植物学通报 2006, **23** (4): 395~401
Chinese Bulletin of Botany

·专题介绍·

水稻大粒种质资源和遗传分析

马丽莲[1,2] 郭龙彪[1] 钱前[1*]

(1 中国水稻研究所国家水稻生物学重点实验室 杭州 310006)

(2 中国农业科学院研究生院 北京 150030)

摘要 谷粒重量是构成产量的三要素之一, 对提高水稻产量具有重要意义。本文概述了国内外水稻大粒种质资源的现状, 同时对粒重基因遗传分析的研究进展进行了综述。粒重是一个受多基因控制的数量性状, 目前定位的粒重数量性状位点至少达89个、精细定位1个粒重基因*gw3.1*和１个长粒基因*Lk-4*(*t*)以及克隆1个粒重基因*GS3*, 并在此基础上讨论了粒重在育种上的应用。

关键词 育种, 遗传分析, 大粒种质资源, 水稻

Germplasm Resources and Genetic Analysis of Large Grain in Rice

Lilian Ma[1,2] , Longbiao Guo[1] , Qian Qian[1*]

(1 *State Laboratory for Rice Biology, China National Rice Research Institute*, Hangzhou 310006)

(2 *Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences*, Beijing 150030)

Abstract Grain-weight is a major determinant factor of rice yield. We summarized the current status of large-grain rice germplasm resources and recent progress in genetic analysis of grain-weight genes. Grain-weight is a complex quantitative trait controlled by multi-genes. So far, 89 QTLs for grain-weight have been identified. A grain-weight gene *gw3.1* and a grain-length gene *Lk-4*(*t*) have been fine-mapped and a grain-weight gene *GS3* has been isolated. The breeding applications of grain-weight gene in rice are also discussed.

Key words breeding, genetic analysis, large-grain germplasm, rice

谷粒重量是构成产量的三要素之一, 是一个重要的产量性状, 它是谷粒长、粒宽与粒厚的综合指标, 一般以千粒重表示。在育种利用时, 由于粒重与粒长、宽和厚之间的正相关关系, 粒重性状有时以粒长、宽和厚衡量。粒重也是一个极为重要的品质性状, 一般细长的籼米受多数人喜欢。谷粒重量或谷粒大小在禾谷类作物进化上也具有重要的意义, 由于小粒种子生活力较低、机械收获难度大。在水稻的驯化过程中人们趋向于选择大粒的品种进行栽培, 逐步形成了栽培种比它们的野生亲缘种籽粒偏大的状况。据国内外研究, 千粒重遗传力的变异系数在40%~60%之间, 所以在水稻育种中, 增加粒数和提高粒重是一条有效的增产途径。菲律宾国际水稻研究所也认为, 提高粒重可以增产30%以上。粒重的稳定性在不同年份间和在不同地区之间的变异系数较小。从代谢生理和形态学上看, 高产必须具备两个条件, 即高水平

收稿日期: 2005-03-17; **接受日期**: 2005-05-30
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30425034, 30300221)
* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: qianqian188@hotmail.com

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

的代谢源和足够大的贮藏库,其中后者表现在粒数多和谷粒大,即对光合产物有较大的容纳力。基于以上分析,想实现水稻产量的进一步飞跃,提高粒重的途径是值得重视的(熊振民和孔繁林, 1981)。本文综述了国内外的大粒种质资源的现状及粒重基因遗传分析的研究进展,同时讨论了他们在育种上的应用。

1 水稻大粒资源

水稻大粒资源在世界各国分布广泛,国际水稻所遗传资源中千粒重高的资源主要集中在48个国家和地区,以老挝、菲律宾、泰国、印尼和印度为主,占总数的72.5%。在905份大粒材料中,籼型396份,占43.7%;粳稻82份,占9.06%;爪哇型387份,占43.3%;杂交后代40份,占4.42%。籼型和爪哇型主要来自亚洲国家。粳型以巴西、意大利居多。千粒重超过45 g的仅18个品种,老挝有8个,印度有5个,泰国有5个。超过40 g的材料,泰国和老挝最多,分别占大粒资源的13.83%和17.87%。杂交后代的大粒资源也主要集中在老挝和泰国,53份大粒杂交后代中,老挝的就有37份,这些大粒资源均可供育种学家试用。我国具有非常丰富的水稻种质资源,在“七五”品资攻关工作的基础上筛选出的2 000多份优异种质中,千粒重30 g以上的大粒种质有108份,占5.4%。“八五”期间筛选并评价出的综合性状较优的大粒种质7份,可为育种和生产利用(郭龙彪等, 1995)。

我国的108份水稻大粒资源按千粒重分类,30~35 g的品种有66份,35~40 g的有33份,40 g以上的有9份。千粒重从大到小排在前九位的有日本的SLG-1(58.8 g)、浙江的宝大粒(48.75 g)、湖北的特大粘(44.6 g)、日本的BG1(43.3 g)、湖北的二粒寸(48.2 g)、浙江的三粒寸(42.6 g)、江苏的90-1(42.1 g)、浙江的竹云糯(48.1 g)、湖北的特大粒(40.1 g)(表1)。按品种类型分,其中陆稻12份,占11.5%;籼稻24份,粳稻84份。若按丁颖的系统分类法,大粒种质可分16个类型。按性状分类,可分为矮秆38份,大穗42份,抗病虫害8份,抗逆性20份,优质1份,香米4份,紫米1份,综合性状优良的7份(表2)。这些丰富的大粒遗传资源为作物育种和遗传研究提供广阔的遗传基础。从丰富的水稻资源中,筛选出更多的特异水稻种质仍是今后水稻种质研究的重要内容。随着粳稻基因测序工作的完成,发掘和分析基因的结构和功能的能力日益强大,对水稻种质进行分子遗传研究,克隆和分离水稻重要基因,将使水稻育种进入一个更新地领域。

2 粒重基因的遗传分析

粒重是构成产量的因素之一,是一个与籽粒长度、宽度和厚度有关的综合指标。国内外科学家对粒重已进行一系列的遗传研究。粒重与大部分重要农艺性状一样,是一个数量性状,受多基因控制。目前已经定位的粒重数量

表1 千粒重排名前九位的水稻品种

Table 1 9 rice varieties for the highest grain-weight

品种名称	产地	千粒重(g)
SLG-1	日本	58.8
宝大粒	浙江	48.75
特大粘	湖北	44.6
BG1	日本	43.3
二粒寸	湖北	42.8
三粒寸	浙江	42.6
90-1	江苏	42.1
竹云糯	浙江	41.8
特大粒	湖北	40.1

表2 综合性状较优的大粒种质资源

Table 2 Excellent germplasm of large grain

品种名称	统一编号*	来源	主要性状特点
北陆129	WD-16613	日本	中粳、大粒
白腰线	04-0124	山西	早籼、早熟
90-1	93-129	江苏	中粳、抗倒
老酒稻	24-0356	陕西	粳中水糯、大穗、高产
老芒稻	24-0301	陕西	粳中水糯、大穗
硬水稻	24-0270	陕西	粳中水糯
九月黄	24-0173	陕西	粳中水糯、高产

* 统一编号为国家统一编号

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

性状位点(quantitative trait locus, QTL)至少达89个, 其中精细定位1个粒重基因*gw3.1*和1个控制粒长的主效基因*Lk-4*(*t*), 并克隆1个粒重基因*GS3*(表3)。

2.1 粒重基因的经典遗传

自20世纪70年代以来, 许多研究者对粒重或大粒、长粒的遗传特性进行了研究。从遗传学上讲, 生长在母体植株上的水稻籽粒是由雌雄配子受精发育而来的新世代个体, 母体植株对籽粒不仅贡献了部分遗传物质, 还提供了大部或全部营养物质。由于籽粒的营养物质由母株所提供, 有些籽粒性状的表现可能会同时受到籽粒核基因和母株核基因两套遗传系统的控制。另外细胞质基因也可能通过控制叶绿体(或线粒体)的合成而影响植株的光合(呼吸)作用, 从而间接控制籽粒性状的表现。正是由于这些原因使得籽粒这一复合体的遗传显得较为复杂。多数研究者认为水稻籽粒性状主要受母株基因型控制, 而符福鸿等(1994)的研究结果表明, 粒重性状同时受父母本的影响, 而且其影响均达显著水平。沈锦骅和申宗坦(1980)的研究结果证明粒重性状具有较高的遗传率。石春海(1995)认

表3 粒重基因的定位

Table 3 QTL for grain-weight genes

定位群体	精细定位的主效基因	粒重相关QTL数	染色体	参考文献
Jefferson/O.rufipogon	*gw3.1*		3	Li et al., 1997
近等基因系				
明恢63/川7	*GS3*		3	Fan et al., 2006
近等基因系				
日本晴/Kasalath	*tgw6*		6	Ishimaru, 2003
近等基因系				
汕优63		8	1(2), 3, 5(2),	Guo et al., 2005
重组自交系			6, 7, 9	
IR64/Azucena		2	1, 4	Courtois et al., 1995
加倍单倍体				
(9024/轮回422)F_7/9024		3	3, 5, 8	Xiao et al., 1995
回(测)交F_1				
9024/轮回422		3	3, 4, 5	Xiao et al., 1996
F_8重组自交系				
特三矮2号/CB		3	1, 4, 5	Lin et al., 1996
F_2				
外引2号/CB		2	2, 10	Lin et al., 1996
F_2				
Lemont/特青		9	1, 2(2), 3(3),	Li et al., 1997
$F_{2:4}$			5, 6, 10	
窄叶青8/京系17		a*-5	1, 2, 5, 6, 8	Lu et al., 1996
加倍单倍体		b*-4	1, 2, 3, 6	
		c*-3	1, 2, 8	
Lemont/特青		11	1, 2, 3, 4, 5,	
F_{13}重组自交系			10, 12	徐建龙等, 2002
H359/Acc8558		16	1, 3(5), 4,5	
重组自交系			7(2),8(2),9,10(3)	林荔辉等, 2003
汕优63		11	1(2), 3(3), 5(2),	郭龙彪等, 2003
重组自交系			6, 7, 9, 11	

* 该群体各株系同时种植于3个环境, 以a、b、c代表。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

为粒重是以显性效应为主; Panwar等(1983)认为粒重同时受加性和显性效应作用, 粒重性状属于多基因控制的数量性状。

2.2 粒重性状的 QTL 定位

随着分子标记技术的发展和应用, 粒重的QTL定位已有许多相关报道, 至少有12个水稻的遗传群体用于 QTL 定位。目前已定位的粒重QTL达89个, 分布于水稻的所有12条染色体上。徐建龙等(2002)应用292个Lemont特青F_{13}重组自交系(RILs)和272个标记的遗传连锁图谱分析粒重及籽粒长、宽、厚、长 / 宽、体积和容重6个相关性状的遗传, 检测到影响千粒重的 11 个 QTL 分别位于第 1、2、3、4、5、10 和 12 染色体上, 联合贡献率为 53.9%。林荔辉和吴为人 (2003)利用以两个籼稻品种H359和Acc8558为亲本杂交建立的重组自交系群体及相应的分子标记连锁图对水稻粒重进行了QTL定位分析, 检测到16个与粒重有关的QTL, 可解释81.40%的表型变异, 分布在8条不同的染色体上, 其中有 5 个分布在第 3 条染色体上。另外有许多研究利用不同的群体将粒重QTL定位在第 3 条染色体上(Yu et al., 1997; Xing et al., 2001)。

Ishimaru(2003)利用NIL对控制水稻千粒重的 QTL *twg6* 进行了研究。实验利用籼粳组合 Nipponbare/Kasalath 高代回交群体, 通过三年重复试验, 初步定位一个控制千粒重的 QTL *twg6* 位于第 6 染色体 R674、C556 之间; 通过 *twg6* 的NIL群体, 对水稻千粒重相关生理生化指标及候选基因 *SS*、*BEI* 的表达进一步进行精确测定, 确定了千粒重与 *SS* 和 *BEI* 基因表达呈正相关。

本实验室以一份优异的大粒水稻品种——宝大粒为母本与中花11杂交, 建立了一个F_2分离群体。根据已公布的水稻 SSR 标记, 利用 F_2 分离群体进行了连锁分析, 分别将控制大粒的基因定位于第三染色体的 SSR 标记 RM282(55.8 cm)与 RM6080(63.6 cm)之间和第六染色体的SSR标记RM6836(54.1 cm)与RM1340(82.9 cm)之间, 对F_3群体进一步的验证结果表明, 必需两个位点同时存在时才表现大粒性状。在此基础上拟利用回交和分子标记辅助选择的方法建立一套近等基因系来进行精细定位, 为大粒的克隆和功能研究奠定基础(数据待发表)。

2.3 粒重基因的精细定位

2.3.1 *gw3.1*的精细定位 美国康奈尔大学选用热带粳稻品种Jefferson为轮回亲本, 与普通野生稻材料IRGC-105491配制组合, 构建了由353个株系组成的$BC_2F_{1:2}$群体, 采用多点实验鉴定稻谷产量、产量构成因子、生育期和一系列形态性状, 应用一个有153个SSR和RFLP标记组成的连锁图检测控制这些性状的QTL。结果检测到8个控制千粒重性状的QTL, 其中位于水稻第三号染色体的近中心粒区间的 *gw3.1* 表现最稳定, 贡献率也较高(Thomson et al., 2003)。而且, 在其他一系列的水稻亚种内、亚种间和种间组合中, *gw3.1* 所属区间都表现出对粒重或粒长遗传控制的重要性。

Li 等(1997)选用 *gw3.1* 区间对千粒重QTL的精细定位展开了研究。首先, 从 BC_2F_2 群体中选择到一个株系, 该株系的粒重显著低于其他株系, 在 *gw3.1* 区间携带一个长度为31.8 cM野生稻片段, 而遗传背景趋于栽培稻亲本Jefferson。应用该株系与 Jefferson 分别回交 1 次和 2 次, 进一步剔除非目标区间的野生稻背景, 构建了 BC_3F_2 和 BC_4F_2 群体, 再从中选出 1 个BC_3F_2 和2个BC_5F_2株系, 经自交和回交后建立 BC_4F_2 和 BC_5F_2 群体。从 1 920 个 BC_4F_2 和 BC_5F_2单株中选出173个重组型号个体, 测定千粒重, 所检测到的千粒重QTL最高LOD处与原群体定位结果一致, 但LOD值从原来的12.58升至 14.89, 贡献率由 15.1% 升至 37.9%。进一步应用衍生的532个F_3单株测定千粒重和粒长, 所检测到的千粒重QTL和粒长QTL最高LOD之处与位置一致, 但对群体千粒重表型变异的贡献率升到41.4%(LOD值为21.63), 对粒长表型变异

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

的贡献率高达58.5%(LOD值为34.87)。选用具有极端表型的样本分组,结合交叉重组染色体片段分析法,并增加目标区间的标记,最终将*gw3.1*定位于93.8 kb的区间。

2.3.2 *GS3*的精细定位及其功能的初步分析 许多研究都表明,在水稻第三染色体上的中心粒区域是粒重的一个主要QTL区域,Fan等(2006)根据前人的研究成果,利用明恢63作为轮回亲本,与Chuan7制成组合,在BC_3F_2代中随机选取201个单株进行分析,定位了一个*GS3*位点。*GS3*位点解释了80%~90%的粒长和粒重变异,同时也是粒厚和粒宽的次要QTL位点。从5 740株BC_3F_2中选取具有隐性表型的1 384株大粒单株,利用11个Marker共同将*GS3*定位到一个7.9 kb大小的片段。在靶目标区鉴定了一个全长cDNA,它提供了*GS3*候选基因的全部序列信息,这个*GS3*候选基因含5个外显子,编码232个氨基酸,预测其编码蛋白含有一个假定的类似PEBP的结构域,一个跨膜区,一个假定的富含半胱氨酸的TNFR/NGFR家族结构域,同时还有一个VWFC组件。与小粒变异种相比,在被检测的大粒变异种里通过序列分析比较在假定*GS3*基因的第2个外显子区发现了一个无意突变,这个突变引起了在预测蛋白C末端的178位的氨基酸的切断,表明了*GS3*具有对粒重的负调控功能。

2.3.3 *Lk-4(t)*一个控制水稻子粒长度的主效基因的精细定位 粒重有时以长粒来表示,Zhou等(2006)运用SSR和CAPs标记对来源于蜀恢527//蜀恢527/小粒回交组合BC_2F_2群体800隐性长粒单株进行分析,定位了一个控制水稻籽粒长短的基因*Lk-4(t)*。对F_2和BC_2F_2群体籽粒大小形状和千粒重的遗传分析表明,回交能将大部分对目的基因效应具有干扰修饰作用的微效基因多态性除去,从而有利于对目的基因型的准确鉴定。在F_2和BC_2F_2中只发现两类籽粒长短表现型,即短粒和长粒,并且二者的分离比例符合3∶1的典型一对等位基因分离比例,这说明群体中籽粒长短变异是受一对基因控制。通过对BC_2F_2群体中隐性(长粒)单株进行分子标记分析,将控制籽粒长短的主效基因定位在3个CAPs标记—P1-ER Ⅴ, P2-Sac Ⅰ和P3-Mbo Ⅰ附近。连锁分析表明,*Lk-4(t)*位于水稻第三染色体着丝粒附近,距离标记P1-ER Ⅴ和P2-Sac Ⅰ分别0.90 cM和0.50 cM。

3 粒重应用

3.1 直接育种

要选择一个优良的大粒型品种(千粒重在28 g以上,每穗实粒数50粒以上,每公顷6.0×10^6穗),首先应当注意品种的选配。一般来说,双亲中至少有一个是大粒亲本为好。而当需求其他特定性状的配合时,采用小粒品种间的杂交,亦有可能获得超亲的大粒选系。当然此时也需要注意大粒与其他经济性状间的协调(熊振民和孔繁林,1976)

在后代的选择方法上,由于粒重是一个数量性状,在杂种F_1表现为中间型,F_2则出现连续变异,其遗传力较强,因此,在早期世代可以进行选择,一般F_2大粒的,其后代也表现为大粒。粒重与厚度的关系最为密切,故在选择后代的粒型时,对谷粒厚度的选择,应比在长度和宽度等方面的选择尤为重要。

粒重的超亲遗传在育种上有重要意义,通过国内原始材料、国外原始材料及云南稻种血缘的引进可以提高杂交后代的千粒重。熊振民和孔繁林(1982)将品种资源圃中的977份材料按来源分为4个类型,分别考察粒重及其构成要素。200份杂交后代和其他材料相比较,粒长增加9.06%,粒宽增加6.27%,粒厚增加6.81%,从千粒重分析,比国内材料增长19.4%。比国外材料增长16.7%,比云南稻种增长6.3%。仅从材料的平均值来看,就可知粒重超亲遗传在育种上的意义。从水稻粒重与粒数、穗数之间的相关来看,粒重与穗数、粒重与粒数和穗数与粒数之间均呈弱相关,相关系数均不显著,5

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

个组合F_2性状的相关性测定是一致的, 这就为育种提供了便利, 把大穗、大粒和多穗结合在一起, 从而为创造新类型提供遗传基础。

3.2 分子标记辅助育种

分子标记辅助选择(marker assisted selection, MAS)为难以测量的复杂性状提供了一条重要的选择途径,通过对粒重相关性状基因的分子标记,就可以把复杂的数量性状分解成简单的质量性状来研究。MAS 是通过利用与目标性状紧密连锁的DNA分子标记对目标性状进行间接选择的现代育种技术,可以使育种家无需测定表型就能够追踪调控粒重性状的遗传位点, 可免去多年多点的大量田间测试工作,提高选择效率。同时, 高分辨率的遗传图谱和物理图谱建成之后,就可通过作图克隆技术分离粒重相关基因, 研究基因的功能。

1999年始, 本课题组利用宝大粒/中花11的遗传群体, 初步定位到2个粒重主效基因, 分别位于第6和3染色体上(*gw6*和*gw3*)。由于*gw3*的染色体区域与前面报道的结果一致,所以我们的研究重点是位于第6染色体RM6836~RM1340之间的*gw6*。并通过大粒和该区域的分子标记选择建立了BC3F2遗传群体, 以便开展*gw6*基因的图位克隆, 并拟在此基础上进一步进行*gw6*、*MOC1* 或 *SD1* 之间的分子聚合研究。其中大粒和 *SD1* 的结合已有成功的先例。夏宝森等(1994)对大粒和半矮生性基因的结合进行了研究, 为了克服水稻半矮生基因*sd-1*减小粒重的副作用, 利用具有大粒基因*lk-f*的高秆品种房吉和具有半矮生基因*sd-1*系统的SC-TN1进行杂交, 试图以大粒的遗传背景改变*sd-1*对千粒重减少的多效性, 结果表明, 选育的半矮生系统的千粒重均较SC-TN1有所提高, 并出现了千粒重30 g以上的系统。研究结果充分说明, *sd-1*的半矮生性和大粒性结合是可能的。同时*sd-1*和*lk-f*分别位于第一和第三条染色体上, 从理论上讲两者结合也是可能的。*MOC1*是水稻分蘖的一个主控基因,将它与构成产量的另一要素——粒重基因进行聚合,将对水稻的超高产育种具有重要意义(郭龙彪等, 2006)。可以预见在不久的将来通过分子标记辅助选择培育新的大粒高产品种将成为可能。

3.3 育成的大粒品种

熊振民和孔繁林(1980)利用云南大粒稻种作为亲本育成生育期与广陆矮4号相仿、千粒重达到50 g左右的特大粒型品种竹云糯; 林英昂(1979)在科薏稻(36 g)×红410(30 g)的杂交组合后代中育成千粒重达到40 g的早籼稻品种大粒早 1 号。

国外的超大粒型育种已取得一定的效果。日本的武田和义和斋藤健一(1980)已分别育成了千粒重仅6 g的特小粒和60 g的特大粒品系; 菲律宾国际水稻研究所在1977年已获得39~42 g的品系; 印度通过杂交育成千粒重接近40 g的系统。由此可见, 国内外都十分重视大粒品种资源。

参考文献

符福鸿, 王丰, 黄文剑, 彭惠普, 伍应运, 黄德娟 (1994). 杂交水稻谷粒性状的遗传分析. 作物学报 **120,** 39-44.

郭龙彪, 储成才, 钱前 (2006). 水稻突变体与功能基因组学. 植物学通报 **23,** 1-13.

郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 徐才国, 梅捍卫, 王一平, 钟代彬, 钱前, 应存山, 石春海 (2003). 水稻重要农艺性状的两年 QTL 剖析. 中国水稻科学 **17,** 211-218.

郭龙彪, 张丽华, 魏兴华, 章林平 (1995). 优异稻种大粒种质的综合评价. 中国水稻研究所年报 27-28.

林荔辉, 吴为人 (2003). 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析. 分子植物育种 **1,** 337-342.

林英昂 (1979). 大粒稻的培育. 福建农业科技 **3,** 52-53.

石春海, 申宗坦 (1995). 早籼粒形的遗传和改良. 中国水稻科学 **9,** 27-32.

沈锦骅 (1980). 水稻不同选育方法的遗传率研究. 作物学报 **6,** 99-110.

武田和义, 斋藤健一 (1980). 控制水稻籽粒大小的主效基因. 育种学杂志 **30,** 280-282.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083

夏宝森, 大场伸哉, 菊池文雄, 武田和義 (1994). **水稻半矮生基因 *sd-1* 的遗传性状表现 IV.半矮生性与大粒性的结合**. **遗传学报 21,** 59-66.

徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 黎志康 (2002) . **水稻粒重及其相关性状的遗传解析**. **中国水稻科学 16,** 6-10.

熊振民, 孔繁林 (1976). **大粒型水稻品种的遗传动态及其选育**. **浙江农业科学 2,** 26-29.

熊振民, 孔繁林 (1980). **云南稻种资源的利用和特大粘型矮秆品种的选育**. 见: **浙江农业科学论文集**, **丁振麟编** (**杭州**: **科学技术出版社**), pp 59-64.

熊振民, 孔繁林 (1982). **水稻粒重的超亲遗传及其在育种中的应用**. **浙江农业大学学报 8,** 17-25.

熊振民, 孔繁林 (1981). **水稻大穗大粒型育种的研究**. **江苏农业科学 4,** 25-30, 48.

Courtois, B., Huang, N., and Guiderdoni, E. (1995). RFLP mapping of genes controlling yield components and plant height in an indica × japonica DH population of rice. In: Fragile lives in fragile ecosystems. Proc. Int. Rice Res. Conf., IRRI, Los Banos, Philippines. 963-976.

Fan, C.C., Xing, Y.Z., Mao, H.L., Lu, T.T., Han, B., Xu , C.G., Li, X.H., and Zhang, Q.F. (2006). GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. Theor. Appl. Genet. (Epub ahead of print)

Guo, L.B., Xing, Y.Z., Mei, H.W., Xu, C.G., Shi, C. H., Wu, P., and Luo, L.J. (2005). Dissection of component QTL expression in yield formation in rice. Plant Breed. **124,** 127-132.

Ishimaru, K. (2003). Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function. Plant Physiol. **133,** 1083-1090.

Li, Z.K., Pinson, S.R., Park, W.D., Paterson, A.H., and Stansel, J.W. (1997). Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). Genetics **145,** 453-465.

Lin, H.X., Qian, H.R., Zhuang, J.Y., Lu, J., Min, S. K., Xiong, Z.M., Huang, N., and Zheng, K.L. (1996). RFLP mapping of QTLs for yield and related characters in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. **92,** 920-927.

Lu, C., Shen, L., Tan, Z., Xu, Y., He, P., Chen, Y., and Zhu, L. (1996). Comparative mapping of QTL for agronomic traits of rice across environments by using a double-haploid populations. Theor. Appl. Genet. **94,** 145-150.

Panwar, D.V.S., and Paroda, R.S. (1983). Combining ability for grain character in rice. India J. Agri. Sci. **53,** 763-766.

Thomson, M.J., Tai, T.H., McClung, A.M., Lai, X. H., Hinga, M.E., Lobos, K.B., Xu, Y., Martinez, C.P., and McCouch, S.R. (2003). 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. **107,** 479-493.

Xiao, J., Li, J., Yuan, L., and Tanksley, S.D. (1995). Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. Genetics **140,** 745-754.

Xiao, J., Li, J., Yuan, L., and Tanksley, S.D. (1996). Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. Theor. Appl. Genet. **92,** 230-244.

Xing, Y.Z., Tan, Y.F., Xu, C.G., Hua, J.P., and Sun, X.L. (2001). Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of using a recombinant inbred line population. Acta Bot. Sin. **43,** 721-726.

Yu, S.B., Li, J.X., Xu, C.G., Tan, Y.F., Gao, Y.J., Li, X.H., Zhang, Q.F., and Saghai Maroof, M.A. (1997). Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **94,** 9226-9231.

Zhou, L.Q., Wang, Y.P., and Li, S.G. (2006). Genetic analysis and physical mapping of *Lk-4*(*t*), a major gene controlling grain length in rice, with a BC_2F_2 population. Acta Genet. Sin. **33,** 72-79.

(**责任编辑**: **于昕**)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-083