

# 水稻矮秆小粒突变体 *dsg7* 的图位克隆

王迪<sup>1,2</sup>, 王健<sup>1,2</sup>, 李刚<sup>1,2</sup>, 程保山<sup>1,2</sup>, 徐卫军<sup>1</sup>, 袁彩勇<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所, 淮安 223001; <sup>2</sup> 江苏省环洪泽湖生态农业生物技术重点实验室(淮阴师范学院), 淮安 223300)

**摘要:** 水稻是世界上最重要的作物之一, 株高是决定水稻产量的重要因素, 不断发掘新的水稻株高调控基因, 阐明水稻株高调控机理具有重要的意义。本研究在 Kitaake 的 EMS(甲基磺酸乙酯)诱变后代中筛选到一个矮秆小粒突变体 *dsg7*, 与 Kitaake 相比, *dsg7* 株高变矮, 千粒重下降。通过叶鞘切片观察证实, 由于细胞数目减少导致小粒表型的出现。利用图位克隆, 将 *DSG7* 定位到第 7 染色体长臂 237kb 的区间内, 经过生物信息学分析和测序证实 *Os07g0616000* 为突变基因, 编码一个植物中广泛存在的蛋白。本研究证实 *DSG7* 参与水稻株高发育调控, 为阐明水稻株高调控提供新的理论基础, 有助于水稻株高发育分子机制的进一步阐释。

**关键词:** 矮秆; 小粒; 图位克隆; 水稻

## Map-based Cloning of Dwarf and Small Grain Mutant *dsg7* in Rice

WANG Di<sup>1,2</sup>, WANG Jian<sup>1,2</sup>, LI Gang<sup>1,2</sup>, CHENG Bao-shan<sup>1,2</sup>, XU Wei-jun<sup>1</sup>, YUAN Cai-yong<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Huaiyin Institute of Agricultural Sciences in Xuhuai Region of Jiangsu, Huaian 223001; <sup>2</sup> Jiangsu Key Laboratory for Eco-Agricultural Biotechnology around Hongze Lake (Huaiyin Normal University), Huaian 223300)

**Abstract:** Plant height is an important agronomic trait that determines the grain yield of rice, which is one of the most important food crops worldwide. However, the molecular mechanism underlying rice height remained further investigated. In this study, we characterized a rice dwarf and small grain mutant designated *dsg7* (dwarf and small grain 7) from Kitaake with seed treated by ethyl methane sulfonate (EMS). Compared with Kitaake, *dsg7* showed 22% and 21% reduction on the plant height and 1000-grain weight. Histological observations showed that the dwarf phenotype was mainly due to a defect in cell proliferation. By deploying the map-based cloning strategy, the gene was finally mapped between markers DM6 and DM8 on chromosome 7, with a physical distance of 237 kb. One base pair deletion of *Os07g0616000* was found, and this gene served as the best candidate. Thus, this result suggested that *DSG7* might be essential for plant height development in rice and its biological function remained to be investigated in the future.

**Key words:** dwarf; small grain; map-based cloning; rice

水稻是世界上最重要的作物之一, 全球超过一半的人口以水稻为主食。株高是决定水稻产量的重要因素<sup>[1-2]</sup>。20 世纪 60 年代的“绿色革命”, 通过半矮化

水稻资源的利用增强了水稻的抗倒伏能力, 从而使水稻的单产大幅提升。水稻绿色革命基因 *semi-dwarf1* (*sd1*) 编码一个 GA20 氧化酶 (GA 20-oxidase) 参与

收稿日期: 2018-12-19 修回日期: 2019-01-21 网络出版日期: 2019-03-05

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20181219003>

第一作者研究方向为水稻遗传育种, E-mail: wangdirice@163.com

通信作者: 袁彩勇, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: hysdycy@163.com

**基金项目:** 淮安市自然科学研究计划 (HAB201719); 淮安市农业科学研究院院长科研基金项目 (HNY201702); 江苏省环洪泽湖生态农业生物技术重点实验室自主研发课题项目 (17HZHL009)

**Foundation project:** Key Project of Huaian City Science and Technology (HAB201719), Dean's Foundation of Huaian Academy of Agricultural Sciences (HNY201702), Independent Research and Development Project of Jiangsu Key Laboratory for Eco-Agricultural Biotechnology around Hongze Lake (17HZHL009)

水稻中的赤霉素 (GA, gibberellin) 生物合成, 已在世界范围的水稻育种中获得了广泛的应用<sup>[3-4]</sup>。

水稻株高主要由地上部分 4~5 个茎节长度决定, 生殖生长开始后水稻茎节会迅速伸长<sup>[5]</sup>。水稻茎节的伸长由居间分生组织的细胞分裂能力和随后的伸长区细胞伸长能力共同决定<sup>[6]</sup>。研究证实水稻株高受多种途径的调控。GA 和油菜素内酯 (BR, brassinosteroid) 是调控水稻株高的最重要的两种因素<sup>[1]</sup>。

GA 是一类四环双帖类植物激素, 参与调控水稻中种子萌发、茎伸长、展叶、花粉成熟、开花等重要的生理过程<sup>[7-9]</sup>。SLENDER RICE1 (SLR1) 是 DELLA 蛋白家族成员, 是水稻 GA 信号途径的核心蛋白, 没有生物活性 GA 信号时抑制 GA 下游基因的表达<sup>[10]</sup>。当有生物活性的 GA 被 GIBBERELLININSENSITIVE DWARF1 (GID1) 绑定后, 促进 GID1 和 SLR1 的互作, 导致 SLR1 的降解和下游发育相关基因的表达<sup>[11-13]</sup>。GA 的合成和信号途径发生缺陷均会造成水稻发育异常, 水稻的 GA 类突变体大多表现为叶片深绿和矮秆<sup>[14]</sup>。

BR 是一种植物类固醇激素, 在细胞分裂扩张、微管组织分化、茎伸长、暗形态发生和灌浆等生物过程中发挥广泛的作用<sup>[15-18]</sup>。BR 类的突变体通常会出现矮秆、叶片直立卷曲深绿、育性下降甚至不育等表型<sup>[16]</sup>。通过多年的分子遗传研究拟南芥中的 BR 信号途径已经阐明, 尽管水稻中已经克隆了多个 BR 合成和信号途径基因, 但水稻的 BR 调控网络仍有多个环节没有阐明清楚<sup>[19-20]</sup>。后续的研究表明水稻中 BR 通过调节 GA 的合成调控细胞的伸长。在水稻的不同组织中, BR 通过诱导或者抑制 GA 的合成调控细胞伸长的速度进而促进或者抑制植株的生长<sup>[21]</sup>。

除 GA 和 BR 外, 水稻株高还受到生长素、细胞分裂素、微管组织等许多其他因素的调控<sup>[22-23]</sup>。例如水稻 *FISH BONE* 基因编码一个色氨酸氨基转移酶, 突变后植株出现明显的矮秆表型同时植株内源吲哚乙酸 (indole-3-acetic acid) 的含量减少<sup>[24]</sup>。*DDF1* 编码一个核内 F-box 蛋白, 在整个植株生长期都有表达, 突变后导致植株矮小同时小穗发育异常等表型<sup>[25]</sup>。

目前已经定位了多个水稻株高调控基因, 但大多数矮秆突变体都伴随着小粒、叶片发育异常、育性下降甚至不育等不良性状, 难以在育种中利用, 在水稻育种中广泛利用的矮秆基因仍然只有 *sd-1*。*sd-1* 的长期使用会导致遗传基础狭窄等问题的出现, 因此需要不断发掘新的矮秆突变体, 进一步阐明

水稻株高调控机理。本研究在 Kitaake 的 EMS 诱变后代中筛选到一个矮秆小粒突变体命名为 *dwarf and small grain7* (*dsg7*), 对 *dsg7* 进行表型和农艺性状考察, 通过图位克隆和基因测序的方法确定突变基因, 为进一步阐明水稻株高调控网络提供新的理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

*dsg7* 突变体由 Kitaake 经 EMS 诱变获得, 经连续多年自交已稳定遗传。*dsg7* 与 Kitaake 正反交构建遗传分析群体, *dsg7* 与 9311 杂交后构建 F<sub>2</sub> 分离群体进行基因定位。所有试验材料种植于江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所水稻育种基地。

### 1.2 主要农艺性状调查

成熟期 Kitaake 和 *dsg7* 各选取 20 株测定株高、穗长、分蘖数、一次枝梗、二次枝梗等农艺性状。收获后测定千粒重。

### 1.3 石蜡切片

Kitaake 和 *dsg7* 叶鞘和小穗置于 FAA 固定液中, 抽真空后在 4 °C 下固定至少 24 h, 之后用梯度酒精脱水, 不同浓度梯度二甲苯透明后包埋在石蜡中, 具体过程参照相关文献<sup>[26]</sup>。包埋完成后用 LEICA RM2235 切片机切片, 切片厚度 10 μm。染色后用光学显微镜观察并拍照。

### 1.4 基因定位

在 *dsg7* 与 9311 构建的 F<sub>2</sub> 分离群体中, 筛选 10 个突变体表型的植株, 利用覆盖水稻 12 条染色体的 SSR 标记进行连锁分析。利用日本晴和 9311 的基因组序列差异设计新的标记, 继续筛选突变表型植株进行精细定位。缩小定位区间后利用 Gramene 网站预测定位区间内 ORF。精细定位及测序引物序列见表 1。

### 1.5 进化树构建

利用 DSG7 氨基酸序列在 NCBI 中 blast 同源基因 (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>), 使用 MEGA 7.0 构建进化树, 具体方法参照软件说明书。

## 2 结果与分析

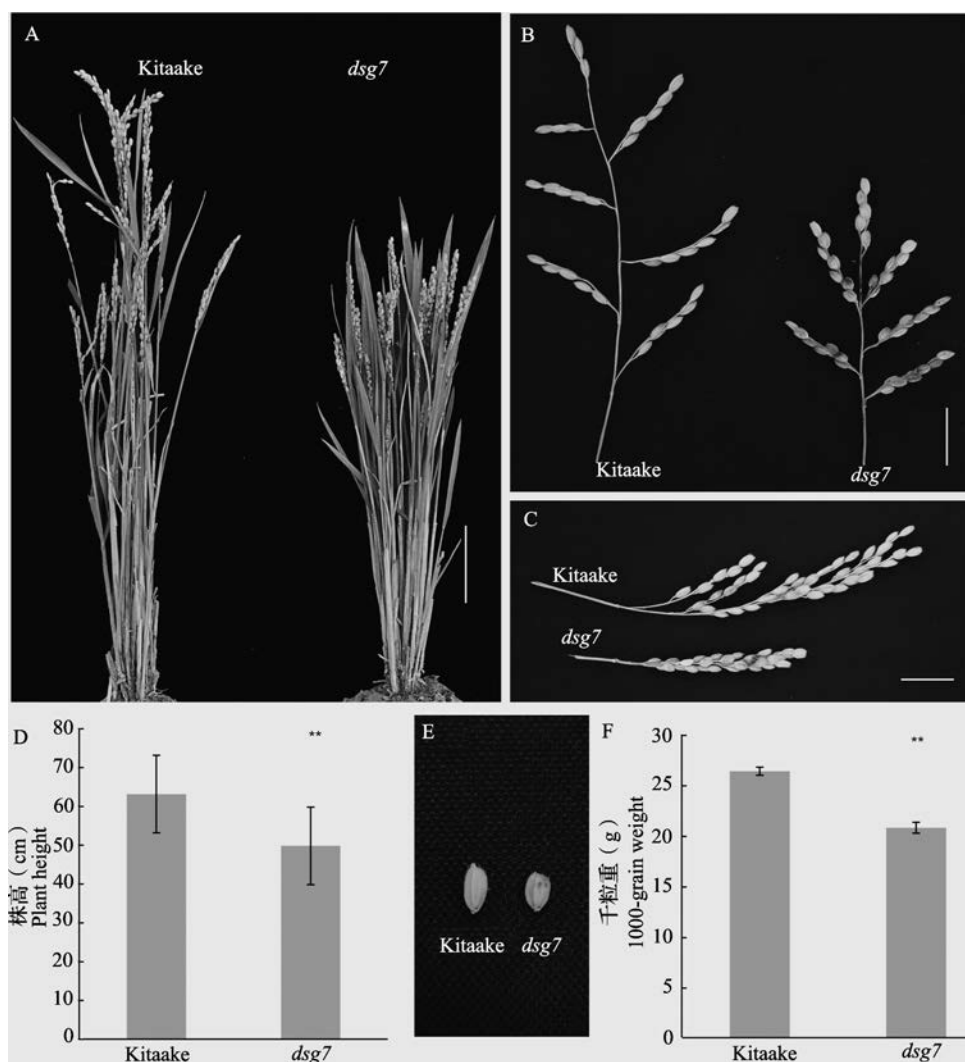
### 2.1 *dsg7* 表型分析

成熟期时, *dsg7* 与 Kitaake 相比出现明显的矮秆表型 (图 1A、D, 表 2), Kitaake 的株高为 63.11 ± 2.67 cm, *dsg7* 为 49.78 ± 2.47 cm, *dsg7* 的株高约为 Kitaake

表 1 本研究使用的引物

Table 1 The primers used for this study

标记 Marker	正向引物序列 Forward primer sequence	反向引物序列 Reverse primer sequence
DM1	TAGGCTCCCAACAATACCAA	GAGTTATTATGTGCTTTCGGTTT
DM2	CACGCCACTTCTTGTTGTA	TTCTTTGTGCTCCATCCA
DM4	TTGGGTGGTGTCTAAGGAG	GGAGGGATGGGTATGGAA
DM6	TACCTCTCCGTTCACTG	TACGTTTACTTTGTTCATCT
DM8	CAACCGAATCCAAAGTCA	AACGGAACCAACTCACCA
DM9	CATGAACCTTTTGCATTT	TTGGCTATACTATTGAACCTG
DSG7	GCACCAACAAACCAAGCAGC	CCTAATTCGGGAGATATTTTAT



A: 成熟期时 Kitaake 与 *dsg7* 的植株表现, 比例尺为 10 cm; B、C: Kitaake 与 *dsg7* 的穗子表现, 比例尺为 2 cm;  
D: Kitaake 与 *dsg7* 的株高比较; E: Kitaake 与 *dsg7* 的籽粒; F: Kitaake 与 *dsg7* 的千粒重比较。

\*\*Kitaake 与 *dsg7* 在  $P=0.01$  水平上差异显著

A: Plants of the Kitaake and *dsg7* at mature stage, Bar=10 cm, B, C: The panicle of Kitaake and *dsg7*, Bar=2 cm,

D: The comparisons of plant height between Kitaake and *dsg7*, E: The grain of Kitaake and *dsg7*,

F: The comparisons of 1000-grain weight between Kitaake and *dsg7*, \*\* Significantly difference at  $P=0.01$

图 1 Kitaake 与 *dsg7* 的表型Fig. 1 Phenotypes of the Kitaake and *dsg7*

表 2 Kitaake 与 *dsg7* 农艺性状分析

Table 2 The agronomic traits between Kitaake and *dsg7*

性状 Trait	Kitaake	<i>dsg7</i>
株高 (cm) Plant height	63.11 ± 2.67	49.78 ± 4.47**
分蘖数 No. of tillers per plant	29.7 ± 3.2	41.3 ± 2.1**
千粒重 (g) 1000-grain weight	26.35 ± 0.40	20.76 ± 0.54**
穗长 (cm) Panicle length	14.28 ± 0.96	8.47 ± 0.71**
每穗粒数 No. of grains per panicle	31.0 ± 2.7	38.8 ± 3.0**
结实率 (%) Seed setting rate	97.87 ± 0.02	89.71 ± 0.04**
一次枝梗数 No. of primary branches	6.0 ± 0.7	5.6 ± 0.7
二次枝梗数 No. of secondary branches	4.1 ± 0.6	4 ± 0.7

\*\* 在 0.01 水平上差异显著

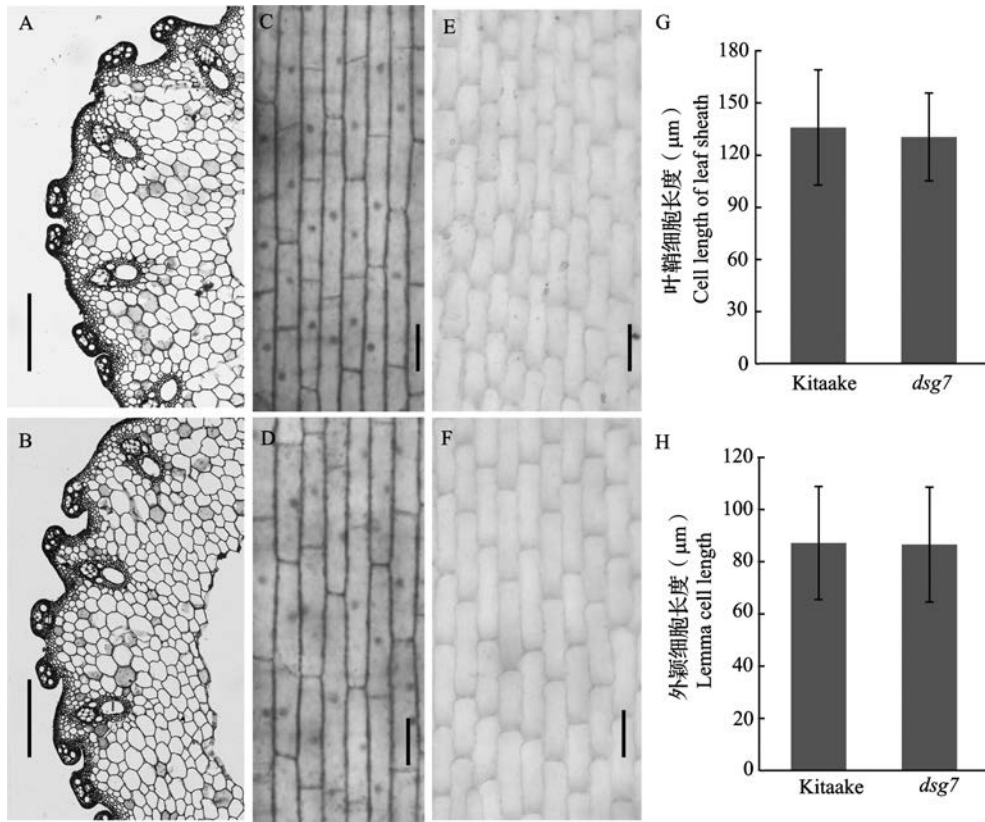
\*\*Significantly different at P<0.01

的 78%, 但 *dsg7* 的分蘖数极显著增加 (表 2)。*dsg7* 的穗长明显缩短 (图 1C), Kitaake 为  $14.28 \pm 0.96$  cm,

而 *dsg7* 为  $8.47 \pm 0.71$  cm, *dsg7* 每穗粒数出现极显著增加, 结实率极显著下降 (表 2), 但二者之间一、二次枝梗数目没有出现明显差异 (图 1B, 表 2)。*dsg7* 出现明显的小粒表型 (图 1E、F), 与 Kitaake 相比, 千粒重由  $26.35 \pm 0.40$  g 下降为  $20.76 \pm 0.54$  g, 为 Kitaake 的 79% (表 2)。

2.2 细胞学分析

为了确定 *dsg7* 的矮秆小粒表型是由细胞长度缩短还是细胞数目减少造成, 对 Kitaake 和 *dsg7* 的茎秆、叶鞘和小穗进行切片观察 (图 2)。统计 1 月大小幼苗的第 2 叶叶鞘内壁细胞长度, Kitaake 和 *dsg7* 之间没有出现显著差异 (图 2C、D、G), 同时 Kitaake 和 *dsg7* 之间外颖内壁细胞的长度也没有显著差异 (图 2E、F、H)。*dsg7* 第 5 叶叶鞘长度为 Kitaake 的 72% ( $8.03 \pm 1.78$  cm vs  $5.79 \pm 0.98$  cm), 而 *dsg7* 与 Kitaake 的叶鞘内壁细胞长度没有显著差异, 因此 *dsg7* 的矮秆表型是由于细胞数目减少造成。



A、B: Kitaake 与 *dsg7* 的茎秆横切观察, 比例尺为 200 μm; C、D: Kitaake 与 *dsg7* 的叶鞘内壁细胞切片观察, 比例尺为 50 μm;

E、F: Kitaake 与 *dsg7* 的外颖内壁细胞切片观察, 比例尺为 100 μm; G: Kitaake 与 *dsg7* 的叶鞘内壁细胞长度统计;

H: Kitaake 与 *dsg7* 的外颖内壁细胞长度统计

A, B: Cross-sections of internodes of the Kitaake (A) and *dsg7* (B), Bar=200 μm. C, D: Adaxial surfaces of leaf sheaths in Kitaake (C) and *dsg7* (D), Bar=50 μm. E, F: Outer parenchyma layer of lemmas in Kitaake (E) and *dsg7* (F). G: Cell lengths of the leaf sheaths in Kitaake and *dsg7*, n=60. H: Outer parenchyma layers cell lengths of lemmas in Kitaake and *dsg7*, n=60

图 2 组织学观察

Fig.2 Histological analysis of Kitaake and *dsg7*

2.3 遗传分析

将 Kitaake 与 *dsg7* 进行正反交试验。F<sub>1</sub> 表型与 Kitaake 一致。F<sub>2</sub> 分离群体中出现野生型表型和突变体表型分离, 分别统计正反交 F<sub>2</sub> 群体中的野生型表型和突变体表型的植株数量, 发现两种表型在 F<sub>2</sub> 群体中的分离比符合 3:1 (表 3), 说明 *dsg7* 的表型受隐性单核基因控制。

2.4 基因定位

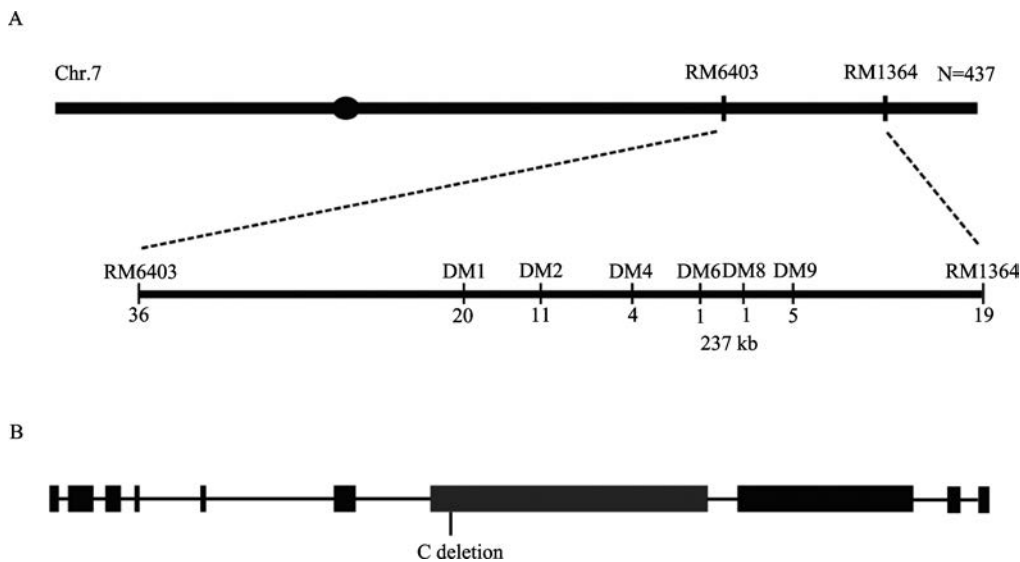
将 *dsg7* 与 籼稻 9311 杂交, 在 F<sub>2</sub> 分离群体中选取 10 个突变表型单株, 利用覆盖水稻 12 条染色体的 SSR 标记进行连锁分析, 将 *DSG7* 基因初定为于

第 7 条染色体标记 RM6403 和 RM1364 之间。利用 gramene (<http://www.gramene.org/>) 网站比对水稻籼梗基因组, 根据二者之间的序列差异在初定位区间内继续设计精细定位引物, 最终利用 437 个突变表型单株将突变基因定位在标记 DM6 和 DM8 之间 237 kb 的区间内 (图 3A)。利用 gramene 网站进行生物信息学分析后发现, 在该区间内存在一个与水稻株高、穗型、粒形发育相关的基因, *Os07g0616000*, 测序后发现 *dsg7* 在该基因第 7 个外显子上出现一个单碱基缺失 (图 3B), 导致氨基酸序列由 1365aa 缩短为 281aa。

表 3 遗传分析  
Table 3 Genetic analysis of *dsg7*

杂交组合 Cross combination	总数 Total number of plants	正常表型植株 Kitaake phenotype	突变表型植株 <i>dsg7</i> phenotype	$\chi^2(3:1)$
<i>dsg7</i> / Kitaake	236	189	47	0.684
Kitaake/ <i>dsg7</i>	302	233	69	0.636

$\chi^2_{(0.05, 1)}=3.84$



A: *DSG7* 基因定位于第 7 染色体长臂 DM6 与 DM8 之间 237kb 的区间内。B: *DSG7* 的基因结构, 第 7 个外显子出现单碱基缺失  
A: The *DSG7* locus was mapped to a region between markers DM6 and DM8 on the long arm of rice chromosome 7,  
B: Structure of the *DSG7* gene. *dsg7* has a C deletion in the seventh exon

图 3 *DSG7* 基因的图位克隆

Fig.3 Map-based cloning of the *DSG7* gene

2.5 *DSG7* 蛋白进化分析

利用 *DSG7* 氨基酸序列在 NCBI 网站 blast 同源序列后构建进化树, 结果显示在玉米、大豆、小麦等多个植物物种中均含有此蛋白的同源基因, 因此 *DSG7* 类蛋白是一种在植物中广泛存在的蛋白。水稻的 *DSG7* 与野生稻、玉米、大豆和二穗短柄草中的亲缘关系最近 (图 4)。

3 讨论

在先前的研究中证实水稻的株高受到赤霉素、油菜素内酯、生长素、细胞分裂素、微管组织等多种因素的影响和调控, 通过对水稻节间数量和长度的调控最终导致水稻株高的变化<sup>[1]</sup>。20 世纪 60 年代对矮秆基因 *sd1* 的利用促使水稻绿色革命的发生,

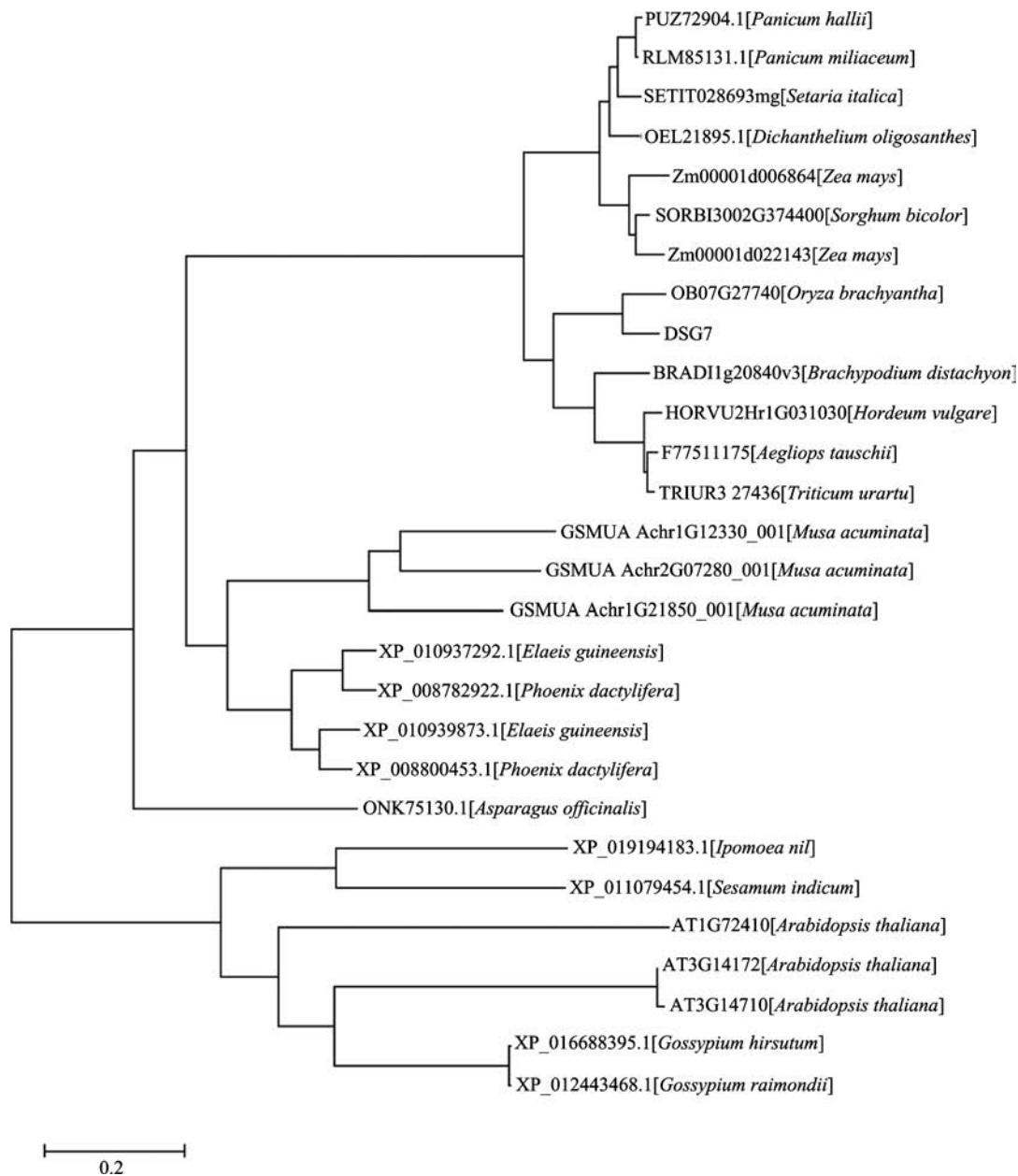


图4 DSG7 的进化分析

Fig.4 Phylogenetic analysis of DSG7 and the homologous proteins

促进水稻单产的提高。目前在水稻中已经定位了多个株高调控基因,例如 *slr1*<sup>[10]</sup>、*smg1*<sup>[27]</sup>、*tud1*<sup>[26]</sup>等,但大部分都伴随着不良农艺性状,例如 *slr1* 突变体出现过度伸长表型<sup>[10]</sup>, *tud1* 中出现籽粒变小、植株过矮、叶片扭曲等表型<sup>[26]</sup>。上述基因的功能研究促进了我们对水稻株高调控网络的构建和阐释,但由于存在不良的农艺性状阻碍了上述材料的育种应用。由于目前发掘的水稻矮秆资源中大部分都伴随着小粒、小穗、畸形、结实率下降等不良农艺性状,严重阻碍了相关矮秆种质资源的育种应用,导致目前广泛利用的矮源依然是绿色革命基因 *sd1*,长期使

用单一矮源会导致水稻遗传背景狭窄,严重妨碍水稻单产的再次提升,因此需要不断发掘新的株高调控基因,继续阐明水稻株高调控机理。

本研究在 Kitaake 的 EMS 诱变后代中发现了一个矮秆小粒突变体 *dsg7*,与 Kitaake 相比, *dsg7* 出现明显的株高降低、籽粒减小的表型,此外还伴随着穗长缩短等表型,因此 *dsg7* 是一个典型的矮秆小粒突变体。矮秆小粒大都是因为细胞数目减少或者细胞长度缩短导致<sup>[5]</sup>。在 *dsg7* 中,第 2 叶叶鞘内部细胞与 Kitaake 相比没有出现显著差异,但 *dsg7* 第 5 叶叶鞘长度为 Kitaake 的 72% ( $8.03 \pm 1.78$  cm vs

5.79 ± 0.98 cm), 因此 *dsg7* 的矮秆表型是由于细胞数目减少导致, *DSG7* 通过调控细胞分裂进而影响株高发育。

利用图位克隆将 *DSG7* 定位在第 7 染色体长臂 237kb 的区间内, 通过测序发现 *Os07g0616000* 基因第 7 个外显子上存在单碱基缺失突变, 导致氨基酸序列由 1365aa 缩短为 281aa。 *DSG7* 与已报道的 *DEP2*、*EP2* 为等位基因, 但突变位点不同, 藻类及高等植物中均存在其同源基因<sup>[28-29]</sup>。

*DSG7* 的同源基因在植物中广泛存在, 但动物和真菌中并不存在, 因此 *DSG7* 很可能是一种植物特有的蛋白。拟南芥中, *COP1* 是一种 E3 泛素连接酶, 通过将光受体及其下游转录因子泛素化诱导降解从而抑制光信号<sup>[30]</sup>。 *DSG7* 与拟南芥中的类 *COP1* 结合蛋白 *AT1G72410* 存在较高的同源性, 但与 *COP1* 结合蛋白 *CIP7* 的同源性不高。先前的研究已经证实 *DPE2* 与 *COP1* 不能在酵母系统中互作<sup>[28]</sup>, 同时 *COP1* 及其目标基因的表达在野生型和 *ep2-1* 突变体中的表达量没有差异<sup>[29]</sup>, 此外 *DSG7* 与 *COP1* 及 *CIP7* 的亚细胞定位不同<sup>[29, 31-32]</sup>, 因此 *DSG7* 的生物功能可能和 *CIP7* 不同, *DSG7/DEP2/EP2* 与 *COP1* 之间关系还需要进一步的研究和探索。

#### 参考文献

- [1] Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 253-279
- [2] 刘贵富, 陈明江, 李明, 吕慧颖, 葛毅强, 魏珣, 杨维才. 水稻育种行业创新进展. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 416-429
- [3] Liu G F, Chen M J, Li M, Lv H Y, Ge Y Q, Wei X, Yang W C. Advances and innovation of rice breeding. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 416-429
- [4] Matsuoka M, Saito T, Kobayashi M, Sasaki A, Itoh H, Ishiyama K, Khush G S, Swapan D, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Nishimura A, Kitano H. Green revolution a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. Nature, 2002, 416(6882): 701-702
- [5] Hedden P. The genes of the green revolution. Trends in Genetics, 2003, 19(1): 5-9
- [6] Wang W, Li G, Zhao J, Chu H, Lin W, Zhang D, Wang Z, Liang W. DWARF TILLER1, a WUSCHEL-related homeobox transcription factor, is required for tiller growth in rice. PLoS Genetics, 2014, 10(3): e1004154
- [7] Uozu S, Tanaka-Ueguchi M, Kitano H, Hattori K, Matsuoka M. Characterization of XET-related genes of rice. Plant Physiology, 2000, 122(3): 853-860
- [8] Greenboim-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, Alvarez J, Olszewski N, Ori N, Eshed Y, Weiss D. Cross talk between gibberellin and cytokinin: the arabidopsis GA response inhibitor SPINDLY plays a positive role in cytokinin signaling. The Plant Cell, 2005, 17(1): 92-102
- [9] Hedden P, Kamiya Y. Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1997, 48(1): 431-460
- [10] Hedden P, Thomas S G. Gibberellin biosynthesis and its regulation. Biochemical Journal, 2012, 444(1): 11-25
- [11] Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, Kitano H, Koshioka M, Futsuhara Y, Matsuoka M, Yamaguchi J. Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the SLR1 gene, an ortholog of the height-regulating gene GAI/RGA/RHT/D8. The Plant Cell, 2001, 13(5): 999-1010
- [12] Sasaki A, Itoh H, Gomi K, Ueguchi-Tanaka M, Ishiyama K, Kobayashi M, Jeong D, An G, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M. Accumulation of phosphorylated repressor for gibberellin signaling in an F-Box mutant. Science, 2003, 299(5614): 1896-1898
- [13] Gomi K, Sasaki A, Itoh H, Ueguchi Tanaka M, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of SLR1 in rice. The Plant Journal, 2004, 37(4): 626-634
- [14] Katoh E, Chow T, Kitano H, Ueguchi-Tanaka M, Kobayashi M, Hsing Y C, Yamaguchi I, Itoh H, Ashikari M, Nakajima M, Matsuoka M. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin. Nature, 2005, 437(7059): 693-698
- [15] Sakamoto T, Miura K, Itoh H, Tatsumi T, Ueguchi-Tanaka M, Ishiyama K, Kobayashi M, Agrawal G K, Takeda S, Abe K, Miyao A, Hirochika H, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M. An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice. Plant Physiology, 2004, 134(4): 1642-1653
- [16] 冯志娟, 徐盛春, 刘娜, 张古文, 胡齐赞, 龚亚明. 植物 TCP 转录因子的作用机理及其应用研究进展. 植物遗传资源学报, 2018, 19(1): 112-121
- [17] Feng Z J, Xu S C, Liu N, Zhang G W, Hu Q Z, Gong Y M. Molecular mechanisms and applications of TCP transcription factors in plants. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(1): 112-121
- [18] Gudesblat G E, Russinova E. Plants grow on brassinosteroids. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(5): 530-537
- [19] Salchert K, Bhalarao R, Koncz-Kalman Z, Koncz C. Control of cell elongation and stress responses by steroid hormones and carbon catabolic repression in plants. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1998, 353(1374): 1517-1520
- [20] Jiang Y, Bao L, Jeong S, Kim S, Xu C, Li X, Zhang Q. 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. The Plant Journal, 2012, 70(3): 398-408
- [21] Tong H, Jin Y, Liu W, Li F, Fang J, Yin Y, Qian Q, Zhu L, Chu C. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice. The Plant Journal, 2009, 58(5): 803-816
- [22] Zhang L Y, Bai M Y, Wu J, Zhu J Y, Wang H, Zhang Z, Wang W, Sun Y, Zhao J, Sun X, Yang H, Xu Y, Kim S H, Fujioka S,

- Lin W H, Chong K, Lu T, Wang Z Y. Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and arabidopsis. *The Plant Cell*, 2010, 21 ( 12 ): 3767-3780
- [ 21 ] Tong H, Xiao Y, Liu D, Gao S, Liu L, Yin Y, Jin Y, Qian Q, Chu C. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice. *The Plant Cell*, 2014, 26 ( 11 ): 4376-4393
- [ 22 ] Komorisono M, Ueguchi-Tanaka M, Aichi I, Hasegawa Y, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M, Sazuka T. Analysis of the rice mutant dwarf and gladius leaf 1. Aberrant katanin-mediated microtubule organization causes up-regulation of gibberellin biosynthetic genes independently of gibberellin signaling. *Plant Physiology*, 2005, 138 ( 4 ): 1982-1993
- [ 23 ] Hudson D, Guevara D R, Hand A J, Xu Z, Hao L, Chen X, Zhu T, Bi Y M, Rothstein S J. Rice cytokinin GATA transcription factor1 regulates chloroplast development and plant architecture. *Plant Physiology*, 2013, 162 ( 1 ): 132-144
- [ 24 ] Yoshikawa T, Ito M, Sumikura T, Nakayama A, Nishimura T, Kitano H, Yamaguchi I, Koshiha T, Hibara K, Nagato Y, Itoh J. The rice FISH BONE gene encodes a tryptophan aminotransferase, which affects pleiotropic auxin-related processes. *The Plant Journal*, 2014, 78 ( 6 ): 927-936
- [ 25 ] Duan Y, Li S, Chen Z, Zheng L, Diao Z, Zhou Y, Lan T, Guan H, Pan R, Xue Y, Wu W. Dwarf and deformed flower 1, encoding an F-box protein, is critical for vegetative and floral development in rice ( *Oryza sativa* L. ). *The Plant Journal*, 2012, 72 ( 5 ): 829-842
- [ 26 ] Zhang Y, Xie Q, Xu T, Qian Q, Gao T, Dong G, Xue Y, Hu X. The U-Box E3 ubiquitin ligase TUD1 functions with a heterotrimeric G [  $\alpha$  ] subunit to regulate brassinosteroid-mediated growth in rice. *PLoS Genetics*, 2013, 9 ( 3 ): e1003391
- [ 27 ] Duan P, Rao Y, Zeng D, Yang Y, Xu R, Zhang B, Dong G, Qian Q, Li Y. SMALL GRAIN 1, which encodes a mitogen-activated protein kinase kinase 4, influences grain size in rice. *The Plant Journal*, 2014, 77 ( 4 ): 547-557
- [ 28 ] Li F, Liu W, Tang J, Chen J, Tong H, Hu B, Li C, Fang J, Chen M, Chu C. Rice DENSE AND ERECT PANICLE 2 is essential for determining panicle outgrowth and elongation. *Cell Research*, 2010, 20 ( 7 ): 838-849
- [ 29 ] Zhu K, Tang D, Yan C, Chi Z, Yu H, Chen J, Liang J, Gu M, Cheng Z. ERECT PANICLE2 encodes a novel protein that regulates panicle erectness in indica rice. *Genetics*, 2010, 184 ( 2 ): 343-350
- [ 30 ] Yi C, Deng X W. COP1—from plant photomorphogenesis to mammalian tumorigenesis. *Trends in Cell Biology*, 2005, 15 ( 11 ): 618-625
- [ 31 ] Yamamoto Y Y, Matsui M, Ang L H, Deng X W. Role of a COP1 interactive protein in mediating light-regulated gene expression in arabidopsis. *The Plant Cell*, 1998, 10 ( 7 ): 1083-1094
- [ 32 ] Stacey M G, Hicks S N, von Arnim A G. Discrete domains mediate the light-responsive nuclear and cytoplasmic localization of arabidopsis COP1. *The Plant Cell*, 1999, 11 ( 3 ): 349-364

（上接 1246 页）

- Jin M L, Yang C G, Yu T Q, Guo G Z, Tang C F, Zhang J G, A X X, Cao G L, Xu F R, Liu X H, Dai L Y, Zhang S Y, Han L Z. Evaluation of cold tolerance at different growing period for mini core collection of rice ( *Oryza sativa* L. ) in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2009, 10 ( 4 ): 540-546
- [ 27 ] 黎毛毛, 万建林, 黄永兰, 曹桂兰, 陈红萍, 韩龙植. 水稻微核心种质氮素利用率相关性状的鉴定评价及其相关分析. *植物遗传资源学报*, 2011, 12 ( 3 ): 352-361
- Li M M, Wan J L, Huang Y L, Cao G L, Chen H P, Han L Z. Evaluation and correlation analysis of the related characters of nitrogen use efficiency for mini core collection of rice ( *Oryza sativa* L. ) in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12 ( 3 ): 352-361
- [ 28 ] 王明明, 张帆, 石英尧, 卓大龙, 胡丹丹, 周永利, 黎志康. 我国水稻微核心种质资源对白叶枯病抗性的鉴定和评价. *植物遗传资源学报*, 2017, 18 ( 6 ): 771-777
- Wang M M, Zhang F, Shi Y Y, Zhuo D L, Hu D D, Zhou Y L, Li Z K. Evaluation of bacterial blight resistance of Chinese micro core rice germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 ( 6 ): 771-777