

DOI:10.3969/j.issn.1003-0972.2016.02.035

# 水稻垩白性状的遗传研究进展

彭波<sup>1a,b\*</sup>, 孙艳芳<sup>1a,b</sup>, 李琪瑞<sup>1a,b</sup>, 李丹<sup>1a,b</sup>, 庞瑞华<sup>1a,b</sup>,  
周棋赢<sup>1a,b</sup>, 宋晓华<sup>2</sup>, 李慧龙<sup>2</sup>, 宋世枝<sup>2\*</sup>

(1.信阳师范学院 a.生命科学学院;  
b.大别山农业生物资源保护与利用研究院,河南 信阳 464000;  
2. 信阳市农业科学院,河南 信阳 464000)

**摘要:**垩白性状是稻米最重要的品质性状之一,阐明水稻垩白性状的遗传机理十分重要.主要对水稻垩白的遗传基础、垩白数量性状位点(Quantitative trait loci, QTL)的定位及其垩白性状相关基因的分离与克隆进行了综述,并提出了相应的遗传改良措施,以期为优质水稻育种提供参考和借鉴.

**关键词:**水稻;垩白;遗传;QTL定位;基因克隆

**中图分类号:**S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1003-0972(2016)02-0304-09

## Progress in Genetic Research on Rice Chalkiness

PENG Bo<sup>1a,b\*</sup>, SUN Yanfang<sup>1a,b</sup>, LI Qirui<sup>1a,b</sup>, LI Dan<sup>1a,b</sup>, PANG Ruihua<sup>1a,b</sup>,  
ZHOU Qiyang<sup>1a,b</sup>, SONG Xiaohua<sup>2</sup>, LI Huilong<sup>2</sup>, SONG Shizhi<sup>2\*</sup>

(1a.College of Life Sciences;b.Institute for Conservation and Utilization of Dabie Mountains Agrobioresource,  
Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China;  
2. Xinyang Academy of Agricultural Science, Xinyang 464000, China)

**Abstract:** Grain chalkiness is one of the most important traits of grain qualities in rice, it is essential to dissect the genetic basis of grain chalkiness. The genetic studies of grain chalkiness, mapping and cloning of QTL and genes associated with chalkiness were mainly reviewed, and some genetic improvement strategies of grain chalkiness were put forward, which would provide useful references for high quality rice breeding.

**Key words:** rice; chalkiness; genetics; QTL mapping; gene clone

## 0 引言

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上最重要的粮食作物之一,并且有超过一半的世界人口以水稻为主食<sup>[1-2]</sup>,同时水稻也是作物研究中的一种模式植物<sup>[3-4]</sup>.由于世界人口的不断增多,以前的研究更多注重水稻产量的提高,而对于稻米的品质方面的研究重视不够,进而导致目前很多稻米的品质欠佳.随着生活水平的不断提高,人们对高品质粮食的需求也在不断增加<sup>[5-7]</sup>.然而水稻的品质是一个极其复杂的性状,国内外评价稻米品质好坏的理化指标基本相同,一般包括外观品质、研磨加工品质、营养品质

和蒸煮食味品质等四个主要方面<sup>[2,8]</sup>,其中,外观品质和蒸煮食味品质是最重要的稻米品质性状和评价指标<sup>[5]</sup>,因为绝大多数消费者都十分注重外观品质和蒸煮食味品质这两个性状.而外观品质主要由粒型(Grain shape or size)、透明度(Translucency)和垩白(Chalkiness)所决定<sup>[3,9]</sup>.

目前在种植水稻的国家或者地区,垩白是水稻生产和消费当中存在的一个主要问题之一<sup>[5,8]</sup>;在国内,超级杂交稻米优质率较低,存在高垩白率和高垩白度的问题,特别是南方地区的籼稻品种中,垩白也是一直阻碍着水稻品质提高的主要原因.垩白不但影响稻米的外观品质,而且影响稻米的研磨加

收稿日期:2015-08-27;修订日期:2016-01-09; \*通信联系人, E-mail: pengbo@xynu.edu.cn; E-mail: ssz669@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(U1404319);河南省高等学校重点科研项目(15A180059);河南省重点科技攻关项目(152102110100, 152102110036);河南省重大科技专项(121100110200);信阳师范学院青年科研基金重点项目(2014-QN-048);信阳师范学院高层次人才科研启动基金项目(0201430);信阳师范学院大学生科研基金项目(2014-DXS-140);信阳师范学院“南湖学者奖励计划”青年项目(2016056);大别山农业生物资源保护与利用研究院开放课题

作者简介:彭波(1980—),男,河南信阳人,讲师,博士,主要从事水稻分子遗传学研究.

工品质、蒸煮食味品质和营养品质<sup>[10-13]</sup>.垩白部位的淀粉在淀粉糊化时的起始温度、峰值温度和终结温度普遍要高于无垩白米粉<sup>[14-17]</sup>,并且发现垩白率与稻米的加工品质(特别是整精米率)、粒长、粒型呈显著性负相关,与粒宽呈显著正相关<sup>[17-18]</sup>.因此,垩白性状从很大程度上直接决定了稻米品质的好坏和价格的高低

垩白是灌浆期胚乳淀粉颗粒和蛋白质体因排列疏松而充气所形成的白色不透明部分<sup>[19]</sup>,垩白可能是光合产物积累过程中疏导途径不同造成营养物质积累速度不同而形成的.与无垩白稻米相比,有垩白稻米的直链淀粉和长链支链淀粉明显减少,而短链支链淀粉明显增多,进而形成松散的、圆的、小的淀粉颗粒<sup>[20]</sup>.垩白是衡量水稻外观品质优劣的重要指标,而我国水稻的稻米外观品质不容乐观,整体外观品质不高.因此,阐明水稻垩白性状的遗传基础具有重要意义.

## 1 水稻垩白性状的遗传基础

根据垩白在稻米中的位置不同,可以将垩白分为腹白(White belly)、心白(White core)和背白(White back).垩白可以用垩白率或者垩白面积来度量,即腹白率、心白率、背白率、腹白面积、心白面积和背白面积<sup>[6]</sup>.由于垩白这类胚乳性状的遗传可能受二倍体母体基因型或三倍体胚乳基因型控制,还有可能受两者共同控制,因此垩白性状遗传表现非常复杂.已有研究表明,稻米有垩白对于无垩白表现为显性,但也有无垩白对有垩白、低垩白对高垩白、小垩白对大垩白为显性或部分显性的报道<sup>[21]</sup>.垩白性状的遗传还具有母体效应、胚乳效应和细胞质效应,并且还受细胞质基因型的影响<sup>[22]</sup>.早期研究发现,种子直接加性效应、种子加性效应与环境互作的效应是影响水稻垩白性状的主要原因;也有可能母体效应和种子效应是控制垩白性状的主要因素,一定程度上还受到细胞质的影响.垩白率的遗传符合加性-显性模型,并且以显性效应为主,而腹白除了受微效多基因控制,还存在部分的显性效应.不同的研究小组对垩白性状的遗传基础研究结果有所差异:有研究指出垩白可能受一对或者多对遗传效应较大的主效基因控制;也有学者提出水稻垩白性状是受遗传效应较小的微效多基因控制<sup>[10-11,23]</sup>;垩白性状还有可能是受主效基因和微效多基因共同来控制<sup>[6]</sup>.目前的研究更倾向于垩白性状是一个受多基因共同控制的数量性状,存在

着加性效应和加性效应与环境的互作效应,并且受外界环境因素的影响<sup>[8,24]</sup>.例如高温诱导<sup>[5,25]</sup>,灌浆期的日平均温度、昼夜温差、日照长短、栽培措施等因素都会对水稻的垩白性状有影响<sup>[26-28]</sup>.

因此,水稻垩白性状主要受遗传因素的控制,是一个与其他外界环境因素相互作用的多基因系统.目前的进展主要是关于水稻垩白的理化性质和相关突变体基因的分离克隆和鉴定方面,分子水平的剖析在 QTL 的初步定位和精细定位方面进展较快<sup>[8,10-11,23,29-30]</sup>.那么,十分有必要从分子水平上进一步解析垩白这一重要的品质性状.

## 2 水稻垩白性状的 QTL 定位

以前的多数研究表明,水稻的垩白性状是一个复杂的数量性状,是受多基因共同控制,并且受环境因素的影响<sup>[8,18,24,31]</sup>.到目前为止在 Gramene 网站(<http://archive.gramene.org/ql/>),共有 82 个垩白性状相关的 QTLs 位点分布于水稻的 11 条染色体上(第 4 条染色体除外).这些 QTLs 位点的发掘,来源的作图群体涉及到 F<sub>2</sub> 群体、单双倍体(Doubled haploid, DH)群体、重组自交系(Recombinant inbred lines, RILs)群体、回交(Backcross)群体和染色体片段代换系(Chromosome segment substitution lines, CSSL)群体等多个遗传群体.前期对于垩白性状的研究,大多研究者并没有将其性状进一步的细分,或者使用单个遗传作图群体、群体单株数量偏少等原因导致最终的遗传图谱中的分子标记密度偏低,并且很多试验都是在特定的环境条件下进行的<sup>[29-30,32-38]</sup>.

近十几年来,随着水稻基因组测序的完成,功能基因组和分子标记的快速发展,大量影响水稻垩白性状的 QTLs 位点被发掘,甚至精细定位<sup>[8,39-42]</sup>.进一步分析发现,多数垩白性状的遗传研究停留在 QTLs 的初步定位(表 1)和少量的精细定位上面.He 等<sup>[41]</sup>利用一个单双倍(DH)遗传群体,在第 3 和第 8 染色体分别定位到一个控制垩白率的 QTLs 位点.Tan 等<sup>[42]</sup>采用重组自交系(RIL)群体和汕优 63 的 F<sub>2:3</sub> 群体,共定位到 9 个控制垩白的 QTLs 位点.其中位于第 5 染色体控制垩白率的主效 QTLs *qCH5*,在另外的一个 DH 群体和 RIL 群体中依然可以检测到<sup>[34,43]</sup>(表 1),近期,这个主效 QTLs 位点利用图位克隆的方法已经成功克隆,我们命名为 *Chalk5*<sup>[18]</sup>.Li 等<sup>[44]</sup>利用 V20A × Glaberrima BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 群体在第 12 染色体 RM5568-

RM453 区段定位到一个控制水稻垩白率的效应较大的 QTL *qPGWC-12*, 该位点在另外的多个遗传定位群体(渗入系群体和 DH 群体等)中也能够检测到<sup>[45]</sup>. Wan 等<sup>[30]</sup>使用重组自交系衍生的染色体片段代换系(CSSL)群体, 在 8 个不同的试验环境中, 有 4 个位点在两年的试验中都可以被检测到. Zhou 等<sup>[46]</sup>使用 9311 和培矮 64S 构建的染色体片段代换系(CSSL)群体, 在水稻的第 6 和第 7 染色体分别检测到一个控制水稻垩白率的 QTL 位点(*qPGWC-6* 和 *qPGWC-7*), 其中 *qPGWC-7* 最终被精细定位到一个只有 44 kb 的范围内(表 1). Qin 等<sup>[47]</sup>利用一个 DH 遗传群体, 检测到 2 个遗传效应较大主效 QTLs 位点, 进一步探究发现 QTLs 具有加性效应, 并且 QTLs 彼此之间存在相互作用(表 1). Guo 等<sup>[48]</sup>采用一个籼稻和粳稻重组自交系衍生的染色体片段代换系(CSSL)群体, 在第 8 染色体上面检测到一个控制稻米垩白率的 QTL 位点, 最终将其精细定位到 140 kb 的范围内(表 1). Liu 等<sup>[49]</sup>在 RIL 遗传群体中检测到 3 个遗传效应较大的 QTL 位点, 它们分别位于第 5、8 和 10 染色体上, 可以解释垩白率表型变异的 50.8%. 近期, 笔者利用 5 个遗传作图群体(包括 2 个 HD 群体, 3 个 RIL 群体)在两个不同的环境中共检测到 79 个 QTLs 位点, 这些 QTLs 位点几乎包含了之

前报道的位点, 它们分布于水稻的 12 条染色体上面<sup>[8]</sup>(表 1). 这 79 个 QTLs 位点控制的性状包括垩白率、心白率、腹白率、垩白面积、心白面积和腹白面积, 有的 QTL 控制单一的腹白、心白或者背白性状(如位于第 9 染色体短臂上的 MRG6094 ~ MR685 区间, 控制四个垩白表型性状), 但是也有一个 QTL 位点控制单一的垩白性状(表 1). 进一步整合分析发现, 这些 QTLs 位点主要存在于 36 个区域, 其中 21 个区域包括 64 个 QTLs 位点并形成 QTLs 族, 并且控制垩白性状的 QTLs 族在武汉和海南两地多年都能够检测到: 71.4% 的 QTLs 族能够在两个或者多个群体中检测到, 36.1% 的 QTLs 位点在不同的环境当中可以检测到<sup>[8]</sup>(表 1). 如表 1 所示, 不同的研究小组利用不同的遗传群体, 已经鉴定到多个控制垩白率、垩白面积、心白率、腹白率、心白面积和腹白面积等垩白性状的 QTLs 位点, 这些 QTLs 位点分布于水稻的 12 条染色体上面. 这些 QTLs 位点有的控制单一的垩白表型性状, 有的则多个垩白性状受同一个 QTL 位点控制, 例如位于第 6 染色体 *waxy* 基因附近的位点, 同时控制垩白率、腹白率和心白率等多个垩白性状(表 1). 总之, 这些研究结果说明垩白性状主要受遗传控制的.

表 1 水稻垩白相关性状的 QTLs  
Tab. 1 Chalkiness related QTLs in rice

| 性状                 | QTLs            | 染色体 | 区间                       | 群体                     | 组合名称                    | 参考文献      |
|--------------------|-----------------|-----|--------------------------|------------------------|-------------------------|-----------|
| 垩白率                | <i>qPGWC-1</i>  | 1   | C61-R753                 | F <sub>2,3</sub>       | Zhenshan97/Minghui63    | [46]      |
| Chalkiness<br>rate | <i>qPGC1.1</i>  | 1   | 1021-1024                | DH                     | Samgang/Nagdong         | [30]      |
|                    | <i>qPGWC-1a</i> | 1   | R210-C1211               | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35]      |
|                    | <i>qPGWC-1b</i> | 1   | C2340-C1370              | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30]      |
|                    | <i>qCR2-N</i>   | 2   | RM183-RM526              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]       |
|                    | <i>qCR2-W</i>   | 2   | RM263-RM221              | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]       |
|                    | <i>qPGWC-3</i>  | 3   | C63-C563                 | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35]      |
|                    | <i>qCR4-W</i>   | 4   | RM335-MRG5943            | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]       |
|                    | <i>qJPGC-5</i>  | 5   | RM289-RM3437             | RIL                    | Koshihikari/C602        | [48]      |
|                    | <i>qPGWC-5a</i> | 5   | RG360-C734a              | F <sub>2,3</sub> ; RIL | Zhenshan97/Minghui63    | [42] [46] |
|                    | <i>qPGWC-5b</i> | 5   | RG528-C1447              | F <sub>2,3</sub>       | Zhenshan97/Minghui63    | [42] [46] |
|                    | <i>qCR5-H</i>   | 5   | RM574-MRG0089            | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]       |
|                    | <i>qCR5-D</i>   | 5   | MRG5972-RM480            | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]       |
|                    | <i>qPGWC-5c</i> | 5   | R830-R3166               | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35]      |
|                    | <i>qPGWC-6</i>  | 6   | RM190                    | CSSL                   | 9311/PA64S              | [29]      |
|                    |                 | 6   | R1952-C226               | F <sub>2,3</sub>       | Zhenshan97/Minghui63    | [46]      |
|                    | <i>qCR6-H</i>   | 6   | RM435-RM170( <i>wx</i> ) | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]       |
|                    | <i>qCR6-1N</i>  | 6   | RM527- MRG2498           | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]       |
|                    | <i>qPGWC-6a</i> | 6   | R1962-C191B              | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35]      |

续表 1

| 性状         | QTLs             | 染色体 | 区间                       | 群体                     | 组合名称                    | 参考文献 |
|------------|------------------|-----|--------------------------|------------------------|-------------------------|------|
|            | <i>qPGWC-6b</i>  | 6   | Wx-C226                  | F <sub>2,3</sub> ; RIL | Zhenshan97/Minghui63    | [42] |
|            | <i>qPGWC-6c</i>  | 6   | C2147-C1478              | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qPGWC-7</i>   | 7   | Indel14-Indel13          | CSSL                   | 9311/PA64S              | [29] |
|            | <i>qPGC7.1</i>   | 7   | 7038-7024                | DH                     | Samgang/Nagdong         | [30] |
|            | <i>qCR7-W</i>    | 7   | RM82-RM125               | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|            | <i>qPGWC-7a</i>  | 7   | R1245-R1789              | RIL                    | Zhenshan97/Minghui63    | [42] |
|            | <i>qPGWC-8</i>   | 8   | G8-7-G8-9                | CSSL                   | Asominori/IR24          | [45] |
|            |                  | 8   | G187-RZ66                | DH                     | ZYQ8/JX17               | [47] |
|            | <i>qJPGC-8</i>   | 8   | RM447-RM281              | RIL                    | Koshihikari/C602        | [48] |
|            | <i>qPGWC-8a</i>  | 8   | R727-C347                | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qPGWC-8b</i>  | 8   | G1149-R727               | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30] |
|            | <i>qCR9-W</i>    | 9   | RM296-RM285              | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|            | <i>qCR9-D</i>    | 9   | RM159-RM524              | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|            | <i>qPGWC-9</i>   | 9   | XNbp36-XNpb103           | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30] |
|            | <i>qPGWC-10</i>  | 10  | R2625-C223               | F <sub>2,3</sub>       | Zhenshan97/Minghui63    | [46] |
|            | <i>qJPGC-10</i>  | 10  | RM1873-68923-7           | RIL                    | Koshihikari/C602        | [48] |
|            | <i>qCR12-H</i>   | 12  | MRG2483-RM20A            | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
|            | <i>qPGWC-12</i>  | 12  | CT462-RG574              | DH                     | ZYQ8/JX17               | [47] |
|            | <i>qPGWC-12a</i> | 12  | C1336-R642               | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
| 垩白面积       | <i>qCA1-H</i>    | 1   | RM577-RM23               | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| Chalkiness | <i>qCA1-N</i>    | 1   | RM488-RM246              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
| area       | <i>qACE-1</i>    | 1   | C1211-C955               | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qACE-2</i>    | 2   | G1340-R459               | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30] |
|            | <i>qCA3-1N</i>   | 3   | RM545-RM517              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qCA3-2N</i>   | 3   | RM468-RM570              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qACE-3</i>    | 3   | C1488-C63                | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qCA3-W</i>    | 3   | MRG2803-RM282            | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|            | <i>qCA5.1</i>    | 5   | 5042-Aem440              | DH                     | Samgang/Nagdong         | [30] |
|            | <i>qACE-5</i>    | 5   | R372-R1436               | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qACE-6</i>    | 6   | R2147-C1478              | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
|            | <i>qCA6-H</i>    | 6   | RM170( <i>wx</i> )-RM589 | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
|            | <i>qCA6-W</i>    | 6   | RM190-RM510              | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|            | <i>qCA6-D</i>    | 6   | RM276-RM549              | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|            | <i>qCA6-1N</i>   | 6   | RM190-RM587              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qCA6-2N</i>   | 6   | RM585-RM557              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qCA6-3N</i>   | 6   | MRG2498-RM454            | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qACE-8</i>    | 8   | G1149-R727               | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30] |
|            | <i>qACE-9</i>    | 9   | XNbp36-XNpb103           | CSSL                   | Asominori/IR24          | [30] |
|            | <i>qCA9-H</i>    | 9   | RM278-RM553              | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
|            | <i>qCA9-W</i>    | 9   | RM285-MRG6094            | DH                     | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|            | <i>qCA7-N</i>    | 9   | RM296-RM321              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qCA8-N</i>    | 11  | RM332-RM167              | RIL                    | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|            | <i>qACE-12</i>   | 12  | R2078-G2140              | BIL                    | Nipponbare/Kasalath     | [35] |
| 心白率        | <i>qWCR8-H</i>   | 8   | RM310-RM126              | DH                     | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| White core | <i>qWCR1-D</i>   | 1   | MRG5464-MRG2148          | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
| rate       | <i>qWCR3-D</i>   | 3   | RM203-RM422              | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|            | <i>qWCR6-D</i>   | 6   | MX21-RM585               | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|            | <i>qWCR7-D</i>   | 7   | RM445-RM418              | RIL                    | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |

续表 1

| 性状          | QTLs            | 染色体 | 区间                        | 群体  | 组合名称                    | 参考文献 |
|-------------|-----------------|-----|---------------------------|-----|-------------------------|------|
|             | <i>qWCR12-D</i> | 12  | RM235-RM17                | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWCR6-N</i>  | 6   | MRG2498-RM454             | RIL | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|             | <i>qWCR3-1W</i> | 3   | RM36-MRG0002              | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR3-2W</i> | 3   | RM130-RM570               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR4-1W</i> | 4   | RM335-MRG5943             | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR4-2W</i> | 4   | RM142-RM177               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR4-3W</i> | 4   | RM252-RM241               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR8-W</i>  | 8   | RM80-RM149                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCR9-W</i>  | 9   | RM285-MRG6094             | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
| 腹白率         | <i>qWBR3-H</i>  | 3   | MRG2538-RM426             | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| White belly | <i>qWBR5-H</i>  | 5   | MRG0089-RM289             | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| rate        | <i>qWBR8-H</i>  | 8   | RM210-RM483               | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
|             | <i>qWBR9-D</i>  | 9   | RM159-RM524               | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBR1-N</i>  | 1   | RM490-RM600               | RIL | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|             | <i>qWBR8-N</i>  | 8   | RM264-RM477               | RIL | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|             | <i>qWBR12-N</i> | 12  | RM101-RM519               | RIL | Zhenshan97B/Nanyangzhan | [8]  |
|             | <i>qWBR1-1W</i> | 1   | RM84-RM283                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBR1-2W</i> | 1   | RM129-RM9                 | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBR5-W</i>  | 5   | RM87-RM334                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBR8-W</i>  | 8   | RM152-RM38                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBR9-W</i>  | 9   | RM296-RM285               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBR11-W</i> | 11  | RM536-RM287               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
| 心白面积        | <i>qWCA8-H</i>  | 8   | RM483-RM339               | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| White core  | <i>qWCA9-H</i>  | 9   | RM160-RM328               | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| area        | <i>qWCA7-D</i>  | 7   | RM478-MRG4499             | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWCA1-W</i>  | 1   | RM259-RM312               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWCA4-W</i>  | 4   | RM335-MRG5943             | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
| 腹白面积        | <i>qWBA5-H</i>  | 5   | MRG0089-RM289             | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| White belly | <i>qWBA6-H</i>  | 6   | RM589-MX21 ( <i>w.x</i> ) | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
| area        | <i>qWBA12-H</i> | 12  | RM20A-RM179               | DH  | Zhenshan 97B/H94        | [8]  |
|             | <i>qWBA3-D</i>  | 3   | RM251-RM282               | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBA5-D</i>  | 5   | RM39-RM164                | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBA8-D</i>  | 8   | RM433-RM447               | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBA11-D</i> | 11  | RM286-RM20B               | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBA12-D</i> | 12  | RM235-RM17                | RIL | Zhenshan97B/Delong 208  | [8]  |
|             | <i>qWBA1-W</i>  | 1   | RM84-RM283                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBA7-W</i>  | 7   | RM505-RM18                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBA8-W</i>  | 8   | RM210-RM80                | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |
|             | <i>qWBA11-W</i> | 11  | RM536-RM287               | DH  | Zhenshan97B/Wuyujing 2  | [8]  |

这些已经检测到的 QTLs 位点为今后精细定位一些重要的 QTLs 位点、克隆相应的 QTLs 基因、利用分子标记辅助选择育种或者设计育种奠定了坚实的基础,可是迄今为止,这些 QTLs 位点被精细定位的报道还比较少.Zhou 等<sup>[46]</sup>使用其中的一个染色体片段代换系 C51 与轮回亲本 9311 回交,通过构建次级分离群体,将 *qPGWC-7* 精细定位到 44 kb 的区间.Guo 等<sup>[48]</sup>利用一个 BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub> 次级分离

群体,将 *qPGWC-8* 精细定位到第 8 染色体的 8G-7 和 8G-9 之间约 140 kb 区间以内.Li 等<sup>[18]</sup>通过构建两个回交群体,将第 5 染色体上面的一个微效 QTLs 精细定位到 C181 和 C35 两个分子标记之间约 16.8 kb 的区域,最终将其分离克隆,命名为 *Chalk5*.以上这些研究为今后的分子标记辅助选择育种、重要 QTLs 的精细定位乃至基因的克隆与功能研究铺平道路,进而改良稻米的品质.

### 3 水稻垩白性状相关基因的克隆

水稻垩白性状 QTLs 定位的研究,为水稻垩白相关基因的克隆与功能分析提供良好的基础。随着分子标记和水稻功能基因组的快速发展,各研究小组利用不同的遗传群体,克隆了许多与垩白性状相关的 QTLs 或者基因。目前,利用自然变异克隆的垩白基因有 *GW2*、*Chalk5* 和 *GL7*,与垩白性状相关的其余基因的克隆均是通过突变体来完成。*GW2* 是位于第 2 染色体上面编码 E3 泛素连接酶的一个主效 QTLs 基因,它在增加粒重和粒宽的同时,还引起了稻米垩白率的增加<sup>[50]</sup>。*Chalk5* 是一个胚乳特异表达的控制腹白率的正调控因子,位于第 5 染色体上面编码一个液泡上的转运质子的焦磷酸酶的主效 QTLs 基因,它对腹白率、整精米率、蛋白质含量和其他的品质性状及其产量都具有普遍的影响。因此,*Chalk5* 基因具有一因多效的作用<sup>[18]</sup>。*GL7* 位点发生了 17.1-kb 的 DNA 大片段串联重复,进而基因组结构变异导致 *GL7* 基因表达量的上升,同时还引起了其临近的负调控因子表达的下调,引起粒长增加和垩白率降低,从而可以改善稻米外观品质<sup>[51]</sup>。*Os-PPDKB* 是位于第 5 染色体上面编码丙酮酸磷酸双激酶的一个基因,该基因的的敲除突变即 *flo4* 突变体,这种水稻的胚乳是白色粉状的,但胚乳外部还是正常的粉状胚乳<sup>[52]</sup>。利用 *Tosl7* 突变体库鉴定并分离了一个胚乳粉质的 *flo5* 突变体,它编码一个淀粉合成酶 *SSIIIa*,负责支链淀粉 B2-B4 链和超长链的延伸。*flo5* 突变体的支链淀粉的长链减少,稻米心白明显增加,伴随着粒重显著降低<sup>[53-54]</sup>。*GIF1* 是位于第 4 染色体上面编码一个细胞壁转化酶的基因,负责谷粒充实早期的碳水化合物的分配与转化,该基因的突变可以显著增加种子的垩白率和垩白度<sup>[55]</sup>;进一步研究发现 *GIF1* 基因在水稻的长期驯化的进程中经历了一次选择<sup>[56]</sup>。利用化学诱变技术鉴定的 *ms-h* 是一个同时影响雄性不育和垩白性状的基因,该基因编码 UDP 葡萄糖焦磷酸酶,*ms-h* 突变体中有垩白性状的出现<sup>[38]</sup>。*OsRab5a* 编码一个小分子 GTP 酶,对水稻胚乳细胞器内膜的形成及其在储藏蛋白的转运过程中发挥重要的功能<sup>[57]</sup>。利用 MNU 化学诱变的方法筛选到 *flo2* 突变体,该突变体有白色的粉质胚乳,*FLO2* 基因主要是通过积累胚乳储藏物质来调控稻米垩白品质<sup>[58]</sup>。以上这些基因的分离克隆,为今后垩白性状的遗传改良、优质水稻新品种的培育提供宝贵的基因资源。

### 4 水稻垩白性状的遗传改良

水稻垩白是由多个 QTLs 控制的复杂数量性状,并且垩白性状还会受到环境的影响<sup>[8,59]</sup>。在传统水稻遗传育种进程中,往往只针对垩白性状表型进行选择,但是垩白性状的测量比较麻烦,进而导致垩白性状的遗传改良进展缓慢,造成当前优质高产稻米育种中垩白性状最难突破的困境。目前,垩白性状的研究进展主要是在垩白理化性质描述和相关突变体基因的鉴定上,而对水稻垩白的自然变异研究大多停留在 QTLs 的初步定位和少量的精细定位上,仅有三个控制垩白的 QTLs 基因(*GW2*、*GL7* 和 *Chalk5*)得到分离克隆<sup>[18,50,51]</sup>。那么,针对已经检测到的控制垩白性状的 QTLs 位点,使用分子标记辅助选择是一种很有效的垩白性状遗传改良的手段:利用与垩白 QTLs 紧密连锁的分子标记直接针对基因进行选择,可以大大提高筛选效率,加快遗传育种的进程<sup>[60]</sup>。然而,在过去的 15 年的时间里,有许多不同的研究小组利用不同的作图群体检测到大量关于垩白性状的 QTLs 位点<sup>[8,10,25,29,34,39-49]</sup>,然而控制垩白性状的 QTLs 位点的检测大多是在单一环境条件下进行的,有必要鉴定到在不同水稻遗传群体、多年、多地点、不同环境下稳定表达的垩白 QTLs 位点,再将这些 QTLs 位点进一步整合,最终进行分子标记辅助选择育种。笔者曾利用 5 个做图群体在 2 个不同的环境中共检测到 79 个控制垩白性状的 QTLs 位点,它们分别分布在水稻的 12 条染色体上面,并且在后续重新构建的遗传群体中进一步证实,很多控制垩白的 QTLs 位点可以在不同的环境和群体中反复检测到,即之前利用 5 个群体整合后得到的 QTLs 位点具有遗传的稳定性和可靠性<sup>[8]</sup>。针对这些稳定的 QTLs 位点,一方面可以进一步的进行精细定位乃至相关基因的分离、克隆,明确其垩白性状形成的分子机理及其遗传调控网络,为低垩白优质水稻的遗传育种提供理论基础;另一方面能够利用分子标记辅助选择育种,或者聚合不同有利等位基因位点,同时剔除增加垩白性状的等位基因位点,针对垩白性状进行分子设计育种,将能够明显降低垩白性状表现,进而极大地提高育种效率,缩短培育无垩白的优良新品种所需的时间。

针对已经精细定位的 QTLs 位点和三个控制垩白的 QTLs 基因,除了可以利用上述分子标记辅助选择育种或者基因聚合之外,还能够使用转基因技术的策略来遗传改良水稻的垩白品质。目前,水稻

垩白性状相关基因(除了 *GW2*、*GL7* 和 *Chalk5*) 的分离、克隆几乎都是来源于水稻的突变体的研究成果。然而,这些突变体往往表现出垩白率较高或者垩白面积较大的表型,在大田遗传育种实践过程中水稻育种专家利用这些基因会很困难。不管通过那种策略得到的基因,最后都会为稻米品质遗传改良提供宝贵的基因资源,还将为水稻品质遗传改良提供指导意义。转基因育种通过遗传工程的手段,可以实现特定优良基因的定向转移,进而有效地使不同物种之间或者远源物种间优良基因的转移。例如,籼稻腹白率的遗传多样性是由于 *Chalk5* mRNA 水平的差异引起的<sup>[18]</sup>,那么可以利用 RNAi 或者 Anti-sense RNA 等转基因技术来抑制籼稻品种中 *Chalk5* mRNA 水平的表达,进而改良籼稻的垩白性状,提高稻米的品质。

## 5 展望

垩白是水稻最重要的品质性状之一,垩白性状和直链淀粉含量之间存在明显的正相关。即稻米中直链淀粉含量越高,那么越容易出现垩白或者垩白率越高。并且垩白对稻米的外观品质、研磨加工品质、营养品质、蒸煮和食味品质等多个品质性状都有重要地影响作用。因此,水稻垩白性状基本上决定了稻米品质和市场价格的 高低。然而垩白是一个受多位点控制的数量性状,在水稻基因组中存在多个 QTLs 位点控制或者影响垩白这一性状;此外,垩白还受外界环境因素的影响。因此,垩白性状的发生显然是一个复杂的过程,而且垩白的形成可能还会涉

及到水稻植株内“源”、“库”和“流”三者之间的关系,如果三者之中的任何一个发生变化或者它们关系的不协调都有可能 导致或者增加稻米中垩白性状的形 成。利用不同的遗传群体和多种统计分析方法进行 QTLs 定位这一策略能够评估群体中是否存在控制垩白性状的 QTLs 位点,以及 QTLs 的效应和它们之间的相互作用,进而针对垩白性状进行分子设计育种来遗传改良稻米的外观品质性状;针对那些在多个群体、多个环境、多年试验中都稳定的垩白 QTLs 位点,可以进行精细定位乃至基因的分离克隆,最终对垩白这一复杂的数量性状的遗传基础进行深入解析。

突飞猛进的水稻功能基因组和生物技术,极大地促进了人们对控制垩白性状的 QTLs 位点或者相关基因的研究,将会有越来越多有利于垩白 QTLs 位点或者基因被挖掘。那么,水稻垩白性状的遗传机理、分子调控代谢网络将会逐渐清晰,这为利用分子标记辅助选择、基因聚合和转基因技术策略来进行分子遗传育种提供了坚实的理论基础。今后的水稻育种学家可以利用传统的杂交、回交等常规育种策略,结合现代 的分子标记辅助选择育种、全基因组选育或者分子设计育种策略,实现垩白有利基因或者 QTLs 位点的转移与聚合,加快水稻垩白性状的遗传改良;还可以通过遗传工程的手段,利用转基因技术将来源于远源物种(例如野生稻)或者非水稻体内(例如玉米、小麦)的优良基因直接转移到现有的水稻品种中,进而快速改良水稻的垩白性状,提高现有稻米的品质。

## 参考文献:

- [1] KIM J, KIM B, LEE J, et al. Protein content and composition of waxy rice grains [J]. Pakistan Journal of Botany, 2013, 45(1): 151-156.
- [2] TIAN Z X, QIAN Q, LIU Q Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(51): 21760-21765.
- [3] ZHANG Q F. Strategies for developing Green Super Rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(42): 16402-16409.
- [4] ZHANG Q F, LI J Y, XUE Y B, et al. Rice 2020: A call for an international coordinated effort in rice functional genomics [J]. Molecular Plant, 2008, 1(5): 715-719.
- [5] FITZGERALD M A, MCCOUCH S R, HALL R D. Not just a grain of rice: the quest for quality [J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(3): 133-139.
- [6] CHENG S H, ZHUANG J Y, FAN Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticated in China [J]. Annals of Botany, 2007, 100(5): 959-966.
- [7] PENG B, KONG H L, LI Y B, et al. OsAAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice [J]. Nature Communications, 2014, 5: 4847.
- [8] PENG B, WANG L Q, FAN C C, et al. Comparative mapping of chalkiness components in rice using five populations across two environments [J]. BMC Genetics, 2014, 15(1): 1-14.
- [9] WAN X Y, WENG J F, ZHAI H Q, et al. Quantitative trait loci (QTL) analysis for rice grain width and fine mapping of an

- identified QTL allele *gw-5* in a recombination hotspot region on Chromosome 5 [J]. *Genetics*, 2008, 179(4): 2239-2252.
- [10] ZHENG L N, ZHANG W W, LIU S J, et al. Genetic relationship between grain chalkiness, protein content, and paste viscosity properties in a backcross inbred population of rice [J]. *Journal of Cereal Science*, 2012, 56(2): 153-160.
- [11] LIU X L, WAN X Y, MA X D, 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(1): 64-80.
- [12] YOSHIOKA Y, IWATA H, TABATA M, et al. Chalkiness in rice: potential for evaluation with image analysis [J]. *Crop Science*, 2007, 47(5): 2113-2120.
- [13] SHEN X P, SHEN X Y, GU L, et al. Effect of seeding time on chalkiness of liangyoupeijiu in Jiangsu rice growing areas at different latitudes [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, 21(3): 677-680.
- [14] LISLE A J, MARTIN M, Fitzgerald M A. Chalky and translucent rice grains differ in starch composition and structure and cooking properties [J]. *Cereal Chemistry*, 2000, 77(5): 627-632.
- [15] SINGH N, SODHI N, KAUR M, et al. Physico-chemical, morphological, thermal, cooking and textural properties of chalky and translucent rice kernels [J]. *Food Chemistry*, 2003, 82(3): 433-439.
- [16] CHENG F M, ZHONG L J, WANG F, et al. Differences in cooking and eating properties between chalky and translucent parts in rice grains [J]. *Food Chemistry*, 2005, 90(1-2): 39-46.
- [17] ZHOU L J, JIANG L, ZHAI H Q, et al. Current status and strategies for improvement of rice grain chalkiness [J]. *Hereditas*, 2009, 31(6): 563-572.
- [18] LI Y B, FAN C C, XING Y Z, et al. *Chalk5* encodes a vacuolar H<sup>+</sup>-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice [J]. *Nature Genetics*, 2014, 46(4): 389-404.
- [19] SHI C H, WU J G, LOU X J, et al. Genetic analysis of transparency and chalkiness area at different filling stages of rice (*Oryza sativa* L) [J]. *Field Crops Research*, 2002, 76(1): 1-9.
- [20] PATINDOL J, WANG Y J. Fine structures and physicochemical properties of starches from chalky and translucent rice kernels [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2003, 51(9): 2777-2784.
- [21] KOU Y C, LIU C. Inheritance of chalkiness of rice endosperm [J]. *Journal of Agricultural Research of China*, 1986, 35(2): 129-138.
- [22] SHI C H, WU, J G, LOU X B, et al. Genetic analysis of transparency and chalkiness area at different filling stages of rice (*Oryza sativa* L) [J]. *Field Crops Research*, 2002, 76(1): 1-9.
- [23] MEI D Y, ZHU Y J, YU Y H, et al. Quantitative trait loci for grain chalkiness and endosperm transparency detected in three recombinant inbred line populations of *Indica* rice [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(1): 1-11.
- [24] TSUKAGUCHI T, LIDA Y. Effects of assimilate supply and high temperature during grain-filling period on the occurrence of various types of chalky kernel in rice plants (*Oryza sativa* L) [J]. *Plant Production Science*, 2008, 11(2): 203-210.
- [25] WANG Z M, LI H X, LIU X F, et al. Reduction of pyruvate orthophosphate dikinase activity is associated with high temperature-induced chalkiness in rice grains [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 89: 76-84.
- [26] HASHIMOTO Z, MORI N, KAWAMURA M, et al. Genetic diversity and phylogeny of Japanese sake-brewing rice as revealed by AFLP and nuclear and chloroplast SSR markers [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(8): 1586-1596.
- [27] TAMAKI M, KURITA S, TOYOMARU M, et al. Difference in the physical properties of white-core and non-white-core kernels of the rice varieties for sake brewing is unrelated to starch properties [J]. *Plant Production Science*, 2006, 9(1): 78-82.
- [28] KAMARA J, HOSHINO M, SATOH Y, et al. Japanese sake-brewing rice cultivars show high levels of globulin-like protein and a chloroplast stromal HSP70 [J]. *Crop Science*, 2009, 49(6): 2198-2206.
- [29] YAMAKAWA H, EBITANI T, TERAOKA T. Comparison between locations of QTLs for grain chalkiness and genes responsive to high temperature during grain filling on the rice chromosome map [J]. *Breeding Science*, 2008, 58(3): 337-343.
- [30] WAN X Y, WAN J M, WENG J, et al. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110(7): 1334-1346.
- [31] PENG S, HUANG J, SHEEHY J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(27): 9971-9975.
- [32] KEPIRO J L, MCCLUNG A M, CHEN M H, et al. Mapping QTLs for milling yield and grain characteristics in a tropical japonica long grain cross [J]. *Journal of Cereal Science*, 2008, 48(2): 477-485.
- [33] YANG J C, CHANG E H, TANG C, et al. Relationships of ethylene evolution rate and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid concentration in grains during filling period with appearance quality of rice [J]. *Rice Science*, 2007, 14(1): 33-41.
- [34] YOSHIDA S, LKEGAMI K, KUZE J, et al. QTL analysis for plant and grain characters of sake-brewing rice using a doubled haploid population [J]. *Breeding Science*, 2002, 52(4): 309-317.



- [35] LI Z F, WAN J M, XIA J F, et al. Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L) [J]. Acta Agriculture Sinica, 2003, 30(3): 251-259.
- [36] KOH H J, HEU M H. Agronomic characteristics of a mutant for genic male sterility-chalky endosperm and its utilization on F<sub>1</sub> hybrid breeding system in rice [J]. Korean Journal of Crop Science, 1995, 40(6): 684-696.
- [37] KOH H J, SON Y H, HEU M H, et al. Molecular mapping of a new genic male-sterility gene causing chalky endosperm in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Euphytica, 1999, 106(1): 57-62.
- [38] WOO M O, HAM T H, JI H S. Inactivation of the *UGPase1* gene causes genic male sterility and endosperm chalkiness in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Plant Journal, 2008, 54(2): 190-204.
- [39] KOBAYASHI A, GENLIANG B, SHENGHAI Y, et al. Detection of quantitative trait loci for white-back and basal-white kernels under high temperature stress in *japonica* rice varieties [J]. Breeding Science, 2007, 57(2): 107-116.
- [40] OHSAWA R, IIDA Y, HIRABAYASHI H, et al. Mapping of quantitative trait loci for the occurrence of white-back kernels associated with high temperatures during the ripening period of rice (*Oryza sativa* L) [J]. Breeding Science, 2007, 57(1): 47-52.
- [41] HE Y Q, YANG J, XU C G, et al. Genetic bases of instability of male sterility and fertility reversibility in photoperiod-sensitive genic male-sterile rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(3/4): 683-693.
- [42] 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]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101(5/6): 823-829.
- [43] CHEN H M, ZHAO Z G, JIANG L, et al. Molecular genetic analysis on percentage of grains with chalkiness in rice (*Oryza sativa* L) [J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10 (36): 6891-6908.
- [44] LI J M, XIAO J H, GRANDILLO S. QTL detection for grain quality traits using an interspecific backcross population derived from cultivated Asian (*O sativa* L) and African (*O glaberrima* S) rice [J]. Genome, 2004, 47(4): 697-704.
- [45] HE P, LI S G, QIAN Q, et al. Genetic analysis of rice grain quality [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98(3/4): 502-508.
- [46] ZHOU L J, CHEN L M, JIANG L, et al. Fine mapping of the grain chalkiness QTL qGWC-7 in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(3): 581-590.
- [47] QIN Y, KIN S, SOHN J. Genetic analysis and QTL mapping for grain chalkiness characteristics of brown rice (*Oryza sativa* L) [J]. Genes Genome, 2009, 31(2):155-164.
- [48] GUO T, LIU X L, WAN X Y, et al. Identification of a stable quantitative trait locus for percentage grains with white chalkiness in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(8): 598-607.
- [49] LIU X, WANG Y, WANG S W. QTL analysis of percentage of gains with chalkiness in japonica rice (*Oryza sativa* L) [J]. Genetics and Molecular Research, 2012, 11(1): 717-724.
- [50] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase [J]. Nature Genetics, 2007, 39(5): 623-630.
- [51] WANG X X, XIONG G S, HU J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice [J]. Nature Genetics, 2015, 47(8): 944-948.
- [52] KANG H G, PARK S, MATSUOKA M, et al. White-core endosperm floury endosperm-4 in rice is generated by knockout mutations in the C-type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*) [J]. Plant Journal, 2005, 42(6): 901-911.
- [53] FUJITA N, YOSHIDA M, KONDO T, et al. Characterization of *SSIIIa*-deficient mutants of rice: the function of *SSIIIa* and pleiotropic effects by *SSIIIa* deficiency in the rice endosperm [J]. Plant Physiology, 2007, 144(4): 2009-2023.
- [54] RYOO N, YU C, PARK C S, et al. Knockout of a starch synthase gene *OsSSIIIa/Flo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L) [J]. Plant Cell Reports, 2007, 26(7): 1083-1095.
- [55] WANG E T, WANG J J, ZHU X D, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40(11): 1370-1374.
- [56] WANG E T, XU X, ZHANG L, et al. Duplication and independent selection of cell-wall invertase genes *GIF1* and *OsCINI* during rice evolution and domestication [J]. BMC Evolutionary Biology, 2010, 10(1): 108.
- [57] WANG Y H, REN Y L, LIU X, et al. *OsRab5a* regulates endomembrane organization and storage protein trafficking in rice endosperm cells [J]. Plant Journal, 2010, 64(5): 812-824.
- [58] SHE K C, KUSANO H, KOIZUMI K, et al. A novel factor *FLOURY ENDOSPERM2* is involved in regulation of rice grain size and starch quality [J]. Plant Cell, 2010, 22(10): 3280-3294.
- [59] CHEN Y, WANG M, OUWERKERK P B F. Molecular and environmental factors determining grain quality in rice [J]. Food Energy Security, 2012, 1(2): 111-132.
- [60] VARSHNEV R K, GRANERL A, SORRELLS M L. Genomics assisted breeding for crop improvement [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(12): 621-630.

责任编辑:任长江