

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2025.12.010

杨国金, 马晓慧, 陈梅, 等. 基于水稻 CSSL-Z796 的 QTL 鉴定及粒型 QTL 的遗传解析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(12): 99-112.

# 基于水稻 CSSL-Z796 的 QTL 鉴定及 粒型 QTL 的遗传解析

杨国金, 马晓慧, 陈梅, 莫倩, 王博宇,  
王晓菲, 张长伟, 赵芳明, 凌英华

西南大学 水稻研究所/作物分子改良重庆市重点实验室, 重庆 400715

**摘要:** 水稻粒质量与粒型密切相关。粒型属于数量性状, 由多基因控制, 其遗传基础复杂, 染色体片段代换系可将多基因控制的复杂性状进行分解, 是理想的遗传研究材料。研究鉴定了一个以优良籼型恢复系西恢 18 为受体亲本、粳型早稻沪早 3 号为供体亲本构建的水稻短宽粒代换系 Z796。Z796 携带 6 个来自沪早 3 号的代换片段, 平均长度为 4.47 Mb(1.41~10.10 Mb)。与受体亲本西恢 18 相比, Z796 的籽粒宽度、千粒质量和结实率均极显著增加, 而穗长、粒长则极显著变短。Z796 的籽粒颖壳扫描电镜结果暗示 Z796 籽粒长度减少、宽度增加是由颖壳的外表皮细胞横向扩张导致的。以西恢 18 和 Z796 构建的  $F_2$  代群体为材料, 利用混合线性模型(Mixed Linear Model, MLM)共定位到 14 个穗部数量性状基因座(Quantitative Trait Locus, QTL)。于  $F_3$  代和  $F_4$  代群体中分别选育出单片段代换系(S1-S4)、(S1-S6)和双片段代换系(D1-D4)、(D1-D6)。利用选育出的单片段代换系分别鉴定到 16 个和 23 个 QTL, 共有 7 个 QTL( $qGL3-1$ 、 $qGW5$ 、 $qRLW3-1$ 、 $qRLW5$ 、 $qGWT3-1$ 、 $qGWT3-2$ 、 $qGWT5$ ) 在  $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$  代群体中均被检测到, 且除了  $qGWT3-1$ , 其余 QTL 均出现同方向的表型值。相同 QTL 在不同年份聚合也会产生同方向的上位性效应, 如  $qGL3-1$  和  $qGL5$ 、 $qRLW3-1$  和  $qRLW5$  在不同年份聚合产生的上位性效应方向一致, 说明主效 QTL 的遗传较稳定。同一 QTL 与不同 QTL 聚合会产生不同的遗传效应, 如聚合  $qGW6-2$  和  $qGW3-2$  未能产生更宽的籽粒, 聚合  $qGW6-2$  和  $qGW5$ 、 $qGW6-2$  和  $qGW12$  能产生更宽的籽粒。

**关键词:** 水稻; 染色体代换片段系; 粒型; QTL 定位; 加性效应; 上位性效应

中图分类号: S511

文献标识码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1673-9868(2025)12-0099-14



## QTL Mapping and Genetic Analysis of Grain Shape Based on Rice CSSL-Z796

收稿日期: 2024-12-24

基金项目: 重庆市技术创新与应用发展专项重点项目(CSTB2022TIAD-KPX0018); 重庆英才计划“包干制”项目(cstc2022ycjh-bgzxm0134)。

作者简介: 杨国金, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究。

通信作者: 凌英华, 副研究员。

YANG Guojin, MA Xiaohui, CHEN Mei, MO Qian, WANG Boyu,  
WANG Xiaofei, ZHANG Changwei, ZHAO Fangming, LING Yinghua

*Rice Research Institute, Southwest University/Chongqing Key Laboratory of Crop Molecular Improvement,  
Chongqing 400715, China*

**Abstract:** Grain weight of rice is closely related to grain shape, which is a complex quantitative trait controlled by multiple genes. Chromosome fragment substitution lines (CSSL) can decompose complex characters and are ideal genetic research materials. In this study, a short and wide grain substitution line Z796 was identified, which was constructed by Xihui 18 as the recipient parent and Huhan 3 as the donor parent. Z796 carried six substitution fragments from Huhan 3 with an average length of 4.47 Mb (1.41 Mb–10.10 Mb). Compared with the recipient parent Xihui 18, the grain width, seed setting rate and 1000-grain weight of Z796 were significantly increased, while the panicle length and grain length were significantly reduced. The results of scanning electron microscope observation of grain glume of Z796 suggest that the decrease of grain length and the increase of grain width of Z796 were caused by the lateral expansion of outer epidermis cells of glume. The  $F_2$  population derived from the cross Xihui 18 and Z796 was utilized as the research material, and 14 quantitative trait locus (QTL) were mapped in panicle by using mixed linear model (MLM). Single segment substitution lines (S1–S4) and (S1–S6), double segment substitution lines (D1–D4) and (D1–D6) were selected from  $F_3$  population and  $F_4$  population, respectively. Sixteen and twenty-three QTLs were further identified by single segment substitution lines selected from  $F_3$  and  $F_4$ . Seven QTLs ( $qGL3-1$ ,  $qGW5$ ,  $qRLW3-1$ ,  $qRLW5$ ,  $qGWT3-1$ ,  $qGWT3-2$ ,  $qGWT5$ ) were detected in  $F_2$ ,  $F_3$  and  $F_4$  generations. All QTLs except  $qGWT3-1$  demonstrated consistent directional effects on phenotypic traits. The aggregation of the same QTL in different years could also produce epistatic effects in the same direction. For example, the epistatic effects produced by the aggregations of  $qGL3-1$  and  $qGL5$ ,  $qRLW3-1$  and  $qRLW5$  in different years were in the same direction, indicating that the inheritance of major QTL is relatively stable. The aggregation of the same QTL with different QTLs produced different genetic effects, such as the aggregation of  $qGW6-2$  and  $qGW3-2$  did not produce more wider grains, while the aggregations of  $qGW6-2$  and  $qGW5$ ,  $qGW6-2$  and  $qGW12$  produced more wider grains.

**Key words:** rice; chromosome substitution fragment line; grain shape; QTL mapping; additive effect; epistatic effect

粒型是影响水稻产量和品质的重要因素之一,研究水稻粒型对提高稻谷产量、改善加工品质、满足不同消费者的需求等有重要作用。粒型是数量性状,其调控机制复杂,受遗传背景影响较大。尽管目前已鉴定和克隆到多个粒形基因,但其调控网络仍不完善,在育种工作中的应用较少。挖掘更多的粒型数量性状基因座(Quantitative Trait Locus, QTL)可为完善水稻粒型调控机制奠定基础,同时为培育优质高产的水稻新品种提供基因资源。

目前在水稻中已发现有 400 多个与粒型相关的 QTL,主要在 G 蛋白信号传导、泛素蛋白酶体降解、丝裂原活化蛋白激酶(Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK)信号通路、转录因子调控、植物激素调控等途径中发挥作用<sup>[1]</sup>。

蛋白质泛素化过程是由泛素激活酶 E1、泛素结合酶 E2 和泛素连接酶 E3 等级联催化完成的<sup>[2]</sup>。目前已克隆的通过泛素蛋白酶体途径调控粒型的基因有 *GW2*<sup>[2]</sup>、*TUD1*<sup>[3]</sup>、*WTG1/OsOTUB1*<sup>[4]</sup>、*LG1/OsUBP15*<sup>[5]</sup>、*HDR3*<sup>[6]</sup> 等。*GW2* 是首个被克隆的水稻 QTL, 编码一种泛素连接酶 E3<sup>[2]</sup>。研究发现 *GW2* 可以将 *WG1* 泛素化并促进其降解, 而 *WG1* 可以抑制粒宽和粒质量的负调控转录因子 *OsbZIP47* 的转录激活活性<sup>[7]</sup>。

G 蛋白由  $G_\alpha$ 、 $G_\beta$  和  $G_\gamma$  3 个亚基构成, 通过调控植物信号转导过程影响植株的生长和发育<sup>[8]</sup>。在水稻中共鉴定到 1 个  $G_\alpha$  基因(*RGA1*), 1 个  $G_\beta$  基因(*RGB1*)和 5 个  $G_\gamma$  基因(*RGG1*、*RGG2*、*GS3*、*DEP1*、*GGC2*), 均参与水稻粒型调控<sup>[8]</sup>。有研究表明 5 个  $G_\gamma$  亚基都可以与 AP2 家族转录因子 GR5 相互作用, 通过调控下游靶基因的表达控制颖壳细胞数目和大小决定水稻籽粒大小<sup>[9]</sup>。

MAPK 信号通路是由 MAPK、MAPKK 和 MAPKKK 3 种不同类型的激酶组成的三级激酶级联反应, 目前已克隆的涉及 MAPK 信号途径调控水稻粒型的基因有 *OsMKK4/SMG1*、*OsMAPK6*、*OsMKKK10*<sup>[10]</sup>、*OsMKP1/GSN1*<sup>[11]</sup>、*OsMKKK70*<sup>[12]</sup> 等。*OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6*<sup>[10]</sup> 和 *OsMKKK70-OsMKK4-OsMAPK6*<sup>[12]</sup> 级联反应在水稻籽粒大小调控中发挥重要作用。

转录因子在水稻粒型调控中有着关键作用。目前已发现的调节水稻粒型的转录因子有 *GS9*<sup>[13]</sup>、*OsSNB*<sup>[14]</sup>、*GL6*<sup>[15]</sup>、*OsSPL2*<sup>[16]</sup>、*DLT2*<sup>[17]</sup> 等。*DLT2* 是植物特异性转录因子 GRAS 成员, 在 BR 信号传导系统中起正调控作用, 可以调控水稻株型和籽粒大小<sup>[17]</sup>。

植物激素在水稻粒型形成和调控中同样起着至关重要的作用, 目前已挖掘出许多与调控水稻粒型的植物激素相关的基因。与生长素相关的水稻粒型调控基因有 *OsIAA3*、*OsARF25*、*Gnp4/LAX2*<sup>[18]</sup>、*OsARF6*、*OsAux3*<sup>[19]</sup>、*OsTI bR1*、*OsIAA10*、*OsARF4*<sup>[20]</sup>、*TGW3*<sup>[2-21]</sup> 等。*TGW3* 是籽粒大小的负向调节因子, 可以磷酸化修饰一个典型的 Aux/IAA 蛋白 *OsIAA10*, *OsIAA10* 的磷酸化促进其与 *OsTIR1* 的相互作用, 但会阻碍其与 *OsARF4* 的相互作用, *TGW3* 通过改变生长素遗传调控模板 *OsTIR1-OsIAA10-OsARF4* 的信号, 进而影响水稻籽粒大小<sup>[20-21]</sup>。调控水稻粒型的生长素模块还有 *OsIAA3-OsARF25-SMOS1*<sup>[18]</sup>、*OsIAA3-OsARF25-OsERF142*<sup>[18]</sup> 和 *miR167a-OsARF6-OsAUX3*<sup>[19]</sup> 等。通过油菜素内酯合成途径调控水稻粒型的相关基因有 *D11*<sup>[22]</sup>、*BRD1*<sup>[23]</sup>、*BRD2*<sup>[24]</sup> 等。油菜素内酯信号传导途径中调控水稻粒型的基因有 *OsBZR1*<sup>[25]</sup>、*GW5/GSE5*<sup>[26]</sup>、*qGL3*、*OsGSK3*<sup>[27]</sup>、*OFP3*<sup>[28]</sup> 等。*GW5* 在油菜素内酯信号传导过程中起正调节作用, 可与 GSK2 互作并抑制 GSK2 的自磷酸化, 以此抑制 GSK2 对 *DLT* 和 *OsBZR1* 的磷酸化作用, 导致未被磷酸化的 *DLT* 和 *OsBZR1* 蛋白在细胞核中积累, 从而调控油菜素内酯响应基因的表达水平, 最终影响水稻的生长<sup>[26]</sup>。

水稻育种目标是获得理想的品种, 利用分子设计育种将优良粒型基因进行聚合, 可以定向改良粒型, 满足消费者偏好。水稻粒型属于数量性状, 受多基因共同调控, 遗传机制复杂。染色体片段代换系(Chromosome Segment Substitution Line, CSSL)是仅含少量来自供体基因组代换片段的纯合近等基因系材料, 除代换片段外, 其他遗传背景与受体亲本完全一致, 所以 CSSL 可以将复杂的数量性状分解为单个遗传因子, 提高 QTL 定位的准确性, 为设计育种作好充足的准备<sup>[29]</sup>。单片段代换系(Single Segment Substitution Lines, SSSL)仅含有来自供体基因组的 1 个代换片段, 从而使复杂的数量性状被分解到单个代换片段上, 成为“质量基因”, 因此 SSSL 可以成为 QTL 精细定位及分子设计育种的绝佳材料<sup>[29]</sup>。

本研究鉴定到一个水稻 6 片段染色体代换系 Z796, 该代换系以西南地区优良籼型恢复系西恢 18 作为受体、粳型早稻沪早 3 号为供体构建而成, 再以西恢 18/Z796 构建的次级  $F_2$  代分离群体为材料对粒型等农艺性状进行 QTL 定位, 根据初定位结果进一步进行次级代换系的选育及粒型等 QTL 的验证和遗传效应分析。相关研究结果为水稻粒型基因的精细定位及新一代的分子设计育种奠定了良好理论基础。

# 1 材料与方法

## 1.1 试验材料

CSSL-Z796 是用西南地区优良籼型恢复系西恢 18 作为受体亲本、粳型早稻沪早 3 号作为供体亲本进行杂交后再经过多代的回交及自交,同时结合全基因组多态性 SSR 分子标记辅助选择(Molecular Marker-assisted Selection, MAS)育成的短宽粒代换系。

以西恢 18 和 CSSL-Z796 杂交构建的由 100 个单株组成的次级  $F_2$  代群体作为 QTL 定位群体。

根据 QTL 定位结果,从  $F_2$  代群体中选择携带目标 QTL 的单株作为次级片段代换系材料。

## 1.2 试验方法

### 1.2.1 Z796 代换片段鉴定

在覆盖水稻全基因组的 429 个 SSR 标记的基础上,共筛选到西恢 18 与沪早 3 号之间的多态性标记 263 个。之后利用筛选到的多态性标记从  $BC_2F_1$  代进行 MAS 并结合表型观察,最终在  $BC_3F_6$  代选育出短宽粒表型的含有 6 个代换片段的 CSSL-Z796。染色体的鉴定方法参照文献[30]的描述,当某个多态性标记的基因型鉴定结果与西恢 18(A)一致时,认为该段 DNA 未被供体亲本替代,仍是西恢 18 基因组;当该标记的基因型鉴定结果与沪早 3 号(B)一致时,则认为该段 DNA 被供体亲本沪早 3 号的基因组所代替。B 标记的连续区间表示代换片段,估计代换片段长度的计算方法参照文献[31]。

### 1.2.2 表型分析和农艺性状调查

水稻植株成熟后,平地面收割 Z796 和西恢 18 各 10 株、 $F_2$  代群体共 100 株,依据《农作物田间试验记载项目及标准》进行表型考察及数据统计。考察各个植株的高度、有效穗数、穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、粒长、粒宽、长宽比、千粒质量、单株产量共 13 个性状,具体测定方法参照文献[32],最后使用 Microsoft Excel 2010 对各性状参数进行统计分析。

### 1.2.3 细胞学分析

在灌浆期取幼嫩的植株籽粒,利用扫描电镜在  $-20\text{ }^\circ\text{C}$  条件下对西恢 18 和 Z796 的籽粒颖壳外表皮细胞进行观察和数据统计分析<sup>[33]</sup>。

### 1.2.4 QTL 定位

用改良的 CTAB 法<sup>[34]</sup>提取西恢 18、Z796 和 100 个  $F_2$  代群体单株的 DNA,参照文献[32]描述的方法进行 PCR 扩增,再用 10%的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳对 100 个  $F_2$  代群体单株进行基因型鉴定。对西恢 18 基因型、Z796 基因型、杂合基因型、缺失基因型分别赋值  $-1$ 、 $1$ 、 $0$  和  $\cdot$ 。将 100 个  $F_2$  代群体单株的基因型值及对应的表型值结合,使用限制性最大似然(REML)法<sup>[32]</sup>在 SAS(V9.3 SAS Institute Inc, Cary, NC, USA)统计软件上进行计算,以此定位 QTL,以  $p < 0.05$  为阈值来判断是否存在 QTL。

### 1.2.5 单/双片段代换系的选育

根据  $F_2$  代群体 QTL 初定位的结果,结合 100 个  $F_2$  代群体单株的基因型和表型,从中选择 14 个单株种成 14 个株系,植株成熟后再收割供、受体亲本及每个株系 20 株,利用 MAS 进一步选育含有目标 QTL 的单/双片段代换系。根据  $F_3$  代群体的基因型和表型,又从 14 个株系中选择了 24 个单株种成株系,在  $F_4$  代群体再次进行单/双片段代换系的选育。

### 1.2.6 基于单片段代换系(SSSL)QTL 的加性效应分析

$F_3$  和  $F_4$  代群体共鉴定到 6 个 SSSL(S1—S6),收获西恢 18、Z796 各 10 株,所有 S1—S6 植株参照 1.2.2 描述的方法测量粒长、粒宽等农艺性状。与受体亲本的染色体相比,每个 SSSL 只有 1 个代换片段存在差异,从遗传方面解释,其表现出的和受体亲本有差异的表型均与这个差异代换片段有关。对于每个

SSSL<sub>*i*</sub> (*i* = 1、2、…、6), 先提出无效假设 H<sub>0</sub>, 即 SSSL<sub>*i*</sub> (*i* = 1、2、…、6) 的代换片段不存在调控某种性状的 QTL。针对这个性状, 利用 IBM SPSS Statistics 25.0 的 ONE-WAY ANOVA 和 LSD 对每个 SSSL<sub>*i*</sub> 和西恢 18 进行多重比较统计分析, 如果 *p* < 0.05, 则否定无效假设 H<sub>0</sub>, 认为 SSSL<sub>*i*</sub> 的代换片段存在控制某种性状的 QTL。QTL 的加性效应通过各个 SSSL<sub>*i*</sub> 和西恢 18 该种性状表型值差异的一半计算<sup>[35-36]</sup>, 所有统计计算均在 Microsoft Excel 2010 中完成。

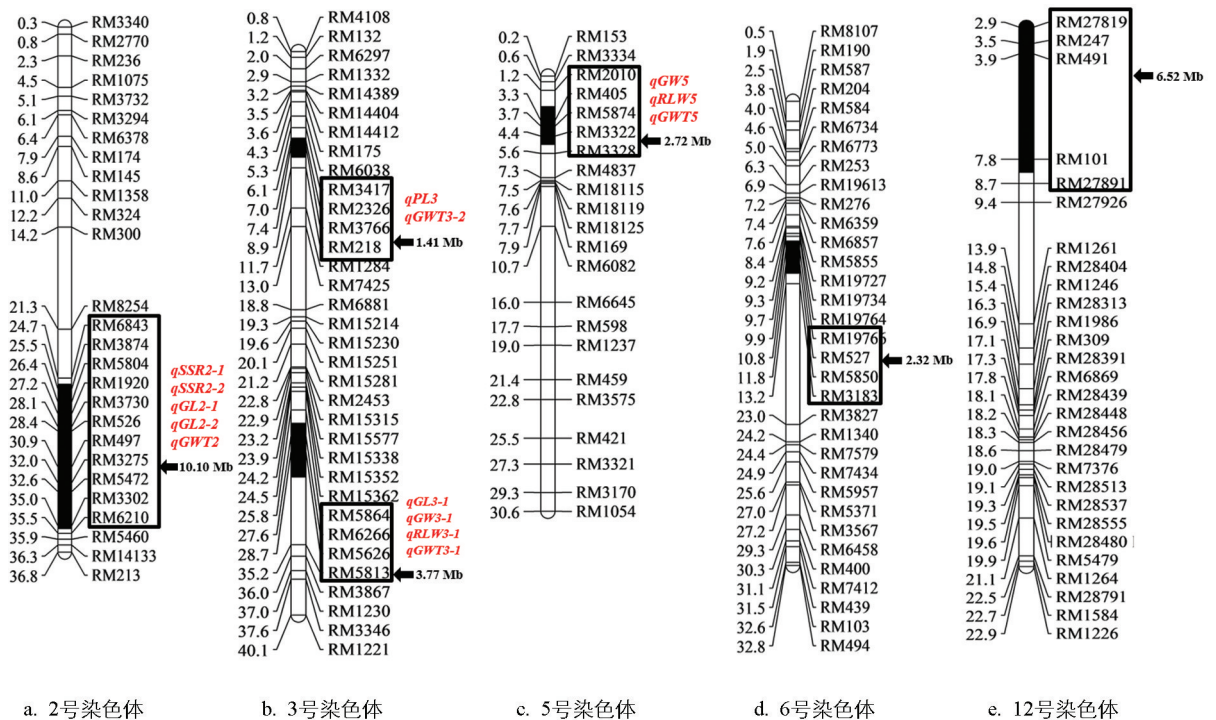
### 1.2.7 基于双片段代换系(DSSL)QTL 的上位性效应分析

植株成熟后, 同样收割所有双片段植株, 参照 1.2.2 的方法测量粒长等性状。应用 T 检验来检测各个性状表型值西恢 18 + DSSL<sub>ab</sub> 和 SSSL<sub>a</sub> + SSSL<sub>b</sub> 之间的显著性。其中: DSSL<sub>ab</sub> 表示含有 a、b 两个代换片段的 DSSL 的某个性状的表型值; SSSL<sub>a</sub>、SSSL<sub>b</sub> 分别表示含有 a、b 代换片段的 SSSL 的某个性状的表型值; 西恢 18 代表西恢 18 某个性状的表型值。以此判定 QTL 间是否存在上位性效应, 如果 *p* < 0.05, 则认为 QTL 间存在上位性效应。DSSL QTL 间的上位性效应以 [(西恢 18 + DSSL<sub>ab</sub>) - (SSSL<sub>a</sub> + SSSL<sub>b</sub>)]/2 估计<sup>[35, 37]</sup>, 所有统计分析均在 Microsoft Excel 2010 中进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 水稻 Z796 的代换片段鉴定

对 10 株 Z796 进行代换片段的鉴定及遗传背景检测, 10 株 Z796 的鉴定结果一致, 鉴定到 Z796 共携带来自沪早 3 号的 6 个染色体代换片段, 分别位于水稻第 2、3、5、6、12 号染色体上, 除 3 号染色体上有 2 个代换片段外, 其余染色体上均只含 1 个代换片段。代换片段总长度共有 26.84 Mb, 最小代换片段长度有 1.41 Mb, 最大代换片段长度有 10.10 Mb, 代换片段平均长度为 4.47 Mb(图 1)。



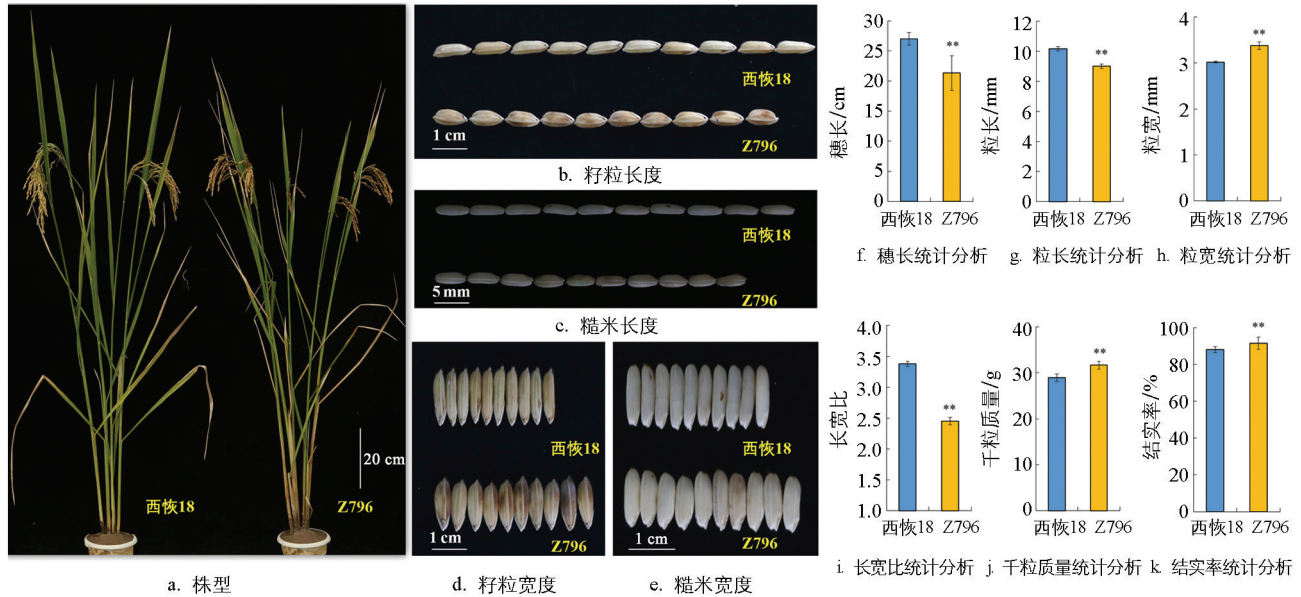
每个染色体的左侧标记了物理距离(Mb), 右侧标记了分子标记, 黑色部分表示代换片段。分子标记旁用黑色的字体标注了代换片段的长度, 红色的字体标注了定位到的 QTL。

图 1 Z796 的代换片段和检测到的 QTL(以籼稻品种 9311 的基因组为参考基因组)

### 2.2 Z796 的农艺性状分析

与西恢 18 相比, Z796 的籽粒宽度(图 2d、e、h)、结实率(图 2k)和千粒质量(图 2j)均极显著增加, 粒

宽增加了 1.14 mm、结实率增加了 3.48%、千粒质量增加了 2.74 g；而粒长(图 2b、c、g)、长宽比(图 2i)和穗长(图 2f)则极显著降低，粒长减少了 1.16 mm、长宽比减少了 0.93、穗长减少了 5.71 mm。株高、一次与二次枝梗数、每穗实粒和总粒数、有效穗数及单株产量的差异没有统计学意义。



\*\* 表示在  $p < 0.01$  水平差异有统计学意义。

图 2 西恢 18 和 Z796 的表型及其统计分析

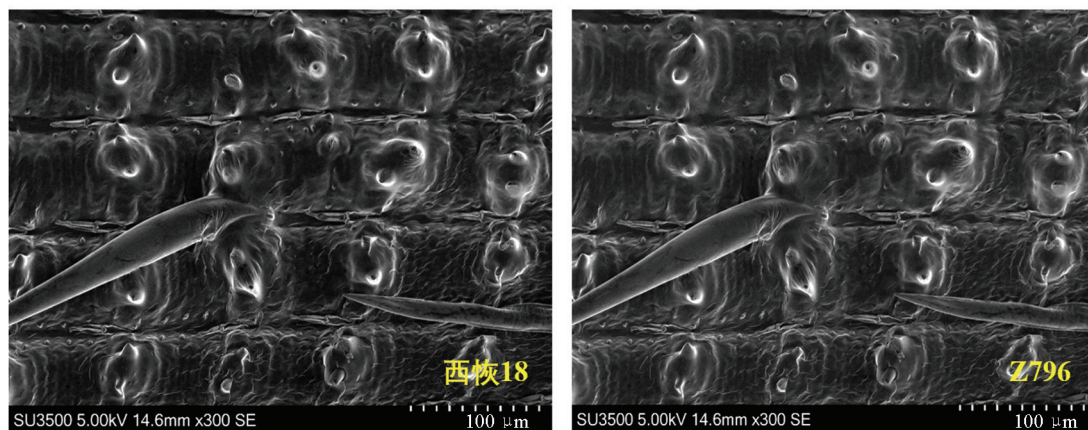
### 2.3 Z796 的颖壳细胞学分析

为了探究 Z796 籽粒长度减少、宽度增加的原因，利用扫描电镜观察了受体亲本西恢 18 与 Z796 灌浆期的颖壳外表皮细胞。结果显示，与西恢 18 相比，Z796 颖壳外表皮的细胞长度极显著减少，平均减少了  $17.64 \mu\text{m}$ (图 3c)；细胞宽度极显著增加，平均增加了  $5.04 \mu\text{m}$ (图 3d)；相同面积内，颖壳外表皮细胞数量无显著变化(图 3e)。结果暗示 Z796 籽粒长度减少、宽度增加可能是由颖壳外表皮细胞横向扩张引起的。

### 2.4 Z796 代换片段携带的重要农艺性状 QTL 定位

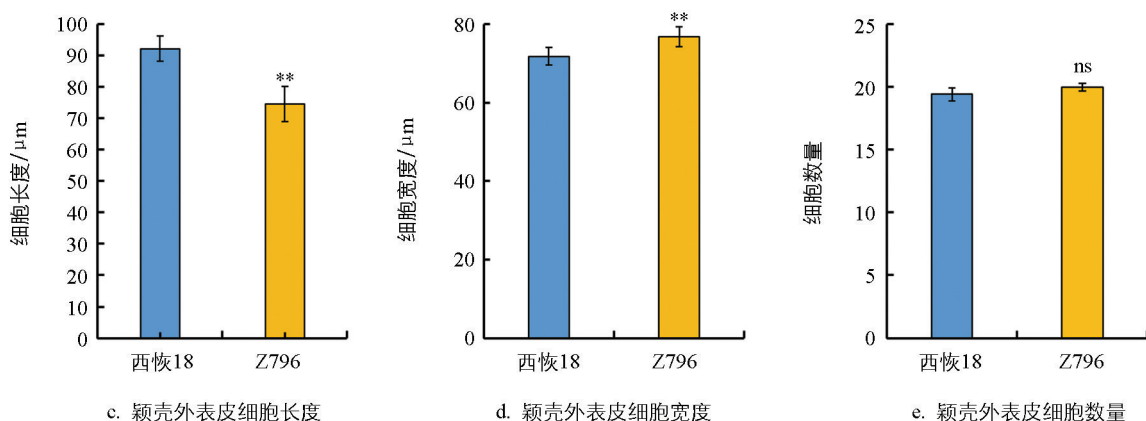
对结合西恢 18 和 Z796 构建的  $F_2$  代群体中单株基因型和表型数据进行 QTL 定位，共定位到 14 个 QTL，涵盖粒长、粒宽、长宽比、穗长、结实率、千粒质量共 6 个性状。其中有 13 个 QTL 为贡献率大于 10% 的主效 QTL，只有  $qPL3$  的贡献率小于 10%，为 8.35%， $qGW5$  的贡献率最大，为 79.68%(表 1)。

共鉴定到 3 个粒长 QTL： $qGL2-1$ 、 $qGL2-2$ 、 $qGL3-1$ 。其中： $qGL3-1$  的加性效应为负，导致粒长减少了 0.41 mm，贡献率为 50.67%； $qGL2-1$ 、 $qGL2-2$  的加性效应为正，分别增加粒长 0.15 mm、0.22 mm，贡献率分别为 13.31%、29.43%。共鉴定到 2 个粒宽 QTL： $qGW3-1$ 、 $qGW5$ ，加性效应均为正，分别增加粒宽 0.08 mm、0.20 mm，贡献率分别为 12.68%、79.68%。共鉴定到 2 个长宽比 QTL： $qRLW3-1$ 、 $qRLW5$ ，加性效应均为负，分别使长宽比减少 0.12、0.11，贡献率分别为 38.93%、37.09%。共鉴定到 2 个结实率 QTL： $qSSR2-1$ 、 $qSSR2-2$ 。 $qSSR2-1$  的加性效应为负，导致结实率降低 7.19%，贡献率为 13.00%； $qSSR2-2$  的加性效应为正，增加结实率 13.95%，贡献率 24.11%。共鉴定到 4 个千粒质量 QTL： $qGWT2$ 、 $qGWT3-1$ 、 $qGWT3-2$ 、 $qGWT5$ 。其中： $qGWT3-1$  的加性效应为负，导致千粒质量减少 1.55 g，贡献率为 39.40%；其余 3 个加性效应均为正，分别增加千粒质量 2.12 g、1.03 g、1.36 g，贡献率分别为 55.60%、28.72%、38.29%。鉴定到 1 个穗长微效 QTL： $qPL3$ ，加性效应为负，导致穗长减少 0.73 cm(表 1)。



a. 西恢18颖壳外表皮细胞

b. Z796颖壳外表皮细胞



c. 颖壳外表皮细胞长度

d. 颖壳外表皮细胞宽度

e. 颖壳外表皮细胞数量

\*\* 表示在  $p < 0.01$  水平差异有统计学意义; ns 表示在  $p > 0.05$  水平差异无统计学意义。

图 3 西恢 18 和 Z796 的颖壳外表皮细胞扫描电镜分析

表 1 Z796 农艺性状 QTL 的鉴定 ( $F_2$  代)

性状	QTL	染色体	连锁标记	加性效应	贡献率/%	$p$ 值
粒宽 ( $GW$ , mm)	$qGW3-1$	3	RM5626	0.08	12.68	0.0428
	$qGW5$	5	RM5874	0.20	79.68	0.0106
粒长 ( $GL$ , mm)	$qGL2-1$	2	RM5804	0.15	13.31	0.0374
	$qGL2-2$	2	RM3730	0.22	29.43	0.0018
	$qGL3-1$	3	RM5626	-0.41	50.67	0.0016
长宽比 ( $RLW$ )	$qRLW3-1$	3	RM5626	-0.12	38.93	0.0006
	$qRLW5$	5	RM3322	-0.11	37.09	0.0239
结实率 ( $SSR$ , %)	$qSSR2-1$	2	RM1920	-7.19	13.00	0.0164
	$qSSR2-2$	2	RM3730	13.95	24.11	<0.0001
千粒质量 ( $GWT$ , g)	$qGWT2$	2	RM3730	2.12	55.60	0.0006
	$qGWT3-2$	3	RM3766	1.03	28.72	<0.0001
	$qGWT3-1$	3	RM5626	-1.55	39.40	<0.0001
	$qGWT5$	5	RM3322	1.36	38.29	0.0188
穗长 ( $PL$ , cm)	$qPL3$	3	RM3766	-0.73	8.35	0.0117

## 2.5 次级片段代换系的选育及粒型等 QTL 的验证和遗传分析

### 2.5.1 次级单/双片段代换系选育

在 QTL 初定位的基础上, 通过 MAS 法在  $F_3$  和  $F_4$  代群体中分别选育 SSSL(S1-S4)、(S1-S6) 和 DSSL(D1-D4)、(D1-D6)。SSSL 的 S1-S2、S3、S4-S5 和 S6 分别含有染色体 3、染色体 5、染色体 6 和染色体 12 上的代换片段。DSSL 的 D1 含有染色体 3 和染色体 5 上的代换片段; D2 含有染色体 3 和染色体 6 上的代换片段; D3 含有染色体 3 和染色体 5 上的代换片段; D4 含有染色体 3 和染色体 6 上的代换片段; D5 含有染色体 5 和染色体 6 上的代换片段; D6 含有染色体 6 和染色体 12 上的代换片段(表 2, 图 4)。

表 2 SSSL 中 QTL 的加性效应分析( $F_3$  代、 $F_4$  代)

性状	SSSL	染色体/ 连锁标记	QTL	$F_3$			$F_4$		
				加性效应	贡献率/%	$p$ 值	加性效应	贡献率/%	$p$ 值
粒长(GL, mm)	S1	3/RM3766	<i>qGL3-2</i>	0.08	0.73	0.002 8	0.09	0.87	0.006 6
	S2	3/RM6266	<i>qGL3-1</i>	-0.14	1.38	0.001 4	-0.32	3.18	<0.000 1
	S3	5/RM5874	<i>qGL5</i>	-0.15	1.47	<0.000 1	-0.17	1.71	0.000 3
	S5	6/RM19478	<i>qGL6-2</i>				-0.26	2.56	<0.000 1
	S6	12/RM247	<i>qGL12</i>				-0.49	4.84	<0.000 1
	粒宽(GW, mm)	S1	3/RM3766	<i>qGW3-2</i>	0.14	4.49	<0.000 1	0.12	4.01
S2		3/RM6266	<i>qGW3-1</i>	0.11	3.45	<0.000 1			
S3		5/RM5874	<i>qGW5</i>	0.26	8.60	<0.000 1	0.12	4.19	<0.000 1
S5		6/RM19478	<i>qGW6-2</i>				0.03	1.18	0.007 9
S6		12/RM247	<i>qGW12</i>				0.05	1.81	0.000 3
长宽比(RLW)		S1	3/RM3766	<i>qRLW3-2</i>	-0.12	3.66	<0.000 1	-0.09	2.90
	S2	3/RM5626	<i>qRLW3-1</i>	-0.18	5.25	<0.000 1	-0.11	3.27	<0.000 1
	S3	5/RM5874	<i>qRLW5</i>	-0.29	8.77	<0.000 1	-0.18	5.43	<0.000 1
	S5	6/RM19478	<i>qRLW6-2</i>				-0.12	3.64	<0.000 1
	S6	12/RM247	<i>qRLW12</i>				-0.21	6.41	<0.000 1
	千粒质量(GWT, g)	S1	3/RM3766	<i>qGWT3-2</i>	2.06	6.88	<0.000 1	1.49	5.16
S2		3/RM5626	<i>qGWT3-1</i>	0.53	1.76	0.013 0	-1.21	4.21	0.000 2
S3		5/RM5874	<i>qGWT5</i>	2.25	7.54	<0.000 1	0.92	3.18	0.002 1
S4		6/RM5850	<i>qGWT6-1</i>	0.43	1.43	0.032 9	-0.60	5.71	0.000 4
S5		6/RM19478	<i>qGWT6-2</i>				-0.68	2.36	0.007 6
S6		12/RM247	<i>qGWT12</i>				-1.65	2.10	<0.000 1
穗长(PL, cm)	S1	3/RM3766	<i>qPL3</i>	-1.32	4.81	0.000 5			
结实率(SSR, %)	S2	3/RM5626	<i>qSSR3-2</i>				0.01	1.28	0.009 8
	S3	5/RM5874	<i>qSSR5</i>	2.89	3.44	0.005 6			
	S4	6/RM5850	<i>qSSR6-1</i>	2.60	3.09	0.003 1			
	S5	6/RM19478	<i>qSSR6-2</i>				-0.02	2.24	0.002 3
	S6	12/RM247	<i>qSSR12</i>				0.01	1.41	0.02

### 2.5.2 基于 $F_3$ 和 $F_4$ 代群体 SSSL(S1-S6) 的粒型相关性状的 QTL 验证及加性效应分析

$F_3$  代群体鉴定到的 SSSL 共检测到 16 个 QTL,  $F_4$  代群体共检测到 23 个 QTL。两年同时检测到的 QTL 有 12 个。 $F_3$  和  $F_4$  代群体的 SSSL(S1-S6) 进一步验证了  $F_2$  代群体 9 个 QTL( $qGL3-1$ 、 $qGW3-1$ 、 $qGW5$ 、 $qPL3$ 、 $qRLW3-1$ 、 $qRLW5$ 、 $qGWT3-1$ 、 $qGWT3-2$ 、 $qGWT5$ ) 的遗传稳定性, 其中  $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$  代群体均检测到的 QTL 有 7 个( $qGL3-1$ 、 $qGW5$ 、 $qRLW3-1$ 、 $qRLW5$ 、 $qGWT3-1$ 、 $qGWT3-2$ 、 $qGWT5$ ), 这 7 个 QTL 中, 除  $qGWT3-1$  外, 其余 QTL 在 3 代中均出现同方向的表型值(表 1、表 2), 验证了主效 QTL 的遗传稳定性, 而  $qGWT3-1$  的遗传可能受环境影响较大。此外, 有 13 个 QTL( $qGL3-2$ 、 $qGL5$ 、 $qGL6-2$ 、 $qGL12$ 、 $qGW3-2$ 、 $qGW6-2$ 、 $qGW12$ 、 $qRLW3-2$ 、 $qRLW6-2$ 、 $qRLW12$ 、 $qGWT6-1$ 、 $qGWT6-2$ 、 $qGWT12$ ) 未在  $F_2$  代群体中被定位到, 而通过对应的次级 SSSL: S1、S3、S4、S5、S6 定位到(表 2), 说明 SSSL 具有更高的 QTL 检测效率。因未能选到所有对应的 SSSL, 部分由次级  $F_2$  代群体定位的 QTL 无法被验证。

### 2.5.3 基于 $F_3$ 和 $F_4$ 代群体 DSSL 目标 QTL 间上位性效应的比较分析

在  $F_3$  和  $F_4$  代群体 DSSL 均鉴定到携带  $qGL3-1$  和  $qGL5$  的 DSSL: D3。 $qGL3-1$  ( $a = -0.14$ ) 和  $qGL5$  ( $a = -0.15$ ) 在  $F_3$  代群体互作产生了 0.12 的上位性效应, 据 DSSL 的遗传模型, D3 粒长遗传效应为  $-0.17$ , 小于  $qGL3-1$  和  $qGL5$  的加性效应, 因此 D3 的粒长(9.85 mm)比含有  $qGL3-1$  的 S2(9.91 mm)和含有  $qGL5$  的 S3(9.89 mm)小, 表明  $qGL3-1$  与  $qGL5$  聚合会产生更短的籽粒。但  $F_4$  代的  $qGL3-1$  ( $a = -0.32$ ) 和  $qGL5$  ( $a = -0.17$ ) D3 互作产生了 0.22 的上位效应, 使 D3 粒长遗传效应为  $-0.27$ , 介于  $qGL3-1$  和  $qGL5$  的加性效应之间, 因此该年 D3 的粒长(9.62 mm)大于 S2(9.53 mm)小于 S3(9.83 mm)(图 4a)。

未有两代均检测到携带粒宽 QTL 的 DSSL。 $F_3$  代检测到 1 个携带粒宽 QTL 的 DSSL: D3。 $F_4$  代检测到 3 个携带粒宽 QTL 的 DSSL: D2、D5、D6, 均携带  $qGW6-2$  ( $a = 0.03$ ), 此外还分别携带了  $qGW3-2$  ( $a = 0.12$ )、 $qGW5$  ( $a = 0.12$ )、 $qGW12$  ( $a = 0.05$ )。 $qGW6-2$  与另外 3 个粒宽 QTL 互作分别产生了  $-0.08$ 、 $0.02$ 、 $0.20$  的上位性效应, 使得 D2、D5、D6 的粒宽遗传效应分别为 0.07、0.17、0.28。D2 的粒宽遗传效应介于  $qGW6-2$  和  $qGW3-2$  的加性效应之间, 因此 D2 的粒宽(3.12 mm)大于携带  $qGW6-2$  的 S5(3.08 mm), 小于携带  $qGW3-2$  的 S1(3.25 mm)。D5、D6 的遗传效应均大于携带对应 QTL 的加性效应, 因此 D5、D6 的粒宽均大于携带对应 QTL 的 SSSL, 说明同一 QTL 与不同 QTL 聚合会产生不同的遗传效应, 如聚合  $qGW6-2$  和  $qGW3-2$  未能产生更宽的籽粒, 聚合  $qGW6-2$  和  $qGW5$ 、 $qGW6-2$  和  $qGW12$  能产生更宽的籽粒(图 4b)。

在  $F_3$  和  $F_4$  代均鉴定到 D3 携带  $qRLW3-1$  和  $qRLW5$ 。 $qRLW3-1$  ( $a = -0.18$ ) 和  $qRLW5$  ( $a = -0.29$ ) 在  $F_3$  代互作产生了 0.02 的上位性效应, 使得 D3 粒长遗传效应为  $-0.45$  mm, 小于  $qRLW3-1$  和  $qRLW5$  的加性效应, 因此 D3 的长宽比(2.80)大于携带  $RLWL3-1$  的 S2(2.99)和携带  $qRLW5$  的 S3(2.75)。 $F_4$  代  $qRLW3-1$  ( $a = -0.11$ ) 和  $qRLW5$  ( $a = -0.18$ ) 互作产生了 0.06 的上位性效应, 该年 D3 粒长遗传效应为  $-0.23$  mm, 仍小于  $qRLW3-1$  和  $qRLW5$  的加性效应, 同样 D3 的长宽比(2.90)仍小于 S2(3.15)和 S3(3.00)(图 4c)。

未有两年均检测到携带千粒质量 QTL 的 DSSL。 $F_3$  代检测到 1 个携带千粒质量 QTL 的 DSSL: D4。 $F_4$  代共鉴定到 4 个携带千粒质量 QTL 的 DSSL: D2、D3、D5、D6, 其中 D2、D5、D6 均携带  $qGWT6-1$  ( $a = -0.60$ ), 此外还分别携带了  $qGWT3-2$  ( $a = 1.49$ )、 $qGWT5$  ( $a = 0.92$ )、 $qGWT12$  ( $a = -1.65$ ), 分别互作产生了  $-0.90$ 、 $0.68$ 、 $2.76$  的上位性效应, D2、D5、D6 的千粒质量遗传效应分别为  $-0.01$ 、 $1.00$ 、 $0.51$ , 其中 D2 千粒质量遗传效应介于  $qGWT3-2$  ( $a = 1.49$ ) 和  $qGWT6-1$  的加性效应之间, 因此 D2 的千粒质量(28.91 g)大于携带  $qGWT6-1$  的 S4(27.72 g), 小于携带  $qGWT3-2$  的 S1(31.92 g)。D5、D6 的千粒质量遗传效应大于携带对应 QTL 的加性效应, 因此 D5、D6 的粒宽均大于携带对应 QTL 的 SSSL(图 4d)。

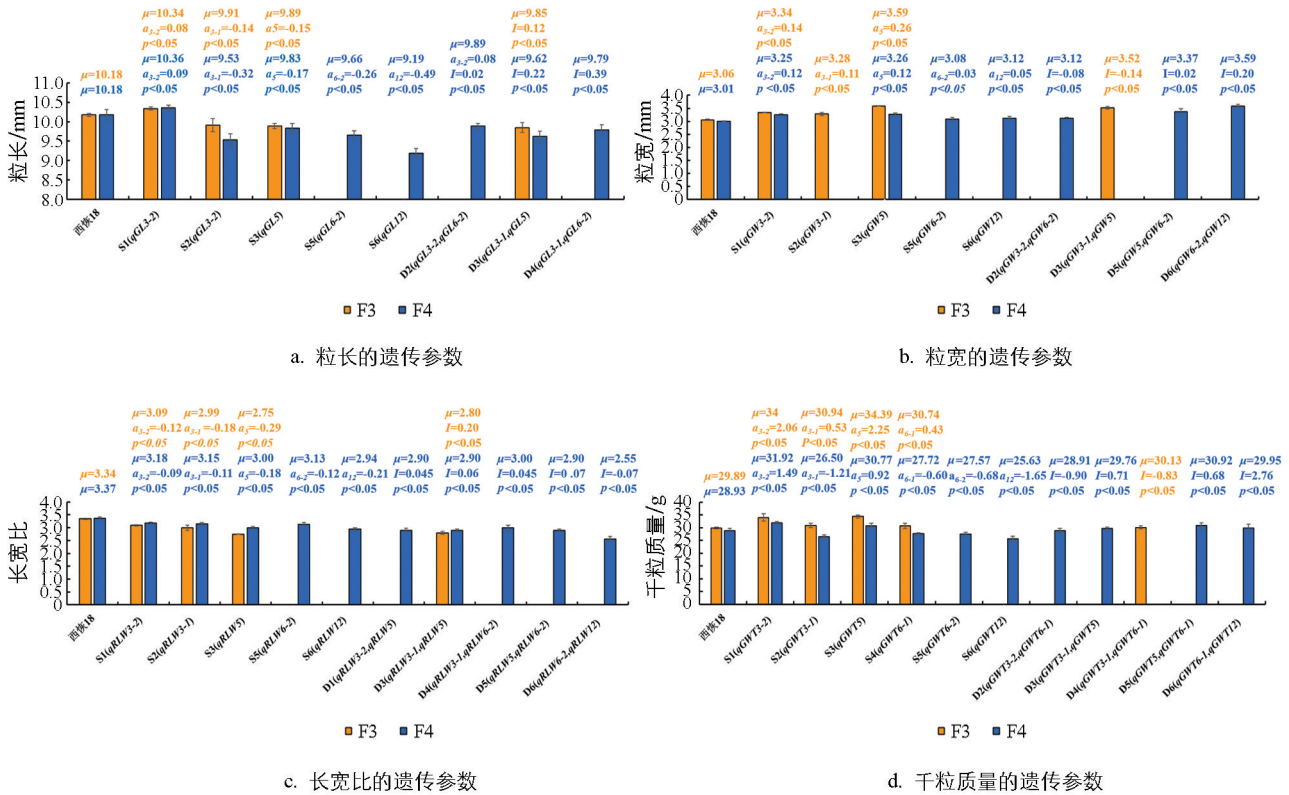


图 4 F<sub>3</sub> 和 F<sub>4</sub> 代群体 QTL 次级 SSSL、DSSL 目标 QTL 的加性和上位性效应比较分析

### 3 讨论与结论

#### 3.1 讨论

3.1.1 水稻短宽粒代换系 CSSL-Z796 及分离出的次级 SSSL 是水稻粒型遗传研究和分子设计育种的良好材料

水稻产量构成因素包括有效穗数、每穗粒数、结实率和千粒质量。本研究鉴定到一个短宽粒表型的 6 片段 CSSL-Z796。由图 2 可知，与西恢 18 相比，Z796 的籽粒长度减少，宽度增加，但千粒质量仍增加了 2.74 g，表明粒宽增加对千粒质量的影响大于粒长减少对千粒质量产生的影响，尤其是 qGW5，贡献率高达 79.68%，可应用于水稻的育种中。

在 QTL 初定位的基础上，通过 MAS 法在 F<sub>3</sub> 代和 F<sub>4</sub> 代中分别选育 SSSL(S1-S4)、(S1-S6)。SSSL 仅含有 1 个来自供体亲本的代换片段，可以将复杂的数量性状分解为单个质量基因，进一步纯化遗传背景，提高 QTL 的检测效率<sup>[29]</sup>。本研究在 F<sub>3</sub> 代和 F<sub>4</sub> 代的 SSSL 中分别检测到 16 个和 23 个 QTL，比 F<sub>2</sub> 代鉴定到的 QTL 更多，验证了染色体 SSSL QTL 检测效率更高。且 SSSL 可以鉴定出单个数量基因的遗传效应，是水稻粒型遗传研究和分子设计育种的良好材料。

#### 3.1.2 CSSL-Z796 携带的重要农艺性状 QTL 与先前报道基因的比较

在初定位中共鉴定到 14 个 QTL，包括 2 个粒宽、3 个粒长、2 个长宽比、2 个结实率、4 个千粒质量、1 个穗长 QTL。qGW5、qRLW5、qGWT5 位于同一染色体区间，已报道的 GW5<sup>[26]</sup>、GS5<sup>[38]</sup>、OsDER1<sup>[39]</sup> 均位于该区间。已报道的 GW5 通过参与油菜素内酯信号传导负调控水稻粒宽<sup>[26]</sup>。GS5 是水

稻籽粒大小的正向调节因子, 其通过抑制 *OsBAK1* 和 *OsMSBP1* 的相互作用增加籽粒大小<sup>[38]</sup>。*OsDER1* 的抑制或过表达都会导致水稻种子变小<sup>[39]</sup>。粒长 *qGL3-1* 和千粒质量 *qGWT3-2* 位于同一区间, 已报道的 *qGL3*<sup>[27,40]</sup>、*GF14f*<sup>[41]</sup> 均位于该区间。*qGL3* 编码一个蛋白磷酸酶(*OsPPKL1*), 其负调控粒长和千粒质量<sup>[27,40]</sup>; *GF14f* 负调控籽粒发育和灌浆<sup>[41]</sup>。粒长 *qGL2-2* 与已报道的 *GL2*<sup>[42]</sup>; *PGL2*<sup>[43]</sup>; *AFG1*<sup>[44]</sup> 位于同一区间。*GL2* 是 *OsGRF4* 的等位基因, 通过编码一种生长调节因子正调控水稻穗长和粒型<sup>[42]</sup>; *PGL2* 编码一个非典型 bHLH 蛋白, 正向调节籽粒长度和重量<sup>[43]</sup>; *AFG1* 可能通过调控颖壳细胞的扩张和增殖负调控水稻籽粒大小<sup>[44]</sup>。*qGWT3-1* 所在区间内已报道的千粒质量基因有 *LPA1*<sup>[45]</sup>。*qGWT2* 区间内已报道的千粒质量基因有 *OsVPE3*<sup>[46]</sup>。结实率 *qSSR2-1* 与已报道的基因 *OsGL1-4* 在同一区间<sup>[47]</sup>。结实率 *qSSR2-2*、粒长 *qGL2-2* 与粒长基因 *AFG1*<sup>[44]</sup> 位于同一区间。穗长 *qPL3* 与已报道的穗长基因 *D88*<sup>[48]</sup>、*OsAPC6*<sup>[49]</sup>、*pls2*<sup>[50]</sup>、*OsPLAIII $\alpha$* <sup>[51]</sup> 位于同一区间。其他 QTL-*qGL2-1*、*qGW3-1*、*qRLW3-1* 区间内未见已报道的基因。

### 3.1.3 分析 QTL 间的上位性效应对未来分子设计育种有重要意义

植株的表型是基因与环境共同作用的结果, 一个植株的某个表型值可表示为: 表型值 = 基因型值 + 环境偏差 + 基因与环境的互作效应。基因型值受基因的加性效应、显性效应和上位性效应共同影响<sup>[52]</sup>。在解析单个 QTL 遗传效应的基础上进一步分析不同 QTL 间的上位性效应可以解析复杂性状的遗传效应, 为目标 QTL 的聚合育种打好基础。

本研究在  $F_3$  代和  $F_4$  代中同时检测到 1 个 DSSL D3, 分析了不同年份粒长(*qGL3-1*、*qGL5*), 长宽比(*qRLW3-1*、*qRLW5*) QTL 间的上位性效应。 $F_3$  代和  $F_4$  代聚合 *qGL3-1* 和 *qGL5* 的 D3 粒长上位性效应方向均一致, 聚合 *qRLW3-1* 和 *qRLW5* 的 D3 两年的上位性效应方向均一致, 验证了其遗传的稳定性。虽然通常不同年份相同 QTL 聚合产生的上位性效应方向一致, 但最终籽粒表型效果却存在差异。如  $F_3$  代分析结果表明 *qGL3-1* ( $a = -0.14$ ) 和 *qGL5* ( $a = -0.15$ ) 聚合的 D3 产生了 0.12 mm 的上位性效应, 但 D3 的遗传效应却小于 *qGL3-1* 和 *qGL5* 的加性效应, 该年聚合 *qGL3-1* 和 *qGL5* 产生更短的籽粒。而  $F_4$  代中 *qGL3-1* ( $a = -0.32$ ) 和 *qGL5* ( $a = -0.17$ ) 聚合产生了 0.22 mm 的上位效应, D3 的粒长遗传效应介于 *qGL3-1* 和 *qGL5* 的加性效应之间, 最终 D3 粒长位于含 *qGL3-1* 的 S2 和含 *qGL5* 的 S3 之间。

两个调控产量性状的正向(负向)QTL 聚合, 往往产生的上位性效应是负向(正向)的, 至于是否会导致该性状变得更大(更小), 取决于两个 QTL 的加性效应及二者的上位效应代数差的绝对值与单个 QTL 最大加性效应绝对值的差。如果是正值, 则会导致该性状变得更大(更小); 如果是负值, 则不会导致该性状变得更大(更小)。且不同年份间、遗传与环境效应间的互作会对表型值产生影响, 所以最终的聚合效果存在差异。在了解单个基因的加性效应和之间的互作效应关系的基础上, 结合环境影响因素, 可对已知基因型的植株表型进行预测, 提前预测设计育种能产生的效果。

## 3.2 结论

为了挖掘更多的粒型 QTL 并构建西南地区覆盖水稻全基因组的粒型亲本单片段代换系文库, 本研究鉴定了以西南地区优良粒型恢复系西恢 18 为受体亲本、粳型早稻沪早 3 号为供体亲本构建的 6 片段 CSSL-Z796, 利用西恢 18 和 Z796 构建的次级  $F_2$  代分离群体作为 QTL 定位材料, 共鉴定到 14 个调控水稻粒型等农艺性状的 QTL, 贡献率为 8.36%~79.68%。于  $F_3$  和  $F_4$  代群体中分别选育了单片段代换系 (S1-S4)、(S1-S6), 双片段代换系 (D1-D4)、(D1-D6)。利用  $F_3$  及  $F_4$  代中选育出的单片段代换系进行 QTL 复定位, 共有 7 个 QTL (*qGL3-1*、*qGW5*、*qRLW3-1*、*qRLW5*、*qGWT3-1*、*qGWT3-2*、*qGWT5*) 在  $F_2$ 、 $F_3$ 、 $F_4$  代中被重复检测到, 且除 *qGWT3-1* 外, 其余 QTL 均出现同方向的表型值。相同 QTL 在不同年份聚合也会产生同方向的上位性效应, 如 *qGL3-1* 和 *qGL5*、*qRLW3-1* 和 *qRLW5* 在不同

年份聚合产生的上位性效应方向一致,说明主效 QTL 的遗传较稳定。同一 QTL 与不同 QTL 聚合会产生不同的遗传效应,如聚合 *qGW6-2* 和 *qGW3-2* 未能产生更宽的籽粒,聚合 *qGW6-2* 和 *qGW5*、*qGW6-2* 和 *qGW12* 能产生更宽的籽粒。挖掘鉴定不同 QTL 并探索 QTL 间的遗传效应,为未来设计育种提供理论基础,具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] 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.
- [2] 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.
- [3] HU X M, QIAN Q, XU T, et al. The U-Box E3 Ubiquitin Ligase TUD1 Functions with a Heterotrimeric G  $\alpha$  Subunit to Regulate Brassinosteroid-Mediated Growth in Rice [J]. PLoS Genetics, 2013, 9(3): e1003391.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] GAO Q, ZHANG N, WANG W Q, et al. The Ubiquitin-Interacting Motif-Type Ubiquitin Receptor HDR3 Interacts with and Stabilizes the Histone Acetyltransferase GW6a to Control the Grain Size in Rice [J]. The Plant Cell, 2021, 33(10): 3331-3347.
- [7] HAO J Q, WANG D K, WU Y B, et al. The GW2-WG1-OsbZIP47 Pathway Controls Grain Size and Weight in Rice [J]. Molecular Plant, 2021, 14(8): 1266-1280.
- [8] SUN S Y, WANG L, MAO H L, et al. A G-Protein Pathway Determines Grain Size in Rice [J]. Nature Communications, 2018, 9: 851.
- [9] WANG Y Y, LV Y, YU H P, et al. GR5 Acts in the G Protein Pathway to Regulate Grain Size in Rice [J]. Plant Communications, 2024, 5(1): 100673.
- [10] XU R, DUAN P G, YU H Y, et al. Control of Grain Size and Weight by the OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 Signaling Pathway in Rice [J]. Molecular Plant, 2018, 11(6): 860-873.
- [11] GUO T, CHEN K, DONG N Q, et al. GRAIN SIZE AND NUMBER1 Negatively Regulates the OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 Cascade to Coordinate the Trade-off Between Grain Number Per Panicle and Grain Size in Rice [J]. The Plant Cell, 2018, 30(4): 871-888.
- [12] LIU Z Q, MEI E Y, TIAN X J, et al. OsMKKK70 Regulates Grain Size and Leaf Angle in Rice Through the OsMKK4-OsMAPK6-OsWRKY53 Signaling Pathway [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(12): 2043-2057.
- [13] ZHAO D S, LI Q F, ZHANG C Q, et al. GS9 Acts as a Transcriptional Activator to Regulate Rice Grain Shape and Appearance Quality [J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 1240.
- [14] MA X S, FENG F J, ZHANG Y, et al. A Novel Rice Grain Size Gene OsSNB Was Identified by Genome-Wide Association Study in Natural Population [J]. PLoS Genetics, 2019, 15(5): e1008191.
- [15] 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): 2077-2090.
- [16] ZHANG X F, YANG C Y, LIN H X, et al. Rice SPL12 Coevolved with GW5 to Determine Grain Shape [J]. Science Bulletin, 2021, 66(23): 2353-2357.
- [17] ZOU T, ZHANG K X, ZHANG J, et al. DWARF AND LOW-TILLERING 2 Functions in Brassinosteroid Signaling and Controls Plant Architecture and Grain Size in Rice [J]. The Plant Journal, 2023, 116(6): 1766-1783.
- [18] ZHANG Z Y, LI J J, TANG Z S, et al. Gnp4/LAX2, a RAWUL Protein, Interferes with the OsIAA3-OsARF25 Inter-

- action to Regulate Grain Length via the Auxin Signaling Pathway in Rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4723-4737.
- [19] QIAO J Y, JIANG H Z, LIN Y Q, et al. A Novel miR167a-OsARF6-OsAUX3 Module Regulates Grain Length and Weight in Rice [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(10): 1683-1698.
- [20] MA M, SHEN S Y, BAI C, et al. Control of Grain Size in Rice by TGW3 Phosphorylation of OsIAA10 Through Potentiation of OsIAA10-OsARF4-Mediated Auxin Signaling [J]. *Cell Reports*, 2023, 42(3): 112187.
- [21] 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.
- [22] TANABE S, ASHIKARI M, FUJIOKA S, et al. A Novel Cytochrome P450 Is Implicated in Brassinosteroid Biosynthesis via the Characterization of a Rice Dwarf Mutant, Dwarf11, with Reduced Seed Length [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(3): 776-790.
- [23] HONG Z, UEGUCHI-TANAKA M, FUJIOKA S, et al. The Rice Brassinosteroid-Deficient Dwarf2 Mutant, Defective in the Rice Homolog of Arabidopsis DIMINUTO/DWARF1, Is Rescued by the Endogenously Accumulated Alternative Bioactive Brassinosteroid, Dolichosterone [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(8): 2243-2254.
- [24] HUANG J P, CHEN Z M, LIN J J, et al. Natural Variation of the BRD2 Allele Affects Plant Height and Grain Size in Rice [J]. *Planta*, 2022, 256(2): 27.
- [25] ZHU X L, LIANG W Q, CUI X, et al. Brassinosteroids Promote Development of Rice Pollen Grains and Seeds by Triggering Expression of Carbon Starved Anther, a MYB Domain Protein [J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(4): 570-581.
- [26] LIU J F, CHEN J, ZHENG X M, et al. GW5 Acts in the Brassinosteroid Signalling Pathway to Regulate Grain Width and Weight in Rice [J]. *Nature Plants*, 2017, 3(5): 17043.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] ZHANG G Q. Target Chromosome-Segment Substitution: A Way to Breeding by Design in Rice [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 658-668.
- [30] 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]. *The Crop Journal*, 2019, 7(4): 494-503.
- [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] 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.
- [33] 毛祖元, 陈倩, 邸新晏, 等. 水稻粒型染色体片段代换系 Z8 的 QTL 定位与次级代换系选育 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2023, 45(1): 45-54.
- [34] MCCOUCH S R, KOCHERT G, YU Z H, et al. Molecular Mapping of Rice Chromosomes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988, 76(6): 815-829.
- [35] 李苗苗, 李儒香, 秦鱼河, 等. 基于水稻矮秆长粒 CSSL-Z688 的 QTL 鉴定及 SSSLs 培育 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2023, 45(1): 33-44.
- [36] ZHAO F M, ZHU H T, DING X H, et al. Detection of QTLs for Important Agronomic Traits and Analysis of Their Stabilities Using SSSLs in Rice [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2007, 6(7): 769-778.
- [37] 赵芳明, 张桂权, 曾瑞珍, 等. 基于单片段代换系的水稻粒型 QTL 加性及上位性效应分析 [J]. *作物学报*, 2011, 37(3): 469-476.
- [38] 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.

- [39] QIAN D D, CHEN G Q, TIAN L H, et al. OsDER1 Is an ER-Associated Protein Degradation Factor that Responds to ER Stress [J]. *Plant Physiology*, 2018, 178(1): 402-412.
- [40] 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]. *PNAS*, 2012, 109(52): 21534-21539.
- [41] ZHANG Z X, ZHAO H, HUANG F L, et al. The 14-3-3 Protein GF14f Negatively Affects Grain Filling of Inferior Spikelets of Rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *The Plant Journal*, 2019, 99(2): 344-358.
- [42] 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*, 2016, 2: 15195.
- [43] 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.
- [44] YU X Q, XIA S S, XU Q K, et al. ABNORMAL FLOWER AND GRAIN 1 Encodes OsMADS6 and Determines Palea Identity and Affects Rice Grain Yield and Quality [J]. *Science China Life Sciences*, 2020, 63(2): 228-238.
- [45] SUN Q, LI T Y, LI D D, et al. Overexpression of Loose Plant Architecture 1 Increases Planting Density and Resistance to Sheath Blight Disease via Activation of PIN-FORMED 1a in Rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(5): 855-857.
- [46] 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.
- [47] YU B, LIU L T, WANG T. Deficiency of Very Long Chain Alkanes Biosynthesis Causes Humidity-Sensitive Male Sterility via Affecting Pollen Adhesion and Hydration in Rice [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(12): 3340-3354.
- [48] GAO Z Y, QIAN Q, LIU X H, et al. Dwarf 88, a Novel Putative Esterase Gene Affecting Architecture of Rice Plant [J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 71(3): 265-276.
- [49] KUMAR M, BASHA P O, PURI A, et al. A Candidate Gene *OsAPC6* of Anaphase-Promoting Complex of Rice Identified Through T-DNA Insertion [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2010, 10(3): 349-358.
- [50] 张涛, 孙玉莹, 郑建敏, 等. 水稻早衰叶突变体 PLS2 的遗传分析与基因定位 [J]. *作物学报*, 2014, 40(12): 2070-2080.
- [51] LIU G M, ZHANG K, AI J, et al. Patatin-Related Phospholipase A, pPLAIII $\alpha$ , Modulates the Longitudinal Growth of Vegetative Tissues and Seeds in Rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6945-6955.
- [52] GAO Y M, ZHU J, SONG Y S, et al. Analysis of Digenic Epistatic Effects and QE Interaction Effects QTL Controlling Grain Weight in Rice [J]. *Journal of Zhejiang University(Science A)*, 2004, 5(4): 371-377.

责任编辑 廖坤

崔玉洁