

小麦矮秆突变体豫同 194 的突变位点鉴定及矮化效应分析

陈晓杰^{1,2}, 赵婉¹, 王宏正¹, 马旭辉¹, 王嘉欢^{1,2}, 程仲杰¹, 张建伟¹, 张福彦^{1,2}

(1. 河南省科学院同位素研究所有限责任公司/河南省核农学重点实验室, 河南郑州 450015;

2. 河南省科学院质量检验与分析测试研究中心, 河南郑州 450002)

摘要: 为明确矮秆突变体豫同 194 的变异位点、矮秆基因组成及矮化效应, 以其亲本周麦 18 为对照, 采用外显子捕捉测序验证其突变真实性并挖掘变异位点, 开展矮秆基因分子检测、苗期赤霉素(GA₃)敏感性试验及株高与产量性状分析。结果表明, 豫同 194 与周麦 18 遗传一致性为 99.63%, 差异 SNP 主要富集于 2B(52.62%), 5A(11.49%) 和 2D(6.25%) 染色体, 其中 2B 染色体上 96.93% 的差异位点(253 个)集中分布于 4 个区段(总长 38.42 Mb)。两者均携带 *Rht2*、*Rht9* 和 *Rht24* 基因, 豫同 194 另携带 *Rht8* 基因。两者均对外源 GA₃ 不敏感, 符合 *Rht2*+*Rht24* 组合的赤霉素响应特性。在不同种植条件下豫同 194 株高均显著低于周麦 18(点播降低 9.83%, 小区降低 11.98%), 矮化主要源于基部 3 个节间和倒 2 节间的显著缩短(降幅 12.09%~29.08%); 矮化未对穗粒数、千粒重等产量性状产生明显负效应, 反而使分蘖成穗率显著提高(点播单株分蘖增加 15.5%, 小区穗数增加 8.63%), 增产 3.88%。由此可见豫同 194 作为周麦 18 矮秆突变体, 在协同降低株高与提升产量方面具有潜在应用价值。

关键词: 小麦; 矮秆突变体; 变异位点; 矮秆基因; 赤霉素

中图分类号: S512.1; S326

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)02-0199-09

Mutation Sites Identification and Dwarfing Effect Analysis in Wheat Dwarf Mutant Yutong 194

CHEN Xiaojie^{1,2}, ZHAO Wan¹, WANG Hongzheng¹, MA Xuhui¹, WANG Jiahuan^{1,2},
CHENG Zhongjie¹, ZHANG Jianwei¹, ZHANG Fuyan^{1,2}

(1. Isotope Institute Co., Ltd, Henan Academy of Sciences/Henan Key Laboratory of Nuclear Agricultural Sciences, Zhengzhou, Henan 450015, China; 2. Research Center for Quality Inspection and Analytical Testing, Henan Academy of Sciences, Zhengzhou, Henan 450002, China)

Abstract: To elucidate the variation sites, dwarf gene composition and dwarfing effect of a dwarf mutant Yutong 194, the wild type variety Zhoumai 18 was used as the control. Exome capture sequencing was employed to verify the authenticity of the mutation and mine variation sites. Molecular detection of dwarf gene, gibberellin(GA₃) sensitivity tests at the seedling stage, and analyses of plant height and yield-related traits were conducted. The results showed that a 99.63% genetic identity between Yutong 194 and Zhoumai 18. SNPs were predominantly enriched on chromosomes 2B(52.62%), 5A(11.49%), and 2D(6.25%). On chromosome 2B, 96.93% of the differential loci(253 loci) were concentrated within four regions, spanning a total length of 38.42 Mb. Both lines carried the *Rht2*, *Rht9*, and *Rht24* genes, while Yutong 194 additionally carried the *Rht8*. Gibberellin sensitivity tests indicated that both lines are insensitive to exogenous GA₃, consistent with the characteristic response of

收稿日期: 2025-07-28 修回日期: 2025-12-01

基金项目: 河南省现代农业产业技术体系项目(HARS-22-01-Z1); 河南省重点研发专项(231111110200); 河南省科技研发计划联合基金重点项目(235200810010); 河南省科学院基本科研业务费项目(240604029); 河南省科学院科技成果转化培育助推项目(20253804002)

第一作者 E-mail: cxj2638@163.com(陈晓杰)

Rht2+*Rht24* gene combination. Under different planting conditions, the plant height of Yutong 194 was significantly lower than Zhoumai 18(9.83% reduction in hill-drop sowing, and 11.98% in plot). The dwarfing primarily resulted from shortening of the basal three internodes and the penultimate internode(12.09% – 29.08%). The dwarfing did not negatively affect yield traits such as grains per spike or 1 000-grain weight. Instead, it significantly increased the tiller-to-ear ratio(15.5% increase in tillers per plant and 8.63% increase in spike number under hill-drop sowing), ultimately leading to a yield increase rate of 3.88%. This study confirms that Yutong 194 is a dwarf mutant of Zhoumai 18 and demonstrates its potential for synergistically reducing plant height and enhancing yield.

Keywords: Wheat; Dwarf mutant; Variation sites; Dwarf gene; Gibberellin

小麦(*Triticum aestivum* L.)是中国最主要的粮食作物之一,其遗传改良对保障粮食安全至关重要。小麦遗传改进的发展水平很大程度上取决于掌握和利用种质资源的数量和质量,近几十年来,小麦育种实践中过度集中使用相同和相近的亲本,导致育成品种同质化加剧^[1-2]。遗传基础狭窄化已成为制约小麦育种发展的关键瓶颈,亟需挖掘和利用具有优异性状的新基因源。

小麦株高是由多基因控制的复杂性状,决定小麦的抗倒伏能力,是小麦重要的农艺性状与稳产高产的关键因素。充分利用具有矮秆基因的种质资源是小麦育种改良的途径之一。国内外学者已对小麦株高遗传机制进行了大量研究,所定位的QTL位点遍布小麦21条染色体^[3-4]。20世纪60年代,*Rht1*、*Rht2*等矮秆基因的引入使小麦抗倒伏性和耐高肥水特性大幅改善,收获指数和产量水平得到显著提升^[5]。目前,小麦中已正式命名的小麦矮秆基因有26个,其中*Rht4*、*Rht5*、*Rht7*等14个矮秆基因是诱变获得^[6-7]。由于多数矮秆基因在降秆的同时往往与不利性状连锁,真正在育种上应用的较少。如*Rht3*降秆作用较强,同时显著降低了千粒重^[8]; *Rht4*在降低株高的同时延迟开花15 d左右,影响籽粒灌浆,导致籽粒变小和粒重降低^[9]; *Rht5*会推迟小麦的抽穗和开花,缩短穗长,减少穗粒数,导致籽粒变瘦^[10]; *Rht10*属于显性矮秆基因,其降秆效应过强,导致生物量显著减少,其与显性核不育基因*Ms2*紧密连锁的矮败小麦可用于小麦轮回选择改良^[11-12]; *Rht12*显著延长穗发育阶段,导致开花期延迟5 d左右,使穗部器官变小,显著降低粒重^[13]; *Rht14*与*Rht16*、*Rht18*是等位基因,已应用于硬粒小麦新品种的选育,在六倍体小麦育种中的应用尚不明确^[14]; *Rht22*来源于四倍体小麦,单独使用时

降秆能力较弱,目前尚未在六倍体小麦育种中应用^[15]。研究发现,*Rht1*、*Rht2*、*Rht8*和*Rht24*在六倍体小麦育种中应用最为广泛,在周8425B的219个衍生品种(系)中的分布频率分别为94.52%、100.00%、42.01%和97.26%^[16],在312个国内外小麦品种(系)中的分布频率分别为18.9%、77.6%、50.0%和91.3%^[17];在490个黄淮冬麦区南部小麦品种(系)中,*Rht1*、*Rht2*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht12*和*Rht24*的分布频率分别为7.25%、92.24%、39.18%、42.86%、72.65%和95.31%^[18]。

豫同194是高产小麦品种周麦18经太空诱变与钴60- γ 射线辐射双因素复合诱变获得的稳定遗传的矮秆突变体,作为亲本已成功培育并审定3个小麦新品种(航宇19、豫丰1618、郑品麦24号)。关于该突变体关键性状的遗传解析仍显滞后,尤其在突变位点鉴定、株高遗传效应、产量性状调控等方面亟待深入研究。本研究结合小麦外显子捕捉测序和矮秆基因分子标记检测,系统解析其与亲本的分子遗传差异;同时设置点播和小区种植两种栽培模式,测定株高、分蘖成穗、穗部性状(小穗数、穗粒数)、千粒重及群体产量等农艺性状,旨在阐明豫同194的遗传变异特征及其性状形成的分子基础,为该矮秆突变体的遗传解析和育种应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为豫同194(周麦18突变体)、周麦18以及AK58(含*Rht2*、*Rht8*、*Rht24*矮秆基因,本研究作为矮秆基因的对照),均由河南省科学院同位素研究所(河南省核农学重点实验室)小麦诱变育种团队保存和提供;田间试验在河南省科学院高新技术新郑试验基地进行。

1.2 试验方法

1.2.1 DNA 提取

每个供试材料选取 10 粒种子播种在培养皿中,待幼苗生长至二叶一心时,混取幼嫩的小麦叶片,采用高通量 DNA 提取试剂盒(DP305,北京天根)提取样品 DNA,使用 1%琼脂糖凝胶电泳分析 DNA 纯度和完整性,使用 Qubit[®] 3.0 荧光定量仪(Thermo Fisher Scientific,美国)对 DNA 浓度进行准确定量。

1.2.2 外显子捕捉测序

委托石家庄博瑞迪生物技术有限公司,基于 GenoBaits 和 GenoPlexs 技术对豫同 194 及周麦 18 的基因组 DNA 进行小麦全外显子捕获测序。

1.2.3 矮秆基因检测

选取常见的小麦矮秆基因相关联的分子标记(表 1)对供试材料进行检测。*Rht1* 和*Rht2* 基因

采用 Ellis 等^[19] 设计的引物进行检测,*Rht4*、*Rht5*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht12* 和*Rht13* 基因参考 Ellis 等^[20] 方法进行检测,*Rht18* 参考 Heque 等^[14] 方法进行检测,*Rht24* 采用 Tian 等^[21] 开发的标记检测。所有引物均由上海生工生物工程有限公司(<https://www.sangon.com/>)合成。扩增程序:94℃预变性 5 min;94℃变性 1 min,52~60℃退火 1 min(根据引物情况而定),72℃延伸 1 min,40 个循环;然后 72℃延伸 10 min。PCR 扩增产物用 8%非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测。

1.2.4 赤霉素(GA₃)反应

选取周麦 18 和豫同 194 大小均一的种子各 20 粒,分别播入 2 个铺有滤纸的培养皿中,其中 1 个培养皿浇灌 5 mg·L⁻¹ 赤霉素(GA₃)溶液,另 1 个浇灌等体积的蒸馏水作为对照。所有培养皿置于 25℃暗室中培养,定期补充溶液以保持滤纸

表 1 本研究中的矮秆基因及其特异性标记

Table 1 Dwarfing genes and their specific markers in this study

基因 Gene	染色体 Chromosome	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence (5′—3′)	目标片段 Fragment length/bp	退火温度 Annealing temperature/℃
<i>Rht1</i>	4BS	BF	ggTAgggAggCgAgAggCgAg	237	65
		MR1	CATCCCCATggCCATCTCgAgCTA		
<i>rht1</i>		BF	ggTAgggAggCgAgAggCgAg	237	65
		WR1	CATCCCCATggCCATCTCgAgCTg		
<i>Rht2</i>	4DS	DF	CgCgCAATTATTggCCAgAgATAg	254	63
		MR2	CCCCATggCCATCTCgAgCTgCTA		
<i>rht2</i>	4DS	DF2	ggCAAgCAAAAgCTTCgCg	264	63
		WR2	ggCCATCTCgAgCTgCAC		
<i>Rht4</i>	2BL	WMC317 F	TgCTAgCAATgCTCCgggTAAC	170	58
		WMC317 R	TCACgAAACCTTTTCCTCCTCC		
<i>Rht5</i>	3BS	BARC102 F	ggAgAggACCTgCTAAAAATCgAAgACA	200	58
		BARC102 R	gCgTTTACggATCAGTgTTggAgA		
<i>Rht8</i>	2DS	WMC503 F	gCAATAgTTCCCGAAgAAAAg	275	55
		WMC503R	ATCAACTACCTCCAATCCCGT		
<i>Rht8</i>	2DS	Xgwm261 F	CTCCCTgTACgCCTAAggC	192	55
		Xgwm261 R	CTCgCgCTACTAgCCATTg		
<i>Rht9</i>	7BS	BARC151 F	TgAggAAAATgTCTCTATAgCATCC	220	55
		BARC151 R	CgCATAAACACCTTCgCTCTTCCACTC		
<i>Rht12</i>	5AL	WMC410 F	ggACTTgAAAAggAAgCTTgTgA	114	61
		WMC410 R	CATggATggCATgCAGTgT		
<i>Rht13</i>	7BS	WMS577 F	ATggCATAATTTggTgAAATTg	130	55
		WMS577 R	TgTTTCAAgCCCACTTCTATT		
<i>Rht18</i>	6AS	Xbarc3 F	TTCCCTgTgTCTTTCTAATTTTTTTT	210	52
		Xbarc3 R	gCgAACTCCCGAACATTTTTTAT		
<i>Rht24</i>	6AS	TaCRY2 F	CATTACACATgAAAaggTCgTTgCTCgg	275	67
		TaCRY2 R	gCCAAgAATATCACTTTCTATATCAgCATCCAACAgCAGa		

湿润。待第 1 叶完全展开时,使用直尺测量胚芽鞘和第 1 叶的长度(精确至 1 mm),依此判定小麦材料对赤霉素(GA₃)的反应类型。

1.2.5 主要性状测定

2023 年 10 月将小麦品种周麦 18 和豫同 194 分别进行小区和点播试验。小区试验:小区长 9 m、宽 1.5 m,播种量为 270 万株·hm⁻²,重复 2 次,出苗后,样段内进行定苗处理;点播试验:每份材料点播 3 行,行长 2 m,行距 23 cm,株距 10 cm。生育期间记载主要物候期、幼苗习性、抗冻性;灌浆期调查有效穗数(小区种植);成熟期从点播试验和小区内分别随机连续取样 10 株进行考种,测定株高、各节间长度、穗长、穗粒数,小区试验全区收获并测定产量,点播试验整行收割;收获后利用 SC-G 自动考种仪(万深)检测千粒重、籽粒长、籽粒宽,3 次重复。

1.3 数据统计与分析

利用 Excel 2019 软件和 SPSS 23.0 软件进

行数据汇总和差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 豫同 194 与周麦 18 的差异 SNP 分布

外显子捕获测序数据过滤筛选后总共检测出 701 634 个 SNP 位点,豫同 194 和周麦 18 的平均覆盖深度为 24.36X 和 23.85X。在 15X 覆盖测序数据下共检测到 135 138 个有位置信息的纯合 SNP 位点(表 2),其中差异位点 496 个。将染色体上差异位点进行图形可视化滑窗统计(Mb)。结果(图 1)显示,豫同 194 与周麦 18 的差异 SNP 位点比例为 0.37%,说明两个材料 99.63%的遗传物质是相同的。差异 SNP 位点主要集中在 3 条染色体上。其中,2B 染色体包含的差异位点最多,共计 261 个,占总差异位点数的 52.62%;其次是 5A 染色体(57 个,11.49%)和 2D 染色体(31 个,6.25%)。这 3 条染色体富集了 70.36%的差异位点,其余染色体包含的差异位点占比均低于 5%。

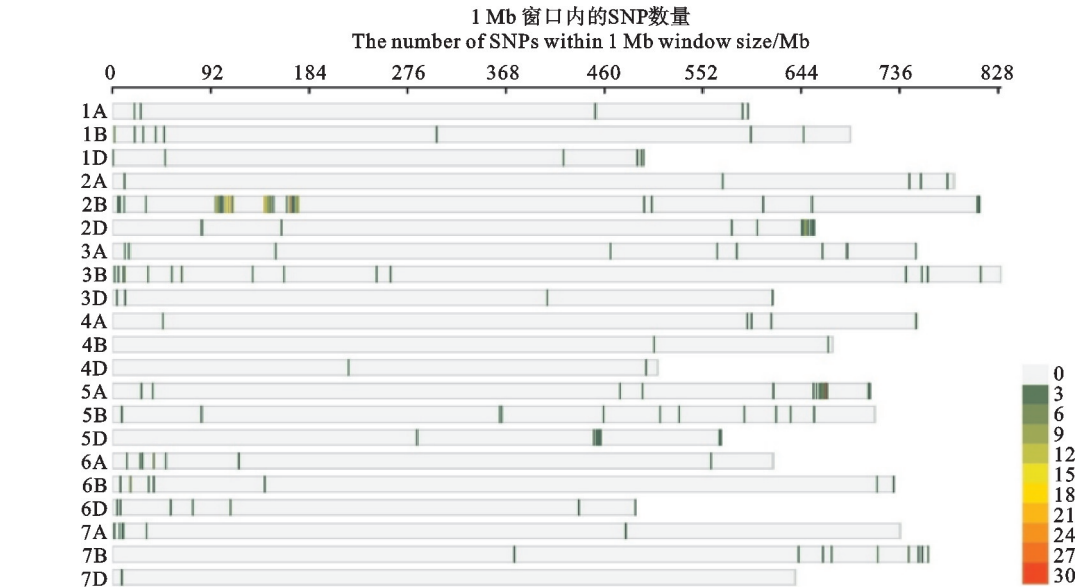
表 2 不同染色体上的 SNP 位点
Table 2 SNP loci on different chromosomes

染色体 Chromosome	总 SNPs Total SNPs	差异 SNPs Differential SNPs	差异 SNP 比例 Proportion of differential loci/%	差异 SNP 分布比例 Proportion of differential loci distribution/%
1A	4 758	4	0.08	0.81
1B	5 890	11	0.19	2.22
1D	3 641	8	0.22	1.61
2A	11 454	9	0.08	1.81
2B	13 649	261	1.91	52.62
2D	13 369	31	0.23	6.25
3A	5 319	9	0.17	1.81
3B	6 938	22	0.32	4.44
3D	3 262	4	0.12	0.81
4A	7 064	6	0.08	1.21
4B	4 552	2	0.04	0.40
4D	1 353	2	0.15	0.40
5A	6 507	57	0.88	11.49
5B	8 070	11	0.14	2.22
5D	3 708	8	0.22	1.61
6A	6 578	12	0.18	2.42
6B	7 482	11	0.15	2.22
6D	3 726	8	0.21	1.61
7A	7 057	6	0.09	1.21
7B	5 251	13	0.25	2.62
7D	5 510	1	0.02	0.20
全基因组 Whole genome	135 138	496	0.37	

选取差异位点最多的 2B 染色体进一步分析,结果表明,差异 SNP 在 2B 染色体内呈现簇状分布,包含 4 个非常显著的差异 SNP 富集区段(图 1,表 3):96.53~113.32 Mb、142.35~150.82 Mb、162.90~174.00 Mb 和 808.73~810.79 Mb,总长 38.42 Mb,包含了 253 个差异 SNP,占 2B 染色体差异位点总数的 96.93%;其中前 3 个区段不仅差异 SNP 数量多(117 个、70 个、62 个),而且差异 SNP 占区段内总 SNP 的比例高,分别为 33.24%、46.98%和 83.78%。

从这 496 个差异 SNP 的位置来看,398 个(80.2%)位于外显子区,70 个(14.1%)位于内含子区,其余 28 个(5.7%)则分布于基因的上下游

及非翻译区(UTR)。在功能效应上,对位于外显子区的变异进行注释,共鉴定出 194 个非同义 SNP、174 个同义 SNP 以及 47 个插入/缺失(In-Del)。这 496 个差异 SNP 分布于 291 个基因位点,其中部分基因包含多个 SNP,呈现出“一因多 SNP”的分布特征。对相关基因进行多数据库功能注释分析(表 4),发现基因 TraesCS2B03G0331900 编码木糖异构酶,该酶参与细胞壁代谢过程,可能通过影响细胞伸长与分裂间接调控株高,在该基因中检测到 2 个 SNP 位点;基因 TraesCS5A03G1169200 编码类扩张蛋白,能够直接作用于细胞壁,通过调控茎秆细胞伸长速率影响株高,该基因有 1 个 SNP 位点。



不同颜色代表每 Mb 窗口内所含的 SNP 数目。
The color gradient indicates the number of SNPs per Mb window.

图 1 差异 SNP 位点在染色体上的分布密度图
Fig. 1 Distribution density map of differential SNP loci on chromosomes

表 3 2B 染色体上差异 SNP 位点的富集

Table 3 Enrichment of differential SNP loci on chromosomes 2B				
染色体区段 Chromosome segment/Mb	区段内总 SNPs Total SNPs in the segment	区段内差异 SNPs Differential SNPs in the segment	区段内差异 SNP 比例 Proportion of differential SNPs in the segment/%	差异 SNP 分布比例 Proportion of differential SNPs on chromosome/%
96.53~113.32	352	117	33.24	44.83
142.35~150.82	149	70	46.98	26.82
162.90~174.00	74	62	83.78	23.75
808.73~810.79	115	4	3.48	1.53
小计 Subtotal (38.42 Mb)		253	36.67	96.93

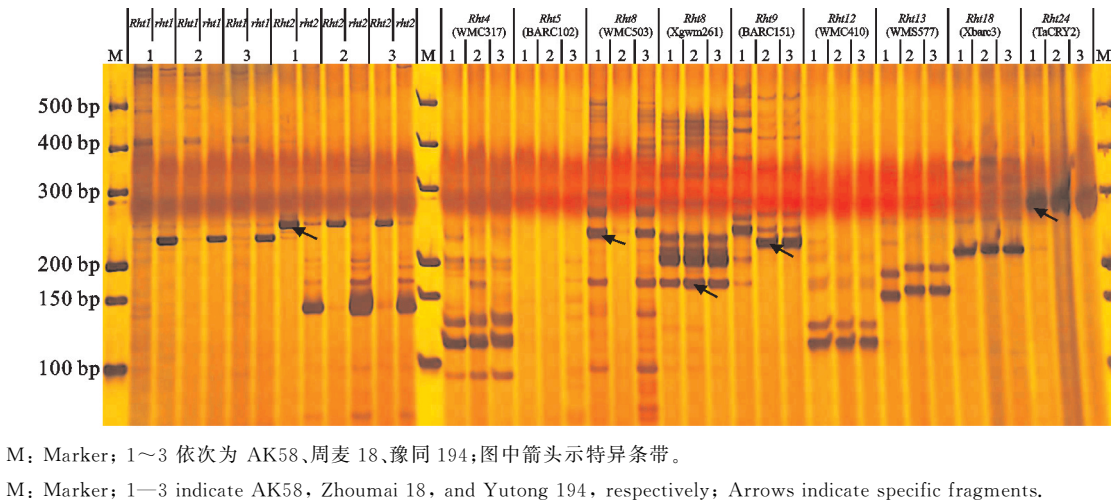
表 4 SNP 位点功能预测
Table 4 Functional prediction of SNP loci

基因 ID Gene ID	突变位置 Position/bp	周麦 18 Zhoumai 18	豫同 194 Yutong 194	功能注释 Functional annotation
TraesCS2B03G0331900	111 842 980	C	G	木糖异构酶 Xylose isomerase
	111 843 856	T	C	
TraesCS5A03G1169200	667 387 143	C	T	类扩张蛋白 Expansin-like protein

2.2 豫同 194 矮秆基因的检测结果

PCR 结果(图 2)显示,在豫同 194、周麦 18 和 AK58 中均检测到 *rht1* 基因特异性条带(237 bp),没有 *Rht1* 扩增产物。所有材料均扩增出 254 bp 的 *Rht2* 基因特征条带,说明都携带 *Rht2* 矮秆基因。利用 WMC317 标记在 3 个材料中均未扩增出 *Rht4* 特征条带(170 bp),但豫同 194 的扩增产物与其他两个材料不一致。用 BARC102 标记检测发现 3 个材料均无 *Rht5* 扩增产物(200 bp)。用 WMC503 标记在 AK58 和豫同 194 中均扩增出 *Rht8* 基因特征条带(275 bp),周麦 18 中未检测到该条带;用 Xgwm261 标记在 3 个材料中均获得的 192 bp 的 *Rht8* 基因特征条带,结合

WMC503 扩增结果,说明 AK58 和豫同 194 均携带 *Rht8* 基因。用 BARC151 标记在豫同 194 和周麦 18 中均扩增出 220 bp 特征条带,说明这两个材料可能携带 *Rht9* 基因。WMC410、WMS577 和 Xbarc3 标记的扩增结果分别证实 3 个材料均不携带 *Rht12*、*Rht13* 及 *Rht18* 基因。用 TaCRY2 标记在所有材料中均扩增出 *Rht24* 基因特征条带(275 bp)。分子标记检测结果显示,豫同 194 与周麦 18 的矮秆基因型在多数标记位点呈现一致性,仅 WMC317(*Rht4*)和 WMC503(*Rht8*)标记扩增结果存在差异。3 个材料均携带了 *Rht2* 和 *Rht24*;豫同 194 和周麦 18 还携带了 *Rht9*;豫同 194 和 AK58 含有 *Rht8*。



M: Marker; 1~3 依次为 AK58、周麦 18、豫同 194;图中箭头示特异条带。
M: Marker; 1—3 indicate AK58, Zhoumai 18, and Yutong 194, respectively; Arrows indicate specific fragments.

图 2 小麦矮秆基因的检测结果

Fig. 2 Detection results of genes related wheat dwarf by molecular markers

2.3 豫同 194 对外源赤霉素(GA₃)的反应

外源 GA₃ 处理后,豫同 194 及周麦 18 的胚芽鞘长度和第 1 叶长度均增加,但与对照差异均不显著,豫同 194 与周麦 18 间差异也均不显著(表 5)。这说明豫同 194 与周麦 18 均对外源赤霉素不敏感。

2.4 豫同 194 的矮化效应

试验结果(表 6)显示,豫同 194 株高较周麦 18 显著降低,点播种植的株高降低 7.69 cm(降幅 9.83%),小区种植降低 10.69 cm(降幅 11.98%)。两种种植条件下,豫同 194 的穗长和穗下节间长度与周麦 18 均无显著差异,但其他节间长度均显著缩短。点播和小区试验中,倒二节间分别缩短 2.19 和 2.96 cm(降幅 12.09%和 14.14%),基 3 节间分别缩短 1.98 和 2.27 cm(降幅 18.27%和

21.49%),基 2 节间分别缩短 1.73 和 2.10 cm(降幅 24.16%和 23.68%),基 1 节间分别缩短 1.87 和 1.90 cm(降幅 29.08%和 25.92%)。豫同 194 矮化效应没有减少茎节个数,主要是除穗下节外的各茎节长度显著缩短而降低了株高。

表 5 GA₃ 对豫同 194 及周麦 18 胚芽鞘及第 1 叶长度的效应
Table 5 Effect of GA₃ treatment on length coleoptile and first leaf of Yutong 194 and Zhoumai 18

品种 Variety	赤霉素浓度 GA ₃ concentration/ (mg · L ⁻¹)	胚芽鞘长度 Coleoptile length/cm	第 1 叶长 First leaf length/cm
豫同 194	0.00	3.32	14.4
Yutong 194	5.00	3.57	14.9
周麦 18	0.00	3.28	14.1
Zhoumai 18	5.00	3.58	14.7

表 6 豫同 194 及周麦 18 的株高及相关性状

Table 6 Plant height and related traits of Yutong 194 and Zhoumai 18

环境 Environment	品种 Variety	穗长 Spike length/cm	穗下节长 Peduncle length/cm	倒 2 节长 Inverted 2 internode/cm	基 3 节长 3rd internode/cm	基 2 节长 2nd internode cm	基 1 节长 1st internode/cm	株高 Plant height/cm
点播 Hill-drop sowing	豫同 194 Yutong 194	10.51	25.26	15.92b	8.86b	5.43b	4.56b	70.54b
	周麦 18 Zhoumai 18	10.51	25.18	18.11a	10.84a	7.16a	6.43a	78.23a
	降幅 Decrease	0	−0.08	2.19 (12.09%)	1.98 (18.27%)	1.73 (24.16%)	1.87 (29.08%)	7.69 (9.83%)
小区 Plot sowing	豫同 194 Yutong 194	10.23	28.03	17.97b	10.12b	6.77b	5.43b	78.55b
	周麦 18 Zhoumai 18	10.28	28.94	20.93a	12.89a	8.87a	7.33a	89.24a
	降幅 Decrease	0.05 (0.48%)	0.91 (3.14%)	2.96 (14.14%)	2.77 (21.49%)	2.10 (23.68%)	1.90 (25.92%)	10.69 (11.98%)

表中数字后小写字母表示同一种植环境下两个品种在 0.05 水平上差异显著。下表同。

The letters following the numbers in the table indicate significant differences between the two varieties at 0.05 level within the same environment. The same in table 7.

表 7 豫同 194 及周麦 18 的产量相关性状

Table 7 Yield-related traits of Yutong 194 and Zhoumai 18

环境 Environment	品种 Variety	穗粒数 Grain number per spike	单株分蘖数 Tiller number per plant	千粒重 1 000-grain weight/g	穗数 Spike number/ (10 ⁴ · hm ^{−2})	粒长 Grain length/mm	粒宽 Grain width/mm	产量 Yield/ (kg · hm ^{−2})
点播 Hill-drop sowing	豫同 194 Yutong 194	55.4	6.7a	48.4	—	6.61	3.68	—
	周麦 18 Zhoumai 18	55.7	5.8b	48.4	—	6.58	3.73	—
小区 Plot sowing	豫同 194 Yutong 194	35.4	—	45.6	604.5a	6.33	3.44	8 621.55a
	周麦 18 Zhoumai 18	35.6	—	45.9	556.5b	6.34	3.47	8 299.80b

在点播和小区种植环境下,豫同 194 的穗粒数、千粒重、粒长、粒宽等性状与周麦 18 均无差异显著(表 7)。点播条件下,豫同 194 的单株分蘖数较周麦 18 增加 0.9 个(增幅 15.5%),差异达显著水平;在小区种植条件下,豫同 194 每公顷穗数显著增加了 48 万(增幅 8.63%),每公顷产量显著增加 321.75 kg(增幅 3.88%)。

3 讨论

本研究通过外显子捕获测序和矮秆基因分子标记检测,系统比较了突变体豫同 194 与其亲本周麦 18 的遗传差异及矮化效应。测序结果显示,两者在全基因组范围内仅存 496 个 SNP 差异,遗传一致性高达 99.63%,充分证实豫同 194 是周麦 18 的真实突变体,符合真实突变体与亲本基因组高度保守的特性,与利用高密度固态 SNP 芯片鉴定小麦突变体真伪性结果相一致^[22]。差异 SNP 位点并非随机均匀于小麦基因组中,超过

70% 的差异位点集中在 2B、5A 和 2D 染色体上,其中 2B 染色体占 52.62%。进一步分析显示,2B 上 96.93% 的差异位点富集在 4 个区段内(总长 38.42 Mb),提示关键调控基因或 QTL 很可能位于这些区域。功能注释筛选出若干潜在调控基因,如参与细胞壁代谢的木糖异构酶基因(TraesCS2B03G0331900)和扩张样蛋白基因(TraesCS5A03G1169200),二者可能通过影响细胞伸长与分裂调控株高,其功能有待进一步验证。

采用小麦主要矮秆基因分子标记检测豫同 194 及其亲本周麦 18,通过排除法和比较分析探究已知矮秆基因对豫同 194 矮化表型的影响。结果发现,豫同 194 与周麦 18 均携带矮秆基因 *Rht2*、*Rht9* 和 *Rht24*。在检测 *Rht8* 时,用 Xgwm261 在两个材料中均扩增出 192 bp 的目标条带;由于单独使用 Xgwm261 检测 *Rht8* 存在假阳性风险^[23-24],本研究同时采用 Ellis 等^[20] 开发的引物 WMC503,实施双标记联合判定的策略。用

WMC503在周麦18中未能扩增出预期的275 bp目标条带,表明其可能不携带*Rht8*。*Rht8*(*Rht8-D1b*)基因位于2DS,而其同源基因*Rht8-B1b*(降秆效应较弱)定位于2BS^[25]。值得注意的是,豫同194与亲本的分子差异同样富集于2BS,暗示豫同194的矮化表型可能与2BS区段及*Rht8*相关,但现有数据无法明确将其矮化归因于*Rht8-D1b*或*Rht8-B1b*,需通过分离群体构建、遗传分析及功能验证进一步解析。

结合基因型与表型分析,本研究发现5 mg·L⁻¹ GA₃处理未引起豫同194和周麦18的胚芽鞘及第1叶长度显著变化,表明二者对赤霉素不敏感。该表型与矮秆基因分子检测结果相一致,两材料均携带对赤霉素不敏感矮秆基因*Rht2*与*Rht24*^[21, 26]。尽管*Rht8*和*Rht9*属于赤霉素敏感型基因,理论上可促进胚芽鞘伸长,但本研究未观察到其预期伸长效应。当*Rht8*与强不敏感基因*Rht1*或*Rht2*共存在时,后者将主导赤霉素反应,掩盖*Rht8*的敏感性,使植株对赤霉素无显著反应,此现象与前人报道相符^[27-28]。

小麦矮秆突变体在降低株高的同时,常伴随千粒重降低、穗粒数减少、生物量降低及抽穗延迟等不利农艺性状^[29-30],限制了其直接应用。本研究中的豫同194在降低株高的同时,穗长、穗粒数、千粒重、粒长、粒宽等关键产量性状与亲本无显著差异,克服了常规矮源的不良连锁。进一步解析表明,豫同194的矮化表现为“下短上稳”的非均匀缩短模式,倒2节间与基部3个节间显著缩短,而穗长和穗下节间保持稳定。这种株型构成兼具抗倒与光合优势:基部节间缩短降低植株重心,增强抗倒伏能力和耐密性;相对较长的穗下节间有助于维持上部叶片的良好空间分布,保障光合面积与灌浆期物质转运。试验结果进一步显示,豫同194单株分蘖数在点播下增加了15.5%,穗数在小区种植下提高了8.63%,说明其优化株型改善了群体通风透光条件,从而提高了分蘖成穗率,最终实现增产。

4 总结

本研究通过外显子捕获测序证实豫同194为真实突变体,其与亲本周麦18遗传物质一致性高达99.63%;差异SNP富集于2B、5A和2D染色体,其中2B染色体占比52.62%,暗示控制矮化的关键QTL可能位于这些区域。矮秆基因分子

检测显示两者均携带*Rht2*、*Rht9*和*Rht24*,而双标记(Xgwm261和WMC503)检测揭示两者在*Rht8*基因存在差异。GA₃处理验证两者均属于赤霉素不敏感类型,符合*Rht2*+*Rht24*组合的主效基因特征。在农艺性状方面,豫同194的株高降低了约10%,但穗长、穗粒数、千粒重等产量性状与周麦18无显著差异,其克服了常规矮源的不利连锁。该突变体表现为“下短上稳”的株型结构即基部节间缩短而穗下节间保持稳定,提升了抗倒伏能力和分蘖成穗率,最终实现了增产。利用豫同194作为亲本已培育并审定3个矮秆抗倒、大穗高产稳产小麦新品种,证明了其作为优异矮源的育种价值。

参考文献:

- [1]曹延杰,谢菁忠,吴秋红,等.河南省近年审定小麦品种基于系谱和SNP标记的遗传多样性分析[J].作物学报,2015,41(2):197.
- [2]CAO T J, XIE J Z, WU Q H, et al. Genetic diversity of registered wheat varieties in Henan Province based on pedigree and single-nucleotide polymorphism [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(2):197.
- [3]张德强,宋晓朋,冯洁,等.小麦周8425B及其衍生品种与黄淮麦区主栽品种的遗传解析[J].麦类作物学报,2016,36(10):1328.
- [4]ZHANG D Q, SONG X P, FENG J, et al. Genetic dissection on the derived lines from wheat cultivar Zhou 8425B and widely grown cultivars in Huanghuai region [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2016, 36(10):1328.
- [5]李嘉豪,刘昊东,王伟伟,等.中国小麦主推品种和育成品系的抗倒伏性评价[J].植物遗传资源学报,2021,22(1):50.
- [6]LI J H, LIU H D, WANG W W, et al. Evaluation of lodging resistance in main wheat varieties (lines) in China [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(1):50.
- [7]吕广德,靳雪梅,郭营,等.小麦株高分子遗传学研究进展[J].植物遗传资源学报,2021,22(3):571.
- [8]LÜ G D, JIN X M, GUO Y, et al. Advances in molecular genetics of wheat plant height [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(3):571.
- [9]DONG H X, LI D P, YANG R Z, et al. GSK3 phosphorylates and regulates the Green Revolution protein *Rht-B1b* to reduce plant height in wheat [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6):1970.
- [10]XU D A, JIA C F, LÜ X R, et al. In silico curation of QTL-rich clusters and candidate gene identification for plant height of bread wheat [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(5):1480.
- [11]SONG J, LI L, LIU B Y, et al. Fine mapping of reduced height locus *RHT26* in common wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(3):62.
- [12]VAN DE VELDE K, CHANDLER P M, VAN DER STRAETEN D, et al. Differential coupling of gibberellin responses by *Rht*-

- B1c* suppressor alleles and *Rht-B1b* in wheat highlights a unique role for the DELLA N-terminus in dormancy [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(3): 443.
- [9] DU Y Y, CHEN L, WANG Y S, *et al.* The combination of dwarfing genes *Rht4* and *Rht8* reduced plant height, improved yield traits of rain-fed bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Field Crops Research*, 2018, 215: 149.
- [10] CHEN L, YANG Y, CUI C G, *et al.* Effects of *Vrn-B1* and *Ppd-D1* on developmental and agronomic traits in *Rht5* dwarf plants of bread wheat [J]. *Field Crops Research*, 2018, 219: 24.
- [11] 李莺莺, 张卫东, 高建华, 等. 显性矮秆基因 *Rht10* 对小麦籽粒灌浆特性的影响 [J]. 山东农业科学, 2015, 47(7): 33.
- LI Q Q, ZHANG W D, GAO J H, *et al.* Effects of *Rht10*, a dominant dwarfing gene on grain filling of wheat [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2015, 47(7): 33.
- [12] 赵丽娟, 宋维富, 杨雪峰, 等. 矮败小麦在新品种培育和种质创新中的应用进展 [J]. 麦类作物学报, 2025, 45(2): 188.
- ZHAO L J, SONG W F, YANG X F, *et al.* Progress in the application of dwarf male-sterile wheat in cultivation of new varieties and germplasm innovation [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2025, 45(2): 188.
- [13] CHEN L, DU Y Y, LU Q M, *et al.* The photoperiod-insensitive allele *Ppd-D1a* promotes earlier flowering in *Rht12* dwarf plants of bread wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1312.
- [14] HAQUE M A, MARTINEK P, WATANABE N, *et al.* Genetic mapping of gibberellic acid-sensitive genes for semi-dwarfism in durum wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2011, 39(2): 171.
- [15] WANG C, BAO Y J, YAO Q, *et al.* Fine mapping of the reduced height gene *Rht22* in tetraploid wheat landrace Jianyangailanmai (*Triticum turgidum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(10): 3643.
- [16] 李晓晓, 杨宇昕, 朱宸甲, 等. 小麦骨干亲本周 8425B 矮秆基因在其衍生品种 (系) 中的遗传解析 [J]. 河南农业科学, 2024, 53(7): 21.
- LI X D, YANG Y X, ZHU C J, *et al.* Genetic dissection of dwarf genes in varieties (lines) derived from core wheat parent Zhou 8425B [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2024, 53(7): 21.
- [17] 刘晓宇, 禹海龙, 裴星旭, 等. 黄淮南部地区小麦品种矮秆基因的组成及其对茎秆特性的影响 [J]. 麦类作物学报, 2024, 44(8): 985.
- LIU X Y, YU H L, PEI X X, *et al.* Composition of dwarfing genes and their effects on stem characteristics of wheat varieties in the southern area of Huanghuai wheat region [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(8): 985.
- [18] 牟丽明, 田秀苓, 刘丹, 等. 普通小麦 4 个主要矮秆基因的检测 [J]. 西北农业学报, 2022, 31(7): 830.
- MU L M, TIAN X L, LIU D, *et al.* Molecular detection of four main dwarfing genes in common wheat [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2022, 31(7): 830.
- [19] ELLIS M H, SPIELMEYER W, GALE K, *et al.* "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(6): 1038.
- [20] ELLIS M H, REBETZKE G J, AZANZA F, *et al.* Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(3): 423.
- [21] TIAN X L, XIA X C, XU D A, *et al.* *Rht24b*, an ancient variation of *TaGA2ox-A9*, reduces plant height without yield penalty in wheat [J]. *New Phytologist*, 2022, 233(2): 738.
- [22] 耿皆飞, 王娜, 蒋宏宝, 等. 利用 SSR 标记和 SNP 芯片对小麦 EMS 突变体进行真实性鉴定 [J]. 核农学报, 2019, 33(1): 1.
- GENG J F, WANG N, JIANG H B, *et al.* Authenticity identification of mutants induced by EMS in wheat using SSR marker and SNP chips [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, 33(1): 1.
- [23] ELLIS M H, BONNETT D G, REBETZKE G J. A 192 bp allele at the *Xgwm261* locus is not always associated with the *Rht8* dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 2007, 157(1): 209.
- [24] LIU Y, LIU D C, ZHANG H Y, *et al.* Allelic variation, sequence determination and microsatellite screening at the *XG-WM261* locus in Chinese hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) varieties [J]. *Euphytica*, 2005, 145(1): 103.
- [25] ZHOU C Y, XIONG H C, FU M Y, *et al.* Genetic mapping and identification of *Rht8-B1* that regulates plant height in wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 333.
- [26] PENG J, RICHARDS D E, HARTLEY N M, *et al.* 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400: 256.
- [27] 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.
- TANG N, JIANG Y, HE B R, *et al.* Effects of dwarfing genes of *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* with different response to GA₃ on coleoptile length and plant height of wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(11): 3774.
- [28] 冯洁, 许小宛, 李小东, 等. 黄淮麦区小麦品种和 CIMMYT 材料的矮秆基因型及其对株高和胚芽鞘的影响 [J]. 麦类作物学报, 2018, 38(6): 668.
- FENG J, XU X W, LI X D, *et al.* Dwarf genotype of wheat from Huanghuai river wheat area and CIMMYT and their effects on plant height and coleoptile length [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(6): 668.
- [29] WU Q H, CHEN Y X, XIE J Z, *et al.* A 36 Mb terminal deletion of chromosome 2BL is responsible for a wheat semi-dwarf mutation [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(4): 873.
- [30] 潘文秋, 乔朋放, 侯炳旭, 等. 1 个新的小麦矮秆突变体的遗传效应 [J]. 西北农业学报, 2019, 28(3): 371.
- PAN W Q, QIAO P F, HOU B X, *et al.* Genetic effects of a new wheat dwarf mutant [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2019, 28(3): 371.