作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2021, 47(7): 1391–1401 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.02054

研究简报

利用东乡普通野生稻染色体片段置换系定位产量相关性状 QTL

罗 兰[1,**] 雷丽霞[1,**] 刘 进[2,3] 张瑞华[4] 金桂秀[4] 崔 迪[2]
黎毛毛[3] 马小定[2,*] 赵正武[1,*] 韩龙植[2,*]

[1] 重庆师范大学, 重庆 401331; [2] 中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; [3] 江西省农业科学院水稻研究所, 江西南昌 330200; [4] 临沂市农业科学院, 山东临沂 276000

摘 要: 以东乡普通野生稻和日本晴为亲本构建的染色体片段置换系为研究材料, 2019 年分别在北京、山东临沂和江西南昌对分蘖数、穗粒数和粒形等 11 个产量相关性状进行多环境鉴定, 结合染色体片段置换系基因型数据定位水稻产量相关性状 QTL。3 个环境共检测到 68 个 QTL, 包括株高 4 个、穗长 5 个、分蘖数 2 个、一次枝梗数 7 个、一次枝梗粒数 8 个、二次枝梗数 8 个、二次枝梗粒数 10 个、每穗粒数 6 个、千粒重 7 个、粒长 8 个和粒宽 3 个; LOD 值介于 2.50~12.66 之间, 贡献率变幅为 4.67%~27.79%, 15 个 QTL 的贡献率大于 15%; 24 个 QTL 与已报道位点/基因位置重叠, 44 个 QTL 为新发现位点; 6 个 QTL 在 2 个环境能被检测到, 1 个 QTL *qTGW2* 能在 3 个环境检测到, 且是还未报道的新位点。最后, 利用 BSA 法验证了 *qPH7*、*qPBPP8-2* 和 *qGW10* 三个 QTL 的可靠性。本研究将为后续产量相关性状基因克隆以及进一步解析其遗传基础和分子调控机制奠定基础。

关键词: 普通野生稻; 染色体片段置换系; 产量相关性状; QTL 分析

Mapping QTLs for yield-related traits using chromosome segment substitution lines of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and Nipponbare (*Oryza sativa* L.)

LUO Lan[1,**], LEI Li-Xia[1,**], LIU Jin[2,3], ZHANG Rui-Hua[4], JIN Gui-Xiu[4], CUI Di[2], LI Mao-Mao[3], MA Xiao-Ding[2,*], ZHAO Zheng-Wu[1,*], and HAN Long-Zhi[2,*]

[1] Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China; [2] National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement / Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; [3] Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200, Jiangxi, China; [4] Linyi Academy of Agricultural Sciences, Linyi 276000, Shandong, China

Abstract: In former study, we constructed a chromosome segment substitution lines (CSSLs) of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in the background of Nipponbare (*Oryza sativa* L.). In this study, in order to investigate 11 yield-related traits, such as tillering number, grains per panicle and grain shapes, the CSSLs were planted in Beijing, Linyi and Nanchang. The results of quantitative trait loci (QTLs) for yield-related traits showed that a total of 68 QTLs were detected, including 4 QTLs for plant height, 5 QTLs for panicle length, 2 QTLs for tillering number, 7 QTLs for primary branch grain number, 8 QTLs for primary branch grain number, 8 QTLs for secondary branch grain number, 10 QTLs for secondary branch grain number, 6 QTLs for grains per panicle, 7 QTLs for 1000-grain weight, 8 QTLs for grain length and 3 QTLs for grain width. LOD score of the detected

本研究由国家重点研发计划项目(2016YFD0100101, 2016YFD0100301), 国家自然科学基金项目(31671664), 中国农业科学院科技创新工程项目, 国家农作物种质资源保护项目(2018NWB036-01, 2018NWB036-12-2)和国家农作物种质资源平台项目(NICGR2018-001)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0100101, 2016YFD0100301), the National Natural Science Foundation of China (31671664), the CAAS Science and Technology Innovation Program, Protective Program of Crop Germplasm of China (2018NWB036-01, 2018NWB036-12-2), and the National Infrastructure for Crop Germplasm Resources (NICGR2018-001).

* 通信作者(Corresponding authors): 韩龙植, E-mail: hanlongzhi@caas.cn; 赵正武, E-mail: zhaozhengwu513@sina.com; 马小定, E-mail: maxiaoding@caas.cn

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 罗兰, E-mail: 1366730598@qq.com; 雷丽霞, E-mail: 2873804227@qq.com

Received (收稿日期): 2020-08-13; Accepted (接受日期): 2020-11-13; Published online (网络出版日期): 2020-12-29.
URL: https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20201229.1139.002.html

QTLs ranged from 2.50 to 12.66. The phenotypic variation explained by these QTLs ranged from 4.67% to 27.79%. There were 15 QTLs with a contribution rate more than 15%, 24 QTLs overlapped with the reported loci or gene position, 44 QTLs newly detected loci. In addition, 6 QTLs were stably detected at two sites, and 1 QTL (*qTGW2*) as a novel QTL was detected at three sites. Finally, the reliability of the three QTLs of *qPH7*, *qPBPP8-2* and *qGW10* was verified by BSA. Our results will be helpful for the subsequent cloning of yield-related trait genes and further analysis of their genetic basis and molecular regulation mechanism.
Keywords: common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.); chromosome segment substitution lines (CSSLs); yield-related traits; QTL analysis

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界最重要的粮食作物之一, 全球一半以上的人口以稻米为主食[1]。品种改良对水稻增产具有非常重要的作用, 我国水稻品种改良经历了矮化育种、杂种优势利用和绿色超级稻培育 3 次飞跃, 产量从 160 千克增长到 1000 多千克[2], 但高产仍然是当前和今后相当一段时间内水稻育种的主要目标之一。水稻产量相关性状, 包括株高、有效分蘖数、每穗粒数和千粒重等。株高是株型的重要组成部分, 间接影响水稻产量; 分蘖数直接决定了每株穗数, 是产量的直接影响因子; 穗长、一二次枝梗数以及枝梗着粒数等与每穗粒数密切相关, 是影响产量的直接因素; 粒长、粒宽、粒厚以及籽粒灌浆程度又直接决定了千粒重[3]。

水稻株高、有效分蘖数、穗长、穗粒数和粒形等产量相关性状为多基因控制的数量性状, 易受种植环境影响。由于其重要性, 产量性状的遗传规律解析一直是研究的重点和热点, 特别是近年来分子生物学的发展, 部分性状的分子调控机制得到了很好的解析。例如矮化育种的株高性状由“绿色革命”基因 *SD1* 控制, *SD1* 基因突变导致植株变矮[4-5], 从而解决了水稻的倒伏问题。分蘖数主要由 *MOC1* 调控, 该基因突变的植株只有 1 个主茎, 没有任何分蘖[6]。此外, *D53*[7-8]、*D3*[9]、*HTD1*[10]等基因也与水稻分蘖相关。*DEP1* 是调控水稻穗粒数的关键基因, 功能获得性突变的 *DEP1* 基因能引起稻穗变短、直立、着粒密集[11]。此外, 与水稻每穗粒数相关的基因, 还包括 *GN1a*[12]、*GNP1*[13]、*GAD1*[14]、*NOG1*[15]等。*GS3* 是水稻粒长和粒重主效 QTL, 通过负调控颖壳细胞数目控制水稻粒长[16]; *GW2* 是粒宽和粒重主效 QTL, 该基因突变能显著增加粒宽和粒重[17]; *TGW6* 控制水稻千粒重, 来自 Kasalath 的近等基因系 NIL (*TGW6*)能使日本晴增产 15%[18]; 此外, 目前已克隆的粒形相关基因, 还包括 *GS5*[19]、*GW8*[20]、*GL7*[21]、*GS9*[22]等。

综上所述, 虽然产量相关性状的遗传规律和分子调控机制研究取得了一些进展, 然而产量相关性状的 QTL 发掘仍然是重要的研究内容, 而且每隔一段时间依然有新发现。因此, 要想完全解析产量性状的遗传规律, 亟需利用新资源和新群体发掘更多新基因以完善水稻产量性状的调控网络。本研究利用东乡普通野生稻(*O. rufipogon* Griff.)为供体亲本, 日本晴为受体亲本构建的染色体片段置换系为研究材料, 多环境考察, 对株高、分蘖数等产量相关性状进行连锁分析, 以期发掘新位点, 为进一步解析产量相关性状的遗传基础、阐明产量性状的分子调控机制及遗传调控网络奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以江西东乡普通野生稻为供体亲本、日本晴为受体亲本, 构建的染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs)为研究材料, 包括 104 个家系[23]。2019 年将该套材料分别播种于北京、山东临沂和江西南昌 3 个地点进行多环境表型鉴定。北京于 4 月 26 日播种, 临沂于 5 月 20 播种, 南昌于 5 月 14 日播种, 成苗后按照当地大田种植密度单本插秧, 2 行区, 每行 15 株; 其他按照水稻大田常规方法进行管理。由于东乡普通野生稻生育期长, 3 个地点仅南昌可以抽穗。本文仅以日本晴为对照进行表型考察。

1.2 产量相关性状考察

产量相关性状考察在水稻成熟期进行, 为消除边际效应, 每个置换系从第 1 行的第 3 株开始连续取 5 个植株, 考察株高和分蘖数, 从取样的 5 个植株上, 每株取 4 个穗, 对穗长、一次枝梗数、一次枝梗粒数、二次枝梗数、二次枝梗粒数、每穗粒数、千粒重、粒长和粒宽进行考察, 参照崔国庆等[24]报道的方法测定。

1.3 QTL 定位

利用 QTL IciMapping (V4.1)[25]软件的 RSTEP-LRT-ADD 方法进行加性 QTL 分析, 基因型来自本实验室前期发表的染色体片段置换系的基因型数据[23,26], LOD 阈值设定为 2.5, 其他参数设置为默认值。

1.4 次级群体构建及 BSA 分析

QTL 验证采用分离群体分组分析法(BSA)。CSSLs 与日本晴杂交, 构建 F_2 次级分离群体。2019 年冬季种植于海南基地, 表型考察和统计分析后, 将分离群体中 30~50 个极端表型的单株叶片等量混合, 提取基因组 DNA, 组成 DNA 混池, 然后进行 Illumina PE150 测序, 测序深度为 50×。经过滤, 将有效测序数据通过 BWA 软件[27]比对到参考基因组 (fttp://fttp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-28/fasta/oryza_sativa/dna/)。采用 GATK3.8 软件[28]进行多样本 SNP 检测, 以参考基因组为参考, 分别计算混池的 SNP 频率(SNP-index), 去掉 SNP-index 混池中都小于 0.3 且 SNP 深度都小于 7 的位点, 以提高定位效率。为了直观体现混池间差异区域, 计算 2 个混池 SNP-index 的差值: Δ(SNP-index) = SNP-index (混池 1)–SNP-index (混池 2), 选择 1 Mb 为窗口, 1 kb 为步长, 计算每个窗口中

Δ(SNP-index)的平均值来反应Δ(SNP-index)分布, 置换检验 1000 次[29], 最后画出曼哈顿图(Manhattan Plot)显示Δ(All-index)在染色体上的分布。

2　结果与分析

2.1　CSSL 和日本晴产量相关性状表型分析

CSSL 群体和日本晴的产量相关性状, 在北京、南昌和临沂 3 个地点的表型分布如图 1 和表 1 所示。3 个环境中, 产量相关性状在 CSSL 群体中均呈现连续分布, 并存在双向超亲分离现象, 说明产量相关性状属于受多基因控制的数量性状。在考察的 11 个性状中, 变异系数最大的是二次枝梗粒数, 北京、临沂和南昌分别为 35.46%、41.80%和 36.72%; 变异系数最小的是粒宽, 3 个地点分别为 3.09%、3.34%和 4.64%。11 个性状在 3 个地点表型差异明显, 而且不同地点的变异又各不相同, 综合分析临沂和南昌 2 个地点的变异要高于北京(表 1), 说明产量相关性状的表现易受种植环境的影响。

2.2　产量相关性状 QTL 定位

3 个环境下共检测到 68 个产量相关性状 QTL, 分布于水稻的 12 条染色体上, LOD 值在 2.50~12.66 之间, QTL 贡献率为 4.67%~27.79%, 其中 15 个 QTL 的贡献率大于 15%, 8 个 QTL 贡献率小于 8%。6 个 QTL 能在 2 个环境下同时被检测到, 分别是 *qPH2*、*qPL2-2*、*qTGW8-2*、*qGL2*、*qGL3-4* 和 *qGW8*; 1 个千粒重 QTL-*qTGW2* 在 3 个环境下被重复检测到(表 2 和图 2)。具体分析如下:

2.2.1　株高　　共检测到 4 个株高 QTL, LOD 值在 2.63~5.87 之间, 贡献率变幅为 8.99%~20.74%。*qPH2* 位于 2 号染色体 DX-C2-13 标记附近, 在北京和南昌 2 个环境中都能被检测到, 贡献率分别为 20.74%和 10.90%; *qPH5* 和 *qPH8* 分别位于 5 号染色体 DX-C5-10 和 8 号染色体 DX-C8-12 标记, 2 个 QTL 仅在临沂环境中被检测到, 贡献率分别为 11.80%和 8.99%; *qPH7* 位于 7 号染色体 indel-c7-1 标记处, 仅在北京环境中被检测到, 贡献率为 9.86%。

2.2.2　穗长　　共检测到穗长 QTL 5 个, LOD 值在 2.66~5.48 之间, 贡献率变幅为 8.06%~17.36%。*qPL2-2* 位于 2 号染色体 02-067 标记处, 在临沂和南昌 2 个环境下均能被检测到, 贡献率分别为 12.87%和 11.88%; *qPL1* 位于 1 号染色体 01-009 处, *qPL2-1* 位于 2 号染色体 DX-C2-13 标记处, *qPL10* 位于 10 号染色体 DX-S10-1 标记处, 3 个 QTL 仅在北京环境下被检测到, 贡献率分别为 9.17%、17.36%和 8.06%; *qPL5* 位于 5 号染色体 05-028 标记处, 仅在南昌环境中被检测到, 贡献率为 10.42%。

2.2.3　分蘖数　　检测到的有效分蘖数 QTL 2 个, LOD 值在 3.03~3.89 之间。*qTN1-1* 和 *qTN1-2* 分别位于 1 号染色体 DX-C1-2 和 010-060 标记处, 2 个 QTL 均仅在临沂环境下被检测到, 贡献率分别为 10.96%和 13.32%。

2.2.4　一次枝梗数　　共检测到 7 个一次枝梗数 QTL, LOD 值介于 2.68~7.98 之间, QTL 贡献率在 6.79%~18.54%范围内。*qPBPP1-1* 和 *qPBPP1-2* 位于 1 号染色体 DX-C1-6 和 DX-C1-10 标记处, 仅在临沂环境下被检测到, 贡献率分别为 9.25%和 8.34%; *qPBPP3*、*qPBPP5* 和 *qPBPP8-3* 分别位于 3 号染色体 DX-C3-8、5 号染色体 DX-C5-3 和 8 号染色体 DX-S8-14 标记处, 仅在北京环境下被检测到, 贡献率分别为 9.86%、11.23%和 18.54%; *qPBPP8-1* 和 *qPBPP8-2* 分别位于 8 号染色体 DX-C8-11 和 DX-C8-12 标记处, 仅在南昌环境下被检测到, 贡献率分别为 6.79%和 13.99%。

2.2.5　一次枝梗粒数　　共检测到 8 个一次枝梗粒数 QTL, LOD 值在 2.61~9.27 之间, 贡献率变幅为 8.18%~17.32%。*qPBGN1-1*、*qPBGN1-2*、*qPBGN3*、*qPBGN8-3* 和 *qPBGN11* 分别位于 1 号染色体 DX-C1-3、DX-C1-10、3 号染色体 DX-C3-28、8 号染色体 DX-S8-14 和 11 号染色体 DX-S11-10 标记处, 仅在北京环境下能检测到, 贡献率分别为 9.85%、12.29%、8.18%、9.33%和 9.86%; *qPBGN1-3* 仅在临沂环境下能被检测到, 位于 1 号染色体 01-046 标记处, 贡献率为 17.32%; 仅在南昌环境下被检测到的有 *qPBGN8-1* 和 *qPBGN8-2*, 分别位于 8 号染色体 DX-C8-11 和 DX-C8-12 标记处, 贡献率分别为 7.45%和 16.35%。

2.2.6　二次枝梗数　　共检测到 8 个二次枝梗数 QTL, LOD 值在 3.09~9.46 之间, 贡献率范围为 6.71%~23.99%。*qSBPP1*、*qSBPP2-1* 和 *qSBPP4-2* 分别位于 1 号染色体 DX-C1-7、2 号染色体 DX-C2-1 和 4 号染色体 S4-12-2 标记处, 仅在临沂环境下能检测到, 贡献率分别为 8.86%、15.83%和 15.75%; *qSBPP2-2*、*qSBPP2-3*、*qSBPP4-1* 和 *qSBPP6-2* 分别位于 2 号染色体 DX-C2-2、02-057、4 号染色体 DX-C4-12 和 6 号染色体 S6-9-1 标记处, 仅在北京环境下能检测到, 贡献率分别为 23.99%、12.01%、8.10%和 6.71%; *qSBPP6-1* 仅在南昌环境下能被检测到, 位于 6 号染色体 DX-C6-2 标记处, 贡献率为 13.08%。

2.2.7　二次枝梗粒数　　共检测到二次枝梗粒数 QTL 10 个, LOD 值在 2.68~12.66 之间, 贡献率变幅为 4.67%~27.79%。*qSBGN2-1*、*qSBGN3-1*、*qSBGN4-1* 和 *qSBPP4-2* 分别位于 2 号染色体 DX-C2-1、3 号染色体 DX-S3-16、4 号染色体 DX-C4-2 和 DX-C4-8 标记处, 仅在临沂环境下能检测到, 贡献率分别为 27.79%、6.99%、9.03%和 4.67%; *qSBGN2-2*、*qSBGN2-3*、*qSBGN4-3* 和 *qSBGN6-2* 分别位于 2 号染色体 DX-C2-2、2 号染色体 02-057、4 号染色体 DX-C4-12 和 6 号染色体 S6-9-1 标记处, 仅在北京环境下能检测到, 贡献率分别为 21.39%、9.79%、10.55%和 9.47%; *qSBGN3-2* 和 *qSBGN6-1* 仅在南昌环境下能被检测到, 分别位于 3 号染色体 DX-S3-17 和 6 号染色体 DX-C6-2 标记处, 贡献率分别为 15.34%和 10.56%。

2.2.8　每穗粒数　　共检测到 6 个每穗粒数 QTL, LOD 值在 3.08~5.14 之间, 贡献率变幅为 9.96%~17.43%。

表 1　日本晴及 CSSL 群体产量相关性状表型统计分析

Table 1　Statistics of yield-related traits of Nipponbare and the CSSLs in Beijing, Linyi, and Nanchang

性状 Trait	北京 Beijing				临沂 Linyi				南昌 Nanchang			
	日本晴 Nip	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV (%)	幅度 Range	日本晴 Nip	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV (%)	幅度 Range	日本晴 Nip	平均值±标准差 Mean±SD	变异系数 CV (%)	幅度 Range
株高 PH (cm)	96.30	108.02±10.07	9.33	87.75–133.75	94.64	103.34±10.95	10.59	80.30–134.82	95.00	100.31±9.76	9.73	70.20–130.00
穗长 PL (cm)	19.68	19.97±1.53	7.68	15.07–24.94	21.59	22.29±2.03	9.10	16.64–26.96	21.74	22.32±2.01	9.01	17.78–28.03
分蘖数 TN	13.00	14.30±2.14	14.96	8.80–20.00	17.21	16.24±2.89	17.78	9.00–24.17	13.60	11.83±1.58	13.38	7.80–15.40
一次枝梗数 PBPP	10.23	10.72±1.42	13.27	7.17–15.17	10.69	10.99±1.56	14.18	8.42–19.67	9.63	10.52±1.50	14.27	6.38–15.75
一次枝梗粒数 PBGN	63.42	62.50±11.28	18.04	30.50–00.17	60.60	61.79±8.65	14.00	42.50–84.83	57.38	62.79±10.57	16.84	35.38–111.75
二次枝梗数 SBPP	15.17	12.65±4.25	33.61	5.08–29.75	21.38	20.85±7.13	34.20	6.42–63.00	17.13	18.60±5.21	27.99	9.00–43.75
二次枝梗粒数 SBGN	41.79	33.97±12.04	35.46	11.08–75.17	63.02	59.58±24.91	41.80	13.92–208.17	45.75	53.05±19.48	36.72	20.75–181.63
每穗粒数 GPP	105.21	96.46±16.51	17.11	57.58–156.67	123.63	121.37±30.55	25.17	62.67–288.25	103.13	115.84±24.04	20.75	77.50–258.63
千粒重 TGW (g)	23.81	23.21±1.92	8.28	17.95–28.30	26.58	25.81±1.76	6.82	19.71–30.01	25.68	24.51±2.03	8.26	16.39–28.87
粒长 GL (mm)	6.60	6.74±0.29	4.36	6.21–7.57	6.94	7.04±0.29	4.17	6.34–7.89	6.93	7.07±0.40	5.66	6.27–8.85
粒宽 GW (mm)	3.20	3.22±0.10	3.09	2.92–3.44	3.39	3.34±0.11	3.34	2.97–3.60	3.37	3.31±0.15	4.64	2.49–3.60

Nip: Nipponbare; CV: coefficient of variation; PH: plant height; TN: tillering number; PL: panicle length; PBPP: primary branches per panicle; PBGN: primary branch grain number; SBPP: secondary branches per panicle; SBGN: secondary branch grain number; GPP: grains per panicle; TGW: 1000-grain weight; GL: grain length; GW: grain width.

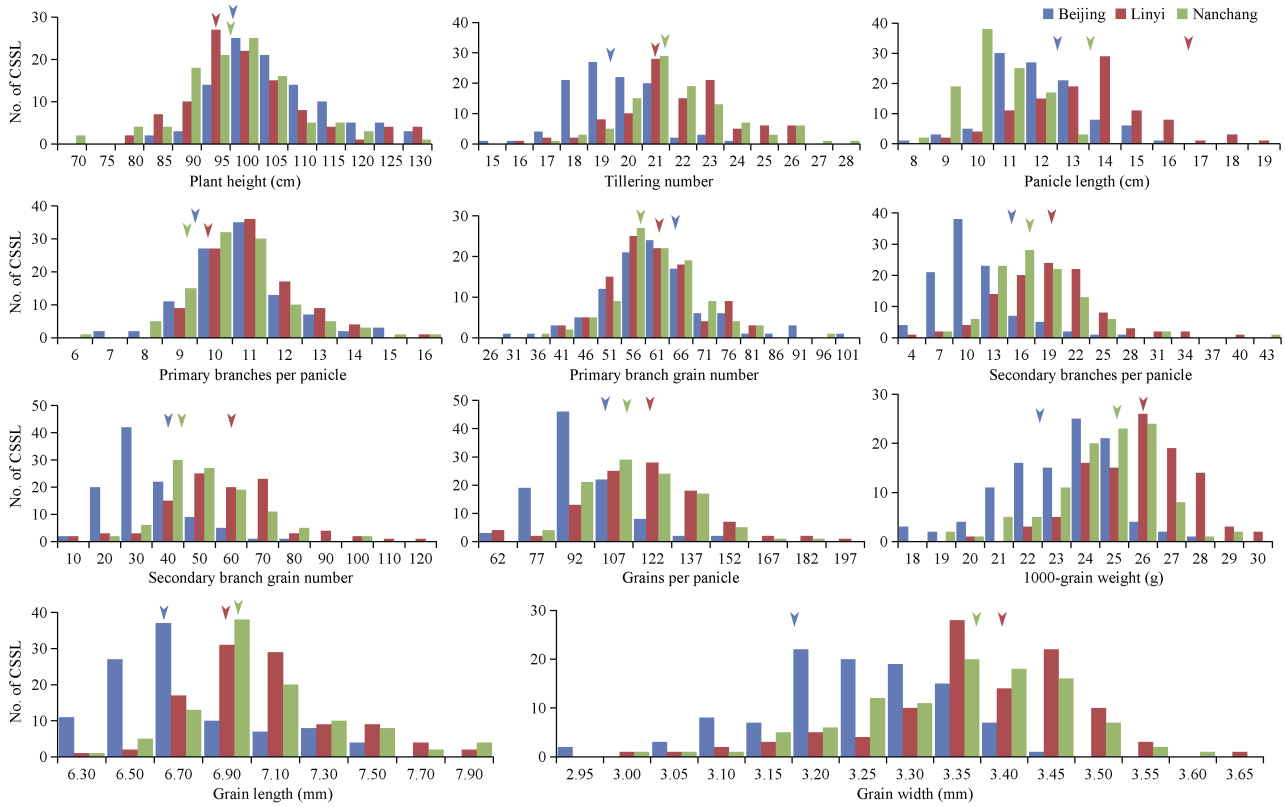


图 1　CSSL 群体中 11 个产量相关性状的频率分布

Fig. 1　Frequency distribution of 11 yield-related traits in the CSSLs

纵坐标表示 CSSL 数量。蓝色、红色和绿色长柱分别代表 CSSL 中 11 个性状在北京、临沂和南昌的频率分布。蓝色、红色和绿色箭头表示日本晴的 11 个性状在北京、临沂和南昌的表现。

The vertical axis of each figure represents the number of CSSL individuals. The blue, red and green rectangles represent the distribution of eleven yield-related traits in the CSSLs at the Beijing, Linyi and Nanchang locations, respectively. The blue, red, and green triangles represent the positions of the means of Nipponbare in Beijing, Linyi, and Nanchang, respectively.

表 2　北京、临沂和南昌 3 地产量相关性状 QTL 分析

Table 2　QTL information of yield-related traits detected in the CSSLs in Beijing, Linyi, and Nanchang

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chr.	标记名称 Marker	北京 Beijing			临沂 Linyi			南昌 Nanchang		
				阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive
株高 PH	*qPH2*	2	DX-C2-13	5.87	20.74	6.06				2.63	10.90	4.17
	qPH5	5	DX-C5-10				3.54	11.80	6.54			
	qPH7	7	Indel-c7-1	2.93	9.86	5.91						
	qPH8	8	DX-C8-12				2.80	8.99	5.52			
穗长 PL	*qPL1*	1	01-009	3.06	9.17	0.61						
	qPL2-1	2	DX-C2-13	5.48	17.36	0.86						
	qPL2-2	2	02-067				3.26	12.87	1.06	3.37	11.88	1.07
	qPL5	5	05-028							3.39	10.42	2.08
	qPL10	10	DX-S10-1	2.66	8.06	0.94						
分蘖数 TN	*qTN1-1*	1	DX-C1-2				3.03	10.96	−1.31			
	qTN1-2	1	010-060				3.89	13.32	−1.70			
一次枝梗数 PBPP	*qPBPP1-1*	1	DX-C1-6				2.77	9.25	1.03			
	qPBPP1-2	1	DX-C1-10				2.68	8.34	2.33			
	qPBPP3	3	DX-C3-8	3.08	9.86	−0.69						
	qPBPP5	5	DX-C5-3	3.48	11.23	1.05						

(续表 2)

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chr.	标记名称 Marker	北京 Beijing			临沂 Linyi			南昌 Nanchang		
				阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive
	qPBPP8-1	8	DX-C8-11							4.23	6.79	−1.41
	qPBPP8-2	8	DX-C8-12							7.98	13.99	1.36
一次枝梗数 PBPP	*qPBPP8-3*	8	DX-S8-14	5.43	18.54	1.23						
一次枝梗粒数 PBGN	*qPBGN1-1*	1	DX-C1-3	3.00	9.85	4.05						
	qPBGN1-2	1	DX-C1-10	3.74	12.29	−17.18						
	qPBGN1-3	1	01-046				4.10	17.32	4.94			
	qPBGN3	3	DX-C3-28	2.61	8.18	−5.57						
	qPBGN8-1	8	DX-C8-11							4.70	7.45	−10.34
	qPBGN8-2	8	DX-C8-12							9.27	16.35	10.25
	qPBGN8-3	8	DX-S8-14	2.90	9.33	6.36						
	qPBGN11	11	DX-S11-10	3.11	9.86	6.12						
二次枝梗数 SBPP	*qSBPP1*	1	DX-C1-7				3.26	8.86	3.50			
	qSBPP2-1	2	DX-C2-1				5.52	15.83	10.49			
	qSBPP2-2	2	DX-C2-2	9.46	23.99	7.76						
	qSBPP2-3	2	02-057	5.26	12.01	2.71						
	qSBPP4-1	4	DX-C4-12	3.68	8.10	−1.51						
	qSBPP4-2	4	S4-12-2				5.50	15.75	−5.73			
	qSBPP6-1	6	DX-C6-2							3.17	13.08	2.93
二次枝梗数 SBPP	*qSBPP6-2*	6	S6-9-1	3.09	6.71	2.27						
二次枝梗粒数 SBGN	*qSBGN2-1*	2	DX-C2-1				12.66	27.79	56.08			
	qSBGN2-2	2	DX-C2-2	8.56	21.39	20.58						
	qSBGN2-3	2	02-057	4.33	9.79	6.87						
	qSBGN3-1	3	DX-S3-16				3.90	6.99	20.08			
	qSBGN3-2	3	DX-S3-17							4.03	15.34	17.26
	qSBGN4-1	4	DX-C4-2				4.93	9.03	−15.61			
	qSBGN4-2	4	DX-C4-8				2.68	4.67	−11.22			
	qSBGN4-3	4	DX-C4-12	4.64	10.55	−4.84						
	qSBGN6-1	6	DX-C6-2							2.85	10.56	9.59
	qSBGN6-2	6	S6-9-1	4.21	9.47	7.58						
每穗粒数 GPP	*qGPP1*	1	01-046				4.39	13.92	14.35			
	qGPP2	2	DX-C2-1				4.02	14.43	37.54			
	qGPP4	4	S4-12-2				3.55	12.58	−19.21			
	qGPP6-1	6	06-013							3.26	13.45	20.53
	qGPP6-2	6	06-037	5.14	17.43	14.15						
	qGPP11	11	DX-S11-10	3.08	9.96	10.70						
千粒重 TGW	*qTGW2*	2	02-008	4.39	14.36	−2.79	3.26	9.19	−1.98	4.21	10.96	−2.56
	qTGW3	3	DX-C3-1	3.27	10.64	1.31						
	qTGW8-1	8	DX-C8-3				4.07	11.68	−3.14			
	qTGW8-2	8	DX-S8-14				3.02	8.54	−1.12	3.07	7.86	−1.27
	qTGW9-1	9	DX-C9-4				2.90	8.12	1.33			
	qTGW9-2	9	DX-C9-10							3.02	7.81	−2.15
	qTGW12	12	S12-6-3							5.28	14.11	−2.38
粒长 GL	*qGL1*	1	DX-C1-18	5.29	16.65	0.42						
	qGL2	2	02-067				3.13	10.71	0.13	2.86	7.12	0.15

(续表 2)

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chr.	标记名称 Marker	北京 Beijing			临沂 Linyi			南昌 Nanchang		
				阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive	阈值 LOD value	贡献率 PVE (%)	加性效应 Additive
	qGL3-1	3	DX-C3-8				3.89	13.44	0.17			
	qGL3-2	3	indel-c3-12	3.08	9.22	0.12						
	qGL3-3	3	DX-S3-17							5.75	15.14	0.37
	qGL3-4	3	DX-C3-23	4.78	14.90	0.17				5.69	14.95	0.25
	qGL4	4	S4-12-2				3.14	10.68	0.18			
	qGL10	10	DX-C10-8							3.55	8.88	0.20
粒宽 GW	*qGW3*	3	DX-S3-17							2.50	10.06	−0.11
	qGW8	8	DX-C8-15	4.59	17.86	−0.07	3.53	14.49	−0.07			
	qGW10	10	DX-C10-10							2.56	10.33	−0.08

正值表示增效等位基因来自东乡普通野生稻，负值表示增效等位基因来自日本晴。各性状缩写同表 1。

Positive values indicate that the positive alleles come from Dongxiang common wild rice. Negative values indicate that the positive alleles come from Nipponbare. Abbreviations of traits are the same as those given in Table 1. PVE: percentage of total phenotypic variance explained by the QTLs.

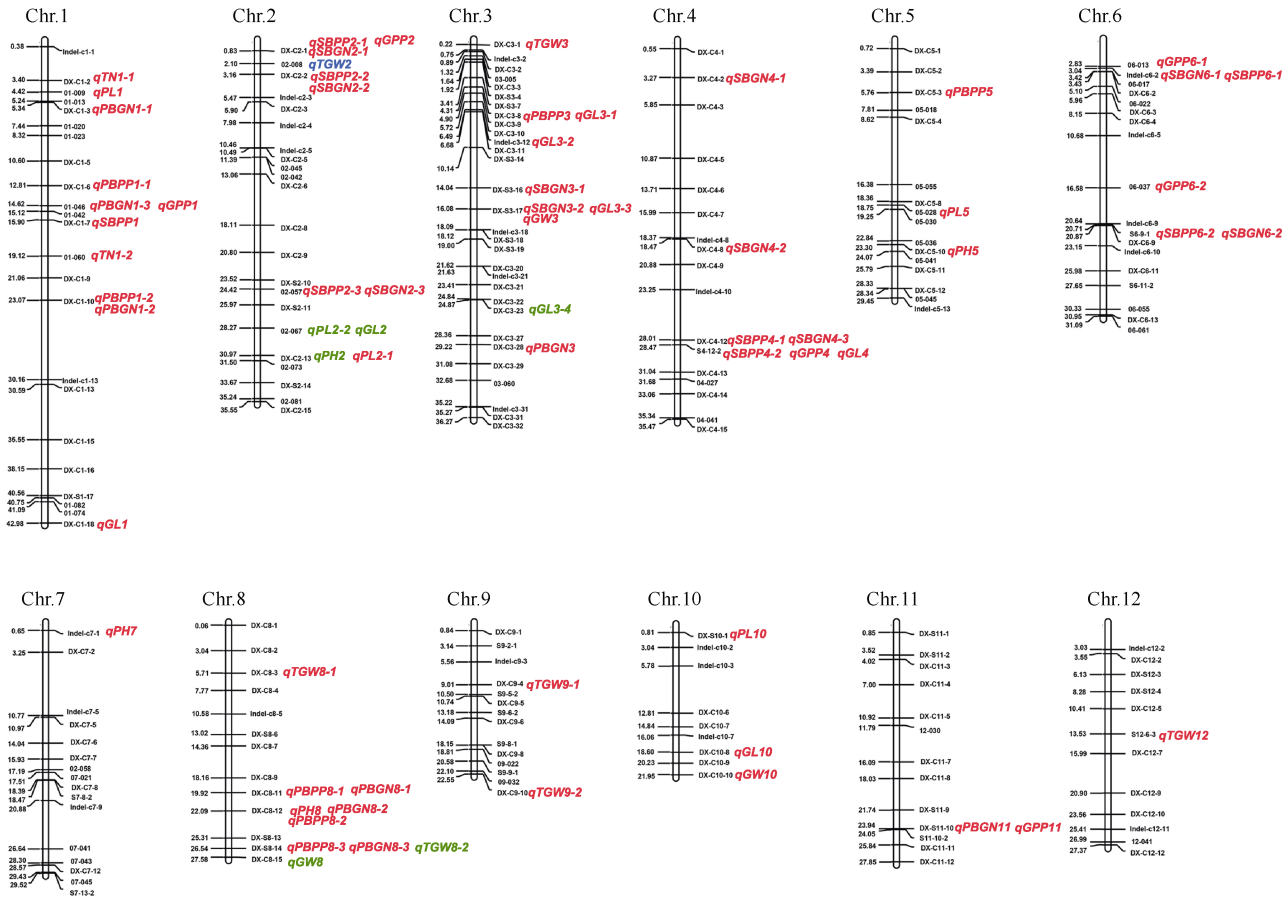


图 2　北京、临沂和南昌 **3** 个地点检测到的产量性状相关 **QTL** 在染色体上的分布

Fig. 2　**Mapping locations of QTLs associated with yield-related traits detected in Beijing, Linyi, and Nanchang**

检测到的 QTL 具体信息如表 2 所示。每个标记的物理位置显示在染色体的左侧，标记名称显示在染色体的右侧。绿色字符表示在 2 个地点都能检测到的 QTL，蓝色表示在 3 个地点都能检测到的 QTL。

The definitions of the abbreviations for the symbols representing the QTLs are listed in Table 2. The position of each marker is based on the physical distance shown to the left of each chromosome, and the molecular marker is shown on the right. The green characters represent the names of the QTLs detected at two sites, and the blue characters represent the name of the QTL detected at three sites.

qGPP1、*qGPP2* 和 *qGPP4* 分别位于 1 号染色体 01-046、2 号染色体 DX-C2-1 和 4 号染色体 S4-12-2 标记处，仅在临沂环境下能检测到，贡献率分别为 13.92%、14.43%和 12.58%; *qGPP6-1* 位于 6 号染色体 06-013 标记处，仅在南昌环境下能检测到，贡献率分别为 13.45%; *qGPP6-2* 和 *qGPP11* 仅在北京环境下能被检测到，分别位于 6 号染色体 06-037 和 11 号染色体 DX-S11-10 标记处，贡献率分别为 17.43%和 9.96%。

2.2.9 千粒重 共检测到 7 个千粒重 QTL，LOD 值在 2.90~5.28 之间，贡献率变幅为 7.81%~14.36%。*qTGW2* 位于 2 号染色体 02-008 标记处，在北京、临沂和南昌 3 个环境中都能被检测到，贡献率分别为 14.36%、9.19%和 10.96%; *qTGW8-2* 位于 8 号染色体 DX-S8-14 标记处，在临沂和南昌 2 个环境中能被同时检测到，贡献率分别为 8.54%和 7.86%; *qTGW3* 位于 3 号染色体 DX-C3-1 标记处，仅在北京环境下检测到，贡献率为 10.64%; *qTGW8-1* 和 *qTGW9-1* 分别位于 8 号染色体 DX-C8-3 和 9 号染色体 DX-C9-4 标记处，仅在临沂环境中被检测到，贡献率分别为 11.68%和 8.11%; *qTGW9-2* 和 *qTGW12* 分别位于 9 号染色体 DX-C9-10 和 12 号染色体 S12-6-3 标记处，仅在南昌环境中被检测到，贡献率分别为 7.81%和 14.11%。

2.2.10 粒长 共检测到 8 个粒长 QTL，LOD 值在 2.86~5.75 之间，贡献率变幅为 7.12%~16.65%。*qGL2* 位于 2 号染色体 02-067 标记处，在临沂和南昌 2 个环境中都能被检测到，贡献率分别为 10.71%和 7.12%; *qGL3-4* 位于 3 号染色体 DX-C3-23 标记处，在北京和南昌 2 个环境中都能被检测到，贡献率分别为 14.90%和 14.95%; *qGL1* 和 *qGL3-2* 分别位于 1 号染色体 DX-C1-18 和 3 号染色体 indel-c3-12 标记处，仅在北京环境中被检测到，贡献率分别为 16.65%和 9.22%; *qGL3-1* 和 *qGL4* 仅在临沂环境中被检测到，分别位于 3 号染色体 DX-C3-8 和 4 号染色体 S4-12-2 标记处，贡献率分别为 13.44%和 10.68%; 在南昌环境下能够被检测到 QTL 有 *qGL3-3* 和 *qGL10*，分别位于 3 号染色体 DX-S3-17 和 10 号染色体 DX-C10-8 标记处，贡献率分别为 15.14%和 8.88%。

2.2.11 粒宽 共检测到 3 个粒宽 QTL，LOD 值在 2.50~4.59 之间，贡献率介于 10.06%~17.86%之间。*qGW8* 位于 8 号染色体 DX-C8-15 标记处，在北京和临沂 2 个环境中都能被检测到，贡献率分别为 17.86%和 14.49%; *qGW3* 和 *qGW10* 分别位于 3 号染色体 DX-S3-17 和 10 号染色体 DX-C10-10 标记处，仅在南昌环境下能够被检测到，贡献率为 10.06%和 10.33%

2.3 QTL 验证

利用已构建的次级分离群体，对株高 QTL *qPH7*、一次枝梗数 QTL *qPBPP8-2* 和粒宽 QTL *qGW10* 三个位点进行了验证。

将含有 *qPH7* 置换系 L13、*qPBPP8-2* 置换系 L78 和 *qGW10* 置换系 L90 分别与日本晴杂交，构建 F_2 次级分离群体。分别考察了相应群体 530 个单株的株高、402 个单株的一次枝梗数和 198 个单株的粒宽，发现 3 个性状在分离群体中均呈连续分布(图 3-A, C, E)。通过高通量测序，极端矮株混池获得 188,787,238 个 Reads，极端高株混池获得 190,156,356 个 Reads，检测到 602,546 个 SNP，Δ(All-index)在染色体上的分布如图 3-B; 在 5 号染色体的 23,053,001~25,260,000 区间、6 号染色体的 7,388,001~20,383,000 区间和 7 号染色体的 1,727,001~3,832,000 区间有 3 个明显的 QTL，*qPH7* 处于 7 号染色体区间内。极端多一次枝梗混池获得 217,405,862 个 Reads，极端少一次枝梗混池获得 230,822,574 个 Reads，检测到 221,953 个 SNP，Δ(All-index)在染色体上的分布如图 3-D; 在 7 号染色体的 1~1,552,000 区间、8 号染色体的 201,001~2,764,000 区间以及 18,259,001~25,357,000 区间有 3 个明显的 QTL，*qPBPP8-2* 在 8 号染色体 18,259,001~25,357,000 区间内。极端窄粒混池获得 200,257,918 个 Reads，极端宽粒混池获得 205,590,678 个 Reads，检测到 166,301 个 SNP，Δ(All-index)在染色体上的分布如图 3-F; 在 1 号染色体的 4,069,001~4,803,000 区间、5 号染色体的 2,584,001~5,802,000 区间以及 10 号染色体 17,095,001~23,206,000 区间有 3 个明显的 QTL，*qGW10* 在 10 号染色体区间内。因此，*qPH7*、*qPBPP8-2* 和 *qGW10* 三个 QTL 是真实存在的。

3 讨论

普通野生稻是亚洲栽培稻的近缘野生种，在长期的进化过程中，保留了栽培稻丢失的高产优质、抗病虫、耐逆和营养高效利用等有利基因和优异单倍型，但一些不利性状往往和有利性状紧密连锁，限制了野生稻的利用效率，构建普通野生稻染色体片段置换系在一定程度上可以解决这个难题。近年来，我国水稻、特别是北方粳稻产量一直徘徊不前，利用普通野生稻丰富的遗传多样性，拓宽育种亲本的遗传基础，是改良现有品种、提高水稻产量的有效途径。本实验室前期针对粳稻育种材料，利用东乡普通野生稻为供体亲本，日本晴为受体亲本，构建了一套 CSSL[23]。本研究在此基础上，2019 年分别在北京、临沂和南昌种植该 CSSL，考察了 11 个与产量相关的性状。统计分析发现，11 个性状都存在超亲分离现象(图 1 和表 1)，而且，有些如落粒、长芒、高植株等野生稻不利性状与有利性状连锁已打破(数据没有提供)，可以直接选择一些家系供改良粳稻育种亲本利用。

CSSL 不仅可以为拓宽育种亲本的遗传基础提供基因资源，而且还是定位与克隆重要数量性状基因的理想群体，特别是对微效 QTL 的发掘具有良好的效果。本研究在 3 地对 11 个产量相关性状进行了表型鉴定，结合 CSSL 分子标记数据，共检测到 68 个 QTL，QTL 贡献率介于 4.67%~27.79%，贡献率最大的是二次枝梗粒数 QTL *qSBGN2-1*，贡献率为 27.79%; 贡献率最小的是二次枝梗

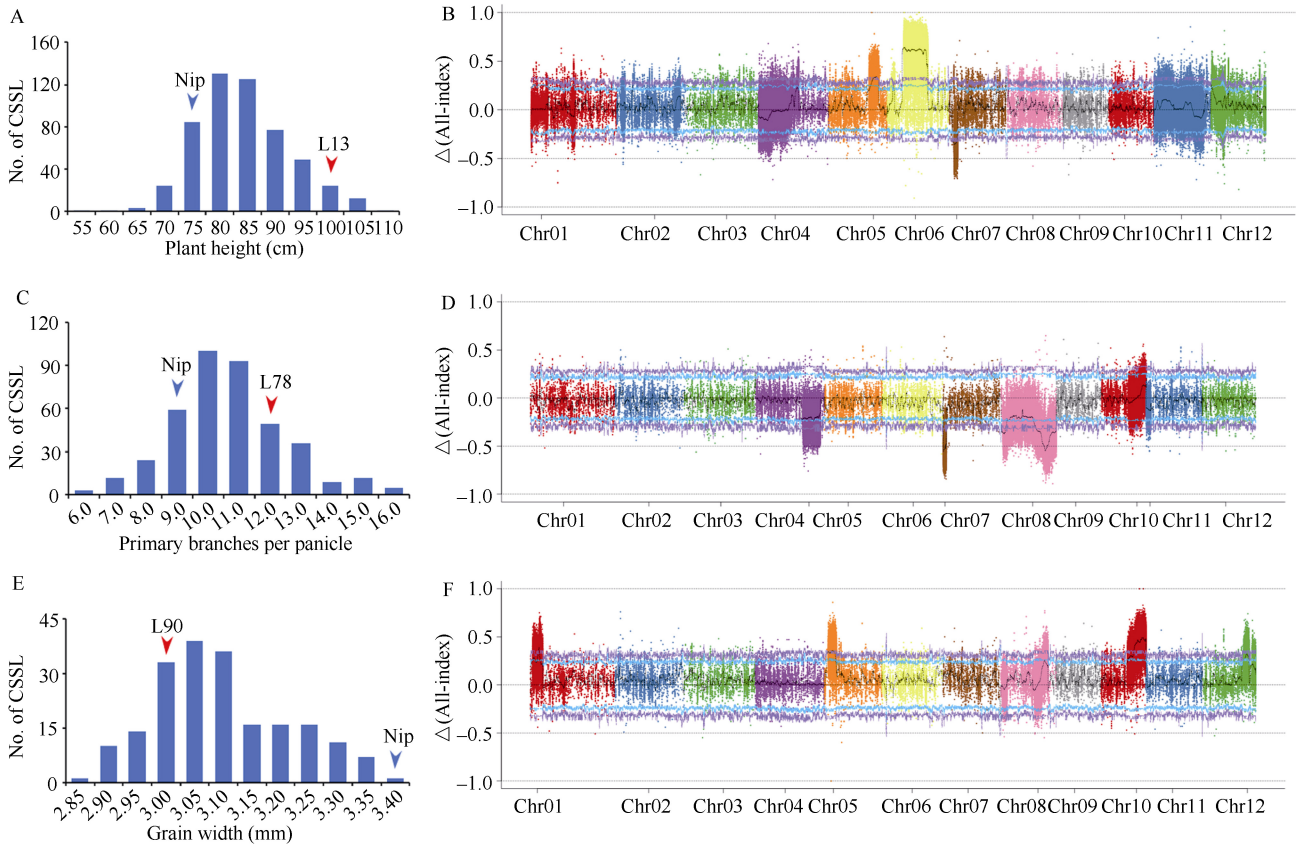


图 3　次级分离群体株高、一次枝梗数和粒宽性状的频率分布和Δ(SNP-index)曼哈顿图

Fig. 3　Frequency distributions of plant height, primary branches per panicle and grain width in the secondary segregated populations and Manhattan plot of Δ(SNP-index)

A: *qPH7* 位点次级分离群体中株高的频率分布; B: 株高极端混池Δ(SNP-index)曼哈顿图; C: *qPBPP8-2* 位点次级分离群体中一次枝梗数的频率分布; D: 一次枝梗数极端混池Δ(SNP-index)曼哈顿图; E: *qGW10* 位点次级分离群体中粒宽的频率分布; F: 粒宽极端混池Δ(SNP-index)曼哈顿图。蓝色和红色箭头分别表示日本晴和对应染色体片段置换系 3 个性状的表现。

A: frequency distribution of plant height in secondary segregated population related of *qPH7*; B: Δ(SNP-index) graph of plant height extreme mixed pools; C: frequency distribution of primary branches per panicle in secondary segregated population related of *qPBPP8-2*; D: Δ(SNP-index) graph of primary branches per panicle extreme mixed pools; E: frequency distribution of grain width in secondary segregated population related of *qGW10*; F: Δ(SNP-index) graph of grain width extreme mixed pools. The blue and red triangles represent the positions of the means of Nipponbare and its related CSSL, respectively.

粒数 QTL *qSBGN4-2*, 贡献率仅有 4.69% (表 2)。检测到的一二次枝梗数、枝梗粒数、每穗粒数及粒形等驯化相关性状 QTL 数量较多, 也说明普通野生稻在这些性状上具有更为丰富的遗传多样性, 可以为这些性状相关基因的克隆和性状改良提供多样的基因资源。

环境显著影响数量性状 QTL 定位的数量和质量, 特别是产量相关性状的表现受环境影响更大。本研究在北京、临沂和南昌 3 地种植 CSSL 群体和亲本日本晴, 各地表型差异较大, 即使是高遗传力的粒长和粒宽性状也差异显著(图 1), 不可避免地影响到定位 QTL 的可重复性。检测到的 68 个 QTL 中, 在北京环境下检测到的有 29 个, 临沂 26 个, 南昌 21 个; 6 个 QTL 能在 2 个环境下被重复检测到, 仅有 1 个 QTL 在 3 个环境下被重复检测到。利用前期已构建的 F_2 次级分离群体采用 BSA 法分别对株高 *qPH7*、一次枝梗数 *qPBPP8-2* 和粒宽 *qGW10* 三个位点进行了验证, 虽然结果显示相应的 3 个分离群体的株高、一次枝梗数和粒宽均呈连续分布, 受多个基因控制, 但是本文检测的 3 个 QTL 在 BSA 分析中都能重现。因此, 一些在单环境中检测到的 QTL 可能也是真实可靠的(图 3)。68 个 QTL 中, 有 24 个 QTL 与已报道的 QTL/基因在染色体上的位置相同或邻近。株高 QTL *qPH2* 和穗长 QTL *qPL2-1* 与 *Ghd2* 邻近[30], *qPH5* 与 *EUI1* 邻近[31-32]。一次枝梗粒数 QTL *qPBGN1-1* 与 *Gn1a* 邻近[12]; 二次枝梗数 QTL *qSBPP2-2* 和二次枝梗粒数 QTL *qSBGN2-2* 与 *LRK1* 邻近[33]; 每穗粒数 QTL *qGPP6*-1 与 *gpl6.1*、*qGPP11* 和 *qPBGN11* 与 *gpp11.1* 区间重叠[34-35]。在粒形相关 QTL 中, 本研究中的相关 QTL 大多与已克隆的粒形基因位置重叠, 例如 *qTGW3* 与 *qGW-3*[36]、*qGL2* 与 *GS2*/OsGRF4[37-39]、*qGL3-1* 与 *OsLG3*[40]、*qGL3-3* 和 *qGW3* 与 *GS3*[16]、*qGL3-4* 与 *GL3.1*[41]、*qGL4* 与 *OsMKKK10*[42] 以及 *qGW8* 和

qTGW8-2 与 *GW8*[20]。此外，穗长 QTL *qPL2-2*、一次枝梗数 QTL *qPBPP8-3* 和一次枝梗粒数 QTL *qPBGN8-3*、二次枝梗数 QTL *qSBPP4-2* 和每穗粒数 QTL *qGPP4* 分别与粒形基因 *GS2*/OsGRF4、*GW8* 和 *OsMKKK10* 位置相同或者邻近。除了 24 个 QTL 与已报道的位点/基因位置相近外，其余 44 个为本研究新发现位点。

References

[1] 郭韬, 余泓, 邱杰, 李家洋, 韩斌, 林鸿宣. 中国水稻遗传学研究进展与分子设计育种. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1185–1212.
Guo T, Yu H, Qiu J, Li J Y, Han B, Lin H X. Advances in rice genetics and breeding by molecular design in China. *Sci Sin* (Vitae), 2019, 49: 1185–1212 (in Chinese).

[2] 吴比, 胡伟, 邢永忠. 中国水稻遗传育种历程与展望. 遗传, 2018, 40: 841–857.
Wu B, Hu W, Xing Y Z. The history and prospect of rice genetic breeding in China. *Hereditas*, 2018, 40: 841–857 (in Chinese with English abstract).

[3] Yan S, Zou G H, Li S J, Wang H, Liu H Q, Zhai G W, Guo P, Song H M, Yan C J, Tao Y Z. Seed size is determined by the combinations of the genes controlling different seed characteristics in rice. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 1173–1181.

[4] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, Lisa M, Suzuki J, Masuda H, Maehara Y, Tanji M, Sato M, Nasu S, Minobe Y. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Res*, 2002, 9: 11–17.

[5] Spielmeyer W, Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 9043–9048.

[6] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, Wang Y H, Xiong G S, Zeng D L, Wang X Q, Liu X F, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J Y. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422: 618–621.

[7] Zhou F, Lin Q B, Zhu L H, Ren Y L, Zhou K N, Shabek N, Wu F Q, Mao H B, Dong W, Gan L, Ma W W, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan J J, Zhang X, Guo X P, Wang J L, Jiang L, Liu X, Chen W Q, Chu J F, Yan C Y, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng Z J, Wang J, Lei C L, Zhai H Q, Wu C Y, Wang H Y, Zheng N, Wan J M. D14–SCF^{D3}-dependent degradation of *D53* regulates strigolactone signaling. *Nature*, 2013, 504: 406–410.

[8] Jiang L, Liu X, Xiong G S, Liu H H, Chen F L, Wang L, Meng X B, Liu G F, Yu H, Yuan Y D, Yi W, Zhao L H, Ma H L, He Y Z, Wu Z S, Melcher K, Qian Q, Xu H. E, Wang Y H, Li J Y. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signaling in rice. *Nature*, 2013, 504: 401–405.

[9] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, Onishi K, Takamure I, Kyozuka J. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 79–86.

[10] Zou J H, Chen Z X, Zhang S Y, Zhang W P, Jiang G H, Zhao X F, Zhai W X, Pan X B, Zhu L H. Characterizations and fine mapping of a mutant gene for high tillering and dwarf in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 2005, 222: 604–612.

[11] Huang X, Qian Q, Liu Z, Liu Z B, Sun H Y, He S Y, Luo D, Xia G M, Chu C C, Li J Y, Fu X D. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41: 494–497.

[12] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S Y, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, R. Angeles E, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741–745.

[13] Wu Y, Wang Y, Mi X F, Shan J X, Li X M, Xu J L, Lin H X. The QTL *GNP1* encodes GA20ox1, which increases grain number and yield by increasing cytokinin activity in rice panicle meristems. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006386.

[14] Jin J, Hua L, Zhu Z, Tan L B, Zhao X H, Zhang W F, Liu F X, Fu Y C, Cai H W, Sun X Y, Gua P, Xie D X, Sun C Q. *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication. *Plant Cell*, 2016, 28: 2453–2463.

[15] Huo X, Wu S, Zhu Z, Liu F X, Fu Y C, Cai H W, Sun X Y, Gu P, Xie D X, Tan L B, Sun C Q. *NOG1* increases grain production in rice. *Nat Commun*, 2017, 8: 1497.

[16] Fan C C, Yu S B, Wang C R, Xing Y Z. A causal C–A mutation in the second exon of *GS3* highly associated with rice grain length and validated as a functional marker. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 465–472.

[17] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39: 623–630.

[18] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, Murakami N, Hara N, Onodera H, Kashiwagi T, Ujiie K, Shimizu B, Onishi A, Miyagawa H, Katoh E. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield. *Nat Genet*, 2013, 45: 707–711.

[19] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, Jiang Y H, Luo L J, Sun L, Shao D, Xu C J, Li X H, Xiao J H, He Y Q, Zhang Q F. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 2011, 43: 1266–1269.

[20] Wang S K, Wu K, Yuan Q B, Liu X, Liu Z B, Lin X Y, Zeng R Z, Zhu H T, Dong G J, Qian Q Zhang G Q, Fu X D. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat Genet*, 2012, 44: 950–954.

[21] Wang Y X, Xiong G S, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y X, Zeng L J, Xu E, Xu J, Ye W J, Meng X B, Liu R F, Chen H Q, Jing Y H, Wang Y H, Zhu X D, Li J Y, Qian Q. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. *Nat Genet*, 2015, 47: 944–948.

[22] Zhao D S, Li Q F, Zhang C Q, Zhang C, Yang Q Q, Pan L X, Ren X Y, Lu J, Gu M H, Liu Q Q. *GS9* acts as a transcriptional activator to regulate rice grain shape and appearance quality. *Nat Commun*, 2018, 9: 1240.

[23] Ma X D, Han B, Tang J H, Zhang J N, Cui D, Geng L Y, Zhou H Y, Li M M, Han L Z. Construction of chromosome segment substitution lines of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufifipogon* Griff) in the background of the japonica rice cultivar Nipponbare (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol Biochem*, 2019, 144: 274–282.

[24] 崔国庆, 王世明, 马福盈, 汪会, 向朝中, 李云峰, 何光华, 张长伟, 杨正林, 凌英华, 赵芳明. 水稻高秆染色体片段代换系 Z1377 的鉴定及重要农艺性状 QTL 定位. 作物学报, 2018, 44: 1477–1484.

Cui G Q, Wang S M, Ma F Y, Wang H, Xiang C Z, Li Y F, He G H, Zhang C W, Yang Z L, Ling Y H, Zhao F M. Identification of rice chromosome segment substitution line Z1377 with increased plant height and QTL mapping for agronomic important traits. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1477–1484 (in Chinese with English abstract).

[25] Wang J K, Wan X Y, Crossa J, Crouch J, Weng J F, Zhai H Q, Wan J M. QTL mapping of grain length in rice (*Oryza sativa* L.) using chromosome segment substitution lines. *Genet Res*, 2006, 88: 93–104.

[26] 马小定, 唐江红, 张佳妮, 崔迪, 李慧, 黎毛毛, 韩龙植. 东乡野生稻与日本晴多态性标记的开发. 作物学报, 2019, 45: 316–321.
Ma X D, Tang J H, Zhang J N, Cui D, Li H, Li M M, Han L Z. Development of molecular markers polymorphic between Dongxiang wild rice and *Geng* rice cultivar 'Nipponbare'. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 316–321 (in Chinese with English abstract).

[27] Li H, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 2009, 25: 1754–1760.

[28] McKenna A, Hanna M, Banks E, Sivachenko A, Cibulskis K, Kernytsky A, Garimella K, Altshuler D, Gabriel S, Daly M, Depristo M A. The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genom Res*, 2010, 20: 1297–1303.

[29] Takagi H, Abe A, Yoshida K, Kosugi S, Natsume S, Mitsuoka C, Uemura A, Utsushi H, Tamiru M, Takuno S, Innan H, Cano L M, Kamoun S, Terauchi R. QTL-seq: rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome resequencing of DNA from two bulked populations. *Plant J*, 2013, 74: 174–183.

[30] Liu J H, Shen J Q, Xu Y, Li X H, Xiao J H, Xiong L Z. *Ghd2*, a CONSTANS-like gene, confers drought sensitivity through regulation of senescence in rice. *J Exp Bot*, 2016, 67: 5785–5798.

[31] 王仁晓, 李培金, 陈红旗, 闵绍楷, 李家洋, 朱旭东. 水稻顶节间长度控制基因(*EUI1*)的精细定位. 遗传学报, 2005, 32: 955–959.
Wang R X, Li P J, Chen H Q, Yan S K, Li J Y, Zhu X D. Fine localization of rice *EUI1* gene controlling elongation of the uppermost internode. *Acta Genet Sin*, 2005, 32: 955–959 (in Chinese with English abstract).

[32] Zhang Y Y, Zhu Y Y, Peng Y, Yan D W, Li Q, Wang J J, Wang L Y, He Z H. Gibberellin homeostasis and plant height control by *EUI* and a role for gibberellin in root gravity responses in rice. *Cell Res*, 2008, 18: 412–421.

[33] Zha X J, Luo X J, Qian X Y, He G M, Yang M F, Li Y, Yang J S. Over-expression of the rice *LRK1* gene improves quantitative yield components. *Plant Biotechnol J*, 2009, 7: 611–620.

[34] Moncada P, Martínez C P, Borrero J, Chatel M, Gauch Jr H, Guimaraes E, Tohme J, McCouch S R. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC_2F_2 population evaluated in an upland environment. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 41–52.

[35] Thomson M J, Tai T H, McClung A M, Lai X H, Hinga M E, Lobos K B, Xu Y, Martinez C P, McCouch S R. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 479–493.

[36] Suh J P, Ahn S N, Cho Y C, Kang K H, Choi I S, Kim Y G, Suh H S, Hwang H G. Mapping of QTLs for yield traits using an advanced backcross population from a cross between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. *Korean J Breed*, 2005, 37: 214–220.

[37] Che R H, Tong H N, Shi B H, Liu Y Q, Fang S R, Liu D P, Xiao Y H, Hu B, Liu L C, Wang H R, Zhao M F, Chu C C. Control of grain size and rice yield by *GL2*-mediated Brassinosteroid responses. *Nat Plants*, 2015, 2: 15195.

[38] Duan P G, Ni S, Wang J M, Zhang B L, Xu R, Wang Y X, Chen H Q, Zhu X D, Li Y H. Regulation of *OsGRF4* by OsmiR396 controls grain size and yield in rice. *Nat Plants*, 2015, 2: 15203.

[39] Sun P Y, Zhang W H, Wang Y H, He Q, Shu F, Liu H, Wang J, Wang J M, Yuan L P, Deng H F. *OsGRF4* controls grain shape, panicle length and seed shattering in rice. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58: 836–847.

[40] Yu J P, Xiong H Y, Zhu X Y, Zhang H L, Li H H, Miao J L, Wang W S, Tang Z S, Zhang Z Y, Yao G X, Zhang Q, Pan Y H, Wang X, Rashid M A. R, Li J J, Gao Y M, Li Z K, Yang W C, Fu X D, Li Z C. *OsLG3* contributing to rice grain length and yield was mined by Ho-LAMap. *BMC Biol*, 2017, 15: 28.

[41] Zhang X J, Wang J F, Huang J, Lan H X, Wang C L, Yin C F, Wu Y Y, Tang H J, Qian Q, Li J Y, Zhang H S. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 21534–21539.

[42] Guo T, Chen K, Dong N Q, Shi C L, Ye W W, Gao J P, Shan J X, Lin H X. 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. *Plant Cell*, 2018, 30: 871–888.