获得的^[49]。此外,针对位于 6A 染色体上的 5 个 GA 敏感矮秆基因(*Rht24*、*Rht25*、*Rht14*、*Rht16* 和 *Rht18*),利用遗传群体进行了精细定位,成功克隆了部分基因并进行基因功能分析^[45],这些努力不仅丰富了小麦矮秆基因的多样性,也为小麦的遗传改良和高产栽培提供了有力支撑。

4.2 矮秆基因在小麦育种中的应用

株高是小麦的一个重要农艺性状,与小麦抗倒伏和收获指数有密切关系。20 世纪 60 年代的“绿色革命”就是在小麦生产中利用矮秆等位基因 *Rht-B1b* (*Rht1*) 和 *Rht-D1b* (*Rht2*),它带来了小麦产量的重大突破^[35]。近年来,在 SN33 突变体库中鉴定出 *dwarf33* 突变体,定位的 *Rht-SN33d* 基因参与小麦株高调节,具有和 *Rht1* 和 *Rht2* 相似的矮化作用,但对胚芽鞘伸长的负面影响较弱^[85]。尽管 *Rht-SN33d* 的分子机制还有待进一步研究,但其有望为高产和抗倒伏育种提供新材料。此外,利用 *RHT26* 紧密连锁标记进行基因型分析,结果表明,在我国最大小麦区——黄淮海区的优良小麦品种中,其矮秆等位基因的频率为 54.1%,与主要矮秆基因 *Rht-B1b* (30.8%)、*Rht-D1b* (52.5%)、*Rht8* (62.5%) 的分布频率相当^[86]。同样 *RHT26* 也是一个小麦育种主要的矮秆基因,显著降低了 pH,但对产量没有显著影响^[7]。

未来,研究人员可以尝试通过分子标记辅助选择与常规育种结合的方式,将新发现的矮秆基

因资源,如 *Rht-SN33d* 和 *RHT26* 导入小麦材料中,以期在替换常用的 *Rht1* 和 *Rht2* 基因的同时,在不影响产量的前提下,改善小麦的胚芽鞘长度和幼苗活力。然而,鉴于小麦的株高会受到众多微效应 QTL 的共同调控,在利用主要 *Rht* 基因座的标记辅助选择进行育种时,必须结合表型选择的方法,以确保在小麦杂交种中能够筛选出理想株高。

参 考 文 献

- [1] REYNOLDS M, FOULKES J, FURBANK R, *et al.* Achieving yield gains in wheat[J]. *Plant Cell Environ.*, 2012, 35(10): 1799-1823.
- [2] CASEBOW R, HADLEY C, UPPAL R, *et al.* Reduced height (*rht*) alleles affect wheat grain quality[J/OL]. *PLoS ONE*, 2016, 11(5): e0156056[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156056>.
- [3] LI S, TIAN Y, WU K, *et al.* Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture[J]. *Nature*, 2018, 560: 595-600.
- [4] HEDDEN P. The genes of the Green Revolution[J]. *Trends Genet.*, 2003, 19(1): 5-9.
- [5] BOROJEVIC K, BOROJEVIC K. The transfer and history of “reduced height genes” (*rht*) in wheat from Japan to Europe[J]. *J. Hered.*, 2005, 96(4): 455-459.
- [6] GUO B, JIN X, CHEN J, *et al.* ATP-dependent DNA helicase (*TaDHL*), a novel reduced-height (*Rht*) gene in wheat[J/OL]. *Genes*, 2022, 13(6): 979[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3390/genes13060979>.
- [7] SONG J, LI L, LIU B, *et al.* Fine mapping of reduced height locus *RHT26* in common wheat[J/OL]. *Theor. Appl. Genet.*, 2023, 136(3): 62[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1007/s00122-023-04331-z>.
- [8] XIONG H, ZHOU C, FU M, *et al.* Cloning and functional characterization of *Rht8*, a “Green Revolution” replacement gene in wheat[J]. *Mol. Plant*, 2022, 15(3): 373-376.
- [9] TIAN X, XIA X, XU D, *et al.* *Rht24b*, an ancient variation of *TaGA2ox-A9*, reduces plant height without yield penalty in wheat[J]. *New Phytol.*, 2022, 233(2): 738-750.
- [10] SI X, WANG W, WANG K, *et al.* A sheathed spike gene, *TaWUS-like* inhibits stem elongation in common wheat by regulating hormone levels[J/OL]. *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, 22(20): 11210[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3390/ijms222011210>.
- [11] ROSS J J, MURFET I C, REID J B. Gibberellin mutants[J]. *Physiol. Plantarum*, 1997, 100 (3): 550-560.
- [12] XUE H, GAO X, HE P, *et al.* Origin, evolution, and molecular function of DELLA proteins in plants[J]. *Crop J.*, 2022, 10(2): 287-299.
- [13] PEARCE S, SAVILLE R, VAUGHAN S P, *et al.* Molecular characterization of *rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat[J]. *Plant Physiol.*, 2011, 157(4): 1820-1831.
- [14] PENG J, RICHARDS D E, HARTLEY N M, *et al.* ‘Green Revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. *Nature*, 1999, 400: 256-261.
- [15] MO Y, PEARCE S, DUBCOVSKY J. Phenotypic and transcriptomic characterization of a wheat tall mutant carrying an induced mutation in the C-terminal PFYRE motif of RHT-B1b[J/OL]. *BMC Plant Biol.*, 2018, 18(1): 253[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1465-4>.
- [16] VAN DE VELDE K, THOMAS S G, HEYSE F, *et al.* N-terminal truncated RHT-1 proteins generated by translational reinitiation cause semi-dwarfing of wheat Green Revolution alleles[J]. *Mol. Plant*, 2021, 14(4): 679-687.
- [17] LI A, YANG W, LOU X, *et al.* Novel natural allelic variations at the *Rht-1* loci in wheat[J]. *J. Integr. Plant Biol.*, 2013, 55(11): 1026-1037.
- [18] WU J, KONG X, WAN J, *et al.* Dominant and pleiotropic effects of a *GAI* gene in wheat results from a lack of interaction between DELLA and GID1[J]. *Plant Physiol.*, 2011, 157(4): 2120-2130.
- [19] LI A, YANG W, GUO X, *et al.* Isolation of a gibberellin-insensitive dwarfing gene, *Rht-B1e*, and development of an allele-specific PCR marker[J]. *Mol. Breed.*, 2012, 30(3): 1443-1451.
- [20] BÖRNER A, PLASCHKE J, KORZUN V, *et al.* The relationships between the dwarfing genes of wheat and rye[J]. *Euphytica*, 1996, 89(1): 69-75.
- [21] GALE M D, YOUSSEFIAN S. Dwarfing genes in wheat. In: Russell GE(ed) *Progress in Plant Breeding*[M]. London: Butterworths, 1985.
- [22] LI A, YANG W, LI S, *et al.* Molecular characterization of three GIBBERELLIN-INSENSITIVE DWARF1 homologous genes in hexaploid wheat[J]. *J. Plant Physiol.*, 2013, 170(4): 432-443.
- [23] WANG Y, CHEN L, DU Y, *et al.* Genetic effect of dwarfing gene *Rht13* compared with *Rht-D1b* on plant height and some agronomic traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Field Crops Res.*, 2014, 162: 39-47.
- [24] WEN W, DENG Q, JIA H, *et al.* Sequence variations of the partially dominant DELLA gene *Rht-B1c* in wheat and their functional impacts[J]. *J. Exp. Bot.*, 2013, 64(11): 3299-3312.
- [25] LU Q, LU S, WANG M, *et al.* The exogenous GA3 greatly affected the grain-filling process of semi-dwarf gene *Rht4* in bread wheat[J/OL]. *Physiol. Plant.*, 2022, 174(3): e13725 [2024-07-25]. <https://doi.org/10.1111/pp.13725>.
- [26] CHAI L, XIN M, DONG C, *et al.* A natural variation in ribonuclease H-like gene underlies *Rht8* to confer “Green Revolution” trait in wheat[J]. *Mol. Plant*, 2022, 15(3): 377-380.
- [27] BUSS W, FORD B A, FOO E, *et al.* Overgrowth mutants determine the causal role of GA2 oxidase A13 in *Rht12* dwarfism of wheat[J]. *J. Exp. Bot.*, 2020, 71 (22): 7171-7178.
- [28] BORRILL P, MAGO R, XU T, *et al.* An autoactive *NB-LRR* gene causes *Rht13* dwarfism in wheat[J/OL]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2022, 119(48): e2209875119[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1073/pnas.2209875119>.
- [29] FORD B A, FOO E, SHARWOOD R, *et al.* *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased GA2-oxidase A9 expression and reduced GA content[J]. *Plant Physiol.*, 2018, 177(1): 168-180.
- [30] ZHANG J, LI C, ZHANG W, *et al.* Wheat plant height locus

- RHT25* encodes a PLATZ transcription factor that interacts with DELLA (RHT1)[J/OL]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2023, 120(19): e2300203120[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1073/pnas.2300203120>.
- [31] CUI C, LU Q, ZHAO Z, *et al.*. The fine mapping of dwarf gene *Rht5* in bread wheat and its effects on plant height and main agronomic traits[J/OL]. *Planta*, 2022, 255(6): 114[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03888-1>.
 - [32] ELLIS M H, REBETZKE G J, AZANZA F, *et al.*. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111(3): 423-430.
 - [33] WORLAND A J, SAYERS E J, RNER A B. The genetics and breeding potential of *Rht12*, a dominant dwarfing gene in wheat[J]. *Plant Breed.*, 2010, 113 (3): 187-196.
 - [34] HAQUE M A, MARTINEK P, WATANABE N, *et al.*. Genetic mapping of gibberellic acid-sensitive genes for semi-dwarfism in durum wheat[J]. *Cereal Res. Commun.*, 2011, 39(2): 171-178.
 - [35] MOHAN A, GRANT N P, SCHILLINGER W F, *et al.*. Characterizing reduced height wheat mutants for traits affecting abiotic stress and photosynthesis during seedling growth[J]. *Physiol. Plant.*, 2021, 172(1): 233-246.
 - [36] WANG C, BAO Y, YAO Q, *et al.*. Fine mapping of the reduced height gene *Rht22* in tetraploid wheat Landrace Jianyan-gailanmai (*Triticum turgidum* L.)[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2022, 135(10): 3643-3660.
 - [37] ZHAO K, XIAO J, LIU Y, *et al.*. *Rht23* (5Dq') likely encodes a Q homeologue with pleiotropic effects on plant height and spike compactness[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2018, 131(9): 1825-1834.
 - [38] TIAN X, WEN W, XIE L, *et al.*. Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat[J/OL]. *Plant Sci.*, 2017, 8: 1379[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01379>.
 - [39] WORLAND A J, SAYERS E J, KORZUN V. Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes[J]. *Euphytica*, 2001, 119 (1-2): 157-161.
 - [40] WORLAND A J, KORZUN V, RÖDER M S, *et al.*. Genetic analysis of the dwarfing gene *Rht8* in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, 96(8): 1110-1120.
 - [41] SUN L, YANG W, LI Y, *et al.*. A wheat dominant dwarfing line with *Rht12*, which reduces stem cell length and affects gibberellic acid synthesis, is a 5AL terminal deletion line[J]. *Plant J.*, 2019, 97(5): 887-900.
 - [42] ELLIS M H, REBETZKE G J, CHANDLER P, *et al.*. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat[J]. *Funct. Plant Biol.*, 2004, 31(6): 583-589.
 - [43] GRANT N P, MOHAN A, SANDHU D, *et al.*. Inheritance and genetic mapping of the reduced height (*Rht18*) gene in wheat[J/OL]. *Plants*, 2018, 7(3): E58[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3390/plants7030058>.
 - [44] WÜRSCHUM T, LANGER S M, LONGIN C F H, *et al.*. A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat[J]. *Plant J.*, 2017, 92(5): 892-903.
 - [45] DUAN S, CUI C, CHEN L, *et al.*. Fine mapping and candidate gene analysis of dwarf gene *Rht14* in durum wheat (*Triticum durum*)[J]. *Funct. Integr. Genom.*, 2022, 22(2): 141-152.
 - [46] REBETZKE G J, ELLIS M H, BONNETT D G, *et al.*. The *Rht13* dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat[J]. *Field Crops Res.*, 2011, 124(3): 323-331.
 - [47] DIVASHUK M G, KROUPIN P Y, SHIRNIN S Y, *et al.*. Effect of gibberellin responsive reduced height allele *Rht13* on agronomic traits in spring bread wheat in field experiment in non-black soil zone[J]. *Agronomy*, 2020, 10 (7): 927-937.
 - [48] WANG Y, DU Y, YANG Z, *et al.*. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat[J]. *Field Crops Res.*, 2015, 179: 35-43.
 - [49] MO Y, VANZETTI L S, HALE I, *et al.*. Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2018, 131(10): 2021-2035.
 - [50] DU Y, CHEN L, WANG Y, *et al.*. The combination of dwarfing genes *Rht4* and *Rht8* reduced plant height, improved yield traits of rainfed bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Field Crops Res.*, 2018, 215: 149-155.
 - [51] LIU Y, ZHANG J, HU Y G, *et al.*. Dwarfing genes *Rht4* and *Rht-B1b* affect plant height and key agronomic traits in common wheat under two water regimes[J]. *Field Crop. Res.*, 2017, 204: 242-248.
 - [52] REBETZKE G J, ELLIS M H, BONNETT D G, *et al.*. Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Field Crops Res.*, 2012, 126: 87-96.
 - [53] CHEN L, YANG Y, CUI C, *et al.*. Effects of *Vrn-B1* and *Ppd-D1* on developmental and agronomic traits in *Rht5* dwarf plants of bread wheat[J]. *Field Crops Res.*, 2018, 219: 24-32.
 - [54] CHEN W, SUN D, LI R, *et al.*. Mining the stable quantitative trait loci for agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) based on an introgression line population[J/OL]. *BMC Plant Biol.*, 2020, 20(1): 275[2024-07-25]. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02488-z>.
 - [55] VIKHE P, VENKATESAN S, CHAVAN A, *et al.*. Mapping of dwarfing gene *Rht14* in durum wheat and its effect on seedling vigor, internode length and plant height[J]. *Crop J.*, 2019, 7(2): 187-197.
 - [56] YANG Z, ZHENG J, LIU C, *et al.*. Effects of the GA-responsive dwarfing gene *Rht18* from tetraploid wheat on agronomic traits of common wheat[J]. *Field Crops Res.*, 2015, 183: 92-101.
 - [57] ZHANG Z, BELCRAM H, GORNICKI P, *et al.*. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2011, 108(46): 18737-18742.
 - [58] GOODING M J, CANNON N D, THOMPSON A J, *et al.*. Quality and value of organic grain from contrasting breadmaking wheat varieties and near isogenic lines differing in dwarfing genes[J]. *Biol. Agric. Hortic.*, 1999, 16 (4): 335-350.
 - [59] GOODING M J, ADDISU M, UPPAL R K, *et al.*. Effect of wheat dwarfing genes on nitrogen-use efficiency[J]. *J. Agric.*

- Sci-Cambridge, 2012, 150(1): 3-22.
- [60] VELU G, SINGH R P, HUERTA J, *et al.* Genetic impact of *Rht* dwarfing genes on grain micronutrients concentration in wheat[J]. *Field Crops Res.*, 2017, 214: 373-377.
- [61] CRESPO-HERRERA L A, VELU G, SINGH R P. Quantitative trait loci mapping reveals pleiotropic effect for grain iron and zinc concentrations in wheat[J]. *Ann. Appl. Biol.*, 2016, 169(1): 27-35.
- [62] SOMERS D J, FEDAK G, SAVARD M. Molecular mapping of novel genes controlling *Fusarium* head blight resistance and deoxynivalenol accumulation in spring wheat[J]. *Genome*, 2003, 46(4): 555-564.
- [63] GERVAIS L, DEDRYVER F, YMORLAIS J, *et al.* Mapping of quantitative trait loci for field resistance to *Fusarium* head blight in an European winter wheat[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2003, 106(6): 961-970.
- [64] PAILLARD S, SCHNURBUSCH T, TIWARI R, *et al.* QTL analysis of resistance to *Fusarium* head blight in Swiss winter wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2004, 109(2): 323-332.
- [65] SCHMOLKE M, ZIMMERMANN G, BUERSTMAYER H, *et al.* Molecular mapping of *Fusarium* head blight resistance in the winter wheat population Dream/Lynx[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111(4): 747-756.
- [66] SRINIVASACHARY, GOSMAN N, STEED A, *et al.* Susceptibility to *Fusarium* head blight is associated with the *Rht-D1b* semi-dwarfing allele in wheat[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2008, 116(8): 1145-1153.
- [67] HILTON, JENKINSON, HOLLINS, *et al.* Relationship between cultivar height and severity of *Fusarium* ear blight in wheat[J]. *Plant Pathol.*, 1999, 48 (2): 202-208.
- [68] LIU Y X, YANG X M, MA J, *et al.* Plant height affects *Fusarium* crown rot severity in wheat[J]. *Phytopathology*, 2010, 100(12): 1276-1281.
- [69] KOICHEVA K, NENOVA V, KARCEVA T, *et al.* Changes in water status, membrane stability and antioxidant capacity of wheat seedlings carrying different *Rht-B1* dwarfing alleles under drought stress[J]. *J. Agron. Crop Sci.*, 2014, 200 (2): 83-91.
- [70] NENOVA V R, KOICHEVA K V, PETROV P I, *et al.* Wheat *Rht-B1* dwarfs exhibit better photosynthetic response to water deficit at seedling stage compared to the wild type[J]. *J. Agron. Crop Sci.*, 2015, 200 (6): 434-443.
- [71] BOEVEN P H G, LONGIN C F H, LEISER W L, *et al.* Genetic architecture of male floral traits required for hybrid wheat breeding[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2016, 129(12): 2343-2357.
- [72] LANGER S M, LONGIN C F H, RSCHUM TW, *et al.* Phenotypic evaluation of floral and flowering traits with relevance for hybrid breeding in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Plant Breeding*, 2014, 133 (4): 433-441.
- [73] SCHIERENBECK M, ALQUDAH A M, LANTOS E, *et al.* Green Revolution dwarfing *Rht* genes negatively affected wheat floral traits related to cross-pollination efficiency[J]. *Plant J.*, 2024, 118(4): 1071-1085.
- [74] GARST N, BELAMKAR V, EASTERLY A, *et al.* Evaluation of pollination traits important for hybrid wheat development in Great Plains germplasm[J]. *Crop Sci.*, 2023, 63(3): 1169-1182.
- [75] SZALAI G, TAJTI J, HAMOW K Á, *et al.* Molecular background of cadmium tolerance in *Rht* dwarf wheat mutant is related to a metabolic shift from proline and polyamine to phytochelatin synthesis[J]. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2020, 27(19): 23664-23676.
- [76] SZALAI G, DERNOVICS M, GONDOR O K, *et al.* Mutations in *Rht-B1* locus may negatively affect frost tolerance in bread wheat[J/OL]. *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, 23(14): 7969[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3390/ijms23147969>.
- [77] ELLIS H, SPIELMEYER W, GALE R, *et al.* "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 105(6-7): 1038-1042.
- [78] CHEBOTAR S V, KORZUN V N, SIVOLAP Y M. Allele distribution at locus WMS261 marking the dwarfing gene *Rht8in* common wheat cultivars of southern Ukraine[J]. *Russ. J. Genet.*, 2001, 37(8): 894-898.
- [79] GAO Z, WANG Y, TIAN G, *et al.* Plant height and its relationship with yield in wheat under different irrigation regime[J]. *Irrig. Sci.*, 2020, 38(4): 365-371.
- [80] 胥凯, 李春游, 敬樊, 等. 部分印度小麦品种矮秆基因的检测及其对部分性状的影响[J]. *麦类作物学报*, 2015, 35(7): 910-917.
- ZAN K, LI C Y, JING F, *et al.* Detection of dwarfing genes in some India wheat cultivars and their influences on partial agronomic characteristics[J]. *J. Triticeae Crops*, 2015, 35(7): 910-917.
- [81] 王艳丽, 隋建枢, 陈天青, 等. 小麦优异矮源石矮2号衍生F2代矮秆基因检测及农艺性状分析[J]. *种子*, 2022, 41(12): 122-125+131.
- WANG Y L, SUI J S, CHEN T Q, *et al.* Agronomic characteristic analysis and detection of dwarf gene in F2 generation derived from wheat dwarf source shiai 2[J]. *Seed*, 2022, 41(12): 122-125+131.
- [82] BAI G H, DAS M K, *et al.* Covariation for microsatellite marker alleles associated with *Rht8* and coleoptile length in winter wheat[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44(4): 1187-1194.
- [83] REBETZKE G J, RICHARDS R A, FISCHER V M, *et al.* Breeding long coleoptile, reduced height wheats[J]. *Euphytica*, 1999, 106(2): 159-168.
- [84] JATAYEV S, SUKHIKH I, VAVILOVA V, *et al.* Green revolution 'stumbles' in a dry environment: dwarf wheat with *rht* genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought[J]. *Plant Cell Environ.*, 2020, 43(10): 2355-2364.
- [85] WANG C, ZHANG L, XIE Y, *et al.* Agronomic trait analysis and genetic mapping of a new wheat semidwarf gene *Rht-SN33d*[J/OL]. *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, 24(1): 583[2024-07-25]. <https://doi.org/10.3390/ijms24010583>.
- [86] TIAN X, ZHU Z, XIE L, *et al.* Preliminary exploration of the source, spread, and distribution of *Rht24* reducing height in bread wheat[J]. *Crop Sci.*, 2019, 59 (1): 19-24.