

水稻粒长基因的研究进展

郑跃滨¹, 杨琬琪², 赵海燕¹, 王兰^{1*}

(1. 华南农业大学农学院, 广东省分子育种重点实验室, 广东广州 510642; 2. 哈尔滨师范大学物理与电子工程学院, 黑龙江哈尔滨 150042)

摘要 粒长是水稻重要的农艺性状之一, 既影响水稻产量, 又影响稻米品质。水稻的粒长是数量性状, 遗传机理复杂。对控制水稻粒长基因的 QTL 定位、粒长基因的克隆与功能分析、粒长基因的相互作用及粒长基因在分子育种上的应用等方面进行综述, 旨在为水稻的粒形育种与品质改良提供参考。

关键词 水稻; 粒长基因; QTL; 克隆

中图分类号 S511 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)15-0004-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.15.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Advances of Genes on Controlling Rice Grain Length

ZHENG Yue-bin¹, YANG Wan-qi², ZHAO Hai-yan¹ et al (1. College of Agriculture, South China Agricultural University, Key Laboratory of Molecular Breeding in Guangdong Province, Guangzhou, Guangdong 510642; 2. College of Physics and Electronic Engineering, Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang 150042)

Abstract Grain length is one of the important agronomic traits of rice, which affects both rice yield and rice quality. Grain length of rice is a quantitative trait and its genetic mechanism is very complex. The paper summarized the research results of QTLs mapping, gene cloning and functional analysis, and genes interactions of rice grain length genes, the application of grain length genes in molecular breeding, in order to provide reference for grain shape breeding and quality improvement of rice.

Key words Rice; Grain length genes; QTL; Cloning

粒长 (grain length, GL) 是水稻粒形的三大构成因素 (粒长、粒宽、粒厚) 之一。粒长、粒宽和粒厚对粒重的总影响力达 94.4%, 直接影响水稻的单产^[1], 其中粒长对水稻粒重的贡献更大^[2]。研究表明, 粒形细长的品种米质较好^[3-4]。进行品质改良时, 选育的稻米要求粒形较长、宽度较小、长宽比适中。因此, 粒长也是稻米品质的一个重要指标。

从 20 世纪 30 年代开始, 日本就开始对粳稻品种的矮化进行研究^[5], 水稻矮秆基因及杂种优势的利用, 实现了水稻产量的两次跨越^[6]。但随着耕地面积的减少, 人民生活水平的提高, 现有的水稻单产与品质已不能满足人民生活的需求。改变水稻籽粒的形状, 不仅能增加水稻的产量, 还能提高稻米的品质。近年来, 随着分子生物技术及测序技术的发展, 通过改变水稻粒形来育种已越来越受到水稻育种家的重视。通过 BSA 重测序定位及 KASP 精细定位来定位水稻粒长基因, 进而克隆该粒长基因, 再通过基因编辑技术来改良籽粒形状, 提高水稻产量, 成为最新克隆基因的热点。研究表明, 水稻谷粒粒形受多基因控制, 属于数量遗传性状, 遗传基础很复杂^[7], 并且粒长基因以加性效应为主, 同时还存在显性作用^[8]。笔者对控制水稻粒长基因的 QTL 定位进行总结, 并对已克隆粒长基因进行功能分析, 以及已克隆粒长基因的相互作用和在当代分子育种上的应用进行深入探讨, 期为水稻粒形的分子育种提供帮助。

1 控制粒长相关基因的 QTL 定位

随着水稻功能基因组学和重测序技术的快速发展, 对粒

长基因的定位越来越多。据不完全统计, 目前已定位到与粒长相关的 QTLs 达 120 个, 以 3、2、1 和 10 号染色体上最多。赵明富等^[9]对 BC₃F₂ 进行 QTL 定位, 结果发现控制粒长 QTL (暂定名 *GL2(t)*) 位于第 2 染色体, 与 RM530 连锁, 遗传距离为 4.1 cM, 是个尚未报道的粒长显性主效 QTL。高虹等^[10]用小粒水稻材料“日本小黑稻”和大粒水稻材料“80018-TR161-2-1”及其 F₂ 和 F_{2,3} 家系检测到谷粒长度受 1 对隐性核基因控制, 命名为 *GL3*。将该基因定位在水稻第 3 号染色体上 SSR 标记 PSM379 和 RM16 之间, 它们的遗传距离分别为 4.0 和 11.2 cM。Shao 等^[11]利用粳稻品种 D50 和籼稻品种 HB27 构建的重组自交系, 定位到粒长 QTL *qGL7-2*, 在 In-Del1 和 RM21945 这 2 个标记之间 278 kb 的物理范围内。Bai 等^[12]用籼稻品种南阳占和粳稻品种川 7 构建的 F_{7,8} 重组自交系群体 RIL, 发现 4 个影响粒长的 QTL, 分别定位于第 3、7、10 号染色体, 其中一个微效 QTL, *qGL7* 被定位到一个 In-Del 标记 RID711 和 RM6389 之间 258 kb 的范围内 (以日本晴基因组序列为参照), 且基因与 InDel 标记 RID710 和 RID76 共分离。曾瑞珍等^[13]利用单片段代换系定位发现粒长 QTL *gl-3* 被定位于第 3 号染色体的 SSR 标记 RM6146 和 PSM377 之间, 遗传距离分别为 1.5 和 11.0 cM^[14]。笔者利用小粒矮秆野生稻品系 S18 和长粒栽培稻品系 KJ01 组配定位群体 F₂, 也定位了一个新的主效 QTL, 位于 3 号染色体上 (结果未发表)。

由于不同亲本构建的不同群体以及环境的影响, 被定位的这些 QTLs, 有些可能是同一位点。由于粒长基因遗传机制复杂, 定位的 QTLs 很多, 但迄今为止, 已克隆和进行功能研究的 QTLs 不多。

2 粒长相关基因克隆及功能分析

目前, 已定位的这些 QTLs 中, 其中有 12 个粒长基因进

基金项目 广东省教育厅科技创新项目 (2013KJCX0035)。
作者简介 郑跃滨 (1995—), 男, 河北抚宁人, 硕士研究生, 研究方向: 水稻遗传育种。* 通信作者, 副教授, 博士, 从事水稻分子遗传研究。

收稿日期 2020-02-27; **修回日期** 2020-04-20

行了深入的功能研究,这些基因调控籽粒长度的机制不同 (表1)。

表1 水稻中粒长相关基因

Table 1 Genes related to grain length in rice

基因符号 Gene symbol	染色体 Chromosome	表达途径 Expression pathway	功能分析 Functional analysis
<i>PGL2</i>	2	非典型 bHLH 蛋白	能够和典型 bHLH 蛋白 APG 互作调控水稻谷粒长度。 <i>PGL2</i> 和 <i>PGL1</i> 功能冗余,通过与 APG 形成异源二聚体,从而抑制 APG 的功能,从而正向调节水稻谷粒长 ^[15-16]
<i>GS2/GL2</i>	2	生长调节因子(OsGRF4)	生长调节因子(OsGRF4)使转录活性提高,细胞体积增大,细胞数量增多,进而使粒长增加 ^[17]
<i>PGL1</i>	3	非典型的不结合 DNA 的碱性螺旋-环-螺旋蛋白	该蛋白能与 APG 蛋白互作,与其共同控制谷粒大小变异,APG 基因负调控 <i>PGL1</i> , APG 基因不表达或 <i>PGL1</i> 表达量增加,都能使籽粒变长 ^[18]
<i>GS3</i>	3	跨膜蛋白	<i>GS3</i> 在调节谷粒和器官大小中发挥负调节的功能,是一个控制水稻谷粒大小的主效 QTL ^[19]
<i>qGL3/GL3.1</i>	3	具有 Kelch 重复域的蛋白磷酸酶 <i>OsPPKL1</i>	第二 Kelch 结构域在 <i>OsPPKL1</i> 上引入天冬氨酸与谷氨酸置换,使 <i>qGL3</i> 为长谷粒表型 ^[20]
<i>GL3.2</i>	3	<i>GL3.2(X)-RNAi</i>	一个关键 SNP 导致转录提前终止,进而使粒形大小产生差异 ^[21]
<i>OsLG3</i>	3	<i>OsLG3</i> 与 $\text{C}\beta$ 蛋白 Rgb 1 相互作用	<i>OsLG3</i> 与 Rgb 1 相互作用, <i>GS3</i> 本身对晶粒大小没有影响,但通过与 Rgb 1 竞争使晶粒长度减小 ^[22]
<i>qTGW3</i>	3	<i>qTGW3</i> , 编码 <i>OsSK41</i> (也称为 <i>OsGSK5</i>)	携带 <i>OsSK41</i> 功能缺失等位基因的水稻近等基因系具有增加籽粒长度和重量 ^[23]
<i>Gnp4</i>	4	<i>Gnp4/LAX2</i> 在植物中广泛表达,亚细胞定位分析表明其编码核蛋白	<i>Gnp4</i> 过表达分析表明,能够显著增加籽粒长度 ^[24]
<i>GL7</i>	7	编码含有 TRM 的蛋白	<i>GL7</i> 位点上 17.1 kb 的串联重复,引起 <i>GL7</i> 表达水平上调,调节细胞的纵向伸长,从而增加水稻粒长并改善稻米外观品质 ^[25]
<i>GW7</i>	7	编码一种 TONNEAU1 的蛋白	<i>GW7</i> 表达量上调,抑制横向细胞分裂,并能使谷粒纵向分裂增多,谷粒变长且细; <i>OsSPL16/GW8</i> 是一个转录因子并包含 SBP 结构域的,与 <i>GW7</i> 启动子部分结合并抑制其表达 ^[26]
<i>GLW7</i>	7	<i>GLW7</i> 为编码一类高等植物特有的 SPL 转录因子基因	<i>GLW7</i> 主要是通过增加细胞的大小而使籽粒的体积变大 ^[27]

尉鑫等^[28]通过总结认为在内外颖过量表达 *PGL1*,增加水稻谷粒的长度和重量,是一种结合 DNA 的典型 bHLH 的抑制子。在内外颖过量表达 *PGL2* 也同样可以使水稻谷粒的长度和重量增加^[15],对粒长的调控是与基因的表达水平相关。

GS2 在显性 QTL 中,被定位到 2 号染色体上 7.4 kb 区间内部,编码生长调节因子(OsGRF4)。OsGRF4 为一种转录调节因子,可能作为转录激活剂,增强转录活性。*GS2* 被定位于细胞核表达,同时 *GS2* 中的一个突变位点使 microRNA、*OsmiR396c* 发生改变,导致表达量升高,*GS2* 表达使细胞增大增多,从而使籽粒变长^[17]。

GS3 编码一个跨膜蛋白^[29],在长粒品种中第二个外显子处有一个碱基 C 突变为 A,产生终止突变。为了证实 *GS3* 功能区是否在氨基端,即在 OSR 区,利用结构域缺失的方法,在水稻明恢 63 中,转入不同的缺失结构域,结果发现转化后植株粒形都变短,而没转化植株粒形无变化;同样,验证羧基端的功能,发现 OSR 的功能也会受到 2 个缺失结构域的抑制影响,转化到明恢 63 后粒形同样变短^[30]。证实 *GS3* 对粒长负调控的功能,并且证明 OSR 是控制粒形的关键结构域,阐述了 *GS3* 基因不同结构域的功能与粒形自然变异之间的关联^[19]。

qGL3 在 3 号染色体上被用简单重复序列(SSR)标记定位到 RM15551 和 RM15578 之间,且 95.57% 的表型变异在 N411×93-11 BC₂F₂ 群体之中,经过 BC₂F₂ 群体的 4 个杂合

单株筛选得到 2 968 个单株,在 BC₂F₃ 的 2 968 个体之中,将区段定位缩小到插入缺失标记(InDel) XJ39 与 XJ26 之间的 46.6 kb 之间。在该区域内有 5 个预测 ORFs,并通过 RT-PCR,发现仅表达 ORF3 和 ORF4,而 ORF1 和 ORF2 编码反转录转座子蛋白,编码转座子的 ORF5 在水稻中不表达。并发现 ORF4 中存在的 4 个 SNPs,其中前 2 个 SNPs 发生在第 10 个和第 11 个外显子上,从而导致从天冬氨酸变为谷氨酸和组氨酸变为酪氨酸。ORF4 很可能是 *qGL3* 的候选基因,该 ORF4 编码的 PP2A,因此被命名为 *OsPPKL1*,属于一个小基因家族成员^[20]。

GL3.2 是利用大粒品种“南洋占”和小粒品种“川 7”为亲本,并构建重组自交系群体,定位到一个主效 QTL,发现这个主效 QTL 可以同时影响粒长与粒重。通过群体构建,相关的遗传分析及图位克隆,确定了候选基因 *GL3.2*。由于 *GL3.2(X)-RNAi* 的存在,可以使候选基因 *GL3.2* 的表达得以抑制,将 *GL3.2(X)-RNAi* 转入到小粒材料中,发现转基因后的材料(6.3 mm)粒长比小粒材料(6.0 mm)长 0.3 mm,并通过测序发现,致使 2 种粒型差异是由一个关键的 SNP,转录提前终止所导致^[21]。

Yu 等^[22]从 504 份栽培稻品种(*Oryzaativa* L.)中筛选出了 99 个粒长 QTL,其中 13 个经 4 个连锁引物验证,92 个为新的粒长位点。克隆了一个新基因 *OsLG3*,位于 3 号染色体上,它可以作为水稻籽粒长度的正调节因子,在不影响稻米品质的前提下提高水稻产量。并对 283 份地理范围的水稻

材料启动子区进行序列分析,发现4个单倍型似乎与籽粒长度有关。进一步分析表明,籼稻和粳稻中 *OsLG3* 等位基因的进化独立于不同的祖先和低的核苷酸多样性。系统发育分析表明, *OsLG3* 在提高粳稻育种籽粒长度方面具有很大的潜在价值。 *OsLG3* 是一种很有前途的基因,可用于水稻品种改良的基因组 DEP 1 和 GGC 2 分别与 G β 蛋白 Rgb 1 相互作用,使籽粒长度增加。

qTGW3 控制水稻的粒长和重量。 *qTGW3* 通过编码 *OsSK41* (也称为 *OsGSK5*), GLYCOGEN SYNTHASE KINASE 的成员,增加水稻籽粒长度和重量。 *OsSK41* 与 AUXIN 相互作用,使其磷酸化,从而形成 *OsARF4*。 *OsSK41* 与 *OsARF4* 的共表达使 *OsARF4* 的积累增加, *OsARF4* 存在水稻原生质体中,由于 *OsARF4* 的功能丧失导致籽粒增大。分析表明, *OsARF4* 和 *OsSK41* 还共同抑制了一组下游控制水稻籽粒发育过程的基因,包括一些生长素的响应基因,也会造成粒形的改变。因此,研究揭示了 *OsSK41* 在水稻籽粒中的重要作用,开发并提供新的候选基因,用于遗传改良水稻的产量并可能应用在其他谷类作物中^[23]。

Zhang 等^[24]将目的基因 *Gnp4* 定位在4号染色体上一个 10.7 kb 的区间内,并筛选到3个与其互作蛋白 LAX1、OsIAA3 和 OsIAA17,发现 *Gnp4* 与 OsIAA3 或 OsIAA17 互作可以调控水稻籽粒长度;通过研究发现在过表达 *Gnp4* 植株中,提高自由生长素含量,可以激活 ARF 家族转录因子下游基因的调控,从而调控水稻籽粒长度过量表达,显著增加粒长。

GL7 被 Wang 等^[25]定位到 CAPS1 和 210Q 标记之间,跨度为 20.4 kb,位于7号染色体上,区段内的基因座包含2个候选基因 *Os07g0603300* (*LOC_Os07g41200*) 和 *Os07g0603400* (*LOC_Os07g41210*), *Os07g0603400* 未具有编码蛋白质的功能表达。 *Os07g0603300* 编码含有 TON1 RECRUIT MOTIF (TRM) 的蛋白质,该蛋白质与来自拟南芥的 LONGIFOLIA1 和 LONGIFOLIA2 蛋白质具有 20%~22% 的氨基酸序列同一性,其可以调节纵向细胞伸长^[31]。 LONGIFOLIA2 (也称为 TRM1) 能够结合微管,并可能通过将 TON1 富集到皮质微管阵来参与引导细胞的扩增^[32]。

GW7 被 Wang 等^[26]从 TFA 和 HJX74 (以 HJX74 作为轮回亲本)的回交培育的 4 500 个 BC₃F₂ 群体对 *qGW7* 进行精细定位,使得基因座的位置被限制在侧翼为标记 M₁ 和 M₁₀ 的 20 kb 区段。对纯合分离的子代测试,进一步将间隔缩小到侧翼标记 S₅ 和 S₆ 的 2.6 kb 区域;这段 DNA 包含 *LOC_Os07g41200* 基因的启动子区和第一个外显子部分。在受精过程之前,小穗颖壳 NIL-*gw7*^{HJX74} 比 NIL-*GW7*^{TFA} 形成的细胞更短更宽。切片显示 NIL-*GW7*^{TFA} 中的内部薄壁细胞少于 NIL-*gw7*^{HJX74}。平均宽度 NIL-*GW7*^{TFA} 外表皮细胞略高于 NIL-*gw7*^{HJX74} 细胞,但 NIL-*GW7*^{TFA} 小穗壳中横向细胞增殖减少约 6.4%,在 NIL-*GW7*^{TFA} 横向细胞分裂减少导致粒宽变短,而 NIL-*GW7*^{TFA} 小穗颖壳中纵向细胞增殖增加 6.5%。这些发现是指长粒的形成是由于纵向细胞分裂增加和横向细胞

分裂减少所致。因此, *GW7* 是通过改变细胞分裂模式来调节水稻的粒形。

GLW7 在7号染色体上,编码植物特异性转录因子 *OsS-PL13* 的主要数量性状基因座, *GLW7* 正向调节籽粒的细胞大小,从而增加水稻籽粒长度和产量。并确定了串联重复序列 *OsSPL13* 的 5'UTR 通过影响转录和翻译来改变其表达,且 *OsSPL13* 的表达量较高,与热带粳稻中的大粒相关。进一步分析表明,热带粳稻 *GLW7* 的大粒等位基因在人工选择下,可以从籼稻品种转到粳稻品种。研究表明,新基因可以依靠全基因组关联数据有效地确定^[27]。

通过以上总结,已克隆的粒长基因调控机制复杂,不同的粒长基因调控籽粒长度的机理不同,有些正调控籽粒长度,如 *GLW7*;有些负调控籽粒长度,如 *GS3*。有些是由于结构域缺失或移码突变,导致基因功能丧失,从而改变籽粒长度,如 *GS3*、*qTGW3*;有些是由于 SNP 改变,引起氨基酸改变,从而改变籽粒长度,如 *qGL3*;有些是转录提前终止,产生长短不同的 2 条蛋白,籽粒也相应表现出长短差异,如 *GL3.2*;也有些是与转录因子相互作用,共同调节籽粒长度,如 *Gnp4*。

3 粒长基因间相互作用

控制水稻粒形性状的 QTL 之间存在相互作用。 *HWG* 可以促进水稻粒重和抽穗相关类基因的表达。在突变体 *HWG* 中, *GW2*、*GW5*、*GIF1* 和 *GS3* 等基因会降低表达量,其中 *GIF1* 基因表达量降低最为明显^[33-34]。目前已在水稻中克隆到4个与种子大小相关的基因 (*GS3*、*GW2*、*qSW5*/*GW5* 和 *GIF1*)。然而,这4个基因之间的关系尚不清楚,这将在一定程度上阻碍基因聚合育种的进程。为了揭示上述4个基因之间的关系,在转录水平上对 *GS3*-RNAi、*GW2*-RNAi 和 *qSW5* 的 CSSL 进行了基因表达分析。结果表明, *qSW5* 和 *GW2* 对 *GS3* 的表达具有明显的正调控作用。同时, *qSW5* 可通过抑制 *GW2* 转录而下调。此外, *qSW5* 对 *GIF1* 的表达有正调控作用,而 *GW2* 和 *GS3* 对 *GIF1* 的表达有负调节作用。在此基础上,以 180 个水稻品种为材料,对 *qSW5* 和 *GS3* 的等位基因效应进行了研究。结果表明,这2个基因之间存在互作效应,其中影响种子长度的 *qSW5* 被 *GS3* 等位基因掩盖,影响种子宽度的 *GS3* 被 *qSW5* 等位基因掩盖。这些发现为深入了解水稻种子大小发育的分子机制提供了更多的信息,对提高水稻产量有一定的参考价值^[35]。

Gao 等^[36]利用 93-11 (NIL-*gs3*/*qGL3*) 连续回交多代以及标记辅助筛选方法获得 2 种近等基因系: NIL-*GS3*/*qGL3* 和 NIL-*gs3*/*qgl3*。再将 2 种近等基因系杂交,并利用分子标记辅助获得后代群体。通过比较各群体的粒长变化,利用两因素方差分析发现 *GS3* 和 *qGL3* 在粒长发育中存在加性效应。以 NIL-*GS3* (*GS3*/*qGL3*) 的粒长作为对照, *GS3* 的突变将粒长从 8.5 mm (*GS3*/*qGL3*) 增加到 10.2 mm (*gs3*/*qGL3*), *qGL3* 的突变将粒长从 8.5 mm (*GS3*/*qGL3*) 增加到 11.2 mm (*GS3*/*qgl3*), 将 2 个基因同时突变后粒长从 8.5 mm (*GS3*/*qGL3*) 增加到 12.2 mm (*gs3*/*qgl3*)。通过粒长性状直接可以看出当两基因同时存在时,粒长增加更为明显,比单一基因

存在效果更好,对两基因的转录研究发现,存在重叠效应,并推测是 *qGL3* 和 *GS3* 共同参与 BR 信号转导,从而调控粒长^[37]。

4 粒长基因在分子育种的应用

已克隆的一批控制水稻粒长的重要基因,既有助于揭示水稻产量性状复杂的遗传机制,同时也为水稻分子标记的辅助选择提供了理论依据和技术基础。分子标记辅助选择技术是在现代作物改良育种中应用最广泛的技术之一,对现代分子育种有着十分重要的作用。该技术结合分子标记鉴定筛选,通过田间杂交和回交,可以快速有效地达到转移基因和聚合多个基因等育种目的^[6]。这不仅降低了育种成本,更缩短了育种时间,育种研究者能更好更快地选育出目标品种。

Huang 等^[38]在其现有嘉禾系列中发现,都存在 *gs3*、*dep1* 等能够影响粒形的基因。黄海洋等^[39]发现其在品种嘉禾 218 的粒形基因上,*GS3* 产生 C-A 的单碱基突变,谷粒长度达 7.0 mm,长宽比达 3.0,以国内的籼稻一级稻米为标准,长度 6.5 mm,长宽比 2.8,显然嘉禾 218 更高于此标准。利用已克隆的基因来改良现有品种的粒形,实现分子辅助育种。张剑霞^[40]通过分子标记辅助选择技术,改良了珍汕 97B 和 II-32B,将 *Xa23* 和 *GS3* 分别聚合到珍汕 97B 和 II-32B 中,使得珍汕 97B 由 8.00 mm 增加到(9.81±0.31)mm,II-32B 由 8.00 mm 增加到(9.71±0.26)mm,改良后效果十分明显。Fan 等^[41]通过测序比较 *GS3* 第二个外显子发生碱基突变,导致转录提前终止,从而在此功能位点设计标记,并用检测分析 180 份水稻品种,发现所有小粒形都为‘TGC’基因型,大粒形都为‘TGA’(终止密码)基因型,通过此标记,能更好观测出基因不同,从而导致性状的分型。Yu 等^[22]发现在现有粳稻品种中导入 *OsLG3* 的 *SLG* 等位基因可增加粒长、粒重。在不影响籽粒品质的前提下,提高产量。

5 展望

早年来,受技术、气候等因素限制,虽然水稻的分布范围广泛,从热带到寒带都有种植。但不断恶化的地球环境给世界上粮食作物的生产带来了诸多不良影响,使得水稻的种植面积日益缩减。因此,水稻产量对国家粮食的安全和社会稳定的发展至关重要^[42]。在有限的耕种面积里种植出稳产高产的水稻是育种工作者的重任,进一步加大水稻粒长种质创新、遗传规律探索及分子标记开发、粒长相关基因克隆及转基因等基础方面的研究显得尤为重要,对于加快水稻粒长新品种选育,培育综合性状优良、适应性广的新品种,对解决粮食问题具有重要意义。

近年来,伴随杂交水稻的广泛种植,随着人们步入小康社会,能吃饱已不能满足人们的需求。粒形较长的长粒稻在外观、口感等方面也更受人们的喜爱。虽然水稻粒形性状的遗传分析研究也已经取得了很大进展,对稻米主要品质性状的基因认识也较为明晰,并对稻米品质性状的形成也有了相应动态研究^[43],但对于粒长基因克隆、调控机理、相关基因功能研究相对较少,在大面积田间推广以达到增加水稻产量

的效果更是少之又少。

目前,粒形特长的长粒栽培稻品种经过不断选择,促使细胞内发生基因的重新组合优化遗传性状,来获得所需要的高产、优质品种。并在提高粒长的同时,兼顾稻米品质、营养成分,能够培育出符合人们需要的粒形。因此,从栽培稻中挖掘粒长基因,从而改变籽粒长度,提高水稻产量,是提高粮食产量和质量的一个重要途径。

参考文献

- [1] XIE X B, SONG M H, JIN F X, et al. Fine mapping of a grain weight quantitative trait locus on rice chromosome 8 using near-isogenic lines derived from a cross between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*[J]. *Theoretical and applied genetics*, 2006, 113(5): 885-894.
- [2] 林荔辉, 吴为人. 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析[J]. *分子植物育种*, 2003, 1(3): 337-342.
- [3] 石春海, 朱军. 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析[J]. *浙江农业大学学报*, 1997, 23(3): 105-111.
- [4] 陈能, 罗玉坤, 朱智伟, 等. 优质食用稻米品质的理化指标与食味的相关性研究[J]. *中国水稻科学*, 1997, 11(2): 70-76.
- [5] 顾铭洪, 矮源及其在水稻育种上的利用[J]. *江苏农学院学报*, 1980, 1(1): 40-44.
- [6] 刘喜, 牟昌铃, 周春雷, 等. 水稻粒型基因克隆和调控机制研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2018, 32(1): 1-11.
- [7] 丁军. 水稻外观品质在杂种 F_{9,10} 的表现及其 QTL 定位[D]. 贵阳: 贵州大学, 2016.
- [8] 闵超, 陶慧敏, 朱克明. 水稻种子相关性状的遗传进展[J]. *种子*, 2016, 35(4): 51-56.
- [9] 赵明富, 黄招德, 吴春珠, 等. 水稻谷粒粒长显性主效 QTL 的遗传分析与定位[J]. *分子植物育种*, 2008, 6(6): 1057-1060.
- [10] 高虹, 王嘉宇, 姜树坤, 等. 水稻粒长基因 *GL3* 的遗传分析和分子标记定位[J]. *植物生理学通讯*, 2010, 46(3): 236-240.
- [11] SHAO G N, TANG S Q, LUO J, et al. Mapping of *qGL7-2*, a grain length QTL on chromosome 7 of rice[J]. *Journal of genetics and genomics*, 2010, 37(8): 523-531.
- [12] BAI X F, LUO L J, YAN W H, et al. 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*[J]. *BMC Genetics*, 2010, 11(1): 1-11.
- [13] 曾瑞珍, TALUKDAR A, 刘芳, 等. 利用单片段代换系定位水稻粒形 QTL[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(4): 647-654.
- [14] 齐兰. 基于野生稻染色体置换系的粒型 QTL 分析和 *qGL12.2* 的精细定位[D]. 海口: 海南大学, 2017.
- [15] HEANG D, SASSA H. Antagonistic actions of HLH/bHLH proteins are involved in grain length and weight in rice[J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): 1-11.
- [16] 刘成兵, 唐明凤, 张德春. 水稻粒形控制基因研究进展[J]. *广东农业科学*, 2014, 41(8): 30-34.
- [17] HU J, WANG Y X, FANG Y X, et al. A rare allele of *GS2* enhances grain size and grain yield in rice[J]. *Molecular plant*, 2015, 8(10): 1455-1465.
- [18] HEANG D, SASSA H. An atypical bHLH protein encoded by *POSITIVE REGULATOR OF GRAIN LENGTH 2* is involved in controlling grain length and weight of rice through interaction with a typical bHLH protein APG[J]. *Breeding science*, 2012, 62(2): 133-141.
- [19] MAO H L, SUN S Y, YAO J L, et al. Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2010, 107(45): 19579-19584.
- [20] ZHANG X J, WANG J F, HUANG J, et al. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2012, 109(52): 1-6.
- [21] 李秋苹. *OSHAP* 家族基因的功能研究和粒形基因 *GL3.2* 的图位克隆[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [22] YU J P, XIONG H Y, ZHU X Y, et al. *OsLG3* contributing to rice grain length and yield was mined by Ho-LAMap[J]. *BMC Biology*, 2017, 15(1): 18-28.
- [23] HU Z J, LU S J, WANG M J, et al. A novel QTL *qTGW3* encodes the *GSK3*/SHAGGY-like kinase *OsGSK5*/*OsSK41* that interacts with *OsARF4* to negatively regulate grain size and weight in rice[J]. *Molecular plant*,

- 2018, 11(5): 736-749.
- [24] ZHANG Z Y, LI J J, TANG Z S, et al. *Gnp4/LAX2*, a RAWUL protein, interferes with the *OsIAA3-OsARF25* interaction to regulate grain length via the auxin signaling pathway in rice[J]. Journal of experimental botany, 2018, 69(20): 4723-4737.
- [25] WANG Y X, XIONG G S, HU J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice[J]. Nature genetics, 2015, 47(8): 944-948.
- [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(8): 949-954.
- [27] SI L Z, CHEN J Y, HUANG X H, et al. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice[J]. Nature genetics, 2016, 48(4): 447-456.
- [28] 尉鑫, 曾智锋, 杨维丰, 等. 水稻粒形遗传调控研究进展[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(5): 21-28.
- [29] FAN C C, XING Y Z, MAO H L, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. Theoretical and applied genetics, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [30] 蒯海亮. 水稻粒形基因 *GS3* 的功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [31] LEE Y K, KIM G T, KIM I J, et al. *LONGIFOLIA1* and *LONGIFOLIA2*, two homologous genes, regulate longitudinal cell elongation in *Arabidopsis* [J]. Development, 2006, 133(21): 4305-4314.
- [32] DREVENSEK S, GOUSSOT M, DUROC Y, et al. The *Arabidopsis* TRM1-TON1 interaction reveals a recruitment network common to plant cortical microtubule arrays and eukaryotic centrosomes[J]. Plant cell, 2012, 24(1): 178-191.
- [33] LI J, CHU H W, ZHANG Y H, et al. The rice *HGW* gene encodes a ubiquitin-associated (UBA) domain protein that regulates heading date and grain weight[J]. PLoS One, 2012, 7(3): 1-12.
- [34] 陈立凯. 水稻籽粒相关性状 QTL 鉴定与基因克隆研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [35] YAN S, ZOU G H, LI S J, et al. Seed size is determined by the combinations of the genes controlling different seed characteristics in rice[J]. Theoretical and applied genetics, 2011, 123(7): 1173-1181.
- [36] GAO X Y, ZHANG X J, LAN H X, et al. The additive effects of *GS3* and *qGL3* on rice grain length regulation revealed by genetic and transcriptome comparisons[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 1-13.
- [37] 高秀莹. *OsPPKL1* 调控水稻粒长的分子机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [38] 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.
- [39] 黄海洋, 钱前. 水稻粒形遗传与长粒型优质粳稻育种进展[J]. 中国水稻科学, 2017, 31(6): 665-672.
- [40] 张剑霞. 利用分子标记辅助选择转移野生稻增产 QTL 和聚合水稻优良基因[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [41] FAN C C, YU S B, WANG C R, et al. A causal C-A mutation in the second exon of *GS3* highly associated with rice grain length and validated as a functional marker[J]. Theoretical and applied genetics, 2009, 118(3): 465-472.
- [42] 阮班普. 水稻粒型的遗传分析及 *qGW2* 的精细定位[D]. 金华: 浙江师范大学, 2014.
- [43] 王丰, 程方民. 从籽粒灌浆过程上讨论水稻粒间品质差异形成的生理机制[J]. 种子, 2004(1): 31-35.

(上接第3页)

目前, 大量前人从纤维素富集的地方筛选出了多种纤维素分解菌, 经过鉴定, 这些微生物有蜡样芽孢杆菌、短小芽孢杆菌、绿色木霉、青霉等^[17-20], 种类繁多, 效果良好。该研究筛选的 *Bacillus pumilus* WL-1 和 *Bacillus pumilus* WL-2 为短小芽孢杆菌。王宏燕等^[21] 筛选出 9 株松针纤维素降解菌, *D/d* 值最大为 4.2, 最小为 2.0; 岑贞陆等^[22] 筛选出 1 株可以分解纤维素的短小芽孢杆菌, *D/d* 值为 2.6。该研究筛选的 2 株纤维素分解菌的 *D/d* 值分别为 3.0 和 2.9, 可以反映出其纤维降解能力较强。

高效的纤维素降解菌对人类生产生活有很大作用, 如在香蕉茎秆堆肥中, 可加快堆体中的有机物分解; 对畜禽类粪便除臭及促进秸秆分解的作用。短小芽孢杆菌除了具备上述功能, 还可能具有改善烟叶品质^[23]、诱导番茄对细菌性青枯病的抗性^[24]、防治水产养殖病原弧菌^[25] 等功能。短小芽孢杆菌适用范围广、功能多、应用潜力巨大。

参考文献

- [1] 杨腾腾, 周宏, 王霞, 等. 微生物降解纤维素的新机制[J]. 微生物学通报, 2015, 42(5): 928-935.
- [2] 杨艳, 姜立春, 林寿露, 等. 纤维素降解菌的筛选及其产酶特性[J]. 绵阳师范学院学报, 2016, 35(5): 65-71.
- [3] 余燕春. 加快纤维素资源开发利用的思考[J]. 技术经济与管理研究, 1999(4): 42-43.
- [4] 李宪臻, 黄云战, 徐德贵, 等. 天然纤维素的微生物降解机理研究进展[J]. 食品与发酵工业, 1996(2): 74-78.
- [5] 李冠杰, 刘莹莹, 甄静, 等. 一株降解纤维素细菌的分离、鉴定及酶学性质分析[J]. 河南科学, 2015, 33(4): 530-534.
- [6] 王少昆, 赵学勇, 黄文达, 等. 科尔沁沙质草地纤维素分解菌的筛选、鉴定及其分解能力[J]. 中国沙漠, 2015, 35(6): 1584-1591.
- [7] 刘东阳, 王蒙蒙, 马磊, 等. 高效纤维素分解菌的分离筛选及其分解纤维素研究[J]. 南京农业大学学报, 2014, 37(6): 49-58.
- [8] 牛明芬, 武肖媛, 于海娇, 等. 牛粪纤维素降解菌的筛选与初步鉴定[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(11): 393-395.
- [9] 明红梅, 邹伟, 陈晓旭, 等. 白酒糟高温纤维素分解菌的筛选、产酶分析与鉴定[J]. 饲料研究, 2015(11): 24-27.
- [10] 张进良. 高温纤维素分解菌的分离和鉴定[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2011, 39(3): 141-143, 147.
- [11] 刘晓梅, 邹亚杰, 胡清秀, 等. 菌渣纤维素降解菌的筛选与鉴定[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(7): 1384-1391.
- [12] 蒋玉俭, 李新鑫, 孙飞飞, 等. 竹林土壤中纤维素降解菌的筛选及产酶条件优化[J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(6): 821-828.
- [13] 冯健玲, 姚晓华, 韦秉兴, 等. 稻草秸秆纤维素分解菌的分离筛选[J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(3): 477-480.
- [14] 东秀珠, 蔡妙英. 常见细菌系统鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 353-354.
- [15] 郑刚, 陈己任, 胡博文, 等. 基于 DGGE 分析的大鼠粪便及肠道细菌 DNA 提取方法研究[J]. 食品科学, 2011, 32(17): 215-218.
- [16] 贺云彦, 李诗, 刘科赛, 等. 改良 CTAB 法用于环境中超微型浮游生物总 DNA 的提取[J]. 武汉纺织大学学报, 2016, 29(3): 68-70.
- [17] 高云航, 王巍, 王艳秋, 等. 2 株不同来源纤维素分解菌的分离鉴定及产酶条件优化[J]. 中国畜牧杂志, 2013, 49(23): 71-75.
- [18] 孔高飞, 金敏, 朱莲莲, 等. 一种短小芽孢杆菌分离鉴定及培养条件研究[J]. 浙江理工大学学报, 2014, 31(7): 467-473, 480.
- [19] 吴琳, 景晓辉, 黄俊生. 产纤维素酶菌株的分离、筛选及酶活性测定[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(17): 7855-7857, 7859.
- [20] 赵萍, 夏文旭, 郭健, 等. 一株玉米秸秆纤维素分解菌株的分离鉴定及酶学性质[J]. 微生物学通报, 2016, 43(5): 991-997.
- [21] 王宏燕, 张珏, 赵承森. 松针纤维素降解菌系筛选及产酶条件研究[J]. 东北农业大学学报, 2015, 46(1): 55-61.
- [22] 岑贞陆, 胡钧铭, 韦仕岩, 等. 蚕沙纤维素降解菌 HB-2 菌株的分离、鉴定及酶活性分析[J]. 南方农业学报, 2016, 47(12): 2065-2071.
- [23] 黄静文, 段焰青, 者为, 等. 短小芽孢杆菌改善烟叶品质的研究[J]. 烟草科技, 2010(8): 61-64.
- [24] 连玲丽, 谢荔岩, 郑璐平, 等. 短小芽孢杆菌 EN16 诱导番茄对细菌性青枯病的抗性[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2009, 38(5): 460-464.
- [25] 韦露, 陈偿, 龙云映, 等. 一株短小芽孢杆菌 B1 的筛选鉴定及其抗菌特性研究[J]. 水产科学, 2015, 34(3): 161-168.