

水稻穗长 QTL *qPL3* 的鉴定与遗传效应分析

樊丽盈, 李 梦, 顾芸华, 杜圆月, 王飞腾, 许锦业, 张宏根, 许作鹏

(扬州大学 农学院/教育部植物功能基因组学重点实验室/江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室, 江苏 扬州 225009)

摘要: 水稻穗长是决定穗型的关键因素之一, 与产量形成及品质改良密切相关。发掘穗长控制基因对于我国水稻育种及生产具有十分重要的意义。以籼稻品种 9311 为供体、粳稻品种日本晴为背景的染色体片段代换系群体为研究对象, 筛选到 1 个穗长较受体亲本日本晴显著变短的代换系 N40。为了定位 N40 中控制穗长的 QTL, 构建了 5 个仅携带 1 个导入片段的单片代换系, 其中, 代换系 N40-1 仅在第 3 号染色体上携带 1 个导入片段, 且其穗长与日本晴穗长相比显著变短, 其他 4 个株系的穗长与日本晴穗长无显著差异。结果表明, N40-1 携带的导入片段上含有穗长 QTL, 暂命名为 *qPL3*。遗传分析结果表明, 来源于籼稻 9311 的 *qPL3* 等位基因相对于日本晴表现为完全显性。随后利用构建染色体单片段叠代系的方法将 *qPL3* 初步定位于分子标记 STS3-18 与 RM571 之间, 物理距离约为 909.5 kb。同时, 构建了日本晴背景下携带 9311 *qPL3* 位点的近等基因系, 明确了日本晴背景下导入 9311 *qPL3* 等位基因能极显著降低植株的穗长、结实率及分蘖数, 但并不影响穗粒数和株高。

关键词: 水稻; 穗长; QTL; 遗传效应

中图分类号: S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1002-2481(2024)06-0012-08

Identification and Genetic Effect Analysis of Panicle Length QTL *qPL3* of Rice

FAN Liying, LI Meng, GU Yunhua, DU Yuanyue, WANG Feiteng,

XU Jinye, ZHANG Honggen, XU Zuopeng

(College of Agriculture, Yangzhou University/Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Panicle length is one of the key factors determining panicle shape and closely related to yield formation and quality improvement. The discovery of control gene for panicle length is of great practical significance for rice breeding and production. In the previous study, CSSLs population with *indica* variety 9311 as donor and *japonica* variety Nipponbare as recipient were constructed. In this study, a substitution line N40 whose panicle length was significantly lower than that of Nipponbare was found. In order to map this QTL controlling panicle length in N40, five substitution lines with only one introduced fragment were constructed, among which N40-1 only carried one introduced fragment on chromosome 3, and its panicle length was significantly lower than that of Nipponbare. On the contrary, panicle length of the other 4 lines was not significantly different from that of Nipponbare. Those results suggested that the introduced fragment carried by N40-1 contained a panicle length QTL, which was tentatively designated as *qPL3*. Genetic analysis showed that the *qPL3* allele derived from 9311 was completely dominant relative to Nipponbare. Ultimately, *qPL3* was preliminarily located in the physical interval of 909.5 kb flanked by the molecular marker STS3-18 and RM571 via constructing a single-fragment line of chromosome substitution lines. A near-isogenic line carrying *qPL3* locus under Nipponbare background was constructed, clarifying that the allele of *qPL3* derived from 9311 *qPL3* could significantly reduce panicle length, seed setting rate, and tiller number of plants, but did not affect grain number per panicle and plant height.

Key words: rice; panicle length; QTL; genetic effect

水稻作为我国最重要的粮食作物之一, 其产量的提升直接关系到国家粮食安全^[1-2]。已有研究表明, 水稻穗型是决定产量形成的重要因素^[3-6]。穗长是水稻穗子长短的衡量指标, 其长短直接影响着 1

次枝梗和 2 次枝梗的空间分布、每穗粒数、着粒密度、穗轴弯曲弧度等性状, 是决定穗型的关键因素之一^[7-10]。因此, 发掘穗长控制基因对于我国水稻育种及生产具有十分重要的现实意义^[11-12]。

收稿日期: 2024-08-04

基金项目: 江苏省农业科技自主创新项目(CX(23)3093); 江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室开放课题项目(PL202303)

作者简介: 樊丽盈(2001-), 女, 安徽宣城人, 在读硕士, 研究方向: 水稻基因克隆与育种。樊丽盈、李 梦为同等贡献作者。

通信作者: 许作鹏(1985-), 男, 山东临沂人, 副教授, 主要从事水稻产量相关性状的克隆及分子设计育种研究工作。

穗长作为影响水稻产量潜力的重要农艺性状之一,受到了广泛的关注和研究^[13-14]。已有研究表明,穗长是一个数量性状,由多个基因控制,且遗传力低^[15-16]。目前,已报道了250多个穗长 QTL (Quantitative Trait Locus, QTL),其中,部分被精细定位和克隆。ZHANG等^[17]以水稻粳稻品种日本晴(Nipponbare, NP)与籼稻品种 WS3 构建的遗传材料为研究对象,在第6和8号染色体上分别鉴定到1个主效的穗长 QTL,并命名为 *qPL6* 和 *qPL8*。随后采用染色体片段叠代系构建的方法将 *qPL6* 和 *qPL8* 分别精细定位到25、278 kb 的物理区间内^[17-18]。进一步分析表明, *qPL6* 和 *qPL8* 不仅能显著增加植株的穗长、枝梗数和每穗粒数,而且对植株的株高、分蘖数以及结实率等农艺性状无显著影响。XU等^[9]利用以粳稻品种日本晴为受体亲本、9311为供体亲本构建的染色体片段代换系为遗传材料,在第5染色体上精细定位到1个穗长 QTL *qPL5*,位于218.6 kb 物理区间内,同时采用构建近等基因系(Near isogenic lines, NIL)的方式明确了来源于籼稻9311的 *qPL5* 等位基因不仅能显著增加穗长、株高、每穗粒数,而且不改变着粒密度、结实率、千粒质量、分蘖数及抽穗期等农艺性状。LIU等^[19]从穗长较短的粳稻品种秀水79与长穗品种C-堡杂交构建的遗传群体中鉴定到4个穗长 QTL,其中位于第9号染色体上的 *LPI1* 表现出正向加性遗传效应,并被精细定位于90 kb 的物理区间内。一些穗长 QTL 已经被成功克隆,如 *DEP1*、*IPA1*、*PT2/OsGRF4*、*COG1* 等。异三聚体 G 蛋白由 α 、 β 和 γ 共3个亚基组成,控制穗长的主效 QTL *DEP1* 编码 γ 亚基,其富含半胱氨酸区域的缺失改变了 G 蛋白信号的传递,进而影响了基因的表达量,引起穗长和千粒质量等性状改变^[20-21]。*IPA1* 作为控制株型的 QTL,能同时引起植株穗长的改变,该基因编码定位于细胞核的蛋白 OsSPL14,受 *OsmiR156* 调控; *OsSPL14* 基因表达量增加,可使植株表现出大穗、壮秆的表型;进一步研究发现, OsSPL14 可以正向调控 *DEP1* 的表达,进而引起穗长等穗型性状的改变^[21-23]。*PT2/OsGRF4* 是一个调控穗长和粒型的基因,其编码一个生长调控因子,在 *miR396c* 靶位点上的突变可显著提高该基因的表达水平,进而促进细胞分裂和细胞膨大,引起穗长增加、粒型改变等表型^[24]。*COG1* 是一个控制穗型的基因,其编码 MADS 盒基因 *OsMADS17*,粳稻品种 C418 中 5'端调控区域的 65 bp 缺失可引起

COG1 的表达水平改变,进而引起穗长等性状改变^[25]。虽然目前已经定位并克隆了一些调控水稻穗长的 QTL,然而相比目前已鉴定的250多个穗长 QTL,成功克隆的 QTL 很少,并且大多数 QTL 的遗传效应还不明确。因此,仍需进一步挖掘水稻种质资源中的穗长 QTL 并明确其遗传效应,进而为培育高产优质水稻品种提供资源。

本研究中,以前期构建的籼稻品种9311为供体亲本,粳稻品种日本晴为轮回亲本的染色体片段代换系(Chromosome segment substitution line, CSSL) N40为研究材料。采用构建染色体单片段代换系的方法鉴定 N40 携带的导入片段中含有的穗长 QTL,并利用构建 NIL 的方式明确目标基因的遗传效应。研究结果不仅为进一步克隆目标基因奠定了基础,也为分子设计高产品种提供了新的基因资源。

1 材料和方法

1.1 试验材料

粳稻品种为日本晴,籼稻品种为9311,代换系 N40 是以9311为父本、日本晴为母本构建而来,这些材料为扬州大学农学院稻米品质等重要性状的遗传改良与分子育种课题组已有材料。其中,代换系 N40 遗传背景中携带5个导入片段,分别命名为 SL1、SL2、SL3、SL4、SL5。

1.2 试验材料种植

试验材料夏天种植在江苏省扬州市邗江区槐泗镇林桥村安宁组试验田,冬天海南繁种时种植在海南陵水扬州大学试验基地。种植时单株插秧,每行10株,株行距为15 cm × 25 cm。所有染色体单片段代换系和叠代系均种植6行。

1.3 遗传群体构建

2018年夏天水稻生长季以 N40 为母本与日本晴杂交,获得的杂交种后冬天在海南繁种。2019年鉴定到携带导入片段 SL1、SL2、SL3、SL4、SL5 的染色体单片段代换系。2020年正季考察5个代换系的穗长,结合基因型与穗长表型确定穗长 QTL 所在的导入片段。同时配制 N40-1/NP 组合并获得杂交种,同年冬天在海南繁种。2022年获得覆盖目标基因的染色体片段叠代系,并考察穗长等农艺性状。

1.4 主要农艺性状测定

首先选取除边行外的15株单株,并标记它们的主茎穗,待抽穗后,考察穗型相关性状如穗长、每穗粒数等。籽粒灌浆结束后测量植株的株高、分蘖数及结实率。其中,抽穗期是统计从播种日期开始

到 1/2 以上水稻株系稻穗抽穗所经历的天数;株高是测定植株从地面至最高穗顶端的长度;穗长是测定穗颈节至穗顶的长度(不含芒长);结实率是统计每穗实粒数与每穗总粒数的比值;分蘖数则仅统计有效分蘖数。

1.5 分子标记的开发

构建染色体单片段叠代系及 QTL 定位过程中

利用的分子标记分为两类:SSR 标记和 InDel 标记。SSR 标记选自 Gramene 网站(<https://www.gramene.org/>),InDel 标记是基于 NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)数据库中提供的籼、粳稻序列间的差异,利用 Primer 6.0 软件设计。本研究利用的分子标记由南京擎科生物有限公司进行合成,具体信息见表 1。

表 1 本研究利用的分子标记
Tab.1 Molecular markers utilized in this study

标记 Marker	正向引物(5'-3') Forward primer(5'-3')	反向引物(5'-3') Reverse primer(5'-3')
RM6836	TTGTTGTATACCTCATCGAC	AGGGTAAGACGTTTAACTTG
RI05166	CAGCTGCTGCAGAGATAAGC	AGCGAGGCAATCTTCAATGT
STS11-19	ACGGTCGCTAGTATGTCCTG	CCTCGATAATGCACCTAAAT
chr1106	CCCCAGCCTTCTATTTCTTTC	CACTACACTGACCATGCCACC
STS3-1	CCACCTGCATCAAAGAATTA	ATTACCTGTACGAATGCGAT
STS3-2	CTCCTAGGACTTGTGAACC	GCATTTCCAACAGATCAAAG
STS3-3	CTTGTATTGCTGTACCCTAAGTTTT	CCATAAGTGTGCGACATTTCA
STS3-4	GGTTAAAGGGAGGACACCACTCG	TCTAGCCAGGCATGACAAGAACC
STS3-5	ATGGACAAAAATACAGCACC	GCTTCGAGAGCATTGTGATC
STS3-9	TTAATTGACTGACTGGTGGC	AAAAATTACATGACTGCGTG
STS3-11	AGTACTCGAACGAGAACC	TCTCCTATTAACCCACTCG
STS3-18	ATCACCATGCACCTGCTA	CCTGTCCATGTGCTTACTG
STS3-21	TCACACTTATTGTGCTCCAA	TGTTTATCTGGACAACGTGA
STS3-25	GCAATTTTTATGAGCAAACC	ATGGGTAAATCTTGTGTGTC
STS11-19	ACGGTCGCTAGTATGTCCTG	CCTCGATAATGCACCTAAAT
RM571	GGAGGTGAAAGCGAATCATG	CCTGCTGCTCTTTCATCAGC

1.6 DNA 提取及基因型鉴定

水稻插秧 30 d 后,田间摘取新鲜的叶片,并参照 CTAB 方法提取水稻基因组 DNA^[26]。随后利用分子标记进行聚合酶链式反应(PCR)扩增目标片段。PCR 反应体系为 20 μ L 体系,其中模板 DNA 1.0 μ L, TapMix 10.0 μ L, ddH₂O 9.0 μ L。PCR 扩增程序为:95 $^{\circ}$ C 预变性 5 min;94 $^{\circ}$ C 变性 50 s, 50~60 $^{\circ}$ C 退火 40 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 40 s, 32 个循环;72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min, 18 $^{\circ}$ C 保温。PCR 反应结束后,利用 3% 琼脂糖凝胶对目标片段进行检测,并在凝胶成像仪上成像。

1.7 QTL 定位

利用单因素方差分析对各染色体片段叠代的穗长进行差异显著性分析,以 $P < 0.01$ 为阈值,当 P 值低于 0.01 时则认为导入的供体片段上携带 1 个 QTL。QTL 命名的规则参照 MCCOUCH 等^[27]报道的方法。

1.8 数据分析

本研究利用 SPSS 23.0 软件中的独立样本 t 测

验对数据进行差异显著性分析,其他数据利用 Excel 2013 进行分析。

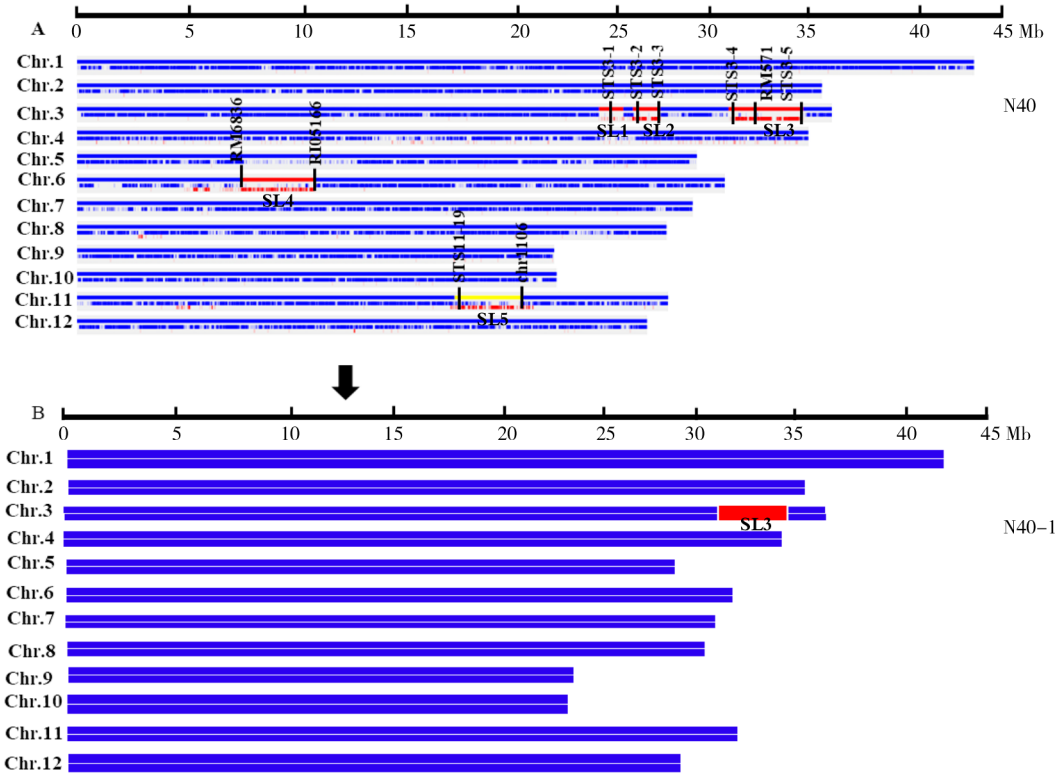
2 结果与分析

2.1 *qPL3* 的鉴定

前期研究利用籼稻品种 9311 为供体、粳稻品种日本晴为受体构建了一套包含 125 个系的染色体片段代换系群体^[28-29],其中代换系 N40 的穗长为 19.15 cm,较受体亲本日本晴的穗长(21.90 cm)极显著降低,推测 N40 携带的导入片段中可能含有控制穗长的 QTL。如图 1 所示,通过分析 N40 的遗传背景发现,其携带 5 个导入片段,分布在第 3、6、11 号染色体上,其中,第 3 号染色体上有 3 个导入片段。根据导入片段的数目,将导入片段分别命名为 SL1、SL2、SL3、SL4、SL5。根据导入片段的物理位置,分别在 5 个导入片段的两端或中央选取 1~3 对具有良好多态性的分子标记,对导入片段进行验证。基因型检测与高通量测序获得的导入片段的物理位置一致。为定位代换系 N40 携带的导入

片段中含有的穗长 QTL,利用 10 对分子标记检测了 N40/NP 的 F₂ 分离群体中约 500 个单株,构建了

5 个仅含一个导入片段的染色体单片段代换系,其中代换系 N40-1 仅含有 SL3 导入片段。



红色为 9311 基因型,蓝色为日本晴基因型,黄色为杂合基因型

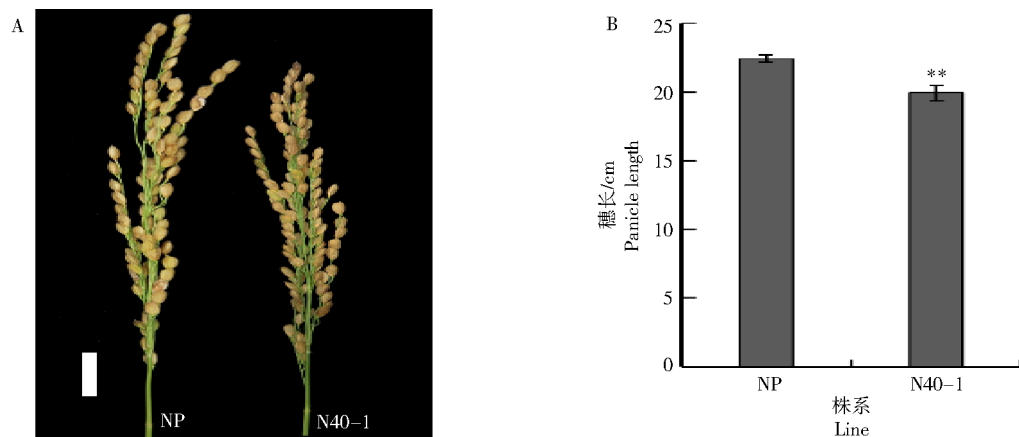
Red represented the 9311 genotype, blue signified the Nipponbare genotype, and yellow indicated a heterozygous genotype

图 1 代换系 N40 与单片段代换系 N40-1 的遗传背景分析

Fig.1 Genetic background analysis of substitution line N40 and single segment substitution line N40-1

为定位 N40 携带的导入片段中含有的穗长 QTL,测定了 5 个染色体单片段代换系的穗长,结果如图 2 所示,N40-1 的穗长为 19.94 cm,较受体亲本日本晴的穗长(22.42 cm)极显著变短($P < 0.01$),缩短的幅度为 11.06%。其他 4 个系的穗长分别为

21.06、21.26、21.07、21.65 cm,差异显著性分析结果表明,这 4 个系的穗长与日本晴的穗长无显著差异。由此推测,代换系 N40-1 携带的导入片段中含有控制穗长 QTL,暂时命名为 *qPL3*。



A. 穗型表型,bar=1.5 cm;B.N40-1 和 NP 的穗长统计分析;**表示在 0.01 水平差异极显著

A. Panicle shape phenotype, bar = 1.5 cm; B. Statistical analysis of panicle length for N40-1 and NP; ** indicated extremely significant difference at the 0.01 level

图 2 代换系 N40-1 与受体亲本 NP 穗长统计分析

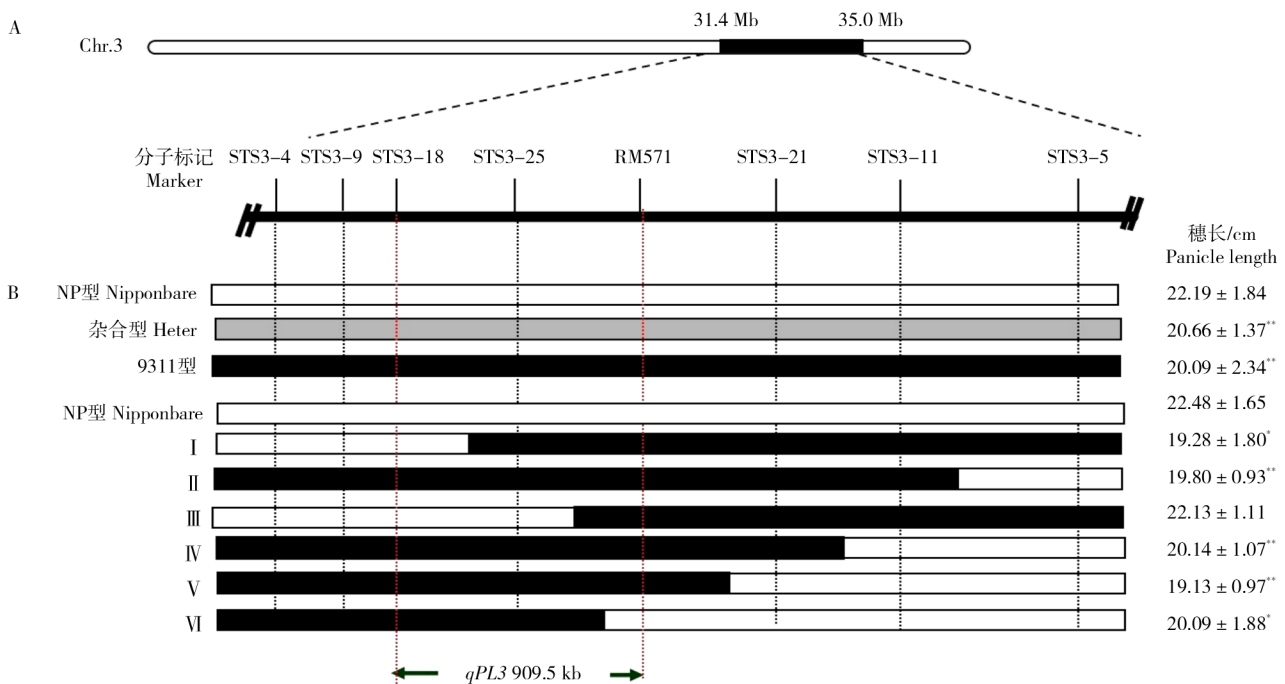
Fig.2 Statistical analysis of the panicle length between the substitution line N40-1 and receptor parent NP

2.2 *qPL3*的遗传分析和定位

代换系 N40 的高通量测序结果表明,SL3 在第 3 号染色体上物理位置为 31.4~35.0 Mb(图 3-A)。为定位片段中所携带的穗长基因,以染色体单片段代换系 N40-1 与受体亲本日本晴杂交并自交衍生的 1 189 个单株为材料,利用分子标记 STS3-4, STS3-5 和 STS3-6 检测这些单株的基因型。根据基因型检测的结果,随机选取 3 个标记间为日本晴基因型(NP 型)、9311 基因型(9311 型)以及双亲基因型(Heter 型)的单株各 30 株进行穗长表型鉴定。由图 3-B 可知,9311 型和 Heter 型植株的穗长较 NP 型植株的穗长极显著($P < 0.01$)或显著($P < 0.05$)

缩短,该结果表明,分子标记 STS3-4 和 STS3-5 与 *qPL3* 连锁,且来源于 9311 的 *qPL3* 等位基因为显性基因。

为进一步定位 *qPL3*,利用分子标记 STS3-4 和 STS3-5 分析 N40-1/NP 分离群体中的 1 500 个单株基因型,共筛选到 65 株重组类型单株。随后在分子标记 STS3-4 和 STS3-5 间开发了 6 对具有多态的分子标记,并利用它们对基因型重组的单株进行了基因型分析,构建了 6 类覆盖目标基因的染色体片段叠代系(I-VI)。最后结合穗长表型及基因型分析将 *qPL3* 初步定位在分子标记 STS3-18 与 RM571 之间,物理距离约为 909.5 kb(图 3-B)。



A. 初步推测 *qPL3* 位于 Chr.3 的导入片段 SL3 上,片段大小约 3.6 Mb; B. 基于染色体单片段叠代系构建和穗长鉴定,初步将 *qPL3* 基因定位在分子标记 STS3-18 和 RM571 间;黑色代表 9311 基因型(9311 型),白色代表 NP 基因型,灰色代表双亲基因型(Heter 型);*表示在 0.05 水平差异显著,**表示在 0.01 水平差异极显著

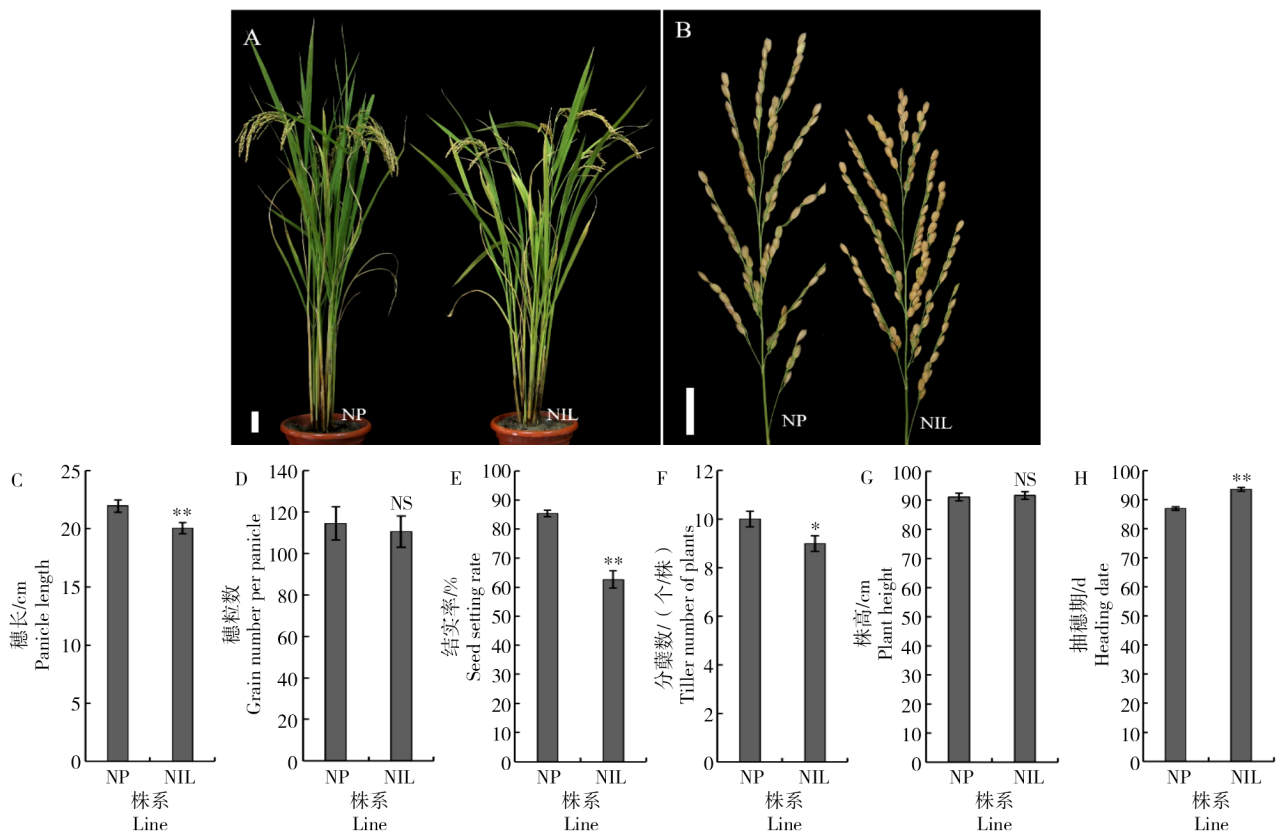
A. It was preliminarily hypothesized that the *qPL3* quantitative trait locus(QTL) was situated on the introduced segment SL3 of chromosome 3, which was approximately 3.6 megabases in size; B. Based on the development of chromosome segment substitution lines and the identification of panicle length, the *qPL3* gene was tentatively mapped to the genomic region between the molecular markers STS3-18 and RM571; Black denoted the 9311 genotype(referred to as the 9311 type), white signified the Nipponbare genotype, and gray indicated the heterozygous parental genotype (Heter type). * indicated significant difference at the 0.05 level, ** indicated extremely significant difference at the 0.01 level

图 3 *qPL3* 基因的初步定位
Fig.3 Preliminary mapping of the *qPL3* gene

2.3 *qPL3*遗传效应的分析

为了系统分析 *qPL3* 的遗传效应,采用分子标记辅助选择的方法构建了日本晴背景下携带 1.67 Mb 导入片段(位于分子标记 STS3-4 和 RM571 之间)的 NIL(图 4-A 和 B)。NIL 及日本晴植株的农艺性状测定结果表明,与受体亲本日本晴相比,NIL 的株高和每穗粒数无显著差异(图 4B-D 和 G),但结实率及分蘖数较日本晴显著降低($P <$

0.05),降低的幅度分别为 26.64% 和 10.00%(图 4-B, E-F);植株抽穗期较日本晴显著的推迟($P < 0.05$),推迟的天数约为 7 d(图 4-H)。以上结果表明,来源于 9311 的 *qPL3* 能极显著降低水稻植株的穗长,但并不影响穗粒数以及株高。进一步分析 NIL 导入片段携带的已知功能基因,发现导入片段 SL3 上携带已克隆抽穗期基因 *Hd6*,推测 NIL 植株抽穗期延迟主要由于其携带 9311 型 *Hd6* 引起^[30]。



A. 植株表型, bar=5 cm; B. 穗型表型, bar=2 cm; C、D、E、F、G、H 分别为穗长、穗粒数、结实率、分蘖数、株高以及抽穗期分析; *表示在 0.05 水平差异显著, **表示在 0.01 水平差异极显著

A. Plant phenotype, bar = 5 cm; B. Panicle shape phenotype, bar = 2 cm; C, D, E, F, G, H were the analysis of panicle length, grain number per panicle, seed setting rate, tiller number, plant height, and heading date; * indicated significant difference at the 0.05 level, ** indicated extremely significant difference at the 0.01 level

图 4 NIL-*qPL3*⁹³¹¹ (NIL) 的农艺性状统计分析

Fig.4 Statistical analysis of the agronomic traits of NIL-*qPL3*⁹³¹¹ (NIL)

3 结论与讨论

穗型是水稻重要农艺性状,与水稻的产量密切相关,进一步分析NIL导入片段携带的已知功能基因穗长是影响穗型的关键因子之一。近年来,虽然在穗长的遗传调控分子机理方面取得了一定的进展,鉴定并克隆了一些基因/QTL,但由于缺乏对相关基因遗传效应的系统评价,且大多数基因存在“一因多效”的遗传效应,造成育种实践中可以直接利用的穗长基因较少^[31]。因此,进一步定位与穗长发育相关的基因/QTL,并明确目标基因的遗传效应,不仅有助于进一步阐明穗长调控的遗传机制,还对培育高产水稻品种具有重要的指导意义。

染色体单片段代换系与受体亲本之间在遗传背景上只有一个代换片段的差异,可以用来进行多年、多点、多次重复试验。用于QTL定位时,其简单的遗传背景可以有效消除其他QTL的干扰,再次通过回交即可以构建染色体单片段叠代系,进行QTL的精细定位,近年来已被广泛用于QTL的精

细定位及图位克隆^[32-34]。本研究在鉴定穗长QTL时,同样利用构建染色体单片段代换系的方法,将N40中的携带穗长QTL定位在第3号染色体导入的供体片段中,并命名为*qPL3*。已有研究表明,通过构建染色体单片段叠代系的方法并结合后代测验是定位QTL的有效方法^[9,18]。本研究中,穗长是典型的数量性状,遗传力低,受环境影响大。为进一步定位*qPL3*,同样采用构建了覆盖目标基因染色体单片段叠代系的方法定位目标QTL。本研究表明,最终结合基因型和表型将*qPL3*基因定位于分子标记STS3-18与RM571之间,物理距离约为909.5 kb的物理区段内。由水稻基因组注释网站(http://rice.uga.edu/annotation_pseudo_current.shtml)信息可知,该定位区段内未见已报道的控制穗长或穗型等相关性状的基因,由此推测,本研究中定位的*qPL3*为新的控制穗长基因,后续将进一步通过构建覆盖目标基因染色体片段叠代系的方法精细定位目标基因。

已有研究表明,构建携带目标基因的NIL是评

价基因遗传效应的有效方法^[35]。本研究在基因定位的过程中结合分子标记辅助选择构建了NP背景下携带9311 *qPL3*位点的NIL。通过对NIL植株农艺性状测定发现,在日本晴背景下来源于籼稻9311 *qPL3*的等位基因能极显著降低植株的穗长,但并不影响穗粒数和株高。前期研究中报道的穗长基因大多会影响株高,如*qPL5*、*LP1*等除了引起穗长改变外,还可显著的增加株高^[9]; *qPA1*可显著降低植株穗长和株高^[36],基因功能研究表明该基因即为半矮秆基因*sd1*的等位基因。与之不同的是,本研究籼稻9311 *qPL3*等位基因对植株的株高并无显著影响,该遗传效应与*qPL6*的遗传效应类似^[17]。此外,部分穗长基因也会影响穗粒数及粒型相关性状,如*OsGRF4*、*COG1*等基因除引起穗长改变外,还可引起穗粒数及粒型的变化^[24,37]。本研究*qPL3*基因并不影响植株的每穗粒数,推测原因可能是该基因主要影响穗轴的伸长,对1、2级枝梗及颖花发育无显著影响。由此推测*qPL3*在定向改良水稻的穗长方面有较好的应用潜力。后续我们将采用分子标记辅助选择的方法构建不同遗传背景下携带9311 *qPL3*的NIL,进而系统评价*qPL3*的遗传效应。

已有研究表明,穗长的发育与植株的抽穗期等性状存在遗传相关性。一般而言,抽穗期与穗长呈正相关,主要原因为抽穗期推迟可形成更多的生物产量与经济产量,进而可引起穗长改变,如*Ghd7*和*Ghd8*等基因在控制植株抽穗期同时还正向调控穗长的发育^[21,38-39]。本研究中,NIL的抽穗期较受体亲本显著推迟。分析NIL导入片段发现,NIL携带的导入片段对应物理位置是31424853—33096621 bp,该区间内携带已克隆的水稻抽穗期基因*Hd6*^[29]。已有研究表明,来源于籼稻9311的*Hd6*等位基因可借助有功能的*Hd1*(日本晴携带有功能的*Hd1*)延迟抽穗期^[40-42],由此推测NIL抽穗期推迟可能是由于NIL携带9311 *Hd6*等位基因而引起^[29]。值得关注的是,尽管NIL的抽穗期推迟,但NIL植株的穗长却显著降低,该结果与已报道的*Ghd7*和*Ghd8*等抽穗期基因可增加穗长的遗传效应不同,该结果进一步证明了*qPL3*对穗长具有显著的调控作用。后续将进一步构建携带更小供体片段的NIL来系统评价目标基因对抽穗期的影响。此外,NIL农艺性状测定结果表明,NIL植株结实率与分蘖数均发生改变,该结果与前期报道穗长基因均不同^[9]。对于结实率与分蘖数的改变是否由*qPL3*引起或是由其他基因引起仍然有待进一步研究。

综上所述,本研究鉴定的*qPL3*为新的穗长基因,研究结果不仅为进一步克隆目标基因奠定了基础,也为分子设计高产品种提供了新的基因资源。

参考文献:

- [1] 刘宁宁,武子茜,孟令媛,等. 优质高产水稻栽培技术分析[J]. 南方农业,2019,13(32):35-36.
LIU N N, WU Z Q, MENG L Y, et al. Analysis on cultivation techniques of high quality and high yield rice[J]. South China Agriculture, 2019, 13(32): 35-36.
- [2] 朱超宇,胡程翔,朱哲楠,等. 水稻穗部性状QTL定位及候选基因分析[J]. 植物学报,2024,59(2):217-230.
ZHU C Y, HU C X, ZHU Z N, et al. Mapping of QTLs associated with rice panicle traits and candidate gene analysis[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2024, 59(2): 217-230.
- [3] 张云辉,张所兵,林静,等. 长穗型水稻地方品种中穗长QTL的挖掘与定位[J]. 分子植物育种,2018,16(12):3967-3972.
ZHANG Y H, ZHANG S B, LIN J, et al. Mining and mapping of QTLs for panicle length from a long-panicle type Landrace rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(12): 3967-3972.
- [4] SONG X G, MENG X B, GUO H Y, et al. Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size[J]. Nature Biotechnology, 2022, 40(9): 1403-1411.
- [5] SOWMYA B, BADRI J, ESWARI K K B, et al. Panicle architecture in enhancing grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. International Journal of Environment and Climate Change, 2023, 13(11): 4269-4278.
- [6] 尚江源,淳雁,李学勇. 水稻穗长基因*PAL3*的克隆及自然变异分析[J]. 植物学报,2021,56(5):520-532.
SHANG J Y, CHUN Y, LI X Y. Map-based cloning and natural variation analysis of the *PAL3* gene controlling panicle length in rice[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2021, 56(5): 520-532.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] XU Z P, LI M, DU Y Y, et al. Characterization of *qPL5*: a novel quantitative trait locus (QTL) that controls panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Molecular Breeding, 2022, 42(11): 70.
- [10] 陈志爱,岳红亮,丁颖,等. 水稻穗长研究进展[J]. 大麦与谷类科学,2022,39(4):8-13.
CHEN Z A, YUE H L, DING Y, et al. Research progress on rice panicle length[J]. Barley and Cereal Sciences, 2022, 39(4): 8-13.
- [11] 陈志爱. 水稻穗长QTL *qPL5*和抽穗期QTL *qHd2-1*的定位与效应分析[D]. 扬州:扬州大学,2021.
CHEN Z A. Location and effect analysis of QTL *qPL5* for panicle length and QTL *qHd2-1* for heading stage in rice[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2021.
- [12] 吴心成,桂金鑫,刘瑶,等. 水稻穗长全基因组关联分析[J/OL]. 分子植物育种, 1-13[2024-11-20]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230703.1558.028.html>.
WU X C, GUI J X, LIU T, et al. Genome-wide association

- study for panicle length in rice[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 1-13[2024-11-14]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230703.1558.028.html>.
- [13] 淳雁,李学勇. 水稻穗型的遗传调控研究进展[J]. *植物学报*, 2017, 52(1):19-29.
CHUN Y, LI X Y. Research progress in genetic regulation of rice panicle architecture[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(1):19-29.
- [14] 刘坚,陶红剑,施思,等. 水稻穗型的遗传和育种改良[J]. *中国水稻科学*, 2012, 26(2):227-234.
LIU J, TAO H J, SHI S, et al. Genetics and breeding improvement for panicle type in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2012, 26(2):227-234.
- [15] 祝小雅,闫蕴韬,桂金鑫,等. 基于全基因组关联分析的水稻穗长 QTL 定位及其候选基因分析[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2024, 50(4):1-9.
ZHU X Y, YAN Y T, GUI J X, et al. Panicle length QTL mapping and candidate gene analysis based on genome-wide association analysis in rice[J]. *Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences)*, 2024, 50(4):1-9.
- [16] 张友. 水稻穗型和粒型 QTL 定位[D]. 南京:南京农业大学, 2020.
ZHANG Y. QTL mapping of panicle type and grain type in rice [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020.
- [17] ZHANG L, WANG J J, WANG J M, et al. Quantitative trait locus analysis and fine mapping of the *qPL6* locus for panicle length in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(6):1151-1161.
- [18] ZHANG L, ZOU Y T, BIAN Z, et al. Fine mapping and candidate gene prediction of the quantitative trait locus *qPL8* for panicle length in rice[J]. *Phyton*, 2021, 90(3):789-802.
- [19] LIU E B, LIU Y, WU G C, et al. Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:596.
- [20] LIU Q, HAN R X, WU K, et al. G-protein $\beta\gamma$ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1):852.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] WANG S S, WU K, QIAN Q, et al. Non-canonical regulation of SPL transcription factors by a human OTUB1-like deubiquitinase defines a new plant type rice associated with higher grain yield[J]. *Cell Research*, 2017, 27(9):1142-1156.
- [24] SUN P Y, ZHANG W H, WANG Y H, et al. OsGRF4 controls grain shape, panicle length and seed shattering in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(10):836-847.
- [25] LI Y J, WU S, HUANG Y Y, et al. OsMADS17 simultaneously increases grain number and grain weight in rice[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1):3098.
- [26] ROGERS S O, BENDICH A J. Extraction of DNA from plant tissues[M]//Plant molecular biology manual. Dordrecht: Springer Netherlands, 1989:73-83.
- [27] MCCOUCH S R, CGSNL. Gene nomenclature system for rice [J]. *Rice*, 2008, 1(1):72-84.
- [28] XU Z P, MIAO Y X, CHEN Z A, et al. Identification and fine mapping of *qGN1c*, a QTL for grain number per panicle, in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(9):129.
- [29] YAMAMOTO T, LIN H, SASAKI T, et al. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny[J]. *Genetics*, 2000, 154(2):885-891.
- [30] ENDO-HIGASHI N, IZAWA T. Flowering time genes *Heading date 1* and *Early heading date 1* together control panicle development in rice[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2011, 52(6):1083-1094.
- [31] 姚晓云,李清,刘进,等. 不同环境下水稻株高和穗长的 QTL 分析[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(3):407-414.
YAO X Y, LI Q, LIU J, et al. Dissection of QTLs for plant height and panicle length traits in rice under different environment[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(3):407-414.
- [32] XU Z P, DU Y Y, LI X X, et al. Identification and fine mapping of a fertility restorer gene for wild abortive cytoplasmic male sterility in the elite indica rice non-restorer line 9311[J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(3):887-894.
- [33] ZHANG H G, LI X X, XU Z P, et al. Precise genetic mapping of *Rf₁₈(t)*, a new fertility restorer gene from 'Nipponbare' for wild abortive cytoplasmic male sterility in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(8):2687-2698.
- [34] ZHANG H G, WANG R X, XU Z P, et al. Mapping and validation of quantitative trait loci that confer resistance to rice black-streaked dwarf virus disease in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Euphytica*, 2021, 217(8):156.
- [35] DING X P, LI X K, XIONG L Z. Evaluation of near-isogenic lines for drought resistance QTL and fine mapping of a locus affecting flag leaf width, spikelet number, and root volume in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(5):815-826.
- [36] SU S, HONG J, CHEN X F, et al. Gibberellins orchestrate panicle architecture mediated by DELLA-KNOX signalling in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(11):2304-2318.
- [37] WEI Z Y, ZHANG H Y, FANG M, et al. The Dof transcription factor COG1 acts as a key regulator of plant biomass by promoting photosynthesis and starch accumulation[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(11):1759-1772.
- [38] XU Z P, LI S C, ZHANG C Q, et al. Genetic connection between cell-wall composition and grain yield *via* parallel QTL analysis in indica and Japonica subspecies[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1):12561.
- [39] 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.
- [40] HU Z, YANG Z P, ZHANG Y, et al. Autophagy targets Hd1 for vacuolar degradation to regulate rice flowering[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(7):1137-1156.
- [41] SUN K L, HUANG M H, ZONG W B, et al. Hd1, Ghd7, and DTH8 synergistically determine the rice heading date and yield-related agronomic traits[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5):437-447.
- [42] YOUNG S L, JIUNG J, YOUNGJUN M. Allelic combinations of *Hd1*, *Hd16*, and *Ghd7* exhibit pleiotropic effects on agronomic traits in rice[J]. *G3(Bethesda, Md.)*, 2024, 14(3):jkad300.