

半干旱条件下粳稻米外观品质性状的 QTL 分析

赵 飞¹, 尹维娜¹, 肖艳云², 东 丽³, 唐 亮⁴, 孙 健⁴, 华泽田³

(1. 天津农学院, 天津 300384; 2. 天津天隆种业科技有限公司, 天津 300457;
3. 国家粳稻工程技术研究中心, 天津 300457; 4. 沈阳农业大学水稻研究所, 辽宁沈阳 110161)

摘 要: 为了探讨半干旱条件对水稻外观品质的影响, 本研究以 224 份 F₆ 世代的 Z601/C14 重组自交系 (Recombinant inbred lines 简称 RILs 群体) 为试材, 在节水灌溉的条件下, 对稻米外观品质性状进行了相关性分析, 并对控制稻米外观品质的数量性状位点 QTL 进行了分析。结果表明: 垩白粒率与整精米面积 ($r = 0.236$)、垩白度 ($r = 0.659$) 呈极显著正相关, 透明度与整精米的长/宽 ($r = -0.481$)、整精米粒长 ($r = -0.166$) 呈极显著负相关, 与整精米粒宽 ($r = 0.283$) 呈极显著正相关, 带胚率与垩白度 ($r = -0.269$) 呈极显著负相关。共检测 34 个控制外观品质性状的 QTL, 控制整精米粒长的 3 个、整精米粒宽 8 个、整精米面积 3 个、整精米长/宽 6 个、垩白粒率 3 个、垩白度 1 个、透明度 5 个、带胚率 5 个, 分布于第 3、5、6、7、8、11 和 12 号染色体上。

关键词: 水稻; 干旱胁迫; 外观品质; 相关分析; 数量性状位点

中图分类号: S511.2*2; S503.4 **文献标志码:** A

QTL mapping for appearance quality traits of japonica rice seeds under semi-arid conditions

ZHAO Fei¹, YIN Wei-na¹, XIAO Yan-yun², DONG Li³, TANG Liang⁴, SUN Jian⁴, HUA Ze-tian³

(1. Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China;
2. Tianjin Tianlong Seed Science and Technology Co., Ltd., Tianjin 300457, China;
3. China National Japonica Rice Research and Development Center, Tianjin 300457, China;
4. Rice Research Institute, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110161, China)

Abstract: In order to investigate the effects of the semi-arid conditions on rice quality, an F₆-generation rice recombinant inbred population (referred to as RILs population) containing of 224 lines derived from crosses between Z601 and C14 was selected as experimental materials. Under the conditions of water-saving irrigation, the correlation between appearance quality traits and associated quantitative trait loci (QTL) was analyzed. The result showed that the percentage of grains with chalkiness was significantly positively correlated with area of milled rice ($r = 0.236$) and endosperm transparency ($r = 0.659$). Endosperm transparency was extremely significantly negatively correlated with ratio of milled rice length-width ($r = -0.481$), and length of milled rice ($r = -0.166$) was significantly positively correlated with width of milled rice ($r = 0.283$). Degree of milled rice embryos was extremely significantly negatively correlated with degree of endosperm chalkiness ($r = -0.269$). A total of 34 QTLs controlling milling quality traits in rice were detected, including three QTL controlling length of milled rice, eight QTL controlling width of milled rice, three QTL controlling area of milled rice, six QTL controlling ratio of milled rice length-width, three QTL controlling percentage of grain with chalkiness, one QTL controlling degree of endosperm chalkiness, five QTL controlling endosperm transparency, and five QTL controlling degree of milled rice embryos, which were located on chromosome 3, 5, 6, 7, 8, 11 and 12, respectively.

Keywords: rice (*Oryza sativa* L.); drought stress; appearance value; correlation analysis; quantitative trait locus (QTL)

收稿日期: 2014-05-08
基金项目: 国家 863 项目“强优势粳稻杂交种的创制与应用”(2011AA10A101)
作者简介: 赵 飞(1979—), 男, 辽宁锦州人, 高级农艺师, 博士研究生, 研究方向为水稻高产与品质育种。E-mail: 13920357546@126.com。
通信作者: 华泽田(1955—), 男, 教授, 博士生导师。E-mail: 15904054936@139.com。

水稻是全球近一半人口、也是我国大多数人的主食。国内外评价稻米品质的标准主要包括加工品质、外观品质、食味品质和营养品质等几方面^[1]。其中外观品质会影响稻谷在市场上的接受程度,因此倍受育种者和加工企业的关注。而随着我国水资源的日益匮乏,采用节水灌溉的比例会越来越大,同时该种模式也会对水稻的外观品质产生很大的的影响。另外,随着留胚米在市场上的不断推广,米胚的保留与其它性状之间的关系及控制留胚率的分子基础也越来越受到科研人员的重视^[2-7]。

随着分子生物学的发展累积了大量的标记,通过分子标记技术分析适当的杂交分离群体,可构建高密度的覆盖全基因组的分子标记连锁图谱,进而定位控制相关性状的基因,加速品种选育的进程。常用的分子标记包括简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)、序列标志位点(sequence tagged sites, STS)、核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)和序列特异性扩增区(sequence-characterized amplified region, SCAR)等。这些标记技术已大量用于水稻基因定位分析^[8-12]。

胚乳中有白色(包括腹白、心白和背白)不透明部分的米粒为垩白粒;垩白粒占试样米粒数的百分率为垩白粒率;垩白度是稻米中垩白部位的面积占米粒投影面积的百分比;透明度是指米粒在光透视下的晶亮程度,是描述精米透光性的指标;带胚率是指大米加工后,带胚米粒数与总粒数的比值。

本研究在采用节水灌溉的条件下,对外观品质各性状的相关性进行了分析,并构建 SSR 和 InDel 标记连锁图谱,对控制外观品质的 QTL 进行了定位,拟为干旱地区的水稻外观品质研究提供参考依据;同时,把留胚率研究引入外观品质的评价体系,以弥补前人研究的空白。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为 224 个高世代(F_6)重组自交系(简称 RILs 群体)。其中母本为 Z601,属于辽粳 294 的高世代系选材料,食味值较高,性状稳定;父本为稳定的常规品系 C14,属高产类型,食味值偏低,是津原 45/凡 6 的后代材料。具体性状表现如表 1 所示。

表 1 亲本外观品质汇总
Table 1 Values of various appearance traits in parents

亲本 Parents	整精米粒长 LHR /mm	整精米粒宽 WHR /mm	整精米面积 AHR /mm ²	整精米长/宽 RHLW	垩白粒率 PGWC /%	垩白度 CD	透明度 ET	带胚率 DMRE /%
Z601	4.67	2.67	9.65	1.75	10.67	1.33	0.69	85.22
C14	5.32	2.49	9.92	2.16	30.33	6.20	0.61	5.41

注: LHR: 整精米粒长; WHR: 整精米粒宽; AHR: 整精米面积; RHLW: 整精米长/宽; PGWC: 垩白粒率; CD: 垩白度; ET: 透明度; DMRE: 带胚率。下同。

Note: LHR: length of head rice; WHR: width of head rice; AHR: area of head rice; RHLW: ratio of head rice length-width; PGWC: percentage of grain with chalkiness; CD: chalkiness degree; ET: endosperm transparency; DMRE: degree of milled rice embryos. The same below.

1.2 试验方法

1.2.1 群体构建 2009 年 3 月在海南三亚南繁基地对 Z601/C14 进行杂交,收获 F_1 代,然后在天津试验基地和海南三亚南繁基地按照单粒传法交替进行自交组配,直至获得稳定的 F_6 世代,共 224 个株系用于试验分析。由于两个亲本均属于粳稻,分离出来的后代更加适应北方的生态条件,与育种现实更为接近,因此对育种工作有更高的借鉴价值。

1.2.2 田间试验及性状分析 2012 年 5 月,在国家粳稻工程技术研究中心试验基地(天津经济技术开发区第十二大街)种植 224 个 RILs 及其亲本,每个株系种 3 行,每行 20 个单株,3 次重复。田间管理采用节水灌溉,即只有在返青期、分蘖期、抽穗开花期和灌浆期建立水层,其它时期保持地面湿润。水

稻成熟期,每个株系中间随机选取 5 株混合收种,干燥后进行整精米粒长、整精米粒宽、整精米面积、整精米长/宽、垩白粒率、垩白度、透明度和带胚率的测定。

采用 JGJ45 糙米机(杭州钱江仪器设备公司)对收获的稻谷试样进行处理,计算糙米率;采用 Pearlst 精米机(日本 KETT 科学研究所,每个样品约 10 g)进行糙米试样处理,计算精米率;最终采用 SC-E 型(杭州万森检测科技有限公司)种子大米外观品质检测分析系统对整精米和小碎米进行区分,并计算百分率。各指标以 3 次测定的平均值进行计算。

1.2.3 分子连锁图谱构建 2012 年夏天,从亲本及各 RIL 株系的一个单株上取叶片参照张凤娟等^[13]的方法提取基因组 DNA。PCR 采用 20 μ L 反应体

系:3 μL 模板 DNA($10\text{ ng}\cdot\mu\text{L}^{-1}$),2 μL dNTP mix($2.5\text{ }\mu\text{M}$),2 μL $10\times$ PCR Buffer(含 25 mM Mg^{2+}),0.2 μL Taq 酶 ($5\text{ U}\cdot\mu\text{L}^{-1}$),2 μL 上下游引物($2\text{ }\mu\text{M}$),10.8 μL ddH₂O。PCR 扩增程序如下:94℃ 预变性 2 min,94℃ 30s/58℃ 30s/72℃ 30s 扩增 40 个循环,然后 72℃ 终延伸 10 min。PCR 扩增产物进行 3% 琼脂糖凝胶电泳以观察扩增结果。

采用均匀分布于水稻 12 条染色体上的 611 个 SSR 标记和 157 个 InDel 标记对亲本基因组 DNA 进行 PCR 扩增,分析亲本多态性。其中在父母本间存在多态性的 105 个 SSR 标记和 7 个 InDel 标记用于群体基因型检测。QTL 命名遵循 McCouch 等^[11]的方法。利用 QTL IciMapping V3.0 软件^[12]构建遗传连锁图谱,以 LOD(log of odds)3.0 为阈值将标记划分为不同的连锁群,并确定其在各自连锁群中的顺序,计算每个 QTL 的加性效应,标记之间交换率用 Kosambi 函数转换为遗传距离,单位为厘摩(cM)。

各性状的广义遗传率:

表 2 亲本及 RIL 群体外观品质汇总

Table 2 Values of various appearance traits in parents and RIL

性状 Trait	亲本 Parents		重组自交系 TIL population			
	Z601	C14	最大值 Max.	最小值 Min.	平均值 Mean	标准差 SD
整精米粒长 LHR/mm	4.67	5.32	5.46	3.71	4.76	0.22
整精米粒宽 WHR/mm	2.67	2.49	2.90	2.07	2.68	0.12
整精米面积 AHR/mm ²	9.65	9.92	11.30	6.96	9.87	0.59
整精米长/宽 RHLW	1.75	2.16	2.17	1.63	1.78	0.10
垩白粒率 PGWC/%	10.67	30.33	61.00	5.67	24.13	8.89
垩白度 CD	1.33	6.20	11.41	0.96	4.50	2.22
透明度 ET	0.69	0.61	0.82	0.38	0.71	0.08
带胚率 DMRE/%	85.22	5.41	77.72	3.62	20.94	12.29

2.2 水稻外观品质相关性状 QTL 分析

如表 3 和图 2 所示,共检测 34 个控制外观品质性状相关的 QTL,控制整精米粒长的 3 个、整精米粒宽 8 个、整精米面积 3 个、整精米长/宽比 6 个、垩白粒率 3 个、垩白度 1 个、透明度 5 个和带胚率 5 个,分布于第 3、5、6、7、8、11 和 12 号染色体上。

其中,有很多性状定位到的 QTL 贡献率较高。整精米粒宽这一性状中,检测到 8 个标记,分别是 RM3525 ~ RM1432、RM18161 ~ RM18120、RM5754 ~ RM1369、RM5850 ~ RM494、RM346 ~ RM6362、RM5426 ~ RM22109、RM547 ~ Ap004623 - 46 和 BX000510 - 91 ~ RM1337,贡献率分别达到 36.22%、33.32%、31.19%、33.49%、37.43%、34.79%、34.02% 和 28.42%;垩白粒率中检测到 3 个标记,其中 RM5850

$$H(\%) = 100 \times VG / VP$$

其中,VG 和 VP 分别代表基因型方差和表型方差。
1.2.4 数据查询与分析 根据该试验中的引物,在 <http://www.gramene.org/> 的 Markers 和 BLAST 功能中,查找引物所在的位置,再用该网站的 QTL 功能,查询前人对各性状的定位结果并进行对比(1 cM 约为 250 kb)。

采用 IBM. SPSS. Statistics. v19.0.0 分析各性状间相关性。

2 结果与分析

2.1 RIL 群体性状表现

由表 2 和图 1 可知,整精米粒长、整精米粒宽、整精米面积、整精米长/宽、垩白粒率、垩白度、透明度和带胚率都呈现较好的连续分布,且分布范围广泛,表现出数量性状遗传的特点,符合 QTL 区间作图的要求。在以上性状中,大多数性状表现为单峰分布,峰值落在双亲之间。

~ RM494、RM336 ~ AP003742 - 48 和 RM7102 ~ BX000510 - 91 的贡献率分别达到 34.27%、35.12% 和 21.12%;带胚率检测到 5 个标记, RM5850 ~ RM494、AP003742 - 48 ~ RM7479、RM5891 ~ RM8020、RM8020 ~ RM72 和 RM7102 ~ BX000510 - 91 的贡献率分别是 38.56%、32.81%、37.55%、35.03% 和 26.44%。

从以上分析可以看出,很多基因不仅仅对某一个特定的性状具有较高的贡献率,而是同时对多个性状具有较大的影响。第 6 染色体的 RM5850 ~ RM494 对整精米粒宽、整精米长/宽、垩白粒率、透明度和带胚率有一定的影响,贡献率分别达到了 33.49%、29.30%、34.27%、22.98% 和 38.56%;第 8 染色体的 RM547 ~ Ap004623 - 46 对整精米粒宽、整

精米面积、整精米长/宽和透明度有一定的影响,贡献率分别为 34.02%、27.20%、31.50% 和 16.58%。第 12 染色体的 BX000510-91~RM1337 对整精米粒

长、整精米粒宽、整精米面积和透明度具有一定影响,贡献率分别达到了 16.81%、28.42%、27.40% 和 17.16%。

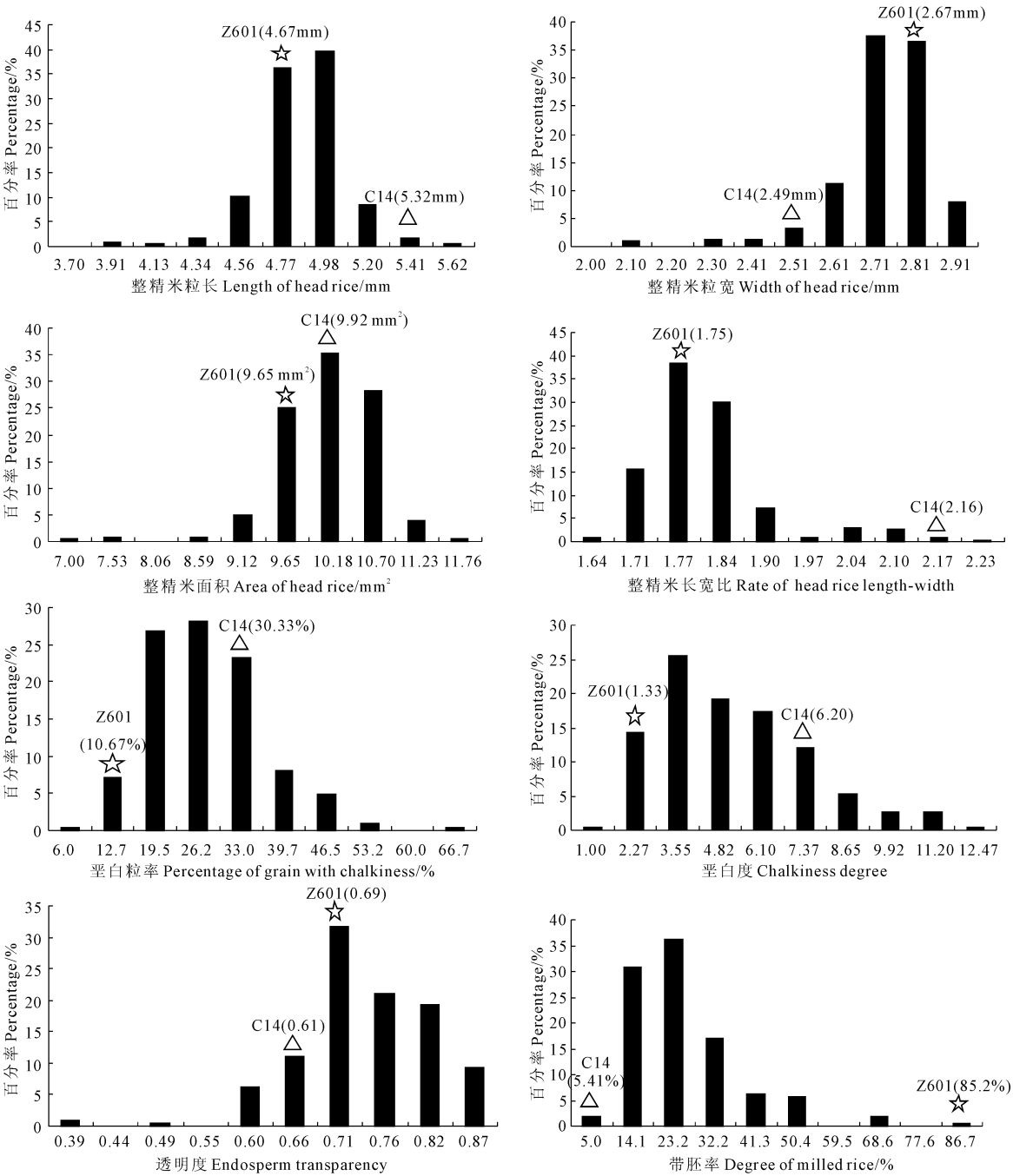


图 1 两亲本及 RIL 群体外观品质性状表现

Fig.1 Appearance value traits in two parents and RIL populations

2.3 RIL 群体外观品质性状间相关性分析

整精米的面积与整精米的粒长、粒宽和垩白粒率呈极显著正相关;整精米长/宽比与整精米的粒长呈极显著正相关、与整精米的粒宽、透明度和垩白度呈极显著负相关;整精米的粒长与整精米的粒宽呈极显著正相关、与透明度呈极显著负相关;整精米的

粒宽与透明度、垩白度呈极显著正相关、与垩白粒率呈显著正相关;透明度与垩白粒率呈显著负相关、与垩白度呈极显著负相关;垩白粒率与垩白度呈极显著正相关;垩白度与带胚率呈极显著负相关。

相关分析表明,整精米的面积与垩白粒率呈极显著正相关,说明米粒越大,产生垩白的概率越高;

整精米长/宽比与透明度、垩白度呈极显著负相关,说明长粒米的透明度比较好、垩白度比较低。因此,在育种过程中,选择米粒相对较长的株系,外观品质较好;虽然整精米长/宽比与垩白粒率的相关性未达到显著水平,但也呈现出负相关的关系,因此长粒米的垩白粒率相对较低。透明度与垩白粒率、垩白度呈现不同程度的负相关,因此垩白粒率和垩白度越低,则大米的透明度越高、商品性越好;带胚率与各指标关联性不大,仅与垩白度呈极显著负相关,因此对带胚率的研究应该从种子的化学性质入手。

表 3 水稻外观品质相关性状 QTL 分析结果

Table 3 Analysis results of QTLs controlling appearance traits in rice

性状 Trait	位点 Loci	染色体 Chromosome	区间 Interval	LOD 值 LOD value	贡献率/% Contribution rate
LHR	qLHR-6-1	6	RM5754 ~ RM1369	6.33	24.75
	qLHR-8-1	8	RM23220 ~ RM547	4.93	17.41
	qLHR-12-1	12	BX000510-91 ~ RM1337	4.70	16.81
WHR	qWHR-3-1	3	RM3525 ~ RM1432	7.90	36.22
	qWHR-5-1	5	RM18161 ~ RM18120	10.32	33.32
	qWHR-6-1	6	RM5754 ~ RM1369	8.22	31.19
	qWHR-6-2	6	RM5850 ~ RM494	10.32	33.49
	qWHR-7-1	7	RM346 ~ RM6362	10.97	37.43
	qWHR-7-2	7	RM5426 ~ RM22109	6.65	34.79
	qWHR-8-1	8	RM547 ~ Ap004623-46	10.74	34.02
	qWHR-12-1	12	BX000510-91 ~ RM1337	9.40	28.42
AHR	qAHR-3-1	3	RM3525 ~ RM1432	4.29	32.06
	qAHR-8-1	8	RM547 ~ Ap004623-46	7.63	27.20
	qAHR-12-1	12	BX000510-91 ~ RM1337	6.84	27.40
RHLW	q RHLW-3-1	3	RM3525 ~ RM1432	6.78	34.88
	q RHLW-6-1	6	RM5850 ~ RM494	8.66	29.30
	q RHLW-7-1	7	RM21072 ~ RM6885	14.43	34.98
	q RHLW-7-2	7	RM5426 ~ RM22109	8.78	32.52
	q RHLW-8-1	8	RM547 ~ Ap004623-46	10.97	31.50
	q RHLW-12-1	12	RM7102 ~ BX000510-91	4.32	17.75
PGWC	qPGWC-6-1	6	RM5850 ~ RM494	3.81	34.27
	qPGWC-7-1	7	RM336 ~ AP003742-48	4.89	35.12
	qPGWC-12-1	12	RM7102 ~ BX000510-91	4.41	21.12
CD	qCD-11-1	11	RM27204 ~ RM3151	3.18	6.66
ET	qET-5-1	5	RM18161 ~ RM18120	3.10	23.07
	qET-6-1	6	RM5850 ~ RM494	3.28	22.98
	qET-8-1	8	RM547 ~ Ap004623-46	3.34	16.58
	qET-11-1	11	RM26151 ~ RM1219	4.59	19.17
	qET-12-1	12	BX000510-91 ~ RM1337	3.57	17.16
DMRE	qDMRE-6-1	6	RM5850 ~ RM494	10.65	38.56
	qDMRE-7-1	7	AP003742-48 ~ RM7479	7.05	32.81
	qDMRE-8-1	8	RM5891 ~ RM8020	7.98	37.55
	qDMRE-8-2	8	RM8020 ~ RM72	6.21	35.03
	qDMRE-12-1	12	RM7102 ~ BX000510-91	6.09	26.44

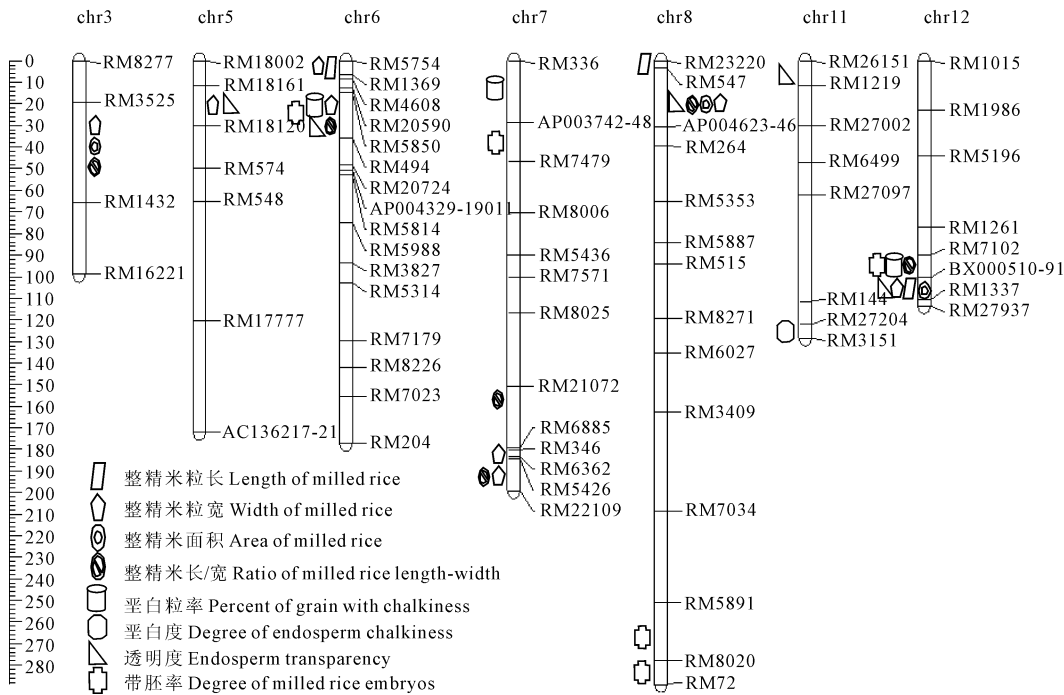


图 2 控制水稻外观品质相关性状 QTL 在水稻基因组中分布

Fig.2 Distribution of QTLs controlling appearance value traits in rice genome

表 4 RIL 群体外观品质性状间相关性分析

Table 4 Correlation analyses of appearance traits in RIL populations

外观品质性状 Appearance traits	整精米面积 AHR	整精米长/宽 RHLW	整精米粒长 LHR	整精米粒宽 WHR	透明度 ET	垩白粒率/% PGWC	垩白度 CD
整精米长/宽 RHLW	-0.027						
整精米粒长 LHR	0.586 **	0.369 **					
整精米粒宽 WHR	0.612 **	-0.612 **	0.254 **				
透明度 ET	0.060	-0.481 **	-0.166 **	0.283 **			
垩白粒率 PGWC/%	0.236 **	-0.106	0.034	0.137 *	-0.122 *		
垩白度 CD	-0.048	-0.211 **	-0.084	0.161 **	-0.197 **	0.659 **	
带胚率 DMRE	0.007	-0.008	-0.025	-0.003	-0.106	-0.099	-0.269 **

注：* 表示在 0.05 水平差异显著；** 表示在 0.01 水平差异显著。

Note: * Significant at the 0.05 probability level; ** Significant at the 0.01 probability level.

3 讨 论

垩白粒率与大米的商品性联系密切,本研究表明垩白粒率与整精米面积、垩白度呈极显著正相关,因此在育种过程中,不宜选择籽粒过大的品种;对透明度的分析表明,透明度与整精米的长/宽、整精米粒长呈极显著负相关,与整精米粒宽呈极显著正相关,说明圆粒米的透明度更高;带胚率与多数指标没有明显的相关性,仅仅与垩白度呈极显著负相关,因此在育种过程中对垩白度的控制,有利于带胚率的增加,进而增加大米的营养含量。

严长杰^[14]、林荔辉^[15]、陈冰嫦等^[16]、高志强^[17]均对粒长进行了深入的研究,本研究定位到的 qLHR

- 12 - 1 与严长杰^[14]检测到的 RM101 - RM270 有重叠之处;粒宽是个很重要的性状,与多个性状都呈显著或极显著正相关。林荔辉^[15]、陈冰嫦等^[16]检测到了很多关于粒宽的 QTL,但未发现与本研究重合的位点。本研究共检测到 6 个控制整精米长/宽的 QTL,分别位于 3、6、7、8 和 12 号染色体上,其中位于第 7 染色体的 RM21072 ~ RM6885 和位于第 12 号染色体的 RM7102 ~ BX000510 - 91 对整精米长/宽影响较大,贡献率分别达到了 14.43%和17.75%,其余 4 个位点均是通过对整精米粒宽的影响,从而实现 对整精米长宽比的影响。控制整精米面积的 3 个位点,全部对粒宽具有影响,这也在分子层面解释了粒宽与籽粒面积呈极显著正相关的原因。由此可见,

影响籽粒面积和长宽比的因素主要是粒宽,粒长对这两个性状的影响较小。

Wan 等^[18]和 Liu 等^[19]分别检测到多个控制垩白米率和垩白度的 QTL,表型变异贡献率均在 23.70%以上,Li 等^[20]利用 Nipponbare/Kasalath 杂交组合所发展的 BIL 群体,也检测到 2 个控制垩白米率和垩白度的 QTL,表型变异贡献率均在超过 10%,但与本研究均无重合之处。本研究中共检测到 5 个控制透明度的 QTL,表型贡献率位于 16.5% ~ 23.1% 之间,与前人无重合之处。

由于稻米保鲜的需要,在加工过程中绝大多数的胚均被碾磨而损失掉。但随着加工及保鲜技术的发展和人们对营养品质的要求越来越高,对胚在稻米中的作用正在发生着改变。可以预见,稻米带胚率的研究将逐渐增加。由于前人对稻米带胚率的研究很少,本研究中检测到的 5 个 QTL 均未见报道,为最新发现的控制稻米带胚率的数量性状位点。

前人的研究多为常规种植条件下的分析和研究,而本实验是在半干旱的条件下进行的,因此更加接近缺水地区的栽培实际,对于半干旱地区的水稻遗传改良研究和应用具有更高的借鉴价值和指导意义。

致谢:感谢陈温福老师和华泽田老师在试验设计方面给予的悉心指导;感谢王芳、刘胜斌、肖艳云等人在试验过程中提供的帮助。

参 考 文 献:

[1] 胡桂仙,王建军,王小骊,等. 稻米加工品质检测评价技术的研究现状及展望[J]. 中国农学通报,2010,26(19):62-65.

[2] 杨 扬. 保胚碾米机研究[J]. 粮食科技与经济,2004,(1):43.

[3] 朱永义. 留胚米的营养、生产及食用方法[J]. 粮食与饲料工业,2011,(5):31-32.

[4] 全东兴,刘晓兵. 胚芽米(活米)的品质分析及其应用前景[J]. 种子世界,2001,(8):22.

[5] 韩丽晔. 在“营养”上做文章,胚芽米闯出大市场[J]. 农产品加工,2008,(1):44.

[6] 冯 楠,王杜春. 胚芽米在黑龙江省的推广价值与推广方略[J]. 黑龙江粮食,2006,(6):13-14.

[7] 许仁溥. 大米胚芽开发利用[J]. 粮食与油脂,2001,(10):6-8.

[8] 梅捍卫,罗利军,郭龙彪,等. 水稻加工品质数量性状基因座(QTL)分子定位研究[J]. 遗传学报,2002,29(9):791-797.

[9] Tan Y F, xing Y Z, Li J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in shanyou 63, an elite rice hybrid[J]. Theor Appl Genet, 2000,101:823-829.

[10] SePtiningsih E M, Prasetyono J, Lubis E, et al. Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*[J]. Theor Appl Genet, 2003,107:1419-1432.

[11] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature[J]. Rice Genet Newsl, 1997,14:11-13.

[12] Lander ES, Green P, Abrahamson J, et al. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic maps of experimental and natural populations[J]. Genomics, 1987,1(2):174-181.

[13] 张凤娟,张满良,朱水芳. 一种改进的水稻总 DNA 的快速提取方法[J]. 植物检疫,2004,(6):330-332.

[14] 严长杰,梁国华,陈 峰,等. 利用籼粳回交群体分析水稻粒形性状相关 QTL[J]. 遗传学报,2003,30(8):711-716.

[15] 林荔辉,吴为人. 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析[J]. 分子植物育种,2003,(3):337-342.

[16] 陈冰嫻,石英尧,崔金腾,等. 利用 BC2F2 高代回交群体定位水稻籽粒大小和形状 QTL[J]. 作物学报,2008,34(8):1299-1307.

[17] 高志强. 水稻遗传图谱构建及粒形和粒重 QTL 定位[R]. 北京:中国农科院,2011.

[18] Wan X Y, Wan J M, Weng J F, et al. Stability of QTL for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments[J]. Theor Appl Genet, 2004,110:1334-1346.

[19] Liu X L, Wan X, Ma X, et al. Dissecting the genetic basis for the effect of rice chalkiness, amylose content, protein content, and rapid viscosity analyzer profile characteristics on the eating quality of cooked rice using the chromosome segment substitution line population across eight environments[J]. Genome, 2011,54:64-80.

[20] Li Z F, Wan J M, Xia J F, et al. Mapping of quantitative trait loci controlling physico-chemical properties of rice grains (*Oryza sativa* L.)[J]. Breeding Science, 2003,53:209-215.