

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2025.07.001

张记超, 母建妍, 陈文博, 等. 基于水稻大粒染色体片段代换系 Z255 的粒型相关性状 QTL 定位及次级代换系选育 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(7): 2-16.

基于水稻大粒染色体片段代换系 Z255 的粒型相关性状 QTL 定位及次级代换系选育

张记超, 母建妍, 陈文博, 王雨昕, 莫芸嫣, 郑中意,
莫倩, 朱小燕, 张长伟, 何光华, 赵芳明, 张婷

西南大学 农学与生物科技学院/南方山地农业教育部工程中心, 重庆 400715

摘要: 粒型是水稻重要的农艺性状, 是由多基因调控的数量性状, 在高产优质稻的培育中起着重要的作用。以粳稻日本晴为受体亲本, 籼稻 R225 为供体亲本, 筛选获得水稻大粒染色体片段代换系 Z255, 共携带 18 个代换片段, 总代换长度为 59.9 Mb, 平均长度为 3.33 Mb。扫描电镜观察和细胞学分析发现: 相较于受体亲本日本晴, Z255 籽粒增大与颖壳细胞分裂和伸长相关。RT-qPCR 结果显示: 粒型相关基因在 Z255 幼穗中的表达发生了显著变化。QTL 鉴定结果共检测到 11 个粒型相关 QTL, 其中粒长 4 个、粒宽 2 个、长宽比 3 个、千粒质量 2 个, 贡献率为 2.34%~32.65%。利用 MAS 法在 F_3 代群体中选育出了 21 个包含以上粒型相关 QTL 的次级染色体片段代换系, 即 2 个单片段代换系、9 个双片段代换系、8 个三片段代换系、1 个四片段代换系和 1 个五片段代换系。

关键词: 水稻; 粒型; 染色体片段代换系; QTL 定位; 产量

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 1673-9868(2025)07-0002-15

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Localization of QTL for Grain Shape Related Traits and Secondary Substitution Line Breeding Based on a Rice Large Grain Chromosome Fragment Substitution Line Z255

ZHANG Jichao, MU Jianyan, CHEN Wenbo, WANG Yuxin,
MO Yunyan, ZHENG Zhongyi, MO Qian, ZHU Xiaoyan,
ZHANG Changwei, HE Guanghua, ZHAO Fangming, ZHANG Ting

College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University/Engineering Research Center of South Upland Agriculture,
Ministry of Education, Chongqing 400715, China

收稿日期: 2025-03-17

基金项目: 四川省科技计划项目(2024JDRC0064); 重庆英才计划基金项目(cstc2024ycjh-bgzxm0063); 重庆市自然科学基金项目(CSTB2022NSCQ-MSX0505); 重庆市技术创新与应用发展专项(CSTB2022TIAD-KPX0018)。

作者简介: 张记超, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究。

通信作者: 张婷, 副教授, 硕士研究生导师。

Abstract: Grain shape is an important agronomic trait of rice. It is a quantitative trait regulated by multiple genes and plays an important role in the breeding of high yield and good quality rice. Using *japonica* rice Nipponbare as the recipient parent and *indica* rice R225 as the donor parent, a large-grain chromosome segment substitution line (CSSL) Z255 was screened to obtain in rice. Z255 carries a total of 18 substitution fragments, with a total substitution length of 59.9 Mb and an average length of 3.33 Mb. Scanning electron microscope observation and cytological analysis showed that the grain enlargement of Z255 was related to the division and elongation of glume cells compared with the recipient parent Nipponbare. RT-qPCR results showed that the expression of grain shape related genes in Z255 young panicles changed significantly. The results of QTL identification showed that a total of 11 QTLs related to grain shape were detected, including 4 for grain length, 2 for grain width, 3 for length-width ratio and 2 for 1000-grain weight, with contribution rates ranging from 2.34% to 32.65%. Twenty-one secondary chromosome segment substitution lines containing the above grain shape related QTLs were selected from F3 population by MAS method, including 2 single segment substitution lines, 9 double segment substitution lines, 8 three segment substitution lines, 1 four segment substitution line and 1 five segment substitution line.

Key words: rice(*Oryza sativa* L.); grain shape; chromosome fragment substitution line; QTL mapping; yield

水稻作为全球最重要的粮食作物之一, 持续提高产量对保障粮食安全具有重要意义。近年来, 耕地面积的持续缩减与极端气候事件的频发, 对水稻产量的提升构成了严峻挑战, 如何更有效地提高水稻产量成为育种工作者亟待解决的首要任务^[1]。水稻产量 3 要素由有效穗数、每穗粒数及粒质量构成, 而粒型是决定粒质量进而影响水稻产量的重要因素^[2-3], 因此, 分离和克隆粒型相关基因可为水稻高产育种提供重要资源。

水稻粒型由粒长、粒宽和长宽比决定, 是由多个基因调控的数量性状^[4]。目前已克隆多个粒型调控基因。GS3 是水稻中首个被克隆的粒长 QTL, 也是目前应用最多的一个粒长基因^[5-6]。GS3 编码异三聚体 G 蛋白 γ 亚基, 是控制水稻粒质量和粒长的主效 QTL, 对粒长起负调控作用^[7]。qGL3 编码一个蛋白磷酸酶 PPKL 家族的丝氨酸/苏氨酸磷酸酶, 参与调控细胞周期蛋白、细胞分裂素和油菜素内酯等途径, 负调控水稻粒长^[8]。GL3.1 编码一个丝氨酸/苏氨酸磷酸酶, 该激酶对水稻粒长起负调控作用, GL3.1 能直接去磷酸化底物 T1; 3(细胞周期蛋白), 而 T1; 3 表达下调会导致籽粒变短^[9-11]。LGY3 是 E 型 MADS 盒基因 *OsMADS1*, 其可变剪接蛋白 *OsMADS1^{ky3}* 产生细长粒, 提高稻谷的品质和产量^[12]。GW2 编码一种 RING 型 E3 泛素连接酶, 具有负调节细胞分裂的功能, GW2 功能缺失能显著增加粒质量^[13]。GS5 编码一个丝氨酸羧肽酶, 具有正调控籽粒大小的功能, 其表达量升高可使籽粒增大^[14-15]。*OsUBP15* 具有去泛素化活性, 通过增加水稻颖壳横向细胞数量参与粒宽调节^[16]。WTG1 基因编码一个 otubain-like 蛋白酶, 是一个去泛素化酶, WTG1 促进 IPA1 的 K48 多泛素化被 26S-蛋白酶体降解, 并抑制 IPA1 的 K36 多泛素化, 其功能缺失导致突变体籽粒的粒宽、粒厚发生改变^[17-18]。GL2/GS2 编码生长调节因子 *OsGRF4*, 通过促进小穗颖壳中细胞的生命周期, 从而影响生长分裂来调节籽粒大小^[19-20]。GW7 编码 TONNEAU1 募集基序蛋白, 可正向调控颖壳纵向细胞的分裂并缩短横向细胞的分裂^[21]。TGW3 编码一个类似糖原合酶 GSK3 的激酶, 是粒长和粒质量的负调控因子, 能协同改变颖壳中细胞的大小和数量, 从而调控籽粒的大小发育^[22]。

遗传变异产生的途径主要包括自然变异和人工诱变两种。人工诱变产生的突变体表型通常是由于相关基因功能完全缺失, 往往产生不利突变, 且突变产生的功能缺失远多于基因修饰。相较于人工诱变, 自然

变异在遗传改良中展现出显著的优势:① 其变异特征多表现为由 QTL 调控的数量性状;② 产生的表型变异不仅是等位基因功能的存在或缺失,还可能来自弱效等位基因的调控差异;③ 该途径可在保留基因功能完整性的前提下进行功能解析;④ 自然变异体系能够解析微效基因对表型的累积效应,为复杂性状的遗传解析提供独特视角^[23-25]。染色体片段代换系(chromosome segment substitution lines, CSSL)作为创造丰富自然变异的理想材料,其特征是将野生或远缘种导入栽培品种的优良遗传基因库中,每个 CSSL 在受体基因组的背景下保留 1 个或少数供体亲本来源的染色体代换片段。当只导入唯一一代换片段时,则定义为单片段代换系(single segment substitution lines, SSSL)。这类 SSSL 因其遗传背景与受体亲本高度一致仅存在代换片段差异,可有效消除遗传背景的干扰,作为次级作图群体可更精确分析 QTL^[26]。已有研究利用水稻 CSSL 鉴定了一些重要性状的 QTL,发掘了其中的等位基因变异,并分析了 QTL 之间及 QTL 与环境之间的互作,同时还对一些重要基因进行了克隆及功能分析。染色体片段代换系鉴定的基因可直接应用于生产实践,使遗传研究与育种紧密相连,因此可作为设计育种的理想材料。张桂权^[27]通过 SSSL 设计出了华小黑 1 号(粤审稻 2005015)、华标 1 号(粤审稻 2009033)等黑米优质品种,并利用恢复力最强的 *Rf3-4* 和 *Rf4-4* 等位基因,育成了具有强恢复力的 HJX74 恢复系,研究表明目标染色体代换是水稻设计育种的一种方法。

水稻粒型作为一个典型的数量性状,其遗传机理十分复杂,目前虽然已经克隆了一定的粒型调控基因,但仍不足以揭示粒型的遗传多样性和分子调控网络。本研究鉴定到 1 个携带 18 个代换片段、具有大粒表型的水稻染色体片段代换系 Z255。对 Z255 进行农艺性状的测量与细胞学分析、粒型发育相关基因的表达分析、粒型 QTL 定位及次级代换系片段选育,研究结果有助于系统解析粒型调控网络,为多基因聚合育种提供新策略,同时也为水稻籽粒性状改良提供宝贵的种质资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

大粒染色体片段代换系 Z255 是以粳稻品种日本晴作为受体亲本、籼稻恢复系 R225 为供体亲本,通过多代回交与自交结合 SSR 分子标记辅助选育出的含 18 个代换片段的染色体片段代换系。以日本晴/Z255 构建的次级 F_2 代群体作为 QTL 定位材料。

通过 QTL 定位的结果,在日本晴和 Z255 杂交产生的 F_2 代群体中根据基因型与表型选择含有目标 QTL 的单株进行种植,将其发展成 F_3 代群体,利用 MAS 法筛选出次级单片段或多片段代换系。

1.2 水稻大粒 CSSL-Z255 培育及代换片段鉴定

利用水稻基因组均匀分布的 429 个 SSR 标记对日本晴和 R225 进行多态性分析^[28];利用筛选出的 253 个多态性标记从 BC_2F_1 代开始进行分子辅助选择,从 BC_2F_1 代中选择 20 株单株进行自交,然后从每个株系的每代各取 10 株继续通过多态性分子标记进行辅助选择^[29];通过多态性分子标记在日本晴/ BC_2F_1 自交的 F_7 代中选育出含 18 个水稻染色体代换片段的水稻大粒 CSSL-Z255。参考 Zhou 等^[30]描述的方法,对代换的水稻染色体片段进行鉴定,代换片段长度参照 Paterson 等^[31]的方法进行计算。

1.3 材料种植方法

2019 年于西南大学水稻研究所歇马实验基地种植日本晴与 Z255 并通过杂交产生 F_1 代杂交种,于同年 10 月在海南基地种植收获 F_2 代种子;次年 3 月初于歇马实验基地将日本晴、Z255 以及 F_2 代群体的种子进行播种,4 月中旬后进行试验田规划,以株距 16.60 cm 和行距 26.50 cm 移栽日本晴与 Z255 各 30 株及 148 株 F_2 代单株至同一块试验田并进行常规种植管理;2021 年 4 月,以相同的规格和管理方式在西南大学水稻研究所歇马实验基地将日本晴、Z255 和从 F_2 代群体中选出的目标株系进行单株育苗及次级代换片段的选育。

1.4 表型分析和农艺性状统计

于成熟期随机选取日本晴 10 粒、Z255 10 粒及 F₂ 代群体 148 粒, 对其粒长、粒宽、长宽比、千粒质量进行测量统计, 并计算平均值、标准差及 F₂ 代群体的偏度和峰度。

1.5 统计分析方法

使用 Excel 2019 对所有数据进行统计分析, 利用 SPSS 26 软件进行显著性检验, 采用 *t* 检验对两个处理进行差异性分析, *p* < 0.05 为差异有统计学意义。多重比较采用 HSD 检验的单因素方差分析。

1.6 QTL 定位

通过日本晴和 Z255 杂交创建的 148 个单株组成的次级 F₂ 代群体作为 QTL 定位群体, 使用 CTAB 法提取日本晴、Z255 及 148 个 F₂ 代单株的 DNA^[32], 利用 Z255 代换片段中的多态性 SSR 标记为引物进行 PCR 扩增, 采用非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳和 DNA 银染法显色, 在进行基因型赋值时将日本晴带型标记为“A”、Z255 带型标记为“B”、杂合带型标记为“H”、缺失带型标记为“0”。根据 F₂ 代 148 个单株的基因型赋予值与对应的表型值, 在 SAS 统计软件上定位 QTL 并采用 HPMIXED 程序的限制性最大似然法, 以 *p* < 0.05 为阈值决定一个 QTL 能否与染色体代换片段上的某标记进行连锁^[33-34]。

1.7 次级代换片段系选育

通过 QTL 定位的结果, 在日本晴和 Z255 杂交产生的 F₂ 代群体中根据基因型与表型选择含有目标 QTL 的单株进行种植, 利用 MAS 法对其中的杂合标记进行筛选, 进一步筛选出不含杂合标记的次级片段代换系。

1.8 扫描电镜观察

取日本晴和 Z255 抽穗期相同部位的水稻颖壳, 利用 Hitachi SU3800 扫描电镜对水稻颖壳进行观察并拍照^[16]。

1.9 石蜡切片

取抽穗期同一部位的水稻颖壳, 在 FAA 固定液(45%乙醇、5%冰乙酸和 4.8%甲醛)中重复抽真空至样品沉于底部, 4℃条件下固定过夜。对样品进行脱水、包埋和切片, 切片染色烘干后利用 Nikon Eclipse E600 显微镜观察并拍照记录^[34]。

1.10 RNA 的提取与 qRT-PCR

取日本晴与 Z255 相同孕穗期的幼嫩小穗提取 RNA, 合成 cDNA 第一链进行实时荧光定量 PCR。根据相关基因的编码序列设计 qRT-PCR 特异性引物(表 1), 以 *Actin*(Os03g0718100)为内参基因进行实时荧光定量分析。每个样品设置 3 个重复, 使用荧光定量 PCR 仪进行检测, 对所得 *Ct* 值进行分析, 通过 *t* 检验或者 HSD 检验差异的显著性。

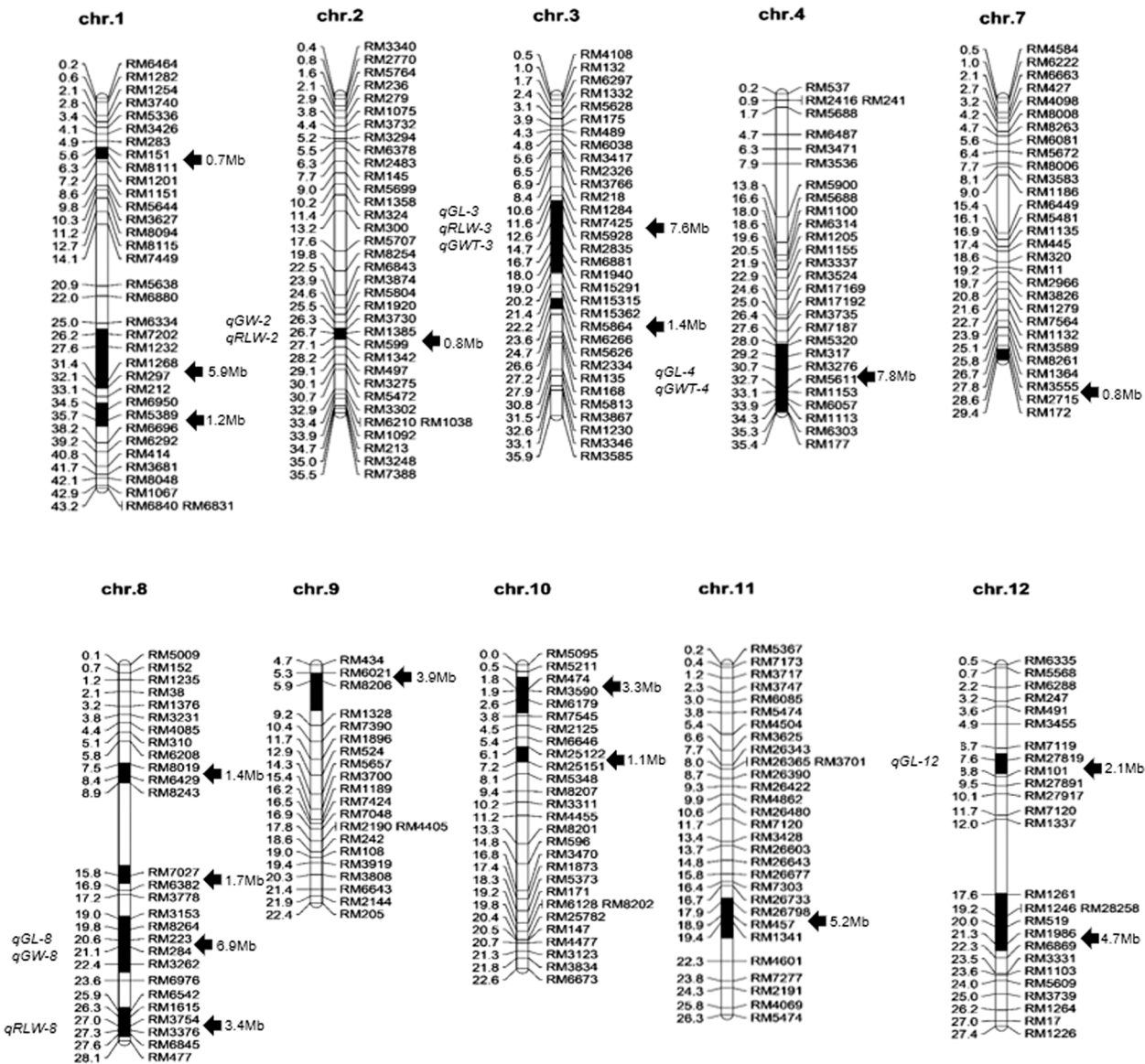
表 1 相关定量引物

引物名称	正向引物(5'-3')	反向引物(5'-3')
<i>GW5-q</i>	GCTTGAGCGGCGTGGGCAT	TCCTCTGCAAGAACGCGTGGC
<i>WTG1-q</i>	ACTACTACCACTCGTGCTGCGGC	CGCTCAACCTCAGCTTTGTCTTGTG
<i>DEP1-q</i>	CCTCAAGGATGAGCTTCACTTCCTT	CCACCGAAAAAGACGGCAAG
<i>GS3-q</i>	CGGAAGAACTCCTGATCCATTC	TTGCTCTGCACAAACAGCGA
<i>qGL3. 3-q</i>	TTCTGGACTAAGGCATGGCG	CGTTCAGTGTTCTTTTCATCACCA
<i>GSN1-q</i>	GCTAACTACTTTCACCTCGCAAGGATCTT	ACCTTAACAGGAAGAGTATTGCCGAGC
<i>OsActin-q</i>	TGCTATGTACGTCGCCATCCAG	AATGAGTAACCACGCTCCGTCA

2 结果与分析

2.1 Z255 代换片段的鉴定

以 Z255 代换片段上的多态性 SSR 标记 RM5864、RM6266、RM5626 等作为引物,提取受体日本晴、优良长粒籼稻恢复系 R225 及 10 株 Z255 叶片的 DNA 进行代换片段基因型鉴定,结果表明,10 株 Z255 的代换片段标记带型一致,表明 Z255 代换片段准确。Z255 在日本晴的遗传背景下含有来自 R225 的共 18 个代换片段,其总代换长度为 59.9 Mb,最大长度为 7.8 Mb,最短长度为 0.7 Mb,平均长度为 3.33 Mb。粒型相关的代换片段有 6 个,分布于第 2、3、4、8、12 染色体上(图 1),总代换长度为 28.6 Mb,最大长度为 7.8 Mb,最短长度为 0.8 Mb,平均代换长度为 4.77 Mb。



每个染色体的右侧为代换片段长度和分子标记,左侧为代换片段鉴定出的 QTL 和标记的物理距离,黑色部分代表片段;GL 为粒长, GW 为粒宽, RLW 为长宽比, GWT 为千粒质量。

图 1 Z255 的代换片段和检测出的 QTL

2.2 日本晴和 Z255 的表型鉴定

与受体亲本日本晴(Ni)相比,Z255 株型、穗型无显著变化(图 2a、2b),Z255 的粒长极显著增加了 26.79%(图 2d、2e),粒宽极显著增加了 3.60%(图 2c、2f),长宽比极显著增加了 22.34%(图 2g),千粒质

量极显著增加了 19.43%(图 2h), 因此, 与日本晴相比, Z255 表现出大粒表型, 具有重要的育种价值。

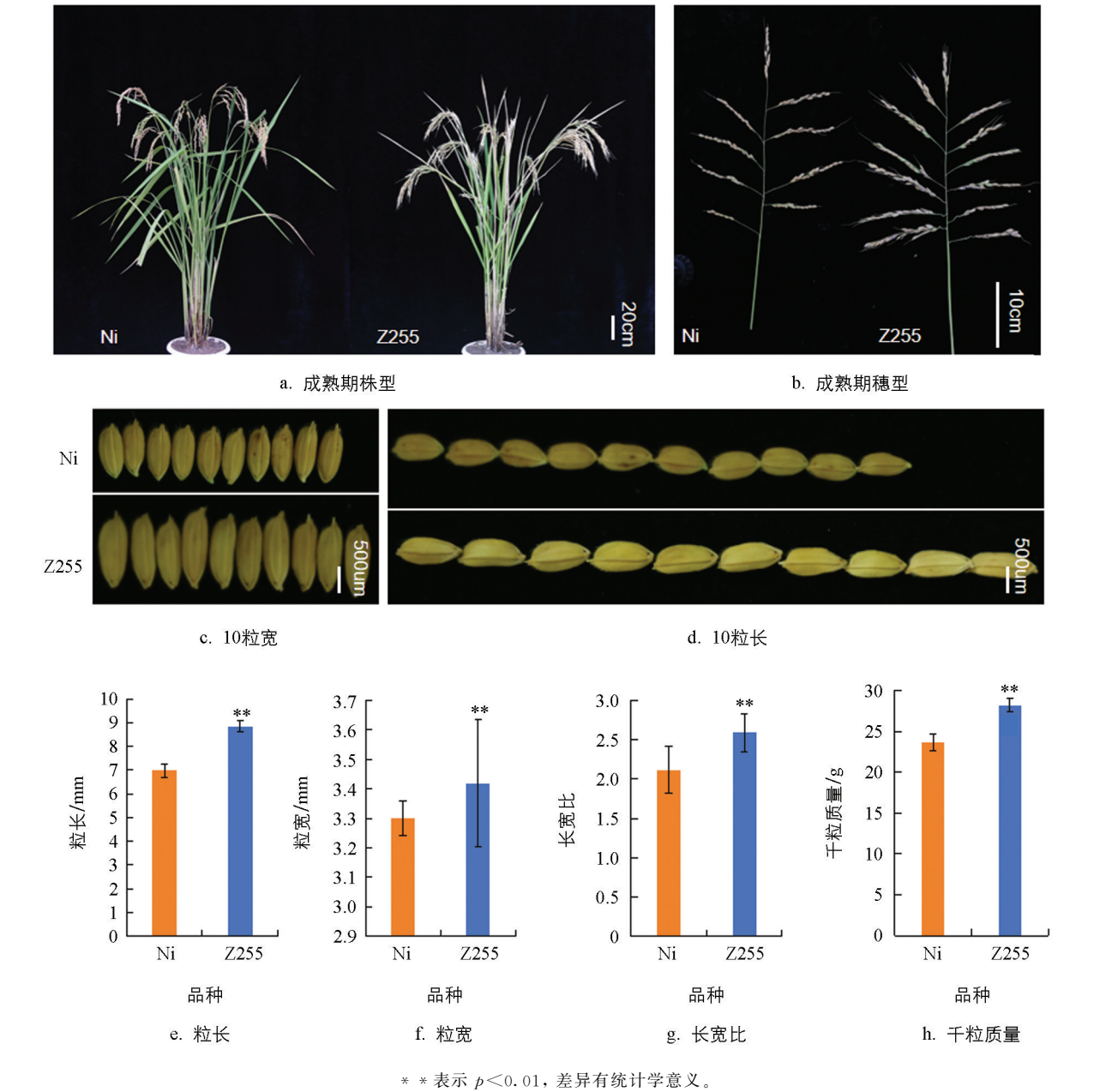
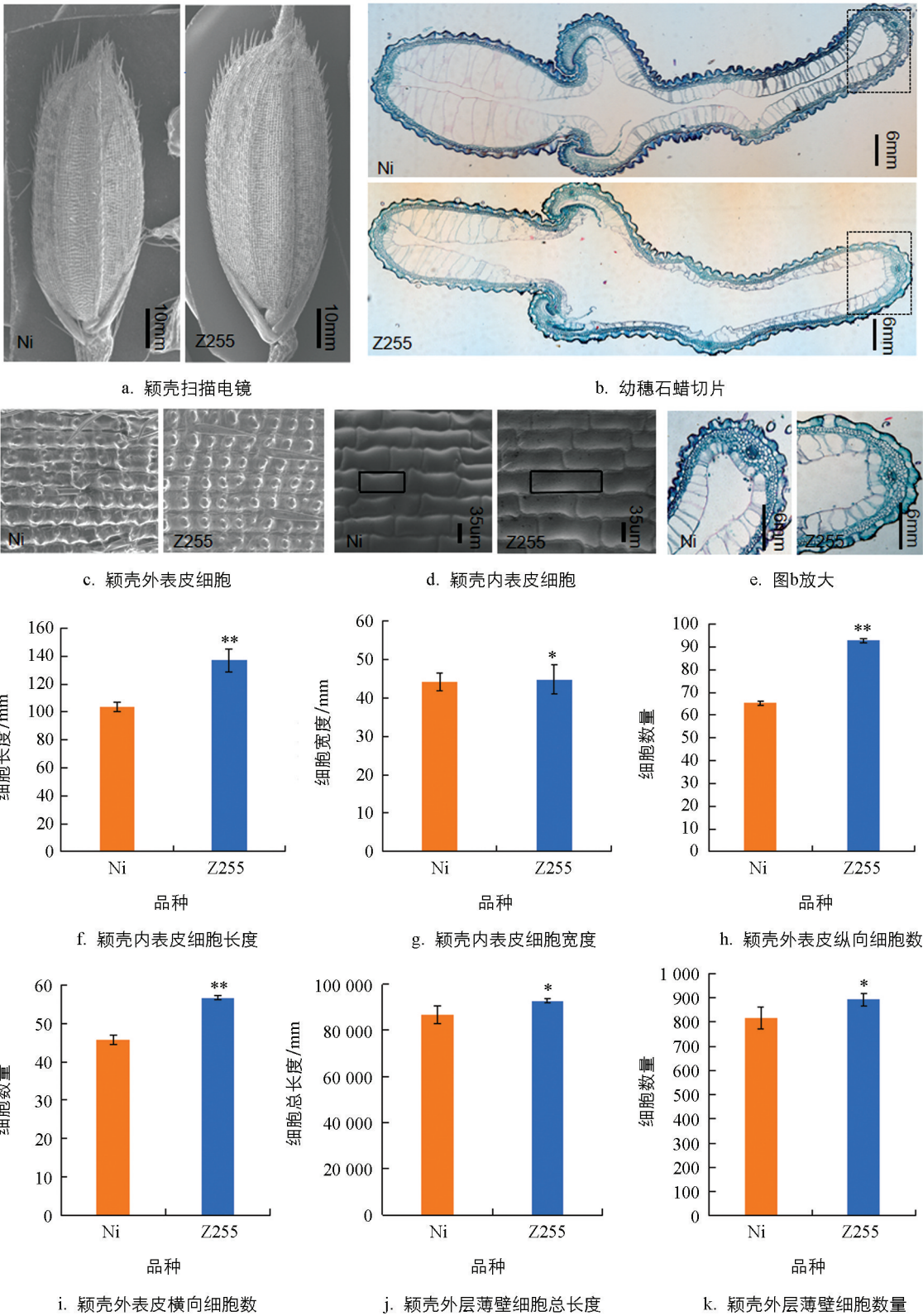


图 2 日本晴和 Z255 的表型分析

2.3 细胞学分析

利用扫描电镜对 Z255 及日本晴抽穗期颖壳相同中间部位内外表面的细胞形态进行观察(图 3), 结果发现, Z255 颖壳内表皮细胞长度相比于日本晴极显著增加了 32.51%(图 3a、3d、3f), 内表皮细胞宽度增加了 1.59%(图 3d、3g); Z255 颖壳外表皮单位面积细胞数量显著增加(图 3c), 且最长处纵向和最宽处横向的细胞数目均显著高于日本晴(图 3a、3h、3i)。这些研究表明 Z255 的籽粒增大是由于颖壳细胞长度和宽度增大以及细胞的数量增加所致。

为进一步分析 Z255 籽粒形态变化的原因, 在抽穗期同一时期取 Z255 和日本晴相同部位的幼嫩小穗进行石蜡切片, 结果表明, Z255 的颖壳外层薄壁组织细胞总长度相较于日本晴增加了 8.11%(图 3b、3e、3j), 同时其薄壁细胞数量也表现为显著增加(图 3b、3e、3k)。结果进一步表明, Z255 颖壳细胞大小和数量的增多是引起其籽粒增大的主要因素。



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

图 3 Z255 和日本晴(Ni)的细胞学分析

2.4 Z255 粒型相关基因的 RT-qPCR 分析

由图 4 可知, 与日本晴相比, Z255 幼穗中正调控粒长基因 *GW5*、*WTG1* 的表达量显著升高(图 4a、4b), *DEP1* 的表达量升高但差异无统计学意义(图 4c), 而负调控粒长基因 *GS3*、*qGL3.3*、*GSN1* 的表

达量显著降低(图 4d、4e、4f)。另外, *GW5* 和 *WTG1* 都对粒宽起着负向调节的作用, 在 Z255 的幼穗中, 它们的表达量显著升高(图 4a、4b)。结果表明, Z255 籽粒的长度和宽度的改变很可能与相关基因的表达量有关。

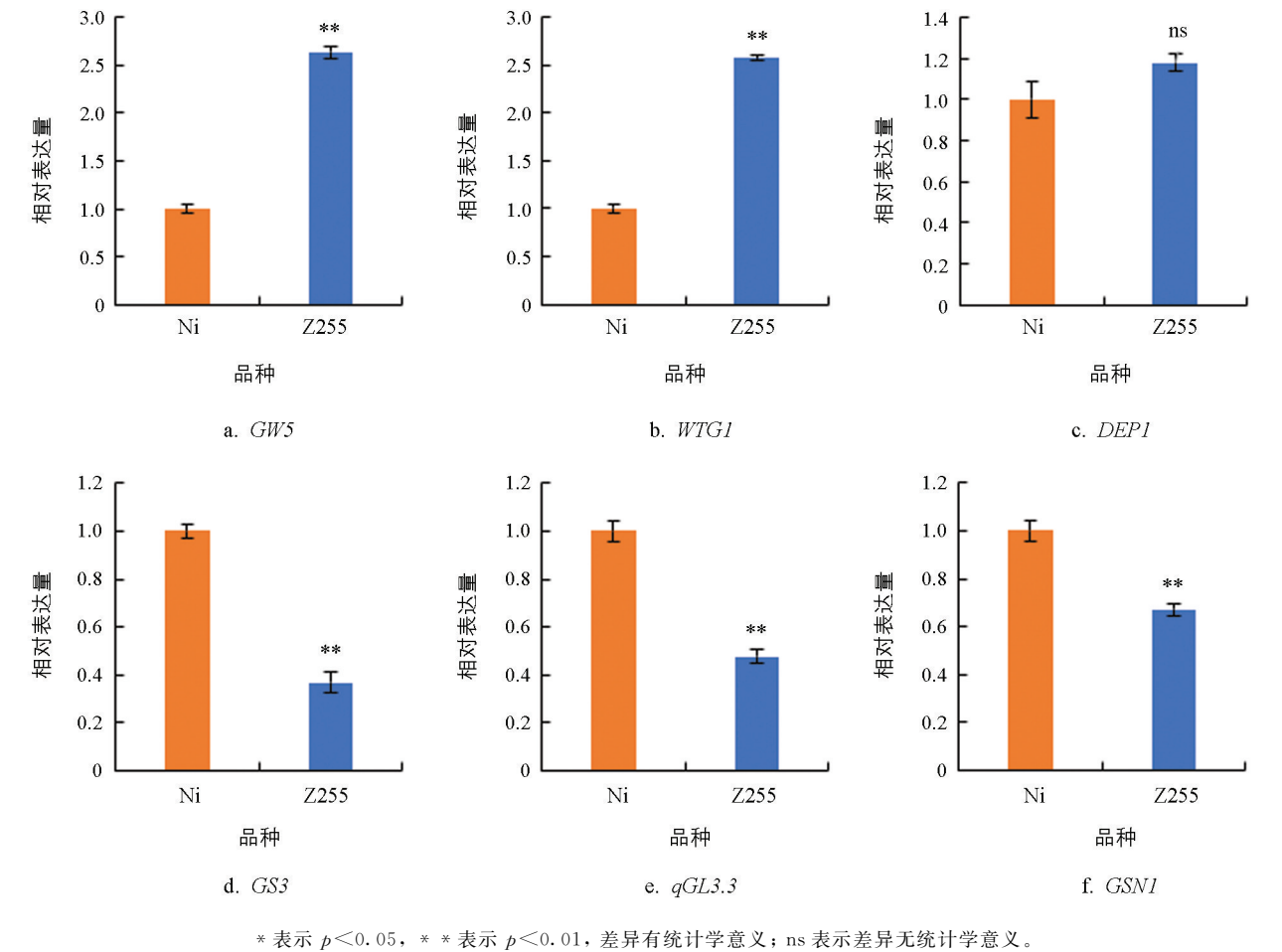


图 4 日本晴和 Z255 粒型相关基因的表达量分析

2.5 粒型性状在日本晴/Z255 的次级 F₂ 代群体中的频率分布

对 F₁ 代籽粒形态进行观察, 发现 Z255 的大粒相对小粒呈显性遗传。在日本晴和 Z255 的次级 F₂ 代群体中, 长粒主要分布在 8.0~8.6 mm, 短粒主要分布在 7.2~8.0 mm(图 5a); 宽粒主要分布在 3.0~3.3 mm, 窄粒主要分布在 3.3~3.7 mm(图 5b); 长宽比主要分布于 2.0~2.6(图 5c); 千粒质量主要分布于 22~28 g(图 5d), 不满足卡方 3 : 1 的分离比, 且具有双峰分布, 说明这些性状是连续分布(图 5), 且粒长、粒宽、长宽比、千粒质量的偏度均不为 0, 呈一定的负偏态或正偏态, 峰度均不为 3(表 2)。综上所述, 粒长、粒宽、长宽比、千粒质量均由多个基因控制。

表 2 F₂ 代群体粒形相关性状统计参数

参数	$\bar{x} \pm s$	范围	偏度	峰度
粒长/mm	7.99±0.37	7.20~9.00	0.21	0.00
粒宽/mm	3.41±0.12	2.99~3.73	-0.16	0.42
长宽比	2.35±0.12	2.02~2.66	0.08	-0.08
千粒质量/g	24.81±2.24	20.00~30.67	0.13	-0.09

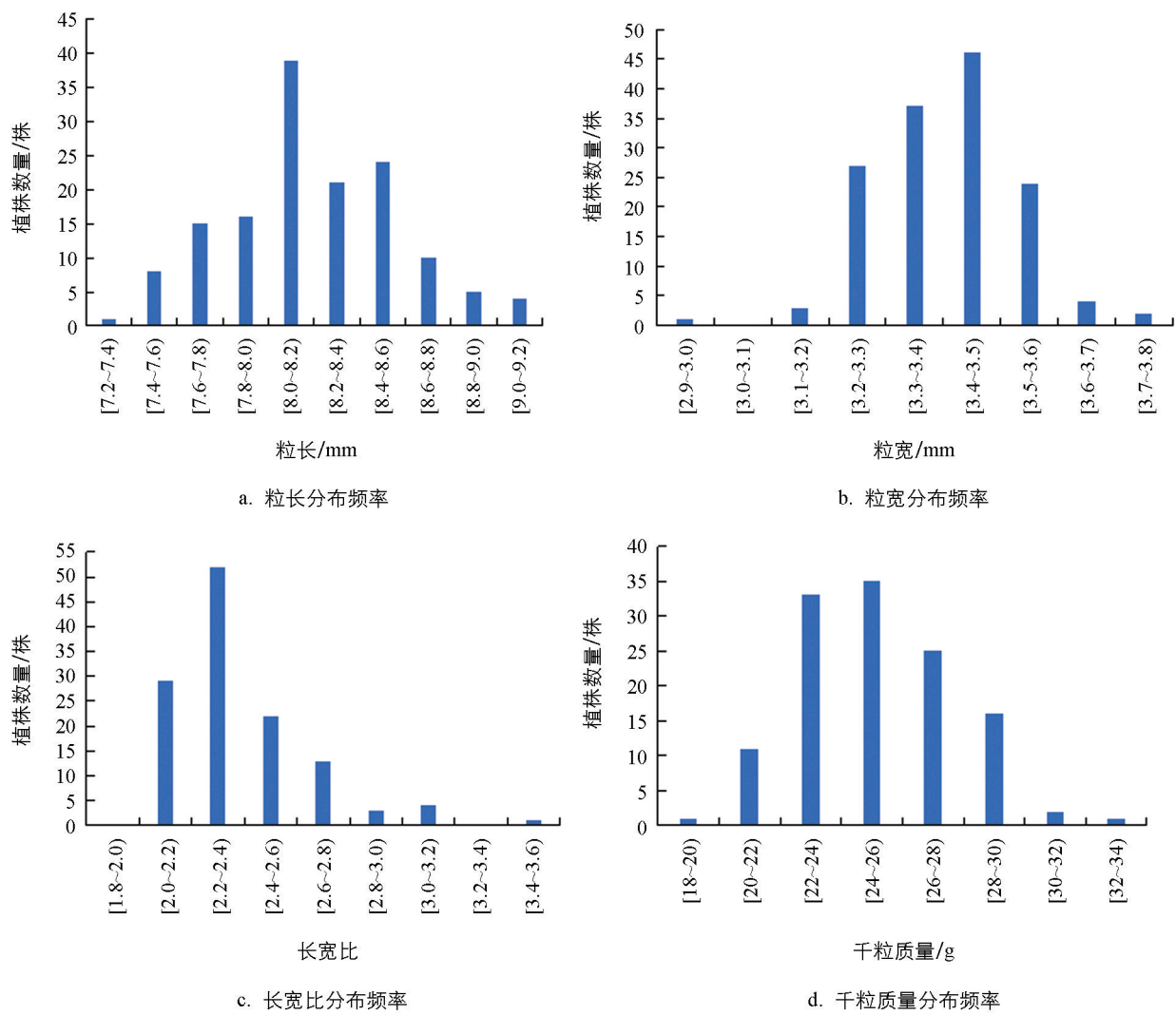


图 5 粒型性状在日本晴/Z255 构建的次级 F_2 代群体中的分布频率

2.6 基于日本晴/Z255 的次级 F_2 代群体的粒型 QTL 鉴定

以日本晴/Z255 构建的次级 F_2 代群体中，共鉴定出 11 个控制粒型的 QTL，包括控制粒长(4 个)、粒宽(2 个)、长宽比(3 个)和千粒质量(2 个)表型(表 3)。粒长由 1 个主效 QTL($qGL-3$)和 3 个微效 QTL($qGL-4$ 、 $qGL-8$ 、 $qGL-12$)控制，其加性效应分别使粒长增加 0.20 mm、0.09 mm、0.09 mm 和减少 0.09 mm，对粒长变异的贡献率分别为 32.65%、7.03%、5.89%和 5.77%。粒宽由 2 个微效 QTL($qGW-2$ 、 $qGW-8$)控制，其加性效应使粒宽分别减少 0.03 mm 和增加 0.02 mm，对粒宽变异的贡献率分别为 4.72%和 2.34%。长宽比由 1 个主效 QTL($qRLW-3$)和 2 个微效 QTL($qRLW-2$ 、 $qRLW-8$)控制，对表型变异的贡献率分别为 31.87%、2.45%和 7.92%。千粒质量由 2 个微效 QTL($qGWT-3$ 、 $qGWT-4$)控制，对表型变异的贡献率分别为 4.54%和 2.68%(表 3)。

粒长中的 3 个 QTL、粒宽中的 1 个 QTL 和长宽比中的 2 个 QTL 属于正向加性效应，因此，Z255 的大粒可能由粒长、粒宽和长宽比增加所致。此外， $qGL-3$ 、 $qRLW-3$ 、 $qGWT-3$ 共同连锁于分子标记 RM6266，可能属于一因多效或 QTL 紧密连锁(表 3)。

表 3 Z255 所鉴定出的粒型 QTL(2021 年)

性状	QTL	染色体	连锁标记	估计效应	贡献率/%	<i>p</i> 值
粒长	<i>qGL-3</i>	3	RM6266	0.20±0.03	32.65	<0.000 1
粒长	<i>qGL-4</i>	4	RM317	0.09±0.04	7.03	0.043 5
粒长	<i>qGL-8</i>	8	RM223	0.09±0.04	5.89	0.047 0
粒长	<i>qGL-12</i>	12	RM7120	-0.09±0.04	5.77	0.046 1
粒宽	<i>qGW-2</i>	2	RM1385	-0.03±0.01	4.72	0.048 5
粒宽	<i>qGW-8</i>	8	RM223	0.02±0.01	2.34	0.040 9
长宽比	<i>qRLW-2</i>	2	RM1385	0.02±0.01	2.45	0.048 0
长宽比	<i>qRLW-3</i>	3	RM6266	0.07±0.01	31.87	<0.000 1
长宽比	<i>qRLW-8</i>	8	RM6845	-0.06±0.03	7.92	0.029 4
千粒质量	<i>qGWT-3</i>	3	RM6266	0.49±0.18	4.54	0.007 2
千粒质量	<i>qGWT-4</i>	4	RM317	0.38±0.20	2.68	0.042 8

2.7 次级染色体片段代换系的选育

使用 MAS 法在 F₃ 代中选出了 21 个包含以上 11 个粒型相关 QTL 的次级片段代换系, 分别为单片段代换系 2 个(S1-S2), 双片段代换系 9 个(D1-D9)、三片段代换系 8 个(T1-T8)、四片段代换系 1 个(FS1)和五片段代换系 1 个(QS1)。S1 和 S2 两个单片段代换系中的粒型相关 QTL *qGL-3*、*qRLW-3*、*qGWT-3* 重复检测到 5 次, *qRLW-8* 检测到 7 次(表 4)。

表 4 F₃ 代选育出的相关次级染色体代换片段

编号	染色体	代换片段	携带 QTL(2021 年)
S1	3	RM5864-RM6266-RM5626	<i>qPH-3</i> 、 <i>qGL-3</i> 、 <i>qRLW-3</i> 、 <i>qGWT-3</i>
S2	1	RM212-RM6950-RM6696	<i>qPH-1-2</i> 、 <i>qSP-1-2</i> 、 <i>qGP-1-3</i> 、 <i>qSSR-1</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	<i>qRLW-8</i>
D1	1	RM212-RM6950-RM6696	<i>qPH-1-2</i> 、 <i>qSP-1-2</i> 、 <i>qGP-1-3</i> 、 <i>qSSR-1</i> 、 <i>qSP-8</i> 、
	8	RM3778-RM223-RM6976	<i>qGL-8</i> 、 <i>qGW-8</i>
D2	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qGW-2</i> 、 <i>qRLW-2</i> 、 <i>qPH-3</i> 、 <i>qGL-3</i> 、 <i>qRLW-3</i> 、
	3	RM5864-RM6266-RM5626	<i>qGWT-3</i>
D3	8	RM6976-RM6845-RM477	<i>qRLW-8</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
D4	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qPH-3</i> 、
	3	RM5864-RM6266-RM5626	<i>qGL-3</i> 、 <i>qRLW-3</i> 、 <i>qGWT-3</i>
D5	4	RM7187-RM317-RM1153-RM6303-RM177	<i>qGL-4</i> 、 <i>qGWT-4</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
D6	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qPH-1-1</i> 、 <i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qRLW-8</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	
D7	1	RM212-RM6950-RM6696	<i>qPH-1-2</i> 、 <i>qSP-1-2</i> 、 <i>qGP-1-3</i> 、 <i>qSSR-1</i> 、 <i>qGW-2</i> 、
	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qRLW-2</i>

续表 4

编号	染色体	代换片段	携带 QTL(2021 年)
D8	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
D9	4	RM7187-RM317-RM1153-RM6303-RM177	<i>qGL-4</i> 、 <i>qGWT-4</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
T1	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qGW-2</i> 、 <i>qRLW-2</i> 、 <i>qPH-3</i> 、 <i>qGL-3</i> 、 <i>qRLW-3</i> 、
	3	RM5864-RM6266-RM5626	<i>qGWT-3</i> 、 <i>qRLW-8</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	
T2	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qPH-1-1</i> 、
	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
T3	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qPH-1-1</i> 、 <i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qGW-2</i> 、 <i>qRLW-2</i> 、
	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qGL-4</i> 、 <i>qGWT-4</i>
	4	RM7187-RM317-RM1153-RM6303-RM177	
T4	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qGL-4</i> 、
	4	RM7187-RM317-RM1153-RM6303-RM177	<i>qGWT-4</i> 、 <i>qRLW-8</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	
T5	8	RM3778-RM223-RM6976	<i>qSP-8</i> 、 <i>qGL-8</i> 、 <i>qGW-8</i> 、 <i>qRLW-8</i> 、 <i>qGL-12</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
T6	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qPH-1-1</i> 、 <i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qGW-2</i> 、 <i>qRLW-2</i> 、
	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
T7	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qPH-1-1</i> 、 <i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qGW-2</i> 、 <i>qRLW-2</i> 、
	2	RM1920-RM1385-RM1342	<i>qSP-8</i> 、 <i>qGL-8</i> 、 <i>qGW-8</i>
	8	RM3778-RM223-RM6976	
T8	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qPH-3</i> 、
	3	RM5864-RM6266-RM5626	<i>qGL-3</i> 、 <i>qRLW-3</i> 、 <i>qGWT-3</i> 、 <i>qGL-12</i>
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
FS1	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qSP-8</i> 、
	8	RM3778-RM223-RM6976	<i>qGL-8</i> 、 <i>qGW-8</i> 、 <i>qRLW-8</i> 、 <i>qGL-12</i>
	8	RM6976-RM6845-RM477	
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	
QS1	1	RM151-RM8111-RM1201	<i>qNPB-1</i> 、 <i>qNSB-1</i> 、 <i>qSP-1-1</i> 、 <i>qGP-1-1</i> 、 <i>qPH-1-1</i> 、
	1	RM6334-RM7202-RM1268-RM297	<i>qGP-1-2</i> 、 <i>qYP-1</i> 、 <i>qPH-1-2</i> 、 <i>qSP-1-2</i> 、 <i>qGP-1-3</i> 、
	1	RM212-RM6950-RM6696	<i>qSSR-1</i> 、 <i>qGL-12</i>
	4	RM7187-RM317-RM1153-RM6303-RM177	
	12	RM7119-RM27819-RM7120-RM1337	

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 CSSL-Z255 通过影响颖壳细胞的数目和大小调控籽粒发育

粒型由粒长、粒宽和长宽比决定,对产量 3 要素产生重要影响。目前研究表明,粒型基因主要通过调控颖壳细胞大小和细胞数目,从而决定籽粒大小^[4]。*GW6a* 编码一种新型的类 GNAT 蛋白 *OsglHAT1*,该基因通过增加籽粒颖壳细胞数量正向调控水稻籽粒的质量和产量^[35]。*XIAO* 基因预测编码一个富含亮氨酸重复序列(LRR)的激酶,*xiao* 突变体籽粒短小是由于颖壳细胞数量减少所致^[36]。*LG1* 编码一种组成型表达的泛素特异性蛋白酶 15(*OsUBP15*),该基因通过影响颖壳细胞的增殖来调控籽粒宽度^[37]。*GLW7* 编码一种 *SQUAMOSA* 启动子结合蛋白样蛋白 13(*OsSPL13*),该基因有利于颖壳细胞增大,从而改善籽粒长度^[38]。*PGL1/PGL2* 基因通过控制颖壳细胞的长度来决定水稻籽粒的长度^[39]。此外,同时调控颖壳细胞增殖与扩张的基因也与籽粒大小相关。*BG1* 编码一种植物特异性蛋白,通过同时控制细胞数量和细胞面积来正向调控籽粒大小^[40]。*GS5* 同样通过影响细胞大小和细胞数量,起到正向调控籽粒大小的作用^[14]。本研究鉴定到的大粒染色体片段代换系 Z255,与受体亲本日本晴相比,籽粒极显著增大。组织学分析结果发现,Z255 籽粒增大是由于颖壳细胞大小以及细胞数量增多引起,因此,Z255 在细胞学层面上与以上大部分粒型基因一致,均通过调控细胞增殖与细胞大小来影响籽粒大小,可能与已知粒型基因处于同一通路。

3.1.2 CSSL-Z255 是一个具有育种应用价值的材料

水稻粒型作为影响产量和品质的关键农艺性状,受多个数量性状位点(QTL)的调控,其遗传机制复杂且育种改良难度较大,深入挖掘和利用粒型相关的优良基因资源,对于培育高产、优质、多抗的水稻新品种具有重要意义。本研究鉴定到的染色体片段代换系 CSSL-Z255 是一个携带 18 个代换片段的大粒水稻遗传材料,含 11 个粒型相关 QTL,包括 4 个粒长 QTL(*qGL-3*、*qGL-4*、*qGL-8*、*qGL-12*),2 个粒宽 QTL(*qGW-2*、*qGW-8*),3 个长宽比 QTL(*qRLW-3*、*qRLW-2*、*qRLW-8*)和 2 个千粒质量 QTL(*qGWT-3*、*qGWT-4*)。粒长 *qGL-3*、长宽比 *qRLW-3* 和千粒质量 *qGWT-3* 均与 SSR 分子标记 RM6266 连锁,对该连锁区域内已克隆粒型相关 QTL 进行分析,发现包含两个 *OsPPKL1* 的等位变异(*GL3.1* 和 *qGL3-1*),通过调控细胞周期蛋白 T1;3 影响籽粒大小^[8]。与 *GL3.1* 变异材料相比,CSSL-Z255 表现出多个育种的有利性状,在分子设计育种中具有巨大的应用潜力,有望通过聚合育种、基因编辑等手段,将优良等位基因快速导入到优良品种中,从而加速水稻粒型的遗传改良进程。此外,这 3 个 QTL(*qGL-3*、*qRLW-3*、*qGWT-3*)还与王大川等^[41]鉴定的相同,表明这 3 个 QTL 遗传稳定。*qGL-4* 和 *qGWT-4* 共同连锁于分子标记 RM317,可能属于一因多效 QTL。在该代换区间内存在影响两个籽粒形态的基因 *FLO2* 和 *DHT1*,*FLO2* 除了调控籽粒大小以外,还对籽粒淀粉品质具有重要影响^[42]; *DHT1* 编码一种定位于亚细胞核结构(nuclear speckle,核斑)的单子叶特异性 hnRNP-like 蛋白,属于可参与 mRNA 前体(pre-mRNA)剪接、mRNA 转运和降解等多功能的 RNA 结合蛋白。*dht1* 突变体的蛋白稳定性和 RNA 结合活性均受损,导致 D14 pre-mRNA 剪接发生缺陷,D14 表达水平相应降低,减少了 D14 蛋白,阻碍了独脚金内酯的信号传递,最终导致 *dht1* 突变体具有 SL 信号转导缺陷突变体相似的表型,并且表现为籽粒的粒长与粒宽明显减少^[43]。与以上两个突变体相比,Z255 籽粒品质并未发生显著变化,说明 *qGL-4* 和 *qGWT-4* 与 *FLO2* 和 *DHT1* 可能并非等位基因。*qGL-12* 与 RM7120 连锁,其区间存在 *OsYUC11*,过表达 *OsYUC11* 的水稻植株籽粒变大,垩白度减少,*OsYUC11* 通过影响水稻灌浆来影响籽粒的大小^[44]。与过表达 *OsYUC11* 的水稻植株相比,Z255 籽粒品质并未发生显著变化,说明 *qGL12* 和 *OsYUC11* 可能并非等位基因。*qRLW-2* 和 *qGW-2* 连锁于同一标记 RM1385,可能是一因多效 QTL,其区间存在 *OsVPE3*,

OsVPE3-RNAi 株系的粒宽和千粒质量均显著降低, 对盐胁迫的耐受性增强, 盐胁迫下叶绿素含量和存活率更高。与 *OsVPE3*-RNAi 相比, Z255 同样参与了籽粒形态发育, 但其是否与盐胁迫相关, 还需进一步深入研究^[45]。因此, 为了证明上述已知粒型基因是否为 Z255 的候选基因, 还需精细定位后, 对候选基因进行功能互补验证和分子机制解析。此外, 本研究中鉴定到的粒型相关 QTL(如 *qGL-8*、*qGW-8*、*qRLW-8*) 还未见有报道, 可能为本研究新鉴定到的 QTL。表型分析发现这 3 个 QTL 可能通过调控细胞增殖与细胞大小来影响籽粒大小, 而这 3 个 QTL 如何调控细胞增殖和大小, 是否与已知通路(基因)有关联, 有待进一步深入解析。

3.2 结论

本研究鉴定到 1 个包含 18 个代换片段的大粒染色体片段代换系 CSSL-Z255, 代换片段平均长度为 3.33 Mb。与受体亲本日本晴相比, Z255 的粒长和粒宽均极显著增大, 呈现出大粒表型。扫描电镜观察和细胞学分析结果表明, Z255 的籽粒增大是由于颖壳细胞长度和宽度增大以及细胞的数量增加所致。RT-qPCR 结果发现, 与日本晴相比, 粒型相关基因的表达在 Z255 上发生了显著的变化。在以日本晴/Z255 构建的次级 F₂ 代群体中, 共鉴定出 11 个控制粒型的 QTL, 这些 QTL 分布在 2、3、4、8、12 号染色体上。包括 4 个粒长 QTL、2 个粒宽 QTL、3 个长宽比 QTL、2 个千粒质量 QTL。进一步利用 MAS 法在 F₃ 代群体中选育出了 21 个包含以上粒型相关 QTL 的次级染色体片段代换系, 其中, 单片段代换系 S1 和 S2 携带 *qGL-3*、*qRLW-3*、*qGWT-3* 和 *qRLW-8*。

参考文献:

- [1] RAY D K, RAMANKUTTY N, MUELLER N D, et al. Recent Patterns of Crop Yield Growth and Stagnation [J]. Nature Communications, 2012(3): 1293.
- [2] SONG X J, ASHIKARI M. Toward an Optimum Return from Crop Plants [J]. Rice, 2008, 1(2): 135-143.
- [3] XING Y Z, ZHANG Q F. Genetic and Molecular Bases of Rice Yield [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 421-442.
- [4] ZUO J R, LI J Y. Molecular Genetic Dissection of Quantitative Trait Loci Regulating Rice Grain Size [J]. Annual Review of Genetics, 2014, 48: 99-118.
- [5] MAO H L, SUN S Y, YAO J L, 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): 19579-19584.
- [6] 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): 21534-21539.
- [7] 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): 1164-1171.
- [8] 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): 1077-1093.
- [9] 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): 1666-1680.
- [10] 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.
- [11] GAO X Y, ZHANG X J, LAN H X, et al. The Additive Effects of GS3 and *qGL3* on Rice Grain Length Regulation

- Revealed by Genetic and Transcriptome Comparisons [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 156.
- [12] LIU Q, HAN R X, WU K, et al. G-Protein $\beta \gamma$ Subunits Determine Grain Size through Interaction with MADS-domain Transcription Factors in Rice [J]. *Nature Communications*, 2018(9): 852.
- [13] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for Rice Grain Width and Weight Encodes a Previously Unknown RING-type E3 Ubiquitin Ligase [J]. *Nature Genetics*, 2007, 39(5): 623-630.
- [14] LI Y B, FAN C C, XING Y Z, et al. Natural Variation in *GS5* Plays an Important Role in Regulating Grain Size and Yield in Rice [J]. *Nature Genetics*, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [15] XU C J, LIU Y, LI Y B, et al. Differential Expression of *GS5* Regulates Grain Size in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(9): 2611-2623.
- [16] 师翠兰. 水稻粒型调控基因 *OsUBP15* 的图位克隆与功能分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [17] HUANG K, WANG D K, DUAN P G, et al. *WIDE AND THICK GRAIN 1*, which Encodes an Otubain-like Protease with Deubiquitination Activity, Influences Grain Size and Shape in Rice [J]. *The Plant Journal*, 2017, 91(5): 849-860.
- [18] REN D Y, DING C Q, QIAN Q. Molecular Bases of Rice Grain Size and Quality for Optimized Productivity [J]. *Science Bulletin*, 2023, 68(3): 314-350.
- [19] HU J, WANG Y X, FANG Y X, et al. A Rare Allele of *GS2* Enhances Grain Size and Grain Yield in Rice [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(10): 1455-1465.
- [20] CHE R H, TONG H N, SHI B H, et al. Control of Grain Size and Rice Yield by *GL2*-mediated Brassinosteroid Responses [J]. *Nature Plants*, 2015(2): 15195.
- [21] 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.
- [22] YING J Z, MA M, BAI C, et al. *TGW3*, a Major QTL that Negatively Modulates Grain Length and Weight in Rice [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(5): 750-753.
- [23] ALONSO-BLANCO C, KOORNNEEF M. Naturally Occurring Variation in Arabidopsis: An Underexploited Resource for Plant Genetics [J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(1): 22-29.
- [24] YANO M. Genetic and Molecular Dissection of Naturally Occurring Variation [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(2): 130-135.
- [25] PARRY M A J, MADGWICK P J, BAYON C, et al. Mutation Discovery for Crop Improvement Free [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(10): 2817-2825.
- [26] ZHANG G Q. Target Chromosome-segment Substitution: A Way to Breeding by Design in Rice [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 658-668.
- [27] 张桂权. 基于 SSSL 文库的水稻设计育种平台 [J]. *遗传*, 2019, 41(8): 754-760.
- [28] 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.
- [29] ZHAO F M, TAN Y, ZHENG L Y, et al. Identification of Rice Chromosome Segment Substitution Line Z322-1-10 and Mapping QTLs for Agronomic Traits from the F3 Population [J]. *Cereal Research Communications*, 2016, 44(3): 370-380.
- [30] ZHOU K, LI Y, WANG S M, et al. Identification of Rice Chromosome Segment Substitution Line Z519 with Pur-Ple Sheath and Candidate Gene Analysis of *PSH1* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(7): 974.
- [31] 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.
- [32] MURRAY M G, THOMPSON W F. Rapid Isolation of High Molecular Weight Plant DNA [J]. *Nucleic Acids Research*, 1980, 8(19): 4321-4325.
- [33] WANG M L, LU X D, XU G Y, et al. *OsSGL*, a Novel Pleiotropic Stress-related Gene Enhances Grain Length and

- Yield in Rice [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 38157.
- [34] 刘金艳, 张朔语, 宗涵颖, 等. 基于水稻大粒染色体片段代换系 Z29 的鉴定及 QTL 定位 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2024, 46(2): 13-23.
- [35] SONG X J, KUROHA T, AYANO M, et al. Rare Allele of a Previously Unidentified Histone H4 Acetyltransferase Enhances Grain Weight, Yield, and Plant Biomass in Rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(1): 76-81.
- [36] JIANG Y H, BAO L, JEONG S Y, et al. XIAO Is Involved in the Control of Organ Size by Contributing to the Regulation of Signaling and Homeostasis of Brassinosteroids and Cell Cycling in Rice [J]. The Plant Journal, 2012, 70(3): 398-408.
- [37] SHI C L, REN Y L, LIU L L, et al. Ubiquitin Specific Protease 15 Has an Important Role in Regulating Grain Width and Size in Rice [J]. Plant Physiology, 2019, 180(1): 381-391.
- [38] 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.
- [39] HEANG D, SASSA H. Antagonistic Actions of HLH/bHLH Proteins are Involved in Grain Length and Weight in Rice [J]. Public Library of Science ONE, 2012, 7(2): e31325.
- [40] LIU L C, TONG H N, XIAO Y H, et al. Activation of *Big Grain1* Significantly Improves Grain Size by Regulating Auxin Transport in Rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(35): 11102-11107.
- [41] 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.
- [42] SHE K C, KUSANO H, KOIZUMI K, et al. A Novel Factor *FLOURY ENDOSPERM2* is Involved in Regulation of Rice Grain Size and Starch Quality [J]. The Plant Cell, 2010, 22(10): 3280-3294.
- [43] LIU T Z, ZHANG X, ZHANG H, et al. *Dwarf and High Tillering1* Represses Rice Tillering through Mediating the Splicing of D14 Pre-mRNA [J]. The Plant Cell, 2022, 34(9): 3301-3318.
- [44] XU X Y, E Z G, ZHANG D P, et al. *OsYUC11*-mediated Auxin Biosynthesis is Essential for Endosperm Development of Rice [J]. Plant Physiology, 2021, 185(3): 934-950.
- [45] LU W Y, DENG M J, GUO F, et al. Suppression of *OsVPE3* Enhances Salt Tolerance by Attenuating Vacuole Rupture during Programmed Cell Death and Affects Stomata Development in Rice [J]. Rice, 2016, 9(1): 65.

责任编辑 周仁惠