

杨维丰, 詹鹏麟, 林少俊, 等. 水稻粒形的遗传研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 203-210.

YANG Weifeng, ZHAN Penglin, LIN Shaojun, et al. Research progress of grain shape genetics in rice[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 203-210.

水稻粒形的遗传研究进展

杨维丰, 詹鹏麟, 林少俊, 苟亚军, 张桂权, 王少奎

(亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室/广东省植物分子育种重点实验室/

华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642)

摘要: 粒形不仅是影响水稻产量的要素, 还与稻米的外观品质密切相关, 是决定稻米品质的重要因素。随着现代遗传学和基因组学相关理论和技术的发展, 人们对粒形的遗传研究日趋深入, 目前已有数十个控制水稻粒形的基因被克隆。本文概述了水稻粒形遗传研究主要进展, 同时也指出了水稻粒形遗传研究中存在的主要问题, 分析了粒形遗传研究的前景。

关键词: 水稻; 粒形; 遗传; 功能基因; 分子育种

中图分类号: S511; S330.2; Q37

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2019)05-0203-08

Research progress of grain shape genetics in rice

YANG Weifeng, ZHAN Penglin, LIN Shaojun, GOU Yajun, ZHANG Guiquan, WANG Shaokui

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources/Guangdong

Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding/College of Agriculture, South China

Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Grain shape controls rice yield. Meanwhile, grain shape is related to rice appearance quality, and an important element determining rice quality. With the developments of modern genetics and genomics related theories and technologies, the genetic researches on grain shape are gradually deepened. Now dozens of QTLs controlling grain shape are cloned. This review summarizes the main progresses of genetic researches on grain shape, points out the major problems and analyzes the prospects.

Key words: rice; grain shape; genetic; functional gene; molecular breeding

水稻 *Oryza sativa* L. 是我国最重要的粮食作物, 有超过半数的人口以稻米为主食。新中国成立以来, 水稻矮化育种和杂交稻的推广与应用带来了水稻产量的 2 次飞跃, 为保障我国的粮食安全作出极大贡献。随着现在生活节奏的加快和生活水平的提高, 稻米消费人群在持续扩大^[1-2], 对稻米品质的要求也日益提高^[3-5]。新形势下, 为满足国内人民消费需求, 保障国家的粮食安全, 进一步提高水稻的产量潜力, 全面提升稻米品质, 实现水稻高产与优

质的协同改良成为水稻育种工作的必然趋势^[6-7]。水稻产量是受多基因控制的复杂农艺性状, 主要由有效穗数、穗粒数及千粒质量 3 个要素构成^[8], 千粒质量直接受粒形影响。粒形还影响稻米品质, 稻米外观品质、加工品质、蒸煮和食味品质等均与粒形密切相关^[9-11]。粒长和垩白度等是衡量稻米品质的重要指标, 通常认为, 籽粒细长的籼稻稻米透明度高、垩白度低, 具有更好的外观品质^[12-13]。粒形已成为水稻高产优质分子设计育种的重要靶标性状。

收稿日期: 2019-05-28 网络首发时间: 2019-07-25 15:09:20

网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20190725.0835.002.html>

作者简介: 杨维丰 (1988—), 男, 博士研究生, E-mail: yangweifeng31@163.com; 通信作者: 王少奎 (1979—), 女, 教授, 博士, E-mail: shaokuiwang@scau.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFD0100406); 国家自然科学基金 (31622041); 广东省特支计划 (2016TX03N224)

1 水稻粒形遗传特性

水稻谷粒由颖壳、果皮、种皮、胚和胚乳 5 个部分组成,水稻粒形同时受到胚乳、母体植株和细胞质等的遗传控制^[14]。水稻粒形具有丰富的多样性,粒长一般在 6~15 mm,粒宽一般在 1.2~3.8 mm,粒厚的变异范围很小,千粒质量的变异范围在 10~70 g^[10]。20 世纪 70 年代以来,人们对水稻籽粒的粒长、粒宽、粒厚、长宽比和千粒质量做了大量的研究。水稻粒形是受多基因控制的数量性状,单个基因的效应值通常较小,受环境影响较大^[15-18]。早期研究表明粒长和粒宽都是由主效基因和微效基因共同控制,具有较高的广义遗传率和狭义遗传率^[19-21],因试验材料不同,显性方向往往因组合而异^[22-23],有的情况还表现为超亲遗传^[24]。粒厚也受多基因控制^[25],而且存在显著的核质互作,受环境影响较大^[19]。粒形的遗传存在一因多效现象,粒形性状间有不同程度的相关性。长宽比一般与粒长呈正相关,与粒宽呈负相关,与粒厚的相关性不明显;粒宽与粒厚呈显著正相关^[20, 26-27];粒宽与粒长没有明显的相关性^[28]。粒长、粒宽及粒厚的增加均能显著增加千粒质量^[27, 29],其中粒长对千粒质量的影响大于粒宽和粒厚^[19, 30]。

2 粒形与稻米外观品质

稻米外观品质主要由粒形、垩白度和透明度等指标来衡量,外观品质影响消费者对稻米的喜好,直接决定稻米的商品价值。不同国家和地区对粒形的喜好不尽相同,对籼稻而言,一般长粒形比较受欢迎^[10, 31-32]。新颁布的优质稻米国家标准 GB/T1354—2018^[33] 尽管取消了优质籼稻米粒长至少达到 6.5 mm、长宽比在 2.8 及以上的要求,但对整精米率和垩白度作出了具体的分级标准,一级稻谷的整精米率至少达到 56%,垩白度不能高于 2%。整精米率与粒形密切相关。其中,整精米率与粒长和长宽比呈极显著负相关,与粒宽呈显著正相关,与粒厚相关性不明显^[34-37]。适当减小粒长增大粒宽有利于改善碾磨品质,提高整精米率。垩白是胚乳中白色不透明部分的总称。根据垩白在米粒中位置的不同,可区分为心白、腹白和背白等^[3]。垩白是衡量稻米外观品质的关键指标^[38],可用垩白率、垩白面积和垩白度来衡量,其中以垩白度作为主要的稻米定级指标。多年研究普遍认为垩白率与粒宽呈正相关,与粒长呈负相关,垩白在粳稻和籼稻中的表现有所差异,籼稻中垩白与粒长、粒宽的相关性更显著^[23, 34, 39-40]。

3 水稻粒形数量性状位点的鉴定

水稻粒长、粒宽、粒厚及长宽比等粒形相关性状均为复杂的数量性状,受多基因控制。因此,剖析其数量性状位点 (Quantitative trait loci, QTL) 及效应是研究粒形的重要方法和途径。20 多年来,诸多研究者已陆续开发并利用双单倍体 (Double haploid, DH) 群体、F₂ 群体、重组自交系 (Recombinant inbred line, RIL) 群体以及染色体片段代换系 (Chromosome segment substitute line, CSSL) 群体等鉴定控制粒形的 QTLs,目前已报道的与粒形相关的 QTLs 位点已超过 600 个^[10, 41],其中包括 139 个粒宽 QTLs、136 个粒长 QTLs、53 个粒厚 QTLs、74 个长宽比 QTLs 和 220 个粒质量 QTLs(图 1)。被鉴定到的 QTLs 遍布水稻 12 条染色体,其中,有的区间同时存在多个利用不同群体鉴定到的 QTLs^[15, 18, 38, 42-79],极有可能是同一个主效基因在起作用。

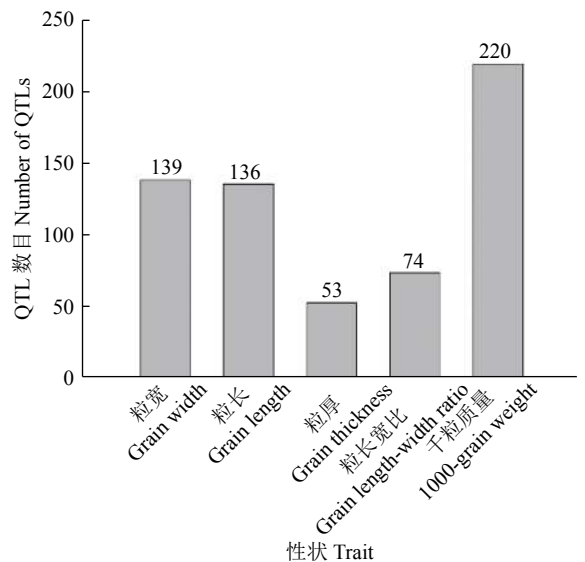


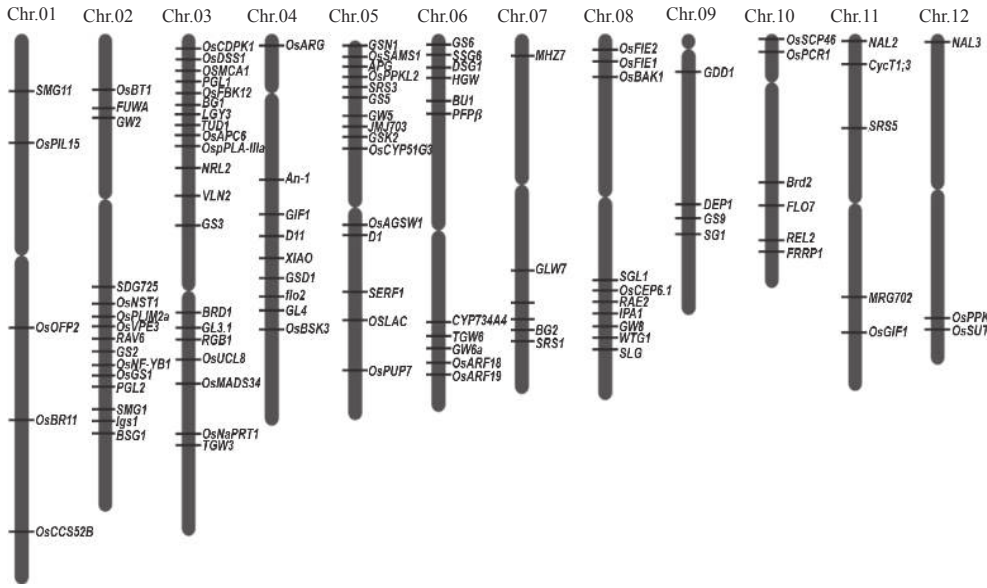
图 1 已鉴定的水稻粒形相关性状的 QTL 数目

Fig. 1 Number of identified QTLs for grain size in rice

4 水稻粒形基因的克隆

随着水稻基因组测序和功能基因组学的发展,越来越多的功能基因被逐步解析。加之二代、三代测序技术极大降低了测序成本,大量水稻材料被重测序,结合突变位点图谱 (MutMap)、全基因组关联分析 (Genome-wide association study, GWAS) 等技术,水稻粒形相关功能基因的克隆速度加快,已有近百个粒形相关基因被克隆^[80](图 2)。

大部分已克隆基因具有多效性,即相关基因不只是控制水稻粒形,在控制水稻其他表型性状方面也起重要作用。部分基因克隆自突变体材料,在表型上的变异极大,难以适应实际生产的需要。目前



本图主要根据国家水稻数据中心 (<http://www.ricedata.cn/gene/>) 相关的基因信息绘制

This figure was drawn according to the data published on National Rice Database (<http://www.ricedata.cn/gene/>)

图 2 已克隆的水稻粒形相关基因在染色体上的分布

Fig. 2 The distribution of cloned genes related to grain shape on rice chromosomes

利用自然变异群体克隆的粒形主效基因相对较少, 主要包括 *GW2*^[81]、*GL2*^[82]/*OsGRF4*^[83]、*GS3*^[84]、*GL3.1*^[85]/*qGL3*^[86]、*LGY3*^[87]、*qsw5*^[88]/*GW5*^[89]、*GS5*^[90]、*GS6*^[91]、*TGW6*^[92]、*GW6a*^[93]、*GL7*^[94]/*GW7*^[95]、*GLW7*^[96]、*GW8*^[97] 和 *GS9*^[13] 等。

目前已克隆的基因对水稻粒形具有重要调节作用, 对其调控机理也做了初步的探究。相关基因通过多种方式调控水稻粒形, 主要包括转录因子调控、泛素途径、G 蛋白途径以及通过调控激素水平控制粒形等^[41, 98]。

转录因子在水稻粒形调控中具有非常重要的作用。GW8、GLW7 和 LGY3 等基因编码产物都是转录因子, GW8 和 GLW7 编码蛋白还都是 SBP (Squamosa promoter binding protein) 家族成员, 二者均是通过基因表达水平的变化调控粒形, 较高的表达水平导致籽粒变大, 均是粒形的正向调控因子^[96-97]。OsSPL14 也是 SBP 家族成员, 是控制水稻穗粒数的主效基因, 该基因也影响水稻粒形^[99]。LGY3 编码 1 个含有 MADS 域的转录因子 OsMADS1, 在第 7 内含子和第 8 外显子之间 13 bp 插入 15 bp 缺失, 引起可变剪切变异, 导致谷粒变长^[87]。

在真核细胞中, 蛋白的降解、信号转导以及蛋白的运输等过程都直接或间接与泛素相关。在水稻中, 通过泛素化途径调控粒形可能是一种比较普遍的机制。GW2 是首个被克隆的控制水稻粒宽的基因, 编码 1 个新发现的 E3 泛素连接酶, 可能参与了促进细胞分裂的蛋白降解过程, 当它功能缺失或表达量减少时, 将不能将泛素转移到靶蛋白上, 使得

本应降解的底物不能被特异识别, 从而激活颖花外壳细胞的分裂, 增加颖壳的宽度^[81, 100]。在 GW2 位点附近, 克隆了 1 个新的正向调控粒宽的基因 *LG1*, 该基因编码 1 个组成性表达泛素特异蛋白酶 OsOTUB15, 参与去泛素化过程, OsOTUB15 功能缺失或表达量减少导致谷粒变窄变小^[101]。GW5 编码蛋白有核定位信号, 且与多聚泛素有相互作用, GW5 也可能通过泛素蛋白酶体途径调节粒宽和粒质量^[102]。

G 蛋白途径在水稻粒形调控中起重要作用。控制粒长的主效基因 *GS3* 编码水稻中 1 个 G γ 亚基, 水稻中另一个 G γ 亚基 OsGGC2 蛋白也能通过与 G β 互作, 促进粒长增加。水稻直立密穗基因 *DEP1* 也编码 G γ 亚基, 该基因对粒形也有一定作用^[103]。

激素也参与水稻粒形的调控。TGW6 编码 IAA-葡萄糖水解酶^[92]; *Gn1a* 是 1 个主要控制水稻穗粒数, 也对粒形有微效作用的基因, 该基因编码 OsCKX2^[104]。很多粒形基因被认为通过油菜素内酯 (Brassinosteroid, BR) 信号途径起作用。GS5 通过表达量的变化调控水稻粒形^[90], 该基因编码蛋白是丝氨酸羧肽酶类 (Serine carboxypeptidase-like, SCPL) II 家族成员, 与拟南芥中在 BR 信号途径中起重要作用的 BRS1 同属一类; 研究发现不同类型的 GS5 对 ABA 的响应不同, 说明该基因可能还受 ABA 的调控^[105]; *GL3.1/qGL3* 编码的 OsPPKL1 与拟南芥中的 AtBSU1 等具有高度的序列相似性, AtBSU1 和 AtBSL(BSU1-like) 参与拟南芥中的 BR 信号途径^[86]。此外, BR 信号途径中的重要因子

GSK2 与调控水稻粒形的 *GL2/GS2*、*GW5*、*GS9* 均能互作。*GS2* 编码水稻中的 OsGRF4, BR 信号途径中的 1 个负调控因子 OsGSK2, 能够与之互作, 抑制其转录活性^[82]; *GW5* 不仅抑制 GSK2 的磷酸化, 还抑制 GSK2 对 OsBZR1 和 DLT 激酶活性, 从而参与 BR 信号途径, 是 BR 信号途径的 1 个正调控因子^[89]; 卵形蛋白家族的 OsOFP14 和 OsOFP8 能够与 *GS9* 互作、抑制 *GS9* 的表达, 这种抑制能够被 OsGSK2 与 OsOFP8 互作来部分恢复, *GS9* 可能也参与了 BR 信号途径对粒形的调控^[13]。以上基因的鉴定与功能分析为了解水稻粒形的遗传调控提供了一定的证据和思路, 但对了解水稻粒形遗传网络还远远不够^[10, 106]。

5 水稻粒形基因间的遗传互作

目前对粒形基因之间相互作用的研究还非常有限。Wang 等^[95] 报道了 *GW8* 能够与 *GW7* 启动子结合, 调控 *GW7* 的表达水平。在‘华粳 74’中的 *gw7* 等位基因启动子上具有 *GW8* 结合序列 GTAC, *GW8* 能够与该位点结合, 抑制 *GW7* 的表达。来自粳稻品种‘Taifeng’的 *GW7* 等位基因启动子序列发生变异, *GW8* 不能与之结合, *GW7* 表达水平上调, 最终形成更为细长的籽粒, 这也是第 1 次报道的粒形基因之间的相互作用^[107]。近来, 研究发现 *GS3* 通过 N 端结构域竞争结合 *RGB1*, 抑制 *DEP1* 和 *GGC2* 的下游信号, 进而负调控粒长和粒质量^[103]; 另有研究发现控制粒长的 *LGY3* 编码 1 个转录因子 OsMADS1, *DEP1* 能够与之互作, 作为辅助因子增强 OsMADS1 转录活性, 共同调控下游靶基因的表达^[87]。*GW2* 与 *OsOTUB15* 均为调控粒宽的主效基因, 其中, *GW2* 编码 1 个泛素连接酶, 是粒宽的负调控因子, 而 *OsOTUB15* 编码 1 个组成性表达泛素特异蛋白酶, 是粒宽的正调控因子, 二者均通过泛素途径调控粒形, 可能涉及共同调控的下游底物, 但二者间的遗传调控关系和共同调控水稻粒形的分子互作机制尚未明确^[100-101]。

6 粒形基因在水稻设计育种上的应用

农艺性状基因的定位、克隆、等位变异遗传效应评价和不同位点基因间互作研究是设计育种的必要前提^[108]。设计育种被认为可能是引领水稻第 3 次绿色革命的关键技术^[109]。

水稻粒形是决定水稻千粒质量的重要因素, 并直接影响水稻外观品质, 是优质水稻设计育种的关键靶标性状。研究表明水稻粒形主效基因往往对垩白等外观品质也具有较大的影响, 粒宽基因 *GW2*

在增加粒质量和粒宽的同时, 会引起稻米垩白率的增加^[81]。克隆自水稻地方品种‘Baodali’的 *GS2*, 是 1 个同时增加粒长、粒宽和粒质量的主效基因位点, 受 OsmiR396 调节, 第 3 外显子上 TC 替换为 AA 导致大粒表型, 增加了粒质量, 但是稻米垩白度也随之增加, 外观品质显著降低^[110]。对多个杂交水稻群体进行垩白性状和粒形的 GWAS 分析, 发现 2 个垩白性状相关的候选基因, 其中之一为第 5 号染色体上的 *GW5*, 垩白性状与之负相关^[111]。

增加水稻粒长的基因往往对垩白等品质性状具有正效应。从优质籼稻‘Basmati385’中克隆的 *gw8* 等位基因, 能够提高谷粒长宽比, 使稻米更加细长, 垩白米率和垩白度均降低, 稻米外观品质随之提升。在‘华粳 74’背景下, 通过聚合 *gw8* 和 *gs3*, 能够在提高千粒质量的同时, 改良稻米外观品质^[97]。*GW7* 是水稻粒长的正调节因子, 该基因表达量上调时, 谷粒更加细长, 显著降低垩白率和垩白度, 在保证产量的同时, 提升稻米外观品质。利用 *GW7^{TFA}* 和长粒基因 *gs3* 构建的聚合系 NIL-*gs3-GW7^{TFA}*, 不但外观品质得到了极大的改善, 产量也比‘华粳 74’ (NIL-*GS3-gw7^{HUX74}*) 增加了 12.6%^[95]。

Zhao 等^[13] 克隆 1 个新的粒形基因 *GS9*, 功能缺失的 *gs9* 促进细胞纵向伸长, 使谷粒变细长, 同时引起稻米垩白极显著降低。将 *gs9* 与 *gs3* 聚合也能获得更细长的粒形, 在千粒质量不变的情况下, 外观品质更好; 但同时聚合 *gs9* 和 *GW5* 则会降低千粒质量。Liu 等^[87] 克隆了 1 个长粒基因 *lgy3*, 能够同时增加产量和改善外观品质。进一步研究表明 *lgy3*、*dep1-1* 和 *gs3* 能够有效地协同改良水稻的产量和品质, *lgy3* 与 *gs3* 聚合不仅可显著提升稻米品质, 还可使水稻产量增加 10% 以上。*gs3* 与其他粒形基因聚合效应的研究亦有报道, 在‘9311’背景下, 将 *gs3* 与 *qgl3* 聚合得到了产量和品质均提升的新材料^[112]。万建民^[108] 利用粳稻品种‘Asominori’为背景, 籼稻品种‘IR24’为供体的 65 个染色体片段代换系 CSSLs 进行水稻粒长和粒宽性状的 QTL 鉴定分析, 根据 QTL 分析结果设计出大粒目标基因型, 并提出实现目标基因型的最佳育种方案, 选育出携带籼稻基因组片段的大粒粳稻材料。Zeng 等^[113] 根据设计目标, 聚合特定基因型的已克隆高产、优质基因, 其中包括 *gs3*、*GW5* 等粒形基因, 获得了产量和品质均得到提升的新品种‘两优培九’, 这为水稻设计育种提供了极好的范例。近年来, 嘉兴市农业科学研究院、中国水稻研究所等单位利用 *gs3-dep1* 分子模块, 选育了‘嘉禾 218’、‘嘉禾 212’等品质优良的长粒粳稻品

种^[114]。广东省植物分子育种重点实验室在利用粒形基因进行水稻设计育种方面也取得了重要进展。杨梯丰等^[115]利用携带长粒 *gs3* 等位基因的单片段代换系 (Single segment substitution line, SSSL) 与其他材料杂交, 获得了 26 份 *gs3* 与其他优良基因的聚合系材料, 这些聚合系材料的外观品质和产量均显著提高。通过聚合粒形基因 *gs3*、*gw8* 及其他高产优质基因, 利用粒形基因进行设计改良, 育成了‘华标 1 号’等水稻品种, 该品种于 2009 年通过广东省品种审定, 相对于对照, 稻米品质显著提升。Dai 等^[116]利用水稻 SSSL 材料文库建立了‘华粳 74’背景下水稻三系设计育种平台, 在此基础上, 利用 *gs3*、*gw8* 等粒形基因对育种材料进行快速改良, 极大地提高了稻米品质改良效率。

7 存在问题及展望

数十年来, 在水稻粒形遗传基础、粒形基因的定位与功能研究与等方面, 已经取得了很大的进展, 但在水稻粒形基因的遗传研究和利用方面, 仍有待进一步加强和改善: 1) 尽管目前鉴定到大量粒形相关 QTLs, 但是受限于材料背景, 单一的杂交组合仅能鉴定到少数粒形 QTLs, 而且鉴定到的单个 QTL 的贡献率因研究材料和研究方法不同, 往往表现出较大差异, 在不同材料背景下, 系统评估主效 QTL 的遗传效应, 将为相关基因位点的设计育种应用提供理论依据; 2) 相对于已经定位的大量粒形 QTLs, 粒形基因的克隆与功能研究还有待进一步深入; 3) 目前对粒形基因的研究主要集中于单个功能基因的解析和应用, 对粒形基因间的遗传互作研究往往局限于少数基因, 受限于遗传背景, 多基因的遗传互作效应研究极为少见。在基因克隆和功能解析的基础上, 进一步阐明水稻粒形的遗传调控网络, 探讨粒形基因在水稻产量与品质协同改良中的应用价值将成为未来的主要研究方向与目标。

参考文献:

- ZUO J, LI J. Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: A team effort by Chinese scientists in recent years[J]. *Natl Sci Rev*, 2014, 1(2): 253-276.
- 袁隆平. 种业竞争时代的科技创新: 超级杂交水稻育种研究新进展[J]. *中国农村科技*, 2010(2): 22-25.
- FITZGERALD M A, MCCOUCH S R, HALL R D. Not just a grain of rice: The quest for quality[J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 14(3): 133-139.
- 周开达, 李宏伟. 优质是杂交稻发展的必由之路[J]. *杂交水稻*, 1994(z1): 42-45.
- 肖国樱, 陈芬, 孟秋成, 等. 论湖南水稻育种的主攻方向和技术策略[J]. *杂交水稻*, 2015, 30(4): 1-5.
- HRBERD N P. Shaping taste: The molecular discovery of rice genes improving grain size, shape and quality[J]. *J Genet Genomics*, 2015, 42(11): 597-599.
- XING Y, ZHANG Q. Genetic and molecular bases of rice yield[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 421-442.
- SONG X J, ASHIKARI M. Toward an optimum return from crop plants[J]. *Rice*, 2008, 1(2): 135-143.
- 杨联松, 白一松, 张培江, 等. 谷粒形状与稻米品质相关性研究[J]. *杂交水稻*, 2001(4): 51-53.
- HUANG R, JIANG L, ZHENG J, et al. Genetic bases of rice grain shape: So many genes, so little known[J]. *Trends Plant Sci*, 2013, 18(4): 218-226.
- 黎毛毛, 徐磊, 刘昌文, 等. 水稻粒形遗传及 QTLs 定位研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2008, 10(1): 34-42.
- CALINGACION M, LABORTE A, NELSON A, et al. Diversity of global rice markets and the science required for consumer-targeted rice breeding[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e85106. doi: 10.1371/journal.pone.0085106.
- 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]. *Nat Commun*, 2018, 9(1). doi: 10.1038/s41467-018-03616-y.
- 莫惠栋. 种子性状及其遗传效应的鉴别[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 1990, 11(2): 11-15.
- 林鸿宣, 闵绍楷, 熊振民, 等. 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位[J]. *中国农业科学*, 1995, 28(4): 1-7.
- 周清元, 安华, 张毅, 等. 水稻子粒形态性状遗传研究[J]. *西南农业大学学报*, 2000(2): 102-104.
- 谭友斌. 利用高世代回交群体分析水稻粒型 QTLs[D]. 武汉: 华中农业大学, 2006.
- TAN Y F, LI J Y S, XU C G, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid[J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(6): 823-829.
- 芮重庆, 赵安常. 籼稻粒重及粒形性状 F_1 遗传特性的双列分析[J]. *中国农业科学*, 1983, 16(5): 14-20.
- 石春海, 申宗坦. 籼稻粒形及产量性状的加性相关和显性相关分析[J]. *作物学报*, 1996, 22(1): 36-42.
- 姚国新, 卢磊. 水稻粒重基因定位克隆研究[J]. *安徽农业科学*, 2007, 35(27): 8468.
- 莫惠栋. 我国稻米品质的改良[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 1994, 15(1): 8-14.
- 李欣, 莫惠栋, 王安民, 等. 粳型杂种稻米品质性状的遗传表达[J]. *中国水稻科学*, 1999, 13(4): 197-204.
- 万向元, 陈亮明, 王海莲, 等. 水稻品种胚乳淀粉 RVA 谱的稳定性分析[J]. *作物学报*, 2004(12): 1185-1191.
- 熊振民, 孔繁林. 大粒型水稻品种的遗传动态及其选育[J]. *浙江农业科学*, 1976(2): 26-29.
- MCKENZIE K S, RUTGER J N. Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice[J]. *Crop Sci*, 1983, 23(2): 306-313.
- JUN C L, NUTIK S L. Surgical approaches to intraventricular meningiomas of the trigone[J]. *Neurosurgery*, 1985, 16(3): 416-420.
- 林荔辉, 吴为人. 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析[J]. *分子植物育种*, 2003(3): 337-342.

- [29] 石春海, 申宗坦. 早粳粒形的遗传和改良[J]. *中国水稻科学*, 1995(1): 27-32.
- [30] 杨联松, 白一松, 陈多璞, 等. 粳稻粒形遗传初步研究[J]. *杂交水稻*, 2002, 17(6): 46-48.
- [31] 邱先进, 袁志华, 何文静, 等. 水稻垩白性状遗传育种研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2014(5): 992-998.
- [32] 彭波, 孙艳芳, 李琪瑞, 等. 水稻垩白性状的遗传研究进展[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2016, 29(2): 304-312.
- [33] 国家市场监督管理总局中国国家标准化管理委员会. 大米: GB/T—2018[S]. 北京: 中国标准出版社, 2018: 1-10.
- [34] 徐正进, 陈温福, 马殿荣, 等. 稻谷粒形与稻米主要品质性状的关系[J]. *作物学报*, 2004(9): 894-900.
- [35] 李泽福, 夏加发, 刘礼明, 等. 粳稻交重组自交系群体主要稻米品质性状分析[J]. *安徽农业科学*, 2004, 32(6): 1112-1115.
- [36] 石春海, 朱军. 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析[J]. *浙江农业大学学报*, 1997(3): 105-111.
- [37] 杨联松, 白一松, 许传万, 等. 水稻粒形与稻米品质间相关性研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2001(3): 312-316.
- [38] LI Y, FAN C, XING Y, et al. *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nat Genet*, 2014, 46(4): 398-404.
- [39] 李仕贵, 黎汉云, 周开达, 等. 杂交水稻稻米外观品质性状的遗传相关分析[J]. *西南农业大学学报*, 1995, 17(3): 197-201.
- [40] 石春海. 水稻粒形与优质米育种[J]. *中国农学通报*, 1994(1): 41-45.
- [41] ZUO J, LI J. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size[J]. *Annu Rev Genet*, 2014, 48: 99-118.
- [42] ZHAO H, SUN L, XIONG T, et al. Genetic characterization of the chromosome single-segment substitution lines of *O. glumaepatula* and *O. barthii* and identification of QTLs for yield-related traits[J]. *Mol Breeding*, 2019, 39(4). doi: 10.1007/s11032-019-0960-0.
- [43] BHATIA D, WING R A, YU Y, et al. Genotyping by sequencing of rice interspecific backcross inbred lines identifies QTLs for grain weight and grain length[J]. *Euphytica*, 2018, 214(2). doi: 10.1007/s10681-018-2119-1.
- [44] HE N, WU R, PAN X, et al. Development and trait evaluation of chromosome single-segment substitution lines of *O. meridionalis* in the background of *O. sativa*[J]. *Euphytica*, 2017, 213(12). doi: 10.1007/s10681-017-2072-4.
- [45] QI L, SUN Y, LI J, et al. Identify QTLs for grain size and weight in common wild rice using chromosome segment substitution lines across six environments[J]. *Breeding Sci*, 2017, 67(5): 472-482.
- [46] GAO F, ZENG L, QIU L, et al. QTL mapping of grain appearance quality traits and grain weight using a recombinant inbred population in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *J Integr Agr*, 2016, 15(8): 1693-1702.
- [47] LIU D, KANG M, WANG F, et al. Mapping of the genetic determinant for grain size in rice using a recombinant inbred line (RIL) population generated from two elite indica parents[J]. *Euphytica*, 2015, 206(1): 159-173.
- [48] 刘丹, 王嘉宇, 柴永山, 等. 利用粳稻交 RILs 群体的水稻粒形 QTLs 定位[J]. *沈阳农业大学学报*, 2015, 46(4): 385-390.
- [49] 孙滨, 占小登, 林泽川, 等. 水稻粒形和粒重性状的相关性分析及 QTL 定位[J]. *分子植物育种*, 2015, 13(12): 2663-2672.
- [50] YAN B, LIU R, LI Y, et al. QTL analysis on rice grain appearance quality, as exemplifying the typical events of transgenic or backcrossing breeding[J]. *Breeding Sci*, 2014, 64(3): 231-239.
- [51] ZHANG H, WANG H, QIAN Y, et al. Simultaneous improvement and genetic dissection of grain yield and its related traits in a backbone parent of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) using selective introgression[J]. *Mol Breeding*, 2013, 31(1): 181-194.
- [52] SINGH R, SINGH A K, SHARMA T R, et al. Fine mapping of grain length QTLs on chromosomes 1 and 7 in Basmati rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *J Plant Biochem Biot*, 2012, 21(2): 157-166.
- [53] 梅德勇, 朱玉君, 樊叶杨. 粳稻米碾磨与外观品质性状的 QTL 定位[J]. *遗传*, 2012(12): 1591-1598.
- [54] LIANG Y, ZHAN X, GAO Z, et al. Mapping of QTLs associated with important agronomic traits using three populations derived from a super hybrid rice Xieyou9308[J]. *Euphytica*, 2012, 184(1): 1-13.
- [55] MARATHI B. QTL analysis of novel genomic regions associated with yield and yield related traits in new plant type based recombinant inbred lines of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *BMC Plant Biol*, 2012, 12(1): 137.
- [56] 张强, 姚国新, 胡广隆, 等. 利用极端材料定位水稻粒形性状数量基因位点[J]. *作物学报*, 2011, 37(5): 784-792.
- [57] 姚国新, 李金杰, 张强, 等. 利用 4 个姊妹近等基因系群体定位水稻粒重和粒形 QTL[J]. *作物学报*, 2010, 36(8): 1310-1317.
- [58] AMARAWATHI Y, SINGH R, SINGH A K, et al. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Mol Breeding*, 2008, 21(1): 49-65.
- [59] 陈冰孺, 石英亮, 崔金腾, 等. 利用 BC₂F₂ 高代回交群体定位水稻籽粒大小和形状 QTL[J]. *作物学报*, 2008(8): 1299-1307.
- [60] 赵明富, 黄招德, 吴春珠, 等. 水稻谷粒粒长显性主效 QTL 的遗传分析与定位[J]. *分子植物育种*, 2008(6): 1057-1060.
- [61] YOON D B, KANG K H, KIM H J, et al. Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and the *O. sativa japonica* cultivar Hwaseongbyeol[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(6): 1052-1062.
- [62] ZHOU L Q, WANG Y P, LI S G. Genetic analysis and physical mapping of *Lk-4(t)*, a major gene controlling

- grain length in rice, with a BC₂F₂ population[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2006, 33(1): 72-79.
- [63] WAN X Y, WAN J M, WENG J F, et al. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments[J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(7): 1334-1346.
- [64] 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 Genet*, 2005, 6. doi: 10.1186/1471-2156-6-33.
- [65] ALUKO G, MARTINEZ C, TOHME J, et al. QTL mapping of grain quality traits from the interspecific cross *Oryza sativa* × *O. glaberrima*[J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(3): 630-639.
- [66] RABIEI B, VALIZADEH M, GHAREYAZIE B, et al. Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers[J]. *Euphytica*, 2004, 137(3): 325-332.
- [67] LI Z F, WAN J M, XIA J F, et al. Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.)[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30(3): 251-259.
- [68] YAN C J, LIANG G H, FENG C, et al. Mapping quantitative trait loci associated with rice grain shape based on an indica/japonica backcross population[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30(8): 711-716.
- [69] 汪斌, 兰涛, 吴为人. 应用微卫星图谱定位稻米性状的 QTL[J]. *福建农业学报*, 2003(1): 11-15.
- [70] YOSHIDA S, IKEGAMI M, KUZE J, et al. QTL analysis for plant and grain characters of sake-brewing rice using a doubled haploid population[J]. *Breeding Sci*, 2002, 52(4): 309-317.
- [71] 吴长明, 孙传清, 陈亮, 等. 应用 RFLP 图谱定位分析稻米粒形的 QTL[J]. *吉林农业科学*, 2002, 27(5): 3-7.
- [72] 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 等. 水稻粒重及其相关性状的遗传解析[J]. *中国水稻科学*, 2002(1): 7-11.
- [73] BRONDANI C, RANGEL P, BRONDANI R, et al. QTL mapping and introgression of yield-related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa* L.) using microsatellite markers[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 104(6): 1192-1203.
- [74] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 等. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因[J]. *植物学报*, 2001, 43(8): 840-845.
- [75] MONCADA P, MARTÍNEZ C P, BORRERO J, et al. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment[J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102(1): 41-52.
- [76] 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(1/2): 248-254.
- [77] REDOÑA E D, MACKILL D J. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics[J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96(6/7): 957-963.
- [78] HUANG N, PARCO A, MEW T, et al. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population[J]. *Mol Breeding*, 1997, 3(2): 105-113.
- [79] LI Z K, PINSON S R M, PARK W D, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza Sativa* L.)[J]. *Genetics*, 1997, 145(2): 453-465.
- [80] 尉鑫, 曾智锋, 杨维丰, 等. 水稻粒形遗传调控研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2019, 47(5): 21-28.
- [81] SONG X, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623-630.
- [82] CHE R, TONG H, SHI B, et al. Control of grain size and rice yield by *GL2*-mediated brassinosteroid responses[J]. *Nat Plants*, 2015, 2(1). doi: 10.1038/NPLANTS.2015.195.
- [83] DUAN P, NI S, WANG J, et al. Regulation of *OsGRF4* by *OsmiR396* controls grain size and yield in rice[J]. *Nat Plants*, 2016, 2(1). doi: 10.1038/NPLANTS.2015.203.
- [84] FAN C, XING Y, MAO H, 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.
- [85] 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 Res*, 2012, 22(12): 1666-1680.
- [86] ZHANG X, WANG J, HUANG J, et al. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(52): 21534-21539.
- [87] LIU Q, HAN R, WU K, et al. G-protein βγ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice[J]. *Nat Commun*, 2018, 9(1). doi: 10.1038/s41467-018-03047-9.
- [88] SHOMURA A, IZAWA T K, EBITANI T, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication[J]. *Nat Genet*, 2008, 40(8): 1023-1028.
- [89] LIU J, CHEN J, ZHENG X, et al. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice[J]. *Nat Plants*, 2017, 3(5). doi: 10.1038/nplants.2017.43.
- [90] LI Y, FAN C, XING Y, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nat Genet*, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [91] SUN L, LI X, FU Y, et al. *GS6*, a member of the GRAS gene family, negatively regulates grain size in rice[J]. *J Integr Plant Biol*, 2013, 55(10): 938-949.
- [92] 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]. *Nat Genet*, 2013, 45(6): 707-713.
- [93] SONG X J, KUROHA T, AYANO M, et al. Rare allele of a previously unidentified histone H4 acetyltrans-

- ferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(1): 76-81.
- [94] WANG Y, XIONG G, HU J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice[J]. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 944-948.
- [95] WANG S, LI S, LIU Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 949-954.
- [96] SI L, CHEN J, HUANG X, et al. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice[J]. *Nat Genet*, 2016, 48(4): 447-456.
- [97] WANG S, WU K, YUAM Q, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nat Genet*, 2012, 44(8): 950-954.
- [98] LI N, XU R, LI Y. Molecular networks of seed size control in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2019, 70: 435-463.
- [99] JIAO Y, WANG Y D, WANG J, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice[J]. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 541-544.
- [100] MATSUOKA M, ASHIKARI M. A quantitative trait locus regulating rice grain width[J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 583-584.
- [101] SHI C, REN Y, LIU L, et al. Ubiquitin specific protease 15 has an important role in regulating grain width and size in rice[J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(1): 381-391.
- [102] WENG J, GU S, WAN X, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. *Cell Res*, 2008, 18(12): 1199-1209.
- [103] SUN S, WANG L, MAO H, et al. A G-protein pathway determines grain size in rice[J]. *Nat Commun*, 2018, 9. doi: 10.1038/s41467-018-03141-y.
- [104] ASHIKARI M, SAKAKIBARA H, Lin S Y, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. *Science*, 2005, 309(5735): 741-745.
- [105] XU C, LIU Y, LI Y, et al. Differential expression of *GS5* regulates grain size in rice[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(9): 2611-2623.
- [106] SAKAMOTO T, MATSUOKA M. Identifying and exploiting grain yield genes in rice[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(2): 209-214.
- [107] MIURA K, MATSUOKA M. Rice genetics: Control of grain length and quality[J]. *Nat Plants*, 2015, 1(8). doi: 10.1038/NPLANTS.2015.112.
- [108] 万建民. 作物分子设计育种[J]. *作物学报*, 2006, 32(3): 455-462.
- [109] QIAN Q, GUO L, SMITH S M, et al. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design[J]. *Natl Sci Rev*, 2016, 3(3): 283-294.
- [110] HU J, WANG Y, FANG Y, et al. A rare allele of *GS2* enhances grain size and grain yield in rice[J]. *Mol Plant*, 2015, 8(10): 1455-1465.
- [111] GONG J, MIAO J, ZHAO Y, et al. Dissecting the genetic basis of grain shape and chalkiness traits in hybrid rice using multiple collaborative populations[J]. *Mol Plant*, 2017, 10(10): 1353-1356.
- [112] GAO X, ZHANG X, LAN H, et al. The additive effects of *GS3* and *qGL3* on rice grain length regulation revealed by genetic and transcriptome comparisons[J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15. doi: 10.1186/s12870-015-0515-4.
- [113] ZENG D, TIAN Z, RAO Y, et al. Rational design of high-yield and superior-quality rice[J]. *Nat Plants*, 2017, 3(4). doi: 10.1038/nplants.2017.31.
- [114] 黄海祥, 钱前. 水稻粒形遗传与长粒型优质粳稻育种进展[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(6): 665-672.
- [115] 杨梯丰, 曾瑞珍, 朱海涛, 等. 水稻粒长基因 *GS3* 在聚合育种中的效应[J]. *分子植物育种*, 2010, 8(1): 59-66.
- [116] DAI Z, LU Q, LUAN X, et al. Development of a platform for breeding by design of CMS lines based on an SSSL library in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Euphytica*, 2015, 205(1): 63-72.

【责任编辑 李庆玲】



王少奎, 教授, 博士生导师, 广东省植物分子育种重点实验室副主任。2012年毕业于华南农业大学, 获作物遗传育种学博士学位, 同年进入中国科学院遗传与发育研究所从事博士后研究工作。

2014年作为高层次人才进入华南农业大学工作, 主要从事水稻重要农艺性状功能基因的鉴定、功能研究以及设计育种应用等相关的研究工作。主持国家级课题多项, 包括国家自然科学基金优秀青年基金1项, 入选广东省特支计划科技创新领军人才。长期致力于教学工作, 主讲多门本科生课程, 获得华南农业大学教学奖励一等奖3次, 先后被授予华南农业大学教学名师、南粤优秀教师、广东省“三八”红旗手等荣誉称号。