水稻矮生功能基因研究进展

王 嫚，赵苑秀，刘自强

（华南农业大学农学院，广州 510642）

摘要：矮生性是与水稻产量密切相关重要的农艺性状。水稻矮生基因的克隆和功能研究对了解水稻矮秆性状与产量的关系十分重要。通过系统归纳水稻株高研究现状，对已克隆的水稻矮生基因按作用机理进行系统分类，为矮化育种中新矮源基因的选用提供参考。

关键词：作物遗传学；矮生性；综述；矮秆基因；水稻；基因克隆

中图分类号：S511 **文献标识码：**A **文章编号：**1674-2850(2018)21-2124-11

Progress on dwarfism-related functional genes in rice

WANG Man, ZHAO Yuanxiu, LIU Ziqiang

(*College of Agriculture*, *South China Agricultural University*, *Guangzhou* 510642, *China*)

Abstract: Dwarfism is an important agronomic trait that contributes to rice yield. Cloning and functional analysis of the dwarfism related genes have an important role in understanding the mechanism of dwarfism and yield in rice. This review briefly summarized the achievements in elucidating the mechanisms of rice height. The cloned dwarf genes which were classified according its function in this review could be used as reference for selecting new dwarf genes in dwarf rice breeding.

Key words: crop genetics; dwarfism; review; dwarf gene; rice; gene cloning

0 引言

株高是水稻的重要农艺性状，适度矮秆有利于水稻抗倒伏，并直接关系到水稻的收获指数和增产潜力。矮化育种使水稻的单产水平得到大幅度提高，引发了水稻生产的“绿色革命”。

水稻矮生性的遗传主要由基因控制。1980 年成立的日本水稻基因连锁群和命名委员会（The Japanese Committee on Nomenclature and Linkage Groups of Rice Gene）将矮秆基因和半矮秆基因统一以符号 *d* 和 *sd* 分别表示，根据被鉴定的时间顺序依次向后编号。至 2015 年，已分别从 *d1* 编录至 *d62*，从 *sd1* 编录至 *sd8*（http://www.shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabaseV4/gene/list）. 虽然已鉴定出众多的矮秆基因，但目前在生产上广泛利用的矮秆基因却依然为绿色革命基因 *sd1*. 卢永根等[1]也研究发现我国籼稻四大矮源（矮脚南特、矮仔占、低脚乌尖和矮脚仔）的矮生性均由同一对隐性基因 *sd1* 控制，可见现代品种的矮源单一，同一矮生基因的广泛利用可能潜伏着遗传种质单一化所带来的风险。

水稻植株矮化是矮生基因表达的结果，同时也受修饰基因、抑制基因及其外界条件的影响。一般认为矮秆基因的作用能直接导致水稻植株形态学和细胞学的变化，如节间变短、细胞个数减少，从而造成了植物矮化。矮秆基因的表达主要受到各种激素的调控。近些年来，科学家们利用矮杆突变体或基因过量表达植株已鉴定和克隆了编码赤霉素（GA）、油菜素内酯（BR）和独脚金内酯（SL）生物合成或信号

基金项目：国家自然科学基金（31571483）；广东省自然科学基金（2015A030313415）

作者简介：王嫚（1993—），女，硕士研究生，主要研究方向：作物遗传育种

通信联系人：刘自强，副教授，主要研究方向：水稻分子遗传和遗传育种. E-mail: zqliu@scau.edu.cn

转导途径的相关基因，证明了 GA、BR 和 SL 参与植物节间的发育过程，是决定植物高度的三个重要因子。目前，已有近 100 个水稻矮生基因被克隆，超过一半的基因与 GA、BR 和 SL 的生物合成和信号转导相关。本文对目前已克隆的矮生基因的重要研究进展做简要概述，供水稻遗传育种工作者参考，以探寻这些矮生基因作为育种中新矮源的应用前景。

1 GA 生物合成与信号转导相关矮生基因

GA 是一种广泛存在的植物激素，可刺激叶和芽的生长。影响水稻体内 GA 含量和信号转导的基因往往也会引起植株的矮生（如表 1 所示）。

表 1 水稻 GA 生物合成与信号转导相关矮生基因

Tab. 1 Dwarfism-related genes involved in GA biosynthesis and signal transduction in rice

基因符号	染色体	生物学过程	参考文献	基因符号	染色体	生物学过程	参考文献
D18/OsGA3ox2	1	GA 生物合成途径	[2]	*NAL3/OsWOX3A*	12	GA 生物合成调节	[17]
DGL1	1	GA 生物合成途径	[3]	*DWT1*	1	GA 信号转导	[18]
SD1/OsGA20ox2	1	GA 生物合成途径	[4]～[6]	*D-h*	1	GA 信号转导	[19]
OsGA20ox1	3	GA 生物合成途径	[7]	*GID2*	2	GA 信号转导	[20]
OsGA2ox6	4	GA 生物合成途径	[8]	*OsYABBY4*	2	GA 信号转导	[21]
OsKS1	4	GA 生物合成途径	[9]	*SLR1/OsGAI*	3	GA 信号转导	[22]
SBI/OsGA2ox5	5	GA 生物合成途径	[10]	*OsSIN*	3	GA 信号转导	[23]
D35	6	GA 生物合成途径	[11]	*EL1*	3	GA 信号转导	[24]
OsGRX6	1	GA 生物合成调节	[12]	*OsAPC6*	3	GA 信号转导	[25]
OsRH2	1	GA 生物合成调节	[13]	*OsAP2-39*	4	GA 信号转导	[26]
DRUS2	1	GA 生物合成调节	[14]	*OsGRF3*	4	GA 信号转导	[27]
ZFP185	2	GA 生物合成调节	[15]	*GID1*	5	GA 信号转导	[28]
DRUS1	3	GA 生物合成调节	[14]	*EUI1*	5	GA 信号转导	[29]
OsRH34	3	GA 生物合成调节	[13]	*D1/RGA1*	5	GA 信号转导	[30]
BC12	9	GA 生物合成调节	[16]	*OsDOG*	8	GA 信号转导	[31]
NAL2/OsWOX3A	11	GA 生物合成调节	[17]				

在水稻 GA 合成相关基因的克隆研究方面，2002 年 3 个研究小组同时成功克隆了水稻第 1 染色体上的“绿色革命”基因 *SD1*[4~6]，该基因编码由 389 个氨基酸组成的 GA20 氧化酶 2（*OsGA20ox2*），其是 GA 合成途径中的关键酶，催化 GA53 转换为 GA20. OIKAWA 等[7]克隆了水稻第 3 染色体上 *OsGA20ox1*，其编码 1 个由 371 个氨基酸组成的 GA20 氧化酶，该酶是催化 GA 生物合成倒数第二步反应的关键酶。LO 等[8]克隆了位于水稻第 4 染色体上的 *OsGA2ox6* 基因，其编码 1 个由 358 个氨基酸组成的 GA2 氧化酶，该酶通过 2β-羟基化作用在 GA 的分解代谢途径中扮演着重要的角色。ITOH 等[11]克隆了水稻 *D35* 基因，其编码 GA 合成的初始阶段起作用的内根–贝壳杉烯氧化酶（KO 酶）。

很多转录因子可以调节 GA 合成中的关键酶的表达，间接引起体内 GA 含量的变化，从而引起植株的矮化（如表 1 所示），在这些基因的突变体中外施 GA 往往能减缓矮化的表型，例如过量表达 *OsGRX6* 会引起植株矮化，但是喷施 GA 后，矮化现象消失，过量表达 *OsGRX6* 的植株恢复到野生型的植株高度[12]。

已克隆的与 GA 信号转导相关的基因主要有 *GID2*[20, 32]、*SLR1*[22]、*GID1*[28, 33]、*EUI1*[29]、*D1*[30, 34]等。*GID2* 基因的 cDNA 全长 1 577 bp，仅有 1 个外显子，编码 1 个含 212 个氨基酸的 SCF E3 复合体的 F-box 亚基，该亚基是 GA 信号转导中的一个正调节因子，可调节 GA 信号转导中抑制因子 *SLR1* 的降解，从而抑制 GA 信号向下游的转导[20, 32]。而 SLR1 蛋白是 GA 信号转导的负调控因子，序列分析表明野生型水稻中

SLR1 基因编码 1 个由 625 个氨基酸组成的蛋白质，与小麦的 *RHT-D1*、玉米的 *D8*、拟南芥的 *GAI*、*RGA* 高度同源[22]。UEGUCHI-TANAKA 等[28, 33]研究克隆了 *GID1*，其 cDNA 全长 2 156 bp，有 2 个外显子，编码一条由 354 个氨基酸组成的可溶性 GA 信号受体，其类似于激素敏感的脂肪酶，对具有生物活性的 GAs 具有高度的亲和性。长穗颈基因 *EUI1* 也起到 GA 信号调控作用，编码 1 个由 577 个氨基酸组成的细胞色素 P450 单加氧酶，该酶催化非 13-羟基化 GA 的 16α,17-环氧化，在 GA 介导的细胞伸长中起负调控作用，是起 GA 灭活作用的一种酶[29]。ASHIKARI 等[34]利用图位克隆方法分离了水稻的 *D1* 基因，它编码 1 个与 GA 信号转导相关的 GTP 结合蛋白（G 蛋白）的 α 亚基，在 *d1* 突变体中，该位点上有 833 bp 的缺失，从而造成 G 蛋白失活。

2　BR 生物合成与信号转导相关矮生基因

BR 在植物的种子休眠与萌发、器官分化、维管组织发育、开花、衰老及向性建成等各个生长发育的重要过程中起到重要的调控作用。BR 与其他信号分子例如光之间存在密切联系，与其他激素存在相互作用及调节。影响水稻 BR 生物合成和信号转导同样也会引起植株的矮生（如表 2 所示）。

表 2　水稻 BR 生物合成与信号转导相关矮生基因

Tab. 2　Dwarfism-related genes involved in BR biosynthesis and signal transduction in rice

基因符号	染色体	生物学过程	参考文献	基因符号	染色体	生物学过程	参考文献
D2	1	BR 生物合成途径	[35]	*OsGRF4*	2	BR 信号转导	[27]
BRD1	3	BR 生物合成途径	[36]	*TUD1/DSG1*	3	BR 信号转导	[42]~[43]
OsDWARF4	3	BR 生物合成途径	[37]	*GSK2*	5	BR 信号转导	[44]
D11	4	BR 生物合成途径	[38]	*OsOFP19*	5	BR 信号转导	[45]
BRD2	10	BR 生物合成途径	[39]	*DLT/D62/SMOS2*	6	BR 信号转导	[46]~[47]
SLG	8	BR 生物合成调控	[40]	*OsBZR1*	7	BR 信号转导	[48]
D61/OsBRI1	1	BR 信号转导	[41]	*OsBAK1/OsSERK1*	8	BR 信号转导	[49]

在水稻中，已克隆的与 BR 合成相关的基因包括 *D2*[35]、*BRD1*[36, 50]、*OsDWARF4*[37]、*D11*[38]、*BRD2*[39] 和 *SLG*[40]等，与 BR 信号转导相关的基因主要有 *D61*[41]、*GSK2*[44]、*DLT*/*D62*/*SMOS2*[46~47]、*OsBZR1*[48] 和 *OsBAK1*[49]等。*D2* 的编码产物是 BR 生物合成过程中的一种关键酶，该酶属于细胞色素 P450 家族 CYP90D 类，*D2* 由 8 个外显子和 7 个内含子组成，编码由 490 个氨基酸组成的蛋白质产物。表型严重的 *d2-1* 为外显子 1 中编码第 83 位氨基酸的 AAG→TAG，导致编译提前终止；*d2-2* 是外显子 4 中编码第 305 位氨基酸的 CCG→TCG，导致脯氨酸变为丝氨酸[35]。*brd1* 是来源于日本晴的隐性矮秆突变体，两个小组利用来自番茄和拟南芥的 *BR6ox*，从水稻基因组中克隆到一个同源基因 *BRD1*，*BRD1* 位于水稻第 3 染色体的长臂上，由 9 个外显子组成，编码水稻 BR 生物合成的一个关键酶，即 BR-6 氧化酶，该酶属于细胞色素 P450 家族[36, 50]。*D11* 的编码产物是 BR 生物合成过程中的一种关键酶，该酶属于细胞色素 P450 家族，命名为 CYP724B1，对 6-脱氧香蒲甾醇的合成起催化作用。*D11* cDNA 全长 2 031 bp，包含有 9 个外显子，编码 480 个氨基酸[38]。*OsDWARF4* 与拟南芥 *DWARF4*/*CYP90B1* 基因同源，该基因与 *D11* 基因功能相似，但基因效应没有 *D11* 强烈，它能够催化 C22 的羟基化作用，调控 BR 的合成[37]。HONG 等[39]鉴定出 BR 缺乏性矮秆突变体 *brd2*，通过图位克隆推测 *BRD2* 基因就是拟南芥 *Dim/dwf1*. 序列分析表明，野生型的 *Dim/dwf1* 包含 3 个外显子，其中外显子 2 的一个碱基 G 的缺失导致移码突变，*Dim/dwf1* 编码 561 个氨基酸的蛋白质产物。互补试验表明导入野生型的 *Dim/dwf1* 基因能使 *brd2* 表型恢复正常。

水稻突变体 *d61* 对外施 BR 不敏感，利用已克隆的拟南芥 *BRI1* 基因，在水稻中发现了同源的 *OsBRI1*，

OsBRI1 cDNA 全长 3 783 bp，仅有 1 个外显子，编码一个由 1 211 个氨基酸组成的 BR 受体激酶[41]。*OsBAK1* 与拟南芥 *AtBAK1* 高度同源，是 *OsBRI1* 的激酶[49]。*DLT* 编码一个 GRAS 家族的特异蛋白，为水稻 BR 信号转导中一个新的关键正调控因子[46]。*GSK2* 为 BR 信号转导中的一个关键负调控因子，通过与 DLT 直接相互作用对其磷酸化来调控 DLT 的蛋白水平及活性[44]。*OsBZR1* 是通过同源克隆得到的，*OsBZR1* 能够通过 BR 应答元件与 *DLT* 的启动子结合，参与到 BR 信号转导途径的调控中[46, 48]。

3 SL 生物合成与信号转导相关矮生基因

国内外学者还在水稻中克隆到一些可能与上述两类激素代谢和信号转导无关的矮生基因，很多都与 SL 的合成与信号转导相关（如表 3 所示）。

表 3 水稻 SL 生物合成与信号转导相关矮生基因

Tab. 3 Dwarfism-related genes involved in SL biosynthesis and signal transduction in rice

基因符号	染色体	生物学过程	参考文献
D10/OsCCD8	1	SL 生物合成途径	[51]
D17/HTD1/OsCCD7/SDT	4	SL 生物合成途径	[52]
D27	11	SL 生物合成途径	[53]
D14/HTD2/D88	3	SL 介导的信号途径	[54]～[56]
D3	6	SL 介导的信号途径	[57]
D53	11	SL 介导的信号途径	[58]
OsMADS57	2	SL 介导的信号途径	[59]
OsTB1	3	SL 介导的信号途径	[59]

SL 是一种产生于植物根部的类胡萝卜素衍生物，具有刺激寄生植物种子萌发和促进丛枝菌根真菌菌丝分枝的作用。2008 年，UMEHARA 等[60]和 GOMEZ-ROLDAN 等[61]2 个研究小组在 Nature 上发表的论文中提出，SL 是 MAX 途径产生的一种控制植物分枝的新激素。除影响植物分枝外，SLs 功能的缺陷往往伴随着植株矮化效应，说明 SL 可能也控制着植株的矮生性状。在水稻中已发现 6 个 MAX 途径的突变体，均存在多蘖矮秆的表型特征，其中 *d10*、*htd1* 和 *d27* 存在 SL 合成途径缺陷，通过外施 SL 人工合成类似物 GR24 可以恢复其矮生多分枝的表型[51~53]。*D14*、*D3* 和 *D53* 参与 SL 的信号转导途径，其突变体对外施的 GR24 不敏感[54~58]。*D14* 编码一个由 318 个氨基酸组成的酯酶，含有 *N*-豆蔻酰基化结构域[54~56]，*D3* 基因编码 1 个与拟南芥 *MAXZ/ORE9* 同源的含有 F-box 和亮氨酸重复序列的蛋白[57]。*D53* 编码一个 1 131 个氨基酸长度的 SL 信号转导阻遏蛋白，和 I 类 Clp ATP 酶具有类似的结构域[58]。最新的研究结果表明，SL 会引起 D14 蛋白构象改变和 SCFD3-D14-D53 蛋白复合体的形成，最终导致 D53 蛋白的降解[58]。而 D53 通过抑制 IPA1 的转录激活活性进而调控水稻株型[62]。

4 其他相关矮生基因

已知的植物激素除 GA、BR 和 SL 外，还包括生长素（IAA）、细胞分裂素（CK）、脱落酸（ABA）和乙烯。植物体内的激素调控网络非常复杂，某一个激素含量的改变往往也会引起其他激素的变化。因此，影响体内 IAA、CK、ABA 和乙烯等体内激素生物合成和信号转导的基因往往也会引起 GA 和 BR 等激素水平的变化，从而引起植株株高的改变（如表 4 所示）。例如，IAA 自身合成或信号转导缺陷突变的矮秆基因有 *TDD1*[63]、*OsIAA1*[64]、*SAUR39*[65]和 *OsOFP6*[66]. *TDD1* 编码一个由 288 个氨基酸组成的邻氨基苯甲酸合成酶 β 亚基。邻氨基苯甲酸合成酶催化色氨酸生物合成的第一步反应，在依赖于色氨酸的 IAA 生物合成通路的上游发挥功能。*tdd1* 突变体表现出多种表型：矮化、叶片变窄、根变短和畸形花。

tdd1 突变体的花和胚中的色氨酸和 IAA 含量都比野生型低，色氨酸处理可以完全恢复突变体的表型，色氨酸依赖的 IAA 生物合成关键酶 *OsYUCCA1* 的表达也有一定程度上调，同时株高和根长的表型也得到恢复，这些结果表明 *tdd1* 的突变表型主要是由于色氨酸和 IAA 的缺乏引起[63]。*OsIAA1* 编码 Aux/IAA 蛋白，*OsIAA1* 在 IAA 和 BR 信号通路的相互作用中及植株的形态建成中起重要作用，*OsIAA1* 过表达会造成植株矮化、株型松散[64]。*SAUR39* 编码一个由 171 个氨基酸组成的蛋白，SAUR39 蛋白定位在细胞质中，是水稻 IAA 合成和转运的负调节因子。与野生型相比，过量表达 *SAUR39* 的转基因水稻地上部和根的生长缓慢，地上部株型改变，维管组织变小，产量降低[65]。*OsOFP6* 编码一个卵形家族蛋白，可以干扰 IAA 的转运和信号转导，通过 RNAi 干扰 *OsOFP6* 表达可引起半矮秆的表型[66]。

表 4　水稻其他矮生基因

Tab. 4　Other dwarfism-related genes in rice

基因符号	染色体	生物学过程	参考文献	基因符号	染色体	生物学过程	参考文献
TDD1	4	IAA 生物合成调节	[63]	*OsCesA7*	10	纤维素生物合成	[83]
OsIAA1	1	IAA 介导的信号转导	[64]	*OsCesA9*	9	纤维素生物合成	[83]
SAUR39	9	IAA 介导的信号转导	[65]	*OsCD1*	12	纤维素合成酶活性	[84]
OsOFP6	1	IAA 转运调节	[66]	*OsGLU1*	3	葡聚糖内切	[85]
OsRR6	4	CK 介导的信号转导	[67]	*OsHXK6*	1	己糖激酶活性	[86]
OsMT2b	5	CK 应答反应	[68]	*OsHXK5*	5	己糖激酶活性	[86]
OsEIN2	7	乙烯介导的信号转导	[69]	*OsGS1*	2	谷氨酰胺生物合成过程	[87]
EBL1	10	乙烯响应元件结合转录因子	[70]	*OsGS2*	4	谷氨酰胺生物合成过程	[88]
OsFAD8	7	低温胁迫应答	[71]	*SGD1*	6	维生素 E 合成	[89]
MIP1	4	泛素连接酶活性	[72]	*OsCLF*	6	DNA 和组蛋白表观修饰	[90]
OsRRM	9	水稻胚乳特异表达基因	[73]	*OsFIE2*	8	DNA 和组蛋白表观修饰	[90]～[91]
OGR1	12	RNA 修饰	[74]	*OsEMF2b*	9	DNA 和组蛋白表观修饰	[90]
OsCLC-2	2	电压门控性氯离子通道活性	[75]	*SDG721*	1	组蛋白表观修饰	[92]
OsCLC-1	4	电压门控性氯离子通道活性	[75]	*SDG705*	1	组蛋白表观修饰	[92]
OsZIP8	7	锌离子转运	[76]	*SDL/RNRS1*	6	叶绿素生物合成	[93]
DBS1/OsNACK	1	器官原基起始发育	[77]	*ALR/OsDCD*	1	DNA 修复	[94]
LAX1	1	穗发育	[78]	*SDT97*	6	DNA 修复	[95]
OsHAP3E	2	分生组织特征维持	[79]	*OsGRF5*	6	生长调节因子	[27]
D6/OSH15/Oskn3	7	节间发育	[80]	*AFD1*	2	细胞伸长	[96]
WDL1	11	表皮细胞分化	[81]	*SD37/OsDSS1*	3	细胞伸长	[97]～[98]
OsABCG31	1	角质生物合成	[82]	*DLF1*	1	光周期–开花调控	[99]
OsCesA4	1	纤维素生物合成	[83]				

虽然控制水稻矮秆的相关基因大部分都与激素的生物合成和信号转导相关，但也有不少基因通过其他途径导致水稻出现矮秆的表型（如表 4 所示）。例如 *OsCesA4*、*OsCesA7* 和 *OsCesA9* 是 3 个不同的纤维素合酶催化亚基，参与纤维素的合成，它们在功能上并不冗余，可能形成 1 个纤维素合成复合体参与次生细胞壁合成，当这 3 个基因中任何一个发生突变时，植株出现矮化，株高大约为野生型的 50%[83]. 还有很多 DNA 或组蛋白修饰的相关基因发生突变后也会引起植株矮化，例如 *OsCLF*[90]、*OsFIE2*[90~91]、*OsEMF2b*[90]、*SDG721*[92]和 *SDG705*[92]的突变可能通过 DNA 或组蛋白甲基化水平的改变引起很多基因的表达水平改变，从而引起矮化表型。

5 结论

近二十年来，特别是水稻全基因组测序完成之后，水稻株高的分子机理研究取得了长足的进展，已有 96 个引起水稻矮生的基因被克隆，它们的功能也被进行了深入的解析。本文对前人的工作进行了归纳和总结，通过直接调节 GA、BR 和 SL 的生物合成和信号转导引起植株矮化的基因分别为 31 个、14 个和 8 个，合计占已克隆矮生基因的一半以上。

大量矮生基因的克隆不仅有助于阐明水稻植株发育的分子机理，而且也为水稻株高育种提供了新的机遇。在今后的研究中，育种家们可以在丰富的水稻种质资源中挖掘这些已克隆基因的优良等位基因，在新品种选育中尝试直接利用新的矮源，也可以借助现代分子生物学和转基因技术来控制株高，从而扩大水稻种质资源的利用范围，提高水稻新品种的遗传多样性，为保障我国乃至世界的粮食安全贡献力量。

[参考文献] (References)

[1] 卢永根，曾世雄，李镇邦，等. 我国早籼稻矮生性基因源的表型表现和遗传传递的研究[J]. 遗传学报，1979，6（3）：311-321.
LU Y G, ZENG S X, LI Z B, et al. Phenotypic expression and genetic transmission of early *Indica* rice dwarf genes in China[J]. Acta Genetica Sinica, 1979, 6(3): 311-321. (in Chinese)

[2] ITOH H, UEGUCHI-TANAKA M, SENTOKU N, et al. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3β-hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2001, 98(15): 8909-8914.

[3] KOMORISONO M, UEGUCHI-TANAKA M, AICHI I, et al. 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[J]. Plant Physiol., 2005, 138(4): 1982-1993.

[4] MONNA L, KITAZAWA N, YOSHINO R, et al. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: rice “green revolution gene” encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis[J]. DNA Res., 2002, 9(1): 11-17.

[5] SASAKI A, ASHIKARI M, UEGUCHI-TANAKA M, et al. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice[J]. Nature, 2002, 416(6882): 701-702.

[6] SPIELMEYER W, ELLIS M H, CHANDLER P M. Semidwarf (*sd-1*), “green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002, 99(13): 9043-9048.

[7] OIKAWA T, KOSHIOKA M, KOJIMA K, et al. A role of *OsGA20ox1*, encoding an isoform of gibberellin 20-oxidase, for regulation of plant stature in rice[J]. Plant Mol. Biol., 2004, 55(5): 687-700.

[8] LO S F, YANG S Y, CHEN K T, et al. A novel class of gibberellin 2-oxidases control semidwarfism, tillering, and root development in rice[J]. Plant Cell, 2008, 20(10): 2603-2618.

[9] MARGIS-PINHEIRO M, ZHOU X R, ZHU Q H, et al. Isolation and characterization of a *Ds*-tagged rice (*Oryza sativa* L.) GA-responsive dwarf mutant defective in an early step of the gibberellin biosynthesis pathway[J]. Plant Cell Rep., 2005, 23(12): 819-833.

[10] LIU C, ZHENG S, GUI J S, et al. Shortened basal internodes encodes a gibberellin 2-oxidase and contributes to lodging resistance in rice[J]. Mol. Plant, 2018, 11(2): 288-299.

[11] ITOH H, TATSUMI T, SAKAMOTO T, et al. A rice semi-dwarf gene, *Tan-Ginbozu* (*D35*), encodes the gibberellin biosynthesis enzyme, *ent*-kaurene oxidase[J]. Plant Mol. Biol., 2004, 54(4): 533-547.

[12] El-KEREAMY A, BI Y M, MAHMOOD K, et al. Overexpression of the CC-type glutaredoxin, *OsGRX6* affects hormone and nitrogen status in rice plants[J]. Front. Plant Sci., 2015, 6: 934.

[13] HUANG C K, SIE Y S, CHEN Y F, et al. Two highly similar DEAD box proteins, OsRH2 and OsRH34, homologous to

eukaryotic initiation factor 4AIII, play roles of the exon junction complex in regulating growth and development in rice[J]. BMC Plant Biol., 2016, 16(1): 84.

[14] PU C X, HAN Y F, ZHU S, et al. The rice receptor-like kinases DWARF AND RUNTISH SPIKELET1 and 2 repress cell death and affect sugar utilization during reproductive development[J]. Plant Cell, 2017, 29: 70-89.

[15] ZHANG Y, LAN H X, SHAO Q L, et al. An A20/AN1-type zinc finger protein modulates gibberellins and abscisic acid contents and increases sensitivity to abiotic stress in rice (*Oryza sativa*)[J]. J. Exp. Bot., 2016, 67(1): 315-326.

[16] ZHANG M, ZHANG B C, QIAN Q, et al. Brittle Culm 12, a dual-targeting kinesin-4 protein, controls cell-cycle progression and wall properties in rice[J]. Plant J., 2010, 63(2): 312-328.

[17] CHO S H, KANG K, LEE S H, et al. OsWOX3A is involved in negative feedback regulation of the gibberellic acid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa*)[J]. J. Exp. Bot., 2016, 67(6): 1677-1687.

[18] WANG W, LI G, ZHAO J, et al. DWARF TILLER1, a wuschel-related homeobox transcription factor, is required for tiller growth in rice[J]. PLoS Genet., 2014, 10(3): e1004154.

[19] PIAO R H, CHU S H, JIANG W Z, et al. Isolation and characterization of a dominant dwarf gene, *D-h*, in rice[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e86210.

[20] SASAKI A, ITOH H, GOMI K, et al. Accumulation of phosphorylated repressor for gibberellin signaling in an F-box mutant[J]. Science, 2003, 299(5614): 1896-1898.

[21] YANG C, MA Y M, LI J X. The rice *YABBY4* gene regulates plant growth and development through modulating the gibberellin pathway[J]. J. Exp. Bot., 2016, 67(18): 5545-5556.

[22] IKEDA A. 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.

[23] HAN Y, JIANG J F, LIU H L, et al. Overexpression of *OsSIN*, encoding a novel small protein, causes short internodes in *Oryza sativa*[J]. Plant Sci., 2005, 169(3): 487-495.

[24] DAI C, XUE H W. Rice early flowering1, a CKI, phosphorylates DELLA protein SLR1 to negatively regulate gibberellin signalling[J]. EMBO J., 2010, 29(11): 1916-1927.

[25] KUMAR M, BASHA P O, PURI A, et al. A candidate gene *OsAPC6* of anaphase-promoting complex of rice identified through T-DNA insertion[J]. Funct. Integr. Genomics, 2010, 10(3): 349-358.

[26] YAISH M W, EL-KEREAMY A, ZHU T, et al. The APETALA-2-like transcription factor OsAP2-39 controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice[J]. PLoS Genet., 2010, 6(9): e1001098.

[27] KUIJT S J H, GRECO R, AGALOU A, et al. Interaction between the GRF and KNOX families of transcription factors[J]. Plant Physiol., 2014, 164(4): 1952-1966.

[28] UEGUCHI-TANAKA M, ASHIKARI M, NAKAJIMA M, et al. GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin[J]. Nature, 2005, 437(7059): 693-698.

[29] ZHU Y. Elongated uppermost internode encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice[J]. Plant Cell, 2006, 18(2): 442-456.

[30] UEGUCHI-TANAKA M, FUJISAWA Y, KOBAYASHI M, et al. Rice dwarf mutant *d1*, which is defective in the α subunit of the heterotrimeric G protein, affects gibberellin signal transduction[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2000, 97(21): 11638-11643.

[31] LIU Y J, XU Y Y, XIAO J, et al. OsDOG, a gibberellin-induced A20/AN1 zinc-finger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice[J]. J. Plant Physiol., 2011, 168(10): 1098-1105.

[32] 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.

[33] UEGUCHI-TANAKA M, NAKAJIMA M, KATOH E, et al. Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor, GID1,

with a rice DELLA protein, SLR1, and gibberellin[J]. Plant Cell, 2007, 19(7): 2140-2155.

[34] ASHIKARI M, WU J Z, YANO M, et al. Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene *Dwarf1* encodes the α-subunit of GTP-binding protein[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, 96(18): 10284-10289.

[35] 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.

[36] MORI M, NOMURA T, OOKA H, et al. Isolation and characterization of a rice dwarf mutant with a defect in brassinosteroid biosynthesis[J]. Plant Physiol., 2002, 130(3): 1152-1161.

[37] 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.

[38] TANABE S, ASHIKARI M, FUJIOKA S, et al. A 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.

[39] HONG Z, UEGUCHI-TANAKA M, FUJIOKA S, et al. The rice *brassinosteroid-deficient dwarf2* mutant, defective in the rice homolog of *Arabidopsis* DIMINUTO/DWARF1, is rescued by the endogenously accumulated alternative bioactive brassinosteroid, dolichosterone[J]. Plant Cell, 2005, 17(8): 2243-2254.

[40] FENG Z M, WU C Y, WANG C M, et al. *SLG* controls grain size and leaf angle by modulating brassinosteroid homeostasis in rice[J]. J. Exp. Bot., 2016, 67(14): 4241-4253.

[41] YAMAMURO C, IHARA Y, WU X, et al. Loss of function of a rice *brassinosteroid insensitive1* homolog prevents internode elongation and bending of the Lamina joint[J]. Plant Cell, 2000, 12(9): 1591-1606.

[42] HU X M, QIAN Q, XU T, et al. The U-Box E3 ubiquitin ligase TUD1 functions with a heterotrimeric G α subunit to regulate brassinosteroid-mediated growth in rice[J]. PLoS Genet., 2013, 9(3): e1003391.

[43] WANG N, XING Y D, LOU Q J, et al. *Dwarf and short grain 1*, encoding a putative U-box protein regulates cell division and elongation in rice[J]. J. Plant Physiol., 2017, 209: 84-94.

[44] TONG H N, LIU L C, JIN Y, et al. DWARF AND LOW-TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(6): 2562-2577.

[45] YANG C, MA Y, HE Y, et al. OsOFP19 modulates plant architecture by integrating the cell division pattern and brassinosteroid signaling[J]. Plant J., 2018, 93(3): 489-501.

[46] TONG H, JIN Y, LIU W, 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.

[47] HIRANO K, YOSHIDA H, AYA K, et al. SMALL ORGAN SIZE 1 and SMALL ORGAN SIZE 2/DWARF AND LOW-TILLERING form a complex to integrate auxin and brassinosteroid signaling in rice[J]. Mol. Plant, 2017, 10(4): 590-604.

[48] 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., 2007, 104(34): 13839-13844.

[49] LI D, WANG L, WANG M, et al. Engineering *OsBAK1* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield[J]. Plant Biotechnol. J., 2009, 7(8): 791-806.

[50] 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.

[51] 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(6): 1019-1029.

[52] 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(5): 687-696.

[53] LIN H, WANG R X, QIAN Q, et al. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth[J]. Plant Cell, 2009, 21(5): 1512-1525.

[54] LIU W Z, WU C, FU Y P, et al. Identification and characterization of *HTD2*: a novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice[J]. Planta, 2009, 230(4): 649-658.

[55] 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(8): 1416-1424.

[56] GAO Z, QIAN Q, LIU X, et al. *Dwarf 88*, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant[J]. Plant Mol. Biol., 2009, 71(3): 265-276.

[57] 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(1): 79-86.

[58] ZHOU F, LIN Q B, ZHU L H, et al. D14-SCF^{D3}-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling[J]. Nature, 2013, 504(7480): 406-410.

[59] GUO S Y, XU Y Y, LIU H H, et al. The interaction between OsMADS57 and OsTB1 modulates rice tillering via *DWARF14*[J]. Nat. Commun., 2013, 4(1): 1566.

[60] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones[J]. Nature, 2008, 455(7210): 195-200.

[61] GOMEZ-ROLDAN V, FERMAS S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.

[62] SONG X G, LU Z F, YU H, et al. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice[J]. Cell Res., 2017, 27(9): 1128-1141.

[63] SAZUKA T, KAMIYA N, NISHIMURA T, et al. A rice *tryptophan deficient dwarf* mutant, *tdd1*, contains a reduced level of indole acetic acid and develops abnormal flowers and organless embryos[J]. Plant J., 2009, 60(2): 227-241.

[64] SONG Y L, YOU J, XIONG L Z. Characterization of *OsIAA1* gene, a member of rice Aux/IAA family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis[J]. Plant Mol. Biol., 2009, 70(3): 297-309.

[65] KANT S, BI Y M, ZHU T, et al. *SAUR39*, a small auxin-up RNA gene, acts as a negative regulator of auxin synthesis and transport in rice[J]. Plant Physiol., 2009, 151(2): 691-701.

[66] MA Y M, YANG C, HE Y, et al. Rice OVATE family protein 6 regulates plant development and confers resistance to drought and cold stresses[J]. J. Exp. Bot., 2017, 68(17): 4885-4898.

[67] HIROSE N, MAKITA N, KOJIMA M, et al. Overexpression of a type-A response regulator alters rice morphology and cytokinin metabolism[J]. Plant Cell Physiol., 2007, 48(3): 523-539.

[68] YUAN J, CHEN D, REN Y J, et al. Characteristic and expression analysis of a metallothionein gene, *OsMT2b*, down-regulated by cytokinin suggests functions in root development and seed embryo germination of rice[J]. Plant Physiol., 2008, 146(4): 1637-1650.

[69] JUN S H, HAN M J, LEE S, et al. OsEIN2 is a positive component in ethylene signaling in rice[J]. Plant Cell Physiol., 2004, 45(3): 281-289.

[70] IWAMOTO M, TAKANO M. Phytochrome-regulated *EBL1* contributes to *ACO1* upregulation in rice[J]. Biotechnol. Lett., 2011, 33(1): 173-178.

[71] GOPALAKRISHNAN NAIR P M, KANG I S, MOON B Y, et al. Effects of low temperature stress on rice (*Oryza sativa* L.) plastid ω-3 desaturase gene, *OsFAD8* and its functional analysis using T-DNA mutants[J]. Plant Cell, Tissue Organ Cult., 2009, 98(1): 87-96.

[72] SUN F L, ZHANG W P, XIONG G S, et al. Identification and functional analysis of the MOC1 interacting protein 1[J]. J. Genet. Genomics, 2010, 37(1): 69-77.

[73] CHEN S Y, WANG Z Y, CAI X L. *OsRRM*, a Spen-like rice gene expressed specifically in the endosperm[J]. Cell Res., 2007, 17(8): 713-721.

[74] KIM S R, YANG J I, MOON S, et al. Rice *OGR1* encodes a pentatricopeptide repeat-DYW protein and is essential for RNA editing in mitochondria[J]. Plant J., 2009, 59(5): 738-749.

[75] NAKAMURA A, FUKUDA A, SAKAI S, et al. Molecular cloning, functional expression and subcellular localization of two putative vacuolar voltage-gated chloride channels in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Cell Physiol., 2006, 47(1): 32-42.

[76] LEE S, KIM S A, LEE J, et al. Zinc deficiency-inducible *OsZIP8* encodes a plasma membrane-localized zinc transporter in rice[J]. Mol. Cells, 2010, 29(6): 551-558.

[77] SAZUKA T, AICHI I, KAWAI T, et al. The rice mutant *dwarf bamboo shoot 1*: a leaky mutant of the NACK-type kinesin-like gene can initiate organ primordia but not organ development[J]. Plant Cell Physiol., 2005, 46(12): 1934-1943.

[78] KOMATSU K, MAEKAWA M, UJIIE S, et al. *LAX* and *SPA*: major regulators of shoot branching in rice[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2003, 100(20): 11765-11770.

[79] ITO Y, THIRUMURUGAN T, SERIZAWA A, et al. Aberrant vegetative and reproductive development by overexpression and lethality by silencing of *OsHAP3E* in rice[J]. Plant Sci., 2011, 181(2): 105-110.

[80] SATO Y, SENTOKU N, MIURA Y, et al. Loss-of-function mutations in the rice homeobox gene *OSH15* affect the architecture of internodes resulting in dwarf plants[J]. EMBO J., 1999, 18(4): 992-1002.

[81] PARK J J, JIN P, YOON J, et al. Mutation in *Wilted Dwarf and Lethal 1* (*WDL1*) causes abnormal cuticle formation and rapid water loss in rice[J]. Plant Mol. Biol., 2010, 74(1-2): 91-103.

[82] GARROUM I, BIDZINSKI P, DARASPE J, et al. Cuticular defects in *Oryza sativa ATP-binding cassette transporter G31* mutant plants cause dwarfism, elevated defense responses and pathogen resistance[J]. Plant Cell Physiol., 2016, 57(6): 1179-1188.

[83] 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.

[84] LUAN W, LIU Y, ZHANG F, et al. *OsCD1* encodes a putative member of the cellulose synthase-like D sub-family and is essential for rice plant architecture and growth[J]. Plant Biotechnol. J., 2011, 9(4): 513-524.

[85] ZHOU H L, HE S J, CAO Y R, et al. OsGLU1, a putative membrane-bound endo-1,4-β-D-glucanase from rice, affects plant internode elongation[J]. Plant Mol. Biol., 2006, 60(1): 137-151.

[86] CHO J I, RYOO N, EOM J S, et al. Role of the rice hexokinases *OsHXK5* and *OsHXK6* as glucose sensors[J]. Plant Physiol., 2008, 149(2): 745-759.

[87] TABUCHI M, SUGIYAMA K, ISHIYAMA K, et al. Severe reduction in growth rate and grain filling of rice mutants lacking *OsGS1;1*, a cytosolic glutamine synthetase1;1[J]. Plant J., 2005, 42(5): 641-651.

[88] CAI H M, XIAO J H, ZHANG Q F, et al. Co-suppressed *glutamine synthetase2* gene modifies nitrogen metabolism and plant growth in rice[J]. Chinese Sci. Bull., 2010, 55(9): 823-833.

[89] WANG D, WANG Y L, LONG W H, et al. SGD1, a key enzyme in tocopherol biosynthesis, is essential for plant development and cold tolerance in rice[J]. Plant Sci., 2017, 260: 90-100.

[90] ZHONG J, PENG Z, PENG Q L, et al. Regulation of plant height in rice by the Polycomb group genes *OsEMF2b*, *OsFIE2* and *OsCLF*[J]. Plant Sci., 2018, 267: 157-167.

[91] LIU X B, WEI X J, SHENG Z H, et al. Polycomb protein OsFIE2 affects plant height and grain yield in rice[J]. PLoS One, 2016, 11(10): e0164748.

[92] JIANG P F, WANG S L, IKRAM A U, et al. *SDG721* and *SDG705* are required for rice growth[J]. J. Integr. Plant Biol., 2018, 60(7): 530-535.

[93] QIN R, ZENG D D, LIANG R, et al. Rice gene *SDL*/*RNRS1*, encoding the small subunit of ribonucleotide reductase, is

required for chlorophyll synthesis and plant growth development[J]. Gene, 2017, 627: 351-362.

[94] NIU M, WANG Y H, WANG C M, et al. *ALR* encoding dCMP deaminase is critical for DNA damage repair, cell cycle progression and plant development in rice[J]. J. Exp. Bot., 2017, 68(21-22): 5773-5786.

[95] TONG J P, HAN Z S, HAN A N, et al. *Sdt97*, a point mutation in the 5′ untranslated region, confers semi-dwarfism in rice[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2016, 6(6): 1491-1502.

[96] REN D Y, RAO Y C, WU L W, et al. The pleiotropic *ABNORMAL FLOWER AND DWARF1* affects plant height, floral development and grain yield in rice[J]. J. Integr. Plant Biol., 2016, 58(6): 529-539.

[97] ZHANG J, LIU X Q, LI S Y, et al. The rice semi-dwarf mutant *sd37*, caused by a mutation in *CYP96B4*, plays an important role in the fine-tuning of plant growth[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e88068.

[98] TAMIRU M, UNDAN J R, TAKAGI H, et al. A cytochrome P450, OsDSS1, is involved in growth and drought stress responses in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Mol. Biol., 2015, 88(1-2): 85-99.

[99] CAI Y H, CHEN X J, XIE K, et al. Dlf1, a WRKY transcription factor, is involved in the control of flowering time and plant height in rice[J]. PLoS One, 2014, 9(7): e102529.