

水稻根系基因克隆与功能研究的进展

史俊颖¹, 丁沃娜², 朱世华^{2*}

(1. 宁波大学 海洋学院, 浙江 宁波 315211; 2. 宁波大学 科学技术学院, 浙江 宁波 315211)

摘要: 水稻根系是植株吸收水分和营养物质的主要器官, 并影响地上部生长发育和产量形成, 但由于根系生长在土壤里限制了研究的方法和手段, 使水稻根系性状的研究较地上部相对滞后. 近年来, 对水稻根系突变体的基因克隆和功能研究取得了较大进展, 对此进行综述, 并期待有更多的根系基因得到克隆, 为根系生长发育机理研究提供线索, 也为根系育种提供基因资源.

关键词: 水稻; 根系; 基因克隆; 基因功能

中图分类号: S511

文献标志码: A

文章编号: 1001-5132 (2013) 04-0007-06

水稻根系由主根、不定根、侧根和根毛组成. 近年来, 随着水稻全基因组测序工作的完成, 一批控制水稻根系性状的基因相继被分离和鉴定, 至今已报道了 30 个左右根系基因的功能研究(表 1), 使水稻根系生长发育的分子机理研究取得了较大的进展.

1 不定根和主根相关基因

水稻的主根在苗期对水稻生长发育有所贡献, 但根系的主干是不定根, 成熟水稻的不定根数目可以达到几百条.

水稻不定根的构造与主根几乎完全相同, 但其属于胚后发育的器官, 发生的位点一般在茎基部未伸长的低节位上. 原基起始于邻近维管束的中柱鞘最内层的分生细胞, 通过 1~2 次的平周分裂形成不定根原基的原始细胞, 其中, 外层原始细胞发育成根冠的原始细胞, 内层细胞发育为表皮—内皮层、中柱原始细胞, 最终形成根冠、表皮、内皮层、皮层和维管组织等. 不定根的发生与发育过程可以分为原始细胞的建立、表皮—内皮层、中柱和根冠原始细胞的建立、表皮和内皮层的分化、皮层的形成、不定根基本组织的建立、细胞开始伸长及液泡化和不定根原基出现等 7 个连续的

阶段^[1].

目前克隆到的水稻不定根基因大多与生长素信号传递通道相关, 主要调控不定根的起始和发生. 第 1 个被克隆的控制不定根发育基因是 *ARL1/CRL1*. 不定根缺失突变体 *arl1/crl1* (*adventitious rootless 1/crown rootless 1*) 在不定根原基形成原始细胞的第 1 次平周分裂中受到抑制, 从而不能形成不定根原基, 导致不定根缺失. *ARL1/CRL1* 基因编码 1 个植物特异的 AS2/LOB (Asymmetric Leaves 2/ Lateral Organ Boundaries) 结构域的转录因子, *CRL1* 启动子上的 1 个 AuxREs (Auxin-Responsive Element) 元件作为 ARF (Auxin Response Factor) 蛋白的直接靶子, 其基因表达受 AUX/IAA 正调控, 说明 *CRL1* 通过生长素信号途径调控不定根原基的起始^[2-3]. *OsPIN1* 是水稻的一个生长素输出载体, 该基因的 RNAi 转基因植株的不定根数量呈现大幅下降, 说明不定根的发生与发育受生长素的影响和调控^[4]. 突变体 *Oscand1* (*Cullin-associated and Neddylation-disassociated 1*) 的不定根原基能正常形成, 但不定根形态建成后不能突破表皮, 且呈不定根缺失表型, 外源生长素能够部分回复突变体不定根, 推测 *OsCAND1* 可能通过影响生长素信号调控不定根形态建成后的 G2 到 M 期细胞分裂过程^[5].

收稿日期: 2013-04-17.

宁波大学学报(理工版)网址: <http://journalg.nbu.edu.cn/>

基金项目: 国家自然科学基金 (31071388); 宁波市自然科学基金 (2011A610001).

第一作者: 史俊颖 (1987—), 女, 浙江宁波人, 在读硕士研究生, 主要研究方向: 植物分子遗传学. E-mail: shijunying111@126.com

*通信作者: 朱世华 (1963—), 男, 浙江宁波人, 博士/教授, 主要研究方向: 植物分子遗传学. E-mail: zhushihua@nbu.edu.cn

表 1 已克隆的水稻根系相关基因

基因	对应基因编码的蛋白	对应的突变体表型	文献
<i>ARL1/CRL1</i>	AS2/LO	不定根缺失	文献[2-3]
<i>OsPIN1</i>	a PIN1 family protein	不定根数量减少	文献[4]
<i>OsCAND1</i>	a cullin-associated neddylation- dissociated protein	不定根缺失	文献[5]
<i>OsIAA3</i>	OsIAA3	主根变短, 不定根与侧根数目减少	文献[6]
<i>OsIAA23</i>	OsIAA23	不定根、侧根和根冠缺失	文献[7]
<i>CRL4/OsGNOM1</i>	a guanine nucleotide exchange factor, GEF	不定根缺失, 侧根数目减少	文献[8-9]
<i>OsIAA1</i>	OsIAA1	主根变短, 侧根数目少	文献[10]
<i>OsARF16</i>	OsARF16	削弱根系对外源生长素和缺磷的响应	文献[11]
<i>OsWOX11</i>	WUSCHEL-related homeobox	不定根缺失或数目减少	文献[12]
<i>CLR5</i>	P2/ERF	不定根数目稀少	文献[13]
<i>OsCK1</i>	Casein kinase 1	主根变短, 不定根和侧根数目减少	文献[14]
<i>OsMT2b</i>	Metallothionein2b	主根变短, 不定根和侧根数量减少	文献[15]
<i>GLR3.1</i>	glutamate receptor	短根	文献[16]
<i>OsGNA1</i>	glucosamine-6-phosphate acetyltransferase	短根	文献[17]
<i>OsDGL1</i>	an oligosaccharyltransferase complex subunit	短根	文献[18]
<i>OsGLU3</i>	β -1,4-endoglucanase	短根	文献[19]
<i>OsCyt-inv1</i>	alkaline/neutral invertase	短根	文献[20]
<i>OsSPR1</i>	a novel mitochondrial protein	短根	文献[21]
<i>OsIAA13</i>	OsIAA13	侧根数目减少	文献[23]
<i>OsIAA11</i>	OsIAA11	无侧根	文献[24]
<i>OsCSLD1</i>	cellulose synthase	短根毛	文献[28]
<i>OsAPY</i>	apyrase	无根毛	文献[30]
<i>OsRHL1</i>	helix-loop-helix (bHLH) transcription factor	无根毛	文献[31]
<i>OsEXPA17</i>	EXPANSIN A	短根毛	文献[32]

有些与生长素信号传递相关的根系基因的作用呈多效性, 不但调控不定根起始和发生, 同时也会影响主根和侧根等性状. 将水稻 *OsIAA3* 第 II 结构域的 Pro 突变为 Leu 后的 *Osiaa3* 突变体表现为主根变短, 不定根与侧根数目显著减少, 对生长素不敏感和重力反应迟钝^[6]. *OsIAA23* 第 II 结构域发生突变后, 纯合突变体 *Osiaa23* 表现为无不定根、无侧根和无根冠, 并且该基因在发育过程中特异性在主根、不定根和侧根根尖的静止中心表达, 推测是生长素信号在根尖静止中心被中断导致突变表型, 说明生长素信号传导对于静止中心细胞维持功能是必需的, 且 *OsIAA23* 基因介导了静止中

心的生长素信号传导^[7]. 与拟南芥 *GNOM1* 同源的水稻基因 *CRL4/OsGNOM1* 编码鸟嘌呤核苷酸交换因子(Guanine Nucleotide Exchange Factor, GEF), 它作用于二磷酸腺苷-核糖基化因子(ADP- Ribosylation Factor, ARF), 该基因突变后影响水稻体内的生长素的极性运输(Polar Auxin Transport, PAT), 从而影响不定根原基的起始, 导致突变体不定根缺失, 并且侧根的发生也受到严重的抑制, 同时向地性缺失^[8-9]. 超表达 *OsIAA1* 基因在外加生长素处理时, 主根伸长增加, 侧根数目增多, 但不定根的数量减少^[10]. 生长素响应因子 *OsARF16* 是调控生长素响应基因表达的转录因子, 基因被敲除后的

突变体 *Osarf16* 对生长素不敏感, 削弱主根、侧根和根毛对外源生长素和缺磷的响应^[11]。

不定根的起始与发生不但受生长素调控, 细胞分裂素和其它激素也共同参与这个调控过程。 *OsWOX11* (WUSCHEL-related homeobox) 基因发生突变后表现不定根缺失或稀少, 而超表达该基因的转基因水稻产生大量的不定根, 并在异位产生不定根。 *WOX11* 同时受到生长素和细胞分裂素的诱导, 细胞分裂素二元信号系统中 A 型的 *RR2* (Cytokinin-Responsive Regulator) 基因直接受 *WOX11* 负调控, 表明该基因可能是生长素和细胞分裂素信号传导的整合器, 并通过 *RR2* 调节不定根发育过程中的细胞增殖^[12]。突变体 *cr15* (crown rootless 5) 因不定根原基起始的缺陷, 呈不定根稀少的表型, *CLR5* 基因编码的蛋白属于 P2/ERF 转录因子家族, 虽然它与 *CRL1* 一样均是 ARF 蛋白的直接靶子受生长素的调控, 但遗传学证据证明它们对不定根起始的作用是属于不同的信号途径, *CLR5* 基因受生长素诱导后, 通过正向调控 *OsRR1* 基因抑制细胞分裂素的信号通道, 从而促进不定根的发生, 表明它参与了水稻体内生长素信号对细胞分裂素信号的作用^[13]。 *Anti-OsCK1* 的转基因植株的根系主根变短、不定根和侧根数目减少, 但外加 IAA 培养时根系呈正常的发育, 推测 *OsCK1* 参与生长素的代谢从而调控根系的生长发育, 此外, *anti-OsCK1* 的转基因植株对脱落酸和油菜素内酯不敏感, 说明它有可能参与不同的激素信号途径^[14]。

OsMT2b (Metallothionein2b) 基因编码一种金属硫蛋白, 在水稻中表达被细胞分裂素下调, 该基因的 RNAi 植株根系中细胞分裂素浓度显著上升, 主根变短, 不定根和侧根数量减少, 超表达的转基因植株根系中细胞分裂素浓度略有下降, 不定根数目增多, 并且有很多粗侧根产生, 说明在根系生长发育过程中存在 *OsMT2b* 基因对内源细胞分裂素浓度的反馈调节机制^[15]。

相对来说, 造成主根、不定根甚至侧根变短的短根突变基因涉及机理比较广泛, 与离子通道型谷氨酸受体基因、糖基化、细胞壁多糖和纤维素合成、蔗糖代谢、金属离子等相关。水稻短根突变体 *glr3.1* 在苗期主根和不定根变短, 不定根、侧根和根毛的发生不受到影响, *GLR3.1* 基因编码与植物

离子通道型谷氨酸受体的基因, 它与根系的生长发育相关, 参与调控根尖分生组织细胞的分裂和凋亡, 该基因突变后呈短根表型^[16]。

OsGNA1 基因参与糖基化供体 UDP-GlcNAc 合成途径, *OsGNA1* 基因突变后, 内源 UDP-GlcNAc 水平显著降低, 导致 N 或 O 连接的 GlcNAc 糖基化水平相应降低, 同时细胞代谢细胞形状和微管稳定性出现异常, 产生短根表型^[17]。突变体 *Osdgl1* 因主根、不定根与侧根生长受阻呈短根表型, 但不定根和侧根的数量及根毛与野生型没有显著差异, 细胞学实验发现是因为细胞分裂与细胞伸长二个方面的原因导致短根, 并伴有细胞死亡和活性氧的改变。 *OsDGL1* 基因编码多核苷二磷酸寡糖蛋白环糊精糖基转移酶亚基前体, 当基因突变时导致根部组织的 N-糖基化 (N-glycosylation) 缺陷, 从而改变了根细胞壁的多糖合成^[18]。突变体 *Osglu3* 的主根和不定根长度变短, *OsGLU3* 基因编码水解纤维素 β -1,4-糖苷键的 β -1,4-葡聚糖内切酶, 参与根细胞壁纤维素合成, 通过影响根细胞的分裂及细胞的伸长来调控根系的发育^[19]。

OsCyt-inv1 基因编码碱性/中性蔗糖转化酶 (alkaline/neutral invertase), 其突变体 *Oscyt-inv1* 的主根、不定根和侧根变短成短根表型, 细胞学实验发现细胞伸长受阻是造成短根的主要原因, 在提供外源葡萄糖培养时, 突变体的短根表型能恢复正常, 说明 *OsCyt-inv1* 基因在根系生长发育中起着重要的作用^[20]。

突变体 *Osspr1* (short postembryonic roots 1) 的主根、不定根和侧根的伸长受到严重的抑制, 呈短根系表型。 *OsSPR1* 基因编码一个含有 Armadillo 重复域的线粒体蛋白, 该基因突变造成植株对二价金属离子锰、铁、锌的吸收受到抑制, 说明 *OsSPR1* 基因参与根系的伸长和金属离子的平衡^[21]。

2 侧根相关基因

拟南芥等双子叶植物侧根起源于木质部极的中柱鞘细胞, 水稻等单子叶植物侧根起源于韧皮部极的中柱鞘和内皮层^[22]。

除了上述与侧根相关的水稻多效根系基因外, 有 2 个特异调控侧根原基起始发生的基因得到克隆, 并且这 2 个基因编码的蛋白都属于 Aux/IAA 蛋

白家族,且突变都发生在结构域 II 核心序列,导致 Aux/IAA 蛋白不能被泛素化后降解,而与 ARF 长久结合,阻断生长素的信号传导,进而影响与侧根原基起始发生相关基因的表达.突变体 *Osiaa13* 的 OsIAA13 蛋白结构域 II 核心序列中的甘氨酸被丝氨酸所替代,表型为侧根数目显著减少,但不定根数目没有减少^[23].突变体 *Osiaa11* 的 OsIAA11 蛋白结构域 II 序列中的脯氨酸被亮氨酸所替代,且体内的 *OsPIN1b* 和 *OsPIN10a* 基因表达减弱,表现为无侧根表型,与 *Osiaa13* 突变体一样其不定根发生与发育正常,说明 *OsIAA13* 和 *OsIAA11* 基因均特异调控侧根原基的起始和发生^[24].

3 根毛相关基因

植物根表皮细胞可分为根毛细胞和非根毛细胞,根毛是表皮细胞外伸形成的管状突出物.根表皮细胞分化成根毛细胞有三种类型:随机模式(如水稻)、位置依赖性模式(如拟南芥)和不对称分裂模式(如卷柏)^[25].根毛发育可分为表皮细胞特异化、起始、伸长和成熟四个阶段^[26].在根尖分生区根毛细胞与非根毛细胞开始出现形态差异,到了伸长区根毛开始发生,在成熟区根毛细胞成熟并完全分化^[27].至今已有 4 个水稻根毛相关基因被克隆,并都与根毛的伸长相关.

OsCSLD1 与拟南芥 *KOJAK/AtCSLD3* 同源,编码为 1 个纤维素合成酶基因.突变体 *csld1* 根毛只有野生型长度的 30% 左右,且形态异常,但密度与野生型没有差异,因此 *OsCSLD1* 基因功能与根毛起始无关,主要调控根毛伸长.并发现 *OsCSLD1* 基因只在根毛中特异表达,超表达时会导致根毛比野生型更长^[28].但随后筛选到与 *csld1* 等位的突变体 *rth2* (*root hairless 2*),呈无根毛表型,但根毛细胞有凸起,并发现 *OsCSLD1* 基因不只特异在根毛中表达,而是可以在包括地上部的多个组织中表达^[29].

OsAPY 基因编码了 1 个水解 NTPs 的三磷酸双磷酸酶,该基因突变时,突变体 *rth1* 呈无根毛表型,但根毛细胞仍有凸起,说明 *OsAPY* 基因功能与 *OsCSLD1* 相似都参与根毛伸长,而与根毛起始无关.此外, *OsAPY* 基因具有多效性,还调控了根的伸长和植株地上部的发育^[30].

OsRHL1 (*Root Hairless1*) 是 1 个 bHLH 转录因子,当 *OsRHL1* 突变后,2 个等位 *Osrlh1* 和 *Osrlh2* 的根毛性状与突变体 *csld1* 和 *rth1* 相似,根毛伸长受到抑制后呈无根毛表型,但根毛起始正常.超表达 *OsRHL1* 能使根毛比野生型长 1 倍多,而且根毛数量变多,说明 *OsRHL1* 除调控根毛伸长外,可能还与表皮细胞特异化相关^[31].

OsEXPA17 基因属于 EXPANSIN 家族一员,发生突变后,水稻呈现短根毛,说明 *OsEXPA17* 参与调控根毛的伸长.互补实验发现,EXPANSIN 家族的 *OsEXPA30* 基因能回复 *OsexpA17* 突变体短根毛表型,拟南芥中同源的 *AtEXPA7* 基因能部分回复 *OsexpA17* 突变体短根毛表型^[32].

4 展望

水稻根系是植株从土壤中吸收水分和氮、磷、钾等各种养分的重要器官,同时能合成氨基酸、植物激素(如 IAA)等生理活性物质,这些物质除参与根系生长发育外,还调节地上部的生长发育.此外,水稻根系还能分泌有机酸、酶和生物碱等物质,影响其对土壤中的矿物质(如磷)的吸收和根际微生物的种类及数量.因此,水稻根系决定了地上部许多性状的形成

尽管近年来水稻根系的分子遗传学研究取得了一些进展,但克隆的基因及功能研究还偏少,对水稻根系生长发育的调控网络和分子机理的解析有待更多根系基因被克隆和研究.吴伟明和程式华先生提出了水稻根系育种的理论和概念,指出通过塑造理想的根型、稳定持久的根系机能、适应性广的根系生态特征,配合水稻地上部生理生态性状的优化,最终达到高产、稳产和高效、优化以及环保的目的^[33].水稻根系功能基因不断得到克隆,不但逐步阐释了根系生长发育的分子生物学机理,并能为根系育种提供可能的基因材料.

参考文献:

- [1] Itoh J, Ikeda K, Amaki Y, et al. Rice plant development: from zygote to spikelet[J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(1): 23-47.
- [2] Liu H, Wang S, Yu X, et al. ARL1, a LOB domain protein required for adventitious root formation in rice[J]. *Plant J*, 2005, 43(1): 47-56.

- [3] Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi T M, et al. *Crown rootless1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an auxin response factor in auxin Signaling[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(5):1387-1396.
- [4] Xu M, Zhu L, Shou H X, et al. A PIN1 family gene, OsPIN1, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice[J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(10):1674-1681.
- [5] Wang X F, He F F, Ma X X, et al. OsCAND1 is required for crown root emergence in rice[J]. *Mol Plant*, 2011 4(2): 289-299.
- [6] Nakamura A, Umemura I, Gomi K, et al. Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein[J]. *Plant J*, 2006, 46(2):297-306.
- [7] Ni J, Wang G H, Zhu Z X, et al. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice[J]. *Plant J*, 2011, 68(3):433-442.
- [8] Kitomi Y, Ogawa A, Kitano H, et al. *CRL4* regulates crown root formation through auxin transport in rice[J]. *Plant Root*, 2008(2):19-28.
- [9] Liu S P, Wang J R, Wang L, et al. Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family[J]. *Cell Res*, 2009, 19(9):1110-1119.
- [10] Song Y, You J, Xiong L. Characterization of OsIAA1 gene, a member of rice Aux/IAA family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis[J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 70(3):297-309.
- [11] Shen C J, Wang S K, Zhang S N, et al. OsARF16, a transcription factor, is required for auxin and phosphate starvation response in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36(3):607-620.
- [12] Zhao Y, Hu Y, Dai M, et al. The Wuschel-related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(3):736-748.
- [13] Kitomi Y, Ito H, Hobo T, et al. 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 [J]. *Plant J*, 2011, 67(3):472-484.
- [14] Liu W, Xu Z H, Luo D, et al. Roles of OsCK1I, a rice casein kinase I, in root development and plant hormone sensitivity[J]. *Plant J*, 2003, 36(2):189-202.
- [15] Yuan J, Chen D, Ren Y J, et al. Characteristic and expression analysis of a metallothionein gene, *OsMT2b*, downregulated by cytokinin suggests functions in root development and seed embryo germination of rice[J]. *Plant Physiol*, 2008, 146(4):1637-1650.
- [16] Li J, Zhu S H, Song X W, et al. A rice glutamate receptor-like gene is critical for the division and survival of individual cells in the root apical meristem[J]. *Plant Cell*, 2006 18(2):340-349.
- [17] Jiang H W, Wang S M, Dang L, et al. A novel short-root gene encodes a glucosamine-6-phosphate acetyltransferase required for maintaining normal root cell shape in rice[J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(1):232-242.
- [18] Qin C, Li Y, Gan J, et al. OsDGL1, a homolog of an oligosaccharyltransferase complex subunit, is involved in N-glycosylation and root development in rice[J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(1):129-137.
- [19] Zhang J W, Xu L, Wu Y R, et al. OsGLU3, a putative membrane-bound endo-1,4-beta-glucanase, is required for root cell elongation and division in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Mol Plant*, 2012, 5(1):176-186.
- [20] Jia L, Zhang B, Mao C, et al. OsCYT-INV1 for alkaline/neutral invertase is involved in root cell development and reproductivity in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Planta*, 2008, 228(1): 51-59.
- [21] Jia L, Wu Z, Hao X, et al. Identification of a novel mitochondrial protein, short postembryonic roots 1 (SPR1), involved in root development and iron homeostasis in *Oryza sativa*[J]. *New Phytol*, 2011, 189(3): 843-855.
- [22] Hochholdinger F, Zimmermann R. Conserved and diverse mechanisms in root development[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(1):70-74.
- [23] Kitomi Y, Inahashi H, Takehisa H, et al. OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice[J]. *Plant Sci*, 2012 190:116-122.
- [24] Zhu Z X, Liu Y, Liu S J, et al. A gain-of-function mutation in OsIAA11 affects lateral root development in rice[J]. *Mol Plant*, 2012, 5(1):154-161.
- [25] Clowes F A L. Pattern in root meristem development in angiosperms[J]. *New Phytol*, 2000, 146(1):83-94.
- [26] Gilroy S, Jones D L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(2):56-60.
- [27] Dolan L, Janmaat K, Willemsen V, et al. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root[J]. *Development*, 1993, 119(1):71-84.
- [28] Kim C M, Park S H, Je B I, et al. *OsCSLD1*, a cellulose synthase-like D1 gene, is required for root hair morphogenesis in rice[J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(3):

- 1220-1230.
- [29] Yuo T, Shiotani K, Shitsukawa N, et al. *Root hairless 2* (*rth2*) mutant represents a loss-of-function allele of the cellulose synthase-like gene *OsCSLD1* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Breeding sci*, 2011, 61(3):225-233.
- [30] Yuo T, Toyota M, Ichii M, et al. Molecular cloning of a root hairless gene *rth1* in rice[J]. *Breeding sci*, 2009, 59(1):13-20.
- [31] Ding W N, Yu Z M, Tong Y L, et al. A transcription factor with a bHLH domain regulates root hair development in rice[J]. *Cell Res*, 2009, 19:1309-1311.
- [32] Yu Z M, Kang B, He X W, et al. Root hair-specific expansins modulate root hair elongation in rice[J]. *Plant J*, 2011, 66(5):725-734.
- [33] 吴伟明, 程式华. 水稻根系育种的意义与前景[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(2):174-180.

Progress Report: Cloning and Functional Study of Root-related Genes in Rice (*Oryza sativa* L.)

SHI Jun-ying¹, DING Wo-na², ZHU Shi-hua^{2*}

(1.School of Marine Science, Ningbo University, Ningbo 315211, China;

2.College of Science and Technology, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

Abstract: Rice root system is the primary organ for absorption of water and nutrients, which further affects the development of the ground-surface tissue and grain yield. Compared with the research on the ground-surface tissue, the study of root characterization and development is relatively inadequate because of the limited research methods and resources. Recently, there are significant research progresses in the cloning and functional study of root-related genes in rice. In this report, we summarize these achievements over the last several years and expect more root-related genes cloned, with which more clues can be provided for the future study of root system development and genetic materials for breeding.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); root system; gene cloning; gene function

(责任编辑 章践立)