

# 小麦体细胞无性系矮秆变异体 AS34 株高构成和育种潜力探讨

肖乐乐<sup>1,2</sup>, 李婕琳<sup>1</sup>, 王 轲<sup>1</sup>, 杜丽璞<sup>1</sup>, 林志珊<sup>1</sup>, 晏月明<sup>2</sup>, 叶兴国<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081;

<sup>2</sup>首都师范大学生命科学院, 北京 100048)

**摘要:** 创制和利用矮秆资源对于小麦品种改良具有重要意义。到目前为止, 在小麦属中虽然已鉴定了多个矮秆资源, 但多数矮秆资源在小麦中的利用价值有限。本研究对利用无性系变异途径获得的小麦矮秆材料 AS34 及其与模式小麦品种中国春杂交  $F_1$ 、 $F_2$  材料进行了株高构成和主要农艺性状分析。结果发现, AS34 共有 4 个节间, 比其野生型豫麦 66 少了 1 个节间, 各个节间长度按相似比例缩短, 穗下节长度短于第 2 节长度;  $F_1$  株高、节间长度指数介于 2 个亲本之间, 节数与 AS34 相同, 穗长、小穗数、穗粒数超过 2 个亲本;  $F_2$  株高、穗长、穗粒数、小穗数变异范围广泛, 约 70% 植株株高为 60~89 cm, 穗长 6.0~9.9 cm、穗粒数 50~79 粒、小穗数 20~24 个。结果表明, AS34 的矮秆变异由多基因控制, 表现为数量性状, 其矮秆性状对杂交后代穗长、小穗数、穗粒数等主要农艺性状有正向遗传效应,  $F_2$  选择穗大、粒多、株高适中优良单株的机率较大, 具有很好的育种利用价值。

**关键词:** 小麦; 体细胞无性系; 矮秆; 株高构成; 育种潜力

## Investigation on the Plant Height Constitution and Breeding Potential of a Dwarfing Somatic Variation Line AS34 in Wheat

XIAO Le-le<sup>1,2</sup>, LI Jie-lin<sup>1</sup>, WANG Ke<sup>1</sup>, DU Li-pu<sup>1</sup>, LIN Zhi-shan<sup>1</sup>, YAN Yue-min<sup>2</sup>, YE Xing-guo<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>National Key Facility of Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; <sup>2</sup>College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048)

**Abstract:** It is very important to create, characterize, and use wheat dwarfing resources for wheat breeding. Even though many dwarfing materials have been excavated in *Triticum* genera so far, most of them are less valuable in wheat variety improvement. In this study, a dwarfing somatic variation line AS34 developed recently and its  $F_1$  and  $F_2$  generation plants with Chinese Spring (C. S) were investigated for plant height constitution and several main agronomic traits related to yield potential. Results revealed that the stem of AS34 was consisted of four internodes, which was one less than its wild type of Yumai66. The length of each internode in AS34 was shortening by a similar ration with the plant height to Yumai66, and the first internode was less than the second internode in length of this dwarfing line. The plant height and internode length of the  $F_1$  plants were almost the average values of their two parents, containing the same internodes as AS34. Especially, the  $F_1$  plants appeared superiority over their two parents in spike length, spikelets per spike and grains per spike. In the  $F_2$  generation plants, plant height, spike length, grains per spike, and spikelets per spike varied broadly, and about 70% of the  $F_2$  plants had 60-89 cm in plant height, 6.0-9.9 cm in spike length, 50-79 grains per spike, and 20-24 spikelets per spike. Results suggested that the dwarfing trait of AS34 was controlled by multiple genes, and appeared positive genetic effects on the above main agronomic characteristics in the segregated population when crossed with other wheat varieties, in which the ideal plants with moderate plant height, longer spike, and more grains per spike could be selected with more chance, assuming

收稿日期: 2013-07-17 修回日期: 2013-08-07 网络出版日期: 2013-12-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131219.1311.027.html>

基金项目: 国家支持计划项目(2011BAD35B03)

第一作者主要从事小麦分子育种研究。E-mail: xiaoledyx@163.com; 李婕琳为共同第一作者

通信作者: 叶兴国, 主要从事小麦分子育种研究。E-mail: yexingguo@caas.cn

that AS34 would be potentially used in wheat breeding.

**Key words:** wheat; somatic variation line; dwarf gene; plant height constitution

矮秆材料的培育和矮秆基因资源的挖掘与利用对于小麦品种改良具有重要意义。20世纪60年代初期,发现普通小麦品种农林10号中存在2个半矮秆基因 *Rht1* (*Rht-B1b*) 和 *Rht2* (*Rht-D1b*), 能显著提高小麦抗倒性和子粒产量,国内外进一步以农林10号为矮源培育了一批小麦品种,株高比地方农家品种降低了30~40 cm,成为了第2次绿色革命的重要组成部分<sup>[1-5]</sup>。自此以后,矮秆基因的鉴定和应用一直受到小麦育种者的广泛重视。目前为止,共在普通小麦和硬粒小麦中发现了20多个矮秆基因,包括 *Rht3* (*Rht-B1c*)、*Rht4*、*Rht5*、*Rht6*、*Rht7*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht10* (*Rht-D1c*)、*Rht11*、*Rht12*、*Rht13*、*Rht14*、*Rht15*、*Rht16*、*Rht17*、*Rht18*、*Rht19*、*Rht20*、*Rht21*、*Rht-B1d* (*Rht1s*)、*Rht-B1e* 和 *Rht-B1f*<sup>[1,5-7]</sup>。其中,*Rht3*、*Rht5*、*Rht10* 和 *Rht12* 表现为显性,*Rht14*、*Rht16*、*Rht18*、*Rht-B1e* 和 *Rht-B1f* 表现为部分显性,*Rht4*、*Rht6*、*Rht7*、*Rht9*、*Rht11*、*Rht17*、*Rht20* 和 *Rht-B1d* 表现为隐性,*Rht1*、*Rht2*、*Rht13* 和 *Rht15* 表现为不完全隐性<sup>[1,5,7-9]</sup>。含有上述矮秆基因的材料大多数属于半矮秆类型,几乎全部来自于自然变异、物理或化学诱变等群体<sup>[5]</sup>。值得注意的是多数已鉴定的矮秆基因对小麦主要农艺性状、生物学性状或产量性状有不利影响<sup>[5,10]</sup>。

最近,本实验室利用无性系变异技术从豫麦66的组织培养后代中获得了矮秆材料AS34,株高30~38 cm,对其进行了细胞遗传、蛋白组、基因组、分子标记和赤霉酸敏感性鉴定,确认该变异来自于豫麦66,遗传分析表明AS34中的矮秆性状由多基因控制<sup>[11]</sup>。本研究拟对AS34的株高构成和(AS34×中国春)杂交F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>主要农艺性状进行分析,为AS34在小麦育种中的进一步利用提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 小麦材料

矮秆小麦品系AS34由本实验室培育,小麦品种豫麦66和中国春(C.S)由中国农业科学院作物科学研究所作物种质资源保存中心提供。AS34、豫麦66、中国春和(AS34×中国春)F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>2012年9月28日秋播种植在中国农业科学院作物科学研究所

试验农场,越冬前覆盖塑料布。

### 1.2 亲本、(AS34×中国春)F<sub>1</sub>节间长度和主要农艺性状调查

2013年6月中旬小麦成熟时,从AS34、豫麦66、中国春和(AS34×中国春)F<sub>1</sub>群体中随机取10株,调查主茎节间长度、株高、穗长、小穗数和穗粒数,计算平均值,以及节间长度比(上一节间长度与下一节间长度比值)和节间长度指数(各节间长度与株高比值)<sup>[12]</sup>。

### 1.3 (AS34×中国春)F<sub>2</sub>主要农艺性状调查

从(AS34×中国春)F<sub>2</sub>群体中随机取200株,调查株高、节数、穗长、小穗数和穗粒数,分析主要农艺性状分布情况。

### 1.4 数据统计分析

数据统计分析使用Excel和SPSS13.0软件(SPSS Chicago, USA)。变异体AS34和野生型豫麦66的株高、穗长、小穗数、穗粒数、节间长度等试验数据使用SPSS进行独立样本T检验(independent-samples T test)。(AS34×C.S)F<sub>2</sub>的株高、穗长、小穗数、穗粒数等试验数据使用SPSS的描述性统计分析(descriptive statistics)进行正态性检验(tests of normality),检验方法包括Kolmogorov-Smirnov检验(D检验)和Shapiro-Wilk(W检验)。

## 2 结果与分析

### 2.1 AS34株高构成分析

为了初步了解无性系变异体AS34株高降低的原因,对其构成株高的物理结构进行了分析。AS34共有4个节间,长度分别为9.6 cm、10.2 cm、5.4 cm、2.4 cm(表1,图1),上一节与下一节长度比依次为0.941、1.889和2.250,节间长度指数分别为0.282、0.300、0.159和0.072,穗长为6.4 cm,株高为34.0 cm;豫麦66共有5个节间,长度分别为20.4 cm、17.0 cm、11.9 cm、7.1 cm、3.4 cm(表1,图1),上一节与下一节长度比依次为1.200、1.429、1.676和2.088,节间长度指数分别为0.286、0.238、0.167、0.100和0.048,穗长为11.7 cm,株高为71.3 cm。AS34与豫麦66相比缺少了1个节间,第1节间长度短于第2节间长度,株高比为0.477,穗长比为0.547,对应4个节间长度比值分别为0.471、

0.600、0.454 和 0.338。结果表明,AS34 株高、穗长和相应节间长度均为野生型对照的 1/2 左右。对变异体 AS34 和野生型豫麦 66 的株高、穗长、小穗数、穗粒

数及第 1、第 2、第 3、第 4 节间长进行独立样本 T 检验,t 值均达极显著水平,即变异体 AS34 和野生型豫麦 66 主要农艺性状间存在极显著差异。

表 1 不同小麦材料株高构成和主要农艺性状

Table 1 Plant height constitution and main agronomic traits of different wheat materials

材料 Materials	株高 (cm) Plant height	穗长 (cm) Spike length	第 1 节长度 (cm) Length of first node	第 2 节长度 (cm) Length of second node	第 3 节长度 (cm) Length of third node	第 4 节长度 (cm) Length of fourth node	第 5 节长度 (cm) Length of fifth node	小穗数 Spikelets per spike	穗粒数 Grains per spike
AS34	34.0**	6.4**	9.6**	10.2**	5.4**	2.4**	19.6**	50.2**	
豫麦 66	71.3	11.7	20.4	17.0	11.9	7.1	23.5	72.0	
C. S	111.5	8.2	38.5	28.9	20.0	13.0	21.7	59.1	
(AS34 × C. S)F <sub>1</sub>	73.8	9.7	26.9	20.5	10.6	5.3	24.0	76.4	

\*\* :变异体 AS34 与野生型豫麦 66 比较,  $P=0.01$

\*\* :Significant difference between AS34 and Yumai66,  $P=0.01$

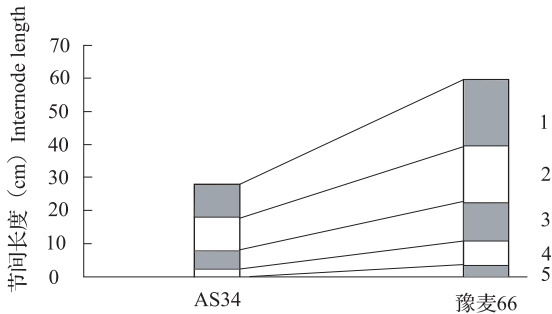


图 1 AS34 矮秆变异体与其野生型豫麦 66 株高构成  
Fig. 1 Plant height constitution of the dwarfing somatic variationline and its wild type Yumai66

## 2.2 (AS34 × C. S) F<sub>1</sub> 株高构成和主要农艺性状分析

(AS34 × C. S) F<sub>1</sub> 株高为 73.8 cm, 约为 2 个亲本株高的平均值; 主茎由 4 个节组成, 长度分别为 26.9 cm、20.5 cm、10.6 cm 和 5.3 cm (表 1), 上一节与下一节长度比依次为 1.312、1.934 和 2.000, 节间长度指数分别为 0.365、0.278、0.144 和 0.073, 介于 2 个亲本之间; 穗长、小穗数、穗粒数分别为 9.7 cm、24.0 个、76.4 粒 (图 2), 均超过 2 个亲本。结果表明, AS34 的矮秆变异由多基因控制, 表现为数量性状; 其中的矮秆基因对穗长、小穗数、穗粒数等主要农艺性状有正向遗传效应。



图 2 AS34 与中国春及其 F<sub>1</sub> 穗部性状  
Fig. 2 Spike phenotype of AS34, C. S, and their F<sub>1</sub> hybrid

## 2.3 (AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 主要农艺性状变化

(AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 株高变幅 39.0 ~ 110.0 cm (图 3), 经 SPSS 正态性检验, 偏度系数 (Sk, skewness) 为 -0.132、峰度系数 (Ku, kurtosis) 为 -0.274, D 检验  $P$  值为 0.200 和 W 检验  $P$  值为 0.737, 均大于 0.05, 分离趋势呈现正态分布, 株高 60 ~ 89 cm 的植株占 68.0%; 穗长变幅 5.0 ~ 13.0 cm (图 4, 图 5), 79.60% 植株的穗长为 6.0 ~ 9.9 cm; 穗粒数变幅 30 ~ 99 粒 (图 4, 图 6), 72.8% 植株的穗粒数为 50 ~ 79 粒, 经 SPSS 正态性检验, 其分离趋势近似呈正态分布; 小穗数变幅 17 ~ 27 个 (图 4), 73.8% 植株的小穗数为 20 ~ 24 个。结果表明, 以 AS34 作为亲本之一与高秆材料配制杂交组合, 其 F<sub>2</sub> 株高、穗长、穗粒数、小穗数等主要农艺性状遗传变异丰富, 大部

分植株的高度为 60 ~ 89 cm,符合株高的育种目标,穗长、穗粒数表现超亲优势,可选择到穗大、

粒多、株高适中的优良单株,具有非常好的育种利用价值。

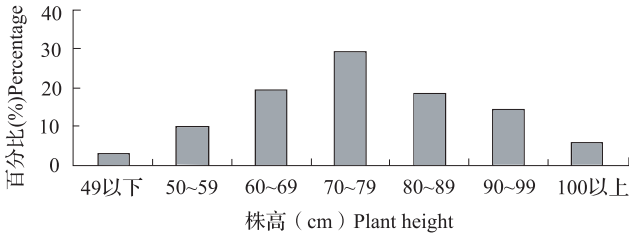


图3 (AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 植株高度分布情况

Fig. 3 Distribution of plant height of the F<sub>2</sub> generation between AS34 and C. S



图4 (AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 植株穗部性状分离情况

Fig. 4 Segregation of the F<sub>2</sub> generation plants between AS34 and C. S in spike phenotype

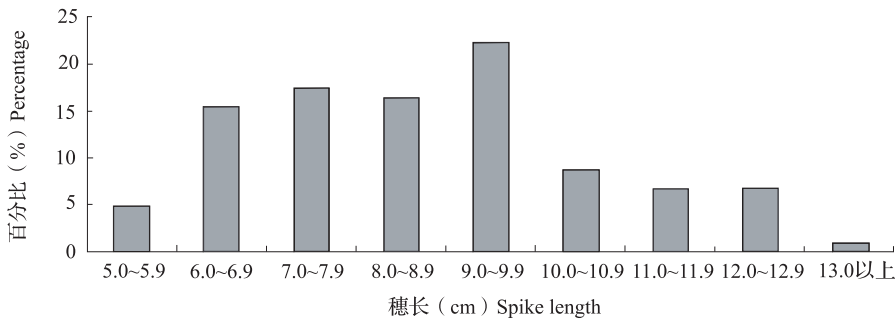


图5 (AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 植株穗长分布情况

Fig. 5 Distribution of spike length of the F<sub>2</sub> generation between AS34 and C. S

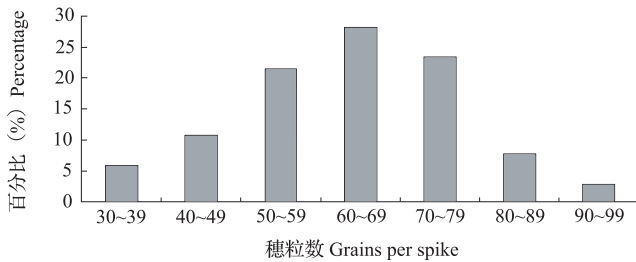


图6 (AS34 × C. S) F<sub>2</sub> 植株穗粒数分布情况

Fig. 6 Distribution of grains per spike of the F<sub>2</sub> generation between AS34 and C. S

### 3 讨论

尽管在小麦属中已经定名了 25 个矮秆基因,但大多数研究集中于 *Rht1*、*Rht2*、*Rht3*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht10* 和 *Rht12*。以携带 *Rht1*、*Rht2*、*Rht3*、*Rht8*、*Rht9* 的小麦资源为亲本,国内外相继培育了一大批小麦品种,在小麦品种更新换代中发挥了重要作用<sup>[5]</sup>。利用 *Rht1*、*Rht2* 特异性 STS 标记对中国部分育成小麦品种的检测结果表明,24.3% 的小麦品种含主要来自 St2422/464 和农林 10 号的 *Rht1* 基因,46.9%

的小麦品种含主要来自农林 10 号、水源 86、辉县红和岫包麦的 *Rht2* 基因<sup>[13]</sup>。利用微卫星 *Xgwm261* 标记结合系谱分析和赤霉酸 ( $GA_3$ ) 敏感性试验,对中国小麦主产区推广的主栽品种进行 *Rht8* 基因鉴定,发现 42.3% 的品种含有 *Rht8* 基因,20.6% 的品种同时含有 *Rht8* 和对  $GA_3$  不敏感的矮秆基因,*Rht8* 基因的供体品种主要为阿夫 (Funo)、中农 28 (Villa Glori)、郑引 1 号 (St1472P506)、郑引 4 号 (St2422P464) 和前苏联的无芒 1 号 (Bezostaya 1) 等<sup>[14]</sup>。对山东育成的 150 个小麦品种 (系) 的分子标记鉴定结果发现,20.7% 的品种含有 *Rht1* 基因,54.0% 的品种含有 *Rht2* 基因,同时含有 2 个矮秆基因的品种仅占 3.33%<sup>[15]</sup>。对河北省培育的 31 个小麦品种的分析发现,35.5% 的品种含来自赤小麦的 *Rht8* 和 *Rht9* 基因,25.8% 的品种含来自农林 10 号的 *Rht1*、*Rht2* 基因<sup>[5]</sup>。对来自 14 个国家的 100 份代表性小麦品种的标记检测结果表明,*Rht1* 和 *Rht2* 基因的分布频率分别为 43.0% 和 35.0%<sup>[16]</sup>。唐娜等<sup>[17]</sup> 利用分子标记检测结合系谱分析对 129 个小麦品种进行分类,发现含 *Rht1* 基因的品种占



45.0%,含 *Rht2* 基因的品种占 18.6%,含 *Rht8* 基因的品种占 56.6%,其中,27.1%的品种含有 *Rht1* 和 *Rht8* 基因,12.4%的品种含有 *Rht2* 和 *Rht8* 基因;*Rht1*、*Rht2*、*Rht1 + Rht8*、*Rht2 + Rht8* 和 *Rht8* 基因降低株高的效应分别为 24.6%、30.4%、28.2%、32.2% 和 14.3%,仅含对赤霉素敏感的 *Rht8* 基因降秆作用不明显。

目前小麦育种中利用的矮秆基因或矮秆资源有限,多数矮秆基因表现为质量性状遗传,株高在后代中的分布趋近 2 个亲本。如在矮败小麦中,利用 *Rht10* 显性矮秆基因作为早期鉴定 *Ms2* 显性核不育基因的形态标记,其杂交  $F_1$  中 50% 的植株矮秆不育,另外 50% 的植株高秆可育,株高总是呈现两极分离<sup>[18]</sup>。AS34 是本实验室通过组织培养无性系变异途径培育的矮秆小麦材料,丰富了小麦矮秆基因资源。遗传分析表明,AS34 的矮秆性状由多基因控制,与高秆品种杂交  $F_2$  株高变异广泛,60~89 cm 的植株占 68.0%,有利于从中选择出符合育种目标要求的半矮秆品种。AS34 属于国内外首次报道的来自于无性系变异途径、矮秆性状由多基因控制的小麦矮源。

矮秆基因除了降低株高外,也影响小麦农艺性状、生理性状等,多数矮秆基因由于对小麦其他性状的负面作用限制了在育种中的有效利用。如携带 *Rht3* 基因的大拇指矮和携带 *Rht10* 基因的矮变 1 号,成熟期晚, $F_2$  植株高矮分离趋于两个极端,难以选择出株高和生育期适中的优良单株<sup>[19]</sup>。赤霉素不敏感的 *Rht1* 和 *Rht2* 常常引起胚芽鞘长度缩短和幼苗叶面积的减少<sup>[20-21]</sup>,在降低小麦株高的同时也影响小麦的早期生长,而 *Rht8* 对小麦早期生长的影响较小<sup>[22]</sup>。赤霉素敏感矮秆基因在降低株高的同时穗粒数增加,且对胚芽鞘长度和种子活力影响较小<sup>[23-24]</sup>。对携带不同矮秆基因的近等基因系的研究表明,*Rht1* 和 *Rht2* 显著提高穗粒数、穗粒重、经济系数和倒二叶面积,但显著降低千粒重;*Rht3* 对单株粒数、单株产量和穗粒数均有负向作用,但显著提高了千粒重;*Rht1 + Rht2* 显著提高了经济系数,*Rht2 + Rht3* 对产量构成因素和经济系数均有负向作用<sup>[25]</sup>。含 *Rht8* 的近等基因系虽然小穗数显著降低,但子粒产量、小花结实率较 *Rht10* 和 *Rht12* 显著提高;*Rht10* 的降秆作用最强,粒重显著高于 *Rht8*,但分蘖成穗率、结实率较低;*Rht12* 的降秆强度显著高于 *Rht8*,但生物产量大、成熟晚,子粒产量显著降低<sup>[26]</sup>。阮仁武等<sup>[27-28]</sup> 曾发现,显性矮源对单株粒

重、穗粒数和千粒重有显著降低作用,尤其是具有 *Rht10* 的近等基因系,单株粒重、穗粒数和千粒重分别降低 68.9%、66.7% 和 24.7%;矮变 1 号矮源近等基因系(携带 *Rht10* 基因)对轮回亲本株高、穗长、小穗数、穗下节间长、旗叶长和生物产量等主要农艺性状有极显著降低作用。王山荭等<sup>[10]</sup> 研究表明,*Rht10*、*Rht12* 基因延迟小麦抽穗期,*Rht1*、*Rht1s*、*Rht2* 和 *Rht3* 基因对抽穗期并无影响,所有矮秆基因在降低株高的同时一般也降低了单株生物量,但含有 *Rht1*、*Rht1s*、*Rht1b*、*Rht2* 基因的矮秆系与对应的高秆系相比,单株生物量、单株粒重差异不显著,含有 *Rht3*、*Rht10* 和 *Rht12* 基因的矮秆系与高秆系相比,单株生物量、单株粒重和收获指数显著降低。本研究结果表明,在(AS34 × C. S)  $F_2$  中,大部分植株株高和生育期适中,穗长 6.0~9.9 cm,穗粒数 50~79 粒,小穗数 20~24 个;认为 AS34 矮秆性状对杂交后代穗长、小穗数、穗粒数等主要农艺性状有正向遗传效应,与适宜亲本杂交后能够选择到穗大、粒多、株高和成熟期适中的优良单株,具有很好的育种利用价值。

K. Takeda<sup>[12]</sup> 根据节间指数将矮秆水稻分为 5 种类型,即 dn、dm、d6、nl 和 sh,将节间比例正常的水稻品种标定为 N 型。dn 型的节间指数与 N 型相同,各节间按相同比例缩短;dm 型倒 2 节间显著缩短;d6 型只有穗下节间伸长,其他节间不伸长;nl 型最下节间短,第 4 节间长,偶有第 6 伸长节间;sh 型最下节几乎不伸长,穗在叶鞘中。除 dn 型外,所有矮秆类型都存在某一节间显著缩短的特征,不同的矮秆基因作用于水稻植株的不同伸长节间,其矮化作用只发生在某一特定生长时期,导致某些节间显著缩短。本研究结果发现,矮秆变异体 AS34 与其野生型豫麦 66 相比少了 1 个节间,穗下节长度短于第 2 节长度,对应节间长度占株高的比例与豫麦 66 相似,按相近比例缩短,类似于 dn 型矮秆水稻,但也存在明显差异。表明控制 AS34 矮秆性状的遗传基础比较复杂,有待深入研究。

#### 参考文献

- [1] Gale M D, Youssefian S, Russell G E. Dwarfing genes in wheat [M]//Progress in plant breeding 1. London (UK): Butterworths Press, 1985: 1-35
- [2] Allan R E. Agronomic comparisons between *Rht1* and *Rht2* semidwarf genes in winter wheat [J]. Crop Sci, 1989, 29: 1103-1108
- [3] Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. Nature, 1999, 400: 256-261
- [4] Singh R P, Huerta-Espino J, Rajaram S, et al. Grain yield and

- other traits of tall and dwarf isolines of modern bread and durum wheats[J]. *Euphytica*, 2001, 119: 241-244
- [5] 李杏普, 兰素缺, 李孟军. 小麦矮秆基因[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010
- [6] Börner A, Korzun A V, Worland A J. Comparative genetic mapping of loci affecting plant height and development in cereals[J]. *Euphytica*, 1998, 100: 245-248
- [7] Ellis M H, Rebetzke G J, Azaña F, et al. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat[J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 111: 423-430
- [8] 朱国华, 林志珊, 辛志勇, 等. 小麦几个“矮源”品种矮秆基因的遗传分析[J]. 作物学报, 1992, 18(2): 90-98
- [9] 陆维忠, 赵寅槐, 冯晓棠, 等. 小麦“矮变一号”的矮秆性遗传研究[J]. 作物学报, 1985, 11(1): 39-46
- [10] 王山荭, 孟凡华, 杨丽, 等. 矮秆基因对小麦不同农艺性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(4): 5-9
- [11] Wang K, Wang S L, Zhou X H, et al. Development, identification, and genetic analysis of a quantitative dwarfing somatic variation line in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Crop Sci*, 2013, 53: 1032-1041
- [12] Takeda K. Internode elongation and dwarfism in some gramineous plants[J]. *Gamma Field Symp*, 1977, 16: 1-18
- [13] 杨松杰, 张晓科, 何中虎, 等. 用 STS 标记检测矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 在中国小麦中的分布[J]. 中国农业科学, 2006, 39(8): 1680-1688
- [14] 周阳, 何中虎, 张改生, 等. 用微卫星标记鉴定中国小麦品种中 *Rht8* 矮秆基因的分布[J]. 作物学报, 2003, 29(6): 810-814
- [15] 慕美财, 刘勇, 郭小丽, 等. 山东小麦品种中矮秆基因 *Rht-B1b*, *Rht-D1b* 分布的分子鉴定[J]. 分子植物育种, 2005, 3(4): 473-478
- [16] 杨芳萍, 夏先春, 张勇, 等. 春化、光周期和矮秆基因在不同国家小麦品种中的分布及其效应[J]. 作物学报, 2012, 38(7): 1155-1166
- [17] 唐娜, 姜莹, 何蓓如, 等. 赤霉素敏感性不同矮秆基因对小麦胚芽鞘长度和株高的效应[J]. 中国农业科学, 2009, 42(11): 3774-3784
- [18] 翟虎渠, 刘秉华. 矮败小麦创制与应用[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4127-4131
- [19] 李杏普, 蒋春志, 刘洪岭. 不同矮秆基因对冬小麦农艺性状的影响[J]. 作物学报, 1998, 24(4): 475-479
- [20] Allan R E. Agronomic comparisons between *Rht1* and *Rht2* semi-dwarf genes in winter wheat[J]. *Crop Sci*, 1989, 29: 1103-1108
- [21] Rebetzke G J, Richards R A, Fettel N A, et al. Genotypic increases in coleoptile length improves stand establishment, vigour and grain yield of deep-sown wheat[J]. *Field Crop Res*, 2007, 100: 10-23
- [22] Ellis M H, Rebetzke G J, Chandler P, et al. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat [J]. *Func Plant Biol*, 2004, 31: 583-589
- [23] Rebetzke G J, Richards R A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat[J]. *Aust J Agri Res*, 2000, 51: 251-245
- [24] Rebetzke G J, Richards R A, Fischer V M, et al. Breeding long coleoptile, reduced height wheats [J]. *Euphytica*, 1999, 106: 159-168
- [25] 李杏普, 毛沛, 段喜顺, 等. 不同 *Rht* 基因在冬小麦育种中的利弊分析[J]. 华北农学报, 1999, 14(3): 10-14
- [26] 李杏普, 兰素缺, 张京慧, 等. *Rht8*, *Rht10* 和 *Rht12* 矮秆基因对产量构成因子的影响[J]. 华北农学报, 2009, 24(S2): 72-75
- [27] 阮仁武, 傅大雄, 戴秀梅. 小麦显性矮源对株粒重及产量构成因素的影响[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(3): 9-12
- [28] 阮仁武, 傅大雄, 戴秀梅. 小麦显性矮源对主要农艺性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(3): 33-37