

## 水稻超短根突变体 *ssr1* 的 遗传分析和基因定位

吴 晶<sup>1</sup>, 项显波<sup>1</sup>, 陆开形<sup>2</sup>, 朱世华<sup>2</sup>, 丁沃娜<sup>2\*</sup>

(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:** 该研究从甲基磺酸乙酯(EMS)诱变的籼稻‘Kasalath’突变体库中筛选到 1 个根系超短的突变体, 命名为 *ssr1* (*super short root 1*), 8 d 苗龄突变体的主根和不定根长度分别只有野生型的 8.89% 和 2.29%, 其不定根发生正常, 但侧根的发生和伸长都受到严重抑制, 且根毛也非常短。此外, *ssr1* 植株整体矮小, 株高不到野生型的一半。遗传分析结果表明, 该突变性状由 1 对隐性核基因控制。利用图位克隆技术将 SSR1 基因定位在第 9 染色体的 STS(sequence tagged site)分子标记 9g7047K 和 9g7290K 之间, 物理距离约为 243 kb, 在定位区间共发现 39 个预测基因, 经分析其中没有已克隆的根系发育基因。对 SSR1 的定位为进一步克隆该基因和阐明水稻根构型的分子机理奠定了基础。

**关键词:** 水稻; 超短根; 遗传分析; 基因定位

**中图分类号:** Q343.1<sup>+</sup>7 **文献标志码:** A

## Genetic Analysis and Gene Mapping of a Super Short Root Mutant *ssr1* in Rice (*Oryza sativa* L.)

WU Jing<sup>1</sup>, XIANG Xianbo<sup>1</sup>, LU Kaixing<sup>2</sup>, ZHU Shihua<sup>2</sup>, DING Wona<sup>2\*</sup>

(1 School of Marine Science, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang 315211, China; 2 College of Science and Technology, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang 315211, China)

**Abstract:** In this study, a mutant with super short primary and adventitious roots, less lateral roots and short root hairs was isolated from an EMS (ethyl methane sulfonate)-generated rice mutant library in the Kasalath background, designated as *ssr1* (*super short root 1*). At the 8 d old stage, the length of primary and adventitious roots of *ssr1* was only 8.89% and 2.29% of the wild type (WT), respectively. The initiation of adventitious roots of *ssr1* was similar as WT, while the initiation and elongation of lateral roots were severely impaired and root hairs were also much shorter than that of WT. Moreover, *ssr1* showed dwarf phenotype with plant height less than half of WT. Genetic analysis indicated that the mutant phenotype was controlled by a single recessive nuclear gene. Map-based cloning analysis located SSR1 to a 243 kb region between STS(sequence tagged site)markers 9g7047K and 9g7290K on chromosome 9. The region contains 39 putative genes with none reported to be related to root development of rice. This result will be helpful for the cloning of SSR1 and further characterization of molecular genetic mechanisms underlying root architecture in rice.

**Key words:** rice (*Oryza sativa* L.); super short root; genetic analysis; gene mapping

收稿日期: 2014-11-27; 修改稿收到日期: 2015-01-28

基金项目: 国家自然科学基金(31371595); 宁波市自然科学基金(2014A610198); 宁波大学胡岚优秀博士基金

作者简介: 吴 晶(1988—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事水稻根系基因功能研究。E-mail: wujing999@163.com

\* 通信作者: 丁沃娜, 博士, 副教授, 主要从事水稻分子生物学研究。E-mail: dwn@zju.edu.cn

根是植物长期适应陆地条件而形成的一个重要器官,由主根、侧根、不定根和根毛组成,主根、侧根和不定根又分为根基、根体和根尖三大区域。根尖是每条根生长最旺盛的部分,由成熟区、伸长区、分生区和根冠四部分组成,根构型是指同一根系中所有的根在生长介质中的空间造型和分布<sup>[1]</sup>。种子植物的根系一般分为直根系和须根系,大部分双子叶植物的根系为直根系,大部分单子叶植物的根系为须根系。根的功能主要有锚定植株,吸收和运输水分、无机盐和有机物,合成及分泌一些次生代谢产物<sup>[2]</sup>。

水稻是中国最重要的经济粮食作物,其种植面积约占经济粮食总种植面积的 40%,总产量约占经济粮食总产量的一半。随着对水稻根系研究的深入,根系对整个植株尤其对地上部的调节作用越来越受到关注,这些调节作用可能是由根系合成的一些次生代谢产物来完成。研究表明,根系对植株的调节作用非常复杂,主要包括:(1)调控气孔开关;(2)调节叶片光合作用;(3)控制叶片衰老进程等<sup>[3-5]</sup>。水稻根系形态对产量的影响已得到广泛的认同<sup>[6-7]</sup>,对水稻根系构型的研究为作物改良和提高水稻产量提供了新思路。

近年来,国内外通过 T-DNA 插入、EMS 诱变等方法筛选到了一系列与水稻根系发育相关的突变体,部分基因已被克隆,这些基因绝大多数属于核单基因隐性遗传,极少数属于核单基因半显性或核单基因显性遗传。它们在水稻 12 条染色体上都有分布,第 1~4 染色体上分布较多,每条染色体上有 7~9 个;第 5~8、11、12 染色体次之,有 3~6 个;第 9、10 染色体上则分布较少,只有 1~2 个,其中定位在第 9 染色体上的基因只有编码葡糖胺-6-磷酸乙酰转移酶的 *OsGNA1*<sup>[8]</sup>。已克隆的这些基因功能各不相同,它们参与了不同的信号通路,表明根系发育的调控机制很复杂,目前人们对其认知还很有限。更多水稻根系构型突变体的发掘和基因功能的研究将有利于根系生长发育调控网络的构建,为水稻根系育种提供宝贵的遗传材料和基因资源。

超短根突变体 *ssr1* 是从 EMS 诱变的籼稻‘Kasalath’突变体库中筛选而来,该突变体苗期的地上部明显矮化,主根、不定根和根毛的伸长受到严重抑制,侧根数量也极少,只有 2~3 条。本研究对 *ssr1* 进行了初步的表型鉴定、遗传分析和基因定位,为进一步克隆该基因和研究其功能奠定了基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 水稻材料及培养条件

水稻超短根突变体 *ssr1* 是由籼稻‘Kasalath’经 EMS 诱变后筛选得到。培养条件:光照 12 h,湿度 70%,白天 30℃,夜晚 22℃。水稻培养液的配方参照 Yoshida 等<sup>[9]</sup>,培养 8 d 后观察表型,用 Nikon D70s 相机进行整个植株及根部的拍摄,主根的根茎结合部用体视镜(Leica MZ95, Germany)进行观察。样本统计数为 20 株。

### 1.2 遗传分析和定位群体的构建

将突变体 *ssr1* 与野生型‘Kasalath’杂交获得  $F_1$ ,观察  $F_1$  表型并判断显隐性。 $F_1$  自交获得  $F_2$ ,培养 8 d 后观察并统计  $F_2$  植株长短根的分离比,并进行卡方检测。突变体 *ssr1* 与粳稻‘日本晴’杂交, $F_1$  自交获得的  $F_2$  群体里分离出来的超短根植株用于基因定位。

### 1.3 水稻突变基因的分子定位

采用简易 TPS 法<sup>[10]</sup>从水稻叶片中提取亲本、 $F_1$  以及  $F_2$  分离群体突变株的 DNA。

在已公布的简单重复序列(SSR)标记网站(<http://www.gramene.org/>)选取了 138 对均匀覆盖水稻 12 条染色体且具有‘Kasalath’与‘日本晴’多态性的 SSR 引物进行粗定位。根据浙江大学提供的‘Kasalath’与‘日本晴’全基因组 SNP 分析结果,设计 STS 引物。

PCR 扩增体系:1  $\mu$ L 模板 DNA、1  $\mu$ L 10 $\times$  PCR buffer、1.2  $\mu$ L 25 mmol/L  $MgCl_2$ 、0.3  $\mu$ L 2.5 mmol/L dNTP、0.3  $\mu$ L 10  $\mu$ mol/L 上下游引物、0.1  $\mu$ L 5 U/mL *Taq* DNA 聚合酶、5.8  $\mu$ L 超纯水。PCR 反应条件:94℃预变性 4 min;94℃变性 30 s,55℃退火 30 s,72℃延伸 30 s,34 个循环;72℃延伸 5 min。PCR 产物用于 6% 非变性聚丙烯酰胺凝胶 190 V 电泳 2.5 h,银染后显色分析并拍照。

## 2 结果与分析

### 2.1 突变体的表型鉴定

8 d 苗龄 *ssr1* 突变体的主根和不定根都很短,长度分别只有野生型的 8.89% 和 2.29%,其不定根发生能力正常,但侧根的发生受到严重抑制,只在靠近根基部位有 2~3 根,且长度也是显著变短。在体视镜下观察发现 *ssr1* 的侧根比野生型粗,且根毛也非常短。此外,*ssr1* 植株整体矮小,株高不到野生型的一半(图 1 和表 1)。

2.2 遗传分析

以突变体 *ssr1* 为母本,与野生型‘Kasalath’杂交,F<sub>1</sub> 植株个体表型与‘Kasalath’一致,根系形态正常。F<sub>1</sub> 自交获得 F<sub>2</sub> 群体,316 株 F<sub>2</sub> 植株中正常表型 244 株,超短根表型 72 株,经卡方检验符合 3∶1 分离比( $X^2=0.827\ 1<X^2_{0.05}=3.84$ ),表明该突变体表型是由 1 对隐性核基因控制的,将该基因命名为 SSR1。

2.3 SSR1 基因定位

选用 *ssr1*×‘日本晴’的 F<sub>2</sub> 群体作为定位群体,取 30 株 F<sub>2</sub> 群体中分离的超短根表型植株分别提取 DNA,然后各取等量 DNA 混成一个突变体库。以两亲本、F<sub>1</sub> 和突变体库的 DNA 做模板,对 125 对均匀覆盖水稻 12 条染色体的多态性 SSR 引物进行 PCR 扩增。发现 SSR1 与第 9 染色体上的 RM105 引物连锁。

根据浙江大学提供的‘Kasalath’与‘日本晴’全基因组 SNP 分析结果,在 RM105 引物附件设计了

5 对 STS 引物(表 2),以 *ssr1*×‘日本晴’的 F<sub>2</sub> 群体中挑选的 264 个超短根植株的单株 DNA 做模板,PCR 扩增 RM105 和新设计的 STS 引物,最终把 SSR1 基因定位在 9g7047K 和 9g7290K 引物之间,

表 1 8 d 苗龄的野生型和突变体 *ssr1* 的表型参数

Table 1 Phenotypic characteristics of 8-day old seedlings of the WT and <i>ssr1</i> mutant			
性状 Trait	野生型 WT	突变体 <i>ssr1</i>	
主根长 Primary root length/cm	15.08±0.96	1.34±0.25 **	
不定根长 Adventitious root length/cm <sup>a</sup>	5.67±0.63	0.13±0.10 **	
不定根数 Adventitious root number	3.65±1.35	3.95±1.05	
侧根长 Lateral root length/cm <sup>b</sup>	0.69±0.07	0.26±0.11 **	
侧根数 Lateral root number	167.05±18.05	2.60±0.60 **	
株高 Plant height/cm	14.42±1.01	6.26±0.81 **	

注:a.最长 3 根不定根长度的平均值;b.主根上最长 10 根侧根长度的平均值;\*.表示突变体和野生型在 0.01 水平上差异显著。

Note:a. Average of three longest adventitious roots on each plant;b. Average of ten longest lateral roots on each primary root;\*. Significant difference between WT and *ssr1* at the 0.01 probability level.

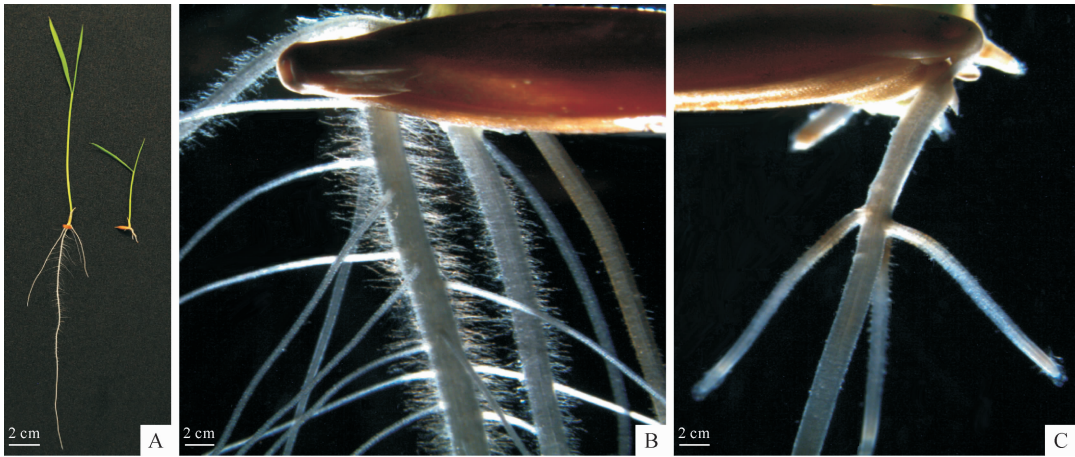


图 1 8 d 苗龄的野生型和突变体 *ssr1* 的表型鉴定

A. 野生型(左)和 *ssr1*(右)的全株照;B、C. 野生型(B)和 *ssr1*(C)根茎结合部的体视镜观察

Fig. 1 Phenotypic characterization of 8 d-old seedlings of the wild type (WT) and *ssr1* mutant

A. Plant morphology of the WT (left) and *ssr1* mutant (right); B, C. The rhizome junction of the WT (B) and *ssr1* mutant (C) under stereoscope

表 2 具有多态性的 SSR 及 STS 标记序列

Table 2 Sequences of polymorphic SSR and STS markers

引物名称 Primer name	上游引物 Forward sequence(5'→3')	下游引物 Reverse sequence(5'→3')
RM105	GTCTCGACCCATCGGAGCCAC	TGGTCGAGGTGGGGATCGGGTC
9g5097K	GTGGGGATGACATAGAGGTAG	GTGTGTAACAGCATCAACAG
9g6538K	ATCAGAATGCCTCAAAGCAAC	TCCAGCATTTTACAGCGTATC
9g7047K	GCTGCATGAGCTTTGAGCTAA	GGAGTATTGGAGAGGACGGTA
9g7290K	GCCACTCTCTTTTCCCCAT	AATGCGTCACATCCACCCAA
9g7968K	GTGGTAATTTACCTCAAATTC	GAAGGTGTCAAGTTGAAAGTC

表 3 定位区间内基因及其推测功能

Table 3 Gene names and their putative functions in the target interval

基因名称 Gene name	推测功能 Putative function
Os09g12380	无顶端分生组织蛋白 No apical meristem protein
Os09g12410	hAT 二聚结构域蛋白 HAT dimerisation domain-containing protein
Os09g12480	ulp1 蛋白酶家族蛋白 ULP1 protease family
Os09g12500	胚缺陷蛋白 1381 Embryo defective 1381
Os09g12530	糖基转移酶 Glycosyl transferase
Os09g12540	叶绿素 A/B 结合蛋白 Chlorophyll A-B binding protein
Os09g12560	亚铁螯合酶 2 Ferrochelatase-2
Os09g12570	泛素蛋白结合酶 Ubiquitin-conjugating enzyme
Os09g12590	转运体家族蛋白 Transporter family protein
Os09g12600	磷转运体 Phosphate/phosphate translocator
Os09g12620	GPI 锚定蛋白 GPI-anchored protein
Os09g12650	焦磷酸:果糖-6-磷酸 1-磷酸转移酶 $\alpha$ 亚基 Pyrophosphate-fructose 6-phosphate 1-phosphotransferase subunit alpha
Os09g12660	葡萄糖-1-磷酸腺苷酰基转移酶 Glucose-1-phosphate adenylyltransferase large subunit
Os09g12720	锌指 C3HC4 结构域蛋白 Zinc finger, C3HC4 type domain containing protein
Os09g12550、Os09g12710	G- $\beta$ 折叠结构域蛋白 G-beta repeat domain containing protein
Os09g12460、Os09g12690、Os09g12700、Os09g12360	反转录转座子蛋白 Retrotransposon protein
Os09g12440、Os09g12450、Os09g12490	反转录转座子蛋白 Retrotransposon protein
Os09g12420、Os09g12670、Os09g12370	转座子蛋白 Transposon protein
Os09g12430、Os09g12470、Os09g12520	假定蛋白 Hypothetical protein
Os09g12350、Os09g12390、Os09g12400、Os09g12510、Os09g12580	表达蛋白 expressed protein
Os09g12610、Os09g12615、Os09g12630、Os09g12640、Os09g12680	表达蛋白 expressed protein

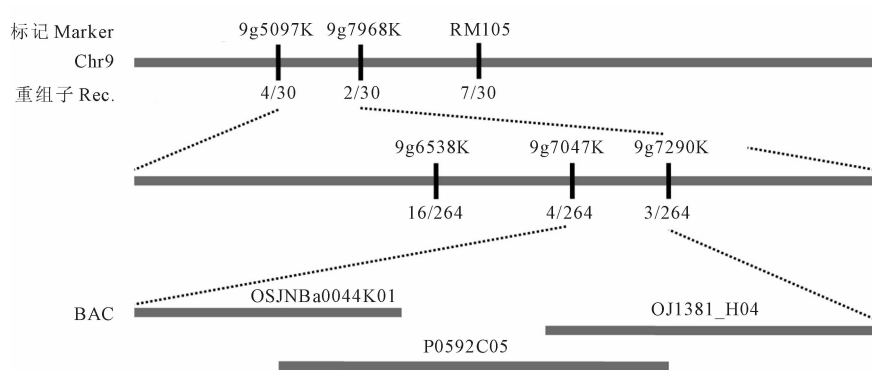


图 2 SSR1 基因定位

Fig. 2 The gene mapping of SSR1

物理距离约为 243 kb,该区间覆盖了 3 个 BAC 克隆:OSJNBa0044K01、P0592C05 和 OJ138\_H04(图 2)。根据网站(<http://rice.plantbiology.msu.edu/cgi-bin/gbrowse/rice/>)提供的水稻基因注释信息,在定位的区域中共发现 39 个预测基因:16 个功能基因、7 个反转录转座子、3 个转座子、3 个假定蛋白和 10 个未知表达蛋白,经分析这 39 个预测基因中没有已克隆的根系发育基因(表 3),因此 SSR1 是一个调控水稻根系发生的新基因。

### 3 讨论

对水稻根系发育相关基因的功能研究是解析其根系构型的重要途径之一。Scarpella 等<sup>[11]</sup>发现 RAL1 基因突变导致水稻主根缺失,不定根与侧根数减少,且长度变短,分蘖数也显著减少。Jia 等<sup>[12]</sup>克隆的 *OsCyt-inv1* 基因突变造成超短根表型,侧根变得粗壮且数目降低,地上部变短,育性下降。TDD1 基因功能缺失后主根长度只有野生型的 1/5,

不定根长度变短且数量减少,叶片变窄,地上部矮化严重<sup>[13]</sup>。*GLR3.1*、*OsGNA1* 和 *LRL6-1* 基因突变后突变体苗期的主根长度只有野生型的 1/4 左右,且地上部的生长受到不同程度的影响<sup>[8,14-15]</sup>。*OsDGL1*、*OsGLU3*、*OsCK11* 和 *OsARF12* 基因突变后的植株主根长度减短一半以上,且不定根与侧根的生长受到影响,地上部也相应变得矮小<sup>[16-19]</sup>。*OsCAND1*、*OsWOX11* 和 *CLR5* 基因突变导致主根长度为野生型的 2/3 左右,不定根数也不同程度的减少,其中 *OsCAND1* 功能缺失的突变体存活不到 2 周<sup>[20-22]</sup>。*OsMT2b*、*OsSPR1*、*OsTUA2*、*OsGatB* 和 *OsCOW* 功能缺失后突变体主根长度略微减短,不定根与侧根的长度或数量及育性都受影响,植株也表现矮化<sup>[23-27]</sup>。*OsJM1714* 编码的组蛋白去甲基化酶,*OsAGAP* 编码的 ARF-GTP 酶激活蛋白过表达的转基因植株均表现出主根长度略微减短,不定根、侧根长度减短且数量减少,地上部矮化<sup>[28-29]</sup>。

本研究从 EMS 诱变的籼稻‘Kasalath’突变体库中筛选到一个主根和不定根都超短的突变体 *ssr1*,主根长度还不到野生型的 1/10,侧根数量少且

变短变粗,此外,根毛也很短。遗传分析结果表明该突变性状由 1 对隐性核基因控制。比较发现 *ssr1* 表型与 *OsCyt-inv1* 功能缺失所形成的水稻超短根表型很相似,不同的是 *OsCyt-inv1* 突变体的侧根数目比 *ssr1* 多一些,但是长度更短<sup>[12]</sup>。*OsCyt-inv1* 也属于单基因核隐性遗传,定位在水稻第 2 染色体上,编码了一个碱性/中性蔗糖转化酶,细胞学实验发现短根原因主要是由于细胞伸长受阻所造成的,糖分析结果显示突变体中蔗糖不能降解成己糖,给突变体加入外源葡萄糖培养时,突变体的超短根表型最终恢复正常<sup>[12]</sup>。

本实验经图位克隆技术最终将 *SSR1* 定位在第 9 染色体的分子标记 9g7047K 和 9g7290K 之间,物理距离约为 243 kb,目前在第 9 染色体上已克隆的根系基因只有 *OsGNA1*<sup>[14]</sup>,它位于第 9 染色体长臂的后段,而 *SSR1* 基因位于第 9 染色体长臂的前段,因此 *SSR1* 是一个新的根系发育相关基因。经分析定位区间包含 39 个预测基因,对 *SSR1* 的定位为进一步克隆该基因和阐明水稻根构型分子机理奠定了基础。

## 参考文献:

- [1] LYNCH J P. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiology*, 1995, **109**(1): 7—13.
- [2] 严小龙. 根系生物学原理与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 13—22.
- [3] HUANG R F(黄荣峰), WANG X CH(王学臣). Advances in mechanism of stomatal movements[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*(应用与环境生物学报), 1996, **2**(3): 320—326(in Chinese).
- [4] DAVIES W J, ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, **42**: 55—76.
- [5] DUAN L SH(段留生), HAN B W(韩碧文), HE ZH P(何钟佩). The effects of correlation between leaf and other organs on leaf senescence[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 1998, **15**(1): 43—49(in Chinese).
- [6] COUDERT Y, PÉRIN C, COURTOIS B, et al. Genetic control of root development in rice, the model cereal[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, **15**(4): 219—226.
- [7] MORITA S, IWABUCHI A, YAMAZAKI K. Relationships between the growth direction of primary roots and yield in rice plants[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1986, **55**(4): 520—525.
- [8] 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 Physiology*, 2005, **138**(1): 232—242.
- [9] YOSHIDA S, FORNO D A, COCK J H, et al. Laboratory manual for physiological studies of rice[M]. Manila, Philippines: The International Rice Research Institute, 1976: 62.
- [10] ZHANG X Q, ZOU J S, ZHU H T, et al. Genetic analysis and gene mapping of an early flowering and multi-ovary mutant in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. *Hereditas*, 2008, **30**(10): 1 349—1 355.
- [11] SCARPELLA E, RUEB S, ANNEMARIE H, et al. The *RADICLELESS1* gene is required for vascular pattern formation in rice[J]. *De-*

- velopment, 2003, **130**(4): 645–658.
- [12] JIA L Q, ZHANG B T, MAO C Z, *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.
- [13] SAZUKA T, KAMIYA N, NISHIMURA T, *et al.* A rice tryptophan deficient dwarf mutant, *tdd1*, contains a reduced level of indole acetic acid and develops abnormal flowers and organless embryos [J]. *The Plant Journal*, 2009, **60**(2): 227–241.
- [14] 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.
- [15] 钟威麒. 水稻少侧根突变体 *lrl6-1* 的遗传分析与基因定位研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [16] QIN C, LI Y 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 Physiology*, 2013, **54**(1): 129–137.
- [17] 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]. *Molecular Plant*, 2012, **5**(1): 176–186.
- [18] LIU W, XU Z H, LUO D, *et al.* Roles of OsCK1, a rice casein kinase I, in root development and plant hormone sensitivity [J]. *The Plant Journal*, 2003, **36**(2): 189–202.
- [19] QI Y, WANG S, SHEN C, *et al.* OsARF12, a transcription activator on auxin response gene, regulates root elongation and affects iron accumulation in rice (*Oryza sativa*) [J]. *New Phytologist*, 2012, **193**(1): 109–120.
- [20] WANG X F, HE F F, MA X X, *et al.* OsCAND1 is required for crown root emergence in rice [J]. *Molecular Plant*, 2011, **4**(2): 289–299.
- [21] ZHAO Y, HU Y F, DAI M Q, *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.
- [22] 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]. *The Plant Journal*, 2011, **67**(3): 472–484.
- [23] YUAN J, CHEN D, REN Y J, *et al.* Characteristic and expression analysis of a metallothionein gene, *OsMT2b*, down-regulated by cytokinin suggests functions in root development and seed embryo germination of rice [J]. *Plant Physiology*, 2008, **146**(4): 1 637–1 650.
- [24] JIA L Q, WU Z C, 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 Phytologist*, 2011, **189**(3): 843–855.
- [25] 何芬芳. 水稻 *OsTUA2* 基因克隆与功能研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [26] 张欢欢. 水稻根系发育调控基因 *OsGatB* 的克隆与初步功能分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2011.
- [27] WOO Y M, PARK H J, SUUDI M, *et al.* Constitutively wilted 1, a member of the rice *YUCCA* gene family, is required for maintaining water homeostasis and an appropriate root to shoot ratio [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, **65**(1–2): 125–136.
- [28] 秦 巧. *OsJM714* 调控水稻根系发育与生长素含量的功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [29] ZHUANG X L, JIANG J F, LI J H, *et al.* Over-expression of *OsAGAP*, an ARF-GAP, interferes with auxin influx, vesicle trafficking and root development [J]. *The Plant Journal*, 2006, **48**(4): 581–591.

(编辑: 宋亚珍)