

翟雪, 张栩, 连光倩, 等. 水稻穗型相关性状的 QTLs 定位[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(13): 59–63.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.13.016

水稻穗型相关性状的 QTLs 定位

翟雪, 张栩, 连光倩, 王建飞

(南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏南京 210095)

摘要: 稻穗大小是决定水稻产量的重要性状, 为了挖掘与穗型相关的基因, 为水稻产量遗传育种研究提供理论基础和应用价值, 以大穗籼稻地方品种宝大粒 (BDL) 和小穗粳稻品种矮格拉 (AGL) 为亲本, 构建 F_2 代群体, 对穗型性状进行数量性状座位 (QTL) 初步分析; 根据 F_2 群体定位结果, 标记选择区间杂合体, 自交构建 F_4 分离群体, 验证 QTL 位点。结果表明, 在 F_2 群体中共检测到与 5 个穗型相关性状的 6 个 QTLs, 分别位于第 2、6、7 染色体上。二次枝梗数 QTL $qNSB7$ 和一次枝梗数 QTL $qNPB7$ 定位于第 7 染色体的 RM542 ~ A83 区间, LOD 值 (表示连锁可能性的大小) 分别为 10.84 和 5.03, 分别解释 30.74% 和 12.34% 的表型变异, 并且在相邻的 A85 ~ A28 和 A83 ~ A85 区间分别检测到每穗颖花数 QTL $qSNP7$ 和穗长 QTL $qPL7$, LOD 值分别为 5.31 和 4.12, 表型贡献率分别为 14.80% 和 11.82%。另外, 在第 2 染色体上检测到 1 个穗长 QTL $qPL2$, LOD 值为 3.76, 表型贡献率为 9.12%; 在第 6 染色体上检测到 1 个结实率 QTL $qSSR6$, LOD 值为 4.34, 表型贡献率为 11.26%。以 $qNSB7$ 为目标 QTL, 在 F_4 分离群体中进行验证, 结果表明, $qNSB7$ 仍位于 RM542 和 A83 标记之间, LOD 值为 9.84, 解释了 30.74% 的表型变异, 且其他 3 个 QTLs $qSNP7$ 、 $qPL7$ 和 $qNPB7$ 都聚集在这 317 kb 的区间, 解释了 17.2% ~ 24.6% 的表型变异。由结果可知, $qNSB7$ 是 1 个通过增加二次枝梗数, 影响每穗颖花数、一次枝梗数和穗长的一因多效新位点。

关键词: 水稻; 穗型相关性状; QTL 定位

中图分类号: S511.03 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)13-0059-05

水稻是最重要的粮食作物, 提高水稻产量成为解决未来粮食危机的重要手段, 也是水稻育种和生产的主要目标。影响水稻产量的因素很多, 而单位面积产量可以被解析为穗数和单穗谷粒质量, 后者更具有生产意义。单穗谷粒质量由每穗颖花数、结实率和千粒质量 3 个因素构成, 增加每穗颖花数是最重要的高产育种方向和栽培策略。作为重要的穗部性状, 每穗颖花数与一次枝梗数、二次枝梗数、穗长等性状密切相关。这些性状在不同群体和环境中的数量性状座位 (QTL) 结果有较大的差异, 被认为是受多基因控制的数量性状, 且受遗传背景和环境的影响^[1]。目前已经定位的有关水稻穗部性状的 QTLs 有很多, 不均匀地分布于水稻基因组中^[2-6]。例如, Luo 等利用 1 套以籼稻高产栽培品种桂朝 2 号为背景的普通野生稻的渐渗系, 检测到 39 个穗部性状的 QTLs, 包括穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗颖花数和小穗密度^[7]。大多数控制穗相关性状的 QTLs 都集中在同一染色体上, 这就解释了这些性状之间的显著相关性。

近年来, 一些穗部性状的 QTLs 被解析为单一遗传因子从而得到图位克隆。*Gnla* 是首个被克隆的水稻穗粒数 QTL, *Gnla* 是 1 个与细胞分裂素氧化酶/脱氢酶高度同源的

OsCKX2 基因^[8]。*OsCKX2* 表达量的降低会引起花序分裂组织中细胞分裂素的积累, 从而增加颖花数量, 提高产量。*DEP1* 是控制水稻直立穗的基因^[9], 突变的 *DEP1* 通过促进细胞分裂, 使稻穗变密, 枝梗数增加, 穗粒数增加, 而穗颈节长度变短。*LAX2*^[10]/*Gnp4*^[11] 编码 1 个核蛋白, 调控水稻腋生分生组织的形成。*LAX2* 能与 *LAX1* 蛋白互作, 通过调控穗型疏密程度来影响每穗粒数。*OsSPL14* 是调控水稻株型和穗型的基因^[12], *OsSPL14* 突变后, 使水稻分蘖数减少, 穗粒数、千粒质量增加。*LP(EP3)* 是大穗基因, 编码 1 个富含 Kelch 的 F-box 蛋白, 集中在枝梗原基区域表达, 主要调控穗型^[13]。*PROG1* 编码 1 个由 167 个氨基酸组成的锌指转录因子, 主要在腋芽分裂组织中表达^[14]。在水稻的进化过程中, *PROG1* 功能丧失, 由匍匐生长变成直立生长, 株型得到改良, 而且穗粒数增加, 产量大幅度提高。*SPI* 编码 1 个可能的多肽转运蛋白 (PTR), 是控制枝梗延伸、决定穗长的基因^[15-16], 突变体 (short panicle1, 简称 *sp1*) 稻穗变短。

本研究以大穗大粒籼稻地方品种宝大粒 (BDL) 和小穗粳稻品种矮格拉 (AGL) 为亲本, 通过构建 F_2 群体和 F_4 次级分离群体, 在第 7 染色体的 RM542 和 A83 区间定位并确认了 1 个通过增加二次枝梗数, 提高每穗颖花数, 同时影响一次枝梗数、穗长的一因多效 QTL, 为后续进行精确定位、克隆和机制的研究提供重要基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究材料以大穗籼稻品种宝大粒 (BDL)、小穗粳稻品

收稿日期: 2018-05-28

基金项目: 江苏省自然科学基金 (编号: BK20151427)。

作者简介: 翟雪 (1991—), 女, 河南开封人, 硕士研究生, 主要研究方向为水稻遗传育种。E-mail: zhaixuezzy@126.com。

通信作者: 王建飞, 博士, 教授, 博士生导师, 从事水稻遗传育种研究。

E-mail: wangjf@njau.edu.cn。

种矮格拉 (AGL) 为亲本, 杂交获得 F_1 代, F_1 代自交获得 F_2 代分离群体 (182 个单株), 用于 QTL 的初定位。根据 F_2 代结果, 标记选择目标 QTL 区间杂合型 F_2 代, 种植鉴定 $F_{2:3}$ 家系 (60 株)。在目标性状分离、其他农艺性状相对一致的 $F_{2:3}$ 家系中, 再次选择区间杂合体, 种植 $F_{3:4}$ 次级分离群体, 用于验证定位结果。2015 年种植 F_2 群体, 2016 年种植 F_3 群体, 2017 年种植 F_4 群体, 以上群体都种植于南京农业大学江浦试验站, 单株栽插, 株距 16.7 cm, 行距 20.0 cm, 按照田间常规方法进行种植管理。

1.2 性状调查

在完熟期对应 DNA 取样编号进行取样, 每株收取 3 个较大的稻穗 (边行和边株不取样), 装入纸袋, 于室内调查穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗颖花数和结实率, 将 3 穗平均值作为该植株表型值。取穗颈节至穗顶 (不含芒) 的距离为穗长 (精确至 0.1 cm), 随后依次调查一次枝梗数、二次枝梗数、每穗颖花数和结实率。穗部性状调查后, 将同一单株的种子装回纸袋, 晒干, 以备后代种植。

1.3 DNA 提取和 PCR 扩增

在移栽定苗后的分蘖盛期, 按田间材料、行、株编号, 采集各单株的幼嫩叶片, 同时采集亲本叶片, 用于提取总 DNA。DNA 的提取采用 Dellaporta 等提出的十六烷基三甲基溴化铵

(CTAB) 提取方法^[17]。

PCR 反应体系: 采用 10 μ L 体系, 含有 1 μ L DNA (20 ng/ μ L), 各 0.5 μ L 正反向引物 (10 μ mol/L), 0.2 μ L dNTPs (2.5 mmol/L), 1 μ L 10 \times Buffer (含 Mg^{2+}), 0.1 μ L *Taq* 聚合酶 (2.5 U/ μ L), 6.7 μ L ddH₂O。PCR 扩增程序: 95 $^{\circ}$ C 5 min; 95 $^{\circ}$ C 40 s, 55 $^{\circ}$ C 40 s, 72 $^{\circ}$ C 40 s, 32 个循环; 72 $^{\circ}$ C 10 min; 10 $^{\circ}$ C 保存。PCR 产物采用聚丙烯酰胺凝胶电泳 (PAGE) 进行检测, 银染显色, 读带, 用数码相机拍照并记录试验结果。

1.4 简单重复序列 (simple sequence repeats, 简称 SSR) 的引物筛选和 InDel 标记开发

SSR 标记和 InDel 标记是群体遗传作图的标记。SSR 标记都是公开的引物 (详见 Gramene 网站)。InDel 标记的设计依据日本晴与 93-11 水稻基因组序列同一座位上插入和缺失碱基的差异, 采用 Primer 5 软件或通过 RiceVarMap (<http://ricevarmap.ncpgr.cn/>) 在网上设计引物, 经 NCBI (美国国立生物技术信息中心) 网站 (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>) 验证引物序列在水稻基因组中的唯一性。标记的物理位置参照日本晴基因组序列。SSR 引物和 InDel 引物均由南京擎科生物科技有限公司合成。涉及 QTL 位点的 InDel 标记引物序列见表 1。

表 1 新开发的 InDel 标记

引物名称	染色体编号	正向引物 (5'→3')	反向引物 (5'→3')	位置
A83	7	TAATTCCTGGCTTCCTGCA	TGGGGAACAATATCTCTGACA	13 690 195
A85	7	ACTCAAGATCTGGCTGGACC	TGGGTGTACTCTTTCCAAGCT	14 092 715
A28	7	AACCTGTGCTTCGTCCTAT	CATTTTGATTTCACATTCTGT	14 352 139
W45	6	ATTTCAAGTTTTC AACCCAC	TATTATTAGCCCGAAAGGAG	6 290 289
Y48	6	AAACAACCTCCTTTCTTATC	GAACGGTTAAACATATTG	10 978 954
A105	2	ACTCGCCAATTCGTCAATCG	GGCCTAACAAACACATTGGC	29 774 132

1.5 QTL 分析

用 SSR 引物和 InDel 引物对亲本宝大粒与矮格拉的多态性进行筛选, 选取具有多态性且条带清晰、易于区分的引物作为候选引物, 用于后续使用。用 NCBI 的 Primer-BLAST 对候选引物进行物理距离查询。然后对候选引物进行表型和标记基因型关联分析, 并根据分子标记所显示的基因型, 结合群体表型, 采用软件 QTL IciMapping 3.30 的 Mapping 和 Bipping 功能进行遗传连锁图谱的构建和 QTL 定位。采用完备加性区间的方法, 以 LOD 值 (表示连锁可能性的大小) > 3.0 作为 QTL 存在的阈值, 运算 1 000 次。

2 结果与分析

2.1 穗型性状表型的鉴定

亲本宝大粒 (BDL) 和矮格拉 (AGL) 的穗型差异极大 (图 1-A、图 1-B)。宝大粒是一个大穗型品种, 其穗长为 (29.3 \pm 3.7) cm, 一次枝梗数为 (15.3 \pm 0.9) 个, 二次枝梗数多达 (40.3 \pm 3.7) 个, 每穗颖花数为 (230.4 \pm 9.6) 粒, 结实率为 (78.0 \pm 2.0) %。相反, 矮格拉是一个小穗型品种, 其穗长仅为 (14.2 \pm 1.2) cm, 一次枝梗数为 (5.8 \pm 0.8) 个, 二次枝梗数为 (4.7 \pm 1.0) 个, 每穗颖花数为 (40.2 \pm 3.7) 粒, 结实率为 (91.1 \pm 1.0) %。由图 1-C、表 2 可以看出, F_2 群体的穗

部性状中, 穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗颖花数和结实率在 F_2 群体的变异幅度分别为 13.7 ~ 39.1 cm, 0.7 ~ 18.7 个, 1.7 ~ 51.0 个, 36.2 ~ 270.7 粒, 2.70% ~ 98.46%, 说明这 5 个性状在 F_2 群体中分离明显, 但均呈正态连续分布 (图 2), 符合典型的数量性状特征。



A—亲本植株 (左为宝大粒, 右为矮格拉), 标尺=50 cm; B—亲本稻穗 (左为宝大粒, 右为矮格拉); C—亲本和 F_2 群体的稻穗 (从左至右依次为宝大粒、矮格拉、 F_2 代的 3 个代表性稻穗), 标尺=5 cm

图 1 亲本和 F_2 群体成熟期的稻穗

2.2 穗型相关性状的 QTL 分析

利用 1 300 对 SSR 引物和 InDel 引物在亲本宝大粒与矮格拉之间筛选多态性标记, 筛选出共显性标记 150 个, 多态率

表 2 亲本宝大粒和矮格拉及 F₂ 群体的穗型性状统计结果

群体	类别	穗长 (cm)	一次枝梗数 (个)	二次枝梗数 (个)	每穗颖花数 (粒)
亲本	宝大粒	29.3 ± 3.7	15.3 ± 0.9	40.3 ± 3.7	230.4 ± 9.6
	矮格拉	14.2 ± 1.2	5.8 ± 0.8	4.7 ± 1.0	40.2 ± 3.7
F ₂ 群体	最小值	13.7	0.7	1.7	36.2
	最大值	39.1	18.7	51.0	270.7
	均值	26.09	10.90	22.70	128.80
	标准差	5.13	2.97	9.69	48.50
	方差	25.4	18.0	49.3	234.5
	峰度	-0.14	0.03	0.48	0.44
	斜度	-0.59	0.18	0.09	-0.16

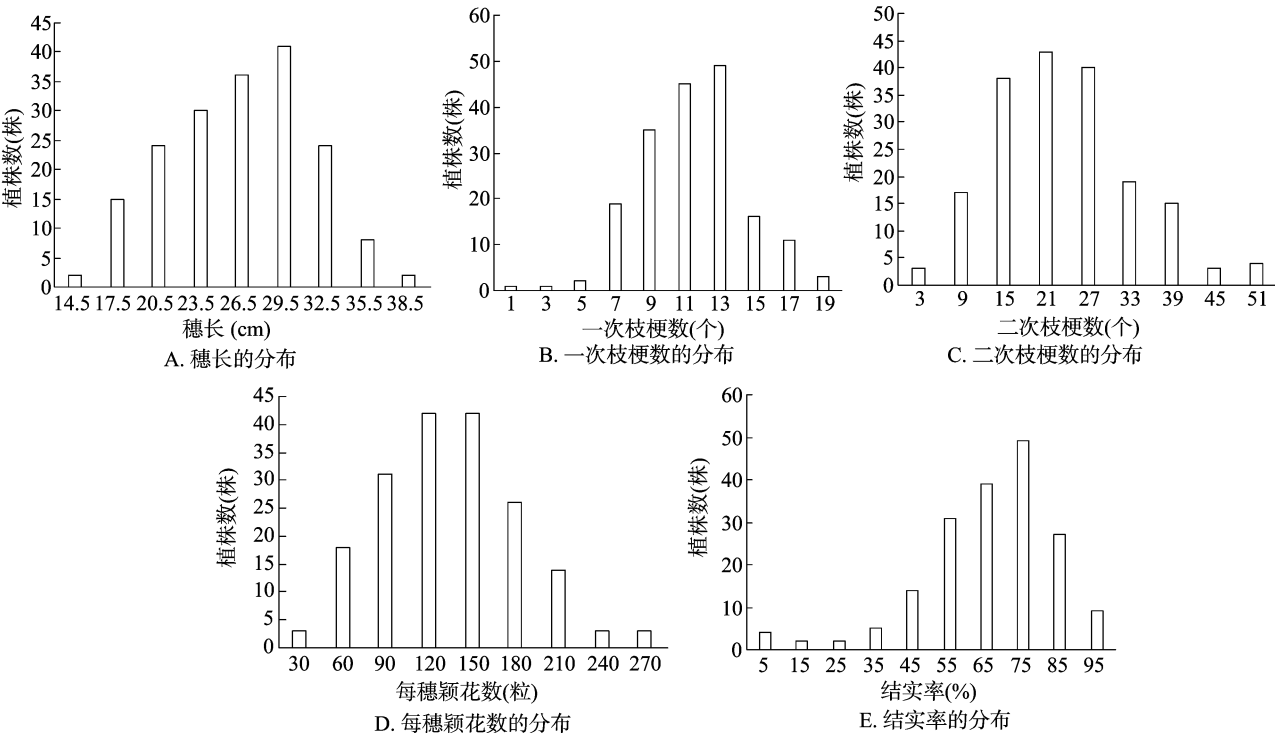


图2 F₂ 群体穗型性状的分布

仅为 11.5%。从中挑选出均匀覆盖水稻全基因组的 90 个标记,用于鉴定 F₂ 群体(182 株)的基因型,构建连锁图,分析穗型相关的 5 个性状的 QTLs。

QTL 分析结果显示,共检测到穗长(PL)、一次枝梗数(NPB)、二次枝梗数(NSB)、穗粒数(SNP)和结实率(SSR)5 个穗型性状的 6 个 QTLs(表 3)。二次枝梗数 QTL *qNSB7* 和一次枝梗数 QTL *qNPB7* 定位于第 7 染色体的 RM542 ~ A83 区间,LOD 值分别为 10.84 和 5.03,表型贡献率分别为 30.74% 和 12.34%,并且在其相邻的 A85 ~ A28 和 A83 ~ A85 区间分别检测到每穗颖花粒数 QTL *qSNP7* 和穗长 QTL *qPL7*,LOD 值分别为 5.31 和 4.12,表型贡献率分别为 14.80% 和 11.82%。即在 RM542 和 A28 之间约 1 Mb 的物理区间内检测到这 4 个与穗型相关的 QTLs,均表现出正向加性效应,即增效位点来自同一个亲本宝大粒。这一结果与表型间高度相关的结果(表 4)吻合,说明该区间存在紧密连锁或一因多效的穗型性状 QTL。

此外,在第 2 染色体的 InDel 标记 A105 和 SRR 标记

RM14001 之间检测到 1 个穗长 QTL *qPL2*,LOD 值为 3.76,解释了 9.12% 的表型变异。在第 6 染色体的 W45 和 Y48 之间检测到影响结实率的 QTL *qSSR6*。

2.3 *qNSB7* 位点的验证

鉴于 *qNSB7* 有较大的 LOD 值和表型贡献率,且该区间存在其他 3 个相邻穗部性状 QTLs,因此将其作为目标 QTL 作进一步研究。为了避免背景不一致而影响表型鉴定的可靠性,笔者从 F₂ 代开始连续利用连锁标记选择杂合体自交,建立 1 个由 151 个植株组成的 F₄ 分离家系(编号为 17 ~ 6503 的家系),对 F₂ 定位结果进行验证。QTL 分析显示,*qNSB7* 仍位于 RM542 和 A83 标记之间,LOD 值为 9.84,解释了 30.74% 的表型变异。并且,其他 3 个穗型 QTLs *qSNP7*、*qNPB7* 和 *qPL7* 都聚集在这个区间,解释了 17.2% ~ 24.6% 的表型变异(表 5)。因此认为,*qNSB7* 在不同世代间可以重演,能稳定遗传。

以 RM542 标记为参照,分析该家系不同基因型的二次枝梗数、每穗颖花数、一次枝梗数和穗长的数量分布。二次枝梗数呈正态分布,矮格拉纯合基因型的二次枝梗数分布在 1.0 ~

表 3 F₂ 群体穗型性状的 QTL 定位

基因位点	染色体编号	左标记	右标记	LOD 值	贡献率(%)	加性效应	显性效应
<i>qPL7</i>	7	A83	A85	4.12	11.82	2.14	0.36
<i>qSNP7</i>	7	A85	A28	5.31	14.80	20.90	4.44
<i>qNPB7</i>	7	RM542	A83	5.03	12.34	1.29	0.14
<i>qNSB7</i>	7	RM542	A83	10.84	30.74	6.63	2.03
<i>qSSR6</i>	6	W45	Y48	4.34	11.26	-0.03	-0.18
<i>qPL2</i>	2	A105	RM14001	3.76	9.12	1.39	-0.80

表 4 穗型性状相关分析

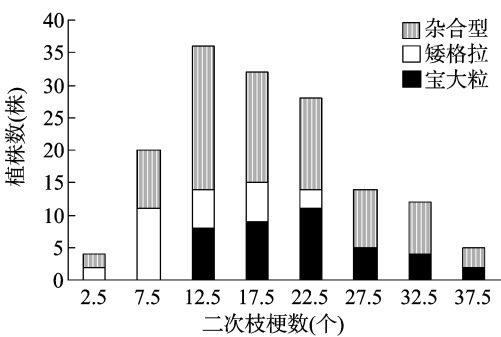
性状	相关系数			
	穗长	一次枝梗数	二次枝梗数	每穗颖花数
一次枝梗数	0.504 **			
二次枝梗数	0.666 **	0.621 **		
每穗颖花数	0.688 **	0.631 **	0.885 **	
结实率	-0.035 *	-0.013 *	-0.099 **	-0.033 *

注: *、** 分别表示显著($P < 0.05$)、极显著相关($P < 0.01$)。

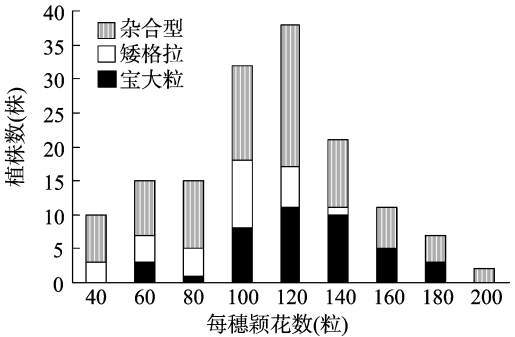
22.0 个范围内,其平均值为(11.45 ± 5.44)个;宝大粒纯合基因型分布在 7.3 ~ 36.0 个范围内,平均值为(21.61 ± 7.55)

表 5 穗型性状 QTL 在 F₄ 分离家系中的验证

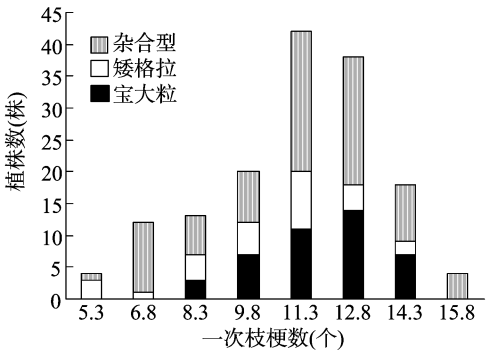
基因名称	染色体编号	左标记	右标记	LOD 值	贡献率(%)	加性效应	显性效应
<i>qPL7</i>	7	RM542	A83	6.68	18.02	2.14	0.36
<i>qSNP7</i>	7	RM542	A83	9.64	24.61	20.90	4.44
<i>qNPB7</i>	7	RM542	A83	6.31	17.15	1.29	0.14
<i>qNSB7</i>	7	RM542	A83	9.84	30.74	6.63	2.03



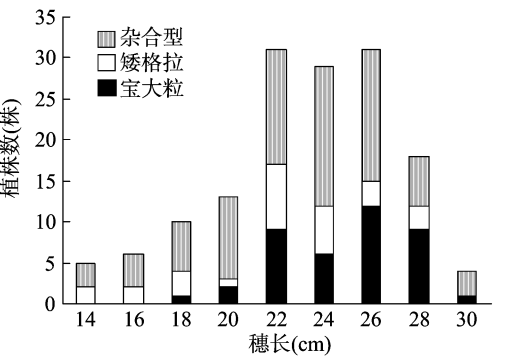
A. 二次枝梗数的分布



B. 每穗颖花数的分布



C. 一次枝梗数的分布



D. 穗长的分布

图3 F₄ 分离家系 6503 穗型性状的分布(以标记 RM542 为参照)

3 讨论

每穗颖花数(或穗粒数)是决定产量的重要因素,相关的

个;而杂合体的平均值为(18.45 ± 8.44)个,分布范围覆盖了双亲基因型范围,说明 *qNSB7* 是 1 个半显性 QTL(图 3)。每穗颖花数呈相似的分布特征,矮格拉纯合基因型分布在 34.0 ~ 136.5 粒范围内,平均值为(89.95 ± 28.01)粒;宝大粒纯合型分布在 66.0 ~ 181.7 粒范围内,其平均值为(124.18 ± 30.15)粒;杂合体的平均值为(110.10 ± 39.26)粒,分布范围覆盖了双亲基因型。一次枝梗数、穗长的分布特征类似于上述性状。因此可以确认 *qNSB7* 的定位区间。由于 2 种纯合型的表型值相互重叠,难以从个体表型值定性判断基因型。尽管在这 151 个植株中有 5 个重组型个体,但是仍需要后代群体的平均表型值和变异度来确定基因型。

遗传研究已有大量报道,有的 QTLs 已经得到克隆。在第 7 染色体上,有关穗型性状的 QTL 精细定位或克隆已有数个报道。Xue 等利用珍粳 97 和明恢 63 构建的 F_{2:3} 和重组自交系

群体(RIL)将 *Ghd7* 定位于第 7 染色体上,这是一个同时控制水稻每穗粒数、株高和抽穗期 3 个性状的主效基因,并且已经得到克隆(*LOC_Os07g15770*)^[18]。Tian 等在第 7 染色体上定位到影响每穗粒数的 QTL - *gpa7*,同时在这个区域中还检测到影响穗长、一次枝梗数、二次枝梗数、一次枝梗总粒数和二次枝梗总粒数的 QTLs,暗示 *gpa7* 具有一因多效性^[19]。该区间内有 5 个候选基因,即 *LOC_Os07g05870* ~ *LOC_Os07g05910*。Xing 等在重组自交系中定位到 1 个位于第 7 染色体着丝粒附近的控制穗粒数的 QTL *qSPP7*,即标记 RM3859 (8 910 385 bp) 和 C39 (9 012 785 bp) 之间^[20],该 QTL 还影响单株产量、千粒质量、单株分蘖数和结实率。Wang 等基于 2 522 个可靠的 SNPs,将 1 个控制二次枝梗数的 QTL *qSBN7* 定位到第 7 染色体长臂的远端区域,即标记 SNP2788 (27 889 190 bp) 和 SNP2849 (28 490 603 bp) 之间^[21]。本研究将 1 个同时影响每穗颖花数、二次枝梗数、一次枝梗数和穗长的 QTL 定位到第 7 染色体 SSR 标记 RM542 和 InDel 标记 A83 之间 310 kb 物理区间,其物理位置在 13 373 ~ 13 690 kb 间。该区间与他人定位的 QTL 区间或克隆基因没有重叠,说明 *qNSB7* 是 1 个新的控制穗型的一因多效 QTL,也反映了第 7 染色体集聚了许多影响穗型的 QTLs。

QTL 精细定位与克隆是需要长期坚持的复杂过程,除了环境控制外,更重要的是遗传背景需相对稳定一致,以减少背景干扰。由于前景 QTL 在另一个亲本的背景显示出来,因此连续回交是通用的方法,大多数 QTL 精细定位采用连续回交构建定向背景 NIL - F₂ 群体^[8-9,19]。也有的采用饱和和回交后连续自交,构建 BIL - F₂,或连续自交构建 RIL - F₂ 群体进行精细定位^[18]。本研究在定位过程中,采用连续自交,构建剩余杂合体 F₂ 群体进行定位,但是从 F₄ 群体的表型来看,纯合基因型的群体尚有较大变异度,说明还存在背景干扰。笔者将进一步通过自交获得高世代的剩余杂合体,构建定位群体,结合后代群体水平的表型数据定性判断基因型,可以准确克隆 *qNSB7*。

参考文献:

- [1] 毛传澡,程式华. 水稻农艺性状 QTL 定位精确性及其影响因素的分析(综述)[J]. 农业生物技术学报,1999,7(4):386-394.
- [2] Deshmukh R, Singh A, Jain N, et al. Identification of candidate genes for grain number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Functional & Integrative Genomics, 2010, 10(3):339-347.
- [3] Marri P R, Sarla N, Reddy L V, et al. Identification and mapping of yield and yield related QTLs from an Indian accession of *Oryza rufipogon* [J]. BMC Genetics, 2005, 6:33.
- [4] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, et al. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance [J]. Genetics, 2002, 162(4):1885-1895.
- [5] Li F, Liu W B, Tang J Y, et al. Rice DENSE AND ERECT PANICLE 2 is essential for determining panicle outgrowth and elongation [J]. Cell Research, 2010, 20(7):838-849.
- [6] Terao T, Nagata K, Morino K, et al. A gene controlling the number of primary rachis branches also controls the vascular bundle formation and hence is responsible to increase the harvest index and grain yield in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(5):875-893.
- [7] Luo X J, Tian F, Fu Y C, et al. Mapping quantitative trait loci influencing panicle-related traits from Chinese common wild rice (*Oryza rufipogon*) using introgression lines [J]. Plant Breeding, 2009, 128(6):559-567.
- [8] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. Science, 2005, 309(5735):741-745.
- [9] Huang X Z, Qian Q, Liu Z B, et al. Natural variation at the DEPI1 locus enhances grain yield in rice [J]. Nature Genetics, 2009, 41(4):494-497.
- [10] Tabuchi H, Zhang Y, Hattori S, et al. LAX PANICLE2 of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems [J]. The Plant Cell, 2011, 23(9):3276-3287.
- [11] 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.
- [12] Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of OsSPL14 by OsMIR156 defines ideal plant architecture in rice [J]. Nature Genetics, 2010, 42(6):541-544.
- [13] Ye H, Feng J H, Zhang L H, et al. Map-based cloning of seed dormancy1-2 identified a gibberellin synthesis gene regulating the development of endosperm-imposed dormancy in rice [J]. Plant Physiology, 2015, 169(3):2152-2165.
- [14] Jin J, Huang W, Gao J P, et al. Genetic control of rice plant architecture under domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40(11):1365-1369.
- [15] Li S, Qian Q, Fu Z, et al. Short panicle1 encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size [J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2009, 58(4):592-605.
- [16] L  ran S, Varala K, Boyer J C, et al. A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants [J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(1):5-9.
- [17] Dellaporta S L, Wood J, Hicks J B. A plant DNA miniprep: Version II [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 1983, 1(4):19-21.
- [18] 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.
- [19] 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]. TAG, 2006, 113(4):619-629.
- [20] Xing Y Z, Tang W J, Xue W Y, et al. Fine mapping of a major quantitative trait loci, qSSP7, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116(6):789-796.
- [21] Wang S S, Chen R K, Chen K Y, et al. Genetic mapping of the qSBN7 locus, a QTL controlling secondary branch number per panicle in rice [J]. Breeding Science, 2017, 67(4):340-347.