

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.01.004

基于水稻矮秆长粒 CSSL-Z688 的 QTL 鉴定及 SSSLs 培育

李苗苗¹, 李儒香¹, 秦鱼河², 邓苛莉¹,
余金璘¹, 徐光益¹, 向思茜¹, 杨正林¹,
桑贤春¹, 凌英华¹, 何光华¹, 赵芳明¹

1. 西南大学 水稻研究所/农业科学研究院, 重庆 400715; 2. 泸州泰丰种业有限公司, 四川 泸州 646009

摘要: 水稻株高、粒型等性状是由多基因控制的数量性状, 遗传基础复杂。水稻染色体片段代换系(CSSL)是研究复杂性状的理想遗传材料, 然而目标基因的水稻单片段代换系(SSSL)的培育则需要多年多代逐步完成。以 4 代换片段的水稻矮秆长粒 CSSL-Z688 为研究材料, 鉴定出 7 个株高及粒型性状的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL); 进一步培育了目标 QTL 的 5 个纯合单片段代换系和 5 个杂合单片段代换系, 其中 6 个 QTLs (*qPH1-1*, *qPH1-2*, *qGL1*, *qGL12*, *qRLW1* 和 *qGWT1*) 能够被纯合单片段代换系所验证。还鉴定出 11 个新 QTLs, 分别为 *qPH2*, *qGL1-2*, *qGL2*, *qGW1*, *qRLW1-2*, *qRLW2*, *qRLW12*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* 和 *qGWT12*, 其中 7 个 QTLs 尚未被报道。QTL 加性和显性效应表明: 水稻株高、粒长、千粒质量等表型同时受到多个 QTL 加性和显性效应的共同影响, 如来自供体西恢 18 的 *qph1-1*, *qPH1-2*, *qPH2* 的加性效应和 *qPH1-1/qph1-1* 及 *qPH1-2/qph1-2* 和 *qPH2/qph2* 的显性效应共同影响株高的遗传; 来自西恢 18 的 *qGL1*, *qgl1-2*, *qGL2* 和 *qGL12* 的加性效应及 *qGL1/qgl1* 的显性效应共同影响水稻粒长的遗传; 来自西恢 18 的 *qGWT1*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* 和 *qGWT12* 的加性效应及 *qGWT1/qgwt1*, *qGWT1-2/qgwt1-2*, *qGWT6/qgwt6*, *qGWT2/qgwt2* 和 *qGWT12/qgwt12* 的显性效应共同影响千粒质量的遗传。这些结果表明单片段代换系的构建可有效地将遗传复杂的数量性状分解为单位点进行遗传研究, 为以单片段代换系为平台的水稻分子设计育种提供了重要遗传信息。

关键词: 水稻; 染色体片段代换系(CSSL); 粒型; 株高;

QTL 定位

中图分类号: S511

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 1673-9868(2023)01-0033-12

Identification of QTL Based on a Dwarf and Long-Large Grain Rice CSSL-Z688 and Development of SSSLs

收稿日期: 2022-04-19

基金项目: 重庆市重点实验室开放基金项目(ZYZDSYSKFXM202102); 重庆市水稻分子设计创新群体项目(cstc2021jcyj-cxttX0004)。

作者简介: 李苗苗, 硕士研究生, 主要从事水稻分子育种的研究。

通信作者: 赵芳明, 教授, 博士研究生导师。

LI Miaomiao¹, LI Ruxiang¹, QIN Yuhe², DENG Keli¹,
YU Jinjin¹, XU Guangyi¹, XIANG Siqian¹, YANG Zhenglin¹,
SANG Xianchun¹, LING Yinghua¹, HE Guanghua¹, ZHAO Fangming¹

1. Rice Research Institute, Southwest University/Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400715, China;

2. Luzhou Taifeng Seed Company, Luzhou Sichuan 646009, China

Abstract: Plant height and grain size are quantitative traits in rice, which is controlled by multiple genes, and their genetic basis is complex. Rice chromosome segment substitution line (CSSL) is an ideal genetic material for studying complex traits. However, development of single segment substitution lines (SSSLs) needs many years and many generations to complete. In this study, seven QTLs of related traits (plant height, grain length, length width ratio, 1 000 grain weight) were identified by using a 4 generation of rice dwarf and long grain substitution segments line CSSL Z688. Five homozygous SSSLs and five heterozygous SSSLs for the target QTLs were further developed. Among the target QTLs, 6 of them (*qPH1-1*, *qPH1-2*, *qGL1*, *qGL12*, *qRLW1* and *qGWT1*) could be verified by 5 homozygous SSSLs. In addition, 11 new QTLs (*qPH2*, *qGL1-2*, *qGL2*, *qGW1*, *qRLW1-2*, *qRLW2*, *qRLW12*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* and *qGWT12*) were identified by 5 single segment substitution lines, among them, 7 QTLs were not reported previously. Additive and dominant effects of QTL showed that the phenotypes of plant height, grain length and 1 000-grain weight were all influenced by the additive and dominant effects of many QTLs. For example, the additive effects of *qph1-1*, *qPH1-2*, *qPH2* from Xihui 18 and the dominant effects of *qPH1-1/qph1-1*, *qPH1-2/qph1-2* and *qPH2/qph2* in combination affected the inheritance of plant height in rice. The additive effect of *qGL1*, *qgl1-2*, *qGL2* and *qGL12*, as well as the dominant effect of *qGL1/qgl1* simultaneously influenced the inheritance of grain length. Similarly, the additive effects of *qGWT1*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* and *qGWT12*, together with the dominant effects of *qGWT1/qgwt1*, *qGWT1-2/qgwt1-2*, *qGWT6/qgwt6*, *qGWT2/qgwt2* and *qGWT12/qgwt12* had combined effects on the inheritance of 1 000 grain weight. These results suggested that development of SSSLs can effectively dissect the quantitative traits with complex inheritance into single QTL/gene for research, also can provide important genetic information for rice molecular breeding by design based on the platform of single segment substitution lines.

Key words: rice; chromosome fragment substitution line; grain length; plant height; QTL mapping

水稻是重要的粮食作物, 提高水稻产量是每个育种家的不懈追求^[1]. 然而, 水稻产量的形成是复杂的, 往往与株高、有效穗数、每穗粒数和千粒质量等密切相关. 株高决定水稻生物量, 植株过高易引起倒伏, 从而影响光合效率. 因此, 合适的水稻植株高度对提高产量至关重要. 同时, 细胞扩张会影响粒型, 粒型影响千粒质量, 也是产量的决定性因素之一. 然而, 这些性状均由多个基因控制, 遗传机制非常复杂, 属于典型的数量性状^[2-5]. 随着分子标记技术的快速发展, 研究人员通过构建不同的遗传群体对水稻农艺性状进行了 QTL 定位分析^[6]. 利用传统分离群体(如 F_2 , $F_{2,3}$, 重组自交系和双单倍体系进行株高和粒型的 QTL 定位, 郑跃滨等^[7]以短粒普通野生稻突变体和长粒栽培稻品种 KJ01 构建的 F_2 分离群体, 检测到 24 个控制水稻粒型的 QTLs; Zhou 等^[8]以广占 63-4S 和 TGMS29 为亲本构建的 F_2 及其衍生的 $F_{2,3}$ 群体共检测到 36 个粒型 QTLs; Liu 等^[9]利用两个籼稻品种 Taifeng B 和 Tesanai 2 为亲本构建的 170 个家系的重组自交系(Recombinant Inbred Lines, RILs)群体共检测到 34 个控制水稻粒型的 QTLs; 封功能等^[10]利用籼粳交

组合 Nanjing 11 号×Balilla 创建的 DH 群体, 鉴定出 50 个与产量相关性状的 QTLs. 然而, 由于初级分离群体中个体间遗传背景的干扰常使 QTL 定位不准确, 也较难直接与育种应用相结合, 一定程度上限制了这些 QTL 的进一步克隆和育种. 为了提高 QTL 的定位准确度, 且实现 QTL 定位和设计育种的一体化, 染色体片段代换系(Chromosome segment substitution lines, CSSL)、近等基因系(NIL)等次级作图群体逐渐受到研究者的青睐. 水稻染色体片段代换系是创造自然变异的理想材料, 同时又可将多位点控制的复杂性状进行遗传分解, 尤其定位出的 QTL 可直接应用于育种实践, 因而是理想的遗传研究材料^[11]. 姚国新等^[12]利用大粒品种 SLG-1 与小粒日本晴杂交、回交构建的一套关于千粒质量和粒型的姊妹近等基因系(Sister Near-isogenic Lines, SNILs)群体, 并检测到 12 个 QTLs; 游佳等^[13]以‘9311’为受体亲本, 普通野生稻为供体亲本创建的染色体片段代换系群体共定位到水稻千粒质量、粒长、粒宽和长宽比等性状的 16 个 QTLs; Fan 等^[14]以 HHZ 为受体亲本, BAS 为供体亲本构建的染色体片段代换系群体, 检测到 25 个 QTLs. 本课题组也分别以日本晴和西恢 18 为受体亲本创建了两套水稻染色体片段代换系, 并进行了一些产量相关性状的 QTL 定位和 QTL 聚合分析, 如 Liang 等^[15]以西恢 18 为受体亲本和沪早 3 号为供体亲本构建的 7 代换片段 CSSL-Z563 为材料鉴定出 11 个水稻粒型 QTLs; Sun 等^[16]以西恢 18 为受体亲本和沪早 3 号为供体亲本构建的 6 代换片段水稻 CSSL-Z431 为材料鉴定出 13 个水稻穗数和粒型 QTLs; Wang 等^[3, 17]以日本晴为受体亲本和西恢 18 为供体亲本构建的 2 个 CSSL-Z747 和 CSSL-Z749 为材料分别鉴定出 46 个和 15 个水稻产量相关性状 QTLs; Ma 等^[18-19]以日本晴为受体亲本和西恢 18 为供体亲本构建的 3 代换片段 CSSL-Z1364 和 6 代换片段 CSSL-Z744 为材料分别鉴定出 8 个和 17 个水稻产量相关性状 QTLs; Wang 等^[20]以日本晴为受体亲本和西恢 18 为供体亲本构建的 6 代换片段 CSSL-Z741 为材料鉴定出 20 个水稻重要农艺性状 QTLs; Zhang 等^[21]以日本晴为受体亲本和西恢 18 为供体亲本构建的 3 代换片段 CSSL-Z741 为材料鉴定出 7 个水稻粒型 QTLs. 由于这些 CSSL 所含的代换片段各不相同, 且检出不同性状的 QTL, 为以 CSSL 为平台的水稻设计育种计划奠定了良好的基础.

尽管定位了大量水稻产量相关性状的 QTL, 但由于水稻株高、粒型等性状受多个 QTL 控制, 要实现全基因组水稻分子设计育种, 有必要鉴定出更多的有利 QTL, 且将这些 QTL 分解到单个单片段代换系(Single segment substitution lines, SSSL)中, 以便更精准地研究单基因功能和实现设计育种操作. 因此, 本研究在 6 代换片段的染色体片段代换系 Z744 重要农艺性状 QTL 定位的基础上^[19], 以受体日本晴与 Z744 杂交后代中进一步选育的矮秆、长粒水稻染色体片段代换系 Z688 为研究材料, 进行水稻株高、粒型性状的 QTL 定位, 并进一步培育目标 QTL 的纯合和杂合单片段代换系, 研究来自供体西恢 18 等位基因的加性和显性效应, 为设计育种提供重要遗传信息.

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究使用的材料是 4 代换片段的水稻矮秆长大粒染色体片段代换系 Z688. Z688 在 Ma 等^[19]培育的 6 代换片段代换系 Z744(平均代换长度为 2.72 Mb)的 QTL 定位基础上选育而成的. Z744 以日本晴为受体亲本, 西恢 18 为供体亲本, 经高代回交和自交, 以水稻全基因组选出二者间有多态性的 263 个 SSR 标记^[22], 从 BC₂F₁ 开始分子标记辅助选择(Molecular marker-assisted selection, MAS), 每代每个株系选 20 株, 继续 MAS 选择, 在日本晴/BC₂F₁ 的 F₆ 代选出了 6 代换片段的水稻纯合染色体片段代换系 Z744^[19]. 本研究从受体日本晴与 Z744 杂交的 F_{2,3} 群体(经 QTL 初定位^[19])进一步 MAS 选育出 1 个纯合 4 代换片段的矮秆长粒染色体片段代换系 Z688. 选择过程中, 与受体日本晴带型一致时标“A”, 与供体西恢 18 的带型一致时标“B”, 杂合带型标“H”. Z688 的代换片段鉴定参照 Liang 等^[15]描述的方法, 估计代换片段长度计算参照 Paterson 等^[23]的方法进行.

1.2 植物材料与田间种植

2019 年在西南大学水稻基地(重庆市歇马镇),以日本晴与 Z688 杂交,收取杂交种并于同年在海南基地种植 F_1 , 并收取 F_1 种子. 2020 年 3 月 8 日,在西南大学水稻基地育苗,4 月 15 日,以株距和行距分别为 16.67 cm 和 26.67 cm 移栽日本晴和 Z688 各 30 株,用于 QTL 定位的 150 个单株组成的 F_2 群体于同一试验田,按常规模式进行田间管理. 2021 年 3 月 10 日,在西南大学水稻基地对日本晴, Z688 和从 F_2 群体选出的 10 个单株进行育苗,于 4 月 18 日,将日本晴, Z688 和 10 个株系(Z1038-Z1047)各移栽 30 株,按常规方式进行管理.

1.3 Z688 的株高、粒型性状评价

成熟后,平地面收取日本晴和 Z688 各 10 株以及 150 株 F_2 群体. 考察株高、10 粒长、10 粒宽、千粒质量,然后用粒长除以粒宽计算长宽比. 具体参照 Wang 等^[20]描述的方法测定,株高用 5 m 卷尺测定从地面到每株最长穗顶端的距离. 每株选 30 粒饱满一致的籽粒,随机将 10 粒分别按长和宽首尾相连,然后用 20 cm 直尺测量其总长度和总宽度,重复 3 次,平均数计为 10 粒长度和 10 粒宽度,然后换算为每粒长和宽. 谷粒长宽比以粒长与粒宽的比值计算. 对于日本晴和 Z688 的千粒质量,随机选取 3 000 粒,然后用电子天平每 1 000 粒为 1 组进行测量,重复测定 3 次. 对于 QTL 定位群体的千粒质量测量,则每株随机取 200 粒,用电子天平测量,重复 3 次,然后乘以 5 计算. 最后,使用 Microsoft Excel 2016 统计 10 株日本晴和 Z688 及 F_2 群体每株性状的平均值和标准差,并进行 t 测验.

1.4 QTL 定位

以日本晴与 Z688 杂交构建的由 150 个单株组成的次级 F_2 群体作为 QTL 定位群体,用十六烷基三甲基溴化铵法(CTAB)法提取亲本和 150 个 F_2 单株的 DNA,参照 Zhao 等^[24]描述的方法进行 PCR 扩增和非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳. 将日本晴带型、Z688 带型、双亲带型、缺失带型基因型赋值,分别用“-1”“1”“0”和“.”来表示. 结合 150 个 F_2 单株对应的表型值,使用 SAS9.3 统计软件(SAS Institute Inc, Cary, NC, USA)的混合线性模型(Mixed linear model, MLM)法进行 QTL 定位^[24],以 $p < 0.05$ 为阈值,决定 QTL 是否存在.

1.5 目标 QTL 的纯合和杂合单片段代换系选育及 QTL 加性和显性效应分析

根据 2020 年 QTL 定位信息,从 F_2 选择 10 个含目标 QTL 的单株(仅含纯合或杂合目标代换标记,其余标记带型与受体日本晴一致),2021 年种成株系(Z1038-Z1045),每个株系取 30 株的叶片提取 DNA,利用 MAS 对其中的目标代换标记进行进一步跟踪筛选,选育出纯合的 SSSL 和杂合的 SSSL_(H). 于 2021 年 7 月下旬,收获 10 株日本晴和选育出的 SSSL 及 SSSL_(H) 的所有单株(8~10 株),按相同的方法测量株高、粒长、粒宽、长宽比和千粒质量,用于纯合目标 QTL 的加性效应和杂合 QTL 的显性效应分析.

1.5.1 基于 4 个纯合 SSSLs 的 QTL 加性效应分析

对于纯合 SSSL($S_1 - S_4$),首先假设 H_0 : SSSL _{i} 的代换片段不存在控制某一性状的 QTL,然后对每个 SSSL 和受体日本晴性状进行 t 测验,若 $p < 0.05$ 时,表明 SSSL _{i} 的代换片段存在控制某一性状的 QTL. 根据在特定环境条件下,日本晴的遗传模型为

$$p_0 = \mu + \epsilon$$

和单片段代换系的遗传模型为

$$p_i = \mu + a_i + \epsilon$$

式中, μ 为日本晴某一性状的表型值, a_i 为 QTL 的加性效应, p_i 和 p_0 分别表示 SSSL 和日本晴的表型值, ϵ 为随机误差^[15].

我们可估计出该 QTL 的加性效应(a_i)为

$$a_i = (p_i - p_0)/2$$

表型差一半被估算为由遗传引起。

所有计算均在 Microsoft Excel 2016 中进行。

1.5.2 基于 4 个杂合 SSSL_(H) 的 QTL 显性效应分析

对于杂合 SSSL_(H), 首先假设 H₀: 呈杂合状态时的 SSSL_(H) 不存在显性效应 d , 即

$$p_{i(H)} = (p_0 + p_i) / 2$$

式中, $p_{i(H)}$, p_0 和 p_i 分别为 SSSL_(H), 日本晴和 SSSL _{i} 的表型值, 然后对 $p_{i(H)}$ 和 $(p_0 + p_i) / 2$ 做 t 测验, 若 $p < 0.05$, 则说明 H₀ 不成立, 即该代换片段所含控制某一性状的 QTL 存在显性效应 d . 根据显性效应原理, 杂合 SSSL_(H) 的显性效应 (d_i) 为

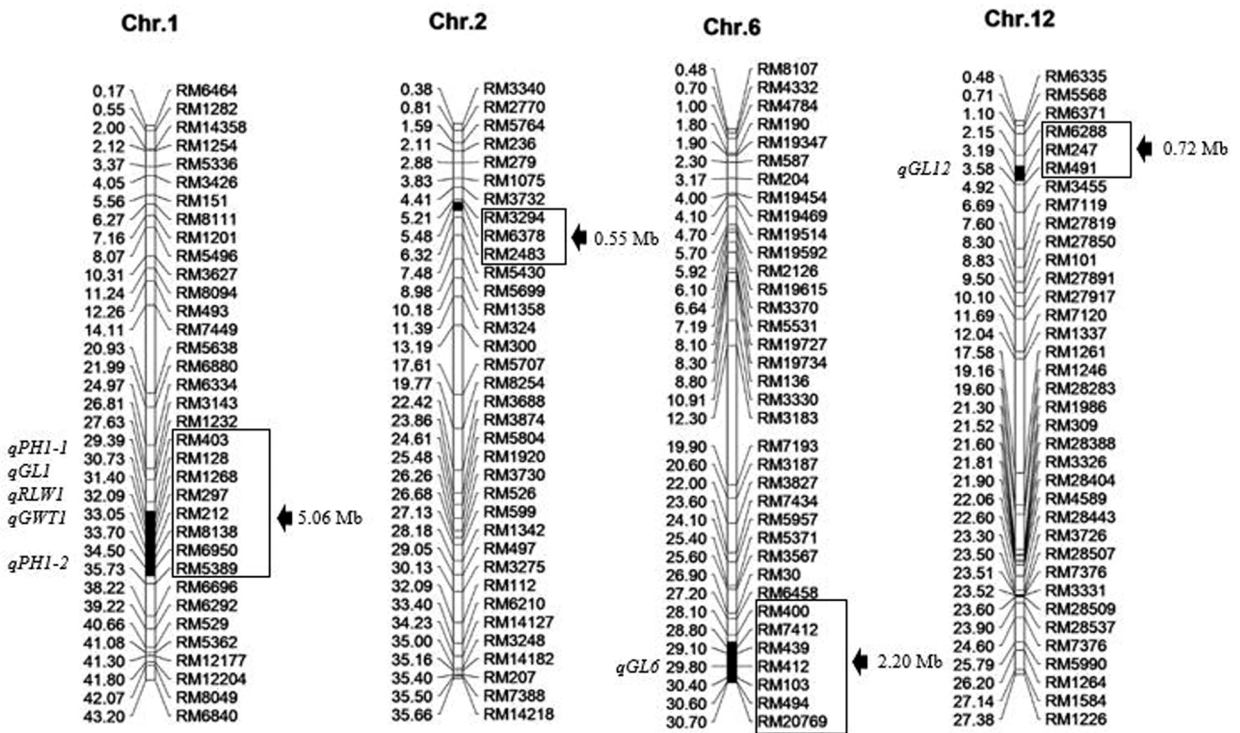
$$d_i = p_{i(H)} - (p_i + p_0) / 2$$

所有计算均在 Microsoft Excel 2016 中进行。

2 结果

2.1 Z688 的代换片段和差异性性状统计分析

Z688 含有来自西恢 18 的 4 个染色体代换片段, 分布于水稻第 1, 2, 6 和 12 染色体上(图 1), 其总代换片段的估计长度为 8.53 Mb, 最长代换片段的估计长度为 5.06 Mb, 最短为 0.55 Mb, 平均为 2.13 Mb.

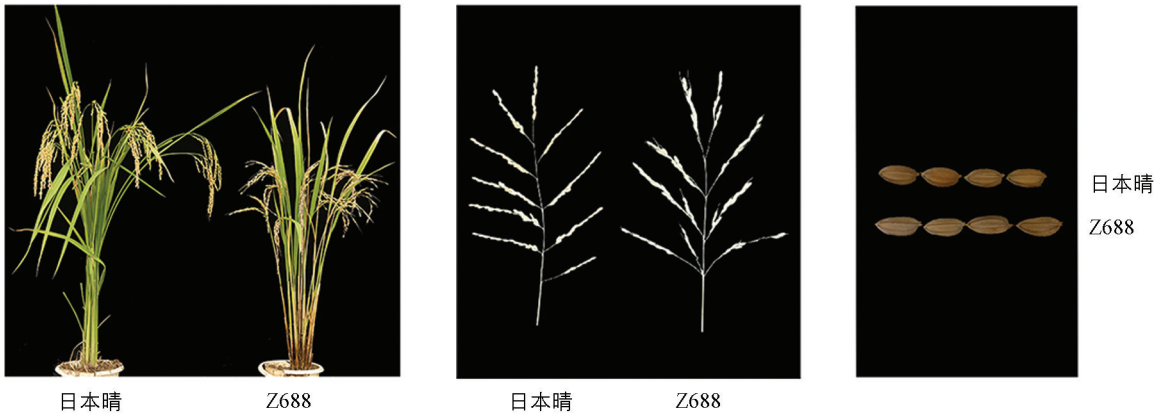


每条染色体左侧为物理距离(Mb)和定位的 QTL, 右侧为标记名称和染色体代换片段长度; 框内标记为代换区间. PH 为株高, GL 为粒长, RLW 为谷粒长宽比, GWT 为千粒质量。

图 1 CSSL-Z688 的代换片段及携带的 QTL

Z688 的株高(65.29 cm)显著矮于受体日本晴(104.11cm), 比日本晴降低了 38.82 cm(图 2a, d); Z688 的长宽比(2.33)比日本晴(2.18)显著增加了 0.15(图 2c, e); Z688 的粒长(7.80 mm)比受体日本晴(7.28 mm)显著增加了 0.52 mm(图 2c, f); Z688 的千粒质量(24.16 g)比日本晴(21.94 g)显著增加了 2.22 g(图 2g)。

Z688 的有效穗数、穗长和粒宽等性状与日本晴差异无统计学意义(统计数据略)(图 2a, b)。



日本晴

Z688

日本晴

Z688

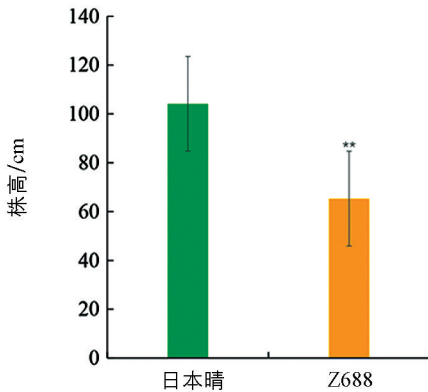
日本晴

Z688

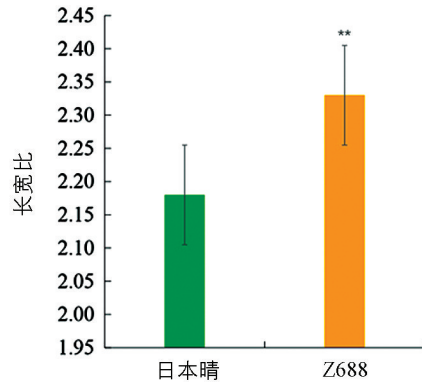
(a) 日本晴和Z688植株

(b) 日本晴和Z688穗

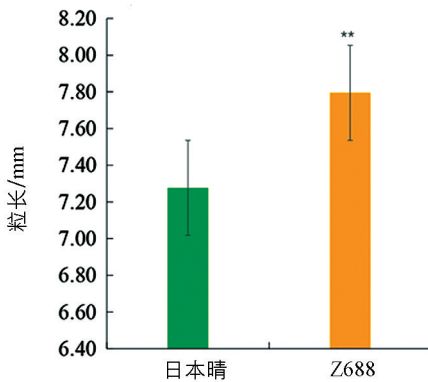
(c) 日本晴和Z688籽粒



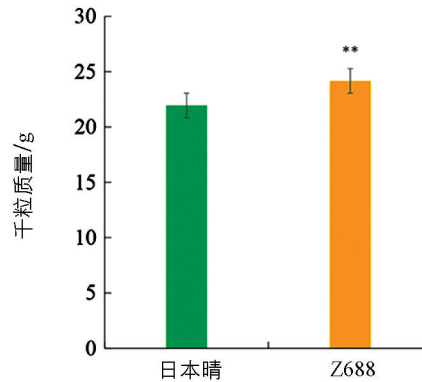
(d) 日本晴和Z688株高



(e) 日本晴和Z688长宽比



(f) 日本晴和Z688粒长



(g) 日本晴和Z688千粒质量

* 表示 $p < 0.05$, ** 表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 2 受体日本晴和 CSSL-Z688 的表型和差异性状

2.2 Z688 代换片段携带的株高和粒型 QTL

以日本晴和 Z688 杂交构建的次级 F_2 群体共鉴定出 7 个控制 Z688 株高与粒型性状的 QTLs, 分布于第 1, 第 6 和第 12 染色体的代换片段上, 解释了从 0.84% 到 23.94% 的表型变异(表 1)。来自西恢 18 的主效 $qPH1-1$ 和微效 $qPH1-2$ 与 Z688 的矮秆性状连锁, 均位于第 1 染色体的代换片段上, 连锁于不同的分子标记, 其加性效应分别使株高减少了 3.20 cm 和 2.16 cm, 分别解释了 15.00% 和 0.84% 的株高变异。来自西恢 18 的 2 个主效 $qGL1$ 和 $qGL6$ 及微效 $qGL12$ 与 Z688 的粒长性状连锁, 其加性效应分别使 Z688 的粒长增加了 0.11 mm, 0.09 mm 和 0.06 mm, 分别解释了 23.94%, 15.36%, 8.83% 的粒长变异。来自西恢 18 主效 $qGWT1$ 影响 Z688 的大粒, 其加性效应使千粒质量增加了 0.66 g, 解释了 9.76% 的表型变异。

此外, $qPH1-1$, $qRLW1$, $qGL1$ 和 $qGWT1$ 连锁于同一标记 RM128.

在 $qPH1-1$ 的代换区间内有已克隆基因 $OFP3$ 和 $OsHXK6$, 在 $qPH1-2$ 的代换区间内有已克隆基因 $OsERF3$ 和 $PSD1$, 在 $qGWT1$ 的代换区间内有已克隆基因 $OsMKKK55$, $OsMKKK70$ 和 $OsMKKK62$ (表 1).

表 1 Z688 代换片段携带的水稻株高和粒型性状 QTL

性状	QTL	染色体	连锁标记	代换片段长度/Mb	加性效应	贡献率/%	p 值	可能的基因
株高/cm	$qPH1-1$	1	RM128	0.55	-3.20	15.00	0.003 4	$OFP3^{[25]}$; $OsHXK6^{[26]}$
	$qPH1-2$	1	RM6950	1.33	-2.16	0.84	0.012 6	$OsERF3^{[27]}$; $PSD1^{[28]}$
粒长/mm	$qGL1$	1	RM128	0.55	0.11	23.94	0.000 9	
	$qGL6$	6	RM494	2.25	0.09	15.36	0.025 6	
	$qGL12$	12	RM247	0.72	0.06	8.83	0.008 5	
长宽比	$qRLW1$	1	RM128	0.55	0.03	6.59	0.043 6	
千粒质量/g	$qGWT1$	1	RM128	0.55	0.66	9.76	0.020 8	$OsMKKK55^{[29]}$; $OsMKKK70^{[29]}$; $OsMKKK62^{[29]}$

2.3 目标 QTL 的次级单片段代换系 (SSSLs) 的培育及加性和显性遗传效应分析

基于 QTL 定位, 通过 MAS 在 F_3 群体选育出 5 个纯合单片段代换系 SSSLs($S_1 - S_5$)和 5 个对应的杂合单片段代换系($S_{1(H)} - S_{5(H)}$). S_1 的代换片段为 RM403-RM128-RM1268, 位于第 1 染色体上, 估计代换长度为 0.67 Mb; S_2 的代换片段为 RM128-RM6950-RM5389, 位于第 1 染色体, 估计代换长度为 1.82 Mb; S_3 的代换片段为 RM3294-RM6378-RM2483, 位于第 2 染色体上, 估计代换长度为 0.55 Mb; S_4 的代换片段为 RM400-RM7412-RM439-RM494-RM20769, 位于第 6 染色体上, 估计代换长度为 2.20 Mb; S_5 的代换片段为 RM6288-RM247-RM491, 位于第 12 染色体上, 估计代换长度为 0.72 Mb(表 2).

在 2020 年定位的 7 个 QTLs 中, 有 6 个($qPH1-1$, $qPH1-2$, $qGL1$, $qGL12$, $qRLW1$ 和 $qGWT1$)可被相应的纯合单片段代换系($S_1 - S_5$)在 2021 年验证. 此外, 在这 5 个纯合单片段代换系中还新检测到 11 个 QTLs, 分别为 $qPH2$, $qGL1-2$, $qGL2$, $qGW1$, $qRLW1-2$, $qRLW2$, $qRLW12$, $qGWT1-2$, $qGWT2$, $qGWT6$ 和 $qGWT12$. 这些结果表明, 由于单片段代换系消除了个体间遗传背景的干扰, SSSL 具有比 F_2 群体更高的 QTL 检测效率(表 2).

我们还利用 5 个杂合单片段代换系($S_{1(H)} - S_{5(H)}$)对 QTL 的显性效应进行了分析, 结果表明, 杂合位点 QTL 的显性效应也对表型有较大的影响(表 2).

表 2 基于 5 个 SSSL_i 和 SSSL_{i(H)} 的水稻株高及粒型相关性状 QTL 加性和显性效应

性状	编号	QTL	$\bar{x} \pm s$	QTL 效应	QTL 效应值	p 值
株高/cm	日本晴		104.11 ± 3.66			
	S_1	$qph1-1$	81.43 ± 10.67	a	-11.34	2.38E-05
	$S_{1(H)}$	$qPH1-1/qph1-1$	105.35 ± 6.45	d	12.58	0.000 3
	S_2	$qPH1-2$	100.60 ± 2.18	a	-1.76	0.019 7
	$S_{2(H)}$	$qPH1-2/qph1-2$	100.11 ± 1.82	d	-2.25	0.007 6
	S_3	$qPH2$	99.30 ± 0.42	a	-2.41	0.007 4
$S_{3(H)}$	$qPH2/qph2$	98.42 ± 1.35	d	-2.85	0.000 1	

续表 2

性状	编号	QTL	$\bar{x} \pm s$	QTL 效应	QTL 效应值	<i>p</i> 值
粒长/mm	日本晴		7.28±0.11			
	S ₁	<i>qGL1</i>	7.50±0.38	a	0.11	0.002 1
	S _{1(H)}	<i>qGL1/qgl1</i>	7.57±0.18	d	0.18	0.010 7
	S ₂	<i>qGL1-2</i>	7.00±0.21	a	-0.14	0.002 8
	S _{2(H)}	<i>qGL1-2/qgl1-2</i>	6.93±0.01	d	-2.00	0.000 4
	S ₃	<i>qGL2</i>	7.11±0.02	a	-0.08	0.002 7
	S _{3(H)}	—	7.10±0.24	d	—	0.368 9
	S ₅	<i>qGL12</i>	6.92±0.21	a	-0.18	0.000 4
S _{5(H)}	—	7.06±0.25	d	—	0.720 7	
粒宽/mm	日本晴		3.34±0.07			
	S ₁	<i>qGW1</i>	3.43±0.07	a	0.05	0.020 5
	S _{1(H)}	—	3.41±0.10	d	—	0.122 7
长宽比	日本晴		2.18±0.05			
	S ₁	<i>qRLW1</i>	2.19±0.11	a	0.01	0.048 9
	S _{1(H)}	<i>qRLW1/qrlw1</i>	2.22±0.09	d	0.04	6.56E-10
	S ₂	<i>qRLW1-2</i>	2.07±0.06	a	-0.05	0.000 9
	S _{2(H)}	—	2.29±0.41	d	—	0.215 6
	S ₃	<i>qRLW2</i>	2.11±0.03	a	-0.04	0.013 2
	S _{3(H)}	<i>qRLW2/qrlw2</i>	2.09±0.05	d	-0.04	0.043 1
	S ₅	<i>qRLW12</i>	2.00±0.06	a	-0.09	4.63E-06
S _{5(H)}	—	2.07±0.03	d	—	0.332 5	
千粒质量/g	日本晴		21.94±2.05			
	S ₁	<i>qGWT1</i>	25.50±1.48	a	1.78	1.13E-12
	S _{1(H)}	<i>qGWT1/qgwt1</i>	26.20±1.16	d	2.48	0.024 6
	S ₂	<i>qGWT1-2</i>	24.53±0.60	a	1.30	0.001 3
	S _{2(H)}	<i>qGWT1-2/qgwt1-2</i>	24.10±0.77	d	0.86	0.006 0
	S ₃	<i>qGWT2</i>	24.80±0.33	a	1.43	0.005 2
	S _{3(H)}	<i>qGWT2/qgwt2</i>	24.73±1.26	d	1.39	0.025 1
	S ₄	<i>qGWT6</i>	24.95±1.19	a	1.50	0.002 4
	S _{4(H)}	<i>qGWT6/qgwt6</i>	24.83±1.29	d	1.39	0.013 8
	S ₅	<i>qGWT12</i>	24.58±0.60	a	1.32	0.003 3
S _{5(H)}	<i>qGWT12/qgwt12</i>	24.10±0.88	d	1.08	0.025 6	

注: E 为以 10 为底的指数. S₁ 为纯合单片段代换系 SSSL₁; S_{1(H)} 为具有单杂合代换片段的染色体单片段代换系 SSSL_{1(H)}. a 和 d 分别为加性效应和显性效应. *p* < 0.05 表示在 SSSL₁ 或 SSSL_{1(H)} 中存在 QTL 的加性或显性效应. S₁ 为 RM403-RM128-RM1268; S₂ 为 RM128-RM6950-RM5389; S₃ 为 RM3294-RM6378-RM2483; S₄ 为 RM400-RM7412-RM439-RM494-RM20769; S₅ 为 RM6288-RM247-RM491.

利用纯合的单片段代换系和杂合的单片段代换系可反映出纯合位点加性效应和杂合位点显性效应同时影响株高的遗传. 位于第 1 染色体的来自西恢 18 的 *qph1-1*, *qPH1-2* 和位于第 2 染色体的 *qPH2* 的加性效应分别使株高降低 11.34 cm, 1.76 cm 和 2.41 cm, *qPH1-1/qph1-1* 的显性效应使株高增加 12.58 cm,

暗示来自西恢 18 的株高 *qph1-1* 表现为相对隐性, 而来自日本晴的 *qPH1-1* 则相对显性. *qPH1-2/qph1-2* 和 *qPH2/qph2* 的显性效应分别使株高降低 2.25 cm 和 2.85 cm, 表明来自西恢 18 的株高 *qPH1-2* 和 *qPH2* 等位基因表现为相对显性, 而来自日本晴的 *qph1-2* 和 *qph2* 相对隐性(表 2). 这些结果表明, 株高的表型是这些 QTL 的加性效应和显性效应的叠加效应, 揭示了遗传复杂的数量性状可通过单片段代换系的构建分解为单位点进行研究.

对于粒长性状, 来自西恢 18 的 *qGL1* 的加性效应在遗传上使 S_1 的粒长增加 0.11 mm, 而来自西恢 18 的 *qGL1-2*, *qGL2* 和 *qGL12* 的加性效应使粒长分别减少了 0.14 mm, 0.08 mm 和 0.18 mm, *qGL1/qgl1* 的显性效应使粒长增加了 0.18 mm, 表明来自西恢 18 的 *qGL1* 相对来自日本晴的 *qgl1* 表现显性. 对于减少粒长的 *qGL1-2*, *qGL2* 和 *qGL12* 对应的杂合位点没有检出显性效应(表 2). 同样表明, 粒长是由多基因控制的性状, 其长粒表型是多个 QTL 加性和显性效应的叠加.

来自西恢 18 的 *qGW1* 的加性效应使 S_1 的粒宽增加 0.05 mm, 而在相应的杂合位点无显性效应(表 2), Z688 的粒宽也与日本晴的差异无统计学意义.

对于水稻谷粒长宽比, 来自西恢 18 的 *qRLW1* 的加性效应使长宽比增加 0.01, 而来自西恢 18 的 *qRLW1-2*, *qRLW2* 和 *qRLW12* 的加性效应分别使谷粒长宽比减少 0.05, 0.04 和 0.09. *qRLW1/qlrw1* 的显性效应使谷粒长宽比增加 0.04, 表明来自西恢 18 的增加谷粒长宽比的 *qRLW1* 相对来自日本晴的 *qlrw1* 表现显性. *qRLW2/qlrw2* 的显性效应使谷粒长宽比减少 0.04, 表明来自西恢 18 的减少谷粒长宽比的 *qRLW2* 对日本晴的 *qlrw2* 也表现相对显性. 另外, 在其他杂合位点并未检出显性效应(表 2).

对于千粒质量, 来自西恢 18 的 *qGWT1*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* 和 *qGWT12* 的加性效应分别在遗传上使千粒质量增加 1.78 g, 1.30 g, 1.43 g, 1.50 g 和 1.32 g, *qGWT1/qgwt1*, *qGWT1-2/qgwt1-2*, *qGWT2/qgwt2*, *qGWT6/qgwt6* 和 *qGWT12/qgwt12* 的显性效应分别使千粒质量增加 2.48 g, 0.86 g, 1.39 g, 1.39 g 和 1.08 g(表 2), 表明来自西恢 18 的增加千粒质量的 *qGWT1*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* 和 *qGWT12* 相对日本晴的相应等位基因表现显性. 这些结果进一步验证了千粒质量是由微效多基因控制的性状, 但可通过构建单片段代换系加以分解研究.

3 讨论

水稻产量主要由 3 要素构成: 有效穗数、每穗实粒数和千粒质量^[30]. 千粒质量主要由粒长、粒宽和粒厚决定. 此外, 水稻株高与产量的形成密切相关^[31]. 本研究选育了 1 个以日本晴基因组为遗传背景含来自西恢 18 基因组的 4 代换片段的水稻 CSSL-Z688, 与日本晴相比, Z688 的籽粒显著变长, 千粒质量显著增加, 其千粒质量的显著增加主要由籽粒长度变长引起, 与 Ma 等^[19]鉴定的水稻染色体片段代换系 Z744 的长粒表型相似, 但 Z688 的水稻株高显著变矮. 矮秆突变的发现曾引起第一次绿色革命, 矮秆基因是宝贵的遗传资源. 选育高度适中的水稻品种, 不易倒伏, 灌浆良好, 是水稻理想的高产株型^[32]. 因此, Z688 为研究株高和粒型基因提供了良好的遗传资源. 水稻染色体片段代换系, 与受体亲本相比, 仅存在少量代换片段的差异, 因而减少了遗传背景的干扰, 是 QTL 准确定位的良好材料^[24]. 通过染色体片段代换系的构建可将由多基因控制的性状进行分解, 进而挖掘出更多的有利等位变异, 为目标基因的遗传解析和水稻分子聚合育种奠定良好的基础^[33-34].

经日本晴/Z688 构建的次级 F_2 群体的 QTL 定位, 发现 7 个控制株高和粒型性状的 QTLs, 其中 2 个(*qPH1-1* 和 *qPH1-2*)使株高变矮, 3 个(*qGL1*, *qGL6* 和 *qGL12*)使粒长增加, 1 个(*qRLW1*)使谷粒长宽比增加和 1 个(*qGWT1*)使千粒质量增加. 此外, 我们进一步分离出 5 个纯合单片段代换系($S_1 - S_5$)和 5 个杂合单片段代换系($S_{1(H)} - S_{5(H)}$). 在 5 个纯合单片段代换系中, 6 个 QTLs 能够被验证, 此外还新检出了 11 个 QTLs. 与前人研究结果相比, 发现编码卵形家族蛋白的 *OFP3*^[25] 与编码己糖激酶的 *OsHXK6*^[26] 与株高 *qPH1-1* 的连锁标记 RM128 分别相距 0.16 Mb 和 0.29 Mb; 编码乙烯应答转录因子的 *OsERF3* 及编码

光周期敏感的矮秆基因 *PSD1* 与株高 *qPH1-2* 的连锁标记 RM6950 分别相距 0.84 Mb 和 0.63 Mb^[27-28]; 编码丝裂原活化蛋白激酶的 *OsMKKK55*, *OsMKKK70* 和 *OsMKKK62* 与千粒质量 *qGWT1* 的连锁标记 RM128 分别相距 1.80 Mb, 1.81 Mb 和 1.82 Mb^[29]. *qGL1* 和 *qGWT1* 也被 Ma 等^[19]利用日本晴为受体的水稻 6 代换片段 CSSL-Z744 鉴定出. 同时, 也与李锋等^[35]定位的 *qGL1-1*, 江静^[36]定位的 *qGL1-1* 位于相近区间, 两者 *qGL1-1* 可分别解释 1.80%, 16.2% 的表型变异^[35-36]. 而在本研究中 *qGL1* 对粒长的贡献率达到 23.94%, 表明 *qGL1* 可在多年多点、多个遗传背景下被检出, 是遗传稳定的 QTL, 而且当遗传背景纯化后, 其加性效应会更大. *qGL6* 还能被沈文强等^[37]、Zhang 等^[21]用不同的水稻染色体片段代换系检测到. *qGL12* 与王大川等^[3]、丁膺宾等^[38]定位的 QTL 区间相近, 表明这些 QTL 遗传稳定, 在基因设计育种中有重要的价值. *qGW1*, *qGL1*, *qGL6*, *qGL12*, *qRLW1*, *qRLW1-2* 和 *qRLW12* 还尚未见报道, 可能是新鉴定的 QTL, 这些研究结果为后续功能研究奠定了良好基础.

加性效应和显性效应是水稻性状的重要遗传组成, 了解目的基因的加性和显性效应对作物设计育种有重要意义. 本研究结果表明, 其株高、粒型等性状的遗传受到多个 QTLs 加性和显性效应的共同影响, 是其加性和显性效应的叠加. 如株高 *qph1-1*, *qPH1-2*, *qPH2* 的加性效应分别使株高降低 11.34 cm, 1.76 cm 和 2.41 cm. *qPH1-1/qph1-1* 的显性效应使株高增加 12.58 cm, 而 *qPH1-2/qph1-2* 和 *qPH2/qph2* 的显性效应分别使株高降低 2.25 cm 和 2.85 cm. 来自西恢 18 的 *qGL1* 的加性效应在遗传上使粒长增加 0.11 mm, 而来自西恢 18 的 *qGL1-2*, *qGL2* 和 *qGL12* 的加性效应使粒长分别减少了 0.14 mm, 0.08 mm 和 0.18 mm. *qGL1/qgl1* 的显性效应使粒长增加了 0.18 mm. 这些结果表明, 遗传复杂的数量性状可通过单片段代换系的构建分解为单位点进行的研究, 而且通过多个单基因的聚合可揭示复杂性状的遗传组成, 并预测聚合基因型的表型. Liang 等^[15]研究表明, 在西恢 18 的遗传背景下, 聚合加性效应为 -0.86 mm 的粒长 *qGL3-2* 与加性效应为 -0.82 mm 的粒长 *qGL3-1* 产生了一 1.02 mm 的加性×加性上位性互作效应, 最终使该双基因聚合系产生了比单个单片段代换系更短的籽粒. Zhang 等^[21]在日本晴遗传背景下, 加性效应为 0.30 mm 的粒长 *qGL5* 和加性效应为 0.13 mm 的粒长 *qGL6* 聚合产生了 0.31 mm 的加性×加性上位性互作效应, 使双位点聚合系 D2 的粒长显著长于仅含单个粒长 QTL 的单片段代换系 S_2 和 S_3 . Liang 等^[15]认为以单片段代换系为平台的多基因聚合系的表现依赖于加性效应与上位性互作效应的代数和与单个 QTL 加性效应的比较, 因此了解单片段代换系 QTL 的加性效应及其上位性互作效应对植物设计育种有重要意义. 此外, 显性效应及显性×显性上位性互作效应是杂种优势利用的遗传基础, Zhang 等^[21]研究表明, 杂种优势包括单座位的超显性效应、显性互补和上位性互作. 本研究首次利用杂合单片段代换系分析了水稻株高、粒长、粒宽、千粒质量等性状单座位的显性效应, 各个性状都呈现出较大的显性效应, 如 *qGWT1/qgwt1*, *qGWT1-2/qgwt1-2*, *qGWT2/qgwt2*, *qGWT6/qgwt6* 和 *qGWT12/qgwt12* 的显性效应分别使千粒质量增加 2.48 g, 0.86 g, 1.39 g, 1.39 g 和 1.08 g, 因此本研究鉴定出的重要 QTL 的加性和显性效应, 为以后利用这些 QTLs 进行设计育种提供了可靠的遗传信息.

4 结论

本研究以受体日本晴和一个 4 代换片段的水稻矮秆长大粒染色体代换系 Z688 杂交构建的次级 F_2 群体为 QTL 作图群体, 鉴定了 7 个控制株高、粒长、长宽比和千粒质量的 QTLs, 并进一步培育了目标 QTL 的 5 个纯合单片段代换系和 5 个杂合单片段代换系. 其中 6 个 QTLs 能够被纯合单片段代换系所验证, 此外还在单片段代换系上新鉴定出 11 个 QTLs, 分别为 *qPH2*, *qGL1-2*, *qGL2*, *qGW1*, *qRLW1-2*, *qRLW2*, *qRLW12*, *qGWT1-2*, *qGWT2*, *qGWT6* 和 *qGWT12*, 其中 *qGW1* 等 7 个 QTLs 尚未被报道. QTL 加性和显性效应表明, 株高、粒型、千粒质量等性状的遗传受到多个 QTL 的加性和显性效应的共同影响, 暗示了遗传复杂的数量性状可通过单片段代换系的构建分解为单基因进行研究. 这些结果为以单片段代换系为平台的水稻分子设计育种提供了重要的遗传信息.

参考文献:

- [1] XING Y, ZHANG Q. Genetic and Molecular Bases of Rice Yield [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 421-442.
- [2] 龚晓平, 王楠, 况晓明, 等. 利用 RNA 干涉研究水稻 OsROSES1 基因的功能 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2020 (6): 1-10.
- [3] 王大川, 汪会, 马福盈, 等. 增加穗粒数的水稻染色体代换系 Z747 鉴定及相关性状 QTL 定位 [J]. 作物学报, 2020, 46(1): 140-146.
- [4] 袁隆平. 中国的杂交水稻 [J]. 中国水稻科学, 1986(1): 8-18.
- [5] 康雪蒙, 马梦影, 巩文靓, 等. 水稻粒型基因研究进展及应用 [J]. 农学学报, 2020, 10(12): 21-25.
- [6] HUANG R, JIANG L, ZHENG J, et al. Genetic Bases of Rice Grain Shape: So many Genes, so Little Known [J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(4): 218-226.
- [7] 郑跃滨, 李智, 赵海燕, 等. 水稻粒长 QTL 定位与主效基因的遗传分析 [J]. 西北植物学报, 2020, 40(4): 598-604.
- [8] ZHOU Y, HOU J, LI P B, et al. Genetic Dissection and Validation of QTLs for Grain Shape and Weight in Rice and Fine Mapping of *qGL1.3*, a Major QTL for Grain Length and Weight [J]. Molecular Breeding, 2019, 39(12): 1-11.
- [9] LIU D L, KANG M H, WANG F, et al. Mapping of the Genetic Determinant for Grain Size in Rice Using a Recombinant Inbred Line (RIL) Population Generated from Two Elite Indica Parents [J]. Euphytica, 2015, 206(1): 159-173.
- [10] 封功能, 李东霞, 周建民, 等. 水稻籼粳交 DH 群体产量相关性状的 QTL 定位和上位性分析 [J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2004, 25(2): 5-10, 26.
- [11] ZHANG G Q. Target chromosome-segment substitution: A Way to Breeding by Design in Rice [J]. The Crop Journal, 2021, 9(3): 658-668.
- [12] 姚国新, 李金杰, 张强, 等. 利用 4 个姊妹近等基因系群体定位水稻粒重和粒形 QTL [J]. 作物学报, 2010, 36(8): 1310-1317.
- [13] 游佳, 谷晗, 朱泽, 等. 水稻粒质量和粒形 QTL 定位及粒长位点 *qGL3.2* 的鉴定 [J]. 南京农业大学学报, 2019, 42(4): 612-621.
- [14] FAN J, HUA H, LUO Z, et al. Whole-Genome Sequencing of 117 Chromosome Segment Substitution Lines for Genetic Analyses of Complex Traits in Rice [J]. Rice (N Y), 2022, 15(1): 5.
- [15] LIANG P, WANG H, ZHANG Q, et al. Identification and Pyramiding of QTLs for Rice Grain Size Based on Short-Wide Grain CSSL-Z563 and Fine-Mapping of *qGL3-2* [J]. Rice (New York, N Y), 2021, 14(1): 35.
- [16] SUN S F, WANG Z B, XIANG S Q, et al. Identification, Pyramid, and Candidate Gene of QTL for Yield-Related Traits Based on Rice CSSLs in Indica Xihui18 Background [J]. Molecular Breeding, 2022, 42(4): 1-25.
- [17] WANG D, ZHOU K, XIANG S, et al. Identification, Pyramid and Candidate Genes of QTLs for Associated Traits Based on a Dense Erect Panicle Rice CSSL-Z749 and Five SSSLs, Three DSSLs and one TSSL [J]. Rice (N Y), 2021, 14(1): 55.
- [18] MA F Y, ZHU X Y, WANG H, et al. Identification of QTL for Kernel Number-Related Traits in a Rice Chromosome Segment Substitution Line and Fine Mapping of *qSP1* [J]. Crop Journal, 2019, 7(4): 494-503.
- [19] MA F Y, DU J, WANG D C, et al. Identification of Long-Grain Chromosome Segment Substitution Line Z744 and QTL Analysis for Agronomic Traits In Rice [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(5): 1163-1169.
- [20] WANG H, ZHANG J Y, NAZ F, et al. Identification of Rice Qtls for Important Agronomic Traits with Long-Kernel CSSL Z741 and Three SSSLs [J]. Rice science, 2020, 27(5): 414-422.
- [21] ZHANG T, WANG S, SUN S, et al. Analysis of QTL for Grain Size in a Rice Chromosome Segment Substitution Line Z1392 with Long Grains and Fine Mapping of *qGL-6* [J]. Rice, 2020, 13(1): 40.
- [22] 赵芳明, 郭超, 魏霞, 等. 日本晴与 5 个优良恢复系的多态性标记筛选及遗传差异分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2016, 38(11): 1-7.

- [23] PATERSON A H, DAMON S, HEWITT J D, et al. Mendelian Factors Underlying Quantitative Traits in Tomato: Comparison across Species, Generations, and Environments [J]. *Genetics*, 1991, 127(1): 181-197.
- [24] ZHAO F M, TAN Y, ZHENG L Y, et al. Identification of Rice Chromosome Segment Substitution Line Z322-1-10 and Mapping QTL for Agronomic Traits from the F3 Population [J]. *Cereal Res Commun*, 2016, 44: 370-380.
- [25] XIAO Y H, ZHANG G X, LIU D P, et al. GSK2 Stabilizes OFP3 to Suppress Brassinosteroid Responses in Rice [J]. *The Plant Journal*, 2020, 102(6): 1187-1201.
- [26] HUANG W, YU C, HU J, et al. Pentatricopeptide-Repeat Family Protein RF₆ Functions with Hexokinase 6 to Rescue Rice Cytoplasmic Male Sterility [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(48): 14984-14989.
- [27] ZHANG H W, ZHANG J F, QUAN R D, et al. EAR Motif Mutation of Rice *OsERF3* Alters the Regulation of Ethylene Biosynthesis and Drought Tolerance [J]. *Planta*, 2013, 237(6): 1443-1451.
- [28] LI R Q, XIA J X, XU Y W, et al. Characterization and Genetic Mapping of a *Photoperiod-Sensitive Dwarf 1* Locus in Rice (*Oryza Sativa* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(1): 241-250.
- [29] LIU Z, MEI E, TIAN X, et al. *OsMKKK70* Regulates Grain Size and Leaf Angle in Rice through the *OsMKK4-OsMAPK6-OsWRKY53* Signaling Pathway [J]. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63(12): 2043-2057.
- [30] LU G H, WU Y F, BAI W B, et al. Influence of High Temperature Stress on Net Photosynthesis, Dry Matter Partitioning and Rice Grain Yield at Flowering and Grain Filling Stages [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(4): 603-609.
- [31] 蔡星星, 张盛, 王欢, 等. 水稻株型基因的研究现状及应用前景 [J]. *分子植物育种*, 2017, 15(7): 2809-2814.
- [32] SPIELMEYER W, ELLIS M H, CHANDLER P M. Semidwarf (Sd-1), "Green Revolution" Rice, Contains a Defective Gibberellin 20-Oxidase Gene [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(13): 9043-9048.
- [33] YUAN R, ZHAO N, USMAN B, et al. Development of Chromosome Segment Substitution Lines (CSSLs) Derived from Guangxi Wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.) under Rice (*Oryza Sativa* L.) Background and the Identification of QTLs for Plant Architecture, Agronomic Traits and Cold Tolerance [J]. *Genes (Basel)*, 2020, 11(9): E980.
- [34] BALAKRISHNAN D, SURAPANENI M, MESAPOGU S, et al. Development and Use of Chromosome Segment Substitution Lines as a Genetic Resource for Crop Improvement [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(1): 1-25.
- [35] 李锋, 张毅瑞, 陈亮, 等. 利用高密度遗传图谱挖掘水稻粒型相关 QTL [J]. *黑龙江农业科学*, 2021(9): 1-10.
- [36] 江静. 水稻粒型性状的遗传研究及主效 QTL 的精细定位 [D]. 金华: 浙江师范大学, 2014.
- [37] 沈文强, 赵冰冰, 于国玲, 等. 优良水稻染色体片段代换系 Z746 的鉴定及重要农艺性状 QTL 定位及其验证 [J]. *作物学报*, 2021, 47(3): 451-461.
- [38] 丁膺宾, 张莉珍, 许睿, 等. 基于染色体片段置换系的野生稻粒长 QTL-*qGL12* 的精细定位 [J]. *中国农业科学*, 2018, 51(18): 3435-3444.

责任编辑 周仁惠