

裸燕麦 EMS 突变体库筛选与分析

霍朋杰¹, 吴斌¹, 张宗文^{1,2}

(¹中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ²国际生物多样性中心东亚办事处, 北京 100081)

摘要: 燕麦是重要的粮饲兼用作物, 构建燕麦 EMS 突变体库对燕麦功能基因组研究和遗传改良有重要意义。本试验利用化学诱变剂甲基磺酸乙酯(EMS, ethyl methane sulfonate)处理燕麦品种花早 2 号, 获得了 4083 株 M₁ 材料; 对其中 2000 个单株种植了 M₂ 株行, 进行全生育期调查, 鉴定其表型变化; 对 2 份黄化苗突变材料种植了 M₃ 家系, 进行相关突变性状的稳定性验证。结果表明, 燕麦经 EMS 处理后变异巨大, 在 M₂ 发现表型突变材料 196 份, 变异率为 9.8%, 变异类型非常丰富, 包括幼苗习性、叶片性状、分蘖、株高、穗部形态及成熟期等突变株系。M₃ 证实突变的黄化苗特性可以稳定遗传。本研究建立了燕麦 EMS 诱变体系, 获得的燕麦变异类型丰富, 为燕麦功能基因组研究和燕麦遗传改良奠定了材料基础。

关键词: 燕麦; 甲基磺酸乙酯; 突变体

Identification and Analysis of EMS Mutant Library in Oat (*Avena nuda* L.)

HUO Peng-jie¹, WU Bin¹, ZHANG Zong-wen^{1,2}

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences,
Beijing 100081; ²Bioversity International Office for East Asia, Beijing 100081)

Abstract: Oat is an important crop for food and feed in China. The construction of oat mutant library will be important for the study of functional genomics and genetic improvement of oat. In this study, seeds of oat Huazao 2 was treated by chemical mutagen Ethyl methane sulfonate(EMS). A total of 4083 individual plants were obtained in M₁. Biological characters and agronomic traits were investigated and phenotypic mutants were identified in M₂, which selected 2000 individuals among 4083. Two etiolated seedling mutants identified from M₂ were validated through M₃. The results showed that great phenotypic variation appeared after EMS treatment. A total of 196 mutant plants were screened out in M₂ with 9.8% of mutation rate of phenotypes including seedling habits, leaf appearance, plant height, spike and maturity. It was proved that the etiolated seedling mutation was steadily inherited in M₃. This study has established the EMS mutagenesis system and identified various mutant types, which will provide a basic material for the study of functional genomics and genetic improvement of oat.

Key words: oat; ethyl methane sulfonate(EMS); mutant

燕麦是禾本科燕麦属(*Avena* L.)草本植物,也是古老的栽培作物,一般分为皮燕麦(*Avena sativa* L.)和裸燕麦(*Avena nuda* L.)两种,其中裸燕麦起源中国,已有 2000 多年栽培历史,大多食用,少量饲用^[1]。燕麦的营养和保健价值较高,具有降低血

脂、减肥及美容的作用^[2]。随着人们生活水平的提高,关注食物结构、追求食物营养和保健功能成为人们对食物选择的首要条件,而燕麦是世界公认的、理想的健康食物源,市场需求的不断增加,从而有力推动了燕麦的研发工作。

收稿日期:2014-10-14 修回日期:2014-11-19 网络出版日期:2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1634.008.html>

基金项目:中国农业科学院科技创新工程;国家科技支撑计划项目(2013BAD01B05-2);国家燕麦荞麦产业技术体系(CARS-08-A-3)

第一作者研究方向为燕麦遗传评价。E-mail: lypengjie@163.com

通信作者:张宗文,研究方向为作物种质资源保护与利用。E-mail: zhangzongwen@caas.cn 或 z.zhang@cgiar.org

突变体库的构建是功能基因组学研究和创新种质材料的主要手段^[3],这已经在模式植物拟南芥^[4]的功能基因组研究中得到证明。化学诱变是构建突变体库的重要方法之一,甲基磺酸乙酯(EMS)是目前常用的诱变剂,广泛用于各种作物突变体库研究^[5]。R. Bovina 等^[6]利用 EMS 处理四倍体硬粒小麦种子,共获得 2601 个 M₃ 株系,诱变群体具有较高比例的表型变异,约为 22%。S. Xavier 等^[7]利用 EMS 直接处理水稻成熟种子形成的愈伤组织,共获得 6912 个突变群体,经检测获得 15 个与衰老相关的突变体,其中有 7 个突变体发生表型变化。J. T. Bradley 等^[8]利用 EMS 处理玉米,对 750 个突变单株中的 11 个基因进行检测,得到 17 个突变株系。在燕麦突变体研究方面,C. Aakash 等^[9]构建了皮燕麦 EMS 突变体库,并对 M₂ 全生育期表型观测,约有 5% 的植株产生了失绿、矮秆、花期推迟等表型变异。在 2600 个 M₂ 单株中检测 β -葡聚糖合成基因 *AsCs-IF6* 与苯丙氨酸裂合基因 *AsPAL1* 的突变位点,突变频率约为 1/38 Kb。张娜等^[10]也对燕麦 EMS 诱变进行了探索,得到了包含 151 株 M₁ 材料的诱导群体。目前,燕麦功能基因组学研究仍处于起步阶段,国内尚未创建合适的突变体库。因此,本研究以主栽品种花早 2 号为材料,旨在建立裸燕麦 EMS 诱变体系,筛选和构建裸燕麦突变体库,为燕麦功能基因组学研究和遗传改良提供基础材料。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

花早 2 号由河北省张家口市坝上农业科学研究所培育,来源于皮、裸燕麦杂交和回交,并对后代进行花药培养形成的新品种^[11],遗传背景相对纯合,是目前燕麦产区的主栽品种之一。

1.2 试验方法

1.2.1 EMS 诱导 挑选子粒饱满的花早 2 号种子 1 万粒,用 0.7% 的 EMS 溶液处理 15 h。详细处理流程如下:(1)用 5% 的 NaClO 溶液对种子消毒 15 min,之后蒸馏水冲洗 2~3 次;(2)浸种 10 h;(3)用浓度为 0.7% 的 EMS 溶液处理种子 15 h;(4)用清水冲洗种子 2~3 h。

1.2.2 突变植株的识别 2013 年 3 月在北京延庆种植经 EMS 处理的种子,行距 0.4 m,株距 0.1 m。生育期调查 M₁ 植株的损伤情况。8 月收获单株的种子。

2014 年 3 月,从 M₁ 收获材料中随机选择 2000

个单株,以及 M₁ 表型有明显损伤的 31 个单株,在北京延庆实验基地种植 M₂ 株行。每个单株种子种植 1 行,行长为 1.5 m,行距 0.4 m,株距 5 cm,以野生型花早 2 号为对照,对 M₂ 全生育期进行调查,记录幼苗习性、叶形、叶色、分蘖、株高、穗型、花期及成熟期等性状。7 月对有明显表型变化的株系进行单穗收获,其他的单行收获。

2014 年 8 月,选择 M₂ 黄化植株的种子在温室种植 M₃,鉴定黄化植株的突变稳定性。

1.3 M₂ 表型突变频率的计算 M₂ 表型突变频率(%) = M₂ 表型突变株系数/M₂ 群体株系总数 × 100。

2 结果与分析

本试验用 0.7% 的 EMS 溶液浸泡燕麦种子 15 h 后播种,M₁ 成活率为 40.1%,达到半致死率。在正常播种情况下,对 4083 个 M₁ 单株和 2000 个 M₂ 株系的主要农艺性状与生物学性状进行调查,结果表明,经 EMS 诱变后花早 2 号产生了丰富的表型变异突变体,在所调查的幼苗习性、叶形、叶色、分蘖、株高、穗型及成熟期等性状中均发现了突变单株或株系。其中,M₂ 共发现突变株系 196 个(表 1),表型突变频率约为 9.8%。

2.1 幼苗习性突变体

野生型花早 2 号幼苗为直立型。在调查的 2000 个 M₂ 株系中,发现 1 个株系存在幼苗习性突变,这个株系共有 5 个单株,其中匍匐型幼苗 2 株(图 1A),突变频率约为 0.05%。

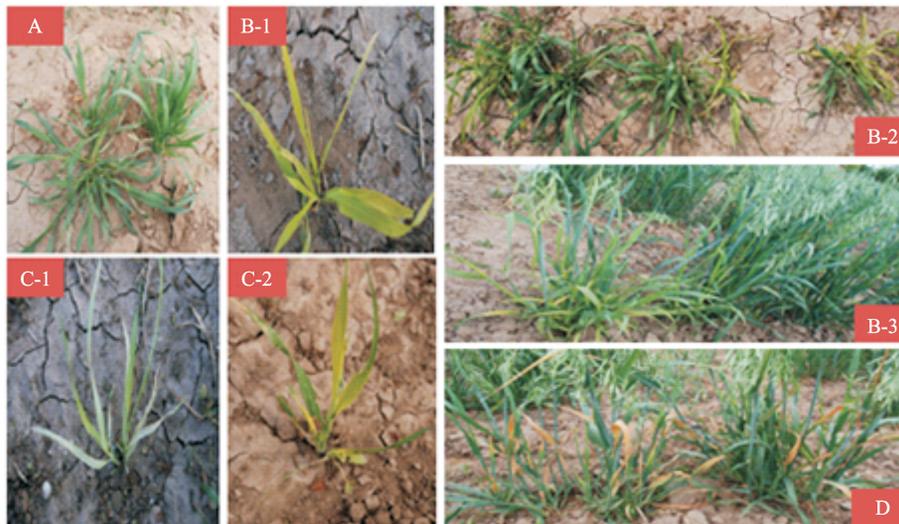
2.2 叶片突变体

在 2000 份 M₂ 材料中,共观察到 47 份叶片发生变异的燕麦材料,突变频率约为 2.35%。叶片突变体共分为 5 种。(1)黄化苗突变(图 1B):共发现黄化苗 27 个株系,突变频率为 1.35%。黄化苗突变又分为 3 种类型。第 1 种表现为 3 叶期前幼苗浅黄绿色,之后逐渐转绿,与正常植株没有差别,后期调查结果显示结实率也没有发生变化,M₃ 植株正常;第 2 种为全生育期植株浅黄绿色,能正常结实,但是 M₃ 植株叶色正常;第 3 种为全生育期植株浅黄绿色(图 1B-2、B-3),能正常结实,M₃ 验证该表型能够遗传,且调查结果显示叶色正常植株:黄化苗植株的比例约为 3:1。

(2)条纹叶突变:此突变类型共 9 个株系,突变频率为 0.45%。条纹类型共有 2 类,黄绿条纹和白绿条纹,其中黄绿条纹突变株在 3 叶期后逐渐恢复正常,并能正常结实;白绿条纹突变株在 3 叶期之后不再生长,逐渐死亡(图 1C-1、C-2)。

表 1 M₂表型突变类型Table 1 Phenotype mutation of M₂

性状 Characters	突变类型 Mutation types	突变株系数 No. of mutant lines	性状 Characters	突变类型 Mutation types	突变株系数 No. of mutant lines
幼苗习性 Seedling habits	幼苗匍匐	1	穗 Spike	小穗上冲	4
	黄化(后恢复)	19		小穗燕尾型	6
叶片 Leaf	黄化(未恢复)	8		小穗有芒	12
	条纹叶	9		小穗鞭炮型	13
	叶枯黄	5		小穗串铃型	2
	叶细小	1		穗大、小穗多	5
	叶宽大	3		穗周散	2
	蜡质少	4		穗侧紧	2
茎秆 Stalk	茎秆扭曲	11		穗侧散	1
		10		抽穗期 Heading period	早抽穗
株高 Plant height	矮秆	16			晚抽穗
	分蘖 Tiller	少分蘖	1	成熟期 Mature period	早熟
多分蘖		8	晚熟		11
育性 Fertility	育性低	5			



A: 幼苗匍匐; B-1、B-2、B-3: 黄化苗, 其中, B-2 和 B-3 分别为同一个株系的苗期和抽穗期; C-1: 白绿条纹; C-2: 黄绿条纹; D: 底部叶枯黄
A: Creeping seedling, B-1, B-2, B-3: Etiolated seedling, B-2 and B-3 are the seedling period and heading period of same line, C-1: White-green stripes, C-2: Yellow-green stripe, D: Withered leaf near ground

图 1 幼苗突变体

Fig. 1 Mutants at seedling stage

(3) 底部叶枯黄突变: 共有 5 个株系, 突变频率为 0.25%。主要表现为底部叶片变黄(图 1D)。

(4) 窄叶突变: 仅有 1 个株系, 突变频率为 0.05%。花早 2 号野生型植株旗叶平均叶宽为 1.42 cm, 而窄叶突变体旗叶平均叶宽为 0.74 cm。

(5) 宽叶突变: 有 3 个株系, 突变频率为

0.15%。突变体旗叶的平均叶宽为 3.23 cm。

2.3 茎秆突变体

调查发现有 41 个 M₂ 株系与株高、茎秆相关, 突变频率为 2.05%。茎秆突变体可分为 3 种类型。

(1) 高秆突变: 共有 10 个株系发生高秆突变(图 2A), 突变频率为 0.5%。野生型花早 2 号在延

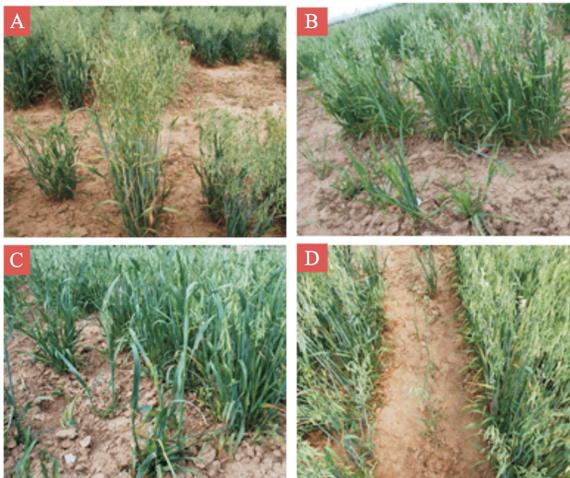
庆地区种植,平均株高为82 cm左右。而突变株系的株高为98~137 cm,平均株高为116 cm。野生型植株节间数为4~5节,高秆突变按照植株的节数可以分为2种类型,第1种是节数不变,4~5节,节间变长;第2种是节数增加至6~7节,同时节间变长。按照植株的节间长度来分,高秆突变又可以分为顶节节间显著变长而其余节间不变和各节节间均变长2种类型。

(2)矮秆突变:有16个株系发生矮秆突变(图2B),突变频率为0.8%。与野生型花早2号相比,矮秆突变可以分为2种:半矮秆突变,发现有1个株系,平均株高为64 cm;极矮秆突变,余下15个株系均为极矮秆,株高19~24 cm,平均株高仅21 cm。另外调查发现,极矮秆突变株往往伴随着多分蘖,在15个极矮秆突变株系中,其中有8个株系表现为多分蘖。

(3)茎秆扭曲突变:共有11个突变株系,突变频率为0.55%。这种突变体主要的表现为抽穗后穗子茎部扭曲(图2C),穗子结实率较低。

2.4 分蘖突变体

共有9个 M_2 株系分蘖发生明显变化,8个株系分蘖增多,1个株系分蘖明显变少,分蘖数为1~3个(图2D)。



A:高秆;B:矮秆;C:茎秆扭曲;D:少分蘖

A: High plant, B: Short plant, C: Twisted plant, D: Reduced tillers

图2 茎秆及少分蘖突变体

Fig. 2 Mutants of stalk and fewer tillers

2.5 穗型突变体

经EMS处理后花早2号穗型突变极其丰富,可以分为穗型和小穗形突变2个方面。

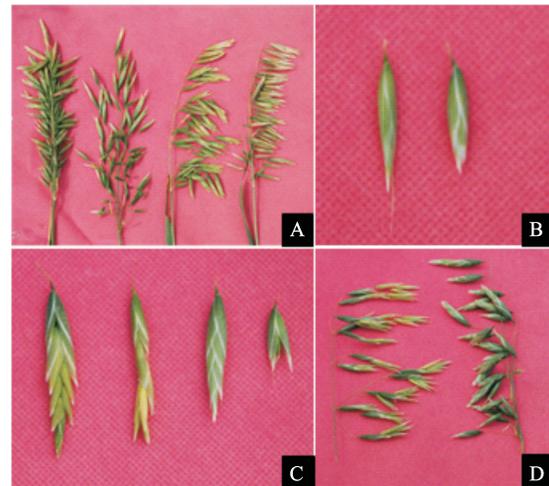
(1)穗型突变:燕麦穗型分为侧紧型、侧散型、

周紧型和周散型共4种类型^[12]。野生型花早2号穗型为周紧型,调查发现 M_2 植株中有5个株系穗型发生变化(图3A),突变频率为0.25%。

(2)小穗形突变:裸燕麦小穗形通常分为纺锤形、串铃形和鞭炮形,而皮燕麦小穗形为燕尾形^[12]。花早2号为裸燕麦,小穗形为纺锤形,在 M_2 中共发现2个株系小穗突变为串铃型,突变频率为0.1%;有13个株系小穗突变为鞭炮型,突变频率为0.65%,在调查中发现,鞭炮型突变株系的小穗长度也发生了变化,小穗变得极长,同时结实率降低;此外,还有6个株系小穗突变为燕尾形,由于燕尾形是皮燕麦所特有的小穗形状,在收获后进一步观察种子皮裸性,结果发现这几份材料由裸燕麦突变为皮燕麦(图3C、D)。

2.6 芒性突变

野生型花早2号小穗无芒,调查发现12个 M_2 株系小穗有芒,突变频率为0.6%(图3B)。



A: 穗型从左至右依次为周紧、周散(野生型)、侧散、侧紧;B: 左侧为有芒,右侧野生型;C: 小穗形从左至右依次为鞭炮型、串铃型、纺锤形(野生型)、燕尾型;D: 左侧小穗极长,结实率降低,右侧野生型

A: From leaf to right is spreading compact, spreading loose (original type), side loose, side compact, B: Leaf for awnness, right for awnless (original type), C: From leaf to right is firecrackers shaped, string bells shaped, spindle shaped (original type), swallowtail shaped,

D: Left showing longer spike but lower seed set

and right showing original type

图3 穗部性状突变体

Fig. 3 Mutants of spike trait

2.7 生育期突变体

经EMS处理后的燕麦抽穗期与成熟期都发生了较大的变化。调查发现, M_2 群体中有12个早抽穗株系,9个晚抽穗株系,突变频率分别为0.6%和

0.45%。另外, M_2 群体中有 15 个早熟株系、11 个晚熟株系, 突变频率分别为 0.75% 和 0.55%。

2.8 育性突变体

M_2 群体中共有 18 个株系的育性降低, 突变频率为 0.9%, 没有观察到完全不育的株系。从 M_2 株系的观察结果发现, 育性突变大多不是独立出现的, 往往和其他突变性状相联系, 如小穗极长突变株系结实率一般极低。

3 讨论

构建突变体库是进行植物功能基因组学和遗传育种研究的重要途径。利用 EMS 诱变构建突变体库的方法已成为获得突变体、创新种质和育种的有效手段。目前, 已经在拟南芥^[13-14]、水稻^[15]、小麦^[6]、大麦^[16]、玉米^[17]、大豆^[18]等植物中构建了突变体库。瑞典科学家 C. Aakash 等^[9]已经成功构建了皮燕麦突变体库, 张娜等^[10]也对裸燕麦的突变体库构建进行了探索, 分析了 M_2 株系间的遗传差异, 但是并未筛选出具有表型明显变异的突变体。本研究利用 EMS 诱变方法处理燕麦品种花早 2 号, 获得了 4083 个 M_1 和 2000 个 M_2 材料, 对 M_1 和 M_2 形态观察表明, 材料形态变异类型丰富。在 M_2 株系中共选择植株形态性状突变体 196 个, 包括株型、叶片、株高、生育期、穗变异和弱势等性状, 初步构建了我国裸燕麦突变体库, 可为我国燕麦功能基因组学和育种研究提供理想的试验材料。

本研究构建的突变体库叶片突变极其丰富, 包括黄化苗、条纹叶、叶尖枯黄、旗叶损伤以及叶片大小等性状。目前发现的叶片突变体主要是叶色, 以黄化基因研究最多。目前在水稻上已经克隆获得多个引起水稻黄化的基因^[19], 但是在燕麦中尚没有相关报道。本研究在 M_2 观察到 3 种黄化突变植株, 这表明在燕麦中控制叶色的黄化基因不止一个。对于这几种突变类型, 在 M_3 和 M_4 应进行全生育期调查, 并计算后代的分离比率, 探索其遗传类型。

对于高秆突变体, 本试验在 M_1 及 M_2 植株中均有发现, 一共有 10 个株系。其中 M_1 有一个高秆植株, 单收后播种所得 M_2 株系所有植株均为高秆, 而另外 9 个株系的 M_1 植株并未表现出高秆, 但是 M_2 株系所有植株也全部都是高秆。由于观察到的株高突变是发生在节数或节间长短上, 表明控制燕麦株高的基因可能不只一个。下一步可利用高秆突变株系作亲本, 与不同的材料配制杂交组合, 为研究燕麦株高的遗传机理奠定基础。

目前在其他作物上发现的矮秆突变体有很多, 如小麦、水稻等。小麦已经克隆获得矮秆基因 *Rht1* 和 *Rht2*^[20], 水稻矮秆基因更多, 如 *d1*^[21]、*d53*^[22] 以及 *htd1*^[23] 等, 其中 *d53* 和 *htd1* 控制的表型都是矮秆多分蘖。本研究构建的突变体库在 M_2 共发现 16 个矮秆突变株系, 其中有 8 个株系为矮秆多分蘖。目前在燕麦中尚未克隆获得矮秆相关的基因, 这些突变株系可以用于燕麦矮秆基因定位, 并进一步进行克隆。

与其他禾本科植物不同, 燕麦的小穗形与其皮裸性有关, 皮燕麦为独特的燕尾型, 裸燕麦则有纺锤型、串铃型和鞭炮型 3 种。目前世界上其他国家广泛种植的栽培燕麦为皮燕麦, 裸燕麦为我国特有的品种。花早 2 号是裸燕麦, 小穗形为纺锤型。在本试验所构建的突变体库中, M_2 出现了串铃型、鞭炮型和燕尾型的突变株系, 收获后对 M_2 种子考种也证实了小穗燕尾型突变株系的种子为皮燕麦, 即 M_2 植株发生了子粒类型突变。前人研究认为, 裸燕麦是由皮燕麦突变、经人工选择而来^[24]。而本试验的诱导则发生了裸燕麦突变为皮燕麦, 可能发生了回复突变。

本试验在 M_2 发现了多个生育期突变株系, 包括抽穗期和成熟期。但是, 影响燕麦抽穗期和成熟期的既有遗传因素又有环境因素, 因此, M_2 生育期发生变化的株系需要对后代进一步进行观察, 以确定是否由于基因突变而引起生育期改变。

M_1 植株表现的变异往往是生理损伤, 一般不会遗传, 大多数会在 M_2 恢复。且 M_1 田间损伤表型也相对较少, M_2 植株是突变体库表型变异最丰富的一代, 选择的变异特性也是能够遗传的。本试验通过 M_1 和 M_2 植株田间表型观测结果表明, 在 M_1 观察到多株表型受到损伤的植株, 共有 31 株出现株高、叶色、小穗、育性及茎秆等表型损伤性状。这些损伤材料单收后 M_2 种植单行, 调查结果显示这些生理损伤在 M_2 共有 30 份得到恢复, 只有 1 份高秆突变材料表现与 M_1 相同, 能够稳定遗传。此外, 调查结果显示, M_1 田间表型变化没有 M_2 丰富。 M_1 植株仅仅在株高、叶色和小穗形发生了变化, 而 M_2 不仅在这些性状发生了变化, 而且在分蘖、茎秆、穗型、育性以及成熟期等性状也发生了变化。

本研究初步构建了燕麦花早 2 号 EMS 突变体库, 该突变体库包括了丰富的形态变异类型, 筛选出幼苗习性、叶形、叶色、分蘖、株高、穗型及成熟期等性状相关的突变单株或株系 196 个。研究证明 EMS

诱变方法非常有效,表型突变频率为9.8%。燕麦花早2号EMS突变体库的建立为我国燕麦的功能基因组研究提供了理想的试验材料,也为燕麦遗传改良提供了丰富的创新材料。

参考文献

- [1] 任长忠,胡跃高. 中国燕麦学[M]. 北京:中国农业出版社,2013:1-21
- [2] 任清,赵世峰,田益玲. 燕麦生产与综合加工[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2011:6-13
- [3] Kword P Y. Methods for genotyping single nucleotide polymorphisms[J]. *Ann Rev Genom Hum Genet*,2001,2:235-258
- [4] Bradley J T, Trenton C, Christine C, et al. High-throughput TILLING for *Arabidopsis*[J]. *Methods Mol Biol*,2006,323:127-135
- [5] 韩微波,刘录祥,郭会君,等. 小麦诱变育种新技术研究进展[J]. *麦类作物学报*,2005,25(6):125-129
- [6] Bovina R, Brunazzi A, Gasparini G, et al. Development of a TILLING resource in durum wheat for reverse- and forward-genetic analyses[J]. *Crop Pasture Sci*,2014,65:112-124
- [7] Xavier S, Roger E, Nathalie G, et al. EMS mutagenesis in mature seed-derived rice calli as a new method for rapidly obtaining TILLING mutant populations[J]. *Plant Methods*,2014,10:5-18
- [8] Bradley J T, Steven H R, Clifford W, et al. Discovery of induced point mutations in maize genes by TILLING[J]. *BMC Plant Biol*,2004,4:12-20
- [9] Aakash C, Per S, Marcus B, et al. Development and characterization of an oat TILLING-population and identification of mutations in lignin and β -glucan biosynthesis genes[J]. *BMC Plant Biol*,2010,10:86-99
- [10] 张娜,杨希文,任长忠,等. 白燕2号EMS突变体的形态鉴定与遗传变异分析[J]. *麦类作物学报*,2011,31(3):421-426
- [11] 李云霞,王志刚,刘君馨,等. 早熟高产、晚播救荒花育莜麦新品种——花早2号[J]. *内蒙古农业科技*,2001(5):26
- [12] 郑殿升,王晓鸣,张京,等. 燕麦种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京:中国农业出版社,2006:15
- [13] Jodi M, Simon G. Mutagenesis in *Arabidopsis*[J]. *Methods Mol Biol*,2005,362:197-206
- [14] Beatriz M, Mercedes R, Carlos A B. A high-density collection of EMS-induced mutations for TILLING in *Landsberg erecta* genetic background of *Arabidopsis*[J]. *BMC Plant Biol*,2009,9:147-156
- [15] Bradley J T, Jennifer C, Thomas H T, et al. Discovery of chemically induced mutations in rice by TILLING[J]. *BMC Plant Biol*,2007,4:7-19
- [16] Marzena K, Anna L P, Dominika G, et al. Molecular analysis of point mutations in a barley genome exposed to MNU and gamma rays[J]. *Mutat Res*,2012,8:52-70
- [17] Shi J R, Wang H Y, Wu Y S, et al. The maize low-phytic acid mutant *lpa2* is caused by mutation in an inositol phosphate kinase gene[J]. *Plant Physiol*,2003,131:507-515
- [18] Jennifer L C, Bradley J T, Robert G L, et al. TILLING to detect induced mutations in soybean[J]. *BMC Plant Biol*,2008,8:9-19
- [19] Mao D H, Yu H H, Liu T M. Two complementary recessive genes in duplicated segments control etiolation in rice[J]. *Theor Appl Genet*,2012,122(2):373-383
- [20] Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. Green revolution genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. *Nature*,1999,400(6741):256-261
- [21] Yukiko F, Teruhisa K, Shizuka O, et al. Suppression of the heterotrimeric G protein causes abnormal morphology, including dwarfism, in rice[J]. *PNAS*,1999,96(13):7575-7580
- [22] Jiang L, Liu X, Li J Y, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice[J]. *Nature*,2013,504:401-405
- [23] Zou J H, Chen Z X, Zhang S Y, 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
- [24] 郑殿升,张宗文. 大粒裸燕麦(莜麦) (*Avena nuda* L.) 起源及分类问题的探讨[J]. *植物遗传资源学报*,2011,12(5):667-670