

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00901

多效性基因 *Ghd7* 调控水稻剑叶面积

谈聪, 翁小煜, 鄢文豪, 白旭峰, 邢永忠

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要: 光合作用是植物的唯一能量来源, 剑叶是水稻开花后进行光合作用的主要部位。*Ghd7* 是一个多效性产量基因, 能显著提高水稻产量。为了研究 *Ghd7* 对水稻剑叶形态的遗传效应, 文章利用一个包含 190 个家系的 BC₂F₂ 群体对水稻剑叶长度(FLL)、剑叶宽(FWL)和剑叶面积(FLA)进行 QTL 定位分析。在 BC₂F₂ 群体, FLL、FWL 和 FLA 性状表型值均显示为双峰分布, 符合孟德尔单基因分离比, 并均与每穗实粒数呈现显著正相关。在第 7 染色体上 RM3859 和 C39 分子标记间定位到 FLL、FWL 和 FLA 的 QTL, 分别解释变异的 73.3%、62.3% 和 71.8%, 均与 *Ghd7* 共分离。以珍汕 97 为轮回亲本, 特青和明恢 63 分别为供体亲本, 获得两个 *Ghd7* 近等基因系 NIL(MH63) 和 NIL(TQ), FLL、FWL 和 FLA 表型值均比珍汕 97 显著提高。另外, 超表达 *Ghd7* 的合江 19 转基因植株的 FLL、FWL 和 FLA 表型值分别比合江 19 增加了 8.9 cm、0.5 cm 和 17.8 cm²。这些结果表明 *Ghd7* 对调控剑叶面积起重要作用。

关键词: 近等基因系; QTL 分析; 剑叶长; 剑叶宽; 转基因单株

Ghd7, a pleiotropic gene controlling flag leaf area in rice

TAN Cong, WENG Xiao-Yu, YAN Wen-Hao, BAI Xu-Feng, XING Yong-Zhong

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Photosynthesis is the unique source of energy for plant. Flag leaf contributed the majority of photosynthate after rice flowering. *Ghd7* is a pleiotropic gene, which can significantly increase rice production. In order to study the genetic effects of *Ghd7* on the flag leaf morphology, we made quantitative trait locus (QTL) analysis for flag leaf length (FLL), flag leaf width (FWL), and flag leaf area (FLA) using a *Ghd7*-BC₂F₂ population of 190 plants. In the BC₂F₂ population, the frequency distribution of FLL, FWL, and FLA were bimodal and in agreement with single Mendelian segregation ratio (3:1). FLL, FWL, and FLA were positively correlated with grains per panicle in the population. One QTL was mapped to the interval between markers RM3859 and C39 on chromosome 7, which explained 73.3%, 62.3%, and 71.8% of the variations for FLL, FWL, and FLA, and co-segregated with *Ghd7*. Two near-isogenic lines of NIL (mh7) and NIL (tq7) were developed using Zhenshan 97 as the recurrent parent and Minghui 63 and Teqing as the donor parent, respectively. Both NILs significantly increased the phenotypic values of FLL, FWL, and FLA as compared with Zhenshan 97. FLL, The values of FWL and FLA for *Ghd7* over-expression transgenic plants were 8.9 cm, 0.5 cm, and 17.8 cm² larger than its recipient Heji-

收稿日期: 2012-02-09; 修回日期: 2012-04-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30971749)和转基因专项(编号: 2009ZX08009-103B)资助

作者简介: 谈聪, 硕士研究生, 专业方向: 水稻分子遗传。E-mail: tancong_2012@126.com

通讯作者: 邢永忠, 博士, 教授, 研究方向: 水稻分子遗传。E-mail: yzxing@mail.hzau.edu.cn

网络出版时间: 2012-5-31 02:27:19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120531.1427.003.html>

ang 19. These results demonstrated that *Ghd7* plays an important role in controlling the flag leaf area in rice.

Keywords: near-isogenic line; QTL analysis; flag leaf length; flag leaf width; transgenic plant

水稻是重要粮食作物, 提高单位面积的产量一直是水稻育种最重要的目标之一。水稻叶片的形态不仅可以间接地影响水稻的产量潜力, 而且还是水稻理想株型的重要指标。光合作用是植物的唯一能量来源, 剑叶是禾本科作物进行光合作用的主要部位。水稻剑叶光合作用为胚乳的形成提供了多达 60% 的碳水化合物^[1]。Yonezawa 等^[2]在水稻育种过程中发现通过对水稻剑叶性状的改良也可以显著地提高水稻的产量。另外, 岳兵等通过对剑叶性状与产量相关性状相关分析, 发现改善剑叶面积可以增加每穗颖花数从而增加水稻产量^[3]。

由于水稻剑叶面积对产量的重要性, 水稻剑叶面积的遗传基础研究得到重视。近 10 年来, 利用不同组合衍生的群体在水稻基因组 12 条染色体上定位到了大量与水稻叶片性状相关的 QTL。Yan 等^[4]利用 IR64/Azucena 组合衍生的一个加倍的单倍体(DH)群体(123 家系)在第 4 染色体上定位到一个控制剑叶大小的 QTL。Kobayashi 等^[5]利用由 Milyang23/ Akihikari 组合衍生的一个 RIL 群体(191 个家系)分别定位到了 7 个控制 FLL 的 QTL 和 5 个控制 FLW 性状的 QTL。Mei 等^[6]对由亲本 Lemont 和 Teqing 产生的重组自交系(RILs)群体及其 BC 群体定位到 2 个控制 FLL 的 QTL 和 1 个控制 FLW 的 QTL。Yue 等^[3]通过 Zhenshan 97/IRAT109 杂交衍生的 180 个 RILs 分别鉴定到 7 个和 4 个控制 FLL 和 FLW 的 QTL。另外, 还有一些控制叶片大小的 QTL 跟定位到控制产量潜力性状如每穗颖花数(SPP)、千粒重(KW)及单株产量(YD)等的 QTL 位于相同的染色体区间^[7-9]。

虽然已经有大量与剑叶大小相关的 QTL 被定位, 但是由于该性状容易受环境的影响, 且测量时存在一定的误差, 给其进一步的遗传研究带来了困难。迄今, 剑叶面积相关的 QTL 很少被精细定位和分离克隆。Jiang 等^[10]利用 Shennong 265/ Lijiang xituan heigu 产生 F₂ 群体定位 3 个控制水稻剑叶长的 QTL, 并进一步将 *qFLL9* 定位在 198 kb 的区段。他们在该区段共预测到 17 个编码基因, 其中有 3 个跟细胞色

素 P450 蛋白相关。Wang 等^[11]通过 Zhenshan 97/93-11 组合衍生的 BC₂F₃ 和 BC₃F₂ 群体将一个可以控制剑叶大小和产量潜力性状的 QTL (*qFLL1*) 精细定位在第 1 染色体上 31 kb 的区域, 并通过软件预测该区域有 4 个候选基因。

图位克隆是克隆数量性状基因最可靠和有效的策略之一^[12]。在水稻中多个产量性状基因采用该策略克隆的, 如粒形基因 *GS3*^[13]、*GS5*^[14]、*GW2*^[15]、和 *GW5*^[16], 每穗粒数基因 *Gn1a*^[17], 产量多效性基因 *Ghd7*^[18] 和 *Ghd8*^[19]。 *Ghd7* 是我们克隆的一个多效性基因, 不仅对开花期和株高有较大效应, 而且还能提高珍汕 97 单株产量 50% 以上。对我国高产水稻品种分析发现, *Ghd7* 在水稻生产上得到了广泛利用, 同时, 我们发现 *Ghd7* 对剑叶面积效应很大。为了进一步定量剖析 *Ghd7* 对剑叶性状的分子基础及其与产量的关系, 本研究利用一个 190 个家系的 BC₂F₂ 群体分析了剑叶性状与产量的遗传相关性, 对剑叶的 3 个主要性状进行 QTL 定位, 并利用转基因单株证实了 *Ghd7* 对剑叶大小的调控作用。

1 材料和方法

1.1 供试材料

珍汕 97 和明恢 63 是我国上世纪 80~90 年代大面积种植的杂交水稻品种汕优 63 的保持系和恢复系, 特青是我国 20 世纪 70, 80 年代推广的高产品种。BC₂F₂ 群体^[20]是用珍汕 97/明恢 63 组合产生的 RILs 中的一个家系 RI50^[21]与轮回亲本珍汕 97 回交两次再自交得到, BC₂F₃ 由 BC₂F₂ 自交一次得到。RI50 的遗传组成 74% 背景与本珍汕 97 一致, *Ghd7* 区间 (C1023-R1440) 是来自于明恢 63, 其剑叶性状为: FLL=48.2 cm, FLW=2.3 cm, FLA=82.2 cm²。 *Ghd7* 近等基因系^[22, 23] NIL(mh) 和 NIL(tq) 是以明恢 63 和特青为供体, 珍汕 97 为轮回亲本。超表达 *Ghd7* 的合江 19 转基因植株是将明恢 63 基因组中扩增的 *Ghd7* 片段克隆到 pCAMBIA1301s 载体上, 转化水稻合江 19 得到。

1.2 田间试验和性状考察

190 个 BC_2F_2 单株和对应的 BC_2F_3 群体分别于 2002 年夏天和 2003 年夏天在武汉华中农业大学试验田网室种植, 从 BC_2F_2 单株采取叶片, 抽提 DNA, 供标记基因型分析。每年 5 月 10 号播种, 6 月 5 日移栽, 种植密度为 $16.5\text{ cm} \times 26.5\text{ cm}$ 。田间管理采用一般大田管理。每 BC_2F_3 家系种植一行, 每行 16 株。*Ghd7* 的 2 个近等基因系 NIL(MH63)、NIL(TQ), 轮回亲本珍汕 97, 合江 19 以及超表达 *Ghd7* 的合江 19 于 2011 年在武汉种植, 每种基因型两个重复, 每个重复种植 1 行 10 株。水稻开花 7 d 后, 对 BC_2F_3 家系的 16 株分别量 FLL、FLW。每个单株最早抽穗的 2 个茎秆分别测量 FLL(cm) 和 FLW(cm), 并根据以下公式分别计算剑叶面积(cm^2): $FLA = FLL \times FLW \times 0.75$ [24]。

然后分别取平均值代替单株 FLL、FLW 和 FLA 表型值。所有单株的表型平均值作为该家系的性状值。

1.3 QTL 定位

利用 190 个单株 BC_2F_2 群体和 *Ghd7* 区间的 10 个分子标记, 构建了 *Ghd7* 局部区间的分子标记连锁

图 [23], 采用区间作图方法利用 Mapmaker/ QTL 软件, 对剑叶 3 个性状 FLL、FLW 和 FLA 进行 QTL 定位。

2 结果与分析

2.1 亲本和 BC_2F_2 群体 3 个剑叶性状表现

珍汕 97 的剑叶长、剑叶宽及剑叶面积表型值分别为 30.5 cm、1.7 cm 和 51.9 cm^2 均显著小于明恢 63 的 48.2 cm、1.9 cm 和 91.6 cm^2 。由于剔除了生长不正常的单株, BC_2F_2 代只测定了 180 个家系剑叶 3 个性状, 它们的表型值频率均出现明显的双峰分布(图 1, A~C)。FLL 性状表型值的频率分布在 35.5 cm 处为双峰低谷, 有 40 个家系 FLL 表型值小于或等于 35.5 cm, 有 140 个家系的 FLL 表型值大于 35.5 cm, 经卡方检验符合孟德尔单基因分离比(1:3)($\chi^2 = 0.74$, $P = 0.39$); FLW 性状表型值在 1.7 cm 处为双峰低谷, 有 40 个家系的 FLW 表型值小于或等于 1.7 cm, 有 140 个家系的 FLW 表型值大于 1.7 cm, 经卡方检验

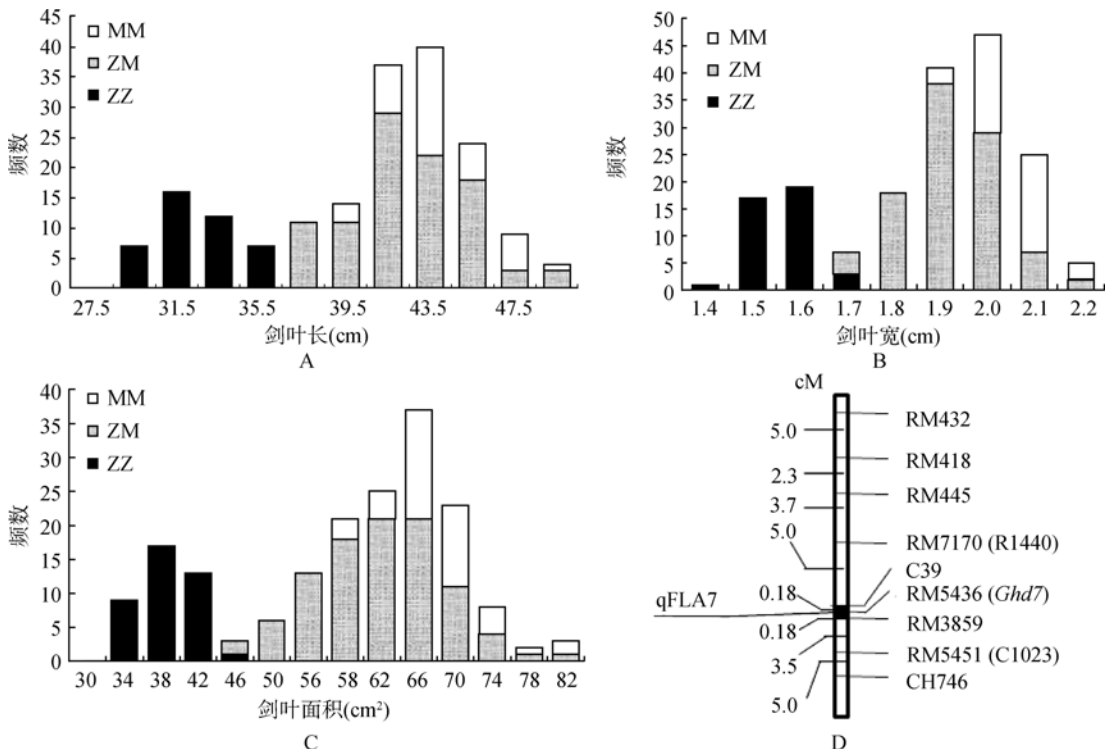


图 1 BC_2F_2 群体剑叶表型分布及剑叶面积基因定位

A: BC_2F_2 群体中剑叶长的频率分布图; B: BC_2F_2 群体中剑叶宽的频率分布图; C: BC_2F_2 群体中剑叶面积的频率分布图; D: *qFLA7* 在 *Ghd7*

区段的定位(其中RM前缀为微卫星标记, 其他为限制性片段多态性标记)。ZZ, ZM和MM分别为对应BC₂F₂单株在BC₂F₃后代验证为珍汕 97 纯合型、杂合型和明恢 63 纯合型。

符合孟德尔单基因分离比(1:3)($\chi^2=0.74$, $P=0.39$); FLA性状表型值在 46 cm²处为双峰低谷, 有 40 个家系的FLA表型值小于或等于 46 cm², 有 140 个家系的FLA表型值大于 46 cm², 经卡方检验符合孟德尔单基因分离比(1:3)($\chi^2=0.74$, $P=0.39$)。同时发现所有剑叶长的单株, 有较宽的叶宽和较大的叶面积, 反之亦然。也就是说, 3 个性状各自分离出的 40 个单株和 140 个单株是完全相同的。因此, 这个近等基因系BC₂F₂群体的叶长, 叶宽和叶面积变异是由同一个基因控制。

2.2 3 个剑叶性状和产量性状之间相关分析

除了 3 个剑叶性状外, 我们还调查了BC₂F₂群体的 3 个产量性状即单株产量, 千粒重和每穗颖花数表型值, 并分析了它们间的相关性(表 1)。结果表明, 3 个产量性状中每穗颖花数与FLL、FLW及FLA之间的相关性最高, 分别为 0.86、0.68 和 0.86, 单株产量与剑叶 3 个性状之间的相关性分别为 0.58、0.42 和 0.55, 千粒重与剑叶 3 个性状之间不存在显著相关性。FLL与FLW相关系数达到 0.66。

2.3 剑叶 3 个性状 QTL 定位

利用BC₂F₂群体 180 个家系的 3 个剑叶性状

FLL、FLW和FLA的表型值, 结合已构建好的*Ghd7*局部遗传连锁图进行QTL分析(表 2)。FLL和FLA均在分子标记RM3859-RM5436 之间定位到一主效QTL, *LOD*峰值恰好落在RM3859 位点, 分别为 52.1 和 42.7, 解释各自表型变异的 73.3%和 71.8%。剑叶长QTL的加性效应达到 5.4 cm, 剑叶面积的加性效应达到 14.5 cm², 明恢 63 等位基因型增加表型值。而剑叶宽QTL定位在RM3859-RM5451, *LOD*值为 30.5, 该QTL能解释叶宽变异的 62.3%, 加性效应为 0.2 cm。

3 个剑叶性状的BC₂F₃后代测验出现 3 种情况, 即后代所有单株的 3 个性状都整齐一致表现大值, 后代所有单株的 3 个性状都整齐一致表现小值, 后代单株 3 个性状表型同时出现大小分离。根据两种纯合型*Ghd7*近等基因系的表现, 这 3 种类型分别对应于目标QTL的明恢 63 纯合基因型、珍汕 97 纯合基因型及杂合型。MH63 纯合基因型的FLL比ZS97 纯合基因型长 10.8 cm、FLW比ZS97 纯合基因型宽 0.4 cm, FLA比ZS97 纯合基因型大 29 cm², 杂合基因型的表型均处于两种纯合基因型之间(表 3)。根据后代测验结果, 180 个BC₂F₂单株分为 40 个ZZ型、98 个MZ 和 42 个MM型, 经卡方测验符合 1:2:1 的

表 1 BC₂F₂群体中剑叶性状与产量性状之间的相关系数

性状	粒宽	每穗颖花数	单株产量	剑叶长	剑叶宽
每穗颖花数	0.01				
单株产量	0.19	0.69**			
剑叶长	0.02	0.86**	0.58**		
剑叶宽	0.13	0.68**	0.42**	0.66**	
剑叶面积	0.08	0.86**	0.55**	0.93**	0.88**

注: **表示显著相关($P<0.05$, $n=180$)。

表 2 BC₂F₂群体中 3 个剑叶性状的QTL定位

性状	区间	峰值	<i>LOD</i> 值	加性效应	显性效应	解释变异(%)
剑叶长 (cm)	RM3859-RM5436	RM3859	52.1	5.4	4.3	73.3
剑叶宽 (cm)	RM5451-RM3859	RM3859	30.5	0.2	0.1	62.3
剑叶面积(cm ²)	RM3859-RM5436	RM3859	42.7	14.5	8.9	71.8

表 3 BC₂F₂群体中 3 种基因型对应的剑叶性状统计

性状	MM		MZ		ZZ	
	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD
剑叶长 (cm)	38.9~46.3	42±2.1	35.7~49.4	41.4±2.9	27.8~34.5	31.3±1.9
剑叶宽 (cm)	1.9~2.3	2.0±0.1	1.7~2.2	1.9±0.1	1.4~1.7	1.6±0.1
剑叶面积 (cm ²)	56.3~79.4	65.8±4.9	45.6~74.3	59.8±6.3	31.3~42.8	36.7±3.1

注: MM 明恢 63 纯合基因型, MZ 明恢 63/珍汕 97 杂合基因型, ZZ 为珍汕 97 纯合基因型。Range 为性状值的范围, Mean 为平均值, sd 为标准差。

单基因分离比($\chi^2=1.47, P=0.48$)。因此, 每个BC₂F₂单株控制目标性状的基因都可以经过后代测验得到明确的基因型。这样, 我们就将同时控制剑叶 3 个性状的目标基因相当于一个标记直接通过作图定位到遗传距离为 0.36 cM的两个分子标记RM3859 和C39 之间(图 1, D)。

2.4 *Ghd7* 近等基因系及 *Ghd7* 超表达表型特征

本研究调查了*Ghd7* 近等基因系 3 种基因型 ZS97、NIL(MH63)和NIL(TQ)的 3 个剑叶性状FLL、FLW和FLA的表型值(表 4)。NIL(MH63)和NIL(TQ)基因型在剑叶 3 个性状表型值分别比对照ZS97 提高了 9.9 cm、0.2 cm和 16.9 cm²; NIL(TQ)基因型的 3 个剑叶性状FLL、FLW和FLA表型值分别比对照珍汕 97 提高了 10.9 cm、0.4 cm和 24.8 cm²。其中NIL(TQ)中的 3 个剑叶性状值比NIL(MH63)显著大($P_{FLL}=0.004, P_{FLW}<0.0001, P_{FLA}<0.0001$)。超表达 MH63 的 *Ghd7* 等位基因的合江 19 植株与对照合江

19 植株相比, 3 个剑叶性状分别提高了 8.9 cm、0.5 cm和 17.8 cm², 特别是FLA是对照的 2 倍(表 5)。表明*Ghd7* 对剑叶 3 个性状有较大的遗传效应。

3 讨 论

本研究中用于定位剑叶性状QTL的BC₂F₂群体的遗传背景大约 90%是纯合ZS97^[20], 减少了遗传噪音的干扰, 后代测验数据比较准确地估计目标基因对剑叶形态的效应。从图A-C中可以看出剑叶 3 个性状值均是双峰分布, 且符合单基因的孟德尔分离比(3:1), 表明研究群体的这 3 个性状的变异都是由单基因控制。而且, 3 个性状是共分离的, 并与*Ghd7* 共分离。超表达*Ghd7* 的合江 19 转基因植株的FLL、FLW和FLA表型值分别比合江 19 增加了 38%、56%和 107%。这与*Ghd7* 近等基因系 NIL(MH63)和 NIL(TQ)的FLL、FLW和FLA表型值均比珍汕 97 显著提高相一致。因此, 这 3 个性状是由*Ghd7* 控制的, 即*Ghd7* 对调控剑叶面积起重要作用。

表 4 *Ghd7* 近等基因系的剑叶性状统计

性状	NIL(ZS97)		NIL(MH63)		NIL(TQ)	
	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD
剑叶长(cm)	23.2~32.8	27.6±3.1	34.0~41.9	37.5±2.3	30.1~43.3	38.5±3.2
剑叶宽(cm)	1.5~1.7	1.6±0.1	1.7~1.9	1.8±0.1	1.8~2.2	2.0±0.1
剑叶面积(cm ²)	26.2~41.7	33.7±4.7	42.8~75.9	50.6±4.2	43.3~67.5	58.1±5.7

注: NIL(ZS97)为珍汕 97 品种, NIL(MH63) 和 NIL(TQ)是以珍汕 97 为背景, MH63 和 TQ 为供体的 *Ghd7* 近等基因系。Range 为性状值的范围, Mean 为平均值, SD 为标准差。

表 5 超表达 *Ghd7* 的合江 19 植株剑叶性状

性状	Hejiang19		OX- <i>Ghd7</i>	
	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD
剑叶长(cm)	20.9~25.7	23.6±1.3	29.0~38.3	32.5±2.6
剑叶宽(cm)	0.9~1.0	0.9±0.1	1.3~1.5	1.4±0.1
剑叶面积(cm ²)	15.1~18.4	16.6±1.1	29.2~42.1	34.4±3.8

注: OX-*Ghd7* 为超表达 *Ghd7* 的合江 19 植株, Range 为性状值的范围, Mean 为平均值, SD 为标准差。

BC₂F₂群体的剑叶性状及与产量性状之间的相关分析结果表明*Ghd7* 对产量的增加与叶面积和SPP呈显著正相关。在光合作用效率不变的情况下, 较大的叶面积可以吸收较多的光能并转化为生物能储存

于种子。*Ghd7* 是一因多效基因, 它不仅延迟开花期, 而且还增加株高和每穗颖花数, 从而大幅度增加谷物产量^[18,20]。在 35 d苗期之前, *Ghd7* 的近等基因系间的植株形态是没有差异的, 但是在拔节期, *Ghd7* 的近等基因系就表现出株高和叶片生长的优势, 植株形态差异显著。从发育进程上看, *Ghd7* 可能首先调控植株的发育, 产生较大的叶面积, 从而保证较大的光合作用量(源)。接着, *Ghd7* 能显著提高每穗颖花数, 即库容量增大了。*Ghd7* 的近等基因系间的结实率和千粒重并没有显著差异。因此, *Ghd7* 通过产生较大的叶面积保证充足的光合作用量(源), 从而满足产生更多的颖花数(库)的需要。也就是说*Ghd7*

能够自我协调自身引起的源库变化关系, 最终实现增产, 但它并不影响光合作用产物在源和库之间的流动效率。然而, 从生物学角度来看, *Ghd7* 究竟是直接调控叶面积还是由于幼穗分化产生了较多颖花而间接促进了剑叶面积的增加呢? 这是当前很难回答的问题。剑叶通过吸收光信号来诱导水稻从营养生长向生殖生长转换进而抽穗^[18]。然而从营养生长向生殖生长转换开始, 到每穗颖花数形成的过程较为短暂, 即约大于 1 mm 的幼穗其颖花数基本确定^[25]。所以对 *Ghd7* 调控叶面积和产量的机理还有待进一步的研究来阐释。

参考文献(References):

- [1] Gladun IV, Karpov EA. Distribution of assimilates from the flag leaf of rice during the reproductive period of development. *Russ J Plant Physiol*, 1993, 40(1): 215–219. [DOI](#)
- [2] Yonezawa K. Yield components. In: Science of the Rice Plant vol. III Genetics. Tokyo, Japan, 1997: 400–412. [DOI](#)
- [3] Yue B, Xue WY, Luo LJ, Xing YZ. QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationships with yield and yield traits in rice. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(9): 824–832. [DOI](#)
- [4] Yan JP, Zhu J, He CX, Benmoussa M, Wu P. Molecular marker-assisted dissection of genotype × environment interaction for plant type traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Crop Sci*, 1999, 39(2): 538–544. [DOI](#)
- [5] Kobayashi S, Fukuta Y, Morita S, Sato T, Osaki M, Khush GS. Quantitative trait loci affecting flag leaf development in rice (*Oryza sativa* L.). *Breed Sci*, 2003, 53(3): 255–262. [DOI](#)
- [6] Mei HW, Li ZK, Shu QY, Guo LB, Wang YP, Yu XQ, Ying CS, Luo LJ. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(4): 649–659. [DOI](#)
- [7] Yoon DB, Kang KH, Kim HJ, Ju HG, Kwon SJ, Suh JP, Jeong OY, Ahn SN. 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*, 2006, 112(6): 1052–1062. [DOI](#)
- [8] Zhang Y, Wang J, Xu C, Xing Y. Molecular dissection of genetic basis of significant correlation among five morphological traits in rice. *Chin Sci Bull*, 2010, 55(27): 3154–3160. [DOI](#)
- [9] Thomson MJ, Tai TH, McClung AM, Lai XH, Hinga ME, Lobos KB, Xu Y, Martinez CP, McCouch SR. 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*, 2003, 107(3): 479–493. [DOI](#)
- [10] Jiang S, Zhang X, Wang J, Chen W, Xu Z. Fine mapping of the quantitative trait locus *qFLL9* controlling flag leaf length in rice. *Euphytica*, 2010, 176(3): 341–347. [DOI](#)
- [11] Wang, P, Zhou GL, Yu HH, Yu SB. Fine mapping a major QTL for flag leaf size and yield-related traits in rice. *Theor Appl Genet*, 2011, 123(8): 1319–1330. [DOI](#)
- [12] Price AH. Believe it or not, QTLs are accurate! *Trends Plant Sci*, 2006, 11(5): 213–216. [DOI](#)
- [13] Fan C, Xing Y, Mao H, Lu T, Han B, Xu C, Li X, Zhang Q. *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(6): 1164–1171. [DOI](#)
- [14] Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J, He Y, Zhang Q. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 2011, 43(12): 1266–1269. [DOI](#)
- [15] Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu MZ, Lin HX. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623–630. [DOI](#)
- [16] Weng J, Gu S, Wan X, Gao H, Guo T, Su N, Lei C, Zhang X, Cheng Z, Guo X, Wang J, Jiang L, Zhai H, Wan J. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*, 2008, 18(12): 1199–1209. [DOI](#)
- [17] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309(5735): 741–745. [DOI](#)
- [18] Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761–767. [DOI](#)
- [19] Yan WH, Wang P, Chen HX, Zhou HJ, Li QP, Wang CR, Ding ZH, Zhang YS, Yu SB, Xing YZ, Zhang QF. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4(2): 319–330. [DOI](#)
- [20] Xing YZ, Tang WJ, Xue WY, Xu CG, Zhang Q. Fine mapping of a major quantitative trait loci, *qSSP7*, controlling the number of spikelets per panicle as a single Mendelian factor in rice. *Theor Appl Genet*, 2008, 116(6): 789–796. [DOI](#)
- [21] Xing YZ, Xu CG, Hua JP, Tan YF. Analysis of QTL × environment interaction for rice panicle characteristics. *Acta Genet Sin*, 2001, 28(5): 439–446. [DOI](#)
- [22] Xing Z, Tan F, Hua P, Sun L, Xu G, Zhang Q. 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*, 2002, 105(2-3): 248-257. [DOI](#)
- [23] 薛为亚. 水稻产量相关基因 *Ghd7* 的分离与鉴定[博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2008. [DOI](#)
- [24] 肖珂, 左海龙, 巩迎军, 张俊芝, 张永娟, 董彦君. 控制水稻剑叶形态相关性状的数目基因位点QTL的定位. 上海师范大学学报: 自然科学版, 2007, 36(2): 66-70. [DOI](#)
- [25] Xing Y, Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61(1): 421-442. [DOI](#)