

水稻产量相关性状的遗传研究

李琼¹, 姜雪^{2*} (1. 茅台学院酿酒工程系, 贵州仁怀 564507; 2. 贵州省农业科学院水稻研究所, 贵州贵阳 550006)

摘要 作为重要粮食作物的水稻, 其产量主要由穗粒数、有效分蘖数和粒重 3 种因素决定。株型是有效分蘖数等多个农艺性状的综合结果, 直接影响决定了作物产量。理想的株型是水稻遗传改良的重要选择方向。每穗粒数和粒重也是水稻产量的主要影响因素, 粒型因素中的粒长、粒宽、粒厚又影响着籽粒重量, 上述因素是育种家和遗传研究者历来关注的重点。综述了水稻理想株型和籽粒性状相关基因的遗传研究进展, 以期今后水稻产量提高提供参考价值。

关键词 水稻; 产量; 决定因素; 理想株型; 粒形

中图分类号 S511 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)13-0010-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.13.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID): 

Genetic Studies on Rice Yield Related Traits

LI Qiong¹, JIANG Xue² (1. Department of Brewing Engineering, Moutai Institute, Renhuai, Guizhou 564507; 2. Guizhou Rice Research Institute, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang, Guizhou 550006)

Abstract Rice is one of the most important food crops for humans. The yield of rice is mainly determined by the number of grains per panicle, the number of effective tillers and the grain weight. Effective tiller number is an important component factor of plant type, and plant type is a combination of many agronomic traits, which directly affects and determines crop yield. The ideal plant type has always been the main choice for high-yield breeding. The number of grains per panicle and grain weight are the main factors affecting the yield of rice, which directly affects the yield of rice. The factors affecting grain weight include grain length, grain width and grain thickness. These factors have always been the study focus of breeders and researchers. This paper reviews the genetic research progress of rice ideal plant type and grain trait related genes, in order to provide reference value for future rice yield improvement.

Key words Rice; Yield; Determining factor; Ideal plant type; Grain shape

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上最重要的粮食作物之一, 全世界约 40% 的人口以稻米为主食, 其中 90% 的水稻种植者和消费者集中在亚洲。我国是世界水稻生产和消费第一大国, 60% 左右的中国人以稻米为主粮, 水稻作为我国的主要粮食作物之一, 其种植面积约 3 067 万 hm^2 , 居我国粮食作物的第二位。由此可见, 保证水稻生产对保障我国乃至世界粮食安全有着重要意义。近年来, 我国的粮食消费量随着人口数量的增长而急剧增加, 作为世界第一人口大国, 我国稻米进口量已位于全球之首。2019 年, 我国人口数量达到 14 亿, 2030 年预计将突破 16 亿接近 17 亿, 粮食将短缺超过 1 亿 t ^[1]。因而, 提高水稻产量不仅是解决世界粮食安全的重要途径, 也是解决我国粮食安全问题的关键。伴随工业化进程, 农业资源愈加紧缺, 人增地减的趋势愈演愈烈, 因而靠扩大种植面积来提高稻米的总产量几乎不可能, 唯一的途径是依靠技术手段, 发展并培育出更多具有理想株型、优质高产的水稻新品种, 大幅度提高单产水平, 从而增加稻谷总产量, 以满足人们日益增长的需求^[2-3]。

水稻的产量主要构成因素有每穗粒数、有效穗数及粒重, 其中每穗粒数和粒重是产量的直接影响因素; 而有效穗数和有效分蘖数等同, 是株型的重要组成部分^[4-5]。长久以来, 株型改良在提高水稻单产中发挥重要作用。“绿色革命”正是由于推广了抗倒伏半矮秆的小麦与水稻新品种, 从而改

善了植株株型, 使得世界粮食产量有了巨大的提升, 为解决我国乃至世界粮食危机作出重要贡献^[6]。因此, 对水稻粒型和株型遗传机制进行研究, 从分子水平上阐明其遗传机制, 将有助于认识其遗传特点, 进而有助于培育出优质高产的水稻新品种, 提高世界粮食产量, 造福人类^[7]。

1 水稻理想株型的遗传研究

所谓株型, 指的是植株的形态结构及其生理、生态特点, 是植株的形态结构及其生理和生态所独具的特殊功能等诸方面的综合体现。故株型的型是类型的“型”, 而绝不是形态的“形”^[8]。“绿色革命”中半矮化基因在作物的遗传改良得到广泛使用后, 株型育种也逐渐成为育种专家关注的重点。化肥工业的发展使半矮秆作物品种在全世界范围内得到了推广使用, 有效解决了发展中国家“饥饿”的问题。基于上述情况, 育种专家开始寻找“理想株型”进而最大程度获得作物的收获产量。“理想株型”的概念最早由 Donald 提出(1968 年), 目的是在农作物育种中基于假定群体内个体间无差异从而寻找个体间竞争强度最小而个体能够最大限度利用光能和营养, 提高单位面积的收获指数^[9]。后续科学家们对理想株型进行了大量研究, 提出了多种理想模式。理想株型的三大特点是耐肥抗倒、适合密植、谷草比大, 是在特定的生态环境条件下各种与丰产性相关有利性状的最佳组配结果。具体的表型指标有半矮秆、穗大且直立、分蘖力中等^[10]。

理想株型的选育是提高水稻抗倒伏能力的重要途径, 也是提高产量的关键因素。*IPA1*(Ideal Plant Architecture 1)是控制水稻理想株型的主效基因, 该基因编码的含 SBP-box 的转录因子参与了多个生长发育过程的调控。*IPA1* 对水稻株型和产量具有促进作用, 是由于 *IPA1* 含有 miR156 的靶位

基金项目 贵州省教育厅青年人才项目(黔教合 KY 字[2018]442); 贵州省科技厅基础研究项目(黔科合基础-ZK[2021]一般 125)。

作者简介 李琼(1987—), 女, 重庆人, 讲师, 硕士, 从事作物分子遗传及品质鉴定研究。* 通信作者, 讲师, 硕士, 从事作物分子遗传及品质鉴定研究。

收稿日期 2021-10-01

点,在体内会以转录切割和翻译抑制 2 种形式被 miR156 调控。如果 *IPA1* 基因的第 3 个外显子发生 C 到 A 的点突变,会影响 miR156 对 *IPA1* 的结合,进而破坏 miR156 对 *IPA1* 的调控作用,最终导致 *IPA1* 转录本和蛋白量同时升高。转基因研究表明,尽管点突变导致了氨基酸的改变,但是该突变没有改变 *IPA1* 蛋白的功能,*IPA1* 高表达产生分蘖少、茎秆粗壮、穗大粒多的理想株型并获得 10% 以上的增产^[11-14]。

然而,*IPA1* 如何影响株型以及 *IPA1* 是否与其他控制株型的基因存在互作关系仍然未知。李家洋团队通过 Chip-seq 方法,在全基因组范围内找到多个 *IPA1* 直接靶向的位点,证明 *IPA1* 是调控水稻株型的关键转录因子。他们发现 *IPA1* 能够直接结合到 Rice Teosinte Branched 1 (*OsTB1*)^[15] 基因启动子区域的 GTAC motif 以及直接正向调控 Dense and Erect Panicle (*DEP1*)^[16] 基因,其中 *OsTB1* 与玉米中控制分蘖的关键基因 *TB1* 基因同源^[17-18]。*OsTB1* 基因抑制水稻分蘖的产生,*DEP1* 基因控制水稻穗型,进而影响株高以及圆锥花序的长度。通过对 *IPA1* 靶标基因功能的阐明将有助于理解植物株型潜在的分子机制,进一步促进理想株型的育种应用^[19]。

最近李家洋团队应用酵母双杂交的方法,筛选到一个与 *IPA1* 在细胞核内发生互作的蛋白 *IPA1* Interacting Protein 1 (*IPI1*),该基因编码一个 Ring-finger E3 连接酶。在圆锥花序中,*IPI1* 基因可以促进 *IPA1* 的降解,然而 *IPI1* 可以使 *IPA1* 在茎尖中稳定表达。与野生型相比,*IPI1* 突变体株型明显被改变,表现为水稻分蘖数增多,圆锥花序伸长以及单株产量的提高等特性。另外,在茎尖组织中,*IPI1* 能够对 *IPA1* 进行多聚泛素化修饰以调控其蛋白含量,但是在不同的组织中,泛素化修饰的类型是不同的,泛素化修饰的差异决定了 *IPA1* 蛋白是降解还是稳定的状态。这些结果都证明,在不同的水稻组织中,*IPI1* 通过对 *IPA1* 蛋白水平的精确调控来影响水稻株型,这些发现将会为水稻理想株型的培育工作带来新的视角和策略^[20-21]。

李家洋科研团队与何祖华科研团队通过合作,利用 YY12 超级稻品种的原始品系克隆了调控株型的主效基因 *qWS8/ipa1-2D*,该位点位于大片段三元串联重复序列中,处于 *IPA1* 基因的上游,这段基因组结构变异使启动子区甲基化水平降低,*IPA1* 基因表达量升高,从而产生了具有适当分蘖数量的理想株型。科学家们进一步研究也发现 *IPA1* 对水稻株型也有着精细剂量的调控效应,利用不同的等位基因组合能够创造不同的基因表达水平,从而合理地平衡分蘖数和穗粒数因素,实现最高的产量潜力。这些研究为解析水稻株型精细调控机理奠定了基础,也为分子设计育种提供了技术途径^[21-22]。

独脚金内酯作为一种新型植物激素在植物株型形成过程中发挥了重要作用,能够作为一种信号分子长距离传输进而抑制侧芽的生长,控制侧分枝。对独脚金内酯信号途径的研究具有重要的科学价值。李家洋科研团队长期从事水稻株型建成机制研究,系统解析了理性株型及独角金内酯的合成途径和信号转导^[23-26]。*DWARF53* (*D53*) 是独角金内酯信号通路过程中重要的负调控因子,可能调控了该激素下游响

应网络^[27]。最新研究发现 *IPA1* 是 *D53* 下游的直接调控因子,它能够影响独脚金内酯基因表达的改变以及分蘖数量。*IPA1* 功能缺失突变体出现了分蘖数量增多的表型结果,且对外源施加的激素人工合成类似物 rac-GR24 不敏感;*D53* 蛋白能够与 *IPA1* 蛋白直接作用,抑制基因的转录激活活性,进而负调控下游基因的表达。该结果表明,*IPA1* 即 *D53* 下游的转录因子,直接受 *D53* 调控,参与独脚金内酯激素的信号途径。此研究还通过解析 *IPA1* 和 *D53* 调控网络关系,更进一步丰富了水稻理想株型的分子机制,为水稻的分子育种提供了新的策略^[28-29]。

2 水稻产量相关基因的研究进展

GS3 (*Grain Size 3*) 位于水稻 3 号染色体上,是首个被克隆的控制粒型的数量性状位点 (QTL)。该基因主要调控水稻的粒长和粒重性状,微效调控粒宽和粒厚性状^[30]。*GS3* 的编码蛋白是包括了 4 个结构域的跨膜蛋白,对粒重起负调控作用,这 4 个结构域分别是 N 端为植物特有的控制器官大小 OSR (organ size regulation) 结构域,肿瘤坏死因子受体/神经生长因子受体 TNFR/NGFR 跨膜结构域、C 端的 C 型血管性血友病因子 VWFC 模块。其中 OSR 结构域是一个起负调控作用的关键因子,野生型 *GS3* 等位基因的水稻籽粒长度为中等,但丢失 OSR 结构域的突变型水稻籽粒会变长,同时粒重增加。*GS3* 的 C 端 TNFR/NGFR 和 VWFC 2 个结构域能够共同抑制 OSR 结构域的功能,2 个结构域丢失的突变型水稻籽粒长度会变短。通过对 82 份水稻种质资源进行重测序发现,其 *GS3* 可以分为 4 种等位基因。等位基因 *GS3-3* 与 *Minghui63* 基因型一致,其包括 11 个长粒的品种,此等位基因造成氨基酸无义突变,导致以上 4 个结构域的缺失;*GS3-1* 和 *GS3-2* 等位基因分别与 *Zhenshan97* 和 *Nipponbare* 一致,其包含所有预测的 4 个结构域,籽粒表现为中等长度;*GS3-4* 等位基因与 *Chuan7* 和一些在第 5 个外显子突变的材料一致,其编码的蛋白缺少 TNFR/NGFR 结构域和 VWFC 结构域,籽粒的长度受到明显的抑制^[31]。在细胞水平上,*GS3* 调控颖片上表皮细胞的数目来影响籽粒长度,表明 *GS3* 可能在细胞分裂过程中扮演重要的作用^[32-33]。

水稻穗型的主要调控基因是 *DEP1/qPE9-1*。*DEP1* 编码了一个 G 蛋白的 γ 亚基,该亚基区域富含半胱氨酸^[16]。与动物蛋白一样,植物的 G 蛋白也包含 α 、 β 、 γ 亚基,但区别是植物通过 G 蛋白 α 亚基自发进行 GTP 与 GDP 交换从而激活 G 蛋白,信号通过 α 亚基与 $\beta\gamma$ 二聚体分别传递,参与植物生长发育过程中的生理生化反应^[34-35]。*DEP1* 的第 5 外显子处发生 637 bp 缺失和 12 bp 插入突变,导致了 C 端翻译的提前终止, γ 亚基的富含半胱氨酸区域缺失,该缺失突变增强了 G 蛋白信号的传递,提高分生组织活性,促进细胞增殖,从而表现出每穗粒数的增加^[16,33,36]。

DEP1 也包含有 OSR-like 的结构域,推测 *GS3* 和 *DEP1/qPE9-1* 在负向调控细胞分裂过程中有功能相似性。*GS3* 和 *DEP1/qPE9-1* 与拟南芥中 *AGG3* 同源,其编码一个非典型的异源三聚体 G 蛋白 γ 亚基。同样 *AGG3* 包含有 OSR-like

的结构域、TNFR/NGFR 结构域和 VWFC 结构域^[37]。AGG3 基因依赖 G 蛋白信号传导参与调控保卫细胞的 K⁺ 离子通道的运输及器官大小,超表达植物器官变大而突变型器官则变小,细胞水平的分析证明 AGG3 主要通过促进细胞的增殖进而正向调控器官的大小^[38-39]。而 GS3 基因的 γ 亚基缺失突变使籽粒长度增加,相反,OSR 结构域的超表达或 DEP1 基因 γ 亚基的获得性突变能够使籽粒长度变短^[30-31]。表明水稻中,GS3 和 DEP1 基因的 G 蛋白 γ 亚基与 AGG3 基因功能的不同,可能是由于 GS3 和 DEP1 基因 G 蛋白信号位置不同或者它们可能调控独立于传统的 G 蛋白信号通路^[16,33,40]。

胚乳的发育过程是初生胚乳核进行核分裂产生多核细胞,多核细胞被细胞化转化,合体到细胞化阶段影响着水稻籽粒的大小^[41-42]。Ishimaru 等^[43] 利用日本晴和 Kasalath 衍生的高代回交群体定位到一个控制千粒重的数量性状基因 *qTGW6*,精细定位能够将其区间缩小在 4.9 kb 范围之内,基因预测结果发现该区间仅有一个候选基因。*TGW6* (Thousand Grain Weight 6) 基因编码了一个吡啶乙酸-葡萄糖水解酶,该产物能够使吡啶乙酸-葡萄糖的结合物水解为吡啶乙酸和葡萄糖单体。与日本晴的基因序列相比, Kasalath 的 *TGW6* 等位基因序列中有 6 个碱基发生了同义突变,另外 1 个碱基的缺失使蛋白的翻译提前终止。*TGW6* 基因功能的缺失导致胚乳中游离吡啶乙酸含量下降,进而细胞数量增加,粒重和粒长也随之增加,该基因对粒长性状起负调控作用。除此之外,*TGW6* 还间接参与了源库之间碳水化合物运输。日本晴品种的 *tgw6* 等位基因通过调控 IAA 供应影响合体到细胞化的转变,进而限制了库器官的细胞数目和籽粒长度,而 Kasalath 中 *tgw6* 等位基因功能丧失会导致籽粒重量增加实现增产^[33,43]。

GL7/GW7 (Grain Length 7/Grain Weight 7) 是一个数量性状基因,控制着粒长和粒重。该基因编码的 TONNEAU1 招募基序蛋白与拟南芥的 LONGIFOLIA 蛋白是同源,后者能够调节细胞纵向伸长^[44-45]。基因功能分析研究表明,该位点发生的大片段重复使表达量上升,同时相连锁的 2 个负调控因子表达量下降,最终表型上粒长和千粒重有所增加,而垩白度和垩白米率降低显著,改善了稻米品质的同时而产量未受影响^[46]。*GW7* 基因表达量的上调使纵向细胞分裂数目增加了而横向细胞分裂减少,最终细长籽粒增多。进一步的分析表明,OsSPL16/GW8^[47] 能够与 *GW7* 基因的启动子区域直接结合从而抑制该基因的表达^[48]。上述研究表明 *GL7/GW7* 基因的克隆对于水稻高产优质育种具有重要的应用价值。

GLW7 (grain length and weight on chromosome 7) 编码一个植物特有的转录因子 OsSPL13,控制粒长和粒重。笔者通过对 40 个热带和 341 个温带粳稻品种的全基因组关联分析 (GWAS),将 *GLW7* 定位于第 7 染色体的 18.5~21.0 Mb 区段。经过进一步的关联分析以及表达分析,最终确定 *GLW7* 为 OsSPL13。该基因是个正向的调控因子,可通过增大颖壳细胞的大小,进而促进籽粒伸长,最终显著地提高产量。笔者发现,*GLW7* 表达和翻译水平受其启动子上一个串联重复

序列影响,而 OsSPL13 在这些大粒的热带粳稻品种中表达量较高。通过进化分析的研究表明,热带粳稻的 *GLW7* 大粒等位基因是经人工选择从籼稻渗入而来^[49]。

关于水稻穗发育基因的研究结果表明,*FZP* (frizzy panicle) 能够阻止腋芽分生组织的形成同时建立起花序分生组织,并与水稻产量关联紧密。*FZP* 是一个重要的发育基因,编码蛋白如果改变水稻就无法结实;而控制 *FZP* 基因的表达量可以控制水稻的产量。*FZP* 基因的表达功能强,水稻籽粒就变大,数量减少;*FZP* 基因的表达功能弱,水稻籽粒就变小,数量增加。因此 *FZP* 表达量的变化调控着每穗粒数和千粒重之间的平衡,也是水稻产量最大化的潜在利用因素^[50-51]。邢永忠研究团队利用粒型表现差异显著的亲本 Chuan7 和 Nanyangzhan 构建群体,通过图位克隆的方法发现在 Chuan7 的 *FZP* 基因上游 5.3 kb 处有一个转录沉默子发生了复制使拷贝数变异,片段长度 18 bp,最终使 Chuan7 里有 2 个 18 bp 片段串联在一起,影响着水稻的千粒重和每穗粒数。进一步分析发现转录抑制子 OsBZR1 结合了 CNV-18 bp 中的 *CGTG* 基因序列,使该基因的表达受到抑制。而发生了 18 bp 串联重复的 *FZP* 基因比单个拷贝的基因表达量低,使得籽粒略微变小而籽粒数量增加;最终千粒重大概减少了 10% 左右,每穗粒数增加 40%~50%,单位穗数差异不大,而产量高出了 15% 左右。绝大多数水稻只有 1 个 18 bp 片段,只有分布在印度、孟加拉等东南亚国家的少数品种才有 2 个自然发生变异的串联重复。该成果在水稻增产育种领域具有广阔的应用前景^[52]。

NOG1 (number of grains 1) 编码烯酰-CoA 水合酶/异构酶蛋白,通过增加每穗粒数来提高水稻产量。该基因的功能位点是其启动子区域的 12 bp 的插入可以增加 *NOG1* 基因的表达量,增强烯酰-CoA 水合酶的活性,减少了脂肪酸和亚麻酸的含量,体内 JA 含量降低,进而增加每穗粒数提高产量。将 *NOG1* 基因导入到水稻品种 Zhonghua17 (不含 *NOG1* 位点),其产量可提高 25.8%。而且在水稻品种 Teqing 中过表达该基因可以提高产量达 19.5%,同时,其他农艺性状没有受到影响。该研究表明,*NOG1* 的优良等位基因对水稻产量的提高有着重要的意义,进一步解析 *NOG1* 的分子机制将对水稻产量的提高提供理论依据^[53]。

3 展望

通过对水稻产量相关性状 (株型、籽粒性状) 的分子机理进行研究,克隆其调控网络中不同环节上控制产量性状的关键基因,从而揭示影响水稻产量基因的遗传机制,不仅能够促进对于植物发育模式的理解,而且能为作物遗传改良提供理论基础^[54]。同时应用基因编辑技术 CRISPR/Cas9,分离和鉴定水稻等重要粮食作物中产量性状的突变体及其相应的调节因子,也将有助于揭示控制作物生长发育的分子机理,进而通过遗传操作改良现有作物品种的株型,提高产量,从而缓解粮食供需矛盾,为解决当前人类所面临的粮食危机提供一个新的突破口^[55-57]。同时,水稻作为单子叶模式作物,对其进行的研究结果也将为其他作物的研究提供重要的参

考价值,利用双子叶植物和单子叶植物之间生长发育控制机制的保守性,人们就可通过反向遗传学的手段定向地改造植物株型,培育出具有理想株型的作物新品种。

参考文献

- [1] 郭颖,余泓,邱杰,等.中国水稻遗传学研究进展与分子设计育种[J].中国科学:生命科学,2019,49(10):1185-1212.
- [2] TILMAN D, BALZER C, HILL J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture[J]. Proceedings of the national academy of sciences of USA, 2011, 108(50):20260-20264.
- [3] QIAN Q, GUO L B, SMITH S M, et al. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design[J]. National science review, 2016, 3(3):283-294.
- [4] 李世鹏,李会云,郭明欣,等.水稻产量性状基因克隆及应用研究进展[J].湖北农业科学,2019,58(16):5-9.
- [5] 程琴,孔令汉,王鹏,等.水稻粒型、粒重和灌浆研究进展[J/OL].分子植物育种,2021-03-04[2021-06-20]. https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210304.004.html.
- [6] PENG S, CASSMAN K G, VIRMANI S S, et al. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential[J]. Crop science, 1999, 39(6):1552-1559.
- [7] SASAKI A, ASHIKARI M, UEGUCHI-TANAKA M, et al. Green revolution: A mutant gibberellin-synthesis gene in rice[J]. Nature, 2002, 416(6882):701-702.
- [8] 黄耀祥.水稻超高产育种研究[J].作物杂志,1990(4):1-2.
- [9] DONALD C M. The breeding of crop ideotypes[J]. Euphytica, 1968, 17(3):385-403.
- [10] 杨守仁.水稻株型研究进展[J].作物学报,1982,8(3):205-209.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] XIE K B, SHEN J Q, HOU X, et al. Gradual increase of *miR156* regulates temporal expression changes of numerous genes during leaf development in rice[J]. Plant physiology, 2012, 158(3):1382-1394.
- [14] WANG H, WANG H Y. The *miR156/SPL* module, a regulatory hub and versatile toolbox, gears up crops for enhanced agronomic traits[J]. Molecular plant, 2015, 8(5):677-688.
- [15] MINAKUCHI K, KAMEOKA H, YASUNO N, et al. *FINE CULM1 (FC1)* works downstream of strigolactones to inhibit the outgrowth of axillary buds in rice[J]. Plant cell physiology, 2010, 51(7):1127-1135.
- [16] 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.
- [17] CLARK R M, WAGLER T N, QUIJADA P, et al. A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *tb1* has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture[J]. Nature genetics, 2006, 38(5):594-597.
- [18] STUDER A, ZHAO Q, ROSS-IBARRA J, et al. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1*[J]. Nature genetics, 2011, 43(11):1160-1163.
- [19] LU Z F, YU H, XIONG G S, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator ideal plant architecture1 reveals a complex network regulating rice plant architecture[J]. Plant cell, 2013, 25(10):3743-3759.
- [20] WANG B B, WANG H Y. IPA1: A new "green revolution" gene? [J]. Molecular plant, 2017, 10(6):779-781.
- [21] WANG J, YU H, XIONG G S, et al. Tissue-specific ubiquitination by IPA1 INTERACTING PROTEIN1 modulates IPA1 protein levels to regulate plant architecture in rice[J]. Plant cell, 2017, 29(4):697-707.
- [22] ZHANG L, YU H, MA B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice[J]. Nature communications, 2017, 8:1-10.
- [23] SMITH S M, LI J Y. Signalling and responses to strigolactones and karrikins[J]. Current opinion in plant biology, 2014, 21:23-29.
- [24] XIONG G S, WANG Y H, LI J Y. Action of strigolactones in plants[J]. Enzymes, 2014, 35:57-84.
- [25] WALDIE T, MCCULLOCH H, LEYSER O. Strigolactones and the control of plant development: Lessons from shoot branching[J]. Plant journal, 2014, 79(4):607-622.
- [26] SANG D J, CHEN D Q, LIU G F, et al. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis[J]. Proceedings of the national academy of sciences of USA, 2014, 111(30):11199-11204.
- [27] JIANG L, LIU X, XIONG G S, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice[J]. Nature, 2013, 504(7480):401-405.
- [28] SONG X G, LU Z F, YU H, et al. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice[J]. Cell research, 2017, 27(9):1128-1141.
- [29] KERR S C, BEVERIDGE C A. IPA1: A direct target of SL signaling[J]. Cell research, 2017, 27(10):1191-1192.
- [30] 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, 112:1164-1171.
- [31] 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 of USA, 2010, 107(45):19579-19584.
- [32] TAKANO-KAI N, JIANG H, POWELL A, et al. Multiple and independent origins of short seeded alleles of GS3 in rice[J]. Breeding science, 2013, 63(1):77-85.
- [33] ZUO J R, LI J Y. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size[J]. Annual review of genetics, 2014, 48:99-118.
- [34] 费澄,徐正进,徐铨.植物异三聚体G蛋白调控系统研究进展[J].科学通报,2016,61(34):3661-3671.
- [35] BOTELLA J R. Can heterotrimeric G proteins help to feed the world? [J]. Trends in plant science, 2012, 17(10):563-568.
- [36] LI M R, LI X X, ZHOU Z J, et al. Reassessment of the four yield-related genes *Gn1a*, *DEP1*, *GS3*, and *IPA1* in rice using a CRISPR/Cas9 system [J]. Frontiers in plant science, 2016, 7:1-13.
- [37] CHAKRAVORTY D, TRUSOV Y, ZHANG W, et al. An atypical heterotrimeric G-protein γ -subunit is involved in guard cell K^+ -channel regulation and morphological development in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant journal, 2011, 67(5):840-851.
- [38] LI S J, LIU Y J, ZHENG L Y, et al. The plant-specific G protein γ subunit AGG3 influences organ size and shape in *Arabidopsis thaliana* [J]. New phytologist, 2012, 194(3):690-703.
- [39] ROY CHOUDHURY S, RIESSELMAN A J, PANDEY S. Constitutive or seed-specific overexpression of *Arabidopsis G-protein γ subunit 3 (AGG3)* results in increased seed and oil production and improved stress tolerance in *Camelina sativa* [J]. Plant biotechnology journal, 2014, 12(1):49-59.
- [40] ZHOU Y, ZHU J Y, LI Z Y, et al. Deletion in a quantitative trait gene *qPEP-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication[J]. Genetics, 2009, 183(1):315-324.
- [41] OLSEN O A, LINNESTAD C, NICHOLS S E. Developmental biology of the cereal endosperm[J]. Trends in plant science, 1999, 4(7):253-257.
- [42] ZHOU S R, YIN L L, XUE H W. Functional genomics based understanding of rice endosperm development[J]. Current opinion in plant biology, 2013, 16(2):236-246.
- [43] ISHIMARU K, HIROTSU N, MADOKA Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield [J]. Nature genetics, 2013, 45(6):707-711.
- [44] 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.
- [45] 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.
- [46] 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.
- [47] WANG S K, WU K, YUAN Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. Nature genetics, 2012, 44(8):950-954.
- [48] 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.
- [49] 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.
- [50] KOMATSU M, CHUJO A, NAGATO Y, et al. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets [J]. Development, 2003, 130(16):3841-3850.
- [51] BAI X F, HUANG Y, MAO D H, et al. Regulatory role of *FZP* in the determination of panicle branching and spikelet formation in rice[J]. Scientific reports, 2016, 6:1-11.

干旱胁迫程度的加强,叶绿素的含量明显降低^[23]。半高丛蓝莓品种“北空”在干旱胁迫下,其叶片生理组织和功能受到了影响,表现为光合速率下降、叶绿素含量降低、呼吸作用先增强后降低、气孔导度、蒸腾强度上升等,然而其品种叶片在干旱处理连续 31 d 时,叶片出现了少量焦黄,因此说明“北空”具有较强的抗旱性^[39]。光合速率、 F_v/F_m 、叶绿素含量的下降,说明干旱胁迫直接影响了植物的光合作用,植物失去活力,如果干旱一直持续,会造成叶片枯黄,甚至导致植株死亡。

3 展望

植物在干旱逆境下的表现一直是科学研究的热点,目前对植物在干旱逆境下相关酶的响应、生理生化的响应、内源激素的响应等研究报道已经很多。中国作为农业大国,每年因为干旱造成的经济损失都非常严重,近些年因为极端气候的影响,降雨量减少,干旱的频率和时长都在增加,干旱问题日趋严重,由此造成粮食产量降低等问题越来越严重。对植物的耐旱性进行深入、系统地研究,培育出耐旱品种是非常必要的。目前在国内主栽的蓝莓基本都是从美国、日本等国家引进,引进的品种已经有 300 多种,但是对蓝莓品种抗旱性的研究报道还很少,还需要在该领域做更加深入的研究。在筛选、培育耐旱品种的同时,也要开展蓝莓植株在环境中对水分利用的生理和分子机制的研究;结合田间栽培试验,研究蓝莓在不同灌溉条件下的生长情况,以提高其田间水分利用,应对未来水资源匮乏的趋势。

参考文献

- [1] 方瑞征. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [2] 吴征镒. 云南植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [3] 李亚东. 越桔(蓝莓)栽培与加工利用[M]. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001: 41-42.
- [4] 王丽丽. 蓝莓非接触式采摘机械手机构研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- [5] 方瑞征. 中国越桔属的研究[J]. 云南植物研究, 1986, 8(3): 239-258.
- [6] 中国科学院昆明植物研究所. 云南植物志: 第 5 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [7] 聂飞, 韦吉梅, 文光琴. 蓝莓的经济价值及其在我国产业化发展的前景探讨[J]. 贵州农业科学, 2007, 35(1): 117-119.
- [8] 顾娟, 贺善安. 蓝浆果与蔓越桔[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 190-195.
- [9] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [10] 杨光, 高俊. 云南省干旱特点和抗旱工作探讨[J]. 人民珠江, 2012, 33(4): 73-75.
- [11] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[J]. 北京林业大学学报, 1991, 13(3): 92-100.
- [12] DUNBAR-CO S, SPORCK M J, SACK L. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation[J]. International journal of plant sciences, 2009, 170(1): 61-75.
- [13] 沈少炎, 吴玉香, 郑郁善. 植物干旱胁迫响应机制研究进展: 从表型到

- 分子[J]. 生物技术进展, 2017, 7(3): 169-176.
- [14] 郭慧, 吕长平, 郑智, 等. 园林植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农学通报, 2009, 15(7): 53-55.
- [15] 李根柱, 张自川, 郑云普, 等. 五种北高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其耐旱性评价[J]. 北方园艺, 2016(24): 10-14.
- [16] 陈文荣, 曾玮玮, 李云霞, 等. 高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性综合评价[J]. 园艺学报, 2012, 39(4): 637-646.
- [17] 杨海燕, 吴文龙, 阎连飞. 干旱胁迫对蓝莓叶片生理特征的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(4): 131-133.
- [18] 张德巧, 徐增荣, 褚晓芳, 等. 蓝莓叶片与抗旱性相关的解剖结构指标研究[J]. 果树学报, 2008, 25(6): 864-867.
- [19] 吴林, 李亚东, 张志东, 等. 三种类型越桔对干旱胁迫的生理反应[J]. 吉林农业大学学报, 1998, 20(2): 1-4.
- [20] ABRAHAM E M, HUANG B R, BONOS S A, et al. Evaluation of drought resistance for Texas bluegrass, Kentucky bluegrass, and their hybrids[J]. Crop science, 2004, 44(5): 1746-1753.
- [21] 段娜, 王佳, 刘芳, 等. 植物抗旱性研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(15): 5093-5099.
- [22] 方品武, 王瑶, 张群英, 等. 干旱胁迫下蓝莓苗木抗旱指标的初步筛选[J]. 中国园艺文摘, 2012, 28(11): 18-19.
- [23] 彭定荣, 杨雪莲, 冯佳. 干旱胁迫对不同蓝莓品种的影响[J]. 绿色科技, 2015(10): 59-62.
- [24] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 84-90.
- [25] 邱真静, 李毅, 种培芳. PEG 胁迫对不同地理种源沙拐枣生理特性的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(3): 108-114.
- [26] 曹艳春, 司志国, 赵振利. 木本植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(12): 192-194, 215.
- [27] MCKERSIE B D, BOWLEY S R, HARJANTO E, et al. Water-deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase[J]. Plant physiology, 1996, 111(4): 1177-1181.
- [28] 蒋明义, 郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 144-150.
- [29] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 413-418.
- [30] 孟繁霞, 张蜀秋, 姜成后. 气孔功能的结构基础[J]. 植物学通报, 2000, 17(1): 27-33.
- [31] 张彤, 齐麟. 植物抗旱机理研究进展[J]. 湖北农业科学, 2005, 44(4): 107-110.
- [32] 刘全宏, 王孝安, 田先华, 等. 太白红杉(*Larix chinensis*)叶的形态解剖学特征与环境因子的关系[J]. 西北植物学报, 2001, 21(5): 885-893.
- [33] 李志东, 黎可华, 何会蓉, 等. 华南地区 7 个暖季型草坪草种的抗旱性与灌溉节水的初步研究[J]. 草业科学, 2008, 25(11): 120-124.
- [34] 谢兆森, 宋世鑫, 曹红梅. 不同蓝莓品种的叶片结构和气孔特性比较[J]. 北方园艺, 2015(4): 5-8.
- [35] ALLEN D J, ORT D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants[J]. Trends in plant science, 2001, 6(1): 36-42.
- [36] ROUHI V, SAMSON R, LEMEUR R, et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery[J]. Environmental and experimental botany, 2007, 59(2): 117-129.
- [37] NI B R, PALLARDY S G. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms[J]. Plant physiology, 1992, 99(4): 1502-1508.
- [38] CORNIC G, MASSACCI A. Leaf photosynthesis under drought stress[M]. Dordrecht: Photosynthesis and the Environment, 1996: 347-366.
- [39] 吴林, 李亚东, 张志东, 等. 淹水、干旱条件下北空越桔生理反应的研究[J]. 果树科学, 1998, 15(2): 137-140.

(上接第 13 页)

- [52] BAI X F, HUANG Y, HU Y, et al. Duplication of an upstream silencer of *FZP* increases grain yield in rice[J]. Nature plants, 2017, 3(11): 885-893.
- [53] HUO X, WU S, ZHU Z F, et al. *NOG1* increases grain production in rice[J]. Nature communications, 2017, 8(1): 1-11.
- [54] 李金吉, 张银霞, 赵娜, 等. 水稻粒形与千粒质量的 QTL 分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(2): 54-60.

- [55] 周优, 林冬枝, 董彦君. CRISPR/Cas9 技术定点编辑水稻谷蛋白基因 *GluA3* [J]. 上海农业学报, 2019, 35(1): 22-28.
- [56] 张强, 罗能杰, 韦圣博, 等. 基于 CRISPR/Cas9 技术对水稻 ALOG 家族成员的基因敲除突变体的构建[J]. 分子植物育种, 2019, 17(3): 834-840.
- [57] 王子璇, 靳亚军, 张泗举, 等. 水稻成花素家族 *OsDTH1* 基因的 CRISPR/Cas9 编辑突变体的创制[J]. 天津农业科学, 2019, 25(11): 1-6.