

崔莹莹, 王晓玲. 水稻产量相关性状 QTL 的遗传研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(13): 1-7.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.13.001

水稻产量相关性状 QTL 的遗传研究进展

崔莹莹¹, 王晓玲²

(1. 莱芜职业技术学院信息工程系, 山东莱芜 271100; 2. 江西省农业科学院水稻研究所, 江西南昌 330200)

摘要:水稻产量性状是各个产量相关数量性状的复杂综合体, 包括单株穗数、单穗粒数、粒质量, 甚至抽穗期、株高等, 这些数量性状之间对产量的贡献存在着互作的关系。21 世纪初, 水稻全基因组序列测序完成之前或初期, 水稻产量性状的研究主要集中在数量性状位点 (quantitative trait loci, QTL) 效应及互作关系的研究上。之后, 随着籼粳水稻全基因组序列的相继公布、高通量重测序技术的发展及对功能基因单倍型的等位基因型分析日趋成熟, 水稻产量相关性状的 QTL 及其等位基因的研究也日趋白热化。简单介绍了近年来已克隆的一些产量相关 QTL 及其在育种中的应用情况, 为开展分子设计育种、改良水稻单产起到一个借鉴作用。

关键词:水稻; 产量; 等位基因; 数量性状位点; 研究进展

中图分类号: S511.032 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)13-0001-07

水稻是全世界人口依赖的最主要的粮食作物之一^[1], 是世界半数人口的主粮, 也是单子叶生物研究的模式植物^[2]。水稻的产量是由有效穗数、每穗粒数和千粒质量构成的复杂农艺性状, 这 3 个性状是决定水稻产量的三大要素, 也是水稻育种改良的重点方向^[3-5]。中国在水稻育种事业上取得了一系列重要的成就, 最为突出的有 3 项: (1) 在籼稻上, 利用半矮秆基因 *sd1*, 通过株型改良, 于 20 世纪 50 年代末到 60 年代初在南方籼稻矮化育种上取得了突破, 使产量提高了 60%; (2) 在粳稻上, 利用引进品种 Balilla 通过籼粳杂交和复合杂交, 育成了株型挺拔的直立穗株型粳稻品种, 并在全国粳稻产区大面积推广; (3) 在杂种优势上成功利用细胞质雄性不育基因, 实现杂交水稻三系配套, 成功利用了水稻的杂种优势^[6], 也是水稻所谓的第二次绿色革命。然而现阶段, 随着经济社会的快速发展、耕种面积的不断减少以及人口数量的不断增加, 再次提高水稻产量已经成为现在及今后急迫解决的问题^[7]。

近 10 年来, 水稻复杂数量性状的研究在遗传学领域取得了突破性的进展。在遗传机理研究上已经成功精细定位和克隆了一大批控制水稻产量性状的数量性状位点 (QTL)^[1,3,5], 对水稻复杂农艺性状的分子剖析也取得了喜人的成绩^[2]。特别是近年来, 水稻基因组测序完成后高通量测序的快速发展, 使得克隆、分析产量相关 QTL 成为更容易的事情, 而且这些遗传信息技术的发展提高了 QTL 分析的精确度, 加上对这些基因的基因组分析、蛋白组的深度功能分析和对这些基因转录组的特征阐述等技术将有力地推动水稻分子设计育种的进程。

收稿日期: 2016-01-18

基金项目: 山东省科技发展计划 (编号: 2012G0021032); 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金 (编号: BS2011SW011)。

作者简介: 崔莹莹 (1982—), 女, 山东东营人, 硕士, 讲师, 主要研究方向为分子育种。E-mail: yingying_300@163.com。

通信作者: 王晓玲, 主要研究方向为水稻分子育种。E-mail: wxgoling@163.com。

1 水稻产量数量性状位点研究进展

1.1 水稻产量数量性状位点互作

水稻产量性状是各个复杂的数量性状 QTLs 的综合体, 包括穗数、穗粒数、粒质量、抽穗期、株高等, 这些 QTLs 之间对产量的贡献存在着互作关系。Zhuang 等利用 2 个籼稻品种 (Zhenshan97B、Milyang46) 杂交后构建的重组自交系群体 RIL 构建了一个包含 158 个 DNA 标记的连锁图谱, 进行产量性状 QTL 的效应分析, 检测到了调控水稻谷粒产量和 5 个产量组份性状的 QTL, 并且分析了基因与环境的互作; 鉴定了 31 个对产量性状有显著加性效应的 QTL, 其中 12 个有上位性效应; 确定了 16 个显著的加加互作效应, 其中有 9 个发生在自身加性效应 QTL 之间, 4 个仅发生在上位性 QTL 之间, 3 个发生在自身与上位性 QTL 之间。对 6 个加性效应 QTL 和 1 个加-加互作研究发现了显著的基因-环境互作^[8]。Xing 等利用 240 份重组自交系的 2 年重复数据对 4 个产量性状进行了主效应、上位性效应和环境互作效应分析, 构建了 220 个 DNA 标记的遗传连锁图, 利用混合线性模型方法检测主效 QTL、双基因互作 QTL 及 QTL 与环境的互作, 在 4 个性状中总共检测了 58 个位点, 其中 29 个为主效 QTL, 35 对为双基因互作 QTL; 带主效的 13 个与环境互作, 没有与环境互作的 QTL 则有上位性互作; 从这 4 个性状的解释效果来看, 主效 QTL 大于上位性互作, 再大于环境互作^[9]。说明主效应、上位性效应及其 QTL 环境互作是所有数量性状的遗传组分, 分析像产量等复杂的数量性状遗传关系, 位点间互作是不容忽视的。

1.2 水稻产量数量性状位点效应

虽然加性效应和 QTL 相互干扰的加-加互作效应确实存在, 甚至有些主效应 QTL 及加性效应的大小和方向都依赖于它们和其他位点之间的互作来确定, 但是, 一般而言, 主效应比上位性效应更大, 对表型变异的贡献也更大^[8], 因此研究产量主效应的比较多。

Li 等利用杂交稻骨干亲本间杂交的营养体重复 F₂ 群体对产量 QTL 位点进行分析, 利用构建的由 151 个分子标记组

成的遗传连锁图,共检测到 20 个直接的 QTL,比较先前相同杂交 $F_{2,3}$ 的结果,在 F_2 中检测到的 QTL 在 $F_{2,3}$ 中也能够检测到,但是 F_2 的加性和显性遗传效应比 $F_{2,3}$ 要大^[10]。Hittalmani 等在亚洲 9 个水稻种植地,对水稻生长和谷粒产量相关性状 QTL 进行鉴定,从 11 个性状中共鉴定了 126 个 QTL,34 个 QTL 在多个环境中被检测到,分布于 10 条染色体上;穗长鉴定的 QTL 最多,共 44 个,抽穗期鉴定的 QTL 数量第二;在 10 个环境中都检测到株高位点(RZ730 - RG810);多环境下,通过相同标记区间确定的许多 QTL 表明,大多数性状的主效 QTL 是稳定的,不受环境因子影响^[11]。Septiningsih 等利用 IR64 和普通野生稻发展的高级作图群体,对产量及其构成组份性状鉴定了 42 个 QTL,野生稻尽管表型差,但在 IR64 背景下,野生稻 33% 的 QTL 等位基因对产量及产量组份有正效应;定位的 22 个 QTL (53.4%) 与先前水稻报道的 QTL 相似,表明在不同遗传背景和环境下 QTL 具有稳定性,20 个 (47.6%) QTL 是在研究中新发现的;研究确定的几个株高、千粒质量、花时的 QTL 与先前玉米在这些性状上确定的 QTL 同源^[12]。Li 等利用美国农业部 USDA 水稻微核心品种对谷粒产量 QTL 进行作图,测量了 203 种水稻的 14 个农艺性状,鉴定了 5 个产量性状的 QTL,利用分布于全基因组的 155 个分子标记,聚类了 5 大聚类群,30 个标记性状与产量组份性状紧密关联,其中 4 个与产量关联、3 个与株高关联、6 个与粒质量关联、9 个与分蘖关联、8 个与穗部结构关联;标记 OSR13、RM471 和 RM7003 与产量组份的共分离显示, RM471 的 126 bp 和 RM7003 的 108 bp, 这 2 个位点存在对产量性状有很大正效应的等位基因,可以作为产量组份区分的功能位点;对应多个产量性状的靶标 QTL 可能同时减少复杂的产量性状,因此,通过分子标记辅助选择,有利于提高产量育种的效率^[13]。Bai 等利用 Nanyangzhan 和 Chuan7 2 个品种构建重组自交系,对穗粒数、千粒质量、抽穗期和株高产量相关性状进行 QTL 定位,4 个性状中共鉴定了 20 个 QTL,定位在除 4 号染色体之外的 11 条染色体上,千粒质量、穗粒数分别定位了 7.5 个 QTL,抽穗期、株高鉴定了 4 个 QTL,其中有 6 个 QTL 是首次报道;在第 7 号染色体的 RM22065 - RM5720 之间及第 8 号染色体的 RM502 - RM264 之间鉴定到 2 个 QTL 集; Nanyangzhan 带有 7 个增效千粒质量 QTL 的等位基因,解释了群体中为什么没有千粒质量的超亲分离,相反,带更多单穗粒数的 Chuan7 亲本在 5 个单穗粒数中,除 *qssp5* 之外都带正等位基因^[14]。Gao 等通过重测序 Y 两优培九重组自交系和亲本间的基因组序列来探索超级稻产量相关位点,发现了 43 个产量关联 QTL,其中 20 个是新发现的^[15]。Kotla 等利用 Madhukar 和 Swarna 的近等基因系对水稻产量及相关性状进行 QTL 定位及候选基因分析,在产量及产量相关性状中总共鉴定了 26 个 QTL,分别位于染色体 1、2、3、6、7、8、10、11、12 上;株高和抽穗期定位在第 8 号染色体的 RM23147 - RM337 区间内; RM251、RM314 和 RM1135 与株高显著关联,并且 *OsYSL17* 与千粒质量显著关联;株高和分蘖数检测到了上位性,并在 QTL 区域内确定了几个与产量及其相关性状有关的候选基因^[16]。

1.3 水稻产量数量性状的聚合应用

高产育种是满足增加的世界人口所需食物供应的关键。利用作图群体,对全基因组与产量相关 QTL 进行探索,通过

操控这些 QTL,进行水稻产量相关 QTL 的遗传改良应用^[17]。目前已有 274 个产量相关 QTL 被报道。许多新技术已经应用于数量性状基因的鉴定,并且许多有关作物产量的数量性状的基因已经分离,同时也构建了与产量相关的许多基因的突变体库,对这些突变体基因库 QTL 位点的分析与研究整合,有利于开展水稻高产基因设计育种^[18]。

Zong 等利用标记辅助和表型选择,通过重测序的 150 个近等基因系进行连锁作图,对确定的穗粒数和千粒质量等 8 个谷粒产量相关 QTL 进行聚合育种,发现包含 8 个正效应 QTL 的新株系比亲本 9311 增加了穗数和粒数^[19]。Xie 等利用韩国梗稻品种 Hwaseongbyeon 与非洲栽培品种 IRGC 105491 杂交 BC_3F_4 的近等基因系,对增产 QTL 簇进行了精细作图,在第 9 染色体长臂定位了一个聚集产量相关 QTL (千粒质量、穗小花、穗粒数、穗长、穗密、抽穗期、株高) 的 37.4 kb 区域的物理图谱,包含 7 个预选基因,且 7 个 QTL 都是增效的;另外,该报道基于分子标记辅助和表型选择,进一步提出了新的聚合计划表,显示要在 1 个杂交种中聚合 24 个 QTL^[20]。

2 水稻产量相关数量性状及其功能分析

2.1 粒型

粒型是水稻产量相关性状之一,合理的粒型对培育高产、优质水稻具有非常重要的意义。到目前为止,已报道了 31 个粒型相关基因和 QTL。而 Li 等利用染色体片段代换系来检测水稻粒型 QTL,共鉴定了分布于 8 条染色体上 22 个粒型 QTL,7 个控制粒长,6 个控制粒宽,5 个控制长宽比,4 个控制粒厚^[21]。

2.1.1 粒宽 QTL Song 等报道了一个新的控制水稻粒宽和粒质量的 QTL——GW2,发现 GW2 编码一个带有 RING 结构域的 E3 泛素连接酶,在大粒梗稻品种中, GW2 基因编码蛋白区发生了 1 个碱基的缺失,蛋白翻译过程提前终止,酶活性丧失; GW2 的功能缺失增加了细胞数,导致了更大 (更宽) 的颖壳,并且积累了谷粒充实率,从而增加了粒宽、粒质量和产量;说明 GW2 通过启动其基质到蛋白酶体调控蛋白水解的方式来负调控细胞的分化^[22]。Weng 等对一个谷粒宽和千粒质量关联的主效 QTL - GW5 进行了分离与特性研究,该位点位于第 5 号染色体上,构建了该位点的精细图谱,发现 Asomonori 的 1 212 bp 的碱基缺失与粒宽表型高度相关。GW5 编码一个 144 氨基酸的新的核酸蛋白,定位于核上,且发现 GW5 与聚泛素双酵母杂交互作,认为 GW5 可能在种子发育过程中通过蛋白酶途径调节细胞分化^[23]。Wang 等研究表明, GW8 与 *OsSPL16* 同源,可编码正向调节细胞分裂的蛋白,该基因的高表达可促进细胞分裂、谷粒充实,从而增加粒宽和产量,相反,在窄粒品种 Basmati 中,这个等位基因的缺失使得谷粒变窄,品质更好但产量降低^[24]。在 Amol3 中发现的一个新的 GW8 等位基因,可以把优质和高产性状结合起来,在不影响产量的情况下提高水稻的品质。

2.1.2 粒长 QTL Fan 等以明恢 63 (大粒) 作为轮回亲本与川 7 (小粒) 连续回交构建了 GS3 近等基因系,通过研究该群体中 BC_3F_2 中的 201 个随机亚群体,确定 GS3 位点是谷粒大小的一个负调控因子,能解释粒长和千粒质量 80% ~ 90% 的贡献,并且该位点是粒宽和粒厚的次效 QTL^[25]。Mao 等随后也报道一个有关谷粒大小的 QTL - GS3,它可以负调控谷粒

大小,野生型的这个区域由 4 部分组成:N 末端的 OSR 结构域、跨膜区域、TNFR/GNFR 家族的半胱氨酸富集区、C 末端的 VWFC 结构域,这些区域的功能在调节谷粒大小上存在差异,OSR 区域是负调控功能必须和必要的,这个点的功能缺失产生粒型,C 末端的 TNFR/GNFR 和 VWFC 区域对 OSR 有抑制效应,这些区域的功能突变会产生短粒型^[26]。GS3 除了调控谷粒长之外,Takano - Kai 等报道 GS3 还参与了水稻的柱头外露和种子伸长,GS3 第 2 个外显子的无义突变可引起细胞数的增加,从而导致柱头的延长,认为可通过人工操控 GS3 来提高杂交种子生产的效率;另外,还发现在 GS3 的第 5 个外显子中包含了几个独立的缺失,这些独立缺失导致了移码突变,从而引起提前出现终止密码,这些突变功能相似,每个缩短的基因产物都决定了 1 个短粒型表型;通过转化试验显示,GS3 的缺失减少了颖上表皮细胞数,导致粒长显著减小^[27-28]。Anand 等对短粒香稻地方品种 Sonasal 和极长粒品种 PB1121 的 GS3 基因进行了分析,在基因区序列比较显示,第 2 外显子 C - A 的突变与长粒型相关;将大粒型材料中的 GS3 导入 HJX74 中,可有效增加千粒质量,提高产量^[29]。

另外,Zhang 等报道了 *qGL3* 在 *OsPPKL1* 重复区域编码一个重复的蛋白磷酸酶,等位基因 *OsPPKL1* 延长了谷粒,发现在 *OsPPKL1* 的第 2 个 *kelch* 区域的天冬氨酸转换为谷氨酸,从而导致了谷粒增长;谷粒基因 *OsPPKL2* 和 *OsPPKL3* 与 *OsPPKL1* 同源,其中 *OsPPKL1* 和 *OsPPKL3* 负调控粒长,*OsPPKL2* 正调控粒长^[30]。几乎在同一时间,Qi 等也报道了 QTL 位点 *GL3.1* 控制水稻谷粒大小和产量,WY3 中的 *GL3.1* 影响小穗中蛋白磷酸化,从而促进细胞分化,导致谷粒更长,产量更高^[31]。

早期克隆的 GS3、GW2 和 *qSW5* 粒形基因均与粒形呈负相关,Li 等从天然突变体中克隆和特征化了一个正向调控谷粒大小和水稻产量的 GS5 基因,研究显示,GS5 通过调控粒宽、谷粒充实度、千粒质量来综合控制谷粒大小^[32]。Qiu 等利用籼稻珍粒 97 为背景,粳稻品种 Cypress 为供体构建的一套 CSSL 报道了一个在第 7 染色体长臂上对粒长、粒宽、长宽比有多效作用的 QTL - *qSS7*,在 Cypress 上的 *qSS7* 增加了粒长和长宽比,减少了粒宽,但是没有显著的减少千粒质量、株高、抽穗期和每穗粒数^[33]。Li 等通过 9311/Y34 杂交 F₂ 群体的染色体步移法,将水稻一个新的负谷粒大小基因 Mi3 最终定位于第 3 号染色体着丝粒的 RM6881 和 LM9 之间约 41.6 kb 区域内,根据基因组注释,在这个区域有 5 个基因位点,来源于 Y34 的 Mi3 等位基因具有显性功能,可调控水稻的粒长^[34]。

2.1.3 千粒质量 QTL 水稻粒质量基因的鉴定与开发和涉及到的分子机制研究,为提高谷粒产量育种目标提供了有效的保障。Tang 等利用粳稻 D50 与籼稻 HB277 构建的 RIL (recombinant inbred lines) 用于千粒质量 QTL 的定位,定位到的 7 个 QTL 分别定位于染色体 2、3、5、6、8、10 上,第 3 染色体的 *qTGW3.2* 在 2 年内稳定表达,并且贡献 9% ~ 10% 表型变异;从 RIL 群体中选择的剩余杂合系 RIL 进行自交用于 *qTGW3.2* 的精细定位,发现 F₂ 群体中 QTL 解释了 23% 的变异,到 F_{2,3} 升至 33%。最终将 *qTGW3.2* 定于 RM16162 和 RM16194 之间约 556 kb 物理位置范围内^[35]。Ishimaru 等对粳稻日本晴与籼稻 Kasalath 构建的回交重组自交系千粒质量 QTL 及其生理功能进行了分析,共鉴定了 4 个 QTL, Kasalath

仅在第 6 号染色体有一个正等位基因 *TGW6*, *TGW6* 编码 IAA - 葡萄糖水解酶,能把 IAA - 葡萄糖水解成游离的 IAA 和葡萄糖;Kasalath 中 *TGW6* 的 6 个核苷酸被替换,1 个缺失,造成移码突变,蛋白质功能丧失,增加了碳水化合物的积累并提高了产量;将 Kasalath 中的 *TGW6* 导入日本晴中,千粒质量、单株产量分别显著提高了 10%、15%,生理机理显示, *TGW6* 提高了碳水化合物的储存力,因此提高了产量^[36-37]。

2.1.4 粒数 QTL 谷粒产量由源于作物许多自然突变的 QTL 控制,穗粒数是与水稻产量相关的最重要的性状之一。收获期单株最终的谷粒数的组份由单株的育性穗、单穗的育性小花数和单穗的谷粒数决定^[38]。Tian 等利用野生稻染色体片段渗入籼稻品种桂朝 2 号得到一个 SIL040 渗入系,比轮回亲本显著减少了穗粒数;利用 SIL040 和 Guichao2 杂交产生的 F₂、F₃ 群体进行 QTL 分析,发现第 7 染色体短臂上一个 QTL - *gpa7* 掌控这一性状;IL - SIL040 结构的穗特性进一步揭示,从野生稻等位基因到栽培稻驯化期间在 *gpa7* 位点上,不仅穗数和穗粒数显著增加,而且,更重要的是穗二次分支占穗总分支比率及穗二次分支粒数占大穗总谷粒的比率都显著增加,说明 *gpa7* 在水稻穗驯化期间在调控单穗粒数和单穗二次分支数上起着重要的作用^[39]。

2.2 穗型

2.2.1 穗长 QTL 穗长直接决定着其着生的枝梗数,进而影响穗粒数。大量研究表明,随着穗长的增加,枝梗数也呈增加趋势,穗粒数随之增加。张玉屏等通过对不同穗型杂交稻的研究,发现穗长与颖花数成极显著正相关,大穗型品种的穗长明显长于小穗型品种的穗长,认为穗长是影响每穗粒数的关键因素^[40]。何宗顺等在第 11 号染色体短臂 105 kb 的染色体区间精细定位了一个控制穗长的突变基因 *PSI*,该基因同时作用于一次枝梗数和二次枝梗数^[41]。Cai 等发现第 8 号染色体的 31.4 kb 区域内存在株型和穗型多效 QTL,同时控制着抽穗期、株高、穗长和每穗颖花数^[42]。

2.2.2 穗型 QTL 穗型也是水稻穗部结构的一个重要的性状,与水稻产量密切相关。Zhu 等发现野生稻散布穗型是由显性基因 *OsLGI* 控制,SBP 结构域的转录因子控制着叶舌的发育,关联分析表明,*OsLGI* 调控区域的一个单核苷酸的多态性导致了驯化过程中集中花序形态的改变^[43]。Ishii 等研究表明,在驯化的水稻中,由 SPR3 控制的水稻穗型的一个简单形态改变对种子脱壳和授粉行为都有很大的影响^[44]。Dong 等利用桂朝 2 号为背景,普通野生稻为供体构建的一套渗入系,鉴定了一个新的 QTL *qGP5-1*,该 QTL 与株高、叶大小和穗型相关,他们克隆和特征化了 *qGP5-1*,并且确定了新鉴定的基因 *OsEBS* 可增加株高、叶大小和单穗小穗数,从而导致单株总产量的增加^[45]。

直立穗基因 *EP* 被认为是理想高产株型的一个重要性状,在高产粳稻品种中,直立穗受到了育种专家们由衷的青睐。Kong 等报道了几个带直立穗表型的水稻品种由 1 个显性基因控制,该基因在中国北方商业生产的品种中大量存在^[46]。Wang 等利用中国第 1 个粳稻直立穗品种 Liaojing5 与正常穗品种 Toyonishiki 杂交的 F₂ 群体进行遗传分析显示,高产水稻直立穗由单显性基因 *EP* 控制。他们利用源于这 2 个品种杂交的 2 套近等基因系 (ZF6 对 WF6 和 ZF14 对 WF14)

观察了 *EP* 基因在农艺性状的效应。结果显示, *EP* 基因显著增强了谷粒产量, 主要是通过增加了二级分支数和二级分支的谷粒数, *EP* 基因也显著增加了谷粒密度^[47]。

以前大量的高产梗稻商业品种是以直立穗 *EP* 形态为主, 籼稻中没有直立穗形态的报道。Zhu 等在籼稻中鉴定了 2 个直立穗突变体 *ep2-1*、*ep2-2* 编码 1 个新的蛋白, 调控籼稻表现了直立穗表型。*EP2* 也调控其他的穗型, 如穗长、谷粒大小, 但是穗粒数变化小, 说明 *EP2* 基因的突变是能应用于 *EP* 直立型籼稻育种的^[48]。Piao 等用 *N*-甲基 *N*-亚硝基脲诱变梗稻 Hwasunchalbyeo, 从中分离了一个水稻直立穗 *EP3* 突变体。遗传分析显示, 直立穗表型由单隐性突变控制, 也叫作 *ep3*。*ep3* 突变体可显著地增加小维管束的数量及花梗细胞的厚度, 从而产生直立穗的表型^[49]。Qiao 等描述了一个高产水稻新的密穗和直立穗 *EP* 突变体——*dep3*, 该突变体是用 *N*-甲基 *N*-亚硝基脲处理梗稻 Hwacheong 产生的。*dep3* 突变体的穗从开花到成熟一直保持直立, 然而野生型的穗开花后就开始下垂了。*dep3* 也调控其他的穗特性, 包括穗长、粒型和穗粒数。生理结构的解剖观察显示, *dep3* 较野生型有更多的小维管束和更厚的茎, 解释了 *EP* 直立穗的表型。遗传分析表明, 密穗和直立穗的表型由单隐性基因控制。*dep3* 突变体可能为水稻育种提供另外一个 *EP* 直立穗资源^[50]。

2.2.3 穗数 QTL 单株穗数被认为是谷粒产量关联的重要农艺性状之一, 直接影响着水稻产量。Obara 等以梗稻 Koshihikari 为背景、籼稻 Kasalath 为供体构建的近等基因系, 通过分子标记辅助选择一个带第 2 号染色体上约 50cM 的染色体代换片段的系 C-22, 在温室和田间不同氮水平下种植发现, 在早期的营养期, 温室内 C-22 比 Koshihikari 有更多活性的分蘖。在生殖期, C-22 的穗数和总穗质量都显著高于 Koshihikari, 尤其当种植在低氮条件下。C-22 的这些性状在大田中得到了进一步确定, 因此认为, 在营养生长早期, 穗发育可能受 Kasalath 染色体位点的影响, 从而导致 C-22 在成熟期穗数和穗质量的增加。这些数据表明, 目标基因 QTL (*Pnn1*; panicle number 1) 在水稻分蘖和穗的发育中起重要作用^[51]。Ohsumi 等评估了水稻增加穗数的近等基因系的产量性能, 利用 Sasanishiki 为背景, 高产籼稻 Habataki 为供体构建的渗入系, 从中选择了带产量 QTL 的 3 个近等基因系 NIL (nearly isogenic line), 比较了 Sasanishiki 和 3 个近等基因系的产量组份, 发现 *qPBN1* 增加了次级分支数, *qSBN6* 增加了初级分支数, NIL (*qSBN1*)、NIL (*qPBN6*) 及 NIL (*qSBN1* + *qPBN6*) 分别比 Sasanishiki 增加了 28% ~ 37%、9% ~ 16%、62% ~ 65% 的穗数。然而, 增加了穗数的近等基因系并没有显著增加产量, 因为不同的产量组份间互补^[52]。Zhu 等利用 C3074 与广陆矮 4 号杂交的 F₂、F₃ 代群体揭示了一个控制水稻穗数 *qPN1* 的主效 QTL, 该位点定位在第 1 号染色体长臂上, 同时, 影响着株高、穗长、单穗粒数和单株粒质量。遗传分析表明, *qPN1* 是一个单孟德尔因子, 日本晴上的该等位基因减少了单株穗数^[53]。Taguchi - Shiobara 等报道了由水稻密穗 1 (*DNI*) 突变的等位基因 *Dn1-1* 的功能缺失所导致的一个突变体引起半矮秆和稍微增加穗数的现象^[54]。

2.2.4 穗分枝 (穗节) QTL Huang 等通过对控制穗粒数的天然突变体 QTL - *DEP1* 进行分子机制的深入研究, 认为穗

粒数显性位点的等位基因 *DEP1* 是通过引起磷脂酰乙醇胺蛋白连接域蛋白切断发生功能突变的, 该等位基因的效应可增加分生组织活性, 减少节间花原基的长度, 增加单穗粒数从而增加谷粒产量^[55]。Miura 等报道了富农穗 *WFP* 的 QTL 编码的 *OsSPL14* (穗启动结合蛋白 14, 也叫做 *IPA1*) 可促进水稻穗分枝、提高谷粒产量。在生殖期, *OsSPL14* 的高表达启动了穗部分枝、增加了更高的谷粒产量; 在营养期, *OsSPL14* 控制了根分枝, 并且受 miRNA 删除的影响, 进一步探索了利用 *OsSPL14WFP* 等位基因增加水稻产量的可行性。将高产等位基因 *OsSPL14WFP* 导入日本晴对照品种, 可使水稻的产量增加^[56]。Zhang 等鉴定了一个穗粒数减少的天然突变体 *gnp4*, 突变体在田间条件下次级分枝无侧生小花束。*gnp4* 和 *Lax1-1* 双突变体显示, 在生殖期, 穗的二次分枝和颖花数大量减少; 在营养期, 分蘖数减少。基因组 DNA 测序分析显示, 突变体和野生型之间没有核苷酸的差异, 只是在 *gnp4* 的启动子 CPG 岛区域的几个胞嘧啶甲基化水平与野生型不同, 因此, 预计在这个位点的 DNA 甲基化改变可能诱导了 *gnp4* 的表达水平降低, 从而导致了单穗粒数减少的表型变异^[57]。Li 等报道一个在“F-盒”基因的大穗突变体, 改善了水稻产量的特性, 显著地增加了穗大小也改变了株型。形态分析揭示, 2 个突变体的穗产生更多的穗分支, 尤其是初级分支, 并且有更多的谷粒, 另外, 突变体比野生型抗性更强, 单株谷粒产量增加, 表明 *gnp4* 基因可能对水稻高产育种有用^[58]。

2.3 株型相关 QTL 研究

水稻进化的过程中, 从野生水稻匍匐株型到栽培稻直立株型的转变是一个重要的事件。新株型的培育, 不仅能增加密植度, 而且能增加光合作用的叶面积等, 从而提高水稻产量。

Jiao 等报道了一个由半显性基因 *IPA1* 控制的理想株型 QTL, 它大幅度改变了水稻株型, 增加了谷粒产量。*IPA1* 编码一个类 *Squamosa* 启动子的结合蛋白 *OsSPL14*, 并受 *OsmiR156* 调控。对 *OsSPL14* 进行点突变, 发现 *OsmiR156* 干扰了对 *OsSPL14* 的调控, 最终产生了一个理想株型, 增加了穗粒数、千粒质量和茎秆的抗倒伏能力, 进而提高产量^[59]。Tan 等发现中国阳江县的匍匐野生稻是由 1 个关键的半显性基因 *PROG1* 控制, 定位于第 7 号染色体上, 编码 1 个半胱氨酸-组氨酸锌指蛋白。他们对从 17 个国家取的 87 份籼稻、95 份梗稻共 182 份品种进行了测序比较, 认为带有的 *PROG1* 编码区域突变体可能是水稻驯化过程中固定下来的。*PROG1* 编码区域的变异干扰了 *PROG1* 表达的活性, 从而导致了栽培稻的直立生长、产生更多的谷粒数和更高的产量^[60]。

2.4 抽穗期相关 QTL 及其功能分析

抽穗期是水稻产量的相关性状之一, 不同抽穗期的材料, 决定着水稻种植的区域和时期, 并且影响着株高、分蘖数、穗粒数等各产量相关性状。*Hd1* 是水稻最早被克隆的抽穗期控制基因, 位于第 6 号染色体上, 含有锌指结构, 参与水稻开花的光周期调控。遗传分析显示, *Hd1* 通过抑制 *Hd3a* 的表达, 在短日照条件下促进抽穗, 长日照条件下延迟抽穗。Zhang 等对珍汕 97、密阳 46 的近等基因系的分析表明, 在低纬度条件下, *Hd1* 可以增加株高、分蘖数和穗粒数, 进而提高产量^[61]。

Nonoue 等为了研究清楚水稻极早穗的遗传基础, 利用了 2 个遗传背景差异较大的 Hayamasari/Kasalath (HaF₂) 和

Hoshinoyume/Kasalath (HoF₂) 杂交重组 F₂ 群体来对早抽穗 QTL 进行鉴定。在 HaF₂ 的第 6、7、8 号染色体上检测到 3 个抽穗期 QTL, 在 HoF₂ 上则检测到第 6、7 号染色体的 2 个 QTL。这 3 个染色体位点的 QTL 可能与先前 Nipponbare 和 Kasalath 的 F₂ 群体检测的抽穗期 *Hd1*、*Hd4*、*Hd5* 位点相近。在 Hayamasari 和 Hoshinoyume 材料的第 7 号染色体上检测到的抽穗期等位基因效应均为负值, 表明在第 7 号染色体检测到的抽穗期 QTL 是决定其极早抽穗的一个主效基因。他们还发现, 在第 6、7、8 号染色体检测到的抽穗期 QTL 之间存在着等位基因间特异性互作, 表明极早抽穗 QTL 不仅存在等位基因的差异, 而且存在着上位性的互作。第 8 号染色体上检测到的抽穗期 QTL, 仅在 HaF₂ 群体中能够检测到, 而在 HoF₂ 中检测不到, 表明该基因决定着 Hayamasari 和 Hoshinoyume 的抽穗期差异^[62]。

Ghd7 是一个抽穗期和产量相关的重要调控因子, 是 Xue 等从骨干杂交水稻的自然变异中分离出来的数量性状位点, 编码 CCT 域蛋白, 在水稻中对单穗粒数、株高和穗期起着主要作用, 长日照条件下增强 *Ghd7* 的表达可推迟抽穗, 增加株高和穗大小, 水稻中这个位点减少的天然突变可使水稻在温带和更冷的区域栽培, 因此, *Ghd7* 对水稻增加产量和适应气候起到关键的作用^[63]。

Yan 等克隆了水稻一个主多效 QTL - *Ghd7.1*, 该基因位于第 7 号染色体上, 编码含有 CCT 结构域的 OsPRR37 蛋白。*Ghd7.1* 在长日照条件下, 显著推迟抽穗、增加谷粒产量, 增强了适应性^[64]。几乎同时, Liu 等也鉴定和描述了这个影响单穗粒数、株高和抽穗期的多效 QTL - *Ghd7.1*, 他们通过自交重组自交系 NIL189 (靶标区域是杂合性) 快速获得了近等基因系, 用 NIL - F₂ 群体鉴定了 *Ghd7.1* 在株高、单穗粒数和抽穗期的多效性, *Ghd7.1* 被进一步定位于 357 kb 区域内^[65]。

Wei 等在第 8 号染色体上发现了一个新的控制抽穗期的 QTL - *DTH8*, 编码一个 CCAAT 盒, 连接转录因子 HAP3 亚基, 调控水稻的产量、株高和花时 3 个性状。*DTH8* 在大多数组织中均有表达, 且蛋白只定位在核上。实时定量 PCR (RT - PCR) 分析显示, 长日照条件下, *DTH8* 表达水平较高, 抑制了早穗期 - *Ehd1* 和花束同源基因 - *Hd3a* 的表达, 延迟抽穗。*DTH8* 同时可以提高控制水稻分蘖和侧枝发生的基因的表达水平, 使分蘖数、分枝枝梗数和穗粒数增加, 从而提高了水稻产量^[66]。与此同时, Yan 等也发现了主效 QTL - *Ghd8* 在调节谷粒产量、株高和抽穗期中起着多效作用, 发现 *Ghd8* 的遗传效应依赖于其遗传背景, 长日照条件下推迟开花, 短日照条件下促进开花, 这可能是使水稻成为短日植物的关键调控因子。*Ghd8* 的上游是控制分蘖的关键基因 *MOCI*, 增加了分蘖数和一、二次枝梗数, 单株提高了 50% 的产量^[67]。

另外, Cai 等分别以特青、粤泰 B 为轮回亲本, Lemont 为供体构建的 BC₅F₂ 和 BC₄F₂ 群体, 对水稻的一个抽穗期和产量相关性状的的多效 QTL - *qHY-8* 进行了遗传与物理作图, QTL - *qHY-8* 被认为是控制抽穗期和产量相关性状的单孟德尔因子, QTL 的基因型性状表明, Lemont 等位基因 *qHY-8* 的位点在抽穗期、株高、穗长、单穗粒数等方面显示了正向和多效加性效益。性状之间 QTL 的加性效应依据其遗传力的不同有所变化, 其中最大效应的是抽穗期, 遗传力为 98%, 第

二为穗长, 遗传力为 70% ~ 87%, 第三是株高, 遗传力为 56% ~ 61%, 最后是穗粒数, 遗传力为 45% ~ 47%。表明 *qHY-8* 是一个对抽穗期和多个产量相关性状的的多效 QTL, 将对水稻产量改良起到很大的作用^[68]。

3 总结与展望

改善水稻的穗粒结构, 增加水稻单穗粒数, 是培育超高产品种的方向之一。尽管目前已报道了大量关于水稻穗粒数和穗数的 QTL, 但已有研究中用于构建遗传群体的亲本或突变材料的野生型品种穗粒数多在 200 粒以下, 与当前生产上已利用的部分大穗品种尚有一定的差距^[69], 因此, 有必要对当前生产上利用的大穗型水稻资源进行研究, 揭示大穗形成的遗传机制, 为大穗型高产水稻品种选育提供理论依据。

大穗型水稻品种枝梗着生粒数增加, 往往造成籽粒结实率和充实度降低, 进而影响水稻产量。Li 等报道了天然突变体 *PTB1* 在驯化相关的花粉管阻塞基因 *PTB1* 即环型 *E3* 泛素连接酶中, 通过促进花粉管生长, 正向调控水稻结实率。*PTB1* 是花粉管生长的重要的母本孢子体因子, 也是水稻结实率的关键调节因子^[70]。可以通过遗传改良, 培育兼具大穗和高结实率的水稻品种。

半矮秆基因引起的绿色革命, 提高了水稻的抗倒伏性, 增加了收获指数, 然而增加产量需要增加氮肥水平来得以实现, 并且氮肥的利用率在不断降低, 可持续农业越来越关注作物的氮利用率。Sun 等报道了异源三聚体的 G 蛋白调节水稻氮的利用率, 认为植物 G 蛋白复合物调控了植物对氮响应信号, 并且异源三聚体的 G 蛋白活性的调节为水稻环境耐受性、谷粒产量的增加提供了一个新的思路^[71]。

另外, 更值得一提的是, 在水稻高产 QTL 的育种应用之后, 为了满足食物的持久供应及作物再一次绿色革命的需要, 国际 C4 组织正在对水稻通过包括基因组、转录组序列比较和突变扫描等各种方法来筛选 C4 光合成所需要的基因, 组合构建一个更高的光能利用机制, 使之导入水稻来增加水稻产量, 致使发展 C4 水稻已经成为目前的工作任务和未来的挑战^[72]。

相信不久的将来, 随着技术体系和方法的不断成熟和完善, 越来越多的产量性状 QTL 将会被鉴定和克隆, 水稻产量性状的遗传控制机理将越来越明确。届时将会有更丰富的水稻高产基因资源可利用, 可以有目的有针对性地应用于水稻高产育种, 为中国乃至全世界粮食安全和可持续性发展提供保障。

参考文献:

- [1] Hao W, Lin H X. Toward understanding genetic mechanisms of complex traits in rice[J]. Genet Genomics, 2010, 37(10): 653 - 666.
- [2] Zuo J R, Li J Y. Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: a team effort by Chinese scientists in recent years[J]. National Science Review, 2014, 1(2): 253 - 276.
- [3] 高继平, 祁 澎, 林鸿宣. 水稻产量数量性状的遗传调控机制研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2013, 43(12): 1007 - 1015.
- [4] 张分云, 李 宏, 周向阳, 等. 水稻产量分子设计育种研究进展[J]. 分子植物育种, 2013, 11(6): 663 - 672.
- [5] Xing Y Z, Zhang Q F. Genetic and molecular bases of rice yield[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 421 - 442.
- [6] 顾铭洪. 水稻高产育种中一些问题的讨论[J]. 作物学报, 2010,

- 36(9):1431–1439.
- [7] Khush G S. What it will take to feed 5 billion rice consumers in 2030 [J]. *Plant Mol Biol*, 2005, 59(1):1–6.
 - [8] Zhuang J Y, Fan Y Y, Rao Z M, et al. Analysis on additive effects and additive – by – additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(8):1137–1145.
 - [9] Xing Y Z, Tan Y F, Hua P J, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(2):248–257.
 - [10] Li J X, Yu S B, Xu C G, et al. Analyzing quantitative trait loci for yield using a vegetatively replicated F2 population from a cross between the parents of an elite rice hybrid [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(1):248–254.
 - [11] Hittalmani S, Huang N, Courtois B, et al. Identification of QTL for growth – and grain yield – related traits in rice across nine locations of Asia [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(4):679–690.
 - [12] Septiningsih E M, Prasetyono J, Lubis E, et al. Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon* [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107(8):1419–1432.
 - [13] Li X B, Yan W G, Agrama H, et al. Mapping QTLs for improving grain yield using the USDA rice mini – core collection [J]. *Planta*, 2011, 234(2):347–361.
 - [14] Bai X F, Luo L J, Yan W H, et al. Quantitative trait loci for rice yield – related traits using recombinant inbred lines derived from two diverse cultivars [J]. *Journal of Genetics*, 2011, 90(2):209–215.
 - [15] Gao Z Y, Zhao S C, He W M, et al. Dissecting yield – associated loci in super hybrid rice by resequencing recombinant inbred lines and improving parental genome sequences [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(35):14492–14497.
 - [16] Kotla A, Agarwal S, Yadavalli V R, et al. Quantitative trait loci and candidate genes for yield and related traits in Madhukara × Swarna RIL population of rice [J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2013, 16(1):35–44.
 - [17] Bai X F, Wu B, Xing Y Z. Yield – related QTLs and their applications in rice genetic improvement [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54(5):300–311.
 - [18] Ikeda M, Miura K, Aya K, et al. Genes offering the potential for designing yield – related traits in rice [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(2):213–220.
 - [19] Zong G, Wang A H, Wang L, et al. A pyramid breeding of eight grain – yield related quantitative trait loci based on marker – assisted and phenotype selection in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2012, 39(7):335–350.
 - [20] Xie X B, Jin F X, Song M H, et al. Fine mapping of a yield – enhancing QTL cluster associated with transgressive variation in an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* cross [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116(5):613–622.
 - [21] Li S Q, Cui G K, Guan C R, et al. QTL detection for rice grain shape using chromosome single segment substitution lines [J]. *Rice Science*, 2011, 18(4):273–278.
 - [22] 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.
 - [23] Weng J F, Gu S H, Wan X Y, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight [J]. *Cell Research*, 2008, 18(12):1199–1209.
 - [24] Wang S K, Wu K, Yuan Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice [J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(8):950–954.
 - [25] 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]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(6):1164–1171.
 - [26] 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]. *PANS*, 2010, 107(45):19579–19584.
 - [27] Takano – Kai N, Doi K, Yoshimura A. *GS3* participates in stigma exertion as well as seed length in rice [J]. *Breeding Science*, 2011, 61(3):244–250.
 - [28] Takano – Kai N, Jiang H, Powell A, et al. Multiple and independent origins of short seeded alleles of *GS3* in rice [J]. *Breeding Science*, 2013, 63(1):77–85.
 - [29] Anand D, Baunthiyal M, Krishnan S G, et al. Novel InDel variation in *GS3* locus and development of InDel based marker for marker assisted breeding of short grain aromatic rice [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 24(1):120–127.
 - [30] 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.
 - [31] 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.
 - [32] 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.
 - [33] Qiu X J, Gong R, Tan Y B, et al. Mapping and characterization of the major quantitative trait locus qSS7 associated with increased length and decreased width of rice seeds [J]. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(8):1717–1726.
 - [34] Li S C, Li W B, Huang B, et al. Natural variation in *PTBI* regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth [J]. *Nature Communication*, 2013(4):1–13.
 - [35] Tang S Q, Shao G N, Wei X J, et al. QTL mapping of grain weight in rice and the validation of the QTL *qTGW3.2* [J]. *Gene*, 2013, 527(1):201–206.
 - [36] Ishimaru K. Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(3):1083–1090.
 - [37] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, 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.
 - [38] Sreenivasulu N, Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing

- grain number in cereals[J]. Trends in Plant Science,2012,17(2): 91 – 101.
- [39] Tian F, Zhu Z F, Zhang B S, et al. Fine mapping of a quantitative trait locus for grain number per panicle from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 113(4): 619 – 629.
- [40] 张玉屏, 朱德峰, 曹卫星, 等. 不同穗型水稻品种穗部参数及其相互关系[J]. 云南农业大学学报, 2010, 25(3): 327 – 332.
- [41] 何宗顺, 李雪梅, 吴昌银. 水稻穗大小决定基因 *PSI* 的遗传分析与克隆[J]. 分子植物育种, 2012, 10(4): 380 – 387.
- [42] Cai H Y, Diao S, He Y G, et al. Genetic and physical mapping of qHY – 8, a pleiotropic QTL for heading date and yield – related traits in rice[J]. Euphytica, 2012, 184: 109 – 118.
- [43] Zhu Z F, Tan L B, Fu Y C, et al. Genetic control of inflorescence architecture during rice domestication[J]. Nature Communications, 2013(4): 1 – 8.
- [44] Ishii T, Numaguchi K, Miura K, et al. *OsLGI* regulates a closed panicle trait in domesticated rice[J]. Nature Genetics, 2013, 45(4): 462 – 465.
- [45] Dong X X, Wang X Y, Zhang L S, et al. Identification and characterization of *OsEBS*, a gene involved in enhanced plant biomass and spikelet number in rice [J]. Plant Biotechnology Journal, 2013, 11(9): 1044 – 1057.
- [46] Kong F N, Wang J Y, Zou J C, et al. Molecular tagging and mapping of the erect panicle gene in rice [J]. Molecular Breeding, 2007, 19(4): 297 – 304.
- [47] Wang J Y, Nakazaki T, Chen S Q, et al. Identification and characterization of the erect – pose panicle gene *EP* conferring high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(1): 85 – 91.
- [48] Zhu K M, Tang D, Yan C J, et al. *ERECT PANICLE2* encodes a novel protein that regulates panicle erectness in Indica rice [J]. Genetics, 2010, 184(2): 343 – 350.
- [49] Piao R H, Jiang W Z, Ham T H, et al. Map – based cloning of the *ERECT PANICLE3* gene in rice [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119: 1497 – 1506.
- [50] Qiao Y L, Piao R H, Shi J X, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of dense and erect panicle 3, *DEP3*, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2011, 122: 1439 – 1449.
- [51] Obara M, Sato T, Sasaki S, et al. Identification and characterization of a QTL on chromosome 2 for cytosolic glutamine synthetase content and panicle number in rice [J]. Theor Appl Genet, 2004, 110(1): 1 – 11.
- [52] Ohsumi A, Takai T, Ida M, et al. Evaluation of yield performance in rice near – isogenic lines with increased spikelet number [J]. Field Crops Research, 2011, 120(1): 68 – 75.
- [53] Zhu J Y, Zhou Y, Liu Y H, et al. Fine mapping of a major QTL controlling panicle number in rice [J]. Molecular Breeding, 2011, 27(2): 171 – 180.
- [54] Taguchi – Shiobara F, Kawagoe Y, Kato H, et al. A loss – of – function mutation of rice *DENSE PANICLE 1* causes semi – dwarfness and slightly increased number of spikelets [J]. Breeding Science, 2011, 61(1): 17 – 25.
- [55] Huang X Z, Qian Q, Liu Z B, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice [J]. Nature Genetics, 2009, 41(4): 494 – 497.
- [56] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice [J]. Nature Genetics, 2010, 42(6): 545 – 549.
- [57] Zhang Z Y, Li J J, Yao G X, et al. Fine mapping and cloning of the grain number per – panicle gene (*Gnp4*) on chromosome 4 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Agricultural Sciences in China, 2011, 10(12): 1825 – 1833.
- [58] Li M, Tang D, Wang K J, et al. Mutations in the F – box gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice [J]. Plant Biotechnology Journal, 2011, 9(9): 1002 – 1013.
- [59] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice [J]. Nature Genetics, 2010, 42(6): 541 – 544.
- [60] Tan L B, Li X R, Liu F X, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40(11): 1360 – 1364.
- [61] Zhang Z H, Wang K, Guo L, et al. Pleiotropism of photoperiod – insensitive allele of *Hd1* on heading date, plant height and yield traits in rice [J]. PLoS One, 2012, 7(12): e52538.
- [62] Nonoue Y, Fujino K, Hirayama Y, et al. Detection of quantitative trait loci controlling extremely early heading in rice [J]. Theor Appl Genet, 2008, 116(5): 715 – 722.
- [63] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. Nature Genetics, 2008, 40(6): 761 – 767.
- [64] Yan W H, Liu H Y, Zhou X C, et al. Natural variation in *Ghd7. 1* plays an important role in grain yield and adaptation in rice [J]. Cell Research, 2013, 23(7): 969 – 971.
- [65] Liu T M, Liu H Y, Zhang H, et al. Validation and characterization of *Ghd7. 1*, a major quantitative trait locus with pleiotropic effects on spikelets per panicle, plant height, and heading date in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2013, 55(10): 917 – 927.
- [66] Wei X J, Xu J F, Guo H N, et al. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously [J]. Plant Physiology, 2010, 153(4): 1747 – 1758.
- [67] Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice [J]. Molecular Plant, 2011, 4(2): 319 – 330.
- [68] Cai H Y, Diao S, He Y G, et al. Genetic and physical mapping of qHY – 8, a pleiotropic QTL for heading date and yield – related traits in rice [J]. Euphytica, 2012, 184(1): 109 – 118.
- [69] 张天术, 张其茂, 彭顺光, 等. 超级杂交稻新组合两优 1128 超高产综合栽培技术 [J]. 湖南农业科学, 2010(16): 32 – 34.
- [70] Li S C, Liu M W, Wang S Q, et al. Fine mapping of a dominant minute – grain gene, *Mi3*, in rice [J]. Molecular Breeding, 2012, 30: 1045 – 1051.
- [71] Sun H Y, Qian Q, Wu K, et al. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen – use efficiency in rice [J]. Nature Genetics, 2014, 46(4): 652 – 656.
- [72] von Caemmerer S, Quick W P, Furbank R T. The development of C4 rice: current progress and future challenges [J]. Science, 2012, 336(6089): 1671 – 1672.