

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51043

研究简报

苦荞半矮秆突变体 *sd3* 的表型鉴定及转录组分析

刘 迪¹ 黎瑞源² 石茂竹¹ 李洪有¹ 陈庆富¹ 石桃雄^{1,*}

¹ 贵州师范大学生命科学学院 / 贵州省荞麦工程技术研究中心, 贵州贵阳 550025; ² 贵州师范大学贵州省信息与计算科学重点实验室, 贵州贵阳 550025

摘 要: 株高是苦荞重要的农艺性状之一, 与抗倒伏能力、光合作用效率以及产量形成等密切相关。矮化通常有利于提高苦荞的抗倒伏性能, 进而提升产量。为了发掘矮秆基因资源, 为苦荞株高分子调控机制研究及其育种应用提供科学依据, 本研究对前期经 EMS 诱变获得的苦荞半矮秆突变体 *sd3* 进行了表型鉴定和转录组分析。结果表明, 与野生型相比, *sd3* 成熟期的株高降低 28.43%, 主茎节数降低 44.44%, 主茎节数减少是导致 *sd3* 矮化的主要原因。茎秆细胞学形态观察显示, *sd3* 细胞横向分裂能力更强, 导致其茎秆壁显著增厚, 茎节变粗。*sd3* 对赤霉素敏感, 外源 GA₃ 可恢复其表型。对苗期茎秆进行转录组学分析, 成功鉴定到 3067 个差异表达基因(DEGs)。GO 功能和 KEGG 通路富集筛选出 57 个株高调控基因。其中, 赤霉素信号转导途径中的 *GID1* 在 *sd3* 中上调表达, *GID2*、*UNE10* 和 *PIF1* 在 *sd3* 中均下调表达, 推测这些 DEGs 在 *sd3* 矮化形成过程中起着重要作用。本研究结果初步阐明了 *sd3* 致矮机理, 为苦荞抗倒伏品种选育及株高性状的遗传改良提供了重要的候选基因, 有助于推动苦荞遗传育种工作的高效开展。

关键词: 苦荞; 半矮秆突变体; 表型鉴定; 转录组; 差异表达基因

Phenotypic characterization and transcriptomic analysis of the semi-dwarf mutant *sd3* in Tartary buckwheat

Liu Di¹, Li Rui-Yuan², Shi Mao-Zhu¹, Li Hong-You¹, Chen Qing-Fu¹, and Shi Tao-Xiong^{1,*}

¹ College of Life Sciences, Guizhou Normal University / Guizhou Buckwheat Engineering Technology Research Center, Guiyang 550025, Guizhou, China; ² Key Laboratory of Information and Computing Science of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, Guizhou, China

Abstract: Plant height is a key agronomic trait in Tartary buckwheat, closely associated with lodging resistance, photosynthetic efficiency, and yield formation. Dwarfism is generally advantageous for enhancing lodging resistance and thereby improving yield. To explore dwarf stem gene resources, and to provide a theoretical basis for understanding plant height development and its application in breeding, we conducted phenotypic characterization and transcriptomic analysis of the semi-dwarf mutant *sd3*, previously generated through EMS mutagenesis. The results showed that compared with the wild type, the plant height of the *sd3* at the mature stage reduced 28.43%, and the number of nodes on the main stem decreased by 44.44%. The reduction in node number was the primary cause of the dwarfism in *sd3*. Cytological observations revealed enhanced lateral cell division at the stem nodes in *sd3*, which has led to significantly thickened stem walls and an increased basal internode diameter. *sd3* is sensitive to gibberellin, and exogenous GA₃ can restore its phenotype. Transcriptome analysis identified 3067 differentially expressed genes (DEGs), GO and KEGG pathway enrichment revealed 57 genes potentially involved in regulating plant height. Notably, *GID1* in the gibberellin signaling pathway was upregulated in *sd3*, while *GID2*, *UNE10*, and *PIF1* were downregulated, suggesting these genes may play a key role in the dwarf phenotype of *sd3*. Overall, our findings provide preliminary insights into the dwarfing mechanisms of *sd3* and offer valuable candidate genes for breeding lodging-resistant varieties and improving plant architecture through genetic approaches.

Keywords: Tartary buckwheat; semi-dwarf mutant; phenotype identification; transcriptome; differential expression gene

本研究由国家自然科学基金项目(32260489), 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-07-A5)和贵州省特色杂粮生物育种全省重点实验室项目(黔科合平台 ZSYS [2025] 026)资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32260489), the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-07-A5), and the Guizhou Provincial Key Laboratory of Biology and Breeding for Specialty Crops (QKHPT ZSYS [2025] 026).

* 通信作者(Corresponding author): 石桃雄, E-mail: shitaoxiong@gznu.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: 2224755289@qq.com

Received (收稿日期): 2025-05-05; Accepted (接受日期): 2025-09-11; Published online (网络出版日期): 2025-09-19.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20250919.0942.002>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

苦荞(*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.)又名鞑靼荞麦, 属于双子叶蓼科(Polygonaceae)荞麦属(*Fagopyrum* Mill.)植物, 是小宗杂粮作物之一, 在我国云贵川等西南高寒山区广泛种植^[1]。随着社会经济的发展和民众生活质量的大幅度改善, 人们愈加关注自身健康状况和饮食上的营养需求。苦荞作为一种药食同源作物, 其籽粒不仅富含丰富的淀粉、氨基酸、黄酮类化合物、维生素以及微量元素等营养物质^[2], 同时具有抗氧化、抗癌、降血糖和降血脂等多种保健功能^[3-4], 因此深受广大消费者的青睐与推崇。然而, 苦荞由于其植株较高、茎秆中空等特点, 易出现大片倒伏, 严重影响产量^[5]。因此, 选育抗倒伏的苦荞新品种对实现苦荞的高产、稳产及优质性状的改良有着极为重要的实践意义。

株高是影响作物产量的重要农艺性状之一。作物过高会增加风阻, 在遭遇强风天气时易出现倒伏现象, 造成产量损失; 相反, 株高过矮则会限制地上部生物量的积累, 降低光能利用效率, 同样会降低产量^[6]。因此, 优化株高对于改善倒伏, 促进作物产量的进一步提升具有重要意义。近年来, 随着对作物抗逆性、产量和种植效益要求的不断提高, 矮化育种已成为作物品种改良的一个重要方向。目前许多作物已成功鉴定并分离出了多种矮化突变体材料。刘磊^[7]鉴定到一个节间数目显著减少的玉米矮化突变体 *gad39*, 其株高较野生型显著降低 48.08%。Zhang 等^[8]发现一个节间长度明显缩小, 但茎秆节数有所增加的水稻半矮秆突变体 *sd37*。Zhang 等^[9]对水稻矮秆突变体 778 进行研究, 发现主茎节数和节间长度均显著低于对照。赵秋实等^[10]通过 NaN_3 诱变获得 13 个主茎节数减少的小麦矮化突变体, 各突变体株高范围为 43.4~66.1 cm, 其株高较野生型的 79.5 cm 均极显著降低。

引起植株矮化的原因有很多, 如节间缩短、节间数目减少、细胞壁或细胞伸长异常等^[11]。前人研究发现, 大多数矮化基因与赤霉素(gibberellins, GA)、生长素(indole-3-acetic acid, IAA)和油菜素内酯(brassinosteroids, BR)等植物激素的生物合成、代谢过程及其信号传递密切相关, 且这些激素之间存在着复杂的相互调控关系^[12]。GA 主要作用是促进细胞的伸长、分裂以及细胞的分化^[13]。在水稻中, 首次引发“绿色革命”的矮秆突变体 *sd1*, 其矮化特性源于 GA 生物合成途径中编码 GA20 氧化酶的基因 *SD1* (*semi-dwarf 1*) 发生了突变^[14]。此外, 玉米中的矮秆

突变体, 包括 *dwarf1* (*d1*)、*dwarf3* (*d3*)、*dwarf5* (*d5*) 和 *anther ear1* (*an1*) 等, 均源于 GA 生物合成途径中相关酶编码基因的突变, 这些突变导致了 GA 合成受阻, 进而呈现矮化表型^[15-18]。IAA 通过调节细胞分裂和细胞体积的增大进一步参与植物生长发育的全过程^[19]。在拟南芥中, *Yuc* 基因突变导致其编码 IAA 合成途径中的 1 个关键酶的功能丧失, 进而抑制了 IAA 的生物合成, 导致植株顶端优势缺失、株高降低等^[20]。当甘蓝型油菜中的 IAA 信号传导途径发生功能紊乱, 或者涉及该信号传导途径的基因发生突变时, 也会导致植株呈现矮化表型^[21]。尽管 BR 在植物体内的含量相对较低, 但它在调控植物矮化方面展现出极为显著的影响。当 BR 生物合成直接相关基因 *smt1* 和 *smt2* 发生突变时, BR 信号转导途径出现异常, 这一变化会促使植株体内 BR 的内源水平上升, 并导致维管束系统的发育异常, 最终使得植物整体株型呈现矮化特征^[22]。黄瓜 BR 合成缺陷型突变体 *scp-2*, 由于 *CsDET2* 基因突变, 编码的类固醇-5 α -还原酶活性丧失, 从而使突变体细胞长度变小, 发生矮化^[23]。

目前在水稻^[24]、小麦^[25]、玉米^[26]和花生^[27]等农作物中已经获得了大量的矮化突变体, 矮化机制的研究也取得了重要的进展。矮化苦荞因其具有较强的抗倒伏能力, 有利于提高其稳产性^[28]。苦荞半矮秆突变体 *ein1* 苗期主茎节间伸长, 成熟期主茎节数减少, 株型紧凑, 千粒重显著高于野生型, 产量高达 3.4 t hm⁻², 较野生型增产 34.62%^[29]。与其他作物相比, 苦荞矮化突变体以及相关基因挖掘的研究较少。为了探究苦荞矮化形成的分子机制, 筛选参与苦荞株高发育的基因, 本研究利用前期经 EMS 诱变获得的 1 个苦荞半矮秆突变体 *sd3* 为试验材料, 调查不同发育时期的株高和产量性状, 观察其苗期基部茎秆的细胞学显微结构, 以明确 *sd3* 与野生型之间的表型及产量差异; 对 *sd3* 和野生型的幼苗进行外源激素处理, 探究 *sd3* 对外源激素的敏感性; 并通过转录组分析发掘与矮化相关的差异表达基因, 初步解析突变体 *sd3* 矮化的分子机理, 旨在为苦荞株高发育机制的研究及其育种应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

苦荞半矮秆突变体 *sd3* 是从本课题组前期构建的“贵苦 1 号”(野生型)经甲基磺酸乙酯(ethyl methane-sulfonate, EMS)诱变突变体库中获得的^[30]。*sd3* 及其

野生型(wild type, WT)于 2024 年 3 月播种于贵州师范大学生命科学学院贵州省荞麦工程技术研究中心,露天盆栽场种植,种植所用基质为常规土壤,每个材料种植 4 盆(60.0 cm×34.0 cm×18.5 cm),每盆种植 10 株,肥料作为底肥一次性施入,每隔 2 d 浇一次水,进行不同生育期农艺性状调查与幼苗期 RNA 取样。

1.2 方法

1.2.1 农艺性状调查 随机选择 *sd3* 及 WT 长势均匀的单株各 10 株,分别于幼苗期、开花初期、结实初期和成熟期测量株高、主茎节数、各节间茎节长度和茎节粗度等性状。籽粒成熟后,按单株收获、脱粒后称重,用 SC-G 型考种仪(杭州万深检测科技有限公司)测量千粒重、粒长、粒宽和长宽比等性状。

1.2.2 细胞学形态观察 于幼苗期,分别取 *sd3* 及 WT 主茎第 2 节(从下胚轴以上开始为第 1 节间,依次往上数)节间中部的茎秆,用锋利的刀片快速切取长度为 1.0~1.5 cm 的茎秆组织置于 FAA 固定液(福尔马林 5 mL,冰醋酸 5 mL,70%酒精 90 mL)中,制备组织切片进行细胞学形态观察,具体操作参考汤子凯^[31]的方法。

1.2.3 外源激素处理 将 *sd3* 和 WT 于 2025 年 3 月种植于贵州师范大学生命科学学院贵州省荞麦工程技术研究中心露天盆栽场,采用 25.5 cm×22.0 cm×17.5 cm 的 PP 树脂花盆,种植方法同 1.1。待出苗至 2~3 叶期时,每盆定苗 6 棵,分别使用 80 mg L⁻¹ 赤霉素(GA₃)^[29]、20 mg L⁻¹ 生长素(IAA)^[32]、20 mg L⁻¹ 油菜素内酯(BR)^[32]与蒸馏水进行喷施,3 次重复。每隔 3 d 喷施 1 次,每个重复每次喷施 20 mL,共处理 5 次。每隔 7 d 测定株高和主茎节数。

1.2.4 RNA 提取、文库构建及转录组测序 于幼苗期,取 *sd3* 及 WT 主茎顶端茎节(去叶片和花蕾)用

于转录组测序,每个基因型设置 3 次生物学重复(分别命名为 WT-1、WT-2、WT-3, *sd3*-1、*sd3*-2、*sd3*-3),每个重复随机取 3 株,液氮速冻后保存-80℃。由北京组学生物有限公司(北京)完成 RNA 样品提取、文库构建、质检和转录组测序。测序平台为 Illumina 公司的 Illumina HiSeq,测序模式为双端 150 bp (paired-end 150 bp)。测序得到的原始数据通过过滤、筛选后得到 Clean Data,以‘品苦 1 号’的基因组(<http://www.mbkbase.org/Pinku1/>)为参考序列,利用 HISAT2 软件将 Clean Data 进行序列比对,获取在参考基因组上的位置信息,以及各个测序样品特有的序列特征信息;使用 Stringtie 软件对 Mapped Reads 进行拼接,并与参考基因组注释信息进行比对,之后对对比结果进行统计分析。

1.2.5 差异表达基因筛选和 GO 与 KEGG 富集分析 采用 FPKM (fragments per kilobase of transcript per million fragments mapped)值作为衡量基因表达水平的指标,Reads 比对过程按照 Feature Counts 程序进行^[31]。利用 DESeq2 软件筛选 WT 和 *sd3* 间的差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)。以 FDR (false discovery rate, FDR) < 0.01 且|log₂ (fold change, FC)| ≥ 1.0 为筛选阈值,鉴定出 DEGs 及其数目,并对所注释到的 DEGs 进行 GO (gene ontology consortium, GO)富集和 KEGG (kyoto encyclopedia of genes pathway, KEGG)通路富集分析。

1.2.6 qRT-PCR 验证 选择 8 个与植物激素信号转导途径相关的 DEGs 进行 qRT-PCR 验证。用 Primer Premier 5 软件设计荧光定量 PCR 引物,以 *FtActin* 为内参基因,引物信息见表 1。用与 RNA-seq 建库同批次的 RNA 逆转录的第一链 cDNA 为模板进行 qRT-PCR 验证,使用 SuperReal PreMix Plus 试剂盒

表 1 本研究所用的引物序列
Table 1 Primer sequences used in this study

基因 ID Gene ID	正向引物序列 Forward primer sequence (5'-3')	反向引物序列 Reverse primer sequence (5'-3')
<i>FtActin</i>	GAGTTATGAGCTTCCTGATG	CCGCCACTCAACACAATGTT
<i>FtPinG0006532300.01</i>	TCGGACCAATCAACTCTGCT	AACCCACCACAAGAACCCAA
<i>FtPinG0000484500.01</i>	AGTCCAGAAACCAAGCCACA	AAACTGGAAGCAAGGGGAC
<i>FtPinG0001040500.01</i>	ACGATCTATGACGGACGACA	GGCATGATTCTCCGTTCTCC
<i>FtPinG0004976300.01</i>	CGCACCACCAAACTCAGAGT	GCTCGAATCCACCACAGTCA
<i>FtPinG0006346100.01</i>	GGAGTGCATAATGGCTGGA	ACTCCTCCTTACCAACTCG
<i>FtPinG0009574600.01</i>	ACAACAGGGTGGAAGAGTGA	CGTCGTGCCAAAAACCCTAC
<i>FtPinG0001225500.01</i>	CGTGTCACCAAAACCATTCG	GTCGTGAATCCGCTCTCCTT
<i>FtPinG0009795500.01</i>	AGGGTGGAAGGGTGAAGACT	TGGAATCAAGCAAAAGCGCA

进行荧光定量分析, 具体反应体系为: 2×SuperReal PreMix Plus 10 μL、上下游引物各 0.4 μL、cDNA 模板 1.0 μL、RNase-free ddH₂O 8.2 μL。反应程序为: 95℃ 15 min, 95℃ 15 s, 60℃ 30 s, 40 个循环。每个样本设置 3 个技术重复, 导出荧光定量 PCR 原始表达值 Ct, 并利用公式 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 计算基因的相对表达值。

1.2.7 数据分析 采用 IBM SPSS Statistics 22 软件进行 WT 和 *sd3* 株高性状和籽粒性状的统计分析。利用 Image J 软件对 WT 和 *sd3* 茎秆组织切片进行细

胞长度和细胞宽度测量和计数。采用独立样本 *t* 检验分析 WT 和 *sd3* 的数据差异显著性。

2 结果与分析

2.1 突变体 *sd3* 株高性状和籽粒性状的鉴定

对 *sd3* 及 WT 不同发育时期株高性状的调查结果显示, 幼苗期至成熟期, *sd3* 的株高和主茎节数均极显著低于 WT (图 1-A)。成熟期时, *sd3* 平均株高仅为 81.97 cm, 比 WT 降低 28.43% (图 1-B), 主茎节数

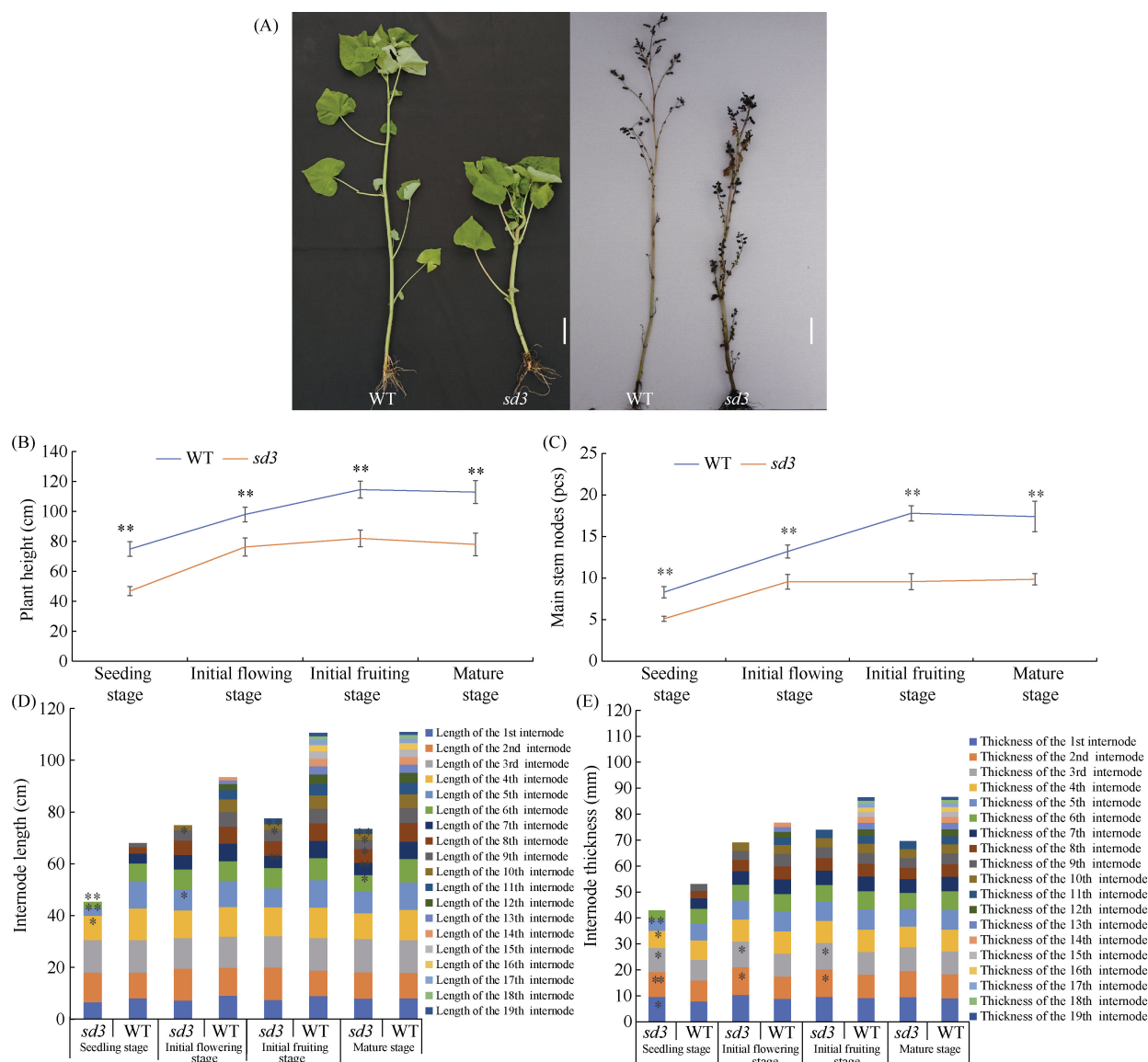


图 1 苦荞半矮秆突变体 *sd3* 及 WT 株高性状差异

Fig. 1 Differences in plant height-related traits between the semi-dwarf mutant *sd3* and WT of Tartary buckwheat

(A): *sd3* 和 WT 幼苗期(左图)和成熟期(右图)植株的表型; (B): 株高; (C): 主茎节数; (D): 茎节长度; (E): 茎节粗度。*和**分别表示 WT 和 *sd3* 之间同一性状差异达到 0.05 和 0.01 的显著水平。标尺 = 5.0 cm。

(A): phenotypes of *sd3* and WT in seedling stage (left) and mature stage (right); (B): plant height; (C): main stem nodes; (D): internode length; (E): internode thickness. * and ** indicate significant difference of the same trait between wild type and *sd3* at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. Scale bar = 5.0 cm.

比 WT 降低 44.44% (图 1-C), 茎节长度和 WT 无显著差异 (图 1-D), 但茎节粗度显著高于 WT (图 1-E)。这些结果表明, *sd3* 的矮化是由主茎节数减少导致的。与 WT 相比, *sd3* 籽粒变圆, 千粒重、粒长、长宽比、籽粒面积和籽粒周长均极显著降低, 但单株粒重无显著变化 (表 2), 说明 *sd3* 的矮化未影响其产量性状。

2.2 细胞学形态分析

为了探究 *sd3* 茎秆变粗的原因, 对 WT 和 *sd3* 主茎第 2 节间进行切片观察。如图 2-A 所示, 在相

同的显微视野下, WT 和 *sd3* 茎秆横切面维管束均分布规则, 维管束附近的细胞也分布规则、大小均匀。从纵切面细胞形态图中可看出 (图 2-B), *sd3* 的茎秆壁厚度高于 WT。通过对纵切面同一倍镜下 (5×) 的细胞长度 (图 2-C) 和宽度 (图 2-D) 进行统计分析, *sd3* 的细胞平均长度和宽度分别为 364.56 μm 和 199.97 μm, 均极显著高于 WT 的细胞长度 240.53 μm 和宽度 89.06 μm。综上可推断出, 突变体的细胞横向分裂能力更强, 导致其茎秆壁显著增厚, 进而导致其茎节变粗。

表 2 苦荞半矮秆突变体 *sd3* 及 WT 籽粒性状的统计分析
Table 2 Statistical analysis of grain traits in *sd3* and WT of Tartary buckwheat

基因型 Genotype	千粒重 Thousand grain weight (g)	粒长 Grain length (mm)	粒宽 Grain width (mm)	籽粒长宽比 Grain length to width ratio	籽粒面积 Grain area (mm ²)	籽粒周长 Grain perimeter (mm)	单株粒重 Grain weight per plant (g)
<i>sd3</i>	15.89±1.11**	3.72±0.09**	3.31±0.07	1.13±0.01**	9.07±0.36**	11.68±0.30**	3.17±0.54
WT	17.76±0.90	4.13±0.08	3.33±0.03	1.24±0.02	9.72±0.22	12.21±0.17	4.53±1.15

**表示 WT 和 *sd3* 之间同一性状差异达到 0.01 的显著水平。 ** indicates a significant difference between WT and *sd3* in the same trait at $P < 0.01$.

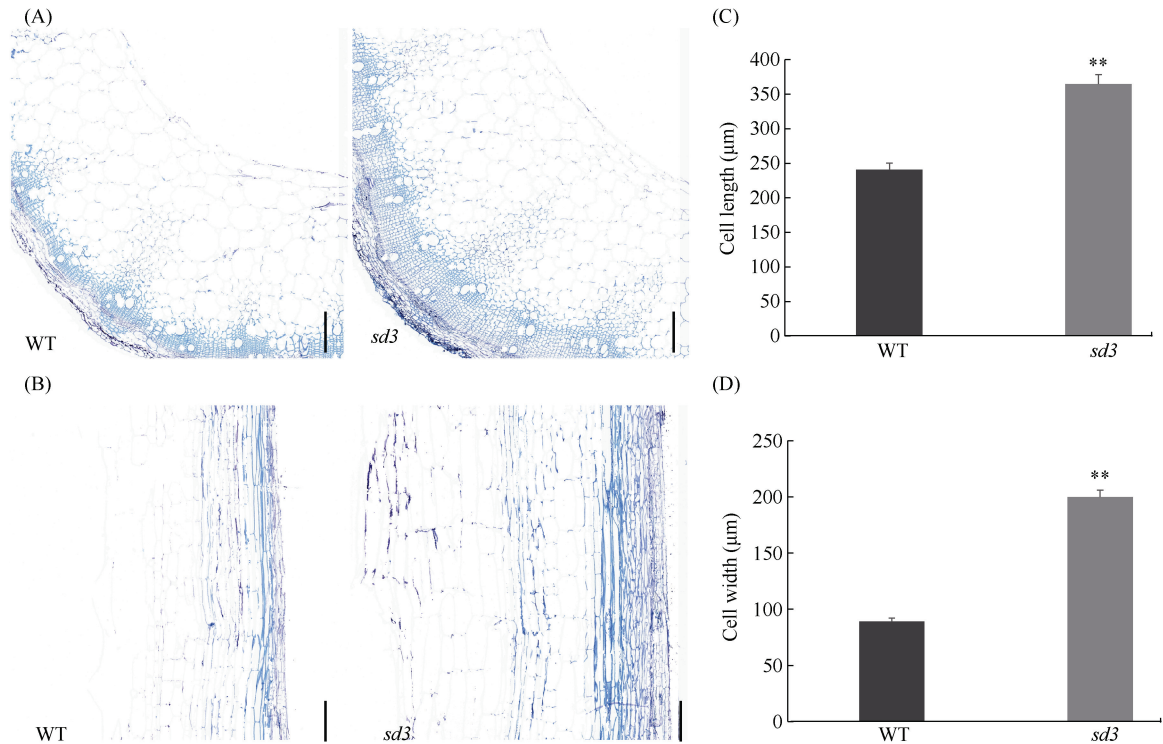


图 2 苦荞半矮秆突变体 *sd3* 及 WT 第 2 节间的细胞形态

Fig. 2 Cell morphology of the second internode in the semi-dwarf mutant *sd3* and wild type (WT) of Tartary buckwheat

(A): 第 2 节间横切面细胞形态; (B): 第 2 节间纵切面细胞形态; (C): 纵向细胞的长度统计; (D): 纵向细胞的宽度统计。 **表示 WT 和 *sd3* 之间同一性状差异达到 0.01 的显著水平。 标尺= 100 μm。

(A): cell morphology of the second internode in transverse section; (B): cell morphology of the second internode in longitudinal section; (C): cell length statistics in longitudinal section; (D): cell width statistics in longitudinal section. ** indicates a significant difference between WT and *sd3* in the same trait at $P < 0.01$. Scale bar = 100 μm.

2.3 突变体 *sd3* 对外源激素响应

利用外源激素对 *sd3* 和 WT 的幼苗进行喷施处理, 以喷施蒸馏水为对照。由图 3-A 和图 3-B 可知, 随着 GA₃ 处理次数的增加及生长天数的延长, *sd3* 与 WT 的株高和主茎节数相较于对照均有不同程度的增加。在 GA₃ 喷施后的第 14 天和第 21 天, *sd3* 的株高与喷施蒸馏水的 WT 的株高无显著差异, 表明 GA₃ 处理可使 *sd3* 的株高部分恢复至未喷施 GA₃ 的 WT 水平, 由此推测 *sd3* 可能属于赤霉素敏感型突变体。在 IAA 和 BR 处理后的第 7 天、第 14 天和第 21 天(图 3-C, E), *sd3* 的株高虽均显著高于喷施蒸馏水的 *sd3* 的株高, 但仍低于喷施蒸馏水的 WT 的株高。经 IAA 处理的 *sd3* 及 WT 的主茎节数与喷施蒸

馏水处理的材料相比无显著差异(图 3-D), 而经 BR 处理后的 *sd3* 的主茎节数显著高于喷施蒸馏水处理的 *sd3* 的主茎节数(图 3-F)。上述结果表明, 突变体 *sd3* 对 IAA 和 BR 均不敏感。

2.4 突变体 *sd3* 及 WT 茎尖比较转录组分析

2.4.1 测序数据分析 Illumina 测序结果显示, 6 个样本共获得 43.44 Gb Clean Data, 占总测序数量的 97.49%。各样本中 Clean Reads 的 Q20 均高于 98.50%, 表明样品碱基识别准确性较高, 测序结果质量良好。各样本比对上参考基因组的 Clean Reads 的 Q30 数均大于 95.00%, GC 含量范围在 44.37%~45.66%之间, 基因表达数量均高于 22,000 (表 3), 表明测序数据可靠, 可用于后续分析。

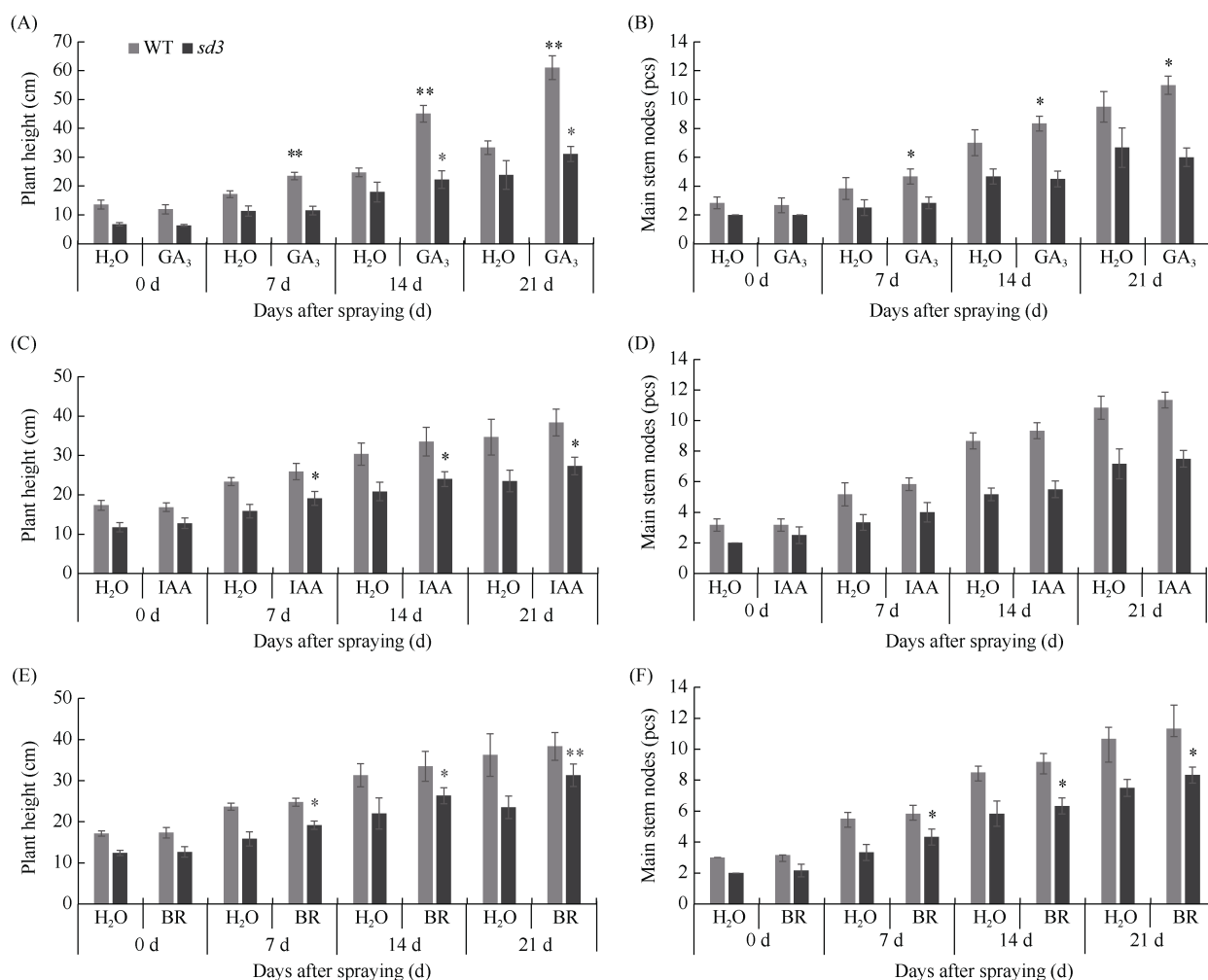


图 3 突变体 *sd3* 和 WT 不同外源激素下株高和主茎节数变化

Fig. 3 Effects of different exogenous hormones on plant height and number of main stem nodes in the semi-dwarf mutant *sd3* and wild type (WT)

GA₃: 赤霉素; IAA: 生长素; BR: 油菜素内酯。*和**分别表示同一基因型在 H₂O 和外源激素处理间的性状差异达到 0.05 和 0.01 的显著水平。

GA₃: gibberellins; IAA: indole-3-acetic acid; BR: brassinosteroids. * and ** indicate a significant phenotypic difference of the same genotype between H₂O and hormones treatments at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

表 3 转录组测序数据质量统计
Table 3 Quality statistics of transcriptome sequencing data

样品 Sample	原始测序数据 Raw reads	过滤后的数据 Clean reads	Q20 (%)	Q30 (%)	GC 含量 GC content (%)	比对率 Mapped ratio (%)	表达基因 Expressed genes
WT-1	18,538,986	17,995,672	98.59	95.50	45.45	95.79	22,277
WT-2	29,682,745	28,905,875	98.67	95.77	45.66	95.40	22,461
WT-3	26,856,615	26,208,150	98.79	96.15	45.52	96.15	22,496
<i>sd3-1</i>	25,628,759	25,093,875	98.93	96.56	44.37	96.08	22,990
<i>sd3-2</i>	25,228,748	24,594,866	98.74	95.97	45.51	96.03	22,233
<i>sd3-3</i>	33,559,767	32,565,576	98.70	95.88	45.55	96.06	22,404

Q20 (%)和 Q30 (%): 数据质量达到 Q20 和 Q30 (即测序准确率分别为 99.0%和 99.9%)的碱基数目及百分比; GC 含量(%): 鸟嘌呤和胞嘧啶所占百分比。
Q20 (%) and Q30 (%): the number and percentage of bases whose data quality reaches Q20 and Q30 (the sequencing accuracy rates are 99.0% and 99.9%, respectively); GC content (%): the percentage of guanine and cytosine.

2.4.2 基因表达差异分析 根据 DESeq2 检测结果, 以差异倍数的 $|\log_2 \text{FC}| \geq 1.0$ 且 $\text{FDR} < 0.01$ 的标准筛选差异表达基因(DEGs), *sd3* 和 WT 共获得 3067 个 DEGs, 其中 1529 个 DEGs 上调表达, 1538 个 DEGs 下调表达(图 4)。

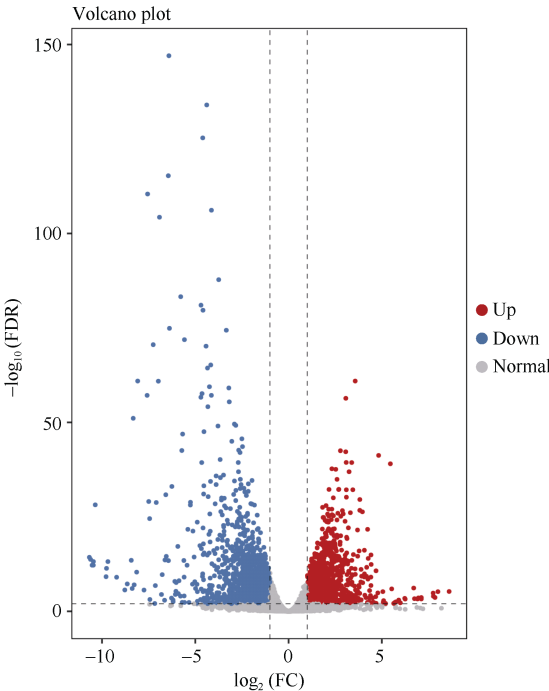


图 4 苦荞半矮秆突变体 *sd3* 和 WT 差异表达基因火山图
Fig. 4 Volcano plot of differentially expressed gene between the semi-dwarf mutant *sd3* and wild type (WT) of Tartary buckwheat
图中红色的点代表上调差异表达基因, 蓝色的点代表下调差异表达基因, 灰色的点代表非差异表达基因。 $-\log_{10}(\text{FDR})$: 错误发现率的以 10 为底的负对数; $\log_2(\text{FC})$: 以 2 为底的差异倍数的对数。Red indicates genes with up-regulated expression, blue indicates genes with down-regulated expression, and gray dots indicate genes without significant expression differences. $-\log_{10}(\text{FDR})$: the negative logarithm of the false discovery rate based on 10; $\log_2(\text{FC})$: the logarithm of the fold change based on 2.

2.4.3 差异表达基因 KEGG 功能注释和富集分析
sd3 和 WT 的 DEGs 主要富集在植物激素信号转导(plant hormone signal transduction), 其次是淀粉和蔗糖代谢(starch and sucrose metabolism)、内质网蛋白加工(protein processing in endoplasmic reticulum)、细胞周期(cell cycle)和 MAPK 信号通路(mitogen-activated protein kinase signaling pathway) (图 5)。DEGs 在植物激素信号转导通路中较为显著, 暗示其可能对苦荞株高调控起关键作用。

2.4.4 qRT-PCR 验证结果 基于转录组数据特征及植物激素信号通路的功能覆盖性, 选择 8 个与植物激素信号转导相关的差异表达基因 *FtPinG0006532300.01* (*LAX2*)、*FtPinG0000484500.01* (*ARR11*)、*FtPinG0001040500.01* (*GID2*)、*FtPinG0004976300.01* (*PIF1*)、*FtPinG0006346100.01* (*SAG113*)、*FtPinG0009574600.01* (*ABI1*)、*FtPinG0001225500.01* (*BEH4*) 和 *FtPinG0009795500.01* (*XTH23*) 进行 qRT-PCR 验证。这 8 个基因分别参与生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸及油菜素内酯等信号转导通路, 覆盖“信号感知-传递-响应”这些过程。结果显示, 8 个 DEGs 的表达量变化趋势与 RNA-seq 基因的变化基本一致(图 6-A, B), 说明 RNA-seq 的测序数据和 qRT-PCR 的数据之间具有良好的一致性, 表明本研究 RNA-seq 数据具有较高的可靠性。

2.5 赤霉素代谢途径中差异表达基因的分析
突变体 *sd3* 和 WT 间的 DEGs 富集于植物激素信号转导途径的最多, 为 57 个, 其中 28 个基因上调, 29 个基因下调, 包含 17 个生长素(IAA)、5 个细胞分裂素(cytokinin, CTK)、5 个赤霉素、14 个脱落酸、7 个乙烯、7 个油菜素内酯和 2 个茉莉酸生物合成及其信号转导基因。其中, 赤霉素信号途径注释到 2 个

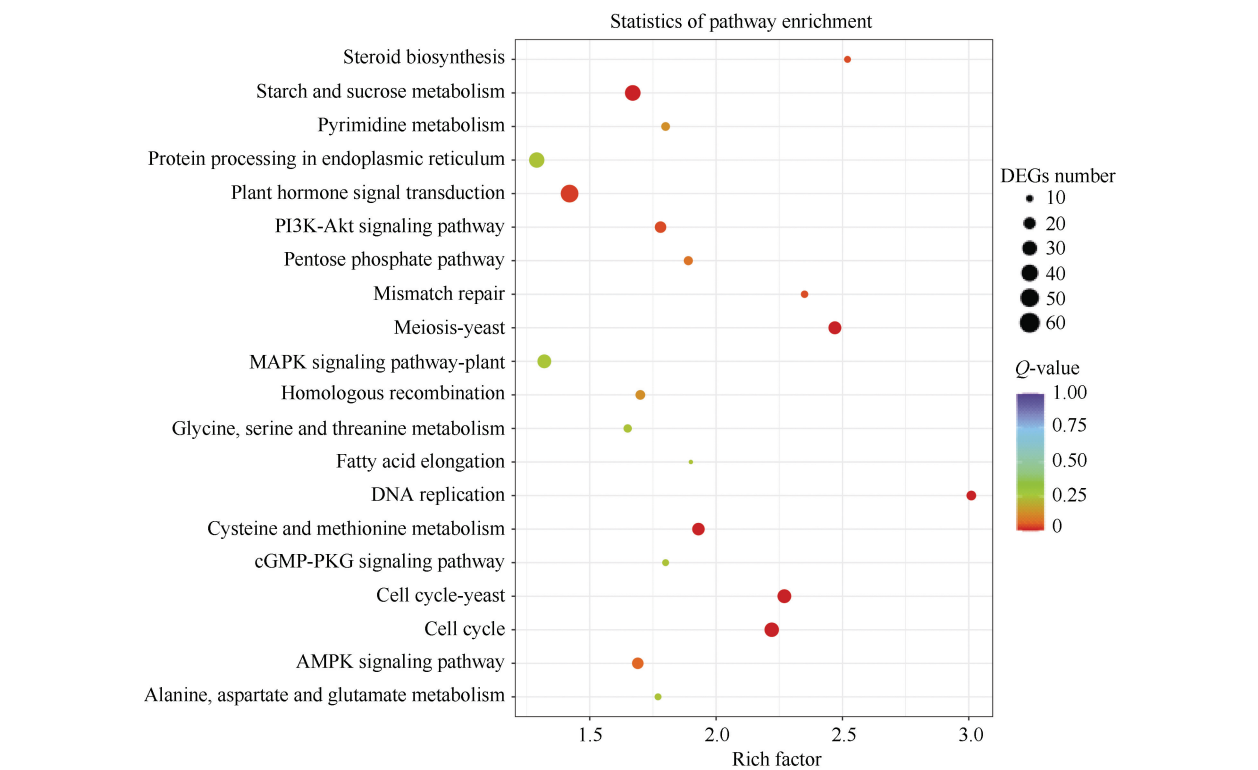


图 5 *sd3* 和 WT 差异表达基因 KEGG 富集前 20 条通路

Fig. 5 Top 20 KEGG-enriched pathways of DEGs between *sd3* and WT

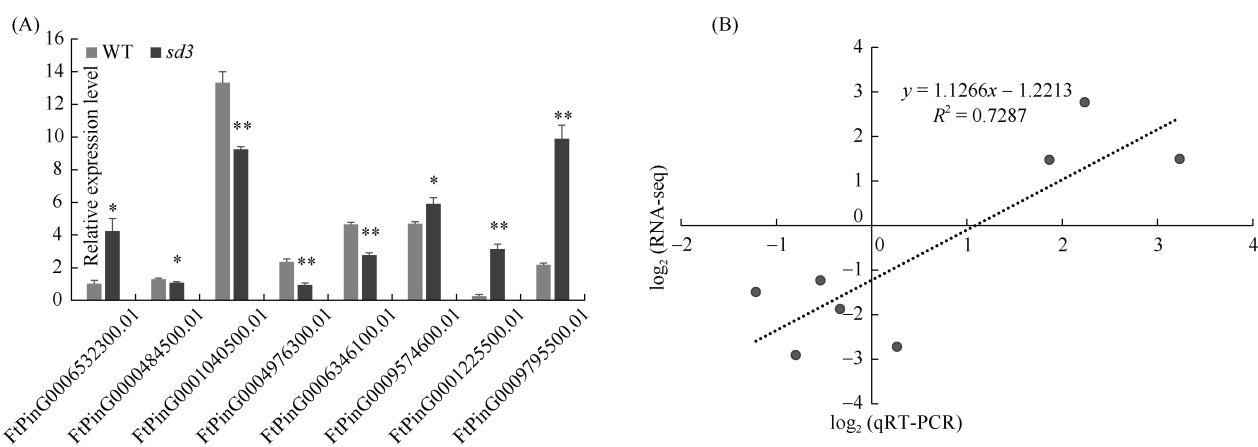


图 6 8 个植物激素信号转导相关基因表达量的 qRT-PCR 验证

Fig. 6 qRT-PCR validation of the eight genes related to plant hormone signal transduction

(A): 8 个植物激素信号转导相关基因表达量的 qRT-PCR 验证; (B): qRT-PCR 和 RNA-seq 相关性分析。*和**分别表示 WT 和 *sd3* 间表达差异达到 0.05 和 0.01 的显著水平。

(A): qRT-PCR validation of the eight genes related to plant hormone signal transduction; (B): correlation analysis between qRT-PCR and RNA-seq. * and ** indicate a significant difference between WT and *sd3* at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

赤霉素受体蛋白基因 *GID2* (F-box protein *GID2*)和 *GID1* (F-box protein *GID1*), 1 个转录因子 *UNE10* 以及 2 个 *PIF1* 转录因子家族基因。其中, *GID1* 基因在 *sd3* 中上调表达, *GID2*、*UNE10* 和 *PIF1* 均在 *sd3* 中下调表达(图 7)。对赤霉素信号转导途径中鉴定到的 5 个

DEGs 进行 SNP/InDel 变异分析发现, *UNE10* 基因在第 2 个和第 3 个外显子上均存在单核苷酸缺失; *PIF1* (*FtPinG0004174900.01*)在第 3 和第 7 个外显子上均存在非同义 SNP 变异, *PIF1* (*FtPinG0004976300.01*)在第 4 和第 7 个外显子上均存在单核苷酸缺失(表 4)。

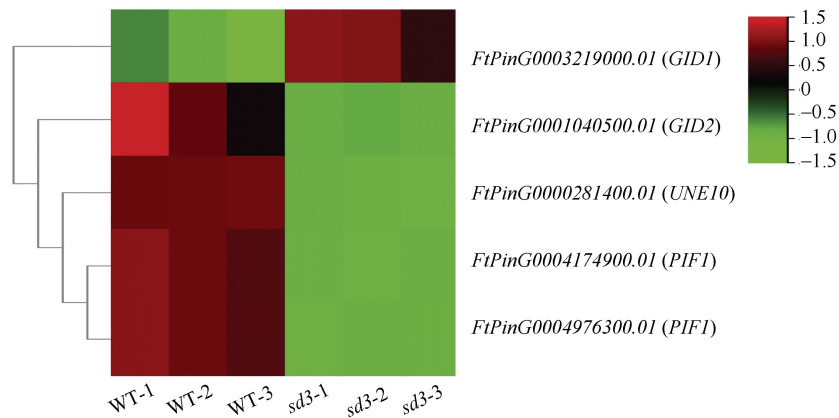


图 7 赤霉素信号转导通路基因表达热图
Fig. 7 Heatmap of gene expression in the gibberellin signaling pathway

表 4 赤霉素信号转导途径中鉴定到的具有同义或非同义 SNP/InDel 变异的差异表达基因
Table 4 Differentially expressed genes with synonymous or non-synonymous SNP/InDel variations identified in the gibberellins signal pathway

基因 ID Gene ID	基因名称 Gene name	染色体 Chromosome	外显子 Exon	突变/核苷酸 Mutation/nucleotide	突变/蛋白质 Mutation/protein
<i>FtPinG0003219000.01</i>	<i>GID1</i>	Ft3	exon1	c.A1008G	p.V336V
<i>FtPinG0000281400.01</i>	<i>UNE10</i>	Ft1	exon2	c.96_97del	p.M32fs
			exon2	c.798_798del	p.R266fs
			exon3	c.655_655del	p.D219fs
<i>FtPinG0004174900.01</i>	<i>PIF1</i>	Ft3	exon3	c.G362A	p.G121E
			exon7	c.C1165T	p.P389S
			exon7	c.C1120T	p.R374C
<i>FtPinG0004976300.01</i>	<i>PIF1</i>	Ft1	exon4	c.861_861del	p.R287fs
			exon7	c.1398_1398del	p.P466fs

3 讨论

3.1 突变体 *sd3* 的矮化成因

矮秆基因是导致植株矮化的直接原因,具体表现在形态学和细胞学的变化上。从形态学来看,矮化植株的典型特征表现为节间数量减少、节间长度缩短或两者共同发生,最终导致植株整体高度降低^[33]。杨睿等^[34]研究发现,玉米矮化突变体 *A5* 的矮化表型主要是因为其主茎节间长度缩短,株高较野生型降低了 37.99%。苏在兴等^[35]鉴定到的小麦矮化突变体 *Xu1801*,其主茎节数和各节间长度均极显著低于野生型,且其株高仅为野生型的 75.99%。本研究发现,苦荞半矮化突变体 *sd3* 的主茎节数仅为 WT 的 55.56%,株高仅为 WT 的 71.57%,茎节长度与 WT 差异不显著,表明株高降低是主茎节数减少导致的。从细胞学角度来看,矮化植株主茎节间单位面积内细胞数目减少、单个细胞的纵向平均长

度或宽度的减小,亦或是两者同时变小均会导致茎节长度缩短^[33]。水稻矮化突变体 *sdb1* 茎秆的细胞学观察显示,成熟期倒数第 2 茎节纵向细胞并未正常伸长,但横向细胞数目明显增多,细胞变小,进而导致 *sdb1* 植株变矮^[36]。Sun 等^[37]鉴定到的苦荞矮化突变体 *fidm1* 的茎秆细胞长度缩短、宽度变宽,说明茎秆细胞未能在纵向方面正常伸长、面积变小是造成植株矮化的原因。本研究发现,突变体 *sd3* 第 2 节间茎秆细胞的平均宽度极显著高于 WT,且茎秆壁厚度也高于 WT,表明 *sd3* 茎节变粗可能是由于其细胞横向分裂能力更强,导致茎秆壁显著增厚,进而导致突变体主茎节间变粗。研究表明,植物茎秆抗倒伏能力主要与基部第 2 节间机械强度相关,该节间因靠近土壤,支撑作用更关键,且茎节粗度增加会扩大茎秆的横截面积、提升机械强度,是抗倒伏的关键^[38]。综上,推测矮化突变体 *sd3* 茎节变粗,可能导致其机械强度提升,进而具备更强的抗倒伏

能力。

3.2 不同类型矮化对苦荞抗倒伏和产量的影响

株高、千粒重和单株粒重等均是影响苦荞产量的重要构成因素。栽培苦荞因其植株高大, 茎秆中空、脆性强、易倒伏等, 易造成收获困难并进一步导致减产^[39]。因此, 优化株高对于改善植株倒伏、促进作物产量的进一步提升具有重要意义。依据突变体与野生型植株在株高上的差异, 可将植株分为以下3种类型: 半矮秆, 其株高为野生型株高的50%~100%; 矮秆, 其株高为野生型的20%~50%; 极矮秆, 其株高不足野生型的20%^[40]。苦荞半矮秆突变体 *ein1* 在苗期表现为主茎节间伸长, 至成熟期则呈现主茎节数减少、株型紧凑的特征, 其千粒重显著高于野生型, 产量高达 3.4 t hm^{-2} , 较野生型增产34.62%^[29]。Shimizu 等^[41]采用 γ 射线辐射技术对苦荞干种子进行诱变处理, 成功培育出1个半矮秆突变体 *Darumadattan*, 该突变体表现出优异的抗倒伏能力和高产特性。Sun 等^[37]鉴定到的苦荞矮秆突变体 *fidm1* 和 *fidm2*, 其野生型的单株粒重为 $(21.56 \pm 1.05) \text{ g}$, 突变体的单株粒重分别为 $(14.09 \pm 0.5) \text{ g}$ 和 $(17.20 \pm 0.71) \text{ g}$, 突变体的单株粒重显著低于野生型, 同时通过对野生型和突变体进行抗倒伏能力测试, 发现矮化突变体的单株抗折力、抗压强度和组织结构强度等均显著高于野生型, 表明突变体 *fidm1* 和 *fidm2* 比野生型更抗倒伏。本研究发现, 突变体 *sd3* 的千粒重为 $(15.89 \pm 1.11) \text{ g}$, 极显著低于野生型的 $(17.76 \pm 0.90) \text{ g}$ 。综上所述, 不同类型的苦荞矮化突变体在抗倒伏能力和产量构成因素(千粒重、单株粒重等)上呈现不同表现, 半矮秆等突变体展现出抗倒伏、高产潜力, 为苦荞高产抗倒伏育种提供依据, 说明合理矮化对改善苦荞倒伏和提升产量有重要实践意义。

3.3 *sd3* 对外源激素的响应

根据植物矮化突变体对外源激素的反应, 可将其分为激素敏感型和激素不敏感型2类, 二者的区别在于前者通过外源施加植物激素可以恢复正常表型, 后者通过外源施加植物激素不能恢复植株的正常生长^[32]。陆地棉极端矮化突变体 *AS98* 为赤霉素敏感型矮化突变体, 其内源赤霉素合成受到影响, 当持续施加一定浓度的赤霉素后, 该突变体的株高能够恢复至野生型水平^[42]。关志秀^[29]利用赤霉素对苦荞节间伸长突变体 *ein1* 进行外源激素处理, 发现 *ein1* 的株高可恢复至与其野生型相当的水平。在本研究中, 外施 GA_3 能使 *sd3* 株高部分恢复。这一研

究结果与水稻等作物上发现的矮秆突变体一致, 大多数矮化突变体均因为激素合成途径或应答调节过程的基因突变, 导致茎的生长发育受限^[43]。突变体 *sd3* 能够响应赤霉素信号转导过程, 推测其可能是由于赤霉素合成途径存在缺陷而导致植株矮化, 属于赤霉素敏感性矮化突变体。外施 IAA 和 BR 虽然也对 *sd3* 的株高有促进作用, 但是不能使其恢复成 WT 的株高。这一研究结果与王武全等^[44]利用赤霉素和生长素等对玉米矮秆突变体 *d₀* 进行激素敏感性分析得出的结果一致。这说明 *sd3* 可能与赤霉素生物合成缺陷途径有关, 后续可通过内源植物激素含量测定来进一步验证。

3.4 苦荞矮化突变体与植物激素信号转导途径的关系

矮化是受多种植物激素调控的重要农艺性状之一, 矮化的发生通常是由于一些与植物激素信号转导通路相关的基因发生突变所致^[45]。Han 等^[46]利用 RNA-seq 技术对玉米野生型和矮化窄叶突变体 *dn12* 节间组织进行分析发现, 超过100个DEGs富集在与 IAA、BR、GA 和 ABA 等植物激素的合成和信号转导途径中, 这些基因通过与不同激素相互作用, 对细胞的分裂和伸长过程产生影响, 最终使玉米表现出窄叶、矮化等表型。本研究发现, 矮化突变体 *sd3* 中57个DEGs同样富集于 IAA、GA 和 BR 等信号通路, 证明 *sd3* 的矮化表型与植物激素密切相关。

GA 信号转导是赤霉素信号感受、接收以及传递和引起赤霉素特定反应的过程。*GID1* 作为 GA 信号转导途径中的 GA 受体, 负责感知 GA 并启动下游信号转导^[47]。在 GA 信号转导过程中, GA 受体 *GID1* 受负调控因子 DELLA 蛋白上调表达^[48]。DELLA 蛋白能够与 bHLH 类转录因子家族的 PIF3 和 PIF4 互作, 通过结合到这些转录因子的 DNA 结合区域, 抑制 PIFs 靶基因的表达进而抑制下胚轴的伸长^[49]。*GID1* 和 *GID2* 作为 GA 信号转导途径的正调控因子, 当它们任何一个丧失功能时, 均会影响其 GA 信号响应, 进而使水稻呈现矮化表型^[50]。本研究发现, 赤霉素受体 *GID1* 在 *sd3* 中上调表达, 且 SNP/InDel 变异分析显示, 突变体 *sd3* 中 *GID1* 基因在第1个外显子上存在同义 SNP 变异。研究表明, 水稻矮化突变体的 *GID1* 基因突变会导致 GA 信号转导受阻, 进一步导致 GA 合成减少, 进而导致植株出现矮化表型^[45]。UNE10 和 PIF1 (phytochrome interacting factors, PIFs)

均是一类 bHLH (basic helix-loop-helix) 转录因子, 其作用主要是促进植株的下胚轴伸长, 其突变体植株会出现矮小、黄化等现象^[51]。过表达 *OsPIL11* 和 *OsPIL12* 会使拟南芥的下胚轴增长^[52]。胡新喜^[53]通过转基因 *phyB* 枳橙发现其表现出植株矮化、分枝角度加大和叶片变小等性状, 说明 *PIF3* 可能通过抑制 *phyB* 基因的表达进一步促进下胚轴伸长。本研究发现, *PIF1* 和 *UNE10* 均在突变体 *sd3* 中下调表达, 且均存在单核苷酸缺失或非同义 SNP 变异。综上所述, 推测突变体的 *GID1*、*PIF1* 和 *UNE10* 基因发生突变会导致其基因表达量发生改变, 进一步影响 GA 的合成, 最终使突变体 *sd3* 呈现矮化表型。

References

- [1] 陈庆富. 荞麦生产状况及新类型栽培荞麦育种研究的最新进展. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2018, 36(3): 1–7.
Chen Q F. The status of buckwheat production and recent progresses of breeding on new type of cultivated buckwheat. J Guizhou Norm Univ (Nat Sci), 2018, 36(3): 1–7 (in Chinese with English abstract).
- [2] Zhu F. Chemical composition and health effects of Tartary buckwheat. Food Chem, 2016, 203: 231–245.
- [3] Sinković L, Kokalj Sinković D, Meglič V. Milling fractions composition of common (*Fagopyrum esculentum* Moench) and Tartary (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.) buckwheat. Food Chem, 2021, 365: 130459.
- [4] 任长忠, 陈庆富, 李洪有, 等. 苦荞种质资源评价及遗传育种研究展望. 西北植物学报, 2023, 43: 1251–1260.
Ren C Z, Chen Q F, Li H Y, et al. Tartary buckwheat germplasm evaluation and genetic breeding research perspectives. Acta Bot Boreali-Occident Sin, 2023, 43: 1251–1260 (in Chinese with English abstract).
- [5] 郭志利, 孙常青. 北方旱地荞麦抗倒栽培技术研究. 杂粮作物, 2007, 27: 364–366.
Guo Z L, Sun C Q. Study on lodging-resistant cultivation techniques of buckwheat in northern arid regions. Rain Fed Crops, 2007, 27: 364–366 (in Chinese with English abstract).
- [6] 叶宇栋. 水稻半矮秆突变体 *M080* 的鉴定及其基因克隆. 吉林大学硕士学位论文, 吉林长春, 2024.
Ye Y D. Identification and Gene Cloning of the Semi-dwarf Mutant *M080* in Rice. MS Thesis of Jilin University, Changchun, Jilin, China, 2024 (in Chinese with English abstract).
- [7] 刘磊. 玉米矮化突变体 *gad39* 的遗传分析与分子鉴定. 河南农业大学硕士学位论文, 河南郑州, 2021.
Liu L. Genetic Analysis and Molecular Identification of Maize Dwarf Mutant *gad39*. MS Thesis of Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [8] Zhang B, Liu X J, Guo Y J, et al. Investigation on agronomic characters of dwarf mutant 778 in Broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) and analysis of its sensitivity to GA. Agric Bio-technol, 2020, 9: 7–11.
- [9] Zhang J, Liu X Q, Li S Y, et al. The rice semi-dwarf mutant *sd37*, caused by a mutation in *CYP96B4*, plays an important role in the fine-tuning of plant growth. PLoS One, 2014, 9: e88068.
- [10] 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. 麦类作物学报, 2018, 38: 1053–1064.
Zhao Q S, Li Q Q, Wang C J, et al. Analysis of the dwarfing mutagenic effect on dwarf mutants of common wheat variety Shaannong 33. J Triticeae Crops, 2018, 38: 1053–1064 (in Chinese with English abstract).
- [11] 宋秋平, 俞佳虹, 刘佳, 等. 植物矮化基因相关研究进展. 广东农业科学, 2021, 48(8): 19–28.
Song Q P, Yu J H, Liu J, et al. Research progress of dwarfing genes in plants. Guangdong Agric Sci, 2021, 48(8): 19–28 (in Chinese with English abstract).
- [12] 刘洁, 李润植. 作物矮化基因与 GA 信号转导途径. 中国农学通报, 2005, 21(1): 37–40.
Liu J, Li R Z. Dwarfing genes and GA signal transduction pathway in crops. Chin Agric Sci Bull, 2005, 21(1): 37–40 (in Chinese with English abstract).
- [13] Silverstone A L, Sun T. Gibberellins and the green revolution. Trends Plant Sci, 2000, 5: 1–2.
- [14] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, et al. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: rice “green revolution gene” encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. DNA Res, 2002, 9: 11–17.
- [15] Chen Y, Hou M M, Liu L J, et al. The maize *DWARF1* encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol. Plant Physiol, 2014, 166: 2028–2039.
- [16] Bensen R J, Johal G S, Crane V C, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene. Plant Cell, 1995, 7: 75–84.
- [17] Winkler R G, Helentjaris T. The maize *Dwarf3* gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in gibberellin biosynthesis. Plant Cell, 1995, 7: 1307–1317.
- [18] Fu J Y, Ren F, Lu X, et al. A tandem array of ent-kaurene synthases in maize with roles in gibberellin and more specialized metabolism. Plant Physiol, 2016, 170: 742–751.
- [19] Woodward A W, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction. Ann Bot, 2005, 95: 707–735.
- [20] Feng L, Li G R, He Z B, et al. 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. Ind Crops Prod, 2019, 141: 111804.
- [21] 赵小珍. 甘蓝型油菜半矮秆突变体 *df34* 矮秆基因的精细定位与候选基因分析. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2022.
Zhao X Z. Fine Mapping and Candidate Gene Analysis of *df34* Dwarf Gene in *Brassica napus* Semi-dwarf Mutant. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [22] 罗京. 甘蓝型油菜矮化性状的蛋白质组和转录组联合分析. 贵州师范大学硕士学位论文, 贵州贵阳, 2021.
Luo J. *Brassica napus* L. Dwarf Traits Proteome and Transcriptome Joint Analysis. MS Thesis of Guizhou Normal University, Guiyang, Guizhou, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [23] 侯珊珊. 黄瓜极端矮化突变体“*super compact-2*”基因分析. 西

- 北农林科技大学硕士学位论文, 陕西杨凌, 2018.
- Hou S S. Characteristic Analysis of the 'super compact-2' Mutant in Cucumber (*Cucumis sativus* L.). MS Thesis of Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China, 2018 (in Chinese with English abstract).
- [24] Wakasa Y, Kawakatsu T, Ishimaru K, et al. Generation of major glutelin-deficient (GluA, GluB, and GluC) semi-dwarf Koshihikari rice line. *Plant Cell Rep*, 2024, 43: 51.
- [25] Irshad A, Guo H J, Ur Rehman S, et al. Induction of semi-dwarf trait to a three pistil tall mutant through breeding with increased grain numbers in wheat. *Front Genet*, 2022, 13: 828866.
- [26] Kaur A, Best N B, Hartwig T, et al. A maize semi-dwarf mutant reveals a GRAS transcription factor involved in brassinosteroid signaling. *Plant Physiol*, 2024, 195: 3072–3096.
- [27] Guo F D, Hou L, Ma C L, et al. Comparative transcriptome analysis of the peanut semi-dwarf mutant 1 reveals regulatory mechanism involved in plant height. *Gene*, 2021, 791: 145722.
- [28] 韦爽. 不同苦荞品种植株性状与抗倒伏的关系研究. 贵州师范大学硕士学位论文, 贵州贵阳, 2015.
- Wei S. Study on the Relationship between Lodging Resistance and Plant Characters of Different Tartary Buckwheat. MS Thesis of Guizhou Normal University, Guiyang, Guizhou, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [29] 关志秀. 苦荞节间伸长突变体 *ein1* 的生长特性与转录组学研究. 贵州师范大学硕士学位论文, 贵州贵阳, 2023.
- Guan Z X. Characteristics of Plant Growth and Transcriptomic Analysis of Internode Elongation Mutant *ein1* in *Fagopyrum tataricum*. MS Thesis of Guizhou Normal University, Guiyang, Guizhou, China, 2023 (in Chinese with English abstract).
- [30] Li H Y, Lyu Q Y, Shi T X, et al. The complete reference genome of Tartary buckwheat and its mutation library provide important resources for genetic studies and breeding. *Cell Rep*, 2025, 44: 115621.
- [31] 汤子凯. 梨矮化相关基因筛选及 *PbrGA2ox1* 的功能研究. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2021.
- Tang Z K. Pear Dwarf Related Genes Mining and Functional Study of *PbrGA2ox1*. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [32] 虞慧芳, 曹家树, 王永勤. 植物矮化突变体的激素调控. *生命科学*, 2002, 14(2): 85–88.
- Yu H F, Cao J S, Wang Y Q. Hormones regulation in plant dwarfing mutants. *Chin Bull Life Sci*, 2002, 14(2): 85–88 (in Chinese with English abstract).
- [33] Cui F, Li J, Ding A M, et al. Conditional QTL mapping for plant height with respect to the length of the spike and internode in two mapping populations of wheat. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1517–1536.
- [34] 杨睿, 张正, 杨丽莉, 等. 玉米矮秆突变体 *A5* 的表型鉴定及转录组分析. *山西大学学报(自然科学版)*, 2020, 43: 597–603.
- Yang R, Zhang Z, Yang L L, et al. Phenotypic characterization and transcriptome analysis of maize dwarf mutant *A5*. *J Shanxi Univ (Nat Sci Edn)*, 2020, 43: 597–603 (in Chinese with English abstract).
- [35] 苏在兴, 黄忠勤, 高闰飞, 等. 小麦矮秆突变体 *Xu1801* 的鉴定及其矮化效应分析. *作物学报*, 2023, 49: 2133–2143.
- Su Z X, Huang Z Q, Gao R F, et al. Identification of wheat dwarf mutant *Xu1801* and analysis of its dwarfing effect. *Acta Agron Sin*, 2023, 49: 2133–2143 (in Chinese with English abstract).
- [36] 陶怡然, 熊毓贞, 谢佳, 等. 水稻矮化大粒突变体 *sd1* 的鉴定与基因定位. *作物学报*, 2018, 44: 1621–1630.
- Tao Y R, Xiong Y Z, Xie J, et al. Identification and gene mapping of *sd1* mutant with a semi-dwarfism and bigger seed in rice. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1621–1630 (in Chinese with English abstract).
- [37] Sun Z X, Wang X F, Liu R H, et al. Comparative transcriptomic analysis reveals the regulatory mechanism of the gibberellic acid pathway of Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.) dwarf mutants. *BMC Plant Biol*, 2021, 21: 206.
- [38] 汪灿. 荞麦茎秆特性与倒伏的关系及调控研究. 西南大学硕士学位论文, 重庆, 2015.
- Wang C. Relationship between Culm Characteristics and Lodging and Its Regulation Study in Buckwheat. MS Thesis of Southwest University, Chongqing, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
- [39] 高翔, 郝志萍, 吕慧卿, 等. 荞麦抗倒性研究进展. *中国农学通报*, 2019, 35(13): 6–11.
- Gao X, Hao Z P, Lyu H Q, et al. Research progress on lodging resistance of buckwheat. *Chin Agric Sci Bull*, 2019, 35(13): 6–11 (in Chinese with English abstract).
- [40] Liu C, Zheng S, Gui J S, et al. Shortened basal internodes encodes a gibberellin 2-oxidase and contributes to lodging resistance in rice. *Mol Plant*, 2018, 11: 288–299.
- [41] Shimizu A, Yamaguchi H, Degi K, et al. Development of 'Darumadattan', a semidwarf lodging-resistant Tartary buckwheat cultivar, using gamma-ray irradiation. *Breed Sci*, 2020, 70: 623–630.
- [42] 张超, 孙君灵, 贾银华, 等. 外源激素对一个新的棉花极端矮化突变体 *AS98* 植株生长和酶活性的影响. *中国农业科学*, 2010, 43: 1370–1378.
- Zhang C, Sun J L, Jia Y H, et al. Effects of exogenous hormones on plant growth and enzyme activity of a new cotton extremely dwarf mutant *AS98*. *Sci Agric Sin*, 2010, 43: 1370–1378 (in Chinese with English abstract).
- [43] 叶梅荣, 朱昌华, 甘立军, 等. 激素间相互作用对植物茎伸长生长的调控综述. *中国农学通报*, 2007, 23(4): 228–231.
- Ye M R, Zhu C H, Gan L J, et al. Hormonal interactions in the control of plant stem elongation. *Chin Agric Sci Bull*, 2007, 23(4): 228–231 (in Chinese with English abstract).
- [44] 王武全, 曹本高, 员海燕. 玉米矮秆突变体的激素敏感性分析. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2017, 45(8): 51–55.
- Wang W Q, Cao B G, Yun H Y. Hormone sensitivity of a dwarf mutant of maize. *J Northwest A&F Univ (Nat Sci Edn)*, 2017, 45(8): 51–55 (in Chinese with English abstract).
- [45] 屈淑平, 丁文琪, 王云莉, 等. 外源激素处理对美洲南瓜植株生长的影响. *东北农业大学学报*, 2020, 51(1): 23–32.
- Qu S P, Ding W Q, Wang Y L, et al. Effect of exogenous hormone treatment on the growth of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). *J Northeast Agric Univ*, 2020, 51(1): 23–32 (in Chinese with English abstract).
- [46] Han L L, Jiang C G, Zhang W, et al. Morphological characterization and transcriptome analysis of new dwarf and narrow-leaf

- (*dnl2*) mutant in maize. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 795.
- [47] 黄志刚, 李玲, 陈兆平, 等. SPINDLY 与赤霉素的信号转导. *植物学通报*, 2005, 40(1): 100–106.
- Huang Z G, Li L, Chen Z P, et al. SPINDLY and gibberellin signaling. *Chin Bull Bot*, 2005, 40(1): 100–106 (in Chinese with English abstract).
- [48] 张珏锋, 李芳, 钟海英, 等. 茭白‘浙农 7 号’不同生长阶段的叶片转录组学及激素水平分析. *农业生物技术学报*, 2024, 32: 299–310.
- Zhang J F, Li F, Zhong H Y, et al. Analysis of transcriptomics and hormone levels of Jiaobai ‘Zhenong 7’ in different growth stages. *J Agric Biotechnol*, 2024, 32: 299–310 (in Chinese with English abstract).
- [49] Feng S H, Martinez C, Gusmaroli G, et al. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 2008, 451: 475–479.
- [50] 白羿雄, 赵小红, 姚晓华, 等. 作物抗倒伏相关性状及其信号转导调控机理的研究进展. *植物科学学报*, 2021, 39: 102–109.
- Bai Y X, Zhao X H, Yao X H, et al. Research progress on crop lodging resistance-related traits and mechanism of signal transduction. *Plant Sci J*, 2021, 39: 102–109 (in Chinese with English abstract).
- [51] de Lucas M, Davière J M, Rodríguez-Falcón M, et al. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature*, 2008, 451: 480–484.
- [52] Nakamura Y, Kato T, Yamashino T, et al. Characterization of a set of phytochrome-interacting factor-like bHLH proteins in *Oryza sativa*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2007, 71: 1183–1191.
- [53] 胡新喜. 柑橘转基因研究及转 *phyB* 基因枳橙的综合鉴定. 湖南农业大学博士学位论文, 湖南长沙, 2007.
- Hu X X. Transformation of Citrus and Identification of Transgenic Citrange with *phyB* Gene. PhD Dissertation of Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan, China, 2007 (in Chinese with English abstract).