



水稻根系遗传育种研究进展

章怡兰¹, 林雪¹, 吴仪¹, 李梦佳¹, 张晟婕¹, 路梅¹, 饶玉春^{1*}, 王跃星^{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 根系作为水稻(*Oryza sativa*)植株的重要组成部分, 在水稻生长发育过程中发挥多种作用, 包括植物的固定、水分和营养物质的获取以及氨基酸和激素的生物合成等, 其形态结构和生理功能与水稻产量和稻米品质以及抗性密切相关。目前, 通过遗传及生化等诸多手段, 已挖掘到较多水稻根系QTLs与控制基因。该文综述了水稻根系QTL和基因的研究进展, 并对未来根系研究进行展望, 以期为进一步克隆水稻根系基因和完善水稻理想株型模型提供参考。

关键词 水稻, 根系, QTL定位, 控制基因

章怡兰, 林雪, 吴仪, 李梦佳, 张晟婕, 路梅, 饶玉春, 王跃星 (2020). 水稻根系遗传育种研究进展. 植物学报 55, 382–393.

水稻(*Oryza sativa*)是人类最主要的粮食作物之一, 7 000年前中国长江流域的先民们就开始种植水稻(范楚玉, 1982), 明朝人们已经以水稻为主食(沈希宏, 2018), 如今水稻已经成为解决世界近一半人口温饱问题的粮食作物。我国水稻发展经历了20世纪50年代的矮化育种、70年代的水稻杂种优势利用以及1996年由农业部立项启动的超级稻育种计划等阶段, 极大地提高了水稻单位面积产量。近年来, 由于气候和环境等问题日益突出, 干旱、土壤盐碱化以及重金属污染等危害在水稻生长区频繁发生。因此, 在培育高产水稻品种过程中, 对水稻稳产、高品质和多抗等性状也有了新的要求。育种工作者对提高水稻产量与品质做出了巨大贡献, 但其主要关注点仍普遍在于水稻地上部分的农艺性状, 如株高、叶形、分蘖和穗型(陈亮, 2016; 乔金玲和张景龙, 2019), 而对地下部分的根系研究相对较少。已有研究表明, 健壮且有活力的根系更有利于水稻对水肥的吸收和利用, 使其在逆境中保持良好的株型, 同时具有高产、稳产的优势(陶荣荣等, 2018)。刘红江等(2015)通过不同的播栽方式对水稻根体积等性状进行考察, 在一定程度上揭示了水稻根系性状与产量的密切关系。根系育种在水稻育种方面的重要性日益凸显, 然而无论是传统的挖掘

法, 还是后来发展的根箱法和容器法, 在取样时都极易对根系造成损伤, 从而导致对水稻根系形态性状的观察、统计和分析难度较大(梁永书等, 2016)。新改进的营养液培养法也存在难以取得与自然栽培环境下相同经济产量的局限, 仍无法保证实验数据的准确性。此外, 目前对根系的研究也往往着重针对某一生长时期, 缺乏对全生育期的动态跟踪研究(侯丹平等, 2018)。因此, 根系育种研究工作缺乏深入性、准确性以及高效性, 根系性状的遗传特性也尚未明确, 对水稻根系的理论研究及其在育种中的应用还相对滞后。近年来, 随着分子标记技术在水稻根系育种研究中的广泛应用, 国内许多学者更加关注获得水稻根系定量性状的准确表型数据, 为更精准的QTL定位和水稻根系育种提供了可能。本文在前人研究的基础上, 结合水稻根系形态功能与育种应用, 梳理和总结已定位的QTL区间和已克隆的基因及其相关功能, 并对水稻根系育种进行总结与展望, 以期对水稻根系育种和理想株型的培育提供参考。

1 水稻根系概述

水稻是须根系作物, 包括1条种子根和许多不定根。

收稿日期: 2020-02-10; 接受日期: 2020-04-26

基金项目: 国家重大科技专项子课题(No.2016ZX08009003-003-008)、国家自然科学基金(No.31971921)、浙江省科协育才工程(No.2017Y-CGC008)和国家级大学生创新创业训练计划(No.201910345023)

* 通讯作者。E-mail: ryc@zjnu.cn; wangyuxing@caas.cn

种子根由胚根发育而来, 不定根出自茎节根带的根点(根原基), 种子根和不定根数目有限(丁仕林等, 2019)。水稻根系性状主要包括主根长、总根长、平均直径、须根数、根总体积和总表面积等。不同根系性状的调控基因在水稻根系形态结构和生理功能中的作用不同, 且根系性状与水稻地上部分的生长发育密切相关(梁永书等, 2016)。

1.1 根系的生理功能

根系具有吸收和运输水分的重要功能。同时, 水稻根系还可以通过优化根系性状和提高根系活力来促进水分的吸收, 抵抗一定程度的水分胁迫, 提高水稻产量。汪妮娜等(2013)分别于水稻分蘖盛期和抽穗扬花期利用聚乙二醇模拟不同程度的干旱胁迫, 结果表明, 轻度水分胁迫可以明显提高水稻的根长、根表面积、根体积以及根系活力, 最终使产量增加4.16%。

根系对土壤养分的吸收、直接利用以及运输至地上部分发挥重要作用。李素梅和施卫明(2007)研究表明, 用 NO_3^- -N和 NH_4^+ -N混合处理水稻, 其总根长、总根表面积、总根体积和总根数均明显高于单一处理组, 混合处理时根系对N的吸收效率最高, 地上部分叶干重增加50%, 表明根系发育充分有利于营养元素的吸收。褚光(2016)研究发现, 氮吸收能力强的水稻品种, 其在根系形态上表现为根系分布密度和有效吸收面积大; 在生理特性上表现为抗氧化能力强, 细胞色素氧化酶和脱氢酶等相关酶含量高、活力强, 伤流液中氨基酸含量高且种类丰富。李永夫(2006)研究发现, 在正常供磷和低磷处理条件下, 磷高效利用水稻品种根干重、根长、根表面积和侧根数量较磷低效品种更高, 表明发达的根系是水稻汲取养分的重要保障。

受全球气候变化影响, 非生物逆境胁迫已成为影响作物生长发育及产量的重要因素, 培育抗逆性强的水稻新品种愈加迫切。研究发现, 水稻根系的发育与水稻地上部分的生理状况及其抗逆性密切相关(黄文江等, 2002)。在干旱胁迫下, 根系通过增强角质层阻力、增加根毛数、增大根系密度和扎根深度等来增强水稻整体的抗旱能力(代云, 2009)。局部根系水分胁迫(partial root-zone drying, PRD)是一种节水灌溉技术(Adu et al., 2018)。研究表明, 当水稻局部根系处于缺水环境时, 非胁迫部分依旧能够汲取土壤中的水分和养分, 供植株正常生长发育。耐旱水稻

品种具有发达的根系, 通过增大根冠比、增强根系穿透力可在干旱条件下维持植物较高的水势, 从而高效地吸收土壤中的水分, 形成稳定的内环境供植株正常生长(Jongdee et al., 2002)。研究表明, 水稻根系通过提高自身溶磷量来增强抗病性和抗逆性, 有效促进植物的正常生长, 并且水稻幼苗的一些根系生长指标与抗逆性之间相关性较大(吕丙盛, 2014)。因此, 可以利用根系生长指标来筛选具有特定抗逆性的水稻, 对水稻地上部分的生长发育以及高产、稳产均具有重要意义。

1.2 根与地上部分的关系

根系吸收、运输的水分和营养物质除了供给其自身生长发育以外, 还为地上部分生长发育提供必需的水分、无机盐和植物激素等。通常情况下, 高等植物体内的细胞分裂素在根系中合成, 通过输导系统运到地上部分器官并调节生长发育(周爱军, 2002)。在水稻地上部分的各项指标中, 产量是人们关注的重要指标。凌启鸿等(1989)研究发现, 根系分布较深且多纵向时, 叶倾角较小, 叶片趋向于直立; 而当根系分布较浅且少纵向时, 叶倾角较大, 叶片趋向于披垂。前者光合速率明显高于后者, 并且产量与品质也有显著优势。人工去除水稻上层根会使灌浆盛期群体的光合速率下降28%左右, 表明根的形态特征及发育状况可影响水稻叶片的光合速率。刘桃菊等(2002)构建了水稻根系参数与产量之间的定量回归模型, 直观地显示出粗壮的上位根系与有效穗数及籽粒产量之间呈显著正相关。谷娇娇等(2019)研究盐胁迫与水稻根系相关性状及产量之间的相关性, 结果表明, 在正常条件下, 水稻根长、根表面积、根体积、根系活力和根干重在各生育时期的表型均与产量呈极显著正相关。

2 水稻根系育种

水稻根系育种以水稻根系作为研究对象, 通过一定的技术改良根系相关性状来塑造理想的根型以及稳定、持久的根系机能以提高其适应性, 并与水稻地上部分改良的形态和生理性状相匹配, 旨在培育高产稳产、高品质和多抗的水稻品种(魏磊等, 2015)。

20世纪60年代, Donald (1968)系统地提出作物理想株型的概念, 引起各国育种工作者的广泛重视。

杨守仁等(1984)从我国北方水稻生产实际出发,提出水稻理想株型的概念,包括耐肥抗倒、生长量大、经济系数适宜等不同性状的综合。之后,众多学者开始关注并从事理想株型的育种与研究。凌启鸿等(1989)发现,分布深而多纵向的根型利于叶片直立化,从而提高水稻产量,并进一步提出塑造理想株型的根型这一新的要求以促进水稻的高产栽培。1989年,国际水稻研究所(IRRI) Khush博士提出“新株型”稻的主要特征,包括大穗、少分蘖和短而壮实的秆等,并明确指出新株型水稻需具有发达的根系来更有效地从土壤中吸收养分(Khush, 1995)。黄耀祥等(2003)在水稻株型上提出“根深”的新构想,即根群健旺、分布深广、活力强、不早衰,支持在超级稻选育过程中将根系与地上部分联系起来进行研究。在研究新株型育种时,袁隆平院士将“根系发达”纳入新株型构建的主要性状中(袁隆平, 2011),高度重视水稻地下根系与地上部株型相关性的研究。魏磊等(2015)研究表明,根系育种是充分发挥杂交水稻增产潜力的需要。

国际水稻研究所数据库中提供的3 024个水稻品种的62个性状中没有一个根系性状(Shrestha et al., 2014)。这表明在水稻育种计划中缺乏可用的根系特征数据资源,且根系性状并没有得到广泛应用。由于根属于地下部分且结构庞大复杂,难以进行表型分析,通过常规育种对根系进行遗传改良具有较大困难(Nada et al., 2019)。数量性状定位(QTL)及其在标记辅助育种(MAB)中的应用成为根系研究中具有突破性的方法(Coudert et al., 2010)。近年来,利用分子标记辅助选择技术对水稻根性状QTL的遗传改良逐渐增多(Temnykh et al., 2000; McCouch et al., 2002; 胡兴明, 2004; 韩龙植, 2005; 吴伟明, 2006; 翟荣荣, 2012; 徐晓明等, 2016; 曲志恒, 2016; 索艺宁等, 2018)。此外,自1996年超级稻育种技术路线提出以来,株型改良与杂种优势相结合的作物育种方式,其科学性与正确性已经过充分的实践检验。中国的超级杂交水稻育种计划于2016年已实现第五期育种产量目标(周正平等, 2019),以QTL定位为基础的水稻理想根系育种必将会不断助力水稻增产、稳产潜力的挖掘。

3 水稻根系性状遗传研究进展

目前,国内外关于水稻根系性状遗传基础方面的研究

主要集中在QTL鉴定及基因功能分析,通过构建水稻遗传群体和绘制遗传图谱,利用Windows QTL Cartographer 2.5等软件进行QTL定位,计算所得QTL对相关性的贡献率和加性效应(张习春等, 2019),已实现了较多根系性状的QTL定位以及部分基因的克隆。根据www.Gramene.org网站提供的最新QTL定位信息,已发表的水稻根系性状相关QTLs共867个,在水稻12条染色体上均有分布。这些QTLs中的大部分是在正常环境下鉴定获得,包括根长、根粗和根体积等基本根系性状,可用于研究正常条件下根系性状的遗传机理;有324个QTLs是在非生物逆境胁迫下鉴定获得,如根渗透指数、根拔力和穿透根数,可用于逆境胁迫下根系相关性状的研究。目前已经发表的相关QTL区间分布(图1)中,同一染色体上的某一区间可以检测到不同性状的根系QTL,说明水稻根系QTL可能具有“一因多效”的特点(Kong et al., 2006)。这些QTLs为进一步研究水稻根系性状的遗传调控机理、相关基因克隆和育种应用奠定了基础。

3.1 根系QTL定位及基因克隆

3.1.1 根长QTL定位

在众多根系性状中,根长是最直观的表型,易于测定,且在营养液栽培条件下突变体的发现与鉴定相对容易,因此该性状成为研究者最早关注的表型之一。目前在水稻根的各种性状中,定位到的QTLs和克隆到的根长控制基因数量最多(136个),在水稻12条染色体上均有分布(表1)。吴伟明(2006)检测到7个与根长性状相关的主效QTLs,分别位于第7、8、9、11和12号染色体上,累计贡献率达28.01%。其中4个QTLs加性效应为负值,来自亲本窄叶青8号;3个QTLs加性效应为正值,来自另一亲本京系17。姜树坤等(2014)在第9号染色体上定位到1个有关总根长的QTL,位于R1751-G385标记区间,对表型的贡献率为2.32%。赵春芳等(2013)在低磷和正常磷条件下检测到6个根长性状QTLs,其中10号染色体S10-893-RM311区间和12号染色体RM277-RM313与前人报道的区间重叠,表型变异率分别达10.1%和12.39%。翟荣荣等(2012)在干旱胁迫下检测到2个最大根长的QTLs,分别位于2号和3号染色体上,对应区间为RM4702-RM145和RM16-RM5626,表型贡献率分别为8.30%和7.01%。徐晓明等(2016)以超级稻协优

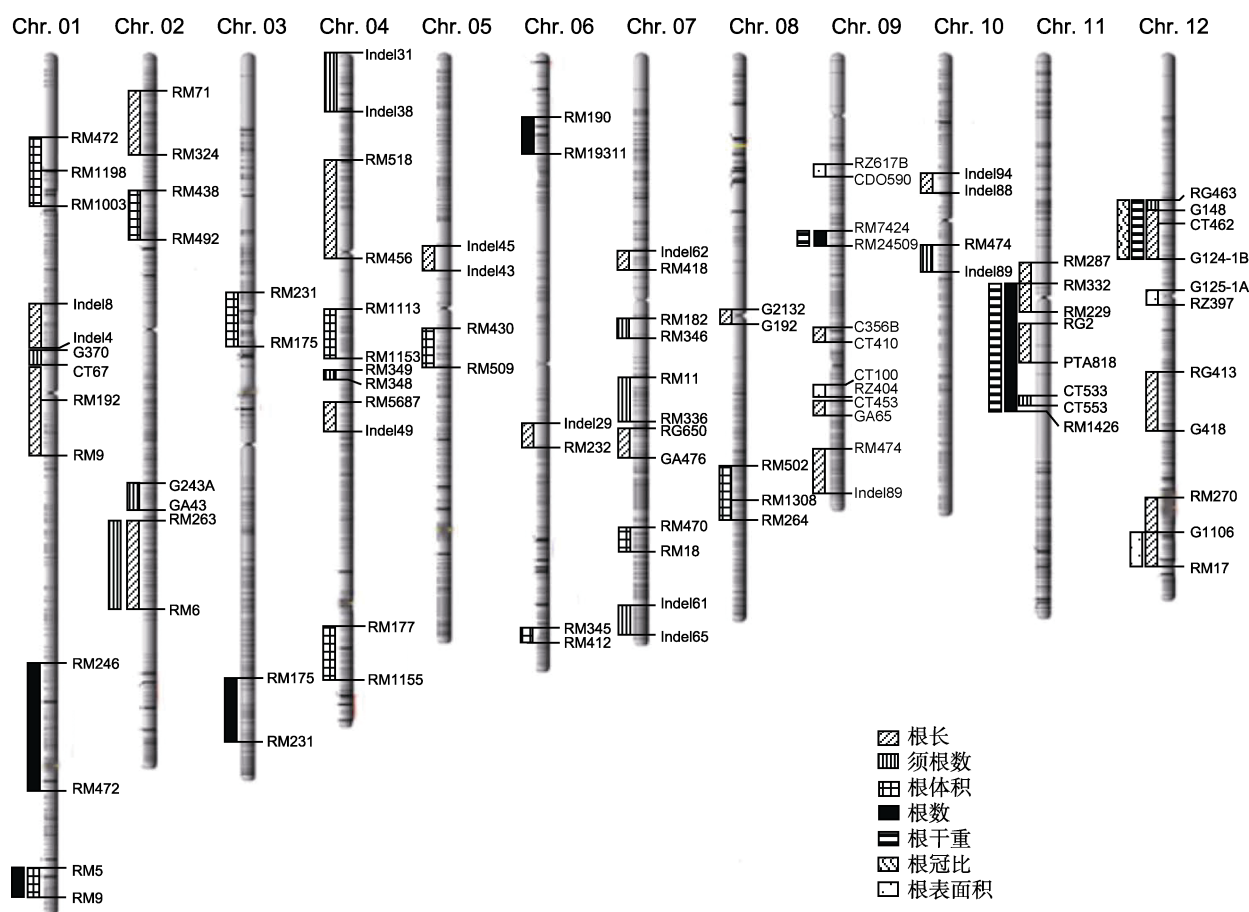


图1 水稻根系性状的QTL区间分布

Figure 1 QTL distribution of rice root traits

9308衍生的重组自交系与轮回亲本中恢9308(R9308)回交多代的高代回交群体为材料, 分离得到 $qRL4$, 最终定位在4号染色体RM5687–InDel49标记区间内。贾佩陇等(2019)定位到1个与水稻低氮胁迫耐受相关的位点 $qRL1-1$, 位于1号染色体M1–M29标记附近, LOD值为2.89, 可解释的表型变异为11.23%, 该QTL位点在低氮胁迫下可控制水稻根长。Obara等(2019)以WAB56-104和NERICA7品系的水稻杂交 F_2 群体为材料, 在高 NH_4^+ 环境下于1号染色体上检测到2个与水稻根长相关的QTLs, 分别命名为 $qRL1.3-NERICA7$ 和 $qRL1.4-NERICA7$, 位于RM8-111–RM10-464和RM3709–RM5501区间内, 其中 $qRL1.4-NERICA7$ 区间被缩小至0.7 Mb的区域。

3.1.2 根数QTL定位

根数是水稻根系的另一重要性状(表2)。韩龙植(2005)

以冷敏感亲本密阳23与耐冷亲本吉冷1号的200个 $F_{2:3}$ 代作为实验群体, 在冷水胁迫下, 于2号染色体上的RM263–RM6区间检测到1个与根数相关的QTL, 对表型变异的贡献率为9.5%, 其增效等位基因来自吉冷1号; 在自然条件下, 分别于4号和7号染色体上RM349–RM348区间和RM11–RM336区间内检测到与根数相关的QTL各1个, 对表型变异的贡献率分别为7.4%和7.1%, 其增效等位基因均来自吉冷1号。吴伟明(2006)以窄叶青8号和京系17衍生的DH群体为材料, 定位到9个控制根数性状的QTLs, 分别位于第6、8、9、10和12号染色体上, 其中贡献率最大的为5.82%。索艺宁等(2018)以粳稻品种东农425和粳稻品种长白10号多次自交获得的 F_7 群体为材料, 在自然条件下检测到4个与根数相关的QTLs, 分布在第4、7和10号染色体上, 分别位于第4号染色体的Indel31–Indel38、第7号染色体的RM182–RM346、

表1 水稻根长性状相关QTL统计

Table 1 Summary of rice root length QTLs

QTL	标记区间	染色体	参考文献
<i>qCRL1</i>	RM129–RM9	1	韩龙植等, 2005
<i>qRL1-1</i>	M1–M29	1	贾佩陇等, 2019
<i>qN-SRL1</i>	Indel8–Indel4	1	索艺宁等, 2018
<i>qRL1.3</i>	RM8111–RM10464	1	Obara et al., 2019
<i>qRL1.4</i>	RM3709–RM5501	1	Obara et al., 2019
<i>qCRE-2</i>	S2-157–RM341	2	赵春芳等, 2013
<i>qCRLR2</i>	RM71–RM324	2	韩龙植等, 2005
<i>qNRL2</i>	RM263–RM6	2	韩龙植等, 2005
<i>qMRL-2</i>	RM4702–RM145	2	翟荣荣等, 2012
<i>qSRE-2</i>	RM3762–RM1342	2	赵春芳等, 2013
<i>qMRL-3</i>	RM16–RM5626	3	翟荣荣等, 2012
<i>qARL3</i>	Indel29–RM232	3	索艺宁等, 2018
<i>qCRE-4</i>	RM317–RM1113	4	赵春芳等, 2013
<i>qRL4</i>	RM5687–InDel49	4	徐晓明等, 2016
<i>qMRL4</i>	RM518–RM456	4	曲志恒, 2016
<i>qARL5</i>	Indel45–Indel43	5	索艺宁等, 2018
<i>qSRE-5</i>	RM289–RM249	5	赵春芳等, 2013
<i>qRL7</i>	RG650–GA476	7	吴伟明等, 2006
<i>qN-SRL7</i>	Indel62–RM418	7	索艺宁等, 2018
<i>qRL8</i>	G2132–G192	8	吴伟明等, 2006
<i>qRL9</i>	R1751–G385	9	姜树坤等, 2014
<i>qRL9-1</i>	G356B–CT410	9	吴伟明等, 2006
<i>qRL9-2</i>	CT453–GA65	9	吴伟明等, 2006
<i>qRAD9</i>	RM242–RM288	9	曲志恒, 2016
<i>qN-ARL10</i>	Indel94–Indel88	10	索艺宁等, 2018
<i>qSRE-10</i>	S10-893–RM311	10	赵春芳等, 2013
<i>qRL11</i>	RG2–PTA818	11	吴伟明等, 2006
<i>qNRL11</i>	RM287–RM229	11	韩龙植等, 2005
<i>qRL12-1</i>	CT462–G124-1B	12	吴伟明等, 2006
<i>qRL12-2</i>	RG413–G148	12	吴伟明等, 2006
<i>qNRL12</i>	RM270–RM17	12	韩龙植等, 2005
<i>qSRE-12</i>	RM277–RM313	12	赵春芳等, 2013

Indel61–Indel65以及第10号染色体的RM474–Indel-89区间内。其中, *qNRN7-2*贡献率最大(12.46%)。

3.1.3 根体积QTL定位

根体积是根系的重要测量指标之一。王贺等(2009)对不同水稻品种的根系特征进行研究,发现不同的水稻品种具有不同的根体积密度与根总吸收面积密度,根体积性状与水稻生长发育有密切关系。

目前,已检测到较多有关根体积的QTLs (表3),

表2 水稻须根数性状相关QTL统计

Table 2 Summary of rice fibrous root number QTLs

QTL	标记区间	染色体	参考文献
<i>qRN-1</i>	G370–CT67	1	胡兴明等, 2004
<i>qRN-2</i>	G243A–GA43	2	胡兴明等, 2004
<i>qCRN2</i>	RM263–RM6	2	韩龙植等, 2005
<i>qNRN4-1</i>	RM349–RM348	4	韩龙植等, 2005
<i>qNRN4-2</i>	Indel31–Indel38	4	索艺宁等, 2018
<i>qRT6</i>	G200–C235	6	吴伟明等, 2006
<i>qNRN7</i>	RM11–RM336	7	韩龙植等, 2005
<i>qNRN7-1</i>	RM182–RM346	7	索艺宁等, 2018
<i>qNRN7-2</i>	Indel61–Indel65	7	索艺宁等, 2018
<i>qRT8-1</i>	G2132–G192	8	吴伟明等, 2006
<i>qRT8-2</i>	CT56–G187	8	吴伟明等, 2006
<i>qRT9-1</i>	RZ617B–CDO590	9	吴伟明等, 2006
<i>qRT9-2</i>	RZ404–CT453	9	吴伟明等, 2006
<i>qNRN10</i>	RM474–Indel89	10	索艺宁等, 2018
<i>qRT10</i>	CT387–L169	10	吴伟明等, 2006
<i>qRN-11</i>	CT533–CT553	11	胡兴明等, 2004
<i>qRN-12</i>	RG463–G148	12	胡兴明等, 2004
<i>qRT12-1</i>	CT462–G124-1B	12	吴伟明等, 2006
<i>qRT12-2</i>	G148–RG463	12	吴伟明等, 2006
<i>qRT12-3</i>	G1106–RG181	12	吴伟明等, 2006

其中位于RM113–RM493和RM210–RM502区间的QTL LOD值较大(分别为8.98和6.75) (Temnykh et al., 2000; McCouch et al., 2002)。此外, 有较多的QTL区间LOD值大于4.0, 说明这些区间内很有可能存在与水稻根体积有关的候选基因, 但区间普遍较大, 仍需进一步检测以提高其准确性。翟荣荣等(2012)在干旱胁迫下于第2和第6号染色体上检测到2个影响根体积的QTLs, 其中位于第6号染色体上RM510–RM19417区间的为主效QTL, 可解释的表型贡献率为10.37%, 增效等位基因来自亲本XQZB; 位于第2号染色体上的*qRV-2*, 可解释的表型贡献率为5.86%, 增效等位基因来自亲本XQZB。曲志恒(2016)利用浅根品系CHA-1和深根品系H335为亲本构建的F_{2:3}代遗传群体, 定位到5个与根体积相关的QTLs, 分别位于第5、7和9号染色体上, 贡献率为9.50%–18.40%, 贡献率最大的QTL位于第9号染色体RM242–RM288之间, 加性效应分别为0.46、0.45、3.35、3.08和3.08。

表3 水稻根体积相关QTL统计
Table 3 Summary of rice root volume QTLs

QTL	标记区间	染色体	参考文献
<i>rv1a</i>	RM472–RM1198	1	McCouch et al., 2002
<i>rv1b</i>	RM1198–RM1003	1	McCouch et al., 2002
<i>rv1c</i>	RM113–RM493	1	Temnykh et al., 2000
<i>rv1d</i>	RM5–RM9	1	McCouch et al., 2002
<i>qRV-2</i>	RM327–RM2634	2	翟荣荣等, 2012
<i>rv2</i>	RM438–RM492	2	McCouch et al., 2002
<i>rv3</i>	RM231–RM175	3	McCouch et al., 2002
<i>rv4a</i>	RM1153–RM348	4	McCouch et al., 2002
<i>rv4b</i>	RM349–RM1136	4	McCouch et al., 2002
<i>rv4c</i>	RM177–RM1155	4	McCouch et al., 2002
<i>rv4d</i>	RM1113–RM1153	4	Temnykh et al., 2000
<i>qRV5-1</i>	RM19159–RM437	5	曲志恒, 2016
<i>qRV5-2</i>	RM437–RM480	5	曲志恒, 2016
<i>rv5-5</i>	RM430–RM146	5	McCouch et al., 2002
<i>rv5-6</i>	RM146–RM509	5	McCouch et al., 2002
<i>qRV-6</i>	RM510–RM19417	6	翟荣荣等, 2012
<i>rv6</i>	RM345–RM412	6	Temnykh et al., 2000
<i>qRV7</i>	RI04738–RM336	7	曲志恒, 2016
<i>rv7a</i>	RM18–RM47	7	McCouch et al., 2002
<i>rv7b</i>	RM478–RM18	7	McCouch et al., 2002
<i>rv8a</i>	RM210–RM502	8	McCouch et al., 2002
<i>rv8b</i>	RM502–RM1308	8	McCouch et al., 2002
<i>rv8c</i>	RM1308–RM264	8	McCouch et al., 2002
<i>qRV9-1</i>	RM205–RM242	9	曲志恒, 2016
<i>qRV9-2</i>	RM242–RM288	9	曲志恒, 2016
<i>rv9a</i>	RM342–RM409	9	Temnykh et al., 2000
<i>rv9b</i>	RM410–RM215	9	Temnykh et al., 2000
<i>rv10-1</i>	RM171–RM1108	10	Temnykh et al., 2000
<i>rv11-2</i>	RM332–RM1124	11	Temnykh et al., 2000
<i>rv11-6</i>	RM202–RM229	11	Temnykh et al., 2000
<i>rv11-7</i>	RM229–RM21	11	Temnykh et al., 2000
<i>rv12a</i>	RM491–RM101	12	Temnykh et al., 2000
<i>rv12b</i>	RM270–RM1227	12	Temnykh et al., 2000

3.2 根系基因克隆

根系形态性状的遗传受细胞核基因控制, 表现为数量性状遗传(石庆华等, 1995)。目前, 国内外科学家主要通过图位克隆技术对水稻基因进行定位、分离和克隆, 已克隆到关于根长、根体积、根表面积以及根系其它性状(如根干重和根冠比) QTL, 可通过QTL定位进一步挖掘控制相关性状的基因。

根据国家水稻数据中心网站(www.ricedata.cn)

公布的数据, 我们统计了已克隆的水稻根系基因(表4)。发现目前已经成功克隆的大量基因参与调控水稻主根、不定根、侧根以及根冠生长。在水稻根系性状的调控基因克隆进展中, 根长性状受到较多关注。*GLR3.1*是水稻中1个*glu*受体基因, 突变体的根分生组织活性降低, 并伴有程序性细胞死亡, 通常表现为初生根、不定根和侧根均变短, 初生根顶端直径变小, 该基因对维持苗期根尖分生组织的细胞分裂和个体细胞存活至关重要(Li et al., 2006)。另1个与根长发育QTL相关的基因*Dro1*控制根的生长角度并增加根深(Clark et al., 2013)。生长素通过*AUXIN*响应因子(*ARF*转录因子)调节*Dro1*的表达。*Dro1*可能通过调节表皮细胞伸长来调节根的重力反应, 使表皮根相对于重力而定向生长, 增加了根与水平轴之间的夹角, 导致根扎得更深。*OsNAR2.1*基因编码一种硝酸盐转运蛋白伴侣蛋白, 当N供应为NO₃时, 敲减*OsNAR2.1*会抑制根部生长和侧根的发生, 使主根变短, 侧根数目减少, 不定根变短(Huang et al., 2015)。

已克隆基因中也有许多与根数目相关。已经检测到如*OsWOX3A*基因在器官发育中起重要作用, 包括叶片侧向生长和叶脉形成、叶柄和外稃的形态发生以及分蘖和侧根数量(Cho et al., 2013)。*rel2*突变体表现为不定根数目减少且变短, 水分和营养物质的运输受到抑制, 该突变体地上部分表现为叶片中叶绿素a和b含量显著升高, 光合效率轻微升高, 植株分蘖数减少, 圆粒, 每穗粒数减少(Yang et al., 2016)。由于水稻根直径、根表面积和根体积等性状表现值考察难度较大, 尚未实现更多相关性状调控基因的克隆。

在众多已克隆的水稻根系基因中, 有一部分基因不仅调控根系发育, 还调控其它性状, 即一因多效基因。例如, *Rf1a/Rf-1/Rf5*转基因植物表现为根系发达, 主根变长, 侧根数增加(Zhang et al., 2016)。研究表明, 该基因还可以提高自身的抗逆性, 使水稻的耐旱性和耐盐性增强。此外, 携带有*Rf-1*基因的胞质雄性不育近等基因系花粉可育, 而无*Rf-1*基因的胞质雄性不育近等基因系花粉则不育, 表明该基因在一定程度上可以综合调控水稻的生长发育, 最终实现水稻产量与品质的提高。基因*OsPIN5b*编码一种生长素输出载体蛋白, 该基因通过调节生长素稳态、运输和分布来实现对水稻株型和产量的综合调控(Lu et al., 2015), 调控机制表现为负向调控, 即基因过表达不

表4 已克隆的水稻根系性状相关基因

Table 4 The cloned root-related genes in rice

基因	对应基因编码的蛋白	对应的突变体表型	参考文献
<i>Dro1</i>	Dro1	深根	Clark et al., 2013
<i>Rf1a/Rf-1/Rf5</i>	三角状五肽重复区蛋白	主根变长, 侧根数增加, 育性恢复	Zhang et al., 2016
<i>CRL1</i>	1个冠状根和侧根形成的正向调节因子	冠状根的发生	Inukai et al., 2005
<i>ARL1</i>	1个含有LOB结构域的蛋白	不定根的形成	Liu et al., 2005
<i>OsCKI1</i>	I型酪蛋白激酶	较短的初生根、侧根及不定根数少	Liu et al., 2003
<i>WOX11</i>	1个由262氨基酸组成的蛋白产物	冠状根数增加, 产生不定根	Zhao et al., 2015
<i>Crl4</i>	1个拟南芥GNOM的同源蛋白	冠状根的形成	Kitomi et al., 2008
<i>OsGNOM1</i>	ADP核糖基化因子的鸟苷酸交换因子	不定根的形成	Liu et al., 2009
<i>OsRAA1</i>	1个12 kDa的小G蛋白	主根生长被抑制, 不定根增加	Chen et al., 2018a
<i>OsPIN1</i>	生长素输出载体	抑制不定根的发生	Xu et al., 2014
<i>OsCAND1</i>	1个拟南芥CAND1的同源基因	抑制冠状根形成	Wang et al., 2011
<i>OsAHP1</i>	组氨酸磷酸转移蛋白	侧根生长, 育性降低	Sun et al., 2014
<i>OsAHP2</i>	组氨酸磷酸转移蛋白	侧根生长, 育性降低	Sun et al., 2014
<i>OsCYP2</i>	肽基脯氨酰顺反异构酶	侧根丧失, 育性降低	Kumari et al., 2015
<i>LRT2</i>	亲环素蛋白	侧根减少	Jing et al., 2015
<i>OsPIN5b</i>	生长素输出载体	降低根生物量、结实率以及产量	Lu et al., 2015
<i>OsSAP16</i>	1个胁迫相关的蛋白	根生物量降低, 根系结构变小	Wang et al., 2016
<i>SOR1</i>	1个E3泛素连接酶	形成地表根, 抑制根正常生长	Chen et al., 2018b
<i>OsIAA3</i>	水稻Aux/IAA蛋白	冠状根数目减少	Nakamura et al., 2006
<i>EL5</i>	泛素连接酶	无根, 冠状根变短, 侧根坏死	Mochizuki et al., 2014
<i>Crl-5</i>	1个AP2/ERF转录因子家族成员	不定根发生	Kitomi et al., 2011
<i>CHR729</i>	染色质域解旋酶DNA结合蛋白	抑制根生长	Xu et al., 2017
<i>CRL6</i>	SNF2家族蛋白	冠状根减少, 结实率降低	Wang et al., 2016
<i>OsIAA11</i>	水稻Aux/IAA蛋白	抑制侧根发育	Jing et al., 2015
<i>OsERF3</i>	乙烯应答因子	促进冠状根发育	Zhao et al., 2015
<i>OsWRKY74</i>	WRKY转录因子	根伸长, 不定根增加, 产量增加	Dai et al., 2016
<i>OsWOX3A</i>	WUSCHEL相关的同源框蛋白	侧根数目减少, 结实率降低	Cho et al., 2016
<i>OsNAR2.1</i>	硝酸盐转运蛋白伴侣蛋白	根长/不定根变短, 侧根数目减少	Huang et al., 2015
<i>OsCKX4</i>	细胞分裂素氧化酶/脱氢酶	冠状根生长	Gao et al., 2014
<i>REL2</i>	1个包含DUF结构域的蛋白	不定根减少且变短	Yang et al., 2016

仅会导致根的生物量明显降低, 而且导致株高、叶片和分蘖数、茎生物量、结实率、穗长以及产量参数等均降低, 减少表达则有相反的效果。*CRL6*基因在水稻根、茎和叶等多个组织中表达, 尤其是在控制根冠生长的区域表达水平最高。该基因突变体表现为冠状根减少、株高变矮、旗叶变短变窄、穗变小和结实率降低(Wang et al., 2016)。

4 总结与展望

我国作为粮食生产大国, 60%人口以水稻为主粮(方

福平和程式华, 2018)。随着经济社会的发展, 可利用的耕地面积不断减少, 人口数量与日俱增, 对粮食的需求逐渐从吃饱向吃好吃转变; 同时, 随着环境问题的日益突出, 水稻品种的多抗性日益重要。为了满足人民不断增长的粮食需求, 我们期望通过挖掘水稻根系相关性状QTL和候选基因, 有目的、有方向地塑造水稻理想根型, 并应用于水稻育种, 提高水稻单产, 保证稻米品质。

4.1 提高根系性状QTL定位效应值

水稻根系相关性状大多受多基因共同控制, 利用QTL

定位成为水稻根系育种的重要途径。目前包括总根长、最大根长、根体积、须根数、根平均直径及根表面积在内的诸多根系性状的QTL被定位, 各类研究材料的遗传图谱被不断加密。但尚存在已有位点区间较大且效应值较低、较多QTL定位只注重某几个单一性状, 缺少各性状之间的综合分析等问题。此外, 目前的研究主要针对水稻苗期, 缺少对整个生育期的综合考察与分析。因此, 仍需改进与创新实验方法。例如, 亟须开发出同时保证根系正常生长又利于根系性状数据获取的方法, 不断提高各性状数据测量的准确性与科学性, 加强各性状之间的综合分析, 增强对水稻全生育期性状追踪考察, 提高QTL定位效应值, 为相关基因的鉴定、分离与克隆以及进一步揭示相关分子遗传机理奠定基础。

4.2 明确根系基因功能, 加快实现克隆

克隆控制根性状的相关基因并进一步揭示水稻根系功能, 可更好地服务于水稻根系育种。目前, 在已克隆的根系基因中, 与水稻高产稳产、优质以及多抗相关的基因较缺乏。造成该现象的原因在于: 首先是缺乏研究材料。突变体是分离和克隆基因的理想选材, 但在当前的栽培方式下较难获得理想的根系突变体, 许多根系致死突变体难以获取和保存, 且鉴定也较为困难。因此, 当前的研究主要选取DH群体、RI群体、F₂群体以及回交群体等进行根系性状QTL定位, 截至目前克隆到的根系相关基因仍不多。其次, 克隆基因还存在一定的困难。原因之一是当前所定位到的根系QTL多数区间较大, 精确性不高, 需要长时间深入挖掘将区间缩小至基因水平。另一原因是根系性状QTL的定位受到水稻培育环境以及图谱密度等众多因素影响, 研究者在不同环境下利用不同的遗传群体所挖掘的QTL位置、数目以及贡献率均存在较大差异(张习春等, 2019)。此外, 水稻根系遗传高度复杂, 同一个QTL位点可能控制多个不同的根系性状。第三, 根系育种研究重心不平衡。研究者在检测某基因的相关调控机制时重心在于该基因对根系各性状的影响, 却忽视了该基因对地上部分可能产生的效应。最后, 分子标记技术在水稻根系基因挖掘研究方面是近些年才开始迅速发展并运用, 仍需一定的时间和探索。这也正是今后需要努力的方向。

4.3 加强水稻根系理想株型研究, 加快育种应用

已有研究表明, 水稻根长和根数目等性状的表型会影响水稻的产量与品质, 但由于根系属于地下部分, 研究较为困难, 且水稻株型受遗传因素以及生长环境的影响较大, 目前还没有水稻根系育种的理想模型。因此, 需进一步通过对突变体等实验材料进行观察与分析, 完成控制水稻根系相关性状的QTL定位, 克隆相关基因; 同时, 加强水稻根系株型动态研究, 进一步阐明水稻根系相关基因与水稻产量及品质的关系, 为塑造水稻根系育种理想株型以及培育理想材料提供理论依据。

根系改良育种可借助当前应用广泛、发展迅速的分子标记技术等研究方法。将株型改良与杂种优势相结合, 培育出新的性状优良、稳产高产的水稻新品种, 是目前最精确高效的促进水稻产量提升的方法之一。现代分子生物学技术的进步帮助研究者在水稻分子育种领域取得了巨大的成就, 今后可从水稻根系相关形态及其调控基因入手来改良水稻根系的性状, 加快水稻功能基因组研究成果向育种应用转化。

参考文献

- 陈亮 (2016). 水稻根系育种的意义与前景. 南方农业 10(24), 151-152.
- 褚光 (2016). 不同水分、养分利用效率水稻品种的根系特征及其调控技术. 博士论文. 扬州: 扬州大学. pp. 22-24.
- 代云 (2009). 水稻核心种质根系特征及其与抗旱性关系. 硕士论文. 武汉: 华中农业大学. pp. 11-12.
- 丁仕林, 刘朝雷, 钱前 (2019). 水稻根系遗传研究进展. 中国稻米 25(5), 24-29.
- 范楚玉 (1982). 西周农事诗中反映的粮食作物选种及其发展. 自然科学史研究 1, 267-272.
- 方福平, 程式华 (2018). 水稻科技与产业发展. 农学学报 8, 92-98.
- 谷娇娇, 胡博文, 贾琰, 沙汉景, 李经纬, 马超, 赵宏伟 (2019). 盐胁迫对水稻根系相关性状及产量的影响. 作物杂志 4, 176-182.
- 韩龙植, 张三元, 乔永利, 阮仁超, 张俊国, 曹桂兰, 高熙宗 (2005). 冷水胁迫下水稻幼苗期根系性状的QTL分析. 作物学报 31, 1415-1421.
- 侯丹平, 余超, 刘海浪, 蔡晗, 张宇翔, 朱庆权, 周益雷, 景文疆, 张耗 (2018). 水稻高产高效的根系特性及其调控. 中

- 国稻米 24(4), 3–8.
- 胡兴明, 郭龙彪, 曾大力, 高振宇, 滕胜, 李浩戈, 朱立煌, 钱前 (2004). 水稻苗期发根力的QTL和上位性分析. 中国水稻科学 5, 22–26.
- 黄文江, 王纪华, 赵春江, 黄义德, 陶汉之, 陶庆会 (2002). 水稻旱作条件下渗透调节物质和激素含量的研究. 干旱地区农业研究 20, 61–64, 80.
- 黄耀祥 (2003). 水稻生态育种新发展——两源并举组群筛选超优势稻的选育研究. 广东农业科学 (3), 2–6.
- 贾佩陇, 李彪, 黎明辉, 刘剑镔, 李容柏, 罗继景 (2019). 基于水稻染色体片段代换系的苗期耐低氮QTL分析. 华南农业大学学报 40(4), 16–24.
- 姜树坤, 张凤鸣, 白良明, 孙世臣, 王彤彤, 丁国华, 姜辉, 张喜娟 (2014). 水稻移栽后新生根系相关性状的QTL分析. 中国水稻科学 28, 598–604.
- 李素梅, 施卫明 (2007). 不同氮形态对两种基因型水稻根系形态及氮吸收效率的影响. 土壤 39, 589–593.
- 李永夫 (2006). 水稻适应低磷胁迫的营养生理机理研究. 博士学位论文. 杭州: 浙江大学. pp. 70–80.
- 梁永书, 周军杰, 南文斌, 段东东, 张汉马 (2016). 水稻根系研究进展. 植物学报 51, 98–106.
- 凌启鸿, 陆卫平, 蔡建中, 曹显祖 (1989). 水稻根系分布与叶角关系的研究初报. 作物学报 15, 123–131.
- 刘红江, 蒋银涛, 陈留根, 郑建初 (2015). 不同播栽方式对水稻根系生长及产量形成的影响. 江苏农业学报 31, 310–316.
- 刘桃菊, 戚昌瀚, 唐建军 (2002). 水稻根系建成与产量及其构成关系的研究. 中国农业科学 35, 1416–1419.
- 吕丙盛 (2014). 水稻(*Oryza sativa* L.)应对盐碱胁迫的生理及分子机制研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学. pp. 27–30.
- 乔金玲, 张景龙 (2019). 黑龙江省水稻育种研究进展. 现代化农业 (4), 39–41.
- 曲志恒 (2016). 水稻根系相关性状QTL定位. 硕士学位论文. 广州: 华南农业大学. pp. 30–32.
- 沈希宏 (2018). 稻从哪里来. 中国农村科技 (4), 80–81.
- 石庆华, 李木英, 徐益群, 张佩莲 (1995). 水稻根系特征与地上部关系的研究初报. 江西农业大学学报 17, 110–115.
- 索艺宁, 张春可, 于乔乔, 张恩源, 谢冬微, 冷月, 王亮, 孙健 (2018). 盐、碱胁迫下水稻苗期根数和根长的QTL分析. 华北农学报 33(5), 9–15.
- 陶荣荣, 蔡晗, 朱庆权, 周益雷, 王康平, 余超, 侯丹平, 刘海浪, 张耗 (2018). 水稻高产高效的根-冠互作机制研究进展. 中国农学通报 34(5), 1–4.
- 汪妮娜, 黄敏, 陈德威, 徐世宏, 韦善清, 江立庚 (2013). 不同生育期水分胁迫对水稻根系生长及产量的影响. 热带作物学报 34, 1650–1656.
- 王贺, 王伯伦, 李静, 王术, 黄元财, 贾宝艳 (2009). 不同穗型水稻品种根系空间分布的研究. 安徽农业科学 37, 5414–5417.
- 魏磊, 董华林, 武晓智, 费震江 (2015). 水稻根系育种研究进展(英文). 农业科学与技术 16, 675–678.
- 吴伟明 (2006). 水稻根系性状的遗传及基因定位. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 37–50.
- 徐晓明, 张迎信, 王会民, 任翠, 王汝慈, 沈希宏, 占小登, 吴玮勋, 程式华, 曹立勇 (2016). 一个水稻根长QTL *qRL4* 的分离鉴定. 中国水稻科学 30, 363–370.
- 杨守仁, 张龙步, 王进民 (1984). 水稻理想株形育种的理论和方法初论. 中国农业科学 17(3), 6–13.
- 袁隆平 (2011). 新株型育种进展. 杂交水稻 26(4), 72–74.
- 翟荣荣, 冯跃, 王会民, 陈艳丽, 吴伟明, 占小登, 沈希宏, 戴高兴, 杨占烈, 曹立勇, 程式华 (2012). 不同水分条件下水稻苗期根系性状的QTL分析. 核农学报 26, 975–982.
- 张习春, 张应洲, 圣忠华, 龙武华, 吴健强, 朱速松, 魏祥进 (2019). 水稻株型相关性状QTL定位研究. 江苏农业科学 47(18), 102–108.
- 赵春芳, 张亚东, 陈涛, 赵庆勇, 朱镇, 周丽慧, 姚姝, 于新, 王才林 (2013). 低磷胁迫下水稻苗期根长性状的QTL定位. 华北农学报 28(6), 6–10.
- 周爱军 (2002). 水稻结实期根系与籽粒中细胞分裂素浓度的变化与籽粒充实的关系及其调控的研究. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学. pp. 35–40.
- 周正平, 占小登, 沈希宏, 曹立勇 (2019). 我国水稻育种发展现状、展望及对策. 中国稻米 25(5), 1–4.
- Adu MO, Yawson DO, Armah FA, Asare PA, Frimpon KA (2018). Meta-analysis of crop yields of full, deficit, and partial root-zone drying irrigation. *Agric Water Manag* 197, 79–90.
- Chen G, Liu CL, Gao ZY, Zhang Y, Zhu L, Hu J, Ren DY, Xu GH, Qian Q (2018a). Driving the expression of *RAA1* with a drought-responsive promoter enhances root growth in rice, its accumulation of potassium and its tolerance to moisture stress. *Environ Exp Bot* 147, 147–156.
- Chen H, Ma B, Zhou Y, He SJ, Tang SY, Lu X, Xie Q, Chen SY, Zhang JS (2018b). E3 ubiquitin ligase *SOR1* regulates ethylene response in rice root by modulating stability of *Aux/IAA* protein. *Proc Natl Acad Sci USA* 115, 4513–

- 4518.
- Cho SH, Kang KY, Lee SH, Lee IJ, Paek NC** (2016). OsWOX3A is involved in negative feedback regulation of the gibberellic acid biosynthetic pathway in rice (*Oryza sativa*). *J Exp Bot* **67**, 1677–1687.
- Cho SH, Yoo SC, Zhang HT, Pandeya D, Koh HJ, Hwang JY, Kim GT, Peak NC** (2013). The rice *narrow leaf 2* and *narrow leaf 3* loci encode WUSCHEL-related homeobox 3a (OsWOX3A) and function in leaf, spikelet, tiller and lateral root development. *New Phytol* **198**, 1071–1084.
- Clark RT, Famoso AN, Zhao K, Shaff JE, Craft EJ, Bustamante CD, McCouch SR, Aneshansley DJ, Kochian LV** (2013). High-throughput two-dimensional root system phenotyping platform facilitates genetic analysis of root growth and development. *Plant Cell Environ* **36**, 454–466.
- Coudert Y, Périn C, Courtois B, Khong NG, Gantet P** (2010). Genetic control of root development in rice, the model cereal. *Trends Plant Sci* **15**, 219–226.
- Dai XY, Wang YY, Zhang WH** (2016). OsWRKY74, a WRKY transcription factor, modulates tolerance to phosphate starvation in rice. *J Exp Bot* **67**, 947–960.
- Donald CM** (1968). The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* **17**, 385–403.
- Gao SP, Fang J, Xu F, Wang W, Sun XH, Chu JF, Cai BD, Feng YQ, Chu CC** (2014). CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE 4 integrates cytokinin and auxin signaling to control rice crown root formation. *Plant Physiol* **165**, 1035–1046.
- Huang SJ, Chen S, Liang ZH, Zhang CM, Yan M, Chen JG, Xu GH, Fan XR, Zhang YL** (2015). Knockdown of the partner protein OsNAR2.1 for high-affinity nitrate transport represses lateral root formation in a nitrate-dependent manner. *Sci Rep* **5**, 18192.
- Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi-Tanaka M, Shibata Y, Gomi K, Umemura I, Hasegawa Y, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M** (2005). *Crown rootless 1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell* **17**, 1387–1396.
- Jing HW, Yang XL, Zhang J, Liu XH, Zheng HK, Dong GJ, Nian JQ, Feng J, Xia B, Qian Q, Li JY, Zuo JR** (2015). Peptidyl-prolyl isomerization targets rice *Aux/IAAs* for proteasomal degradation during auxin signaling. *Nat Commun* **6**, 7395.
- Jongdee B, Fukai S, Cooper M** (2002). Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice. *Field Crops Res* **76**, 153–163.
- Khush GS** (1995). Breaking the yield frontier of rice. *Geo-Journal* **35**, 329–332.
- Kitomi Y, Ito H, Hobo T, Aya K, Kitano H, Inukai Y** (2011). The auxin responsive AP2/ERF transcription factor CROWN ROOTLESS5 is involved in crown root initiation in rice through the induction of *OsRR1*, a type-A response regulator of cytokinin signaling. *Plant J* **67**, 472–484.
- Kitomi Y, Ogawa A, Kitano H, Inukai Y** (2008). *CRL4* regulates crown root formation through auxin transport in rice. *Plant Root* **2**, 19–28.
- Kong FL** (2006). Summary of QTL mapping. In: Quantitative Genetics in Plants. Beijing: China Agricultural University Press. pp. 358–359.
- Kumari S, Joshi R, Singh K, Roy S, Tripathi AK, Singh P, Singla-Pareek SL, Pareek A** (2015). Expression of a cyclophilin *OsCyp2-P* isolated from a salt-tolerant landrace of rice in tobacco alleviates stress via ion homeostasis and limiting ROS accumulation. *Funct Integr Genomics* **15**, 395–412.
- Li J, Zhu SH, Song XW, Shen Y, Chen HM, Yu J, Yi KK, Liu YF, Karplus VJ, Wu P, Deng XW** (2006). A rice glutamate receptor-like gene is critical for the division and survival of individual cells in the root apical meristem. *Plant Cell* **18**, 340–349.
- Liu HJ, Wang SF, Yu XB, Yu J, He XW, Zhang SL, Shou HX, Wu P** (2005). ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J* **43**, 47–56.
- Liu SP, Wang JR, Wang L, Wang XF, Xue YH, Wu P, Shou HX** (2009). Adventitious root formation in rice requires *OsGNOM1* and is mediated by the *OsPINs* family. *Cell Res* **19**, 1110–1119.
- Liu W, Xu ZH, Luo D, Xue HW** (2003). Roles of *OsCK11*, a rice casein kinase I, in root development and plant hormone sensitivity. *Plant J* **36**, 189–202.
- Lu GW, Coneva V, Casaretto JA, Ying S, Mahmood K, Liu F, Nambara E, Bi YM, Rothstein SJ** (2015). *OsPIN5b* modulates rice (*Oryza sativa*) plant architecture and yield by changing auxin homeostasis, transport and distribution. *Plant J* **83**, 913–925.
- McCouch SR, Teytelman L, Xu YB, Lobos KB, Clare K, Walton M, Fu BY, Maghirang R, Li ZK, Xing YZ, Zhang QF, Kono I, Yano M, Fjellstrom R, DeClerck G, Schneider D, Cartinhouer S, Ware D, Stein L** (2002). Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res* **9**, 199–207.
- Mochizuki S, Jikumaru Y, Nakamura H, Koiwai H, Sasaki**

- K, Kamiya Y, Ichikawa H, Minami E, Nishizawa Y (2014). Ubiquitin ligase EL5 maintains the viability of root meristems by influencing cytokinin-mediated nitrogen effects in rice. *J Exp Bot* **65**, 2307–2318.
- Nada RM, Abo-Hegazy SE, Budran EG, Abogadallah GM (2019). The interaction of genes controlling root traits is required for the developmental acquisition of deep and thick root traits and improving root architecture in response to low water or nitrogen content in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant Physiol Biochem* **141**, 122–132.
- Nakamura A, Umemura I, Gomi K, Hasegawa Y, Kitano H, Sazuka T, Matsuoka M (2006). Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein. *Plant J* **46**, 297–306.
- Obara M, Fukuta Y, Yanagihara S (2019). Genetic variation and QTLs related to root development in upland New Rice for Africa (NERICA) varieties. *Breeding Sci* **69**, 94–103.
- Shrestha R, Al-Shugeairy Z, Al-Ogaidi F, Munasinghe M, Radermacher M, Vandenhirtz J, Price AH (2014). Comparing simple root phenotyping methods on a core set of rice genotypes. *Plant Biol* **16**, 632–642.
- Sun LJ, Zhang Q, Wu JX, Zhang LQ, Jiao XW, Zhang SW, Zhang ZG, Sun DY, Lu TG, Sun Y (2014). Two rice authentic histidine phosphotransfer proteins, OsAHP1 and OsAHP2, mediate cytokinin signaling and stress responses in rice. *Plant Physiol* **165**, 335–345.
- Temnykh S, Park WD, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho YG, Ishii T, McCouch SR (2000). Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **100**, 697–712.
- Wang F, Coe RA, Karki S, Wanchana S, Thakur V, Henry A, Lin HC, Huang JL, Peng SB, Quick WP (2016). Overexpression of OsSAP16 regulates photosynthesis and the expression of a broad range of stress response genes in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One* **11**, e0157244.
- Wang XF, He FF, Ma XX, Mao CZ, Hodgman C, Lu CG, Wu P (2011). OsCAND1 is required for crown root emergence in rice. *Mol Plant* **4**, 289–299.
- Wang YH, Wang D, Gan T, Liu LL, Long WH, Wang YL, Niu M, Li XH, Zheng M, Jiang L, Wan JM (2016). CRL6, a member of the CHD protein family, is required for crown root development in rice. *Plant Physiol Biochem* **105**, 185–194.
- Xu HW, Mo YW, Wang W, Wang H, Wang Z (2014). OsPIN1a gene participates in regulating negative phototropism of rice roots. *Rice Sci* **21**, 83–89.
- Xu J, Wang L, Zhou MY, Zeng DL, Hu J, Zhu L, Ren DY, Dong GJ, Gao ZY, Guo LB, Qian Q, Zhang WZ, Zhang GH (2017). *Narrow albino leaf 1* is allelic to *CHR729*, regulates leaf morphogenesis and development by affecting auxin metabolism in rice. *Plant Growth Regul* **82**, 175–186.
- Yang SQ, Li WQ, Miao H, Gan PF, Qiao L, Chang YL, Shi CH, Chen KM (2016). *REL2*, a gene encoding an unknown function protein which contains DUF630 and DUF632 domains controls leaf rolling in rice. *Rice* **9**, 37.
- Zhang HG, Zhang LJ, Si H, Ge YS, Liang GH, Gu MH, Tang SZ (2016). *Rf5* is able to partially restore fertility to Honglian-type cytoplasmic male sterile *japonica* rice (*Oryza sativa*) lines. *Mol Breeding* **36**, 102.
- Zhao Y, Cheng SF, Song YL, Huang YL, Zhou SL, Liu XY, Zhou DX (2015). The interaction between rice *ERF3* and *WOX11* promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling. *Plant Cell* **27**, 2469–2483.

Research Progress on Genetics and Breeding of Rice Roots

Yilan Zhang¹, Xue Lin¹, Yi Wu¹, Mengjia Li¹, Shengjie Zhang¹
Mei Lu¹, Yuchun Rao^{1*}, Yuexing Wang^{2*}

¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

²State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

Abstract As an important part of rice (*Oryza sativa*), the root system plays multiple roles in rice growth, including plant fixation, water and nutrients acquisition, amino acid and hormone biosynthesis. Root morphological structure and physiological function are closely related to rice yield and quality, and resistance. So far, many QTLs and genes regulating rice root system have been identified through genetic and biochemical approaches. In this paper, we summarized current progress on the study of rice root system-related QTLs and genes and the future research direction, so as to provide a reference for further screening and cloning root related genes and improving the model of ideal plant architecture of rice.

Key words rice, root system, QTL mapping, control gene

Zhang YL, Lin X, Wu Y, Li MJ, Zhang SJ, Lu M, Rao YC, Wang YX (2020). Research progress on genetics and breeding of rice roots. *Chin Bull Bot* **55**, 382–393.

* Authors for correspondence. E-mail: ryc@zjnu.cn; wangyuexing@caas.cn

(责任编辑: 朱亚娜)