

引用格式:

祝小雅, 闫蕴韬, 桂金鑫, 石居斌, 张海清, 贺记外. 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, SHI J B, ZHANG H Q, HE J W. 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.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



## 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

祝小雅, 闫蕴韬, 桂金鑫, 石居斌, 张海清, 贺记外\*

(湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128)

**摘要:** 分别于 2021 年和 2022 年在湖南长沙种植 254 份水稻 3K 种质资源, 在成熟期测定各种质的穗长。结合种质基因型进行全基因组关联分析, 共检测到 3 个穗长 QTL, 分布于水稻第 1、5、6 号染色体, 分别命名为 *qPL-1*、*qPL-5* 和 *qPL-6*, 相对贡献率为 9.06%~28.27%; 结合 QTL 区间内基因功能注释和基因不同单倍型的穗长差异显著性分析结果, 最终获得 *qPL-1*、*qPL-5* 和 *qPL-6* 的候选基因, 其中 *qPL-6* 与 *sped1-D* 共定位, *Os01g0715600*、*Os05g0132700* 为调控穗长的新候选基因; 对 *Os01g0715600*、*Os05g0132700* 和 *Os06g0597500* 的单倍型进行聚合分析, 发现这 3 个基因存在累加效应。

**关键词:** 水稻; 穗长; 数量性状位点; 候选基因; 单倍型; 基因聚合

中图分类号: S511; Q781

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2024)04-0001-09

## Panicle length QTL mapping and candidate gene analysis based on genome-wide association analysis in rice

ZHU Xiaoya, YAN Yuntao, GUI Jinxin, SHI Jubin, ZHANG Haiqing, HE Jiwei\*

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

**Abstract:** In this study, 254 rice 3K germplasm resources were used as research materials, and they were planted in Changsha, Hunan Province, in 2021 and 2022, respectively. The panicle lengths of the various germplasm were measured at heading stage. Combined with germplasm genotypes for genome-wide association study, three panicle length QTL were detected on rice chromosomes 1, 5, and 6, named *qPL-1*, *qPL-5*, and *qPL-6*, respectively. These QTL explained phenotypic variation range from 9.06% to 28.27% of the variation of spike length. The candidate genes of *qPL-1*, *qPL-5* and *qPL-6* were finally obtained by combining the gene function annotation in the QTL interval and the significant difference of the panicle length of different haplotypes. With the co-localization of *qPL-6* and *sped1-D*, *Os01g0715600* and *Os05g0132700* were identified as the new candidate genes for the regulation of spike length. Polymerization analysis of the elite haplotypes of *Os01g0715600*, *Os05g0132700* and *Os06g0597500* revealed a superposition effect within the three genes.

**Keywords:** rice; panicle length; QTL(quantitative trait loci); candidate gene; haplotype; gene pyramiding

水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物之一, 提高水稻产量一直是水稻育种的重中之重, 穗长是影响水稻产量的重要性状<sup>[1]</sup>。水稻穗长是由多基因控制的数量性状, 受外部环境影响较大, 挖掘水稻

穗长数量性状位点(QTL)和相关基因, 分析这些基因在不同亚群中的分布情况, 可以为水稻穗长的遗传改良提供新的基因资源和种质资源。

随着遗传学和分子生物学技术的发展, 大量水

收稿日期: 2024-01-13

修回日期: 2024-07-23

基金项目: 湖南省自然科学基金项目(2020JJ5232); 湖南省研究生科研创新项目(CX20220678)

作者简介: 祝小雅(1999—), 女, 陕西汉中, 硕士研究生, 主要从事水稻重要基因的挖掘及其功能研究, zxy3339992021@163.com; \*通信作者, 贺记外, 博士, 讲师, 主要从事水稻重要基因的挖掘及分子育种研究, hejiwei@hunan.edu.cn

稻穗长 QTL 和相关基因被挖掘,且这些 QTL 和相关基因在水稻 12 条染色体上均有分布。韦敏益等<sup>[2]</sup>以 208 个高世代重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)为研究材料,在水稻第 3、4、7、8、9、12 号染色体上共检测到 11 个穗长 QTL。ZHANG 等<sup>[3]</sup>利用回交群体定位到 2 个穗长 QTL 即 *qPL6* 和 *qPL8*,还将 *qPL6* 精细定位到由 *qPL6ID-6* 和 *InDel6-2* 标记的 25 kb 的区间内,并确定了 3 个候选基因。LIU 等<sup>[4]</sup>利用单片段代换系与秀水 79 杂交得到的 F<sub>2</sub> 单片段分离群体,在第 9 号染色体长臂上 90 kb 的区域内定位到 1 个长穗 QTL *LPI*。SUN 等<sup>[5]</sup>利用恢复系 HR1128 和日本晴构建的高世代回交群体在第 6 号染色体 1.3 Mb 的区间内检测到 1 个穗长 QTL 即 *PL6-5*。ASHFAQ 等<sup>[6]</sup>利用 100 份水稻种质通过 GWAS 在水稻第 1、5、6 号染色体上定位到 4 个穗长 QTL。ZHENG 等<sup>[7]</sup>利用 295 份粳稻品种,在第 1、2、3、4、6、7、9、10、11 号染色体上共检测到 28 个与穗长显著相关的 SNP,其中 10 个 SNP 与已知的 QTL 共定位。LI 等<sup>[8]</sup>利用 CSSL 群体检测到 3 个穗长 QTL 即 *qPL7*、*qPL10.1* 和 *qPL10.2*,其中 *qPL7* 被定位在 RM172 至 RM22188 之间 101.1 kb 的区间内。BAI 等<sup>[9]</sup>利用 340 份不同水稻品种的穗部性状进行全基因组关联分析(GWAS),重复鉴定到 3 个穗长 QTL(*qPL3-3*、*qPL3-7* 和 *qPL9-6*),并确定了 3 个新的候选基因。

近年来,科学家克隆了一些控制水稻穗长的基因。HE 等<sup>[9]</sup>在 176 个近等基因系(near-isogenic lines, NILs)中鉴定到 1 个降低株高的主效 QTL,进一步研究发现, *qph12* 使穗长变短是导致株高降低的原因。研究表明穗型基因呈现籼粳分群,BAI 等<sup>[10]</sup>在籼稻群体中检测到穗长 QTL 并进一步确定其候选基因为 *Ghd7*,在粳稻群体中检测到穗长 QTL,并确定其候选基因为 *DST*。除了外部环境对穗长的影响外,内部激素也会导致穗长发生变化,SU 等<sup>[11]</sup>利用由日本晴和 9311 构建的染色体片段代换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs),鉴定了 1 个穗型 QTL 即 *qPA1*,该位点的候选基因 *SD1* 编码赤霉素 20 氧化酶,敲除该基因的突变体,表现出株高降低,穗长变短。SUN 等<sup>[12]</sup>研究发现, *OsGRF4* 正向调控细胞分裂素含量,从而影响水稻穗长。TANG 等<sup>[13]</sup>研究发现, *OsWUS* 的异常表达突变体 *Dap1* 的株高、分蘖数、穗长、主穗粒数和次分枝数均显著降低,并伴随着赤霉素和穗部发育相关基因的表达变化。淳雁<sup>[14]</sup>研究发现, *PAL1* 编码细胞

分裂素受体 *OsHK4*,影响内源细胞分裂素的稳态,短穗突变体 *pall* 穗长较野生型的短,穗粒数较野生型的少,产量也较野生型的低。综上,穗长与株高、穗型、抽穗期及内源激素如细胞分裂素和赤霉素密切相关。

目前,已检测到的穗长 QTL 较多,但检测到的 QTL 在种质资源中的分布情况不清楚,其应用受到极大限制。本研究利用 254 份 3K 种质资源,通过全基因组关联分析检测穗长 QTL,并结合基因注释信息和单倍型分析筛选候选基因,以期鉴定到穗长基因,并进一步了解这些基因的不同单倍型在种质资源中的分布,为定位到的水稻穗长基因的克隆和高产水稻分子育种提供新的种质资源和新的位点。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

以 254 份来自 3K 水稻的核心种质资源为材料,分别于 2021 年和 2022 年在湖南省长沙县春华镇种植,每年 5 月 20 日左右播种,6 月 15 日左右移栽。每个品种种植 4 行,每行 6 株,单本种植,株行距为 25 cm×25 cm,田间管理按照正常的大田管理实施。根据亚洲栽培稻的主要分群方式,254 份水稻材料分为 admix、cA(Aus)、cB(Bas)、籼稻、粳稻 5 个亚群。

### 1.2 穗长表型鉴定

成熟期,每个品种随机选取 5 株,测量其主穗穗颈节至穗顶部的长度,取平均值作为每个品种的穗长。

### 1.3 表型数据分析

运用 Excel 2016 对穗长进行统计分析,计算其平均值、最大值、最小值、偏度、峰度和变异系数;利用 R 语言 ggplot2 包绘制穗长频率分布图以及各亚群的穗长箱线图;运用 SPSS 25.0 进行方差分析。

### 1.4 全基因组关联分析

在水稻基因组变异及其功能注释综合数据库(<http://ricevarmap.ncpgr.cn>)中下载获取所用材料的 3K 种质基因型数据,采用生物信息学软件 TASSEL5.0 对原始基因组数据进行过滤筛选,以缺失率(MR)20%和次要等位基因频率(MAF)0.05 作为筛选阈值,剔除基因型数据缺失率大于 20%和等位基因频率(MAF)小于 0.05 的 SNP 位点,剩余的数据

作为有效基因型进行后续 GWAS 分析。

使用 TASSEL5.0, 以 3K 群体的亲缘关系 (Kingship) 即 K 系数和 3K 群体结构主成分分析 (PCA) 值为协变量, 利用混合线性模型 (MLM) 对水稻穗长的表型数据与对应材料的基因型数据进行 GWAS 分析。选择阈值  $P=1.0 \times 10^{-5}$  及  $P=1.0 \times 10^{-4.5}$ , 确认在阈值以上的 SNP 峰值内是否存在连续上升的显著性 SNP 位点, 如存在显著性 SNP 位点, 则在所检测到的与水稻穗长显著关联的标记位点两侧的 200 kb 区间内进行候选基因筛选; 如不存在显著性 SNP 位点, 则认为该区间内不存在控制目的表型的 QTL<sup>[15]</sup>。对软件分析后获取的原始数据采用 R 程序包 CM-plot 进行 GWAS 数据分析和可视化制图 (Manhattan plot、Q-Q 图)。

### 1.5 候选基因的筛选及单倍型分析

基于水稻 LD 衰减距离, 获取阈值以上连续上升的显著性 SNP 位点后, 以  $P$  值最小的标记为最终的标记位点, 选择该 SNP 位点物理位置的上、下游各 100 kb 作为候选基因区间, 利用基因功能注释数据库 (<https://rmbreeding.cn/pages/search.php>) 初步筛选候选基因。在水稻基因组变异数据库 ([https://](https://ricevarmap.ncpgr.cn/)

[ricevarmap.ncpgr.cn/](https://ricevarmap.ncpgr.cn/)) 获取所研究的 3K 种质材料在候选基因内的非同义突变 SNP 位点, 使用对应种质材料的穗长表型与基因型数据进行候选基因的单倍型分析, 运用 SPSS 对不同单倍型的穗长表型进行单因素方差分析 (One-Way ANOVA), 选择具有显著性差异基因作为最终候选基因<sup>[16]</sup>。

## 2 结果与分析

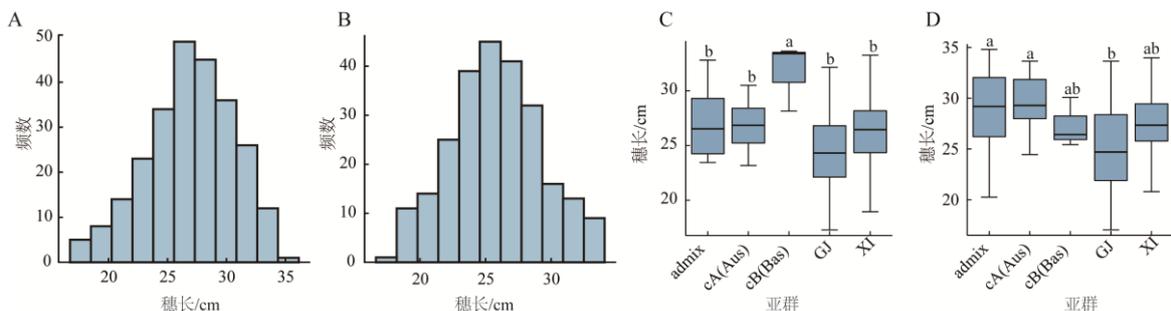
### 2.1 穗长表型数据统计分析

从表 1 可以看出, 2021 年、2022 年水稻穗长的最大值分别为 34.05、34.80 cm, 最小值分别为 17.275、17.025 cm, 平均值分别是 25.78、26.88 cm, 2 年的穗长无显著差异, 变异系数均为 0.14, 离散程度小, 偏度分别为 0.06、-0.37, 均在 1 以下, 峰度分别为 -0.29、-0.21。2 年的穗长均呈连续分布 (图 1-A, 图 1-B), 符合 GWAS 分析要求。对 2 年的穗长在各亚群中的分布情况进行分析, 发现 2021 年 cB(Bas) 亚群的穗长最长, 且显著长于 admix、cA(Aus)、粳稻和籼稻亚群的 (图 1-C), 2022 年 admix 和 cA(Aus) 的穗长显著长于粳稻亚群的 (图 1-D)。

表 1 穗长表型数据统计分析

Table 1 Statistical analysis of panicle length phenotypic data

年份	最大值/cm	最小值/cm	平均值/cm	变异系数	偏度	峰度
2021	34.05	17.275	25.78±3.50	0.14	0.06	-0.29
2022	34.80	17.025	26.88±3.74	0.14	-0.37	-0.21



A 2021 年水稻穗长频数分布; B 2022 年水稻穗长频数分布; C 2021 年水稻穗长在不同亚群中的分布; D 2022 年水稻穗长在不同亚群中的分布。图柱上的不同字母示亚群穗长的差异有统计学意义 ( $P < 0.05$ )。

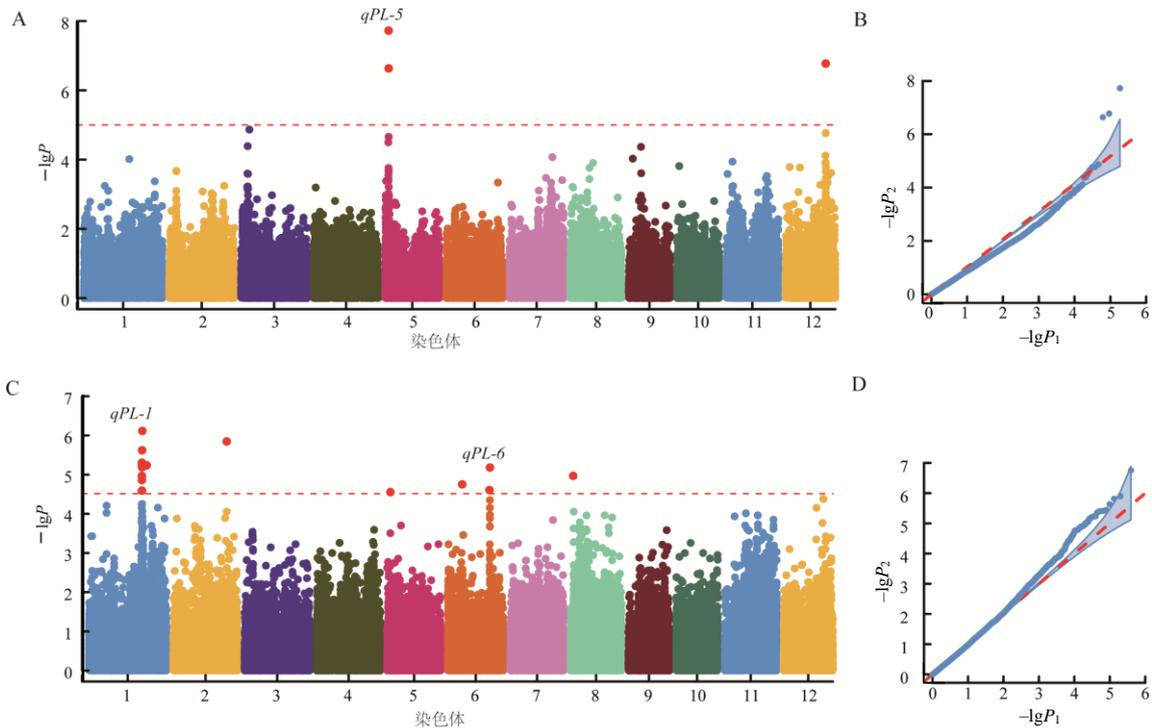
图 1 水稻穗长的频数分布和亚群分布

Fig. 1 Frequency distribution and subgroup distribution of the studied rice panicle length

### 2.2 水稻穗长全基因组关联分析

对 2021 年和 2022 年的水稻穗长进行全基因组关联分析, 共检测到 15 个显著关联的 SNP 位点, 最终确定 3 个穗长 QTL: 在 2021 年检测到 1 个穗长 QTL  $qPL-5$ , 位于水稻第 5 号染色体 1 931 467 bp

处 (图 2-A), 相对贡献率为 28.27%; 在 2022 年检测到 2 个穗长 QTL,  $qPL-1$  位于水稻第 1 号染色体 29 812 673 bp 处, 相对贡献率为 11.51%,  $qPL-6$  位于水稻第 6 号染色体 23 518 009 bp 处 (图 2-C), 相对贡献率为 9.06% (表 2)。



A 2021年水稻穗长全基因组关联分析曼哈顿图; B 2021年水稻穗长全基因组关联分析Q-Q图; C 2022年水稻穗长全基因组关联分析曼哈顿图; D 2022年水稻穗长全基因组关联分析Q-Q图。 $P_1$ 为 $P$ 的期望值, $P_2$ 为 $P$ 的观测值。

图2 2021年和2022年水稻穗长全基因组关联分析结果

Fig. 2 The result of genome-wide association study for the rice panicle length in 2021 and 2022

表2 全基因组关联分析定位到的穗长QTL

Table 2 QTL for panicle length mapped by genome-wide association study						
位点	年份	染色体编号	位置/bp	$P$ 值	相对贡献率/%	
<i>qPL-5</i>	2021	5	1 931 467	2.32E-07	28.27	
<i>qPL-1</i>	2022	1	29 812 673	1.25E-06	11.51	
<i>qPL-6</i>	2022	6	23 518 009	2.32E-06	9.06	

### 2.3 穗长候选基因预测及单倍型分析

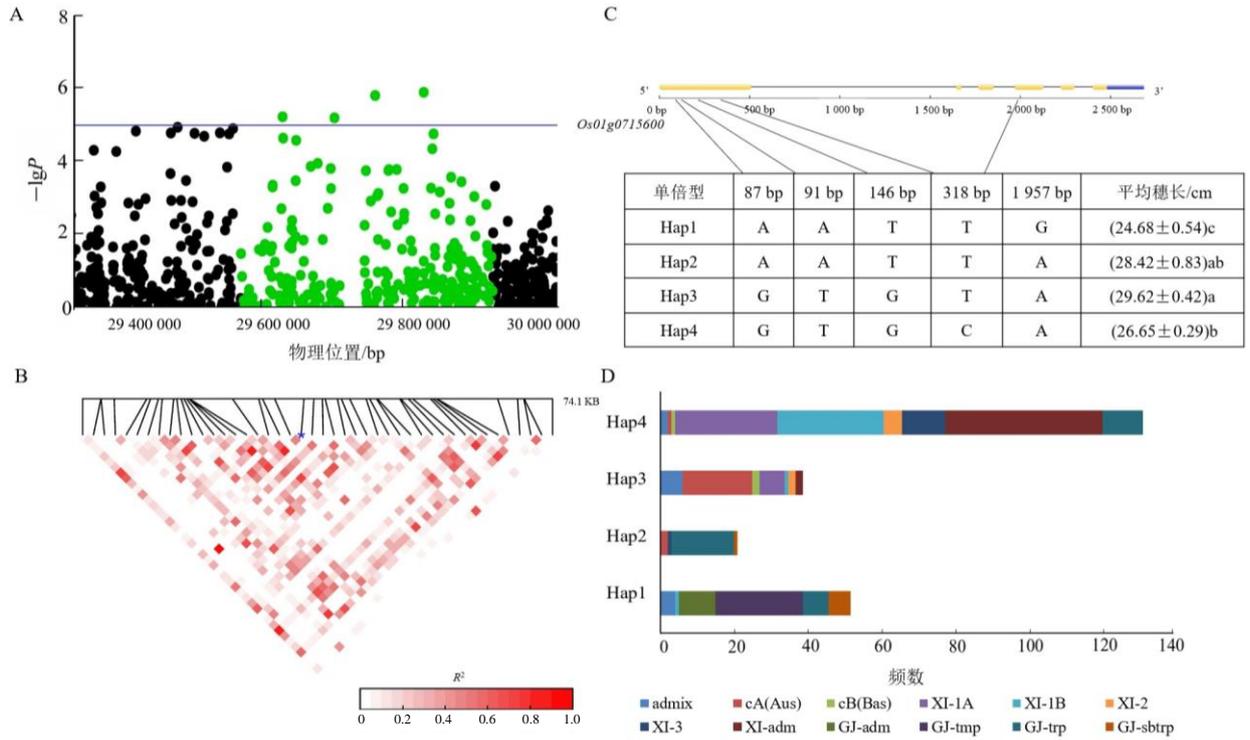
结合有关穗长的基因的注释信息,对2021年和2022年检测到的3个QTL进行候选基因分析,初步筛选到7个候选基因(表3)。对候选基因不同单倍型的穗长进行显著性分析,选择不同单倍型之间有显著差异的 *Os01g0715600*、*Os05g0132700*、

表3 穗长QTL候选基因

Table 3 Candidate genes prediction for panicle length QTL		
位点	候选基因	基因功能
<i>qPL-1</i>	<i>Os01g0715600</i>	生长素输出载体
	<i>Os01g0715900</i>	五肽重复蛋白
	<i>Os01g0717601</i>	AN1 锌指蛋白
	<i>Os01g0718000</i>	A20/AN1 锌指蛋白
<i>qPL-5</i>	<i>Os05g0132000</i>	五肽重复蛋白
	<i>Os05g0132700</i>	MYB 家族转录因子
<i>qPL-6</i>	<i>Os06g0597500</i>	五肽重复蛋白

*Os06g0597500* 为最终的候选基因, *Os06g0597500* 为调控穗型的基因<sup>[17]</sup>。*Os01g0715600* 编码生长素输出载体, *Os05g0132700* 编码 MYB 家族转录因子, *Os06g0597500* 编码五肽重复蛋白。

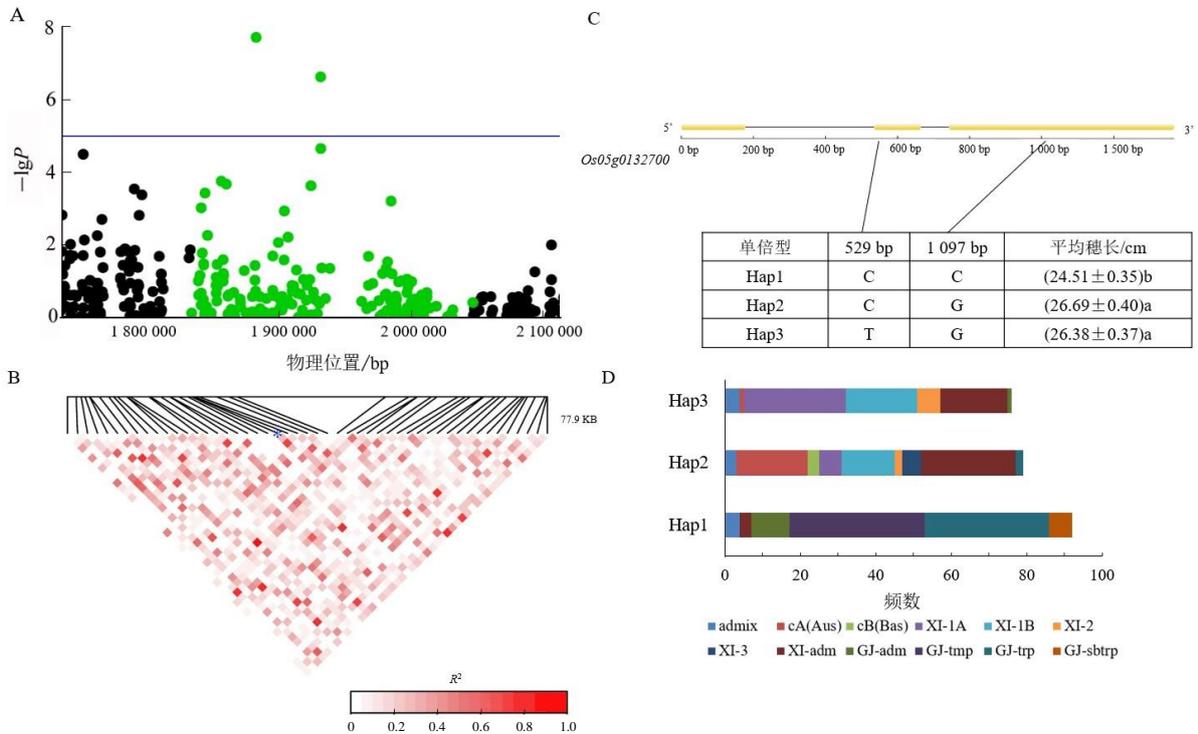
*Os01g0715600* 有4种单倍型(图3-C),其中单倍型3的穗长显著长于单倍型1和单倍型4的,单倍型1和单倍型2主要属于粳稻亚群,单倍型3主要属于cA(Aus)亚群,单倍型4主要属于籼稻亚群(图3-D); *Os05g0132700* 有3种单倍型(图4-C),其中单倍型2和单倍型3的穗长显著长于单倍型1的,单倍型1主要属于粳稻亚群,单倍型2和单倍型3主要属于籼稻亚群(图4-D); *Os06g0597500* 有2种单倍型(图5-C),其中单倍型1的穗长显著长于单倍型2的,单倍型1主要属于籼稻亚群,单倍型2主要属于粳稻亚群(图5-D)。



A *qPL-1* 的局部曼哈顿图; B *qPL-1* 的 LD-连锁不平衡图; C *Os01g0715600* 的单倍型分析; D *Os01g0715600* 的单倍型亚群分布。C 图中平均穗长这一列中的不同字母示单倍型间的差异有统计学意义( $P < 0.05$ )。

图 3 *qPL-1* 候选基因的分析结果

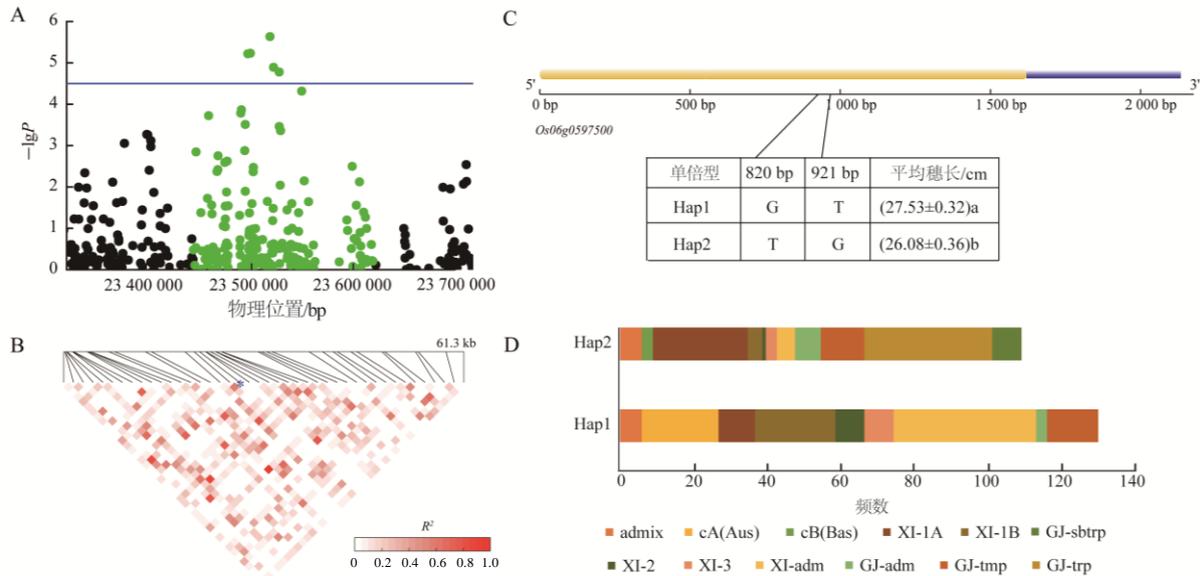
Fig. 3 Analysis result of the *qPL-1* candidate genes



A *qPL-5* 的局部曼哈顿图; B *qPL-5* 的 LD-连锁不平衡图; C *Os05g0132700* 的单倍型分析; D *Os05g0132700* 的单倍型亚群分布。C 图中平均穗长这一列中的不同字母示单倍型间的差异有统计学意义( $P < 0.05$ )。

图 4 *qPL-5* 候选基因的分析结果

Fig. 4 Analysis result of the *qPL-5* candidate genes



A  $qPL-6$  的局部曼哈顿图; B  $qPL-6$  的 LD-连锁不平衡图; C  $Os06g0597500$  的单倍型分析; D  $Os06g0597500$  的单倍型亚群分布。C 图中平均穗长这一列中的不同字母示单倍型间的差异有统计学意义( $P < 0.05$ )。

图 5  $qPL-6$  候选基因的分析结果

Fig. 5 Analysis result of the  $qPL-6$  candidate genes

## 2.4 穗长候选基因单倍型在种质资源中的聚合情况分析

穗长候选基因单倍型分析结果显示,  $Os01g0715600$  共有 4 种单倍型, 其中  $Os01g0715600^{Hap3}$  为优势(长穗)单倍型,  $Os01g0715600^{Hap1}$  为劣势(短穗)单倍型(图 3-C);  $Os05g0132700$  共有 3 种单倍型, 其中  $Os05g0132700^{Hap2}$ 、 $Os05g0132700^{Hap3}$  为优势单倍型,  $Os05g0132700^{Hap1}$  为劣势单倍型(图 4-C);  $Os06g0597500$  共有 2 种单倍型,  $Os06g0597500^{Hap1}$  为优势单倍型,  $Os06g0597500^{Hap2}$  为劣势单倍型(图 5-C)。

对 3 个穗长候选基因  $Os01g0715600$ 、 $Os05g0132700$  和  $Os06g0597500$  不同单倍型在种质资源中的聚合情况进行分析, 结果显示 3 个候选基因单倍型在种质资源中只存在 4 种聚合类型, 即 Type1、Type2、Type3、Type4。其中 Type1 由  $Os01g0715600^{Hap3}$ 、 $Os05g0132700^{Hap2}$  和  $Os06g0597500^{Hap1}$  聚合而成; Type2 由  $Os01g0715600^{Hap3}$ 、 $Os05g0132700^{Hap2}$  和  $Os06g0597500^{Hap2}$  聚合而成; Type3 由  $Os01g0715600^{Hap1}$ 、 $Os05g0132700^{Hap1}$  和  $Os06g0597500^{Hap1}$  聚合而成; Type4 由  $Os01g0715600^{Hap1}$ 、 $Os05g0132700^{Hap1}$  和  $Os06g0597-$

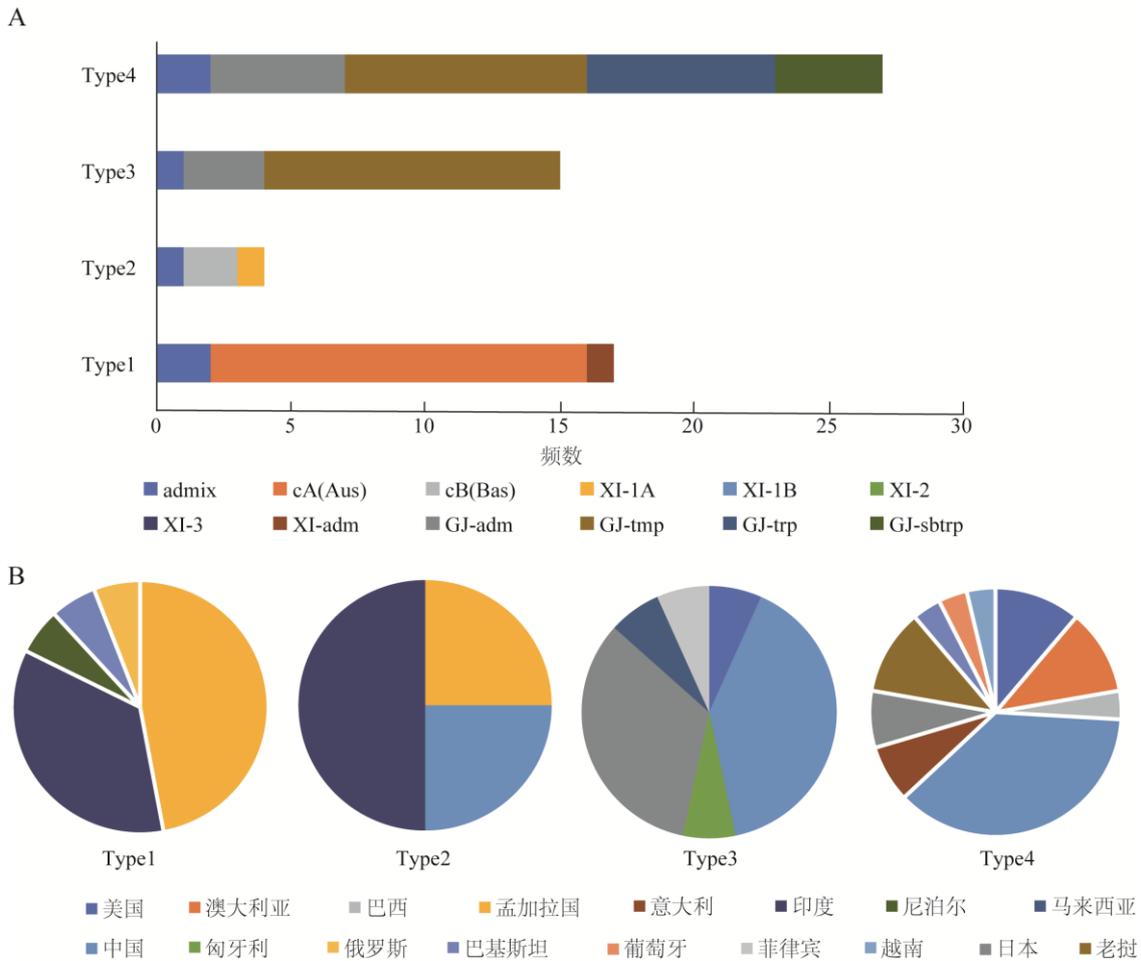
$500^{Hap2}$  聚合而成。Type1 和 Type2 的平均穗长分别为 29.81、29.18 cm, 显著长于 Type3 和 Type4 的。分析发现 Type1 由 3 个基因的最优势单倍型聚合, Type4 由 3 个基因的最劣势单倍型聚合(表 4), 说明 3 个穗长候选基因的聚合呈现一定的累加效应, 在基因聚合育种中具有潜在优势。对 4 种聚合类型的亚群进行分析, Type1 主要属于 cA(Aus)亚群, Type2 主要属于 cB(Bas)亚群, Type3 和 Type4 主要属于粳稻亚群(图 6-A)。对 4 种聚合类型种质的地理来源分布进行分析, 发现 Type1 主要分布于孟加拉国和印度, Type2 分布于印度, Type3 主要分布于中国和日本, Type4 主要分布于中国(图 6-B)。

表 4 候选基因单倍型在种质资源中的聚合情况分析

Table 4 Haplotype aggregation analysis of candidate genes in germplasm resources

组合	候选基因的单倍型			数量/ 个	穗长/cm
	$Os01g0715600$	$Os05g0132700$	$Os06g0597500$		
Type1	Hap3	Hap2	Hap1	17	(29.81±0.55)a
Type2	Hap3	Hap2	Hap2	4	(29.18±2.12)a
Type3	Hap1	Hap1	Hap1	15	(23.36±0.60)b
Type4	Hap1	Hap1	Hap2	27	(24.69±0.52)b

穗长这一列中的不同字母示组合间的差异有统计学意义( $P < 0.05$ )。



A 4种单倍型聚合方式的种质资源在各亚群中的分布情况; B 4种单倍型聚合方式的种质资源在不同国家的分布情况。

图6 种质资源中穗长候选基因不同单倍型聚合分析结果

Fig. 6 Polymerization analysis result of the different haplotypes of panicle length candidate genes in germplasm resources

### 3 结论与讨论

穗长是决定水稻穗型的重要因素之一,影响水稻产量。本研究中,2021和2022年种植的254份3K种质群体的穗长的变异系数均低于15%,离散程度小,且群体穗长呈连续分布,表明穗长是受多基因控制的数量性状,这与前人的研究结果一致<sup>[18]</sup>。通过全基因组关联分析,共鉴定到3个水稻穗长QTL( $qPL-1$ 、 $qPL-5$ 、 $qPL-6$ ),分别位于水稻第1、5、6号染色体上,相对贡献率为9.06%~28.27%,其中 $qPL-1$ 的候选基因 $Os01g0715600$ 与生长素相关, $qPL-5$ 的候选基因 $Os05g0132700$ 编码MYB转录因子, $qPL-6$ 的候选基因 $Os06g0597500$ 编码五肽重复蛋白。

五肽重复蛋白被证明可以与细胞器的转录产物特异性结合,调控水稻生长发育<sup>[19]</sup>。研究<sup>[20]</sup>发现,

编码五肽重复蛋白的基因 $ATP4$ 突变,会影响水稻和玉米的株高、穗长和产量;编码五肽重复蛋白的基因 $TCD10$ 响应逆境信号,调控叶绿体的发育并影响水稻穗长<sup>[21]</sup>。 $qPL-6$ 所在区间为23 418 009~23 618 009 bp, $sped1-D$ 位于23 549 621~23 547 462 bp, $sped1-D$ 位于 $qPL-6$ 的分布区间内,且 $qPL-6$ 的候选基因 $Os06g0597500$ 就是 $sped1-D$ ,说明 $qPL-6$ 与 $sped1-D$ 共定位。 $sped1-D$ 编码五肽重复蛋白, $sped1-D$ 突变体表现出花梗和次生分支缩短<sup>[17]</sup>。生长素输出载体基因 $OsPIN5b$ 通过调控生长素的体内稳态和运输负向调控水稻穗长<sup>[22]</sup>。HE等<sup>[9]</sup>利用近等位基因系(NILs)精细定位到株高主效QTL $qph12$ ,该位点的候选基因 $qPH12$ 编码生长素响应蛋白,对水稻株高和穗长产生正调控。在本研究中 $qPL-1$ 的候选基因 $Os01g0715600$ 注释为生长素输出载体,结合前人研究结果推测该候选基因与水稻

穗长相关。MYB 转录因子 *OsPHR1* 和 *OsPHR2* 在高磷条件负向调控水稻穗长<sup>[23]</sup>, *MYB61* 通过改善纤维素的合成提高产量<sup>[24]</sup>, *qPL-5* 的候选基因 *Os05g0132700* 注释为 MYB 转录因子, 本研究检测到的 QTL 中除了 *qPL-6* 与调控花梗和次生分支长度的 *sped1-D* 共定位外, 其他 2 个位点均为调控水稻穗长的新位点, 同时候选基因的分析结果也为这 2 个 QTL 的克隆提供了依据。

基因聚合育种是未来分子育种的重要研究方向之一。LIU 等<sup>[25]</sup>通过 QTL 聚合和分子标记辅助选择, 将 *OsMADS1*<sup>lgs3</sup> 导入携带 *dep1-1* 的高产粳稻品种武运梗 7 号中, 获得的品种具有较好的穗型、长宽比(LWR)和较低的垩白度。通过聚合来自热带粳稻品种的半显性 *gs3* 和 *GW7<sup>TEA</sup>* 等位基因, 育成了穗型和籽粒品质均有改良的杂交籼稻新品种泰丰优 55 和泰丰优 208<sup>[26]</sup>。在本研究中, 通过对 *Os01g0715600*、*Os05g0132700* 和 *Os06g0597500* 的单倍型进行聚合分析, 发现 Type1 由 3 个候选基因的优势单倍型 *Os01g0715600*<sup>Hap3</sup>、*Os05g0132700*<sup>Hap2</sup> 和 *Os06g0597500*<sup>Hap1</sup> 聚合组成, Type4 由 3 个候选基因的劣势单倍型 *Os01g0715600*<sup>Hap1</sup>、*Os05g0132700*<sup>Hap1</sup> 和 *Os06g0597500*<sup>Hap2</sup> 聚合组成, 并且 Type1 的水稻平均穗长最长, 但 Type4 的平均穗长不是最小的, 由 2 个劣势单倍型 *Os01g0715600*<sup>Hap1</sup>、*Os05g0132700*<sup>Hap1</sup> 和 1 个优势单倍型 *Os06g0597500*<sup>Hap1</sup> 聚合而成的 Type3 的平均穗长最小。多重比较发现 Type1 和 Type2 的穗长显著高于 Type3 和 Type4 的。可见 3 个候选基因的聚合在种质群体中存在累加效应, 在不同群体中 3 个基因的聚合可以产生穗长较长的群体。但是考虑到水稻穗型还受到每穗粒数、结实率等因素的影响, 不同穗长基因的聚合是否会影响其他相关基因的表达需要进一步探究。

#### 参考文献:

[1] LI J, XU R, WANG C C, et al. A heading date QTL, *qHD7.2*, from wild rice(*Oryza rufipogon*) delays flowering and shortens panicle length under long-day conditions[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 2928.  
[2] 韦敏益, 张月雄, 马增凤, 等. 基于高密度遗传图谱

的水稻穗长QTL定位与分析[J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(6): 889–895.

- [3] 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.  
[4] 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.  
[5] SUN Z Z, YIN X L, DING J, et al. QTL analysis and dissection of panicle components in rice using advanced backcross populations derived from *Oryza Sativa* cultivars HR1128 and ‘Nipponbare’[J]. *PLoS One*, 2017, 12(4): e0175692.  
[6] ASHFAQ M, RASHEED A, ZHU R S, et al. Genome-wide association mapping for yield and yield-related traits in rice(*Oryza sativa* L.) using SNPs markers[J]. *Genes*, 2023, 14(5): 1089.  
[7] ZHENG H L, SUN S C, BAI L M, et al. Identification of candidate genes for panicle length in *Oryza sativa* L. ssp. japonica via genome-wide association study and linkage mapping[J]. *Euphytica*, 2022, 218(2): 16.  
[8] BAI S X, HONG J, LI L, et al. Dissection of the genetic basis of rice panicle architecture using a genome-wide association study[J]. *Rice*, 2021, 14(1): 77.  
[9] HE N Q, ZHAN G P, HUANG F H, et al. Fine mapping and cloning of a major QTL *qph12*, which simultaneously affects the plant height, panicle length, spikelet number and yield in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 878558.  
[10] BAI X F, ZHAO H, HUANG Y, et al. Genome-wide association analysis reveals different genetic control in panicle architecture between *Indica* and *Japonica* rice[J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(2). doi:10.3835/plantgenome2015.11.0115.  
[11] 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.  
[12] 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.  
[13] TANG H W, FAN J L, WANG R, et al. Changes in the expression pattern of *OsWUS* negatively regulate plant stature and panicle development in rice[J]. *G3: Genes*

- Genomes Genetics, 2023, 13(7): jkad100.
- [14] 淳雁. 水稻穗长基因 *PALI* 的图位克隆和功能分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [15] ZHAO K Y, TUNG C W, EIZENGA G C, et al. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*[J]. Nature Communications, 2011, 2: 467.
- [16] HUANG X H, WEI X H, SANG T, et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces[J]. Nature Genetics, 2010, 42(11): 961–967.
- [17] JIANG G H, XIANG Y H, ZHAO J Y, et al. Regulation of inflorescence branch development in rice through a novel pathway involving the pentatricopeptide repeat protein *sped1-D*[J]. Genetics, 2014, 197(4): 1395–1407.
- [18] 王军, 朱金燕, 周勇, 等. 基于 CSSSLs 的水稻穗长 QTL 的定位[J]. 华北农学报, 2012, 27(1): 68–73.
- [19] 李景芳, 王宝祥, 刘艳, 等. PPR 蛋白在水稻生长发育中的功能研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(2): 358–367.
- [20] ZHANG J H, GUO Y P, FANG Q, et al. The PPR-SMR protein *ATP4* is required for editing the chloroplast *rps8* mRNA in rice and maize[J]. Plant Physiology, 2020, 184(4): 2011–2021.
- [21] WU L L, WU J, LIU Y X, et al. The rice pentatricopeptide repeat gene *TCD10* is needed for chloroplast development under cold stress[J]. Rice, 2016, 9(1): 67.
- [22] LU G W, CONEVA V, CASARETTO J A, et al. *OsPIN5b* modulates rice (*Oryza sativa*) plant architecture and yield by changing auxin homeostasis, transport and distribution[J]. The Plant Journal, 2015, 83(5): 913–925.
- [23] GUO M N, RUAN W Y, LI C Y, et al. Integrative comparison of the role of the PHOSPHATE RESPONSE1 subfamily in phosphate signaling and homeostasis in rice[J]. Plant Physiology, 2015, 168(4): 1762–1776.
- [24] GAO Y H, XU Z P, ZHANG L J, et al. MYB61 is regulated by GRF4 and promotes nitrogen utilization and biomass production in rice[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 5219.
- [25] 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: 852.
- [26] WANG S K, LI S, LIU Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. Nature Genetics, 2015, 47: 949–954.

责任编辑: 毛友纯  
英文编辑: 柳正