

· 专题论坛 ·

水稻卷叶细胞学与分子机制研究进展

周亭亭^{1,2}, 饶玉春^{1*}, 任德勇^{2*}

¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004; ²中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006

摘要 卷叶性状是水稻(*Oryza sativa*)重要的育种指标之一。研究表明, 水稻叶片适度卷曲对植株的光合作用、株型及增产等均具有重要作用。该文综述了水稻叶片卷曲的相关研究进展, 对水稻叶片卷曲的细胞学形成机制和相关调控基因的分子机制进行了阐述, 以期深入阐明水稻叶片卷曲的细胞学和分子机制, 促进卷叶性状在水稻育种中的应用。

关键词 水稻, 卷叶, 细胞学机制, 分子机制

周亭亭, 饶玉春, 任德勇 (2018). 水稻卷叶细胞学与分子机制研究进展. 植物学报 53, 848–855.

水稻(*Oryza sativa*)叶片是植株进行光合作用的主要场所。叶片卷曲是叶片性状中的一个重要组成部分。研究表明, 卷叶正面的光合能力低于展叶, 其背面的光合能力高于展叶, 而水稻卷叶的衰老程度则小于展叶。叶片适度卷曲可减少叶片披垂, 从而使叶片产生良好的受光姿态, 最终使群体光合速率高于展叶(王美娥, 2012)。叶片适度卷曲还能使叶片保持直立形态, 提高水稻光能利用率, 从而提高产量。叶片适度卷曲在一定条件下能增加水稻种植密度, 提供合适的空间, 而且能提高水稻的抗病性。然而, 随着叶片卷曲度的增加, 叶片表面的漏光损失增大, 植株不能充分利用光能(王凡华, 2016)。本文主要论述水稻卷叶细胞学及相关分子调控机制的研究进展。

1 水稻卷叶类型及细胞学形态变化

目前, 在双子叶模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和单子叶模式植物水稻中分离出了许多叶片性状相关突变体。随着超级稻概念的提出, 水稻叶片性状相关研究成为当前的研究热点。目前, 卷叶类型包括3种: 正卷、反卷和扭曲。正卷即叶片朝着近轴端卷曲, 反卷是叶片朝着远轴端卷曲, 而扭曲是无规则的。卷曲程度分为高度卷曲、中度卷曲和轻微卷曲(张俊杰, 2015)。当叶片发生卷曲时, 其细胞学形态也发生相应变化, 包括泡状细胞的变化、厚壁细胞及薄

壁细胞的变化, 以及维管束中韧皮部变化和叶肉细胞的变化(王莉, 2014)。

1.1 泡状细胞的变化

研究表明, 泡状细胞的主要作用是储存水分, 通过借助大液泡内在水分的得失来调控叶片的伸展和卷曲, 从而对叶片的形态以及光能利用产生影响(王文乐, 2016)。此外, 泡状细胞的形态与叶片卷曲有关。当叶片蒸腾失水时, 泡状细胞会皱缩, 使叶片内卷以减少蒸腾; 当蒸腾作用较小时, 泡状细胞又会吸水膨胀, 使叶片变平展。泡状细胞的大小和位置也是决定叶片卷曲方向的重要影响因子。通过控制叶片中泡状细胞的数目及面积可控制叶片的卷曲。一般情况下, 泡状细胞失水会使叶片形成1个向近轴面方向的作用力, 从而使叶片发生卷曲。当泡状细胞数量和面积增多时则会使水稻叶片发生反卷, 而泡状细胞数量和面积减少时又会导致叶片发生正卷(李战朋等, 2016)。通过对叶片细胞进行观察, 发现叶片中的泡状细胞数量没有发生变化时, 泡状细胞面积增大也会导致叶片反卷; 而当泡状细胞数量增多时, 其面积减少不仅不能促使叶片反卷, 反而出现叶片正卷的表型(郭旻等, 2014)。

1.2 厚壁细胞和薄壁细胞的变化

厚壁细胞对水稻叶片形态的维持具有重要作用。当小

收稿日期: 2017-12-05; 接受日期: 2018-03-29

基金项目: 浙江省自然科学基金(No.LY18C130007)

* 通讯作者。E-mail: ryc1984@163.com; rendeyong616@163.com

叶脉靠近远轴面的厚壁细胞发生缺失时, 部分泡状细胞会发生异位或不完全异位, 即泡状细胞本应分布在叶片的上表面(近轴面), 却出现在叶片的下表面(远轴面), 或者出现在叶片的上下表面。Zhang等(2009)研究表明, 水稻叶片远轴面的厚壁细胞发生缺失时导致叶片正卷, 而近轴面厚壁细胞缺失会使叶片反卷。水稻卷曲叶片的主脉本应是空腔的地方大多被薄壁细胞填充, 导致薄壁细胞的数目明显增多(Zou et al., 2011)。卷叶在叶脉近轴面厚壁细胞的缺失可能是由于近轴面薄壁细胞数目的增加占据了原厚壁细胞的位置, 从而使厚壁细胞分化发育的命运发生改变。因此, 叶片卷曲由薄壁细胞和厚壁细胞的共同作用决定。

1.3 维管束中的韧皮部变化

在水稻成熟叶脉的维管束中, 韧皮部(由筛管和伴胞等细胞组成)和木质部(由原生木质部导管和次生木质部导管组成)及其外围围绕的束内输导组织鞘细胞和维管束鞘细胞构成束状结构。韧皮部负责将叶片光合作用的产物运输到水稻的其它部位。除此之外, 它们还发挥结构支撑作用。细胞学观察结果表明, 水稻反卷叶中维管束的韧皮部面积明显增大, 而筛管-伴胞复合体的细胞数量增多是造成韧皮部面积增大的直接原因, 并促使韧皮部周围细胞(如其两旁的叶肉细胞和远轴面的厚壁细胞)的分布发生变化。其原因可能是由于薄壁细胞的异常分裂影响了主脉近轴面维管束的正常分化和发育。当韧皮部的细胞面积增大时, 使叶片发生反卷; 反之, 则使叶片发生正卷(Zou et al., 2011)。

1.4 叶肉细胞的变化

在水稻正常叶片中, 叶肉细胞在形态和排列方面具有极性(Hibara et al., 2009)。而水稻卷叶叶片的叶肉细胞形态分布没有规律, 在近上表皮左边的叶肉细胞接近多边形, 右边的叶肉细胞呈现长方形; 而在靠近下表皮的叶肉细胞也有呈多边形和长方形排列(罗远章, 2010)。此外, 在卷叶维管束鞘细胞的左右两侧还存在薄壁细胞, 而其小脉中细胞的分化和形态与大脉中的分化大体相同。另外, 卷叶中紧邻泡状细胞的叶肉细胞也发生薄壁化, 成为薄壁细胞, 其泡状细胞的面

积也明显减小, 最终导致叶片卷曲(Li et al., 2016)。

2 水稻卷叶的分子机制

研究表明, 泡状细胞的发育对水稻叶片形态有重要影响(许杨, 2016)。目前, 从水稻卷叶中克隆的基因大多数都与泡状细胞的发育有关, 少数与厚壁细胞、韧皮部细胞及维管束细胞相关, 从而使叶片形态发育受影响。

2.1 水稻卷叶基因的定位

水稻作为禾本科植物的模式作物, 基因组较小且已被测序, 极大地方便了对其进行发育分子机理的探究。水稻卷叶形成的主要因素是叶片中泡状细胞的膨胀程度及其渗透压, 生理性逆境(缺水和盐胁迫等)都会使叶片发生卷曲, 但这种条件下的卷叶性状是可逆的且不能遗传, 而由基因控制的卷叶性状一般能够遗传且表型稳定(徐静等, 2013)。已有研究发现了许多控制水稻卷叶性状的主效基因, 而后又发现了一些微效基因以及非等位基因, 表明水稻卷叶性状由多种复杂的遗传途径调控(林鸿宣等, 1996)。同时, 在水稻中通过各种化学诱变、物理诱变及转座子和T-DNA插入的方法获得了许多叶形突变体, 而能遗传的卷叶性状是我们所关注的。研究表明, 调控卷叶性状的基因有很多, 且部分已被克隆(表1)。水稻12条染色体均有卷叶相关调控基因被报道, 其中, *REL1*、*OsAG07*和*RL(t)*等属于显性性状基因; *ADL1*、*Roc5*、*IRL1*、*SRL1*、*SRL2*、*ACL1*、*OsLBD3-7*、*OsMYB103L*和*RL14*等属于隐性性状基因。

2.2 水稻泡状细胞发育相关基因

研究表明, *Ocu5*基因主要在顶端分生组织的最外1或2层细胞内表达, 在成熟叶片和茎中不表达; *Ocu5*突变体与日本晴相比表现为正卷, 泡状细胞数目和面积都有所减少(王文乐, 2016)。另外, Li等(2016)发现, *OsLBD3-7*编码1个典型的LBD家族转录因子, 其过表达植株叶片变窄并正面卷曲, 泡状细胞数目减少21%, 细胞体积比野生型小80%。*OsHox32*基因超表达导致叶片窄且卷。组织细胞学分析表明, *OsHox32*超表达植株叶片泡状细胞数目减少, 叶片发生卷曲,

表1 水稻卷叶相关基因

Table 1 Relative genes of leaf rolling in rice

基因名称	所在染色体号	显/隐性	表型特征	功能	参考文献
<i>rl1</i>	1	隐性	窄叶, 内卷	未知	张俊杰, 2015
<i>rl4</i>	1	隐性	内卷	未知	Khush et al., 1991
<i>Url1a(t)</i>	1	隐性	内卷	未知	余东等, 2008
<i>REL1</i>	1	显性	外卷	未知功能蛋白	Chen et al., 2015
<i>ADL1</i>	2	隐性	外卷	半胱氨酸蛋白酶	Hibara et al., 2009
<i>CFL1</i>	2	显性	内卷	编码WW结构域	Wu et al., 2011
<i>ROC5</i>	2	隐性	外卷	亮氨酸拉链蛋白	Zou et al., 2011
<i>Nir</i>	2	隐性	内卷	未知	陈蕾等, 2015
<i>Nrl3(t)</i>	2	隐性	内卷	未知	张小惠等, 2015
<i>IRL1</i>	2	隐性	外卷	富亮氨酸重复类受体蛋白激酶	Park et al., 2014
<i>rl(t)</i>	2	不完全显性	内卷	未知	邵元健等, 2005
<i>s1-145</i>	2	隐性	内卷	未知	Xie et al., 2013
<i>NAL7</i>	3	隐性	内卷	未知	Fujino et al., 2008
<i>OsAGO7</i>	3	显性	内卷	含有PAZ和PIWI结构域的蛋白	Shi et al., 2007
<i>SRL2</i>	3	隐性	窄卷叶	新的植物特异蛋白	Liu et al., 2016
<i>nrl4</i>	3	隐性	内卷	未知	Liang et al., 2016
<i>70-36</i>	3	隐性	内卷	未知	王凡华, 2016
<i>OsLBD3-7</i>	3	隐性	窄叶, 内卷	LBD家族转录因子	Li et al., 2016
<i>Cvd1</i>	3	隐性	内卷	未知	Jing et al., 2017
<i>NRL2(t)</i>	3	隐性	内卷	未知	Wang et al., 2011
<i>OsFMO(t)</i>	3	隐性	内卷	未知	Yi et al., 2013
<i>ACL1</i>	4	隐性	外卷	编码没有保守功能的结构域蛋白	Li et al., 2010
<i>Rl11(t)</i>	4	隐性	内卷	未知	Zhou et al., 2010
<i>rl8</i>	5	隐性	内卷	未知	邵元健等, 2005
<i>RL28</i>	5	隐性	内卷	未知	冯萍等, 2015
<i>Ocu5</i>	6	显性	正卷	未知	王文乐, 2016
<i>RL13</i>	6	隐性	内卷	未知	田晓庆等, 2012
<i>sd-sl</i>	6	隐性	微卷	未知	夏令等, 2007
<i>SRL1</i>	7	隐性	内卷	未知	Xiang et al., 2012
<i>SLL2</i>	7	隐性	内卷	未知	Zhang et al., 2015
<i>Cld1</i>	7	隐性	内卷	未知	Li et al., 2017
<i>rl11(t)</i>	7	隐性	内卷	未知	施勇烽等, 2008
<i>DG1</i>	8	隐性	内卷	未知	Yu et al., 2017
<i>OsMYB103L</i>	8	隐性	内卷	R2R3型MYB转录因子	Yang et al., 2014
<i>RL9(t)</i>	9	隐性	内卷	未知	Yan et al., 2006
<i>SLL1</i>	9	隐性	极度内卷	SHAQKYF类MYB转录因子	Zhang et al., 2009
<i>RL10(t)</i>	9	隐性	微卷	未知	Luo et al., 2007
<i>LRL1</i>	9	隐性	内卷	未知	赵芳明等, 2015
<i>Zw209</i>	9	隐性	内卷	未知	李战朋等, 2016
<i>OsZHD1</i>	9	隐性	外卷	锌指结构域蛋白	Xu et al., 2014
<i>RL14</i>	10	隐性	内卷	2OG-Fe(II)加氧酶	Fang et al., 2012
<i>RL12(t)</i>	10	显性	内卷	未知	Luo et al., 2009
<i>RL15(t)</i>	10	隐性	内卷	未知	张礼霞等, 2014
<i>dnl2</i>	10	隐性	内卷	未知	Adedze et al., 2017
<i>NRL(t)</i>	11	隐性	内卷	未知	陈涛等, 2014
<i>NRL1</i>	12	隐性	窄卷叶	纤维素合成酶D4	Hu et al., 2010
<i>NAL3(t)</i>	12	隐性	内卷	未知	汪得凯等, 2009

且水分利用率显著增加(Li et al., 2016)。Chen等(2015)克隆到1个显性卷叶基因**REL1**, 编码1种新的未知蛋白, 主要在叶舌、叶鞘及维管等组织中表达。*rel1*突变体的叶片表型由泡状细胞大小和数量的变异引起。*rel1*显性突变体和**REL1**过表达植物对外源油菜素类固醇(BR)的响应敏感性降低, **REL1**通过协调BR信号转导来调控叶片的形态, 尤其是叶片的卷曲和弯曲, 进而影响泡状细胞的数目和大小(Chen et al., 2015)。Xu等(2014)发现, *oszh1*突变体叶片泡状细胞数目增加且排列异常, 从而导致叶片卷曲。**OsZH-D1**在幼苗和叶鞘中表达量较高, 在根和幼穗中表达量较低(Xu et al., 2014)。Xiang等(2012)发现了1个参与叶卷调节的叶形基因**SRL1**, 可通过抑制近轴面泡状细胞的形成控制卷叶形成。**SRL1**编码1个糖基磷脂酰肌醇锚定蛋白, 该蛋白定位于质膜上, 可通过负调节编码液泡H(+)-ATP酶亚基和H(+)基因的表达来调节叶片卷曲(Xiang et al., 2012)。**RL14**基因编码1个2OG-Fe(II)加氧酶, **RL14**通过调控次生细胞壁的组分使叶片中的水分运输发生改变, 进一步导致叶片失水, 最终使泡状细胞的形状发生异常(Fang et al., 2012)。Zou等(2011)研究表明, **Roc5**基因与泡状细胞发育有关, 该基因通过调控**PFL**基因的表达控制泡状细胞的变化。**Roc5**基因过量表达时, 泡状细胞的数目和大小都有所减少, 从而调控叶片内卷; 而共抑制时, 泡状细胞的数目和大小都增加, 从而使叶片外卷。此外, **NRL1**基因编码1个纤维素合成酶样蛋白**D4** (**OsCs1D4**), 该基因突变导致泡状细胞明显变小, 水稻叶片变窄并向内卷曲(Hu et al., 2010)。

2.3 水稻厚壁细胞发育和远近轴向发育基因

CLD1/SRL1突变体表现为叶片细胞壁纤维素和木质素含量显著降低, 研究表明, *cld1/srl1*功能丧失影响水稻细胞壁的形成以及表皮的完整性, 最终导致叶片卷曲(Jing et al., 2017)。Liu等(2016)克隆到1个*srl2* (半卷叶)水稻突变体基因, 该基因编码1个未知功能蛋白, 由于在叶片中存在缺陷的厚壁细胞, 因此叶片无足够的机械支撑而内卷。研究结果显示, **SRL2**与**SLL1**能够通过多种遗传途径控制远轴面厚壁组织的发育(Liu et al., 2016)。Li等(2010)在水稻中分离出*acl1*突变体, 其叶片近轴面中泡状细胞的数目和大小均有增加, 导致叶片近-远轴面不协调发育从而使叶

片发生外卷。**ACL1**基因在水稻的叶片和叶鞘中表达, 过量表达时近-远轴面不协调发育使叶片发生内卷(Li et al., 2010)。Hibara等(2009)在水稻中克隆到**ADL1**基因, 其编码1个钙蛋白酶, 当**ADL1**基因发生突变后, 近轴面泡状细胞的数目增多, 远轴面产生类似的泡状细胞, 进而改变叶片的极性, 导致叶片外卷。**SLL1**基因通过调控水稻叶片远轴面厚壁组织细胞的程序化死亡来调控水稻叶片的形状。叶片维管束中叶肉细胞及厚壁细胞发育有关的基因也参与调控卷叶的形成。*sll1*突变体由于背侧的厚壁细胞发育不良而使叶片弯曲; 增强**SLL1**表达可刺激且促使背面的韧皮部发育, 并抑制近轴面表皮细胞和厚壁细胞的发育从而使叶片发生近轴面方向卷曲(Zhang et al., 2009)。

2.4 水稻维管束、韧皮部及叶肉细胞相关基因

CVD1候选区域内的**BEL1**同源结构域蛋白基因(**Os03g0732100**)中有2个核苷酸的缺失, 导致移码突变和蛋白质产物的截短, 突变体在静脉叶中的形成存在缺陷, 导致叶片向内卷曲(Jing et al., 2017)。在水稻中过表达**OsMYB103L**可调控叶片卷曲。进一步分析显示, 其过表达株系中的纤维素合成酶基因(**CESA**)表达水平和纤维素含量显著增加。**OsMYB-103L**可能通过**CESA**基因调控纤维素合成, 有可能应用于设计水稻中所需的叶片形状和机械强度(Yang et al., 2014)。此外, 研究表明**RL14**在叶鞘内的叶肉细胞中转录, 在成熟叶中, **RL14**主要在围绕脉管系统的叶肉细胞中表达。在*rl14*突变体中, 与二次细胞壁形成有关的基因表达受到影响, 其叶中的纤维素和木质素含量发生改变, 是其叶片卷曲的直接原因(Fang et al., 2012)。

2.5 激素相关基因对卷叶的影响

激素相关基因也参与水稻叶片卷曲的调控。**NAL7**基因编码1个黄素单加氧酶, 其与**YUCCA**序列同源, 突变会产生无活性的酶。与野生型相比, *nal7*突变体中的IAA含量改变, 导致水稻叶片呈现内卷的表型(Fujino et al., 2008)。同样地, 水稻中的黄素单加氧酶(**FMO**)也调控水稻内源IAA的生物合成。在卷叶突变体中, **OsFMO(t)**完全不表达; 而在野生型中, 由**OsFMO(t)**调控的IAA生物合成是局部的, 并且可能在形成局部IAA浓度方面发挥重要作用, 而IAA浓度

又是调节水稻正常生长以及发育的关键(Yi et al., 2013)。*REL1*基因能够响应油菜素类固醇,其编码1个在单子叶植物中高度保守的功能未知蛋白,通过协调BR信号转导来调控叶片的卷曲和弯曲,*rel1*叶片卷曲表型主要是由于泡状细胞数目和大小增加,进而发生外卷(Chen et al., 2015)。目前,大多数激素在叶发育中的调控机制仍不十分清楚,但激素在维持叶片形态发育过程中所发挥的作用不容忽视。

3 水稻卷叶性状与育种的关系

良好的株型可从空间结构上具备良好的光合生理特性,叶片形态的改良一直以来备受关注(Duan et al., 2013; 邹良平等, 2015; 王伟等, 2016)。在水稻株型改良中,卷叶性状的研究被广泛关注,科学家希望将卷叶性状应用到优良的水稻品种中,在保证一定叶面积指数的前提下,通过增加群体的透光率提高群体的光合效率(姚健, 2012)。水稻叶片适度卷曲能够使叶片保持直立不披垂;同时,叶片与茎秆间的夹角变小,植株受光面积变大,阳光反射变小,水稻群体光合效率变大。此外,叶片适度卷曲和直立能够提高群体内空气流通速率,促进水稻植株生长,并最终实现增产。而叶片光合作用与呼吸作用的增强也能提高根系的生长活力和水稻植株的抗性(Huang et al., 2013; Xu et al., 2014)。袁隆平(1997)提出超高产水稻的理想株型模式:植株上三叶“长、直、凹、窄、厚且略内卷”,株高适中,株型适度紧凑,分蘖力中等。其中,叶片“直、窄、凹、略卷”正是卷叶突变体所具备的一般特征。目前,已成功培育的卷叶水稻高产品种包括韩国培育的密阳23、国际水稻所培育的IR8、江苏省农科院选育的两优培九和两优E32。这些水稻品种都符合袁隆平提出的上三叶“长、直、凹、窄、厚”的特点,并已在南方各地区大面积推广种植(Guo et al., 2004; 沈年伟等, 2009)。

4 问题与展望

目前,经过长期的积累,已有了比较丰富的水稻卷叶资源。遗传研究者通过EMS等诱变处理的方法已获得大量卷叶突变体材料。然而,这些突变体材料大多伴有其它不利性状(如植株籽粒空瘪和结实率低),以

致大量突变体无法在高产育种实践中应用。部分水稻卷叶基因虽然已被克隆,但这些基因大多是转录因子基因,而这些转录因子如何调控下游基因及调控哪些下游基因,目前仍不清楚。此外,对于不同卷叶基因的关系、细胞学基础及调控机制的研究还存在很大不足。水稻高产不是由单因素控制,而是由多个因素协调控制。水稻卷叶性状是一种复杂的性状,因此,必然存在着复杂的调控网络控制叶片的细胞结构并进一步控制卷叶的发生。另外,水稻卷叶性状是否受到本身基因或相关基因的miRNA调控?均需要利用突变体材料对卷叶相关基因进行深入研究,了解多基因之间调控体系,进而从分子机理层面更加清晰地揭示水稻卷叶基因的功能。将水稻分子育种技术与已知的卷叶基因相结合,在育种中加速对水稻卷叶基因的利用,以便为水稻作物的遗传改良提供参考借鉴。

参考文献

- 陈蕾, 李小花, 叶胜海, 张小明, 翟荣荣, 金庆生 (2015). 一个水稻类感干尖线虫卷叶突变体的遗传分析与基因定位. 核农学报 29, 617–622.
- 陈涛, 刘燕清, 张亚东, 朱镇, 赵庆勇, 周丽慧, 姚姝, 于新, 赵凌, 王才林 (2014). 水稻窄卷叶突变体*nrl(t)*的遗传分析与基因定位. 华北农学报 29(4), 37–43.
- 冯萍, 邢亚迪, 刘松, 郭爽, 朱美丹, 娄启金, 桑贤春, 何光华, 王楠 (2015). 水稻卷叶突变体*rl28*的特性与基因定位. 作物学报 41, 1164–1171.
- 郭旻, 李荣德, 姚健, 朱娟, 范祥云, 王伟, 汤述鑫, 顾铭洪, 严长杰 (2014). 水稻叶片形态相关基因*RL3(t)*的遗传分析和精细定位. 中国水稻科学 28, 458–464.
- 李战朋, 吴金霞, 张治国 (2016). 一个水稻卷叶突变体*zw209*的遗传分析与精细定位. 中国农业科技导报 18(5), 25–32.
- 林鸿宣, 钱惠荣, 熊振民, 闵绍楷, 郑康乐 (1996). 几个水稻品种抽穗期主效基因与微效基因的定位研究. 遗传学报 23, 205–213.
- 罗远章 (2010). 水稻新型卷叶突变体*rl12(t)*的遗传分析和基因定位. 西南大学 35, 1967–1972.
- 邵元健, 潘存红, 陈宗祥, 左示敏, 张亚芳, 潘学彪 (2005). 水稻不完全隐性卷叶主基因*rl(t)*的精细定位. 科学通报 50, 2107–2113.
- 沈年伟, 钱前, 张光恒 (2009). 水稻卷叶性状的研究进展及在育种中的应用. 分子植物育种 7, 852–860.

- 施勇烽, 陈洁, 刘文强, 黄奇娜, 沈波, Hei leung, 吴建利 (2008). 水稻卷叶基因*rl-11(t)*的精细定位. 见: 中国遗传学会. 中国遗传学会第八次代表大会暨学术讨论会论文摘要汇编(2004–2008). 407–412.
- 田晓庆, 桑贤春, 赵芳明, 李云峰, 凌英华, 杨正林, 何光华 (2012). 水稻卷叶基因*RL13*的遗传分析和分子定位. 作物学报 **38**, 423–428.
- 汪得凯, 刘合芹, 李克磊, 李素娟, 陶跃之 (2009). 一个水稻窄叶突变体的鉴定和基因定位. 科学通报 **54**, 360–365.
- 王凡华 (2016). 一个水稻显性卷叶突变体的遗传分析与基因定位. 硕士论文. 广州: 华南农业大学. pp. 7.
- 王莉 (2014). 水稻叶形及叶脉发育调控基因*OsARVL4*定位及功能分析. 硕士论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 20.
- 王美娥 (2012). 叶片披垂和卷曲性状对水稻光抑制及衰老进程的影响. 硕士论文. 扬州: 扬州大学. pp. 50.
- 王伟, 王嘉宇, 杨生龙, 刘进, 董晓雁, 王国骄, 陈温福 (2016). 水稻窄卷叶突变体*nrl7*的鉴定与基因定位. 植物学报 **51**, 290–295.
- 王文乐 (2016). 水稻卷叶突变体*ocu5*基因图位克隆及功能研究. 硕士论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 1.
- 夏令, 陈亮, 郭迟鸣, 张红心, 赵政, 沈明山, 陈亮 (2007). 一个新的水稻矮秆突变体*sd-sl*的遗传与基因定位研究. 厦门大学学报(自然科学版) **46**, 847–851.
- 徐静, 王莉, 钱前, 张光恒 (2013). 水稻叶片形态建成分子调控机制研究进展. 作物学报 **39**, 767–774.
- 许扬 (2016). 水稻控制花粉管生长基因*OsCNGC13*的图位克隆及功能分析和水稻卷叶基因*OsZHD1*的功能研究. 硕士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 82.
- 姚健 (2012). 水稻卷叶突变体的遗传分析和基因定位研究. 硕士论文. 扬州: 扬州大学. pp. 46.
- 余东, 吴海滨, 杨文韬, 巩鹏涛, 李有志, 赵德刚 (2008). 水稻单侧卷叶突变体*B157*遗传分析及基因初步定位. 分子植物育种 **6**, 220–226.
- 袁隆平 (1997). 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻 **12**(6), 4–9.
- 张俊杰 (2015). 水稻卷叶突变体*sl2*的遗传分析及泡状细胞发育调控研究. 博士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 34.
- 张礼霞, 刘合芹, 于新, 王友林, 范宏环, 金庆生, 王建军 (2014). 水稻卷叶突变体*rl15(t)*的生理学分析及基因定位. 中国农业科学 **47**, 2881–2888.
- 张小惠, 秦亚芝, 张迎信, 占小登, 张振华, 沈希宏, 程式华, 曹立勇, 吴先军 (2015). 水稻窄卷叶突变体*Nrl3(t)*的基因定位. 中国水稻科学 **29**, 595–600.
- 赵芳明, 魏霞, 马玲, 桑贤春, 王楠, 张长伟, 凌英华, 何光华 (2015). 水稻生育后期卷叶突变体*rl1*的鉴定及基因定位和候选基因预测. 科学通报 **60**, 3133–3143.
- 邹良平, 张治国, 起登凤, 孙建波, 路铁刚, 彭明 (2015). 一份水稻叶片反卷突变体的遗传分析及电镜显微观察. 植物学报 **50**, 191–197.
- Adedze YMN, Wei XJ, Sheng ZH, Jiao GA, Tang SQ, Hu PS (2017). Characterization of a rice dwarf and narrow leaf 2 mutant. *Biol Plantarum* **61**, 85–94.
- Chen QL, Xie QJ, Gao J, Wang WY, Sun B, Liu BH, Zhu HT, Peng HF, Zhao HB, Liu CH, Wang J, Zhang JL, Zhang GQ, Zhang ZM (2015). Characterization of *Rolled and Erect Leaf 1* in regulating leave morphology in rice. *J Exp Bot* **66**, 6047–6058.
- Duan MJ, Sun ZZ, Shu LP, Tan YN, Yu D, Sun XW, Liu RF, Li YJ, Gong SY, Yuan DY (2013). Genetic analysis of an elite super-hybrid rice parent using high-density SNP markers. *Rice* **6**, 21.
- Fang LK, Zhao FM, Cong YF, Sang XC, Du Q, Wang DZ, Li YF, Ling YH, Yang ZL, He GH (2012). Rolling-leaf14 is a 2OG-Fe (II) oxygenase family protein that modulates rice leaf rolling by affecting secondary cell wall formation in leaves. *Plant Biotechnol J* **10**, 524–532.
- Fujino K, Matsuda Y, Ozawa K, Nishimura T, Koshiba T, Fraaije MW, Sekiguchi H (2008). *NARROW LEAF 7* controls leaf shape mediated by auxin in rice. *Mol Genet Genomics* **279**, 499–507.
- Guo LB, Qian Q, Zeng DL, Dong GL, Teng S, Zhu LH (2004). Genetic dissection for leaf correlative traits of rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. *J Genet Genomics* **31**, 275–280.
- Hibara K, Obara M, Hayashida E, Abe M, Ishimaru T, Satoh H, Itoh J, Nagato Y (2009). The *ADAXIALIZED LEAF 1* gene functions in leaf and embryonic pattern formation in rice. *Dev Biol* **334**, 345–354.
- Hu J, Zhu L, Zeng DL, Gao ZY, Guo LB, Fang YX, Zhang GH, Dong GJ, Yan MX, Liu J, Qian Q (2010). Identification and characterization of *NARROW AND ROLLED LEAF 1*, a novel gene regulating leaf morphology and plant architecture in rice. *Plant Mol Biol* **73**, 283–292.
- Huang CJ, Hu GJ, Li FF, Li YQ, Wu JX, Zhou XP (2013). NbPHAN, a MYB transcriptional factor, regulates leaf development and affects drought tolerance in *Nicotiana benthamiana*. *Physiol Plantarum* **149**, 297–309.
- Jing W, Cao CJ, Shen LK, Zhang HS, Jing GQ, Zhang WH (2017). Characterization and fine mapping of a rice leaf-rolling mutant deficient in commissural veins. *Crop Sci*

- 57, 2595–2604.
- Khush GS, Kinoshita T, Toenniessen GH** (1991). Rice karyotype, marker genes, and linkage groups. *Rice Biotechnol* **3**, 83–108.
- Li C, Zou XH, Zhang CY, Shao QH, Liu J, Liu B, Li HY, Zhao T** (2016). *OsLBD3-7* overexpression induced Adaxially rolled leaves in rice. *PLoS One* **11**, e0156413.
- Li L, Shi ZY, Li L, Shen GZ, Wang XQ, An LS, Zhang JL** (2010). Overexpression of *ACL1* (*abaxially curled leaf 1*) increased Bulliform cells and induced abaxial curling of leaf blades in rice. *Mol Plant* **3**, 807–817.
- Li WQ, Zhang MJ, Gan PF, Qiao L, Yang SQ, Miao H, Wang GF, Zhang MM, Liu WT, Li HF, Shi CH, Chen KM** (2017). *CLD1/SRL1* modulates leaf rolling by affecting cell wall formation, epidermis integrity and water homeostasis in rice. *Plant J* **92**, 904–923.
- Liang R, Qin R, Zeng DD, Zheng X, Jin XL, Shi CH** (2016). Phenotype analysis and gene mapping of narrow and rolling leaf mutant *nrl4* in rice (*Oryza sativa* L.). *Sci Agric Sin* **49**, 3863–3873.
- Liu XF, Li M, Liu K, Tang D, Sun MF, Li YF, Shen Y, Du GJ, Cheng ZK** (2016). *Semi-Rolled Leaf 2* modulates rice leaf rolling by regulating abaxial side cell differentiation. *J Exp Bot* **67**, 2139–2150.
- Luo YZ, Zhao FM, Sang XC, Ling YH, Yang ZL, He GH** (2009). Genetic analysis and gene mapping of a novel rolled-leaf mutant *rl12(t)* in rice. *Acta Agron Sin* **35**, 1967–1972.
- Luo ZK, Yang ZL, Zhong BQ, Li YH, Xie R, Zhao FM, Ling YH, He GH** (2007). Genetic analysis and fine mapping of a dynamic rolled leaf gene *RL10(t)* in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome* **50**, 811.
- Park SJ, Moon JC, Yong CP, Kim JH, Kim DS, Jang CS** (2014). Molecular dissection of the response of a rice leucine-rich repeat receptor-like kinase (LRR-RLK) gene to abiotic stresses. *J Plant Physiol* **171**, 1645–1653.
- Shi ZY, Wang J, Wan XS, Shen GZ, Wang XQ, Zhang JL** (2007). Over-expression of rice *OsAGO7* gene induces upward curling of the leaf blade that enhanced erect-leaf habit. *Planta* **226**, 99–108.
- Wang DZ, Sang XC, You XQ, Wang Z, Wang QS, Zhao FM, Ling YH, Li YF, He GH** (2011). Genetic analysis and gene mapping of a novel and rolled leaf mutant *nrl2(t)* in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* **37**, 1159–1166.
- Wu R, Li S, He S, Wassmann F, Yu C, Qin G, Schreiber L, Qu LJ, Gu H** (2011). *CFL1*, a WW domain protein, regulates cuticle development by modulating the function of HDG1, a class IV homeodomain transcription factor, in rice and Arabidopsis. *Plant Cell* **23**, 3392–3411.
- Xiang JJ, Zhang GH, Qian Q, Xue HW** (2012). *SEMI-ROLLED LEAF 1* encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells. *Plant Physiol* **159**, 1488–1500.
- Xie ZW, Sun W, Yin L, Zhao JF, Yuan SJ, Zhang WH, Li XY** (2013). Phenotypic and genetic analyses of a novel adaxially-rolled leaf mutant in rice. *Acta Agron Sinica* **39**, 1970–1978.
- Xu Y, Wang YH, Long QZ, Huang JX, Wang YL, Zhou KN, Zheng M, Sun J, Chen H, Chen SH, Jiang L, Wang CM, Wan JM** (2014). Overexpression of *OsZHD1*, a zinc finger homeodomain class homeobox transcription factor, induces abaxially curled and drooping leaf in rice. *Planta* **239**, 803–816.
- Yan C, Yan S, Zhang ZQ, Liang GH, Lu J F, Gu MH** (2006). Genetic analysis and gene fine mapping for a rice novel mutant *rl9(t)* with rolling leaf character. *Chin Sci Bull* **51**, 63–69.
- Yang CH, Li DY, Liu X, Ji CJ, Hao LL, Zhao XF, Li XB, Chen CY, Cheng ZK, Zhu LH** (2014). *OsMYB103L*, an R2R3-MYB transcription factor, influences leaf rolling and mechanical strength in rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Plant Biol* **14**, 158.
- Yi JC, Liu LN, Cao YP, Li JZ, Mei MT** (2013). Cloning, characterization and expression of *OsFMO(t)* in rice encoding a flavin monooxygenase. *J Genet* **92**, 471–480.
- Yu HP, Ruan BP, Wang Z, Ren DY, Zhang Y, Leng YJ, Zeng DL, Hu J, Zhang GH, Zhu L, Gao ZY, Chen G, Guo LB, Chen WF, Qian Q** (2017). Fine mapping of a novel defective glume 1 (*dg1*) mutant, which affects vegetative and spikelet development in rice. *Front Plant Sci* **8**, 486.
- Zhang GH, Xu Q, Zhu XD, Qian Q, Xue HW** (2009). *SHALLOT-LIKE1* is a KANADI transcription factor that modulates rice leaf rolling by regulating leaf abaxial cell development. *Plant Cell* **21**, 719–735.
- Zhang JJ, Wu SY, Jiang L, Wang JL, Zhang X, Guo XP, Wu CY, Wan JM, Thiel G** (2015). A detailed analysis of the leaf rolling mutant *sl/2* reveals complex nature in regulation of bulliform cell development in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Biol* **17**, 437–448.
- Zhou Y, Fang YX, Zhu JY, Li SQ, Gu F, Gu MH, Liang GH** (2010). Genetic analysis and gene fine mapping of a rolling leaf mutant (*rl11(t)*) in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin Sci Bull* **55**, 1763–1769.

Zou LP, Sun XH, Zhang ZG, Liu P, Wu JX, Tian CJ, Qiu JL, Lu TG (2011). Leaf rolling controlled by the homeodomain

leucine zipper class IV gene *Roc5* in rice. *Plant Physiol* **156**, 1589–1602.

Research Advances in the Cytological and Molecular Mechanisms of Leaf Rolling in Rice

Tingting Zhou^{1,2}, Yuchun Rao^{1*}, Deyong Ren^{2*}

¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China; ²State Key Lab of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

Abstract Leaf rolling is one of the important traits for breeding rice (*Oryza sativa*). Moderate leaf rolling plays a key role in plant photosynthesis, architecture and high yield. This paper reviews the research advances in rice leaf rolling, especially the cytological and molecular mechanisms of genes related to leaf rolling. These findings can facilitate a further understanding of the mechanisms and promote the use of the leaf rolling trait in rice breeding.

Key words rice, leaf rolling, cytological mechanism, molecular mechanism

Zhou TT, Rao YC, Ren DY (2018). Research advances in the cytological and molecular mechanisms of leaf rolling in rice. *Chin Bull Bot* **53**, 848–855.

* Authors for correspondence. E-mail: ryc1984@163.com; rendeyong616@163.com