

Characteristics of a New Dwarfing Mutant Yingai 1 in Wheat (*Tr. aestivum*)

Li Sun¹, Qingyun Fu¹, Meiju Wang^{1*}, Yang Li¹, Tenghao Fu¹, Weiguo Li¹, Gang Li¹, Jian Guo¹, Huanyun Tan¹, Minghui Zhao¹, Fengwu Zhao¹, Pavol Hauptvogel², Edita Gregova², Maria Zivcakova²

¹Shenzhou Seed Industry Co. Ltd., Shenzhou Hebei

²Research Institute of Plant Production, National Agricultural and Food Centre, Piešťany

Email: 13831805709@126.com, *532743442@qq.com

Received: Dec. 22nd, 2019; accepted: Jan. 3rd, 2020; published: Jan. 10th, 2020

Abstract

A drafting mutant Yingai 1 was successfully selected from progenies of common wheat genotype Jimai 22 (*Tr. aestivum*) treated by ⁶⁰Co γ -ray irradiation. Plant height was reduced 14.92 cm, or 22.36% lower than its wild type, caused by the shortening of length of both internodes and head that all matched the 0.01 level of the main stem, but no changes for the internodes number. Among them the length of 1st, 2nd, 3rd, 4th, 5th internodes and heads was reduced 1.03 cm, 1.5 cm, 1.25 cm, 1.41 cm, 8.62 cm and 1.12 cm individually; it was falling to 37.34%, 20.11%, 11.34%, 8.38%, 41.15% and 14.51%, respectively. Spikelet density increased by 17.95%. It was not observed that linkage between the dwarfing trait with other undesirable ones. There was no difference among the dwarfing character with yield components of heads/plant, grains/head and 1000-grain weight concluded different function from genes of Rht1, Rht2 and Rht8. It was estimated that the phenomenon maybe related to a new kind of dwarfing type (gene) from the ⁶⁰Co γ -ray irradiation.

Keywords

Wheat, ⁶⁰Co γ -Ray, Plant Height, Yingai 1, Dwarfing Mutant

小麦矮秆突变体盈矮1号(*Tr. aestivum*)性状表现及分析

孙利¹, 付庆云¹, 王梅菊^{1*}, 李扬¹, 付腾浩¹, 李卫国¹, 李刚¹, 郭建¹, 谭焕云¹, 赵明辉¹, 赵凤梧¹, Pavol Hauptvogel², Edita Gregova², Maria Zivcakova²

¹深州市种业有限公司, 河北 深州

*通讯作者。

文章引用: 孙利, 付庆云, 王梅菊, 李扬, 付腾浩, 李卫国, 李刚, 郭建, 谭焕云, 赵明辉, 赵凤梧, Pavol Hauptvogel, Edita Gregova, Maria Zivcakova. 小麦矮秆突变体盈矮1号(*Tr. aestivum*)性状表现及分析[J]. 农业科学, 2020, 10(1): 35-42. DOI: 10.12677/hjas.2020.101006

²National Agricultural and Food Centre, Research Institute of Plant Production, Piešťany
Email: 13831805709@126.com, *532743442@qq.com

收稿日期: 2019年12月22日; 录用日期: 2020年1月3日; 发布日期: 2020年1月10日

摘要

对基因型济麦22 (*Tr. aestivum*)进行⁶⁰Co γ 射线辐射处理, 选育出矮秆突变体盈矮1号。该突变体与野生型相比, 株高降低14.92 cm, 降低幅度达到22.36%。株高降低的主要原因茎秆各节间长度及穗长缩短, 均达0.01极显著水平, 节间数目未发生变化。其中, 基部第一、第二、第三、第四、第五个节间及穗长分别降低1.03 cm、1.5 cm、1.25 cm、1.41 cm、8.62 cm及1.12 cm, 降低范围分别为37.34%、20.11%、11.34%、8.38%、41.15%及14.51%。小穗着生密度增加17.95%。尚未发现该矮生性状与其他不良性状连锁现象。同野生型相比, 矮生性在对株穗数、穗粒数及粒重等产量性状的影响不显著, 不同于Rht1、Rht2及Rht8基因的作用, 估计与新的矮化类型(基因)有关。

关键词

小麦, ⁶⁰Co γ 射线, 株高, 盈矮1号, 矮生突变体

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

20世纪60年代以来, 以矮秆、半矮秆种质资源的广泛利用为标志, 矮秆基因 Rht1 (Rht-B1b)和 Rht2 (Rht-D1b)在全世界范围内的广泛应用, 引发了第一次农业“绿色革命”, 矮秆性状也因此成为小麦性状改良中十分重要的目标性状[1] [2]。研究人员围绕矮秆基因对产量3因素的影响[1] [3] [4] [5]、矮秆基因与茎秆强度及抗倒伏性[6]、矮秆基因与水分利用率[7] [8] [9]、矮秆基因与光合作用[10] [11]、矮秆基因与地上生物量和收获指数[5] [12]、矮秆基因与小麦根系性状[13] [14]、矮秆基因对小麦品质性状的效应[15] [16]、矮秆基因与小麦抗旱性[17] [18]及光合产物向籽粒的输送能力[19]等方面进行了大量研究, 并成功的把矮秆基因引入小麦生产。小麦矮秆基因的应用, 在小麦改良中发挥了重要的作用, 显著的提高了抗倒伏性、耐高肥水能力、收获指数, 并最终实现了小麦单位面积产量大幅度增加, 使全球小麦产量年均以3.4%的幅度增长, 为解决世界范围内的粮食安全做出了巨大贡献[1] [20] [21]。我国小麦矮化育种研究最早始于20世纪50年代后期, 先后育成了一系列矮秆、半矮秆新品种。至今, 我国育成的大部分新品种都是矮秆、半矮秆表型, 对我国小麦生产及粮食总产的升高具有巨大的推动效应[22]。

矮秆基因研究与利用中一个突出问题是矮源单一化。控制小麦株高的矮秆基因(Rht) 20余个, 生产上应用矮秆基因仍以 Rht1、Rht2 为主, 据统计世界上推广的小麦品种, 约有70%至少携带 Rht1 或 Rht2 中的一个[23] [24]。矮秆基因利用及分布, 在我国同样存在此问题[22] [25]。唐娜等对我国小麦主产区129个主栽品种矮秆基因 Rht-B1b、Rht-D1b 和 Rht8 分子标记鉴定结果, 58份含有 Rht-B1b 基因, 占45%; 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% [25]。小麦矮秆基因的单一性和遗传背景的狭隘性, 不仅限制了小麦产量的进一步提升, 还使育成品种的遗传基础日益狭窄, 遗传多样性降低, 不利于小麦的可持续发展, 品种的遗传多样性不能满足考种需求。因此, 创造或筛选新的矮秆种质, 发掘新的矮秆基因和矮源材料, 是当前小麦矮化育种的主要目标, 对拓宽小麦矮源和促进小麦矮化育种的可持续发展都具有重要的作用, 矮秆基因新资源的发掘与利用始终是小麦遗传育种工作者关注的重点研究领域[26] [27]。

本试验通过对普通小麦基因型济麦 22 进行 ^{60}Co γ 射线辐射处理, 获得一个新的矮秆突变体。该突变体矮生性不同于 Rht1、Rht1 及 Rht8 基因致矮效果, 现报导如下。

2. 材料和方法

2.1. 材料来源

野生型济麦 22, 来源于山东省农业科学院作物研究所。

2.2. 试验方法

辐射处理在山东省农业科学院原子能农业应用研究所进行, ^{60}Co γ 射线剂量 300 Gy。

田间试验在深州市榆科镇东四王村深州种业公司试验站(N37°98', E115°63')进行, 后代与野生型对照相邻种植, 常规管理, 系谱法选育。M₁、M₂ 株距 10 cm, 行距 20 cm; M₃-M₅ 株距 5 cm, 行距同上。

性状调查: 取样群体 20 株, 主茎数据平均。采用 Excel 对试验数据进行统计分析。

计算公式: 株高 = Σ 地上各节间长度 + 穗长。

小穗密度 = 小穗数/穗长。

2.3. 试验目的

济麦 22, 半冬性, 幼苗半匍匐, 中晚熟, 株高 75 厘米左右, 株型紧凑, 叶片较小上冲, 抗寒性好, 抽穗后茎叶蜡质明显, 长相清秀, 茎秆弹性好, 抗倒伏, 抗干热风, 熟相好; 分蘖力强, 成穗率高; 穗长方形, 长芒、白壳、白粒, 籽粒硬质饱满。亩有效穗 40~45 万穗, 穗粒数 36~38 粒, 千粒重 42~45 克, 容重 800 克/升左右。2006 年经中国农科院植保所抗病性鉴定: 中抗至中感条锈病, 中抗白粉病, 感叶锈病、赤霉病和纹枯病。2005~2006 两年经农业部谷物品质量监督检验测试中心测试平均: 籽粒蛋白质 14.27%、湿面筋 33.1%、出粉率 68%、吸水率 62.2%、形成时间 4.0 分钟、稳定时间 3.3 分钟。目前是国家黄淮北片冬小麦区域试验对照品种。本试验拟通过 ^{60}Co γ 射线处理, 诱导性的变异, 选育新的种质资源或新品种。

3. 结果与分析

3.1. 选育过程

根据育种目标, 2014 年 9 月 28 日, 挑选籽粒饱满、大小均匀一致的野生型济麦 22 干种子 150 g, 经山东省农业科学院原子能农业应用研究所辐照中心用 ^{60}Co γ 射线以同一剂量率(1.0 Gy/min)进行 300 Gy 剂量辐射处理, 10 月 12 日 M₀ 种子播于田间, 正常管理(下同)。2015 年 M₁ 代选育, 田间收获 1005 个单株, 室内选种选留 650 株, 同年混合播种。2016 年 M₂ 代选育, 根据性状表现, 田间选择单株 1100 余个, 室内决选 600 个单株。2017 年 M₃ 代选育, 其中 5 号株系表现矮秆变异, 但其他性状尚有分离, 继续株系内单株选育, 种植单株(系)23 个; 2018 年, 17 号株系性状稳定, 获得 M₄ 代; 2019 年, 繁种并获得 M₅ 代, 系谱编号 17-3-5-17-1, 暂定名盈矮 1 号。

3.2. 物候期表现

盈矮 1 号与野生型济麦 22 相比, 物候期表现见表 1。

Table 1. Performance of phenological phase

表 1. 物候期性状表现

项目 Items	播种期 Planting. (月.日) (YY.DD)	出苗期 Seedling (月.日) (YY.DD)	返青期 Regreening (月.日) (YY.DD)	起身期 Erecting. (月.日) (YY.DD)	拔节期 Jointing (月.日) (YY.DD)	挑旗期 Flaging (月.日) (YY.DD)	抽穗期 Heading. (月.日) (YY.DD)	成熟期 Maturing. (月.日) (YY.DD)	生育期 Growth period (天) (DD)
盈矮 1 号 Yingai 1	10.16	10.23	2.27	3.25	4.6	4.23	5.2	6.13	241
济麦 22 Jimai 22	10.16	10.23	2.27	3.25	4.6	4.23	5.2	6.12	240

由表 1 看出, 盈矮 1 号突变体(下同)各物候期与野生型济麦 22 (下同)相比, 除了成熟期晚熟 1 天外, 其他均相同。在生育期上, 较野生型晚 1 天。

3.3. 农艺性状表现

盈矮 1 号植株、主茎及籽粒表现分别见图 1、图 2 及图 3。

主茎各茎节比较见图 4。

3.4. 性状表现及分析

取突变体及野生型各 20 株, 对主茎进行解剖, 考种地上各茎节长度、穗长、株穗数、穗粒数、小穗数、千粒重。对考种数据进行整理, 方差分析结果见表 2。

由表 2 看出, 在调查的性状中, 突变体除株穗数、穗粒数、小穗数及千粒重与野生型二者间没差异外, 其余性状均达到 0.01 极显著水平。突变体与野生型相比, 株高下降 14.92 cm, 降低幅度达 22.36%。



Figure 1. Plant comparison. Left, Yingai 1; right, Jimai 22

图 1. 植株比较。左, 盈矮 1 号; 右, 野生型济麦 22

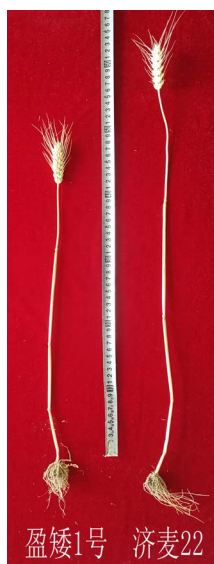


Figure 2. Main stem comparison. Left, Yingai 1; right, Jimai 22
图 2. 主茎比较。左，盈矮 1 号；右，野生型济麦 22



Figure 3. Seeds comparison. Left, Yingai 1; right, Jimai 22
图 3. 籽粒比较。左，盈矮 1 号；右，野生型济麦 22



Figure 4. Comparing of main stem internodes. Left 1, 2, 3, 4, 5, Yingai 1; Left 2, 4, 6, 8, 10, Jimai 22.
图 4. 各茎节比较。左 1、3、5、7、9，盈矮 1 号；左 2、4、6、8、10，野生型济麦 22

Table 2. Characteristics of of main stems of Yingai 1 and its wild type**表 2.** 盈矮 1 号主茎性状表现及分析

项目 Items	穗长 Head length	株穗数 Heads/ plant	穗粒数 Seeds/ head	小穗数 Florets/ head	第 1 节 1st internode length	第 2 节 2nd internode length	第 3 节 3rd internode length	第 4 节 4 th internode length	第 5 节 Fifth internode length	株高 Plant height	小穗密度 Florets density	千粒重 1000-grain weight	
盈矮 1 号	\bar{x}	6.60	5.95	44.30	18.50	1.72	5.96	9.78	15.42	12.32	51.80	2.81	49.24
Yingai 1	s	0.53	1.47	3.74	1.00	0.43	0.54	0.79	0.60	2.29	2.37	0.15	0.40
济麦 22	\bar{x}	7.72	6.0	43.75	18.4	2.745	7.46	11.025	16.83	20.935	66.72	2.38	49.55
Jimai 22	s	0.63	1.57	4.60	1.76	0.67	0.775	1.05	0.97	1.31	2.77	0.15	0.42
较野生型	\pm	-1.12	-0.05	0.55	0.10	-1.03	-1.50	-1.25	-1.41	-8.62	-14.92	0.43	-0.31
\pm wild type	%	-14.51	-0.83	1.26	0.54	-37.34	-20.11	-11.34	-8.38	-41.15	-22.36	17.95	-0.63
显著性 Significance		0.01	不显著	不显著	不显著	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	不显著

其中,与株高相关的各茎节长度及穗长等性状,如按减少程度分依次为第 5 节 > 第 2 节 > 第 4 节 > 第 3 节 > 穗长 > 第 1 节,分别降低 8.62 cm、1.56 cm、1.41 cm、1.25 cm、1.12 cm 及 1.03 cm;如按降低幅度分,依次为第 5 节 > 第 1 节 > 第 2 节 > 穗长 > 第 3 节 > 第 4 节,其比例分别为 41.15%、37.34%、20.11%、14.51%、11.34%及 8.38%。小穗密度增加 0.43 个/cm。增加幅度为 17.95%。在与产量有关的株穗数、穗粒数及千粒重 3 个性状中,突变体与野生型株穗数降低 0.05 穗/株,穗粒数增加 0.55 粒/穗,千粒重降低 0.31 g,但显著性分析差异不显著,属于同一水平。

4. 讨论

辐射诱变是诱导小麦变异的有效方法,在小麦中已命名 23 个矮秆基因中,14 个来自于人工诱变[28]。诱发突变技术通过提高诱变率,诱发产生自然界稀有或一般方法较难获得的新类型、新性状或新基因,为种质资源创新或直接选育新品种创造了条件[29],同时也是进行农作物种质资源创新及新品种选育的有效途径[30] [31]。该突变体的发现,对克服目前矮秆基因单一局面,增添了新的资源。尤其是目前伴随着环境条件改变,非生物胁迫暨小麦生长后期强对流天气造成的倒伏减产,已成为继冻害(冬季冷害、早春倒春寒)、旱害(干旱与高温)后的第三大小麦产量限制因素。该突变体的应用,对克服或缓解上述现象,提供了新的资源基础。

矮生与早衰是矮秆资源常见的一对紧密相联的性状,导致生育后期表现出不同程度的黄叶干叶、青枯早衰,成熟不正常,籽粒饱满度小,千粒重低等现象,对产量、品质影响很大[32] [33]。该突变体不存在类似矮秆与早衰性状连锁问题,同于林廷安等(1982)辐射诱变得到的小麦矮秆突变体的矮秆基因无不良基因的多效性,可以作为矮源在育种中利用的结论[34]。更重要的是该突变体与野生型相比,在株高降低 14.92 cm、或降低 22.38%比例,涉及产量性状株穗数、穗粒数及千粒重与野生型无差异,显示出该矮秆突变体的应用前景。同时,野生型济麦 22 是目前国家黄淮北片冬麦区区域试验对照品种,抗逆性、丰产性及适应性等综合性状优良。优良的遗传背景,为该矮秆突变体的应用,提供了遗传基础。盈矮 1 号可以作为小麦矮化育种的亲本,用于小麦遗传育种。至于该突变体较野生型抽穗期及成熟期晚 1 天,但千粒重无差异。该性状可通过不同组合搭配及育种技术,进行选择及改良。

盈矮 1 号突变体与野生型济麦 22 相比,茎节数目未发生变化。矮生性状的效应是通过缩短各茎节及穗长的长度,导致株高降低,同于王凤娇(2016)结果[9]。产量性状即株穗数、穗粒数及粒重未发生变化,同于刘晴等(2019)对小麦突变体 DC20 研究结果[27]。该突变体降秆及对产量性状的影响,既不同于 Rht1

及 Rht2 对小麦籽粒变小副作用[35] [36], 同时与 Rht8 基因相比, 保持较高的穗粒数[37], 估计与新的矮秆突变基因有关。有关该突变体的遗传育种深入研究, 将是下一步课题组工作的方向, 部分工作正在进行之中。

基金项目

重点研发计划项目(2016YFD0101602), 河北省现代种业科技专项(19226372D)资助项目。

参考文献

- [1] Gale, M.D. and Youssefian, S. (1985) Dwarfing Genes in Wheat. In: Russell, G.E., Ed., *Progress in Plant Breeding*, Butterworths and Co., London, Vol. 1, 1-35. <https://doi.org/10.1016/B978-0-407-00780-2.50005-9>
- [2] Hedeon, P. and Phillips, A.L. (2000) Gibberellin Metabolism: New Insights Revealed by the Genes. *Trends in Plants*, **5**, 523-530. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01790-8](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01790-8)
- [3] Flintham, J.E. and Gale, M.D. (1983) The Tom Thumb Dwarfing Gene Rht3 in Wheat. 2. Effects on Height, Yield and Quality. *Theoretical & Applied Genetics*, **66**, 249-256. <https://doi.org/10.1007/BF00251155>
- [4] Ellis, M.H., Rebetzke, G.J., Chandler, P., et al. (2004) The Effect of Different Height Reducing Genes on the Early Growth of Wheat. *Functional Plant Biology*, **31**, 583-589. <https://doi.org/10.1071/FP03207>
- [5] Fischer, R.A. and Quail, K.J. (1990) The Effect of Major Dwarfing Genes on Yield Potential in Spring Wheats. *Euphytica*, **46**, 51-56. <https://doi.org/10.1007/BF00057618>
- [6] 李杏普, 庞春明, 蒋春志, 等. 矮秆小麦对春小麦植株生长发育的影响及对籽粒产量的间接作用[J]. 华北农学报, 1998, 13(4): 1-7.
- [7] 张娟, 张正斌, 谢惠民, 等. 小麦叶片水分利用效率及相关生理性状基因的染色体定位[J]. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1521-1527.
- [8] Richards, R.A. (1992) The Effect of Dwarfing Genes in Spring Wheat in Dry Environments. II. Growth, Water-Use Efficiency. *Australian Journal of Agricultural Research*, **43**, 529-539. <https://doi.org/10.1071/AR9920529>
- [9] 王凤娇. 矮秆基因引入对冬小麦水分利用效率的影响[D]: [博士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [10] Morgan, J.A., Lecain, D.R. and Wells, R. (1990) Semidwarfing Genes Concentrate Photosynthetic Machinery and Effect Leaf Gas Exchange of Wheat. *Crop Science*, **30**, 602-608.
- [11] Kulshrestha, V.P. and Tsunoda, S. (1981) The Role of "Norin 10" Dwarfing Genes in Photosynthetic and Respiratory Activity of Wheat Leaves. *Theoretical and Applied Genetics*, **60**, 81-84. <https://doi.org/10.1007/BF00282421>
- [12] 李杏普, 兰素缺, 张京慧, 等. Rht8、Rht10、Rht12 矮秆基因对产量构成因子的影响[J]. 华北农学报, 2009, 24(S2): 72-75.
- [13] Bush, M.G. and Evans, L.T. (1988) Growth and Development in Tall and Dwarf Isogenic Lines of Spring Wheat. *Field Crops*, **18**, 243-270. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(88\)90018-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90018-4)
- [14] Chen, L., Phillips, A.L., Condon, A.G., et al. (2013) GA-Responsive Dwarfing Gene Rht12 Affects the Developmental and Agronomic Traits in Common Bread Wheat. *PLoS ONE*, **8**, e62285. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062285>
- [15] Gooding, M.J. (2012) Reduced Height Alleles (Rht) and Hagberg Falling Number of Wheat. *Journal of Cereal Science*, **55**, 305-331. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.01.003>
- [16] Gale, M.D. and Marshall, G.A. (1975) The Nature and Genetic Control of Gibberellins Insensitivity in Dwarf Wheat Grain. *Heredity*, **35**, 55-65. <https://doi.org/10.1038/hdy.1975.66>
- [17] Nizam Uddin, M. and Marshall, D.R. (1989) Effects of Dwarfing Genes on Yield and Yield Components under Irrigated and Rainfed Conditions in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, **42**, 127-134. <https://doi.org/10.1007/BF00042623>
- [18] Worland, A.J., Sayers, E.J. and Korzun, V. (2001) Allelic Variation at the Dwarfing Gene Rht8 Locus and Its Significance in International Breeding Programmes. *Euphytica*, **119**, 155-159. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3674-9_100
- [19] Evans, L.T. (1993) *Crop Evolution, Adaptation, and Yield*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [20] 吴昆仑. 小麦矮秆基因研究和利用简述[J]. 青海农林科技, 2006(3): 24-25.
- [21] 万平, 王刚, 刘大钧. 麦类作物矮秆基因遗传学和分子遗传学研究利用进展[J]. 麦类作物, 1989, 18(6): 9-11.
- [22] 赵秋实, 李倩倩, 王超杰, 等. 普通小麦品种陕农 33 矮秆突变体的矮化效应分析[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(9):

1053-1064.

- [23] Evans, L.T. (1998) *Feeding the Ten Billion. Plant and Population Growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [24] Rebetzke, G.J., Ellis, M.H., Bonnett, D.G., *et al.* (2011) The Rht13 Dwarfing Gene Reduces Peduncle Length and Plant Height to Increase Grain Number and Yield of Wheat. *Field Crops Research*, **124**, 323-331. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.022>
- [25] 唐娜, 李博, 闵红, 等. 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[J]. 中国农业大学学报, 2012, 17(4): 21-26.
- [26] 康苏花, 兰素缺, 李杏普, 等. 小麦矮秆基因的研究进展[J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2010, 34(1): 93-97.
- [27] 刘晴, 古佳玉, 刘录祥, 等. 小麦矮秆突变体 DC20 的转录组分析[J]. 核农学报, 2019, 33(8): 1451-1458.
- [28] 卢媛. 普通小麦矮秆突变体 NM9 的鉴定及突变基因 Rht_NM9 的定位和效应分析[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [29] 刘录祥, 郭会君, 赵林姝, 等. 我国作物航天育种 20 年的基本成就与展望[J]. 核农学报, 2007, 21(6): 589-592.
- [30] 赵林姝, 刘录祥. 农作物辐射诱变育种研究进展[J]. 激光生物学报, 2017, 6(1): 1007-7146.
- [31] 高兰英, 马庆. 诱发突变技术在小麦育种研究中的应用[J]. 山西农业科学, 2009, 37(6): 7-12.
- [32] 张嵩午. 小麦冷域问题[J]. 中国农业气象, 1991, 12(2): 1-6.
- [33] 陈亮. 矮秆基因 *Rht12* 对小麦重要农艺性状的遗传效应及矮秆突变体的筛选[D]: [博士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [34] 林延安, 朱涓, 李春兰. 小麦矮秆突变体的遗传分析[J]. 作物学报, 1982, 8(4): 255-260.
- [35] Allan, R.E. (1989) Agronomic Comparison between *Rht1* and *Rht2* Semidwarfing Genes in Winter Wheat. *Crop Science*, **29**, 1103-1108. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900050001x>
- [36] Worland, A.J., Sayers, E.J. and Borner, A. (1994) The Genetics and Breeding Potential of *Rht12*, a Dominant Dwarfing Gene in Wheat. *Plant Breed*, **113**, 187-196. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1994.tb00722.x>
- [37] 唐娜, 姜莹, 何培茹, 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): 3774-3784.