中国农业大学学报 2026,31(11):121-136
Journal of China Agricultural University http://zgnydxxb.ijournals.cn

汪家凯,胡锐,潘俊峰,康子硕,彭菁菁,梁开明,傅友强. 水稻籽粒长宽比与节间抗倒伏的相关性及其转录组分析[J]. 中国农业大学学报,2026,31(11):121-136.
WANG Jiakai, HU Rui, PAN Junfeng, KANG Zishuo, PENG Jingjing, LIANG Kaiming, FU Youqiang. Correlation between rice grain length-width ratio and internode lodging resistance and its transcriptome analysis[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026, 31(11): 121-136.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.11.09

水稻籽粒长宽比与节间抗倒伏的相关性及其转录组分析

汪家凯[1,2] 胡 锐[1] 潘俊峰[1*] 康子硕[1,2] 彭菁菁[1,2] 梁开明[1] 傅友强[1]
(1. 广东省农业科学院 水稻研究所/农业农村部华南优质稻遗传育种重点实验室(部省共建)/
广东省水稻工程实验室, 广州 510640;
2. 华南农业大学 农学院,广州 510640)

摘 要 为明确水稻籽粒长宽比与节间抗倒伏性的关联及共发育分子调控通路,以22份粒型与抗倒伏性状存在较大差异的籼稻品种为材料,测定籽粒长宽比、单茎及单株抗推力等表型,设定长宽比≥3.5为细长粒、<3.5为非细长粒,依据籽粒长宽比和单茎抗推力筛选"长宽比低-抗推力大"和"长宽比高-抗推力小"的两类种质材料;再结合倒二节间倒伏指数复筛,确定细长粒易倒伏和非细长粒抗倒伏的代表性材料,于幼穗分化二期采集代表性材料的幼穗及基部节间样本开展转录组测序,并进行GO注释和KEGG通路富集分析。结果表明:1)初步筛选获得细长粒型水稻和非细长粒型水稻材料各2份。2)籼稻籽粒长宽比与单株抗推力呈极显著负相关,与单茎抗推力呈显著负相关。3)4份材料的幼穗与基部节间共鉴定到1 466个差异表达基因,主要富集于植物激素信号转导与次生代谢物生物合成通路,生长素、赤霉素、乙烯等与激素相关基因协同调控幼穗与节间发育。4)细长粒型与非细长粒型水稻幼穗和基部节间共鉴定到177个差异表达基因,KEGG富集分析显示,这些基因主要富集于囊泡转运中的SNARE互作、甘氨酸、丝氨酸、苏氨酸代谢及乙醛酸盐和二羧酸盐代谢通路。*OsSMC6*、*OsLESV*、*OsXTR1*、*LA1*、*LOC_Os02g20330*、*LOC_Os08g42210*等基因在两类种质材料间的差异表达可能导致了优质细长粒籼稻抗倒能力减弱。综上,籼稻籽粒长宽比与抗倒伏呈极显著负相关,长宽比越高,植株倒伏的风险越高;植物激素信号转导与次生代谢物合成通路是介导水稻籽粒粒型与节间抗倒伏性状共发育的核心通路,*OsSMC6*、*OsLESV*、*OsXTR1*、*LA1*、*LOC_Os02g20330*、*LOC_Os08g42210*等基因参与籼稻粒型和抗倒伏性的调控。

关键词 细长粒型水稻; 幼穗分化; 基部节间; 转录组分析
中图分类号 S511 **文章编号** 1007-4333(2026)11-0121-16 **文献标志码** A

Correlation between rice grain length-width ratio and internode lodging resistance and its transcriptome analysis

WANG Jiakai[1,2], HU Rui[1], PAN Junfeng[1*], KANG Zishuo[1,2], PENG Jingjing[1,2], LIANG Kaiming[1], FU Youqiang[1]
(1. Rice Research Institute/Key Laboratory of Genetics and Breeding of High Quality Rice in Southern China (Ministry Province Co-construction) Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Guangdong Rice Engineering Laboratory, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;
2. College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510640, China)

Abstract To explore the correlation between rice grain length-width ratio and internode lodging resistance, and to clarify the molecular regulatory pathways underlying their coordinated development. Twenty-two rice germplasms exhibiting natural variations in grain shape and lodging resistance were used as experimental

收稿日期:2025-09-15;接受日期:2025-12-22
基金项目:广州市科技计划项目"珠江科技新星"专题(201806010094);引进优质高产丝苗水稻新品种及配套技术示范推广(2025D015)
第一作者:汪家凯(ORCID:0009-0007-1253-3671),硕士研究生,E-mail:1434881802@qq.com
通讯作者:潘俊峰(ORCID:0000-0001-6661-5356),研究员,主要从事水稻高产栽培生理调控方面研究,E-mail:panjunfeng@gdaas.cn

materials. Phenotypic traits, including grain length-width ratio, singlestem breaking resistance, and single-plant breaking resistance were measured. Grains with length-width ratio ≥ 3.5 were classified as slender, and those with a length-width ratio < 3.5 as non-slender grain. Based on grain length-width ratio and single-stem breaking resistance, two initial germplasm groups were selected: "Low length-width ratio with strong breaking resistance" and "high length-width ratio with weak breaking resistance". A secondary screening, incorporating the lodging index of the basal second internode, was then performed to finally select representative materials: Slender-grain, easily lodged types and non-slender-grain, strongly lodging-resistance types. Panicle and basal internode samples were collected at stage 2 of young panicle differentiation, and all samples were subjected to transcriptome sequencing, followed by GO functional annotation and KEGG pathway enrichment analysis. The results showed that: 1) Two slender-grain and two non-slender-grain rice materials were obtained after primary screening. 2) in *indica* rice, grain length-width ratio of *indica* rice exhibited and extremely significant negative correlation with single-plant breaking resistance and a significant negative correlation with single-stem breaking resistance. 3) A total of 1 466 differentially expressed genes (DEGs) were identified in young panicles and basal internodes of the four tested materials, predominantly enriched in plant hormone signal transduction and biosynthesis of secondary metabolites, with genes related to auxin, gibberellin, and ethylene jointly regulating young panicle and internode development. 4) Between slender-grain and non-slender-grain rice, 177 DEGs were screened in young panicles and basal internodes, and KEGG enrichment reveal three major pathways: SNARE interaction in vesicular transport, glycine/serine/threonine metabolism, and glyoxylate and dicarboxylate metabolism. Differential expression of *OsSMC6*, *OsLESV*, *OsXTR1*, *LA1*, *LOC_Os02g2033*0, and *LOC_Os08g42210* was observed between the two material types, and this expression divergence was identified as a critical molecular determinant contributing to the weak lodging resistance of high-quality slender-grain *indica* rice. In conclusion, there is an extremely significant negative correlation between grain length-width ratio and lodging resistance in *indica* rice: A larger ratio corresponds to a higher lodging risk. Plant hormone signal transduction and secondary metabolite biosynthesis pathways serve as core regulatory routes mediating the co-development of grain shape and internode lodging resistance, while the six aforementioned genes jointly participate in both grain morphogenesis and lodging resistance.

Keywords slender-grain rice; differentiation of young panicles; basal internodes; transcriptome analysis

水稻是我国最重要的主粮之一，年总产量超过2亿t，占粮食总产量的40%以上[1]。随着社会经济发展与稻米消费升级，广东丝苗米以其粒型细长（长宽比≥3.5）、外观晶莹、口感弹爽等特点，越来越受到市场的偏爱[2-3]。已有研究表明，水稻籽粒的长宽比与垩白度、垩白粒率、蛋白质等品质性状均存在负相关关系，因此，选育长粒型水稻品种可在降低稻米垩白度和直链淀粉含量的同时，显著提升稻米透明度和食味品质[4]，目前生产上推广的是'象牙香占''玉针香''巴斯马蒂''茉莉香'等优质品种，均属于典型细长粒型品种，然而此类品种大多存在抗倒伏能力偏弱的问题[5]。培育兼具细长粒型、高产稳产与强抗倒性的水稻品种，已然成为水稻育种领域的研究热点[3]。因此，阐明细长粒型水稻抗倒伏性状的生理和分子调控机制，对于培育兼具细长粒型、高产稳产和抗倒伏性强的水稻新品种具有重要的意义。

已有研究表明，基部节间较短、茎粗较大、茎壁较厚、植株矮化均有利于提高水稻的抗倒伏能力[6]。在水稻幼穗花序发育的前期，幼穗（长度0.05～0.90 cm）基部倒一、倒二节间开始伸长，并伴随着茎尖分生组织分化[7-8]，表明水稻幼穗（籽粒）与基部节间性状之间存在时空同步发育。已知调控水稻粒型的主要基因有*GS2*、*GL7/GW7*、*GW8*等[9-10]。*GS2*通过编码转录因子OsGRF4，并由miR396调控，正向调控水稻的粒宽和粒重[11]。*GL7/GW7*通过编码TONNEAU1 Recruiting Motif（TRM）蛋白正调控水稻粒长[12]。*GW8*通过编码*OsSPL16*正调控水稻粒宽，而*OsSPL16/GW8*可直接与*GW7*启动子结合并抑制其表达[13]。部分粒型基因可通过影响细胞壁组分或激素信号转导途径削弱茎秆的强度。例如*OsRA2*基因可负调控长宽比和茎粗[14]。可见，*OsRA2*在调控粒型性状形成过程中也影响节间发育。目前关于水稻籽粒长宽比与节间抗倒伏

性的关联，以及共发育分子调控通路的研究尚未见报道。本研究以典型细长粒和非细长粒籼稻为试验材料，通过测定单茎抗推力、倒伏指数等性状，分析不同粒型水稻的抗倒相关性状特征及其相互关系，并在幼穗与基部节间共发育期，对幼穗和基部节间进行转录组测序，旨在明确水稻籽粒长宽比与节间抗倒伏性的关联及二者协同发育的分子调控通路，以期为细长粒与抗倒伏性状协同改良提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验材料

2024年7月24日—11月9日，试验分别在广东省农业科学院白云试验基地（23°397′ N，113°437′ E，海拔49 m）和广东省农业科学院水稻研究所试验基地（23°163′ N，113°378′ E，海拔28 m）开展，供试水稻材料分为2组，其中白云试验基地选用22个籽粒长宽比和抗倒伏性状存在较大差异的水稻材料（表1），广东省农业科学院水稻研究所试验基地选用8个广泛变异的水稻材料（表2）。

1.2　试验设计

2个基地的试验均采用随机区组试验设计，设3次重复，均采用大田湿润育秧，双本移栽，株行距为20 cm×20 cm；其中白云试验基地播种和插秧日期分别为7月14日和8月2日，每小区面积21.6 m^2，水稻研究所试验基地播种和插秧日期分别为7月

表1　22个水稻粒型与倒伏特征

Table 1　Grain types and lodging characteristics of 22 varieties

品种 Variety	籽粒长宽比 Length-width ratio of grain	单株抗推力/N Anti-thrust of whole plant	单茎抗推力/N Anti-thrust of single stem
南晶香占 Nanjingxiangzhan	4.90±0.06^{a}	7.45±0.7^{def}	0.64±0.07^{efghi}
五优308 Wuyou 308	3.44±0.01^{k}	7.19±0.24^{ef}	0.52±0.05^{hi}
润广优9518 Runguangyou 9518	4.64±0.01^{bc}	6.90±0.73^{ef}	0.67±0.17^{efgh}
润广优158 Runguangyou 158	4.35±0.05^{ef}	7.65±0.57^{ef}	0.55±0.10^{ghi}
黄香丝苗 Huangxiangsimiao	4.40±0.06^{e}	7.36±0.55^{f}	0.86±0.05^{bcd}
黄广华占2号 Huangguanghuazhan 2	3.67±0.05^{j}	7.89±0.09^{cdef}	0.85±0.12^{bcd}
广油农占 Guangyounongzhan	3.86±0.02^{i}	10.47±1.74^{abc}	0.91±0.07^{bc}
广10优505 Guang10you 505	4.72±0.06^{b}	7.45±0.50^{def}	0.60±0.04^{fghi}
留香优908 Liuxiangyou 908	4.63±0.03^{bc}	7.65±1.38^{def}	0.68±0.10^{defgh}
玉禾早香占 Yuhezaoxiangzhan	4.56±0.06^{cd}	9.28±0.73^{abcde}	0.67±0.09^{defgh}
甬优1540 Yongyou 1540	2.90±0.02^{l}	11.76±1.86^{a}	1.21±0.13^{a}
珍汕97B Zhenshan 97B	2.70±0.03^{m}	9.89±1.97^{abcd}	0.85±0.01^{bcd}
泰丰优208 Taifengyou 208	4.28±0.01^{fg}	8.29±1.60^{bcdef}	0.68±0.03^{defgh}
广泰优505 Guangtaiyou 505	4.22±0.10^{g}	8.56±2.72^{abcdef}	0.78±0.18^{bcdef}
粤禾丝苗 Yuehesimiao	3.98±0.04^{h}	7.68±0.51^{def}	0.68±0.02^{defgh}
青香优19香 Qingxiangyou19xiang	4.68±0.05^{b}	7.09±1.49^{ef}	0.75±0.18^{bcdef}
美香占2号 Meixiangzhan 2	4.25±0.10^{g}	6.29±1.35^{f}	0.47±0.08^{i}
广泰优816 Guangtaiyou 816	3.81±0.01^{i}	8.05±1.02^{cdef}	0.67±0.09^{defgh}
惠香优那香 Huixiangyounaxiang	4.59±0.04^{cd}	8.67±0.72^{abcdef}	0.82±0.07^{bcde}
惠香优弥香 Huixiangyoumixiang	4.31±0.03^{fg}	9.59±0.42^{ab}	0.93±0.08^{b}
4587A/金香 4587A/Jinxiang	4.57±0.05^{cd}	8.67±1.26^{abcdef}	0.74±0.05^{cdefg}
香禾优1426 Xiangheyou 1426	4.52±0.07^{d}	7.66±1.60^{def}	0.75±0.10^{cdefg}

注：不同字母表示差异显著（$P<0.05$），相同字母表示差异不显著（$P>0.05$）。下同。

Note：Different letters represent significant differences ($P<0.05$), while the same letters represent no significant differences ($P>0.05$). The same below.

表 2 8个品种的粒型和倒伏性状特征

Table 2 Grain types and lodging characteristics of 8 varieties

品种 Variety	重心高度/cm Plant gravity center height	籽粒长宽比 Length-width ratio of grain	单株抗推力/N Anti-thrust of whole plant
黄广华占 2 号 Huangguanghuazhan 2	43.07±0.12^{d}	3.71±0.66^{d}	10.67±0.08^{a}
珍汕 97B Zhenshan97B	44.86±0.44^{cd}	2.51±0.06^{f}	5.38±0.02^{de}
玉针香 Yuzhenxiang	55.61±0.37^{a}	5.23±1.38^{a}	7.66±0.10^{b}
增科新选 Zengkexinxuan	56.97±0.70^{a}	4.81±1.13^{b}	7.30±0.17^{bc}
五优 308 Wuyou 308	48.13±0.13^{bc}	3.37±1.11^{e}	6.28±0.05^{bcd}
广泰优 816 Guangtaiyou 816	50.49±0.39^{b}	3.88±0.71^{d}	6.69±0.24^{bcd}
巴斯马蒂 Basimati	52.34±0.77^{ab}	4.45±1.10^{c}	5.78±0.11^{cd}
象牙香占 Xiangyaxiangzhan	49.25±1.16^{cd}	5.08±0.27^{a}	3.98±0.19^{e}

品种 Variety	单茎抗推力/N Anti-thrust of single stem	倒二节间倒伏指数 Single-stem lodging index of the basal second internode	倒三节间倒伏指数 Single-stem lodging index of the basal third internode
黄广华占 2 号 Huangguanghuazhan 2	1.30±0.38^{a}	117.94±9.22^{b}	122.59 ±24.73^{c}
珍汕 97B Zhenshan97B	0.77±0.07^{bc}	134.41±10.56^{b}	142.72 ±15.30^{c}
玉针香 Yuzhenxiang	1.06±0.24^{ab}	210.78±73.06^{a}	189.47 ±13.57^{b}
增科新选 Zengkexinxuan	0.85±0.11^{bc}	147.08±10.05^{b}	126.92 ±14.57^{c}
五优 308 Wuyou 308	0.71±0.07^{c}	133.61±7.93^{b}	111.54 ±15.16^{c}
广泰优 816 Guangtaiyou 816	0.96±0.05^{bc}	153.95±18.98^{b}	130.42 ±13.37^{c}
巴斯马蒂 Basimati	0.71±0.17^{c}	152.75±6.53^{b}	112.93 ±21.03^{c}
象牙香占 Xiangyaxiangzhan	0.34±0.02^{d}	228.55±25.93^{a}	238.79 ±8.50^{a}

24 日和 8 月 8 日，每小区面积 20 m^2。2 个基地均采用统一大田管理，施氮（N）量为 180 kg/hm^2，按照基肥∶分蘖肥∶穗肥∶粒肥＝5∶2∶2∶1 的质量比施用；磷肥（P_2O_5）和钾肥（K_2O）用量分别为 45 和 120 kg/hm^2，均作基肥一次性施入，其他田间管理措施均参照常规大田生产标准执行。

1.3 测定指标

1.3.1 单株抗推力和单茎抗推力

单株抗推力（Anti-thrust of whole plant，AWP）和单茎抗推力（Anti-thrust of single stem，ASS）的测量参考 Li 等[15]的方法，在水稻植株离地面 20 cm 处，用浙江托普仪器有限公司的 YYD-1 型茎秆强度

测量仪测定水稻单株抗推力，并统计单株分蘖数，最大推压阻力除以单株分蘖数为单茎抗推力。

1.3.2 *籽粒粒型*

水稻成熟期每小区收获8株，进行人工脱粒，将所有饱满实粒混匀后使用万深稻米品质分析仪（SC-E大米外观品质检测仪）测定粒长和粒宽。

节间判定标准：为便于描述水稻倒伏性状，本试验将水稻地上部距离地面最近的伸长节间定义为基部第一节间，其余节间也依照此方法依次向上进行定义[16]。

1.3.3 *抗倒伏指标测量方法*

倒伏指数测量方法参照李国辉等[6]的方法，在水稻抽穗后20 d，每小区取5穴，每穴取代表性单茎3条，测定抗倒伏指标。

剪断茎秆节点处，将茎秆分成若干节间。基部第1伸长节间称为第1节间，用I_1表示；依次向上，分别为第2节间（I_2）和第3节间（I_3）。测量茎秆各节间长度，称量每个节间鲜重（带鞘）。使用浙江托普云农科技股份有限公司YYD-1茎秆强度测量仪测定节间抗折力。固定基部节间两支点并水平放置，在节间中点施力，能使其折断力的大小即为该节间抗折力。

倒伏指数（Lodging index，LI）＝弯曲力矩/抗折力×100，弯曲力矩＝节间基部至穗顶长度×该节间基部至穗顶鲜重。

1.3.4 *全转录组测序及取样*

水稻拔节至幼穗分化二期，每周调查各品种的具体发育时期，取1株材料拨开茎鞘观察幼穗状态，于幼穗分化二期取幼穗及基部第二节间，每个材料取3次生物学重复。将‘象牙香占’（XYXZ）、‘玉针香’（YZX）、‘黄广华占2号’（HGHZ）、‘珍汕97B’（ZS97B）4个材料的幼穗及基部节间置于液氮中冷冻保存，并送至上海派森诺生物科技股份有限公司进行全转录组测序。

1.4　RNA提取及cDNA文库构建数据分析

总RNA提取、cDNA文库构建及高通量测序均委托上海派森诺生物科技股份有限公司完成。取≥1 g总RNA，经Oligo（dT）磁珠富集mRNA并打断，合成cDNA后经纯化、末端修复、加“A”及测序接头连接，筛选400～500 bp片段，并PCR纯化获得文库；采用安捷伦科技（中国）有限公司（Agilent Technologies，Inc.）Agilent 2100 Bioanalyzer和Pico green分别检测文库质量与浓度，多样品文库均一化混合后，在因美纳（中国）科学器材有限公司（Illumina，Inc.）Illumina NovaSeq 6000平台进行PE150测序。

1.5　数据质量控制

样品经过上机测序，得到图像文件，生成FASTQ的原始数据，即下机数据。对下机数据进行过滤。数据过滤的标准主要包括：1）采用fastp（0.22.0）去除3’端带接头的序列；2）去除平均质量分数低于Q20的Reads。后续所有分析均是基于Clean data进行的高质量分析。

1.6　差异表达基因筛选及聚类分析

使用DESeq（v1.38.3）软件进行2个比较组合之间的差异表达分析。采用DESeq对基因表达进行差异分析，筛选差异表达基因条件为：表达差异倍数|log2 FoldChange|＞1.0，显著性P＜0.05。

1.7　实时定量PCR（qPCR）反应

通过qPCR对6个具有不同表达谱的基因进行RNA-Seq结果验证。使用总RNA样品进行试验，并使用北京全式金生物技术有限公司Transgene EasyScript一步法去除gDNA及第一链cDNA合成。使用罗氏诊断产品（上海）有限公司Roche light cycler 480II荧光定量PCR仪和SYBR Premix Ex Taq RT-PCR试剂（宝生物工程（大连）有限公司）进行，并使用LightCycler480软件进行分析。以水稻泛素结合酶基因（*LOC_Os02g42314*）作为qPCR的内参基因。

1.8　数据处理及分析

采用STATISTIX 9.0（StatSoft Inc. Statistica. Tulsa OK. 2009）软件进行数据分析，选取单因子方差分析（One-way ANOVA，LSD）模型进行差异显著性检验，利用SigmaPlot 12.5、Adobe Photoshop 2021和Adobeillustrator 2026软件作图。

根据T/GDSMM 002—2019《广东丝苗米品种标准》[17]，按籽粒长宽比将‘象牙香占’、‘玉针香’划分为细长粒型水稻，将‘黄广华占2号’、‘珍汕97B’划分为非细长粒型水稻。

将转录组分成4组进行分析。

组A：4份不同粒型水稻品种基部节间与幼穗中差异表达基因的交集集合；

组B：将细长粒型和非细长粒型水稻品种幼穗的差异表达基因的交集集合；

组C:将细长粒型和非细长粒型水稻品种基部节间的差异表达基因的交集集合;

组D:组B和组C中的相同基因。

2 结果与分析

2.1 不同粒型籼稻农艺性状分析

2.1.1 籽粒长宽比与单株抗推力、单茎抗推力的相关分析

水稻籽粒长宽比最大和最小的水稻品种分别为‘南晶香占’和‘珍汕97B’,二者长宽比相差2.2。单株、单茎抗推力最大的水稻品种均为‘甬优1540’,最小的均为‘美香占2号’,2个指标分别相差5.47和0.74 N(表1)。籽粒长宽比分别与单株抗推力、单茎抗推力分别呈极显著、显著正相关(图1),表明粒型越细长越容易发生倒伏。而单株及单茎抗推力由于样本量较少,无显著相关(图2)。

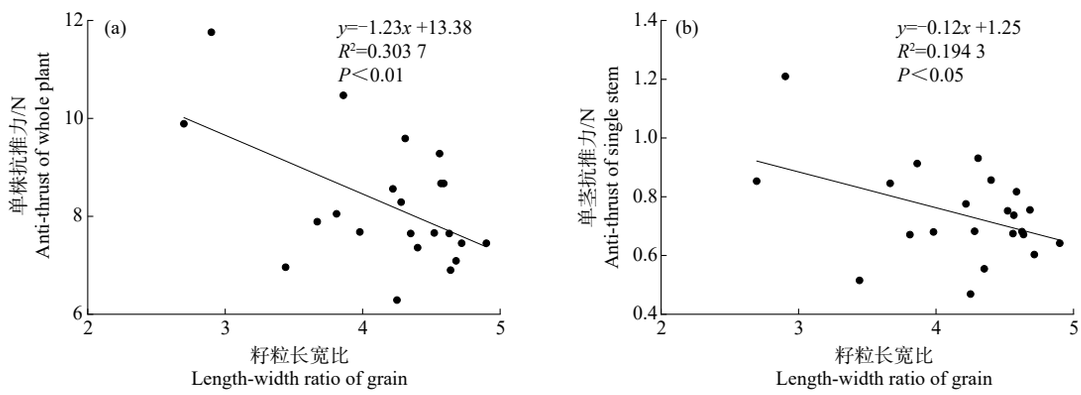


图1 单株(a)和单茎(b)的籽粒长宽比与倒伏性状的相关分析

Fig. 1 Correlation between grain length-width ratio and lodging resistance traits of individual plants (a) and single stems (b)

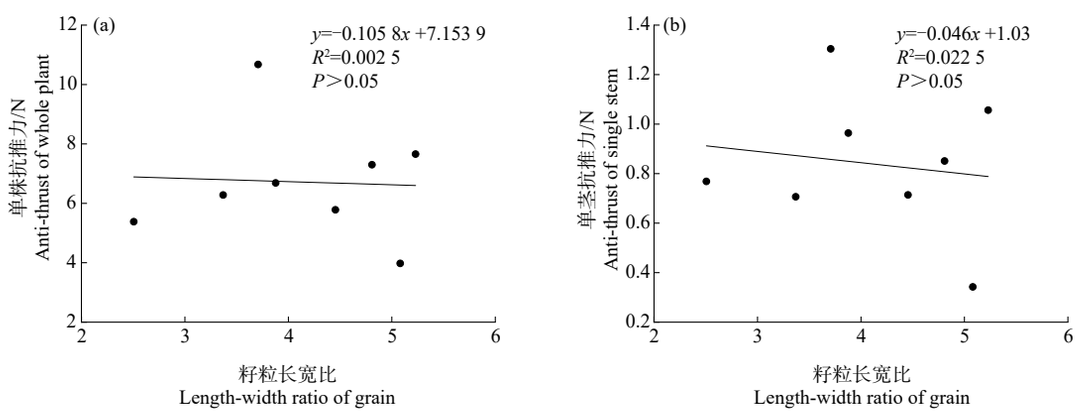


图2 8个品种粒型与单株(a)、单茎(b)抗推力的相关分析

Fig. 2 Correlation characteristics of grain shape with pushing resistance per plant (a) and per stem (b) in eight rice varieties

2.1.2 籽粒长宽比与倒二节间倒伏指数的相关分析

单株和单茎抗推力最大的品种均为‘黄广华占2号’,最小的品种为‘象牙香占’。‘黄广华占2号’单株和单茎抗推力分别是‘象牙香占’的1.6和2.8倍以上。此外,倒二节间倒伏指数最大和最小的水稻品种分别是‘象牙香占’和‘黄广华占2号’(表2)。‘象牙香占’籽粒的长宽比较‘黄广华占2号’高36.92%。倒二节间倒伏指数与籽粒长宽比呈显著正相关(图3)。水稻重心高度与水稻籽粒长宽比呈显著正相关(R^2=0.52;P<0.05,数据未显示),表明籽粒越细长的水稻植株倒伏风险越高。

2.2 不同粒型籼稻幼穗及基部节间转录组测序分析

2.2.1 测序数据质量

‘象牙香占’‘玉针香’‘珍汕97B’‘黄广华占2

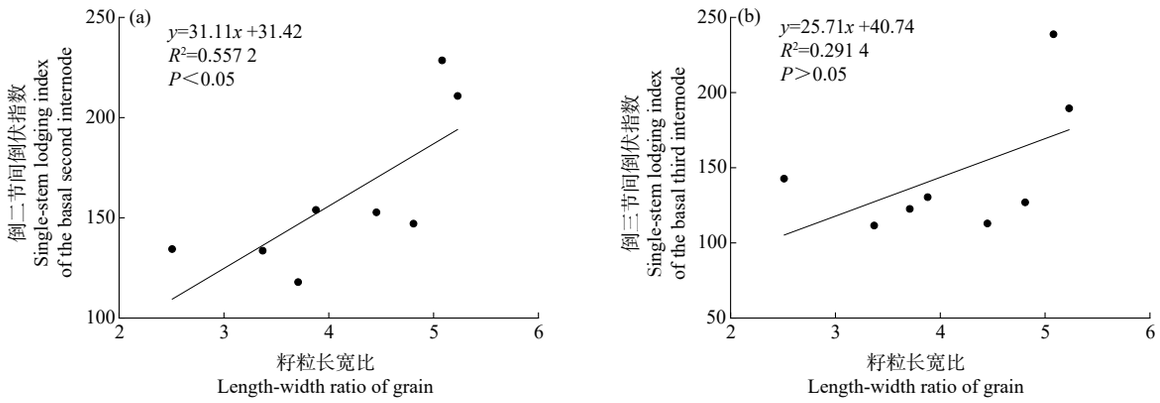


图 3　8个品种粒型与基部倒二节间(a)和倒三节间(b)的节间倒伏指数相关性特征

Fig. 3　Correlation between grain shape and lodging index of the 2nd (a) and 3rd (b) basal internodes in eight rice varieties

号'4个不同粒型水稻品种的幼穗分化二期幼穗及基部节间的转录组测序分析表明，Q30碱基比例均在93.97%以上。序列比对至水稻参考基因组显示，多重比对率为2.06%～12.89%，唯一比对率为87.11%～97.55%，平均值分别为4.29%和95.71%。不同品种器官组内样本的皮尔逊相关系数（Pearson correlation coefficient，PCC）范围在0.96～1.00，可进行差异基因表达分析。

2.2.2　RT-PCR验证

由图4可知，*GL7*、*GS2*、*OsGIF1*、*OsWRKY53*、*GL10*、*GL6*这6个调控水稻粒型的关键基因均可在幼穗、基部节间检测到表达信号。表明这些参与粒型调控的基因可能同时参与幼穗和基部节间的形态建成。qRT-PCR与RNA-seq结果对比显示，6个基因在不同材料、不同组织中的上调/下调变化趋势完全一致。整体变化模式高度吻合，表明转录组测序数据可靠。

2.2.3　差异表达基因

由图5和图6可知，4份水稻材料中，基部节间与幼穗2个组织共有的差异表达基因（组A）共1 466个，以基部节间为对照，幼穗器官中上调基因904个，下调基因562个。细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗的差异表达基因（组B）DEGs共有503个。细长粒型与非细长粒型水稻的基部节间的差异表达基因（组C）DEGs共有333个。在同一品种的不同器官组合的DEGs中，基部节间中检测到的DEGs总数均高于幼穗组织，基部节间的品种间表达分化程度更为突出。且各品种的4个转录组均呈现一致趋势，说明不同粒型水稻在基部节间的转录组差异更大，品种间的表达分化程度在基部节间中差异更大。

在组B、组C差异表达基因（DEGs）中共鉴定出177个共有基因；其中*OsSMC6*、*OsLESV*、*OsXTR1*、*LAI*、*LOC_Os02g20330*、*LOC_Os08g42210*这6个基因参于节间和幼穗形态建成。与非细长粒型水稻相比，除*LAI*外其余基因均在细长粒型水稻幼穗和节间中上调（表3）。

2.2.4　主要粒型基因的表达特征

GLW7、*GS7*、*GL10*、*GL6*、*OsRGB1*、*DEP1*、*GW5*、*GS5*、*GW2*、*OsMAPK6*等调控粒型的基因在幼穗和基部节间中均有表达（图7）。*GL10*在基部节间中的表达量较高，*GL6*在幼穗中表达量较低。*GL7*、*OsRGB1*、*GLW7* 3个调控粒型的基因在基部节间表达较高。表明在幼穗分化二期，调控水稻粒型的关键基因同时参与基部节间的生长发育调控。

2.2.5　差异基因GO和KEGG富集分析

由图8可知，细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗DEGs的差异表达基因显著富集（$P<0.05$）。139个GO条目中，生物过程共富集到64个GO条目，细胞组分共富集到19个GO term，分子功能56个GO条目。蛋白质磷酸化（GO:0006468）、Smc5-Smc6复合物（GO:0030915）、碳水化合物衍生物结合（GO:0097367）分别是生物过程、细胞组分、分子功能中富集最高的GO条目。

对组C的GO富集分析发现，差异表达基因显著富集（$P<0.05$）在177个GO条目，其中生物过程共富集到117个GO条目，细胞组分共富集到12个GO条目，分子功能48个GO条目。细胞骨架依赖

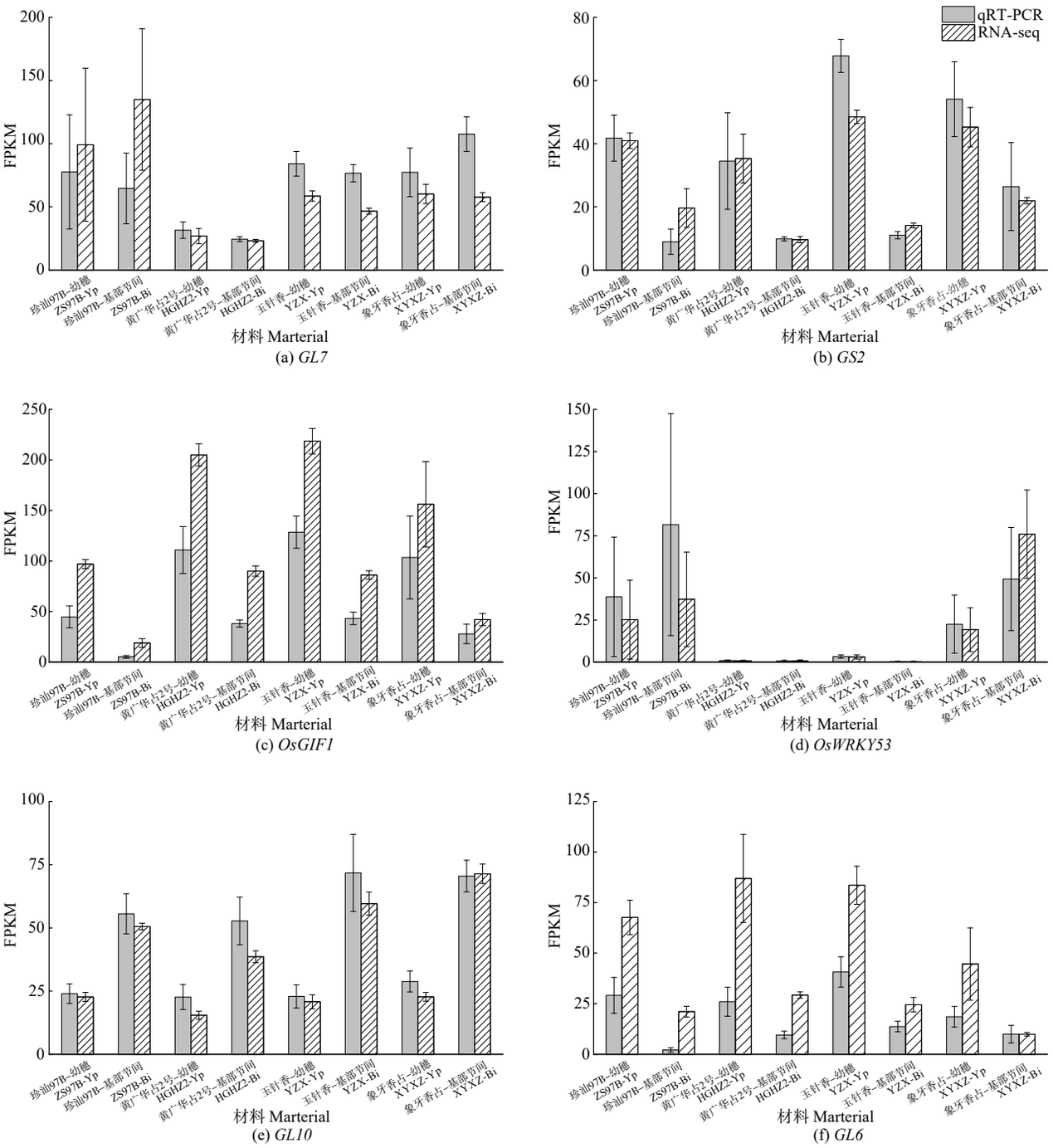
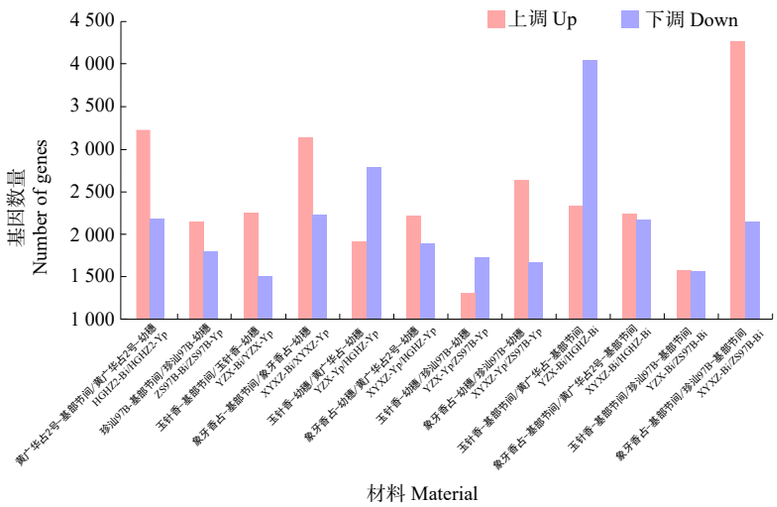


图 4 6个基因相对表达量数据的 qRT-PCR 验证

Fig. 4 qRT-PCR validation of the relative expression data of six genes obtained in RNA-Seq analysis

性细胞内转运(GO:0030705)、肌球蛋白复合物(GO:0016459)、微丝运动活动(GO:0000146)分别是生物过程、细胞组分、分子功能中富集最高的GO条目(图8(b))。

对组B和组C中的相同基因(组D)GO富集分析发现,差异表达基因显著富集($P<0.05$)在116个GO条目,其中生物过程共富集到63个GO条目,细胞组分共富集到16个GO条目,分子功能37个GO条目。核糖体小亚基从细胞核中输出(GO:0000055)、染色体中心(GO:0010369)、核输出信号受体活性(GO:0005049)分别是生物过程、细胞组分、分子功能中富集最高的GO条目(图8(c))。

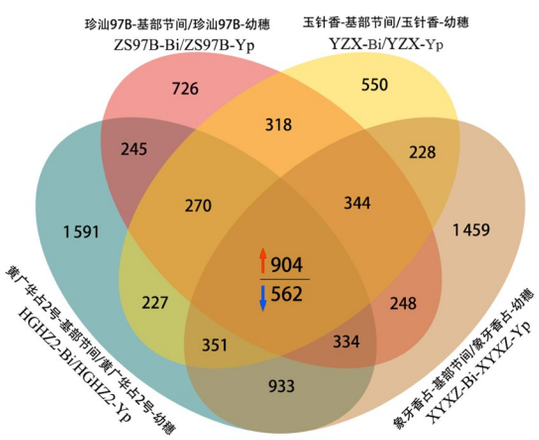


Bi，基部节间；Yp，幼穗。下同。

Bi，basal internodes. Yp，young panicle. The same below.

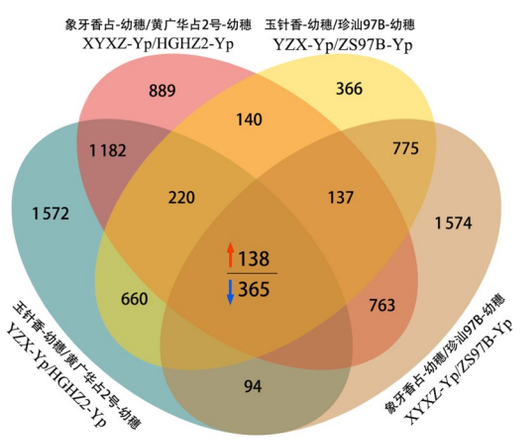
图 5　差异表达基因

Fig. 5　Differentially expressed genes



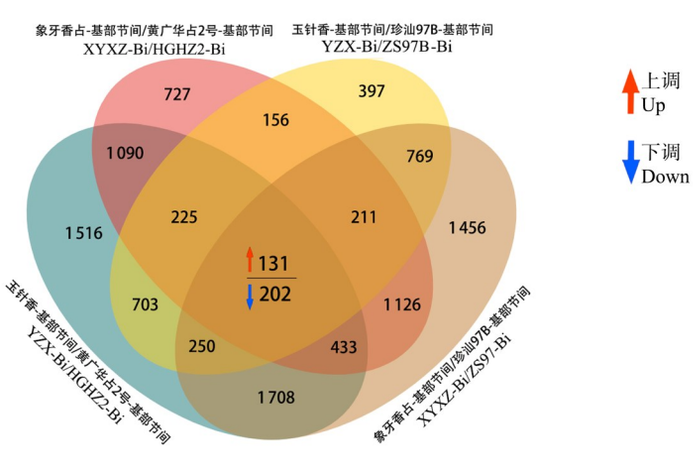
(a) 4个水稻样本幼穗及基部节间

(a) Young panicles and basal internodes of the four rice samples



(b) 细长粒型与非细长粒型水稻幼穗

(b) Young panicles of slender-grain vs. non-slender-grain rice



(c) 细长粒型与非细长粒型水稻基部节间

(c) Basal internodes of slender-grain vs. non-slender-grain rice

图 6　4个水稻样品差异表达基因维恩图

Fig. 6　Venn diagram of four differentially expressed genes

表 3 组 B 和组 C DEGs 中的部分基因

Table 3 The same genes in group B and group C

基因编号 Gene ID	基因名称 Gene name	$\log_2$ FC	
		细长粒型水稻幼穗/非细长粒型水稻幼穗 Slender rice-Yp/Non-slender rice-Yp	细长粒型水稻基部节间/非细长粒型水稻基部节间 Slender rice-Bi/Non-slender rice-Bi
LOC_Os08g42210		9.16	9.15
LOC_Os02g20330		8.83	8.42
LOC_Os11g37560	*OsLESV*	2.63	2.55
LOC_Os11g33270	*OsXTR1*	1.39	1.23
LOC_Os09g03370	*OsSMC6*	1.27	0.68
LOC_Os11g29840	*LA1*	−0.13	−2.34

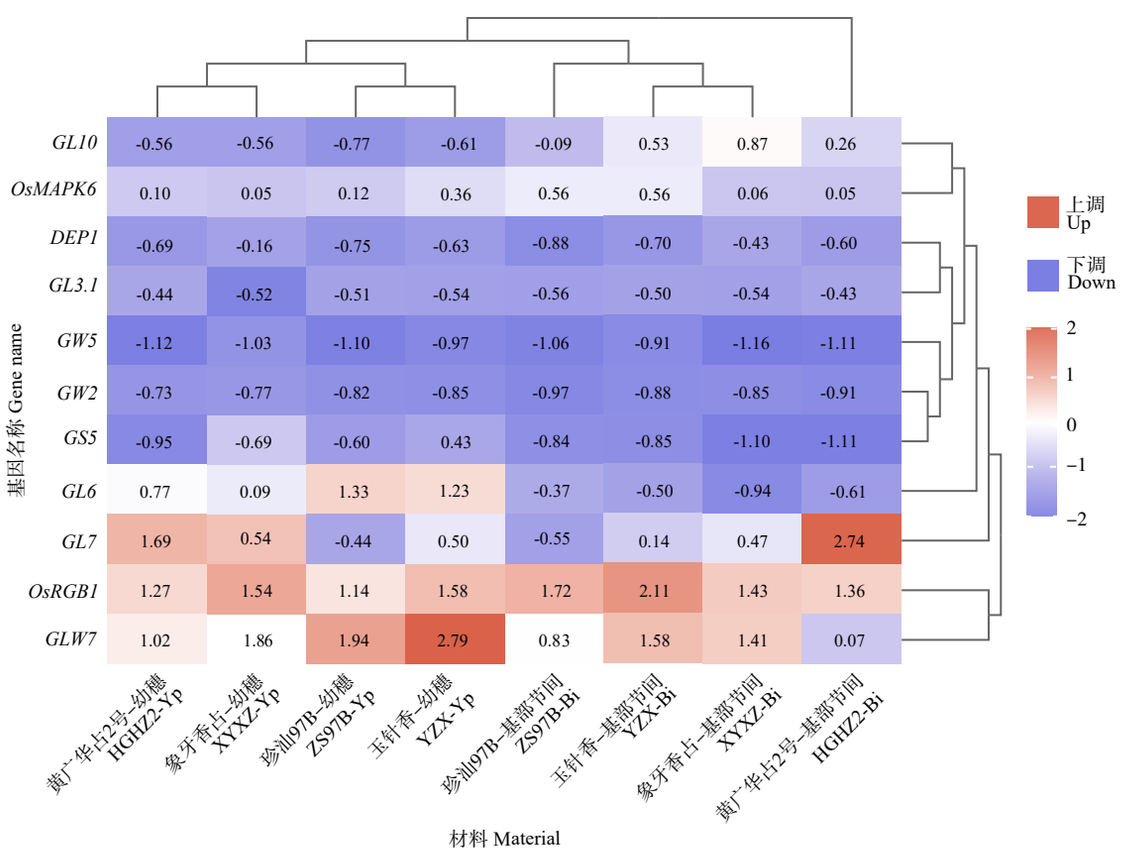
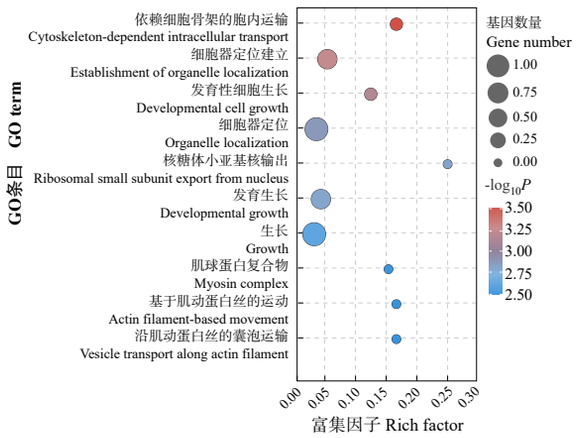


图 7 4 个水稻样品与粒型相关的基因表达热图

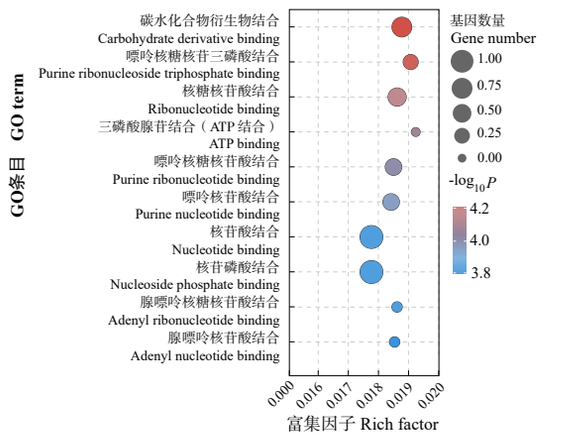
Fig. 7 Heat maps of gene expression related to grain size in 4 rice samples

由图 9 可知，对组 A 中上调的 KEGG 通路分析发现，差异基因显著富集（$P<0.05$）在代谢途径（Ko04915）、光合作用-天线蛋白（Ko00196）、淀粉和蔗糖代谢（Ko00500）、次生代谢物的生物合成（Ko01110）及植物激素信号转导（Ko04075）。

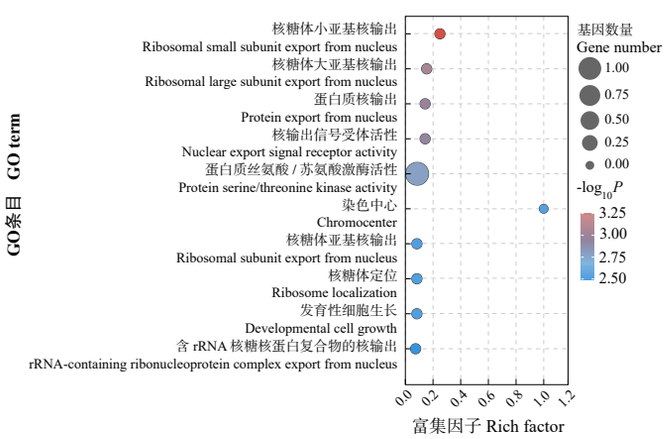
对组 A 中下调的 KEGG 通路分析发现，差异基因显著富集（$P<0.05$）在脂肪酸伸长率（Ko04915）、角质、亚蜡和蜡的生物合成（Ko00073）、脂肪酸代谢（Ko01212）、次生代谢物的生物合成（Ko01100）及植物激素信号转导（Ko00196）（图 9（b））。在组 A 中，无论是上调和下调的 KEGG 富集通路，植物次生代谢物的生物合成途径与植物激素信号转导途径均呈现显著富集，表明这两类通路可能共同参与调控水稻籽粒与基部节间的形态建成过程。



(a) 细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗DEGs
(a) DEGs in young panicles between slender-grain and non-slender-grain rice



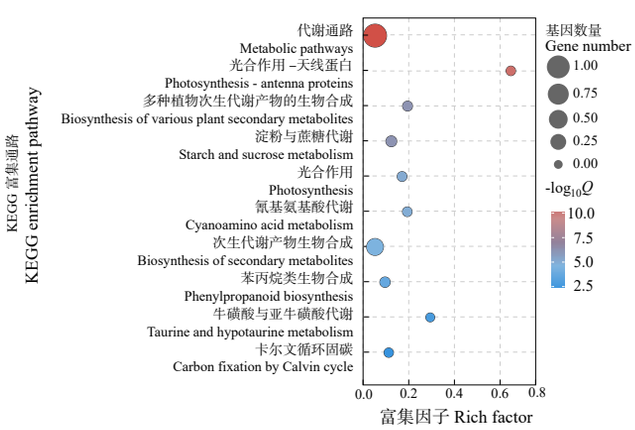
(b) 细长粒型与非细长粒型水稻的基部节间DEGs
(b) DEGs in basal internodes between slender-grain and non-slender-grain rice



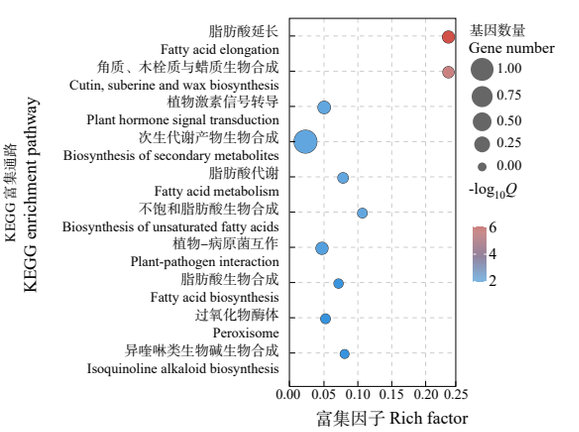
(c) 组B和组C中共同基因
(c) Duplicate genes in group B and group C

图 8　差异表达基因 GO 富集分析

Fig. 8　GO enrichment of DEGs at different panicle stage in differential expression gene



(a) 细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗DEGs中上调基因
(a) Upregulated genes in young panicle DEGs of slender grain and non slender grain rice



(b) 细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗DEGs中下调基因
(b) Downregulated genes in young panicle DEGs of slender grain and non slender grain rice

图 9　具有广泛变异的 4 份水稻材料节间、幼穗差异表达基因 KEGG 富集分析

Fig. 9　KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes in internodes and young spikes of four rice materials with extensive variation

由图10可知，对组B的KEGG通路分析发现，差异基因显著富集（$P<0.05$）在RNA聚合酶（3个基因；*LOC_Os08g32990*、*LOC_Os04g32350*、*LOC_Os08g07480*）、光合作用（3个基因；*LOC_Os06g01210*、*LOC_Os12g23200*、*LOC_Os08g10020*）、甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢（3个基因；*LOC_Os08g32870*、*LOC_Os07g38440*、*LOC_Os07g40660*）、氮代谢（2个基因；*LOC_Os01g45290*与*LOC_Os02g33030*）。

对组C的KEGG通路差异基因显著富集（$P<0.05$）在囊泡运输中的SNARE相互作用（2个基因；*LOC_Os02g20330*与*LOC_Os08g42210*）、糖酵解/糖异生（3个基因；*LOC_Os07g42924*、*LOC_Os03g15050*、*LOC_Os02g36600*）（图10（b））。

对组B和组C中共同基因进行KEGG通路分析，发现差异基因显著富集（$P<0.05$）在囊泡运输中的SNARE相互作用（2个基因；*LOC_Os02g20330*与*LOC_Os08g42210*），甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢（2个基因；*LOC_Os08g32870*、*LOC_Os07g40660*）、乙醛酸盐和二羧酸盐代谢（2个基因；*LOC_Os08g09860*、*LOC_Os07g40660*）（图10（c））。

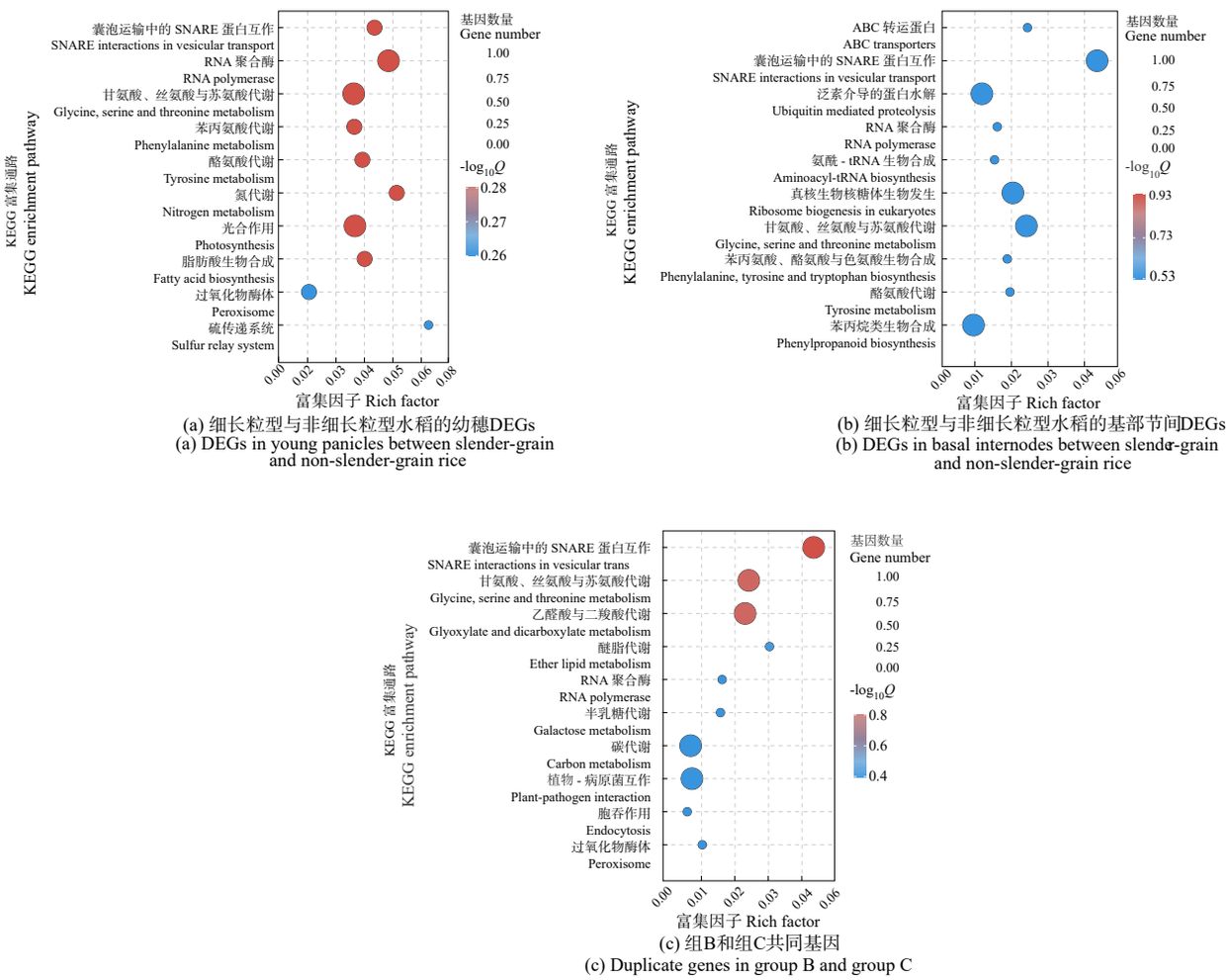


图10 细长粒型与非细长粒型水稻节间、幼穗差异表达基因KEGG富集分析

Fig. 10 KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes in internodes and young panicles between slender-grain and non-slender-grain rice varieties

3 讨 论

3.1 水稻粒型与基部节间抗倒伏性状密切相关

倒伏是制约水稻高产稳产的重要因素之一[16]。已有研究发现，倒伏率与食味综合评价呈显著正相关，表明食味品质越好的品种越容易倒伏[18]。广东丝苗米作为优质籼稻的典型代表，核心特征为长宽比高且食味品质优良，但在高产栽培条件下普遍易

发生倒伏，成为限制其产量提升的关键瓶颈[3]。本研究发现，水稻籽粒长宽比与单株抗推力呈极显著负相关，与单茎抗推力呈显著负相关（图2），长宽比与倒二节间倒伏指数呈显著正相关（图3），且长宽比与水稻重心高度呈显著正相关，从表型上验证了细长粒型优质稻抗倒伏能力偏弱的特性。从器官关键发育特征分析，幼穗与基部节间均由顶端分生组织分化而来，且2个器官在发育进程上存在重叠期[8]。已有研究发现，*GS3*、*GS5*、*GW5*、*GS7*是广东丝苗米的粒型关键调控基因，且在多个丝苗米品种中广泛分布[10]。本研究发现，这4个主效基因在幼穗和节间中均有表达，进一步表明调控这2个器官形态建成的基因网络可能共享关键组分或存在协同调控关系。

3.2　调控粒型和节间形态建成的关键通路

幼穗分化过程中，腋生分生组织及基部节间的形态建成受到多种植物激素的协同调控[19]。对4份不同粒型水稻品种基部节间与幼穗差异表达基因的交集基因（组A）进行KEGG富集分析发现，生长素（IAA）响应通路是核心富集通路之一，共鉴定出包括*OsARF19*等11个与生长素响应相关基因，其中10个基因在组A中表达上调，1个基因表达下调，表明生长素信号是串联幼穗发育与节间建成的核心调控信号（图9）。同时发现*OsGASD*、*MHZ6*、*OsSAPK10*、*OsPIL14*、*OsGRF6*、*OsTB1*等与赤霉素、乙烯、脱落酸、独角金内酯相关的基因在组A中差异表达（图9）。已有研究表明，生长素可能通过直接诱导其他生长调控因子参与水稻幼穗的发育过程[20]；而赤霉素与乙烯既是粒型调控网络的重要组分，也是调控水稻节间伸长与结构建成的关键激素，表明籽粒形态与茎秆性状受到多激素信号通路的协同调控[21]。

在组A中，参与次生代谢生物合成途径的基因主要有咖啡酸3-O-甲基转移酶基因*OsCOMT*、肉桂醇脱氢酶*OsCAD8B*、4-香豆酸：辅酶A连接酶*Os4CL3*，均为基部节间发挥木质素合成调控功能的基因[22]。这类基因的差异表达直接决定茎秆细胞壁木质素积累水平，进而影响基部节间的机械强度和抗倒伏能力[23]。在幼穗中，油菜素内酯合成关键酶基因*d11*、半矮秆基因*SD38*等在组A中均显著下调（图9）。*d11*编码一个参与油菜素内酯合成的关键酶，正向调控水稻的粒长、粒宽以及节间伸长[24]；而*SD38*则通过激活乙烯生物合成途径正向调控株高[25]，表明参与节间形态建成的基因在幼穗发育中同样具有表达活性，并与植物激素信号密切相关，这些基因可能通过同一激素调控网络参与籽粒和基部节间的形态建成。

综上，在4份水稻材料共有的节间/幼穗DEGs中，植物激素信号与次生代谢物生物合成通路是协同调控粒型和节间形态建成的核心通路。其中*OsGASD*、*OsTB1*、*MHZ6*、*OsARF19*等DEGs均为多激素信号调控网络的关键节点（图9）；OsCOMT、*OsCAD8B*、*Os4CL3*、*d11*、*SD38*等DEGs分别通过调控次生细胞壁建成和细胞伸长（图1和图3），达到对籽粒形态和茎秆抗倒性状的协同调控。

3.3　细长粒型水稻易倒伏的转录组调控机理

在细长粒型与非细长粒型水稻的幼穗DEGs的GO富集结果中，差异表达基因富集在SUMO连接酶复合物（GO:0106068）、Smc5-Smc6复合物（GO:0030915）、蛋白质磷酸化（GO:0006468）等GO条目中（图8）。其中，已有研究证实*OsMMS21*是SMC5/6复合体，具有SUMO E3连接酶亚基活性，可调控水稻生长素信号传导和细胞周期进程，对维持芽、根干细胞生态位的稳定至关重要；*OsSMC6*编码该复合体的核心骨架亚基，是复合体组装及OsMMS21发挥功能所必需的，二者生物学功能高度耦合[26]。*OsSMC6*可能通过相似调控机制，同时参与水稻幼穗粒型建成和基部节间发育。

在基部节间比较组（组C）中，差异表达基因富集在肌球蛋白复合物（GO:0016459）、微丝运动活动（GO:0000146）、纤维素合成酶活性（GO:0016759）等与细胞骨架和细胞壁建成相关GO条目中。肌球蛋白对植物细胞尖端的生长和水稻花粉管的伸长至关重要[27-28]，同时肌球蛋白可通过生长素转运蛋白PINFORMED（PIN）协同参与根的发育[29]。已有研究发现，水稻中微丝与微管相互作用影响细胞增殖调控籽粒大小和粒型[30]。KEGG富集分析表明*LOC_Os02g20330*和*LOC_Os08g42210*共同参与编码Qb-SNARE家族中的USE1蛋白，SNARE蛋白参与生长素转运蛋白（PIN）在根中的传导和根细胞分裂，二者共同调控拟南芥主根的发育[31-32]，该类基因在水稻中的功能尚未见报道，其可能通过相似的生长素转运调控机制参与水稻节间

伸长和幼穗发育过程。本研究发现，调控生长素极性运输基因*LA1*在细长粒型水稻基部节间显著下调（表4），水稻重心高度与籽粒长宽比呈显著正相关（R^2=0.52，P<0.05），*LA1*可通过负调控生长素极性运输维持分蘖直立生长，其表达下调会导致分蘖角度增大，重心高度升高[33]，该转录组特征与株型表型高度吻合，*LA1*低表达可能是造成细长粒型水稻倒伏风险升高的原因。

细长粒型与非细长粒型“幼穗-节间”联合比较组（组D）富集结果显示，差异基因主要富集在细胞生长发育（GO:0048588）、Smc5-Smc6复合物（GO:0030915）、SUMO连接酶复合物（GO:0106068）等GO条目中；同时KEGG富集通路分析发现在组D中富集的囊泡转运中的SNARE相互作用（Ko04130）和甘氨酸、丝氨酸、苏氨酸代谢（Ko00260）通路也分别在组B和组C中富集。表明Smc5-Smc6复合物介导的细胞周期调控、SNARE介导的囊泡转运与生长素运输、氨基酸代谢等通路，是粒型与基部节间抗倒性状发育的共享调控通路。对组D的DEGs进一步分析发现*OsLESV*、*OsXTR1*也在不同粒型水稻中特异表达（表4），且与细胞生长、株型形态建成相关，是调控优质籼稻“长宽比高、易倒伏”的关键候选基因。*OsLESV*可与颗粒结合型淀粉合成酶I（Granule-bound starch synthase Ⅰ，GBSS Ⅰ）、颗粒结合型淀粉合成酶Ⅱ（Granule-bound starch synthase Ⅱ，GBSS Ⅱ）和丙酮酸磷酸双激酶B（Pyruvate orthophosphate dikinase B，PPDKB）3种淀粉生物合成酶相互作用，正向调控株高、粒长、粒宽，负向调控籽粒垩白率、直链淀粉含量等性状，同步影响籽粒品质和株型[34]。*OsXTR1*通过编码木葡萄糖内转糖基化酶，可正向调控节间细胞伸长[35]，进而影响植株高度和重心位置。

与非细长粒型水稻相比，*OsSMC6*、*OsLESV*、*OsXTR1*、*LOC_Os02g20330* 和 *LOC_Os08g42210* 在细长粒型水稻的幼穗及基部节间中均为显著上调表达，与优质稻籽粒长宽比高和垩白率低的表型密切相关[13]；而*LA1*基因在细长粒型水稻节间中的表达显著下调，可能是优质稻易倒伏的重要原因。以上基因在幼穗和基部节间的特异性表达，可能通过生长素信号通路介导的细胞周期调控、细胞骨架重塑、细胞壁建成等过程共同调控水稻粒型、食味品质与抗倒性，是优质籼稻“细长粒、易倒伏”性状协同形成的重要分子基础。

4 结 论

广东丝苗米的籽粒长宽比与抗倒伏性状呈极显著负相关，籽粒长宽比越高，倒伏风险越高。幼穗与基部节间组织中的差异表达基因显著富集于植物激素调控及次生代谢合成通路，协同调控茎秆和幼穗的形态建成。不同粒型水稻差异基因主要富集于囊泡转运SNARE互作通路，以及甘氨酸、丝氨酸、苏氨酸代谢通路。*OsSMC6*、*OsLESV*、*OsXTR1*、*LA1*、*LOC_Os02g20330* 和 *LOC_Os08g42210* 等基因的差异表达是优质籼稻长宽比高、抗倒能力偏弱的重要原因。

参考文献 References

[1] 陈品，徐春春，纪龙，陈中督，方福平. 2024年我国水稻产业形势分析及2025年展望[J]. 中国稻米，2025，31(2)：1-5
Chen P，Xu C C，Ji L，Chen Z D，Fang F P. Analysis of China's rice industry in 2024 and the outlook for 2025[J]. *China Rice*，2025，31(2)：1-5 (in Chinese)

[2] 康艺维，陈玉宇，张迎信. 水稻粒型基因克隆研究进展及育种应用展望[J]. 中国水稻科学，2020，34(6)：479-490
Kang Y W，Chen Y Y，Zhang Y X. Research progress and breeding prospects of grain size associated genes in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*，2020，34(6)：479-490 (in Chinese)

[3] 王丰，柳武革，刘迪林，廖亦龙，付崇允，朱满山，李金华，曾学勤，马晓智，霍兴. 广东优质稻发展及稻米品牌建设与展望[J]. 中国稻米，2021，27(4)：107-116
Wang F，Liu W G，Liu D L，Liao Y L，Fu C Y，Zhu M S，Li J H，Zeng X Q，Ma X Z，Huo X. Development of high quality rice，construction and prospects of rice brand in Guangdong Province[J]. *China Rice*，2021，27(4)：107-116 (in Chinese)

[4] 况浩池，罗俊涛，曾正明，杨扬，陈光珍，何兴材，付均，蒋钰东，郑军. 不同粒型中籼杂交稻组合稻米品质及相关性分析[J]. 中国稻米，2016，22(2)：15-20
Kuang H C，Luo J T，Zeng Z M，Yang Y，Chen G Z，He X C，Fu J，Jiang Y D，Zheng J. Correlation analysis of grain quality in medium *indica* hybrid rice combinations with different grain shape[J]. *China Rice*，2016，22(2)：15-20 (in Chinese)

[5] 邹丹，唐启源，黄益国，刘龙生，方升亮，吕广动，旷娜，罗友谊，毛瑞清，张明. 抗倒剂对优质稻产量和抗倒伏能力的影响[J]. 中国农学通报，2023，39(33)：8-13
Zou D，Tang Q Y，Huang Y G，Liu L S，Fang S L，Lv G D，Kuang N，Luo Y Y，Mao R Q，Zhang M. Effects of anti-pour agent on yield and lodging resistance of high quality rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*，2023，39(33)：8-13 (in Chinese)

[6] 李国辉，钟旭华，田卡，黄农荣，潘俊峰，何庭蕙. 施氮对水稻茎秆抗倒伏能

力的影响及其形态和力学机理[J]. 中国农业科学, 2013, 46(7): 1323-1334
Li G H, Zhong X H, Tian K, Huang N R, Pan J F, He T H. Effect of nitrogen application on stem lodging resistance of rice and its morphological and mechanical mechanisms[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(7): 1323-1334 (in Chinese)

[7] 付娟, 李霞, 丁君辉, 唐启源, 王若仲. 水稻幼穗形态发生与维管束生长变化的研究[J]. 江西农业学报, 2015, 27(8): 25-29,35
Fu J, Li X, Ding J H, Tang Q Y, Wang R Z. Study on morphogenesis of young panicles and growth change of vascular bundle in rice[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2015, 27(8): 25-29,35 (in Chinese)

[8] Ikeda K, Sunohara H, Nagato Y. Developmental course of inflorescence and spikelet in rice[J]. *Breeding Science*, 2004, 54(2): 147-156

[9] Zhao D S, Zhang C Q, Li Q F, Liu Q Q. Genetic control of grain appearance quality in rice[J]. *Biotechnology Advances*, (2022-06-28). DOI: doi.org/10.1016/j.biotechadv.2022.108014

[10] Yang T F, Gu H Y, Yang W, Liu B, Liang S H, Zhao J L. Artificially selected grain shape gene combinations in Guangdong Simiao varieties of rice (*Oryza sativa* L)[J/OL]. *Rice*, (2023-01-17). DOI: doi.org/10.1186/s12284-023-00620-9

[11] Duan P G, Ni S, Wang J M, Zhang B L, Xu R, Wang Y X, Chen H Q, Zhu X D, Li Y H. Regulation of OsGRF4 by OsmiR396 controls grain size and yield in rice[J/OL]. *Nature Plants*, (2016-01-05). DOI: doi.org/10.1038/nplants.2015.226

[12] Wang Y X, Xiong G S, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y X, Zeng L J, Xu E B, Xu J, Ye W J, Meng X B, Liu R F, Chen H Q, Jing Y H, Wang Y H, Zhu X D, Li J Y, Qian Q. Copy number variation at the GL7 locus contributes to grain size diversity in rice[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 944-948

[13] Wang S K, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J Q, Wang S S, Wang Y, Chen X B, Zhang Y, Gao C X, Wang F, Huang H X, Fu X D. The OsSPL16-GW7 regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949-954

[14] Lu H, Dai Z Y, Li L, Wang J, Miao X X, Shi Z Y. OsRAMOSA2 shapes panicle architecture through regulating pedicel length[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2017-09-29). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2017.01538

[15] Li Z Z, Deng F, Zhu L, Tang L, Zhou T, Lu H, Xia H X, Zhong X Y, Wang L, Tao Y F, Zhou W, Lei X L, Chen Y, Hu J F, Ren W J. Fewer hills with more seedlings improved lodging resistance of whole hill and yield stability of machine-transplanted rice[J]. *Agronomy Journal*, 2023, 115(2): 620-634

[16] Pan J F, Zhao J L, Liu Y Z, Huang N R, Tian K, Shah F, Liang K M, Zhong X H, Liu B. Optimized nitrogen management enhances lodging resistance of rice and its morpho-anatomical, mechanical, and molecular mechanisms[J/OL]. *Scientific Reports*, (2019-12-30). DOI: doi.org/10.1038/s41598-019-56620-7

[17] T/GDSMM 002—2019. 广东省种子协会团体标准 广东丝苗米品种标准[S]. 广东:广东省种子协会,2019
T/GDSMM 002-2019. Guangdong seed association group standard: Guangdong seed association group standard[S]. Guangdong: Guangdong Seed Association, 2019 (in Chinese)

[18] 汤云龙, 汪楠, 张欣, 李永杰, 韦峻峰, 钱路海, 刘宝成, 施利利, 崔晶, 刘学军, 崔中秋. 水稻倒伏与产量及食味的关系[J]. 北方水稻, 2021, 51(2): 8-12
Tang Y L, Wang N, Zhang X, Li Y J, Wei J F, Qian L H, Liu B C, Shi L L. Cui J, Liu X J, Cui Z Q. The relationship between lodging and yield & palatability of rice[J]. *North Rice*, 2021, 51(2): 8-12 (in Chinese)

[19] Xue Z H, Liu L Y, Zhang C. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2020-04-21). DOI: doi.org/10.3390/ijms21082917

[20] Duan E C, Lin Q B, Wang Y H, Ren Y L, Xu H, Zhang Y Y, Wang Y L, Teng X, Dong H, Wang Y P, Jiang X K, Chen X L, Lei J, Yang H, Chen R B, Jiang L, Wang H Y, Wan J M. The transcriptional hub SHORT INTERNODES 1 integrates hormone signals to orchestrate rice growth and development[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(8): 2871-2886

[21] Nagai K, Ashikari M. Molecular mechanism of internode elongation in rice[J]. *Breeding Science*, 2023,73(2): 108-116

[22] Mullangie D P, Thiyagarajan K, Swaminathan M, Ramalingam J, Natarajan S, Govindan S. Breeding resilience: Exploring lodging resistance mechanisms in rice[J]. *Rice Science*, 2024, 31(6): 659-672

[23] Shad M A, Li X K, Rao M J, Luo Z X, Li X L, Ali A, Wang L Q. Exploring lignin biosynthesis genes in rice: Evolution, function, and expression[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2024-09-17). DOI: doi.org/10.3390/ijms251810001

[24] Tong X H, Wang Y F, Sun A Q, Bello B K, Ni S, Zhang J. Notched belly grain 4, a novel allele of dwarf 11, regulates grain shape and seed germination in rice (*Oryza sativa* L)[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2018-12-16). DOI: doi.org/10.3390/ijms19124069

[25] Zhang X B, Wang Y, Wang X W, Zhu Z, Zhang X F, Jia L Q, Li Y Y, Tian W J, Chen H Y, Zhu X Y, He G H, Sang X C. A very-long-chain fatty acid synthesis gene, SD38, influences plant height by activating ethylene biosynthesis in rice[J]. *Plant Journal*, 2022, 112(4): 1084-1097

[26] Xun Q, Song Y, Mei M, Ding Y F, Ding C Q. The SMC5/6 complex subunit MMS21 regulates stem cell proliferation in rice[J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(8): 1279-1290

[27] Hong W J, Kim E J, Yoon J, Silva J, Moon S, Min C W, Cho L H, Kim S T, Park S K, Kim Y J, Jung K H. A myosin XI adaptor, TAPE, is essential for pollen tube elongation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(1): 562-575

[28] Chocano-Coralla E J, Vidali L. Myosin XI, a model of its conserved role in plant cell tip growth[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2024, 52(2): 505-515

[29] Abu-Abied M, Belausov E, Hagay S, Peremyslov V, Dolja V, Sadot E. Myosin XI-K is involved in root organogenesis, polar auxin transport, and cell division[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(12): 2869-2881

[30] Sun T T, Li S W, Ren H Y. OsFH15, a class I formin, interacts with microfilaments and microtubules to regulate grain size via affecting cell expansion in rice[J/OL]. *Scientific Reports*, (2017-07-26). DOI:doi.org/10.1038/s41598-017-06431-5

[31] Ma T, Tan J R, Zhang Y, Li S. R-SNARE protein YKT61 mediates root apical meristem cell division via BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE1 recycling[J]. *Plant Physiology*, 2024, 194(3): 1467-1480.

[32] Luo C X, Shi Y M, Xiang Y. SNAREs regulate vesicle trafficking during root growth and development[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2022-03-14). DOI: doi.org/10.3389/fpls.2022.853251

[33] Li Z, Liang Y, Yuan Y D, Wang L, Meng X B, Xiong G S, Zhou J, Cai Y Y, Han N P, Hua L K, Liu G F, Li J Y, Wang Y H. OsBRXL4 regulates shoot gravitropism and rice tiller angle through affecting LAZY1 nuclear localization[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(8): 1143-1156

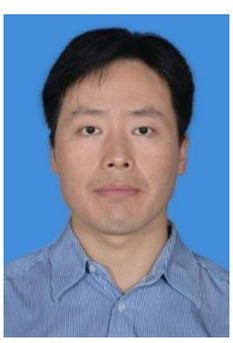
[34] Dong N N, Jiao G A, Cao R J, Li S F, Zhao S L, Duan Y Q, Ma L Y, Li X W, Lu F F, Wang H, Wang S W, Shao G N, Sheng Z H, Hu S K, Tang S Q, Wei X J, Hu P S. OsLESV and OsESV1 promote transitory and storage starch biosynthesis to determine rice grain quality and yield[J/OL]. *Plant Communications*, (2024-07-08). DOI: doi.org/10.1016/j.xplc.2024.100893

[35] Uozu S, Tanaka-Ueguchi M, Kitano H, Hattori K, Matsuoka M. Characterization of XET-Related genes of rice[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(3): 853-859

责任编辑：吕晓梅



第一作者简介：汪家凯，华南农业大学农学院农艺与种业专业硕士研究生。广东省农业科学院水稻研究所联培生学术报告第一期暨粤稻青年论坛第十九期活动二等奖、“全国第二十一届水稻优质高产理论研讨会”研究生论坛特等奖。以第一作者在《广东农业科学》发表1篇论文。



通讯作者简介：潘俊峰，博士，广东省农业科学院水稻研究所研究员，硕士生导师，主要从事水稻高产栽培生理调控和稻田生态高效种植制度构建与优化研究。现为广东省农业科学院水稻研究所副所长，获“广州市珠江科技新星”称号；兼任广东省气象学会第十三届理事会气候与气候变化专业委员会副主任、广东省植物生理学会理事、《中国水稻科学》青年编委。主持或参与863计划、农业行业专项、广东省科技计划、国际科技合作等省部级项目30余项；以第一作者和通讯作者在*Agricultural Water Management*、*Scientific Reports*、*Journal of the Science of Food and Agriculture*、《中国水稻科学》等期刊发表学术论文20篇，获广东省科技进步奖一等奖、神农中华农业科技奖二等奖等3项。