

刘 凯, 王爱民, 严国红, 等. 一个水稻显性矮秆突变体的遗传特性与降株高能力[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(5): 968-973.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2016.05.002

## 一个水稻显性矮秆突变体的遗传特性与降株高能力

刘 凯, 王爱民, 严国红, 唐红生, 孙明法

(江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏 盐城 224002)

**摘要:** 通过 EMS(甲基磺酸乙酯)诱变获得遗传稳定的水稻显性矮秆突变体 *Dy*。与野生型盐恢 269 相比, 突变体表现株高明显矮化, 主要农艺性状(穗长、粒长、粒宽、分蘖数、千粒质量、结实率、抽穗期)均发生显著改变。赤霉素( $GA_3$ )和油菜素类固醇(BR)敏感性分析结果表明, *Dy* 中  $GA_3$  含量显著高于野生型, 经  $GA_3$  处理后, *Dy* 的第 2 茎节长与野生型无显著差异, 表明 *Dy* 对  $GA_3$  不敏感; 而经 BR 处理后, *Dy* 的第 2 茎节伸长受到明显抑制, 表明 *Dy* 对 BR 敏感。遗传分析结果表明, 突变体 *Dy* 受 1 对显性核基因控制。以突变体 *Dy*/Dular 的  $F_2$  群体作为基因定位群体, 将该基因定位于第 3 条染色体长臂 SSR 标记 YC327 和 YC329 之间, 遗传距离为 0.93 cM。通过与 7 个籼稻恢复系和 8 个常规粳稻品种杂交  $F_1$  株高的调查, 发现突变体 *Dy* 具有较强的降株高能力, 降株高率最高达 41.23%。

**关键词:** 水稻; 矮秆; 突变体; 降秆能力

中图分类号: S511.024

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2016)05-0968-06

## Genetic analysis and plant height reduction of a dominant dwarf mutant of rice

LIU Kai, WANG Ai-min, YAN Guo-hong, TANG Hong-sheng, SUN Ming-fa

(Institute of Agricultural Sciences in the Coastal District of Jiangsu Province, Yancheng 224002, China)

**Abstract:** A dominant dwarf mutant *Dy* of rice with stable inheritance was mutagenized by ethylmethylsulfone mutation. Compared with wild-type Yanhui 269, the *Dy* plant was significantly lower, and main agronomic traits (panicle length, grain length, grain width, number of panicles per plant, 1 000-grain weight, seed setting rate, heading date) changed. The gibberellin ( $GA_3$ ) content in *Dy* was significantly higher than that in wild type. The second stem node length of  $GA_3$ -treated *Dy* showed in significant difference with that of  $GA_3$ -treated wild type, indicative of the insensitivity of *Dy*. The elongation of second stem node of *Dy* was inhibited by brassinosteroid (BR) application, suggesting that *Dy* is a BR defective mutant. Genetic analysis revealed that *Dy* was controlled by one pair of dominant nuclear genes. With *Dy*/Dular  $F_2$  population as gene mapping population, the mutative gene was initially mapped within the long arm of chromosome 3 between SSR markers YC327 and YC329, with the genetic distance of 0.93 cM. The height survey of  $F_1$  hybrids of seven *indica* restorer and eight *japonica* suggests that *Dy* is strong in reducing plant height, with the reduction rate of 41.23%.

**Key words:** rice; dwarf; mutant; plant height reduction

收稿日期: 2016-01-19

基金项目: 江苏省自然科学基金项目(BK20161308); 江苏省

农业科技自主创新基金项目[CX(12)5072]; 国家科技支撑计划项目(2015BAD01B03)。

作者简介: 刘 凯(1984-), 男, 河南南阳人, 硕士, 助理研究员, 从事水稻分子育种工作。(E-mail) liukai11121@163.com

通讯作者: 孙明法, (E-mail) smf559@163.com

株高是水稻重要农艺性状之一, 矮秆不仅有利于抗倒伏, 而且耐贫瘠, 有利于提高作物产量。目前理想株型的提出以及籼粳亚种间杂种优势的利用对水稻株高提出了更高的要求。因此, 发掘和鉴定控制水稻株高的种质资源, 实现对水稻株高的定向改

良,进一步提高水稻单产具有十分重要的理论意义和应用价值<sup>[1-2]</sup>。

目前生产上利用的矮秆品种几乎全部与来源于低脚乌尖和矮仔占及其衍生系统的隐性半矮秆基因 *sd-1* 有关<sup>[3]</sup>,且多为隐性,多数与不良农艺性状紧密连锁,如丛生、细秆、露节、小粒等,均未在生产中获得有效利用,但是如果利用显性矮秆基因,则能够使水稻种质资源得到更有效的利用和缩短育种时间<sup>[4]</sup>。有关水稻隐性矮生性的遗传,国内外进行了大量研究<sup>[5-6]</sup>。在水稻中,目前已知的显性矮秆材料数量不多,矮秆突变体  $D_{53}$  是日本学者发现的一个部分显性矮秆。万建民课题组<sup>[7]</sup>通过图位克隆的方法将获得的  $D_{53}$  基因作为独脚金内酯信号途径的抑制子参与调控植物分枝(蘖)生长发育,为水稻株型改良提供重要理论基础,也为籼粳交杂种优势利用提供有用的基因和材料。张治国等<sup>[8]</sup>利用 RAPD 标记对水稻突变体 Y98149 中的显性矮秆基因进行了连锁分析,发现其与 *SA1530* 的遗传距离为 15.3 cM,与 *SB930* 的遗传距离为 9.3 cM。王歆等<sup>[9]</sup>利用 T-DNA 插入技术获得 1 个显性矮秆突变体,并将该基因定位于水稻第 4 条染色体上。Zhang 等<sup>[10]</sup>通过表观遗传调控研究发现了 1 个显性矮秆突变体 *Epi-df*,具有较强的降株高能力,有望在水稻籼粳交杂种优势利用中解决  $F_1$  代株高偏高问题。

本研究通过 EMS 诱变获得显性矮秆突变体 *Dy*,利用 *Dy* 的矮生性及其优良农艺性状,结合分子标记辅助选择手段,选育含有显性矮秆基因的水稻三系强恢系,创新育种材料,以期能够改良现有杂交水稻的株高,提高杂交水稻的抗倒性能。

## 1 材料与方法

### 1.1 水稻显性矮秆突变体 *Dy*

本研究采用的显性矮秆突变体是籼稻恢系盐恢 269 经过 EMS 诱变,经多代自交后获得,其矮秆性状在江苏省盐城市和海南省三亚市两地都能稳定表达,暂时命名为 *Dy*。将该突变体和野生型盐恢 269 种植于江苏沿海地区农业科学研究所试验农场,每个材料各 3 行 24 株,株行距 30.0 cm×13.3 cm,成熟期分别调查中间行中间 5 株的株高、穗长、分蘖数、千粒质量、结实率、粒长、粒宽等主要农艺性状,取其平均值。

### 1.2 显性矮秆突变体 *Dy* 生理分析

1.2.1 赤霉素( $GA_3$ )敏感性测验 取野生型和突变体种子用 3%的 NaClO 浸种 30 min,无菌水清洗 3 次后,将种子放入培养皿中,置于培养箱中 28 ℃ 暗培养 3 d。当种子露白时分别转移至 1%的琼脂培养基上,16 h 光照 8 h 黑暗条件下培养。当第 2 叶叶尖露出时,滴入 1  $\mu$ l  $GA_3$  (10 mg/ml),7 d 后测量第 2 茎节长度,对照未添加  $GA_3$ ,3 次重复。

1.2.2 油菜素类固醇(BR)敏感性测验 取野生型和突变体种子用 3%的 NaClO 浸种 30 min,无菌水清洗 3 次后,将种子放入培养皿中,置于培养箱中 28 ℃ 暗培养 3 d。再将种子转移至浓度分别为 0 mg/L、5.000 mg/L、0.500 mg/L、0.050 mg/L、0.005 mg/L 的 BR 营养液中,16 h 光照 8 h 黑暗条件下生长,7 d 后测量第 2 茎节长度,对照未添加 BR,3 次重复。

### 1.3 显性矮秆突变体 *Dy* 茎秆切面细胞电镜观察

将新鲜茎秆组织在 FAA 固定液(100%乙醇 50 ml,冰醋酸 5 ml,37%甲醛 10 ml,无菌水 35 ml)中固定 24 h,50%、70%、80%、90%、100%乙醇梯度脱水,每级 20 min,其中 100%乙醇脱水 2 次。然后将样品迅速转入 HCP-2 型临界点干燥仪进行干燥,干燥后用导电胶固定在铜台上,在日立 E-1010ion Sputter 上喷金。用日立 S-2460 型扫描电子显微镜对样品进行电镜观察。

### 1.4 显性矮秆突变体 *Dy* 的遗传分析

以稳定纯合矮秆突变体 *Dy* 与籼稻高秆材料 Dular 和 Kasalath 配置杂交组合, $F_1$ 代自交获得  $F_2$ 群体,种植于江苏沿海地区农业科学研究所南洋试验农场。统计高秆和矮秆表型个体的数目,计算分离比例,考察 *Dy* 的显隐性。

### 1.5 *Dy* 基因定位

以显性矮秆突变体 *Dy*/Dular 配制  $F_2$ 群体作为初定位群体,根据表型随机选取矮秆和高秆的单株各 15 株,每个单株取等量的叶片,各自提取 DNA 构成矮秆和高秆 DNA 池。选取 320 对均匀分布于 12 条染色体上的 SSR 标记,用于亲本显性矮秆突变体 *Dy* 和 Dular 的多态性筛选,找出可能与显性矮秆基因连锁的标记,然后利用连锁标记从  $F_2$ 代个体中,鉴定出若干个极端高秆表型的单株用于目的基因的初定位。

### 1.6 Dy 基因降株高能力调查

以显性矮秆突变体 Dy 为父本,分别与 7 个籼稻恢复系和 8 个常规粳稻品种进行杂交,水稻成熟时,测量亲本以及 F<sub>1</sub> 的株高,每个亲本、F<sub>1</sub> 各调查 5 株,取平均值。降株高率 = [(高秆亲本株高 - F<sub>1</sub> 株高) / 高秆亲本株高] × 100%<sup>[11]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 显性矮秆突变体 Dy 的主要农艺性状

在自然条件下,突变体 Dy 与野生型在主要农艺性状上呈现显著差异(图 1,表 1),突变体 Dy 明显矮化,平均株高为 49.95 cm,仅为野生型株高(107.45 cm)的 46.5%。相比于野生型,突变体 Dy 表现分蘖数增多,千粒质量增大,籽粒变短变宽。突变体 Dy 主茎共有 5 个伸长节间,穗子包裹在剑叶叶鞘当中,与野生型对应的节间长度几乎是按照相同比例缩短,属于 *dn* 矮秆突变类型<sup>[12]</sup>。此外突变体 Dy 还表现穗长有轻微的缩短,育性稍有下降,抽穗较野生型延迟 7 d。



图 1 显性矮秆突变体(Dy)和野生型(WT)在抽穗时期的植株表型

Fig.1 Plant morphology of WT and the Dy mutant at heading

### 2.2 显性矮秆突变体 Dy 激素敏感性

根据施用相应的活性激素后能否恢复野生型表型,可将矮化突变体分为激素缺陷型矮化和激素不敏感型矮化两种类型。试验结果表明:突变体 Dy 中 GA<sub>3</sub> 含量显著高于野生型(图 2),经过 GA<sub>3</sub> 处理后,野生型的第 2 茎节比对照显著伸长,伸长比率达到 2.72,而突变体 Dy 并未比对照明显伸长,伸长比

率仅为 1.03,说明突变体 Dy 对 GA<sub>3</sub> 并不敏感(表 2),因此推测其矮化表型可能与植株体内 GA<sub>3</sub> 信号的转导途径缺陷有关。

表 1 显性矮秆突变体 Dy 和野生型的农艺性状比较

Table 1 The agronomic traits of Dy and wild type

农艺性状	野生型	突变体 Dy	比野生型增减(%)
株高(cm)	107.45 ± 1.28	49.95 ± 0.59 *	-53.52
分蘖数	12.67 ± 0.47	21.67 ± 0.58 *	71.05
粒长(cm)	0.93 ± 0.01	0.74 ± 0.01 *	-20.36
粒宽(cm)	0.28 ± 0.01	0.37 ± 0.01 *	34.94
抽穗期(d)	143.33 ± 1.25	151.67 ± 0.58 *	5.81
穗长(cm)	17.14 ± 0.18	14.56 ± 0.12 *	-15.05
千粒质量(g)	24.53 ± 0.54	33.18 ± 0.31 *	35.26
结实率(%)	86.04 ± 0.27	79.26 ± 1.01 *	-7.88

\* 表示与野生型相比差异达 0.05 显著水平。

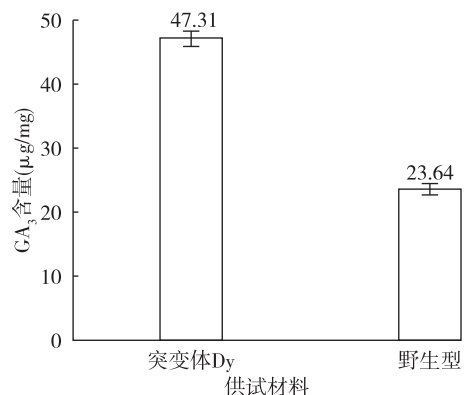


图 2 显性矮秆突变体 Dy 和野生型 GA<sub>3</sub> 含量

Fig.2 The contents of GA<sub>3</sub> in mutant and wild-type plant

表 2 显性矮秆突变体 Dy 和野生型在 GA<sub>3</sub> 处理后第 2 叶鞘的伸长率

Table 2 The elongation rate of the second leaf sheaths in mutant and wild-type plants with and without GA<sub>3</sub>

材料	对照(未经 GA <sub>3</sub> 处理) 第 2 茎节长度 (cm)	GA <sub>3</sub> 处理 第 2 茎节长度 (cm)	伸长比率
突变体 Dy	2.90 ± 0.04	2.99 ± 0.05	1.03
野生型	3.80 ± 0.05	10.33 ± 0.04 **	2.72

\*\* 表示与对照相比差异达 0.01 显著水平。

BR 在植物体内含量不高但具有十分广泛的生理功能,最主要的就是促进植物茎节的伸长。图 3 表明显性矮秆突变体 Dy 经过 BR 处理后,与对照相

比,其第2茎节长度和苗高没有升高反而都明显降低,随着BR浓度的升高,突变体第2茎节和苗高缩短的趋势也逐渐变大,这可能与BR处理的浓度相关。张海丽等<sup>[13]</sup>研究结果表明外源BR对水稻细

胞的伸长作用具有剂量效应,即低浓度促进细胞的伸长,高浓度抑制细胞的伸长,由此推测突变体Dy对BR敏感。

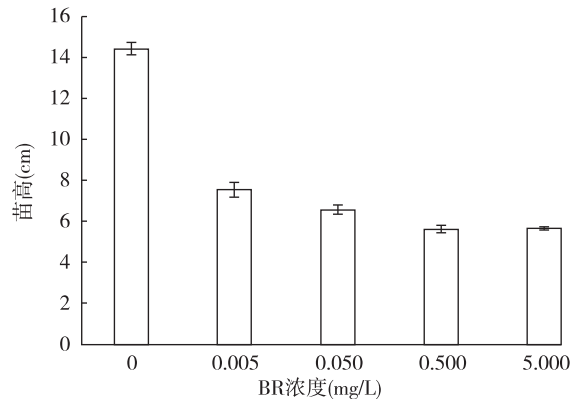
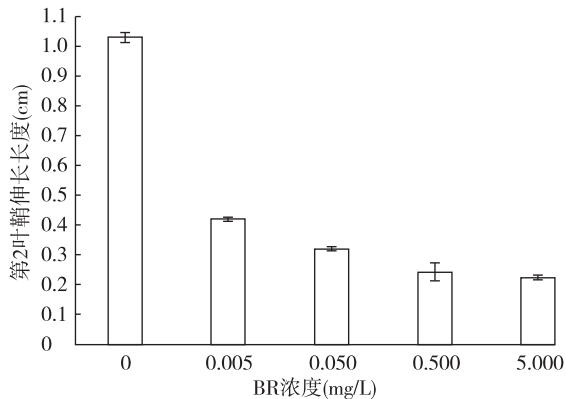


图3 BR处理后显性矮秆突变体Dy的第2茎节伸长长度和苗高

Fig.3 The second stem node length and the height of Dy plant after BR treatment

### 2.3 显性矮秆突变体Dy茎秆切面细胞电镜观察

通过扫描电镜进行突变体和野生型茎秆的细胞学观察,发现突变体Dy茎秆节间对应部分纵切面细胞较野生型细胞的长度明显缩短,而且排列不规则,因此推断植株变矮的原因不是植株茎秆中细胞数目的减少,而主要是由于节间伸长区细胞不能正常伸长的缘故,同时突变体茎组织横切面的维管束细胞发育不完全,这可能跟矮秆植株更加抗倒伏相关(图4)。

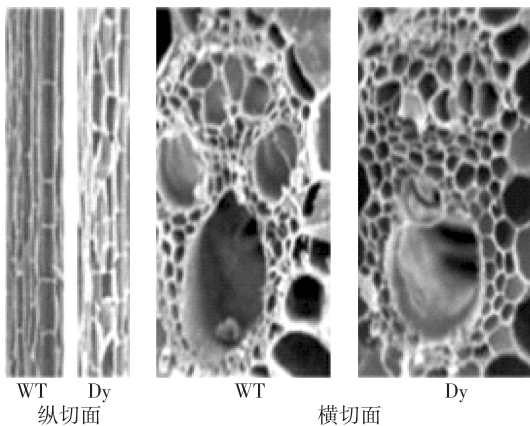


图4 显性矮秆突变体Dy和野生型(WT)茎秆切面细胞扫描电镜图

Fig.4 The electronic microscope of culm cells of Dy and its wild type plants

### 2.4 显性矮秆突变体Dy遗传规律

以突变体Dy为母本,Dular和Kasalath为父本

分别构建了突变体Dy/Dular和突变体Dy/Kasalath两个群体。结果表明,两个组合的F<sub>1</sub>株高都表现为矮秆,说明突变体Dy的矮秆性状受显性基因控制,两个F<sub>2</sub>群体的株高均出现明显分离,其中来源于突变体Dy/dular的F<sub>2</sub>群体共1 151株,矮秆843株,高秆308株,矮秆和高秆个体的分离比符合3:1( $\chi^2 = 3.08 < \chi^2_{0.05} = 3.84$ ),来源于突变体Dy/Kasalath的F<sub>2</sub>群体共854株,矮秆621株,高秆233株,矮秆和高秆个体的分离比也符合3:1( $\chi^2 = 2.25 < \chi^2_{0.05} = 3.84$ )。以上结果表明突变体Dy突变表型是由1对显性核基因控制(表3)。

表3 F<sub>2</sub>群体株高性状分离

Table 3 Segregation of plant height in F<sub>2</sub> population of Dy/dular

组合	总株数	矮秆株数	高秆株数	卡平方 $\chi^2(3:1)$
突变体Dy/Dular	1 151	843	308	3.08
突变体Dy/Kasalath	854	621	233	2.25

### 2.5 显性矮秆突变体Dy基因定位

利用均匀分布于水稻全基因组12条染色体上的320对SSR标记对两个亲本进行多态性筛选,结果显示83对SSR标记在两个亲本之间表现多态性。利用突变体Dy/dular的F<sub>2</sub>群体构建矮秆和正常株高的DNA池各1个,再用这83对标记对两个DNA池进行多态性分析,发现第3条染色体长臂上一个



SSR 标记 *TG502* 与显性矮秆基因紧密连锁,进一步分析结果(表 4)表明该基因位于 SSR 标记 *YC327* 和 *YC329* 之间,遗传距离为 0.93 cM,相关精细定位的工作仍在进行之中。

表 4 *Dy* 基因连锁的分子标记信息

Table 4 Information of molecular markers associated with *Dy* gene

连锁标记	引物序列 (5'→3')	扩增片段大小(bp)	引物 BAC 位置
<i>YC327</i>	F:CAATATGCTGCTAGGCGGAT R:AATAACCTGAGCAGGCTAGG	139	AC123974
<i>TG502</i>	F:CGTTCCGCTTGGCTTTCC R:CATCCTCGCAGATCACAAGT	118	AC093017
<i>YC329</i>	F:AACCTTCTAGCATTGCACAT R:GGAAGAAAGCTACTACCAC	136	AC090882

## 2.6 显性矮秆突变体 *Dy* 降株高能力

将突变体 *Dy* 与 7 个籼稻恢复系和 8 个常规粳稻品种杂交,调查  $F_1$  后代植株的高度,发现各个杂交组合的  $F_1$  株高明显降低,降株高率介于 19.02% 至 41.23% 之间(表 5),表明突变体 *Dy* 具有较强的

降株高能力,有望在降低杂交水稻的株高和提高抗倒性上得到应用。

## 3 讨论

矮秆品种是极其宝贵的种质资源,矮秆基因的发掘和利用被誉为“绿色革命”。在育种工作实践中,从选择及育种效率角度考虑,一些具有优良显性性状的材料往往会成为育种家的首选<sup>[14]</sup>。在水稻中,已知的显性矮秆材料数量不多,本研究室通过对籼型恢复系盐恢 269 进行 EMS 诱变后获得 1 个显性矮秆突变体 *Dy*。该突变体成熟期株高仅为野生型株高的 46.5%,且没有其他不良性状,与野生型正反交  $F_1$  植株均表现矮秆性状,与 Dular 杂交  $F_2$  群体中矮秆和高秆分离比符合 3:1,显示突变体 *Dy* 表型是由 1 对显性核基因控制。通过图位克隆的方式将该显性基因初步定位于水稻第 3 条染色体上,说明与水稻第 11 条染色体上另一显性矮秆基因  $D_{53}$  并不等位。一个新的具有显性性状的优良矮源的出现,对于丰富水稻矮秆品种的遗传多样性,提高矮化育种效率都具有十分重要的作用。

表 5 显性矮秆突变体 *Dy* 与不同亲本杂交的  $F_1$  株高

Table 5 Plant height of  $F_1$  individuals and their parents

组 合	母本株高 (cm)	父本株高 (cm)	$F_1$ 株高 (cm)	中亲值 (cm)	降株高率 (%)
Kasalath/突变体 <i>Dy</i>	149.02 ± 1.50	49.95 ± 0.59	87.58 ± 1.20	99.49	41.23
Dular/突变体 <i>Dy</i>	150.03 ± 2.15	49.95 ± 0.59	88.89 ± 1.56	99.99	40.75
蜀恢 527/突变体 <i>Dy</i>	111.22 ± 1.19	49.95 ± 0.59	83.75 ± 2.61	80.58	24.70
明恢 86/突变体 <i>Dy</i>	114.89 ± 1.18	49.95 ± 0.59	82.17 ± 1.41	82.42	28.48
辐恢 838/突变体 <i>Dy</i>	112.05 ± 1.54	49.95 ± 0.59	84.22 ± 0.95	81.00	24.83
9311/突变体 <i>Dy</i>	111.51 ± 0.93	49.95 ± 0.59	84.90 ± 1.73	80.73	23.87
盐恢 559/突变体 <i>Dy</i>	112.15 ± 1.44	49.95 ± 0.59	84.71 ± 3.47	81.05	24.47
奎稻/突变体 <i>Dy</i>	140.03 ± 1.68	49.95 ± 0.59	88.23 ± 2.57	94.99	36.99
KN/突变体 <i>Dy</i>	152.46 ± 1.72	49.95 ± 0.59	91.26 ± 2.19	101.20	40.14
02428/突变体 <i>Dy</i>	96.72 ± 0.91	49.95 ± 0.59	77.46 ± 2.78	73.33	19.91
武运粳 23 号/突变体 <i>Dy</i>	98.65 ± 0.83	49.95 ± 0.59	79.12 ± 1.54	74.30	19.79
武运粳 24 号/突变体 <i>Dy</i>	102.34 ± 0.83	49.95 ± 0.59	80.88 ± 2.42	76.14	20.96
泗稻 785/突变体 <i>Dy</i>	106.94 ± 1.12	49.95 ± 0.59	82.44 ± 2.62	78.45	22.91
盐稻 12 号/突变体 <i>Dy</i>	104.53 ± 0.91	49.95 ± 0.59	84.65 ± 1.55	77.24	19.02
南粳 45/突变体 <i>Dy</i>	106.36 ± 0.92	49.95 ± 0.59	83.05 ± 3.59	78.15	21.91

除了少数几个突变体的矮化与生长素 (IAA) 有关外,大部分水稻矮秆突变体都与赤霉素 (GA) 和

油菜素类固醇 (Brassinosteroid, BR) 的合成代谢或信号传导途径的基因突变有关<sup>[15]</sup>。GA 能调节植物生

长发育的许多过程,例如种子萌发、节间伸长、叶片伸展、开花以及果实发育等<sup>[16]</sup>。同样 BR 也被证明是决定株高的重要激素,其最突出的功能就是促进茎的伸长<sup>[17]</sup>。本研究通过对显性矮秆突变体 Dy 的 GA<sub>3</sub> 和 BR 激素敏感性分析,发现突变体 Dy 对 GA<sub>3</sub> 不敏感,但是对 BR 敏感,因此我们推测造成突变体 Dy 植株矮化的原因可能跟生物体内 GA 传导途径发生障碍或 BR 合成途径缺陷相关<sup>[18]</sup>。

突变体 Dy 与 7 个籼稻三系恢复系和 8 个常规粳稻品种杂交 F<sub>1</sub> 均表现出较强的降株高效应,降株高率最高达 41.23%,有望在籼稻恢复系选育和籼粳交杂种优势利用上得到应用。目前已报道的 70 多个矮秆突变体中,多数为隐性基因控制,仅少数是由显性或半显性基因控制<sup>[19]</sup>。D<sub>53</sub> 是最早报道的 1 个部分显性水稻矮化突变体,但其农艺性状较差,无法直接应用于水稻育种中<sup>[20]</sup>。杂交水稻的推广应用被誉为水稻第二次绿色革命,但研究结果表明普通籼型杂交水稻单产潜力的进一步提高难度很大。籼粳亚种间强大杂种优势的有效利用,可实现水稻单产的再次飞跃。但籼粳交 F<sub>1</sub> 存在株高超亲等问题,因此导入降株高性强的显性矮秆基因被认为是解决籼粳交 F<sub>1</sub> 株高超亲问题的有效途径。

## 参考文献:

- [1] 谷福林,翟虎渠,万建民,等. 水稻矮秆性状研究及矮源育种利用[J]. 江苏农业学报, 2003, 19(1):48-54.
- [2] 杨德卫,曾美娟,卢礼斌,等. 一个水稻矮秆突变体的遗传分析及基因定位[J]. 植物学报, 2011, 46(6):617-624.
- [3] 顾铭洪. 矮源及其在水稻育种上的利用[J]. 江苏农学院学报, 1980, 1(1):40-44.
- [4] 朱立宏,赖桂贤,滕友仁,等. 水稻显性矮秆遗传研究: I. 关于 KL908 的矮生性遗传的性质[J]. 南京农业大学学报, 1995, 18(2):1-8.
- [5] LIANG G H, GU M H, PAN X B, et al. Chromosomal location of a semidwarf gene *sd-g* in indica rice (*O. sativa* L.) [J]. Journal of Genetics & genomics, 1994, 21(4):297-304.
- [6] LI X, GU M H, LIANG G H, et al. Chromosomal location of a semidwarf gene *sd-t* in indica rice (*O. sativa* L.) [J]. Journal of Genetics & genomics, 2001, 28(1):33-40.
- [7] ZHOU F, LIN Q, ZHU L, et al. D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactonesignalling [J]. Nature, 2015, 504(7480):406-410.
- [8] 张治国,童继平,吴敬德,等. 水稻显性矮秆新基因的 RAPD 分析[J]. 安徽农业大学学报, 2003, 30(3):273-275.
- [9] 王 歆,于恒秀,唐 丁,等. 一个显性矮秆水稻突变体的获得及其遗传分析[J]. 中国农业科学, 2008, (12):3959-3966.
- [10] 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, 24:4407-4421.
- [11] 张立国. 水稻显性矮秆基因 *Epi-df* 的图位克隆、表观修饰特征分析及功能研究[D]. 南京农业大学, 2012.
- [12] TAKEDA K. Internode elongation and dwarfism in some gramineous plants[J]. Gamma Field Symp, 1977, 16: 1-18.
- [13] 张海丽,高 静,张 昊,等. 油菜素内酯对水稻细胞伸长和分裂的调控[J]. 农业生物技术学报, 2015, 23(1):71-79.
- [14] 林世成 闵绍楷. 中国水稻品种及其系谱[M]. 上海:上海科学技术出版社, 1991:1-9.
- [15] 程 灿,吴跃进,刘斌美,等. 水稻显性半矮秆基因对株高表达的影响及其对 GA<sub>3</sub> 的敏感性[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(1):25-30.
- [16] OLSZEWSKI N, SUN T P, GUBLER F. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways [J]. Plant Cell, 2002, 14(1):61-80.
- [17] CHOE S. Brassinosteroid biosynthesis and inactivation [J]. Physiology Plantarum, 2006, 126(4):539-548.
- [18] 张云辉,张所兵,林 静,等. 水稻株高基因克隆及功能分析的研究进展[J]. 中国农学通报, 2014(12):1-7.
- [19] 刘斌美,童继平,吴敬德,等. 水稻显性半矮秆突变基因的分子鉴定[J]. 分子植物育种, 2004(3):326-330.
- [20] TAKANE M, YUZO F, FUMIO K, et al. Science of the rice plant volume three genetics[M]. Tokyo: Food and Agriculture Policy Research Center, 1997: 301-317.

(责任编辑:张震林)