

小麦株高主效 QTL-*qPh-3D* 遗传效应解析

蔡益彪¹, 孙振仓², 史欣瑶¹, 管宇翔¹, 程佳佳¹, 杨爽¹, 王萌鲁¹, 张磊¹, 王晨阳¹,
丁洪科¹, 王发祥¹, 赵春华¹, 孙晗¹, 吴永振¹, 秦冉¹, 崔法¹

(¹鲁东大学农学院/山东省高等学校作物高产抗逆分子模块重点实验室, 烟台 264025; ²京博农化科技有限公司, 山东滨州 256500)

摘要: *qPh-3D* 为 1 个控制株高的主效 QTL, 可在科农 9204×京 411 衍生的重组自交系群体(KJ-RILs)的 14 组环境数据中被稳定检测到, 定位于科农 9204 基因组 3D 染色体 KN3D:515.08~539.08 Mb 区间内, 其降低株高的等位基因来自京 411。本研究继续深入分析该 QTL 降秆机制, 并利用包含 187 个家系的 KJ-RILs 群体及 316 份育成品种(系)组成的自然作图群体, 对其进行遗传效应解析, 进一步明确其对产量性状的影响。基于 KJ-RILs 群体分析结果表明, 来自京 411 的 *qPh-3D* 降秆基因型通过降低穗部以下各节间长度进而显著降低株高, 但对穗长无显著影响。*qPh-3D* 在降低株高的同时, 可一定程度降低单株产量。在 *qPh-3D* 靶区间内选择 2 个紧密连锁的标记 AX-110160363 和 AX-111109273, 对 316 份自然作图群体进行产量性状遗传效应和靶区段选择效应分析。结果表明, 降秆基因型在降低株高的同时, 对穗长具有一定正效应, 但对单株产量具有显著负效应。*qPh-3D* 靶区段育种选择效应分析结果表明, 北京和陕西对 *qPh-3D* 降秆基因型利用率较高; 而四川、青海、山东以及国外地区对其利用率较低, 且在不同年代中, 降秆基因型利用率均较低。随着时间的推移, *qPh-3D* 的增秆基因型利用率呈上升趋势。此外, 本研究还开发了 1 个与 *qPh-3D* 紧密连锁的基于 PCR 技术检测的 InDel 分子标记。研究结果可对未来 *qPh-3D* 分子育种应用提供理论参考。

关键词: 小麦(*Triticum aestivum* L.); 株高; *qPh-3D*; 分子标记; 遗传效应解析

Genetic Effects Analysis of *qPh-3D*, a Major QTL for Plant Height in Common Wheat

CAI Yibiao¹, SUN Zhencang², SHI Xinyao¹, GUAN Yuxiang¹, CHENG Jijia¹, YANG Shuang¹, WANG Menglu¹,
ZHANG Lei¹, WANG Chenyang¹, DING Hongke¹, WANG Faxiang¹, ZHAO Chunhua¹,
SUN Han¹, WU Yongzhen¹, QIN Ran¹, CUI Fa¹

(¹School of Agriculture, Ludong University/ Key Laboratory of Molecular Module-Based Breeding
of High Yield and Abiotic Resistant Plants in Universities of Shandong, Yantai 264025;

²Jingbo Agrochemicals Technology Co., Ltd., Binzhou 256500, Shandong)

Abstract: *qPh-3D* is a major quantitative trait locus (QTL) regulating plant height (PH) in wheat. This locus could be repeatedly identified in datasets at 14 different environments in the recombinant inbred line (RIL) population derived from the cross between Kenong 9204 and Jing 411 (denoted as KJ-RILs). *qPh-3D* was mapped to the chromosomal region of KN3D: 515.08-539.08 Mb, and the allele from parent Jing 411 could reduce PH. In this study, we aimed to further characterize the genetic mechanism of PH reduction caused by *qPh-3D* and clarify its genetic effects on yield-related traits, using the KJ-RILs population containing 187 lines as well as a natural mapping population consisting of 316 breeding varieties (advanced lines). In KJ-RILs, the *qPh-*

收稿日期: 2023-03-29 修回日期: 2023-05-31 网络出版日期: 2023-06-19

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230329002>

第一作者研究方向为小麦数量遗传学, E-mail: 1216338465@qq.com

通信作者: 秦冉, 研究方向为小麦数量遗传学及分子生物学, E-mail: ranqin89@163.com

崔法, 研究方向为小麦数量遗传学、基因组学及分子育种, E-mail: sdaucf@126.com

基金项目: 山东省重点研发计划(重大创新工程)(2022LZG002-2); 国家自然科学基金(32101726, 32072051, 32272119)

Foundation projects: Key R&D Program of Shandong Province (Major Innovation Project) (2022LZG002-2); National Natural Science Foundation of China (32101726, 32072051, 32272119)

3D allele from Jing 411 can significantly reduce PH via reducing all internode lengths without significant effect on spike length (SL), whereas it can reduce kernel yield per plant (KYPP) at certain level. Two markers *AX-110160363* and *AX-111109273*, which closely link with *qPh-3D*, were used for genotyping in the natural mapping population with the yield-related phenotypic datasets. The *qPh-3D* allele with decreased PH was found with a positive effect on SL, but a significant negative effect on KYPP. Based on the breeding selection effect analysis at the *qPh-3D* locus, the *qPh-3D* allele with decreased PH was present in a higher proportion in wheat varieties released from Beijing and Shanxi in China, but lower in Shandong, Qinghai, Sichuan and the foreign countries. This allele was detected in a lower proportion in earlier varieties, while its presence in modern varieties was detected increasingly. In addition, a closely linked PCR-based InDel marker targeting the *qPh-3D* locus was developed. Collectively, the findings of this study will provide theoretical guidance for future applications of *qPh-3D* in molecular breeding programs in wheat.

Key words: wheat (*Triticum aestivum* L.); plant height; *qPh-3D*; molecular marker; genetic effect analysis

小麦(*Triticum aestivum* L.)是我国乃至世界上最重要的粮食作物之一,其总面积、总产量仅次于水稻和玉米,为人类提供约20%的能量^[1-2]。由于全球可利用耕地面积缩减,人口急剧增长,小麦整体供给关系日趋紧张。在此背景下,小麦单产的持续提高成为确保粮食安全、保障人民基本物质生活的前提^[3-4]。株高为多基因控制的数量性状,不仅影响植株的形态建成,而且影响作物高产、稳产潜力^[5-7]。由矮秆基因应用带动的第一次“绿色革命”,为解决世界粮食安全做出了巨大贡献。株高通过影响小麦各节间长度来影响最终株型的建成,通过合理降低植株节间长度可以提高小麦的抗倒伏性和抗病性,进一步提高植株的产量潜力^[8-9]。李杏普等^[10]指出,我国小麦品种株高降低至目前的70~80 cm,其产量潜力及稳产性已经有了较大提升。*Rht-B1b*和*Rht-D1b*作为推动“绿色革命”的两个矮秆基因,研究发现其在降低株高的同时,显著提高了小麦的抗倒伏性和水肥利用率,从而大幅度提高了产量^[3,11]。此外,*Rht-B1b*和*Rht-D1b*对胚芽鞘长度有负调控作用^[12]。经过多年实验表明,干旱条件下由于胚芽鞘长度缩短,不利于植株出苗及苗期生长,进而造成小麦减产^[13]。因此,发掘更多新的降秆基因资源,解析其遗传效应,评价其育种应用潜力,将对未来小麦高产分子育种具有重要意义。

随着分子生物学技术的快速发展及小麦全基因组测序信息的公开,小麦株高QTL精细定位及相关基因的克隆也取得重要研究进展。目前至少发现并命名35个控制小麦株高的基因^[2,11],在生产上仅有*Rht1*、*Rht2*、*Rht8*、*Rht10*等基因有较多应用^[14-15]。此外,国内外学者还定位了诸多与小麦株高相关的QTLs,分布于小麦21条染色体上^[12,16-20],

但目前3D染色体已报道的株高QTL相对较少。Börner等^[17]利用Opta85和W7984杂交自交衍生的作图群体,在3DL的*Xfba389*~*Xfbb316*区间检测到1个控制株高QTL,该区间对应中国春3D染色体的532.2~579.9 Mb区间。Chen等^[6]利用以核生2号和农大4332为亲本构建的RIL群体,在3D染色体上定位到2个株高主效QTL,其中*QPh.cau-3D1*在7个环境中均被检测到。Shi等^[20]利用DH群体在3D染色体的*Xgdm72*~*wsnp_5469*区间内检测到1个贡献率较低的株高QTL。Hai等^[21]利用DH群体在3D染色体上鉴定出*QPh.nfcri-3D*,该QTL与标记*wmc492*共分离,与McCartney等^[22]的定位结果重合。Luo等^[19]利用Zhongmai 175和Xiaoyan 60杂交自交衍生的RIL群体,在3D染色体的*AX-111571185*至*AX-94528475*区间检测到1个控制株高的QTL,其在5个环境下均能被重复检测到,可解释表型变异率的3.31%。目前尚未见相关QTL深入研究的相关报道。

单位面积穗数、每穗粒数和千粒重共同构成产量三要素^[23]。此外,株高、穗长、旗叶长和不育小穗数等也直接或间接影响最终产量^[24]。解析重要QTL优异等位基因遗传效应,分析其育种应用现状,评价其育种应用潜力,可为后续分子育种遗传改良提供重要工作思路。基于KJ-RILs群体及自然作图群体基因型及多环境表型数据,团队前期已完成穗粒数主效QTL-*qKnps-4A*、QTL-*qKnps-2A*,旗叶宽主效QTL-*qFlw-5B*和不育小穗数主效QTL-*qSnps-5D*遗传效应解析和育种应用潜力评价^[23,25-27]。*qPh-3D*为1个控制株高的主效稳定QTL,可在KJ-RILs群体14组环境数据中被稳定检测到,定位于科农9204基因组3D染色体KN3D:

515.08~539.08 Mb 区间内,与 Luo 等^[19]在 3D 染色体检测的株高 QTL 区间存在重叠,但未见其后续深入研究的报道。基于前期研究基础,本研究开发了与 *qPh-3D* 紧密连锁的 InDel 分子标记,解析了其产量相关性状的遗传效应,并对其育种选择效应和潜力进行分析和评估。

1 材料与方 法

1.1 田间试验材料

以 科 农 9204、京 411 为 亲 本,构 建 了 包 含 188 个 家 系 的 重 组 自 交 系 群 体 (KJ-RILs, KJ001~KJ188), 其中 KJ129 家系因基因型缺失没有纳入后续的研究分析。316 份小麦育成品种(系)组成的自然作图群体由鲁东大学麦类分子育种创新团队收集保存,用于靶区段产量性状遗传效应及育种选择效应解析相关研究^[23,25-27]。

1.2 田间试验与表型鉴定

将 187 个 KJ-RILs 家系以及双亲在 12 个不同的环境下种植,种植时间、地点及处理分别为 2011-2012 年石家庄高、低氮(E2、E1),2012-2013 年石家庄高、低氮(E4、E3),2012-2013 年北京高、低氮(E6、E5),2012-2013 年新乡高、低氮(E8、E7),2013-2014 年石家庄高、低氮(E10、E9)和 2014-2015 年石家庄高、低氮(E12、E11);各环境对应的土壤含氮量数据见 Cui 等^[28]相关报道。田间调查产量相关性状包括株高、穗长、成株期各节间长、千粒重、穗粒重、单株产量、单株穗数、每穗粒重等。其中,选择 E9~E12 环境调查各家系在拔节早期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花后期 5 个时期的株高,明确不同基因型株高各时期差异趋势。

316 份自然作图群体种植时间、地点分别为 2019-2020 年、2020-2021 年烟台鲁东大学校内试验基地、2020-2021 年鲁东大学瀑拉谷试验基地、2020-2021 年石家庄栾城实验基地,对其进行株高、穗长、穗粒数、单株穗数、单株产量及千粒重调查分析。以上田间设计和产量相关性状调查参考 Fan 等^[29]的方法。

1.3 基因型扫描及 *qPh-3D* 定位

采用改良的 CTAB 法^[7]提取小麦基因组 DNA,通过小麦 55K Affymetrix 芯片基因型扫描获得 316 份自然群体材料的基因型数据。将探针序列利用本地 BLAST 软件(<ftp://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/blast/executables/release/>)比对至 科 农 9204 参 考 基 因 组 (<http://202.194.139.32/jbrowse.html>),获得 SNP 标

记基于 科 农 9204 参 考 基 因 组 的 物 理 位 置。

课题组前期已基于 KJ-RILs 群体构建了小麦高密度遗传连锁图谱^[30],包含 119566 个标记位点。本研究利用图谱中 SNP 探针序列对应 科 农 9204 参 考 基 因 组 的 物 理 位 置 信 息^[31]进 行 QTL 定 位。利 用 KJ-RILs 群 体 在 高、低 氮 12 个 环 境 的 株 高 数 据 及 对 应 的 株 高 最 优 无 偏 估 计 值 HN-BLUE 和 LN-BLUE,对 *qPh-3D* 进行重新精准定位。QTL 检测所用软件为 IciMapping v4.2,采用完备复合区间作图法(ICIM, inclusive composite interval mapping),对 14 组株高表型数据分别进行 QTL 鉴定,QTL 检测步长设置为 1 Mb,*PIN* 为 0.001,LOD 阈值设置为 2.5,缺失表型数据家系按照删除处理。

1.4 InDel 标记开发

基于 科 农 9204 和 京 411 全 基 因 组 重 测 序 数 据,获 得 双 亲 靶 区 间 内 的 序 列 差 异 位 点,获 得 ≥ 3 bp 靶 区 间 的 插 入 缺 失 位 点 (InDel, insertion deletion),利用 WheatOmics 的引物设计窗口(<http://202.194.139.32/PrimerServer/>)设计靶区间多态性 InDel 分子标记。本研究根据 科 农 9204 基 因 组 3D 染 色 体 KN3D: 528091763 位置处,开发了 1 个 InDel 分子标记,命名为 *3DKN-528091763*,其上游引物序列为:5'-GGACTCGATGCACACTTTTG-3';下游引物序列为:5'-ACAGATGGCAAAGCAAGAAC-3'。

1.5 表型数据处理与分析

对 187 个 KJ-RILs 家系在 6 个高氮(E2、E4、E6、E8、E10、E12)和 6 个低氮(E1、E3、E5、E7、E9、E11)环境下的株高及其他表型数据利用软件 QGASation 2.0^[32]分别进行最优线性无偏估计(BLUE, best linear unbiased estimator),获得高、低氮两组表型预测值 HN-BLUE 和 LN-BLUE,用于后续株高主效 QTL-*qPh-3D* 初级定位和遗传效应解析。基于 187 个 KJ-RILs 家系,利用靶区间内两个 SNP 标记 *AX-111109273* 和 *AX-111705267* 及本研究开发的基于 PCR 检测技术的 InDel 分子标记 *3DKN-528091763* 对其进行基因型分类,将与 科 农 9204 基因型相同的家系命名为增秆基因型,与 京 411 基因型相同的家系命名为降秆基因型,并与株高、穗长、各节间长及小麦产量相关性状进行关联分析,用以解析 *qPh-3D* 的遗传效应。利用 E9~E12 环境下不同发育时期(拔节早期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花后期)株高数据,分析 *qPh-3D* 控制的株高动态差异。各时期株高差异为增秆基因型与降秆基因型株高差值。

对316份育成品种(系)组成的自然作图群体在E9~E12环境下的株高、穗长、单株穗数、穗粒数、单株产量和千粒重数据分别进行最佳线性无偏估计,获得其对应的BLUE值。根据316份育成品种(系)的55K芯片物理位置信息,在*qPh-3D*靶区间内选择两个SNP标记*AX-110160363*和*AX-111109273*,根据两标记对应的基因型对316份育成群体(系)进行分组统计,结合自然群体的产量性状数据,进行遗传效应解析和靶区段选择效应分析。将两位点与科农9204基因型相同的类型定义为增秆基因型,将两位点与京411基因型相同的类型定义为降秆基因型,将两位点同时存在科农9204基因型和京411基因型的类型定义为重组基因型,将任一位点为杂合的类型定义为杂合基因型。相关数据分析作图采用GraphPad Prism 8 (<https://www.graphpad-prism.cn>)和FineBI (<https://www.finebi.com/>)。方差分析采用IBM SPSS Statistics 21 (<https://www.ibm.com/support/pages/ibm-spss-statistics-21-documentation>)。

2 结果与分析

2.1 株高主效QTL-*qPh-3D*初级定位

结合KJ-RILs群体基因型数据及14组株高表型

数据进行QTL分析,*qPh-3D*在14组环境中均能被检测到。根据其侧翼标记*AX-110160363*和*AX-111705267*对应科农9204物理位置,将其定位于KN3D: 515.08~539.08 Mb区间内,其中5组数据将该QTL定位至KN3D: 536.08~539.08约3.00 Mb物理区间内(表1、图1)。*qPh-3D*解释了株高表型变异率的2.85%~14.96%,其LOD值为4.47~17.08,降低株高的等位基因来自于京411,加性效应值为1.78~3.09。以上结果表明,*qPh-3D*可在多环境下稳定表达,为控制株高的稳定主效QTL。

2.2 靶区间内分子标记开发

结合科农9204基因组及京411重测序数据,获得*qPh-3D*靶区段 ≥ 3 bp的InDel位点。相对科农9204,京411在科农9204基因组3D染色体KN3D: 528091763位置处检测到22 bp序列缺失,开发了1个InDel分子标记*3DKN-528091763*。利用该标记对科农9204、京411及KJ-RILs群体家系进行基因型鉴定,*3DKN-528091763*在科农9204和京411中扩增的目的条带分别为390 bp和368 bp(图2),在187个KJ-RILs家系中的分离比例为1.2:1。该标记PCR扩增产物带型清晰,扩增稳定,可用于后续小麦株高性状分子育种研究。

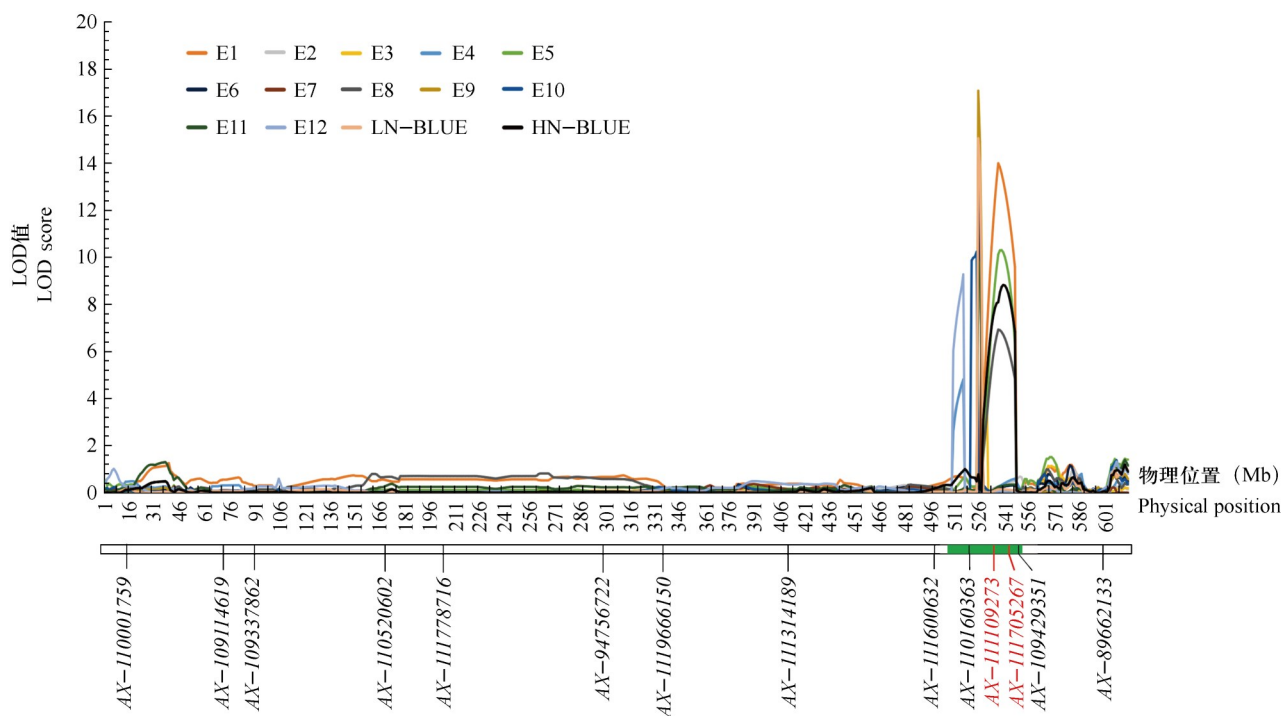
表1 基于KJ-RILs群体多环境下株高QTL-*qPh-3D*定位结果

Table 1 Primary mapping of QTL-*qPh-3D* in multi-environments based on the KJ-RILs population

环境 Environment	位置(Mb) Position	左侧标记 Left marker	右侧标记 Right marker	LOD值 LOD score	表型变异率(%) Percent variance effect	加性效应 Additive effect
E1	536.08	<i>AX-94584051</i>	<i>AX-111109273</i>	14.00	10.17	2.28
E2	515.08	<i>AX-110160363</i>	<i>AX-110515857</i>	4.47	4.74	2.00
E3	537.08	<i>AX-111109273</i>	<i>AX-111705267</i>	9.41	12.57	2.81
E4	515.08	<i>AX-110160363</i>	<i>AX-110515857</i>	4.82	2.85	1.78
E5	538.08	<i>AX-111109273</i>	<i>AX-111705267</i>	10.31	8.34	2.88
E6	524.08	<i>AX-108939123</i>	<i>AX-108842519</i>	13.48	8.32	2.50
E7	524.08	<i>AX-108939123</i>	<i>AX-108842519</i>	13.55	8.38	2.72
E8	536.08	<i>AX-94584051</i>	<i>AX-111109273</i>	6.93	6.91	2.19
E9	524.08	<i>AX-108939123</i>	<i>AX-108842519</i>	17.08	14.96	3.09
E10	523.08	<i>AX-111163387</i>	<i>AX-109868592</i>	10.23	4.37	2.57
E11	524.08	<i>AX-108939123</i>	<i>AX-108842519</i>	9.93	7.63	2.41
E12	515.08	<i>AX-110160363</i>	<i>AX-110515857</i>	9.28	7.03	2.85
LN-BLUE	524.08	<i>AX-108939123</i>	<i>AX-108842519</i>	15.06	9.11	2.26
HN-BLUE	539.08	<i>AX-111109273</i>	<i>AX-111705267</i>	8.83	6.15	2.18

E1, E2: 2011-2012年石家庄低、高氮; E3, E4: 2012-2013年石家庄低、高氮; E5, E6: 2012-2013年北京低、高氮; E7, E8: 2012-2013年新乡低、高氮; E9, E10: 2013-2014年石家庄低、高氮; E11, E12: 2014-2015年石家庄低、高氮; LN-BLUE、HN-BLUE: 低氮、高氮条件下最佳线性无偏估计值; 下同

E1, E2: 2011-2012 in Shijiazhuang under low nitrogen (LN) and high nitrogen (HN), respectively; E3, E4: 2012-2013 in Shijiazhuang under LN and HN, respectively; E5, E6: 2012-2013 in Beijing under LN and HN, respectively; E7, E8: 2012-2013 in Xinxiang under LN and HN, respectively; E9, E10: 2013-2014 in Shijiazhuang under LN and HN, respectively; E11, E12: 2014-2015 in Shijiazhuang under LN and HN, respectively; LN-BLUE, HN-BLUE: The best linear unbiased estimate values under low/high nitrogen environment, respectively; The same as below



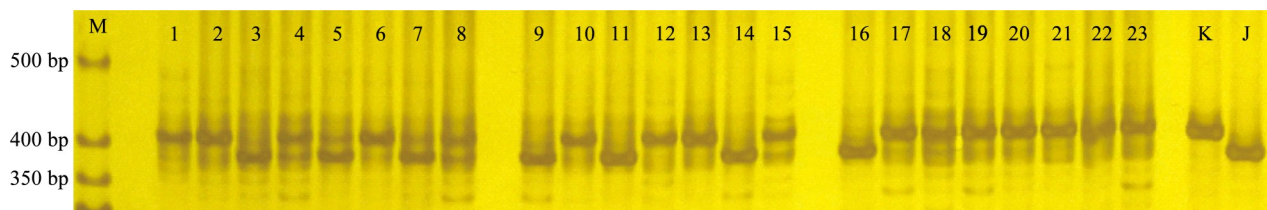
上图横坐标为用于QTL定位分析的SNP标记在科农9204参考基因组中的物理位置(Mb),纵坐标为不同环境对应的LOD值;下图为 $qPh-3D$ 在3D染色体上的定位区间(绿色区段表示),其中红色SNP标记将用于后续遗传效应的分析

The abscissa in the upper figure indicates the physical position (Mb) in KN9204 assembly of SNP markers used for QTL analysis;

The ordinate indicates the LOD score corresponding in different environments; The following figure shows the distribution of the SNP markers used for QTL analysis. The segment in green indicated the confidence interval of $qPh-3D$, and the markers with red color were used for the subsequent genetic effect analysis

图1 多环境下株高QTL- $qPh-3D$ 的LOD值分布

Fig.1 LOD distribution of QTL- $qPh-3D$ in multi-environments



M: 50 bp DNA marker; 1~23: KJ-RILs家系部分材料扩增条带; K: 科农9204; J: 京411

M: 50 bp DNA marker; 1-23: Band type of parts of the 187 KJ-RILs; K: Kenong 9204; J: Jing 411

图2 InDel分子标记 $3DKN-528091763$ 在部分KJ-RILs家系及亲本中的扩增电泳结果

Fig.2 Amplification and electrophoresis results of InDel molecular marker $3DKN-528091763$ in parts of the KJ-RILs and their parents

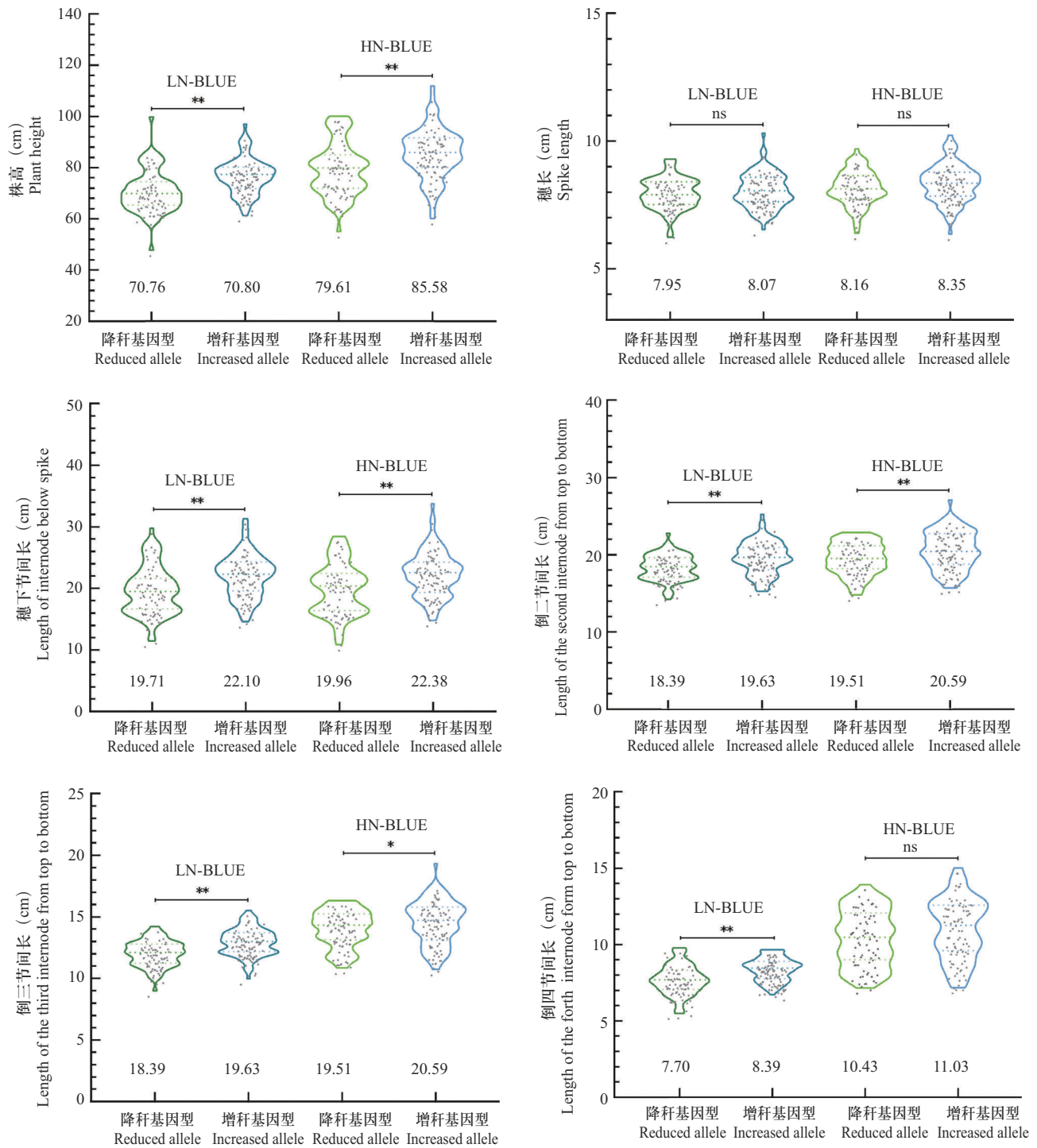
2.3 $qPh-3D$ 对株高及不同节间遗传效应解析

基于187个KJ-RILs家系,将靶区间内两个SNP标记 $AX-111109273$ 和 $AX-111705267$ 及本研究开发的基于PCR检测技术的InDel分子标记 $3DKN-528091763$ 与株高、穗长及各节间长进行关联分析,用以解析 $qPh-3D$ 对株高及各节间长的遗传效应。结果显示,在高、低氮条件下,来自京411的 $qPh-3D$ 降秆基因型均能极显著降低株高($P<0.01$),且在低氮条件下降秆效应更显著,平均降幅为7.42%。 $qPh-3D$ 降秆基因型对穗长具有一定的负效应,平均

降幅为1.88%,但未达到显著水平。分析增秆基因型和降秆基因型各节间长的差异,结果表明, $qPh-3D$ 降秆基因型显著降低了穗下节间、倒二、倒三和倒四节间长,降幅分别为10.72%、5.78%、5.40%和6.83%,在低氮条件下来自京411的等位基因对倒三节间长和倒四节间长降幅的影响显著高于高氮条件下(图3)。

2.4 $qPh-3D$ 不同发育时期株高动态差异分析

基于KJ-RILs群体表型数据,在高、低氮条件下分别对增秆基因型(与科农9204相同基因型)、降秆



横标上侧数字代表对应基因型的表型数据;降秆基因型:与京411基因型相同的家系;增秆基因型:与科农9204基因型相同的家系;*:显著差异水平($P<0.05$);**:极显著差异水平($P<0.01$);ns:无显著差异($P>0.05$);下同

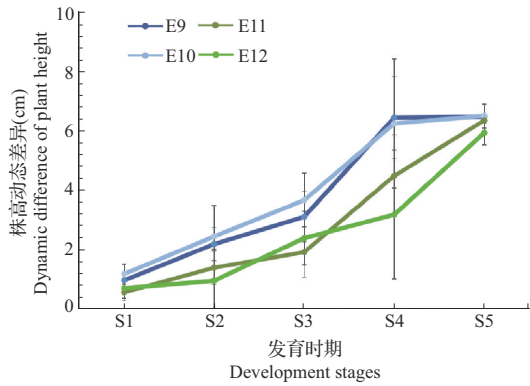
The number over the abscissa represents the phenotypic data of the corresponding genotype; Reduced allele: The same genotype as Jing 411; Increased allele: The same genotype as Kenong 9204; *: Significant difference level ($P<0.05$); **: Significant difference level ($P<0.01$); ns: No significant difference ($P>0.05$); The same as below

图3 基于KJ-RILs群体*qPh-3D*对株高及各节间长遗传效应解析

Fig.3 Genetic effects analysis of *qPh-3D* on plant height and each internode length in the KJ-RILs

基因型(与京411相同基因型)在5个生长阶段(拔节早期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花后期)的株高进行表型鉴定和统计分析。结果表明,4个环境下,

*qPh-3D*在拔节早期降秆效应开始呈现,此后,随着植株生长,*qPh-3D*效应在拔节期、孕穗期和抽穗期逐渐增大,最后差异稳定于开花后期(图4)。



S1: 拔节早期; S2: 拔节期; S3: 孕穗期; S4: 抽穗期; S5: 开花后期
S1: Early jointing; S2: Jointing stage; S3: Booting stage; S4: Heading stage; S5: Blooming late stage

图4 *qPh-3D* 不同发育时期株高动态差异分析

Fig.4 Dynamic difference analysis of plant height by *qPh-3D* at different developmental stages

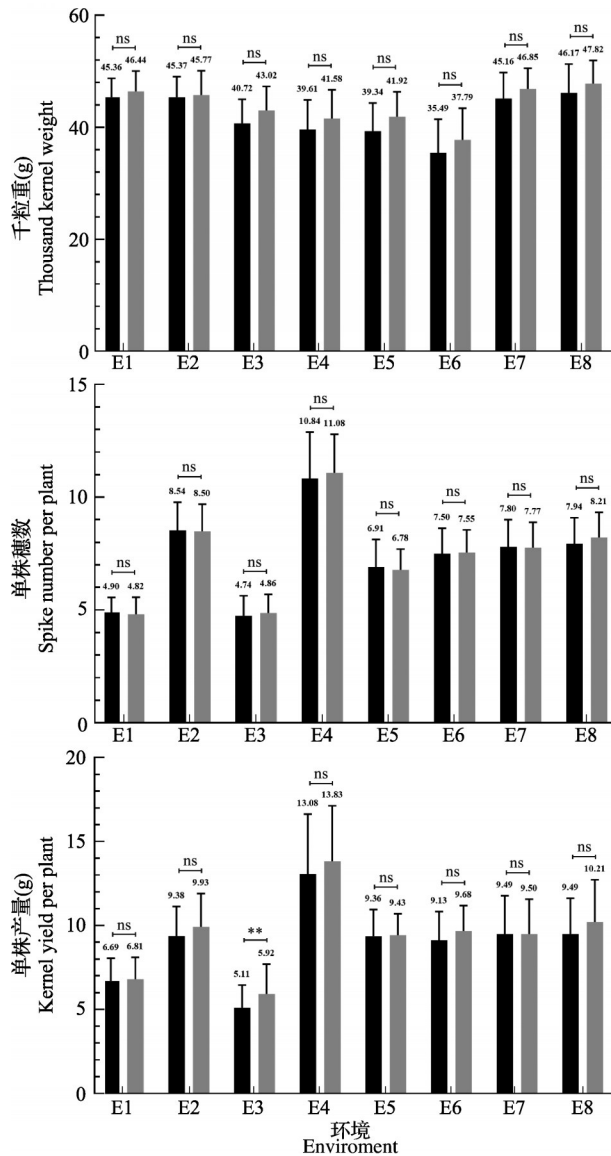


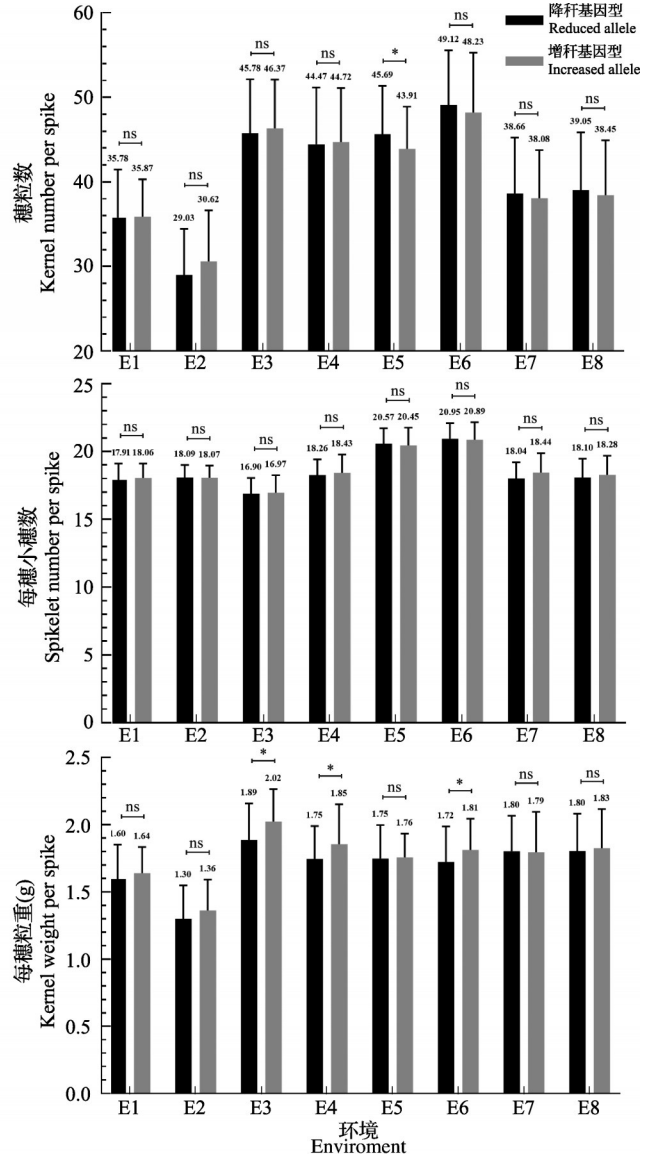
图5 基于KJ-RILs群体*qPh-3D*对小麦产量相关性状的遗传效应解析

Fig.5 Analysis of genetic effects of *qPh-3D* on wheat yield-related traits in the KJ-RILs population

2.5 *qPh-3D* 对小麦产量性状遗传效应解析

2.5.1 基于KJ-RILs群体*qPh-3D*小麦产量性状遗传效应解析

基于8个环境(E1~E8)中不同基因型的产量性状数据,解析*qPh-3D*对产量性状的遗传效应。结果显示,*qPh-3D*降秆基因型在降低株高的同时也降低了单株产量,平均降幅为5.00%,但仅在个别环境下达到显著,*qPh-3D*对于千粒重虽有不同程度降低,但并不显著,平均降幅为3.95%;通过对穗部性状分析,发现*qPh-3D*对穗粒数、每穗小穗数、每穗粒重和单株穗数无明显影响(图5)。以上结果表明,*qPh-3D*等位基因虽可显著降低株高,但由于其对穗粒数和单株穗数影响较小,且对千粒重有负效应,因此导致单株产量的降低。



2.5.2 基于自然群体 *qPh-3D* 小麦产量性状遗传效应解析 乐麦5号、山农15和小偃68因基因型缺失,定义为缺失。分析结果显示,在316份育成群体(系)中,增秆基因型占比为25.00%,降秆基因型占比为12.97%,重组基因型占比57.60%,杂合基因型占比3.47%(表2)。以上结果表明,*qPh-3D*的降秆基因型在316份育成品种(系)中未受到强烈选择。

基于标记AX-110160363和AX-111109273对316份自然群体的基因型分组结果,分析其对产量性状的遗传效应。结果表明,与京411基因型相同的降秆基因型能极显著降低株高,降幅为10.76%;此外,其还显著增加穗粒数和穗长,增幅分别为5.20%和6.46%。但该降秆基因型在降低株高的同时显著降

低了单株穗数和单株产量,降幅分别为7.83%和6.49%,对千粒重有一定的负效应,降幅为0.99%(图6)。以上结果表明,*qPh-3D*降秆基因型与产量性状密切相关,可为后续小麦遗传育种提供重要基因资源。

表2 基于自然群体 *qPh-3D* 靶区段基因型统计

Table 2 Genotype statistics of *qPh-3D* target region based on 316 varieties (advanced lines)

基因型 Genotype	数量 Quality	百分比(%) Percentage
增秆基因型 Increased allele	79	25.00
降秆基因型 Reduced allele	41	12.97
重组基因型 Recombinant allele	182	57.60
杂合基因型 Heterozygous allele	11	3.47
缺失 Miss	3	0.96

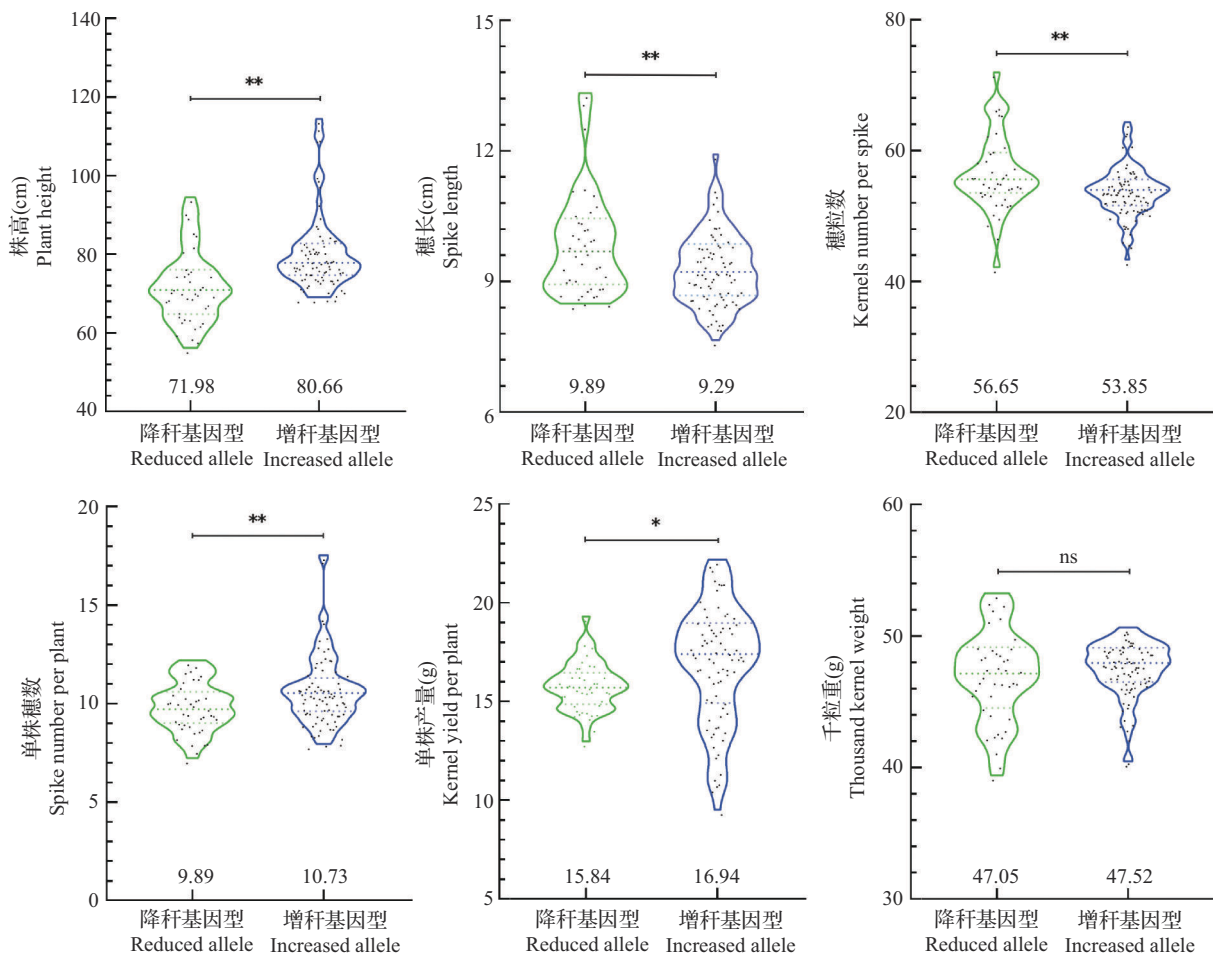


图6 基于316份育成品种(系)*qPh-3D*产量性状遗传效应解析

Fig.6 Genetic effects of *qPh-3D* on yield related traits in authorized varieties (advanced lines)

2.6 *qPh-3D* 在小麦育种中的育种应用和选择效应解析

对316份育成品种(系)根据选育省份和地区进行分类(其中有28份材料因地区信息缺失未统计;另

贵州和西藏材料分别为5份和4份,因较少不具代表性,故未进行分析),分析*qPh-3D*靶区段在不同省份的育种应用情况和选择效应。结果表明,各省份品种材料对于*qPh-3D*降秆基因型的选择和应用情况不

同。其中北京小麦品种中降秆基因型占比最高,为50.00%;其次为陕西省,降秆基因型材料占比为27.78%,重组基因型占比为50.00%;河南、江苏、河北、四川、青海和山东含有降秆基因型的材料占比

别为25.00%、20.00%、12.50%、12.50%、9.09%和4.47%。国外品种对*qPh-3D*降秆基因型利用率也较低,仅为5.97%(表3)。以上结果表明,*qPh-3D*降秆基因型整体利用率较低,可能与其单株产量降低有关。

表3 基于316份育成品种(系)不同地区品种的*qPh-3D*选择效应分析

Table 3 The selection effect analysis of *qPh-3D* based on 316 varieties (advanced lines) from different regions

地区 Region	基因型占比(%) Genotype proportion					数量 Quantity
	降秆基因型 Reduced allele	增秆基因型 Increased allele	重组基因型 Recombinant genotype	杂合基因型 Heterozygous genotype	缺失 Missing	
中国山东 Shandong, China	4.47	54.41	32.35	7.35	1.47	68
中国河南 Henan, China	25.00	6.25	65.63	3.12		32
中国四川 Sichuan, China	12.50	28.12	53.13	6.25		32
中国青海 Qinghai, China	9.09	9.09	77.27		4.55	22
中国陕西 Shaanxi, China	27.78	16.66	50.00		5.56	18
中国河北 Hebei, China	12.50	50.00	37.50			16
中国北京 Beijing, China	50.00	28.57	7.14	14.29		14
中国江苏 Jiangsu, China	20.00	20.00	60.00			10
国外 Foreign	5.97	5.97	88.06			67

根据品种审定时间对316份育成品种(系)进行分类,对*qPh-3D*不同年代选择效应进行分析,其中162份育成品种可以追溯到育成年份,用于后续分析。其中20世纪90年代29份、21世纪00年代81份、21世纪10年代52份。结果表明,在过去3个年代中,降秆基因型利用率均较低,占比10.34%~18.52%

(图7)。而且,随着时间的推移,增秆基因型利用率逐渐递增,从20世纪90年代的17.24%增长至在21世纪10年代的46.15%,重组基因型利用率在3个年代中均占比较高,分别为62.07%、49.38%和34.62%,但呈逐渐下降的趋势。以上数据说明,随着时间的推移,育种家们对*qPh-3D*增秆基因型越来越重视。

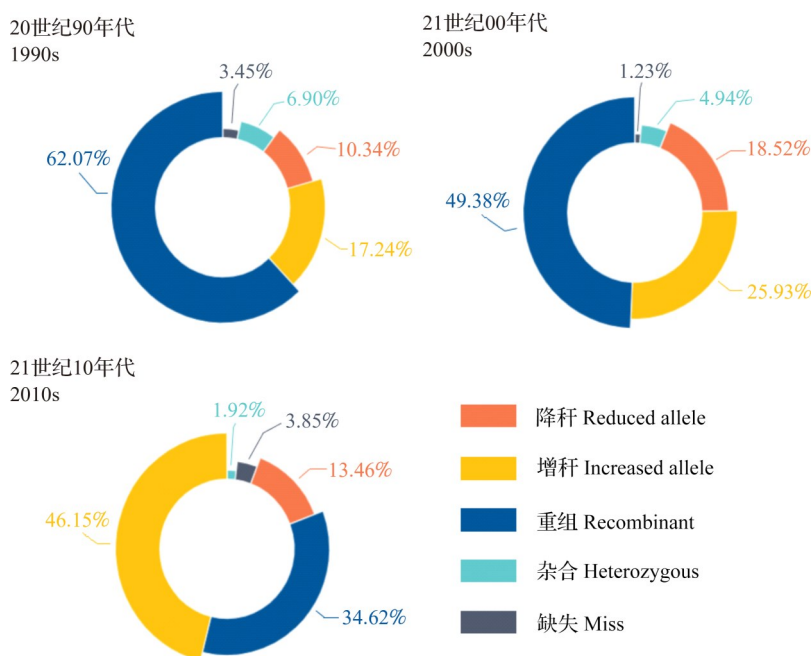


图7 *qPh-3D*靶区段在不同年份审定品种中的选择效应分析

Fig.7 The selection effect analysis of *qPh-3D* target region in varieties released in different ages

3 讨论

本研究前期利用高密度遗传图谱在小麦3D染色体上定位到1个控制株高的稳定QTL-*qPh-3D*^[33],利用14组不同环境KJ-RILs群体表型数据将*qPh-3D*定位于KN3D: 515.08~539.08 Mb区间内,其中5个环境下均将其定位于KN3D: 536.08~539.08 Mb区间内。前人研究中,Luo等^[19]在3D染色体的520.8~536.0 Mb区间内检测到与株高、千粒重、粒长、粒宽相关的稳定QTL簇,与*qPh-3D*存在区间重叠,但并未见其后续深入研究的报道,本研究首次解析其对产量性状的影响,分析了其育种应用潜力,可为小麦分子育种提供理论依据。

株高对小麦植株形态和产量构成起重要作用,适当降低株高可以提高植株的抗倒伏,进而提高单株产量^[34]。矮秆基因通过缩短茎秆长度来降低小麦株高,节间长度的缩短又有两种方式:某一特定节间的缩短或所有节间的同步缩短。本研究结果表明,*qPh-3D*是通过降低各节间长度来显著降低株高,尤其低氮环境下*qPh-3D*降秆作用效果更显著(图3)。不同时期株高动态数据显示,*qPh-3D*在拔节期降秆效应开始呈现,随着植株生长差异逐渐增大,最后差异稳定于开花后期(图4),这与Zhang等^[33]研究结果一致。以上结果表明,*qPh-3D*降秆效果温和,适合于小麦株高微调遗传改良分子育种的应用。

此外,Li等^[35]通过对*TaNAC100(2A/2B/2D)*过表达植株转录组分析,发现*TaNAC100*具有调控种子蛋白质和淀粉合成的枢纽功能。表型分析表明,过表达*TaNAC100*显著降低了株高,但使粒长、粒宽和千粒重显著增加;Tian等^[36]对矮秆基因*Rht24*遗传效应分析,结果表明,*Rht24*不仅具有显著的降秆作用,可降低株高6.0~7.9 cm,而且增加千粒重2.0~3.4 g;Zhang等^[37]利用15个环境的表型数据,通过关联分析和QTL定位,证明了*Rht8*和*Ppd-D1a*在降低株高的同时,增加了穗粒数和小穗数。因此,推测控制株高的位点往往与产量性状密切相关,本研究中株高位点对其他产量性状的遗传效应也印证了这点。为探究*qPh-3D*对产量性状影响,本研究利用KJ-RILs群体和自然作图群体分别进行了研究。在KJ-RILs群体中发现来自京411的*qPh-3D*等位基因能显著降低株高,对单株产量与千粒重有一定负效应,而对穗粒数、单株穗数和每穗粒重无明显影响(图5)。在316份育成品种(系)中,*qPh-3D*降秆

基因型在降低株高的同时显著增加了穗粒数和穗长,但也显著降低了单株穗数和单株产量,对千粒重无显著效应(图6)。综合以上结果推测,*qPh-3D*作为一个控制株高的数量性状因子,其遗传效应易受基因型、不同环境及遗传背景多样性共同影响,对不同的小麦品种可能具有不同的遗传效应,这可能会影响到该QTL的分子育种精准应用。综上所述,*qPh-3D*对小麦株高、穗长、千粒重及单株产量等性状均有一定影响,相关结果可为小麦产量遗传改良提供数据参考。

通过对316份自然群体中*qPh-3D*靶区段基因型的统计分析结果表明,降秆基因型的利用率在不同地区存在较大差异(表3)。其中北京品种中降秆基因型占比最高,达到50%。在四川、青海、山东及国外品种中,*qPh-3D*靶区段降秆基因型占比较低,表明含有*qPh-3D*降秆基因型的小麦品种在黄淮海区、西南麦区、西北麦区及国外地区育种过程中未被育种家积极选择。而重组基因型在所有国内外地区中所占比例均较高,但其利用率呈现逐年递减的趋势。随着时间的推移,育成品种的数量不断增加,但*qPh-3D*降秆基因型的利用率并没有明显增加,初步推测是因为*qPh-3D*降低了单株产量和千粒重,导致*qPh-3D*靶区段在现代育成品种(系)中不被育种家重点关注。相反,增秆基因型的利用率逐渐递增。这说明育种家们对增秆基因型带来的较高单产越来越重视,且在未来育种中具有较大利用空间。

综上,*qPh-3D*遗传效应易受基因型、环境及遗传背景多因素影响,遗传效应不稳定,分子标记辅助选育可加快*qPh-3D*在小麦产量性状遗传改良过程中有效应用。未来可通过*qPh-3D*图位克隆研究,进一步挖掘其新的等位变异,获得最优单倍型,为*qPh-3D*的分子育种有效利用奠定基础。

参考文献

- [1] 胡文静,李东升,裔新,张春梅,张勇.小麦穗部性状和株高的QTL定位及育种标记开发和验证.作物学报,2022,48(6):1346-1356
Hu W J, Li D S, Yi X, Zhang C M, Zhang Y. Molecular mapping and validation of quantitative trait loci for spike-related traits and plant height in wheat. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(6): 1346-1356
- [2] 吕广德,靳雪梅,郭营,赵岩,钱兆国,吴科,李斯深.小麦株高分子遗传学研究进展.植物遗传资源学报,2021,22(3):571-582
Lv G D, Jin X M, Guo Y, Zhao Y, Qian Z G, Wu K, Li S S.

- Advances in molecular genetics of wheat plant height. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3): 571-582
- [3] Duvick D N. Feeding the ten billion: Plants and population growth. *Crop Science*, 1999, 39(5): 1522-1523
- [4] 周阳, 何中虎, 陈新民, 王德森, 张勇, 张改生. 30余年来北部冬麦区小麦品种产量改良遗传进展. *作物学报*, 2007, 33(9): 1530-1535
Zhou Y, He Z H, Chen X M, Wang D S, Zhang Y, Zhang G S. Genetic gain of wheat breeding for yield in northern winter wheat zone over 30 years. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(9): 1530-1535
- [5] Pearce S, Saville R, Vaughan S P, Chandler P M, Wilhelm E P. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat. *Plant Physiology*, 2011, 157: 1820-1831
- [6] Chen Z Y, Cheng X J, Chai L L, Wang Z H, Bian R L, Li J, Zhao A J, Xin M M, Guo W L, Hu Z R, Peng H R, Yao Y Y, Sun Q X, Ni Z F. Dissection of genetic factors underlying grain size and fine mapping of *QTgw.cau-7D* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133: 149-162
- [7] 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: 1815-1831
- [8] 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: 1517-1536
- [9] Qin R, Ma T H, Cao M S, Liu X J, Zhou X H, Hu G M, Zhong W, Sun X H, Xiao J G, Dong J J, Kong W C, Zhao C H, Wu Y Z, Sun H, Ji J, Cui F. QTL detection for internode component index in wheat using a RIL mapping population. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2022, DOI: 10.1007/s11105-022-01359-1
- [10] 李杏普, 兰素缺, 张京慧, 冯延茹, 刘书娥, 张业伦, Gale M D, Worland T J. *Rht8*, *Rht10* 和 *Rht12* 矮秆基因对产量构成因子的影响. *华北农学报*, 2009, 24(S2): 72-75
Li X P, Lan S Q, Zhang J H, Feng Y R, Liu S E, Zhang Y L, Gale M D, Worland T J. Effects of *Rht8*, *Rht10* and *Rht12* dwarf genes on yield components. *Acta Agricultrae Borealisinica*, 2009, 24(S2): 72-75
- [11] Yan J K, Zhang S Q. Effects of dwarfing genes on water use efficiency of bread wheat. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2017, 4: 126-134
- [12] 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
- [13] Fick G N, Qualset C O. Seedling emergence, coleoptile length, and plant height relationships in crosses of dwarf and standard-height wheats. *Euphytica*, 1976, 25: 679-684
- [14] Singh A, Knox R E, DePauw R M, Singh A K, Cuthbert R D, Kumar S, Campbell H L. Genetic mapping of common bunt resistance and plant height QTL in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129: 243-256
- [15] 胡文静, 高德荣, 陆成彬, 梁秀梅, 石宜宗, 程顺和. 小麦穗部性状和株高的QTL定位及 *T6VS 6AL* 易位效应分析. *麦类作物学报*, 2019, 39(5): 505-512
Hu W J, Gao D R, Lu C B, Liang X M, Shi Y Z, Cheng S H. QTL mapping for spike traits and plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) and analysis of the effect of *T6VS 6AL* translocation. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(5): 505-512
- [16] Liu G, Jia L J, Lu L H, Qin D D, Zhang J P, Guan P F, Ni Z F, Yao Y Y, Sun Q X, Peng H R. Mapping QTLs of yield-related traits using RIL population derived from common wheat and Tibetan semi-wild wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 2415-2432
- [17] Börner A, Schumann E, Fürste A, Cöster H, Leithold B, Röder S, Weber E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 921-936
- [18] Sadeque A, Turner M A. QTL analysis of plant height in hexaploid wheat doubled haploid population. *Thai Journal of Agricultural Science*, 2010, 43: 91-96
- [19] Luo Q L, Zheng Q, Hu P, Liu L Q, Yang G T, Li H W, Li B, Li Z S. Mapping QTL for agronomic traits under two levels of salt stress in a new constructed RIL wheat population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134: 171-189
- [20] Shi S K, Azam F I, Li H H, Chang X P, Li B, Jing R L. Mapping QTL for stay-green and agronomic traits in wheat under diverse water regimes. *Euphytica*, 2017, 213(11): 246
- [21] Hai L, Guo H J, Wagner C, Xiao S H, Friedt W. Genomic regions for yield and yield parameters in Chinese winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes tested under varying environments correspond to QTL in widely different wheat materials. *Plant Science*, 2008, 175(3): 226-232
- [22] McCartney C A, Somers D J, Humphreys D G, Lukow O, Ames N, Noll J, Cloutier S, McCallum B D. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 × 'AC Domain'. *Genome*, 2005, 48(5): 870-883
- [23] 马天航, 蔡益彪, 熊永星, 徐勤青, 周晓涵, 孔文超, 李晶雪, 程蕊, 李诗慧, 曹明苏, 王晨阳, 赵春华, 秦冉, 孙晗, 吴永振, 崔法. 小麦不育小穗数QTL-*qSnps-5D* 遗传及育种选择效应解析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(3): 811-822

- Ma T H, Cai Y B, Xiong Y X, Xu Q Q, Zhou X H, Kong W C, Li J X, Cheng R, Li S H, Cao M S, Wang C Y, Zhao C H, Qin R, Sun H, Wu Y Z, Cui F. Analysis of inheritance and breeding selection effect of QTL-*qSsnps-5D* for sterile spikelets in wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23 (3): 811-822
- [24] Wu X H, Wang Z H, Chang X P, Jing R L. Genetic dissection of the developmental behaviours of plant height in wheat under diverse water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(11): 2923-2937
- [25] 刘朦朦, 张萌娜, 张倩倩, 刘锡建, 郭宇航, 孙靳惠, 武亚瑞, 王素容, 吴永振, 孙晗, 崔法, 赵春华. 小麦旗叶宽主效 QTL *QFlw-5B* 遗传效应解析. *麦类作物学报*, 2019, 39 (12): 1399-1405
- Liu M M, Zhang M N, Zhang Q Q, Liu X J, Guo Y H, Sun J H, Wu Y R, Wang S R, Wu Y Z, Sun H, Cui F, Zhao C H. Genetic analysis of a major stable QTL *QFlw-5B* for wheat flag leaf width. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(12): 1399-1405
- [26] 崔俊鹏, 赵慧, 张倩倩, 宫娜, 刘朦朦, 张萌娜, 侯玉竹, 刘成, 李林志, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效 QTL-*qKnps-4A* 遗传效应解析. *分子植物育种*, 2019, 17(11): 3632-3640
- Cui J P, Zhao H, Zhang Q Q, Gong N, Liu M M, Zhang M N, Hou Y Z, Liu C, Li L Z, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic effects analysis of major QTL-*qKnps-4A* for kernel per spike in common wheat. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(11): 3632-3640
- [27] 张倩倩, 闫学梅, 刘锡建, 张萌娜, 刘朦朦, 周芳婷, 吴永振, 孙晗, 赵春华, 崔法. 小麦穗粒数主效 QTL-*qKnps-2A* 遗传效应解析. *分子植物育种*, 2020, 18(15): 5003-5009
- Zhang Q Q, Yan X M, Liu X J, Zhang M N, Liu M M, Zhou F T, Wu Y Z, Sun H, Zhao C H, Cui F. Genetic analysis of *qKnps-2A*: A major stable QTL for kernel number per spike in common wheat. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18 (15): 5003-5009
- [28] Cui F, Fan X L, Zhao C H, Chen M, Ji J, Zhang W, Li J M. A novel genetic map of wheat: Utility for mapping QTL for yield under different nitrogen treatments. *BMC Genetics*, 2014, 15(1): 57
- [29] Fan X L, Cui F, Ji J, Zhang W, Zhang X Q, Liu J J, Meng D Y, Tong Y P, Wang Y P, Wang T, Li J M. Dissection of pleiotropic QTL regions controlling wheat spike characteristics under different nitrogen treatments using traditional and conditional QTL mapping. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 187
- [30] Cui F, Zhang N, Fan X L, Zhang W, Zhao C H, Yang L J, Pan R Q, Chen M, Han J, Zhao X Q, Ji J, Tong Y P, Zhang H X, Jia J Z, Zhao G Y, Li J M. Utilization of a Wheat660K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of a major QTL for kernel number. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 3788
- [31] Shi X L, Cui F, Han X Y, He Y W, Zhao L, Zhang N, Zhang H, Zhu H D, Liu Z X, Ma B, Zheng S S, Zhang W, Liu J J, Fan X L, Si Y Q, Tian S Q, Niu J Q, Wu H L, Liu X M, Chen Z, Meng D Y, Wang X Y, Song L Q, Sun L J, Han J, Zhao H, Ji J, Wang Z G, He X Y, Li R L, Chi X B, Liang C Z, Niu B F, Xiao J, Li J M, Ling H Q. Comparative genomic and transcriptomic analyses uncover the molecular basis of high nitrogen-use efficiency in the wheat cultivar Kenong 9204. *Molecular Plant*, 2022, 15(9): 1440-1456
- [32] 朱志翔. 遗传分析软件 QGASStation2.0 和 GMDR-GPU 的开发. 杭州: 浙江大学, 2012
- Zhu Z X. Development of the genetic analysis softwares QGASStation 2.0 and GMDR-GPU. Hangzhou: Zhejiang University, 2012
- [33] Zhang N, Fan X L, Cui F, Zhao C H, Zhang W, Zhao X Q, Yang L J, Pan R Q, Chen M, Han J, Ji J, Liu D C, Zhao Z W, Tong Y P, Zhang A M, Wang T, Li J M. 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(6): 1235-1252
- [34] Snape J W, Law C N, Worland A J. Whole chromosome analysis of height in wheat. *Heredity*, 1977, 38: 25-36
- [35] Li J H, Xie L N, Tian X L, Liu S Y, Xu D G, Jin H, Song J, Dong Y, Zhao D H, Li G Y, Li Y L, Zhang Y, Zhang Y, Xia X C, He Z H, Cao S H. TaNAC100 acts as an integrator of seed protein and starch synthesis exerting pleiotropic effects on agronomic traits in wheat. *The Plant Journal*, 2021, 108: 829-840
- [36] Tian X L, Wen W E, Xie L, Fu L P, Xu D G, 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: 1379
- [37] Zhang K P, Wang J J, Qin H J, Wei Z Y, Hang L B, Zhang P W, Reynolds M, Wang D W. Assessment of the individual and combined effects of *Rht8* and *Ppd-D1a* on plant height, time to heading and yield traits in common wheat. *The Crop Journal*, 2019, 7(6): 845-856