

林秋云,王克喜,胡伟,等. 水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 的表型特征与遗传分析[J]. 江苏农业科学,2024,52(12):75–79.
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2024.12.010

水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 的表型特征与遗传分析

林秋云¹,王克喜²,胡伟¹,贺治洲¹,谢振宇¹,周玉杰¹,龙开意¹,林越辉¹

(1. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所,海南海口 571101; 2. 海南省琼中县农业技术推广中心,海南琼中 572900)

摘要:分蘖发育相关的水稻突变体是水稻分蘖分子调控机制研究的理想材料。水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 之前由辐射诱变获得,通过田间调查突变体 *st1* 的主要农艺性状,发现与野生型 SIPI 的单株有效分蘖数比较,突变体 *st1* 的分蘖数显著增加,达到野生型 SIPI 的 3 倍以上。将突变体 *st1* 与野生型 SIPI 杂交获得 F₁ 代,种植后发现 F₁ 代植株的株高和分蘖数均接近野生型 SIPI,收获 F₁ 代植株上自交的种子即 F₂ 代种子,种植后发现存在株高和分蘖数差异显著的 2 种表型植株,分别有矮秆多分蘖植株和接近野生型 SIPI 表型的植株。分别统计这 2 种表型植株在群体中的数量并通过卡方测验检测。结果表明,F₂ 代群体中矮秆多分蘖植株与接近野生型 SIPI 表型的植株数量比符合 1:3。利用 BSA(bulked segregant analysis)测序分析方法定位 *ST1* 候选基因,发现有 3 个主峰,但都没有显著的候选位点。通过 qRT-PCR 方法检测 10 个已报道的矮秆多分蘖相关基因在突变体 *st1* 中的表达量变化,发现在突变体 *st1* 中 *D53*、*D3* 和 *TE* 的表达水平都显著下降。

关键词:水稻;矮秆多分蘖;突变体 *st1*;表型特征;遗传分析

中图分类号:S511.032 **文献标志码:**A **文章编号:**1002–1302(2024)12–0075–05

水稻在人类粮食安全保障中具有不可替代的作用^[1]。土地资源不足、土壤盐渍化、人口数量递增等问题使得水稻产量近年来面临更大的挑战。株型改良一直是水稻育种专家考虑的重要指标。Jiao 等认为,株型达到理想状态可以显著提高水稻产量^[2]。水稻株型受株高、分蘖角大小、分蘖数以及穗形态特征等因素影响,其中分蘖数对水稻生产尤为重要,因此有必要挖掘和鉴定水稻分蘖相关的

调控基因、分析其分子调控网络,以期水稻株型改良进而提升产量的育种目标提供理论依据和生产指导。近年来,很多文献报道了通过分离鉴定分蘖数减少、矮化丛生等分蘖数发生改变的水稻突变体,克隆调控水稻分蘖的基因^[3–9]。通过对双子叶植物和单子叶植物中已克隆的基因同源性比较,发现它们虽然在形态上有不同的分枝发育方式,但在分枝发育调控上存在一定的保守性和独特性^[3,10]。植物分蘖及分枝的调控机制主要有 LS/LAS/MOC1 途径^[3]、LAX/BA1 通路^[5–6]、SPL 类转录因子调控途径^[11–12]以及独脚金内酯信号途径^[7–8]。Kohlen 等认为,腋芽的生长过程受生长素、细胞分裂素以及独脚金内酯等不同植物激素相互调控^[13]。典型的水稻分蘖突变体 *tillering and dwarf 1 (tad1)* / *tiller*

收稿日期:2023–08–17

基金项目:海南省自然科学基金高层次人才项目(编号:322RC775、320RC727);海南省自然科学基金(编号:321QN323)。

作者简介:林秋云(1987—),女,海南海口人,博士,助理研究员,主要从事水稻种质资源研究。E-mail:17889838484@163.com。

通信作者:贺治洲,博士,副研究员,主要从事水稻育种研究。E-mail:hzzdata@163.com。

系生长及生理特性的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2021,41(4):50–57。

[19]郭伟. 盐碱胁迫对小麦生长的影响及腐植酸调控效应[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2011:69–70。

[20]姜丽娜,朱娅林,张雅雯,等. 根箱种植下不同水肥管理模式对小麦生育后期根系氮代酶活性及产量的影响[J]. 西北植物学报,2018,38(12):2267–2275。

[21]李晓静,刘立军,徐海娜,等. 拔节期低温胁迫对不同水处理小麦生物产量和籽粒产量的影响[J]. 农业科技通讯,2021(7):98–101。

[22]侯天成. 拔节期和孕穗期低温胁迫对小麦植株形态影响的研究

[D]. 南京:南京农业大学,2017:40–45。

[23]李玮玮,孙明馨,曾凤玲,等. 低温胁迫下冬小麦叶片叶绿素含量的高光谱估算[J]. 中国农业气象,2022,43(2):137–147。

[24]马泉,张玉雪,陶源,等. 春季不同时期低温对小麦光合特性和粒重形成的影响[J]. 麦类作物学报,2022,42(2):226–235。

[25]曹燕燕,葛昌斌,齐双丽,等. 不同冬小麦品种(系)拔节期低温胁迫生理反应及抗寒性评价[J]. 江苏农业科学,2022,50(17):59–66。

[26]Zhang B, Jia D, Gao Z Q, et al. Physiological responses to low temperature in spring and winter wheat varieties[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(6):1967–1973。

enhancer(*te*)、田间的植株形态是株高明显矮化以及分蘖数显著增加的主要原因。分子生物学试验结果表明,TAD/TE 在 MOC1 的上游起作用,同时作为多亚基 E3 泛素连接酶 APC/CTAD/TE 的重要成员,介导了其泛素化的降解,进而发挥它在水稻分蘖芽起始过程中的调控作用^[14]。很多独脚金内酯合成或信号转导途径相关的突变体植株形态为株高矮化且分蘖数显著增多。独脚金内酯与水稻分蘖有关,其信号过程中的关键调控因子是 *D53*,可以与独脚金内酯信号传导途径其他基因(*D14*、*D3*)形成蛋白复合体,在 *D14* 和 *D3* 存在的前提下,经过蛋白酶体途径,诱导 *D53* 蛋白发生降解,抑制其活性,从而影响水稻分蘖^[15]。*TBI* 基因可能是一类关键的转录因子,在独脚金内酯信号途径的下游发挥作用。仅存在于植物中的一类转录因子 SQUAMOSA promoter binding protein-like (SPL),参与植物多个方面的生产发育过程,且扮演重要角色。*OsSPL14*/*OsSPL17* 在水稻分蘖过程中起抑制作用,但正调控穗分枝的形成,过表达这 2 个基因中的任意一个,对应的转基因植株均表现出分蘖数显著减少,穗分枝数显著增加。相反,干扰 *OsSPL14*/*OsSPL17* 的转基因植株形态均出现植株矮化、分蘖数增加的现象^[12]。水稻分蘖突变体的利用使得在水稻分蘖分子调控机制方面获得显著的进展,但仍然存在很多有待进一步阐明的问题,如已报道的几个不同水稻分蘖调控途径存在的关系、LAX/BA1 途径在侧芽发生及侧芽生长过程中的调控机理等还不清楚,因此挖掘新的水稻分蘖相关突变材料,有利于更全面地了解水稻分蘖机理,进而为水稻株型的改造和产量提高提供理论依据。笔者所在课题组将尼日利亚的农家栽培品种 SIPI 种子在 ⁶⁰Co- γ 射线辐照处理,随后连续自交多代筛选,筛选出 1 个水稻矮秆多分蘖突变体 *stl*,表型稳定遗传。本研究鉴定突变体 *stl* 的表型,并对其基因的遗传模式进行分析,利用 BSA 测序分析方法定位 *STI* 候选基因,进而通过 qRT-PCR 分析 10 个已报道的矮秆多分蘖相关基因在突变体 *stl* 中的表达量,为后期 *STI* 基因精细定位、克隆以及功能分析奠定基础,同时为水稻株型改良提供更多的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

突变体 *stl* 是辐射诱变的突变体,具体委托浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所操作,辐

射对象是籼稻品种 SIPI,来自尼日利亚。通过 ⁶⁰Co- γ 射线对 SIPI 干燥种子进行辐照,辐射剂量为 300 Gy。在 M₂ 代,田间筛选出矮秆多分蘖突变型的单株,分单株收种并种植多代,获得水稻矮秆多分蘖突变体材料,暂命名为 *stl*,其突变性状稳定遗传。2020 年春季在位于海南省儋州市那大镇宝岛新村十队的中国热带农业科学院基地种植突变体 *stl* 和野生型 SIPI。种植行距 20 cm、株距 13.5 cm,每穴插秧苗数为单株,田间灌水、施肥、防治病虫害等依照当地常规的稻田进行管理。

1.2 测定方法

1.2.1 突变体 *stl* 和野生型 SIPI 的农艺性状调查

2020 年 1 月将突变体 *stl* 和野生型 SIPI 材料进行播种种植,用五点取样法对突变体 *stl* 和野生型 SIPI 的植株各随机选取 10 株,分别调查株高、分蘖数、单株有效分蘖数、一次枝梗数、二次枝梗数、结实率、千粒重等农艺性状。

1.2.2 构建 F₂ 代遗传群体

在突变体 *stl* 和野生型 SIPI 的抽穗期,将突变体 *stl* 作为母本,野生型 SIPI 作为父本,人工去雄,套袋授粉杂交,经过 25 d 左右即可获得杂交种子 F₁ 代。2020 年夏季种植 F₁ 代突变体 *stl* 和野生型 SIPI,调查 F₁ 代植株的表型,将可能的假杂株全部排除后自交收获 F₂ 代种子。2021 年春季种植 F₂ 代突变体 *stl* 和野生型 SIPI,构建成遗传分离群体,抽穗期观察群体中植株的分离情况,并记录不同表型植株的数量用于统计分析。

1.2.3 突变体 *stl* 的 BSA 测序分析

抽穗期时在 F₂ 代分离群体中分别随机挑选出 30 株矮化多分蘖表型极端单株和 30 株野生型表型极端单株,委托江苏英德尔生物技术有限公司分别构建 2 个 DNA 混池,通过二代测序(next-generation sequencing, NGS)的方法进行基因组测序,测序深度为 30 倍。随后计算 2 个混池的 Δ SNP-index 值和滑动窗口作图,结合基因注释定位 *STI* 候选基因。

1.2.4 10 个已报道的矮秆多分蘖相关基因在突变体 *stl* 和野生型 SIPI 中的表达量分析

在苗期分别取突变体 *stl* 和野生型 SIPI 的叶片。采用天根生化科技(北京)有限公司生产的 RNA 提取纯化试剂盒提取叶片总 RNA。RNA 反转录采用 TaKaRa 公司的 PrimeScript 1st Strand cDNA Synthesis Kit (D6110A) 反转录获得 cDNA,在总体积为 20 μ L 的体系中加入 1 μ L cDNA 模板、终浓度为 0.2 μ mol/L 的扩增引物以及荧光反应混合液(SYBR Premix Ex

Taq Kit, TaKaRa), 使用荧光定量 PCR 仪进行 qRT-PCR 扩增反应, 分析已报道的矮秆多分蘖相关基因 *D53*、*D3*、*D14*、*D10*、*D17*、*D27*、*SPL14*、*SPL17*、*TB1*、*TE* 等 10 个基因在突变体 *st1* 和野生型 SIPI 中的表达量分析, 每个处理重复 3 次。

2 结果与分析

2.1 水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 的主要农艺性状分析

由图 1 和表 1 可知, 野生型 SIPI 的总分蘖数和

单株有效分蘖数均只有 10 个左右, 而突变体 *st1* 的总分蘖数约有 39 个, 单株有效分蘖数约有 32 个, 达野生型的 3 倍以上, 显著高于野生型。在生育期上, 突变体 *st1* 的抽穗期比野生型晚 6 d, 其株高只有 (49.03 ± 0.63) cm, 显著矮于野生型。成熟期时, 突变体 *st1* 的一级枝梗数和二级枝梗数均显著少于野生型, 但其结实率和千粒重无明显变化(表 1)。可见, 突变体 *st1* 是一个典型的矮秆多分蘖突变体。



a. 野生型 SIPI 在不同时期的表型比较 b. 突变体 *st1* 在不同时期的表型比较

图1 野生型 SIPI 与突变体 *st1* 的表型比较

表 1 野生型 SIPI 与突变体 *st1* 的主要农艺性状比较

材料	播始历期 (d)	株高 (cm)	分蘖数 (个)	单株有效分蘖数 (个)	一级枝梗数 (个)	二级枝梗数 (个)	结实率 (%)	千粒重 (g)
野生型 SIPI	87a	83.92 ± 1.74a	10.80 ± 0.45a	10.00 ± 1.22a	10.47 ± 1.30a	31.27 ± 7.78a	92.20 ± 3.54a	24.39 ± 0.55a
突变体 <i>st1</i>	93b	49.03 ± 0.63b	39.00 ± 7.35b	32.98 ± 5.54b	7.10 ± 0.99b	16.30 ± 4.66b	91.13 ± 1.47a	22.78 ± 0.14a
比野生型 SIPI 增	6	-34.89	28.20	22.98	-3.37	-14.97	-1.07	-1.61

注: 同列数据后不同小写字母表示野生型 SIPI 与突变体 *st1* 之间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 的遗传模式分析

种植并观察由突变体 *st1* 与野生型杂交获得的 F_1 代种子, 发现其株高和分蘖数均接近野生型 SIPI。播种 F_1 代植株上收获的种子, 构建 F_2 代群体, 观察发现存在株高和分蘖数差异显著的 2 种表型植株, 分别有矮秆多分蘖植株和接近野生型 SIPI 表型的植株, 统计这 2 种表型植株的数量, 利用卡方测验进行分析, 结果如表 2 所示。矮秆多分蘖植株和接近野生型 SIPI 表型的植株在 F_2 代群体中的数量比符合

1 : 3, 说明该突变性状受 1 对隐性单基因控制。

2.3 水稻矮秆多分蘖突变体 *st1* 的 BSA 测序分析

为了获得突变体 *st1* 中控制矮秆多分蘖的 *ST1* 候选基因, 本研究在突变体 *st1* 与野生型 SIPI 杂交构建获得的 F_2 代群体中挑选出 2 个子代混池, 即随机挑选出与野生型 SIPI 表型一致的 30 株子代单株, 构建成子代 DNA 混池 1; 随机挑选出与矮秆多分蘖表型一致的 30 株子代单株, 构建子代 DNA 混池 2, 通过混池基因组测序进行 BSA 分析, 结果如

表 2 突变体 *stl* 与野生型 *SIPI* 杂交构建的 F₂ 代群体植株表型分离情况

表型材料	植株数量(株)			(植株数量观测值 - 植株数量理论值) ² / 植株数量理论值
	观测值	理论值	观测值 - 理论值	
突变体 <i>stl</i> 表型	116	119	-3	0.075 6
野生型 <i>SIPI</i> 表型	360	357	+3	0.025 2
总数	476	476	0	0.100 8

图 2 所示。突变体 *stl* 在 BSA 分析中的 Δ SNP - index 散点图显示有 3 个主峰,但经查询主峰位置附近的 Δ SNP - index 值均低于 0.5,远低于 0.66 的阈值标准,没有找到显著性候选位点。

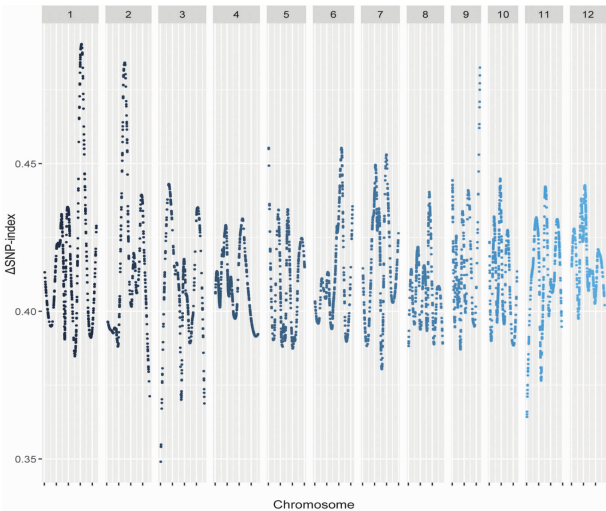


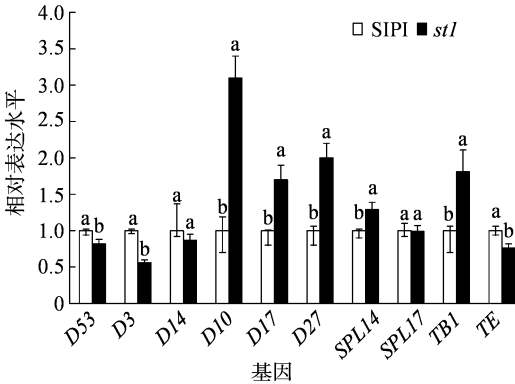
图2 突变体 *stl* 的 BSA 分析中的 Δ SNP-index 散点

2.4 10 个已报道的矮秆多分蘖相关基因在突变体 *stl* 中的表达量分析

为了解部分已报道的矮秆多分蘖相关基因在突变体 *stl* 中的表达是否有变化,本研究对 *D53*、*D3*、*D14*、*D10*、*D17*、*D27*、*SPL14*、*SPL17*、*TB1* 和 *TE* 进行荧光定量分析,结果表明,与野生型 *SIPI* 相比,在突变体 *stl* 中 *D10*、*D17*、*D27*、*SPL14*、*TB1* 的表达水平都显著上调,而 *D53*、*D3*、*TE* 的表达水平都显著下降,*D14* 和 *SPL17* 的表达水平在两者之间,无显著差异(图 3)。

3 讨论与结论

迄今为止,水稻分蘖突变体的利用使得水稻分蘖的分子调控机制获得了非常明显的进展,但还存在很多需进一步阐明的问題。独脚金内酯是一类萜类植物激素,虽然在植物中普遍存在,但在近些年才被发现,它在植物根部合成,然后运输到植物茎中^[16]。已报道被命名为 *dwarf(d)* 的水稻分蘖相



不同小写字母表示野生型 *SIPI* 与突变体 *stl* 之间同一基因表达水平差异显著($P<0.05$)

图3 基于荧光定量分析的 10 个已报道的矮秆多分蘖相关基因在野生型 *SIPI* 与突变体 *stl* 中的表达量

关突变体一般都是与独脚金内酯合成或信号途径有关,它们的植物形态为矮化多分枝,如 *d3/d10/d17/d14/d27/d53*^[17-22]。突变体 *stl* 也是一个典型的矮秆多分蘖突变体,其总分蘖数是野生型 *SIPI* 的 3 倍以上,且其株高接近野生型 *SIPI* 的一半。*ST1* 基因也参与独脚金内酯合成或为其信号传导途径中的因子,还有待进一步研究。F₂ 代分离遗传群体卡方测验结果表明,突变体 *stl* 的突变性状是隐性性状,由 1 对单基因控制。利用 BSA 测序分析方法定位 *ST1* 候选基因,发现存在 3 个主峰,理论上候选基因位点处的 Δ SNP - index 值应该趋近于 0.66^[23],但本研究的 Δ SNP - index 值均小于 0.5,没有显著的候选位点。导致这种情况的原因可能包括:构成 DNA 混池的样本量过小,需要增加更多的极端表型单株;本研究制作混池时先等量混合植株叶片,再抽 DNA 和测序,可能导致一些单株的 DNA 浓度过高或过低,从而导致 Δ SNP - index 值异常,应该采用分单株抽 DNA 再等量混合的方法进行测序;测序深度不够,测序位置没有覆盖到突变基因处。下一步研究将在此基础上优化试验方法,继续定位 *ST1* 候选基因。

Wang 等认为,与独脚金内酯的信号转导途径相关的 *D3*、*D14*、*D10*、*D17*、*D27*、*D53*,以及 *SPL* 类转

录因子 *OsSPL14/OsSPL17*, 这些基因负调控水稻的分蘖数^[12]。*OsMADS57* 抑制 *OsD14* 的表达, 而 *OsTBI* 通过与 *OsMADS57* 发生互作, 减弱这种抑制作用, 实现经过独脚金内酯的信号网络影响水稻的分蘖发育过程^[24]。通过 qRT-PCR 分析突变体 *st1* 中 *D53*、*D3*、*D14*、*D10*、*D17*、*D27*、*SPL14*、*SPL17*、*TBI*、*TE* 的表达量水平, 发现只有 *D53*、*D3*、*TE* 的表达水平显著下降, 说明 *D53*、*D3*、*TE* 等 3 个基因可能与突变体 *st1* 的矮秆多分蘖表型有关, 但 *STI* 基因是位于这些基因上游还是下游还有待进一步确定, 其与这些基因是如何相互作用的机制也需进一步深入研究。这些结果为后期 *STI* 基因的定位克隆和功能分析奠定了基础, 同时为水稻株型改良提供更多的理论依据。

参考文献:

- [1] 徐春春, 纪 龙, 李凤博, 等. 当前我国水稻产业发展形势与战略对策[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 21-27.
- [2] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice [J]. Nature Genetics, 2010, 42: 541-544.
- [3] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, et al. Control of tillering in rice [J]. Nature, 2003, 422: 618-621.
- [4] Komatsu M, Maekawa M, Shimamoto K, et al. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis - branch and spikelet development [J]. Developmental Biology, 2001, 231(2): 364-373.
- [5] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, et al. LAX and SPA: major regulators of shoot branching in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(20): 11765-11770.
- [6] Oikawa T, Kyoizuka J. Two - step regulation of LAX PANICLE1 protein accumulation in axillary meristem formation in rice [J]. The Plant Cell, 2009, 21(4): 1095-1108.
- [7] Gomez - Roldan V, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. Nature, 2008, 455: 189-194.
- [8] Umehara M, Hanada A, Magome H, et al. Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice [J]. Plant & Cell Physiology, 2010, 51(7): 1118-1126.
- [9] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. Nature, 2008, 455: 195-200.
- [10] Schmitz G, Tillmann E, Carriero F, et al. The tomato *Blind* gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems [J]. Proceedings of the National Academy of

Sciences of the United States of America, 2002, 99(2): 1064-1069.

- [11] Si L Z, Chen J Y, Huang X H, et al. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice [J]. Nature Genetics, 2016, 48: 447-456.
- [12] Wang L, Sun S Y, Jin J Y, et al. Coordinated regulation of vegetative and reproductive branching in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(50): 15504-15509.
- [13] Kohlen W, Charnikhova T, Liu Q, et al. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in nonarbuscular mycorrhizal host *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2011, 155(2): 974-987.
- [14] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. Plant and Cell Physiology, 2005, 46(1): 79-86.
- [15] Zhou F, Lin Q B, Zhu L H, et al. D14 - SCFD3 - dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling [J]. Nature, 2013, 504: 406-410.
- [16] Zhou K N, Ren Y L, Lyu J, et al. Young Leaf Chlorosis 1, a chloroplast - localized gene required for chlorophyll and lutein accumulation during early leaf development in rice [J]. Planta, 2013, 237(1): 279-292.
- [17] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. The Plant Journal, 2007, 51(6): 1019-1029.
- [18] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, et al. d14, a strigolactone - insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers [J]. Plant and Cell Physiology, 2009, 50(8): 1416-1424.
- [19] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The *OsTBI* gene negatively regulates lateral branching in rice [J]. The Plant Journal, 2003, 33(3): 513-520.
- [20] Zou J H, Zhang S Y, Zhang W P, 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]. The Plant Journal, 2006, 48(5): 687-698.
- [21] Jiang L, Liu X, Xiong G S, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. Nature, 2013, 504: 401-405.
- [22] Zheng J S, Hong K, Zeng L J, et al. Karrikin signaling acts parallel to and additively with strigolactone signaling to regulate rice mesocotyl elongation in darkness [J]. The Plant Cell, 2020, 32(9): 2780-2805.
- [23] Wachsman G, Modliszewski J L, Valdes M, et al. A SIMPLE pipeline for mapping point mutations [J]. Plant Physiology, 2017, 174(3): 1307-1313.
- [24] Guo S Y, Xu Y Y, Liu H H, et al. The interaction between *OsMADS57* and *OsTBI* modulates rice tillering via *DWARF14* [J]. Nature Communications, 2013, 4: 1566.