

水稻幼穗 - 颖花发育的研究进展

姜树坤^{1,2,3}, 张喜娟^{1,2,3}, 王嘉宇⁴, 张凤鸣^{1,3}

(¹黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨 150086; ²黑龙江省农业科学院博士后科研工作站, 哈尔滨 150086;

³中国科学院北方粳稻分子育种联合研究中心, 哈尔滨 150086; ⁴沈阳农业大学农业部作物生理生态遗传育种重点开放实验室, 沈阳 110866)

摘要: 水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 也是单子叶植物发育生物学的理想模式植物, 水稻幼穗和颖花的发育还是最终产量赖以依托的基础。对水稻幼穗和颖花发育的研究已成为植物分子遗传学和作物科学共同的研究焦点。近年来, 有关水稻幼穗和颖花发育的研究取得了长足的进展, 文章从幼穗和颖花的发育过程、栽培措施和环境因子对幼穗和颖花发育的影响以及幼穗和颖花发育的相关基因等方面的国内外进展进行综述, 同时指出了目前研究中存在的问题及相应的研究对策。

关键词: 水稻; 穗; 颖花; 发育; 栽培措施; 生态因子

Research Advancement on Young Panicle and Spikelet Development in Rice (*Oryza sativa* L.)

JIANG Shu-kun^{1,2,3}, ZHANG Xi-juan^{1,2,3}, WANG Jia-yu⁴, Zhang Feng-ming^{1,3}

(¹Cultivation and Farming Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086;

²Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Postdoctoral Scientific Research Station, Harbin 150086;

³Northern Japonica Rice Molecular Breeding Joint Research Center, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150086;

⁴Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology, Genetics and Breeding, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866)

Abstract: Rice, one of the world's most important food crops, is a model plant for developmental biology research of the grasses. Development status of rice young panicle and spikelet determines final yield. So, the research on developmental biology of young panicle and spikelet has been the same focus in plant molecular genetics and crop science. The developmental biology related to young panicle and spikelet has achieved a series of great advances in recent years. The present paper reviewed their developmental process, effects of cultural practices and environmental factors and related genes. And the problems and countermeasures in present research were also been discussed.

Key words: Rice; Panicle; Spikelet; Development; Cultivation; Ecological factors

水稻产量由单位面积穗数、每穗实粒数和千粒重3个因素构成。由于生态条件等原因, 北方粳稻穗数水平相对较高, 在此基础上进一步增加的潜力较小, 提高每穗粒重是实现超高产的主要途径^[1-2]。每穗粒重由每穗粒数和千粒重决定, 在长期自然选择和人工选择下, 生产应用的品种间千粒重差异不大, 对高产的作用相对较小, 因此提高每穗粒数是增加每穗粒重的主攻方向。每穗实粒数由每穗颖花数

和结实率共同决定, 然而结实率极易受环境因素影响, 改良难度较大。因而, 增加穗粒数是目前国内外水稻育种者的共识^[2-5]。成熟时每穗颖花数的多少与水稻幼穗的发育状况息息相关。

1 水稻幼穗和颖花的发育过程

稻穗为圆锥花序, 由穗轴、一次(一级)枝梗、二次(二级)枝梗、小穗梗和小穗(颖花)组成(图1A)。

收稿日期: 2011-10-23 修回日期: 2011-12-28

基金项目: 国家自然科学基金(31100881); 中国博士后科学基金(2011M501077); 黑龙江省博士后资助经费(LBH-Z11030)

作者简介: 姜树坤, 助理研究员, 博士。研究方向: 水稻产量生理和遗传基础。E-mail: sk_jiang@126.com

穗轴上有 10 个左右的穗节,最基部的节叫做穗颈节,一次枝梗着生在各穗节上,一般为互生,但发育良好时下部几个穗节常常聚集,数个枝梗呈轮生状态,也称“女穗”。一次枝梗上着生二次枝梗,个别品种还可能有一次枝梗,各枝梗上着生小穗梗,其末端着生一个小穗。半个多世纪以来,国内外的植物学家和农学家从形态和解剖等方面对稻穗的发育过程进行了详细的研究^[6-13],提出了多种幼穗发育的时期分化。日本学者中山包^[6]对水稻穗发育过程的研究较早(1940 年),他们将穗发育分为 7 个时期。唐锡华等^[7]在 1959 年通过对老来青和南特号的研究认为穗分化包含 3 个时期。丁颖等^[8]于 1959 年通过对白谷糯 16 号、选粘 305、白粘 3 号和含合等 4 个品种的观察,将穗发育分为 8 个时期。吴光南等^[9]以控制穗大小为标准,将穗发育分为 3

个时期。凌启鸿等^[11]1994 年参考叶龄和出叶周期等因素,将穗发育分为 5 大期 8 小期。国际水稻研究所植物生理系的吉田昌一^[12]根据叶龄和幼穗长度等形状与穗发育状态的关系,提出将穗发育分为 7 个时期。目前,国内普遍接受丁颖等的 8 个时期划分方式。而国际上普遍接受 Ikeda 等^[13]和 Itoh 等^[14]提出的 9 个时期划分方式(表 1、图 1、图 2):水稻从营养生长转入到生殖生长后,顶端分生组织发育成花序分生组织;然后花序分生组织产生一次枝梗,当一定数目的一次枝梗分化完成后,一次枝梗原基上开始分化出二次枝梗原基;接着在一次枝梗原基的上部和二次枝梗原基上分化形成小穗原基,小穗原基分化形成颖花;之后花器官原基依次分化,完成颖花的发育;最后穗轴、枝梗快速伸长,抽出叶鞘。

表 1 水稻穗发育的各个时期^[14]

Table 1 Staging of panicle development in rice

时期 Stage	分生组织特征/侧生器官特征	穗长度 ^a (mm)	事件	
符号 Symbol	名称 Name	Meristem identity/lateral organ identity	Panicle length	Events
In1	穗轴分生组织建立	穗轴分生组织/一次枝梗	0.05 ~ 0.1	营养分生组织转变为穗轴分生组织;穗轴分生组织增大;第 1 苞叶原基形成;-2 茎节开始伸长。
In2	一次枝梗形成 I	穗轴、枝梗分生组织/一次枝梗	0.1 ~ 0.2	穗轴分生组织达到最大;最初的 2 个一次枝梗原基形成;第 2、第 3 苞叶原基形成。
In3	一次枝梗形成 III	穗轴、枝梗分生组织/一次枝梗	0.2 ~ 0.4	一次枝梗原基形成螺旋排列;穗轴分生组织在后期消失;-1 茎节开始伸长。
In4	一次枝梗伸长	枝梗分生组织	0.4 ~ 0.6	一次枝梗同步伸长。
In5	更高级的分枝形成	枝梗分生组织/二、三次枝梗	0.6 ~ 0.9	二、三次枝梗形成;穗颈节开始伸长。
In6	颖壳分化	颖花分生组织/颖壳	0.9 ~ 1.5	第 1、2 副护颖、第 1、2 护颖及内、外颖互生排列形成。
In7	颖花器官分化	颖花分生组织/颖花器官	1.5 ~ 40	小穗各器官开始分化;2 个浆片、6 枚雄蕊和 1 个心皮轮生。
In8	穗轴枝梗快速伸长	分生组织消失	40 ~ 220	穗轴、枝梗快速伸长;花药和胚珠发育完成。
In9	抽穗开花		约 220	穗从剑叶叶鞘中抽出;中午左右开花

a 各值来自“台中 65” Values are from cv. Taichung 65

水稻颖花实际是小穗(图 2A),从植物学上来看小穗由 3 朵颖花构成,其中 2 朵退化,各保留下外稃,通常称之为护颖(颖片)。小穗基部的 2 个突起是退化的颖片,称为副护颖。剩下的 1 朵小花是可孕的,由外稃、内稃、6 个雄蕊、1 个雌蕊和 2 个浆片构成(图 2B)。雄蕊包含花药和花丝两部分;雌蕊包括柱头、花柱和子房 3 部分。颖花的发育集中在幼穗发育的第 6 期(In6)和第 7 期(In7),整个分化过程表现出严格的顺序性(由外至内依次发育),首先

分化出副护颖,然后依次分化形成护颖、外颖、内颖、浆片、雄蕊和雌蕊。

2 栽培措施和生态因子对水稻幼穗和颖花发育的影响

氮肥和播期是影响幼穗和颖花发育的主要栽培措施。氮素水平对水稻幼穗发育的影响主要表现在两个方面:一方面影响分化速度,随着氮肥施用量的增加,幼穗前期的分化减慢,到后期才加快;另一

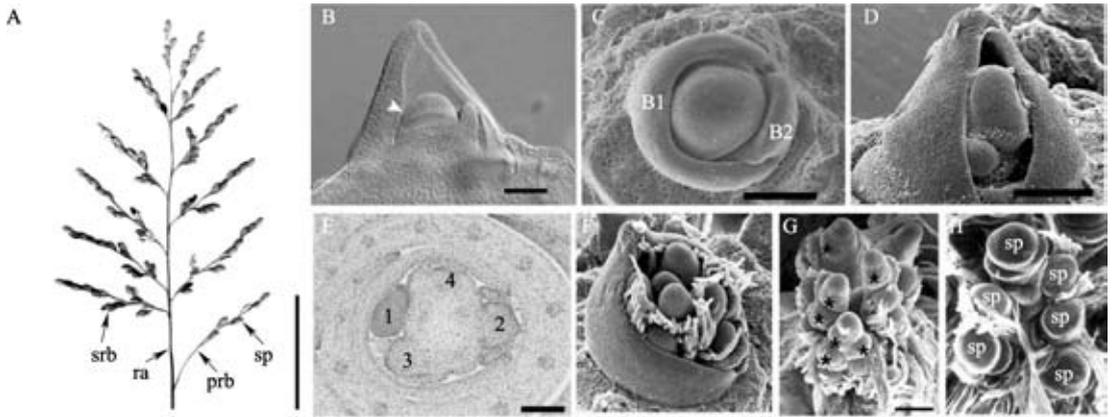


图1 水稻穗的发育^[14] Fig. 1 Panicle development in rice

A:成熟的稻穗;B:第一苞叶的形成(箭头所示);C:第二苞叶的形成;D:一次枝梗形成早期;E:穗轴顶端横切(四个不同一次枝梗螺旋排列);F:一次枝梗开始伸长;G:二次枝梗开始形成(★);H:颖花的形成;ra:穗轴;prb:一次枝梗;srb:二次枝梗;sp:颖花;B1:第一苞叶;B2:第二苞叶
A: Mature rice inflorescence; B: Formation of first bract (arrowhead); C: Second bract formation; D: Early stage of primary branch formation; E: Cross-section of rachis apex differentiating four primary branches in spiral phyllotaxy; F: Onset of primary rachis branch elongation; G: Formation of secondary branches (★); H: Formation of spikelets; ra: Rachis; prb: Primary rachis branches; srb: Recondary rachis branches; sp: Spikelet; B1: First bract; B2: Second bract

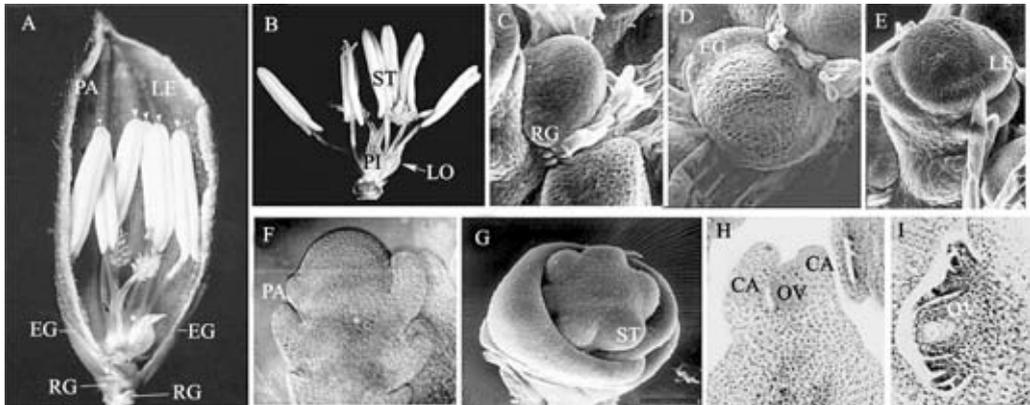


图2 水稻颖花的发育^[14] Fig. 2 Spikelet development in rice

A:成熟的颖花;B:成熟的花;C:早期的颖花分生组织;D:护颖原基形成;E:外颖原基形成;F:内颖原基形成;G:雄蕊原基形成;H:心皮和胚珠原基形成;I:胚囊形成;PA:内颖;LE:外颖;EG:护颖;RG:副护颖;ST:雄蕊;PI:雌蕊;LO:浆片;CA:心皮;OV:胚珠
A: Mature spikelet; B: Mature flower; C: Early spikelet meristem producing rudimentary primordium; D: Formation of empty glume primordia; E: Formation of lemma primordium; F: Formation of palea primordium; G: Formation of stamen primordia; H: Formation of carpel and ovule primordia; I: Formation of embryo sac; PA: palea; LE: lemma; EG: empty glume; RG: rudimentary glume; ST: stamen; PI: pistil; LO: lodicule; CA: carpel; OV: ovule

方面影响颖花的分化和退化,在高氮条件下,幼穗分化时间延长,能够分化出更多的一、二次枝梗,进而分化出更多的颖花,但如果施氮量过高,植株氮积累过量,碳代谢减弱,非结构性碳积累量减少,导致幼穗发育后期没有足够的养分供给,致使已经分化的颖花退化^[15-20]。播期则是通过影响分化速率和分化持续时间来调节幼穗和颖花的发育^[17,21]。除了氮肥和播期等栽培因素外,还有众多生态因子参与调控水稻幼穗和颖花的发育,这些生态因子包括温、光、水、盐、CO₂和O₃等。适宜的温度和光照是水稻由营养生长转为生殖生长的必要条件,也是影响幼穗和颖花正常发育的关键^[22]。除了上述两者以外,干旱、盐碱和淹水等逆境也影响水稻幼穗颖花的发

育。研究表明,随着干旱、盐碱和淹水程度的增加,枝梗和颖花的分化减少,退化增多^[23-25]。最近,研究者利用FACE(Free Air CO₂ Enrichment)处理发现,增加CO₂浓度能使水稻增产12.8%,但同时会导致每穗颖花数下降显著,这种颖花退化现象是由二次枝梗及二次枝梗颖花大量退化引起的^[26-27]。如果将FACE处理中的CO₂换成O₃,也会诱发每穗颖花数减少,但其原因是高O₃胁迫抑制颖花分化,而不是颖花退化^[28]。

3 水稻穗和颖花发育的相关基因

近年来,研究者通过物理、化学和生物等诱变手

段培育了大量的水稻突变体^[29],并利用这些突变体对穗和颖花的发育过程进行了更加详细的研究(表1)。这些穗和颖花突变体共分为4类:(1)一次枝梗分化能力增强或减弱。如 *pap1* 突变体的枝梗分生组织分化能力增强,形成更多的一次枝梗^[30]; *Gn1a* 编码细胞分裂素氧化/脱氢酶,基因突变后,使得细胞分裂素在花序组织中积累增加枝梗的分化数目^[31]; *APO* 编码 F-box 蛋白,突变体的枝梗分生组织在分化出少数几个一次枝梗后迅速转变为颖花分生组织^[32]; *LOG* 编码细胞分裂素激活酶,突变体表现为与 *APO* 类似的现象,分生组织的功能提前终结^[33]; *LP* 编码一个富含 Kelch 的 F-box 蛋白,集中在枝梗原基区域表达,定量 PCR 表明突变体中的细胞分裂素氧化酶/去氧化酶基因表达下调,进而增加枝梗的分化数目^[34]。 *DEP1* 编码类磷脂酰乙醇胺结合蛋白,该突变体的一次枝梗和上部一次枝梗上的二次枝梗分化数增多^[35]。(2)分化组织转化受阻。如 *lax* 突变体虽能够正常形成一、二次枝梗,但侧生颖花的发育被完全阻断,只在枝梗顶端形成单一颖花^[36],进一步研究发现该基因编码植物特异的亮氨酸拉链蛋白^[37]; *fzp* 编码 ERF 转录因子,突变体能够正常地分化形成一、二次枝梗,但在枝梗上不能分化形成颖花,而是在原本产生颖花的位置不断分生出下一级枝梗^[38-39], *BFL1* 表现类似现象^[40]。(3)影响花器官的发育。如 *EG1*,其编码脂肪酶基因,控制颖花发育^[41]; *FON1-4*、*SL1*、*DL* 等影响花器官的数目^[42-49]。(4)调控穗轴和枝梗伸长。如颖花簇生突变体 *Cl* 的颖花簇生现象不是由于产生了额外的颖花,而是在穗发育到 *In7* 阶段完成后,突变体顶端颖花着生的枝梗发育缓慢,造成顶端颖花与下面的颖花簇生在一起^[49]; *DEP1* 和 *DEP2* 突变体均在枝梗伸长期生长稍缓,穗节间距变短^[35,50]; *SP1* 在稻穗伸长过程中有缺陷,编码一个可能的多肽转运蛋白^[51]; *Ur1* 和 *ur2* 突变体均是在此阶段形成的弯曲枝梗^[52]。除了上述基因外,还有一些基因调控颖壳的大小,如控制颖壳长度的 *GS3* 编码假定的 PEBP-like 结构域,一个跨膜区, TNFR/NGFR 家族中富含半胱氨酸的同源区域和一个 VWFC 模块, *GS3* 突变后引起部分功能结构域的缺失,相应的生长调节信号传递途径发生改变,最终导致了颖壳长度的变化^[53]。控制颖壳宽度的 *GW2* 编码 RING-type 蛋白,具有 E3 泛素连接酶活性,参与降解促进细胞分裂的蛋白的途径, *GW2* 功能缺失,能

够增加颖壳的细胞数目,进而增加颖壳宽度^[54]。 *GS5* 也控制颖壳宽度,其编码丝氨酸羧基酶, *GS5* 能够上调细胞周期基因的表达,促进细胞分裂而增加细胞数目以及增加横向的生长正向调控颖壳宽度的大小^[55]。控制颖壳宽度的 *qSW-5* (*GW5*) 编码一个 144 氨基酸组成的核定位蛋白,该蛋白包含一个核定位信号和一个富精氨酸区域,其调控机制与 *GW2* 相似^[56-57]。

4 结论与展望

自 20 世纪 80 年代兴起以塑造新株型为核心的超级稻研究以来,人们提出了一系列的新株型模式^[2,4,58-61]。与矮化育种和理想株型育种中以改良茎叶性状为主的不同之处是,上述株型模式的共同特点是将地上部分另一个重要器官——穗的形态和机能纳入了株型设计。而穗和颖花的发育状况决定了穗的形态与机能,同时也决定了最终的粮食产量。综上所述,目前对水稻幼穗和颖花发育的研究已取得可喜的进展,随着今后以 DNA 测序技术为代表的现代生物学研究手段的迅速发展和水稻幼穗和颖花发育研究的深入,通过基因组学研究,分析和阐明水稻幼穗和颖花发育基因的功能,培育穗型理想的水稻种质资源已成为当前的研究热点之一。但是,目前水稻基础理论研究存在较严重的“马尾巴”现象,大量的幼穗和颖花发育相关基因被克隆,但这些基因多数来源于突变体,而这些突变性状常常是负向的,育种潜力有限。目前完成克隆并具有应用价值的幼穗发育相关基因仅有 *Gn1a*^[31]、*DEP1*^[34]、*DEP2*^[50] 和 *Ur1*^[52] 等少数几个。控制颖花发育的相关基因中,控制颖花器官形成的基因应用潜力较小^[41-49],而控制颖壳大小的基因应用潜力较大^[53-57]。因此,进一步加强水稻幼穗和颖花发育的相关研究具有重要理论意义和实践意义。相信随着越来越多的有利突变体的鉴定和各种功能研究技术的不断进步,水稻幼穗和颖花发育的分子遗传调控机制会越来越清晰地呈现在我们面前。

参考文献

- [1] 徐正进,陈温福,张文忠. 北方粳稻新株型超高产育种研究进展[J]. 中国农业科学, 2004, 37(10): 1407-1413
- [2] 陈温福,徐正进. 水稻超高产育种理论与方法[M]. 北京: 科学出版社, 2007
- [3] 周开达,马玉清,刘太清. 穗重型杂交稻育种[J]. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 403-407

- [4] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 1997, 12(6): 1-6
- [5] Sheely J E, Dionora M J A, Mitch P L. Spikelet numbers, sink size and potential yield in rice [J]. Field Crops Res, 2001, 71(2): 77-85
- [6] 中山包. 稻的矮型及び常型間に於ける穂の发育の比较的研究[J]. 遗传学杂志, 1940, 16: 139-148
- [7] 唐锡华, 刘日新. 稻穗的发育形态[J]. 植物学报, 1955, 4(2): 167-170
- [8] 丁颖, 李乃铭, 徐雪宾, 等. 水稻幼穗发育和谷粒充实过程的观察[J]. 农业学报, 1959, 10(2): 59-85
- [9] 吴光南, 张云桥. 稻穗发育过程及其控制途径的研究[J]. 作物学报, 1962, 1(1): 43-52
- [10] Takeoka Y, Ogawa K, Kawai T. Scanning electron microscopic observations on morphogenesis of the panicle and spikelet in rice plants [J]. Japan Crop Sci, 1989, 58(1): 119-125
- [11] 凌启鸿, 张洪程, 苏祖芳, 等. 水稻叶龄模式[M]. 北京: 科学出版社, 1994: 69-215
- [12] 吉田昌一. 稻作科学原理[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1984: 62-64
- [13] Ikeda K, Sunohara H, Nagato Y. Developmental course of inflorescence and spikelet in rice [J]. Breeding Sci, 2004, 54: 147-156
- [14] Itoh J I, Nonomura K I, Ikeda K, et al. Rice plant development: from Zygote to Spikelet [J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46(1): 23-47
- [15] Kobayashi K, Yamane K, Imaki T. Effect of non-structural carbohydrates on spikelet differentiation in rice [J]. Plant Production Sci, 2001, 4(1): 9-14
- [16] Ansari T H, Yamamoto Y, Yoshida T, et al. Cultivar differences in the number of differentiated spikelets and percentage of degenerated spikelets as determinants of the spikelet number per panicle in relation to dry matter production and nitrogen absorption [J]. Soil Sci Plant Nutr, 2003, 49(3): 433-444
- [17] 柳新伟, 孟亚利, 周治国, 等. 水稻颖花分化与退化的动态特征[J]. 作物学报, 2005, 31(4): 451-455
- [18] 陈惠哲, 朱德峰, 林贤青, 等. 穗肥施氮量对两优培九枝梗及颖花分化和退化的影响[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(3): 181-185
- [19] 陈小荣, 潘晓华, 陈忠平, 等. 施氮对籼型双季杂交水稻枝梗和颖花分化与退化的影响[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(1): 1-6
- [20] 李刚华, 王惠芝, 王绍华, 等. 穗肥对水稻穗分化期碳氮代谢及颖花数的影响[J]. 南京农业大学学报, 2010, 33(1): 1-5
- [21] 陈小荣, 钟蕾, 贺晓鹏, 等. 稻穗枝梗和颖花形成的基因型及播期效应分析[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(4): 424-428
- [22] 星川清亲. 解剖图说稻的生长[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1981
- [23] Kato Y, Katsura K. Panicle architecture and grain number in irrigated rice, grown under different water management regimes [J]. Field Crops Res, 2010, 117: 237-244
- [24] Cui H, Takeoka Y, Wada T. Effect of sodium chloride on the panicle and spikelet morphogenesis in rice II development morphology of the panicle [J]. Japan Crop Sci, 1995, 64(3): 593-600
- [25] Kato Y, Kamoshita A, Yamagishi J. Pre-flowering spikelet abortion reduces spikelet number in rice (*Oryza sativa* L.) under water stress [J]. Crop Sci, 2008, 48: 2389-2395
- [26] 黄建晔, 杨洪建, 杨连新, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增加 (FACE) 对水稻产量形成的影响及其与氮的互作效应 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1824-1830
- [27] 杨洪建, 杨连新, 黄建晔, 等. FACE 对五香粳 14 颖花分化和退化的影响 [J]. 作物学报, 2006, 32(7): 1076-1082
- [28] 杨开放, 杨连新, 王云霞, 等. 近地层臭氧浓度升高对杂交稻颖花形成的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(3): 609-614
- [29] Krishnan A, Guiderdoni E, An G, et al. Mutant Resources in Rice for Functional Genomics of the Grasses [J]. Plant Physiol, 2009, 149: 165-170
- [30] Takahashi M, Nagasawa N, Kitano H, et al. *Panicle phytochrome 1* mutations affect the panicle architecture of rice [J]. Theor Appl Genet, 1998, 96: 1050-1056
- [31] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. Science, 2005, 309: 741-745
- [32] Ikeda K, Nagasawa N, Nagato Y. *Aberrant Panicle Organization 1* temporally regulates meristem identity in rice [J]. Developmental Biology, 2005, 282: 349-360
- [33] Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, et al. Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin activating enzyme [J]. Nature, 2007, 445(8): 652-655
- [34] Li M, Tang D, Wang K J, et al. Mutations in the F-box gene LARGER PANICLE improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice [J]. Plant Biotechnol J, 2011, 9(9): 1002-1013
- [35] Huang X, Qian Q, Liu Z, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice [J]. Nature Genetics, 2009, 41(4): 494-497
- [36] 王赞, 肖晗, 钱前, 等. 水稻稀穗突变体的遗传分析及基因的精确定位 [J]. 科学通报, 2003, 48(15): 1666-1670
- [37] 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
- [38] 刘华清, 吴为人, 段远霖, 等. 水稻小穗特征基因 *FZP* 的图位克隆 [J]. 遗传学报, 2003, 30(9): 811-816
- [39] Komatsu M, Chujo A, Nagato Y, et al. Frizzy Panicle is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets [J]. Development, 2003, 130: 3841-3850
- [40] Zhu Q H, Hoque M S, Dennis E, et al. Ds tagging of Branched Floretless 1 (*BFL1*) that mediates the transition from spikelet to floret meristem in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2003, 3: 6
- [41] Li H G, Xue D W, Gao Z Y, et al. A putative lipase *Extra Glume1* regulates both empty-glume fate and spikelet development in rice [J]. Plant J, 2009, 57: 593-605
- [42] Nagasawa N, Miyoshi M, Sano Y, et al. *Superwoman1* and *Drooping leaf* genes control floral organ identity in rice [J]. Development, 2003, 130: 705-718
- [43] Suzuki T, Sato M, Ashikari M, et al. The gene *Floral Organ Number1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to Arabidopsis CLAVATA1 [J]. Development, 2004, 131(22): 5649-5657
- [44] Suzuki T, Yoshida A, Hirano H Y. Functional diversification of CLAVATA3-related CLE proteins in meristem maintenance in rice [J]. Plant Cell, 2008, 20: 2049-2058
- [45] Suzuki T, Ohneda M, Toriba T, et al. *FON2* redundantly regulates floral meristem maintenance with *Floral Organ Number2* in Rice [J]. Plos Genetics, 2009, 5(10): 1-9
- [46] Jiang L, Zhang W L, Xia Z H, et al. A paracentric inversion suppresses genetic recombination at the FON3 locus with breakpoints corresponding to sequence gaps on rice chromosome 11L [J]. Mol Genet Genom, 2007, 277: 263-272
- [47] Chu H W, Qian Q, Liang W Q, et al. The Floral Organ Number4 gene encoding a putative ortholog of Arabidopsis CLAVATA3 regulates apical meristem size in rice [J]. Plant Physiol, 2006, 142: 1039-1052
- [48] Xiao H, Tang J F, Li Y F, et al. Stamenless1, encoding a single C₂H₂ zinc finger protein, regulates floral organ identity in rice [J]. Plant J, 2009, 59: 789-801