



董晓杰,李志江,马金丰,等.谷子矮秆育种现状及其与赤霉素敏感性关系[J].黑龙江农业科学,2022(3):80-86.

# 谷子矮秆育种现状及其与赤霉素敏感性关系

董晓杰,李志江,马金丰,李祥羽,孙广全,郑雅璐

(黑龙江省农业科学院 作物资源研究所,黑龙江 哈尔滨 150086)

**摘要:**为促进谷子矮秆基因的发掘与利用,加快谷子矮秆育种研究进展,本文通过分析赤霉素对植物的调控过程、植物矮化与赤霉素敏感性关系,综述了谷子矮秆类型、谷子矮秆基因研究进展、谷子矮秆材料对赤霉素敏感性研究及谷子矮化育种现状等,得出了矮秆材料赤霉素敏感性鉴定是研究植物矮秆类型的基础,通过赤霉素敏感性鉴定,可以初步确定矮秆基因类型,为谷子矮化育种研究奠定基础,同时对培育谷子矮秆品种的理论 and 实践具有重要意义。

**关键词:**谷子;赤霉素;矮化育种;高产育种

谷子(*Setaria italica* L.),古称粟,原产于中国,是一种在我国北方种植较为广泛的古老作物,因其籽粒富含多种人体生长所必需的营养元素,所以谷子一直被认为是营养丰富、富含膳食纤维的特色粮食作物之一。谷子基因组较小,只有470 Mb左右,且生育期较短,早熟及极早熟品种全生育期仅80~90 d,同时谷子是二倍体自花授粉作物、单穗粒多、抗逆性较强,这些特点使其很适合作为基因组研究的对象,所以谷子正在逐步成为新的模式植物<sup>[1]</sup>。

我国作为谷子的起源地,尽管有种质资源丰富的优势,但是在实际生产中,谷子株高却没有明显降低,主栽品种仍为中秆或中高秆。由于这些品种植株较高、生长较为繁茂,所以导致部分品种在灌浆期或成熟期遭遇大风、暴雨等自然灾害时,容易发生植株大面积倾斜甚至茎秆折断倒伏等现象。因此,这些品种成熟期会出现籽粒不饱满、谷穗发霉或者发芽等现象,导致谷子减产严重。此外,倒伏品种的收获成本增加、小米的外观品质较差等给谷子生产带来极大的损失。

“绿色革命”可利用一些控制农作物株高的矮秆或半矮秆基因,从而实现农作物的矮化。其中实现小麦“绿色革命”的基因是 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b*,来自农林10号,分别定位在4BS和4DS染色体上,编码赤霉素(GA)信号转导的 DELLA 蛋白<sup>[2]</sup>,属于GA不敏感基因。水稻的“绿色革命”依靠的是半矮秆品种IR8中突变的 *SD1* 基因而

收稿日期:2021-10-15

**基金项目:**黑龙江省农业科学院2020年度院级科研项目(2020YYF007);黑龙江省农业科学院“农业科技创新跨越工程”杂粮杂豆科技创新专项(HNK2019CX05-4);财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-06-14.5-B22);国家重点研发计划(2019YFD1001705-3)。

**第一作者:**董晓杰(1993—),女,硕士,研究实习员,从事谷子遗传育种研究。E-mail:823807416@qq.com。

## Research Status and Control Strategies of Maize Stem Rot

FAN Wei-min

(Jiamusi Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154007, China)

**Abstract:** In order to prevent and control the occurrence and harm of stem rot in maize production and provide necessary technical reference for maize field production in Heilongjiang Province, this paper summarized the types, incidence conditions, pathogenesis, disease regularity, harmful symptoms and disease sources of maize stem rot, identification and evaluation methods of resistant varieties of maize stem rot, disease classification and resistance evaluation criteria of maize stem rot, also put forward the control strategies and methods of maize stem rot, which mainly including reasonable rotation in the field, breeding and cultivation of new varieties of maize resistant to stem rot, strengthening field cultivation and management measures to improve field growth conditions, improve the planting structure of maize population, and actively take chemical control, and vigorously developing biological control.

**Keywords:** maize; stem rot; pathogenesis; prevention and control

实现的<sup>[3]</sup>,它属于 GA 敏感型基因。这些控制农作物株高的“绿色革命”基因直到 2002 年以后才被相继定位和克隆,并且随着分子生物学的发展,对这些基因功能的解析越来越详细,其作用途径也越来越明晰,研究发现这些基因均与一种植物激素——赤霉素紧密相关。在我国谷子育种过程当中,对于矮秆资源的研究以及开发利用基础较为薄弱,所以谷子矮秆育种进展缓慢。近年来,随着矮 88、84133 等矮秆材料在谷子育种上的应用,在一定程度上降低了株高,显著提高了谷子产量水平,但是中矮秆品种特别是矮秆品种在生产上还存在许多问题,如早衰、产量性状较差等。因此,能在生产上广泛利用的矮秆谷子品种极少。在这种情况下,实现谷子高产和超高产就必须依赖于解决谷子的倒伏问题,并将矮秆和中矮秆基因应用到谷子育种当中去。鉴于此,本文综述了谷子矮化育种的研究现状及其与赤霉素敏感性的关系,旨在为今后谷子矮秆基因的发掘与利用提供参考。

## 1 赤霉素对植物的调控过程

赤霉素对植物的调控过程主要包括两个阶段,即赤霉素合成阶段与赤霉素信号转导阶段。研究表明,赤霉素的生物合成是一个相对复杂的过程,需要古巴焦磷酸合成酶(CPS)、内根-贝壳杉烯合成酶(KS)、GA-20 氧化酶、GA-3 $\beta$  羟化酶等多种酶的参与<sup>[4]</sup>。赤霉素生物合成阶段大致分成 3 个阶段:首先在细胞质体内进行 GA 生物合成前体牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(Geranylgeranyl pyrophosphat, GGPP)的合成;其次在内质网中进行 GA12-7-醛的合成;最后由 GA12-7-醛合成其他 GA,这一阶段在胞质溶胶中进行。

赤霉素的信号转导过程也可大致分为 3 个阶段:首先是 GA 信号的接收;其次是 GA 信号的转导;最后是引起特定的 GA 反应。近年来,已经鉴定出了包括 GA 受体 GID1 蛋白、信号转导途径的 F-box 蛋白及 DELLA 蛋白等多个参与 GA 信号转导途径的正/负调控因子<sup>[5-8]</sup>。这一重大进展为建立 GA 介导 DELLA 蛋白降解的分子模型及解析赤霉素作用分子机理奠定了重要基础。DELLA 蛋白作为 GA 信号传导途径中的主要负调控因子,同时也整合其他植物激素或环境信号的枢纽蛋白来调节植物的生长发育过程。植物体接受 GA 信号后,通过泛素-蛋白酶体途径降解 DELLA 蛋白来解除其对生长的抑制作用。其

中,GA 受体和 SCF 泛素连接酶复合体在 DELLA 蛋白降解过程中起到重要作用。首先,活性 GA 与受体蛋白 GID1 结合,形成 GA-GID1 结合体,再与 DELLA 蛋白中高度保守的 N 端结合,并在 SLY1 和 GID2 两种 F-box 蛋白的作用下,DELLA 蛋白与 SCF-E3 连接酶偶联而发生泛素化,最终被 26S 蛋白酶体降解。

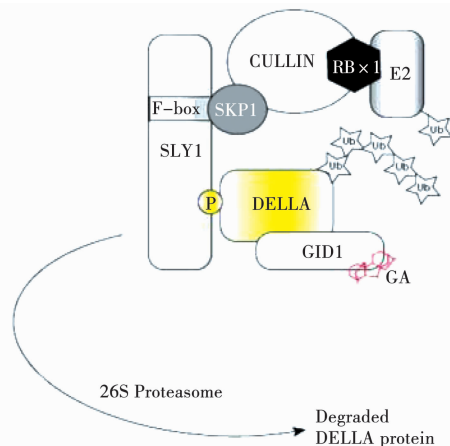


图1 GA介导的DELLA蛋白降解模型图<sup>[9]</sup>

## 2 植物矮化与赤霉素敏感性关系

赤霉素是植物体内重要的内源激素之一,具有广泛的生理功能,主要是在萌发种子、幼芽、生长的叶、盛开的花、雄蕊、花粉粒、果实以及根系中天然合成的一种植物激素。最早被发现是在1926年,日本科学家黑泽英一在研究水稻赤霉病时发现赤霉素的存在。直到20世纪30年代,日本科学家矢布田程次郎和林武志成功从赤霉病致病菌中得到不纯的生长诱导因子晶体,并根据该化合物的化学结构,将其命名为赤霉素。至今已在许多高等植物和赤霉菌中发现越来越多的GA,达100多种,总称赤霉素类GAs<sup>[10]</sup>,依照发现的先后顺序分别将其归入统一的编号系统中,其中最先发现的GA<sub>1</sub>、GA<sub>2</sub>、GA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub>最具生物活性,而GA<sub>3</sub>尤为突出<sup>[11]</sup>。

在引起植物矮化的众多因素当中,对与激素相关的植物矮化突变体的研究较多,其中赤霉素是众多激素中起决定作用的植物激素<sup>[12]</sup>。赤霉素的作用是在不增加植株原有节数的基础上,增加节间长度并加速各个节间的成熟速度<sup>[13-14]</sup>。在许多作物的矮化突变体中已经鉴定出许多与GA相关的基因,如拟南芥的GAI基因、小麦的RHT1基因、水稻的SD1、GID2基因等。这些矮化突变体对外源赤霉素敏感性反应可以分为两

类,第一类为 GA 敏感型突变体,由于赤霉素合成途径发生异常,赤霉素生物合成受阻,无法提供植物正常生长所需的赤霉素而导致植株矮化,施加外源赤霉素可使植株生长正常、株高恢复;第二类为 GA 不敏感型突变体,其矮化原因是赤霉素受体发生突变,导致 GA 信号传导发生异常,不能引起特定的 GA 反应。这类突变体的赤霉素生物合成途径正常,植物体内所含赤霉素含量正常甚至超高,但是这些植株仍然表现为矮化,施加外源赤霉素也不能恢复这类矮化突变体的正常株高,这种突变一般为显性<sup>[15]</sup>。

引发水稻“绿色革命”的半矮秆品种 TR8 是 1966 年国际水稻研究所(IRRI)用来自我国台湾省的水稻矮秆材料低脚乌尖与源自印度尼西亚的高秆品种杂交所育成的。经研究,TR8 中突变的 *SD1* 基因是导致水稻矮化的主要原因<sup>[3]</sup>。目前,水稻生产上利用的大部分籼稻矮源均携带 *SD1* 等位矮秆基因,而南方籼稻品种中约 75.6% 都含有 *Sd-1* 基因<sup>[16]</sup>。目前已知的水稻矮秆基因 *sd1*、*SBI*<sup>[17]</sup>、*D35*<sup>[18]</sup>、*OsKO2*<sup>[19]</sup>、*OsKS2*<sup>[20]</sup>、*OsCPS1*<sup>[21]</sup>、*OsINO80*<sup>[22]</sup>、*ph1*<sup>[23]</sup>、*pad*<sup>[24]</sup>、*sgd1(t)*<sup>[25]</sup>、*OsDOG*<sup>[26]</sup>、*dil1*<sup>[27]</sup>、*d18*<sup>[28]</sup> 等参与 GA 合成途径,从而导致植株矮化,施加外源 GA 可恢复其株高,属于 GA 敏感型基因。*SLR1*<sup>[29]</sup>、*GID1*<sup>[30]</sup>、*d1*<sup>[31]</sup>、*d89*<sup>[32]</sup>、*dwt1*<sup>[33]</sup>、*OsGAI*<sup>[34]</sup>、*EUII*<sup>[35]</sup> 等基因参与 GA 信号传导过程,这类基因突变导致的植株矮化属于 GA 不敏感型突变,施加外源赤霉素不能恢复其正常株高。

引发小麦“绿色革命”的矮秆品种农林 10 号是 1935 年日本科学家利用达摩小麦与美国品种杂交育成的,而源于农林 10 号的 *Rht-B1b* 和 *Rht-D1b* 基因以及 Akakomu 的 *Rht8* 和 *Rht9* 基因是小麦的绿色革命基因,也是世界范围内应用范围最广泛的矮秆基因。目前为止已经命名了 22 个小麦矮秆基因,其中 *Rht-B1b*、*Rht-D1b*、*Rht4*、*Rht5*、*Rht12*、*Rht13* 已经在染色体上定位并被克隆<sup>[36]</sup>。在已知的小麦矮秆基因中,*Rht-B1b*、*Rht-D1b*、*Rht11*、*Rht17* 对 GA 不敏感;*Rht4*、*Rht5*、*Rht6*、*Rht7*、*Rht8*、*Rht9*、*Rht10*、*Rht12*、*Rht13*、*Rht14*、*Rht15*、*Rht16*、*Rht18*、*Rht19*、*Rht20* 对 GA 敏感<sup>[37-40]</sup>。此外,研究者在研究小麦矮秆突变体与外源赤霉素敏感性关系时发现其苗期第一叶对 GA 不敏感,并利用这一现象作为鉴定矮秆基因类型的方法之一<sup>[41]</sup>。利用

这种方法鉴定出的苗期对外源 GA 敏感的基因有燕麦的 *d<sub>w</sub>6* 和 *d<sub>w</sub>7* 基因、小麦中的 *rht4*~*rht10* 基因以及水稻中的 *sd1* 基因,如 *Rht8* 和 *Rht9* 基因属于赤霉素敏感型基因,对小麦植株的早期发育没有影响,只降低最终的株高,施加外源赤霉素可使其恢复正常株高;而 *Rht-D1b* 和 *Rht-D1b* 基因属于赤霉素不敏感型基因,施加外源赤霉素不能使小麦矮化植株恢复正常株高,使小麦幼苗期的胚芽鞘和叶子长度降低,对小麦株高的影响具有多效性<sup>[42-45]</sup>。

表 1 水稻矮秆基因及其遗传特性

基因	来源	所在染色体	GA <sub>3</sub> 反应	显隐性
<i>sd-1</i>	低脚乌尖、矮脚南特	1	敏感	隐性
<i>sdt3</i>	南京 6 号、多孽矮	11	敏感	隐性
<i>sd-s(t)</i>	雪河矮早	-	不敏感	隐性
<i>sd-s(g)</i>	广丛	-	敏感	-
<i>sd-g</i>	新桂矮	5	不敏感	隐性
<i>d-1</i>	大黑	5	不敏感	隐性
<i>d-2</i>	日本晴、d2-1 突变体	1	不敏感	隐性
<i>d-3</i>	多孽矮、A12、H125 等	6	不敏感	隐性
<i>D-5</i>	多孽矮	-	敏感	隐性
<i>d-6</i>	夷糯、A28、AC36、H10	7	敏感	-
<i>d-68</i>	-	1	-	-
<i>d-j(t)</i>	江苏矮	-	敏感	隐性
<i>d-162</i>	蜀恢 162	3	敏感	隐性
<i>OsKSI</i>	-	4	敏感	隐性
<i>OsGLU1</i>	野生型、glu 突变体	3	敏感	-
<i>Brd2</i>	日本晴、brd2 突变体	10	BR 合成	-
<i>OsGA20ox1</i>	B142	-	敏感	-
<i>GID2</i>	-	2	不敏感	-
<i>GID1</i>	-	1	不敏感	-
<i>DBSI</i>	Taichung65、dbs1 突变体	1	不敏感	-
<i>OsBR11</i>	日本晴、d61-1 突变体	1	BR	-

除了小麦和水稻中被发现的用于育种的核心矮秆基因外,玉米中已经在染色体上定位的矮秆基因有 *br1*、*br2*、*bv1*、*ct1*、*ct2*、*d1*、*d2*、*d3*、*d5*、*d6*、*D8*、*D9*、*d10*、*d12*、*mi*、*nal*、*na2*、*na3*、*py1*、*py2*、*rd1*、*rd2* 等。玉米矮秆基因大多与 GA 相关,其中 *bv1*、*sdw2*、*d3*、*D8*、*D9*、*mpl1*、*nal*、*br1*、*br2* 等基因对 GA 不敏感,GA 生物合成途径正常。而 *rd2*、*an1*、*d \* -3*、*d \* -3010*、*d \* -3685*、*d \* -4*、

$d * -6$ 、 $d * -9$ 、 $d * -N155B$  等基因对 GA 敏感,这类矮秆材料 GA 合成途径发生异常,不能正常合成植株生长所需的 GA,而 GA 转导途径正常<sup>[46]</sup>。

表 2 小麦矮秆基因与遗传特性

基因	来源	所在染色体	GA <sub>3</sub> 反应	显隐性
<i>Rht-B1b</i>	农林 10 号	4BS	不敏感	部分显性
<i>Rht-B1c</i>	大拇指矮	4BS	不敏感	半显性
<i>Rht-B1d</i>	Saitama 27	4BS	不敏感	部分显性
<i>Rht-B1e</i>	Krasnodari 1	4BS	不敏感	半显性
<i>Rht-B1f</i>	<i>T. aetiopicum</i>	4BS	不敏感	半显性
<i>Rht-B1g</i>	Highbury	4BS	敏感	-
<i>Rht-D1b</i>	农林 10 号	4DS	不敏感	部分隐性
<i>Rht-D1c</i>	矮变 1 号	4DS	不敏感	显性
<i>Rht-D1d</i>	矮变 1 号	4DS	不敏感	半显性
<i>Rht4</i>	Burt, M937	2BL	敏感	隐性
<i>Rht5</i>	Marfedert MII	3BS	敏感	半显性
<i>Rht6</i>	Burt	-	敏感	隐性
<i>Rht7</i>	Bersee M	2AS	敏感	隐性
<i>Rht8</i>	Mara, Sawa	2DS	敏感	隐性
<i>Rht9</i>	Mara	5AL	敏感	隐性
<i>Rht11</i>	Karlik 1	7BL	不敏感	隐性
<i>Rht12</i>	Kancagi 522	-	敏感	显性
<i>Rht13</i>	Magnife 41 M1	-	敏感	部分隐性
<i>Rht14</i>	Castalporziano	-	敏感	半显性
<i>Rht15</i>	Durox	-	敏感	部分隐性
<i>Rht16</i>	Edmore M1	-	敏感	半显性
<i>Rht17</i>	Chris Mutant	-	不敏感	隐性
<i>Rht18</i>	Icaro	-	敏感	半显性
<i>Rht19</i>	Vic M1	-	敏感	半显性
<i>Rht20</i>	Burt M860	-	敏感	隐性

3 国内谷子矮化育种研究现状

3.1 谷子矮秆类型

株高是影响植株长势和作物产量的重要性状之一,合理密植要求植株株型紧凑且株高较矮,有利于提高光合生产效率,并且能够增强植株茎秆强度,植株抗倒伏性增加<sup>[47]</sup>。因此,培育作物理想株型必须要矮化育种,并且矮化育种在小麦、水稻、玉米等主要农作物上取得了重大进展<sup>[48]</sup>,而在谷子育种进程中,对于矮化育种的研究相对滞后。杜瑞恒等<sup>[49]</sup>研究将中国的矮秆谷子资源按

GA<sub>3</sub>反应型、起源、遗传以及形态分为四大类,其中在对 GA<sub>3</sub>反应型上又分为反应敏感型、反应弱敏感型和反应不敏感型;在起源上又分为辐射诱变型、自然突变型和远缘杂交型;在遗传上又分为显性遗传型、隐性遗传型,隐性遗传类型中又可分为单基因控制型和多基因控制型;在植株外部形态上又可分为“穗上举型”和“穗下垂型”。被广泛认为有较大利用价值的是远缘杂交而来的对 GA<sub>3</sub>反应弱敏感型的单基因控制的“穗上举型”矮秆谷子资源。

3.2 谷子矮秆基因研究进展

在谷子育种中,矮秆基因的研究与利用起步较晚。谷子显性矮秆基因最早是 1979 年姚占廷等<sup>[50]</sup>在大田中得到的一株天然变异矮秆植株 84133 中发现的,并且该矮秆突变体表现为对 GA 反应不敏感。钱继岳<sup>[51]</sup>利用搜集的 48 份谷子矮秆材料进行苗期外源 GA 处理,结果发现 84133 纯合和显矮两个矮秆材料在苗期时各器官均对 GA 不敏感,此外,克隆了昭谷 1 号和谷子矮秆突变 84133 纯合矮秆的编码 DELLA 蛋白的 *GAI* 基因,序列比对结果显示两种矮秆材料中的 *GAI* 基因序列完全一致,与玉米中 GA 不敏感的显性矮秆基因 *Dwarf8* 同源性为 92%,说明纯合矮秆突变体 84133 矮化机理与小麦中的 *Rht-B1b* 以及玉米中的 *dwarf8* 不同,导致矮化的原因并不是 *GAI* 基因的突变,而可能是该基因其他部分发生突变或其他参与 GA 信号通路的基因发生变异的结果。赵美丞<sup>[52]</sup>通过 QTL 作图和图位克隆的方法,从谷子纯合矮秆突变体 84133 中分离得到一个控制株高的半显性矮秆基因 *SiDw1*。Xue 等<sup>[53]</sup>利用豫谷 1 号愈伤组织培育出 *Sidwarf2* 突变体,发现 *Sidwarf2* 突变体在拔节期上部节间和最低节间的节间伸长显著降低,导致突变体高度降低,在拔节期进行外源赤霉素处理可恢复其株高。并将该突变体与源自韩国的高秆材料 SSR41 进行杂交,构建了 F<sub>2</sub> 代分离群体,最终推断 *Sidwarf2* 突变体中候选基因为第 3 条染色体上细胞色素 P450 编码基因 *Si024731m*。

3.3 谷子矮秆材料对赤霉素的敏感性研究

目前,对于谷子矮秆材料与赤霉素敏感性关系的研究较少。陈金桂等<sup>[54]</sup>用 GA<sub>3</sub> 点滴法在幼苗期对 3 种谷子矮秆突变体 CH84113、矮宁黄、623C 及 3 种栽培品种朝谷 1 号、冀谷 11 和青丰谷进行了 GA<sub>3</sub> 敏感性研究,结果发现除了

CH84113 对  $GA_3$  不敏感外,其余品种均对  $GA_3$  敏感,表现为各部位不同程度地伸长。陈金桂等<sup>[55]</sup>又进一步对 CH84113、矮宁黄、623C 进行了点滴法(苗期)、浸渍法(芽期)以及喷洒法(拔节期)的  $GA_3$  敏感性研究,结果表明矮宁黄和 623C 属于  $GA_3$  反应敏感型,它们苗期的叶片和叶鞘以及拔节期的节间长度随着  $GA_3$  处理显著增长,可达到正常株高;CH84113 属于  $GA_3$  反应不敏感型,多种赤霉素处理均未使其恢复正常株高。钱继岳<sup>[51]</sup>利用搜集的 48 份谷子矮秆材料进行苗期外源赤霉素处理,结果表明不同品种的不同器官对  $GA_3$  的敏感性表现出多样性,如矮丰 1 号、大青秸和延矮 2 号的叶长对  $GA_3$  不敏感,而中胚轴、胚芽鞘和根对  $GA_3$  敏感;矮 88 的胚芽鞘对  $GA_3$  不敏感,而叶长、中胚轴和根对  $GA_3$  敏感,此外 84133 纯合和显矮两个矮秆材料在苗期时各器官均对  $GA_3$  不敏感。郭晓丽<sup>[56]</sup>对衡谷 12 和冀谷 19 幼苗分蘖处进行了不同浓度  $GA_3$  点滴处理,用以分析两种矮秆材料对  $GA_3$  的敏感性,结果表明两种矮秆材料对外源  $GA_3$  均表现出敏感性。赵丽娟等<sup>[57]</sup>对辐射诱变得到的矮秆突变体 d93090 进行了矮化表型及赤霉素敏感性分析,结果表明 d93090 对赤霉素反应敏感,其矮化和 GA 的合成代谢途径相关。对谷子矮秆材料和赤霉素敏感性关系的研究初步确定了其矮秆基因类型,为谷子矮化育种提供了新材料。

### 3.4 谷子矮化育种现状

目前我国谷子矮秆育种发展相对滞后,利用人工诱变方法育成的谷子矮源包括延安市农业科学研究所的延矮系列和河南省农业科学院的郑矮系列;利用常规育种方法育成的矮源包括赤峰市农业科学研究所的赤矮 9 号、山东省农业科学院的济矮 3 号和济冲 26 等;利用春夏谷杂交方法将夏谷矮秆基因导入到春谷中所育成的矮源包括吉林省农业科学院的公矮系列;以及河南省农业科学院利用这些材料育成的豫谷 8 号、河北省农林科学院谷子研究所的冀谷 888 等,这些矮秆品种的选育为我国谷子矮化育种提供了重要的骨干材料,并有效解决了倒伏问题、提高了谷子产量<sup>[58]</sup>。尽管我国谷子矮化育种取得了一定进展,但由于谷子矮秆种质存在早衰等原因,谷子矮化育种至今未能取得实质性突破。

## 4 结语

谷子产量的高低是由多个农艺性状以及环境

条件共同决定的,而株高是影响谷子产量的主要因素,所以谷子产量育种要在重视大穗、大粒、优质穗粒种质资源的基础上进行,还应适当关注株高。我国谷子矮秆育种虽然依靠“六十日”“昭谷一号”“84133”等几个核心资源的利用,取得了一定的进步,但可利用的矮秆资源较少,导致遗传背景狭窄,并且能真正应用到生产中并发挥重要作用的矮秆基因很少。为了避免依赖单一矮秆基因,需要找到更多的可用基因,培育理想株型,以应对多变的环境条件。首先,应该注重矮秆资源的搜集,以拓宽亲本材料遗传背景;其次,可以利用人工诱变等方法选育具有优良性状的矮秆品系;最后,要结合分子生物学手段培育谷子矮秆材料,随着分子生物学的迅猛发展,有关赤霉素生物合成和调控的研究取得了巨大进展,并在谷子基因组测序完成的基础上<sup>[60-61]</sup>,谷子矮秆突变体的赤霉素代谢和基因表达调控得到了深入研究,这对培育谷子矮秆品种的选育具有重要意义。

### 参考文献:

- [1] 刁现民. 谷子种质资源的深度分析和研究利用[C]//中国作物学会. 2017 年中国作物学会学术年会摘要集. 北京:中国作物学会,2017.
- [2] PENG J R, RICHARDS D E, HARTLEY N M, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. *Nature*, 1999, 400: 256-261.
- [3] SASAKI A, ASHIKARI M, UEGUCHI T M, et al. Green revolution: A mutant gibberellins-synthesis gene in rice[J]. *Nature*, 2002, 416: 701-702.
- [4] 谈心, 马欣荣. 赤霉素生物合成途径及其相关研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(4): 571-577.
- [5] SUN T, GUBLER F. Molecular mechanism of gibberellin signaling in plant[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 197-223.
- [6] UEGUCHI T M, ASHIKARI M, NAKAJIMA M, et al. Gibberellin insensitive dwarf-1 encodes a soluble receptor for gibberellins[J]. *Nature*, 2005, 437: 693-698.
- [7] XU H, LIU Q, YAO T, et al. Shedding light on integrative GA signaling[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 21: 89-95.
- [8] GAO X H, ZHANG Y Y, HE Z H, et al. Chapter 4: Gibberellins[M]//LI J Y, LI C Y, SMITH S M. *Hormone Metabolism & Signaling in Plants*. Elsevier, 2017: 107-160.
- [9] VANDENBUSSCHE F, FIERRO A C, WIEDEMANN G, et al. Evolutionary conservation of plant gibberellin signaling pathway components[J]. *BMC Plant Biology*, 2007, 7: 65.
- [10] KAWAIDE H. Biochemical and molecular analyses of gibberellin biosynthesis in fungi[J]. *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 2006, 70(3): 583-590.

- [11] 李保珠,赵翔,安国勇. 赤霉素的研究进展[J]. 中国农学通报, 2011, 27(1): 1-5.
- [12] HEDDEN P, PHILLIPS A L. Gibberellin metabolism: New insights revealed by the genes[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(12): 523-530.
- [13] ROSS J J, O'NEILL D P, SMITH J J, et al. Evidence that auxin promotes gibberellin A1 biosynthesis in pea[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2010, 21(6): 547-552.
- [14] LIU F, LIANG X, ZHANG N, et al. Effect of growth regulators on yield and fiber quality in ramie(*Boemheria nivea* L. Gaud. ), China grass[J]. Field Crops Research, 2001, 69(1): 41-46.
- [15] MARTIN D N, PROEBSTING W M, PARKS T D, et al. Feed-back regulation of gibberellin biosynthesis and gene expression in *Pisum sativum* L. [J]. Planta, 1996, 200(2): 159-166.
- [16] 顾铭洪,朱立宏. 几个矮秆籼稻矮秆基因等位关系的初步分析[J]. 遗传, 1979(6): 14-17.
- [17] CHANG L, SHUAI Z, GUI J, et al. Shortened basal internodes encodes a gibberellin 2-oxidase and contributes to lodging resistance in rice [J]. Molecular Plant, 2017, 11(2): 288-299.
- [18] ITOH H, TATSUMI T, SAKAMOTO T, et al. A rice semi-dwarf gene, Tan-Ginbozu (D35), encodes the gibberellin biosynthesis enzyme, ent-kaurene oxidase[J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54(4): 533-547.
- [19] WU J, ZHU C, PANG J, et al. OsLLO1, a C2C2-type zinc finger protein, interacts with OsbZIP58 to promote seed germination through the modulation of gibberellin biosynthesis in *Oryza sativa* [J]. The Plant Journal, 2014, 80(6): 1118-1130.
- [20] JI S H, GURURANI M A, LEE J W, et al. Isolation and characterisation of a dwarf rice mutant exhibiting defective gibberellins biosynthesis[J]. Plant Biology, 2014, 16(2): 428-439.
- [21] OTOMO K, KENMOKU H, OIKAWA H, et al. Biological functions of ent and syn-copalyl diphosphate synthases in rice; Key enzymes for the branch point of gibberellin and phytoalexin biosynthesis [J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2010, 39(6): 886-893.
- [22] CHAO L, LIU Y, SHEN W, et al. Chromatin-remodeling factor *OsINO80* is involved in regulation of gibberellin biosynthesis and is crucial for rice plant growth and development[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(2): 144-159.
- [23] KOVI M R, ZHANG Y S, YU S B, et al. Candidacy of a chitin-inducible gibberellin-responsive gene for a major locus affecting plant height in rice that is closely linked to Green Revolution gene *sd1* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 2011, 123(5): 705-714.
- [24] LIU Z W, CHENG Q, SUN Y F, et al. A SNP in *OsMCA1* responding for a plant architecture defect by deactivation of bioactive GA in rice[J]. Plant Molecular Biology, 2015, 87(1-2): 17-30.
- [25] 汪鹏,蔡跃,陈韦韦,等. 水稻小粒矮秆突变体 *sgd1(t)* 的表型分析及基因克隆[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(1): 1-9.
- [26] LIU Y J, XU Y Y, XIAO J, et al. *OsDOG*, a gibberellin-induced A20/AN1 zinc-finger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(10): 1098-1105.
- [27] KULKARNI K P, VISHWAKARMA C, SAHOO S P, et al. A substitution mutation in *OsCCD7* cosegregates with dwarf and increased tillering phenotype in rice[J]. Journal of Genetics, 2014, 93(2): 389-401.
- [28] ITOH H, UEGUCHI T M, SENTOKU N, et al. Cloning and functional analysis of two gibberellin  $\beta$ -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2001, 98(15): 8909-8914.
- [29] IKEDA A, UEGUCHI T M, SONODA Y, et al. Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* gene, an ortholog of the height-regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8* [J]. The Plant Cell, 2001, 13(5): 999-1010.
- [30] HIRANO K, KOUKETU E, KATOH H, et al. The suppressive function of the rice DELLA protein SLR1 is dependent on its transcriptional activation activity [J]. Plant Journal, 2012, 71(3): 443-453.
- [31] ASHIKARI M, WU J, YANO M, et al. Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene *Dwarf1* encodes the alpha-subunit of GTP-binding protein [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1999, 96(18): 10284-10289.
- [32] YANG D W, ZHENG X H, CHENG C P, et al. A dwarfing mutant caused by deactivation function of alpha subunit of the heterotrimeric G-protein in rice[J]. Euphytica, 2014, 197(1): 145-159.
- [33] WANG W, LI G, ZHAO J, et al. *DWARF TILLER1*, a WUSCHEL-related homeobox transcription factor, is required for tiller growth in rice[J]. Plos Genetics, 2014, 10(3): e1004154.
- [34] OGAWA M, KUSANO T, KATSUMI M, et al. Rice gibberellin-insensitive gene homolog, *OsGAI*, encodes a nuclear-localized protein capable of gene activation at transcriptional level[J]. Gene, 2000, 245(1): 21-29.
- [35] LUO A, QIAN Q, YIN H, et al. *EUII*, encoding a putative cytochrome P450 monooxygenase, regulates internode elongation by modulating gibberellin responses in rice[J]. Plant & Cell Physiology, 2006, 47(2): 181-191.
- [36] ELLIS M H, REBETZKE G J, AZANZA F, et al. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111(3): 423-430.
- [37] 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 [D]. 北京: 中国农业科学

- 院,2007.
- [38] PENG J,CAROL P,RICHARDS D E,et al. The *Arabidopsis* *GAI* gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses[J]. *Genes, Development*,1997,11(23):3194-3205.
- [39] BÖRNER A,KORZUN V,WORLAND A J. Comparative genetic mapping of loci affecting plant height and development in cereals[J]. *Euphytica*,1998,100(1-3):245-248.
- [40] BÖRNER A,RÖDER M,KORZUN V. Comparative molecular mapping of GA insensitive Rht loci on chromosomes 4B and 4D of common wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Theoretical & Applied Genetics*,1997,95(7):1133-1137.
- [41] GALE M D,LAW C N. The identification and exploitation of Norin 10 semi-dwarfing genes[J]. *Annual Report*,1976:21-35.
- [42] REBETZKE G J,RICHARDS R A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat[J]. *Crop and Pasture Science*,2000,51(2):235-246.
- [43] GALE M D,YOUSSEFIAN S. Dwarfing genes in wheat[J]. *Progress in Plant Breeding*,1985,1:1-35.
- [44] ALLAN R E,VOGEL O A,BURLEIGH J R,et al. Inheritance of coleoptile length and its association with culm length in four winter wheat crosses[J]. *Crop Science*,1961,1(5):328-332.
- [45] ELLIS M H,REBETZKE G J,CHANDLER P,et al. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat[J]. *Functional Plant Biology*,2004,31(6):583-589.
- [46] 徐敏,石海春,余学杰,等. 一个玉米矮秆突变体 K123d 的遗传鉴定[J]. *植物遗传资源学报*,2017,18(1):155-163.
- [47] 袁立新,张宝金. 谷子理想株型的形态特性[J]. *作物杂志*,2000(2):23-24.
- [48] 高士杰,李树强,刁玉先,等. 作物株型育种研究与进展[J]. *吉林农业科学*,1997(2):21-24.
- [49] 杜瑞恒,王天宇,高杜朝,等. 中国矮秆谷子资源类型分析[J]. *粟类作物*,1995(1-2):5-7.
- [50] 姚占廷,梁同生. 谷子显性矮秆基因的发现[J]. *内蒙古农业科技*,1989(1):8-10.
- [51] 钱继岳. 谷子矮秆基因的等位性和 GA 敏感性测定[D]. 石家庄:河北师范大学,2009.
- [52] 赵美丞. 谷子半显性矮秆基因 *SiDwl* 的图位克隆及形成机制分析[D]. 北京:中国农业科学院,2013.
- [53] XUE C X,HUI Z,FANG X J,et al. Characterization and fine mapping of *SiDWARF2 (D2)* in foxtail millet[J]. *Crop Science*,2016,56(1):95-103.
- [54] 陈金桂,张玉宗. 3 种谷子矮秆突变体对  $GA_3$  反应差异的内源激素解析[J]. *南京农业大学学报*,1996,19(2):6-11.
- [55] 陈金桂,张玉宗. 赤霉素反应敏感型和不敏感型谷子矮秆突变体的鉴定[J]. *华北农学报*,1998,13(1):46-52.
- [56] 郭晓丽. 谷子矮秆突变体对赤霉素的敏感性研究[J]. *现代农村科技*,2019(11):60-61.
- [57] 赵丽娟,袁红梅,赵丽伟,等. 谷子矮秆突变体 d93090 的表型变异及其对赤霉素的敏感性分析[J]. *作物杂志*,2019(6):27-32.
- [58] 李君霞,杨国红,孟昭贵,等. 谷子育种中的株型结构源、优质源和抗源的创新[J]. *作物杂志*,2008(2):108-110.
- [59] 田伯红. 禾谷类作物抗倒伏性的研究方法与其抗倒性评价[J]. *植物遗传资源学报*,2013,14(2):265-269.
- [60] BENNETZEN J L,SCHMUTZ J,WANG H,et al. Reference genome sequence of the model plant *Setaria* [J]. *Nature Biotechnology*,2012,30(6):555-561.
- [61] ZHANG G,LIU X,QUAN Z,et al. Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential[J]. *Nature Biotechnology*,2012,30(6):549-554.

## Current Situation of Millet Dwarf Breeding and Its Relationship with Gibberellin Sensitivity

DONG Xiao-jie, LI Zhi-jiang, MA Jin-feng, LI Xiang-yu, SUN Guang-quan, ZHENG Ya-lu

(Crop Resources Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

**Abstract:** In order to promote the discovery and utilization of millet dwarf gene and accelerate the research progress of millet dwarf breeding, this paper summarized the types of millet dwarf, the research progress of millet dwarf gene, the sensitivity of millet dwarf materials to gibberellin and the current situation of millet dwarf breeding by analyzing the regulation process of gibberellin on plants, the relationship between plant dwarf and gibberellin sensitivity. It was concluded that gibberellin sensitivity identification of dwarf materials was the basis for studying plant dwarf types. Through gibberellin sensitivity identification, dwarf gene types could be preliminarily determined, which lays a foundation for millet dwarf breeding. At the same time, it was of great significance to the theory and practice of cultivating millet dwarf varieties.

**Keywords:** *Setaria italica* L.; gibberellin; dwarf breeding; high yield breeding