

doi: 10.16104/j.issn.1673-1891.2022.03.002

辣椒矮化性状的遗传分析、初步定位及 SSR 标记筛选

胡能兵¹, 隋益虎¹, 张雪平¹, 郭红艳¹, 张 喙¹, 方 明²

(1. 安徽科技学院农学院, 安徽 凤阳 233100; 2. 歙县农业技术推广中心, 安徽 歙县 245200)

摘要: [目的]明确辣椒矮化性状的分离规律, 筛选与之紧密连锁的分子标记, 为开展辣椒矮化性状的 MAS 育种奠定基础。 [方法]以辣椒矮化种质 SSI9024a 和无限生长型种质杭椒为试材, 分别比较了 2 个种质 7 个农艺、品质性状, 并构建了 4 世代分离群体, 通过 BSA 混池测序对该性状进行初步定位, 并筛选了与之紧密连锁的 SSR 分子标记。 [结果]在株高、果长、果宽、单果重 4 个农艺性状指标中, 杭椒都显著优于 SSI9024a 亲本, 而后者在 VC 含量上是前者的 6 倍多。遗传分析表明, 矮化性状受单个隐性基因控制, BSA 测序将该基因定位在第 6 号染色体上, 通过对回交后代单株进行验证, 引物 HpmsE002 与矮化性状紧密连锁。 [结论]成功解析了辣椒矮化性状的遗传规律, 并获得了与之紧密连锁的分子标记, 这对其后续的 MAS 育种提供了参考依据。

关键词: 辣椒; 矮化; 定位; 分子标记

中图分类号: S641.3 文献标志码: A 文章编号: 1673-1891(2022)03-0007-06

Genetic Analysis, Preliminary Mapping and SSR Marker Screening of the Dwarf Characters of Pepper

HU Nengbing¹, SUI Yihu¹, ZHANG Xueping¹, GUO Hongyan¹, ZHANG Suo¹,
FANG Ming²

(1. School of Agriculture, Anhui University of Science and Technology, Fengyang, Anhui 233100, China;
2. Agri-technical station of She County, She County, Anhui 245220, China)

Abstract: [Objective] To clarify the separation law of dwarfing traits of pepper and screen the closely linked molecular markers, so as to lay a foundation for MAS breeding of pepper's dwarfing traits. [Method] Seven agronomic and quality traits of pepper dwarf germplasm SSI9024a and infinite growth germplasm Hangjiao were compared, and then four generations of isolated populations were constructed. The traits were preliminarily located by BSA mixed pool sequencing, and SSR molecular markers closely linked to them were screened. [Result] Among the four agronomic traits such as plant height, fruit length, fruit width and single fruit weight, Hangjiao was significantly better than those of SSI9024a, and the VC content of the latter was more than 6 times that of the former. Genetic analysis showed that the dwarf trait was controlled by a single invisible gene. BSA sequencing located the gene on chromosome 6. Through the verification of individual plants of backcross offspring, primer HpmsE002 was closely linked to the dwarf trait. [Conclusion] The genetic law of pepper dwarf trait was successfully analyzed, and the closely linked molecular markers were obtained, which can enhance the reference basis for its subsequent MAS breeding.

Keywords: pepper; dwarf; location; molecular marker

0 引言

植物的分枝与株型在很大程度上受顶端优势影响, 进而影响其产量。玉米研究表明, 相对于单

株大穗而言, 增加种植密度对玉米产量有着更大的贡献^[1]。然而, 增加种植密度也会减弱植株对不利条件下(如大风、暴雨等)的抗倒伏能力, 导致减产甚至绝收^[2]。因此, 稳产已成为现阶段比高产更切

收稿日期: 2022-03-25

基金项目: 安徽科技学院稳定人才项目(NXWD201701); 萧县禾盛种业公司横向项目(880499); 安徽科技学院乡村振兴项目(811156); 安徽省教育厅高校优秀青年人才支持计划重点项目(gxyqZD2017070)。

作者简介: 胡能兵(1980—), 男, 安徽东至人, 副教授, 博士, 研究方向: 辣椒生物技术研究。

实的目标,开发抗倒伏品种或降低株高有助于实现上述目标。

矮化性状是作物的一种特殊性状,早在第一次绿色革命时期,就是通过对水稻、小麦等主要农作物进行矮化新品种的选育,结合相关的农艺栽培措施,从而实现了高产^[3]。通过降低植株高度减少前后遮光的影响,增加光合作用,有助于提高产量。此外,矮化的同时增加种植密度,提高早期产量,对于作物早熟新品种的开发具有重要的意义。

辣椒是茄科辣椒属第一大蔬菜作物,在中国种植面积已达到 213.3 万 hm^2 ^[4-5]。与番茄、茄子相比,辣椒的根系细弱、吸收根较少^[6]。上述特征导致其商品果在发育中后期,往往需要借助固定物或吊蔓等方式,以防止倒伏进而影响产量。因此,研究、开发、利用辣椒的矮化性状,特别是发掘其作为父本的利用价值以选育早熟型新品种,有助于部分地解决人力问题,提高经济效益。本研究以矮化辣椒为试材,通过对其矮化性状进行遗传分析,结合测序定位等手段,开发出与之紧密连锁的 SSR 分子标记,以实现对其开展 MAS 育种利用。

1 试验材料与方法

1.1 材料

辣椒 SSI9024a 为自然突变并经多代选育的自交系,为矮化类型,杭椒为无限生长类型。以杭椒为母本,SSI9024a 为父本进行杂交,其 F_1 代与亲本辣椒 SSI9024a 种质再回交得到回交一代作为子代,构建了 4 世代试验材料。2018 年 12 月下旬将上述材料集中播种于安徽科技学院种植科技园 3 号温室,2019 年 3 月上旬进行定植,待苗情稳定后,正常肥水和病虫害管理。

1.2 试验方法

1.2.1 农艺性状测定

2019 年 5 月中旬,在辣椒商品果成熟期随机选取 16 株辣椒植株,用卷尺分别测定其株高;在每个植株内选择一个对椒果实,放进塑料袋并标记好拿回实验室,分别用电子天平测定其单果重,用游标卡尺测定其果长、果宽。

1.2.2 营养品质测定

分别采用 2,6-二氯酚靛酚滴定法、蒽酮比色法以及考马斯亮蓝 G-250 染色法,分别测定 Vc、可溶性糖和蛋白质,其标准曲线分别是 $Y=-4.270 7X+0.947 5(R^2=0.999 1)$ 、 $Y=0.007 3X-0.010 6(R^2=0.999 2)$ 、 $Y=0.004 1X+0.002 3(R^2=0.999)$ ^[7]。

1.2.3 回交后代株高性状测定

本次所用的回交 BC₁ 群体数量为 58 株,在种植过程中死亡 3 株,最终用于株高测定的为 55 株。由于矮化性状容易观察,其典型特征为早中期主茎生长点消失,下端叶片、果实聚集,株高不再增长,故将回交后代具有上述典型特征的单株归为矮化单株,具有无限生长特性的命名为无限生长单株。

1.2.4 混池 BSA 测序

将两亲本、回交后代单株的叶片,分别编号后,交给南京派森诺基因科技有限公司进行 DNA 提取及混合测序,以进一步初步定位矮化性状的位置。其中,参照基因组为 Pepper_Zunla_1_Ref_v1.0,2 亲本的测序深度为 15 \times ,回交后代基因池的测序深度为 25 \times 。

1.2.5 与矮化紧密连锁的分子标记筛选

1) DNA 的提取。

采用改良 CTAB 法提取亲本及其回交后代 DNA^[8]。

2) 多态性引物筛选。

依据混池测序结果,选取实验室现有的、分布于辣椒染色体的 SSR 引物对 2 个纯合亲本进行筛选,进而用多态性引物对回交后代建立的矮化单株混合基因池、无限生长型单株混合基因池进行多态性引物筛选。PCR 扩增反应体系如表 1 所示。扩增程序为:94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min,接着 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s,58 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s,72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 45 s,34 个循环,最后 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 5 min。

表 1 PCR 扩增反应体系

| 成分 | 体积 / μL |
|------------------------------|--------------------|
| 2 \times Taq PCR MasterMix | 5.0 |
| Primer F | 1.0 |
| Primer R | 1.0 |
| DNA | 1.0 |
| ddH ₂ O | 7.0 |
| 总体积 | 15.0 |

3) 引物验证。

用多态性引物对回交后代分离的单株进行鉴定,以验证引物的可靠性。

4) 引物染色体定位。

在获得紧密连锁引物的基础上,利用 MG2C 软件绘制分子标记在染色体上的定位。

1.3 数据处理

用DPS7.0软件对辣椒农艺及营养品质性状进行t检验分析。

2 结果与分析

2.1 矮化辣椒与无限生长型辣椒农艺及营养品质性状的比较

分别比较了矮化辣椒和无限生长型辣椒2个亲

本7个性状指标,如表2所示。其中,4个农艺性状的比较中,杭椒都显著优于SSI9024a亲本。在株高这项指标,杭椒高度为74.8 cm,超过SSI9024a一倍多,表明SSI9024a为矮化性状,如图1所示。营养品质指标比较中,杭椒与SSI9024a在蛋白质和可溶性糖含量方面没有统计学意义,但后者在V_c含量上是前者的6倍多。因此,SSI9024a可作为株高、V_c含量2项指标的QTL定位以及分子标记筛选的优良种质。

表2 农艺性状比较

| 辣椒种质 | 单果重/g | 果长/cm | 果宽/cm | 株高/cm | Vc/(μg·g ⁻¹) | 蛋白质/(mg·g ⁻¹) | 可溶性糖/% |
|----------|---------|---------|---------|---------|--------------------------|---------------------------|---------|
| 杭椒 | 31.44 | 17.3 | 1.69 | 74.8 | 114 | 4.2 | 23.8 |
| SSI9024a | 14.15 | 12.5 | 1.99 | 32.7 | 776 | 3.9 | 21.6 |
| t值 | 4.685 5 | 4.840 2 | 3.324 7 | 7.777 9 | 23.838 9 | 1.147 6 | 1.514 1 |



图1 2个亲本辣椒株高比较(左:SSI9024a;右:杭椒)

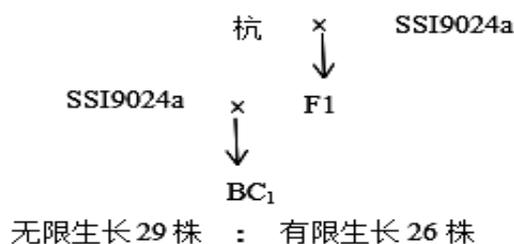


图2 不同世代矮化性状调查

表3 回交后代性状遗传分离的适合性测验

| 回交后代性状 | 实际株数 | 理论株数 | $\chi^2(1:1)$ |
|--------|------|------|---------------|
| 矮化 | 29 | 27.5 | 0.036 4 |
| 无限生长型 | 26 | 27.5 | 0.036 4 |
| 总数 | 55 | 55 | 0.072 8 |

注: $\chi^2_{(0.05,1)}=3.84$

表4 关联区域统计

| 染色体编号 | 开始 | 结束 | 大小/Mb |
|-------------|------------|------------|-------|
| NC_029982.1 | 8 200 000 | 9 600 000 | 1.4 |
| NC_029982.1 | 13 800 000 | 15 000 000 | 1.2 |

图3可知,定位到与矮化相关联的区间在第6号染色体位置(红箭头),关联区域见表4。

2.4 亲本及BC₁混合子代引物多态性筛选

将课题组保存的辣椒6号染色体上40对引物对混匀后的2亲本样品DNA进行多态性筛选,共筛选出1对多态性引物,该引物为辣椒第6号染色体上的第29对引物(HpmsE002)(前引物:

2.2 矮化性状遗传规律分析

辣椒杭×SSI9024a亲本杂交组合矮化的遗传如图2所示,回交后代性状遗传分离的适合性测验如表3所示。两亲本表现型性状分别为无限生长和矮化,F1全部表现为无限生长。再将F1与表现型为矮化的辣椒杂交得到回交后代BC₁,其中29株表现型为矮化、26株表现型为无限生长。将回交后代BC₁性状进行遗传分离的适合性测验, $\chi^2_{(0.05,1)}=3.84$,而本试验株高 $\chi^2=0.0728 < \chi^2_{(0.05,1)}$,说明回交后代性状分离符合1:1比例,即符合1对等位基因的表型分离比例。结合不同世代矮化的调查可以得出矮化类型受1对隐性基因控制的性状。

2.3 BSA混池测序分析

对混池进行测序,计算 $\Delta(\text{SNP index}) = \text{SNP index}(\text{矮化A}) - \text{SNP index}(\text{无限生长性状B})$ 。由

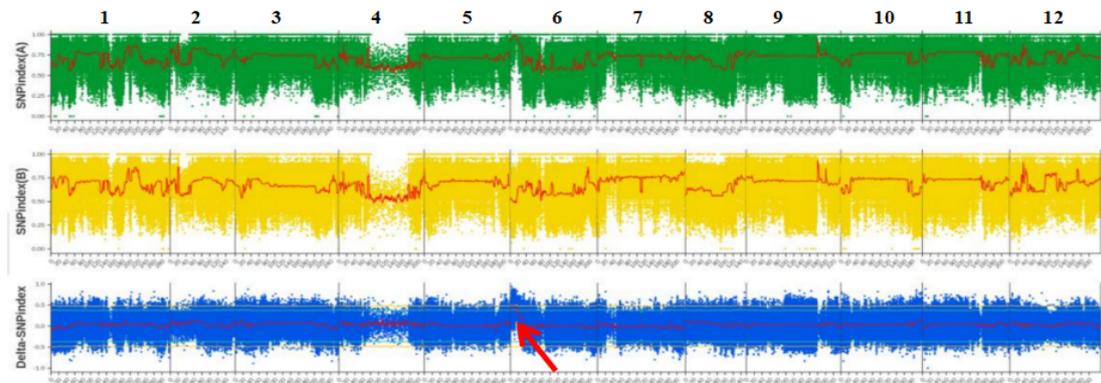
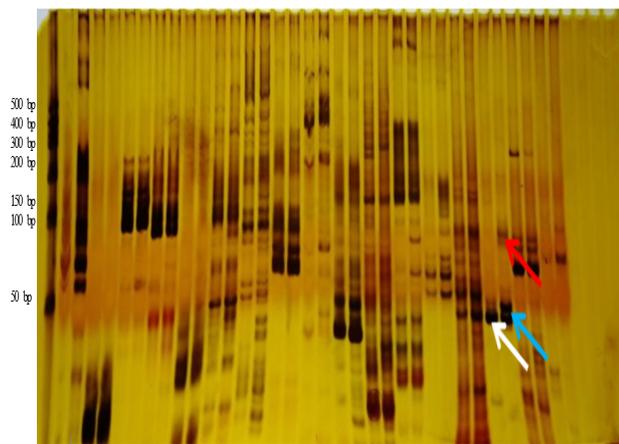


图3 子代混池 SNP 分布及差值

GCACGGCTCTATATCTCTCTATCTT; 后引物 : GGAACGAAATCGATCAACATCT)。BC₁ 筛选结果如图 4 所示。矮化性状表现为单一条带(白色箭头, 50 bp 左右), 无限生长性状为 4 条带, 两条主带(蓝色箭头, 50 bp 左右)和两条浅条带(红色箭头, 100 bp 左右)。



注:第一个点样孔为 Marker, 其后依次为矮化、无限生长型后代成对引物筛选结果。

图4 回交子代混池引物筛选结果

2.5 分子标记验证

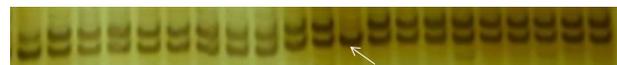
如图 5 所示, 对上述辣椒第 6 号染色体上的引物对 BC₁ 单株进行进一步验证, 结果表明, 所获得的标记能够在矮化单株上扩增出一条主带(a 图)、无限生长性状单株上扩增出两条主带(b 图)。在所有的 42 个单株中, 除了有 1 个单株不符合目标性状外(白色箭头所示), 其他单株跟目标性状一一对应, 准确率为 97.6%。

2.6 分子标记的染色体定位

辣椒第 6 号染色体长度为 219.5 Mb, 分布有 40 个标记, 如图 6 所示, 其中在同一位点有多个分子标记仅标识 1 个。与矮化紧密连锁的 HpmsE002 分子



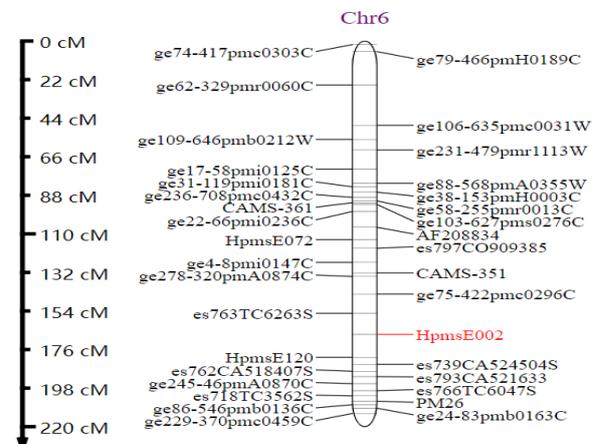
a. 矮化单株



b. 无限生长型单株

图5 分子标记验证结果

标记定位在染色体的中后部 178.29 Mb 处(红色字符标记)。



注:红色为紧密连锁的分子标记。

图6 辣椒 6 号染色体分子标记分布

3 结语

植物的形态结构对产量性状有着显著的影响, 形态结构指标主要有株高、茎粗、分枝数、展副等, 其中, 株高是一种较为容易观察的性状, 可通过激素控制或选育矮化, 通过矮化品种来降低株高, 从而提高植物的抗倒伏性能。

在玉米研究中, 其株高的生长发育与生长素、赤霉素以及油菜素内酯等植物激素密切相关^[9]。如引起生长素积累的基因 *BR2*^[10-11]、*ZmPGPI*^[12] 和

ZmPIN1a^[13],促进乙烯合成的基因*ZmACS7*^[14],影响油菜素内酯合成和信号传导的基因*NA1*^[15]、*NA2*^[16]、*Brd1*^[17]等等都会造成植物植株的矮化。然而,矮化常常与赤霉素合成途径息息相关,其中,*D1*^[18]、*An1*^[19]、*VP8*^[20]、*Tan1*^[21]等为其关键基因。另外,图位克隆新发现的*D1*等位突变体基因*D1/ZmGA3ox2*会导致外显子中4个氨基酸的变异,进而引起矮化^[9]。然而,在甘蓝型油菜DW871的研究中,其矮化表型与赤霉素的合成无关,可能是生长素应答和木质素合成的异常,最终导致了其矮化^[22]。在控制基因数量及显隐关系方面,矮秆基因多表现为单基因控制^[23-25],既有隐性也有显性的报道^[27]。小麦上*Rht1*、*Rht2*、*Rht8*等为隐性矮源,*Rht10*、*Rht12*则为显性矮源^[28];迄今为止,水稻中登记的矮秆基因超过80个,已定位成功60多个,存在2种类型的矮秆基因-矮化基因和半矮化基因,2者以50%高度为分界线,前者会使植株矮化50%以上,半矮化基因则使植株的高度为正常高度的50%以上^[29],进一步可以细分为分为小粒矮秆、畸形矮秆、半矮秆和多孽矮秆等类型^[30]。上述报道表明,同一作物中存在很多的矮秆基因,表现为单效或一因多效。

辣椒是一种杂种优势非常明显的经济作物。本例中,通过株高、单果重、果长、果宽4个农艺性状的比较看出,杭椒都显著优于SSI9024a亲本,而营养品质指标比较中,SSI9024a达到了776 μg/g,是杭椒的6倍多。因此,SSI9024a可作为株高、VC含量2项指标的QTL定位以及分子标记筛选的优良种质。此前众多研究中,株高作为一个复杂的数量性状指标,在广义遗传力和狭义遗传力的大小、遗传效应模型等方面并没有较为一致的结论^[31-32]。利用杭椒为母本、SSI9024a为父本进行杂交,获得了省级线椒新品种“科绿1号”,其株高和V_c含量具有中亲优

势,大棚条件下产量达到3 600 kg以上,进一步表明SSI9024a具有实际用途。

茄科作物矮化研究中,Lu等^[33]用EMS诱变获得的矮秆突变体与赤霉素合成有关,表现为GA2ox和DELLA基因的上调,GA₃成分的下降;番茄中分离到2个油菜素内酯受体基因SIBRL1和SIBRL2,RNAi干涉SIBRL1后的植株会引起矮化、叶片卷曲深绿色以及茎节缩短的现象^[34]。Tomlinson等^[35]利用CRISPR/Cas9基因组编辑在番茄中创建一个赤霉素响应的显性矮秆编码DELLA蛋白的*PROCERA*基因。在辣椒上,邹学校院士团队用EMS处理获得了一个单隐性基因控制的突变体E29,其株高仅为正常类型的36.7%,通过测序将该基因定位在第12条染色体上,C到T突变会导致在*CABRI1*基因1 157处氨基酸从PRO到SER的变化^[36]。

本例中,SSI9024a株高不到正常类型的一半,属于矮化类型。遗传分析表明,该性状也是受单个隐性基因控制,BSA测序将其定位在第6号染色体,进一步发掘出与之紧密连锁的分子标记Hpm5E002。本研究所得出的结论与E29突变体在矮化性状控制位点不同,表明并非受同一个基因所控制,与前人在其他作物上的报道类似^[34]。目前,尚无法确认上述位点的基因是否存在功能冗余。矮化性状在水稻、小麦中报道和应用较多,基于上述作物茎秆较脆,且种植密度很大、果穗集中,在小麦的生育后期(5月中下旬—6月上旬)、水稻发育前期(7—8月)容易出现大风和暴雨情况,极易引起成片倒伏,因此,降低株高具有很大的实际应用价值。而茄果类蔬菜多进行温室大棚种植,受外界环境影响较小。其无限生长型有助于保证产量、增加收益,矮化类型的利用,主要适合做父本或者开发出早熟、集中收获的品种。

参考文献:

- [1] 卢文杰. 玉米矮秆材料Dwarf11(D11)细胞生理学和转录组学的研究[D].扬州:扬州大学,2018.
- [2] 张肖逢. 玉米ga20ox5矮化突变体和转ZmGRF1基因玉米的鉴定及氮素利用率研究[D].北京:中国农业科学院,2021.
- [3] KHUSH G S.Green revolution: preparing for the 21st century[J].Genome,1999,42(4):646-655.
- [4] 邹学校,马艳青,戴雄译,等.辣椒在中国的传播与产业发展[J].园艺学报,2020,47(9):1715-1726.
- [5] 王立浩,张宝玺,张正海,等.“十三五”我国辣椒育种研究进展、产业现状及展望[J].中国蔬菜,2021(2):21-29.
- [6] 邹学校.中国辣椒[M].北京:中国农业出版社,2002.
- [7] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [8] 胡能兵,隋益虎,舒英杰,等.高温胁迫对不同热敏型辣椒同工酶及DNA甲基化的影响[J].西北植物学报,2016,36(1):131-138.
- [9] 刘磊,詹为民,丁武思,等.玉米矮化突变体gad39的遗传分析与分子鉴定[J].作物学报,2022,48(4):886-895.
- [10] ZHANG X G,HOU X B,LIU Y H,et al. 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.

- [11] DILBAG S M, STEVEN P B, MARK A C, et al. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize br2 and sorghum dw3 mutants[J]. *Science*, 2003, 302(5642): 81 - 84.
- [12] LI P C, WEI J, WANG H M, et al. Natural variation and domestication selection of ZmPGP1 affects plant architecture and yield-related traits in maize[J]. *Genes*, 2019, 10(9): 664.
- [13] LI Z X, ZHANG X R, ZHAO Y J, et al. Enhancing auxin accumulation in maize root tips improves root growth and dwarfs plant height.[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1): 86-99.
- [14] LI H CH, WANG L J, LIU M SH, et al. Maize Plant Architecture Is Regulated by the Ethylene Biosynthetic Gene ZmACS7. [J]. *Plant physiology*, 2020, 183(3): 1184-1199.
- [15] HARTWIG T CH, CHUCK G S, FUJIOKA SH, et al. Brassinosteroid control of sex determination in maize.[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(49): 19814-19819.
- [16] BEST N B, HARTWIG T, BUDKA J, et al. nana plant2 Encodes a Maize Ortholog of the Arabidopsis Brassinosteroid Biosynthesis Gene DWARF1, Identifying Developmental Interactions between Brassinosteroids and Gibberellins. [J]. *Plant physiology*, 2016, 171(4): 2633 - 2647.
- [17] MAKAREVITCH I, THOPSON A, MUEHLBAUER G J, et al. Brd1 gene in maize encodes a brassinosteroid C-6 oxidase. [J]. *PLoS one*, 2012, 7(1): e30798.
- [18] 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.[J]. *Plant physiology*, 2014, 166(4): 2028 - 2039.
- [19] BENSON R J, JOHAL G S, CRANE V C, et al. Cloning and characterization of the maize An1 gene.[J]. *The Plant cell*, 1995, 7(1): 75-84.
- [20] LV H K, ZHENG J, WANG T Y, et al. The maize d2003, a novel allele of VP8, is required for maize internode elongation. [J]. *Plant molecular biology*, 2014, 84(3): 243 - 257.
- [21] SMITH L G, GERTTULA S M, HAN S, et al. Tangled1: a microtubule binding protein required for the spatial control of cytokinesis in maize.[J]. *The Journal of cell biology*, 2001, 152(1): 231 - 236.
- [22] 罗京, 李超, 张瑞茂, 等. 转录组测序分析甘蓝型油菜 DW871 矮化性状[J]. *中国油料作物学报*, 2022, 44(1): 14-24.
- [23] Workie Anley Zegeye. 水稻半矮秆基因 OsFBK4 的定位及功能分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [24] 陈韦韦. 水稻小粒矮秆基因 SGD2 的图位克隆与功能分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [25] 汪晓璐. 矮秆波兰小麦矮化及镉/锌互作的生理和分子响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [26] 邱正高. 玉米矮秆突变体 dm676 的遗传分析及育种潜势研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- [27] 王益军, 苗楠, 施亚婷, 等. 一份玉米显性矮秆突变体的遗传分析[J]. *华北农学报*, 2010, 25(5): 90-93.
- [28] 李骞骞, 张卫东, 高建华, 等. 显性矮秆基因 Rht10 对小麦籽粒灌浆特性的影响[J]. *山东农业科学*, 2015, 47(7): 33-37.
- [29] 李燕骄. 水稻显性矮秆基因 LB4D 的精细定位[D]. 南宁: 广西大学, 2017.
- [30] 郭涛, 霍兴, 饶得花, 等. 水稻半矮秆基因 iga-1 的鉴定及精细定位[J]. *作物学报*, 2011, 37(6): 955-964.
- [31] 周群初. 辣椒主要性状遗传研究[J]. *湖南农业科学*, 1990, 3: 18-21.
- [32] 邹学校. 杂交辣椒的理论与实践[M]. 北京: 中国农业出版社, 2009.
- [33] LU Y, LUO SH X, LI Q, et al. Phenotypic Characterization and Differential Gene Expression Analysis Reveal That Dwarf Mutant dwf Dwarfism Is Associated with Gibberellin in Eggplant[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(5): 114.
- [34] ZHU ZH G, LIANG H L, CHEN G P, et al. Isolation of the brassinosteroid receptor genes and recharacterization of dwarf plants by silencing of SIBRI1 in tomato[J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, 89(1): 59-71.
- [35] TOMLINSON L, YANG Y, EMENECKER R, et al. Using CRISPR/Cas9 genome editing in tomato to create a gibberellin-responsive dominant dwarf DELLA allele.[J]. *Plant biotechnology journal*, 2018, 17(1): 132-140.
- [36] YANG B ZH, ZHOU SH D, OU L J, et al. A novel single-base mutation in CaBRI1 confers dwarf phenotype and brassinosteroid accumulation in pepper.[J]. *Molecular genetics and genomics: MGG*, 2020, 295(2): 343 - 356.