

一个水稻动态窄叶突变体的鉴定和基因定位

曾生元*, 郭旻*, 李敏, 孟庆彩, 胡群, 龚志云, 顾铭洪, 严长杰†

扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 扬州 225009

* 同等贡献

† 联系人, E-mail: yichuan@yzu.edu.cn; ycjccx123@yahoo.com.cn

2010-02-01 收稿, 2010-04-30 接受

农业部转基因专项(2008ZX08009-003)和江苏省高校自然科学重大基础研究项目(08KJA210002)资助

摘要 叶片形态是作物的重要性状, 阐明控制作物叶片形态的遗传机理有助于在作物育种中性状的改良, 提升作物的产量潜力. 本研究通过辐射获得一个水稻动态窄叶突变体(暂命名为 *dynamic narrow leaf 1*, *dnl1*). 形态鉴定表明, 与野生型品种 93-11 相比, *dnl1* 在苗期叶片显著变窄、变短, 而成熟期无显著差异; 同时, *dnl1* 抽穗期延迟, 株高变矮, 籽粒数减少, 结实率降低. 遗传分析表明窄叶性状受 1 对隐性基因控制, 基因初步定位表明 *Dnl1* 位于第 1 染色体长臂的 d15 和 d20 标记之间, 遗传距离分别为 0.9 和 2.2 cM. 进一步利用已经公布的 SSR 标记和发展的 STS 标记将其定位于 STS 标记 M1-Z47 和 M1-Z42 之间, 与 d17, M1-Z41, M1-Z43 及 M1-Z49 共分离, 物理距离为 172 kb, 为克隆 *Dnl1* 奠定了基础.

关键词

水稻(*Oryza sativa* L.)
动态窄叶
基因定位

水稻叶片是光合作用的重要场所, 也是株型构成的重要因素. 在高产育种及株型改良中, 叶片性状一直是水稻遗传育种家关注的焦点之一^[1]. 水稻是一个多型性作物, 叶片的变异也极其多样. 在一般的栽培品种中, 水稻叶片通常为平展叶, 少数品种的叶片为卷叶、窄叶等. 合理地利用不同叶片形态资源, 对于塑造水稻理想株型、进一步提高水稻的产量潜力具有重要意义.

由于植物叶片是重要的光合器官, 对植物的生长发育具有重要的作用, 科学家们利用双子叶植物拟南芥、金鱼草和单子叶植物玉米已经进行了大量的研究, 发现叶片的发育受到众多转录因子、小分子 RNA 以及生长素等因子的调控^[2]. 而对水稻叶片形态的分子生物学研究则相对薄弱, 已有的研究主要集中于水稻卷叶和窄叶的遗传解析方面, 其中对卷叶性状的研究较为深入, 并克隆了多个卷叶基因^[3~5]. 而对水稻窄叶基因的研究相对较少. 迄今为止, 通过经典遗传学的方法, 已经鉴定了 6 个水稻窄叶基因 *Nal1*~*Nal6*, 分别位于水稻第 4, 11, 12, 4, 4 和 3 染色

体上(<http://www.gramene.org>). 其中位于第 4 染色体的 *Nal1* 已经被成功克隆, 该基因编码一个植物特异但生化功能未知的蛋白, 主要在维管束系统中表达, 其生物学功能是降低生长素极性运输(PAT), 从而引起株高降低及叶片变窄^[6]. 另一个被克隆的窄叶基因是位于水稻第 3 号染色体的 *Nal7*, 它是 *constitutively wilted 1(cow1)* 的同源基因, 编码一个含黄素的单氧化酶, 与 *YUCCA* 基因家族序列同源, 功能研究显示该基因可能参与了调控生长素的合成^[7,8]. 此外, Li 等人^[9]在 12 号染色体还克隆了一个窄叶矮秆基因 *nd1*, 编码一个类纤维素合成酶, 在调控植物正常形成细胞壁和植物生长方面起重要作用. 汪得凯等人^[10]在中花 11 的转基因后代中获得了一个窄叶突变体, 命名为 *nal3(t)*, 表现为植株矮小、生育期延迟、叶片变窄及内卷和结实率降低, 定位在第 12 染色体上约 136 kb 的区间内, *nal3(t)* 与 *nd1* 位于相同区域内. 尽管目前已经在水稻中克隆了几个控制窄叶的基因, 但是其遗传和机理仍不明了. 进一步挖掘和克隆新的窄叶基因对全面了解水稻叶片的发育机制, 进而采用分子

英文引用格式: Zeng S Y, Guo M, Li M, et al. Identification and mapping of *dynamic narrow leaf 1* controlling leaf shape in rice (in Chinese). Chinese Sci Bull (Chinese Ver), 2010, 55: 2106—2111, doi: 10.1360/972010-230

生物学手段调控水稻叶片的形态具有重要的价值。

本研究在 93-11 为遗传背景的突变体库中发现一个新的窄叶突变体, 该突变体苗期叶片显著变窄, 成熟期剑叶宽度正常, 暂命名为动态窄叶突变体 (*dynamic narrow leaf 1*, *dn11*)。等位测验表明, *dn11* 与已鉴定的窄叶基因皆不等位, 是一个新的窄叶基因。本文报道应用分子标记对 *Dn11* 的定位结果。

1 材料与方法

(i) 供试材料与表型鉴定。本研究以 ^{60}Co - γ 射线辐照籼稻水稻品种扬稻 6 号(93-11)的干种子, 在 M_2 代得到动态窄叶突变体(*dn11*), 经过连续多代自交种植, 确认该突变体性状能稳定遗传; 正常叶材料包括野生型品种 93-11 (籼型)、粳稻品种武运粳 8 号和武育粳 7 号。

从苗期到抽穗期定期测查 *dn11* 和野生型 93-11 植株顶部成熟叶宽度。在成熟期考察 *dn11* 和 93-11 的主要农艺性状, 包括株高、结实率等。

(ii) 田间杂交和 F_2 遗传群体的构建。2008 年夏在扬州大学农学院实验农场以 *dn11* 为母本分别与 93-11、武运粳 8 号、武育粳 7 号杂交, 同年于海南种植 F_1 , 2009 夏在扬州种植亲本、 F_1 和 F_2 群体, 单本栽插。田间管理同一般大田, 对各分离群体中植株叶片性状进行调查, 取样。

(iii) 初步定位。以 *dn11*/武运粳 8 号和 *dn11*/武育粳 7 号杂交组合的 F_2 代中前期叶片表现极窄的个体组成定位群体, 分别提取每个单株的基因组 DNA, 水稻基因组 DNA 的提取采取 CTAB 法^[11]。利用 SSR 标记对分离群体的 2 个亲本进行多态性分析, 并进一步利用多态标记分析由 10 株表型极端个体组成的小群体, 找出可能与 *dn11* 连锁的标记, 然后用找出的连锁标记对 F_2 中的窄叶单株进行分析, 进行初步定位。SSR 分析中所用到的引物序列引自 <http://www.gramene.org/>。引物由上海生工公司或上海英峻合成。PCR 反应体系为 25 μL , 包括 10 mmol/L Tris-HCl (pH 8.3), 50 mmol/L KCl, 1.5 mmol/L MgCl_2 , 1 U *Taq* 酶, 4 nmol/L dNTP, 10 pmol/L 引物, 20 ng 模板 DNA, 在 Biometra PCR 仪上进行 PCR 扩增, 反应条件为: 94℃ 预变性 5 min; 94℃, 30 s, 55℃, 30 s, 72℃, 1 min, 32~35 个循环; 72℃ 延伸 10 min。反应产物首先在 3% 琼脂糖凝胶上电泳, 经溴化乙锭染色后于紫外灯下观察, 并在 BIORAD 凝胶成像仪上成像。

(iv) 精细定位。根据初步定位的结果和已公布的 93-11 和日本晴全基因组序列, 利用 Primer Premier 5.0 和 NTI vector 9.0 软件, 在 *dn11* 所在区域的 PAC 序列上设计 STS 标记密集遗传图谱。引物合成、PCR 反应和电泳分析条件同上。

(v) 遗传作图。根据 SSR 分析的结果, 用 MAPMAKER3.0^[12] 软件进行连锁分析, 利用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传距离 (CentiMorgan, cM)。

2 结果与分析

2.1 动态窄叶突变体 *dn11* 的表型特征和遗传分析

dn11 在苗期各叶片的长度和宽度与野生型 93-11 相比明显变小, 呈现典型的窄叶性状(图 1(a)); 而至孕穗后, *dn11* 的剑叶与 93-11 相比并无明显差异(图 1(b), 图 2)。此外, 该 *dn11* 株高变矮, 各节间均有所变短, 穗长变短, 二次枝梗数变少, 籽粒数减少, 结实率显著降低(表 1), 生育期滞后 7~10 d (数据未显示), 该结果初步表明 *Dn11* 参与控制了多个性状的发育, 具有多效性的特征。

用 *dn11* 与 93-11, 以及粳稻品种武运粳 8 号、武育粳 7 号杂交, 其杂种 F_1 均表现正常的叶片形态, 叶片宽度与野生型相似。在 3 个 F_2 群体中, 均分离出正常叶和动态窄叶植株两种类型, 未见有中间类型个体出现。表明动态窄叶性状相对于正常叶为隐性性状。在 F_2 (*dn11*/93-11) 群体中, 正常个体和突变表型的个体分别为 127 和 35, 符合 3:1 的分离比例($\chi^2 = 0.823 < \chi^2_{0.05,1} = 3.84$), 表明该突变性状受 1 对隐性基因控制。然而需要指出的是在另外 2 个 F_2 群体中, 分离出的动态窄叶个体均比较少。在约有 1000 个单株的 F_2 群体中, 只分别得到了 94 株(*dn11*×武运粳 8 号)和 45 株(*dn11*×武育粳 7 号)动态窄叶个体, 严重地偏离孟德尔单基因分离比例(3:1), 其原因可能一方面与籼粳交群体的属性有关, 另一方面也可能由于突变体的生活力比野生型差, 在群体中处于竞争劣势, 从而导致突变体表型的个体大幅度减少。

2.2 *Dn11* 基因初步定位

利用约 600 对 SSR 标记对 *dn11* 和武运粳 8 号进行多态性分析, 其中揭示两亲本多态性的标记有 120 对, 用这 120 对标记对 *dn11* 和武运粳 8 号杂交产生的 F_2 群体中 10 株典型动态窄叶单株组成的小群体作连

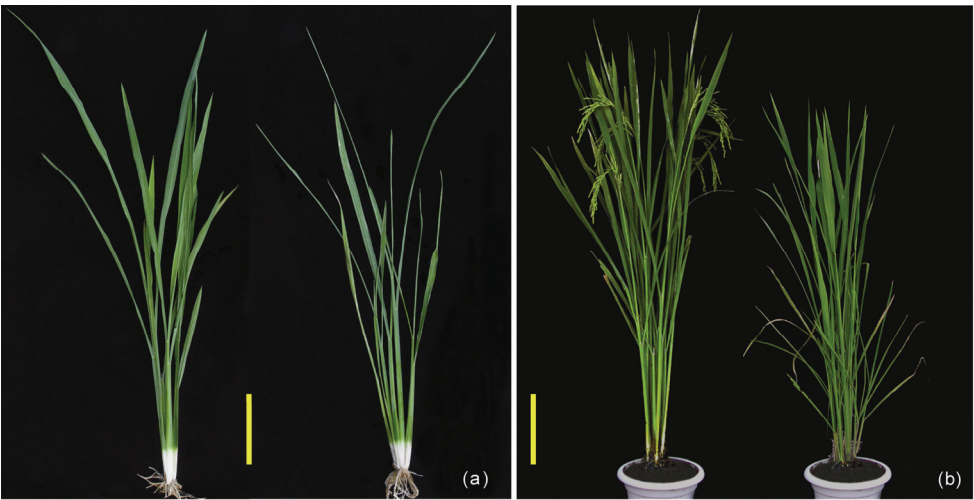


图 1 93-11 与 *dn11* 植株形态比较
(a) 播种后 50 d 植株, 标尺示 4.5 cm; (b) 播种后 100 d 植株, 标尺示 16.5 cm. 左边为野生型, 右边为突变体

锁分析, 由于群体偏分离, 所以同时用 20 株正常表型单株作为对照验证定位结果的准确性, 结果发现

性状表现连锁, 而正常株交换甚多, 判定该基因位于第 1 染色体上的微卫星标记 RM9, RM302 与动态窄叶这 2 个标记附近. 进而利用第 1 染色体上在两亲本间表现出多态的 SSR 及 STS (先前设计) 标记^[13]对 F_2 群体的 94 株动态窄叶植株进行分析. 用 MAPMAKER3.0 软件构建 *Dnl1* 基因所在的区域的连锁群, 将 *Dnl1* 基因初步定位在 STS 标记 d15 和 d20 之间, 与两标记的遗传距离分别为 0.9 和 2.2 cM, 与 STS 标记 d17 表现共分离(图 3).

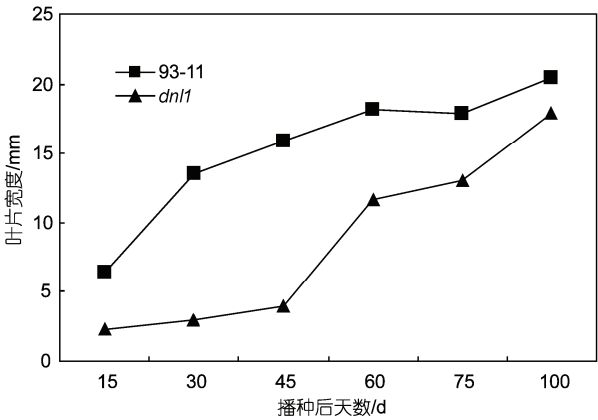


图 2 93-11 与 *dn11* 倒二叶叶宽变化比较

表 1 突变体与野生型植株农艺性状比较

性状	<i>dn11</i> ^{a)}	93-11
株高/cm	96.20±3.9**	118.61±3.4
穗长/cm	23.18±0.7*	24.70±1.0
倒一节间/cm	26.22±1.0*	33.26±3.1
倒二节间/cm	13.10±1.7*	17.90±1.3
倒三节间/cm	15.44±2.0**	19.86±0.5
总粒数	161.2±15.1*	203.2±24.4
结实率	0.60±0.13**	0.93±0.02
一次枝梗数	13.0±0.7	13.2±0.4
二次枝梗数	26.6±2.7*	40.2±4.5

a) *, 5%显著水平; **, 1%显著水平

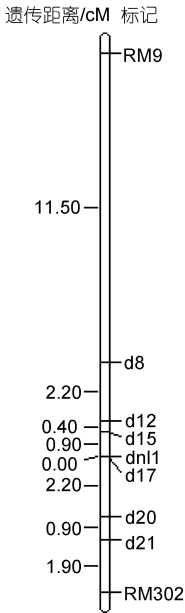


图 3 *Dnl1* 在第 1 染色体的初步定位

2.3 *Dnll* 基因的精细定位和物理图谱的构建

目标基因的精细定位是进行基因图位克隆的关键,与目标基因紧密连锁分子标记的确定将为构建覆盖该基因的物理图谱奠定基础.为了进一步精细定位 *Dnll*,一方面继续扩大定位群体,将 *dnl1*×武育梗 7 号衍生的 F₂ 群体中分离出来的 45 个隐性单株与用于基因初步定位的 94 个隐性单株混合,共 139 个隐性单株用于基因的精细定位.另一方面在目标基因所在的区段发展更多的 STS 标记.本研究中,在 RM9 和 RM302 之间发展了 49 个 STS 标记,将这些标记对亲本进行多态性分析,其中 15 个标记在亲本间表现出多态性(表 2).进一步利用这 15 个标记对两个 F₂ 群体(*dnl1*×武育梗 8 号、*dnl1*×武育梗 7 号)中的动态窄叶单株进行标记基因型分析,发现分子标记 M1-Z49, M1-Z41, M1-Z43 和 d17 与 *dnl1* 共分离,没有交换单株出现;而在 M1-Z47 和 M1-Z42 两个标记座位上分别存在 1 和 2 个交换事件(图 4),因此,我们将 *Dnll* 基因限定在 M1-Z47 与 M1-Z42 之间.这 2 个标记所在 PAC 分别为 AP002972 和 AP003768,据此我们构建了覆盖 *Dnll* 基因的物理图谱,成功地将 *Dnll* 基因限定在约 172 kb 的范围内(图 4).

3 讨论

从发育进程看,叶的发育包括叶原基的起始和叶极性的建立.典型的成熟单叶有 3 个不对称轴:近-远轴(adaxial-abaxial axis,亦称腹-背轴,面向茎的

表 2 两亲本间表现多态的部分 STS 标记

标记	引物序列(5'→3')	所在 PAC	产物大小/bp
d17	TAAAGCGGAACCATA-GAAAC	AP003768	209
	TGGAAAAACAACGGAAG-AC		
M1-Z42	AATCCTCTCGCCGTATCA ACTCGCTTCTCCTTTGCC	AP003768	116
M1-Z47	AATGTAAGTTGTGAATGA AGAAGAGTATGGGCTGGT	AP002972	122
M1-Z49	GAGGGGGTAACAGGGTAG AAACAGTGGATGGAGCAG	AP002972	165

为近轴面,背向茎的为远轴面)、基-顶轴(proximo-distal axis,由叶的基部指向尖部)和中-边轴(centro-lateral axis,从叶的主脉指向边缘)^[14].植物体内的遗传因子正是通过调控 3 个不对称轴来决定叶片的形态建成.在拟南芥和玉米叶片发育突变体的研究中发现,控制叶发育的基因涉及到多个转录因子基因家族^[3-5,15-18], microRNA 也参与了叶片的发育^[19,20].此外,生长素,以及 26S 蛋白酶体在叶片的发育过程中起重要作用^[6,7,21].而这些研究结果大部分是基于对于叶片的近-远轴发育研究获得的,而对于基-顶轴和中-边轴的研究则相对比较少^[2].由于在水稻中存在丰富的遗传变异,叶片的形态也极其多样,加上近年来随着水稻功能基因组学研究的进展,通过各种方法建立了大规模的水稻突变体库,获得了大量有关叶片的形态的突变体,包括卷叶、窄叶性状突变体.

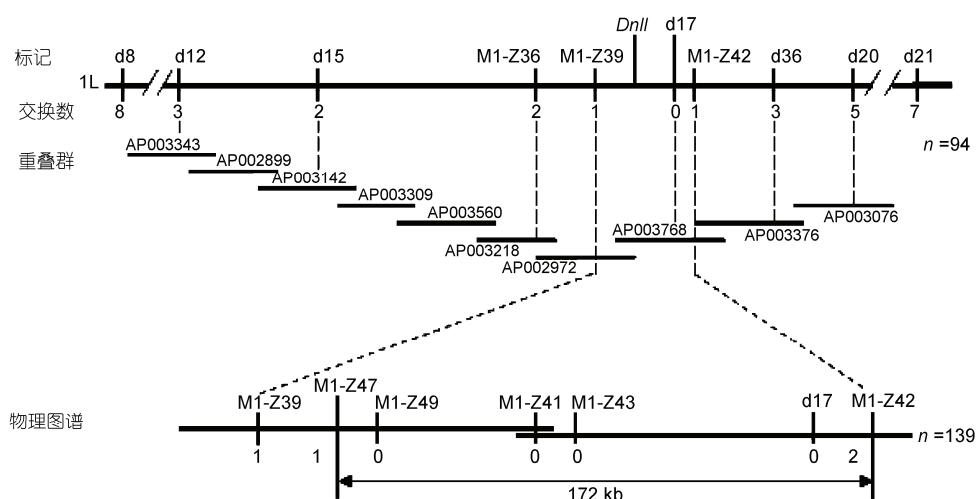


图 4 *Dnll* 精细定位结果

这些叶片形态突变体的获得为系统地研究叶片形态的建成奠定了坚实的基础,特别是对植物叶片中-边轴发育的遗传机理研究提供了保障. 目前以水稻为研究材料,已经成功克隆了3个与叶片中-边轴发育(窄叶)相关的基因^[6,7,9]. 其中 *Nal1* 和 *Nal7* 的克隆及功能研究表明生长素在叶片极性建成中起着重要的作用,无论是生长素运输极性的改变还是生长素合成或应答的调控的变化都有可能引起叶片的变异,导致窄叶性状的出现. *Nal1* 基因则编码一个纤维素合成酶,参与细胞壁的形成,进而调控叶片的生长发育. 该基因的功能丧失,则导致叶片变窄、株高降低. 然而,尽管已经克隆了几个与水稻叶片中-边轴发育相关的基因,到目前为止,人们对水稻中-边轴发育所涉及的基因认识还十分有限,其遗传调控网络还不清晰,需要对更多的窄叶突变体进行研究,以丰富人们对叶片极性发育的认识. 本研究发现的窄叶突变体 *ndl1* 与其他已经鉴定的水稻窄叶基因(*Nal2*~*Nal6*)皆不等位,是一个新的窄叶基因,对其进行深入的研究必将丰富人们对水稻叶片发育遗传机制的认识.

本研究采取图位克隆的策略,利用分子标记将 *Dnl1* 基因定位于第1染色体的STS标记M1-Z47和M1-Z42之间,与这2个标记各相距0.36和0.71 cM,与d17及M1-Z43等标记共分离. 并据此构建了覆盖 *Dnl1* 基因区域的PAC重叠群,将 *Dnl1* 基因限定在约172 kb的区段内. 根据TIGR网站上提供的基因注释信息,在172 kb区域内共有23预测的基因,其中存在生长素响应基因家族基因1个、编码转座子和逆转座子基因4个、谷氨酸羧肽酶基因1个、假定肽酶基因2个、蛋白激酶基因1个、RNA甲基转移酶基因1

个、延伸因子1个、脱氢酶基因1个、类蛋白激酶响应因子1个、己糖激酶基因1个、环孢子蛋白基因1个、IQ钙调结合蛋白基因1个、果胶酯酶基因1个、tRNA合成酶基因1个、NADP苹果酸脱氢酶1个以及未知功能基因4个. 我们对其中的生长素响应基因家族基因(*Os01g53880*)进行了测序,没有发现 *ndl1* 与93-11之间存在序列差异,初步判断 *ndl1* 与生长素的合成、响应无关. 然而由于该研究中用于基因定位的F₂分离群体出现了严重的偏分离,隐性个体较少,只将 *Dnl1* 限定在172 kb的区域内,还没有确定该基因的候选基因. 目前正在扩大群体,进一步的精细定位正在进行中.

本研究发现的动态窄叶突变体与其他窄叶材料相比明显不同,已经报道的窄叶突变体在整个生育期内生长的所有叶片都表现为窄叶,而 *ndl1* 在苗期至孕穗期前长出的叶片是窄叶,在孕穗期生长的剑叶与野生型相似,没有明显的变化. 这一叶片动态发育特征可能在水稻高产群体的构建方面具有极大的潜在利用价值. 在水稻高产栽培中,在生育前期植株叶片较窄有利于群体通风透光,容易建立高产群体,减轻病害的发生;而在抽穗期,植株叶片变宽,可以适当增加叶面积指数,提高光合作用效率,保证后期籽粒灌浆具有充足的光合产物,从而获得更高的产量. 当然, *ndl1* 除了叶片形态发生了变化以外,其他农艺性状,比如株高、生育期等也发生了变化,暗示 *ndl1* 可能具有一因多效. *ndl1* 等位基因能否直接应用到高产品种,还需要通过杂交转移到其他遗传背景中进行深入的研究,评价其在增加产量方面的潜力.

参考文献

- 1 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12: 1—6
- 2 严松, 严长杰, 顾铭洪. 植物叶发育的分子机理. 遗传, 2008, 30: 1127—1135
- 3 Yan S, Yan C J, Zeng X H, et al. *ROLLED LEAF 9*, encoding a GARP protein, regulates the leaf abaxial cell fate in rice. *Plant Mol Biol*, 2008, 68: 239—250
- 4 Shi Z Y, Wang J, Wan X S. Over-expression of rice *OsAGO7* gene induces upward curling of the leaf blade that enhanced erect-leaf habit. *Planta*, 2007, 226: 99—108
- 5 Zhang G H, Xu Q, Zhu X D, et al. *SHALLOT-LIKE1* is a KANADI transcription factor that modulates rice leaf rolling by regulating leaf abaxial cell development. *Plant Cell*, 2009, 21: 719—735
- 6 Qi J, Qian Q, Bu Q Y, et al. Mutation of the rice *Narrow leaf 1* gene, which encodes a novel protein, affects vein patterning and polar auxin transport. *Plant Physiol*, 2008, 147: 1947—1959
- 7 Fujino K, Matsuda Y, Ozawa K, et al. *NARROW LEAF 7* controls leaf shape mediated by auxin in rice. *Mol Genet Genomics*, 2008, 279: 499—507
- 8 Woo Y M, Park H J, Suudi M, et al. *Constitutively wilted 1*, a member of the rice *YUCCA* gene family, is required for maintaining water

- homeostasis and an appropriate root to shoot ratio. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 125—136
- 9 Li M, Xiong G Y, Li R, et al. Rice cellulose synthase-like D4 is essential for normal cell-wall biosynthesis and plant growth. *Plant J*, 2009, 60: 1055—1069
- 10 汪得凯, 刘合芹, 李克磊, 等. 一个水稻窄叶突变体的鉴定和基因定位. *科学通报*, 2009, 54: 360—365
- 11 Rogers S O, Bendch A J. Extraction of DNA from plant tissues. *Plant Mol Biol Man*, 1988, A6:1—10
- 12 Lander E S, Green P, Abrahamson J, et al. Mapmaker: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174—181
- 13 Yan C J, Yan S, Zeng X H, et al. Fine mapping and isolation of *Bc7(t)*, allelic to *OsCesA4*. *J Genet Genomics*, 2007, 34: 1019—1027
- 14 Micol L J, Hake S. The development of plant leaves. *Plant Physiol*, 2003, 131: 389—394
- 15 Byrne M, Timmermans M, Kidner C, et al. Development of leaf shape. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 38—43
- 16 Waites R, Selvadurai H R, Oliver I R, et al. The *PHANTASTICA* gene encodes a MYB transcription factor involved in growth and dorsoventrality of lateral organs in *Antirrhinum*. *Cell*, 1998, 93: 779—789
- 17 Tsiantis M, Schneeberger R, Golz J F, et al. The maize *rough sheath2* gene and leaf development programs in monocot and dicot plants. *Science*, 1999, 284: 154—156
- 18 Bohmert K, Camus I, Bellini C, et al. *AGO1* defines a novel locus of *Arabidopsis* controlling leaf development. *EMBO J*, 1998, 17: 170—180
- 19 Juarez M T, Kui J S, Thomas J, et al. Timmermans MCP, microRNA-mediated repression of rolled leaf1 specifies maize leaf polarity. *Nature*, 2004, 428: 84—88
- 20 Kidner C A, Martienssen R B. The developmental role of microRNA in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8: 38—44
- 21 Huang W, Pi L, Liang W, et al. The proteolytic function of the *Arabidopsis* 26S proteasome is required for specifying leaf adaxial identity. *Plant Cell*, 2006, 18: 2479—2492

Identification and gene mapping of a rice dynamic narrow leaf mutant

ZENG ShengYuan, GUO Min, LI Min, MENG QingCai, HU Qun, GONG ZhiYun, GU MingHong & YAN ChangJie

Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Key Laboratory of Plant Functional Genomics, Ministry of Education of China, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Leaf shape is an important trait in crops. Understanding the genetic mechanism underlying leaf shape will enable us to improve plant architecture and consequently crop yields. In the present study, we obtained a dynamic narrow leaf rice mutant by γ -ray radiation, temporarily named *dn11*. Morphological analysis indicated that the *dn11* mutant produced shorter and narrower leaves at the seedling stage when compared with those of the wild type; whereas no significant differences were exhibited at maturity. In addition, the *dn11* mutant also showed longer longevity, shorter plant height, lower seed set and decreased grain number. Genetic analysis showed that the dynamic narrow leaf character was controlled by a recessive gene, located in the region between the STS markers d15 and d20 on the long arm of chromosome 1, with a genetic distance of 0.9 cM and 2.2 cM, respectively. Additional SSR and STS markers were employed for the fine-mapping of *Dn11*. The results indicated that *Dn11* was assigned to the region between M1-Z47 and M1-Z42, cosegregating with d17, M1-Z41, M1-Z43 and M1-Z49; the physical distance of the region was 172 kb long. The findings provide a solid foundation for the cloning of *Dn11*.

rice, *Oryza sativa*, dynamic narrow leaf, gene mapping

doi: 10.10360/972010-230