

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01970

## 一个新的水稻内卷叶突变体的表型和遗传分析

解志伟<sup>1,2</sup> 孙伟<sup>3</sup> 尹亮<sup>3</sup> 赵金凤<sup>2</sup> 袁守江<sup>3</sup> 张文会<sup>1,\*</sup> 李学勇<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> 聊城大学生命科学学院, 山东聊城 252059; <sup>2</sup> 中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; <sup>3</sup> 山东省水稻研究所, 山东济南 250100

**摘要:** 叶片是光合作用的重要器官, 适度卷曲有利于改善群体光照、提高光能利用率, 卷叶基因是培育理想株型的重要资源。为研究控制水稻叶片形态建成的分子机制, 从 EMS 诱变粳稻品种日本晴的 M<sub>2</sub> 代中分离了一个叶片向内卷曲的突变体 *sl-145*, 该突变体叶绿素含量增高, 株高和育性等产量性状正常。遗传分析表明该性状受 1 对隐性基因控制。利用 InDel 标记将该基因定位于第 2 染色体 R2-34.70 和 R2-34.79 之间物理距离为 90 kb 的范围内。本研究结果为该卷叶基因的克隆和功能分析奠定了基础, 对水稻株型改良提供了基因资源和育种材料。

**关键词:** 水稻; 卷叶突变体; 基因定位

## Phenotypic and Genetic Analyses of a Novel Adaxially-Rolled Leaf Mutant in Rice

XIE Zhi-Wei<sup>1,2</sup>, SUN Wei<sup>3</sup>, YIN Liang<sup>3</sup>, ZHAO Jin-Feng<sup>2</sup>, YUAN Shou-Jiang<sup>3</sup>, ZHANG Wen-Hui<sup>1,\*</sup>, and LI Xue-Yong<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> School of Life Science, Liaocheng University, Liaocheng 252059, China; <sup>2</sup> National Key Facility for Crop Gene Resource and Genetic Improvement, Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; <sup>3</sup> Shandong Rice Research Institute, Jinan 250100, China

**Abstract:** Leaf is an important organ for photosynthesis. Moderate rolling of leaves can facilitate the improvement of plant's population structure and enhance light-use efficiency, which is very important in ideotype breeding of rice. In the present study, in order to systematically dissect the molecular mechanism of leaf morphogenesis and development, one ethyl methylsulfone (EMS)-induced rice (*Oryza sativa* L.) mutant with adaxially-rolled leaf, namely *sl-145*, was characterized. This mutant exhibited higher chlorophyll content, normal plant height and fertility. Genetic analysis indicated that the mutant was controlled by a single recessive gene. The mutated gene of *sl-145* was fine mapped within a 90 kb interval between two InDel markers R2-34.70 and R2-34.79 on the long arm of chromosome 2 in rice. These results provide a basis for the final cloning and functional analysis of the leaf-rolling gene, as well as gene resource and plant material for rice ideotype breeding.

**Keywords:** Rice; Rolled leaf mutant; Gene mapping

叶片是光合作用的主要器官, 适度卷曲的叶片不但能够很好地保持直立状态, 改善其受光姿态, 提高光能利用效率, 还可以减少叶片蒸腾, 提高植株对干旱环境的耐受能力, 有利于提高产量和品质<sup>[1-4]</sup>。因此, 叶片形态改良一直是株型育种的重要目标, 卷叶品种或突变体是遗传与育种研究的重要资源。

已发现的水稻卷叶突变体主要有两类, 一类的叶片表现近轴化发育, 向内卷曲, 目前已报道的有 *B157*<sup>[5]</sup>、*rl(t)*<sup>[6]</sup>、*sl11(rl9)*<sup>[7-8]</sup>、*nrl1*<sup>[9]</sup>等; 另一类的叶

片表现远轴化发育, 向外卷曲, 如 *oul1*<sup>[10]</sup>、*adl1*<sup>[11]</sup>和 *acl1*<sup>[12]</sup>等。玉米、金鱼草(*Antirrhinum majus*)等植物叶片的发育研究表明, 控制叶片近轴 / 远轴发育的有 *PHAN*<sup>[13]</sup>、*HD-ZIPIII*<sup>[14]</sup>、*YABBY*<sup>[15]</sup>和 *KANADI*等基因家族中的基因<sup>[16]</sup>。近年来, 已分离出几个水稻卷叶基因。如 Yan 等<sup>[8]</sup>分离的卷叶基因 *RL9*, 认为可控制叶片的背腹极性, 最终引起叶片卷曲。Zhang 等<sup>[7]</sup>随后分析了 *RL9* 的等位基因 *SLL1*, 发现该基因编码的 MYB 转录因子与拟南芥 *KANADIs* 基因家族

本研究由国家转基因生物新品种培育科技重大专项(2011ZX08009-003)资助。

\* 通讯作者(Corresponding authors): 李学勇, E-mail: lixueyong@caas.cn, Tel: 010-82107409; 张文会, E-mail: whzhang@lzu.edu.cn, Tel: 13563589359

第一作者联系方式: E-mail: xiezhiwei0613@163.com, Tel: 18210238297

Received(收稿日期): 2013-03-05; Accepted(接受日期): 2013-06-01; Published online(网络出版日期): 2013-08-12.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130812.1749.009.html>.

同源, 其功能缺失会导致远轴叶肉细胞的程序化死亡, 抑制远轴特征的发育, 叶片上表面的泡状细胞的数目和大小都有不同程度的减少, 从而引起 *slll* 突变体叶片高度内卷。Shi 等<sup>[17]</sup>分离出一个与拟南芥 *ZIP/AGO7* 同源的 *OsAGO7* 基因, 该基因的过量表达同样会导致叶片上表面泡状细胞数目和大小的减少, 导致叶片向内卷曲。Fang 等<sup>[18]</sup>分离出一个内卷叶突变体 *rl14*, 与野生型相比, 表现气孔复合体变小, 蒸腾速率下降, 叶片上表面泡状细胞体积明显收缩。*RL14* 基因通过影响次生壁的形成来影响水分的运输, 内卷叶突变体 *rl14* 泡状细胞形态的异常主要是水分运输改变而引起的缺水所致。Xiang 等<sup>[19]</sup>分离了一个卷叶基因 *SEMI-ROLLED LEAF1(SRL1)*, 可通过负调控编码  $H^+$ -ATP 酶亚基和  $H^+$ -焦磷酸酶的基因的表达来抑制泡状细胞的形成, 最终调节叶片的卷曲。此外, Zou 等<sup>[10]</sup>通过 T-DNA 插入的方法获得一个外卷叶突变体 *oull1*, 其叶片外卷是敲除水稻 *ROC5* 基因造成的。

本研究利用 EMS (ethylmethane sulfonate) 化学诱变日本晴获得内卷叶突变体 *s1-145*, 对其进行了表型鉴定、遗传分析和基因定位, 为进一步克隆该基因和解析控制叶片卷曲的分子机制提供了资源和技术支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

用 EMS 化学诱变粳稻品种日本晴, 获得了内卷叶突变体 *s1-145*, 多年连续种植, 卷叶突变性状能够稳定遗传。遗传分析和基因定位所用的父本为籼稻品种 Dular, 整个生育期叶片都表现平展。

### 1.2 试验方法

1.2.1 突变体的表型鉴定 在孕穗期随机选取 *s1-145* 突变体与野生型日本晴各 15 株, 测定其剑叶长度并于叶片长度 1/2 处测量叶宽。同时计算剑叶的叶片卷曲指数 LRI (leaf rolling index)<sup>[20]</sup>,  $LRI = (L_w - L_n) / L_w$ 。其中  $L_w$  为叶片展开时最宽处的宽度(cm),  $L_n$  为叶片最宽处卷曲后两叶缘之间的距离(cm)。

1.2.2 遗传分析和  $F_2$  定位群体构建 2009 年夏用卷叶突变体 *s1-145* 与广亲和籼稻 Dular 杂交, 同年冬季在海南种植  $F_1$  并收获  $F_2$  种子。2010 年夏在山东省水稻研究所种植  $F_2$  群体, 观察各株表型, 选取卷叶单株作为定位群体。

1.2.3 叶绿素含量和光合速率与蒸腾速率的测定 在抽穗期分别选取卷叶突变体 *s1-145* 和日本晴各 10 株, 取其剑叶最宽处测定叶绿素含量<sup>[21]</sup>。利用

LI-6400XT 便携式光合测定仪分别测定剑叶最宽处的光合速率与蒸腾速率。

1.2.4 水稻叶片 DNA 的提取与基因初步定位 采用改进的 CTAB (cetyltrimethyl ammonium bromide) 法提取亲本及定位群体的基因组 DNA<sup>[22]</sup>。参照郭伟等的方法<sup>[22]</sup>用混合分离群体分析法 (bulk segregant analysis, BSA) 构建混池。调节 2 个亲本 DNA 浓度使其一致, 等量混合亲本基因组 DNA, 构建亲本混池; 选取浓度相近的 10 株定位群体单株的基因组 DNA, 等量混合构建定位群体混池。

选取本实验室已发展的平均覆盖水稻 12 条染色体的 163 对 InDel (insertion-deletion) 标记对突变体及 2 个亲本进行 BSA 分析, 找出可能与卷叶基因连锁的标记, 然后用这些可能连锁的标记引物对  $F_2$  群体进行单株验证。根据初步定位的结果以及比对日本晴和 Dular 在该区间的序列, 利用 DNASTar 软件设计新的 InDel 引物(表 1)。PCR 总体系为 10  $\mu$ L, 包含 2.0  $\mu$ L 5  $\times$  Mix buffer、6.0  $\mu$ L ddH<sub>2</sub>O、1.0  $\mu$ L 2.0  $\mu$ mol L<sup>-1</sup> 引物、1.0  $\mu$ L 模板 DNA。PCR 程序为 94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 57 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 复性 30 s, 共 35 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。将 PCR 产物在 8% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶上电泳, 快速银染后观察。统计每个  $F_2$  突变个体的基因型, 利用 MAPMAKER/EXP3.0 软件计算定位标记与目标基因之间的遗传距离。

## 2 结果与分析

### 2.1 卷叶突变体 *s1-145* 表型分析

在 EMS 诱变粳稻品种日本晴的  $M_2$  代中选出 1 株内卷叶突变体 *s1-145*, 其植株直立紧凑(图 1-A)、叶片变窄(图 1-C)、叶缘沿中轴内卷形成圆筒状(图 1-B)、植株高度无明显变化(图 1-A), 生育期稍延迟(图 1-A), 育性和粒形不变(图 1-D)。*s1-145* 的叶长与野生型差异不明显(图 2-A), 但叶片宽度明显变窄, 只有野生型的 60% 左右(图 2-B)。

水稻叶片的卷曲与否以及卷曲程度可以用叶片卷曲指数 (leaf rolling index, LRI) 衡量。 $LRI = 0$  时, 叶片平展;  $LRI \geq 1$  时, 叶片极度卷曲。卷叶突变体 *s1-145* 的叶片卷曲指数在 0.6 左右, 而野生型叶片的 LRI 值接近 0 (图 2-C)。

### 2.2 卷叶突变体 *s1-145* 叶绿素含量

与已报道的内卷叶突变体 *slll* 相似<sup>[7]</sup>, *s1-145* 叶色比野生型更加深绿。*s1-145* 叶绿素 a 和总叶绿素 (a + b) 含量均显著高于野生型日本晴(图 3-A)。另外, 突变体类胡萝卜素含量也显著高于日本晴(图 3-A)。

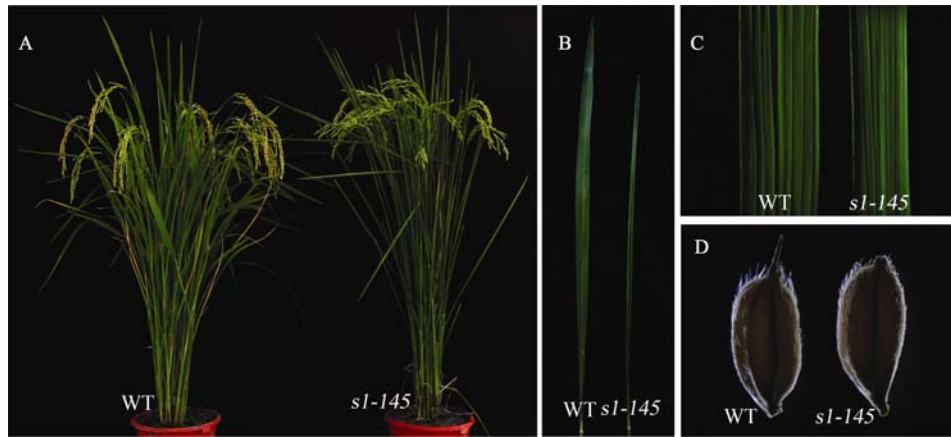


图 1 卷叶突变体 *sl-145* 与野生型日本晴的形态比较

Fig. 1 Morphology of the *sl-145* mutant and wild type Nipponbare

A: 灌浆期株型; B: 剑叶(自然状态); C: 剑叶中部(平展状态); D: 粒形。

A: plant architecture at filling stage; B: flag leaf (natural state); C: central part of flag leaf (flattened state); D: grain shape.

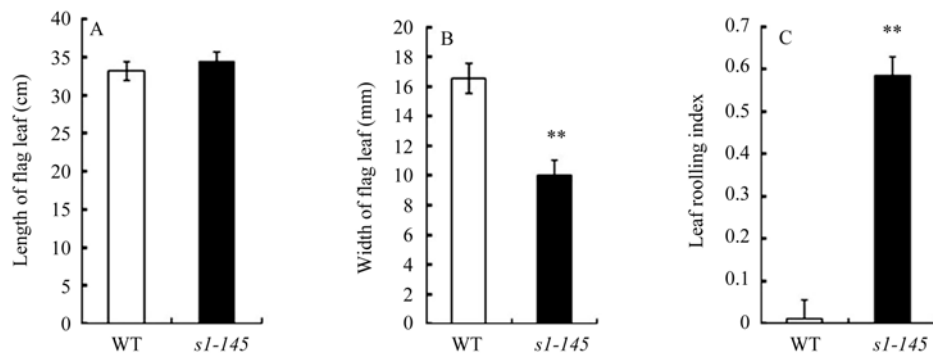


图 2 卷叶突变体 *sl-145* 与野生型日本晴的叶片形态指标

Fig. 2 Leaf morphological parameters of the *sl-145* mutant and wild type Nipponbare

A: 剑叶长度; B: 剑叶宽度; C: 叶片卷曲指数。数值=平均值±标准误差,  $n = 10$ 。\*\* 表示野生型与突变体相比在  $P < 0.01$  水平差异显著。

A: Length of the flag leaf; B: Width of the flag leaf; C: Leaf rolling index. Value = mean  $\pm$  SE,  $n = 10$ . \*\* Represents significantly different at  $P < 0.01$ .

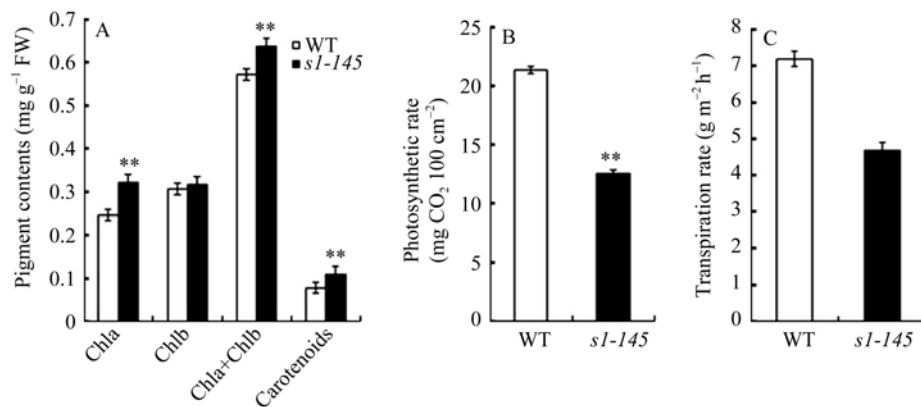


图 3 卷叶突变体 *sl-145* 和野生型剑叶生理指标

Fig. 3 Physiological parameters of the flag leaf in wild type and *sl-145* mutant

A: *sl-145* 和野生型剑叶叶绿素含量; B 和 C: *sl-145* 和野生型剑叶的光合速率和蒸腾速率。数值=平均值±标准误差,  $n = 5$ 。\*\*表示野生型与突变体相比在  $P < 0.01$  水平差异显著。

A: chlorophyll content of the *sl-145* and WT flag leaves; B and C: photosynthetic rate and transpiration rate of the wild type and *sl-145* mutant flag leaves. Value = mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ . \*\*Represents significantly different at  $P < 0.01$ .

### 2.3 卷叶突变体 *sl-145* 光合速率和蒸腾速率 植物叶片形态及叶绿素含量的改变势必影响叶

片的光合效率。卷叶突变体 *sl-145* 单个剑叶的光合速率低于野生型日本晴(图3-B)。这可能是叶片内卷导

致受光面积和强度降低所致,但这并不意味着田间群体的光合效率会降低,因为适度卷曲的叶片能够保持直立状态,有利于改善群体光照进而提高光能利用率。突变体*s1-145*的蒸腾速率也低于野生型日本晴(图3-C),这说明叶片卷曲使水分丧失变慢,可能有助于提高水稻的耐旱性。

2.4 内卷叶突变体 *s1-145* 的遗传分析

用纯合内卷叶突变体*s1-145*与叶片平展的广亲合籼稻品种Dular杂交, F<sub>1</sub>植株均表现正常, F<sub>2</sub>群体出现性状分离。在调查的1338株F<sub>2</sub>单株中正常叶植株1037株, 卷叶突变体植株311株, 经卡方检测( $\chi^2=1.32 < 3.84 [\chi^2_{(0.05,1)}]$ ), 正常和突变表型个体的分离比例符合3 : 1, 推断该突变性状受1对隐性基因控制。

2.5 内卷叶突变体 *s1-145* 的基因定位

采用混合分离群体分组分析法(BSA)对F<sub>2</sub>卷叶个体混池和平展叶个体混池, 利用本实验室开发的覆盖水稻全基因组的163对InDel标记进行扫描。发现位于第2染色体的2个InDel标记R2-33.26和R2-16可能与目标基因连锁。随后用24株F<sub>2</sub>突变个体单株验证表明, 这2个标记均与*s1-145*突变体卷叶基因连锁(图4)。

为了对该卷叶基因进一步精细定位, 在 R2-33.26 和 R2-16 之间又开发了 6 个新的 InDel 标记(图 4 和表 1)。利用这些标记对 311 株 F<sub>2</sub> 群体卷叶个体进行连锁分析, 最后将该基因定位在 R2-34.70 和 R2-34.79 之间, 遗传距离为 0.64 cM, 物理距离约为 90 kb (图 4)。

表 1 本研究所用的引物  
Table 1 Primers used in this study

标记 Marker	正向引物 Forward primer (5'-3')	反向引物 Reverse primer (5'-3')
R2-33.26	AGTGA AATTGAGCCCAACG	TAGAAGCAAAGACCGAACAA
R2-34.46	GTGCCATACAAAGCCCGTGA	CCGCATGATAGATAGGAGTA
R2-34.64	TAACCTGTCGCTATCTCAGC	TGTTGCAAGTAGCAGAGCAG
R2-34.70	TCATCGGCCTGCAACAATGA	TCGGGCTTAGGTTTATTGGA
R2-34.74	CTCCAGAGCACTAAAGTCTG	TTCGGATAGCTCTCGTCGTA
R2-34.79	ACCATCCTACCTAACCTCAG	TCGCCGGTACCATATTGCTG
R2-34.85	ACCAATCTGGTTGGGCGTTG	GATACTCCACGTACGTGCAA
R2-16	CAATGGGTTCTTGGGAGATA	TCACATCATTTGAGGCAAGC

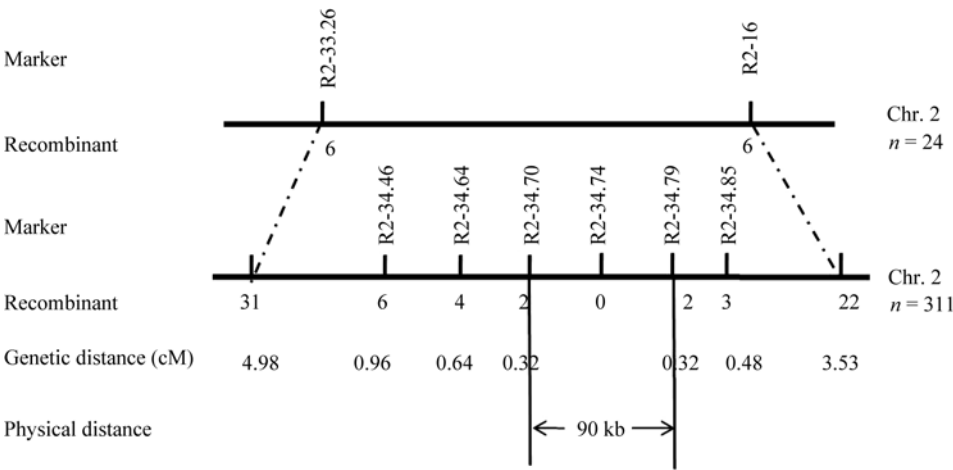


图 4 内卷叶突变体 *s1-145* 的基因定位图谱

Fig. 4 Gene mapping of the adaxially-rolled leaf mutant *s1-145*

上排为初步定位结果, 下排为精细定位结果。横线上方为定位标记, 横线下方数字代表交换单株个数和遗传距离。

The upper row shows the primary mapping result, while the lower is the fine mapping result. The characters above the line represent the markers used, while the numbers below the line represent the number of recombinants and genetic distance, respectively.

3 讨论

从表面上看, 叶片仅仅是由几种不同类型的细胞构成, 然而其发育却是一个相当复杂的过程<sup>[23-24]</sup>,

涉及到很多因素, 通过分离鉴定不同的卷叶突变体并克隆基因, 对揭示植物叶片生长发育的分子机制、合理利用有利等位突变基因资源来提高作物产量具有重要意义。已报道的水稻内卷叶突变体 *sll1* 和 *nr11*

都表现育性降低, *nrl1* 植株还有不同程度的矮化<sup>[7,9]</sup>。而本文报道的内卷叶突变体 *s1-145* 育性正常, 植株高度没有明显变化, 株型紧凑, 可以作为育种材料加以利用。在水稻第 2 染色体长臂上已定位了 2 个外卷叶突变体即 *oul1*<sup>[10]</sup>和 *adl1*<sup>[11]</sup>, 与本研究的突变体的叶片卷曲方向相反。*oul1* 是通过 T-DNA 插入的方法获得的, 其叶片外卷是敲除水稻 *outermost cell-specific gene5 (ROC5)* 基因造成的, *ROC5* 基因与拟南芥 *HD-ZIP IV* 基因家族的 *GLABRA2* 基因同源, *ROC5* 基因通过负调控泡状细胞的发育来控制叶片卷曲。与野生型相比 *oul1* 突变体中的泡状细胞体积变大, 数目增多, 导致叶片向外卷曲。过表达 *ROC5* 基因, 叶片上表面叶脉两侧泡状细胞数目减少, 体积变小, 导致叶片内卷。*adl1* 叶片上表面由泡状类细胞覆盖, *adl1* 突变体中 *HD-ZIP III* 基因在幼嫩的叶原基没有表达, 但是在成熟的叶片中表达量增多, *ADL1* 编码植物特有的类半胱氨酸钙蛋白酶, 与玉米的 *DEFECTIVE KERNEL1* 同源, *ADL1* 不直接参与初始叶极性的发育, 而是参与叶轴极性的构建, 推测 *ADL1* 通过促进适当的表皮细胞的发育来影响叶片和胚的发育模式。*s1-145* 虽然也定位在第 2 染色体长臂, 但与 *oul1* 和 *adl1* 不在同一定位区间内。

根据美国水稻基因组注释项目预测(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>), 查阅第2染色体上目标区段内所有的预测基因, 发现这13个预测基因中, 编码假定蛋白的基因2个; 反转座子基因4个; 编码功能蛋白的基因7个, 在这7个有功能注释的基因中有1个编码水稻WAK类受体蛋白激酶, 2个基因编码脱氢酶, 1个编码F-box结构域蛋白, 1个基因编码还原酶, 1个编码翻译起始因子eIF-2B亚基, 还有1个编码肉桂酰辅酶A还原酶, 但没有发现与已报道的控制叶片近轴化发育的基因或同源基因。因此, *s1-145* 是一个新型内卷叶突变体。为了获得控制*s1-145*叶片卷曲的基因, 需要进一步开展精细定位和基因克隆等工作。

#### 4 结论

以 EMS 化学诱变从粳稻品种日本晴获得了一个内卷叶突变体 *s1-145*, 叶片内卷并且变窄, 生育期稍延迟, 株高和育性等农艺性状正常。该性状由 1 对隐性基因控制, 被定位到第 2 染色体长臂上 90 kb 区间内。*s1-145* 是一个新型内卷叶突变体, 为水稻株型改良提供了材料和基因资源。

#### References

[1] Shen F-C(沈福成). Several opinions on how to use rolled leaf

character of rice in breeding. *Guizhou Agric Sci* (贵州农业科学), 1983, (5): 6–8 (in Chinese with English abstract)

- [2] Chen Z-X(陈宗祥), Pan X-B(潘学彪), Hu J(胡俊). Relationship between rolled leaf and ideal plant type of rice (*Oryza sativa* L.). *Jiangsu Agric Res* (江苏农业研究), 2001, 22(4): 88–91 (in Chinese with English abstract)
- [3] Lang Y-Z(郎有忠), Zhang Z-J(张祖建), Gu X-Y(顾兴友), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森). Physiological and ecological effects of crimped leaf character in rice (*Oryza sativa* L.): I: leaf orientation, canopy structure and light distribution. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(8): 806–810 (in Chinese with English abstract)
- [4] Luo Y-Z(罗远章), Zhao F-M(赵芳明), Sang X-C(桑贤春), Ling Y-H(凌英华), Yang Z-L(杨正林), He G-H(何光华). Genetic analysis and gene mapping of a novel rolled leaf mutant *rl12(t)* in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(11): 1967–1972 (in Chinese with English abstract)
- [5] Yu D(余东), Wu H-B(吴海滨), Yang W-T(杨文韬), Gong P-T(巩鹏涛), Li Y-Z(李有志), Zhao D-G(赵德刚). Genetic analysis and mapping of the unilateral rolled leaf trait of rice mutant *B157*. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2008, 6(2): 220–226 (in Chinese with English abstract)
- [6] Shao Y-J(邵元健), Pan C-H(潘存红), Chen Z-X(陈宗祥), Zuo S-M(左思敏), Zhang Y-F(张亚芳), Pan X-B(潘学彪). Fine mapping of an incomplete recessive gene for leaf rolling in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin Sci Bull* (科学通报), 2005, 50(21): 2466–2472 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zhang G H, Xu Q, Zhu X D, Qian Q, Xue H W. *SHALLOT-LIKE1* is a KANADI transcription factor that modulates rice leaf rolling by regulating leaf abaxial cell development. *Plant Cell*, 2009, 21: 719–735
- [8] Yan S, Yan C J, Zeng X H, Yang Y C, Fang Y W, Tian C Y, Sun Y W, Cheng Z K, Gu M H. ROLLED LEAF 9, encoding a GARP protein, regulates the leaf abaxial cell fate in rice. *Plant Mol Biol*, 2008, 68: 239–250
- [9] Hu J, Zhu L, Zeng D L, Gao Z Y, Guo L B, Fang Y X, Zhang G H, Dong G J, Yan M X, Liu J, Qian Q. 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: 283–292
- [10] Zou L P, Sun X H, Zhang Z G, Liu P, Wu J X, Tian C J, Qiu J L, Lu T G. Leaf rolling controlled by the homeodomain leucine zipper class IV gene *Roc5* in rice. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1589–1602
- [11] Hibara K, Obara M, Hayashida E, Abe M, Ishimaru T, Satoh H, Itoh J, Nagato Y. The *ADAXIALIZED LEAF1* gene functions in leaf and embryonic pattern formation in rice. *Dev Biol*, 2009, 334: 345–354
- [12] Li L, Shi Z Y, Li L, Shen G Z, Wang X Q, An L S, Zhang J L. Overexpression of *ACLI* (abaxially curled leaf 1) increased bulliform cells and induced abaxial curling of leaf blades in rice. *Mol Plant*, 2010, 3: 807–817
- [13] Waites R, Hudson A. Phantastica: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*, 1995,

- 121: 2143–2154
- [14] Emery J F, Floyd S K, Alvarez J, Eshed Y, Hawker N P, Izhaki A, Baum S F, Bowman J L. Radial patterning of Arabidopsis shoots by class *HD-ZIPIII* and *KANADI* genes. *Curr Biol*, 2003, 13: 1768–1774
- [15] Siegfried K R, Eshed Y, Baum S F, Otsuga D, Drews G N, Bowman J L. Members of the *YABBY* gene family specify abaxial cell fate in Arabidopsis. *Development*, 1999, 126: 4117–4128
- [16] Kerstetter R A, Bollman K, Taylor A R, Bomblies K, Poethig R S. *KANADI* regulates organ polarity in Arabidopsis. *Nature*, 2001, 411: 706–709
- [17] Shi Z Y, Wang J, Wan X S, Shen G Z, Wang X Q, Zhang J L. Over-expression of rice *OsAG07* gene induces upward curling of the leaf blade that enhanced erect-leaf habit. *Planta*, 2007, 226: 99–108
- [18] Fang L K, Zhao F M, Cong Y F, Sang X C, Du Q, Wang D Z, Li Y F, Ling Y H, Yang Z L, He G H. Rolling-eaf14 is a 2OG-Fe (II) oxygenase family protein that modulates rice leaf rolling by affecting secondary cell wall formation in leaves. *Plant Biotechnol J*, 2012, 10: 524–532
- [19] Xiang J J, Zhang G H, Qian Q, Xue H X. *SEMI-ROLLED LEAF1* encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells. *Plant Physiol*, 2012, 159: 1488–1500
- [20] Gao Y-H(高艳红), Lü C-G(吕川根), Wang M-Q(王茂青), Wang P(王澎), Yan X-Y(闫晓燕), Xie K(谢坤), Wan J-M(万建民). QTL mapping for rolled leaf gene in rice. *Jiangsu Agric Sci* (江苏农业学报), 2007, 23(1): 5–10 (in Chinese with English abstract)
- [21] Zou Q(邹琦). Experimental Guide for Plant Physiology (植物生理学实验指导). Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 72–75 (in Chinese)
- [22] Guo W-W(郭伟伟), Li G-X(李广贤), Wang G-Q(王光全), Yuan S-J(袁守江), Zhang W-H(张文会), Zhao J-F(赵金凤), Li X-Y(李学勇). Preliminary studies on erect-drooping panicle in rice. *J Nucl Agric Sci* (核农学报), 2012, 26(1): 11–16 (in Chinese with English abstract)
- [23] Micol L J, Hake S. The development of plant leaves. *Plant Physiol*, 2003, 131: 389–394
- [24] Byrne M, Timmermans M, Kidner C, Martienssen R. Development of leaf shape. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 38–43
- [25] Chen Z-X(陈宗祥), Chen G(陈刚), Hu J(胡俊), Dai L-C(戴留春), Tao G-Y(陶国英), Pan X-B(潘学彪). Genetic expression and effects of rolled leaf gene *Rl(t)* in hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(6): 847–851 (in Chinese with English abstract)
- [26] Luo Z K, Yang Z, Zhong B Q, Li Y F, Zhao F M, Ling Y H, He G H. Genetic analysis and fine mapping of a dynamic rolled leaf gene in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome*, 2007, 50: 811–817