

宋秋平, 俞佳虹, 刘佳, 尹玉和, 张强, 王凤梧, 刘乐承, 万红建. 植物矮化基因相关研究进展 [J]. 广东农业科学, 2021, 48(8): 19-28.

## 植物矮化基因相关研究进展

宋秋平<sup>1</sup>, 俞佳虹<sup>2</sup>, 刘佳<sup>2</sup>, 尹玉和<sup>2</sup>, 张强<sup>2</sup>, 王凤梧<sup>2</sup>, 刘乐承<sup>1</sup>, 万红建<sup>3</sup>

(1. 长江大学园艺园林学院, 湖北 荆州 434000;

2. 乌兰察布市农牧业科学院, 内蒙古 乌兰察布 012000;

3. 浙江省农业科学院蔬菜研究所 / 农产品质量安全危害因子与风险防控国家重点实验室 / 中澳作物改良中心, 浙江 杭州 310021)

**摘要:** 植物株型的矮化调控是遗传育种的一项热门研究。国内外学者对植物矮化机理、矮化基因、矮化遗传育种等均进行了较深入的研究, 水稻、玉米、小麦等粮食作物和黄瓜、番茄、南瓜等园艺作物均已形成了较完善的矮化研究体系。矮化植株株型紧凑、冠幅小, 能够有效提高抗倒伏能力, 在生产实践中具有管理便利的优点, 因此矮化育种是植物育种的发展趋势。激素调控是目前运用较为广泛的矮化调控手段, 植物激素通过影响细胞的分裂和伸长来改变节间长度和数目, 从而调节高度, 达到矮化植株的效果, 常用激素有赤霉素、油菜素内酯、生长素、乙烯等, 这些激素促进或抑制植物的生长发育, 与矮化突变体的形成有关, 且各种激素信号通路之间存在相互作用。综述了禾本科、茄科、葫芦科等植物矮化基因的研究现状, 激素调控下矮化突变体的形成, 矮化基因的克隆及功能研究进展, 探讨了植物矮生性状分子机理和分子遗传学研究进展, 为后续研究植物矮化基因提供理论基础。

**关键词:** 矮化基因; 激素调控; 矮化突变体; 基因克隆; 转基因功能

中图分类号: S641.3

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X(2021)08-0019-10

## Research Progress of Dwarfing Genes in Plants

SONG Qiuping<sup>1</sup>, YU Jiahong<sup>2</sup>, LIU Jia<sup>2</sup>, YIN Yuhe<sup>2</sup>, ZHANG Qiang<sup>2</sup>,

WANG Fengwu<sup>2</sup>, LIU Lecheng<sup>1</sup>, WAN Hongjian<sup>3</sup>

(1. College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangtze University, Jingzhou 434000, China;

2. Wulanchabu Academy of Agricultural and Husbandry Sciences, Wulanchabu 012000, China;

3. Institute of Vegetables, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences/

State Key Laboratory for Managing Biotic and Chemical Threats to the Quality and Safety of Agro-products/  
China-Australia Research Centre for Crop Improvement, Hangzhou 310021, China)

**Abstract:** The regulation of plant dwarfing is a hot research in genetic breeding. Domestic and foreign scholars have carried out in-depth researches on plant dwarfing mechanism, dwarfing genes, dwarfing genetic breeding and so on. A relatively perfect dwarfing research system has been formed in regard to rice, corn, wheat and other food crops and cucumber, tomato, pumpkin and other horticultural crops. Dwarf plants have compact plant type and small crown width, which can

投稿日期: 2021-04-28

基金项目: 国家自然科学基金(31960601, 32060446); 内蒙古自治区自然科学基金(2021MS03106, 2021MS03071)

作者简介: 宋秋平(1997—), 女, 土家族, 在读硕士生, 研究方向为蔬菜遗传育种, E-mail: songqiuping97@163.com

通信作者: 万红建(1980—), 男, 博士, 副研究员, 研究方向为蔬菜遗传育种, E-mail: wanhongjian@sina.com

effectively improve lodging resistance, with the advantages of convenient management in production practice. Therefore, dwarf breeding is a development trend of plant breeding. Hormone regulation is a widely used means of dwarfing regulation. Plant hormones change the length and number of internodes by affecting cell division and elongation so as to regulate internode height and achieve the effect of dwarfing plants. Common hormones include gibberellin, brassinolide, auxin and ethylene, etc. These hormones promote or inhibit the growth and development of plants, which are related to the formation of dwarf mutants, and there are interactions between various hormone signaling pathways. The research status of plant dwarf genes in Gramineae, Solanaceae and Cucurbitaceae, the formation of dwarf mutants under hormone regulation, and the cloning and function of dwarfing genes are reviewed. The molecular mechanism and molecular genetics of plant dwarf traits are discussed, which provide a theoretical basis for the subsequent study of plant dwarf genes.

**Key words:** dwarfing gene; hormone regulation; dwarf mutant; gene cloning; transgenic function

矮化是农作物上的一项重要农艺性状，因具有抗倒伏、种植密度高等特点，从而成为目前国内外作物选育优良高产品种的重要研究方向<sup>[1]</sup>。20世纪20年代，为了解决全球的粮食短缺问题，一些发达国家（如日本）和一些发展中国家（如巴基斯坦、以色列、墨西哥等）开始将提升粮食产量的重点聚焦到“矮化基因”上。

水稻是最主要的粮食作物，因此对水稻首先开展了株型矮化研究。30年代末期日本科学家开始进行水稻的株型调控研究，50年代成功找到了控制株高的半矮秆基因（semi-dwarf 1, *Sd1*），成功选育出优良的抗倒伏水稻品种，每667 m<sup>2</sup>产量比高秆水稻品种提升了1 000 kg，被称为作物史上的“第一次绿色革命”<sup>[2]</sup>。随后科学家们利用成功培育矮秆水稻品种的方法对其他作物进行更细致的矮化研究。美国学者Cooper 1967年起进行大豆矮化相关研究以获得大豆的最高产量，1973年提出通过缩小行距、增大株距的窄行密植栽培方法获得大豆的最高产量。20世纪50年代开始，小麦矮秆基因的研究逐渐被重视，通过多次育种试验，小麦株高从120 cm降低至70 cm，随后推出的多个兼具矮秆抗倒伏和高产的品种在黄淮小麦种植区得到广泛推广<sup>[3]</sup>。70年代末和80年代初，国内开始对植物的矮化机理进行系统研究<sup>[1]</sup>。除了矮生基因对株型有调控作用之外，科学家们发现激素及外部环境多重因素都会对植株高矮表型性状产生不同程度影响。研究表明，植物激素如赤霉素（Gibberellin, GA）、油菜素内酯（Brassinolide, BR）、生长素（Indole-3-acetic acid, IAA）等均参与矮化突变体的形成<sup>[4]</sup>。Ashikari等<sup>[5]</sup>对控制水稻株高的半矮秆基因*Sd1*突变体进行GA外施实验，发现该突变体可通过施用GA恢复株高至正常水平，证明该基因是GA

敏感型。Mori等<sup>[6]</sup>对从水稻中分离出的矮化突变体*brd1*进行外源喷施BR，发现其株高能恢复至正常表型，同时在黑暗生长环境中呈现光下生长的表型。此外，由于水分不足或养分不足导致植株节间变短、叶片卷曲，呈现矮化表型，但通过对该植株进行水分或养分补给，株高能得到较大程度的恢复，说明外在环境也会对植株高度产生一定影响。近几年，随着遗传育种快速发展和植物矮化机理初探，植物的矮化研究取得了较大进展。

## 1 植物矮化基因研究现状

### 1.1 禾本科植物矮化基因

**1.1.1 水稻** 作物上的第一次绿色革命源于矮秆水稻的成功培育及生产运用。水稻矮化基因遗传可分为单基因控制的质量性状遗传和多基因控制的数量性状遗传，现有研究表明，多数突变体是由一对隐性基因控制的。梁国华等<sup>[7]</sup>将籼稻矮源依据基因对数的差异分为两类，一类由单个主效基因控制，一般为非等位基因；另一类由多个微效基因控制。随着水稻遗传图谱的构建，与株高相关的DNA位点相继被找到，水稻矮秆性状研究逐渐深入到分子水平上。

自20世纪以来，水稻的矮秆基因挖掘与鉴定工作逐步完善，矮秆基因的命名已经标准化，其中*D*表示矮秆，*Sd*表示半矮秆<sup>[8-9]</sup>。根据发现的年代对基因进行编号，目前登记了62个*D*基因和15个*Sd*基因。水稻株高主要受1~3个主效基因控制。大多数“籼稻型”品种的天然或人工诱导的矮秆突变体都是半矮秆基因*Sd1*的纯合子，很少受2个、3个或更多的基因调控。类似的情况也存在于日本多个水稻品种中<sup>[10-12]</sup>。1981年，Rutger等报道了1株突变水稻“76:4512”，

它有一个伸长的最上节间 S641。引起这种表型的基因与 *Sd1* 无关, 被命名为 *Eui* 基因 (Elongated Uppermost Inter-Node) [13]。杂交试验表明, *Eui* 对 *Sd1* 具有完全或不完全的显性。目前已克隆出多个矮秆基因, 如 *Oscps1*、*GID2*、*D50*, 其中 *D50* 的定位区间接近于矮秆突变体 *sdp* 的定位区间。*D50* 突变可引起细胞分裂方向发生改变, 细胞壁和胞间层果胶出现不规则沉积现象, 肌动蛋白维管束在分生组织中薄壁细胞加厚, 导致薄壁处细胞排列异常, 植株呈矮化表型。张仕琪 [14] 通过农杆菌转化法将玉米的 DOF (DNA binding with one finger) 和 GATA 转录因子家族转入到日本晴水稻中, 获得了稳定的矮化株系 *dof34*, 田间试验表明 *dof34* 的株高相较于野生型偏低。

**1.1.2 玉米** 玉米的株高主要分为高秆 (2.5 m 以上)、中秆 (1.8~2.5 m)、低秆 (1.8 m 以下) 3 类 [15], 自然界中存在的野生玉米多为中高秆玉米, 受环境、繁殖模式及株高影响, 易倒伏、存籽难, 无法进行长期的遗传繁殖。玉米株高受不同位点上的主效基因控制, 从而使得玉米的节间长度和株高明显缩短和降低。已知这类基因约 20 个, 如 *Br*、*Br2*、*Mi*、*Py* 等, 目前运用最广泛的玉米矮秆材料主要由 *Br2* 隐性基因控制, 如墨西哥矮秆玉米杂交品种 “AN-360”。我国玉米矮化育种始于 20 世纪 60 年代, 结合国内外矮化遗传育种经验, 成功培育出武陟矮化玉米, 创制了我国珍贵的玉米矮化资源。Zhang 等发现了 1 株玉米矮化突变体 *d2014*, 植株表现矮化、叶片直立, 利用该野生突变体与野生型 *WT* 杂交构建大规模  $F_1$  群体,  $F_1$  群体植株株高与野生型植株株高相符合, 表明 *d2014* 的矮化表型由隐性基因突变导致 [16]。中国农业科学院对自发突变的 *das* 矮生突变体和野生型玉米的生长表型进行比较, 结果表明 *Das* 基因突变既影响节间的长度又影响节间的数目, 暗示该基因可能作用于细胞的长度、数目、分化能力等 [17-18]。Wang 等 [19] 通过联合 RNA-sequence 对差异表达基因 *DEGs* 进行功能注释, 结果发现 *DEGs* 导致植株高度降低、节间长度缩短, 抑制细胞纵向伸长导致 *D11* 出现矮化表型, *D11* 茎的高度扭曲和木质化, 表明在 *D11* 茎的发育过程中发生了显著的发育障碍。

**1.1.3 小麦** 小麦株高受主效基因控制和修饰基因影响。目前已鉴定出 20 多个主效矮秆基因,

这些基因多来自农林 10 号的 *Rht1*、*Rht2* 和赤小麦的 *Rht8*、*Rht9*, 矮秆基因单一化现象十分严重 [20]。*Rht* 基因会降低小麦株高, 抗倒伏, 增加分蘖, 提高产量和收获指数。乔悦等 [21] 通过构建 *Rht4* 的  $F_2$  群体, 结合集团分离分析法 (Bulked Segregant Analysis, BSA), 开发了与 *Rht4* 紧密连锁的分子标记, 将 *Rht4* 定位到 2BL 染色体上 1.4 cM 的遗传区间上, 其中候选基因 *2BL-8* 经研究发现可能与 *Rht4* 株高发育相关。Tang 等 [22] 通过对 *Rht18* 的后代株高进行试验分析, 发现其与 *Rht-D1b* 株系的株高基本相同, 均比双矮秆株系矮约 26%, 而双矮株系的株高又比高株系矮 13%, 但 *Rht18* 的胚芽鞘长度比 *Rht-D1b* 长 42%。Priyanka 等 [23] 将携带等位基因 *Rht-4c* (株高 44 cm) 的矮秆突变体与高株 *cv* 进行杂交, 利用 *Rht4c* 作为 “报告基因” 的矮化表型, 在鉴定株高修饰 QTL 的增强子和抑制子类型方面取得了很大成功; 此外, 研究发现, 当矮秆突变等位基因转移到不相关的遗传背景中, 因遗传背景的差异可能会产生一系列表型差异。柴松岳 [24] 对来源于吐鲁番的矮秆波兰小麦携带的隐性矮化基因 *Rht-dp* 进行遗传分析, 发现 *Rht-dp* 为单基因, 同时开发新的 *Rht-B1* Indel 分子标记与 *Rht-dp* 共分离。

## 1.2 茄科植物矮化基因

**1.2.1 番茄** 番茄主要通过甲基磺酸乙酯 (Ethyl methane sulfonate, EMS) 化学诱变产生矮化突变体。番茄的矮化性状研究主要集中在 “Heinz1706” 和 “Micro-Tom” 两个品种上。杨宁 [25] 利用 “Heinz1706” EMS 诱变获得的矮化突变体进行转录组测序分析, 筛选相关基因, 找到了 4 个矮化相关基因 (*Solyc02g083880.2*、*Solyc03g006360.2*、*Solyc06g008580.2* 和 *Solyc04g017720.2*), 对其进行荧光定量 PCR 验证, 检测结果与转录组测序结果一致, 基因表达水平变化趋势也一致, 证明这 4 个基因有可能参与 “Heinz1706” EMS 矮化突变体的矮化进程。根据枝梢的生长程度, 番茄可分为有限生长型和无限生长型两类。“Micro-Tom” 属于有限生长型, 株型十分紧凑, 株高仅 10~20 cm, 其矮化表型主要由 *Sp* (self-pruning)、*D* (dwarf) 及 *Mnt* (miniature) 3 个基因隐性突变决定 [26]。研究表明, “Micro-Tom” 由于 *Sp* 基因突变呈现有限生长, 与无限生长型番茄相比, 其 227 位核苷酸序

列由 C 突变成 T, 致使所编码蛋白质的第 76 位氨基酸由 Pro 转变为 Leu, 从而导致基因功能的缺失<sup>[26]</sup>。但是 *Sp* 基因突变不是导致“Micro-Tom”植株呈矮化表型的主要原因, 有限生长型中 UC-82、M82 等呈现高大表型。Bishop 等<sup>[27]</sup>成功分离了与矮化表型相关的 *D* 基因, 并发现该基因编码 BR 生物合成途径中的 1 个关键酶, 直接阻碍 BR 合成; “Micro-Tom”呈现出的株型矮化紧凑、叶片小且颜色深等表型特征与其他 BR 缺失突变体十分相似。Marti 等<sup>[28]</sup>对“Micro-Tom”进行外源 BR 处理, 发现经处理后的“Micro-Tom”节间显著伸长, 经试验验证在 *D* 基因上找到了突变位点, 表明了“Micro-Tom”的 *D* 基因上发生了突变并导致植株最终呈现矮化表型。

**1.2.2 辣椒** 大量研究表明, 辣椒株高与产量呈正相关。由于我国南方夏季高温高湿, 普通辣椒生长过程中极易受影响, 造成开花期和结果期倒伏, 病虫害发生率高, 容易导致大面积绝收。针对这一现象, 辣椒研究逐渐着重于矮化株型的选育上。蒋向辉等从“怀椒六号”<sup>60</sup>Co- $\gamma$  射线辐射后代中选得 1 株突变体, 经随机扩增多态性 DNA (RAPD) 分子标记分析, 发现该突变性状由基因突变引起, 进一步分析其  $F_1$  代表型数据, 结果表明其突变性状由隐性基因决定<sup>[29]</sup>。

### 1.3 葫芦科植物矮化基因

**1.3.1 南瓜** 南瓜的蔓一般较长, 农业生产中所需要的栽培空间大, 造成了单位面积内种植密度较低、产量较少, 将其进行矮化更适合密集种植, 且更易于管理, 农业生产应用上更具优势。据报道, 武涛等<sup>[30]</sup>对从南瓜“无蔓 1 号”自交后代中分离出的矮化突变体 *cga* 进行遗传学分析, 结果表明矮化南瓜与长蔓南瓜主要存在主蔓长度、节间长度、节间数目等性状差异, 其蔓生性状受一对基因控制, 即控制矮生性状的显性基因和控制蔓生性状的隐性基因。陈烁<sup>[31]</sup>运用 BSA 方法和简单序列重复 (Simple Sequence Repeats, SSR) 分子标记对印度南瓜长蔓自交系 6820 和短蔓自交系 1820 进行杂交自交后构建的  $F_2$  群体进行初步定位, 确立了 6 个标记与印度南瓜短蔓性状存在线性相关。Zhang 等<sup>[32]</sup>以 2 个南瓜自交系 Rimu 和 SQ026 为亲本, 建立了  $F_1$  和  $F_2$  群体, 通过 BSA 方法和后续基因组分析, 获得了控制藤本长度的候选基因 *Cma\_004516*; 利用基因分型

(Genotyping-by-Sequencing, GBS) 技术开发出的 bin 标记构建了第一张南瓜高密度遗传图谱, 为南瓜矮藤的全基因组定位和 QTL 定位提供了参考, 并为瓜类基因组的比较分析提供了依据。鉴定出的矮化 QTL 为矮化基因的鉴定和南瓜矮化分子机制的揭示奠定了基础。

**1.3.2 黄瓜** 黄瓜矮化株型的应用有利于实现黄瓜的高效密培和机械化采收。近年来, 国内外学者运用图位克隆等方法克隆出多个黄瓜紧凑型 (矮化) 基因。利用 SSR 标记对父母本为紧凑蔓生的黄瓜自交系 PI308915 和规则蔓生的 PI249561 的 150 个  $F_{2:3}$  家系进行了全基因作图, 构建了 7 个染色体上覆盖 527.5 cM 的遗传图谱, 连锁分析将 *Cp* 基因定位于黄瓜 4 号染色体长臂端, 鉴定出与 *Cp* 共分离的分子标记, 对 1 200 多个  $F_2$  代植株群体进行精细遗传作图, 将 *Cp* 基因座定位在 220 kb 区间<sup>[33]</sup>。雍建朋等<sup>[34]</sup>以黄瓜矮生材料 W17201 及蔓生材料 W17200 为亲本构建了  $F_2$  群体, 利用原有基础对 *Cp* 基因进行精细定位, 利用黄瓜全基因组测序结果, 结合生物学分析, 在标记区域内开发出多个新标记, 并将 *Cp* 基因由初始的 220 kb 区间内定位至更小的 178 kb 区间内, 同时在此区间内只存在 1 个跨膜蛋白受激酶 ER, 为黄瓜矮生性状的分子标记辅助育种提供了科学依据。后续研究报道, 黄瓜矮化突变体 *Csdw* 主茎细胞由于分裂过程中受阻, 导致黄瓜节间缩短<sup>[35]</sup>。黄瓜矮化基因组遗传图谱的构建和完善为葫芦科作物矮化基因的研究提供了新思路, 加快了遗传组学分析和功能分析的研究进展。

## 2 激素调控下植物矮化突变体类型

植物激素是由植物自身代谢产生的一类有机物质, 主要有 GA、BR、IAA 等<sup>[4]</sup>, 这些激素促进或抑制植物的生长发育, 且各种激素信号通路之间存在相互作用。大量研究显示, 多数植物矮化突变体与植物的 GA 和 BR 有关, 少数与 IAA 有关。

### 2.1 GA 类矮化突变体

GA 是一种四环二萜类化合物, 目前已经鉴定 136 种, 仅发现  $GA_1$ 、 $GA_3$ 、 $GA_4$ 、 $GA_7$  存在生理活性。GA 主要参与植物体内赤霉素生物合成和信号传导, 因此 GA 类矮化突变体分为自身合成缺陷突变体和信号传导矮化突变体<sup>[4]</sup>, 自身合

成缺陷突变体可以通过外施 GA 使之恢复成野生型表型，而信号传导矮化突变体无法通过此方法恢复表型，信号通路异常造成激素不敏感突变体。

人们已经在花生、水稻、蓖麻、小麦等农作物中发现了许多 GA 类矮化突变体。李欢倪等<sup>[36]</sup>通过山花 13 号的诱变，获得了 1 个花生半矮化突变体 *sdm1*，该突变体叶片中 GA 含量显著低于山花 13 号，研究发现 *sdm1* 突变体内赤霉素合成酶发生变化，从而导致矮化表型的出现，通过 GA<sub>3</sub> 外源喷施处理突变体，能使其恢复至山花 13 号的正常株高，证明其是 GA 自身合成缺陷突变体。郭妍妍等<sup>[37]</sup>通过已构建的水稻 Ac/Ds 突变体系，发现 1 个新的编码假拟氧化还原酶蛋白的株高控制基因，预测可能通过编码该蛋白影响赤霉素合成，从而对水稻株高起到重要作用。代梦媛等<sup>[38]</sup>采用了赤霉素合成抑制剂缩节胺处理滇苘 2 号，300 mg/L 缩节胺处理的蓖麻株高显著降低，花期相较于未处理的蓖麻花期推迟 1~7 d。Tang 等<sup>[22]</sup>研究发现，小麦 *Rht18* 的株高与 *Rht-D1a* 相比降低 25% 左右，通过将 *Rht18* 与 *Rht-D1b* 杂交，进一步降低了株高，表明 *Rht18* 突变能够降低 GA 含量，从而降低株高，而突变 *DELLA* 基因通过干扰 GA 信号负调控小麦生长。

除了农作物，在其他作物中也发现与 GA 相关的矮化突变体。Guo 等<sup>[39]</sup>用 2 个从蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*) Tnt1 逆转录转座子标记突变群体中分离的等位基因对严重矮化突变体 *mnp1* 进行表征，利用正向遗传和全基因组重测序方法克隆出 *MNPI/Medtr7g011663* 基因，通过同源基因聚类分析得出此基因与参与 GA 生物合成第一步的酶，如豌豆 *LS*、番茄 *GIB-1*、拟南芥 *CPS1/GAI*、水稻 *OsCPS1* 聚类良好，通过外源 GA 喷施处理，*mnp1* 的矮化表型得到显著恢复。Zeng 等<sup>[40]</sup>通过 EMS 诱变获得甘蓝型突变体 *bnac.dwf*，经测量株高约 95 cm，试验验证其受 1 对隐性基因控制，且对赤霉素不敏感。石淑稳等<sup>[41]</sup>利用 EMS 诱变获得 2 株甘蓝突变体 *ds-1* 和 *ds-2*，株高分别为 106、95 cm，其中 *ds-1* 由 1 对不完全显性基因控制，对赤霉素不敏感，是一个极具育种价值的矮生植物资源。Foisset 等<sup>[42]</sup>通过 EMS 诱变获得的甘蓝型油菜矮化突变体 *b192* 受 *Bzh* 基因控制，该基因是第一个在生产上应用的油菜矮秆基因，对赤霉素不敏感。从目前已有

报道的研究来看，仅少数油菜矮源进行了基因定位、克隆及功能分析等，国内尚未有油菜矮秆基因在生产上成功应用的报道，优秀矮秆种质资源匮乏是当前油菜矮化育种面临的主要问题。

## 2.2 BR 类矮化突变体

BR 是类固醇植物激素，主要作用于植物的生长与分化及侧枝形成。目前在模式植物拟南芥中克隆到 *DET2*、*Dwarf1*、*Dwarf4* 等 13 个与 BR 合成相关的基因，以及 *BAK1*、*BRS1*、*Bri* 和 *Bri2* 共 4 个与 BR 信号传导相关的基因<sup>[43]</sup>。在水稻、黄瓜、玉米、油菜等作物中也发现了参与 BR 自身合成和信号传导异常的基因。Hou 等<sup>[44]</sup>发现 1 个黄瓜自发矮突变体 *super compact-2 (scp-2)*，遗传分析结果表明，*scp-2* 不同于之前报道的两种矮突变体 *compact (cp)* 和 *super compact-1 (scp-1)*，*scp2* 突变体幼苗表现出暗生长的去黄化现象，以及细胞伸长和血管发育缺陷，说明 *scp-2* 是 BR 生物合成缺乏的突变体。郑立伟<sup>[45]</sup>以矮化苹果砧木 T337 为试验材料，选取了 BR 合成关键基因 *CBB1*，根据 mRNA 测序结果筛选出与 BR 信号传导相关的苹果新 *mi R492* 及其靶基因 *BAK1*，以 T337 的 cDNA 为模板，克隆了 *Md CBB1.1*、*Md CBB1.2* 和 *Md BAK1.1*、*Md BAK1.2* 基因，通过生物信息学分析，表明 *Md CBB1* 和 *Md BAK1* 是与 BR 相关的 *CBB1* 和 *BAK1* 基因，并且二者受 BR 信号调控，T337 植株经 BL (BR 人工合成类似物) 处理后株高显著提高。

对拟南芥研究发现多个 BR 不敏感型突变体，如 *Bri1*、*Cbb2*、*Det1*、*Det3* 等。*Bri1* 基因编码一种与富亮氨酸重复受体 ser/thr 激酶具有同源性的蛋白质，该基因在幼苗的分生组织、茎、根和下胚轴中高水平表达，而发育后期的表达水平较低，推测 *Bri1* 基因可能编码的是一种 BR 受体，该受体可能参与下游信号传递<sup>[46]</sup>。而 *Det3* 基因参与编码 H<sup>+</sup>-ATpase (V-ATpase) 的 C 亚基，V-ATpase 有调控细胞伸长和调节分生组织活性的作用<sup>[47]</sup>。

## 2.3 IAA 类矮化突变体

IAA 是一种植物体内普遍存在的内源生长素，在许多生物的生长过程中起重要的调节作用，如维管束伸长、果实发育和顶端优势等，几乎参与植物生长发育的全过程。大多数生长素相关基因通过调节细胞分裂与伸长、顶端优势及叶芽和果实发育等过程中生长素的含量，达到参与植物发

育和形态构成的目的。现有研究报道的基因,如生长素酰胺合成酶(Gretchen Hagen 3, GH3)、生长素/吲哚-3-乙酸(Auxin/Indole-3-Acetic Acid, Aux/IAA)、生长素上调小RNA基因(Small Auxin-up RNAs, SAUR)均在生长素信号转导的早期阶段对生长素刺激作出响应<sup>[48]</sup>。目前植物矮化突变体与IAA相关性研究较少,主要集中在拟南芥、蓖麻和油菜中。Feng等<sup>[49]</sup>通过对蓖麻基因组中与生长素相关的基因家族ARF、GH3和Aux/IAA进行多序列比对、系统发育分析和顺势作用元件鉴定等综合分析,找到8个在高茎蓖麻和矮茎蓖麻中存在差异性表达的生长素相关基因。在拟南芥突变体*yuc1D*中,*Yuc*基因突变导致其编码控制的IAA合成途径中的一个关键酶功能失效,从而阻碍IAA合成,植株呈顶端优势丧失、植株高度下降等现象<sup>[49-50]</sup>。Cheng等<sup>[51]</sup>将显性矮秆突变体G7和常规品系进行杂交,得到F<sub>2</sub>分离群体,通过MutMap对矮秆和高秆植株进行高通量测序分析,将矮化突变基因定位在甘蓝型油菜C05染色体上,区间为0.6 Mb,候选基因分析显示,1个SNP位点导致Bna.IAA7结构域II的氨基酸变化,有助于矮化表型,这与Bna.IAA7中IAA获得功能突变体的表型一致。虽然近年来激素与植株高度之间的关系研究多样,但对辣椒、芝麻、棉花等的研究仍未深入,激素途径影响是否存在于所有植物中仍属未知。激素和矮化性状之间的相互作用关系仍需深入探讨。

### 3 植物矮化基因克隆与功能研究

#### 3.1 矮化基因克隆

目前已经定位了许多水稻矮秆基因,如位于1号染色体上的*DI5*、*DI6*、*Sd-1*,位于5号染色体上的*DI*,位于7号染色体上的*D6*等。王翠红等<sup>[52]</sup>通过EMS诱变水稻“LTH”品种获得稳定的矮化突变体*LTH-m3*,利用图位克隆技术和功能基因互补验证得到该突变体是一个新的*DI*基因的等位突变体,利用农杆菌介导法将野生型中*DI*的互补载体转移到突变体中,观察后代株高表型,发现株高能恢复至野生型正常水平,结果表明*DI*基因突变直接导致植株矮化。李燕娇等<sup>[53]</sup>对矮秆基因*D55*进行精细定位,首次将该基因定位于水稻11号染色体上53.1 kb区间内。

小麦的矮化基因主要分为主效降低株高基因

*Rht*、草丛型矮生基因*D*、单茎矮生基因*Us*,研究着重于*Rht*基因。Velde等<sup>[54]</sup>通过研究检测了野生型*RHT-1*蛋白在小麦不同组织器官中的表达,利用*Rht-1*的等位基因突变株系*Rht-B1b*和*Rht-D1b*证实其在开放阅读框内能够编码DELLA蛋白,同时对等位突变系*Rht-D1c*研究发现,其对GA介导的降解反应迟钝,从而导致小麦植株出现严重矮化表型。

王德兴等<sup>[55]</sup>通过EMS辐射诱变向日葵恢复系189R得到稳定的矮秆突变体*189edR*,以其为亲本、原189R为父本杂交获得的F<sub>1</sub>代,以及以向日葵常用不育系412A为母本、*189edR*为父本杂交获得的F<sub>1</sub>代,均呈矮化表型性状,因此*189edR*是显性基因控制的矮秆突变体。

向太和等<sup>[56]</sup>从矮牵牛QL01自交得到的后代中获得1株自然矮化突变体*Pdwarf1*,表型为植株较矮,叶和花小,花期提前,花量变大,通过荧光定量PCR分析发现,赤霉素GA<sub>1</sub>基因在茎中表达量显著降低,其他器官无明显差异,通过外施赤霉素能恢复*Pdwarf1*的表型高度。

近年来通过利用不同方法,在水稻、拟南芥、玉米等作物中克隆出多个编码GA合成途径中的酶的基因。在拟南芥中也克隆到多个与BR生物合成和信号传导相关的基因。早在1999年,就基于图位克隆技术鉴定到了第一个水稻矮化突变体基因*Dwarf1*(*D1*),截至目前已经鉴定了90多个水稻矮化突变体。高粱中能显著提高产量和抗病性的矮化基因*Dw1*和*Dw3*已被克隆。目前已被报道的玉米矮化基因有*Br*、*Bv*、*D8*等60多个,已经完成克隆的基因有*D(t)*、*D9*、*Br*等基因<sup>[39]</sup>。王玉兰等<sup>[57]</sup>根据GDR数据库桃基因组序列对半矮生桃*F-box*基因*KF023192*进行了cDNA序列克隆,该序列与数据库中的序列比对一致,无变异位点,但是克隆所得的该基因全长缺失近700 bp,具体原因需进一步研究。王江英等<sup>[58]</sup>利用同源克隆技术从云南矮生山茶品种“恨天高”的茎尖组合中克隆出*CrGA20ox1*,该基因为赤霉素20-氧化酶基因克隆得出的,通过对4种山茶(红山茶、连蕊茶、金花茶和“恨天高”山茶)实时荧光定量PCR分析发现,“恨天高”中*CrGA20ox1*表达量最低,红山茶表达量最高,而该山茶为乔木类,株型较高,该研究证明*CrGA20ox1*的表达量高低与植株高度呈正相关。

### 3.2 矮化基因功能研究

转基因已成为作物遗传育种新型方式。目前矮化转基因研究主要集中在大麦、水稻、烟草、番茄等作物上。景晓东等采用基因枪轰击法将硫氧还蛋白基因 *Trxs* 转入啤酒大麦, 该基因源自蓝色黑鸭草 (*Phalaris coerulescens* L.), 并获得了一系列外源基因稳定遗传并能正常表达的转基因株系。经过连续多代大田种植, 发现了 2 个突变株系 *HS-1* 和 *HS-2*, 其农艺性状稳定, 植株表现为半矮秆表型, 抗倒伏能力强<sup>[59]</sup>。张仕琪<sup>[14]</sup>通过农杆菌介导转基因技术成功构建 21 个过表达载体, 将转录因子基因转入水稻愈伤组织后成功获得 423 株转基因水稻株系, 经后续试验从中筛选出两个可能是由转录因子引起矮化的转基因株系, 经测序确定为转 *Dof34* 基因和转 *GATA18* 基因的转基因水稻, 通过卡方检验两基因水稻后代株高数据, 转 *Dof34* 水稻后代株高符合孟德尔遗传第二定律, 表明转 *Dof34* 水稻为显性基因控制的矮化表型。王江英等<sup>[58]</sup>对克隆得到的 *CrGA20ox1* 进行正反义表达载体构建, 同时将正反义目的基因整合到烟草基因组中, 经试验及形态学观察, 转正义 *CrGA20ox1* 使得烟草株高增高, 节间伸长, 转反义 *CrGA20ox1* 使得烟草株高降低, 节间缩短。王保全等<sup>[59]</sup>将 *PpADC* 基因超量表达载体遗传转化番茄, 研究其在桃树生长发育中的生物学功能及观测转基因植株生长发育状况, 结果表明, *PpADC* 基因在转基因番茄中超量表达, 通过对转基因株系体内的腐胺含量进行测定, 发现该株系中的表达量显著低于野生番茄, 外源喷施 GA 能恢复其株高表型, 表明 *PpADC* 基因能促进植株体内腐胺的合成量, 使得 GA 合成量下降, 从而造成植株矮化。转基因水稻上也出现了类似的结果<sup>[60]</sup>。

## 4 展望

矮化植株能够充分利用耕地, 并能增强光合效率、抗倒伏、抗病虫害, 从而提高产量, 提升单位面积产值, 因此矮化育种、栽培已成为现今农作物和蔬菜作物的热门研究方向。水稻因其生长周期中存在多个影响产量的时期, 植株本身应对不同时期的能力至关重要, 矮化使得水稻在分蘖期和灌浆期不易倒伏, 保持植株完整, 水稻粒数最大化, 从而提升水稻产量。但目前国内外品

质极优的水稻品种并未有矮生水稻, 这促使我们思考水稻品质会否因产量的提升而降低, 能否将矮生水稻运用在生产实践中, 从而产生更高的经济效益和较优的品质。目前国内主要栽培的玉米仍以中高秆玉米为主, 易受大风天气影响, 易产生连片倒伏现象, 造成玉米产量和质量大幅度下降。大豆在 20 世纪就已采用密植矮植株的方式来提升产量, 目前研究仍选用此模式。矮化园艺作物主要集中在草坪草和部分果树、花卉上。草坪草需要具备最适宜高度、耐踩踏、生长效力好、恢复能力好等特点, 其矮化研究也在快速发展中, 目前已研究出多种矮化草坪草并于绿地上使用, 草坪草的矮化研究应充分结合环境实际情况, 提高其实用性。果树、花卉的矮化研究开始较晚, 研究种类较少, 主要集中在橘柚类植株上, 橘柚的成功矮化使得橘、柚的采摘难度降低, 单位时间内采摘量更大, 单位产值能有效最大化。从已有文献报道可知, 农作物矮化研究开始较早, 横向时间跨度较大, 但存在纵向跨度较小的问题; 而园艺植物矮化研究开始较晚, 存在阶段性重矮化轻质量等情况, 未来的矮化研究可多开发纵向研究领域, 将矮化育种、栽培运用到更多植物、更多方向上, 充分运用各国农作物、园艺作物的矮化经验并加以研究改良, 以有效拓宽丰富我国的矮化品种领域。

### 参考文献 (References):

- [1] 白丽君, 尹淑霞. 植物矮化突变体的来源及矮化机理研究进展 [J]. 生物技术通报, 2014 (6): 34-39.  
BAI L J, YIN S X. Advances in the sources and mechanisms of dwarf mutants in plants [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2014 (6): 34-39.
- [2] 于永红, 斯华敏. 水稻矮化相关基因的研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6 (3): 344-347. DOI:10.3969/j.issn.1672-1810.2005.03.022.  
YU Y H, SI H M. Advances in studies on dwarfing related genes in rice [J]. *Journal of Plant Genetic Resource*, 2005, 6 (3): 344-347. DOI:10.3969/j.issn.1672-1810.2005.03.022.
- [3] 吕广德, 靳雪梅, 郭营, 赵岩, 钱兆国, 吴科, 李斯深. 小麦株高分子遗传学研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2021, 22 (3): 571-582. DOI:10.13430/j.cnki.jgr.20200927001.  
LYU G D, JIN X M, GUO Y, ZHAO Y, QIAN Z G, WU K, LI S S. Advances in molecular genetics of wheat [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22 (3): 571-582. DOI:10.13430/j.cnki.jgr.20200927001.
- [4] 刘洁, 李润植. 作物矮化基因与 GA 信号转导途径 [J]. 中国农学通报, 2005 (1): 37-52. DOI:10.3969/j.issn.1000-6850.2005.01.012.

- LIU J, LI R Z. Crop dwarfing genes and GA signal transduction pathways [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005(1):37–52. DOI:10.3969/j.issn.1000–6850.2005.01.012.
- [5] ASHIKARI M, WU J Z, YANO M, SASAKI T, YOSHIMURA A. Rice gibberellin-insensitive-dwarf mutant gene Dwarf1 encodes the  $\alpha$ -subunit of GTR-binding protein [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(18):10284–10289. DOI:10.1073/pnas.96.18.10284.
- [6] MORI M, NOMURA T, OOKA H, ISHIZAKA M, YOKOTA T, SUGIMOTO K, OKABE K, KAJIWARA H, SATOH K, YAMAMOTO K, HIROCHIKAH, KIKUCHI S. Isolation and characterization of a rice dwarf mutant with a defect in brassinosteroid biosynthesis. [J]. *Plant Physiology*, 130(3):1152–1161. DOI:10.1104/pp.007179.
- [7] 梁国华, 顾铭洪, 潘学彪, 嵇朝球, 印志伟. 几个籼稻半矮秆基因等位性和遗传效应分析 [J]. *江苏农学院学报*, 1996(1):25–30. LIANG G H, GU M H, PAN X B, JI C Q, YIN Z W. Analysis on allelism and genetic effect of semi-dwarf genes in indica rice [J]. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 1996(1):25–30.
- [8] MITSUNAGA S, TASHIRO T, YAMAGUCHI J. Identification and characterization of gibberellin-insensitive mutants selected from among dwarf mutants of rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 87:705–712. DOI: 10.1007/BF00222896.
- [9] HONG M C, TAKAMURE I, KINOSHITA T. Pleiotropic effect of dwarf genes on grain character in rice. [J]. *Journal of the Faculty of Agriculture*, 1996, 66:321–335. DOI: 10.20751/hdanwakai.35.0\_58.
- [10] GHOSE M, BUTANY W. Botanical improvement of varieties—General characters of Indian varieties and the application of genetics to rice improvement [J]. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences—Section B*, 1959, 49(5):287–302. DOI: 10.1007/BF03052051.
- [11] HIDEHIKO S, KOTARO M, XIONG W U, SUNOHARA H, MIURA K, WU T, SAEDA T, MIZUNO S Y, ASHIKARI M, MATSUOKA M, KITANO H. Effects of *Ss1l* gene controlling dm-type internode elongation pattern on lodging resistance and panicle characters in rice [J]. *Breeding Science*, 2006, 56(3):261–268. DOI: 10.1270/jsbbs.56.261.
- [12] TOMOAKI S, YOICHI M, HIDEKI K, SHOZO F. New Alleles of Rice *ebisu dwarf (d2)* Mutant Show both Brassinosteroid-Deficient and -Insensitive Phenotypes [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2012, 3(12):1699–1707. DOI: 10.4236/ajps.2012.312208.
- [13] RUTGER J N, CARNAHAN H L. A fourth genetic element to facilitate hybrid cereal production recessive tall in rice [J]. *Crop Science*, 1981, 21:373–376. DOI:10.2135/cropsci1981.0011183x002100030005x.
- [14] 张仕琪. 水稻转基因及其矮化株系的筛选与鉴定 [D]. 石家庄: 河北科技大学, 2020. ZHANG S Q. Screening and identification of transgenic rice and its dwarf lines [D]. Shijiazhuang: Hebei University of Science and Technology, 2020.
- [15] 樊景胜. 玉米矮生基因遗传及其利用 [J]. *黑龙江农业科学*, 1999(1):29–30. FAN J S. Inheritance and utilization of dwarf gene in maize [J]. *Journal of Heilongjiang Agricultural Sciences*, 1999(1):29–30.
- [16] ZHANG X, HOU X, LIU Y, ZHENG L J, YI Q, ZHANG H J, HUANG X R, ZHANG J J, HU Y F, YU G W, LIU H M, LI Y P, HUANG H H, ZHAN F L, CHEN L, TANG J H, HUANG Y B. Maize brachytic2 (*br2*) suppresses the elongation of lower internodes for excessive auxin accumulation in the intercalary meristem region [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1):589. DOI: 10.1186/s12870-019-2200-5.
- [17] 杨秀. 玉米矮生突变体 *das* 的鉴定和基因定位 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019. YANG X. Identification and gene mapping of dwarf mutant *das* in maize [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019.
- [18] PEIFFER J A, ROMAY M C, GORE M, FLINT-GARCIA S A, ZHANG Z W, MILLARD M J, GARDNER C A, MCMULLEN M D, HOLLAND J B, BRADBURY P J, BUCKLER E S. The genetic architecture of maize height [J]. *Genetics*, 2014, 196(4):1577–1589. doi:10.1534/genetics.113.159152.
- [19] WANG Y J, DENG D X, DING H D, XU X M, ZHANG R, WANG S X, BIAN Y L, YIN Z T, CHEN Y. Gibberellin biosynthetic deficiency is responsible for maize dominant *Dwarf11 (D11)* mutant phenotype: Physiological and transcriptomic evidence [J]. *the Public Library of Science ONE*, 2013, 8(6):e66466. DOI: 10.1371/journal.pone.0066466.
- [20] PENG J, RICHARDS D E, HARTLEY N M, MURPHY G P, DEVOS K M, FLINTHAM J E, BEALES J, FISH L J, WORLAND A J, PELICA F. ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400:256–261. DOI:10.1038/22307.
- [21] 乔悦, 陈亮, 胡银岗. 小麦矮秆基因 *Rht4* 的精细定位及候选基因分析 // 第十届全国小麦基因组学及分子育种大会摘要集 [C]. 北京: 中国作物学会, 2019. QIAO Y, CHEN L, HU Y G. Fine mapping and candidature analysis of dwarf gene *Rht4* in wheat // The 10th National Congress on Genomics and Molecular Breeding of Wheat [C]. Beijing: Crop Society of China, 2019.
- [22] TANG T, ACUÑA T, SPIELMEYER W, BOTWRIGHT RICHARD A. Effect of GA sensitive *Rht18* and GA insensitive *Rht-D1b* dwarfing genes on vegetative and reproductive growth in bread wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 26(11):2283–2289. DOI: 10.1093/jxb/eraa481.
- [23] PRIYANKA A, BALYANI H S, GUPTA P K. Identification of modifiers of the plant height in wheat using an induced dwarf mutant controlled by *RhtB4c* allele [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants: an international journal of functional plant biology*, 2020, 26(11):2283–2289. DOI: 10.1007/s12298-020-00904-0.
- [24] 柴松岳. 矮秆波兰小麦矮化基因 *Rht-dp* 的定位及克隆 [D]. 成都: 四川农业大学, 2019. CHAI S Y. Mapping and cloning of the dwarf gene *Rht-dp* in dwarf Polish wheat [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2019.
- [25] 杨宁. ‘Heinz 1706’ 番茄 EMS 诱变矮化突变体分析 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.

- YANG N. Analysis of dwarf mutants induced by EMS in tomato 'Heinz 1706' [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.
- [26] 刘小花, 张岚岚, 朱长青, 陈昆松, 徐昌杰. 'Micro-Tom' 番茄矮化微型机制及其在植物功能基因组学中的应用[J]. 遗传, 2008(10):1257-1264.
- LIU X H, ZHANG L L, ZHU C Q, CHEN K S, XU C J. Micromechanism of 'Micro-Tom' tomato dwarfing and its application in plant functional genomics [J]. *Genetic*, 2008(10):1257-1264.
- [27] BISHOP G J, HARRISON K, JONES D G. The tomato Dwarf gene isolated by heterologous transposon tagging encodes the first member of a new cytochrome P450 family [J]. *Plant Cell*, 1996, 8(6):959-969. DOI: 10.1105/TPC.8.6.959.
- [28] MARTÍ E, GISBERT C, BISHOP G J, MARK S, DIXON; JOSÉ L, GARCÍA-MARTÍNEZ. Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(9):2037-2047. DOI:10.1093/jxb/erj154.
- [29] JIANG X H, SHE C W, ZENG H B, LIU C, HAO B F. The identification of Capsicum frutescens L. mutant with traits of dwarf and pericarp crimple and their RAPD primary analysis [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2008, 26(5):524-527. DOI:10.3969/j.issn.2095-0837.2008.05.017.
- [30] 武涛, 秦智伟, 周秀艳, 杜亚琳. 葫芦科作物矮化突变体的遗传学及细胞生理学研究进展[J]. 中国蔬菜, 2009(20):13-15.
- WU T, QIN Z W, ZHOU X Y, DU Y L. Advances in genetics and cell physiology of dwarf mutants in cucurbitaceae plants [J]. *China Vegetables*, 2009(20):13-15.
- [31] 陈烁. 印度南瓜 (*Cucurbita maxima*) 长短蔓 SSR 分子标记的研究 [D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2018.
- CHEN S. Studies on SSR molecular markers of *Cucurbita maxima* from India [D]. Harbin: Heilongjiang University, 2018.
- [32] ZHANG G, REN Y, SUN H, GUO S G, ZHANG F, ZHANG J, ZHANG H Y, JIA Z C, FEI Z J, XU Y, LI H Z. A high-density genetic map for anchoring genome sequences and identifying QTLs associated with dwarf vine in pumpkin (*Cucurbita maxima* Duch.) [J]. *BMC genomics*, 2015, 16(1):1-13. DOI: 10.1186/s12864-015-2312-8.
- [33] LI Y, YANG L, PATHAK M, LI D, HE X M, WENG Y Q. Fine genetic mapping of cp: a recessive gene for compact (dwarf) plant architecture in cucumber, *Cucumis sativus* L. [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123:973-983. DOI: 10.1007/s00122-011-1640-6.
- [34] 雍建朋, 李玉红, 孟永娇, 钟艳花, 程智慧, 陈鹏. 黄瓜矮生基因 (cp) 连锁的简单重复序列 (SSRs) 和序列标签位点 (STS) 标记 [J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(10):1152-1158. DOI:10.3969/j.issn.1674-7968.2013.10.003.
- YONG J P, LI Y H, MENG Y J, ZHONG Y H, CHENG Z H, CHEN P. Cucumber dwarf gene (CP) linked simple repeat sequence (SSRS) and sequence tag site (STS) markers [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2013, 21(10):1152-1158. DOI:10.3969/j.issn.1674-7968.2013.10.003.
- [35] 徐丽霖. 黄瓜矮化突变体基因克隆及功能分析 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- XU L L. Cloning and functional analysis of cucumber dwarf mutant gene [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.
- [36] 李欢倪, 仇静静, 马俊杰, 李长生, 侯蕾. 花生半矮化突变体 *sdm1* 的表型分析与赤霉素响应研究 [J]. 山东农业科学, 2017, 49(12):1-5. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2017.12.001.
- LI H N, QIU J J, MA J J, LI C S, HOU L. Phenotypic analysis and gibberellin response of peanut semi-dwarf mutant *SDM1* [J]. *Journal of Shandong Agricultural Sciences*, 2017, 49(12):1-5. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2017.12.001.
- [37] 郭妍妍, 赵丁丁, 孙丙耀. 水稻 Ds 标记的矮秆突变体的分子鉴定 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(16):35-39. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.16.008.
- GUO Y, ZHAO D D, SUN B Y. Molecular identification of a DS-labeled dwarf mutant in rice [J]. *Journal of Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(16):35-39. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.16.008.
- [38] 代梦媛, 高梅, 郭丽芬, 李文昌. 3 种赤霉素合成抑制剂对蓖麻株高和开花的影响 [J]. 山西农业科学, 2018, 46(10):1618-1622. DOI:10.3969/j.issn.1002-2481.2018.10.08.
- DAI M Y, GAO M, GUO L F, LI W C. Effects of three gibberellin synthesis inhibitors on plant height and flowering of castor bean [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2018, 46(10):1618-1622. DOI:10.3969/j.issn.1002-2481.2018.10.08.
- [39] GUO S, ZHANG X, BAI Q, ZHAO W, FANG Y, ZHOU S L, ZHAO B, HE L, CHEN J. Cloning and functional analysis of dwarf gene Mini Plant 1 (MNP1) in *Medicago truncatula*. [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(14):4968. DOI: 10.3390/ijms21144968.
- [40] ZENG X H, ZHU L X, CHEN Y L, QI L P, PU Y, WEN J, YI B, SHEN J X, MA C Z, TU J X, FU T D. Identification, fine mapping and characterisation of a dwarf mutant (*bnac.dwf*) in *Brassica napus* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(2):421-428. DOI: 10.1007/s00122-010-1457-8.
- [41] 石淑稳, 周永明, 魏泽兰, 吴江生, 刘后利. 甘蓝型油菜矮秆突变体 DS-1 和 DS-2 [J]. 作物品种资源, 1997(3):15. DOI:10.19462/j.cnki.1671-895x.1997.03.006.
- SHI S W, ZHOU Y M, WEI Z L, WU J S, LIU H L. *Brassica napus* dwarf mutants DS-1 and DS-2 [J]. *Crop Variety Resources*, 1997(3):15. DOI:10.19462/j.cnki.1671-895x.1997.03.006.
- [42] FOISSET N, DELOURME R, BARRET P, HUBERT N B S, LANDRY B S, RENARD M. Molecular-mapping analysis in *Brassica napus* using isozyme, RAPD and RFLP markers on a doubled-haploid progeny [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93(7):1017-1025. DOI: 10.1007/BF00230119.
- [43] GAO Y N, WANG G Q, YUAN S J, Y L, ZHAO J F, ZHANG W H, LI X Y. Phenotypic analysis and molecular characterization of an allelic mutant of the D61 gene in rice [J]. *The Crop Journal*, 2014, 2(4):175-182. DOI: 10.1016/j.cj.2014.04.003.
- [44] HOU S, NIU H, TAO Q Y, WANG S H, GONG Z H, LI S, WENG Y Q, LI Z. A mutant in the *CsDET2* gene leads to a systemic brassinosteroid

- deficiency and super compact phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017,130 (8):1693–1703. DOI: 10.1007/s00122–017–2919–z .
- [45] 郑立伟. 苹果矮化砧木 T337 中 BR 相关基因 CBB1、miR492 及其靶基因 BAK1 的克隆与表达分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- ZHENG L W. Cloning and expression analysis of BR-related genes CBB1, Mir492 and their target gene BAK1 in apple dwarfing stock T337 [D]. Yang ling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2016.
- [46] IVAN D, BARRERO F, BENJAMIN R, BERGSMAN, GURMUKH J, MITCHELL R, TUINSTRAN. A stable dw3 allele in Sorghum and a molecular marker to facilitate selection [J]. *Crop Science*, 2012, 52 (5):2063. DOI: 10.2135/cropsci2011.12.0631 .
- [47] LAWIT S J, WYCH H, XU D P, KUNDU S M, TOMES D. Maize DELLA proteins dwarf plant8 and dwarf plant9 as modulators of plant development [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51 (11):1854–1868. DOI: 10.1093/pcp/pcq153.
- [48] LARSSON E, VIVIAN-SMITH A, OFFRINGA R, SUNDBERG E. Auxin homeostasis in *Arabidopsis ovules* is anther-dependent at maturation and changes dynamically upon fertilization [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1735. DOI: 10.3389/fpls.2017.01735.
- [49] FENG L, LI G, HE Z, HAN W, SUN J, HUANG F, DI J, CHEN Y. The ARF, GH3, and Aux/IAA gene families in castor bean (*Ricinus communis* L.): Genome-wide identification and expression profiles in high-stalk and dwarf strains. [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 141:111804. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.111804.
- [50] MASHIGUCHI K, TANAKA K, SAKAI T, SUGAWARA S, KAWAIDE H, NATSUME M, HANADA A, YAENO T, SHIRASU K, YAO H, MCSTEEN P, ZHAO Y, HAYASHI K, KAMIYA Y, KASAHARA H. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108:18512–18517. DOI: 10.1073/pnas.1108434108 .
- [51] CHENG H, JIN F, ZAMAN Q, DING B, HAO M W, HUANG Y, RACHEL W, DONG Y, HU Q. Identification of Bna.IAA7.C05 as allelic gene for dwarf mutant generated from tissue culture in oilseed rape [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19 (1):500. DOI: 10.1186/s12870–019–2094–2.
- [52] 王翠红, 马建, 王帅, 田鹏, 岂长燕, 赵志超, 王久林, 王洁, 程治军, 张欣, 郭秀平, 雷财林. 一个新的水稻 D1 基因等位突变体的遗传鉴定与基因功能分析 [J]. 作物学报, 2016, 42 (9):1261–1272. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2016.01261.
- WANG C H, MA J, WANG S, TIAN P, HE C Y, ZHAO Z C, WANG J L, WANG J, CHENG Z J, ZHANG X, GUO X P, LEI C L. Genetic analysis of a new rice D1 gene and its functional analysis [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42 (9):1261–1272. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2016.01261.
- [53] 李燕骄, 刘雅慧, 孙学军, 周旭珍, 李容柏. 水稻显性矮秆基因 D55 的精细定位 [J]. 分子植物育种, 2018, 16 (12):3794–3800.
- LI Y J, LIU Y H, SUN X J, ZHOU X Z, LI R B. Mapping of dominant dwarf gene D55 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16 (12):3794–3800.
- [54] VELDE K V, THOMAS S G, HEYSE F, KASPAR R, STRAETEN D V, Rohde A. N-Terminal truncated RHT-1 proteins generated by translational reinitiation cause semi-dwarfing of wheat green revolution alleles [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14 (4):679–687. DOI: 10.1016/j.molp.2021.01.002.
- [55] 王德兴, 崔良基, 宋殿秀, 孙恩玉, 刘金刚. 向日葵矮秆突变体的遗传分析 [J]. 宁夏农林科技, 2015, 56 (7):41–42, 56.
- WANG D X, CUI L J, SONG D X, SUN E Y, LIU J G. Genetic analysis of dwarf mutant of sunflower [J]. *Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology*, 2015, 56 (7):41–42, 56.
- [56] 向太和, 张粒, 张婷. 矮牵牛矮小突变体 Pdwarf1 形成的生理机理初步分析 // 中国园艺学会观赏园艺专业委员会. 中国观赏园艺研究进展 (2014) [C]. 2014:5.
- XIANG T H, ZHANG R, ZHANG T. Physiological mechanism of petunia dwarf mutant Pdwarf1 // Ornamental Horticulture Committee of Chinese Society of Horticulture. Research Progress of Ornamental Horticulture in China (2014) [C]. 2014:5.
- [57] 王玉兰, 鲁振华, 王志强, 牛良, 崔国朝. 半矮生型桃 F-box 基因的克隆和表达特征分析 [J]. 果树学报, 2013, 30 (4):543–550. DOI: 10.13925/j.cnki.gsx.2013.04.013.
- WANG Y L, LU Z H, WANG Z Q, NIU L, CUI G C. Cloning and expression analysis of F-box gene in semi-dwarf peach [J]. *Journal of Fruit Science*, 2013, 30 (4):543–550. DOI: 10.13925/j.cnki.gsx.2013.04.013.
- [58] 王江英, 吴斌, 刘伟鑫, 范正琪, 李纪元. 矮生山茶‘恨天高’GA20ox1 的克隆及其对转基因烟草株形的影响 [J]. 园艺学报, 2015, 42 (8):1523–1532. DOI:10.16420/j.issn.0513–353x.2014–1045.
- WANG J Y, WU B, LIU W X, FAN Z Q, LI J Y. Cloning of Ga20ox1 from *Camellia sinensis* and its effect on transgenic tobacco plant shape [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42 (8):1523–1532. DOI:10.16420/j.issn.0513–353x.2014–1045.
- [59] 王保全, 张晓娜, 李国怀. 超表达桃树 PpADC 基因导致番茄矮化和晚花研究 [J]. 河南农业科学, 2020, 49 (10):101–107. DOI:10.15933/j.cnki.1004–3268.2020.10.014.
- WANG B Q, ZHANG X N, LI G H. Overexpression of PPADC gene in peach caused dwarfing and late flower in tomato [J]. *Journal of HeNan Agricultural Sciences*, 2020, 49 (10):101–107. DOI:10.15933/j.cnki.1004–3268.2020.10.014.
- [60] BASSIE L, NOURY M, LEPRIO, LAHAYE T, CHRISTOU P, CAPELL T. Promoter strength influences polyamine metabolism and morphogenic capacity in transgenic rice tissues expressing the oat adc cDNA constitutively [J]. *Transgenic Research*, 2000, 9 (1):33–42. DOI:10.1023/A:1008997822463.

(责任编辑 崔建勋)