

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.03.004

杂交小麦亲本矮秆基因鉴定及其 对杂种优势的影响

杨澜¹, 任勇², 蒋琪琪¹, 阮仁武³, 何员江², 李中安¹

1. 西南大学 柑桔研究所, 重庆 400712;
2. 四川省绵阳市农业科学研究院/厅市共建作物特色资源创制及应用四川省重点实验室, 四川 绵阳 621023;
3. 西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715

摘要: 为探究不同矮秆基因型对小麦杂种优势的影响和应用潜力, 利用不同矮秆基因亲本配置杂交组合, 在成熟期统计亲本与杂交组合的株高、单株穗数、千粒质量、单株产量等 10 个性状, 分析不同矮秆基因型杂交组合杂种优势及株高与各调查性状的相关关系。结果表明, 4 种不同矮秆基因型杂交组合中部分基因型间的单株产量差异有统计学意义, $Rht1' + Rht21'$, $Rht1' + Rht2'$ 及 $Rht1'' + Rht2'$ 基因型在单株产量上有正向超高亲优势, $Rht1' + Rht21'$ 基因型在单株穗数、千粒质量、单株生物量和单株产量上超亲优势明显, 除 $Rht1'' + Rht21'$ 基因型外, 其他矮秆基因型均有在单株产量上超高亲优势达到 10% 以上的杂交组合。 $Rht1' + Rht2'$ 和 $Rht1'' + Rht2'$ 两种矮秆基因型株高与单株产量均无显著相关性, 单株产量与单株穗数和单株生物量呈极显著正相关。4 种矮秆基因型均可不同程度地降低杂交小麦的株高, 提高其抗倒伏能力。具有 $Rht1' + Rht21'$ 基因型的杂交组合平均超高亲优势最大, 其次是 $Rht1' + Rht2'$ 基因型的杂交组合。因此, 在杂交小麦育种过程中配制这两种基因型的杂交更容易获得强优势组合。

关键词: 杂交小麦; 矮秆基因; 杂种优势

中图分类号: S512.1 **文献标志码:** A

文章编号: 1673-9868(2023)03-0047-11

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Identification of Wheat Hybrid Parents' Dwarf Genes and Their Effects on Heterosis

YANG Lan¹, REN Yong², JIANG Qiqi¹,
RUAN Renwu³, HE Yuanjiang², LI Zhongan¹

1. Citrus Research Institute, Southwest University, Chongqing 400712, China;
2. Mianyang Academy of Agricultural Sciences / Crop Characteristic Resources Creation and Utilization Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Sichuan 621023, China;
3. College of Agriculture and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China

收稿日期: 2022-03-13

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0101603); 厅市共建作物特色资源创制及应用四川省重点实验室开放课题项目(MYZSYS22-02)。

作者简介: 杨澜, 硕士研究生, 主要从事植物分子生物学研究。

通信作者: 李中安, 研究员。

Abstract: To explore the effect and application potential of different dwarf genotypes on wheat heterosis, the parents with different dwarf genes were used to configure hybrid combinations. The plant height, number of spikes per plant, 1 000-grain weight, and yield per plant of the parents and hybrid were measured at maturity stage. 10 traits were used to analyze the correlations between heterosis, plant heights of different dwarf genotype of hybrid combinations and investigated traits. The yield differences per plant among some genotypes in hybrid combinations of four different dwarf genotypes are significant. $Rht1' + Rht21'$, $Rht1' + Rht2'$ and $Rht1'' + Rht2'$ genotypes had positive high heterobeltiosis on yield per plant. $Rht1'' + Rht21'$ genotypes had distinct heterobeltiosis on number of spikes per plant, 1000-grain weight, biomass and yield per plant. Except for $Rht1'' + Rht21'$ genotypes, other dwarf genotypes had hybrid combinations with heterobeltiosis of more than 10% in yield per plant. $Rht1' + Rht2'$ and $Rht1'' + Rht2'$ dwarf genotypes had no significant correlation between plant height and yield per plant, but yield per plant was still significantly positively correlated with spike number per plant and biomass per plant. The four dwarf genotypes could reduce the plant height of hybrid wheat to different degrees and improve its lodging resistance. The hybrid with the $Rht1' + Rht21'$ genotype had the highest average heterobeltiosis, followed by the hybrid combination with the $Rht1' + Rht2'$ genotype. Therefore, it is easier to obtain the heterosis combinations by formulating the hybrid combination with those two genotypes in hybrid wheat breeding.

Key words: hybrid wheat; dwarf gene; heterosis

随着世界人口日益增多和可耕地面积的逐渐减少,粮食安全变得日益重要,对粮食作物的高产稳产提出了更高的要求. 20 世纪 60 年代作物植株矮化掀起的“绿色革命”,大幅度提高了作物单产,基本解决了全世界缺吃少穿的问题,很多人预测的大饥荒至今未出现^[1]. 玉米、水稻和高粱等多种作物的杂种优势利用,极大地提高了作物单位面积产量,可以超过自交品种的 15%~50%^[2-4]. 小麦为异源六倍体,普遍认为其杂种优势表现不如其他作物强,多为 3.5%~15%,但也有超标优势高于 20%的杂交小麦组合出现^[5-10]. 小麦是高密度种植作物,杂种优势、用种量和制种成本三者协调难度高,而且现有的杂交小麦系统还有一些问题需要攻克,致使杂交小麦至今未能实现大面积种植^[11-12]. 株高对小麦生物量的获取至关重要,过低会影响生物量和籽粒产量,过高或茎秆韧性不够会导致倒伏,难以获得高产. 小麦发生倒伏的时期越早或倒伏的程度越严重,对产量影响越大,严重倒伏时减产可达 25%以上^[13]. 小麦株高与茎秆强度呈极显著负相关,与倒伏指数呈极显著正相关,降低株高是提高植株抗倒伏最为有效的措施,矮秆基因的应用有利于降低株高^[14-16]. 目前已发现并命名的矮秆基因有 25 个,其中 $Rht1$, $Rht2$ 和 $Rht8$ 在我国小麦生产中广泛应用^[17-18]. 不同矮秆基因对农艺性状的影响有一定的差异. $Rht1$ 和 $Rht2$ 都为半显性矮秆基因,且两基因降秆效应均为 18%~30%^[19-20]. 王山茈等^[21]研究不同遗传背景的近等基因系表明,矮秆基因在降低株高的同时一般也降低单株生物产量,但含有 $Rht1$, $Rht2$ 基因的矮秆系的单株生物产量、单株粒重和单株籽粒产量与对应的高秆系相比差异均不显著,而且 $Rht1$ 和 $Rht2$ 同时存在时,其降秆效应可达 47%^[22]. 杨天章等^[23]对 $Rht21$ 杂交种研究发现,杂种 F_1 代的降秆作用约为 13.8%,具有明显的增产作用. 周文春等^[24]比较了不同 $Rht3$ 基因型小麦植株的株高及产量相关性状的差异,表明与 $Rht3$ 纯合体相比, $Rht3$ 杂合体能有效增加穗粒数(4.21%)、千粒质量(14.99%)和株高(18.46%). 矮秆基因在常规小麦品种中作用已有诸多研究,但缺乏矮秆基因对小麦杂种优势的效应和应用潜力分析.

本研究以蓝粒两系法杂交小麦系统选育的不育系、恢复系及其配制的杂交组合为基础,对不育系和恢

复系中所含矮秆基因进行鉴定, 并根据杂交组合中含矮秆基因的种类和数量划分为不同矮秆基因型, 从而研究这些基因型对杂交小麦的株高及产量相关性状的影响, 为选育矮秆小麦强优势组合提供参考依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试不育系为“19L4105”“19L5006”“19L5018”“19L5047”“19L5065”, 恢复系为“川 14 品 16”“川麦 93”“MY3271”和“MR1101”, 将这些不育系和恢复系通过 NC II 不完全双列杂交配制出 18 个杂交组合. 恢复系“川 14 品 16”和“川麦 93”由四川省农业科学院作物研究所提供, “MR1101”和“MY3271”由绵阳市农业科学院小麦研究所提供, 不育系及其杂交组合由西南大学柑桔研究所分别通过蓝粒两系法杂交小麦系统选育和配制. 不育系来源见表 1 和表 2.

表 1 不育系来源

不育系	基因型	来源	株高/cm
19L4105	<i>Rht1</i> " + <i>Rht2</i> "	14A5014/14L4019 全蓝	55.48 ± 0.83
19L5018	<i>Rht1</i> " + <i>Rht2</i> "	14A5014/13L7063 全蓝	56.96 ± 1.31
19L5047	<i>Rht1</i> " + <i>Rht2</i> "	14A5014/13L7063 全蓝	55.99 ± 0.04
19L5065	<i>Rht1</i> " + <i>Rht2</i> "	14A5014/13L7063 全蓝	55.45 ± 2.06
19L5006	<i>Rht1</i> " + <i>Rht21</i> "	14L1010/13L7058 全蓝	62.45 ± 0.79

表 2 不育系亲本来源

亲本	来源	品系
14L4019	08L5041/西农 2000-7	08L5041 为蓝粒两用系, 西农 2000-7 为常规品种
14A5014	08A5070/98218-81-8-5-17-2	08A5070 为糯小麦品系, 98218-81-8-5-17-2 为常规品系
13L7063	06L4444/05A5017	06L4444 为蓝粒两用系, 05A5017 为糯小麦品系
13L7058	06L4444/05A5017	
14L1010	<i>Rht21</i> 早/11L5039 全蓝	<i>Rht21</i> 早为含 <i>Rht21</i> 的常规品系, 11L5039 为蓝粒两用系

1.2 试验设计

试验于 2020 年 11 月 8 日在重庆市北碚区西南大学柑桔研究所试验地播种, 采用人工开沟点播, 株距为 5 cm, 行距为 25 cm, 行长 2 m, 每个品种设置 3 次重复, 每个重复种植 2 行. 试验田统一管理, 并进行条锈病、蚜虫等病虫害防治. 平均每行基本苗为 36~38 株, 出苗率为 87.39%~93.50%. 每个重复取 10 株进行室内考种, 调查株高、穗下节长、单株穗数、穗长、穗粒数、主穗小穗数、单株生物量、单株产量、收获指数; 晾干后数 200 粒称质量, 换算成千粒质量.

1.3 矮秆基因检测

采用 CTAB 法提取小麦基因组 DNA, 测定浓度后稀释至 100 ng/ μ L. 引物由北京擎科生物科技有限公司按表 3 序列合成(表 3), 单个 PCR 检测体系总体积为 20 μ L, 2 $\times$ Taq Master Mix 10 μ L, 引物终浓度为 2 mmol/L, DNA 模板 100 ng, dd H₂O 补足 20 μ L. PCR 产物用 1.5% 的琼脂糖凝胶进行检测, SSR 引物及 SNP 等引物用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳进行检测, 并在凝胶成像仪上观察拍照. 对不育系和恢复系中的矮秆基因进行检验.

表 3 矮秆基因引物

矮秆基因	引物名称	引物序列 5'~3'	退火温度/℃	参考文献
Rht1	BF-MR1-F	GGTAGGGAGGGCAGAGGGCAG	63	[25]
	BF-MR1-R	CATCCCATGGCCATGGCCATCTGCAGCTA		
	BF-WR1-F	GGTAGGGAGGGCAGAGGGCAG	63	
	BF-WR1-R	CATCCCATGGCCAT GGCCATCTGCAGCT		
Rht2	DF-MR2-F	CGCGCAATTATTGGCCAGAGATAG	63	
	DF-MR2-R	CCCCATGGCCATCTGCAGCTGCTA		
	DF2-WR2-F	GGCAAGCAAAAAGCTTCGCG	63	
	DF2-WR2-R	GGCCATCTGCAGCTGCAC		
Rht3	F	ATGCCGTCTACAATACTACTACGCTG	63	[26]
	R	TAGTGCACGGTGTCCGTGGGCA		
Rht4	WMC317-F	TGCTAGCAATGCTCCGGGTAAC	61	[27]
	WMC317-R	TCAGCAAACCTTTTCCTCCTCC		
Rht5	BARC102-F	GGAGAGGACCTGCTAAAATGCAAGACA	52	[28]
	BARC102-R	GCGTTTACGGATCAGTGTTGGAGA		
Rht8	WMC503-F	GCAATAGTTCCCGCAAGAAAAG	57	[27]
	WMC503-R	ATCAACTACCTCCAGATCCCGT		
Rht9	BARC151-F	TGAGGAAAATGTCTCTATAGCATCC	59	
	BARC151-R	CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC		
Rht10	WMC617-F	CCACTAGGAAGAAGGGGAAACT	59	[29]
	WMC617-R	ATCTGGATTACTGGCCAACTGT		
Rht11	F	GGTAGGGAGGCGAGAGGCGAG	62	[30]
	R	GGCCATCTCCAGCTGCTCCAGCTA		
Rht12	WMC410-F	GGACTTGAAAGGAAGCTTGTGA	57	[27]
	WMC410-R	CATGGATGGCATGCAGTGT		
Rht13	WMS577-F	ATGGCATAATTTGGTGAAATTG	58	
	WMS577-R	TGTTTCAAGCCCAACTTCTATT		
Rht14	BARC3-F	TTCCCTGTGTCTTTCTAATTTTTTTTTT	52	[31]
	BARC3-R	GGCAACTCCGCAACATTTTTTAT		
Rht17	F	ACATGGCGGACGTGGTGT	60	[32]
	R	GCCGAGAGAGGACGAT		
Rht18	XWMC753-F	AAGGTGAAGATGATGCTCGC	55	[33]
	XWMC753-R	TGACTGATCATGGATTGCCC		
Rht22	Xgwm471-F	CGGCCCTATCATGGCTG	60	[34]
	Xgwm471-R	GCTTGCAAGTTCCATTTTGC		

续表 3

矮秆基因	引物名称	引物序列 5'~3'	退火温度/℃	参考文献
	Xgwm350-F	ACCTCATCCACATGTTCTACG	55	
	Xgwm350-R	GCATGGATAGGACGCCC		
<i>Rht23</i>	Gdm63-F	GCCCCCTATTCCATAGGAAT	60	[35]
	Gdm63-R	CCTTTTGATGGTGCATAGGA		
	barc110-F	CCGCAACAATGGCTTTGGTGTCTGTAAT	50	
	barc110-R	CATGGTGACGGCAAGTGTGAGGT		
<i>Rht24</i>	Ta RK-F	TGGGGCCAAATGGCTTAGATATCG	59	[36]
	Ta RK-R	CCAGTGAGCTGATTCTCCTGCAGAGT		
	TARNT2-F	GAAAGTATGAGTGTGATAAATGTGCCTGCTCTA	59	
	TARNT2-R	GATGACTCCCGTTTTAGTAAATACAATATTCCCA		

1.4 数据分析

采用 Excel 2013 和 SPSS 26.0 软件进行 Person 相关系数分析及 LSD 多重比较。
杂种优势计算方法：

$$\text{超高亲优势}(\%) = (F_1 - HP) / HP \times 100\%$$

$$\text{中亲优势}(\%) = (F_1 - MP) / MP \times 100\%$$

其中, F_1 为杂交组合性状平均值, MP , HP 表示双亲平均值、高亲本值. 不育系千粒质量以不育系种子的千粒质量替代, 单株产量的杂种优势计算时均以恢复系为高亲值.

2 结果与分析

2.1 亲本矮秆基因鉴定

本研究共检测了 *Rht1*, *Rht2*, *Rht3*, *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht9*, *Rht10*, *Rht11*, *Rht12*, *Rht13*, *Rht14*, *Rht17*, *Rht18*, *Rht22*, *Rht23* 和 *Rht24* 矮秆基因, 从不育系和恢复系中检测出 *Rht1*, *Rht2* 两个矮秆基因. 所有的不育系、“川 14 品 16”和“川麦 93”均含有 *Rht1* 矮秆基因; 其中, 不育系 19L4105, 19L5018, 19L5047 和 19L5065 中还检测出 *Rht2* 基因; 不育系 19L5006 由含有 *Rht21* 基因的亲本转育而来, 含 *Rht21*; 恢复系 MY3271 和 MR1101 未检测出上述矮秆基因(表 4).

表 4 亲本矮秆基因鉴定结果

亲本	<i>Rht1</i>	<i>Rht2</i>	<i>Rht3</i>	<i>Rht4</i>	<i>Rht5</i>	<i>Rht8</i>	<i>Rht9</i>	<i>Rht10</i>	<i>Rht11</i>	<i>Rht12</i>	<i>Rht13</i>	<i>Rht14</i>	<i>Rht17</i>	<i>Rht18</i>	<i>Rht21</i>	<i>Rht22</i>	<i>Rht23</i>	<i>Rht24</i>
川 14 品 16	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
川麦 93	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MY3271	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MR1101	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19L4105	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19L5006	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
19L5018	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19L5047	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19L5065	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

注：“+”表示检出，“—”表示未检出.

2.2 亲本农艺性状调查分析

将 5 个不育系根据矮秆基因型不同进行分类,可分为 $Rht1''+Rht2''$, $Rht1''+Rht21''$ 两种不同基因型(表 5)。由于不育系在田间的异交结实率不同导致不育系的单株生物量、单株产量、收获指数等指标计量无可比性,故仅对不育系的株高、穗下节长、穗长、主穗小穗数、单株穗数进行统计,分析这些性状在不同基因型间的差异。穗长、主穗小穗数、单株穗数在两个基因型的不育系间差异无统计学意义,株高、穗下节长差异有统计学意义。基因型为 $Rht1''+Rht2''$ 的不育系株高和穗下节长均低于基因型为 $Rht1''+Rht21''$ 的不育系,且差异有统计学意义。

表 5 不同基因型不育系农艺性状调查

不育系	株高/cm	穗下节长/cm	穗长/cm	主穗小穗数/个	单株穗数/穗
$Rht1''+Rht2''$	55.97b	18.53b	10.65a	21.40a	6.21a
$Rht1''+Rht21''$	62.45a	19.90a	10.91a	21.14a	6.84a

注:同列数据后小写字母不同表示差异有统计学意义($p<0.05$)。

将 4 个恢复系根据矮秆基因型不同进行分类,可分为含 $Rht1''$ 基因型和不含矮秆基因型 2 种。分析 10 个调查性状在不同基因型间的差异,结果发现,在两种基因型的恢复系中,仅株高和穗下节长组间差异有统计学意义,其他调查性状组间差异无统计学意义。不含矮秆基因的恢复系的株高和穗下节长均高于含 $Rht1''$ 恢复系且差异有统计学意义。此外,不含矮秆基因的穗长、主穗小穗数和穗粒数也大于 $Rht1''$ 基因型恢复系,而其他性状均相反(表 6)。

表 6 不同基因型恢复系主要农艺性状及产量性状

恢复系	株高/ cm	穗下节 长/cm	穗长/ cm	主穗小穗 数/个	单株穗 数/穗	单株生物 量/g	单株产 量/g	收获指 数/%	千粒质 量/g	穗粒数/ 粒
$Rht1''$	87.54b	30.64b	12.77a	22.43a	5.27a	45.30a	19.30a	70.57a	51.46a	70.57a
不含矮秆基因	95.10a	33.60a	13.08a	22.61a	4.93a	43.71a	17.86a	70.53a	51.03a	71.12a

注:同列数据后小写字母不同表示差异有统计学意义($p<0.05$)。

2.3 不同矮秆基因型调查性状多重比较结果

由 5 个不育系和 4 个恢复系共配制了 18 个杂交组合,根据矮秆基因的种类和数量将其分为 $Rht1'+Rht2'$, $Rht1''+Rht2'$, $Rht1'+Rht21'$, $Rht1''+Rht21'$ 矮秆基因型(表 7)。本试验调查了株高、穗下节长、穗长、主穗小穗数、单株穗数、单株生物量、单株产量、收获指数、千粒质量和穗粒数,并进行了多重比较。在这 4 种基因型中,各基因型间除主穗小穗数、单株穗数、单株生物量、单株产量、千粒质量差异无统计学意义外,其他性状在不同基因型间差异均存在统计学意义。株高差异表现明显,变幅为 75.82~88.39 cm, $Rht1''+Rht2'$ 基因型的株高最低, $Rht1'+Rht21'$ 基因型的株高最高, $Rht1'+Rht2'$ 基因型与 $Rht1'+Rht21'$ 基因型的株高间差异无统计学意义。含有相同矮秆基因但数量不同的基因型在穗长、收获指数和穗粒数上表现为随矮秆基因数增多而增大, $Rht1''+Rht2'$ 基因型在穗长、主穗小穗数、单株穗数、单株生物量、单株产量上为 6 个基因型中最高(表 8)。

表 7 杂交组合的基因型

不育系	恢复系			
	川 14 品 16	川麦 93	MY3271	MR1101
19L4105	19L4105×川 14 品 16($Rht1''+Rht2'$)	19L4105×川麦 93($Rht1''+Rht2'$)		19L4105×MR1101($Rht1'+Rht2'$)
19L5018	19L5018×川 14 品 16($Rht1''+Rht2'$)	19L5018×川麦 93($Rht1''+Rht2'$)	19L5018×MY3271($Rht1'+Rht2'$)	19L5018×MR1101($Rht1'+Rht2'$)
19L5047	19L5047×川 14 品 16($Rht1''+Rht2'$)	19L5047×川麦 93($Rht1''+Rht2'$)	19L5047×MY3271($Rht1'+Rht2'$)	19L5047×MR1101($Rht1'+Rht2'$)
19L5065	19L5065×川 14 品 16($Rht1''+Rht2'$)	19L5065×川麦 93($Rht1''+Rht2'$)	19L5065×MY3271($Rht1'+Rht2'$)	19L5065×MR1101($Rht1'+Rht2'$)
19L5006	19L5006×川 14 品 16($Rht1''+Rht21'$)	19L5006×川麦 93($Rht1''+Rht21'$)	19L5006×MY3271($Rht1'+Rht21'$)	

表 8 不同基因型性状多重比较结果

基因型	株高/cm	穗下节长/cm	穗长/cm	主穗小穗数/个	单株穗数/穗
<i>Rht1'</i> + <i>Rht2'</i>	84.62±2.09a	28.59±1.41a	11.76±0.53c	22.12±0.68a	6.09±0.72a
<i>Rht1''</i> + <i>Rht2'</i>	75.82±3.31b	25.55±1.19b	13.34±0.63a	22.82±0.62a	6.23±0.82a
<i>Rht1'</i> + <i>Rht21'</i>	88.39±0.40a	28.72±0.28a	12.02±0.32bc	22.30±0.26a	6.04±0.30a
<i>Rht1''</i> + <i>Rht21'</i>	79.52±2.31b	26.65±0.87b	12.93±0.72ab	22.13±0.82a	5.76±0.61a

基因型	单株生物量/g	单株产量/g	收获指数/%	千粒质量/g	穗粒数/粒
<i>Rht1'</i> + <i>Rht2'</i>	37.53±5.53a	16.43±2.50a	50.77±5.93b	49.96±3.67a	53.30±3.11b
<i>Rht1''</i> + <i>Rht2'</i>	42.15±5.38a	19.08±2.24a	60.46±3.85a	50.59±2.08a	61.41±2.23a
<i>Rht1'</i> + <i>Rht21'</i>	39.58±1.52a	17.28±2.09a	51.12±0.92b	51.87±3.32a	51.35±1.43b
<i>Rht1''</i> + <i>Rht21'</i>	36.21±3.71a	16.99±1.79a	56.46±2.19ab	50.58±1.73a	55.77 ±2.32ab

注: 同列数据后小写字母不同表示不同基因型间差异有统计学意义($p<0.05$).

2.4 不同矮秆基因型的杂种优势分析

对不同矮秆基因型的株高、穗下节长、穗长、主穗小穗数、单株穗数、单株生物量、单株产量、收获指数、千粒质量和穗粒数进行杂种优势分析. 其中, 因不育系在田间的异交结实率不同导致不育系的单株生物量、单株产量、收获指数计量无可比性, 故以父本作为高亲进行杂种优势分析, 不比较这些性状的中亲优势. 4 种基因型中除 *Rht1'*+*Rht2'* 和 *Rht1''*+*Rht21'* 的单株穗数超中亲优势为负向优势外, 其余各性状的超中亲优势均为正向优势(表 9).

表 9 不同基因型的超中亲优势

基因型	株高	穗下节长	穗长	主穗小穗数	单株穗数	千粒质量
<i>Rht1'</i> + <i>Rht2'</i>	6.29±4.00	9.11±4.37	4.63±3.86	2.45±3.48	-2.37±12.27	8.52±5.42
<i>Rht1''</i> + <i>Rht2'</i>	5.70±1.42	3.95±4.33	15.76±4.96	4.12±2.22	8.56±11.40	1.83±3.21
<i>Rht1'</i> + <i>Rht21'</i>	16.93±0.40	4.38±0.28	3.85±0.32	2.00±0.26	7.26±0.30	7.30±3.32
<i>Rht1''</i> + <i>Rht21'</i>	6.13±3.38	3.21±0.06	10.78±2.03	1.59±3.22	-4.86±0.56	3.05±4.21

超高亲优势分析结果表明: 所有基因型的株高、穗下节长、收获指数和穗粒数均表现为负向超高亲优势; *Rht1'*+*Rht2'* 除在主穗小穗数、单株产量和千粒质量上表现为超高亲优势外, 其他性状上表现为负向超高亲优势; *Rht1''*+*Rht2'* 在穗长、主穗小穗数、单株穗数和单株产量上表现为正向超高亲优势, 其他性状上表现为负向超高亲优势; *Rht1'*+*Rht21'* 单株穗数、单株生物量、单株产量和千粒质量上表现为正向超高亲优势, 其他性状上表现为负向超高亲优势; *Rht1''*+*Rht21'* 除穗长表现为超高亲优势外, 其余性状均表现为负向超高亲优势(表 10).

表 10 不同基因型的超高亲优势

基因型	株高	穗下节长	穗长	主穗小穗数	单株穗数
<i>Rht1'</i> + <i>Rht2'</i>	-17.04±5.34	-15.81±4.22	-1.13±4.90	1.00±4.62	-14.67±10.15
<i>Rht1''</i> + <i>Rht2'</i>	-13.12±3.89	-16.55±3.15	5.04±6.65	1.74±2.40	0.59±10.91
<i>Rht1'</i> + <i>Rht21'</i>	-7.64±0.42	-18.25±0.80	-1.78±2.65	-1.28±1.15	36.60±6.68
<i>Rht1''</i> + <i>Rht21'</i>	-8.77±7.17	-14.82±2.14	1.69±6.12	-1.33±2.50	-15.80±2.11

基因型	单株生物量	单株产量	收获指数	千粒质量	穗粒数
<i>Rht1'</i> + <i>Rht2'</i>	-8.77±12.14	8.03±13.95	-12.00±10.06	0.46±3.95	-7.92±12.23
<i>Rht1''</i> + <i>Rht2'</i>	-5.70±16.08	0.01±15.15	-14.28±3.48	-1.75±3.36	-12.95±1.92
<i>Rht1'</i> + <i>Rht21'</i>	6.81±4.11	20.21±2.06	-25.31±1.34	3.83±6.65	-26.25±2.05
<i>Rht1''</i> + <i>Rht21'</i>	-19.24±10.42	-10.87±14.80	-19.94±2.76	-1.67±4.84	-20.94±1.35

由此可见,与相应的恢复系株高比较,4 种矮秆基因型的株高均可不同程度降低,恢复系的株高越高,降低的幅度越大. $Rht1'+Rht21'$ 基因型的单株穗数、单株生物量、千粒质量和单株产量超亲优势明显,可重点加强对该矮秆基因型的杂交小麦组合进行选育. 而且除 $Rht1''+Rht21'$ 基因型外,其他矮秆基因型均有单株产量超过高亲 10%以上的杂交组合,均可应用于强优势杂交组合的选育.

2.5 不同矮秆基因型的株高与产量性状相关性分析

为了明确株高在同一矮秆基因型中对单株产量性状的影响,选取基因型内杂交组合数多的 $Rht1'+Rht2'$ 和 $Rht1''+Rht2'$ 两个基因型各性状进行相关性分析,尤其是株高与其他性状的相关性分析. 结果表明,相同性状在不同基因型间相关关系存在差异,株高与单株产量前者呈正相关,后者为负相关,但均无统计学意义. 株高与穗下节长、主穗小穗数呈显著正相关,单株生物量、单株产量、单株穗数两两间相关性均呈极显著正相关. 两种基因型的单株产量均与单株生物量和单株穗数呈极显著正相关,前者还与穗长呈显著正相关(表 11、表 12).

由此可见,同一基因型内配制杂交组合对株高的选择关系不大,但单株穗数和单株生物量的选择对强优势组合的筛选有重要作用,二者越大越好. 在 $Rht1'+Rht2'$ 基因型中,大穗也对强优势杂交组合筛选有积极的作用.

表 11 $Rht1'+Rht2'$ 基因型株高与产量相关性状相关性分析

指标	株高	穗下节长	穗长	主穗小穗数	单株穗数	单株生物量	单株产量	收获指数	千粒质量
穗下节长	0.60**								
穗长	0.36	−0.03							
主穗小穗数	0.56**	0.26	0.36						
单株穗数	−0.11	−0.24	0.42	0.04					
单株生物量	0.23	−0.14	0.56**	0.42	0.69**				
单株产量	0.14	−0.27	0.53*	0.36	0.73**	0.92**			
收获指数	0.10	0.24	−0.30	−0.04	−0.10	−0.18	−0.09		
千粒质量	0.19	−0.11	0.12	0.43	−0.30	0.15	0.20	−0.06	
穗粒数	0.40	0.26	0.17	0.17	−0.05	0.39	0.36	0.45*	0.18

注：“*”表示 $p<0.05$ ，“**”表示 $p<0.01$,相关性有统计学意义.

表 12 $Rht1''+Rht2'$ 基因型株高与产量相关性状相关性分析

指标	株高	穗下节长	穗长	主穗小穗数	单株穗数	单株生物量	单株产量	收获指数	千粒质量
穗下节长	0.75**								
穗长	0.72**	0.71**							
主穗小穗数	0.407*	0.275	0.31						
单株穗数	−0.29	−0.36	−0.10	0.14					
单株生物量	−0.226	−0.369	−0.04	0.216	0.865**				
单株产量	−0.168	−0.359	−0.01	0.168	0.828**	0.954**			
收获指数	0.21	−0.065	0.44*	−0.085	0.10	0.27	0.33		
千粒质量	−0.16	−0.31	−0.32	0.16	−0.30	−0.11	−0.107	−0.10	
穗粒数	0.558**	0.37	0.60**	0.07	−0.14	0.04	0.10	0.71**	−0.20

注：“*”表示 $p<0.05$ ，“**”表示 $p<0.01$,相关性有统计学意义.

3 结论与讨论

3.1 小麦矮秆基因检测及杂交小麦矮秆基因利用

杂交小麦在株高上存在普遍的杂种优势,株高过高易因倒伏造成减产,利用矮秆基因降低杂交小麦株高,有利于提高其抗倒伏性。在杂交小麦制种中,还可通过调节不育系与恢复系间株高差异,提高杂交种制种产量,降低制种成本。研究表明,父母本行比相同条件下随着双亲花期高差的增大,母本结实率显著增加,结实率行间变异幅度显著降低^[37]。父本的株高应比母本高 15 cm 左右,可使母本充分受粉,子粒更饱满,结实率更高^[38-39]。Devirces^[40]指出,小麦开花散粉过程中,低于穗位 20 cm 处花粉量最多,齐穗位高度次之,高于穗位 20 cm 处花粉量最少。因此,应调节不育系与恢复系间的株高差异从而增加制种产量。在已发现并命名的 25 个矮秆基因中,*Rht1*, *Rht2*, *Rht3*, *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht9*, *Rht10*, *Rht11*, *Rht12*, *Rht13*, *Rht14*, *Rht17*, *Rht18*, *Rht22*, *Rht23* 和 *Rht24* 矮秆基因可通过 PCR 分子检测技术进行鉴定,其余的矮秆基因需通过转育亲本所含矮秆基因结合表型进行判断^[25-36]。20 世纪 80 年代,矮秆基因的鉴定通过赤霉素敏感性分析和系谱相结合进行判断,一旦系谱不明或系谱关系复杂,植株所含矮秆基因无法判断^[41]。随着不断的发展,利用分子生物学手段检测矮秆基因成为更为简单方便的方式。杨松杰等^[42]利用 STS 标记检测矮秆基因 *Rht1* 和 *Rht2* 在各个麦区的分布规律,验证了 PCR 标记在分子标记辅助育种中的可用性。之后,亦有学者检测了 *Rht1*, *Rht2*, *Rht4*, *Rht8*, *Rht9*, *Rht12*, *Rht13*, *Rht24* 在不同种质资源中的分布^[18, 36, 43]。

3.2 杂交小麦杂种优势评价

小麦杂种优势的评价,可用中亲优势、超高亲优势及超标优势进行衡量。张胜全等^[44]对我国 2000—2020 年间审定的 22 个杂交小麦品种进行分析发现,审定品种产量水平总体呈上升趋势,综合品质亦不断提升。22 个审定品种区域试验最高增产 14.1%,生产试验最高增产 16.9%,凸显了杂交小麦育种的潜力。杂交小麦在株高及产量上具有普遍的杂种优势^[45-46]。李姜玲等^[47]的研究结果表明,杂交小麦在单株产量、单株生物量及有效穗数上均表现出显著的超高亲优势。本研究中,各矮秆基因型杂交组合的株高均存在不同程度的超中亲优势,均不存在超高亲优势,表明 4 种不同基因型均能有效降低杂交组合株高,增强抗倒伏性。杂交组合中矮秆基因种类和数量不同对其农艺性状也会产生重要影响。4 种基因型单株产量、单株穗数和千粒质量的杂种优势差异大,三者优势最强的基因型均为 *Rht1'*+*Rht21'*,基因型为 *Rht1'*+*Rht2'* 组合在单株产量和千粒质量上的杂种优势表现较好,基因型为 *Rht1''*+*Rht2'* 组合在穗长、主穗小穗数、单株穗数、单株产量上均表现为超高亲优势。基因型 *Rht1''*+*Rht2'* 单株产量为 4 种基因型中最高,但超高亲优势仅为 0.01%。基因型为 *Rht1''*+*Rht2'* 的杂交组合恢复系为“川麦 93”“川 14 品 16”,两恢复系产量水平较高,导致杂交组合平均单株产量高但超高亲优势弱,但其中也有超高亲优势强的杂交组合存在。因此在选育杂交小麦的过程中,应尽量选择双亲产量潜力大的杂交小麦的组合。不同基因型间、不同杂交组合的单株产量和杂种优势差异大,除 *Rht1''*+*Rht21'* 基因型外,其他矮秆基因型均有单株产量超过高亲 10% 以上的杂交组合,均可应用于强优势杂交组合的选育。但本研究部分基因型的杂交组合数偏少,在杂种优势分析上存在一定的不足,有待于进一步的研究。

3.3 杂交小麦产量相关性状的相关性分析

李兴普等^[48]的研究结果表明含 *Rht1*+*Rht2* 的小麦株高与籽粒产量相关性不显著。本研究中基因型为 *Rht1'*+*Rht2'* 和 *Rht1''*+*Rht2'* 的杂交组合株高与单株产量无显著相关性,这与李兴普等^[48]的研究结果一致。单株产量与单株生物量及单株穗数相关关系有统计学意义,而与株高相关性无统计学意义,这与李姜玲等^[47]的研究结果一致。在选育基因型为 *Rht1'*+*Rht2'* 和 *Rht1''*+*Rht2'* 的杂交组合时,选择多穗型或生物量较大的株型,有利于获得产量较高的杂交组合。

参考文献:

- [1] KHUSH G S. Green Revolution: The Way Forward [J]. Nature Reviews Genetics, 2001, 2(10): 815-822.
- [2] ZHANG J F, WU M, YU J W, et al. Breeding Potential of Introgression Lines Developed from Interspecific Crossing between Upland Cotton (*Gossypium Hirsutum*) and *Gossypium Barbadosense*: Heterosis, Combining Ability and Genetic Effects [J]. PLoS One, 2016, 11(1): e0143646.
- [3] 邹德堂, 韩政宏, 郑洪亮, 等. 利用 CRISPR/Cas9 技术创制香糯型梗稻种质 [J]. 东北农业大学学报, 2022, 53(5): 1-7, 31.
- [4] TESTER M, LANGRIDGE P. Breeding Technologies to Increase Crop Production in a Changing World [J]. Science, 2010, 327(5967): 818-822.
- [5] ADHIKARI A, IBRAHIM A M H, RUDD J C, et al. Estimation of Heterosis and Combining Abilities of US Winter Wheat Germplasm for Hybrid Development in Texas [J]. Crop Science, 2020, 60(2): 788-803.
- [6] THORWARTH P, PIEPHO H, ZHAO Y S, et al. Higher Grain Yield and Higher Grain Protein Deviation Underline the Potential of Hybrid Wheat for a Sustainable Agriculture [J]. Plant Breeding, 2018, 137: 326-337.
- [7] KOEMEL J E, GUENZI A C, CARVER B F, et al. Hybrid and Pureline Hard Winter Wheat Yield and Stability [J]. Crop Science, 2004, 44(1): 107.
- [8] 卢庆善. 农作物杂种优势 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2001.
- [9] 王贝麟, 陈麒帆, 门文强, 等. 六倍体小黑麦株高分离的染色体构成分析 [J]. 河南农业大学学报, 2021, 55(4): 631-638.
- [10] ZHAO Y S, LI Z, LIU G Z, et al. Genome-Based Establishment of a High-Yielding Heterotic Pattern for Hybrid Wheat Breeding [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(51): 15624-15629.
- [11] BOEVEN P H G, LONGIN C F H, WÜRSCHUM T. A Unified Framework for Hybrid Breeding and the Establishment of Heterotic Groups in Wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(6): 1231-1245.
- [12] WÜRSCHUM T, LEISER W L, WEISSMANN S, et al. Genetic Architecture of Male Fertility Restoration of Triticum Timopheevii Cytoplasm and Fine-Mapping of the Major Restorer Locus Rf3 on Chromosome 1B [J]. TAG Theoretical and Applied Genetics Theoretische Und Angewandte Genetik, 2017, 130(6): 1253-1266.
- [13] 李文, 王永文. 小麦倒伏对产量因素的影响及其补救方法 [J]. 安徽农学通报, 2011, 17(18): 33-33, 47.
- [14] 张德新. 小麦倒伏相关性状的关联分析 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015.
- [15] MURTHY A B N, RAO A M V. Evolving Suitable Index for Lodging Resistance in Barley [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 1980, 40(1): 253-261.
- [16] WIERSMA D W, OPLINGER E S, GUY S O. Environment and Cultivar Effects on Winter Wheat Response to Ethephon Plant Growth Regulator¹ [J]. Agronomy Journal, 1986, 78(5): 761-764.
- [17] 郭保宏, 宋春华, 贾继增. 我国小麦品种的 *Rht1*、*Rht2* 矮秆基因鉴定及分布研究 [J]. 中国农业科学, 1997, 30(5): 56-60.
- [18] 周晓变, 赵磊, 陈建辉, 等. 黄淮麦区小麦种质资源矮秆基因分布及其与农艺性状的关系 [J]. 麦类作物学报, 2017, 37(8): 997-1007.
- [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] BEKTAS H, WAINES J G. Root and Shoot Traits in Parental, Early and Late Generation Green Revolution Wheats (*Triticum* SPP.) under Glasshouse Conditions [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2018, 65(7): 2003-2012.
- [21] 王山茏, 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.
- [22] RICHARDS R A. The Effect of Dwarfing Genes in Spring Wheat in Dry Environments. I. Agronomic Characteristics [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1992, 43(3): 517-527.
- [23] 杨天章, 张晓科, 刘宏伟, 等. 矮秆小麦 XN0004 的矮秆基因 *Rht21* 的染色体臂定位 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 1993, 21(4): 13-17.
- [24] 周文春, 赵寅槐, 邹明烈, 等. 小麦 *Rht3* 基因遗传效应的研究 [J]. 江苏农业学报, 1993, 9(4): 1-6.
- [25] ELLIS M, 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(6/7): 1038-1042.

- [26] 武晶. 小麦矮秆基因 *Rht3* 的克隆及功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.
- [27] ELLIS M H, REBETZKE G J, AZANZA F, et al. Molecular Mapping of Gibberellin-Responsive Dwarfing Genes in Bread Wheat [J]. TAG Theoretical and Applied Genetics Theoretische Und Angewandte Genetik, 2005, 111(3): 423-430.
- [28] DAOURA B G. Genetic Effects of Dwarfing Gene *Rht5* on Agronomic Traits in Common Wheat (*Triticum aestivum* L.) and QTL Analysis on Its Linked Traits [J]. Field Crops Research, 2014, 156: 22-29.
- [29] CAO W G, SOMERS D J, FEDAK G. A Molecular Marker Closely Linked to the Region of *RHT-D1c* and *Ms2* Genes in Common Wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Genome, 2009, 52(1): 95-99.
- [30] LI A X, YANG W L, GUO X L, et al. Isolation of a Gibberellin-Insensitive Dwarfing Gene, *RHT-B1e*, and Development of an Allele-Specific PCR Marker [J]. Molecular Breeding, 2012, 30(3): 1443-1451.
- [31] 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]. The Crop Journal, 2019, 7(2): 187-197.
- [32] BAZHENOV M S, DIVASHUK M G, AMAGAI Y, et al. Isolation of the Dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) Gene from Wheat and the Development of an Allele-Specific PCR Marker [J]. Molecular Breeding, 2015, 35(11): 1-8.
- [33] 张家敏. 四倍体小麦矮秆基因 *Rht18* 的克隆、表达及功能初步研究 [D]. 南充: 西华师范大学, 2021.
- [34] PENG Z S, LI X, YANG Z J, et al. A New Reduced Height Gene Found in the Tetraploid Semi-Dwarf Wheat Landrace Aiganfanmai [J]. Genetics and Molecular Research: GMR, 2011, 10(4): 2349-2357.
- [35] CHEN S L, GAO R H, WANG H Y, et al. Characterization of a Novel Reduced Height Gene (*Rht23*) Regulating Panicle Morphology and Plant Architecture in Bread Wheat [J]. Euphytica, 2015, 203(3): 583-594.
- [36] 田秀琴. 小麦矮秆基因 *Rht24* 图位克隆与功能解析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [37] 曹彬, 王长春, 王可田, 等. 杂种小麦双亲株高差异对制种母本结实率的影响 [J]. 陕西农业科学, 2000, 46(11): 1-3.
- [38] 周芳菊, 陈桥生, 张道荣, 等. 杂交小麦主要产量性状优势及亲本选配分析 [J]. 湖北农业科学, 2011, 50(15): 3046-3048.
- [39] 宋喜悦, 马翎健, 胡银岗, 等. 杂交小麦混合制种新体系的初步研究 [J]. 麦类作物学报, 2002, 22(4): 31-34.
- [40] DEVIRCES A P. Some Aspects of Cross-Pollination in Wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Euphytica, 1974, 23: 601-622.
- [41] 郭保宏, 宋春华, 贾继增. 我国 46 个小麦品种的矮秆基因分析 [J]. 麦类作物学报, 1996, 16(5): 4-5.
- [42] 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.
- [43] 李怡鑫, 陈向东, 张雪宁, 等. 47 份外引小麦种质中矮秆基因的检测及其降秆效应分析 [J]. 麦类作物学报, 2021, 41(5): 561-568.
- [44] 张胜全, 叶志杰, 任立平, 等. “十五”以来我国杂交小麦审定品种分析 [J]. 作物杂志, 2022(1): 38-43.
- [45] SCHWARZWÄLDER L, THORWARTH P, ZHAO Y S, et al. Hybrid Wheat: Quantitative Genetic Parameters and Heterosis for Quality and Rheological Traits as Well as Baking Volume [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(4): 1131-1141.
- [46] LONGIN C F H, GOWDA M, MÜHLEISEN J, et al. Hybrid Wheat: Quantitative Genetic Parameters and Consequences for the Design of Breeding Programs [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(11): 2791-2801.
- [47] 李姜玲, 杨澜, 阮仁武, 等. 杂交小麦苗期光合特性分析及其对强优势组合的早期预测 [J]. 中国农业科学, 2021, 54(23): 4996-5007.
- [48] 李兴普, 维拉瑞, 拉加拉姆, 等. 不同小麦 *Rht* 基因品种农艺性状的相关 [J]. 河北农业技术师范学院学报, 1994(2): 14-19.