



水稻直立穗型基因*DEP1*研究进展

赵明珠[†], 王青营[†], 孙健, 徐正进^{*}, 陈温福

沈阳农业大学水稻研究所, 沈阳 110161

[†] 同等贡献

^{*} 联系人, E-mail: xuzhengjin@126.com

收稿日期: 2017-05-26; 接受日期: 2017-07-13; 网络版发表日期: 2017-09-14

国家自然科学基金(批准号31371587, 31430062)资助

摘要 随着分子生物学的发展, 已有多个水稻(*Oryza sativa*)产量相关基因被相继克隆, 其中直立穗型基因*DEP1*在我国粳稻育种得到了广泛应用. 本文总结了前人关于*DEP1*的研究结果, 展望了未来的发展前景. *DEP1*编码的G蛋白 γ 亚基的富含半胱氨酸区域缺失突变增强了G蛋白信号的传递, 提高了分生组织活性, 增加枝梗数和每穗粒数, 提高氮素利用效率, 从而提高水稻的单株产量潜力. 同时, 穗型直立使水稻具有良好的群体结构和抗倒伏能力, 从而具有较高的群体物质生产能力. 因此, 继矮化育种和杂种优势利用后, 以直立穗型基因*DEP1*为基础的株型改良将可能实现水稻产量的第三次飞跃.

关键词 水稻, 直立穗型, *DEP1*, 产量, 每穗粒数, 氮素利用效率

水稻(*Oryza sativa*)是世界上最重要的粮食作物之一, 全球约50%人口以稻米为主食, 在亚洲和中国这一比例达到60%, 如何提高水稻的单位面积产量是育种家普遍关心的问题^[1]. 20世纪50年代矮化育种和70年代杂种优势利用使我国水稻单产发生了两次革命性飞跃^[2]. 为了进一步实现水稻产量的第三次突破, 科学家寄希望于塑造新的高产株型^[3]. 沈阳农业大学率先提出直立穗超级常规粳稻株型模式, 指导继辽粳5号后育成沈农265、辽星1号等具有代表性的直立穗型超高产品种. 徐正进等人^[4-6]指出, 直立穗型是矮秆和理想株型后水稻适应高产要求的重要形态改良, 在一定程度上可以说是继矮化育种和杂种优势利用以后稻作科学又一次重要进展. 直立穗型群体结构合理, 冠层光照强度、温度、湿度及CO₂等生态条件优越, 中

后期群体生长率高, 抗倒伏性强; 直立穗型缓和了生物产量与经济系数的矛盾, 穗数与每穗粒数的矛盾, 每穗粒数与结实率的矛盾, 产量潜力显著提高; 直立穗型本身对结实性、病虫害抗性及其品质等并无直接负面影响^[4-8]. 为了进一步揭示直立穗型品种高产的遗传机制, 许多学者在分子生物学领域对直立穗型基因开展了研究^[9-11]. 本文在总结前人对直立穗型基因研究结果的基础上, 评述直立穗型基因的功能及其与每穗粒数、千粒重、氮肥利用效率和稻米品质的关系, 讨论需要进一步深入研究的问题及应用前景, 试图为今后水稻特别是北方粳稻优质高产育种提供科学依据.

1 直立穗型基因*DEP1*的发现与利用

1958年, 水稻品种Balilla辗转日本、意大利50多

引用格式: 赵明珠, 王青营, 孙健, 等. 水稻直立穗型基因*DEP1*研究进展. 中国科学: 生命科学, 2017, 47: 1036–1042

Zhao M Z, Wang Q Y, Sun J, et al. Research progress of rice erect panicle gene *DEP1* (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2017, 47: 1036–1042, doi: [10.1360/N052017-00120](https://doi.org/10.1360/N052017-00120)

年后被引回原产地中国, 广泛应用于北方和长江中下游粳稻生产和育种, 但是当时直立穗特性并未有受到特别关注^[12,13]. 20世纪80年代初, 我国北方第一个直立穗型品种辽粳5号问世, 产量潜力显著高于当时主栽品种, 独特的直立穗型引发人们浓厚兴趣, 相关研究日渐增加^[14].

徐正进等人^[15]用直立穗型品种辽粳5号与弯曲穗型品种Toyonishiki和沈农129号杂交遗传分析的结果, 明确了直立穗型受1对显性核主效基因控制. Kong等人^[16]利用直立穗型品种辽粳5号与弯曲穗型品种Toyonishiki杂交构建的F₂和BC₁F₁群体, 在第9染色体上初步定位了一个控制直立穗型的主效QTL. Yan等人^[17]以直立穗型品种武运粳8号与弯曲穗型品种农垦57构建的DH群体, 进一步将该QTL (*qPE9-1*) 定位于RM5652和H90标记区间内. Huang等人^[10]以直立穗型品种沈农265与弯曲穗型品种南京11和日本晴杂交构建的作图群体定位表明, 该QTL与每穗粒数QTL位于相同的座位, 由此将该QTL命名为*DEP1*. Wang等人^[9]、Huang等人^[10]和Zhou等人^[11]通过精细定位在此区间内相继发现了候选基因*Os9g26999*. *DEP1*位点在驯化过程中受到强烈的人工选择作用, 并且直立穗型等位基因*dep1*起源于自然突变^[10,11].

直立穗型基因*DEP1*编码的产物为富含半胱氨酸区域的G蛋白γ亚基^[18-21]. 植物G蛋白与动物一样包含α, β, γ亚基, 但是植物不是通过G蛋白偶联受体(G protein coupled receptor, GPCR)而是Gα自发地进行GTP与GDP的交换, 使得G蛋白自我激活, 信号通过α亚基与βγ二聚体各自传递给下游感受器, 参与植物生长与发育过程中一系列的生理生化反应^[19-26]. RNAi和互补测验等分子生物学实验表明, 直立穗型等位基因*dep1*在第五外显子处发生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, 增强了G蛋白信号的传递, 提高了枝梗分生组织活性, 缩短了穗轴节间长度, 增加了枝梗数和颖花数, 从而表现出穗型直立和密穗的特点^[10].

随着遗传特别是分子遗传研究的深入, 我国逐渐形成了以沈阳农业大学为代表的辽宁和以嘉兴农科院、武进水稻研究所为代表的江浙两个水稻直立穗型育种中心, 不断推进直立穗型粳稻品种逐渐向周边辐射扩散, 东北南部直立穗型品种覆盖率超过70%, 江浙高产粳稻品种基本都是直立穗型, 引领我国粳

稻从传统弯曲穗型(散穗型)向新型直立穗型(紧穗型)转变^[3,23,27]. 通过系谱分析和分子检测推断, 生产上大面积推广的直立穗型品种的直立穗型等位基因*dep1*均来源于Balilla^[3,28,29].

2 直立穗型等位基因*dep1*与每穗粒数

每穗粒数作为水稻重要的产量构成因素之一, 与穗部性状尤其与枝梗数密切相关. 早期通过品种比较研究表明, 直立穗型品种虽然穗长较短, 但具有较多的枝梗数和较高的着粒密度, 从而具有较高的每穗粒数和产量潜力^[30]. 但由于直立穗型品种与弯曲穗型品种遗传背景不同, 无法准确评估直立穗型等位基因*dep1*对每穗粒数的影响, 而通过构建近等基因系和遗传转化的方法可以排除遗传背景不同造成的干扰. Wang等人^[9]通过构建近等基因系表明, 直立穗型等位基因能够增加二次枝梗数和二次枝梗粒数从而获得高产. Huang等人^[10]通过构建近等基因系和遗传转化实验表明, 直立穗型等位基因*dep1*不仅能增加二次枝梗数以及二次枝梗粒数, 还能增加一次枝梗数以及一次枝梗粒数, 最终导致每穗粒数显著提高, 单株产量提高40.9%. 然而, Zhou等人^[11]和Yi等人^[31]同样构建近等基因系和遗传转化实验表明, 直立穗型基因*dep1*对每穗粒数没有显著影响. 原因在于其所选用受体的遗传背景和产量水平与Wang等人^[9]和Huang等人^[10]不同. Taguchi-Shiobara等人^[32]也曾指出, *DEP1*位点上另一个等位基因*Dn1-1*对一、二次枝梗数的影响在品种Koshihikari和Nipponbare的遗传背景中是存在差异的.

除*DEP1*外还有多个与每穗粒数有关的基因被成功克隆, 这些基因与*DEP1*在穗分化通路上的上下游调控关系仍需深入研究^[33]. *Gn1a*编码细胞分裂素氧化脱氢酶(*OsCKX2*), 多粒品种Habataki在该编码区发生无义突变导致翻译提前终止, 使*OsCKX2*表达量降低, 因而每穗粒数和产量增加^[34]. *gn1a*和*dep1*分别作为籼粳稻中提高每穗粒数的等位基因, 但其作用方式存在不同, *gn1a*提高了穗基部的二次枝梗数^[34,35], 而*dep1*提高了一次枝梗数以及穗上部的二次枝梗数^[10]. Huang等人^[10]研究发现, 直立穗型等位基因*dep1*能使*Gn1a*编码的*OsCKX2*表达量下调, 从而有利于每穗粒数的提高. 伊秀华^[36]通过回交结合分子标记辅助选择的方法将*gn1a*导入武运粳8号(*dep1*), 结果穗长变长, 二次枝

梗数、二次枝梗粒数和每穗粒数显著增加,表明*gn1a*与*dep1*可能存在相互促进的关系。

粳稻理想株型基因*IPA1*编码的*OsSPL14*受*miR156*的调控,由于*miR156*靶位点上发生点突变,导致了*OsSPL14*表达量上调,从而使株高增加,茎秆粗壮,分蘖数减少,每穗粒数和千粒重增加^[37,38]。Lu等人^[39]以*Ri22 (ipa1-DEP1)*和辽粳5 (*IPA1-dep1*)杂交构建重组自交系表明,*RIL-ipa1-dep1*具有穗型直立、密穗、短穗以及矮秆的特点,但枝梗数和每穗粒数相比于*RIL-ipa1-DEP1*无显著变化。Xu等人^[40]进一步发现,*ipa1-dep1*互作明显的性状包括株高、穗长、穗数、每穗粒数、千粒重、二次枝梗数,粒长、粒宽、粒厚和一次枝梗数主要由*ipa1*决定,特别是一次枝梗数基本不受*dep1*影响,*dep1*对株高和穗长的影响特异性地高于*ipa1*,在等位基因*ipa1*存在(已经具有较高的每穗粒数水平)的条件下,直立穗型等位基因*dep1*对枝梗数以及粒数的影响并不显著。每穗粒数是一个复杂的数量性状,受多基因调控,直立穗型基因*DEP1*对每穗粒数的影响与遗传背景及相关基因互作有密切关系。

3 直立穗型等位基因*dep1*与千粒重

千粒重较低一直是直立穗型水稻品种普遍存在的问题^[4]。Huang等人^[10]、Wang等人^[9]、Zhou等人^[11]和Yi等人^[31]研究认为,直立穗型基因*dep1*能使籽粒变短,千粒重显著降低,但是产生这种现象的分子机制尚不清楚。千粒重由粒长、粒宽和粒厚等粒形性状及充实度决定,粒形和充实度还与稻米品质有密切关系。尽管对谷粒的生长发育及其生物学过程还缺乏系统研究,但是对调控粒形和充实度基因的定位与克隆已取得了很大的进展,迄今已克隆了*GW2*^[41],*GW5*^[42],*GS3*^[43],*GS5*^[44],*GW8*^[45],*qGL3*^[46],*TGW6*^[47]和*GIF1*^[48]等相关基因。

粒形相关基因检测结果表明,长粒等位基因*gs3*在辽粳5号、沈农265和千重浪1号等东北直立穗型品种中得到了固定^[49]。*GS3*编码的蛋白与*DEP1*编码的蛋白高度同源,均为G蛋白 γ 亚基,但二者的作用机制不同^[21]。*GS3*发生的无义突变抑制了G蛋白信号的传递,从而提高粒长^[43],而*DEP1*发生的插入缺失突变增强了G蛋白信号的传递,形成在直立密穗的同时籽粒变短的表型^[10,11]。初步研究表明,通过回交结合分子标

记辅助选择的方法将长粒等位基因*gs3*导入直立穗型品种中会提高千粒重,但是直立穗型等位基因*dep1*与长粒等位基因*gs3*间的互作机制仍未明确^[39]。

4 直立穗型等位基因*dep1*与氮素利用

以往研究表明,水稻氮素利用效率存在显著的基因型间差异^[50-53]。范淑秀等人^[54]依据氮肥利用效率将东北地区水稻品种分成了氮高、中和低效基因型,所谓氮高效基因型是指在低氮或高氮条件下均具有相对较高的产量。Sun等人^[55]以氮高效的直立穗型品种千重浪2号与氮低效的弯曲穗型品种南京6号构建作图群体,定位了一个氮高效QTL (*qNGR9*),该QTL与直立穗型基因*DEP1*位于相同的座位,即直立穗型等位基因*dep1*也是一个氮高效等位基因。由于直立穗型等位基因*dep1*能够降低株高^[10,11,55],从而导致了直立穗型品种在高氮条件下可能具有更强的抗倒伏性和更高的产量潜力。Sun等人^[55]研究表明,在相同的施氮水平下,直立穗型等位基因*dep1*使水稻营养生长对氮素的响应变为迟钝,并且可以积累和同化更多的氮素,从而具有较高的收获指数和经济产量。

之前提到G蛋白异源三聚体在植物的生长与发育过程中发挥着极其重要的作用。相比于 α 和 β 亚基,唯有 γ 亚基可以单独对G蛋白异源三聚体的功能产生影响,具有功能特异性^[19]。已有研究表明,G蛋白 γ 亚基涉及K离子通道保卫细胞的调控、ABA响应、控制籽粒和器官大小以及提高镉离子抗性、提高光合速率等功能^[19,56-59]。Sun等人^[55]进一步指出,直立穗型基因*DEP1*编码的G蛋白 γ 亚基实际上通过与 α 、 β 亚基间的互作对水稻氮素利用效率进行调控,减弱 α 亚基活性或者提高 β 亚基活性均可抑制水稻对氮素的响应。

5 直立穗型等位基因*dep1*与稻米品质

水稻品质主要包括外观品质、碾磨品质、蒸煮品质和食味品质,其中涉及粒形、垩白、整精米率、直链淀粉、支链淀粉、蛋白质、糊化温度、食味值等指标。20世纪80年代,北方粳稻直立穗型品种面积不断扩大,结实性差影响产量潜力发挥和降低品质的弊端逐渐显现,影响甚至可能断送直立穗新株型的前途^[60]。经过育种家的长期不懈努力,通过穗颈维管束

发达、一次枝梗数多、二次枝梗上位优势型、适当降低着粒密度和增大籽粒长宽比等性状定向选择,使得东北直立穗型水稻结实性、加工品质和外观品质显著改善,赶上甚至超过传统弯曲穗型品种,但食味品质尤其是食味值还有待于进一步提高^[61]。

陈书强^[62]的研究表明,无论近等基因系还是育成品种,*dep1*蛋白质含量、直链淀粉含量和食味值与*DEP1*都没有显著差异,但是*dep1*单一稻穗不同粒位间蛋白质含量、直链淀粉含量和食味值高低的差异大于*DEP1*。Yi等人^[31]曾研究表明,直立穗型基因*dep1*对水稻直链淀粉含量、胶稠度、淀粉黏性和淀粉热力学性状等食味品质和蒸煮品质没有影响。稻米食味品质与水稻植株齐穗期和成熟期含氮水平存在一定的相关性,食味较差类型品种地上各器官含氮量较高,食味较佳类型品种含氮量较低^[62]。直立穗型等位基因*dep1*能够提高谷氨酰胺合成酶活性,促进氮素吸收利用^[55],但是否会造成食味品质的降低还有待深入研究。

Wan等人^[63]通过Asominori和IR24构建的染色体片段置换系定位了25个有关食味品质的QTLs。Tian等人^[64]利用武运粳2号与珍汕57B构建的DH群体,在第6号染色体上RM276与RM121标记区间定位了一个控制糊化温度的主效QTL,在第6号染色体短臂*Waxy*基因区域发现了与直链淀粉含量、胶稠度、吸水率、米粒伸长性和体积膨胀有关的QTL。还有报道在第3号染色体短臂末端定位了同时调控黏度、硬度、光泽、味道、食味值的QTL^[61]。Tian等人^[65]通过33份粳稻和37粳稻材料对18个与淀粉合成相关基因与食味品质进行了关联分析,*Waxy*是控制直链淀粉含量和胶稠度的主效基因,*SSII-3*是控制糊化温度的主效基因,这两个基因和其他淀粉合成基因一起构成了复杂的食味品质调控网络。这些研究结果从分子水平阐述了水稻食味品质的遗传和调控机制,从而为通过分子标记辅助选择改良直立穗型品种的食味品质创造了条件。

6 展望

综上所述,直立穗型基因*DEP1*在未来水稻育种中具有广泛的应用前景,但*DEP1*基因遗传基础狭窄的问题日益严重,已经逐渐引起了育种家的重视。在*DEP1*序列全长7158 bp的范围内发现了两个位点具有较高突变频率,分别是第五外显子*DEP1/dep1*等位变

异和启动子区域-1254 bp处G/C等位变异;启动子区域-1254 bp处G/C突变将导致一个site II转录调控元件的核心序列发生改变,并且对水稻一次枝梗数、二次枝梗数和每穗粒数存在较大的影响;在携带*dep1*等位基因的直立穗型品种中,G单体型较C单体型在行使功能过程中发挥着更加重要的作用^[66]。

直立穗型品种的千粒重和食味品质还有待于进一步改良。随着大量的粒形与食味品质QTLs的克隆以及分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)技术的不断完善,通过分子育种手段与常规育种方法相结合,将直立穗型等位基因*dep1*与更多的优良QTLs聚合,从而进一步提高水稻产量和品质将成为未来发展趋势。因此,今后需要在明确*dep1*调控粒形分子机制和是否与食味品质有直接关系基础上,加强与已知相关基因互作研究,进一步探讨改良直立穗型品种粒形,提高千粒重和食味品质的可行途径。

直立穗型等位基因*dep1*起源于粳稻,迄今应用也只局限于粳稻。有文献指出,直立穗型粳稻由于千粒重和结实性较差而导致减产^[11,67],原因可能是在导入直立穗型等位基因*dep1*的同时引入了其他的粳型血缘,导致千粒重和结实性降低。然而,通过构建近等基因系结合分子标记示踪的方法仅导入该目标基因表明,直立穗型等位基因*dep1*能够使粳稻的产量得到提高^[10]。*dep1*对维管束相关性状和产量构成因素的影响甚至大于粳型属性,随着粳型位点频率的增加,直立穗型的单株产量和收获指数显著提高,而在粳型株系中,直立穗型大部分的维管束和产量相关性状参数高于弯曲穗型,暗示*dep1*可能在粳型遗传背景下表现更好^[68]。

Xu等人^[40]研究表明,杂交后代*dep1dep1*基因型穗数、穗粒数和千粒重偏低,*ipa1ipa1*基因型穗数过少,*IPA1IPA1*基因型穗粒数过少,*DEP1DEP1*基因型株高偏高,*DEP1dep1/IPA1ipa1*基因型较好地协调了株高和产量构成因素,可能是进一步发挥这两个重要株型基因的协同增产潜力的新途径。

株高育种家最关注的目标性状之一,是协调抗倒伏性、生物产量与经济系数的平衡点。株高增加有利于提高生物产量,但是降低经济系数和抗倒伏性,反之亦然。*dep1*除影响穗型外对茎秆、叶片等性状多效性明显,尤其显著降低株高^[10,11,55],而且基部节间短粗,抗倒伏性显著高于*DEP1*^[62,69]。物理模拟试验的结果表

明, *dep1*的直立穗表型本身有利于增强抗倒伏性^[70]。在充分利用*dep1*抗倒伏性优势基础上适当增加株高以提高生物产量, 可能是今后值得探索的进一步发挥*dep1*产量潜力的重要途径。此外还有研究表明, 除穗、茎秆、叶片性状外, *DEP1*还调控抗旱性^[71], 这种调控是否与根系有关, 启发研究人员关注*DEP1*对根系性状的影响。

顾铭洪^[3]认为, 新中国成立后水稻育种取得三大突破, (i) 矮化育种, (ii) 直立穗型, (iii) 杂种优势利用; 需要对直立穗株型形成的相关基因和基因型进行分析, 进而对它们在不同遗传背景下与其他有利基因的组合作用和最佳的聚合途径进行研究, 这需要遗传学、育种学和分子生物学等不同领域科学家的共同努力。

参考文献

- 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12: 1–6
- Zhang Q. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402–16409
- 顾铭洪. 水稻高产育种中一些问题的讨论. 作物学报, 2010, 36: 1431–1439
- 徐正进, 陈温福, 张龙步, 等. 水稻直立穗性状评价与利用研究进展. 沈阳农业大学学报, 1995, 26: 335–341
- 徐正进, 陈温福, 周洪飞, 等. 直立穗型水稻群体生理生态特性及其利用前景. 科学通报, 1996, 41: 1123–1126
- 徐正进, 陈温福, 韩勇, 等. 辽宁水稻穗型分类及其与产量和品质的关系. 作物学报, 2007, 33: 1411–1418
- 徐正进. 我国水稻超高产育种若干问题讨论. 沈阳农业大学学报, 2010, 41: 387–392
- 徐正进, 林晗, 马殿荣, 等. 北方粳稻穗型改良理论与技术研究及应用. 沈阳农业大学学报, 2012, 43: 650–659
- Wang J, Nakazaki T, Chen S, et al. Identification and characterization of the erect-pose panicle gene EP conferring high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 85–91
- Huang X, Qian Q, Liu Z, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41: 494–497
- Zhou Y, Zhu J, Li Z, Yi C, et al. Deletion in a quantitative trait gene qPE9-1 associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication. *Genetics*, 2009, 183: 315–324
- 应存山. 水稻良种巴利拉的来历与利用成就. 世界农业, 1992, 1: 23–24
- 徐大勇, 朱庆森. 直立穗型粳稻品种农艺特性及育种研究进展. 植物遗传资源学报, 2003, 4: 350–354
- 陈温福, 徐正进. 水稻超高产育种理论与方法. 北京: 科学出版社, 2007
- 徐正进, 陈温福, 张龙步, 等. 水稻直立穗性状的遗传与其它性状的关系. 沈阳农业大学学报, 1995, 26: 1–7
- Kong F N, Wang J Y, Zou J C, et al. Molecular tagging and mapping of the erect panicle gene in rice. *Mol Breeding*, 2007, 19: 297–304
- Yan C J, Zhou J H, Yan S, et al. Identification and characterization of a major QTL responsible for erect panicle trait in japonica rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 1093–1100
- Mao S, Lu G, Yu K, et al. Specific protein detection using thermally reduced graphene oxide sheet decorated with gold nanoparticle-antibody conjugates. *Adv Mater*, 2010, 22: 3521–3526
- 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*. *Plant J*, 2011, 67: 840–851
- Li S, Liu W, Zhang X, et al. Roles of the *Arabidopsis* G protein γ subunit AGG3 and its rice homologs GS3 and DEP1 in seed and organ size control. *Plant Signal Behav*, 2012, 7: 1357–1359
- Botella J R. Can heterotrimeric G proteins help to feed the world? *Trends Plant Sci*, 2012, 17: 563–568
- 费澄, 徐正进, 徐铨. 植物异三聚体G蛋白调控系统研究进展. 科学通报, 2016, 61: 3661–3671
- New D C, Wong J T Y. The evidence for G-protein-coupled receptors and heterotrimeric G proteins in protozoa and ancestral metazoa. *Neurosignals*, 1998, 7: 98–108
- Fujisawa Y, Kato H, Iwasaki Y. Structure and function of heterotrimeric G proteins in plants. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 789–794
- Jones A M, Assmann S M. Plants: the latest model system for G-protein research. *EMBO Rep*, 2004, 5: 572–578
- McCudden C R, Hains M D, Kimple R J, et al. G-protein signaling: back to the future. *CMLS Cell Mol Life Sci*, 2005, 62: 551–577
- 徐大勇, 杜永, 方兆伟, 等. 江淮稻区不同穗型粳稻品种主要农艺和品质特性的比较分析. 作物学报, 2006, 32: 379–384
- 张文忠, 徐正进, 张龙步, 等. 直立穗型水稻品种演进状况分析. 沈阳农业大学学报, 2002, 33: 161–166
- 王韵, 徐正进, 陈温福, 等. 辽宁水稻直立穗型基因位点SSR标记变异分析. 沈阳农业大学学报, 2007, 38: 395–397
- 陈温福, 徐正进, 张龙步, 等. 北方粳型稻超高产育种理论与实践. 中国农业科学, 2007, 40: 869–874

- 31 Yi X, Zhang Z, Zeng S, et al. Introgression of qPE9-1 allele, conferring the panicle erectness, leads to the decrease of grain yield per plant in japonica rice (*Oryza sativa* L.). *J Genets Genomics*, 2011, 38: 217–223
- 32 Taguchi-Shiobara F, Kawagoe Y, Kato H, et al. A loss-of-function mutation of rice DENSE PANICLE 1 causes semi-dwarfness and slightly increased number of spikelets. *Breed Sci*, 2011, 61: 17–25
- 33 黄勇, 胡勇, 傅向东, 等. 水稻产量性状的功能基因及其应用. *生命科学*, 2016, 28: 1147–1115
- 34 Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741–745
- 35 Sakamoto T, Matsuoka M. Identifying and exploiting grain yield genes in rice. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11: 209–214
- 36 伊秀华. 水稻产量相关性状基因的聚合及遗传效应分析. 博士学位论文. 扬州: 扬州大学, 2011
- 37 Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541–544
- 38 Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 545–549
- 39 Lu Z, Yu H, Xiong G, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator IDEAL PLANT ARCHITECTURE1 reveals a complex network regulating rice plant architecture. *Plant Cell*, 2013, 25: 3743–3759
- 40 Xu Q, Xu N, Xu H, et al. Breeding value estimation of the application of IPA1 and DEP1 to improvement of *Oryza sativa* L. ssp. japonica in early hybrid generations. *Mol Breeding*, 2014, 34: 1933–1942
- 41 Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39: 623–630
- 42 Weng J, Gu S, Wan X, et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*, 2008, 18: 1199–1209
- 43 Fan C, Xing Y, Mao H, 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. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1164–1171
- 44 Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Natural variation in GS5 plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 2011, 43: 1266–1269
- 45 Wang S, Wu K, Yuan Q, et al. Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice. *Nat Genet*, 2012, 44: 950–954
- 46 Zhang X, Wang J, Huang J, et al. Rare allele of OsPPKL1 associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 21534–21539
- 47 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. *Nat Genet*, 2013, 45: 707–711
- 48 Wang E, Wang J, Zhu X, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40: 1370–1374
- 49 Sun J, Liu D, Wang J Y, et al. The contribution of intersubspecific hybridization to the breeding of super-high-yielding japonica rice in northeast China. *Theor Appl Genet*, 2012, 125: 1149–1157
- 50 De Datta S K, Broadbent F E. Nitrogen-use efficiency of 24 rice genotypes on an N-deficient soil. *Field Crops Res*, 1990, 23: 81–92
- 51 朴钟泽, 韩龙植, 高熙宗. 水稻不同基因型氮素利用效率差异. *中国水稻科学*, 2003, 17: 233–238
- 52 吴平, 陶勤南. 水稻氮素生理利用率选择参数. *中国水稻科学*, 1995, 9: 179–184
- 53 Koutroubas S D, Ntanos D A. Genotypic differences for grain yield and nitrogen utilization in Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions. *Field Crops Res*, 2003, 83: 251–260
- 54 范淑秀, 徐正进, 杨青川. 不同基因型水稻氮效率的分类与评价. *湖北农业科学*, 2014, 53: 16–20
- 55 Sun H, Qian Q, Wu K, et al. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. *Nat Genet*, 2014, 46: 652–656
- 56 Kunihiro S, Saito T, Matsuda T, et al. Rice DEP1, encoding a highly cysteine-rich G protein γ subunit, confers cadmium tolerance on yeast cells and plants. *J Exp Bot*, 2013, 64: 4517–4527
- 57 Trusov Y, Rookes J E, Tilbrook K, et al. Heterotrimeric G protein gamma subunits provide functional selectivity in G beta gamma dimer signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19: 1235–1250
- 58 Trusov Y, Zhang W, Assmann S M, et al. Ggamma 1+Ggamma 2 not equal to Gbeta: heterotrimeric G protein G gamma-deficient mutants do not recapitulate all phenotypes of G beta-deficient mutants. *Plant Physiol*, 2008, 147: 636–649
- 59 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*. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 49–59
- 60 徐正进, 陈温福. 中国北方粳型超级稻研究进展. *中国农业科学*, 2016, 49: 239–250
- 61 徐铨, 唐亮, 徐凡, 等. 粳稻食味品质改良研究现状与展望. *作物学报*, 2013, 39: 961–968
- 62 陈书强. 粳稻直立穗型基因多效性及不同穗型品种品质粒位间差异的研究. 博士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学, 2008

- 63 Wan X Y, Wan J M, Su C C, et al. QTL detection for eating quality of cooked rice in a population of chromosome segment substitution lines. *Theor Appl Genet*, 2004, 110: 71–79
- 64 Tian R, Jiang G H, Shen L H, et al. Mapping quantitative trait loci underlying the cooking and eating quality of rice using a DH population. *Mol Breeding*, 2005, 15: 117–124
- 65 Tian Z, Qian Q, Liu Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21760–21765
- 66 Zhao M, Sun J, Xiao Z, et al. Variations in *DENSE AND ERECT PANICLE 1 (DEP1)* contribute to the diversity of the panicle trait in high-yielding *japonica* rice varieties in northern China. *Breed Sci*, 2016, 66: 599–605
- 67 陈英之, 韦绍丽, 刘驰, 等. 稻直立穗型性状分子标记开发及籼稻直立穗型育种探讨. 西南农业学报, 2008, 21: 6–11
- 68 刘天生. 籼粳稻杂交后代穗部性状遗传基础与群体生理特性. 博士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016
- 69 张喜娟, 李红娇, 李伟娟, 等. 北方直立穗型粳稻抗倒性的研究. 中国农业科学, 2009, 42: 2305–2313
- 70 徐正进, 张树林, 周淑清, 等. 水稻穗型与抗倒伏性关系的初步分析. 植物生理学通讯, 2004, 40: 561–563
- 71 Zhang D, Zhou Y, Yin J, et al. Rice G-protein subunits qPE9-1 and RGB1 play distinct roles in abscisic acid responses and drought adaptation. *J Exp Bot*, 2015, 66: 6371–6384

Research progress of rice erect panicle gene *DEP1*

ZHAO MingZhu, WANG QingYing, SUN Jian, XU ZhengJin & CHEN WenFu

Agronomy College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

With the development of molecular biology, several genes relative to grain yield traits have been cloned in rice. Among these genes, only *DEP1* (dense and erect panicle 1) has been widely used in rice breeding. The objective of this review is to summarize the previous research for *DEP1* and look into its development prospect. *DEP1* gene codes a heterotrimeric G protein γ subunit. The loss of its cysteine-rich domain increases signal transmission of G protein, which may result in stronger meristem activity, increased number of branches and grains per panicle, higher nitrogen use efficiency, and consequent increase in grain yield. Moreover, the erect panicle architectures improve the canopy structure and lodging resistance, which lead to higher material production capacity in population. Therefore, the plant type improvement on the basis of the erect panicle gene *DEP1* will bring the third breakthrough of grain yield in rice breeding history after the semi-dwarf breeding and the application of heterosis in hybrid rice.

rice, erect panicle architecture, *DEP1*, yield, number of grains per panicle, nitrogen use efficiency

doi: [10.1360/N052017-00120](https://doi.org/10.1360/N052017-00120)