

营养元素调控水稻叶夹角研究现状

邓智亭

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年4月4日; 录用日期: 2024年4月29日; 发布日期: 2024年5月8日

摘要

水稻是主要的粮食作物之一, 其产量的增加对于人类的生存至关重要。增加水稻产量的方法主要是通过改变其农艺性状, 如通过增大叶夹角改变水稻接受光合作用的叶面积, 从而增强光合作用, 而增加产量。叶夹角特性作为构建理想植株结构的要素之一, 同时也是高密度栽植模式下的决定性因素, 有望助益于提升绿色革命品种产量, 对于农业进步及粮食保障均具有深远影响。营养元素氮(N)、磷(P)、钾(K)和锌(Zn)通过影响植物激素如油菜素内脂、生长素以及赤霉素等, 从而改变其叶夹角等农艺性状, 最终达到增加产量的目的。本文对营养元素影响叶夹角等农艺性状进行一个综述, 为优化水稻株型, 提高产量提供了一定方向支持。

关键词

营养元素, 农艺性状, 产量

Current Status of Studies on the Regulation of Leaf Angle by Nutritional Elements in Rice

Zhiting Deng

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 4th, 2024; accepted: Apr. 29th, 2024; published: May 8th, 2024

Abstract

Rice is one of the major food crops and its increased yield is essential for human survival. The main way to increase the yield of rice is by modifying its agronomic traits, such as by increasing the leaf angle to change the leaf area that receives photosynthesis, thus enhancing photosynthesis and thereby increasing the yield. Leaf angle characteristics, as one of the elements in building an ideal plant structure and as a determining factor in high-density planting patterns, are expected to contribute to the enhancement of yields in Green Revolution varieties, with far-reaching implica-

tions for both agricultural progress and food security. Nutrients nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K) and zinc (Zn) influence phytohormones such as oleoresinolipids, growth hormones and gibberellins to alter agronomic traits such as leaf angle and ultimately increase yield. This paper provides a review of the effects of nutrients on leaf angle and other agronomic traits, and provides some direction to optimise rice plant type and increase yield.

Keywords

Nutritional Elements, Agronomic Traits, Yield

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

在植物的生长过程中，氮素等无机营养元素会影响到其性状。植物生长中必不可需的无机元素有氮(N)、磷(P)、钾(K)和锌(Zn)等。大多数土壤中的硝酸盐(NO_3^-)和铵(NH_4^+)是高等植物吸收氮(N)的主要形式。 NH_4^+ 离子通过铵转运蛋白(AMTs)从根际直接吸收或通过 NO_3^- 还原在细胞中积累。然后， NH_4^+ 进一步在谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合成酶(GS/GOGAT)的催化作用下被同化为谷氨酸[1]。磷是所有生物维持正常生命活动的必需元素之一，在植物的生长发育过程以及繁殖过程中具有至关重要的作用，磷元素也是影响众多生态系统建立的主要元素之一。磷元素的缺乏会导致生态系统净初级生产力供应不足、氮元素固定受到阻碍、碳的储存减少[2] [3]。钾元素具有高植物叶片之中硝酸还原酶活性的作用，促进硝酸盐向铵的转化，以此减少氮元素在植物体内的积累量，提高植物对氮元素的利用率，并进一步促进植物体内多种蛋白质的合成。钾还能提高叶片中磷酸蔗糖合成酶的活性，增加功能叶中的含量，促进碳水化合物的合成和向果实内的运输[4] [5] [6]。此外，微量元素铁、锰、硼、铜、锌、钼在植物体内含量较少，但是都是植物维持正常生命活动所必需的元素。当植物缺乏任意一种微量元素时，其生长发育过程都会受到不同程度的抑制，导致发育不良以及果实或种子的质量和产量下降[7]。

水稻的叶主要由叶片和叶鞘两个部分组成，还包括叶耳、叶舌等附属器官，是光合作用的主要场所，在水稻的生长发育过程中起着重要作用。水稻的叶夹角是指水稻叶片与茎秆形成的夹角，叶片夹角是影响水稻形态建成的主要性状之一，由叶枕的生长发育状况调控。紧凑的水稻株型有利于水稻的高产形成，如水稻叶片直立，叶片夹角小，可降低光反射率从而导致叶片两面入射光的增加，进而提高冠层的光合速率与干物质的积累[8] [9]。水稻叶片夹角的大小直接影响其叶面积指数，从而调控群体的叶片光合效率，影响籽粒产量。适当直立的叶片表型适合水稻进行高密度种植，有利于产量的提高。叶夹角的大小受多种因素调控，包括植物激素途径和非植物激素途径。在激素途径中，主要由油菜素内酯、生长素、赤霉素以及它们之间的互作对叶片夹角产生影响；另外，其它非植物激素途径，如植株的向地性、叶枕机械强度和水稻的生长环境等也会影响水稻叶片夹角的大小。

2. 氮素等营养元素研究现状

2.1. 氮生物功能及转运与吸收

氮在植物中是很多化合物的组成成分，是植物的必需元素之一，占植物干重的1~3%。氮素在植物体内有着广泛的作用，它是构成蛋白质及核酸的基本元素，还是构成细胞膜和叶绿体的关键组分，也是维

生素(如 B1、B2、B6 等)、辅因子、激素(如吲哚乙酸、细胞分裂素等)和能量分子(如 ATP、ADP)的必要构成部分。由此可见,植物的生命活动离不开氮素的参与。

植物主要依赖于土壤中无机氮(如硝酸盐、亚硝酸盐、铵盐)的摄取来获得氮元素,同时也会适量地利用少量有机氮源如尿素与氨基酸。氮在植物体内的转运过程需要相关的转运蛋白参与,目前在高等植物之中被发现的具有转运 NO_3^- 功能的转运蛋白主要有 4 类,包括 NRT1/PTR (Nitrate Transporter 1/Peptide Transporter, 硝酸盐转运蛋白 1/寡肽转运蛋白)、NPF (NRT1/PTR Family, NRT1/PTR 家族)、NRT2、CLC (Chloride Channel Family, 氯离子通道家族)和 SLAC/SLAH (Slow Anion Channels, 慢速阴离子通道蛋白)。

在动态变化的氮浓度环境下,高等植物演化出两种适应性 NO_3^- 转运系统——高亲和转运系统与低亲和转运系统。其中,高亲和转运系统以 NRT2/NNP (NRT2/Nitrate-Nitrite-Porter)家族为核心,在极低 NO_3^- 浓度环境下发挥重要作用,环境中微摩尔级别的 NO_3^- 含量可有效激发其吸收功能。低亲和转运系统由 NPF 家族成员主导,当环境中 NO_3^- 浓度处于毫摩尔浓度时促进植物吸收 NO_3^- 。虽然这 2 类转运系统在不同的环境下运行,但二者均需要消耗能量并借助胞内外质子浓度梯度进行[10]。

大部分氮素被植物摄入体内后,在根系内转化为氨基酸和蛋白质等有机物,同时,也有部分是通过木质部输送到地上部位的。这个转变过程由两个环节组成且受到两种独特酶的调控。先是在细胞质中的硝酸还原酶将硝酸盐转为亚硝酸盐;接着,在叶绿体的亚硝酸还原酶作用下,亚硝酸盐进一步还原为氨。

2.2. 磷生物功能及转运与吸收

磷是所有生物维持正常生命活动的必需元素之一,在植物的生长发育过程以及繁殖过程中具有至关重要的作用,磷元素也是影响众多生态系统建立的主要元素之一[2]。磷为细胞核及核酸结构关键成分之一,对植物生命活动及基因传递具有关键性作用;其同时也参与了磷脂生成的过程,而磷脂则为细胞生物膜不可或缺的成分;此外,磷还参与第三磷酸腺苷(ATP)的合成,该物质作为植物体内能量转换的枢纽,与能量代谢紧密相连。磷通过构建各类组织结构,参与植物体内各种代谢过程,包括含磷化合物的输送、蔗糖、淀粉及多糖类化合物的生物合成等。若磷元素供给不足,将严重削弱生态系统净初级生产力,影响氮固定并减少碳储存[3]。

目前植物中被发现的磷转运蛋白(Phosphate Transporter, PHT)主要分为 5 个家族:*PHT1*、*PHT2*、*PHT3*、*PHT4* 和 *PHT5* [11]。这些磷转运蛋白通过协同作用将磷元素运输分配到特定的组织、细胞和细胞器中。磷转运蛋白在植物的不同部位广泛分布,其结构多样性和组织分布特点是植物光合作用和呼吸作用正常进行的保证,即使植物处于胁迫条件下也能维持正常的生长发育。通过修饰、改造这些磷转运蛋白可以实现对植物磷吸收和分配的优化[12]。

2.3. 钾生物功能及转运与吸收

钾在植物内的生物功能包括:1) 催化酶活化,例如,生物体内 60 余种酶需钾离子作为活化剂,其中涉及合成类酶、氧化还原类酶及转移类酶等酶的活化;2) 增强光合作用,钾离子可提升光合作用相关酶的活性,从而提高植物的碳素同化效率;3) 影响光合产物运输;4) 推动糖代谢,活化植物体内的淀粉合成酶,促使单糖转变为蔗糖与淀粉;5) 促进蛋白质合成,钾离子可作为结构组分或调节因子,加速氨基酸活化、转移以及多肽在核蛋白体上的合成;6) 增强植物抗逆性,钾参与植物生长发育全过程,充足的钾营养可提升植物抵御各类胁迫环境的能力,显著增强其对寒冷、干旱、盐碱、病虫害等逆境的抵抗力。

目前在植物中发现的 K^+ 转运蛋白家族共有 4 类: KT/HAK/KUP (K^+ Transporter/High-Affinity K^+ Transporter/ K^+ Uptake Permease, K^+ 转运蛋白/高亲和 K^+ 转运蛋白/ K^+ 吸收通透酶)、 HKT (High-Affinity K^+ Transporter, 高亲和 K^+ 转运蛋白)、 CHX (Cation/Hydrogen Exchanger, 阳离子/ H^+ 反向转运蛋白)和 KEA

(K^+/H^+ Efflux Antiporters, K^+/H^+ 反向转运蛋白)。与植物对硝态氮的吸收机制相似,植物也同样存在不同的钾吸收系统:高亲和与低亲和的 K^+ 吸收系统,它们可以分别应对低浓度和高浓度的 K^+ 环境,保证植物对钾元素的吸收。

2.4. 锌生物功能及转运与吸收

锌是植物必需的营养元素之一,主要功能有:促进植物内源吡啶乙酸的合成,从而促进植物幼茎、芽、根系等部位的生长发育;作为多种酶的组成成分和活化剂,从而参与植物的呼吸作用以及多种物质的代谢和运输过程;参与植物蛋白质的合成,钾可以参与植物叶绿素的形成和光合作用,促进植物的能量合成;有利于维持植物根系细胞膜等结构的稳定及功能的完整,可以保护根表皮和根内细胞膜;增强植物的抗逆性,影响植物对磷元素的吸收,调节植物体内对磷的吸收利用。

植物体内锌的转运依赖于各种转运蛋白,其中 Zn 转运蛋白包括锌铁转运蛋白样蛋白家族(Zinc-Regulated Transporters and Iron-Regulated Transporter-Like Protein, ZIP)、阳离子扩散促进子家族(Cation Diffusion Facilitator, CDF)和 P1B-ATP 酶型家族 HMA 等家族。ZIP 转运蛋白在动植物中的功能具有保守性,其在 Zn^{2+} 吸收与运输过程具有不可替代的作用。具体到拟南芥,其 ZIP 家族中有 16 个成员,其中研究最清晰的为 *AtZIP1* 和 *AtZIP2*,它们分别定位于液泡膜和质膜,控制着液泡中的 Zn^{2+} 输出以及质膜对 Zn^{2+}/Mn^{2+} 的吸收[13]。而在水稻中,ZIP 家族则包含了 17 个成员,主要负责 Zn^{2+} 的转运工作[14]。

水稻植株对锌元素的吸收主要通过两种方式进行。一方面通过水稻根系通过土壤中有效锌的吸收及锌肥施用进行吸收,另一方面通过锌的叶面喷施锌肥的方式进行锌吸收[15]。

3. 叶夹角等农艺性状研究现状

3.1. 水稻叶夹角形成机制

水稻叶夹角是水稻叶片基部与茎构成的夹角的大小,是影响水稻叶片在空间上伸展分布的关键要素之一。在水稻生长发育的过程中,此种关系对水稻生育期内植株受光比率具有重要影响,例如直立叶片两侧接收光照,从而扩大受光面积并减少叶片间的遮蔽,提高植株间透光性,进而提升水稻叶面积指数和光能利用效率,促进光合作用效率及有机物累积[16]。

影响叶夹角形成的原因主要是由机械组织与重力和植物激素的调节两条途径。

3.2. 植物激素对水稻叶夹角的调控

3.2.1. 油菜素内脂调控水稻叶夹角

油菜素内脂的合成或者信号途径,大部分都会影响到水稻的叶夹角,引起叶夹角改变是油菜素内脂的一个典型效应[17]。通过使用同位素标记植株 BR 的不同中间产物,结合气相色谱-质谱联用技术分析研究 BR 代谢产物,进而研究 BR 的生物合成路径[18][19][20]。通过对油菜素内脂基因表达的一些突变体进行研究,可以发现其对叶夹角都有或增大或减小的影响。例如, *OsDWARF4* 是 BR 合成过程的关键基因,其功能的缺陷突变体 *dwarf4-1* 相比于野生型叶片更直立,同时还能在高密度种植环境下提高籽粒产量。BR 信号途径的受体基因 *OsBRI1* 的较强缺陷突变体 *d61-1*、正向调控基因被干扰抑制表达的转基因植株 *OsBZR1* RNAi、正向调控基因 DLT 的突变体 *dlt* 以及负向调控基因 *GSK2* 的过表达 *Go-1* 等也都表现出叶夹角变小的表型[21][22][23]。相反地,过表达 BR 合成或者信号途径的基因会使叶夹角增加,例如, BR 合成途径中的关键基因 *D11* 激活过表达的突变体 *m107*、BR 信号途径基因 DLT 的过表达转基因家系 *Do-2*、BR 信号途径基因 *GSK2* 的 RNAi 转基因家系 *Gi-2* [22][24][25]。这些基因的表达,说明油菜素内脂是调控叶夹角的改变。

3.2.2. 生长素调控水稻叶夹角

生长素对于叶片和叶枕的起始发育都发挥着重要作用,并且生长素合成减少或者信号通路减弱导致水稻夹角[26]。*OsIAA1* 编码一个含 199 个氨基酸的家族的蛋白,过表达 *OsIAA1* 的转基因植株 *OsIAA1-O15* 和 *OsIAA1-O24* 表现为矮秆和叶夹角增大的株型松散表型,且对 BR 的敏感性增加。通过检测发现,*OsARF1* 基因的 T-DNA 插入突变体会导致 BR 受体敏感度下降,这显示出了生长素与油菜素内酯之间的交互式信号传递过程中,存在着 *OsIAA1* 的参与[9]。研究还发现,*OsARF19* 作为一种新的生长素感应因子,其在叶子和叶柄等多个组织中均有表达,同时在生长素和 BR 的刺激下,其表达量会显著增加。进一步的实验结果表明,过表达水稻株系 *OsARF19-O1* 的植株呈现出矮化、窄叶以及叶片倾斜角度加大的表型,这说明 *OsARF19* 在调控叶片角度方面具有关键作用[27]。

3.2.3. 赤霉素等激素调控叶夹角

除了油菜素内酯和生长素以外,赤霉素等激素对于叶夹角的调控也具有一定的作用。例如,已有研究表明,赤霉素在调节稻米叶片角度中扮演重要角色,且其与 BR 信号存在交互作用。茉莉酮酸甲酯应用于水稻中可通过抑制 BR 合成基因的表达,降低植物体内 BR 表达水平,从而抑制叶夹角大小[28];另一方面,独脚金内酯的代谢及信号转导途径相关基因发生突变后,会导致水稻幼苗时期出现夹角增大的表型[29];同样地,赤霉素信号通路负向调节因子 SPINDLY (SPY)的突变体亦会引发叶片角度增大[30]。各种激素协同去调控叶夹角,最终达到调节叶夹角的作用。

4. 研究展望

营养元素对于植物的生长发育和产量的影响具有深远的意义。一方面,植物生长过程中需要的养分包括氮、磷、钾和锌等必需元素,这些营养元素通过调节植物激素,改善植物的生长状态;另一方面,营养元素也会影响植物的产量和品质。植物必需元素氮、磷、钾和锌等必需元素通过调节植物体内细胞分裂素的合成进而调节水稻叶夹角等农艺性状,最终达到增加水稻产量的目的。叶夹角对于改善植株群体受光面积有实质性的作用,叶片挺立且叶夹角小可以减少叶片之间的相互遮挡,使植物空间透光性好,减少阳光反射以及增加植物的受光面积,从而增加了植物的光合作用以及有机物的积累,进而提高水稻产量[31][32]。对于水稻而言,土壤养分如氮和磷酸盐,可促进水稻叶夹角增大,降低叶片相互遮挡的可能性,从而提高叶片的光合效率和农作物产量。而磷酸盐缺乏会导致叶片直立。

综上所述,在实际生产中,应该根据植物的生长发育情况和产量要求,合理施用养分,注重研发优质水稻品种,精确控制种植间距,确保在各类生态环境下适时密植,有效提高土地利用率,增强农业综合生产力。此外,鉴于叶夹角表型在提升高密度种植效率中的重要性及提高绿色革命品种产量潜力,因此相关研究将为未来农业的可持续性和粮食安全带来深远影响。

参考文献

- [1] Li, T., Liao, K., Xu, X., *et al.* (2017) Wheat Ammonium Transporter (AMT) Gene Family: Diversity and Possible Role in Host-Pathogen Interaction with Stem Rust. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article 1637. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01637>
- [2] Westheimer, F.H. (1987) Why Nature Chose Phosphates. *Science*, **235**, 1173-1178. <https://doi.org/10.1126/science.2434996>
- [3] Wang, Y.P., Law, R.M. and Pak, B. (2010) A Global Model of Carbon, Nitrogen and Phosphorus Cycles for the Terrestrial Biosphere. *Biogeosciences*, **7**, 2261-2282. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2261-2010>
- [4] Martins, R.C. and Silva, C.L.M. (2003) Kinetics of Frozen Stored Green Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Quality Changes: Texture, Vitamin C, Reducing Sugars, and Starch. *Journal of Food Science*, **68**, 2232-2237. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2003.tb05752.x>

- [5] 马全民, 饶立华, 陆定志. 钾调节茎用芥菜同化物运输及茎部膨大的作用机理[J]. 园艺学报, 1992(4): 347-352, 389.
- [6] 史春余, 王振林, 赵秉强, 等. 钾营养对甘薯某些生理特性和产量形成的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 8(1): 81-85.
- [7] 胡丽娜. 微量元素对植物的作用[J]. 现代农业, 2014(7): 25.
- [8] Song, Q., Zhang, G. and Zhu, X.G. (2013) Optimal Crop Canopy Architecture to Maximise Canopy Photosynthetic CO_2 Uptake under Elevated CO_2 —A Theoretical Study Using a Mechanistic Model of Canopy Photosynthesis. *Functional Plant Biology*, **40**, 108-124. <https://doi.org/10.1071/FP12056>
- [9] Song, Y., You, J. and Xiong, L. (2009) Characterization of *OsIAA1* Gene, a Member of Rice Aux/IAA Family Involved in Auxin and Brassinosteroid Hormone Responses and Plant Morphogenesis. *Plant Molecular Biology*, **70**, 297-309. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9474-1>
- [10] Law, C.J., Maloney, P.C. and Wang, D.N. (2008) Ins and Outs of Major Facilitator Superfamily Antiporters. *Annual Review of Microbiology*, **62**, 289-305. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.61.080706.093329>
- [11] 陈迪, 潘伟槐, 周战材, 等. 植物营养元素运输载体的功能及其调控机制研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2018, 44(3): 283-293.
- [12] 郑璐, 包媛媛, 张鑫臻, 等. 植物磷转运蛋白基因的研究进展[J]. 生态环境学报, 2017, 26(2): 342-349.
- [13] Milner, M.J., Seamon, J., Craft, E., *et al.* (2013) Transport Properties of Members of the ZIP Family in Plants and Their Role in Zn and Mn Homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 369-381. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers315>
- [14] Ishimaru, Y., Bashir, K. and Nishizawa, N.K. (2011) Zn Uptake and Translocation in Rice Plants. *Rice*, **4**, 21-27. <https://doi.org/10.1007/s12284-011-9061-3>
- [15] 薛欣月, 于雪然, 刘晓刚, 等. 水稻锌吸收、转运、累积机理研究进展[J]. 生物技术通报, 2022, 38(4): 29-43.
- [16] 贺勇, 孙焕良, 孟桂元. 水稻叶片形态研究进展[J]. 作物研究, 2008, 22(S1): 378-380.
- [17] Wada, K., Marumo, S., Ikekawa, N., *et al.* (1981) Brassinolide and Homobrassinolide Promotion of Lamina Inclination of Rice Seedlings. *Plant and Cell Physiology*, **22**, 323-325. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076173>
- [18] Choi, Y.-H., Fujioka, S., Harada, A., *et al.* (1996) A Brassinolide Biosynthetic Pathway via 6-Deoxocastasterone. *Phytochemistry*, **43**, 593-596. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(96\)00342-1](https://doi.org/10.1016/0031-9422(96)00342-1)
- [19] Fujioka, S., Noguchi, T., Watanabe, T., *et al.* (2000) Biosynthesis of Brassinosteroids in Cultured Cells of *Catharanthus roseus*. *Phytochemistry*, **53**, 549-553. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(99\)00582-8](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(99)00582-8)
- [20] Noguchi, T., Fujioka, S., Choe, S., *et al.* (2000) Biosynthetic Pathways of Brassinolide in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **124**, 201-209. <https://doi.org/10.1104/pp.124.1.201>
- [21] Bai, M.Y., Zhang, L.Y., Gampala, S.S., *et al.* (2007) Functions of OsBZR1 and 14-3-3 Proteins in Brassinosteroid Signaling in Rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 13839-13844. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706386104>
- [22] Tong, H., Jin, Y., Liu, W., *et al.* (2009) Dwarf and Low-Tillering, a New Member of the GRAS Family, Plays Positive Roles in Brassinosteroid Signaling in Rice. *The Plant Journal*, **58**, 803-816. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2009.03825.x>
- [23] Tong, H., Liu, L., Jin, Y., *et al.* (2012) Dwarf and Low-Tillering Acts as a Direct Downstream Target of a GSK3/SHAGGY-Like Kinase to Mediate Brassinosteroid Responses in Rice. *The Plant Cell*, **24**, 2562-2577. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.097394>
- [24] Tanabe, S., Ashikari, M., Fujioka, S., *et al.* (2005) A Novel Cytochrome P₄₅₀ Is Implicated in Brassinosteroid Biosynthesis via the Characterization of a Rice Dwarf Mutant, *dwarf11*, with Reduced Seed Length. *The Plant Cell*, **17**, 776-790. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.024950>
- [25] Tanaka, A., Nakagawa, H., Tomita, C., *et al.* (2009) *Brassinosteroid Upregulated1*, Encoding a Helix-Loop-Helix Protein, Is a Novel Gene Involved in Brassinosteroid Signaling and Controls Bending of the Lamina Joint in Rice. *Plant Physiology*, **151**, 669-680. <https://doi.org/10.1104/pp.109.140806>
- [26] Bian, H., Xie, Y., Guo, F., *et al.* (2012) Distinctive Expression Patterns and Roles of the miRNA393/TIR1 Homolog Module in Regulating Flag Leaf Inclination and Primary and Crown Root Growth in Rice (*Oryza sativa*). *The New Phytologist*, **196**, 149-161. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04248.x>
- [27] Zhang, S., Wang, S., Xu, Y., *et al.* (2015) The Auxin Response Factor, OsARF19, Controls Rice Leaf Angles through Positively Regulating *OsGH3-5* and *OsBR11*. *Plant, Cell & Environment*, **38**, 638-654. <https://doi.org/10.1111/pce.12397>
- [28] Gan, L., Wu, H., Wu, D., *et al.* (2015) Methyl Jasmonate Inhibits Lamina Joint Inclination by Repressing Brassinoste-

-
- roid Biosynthesis and Signaling in Rice. *Plant Science*, **241**, 238-245. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.10.012>
- [29] Li, X., Sun, S., Li, C., *et al.* (2014) The Strigolactone-Related Mutants Have Enhanced Lamina Joint Inclination Phenotype at the Seedling Stage. *Journal of Genetics and Genomics*, **41**, 605-608. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2014.09.004>
- [30] Shimada, A., Ueguchi-Tanaka, M., Sakamoto, T., *et al.* (2006) The Rice *SPINDLY* Gene Functions as a Negative Regulator of Gibberellin Signaling by Controlling the Suppressive Function of the DELLA Protein, SLR1, and Modulating Brassinosteroid Synthesis. *The Plant Journal*, **48**, 390-402. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2006.02875.x>
- [31] Sakamoto, T., Morinaka, Y., Ohnishi, T., *et al.* (2006) Erect Leaves Caused by Brassinosteroid Deficiency Increase Biomass Production and Grain Yield in Rice. *Nature Biotechnology*, **24**, 105-109. <https://doi.org/10.1038/nbt1173>
- [32] Salchert, K., Bhalerao, R., Koncz-Kálmán, Z., *et al.* (1998) Control of Cell Elongation and Stress Responses by Steroid Hormones and Carbon Catabolic Repression in Plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **353**, 1517-1520. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0307>