

· 研究报告 ·

水稻穗部性状QTL定位及候选基因分析

朱超宇¹, 胡程翔¹, 朱哲楠¹, 张芷宁¹, 汪理海¹, 陈钧¹, 李三峰², 连锦瑾¹
唐璐瑶¹, 钟芊芊¹, 殷文晶¹, 王跃星^{2*}, 饶玉春^{1*}

¹浙江师范大学生命科学学院, 金华 321004; ²中国水稻研究所水稻生物育种全国重点实验室, 杭州 310006

摘要 水稻(*Oryza sativa*)穗部性状与产量直接相关, 其相关基因的挖掘与功能解析对于保障国家粮食安全意义重大。以籼稻华占(HZ)和粳稻热研2号(Nekken2)及构建的120个重组自交系(RILs)为实验材料, 测定了穗长、每穗粒数、结实率、柱头外露率及一次枝梗数等穗部性状。结合高密度分子遗传图谱进行QTL定位, 结果共检测到31个QTLs, 分别位于第1、2、3、4、5、6、10和11号染色体上, 其中2个位点的LOD值分别高达5.45与5.28。通过分析筛选QTL区间内可能影响穗部性状的相关基因, 并利用qRT-PCR进行基因表达检测, 发现LOC_Os05g05490、LOC_Os05g06150、LOC_Os03g11700、LOC_Os03g12430、LOC_Os05g28720、LOC_Os05g30890、LOC_Os05g31740和LOC_Os02g17880在双亲间的表达水平差异显著。其中, 前5个基因编码三角状五肽重复蛋白, 而后3个基因编码糖基转移酶。研究挖掘到31个与穗部性状相关的QTLs, 为进一步定位和克隆相关基因, 从而选育高产水稻新品种奠定理论基础。

关键词 水稻, 穗部性状, QTL定位, 候选基因, 高产

朱超宇, 胡程翔, 朱哲楠, 张芷宁, 汪理海, 陈钧, 李三峰, 连锦瑾, 唐璐瑶, 钟芊芊, 殷文晶, 王跃星, 饶玉春 (2024). 水稻穗部性状QTL定位及候选基因分析. 植物学报 59, 217–230.

近年来, 随着全球人口的增长, 世界粮食需求日益增加。因此, 培育高产优质的水稻(*Oryza sativa*)品种对于满足当前市场需求至关重要。水稻作为最主要的粮食作物之一, 对于保障国家粮食安全具有重要意义。水稻产量与穗部性状密切相关, 而穗部性状包括单位面积穗数、每穗粒数和千粒重三大指标(Ikeda et al., 2013)。挖掘控制水稻穗部性状的相关基因并解析其调控机制, 可为培育高产水稻品种及提高产量奠定重要基础。

穗部性状包括多个农艺子性状, 并由内在因素与外部环境共同决定。目前关于水稻穗部性状已有较为全面的报道, 并为创制高产新品种奠定了重要理论基础(Xing and Zhang, 2010)。水稻穗部发育包括一系列过程: 茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)转变为穗分生组织(inflorescence meristem, IM), IM进一步分化为小穗分生组织(spikelet meristem, SM) (严语萍等, 2023)。在SAM向IM转变阶段,

参与调控的基因有Gn1a、LAX1、LAX2和DEP1等。在IM向SM转变阶段, 参与调控的基因有ASP1、TAW1、FZP和SNB等。其中Gn1a是首个被克隆的控制水稻穗部性状的主效数量性状基因座, 其编码一种降解细胞分裂素(cytokinin, CTK)的酶, 当Gn1a表达量较低时, CTK在花序分生组织中积累, 从而增加枝梗数与颖花数量, 使产量提高(Ashikari et al., 2005)。LAX1编码1个植物特有的bHLH转录因子, Komatsu等(2001)利用水稻kn1 (knotted1)同源基因OSH1, 经原位杂交证明LAX1是控制水稻腋芽原基形成的主要调节因子, 在穗腋分生组织的形成与维持中是必需的。在生殖生长阶段, Yoshida等(2013)研究表明TAW1编码ALOG家族含205个氨基酸残基的蛋白, 这是一个水稻中特异的分生组织活性调控因子, 通过抑制形成小穗分生组织的相变和提高花序分生组织的活性来调控花序发育。ASP1编码一个转录共抑子, 与生长素信号转导紧密相关, 调控水稻穗部发育过程

收稿日期: 2023-12-04; 接受日期: 2024-01-30

基金项目: 浙江省自然科学基金(No.LZ23C130003)、2024年国家级大学生创新创业训练计划和2024年浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划

* 通讯作者。E-mail: wangyuxing@caas.cn; ryc@zjnu.cn

及多种生理反应(Yoshida et al., 2012)。

水稻穗部性状由数量性状基因控制。QTL分析作为常用的基因初步定位方法,可用于揭示复杂的数量性状结构并鉴定候选基因(Raj and Nadarajah, 2022)。近年来,通过QTL定位对水稻穗部性状相关基因进行了大量研究。Gramene网站(<https://www.gramene.org/>)公布的数据表明,水稻穗部性状的QTL定位分析取得较大进展。Ashikari等(2005)从籼稻Habataki与粳稻Koshihikari杂交得到的96个回交近交系(backcross inbred line, BIL)中发现了9个QTLs,并克隆到*Gn1a*,这是首个被克隆的穗部性状基因。Yan等(2007)选用粳稻Nongken5与粳稻Wuyunjing8构建DH(doubled haploid)群体,在第9号染色体SSR标记RM3770–RM7424之间定位到1个QTL,随后利用精细定位得到*DEP1*。Fan等(2006)选用籼稻明恢63与籼稻川7杂交得到分离群体,定位到控制籽粒大小的主效QTL位点GS3。Liu等(2016a)利用秀水79(短穗)与C-bao(长穗)及重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体检测到4个QTLs,其中在第9号染色体物理距离为14 731 280–17 589 271 bp区间内定位到控制穗长的QTL位点*LP1*。Song等(2007)通过QTL定位到*GW2*位点,其编码1个E3泛素连接酶,将底物锚定到蛋白酶体进行降解,从而负调节细胞分裂。*GW2*功能缺失使本应降解的底物不能被特异性识别,从而激活颖花外壳的细胞分裂以增加产量。Xue等(2008)利用珍粒97和明恢63构建RIL,将QTL *Ghd7*初定位在7号染色体标记R1440–C1023之间,并进一步精细定位到RM5436–RM2256之间,物理距离为79 kb。孙亚伟(2009)利用Sasanishiki/Habataki育成染色体片段置换系(chromosome segment substitution line, CSSL)群体,发现13个与穗长相关的QTLs,其中3个QTLs(*qLF-1-1*、*qLF-3-1*和*qLF-5-1*)被重复检测到,表现为稳定的遗传效应。李儒香等(2023)利用日本晴与Z481杂交得到的分离群体,检测到控制二次枝梗数、每穗粒数、粒型和千粒重的12个QTL位点,分别位于1、3和6号染色体上,贡献率为4.15%–89.81%。Yang等(2023)利用DJY1与ILs杂交得到的分离群体,鉴定到3个穗部性状QTLs(*EP4.2*、*DEP7*和*DEP8*),分别定位在4号染色体分子标记RM5320–RM4451之间、9号染色体分子标记RM24666–RM24699之间及8号染色体分子标记RM6863–RM1376之间。

目前,水稻穗部性状相关QTL的定位研究取得了较大进展,但由于不同亲本遗传背景的差异,导致检测到的QTL有一定的偏差;同时,受传统遗传图谱的局限性,相关基因精细定位与克隆受限,检测到的穗部性状QTL异构体区间不全,主效QTL不多。水稻穗部性状与产量直接相关,当前亟待筛选出控制穗部性状的主效QTL与主基因,进而通过分子育种技术培育高产水稻品种。鉴于此,本研究以籼粳交(华占/热研2号)构建的RILs群体为材料,通过考查穗长、每穗粒数、枝梗数、千粒重和粒型等穗部相关性状,结合高密度单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)遗传图谱进行QTL定位及分析,进一步挖掘调控水稻穗部性状的QTL位点或基因,为培育理想株型高产水稻品种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

以粳稻热研2号(*Oryza sativa* L. subsp. *japonica* cv. 'Nekken2')为母本、籼稻华占(*O. sativa* L. subsp. *indica* cv. 'HZ')为父本进行杂交产生F₁代,将F₁代通过单粒传法进行套袋自交,连续自交多代后得到表型与基因型均稳定遗传的120个重组自交系(RILs),构成本研究所用的遗传群体(潘晨阳等, 2021)。

1.2 实验方法

1.2.1 种植与管理

从亲本与F₁₂代各株系中分别挑选100粒种子,依次用70%乙醇与10%次氯酸钠进行10分钟消毒处理(潘晨阳等, 2021),用灭菌的去离子水冲洗,去除残留的消毒液。将消毒后的种子催芽,然后播种到育秧田中。1个月后,从各株系中选取长势良好且一致的幼苗移栽到水稻田中。期间进行常规田间管理。

1.2.2 穗部性状测定

在亲本和RILs群体终花2天后,每株系取3株,每株取主穗,统计每穗颖花数,并以柱头为单位,统计每穗柱头单边外露率和柱头双边外露率,计算柱头外露率(陈应南君等, 2022)。在成熟后,每株系测量3个主穗的穗长,并统计每穗粒数、结实率、一次枝梗数、二

次枝梗数、粒长、粒宽和千粒重。

1.2.3 遗传图谱构建

将父本华占、母本热研2号及RILs群体进行全基因组重测序。通过对测序数据进行统计分析得到4 858个均匀分布于12条染色体上的分子标记, 利用这些分子标记构建高密度遗传图谱(金佳怡等, 2023)。

1.2.4 QTL定位

根据前期构建的高密度遗传图谱, 利用Mapmaker/QTL1.1B软件对穗部性状进行QTL分析, 设置阈值LOD=2.00, 以此判断QTL是否存在。QTL命名方法遵循McCouch等(1997)的原则(魏和平等, 2022)。

1.2.5 穗部性状相关基因表达分析

取新鲜的亲本稻穗, 利用总RNA提取试剂盒(RNA simple total RNA Kit, 天根)分别提取RNA, 用DNaseI处理RNA样品, 再参照逆转录试剂盒ReverTra Ace® qRT-PCR Kit (Toyobo, 上海)使用说明书将RNA反转录为cDNA。结合QTL定位结果, 通过RAP-DB数据库(<https://rapdb.dna.affrc.go.jp/#>)筛选QTL区间内可能调控穗部性状的基因。利用实时荧光定量PCR检测候选基因在亲本间的转录水平。相关引物序列见表1。利用Microsoft Excel和Prism软件, 采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 方法(Livak and Schmittgen, 2001)对数据进行统计分析。采用t双尾检验法进行比较, $P<0.05$ 表示显著差异, $P<0.01$ 表示极显著差异。

表1 qRT-PCR引物序列

Table 1 Primer sequences for qRT-PCR

Traits	Primer name	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')
Panicle length	<i>OsActin</i>	TGGCATCTCAGCACATTCC	TGCACAATGGATGGGTCAGA
	<i>LOC_Os03g08900</i>	CTCTTCTTCTGGGTGCTCAT	GATGCCGATGAGGTAGTAGG
	<i>LOC_Os03g10210</i>	AGTTGCTGAAGCTGAAGGAG	CGCGTACTCACTCATGTAGG
	<i>LOC_Os03g10520</i>	GCTCCTTATCCGACTCAAGA	AACCAACTGCTCCACAATTT
	<i>LOC_Os03g10620</i>	GACAACCTCGACGCCTAC	ACCTGCTGTATCTCCTCCAG
	<i>LOC_Os03g11670</i>	TGTACAACATGCTCCTTTTCG	CGAGGTGAGGATGAAGATGT
Grain number per panicle	<i>LOC_Os03g12120</i>	TGCAGATTCTTCTGGACAAA	AACTGAAGATAGCGGGACTG
	<i>LOC_Os05g30890</i>	GAATCTCGGTGGCATCAAAT	TCATGCTGAGAGCCATCTTG
	<i>LOC_Os05g31040</i>	CTGACATTGCCACAACCATC	GTTCTCCTCCTGAAGCATCG
	<i>LOC_Os05g31280</i>	GAACAACCTCGTCGTCGTCGT	GACTGCTTGTTGCCGTAGGT
	<i>LOC_Os05g31380</i>	CAGTTCCATCCGGTGCTATC	CATCGTATGCTGGCTGGAT
	<i>LOC_Os05g31740</i>	GACTGGTACACCGACCTGCT	TAGGACGCCACTTTCCTCTG
Seed-setting rate	<i>LOC_Os02g50240</i>	CACCAACAAGAGGCACAATG	TCAACAATATCACGCCCAA
	<i>LOC_Os02g50740</i>	GTTCCCTTCCTTCCCTTGAC	TGCTGCTCCTCCTGACTTCT
	<i>LOC_Os02g52990</i>	CGATCGCCTACCTCTACCAC	CACGGGGAGAAGGAGTAGTG
	<i>LOC_Os02g53680</i>	GAAATTGAGGATGCCCAGAA	CACAGGAAAGATCCCACGTT
	<i>LOC_Os02g54910</i>	CCAGAAATCGAAGGAACCAA	CTCGCGGAAGTATCCATCAT
	<i>LOC_Os02g56140</i>	GCTCCAGGTCCAGATGTTGT	CGGTTGCATTAGGAACACCT
Stigma exsertion rate	<i>LOC_Os05g02870</i>	CAAGCTCAAGGTGCTCGAC	TTGTTCTTGCTGCCAAAGTG
	<i>LOC_Os05g04160</i>	GTGCGGGTCTACAATCACCT	ACTATCGTCCCATGGCTCAC
	<i>LOC_Os05g04770</i>	ATCCGTCTGTGTTTCGATCC	TATTCGTCCATCCGAAAAGC
	<i>LOC_Os05g05280</i>	GCCACCAGCCTAATCATTGT	GCACAAGAACCGACAAGACA
	<i>LOC_Os05g05490</i>	TGGAGTTCTTCCAAGGATGG	GCAACACATAAGCAGCCGTA
	<i>LOC_Os05g06150</i>	GGAAATTGTTGGGGTGATG	GCATCCCTTGCTTCAACAAT
	<i>LOC_Os05g08350</i>	ATCCCCGGAGATTCGATTAC	AGTAAATTTCCACCGCAACG

表1 (续)
Table 1 (continued)

Traits	Primer name	Forward primer (5'–3')	Reverse primer (5'–3')
Number of primary branches	LOC_Os05g09740	AACATCATCGGCTGGAAGAC	TGCCTGATCATATGGCTGAA
	LOC_Os05g10210	AACATCATCGGCTGGAAGAC	GCGTGGTCGTATGGCTTAGT
	LOC_Os05g10370	CTGCTCCTCCTCCTCTTCCT	ATCACGTTGTGTGCCTCCAC
	LOC_Os05g10690	CTTGACAAGCTCGGAAAAGG	TGCAGTTCAGATGCAGATCC
	LOC_Os05g10770	TGGTGCTGATCTGGAGACTG	GTCTTCAACATGCCAGCAGA
Number of secondary branches	LOC_Os03g11614	CTCTTCGAGTTCTCCAGCTC	CCAGCTCCTTCATGCTTAGT
	LOC_Os03g11700	ACTGCTCCTATGCCGTATCG	AGGTACAAGCGGCTTCCTTT
	LOC_Os03g11790	TGAATCGGCTCATGTCCATA	GGCAGCATCTTGAAGTGACA
	LOC_Os03g12430	GATGACAGGAAGAGGGGTGA	TCATCATCCTCTGCACAAGC
	LOC_Os03g12940	ACCCTGCCAGAGCTTGTAGA	TCTGCTGTGCTCACCTCATC
Thousand grain weight	LOC_Os05g28720	TGATCCAAGAGATGGGAAG	GCATTCTGTGGAACACCTGA
	LOC_Os02g17880	TGTACGCCTACTCGAGCATA	ATCCTGAAGTTGCCTGCAC
	LOC_Os02g18820	TCTCAGCCTTCAGAACATGA	TCTAGAACTGCCGACATCAA
	LOC_Os02g19820	CATGAAAATGGTGATCCAGA	GCTGCGTCGACTTGTAGTAG
	LOC_Os02g29530	ACTTCTCGCACCCACTTATC	ATTTTTCAGAGGCTTTGTG
	LOC_Os02g30850	GTGAAGCGCCTCTTCTGC	GAGGGAGCCGTTGATGTG
	LOC_Os02g32370	GCAAACCCTGTACCATTCT	AAGACGCCTTCTCGGTAAC
	LOC_Os05g11700	CGGACTCGGTGAGCTATAAT	CAACAAATTCCTCACACCA
	LOC_Os03g44430	CAAGGGTCGGAAGACAGTTC	TATCATCCGCATCCTCATCA
	LOC_Os03g44500	GTGTGTGATGGATGGCTTTG	GTTGGAGTCGGTGGTCTGTT
Grain length	LOC_Os03g45830	GATGTGGAGGAGGAAGAGCA	GCCGTACCCGTA CTGCTG
	LOC_Os03g46180	AAGAGGAGGAGGAGGAGCAG	CTTCTTCAGCACGCTGTTCA
	LOC_Os03g46560	GGCTTTGTCCAAAAATGGAA	CTGGCAGTCCAAAGACATCA
	LOC_Os02g30910	TCACCTTTGGCATCTTAGGT	AGGTACATGGCGAGGTAGAC
	LOC_Os06g10950	GTACCAATCCGCCATGTACC	GCGGTAGGAGATGGAGACAA
Grain width	LOC_Os06g10960	ACCTCGACCACGACTACACC	GACCCCAGATGTGGTTGTTC
	LOC_Os06g11270	GGTTACCAAGAACGGACGAA	CACCTGCGATCCTACCTTGT
	LOC_Os06g09270	TACGTGCTGTCCTGGGATCT	AAGGTTTGTGCCCATCTCAG

2 结果与讨论

2.1 双亲及RILs群体穗部性状差异

研究表明, 双亲穗部性状及表型存在显著差异 (图1, 图2)。其中, 华占的穗长、每穗粒数、结实率、柱头外露率、一次枝梗数、二次枝梗数及粒长显著高于热研2号; 而热研2号的粒宽与千粒重显著高于华占。RILs群体各株系的穗部性状数据呈连续正态分布 (图1), 分布范围广, 表现出明显的超亲分离现象, 表明水稻穗部性状属于多基因控制的数量性状, 符合QTL区间作图要求。

2.2 QTL定位

利用实验室前期构建的高密度SNP遗传连锁图谱进

行QTL定位分析, 共检测到31个与水稻穗部相关的QTLs (表2), 分布于第1、2、3、4、5、6、10和11号染色体上。QTL位点的LOD值总体较大, 其中位于3号染色体物理距离在4 514 694–9 883 047 bp之间的QTL *qPL3.1*的LOD值高达5.45; 位于2号染色体物理距离在9 429 264–21 032 980 bp之间的QTL *qTGW2.1*的LOD值高达5.28 (图3)。

2.3 候选基因分析

利用RAP-DB数据库(<https://rapdb.dna.affrc.go.jp/#>), 基于上述QTLs所在染色体区间内的基因功能注释初步筛选可能与对应穗部建成相关的候选基因(表3)。采用qRT-PCR检测候选基因在双亲间的表达量。结果显示, 部分基因的表达量在双亲间差异显著(图4), 说明

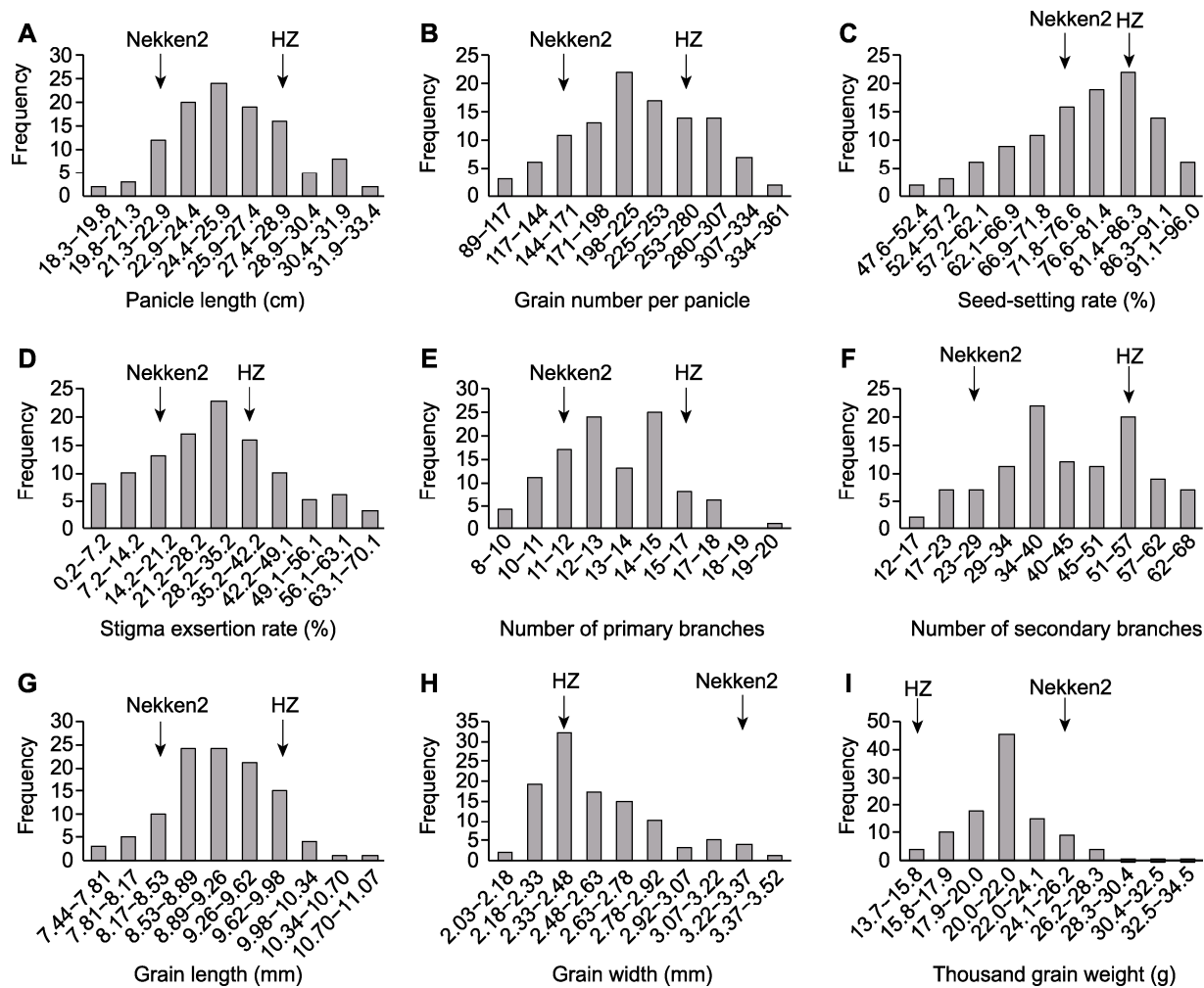


图1 水稻重组自交系穗部性状分布
(A) 穗长; (B) 每穗粒数; (C) 结实率; (D) 柱头外露率; (E) 一次枝梗数; (F) 二次枝梗数; (G) 粒长; (H) 粒宽; (I) 千粒重

Figure 1 Distribution of panicle traits in recombinant inbred lines of rice
(A) Panicle length; (B) Grain number per panicle; (C) Seed-setting rate; (D) Stigma exsertion rate; (E) Number of primary branches; (F) Number of secondary branches; (G) Grain length; (H) Grain width; (I) Thousand grain weight

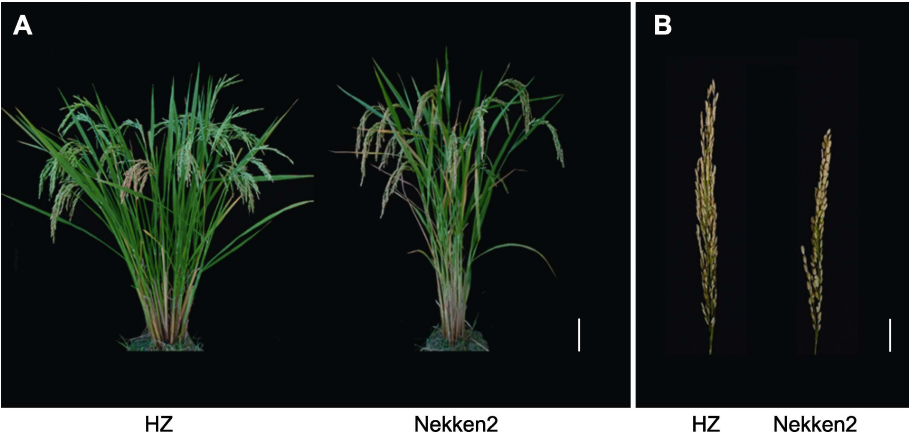


图2
Figure 2

图2 父本华占与母本热研2号表型
(A) 成熟期水稻植株表型(bar=10 cm); (B) 成熟期水稻穗部对比(bar=2 cm)

Figure 2 Phenotypes of the male parent HZ and the female parent Nekken2
(A) Phenotype of mature rice plants (bar=10 cm); (B) Comparison of mature rice panicles (bar=2 cm)

表2 水稻穗部性状QTL分析
Table 2 QTL analysis of rice panicle traits

Traits	QTL	Chromosome	Physical distance (bp)	Position of support (cM)	Limit of detection (LOD)
Panicle length	<i>qPL3.1</i>	3	4514694–9883047	19.35–42.37	5.45
	<i>qPL5.1</i>	5	16473540–17216667	70.62–73.80	2.54
	<i>qPL11.1</i>	11	17453046–17570705	74.82–75.32	2.29
	<i>qPL11.2</i>	11	26791773–26969035	114.85–115.61	2.61
Grain number per panicle	<i>qGNPP3.1</i>	3	6470188–15088477	27.74–64.68	2.21
	<i>qGNPP5.1</i>	5	16020128–18858682	68.67–80.84	2.36
	<i>qGNPP5.2</i>	5	27007193–27230204	115.77–116.73	2.41
Seed-setting rate	<i>qSSR1.1</i>	1	7203302–7421463	30.88–31.81	2.41
	<i>qSSR2.1</i>	2	30004559–34415035	128.62–147.53	3.47
	<i>qSSR10.1</i>	10	5567413–15675357	23.87–67.20	2.78
Stigma exsertion rate	<i>qSER5.1</i>	5	926888–4584013	3.97–19.65	3.25
	<i>qSER10.1</i>	10	10115736–11156109	43.36–47.82	2.41
Number of primary branches	<i>qNPB1.1</i>	1	25791086–25812159	110.56–110.65	2.24
	<i>qNPB5.1</i>	5	5350624–6230055	22.94–26.71	2.66
Number of secondary branches	<i>qNSB2.1</i>	2	34269184–34415035	146.90–147.16	2.25
	<i>qNSB3.1</i>	3	5859763–7034710	25.00–30.16	3.18
	<i>qNSB5.1</i>	5	14979844–15200902	64.21–65.16	2.13
	<i>qNSB5.2</i>	5	15944247–17819466	68.35–76.39	3.06
	<i>qNSB6.1</i>	6	4263281–5187517	18.28–22.24	2.88
	<i>qNSB11.1</i>	11	4416803–4813122	18.93–20.63	2.47
Grain length	<i>qGL3.1</i>	3	24904943–26519283	106.76–113.68	2.26
	<i>qGL6.1</i>	6	23905310–24717124	102.48–105.96	2.14
Grain width	<i>qGW2.1</i>	2	7512377–21714903	32.20–93.09	3.61
	<i>qGW3.1</i>	3	10039327–11005670	43.04–47.18	2.24
	<i>qGW4.1</i>	4	19218278–19642144	82.38–84.20	3.28
	<i>qGW5.1</i>	5	3697712–6833061	15.85–29.29	3.46
	<i>qGW5.2</i>	5	28202582–29177297	120.90–125.16	3.27
	<i>qGW6.1</i>	6	4227455–6069227	18.12–26.02	3.77
Thousand grain weight	<i>qTGW1.1</i>	1	6064691–6235269	26.00–26.73	2.80
	<i>qTGW2.1</i>	2	9429264–21032980	40.42–90.16	5.28
	<i>qTGW5.1</i>	5	6526040–6673100	27.98–28.61	2.11

这些基因可能影响穗部性状，进而影响穗部形态建成。

2.4 讨论

水稻的产量和品质受多种因素影响，其中穗部性状是决定籽粒数量和质量的关键因素之一。穗部性状不仅直接影响水稻的产量，还对作物的适应性和抗逆性起

重要作用。穗部性状包括穗长、穗重及穗粒数等多项指标，其遗传基础和调控机制对水稻育种意义重大。通过深入研究水稻穗部性状，可以更好地理解这些性状的遗传背景和调控网络，为选育高产优质的水稻品种提供科学依据。此外，受气候变化和人口增长的影响，全球对水稻的需求量不断增加，因此深入解析穗部性状

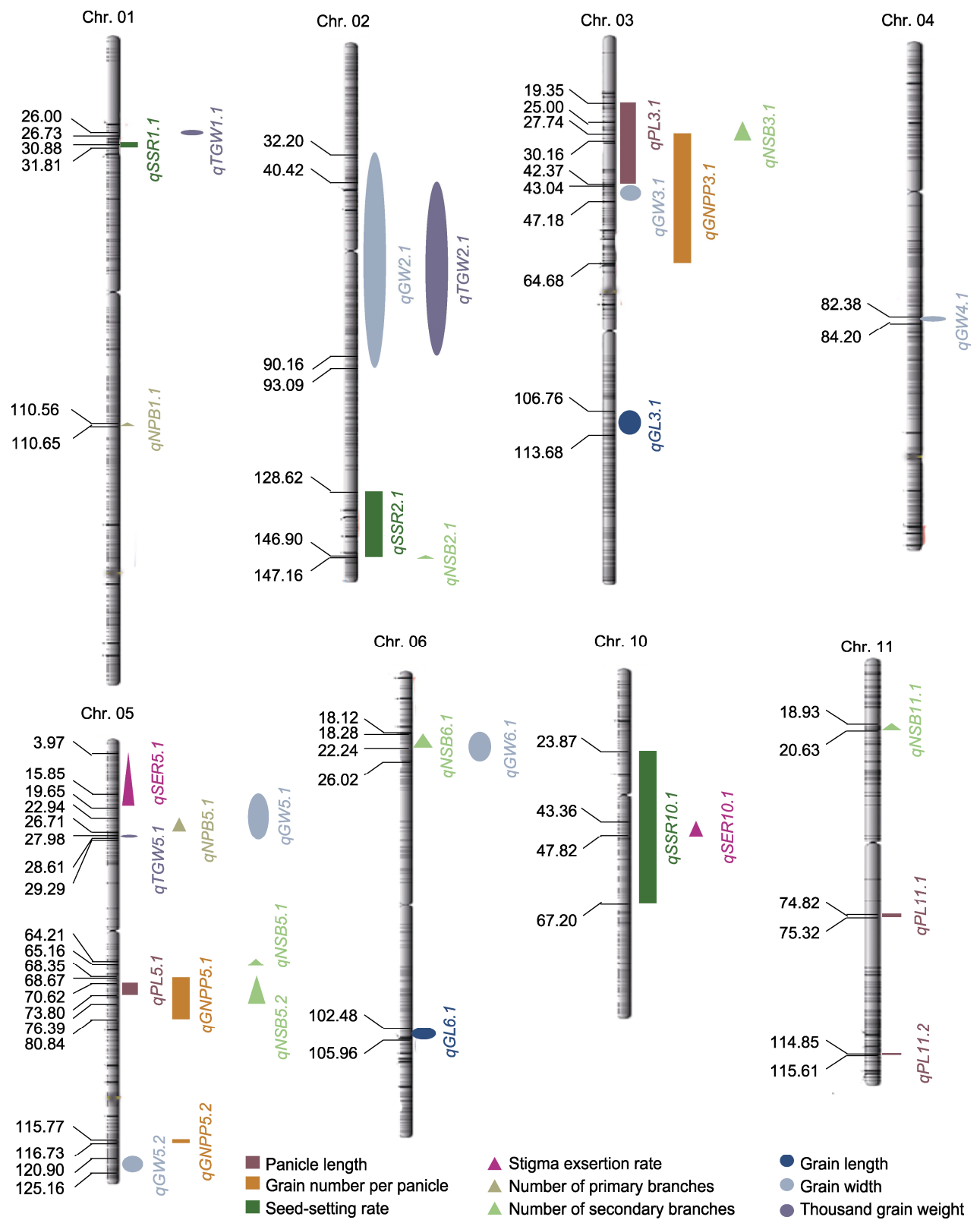


图3 水稻重组自交系穗部性状QTL定位

Figure 3 QTL mapping of panicle traits in recombinant inbred lines of rice

表3 水稻穗部性状相关候选基因的功能

Table 3 The functions of candidate genes associated with rice panicle traits

Traits	Gene ID	Function
Panicle length	LOC_Os03g08900	Multi antimicrobial extrusion protein
	LOC_Os03g10210	Helix-turn-helix motif
	LOC_Os03g10520	Radical SAM enzyme
	LOC_Os03g10620	Strigolactone receptor
	LOC_Os03g11670	PPR domain containing protein
	LOC_Os03g12120	NAC domain
Grain number per panicle	LOC_Os05g30890	CYP450
	LOC_Os05g31040	Cytokinin oxidase/dehydrogenase
	LOC_Os05g31280	Gibberellin regulated protein
	LOC_Os05g31380	Transcription factor GRAS domain containing protein
	LOC_Os05g31740	Cytochrome P450 86A2
Seed-setting rate	LOC_Os02g50240	Glutamine synthetase
	LOC_Os02g50740	WD40 repeat containing protein
	LOC_Os02g52990	Auxin responsive SAUR protein family protein
	LOC_Os02g53680	Replication protein A
	LOC_Os02g54910	WD40 repeat containing protein
Stigma exsertion rate	LOC_Os02g56140	MYC-type, bHLH domain
	LOC_Os05g02870	Similar to stigma/style ABC transporter
	LOC_Os05g04160	Pentatricopeptide containing protein
	LOC_Os05g04770	F-box domain, cyclin-like domain containing protein
	LOC_Os05g05280	RING-type E3 ubiquitin ligase
	LOC_Os05g05490	Pentatricopeptide
	LOC_Os05g06150	Pentatricopeptide repeat domain containing protein
	LOC_Os05g08350	F-box domain, cyclin-like domain containing protein
Number of primary branches	LOC_Os05g09740	HAD superfamily phosphatase
	LOC_Os05g10210	HAD superfamily phosphatase
	LOC_Os05g10370	Acid phosphatase
	LOC_Os05g10690	Similar to transcription factor MYBS2
	LOC_Os05g10770	Histone H3K4 demethylase
Number of secondary branches	LOC_Os03g11614	MADS-domain transcription factor
	LOC_Os03g11700	PPR repeat containing protein
	LOC_Os03g11790	Cyclin-like F-box domain containing protein
	LOC_Os03g12430	PPR repeat containing protein
	LOC_Os03g12940	Cyclin-like F-box domain containing protein
	LOC_Os05g28720	Pentatricopeptide repeat domain containing protein
Thousand grain weight	LOC_Os02g17880	Glycosyl hydrolases family 16
	LOC_Os02g18820	WD40/YVTN repeat-like domain containing protein
	LOC_Os02g19820	RAG1-activating protein 1 homologue domain containing protein
	LOC_Os02g29530	Glycosyl transferase family 8
	LOC_Os02g30850	CC-type glutaredoxin
	LOC_Os02g32370	Inositol polyphosphate kinase
	LOC_Os05g11700	Pentatricopeptide repeat (PPR) protein
Grain length	LOC_Os03g44430	Ubiquitin carboxy-terminal hydrolase family 1
	LOC_Os03g44500	Ser/Thr phosphatase; cryptic inhibitor of cytokinin phosphorelay
	LOC_Os03g45830	Auxin responsive SAUR protein domain containing protein
	LOC_Os03g46180	Plant lipid transfer protein/seed storage/trypsin-alpha amylase inhibitor domain containing protein

表3 (续)
Table 3 (continued)

Traits	Gene ID	Function
Grain length	LOC_Os03g46560	RPD1
Grain width	LOC_Os02g30910	Sugar transporter
	LOC_Os06g10950	Similar to glycosyltransferase family 37
	LOC_Os06g10960	Similar to glycosyltransferase family 37
	LOC_Os06g11270	UDP-glucuronosyl
	LOC_Os06g09270	Hypro1

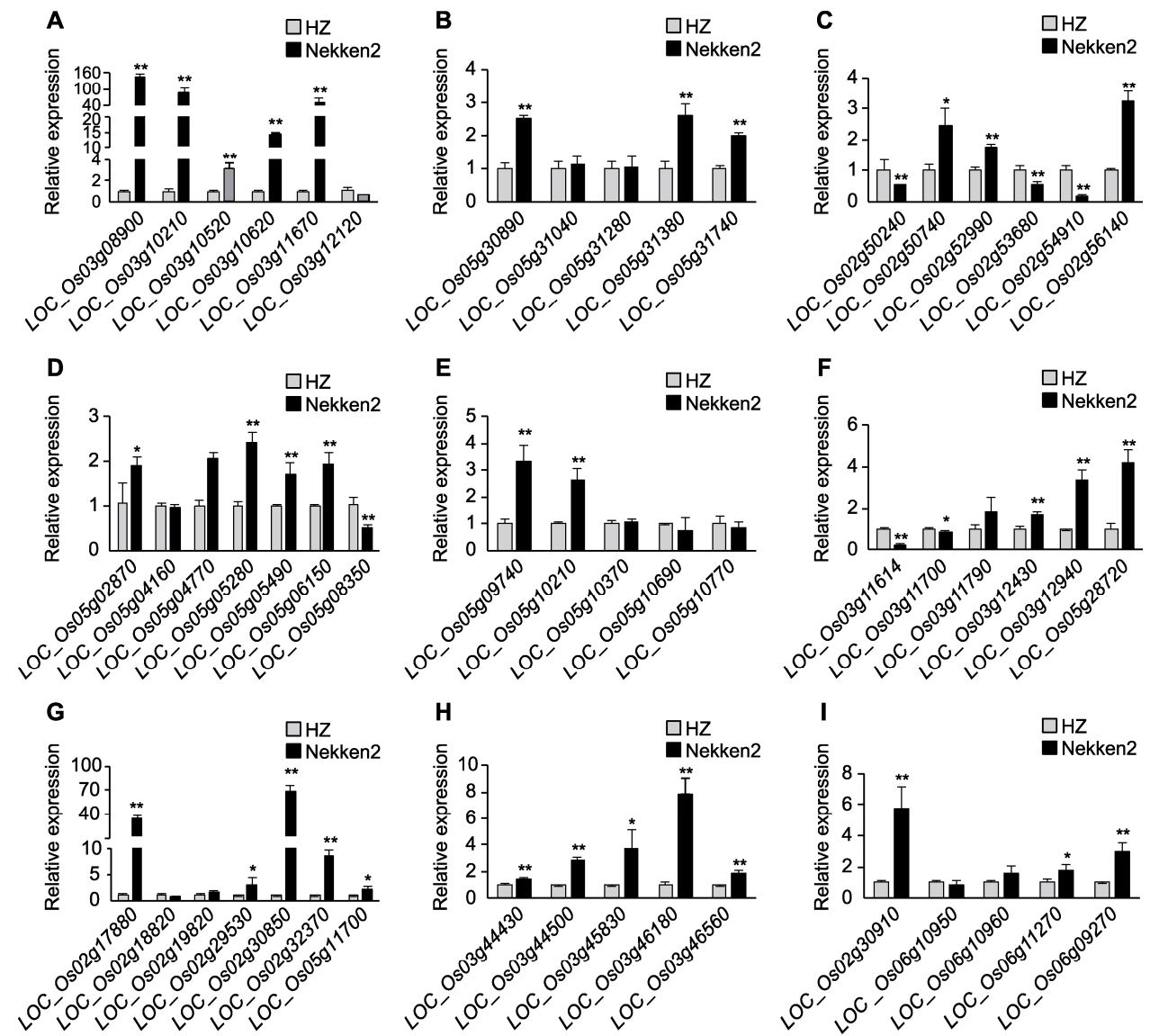


图4 水稻穗部性状候选基因表达差异
(A) 穗长; (B) 每穗粒数; (C) 结实率; (D) 柱头外露率; (E) 一次枝梗数; (F) 二次枝梗数; (G) 千粒重; (H) 粒长; (I) 粒宽。
* $P<0.05$; ** $P<0.01$

Figure 4 Differences in the expression of candidate genes for panicle traits in rice
(A) Panicle length; (B) Grain number per panicle; (C) Seed-setting rate; (D) Stigma exertion rate; (E) Number of primary branches; (F) Number of secondary branches; (G) Thousand grain weight; (H) Grain length; (I) Grain width. * $P<0.05$; ** $P<0.01$

的遗传机制对于培育适应不同环境的水稻品种至关重要。在以往研究中已经取得了一些关于水稻穗部性状的研究成果,但仍有许多未知领域需要深入探索。

水稻穗部性状为多基因控制的数量性状,同时受外界环境影响。改良其中单个基因常对其它性状造成不良影响,因此,如何平衡穗部性状相关基因成为研究难点。在本研究中,水稻的选材、生长环境以及处理方式都会对QTL定位结果造成不同程度的影响。本研究选取9个穗部指标进行QTL定位,共检测到31个QTLs,结合qRT-PCR技术分析双亲基因表达差异,挖掘出调控水稻穗部性状的潜在基因。

关于穗部性状QTL定位的研究较多,本研究验证了前人的部分研究结果。吴心成等(2023)利用229份水稻微核心种质,以穗长作为检测指标,利用全基因组关联分析在第3号染色体上检测到1个控制穗长的QTL位点*PL3-2*,该QTL与本研究得到的*qPL3.1*区间存在部分重叠。庄昊(2023)通过构建籼稻Habataki和粳稻Sasanishiki的CSSL群体与回交定位群体,在标记RM3199–RM6970之间检测到*qGL-3*,该QTL与本研究得到的*qGL3.1*区间存在部分重叠。Zhao等(2022)利用粳稻GY8和LX1的重组自交系群体,以粒长为检测指标进行QTL定位,在标记AX-95928617与AX-95962924之间检测到*qGL6.1*,该QTL与本研究得到的*qGL6.1*区间存在部分重叠。此外,本研究也定位到一些新的穗部性状位点,如*qGW2.1*与*qTGW-5.2*,为后续高产水稻育种提供了基因资源。

本研究通过筛选候选基因挖掘出部分可能与穗部性状相关的基因,其中部分基因已有报道。例如,*LOC_Os03g10620*编码一个酯酶,是独脚金内酯信号途径的组分之一,该基因表达受抑制的转基因植株出现矮化和穗长变短的表型(孙亚伟, 2009)。独脚金内酯是一类由类胡萝卜素衍生的萜内酯,控制植物发育。Duan等(2019)用独脚金内酯处理水稻后分析细胞分裂素相关基因*LOC_Os05g31040*的转录水平,发现独脚金内酯信号通路被抑制导致水稻新芽基部细胞分裂素含量升高,进而影响穗部性状,该基因被破坏与过表达均能显著增加分蘖数,降低株高和穗长。复制蛋白A是真核生物中高度保守的单链DNA结合蛋白,其编码基因*LOC_Os02g53680*突变可能干扰巨孢子细胞的减数分裂,形成胚囊缺陷,同时干扰花粉

母细胞的减数分裂过程,Chang等(2009)发现其突变体部分雄性不育且完全雌性不育,导致结实率降低。*LOC_Os02g30850*编码1个CC型戊二氧还蛋白,具有催化活性位点CCMC和谷胱甘肽结合位点甘氨酸,其表达水平升高使籽粒变宽变重(Hao et al., 2021)。*LOC_Os05g05280*是重要的花粉管生长母性孢子体因子和调节水稻结实率的关键因子,其编码1个E3泛素连接酶,通过促进花粉管生长正向调节水稻结实率(Li et al., 2013)。*LOC_Os05g11700*编码1个P型PPR蛋白,通过控制线粒体NADH脱氢酶基因*nad4*第3内含子的剪接参与线粒体功能和胚乳发育。该基因突变导致*nad4*基因第3内含子的剪接效率降低,复合物I组装和活性降低。同时该基因功能丧失大幅上调可变化氧化酶基因AOXs的表达,减少ATP的生成,影响线粒体的形态与胚乳发育(Zhang et al., 2021)。*LOC_Os03g44500*编码1个属于蛋白磷酸酶PPKL家族的丝氨酸/苏氨酸磷酸酶,负调控水稻粒长(Zhang et al., 2012)。其通过调控细胞周期蛋白T1;3控制水稻籽粒大小和产量,*LOC_Os03g44500*能直接去磷酸化底物T1;3,后者表达下调导致水稻籽粒变短(Qi et al., 2012)。

已有研究表明,三角状五肽重复蛋白能够与细胞器基因组转录产物的特异序列结合,参与RNA代谢,进而调控水稻一系列生长发育进程(李景芳等, 2022)。本研究中,*LOC_Os05g05490*、*LOC_Os05g06150*、*LOC_Os03g11700*、*LOC_Os03g12430*和*LOC_Os05g28720*均为PPR调控基因,且这些基因的表达水平在双亲间均存在显著差异。研究发现,*LOC_Os03g11700*突变导致线粒体功能丧失和胚乳发育缺陷,进而影响粒型(Zhang et al., 2021)。因此推测这些基因的高表达可能是华占与热研2号穗部性状存在差异的原因之一。细胞分裂素在水稻生殖生长过程中通过促进细胞增殖调控分生组织活性,进而影响穗部形态建成。植物体内细胞分裂素水平主要受异戊烯基转移酶、细胞色素P450和细胞分裂素氧化酶等调控。在每穗粒数候选基因中,*LOC_Os05g30890*和*LOC_Os05g31740*均编码细胞色素P450家族蛋白,且qRT-PCR分析表明其表达水平在双亲间存在极显著差异,由此推测这2个基因的高表达可能是热研2号每穗粒数明显低于华占的原因之一。*LOC_Os02g17880*

编码糖基转移酶, 该酶是专门负责催化糖基化的一种酶类, 参与植物激素的生物合成和信号转导, 进而调控粒型。*LOC_Os02g17880*在热研2号中的表达量远高于华占, 说明这个基因可能对粒型有一定的影响。上述结果为后续等位基因分析和基因变异研究奠定了基础。

3 结论

综上, 本研究共定位到31个与水稻穗部性状相关的QTLs, 分布于第1、2、3、4、5、6、10和11号染色体上, 其中2号染色体上的QTL位点*qTGW2.1*其LOD值高达5.28, 3号染色体上的QTL位点*qPL3.1*的LOD值高达5.45, 与穗长和千粒重相关。同时, 与三角状五肽重复蛋白调控通路有关的5个基因(*LOC_Os05g05490*、*LOC_Os05g06150*、*LOC_Os03g11700*、*LOC_Os03g12430*和*LOC_Os05g28720*), 与细胞色素P450家族蛋白调控相关的基因(*LOC_Os05g30890*和*LOC_Os05g31740*), 以及编码糖基转移酶基因*LOC_Os02g17880*在双亲间的表达量存在显著差异, 与亲本表型相符, 说明上述8个基因在调控水稻穗部性状中发挥重要作用。本研究利用籼稻华占与粳稻热研2号构建RIL群体, 进而定位水稻穗部性状相关QTLs, 为发掘水稻产量相关基因并应用于育种奠定了基础。目前对于水稻穗部性状多效基因间的复杂调控网络及分子遗传机理的解析尚显不足。需要构建相应的群体, 以深入挖掘穗部性状QTLs定位区间并进行候选基因的克隆和功能验证。随着分子生物学与基因组学的不断发展, 有望通过多种先进的手段和方法实现相关领域的新突破。

作者贡献声明

朱超宇: 设计并完成实验, 撰写论文; 胡程翔, 朱哲楠, 张芷宁, 陈钧, 连锦瑾, 唐璐瑶: 协助完成实验; 汪理海: 分析数据并撰写论文; 李三峰, 王跃星: 提供技术支持; 钟芊芊, 殷文晶: 提供技术指导; 饶玉春: 提供科研平台与技术指导, 指导论文撰写。

参考文献

Ashikari M, Sakakibara H, Lin SY, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka

- M (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* **309**, 741–745.
- Chang YX, Gong L, Yuan WY, Li XW, Chen GX, Li XH, Zhang QF, Wu CY (2009). Replication protein A (RPA1a) is required for meiotic and somatic DNA repair but is dispensable for DNA replication and homologous recombination in rice. *Plant Physiol* **151**, 2162–2173.
- Chen YNJ, Zhang XZ, Tai DW, Zhang PS, Gao GJ, Zhang QL, He YQ (2022). Mapping QTLs for rice stigma exertion rate using recombinant inbred line population. *Mol Plant Breed* **20**, 1198–1205. (in Chinese)
- 陈应南君, 张效忠, 台德卫, 张培申, 高冠军, 张庆路, 何予卿 (2022). 利用重组自交系群体定位水稻柱头外露率QTL. 分子植物育种 **20**, 1198–1205.
- Duan JB, Yu H, Yuan K, Liao ZB, Meng XB, Jing YH, Liu GF, Chu JF, Li JY (2019). Strigolactone promotes cytokinin degradation through transcriptional activation of *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE 9* in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 14319–14324.
- 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.
- Hao JQ, Wang DK, Wu YB, Huang K, Duan PG, Li N, Xu R, Zeng DL, Dong GJ, Zhang BL, Zhang LM, Inzé D, Qian Q, Li YH (2021). The GW2-WG1-OsbZIP47 pathway controls grain size and weight in rice. *Mol Plant* **14**, 1266–1280.
- Ikeda M, Miura K, Aya K, Kitano H, Matsuoka M (2013). Genes offering the potential for designing yield-related traits in rice. *Curr Opin Plant Biol* **16**, 213–220.
- Jin JY, Luo YT, Yang HM, Lu T, Ye HF, Xie JY, Wang KX, Chen QY, Fang Y, Wang YX, Rao YC (2023). QTL mapping and expression analysis on candidate genes related to chlorophyll content in rice. *Chin Bull Bot* **58**, 394–403. (in Chinese)
- 金佳怡, 罗怿婷, 杨惠敏, 芦涛, 叶涵斐, 谢继毅, 王珂欣, 陈芊羽, 方媛, 王跃星, 饶玉春 (2023). 水稻叶绿素含量 QTL 定位与候选基因表达分析. 植物学报 **58**, 394–403.
- Komatsu M, Maekawa M, Shimamoto K, Kozuka J (2001). The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development. *Dev Biol* **231**, 364–373.
- Li JF, Wang BX, Liu Y, Liu JB, Chen TM, Sun ZG, Yang B, Xing YG, Chi M, Xu B, Xu DY (2022). Progress of research in functions of PPR proteins in growth and development of rice. *J Plant Genet Resour* **23**, 358–367. (in Chinese)

- 李景芳, 王宝祥, 刘艳, 刘金波, 陈庭木, 孙志广, 杨波, 邢运高, 迟铭, 徐波, 徐大勇 (2022). PPR 蛋白在水稻生长发育中的功能研究进展. *植物遗传资源学报* **23**, 358–367.
- Li RX, Zhou K, Wang DC, Li QL, Xiang AN, Li L, Li MM, Xiang SQ, Ling YH, He GH, Zhao FM (2023). Analysis of QTLs and breeding of secondary substitution lines for panicle traits based on rice chromosome segment substitution line CSSL-Z481. *Sci Agric Sin* **56**, 1228–1247. (in Chinese)
- 李儒香, 周恺, 王大川, 李巧龙, 向奥妮, 李璐, 李苗苗, 向思茜, 凌英华, 何光华, 赵芳明 (2023). 水稻 CSSL-Z481 代换片段携带的穗部性状 QTL 分析及次级代换系培育. *中国农业科学* **56**, 1228–1247.
- Li SC, Li WB, Huang B, Cao XM, Zhou XY, Ye SM, Li CB, Gao FY, Zou T, Xie KL, Ren Y, Ai P, Tang YF, Li XM, Deng QM, Wang SQ, Zheng AP, Zhu J, Liu HN, Wang LX, Li P (2013). Natural variation in *PTB1* regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth. *Nat Commun* **4**, 2793.
- Liu EB, Liu Y, Wu GC, Zeng SY, Thi TGT, Liang LJ, Liang YF, Dong ZY, She D, Wang H, Zaid IU, Hong DL (2016a). Identification of a candidate gene for panicle length in rice (*Oryza sativa* L.) via association and linkage analysis. *Front Plant Sci* **7**, 596.
- Liu WZ, Wu C, Fu YP, Hu GC, Si HM, Zhu L, Luan WJ, He ZQ, Sun ZX (2016b). Identification and characterization of *HTD2*: a novel gene negatively regulating tiller bud outgrowth in rice. *Planta* **230**, 649–658.
- Livak KJ, Schmittgen TD (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods* **25**, 402–408.
- McCouch SR, Cho YC, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T (1997). Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsletter* **14**, 11–13.
- Pan CY, Ye HF, Zhou WY, Wang S, Li MJ, Lu M, Li SF, Zhu XD, Wang YX, Rao YC, Dai GX (2021). QTL mapping of candidate genes involved in Cd accumulation in rice grain. *Chin Bull Bot* **56**, 25–32. (in Chinese)
- 潘晨阳, 叶涵斐, 周维永, 王盛, 李梦佳, 路梅, 李三峰, 朱旭东, 王跃星, 饶玉春, 戴高兴 (2021). 水稻籽粒镉积累 QTL 定位及候选基因分析. *植物学报* **56**, 25–32.
- Qi P, Lin YS, Song XJ, Shen JB, Huang W, Shan JX, Zhu MZ, Jiang LW, Gao JP, Lin HX (2012). The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3. *Cell Res* **22**, 1666–1680.
- Raj SRG, Nadarajah K (2022). QTL and candidate genes: techniques and advancement in abiotic stress resistance breeding of major cereals. *Int J Mol Sci* **24**, 6.
- 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.
- Sun YW (2009). QTL Mapping for Agronomic Traits in Chromosome Segment Substitution Lines of Rice. Master's thesis. Yangzhou: Yangzhou University. pp.18–35. (in Chinese)
- 孙亚伟 (2009). 水稻染色体单片段代换系农艺性状分析及 QTL 定位. 硕士论文. 扬州: 扬州大学. pp.18–35.
- Wei HP, Lu T, Jia QW, Deng F, Zhu H, Qi ZH, Wang YX, Ye HF, Yin WJ, Fang Y, Mu D, Rao YC (2022). QTL mapping of candidate genes for heading date in rice. *Chin Bull Bot* **57**, 588–595. (in Chinese)
- 魏和平, 芦涛, 贾绮玮, 邓飞, 朱浩, 岂泽华, 王玉玺, 叶涵斐, 殷文晶, 方媛, 穆丹, 饶玉春 (2022). 水稻抽穗期 QTL 定位及候选基因分析. *植物学报* **57**, 588–595.
- Wu XC, Gui JX, Liu T, Peng H, Yan YT, He X, Zhu XY, Zhang HQ, He JW (2023). Genome-wide association study for panicle length in rice. *Mol Plant Breed* 1–13. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230703.1558.028.html> (online). (in Chinese)
- 吴心成, 桂金鑫, 刘瑄, 彭慧, 闫蕴韬, 何兮, 祝小雅, 张海清, 贺记外 (2023). 水稻穗长全基因组关联分析. *分子植物育种* 1–13. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.2023-0703.1558.028.html> (网络首发).
- Xing YZ, Zhang QE (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 421–442.
- Xue WY, Xing YZ, Weng XY, Zhao Y, Tang WJ, Wang L, Zhou HJ, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF (2008). Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet* **40**, 761–767.
- Yan CJ, Zhou JH, Yan S, Chen F, Yeboah M, Tang SZ, Liang GH, Gu MH (2007). Identification and characterization of a major QTL responsible for erect panicle trait in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **115**, 1093–1100.
- Yan YP, Yu XQ, Ren DY, Qian Q (2023). Genetic mechanisms and breeding utilization of grain number per panicle in rice. *Chin Bull Bot* **58**, 359–372. (in Chinese)
- 严语萍, 俞晓琦, 任德勇, 钱前 (2023). 水稻穗粒数遗传机制与育种利用. *植物学报* **58**, 359–372.
- Yang Y, Zhang Y, Li J, Xu P, Wu ZJ, Deng XN, Pu QH, Lv YG, Elgamal WHAS, Maniruzzaman S, Deng W, Zhou JW, Tao DY (2023). Three QTL from *Oryza meridionalis* could improve panicle architecture in Asian cultivated rice.

Rice **16**, 22.

Yoshida A, Ohmori Y, Kitano H, Taguchi-Shiobara F, Hirano HY (2012). *ABERRANT SPIKELET AND PANICLE1*, encoding a TOPLESS-related transcriptional co-repressor, is involved in the regulation of meristem fate in rice. *Plant J* **70**, 327–339.

Yoshida A, Sasao M, Yasuno N, Takagi K, Daimon Y, Chen RH, Yamazaki R, Tokunaga H, Kitaguchi Y, Sato Y, Nagamura Y, Ushijima T, Kumamaru T, Iida S, Maekawa M, Kyoizuka J (2013). *TAWAWA1*, a regulator of rice inflorescence architecture, functions through the suppression of meristem phase transition. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 767–772.

Zhang L, Qi YZ, Wu MM, Zhao L, Zhao ZC, Lei CL, Hao YY, Yu XW, Sun YL, Zhang X, Guo XP, Ren YL (2021). Mitochondrion-targeted PENTATRICOPEPTIDE REPEAT5 is

required for *cis*-splicing of *nad4* intron 3 and endosperm development in rice. *Crop J* **9**, 282–296.

Zhang XJ, Wang JF, Huang J, Lan HX, Wang CL, Yin CF, Wu YY, Tang HJ, Qian Q, Li JY, Zhang HS (2012). Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 21534–21539.

Zhao MZ, Wang YZ, He N, Pang X, Wang LL, Ma ZB, Tang ZQ, Gao H, Zhang LY, Fu L, Wang CH, Liu JG, Zheng WJ (2022). QTL detection for rice grain length and fine mapping of a novel locus *qGL6.1*. *Rice* **15**, 60.

Zhuang H (2023). QTL Scanning of Rice Panicle Traits and Fine Mapping of *qPL-3*. Master's thesis. Yangzhou: Yangzhou University. pp.16–17. (in Chinese)

庄昊 (2023). 水稻穗部性状的 QTL 检测及 *qPL-3* 的精细定位. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学. pp.16–17.

Mapping of QTLs Associated with Rice Panicle Traits and Candidate Gene Analysis

Chaoyu Zhu¹, Chengxiang Hu¹, Zhenan Zhu¹, Zhining Zhang¹, Lihai Wang¹, Jun Chen¹, Sanfeng Li², Jinjin Lian¹, Luyao Tang¹, Qianqian Zhong¹, Wenjing Yin¹, Yuexing Wang^{2*}, Yuchun Rao^{1*}

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

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

Abstract Rice panicle traits have a distinct effect on yield, and the exploration and research of related genes play a crucial role in ensuring national food security. In this study, we used the *indica* rice HZ, the *japonica* rice Nekken2 and 120 recombinant inbred lines population constructed from them as experimental materials to measure panicle length, grain number per panicle, seed-setting rate, stigma exsertion rate, number of primary branches and other panicle traits. We combined the high-density genetic map for QTL mapping, a total of 31 QTLs were detected on chromosome 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10 and 11, among which 2 LOD values were as high as 5.45 and 5.28. By analyzing the candidate genes in the QTL interval, the related genes that may affect the panicle traits were screened out, and qRT-PCR was used for gene expression analysis, which revealed that the expression levels of *LOC_Os05g05490*, *LOC_Os05g06150*, *LOC_Os03g11700*, *LOC_Os03g12430*, *LOC_Os05g28720*, *LOC_Os05g30890*, *LOC_Os05g31740* and *LOC_Os02g17880* were significantly different between the parents. Among these genes, the first five genes encode tripartite pentapeptide repeat proteins, while the latter three genes encode glycosyltransferases. This study identified 31 QTLs related to panicle traits, laying a theoretical basis for further localization and cloning of related genes and breeding new high-yield rice varieties.

Key words *Oryza sativa* (rice), panicle traits, QTL mapping, candidate genes, high-yield

Zhu CY, Hu CX, Zhu ZN, Zhang ZN, Wang LH, Chen J, Li SF, Lian JJ, Tang LY, Zhong QQ, Yin WJ, Wang YX, Rao YC (2024). Mapping of QTLs associated with rice panicle traits and candidate gene analysis. *Chin Bull Bot* 59, 217–230.

* Authors for correspondence. E-mail: wangyuexing@caas.cn; ryc@zjnu.cn

(责任编辑: 白羽红)

通讯作者/团队简介



饶玉春, 博士/博士后, 教授, 博士生导师, “双龙学者”特聘教授。浙江省高校领军人才培养计划高层次拔尖人才(2022年), 金华市青年拔尖人才(2023年), 浙江省发明协会理事、植物遗传专业委员会副主任, 中国作物学会会员, 浙江省遗传学会会员。主要从事水稻等禾谷类作物的分子遗传学研究, 以第一作者或者通讯作者身份在 *Science Bulletin*、*New Phytologist* 等国际著名学术期刊上发表论文80余篇, 以合作者身份在 *Nature Plants*、*Proc Natl Acad Sci USA* 等杂志上发表论文30余篇。主持转基因国家重大专项子课题、国家自然科学基金、浙江省自然科学基金等项目。授权国家发明专利25项(第一完成人)。