

· 专题论坛 ·

## 水稻根系研究进展

梁永书, 周军杰, 南文斌, 段东东, 张汉马\*

重庆师范大学生命科学学院, 植物环境适应分子生物学重庆市重点实验室, 重庆 401331

**摘要** 水稻(*Oryza sativa*)是我国最重要的粮食作物之一, 在保障国家持续的粮食供给中扮演着重要角色。根系作为水稻生长发育必不可少的器官, 间接地决定着水稻地上部产量、品质、抗逆及广适性等诸多农艺性状的表现。近年来, 随着水稻根系法的不断改进和图位克隆技术的完善及广泛应用, 水稻根系研究也取得了较大进展, 并已成功定位、分离、克隆了一些控制水稻根系的相关基因。该文从水稻根系法、相关性、基因定位、克隆及功能解析等层面综述了国内外水稻根系的研究进展, 并阐述了水稻根系研究存在的问题和今后研究的重点。

**关键词** 水稻, 根, 根系法, 相关性, 图位克隆

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.

中国是世界上最大的稻米生产与消费国, 不断增加的人口数量使对稻米的需求与日俱增, 千方百计地提高水稻(*Oryza sativa*)单产和总产, 对保障国家粮食供给、促进社会稳定和谐具有十分重要的战略意义。20世纪50年代的水稻高秆变矮秆育种、70年代的水稻杂种优势利用育种以及1996年由农业部发起的超级稻育种计划为提高水稻产量作出了重大贡献(程式华, 2010)。这些育种计划的具体策略主要是根据水稻地上部众多重要农艺性状, 如产量、品质、抗逆及广适性等的遗传表现来选配优良亲本, 配制强优势杂交组合来提高水稻的产量(朱德峰, 1996; 程式华, 2010)。然而, 在数以百计的水稻农艺性状中, 根系承载着众多生理生化功能, 如吸收水肥、固定植株和合成运输物质等, 同时根系与众多地上部农艺性状的遗传表现息息相关(Liang et al., 2011)。但水稻根系因不能被人们直接收获食用故根系性状不被重视, 人们对水稻根系性状的认识深度与广度远不及对于地上部产量与品质性状, 其基础理论与应用研究严重滞后, 根系杂种优势的利用研究尚处于探索阶段。如何从根系着手打破当前水稻单产徘徊不前的局面, 或许将成为21世纪超级稻育种计划的新课题。

近年来, 随着水稻全基因组测序计划的成功实施(Yu et al., 2002), 基因图位克隆技术的完善与广泛

应用(Coulson et al., 1986; Tanksley et al., 1995), 生物信息学软件的不研发(Lincoln et al., 1992; Wang et al., 2006; Yang et al., 2009), 农杆菌介导的水稻转基因技术体系的成功搭建(Chan et al., 1993; Hiei et al., 1994; 李双成等, 2005), 水稻根系研究法的不断改进(宋祥甫, 2001; 顾东祥等, 2010; 张建锋等, 2012), 这些技术的不断发展必将推动水稻根系研究进程。迄今为止, 国内外科学家成功分离和克隆了一系列水稻根系性状相关基因(QTLs), 诸如*ARL1* (Liu et al., 2005)、*WOX11* (Zhao et al., 2009)、*qRL7* (Liang et al., 2013)和*DEP1* (Huang et al., 2009; Sun et al., 2014)等。因此, 借助现代分子生物学的理论与技术体系开展水稻根系性状相关基因的定位、分离和克隆研究, 筛选优异的根系基因资源, 逐步实现水稻根系基因设计育种, 提高水稻育种效率指日可待。为此, 本文将结合水稻根系育种提高水稻单产和总产的总体目标, 重点介绍国内外水稻根系法、相关性、基因定位和克隆等方面的研究进展, 以期为水稻根系遗传基础理论和育种应用研究提供参考。

### 1 水稻根系研究方法

水稻根系研究始于1923年, 美国植物生态学家Weaver

收稿日期: 2015-02-12; 接受日期: 2015-06-23

基金项目: 重庆师范大学博士启动基金(No.13XLB017)、重庆市自然科学基金(No.cstc2014jcyjA80003)和重庆市教委项目(No.KJ140-0516)

\* 通讯作者。E-mail: hanmazhang@126.com

首次使用挖掘法开展水稻根系研究, 开创了水稻根系研究的先河。纵观国内外水稻根系法研究的发展历程, 总体上可将水稻根系法归纳为两大类, 即机械挖掘法和非挖掘法。机械挖掘法包括原状土柱法(伯姆, 1985)、网袋法(Lehman and Engelke, 1991)、简易根箱法(Turman et al., 1995)、塑料管土柱法(Kristian, 1998)。该方法的优点在于可获得保持原有土壤生长形态的根系, 可准确可靠地展现水稻根系在土壤中的自然分布情况, 帮助人们客观真实地了解根系在土壤中的生长特征。非挖掘法包括同位素示踪法(王福钧, 1993; 陈子元, 1997)、雾培法(刘士哲, 2001)、桶(盆)钵栽培法(廖兴其, 1995)、砂培法(刘士哲, 2001)和水面无土栽培法(宋祥甫, 2001; 吴伟明和程式华, 2005)。非挖掘法的优点是在不损伤根系的前提下可获得完整的水稻根系, 便于准确测量根系性状的表现值, 为根系定量研究提供了方便, 弥补了机械挖掘法损伤根系的不足。在水稻根系研究计划实施过程中可根据不同研究目标兼顾机械挖掘法和非挖掘法的优缺点来选用具体研究方法。近年来, 水稻水面无土栽培法、根系(WinRHIZO LA6400XL)扫描以及根系(WinRHIZO Reg 2009 C)分析软件的成功开发与广泛应用将根系研究推向了新阶段(顾东祥等, 2010; 张建锋等, 2012)。该方法在不断创新利用中可较准确地测定过去用常规方法难以测定的根系性状值, 如总根长、根表面积和根直径等。综上所述, 水稻根系研究方法经过近100年的发展, 经历了从最初的简单粗放研究到当前复杂根系性状的精准测定研究的发展历程, 极大地丰富和拓展了根系研究的广度和深度, 这将为水稻优异根系资源的筛选、鉴定、根系基因定位、克隆及根系分子设计育种提供准确的表型数据, 必将加速水稻根系基础理论与应用研究进程。

## 2 水稻根系性状与其它性状的相关性

纵观国内外学者围绕水稻根系性状的相关性研究报道, 发现迄今为止, 这些研究大多选用有代表性的栽培水稻品种为材料, 开展水稻根系性状间以及根系与其地上部农艺性状的相关性研究。但选用水稻遗传群体(RIL或DH)在成株期(抽穗期)开展根系性状与地上农艺性状的相关性研究报道较少, 特别是成株期水稻根系性状间相关性的研究报道更少。凌启鸿和凌励

(1984)研究证实了水稻生育中、后期的上、下层根系性状分别与对层穗数、穗颖花数及光合产物等性状有一定程度的相关性。Morita等(1986)研究发现, 水稻根系性状与地上部产量性状间存在显著相关。陆定志(1987)证实了杂交稻汕优6号在抽穗期和乳熟期其根系伤流强度与叶片老化指数呈极显著正相关, 与颖花数、结实率和千粒重呈不同程度的正相关。石庆华等(1997)研究了12个不同穗型水稻品种的根系形态特征与地上部农艺性状的相关性, 并证实了根数、根重和根直径等性状分别与地上部产量性状存在显著相关。朱德峰等(2001)在水稻穗分化期和开花期选用切根法研究切根对杂交稻组合65002与汕优63的生长和产量及构成因子的影响, 证实了切根对大穗型品种籽粒产量影响大于小穗型品种, 穗分化期切根的影响大于开花期。钟旭华和黄农荣(2005)选用不同垩白的籼稻品种为材料开展结实期根系活性与垩白的关联性研究, 证实了结实期根系活性与垩白米率、垩白度呈负相关, 库容根活量直接影响垩白, 而垩白受根系 $\alpha$ -萘胺氧化力和颖花根活力的影响较小。何强等(2006)选用砂培法研究了10个杂交稻组合苗期发根性状与生育后期根系生理指标(SOD和TTC)与穗部性状的关系, 证实了苗期发根数、发根鲜重和发根力与孕穗期根系TTC还原力和结实率呈极显著正相关, 发根数还与乳熟期SOD活性呈极显著正相关, 与齐穗期TTC还原力呈显著负相关; 发根鲜重和发根干重分别与穗部性状密切相关。Kanbar等(2009)研究发现不同水环境下根长和根数均影响水稻的产量性状。梁永书等(2011)研究了超级稻协优9308衍生群体成株期(抽穗期)的根系相关性, 证实了根系性状, 如根长、总根长、根干重等多类性状间存在显著相关, 同时也证实了根系性状分别与地上部农艺性状(如株高、穗数和单株产量等)存在显著相关。总之, 水稻根系性状的相关性研究目标不能仅停留在根系性状与其地上部农艺性状间的表现认识, 其深层次意义在于通过性状间表现相关性研究, 实现分析其内在基因间联动性的总目标, 拓展水稻根系性状相关性研究的内涵和外延。

## 3 水稻根系性状的QTL

经典遗传分析表明, 绝大部分水稻根系性状属于多基

因控制的数量性状(quantitative trait loci, QTL), 数量性状基因研究法区别于质量性状基因之处在于将多个数量性状基因位点解析为单个孟德尔遗传因子。具体实施步骤为: 首先构建水稻遗传群体和分子遗传图谱, 开展QTL初定位; 其次借助初定位结果标记信息, 构建高世代回交群体, 并在目标区间构建高饱和度的遗传物理图谱, 开展QTL精细定位; 最终克隆QTL (Yu et al., 2002; Xue et al., 2008)。自从Champoux等(1995)首次发表水稻根系性状的QTL定位研究以来, 目前已定位了数百个根系性状相关QTLs, 从1995–2004年 仅 Gramene QTLs (www.gramene.org)收录的QTLs信息多达732条, 覆盖水稻全基因组12条染色体, 这些QTLs主要来自水稻IRRI Mor/CO39 (Champoux et al., 1995)、IRRI Pal/IR42 (Tao et al., 1999)、IRRI IR64/Azu (Hemamalini et al., 2000)、TTU IR58821/IR52561 (Ali et al., 2000)、Aberdeen Bala/Azu (Price, 2000)、CTIRCT9993/IR6226 (Zhang et al., 2001)、IGCN ZYQ18/JX17 (Xu et al., 2002)、CNHZAU Zh97/Ming63 (Cui et al., 2002)、CNZU IR1552/Azu (Zheng et al., 2003)、CNHZAU Zh97B/Mil46 (Yan et al., 2003)、IRRI IR64/Orufi (Nguyen et al., 2003)及JUT Akihi/IRAT109 (Horii et al., 2006)等遗传群体。总结归纳现有水稻根系QTL定位研究成果, 不难发现, 选用当前农业生产上主推的杂交稻, 尤其是选用超级稻骨干亲本为研究材料构建遗传群体来开展根系QTL定位的研究报道较少。从生育期来看, 水稻苗期根系性状的QTL定位研究报道较多, 水稻成株期(如分蘖中后期、抽穗期和齐穗期等重要生殖生长后期)完整根系性状的QTL研究报道较少。

由表1可见, 按照水稻根系QTL染色体分布划分, 定位在第1、2和9号染色体上的根系QTL数目较多, 分别有105、116和74个, 第10号染色体最少, 仅为16个。根据定位结果进行统计分析, 第1和2号染色体为根系QTLs分布的热点区域。按照根系性状划分, 根干重、根厚和根长3类性状的QTL定位数目最多, 分别有125、114和96个, 对这些根系性状考查容易, 可简单快捷地获得表型数据, 因此报道较多。根分枝QTLs报道较少, 仅为3个。目前, 水稻根直径、根表面积和根尖数等性状表现值考查难度较大, 尚未见相关QTL的研究报道。

从水稻根系性状QTL定位结果来看, 相同性状能定位在水稻的不同染色体上(表1), 而在同一染色体相同标记区间同样可能检测到不同类型的根系QTL。因此, 根系QTL同样存在热点区域分布特征, 即一因多效QTL (Kong et al., 2006)。如在水稻第1号染色体上, Aberdeen Bala/Azu (Price, 2000)群体的C86–C949 (37 713 253–39 813 293 bp)标记区间202.6–221.9 cM遗传图距范围内重复检测到控制根干重、根数和根厚3类性状的QTLs。又如在水稻第2号染色体上, Cornell IR64/Azu (Hemamalini et al., 2000)群体在RG171–RG157 (17 484 665–19 865 083 bp)标记区间重复检测到控制根长、根干重和根冠比3类性状QTLs。Liang等(2012, 2013)在超级稻协优9308衍生群体第7号染色体短臂上RM180–RM5436 (5 735 196–9 074 712 bp)区间重复检测到控制成株期(抽穗期)根长、总根长、根重、株高、穗数和单株产量等诸多性状的QTLs。在水稻不同遗传群体的相同标记区间重复检测到不同类性状QTLs反映出该QTLs稳定遗传且具有一因多效性。已有*Ghd7*基因的成功分离和克隆证明了一因多效基因存在的真实性(Yu et al., 2002; Xue et al., 2008; 谈聪等, 2012)。因此, 对于控制多类性状的QTLs能在相同标记区间高频重复检测到, 在开展分子标记辅助选择时可通过一个性状的选择, 同步选择多类性状, 同样可以通过一个基因的遗传改良同步改良多个农艺性状, 达到事半功倍的效果。这必将加速重要农艺性状基因定位、克隆及分子标记辅助育种的研究进程。

#### 4 水稻根系性状相关基因的克隆和功能分析

目前, 国内外科学家大多采用图位克隆技术对水稻基因进行定位、分离和克隆(姜树坤等, 2008), 借助国际水稻全基因组测序计划研究成果(Yu et al., 2002), 通过构建临时性水稻遗传群体( $F_2$ )或永久性遗传群体(RIL或DH), 绘制水稻全基因组遗传图谱开展水稻根系QTL初步定位研究。在初步定位结果的基础上选择遗传效应值较大的主效QTLs, 针对目标区间染色体片段构建高世代回交群体, 开展QTL精细定位(物理距离小于40 kb, 目标区间预测基因5个左右), 获得目标基因紧密连锁的分子标记。借助水稻基因注释信

表1 水稻根系形态性状QTLs在染色体上的分布

Table 1 Distribution of QTLs associated with root morphological traits of rice on the whole genome

根系性状	Chr.1	Chr.2	Chr.3	Chr.4	Chr.5	Chr.6	Chr.7	Chr.8	Chr.9	Chr.10	Chr.11	Chr.12	Total
根干重	15	12	13	10	12	11	7	5	12	0	18	10	125
根厚	14	21	8	14	9	6	4	11	14	2	8	3	114
根长	14	16	7	7	7	6	8	4	16	5	4	2	96
根数	17	10	9	6	4	7	9	4	4	4	5	2	81
总根重	7	10	2	3	6	3	8	1	10	0	2	0	52
根冠比	8	2	4	4	2	3	2	4	8	1	2	1	41
根穿透力	0	8	5	5	1	1	1	1	0	1	2	2	27
根穿透指数	0	8	5	5	1	1	1	1	0	1	2	2	27
根干重与分蘖数比	3	3	2	1	0	1	3	2	2	0	0	2	19
深层根冠比	3	6	1	2	1	0	1	0	1	0	3	0	18
根深度	2	3	0	4	2	0	1	0	2	0	2	1	17
根穿透率	0	4	4	0	2	0	0	0	0	1	2	0	13
根体积	0	4	3	0	4	0	2	0	0	0	0	0	13
根系活力	0	1	3	0	2	1	0	2	1	1	1	0	12
根拉力	0	2	4	2	2	0	0	0	0	0	2	0	12
根分枝	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	3
根吸收铁	11	1	1	0	0	5	5	1	2	0	3	1	30
根吸收锌	5	4	1	2	0	0	3	0	0	0	0	5	20
根吸收铝	5	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	11
根吸收锰	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
合计	105	116	72	65	55	47	56	36	74	16	57	33	732

息网站([www.gramene.org](http://www.gramene.org))和<http://rice.plantbiology.msu.edu>获取目标候选基因序列信息,设计引物和PCR扩增候选基因全长(complete genomic sequence或CDS),测序比较分析候选基因的碱基突变位点,通过遗传互补实验确立候选基因的功能。2002–2014年,国内外水稻分子生物学家分别克隆了控制水稻短根基因*FPF1* (Yao et al., 2004)、不定根形成基因*ARL1* (Liu et al., 2005)和根冠形成基因*WOX11* (Zhao et al., 2009)等多个根系性状相关的基因(表2)。*IRT1* (Naimatullah et al., 2002)是一个控制水稻根系铁吸收转运的基因,过量表达该基因能增强水稻根系吸收土壤中 $Fe^{2+}$ 的能力,该基因cDNA序列全长1 395 bp,编码374个氨基酸。*Rrl3* (Inukai et al., 2003)是一个控制机械刺激响应基因,调控水稻根分生区的细胞生长分化进程。*Srt5* (Yao et al., 2004)是一个控制水稻苗期短根基因,该基因受外源性蔗糖、葡萄糖和果糖等正向调控,促进根系生长。*OsPTF1* (Yi et al., 2005)是一个控制磷饥饿的转录因子,过量表达该转录因子能提高转基因水稻植株忍受

磷饥饿的能力,突变体磷含量比野生型高30%。*SKC1* (Ren et al., 2005)是一个编码HKT转运蛋白成员的基因,在木质部维管束周围薄壁组织细胞中表达, $Na^+$ 选择性转运蛋白,在盐胁迫下调节体内 $K^+/Na^+$ 平衡。*OsGNA1* (Jiang et al., 2005)是一个编码葡萄糖-6-磷酸乙酰转移酶的基因,携带该基因的水稻苗期根系在 $25^{\circ}C$ 下不生长,但在 $32^{\circ}C$ 条件下恢复生长;该基因编码165个氨基酸,2个(AT)重复基元分别在101–125和145–154氨基酸之间。*ARL1* (Liu et al., 2005)是一个控制不定根系形成、响应生长素和乙烯调控的基因。*ARL1*基因突变位点发生在第2个外显子内+421–+440 bp区段,有20 bp碱基序列发生缺失,与野生型相比,仅编码155个氨基酸,有104个氨基酸提前终止而未成功编码氨基酸。*LsiL* (Ma et al., 2006)是一个控制水稻硅吸收及转运的基因,缺失该基因后水稻根系硅储运量降低;该基因碱基序列全长1 409 bp,编码298个氨基酸,突变位点发生在外显子132 bp处,由野生型丙氨酸编码成突变型的苏氨酸。*WOX11* (Zhao et al., 2009)是一个控制根冠发育

**表2** 已经克隆的部分水稻根系性状相关基因**Table 2** Partial cloned genes associated with rice root traits

基因	基因功能	染色体分布	参考文献
<i>IRT1</i>	吸收 $\text{Fe}^{2+}$	Chr.3	Naimatullah et al., 2002
<i>Rrl3</i>	根尖分生区	Chr.3	Inukai et al., 2003
<i>Srt5</i>	短根	Chr.5	Yao et al., 2004
<i>OsPTF1</i>	吸收磷元素	Chr.6	Yi et al., 2005
<i>SKC1</i>	吸收 $\text{Na}^+/\text{K}^+$	Chr.1	Ren et al., 2005
<i>ARL1</i>	不定根形成	Chr.3	Liu et al., 2005
<i>OsGNA1</i>	短根	Chr.9	Jiang et al., 2005
<i>Lsi1</i>	吸收硅离子	Chr.2	Ma et al., 2006
<i>WOX11</i>	冠根	Chr.3	Zhao et al., 2009
<i>DEP1</i>	吸收氮/直立型密穗	Chr.9	Huang et al., 2009; Sun et al., 2014

的基因, 过量表达该基因会加速根冠细胞分化, 导致水稻外层干节点的早期根冠生长和根冠生产, 影响水稻生长素和细胞分裂素信号转导。*DEP1* (Huang et al., 2009) 是一个控制水稻穗粒数的基因, 该基因提高了分生组织的活动, 导致花序节间长度减少。其突变基因发生在LOC\_Os09g26999外显子5中, 637 bp 碱基序列被12 bp序列所替代, 导致编码提前终止; C末端230个氨基酸残基缺失, 经转录翻译成磷脂酰乙醇胺结合蛋白。Sun等(2014)研究证实携带有*DEP1*基因的水稻植株耐高氮营养生长, 氮吸收和同化效率较高。该基因同时还控制水稻地上部的产量性状, 扮演着双重角色, 属于一因多效基因克隆研究的成功典范。归纳总结前人的研究报道不难发现, 前人对根系性状的基因克隆研究大多停留在根系层面, 忽视了根系性状相关基因是否影响地上部农艺性状。因此, 要将根系性状相关基因的定位、分离和克隆研究成果整合到地上部农艺性状, 如产量、品质和抗性研究计划中, 才能更好地将根系性状相关基因克隆研究成果应用于未来超级稻育种计划中。

## 5 研究展望

### 5.1 加强超级稻骨干亲本成株期根系基础性研究

近年来, 国内外学者在实施水稻根系性状相关基因的定位、分离和克隆计划时通常选用苗期根系突变体为材料, 水稻苗期根系性状不能很好地表征水稻成株期

根系的性状特征。因此, 选用水稻突变体材料苗期根系性状进行基因克隆的研究成果难以服务于当前的超级稻育种计划, 难以将现有研究成果整合到超级稻分子育种研究计划, 加之人们对水稻成株期(抽穗期)根系形态性状的遗传特征知之甚少, 尤其是对超级稻骨干亲本成株期根系性状的遗传规律认识不够深入, 制约了超级稻根系育种项目的顺利实施。当前, 超级稻育种在保障国家粮食安全中作用重大, 但对超级稻骨干亲本成株期根系的遗传研究相对滞后, 成株期根系的遗传表现最能表征水稻根系性状的特征特性。国家农业行业科研专项资金和国家水稻产业技术体系均把超级稻育种列为解决国家粮食可持续供给的首要举措。目前超级稻育种的核心仍然是根据地上部重要农艺性状的遗传表现来筛选优质亲本系、配制强优势杂交组合, 从而实现高产、优质、多抗和广适等众多优良性状集聚于同一品种的育种策略(邹江石和吕川根, 2005; 冯荣坤, 2006; 程式华, 2010)。然而, 在超级稻育种实践中, 人们往往忽视了其骨干亲本成株期根系性状的遗传基础性理论研究。因此, 在今后的水稻根系研究计划中, 应加强超级稻骨干亲本成株期根系基础性理论研究, 其具体举措就是加强超级稻骨干亲本资源整合和加速遗传群体构建, 运用图位克隆技术挖掘控制超级稻骨干亲本成株期根系性状的新基因, 最终阐明超级稻骨干亲本根系性状与其产量性状形成的关系, 尤其是强优势杂交组合的根系特征特性, 如根系性状分别与水肥吸收、产量、品质、耐逆

性等众多性状间的相关性。

## 5.2 加强根系与地上部农艺性状间基因水平的联动性研究

近年来,国内外学者研究证实了水稻地上部农艺性状与根系性状间存在不同程度的相关性(石庆华等1997; Liang et al., 2011),水稻农艺性状的外在表型间存在相关性,其内在遗传基因间同样存在着联动性,即农艺性状表型相关,其基因型亦相关。如*Ghd7*基因不仅控制水稻的株高、抽穗期、产量、剑叶长度和叶面积等,而且这些性状外在遗传表型间同样存在显著相关性,其内在的基因间完全相关——*Ghd7*为一因多效基因(Yu et al., 2002; Xue et al., 2008; 谈聪等, 2012)。同样,*DEP1*基因不仅控制水稻直立穗密度性状,而且还控制水稻根系氮元素的吸收同化(Huang et al., 2009; Sun et al., 2014)。Liang等(2012, 2013)研究证实水稻根系性状分别与地上部农艺性状,如生育期、株高和产量等众多性状间存在相关性,其基因重复定位在相同染色体的同一标记区间。这些成功的研究实例证实了水稻根系性状与地上部农艺性状间不仅在表型上存在联动关系,而且在基因型水平上也存在联动性。因此,在今后水稻研究计划实施过程中,我们有望将现有水稻基因组学研究的成果整合到水稻根系育种研究计划中,从而加速水稻根系超级稻育种研究进程。目前,仅Gramene QTL ([www.gramene.org](http://www.gramene.org))网站上有有关水稻农艺性状的QTLs就有8 646条信息,这些QTLs绝大部分控制水稻地上部农艺性状,且大多数已报道的QTLs处于初步定位阶段,尚未完成精细定位,难以获得其功能验证结果。当前,我们对这些初定位QTLs的详细信息知之甚少,是否真实存在同时控制根系性状和地上部农艺性状的联动性QTLs仍不清楚。因此,在今后的水稻根系研究计划中必须加大水稻地上部农艺性状与根系性状基因间联动性研究的投入。只有充分理解水稻根系性状与地上部农艺性状间的联动性,方可将现有水稻基因组学研究的成果整合到根系育种计划中,实现控制水稻根系性状与地上部农艺性状在基因水平上的有机统一,才能发挥根系研究在未来超级稻育种中的重要作用。

## 参考文献

伯姆 (1985). 根系研究法. 北京: 科学出版社.

- 陈子元 (1997). 核农学. 北京: 中国农业出版社.
- 程式华 (2010). 中国超级稻育种. 北京: 科学出版社.
- 冯荣坤 (2006). 超高产水稻育种的研究进展. 湖南农业科学 (3), 19–22.
- 顾东祥, 汤亮, 曹卫星, 朱艳 (2010). 基于图像分析方法的水稻根系形态特征指标的定量分析. 作物学报 36, 810–817.
- 何强, 邓华凤, 舒服, 杨益善, 刘国华, 刘建丰, 陈立云 (2006). 杂交水稻苗期发根性状与生育后期根系活力及穗部性状的关系. 杂交水稻 21(3), 75–77.
- 姜树坤, 徐正进, 陈温福 (2008). 水稻QTL图位克隆的特征分析. 遗传 30, 1121–1126.
- 李双成, 王世全, 伊福强, 邹良平, 起登凤, 江洪, 李平 (2005). 提高农杆菌介导转化水稻效率的因素. 中国水稻科学 19, 231–237.
- 廖兴其 (1995). 根系研究方法评述. 世界农业 12, 23–24.
- 凌启鸿, 凌励 (1984). 水稻不同层次根系的功能及对产量形成作用的研究. 中国农业科学 17(5), 3–11.
- 刘士哲 (2001). 无土栽培技术. 北京: 中国农业出版社.
- 陆定志 (1987). 杂交水稻根系生理优势及其与地上部性状的关联研究. 中国水稻科学 1(2), 81–94.
- 石庆华, 黄英金, 李木英, 徐益群, 谭雪明, 张佩莲 (1997). 水稻根系性状与地上部的相关性及其根系性状的遗传研究. 中国农业科学 30(4), 61–67.
- 宋祥甫 (2001). 水稻无土栽培. 济南: 山东科学技术出版社.
- 谈聪, 翁小煜, 鄢文豪, 白旭峰, 邢永忠 (2012). 多效性基因*Ghd7*调控水稻剑叶面积. 遗传 34, 901–906.
- 王福钧 (1993). 核技术农业应用. 北京: 北京农业大学出版社.
- 吴伟明, 程式华 (2005). 水稻根系育种的意义与前景. 中国水稻科学 19, 174–180.
- 张建锋, 吴迪, 龚向阳, 何勇, 刘飞 (2012). 基于核磁共振成像技术的作物根系无损检测. 农业工程学报 28(8), 181–185.
- 钟旭华, 黄农荣 (2005). 水稻结实期根系活性与稻米垩白形成的相关性初步研究. 中国水稻科学 19, 471–474.
- 朱德峰 (1996). 国际水稻研究所水稻新株型的研究现状与动向. 作物研究 1(4), 35–36.
- 朱德峰, 林贤青, 曹卫星 (2001). 水稻深层根系对生长和产量的影响. 中国农业科学 34, 429–432.
- 邹江石, 吕川根 (2005). 水稻超高产育种的实践与思考. 作物学报 31, 254–258.
- Ali ML, Pathan MS, Zhang J, Bai G, Sarkarung S, Nguyen

- HT (2000). Mapping QTLs for root traits in a recombinant inbred population from two indica ecotypes in rice. *Theor Appl Genet* **101**, 756–766.
- Bughio N, Yamaguchi H, Nishizawa NK, Nakanishi H, Mori S (2002). Cloning an iron-regulated metal transporter from rice. *J Exp Bot* **53**, 1677–1682.
- Champoux MC, Wang G, Sarkarung S, Mackill DJ, Toole JC, Huang N, McCouch SR (1995). Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theor Appl Genet* **90**, 969–981.
- Chan MT, Chang HH, Ho SL, Tong WF, Yu SM (1993). *Agrobacterium*-mediated production of transgenic rice plants expressing a chimeric  $\alpha$ -amylase promoter/ $\beta$ -glucuronidase gene. *Plant Mol Biol* **22**, 491–506.
- Coulson A, Sulstion J, Brenner S, Karn J (1986). Toward a physical map of the genome of the nematode *C. elegans*. *Proc Natl Acad Sci USA* **83**, 7821–7825.
- Cui H, Peng B, Xing Z, Xu G, Yu B, Zhang Q (2002). Molecular dissection of seedling-vigor and associated physiological traits in rice. *Theor Appl Genet* **105**, 745–753.
- Hemamalini GS, Shashidhar HE, Hittalmani S (2000). Molecular marker assisted tagging of morphological and physiological traits under two contrasting moisture regimes at peak vegetative stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* **112**, 69–78.
- Hiei Y, Ohta S, Komari T, Komari T (1994). Efficient transformation of rice mediated by *Agrobacterium* and sequence analysis of the boundaries of the T-DNA. *Plant J* **6**, 271–282.
- Horii H, Nemoto K, Miyamoto N, Harada J (2006). Quantitative trait loci for adventitious and lateral roots in rice. *Plant Breeding* **125**, 198–200.
- Huang X, Qian Q, Liu Z, Sun H, He S, Luo D, Xia G, Chu C, Li J, Fu X (2009). Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nature Genet* **41**, 494–497.
- Inukai Y, Miwa M, Nagato Y, Kitano H, Yamauchi A (2003). Mechanical stimulus-sensitive mutation, *Rrl3*, affects the cell production process in the root meristematic zone in rice. *Plant Prod Sci* **6**, 265–273.
- Jiang HW, Wang SM, Dang L, Wang SF, Chen HM, Wu YR, Jiang XH, Wu P (2005). A novel short-root gene encodes a glucosamine-6-phosphate acetyltransferase required for maintaining normal root cell shape in rice. *Plant Physiol* **138**, 232–242.
- Kanbar A, Toorchi M, Shashidhar HE (2009). Relationship between yield and root morphological characters in rain-fed lowland rice (*Oryza sativa* L.). *Cereal Res Commun* **37**, 261–268.
- Kong FL (2006). Summary of QTL mapping. In: Quantitative Genetics in Plants. Beijing: China Agricultural University Press. pp. 358–359.
- Kristian TK (1998). Root growth of green pea (*Pisum sativum* L.) genotypes. *Crop Sci* **38**, 1445–1451.
- Lehman VG, Engelke MG (1991). Heritability estimates of creeping bentgrass root systems grown in flexible tubes. *Crop Sci* **31**, 1680–1684.
- Liang YS, Gao ZQ, Zhan XD, Chen YL, Chen DB, Shen XH, Cao LY, Cheng SH (2011). Phenotypic correlation among root and shoot traits in an elite Chinese hybrid rice combination and its three derived populations. *Acta Agron Sin* **37**, 1711–1723.
- Liang YS, Zhan XD, Gao ZQ, Lin ZC, Yang ZL, Zhang YX, Shen XH, Cao LY, Cheng SH (2012). Mapping of QTLs associated with important agronomic traits using three populations derived from a super hybrid rice Xieyou9308. *Euphytica* **184**, 1–13.
- Liang YS, Zhang XD, Wang HM, Gao ZQ, Lin ZC, Chen DB, Shen XH, Cao LY, Cheng SH (2013). Locating QTLs controlling several adult root traits in an elite Chinese hybrid rice. *Gene* **526**, 331–335.
- Lincoln S, Daly M, Lander E (1992). Constructing genetic maps with MAPMAKER/EXP 3.0. Cambridge: Whitehead Institute Technical Report, Whitehead Institute.
- Liu H, Wang S, Yu X, Yu J, He X, Zhang S, Shou H, Wu P (2005). ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J* **43**, 47–56.
- Ma JF, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M (2006). A silicon transporter in rice. *Nature* **440**, 688–691.
- Morita S, Iwabuchi A, Yamazaki K (1986). Relationships between the growth direction of primary roots and yield in rice plants. *Crop Sci* **55**, 520–525.
- Price AH (2000). A combined RFLP and AFLP linkage map of upland rice (*Oryza sativa* L.) used to identify QTLs for root-penetration ability. *Theor Appl Genet* **100**, 49–56.
- Ren ZH, Gao JP, Li LG, Cai XL, Huang W, Chao DY, Zhu MZ, Wang ZY, Luan S, Lin HX (2005). A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genet* **37**, 1141–1146.
- Sun HY, Qian Q, Wu K, Luo JJ, Wang SS, Zhang CW, Ma YF, Liu Q, Huang XZ, Yuan QB, Han RX, Zhao M, Dong GJ, Guo LB, Zhu XD, Gou ZH, Wang W, Wu YJ, Lin HX, Fu XD (2014). Heterotrimeric G proteins regulate nitro-

- gen-use efficiency in rice. *Nature Genet* **46**, 652–656.
- Tanksley SD, Gana MW, Martin GG** (1995). Chromosome landing a paradigm for map-based cloning in plants with large genomes. *Trends Genet* **11**, 63–68.
- Tao QN, Wu P, Fang P** (1999). QTLs for rice root morphological characters. *Acta Agron Sin* **25**, 181–185.
- Turman PC, Wiebold WJ, Wrahter JA, Tracy W** (1995). Cultivar and planting date effects on soybean root growth. *Plant Soil* **176**, 235–241.
- Wang S, Basten CJ, Zeng ZB** (2006). Windows QTL Cartographer 2.50. Raleigh, USA: Department of Statistics, North Carolina State University. <http://statgen.Ncsu.edu/qtlCart/WQTLCart.Htm>.
- Xu JC, Zou LX** (2002). Identification of molecular markers associated with rice root traits by correlation coefficient analysis. *Acta Genet Sin* **29**, 245–249.
- Xue WY, Xing YZ, Weng XY, Zhao Y, Tang WJ, Wang L, Zhou HJ, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2008). Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nature Genet* **40**, 761–767.
- Yan CJ, Liang GH, Chen F, Li X, Tang SZ, Yi CD, Tian S, Lu JF, Gu MH** (2003). Mapping quantitative trait loci associated with rice grain shape based on an indica/japonica backcross population. *Acta Genet Sin* **30**, 711–716.
- Yang J, Cheng CH, Xiu ZY, Zhu J** (2009). QTL Network-2.10 User Manual Software for Mapping QTL with Epistatic and QE Interaction Effects. Hangzhou: Zhejiang University.
- Yao SG, Mushika J, Taketa S, Ichii M** (2004). The short-root mutation *srt5* defines a sugar-mediated root growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci* **167**, 49–54.
- Yi KK, Wu ZC, Zhou J, Du LM, Guo LB, Wu YR, Wu P** (2005). *OsPTF1*, a novel transcription factor involved in tolerance to phosphate starvation in rice. *Plant Physiol* **138**, 2087–2096.
- Yu J, Hu SN, Wang J, Wong GKS, Li SG, Liu B, Deng YJ, Dai L, Zhou Y, Zhang XQ, Cao ML, Liu J, Sun JD, Tang JB, Chen YJ, Huang XB, Lin W, Ye C, Tong W, Cong LJ, Geng JN, Han YJ, Li L, Li W, Hu GQ, Huang XG, Li WJ, Li J, Liu ZW, Li L, Liu JP, Qi QH, Liu JS, Li L, Li T, Wang XG, Lu H, Wu TT, Zhu M, Ni PX, Han H, Dong W, Ren XY, Feng XL, Cui P, Li XR, Wang H, Xu X, Zhai WX, Xu Z, Zhang JS, He SJ, Zhang JG, Xu JC, Zhang KL, Zheng XW, Dong JH, Zeng WY, Tao L, Ye J, Tan J, Ren XD, Chen XW, He J, Liu DF, Tian W, Tian CG, Xia HG, Bao QY, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao WM, Li P, Chen W, Wang XD, Zhang Y, Hu JF, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang GY, Xiong YQ, Li ZJ, Mao L, Zhou CS, Zhu Z, Chen RS, Hao BL, Zheng WM, Chen SY, Guo W, Li GJ, Liu SQ, Tao M, Wang J, Zhu LH, Yuan LP, Yang HM** (2002). A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science* **296**, 79–92.
- Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YF, Li XH, Zhang QF** (2002). Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl Genet* **104**, 619–625.
- Zhang J, Zheng HG, Aarti A, Pantuwan G, Nguyen TT, Tripathy JN, Sarial AK, Robin S, Babu RC, Nguyen BD, Sarkarung S, Blum A, Nguyen HT** (2001). Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping within and across species. *Theor Appl Genet* **103**, 19–29.
- Zhao Y, Hu YF, Dai MG, Huang LM, Zhou DY** (2009). The WUSCHEL-related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice. *Plant Cell* **21**, 736–748.
- Zheng BS, Yang L, Zhang WP, Mao CZ, Wu YR, Yi KK, Liu FY, Wu P** (2003). Mapping QTLs and candidate genes for rice root traits under different water-supply conditions and comparative analysis across three populations. *Theor Appl Genet* **107**, 1505–1515.

## Progress in Rice Root System Research

Yongshu Liang, Junjie Zhou, Wenbin Nan, Dongdong Duan, Hanma Zhang\*

*Chongqing Key Laboratory of Molecular Biology of Plant Environmental Adaptations, School of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China*

**Abstract** Rice is one of the most important staple food crops in the world and occupies an important position in maintaining sustainable food supply in China. Root is an indispensable organ of rice plants and has a direct impact on many important traits aboveground, including grain yield and quality, stress tolerance and adaptation to change environmental conditions. In recent years, with the development and wide application of new research tools and map-based cloning techniques, progress has been made in understanding the root system of rice and the identification and functional characterization of genes or ones that control it. In this paper, we summarize some recent advances in root research methodology, understanding the association of traits of roots and aboveground organs as well as quantitative trait loci analyses or map-based cloning of genes associated with root traits. We also briefly discuss some challenges and future directions in rice root research.

**Key words** *Oryza sativa*, root, root system research method, correlation of traits, map-based cloning

**Liang YS, Zhou JJ, Nan WB, Duan DD, Zhang HM** (2016). Progress in rice root system research. *Chin Bull Bot* **51**, 98–106.

---

\* Author for correspondence. E-mail: hanmazhang@126.com