

分子标记检测矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 在我国小麦中的分布

唐娜¹ 李博² 闵红¹ 胡银岗^{3*}

(1. 陕西省食品药品检验所, 西安 710061; 2. 第四军医大学 唐都医院, 西安 710038;

3. 陕西省农业分子生物学重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要 利用分子标记检测矮秆基因在我国主要麦区的分布, 有助于提高小麦产量和改良株高。本研究利用小麦矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 的 4 对特异性分子标记, BF 与 MR1、BF 与 WR1、DF 与 MR2、DF2 与 WR2, 以及微卫星 Xgwm261 标记对我国小麦主产区小麦主栽品种中矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 的分布情况进行了分子标记鉴定。结果表明: 1) 在鉴定的 129 个品种中, 58 份含有 *Rht-B1b* 基因, 占 45.0%; 24 份含有 *Rht-D1b* 基因, 占 18.6%; 73 份含有 *Rht8* 基因, 占 56.6%; 35 份品种含有 2 个矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht8*, 占 27.1%; 16 份品种含有 *Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因, 占 12.4%。本研究未检测到同时含有 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 这 3 个矮秆基因的品种, 以及同时含有 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的品种; 2) 3 个矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 在各个生态区育成品种中的分布频率也不同。矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht8* 在黄淮冬麦区的分布频率较高, 分别为 55.4% 和 71.1%; *Rht-D1b* 基因在西南冬麦区的分布频率较高, 为 37.5%; 矮秆基因 *Rht8* 在不同的麦区都有广泛的分布, 在不同的生态区具有广泛的适应性。

关键词 普通小麦; 矮秆基因; *Rht-B1b*; *Rht-D1b*; *Rht8*; 分子标记; 微卫星

中图分类号 S 512

文章编号 1007-4333(2012)04-0021-06

文献标志码 A

Distribution of dwarfing genes *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* in Chinese bread wheat cultivars detected by molecular markers

TANG Na¹, LI Bo², MIN Hong¹, HU Yin-gang^{3*}

(1. Shaanxi Institute for Food and Drug Control, Xi'an 710061, China;

2. Tangdu Hospital, The Fourth Military Medical University, Xi'an 710038, China;

3. Shaanxi Key Laboratory of Molecular Biology for Agriculture, Yangling 712100, China)

Abstract To understanding the distribution of wheat dwarfing genes is crucial for improvement of yield and plant height. In this study, four pairs of molecular markers, BF and MR1, BF and WR1, DF and MR2, DF2 and WR2, and microsatellite Xgwm261, were used to identify *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* dwarfing genes in the major Chinese wheat varieties. The results showed that: 1) The screening of 129 varieties revealed that 58 (45.0%) genotypes with the *Rht-B1b*, 24 (18.6%) genotypes with the *Rht-D1b*, 73 (56.6%) genotypes with the *Rht8*, 35 (27.1%) genotypes with *Rht-B1b* + *Rht8*, at and 16 (12.4%) genotypes with *Rht-D1b* + *Rht8*. None of the combination of the three dwarfing genes and *Rht-B1b* + *Rht-D1b* were identified in this study. 2) the distribution frequency of the three dwarfing genes in bread varieties from different ecological regions were different. Dwarfing genes *Rht-B1b* and *Rht8* were mostly identified from varieties from Yellow and Huai Valley Facultative Wheat Region, and the frequency were 55.4% and 71.1%, respectively; The *Rht-D1b* gene was mainly found in Southwestern China Autumn-sown Spring Wheat Region with a

收稿日期: 2012-01-26

基金项目: 国家“863”计划重点项目子课题(2006AA100201, 2006AA100223); 科技部“973”计划前期项目(2006CB708208); 澳大利亚 ACIAR 项目(CIM/2005/111); 高等学校学科创新引智计划项目(111-2-16)

第一作者: 唐娜, 博士, 主要从事分子生物学方向研究, E-mail: tnlb2000@126.com

通讯作者: 胡银岗, 教授, 博士生导师, 主要从事作物抗旱节水的遗传改良研究, E-mail: huyingang@126.com

frequency of 37.5%; The *Rht8* gene extensively distributed in all the ecological regions. From this study, we concluded that different dwarfing genes have different regional distribution, but the *Rht8* gene extensively distributed in Chinese bread wheat varieties.

Key words bread wheat; dwarfing genes; *Rht-B1b*; *Rht-D1b*; *Rht8*; molecular marker; microsatellite

改良小麦产量潜力的重大突破是伴随着矮化育种出现的。降低株高不仅有利于抗倒伏,增强施肥和灌溉效应,还能提高经济系数,进一步挖掘小麦增产潜力。矮秆和半矮秆小麦品种的育成和推广对全世界小麦株高的降低和产量的提高起了关键作用。了解我国主要麦区主栽品种的矮秆基因分布,有助于提高产量潜力和改良株高。到目前为止,小麦主效矮秆基因有 25 个,育种和生产中利用最普遍的矮秆基因是来自农林 10 号的 *Rht1*、*Rht2* 和赤小麦的 *Rht8* 或 *Rht9*^[1-5],世界上半以上的小麦品种具有它们的矮源血统^[6-8]。上世纪 80 年代以来,分子标记的迅速发展大大促进了遗传连锁图的构建,也为小麦矮秆基因的研究提供了更为有效的方法和手段。目前,国内外关于小麦矮秆基因分子标记工作已取得一定进展^[9-12]。Peng 等^[13]克隆了 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的同源基因, Ellis 等^[4]设计出 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的精准分子标记,利用精准标记进行的标记辅助选择则更有效。Korzun 等^[14]和 Worland 等^[15]根据 SSR 引物 WMS261 特异片段的有无并结合系谱分析,可以判断 *Rht8* 的存在与否。杨松杰等^[16]利用 Ellis 等设计的小麦矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的特异性分子标记,检测了我国主要麦区的主栽品种和高代品系中的矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的分布规律。幕美财等^[17]利用 Ellis 等设计的小麦矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的 4 对分子标记对山东省小麦品种中这 2 个基因的分布情况进行了分子标记鉴定。周阳等^[18]利用外源赤霉素处理与系谱分析和分子标记等方法,鉴定了我国 5 个小麦主产区 164 个主栽品种矮秆基因 *Rht8* 的分布,确定了 *Rht8* 在我国主要麦区的分布规律。Ellis 等^[4]设计的 STS 引物和 Korzun^[14]设计的 SSR 引物可以准确鉴定出 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因,这为进一步了解我国小麦品种(系)中矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 的分布提供了可能。本研究通过对我国部分麦区的 129 份小麦品种进行矮秆基因的分子标记检测,进一步分析我国小麦品种中 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 的分布规律,为提高小麦矮化育种的效率提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料,选用国内主要麦区历史上推广应用及当前主要栽培品种(系)计 129 份。其中绝大多数是北部冬麦区、黄淮冬麦区、西北春麦区、西南冬麦区各个时期的主栽品种,也包括部分新育成品种或者品系。其中北部冬麦区 25 份,黄淮冬麦区 83 份,西北春麦区 11 份,西南冬麦区 8 份,以及小冰麦 32 和中国春等品种(系)。

1.2 DNA 提取

采用 CTAB 法提取小麦基因组 DNA^[19],利用紫外分光光度计检测 DNA 浓度和质量,根据检测的浓度结果将 DNA 稀释成 50 ng/ μ L 的工作液,4 $^{\circ}$ C 条件下保存备用。

1.3 PCR 扩增

Rht-B1b 和 *Rht-D1b* 引物序列按照 Ellis 等^[4]提供的序列设计。*Rht8* 引物序列按照 Korzun^[14]发表的序列设计。PCR 引物序列由上海生工生物技术有限公司合成。其引物序列如下:

BF:5'-GGTAGGGAGGCGAGAGGCGAG-3'
 DF:5'-CGCGCAATTATTGGCCAGAGATAG-3'
 DF2:5'-GGCAAGCAAAAGCTTCGCG-3'
 MR1:5'-CATCCCCATGGCCATCTCGAGCTA -3'
 WR1:5'-CATCCCCATGGCCATCTCGAGCTG -3'
 MR2:5'-CCCCATGGCCATCTCGAGCTGCTA -3'
 WR2:5'-GGCCATCTCGAGCTGCAC -3'
 Xgwm261:5'-CTCCCTGTACGCCTAAGGC-3'
 5'-CTCGCGCTACTAGCCATTG-3'

本试验对以上引物的正向引物稍作改动,在正向引物的 5' 端加上了 M13for 引物序列:5'-CACGACGTTGTAAAACGAC-3'。*Rht1* 基因位点野生型(*Rht-B1a*)和突变型(*Rht-B1b*)的特异性引物分别为:引物 BF 与 WR1 用于检测 *Rht-B1a* 基因,BF 与 MR1 用于检测 *Rht-B1b* 基因;*Rht2* 基因位点野生型(*Rht-D1a*)和突变型(*Rht-D1b*)的特异性引物分别为:引物 DF2 与 WR2 用于检测 *Rht-D1a* 基因,DF 与 MR2 用于检测 *Rht-D1b* 基因;Xgwm261 用于检测 *Rht8* 基因。

PCR 反应体系: 10 μ L 的总体积含有 $1 \times$ Hotstar Buffer, dNTP(A、T、C、G)各 250 μ mol/L, 每条引物 10 pmol, Hotstar Taq DNA 聚合酶 (Qiagen, Hilden, Germany) 1U, 模板 DNA 100 ng。

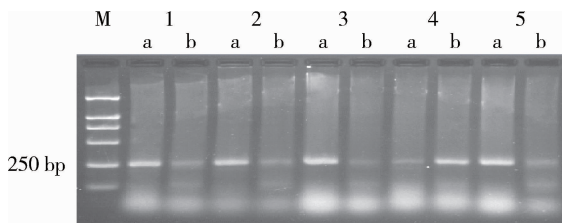
PCR 反应条件: 95 $^{\circ}$ C, 15 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 63 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 38 个循环; 最后 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。

Rht1 基因和 *Rht2* 基因的扩增产物以 2% 的琼脂糖凝胶电泳检测, 缓冲体系为 $1 \times$ TAE 溶液, 100 V 电压下电泳, 溴化乙锭染色, 凝胶成像仪下观察并照相。 *Rht8* 基因的扩增产物于 8% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶中电泳, 银染检测, 记录目的条带。

2 结果与分析

2.1 *Rht-B1b* 基因的检测

利用 Ellis 等设计的引物序列, 检测 *Rht-B1b* 基因。如果小麦品种中具有 *Rht-B1a* 基因, 用引物 BF 和 WR1 可以扩增出一条 237 bp 的片段, 由于引物 BF 的 5' 端加上了 M13for 引物序列, 故本实验应扩增出一条 256 bp 的片段; 如果具有 *Rht-B1b* 基因, 用引物 BF 和 MR1 也可以扩增出一条 256 bp 的片段; 即同一品种的两对引物 PCR 产物可以互补验证。在每个 PCR 反应和凝胶电泳中, 都加入含有 *Rht-B1b* 基因的小偃 6 号作为对照, 以验证 PCR 反应和电泳结果的准确性。通过 PCR 扩增, 小偃 6 号在引物 BF 和 MR1 下扩增出 256 bp 的片段 (图 1), 而在引物 BF 和 WR1 下未扩增出 PCR 产物, 表明该品种携带 *Rht-B1b* 基因。



M 为 2 000 bp DNA ladder; 1 为小偃 6 号; 2 为陕 229; 3 为小偃 22; 4 为绵阳 15; 5 为铜麦 3 号; a. *Rht-B1b* 基因特异性引物的 PCR 扩增, b. *Rht-B1a* 基因特异性引物的 PCR 扩增。

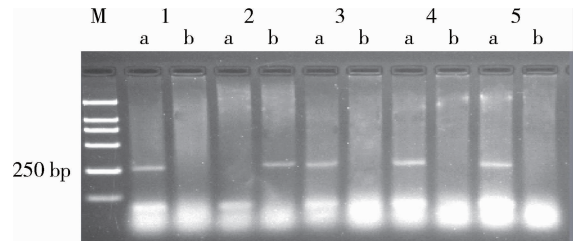
图 1 小麦品种 *Rht-B1b* 基因的检测结果

Fig. 1 Detection of dwarfing genes *Rht-B1b*

2.2 *Rht-D1b* 基因的检测

用引物 DF2 与 WR2 检测 *Rht-D1a* 基因, DF 与 MR2 检测 *Rht-D1b* 基因。如果小麦品种中具有

Rht-D1a 基因, 可以扩增出一条 264 bp 的片段; 如果具有 *Rht-D1b* 基因, 则可以扩增出一条 254 bp 的片段; 由于引物 DF2 与 DF 的 5' 端都加上了 M13for 引物序列, 故本实验应分别扩增出 283 和 273 bp 的片段。在每个 PCR 反应和凝胶电泳中, 加入含有 *Rht-D1b* 基因的辉县红作为对照, 以验证 PCR 反应和电泳结果的准确性 (图 2)。



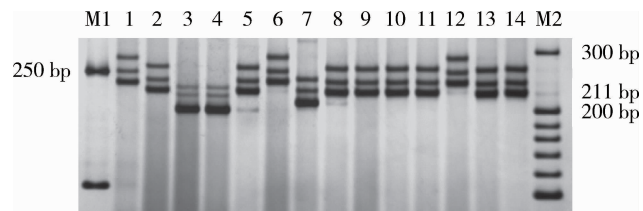
M 为 2 000 bp DNA ladder; 1 为辉县红; 2 为宁春 36 号; 3 为新麦 11 号; 4 为周 16; 5 为西农 2611; a. *Rht-D1b* 基因特异性引物的 PCR 扩增, b. *Rht-D1a* 基因特异性引物的 PCR 扩增。

图 2 小麦品种 *Rht-D1b* 基因的检测结果

Fig. 2 Detection of dwarfing genes *Rht-D1b*

2.3 *Rht8* 基因的检测

利用 Korzun^[14] 报道的 Xgwm261 的引物, 对供试的品种进行了 PCR 扩增。在 129 个品种 (系) 中出现了 4 类不同长度的扩增片段, 表明这些品种 (系) 在 Xgwm261 位点上有 4 个等位变异, 片段大小分别是 165、174、192 和 210 bp。凡是能够扩增出 192 bp 片段的品种被认为含有 *Rht8* (图 3)。由于 Xgwm261 标记的正向引物 5' 端加上了 M13for 引物序列, 故本试验扩增出 211 bp 片段者说明含有 *Rht8* 基因。如图 3 中的晋麦 47、陕 229、临丰 615、济南 18、西农 8325、运早 20403、宁春 36 号、小偃 6



M1 为 2 000 bp DNA ladder; M2 为 20 bp DNA ladder; 1 为中旱 110; 2 为晋麦 47; 3 为长武 117; 4 为长武 863; 5 为陕 229; 6 为仓 6003; 7 为京 411; 8 为临丰 615; 9 为济南 18; 10 为西农 8325; 11 为运早 20403; 12 为长武 0318; 13 为宁春 36 号; 14 为小偃 6 号。

图 3 小麦品种 *Rht8* 基因的检测结果

Fig. 3 Detection of dwarfing genes *Rht8*

号均能扩出 211 bp 的片段。为了准确判断 211 bp 的扩增片段,除使用 2 个分子 Marker 外,还加入含有 *Rht8* 基因的小偃 6 号作为对照。4 种等位变异类型分布频率大小不同,以 192 bp 片段即 *Rht8* 矮秆基因最多,其次为 165 bp 等位基因变异片段,含

有 174 和 210 bp 片段的品种较少。

2.4 小麦品种中矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 及 *Rht8* 分布频率分析

将供试材料的 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因鉴定结果按照不同麦区汇总于表 1,在检测的 129 份

表 1 矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 在不同麦区的分布频率

Table 1 Frequencies of dwarfing genes *Rht-B1b*、*Rht-D1b* and *Rht8* in different wheat regions

麦区	<i>Rht-B1b</i>	<i>Rht-D1b</i>	<i>Rht8</i>	<i>Rht-B1b</i> + <i>Rht8</i>	<i>Rht-D1b</i> + <i>Rht8</i>
北部冬麦区 I	44.0	12.0	16.0	4.0	4.0
黄淮冬麦区 II	55.4	21.7	71.1	39.8	16.9
西北春麦区 III	0	0	45.5	0	0
西南冬麦区 IV	12.5	37.5	62.5	12.5	12.5
总计	45.0	18.6	56.6	27.1	12.4

品种(系)中,矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht8* 有较高的分布频率,*Rht-D1b* 矮秆基因具有相对较低的分布频率。而且不同的麦区 3 个矮秆基因的分布频率不同。

供试的 129 份品种(系)中,58 份含有 *Rht-B1b* 基因,占 45.0%,其中黄淮冬麦区 *Rht-B1b* 分布频率最高,为 55.4%,其次为北部冬麦区,占 44.0%,西南冬麦区为 12.5%,西北春麦区材料中未检测到 *Rht-B1b* 基因;24 份含有 *Rht-D1b* 基因,占 18.6%,其中西南冬麦区 *Rht-D1b* 分布频率最高,为 37.5%,黄淮冬麦区和北部冬麦区分别为 21.7% 和 12.0%,西北春麦区材料中未检测到 *Rht-D1b* 基因;73 份含有 *Rht8* 基因,占 56.6%,各麦区 *Rht8* 基因分布比例大小次序为:黄淮冬麦区(71.1%)>西南冬麦区(62.5%)>西北春麦区(45.5%)>北部冬麦区(16.0%)。在供试的 129 份品种(系)中,同时含有 2 个矮秆基因的品种 51 份,其中 35 份品种同时含有 2 个矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht8*,占 27.1%,它们在黄淮冬麦区分布频率最高,为 39.8%;16 份品种同时含有 *Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因,占 12.4%,黄淮冬麦区相对于其他麦区来说分布频率也较高,为 16.9%。

本试验未检测到同时含有 3 个矮秆基因 *Rht-B1b*、*Rht-D1b* 和 *Rht8* 的品种,以及同时含有 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 的品种。

3 讨论

1) 随着生物技术的发展,分子标记技术在小麦矮秆资源中的应用为矮秆基因的鉴别和评价及遗传分析提供了准确先进的科学方法,世界各国都在筛选简便、实用和可靠的分子标记。从本试验的研究结果可以看出,利用 Ellis 等^[4]设计的 4 对特异性的引物均可以从供试的 129 份材料中扩增出一定片段长度的带型,且带型清晰、多态性强。本研究以已知矮秆基因品种作对照进行了重复验证,发现鉴定结果具有一致性。利用 Korzun^[14]报道的 Xgwm261 的引物,在 129 个品种(系)中出现了 4 类不同长度的扩增片段,表明这些品种(系)在 Xgwm261 位点上有 4 个等位变异。上述分析表明,*Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 基因特异性 STS 标记以及 *Rht8* 基因 SSR 标记检测结果可靠。这些标记方法简便、成本低、重复性强,可以用于小麦育种中株高改良的分子标记辅助选择。

2) 3 个矮秆基因在各个生态区育成品种中的分布频率不同。本研究中矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht8* 有较高的分布频率,*Rht-D1b* 矮秆基因具有相对较低的分布频率。*Rht-B1b* 基因高频率地出现在黄淮冬麦区,而 *Rht-D1b* 基因高频率地出现在西南冬麦区,这 2 个基因在各个麦区的分布有着明显的

差别。张晓科^[20]研究发现, *Rht-D1b* 和 *Rht8* 基因具有比较高的分布频率, *Rht-D1b* 基因主要分布在北部春麦区, *Rht8* 基因在西南冬麦区分布频率最高。这可能与所选择的麦区不同, 矮秆基因 *Rht-D1b* 的分布也不同。本研究中并没有北部春麦区的材料, 可能是造成 *Rht-D1b* 基因分布频率低的主要原因。张晓科^[20]和周阳^[21]认为, 陕西省的小麦品种含矮秆基因 *Rht-B1b* 的比例明显高于其他省, 这可能与小偃6号含有 *Rht-B1b* 基因有关, 因为多数品种都是小偃6号的衍生品种。本研究中黄淮冬麦区的品种占很大比例, 尤其以陕西省的品种居多, 故矮秆基因 *Rht-B1b* 有较高的分布频率。从以往的研究来看, *Rht8* 基因在不同的生态区都具有较高的分布频率, 这与本研究的结果一致。本研究也发现不同麦区中矮秆基因 *Rht8* 分布频率较高, 分布广泛。3个矮秆基因在各个生态区分布不同, 究其原因, 一是可能与当地农业生产的要求有关, 造成各生态区育种所用矮源的不同; 二是可能与特定麦区在一定时期具有相对稳定的生态条件, 在相似自然和人工选择下, 就形成了适应于该麦区相应的矮秆基因组成。

3) 3个矮秆基因的适应性和对产量性状的影响国内外有很多研究。Gale等^[6]和Flintham等^[22]的研究认为, *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 基因在灌区才有很好的产量优势。Fischer等^[23]也认为, 在春麦中矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 只有在纬度小于40°高产地区才有产量优势, 而在高温和干旱胁迫地区, 这些矮秆基因就没有产量优势。Worland等^[24-25]研究发现, *Rht8* 和 *Rht9* 出现在夏天具有高温和干旱的欧洲南部小麦中, 降秆大约10%的 *Rht8* 在德国、英国和前南斯拉夫对产量没有明显的负效应。本课题组的研究结果也表明^[26], 矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 不适用于旱地小麦的改良利用, 而 *Rht8* 既降低了株高又不影响胚芽鞘长度, 是旱地小麦改良理想的矮秆基因。

从上述分析可以看出, 各种矮秆基因在不同地区的分布频率不同, 在灌溉和干旱条件下的表现也不一样。我国不同麦区自然条件和栽培条件差异巨大, 对品种具有不同要求, 导致所含矮秆基因不同。矮秆基因 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 降秆能力强, 但适应性差, 在灌区有较好的产量潜力; 而矮秆基因 *Rht8*

降秆能力适中, 有很好的适应性, 在干旱条件下对产量没有负效应。因此, 在不同的生态条件下, 选择利用不同的矮秆基因有助于提高产量。矮秆基因的分子标记将有效地提高小麦矮化育种中亲本选配和杂交后代选择的效率, 为选育抗旱、抗倒伏、稳定高产的小麦品种带来极大方便。

参 考 文 献

- [1] Gale M D, Marshall G A, Rao M V. A classification of the Norin 10 and tom thumb dwarfing genes in British, Mexican, Indian and other hexaploid bread wheat varieties [J]. *Euphytica*, 1981, 30:355-361
- [2] Ahmad M, Sorrells M E. Distribution of microsatellite alleles linked to *Rht8* dwarfing gene in wheat [J]. *Euphytica*, 2002, 123:235-240
- [3] Botwright T L, Rebetzke G J, Condon A G, et al. Influence of the gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigor in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Ann Bot*, 2005, 95:631-639
- [4] Ellis M H, Spielmeier W, Gale K R, et al. "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105:1038-1042
- [5] 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, 111:423-430
- [6] Gale M D, Marshall G A. Chromosome location of Gail and *Rht* genes for gibberellic insensitivity and semi-dwarfism in a derivative of Norin 10 wheat [J]. *Heredity*, 1976, 37:283-289
- [7] Börner A, Worland A J, Plaschke J, et al. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat genes in middle Europe [J]. *Plant Breed*, 1993, 111:204-216
- [8] Worland A J, Sayers E J, Börner A. The genetics and breeding potential of *Rht12*, a dominant dwarfing gene in wheat [J]. *Plant Breed*, 1994, 113:187-196
- [9] Böner A, Roder M, Korzun V. Comparative molecular mapping of GA insensitive *Rht* loci on chromosomes 4B and 4D of common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95:1133-1137
- [10] Sourdille P, Charmet G, Trottet M, et al. Linkage between RFLP molecular markers and the dwarfing genes *Rht-B1* and *Rht-D1* in wheat [J]. *Heredity*, 1998, 128:41-46
- [11] Blanco A, De Giovanni C, Laddomada B, et al. Quantitative trait loci influencing grain protein content in tetraploid wheats [J]. *Plant Breeding*, 1996, 115:310-316
- [12] Cadalen T, Sourdille P, Charmet G, et al. Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96:933-940

- [13] Peng J R, Richards D E, Hartley N H, et al. "Green revolution" genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400: 256-261
- [14] Korzun V, Röder M S, Ganal M W, et al. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1104-1109
- [15] 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 *Rht8* locus of wheat as revealed by microsatellite screening [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 1110-1120
- [16] 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
- [17] 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
- [18] 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: 810-814
- [19] Sambrook J, Russell D W. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* [M]. Cold Spring Harbour, New York: Cold Spring Harbour Laboratory Press, 2001
- [20] 张晓科. 中国小麦矮秆基因和春化基因分布及小麦品质相关性状多重 PCR 体系建立 [R]. 北京: 中国农业科学院博士后研究报告, 2007
- [21] 周阳. 中国冬小麦产量潜力及重要农艺性状的遗传改良 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005
- [22] Flintham J E, Borner A, Worland A J, et al. Optimizing wheat grain yield effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes [J]. *J Agric Sci Camb*, 1997, 128: 11-25
- [23] Fischer R A, Quail K J. The effect of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats [J]. *Euphytica*, 1990, 46: 51-56
- [24] Worland A J, Law C N. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. I. The location of genes affecting height, day-length insensitivity, hybrid dwarfism and yellow-rust resistance [J]. *Z Pflanzzüchtg*, 1986, 96: 331-345
- [25] Worland A J, Petrovic S, Law C N. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. II. The importance of this chromosome to Yugoslavian varieties [J]. *Plant Breed*, 1988, 100: 247-259
- [26] Tang N, Jiang Y, He B R, et al. The effects of dwarfing genes (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, and *Rht8*) with different sensitivity to GA₃ on the coleoptile length and plant height of wheat [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2009, 8(9): 1028-1038

责任编辑: 袁文业