

# 一个籼稻脆性突变体的生物学特性及基因定位研究

刘斌美<sup>1</sup>, 叶亚峰<sup>1,2</sup>, 章忠贵<sup>3</sup>, 赵孟<sup>1</sup>, 许学<sup>1,4</sup>, 陶亮之<sup>1</sup>, 王钰<sup>2</sup>, 吴跃进<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院合肥物质科学研究院技术生物与农业工程研究所, 合肥 230031; <sup>2</sup>安徽大学生命科学学院, 合肥 230039; <sup>3</sup>合肥丰乐种业有限公司, 合肥 230034; <sup>4</sup>安徽农业大学农学院, 合肥 230036)

**摘要:**水稻脆性突变体是研究细胞壁组分结构形成机制的重要材料。通过离子束诱变籼稻 9311 获得 1 个茎秆、叶片均脆的突变体, 命名为 *bc9311-I*。*bc9311-I* 突变体与野生型 9311 相比, 分蘖数减少, 结实率显著降低, 其他农艺性状无明显差异。叶片和茎秆的细胞壁成分分析表明, 与野生型相比, *bc9311-I* 突变体茎秆中的纤维素和木质素含量明显降低, 半纤维素和 SiO<sub>2</sub> 含量显著增加; 叶片中的纤维素含量降低, 半纤维素和木质素含量增加, SiO<sub>2</sub> 含量无明显差异。遗传分析表明, 该脆性突变体脆性性状受单隐性基因控制。以 *bc9311-I* 突变体与 02428 杂交的 F<sub>2</sub> 群体为基因定位群体, 利用 SSR 标记将 *bc9311-I* 突变位点定位在水稻第 1 染色体上, 位于 SSR 分子标记的 RM1095 和 RM3632 之间, 遗传距离分别为 0.6cM 和 3.4cM, 与其中的标记 RM1183 表现共分离。这些结果为进一步克隆突变基因, 揭示脆性性状的分子机制奠定坚实基础。

**关键词:** 水稻; 细胞壁; 脆秆; 基因定位

## Characterizations and Gene Mapping of a Brittle Culm and Leaf Mutant in *indica* Rice

LIU Bin-mei<sup>1</sup>, YE Ya-feng<sup>1,2</sup>, ZHANG Zhong-gui<sup>3</sup>, ZHAO Meng<sup>1</sup>, XU Xue<sup>1,4</sup>,  
TAO Liang-zhi<sup>1</sup>, WANG Yu<sup>2</sup>, WU Yue-jin<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Biotechnology and Agricultural Engineering, Hefei Institutes of Physical Science, Chinese Academy of Sciences, Hefei 230031; <sup>2</sup>School of Life Science, Anhui University, Hefei 230039; <sup>3</sup>Hefei Fengle Seed Co., LTD, Hefei 230034; <sup>4</sup>School of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

**Abstract:** Brittle culm mutants are suitable materials to study the mechanism of secondary cell wall formation. A brittle culm and leaf mutant (*bc9311-I*) was obtained from M<sub>2</sub> population of *indica* rice 9311 by ion beam irradiation. The fertility and tiller number of *bc9311-I* mutant reduced observably, while other agronomic characters changed slightly. Cell wall components analysis showed that cellulose content of mutant leaf and culm decreased sharply, while hemi-cellulose increased evidently, no significant difference has been found in contents of SiO<sub>2</sub> in leaf. Genetic analysis showed that the mutated phenotype of *bc9311-I* was controlled by a recessive gene. The *bc9311-I* gene was mapped on rice chromosome 1 by using a F<sub>2</sub> population developed from a cross between the mutant and 02428, and the genetic distances from the gene to the linked SSR markers RM1095 and RM3632 were 0.6cM and 3.4cM, respectively. The above results laid the basis for the research of the fragile and dwarf mutant and its gene cloning.

**Key words:** Rice; Cell wall; Brittle culm; Gene mapping

水稻茎秆机械强度是重要的农艺性状, 直接关系到水稻的产量和质量。脆性突变一方面导致水稻

茎秆机械强度降低, 影响水稻的抗倒伏性; 另一方面, 具有纤维素含量降低、营养成分改变和脆性增加

收稿日期: 2011-07-22 修回日期: 2011-12-12

基金项目: 中国科学院方向性研究项目 (KJCX2-YW-N34, KJCX2-EW-N05); 安徽省科技计划项目 (11010301008); 国家转基因重大科技专项 (2009ZX08009-105B); 国家自然科学基金 (10975153); 安徽省自然科学基金 (11040606Q58)

作者简介: 刘斌美, 博士, 助研。研究方向: 离子束植物生物技术。E-mail: liubm@ipp.ac.cn

通讯作者: 吴跃进, 博士, 研究员。研究方向: 生物物理学。E-mail: yjwu@ipp.ac.cn

等特点,使其有望发展成为一种新型的饲料资源<sup>[1-3]</sup>。因此,对水稻脆性突变基因资源的发掘和研究有助于了解水稻茎秆机械强度的控制机制,从而为提高水稻抗倒伏性育种工作,或选育降解率高的谷草兼用型特种水稻品种提供理论依据和种质资源<sup>[4]</sup>。

关于水稻脆性植株的研究早在 20 世纪 60 年代就已开始,至今报道的以 *bc* (brittle culm) 命名的水稻脆性突变体有 12 个 (*bc1* ~ *bc12*),仅有 7 个脆性基因被克隆 (*bc1*、*bc3*、*BC6*、*bc7*、*bc11*、*bc10*、*bc12*),其中 *bc7* 与 *bc11* 是等位基因<sup>[5]</sup>。从目前的研究来看,水稻脆性突变体大都是由于细胞壁主要成分纤维素、半纤维素和木质素的含量发生改变导致的。*BC1* 基因编码了主要在水稻的厚壁组织细胞和维管束中表达的类-cobra 蛋白,不仅可以降低细胞壁厚度和纤维素含量,还可以增加木质素的含量<sup>[6]</sup>。*BC3* 编码一个经典的发动蛋白家族成员,该家族蛋白在膜动力学上发挥着广泛的功能。*bc3* 突变体的茎、叶和根中纤维素含量降低了 28% ~ 36%<sup>[7-8]</sup>。*OsCesA4* 编码纤维素合酶催化亚基,可能形成一个纤维素合成复合体参与次生细胞壁合成。脆茎基因 *bc7* 和 *bc11* 都是 *OsCesA4* 的突变形式<sup>[9-10]</sup>。*Bc6* 编码一个纤维素合成酶的催化亚基 *OsCesA9*,其在蛋白高度保守的区间发生了错义突变。*Bc6* 突变体茎秆中纤维素的含量降低了 38%,而半纤维素含量增加了 34%<sup>[11]</sup>。*BC10* 编码产物是一个定位在高尔基体的 II 型内整合膜蛋白,体外酶活实验表明其具有糖基转移酶的功能。通过调节细胞壁纤维素合成和阿拉伯半乳聚糖蛋白含量,控制水稻植株的机械强度,同时影响植物的生长和发育<sup>[12]</sup>。*BC12* 是一个有功能的马达蛋白,在细胞核和细胞质中均有分布,参与细胞分裂过程中微管的排列。由于细胞数目的显著减少导致了 *bc12* 突变体的植株矮化,此外纤维素微纤维的方向和细胞壁组分的改变致使 *bc12* 表现出脆秆的表型<sup>[13]</sup>。这些研究表明控制细胞壁组分以及机械强度的机制很复杂,任何一种成分含量的变化都能影响细胞壁成分的变化,一些调节因子的变化也能很明显地影响细胞壁的合成,说明控制整个植株脆性的机理会更加复杂。因此,创建和发掘更多脆性突变体对于揭示水稻茎秆机械强度和细胞壁形成机制,培育环境友好水稻新品种具有重要意义。

本研究利用离子束诱变技术,在粳稻 9311 中分离 1 个茎、叶均表现脆性的突变体,称之为

*bc9311-1*,通过农艺性状比较、细胞壁组分分析来揭示 *bc9311-1* 突变体的生物学特性,利用图位克隆 (Map-based clone) 技术对 *bc9311-1* 基因进行分子定位,为进一步克隆该基因奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

离子束作为一种新型高效诱变源,已经创建了许多重要的水稻突变体资源<sup>[14-15]</sup>。2008 年,在合肥物质科学研究院技术生物与农业工程研究所利用氮离子束辐照粳稻 9311,在  $M_2$  获得 1 株茎、叶均表现脆性突变体,该突变体命名为 *bc9311-1*。

### 1.2 方法

**1.2.1 农艺性状分析** 每个材料随机取 5 株考察主要农艺性状,包括生育期、株高、穗长、节间长度、分蘖数、穗粒数、结实率、千粒重等。

**1.2.2 细胞壁组分含量的分析** 取抽穗期的叶片与茎秆,在 105℃ 杀青 1h,然后再 65℃ 烘 24h,粉碎后过 40 目筛,装入样品袋备用。根据 Van Soest 等<sup>[16]</sup>方法测定细胞壁组分含量。

**1.2.3 茎秆的组织解剖观察** 参照 Li 等<sup>[5]</sup>的方法并略加修改。用手术刀片将水稻茎秆组织进行徒手切片,立即将标本放入固定液 (70% 乙醇 + 5% 乙酸 + 3.7% 甲醛) 中固定 18h,样品通过 CO<sub>2</sub> 临界点干燥仪进行处理,用 E-100 离子溅射镀膜仪喷金粉,然后在日本日立扫描电镜 S570 上观察拍照。

**1.2.4 遗传分析及基因定位群体构建** 2009 年冬在海南三亚水稻试验田配制 *bc9311-1*/02428、9311/*bc9311-1* 和 *bc9311-1*/日本晴的杂交组合,收取各亲本和杂交种子  $F_1$  2010 年夏在合肥物质科学研究院技术生物与农业工程研究所水稻试验田种植各亲本和  $F_1$  种子,收取其亲本和杂种后代  $F_2$ 。由于 *bc9311-1* 植株在苗期性状即可分辨,所以收取的  $F_2$  种子在实验室温室培养间种植,培养 1 个月,以手折的方式判断正常植株与脆性植株并统计数目。

**1.2.5 SSR 分析** 根据已发表的分布于水稻 12 条染色体上的 SSR (Simple Sequence Repeat) 序列进行引物合成,对 02428 和 *bc9311-1* 基因组 DNA 进行 PCR 扩增,反应总体积为 20  $\mu$ l,其中模板 DNA 1  $\mu$ l, 10  $\mu$ mol/L 的 SSR 引物 2  $\mu$ l, 10  $\times$  PCR 缓冲液 2  $\mu$ l, 25mmol/L MgCl<sub>2</sub> 2  $\mu$ l, 2.5mmol/L dNTPs 1  $\mu$ l, 1U/ $\mu$ l Taq 酶 0.8  $\mu$ l,用 ddH<sub>2</sub>O 补足体积。选择两者 PCR 产物具有多态性的 SSR 序列分别对选取的 92 株定位群体的基因组 DNA 进行扩增,扩增程序: 94℃ 预

变性 5min ,94℃ 变性 45s ,55℃ 退火 30s ,72℃ 延伸 45s ,39 个循环 再 72℃ 延伸 10min。

1.2.6 连锁分析 用 MapDraw 分析作图<sup>[17]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 *bc9311-1* 突变体的表型特征

*bc9311-1* 脆性性状全生育期表达 ,苗期就能显著的区别 ,分蘖数明显减少 ,叶片软而披且易折断 ,茎秆变细 ,生长势变弱 ,成熟期时株型松散 (图 1)。

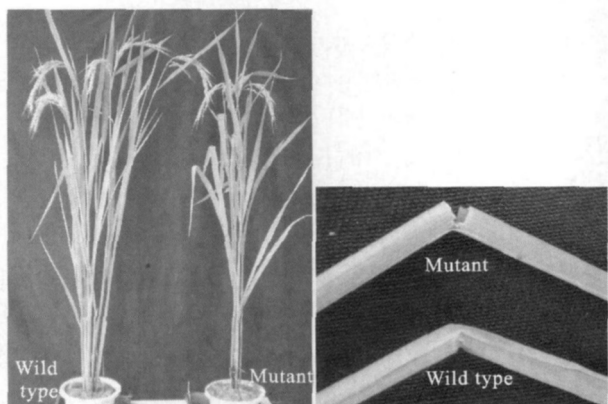


图 1 *bc9311-1* 突变体与野生型 9311 的表型

Fig.1 *bc9311-1* mutant and wild type 9311

### 2.2 农艺性状分析

通过对 *bc9311-1* 突变体和野生型 9311 的农艺性状分析表明 *bc9311-1* 突变体株高比 9311 略有降

低 ,每穗粒数显著减少 ,而结实率下降极显著 ,仅为野生型的 1/3 ,其他农艺性状无明显差异 (表 1) 。通过对 *bc9311-1* 突变体和野生型 9311 的各节间长度进行测量发现 ,*bc9311-1* 突变体除了第 5 节间长度比 9311 增加以外 ,其他节间均略为缩短 ,但差异均不显著 (表 2) 。

表 1 突变体与野生型农艺性状分析

Table 1 Morphological measurement of mutant and wild type

性状 Characteristic	野生型 (9311) Wild type( 9311)	突变体( <i>bc9311-1</i> ) Mutant( <i>bc9311-1</i> )
生育期( d) Growth period	116	115
株高( cm) Plant height	122. 92 ± 1. 40	115. 55 ± 1. 50
穗长( cm) Panicle length	21. 30 ± 0. 10	19. 81 ± 1. 25
每株分蘖数 Tiller number per plant	4. 34 ± 0. 58	4. 71 ± 1. 15
每穗粒数( 粒) Number of spikelets per panicle	212. 32 ± 2. 25	167. 81 ± 3. 89*
结实率( %) Seed fertility	85. 04 ± 2. 31	28. 23 ± 1. 42**
千粒重( g) 1000 - grain weight	32. 14 ± 0. 87	30. 22 ± 1. 02

\* 和 \*\* 分别表示显著差异 (  $P < 0. 05$  ) 和极显著差异 (  $P < 0. 01$  ) 。  
下同

\* and \*\* mean significant difference (  $P < 0. 05$  ) and extreme-significant difference (  $P < 0. 01$  ) , respectively. The same as below

表 2 *bc9311-1* 突变体与野生型的株高及节间长度

Table 2 Plant height and internodes length of mutant and wild type

特征 Characteristic	野生型 (9311) Wild type( 9311)		突变体( <i>bc9311-1</i> ) Mutant( <i>bc9311-1</i> )	
	长度( cm) Length	比例( %) Ratio	长度( cm) Length	比例( %) Ratio
株高 Plant height	122. 92 ± 1. 40	—	115. 55 ± 1. 50	—
总秆长 Total culm length	101. 60 ± 1. 30	100	95. 70 ± 2. 25	100
第 1 节间 1st internode length	36. 61 ± 2. 95	36. 03	33. 42 ± 3. 81	34. 92
第 2 节间 2nd internode length	19. 75 ± 1. 38	19. 44	16. 85 ± 2. 19	17. 61
第 3 节间 3rd internode length	21. 00 ± 1. 46	20. 67	19. 80 ± 1. 67	20. 69
第 4 节间 4th internode length	15. 51 ± 1. 79	15. 27	14. 49 ± 2. 07	15. 14
第 5 节间 5th internode length	6. 23 ± 1. 48	6. 13	6. 75 ± 1. 99	7. 05
第 6 节间 6th internode length	1. 64 ± 0. 67	1. 61	1. 19 ± 0. 79*	1. 24*

### 2.3 细胞壁组分含量的分析

纤维素( cellulose ,C)、半纤维素( hemi-cellulose ,

HC)、木质素( lignin ,L) 和无机盐( 主要为二氧化硅 ,  $\text{SiO}_2$ ) 是水稻细胞壁的主要组成成分。突变体 *bc9311-1*

茎秆中的纤维素、半纤维素、木质素和二氧化硅的含量分别为 24.7%、27.8%、3.7% 和 13.8% ,而野生型的茎秆各种成分的含量分别为 34.1%、18.6%、4.5% 和 9.1%。其中纤维素、半纤维素和二氧化硅差异显著,木质素的含量无明显差异(图 2); *bc9311-1* 突变体叶片中的纤维素、半纤维素、木质素和二氧化硅的含量分别为 17.6%、27.3%、6.4% 和 11.5% ,而野生型叶片的含量分别为 23.8%、20.6%、4.9% 和 11.7% ,其中纤维素和半纤维素的含量差异显著,木质素和二氧化硅的含量无明显差异(图 3)。可能由于纤维素和半纤维素的差异,野生型与突变体的细胞壁结构有所变化,从而突变体表现出茎秆和叶片的脆性性状。

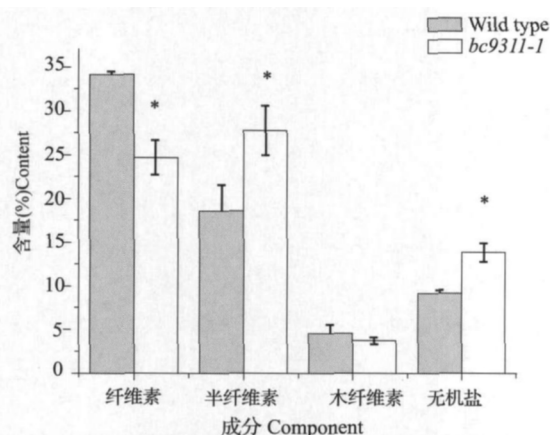


图 2 野生型与突变体茎秆细胞壁组成成分的含量分析  
Fig. 2 Difference between wild type and mutant in culm cell wall components

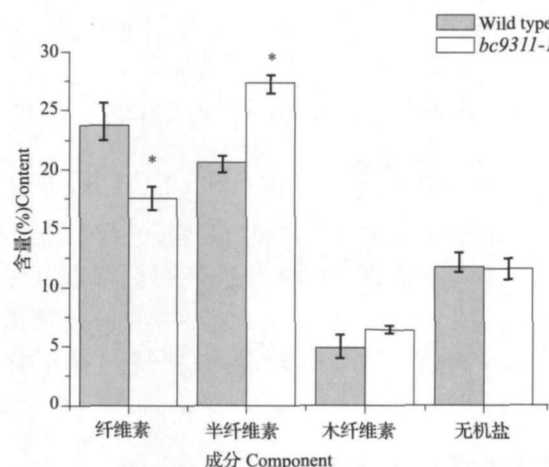


图 3 野生型与突变体叶片细胞壁组成成分的含量分析  
Fig. 3 Difference between wild type and mutant in leaf cell wall components

## 2.4 茎秆组织解剖的扫描电镜观察

通过对茎秆组织纵切面的扫描电镜观察显示, *bc9311-1* 突变体与野生型 9311 的大维管束数目、分布以及基本结构没有明显差异,而小维管束数目和分布密度要多于野生型,小维管束间皮层纤维层数明显少于野生型。*bc9311-1* 突变体厚壁组织是一种中空的网状结构,细胞壁的加厚程度明显低于野生型,细胞排列疏松,细胞腔大;而野生型 9311 的厚壁组织结构致密,细胞壁厚,细胞腔小(图 4)。由此可以推断,由于纤维素含量降低导致突变体厚壁组织细胞壁变薄,结构变松,承受机械力能力减弱,从而造成易于折断形成脆性性状。

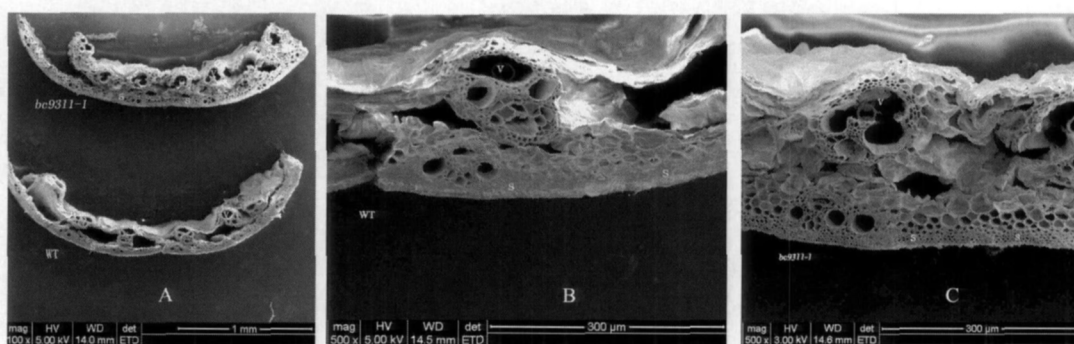


图 4 突变体与野生型茎秆维管束与厚壁细胞扫描电镜图

Fig. 4 Scanning electron micrographs showing the differences between sclerenchyma cells and vascular bundles in culm of wild-type and *bc9311-1* mutant

A: 茎秆纵切面(×100); B: 野生型(WT)茎秆纵切面(×500); C: 突变体(*bc9311-1*)茎秆纵切面(×500); S: 厚壁细胞; V: 维管束

A: Cross-section of culm(×100); B: Cross-section of a wild-type culm(×500);

C: Cross-section of a *bc9311-1* mutant culm(×500); S: sclerenchyma cells; V: vascular bundles

## 2.5 突变体 *bc9311-1* 的遗传分析

脆性突变体 *bc9311-1* 和 3 个正常水稻品

种(野生型 9311、粳稻品种 02428 和日本晴)进行杂交,所有的  $F_1$  均不表现脆性。在  $F_2$  代

离群体中,正常植株与脆性植株的比例经卡方检验符合典型的 3:1 分离比例(表 3),表明突

变体 *bc9311-1* 的脆性性状受单隐性基因控制。

表 3 脆性性状在杂交后代  $F_2$  群体中的分离比例

Table 3 Segregation of fragile and normal plants in  $F_2$  population

杂交组合 $F_2$ population	正常植株 Normal plants	脆性植株 Brittle culm plants	总数 Total plants	卡平方(3:1) $\chi^2(3:1)$	P 值 Pvalue
<i>bc9311-1</i> /02428	948	297	1245	0.81	>0.95
9311/ <i>bc9311-1</i>	207	74	281	0.20	>0.95
<i>bc9311-1</i> /日本晴	390	139	529	0.39	>0.95

## 2.6 *bc9311-1* 位点的初步定位

用 *bc9311-1*/02428 杂交组合的 948 株  $F_2$  群体作为定位群体(其中表现脆性植株 297 株)。用 408 对均匀分布于水稻 12 条染色体上的 SSR 标记对突变体 *bc9311-1* 和 02428 两亲本进行多态性筛选,发现具有多态性的 SSR 引物有 124 对。将具有多态性的 124 对引物检测亲本、 $F_1$  基因组 DNA 以及突变池 DNA(选取 21 个脆性单株等量 DNA 混合)进行连锁分析,其中第 1 条染色体上的 SSR 引物 RM6738 和 RM3285 与突变体具有较好的连锁性,同时对单株进行了验证。进一步在这个区间选择更多的 SSR 标记进行了分析,将 *bc9311-1* 基因定位于 RM1095 和 RM3632 之间,遗传距离分别为 0.6cM 和 3.4cM,与其中的标记 RM1183 表现共分离(图 5)。

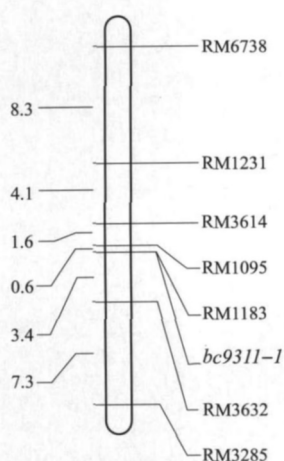


图 5 *bc9311-1* 位点在水稻第 1 条染色体上的遗传图

Fig.5 Genetic map of the *bc9311-1* locus on chromosome 1

## 3 讨论

水稻脆性性状涉及复杂的生理生化过程,目前对其机理的研究已经有了较好的进展,但是具体的

调控网络依然不清楚。本研究通过离子束诱变籼稻 9311 获得了 1 个茎叶均脆的突变体 *bc9311-1*, *bc9311-1* 突变体与野生型相比较,植株生长受到影响,分蘖数减少,结实率要比野生型显著降低,这可能与厚壁细胞细胞壁变薄、数目减少有关,影响了相关养分的运输和分配。到目前为止,水稻的脆性突变体已报道有 12 个,其中大部分与纤维素的合成有关,本研究的水稻 *bc9311-1* 突变体的叶片与茎秆的纤维素含量比野生型都要低,半纤维素含量有所增高,且差异显著;与纤维素和半纤维素相比,木质素和无机盐均没有显著性差异,因此 *bc9311-1* 突变体的脆性性状可能与纤维素和半纤维素的含量变化有关。

克隆突变基因是揭示脆性分子机制的关键,已经克隆的 7 个脆性基因均是采用图位克隆技术。图位克隆技术是基于遗传作图和物理作图的一种分离基因的方法<sup>[18-19]</sup>。这一方法首先要对基因进行初步定位,然后再寻找与基因紧密连锁的分子标记,将基因界定在一个较小的范围内,最后是构建物理图谱和候选基因克隆。通过对 *bc9311-1* 突变体的遗传分析,发现 *bc9311-1* 脆性受单隐性基因控制。经过构建基因定位群体,采用图位克隆方法, *bc9311-1* 突变位点被定位在水稻第 1 条染色体的 SSR 分子标记 RM1095 和 RM3632 之间,遗传距离分别为 0.6cM 和 3.4cM,与其中的标记 RM1183 表现共分离。这些结果为进一步克隆 *bc9311-1* 基因,阐明脆性性状形成机理奠定了坚实基础。

突变体是研究植物基因功能和培育优质高产作物新品种的重要材料<sup>[20-23]</sup>。创建和发掘新的脆性突变体对于阐明水稻细胞壁的生物合成机制、明确水稻植株机械强度的形成机理有重要意义。此外,水稻脆性材料可以直接作为家畜饲料,具有重要的商用价值。汪海峰等<sup>[24]</sup>将脆茎水稻全株应用到生

长肥育猪口粮的试验中,结果显示脆茎水稻饲料降低了猪体内的脂肪沉积,从而能提高胴体瘦肉率,胴体长度增加。为了充分利用有限的资源,在保护环境的前提下,稻谷秸秆应用到饲料中是一项很好的举措,推广秸秆饲用化的脆性特种水稻有着比较广阔的市场空间。

#### 参考文献

- [1] 李文丽,吴先军. 一个水稻脆秆突变体的遗传分析与基因定位[J]. 核农学报, 2006, 20(6): 500-502
- [2] 苏衍菁,赵国琦,王小山,等. 不同生育期脆性突变水稻细胞壁组分动态变化研究[J]. 草业学报, 2010, 19(1): 151-157
- [3] 吴超,傅亚萍,朱丽,等. 转高赖氨酸蛋白基因脆茎水稻的收获指数及秸秆赖氨酸含量的研究[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(4): 225-230
- [4] 全东兴,韩龙植,南钟浩,等. 特种稻种质资源研究进展与展望[J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(3): 227-232
- [5] Li Y H, Qian Q, Zhou Y H, et al. *Brittle culm 1*, which encodes a cobra-like protein, affects the mechanical properties of rice plants [J]. Plant Cell, 2003, 9(15): 2020-2031
- [6] Zhang B C, Zhou Y H. Rice brittleness Mutants: A way to open the 'Black Box' of monocot cell wall biosynthesis [J]. J Integr Plant Biol, 2011, 53(2): 136-142
- [7] Hirano K, Toshihisa K, Kumiko K, et al. Rice *BRITTLE CULM 3* (*BC3*) encodes a classical dynamin *OsDRP2B* essential for proper secondary cell wall synthesis [J]. Planta, 2010, 232(1): 95-108
- [8] Zhang B C, Deng L W, Qian Q, et al. A missense mutation in the transmembrane domain of *CesA4* affects protein abundance in the plasma membrane and results in abnormal cell wall biosynthesis in rice [J]. Plant Mol Biol, 2009, 71(4-5): 509-524
- [9] Yan C J, Yan S, Zeng X H, et al. Fine mapping and isolation of *bc7(t)*, allelic to *OsCesA4* [J]. J Genet Genomics, 2007, 34(11): 1019-1027
- [10] Xiong G Y, Li R, Qian Q, et al. The rice dynamin-related protein *DRP2B* mediates membrane trafficking and thereby plays a critical role in secondary cell wall cellulose biosynthesis [J]. Plant J, 2010, 64(1): 56-70
- [11] Toshihisa K, Tsutomu A, Hirano K, et al. Rice *Brittle Culm 6* encodes a dominant-negative form of *CesA* protein that perturbs cellulose synthesis in secondary cell walls [J]. J Exp Bot, 2011, 62(6): 2053-2062
- [12] Zhou Y H, Li S B, Qian Q, et al. *BC10*, a DUF266-containing and Golgi-located type II membrane protein, is required for cell-wall biosynthesis in rice [J]. Plant J, 2009, 57: 446-462
- [13] Zhang M, Zhang B C, Qian Q, et al. *Brittle Culm 12*, a dual-targeting kinesin-4 protein, controls cell-cycle progression and wall properties in rice [J]. Plant J, 2010, 63: 312-328
- [14] 许学,刘斌美,宋美,等. 氮离子束与 $\gamma$ -射线辐照日本晴和“9311”水稻突变体的筛选[J]. 核农学报, 2008, 22(4): 389-393
- [15] 刘斌美,吴跃进,童继平,等. 水稻显性半矮秆基因的 SCAR 标记及初步定位[J]. 作物学报, 2006, 32(3): 449-454
- [16] Van Soest P J, Robertson J B, Lewis A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition [J]. J Dairy Sci, 1991, 74: 3583-3598
- [17] 刘仁虎,孟金陵. MapDraw 在 Excel 中绘制遗传连锁图的宏[J]. 遗传, 2003, 25(3): 317-321
- [18] 徐洪伟,周晓馥. 图位克隆技术在水稻基因定位和克隆中的应用[J]. 吉林师范大学学报: 自然科学版, 2008(4): 28-30
- [19] 何俊平,阮松林,祝水金,等. 图位克隆技术在农作物基因分离中的应用与评价[J]. 遗传, 2010, 32(9): 903-913
- [20] 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
- [21] 陈仁霄,张所兵,赵凌,等. 来源于 02428ha 的水稻双矮品系的获得与鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(1): 65-71
- [22] 贺文爱,黄大辉,岑贞陆,等. 水稻细菌性条斑病和抗性育种研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(1): 116-119
- [23] 张现伟,杨莉,张涛,等. 水稻子粒硒含量的遗传及 QTL 检测[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(4): 445-450
- [24] 汪海峰,朱军莉,刘建新,等. 饲喂脆茎全株水稻对生长肥育猪生长性能、养分消化和胴体品质的影响[J]. 畜牧兽医学报, 2005, 36(11): 1139-1144