

# 一个新的水稻矮秆突变体的遗传分析和基因定位

李晓兰<sup>1</sup>, 骆卫峰<sup>2</sup>, 程治军<sup>2</sup>, 谭俊杰<sup>2</sup>, 衡月芹<sup>2</sup>, 李真<sup>2</sup>, 陈良碧<sup>1</sup>, 王海洋<sup>1</sup>, 王久林<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081; <sup>2</sup> 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

**摘要:** 新的水稻矮秆基因的发掘, 对深入研究植物株高的调控途径及株型育种有非常重要的作用。本研究报道了从日本特早熟粳稻品种 Kitaake 的组织培养后代获得的一个矮秆突变体 *dm*, 该突变体植株细小, 紧凑, 机械强度降低, 结实率下降, 子粒变窄, 千粒重降低等。利用分离群体中的矮秆株, 最终将目标基因定位在第 4 染色体长臂末端 InDel 标记 EL-72 和 L-1 之间, 物理距离为 168 kb 的区间内, 该区间内无已报道的水稻矮秆基因, 该基因可能是一个尚未被克隆的新的株高决定基因。

**关键词:** 水稻; 矮秆; 突变体; 遗传分析; 基因定位

## Genetic Analysis and Fine-Mapping of a Novel Dwarf Mutant in Rice

LI Xiao-lan<sup>1</sup>, LUO Wei-feng<sup>2</sup>, CHENG Zhi-jun<sup>2</sup>, TAN Jun-jie<sup>2</sup>, HENG Yue-qin<sup>2</sup>,

LI Zhen<sup>2</sup>, CHEN Liang-bi<sup>1</sup>, WANG Hai-yang<sup>1</sup>, WANG Jiu-lin<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Life Science, Hunan Normal University, Changsha 410081; <sup>2</sup> Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** Screening of dwarf mutants plays an important role in understanding of the molecular mechanism in rice plant architecture. We report here the identification and characterization of a novel rice dwarf mutant from tissue culture progeny of a *Japonica* variety Kitaake, *dm*. The mutant shows a pleiotropic phenotype, including dwarf, fragile stem, low fertility, and decreased 1000-grain weight. By using F<sub>2</sub> and its following segregated populations, we narrow down *dm* gene into a 168 kb region on the long arm of chromosome 4. Our results indicate that *DM* represents a new locus responsible for rice plant architecture.

**Key words:** Rice; dwarf; mutant; genetic analysis; fine-mapping

水稻是人类赖以生存的重要粮食作物<sup>[1]</sup>, 株高是水稻重要农艺性状之一。编码赤霉素合成氧化酶 OsGA20ox2 的半矮秆基因 *sd1*, 是水稻“绿色革命”的主要基因<sup>[2-3]</sup>, 在我国, 除了极少数品种含有 *sd-g*、*sd-t(t)* 外<sup>[4-5]</sup>, 绝大部分的籼稻品种都含有来自矮仔占或矮脚南特的 *sd1* 基因。发掘尽可能多的矮秆材料并克隆相应的矮秆基因, 可增加生产上可利用矮秆基因资源的多样性<sup>[6]</sup>。由于导致植株矮化的基因变异多种多样, 矮秆可以作为一个起始性状, 用于激素代谢<sup>[7-8]</sup>、蛋白质降解<sup>[9]</sup>和脂类代谢<sup>[10]</sup>等理论研究; 矮秆突变体还可以用于细胞物质运输的过程研究, 细胞膜与细胞壁合成

及株型形成的关系研究<sup>[11-12]</sup>; 甚至还可以作为一个指示性状用于表观遗传的研究<sup>[13]</sup>。本文报道了一个矮秆突变体的定位结果, 由于在该定位区间内目前尚没有矮秆基因克隆的报道, 有望通过对该突变体进行进一步的研究, 克隆出一个新的矮秆基因。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

所用的矮秆突变体 *dm* 来自于特早熟粳稻品种 Kitaake 的组织培养后代, 经多年种植, 矮秆表型稳定。抽穗期取野生型和突变体的第 2 节间制作石蜡

收稿日期: 2013-03-20 修回日期: 2013-05-22 网络出版日期: 2013-08-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130809.1448.032.html>

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2010CB125904)

第一作者研究方向为植物发育生物学。E-mail: lxlpz19860806@163.com

通信作者: 王久林, 研究方向为水稻分子育种。E-mail: wangjiulin@caas.cn

切片<sup>[14]</sup>,对其进行切片观察。成熟时考察野生型及突变体的株高、各节间长度、穗长、每穗结实数、结实率、千粒重、粒长和粒宽等性状。

1.2 定位群体的构建

2009 年在北京昌平中国农业科学院作物科学研究所试验基地配制突变体 *dm* 和培矮 64 的杂交组合,经南繁加代后,F<sub>2</sub>群体于 2010 年种植于昌平基地,在 296 株 F<sub>2</sub>群体中,获得隐性个体 45 株,用于初定位;2011 年在海南种植 F<sub>3</sub>群体 6000 株,获得隐性个体 673 株;同年又在昌平种植 F<sub>4</sub>群体 7000 株,获得隐性个体 389 株,用于精细定位。

1.3 水稻基因组 DNA 的提取、PCR 扩增

用 CTAB 方法提取水稻基因组 DNA<sup>[15]</sup>。用 10 μL 的 PCR 扩增体系,其中含 10 ng DNA 模板,0.004 μmol 引物,0.5 mmol dNTP,1 μL 10 × buffer(不含 Mg<sup>2+</sup>),15 mmol MgCl<sub>2</sub>和 0.5 U *Taq* 聚合酶。PCR 反应条件是:94 ℃ 预变性 5 min;94 ℃ 变性 30 s,58 ℃ 退火 30 s,72 ℃ 延伸 30 s,35 个循环,72 ℃ 延伸 5 min。扩增产物经 8 % 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,然后用 Sanguinetti 方法银染显色<sup>[16]</sup>。

1.4 突变体对外源 GA<sub>3</sub>反应的测定

将野生型和突变体种子用 1 % 的次氯酸钠溶液浸种 1 h,用无菌水清洗 3 次后将种子置于黑暗条件下 30 ℃ 培养箱生长 2 d。当种子露白时用不同浓度的赤霉素水溶液处理,生长 15 d 后测量第 2 叶鞘长度。

1.5 分子标记的开发和目标基因定位

选取具有矮秆表型的 F<sub>2</sub> 极端隐性个体 10 株,分别提取 DNA,等量混合后构建混池,用亲本(矮秆突变体 *dm* 和培矮 64)DNA 作对照,用实验室已有的 380 多对 InDel 标记筛选连锁位点,在此基础上进行目标基因的初定位。从网站 Gramene ([http://www.gramene.org/Oryza\\_sativa](http://www.gramene.org/Oryza_sativa)) 下载粳稻日本晴的第 4 染色体初定位位置的 BAC/PAC 序列,与籼稻 9311 进行 BLAST 序列比对,利用 Primer Premier 5.0 软件在 SSR 重复次数有差异或插入/缺失(insertion/deletion)7 bp 以上位点处设计新的 SSR 或 In-Del 引物,由上海英俊生物技术有限公司北京分公司合成。筛选多态后,通过对 F<sub>3</sub>和 F<sub>4</sub>群体中的 1062 个极端个体进行 PCR 扩增检测,对目标基因进行精细定位。

1.6 基因预测

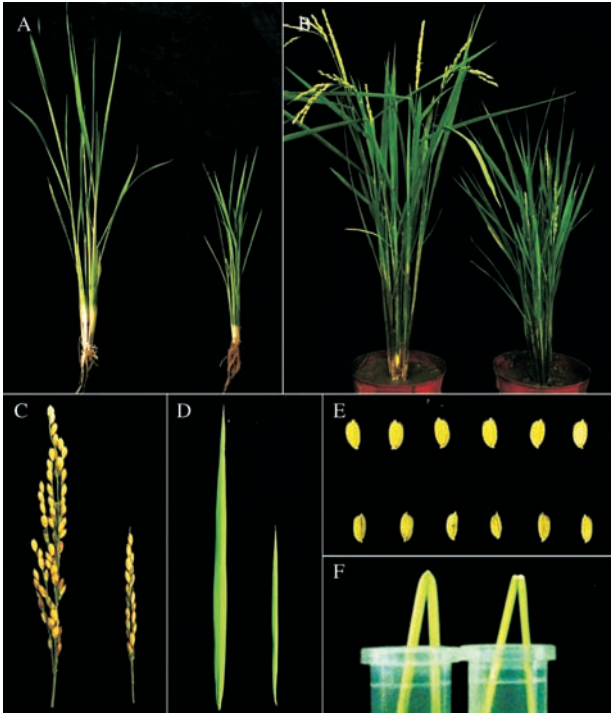
目标基因精细定位后,利用目标区间两端的分

子标记在 Gramene 网站上对应的物理位置对该区间进行基因预测,分析预测基因功能。

2 结果与分析

2.1 突变体形态特征及主要农艺性状

突变体和野生型相比,植株矮小而紧凑(图 1-A,B),穗子、叶片、种子均变小(图 1-C,D,E),机械强度降低(图 1-F),且矮化表型在苗期不明显,在分蘖时期开始出现。成熟期统计突变体和野生型部分农艺性状发现,突变体株高只有野生型的 56.3 % (图 2);除第 4 节间长度稍有缩短外,其余各节间长度均大幅缩短(图 3,表 1);另外,突变体分蘖数无变化,但株高、穗长每穗结实数、结实率、千粒重都降低且差异具有统计学意义(图 2)。



A: 苗期表型;B: 抽穗期表型;C: 穗部表型;  
D: 剑叶表型;E: 种子表型;F: 节间对比  
A ~ D、F 左为野生型,右为突变体 *dm*;E 上为野生型,下为突变体 *dm*  
A: Phenotypes at seedling stage, B: Phenotypes at adult stage,  
C: Phenotypes at their panicle, D: Phenotypes at their leaf,  
E: Phenotypes at their grain, F: Phenotypes at their internode  
From A to D and F, the left is wild type, the right is *dm* mutant,  
For E, the upper is wild type and the lower is *dm* mutant  
图 1 突变体 *dm* 和野生型 WT 的植株表型对比  
Fig. 1 Phenotypic comparison of *dm* mutant and wild type

表 1 突变体 *dm* 与野生型的节间长度比较 (北京昌平,2011 年)

Table 1 The comparison of length of internodes between the *dm* mutant and wild type (Changping, Beijing, 2011)

节间 Internodes	突变体 <i>dm</i> mutant	占株高百分比(%) Percentage in plant length	野生型 Wild type	占株高百分比(%) Percentage in plant length
第 1 节间长 (cm) The length of first internode	14. 70 ± 0. 85 **	39. 99	28. 57 ± 1. 67	42. 64
第 2 节间长 (cm) The length of second internode	6. 70 ± 0. 32 **	17. 77	16. 30 ± 1. 15	24. 33
第 3 节间长 (cm) The length of third internode	4. 50 ± 0. 41 **	11. 94	6. 90 ± 0. 47	10. 30
第 4 节间长 (cm) The length of fourth internode	2. 60 ± 0. 10	6. 90	2. 70 ± 0. 75	4. 03

\*\* 表示经 *t* 分布检验,突变体 *dm* 和野生型的差异具有统计学意义, \*\* *P* < 0. 01,下同  
\*\* indicates that the differences between *dm* mutant and wild type are statistically significant, according to the Student's *t* test ,  
\*\* *P* < 0. 01 ,the same as below

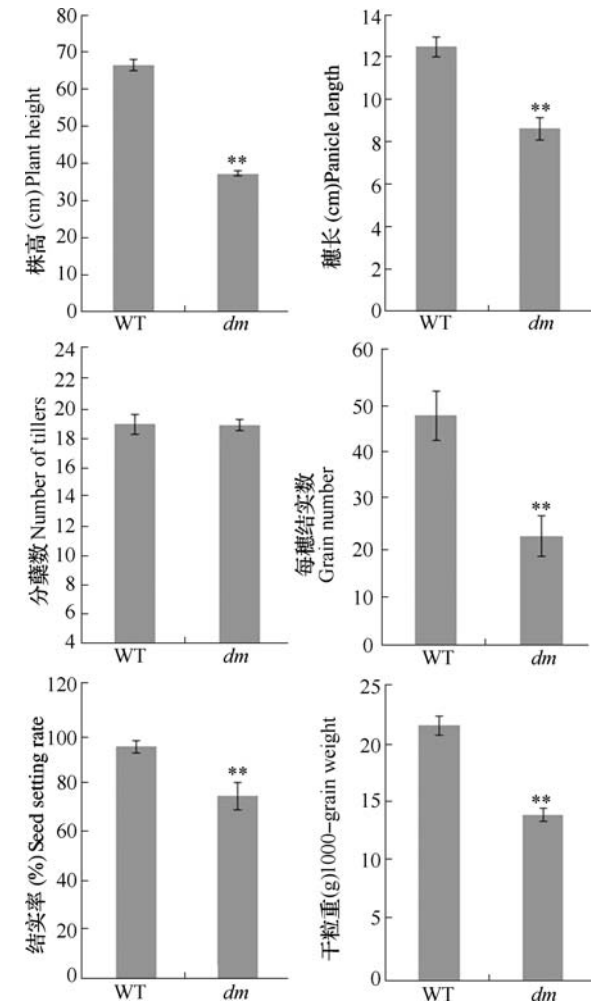


图 2 突变体 *dm* 与野生型 WT 的部分农艺性状比较  
Fig. 2 Comparison of agronomic traits between the *dm* mutant and wide type

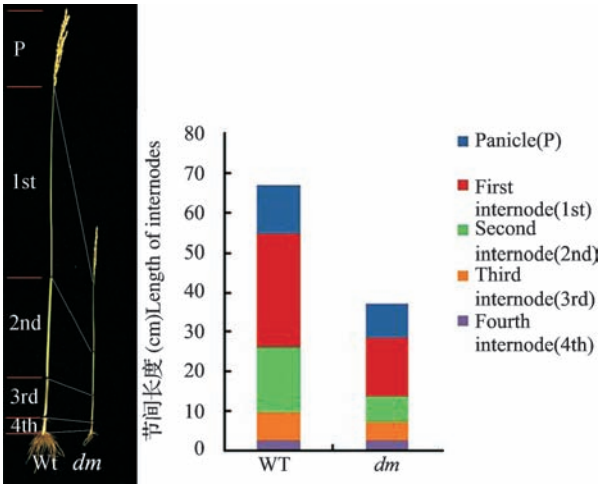


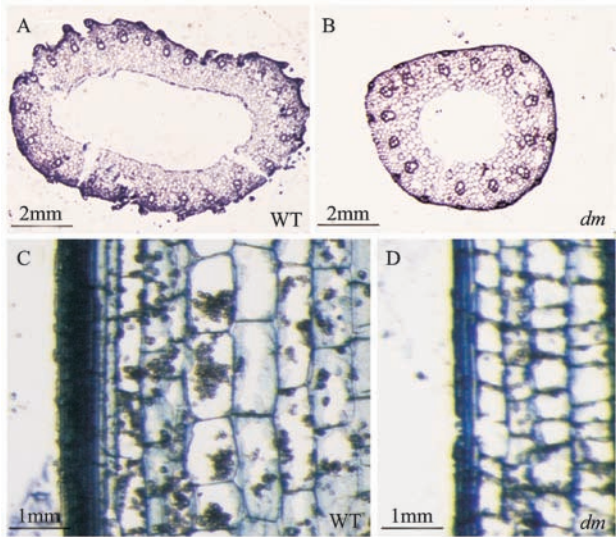
图 3 突变体 *dm* 和野生型 WT 的穗型和节间长度对比  
Fig. 3 Comparison of panicles and the length of internodes between *dm* mutant and wild type

2. 2 茎秆直径及组织切片观察

测量抽穗时期第 2 节间的直径发现,野生型平均直径为 3. 35 mm,突变体为 1. 94 mm。对第 2 节间石蜡切片的观察发现:横切时,野生型的维管束数目为 24 个(图 4-A),突变体仅为 13 个(图 4-B);纵切时,能看到突变体外层薄壁细胞长度明显缩短,单位长度的细胞数量增加(图 4-D),表明突变体的矮化可能与维管束数目的减少和细胞体积变小有关。

2. 3 GA<sub>3</sub>反应测定

用不同浓度赤霉素 GA<sub>3</sub> 处理野生型和突变体的幼苗 15d,发现处理后的野生型和突变体第 2 叶鞘均有所伸长,与对照相比,低浓度下二者相对伸长比



A 和 B 为横切面,C 和 D 为纵切面

In cross section ( A and B ) or longitudinal section ( C and D )

图 4 突变体 *dm* 和野生型 WT 茎秆的石蜡切片对比图

Fig. 4 Comparison of culm paraffin section between *dm* mutant and wild type

率差异不大,但随浓度的升高,突变体第 2 叶鞘的相对伸长比率逐渐比野生型低(图 5),即突变体对高浓度的 GA<sub>3</sub> 敏感性较差。

2.4 矮秆基因遗传分析及目标基因初步定位

矮秆突变体 *dm* 和培矮 64 杂交后的 F<sub>1</sub> 全部表现正常株高,说明引起突变的基因为隐性基因,在所调查的 291 株 F<sub>2</sub> 群体中,矮秆 45 株,株高分离比例经过卡方测验不符合 3:1 ( $\chi^2 = 14.1, \chi^2_{0.05}(1) = 3.84, \chi^2 > 3.84$ ),群体出现了严重的偏分离。

利用突变体 *dm* × 培矮 64 F<sub>2</sub> 群体的 45 个极端个体进行连锁分析,发现第 4 染色体上的 InDel 标记 i13 与矮秆基因有连锁关系,在此位置附近用其他标记

表 2 用于精细定位的多态性 InDel 引物

Table 2 In Del markers designed for fine-mapping

标记 Marker	引物序列 Primer sequence(5'-3')	在第 4 染色体的位置(参考自 Gramene 网站)
		Physical position on chr4( From Gramene)
i13	F:GGATTGCTTTTGGCAATTT;R:TTAACAAC TGAGGGGAAA	30520157-30520334
S13-2	F:AAACAGCATCCAGGAATTGG;R:GGCCCTTTACTGTGTTCA	31089192-31089379
EL-7	F:ATTTGATGCCTGAGATTG;R:CTCGCAAGTCATCACAAAC	32473173-32473398
EL-72	F:TGCCACCCACTCCACCATC;R:GGCGTTCTTCTCATTACCG	32098530-32098679
EL-52	F:GCGATAGACACTGGCTTGA;R:GGTGGGCTCTGACGAAAGCCCAAAG	31971286-31971424
L-1	F:CGTCATTTAACGCCGTAGAG;R:CACGACCGACTAAAAGAACA	32266561-32266729
L-33	F:TTTGTCTCTTTCCAGGGTG;R:AGTTCAAGTGCTCTTTTCCATG	32394809-32394981
L-36	F:ATGTATCTCCGTGCATTGTA;R:CATACGCCTCTCTCAATC	32413611-32413737
S14-2	F:CCGAAGGACTGTTTGTTGT;R:GCACTTCGCCGAATAGTTTT	33153097-33153260
S14-3	F:GAAAAAGCATCCGATTGAA;R:CGCCAACTAATCCCAAGCTA	33203301-33203500

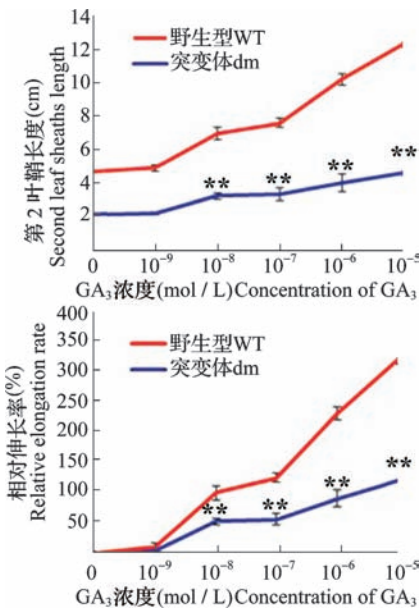


图 5 GA<sub>3</sub> 处理下突变体 *dm* 和野生型 WT 第 2 叶鞘的长度及相对伸长率比较

Fig. 5 Comparison of second leaf sheaths length and relative elongation rate under treatment of GA<sub>3</sub> between *dm* mutant and wild type

对 F<sub>2</sub> 群体隐性单株进行验证,发现 InDel 标记 S12-2、S14-2 和 S14-3 都与矮秆基因连锁,初步将目标基因定位在第 4 染色体 InDel 标记 S13-2 和 S14-3 之间,物理距离大约 2 Mb,遗传距离大约 10 cM。

利用 F<sub>3</sub> 和 F<sub>4</sub> 群体,在初定位基础上,自标记 S13-2 和 S14-3 之间开发了 43 对 InDel 标记,其中具有多态性的标记有 10 对(表 2),最终将基因定位在第 4 染色体长臂末端 InDel 标记 EL-72 和 L-1 之间,物理距离约为 168 kb(图 6)。



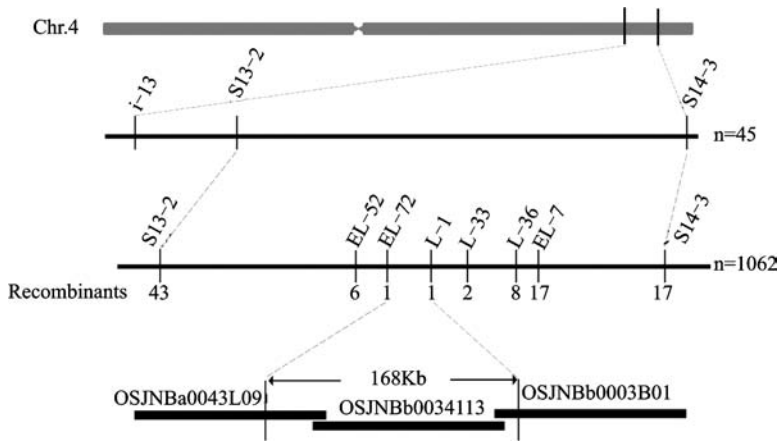


图6 目标基因在水稻第4染色体上的物理位置

Fig. 6 Genetic and physical maps of the target locus on rice chromosome 4

2.5 基因预测和分析

利用 Gramene 网站分析 168 kb 定位区间内的注释基因发现,该区域共有 29 个开放阅读框,其中包括 3 个假定蛋白、5 个表达蛋白、2 个转座子蛋白、3 个逆转座子蛋白、16 个功能蛋白,没有控制株高相关的类似基因,其中基因 *LOC\_Os04g54360* (glycosyltransferase 8 domain containing protein, putative, expressed) 编码产物与细胞壁合成相关,但是突变体和野生型在这个基因的 DNA 序列上没有发现差异,其他基因在水稻中尚没有具有矮秆表型的报道。

3 讨论

本文报道了一个水稻矮秆突变体 *dm*,遗传分析表明,引起该矮秆表型的基因为隐性基因。*dm* 突变体各节间长度均缩短,属于 *dn* 型矮秆<sup>[17]</sup>。虽然突变体株高降低、子粒变小,但其分蘖数不变,这与常见的伴随分蘖增多的矮秆基因如 *HDT1*<sup>[18]</sup>、*HDT2*<sup>[19]</sup> 和 *d-27*<sup>[20]</sup> 等控制的矮秆表型不同。有研究表明水稻的分蘖数目与矮化呈一定正相关<sup>[21-22]</sup>,分蘖增多的突变体往往株高降低,但矮化的突变体并不一定多分蘖,如 *dl*<sup>[23]</sup>、*sdl*<sup>[1]</sup> 基因缺陷的突变体,本文中的 *dm* 突变体与其较为相似。

S. Mitsunaga 等<sup>[24]</sup>将矮秆水稻分为 T、D 和 E 3 种类型,其根据是第 2 叶鞘和种子胚乳内  $\alpha$ -淀粉酶对外源赤霉素响应的差异,T、D 型跟  $GA_3$  有关,E 型则与  $GA_3$  无关。T 型对  $GA_3$  敏感,其突变体体内不能合成  $GA_3$ ,如 *sdt3*<sup>[25]</sup>;D 型矮化突变体为  $GA_3$  不敏感型,造成矮化的原因是  $GA_3$  信号传导出现异常,如 *dl*<sup>[23]</sup> 突变体;E 型与  $GA_3$  无关,矮化原因可能由其他激素代谢、信号传导异常等导致,如水稻矮

化缺少分蘖基因 *DLT*,该基因通过参与 BR 信号传导来控制植株的矮化及分蘖表型<sup>[26-27]</sup>。造成水稻整体大小都“变小”的 *XIAO* 基因编码一个 LRR 激酶,也是通过控制 BR 信号传递及其动态平衡以及细胞周期来实现株高及器官大小的控制<sup>[28]</sup>。另外,除了通过参与 BR 信号途径外,参与独角金内酯生物合成途径也可调控水稻株高及分蘖,如 *d-27* 基因<sup>[29]</sup>。本文中的 *dm* 突变体在高浓度  $GA_3$  的处理下响应能力较野生型弱,因此该基因是否涉及到赤霉素调控机制或者属于 E 型矮化类型,有待目标基因的克隆及进一步研究。另外,突变体的维管束数目减少,细胞长度变短等特征都是接下来基因克隆和功能分析过程中的重要指示性状,有助于该基因功能的深入理解。

利用图位克隆的方法最终将突变基因定位在水稻第 4 染色体长臂末端 InDel 标记 EL-72 和 L-1 之间,物理距离约为 168 kb,由于现有群体在该区间内不再有交换单株,延缓了该基因的精细定位和图位克隆。分析这 168 kb 区间的注释基因并测序其中一个细胞壁合成相关基因 *LOC\_Os04g54360*,但结果表明该基因没有发生突变。目前该区间内没有报道有其他与矮秆表型相关的基因,估计存在着一种新的尚未被克隆的决定株高的基因。期望通过配制新的定位群体,获得更多用于精细定位隐性单株,最终克隆出该基因,为阐明该突变体的矮化机制奠定基础。

参考文献

[1] 姜树坤,张喜娟,王嘉宇,等. 水稻幼穗-颖花发育的研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(6):1018-1022  
[2] 莫永生,蔡中全,张磊,等. 水稻株高、基部第二伸节间茎粗和茎壁厚的初步遗传分析[J] 植物遗传资源学报,2007,8

(1):91-94

[3] Spielmeier, W Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99(13):9043-9048

[4] 梁国华. 水稻半矮秆基因 *sd-g* 的精细定位[J]. 科学通报, 2004, 49(8):778-783

[5] 江光怀, 鲁润龙, 梁国华, 等. 籼稻半矮秆基因 *sd-t(t)* 的遗传定位及定位区间物理距离的估计[J]. 中国科学(C卷), 2002, 32(3):193-200

[6] 谷福林, 黄胜东, 翟虎渠, 等. 水稻新矮源的诱变、鉴定和遗传研究[J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(3):205-209

[7] Hedden P, Proebsting W M. Genetic analysis of gibberellin biosynthesis[J]. Plant Physiol, 1999, 119(2):365-370

[8] 王冰, 李家洋, 王永红. 生长素调控植物株型形成的研究进展[J]. 植物学通报, 2006, 23(5):443-458

[9] Lin Q, Wang D, Dong H, et al. Rice APC/C(TE) controls tillering by mediating the degradation of MONOCULM 1[J]. Nat Commun, 2012, 3:752

[10] Ramamoorthy R, Jiang S Y, Ramachandran S. *Oryza sativa* cytochrome P450 family member *OsCYP96B4* reduces plant height in a transcript dosage dependent manner[J]. PLoS One, 2011, 6(11):e28069

[11] Sato-Izawa K, Nakaba S, Tamura K, et al. *DWARF50 (D50)*, a rice (*Oryza sativa* L.) gene encoding inositol polyphosphate 5-phosphatase, is required for proper development of intercalary meristem[J]. Plant Cell Environ, 2012, 35(11):2031-2044

[12] Xiong G, 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

[13] Zhang L, Cheng Z, Qin R, et al. Identification and characterization of an epi-allele of *FIE1* reveals a regulatory linkage between two epigenetic marks in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(11):4407-4421

[14] 邓利群. 快速制作常规石蜡切片[J]. 湖北民族学报:医学版, 2001, 18(4):59-59

[15] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucleic Acids Res, 1980, 8:4321-4325

[16] Sanguinetti C J, Dias N E, Simpson A J G. Rapid silver staining and recover of PCR products separated on polyacrylamide gels[J]. Biotechniques, 1994, 17:915-919

[17] Takeda K. Internode elongation and dwarfism in some gramineous plants[J]. Gamma Field Symp, 1997, 16:1-18

[18] Zou J, Chen Z, Zhang S, et al. Characterizations and fine mapping of a mutant gene for high tillering and dwarf in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Planta, 2005, 222(4):604-612

[19] Liu W, Wu C, Fu Y, et al. Identification and characterization of *HTD2*: a novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice[J]. Planta, 2009, 230(4):649-658

[20] Lin H, Wang R, Qian Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth[J]. Plant Cell, 2009, 21(5):1512-1525

[21] Iwata N, Takamure I, Wu H K, et al. List of genes for various traits (with chromosome and main literature) [J]. Rice Genet Newsl, 1995, 12:61-93

[22] Yan J Q, Zhu J, He C X, et al. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1998, 97:(1-2):267-274

[23] Ashikari M, Wu J, Yano M, et al. Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene *Dwarf 1* encodes the alpha-subunit of GTP-binding protein[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1999, 96(18):10284-10289

[24] Mitsunaga S, Tashiro T, Yamaguchi J. Identification and characterization of gibberellin-insensitive mutant selected from among dwarf mutants of rice[J]. Theor Appl Genet, 1994, 87(6):705-712

[25] 隋炯明, 梁国华, 李欣, 等. 籼稻多蘖矮秆基因的遗传分析和基因定位[J]. 作物学报, 2006, 32(6):845-850

[26] Tong H N, Jin Y, Liu W B, et al. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice[J]. Plant J, 2009, 58(5):803-816

[27] Tong H N, Liu L C, Jin Y, et al. DWARF AND LOW-TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-Like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(6):2562-2577

[28] Jiang Y H, Bao L, Jeong S Y, et al. XIAO is involved in the control of organ size by contributing to the regulation of signaling and homeostasis of brassinosteroids and cell cycling in rice[J]. Plant J, 2012, 70(3):398-408

[29] Liu W, Kohlen W, Lillo A, et al. Strigolactone biosynthesis in *Medicago truncatula* and rice requires the symbiotic GRAS-Type transcription factors NSP1 and NSP2 [J]. Plant Cell, 2011, 23(10):3853-3865

(上接第 843 页)

[19] Basu U, Good A, Taylor G. Transgenic *Brassica napus* plants overexpressing aluminium-induced mitochondrial manganese superoxide dismutase cDNA are resistant to aluminium[J]. Plant Cell Environ, 2001, 24(12):1278-1269

[20] Barone P, Rosellini D, LaFayette P, et al. *Bacterial citrate* synthase expression and soil aluminum tolerance in transgenic alfalfa[J]. Plant Cell Rep, 2008, 27(5):893-901

[21] Trejo-Téllez L, Stenzel R, Gómez-Merino F, et al. Transgenic tobacco plants overexpressing pyruvate phosphate dikinase increase exudation of organic acids and decrease accumulation of aluminum in the roots[J]. Plant Soil, 2010, 326(1):187-198

[22] Zhao L, Zhao Q, Ao G, et al. The foxtail millet *Si69* gene is a *Wali7* (wheat aluminum-induced protein 7) homologue and may function in aluminum tolerance[J]. Chinese Sci Bull, 2009, 54(10):1697-1706

[23] Richards K D, Snowden K C, Gardner R C. *Wali6* and *wali7* genes induced by aluminum in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots[J]. Plant Physiol, 1994, 105(4):1455