

# 水稻“光身”突变体 *glr3* 的遗传分析及基因定位

宋海冰<sup>1,2</sup>, 汪斌<sup>1,3</sup>, 陈壬杰<sup>1,2</sup>, 郑小雅<sup>1,2</sup>, 于世波<sup>1,2</sup>, 兰涛<sup>1,2</sup>

1. 福建农林大学, 作物遗传育种与综合利用省部共建教育部重点实验室, 福州 350002;
2. 福建农林大学, 福建省作物设计育种重点实验室, 福州 350002;
3. 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002

**摘要:** 在籼稻品种 R401 辐射诱变的 M<sub>2</sub> 群体中筛选到一个叶片表皮光滑突变体, 在正常条件下, 突变体叶片和颖壳光滑无毛。以毛叶粳稻品种 Nipponbare 和“光身”突变体作为亲本, 构建了一个 F<sub>2</sub> 群体, 通过调查该群体在正常种植条件下的表现, 发现 Nipponbare 和“光身”突变体控制表皮毛性状的差异受单个主基因控制且“光身”为隐性, 将该基因暂时命名为 *GLR3*。利用该 F<sub>2</sub> 群体, 采用 BSA 法将 *GLR3* 定位在第 6 染色体上, 进一步对 F<sub>2</sub> 群体中 417 个典型的叶片光滑单株进行分子标记分析, 将该基因定位在 InDel 标记 ID27101 和 ID27199 之间, 与两标记相距皆为 0.1 cM, 两标记的物理位置相距 98 kb。

**关键词:** 水稻; 光身; 遗传分析; 基因定位

## Genetic analysis and gene mapping of the glabrous leaf and hull mutant *glr3* in rice (*Oryza sativa* L.)

Haibing Song<sup>1,2</sup>, Bin Wang<sup>1,3</sup>, Renjie Chen<sup>1,2</sup>, Xiaoya Zheng<sup>1,2</sup>, Shibo Yu<sup>1,2</sup>, Tao Lan<sup>1,2</sup>

1. Key Laboratory of Ministry of Education for Genetics, Breeding and Multiple Utilization of Crops, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;
2. Fujian Provincial Key Laboratory of Crop Breeding by Design, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;
3. College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

**Abstract:** We obtained a glabrous leaf and hull mutant from a population of radiation mutagenesis of an indica rice cultivar R401. The mutant produced smooth leaves and hairless glumes under normal growth conditions. An F<sub>2</sub> population was developed from a cross between a japonica cultivar Nipponbare and the glabrous leaf and hull mutant. By investigating the performance of the F<sub>2</sub> population, we found that the mutant phenotype was controlled by a single recessive gene, temporarily designated *GLR3*. Bulk segregant analysis (BSA) based on the F<sub>2</sub> mapping population revealed that *GLR3* is located on chromosome 6. By analyzing 417 typical glabrous leaf F<sub>2</sub> plants using molecular

收稿日期: 2016-04-05; 修回日期: 2016-06-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31671688), 福建省自然科学基金项目(编号: 2015J01094)和福建省教育厅科技计划项目(编号: JK2012014)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China(No. 31671688), Natural Science Foundation of Fujian Province(No. 2015J01094) and Science and Technology Project of the Education Department of Fujian Province(No. JK2012014)]

作者简介: 宋海冰, 硕士研究生, 专业方向: 作物遗传育种。E-mail: 359867517@qq.com

汪斌, 博士, 副教授, 研究方向: 遗传学。E-mail: wangbin\_doc@163.com

宋海冰和汪斌为并列第一作者。

通讯作者: 兰涛, 博士, 副教授, 研究方向: 植物抗逆遗传。E-mail: tlan@fafu.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.16-114

网络出版时间: 2016/8/16 16:10:00

URI: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20160816.1610.004.html>

markers, *GLR3* was mapped to a 0.2 cM interval between InDel markers ID27101 and ID27199, and the physical distance between the two markers is 98 kb. Thus we have mapped the gene *GLR3*, and our work will provide basis for future mechanistic analysis of *GLR3* function.

**Keywords:** rice; glabrous leaf and hull; genetic analysis; gene mapping

普通栽培稻中叶片、茎秆、颖壳无毛类型的水稻称为光身稻, 又名光叶稻, 是一种优势水稻种群, 主要集中分布在非洲、美洲以及我国的云贵高原等地, 其株型偏矮, 不易倒伏, 穗大米质优, 利于生产加工<sup>[1]</sup>。植物表皮毛是大多数陆生植物表皮组织向外延伸的一种特殊结构<sup>[2,3]</sup>, 由单细胞或多细胞构成, 形态多种多样<sup>[4]</sup>。植物表皮毛的主要功能是增加表皮组织保护层厚度, 有效减少植物热量和水分散失, 一定程度上避免病虫害侵染及外在的机械损伤<sup>[3]</sup>。另外, 有些表皮毛还可分泌出一些化学物质来抵御生物和非生物的胁迫以及信号传递<sup>[5~7]</sup>。

植物表皮毛是研究细胞分化的一种有效模式。目前, 关于拟南芥表皮毛发育的分子基础已有较多报道, 主要受转录因子调控。表皮毛起始的正调控基因包括 *GLABRA1* (*GL1*)<sup>[8]</sup>、*GLABRA2* (*GL2*)<sup>[9]</sup>、*GLABRA3* (*GL3*)、*ENHANCER OF GLABRA3* (*EGL3*)<sup>[10]</sup> 和 *TRANSPARENT TESTA GLABRA 1* (*TTG1*)<sup>[11]</sup>。*GL1*、*GL3*/*EGL3* 和 *TTG1* 形成一个 MYB-bHLH-WD40 (MBW) 三蛋白复合体, 诱导下游基因 *GL2* 表达<sup>[12]</sup>。*TTG2* 是 *TTG1* 和 *GL1* 的下游基因, 功能与 *GL2* 相似<sup>[13]</sup>。第一个被鉴定的表皮毛发育负调节因子是 *TRIPTYCHON* (*TRY*)<sup>[14]</sup>, MYB 转录因子 *TRICHOMELESS1* (*TCL1*) 和 *TCL2* 对表皮毛发育也起负调节作用, 而且 *TRY*、*TCL1* 和 *TCL2* 受 MBW 蛋白复合体诱导表达, 产物进入邻近细胞从而抑制周围细胞表皮毛起始<sup>[15,16]</sup>。另外, bHLH 转录因子的 IIIf 亚家族成员 *AtMYC1* 也是表皮毛起始的调节因子<sup>[10]</sup>。最近发现植物特有的 RAV 家族的两个转录因子 *TEM1* 和 *TEM2* 在表皮毛起始中起负调控作用, 而且其作用的组织部位也涉及表皮层下面的叶肉层<sup>[17]</sup>。表皮毛起始也受非转录因子调控,  $\beta$  类输入蛋白 *SAD2* 通过影响 *GL3* 的功能从而调控表皮毛起始<sup>[18]</sup>, 受体类细胞质激酶 *AtRLCK VI\_A3* 和 26S 蛋白酶体亚基 *RPN1a* 也通过各自途径影响表皮毛分支<sup>[19,20]</sup>。

关于光身稻的遗传特征, 李金军等<sup>[21]</sup>认为美国

典型光叶品种 Rico No.1 的光叶特性受隐性单基因控制。钱前等<sup>[22]</sup>认为叶毛和稃毛这两个性状受主效基因和若干微效基因控制。目前已有几个水稻“光身”基因定位的报道, 主要在第 5、第 1 和第 6 染色体上, 其中第 5 染色体上的基因已得到证实。Li 等<sup>[23]</sup>利用籼稻 93-11 的光身突变体和洪隽等<sup>[24]</sup>利用光叶粳稻 AP9 将光身基因 *gl1* 定位在第 5 染色体 971~1026 kb 之间, 并且发现突变体的 Os05g0118900 有一个 A/T 的 SNP, 因此将其定为候选基因。而 Li 等<sup>[25]</sup>利用光叶品种 Jia64、Zhang 等<sup>[26]</sup>利用云南光身稻 HKM、Angeles-Shim 等<sup>[27]</sup>利用光叶染色体替换系 GLSL15 分别将光身基因 *glr1*、*nuda/gl-1*、*dep* 定位在第 5 染色体的相似区间, 通过遗传互补实验和 RNA 干扰实验证实该区间内基因 Os05g0118700 (*OsWOX3B*) 就是光身基因, 该基因是一个 *WUSCHEL* 类似基因。*GL1* 和 *GLR1* (*NUDA/GL-1*、*DEP*) 都在第 5 染色体, 而且位置非常接近 (物理位置分别为 990 kb 和 978 kb), 虽然预测上有差异, 但推测它们是同一基因的可能性较大。水稻第 1 染色体上只报道了一个定位在 84.7 kb 区间内的光身基因 *glr2*<sup>[28]</sup>。Zeng 等<sup>[29]</sup>将毛叶基因 *GL6* 定位在第 6 染色体 79 kb 的区间内。水稻第 6 染色体的另一个光叶基因 *GLL* 的候选基因来自 T-DNA 插入突变, 该基因位于第 6 染色体 1416 kb 处<sup>[30]</sup>。目前, 已报道与水稻表皮毛相关的数量性状基因座 (QTL) 主要有 qLH-6a、qLH-6b 和 qHH-6, 它们皆位于水稻第 6 染色体<sup>[22]</sup>。

单子叶模式植物水稻的表皮毛主要有两种类型: 巨绒毛 (Macro-hairs) 和微绒毛 (Micro-hairs)。巨绒毛分布在水稻叶片的维管束 (叶脉) 上, 微绒毛分布在叶脉附近的肾型细胞两侧的表皮细胞之间, 即气孔和运动细胞周围<sup>[31]</sup>。2013 年本实验室从籼稻品种 R401 辐射的突变体库中筛选到一株“光身”突变体, 本研究对突变体表皮毛性状进行了显微观察、遗传分析和基因定位。

1 材料和方法

1.1 材料

籼稻品种 R401，来源于 R401 辐射诱变的“光身”突变体，粳稻品种 Nipponbare，突变体和 Nipponbare 杂交得到的 F<sub>1</sub> 及其自交产生的 F<sub>2</sub> 群体。光身稻 Lemont 作为“光身”对照品种。

1.2 表型鉴定及遗传分析

2015 年早季田间种植亲本、F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 群体，肥水管理同一般大田。分别在分蘖期、拔节期和抽穗期对亲本、F<sub>1</sub> 和 F<sub>2</sub> 群体单株进行表型鉴定、数据记录和处理。以手指自叶尖向叶基部滑动触摸叶片表面和边缘判断叶片粗糙程度作为表型鉴定依据。同时，取不同生育期植株的叶片进行制片，并利用体式显微镜观察、拍照。表型鉴定以光身稻 Lemont 作为对照。

1.3 SSLP 分析及基因定位

利用 SDS 小量法<sup>[32]</sup>提取亲本及 F<sub>2</sub> 群体中典型的叶片光滑植株的基因组 DNA。采用集团分离分析法(Bulked segregation analysis, BSA) 在 F<sub>2</sub> 光身群体 DNA 中随机挑选 10 份 DNA 等量混合构成“光身池”。使用自主开发分布在水稻 12 条染色体上的 102 对简单序列重复(Simple sequence repeat, SSR)引物对两个亲本和“光身池”进行简单序列长度多态性(Simple sequence length polymorphism, SSLP)分析，寻找目标基因的连锁标记。PCR 扩增体系为 20 μL，其中包括 2 μL 10×Buffer，0.1 μL dNTPs(10 mmol/L)，1 U *Taq* 酶，1.5 μL 引物(5 μmol/L)，1 μL 模板 DNA

(50 ng)，以上试剂购自 TIANGEN 公司。PCR 扩增程序为：95℃预变性 3 min；94℃变性 30 s，55℃复性 30 s，72℃延伸 30 s，共进行 35 个循环；最后 72℃延伸 7 min。PCR 产物在 6%的非变性聚丙烯酰胺凝胶中电泳分离，银染显色。

利用筛选到的连锁标记及其周围标记对 F<sub>2</sub> 光身群体进行 SSLP 标记连锁分析。在与目标基因连锁的最近标记区间内继续寻找 SSR 标记和开发插入/缺失(Insertion/Deletion, InDel)标记，并对 F<sub>2</sub> 光身群体进行标记连锁分析，所用标记见表 1。记录数据并用 Mapmaker3.0 软件进行连锁分析并计算遗传距离。

2 结果与分析

2.1 “光身”突变体的叶片和种子光滑

野生型水稻 R401 叶片表面粗糙，手指自叶尖向叶基部滑动触摸有阻滞感，“光身”突变体水稻叶片表面触摸光滑。在体视显微镜下可以观察到野生型水稻 R401 叶片边缘有突刺，表皮叶脉附近分布着钩状刺毛(图 1A)，成熟种子颖壳上布满绒毛(图 1C，左)。而“光身”突变体水稻叶片边缘突刺消失，表皮叶脉上钩状刺毛缺失(图 1B)，同时成熟种子颖壳上的毛状体明显退化(图 1C，右)。观察结果与手感一致。

2.2 “光身”性状受 1 对隐性基因控制

Nipponbare 和“光身”突变体杂交产生的 F<sub>1</sub> 代表现为叶片表面粗糙、边缘有突刺，成熟种子颖壳上布满绒毛，与亲本 Nipponbare 表型一致。在 F<sub>2</sub> 分

表 1 水稻 *GLR3* 定位所用标记

Table 1 Molecular markers used for *GLR3* gene mapping in rice

标记名称	标记类型	物理位置(kb)	正向引物(5' 3')	反向引物(5' 3')
RM528	SSR	26 555	GGAGGAGAACCATATTGGCAAG	AGCTTGGACCACTTTCAACACTA
ID26847	InDel	26 847	CTGCCTTCATCATAGTGGA	GCTAATGGAGCATGATTTT
ID27038	InDel	27 038	CGGGACCCAGAACAAGACC	CGACCCTATCCATTTCCATCC
ID27101	InDel	27 101	TAGCTCCAACATGCATTCTA	AATCAACCTAAACAGGGAT
ID27199	InDel	27 199	TAGTTAGGCAGGTAGAGGC	CAAAGACTGAAACGAAATCA
ID27405	InDel	27 405	TCCCAATTTTAGACTTTGT	TGACGATATGCTCCTGTTA
RM20566	SSR	27 598	CTTCTCCTTGCTGTCTGATCG	AGGAGACGTTGCTGCAGTTGG
RM400	SSR	28 432	TTACACCAGGCTACCCAAACTCG	TTGCTGAGTTCCCTCGTCTATCC

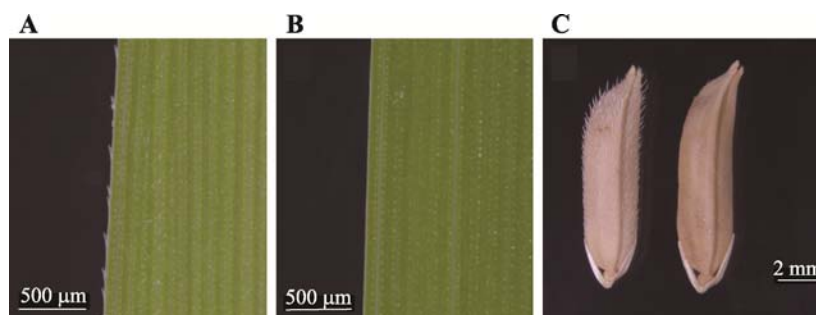


图 1 水稻野生型 R401 和光身突变体 *glr3* 叶片及种子颖壳表型特征

Fig. 1 Leaf and grain phenotypes of wild-type R401 and mutant *glr3*

A: R401 叶片; B: 突变体叶片; C: R401(左)和突变体(右)成熟种子。

离群体中, 有 1231 个植株表现为叶片粗糙, 颖壳上有绒毛, 417 个植株叶片光滑, 颖壳上毛状体明显退化, 两者之比为 2.95:1,  $\chi^2 = 0.081$  ( $0.75 < P = 0.78 < 0.9$ ), 符合 3:1 的分离比。以上结果表明, 水稻“光身”为隐性性状, 且由 1 对基因控制。本研究将该基因暂时命名为 *GLR3* (Glabrous rice 3)。

### 2.3 “光身”基因位于 6 号染色体 98 kb 区间内

利用自主开发的 102 对 SSR 引物在 Nipponbare 和突变体之间筛选到 94 对多态性引物, 多态性达到 92.2%。利用这些多态性 SSR 引物和 BSA 法, 筛选出 6 号染色体上的 SSR 标记 RM400 与 *GLR3* 基因连锁。利用 SSR 标记 RM400 附近的其他多态性 SSR 引物对  $F_2$  群体中典型“光身”植株进行 SSLP 标记连锁分析, 将 *GLR3* 基因定位在 RM528 和 RM400 之间。在这两个标记之间进一步寻找和筛选多态性 SSR 标记和 InDel 标记, 并对  $F_2$  群体中典型“光身”植株进行分子标记连锁分析, 进而将 *GLR3* 基因定位在水稻 6 号染色体长臂 InDel 标记 ID27101 和 ID27199 之间, *GLR3* 基因距两侧标记皆为 0.1 cM (图 2)。

根据标记所在染色体的物理位置, 可知标记 ID27101 和 ID27199 之间的物理距离为 98 kb。水稻注释计划数据库(The Rice Annotation Project Database, RAP-DB)预测 Nipponbare 基因组在该区间有 7 个蛋白编码基因和 1 个非蛋白编码基因, 在蛋白编码基因中 Os06g0659100 的注释名称为 *OsSPL10*, Os06g0659300 的注释名称为 *OsVLN3*, Os06g0659500 的注释名称为 *OsGRX18*。密歇根州立大学水稻基因组注释计划(MSU Rice Genome Annotation Project, MSU-RGAP)预测 Nipponbare 基因组在该区间

有 11 个蛋白编码基因, 其中 LOC\_Os06g44860 的注释名称为 *OsSPL10*, LOC\_Os06g44910 的注释名称为 *OsGrx\_C4*, LOC\_Os06g44920 的注释名称为 *OsF-BDUF34*。两者中共有的注释基因名称是 *OsSPL10* (Os06g0659100 和 LOC\_Os06g44860), 同时, 两者中有 5 个注释基因位置一致 (Os06g0659100 和 LOC\_Os06g44860、Os06g0659300 和 LOC\_Os06g44890、Os06g0659400 和 LOC\_Os06g44900、Os06g0659600 和 LOC\_Os06g44920、Os06g0659800 和 LOC\_Os06g44930) (表 2)。

## 3 讨论

本研究利用一个水稻“光身”突变体 *glr3* 和毛叶粳稻 Nipponbare 杂交构建的  $F_2$  群体对水稻“光身”性状进行遗传分析, 结果表明该性状受隐性单基因控制。无论是水稻光叶品种 Rico No.1<sup>[21]</sup>、AP9<sup>[24]</sup>、Jia64<sup>[25]</sup>、HKM<sup>[26]</sup> 和 GLSL15 (染色体替换系)<sup>[27]</sup>, 还是光身突变体 *gli*<sup>[23]</sup> 和 *glr2*<sup>[28]</sup>, 遗传分析表明光身性状都受隐性单基因控制。数量性状遗传分析和 QTL 定位的结果表明叶毛和稃毛这两个性状受主效基因和若干微效基因控制<sup>[22]</sup>。可见, 水稻表皮毛的遗传控制中存在主效基因, 本研究结果与前人研究的报道结果一致。

基于遗传分析构建的  $F_2$  群体, 利用 BSA 法和分子标记将 *GLR3* 基因定位在第 6 染色体 27 101~27 199 kb 之间。Zeng 等<sup>[29]</sup> 利用毛叶水稻 75-1-127 和籼稻明恢 63 将毛叶基因 *GL6* 定位在第 6 染色体 27 008~27 087 kb 之间, 该区间与 *GLR3* 的定位区间相邻, 但没有重叠。钱前等<sup>[22]</sup> 利用籼稻窄叶青 8 号和粳稻京系 17 在第 6 染色体上相邻部位检测到两个

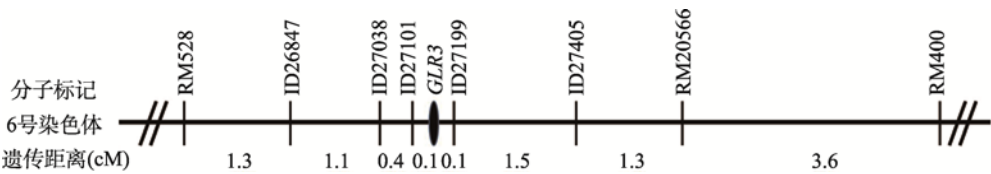


图 2 水稻 *GLR3* 基因在 6 号染色体的局部连锁图  
Fig. 2 Genetic linkage map of *GLR3* on the long arm of chromosome 6

表 2 RAP-DB 和 MSU-RGAP 两个网站对 98 kb Nipponbare 基因组目标区段内的注释结果  
Table 2 Gene annotation of the 98 kb targeted region of the *Nipponbare* genome on the two websites of RAP-DB and MSU-RGAP

RAP-ID	位置(kb)	名称	注释
Os06g0659100	27114~27117	<i>OsSPL10</i>	Similar to squamosa-promoter binding protein 1
Os06g0659200	27123~27128		Intron maturase, type family protein
Os06g0659300	27135~27144	<i>OsVLN3</i>	Similar to actin filament bundling protein P-115-ABP
Os06g0659400	27148~27150		Protein of unknown function DUF231, plant domain containing protein
Os06g0659500	27152~27153	<i>OsGRX18</i>	Similar to glutaredoxin
Os06g0659600	27154~27156		Hypothetical protein
Os06g0659750	27162~27162		Non-protein coding transcript
Os06g0659800	27162~27163		Conserved hypothetical protein
MSU-ID	位置(kb)	名称	注释
LOC_Os06g44860	27114~27117	<i>OsSPL10</i>	SBP-box gene family member, expressed
LOC_Os06g44870	27123~27124		Expressed protein
LOC_Os06g44880	27126~27130		Type intron maturase protein, putative, expressed
LOC_Os06g44890	27135~27144		Villin protein, putative, expressed
LOC_Os06g44900	27148~27150		Leaf senescence related protein, putative, expressed
LOC_Os06g44910	27151~27154	<i>OsGrx_C4</i>	Glutaredoxin subgroup I, expressed
LOC_Os06g44920	27154~27156	<i>OsFBDUF34</i>	F-box and DUF domain containing protein, expressed
LOC_Os06g44930	27162~27163		Expressed protein
LOC_Os06g44940	27179~27179		Retrotransposon protein, putative, unclassified, expressed
LOC_Os06g44950	27184~27190		Retrotransposon protein, putative, unclassified, expressed
LOC_Os06g44960	27191~27194		Retrotransposon protein, putative, unclassified, expressed

与叶毛有关的主效 QTL ,贡献率分别为 40.0% (qLH-6a) 和 58.2%(qLH-6b) ,同时在第 6 染色体上也检测到一个控制稃毛的 QTL ,贡献率为 14.5% (qHH-6)。qLH-6b 的右侧标记 GA216 位于第 6 染色体 27 253 kb 处 ,左侧标记 K9D2D7D 无法查出物理位置 ,但根据两标记的遗传距离 17.2 cM 推算 ,qLH-6b 的支撑区间应该覆盖了 *GLR3* 和 *GL6* 的标记区间。可见 ,*GLR3* 的定位区间可信度很大 ,*GLR3* 和 *GL6* 是否为同一等位基因 ,还需进一步深入研究。

在 *GLR3* 基因所定位的水稻第 6 染色体 98 kb 区间内 ,RAP-DB 和 MSU-RGAP 两个网站里共有 5

个基因有名称注释 ,分别为 *OsSPL10*、*OsVLN3*、*OsGRX18*、*OsGrx\_C4* 和 *OsFBDUF34*。*OsGRX18* 和 *OsGrx\_C4* 为谷氧还蛋白相似蛋白基因 ,影响植物生长和对砷的耐受性<sup>[33]</sup> ,控制初生根生长<sup>[34]</sup>。*OsVLN3* 是肌动蛋白纤维捆绑蛋白 P-115-ABP 的类似蛋白基因 ,而 P-115-ABP 是植物绒毛蛋白的同源物<sup>[35]</sup> ,以钙离子敏感方式加速肌动蛋白聚合与解聚<sup>[36]</sup>。*OsFBDUF34* 属于 F-box 超家族 ,F-box 蛋白在植物上主要有自交不亲和<sup>[37]</sup>、细胞增殖等功能<sup>[38]</sup>。*OsSPL10* 是两个网站共有的注释基因 ,可见其特征保守。*SQUAMOSA*-promoter binding protein-like(*SPL*)



基因是 *SBP* 类似基因, 推测编码转录因子, 且为植物所特有<sup>[39,40]</sup>, 在植物发育的多个方面扮演重要角色, 其中, 对表皮毛发育调控作用明显<sup>[16,41]</sup>。聚类分析表明 *OsSPL10* 与拟南芥 *SPL8* 基因处于同一小组<sup>[42]</sup>。*SPL8* 是拟南芥中参与表皮毛生长调控的第一个 *SPL* 基因, 其突变体花序顶端萼片远轴面表皮毛数目少于野生型<sup>[43]</sup>, 而过量表达导致萼片远轴面表皮毛密度明显提高<sup>[44]</sup>。本研究中水稻“光身”突变体 *glr3* 的表皮毛密度显著降低, 有些部位甚至没有, 与拟南芥 *spl8* 突变体表型相似。可见 *OsSPL10* 与突变体 *glr3* 的表型关系密切, 可以作为重点候选基因进行后续研究。

叶片表皮光滑、种子颖壳没有毛状体是水稻的一个特殊性状, 尤其在非洲和美洲的栽培稻中多见。光身稻大多茎秆粗壮、不易倒伏, 后代杂种优势明显, 同时它能减少收割时表皮毛对人类皮肤的刺激, 增加仓储量。对于植物表皮毛发育相关基因的研究, 拟南芥中报道较多, 迄今为止已克隆和功能鉴定了多个与表皮毛发育相关的调控基因, 但水稻中相关研究的报道较少。本研究中“光身”突变体的叶片和颖壳上的表皮毛密度显著降低, 在许多部位甚至没有, 因此推测该基因在水稻表皮毛发育中扮演着重要角色, 而且在育种利用中比较方便。因此, 定位和克隆水稻“光身”基因, 无论在水稻细胞分化、毛状体发育的理论研究, 还是在水稻生产实践中, 都具有重要意义。

## 参考文献(References):

- [1] Zhao CZ, Yang CD, Wu LB, Qi XF, Huang FS, Hu PS, Luo J. Studies of culture character in glabrous rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 1999, 25(1): 82–85. 赵成章, 杨长登, 吴连斌, 戚秀芳, 黄发松, 胡培松, 罗矩. 光身稻的培养特性研究. *作物学报*, 1999, 25(1): 82–85. [DOI]
- [2] Johnson HB. Plant pubescence: An ecological perspective. *Bot Rev*, 1975, 41(3): 233–258. [DOI]
- [3] Szymanski DB, Lloyd AM, Marks MD. Progress in the molecular genetic analysis of trichome initiation and morphogenesis in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 214–219. [DOI]
- [4] Pu L, Suo JF, Xue YB. Molecular control of plant trichome development. *Acta Genet Sin*, 2003, 30(11): 1078–1084.
- [5] 普莉, 索金凤, 薛勇彪. 植物表皮毛发育的分子遗传控制. *遗传学报*, 2003, 30(11): 1078–1084. [DOI]
- [5] Serna L, Martin C. Trichomes: different regulatory networks lead to convergent structures. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(6): 274–280. [DOI]
- [6] Ishida T, Kurata T, Okada K, Wada T. A genetic regulatory network in the development of trichomes and root hairs. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 365–386. [DOI]
- [7] Yan A, Pan JB, An LZ, Gan YB, Feng HY. The responses of trichome mutants to enhanced ultraviolet-B radiation in *Arabidopsis thaliana*. *J Photochem Photobiol B*, 2012, 113: 29–35. [DOI]
- [8] Herman PL, Marks MD. Trichome development in *Arabidopsis thaliana*. II. Isolation and complementation of the *GLABROUS1* gene. *Plant Cell*, 1989, 1(11): 1051–1055. [DOI]
- [9] Rerie WG, Feldmann KA, Marks MD. The *GLABRA2* gene encodes a homeo domain protein required for normal trichome development in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 1994, 8(12): 1388–1399. [DOI]
- [10] Zhao HT, Wang XX, Zhu DD, Cui SJ, Li X, Cao Y, Ma LG. A single amino acid substitution in IIIf subfamily of basic Helix-Loop-Helix transcription factor *AtMYC1* leads to trichome and root hair patterning defects by abolishing its interaction with partner proteins in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2012, 287(17): 14109–14121. [DOI]
- [11] Walker AR, Davison PA, Bolognesi-Winfield AC, James CM, Srinivasan N, Blundell TL, Esch JJ, Marks MD, Gray JC. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. *Plant Cell*, 1999, 11(7): 1337–1350. [DOI]
- [12] Di Cristina M, Sessa G, Dolan L, Linstead P, Baima S, Ruberti I, Morelli G. The *Arabidopsis* *Athb-10* (*GLABRA2*) is an HD-Zip protein required for regulation of root hair development. *Plant J*, 2002, 10(3): 393–402. [DOI]
- [13] Johnson CS, Kolevski B, Smyth DR. *TRANSPARENT TESTA GLABRA2*, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1359–1375. [DOI]
- [14] Hülskamp M, Miséra S, Jürgens G. Genetic dissection of trichome cell development in *Arabidopsis*. *Cell*, 1994, 76(3): 555–566. [DOI]
- [15] Yu N, Cai WJ, Wang SC, Shan CM, Wang LJ, Chen XY.

- Temporal control of trichome distribution by micro-RNA156-targeted *SPL* genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2322–2335. [DOI]
- [16] Gan LJ, Xia K, Chen JG, Wang SC. Functional characterization of TRICHOMELESS2, a new single-repeat R3 MYB transcription factor in the regulation of trichome patterning in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 176. [DOI]
- [17] Matías-Hernández L, Aguilar-Jaramillo AE, Osnato M, Weinstain R, Shani E, Suárez-López P, Pelaz S. TEMPRANILLO reveals the mesophyll as crucial for epidermal trichome formation. *Plant Physiol*, 2016, 170(3): 1624–1639. [DOI]
- [18] Gao Y, Gong XM, Cao WH, Zhao JF, Fu LQ, Wang XC, Schumaker KS, Guo Y. SAD2 in *Arabidopsis* functions in trichome initiation through mediating GL3 function and regulating *GL1*, *TTG1* and *GL2* expression. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50(7): 906–917. [DOI]
- [19] Reiner T, Hoefle C, Huesmann C, Ménesi D, Fehér A, Hückelhoven R. The *Arabidopsis* ROP-activated receptor-like cytoplasmic kinase RLCK VI\_A3 is involved in control of basal resistance to powdery mildew and trichome branching. *Plant Cell Rep*, 2015, 34(3): 457–468. [DOI]
- [20] Yu DS, Yu F, Du CQ, Li XS, Zhao XY, Liu XM. RPN1a, a subunit of the 26S proteasome, controls trichome development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 88: 82–88. [DOI]
- [21] Li JJ, Lin ZK, Chen HZ, Xu ML. The inheritance of glabrous-leaf character in rice variety Rico No.1. *Acta Agric Zhejiangensis*, 1993, 5(4): 233–234. 李金军, 林正魁, 陈鸿藻, 徐美玲. 水稻品种 Rico No.1 光叶特性的遗传. *浙江农业学报*, 1993, 5(4): 233–234. [DOI]
- [22] Qian Q, He P, Zheng XW, Chen Y, Zhu LH. Genetic analysis of morphological index and its related taxonomic traits for classification of indica/japonica rice. *Sci China Ser C*, 2000, 43(2): 113–119. [DOI]
- [23] Li WQ, Wu JG, Weng SL, Zhang DP, Zhang YJ, Shi CH. Characterization and fine mapping of the glabrous leaf and hull mutants (*gl1*) in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 2010, 29(6): 617–627. [DOI]
- [24] Hong J, Wang QZ, Fu HW, Wu DX, Shu QY. Fine mapping and candidate gene analysis of glabrous leaf and hull gene (*gl1*) in rice (*Oryza sativa* L.). *J Nucl Agric Sci*, 2011, 25(6): 1088–1093. 洪隽, 王启钊, 富昊伟, 吴殿星, 舒庆尧. 水稻光叶性状基因 *gl1* 的精细定位与候选基因分析. *核农学报*, 2011, 25(6): 1088–1093. [DOI]
- [25] Li JJ, Yuan YD, Lu ZF, Yang LS, Gao RC, Lu JG, Li JY, Xiong GS. *Glabrous Rice 1*, encoding a homeodomain protein, regulates trichome development in rice. *Rice*, 2012, 5: 32. [DOI]
- [26] Zhang HL, Wu K, Wang YF, Peng Y, Hu FY, Wen L, Han B, Qian Q, Teng S. A *WUSCHEL*-like homeobox gene, *OsWOX3B* responses to *NUDA/GL-1* locus in rice. *Rice*, 2012, 5: 30. [DOI]
- [27] Angeles-Shim RB, Asano K, Takashi T, Shim J, Kuroha T, Ayano M, Ashikari M. A *WUSCHEL*-related homeobox 3B gene, *depilous (dep)*, confers glabrousness of rice leaves and glumes. *Rice*, 2012, 5: 28. [DOI]
- [28] Wang YP, Chen WL, Qin P, Huang YY, Ma BT, Ouyang XH, Chen XW, Li SG. Characterization and fine mapping of *GLABROUS RICE 2* in rice. *J Genet Genomics*, 2013, 40(11): 579–582. [DOI]
- [29] Zeng YH, Zhu YS, Lian L, Xie HG, Zhang JF, Xie HA. Genetic analysis and fine mapping of the pubescence gene *GL6* in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin Sci Bull*, 2013, 58(24): 2992–2999. [DOI]
- [30] Dongchen WH, Zhang XL, Zhu Q, Xiong HB, Wei ZF, Lv YG, Zhang LD, Wu TF, Li W, Wu C, Chen LJ, Lee D. Cloning and subcellular localization of a new glabrous-leaf mutant gene *GLL* in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Plant Breed*, 2015, 13(4): 716–726. 董陈文华, 张小玲, 朱骞, 熊海波, 魏振飞, 吕永刚, 张利东, 伍腾飞, 李伟, 吴超, 陈丽娟, 李东宣. 水稻光叶突变新基因的克隆和亚细胞定位. *分子植物育种*, 2015, 13(4): 716–726. [DOI]
- [31] Zhu XB, Sun DY, Cheng BS, Hong DL. Distribution characterization of leaf and hull pubescences and genetic analysis of their numbers in japonica rice (*Oryza sativa*). *Rice Sci*, 2008, 15(4): 267–275. [DOI]
- [32] Lan T, Liang KJ, Chen ZW, Duan YL, Wang JL, Ye N, Wu WR. Genetic analysis and gene mapping of cold-induced seedling chlorosis in rice. *Hereditas (Beijing)*, 2007, 29(9): 1121–1125. 兰涛, 梁康遂, 陈志伟, 段远霖, 王俊兰, 叶宁, 吴为人. 水稻苗期低温失绿的遗传分析及基因定位. *遗传*, 2007, 29(9): 1121–1125. [DOI]
- [33] Ströher E, Grassl J, Carrie C, Fenske R, Whelan J, Millar AH. Glutaredoxin S15 is involved in Fe-S cluster transfer in mitochondria influencing lipoic acid-dependent en-

- zymes, plant growth, and arsenic tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2016, 170(3): 1284–1299. [DOI]
- [34] Walters LA, Escobar MA. The *AtGRXS3/4/5/7/8* glutaredoxin gene cluster on *Arabidopsis thaliana* chromosome 4 is coordinately regulated by nitrate and appears to control primary root growth. *Plant Signal Behav*, 2016, 11(4): e1171450. [DOI]
- [35] Yokota E, Vidali L, Tominaga M, Tahara H, Orii H, Morizane Y, Hepler PK, Shimmen T. Plant 115-kDa actin-filament bundling protein, P-115-ABP, is a homologue of plant villin and is widely distributed in cells. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44(10): 1088–1099. [DOI]
- [36] Yokota E, Tominaga M, Mabuchi I, Tsuji Y, Staiger CJ, Oiwa K, Shimmen T. Plant villin, lily P-135-ABP, possesses G-actin binding activity and accelerates the polymerization and depolymerization of actin in a  $\text{Ca}^{2+}$ -sensitive manner. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(10): 1690–1703. [DOI]
- [37] Sun PL, Li S, Lu DH, Williams JS, Kao TH. Pollen S-locus F-box proteins of *Petunia* involved in S-RNase-based self-incompatibility are themselves subject to ubiquitin-mediated degradation. *Plant J*, 2015, 83(2): 213–223. [DOI]
- [38] Noir S, Marrocco K, Masoud K, Thomann A, Gusti A, Bitrian M, Schnittger A, Genschik P. The control of *Arabidopsis thaliana* growth by cell proliferation and endoreplication requires the F-Box protein FBL17. *Plant Cell*, 2015, 27(5): 1461–1476. [DOI]
- [39] Cardon GH, Höhmann S, Nettesheim K, Saedler H, Huijser P. Functional analysis of the *Arabidopsis thaliana* SBP-box gene *SPL3*: a novel gene involved in the floral transition. *Plant J*, 1997, 12(2): 367–377. [DOI]
- [40] Cardon G, Höhmann S, Klein J, Nettesheim K, Saedler H, Huijser P. Molecular characterisation of the *Arabidopsis* SBP-box genes. *Gene*, 1999, 237(1): 91–104. [DOI]
- [41] Wu G, Park MY, Conway SR, Wang JW, Weigel D, Poethig RS. The sequential action of miR156 and miR172 regulates developmental timing in *Arabidopsis*. *Cell*, 2009, 138(4): 750–759. [DOI]
- [42] Guo AY, Zhu QH, Gu XC, Ge S, Yang J, Luo JC. Genome-wide identification and evolutionary analysis of the plant specific SBP-box transcription factor family. *Gene*, 2008, 418(1–2): 1–8. [DOI]
- [43] Unte US, Sorensen AM, Pesaresi P, Gandikota M, Leister D, Saedler H, Huijser P. *SPL8*, an SBP-Box gene that affects pollen sac development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2003, 15(4): 1009–1019. [DOI]
- [44] Zhang Y, Schwarz S, Saedler H, Huijser P. *SPL8*, a local regulator in a subset of gibberellin-mediated developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(3): 429–439. [DOI]

(责任编辑: 张红生)