

· 特邀综述 ·

水稻粒形遗传的研究进展

宫李辉^{1,2}, 高振宇², 马伯军¹, 钱前^{2*}

¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004; ²中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006

摘要 水稻(*Oryza sativa*)粒形性状包括粒长、粒宽、粒厚、粒重和长宽比等, 是构成水稻产量的重要因素之一。因此, 阐明水稻粒形遗传控制的机理, 对提高水稻产量具有十分重要的意义。水稻粒形的遗传是多基因共同作用的数量性状遗传, 相对于单一基因控制的性状, 研究要相对复杂。该文综述了水稻粒形的遗传特点、QTL定位和基因克隆, 并展望了粒形遗传的研究前景。

关键词 粒形, 数量遗传, QTL, 水稻

宫李辉, 高振宇, 马伯军, 钱前 (2011). 水稻粒形遗传的研究进展. 植物学报 46, 597–605.

水稻(*Oryza sativa*)是人类最重要的粮食作物之一, 随着杂交水稻在世界范围的推广, 其对人类粮食问题的重要性更加显著。预计到2030年, 中国人口将达到16亿(吴绍洪和李荣生, 2002); 另一方面, 耕地面积不断减少又是我国的基本国情(程式华和胡培松, 2008)。由此可见, 水稻产量的高低, 直接关系到国家的粮食安全。近20年来, 我国水稻单产一直徘徊不前, 因此, 提高水稻产量是目前水稻研究的主要目标(陈温福等, 2001)。而水稻粒形是决定水稻产量的重要因素之一, 所以, 阐明水稻粒形遗传控制的机理意义重大。目前, 水稻粒形的研究从早期的经典遗传方法到细胞水平、再到分子水平解析已经取得了很大进展。遗传学的研究成果同时也指导了育种实践, 尤其是粒形QTL的定位和克隆, 不仅揭示了基因的遗传规律, 而且可以大幅度地提高粮食产量。此外, 粒形还与稻米品质的优劣有关。

在粒形性状的考察和判定方面, 参照中国优质米国标GB/T17981-1999进行粒长、粒宽和长宽比等的测定。一般情况下, 取2次重复测定的平均值, 2次测定值相差应不大于0.1 mm。粒形表型可以用物理工具(如游标卡尺等)测量, 除了粒厚外还可以通过扫描软件计算获得粒形数据。近年来, 众多的研究表明, 水稻粒形的遗传基础复杂, 甚至不同品种的粒形基因也不同, 有关水稻重要农艺性状QTL克隆的报道日益

增多(王松风等, 2008)。本文从粒形的5个指标(粒长、粒宽、粒厚、粒重和长宽比)的遗传规律、粒形QTL的定位和粒形基因的克隆等方面, 对粒形的相关研究加以综述, 总结前人研究成果, 并展望研究前景, 以期对水稻粒形QTL/基因的定位与克隆及水稻的高产育种提供理论指导。

1 水稻粒形的遗传特点

不同的水稻品种, 粒形相差较大。以粒长为例, 籼稻品种明恢63的粒长可达10.2 mm, 而粳稻品种川7的粒长仅为7.32 mm(Xing and Zhang, 2010)。水稻粒形遗传属于数量性状遗传, 并非典型的孟德尔遗传, 它在分离群体中表现出连续的变异, 变异频率常呈正态分布。其中, 单个基因的效应值较小, 受环境影响大(谭友斌, 2006)。随着分子生物学的发展, 数量性状可分解为数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL), 使得水稻粒形研究进入了全新的阶段(黄招德等, 2008)。

1.1 粒长基因的遗传

据记载, 关于粒长遗传的最早研究是赵连芳在1928年的杂交实验。他利用水稻品种4269(平均粒长8.81 mm)与品种4957(平均粒长4.13 mm)进行杂交, 然后

收稿日期: 2011-05-24; 接受日期: 2011-07-17

基金项目: 国家自然科学基金(No.31071485)

* 通讯作者。E-mail: qianqian188@hotmail.com

对 F_1 和 F_2 代群体的籽粒长度进行测量。实验结果显示, F_1 平均粒长5.33 mm, F_2 粒长在4.7–9.7 mm范围内,表现出明显的数量性状遗传。众多关于粒长的研究发现,粒长可能受单基因、双基因、多基因或者微效基因控制,不同的结果往往是由于研究者所选择的材料不同造成的。芮重庆和赵安常(1983)利用6个籼稻品种(超40、珍汕97、V41、圭630、IR26和大红袍)按照双列杂交设计对粒形加以研究,他们发现,粒长的遗传以加性效应为主,可能存在核质互作效应,但未发现上位效应和细胞质遗传。符福鸿等(1994)以3个不育系与10个恢复系为供试材料,组成 3×10 NCII交配实验,对三系杂交稻的粒形进行了遗传分析。通过多组合的杂交实验,结果表明粒长遗传以加性效应为主,并且有很高的广义和狭义遗传力。石春海和申宗坦(1995)用粗短粒品种广陆矮4号、短秆三粒齐和广六早与细长粒品种湘早粳3号、红突31和浙珍1号分别配制了3个杂交组合,最终发现粒长属于多基因控制的数量性状,且以加性效应为主,广义和狭义遗传率都较高。黄招德(2008)利用三系保持系博白B及大粒材料RW11和WFC通过杂交和回交实验,利用 BC_2F_3 群体分析得出:粒长由一个主效显性基因控制,还可能其它微效基因的修饰。综合更多前人的科学研究,我们不难发现,在大多数情况下,水稻粒长是由多基因控制的数量性状,也可能有主效基因的存在。粒长基因遗传以加性效应为主,广义和狭义遗传率都比较高。

1.2 粒宽基因的遗传

多项研究表明,与粒长遗传相类似,粒宽同样也受多基因控制。但是也有个别研究表明,粒宽受单一主效基因控制,这主要取决于实验所选取的水稻品种。祁祖白等(1983)用新四占、中秆华泉、塘竹7号、S30、红410和科薏稻2号6个亲本为材料进行杂交,对 F_2 代群体的粒形研究发现,粒宽是受多基因控制的,并且主要受核基因控制,细胞质基因的作用微乎其微。Takite(1989)通过28个杂交组合验证水稻粒宽的遗传,其中18个组合的 F_1 宽粒对窄粒表现出部分显性或者无显性,粒宽仅受1–4对基因控制;而宽粒品种Sesia和Arboria只受1对基因控制。严长杰等(2003)利用粳稻Balilla和籼稻南特号杂交,通过Balilla/南特号//Balilla的回交群体分析水稻粒形性状的相关QTL。他们认为粒宽同粒长一样,在回交群体中均呈现近似

的正态分布,数量性状特征明显。翁建峰(2009)以窄粒品种IR24和宽粒品种Asominori为亲本精细定位了粒宽控制基因GW5。研究表明,粒宽表型受单隐性核基因控制。由此可见,粒宽性状在大部分情况下为多基因控制的典型数量性状遗传模式,以加性效应为主且遗传率高。只有在少数情况下,由于品种的特殊性,使检测到的基因只有几个甚至1个。

1.3 粒厚基因的遗传

相对粒长和粒宽的研究,国内外有关粒厚基因的遗传研究相对较少。熊振民和孔繁林(1976)通过对籼稻的9个杂交组合进行研究,发现粒形性状中粒厚与粒重关系最密切,粒厚同样是受多基因控制的粒形性状。芮重庆和赵安常(1983)利用6个籼稻品种的双列杂交实验证明,粒厚遗传受环境影响较大,这也是粒厚基因研究报道较少的原因之一。因为环境因素的影响,对基因遗传的掩盖效果明显,会使表型难以辨别,容易在判断上引起偏差。同时他们也证明,粒厚遗传的母性效应较为显著,即细胞质的遗传物质起决定作用。也就是说,粒厚性状的控制,不仅受到细胞核染色体上基因的控制,同时细胞质中母性遗传也有部分作用,即核质互作。由于粒厚不仅受到核基因和细胞质基因的影响,而且受环境影响也较大,这为粒厚遗传的研究增加了难度,所以用核基因研究来解释粒厚的遗传特点显得不够全面。即便如此,核基因的研究已证明,粒厚表现为受多基因控制的数量性状遗传(Chang and Li, 1980; Takite, 1989; Bai et al., 2010)。

1.4 粒重基因的遗传

水稻粒重由粒长、粒宽和粒厚共同决定,不仅是产量性状,同时也是品质性状。千粒重是衡量粒重的一个指标,世界上千粒重最大的水稻品种可达70 g以上,超过45 g的品种就有18个(姚国新和卢磊, 2007)。不同品种的粒重差异显著,例如,大粒品种SLG-1的千粒重可以达到59 g左右,而小粒品种日本晴仅为22 g左右(姚国新等, 2010)。水稻粒重同样也表现为数量性状遗传。徐建龙等(2002)利用292个Lemont/特青 F_1 重组自交系(RIL),选取272个分子标记对粒重进行研究,发现粒重与其它籽粒性状均呈显著的正相关关系;所检测到的QTL可以解释55%以上的表型变异,80%以上的主效QTL呈现出一因多效。实验证明,

粒重受多基因控制, 以加性效应为主, 广义和狭义遗传率均较高。

1.5 长宽比基因的遗传

粒形的表型性状也可以用长宽比来表示。符福鸿等(1994)进行的3×10 NCII交配实验以不育系和恢复系为供体材料, 对三系杂交稻的长宽比进行研究表明, 杂种F₁主要受到母本(不育系)的影响, 受父本(恢复系)的影响不大, 在F₂中基本表现出正态分布。曾瑞珍等(2006)通过对W9-38-60-7-7分离群体的表型调查显示, 谷物长宽比的变异呈现双峰分布, 它与粒宽受到一对基因的控制, 且遗传变异是由粒宽QTL引起的。邹小云等(2009)通过4×27 NCII交配设计, 同样利用恢复系和不育系为材料, 研究表明长宽比以加性效应为主, 父本的影响效应较大, 母本的影响相对较小, 具有很高的广义遗传率(98.81%), 狭义遗传率相对较弱(66.93%)。综上所述, 长宽比同样是一个多基因控制的数量性状, 以加性效应为主, 广义遗传率和狭义遗传率都较高。

2 水稻粒形的QTL定位

数量性状的研究方法已在水稻粒形研究中普遍应用, 目前已经报道定位的粒形相关QTL数目较多(表1)。以粒长QTL为例, 目前已经定位的达100个以上, 并且在水稻的12条染色体上均有分布(张志勇, 2008)。粒宽QTL也达90个以上, 同样分布在12条染色体上。粒厚QTL数量相对少一些。然而, 单个QTL的贡献率因研究材料不同、研究手段各异, 表现出较大差异。由于所用群体不同, 检测到的QTL存在差异, 并且大部分QTL仍然处于初定位阶段, 真正意义上克隆并进行功能分析的屈指可数。中国水稻研究所水稻生物学国家重点实验室利用大粒品种宝大粒与中花11杂交构建的定位群体, 将2个粒重主效基因*gw3*和*gw6*分别定位于水稻第3和第6号染色体上, 并利用大规模F₃群体对*gw6*进一步定位, 最终将*gw6*精细定位于分子标记RM7179和RM3187(68.5–73.2 cM)之间4.7 cM的范围内(Guo et al., 2009)。

3 水稻中克隆的粒形基因

目前, 水稻中已经克隆到的粒形基因有分别位于第

3、2、5和5号染色体上的GS3(Fan et al., 2006; Mao et al., 2010)、GW2(Song et al., 2007)、*qSW5*(Shomura et al., 2008)和GW5(Weng et al., 2008), 它们分别是控制粒长和粒重主效基因、粒宽和粒重主效基因、粒宽基因、粒宽和粒重主效基因。

GS3是控制水稻粒长的主效基因。Fan等(2006)通过短粒品种川7和长粒品种明恢63杂交, 并以明恢63作轮回亲本的回交群体后代作为定位材料, 将该基因精细定位于水稻第3号染色体着丝粒附近约9.8 kb的区间内。GS3编码由5个外显子组成的蛋白, 其中包括类磷脂酰乙醇胺结合蛋白区、跨膜区、富含半胱氨酸的TNFR/NGFR蛋白家族区和1个VWFC模块组成的232个氨基酸区段(Mao et al., 2010)。大粒品种的GS3基因中的第2个外显子存在一个无义突变, 导致蛋白C端的178个氨基酸被切除, 最终导致粒形变大。GS3基因的克隆对水稻的分子育种具有重要的指导意义, 可以改良水稻品种, 提高水稻产量。由于在玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)、大豆(*Glycine max*)等作物中都有它的同源基因存在, 所以, 对其它作物的品种改良也有一定的指导意义(杨梯丰等, 2010)。

GW2、*qSW5*和GW5三个基因均能控制水稻的粒宽。Song等(2007)发现, GW2同时控制水稻粒重和粒宽。该基因位于水稻第2号染色体短臂上, cDNA全长1 634 bp, 编码蛋白(47 kDa)含有425个氨基酸残基, 而由于WY3中第4外显子上缺失一个碱基, 引起GW2等位基因在转录过程中提前终止了翻译, 产物只保留了115个氨基酸。GW2作为一个新的E3泛素连接酶, 可能参与降解促进细胞分裂的蛋白, 从而调控水稻谷壳的大小。该研究成果为作物高产育种提供了具有自主知识产权和重要应用前景的新基因, 通过分子标记选择方法已将大粒品种的GW2基因导入小粒品种中培育成新株系, 其粒重和单株产量分别增加49.8%和20%。*qSW5*通过调控水稻外稃上表皮细胞的数量, 进而对外稃的大小产生影响, 从而对粒宽起作用(高志强等, 2011)。而GW5最初定位在水稻第5号染色体短臂SSR标记RM3328和RMw513之间, 遗传距离分别为2.33 cM和0.37 cM, 进而被精细定位于BAC克隆OJ1097_A12上。该基因编码一个由144个氨基酸残基组成的蛋白, 可能通过泛素蛋白酶体途径调节水稻的粒宽和粒重。它能够激活颖花外壳细胞的分裂,

表1 已报道定位的水稻粒形相关QTL

Table 1 Mapped QTLs for grain shape in rice

粒形性状	染色体	标记区间	LOD值	贡献率(%)	亲本及群体	参考文献	
粒长	Chr. 1	R2632-C39	16.5	3.7	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
		G393-R2201	16.9	3.8	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
	Chr. 2	C777-R1989	7.7	5.8	Asominori/IR24, RIL	Wan et al., 2006	
		RM6	12.3	-	INI/B14, RIL	袁玲等, 2002	
	Chr. 3	JL8-RM156	34.9	58.8	Jefferson/普通野生稻, NIL	Li et al., 2004a	
		RG393-C1087	41	63.8	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Tan et al., 2000	
		RZ251	18.3	25	V20A/galaberrima, BC ₃ F ₂	Li et al., 2004a	
		C1087-RZ403	81.6	30.1	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
	Chr. 4	R321-RM55	17.9	4.5	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
		C22-RG449	34.2	44	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
	Chr. 5	RG360-C734B	13.5	3.6	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
		G387A-RG360	16.7	11.4	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
	Chr. 6	R674-R2549	5.1	15	日本晴/Kasalath, BIL	Li et al., 2003	
	Chr. 7	XNpb379-268	16	19.1	Asominori/IR24, RIL	Wan et al., 2006	
	Chr. 8	R2662	6.8	1	H259/Acc8558, RIL	林荔辉和吴为人, 2003	
	Chr. 9	XNpb339-C796C	12.2	10.7	Asominori/IR24, RIL	Wan et al., 2006	
	Chr. 10	RM304-RM147	10.2	30.7	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005	
		RZ527-RZ337	11.9	4.2	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
	Chr. 11	RM209-G257	7.2	2.2	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
	Chr. 12	RM235-RM17	5.3	4	Lemont/特青, RIL	曾瑞珍等, 2006	
	粒宽	Chr. 1	RG331	24.9	33	V20A/galaberrima, BC ₃ F ₂	Li et al., 2004b
		Chr. 2	GA120-G357	5.8	22	窄叶青8号/京系17, DH	张光恒等, 2004
			CT565-RG17	5.5	25.6	窄叶青8号/京系17, DH	张光恒等, 2004
Chr. 3		RG0002-RM218	7.8	18.5	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005	
Chr. 4		C22-RG449	27.2	27.7	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
Chr. 5		RG360-C734a	20.6	55.2	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Tan et al., 2000	
		RG360-C734b	44.9	31	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
		RG360-C734b	14.4	39.4	珍汕97/明恢63, RIL	Ge et al., 2005	
Chr. 6		RG474-R2549	13.7	7.1	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001	
Chr. 7		RG650-RG4	11	32.5	特三矮二号/CB1128, F ₂	林鸿宣等, 1995	
Chr. 8		GA408-BP127A	2.6	9.1	窄叶青8号/京系17, DH	张光恒等, 2004	
Chr. 9		B39A-RZ617	16.9	5.4	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
Chr. 10		RM171	2.8	6.1	IR64/E32, DH	汪斌等, 2003	
Chr. 11		RM21-RM206	5.2	8.5	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005	
Chr. 12		W10-RG574	3.1	1	圭630/02428, DH	谭耀鹏等, 2005	
粒厚		Chr. 3	RM175-RM517	3	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
			RM6080-RM156	-	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
		Chr. 5	RM422-RM227	-	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
			RM13-RM574	3.7	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
		Chr. 9	RM434-RM410	-	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
			RM410-RM242	4.3	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
		Chr. 10	RM3229-RM6704	3.4	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
			RM6704-RM171	-	-	川7/南洋占, RIL	Bai et al., 2010
	粒重	Chr. 1	RG167-RM84	7	6	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2004
			RM315-RM104	5.6	4.6	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2004

表1 (续) Table 1 (continued)

粒形性状	染色体	标记区间	LOD值	贡献率(%)	亲本及群体	参考文献
长宽比	Chr. 2	RG0367–RM318	3.2	8.2	珍汕97/SLG, RIL	马大鹏等, 2004
		RM526–RM525	9	9.7	珍汕97B/IRAT109, RIL	Zou et al., 2005
	Chr. 3	R1966–G144	11.4	22.5	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Yu et al., 1997
		CD01081–RZ993	3.9	9.6	9024/LH422, BIL	Xiao et al., 1995
	Chr. 4	RM119–RM273	5.4	7.2	珍汕97B/IRAT109, RIL	Zou et al., 2005
	Chr. 5	R3166–RG360	8.4	8.8	珍汕97/明恢63, RII	Xing et al., 2002
	Chr. 6	RM121–RM136	4.4	6.4	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005
	Chr. 7	RG128–C1023	5.2	17.7	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Yu et al., 1997
	Chr. 8	RM404–RM339	5.1	5	珍汕97B/IRAT109, RIL	Zou et al., 2005
	Chr. 9	RG2533–RM257	17	14.4	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2004
	Chr. 10	RM258–G2155	23.8	6.6	IR64/Azucena, DH	Hittalmani et al., 2003
		RG134–RZ500	25.1	7.1	IR64/Azucena, DH	Hittalmani et al., 2003
		RG561–RM228	19.6	13.4	珍汕97B/密阳46, RIL	Zhuang et al., 2002
	Chr. 11	RZ537–RZ900	6.5	11.8	Caiapo/Brazil, BC ₂ F ₂	Moncada et al., 2001
	Chr. 12	RG901–RM17	4.9	7.9	Jefferson/普通野生稻, BC ₂ F ₂	Thomson et al., 2003
	Chr. 1	R2632–C39	12.7	5.1	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001
		G393–R2201	8.1	3.3	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001
	Chr. 2	RM109–RM154	4.1	7.7	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005
		RM29–RM341	8.2	15.2	珍汕97/武运粳2号, DH	Jiang et al., 2005
	Chr. 3	RZ403–R19	21	36.4	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Tan et al., 2000
		C1087–RZ403	36.3	17.4	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001
		RZ519– <i>Pgi-1</i>	4	14.9	IR64/Azucena, DH	Huang et al., 1997
		RG179–CD0337	5	17.2	IR64/Azucena, DH	Huang et al., 1997
	Chr. 4	G271–RM252	8.6	8.6	Lemont/特青, RIL	徐建龙等, 2002
	Chr. 5	RG360–C734a	11.3	37.8	珍汕97/明恢63, F _{2:3}	Tan et al., 2000
		RG360–C734b	46.4	39.2	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001
	Chr. 6	RG474–R2549	4.6	1.9	珍汕97/明恢63, RIL	刑永忠等, 2001
	Chr. 7	RD7.10–RD7.11	9.5	13.9	Lemont/特青, RIL	徐建龙等, 2002
		RM295	6.2	–	INI/B14, RIL	袁玲等, 2002
	Chr. 8	RM502–RM264	–	8	Hwaseongbyeo/HG101, F _{2:3}	Yoon et al., 2006
	Chr. 9	C796C–XNpb339	3.1	18	Asominori/IR24, RIL	吴长明等, 2002
	Chr. 10	RM219–C1369	4.1	18.6	IRAT109/Yuefu, DH	郭咏梅等, 2007
Chr. 11	RM202–RM536	–	8.9	Hwaseongbyeo/HG101, F _{2:3}	Yoon et al., 2006	
Chr. 12	R3375–R2672	2.4	6.8	日本晴/Kasalath, BIL	Li et al., 2003	

增加颖花外壳的宽度, 促使粒重和产量增加(Weng et al., 2008)。

4 研究展望

产量问题一直备受人们关注, 而粒形与产量又有着直接联系。水稻粒形遗传的研究, 不论是研究材料还是QTL的定位数量都比较丰富。粒形研究已成为水稻产量包括品质性状研究的热点之一。特殊的水稻种质材

料或者遗传背景远缘的品种在水稻粒形研究中起了较大的作用。但是, 从目前的研究水平来看, 应该说仍处于摸索阶段或是初级阶段。这是由于粒形遗传本身的复杂性和现今研究方法的局限性造成的。数量性状遗传受环境影响相对较大, 同时各个性状之间可能还会相互影响, 成为研究的瓶颈, 致使粒形性状的遗传控制机理至今尚不明确。例如, *DEP2*基因控制水稻直立密穗, 但*dep2*突变体相比野生型, 粒长缩短2 mm多, 粒宽略有增加, 粒厚也有增加, 千粒重明显

降低(Abe et al., 2010)。这可能是一因多效现象,即 *DEP2* 基因的突变影响了粒形基因的表达,它们之间存在互作。虽然初步定位的水稻粒形QTL较多,但是由于贡献率小、定位区间大以及基因间的互作,真正克隆的QTL数量极少,因此在方法学和材料上亟待改进和创新。

首先,关于粒厚方面的研究报道很少。控制水稻粒形的各基因都是紧密联系、相互依赖的。有关研究表明,粒厚基因的遗传表现出主效基因控制,与粒宽表现出极显著的正相关,与粒重也呈正相关,而与长宽比呈极显著负相关关系。粒厚基因的遗传研究,相对于粒长、粒宽等尚显不够成熟,只是从较易的方面研究,而忽视了较难的方面,往往得出的结论也是片面且不真实的。在育种工作中,水稻粒形的相关研究,不论是粒长、粒宽还是粒厚等都十分重要。因此,粒厚的遗传研究有待进一步加强。相信在未来几年,粒厚基因的研究必将被人们所重视并用于指导育种工作,对水稻的高产起到极大的推动作用。

其次,从遗传分析的方法学上来看,朱军于1998年提出的基于混合线性模型的复合区间作图法,改变了国内之前大多采用的简单回归或者多元回归的统计方法。同时,QTLNetwork软件的开发,使得科研人员运用该作图方法检测QTL变得简单快捷。目前,QTLNetwork软件已在国内数量性状研究中得到广泛应用,成为研究数量性状的主流软件。然而,从客观上讲,这一作图方法还是有局限的。因为一个数量性状的表达是由多个性状基因综合到一起而表现出来的。正如上文提到的粒宽表型,虽然很可能是由多个基因共同作用的数量性状,但是它与粒厚基因有着密切的联系,或者可能与其它性状基因也有联系。况且,各性状的形成过程中,还会受到上位性的影响,即使是一个细微的改变,都会引起错综复杂的网络调控,进而在转录、翻译和修饰水平上发生改变,从而引起性状的变化。正是这些基因的交织互作,使我们看到了粒宽的表型性状。而且,通过这一方法所获得的实验结果,也很难说非常准确,仍然需要进行验证。所以,关于水稻数量性状QTL的研究,目前尚处于初级阶段,这也是粒形基因克隆较少的原因所在。当然,可以通过不断改进分析软件或者运用多个QTL分析软件加以综合分析来减少误差、提高检测精确度和灵敏度。

在未来一段时期,各个相关学科的技术手段都有望得到长足的发展,如分子生物学、高通量测序、生物信息学和系统生物学等。从最新的基因组重测序来说,该技术可用于发现SNP、拷贝数变异、InDel等变异类型,绘制群体的精细遗传图谱和物理图谱,节省了大量人力和物力,加快了精细定位和QTL克隆的进程。这些学科的发展、实验方法的改进、新技术的创新,都会为水稻粒形的研究提供新思路和新方法,对粒形遗传的研究起到促进作用。

伴随着水稻全基因组测序的完成和遗传连锁图谱的不断完善,越来越多的粒形相关QTL将被检测、定位和克隆,这将有利于阐明基因间的互作、基因与环境的复杂关系。人们便可以从基因和基因调控两个方面对基因加以修饰,不仅可以从DNA水平上改造基因,得到人们需要的优良基因;而且还可以从蛋白的表达方面入手,通过对基因的开启和关闭,让需要的蛋白表达,不需要的蛋白不表达。在水稻高产育种方面,育种专家可以把众多有利基因有效聚合在一起,实现水稻的高产优产,从而真正解决世界粮食短缺的问题。同时,水稻基因组研究中所产生的各种理论和方法以及构建的研究平台,对整个植物基因组研究也具有一定的推动作用。

参考文献

- 陈温福,徐正进,张文忠,张龙步,杨守仁 (2001). 水稻新株型创造与超高产育种. 作物学报 27, 665-672.
- 程式华,胡培松 (2008). 中国水稻科技发展战略. 中国水稻科学 22, 223-226.
- 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 20, 39-45.
- 高志强,占小登,梁永书,程式华,曹立勇 (2011). 水稻粒形性状的遗传及相关基因定位与克隆研究进展. 遗传 33, 314-321.
- 郭咏梅,穆平,刘家富,李自超,卢义宣 (2007). 水、旱栽培条件下稻谷粒型和粒重的相关分析及其QTL定位. 作物学报 33, 50-56.
- 黄招德 (2008). 水稻籽粒性状的遗传分析及粒长基因GL-2的定位. 硕士论文. 福州: 福建师范大学. pp. 27-32.
- 黄招德,施碧红,赵明富,蔡春苗 (2008). 水稻粒形QTLs的研究进展. 福建稻麦科技 26, 36-39.
- 林鸿宣,闵绍楷,熊振民,钱惠荣,庄杰云,陆军,郑康乐,黄

- 宁 (1995). 应用RFLP图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位. 中国农业科学 28, 1-7.
- 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.
- 马大鹏, 罗利军, 汪朝阳, 何予卿 (2004). 利用重组自交系群体对水稻产量相关性状的QTL分析. 分子植物育种 2, 507-512.
- 祁祖白, 李宝健, 杨文广, 吴秀峰 (1983). 水稻籽粒外观品质及脂肪的遗传研究. 遗传学报 10, 452-458.
- 芮重庆, 赵安常 (1983). 籼稻粒重及粒形性状F₁遗传特性的双列分析. 中国农业科学 5, 14-20.
- 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.
- 谭耀鹏, 李兰芝, 李平, 王玲霞, 胡中立 (2005). 利用DH群体定位水稻谷粒外观性状的QTL. 分子植物育种 3, 314-322.
- 谭友斌 (2006). 利用高世代回交群体分析水稻粒型QTLs. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学. pp. 2-4.
- 汪斌, 兰涛, 吴为人 (2003). 应用微卫星图谱定位稻米性状的QTL. 福建农业学报 18, 11-15.
- 王松凤, 李辉, 刘喜, 陈亮明, 刘世家, 江玲, 万建民 (2008). 水稻粒形相关性状及千粒重QTL的稳定性分析. 南京农业大学学报 31(3), 1-7.
- 翁建峰 (2009). 水稻粒宽和粒重QTLGW5的精细定位及其功能初步分析. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学. pp. 33-34.
- 吴长明, 孙传清, 陈亮, 李自超, 王象坤 (2002). 应用RFLP图谱定位分析稻米粒形的QTL. 吉林农业科学 27(5), 3-7.
- 吴绍洪, 李荣生 (2002). 中国耕地与未来30年食物需求、保障及对策. 地理科学进展 21, 121-129.
- 刑永忠, 谈移芳, 徐才国, 华金平, 孙新立 (2001). 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因. 植物学报 43, 840-845.
- 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.
- 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.
- 严长杰, 梁国华, 陈峰, 李欣, 汤述鑫, 裔传灯, 田舜, 陆驹飞, 顾铭洪 (2003). 利用粳稻回交群体分析水稻粒形性状相关QTLs. 遗传学报 30, 711-716.
- 杨梯丰, 曾瑞珍, 朱海涛, 陈岚, 张泽民, 丁效华, 李文涛, 张桂权 (2010). 水稻粒长基因GS3在聚合育种中的效应. 分子植物育种 8, 59-66.
- 姚国新, 李金杰, 张强, 胡广隆, 陈超, 汤波, 张洪亮, 李自超 (2010). 利用4个姊妹近等基因系群体定位水稻粒重和粒形QTL. 作物学报 36, 1310-1317.
- 姚国新, 卢磊 (2007). 水稻粒重基因定位克隆研究. 安徽农业科学 35, 8468-8478.
- 袁玲, 祝莉莉, 何光存 (2002). 稻米品质性状基因的SSR标记定位. 武汉大学学报(理学版) 48, 507-510.
- 曾瑞珍, Akshay Talukdar, 刘芳, 张桂权 (2006). 利用单片段代换系定位水稻粒形QTL. 中国农业科学 39, 647-654.
- 张光恒, 张国平, 钱前, 徐律平, 曾大力, 滕胜, 包劲松 (2004). 不同环境条件下稻谷粒形数量性状的QTL分析. 中国水稻科学 18, 16-22.
- 张志勇 (2008). 水稻粒型和粒重性状的主效QTL定位研究. 硕士学位论文. 厦门: 厦门大学. pp. 4-5.
- 邹小云, 邓辉明, 傅军如, 彭小松, 朱昌兰, 贺晓鹏, 陈小荣, 贺浩华, 刘宜柏 (2009). 三系杂交水稻谷粒性状的遗传及相关分析. 安徽农业科学 37, 8391-8393, 8427-8427.
- Abe Y, Mieda K, Ando T, Kono I, Yano M, Kitano H, Iwasaki Y (2010). The *SMALL AND ROUND SEED1 (SRS1/DEP2)* gene is involved in the regulation of seed size in rice. *Genes Genet Syst* 85, 327-339.
- Bai XF, Luo LJ, Yan WH, Kovi MR, Zhan W, Xing YZ (2010). Genetic dissection of rice grain shape using a recombinant inbred line population derived from two contrasting parents and fine mapping a pleiotropic quantitative trait locus *qGL7*. *BMC Genet* 11, 16.
- Chang TT, Li CC (1980). Genetics and breeding. In: Luh BS, ed. Rice Production and Utilization. Westport: Connecticut AVI Press. pp. 87-127.
- Fan CC, Xing YZ, Mao HL, Lu TT, Han B, Xu CG, Li XH, Zhang QF (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* 112, 1164-1171.
- Ge XJ, Xing YZ, Xu CG, He YQ (2005). QTL analysis of cooked rice grain elongation, volume expansion, and water absorption using a recombinant inbred population. *Plant Breed* 124, 121-126.
- Guo LB, Ma LL, Jiang H, Zeng DL, Hu J, Wu LW, Gao ZY, Zhang GH, Qian Q (2009). Genetic analysis and fine mapping of two genes for grain shape and weight in rice. *J Integr Plant Biol* 51, 45-51.
- Hittalmani S, Huang N, Courtois B, Venuprasad R, Shashidhar HE, Zhuang JY, Zheng KL, Liu GF, Wang

- GC, Sidhu JS, Srivantaneeyakul SS, Singh VP, Bagali PG, Prasanna HC, McLaren G, Khush GS** (2003). Identification of QTL for growth- and grain yield-related traits in rice across nine locations of Asia. *Theor Appl Genet* **107**, 679–690.
- Huang N, Parco A, Mew T, Magpantay G, McCouch S, Guiderdoni E, Xu JC, Subudhi P, Angeles ER, Khush GS** (1997). RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population. *Mol Breed* **3**, 105–113.
- Jiang GH, Hong XY, Xu CG, Li XH, He YQ** (2005). Identification of quantitative trait loci for grain appearance and milling quality using a doubled-haploid rice population. *J Integr Plant Biol* **47**, 1391–1403.
- Jiang GH, Xu CG, Li XH, He YQ** (2004). Characterization of the genetic basis for yield and its component traits of rice revealed by doubled haploid population. *Acta Genet Sin* **31**, 63–72.
- Li JM, Thomson M, McCouch SR** (2004a). Fine mapping of a grain-weight quantitative trait locus in the pericentromeric region of rice chromosome3. *Genetics* **168**, 2187–2195.
- Li JM, Xiao JH, Grandillo S, Jiang LY, Wan YZ, Deng QY, Yuan LP, McCouch SR** (2004b). QTL detection for rice grain quality traits using an interspecific backcross population derived from cultivated Asian (*O. sativa* L.) and African (*O. glaberrima* S.) rice. *Genome* **47**, 697–704.
- Li ZF, Wan JM, Xia JF, Zhai HQ** (2003). Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin* **30**, 251–259.
- Mao HL, Sun SY, Yao JL, Wang CR, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF** (2010). Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 19579–19584.
- Moncada P, Martinez CP, Borrero J, Chatel M, Gauch H, Guimaraes EP, Tohme J, McCouch SR** (2001). Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* x *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment. *Theor Appl Genet* **102**, 41–52.
- Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M** (2008). Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nat Genet* **40**, 1023–1028.
- Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu MZ, Lin HX** (2007). A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet* **39**, 623–630.
- Takite T** (1989). Breeding for grain shape in rice. *Agric Sci* **44**(6), 39–42.
- Tan YF, Xing YZ, Li JX, Yu SB, Xu CG, Zhang QF** (2000). Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet* **101**, 823–829.
- Thomson MJ, Tai TH, McClung AM, Lai XH, Hinga ME, Lobos KB, Xu Y, Martinez CP, McCouch SR** (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.
- Wan XY, Wan JM, Jiang L, Wang JK, Zhai HQ, Weng JF, Wang HL, Lei CL, Wang JL, Zhang X, Cheng ZJ, Guo XP** (2006). QTL analysis for rice grain length and fine mapping of an identified QTL with stable and major effects. *Theor Appl Genet* **112**, 1258–1270.
- Weng JF, Gu SH, Wan XY, Gao H, Guo T, Su N, Lei CL, Zhang X, Cheng ZJ, Guo XP, Wang JL, Jiang L, Zhai HQ, Wan JM** (2008). Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res* **18**, 1199–1209.
- Xiao JH, Li JM, Yuan LP, Tanksley SD** (1995). Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics* **140**, 745–754.
- Xing YZ, Tan YF, Hua JP, Sun XL, Xu CG, Zhang QF** (2002). Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. *Theor Appl Genet* **105**, 248–257.
- Xing YZ, Zhang QF** (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 421–442.
- Yoon DB, Kang KH, Kim HJ, Ju HG, Kwon SJ, Suh JP, Jeong OY, Ahn SN** (2006). Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and the *O. sativa japonica* cultivar Hwaseongbyeon. *Theor Appl Genet* **112**, 1052–1062.
- Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YJ, Gao YJ, Li XH, Zhang QF, Saghai Maroof MA** (1997). Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 9226–9231.
- Zhuang JY, Fan YY, Rao ZM, Wu JL, Xia YW, Zheng KL** (2002). Analysis on additive effects and additive-by-additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice. *Theor Appl Genet* **105**, 1137–1145.

Zou GH, Mei HW, Liu HY, Liu GL, Hu SP, Yu XQ, Li MS, Wu JH, Luo LJ (2005). Grain yield responses to moisture

regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor Appl Genet* **112**, 106–113.

Progress in Genetic Research into Grain Shape in Rice

Lihui Gong^{1, 2}, Zhenyu Gao², Bojun Ma¹, Qian Qian^{2*}

¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

²State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

Abstract Grain shape, including grain length, width, thickness, and weight and aspect ratio, is an important factor for rice production. Therefore, genetic analysis of grain shape is of great significance for increasing rice yield. Grain shape is a quantitative trait controlled by multiple genes. As compared with research into traits controlled by a single gene, that for genes controlled by multiple genes, such as grain shape, is complicated. We summarize recent progress in genetic research into grain shape in rice and future prospects.

Key words grain shape, quantitative inheritance, quantitative trait locus, rice

Gong LH, Gao ZY, Ma BJ, Qian Q (2011). Progress in genetic research into grain shape in rice. *Chin Bull Bot* **46**, 597–605.

* Author for correspondence. E-mail: qianqian188@hotmail.com

(责任编辑: 白羽红)

山东农业大学农学院作物生物学国家重点实验室招聘启事

山东农业大学农学院作物生物学国家重点实验室因教学和科研工作需要, 拟招聘青年教师1名。

一、岗位职责

从事本科生“遗传学”教学以及小麦分子生物学、遗传学及遗传育种等研究工作。

二、应聘条件

- 1 具有遗传学、分子生物学或遗传育种学博士学位或今年年底前通过博士学位答辩。具有博士后研究经历者优先考虑。
- 2 具有良好的中、英文写作及口语表达能力和团队协作精神, 能指导研究生从事科学研究工作。
- 3 年龄在35周岁以下, 身体健康。

三、工资待遇

- 1 工资及职称等待遇结合个人研究背景、科研成果和工作能力等确定。
- 2 其他具体事宜面议。

四、聘任程序

- 1 请将个人简历(包括个人基本情况介绍、学历和学位证书、研究背景、工作经历、发表文章等)以电子邮件附件形式发送至山东农业大学人事处(rsc@sdau.edu.cn)。
- 2 符合条件的应聘者将会于近期收到面试通知。

五、联系方式

地址: 山东省泰安市岱宗大街61号 邮编: 271018
电话: 0538-8249278 E-mail: lkong@sdau.edu.cn
联系人: 孔令让