

水稻粒长 QTL 定位与主效基因的遗传分析

郑跃滨, 李 智, 赵海燕, 朱光枫, 廖芷依, 竺正航, 王 兰*

(华南农业大学广东省植物分子育种重点实验室, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广州 510642)

摘 要: 该研究利用短粒普通野生稻矮秆突变体和长粒栽培稻品种 KJ01 组配杂交组合 F_1 , 构建分离群体 F_2 ; 并对该群体粒长进行性状遗传分析, 利用平均分布于水稻的 12 条染色体上的 132 对多态分子标记对该群体进行 QTL 定位及主效 QTLs 遗传分析, 为进一步克隆新的主效粒长基因奠定基础, 并为水稻粒形育种提供理论依据。结果表明: (1) 所构建的水稻杂交组合分离群体 F_2 的粒长性状为多基因控制的数量性状。(2) 对 543 株 F_2 分离群体进行 QTL 连锁分析, 构建了控制水稻粒长的连锁遗传图谱, 总长为 1 713.94 cM, 共检测出 24 个 QTLs, 只有 3 个表现为加性遗传效应, 其余位点均表现为遗传负效应。(3) 检测到的 3 个主效 QTLs 分别位于 3 号染色体的分子标记 PSM379~RID24455、RID24455~RM15689 和 RM571~RM16238 之间, 且三者对表型的贡献率分别为 54.85%、31.02% 和 7.62%。(4) 在标记 PSM379~RID24455 之间已克隆到的粒长基因为该研究新发现的主效 QTL 位点。

关键词: 水稻; 粒长; QTL; 遗传分析

中图分类号: Q348; Q343.1⁺7

文献标志码: A

Mapping Quantitative Trait Loci Associated with Grain Length and Genetic Analysis of Major Quantitative Loci in Rice

ZHENG Yuebin, LI Zhi, ZHAO Haiyan, ZHU Guangfeng,

LIAO Zhiyi, ZHU Zhenghang, WANG Lan*

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: In this study, we constructed an F_2 isolated population derived from a cross between a dwarf wild rice mutant with short-grain and a cultivar variety KJ01 with long-grain. And the genetic analysis for grain length of the F_2 population was performed. By using 132 pairs of polymorphic molecular markers evenly distributed on 12 chromosomes of rice, we conducted QTL mapping and major QTLs analysis, which would establish a foundation of further cloning the novel major grain length gene and provide a theoretical basis for grain shape breeding of rice. The results were as follows: (1) grain length trait of the isolated population F_2 was quantitative trait controlled by multiple genes. (2) By QTL linkage analysis of 543 F_2 individuals, a linkage map of 1 713.94 cM controlling rice grain length was constructed, and a total of 24 QTLs were detected, and only 3 QTLs showed additive genetic effects, the others showed negative genetic effects. (3) The three major QTLs located in interval markers of PSM379—RID24455, RID24455—RM15689, and RM571—RM16238 on chromosome 3, which explained phenotypic variation for 54.85%,

收稿日期: 2019-12-05; 修改稿收到日期: 2020-03-27

基金项目: 广东省自然科学基金面上项目(2019A1515011826); 广东省教育厅科技创新项目(2013KJ CX0035)

作者简介: 郑跃滨(1995—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事水稻粒长基因的克隆及功能研究。E-mail: yuebin_zheng@foxmail.com

* 通信作者: 王 兰, 博士, 副教授, 主要从事水稻分子遗传研究。E-mail: wanglan@scau.edu.cn

31.02%, and 7.62%, respectively. (4) The grain length QTL located in interval markers of PSM379—RID24455 was the major QTL newly discovered in this study.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); grain length; QTL; genetic analysis

水稻是世界上主要的粮食作物之一,全世界约有一半的人口以稻米为主食。随着世界人口的增长、国际稻米竞争市场的加剧,人们对水稻的产量与稻米的品质要求越来越高。粒重直接影响水稻的单产,而粒重受到粒长、粒宽和粒厚等因素的影响。其中粒长对粒重的贡献最大^[1],是决定水稻粒重的直接因素。已有的研究表明,粒形与米质存在很大的相关性,粒形细长的稻米米质较好^[2-3]。进行品质改良时,选育的稻米要求粒长较长、宽度较小、长宽比适中。选用长粒形品种,不仅能增加水稻的单产,还能改善稻米的外观品质^[4]。

目前,水稻粒形研究已成为当今水稻育种家研究的热点。据不完全统计,目前已定位到与水稻粒长相关的 QTL 至少 102 个,12 条染色体上均有分布,以第 2、3 和 7 号染色体上的 QTL 最多,其中第 3 号染色体上定位到的 QTL 位点达 26 个,第 5 号染色体上定位的 QTL 最少,仅 2 个^[5]。由于粒长性状易受环境的影响,研究者基于不同的研究材料,检测到的这些 QTLs 有些存在重复^[6-7]。迄今,虽然定位了很多粒长 QTL 位点,但被克隆及功能阐述的很少,只有 *GS3*^[8]、*qGL3*^[9-11]、*GS7*^[12]、*pGL1-APG*^[13]、*TGW6*^[14]、*GL7*^[15]、*GLW7*^[16]、*GAD1*^[17]、*GL4*^[18]、*GL6*^[19-20] 和 *GSN1*^[21]。

自 20 世纪 30 年代,就有报道对粒长基因的分子机理研究,但进展非常缓慢。粒长基因遗传机理复杂,Mckenize 等^[22]研究指出,粒长由 2 到 3 对或更多基因所控制;石春海等^[23]、Wang 等^[24]研究发现,粒长是由多基因控制的数量性状。现有报道中已克隆的粒长基因,其调控机理多样化。*GL3.1*^[10]编码一个属于蛋白磷酸酶 PPKL 家族的丝氨酸/苏氨酸磷酸酶,在编码区有 2 个 SNPs,分别由天冬氨酸突变成谷氨酸,组氨酸突变成酪氨酸,增加谷壳纵向细胞数,导致谷粒变长。*GS3*^[8,25]编码一个含有 5 个外显子的跨膜蛋白,有 4 个假想保守域,在第二个外显子有 1 个 SNP,由半胱氨酸(TGC)突变为终止密码子(TGA),使所编码的 232 个氨基酸缩短成 178 个,导致该蛋白质功能缺失,形成长粒。*GLW7*^[16]编码植物特异转录因子 OsSPL13,通过促进籽粒外壳细胞扩大来调节籽粒长度和产量。*GL7*^[15]编码一个与拟南芥同源的 LONGIFOLIA 蛋

白,由于 17.1 kb 的串联重复,导致籽粒外壳纵向细胞伸长和外观品质改变。*GL6*^[19-20]编码一个富含 AT 序列和锌结合的蛋白(PLATZ),通过控制细胞分裂增加籽粒长度。近年来已定位到的水稻粒长基因很多,但对这些基因进行克隆和功能分析的却相当少。

已克隆的这些粒长基因,有些可能与不良性状连锁,在生产上能直接应用的不多。因此有必要挖掘一些新的 QTL 位点,克隆新的粒长基因,不断丰富和完善粒形性状的遗传调控机理;同时对多个粒长基因进行聚合育种,提高水稻的单产。

本实验室利用短粒野生稻突变体与超长粒栽培稻品种 KJ01 杂交,构建粒长定位群体 F₂,对粒长性状进行遗传分析与 QTL 连锁分析,并对主效 QTLs 进行遗传分析,找到 3 个主效 QTLs,并鉴定其中一个是新发现的控制粒长的 QTL 位点,对表型贡献值达 54.85%,位于 3 号染色体的分子标记 PSM379~RID24455 标记之间。本研究旨在为该主效粒长基因的精细定位乃至基因分离、克隆和分子标记辅助育种打下基础。

1 材料和方法

1.1 水稻材料

短粒普通野生稻矮秆突变体,长粒栽培稻品系 KJ01,及其杂种 F₂ 定位分离群体,2013 年旱季种植于华南农业大学农场进行统计观察与分析。

1.2 方 法

1.2.1 性状调查 水稻成熟后,每株剪取 3 根主穗,装入信封并做好标记备用。稻穗脱粒,随机挑选 10 粒稻谷,首尾相接排成一排,用直尺测出 10 粒稻谷的长度并记录。重复 3 次,计算水稻粒长的平均值。

1.2.2 DNA 的提取与分子标记分析 水稻总 DNA 的提取参照王兰等^[26]的抽提法。分别取各试验材料的幼嫩叶片提取水稻总 DNA,作为 PCR 扩增的模板。每个 PCR 反应液(20 μ L) 组成为:1 $\times$ PCR Buffer,0.2 mmol/L dNTPs,1 U Taq 酶,250 nmol/L 每种引物,1 μ L 模板 DNA。PCR 反应在 My Cycler(BioRad) 热循环仪上进行。反应程序为:94 $^{\circ}$ C 预变性 3 min;扩增 35 个循环,每个循环 94 $^{\circ}$ C 40 s,55 $^{\circ}$ C 40 s,72 $^{\circ}$ C 40 s;最后 72 $^{\circ}$ C 2 min。

根据 McCouch 等^[27] 开发的水稻 SSR 标记、黄朝锋和张桂权^[28] 开发的 PSM 标记,以及根据 NCBI 数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)提供的 9311 与日本晴序列设计的 In/Del 标记^[29],选取 395 对,约每 5 cM 1 对,平均分布于水稻的 12 条染色体上,送华大生物技术服务公司合成。分子标记在群体中的基因型通过 6% 聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,银染检测分析,具体方法参照王兰等^[30] 的检测方法。

1.2.3 QTL 连锁分析及数据统计分析 利用 Ici-Mapping V3.0 软件进行 QTL 分析^[31]。以 Group 命令分组,Kosambi 方法计算遗传距离。以 LOD 值 2.5 作为 QTL 存在的阈值,当实际求得的 LOD 值大于 LOD 阈值时,认为该对分子标记之间存在一个 QTL 位点,其置信区间为 LOD 峰值向下一个 LOD 单位的区间。同时计算加性和显性效应。数据相关性分析及显著测验利用 SPSS 软件完成。

2 结果与分析

2.1 亲本及 F₂ 群体的粒长性状遗传分析

本实验室所获得的普通野生稻矮化突变体平均粒长为 6.8 mm(图 1,A),连续几年种植,表型稳定遗传,群体内无分离。选用特长粒亲本 KJ01(图 1,A,平均粒长为 12.9 mm)作为母本进行杂交,构建 QTL 连锁分析分离群体 F₂。对两亲本及 543 株 F₂ 单株进行粒长性状调查,调查结果表明:两亲本粒长差异极显著;F₂ 群体中平均粒长为 9.46 mm,群体各单株粒长介于双亲之间,变异程度不大(表 1)。说明该粒长性状为多基因控制的数量性状。

粒长在 F₂ 群体上呈连续分布(图 1,B),以 10.75 mm 为界,存在 2 个峰,短粒性状与长粒性状的比值为 9.84 : 1,卡平方测验值为 70.88($\chi^2_{0.01,1} = 6.63$),远远偏离一对基因控制的表型分离比 3 : 1。说明在该分离群体中,存在多对控制粒长的主效基因。

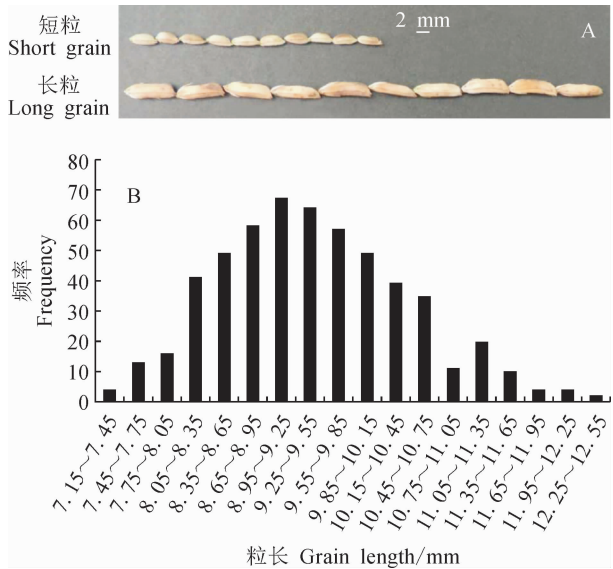
2.2 亲本多态标记分析与连锁遗传图谱的构建

为了构建粒长连锁遗传图,首先进行短粒亲本与长粒亲本的多态性标记筛选。本试验每隔 5~10 cM 选取一对标记,在水稻 12 条染色体上共选取 395 对 SSR、PSM 及 InDel 标记。多态性非常明显的标记用于 F₂ 群体的基因型检测(图 2)。最后检测出用于 F₂ 群体基因型分析的多态标记共 233 对,多态率为 58.99%。

利用 233 对多态标记对 543 株 F₂ 个体进行基

因型检测,在 F₂ 群体分析中,有些标记杂带多,有些标记扩增带型模糊,有些标记在群体中的分离比远远偏离 1 : 2 : 1,剔除这些不可靠标记后,确定 132 对有效标记用于连锁遗传图谱的构建。

本试验所构建的图谱覆盖水稻的 12 条染色体,连锁群总长度为 1 713.94 cM,相邻标记间距为 12.98 cM,平均每条染色体 4~15 个标记,其中 10 号染色体最少,只有 4 个;3 号和 11 号染色体最多,



A. 亲本的籽粒长度比较,标尺=2 mm;B. F₂ 群体中各单株籽粒长度分布频率。

图 1 亲本籽粒长度和 F₂ 群体中粒长性状的频率分布
A. The grain length of the parents, Bar=2 mm; B. Frequency distribution for grain length in F₂ individuals
Fig. 1 The grain length of the parents and frequency distribution for grain length in F₂ individuals

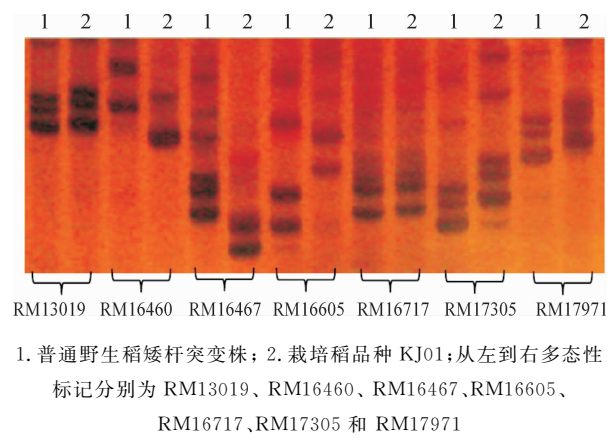


图 2 部分多态标记电泳图

1. Dwarf wild rice mutant; 2. Cultivar variety KJ01; From left to right, the markers are RM13019, RM16460, RM16467, RM16605, RM16717, RM17305 and RM17971, respectively

Fig. 2 Electrophoretic analysis for part polymorphic markers

表 1 双亲及其 F₂ 群体粒长性状的表型分析

Table 1 Phenotypic value of grain length trait of parents and its F₂ population

材料	Material	粒长 Grain length/mm
亲本 Parents	KJ01(P ₁)	12.9
	野生稻(P ₂) Wild rice	6.8
	P ₁ —P ₂ ¹⁾	6.1**
F ₂ 群体 F ₂ population	平均值 Means	9.46
	变异幅度 Range of variance	7.17~12.50
	标准差 SD	0.99
	偏度 Skewness	0.37
	峰度 Kurtosis	−0.24
	变异系数 CV	0.10

注:1)双亲差值; ** 代表 0.01 水平差异显著

Note: 1)Difference between two parents; ** denote significant difference at the 0.01 level

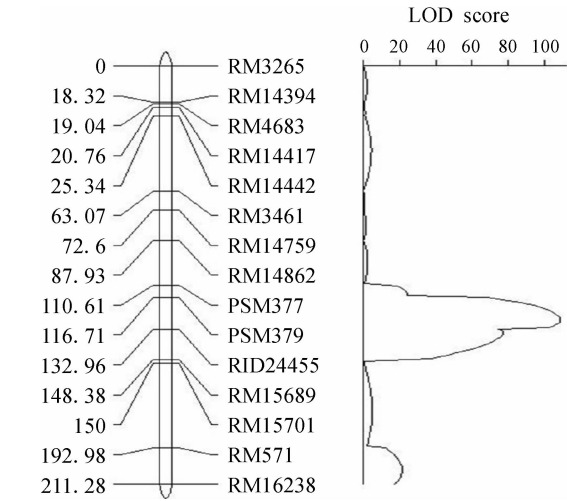


图 3 Chr3 的 QTL 连锁遗传图

Fig. 3 The linkage genetic map of grain length QTLs on Chromosome 3

为 15 个。标记在染色体上的顺序与 McCouch 等^[32]所构建的高密度分子标记连锁图谱基本一致。单个标记 ICIM-SMA(Inclusive composite interval mapping of for epi-static mapping for single marker analysis)分析表明, RM14862、PSM377、PSM379、RID24455、RM15689、RM15701、RM571 和 RM16238 共 8 个标记对表型的贡献最大,其 LOD 值分别为 6.30、36.75、46.15、77.36、37.81、35.67、12.87 和 10.80,对表型的贡献值(PVE%)分别为 5.15%、26.53%、32.10%、47.74%、27.17%、25.86%、10.23%和 8.66%。说明这些标记附近存在控制粒长的主效基因。

2.3 粒长 QTL 定位和主效 QTLs 的遗传效应分析

应用复合区间作图法对水稻粒长进行 QTL 定位,共检测到 24 个与粒长相关的 QTLs,除 5 号、9 号染色体外,其他染色体均有 1~5 个 QTLs (表 2)。这些位点中,21 个表现为减性效应、3 个表现为加性效应;10 个来源于短粒野生稻矮秆突变体,14 个来源于长粒栽培品种 KJ01。定位于 3 号染色体上的 PSM379~RID24455、RID24455~RM15689 和 RM571~RM16238 之间的 3 个 QTLs 对表型的贡献最大,其 LOD 值分别为 108.71、77.09、21.43,对表型贡献值(PVE%)分别为 54.85%、31.02%和 7.62%,被鉴定为主效 QTLs(图 3)。PSM379~RID24455 与 RM571~RM16238 的 2 个主效 QTLs 来自长粒亲本 KJ01,为减效基因;而 RID24455~RM15689 的主效 QTL 来自野生稻突变体,也是减效基因。

3 讨论

普通野生稻籽粒特别短,对于粒长育种是一个很好的材料。近年来,利用普通野生稻作为研究材料进行粒长基因的定位与克隆,陆续也有一些报道。Jin 等^[17]利用野生稻渗入系 OIL31 与籼型栽培稻 NA9311 构建分离群体,克隆了一个位于 8 号染色体上的控制籽粒长度的基因 GAD1。Qi 等^[33]利用普通野生稻作为供体亲本,9311 作为轮回亲本,构建 CSSL 群体,精细定位一个位于 12 号染色体上的控制籽粒长度的基因 qGL12.2 于 82 kb 范围内。但由于普通野生稻的其他性状,如高秆、落粒、匍匐生长等限制了粒长这一性状的有效利用。本实验室有幸获得一株普通野生稻矮化突变体,经过多年的自交与选育,已驯化成栽培稻的株形且不落粒,为粒长育种研究提供了坚实的基础。本研究所选用的长粒亲本粒长为 12.9 mm,而普通野生稻短粒亲本粒长只有 6.8 mm,两亲本粒长差异非常明显,为后期的粒长 QTL 定位提供了重要的材料基础。

本研究总共检测到 24 个 QTL 位点,除 5 号与 9 号染色体外,其他染色体均检测到 QTL 位点,其中 3 号染色体检测的 QTL 位点最多,为 5 个。Huang 等^[5]总结前人已定位的粒长 QTLs,其中 3 号染色体最多达 26 个;5 号最少,为 2 个。本研究所检测的 QTLs 中,也是 3 号染色体最多,为 5 个;5 号染色体未检测到 QTL。说明 3 号染色体是粒长基因富集区,跟籽粒长度的发育非常密切。由于研究的材料不同,这些 QTL 位点有些可能与前人定位

表 2 水稻粒长的 QTL 分析
Table 2 QTLs analysis for grain length in rice

染色体 Chromosome	位置 Position/cM	左边标记 Left marker	右边标记 Right marker	LOD 值 LOD score	表型变异 PVE/%	加性效应 Additive	显性效应 Dominant
1	34.00	RID4530	RM259	5.28	1.42	−0.16	−0.06
2	44.00	RM12632	RID14197	3.51	0.16	0.03	0.06
2	175.00	RM13893	RM112	4.03	0.86	0.09	0.12
2	190.00	RM112	RM5807	4.79	0.77	0.10	0.09
3	43.00	RM14442	RM3461	4.41	0.42	−0.05	−0.13
3	128.00	PSM379	RID24455	108.71	54.85	−1.06	−0.20
3	135.00	RID24455	RM15689	77.09	31.02	−0.80	0.01
3	174.00	RM15701	RM571	5.08	1.25	−0.11	−0.16
3	204.00	RM571	RM16238	21.43	7.67	−0.39	−0.06
4	42.00	RM16717	RM16952	3.60	0.18	−0.06	0.01
4	117.00	RM451	RM348	7.78	2.13	−0.20	−0.04
6	82.00	RM541	PSM138	5.53	1.51	−0.15	−0.10
7	31.00	RM180	RID8863	3.93	1.03	−0.14	0.01
7	80.00	RM505	RM47	9.97	2.92	−0.24	0.03
7	95.00	RM47	RM1357	10.53	3.30	−0.25	0.09
8	28.00	RM22334	RM547	3.56	0.19	−0.05	0.04
8	125.00	RM80	RM477	6.03	1.44	−0.17	0.00
10	13.00	RM24872	RID7072	4.27	0.90	−0.08	0.13
10	38.00	RID7072	RM304	5.55	1.85	−0.11	0.21
10	89.00	RM304	RM496	7.23	2.01	−0.20	−0.07
11	17.00	PSM183	PSM410	4.37	0.63	−0.11	−0.01
11	78.00	RID15261	PSM366	3.90	0.27	−0.01	−0.10
12	49.00	RID14904	PSM421	6.18	1.71	−0.17	0.06
12	68.00	PSM421	PSM463	3.96	0.25	−0.03	0.09

的 QTL 位点相同。

所检测到的这些 QTLs 中,除 2 号染色上的 3 个表现为加性效应外,其他都表现为遗传负效应。3 号染色体检测到的 5 个 QTLs 中,除 RID24455~RM15689 间的 QTL 位点外,其他 4 个均来自长粒亲本,导致籽粒变短。另外,值得兴奋的是,本研究还在 3 号染色体上检测到 3 个主效 QTLs,分别是位于分子标记 PSM379~RID24455、RID24455~RM15689 和 RM571~RM16238 之间,它们对表型的贡献率都很高,分别为 54.85%、31.02%和 7.67%。

Qi 等^[10]利用小粒籼稻品种 FAZ1 和大粒粳稻品种 WY3 作为亲本构建 QTL 定位群体,找到一个新的主效 QTL (*GL3.1*),位于 3 号染色体标记 L012 和 L008 之间 20 kb 范围内。Hu 等^[34-35]利用 CW23 和 PA64 作为亲本构建 QTL 定位群体 F₂,

找到一个新的主效 QTL 位点(*qTGW3*),并把该基因精细定位在标记 XM3 和 XM7 之间。通过位置比对,*GL3.1* 刚好位于本研究所检测到的 RID24455~RM15689 区间内,*qTGW3* 也刚好位于本研究所检测到的标记 RM571~RM16238 区间内。由此推断,本研究所检测到的位于标记 RID24455~RM15689、RM571~RM16238 区间内的 2 个主效 QTLs,可能与 *qGL3* 和 *qTGW3* 为同一基因,还需要通过实验进一步验证。但本研究所检测到的 PSM379~RID24455 区间内的另一主效基因,位于 3 号染色体 15 942~24 455 kb 之间,在该区间没有报道过已克隆基因,确定为一个新的未克隆的主效基因,且对表型的贡献率达 54.85%,对粒长性状的调控极其重要。

粒形是一个复杂的数量性状,受多基因控制,基

因与基因之间可能存在互作。Yan 等^[36]研究了 GS3、GW2、qSW5/GW5 这 3 个基因的互作关系,发现 qSW5 和 GW2 正调控 GS3 的表达量,如果抑制 GW2 的转录能使 qSW5 的表达量下降;qSW5 与 GS3 之间存在互作,qSW5 掩盖了 GS3 对水稻粒宽的影响,GS3 掩盖了 qSW5 对水稻粒长的影响。Wang 等^[37]研究了 GW7 与 GW8 的互作关系,发现 GW8 能够与 GW7 的启动子结合,抑制 GW7 的表达。Li 等^[38]的研究发现,HGW 位于 GIF1、GW2、GW5 和 GS3 四个粒形相关基因表达通路的上游;HGW 发生突变,会使这些基因的表达量下降 20%~90%,特别是 GIF1。已克隆的这些粒形基因之间存在互作,一个基因的表达可能会抑制、也可能会增强另一个基因的表达。如果进行粒形基因聚合育

种,增加水稻产量、改善稻米品质,就需要考虑粒形基因之间的互作,避免因基因之间的互相抑制而导致不理想的效果。粒长基因的调控方式多种多样,有些正调控籽粒的长度,如 pGL2^[39];有些又负调控籽粒的长度,如 GS3^[25]。有些基因促进颖壳纵向细胞伸向,从而导致籽粒变长,如 GL4^[40]和 GL7^[15];有些又通过促进外壳纵向细胞数目增加,促进籽粒变长,如 GL6^[19]。

本研究所定位的新的主效粒长 QTL 位于 3 号染色体上,已克隆的两个位于 3 号染色体上的相邻基因 GL3.1、qTGW3 与该粒长基因是否存在互作,共同调控籽粒的发育。另外,在 3 号染色体上定位与克隆的粒长 QTLs 最多,这些粒长基因又是怎样调控籽粒的长度,值得深入研究。

致谢:本研究还得到了华南农业大学农学院刘向东教授、陈志雄副研究员、吴锦文博士和俞淑红老师的协助与指导,在此表示感谢。

参考文献:

- [1] 林荔辉,吴为人. 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析[J]. 分子植物育种, 2003, **1**(3): 337-342.
LIN L H, WU W R. Mapping of QTLs underlying grain shape and grain weight in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2003, **1**(3): 337-342.
- [2] 陈 能,罗玉坤,朱智伟,等. 优质食用稻米品质的理化指标与食味的相关性研究[J]. 中国水稻科学, 1997, **11**(2): 70-76.
CHEN N, LUO Y K, ZHU Z W, *et al.* Correlation between eating quality and physico-chemical properties of high grain quality rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 1997, **11**(2): 70-76.
- [3] 石春海,朱 军. 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析[J]. 浙江农业大学学报, 1997, **23**(3): 331-337.
SHI C H, ZHU J. Analysis of genetic covariances between plant agronomic traits and milling quality traits of indica rice[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1997, **23**(3): 331-337.
- [4] 徐正进,陈温福,马殿荣,等. 稻谷粒形与稻米主要品质性状的关系[J]. 作物学报, 2004, **30**(9): 894-900.
XU Z J, CHEN W F, MA D R, *et al.* Correlations between rice grain shapes and main qualitative characteristics[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, **30**(9): 894-900.
- [5] HUANG R Y, JIANG L R, ZHENG J S, *et al.* Genetic bases of rice grain shape: so many genes, so little known[J]. *Trends in Plant Science*, 2013, **18**(4): 218-226.
- [6] 邢永忠,谈移芳,徐才国,等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因[J]. 植物学报, 2001, **43**(8): 840-845.
XING Y Z, TAN Y F, XU C G, *et al.* Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**(8): 840-845.
- [7] 杨占烈,戴高兴,翟荣荣,等. 多环境条件下超级杂交稻协优 9308 重组自交系群体粒形性状的 QTL 分析[J]. 中国水稻科学, 2013, **27**(5): 482-490.
YANG Z L, DAI G X, ZHAI R R, *et al.* QTL analysis of rice grain shape traits by using recombinant inbred lines from super hybrid rice xieyou 9308 in multi-environments[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, **27**(5): 482-490.
- [8] FAN C C, XING Y Z, MAO H L, *et al.* GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, **112**(6): 1 164-1 171.
- [9] ZHANG X J, WANG J F, HUANG J, *et al.* Rare allele of OsPPKL1 associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, **109**(52): 21 534-21 539.
- [10] QI P, LIN Y S, SONG X J, *et al.* The novel quantitative trait locus GL3.1 controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3[J]. *Cell Research*, 2012, **22**(12): 1 666-1 680.
- [11] GAO X Y, ZHANG J Q, ZHANG X J, *et al.* Rice qGL3/OsPPKL1 functions with the GSK3/SHAGGY-like kinase OsGSK3 to modulate brassinosteroid signaling[J]. *The Plant Cell*, 2019, **31**(5): 1 077-1 093.
- [12] SHAO G N, WEI X J, CHEN M L, *et al.* Allelic variation for a candidate gene for GS7, responsible for grain shape in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, **125**(6): 1 303-1 312.
- [13] HEANG D, SASSA H. An atypical bHLH protein encoded by POSITIVE REGULATOR OF GRAIN LENGTH 2 is involved in controlling grain length and weight of rice through interaction with a typical bHLH protein APG[J]. *Breeding Science*, 2012, **62**(2): 133-141.
- [14] ISHIMARU K, HIROTSU N, *et al.* Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene TGW6 enhances rice grain

- weight and increases yield[J]. *Nature Genetics*, 2013, **45**(6): 707-711.
- [15] WANG Y X, XIONG G S, HU J, *et al.* Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice[J]. *Nature Genetics*, 2015, **47**(8): 944-948.
- [16] SI L Z, CHEN J Y, HUANG X H, *et al.* *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice[J]. *Nature Genetics*, 2016, **48**(4): 447-456.
- [17] JIN J, HUA L, ZHU Z F, *et al.* *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication[J]. *The Plant Cell*, 2016, **28**(10): 2 453-2 463.
- [18] WU W G, LIU X Y, *et al.* A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication[J]. *Nature Plants*, 2017, **3**(6): 17 064.
- [19] WANG A H, HOU Q Q, SI L Z, *et al.* The PLATZ transcription factor *GL6* affects grain length and number in rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, **180**(4): 2 077-2 090.
- [20] ZHOU S R, XUE H W. The rice PLATZ protein SHORT GRAIN6 determines grain size by regulating spikelet hull cell division[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2019, doi: 10.1111/jipb.12851.
- [21] ZHANG X, QIN P, PENG Y L, *et al.* A single nucleotide substitution at 5'-UTR of *GSN1* represses its translation and leads to an increase of grain length in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2019, **46**(2): 105-108.
- [22] MCKENZIE K S, RUTGER J N. Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice[J]. *Crop Science*, 1983, **23**(2): 306-313.
- [23] 石春海, 申宗坦. 早籼粒形的遗传和改良[J]. 中国水稻科学, 1995, **9**(1): 27-32.
- SHI C H, SHEN Z T. Inheritance and improvement of grain shape in indicarice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 1995, **9**(1): 27-32.
- [24] WANG J K, WAN X Y, CROSSA J, *et al.* QTL mapping of grain length in rice (*Oryza sativa* L.) using chromosome segment substitution lines[J]. *Genetics Research*, 2006, **88**(2): 93-104.
- [25] MAO H L, SUN S Y, *et al.* Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**(45): 19 579-19 584.
- [26] 王 兰, 李 智, 郑杏梅, 等. 普通野生稻矮化突变体的株高与分蘖基因的 QTL 定位及主效基因的遗传分析[J]. 华北农学报, 2014, **29**(5): 5-9.
- WANG L, LI Z, ZHENG X M, *et al.* Mapping quantitative trait loci associated with height and tillers of *Oryza rufipogon* Griff. dwarfmutant and genetic analysis of major quantitative locus[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, **29**(5): 5-9.
- [27] MCCOUCH S R, TEYTELMAN L, XU Y B, *et al.* Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *DNA Research*, 2002, **9**(6): 199-207.
- [28] 黄朝锋, 张桂权. 水稻 PSM 标记的发展及抗虫基因的定位[J]. 分子植物育种, 2003, **1**(4): 572-574.
- HUANG C F, ZHANG G Q. Development of position-specific microsatellite markers and molecular mapping of insect resistant genes in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2003, **1**(4): 572-574.
- [29] SHEN Y J, JIANG H, JIN J P, *et al.* Development of genome-wide DNA polymorphism database for map-based cloning of rice genes[J]. *Plant Physiology*, 2004, **135**(3): 1 198-1 205.
- [30] 王 兰, 龙云铭, 刘耀光. 一种用于 PCR 的植物基因组 DNA 快速制备方法[J]. 分子植物育种, 2009, **7**(2): 425-428.
- WANG L, LONG Y M, LIU Y G. A method for rapid preparation of plant genomic DNA for PCR analysis[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2009, **7**(2): 425-428.
- [31] WANG J K, WAN X Y, LI H H, *et al.* Application of identified QTL-marker associations in rice quality improvement through a design-breeding approach[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, **115**(1): 87-100.
- [32] MCCOUCH S R, CHEN X L, PANAUD O, *et al.* Microsatellite Marker Development, Mapping and Applications in Rice Genetics and Breeding[M]//*Oryza: From Molecule to Plant*. Dordrecht: SpringerNetherlands, 1997: 89-99.
- [33] QI L, DING Y B, ZHENG X M, *et al.* Fine mapping and identification of a novel locus *qGL12.2* control grain length in wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, **131**(7): 1 497-1 508.
- [34] HU Z J, HE H H, ZHANG S Y, *et al.* A kelch motif-containing serine/threonine protein phosphatase determines the large grain QTL trait in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, **54**(12): 979-990.
- [35] HU Z J, LU S J, WANG M J, *et al.* A novel QTL *qTGW3* encodes the GSK3/SHAGGY-like kinase *OsGSK5/OsSK41* that interacts with *OsARF4* to negatively regulate grain size and weight in rice[J]. *Molecular Plant*, 2018, **11**(5): 736-749.
- [36] YAN S, ZOU G H, LI S J, *et al.* Seed size is determined by the combinations of the genes controlling different seed characteristics in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, **123**(7): 1 173-1 181.
- [37] WANG S K, LI S, LIU Q, *et al.* The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nature Genetics*, 2015, **47**(8): 949-954.
- [38] LI J, CHU H W, ZHANG Y H, *et al.* The rice *HGW* gene encodes a ubiquitin-associated (UBA) domain protein that regulates heading date and grain weight[J]. *PLoS One*, 2012, **7**(3): e34231. DOI:10.1371/journal.pone.0034231.
- [39] HEANG D, SASSA H. Antagonistic actions of HLH/bHLH proteins are involved in grain length and weight in rice[J]. *PLoS One*, 2012, **7**(2): e31325. DOI:10.1371/journal.pone.0031325.
- [40] ZHANG Z Y, LI J J, *et al.* *Gnp4/LAX2*, a RAWUL protein, interferes with the *OsIAA3-OsARF25* interaction to regulate grain length via the auxin signaling pathway in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, **69**(20): 4 723-4 737.