中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(5):123-132
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2026004

花生半矮化突变体*dwarf1*对植物外源激素生理响应性分析

杨秀丽,宁东贤,张泽
(山西农业大学小麦研究所,山西 临汾,041000)

摘要:为给花生株型改良育种提供依据,本研究以花生半矮化突变体*dwarf1*和野生型WT为材料,设置外源赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)和油菜素内酯(BR)的梯度浓度处理,通过测定主茎高度、节数、节间长度及内源激素含量,系统解析半矮化突变体*dwarf1*矮化表型的生理机制。结果表明:*dwarf1*对外源GA_3响应极敏感,主茎高度、节数和节间长度随GA_3浓度升高而显著增加,10 mg·L^{-1} GA_3处理可使其恢复至野生型水平,其内源GA_3含量极显著低于野生型。外源IAA处理对*dwarf1*与WT的主茎伸长无显著影响,但*dwarf1*内源IAA含量显著低于野生型,揭示IAA生物合成或信号转导通路可能存在异常。此外,*dwarf1*与WT的内源BR含量无显著差异,但低浓度外源BR处理对*dwarf1*的主茎伸长具有明显促进作用。综合上述结果推测,花生半矮化突变体*dwarf1*的矮化表型主要源于赤霉素生物合成途径受阻,并可能与生长素途径协同调控主茎生长,而油菜素内酯途径可能并非主要成因。

关键词:花生;半矮化突变体;赤霉素;生长素;油菜素内酯;激素响应
中图分类号:S565.2　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1007-9084(2026)05-0123-10

Physiological responses of peanut semi-dwarf mutant to exogenous hormones

YANG Xiu-li, NING Dong-xian, ZHANG Ze
(*Institute of Wheat Research, Shanxi Agricultural University*, *Linfen* 041000, *China*)

Abstract: To advance the breeding of ideal peanut plant architecture, a semi-dwarf mutant *dwarf1* and its wild-type (WT) were treated with gradient concentrations of exogenous gibberellin (GA_3), auxin (IAA), and brassinosteroid (BR). The main stem height, node number, internode length, and endogenous hormone contents were systematically measured to elucidate physiological mechanism underlying the semi-dwarf phenotype of *dwarf1*. Results showed that *dwarf1* was highly sensitive to exogenous GA_3. The main stem height, node number, and internode length increased significantly with increasing GA_3 concentration, and treatment with 10 mg·L^{-1} GA_3 restored these parameters to WT level. Its endogenous GA_3 content was extremely significantly lower than that in WT. Exogenous IAA treatment had no significant effect on main stem elongation in either *dwarf1* or WT, but the endogenous IAA content in *dwarf1* was significantly reduced, suggesting possible abnormalities in IAA biosynthesis or signal transduction. Furthermore, there was no significant difference in endogenous BR content between *dwarf1* and WT, yet low-concentration exogenous BR treatment still had a clear promoting effect on main stem elongation in *dwarf1*. Based on these results, it is speculated that the semi-dwarf phenotype of peanut mutant *dwarf1* primarily results from a blockage in gibberellin biosynthesis pathway, possibly in coordination with auxin pathway to regulate main stem growth, while brassinosteroid pathway might not be the major contributing factor.

Key words: peanut; semi-dwarf mutant; gibberellin; auxin; brassinosteroid; hormone response

花生(*Arachis hypogaea* L.)是食用植物油和优质植物蛋白的重要来源。主茎高是决定花生株型指数的关键因素,据此将花生生长习性分为三种类型[1,2]。直立型花生具有紧凑的株型,荚果主要集中在植株底部,最适合高密度种植,在我国栽培面积最广[3]。然而,直立型花生在充足水肥条件下,容易

收稿日期:2026-01-08
基金项目:山西农业大学科技创新提升工程(CXGC2025073);山西农业大学小麦研究所自主创新项目(ZZCX202401);山西省科技重大专项计划"揭榜挂帅"项目-重大基础前沿与民生公益类项目(202201140601025-4-04)
作者简介:杨秀丽(1980-),女,副研究员,研究方向为花生种质资源创制及新品种选育,E-mail: yangxiuli1234@163.com

旺长,导致主茎节间伸长、主茎增高、茎秆变细,生育后期易倒伏及叶片早衰,进而降低荚果的产量和品质。高产一直是花生育种的核心目标之一,通过改良株型来提升产量是花生育种研究的热点方向。半矮化正是理想株型的关键特征,花生的主茎高年际平均值30~35 cm,属于半矮秆品种,具有耐肥、耐密植的优势,增产极显著,另外,主茎高与主根长呈正相关,主茎矮化,主根变短,有利于机械化收获[4,5]。因此,研究和解析矮化或半矮化花生突变体的茎秆生长及主茎高的调控机制,将为花生育种及栽培调控提供重要的理论参考。

赤霉素、生长素和油菜素内酯等植物激素,通过单独或协同作用,调控细胞伸长与分裂,进而影响植株高度[6,7]。赤霉素(GA)参与植物的多种发育过程,包括种子萌发、茎间伸长及开花结果[8,9];生长素(IAA)通过自身合成与代谢、极性运输及其信号转导,参与细胞增殖、组织分化、器官形成等植物的生长发育[10,11];油菜素内酯(BR)在植物细胞的伸长和分裂中发挥重要调控作用[12,13]。植株矮化通常是由于某一植物激素的生物合成或信号转导途径受阻所致[14,15]。辣椒矮化突变体*E29*因对BR不敏感导致茎秆伸长区细胞缩短;水稻极端矮化突变体*csddl*的节间细胞因BR生物合成缺陷导致伸长完全停滞;梨矮化突变体中因*PcPIN-L*表达降低,限制了IAA极性运输,导致植株矮化[16-18]。花生半矮化突变体*sdm1*的主茎高度在喷施外源IAA后基本恢复至野生型,且参与IAA信号传导通路的大多数基因表达呈现下调趋势,而在另一个花生半矮化突变体*sdm2*中,BR生物合成和信号传导通路中的某些基因表达显著下调[19,20];在花生矮化品种Df216中,参与GA和BR生物合成的下调基因导致植株体内GA_1、GA_3和BR含量水平较低,表明GA和BR生物合成及信号传导受阻,导致主茎生长速度减慢和木质素积累减少,从而形成矮化表型[21]。目前,对于花生矮化调控机制的研究仍有待深入。发掘并鉴定矮化或半矮化突变体,有助于揭示主茎矮化的分子调控机制。

本研究运用EMS(甲基磺酸乙酯)对四粒红种子实施诱变处理,在M_2筛选到一个主茎半矮化变异株,经过连续两年自交,获得了一个稳定的半矮化花生株系,命名为半矮化突变体*dwarf1*。为深入探究*dwarf1*的矮化机制,我们分别向*dwarf1*和野生型(WT)喷施植物外源激素,包括赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)以及油菜素内酯(BR),从而研究它们对外源激素的响应程度,并测定其内源激素含量,以此初步剖析*dwarf1*的矮化机制,为后续花生矮化育种以及矮化基因的挖掘等工作夯实基础。

1 材料与方法

1.1 材料

山西农业大学小麦研究所花生课题组以花生优良品种四粒红(WT)为材料,采用甲基磺酸乙酯(EMS)诱变技术对种子进行处理,成功创制出遗传性状稳定的M_4矮化突变体*dwarf1*。2025年,试验于山西农业大学小麦研究所试验基地(北纬36°6′,东经111°30′)开展盆栽种植。花盆规格为口径30 cm×高35 cm,栽培基质采用蛭石、石英砂与大田耕层土壤按体积比1:3:2混合配制,每盆基质总质量7.0 kg。参照大田中等肥力水平,每盆基施硫酸钾复合肥(N-P_2O_5-K_2O= 15-15-15)4.5 g。花生材料WT和*dwarf1*各种植40盆,每盆播种6粒。出苗后10 d,每盆定苗4株,保留长势一致的健康植株。

GA_3、IAA与BR购于合肥博美生物科技有限公司。

1.2 方法

1.2.1 外源植物激素响应性实验 花生出苗20 d后,采用不同植物外源激素,设置梯度浓度,对主茎茎秆与叶片进行喷施处理。其中,GA_3($C_{19}H_{22}O_6$)浓度梯度设置为0 mg·L^{-1}、10 mg·L^{-1}、50 mg·L^{-1}、100 mg·L^{-1};IAA($C_{10}H_9O_2N$)浓度梯度为0 mg·L^{-1}、0.9 mg·L^{-1}、1.8 mg·L^{-1}、3.6 mg·L^{-1};BR($C_{28}H_{48}O_6$)浓度梯度为0 mg·L^{-1}、0.01 mg·L^{-1}、0.1 mg·L^{-1}、1.0 mg·L^{-1}。各激素先用体积分数≥95%的乙醇充分溶解,再用纯水稀释至目标浓度,稀释液中添加0.01%的吐温-20作为附着剂。以添加0.01%吐温-20的纯水作为空白对照,每个处理设置3次生物学重复。每日19:00后对植株主茎与叶片进行均匀喷施,每次每株喷施量30 mL,确保茎秆表面与叶片均能均匀附着药液而不滴落。连续处理20 d(雨天暂停2次)。自喷施处理开始后第5 d起测定主茎高度,此后每间隔4 d测定1次,累计测定11次。每次测定时,从各处理的3次生物学重复中随机选取3株,测定其主茎高度。

整个生育期内,根据植株生长状况进行常规浇水、施肥及病虫害防治。植株成熟收获后,测定主茎节间数与节间长度[22]。

1.2.2 内源激素含量测定 花生出苗20 d后,采集WT与*dwarf1*的主茎顶端节间组织样本(每3株混

合为1个生物学重复,各设置3次生物学重复;野生型样本依次命名为WT-1、WT-2、WT-3,突变体样本依次命名为*dwarf1-1*、*dwarf1-2*、*dwarf1-3*)。所有样本经液氮速冻后,采用超高效液相色谱-串联质谱法(UHPLC-MS/MS)对样本里的GA_3、IAA及BR进行定量检测。测定工作委托百迈客生物科技有限公司完成。

1.3 数据处理

利用Excel 2019对数据进行统计,利用SPSS Statistics 26.0进行方差分析,并使用GraphPad Prism 8.0.2作图。

2 结果与分析

2.1 主茎高对植物外源激素的响应

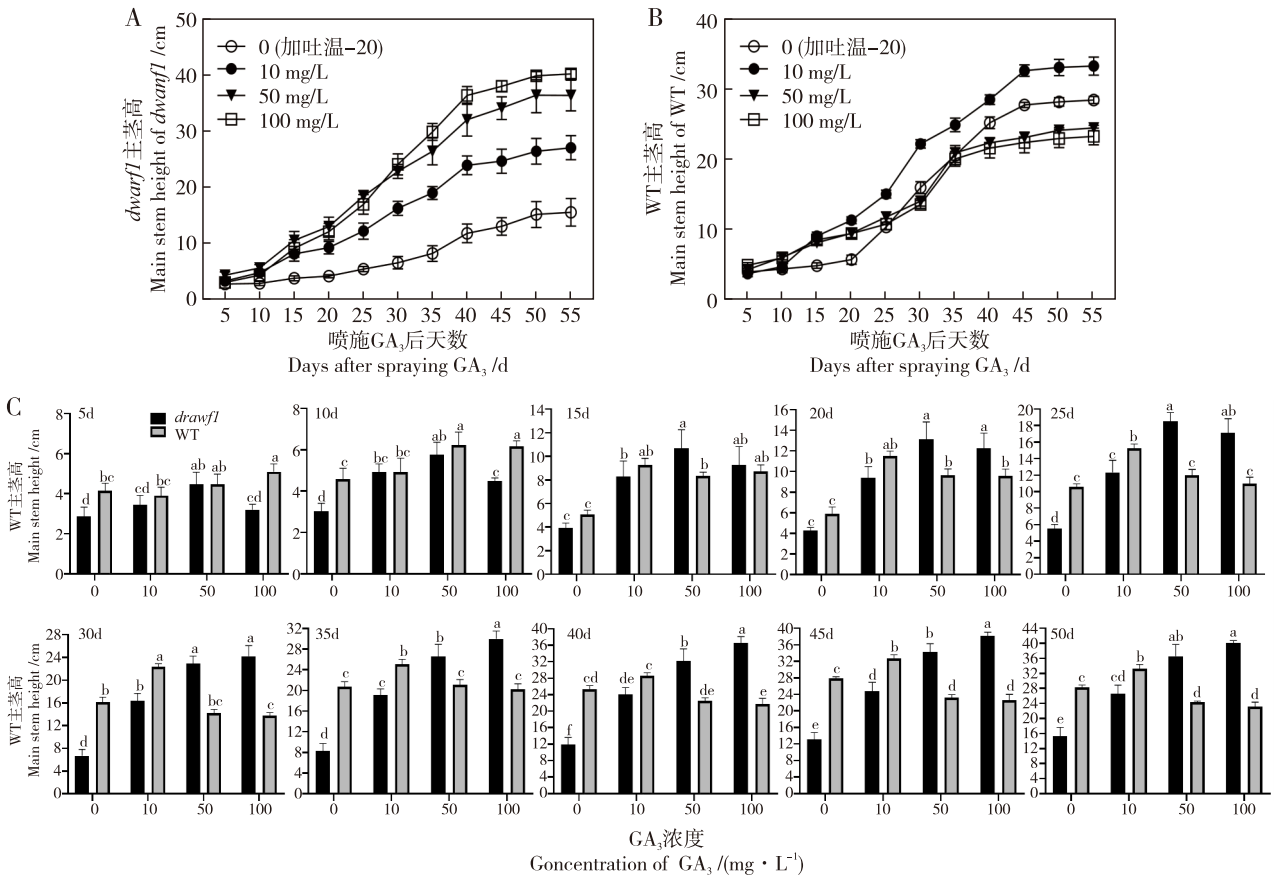
2.1.1 *dwarf1*和WT对GA_3的响应性分析 为明确GA_3对花生主茎生长的调控效应,本研究通过定期测定主茎高度并开展统计分析。结果显示(图1A),*dwarf1*对GA_3的响应极敏感。对照组(0 mg·L^{-1},含0.01%吐温-20)主茎高度增长平缓,与之相比,各处理组(10 mg·L^{-1}、50 mg·L^{-1}和100 mg·L^{-1})主茎高度增长速度较快。10 mg·L^{-1}处理组的主茎高度在同时期始终高于对照组,这表明低浓度GA_3即可有效诱导主茎伸长;当GA_3浓度升至50 mg·L^{-1}时,促进效应进一步增强,其生长曲线与10 mg·L^{-1}处理组及对照组的差异随时间推移逐渐增大;100 mg·L^{-1}处理组的主茎高度在整个观测期内均高于其他处理组,其促进主茎伸长的效应最为明显。多重比较分析结果显示(图1C),自处理开始后10~50 d,各处理组的*dwarf1*主茎高均持续显著高于对照组($P<0.05$),该结果进一步表明,GA_3能够显著促进*dwarf1*的主茎伸长,且主茎伸长量与GA_3浓度呈现明显的梯度效应。

相同GA_3梯度浓度处理结果显示(图1B),WT在喷施GA_3后5~25 d,各处理组的主茎高度均高于对照组。在25 d后,10 mg·L^{-1}处理组的主茎高度仍持续高于对照组,而50与100 mg·L^{-1}处理组的生长曲线趋于重合,且主茎高度略低于对照组。这表明,低浓度GA_3对WT主茎伸长具有一定的促进作用,而高浓度GA_3处理下的WT对GA_3的响应趋于饱和,甚至表现出一定的生长抑制作用。多重比较分析结果显示(图1C),处理初期(第10 d),50与100 mg·L^{-1}处理组的主茎高度显著大于对照组和10 mg·L^{-1}处理组($P<0.05$)。随着处理时间延长,10 mg·L^{-1}处理组的主茎高度逐渐超越其他组别并形成显著性差异($P<0.05$),而50与100 mg·L^{-1}处理组的主茎伸长优势逐渐减弱,自处理第45 d起,对照组的主茎高度显著高于50与100 mg·L^{-1}处理组($P<0.05$)。以上结果表明,低浓度GA_3对WT主茎伸长具有持续显著促进作用,而高浓度GA_3处理效应随时间积累由促进转为抑制。

此外,10 mg·L^{-1}处理组*dwarf1*与对照组WT的主茎高度动态对比结果显示(图1C),处理初期(第5~10 d),两组主茎高度无显著差异($P<0.05$),说明*dwarf1*的主茎生长在低浓度GA_3处理下已恢复至WT水平;处理15 d后,由于GA_3信号通路的持续激活及其生物效应累积,*dwarf1*主茎高度显著超过WT($P<0.05$),推测GA_3的持续供应对*dwarf1*的主茎伸长具有累积放大效应。而在50与100 mg·L^{-1}高浓度处理开始后15~50 d,处理组*dwarf1*的主茎高度始终显著高于对照组WT($P<0.05$)。上述结果表明,低浓度GA_3足以补偿植株体内源激素缺陷,而高浓度GA_3处理不仅具有补偿作用,还能产生进一步显著促进主茎伸长的效应。

2.1.2 *dwarf1*和WT对IAA的响应性分析 IAA处理下*dwarf1*与WT的主茎动态生长曲线观测结果可知(图2),二者对IAA的响应模式具有相似性。由图2A中可知,处理后5~30 d,各处理组和对照组的主茎生长曲线基本重合,表明该时期IAA对*dwarf1*的主茎伸长无显著影响;30 d后处理效应呈现,0.9、1.8和3.6 mg·L^{-1}处理组*dwarf1*的主茎生长曲线仍高度重合,但主茎高度均略高于对照组,说明IAA对主茎伸长具有一定的促进作用,且在所试浓度范围内未表现剂量依赖效应。与之相比,各处理组和对照组的WT主茎生长曲线在观测期内始终呈现重合状态,表明WT对IAA无响应(图2B)。多重比较结果显示(图2C):开始处理后5~30 d,各处理组*dwarf1*的主茎高度无显著差异;第35~40 d,0.9、1.8和3.6 mg·L^{-1}处理组*dwarf1*的主茎高度均高于对照组,但仅1.8 mg·L^{-1}处理组与对照组差异达显著水平($P<0.05$);第40 d后,各处理组与对照组*dwarf1*的主茎高度差异均不显著。上述结果表明,在所试浓度范围内,*dwarf1*对IAA的响应程度较低。WT对IAA的响应特征是:在观测期内,各处理组与对照组WT的主茎高度均无显著差异,表明IAA对WT的主茎伸长无促进或抑制效应。

2.1.3 *dwarf1*和WT对BR的响应性分析 BR处理下*dwarf1*与WT的主茎动态生长曲线观测结果表明(图3),BR对*dwarf1*主茎伸长具有一定促进作



注:A:*dwarf1* 主茎生长曲线;B:WT主茎生长曲线;C:*dwarf1* 与WT的主茎伸长的动态响应;柱上方不同小写字母表示处理间存在显著差异($P<0.05$)

Note: A: *dwarf1* main stem growth curve; B: WT main stem growth curve; C: dynamic response of *dwarf1* and WT main stems elongation; Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05

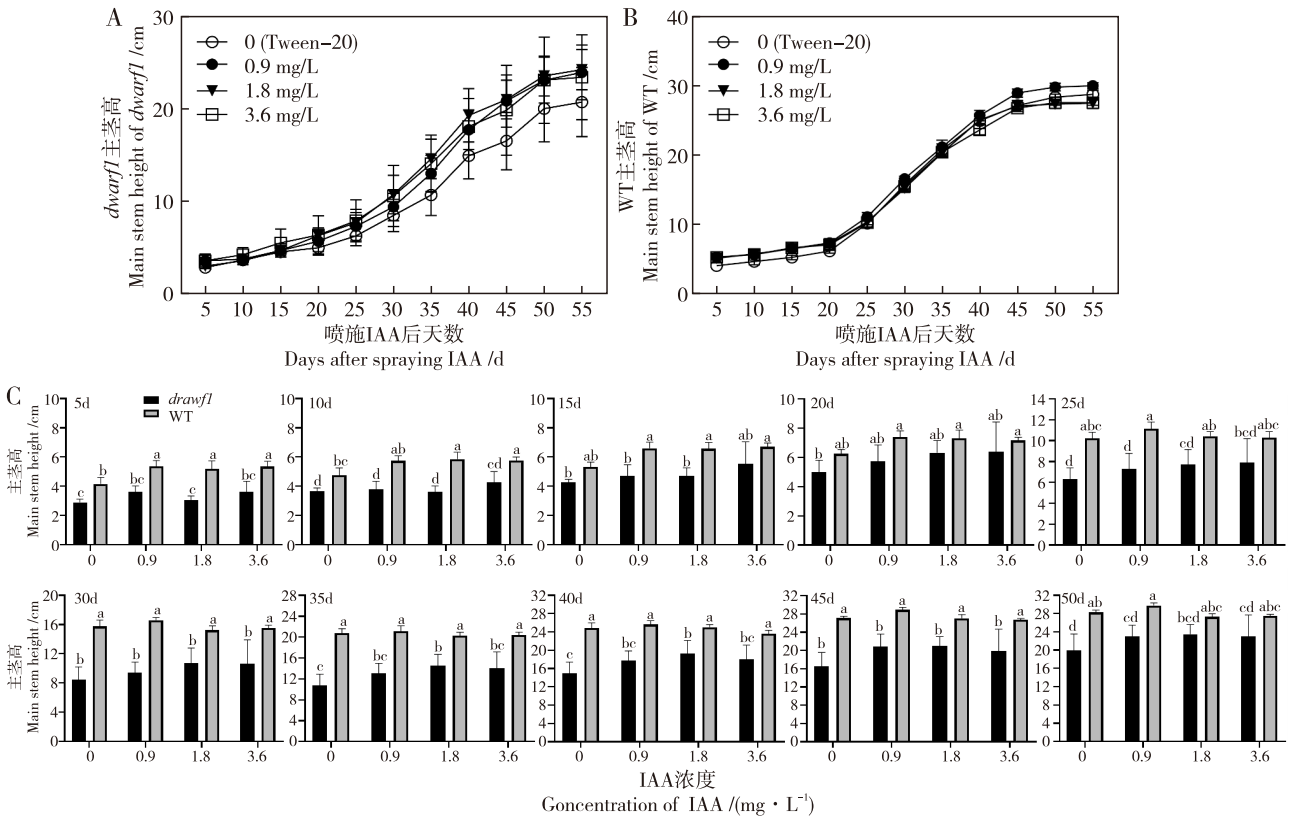
图1 *dwarf1* 和WT在喷施不同浓度GA_3后主茎生长曲线与动态响应变化

Fig. 1 Growth curve and dynamic responses of *dwarf1* and WT main stems after GA_3 spray

用,而对WT主茎伸长无明显影响。图3A显示,处理后30 d开始,0.01、0.1和1.0 mg·L^{-1}处理组*dwarf1*的主茎高度均高于对照组,其中,0.1 mg·L^{-1}处理组主茎伸长优势最为明显,表明该浓度下*dwarf1*对BR有一定的响应。WT在BR不同浓度处理下,主茎生长动态曲线高度重合,表明WT对BR无响应(图3B)。多重比较分析结果表明(图3C),处理开始后5~20 d,各处理组与对照组的*dwarf1*主茎高度差异不显著;25~45 d内,0.01、0.1 mg·L^{-1}处理组*dwarf1*的主茎高度显著高于对照组($P<0.05$),而且,0.1 mg·L^{-1}处理组主茎高度显著高于1.0 mg·L^{-1}处理组($P<0.05$);50 d时,0.1 mg·L^{-1}处理组的*dwarf1*和WT主茎高度无显著差异。以上结果说明低浓度BR对*dwarf1*主茎伸长具有明显促进效应,并且可以使其主茎伸长恢复至WT水平,但高浓度BR对主茎伸长效应不明显。与之相比,整个观测期内,各处理组和对照组WT的主茎高度不存在显著差异,说明BR对WT的主茎伸长无显著效应。

2.2 主茎节数对植物外源激素的响应

GA_3对*dwarf1*与WT的主茎节数的调控效应分析结果显示(图4A):当GA_3浓度由0 mg·L^{-1}升至100 mg·L^{-1}时,*dwarf1*主茎节数呈浓度依赖性增加,变幅为10.6~13.8个;相同浓度范围内,WT主茎节数变幅为13.2~15.2个,且随浓度升高呈现先升后降的趋势,100 mg·L^{-1}处理时,主茎节数降至最低值并低于同浓度下的*dwarf1*。上述结果表明,GA_3对*dwarf1*和WT的主茎节数均具有显著调控作用,但响应模式存在差异,主要表现在:较高浓度(50与100 mg·L^{-1})GA_3的处理对*dwarf1*主茎生长存在抑制效应。图4B显示,在0~3.6 mg·L^{-1}IAA处理浓度范围内,*dwarf1*主茎节数变幅为12.4~13.6个,随浓度升高呈先升后降趋势;而WT主茎节数稳定在14.0~14.6个,无显著变化。这表明IAA对*dwarf1*主茎节数具有一定调节作用,但对WT无显著影响。图4C



注:A:*dwarf1* 主茎生长曲线;B:WT主茎生长曲线;C:*dwarf1* 与WT的主茎伸长的动态响应;柱上方不同小写字母表示处理间存在显著差异($P<0.05$)。下同

Note: A: *dwarf1* main stem growth curve;B: WT main stem growth curve; C: dynamic response of *dwarf1* and WT main stems elongation; Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05. Same as below

图2 *dwarf1* 与WT在喷施不同浓度IAA后主茎生长曲线与动态响应变化

Fig. 2 Growth curve and dynamic responses of *dwarf1* and WT main stems after IAA spray

显示,当BR浓度由0 mg·L^{-1}升至1.0 mg·L^{-1}时,*dwarf1* 主茎节数变幅为12.0~13.6个,呈先升后降趋势;WT主茎节数稳定在14.0~14.4个,不受BR浓度变化影响。这表明BR对 *dwarf1* 主茎节数具有一定调节效应,但对WT无明显作用。

方差分析结果表明(表1),供试材料、GA_3浓度及二者的交互作用对主茎节数均存在显著或极显著效应。当GA_3处理浓度为0、10、50和100 mg·L^{-1}时,供试材料的平均主茎节数分别为12.7±2.50、14.0±1.49、13.9±1.10和13.5±0.71个,其中,10、50 mg·L^{-1}处理组的主茎节数显著高于对照组(0 mg·L^{-1}),这表明主茎节数对这两个浓度的处理响应性更强。供试材料与GA_3浓度的交互作用表现极显著($P<0.001$),说明供试材料对不同浓度GA_3的响应存在显著差异。

此外,IAA浓度、供试材料与IAA浓度的交互作用、BR浓度及供试材料与BR浓度的交互作用均对主茎节数无显著影响,表明主茎节数对IAA和BR处理无显著响应。

2.3 *dwarf1* 主茎节间长度对外源GA_3的响应

通过分析GA_3处理组 *dwarf1* 的主茎各节间长度及其在主茎高中的构成比例(图5A),发现GA_3处理显著影响了主茎节间伸长模式,不同浓度GA_3处理改变了 *dwarf1* 主茎的构成因子——节间长度。方差分析结果进一步表明(图5B),除第1和第2节间外,其余节间长度在不同浓度处理间均存在显著性差异($P<0.05$),具体表现在,100 mg·L^{-1}处理组的第4节间至第11节间的长度均显著大于对照($P<0.05$);50 mg·L^{-1}处理组的第5节间至第8节间显著伸长;而10 mg·L^{-1}处理则自第6节间起表现显著促进作用。以上结果表明,GA_3通过调节节间长度来影响 *dwarf1* 的主茎高度,且该效应具有明显的浓度依赖性。

同时,对WT主茎节间长度的分析结果表明(图5C),GA_3处理显著改变了其节间伸长模式,但响应趋势与半矮化突变体 *dwarf1* 相反。具体表现为:随着GA_3浓度升高,WT主茎各节间伸长受到抑制。方差分析进一步揭示(图5D),10 mg·L^{-1}GA_3对主茎节

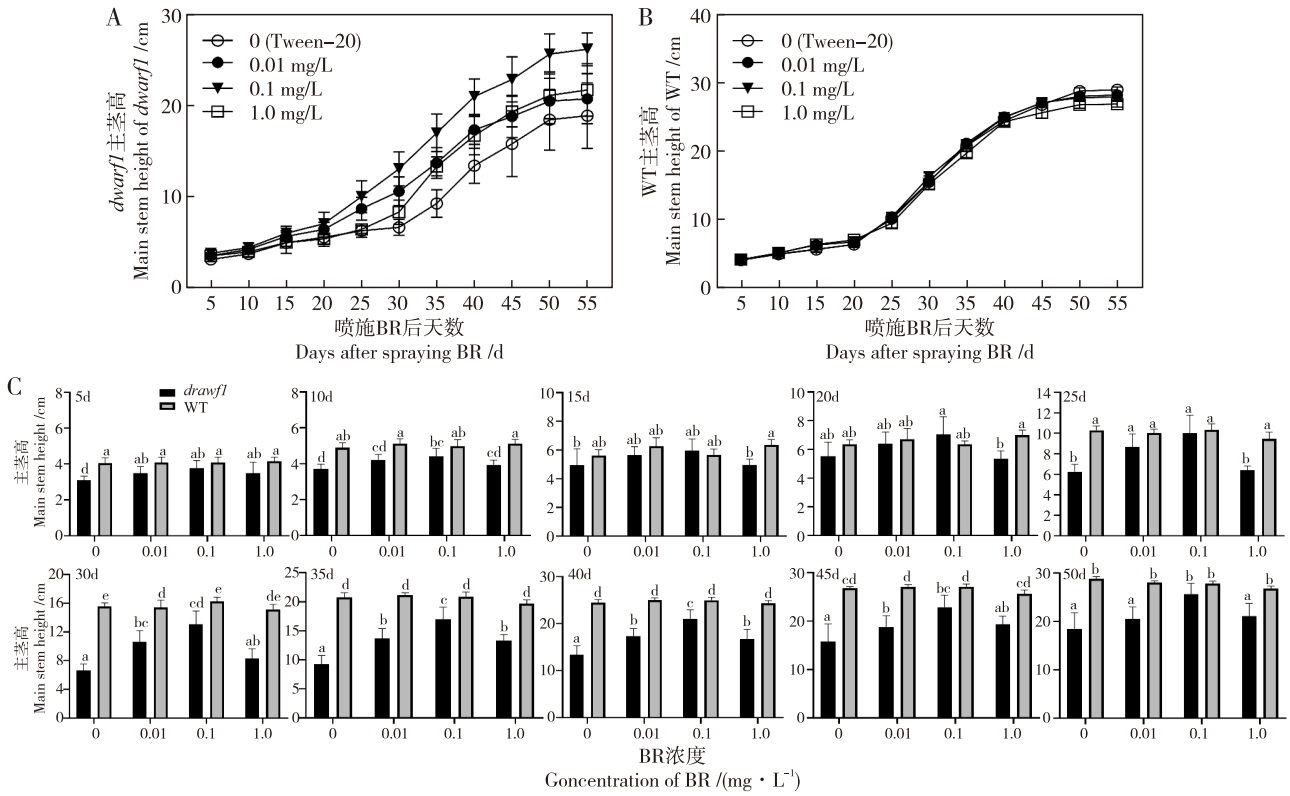
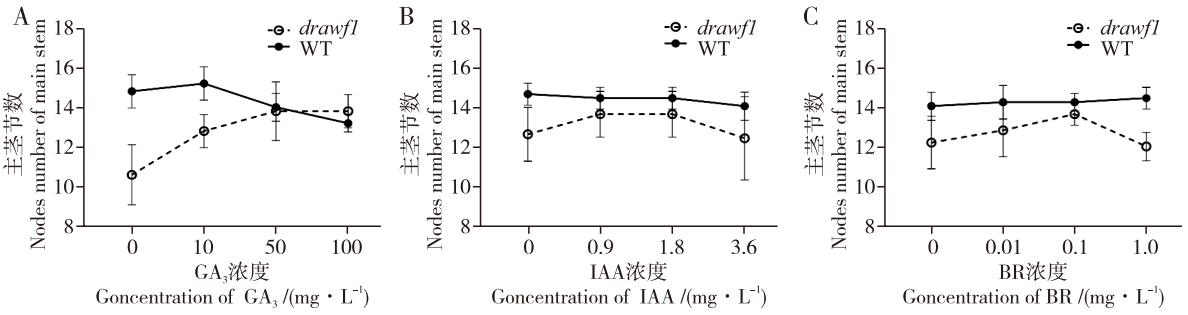


图3 *dwarf1*与WT在喷施不同浓度BR后主茎生长曲线与动态响应变化

Fig. 3 Growth curve and dynamic responses of *dwarf1* and WT main stems after BR spray



注:A:不同GA_3浓度下的主茎节数;B:不同IAA浓度下的主茎节数;C:不同BR浓度下的主茎节数

Note: A: main stem node number under different GA_3 concentrations; B: main stem node number under different IAA concentrations; C: main stem node number under different BR concentrations.

图4 主茎节数对植物外源激素的响应曲线

Fig. 4 Response curves of node number of main stem to exogenous hormones

间伸长具有显著促进作用,而50mg·L^{-1}与100mg·L^{-1}处理组则表现出显著抑制效应。上述结果显示,WT对GA_3的响应呈现"低浓度促进、高浓度抑制"的浓度效应,与*dwarf1*随GA_3浓度升高持续促进的响应模式形成显著差异,表明两者在对GA_3响应方面存在差异。

2.4 内源激素含量

*dwarf1*与WT的内源GA_3、IAA及BR的测定结果显示(图6),*dwarf1*的内源GA_3含量为56.83 ng·mL^{-1},较WT低24.25 ng·mL^{-1},呈极显著水平($P<0.01$);内源IAA含量为256.5 ng·mL^{-1},较WT低52.5 ng·mL^{-1},呈极显著水平($P<0.01$);*dwarf1*与WT的内源BR含量分别为2.363 ng·mL^{-1}、2.393 ng·mL^{-1},它们之间无显著差异。

3 讨论与结论

植株矮化是植物生长发育调控领域的重要表型特征,其生理调控机制复杂且涉及多维度调控网络。在激素调控层面,生长素(IAA)、赤霉素(GA)与油菜素内酯(BR)等关键植物激素通过调控细胞

表1 主茎节数对花生材料及3种植物外源激素响应的方差分析

Table 1 Variance for test peanut materials and plant exogenous hormones on the main stem node number effect

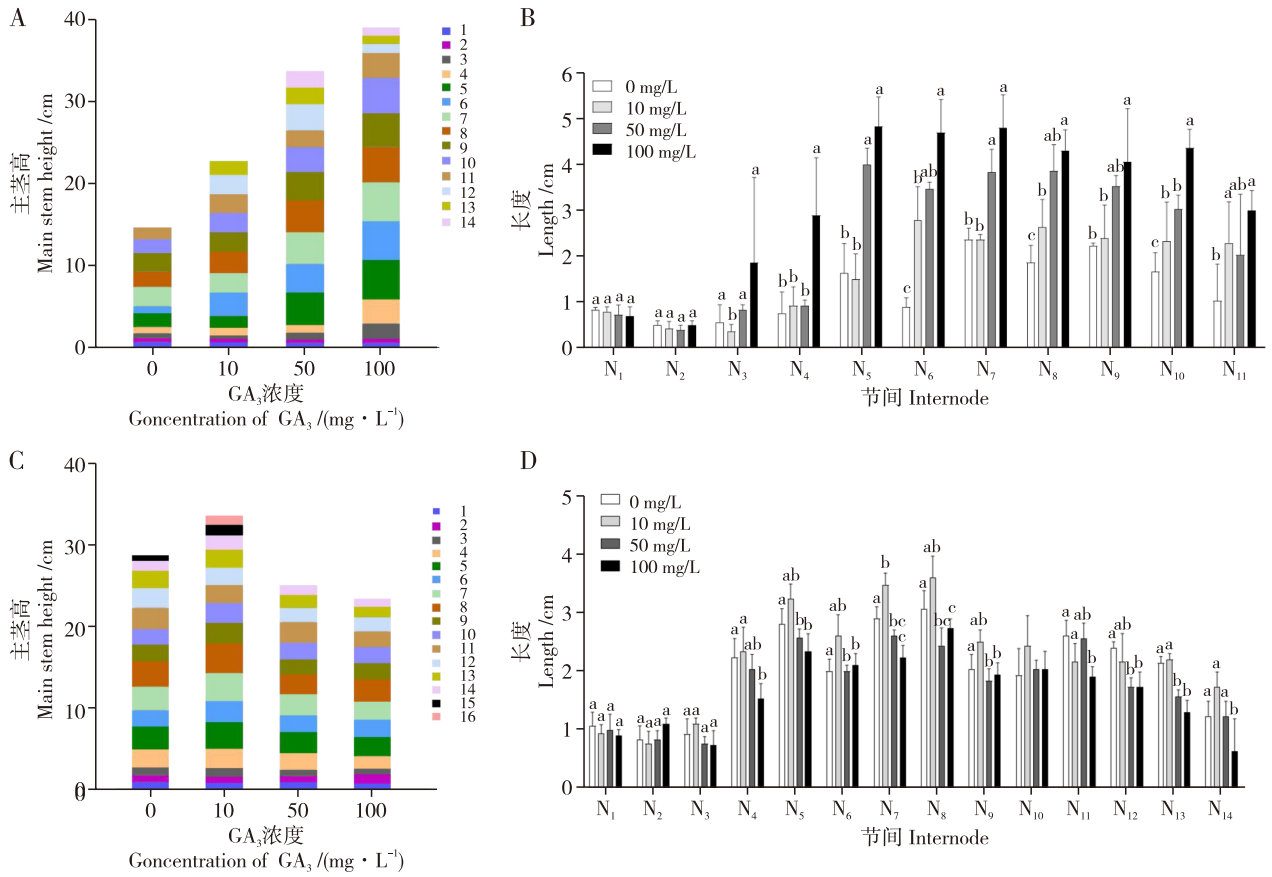
项目 Item		主茎节数 Nodes number of main stem	主体间效应检验 Inter-subject effect test	
		平均数±标准差 Average ± SD	F-值 F-value	显著性 Significance
花生材料 Peanut materials		13.5±1.62	24.025***	<0.001
GA_3/(mg·L^{-1})	0	12.7±2.50a	3.492*	0.027
	10	14.0±1.49b		
	50	13.9±1.10b		
	100	13.5±0.71ab		
花生材料×赤霉素 Peanut materials×GA_3		—	11.825***	<0.001
供试材料 Peanut materials		13.7±1.29	13.386***	<0.001
生长素IAA /(mg·L^{-1})	0	13.6±1.43	1.162	0.340
	0.9	14.0±0.94		
	1.8	14.0±0.94		
	3.6	13.2±1.69		
花生材料×生长素 Peanut materials×IAA		—	0.713	0.552
花生材料 Peanut materials		13.4±1.20	32.576***	<0.001
BR /(mg·L^{-1})	0	13.1±1.37	1.751	0.176
	0.01	13.5±1.27		
	0.1	13.9±0.57		
	1.0	13.2 ±1.40		
花生材料×油菜素内酯 Peanut materials×BR		—	1.932	0.144

注:不同外源激素浓度处理下,主茎节数平均值后不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$);*、***分别表示在0.05、0.001水平差异显著

Note: Statistical significant differences ($P<0.05$) between different concentrations of exogenous hormones in plants treatments are indicated by different letters.*, and *** indicate significant differences at 0.05 and 0.001 levels, respectively

分裂和细胞长度达到控制株高的目的[23,24]。植物矮化突变体在阐明茎秆生长发育的调控网络以及作物遗传改良实践中具有重要的理论研究与应用价值。根据其对植物外源激素的响应特性,该类突变体分为激素缺陷与激素不敏感两种主要类型。激素缺陷型矮化突变体的关键生理特征在于活性激素生物合成途径发生阻断,导致体内内源激素含量显著低于野生型。激素不敏感型矮化突变体的内源激素水平通常与野生型无显著差异,甚至出现升高,但对外源激素处理无生理响应,矮化表型无法通过外源激素补偿得以恢复[25,26]。

本研究通过外源激素浓度梯度处理及内源激素定量分析,系统比较半矮化突变体 *dwarf1* 与野生型(WT)对赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)和油菜素内酯(BR)的生理响应差异,旨在阐明 *dwarf1* 矮化表型的激素调控机制。结果表明,*dwarf1* 对 GA_3 表现出显著敏感性。喷施 10 mg·L^{-1} GA_3 后,其主茎高度可恢复至野生型水平,且主茎伸长促进效应与 GA_3 浓度呈正相关。相比之下,WT对 GA_3 的响应呈现"低浓度促进、高浓度抑制"特征。此外,外源 GA_3 处理主要通过显著增加 *dwarf1* 的主茎节数及主茎中上部节间(第4-11节间)长度来恢复株高,初步推测外源 GA_3 补偿了植株体内内源激素缺陷,激活下游伸长响应通路。这与前人研究赤霉素缺陷型突变体的外源激素响应模式是一致的[27,28]。另外,GA_3 内源含量测定结果显示,*dwarf1* 内源含量显著低于WT。以上说明 *dwarf1* 是赤霉素缺陷型矮化突变体。本研究发现,外源IAA未能显著影响 *dwarf1* 和WT的主茎高度和主茎数,但 *dwarf1* 的内源IAA含量显著低于WT,这种"低含量-弱响应"表现,揭示其矮化机制可能并非单一的IAA合成不足,而更可能与IAA信号转导或稳态调控环节的异常有关。具体而言,存在两种可能:一是IAA生物合成途径的关键基因表达或酶活性下调,导致内源IAA积累受限;二是IAA信号感知、转导或下游转录调控网络中的关键元件(如TIR1/AFB受体、AUX/IAA阻遏蛋白或ARF转录因子)功能发生改变,致使植株对IAA的敏感性降低。此外,亦不能排除IAA极性运输(如PIN蛋白介导的运输流)或局部代谢稳态失调的可能性,以上设定因素均有待后续通过转录组分析、关键基因

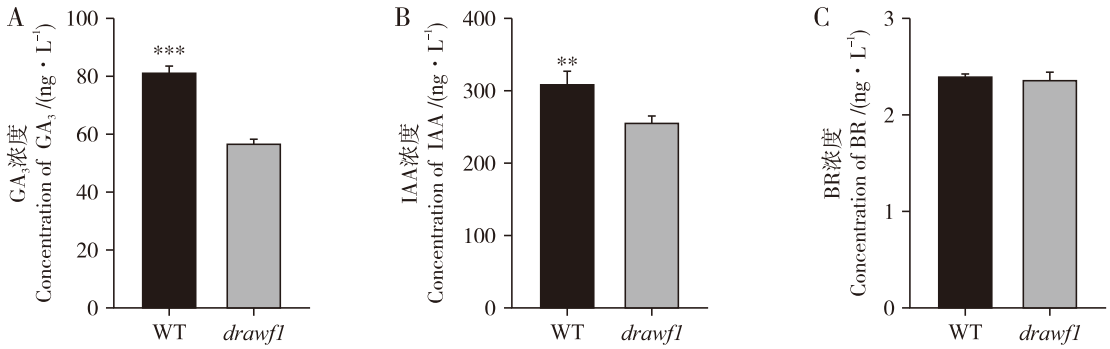


注:A:在不同 GA_3 浓度下 *dwarf1* 节间模式图,图例中 1 ~ 14 代表节间位置;B:在不同 GA_3 浓度下 *dwarf1* 主茎第 1 至第 11 节间长度;C:在不同 GA_3 浓度下 WT 节间模式图,图例中 1–16 代表节间位置;D:在不同 GA_3 浓度下 WT 主茎第 1 至第 14 节间长度。柱上方不同小写字母表示处理间存在显著差异(P<0.05)

Note: A: diagrammatic form of internode pattern of *dwarf1* under different GA_3 concentrations, numbers 1 – 14 represent the internode positions; B: length of the 1st to the 11th internodes of the main stem of *dwarf1*; C: diagrammatic form of internode pattern of *dwarf1* under different GA_3 concentrations, numbers 1 – 16 represent the internode positions; D: length of the 1st to 14th internodes of main stem of WT. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05

图 5 *dwarf1* 与 WT 在不同 GA_3 浓度处理下主茎各节间长度的变化

Fig. 5 Changes of internode length of main stem between *dwarf1* and WT under different GA_3 treatment



注:A:*dwarf1* 和 WT 内源 GA_3 的含量;B:*dwarf1* 和 WT 内源 IAA 的含量;C:*dwarf1* 和 WT 内源 BR 的含量;**:P<0.01;***:P<0.001

Note: A: endogenous GA_3 content in *dwarf1* and WT; B: endogenous IAA content in *dwarf1* and WT; C: endogenous BR content in *dwarf1* and WT; **: P< 0.01; ***: P< 0.001

图 6 WT 与 *dwarf1* 内源激素含量

Fig. 6 Endogenous hormone content in WT and *dwarf1*

表达验证等分子实验加以系统验证。本研究还显示,外源 BR 处理对 WT 的主茎生长无任何效应,而低浓度 BR 处理对 *dwarf1* 的主茎伸长存在显著促进效应。同时,*dwarf1* 与 WT 之间的内源 BR 含量不存

在显著性差异,因此,*dwarf1* 矮化表型的直接诱因并非BR生物合成或其信号转导途径的缺陷,可能是BR通过与其他激素的交互网络,在株高调控中发挥一种精细的修饰或协调作用引起的。该结果与BR在植物激素网络中常作为“增效剂”或“协调因子”参与多激素协同调控的观点相一致,表明其在特定生理背景下可对GA等主要细胞伸长激素的效应起到微调或放大作用[29,30]。

已有研究表明,花生半矮化突变体 *sdm1* 叶片中,GA_s含量显著低于野生型,在喷施GA_3后株高恢复至野生型,赤霉素合成与信号传导途径中的关键酶基因 *AhGA20ox*、*AhGA2ox*、*AhDella2* 和 *AhDella3* 表达水平发生改变,成为植株体内GA_s含量降低和株高降低的原因[31];花生半矮化突变体 *sdm2* 与BR缺陷型突变体的表型特征相符,一些关键基因 *CPD*、*DWF4*、*BRI1* 和 *BES1/BZR1* 导致了植株矮化表型[19];花生矮秆品种Df216与高秆品种HY33、SH108相比,其GA_1、GA_3和BR的含量均是三者中最低的,参与GA和BR的生物合成及信号转导的基因——*CPS*、*GA20OX2*、*MYB26*、*WRKY24*、*CPD*、*ROT3* 等发生下调,导致植株矮化的表型[21]。

综上,花生半矮化突变体 *dwarf1* 是以赤霉素缺陷为核心特征的种质资源。其矮化机制可能是以内源赤霉素合成不足为主导、内源生长素水平下调为协同因素的复合调控模式,而油菜素内酯可能通过与赤霉素、生长素的交互调控网络,在主茎生长中发挥精细的修饰与协调作用。该模式与花生矮化品种Df216(GA和BR合成受阻)及半矮化突变体 *sdm1*(IAA信号下调)既有相似性又具有独特性,反映了花生矮化性状调控网络的复杂性与多样性。本研究将 *dwarf1* 的矮化机制初步锁定在GA/IAA途径,为后续基因定位提供了方向——筛选赤霉素生物合成途径(如GA20ox、GA3ox)、失活途径(如GA2ox)、信号传导途径(如DELLA蛋白)及IAA生物合成或信号转导相关基因,分析其在 *dwarf1* 与WT中的基因变异及表达差异。本研究初步阐明了 *dwarf1* 矮化的生理基础,为后续解析GA与IAA互作调控花生株型的分子网络奠定了基础,对花生理想株型育种及栽培调控具有重要的理论参考价值。

参考文献:

[1] Li Y J, Li L Z, Zhang X R, et al. QTL mapping and marker analysis of main stem height and the first lateral branch length in peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. Euphytica, 2017, 213(2): 57. DOI: 10.1007/s10681-017-1847-y.

[2] 汪颖,高芳,刘兆新,等. 利用WGCNA鉴定花生主茎生长基因共表达模块[J]. 作物学报,2021,47(9):1639-1653.

[3] Li L, Yang X L, Cui S L, et al. Construction of high-density genetic map and mapping quantitative trait loci for growth habit-related traits of peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 745. DOI: 10.3389/fpls.2019.00745.

[4] 曲杰,高建强,吴丽青,等. 主茎高对适宜机械收获品系产量及机收特性的影响[J]. 农业科技通讯,2021(11): 138-142,147.

[5] 黄长志,周秋峰,张书仁,等. 郑花5号花生矮化密植增产效应的研究[J]. 陕西农业科学, 2008(4):23-25.

[6] Dash P K, Rai R. Green revolution to grain revolution: Florigen in the frontiers[J]. J Biotechnol, 2022, 343: 38-46. DOI:10.1016/j.jbiotec.2021.10.002.

[7] Alabadí D, Sun T P. Green revolution DELLA proteins: functional analysis and regulatory mechanisms[J]. Annu Rev Plant Biol, 2025, 76: 373-400. DOI: 10.1146/annurev-arplant-053124-050732.

[8] Davière J M, Achard P. Gibberellin signaling in plants[J]. Development, 2013, 140(6): 1147-1151. DOI: 10.1242/dev.087650.

[9] Wang Y J, Zhao J, Lu W J, et al. Gibberellin in plant height control: old player, new story[J]. Plant Cell Rep, 2017, 36(3): 391-398. DOI: 10.1007/s00299-017-2104-5.

[10] Zhao Y D. Auxin biosynthesis and its role in plant development[J]. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 49-64. DOI:10.1146/annurev-arplant-042809-112308.

[11] 徐慧芳,陈栩. 生长素研究现状及其在大豆育种中的应用[J]. 中国科学:生命科学,2024,54(2):247-259.

[12] 吴志勇,顾红,程大伟,等. 油菜素内酯调控植物根系发育机制研究进展[J]. 中国农业科技导报,2022, 24(2):68-76.

[13] 陈慧泽,刁丽曼,周佳佳,等. 油菜素内酯与其他植物激素互作调控植物生长发育及胁迫响应的研究进展[J]. 植物研究,2024,44(6):812-821.

[14] 卢阳,李娜,王星,等. 茄科作物激素调控的矮化突变体研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2021,22(3): 609-615.

[15] Wang S S, Wang Y J. Harnessing hormone gibberellin knowledge for plant height regulation[J]. Plant Cell Rep, 2022, 41(10): 1945-1953. DOI: 10.1007/s00299-022-02904-8.

[16] 李辉. 水稻油菜素内酯合成途径中的关键基因 *CYP90D2/D2* 的图位克隆及功能分析[D]. 南京:南京农业大学,2011.

[17] 杨博智,周书栋,杨莉颖,等. 辣椒矮秆突变体的表型及其对外源激素的响应[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2017,43(5):518-523.

[18] Zheng X D, Zhang H Y, Xiao Y X, et al. Deletion in the promoter of PcPIN-L affects the polar auxin transport in dwarf pear (*Pyrus communis* L.)[J]. Sci Rep, 2019, 9: 18645. DOI:10.1038/s41598-019-55195-7.

[19] Guo F D, Ma J J, Hou L, et al. Transcriptome profiling provides insights into molecular mechanism in peanut semi-dwarf mutant[J]. BMC Genom, 2020, 21(1): 211. DOI:10.1186/s12864-020-6614-0.

[20] 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[J]. Gene, 2021, 791: 145722. DOI:10.1016/j.gene.2021.145722.

[21] Zang X Z, Liu J, Zhao J H, et al. Uncovering mechanisms governing stem growth in peanut (*Arachis hypogaea* L.) with varying plant heights through integrated transcriptome and metabolomics analyses[J]. J Plant Physiol, 2023, 287: 154052. DOI: 10.1016/j.jplph.2023.154052.

[22] Li S C, Sun Z H, Sang Q, et al. Soybean reduced internode 1 determines internode length and improves grain yield at dense planting[J]. Nat Commun, 2023, 14: 7939. DOI:10.1038/s41467-023-42991-z.

[23] 刘国威,冯国军,刘畅,等. 植株矮化的研究现状及育种趋势[J]. 北方园艺,2025.

[24] 刘晴,古佳玉,赵紫伟,等. 小麦矮秆突变体DC20的转录组分析[J]. 核农学报,2019,33(8):1451-1458.

[25] 齐阳阳. 温度和外源激素调控大豆节间发育规律及关键基因鉴定[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2022.

[26] 林佳琦. 矮化香蕉赤霉素合成途径相关基因的克隆和功能验证[D]. 南宁:广西大学,2022.

[27] 李欢倪,仇静静,马俊杰,等. 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.

[28] 何少勇. 玉米矮秆突变体的等位性鉴定及对外源激素的敏感性研究[D]. 成都:四川农业大学,2017.

[29] 付美玉. 小麦突变体je0105矮秆基因精细 定位与赤霉素的作用机制分析[D]. 武汉:长江大学,2022.

[30] Nolan T M, Vukašinović N, Liu D R, et al. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses[J]. Plant Cell, 2020, 32(2): 295-318. DOI:10.1105/tpc.19.00335.

[31] Zhang H L, Gao J, Zhang H, et al. The regulation of brassinosteroid (BR) on elongation and division of rice (*Oryza sativa*) cells[J]. J Agric Biotechnol, 2015, 23(1):71-79.

(责任编辑:郭学兰)