

网络出版时间:2025-11-04

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251104.0958.006

## 小麦新种质 11003 矮秆基因的精细定位

孙皓<sup>1,2,3</sup>, 赵斌<sup>1,3</sup>, 彭严春<sup>2,4</sup>, 王瑞<sup>1,3</sup>, 季昌好<sup>1,3</sup>, 朱斌<sup>1,3</sup>, 陈晓东<sup>1,3</sup>

(1. 安徽省农业科学院作物研究所, 安徽合肥 230031; 2. 粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 湖北武汉 430064;

3. 农作物品质改良安徽省重点实验室, 安徽合肥 230031; 4. 湖北省农业科学院粮食作物研究所, 湖北武汉 430064)

**摘要:** 多个小麦矮秆(reduced height, *Rht*)基因已被鉴定, 但仅有少数应用于育种, 挖掘可利用的新矮秆基因仍是培育高产、稳产小麦品种的前提和基础。以优异矮秆小麦新种质 11003 为研究对象, 与长江中下游主推品种扬麦 20 组配构建 F<sub>2</sub> 分离群体, 对株高性状进行遗传分析。结果表明, 11003 的矮秆表型由 1 对隐性主效基因控制, 混池分离测序分析(BSA-seq)将其矮秆基因定位于 4D 染色体 16.64~25.97 Mb 的物理区间内, 命名为 *QPh. aaas-4D*。通过 KASP 标记不断加密, 将 *QPh. aaas-4D* 精细定位至 18.95~21.62 Mb 的 2.67 Mb 候选区间内。经矮秆基因 *Rht2* 功能标记 KP-Rht2 检验, 推测 *QPh. aaas-4D* 目的基因可能为该经典矮秆基因。基于上述结果, 小麦新种质 11003 株高下降可能与 4D 染色体上携带 *Rht2* 基因有关, 以其作亲本组配, 可改良小麦株高性状。

**关键词:** 小麦; 株高; 矮秆基因; QTL 定位

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)12-1613-07

## Fine Mapping of the Dwarf Gene in a Novel Wheat Germplasm 11003

SUN Hao<sup>1,2,3</sup>, ZHAO Bin<sup>1,3</sup>, PENG Yanchun<sup>2,4</sup>, WANG Rui<sup>1,3</sup>, JI Changhao<sup>1,3</sup>, ZHU Bin<sup>1,3</sup>, CHEN Xiaodong<sup>1,3</sup>

(1. Crop Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei, Anhui 230031, China; 2. Hubei Key Laboratory

of Food Crop Germplasm and Genetic Improvement, Wuhan, Hubei 430064, China; 3. Anhui Provincial Key Laboratory of

Crop Quality Improvement, Hefei, Anhui 230031, China; 4. Institute of Food Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences,

Wuhan, Hubei 430064, China)

**Abstract:** Multiple reduced height(*Rht*) genes in wheat had been identified but only a few were applied in breeding programs. Therefore, identifying and utilizing new *Rht* genes remains a prerequisite for breeding high-yield and stable wheat varieties. In this study, we constructed an F<sub>2</sub> mapping population by crossing an elite dwarf wheat germplasm 11003 with Yangmai 20, a leading variety in the middle and lower reaches of the Yangtze River. Genetic analysis indicated that the lower plant height of 11003 was controlled by a pair of recessive major alleles. The *Rht* gene, designated as *QPh. aaas-4D*, was mapped to a physical interval of 16.64–25.97 Mb on chromosome 4D by using bulked-segregant analysis (BSA-Seq). Subsequently, high-density KASP makers were developed and mapped the *QPh. aaas-4D* to a 2.67 Mb candidate interval (18.95–21.62 Mb). Then we used the functional marker KP-Rht2 to test individuals of the F<sub>2</sub> population and assumed the candidate gene underlying *QPh. aaas-4D* was the classical *Rht* gene, *Rht2*. Based on this study, reduced height of the novel wheat germplasm 11003 is likely related to the *Rht2* gene located on chromosome 4D, which can be used in wheat breeding.

**Keywords:** Wheat; Plant height; Reduced-height(*Rht*) gene; QTL mapping

收稿日期: 2025-06-19 修回日期: 2025-09-24

基金项目: 粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室开放课题(2023ljzj09); 安徽省农业科学院科研团队项目(2025YL003)

第一作者 E-mail: sh\_9288@163.com(孙皓)

通讯作者 E-mail: cxd\_429@163.com(陈晓东)

小麦作为世界三大粮食作物之一,在全球粮食安全生产中发挥着不可替代作用<sup>[1]</sup>。株高是小麦高产、稳产的重要农艺性状,适度降低株高以增强植株抗倒伏能力,仍是当今小麦育种中改良株型的首要目标<sup>[2-3]</sup>。

株高属复杂数量性状,由主效基因和微效基因共同控制,现已定位到的控制株高的 QTL 遍及小麦的 21 条染色体<sup>[4-5]</sup>。自“绿色革命”以来,由矮秆(reduced height, *Rht*)基因驱动的小麦半矮秆育种极大地促进了小麦产量的提升<sup>[6-7]</sup>。迄今,已被鉴定和命名的 *Rht* 基因有 27 个<sup>[8-10]</sup>,但仅有少数成功应用于育种<sup>[11]</sup>,如位于小麦 4B 和 4D 染色体短臂上的 *Rht1* 和 *Rht2* 基因,通过编码负调控赤霉素信号通路抑制植物细胞生长的 DEL-*LA* 蛋白而使株高下降<sup>[12-13]</sup>。由于多数矮秆基因可能存在一些负效应,它们在育种上应用有限<sup>[14]</sup>。因此,发掘可利用的新矮源基因,仍是今后小麦品种遗传改良的重要工作之一。

随着新一代测序(next-generation sequencing, NGS)技术的快速发展,将传统混池分离分析法(bulked-segregant analysis, BSA)与 NGS 相结合形成的混池分离测序分析法(bulked-segregant analysis sequencing, BSA-seq),已广泛应用于作物产量、抗病、抗逆等重要性状的 QTL/基因快速定位<sup>[15-19]</sup>。本研究以创制的优异矮秆小麦新种质 11003 为对象,与长江中下游麦区主推品种扬麦 20 组配构建  $F_2$  作图群体,采用 BSA-seq 方法对小麦新种质 11003 的矮秆基因进行定位,以期小麦株高遗传改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与田间设计

试验材料 11003 为安徽省农业科学院作物研究所麦类遗传改良团队对杂交后代群体中发现的自然突变单株,经多年筛选鉴定获得稳定遗传的矮秆小麦新材料,其株高 65 cm 左右,具有多分蘖、大穗大粒等优点;扬麦 20 为江苏里下河农科所选育的国审小麦品种,株高 95 cm 左右,是长江中下游麦区主推品种。以 11003(矮秆、母本)和扬麦 20(高秆、父本)杂交  $F_1$  代再自交产生  $F_2$  代分离群体,用于基因定位。于 2023—2024 年度将亲本、 $F_1$  和  $F_2$  种植于安徽省农业科学院试验基地,行长 2 m,行距 0.25 m,每行等距点播 20 粒种子,除  $F_2$  分离群体外,亲本及  $F_1$  各种植 5 行,

常规田间管理。

### 1.2 性状测定与分析

于成熟期调查株高、穗长、节间长、节间数量等性状。亲本及  $F_1$  代,取 10 株进行测定; $F_2$  代分离群体,对每单株进行测定。采用 Excel 软件对性状数据进行统计分析,采用 Graph-Pad Prism 8 软件绘制差异比较结果柱状图。

基于亲本、 $F_1$  及  $F_2$  群体株高测定结果,统计  $F_2$  分离群体中矮秆和高秆表型植株数量,绘制株高次数分布图,采用卡方测验判定高秆和矮秆分离比,结合亲本及  $F_1$  对株高表型进行遗传分析。

### 1.3 混池分离测序分析(BSA-seq)

取亲本、 $F_2$  群体植株幼嫩叶片,采用 CTAB 法提取 DNA<sup>[20]</sup>,在  $F_2$  分离群体中分别选取极端高秆和矮秆植株 DNA,将其等质量混合,分别构建高秆混池(tall pool, TP)和矮秆混池(dwarf pool, DP),同时分别构建 11003 和扬麦 20 两个亲本池<sup>[21]</sup>。基因池质检合格后进行高通量测序,对两个混合池(TP 和 DP)进行  $30 \times$  重测序,两个亲本池(11003 和扬麦 20)进行  $15 \times$  重测序。首先对 DNA 池进行 Pair-Ended (PE)文库构建,然后在华大 DNBSEQ-T7 测序仪上进行 PE150 测序,最后将原始数据(Raw data)通过质控得到高质量数据(Clean data),利用 BWA 软件比对到中国春 v2.1 版本参考基因组(<https://www.wheatgenome.org/>)上,再利用 GATK 软件进行变异检测<sup>[22-23]</sup>。根据设定的过滤标准对数据进行过滤,去除不符合标准的碱基序列(reads),并对混池进行 SNP 频率(SNP-index)差异分析,根据设定的阈值条件对分析结果进行筛选,最后以滑动窗口计算  $\Delta$ (SNP-index),得到候选区间,并进行绘图<sup>[15]</sup>。

### 1.4 KASP 标记开发与精细定位

根据重测序结果,筛选亲本间纯合差异的 SNP 位点,以中国春 v2.1 基因组为参考,在 WheatOmics 1.0 网站上(<http://wheatomics.sdau.edu.cn/>)查找 SNP 位点上下游 100 bp 碱基序列,将 SNP 位点物理位置和碱基序列上传至 PolyMarker 网站上(<https://www.polymarker.info/>),设计 KASP 特异性引物<sup>[24]</sup>。KASP 反应体系及反应程序参考爱博泰克公司  $2 \times$  FASA Genotyping Master Mix (Standard ROX)试剂(货号:RK30136)说明书,标记引物由北京擎科生物科技股份有限公司进行合成。利用矮秆性状关联的候选区间两侧 KASP

标记对 F<sub>2</sub> 群体进行基因型检测,结合表型数据,验证 BSA-seq 初定位结果,并在候选区间内加密分子标记开展精细定位。定位所用 KASP 标记引物序列如表 1 所示。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本及 F<sub>1</sub> 株高的差异分析

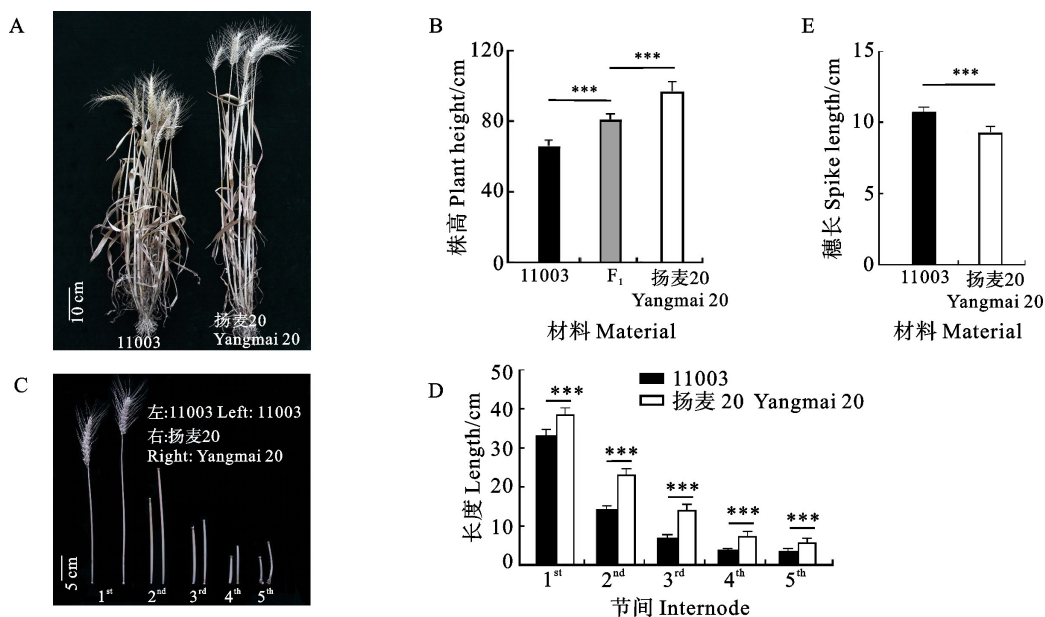
成熟期矮秆小麦新种质 11003 株高为(66.13 ± 3.31)cm,扬麦 20 株高为(96.95 ± 5.55)cm,二者之间株高差异达极显著水平( $P < 0.001$ )(图 1

A、图 1B)。植株节间数及节间长度比较,11003 和扬麦 20 植株具有相同的 5 个节间,但 11003 植株各节间长度均显著小于扬麦 20,导致其株高显著下降(图 1C、图 1D)。就穗长而言,11003 则显著长于扬麦 20(图 1E)。11003 与扬麦 20 杂交 F<sub>1</sub> 代株高为(81.20 ± 3.10)cm,介于两亲本之间,且分别与两亲本达极显著差异( $P < 0.001$ )(图 1B)。结合亲本及 F<sub>1</sub> 株高表型(图 1B),推测小麦新种质 11003 的矮秆表型由隐性主效基因控制。

表 1 精细定位所用 KASP 标记  
Table 1 KASP markers used for fine mapping

标记名称 Marker name	引物序列 Primer sequence(5'-3')	
	正向 Forward	反向 Reverse
KP21	GAGATGCGACCTTCAAGCC[C/A]	ACCTCGTCGTGTCGTAGAGA
KP204	GCTCGTGGGTCTCCTGGA[C/T]	CCTAACGTGCACCTGTGAA
KP102	TGATTATGGGGTGGTTAGAGC[C/T]	TCGTCGCCATCGTCTAACC
KP248	CTAGTCTCTGTGCGAGCGG[G/A]	GCCTCGCAAAGGAACGAAA
KP-Rht2	CATGGCCATCTCGAGCTGCT[C/A]	CGGGTACAAGGTGCGCGCC
KP130	TGTTGAATCGGTAAAAAGGGC[G/A]	GGGTTTAGCTACAAGGCATGG
KP275	TTCAACAAACATACCAAGCTTCT[C/T]	CAAGCTTGACGCGAACTTC
KP72	CTCCAAATATGCATAAATGTCTTC[G/A]	GCCTGCACCTTCTTTGTTCG
KP320	AAAGGCGCTCCTCACCG[C/T]	GAGACGAATCCTCCTGCTCG
KP167	CAAAGATCAGTCGCAGAACC[C/T]	TGCAGCAATCGACAAGCTTG
KP364	GCTGCACTCCAACGACTTC[C/A]	TAAGCTTCGAGAAGTCCGGC

表中中括号中的碱基表示亲本差异 SNP 位点的 2 种碱基。  
Different bases in square brackets represent the SNPs of the parents.



A: 成熟期植株表型; B: 株高; C: 节间表型(第一节间含穗); D: 节间长度差异(第一节间含穗); E: 穗长。\*\*\*:  $P < 0.001$ 。

A: Mature plant phenotype; B: Plant height; C: Internode phenotype, with the first internode including the spike; D: Differences in internode length, with the first internode including the spike; E: Spike length. \*\*\*:  $P < 0.001$ .

图 1 亲本 11003 和扬麦 20 及杂种 F<sub>1</sub> 的性状差异

Fig. 1 Differences in plant traits of 11003, Yangmai 20 and the hybrid F<sub>1</sub>

### 2.2 株高的遗传分析

以 11003 为母本、扬麦 20 为父本杂交产生 320 个 F<sub>2</sub> 分离单株,对该 F<sub>2</sub> 群体的株高表型分布进行统计分析(图 2)。结果表明,F<sub>2</sub> 分离群体中株高最小值为 51.0 cm,最大值为 111.3 cm,多数个体的株高主要分布于 67.0~87.0 cm 区间。基于株高次数分布图,以 71.0 cm 为标准将 F<sub>2</sub> 群体大体分为两类:≤71.0 cm 为矮秆类型,有 91 株;>71.0 cm 为高秆类型,有 229 株。经卡方测验,矮秆与高秆植株数比例符合 1:3 分离比(表 2),结合亲本及 F<sub>1</sub> 株高表型(图 1B),可推测小麦新种质 11003 的矮秆表型是由 1 对隐性主效基因控制。

### 2.3 矮秆基因初定位

从 F<sub>2</sub> 分离群体分别选取 23 株极端高秆和 23 株极端矮秆植株构建高秆混池(TP)和矮秆混池(DP)并进行混池分离测序分析(BSA-seq),亲

本与混池重测序数据统计如表 3 所示。11003、扬麦 20、TP 和 DP 分别得到 1 425 908 254、1 744 605 248、3 805 991 034 和 3 381 364 766 的高质量数据(Clean reads),比对到中国春 v2.1 参考基因组上的碱基序列(reads)比例均超过 99%,所有样本测序数据质量高,Q20≥98.14%、Q30≥95.51%,可作进一步分析。

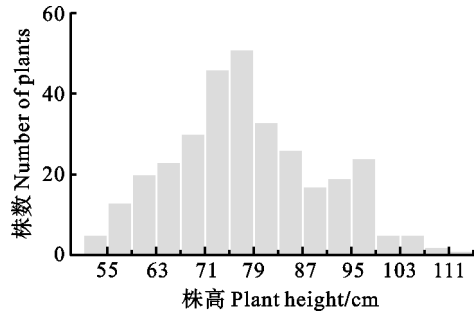


图 2 F<sub>2</sub> 群体株高次数分布  
Fig. 2 Frequency distribution of plant height in the F<sub>2</sub> population

表 2 F<sub>2</sub> 群体株高表型卡方测验

Table 2 Chi-square analysis of plant height in the F<sub>2</sub> population

株高 Plant height	观察值 Observed value	期望值 Expected value	期望比 Expected ratio	χ <sup>2</sup>	P 值 P value
矮秆类型 Dwarf type	91	80	1:3	2.02	0.16
高秆类型 Tall type	229	240			
合计 Total	320	320			

表 3 测序数据统计

Table 3 Statistical analysis of the sequence data

样本 Sample	高质量序列数 Clean reads	GC 含量 GC/%	Q20/%	Q30/%	测序覆盖度 Coverage/%	平均测序深度 Average sequencing depth	比对到参考基因组的序列 Mapped reads/%
11003	1 425 908 254	44.39	98.20	95.72	96.48	14.07	99.88
扬麦 20 Yangmai 20	1 744 605 248	44.27	98.92	96.78	96.60	16.84	99.92
TP	3 805 991 034	43.96	98.23	95.74	96.97	37.04	99.88
DP	3 381 364 766	44.01	98.14	95.51	96.49	32.42	99.89

通过比较 TP 和 DP 两个混池的 SNP 频率(SNP-index)差异,计算 Δ(SNP-index)值(窗口大小 100 kb,步长大小 10 kb),以 99.9%置信水平为筛选阈值,与中国春 v2.1 参考基因组进行比对,初步将矮秆基因定位于 4D 染色体 16.64~25.97 Mb 的物理区间内,候选区间大小为 9.33 Mb,将该 QTL 位点命名为 *QPh. aaas-4D* (图 3)。

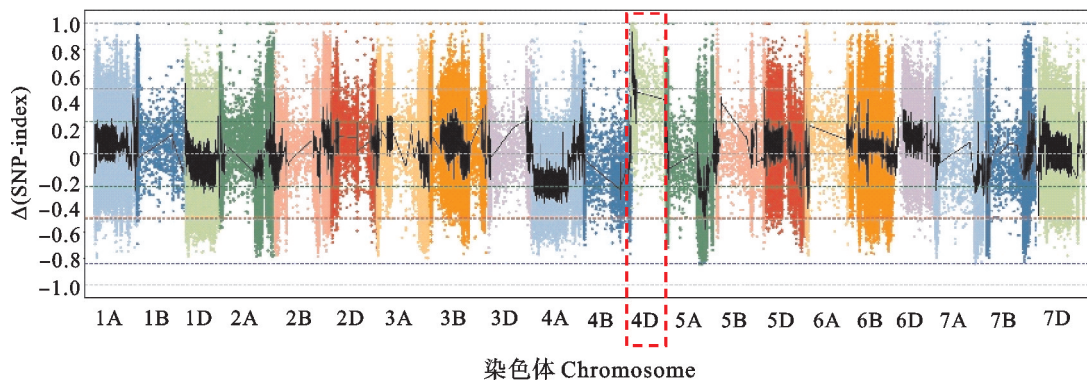
### 2.4 矮秆基因精细定位

基于矮秆基因的 BSA-seq 初定位结果,在 *QPh. aaas-4D* 区间两侧设计 KASP 标记 KP21 和

KP364,对 F<sub>2</sub> 群体的 320 个单株进行基因分型。如两标记 KP21 和 KP364 对某一单株检测,同为亲本 11003 或扬麦 20 或杂种 F<sub>1</sub> 代基因型,则该单株对应的基因型分别为 *QPh. aaas-4D*<sup>11003</sup> 或 *QPh. aaas-4D*<sup>Yangmai 20</sup> 或 *QPh. aaas-4D*<sup>11003/Yangmai 20</sup>; 如检测不同为某亲本或 F<sub>1</sub> 代基因型,则为重组型单株。结果显示,*QPh. aaas-4D*<sup>11003</sup>、*QPh. aaas-4D*<sup>11003/Yangmai 20</sup> 和 *QPh. aaas-4D*<sup>Yangmai 20</sup> 基因型单株分别有 53、155 和 68 个,相应株高均值分别为 (62.79±4.94)、(75.79±6.38)和(93.87±7.03)

cm,不同基因型间株高呈极显著差异( $P < 0.001$ ) (图 4A 和 4B),进一步验证了 BSA-seq 定位结果的可靠性。 $F_2$  群体中检测到 44 个重组单株,在 KP21 和 KP364 区间内不断加密 KASP 标记,结

合重组单株基因型与株高表型,最终将 *QPh. aaas-4D* 缩短至 KP248 和 KP72 之间,候选区间大小为 2.67 Mb,对应物理区间为 18.95~21.62 Mb(图 4C)。

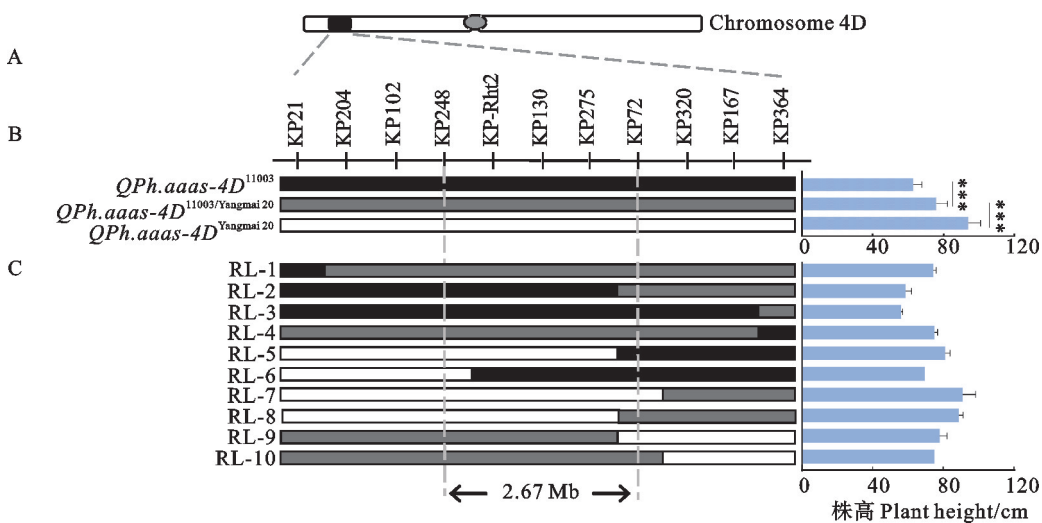


绿线、红线和蓝线分别代表 95%、99% 和 99.9% 置信水平阈值线。

The green, red, and blue lines represent the threshold lines of 95%, 99%, and 99.9% confidence levels, respectively.

图 3 混池分离测序分析(BSA-seq)初定位结果

Fig. 3 QTL mapping by bulked-segregant analysis sequencing(BSA-seq)



A: *QPh. aaas-4D* 位于小麦 4D 染色体短臂; B: *QPh. aaas-4D*<sup>11003</sup>、*QPh. aaas-4D*<sup>11003/Yangmai 20</sup> 和 *QPh. aaas-4D*<sup>Yangmai 20</sup> 基因型间株高差异; C: 部分重组单株(RL-1~RL-10)基因型及株高表型。\*\*\*:  $P < 0.001$ 。

A: *QPh. aaas-4D* on the short arm of wheat chromosome 4D; B: Differences in plant height among genotypes *QPh. aaas-4D*<sup>11003</sup>, *QPh. aaas-4D*<sup>11003/Yangmai 20</sup>, and *QPh. aaas-4D*<sup>Yangmai 20</sup>; C: Plant height genotype and phenotype of partial recombinant individuals(RL-1—RL-10). \*\*\*:  $P < 0.001$ .

图 4 *QPh. aaas-4D* 的精细定位

Fig. 4 Fine mapping of *QPh. aaas-4D*

### 3 讨论

矮秆基因的引入及配套栽培技术的应用大幅提升了小麦产量,目前已定位多个矮秆基因/QTL,但仅有 *Rht1*、*Rht2*、*Rht8* 和 *Rht24* 等少数矮秆基因应用于商业化育种<sup>[25]</sup>。本研究采用 BSA-seq 方法,结合 KASP 标记不断加密将小麦新种质 11003

的矮秆基因精细定位在 4D 染色体 18.95~21.62 Mb 的候选区间内(*QPh. aaas-4D*),与多数小麦株高 QTL 的定位结果基本一致<sup>[26-27]</sup>,也验证了 Xu 等<sup>[28]</sup>报道的小麦 4D 染色体 15.2~37.1 Mb 区间可能含有控制株高的 QTL 富集簇这一观点。由于小麦 4D 染色体上的经典矮秆基因 *Rht2*(*Rht-D1b*)物理位置为 19 189 459~19 191 979 bp(参考

中国春 v2.1 基因组), 位于本研究鉴定的 *QPh. aaas-4D* 候选区间内, 以 *Rht2* 的 KASP 标记 KP-Rht2<sup>[29]</sup> 检测 F<sub>2</sub> 分离群体, 发现 KP-Rht2 与株高表型紧密连锁, 因此推测 *QPh. aaas-4D* 目的基因可能为 *Rht2*。据报道, 在 *Rht-D1* 基因座上除野生型等位基因 *Rht-D1a* 和自然变异等位基因 *Rht2* (*Rht-D1b*) 外, 还鉴定到其他 8 个等位基因 (*Rht-D1c* ~ *Rht-D1j*)<sup>[25]</sup>。因此, 后续可通过对小麦新种质 11003 的 *QPh. aaas-4D* 目的基因进行克隆和碱基序列分析, 验证目的基因是否为 *Rht2*, 以及是否为新的等位变异类型, 进一步丰富 *Rht2* 基因及功能研究。

矮秆小麦新种质 11003 具有长穗、大粒、多分蘖特点, 以其为骨干亲本组选配选育出的小麦新品系在株高和穗部性状上得以改良。但 11003 感赤霉病、纹枯病等病害, 导致结实率和粒重下降, 可能与株高降低使得群体植株通风透光性减弱有利于病原菌的繁殖和扩展有关, 在玉米<sup>[30]</sup>上也有类似报道。此外, 矮秆基因本身也会产生一些负面效应<sup>[14, 25]</sup>, 如 *Rht2* (*Rht-D1b*) 相较于野生型 *Rht-D1a* 增加了植株对赤霉病的易感性<sup>[29, 31-32]</sup>, 同时降低了胚芽鞘和根茎的长度, 从而引起种子活性下降<sup>[33]</sup>。因此, 利用小麦新种质 11003 来改良株高时, 可通过与抗病亲本进行杂交、回交, 结合分子标记辅助选择和表型抗性筛选等手段, 尽可能打破矮秆与不利性状间的连锁, 在获得理想株高的同时, 兼顾产量与抗性的协同提升。

当前应用于小麦育种实践的矮秆基因来源较为单一, 有必要发掘有育种潜力的新矮源基因, 如不影响赤霉病抗性的 *Rht24*<sup>[34-35]</sup> 和无产量负效应的 *Rht26*<sup>[9]</sup> 为小麦株高遗传改良提供了新的基因资源。此外, 对矮秆基因的定位克隆、遗传调控机制的解析和功能标记的开发, 是未来推动矮秆小麦育种的重要基础性工作。

#### 参考文献:

- [1] LI W L, YANG B. Translational genomics of grain size regulation in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(9):1765.
- [2] QU P P, WANG J K, WEN W E, et al. Construction of consensus genetic map with applications in gene mapping of wheat (*Triticum aestivum* L.) using 90K SNP array [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:727077.
- [3] WÜRSCHUM T, LANGER S M, LONGIN C F H, et al. A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat [J]. *The Plant Journal*, 2017, 92(5):892.
- [4] BAI C H, LIANG Y L, HAWKESFORD M J. Identification of QTLs associated with seedling root traits and their correlation with plant height in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(6):1745.
- [5] 周森平, 宋桂成, 张鹏, 等. 基于重组自交系群体的小麦株高 QTL 分析 [J]. 麦类作物学报, 2025, 45(4):421.  
ZHOU M P, SONG G C, ZHANG P, et al. QTL mapping for wheat plant height based on RIL population [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2025, 45(4):421.
- [6] KRONENBERG L, YATES S, BOER M P, et al. Temperature response of wheat affects final height and the timing of stem elongation under field conditions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(2):700.
- [7] LI Y Y, XIAO J H, WU J J, et al. A tandem segmental duplication (TSD) in green revolution gene *Rht-D1b* region underlies plant height variation [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1):282.
- [8] GUO B J, JIN X M, CHEN J C, et al. ATP-dependent DNA helicase (*TaDHL*), a novel reduced-height (*rht*) gene in wheat [J]. *Genes*, 2022, 13(6):979.
- [9] 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.
- [10] LIU X L, ZHENG S S, TIAN S Q, et al. Natural variant of *Rht27*, a dwarfing gene, enhances yield potential in wheat [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(6):128.
- [11] CUI C G, LU Q M, ZHAO Z C, et al. The fine mapping of dwarf gene *Rht5* in bread wheat and its effects on plant height and main agronomic traits [J]. *Planta*, 2022, 255(6):114.
- [12] PENG J R, RICHARDS D E, HARTLEY N M, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400(6741):256.
- [13] XUE H D, GAO X, HE P, et al. Origin, evolution, and molecular function of DELLA proteins in plants [J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(2):287.
- [14] 钟明志, 魏淑红, 彭正松, 等. 小麦 *Rht* 矮秆基因研究和应用综述 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(20):6670.  
ZHONG M Z, WEI S H, PENG Z S, et al. A review of the research and application of *Rht* dwarf genes in wheat [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(20):6670.
- [15] TAKAGI H, ABE A, YOSHIDA K, et al. QTL-seq: Rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome resequencing of DNA from two bulked populations [J]. *The Plant Journal*, 2013, 74(1):174.
- [16] TAN Q Q, HE H Y, CHEN W, et al. Integrated genetic analysis of leaf blast resistance in upland rice: QTL mapping, bulked segregant analysis and transcriptome sequencing [J]. *AoB Plants*, 2022, 14(6):plac047.
- [17] KLYMIUK V, CHAWLA H S, WIEBE K, et al. Discovery of stripe rust resistance with incomplete dominance in wild emmer wheat using bulked segregant analysis sequencing

- [J]. *Communications Biology*, 2022, 5: 826.
- [18] SUN H, ZHAI L H, TENG F, *et al.* *qRgls1.06*, a major QTL conferring resistance to gray leaf spot disease in maize [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(2): 342.
- [19] LI C, HUANG L Y, HUANG Y W, *et al.* Fine-mapping of a major QTL controlling plant height by BSA-seq and transcriptome sequencing in cotton [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(10): 217.
- [20] 柴建芳, 刘旭, 贾继增. 一种适于 PCR 扩增的小麦基因组 DNA 快速提取法 [J]. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(2): 246.
- CHAI J F, LIU X, JIA J Z. A rapid isolation method of wheat DNA suitable for PCR analysis [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2006, 7(2): 246.
- [21] ZOU C, WANG P X, XU Y B. Bulk sample analysis in genetics, genomics and crop improvement [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(10): 1941.
- [22] LI H, DURBIN R. Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform [J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(5): 589.
- [23] YAO Z, YOU F M, N'DIAYE A, *et al.* Evaluation of variant calling tools for large plant genome re-sequencing [J]. *BMC Bioinformatics*, 2020, 21(1): 360.
- [24] 杨思杰, 杜启迪, 柴守玺, 等. 小麦小旗叶突变性状基因定位与遗传分析 [J]. *作物学报*, 2025, 51(6): 1548.
- YANG S J, DU Q D, CHAI S X, *et al.* Genetic mapping of mutant genes on flag leaf length and width in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2025, 51(6): 1548.
- [25] 李彩华, 赵彦坤, 李占坤, 等. 小麦矮秆基因研究进展 [J]. *生物技术进展*, 2024, 14(6): 980.
- LI C H, ZHAO Y K, LI Z K, *et al.* Research progress on *Rht* genes in wheat [J]. *Current Biotechnology*, 2024, 14(6): 980.
- [26] LIU G, XU S B, NI Z F, *et al.* Molecular dissection of plant height QTLs using recombinant inbred lines from hybrids between common wheat (*Triticum aestivum* L.) and spelt wheat (*Triticum spelta* L.) [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(18): 1897.
- [27] GUAN P F, LU L H, JIA L J, *et al.* Global QTL analysis identifies genomic regions on chromosomes 4A and 4B harboring stable loci for yield-related traits across different environments in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 529.
- [28] XU D A, JIA C F, LYU 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.
- [29] 徐晴, 许甫超, 秦丹丹, 等. 矮秆基因在中国不同麦区小麦品种中的分布及其对赤霉病抗性的影响 [J]. *麦类作物学报*, 2022, 42(7): 790.
- XU Q, XU F C, QIN D D, *et al.* Distribution of the wheat dwarfing genes in China and their effects on Fusarium head blight resistance [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(7): 790.
- [30] 黄天述, 叶华智, 王晓鸣, 等. 玉米种质资源对纹枯病的抗性鉴定与评价 [J]. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(3): 291.
- HUANG T S, YE H Z, WANG X M, *et al.* Identification and evaluation of maize germplasm for resistance to corn sheath blight (*Rhizoctonia solani*) [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2005, 6(3): 291.
- [31] DRAEGER R, GOSMAN N, STEED A, *et al.* Identification of QTLs for resistance to Fusarium head blight, DON accumulation and associated traits in the winter wheat variety Arina [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(5): 617.
- [32] XU Q, XU F C, QIN D D, *et al.* Molecular mapping of QTLs conferring Fusarium head blight resistance in Chinese wheat cultivar Jingzhou 66 [J]. *Plants*, 2020, 9(8): 1021.
- [33] REBETZKE G J, RICHARDS R A, SIRAUULT X R R, *et al.* Genetic analysis of coleoptile length and diameter in wheat [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2004, 55(7): 733.
- [34] HERTER C P, EBMEYER E, KOLLERS S, *et al.* *Rht24* reduces height in the winter wheat population 'Solitär × Busard' without adverse effects on Fusarium head blight infection [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(6): 1263.
- [35] MIEDANER T, LENHARDT M, GREHL J, *et al.* Dwarfing gene *Rht24* does not affect Fusarium head blight resistance in a large European winter wheat diversity panel [J]. *Euphytica*, 2022, 218(6): 73.