

水稻皱曲叶突变体 *rtl1* 的遗传分析与分子定位

方云霞¹ 宋修娟^{1,2} 彭友林^{1,3} 董国军¹ 郭龙彪¹ 曾大力¹ 张光恒¹ 颜红岚¹
钱前^{1,*}

(¹中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; ²杭州师范大学 生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310016; ³扬州大学 教育部植物功能基因组学重点实验室, 江苏 扬州 225009; * 通讯联系人, E-mail: qianqian188@hotmail.com)

Genetic Analysis and Molecular Mapping of a Rice Rumped and Twisted Leaf Mutant (*rtl1*)

FANG Yun-xia¹, SONG Xiu-juan^{1,2}, PENG You-lin^{1,3}, DONG Guo-jun¹, GUO Long-biao¹, ZENG Da-li¹, ZHANG Guang-heng¹,
YAN Hong-lan¹, QIAN Qian^{1,*}

(¹State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ²College of Life and Environment Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310016, China; ³Key Laboratory of Plant Functional Genomics, Ministry of Education, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; * Corresponding author, E-mail: qianqian188@hotmail.com)

FANG Yunxia, SONG Xiujuan, PENG Youlin, et al. Genetic analysis and molecular mapping of a rice rumped and twisted leaf mutant (*rtl1*). *Chin J Rice Sci*, 2011, 25(3): 261-266.

Abstract: A rumped and twisted leaf 1 (*rtl1*) mutant was derived from japonica cultivar Nipponbare by ethyl methane sulfonate (EMS) treatment, which was characterized by rumped and twisted leaf at the seedling stage. The F₂ population was constructed by crossing with indica cultivars TN1 and Zhefu 802, respectively. Genetic analysis confirmed that it was controlled by one recessive nuclear gene. The closely linked SSR marker RM1155 was obtained through bulked segregant analysis. Subsequently, new STS markers were developed using published rice genome sequence, and the gene was finally located between the STS marker T1591 and SSR marker RM1359 with the distances of 0.48 and 0.96 cM, respectively. This will contribute to cloning of the target gene in further studies.

Key words: rice; leaf type; genetic analysis; gene mapping; molecular marker

方云霞, 宋修娟, 彭友林, 等. 水稻皱曲叶突变体 *rtl1* 的遗传分析与分子定位. 中国水稻科学, 2011, 25(3): 261-266.

摘要: 水稻扭曲叶突变体 *rtl1* 是利用甲基磺酸乙酯(EMS)诱变粳稻品种日本晴获得的。在苗期,该突变体的叶片就表现出皱缩和扭曲状。将该突变体分别与籼稻品种中本地1号和浙辐802进行配组。遗传分析表明该突变体性状受1对隐性单基因控制。通过混合分离法,找到了位于第4染色体上的紧密连锁SSR标记RM1155,通过新发展的多态性STS标记,最终将该基因定位在STS标记T1591和SSR标记RM1359之间,其遗传距离分别为0.48和0.96 cM。为进一步克隆该基因打下了基础。

关键词: 水稻; 叶型; 遗传分析; 基因定位; 分子标记

中图分类号: Q943.2; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2011)03-0261-06

叶是植物进行呼吸和光合作用的主要营养器官,其形态直接影响到光能的利用率^[1-3]。叶的发育通常分为叶原基形成和叶极性建立两个阶段,即叶原基从顶端分生组织(SAM)分化出来,再通过近-远轴、中-侧轴和基-顶轴3个轴向的极性发育形成一片完整的叶^[4-5]。近年来,通过对玉米、拟南芥和金鱼草等高等植物叶型突变基因的研究,已初步阐明了一些与叶发育相关的调控机制,其主要是通过一些基因或基因家族的网络调控,使植物的SAM随着生长而分化出相应的叶原基并正常发育。目前,与叶发育相关的基因或基因家族主要有WUS-*CHEL*(WUS)、*CLAVATA*(CLV)、*KNOX*、*LBD*、*MYB*、*HD-ZIP III*、*YABBY*(YAB)、*GARP*等,其中WUS参与的正调控和CLV参与的负调控能够彼此

形成一个负反馈的调节环,通过干细胞的数量和分化状态来调节SAM的维持和分化^[6-8]。*KNOX*的I类家族基因则主要参与了对SAM的维持,若这些基因持续表达,SAM的特征可能就会一直保持^[9-12]。*LBD*家族的AS2和*MYB*家族的AS1能够抑制*KNOX I*基因的表达,同时促进近轴面的发育,反过来*KNOX I*家族中的*SHOOT MERISTEMLESS*(STM)也能负调控AS1和AS2在SAM上的表达^[13-16]。而编码HD-ZIP III蛋白的相关基因决定了叶片的近轴面的发育^[17-19],YAB

收稿日期: 2010-08-23; **修改稿收到日期:** 2010-10-08。

基金项目: 国家转基因生物新品种培育科技重大专项资助项目(2009ZX08001-022B, 2009ZX08009-125B); 国家自然科学基金资助项目(30970171)。

和 GARP 家族则决定了远轴面的分化,同时 YAB 也能够抑制 KNOX 基因在叶片中的表达^[20-25]。当然整个叶发育过程还受到了生长素及小分子 RNA 等因子的调控^[26-30]。

我们在日本晴的诱变后代中发现一个叶片皱缩和扭曲的突变体,通过与浙辐 802 及台中本地 1 号的 F₂ 群体对该突变体进行了遗传分析和基因定位,确定 *rtl1* 为一个未报道的新位点。下一步,我们将扩大群体并开展相关生理实验,以期对该基因进行克隆和功能解读。

1 材料与与方法

1.1 水稻材料

突变体 *rtl1* 是由粳稻品种日本晴经甲基磺酸乙酯(ethyl methane sulphonate, EMS)诱变后获得的。用该突变体与生态型不同的籼稻品种台中本地 1 号(TN1)及浙辐 802 进行了杂交配组,获得 F₁ 和 F₂。

1.2 遗传分析

在种植 F₁ 和 F₂ 时,同时种植突变体 *rtl1* 作为对照。对 F₁ 和 F₂ 群体进行表型调查,统计野生型与突变体的数量,进行数据分析。

1.3 水稻 DNA 的提取与混合池的构建

于苗期将 F₂ 群体中的突变体挑出, DNA 的提取参照 CTAB 方法^[31],并略作修改。利用混合分离分析法(bulked segregant analysis, BSA)进行 *RTL1* 的分子定位。从 *rtl1*/TN1 的 F₂ 分离群体中随机取 20 个突变株的等量 DNA 混合构建一个突变池,以两个亲本、F₁ 和突变池为模板,用覆盖基因组的分子标记进行扩增。

1.4 DNA 扩增与检测

综合以往本实验室得到的分子标记多态性结果,我们挑选了均匀分布于全基因组的 137 对 SSR 标记进行了 DNA 扩增,PCR 产物用 5% 的琼脂糖凝胶检测,经溴化乙锭染色后用凝胶成像仪进行观察。

1.5 新标记发展

根据公布的粳稻品种日本晴和籼稻品种 9311 的基因组序列,我们先获得日本晴的 BAC 序列(<http://rgp.dna.affrc.go.jp/IRGSP/>),再通过 NCBI 中的 BLAST 对籼稻进行序列比对(<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>),找到序列差异后,运用 Primer Primier 5.0 软件设计前后引物,并将引物序列再次比对(<http://www.gramene.org/>

Multi/blastview),以确保其在基因组中的唯一性。

1.6 连锁分析

根据分子标记对 F₂ 群体中 102 株扭曲叶突变体 DNA 扩增结果,利用 MapMaker 2.0 软件进行连锁分析。

2 结果与分析

2.1 突变体的表型分析

突变体最显著的特征是叶片的基部表现为皱缩和扭曲状(图 1),在新叶的伸长生长时,由于叶片扭曲,使叶尖无法从叶鞘中完全伸出,从而形成一个“O”型,但随着下一新叶的生长,该叶会随植株的生长而最终伸出,但扭曲部位展开后表现为皱缩和扭曲状,抽穗后,偶见穗部发生扭曲,其他主要表型性状与野生型相比均没有明显变化。

2.2 突变体的遗传分析

将突变体与籼稻品种 TN1 进行正交配组,同时和浙辐 802 进行正反交配组, F₁ 所有植株的表型均与野生型相同,表明该突变体受隐性基因控制。在 3 个 F₂ 分离群体中的正常植株与突变植株的比例均接近 3 : 1,经卡方测验,均小于 $\chi^2_{0.05} = 3.84$,符合 1 对隐性单基因控制的遗传分离模式(表 1)。表明该突变体表型由隐性单基因控制。

2.3 *RTL1* 基因的定位

通过构建好的混合池,利用均匀分布于全基因组多态性良好的 137 对 SSR 标记进行混合分离分析,发现位于第 4 染色体的标记 RM1155 在突变池的扩增带型与突变体 *rtl1* 的扩增带型一致,几乎看不到 TN1 的带型。我们进一步利用分离群体的 102 个突变单株进行扩增验证,发现 RM1155 与突变体表型紧密连锁(图 2),遗传距离为 2.45 cM。

为了进一步定位 *RTL1* 基因,根据已公布的籼

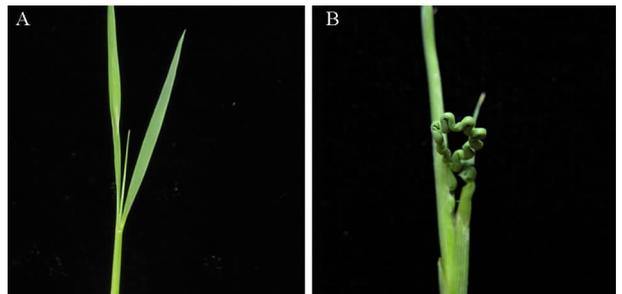


图 1 水稻 *rtl1* 和日本晴的表型

Fig. 1. Phenotype of *rtl1* and Nipponbare.

A—野生型日本晴; B—突变体 *rtl1*。

A, Wild-type Nipponbare; B, Mutant-type *rtl1*.

表 1 水稻突变体 *rtll* 的遗传分析

Table 1. Genetic analysis of *rtll*.

组合 Cross	F ₁	F ₂ 群体 F ₂ population			$\chi^2_{3:1}$
		野生型	突变株	总数	
		Wild type	Mutant type	Total	
<i>rtll</i> / TN1	野生型 Wild type	339	102	441	0.726
<i>rtll</i> / 浙辐 802 <i>rtll</i> / Zhefu 802	野生型 Wild type	328	95	423	1.325
浙辐 802/ <i>rtll</i> Zhefu 802/ <i>rtll</i>	野生型 Wild type	235	68	303	0.925

表 2 用于定位 *RTL1* 的分子标记

Table 2. Linkage molecular markers used to map *RTL1*.

标记 Marker	引物序列 Primer sequence		产物大小 Product size in Nipponbare/bp
	上游引物	下游引物	
	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	
T1591	CGATTAGTGTACGAGACCGAC	GGTTTTATCTATGCCATCTGC	116
T2967	ATGTTGTTTACCCTTAGTCTCC	AAGCTCATAGCACGCTAGATG	165
T6706	ATGCTGGTGCAATATTTCTTA	TATCCTGTCTTGCTTACTTCAT	202
T3016	TACATGTCAACGTAGGAGCG	AGCCAAAGACCAAACAATC	199
T7002	CCCCTATTACCACACTCAT	CGTTGTACGTCGATTCTT	94
T1600	CTTTGGCCATAAGGCTATTAC	TTTCTTCTTCTCCCTATGCTG	159
T6621	CACATCCGACCATTTCATCTT	CGTTTATTTTGTTCGAGTTG	106

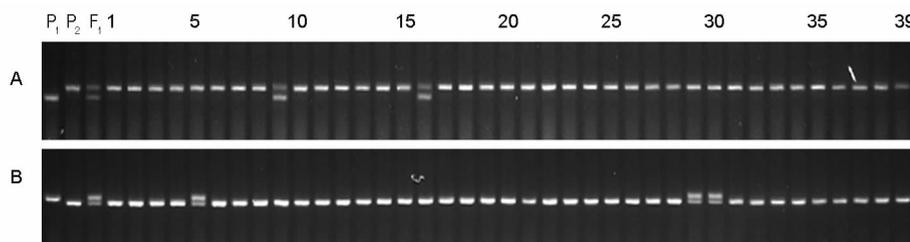


图 2 分子标记 T1600(A)和 RM1155(B)与皱曲叶性状的连锁分析

Fig. 2. Segregation of patterns with T1600(A) and RM1155(B) among some F₂ plants with *rtll* phenotype.

P₁—台中本地 1 号；P₂—*rtll*；1~39—部分 F₂ 群体单株。

P₁, Wild type parent TN1; P₂, The mutant *rtll*; Lanes 1 to 39, Some F₂ plants with ruffled and twisted leaf.

粳稻基因组序列,我们在 RM1155 附近共寻找和发展了多对 SSR 和 STS 标记(表 2),经多态性检测,发现 2 对已知的 SSR 和 7 对新发展的 STS 标记有多态性,利用这些标记最终将该基因定位在 STS 标记 T1591 和 SSR 标记 RM1359 之间,其遗传距离分别为 0.49 和 0.98 cM(图 3)。

3 讨论

植物顶端分生组织(SAM)是胚后器官发育的源泉,叶和花等侧生器官均来自于 SAM 的分化。玉米的 *KNOTTED1* (*KN1*)是植物中首先发现的 homeobox 基因,该基因的显性突变可使植株叶片零星出现一些类似分生组织的节状突起结构,同时叶舌区域扭曲、鞘组织和叶舌边缘呈叶状^[32-33]。

KNOX(*KNOTTED-LIKE* homeobox)基因又分为 I 和 II 两个家族,其中, I 类基因家族与 *KN1* 同源性最高。研究表明 *KNOX* 的 I 类基因在分生组织中特异表达,而在侧生器官中表达受抑制,其主要参与了对 SAM 的维持。将 *KNOX* I 基因在双子叶植物中进行过量表达后,异位表达的转基因植株叶片能够表现为皱缩叶和裂状叶,表型极端时植株矮化、叶片变小^[34-37]。水稻的 *OsAS2* 属于 *LBD* 基因家族,该基因在苗顶端分生组织和侧生器官中均有表达,但在苗顶端分生组织上表达相对较弱, *OsAS2* 在水稻的过量表达使植株表现出矮化,叶片严重扭曲,叶片的远轴面有较多的突起等性状,与本研究中的突变体扭曲性状极其相似。同时,过量表达 *OsAS2* 的愈伤组织能提高细胞分裂基因

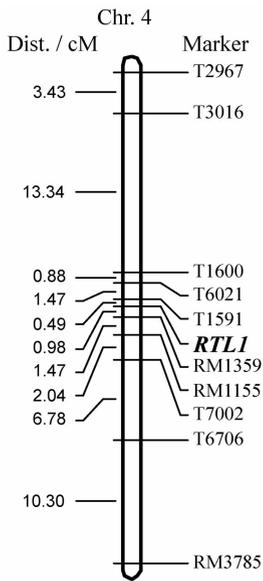


图3 *RTL1* 基因在水稻第4染色体上的连锁标记
Fig. 3. Linkage markers of *RTL1* gene on chromosome 4.

CYCD3;1 及 *OSH1* 的表达量,使细胞保持分裂能力,抑制细胞的分化^[38]。*YABBY* 基因家族编码具有一个锌指环和一个螺旋-环-螺旋结构的蛋白,*YAB3* 主要在叶原基和幼嫩的叶片中表达。*WUS* *CHEL-LIKE HOMEBOX3 (WOX3)* 基因的表达模式类似 *YAB3*,也主要在营养分枝和发育的穗中表达。*YAB3* 的 RNA 干涉 (RNAi) 植株和 *WOX3* 的过表达植株都出现了扭曲叶和节状叶的表型,这个表型与玉米的 *KN1* 有些类似。事实上,*KNOX I* 家族在水稻上的过表达植株也能诱导出节状物并造成叶鞘连接处器官的模糊。RT-PCR 结果表明,*KNOX I* 家族的 *OSH1* 和 *OSH3* 在 *YAB3* 的 RNAi 和 *WOX3* 的过表达植株中都能异位表达,表明 *YAB3* 也能够抑制 *KNOX* 基因的表达,但是 RNAi 植株中 *YAB3* 基因的下调并不影响 *WOX3* 和其他的 *YABBY* 基因的表达,相反,*WOX3* 的过表达植株却能够抑制 *YAB3* 的表达,同时,其 RNAi 植株中下调的 *WOX3* 却能诱导 *YAB3* 的表达,证明 *WOX3* 是 *YAB3* 的抑制子^[39]。事实上,这些与叶发育相关的基因导入单子叶和双子叶植物后往往有不同的表型,除了可能是发育模式上的差异外,也可能是这些基因在功能上并不保守。产生皱缩叶、扭曲叶及节状叶表型的转基因植株直接或间接地促进了 *KNOX* 基因的异位表达,而本研究中突变体的表型是否也与 *KNOX* 家族异常表达有关,我们将

在以后的研究中证实。

叶型是理想株型的重要组成部分,为了进行品种改良和分子遗传学研究,人们已经通过理化诱变、T-DNA 插入和转座子标签法等创制了大量的水稻叶器官突变体。主要有以下几种类型:叶片的大小,如宽叶和窄叶、长叶和短叶等^[40-43];叶片的卷曲,如微卷和葱卷、正卷和反卷等^[40,44-45];叶片的夹角,如直立叶、大角叶、披叶等^[45-50];叶片的表皮毛,如毛叶和光叶^[51-52];叶鞘连接处器官,如无叶舌、无叶耳、无叶枕等^[53];其他异常形态,如开叉叶、丝状叶、波形叶等^[54-55],当然这些表型往往并不单一,经常是多性状同时存在的,其中已有多个基因被定位和克隆。在本研究中,日本晴的 EMS 突变体 *rtl1* 表现为皱缩和扭曲状的叶片,尽管对 *YAB3* 的 RNAi 和 *OsAS2*、*WOX3* 的过表达植株也能出现类似的表型,但直接的突变体还未见报道,并且该位点与这些基因也不在同一区间,因此,*rtl1* 应为一个影响水稻叶发育的新基因,通过 SSR 和 STS 标记,我们将该基因定位在 T1591 和 RM1359 之间共 1.44 cM 的区间内。这为进一步克隆该基因打下了基础。

参考文献:

- [1] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12(6): 1-6.
- [2] 朱德峰, 林贤青, 曹卫星. 不同叶片卷曲度杂交水稻的光合特性比较. 作物学报, 2001, 27(3): 329-333.
- [3] 朱雄涛, 汪真. 水稻高光效生理育种初探. 福建稻麦科技, 2003(6): 14-17.
- [4] Scanlon M J. Developmental complexities of simple leaves. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3(1): 31-36.
- [5] Bowman J, Eshed Y, Baum S F. Establishment of polarity in angiosperm lateral organs. *Trends Genet*, 2002, 18(3): 134-141.
- [6] Laux T, Mayer K F, Berger J, et al. The *WUSCHEL* gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. *Development*, 1996, 122(1): 87-96.
- [7] Schoof H, Lenhard M, Haecker A, et al. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes. *Cell*, 2000, 100(6): 635-644.
- [8] Fletcher J C, Brand U, Running M P, et al. Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems. *Science*, 1999, 283(5409): 1911-1914.
- [9] Lincoln C, Long J, Yamaguchi J, et al. A *knotted1*-like homeobox gene in *Arabidopsis* is expressed in the vegetative meristem and dramatically alters leaf morphology when overexpressed in transgenic plants. *Plant Cell*, 1994, 6(12): 1859-1876.
- [10] Ito Y, Eiguchi M, Kurata N. *KNOX* homeobox genes are suf-

- ficient in maintaining cultured cells in an undifferentiated state in rice. *Genesis*, 2001, 30(4): 231-238.
- [11] Sato Y, Hong S K, Tagiri A, et al. A rice homeobox gene, *OSHI*, is expressed before organ differentiation in a specific region during early embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(15): 8117-8122.
- [12] Scofield S, Murray J A. *KNOX* gene function in plant stem cell niches. *Plant Mol Biol*, 2006, 60(6): 929-946.
- [13] Byrne M E, Barley R, Curtis M, et al. *Asymmetric leaves 1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*, 2000, 408(6815): 967-971.
- [14] Ori N, Eshed Y, Chuck C R, et al. Mechanisms that control *knox* gene expression in the *Arabidopsis* shoot. *Development*, 2000, 127(24): 5523-5532.
- [15] Semiarti E, Ueno Y, Tsukaya H, et al. The *ASYMMETRIC LEAVES2* gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of a symmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem related homeobox genes in leaves. *Development*, 2001, 128(10): 1771-1783.
- [16] Endrizzi K, Moussian B, Haecker A, et al. The *SHOOT MERISTEMLESS* gene is required for maintenance of undifferentiated cells in *Arabidopsis* shoot and floral meristems and acts at a different regulatory level than the meristem genes *WUSCHEL* and *ZWILLE*. *Plant J*, 1996, 10(6): 967-979.
- [17] Zhong R, Ye Z H. *IFL1*, a gene regulating interfascicular fiber differentiation in *Arabidopsis*, encodes a homeodomain-leucine zipper protein. *Plant Cell*, 1999, 11(11): 2139-2152.
- [18] Ratchliffe O J, Riechmann J L, Zhang J Z. *INTERFASCICULAR FIBERLESS1* is the same gene as *REVOLUTA*. *Plant Cell*, 2000, 129(3): 315-317.
- [19] McConnell J R, Emery J, Eshed Y, et al. Role of *PHABULOSA* and *PHAVOLUTA* in determining radial patterning in shoots. *Nature*, 2001, 411(6838): 709-713.
- [20] Siegfried K R, Eshed Y, Baum S F, et al. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in *Arabidopsis*. *Development*, 1999, 126(18): 4117-4128.
- [21] Kumaran M K, Bowman J L, Sundaresan V. *YABBY* polarity genes mediate the repression of *KNOX* homeobox genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14(11): 2761-2770.
- [22] Yamaguchi T, Nagasawa N, Kawasaki S, et al. The *YABBY* gene *DROOPING LEAF* regulates carpel specification and midrib development in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 500-509.
- [23] Eshed Y, Baum S F, Perea J V, et al. Establishment of polarity in lateral organs of plants. *Curr Biol*, 2001, 11(16): 1251-1260.
- [24] Emery J F, Floyd S K, Alvarez J, et al. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III *HD-ZIP* and *KANAD I* genes. *Curr Biol*, 2003, 13(20): 1768-1774.
- [25] Kerstetter R A, Bollman K, Taylor R A, et al. *KANAD I* regulates organ polarity in *Arabidopsis*. *Nature*, 2001, 411(6838): 706-709.
- [26] Vogler H, Kuhlemeier C. Simple hormones but complex signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(1): 51-56.
- [27] Okadala K, Uedal J, Komaki M K, et al. Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell*, 1991, 3(7): 677-684.
- [28] Reinhardt D, Pesce E R, Stieger P, et al. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature*, 2003, 426(6964): 255-260.
- [29] Rhoades M W, Reinhart B J, Lim L P, et al. Prediction of plant microRNA targets. *Cell*, 2002, 110(4): 513-520.
- [30] Juarez M T, Kui J S, Thomas J, et al. MicroRNA-mediated repression of *rolled leaf1* specifies maize polarity. *Nature*, 2004, 428(6978): 84-88.
- [31] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl Acids Res*, 1980, 8(19): 4321-4325.
- [32] Vollbrecht E, Veit B, Sinha N, et al. The developmental gene *Knotted-1* is a member of a maize homeobox gene family. *Nature*, 1991, 350(6315): 241-243.
- [33] Smith L G, Greene B, Veit B, et al. A dominant mutation in the maize homeobox gene, *Knotted-1*, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates. *Development*, 1992, 116(1): 21-30.
- [34] Kano-Murakami Y, Yanai T, Tagiri A, et al. A rice homeotic gene, *OSHI*, causes unusual phenotypes in transgenic tobacco. *FEBS Lett*, 1993, 334(3): 365-368.
- [35] Sinha N R, Williams R E, Hake S. Overexpression of the maize homeobox gene, *KNOTTED-1*, causes a switch from determinate to indeterminate cell fates. *Genes Dev*, 1993, 7(5): 787-795.
- [36] Postma-Haarsma A D, Verwoert I I, Stronk O P, et al. Characterization of the *KNOX* class homeobox genes *Oskn2* and *Oskn3* identified in a collection of cDNA libraries covering the early stages of rice embryogenesis. *Plant Mol Biol*, 1999, 39(2): 257-271.
- [37] Hareven D, Gutfinger T, Parnis A, et al. The making of a compound leaf: Genetic manipulation of leaf architecture in tomato. *Cell*, 1996, 84(5): 735-744.
- [38] Ma Y, Wang F, Guo J, et al. Rice *OsAS2* gene, a member of LOB domain family, functions in the regulation of shoot differentiation and leaf development. *J Plant Biol*, 2009, 52(5): 374-381.
- [39] Dai M, Hu Y, Zhao Y, et al. A *WUSCHEL-LIKE HOMEBOX* gene represses a *YABBY* gene expression required for rice leaf development. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 380-390.
- [40] Hu J, Zhu L, Zeng D, et al. Identification and characterization of *NARROW AND ROLLED LEAF 1*, a novel gene regulating leaf morphology and plant architecture in rice. *Plant Mol Biol*, 2010, 73(3): 283-292.
- [41] Fujino K, Matsuda Y, Ozawa K, et al. *NARROW LEAF 7* controls leaf shape mediated by auxin in rice. *Mol Genet Ge-*

- nomics*, 2008, 279(5): 499-507.
- [42] Qi J, Qian Q, Bu Q, et al. Mutation of the rice *Narrow leaf1* gene, which encodes a novel protein, affects vein patterning and polar auxin transport. *Plant Physiol*, 2008, 147(4): 1947-1459.
- [43] Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. *GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 2005, 437(7059): 693-698.
- [44] Zhang G H, Xu Q, Zhu X D, et al. *SHALLOT-LIKE1* is a KANAD I transcription factor that modulates rice leaf rolling by regulating leaf abaxial cell development. *Plant Cell*, 2009, 21(3): 719-735.
- [45] Zhao S Q, Hu J, Guo L B, et al. Rice leaf inclination2, a VIN3-like protein, regulates leaf angle through modulating cell division of the collar. *Cell Res*, 2010, 20(8): 935-947.
- [46] 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. *Plant Cell*, 2000, 12(9): 1591-1606.
- [47] 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. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 776-790.
- [48] 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. *Plant Cell*, 2003, 15(12): 2900-2910.
- [49] Nagasawa N, Miyoshi M, Sano Y, et al. *SUPERWOMAN1* and *DROOPING LEAF* genes control floral organ identity in rice. *Development*, 2003, 130(4): 705-718.
- [50] 汪得凯, 张红心, 胡国成, 等. 一个水稻大叶角度突变体 *lla* 的遗传分析及基因克隆. 科学通报, 2005, 50(4): 399-401.
- [51] Li W, Wu J, Weng S, et al. Characterization and fine mapping of the *glabrous leaf and hull mutants (gll)* in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 2010, 29(6): 617-627.
- [52] Kurata N, Miyoshi K, Nonomura K, et al. Rice mutants and genes related to organ development, morphogenesis and physiological traits. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(1): 48-62.
- [53] Lee J, Park J J, Kim S L, et al. Mutations in the rice liguleless gene result in a complete loss of the auricle, ligule and laminar joint. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(4): 487-499.
- [54] Nagasaki H, Itoh J, Hayashi K, et al. The small interfering RNA production pathway is required for shoot meristem initiation in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(37): 14867-14871.
- [55] Abe M, Yoshikawa T, Nosaka M, et al. *WAVY LEAF 1*, an ortholog of *Arabidopsis* HEN1, regulates shoot development by maintaining microRNA and trans-acting siRNA accumulation in rice. *Plant Physiol*, 2010, 154(3): 1335-1346.