

矮秆基因对春小麦植株生长发育的影响及对子粒产量的间接作用^{*}

李杏普 庞春明 蒋春志 武金铭 刘洪岭

(河北省农林科学院粮油作物研究所, 石家庄 050031)

摘 要 利用以春小麦品种 April Bearded 为背景的含有不同矮秆基因 Rht1、Rht2、Rht3、Rht1+Rht2 和 Rht2+Rht3 的 5 个近等基因系, 研究了不同矮秆基因对小麦生长发育的作用。结果表明: Rht1 半矮秆基因显著缩短了小麦植株生长发育进程, 促进了地上部干物质积累, 加大了旗叶面积和倒二叶面积, 提高了单株成穗率, 减少了无效分蘖; Rht2 半矮秆基因显著增大了倒二叶面积, 提高了单株成穗率和穗长, 减少了无效分蘖; Rht3 矮秆基因显著加大了旗叶面积, 但对地上部干物质的积累、单株成穗和穗长均有显著的负向作用; Rht1+Rht2 基因结合没有突出的优势存在; Rht2 和 Rht3 基因结合对有利于提高小麦产量性状的作用均为负向最大; 上述 3 种矮秆基因及其不同的结合形式均有显著的使茎秆矮化的作用。因此认为 Rht1 半矮秆基因在小麦育种中利用价值较大, Rht3 矮秆基因利用价值则较小。

关键词 春小麦 矮秆基因 半矮秆基因 近等基因系 生长特性

不同小麦矮秆基因 Rht1、Rht2 和 Rht3 对小麦产量性状的作用已被世界诸多学者所研究和关注^[1~6]。然而, 这些基因是如何通过对植株生长发育的调控来间接对小麦产量性状发挥作用的却研究较少。在我国已有人研究过矮秆与冬小麦性状的关系, 但这些研究均为采用经典数量遗传研究方法, 将多基因系统当作一个整体来分析, 无法将多个基因剖解为单个基因进行研究, 所得结论无法说明到底是哪个基因的作用。本试验在石家庄地区条件下利用“近等基因系”来排除其他基因的干扰, 以期准确研究不同的 Rht 矮秆基因及其不同的结合形式对小麦植株性状的作用。并对其作用机理进行探讨。

1 材料和方法

1994 和 1995 年在河北省农林科学院粮油作物所试验田种植由英国的 M. D. Gale 和 T. Worland 博士提供的、以春小麦品种 April Bearded (rht) 为背景、进行多年回交转育并经 GA₃ 和株高鉴定证实的一套(6个)近等基因系。这些基因系分别含有 Rht1、Rht2、Rht3、Rht1+

1997-05-28 收稿。

^{*}河北省自然科学基金资助项目。

Rht2、Rht2+Rht3 和 rht6 种不同的基因类型。每个基因系种一小区, 3 次重复, 随机排列。每小区 4 行, 行长 1.15 m (1994 年) 和 1.20 m (1995 年), 行距 15 cm (1994 年) 和 20 cm (1995 年)。点播, 每 m^2 133 株。1994 年种植在院内, 温度稍高于大田, 浇水 3 次, 前茬为菜地, 未用肥料; 1995 年, 种植在院外试验田内, 浇水 4 次并及时施肥除病虫。

从小麦 4 叶期开始, 每隔 7 d 取株一次, 每个品系取有代表性的 6 株, 分别调查拔节期、抽穗期和开花期及单株分蘖的起始日期, 随后洗净, 剪去根, 放在 80°C 的烘箱中, 烘干 48h 后称地上部干重, 计算单株地上部干重增长速度; 植株生长期或成熟后, 调查株高、穗长、单株成穗、节间长度、旗叶长、宽和倒二叶长、宽。计算旗叶和倒二叶面积, 并用微机进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 Rht 基因对生育阶段的调控

不同的矮秆基因系的拔节期、抽穗期和开花期三个生长发育时期的差异显著性分析, 均达到显著或极显著水平。结果显示, Rht2+Rht3 矮秆基因系拔节期明显晚于 Rht1、rht 和 Rht1+Rht2 基因系, 且和 Rht3 及 Rht2 三者之间差异不显著。其它基因系 Rht2 和 Rht1、Rht1+Rht2 和 rht 及 Rht3 等之间均差异不显著。就抽穗期而言, Rht2+Rht3、Rht3 和 Rht1+Rht2 三个矮秆基因系显著晚于 Rht1、Rht2 两个半矮秆系和 rht 高秆系, 前三者之间或后三者之间均无显著差异。在开花期, Rht3 和 Rht2+Rht3 二者之间无显著差异, 二者的开花期显著晚于 Rht1、Rht2、rht 三个基因系。Rht2+Rht3 显著晚于 Rht1+Rht2, 其他系之间无显著差异(见图 1)。三个发育时期均将最早发生的那一天为 1 天, 第二天发生为 2 天, 依次类推。

由试验结果还可看出, Rht1 和 rht 基因系的三个生育时期均出现较早, Rht2 矮秆基因系的抽穗期和开花期均较早。Rht2+Rht3 和 Rht3 矮秆基因系的生育时期明显晚于其他系的。因此育种者可根据育种目标要求的生育期早晚选择不同的矮秆基因。

2.2 Rht 基因对营养生长特性的作用

差异显著性分析结果显示, 不同的基因系之间的单株地上部干物质日增长量、分蘖速度、叶面积、株高、节间长度、穗长和单株成穗率均达到显著或极显著水平。

2.2.1 Rht 基因对地上部单株干重日增长速度的作用 从出苗至开花期间用总的日平均干物质增长量进行差异显著性测验, 结果表明, Rht1 和 rht 两个基因系之间无明显差异, 两者的日增长量均显著大于其它 4 个系; Rht2 显著大于 Rht1+Rht2、Rht3 和 Rht2+Rht3 基因系; Rht1+Rht2 和 Rht3 之间无明显差异, Rht2+Rht3 矮秆基因系显著低于其它 5 个系。在小麦不同的生长发育时期, 不同的矮秆基因又具显著差异。

出苗后一个月, 各个系之间的生长量无明显差异。拔节前后, Rht1 矮秆基因系的地上部

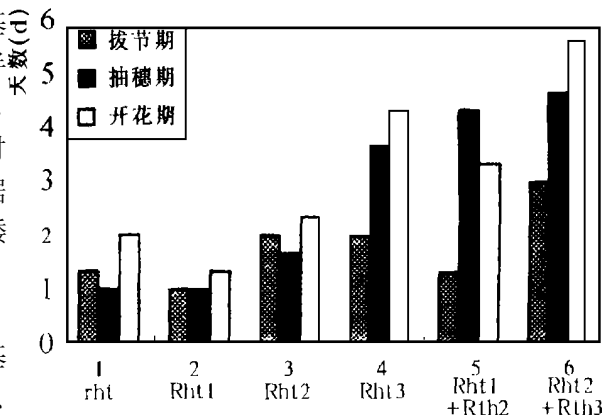


图 1 不同近等基因系的不同生育期比较

干物质日增长速度显著快于其他 5 个系。Rht2 和 rht 两个系之间无显著差异, 且两者显著快于 Rht3、Rht1+Rht2 和 Rht2+Rht3 三个系; Rht3 矮秆系显著快于 Rht1+Rht2 和 Rht2+Rht3 两个系; 后两者之间无显著差异。

拔节后半月, Rht2 基因系的地上部干重日生长量显著大于其他 5 个系; rht 系显著大于其它 4 个系; Rht3 矮秆系显著大于 Rht2+Rht3 矮秆系; 其他系之间无显著差异。抽穗前半月, Rht1 和 rht 基因系显著大于其他 4 个系, Rht1+Rht2 矮秆基因系显著大于 Rht2。其他系之间无显著差异。抽穗前 7 d rht、Rht1 和 Rht3 三个基因系显著大于其他 3 个系。

抽穗-开花期, Rht1 的生长量显著大于 Rht1+Rht2、Rht2+Rht3 和 Rht3 系; rht 系显著大于 Rht2+Rht3 和 Rht3 系; 其他系之间无明显差异(见图 2)。

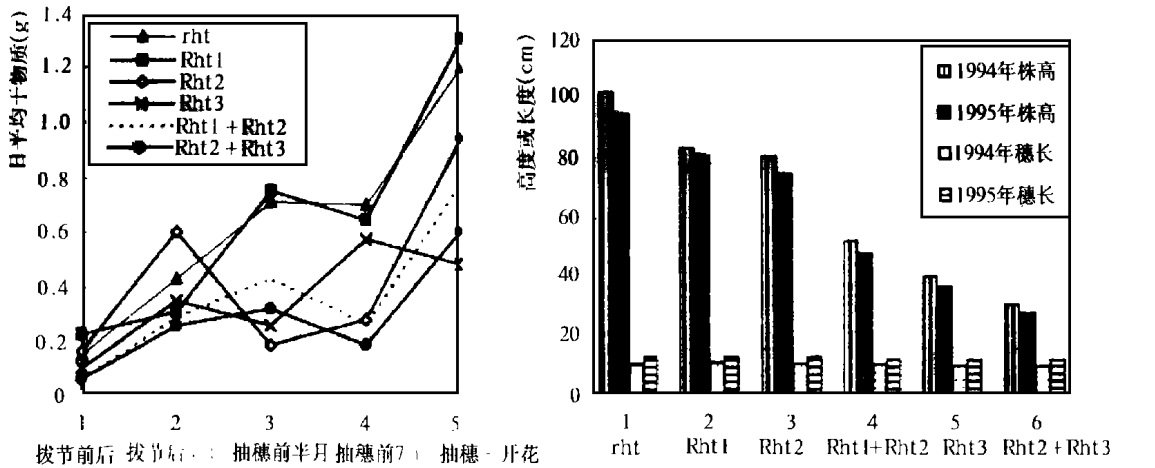


图 2 不同近等基因系的不同生长时期的日平均干物质

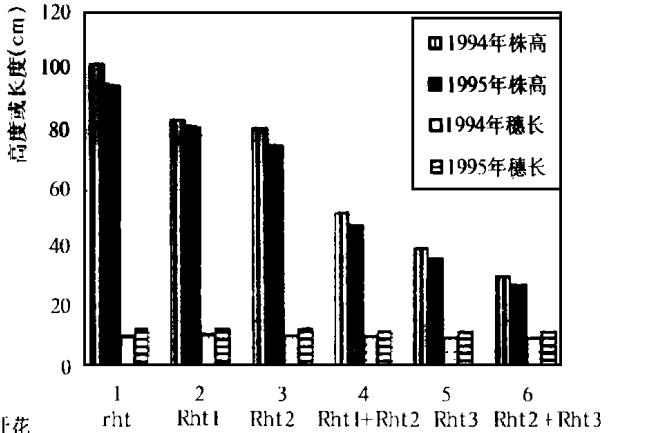


图 3 不同矮秆基因系 94、95 年株高和穗长比较

从上述结果可看出, Rht1 基因系在整个营养生长过程中, 除了拔节后半月的干物质增长量显著小于 rht 和 Rht2 基因系之外, 其他 4 个生育时期均居优势地位。rht 基因系的干物质增长量仅次于 Rht1。Rht2 基因系的拔节后半月的干物质积累速度最快。Rht2+Rht3 矮秆基因系的干物质积累速度在每个阶段均属最慢。

2.2.2 Rht 基因对单株分蘖速率的影响 分蘖前期, Rht3 矮秆基因系的分蘖速度显著快于其他 5 个系。Rht2+Rht3 矮秆系显著快于 rht、Rht2 和 Rht1+Rht2 基因系。Rht1 基因系显著快于 Rht2 和 Rht1+Rht2 系。rht 高秆系显著快于 Rht1+Rht2 系。Rht2 和 Rht1+Rht2 两系之间无显著差异, 且分蘖速度最低, 即 $Rht3 > Rht2+Rht3 > Rht1 > rht > Rht2$ 和 $Rht1+Rht2$ 。

分蘖中期, Rht1+Rht2 和 Rht2+Rht3 的分蘖速度无显著差异, 且分蘖速度最快, 显著快于其他 4 个近等基因系。其他 4 个系之间无显著差异, 即 $Rht1+Rht2$ 和 $Rht2+Rht3 > rht$ 、 $Rht3$ 、 $Rht1$ 和 $Rht2$ 。

分蘖后期, Rht2、Rht2+Rht3 和 Rht3 三个基因系的分蘖速度最快, 彼此之间无显著差异, 且显著快于其他 3 个系。Rht1+Rht2 系显著快于 rht 和 Rht1 系, 后两者之间无显著差异, 即 $Rht2$ 、 $Rht2+Rht3$ 和 $Rht3 > Rht1+Rht2 > Rht1$ 和 rht 。

整个分蘖期的平均分蘖速度的差异显著性分析结果比较, Rht3、Rht1+Rht2 和 Rht2+

Rht3 三个矮秆基因系之间无显著差异,且三者显著快于 Rht1、Rht2 和 rht 基因系,后三者之间无显著差异。

试验结果证明,分蘖速度和植株高矮呈反比,植株越高,分蘖速度越慢,分蘖也越少。

2.2.3 Rht 基因对株高和节间长度的影响 株高:1994 和 1995 年,6 个近等基因系的株高差异显著性分析结果,差异均达到显著或极显著水平,其植株高矮依次为: rht> Rht1> Rht2> Rht1+Rht2> Rht3> Rht2+Rht3(见图 3)。可见不同的矮秆基因或不同的矮秆基因组合,对植株高度的影响有明显差异,在以培育中水肥或高水肥地品种为目标的育种实践中,应选择 Rht1 和 Rht2 半矮秆基因作为降秆亲本。如果单纯以降秆为目的,则选择 Rht3 矮秆基因降秆效果显著,育种者可根据不同的目的,进行合理的亲本选配。

节间长度:不同基因系的节间长度均达到显著或极显著水平(见图 4)。第一节(从地面开始数),Rht1 基因系显著长于 Rht2、Rht3、Rht1+Rht2、Rht2+Rht3 四个系, rht 系显著长于 Rht1+Rht2、Rht3 和 Rht2+Rht3。其他系之间差异不显著。第二节与第三节结果相同, Rht2、rht 和 Rht1 三个基因系显著长于其它三个矮秆系。Rht1+Rht2 基因系显著长于 Rht2+Rht3 矮秆系。第四节和第五节结果相同, rht、Rht1 和 Rht2 基因系显著长于 Rht1+Rht2、Rht3、Rht2+Rht3。Rht1+Rht2 矮秆系显著长于 Rht3 和 Rht2+Rht3。

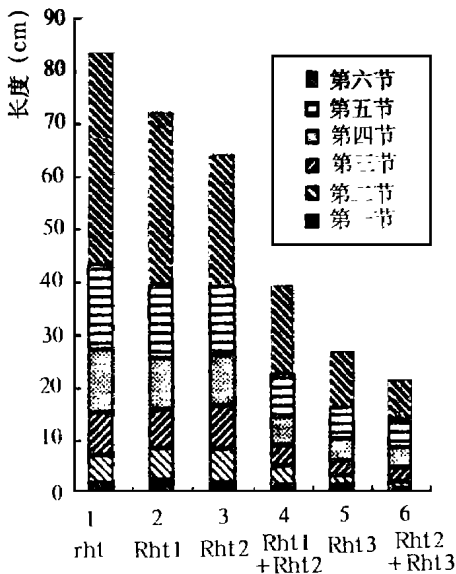


图 4 不同矮秆基因系的节间长度比较

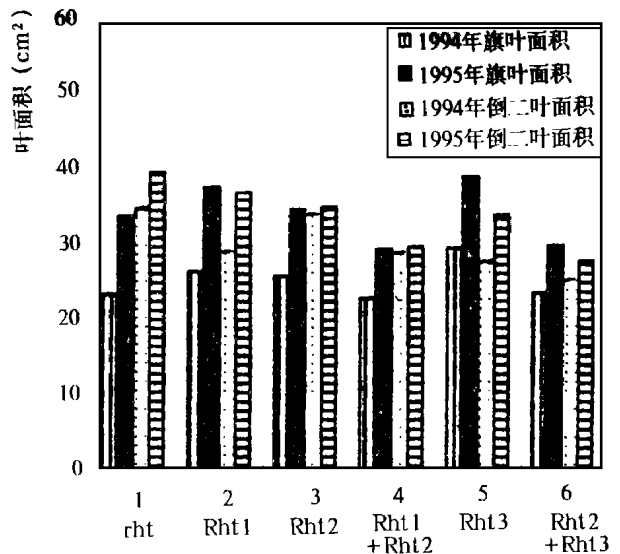


图 5 不同矮秆基因系 94、95 年旗叶和倒二叶面积比较

第六节: rht 和 Rht1 系显著长于其他 4 个系、Rht2 系显著长于 Rht3 和 Rht2+Rht3。Rht1+Rht2 显著长于 Rht2+Rht3。

从节间长度的总和来看,长度大小顺序和株高相同,即 rht> Rht1> Rht2> Rht1+Rht2> Rht3> Rht2+Rht3。在不同的近等基因系之间,6 个节间长度的差异显著性测验结果具有同一趋势,即 rht 和 Rht1 系总是显著长于 Rht3 和 Rht2+Rht3 矮秆系。基本上与它们的干物质增长速度成正比。

2.2.4 叶面积 旗叶面积:1994 年,由于生长条件较差,6 个近等基因系的旗叶面积普遍小于

1995 年, Rht3 的面积最大, Rht1 和 Rht2 系居中, 其它三个系较小。1995 年, 总的趋势同于 1994 年, Rht3 和 Rht1 显著大于 rht 、 $Rht2+Rht3$ 、 $Rht1+Rht2$ 。Rht2 与 Rht1 差异不显著, 显著小于 Rht3, 显著大于 $Rht2+Rht3$ 和 $Rht1+Rht2$, 后两者之间无显著差异。说明 Rht3 矮秆基因无论在什么条件下, 它提高旗叶面积的作用均很显著。

倒二叶面积: 1994 年结果, rht 和 Rht2 的面积显著最大, $Rht2+Rht3$ 的面积显著低于其他。其他三个系居中, 且三者之间无显著差异。1995 年, rht 显著大于 Rht2、Rht3、 $Rht1+Rht2$ 和 $Rht2+Rht3$, 与 Rht1 无显著差异。Rht1、Rht2 和 Rht3 显著大于 $Rht1+Rht2$ 和 $Rht2+Rht3$ 矮秆基因系, 后两者之间无显著差异。

总之, Rht1 和 Rht3 的旗叶面积较大。 rht 、Rht1 和 Rht2 的倒二叶面积较大。

2.3 其它性状

单株成穗: 1994 年, rht 、Rht1 和 Rht2 三个基因系显著高于其它三个系, 前三者之间差异不显著, $Rht1+Rht2$ 系显著高于 Rht3 和 $Rht2+Rht3$ 矮秆基因系。1995 年, Rht1、 rht 、Rht2 和 $Rht1+Rht2$ 的单株成穗显著高于 Rht3 和 $Rht2+Rht3$ 矮秆系。可见 Rht3 矮秆基因对单株成穗有负向作用。

穗长: 1994 年各基因系之间差异不显著。1995 年 Rht2 半矮秆基因系显著长于 Rht3 和 $Rht2+Rht3$ 。Rht1 和 rht 显著长于 $Rht2+Rht3$, 其他系之间差异不显著。显然, Rht3 矮秆基因对穗长有不良作用。

3 讨论

许多报道证明, Rht1 和 Rht2 矮秆基因在提高小麦产量上具有相对优势^[7~12]。笔者认为, 这种优势主要表现在对产量性状的直接作用和由于提高茎秆强度、减少倒伏而引起的对产量性状的间接效应。就本试验而言, 直接作用是提高了单株的分蘖成穗率, 1994 和 1995 年我们对产量性状的调查结果表明, 两个半矮秆系的穗粒数均高于其他系。英国的 Gale 博士提出^[8], 农林 10 号矮秆基因的主要作用是促进同化产物向正在发育的穗子转移, 增加每小穗的可育小花数, 从而可以提高子粒产量。这与本试验结果相吻合。间接效应表现在, Rht1 的干物质增长速度虽与 rht 相当, 但其株高显著矮于 rht , 说明 Rht1 半矮秆基因系具有增强秆子坚实度的特性, 加之具有较大的旗叶面积和倒二叶面积, 为取得高产奠定了雄厚的物质基础。Rht2 半矮秆基因系的干物质增长速度较高秆品种 rht 有所降低, 但由于其秆子显著矮于高秆系, 具有相对质地紧密的茎叶和较强的抗倒能力, 补偿了因株高降低、生物产量减少给产量带来的部分损失, 使经济产量反而上升。

Rht1 和 Rht2 基因与 Rht3 及 $Rht2+Rht3$ 基因比较, 前两者单株分蘖力不及后两者, 但单株成穗率却显著高于二者, 因此, 在河北省这个以增穗为主来提高小麦产量的小麦主产区利用价值较大。

Flintham 等研究表明^[2], Rht3 基因型生物产量的降低程度类似于携带 Rht1 和 Rht2 的品系, 在 16 个随机株系比较中, Rht3 对产量没有不利影响, 对粒数和子粒大小的影响与 Rht1 和 Rht2 相似。赵寅槐等(1993)报道, Rht3 基因最适于选育半矮秆杂种小麦。王苏等^[13]报道, 用 Rht3 矮秆系作亲本已选育出十几个较好的矮秆资源和一些矮秆品系, 具有较高的产量潜力和

强抗倒伏能力。有的学者则认为 Rht3 对产量有负作用。笔者认为, Rht3 和 Rht2+Rht3 基因系对产量的影响为劣势, 由于植株太矮, 生物产量较低, 供子粒发育可利用的“源”太小, 加之生长发育较慢, 受小麦生长后期干热风影响严重, 引起植株早衰, 不能为小麦后期子粒灌浆提供保证; 还有穗子较短和成穗率低, 均影响了小麦产量。因而, 在类似河北这种生态环境下, Rht3 的单独应用价值较低。但 Rht3 是用于降秆的优良亲本, 在改良秆高和选育特殊优良性状的品种时具有一定的应用价值。

参 考 文 献

- 1 李杏普, 蒋春志, 刘洪岭. Rht1、Rht2 和 Rht3 基因对春小麦农艺性状的影响. 河北农技师学院学报, 1995, 9(3): 36~41
- 2 Flintham JE, Gale MD. The ‘Tom Thumb’ dwarfing gene Rht3 in wheat. 2. Effects on height, yield and grain quality. Theor Appl Genet, 1983(66): 249~256
- 3 Law CN, Snape JM, Worland AJ. The genetical relationship between height and yield in wheat. Heredity, 1978 (40): 133~151
- 4 Nizam UM, Marshall DR. Effects of dwarfing genes on yield components under irrigated and rainfed conditions. Euphytica, 1989(42): 127~134
- 5 Pinthus MJ, Levy AA. The relationship between Rht1 and Rht2 dwarfing genes and grain weight in *Triticum aestivum* L. spring wheat. Theor Appl Genet, 1983(66): 153~157
- 6 丁寿康. 小麦矮化育种与矮源研究. 世界农业, 1986(9): 20~22
- 7 Fischer RA, Quail KJ. The effects of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats. Euphytica, 1990 (46): 51~56
- 8 Gale MD, Youssefian S. Dwarfing genes in wheat. In: Plant Breeding Program Reviews, 1985(I). 1~35
- 9 Pinthus MJ, Gale MD. The effects of ‘gibberellin-insensitive’ dwarfing allele in wheat on grain weight and protein content. Theor Appl Genet, 1990(79): 108~112
- 10 Villareal RL, Rajaram S, Toro E. Yield and agronomic traits of Norin 10-derived spring wheat to Northwestern Mexico. Agronomy and Crop Science, 1992(168): 289~297
- 11 Snape JW, Parker BB. The effects of the Norin 10 dwarfing gene Rht2 on yield biomass relationship in wheat (*Triticum aestivum*). In: Semidwarf Cereal Mutants and Their Use in Crossing Breeding, 1984(II). 71~77
- 12 Youssefian S, Kirby EJM, Gale MD. Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. I. Effects on development of the ear, stem and leaves. Field Crops Research, 1992(28): 179~190
- 13 王苏, 赵寅槐. 携 Rht3 基因小麦新矮秆系的选育与评价. 江苏农业科学, 1995(5): 16~17

Effects of Different Dwarfing Genes on Development of Spring Wheat Plant and Its Indirect Effect on Grain Yield

Li Xingpu Pang Chunming Jiang Chunzhi Wu Jinming Liu Hongling

(Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural

and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050031)

Abstract The effects of different dwarfing genes on the development of spring wheat plants was studied by using 5 near-isogenic lines carrying the Rht1, Rht2 and Rht3 dwarfing genes, singly and in combination in one genetic background of spring wheat (April Bearded). Results showed that Rht1 semi-dwarfing gene could shorten the development process of wheat plant, increase the accumulation of dry matter per plant above ground, enlarge both the flag leaf area and the area of the boot leaf, enhance the spike number per plant, and decrease ineffectual tillers per plant. Rht2 semi-dwarfing gene enlarged the area of boot leaf, increased significantly the spike number per plant and spike length, and decreased ineffectual tillers per plant. Rht3 dwarfing gene enlarged flag leaf area, but it showed negative effects on the accumulation of dry matter per plant above ground, spike number per plant and spike length. The combination of Rht1 and Rht2 genes had no significant advantages. The combination of Rht2 and Rht3 genes showed significantly negative effects on the traits which may help to enhance grain yield. All the genes mentioned above and their different combinations had significantly negative effect on plant height. Therefore, it was considered that Rht1 semi-dwarfing gene has high value and Rht3 dwarfing gene has low value in wheat breeding.

Key words: Winter wheat; Dwarfing gene; Semi-dwarfing gene; Near-isogenic line; Agronomic characteristic