

水稻穗粒数及相关性状的遗传研究进展

肖应辉, 周倩倩, 罗丽华

(湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128)

摘 要: 大穗是水稻高产品种选育的主攻方向, 揭示大穗形成遗传机制是品种选育的理论基础。综述水稻穗粒数基因/QTL 定位和克隆以及与穗粒数有关的穗长、一次枝梗数和二次枝梗数等性状的遗传研究进展。

关 键 词: 水稻; 穗粒数; 穗长; 枝梗数; 遗传

中图分类号: S511.032

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2013)03-0221-07

Research progresses on the genetics of the grains number per panicle and its related traits in rice

XIAO Ying-hui, ZHOU Qian-qian, LUO Li-hua

(College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: To breed rice variety with larger panicle is one of objective in rice breeding program. It is necessary that to elucidate the genetic mechanisms of the larger panicle formation for high-yield rice breeding. In this paper, the research progresses on gene/QTL mapping and cloning for the grains number per panicle (GNP) were reviewed, and the QTL mapping for grain length, the primary branch number and the second branch number were also introduced. Three aspects including the mining of rice gene related to larger panicle, the methods for improve the precise of the gene mapping and the QTL's application on rice breeding, were also discussed.

Key words: rice; grains number per panicle; panicle length; number of branch; genetic

国内外曾针对不同生态区域提高水稻单位面积产量提出过不同的育种思路和设想。如日本^[1]早在 1981 年就提出通过提高穗重来达到增产目的的水稻超高产育种设想; 国际水稻研究所^[2]在 1989 年提出少蘖大穗模式的“超级稻”育种计划; 黄耀祥^[3]提出矮生早长或丛生快长的高产育种计划; 杨守仁^[4]针对北方粳稻提出“直立大穗”模式; 周开达^[5]提出亚种间重穗型杂交稻超高产育种思路; 袁隆平^[6]提出“高冠层、矮穗层、中大穗、高度抗倒”的超高产新株型模式。这些高产育种思路在具体技术上各有特色, 但均以增加穗粒数、提高穗重, 从而提高产量为技术核心。

稻穗是水稻产量的最终表达部位, 其穗部性状在产量构成中占有重要地位。在水稻产量的构成因素中, 单位面积有效穗数和结实率的变幅较大, 可以通过合理的栽培措施实现调控, 而粒重性状相对稳定, 主要受遗传因子控制。较之前三者, 穗粒数既受遗传因素控制, 同时在不同栽培环境中的变化又相对较大, 是进一步提高水稻产量潜力最大的因素, 因此, 在品种选育和栽培调控两方面均倍受关注。自 20 世纪 90 年代以来, 当水稻产量达到较高水平时, 通过增加穗数来提高产量的潜力有限, 而增加每穗颖花数, 即培育大穗型水稻品种就成为高产水稻品种选育的主攻方向之一^[7-9]。

收稿日期: 2013-02-08

基金项目: 国家“863”计划项目(2012AA101103); 湖南农业大学作物栽培学与耕作学学科青年基金项目(2011-6)

作者简介: 肖应辉(1970—), 男, 湖南涟源人, 博士, 研究员, 主要从事水稻遗传育种研究, xiao_yh@yahoo.com.cn

1 水稻穗粒数及其相关性状

水稻穗粒数, 又称每穗颖花数, 是指单个稻穗上着生的籽粒(颖花)数。稻穗为圆锥花序, 籽粒(颖花)直接着生在枝梗上, 而后者又呈圆锥状分布在穗轴上, 因此, 水稻穗轴长度(穗长)、枝梗数等均与单穗粒数多少有关。

穗长直接决定其着生的枝梗数, 进而影响穗粒数。大量研究^[10-12]表明, 随着穗长增加, 枝梗数也呈增加趋势, 单穗粒数随之增加。张玉屏等^[13]通过对不同穗型杂交稻的研究, 发现穗长与颖花数呈极显著正相关, 大穗型品种的穗长明显长于小穗型品种, 指出穗长是影响每穗粒数的关键因素。曾宪平等^[14]分析了 2001—2010 年四川省审定水稻品种的产量构成, 发现随育种时期推进, 穗长呈上升趋势, 与穗粒数及产量增加趋势一致。

枝梗数是影响穗粒数的又一重要因素。多数研究认为, 一次枝梗数、二次枝梗数均与每穗粒数呈极显著正相关, 其中尤以二次枝梗数作用最大。徐正进等^[15]分析辽宁 21 世纪初育成水稻品种(系)的产量构成, 发现产量与每穗粒数、结实率、一次枝梗粒数、二次枝梗粒数、着粒密度及经济系数呈显著或极显著正相关, 其中与每穗粒数关系最密切, 而后者主要由二次枝梗上着粒数决定。曾勇军等^[16]分析了长江中下游双季稻高产株型特征, 发现不论是早稻还是晚稻类型, 高产品种通常表现为穗长较长、一次枝梗和二次枝梗数目多。刘传光等^[17]研究了华南地区自矮化育种以来的 65 个主栽品种产量和株型性状的演变规律, 发现随品种产量的提高, 品种由大粒穗数型向小粒大穗型演进, 一次枝梗数、二次枝梗数和每穗粒数呈线性增加趋势。由此可见, 不论是北方粳稻, 还是长江中下游或华南地区的籼稻品种, 枝梗数和每穗粒数对于提高水稻产量均有重要作用。

2 水稻穗粒数相关性状的遗传

经典遗传学研究表明, 水稻大多数农艺性状特别是产量性状属于数量性状, 与穗型大小相关的每穗粒数、穗长和枝梗数等性状也不例外。一般认为, 在穗型相关性状中, 穗长和一次枝梗数遗传力

较高, 二次枝梗数遗传力较低, 而穗粒数遗传力介于其间^[18-19]。大多研究^[20-22]认为, 水稻的每穗粒数和枝梗数的遗传往往表现为主基因和多基因控制的质量-数量性状遗传模式。

近 20 年来, DNA 分子标记技术和遗传统计模型的快速发展, 推动了数量性状基因座定位的研究进程。目前, 国内外已有利用不同遗传群体进行水稻穗型相关性状遗传研究的大量报道, 一般认为这些性状遗传基础复杂, 受多基因控制, 与经典遗传学研究结论一致。通过现代生物技术, 将控制这些穗型相关性状的基因较精细地定位于基因组上, 并实现了部分基因的分离克隆, 为通过转基因或分子标记辅助选择技术培育符合育种目标的水稻新品种提供了技术基础。

2.1 每穗粒数的遗传

2.1.1 每穗颖花(粒)数 QTL 初定位

由于穗粒数在产量构成中的重要性, 关于每穗粒数基因/QTL 定位研究的报道较多。根据 Gramene 网站的信息, 截止至 2013 年 1 月, 共检测到 533 个穗粒数相关 QTL, 包括 353 个以“spikelet number”为性状名称和 180 个以“grain number”为性状名称的 QTL^[23]。这些研究涉及到遗传群体 27 个, 包括 F₂ 群体、回交(backcross)群体、加倍单倍体(doubled haploid, DH)群体、重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体和回交重组自交系(backcross inbred lines, BIL)群体。根据文献信息对上述 533 个 QTL 进行归类整合, 发现控制穗粒数的 QTL 有 333 个, 在不同群体中的分布不等, 其中在 Lemont/Teqing 重组自交系群体中检测到的穗粒数 QTL 最多。这些 QTL 在不同染色体上的分布也不等, 其中第 10 染色体上分布最少, 仅有 8 个; 而第 1 染色体上最多, 为 52 个。追踪该网站文献, 所报道的穗粒数 QTL 均源于 2006 年前发表文献, 并且这些文献中对相关性状 QTL 的定位精度相对较低。

2006 年后, 国内外相继有利用栽培稻/野生稻、籼稻/粳稻、籼稻/籼稻和粳稻/粳稻构成遗传群体, 进行穗粒数 QTL 定位的大量报道。Fu 等^[24]鉴定了来自 Yuanjiang 普通野生稻的 4 个穗粒数

QTL, 其中位于第1和第3染色体的2个QTL表现为增加每穗粒数。Kovi等^[25]检测到位于第10染色体RM1375标记附近的穗粒数QTL能在不同季节稳定表达,并同时作用于穗长。Liang等^[26]分别采用协青早B/9308重组自交系及其与两亲本的回交群体为材料,分别在第3和第6染色体上检测到稳定表达的 $qSPP3$ 和 $qSPP6$ 。Wang等^[27]采用基于测序分析的9311/nipponbare重组自交系群体,检测到4个穗粒数QTL,分布在第1、第6和第8染色体上。Terao等^[28]采用一套回交重组自交系,在第6染色体11 kb的染色体区间将控制穗粒数的基因分解为2个,其中1个通过控制一次枝梗数对穗粒数起作用;另一个基因 HII 则可能通过调控维管组织系统的形成,进而作用于穗原基的分化和发生。

2.1.2 每穗颖花(粒)数QTL精细定位

由于F₂、DH和RIL等群体遗传背景复杂,QTL定位精度一般在10 cM以上,难以达到克隆QTL和分子标记辅助选择育种的目的^[29]。近年,科学家们提出了利用高代回交(advanced backcross)群体、剩余杂合体(residual heterozygous lines)群体、QTL近等基因系(QTL-near isogenic lines)群体和染色体片段置换系(chromosome segment substitution line)群体进行QTL定位的方法,使QTL定位精度大幅提高。这些遗传群体已被广泛应用于穗粒数QTL精细定位。

高代回交群体遗传背景差异小,仅在目标基因/QTL位点分离,能提高QTL定位精度。Cai等^[30]采用Teqing和YuetaiB为背景的BC₅F₂和BC₄F₂群体,将来自Lemont的每穗颖花数QTL定位在第8染色体上31.4 kb的染色体区间,测序分析预测其候选基因编码组蛋白CCAAT盒结合转录因子。Zhang等^[31]在采用重组自交系初定位基础上,通过连续回交构建高代回交分离群体,在第1、2、3和7染色体上获得了与4个穗粒数QTL遗传距离分别为0.5、0.6、0.8和0.7 cM的分子标记,该研究还发现,在高代回交群体中,每个QTL对于每穗颖花数的贡献率都在50%以上,远大于其在重组自交系群体中的表现。Liu等^[32]采用Minghui63/Teqing重组自交系群体,在第3染色体RM3400~

RM3646区间检测到 $SPP3a$ 和 $TGW3a$,RM3436~RM5995区间检测到 $TGW3b$ 和 $SPP3b$,均为同时控制千粒重和穗粒数的QTL;采用BC₃F₂群体,将 $TGW3b$ 和 $SPP3b$ 定位于2.6 cM的染色体区间,后者能解释穗粒数29.1%的变异,其遗传效应使穗粒数增加11.89粒。

在分离的遗传群体中,部分个体目标基因所在染色体区段杂合,而基因组其他区域基本纯合,这样的株系或单株称之为剩余杂合体,其自交分离的群体因仅在目标基因位点发生分离,提高了QTL定位的精度。Du等^[33]采用Zhenshan97B/Milyang46重组自交系F₇群体的1个剩余杂合体建立F₂:3家系,在第6染色体短臂RM587~RM19784区间,发现同时控制穗数、每穗实粒数、总颖花数、每穗实粒数、结实率、千粒重和单株产量的QTL。Gong等^[34]进一步在RM111~RM19784区间将控制每穗颖花数的QTL分解为2个。樊叶杨等^[35]则将其其中1个QTL精细定位于RM3414~RM19417间约96.4 kb的区域内。

剩余杂合体自交分离群体有时也称为QTL-NIL F₂群体。Zhang等^[36]从Zhenshan 97/HR5重组自交系F₇群体中,鉴定到1个穗型大小明显分离的株系,选择其中遗传背景相似性达98.7%,而穗型极端差异的2个单株杂交,构建近等基因系F₂(NIL-F₂)分离群体,最终将该QTL精细定位在第8染色体的RM310~RM126区间。Yan等^[37]在此基础上通过序列分析推断该主效QTL的候选基因 $Ghd8$ 编码CCAAT盒结合蛋白的OsHAP3亚基,通过上调控制分蘖和枝梗发生关键基因 $MOC1$,促进一次枝梗和二次枝梗的发生,从而增加单株粒数。Liu等^[38]采用同样的方法检测到1个位于第1染色体上的穗粒数QTL,将该基因定位到1个大小为107 kb的BAC克隆上,推断其目标基因可能编码IAA合成酶。

染色体片段置换系是指一套以同一亲本为遗传背景,置换了供体亲本一个或少数染色体片段的系列株系所组成的群体。使用含有目标QTL的染色体片段置换系与亲本杂交建立的次级分离群体,从遗传上和统计上保证了对QTL定位的精确性。Shan等^[39]采用特青为背景的染色体片段置换

系,鉴定到1个每穗粒数减少的矮秆株系,通过高代回交群体将该基因定位到第6染色体短臂上,在日本晴基因组中涵盖在BAC克隆OSJNBa0041F13的22.4 kb区域。Ando等^[40]在采用染色体片段置换系群体为材料进行QTL定位的基础上,利用构建的QTL-NIL 分别在第1和第6染色体上定位到控制二次枝梗数的 $qSBN1$ 和控制一次枝梗数的 $qPBN6$,两者均能使每穗粒数增加,目标QTL 涵盖的染色体区间分别为3.3 Mb和390 kb。

2.1.3 利用突变体精细定位每穗颖花(粒)数基因

何宗顺等^[41]以粳稻品种中花11号的1个穗长变短、一次枝梗和二次枝梗数显著变小的T-DNA插入突变体为材料,将控制该性状的单隐性基因 $PS1$ 定位在第11染色体短臂的IN44和IN50标记区间,两标记物理图距为105 kb。Zhang等^[42]将1个控制二次枝梗上小穗发生的基因 $Gnp4$ 精细定位于水稻第4染色体上10.7 kb的区域,发现野生型和突变体在基因序列上没有差异,其表达差异是由于启动子甲基化的结果。Qiao等^[43]发现了1个密穗直立穗突变体,该突变体的穗粒数也发生了显著变异,通过图位克隆技术,将控制该性状的基因 $DEP3$ 定位于第6染色体上,可能编码与磷脂酶A2类似功能域的蛋白。Duan等^[44]通过 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 辐射水稻品种Zao-R974获得的矮秆包穗突变体,将控制该性状的基因 $esp1$ 定位于第11染色体上约260 kb的染色体区间。

2.1.4 水稻每穗颖花(粒)数基因的克隆

迄今已有6个与水稻穗粒数有关的基因被成功克隆。Ashkari等^[45]克隆了与水稻每穗颖花数有关的QTL $Gn1a$,该基因位于第1染色体上,编码1个细胞分裂素氧化酶/脱氢酶,首次阐明了内源激素参与水稻产量的调控。Xing等^[46]在利用重组自交系初定位的基础上,采用BC2F2和BC3F2等群体,将控制穗粒数的目标基因精细定位于RM5436~RM5499约912.4 kb的区间。随后,该研究小组通过图位克隆、基因预测和转基因验证等方法,克隆了控制延迟抽穗期、增加株高和穗大小的多效性基因 $GHD7$,其编码1个含CCT结构域蛋白^[47]。Li等^[48]克隆了1个控制水稻穗发育相

关的 $SP1$ 基因,该基因位于第11染色体,编码1个肽转运(PTR)家族的转运蛋白。Huang等^[49]从中国东北超级稻品种沈农265中成功分离了位于第9染色体上控制水稻密穗直立和每穗粒数的多效基因 $DEP1$,编码1个含有PEBP-like结构域的蛋白,属于KAP(keratin association protein)家族成员。中国和日本科学家在Nature同期报道克隆了1个控制每穗颖花数的QTL,该QTL位于第8染色体上的RM149~RM1345区间^[50-51]。中国科学家将其称之为IPA(ideal plant architecture),编码OsSPL4(souamasa promoter binding protein-like 4),并受微RNA OsmiR156的调控,其表达减少分蘖的发生,增强植株抗倒性,并通过促进一次枝梗和二次枝梗的发生,从而增加每穗颖花数。日本科学家则称之为WFP(wealthy farmer's panicle),该QTL在生殖器官生长期表达,促进枝梗分化,从而增加每穗颖花数;如果在营养器官形成期表达,则抑制分蘖发生,而后者的作用通过小分子RNA剪切来调控。

2.2 穗长的遗传

水稻穗长是典型的数量性状,遗传基础复杂,且易受环境影响^[25]。Gramene数据库收录了2006年以前报道的253个穗长相关QTLs,在水稻基因组12条染色体上均有分布^[23]。近年相继有关于水稻穗长QTL定位的报道。任德勇等^[52]以单片段代换系鉴定到6个加性QTL,分布于第2、4、6、7和10染色体上,这些QTL使穗长增加-3.74~1.53 cm。王智权等^[53]以Asominori/IR24染色体片段置换系分别在第1、3、6和8染色体上检测到4个穗长相关QTLs,其中第1和第3染色体上的QTL能在不同试验环境中重演。Guo等^[54]采用重组自交系群体定位到5个穗长QTL,其中分布于第9染色体的2个QTL贡献率均在10%以上。

近年出现了利用穗型突变体材料对穗长基因进行精细定位的报道,这些报道中,穗长变异往往伴随株高、穗粒数和枝梗数等性状的变异。Qiao等^[43]精细定位于第6染色体控制穗粒数的基因 $DEP3$,对穗长也起调控作用。何宗顺等^[41]在第11染色体短臂105 kb的染色体区间精细定位的穗长突变基因 $PS1$,同时作用于一次枝梗和二次枝梗

数。Cai等^[30]发现位于第8染色体31.4 kb区域内的多效 QTL,同时控制抽穗期、株高、穗长和每穗颖花数。Duan等^[44]报道,源于穗长变短的矮秆包穗突变体 *esp1* 基因,显著减少单穗粒数。

2.3 枝梗数的遗传

Gramene 数据库汇总了 2006 年以前报道的 42 个一次枝梗数 QTL 和 29 个二次枝梗数 QTL,将同一染色体区间同时控制一次枝梗数和二次枝梗数的 QTL 合并归类后,共计有 61 个控制枝梗数的 QTL,其在水稻基因组的分布不等,其中分布在第 8 染色体上的最多,有 10 个^[23]。

近年陆续有关于水稻穗部枝梗数 QTL 定位的报道。李海彬等^[55]采用野生稻导入系在第 3 和第 6 染色体上检测到 2 个一次枝梗数 QTL,贡献率分别为 14.66%和 19.23%;在第 4、6 和 7 染色体上检测到 3 个二次枝梗数 QTL,贡献率为 1.09%~19.93%。Guo等^[54]采用重组自交系群体定位到与一次枝梗数和二次枝梗数有关的 QTL 分别为 4 和 6 个,控制二次枝梗数的 QTL 定位于第 1 染色体 RM84~RM462 区间,与控制每穗颖花数的 QTL 在同一区间,而控制一次枝梗数的 QTL 则分布于第 1 和第 8 染色体上。

目前,专门针对枝梗数 QTL 精细定位的报道还不多见,已有的报道对枝梗数的 QTL 定位往往与穗粒数 QTL 研究相结合。Ando等^[40]利用 QTL-NIL 分别在第 1 和第 6 染色体定位到控制二次枝梗数的 *qSBN1* 和一次枝梗数的 *qPBN6*,两者均能使每穗粒数增加,其中 *qSBN1* 所在染色体区间约为 3.3 Mb, *qPBN6* 约为 390 kb。Deshmukh等^[56]在第 4 染色体长臂 780 kb 的染色体区域中定位的一次枝梗数、二次枝梗数 QTL 同时对每穗粒数起作用。Terao等^[28]报道在第 6 染色体 11 kb 染色体区间的 2 个穗粒数 QTL,其中 1 个同时控制一次枝梗数,与已克隆的穗原基分生有关的 *APOL* 是同一基因。

3 展 望

改善水稻的穗粒结构,增加水稻单穗粒数,是培育超高产品种的主攻方向。尽管目前已报道了大量关于水稻穗粒数的 QTL,也有对穗粒数基

因/QTL 精细定位和克隆的报道,但已有研究中用于构建遗传群体的亲本或者突变材料的野生型品种穗粒数多在 200 粒以下,与当前生产上已利用的部分大穗品种尚有较大差距^[57];因此,有必要针对当前生产上利用的大穗型水稻资源,揭示大穗形成的遗传机制,为大穗型高产水稻品种选育提供理论指导。

虽然水稻穗型性状有别于抗性、米质和光合生理等性状,可以直接通过表型选择即通过常规育种手段对其进行改良,但这一育种方式仍然存在较多的技术障碍。由于水稻穗型性状遗传基础复杂,控制该性状的 QTL 往往遗传效应小,或者是成簇分布的 QTL 作用方向不一致,遗传效应相互抵消导致效应消失,或者是一些不良性状与穗型性状紧密连锁,需采用常规育种扩大种植群体才能克服上述困难,这势必加大田间材料的种植量。此外,常规育种需在植株抽穗开花后才能对表型性状进行准确鉴定,因而造成当代不能回交,延缓育种进程;因此,有必要建立穗型性状的分子标记辅助选择技术体系,在杂交后代群体苗期进行准确选择,既可减少群体种植规模,又可在抽穗开花前有效选择目标单株进行杂交,从而提高大穗型水稻品种选育的准确性和效率。采用分子标记辅助选择技术改良大穗型品种,要求对控制水稻穗型性状的基因进行精细分解。目前,多数研究采用 F₂、重组自交系群体等初级群体定位的研究结果,由于标记与目标基因的遗传距离较大,难以满足分子标记辅助选择的要求。实践表明,利用高代回交群体和 QTL 近等基因系等群体是对目标基因进行精细分解的有效途径^[30-38]。

大穗型水稻品种枝梗着生粒数增加,往往造成籽粒结实率和充实度降低,进而影响水稻产量。造成这一现象的遗传机制是,控制水稻穗部产量性状的 QTL 往往在基因组上有成簇分布的特性,即控制有利性状,如大穗与不利性状如低结实率的基因往往分布在同一染色体区间,造成不利基因的连锁累赘。如通过产量相关性目标基因的精细定位,将控制不同产量因子成簇分布的 QTL 分解为各自独立遗传的基因,就可以通过分

子标记辅助选择实现对产量目标性状的设计和定向改良, 培育兼具大穗和高结实率的水稻品种。

参考文献:

- [1] Akita S. Improving yield potential in tropical rice[C]// International Rice Research Institute. Progress in Irrigated Rice Research. Manila: International Rice Research Institute, 1989: 41-73.
- [2] Kushibuchi K. Historical changes in rice cultivars [C]// Science of the Rice Plant. Tokyo: Food and Agriculture Policy Research Center, 1997: 837-875.
- [3] 黄耀祥. 水稻生态育种科学体系的构建和新进展——两源并举“超优势稻”的选育[J]. 世界科技研究与发展, 2003(4): 1-8.
- [4] 杨守仁, 张龙步, 陈温福, 等. 水稻超高产育种的理论和方法[J]. 作物学报, 1996, 22(3): 295-304.
- [5] 周开达, 汪旭东, 李仕贵, 等. 亚种间重穗型杂交稻研究[J]. 中国农业科学, 1997, 30(5): 91-93.
- [6] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 1997, 12(6): 1-6.
- [7] 谢华安. 华南型超级稻育种及其技术研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(5): 714-718.
- [8] 肖应辉, 余铁桥, 唐湘如. 大穗型水稻单株产量构成研究[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 1998, 24(6): 428-431.
- [9] 刘军, 余铁桥. 大穗型水稻超高产产量形成特点及物质生产分析[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 1998, 24(1): 1-7.
- [10] 周开达, 马玉清, 刘太清, 等. 杂交水稻亚种间重穗型组合的选育: 杂交水稻超高产育种的理论与实践[J]. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 403-407.
- [11] 郭玉春, 梁康迳, 吴杏春, 等. 新株型水稻物质生产与产量形成的生理生态研究——单株产量与穗部性状的相关和通径分析[J]. 福建稻麦科技, 2002, 20(2): 1-4.
- [12] 杜士云, 李成荃, 王德正, 等. 两系杂交中籼华安3号穗部性状及灌浆特性研究[J]. 安徽农业科学, 2000, 28(5): 565-567.
- [13] 张玉屏, 朱德峰, 曹卫星, 等. 不同穗型水稻品种穗部参数及其相互关系[J]. 云南农业大学学报, 2010, 25(3): 327-332.
- [14] 曾宪平, 何芳, 吕建群, 等. 2001—2010年四川省杂交水稻审定品种的分析[J]. 浙江农业学报, 2012, 24(3): 361-367.
- [15] 徐正进, 陈温福, 孙占惠, 等. 辽宁水稻籽粒在穗轴上分布特点及其与结实性的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37(7): 963-967.
- [16] 曾勇军, 石庆华, 潘晓华, 等. 长江中下游双季稻高产株型特征初步研究[J]. 作物学报, 2009, 35(3): 546-551.
- [17] 刘传光, 张桂权, 周汉钦, 等. 华南地区常规籼稻品种产量和株型性状的遗传改良[J]. 中国农业科学, 2010, 43(19): 3901-3911.
- [18] 孙旭初. 籼型水稻主要经济性状遗传规律的研究 I. 亲本品种主要经济性状遗传变异及其相关性的测定[J]. 遗传学报, 1976(4): 319-324.
- [19] 刘永胜, 周开达, 阴国大. 水稻(*Oryza sativa* L.)亚种间杂交穗部性状的双列分析[J]. 四川农业大学学报, 1992, 10(3): 391-399.
- [20] 陈小荣, 陈志彬, 贺浩华, 等. 水稻每穗粒数和二次枝梗数的遗传分析[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(7): 1319-1324.
- [21] 匡勇, 罗丽华, 周倩倩, 等. 水稻籼粳交重组自交系群体穗部性状的相关和遗传分析[J]. 华北农学报, 2011, 26(3): 72-78.
- [22] 林志强, 郑燕, 蔡英杰, 等. 水稻长穗大粒RIL群体产量、穗部和谷粒性状的遗传分析[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2011, 40(5): 449-454.
- [23] GRAMENE(2013). GRAMENE Database[EB/OL]. <http://www.gramene.org/>, 2013-01-31.
- [24] Fu Q, Zhang P J, Tan L B, et al. Analysis of QTLs for yield-related traits in Yuanjiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. J Genet Genomics, 2010, 37: 147-157.
- [25] Kovi M R, Bai X F, Mao D H, et al. Impact of seasonal changes on spikelets per panicle, panicle length and plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 2011, 179: 319-331.
- [26] Liang Y S, Zhan X D, Gao Z Q, et al. Mapping of QTLs associated with important agronomic traits using three populations derived from a super hybrid rice Xieyou9308[J]. Euphytica, 2012, 184: 1-13.
- [27] Wang L, Wang A, Huang X H, et al. Mapping 49 quantitative trait loci at high resolution through sequencing-based genotyping of rice recombinant inbred lines[J]. Theor Appl Genet, 2011, 122: 327-340.
- [28] Terao T, Nagata K, Morino K, et al. A gene controlling the number of primary rachis branches also controls the vascular bundle formation and hence is responsible to increase the harvest index and grain yield in rice [J]. Theor Appl Genet, 2010, 120: 875-893.
- [29] Darvasi A, Weinreb A, Minke V, et al. Detecting marker-QTL linkage and estimating QTL gene effect and map location using a saturated genetic map[J]. Genetics, 1993, 134: 943-951.
- [30] Cai H Y, Diao S, He Y G, et al. Genetic and physical mapping of qHY-8, a pleiotropic QTL for heading date and yield-related traits in rice [J]. Euphytica, 2012, 184: 109-118.
- [31] Zhang Y S, Luo L J, Liu T M, et al. Four rice QTL

- controlling number of spikelets per panicle expressed the characteristics of single Mendelian gene in near isogenic backgrounds[J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 1035–1044.
- [32] Liu T M, Shao D, Kovi M R, et al. Mapping and validation of quantitative trait loci for spikelets per panicle and 1,000-grain weight in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 933–942.
- [33] Du J H, Fan Y Y, Wu J R, et al. Dissection of QTLs for yield traits on the short arm of rice chromosome 6[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 7(5): 513–520.
- [34] Gong J Y, Du J H, Fan Y Y, et al. Quantitative trait loci for panicle size and grain yield detected in interval RM111–RM19 784 on the short arm of rice chromosome 6[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2010, 9(8): 1085–1092.
- [35] 樊叶杨, 程式华, 范方军, 等. 水稻第6 染色体短臂每穗实粒数和每穗颖花数QTL的精细定位[J]. *核农学报*, 2010, 24(6): 1105–1109.
- [36] Zhang Y S, Luo L J, Xu C G, et al. Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 361–368.
- [37] Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(2): 319–330.
- [38] Liu T M, Mao D H, Zhang S P, et al. Fine mapping SPP1, a QTL controlling the number of spikelets per panicle, to a BAC clone in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 1509–1517.
- [39] Shan J X, Zhu M Z, Shi M, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of *spd6*, responsible for small panicle and dwarfness in wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 827–836.
- [40] Ando T, Yamamoto T, Shimizu T, et al. Genetic dissection and pyramiding of quantitative traits for panicle architecture by using chromosomal segment substitution lines in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 881–890.
- [41] 何宗顺, 李雪梅, 吴昌银. 水稻穗大小决定基因*PS1*的遗传分析及克隆[J]. *分子植物育种*, 2012(4): 380–387.
- [42] Zhang Z Y, Li J J, Yao G X, et al. Fine mapping and cloning of the grain number per panicle gene (*Gnp4*) on chromosome 4 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10(12): 1825–1833.
- [43] Qiao Y L, Piao R H, Shi J X, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of dense and erect panicle 3, DEP3, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1439–1449.
- [44] Duan Y L, Guan H Z, Zhuo M, et al. Genetic analysis and mapping of an enclosed panicle mutant locus *esp1* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2012, 11(12): 1933–1939.
- [45] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S Y, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. *Science*, 2005, 309: 741–745.
- [46] Xing Y Z, Tang W J, Xue W Y, et al. Fine mapping of a major quantitative trait loci, qSSP7, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116: 789–796.
- [47] 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]. *Nat Genet*, 2008, 40: 761–767.
- [48] Li S B, Qian Q, Fu Z M, et al. Short panicle1 encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size[J]. *The Plant Journal*, 2009, 58: 592–605.
- [49] 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: 494–497.
- [50] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D Y, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 541–544.
- [51] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 545–550.
- [52] 任德勇, 何光华, 凌英华, 等. 基于单片段代换系的水稻穗长QTL 加性及其上位性效应[J]. *植物学报*, 2010, 45(6): 662–669.
- [53] 王智权, 刘喜, 江铃, 等. 控制水稻穗形相关性状的QTL定位[J]. *江苏农业学报*, 2011, 27(1): 5–12.
- [54] Guo Y, Hong D L. Novel pleiotropic loci controlling panicle architecture across environments in japonica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Genet Genomics*, 2010, 37: 533–544.
- [55] 李海彬, 高方远, 曾礼华, 等. 长药野生稻导入系F2 群体枝梗数的QTL分析[J]. *西南农业学报*, 2012, 25(4): 1129–1133.
- [56] Deshmukh R, Singh A, Jain N, et al. Identification of candidate genes for grain number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Funct Integr Genomics*, 2010, 10: 339–347.
- [57] 张天术, 张其茂, 彭顺光, 等. 超级杂交稻新组合两优1128超高产综合栽培技术[J]. *湖南农业科学*, 2010(8): 32–34.

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗 维