

# 水稻矮脆突变体 *dwf1* 的特性与基因定位

吴国超, 桑贤春, 马 娇, 朱小燕, 任德勇, 郭 爽, 蒋钰东, 杨正林, 凌英华, 何光华

(西南大学水稻研究所/转基因植物与安全控制重庆市重点实验室, 重庆 400716)

**摘要:**矮脆突变体 *dwf1* (dwarf and fragile 1) 来源于 EMS 诱变处理的籼型恢复系缙恢 10 号, 主要表现为根、茎、叶、叶鞘、子粒等器官特别脆, 同时植株变矮、叶片披垂。株高、穗长、结实率、节间长以及千粒重有不同程度降低, 细胞壁中纤维素和木质素含量下降、半纤维素含量增加, 机械强度下降。茎秆表面锯齿状突起尖锐, 薄壁细胞较野生型小、细胞大小不一致、排列紊乱, 细胞形状不规则、长度稍有变短。该突变性状受一对隐性核基因控制, 位于第 9 染色体上标记 Ind6 与 Ind4 之间, *dwf1* 相对于野生型在 LOC\_Os09g25490 第 7 外显子上有一个碱基的错义突变, 导致氨基酸由半胱氨酸突变为精氨酸, 该突变发生在基因的高度保守区域内。*dwf1* 对深入研究水稻变矮变脆机制具有重要意义。

**关键词:**水稻 (*Oryza sativa* L.); *dwf1* 突变体; 矮秆; 脆秆; 基因定位

## Genetic Analysis and Fine-Mapping of a Dwarf and Fragile Mutant *dwf1* in Rice

WU Guo-chao, SANG Xian-chun, MA Jiao, ZHU Xiao-yan, REN De-yong, GUO Shuang,  
JIANG Yu-dong, YANG Zheng-lin, LING Ying-hua, HE Guang-hua

(Rice Research Institute of Southwest University / Chongqing Key Laboratory of Application and Safety  
Control of Genetically Modified Crops, Chongqing 400716)

**Abstract:** A dwarf and fragile mutant temporarily designated as *dwf1* was screened out in the progeny of an excellent indica restorer line Jinhui 10 with seeds treated by ethyl methane sulfonate (EMS). As compared with the wild type, its plant height was shorter with drooping leaves, the roots, stems, leaves, and grains of *dwf1* displayed extremely brittle during its whole growth period. Agronomic traits such as plant height, panicle length, seed setting rate, internode length, and 1000-grain weight was lower at different degrees than those of the wild type. Comparing of the mechanical strength between *dwf1* and Jinhui 10 showed that *dwf1* mechanical strength obviously decreased. Moreover, cellulose and lignin content in *dwf1* cell wall decreased, hemicellulose content increased, and silicate content had no significant difference. Genetic analysis demonstrated that the mutational characters were controlled by a single recessive nuclear gene. A single base missense mutation arised on the seventh exon of *DWF1* gene (LOC\_Os09g25490) in *dwf1* compared with the wild type, resulting in an amino acid change from cysteine to arginine. Homologous comparison revealed that this mutation occurred in highly conserved region of *DWF1* gene. These results of *dwf1* contributed to mutational mechanism research of rice dwarf and brittle mutants.

**Key words:** rice (*Oryza sativa* L.); *dwf1* mutant; dwarf; brittle culm; fine-mapping

株型改良对提高水稻单产和品质具有重要意义, 茎秆作为株型的重要组成部分, 不仅与水稻倒伏

性直接相关, 而且关系到生物合成产物的运输。水稻茎秆突变大致分为 3 种类型, 即高度、色泽和强

收稿日期: 2013-09-10 修回日期: 2013-10-16 网络出版日期: 2014-06-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140609.1409.006.html>

基金项目: “863”(2011AA10A100); 国家科技支撑计划(2011BAD35B02-05); 重庆市攻尖项目

第一作者研究方向为水稻分子育种。E-mail: wuguochao.hi@163.com

通信作者: 何光华, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: hegh@swu.edu.cn

度,其中株高和机械强度尤为重要。

株高是水稻重要的农艺性状之一,与品种抗倒伏、抗病虫害、光合强度和丰产潜性等诸多因素密切相关。在水稻中,正式命名的与株高有关的基因已逾 90 个,其中有 *d1*、*d2*、*d3* 等矮秆基因,*sd-1*、*sd-g*、*sd-n*、*sdt2*、*sds1* 等半矮秆基因,*eui1*、*eui2*、*OsGA20ox1* 等高秆基因<sup>[1-12]</sup>。其中由半矮秆基因 *sd-1* 应用引发的“绿色革命”促进了水稻产量的大幅度提高,对解决日益增加的粮食危机具有重大意义,但可能存在因单一遗传带来的风险<sup>[13]</sup>。因此,新型矮源突变体的鉴定和新型矮源基因的克隆对于水稻生产育种具有重要意义<sup>[14]</sup>。

茎秆机械强度是水稻生产中一个重要的农艺性状,为水稻适应不同栽培环境起到重要作用。提高水稻茎秆机械强度可增强抗倒伏能力,对提高水稻产量、抗倒伏、抗病、抗虫和抗逆性具有重要意义。而降低水稻茎秆机械强度,可以使茎秆变得脆嫩,易于用作动物饲料和秸秆还田。水稻茎秆机械强度反映其细胞壁的物理特性,细胞壁中纤维素、木质素等在植株生长过程中起着维持细胞性状和机械支撑等作用。目前,发现并命名的水稻脆性突变体有 20 余个,其中 *bc1*、*bc6*、*bc12*、*bc15* 等 10 余个基因已被克隆<sup>[14-30]</sup>,为进一步了解植物细胞壁物质的沉积和细胞壁力量决定的分子机制奠定了基础。

本研究从 EMS 诱变库中获得一个株高变矮,同时茎秆变脆的脆茎矮秆突变体 *dwf1*,对其农艺性状、细胞壁成分、叶片拉力、叶片和茎秆组织进行分析,并进行基因定位和克隆,旨在为该突变体的进一步研究和应用奠定基础,为“谷草两用”水稻品种培育提供新材料。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

突变体 *dwf1* 是由籼型恢复系缙恢 10 号经 EMS 诱变而来,经过连续多代自交观察,确认该突变体突变性状能够稳定遗传。2011 年,利用不育系西农 1A 与突变体 *dwf1* 配制杂交组合,收获  $F_1$  种子,同年,于海南种植并收获  $F_2$  种子。2012 年,在西南大学水稻研究所分别种植亲本、 $F_1$  和  $F_2$  群体,分蘖期选取  $F_2$  分离群体中具有突变表型的隐性纯合单株用于基因定位。

### 1.2 遗传和农艺性状分析

成熟期调查统计  $F_2$  分离群体中正常单株和突

变单株,用统计学方法进行遗传分析。分别选野生型和 *dwf1* 小区中间单株各 10 株,考查株高、穗长、节间长度、有效穗数、每穗实粒数、结实率、千粒重等农艺性状。

### 1.3 细胞壁组分含量分析

分蘖期分别选取长势相对一致的野生型和 *dwf1* 单株各 10 株,105 °C 杀青 1 h,65 °C 烘干 24 h,粉碎后过 40 目筛,装入样品袋备用。采用范氏 (Van Soest) 洗涤纤维分析法测定中性洗涤纤维 (NDF, neutral detergent fiber) 和酸性洗涤纤维 (ADF, acid detergent fiber)。

### 1.4 叶片拉力强度测定

分别选取成熟期野生型和 *dwf1* 剑叶 10 片,取叶片中间部位 8 cm 于 Bose 动静态疲劳试验机 ELF3330 上进行抗拉力测试,参数调整速度为 0.5 mm/s,夹距为 50 mm,每秒记录 2000 个位移和拉力值。

### 1.5 组织学分析

参照 H. Xiao 等<sup>[31]</sup>的方法,分别选取抽穗期野生型和 *dwf1* 剑叶、倒 2 节于 FAA 固定液 (50% 无水乙醇,0.9 mol/L 的冰乙酸和 3.7% 甲醛) 中 4 °C 固定 16 h 以上,经乙醇梯度脱水和二甲苯透明后用石蜡包埋。切片厚度为 10  $\mu\text{m}$ ,经 1% 番红和 1% 快绿对染后于尼康 E600 光学显微镜下观察照相。

### 1.6 基因定位

采用 BSA 法定位目标基因<sup>[32]</sup>,即根据  $F_2$  植株表型,分别选取 10 株正常单株和 10 株突变单株,剪取等量叶片,构成正常基因池和突变基因池。按 CTAB 法提取亲本和基因池 DNA<sup>[33]</sup>、碱煮法提取群体 DNA<sup>[34]</sup>。

SSR 标记参照 <http://www.gramene.org/microsat/>,InDel 标记来源于用籼型恢复系品种缙恢 10 号和籼型不育系品种西农 1A 之间的差异序列。PCR 反应体系 25  $\mu\text{L}$  包括:2.5  $\mu\text{L}$  的 10  $\times$  PCR buffer,1.5  $\mu\text{L}$  的 25 mmol/L  $\text{MgCl}_2$ ,1.0  $\mu\text{L}$  的 2.5 mmol/L dNTPs,15.8  $\mu\text{L}$  的  $\text{ddH}_2\text{O}$ ,2.0  $\mu\text{L}$  的 10  $\mu\text{mol/L}$  引物,2.0  $\mu\text{L}$  的模板 DNA 和 0.2  $\mu\text{L}$  的 5U/ $\mu\text{L}$  *Taq* DNA 聚合酶。PCR 程序为 94 °C 预变性 5 min;94 °C 变性 30 s,55 °C 退火 30 s,72 °C 延伸 45 s,35 个循环;72 °C 再延伸 10 min。PCR 产物经 10% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离后,快速银染并观察<sup>[35]</sup>。

### 1.7 图谱构建

$F_2$  定位群体中,将具有西农 1A 带型的单株记为 A,具有 *dwf1* 突变亲本带型的单株记为 B,具有杂合

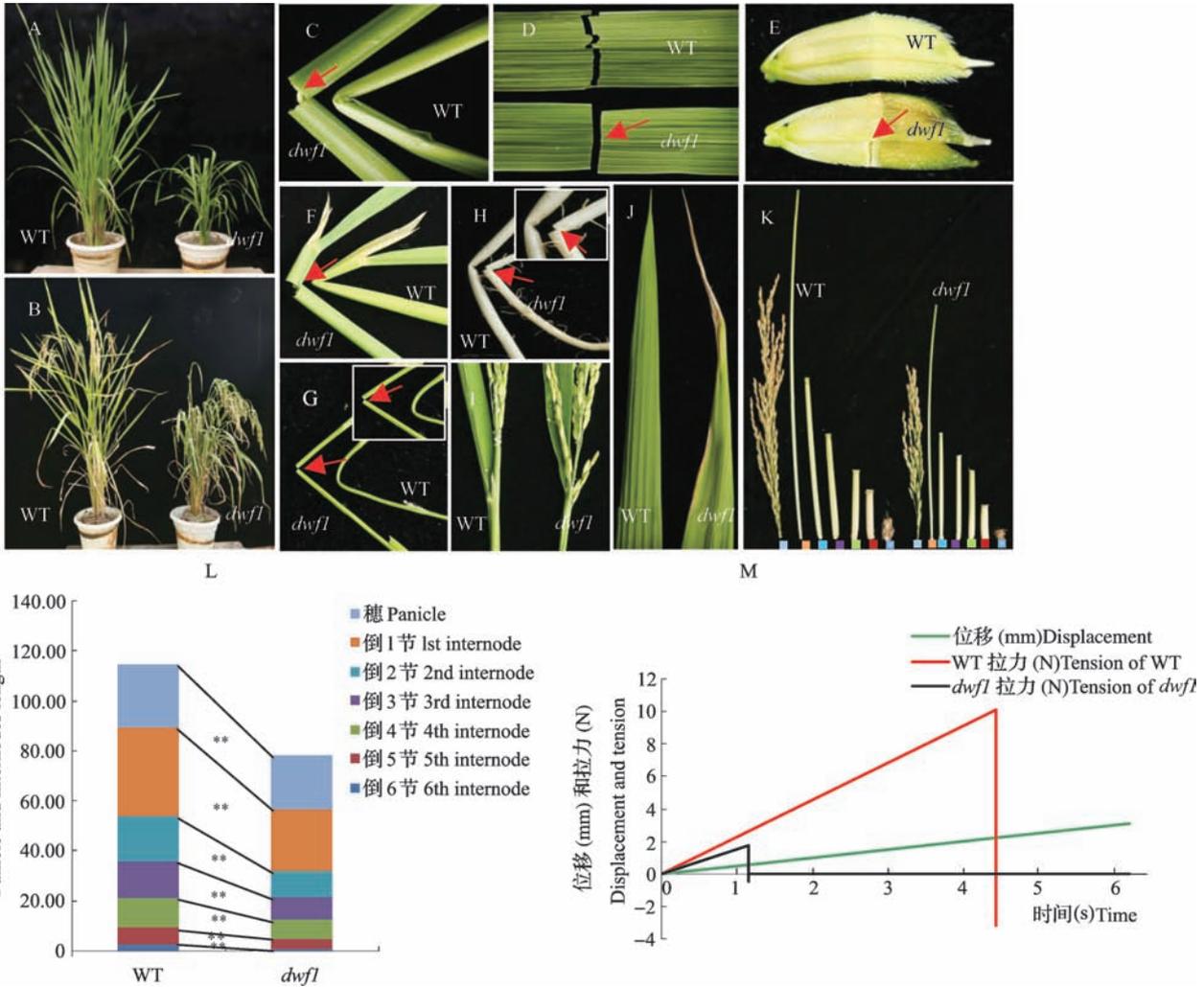
带型的单株记为 H。根据公式  $[(H + 2A)/2n] \times 100$  计算遗传距离并构建连锁图谱,其中  $H$  表示定位群体中出现杂合体带型单株的数量,  $A$  表示出现西农 1A 正常带型的单株数,  $n$  表示用于定位的隐性群体总株数。

## 2 结果与分析

### 2.1 *dwf1* 的表型特征和农艺性状分析

与野生型相比,突变体 *dwf1* 表现为株高明显降低,茎秆、叶片、子粒、叶鞘、枝梗和根较脆且全生育期表现,叶片披垂,叶尖枯死,略有包穗(图 1 A~J)。

突变体 *dwf1* 节间数目与野生型相比没有变化,但对应节的节间长度较野生型有不同程度的减少,均达到极显著差异(图 1 K~L)。叶片拉力测定表明:野生型的抗拉力为 10.08 N,突变体 *dwf1* 抗拉力为 1.70 N,拉断时野生型延展了 2.21 mm,突变体 *dwf1* 仅延展了 0.57 mm,并且突变体 *dwf1* 断面极为平整,而野生型断面较不规则(图 1 D、M)。突变体株高、穗长、每穗粒数、结实率、千粒重较野生型明显减少,其中株高降低 32.6%、穗长降低 15.3%、每穗实粒数减少 46.9%、结实率下降 29.1%、千粒重降低 26.7%(表 1)。



A: 拔节期野生型(WT)和突变体 *dwf1* 植株; B: 成熟期野生型(WT)和突变体 *dwf1* 植株; C、D、E、F、G、H: 野生型(WT)和突变体 *dwf1* 茎秆、叶片、子粒、叶鞘、枝梗和根断面比较; I: 野生型(WT)和突变体 *dwf1* 穗伸出度对比; J: 野生型(WT)和突变体 *dwf1* 叶尖比较; K、L: 野生型(WT)和突变体 *dwf1* 节间长对比; M: 野生型与突变体 *dwf1* 叶片机械强度比较。\* 和 \*\* 分别表示显著差异( $P < 0.05$ )和极显著差异( $P < 0.01$ ),下同

图 1 野生型和突变体 *dwf1* 表型

Fig. 1 Phenotype of wide type and mutant *dwf1*

表 1 野生型与突变体农艺性状分析

Table 1 Agronomic traits of the wild type and mutants

性状	株高 (cm)	穗长 (cm)	每穗实粒数 Filled	结实率 (%)	有效穗数 Effective	千粒重 (g)
Trait	Plant height	Panicle length	grains per panicle	Seed-setting rate	panicle number	1000-grain weight
野生型 WT	109.85 ± 4.15	25.19 ± 1.57	156.60 ± 7.14	88.83 ± 0.04	13.90 ± 2.08	26.54 ± 0.12
突变体 <i>dwf1</i>	73.99 ± 5.55**	21.34 ± 1.59**	83.10 ± 6.69**	62.99 ± 0.06**	7.30 ± 1.25**	19.45 ± 0.48**

## 2.2 *dwf1* 的细胞壁组分含量分析

测定分蘖期野生型和突变体 *dwf1* 细胞壁主要组成成分纤维素、半纤维素、木质素和硅酸盐的含量,结果表明(图 2):与野生型相比,突变体中纤维素含量降低 21.44%、半纤维素含量增加 23.23%、木质素含量降低 26.12%,3 种成分均达到极显著差异,但二者硅酸盐含量无显著差异。

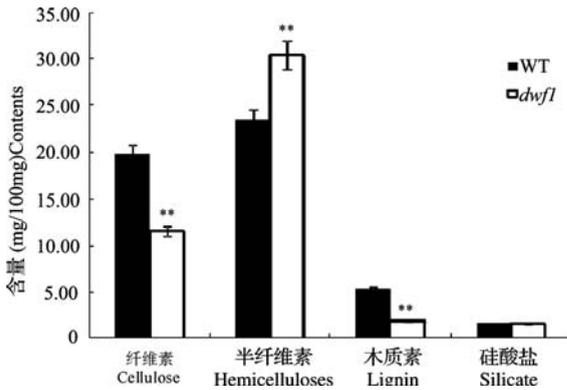
图 2 野生型与突变体 *dwf1* 细胞壁组分含量测定

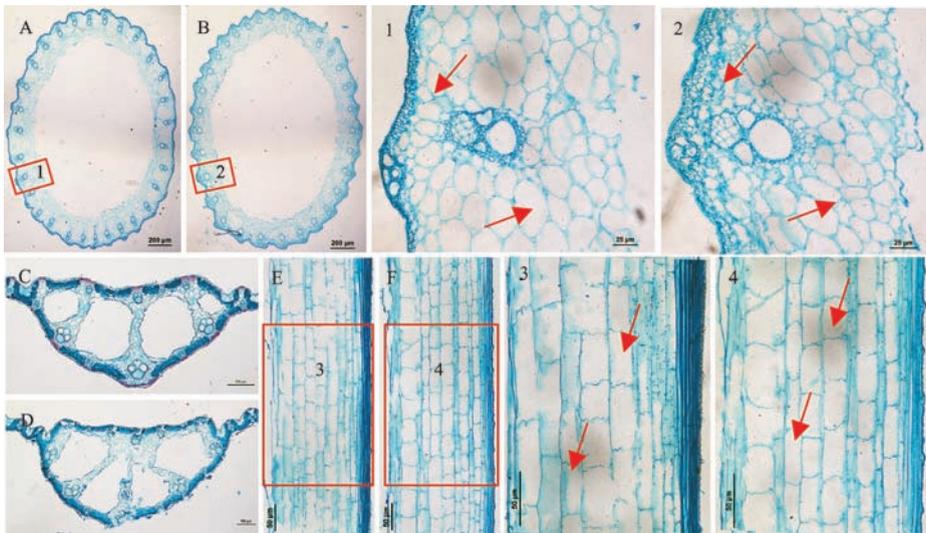
Fig. 2 The ingredient of cell wall of wild type and mutant *dwf1*

## 2.3 *dwf1* 的组织学分析

分析成熟期野生型和突变体倒 2 节和剑叶石蜡切片发现:野生型的茎秆表面(小维管束所在的地方)较突变体平滑(图 3A),突变体的茎秆表面锯齿状的突起更为尖锐(图 3B);野生型薄壁细胞规则,大小和排列较均匀(图 3A-1),主叶脉中间 2 个气腔较大、两侧 2 个气腔较小(图 3C),而突变体薄壁细胞较野生型小,并且同一层面上的细胞大小不一致、排列紊乱(图 3B-2),4 个气腔大小一致(图 3D);茎秆纵切面上,从外到内野生型细胞规则且逐层变大,而突变体细胞大小随机排列,与层数无关,且细胞形状也不规则,细胞长度稍有变短(图 3E~F)。

## 2.4 *dwf1* 的遗传分析

利用表型正常的西农 1A 与突变体 *dwf1* 配制杂交组合,所有  $F_1$  植株表型正常,而在  $F_2$  群体中出现明显的表型分离。从 3103 株  $F_2$  群体中获得正常单株 2347 株,突变单株 756 株,经  $\chi^2$  测验,正常单株和突变株符合 3:1 分离比( $\chi^2 = 1.67 < \chi_{0.05,1}^2 = 3.84$ ),表明 *dwf1* 受一对隐性核基因控制。



A:野生型倒 2 节横切面;B:*dwf1* 倒 2 节横切面;1、2 分别为 A、B 红框中部分放大图;C:野生型倒 2 叶主脉横切面;

D:*dwf1* 倒 2 叶主脉横切面;E:野生型倒 2 节纵切面;F:*dwf1* 倒 2 节纵切面;3、4 分别为 E、F 红框中部分放大图

A: Cross section of the second node of the wild type, B: Cross section of second node of the *dwf1*, C, D: Cross section of the second leaf of the wild type and *dwf1*, E: Vertical section of the second node of the wild type, F: Vertical section of second node of *dwf1*, 1, 2, 3, 4: Close-up images of the cross section of WT and *dwf1* in A, B, C, D, respectively

图 3 野生型与突变体 *dwf1* 形态和组织学分析

Fig. 3 Morphological and histological analysis of the wild type and mutant *dwf1*

## 2.5 *dwf1* 的基因定位

从均匀分布在水稻 12 条染色体上的 480 对 SSR 标记引物中筛选出 98 对引物在亲本西农 1A 和 *dwf1* 间表现出多态性,其中第 9 染色体上 RM201 在正常基因池和突变基因池之间表现差异,利用  $F_2$  群体中的 20 株正常单株和 20 株突变单株进一步验证得出 RM201 与该突变位点连锁。在 RM201 上下游各设计 8 对 InDel 标记引物,其中多态性引物 Ind1 也表现出连锁且所有重组子与 RM201 重组子不同,初步将 *dwf1* 基因定位于 Ind1 和 RM201 之间,遗传距离分别为 3.35 cM 和 4.34 cM。在 Ind1 和 RM201 之间进一步发展具有多态性的 5 对 InDel 引物和 1 对 SSR 引物(表 2),利用 756 株隐性单株最终将 *DWF1* 基因定位在 Ind6 和 Ind4 之间,重组子个数分别为 4 和 12,遗传距离分别为 0.30 cM 和 0.91 cM(图 4)。将该区间内纤维素合成酶—CESA9、纤维素合成酶家族 C—CSLC2、木聚糖酶抑制剂等几个与脆性有关的基因作为候选基因进行测序,结果表明,与野生型缙恢 10 号相比,突变体 *dwf1* 纤维素合

表 2 第 9 染色体上的 7 个连锁标记

Table 2 Seven polymorphic markers used in the fine mapping on chromosome 9 of rice

标记 Marker	正向引物 Forward primer(5'-3')	反向引物 Reverse primer(5'-3')
Ind1	CACGAGGCTCTCG- CAATT	ATGATGAGCTTGGAGC- CTTC
Ind2	GATATGAGTTGCATGT- GAGAGC	CTAGTGGGTCCCATG- CAAA
Ind3	CGTGCAAGTCTTGT- TAGTTT	AGTAATTTGGTCTACAAG- GAGTGG
Ind4	GCTTGCTAATAAC- TACTCTCTCTGTC	GCAATATAATGCTGTGTA- ATCCC
Ind5	AATGTGTGTGTGTT- GCTTGCT	CTGATGGGCTTCTCGTA- ATCTA
Ind6	GATCAAAGTGAAG- TAGTTTGATTTC	AAATGTCTCAGATTGAT- TATTGGA
RM24311	CCTTTGGTTAGCTCTT- GGATTTC	GCATGCTTGCCATCACT- TAGC

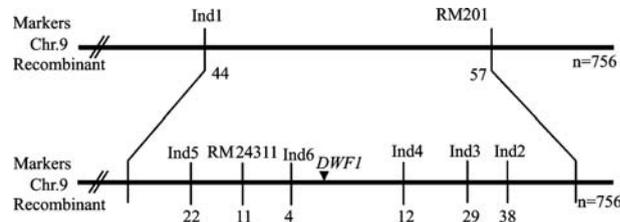


图 4 *DWF1* 基因在第 9 染色体上的分子定位

Fig. 4 Molecular mapping of *DWF1* on the chromosome 9

成酶—CESA9(LOC\_Os09g25490)第 2208 个碱基发生突变,该突变位于第 7 外显子上,导致该基因上第 554 个密码子由 TGC 突变为 CGC,氨基酸由半胱氨酸(Cys)变为精氨酸(Arg)。

## 3 讨论

水稻茎秆机械强度是水稻产量重要的农艺性状之一。提高茎秆机械强度,对增强水稻适应栽培环境、增强抗倒伏能力、提高水稻产量具有重要作用。植物中维持细胞机械强度的主要成分是纤维素和木质素,其中纤维素广泛存在于初生壁和次生壁中,维持细胞的大小、形状、形成和分化并最终决定植物的生长;而木质素主要存在于次生壁中,维持植物的纵向生长,木质素含量的降低可能会使植物丧失直立生长能力。在已报道的脆茎突变体中,纤维素的含量都有不同程度的降低,除 *bc5* 半纤维素含量降低外,*bc3*、*bc6*、*bc7*、*dwb1*、*dfr*、*fp2* 等半纤维素含量升高,*bc7*、*bc15*、*dwb1*、*nbc(t)* 木质素含量升高,*dfr*、*fp2* 木质素含量降低。本研究中 *dwf1* 突变体中纤维素和木质素含量降低,半纤维素含量增加,这与突变体 *dfr*、*fp2* 等的研究结果一致。与野生型相比,*fp2* 纤维素含量下降 25%,木质素下降 32%,半纤维素含量上升 31%;*dfr* 纤维素含量下降 34.6%,木质素含量下降 28.9%,半纤维素含量上升 62.9%;而 *dwf1* 纤维素含量下降 41.6%,木质素含量下降 63.4%,半纤维素含量上升 29.9%。

突变体 *dwf1* 除整株明显变脆以外,还伴随着植株变矮、叶片披垂、叶尖干枯、略有包穗等多效表型。在众多机械强度降低的拟南芥突变体中,也往往伴有多效性表型,如剑蛋白突变体 *fra2*、*kor* 突变体和 *eli1* 突变体等<sup>[36-38]</sup>。由于剑蛋白的突变造成细胞对生长钝感而使剑蛋白突变体 *fra2* 表现为矮化表型<sup>[39]</sup>,但对于细胞如何感知植物体的生长信号以及参与调控其生长的信号分子及机理仍不十分清楚。植株变矮一般是由于细胞数目减少或者细胞变小引起的<sup>[40-42]</sup>。通过对野生型和 *dwf1* 突变体茎的纵切比较分析发现突变体的细胞长度未发生明显变化,而宽度发生了不同程度的变化,故推测突变体的矮化可能是由于细胞数目减少引起的。R. Takeda<sup>[43]</sup> 将水稻矮秆突变体分为 *dn*、*dm*、*sh*、*d6* 和 *n1* 等 5 种类型,已克隆的水稻矮秆突变体中大部分是 *dm* 型矮秆突变体,只有 *dwb1* 等少数表现为节间均匀缩短的 *dn* 型,*dwf1* 也表现为为数不多的 *dn* 型,这对深入研究水稻矮化的机理具有重要意义。

同 *bc88*<sup>[44]</sup> 一样, *dwf1* 也是 *bc6* 的一个等位基因, 是通过 EMS 诱变不同亲本得到的, *bc6* 亲本为 IR68, *bc88* 亲本为武运梗 7 号, *dwf1* 亲本为缙恢 10 号。 *bc88* 突变位点位于第 5 外显子上, *bc6* 和 *dwf1* 突变位点位于第 7 外显子上, *bc6* 的突变 (AGG → GGG) 导致精氨酸变为甘氨酸, *bc88* 的突变 (CCG → CTG) 导致脯氨酸变为亮氨酸, *dwf1* 的突变 (TGC → CGC) 导致半胱氨酸变为精氨酸。 *dwf1* 与 *bc88* 表型大致相似, 都表现为全生育期变脆、植株变矮、分蘖减少、节间变短、叶尖枯死等多效表型, 另外, *dwf1* 还表现出叶片披垂、略有包穗, 并且根、叶鞘、枝梗和子粒都表现出明显的脆性, 这一现象在 *bc88* 中未见报道; *bc88* 抽穗期延迟而 *dwf1* 抽穗期与野生型一致。 *bc6* 植株除表现脆性外并无变矮、叶片披垂、包穗等多效表型。在遗传机理上, *bc6* 由半显性单基因控制, *dwf1* 和 *bc88* 受隐性单基因控制。突变体 *dwf1* 突变位点与 *bc6* 和 *bc88* 不一样, 从而导致最终表型上有一些相同和不同的变异, 其中一个原因可能是 *dwf1* 的突变导致了该蛋白重要氨基酸变化, 另一个原因可能是野生型背景的差异, *dwf1* 野生型为籼稻, 而 *bc6* 和 *bc88* 野生型为粳稻。 *dwf1*、*bc6* 和 *bc88* 突变为点同样发生在保守区域内, *dwf1* 的错义突变导致了更多抑制表型, 这对进一步研究该基因、深入探讨变矮变脆机制具有重要意义。

## 4 结论

*dwf1* 突变体全生育期表现整株易脆, 机械拉力明显降低, 同时表现出植株变矮、叶片披垂、叶尖枯死等表型; 株高、穗长、每穗实粒数、结实率、节间长以及千粒重都有不同程度降低; 纤维素和木质素含量下降, 半纤维素含量增加。 *dwf1* 相对于野生型在 *dwf1* (LOC\_Os09g25490) 第 7 外显子上有一个碱基的错义突变, 导致氨基酸由半胱氨酸变为精氨酸。同源比对显示, 该突变发生在该基因的高度保守区域内。 *dwf1* 对深入研究水稻变矮变脆机制具有重要意义。

## 参考文献

- [1] Silverstone A L, Sun T P. Gibberellins and the green revolution [J]. Trends Plant Sci, 2000, 5(1): 1-2
- [2] Nagano H, Onishi K, Ogasawara M, et al. Genealogy of the "Green Revolution" gene in rice [J]. Genes Genet Syst, 2005, 80(5): 351-356
- [3] Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, et al. 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* [J]. Plant Cell, 2001, 13(5): 999-1010
- [4] Griffiths J, Murase K, Rieu I, et al. Genetic characterization and functional analysis of the *GID1* gibberellin receptors in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2006, 18(12): 3399-3414
- [5] Gomi K, Sasaki A, Itoh H, et al. *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 [J]. Plant J, 2004, 37(4): 626-634
- [6] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Shimizu-Sato S, et al. Loss-of-function of a rice brassinosteroid biosynthetic enzyme, C-6 oxidase, prevents the organized arrangement and polar elongation of cells in the leaves and stem [J]. Plant J, 2002, 32(4): 495-508
- [7] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Umemura K, et al. A rice brassinosteroid-deficient mutant, *ebisu dwarf (d2)*, is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450 [J]. Plant Cell, 2003, 15(12): 2900-2910
- [8] Tanabe S, Ashikari M, Fujioka S, et al. *ccA* novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, *dwarf11*, with reduced seed length [J]. Plant Cell, 2005, 17(3): 776-790
- [9] Sakamoto T, Morinaka Y, Ohnishi T, et al. Erect leaves caused by brassinosteroid deficiency increase biomass production and grain yield in rice [J]. Nat Biotechnol, 2006, 24(1): 105-109
- [10] 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
- [11] Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, et al. Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive I homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint [J]. Plant Cell, 2000, 12(9): 1591-1606
- [12] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(34): 13839-13844
- [13] Liang G H, Cao X Y, Sui J M, et al. Fine mapping of a semidwarf gene *sd-g* in indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Chin Sci Bull, 2004, 49(9): 900-904
- [14] Kokubo A, Kuraishi S, Sakurain N. Culm strength of barley correlation among maximum bending stress, cell wall dimensions, and cellulose content [J]. Plant Physiol, 1989, 91(3): 876-882
- [15] Nalam V J, Vales M I, Watson C J W, et al. Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112: 373-381
- [16] Wang H F, Wu Y M, Liu J X, et al. Morphological fractions, chemical compositions and in vitro gas production of rice straw from wild and brittle culm1 variety harvested at different growth stages [J]. Anim Feed Sci Technol, 2006, 129(1-2): 159-171
- [17] Johnson S E, Angeles O R, Bard D S, et al. Faster anaerobic decomposition of a brittle straw rice mutant: Implications for residue management [J]. Soil Biol Biochem, 2006, 38(7): 1880-1892
- [18] Tanaka K, Murata K, Yamazaki M, et al. Three distinct rice cellulose synthase catalytic subunit genes required for cellulose synthesis in the secondary wall [J]. Plant Physiol, 2003, 133(1): 73-83
- [19] Shao G S, Chen M X, Zhang X F, et al. Cadmium accumulation and its toxicity in brittle culm1 (*bc1*), a fragile rice mutant [J]. Rice Sci, 2007, 14(3): 217-222
- [20] Aohara T, Kotake T, Kaneko Y, et al. Rice BRITTLE CULM 5 (BRITTLE NODE) is involved in secondary cell wall formation in the sclerenchyma tissue of nodes [J]. Plant Cell Physiol, 2009, 50(11): 1886-1897
- [21] Kotake T, Aohara T, Hirano K, et al. Rice brittle culm 6 encodes a dominant-negative form of CesA protein that perturbs cellulose synthesis in secondary cell walls [J]. J Exp Bot, 2011, 62(6): 2053-2062

