

水稻半矮化多分蘖突变体 *f2-132* 的表型分析和基因定位

张艳培^{1,2}, 孙伟³, 尹亮³, 赵金凤², 袁守江³, 于元杰¹, 李学勇²

(¹ 山东农业大学农学院, 泰安 271018; ² 中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; ³ 山东省水稻研究所, 济南 250100)

摘要: 半矮化多分蘖突变体 *f2-132* 由⁶⁰Co- γ 辐射诱变粳稻品种 F2-285A 获得。遗传分析表明该性状受 1 对隐性基因控制, 已将突变基因定位在第 4 染色体长臂上 2 个 Indel 标记 C4-Z3 和 C4-Z4 之间, 物理距离为 46 kb。该区间内包含一个已报道的多分蘖基因 *DI7/HTD1*, 对 *f2-132* 中的 *DI7* 基因测序发现编码区第 395 位的碱基由 T 突变为 C, 导致第 132 位的氨基酸由苯丙氨酸变成丝氨酸。*DI7/HTD1* 编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (CCD7, carotenoid cleavage dioxygenase 7), 是植物激素独脚金内酯 (SLs, strigolactones) 合成途径中的重要酶之一。利用 SLs 的人工合成类似物 GR24 处理 *f2-132*, 其多分蘖表型受到抑制。

关键词: 水稻; 矮化多分蘖; 类胡萝卜素裂解双加氧酶; 独脚金内酯

Phenotypic Analysis and Gene Mapping of the Semi-Dwarf High-Tillering Mutant *f2-132* in Rice

ZHANG Yan-pei^{1,2}, SUN Wei³, YIN Liang³, ZHAO Jin-feng², YUAN Shou-jiang³, YU Yuan-jie¹, LI Xue-yong²

(¹ College of Agronomy, Shandong Agriculture University, Tai'an 271018; ² National Key Facility for Crop Gene Resource and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ³ Shandong Rice Research Institute, Jinan 250100)

Abstract: The high-tillering dwarf mutant *f2-132* was obtained from the *Japonica* rice variety F2-285A radiated by ⁶⁰Co γ -ray. Genetic analysis indicated that this trait was controlled by one single recessive gene, which was mapped between two InDel markers C4-Z3 and C4-Z4 on the long arm of chromosome 4. The physical distance between the two markers was 46 kb, which contained a reported high-tillering dwarf gene *DI7/HTD1*. Sequence analysis of the *DI7* allele in *f2-132* showed that the base T at the 395th position in the coding region was substituted by C, which changed the 132th amino acid from phenylalanine to serine. *DI7/HTD1* encoded the carotenoid cleavage dioxygenase 7 (CCD7), which was one of the key enzymes in the biosynthesis pathway of a new plant hormone, strigolactones (SLs). After treatment with GR24, a synthetic analogues of SLs, the tillering phenotype was suppressed.

Key words: rice; high-tillering dwarf; carotenoid-cleavage dioxygenase; strigolactones

水稻是世界上主要的粮食作物之一, 单株穗数、每穗粒数和粒重是其重要的产量构成因素。分蘖力决定水稻穗数, 进而影响水稻产量, 是培育超级水稻的一个重要方面^[1]。水稻分蘖是在植株基部未伸

收稿日期: 2013-07-16 修回日期: 2013-08-06 网络出版日期: 2013-12-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131219.1116.014.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31271311)

第一作者研究方向为植物生物技术及其育种应用。E-mail: zhangyanpei1988@126.com

通信作者: 李学勇, 研究方向为水稻株型发育分子生物学。E-mail: lixueyong@caas.cn

于元杰, 研究方向为植物生物技术及其在育种上的应用。E-mail: yuanjy@sda.edu.cn

长节间的侧芽形成并且独立于主茎生长。水稻分蘖的发生分为 2 个阶段:腋芽形成和生长^[2]。分蘖分为有效分蘖和无效分蘖,有效分蘖比例的高低受遗传因素、环境因素和多种植物激素的影响^[3-5]。过去一直认为生长素和脱落酸抑制腋芽生长,而细胞分裂素促使腋芽生长^[6-8]。直到 2008 年,一种新的植物激素独脚金内酯(SLs, strigolactones)被发现,该激素具有抑制腋芽过度伸长的功能^[9-11]。

随着拟南芥、水稻等模式植物多分枝突变体生理生化及基因组学等方面研究的不断深入,一些控制植物分枝发育的重要基因被克隆出来^[12-14]。这些基因被证明参与了 SLs 的合成或信号传导途径。目前已报道的关于 SLs 生物合成途径的基因包括:豌豆 *RMS5*^[15]、拟南芥 *MAX3*^[16]、矮牵牛 *DAD3*^[17] 和水稻 *D17*^[18] 编码同源的类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (CCD7, carotenoid cleaving dioxygenase7); 豌豆 *RMS1*^[19]、拟南芥 *MAX4*^[20]、矮牵牛 *DAD1*^[21] 和水稻 *D10*^[22] 编码同源的类胡萝卜素裂解双加氧酶 8 (CCD8); *D27* 编码一种 β -胡萝卜素异构酶(β -carotene isomerase), 能将反式 β -胡萝卜素 (all-*trans*- β -carotene) 转变成为 9-顺式- β -胡萝卜素 (9-*cis*- β -carotene)^[23]。这些基因的突变体属于激素敏感型,通过施加 SLs 合成类似物 GR24 后突变体植株的分枝减少,恢复野生型表型。对 GR24 不敏感的基因位于 SLs 合成下游,即信号传导途径。目前发现的基因有豌豆 *RMS4*^[15]、拟南芥 *MAX2*^[24] 和水稻 *D3*^[25] 编码富含亮氨酸重复序列的 F-box/LRR 蛋白,可能充当着 SCF 泛素 E3 连接酶底物识别亚基^[25]; 水稻 *D14/D88/HTD2*、拟南芥 *AtD14* 和矮牵牛 *DAD2* 编码一种 α/β 水解酶家族成员,可以感受独脚金内酯并能将其水解为 ABC 环和 D 环产物^[10,26-28]。

水稻是研究单子叶植物发育生物学的理想模式植物^[29],分蘖的研究已成为焦点,有关分蘖的研究取得了长足的进展。本研究对具有粳稻背景的半矮化多分蘖突变体 *j2-132* 进行了表型分析和基因定位克隆,发现参与独脚金内酯合成的基因 *D17/HTD1* 发生突变。利用人工合成的独脚金内酯类似物 GR24 处理 *j2-132*,其多分蘖表型受到抑制。

1 材料与方法

1.1 水稻材料与农艺性状

⁶⁰Co- γ 辐射诱变粳稻品种 F2-285A 得到半矮化多分蘖突变体 *j2-132*,粳稻品种 F2-285A 和籼稻品种 Dular 由本实验室保存。2012 年在北京市昌平基

地分别播种 F2-285A 和 *j2-132*,秧苗插植行距 25 cm,株距 15 cm^[30]。苗期、分蘖期和成熟期统计株高和分蘖数,选取长势比较一致的 10 株,并对每株挂牌追踪调查,利用方差分析的方法分析数据,使用 Microsoft Excel 2007 进行数据处理和图表绘制。

1.2 遗传群体的构建及初步定位

突变体 *j2-132* 与籼稻品种 Dular 杂交并自交获得 F₂ 群体,于抽穗期调查 F₂ 群体中正常株与矮化多分蘖株分离比例并进行卡方测验。用 F₂ 群体分离出的矮化多分蘖个体作为定位群体,采用 CTAB 法分别提取每个单株的基因组 DNA^[31]。初步定位根据混合群体分离分析法 (BSA, bulked-segregant analysis) 的原理^[32],随机选取突变个体 10 株 DNA 等量混合作为突变个体池,两亲本 DNA 等量混合作为亲本混池,利用本实验室保存的均匀分布在水稻 12 条染色体上的 170 个 InDel (insertion and deletion) 标记,筛选多态性并找出可能连锁的标记,再分析各个突变单株验证该标记是否与目的基因连锁。PCR 扩增采用天根生化科技(北京)有限公司的普通 *Taq* DNA Polymerase,PCR 体系和反应程序参照说明书进行。PCR 扩增产物经 8.0% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,0.1% AgNO₃ 染色并用甲醛和 NaOH 显色,判断 F₂ 个体基因型。

1.3 目的基因的精细定位

利用已公布的水稻全基因组序列信息 (<http://rgp.dna.affrc.go.jp/E/toppage.html>),水稻基因组注释项目 (<http://rice.plantbiology.msu.edu/>),以及 BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>) 程序比对粳稻品种日本晴和籼稻品种 93-11 的基因组序列,寻找 InDel 位点,然后利用 DNASTAR 软件在 InDel 两侧设计特异引物,开发新的 InDel 标记,对目的基因进行精细定位。

1.4 候选基因的测序

从水稻基因组注释数据库 (http://rice.plantbiology.msu.edu/analyses_search_locus.shtml) 或 gramene 数据库 (<http://www.gramene.org/>) 下载 *D17/HTD1* 候选基因全长基因组 DNA 序列,设计引物,分别 PCR 扩增野生型和突变体的基因组 DNA。由于水稻 GC 含量较高,采用宝生物工程(大连)有限公司高保真酶 PrimeSTAR[®] HS DNA Polymerase with GC Buffer 进行 PCR 扩增。PCR 产物送北京博迈德科技发展有限公司测序。利用 DNA STAR 软件中的 SeqMan 程序比对突变体和野生型的测序结果,确定突变位点。

1.5 独脚金内酯处理

采用 Umehara^[33-34] 描述的方法并稍加改动,将突变体*f2-132* 和野生型 F2-285A 种子先用 70% 酒精消毒 30 s,再用 2.5% 次氯酸钠灭菌 5 min,灭菌水冲洗 3~5 次,28 ℃ 暗培养 2 d,萌发的种子被分别转移至 Kamachi 水稻营养液^[5] 中并用纱布支撑。独脚金内酯人工合成类似物 GR24 (荷兰 Chiralix 公司,货号 CX23880-20MG)) 用丙酮溶解配置成 10 mmol/L 的母液,稀释 1 万倍即 1 μmol/L 工作液。试验分为对照组和试验组,每组 4 株幼苗,设 3 次重复,分别加入 0 和 1 μmol/L GR24,16 h 光照/8 h 黑暗,处理 3 周和 4 周后分别观察分蘖表型。

表 1 本研究所用的引物

Table 1 Primers used in this study

标记	正向引物	反向引物
Marker	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')
C4-Z1	acgtggcaattctatctccca	aggggagagatatgaaga
C4-Z2	agtcgtaccaccaatctgga	agctcccaagagctgagaga
C4-Z3	tggtatcattgccagcaaga	gcatagctgattagcctct
C4-Z4	gcaaatatgccgtttgct	tatgggttcagctgaagca
C4-Z5	acgagaggaagctggcagt	agcttgatgaggcacagagct
D17(1)	agagtactaggtaaactcct	tcaatgccagcagcgatcct
D17(2)	tcaccgacacccactacatcct	acacgaggcaaaaattcttgcct
D17(3)	agaggaaaccggttcgtctacgc	caggatgggtatgtggttttag

2 结果与分析

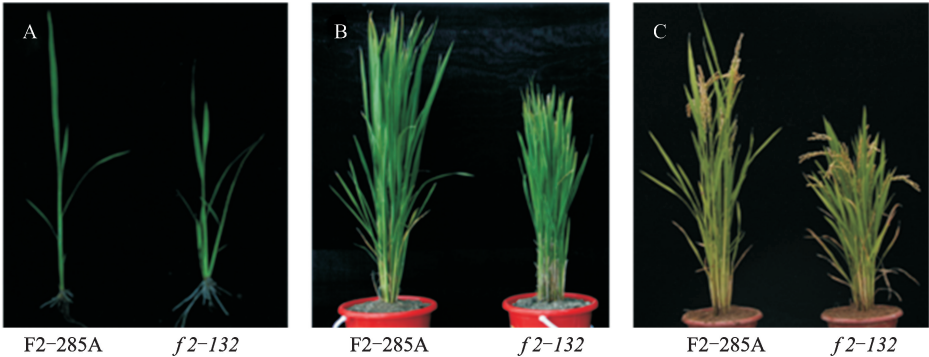
2.1 半矮化多分蘖突变体*f2-132* 的表型分析

f2-132 分蘖发生比较早,如 4 叶期时已有 1~2 个分蘖,而野生型还没有分蘖长出(图 1-A);在分蘖

期和成熟期均显示出半矮化和多分蘖的表型(图 1-B、图 1-C)。例如,成熟期*f2-132* 的株高(68.8 ± 2.0 cm)是野生型 F2-285A (89.5 ± 2.5 cm) 的 77%,但其分蘖数目(54.8 ± 3.1 个)却是 F2-285A (19.92 ± 2.6 个)的 2.8 倍(图 2-A、图 2-B)。通过观察不同时期的分蘖数目变化情况,发现*f2-132* 分蘖能力持续时间长,一直到插秧后的第 8 周才达到最高峰,而野生型插秧后第 6 周分蘖数目就不再增加。野生型和突变体的分蘖数目在生长后期都有所降低(图 2-A),这是由于无效分蘖在生长后期死亡造成的。*f2-132* 和野生型的株高变化趋势基本相同,插秧 6 周后均不再增加(图 2-B)。

2.2 遗传分析及基因定位

在*f2-132*/Dular 的 348 个 F₂ 中,有 87 株具有矮化多分蘖表型,正常植株与矮化多分蘖植株的分离比为 3.7:1.0,经卡方适合度检测($\chi^2 = 2.59 < \chi^2_{0.05} = 3.84$),符合 3:1 分离比例,证明*f2-132* 矮化多分蘖性状是由单个隐性核基因控制的。利用水稻 12 条染色体上均匀分布的 170 对 InDel 标记进行初步定位,发现与第 4 号染色体上的标记 C4-Z1 和 C4-Z5 连锁,在 698 株 F₂ 矮化多分蘖个体中分别有 16 和 2 株交换个体(图 3-A)。为了精细定位,在 C4-Z1 和 C4-Z5 之间发展了新的 InDel 标记,最终将目的基因定位在 C4-Z3 和 C4-Z4 之间(图 3-A、表 1)。这 2 个标记位于同一个 BAC 克隆 AL663000 上,物理距离为 46 kb,其克隆包含 1 个功能已知基因 *D17/HTD1* (LOC_Os04g46470),该基因编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 7 (CCD7),其功能缺失突变体表现为矮化多分蘖^[35]。因此,将 *D17* 作为首选候选基因。



A: Gross morphology at seedling stage, B: Gross morphology at tillering stage, C: Gross morphology at maturation stage

图 1 野生型 F2-285A 和突变体*f2-132* 的表型

Fig. 1 Phenotype of the F2-285A and *f2-132* mutant

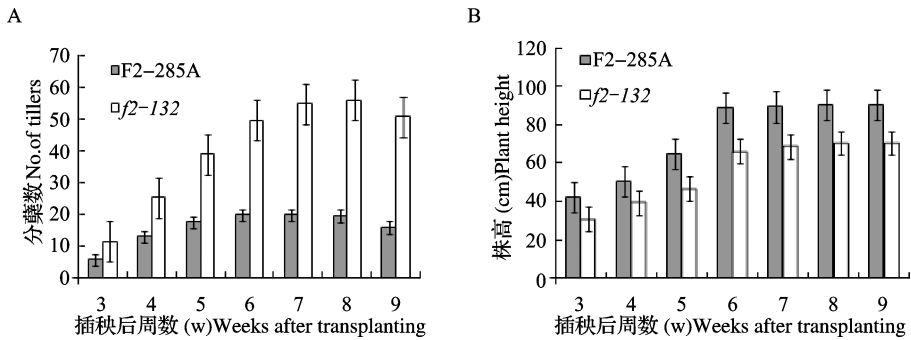


图 2 野生型和突变体各个时期分蘖数目和株高的比较

Fig. 2 Comparison of tiller number and plant height between WT and mutant at different stages

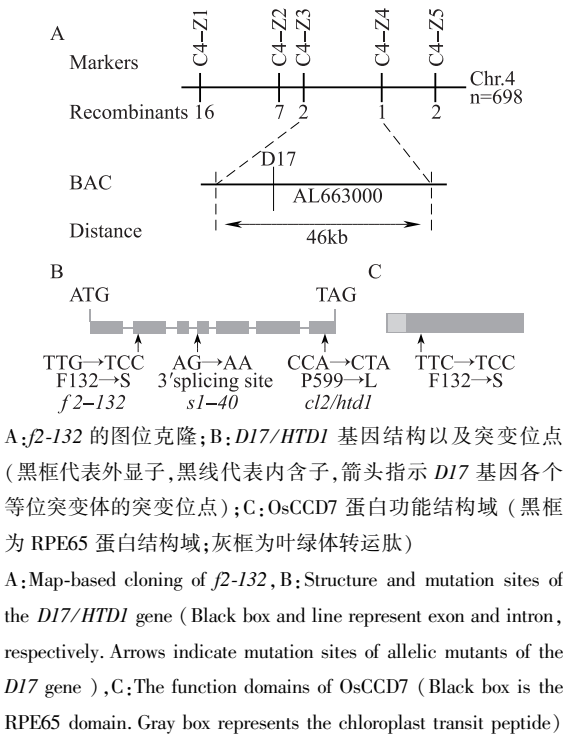


图 3 图位克隆与候选基因的序列分析

Fig. 3 Map-based cloning and sequence analysis of candidate gene

2.3 候选基因的序列分析

为了明确 *f2-132* 的矮化多分蘖表型是否由于 *D17* 基因发生突变造成的,对 F2-285A 和 *f2-132* 中的 *D17* 基因进行测序,F2-285A 测序结果作为对照。*D17* 基因组 DNA 全长 3100 bp,其中有 6 个内含子和 7 个外显子,编码区全长 1830 bp(图 3-B),共设计 3 对测序引物即 D17(1)、D17(2)和 D17(3)(表 1)。测序结果显示,*f2-132* 中的 *D17* 编码区第 395 bp 由 T 突变成 C,密码子由 TTC 变为 TCC,导致第 132 位氨基酸由苯丙氨酸(F)突变成丝氨酸(S)(图 3-B)。D17 编码的 CCD7 蛋白全长 609 个氨基酸,其中第 1~65 个氨基酸为叶绿体转运肽,第 57~609 个氨基酸为类胡萝卜素裂解双加氧酶家族特有

的 RPE65 结构域(图 3-C),突变位点位于 RPE65 结构域的 N 端。将不同植物中的 CCD7 蛋白氨基酸序列进行比对,发现 *f2-132* 中发生突变的第 132 位的苯丙氨酸(F)为非保守氨基酸,在其他植物中为酪氨酸(Y)(图 4)。

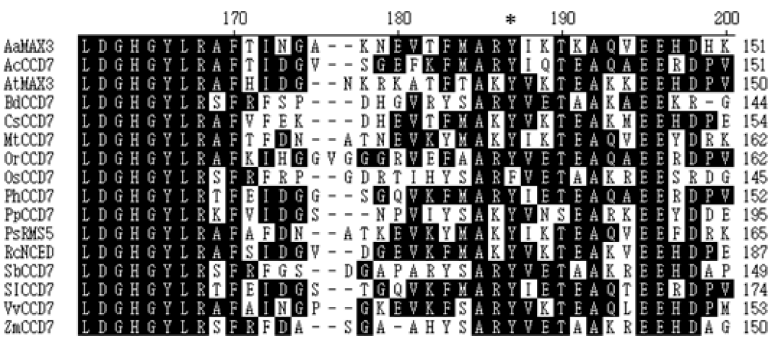
2.4 独脚金内酯处理

为了进一步确定 *f2-132* 的多分蘖表型是由于独脚金内酯合成途径中 OsCCD7 酶的缺陷导致的,用 SLs 人工合成类似物 GR24 (1 μl/mol) 对水培的 *f2-132* 进行处理,观察多分蘖是否受到抑制。处理 3 周和 4 周后,在未加 GR24 生长条件下,*f2-132* 分别有 3.7 个和 4.7 个分蘖;而加 GR24 的 *f2-132* 多分蘖现象受到抑制,一直是 0.33 个分蘖,并且分蘖芽也比未处理的短小(图 5)。这说明 *f2-132* 多分蘖现象是由于 CCD7 酶的缺陷造成的。

3 讨论

分蘖是决定水稻产量最重要的农艺性状之一,也是构建理想株型主要考虑因素之一^[36]。因此,控制水稻分蘖的分子机理研究具有重要的理论意义和实用价值。*f2-132* 是半矮化多分蘖突变体材料,多分蘖表型较轻(图 1)。本研究利用图位克隆的方法确定导致 *f2-132* 半矮化多分蘖的突变基因为 *D17/HTD1*,该基因编码的蛋白参与新型植物激素独脚金内酯的合成途径^[37]。

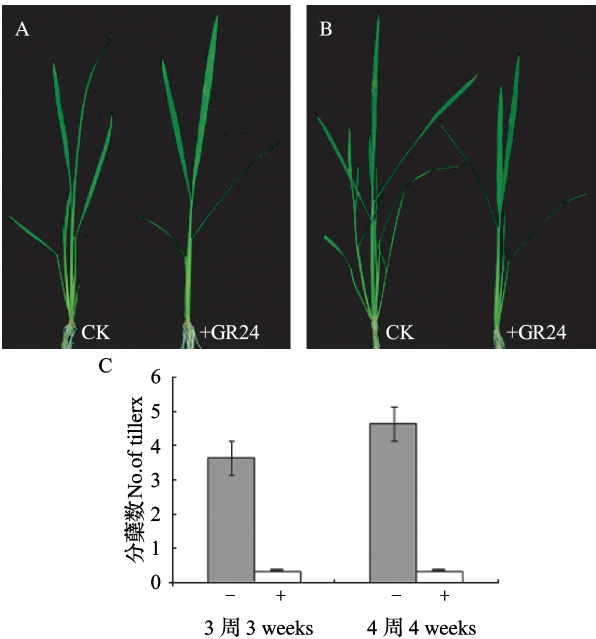
独脚金内酯是从植物根部释放出的一类萜类内酯,作为根际信号分子,可诱导丛枝真菌菌丝分枝和苔藓菌落的生长;作为激素,可抑制植物分枝生长,调控植物根的发育。独脚金内酯由类胡萝卜素合成而来,由 ABC 环和 D 环 2 个部分组成,类胡萝卜素提供 ABC 环部分,D 环部分来自丁烯酸内酯,通过烯醇醚键连接^[10]。CCD7 和 CCD8 是类胡萝卜素裂解合成 SLs 过程中的 2 个关键裂解酶。首先,类胡萝卜素经过未知的酶产生中间产物 β-胡萝卜素(β-



水稻 (*OsCCD7*), 拟南芥 (*AtMAX3*), 短柄草 (*BdCCD7*), 蒺藜苜蓿 (*MtCCD7*), 列当 (*OrCCD7*), 矮牵牛 (*PhCCD7*), 豌豆 (*PsRMS5*), 番茄 (*SlCCD7*), 玉米 (*ZmCCD7*), 高粱 (*SbCCD7*), 黄花蒿 (*AaMAX3*), 猕猴桃 (*AcCCD7*), 蓖麻 (*RcNCED*), 葡萄 (*VvCCD7*), 黄瓜 (*CsCCD7*), 小粒豌豆 (*PpCCD7*), * 代表突变氨基酸位置
OsCCD7 (*Oryza sativa*, NP_001053491.1), *AtMAX3* (*Arabidopsis thaliana*, NP_182026.4), *BdCCD7* (*Brachypodium distachyon*, XP_003581501.1), *MtCCD7* (*Medicago truncatula*, XP_003622555.1), *OrCCD7* (*Orobancha ramosa*, AEQ30075.1), *PhCCD7* (*Petunia hybrida*, ACY01408.1), *PsRMS5* (*Pisum sativum*, ABD67496.2), *SlCCD7* (*Solanum lycopersicum*, NP_001234433.1), *ZmCCD7* (*Zea mays*, NP_001183928.1), *SbCCD7* (*Sorghum bicolor*, XP_002446902.1), *AaMAX3* (*Artemisia annua*, ADB64459.1), *AcCCD7* (*Actinidia chinensis*, ADP37985.1), *RcNCED* (*Ricinus communis*, XP_002511629.1), *VvCCD7* (*Vitis vinifera*, XP_002274198.1), *CsCCD7* (*Cucumis sativus*, ADM18968.1), *PpCCD7* (*Physcomitrella patens*, ADK36680.1), * represents amino acid mutation position

图 4 *f2-132* 突变位点在不同植物 CCD7 蛋白家族中的保守性分析

Fig. 4 Conservative analysis of the *f2-132* mutation site in the CCD7 family from different plant species



A: 突变体 *f2-132* 经 GR24 处理 3 周后的分蘖表型; B: 突变体 *f2-132* 经 GR24 处理 4 周后的分蘖表型; CK: 未加 GR24; C: GR24 处理 3 周和 4 周后每组的总分蘖数
A: The tiller phenotype after 3 weeks treatment with GR24, B: The tiller phenotype after 4 weeks treatment with GR24, CK: No GR24, C: The total number of tillers in each group after 3 and 4 weeks treatment with GR24

图 5 突变体 *f2-132* 对 GR24 处理的响应

Fig. 5 Response of *f2-132* to GR24 treatment

carotene), 经过 *D27* 基因编码的 β -胡萝卜素异构酶, 将所有的反式 β -胡萝卜素转变成为 9-顺式- β -胡萝卜素^[23]; 再由 *CCD7* 裂解 9-顺式- β -胡萝卜素产生 9- β -配置醛 (9- β -configured aldehyde), *CCD8* 协同 3 个氧原子转化 9- β -配置醛为 9-顺式- β -apo-胡萝卜素 (9-*cis*- β -apo-10'-carotenal) 和 紫罗兰酮 (β -ionone); 9-顺式- β -apo-胡萝卜素分子重排产生与 SLs 具有类似生物活性的物质 carlactone; 然后经过其他反应合成独脚金内酯及其衍生物^[38]。

本研究中 *f2-132* 突变体是水稻中编码 *CCD7* 酶的 *D17/HTD1* 基因发生点突变, 导致独脚金内酯无法合成, 从而表现出半矮化多分蘖的表型。利用独脚金内酯人工合成类似物 GR24 进行处理, 分蘖表型又恢复正常, 这进一步证明了 *f2-132* 的矮化多分蘖表型是由于独脚金内酯合成受阻造成的。

f2-132 是 *D17* 基因一个新的等位突变体, 与籼稻品种丛矮 2 号 (*cl2*)、粳稻背景的 *s1-40*^[37] 是等位突变体, 都表现为矮化多分蘖, 但在严重程度上有差异。*f2-132* 中第 132 位氨基酸由苯丙氨酸 (F) 突变成丝氨酸 (S), 该氨基酸在进化上并不保守, 其突变后可能还有一部分功能, 因此 *f2-132* 多分蘖表型较弱, 株高也只是半矮化。*cl2* 中 *D17* 的第 599 位脯氨酸 (P) 突变成亮氨酸 (L), 矮化多分蘖程度比 *f2-132* 更强, 可能是该氨基酸在进化上比较保守、功能更重要的原因。*s1-40* 中 *D17* 基因第 3 内含子 3' 端拼接

位点由 AG 突变成 AA,导致移码突变,突变的 CCD7 蛋白几乎没有任何功能,这可能是 *s1-40* 矮化多分蘖表型比 *f2-132* 更严重的原因。*f2-132* 是在粳稻品种 F2-285A 背景下发现的 *D17* 基因的新等位突变体,可用于筛选 *D17/HTD1* 突变体的表型恢复或增强突变体以及相应基因的克隆,有助于进一步阐明新型激素独脚金内酯的合成和信号传导途径。

参考文献

- [1] 黄耀祥. 水稻丛化育种[J]. 广东农业科学, 1983 (1): 1-5
- [2] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice[J]. Nature, 2003, 422(6932): 618-621
- [3] 凌启鸿, 张洪程, 蔡建中, 等. 水稻高产群体质量及其优化控制探讨[J]. 中国农业科学, 1993, 26(6): 1-11
- [4] 姜伟作, 李义珍, 蔡亚. 不同栽植密度分蘖成穗的追踪观察[J]. 福建稻麦科技, 1999, 17(3): 13-16
- [5] McSteen P, Leyser O. Shoot branching[J]. Annu Rev Plant Biol, 2005, 56: 353-374
- [6] Stirnberg P, van de Sande K, Leyser H M. Max1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*[J]. Development, 2002, 129(5): 1131-1141
- [7] Cline M G. Apical dominance[J]. Bot Rev, 1991, 57: 318-358
- [8] Chatfield S P, Stirnberg P, Forde B G, et al. The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*[J]. Plant J, 2000, 24: 159-169
- [9] Gomez-Roldan V, Feras S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455: 189-194
- [10] Zhao L H, Zhou X E, Wu Z S, et al. Crystal structures of two phytohormone signal-transducing α/β hydrolases: karrikin-signaling KAI2 and strigolactone signaling DWARF14[J]. Cell Res, 2013, 23: 436-439
- [11] 尚赏, 王平, 陈彩艳. 丛枝菌根形成过程及其信号转导途径[J]. 植物生理学报, 2011, 47(4): 331-338
- [12] Leyser O. Strigolactones and shoot branching: a new trick for a young dog[J]. Dev Cell, 2008, 15: 337-338
- [13] Goulet C, Klee H J. Climbing the branches of the strigolactones pathway one discovery at a time[J]. Plant Physiol, 2010, 154: 493-496
- [14] Beveridge C A, Kyoizuka J. New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway[J]. Curr Opin Plant Biol, 2010, 13: 34-39
- [15] Johnson X, Breich T, Dun E A, et al. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long distance signals[J]. Plant Physiol, 2006, 142: 1014-1026
- [16] Booker J, Auldridge M, Wills S, et al. MAX3/CCD7 is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule[J]. Curr Biol, 2004, 14: 1232-1238
- [17] Simons J L, Napoli C A, Janssen B J, et al. Analysis of the DECREASED APICAL DOMINANCE genes of petunia in the control of axillary branching[J]. Plant Physiol, 2007, 143: 697-706
- [18] Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice HIGH-TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds[J]. Plant J, 2006, 48: 687-698
- [19] Foo E, Bullier E, Goussot M, et al. The branching gene *RAMO* *SUS1* mediates interactions among two novel signals and auxin in pea[J]. Plant Cell, 2005, 17: 464-474
- [20] Bainbridge K, Sorefan K, Ward S, et al. Hormonally controlled expression of the *Arabidopsis* MAX4 shoot branching regulatory gene[J]. Plant J, 2005, 44: 569-580
- [21] Snowden K, Simkin A, Janssen B, et al. The decreased apical dominance1/*Petunia hybrida* CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development[J]. Plant Cell, 2005, 17: 746-759
- [22] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice[J]. Plant J, 2007, 51: 1019-1029
- [23] Alder A, Jamil M, Marzorati M, et al. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone[J]. Science, 2012, 335(6074): 1348-1351
- [24] Stirnberg P, Furner I J, Leyser O. MAX2 participates in an SCF complex which acts locally at the node to suppress shoot branching[J]. Plant J, 2007, 50: 80-94
- [25] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice[J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46: 79-86
- [26] Gao Z, Qian Q, Liu X, et al. Dwarf88, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant[J]. Plant Mol Biol, 2009, 71: 265-276
- [27] 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: 649-658
- [28] Hamiaux C, Drummond R S, Janssen B J, et al. DAD2 is an α/β hydrolase likely to be involved in the perception of the plant branching hormone, strigolactone[J]. Curr Biol, 2012, 22: 1-5
- [29] 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
- [30] 陈峰, 朱其松, 徐建第, 等. 山东地方水稻品种的农艺性状与品质性状的多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(3): 393-397, 405
- [31] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucl Acids Res, 1980, 8: 4321-4325
- [32] Michelmore R W, Paran I, Kesseli R V. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1991, 88: 9828-9832
- [33] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones[J]. Nature, 2008, 455: 195-200
- [34] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, et al. *d14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers[J]. Plant Cell Physiol, 2009, 50: 1416-1424
- [35] Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice HIGH-TILLERING DWARF1 encoding an ortholog of *Arabidopsis* MAX3 is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds[J]. Plant J, 2006, 48: 687-698
- [36] 杨守仁, 张步龙, 王进民, 等. 水稻理想株形育种的理论和方法初论[J]. 中国农业科学, 1984(3): 6-13
- [37] 王涛, 袁守江, 尹亮, 等. 水稻 DUS 测试标准品种丛矮 2 号矮化多分蘖表型的遗传基础[J]. 作物学报, 2012, 38(10): 1766-1774
- [38] Ruyter-Spira C, Al-babili S, van der krol S, et al. The biology of strigolactones[J]. Trends Plant Sci, 2013, 18(2): 72-83