

水稻垩白性状遗传育种研究进展

邱先进¹, 袁志华¹, 何文静¹, 刘 环¹, 徐建龙^{1,2}, 邢丹英¹

(¹长江大学农学院, 湖北荆州 434025; ²中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要:水稻 (*Oryza sativa* L.) 垩白包括垩白率和垩白度, 是重要的外观品质之一, 对其他品质性状也有重要影响, 阐明水稻垩白性状的遗传机制十分重要。近年来随着水稻功能基因组学和分子标记技术的发展, 越来越多的垩白基因获得了克隆。本文综述了水稻垩白的评价指标、与其他品质性状的关系、遗传基础、垩白 QTL 定位和垩白基因克隆, 并提出了借助显性核不育系进行轮回选择改良水稻垩白的分子育种策略, 以期水稻垩白性状的分子改良提供参考和借鉴。

关键词: 水稻; 垩白; QTL 定位; 基因克隆; 轮回选择

Progress in Genetic and Breeding Research on Rice Chalkiness

QIU Xian-jin¹, YUAN Zhi-hua¹, HE Wen-jing¹, LIU Huan¹, XU Jian-long^{1,2}, XING Dan-ying¹

(¹ College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou Hubei 434025;

² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Grain chalkiness consisted of percentage of grains with chalkiness and degree of chalkiness in endosperm, is an important appearance quality in rice (*Oryza sativa* L.). It also affects many other quality traits. It is essential to understand its genetic basis controlling grain chalkiness. With the recent development of functional genomics and molecular marker technology, numerous QTLs for grain chalkiness have been fine mapped and cloned in rice. This paper reviewed evaluation of grain chalkiness, its correlation with other quality characters, advances on its genetic studies, mapping and cloning of QTL and genes associated with chalkiness, and molecular breeding strategy for improvement of chalkiness by marker assisted recurrent selection scheme using dominant genic male-sterility line. This review would provide useful information for rice chalkiness improvement.

Key words: rice; chalkiness; QTL mapping; gene clone; recurrent selection

水稻是世界上最主要的粮食作物之一, 是世界 50% 以上人口的主食^[1]。每年全球水稻种植面积超过 1500 万 hm^2 , 总产量接近 6000 万 t ^[2]。半个世纪以来, 全球人口急剧增长, 提高产量一直是育种家的工作重心之一。过去的半个世纪, 水稻产量出现了 2 次大的飞跃。第 1 次是 20 世纪 50~60 年代半矮秆基因的利用, 大大提高了水稻产量。第 2 次是 20 世纪 70 年代中期, 中国杂交水稻研究成功, 使水稻产量在矮秆良种的基础上又增长了 20% 以上。

这 2 次大的飞跃使水稻基本满足了人们对粮食的需求^[1,3]。但是育种家忽略了水稻品质改良, 培育的品种往往品质欠佳^[4]。随着人们生活水平的提高, 消费者对稻米品质需求提高, 不断增长的消费需求与品质低劣的矛盾日益突出。尤其是加入 WTO 以后, 我国粮油市场进一步放开, 国外优质米对我国稻米产业冲击很大。因此, 研究水稻品质的遗传基础, 改良水稻品质, 尽快培育品质优良的新品种或新组合, 提升我国稻米的国际竞争力, 已经成为水稻科研

收稿日期: 2013-12-30 修回日期: 2014-02-17 网络出版日期: 2014-08-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140807.1021.012.html>

基金项目: 长江大学湿地生态与农业利用教育部工程技术研究中心开放基金; 长江大学“作物学”省级重点学科; 湖北省科技支持计划 (2013BBB23)

第一作者从事水稻分子遗传与育种。E-mail: xjqiu216@yangtzeu.edu.cn

通信作者: 徐建龙, 从事水稻分子育种研究。E-mail: xujlcaas@126.com

邢丹英, 从事水稻育种与栽培。E-mail: xingdy_2006@126.com

工作者的迫切任务。

水稻品质由加工品质、外观品质、蒸煮食味品质和营养品质组成。其中外观品质在水稻品质中尤为重要,是水稻商品性的直接体现,直接影响到消费者的喜好。垩白是衡量水稻外观品质优劣的重要指标之一,因此阐明水稻垩白的遗传基础和育种策略具有重要意义。本文综述了水稻垩白的评价指标、与其他品质性状的关系、遗传基础、QTL 定位和基因克隆的研究进展,在此基础上提出了利用显性核不育系进行轮回选择改良水稻垩白的分子育种策略,以期水稻品种垩白性状的分子改良提供参考与借鉴。

1 水稻垩白性状的评价指标

垩白是米粒中不透明的部分,根据其发生部位的不同可分为背白、心白和腹白^[5-7]。通常认为垩白是由于水稻种子灌浆不充分,导致胚乳中的淀粉和蛋白颗粒排列疏松,影响了光的透射^[8-11]。由于水稻种子灌浆的顺序是从背部到腹部、从周边到中心^[12-14],因此水稻垩白中腹白最多,背白最少。

但是背白、心白和腹白三者不能直观地反映出水稻外观品质的优劣,因此稻米垩白主要由垩白率和垩白度这 2 个指标衡量^[15]。垩白率是在随机抽取的 100 粒整精米中,有垩白的米粒数所占的百分比,重复 2 次,取平均值;垩白大小是将 10 粒带有垩白的米粒在聚光灯下平放,测定每粒米中垩白面积占整个米粒面积的百分比,然后取平均值,重复 2 次,取 2 次的平均值;垩白度是垩白率与垩白大小的乘积。我国优质稻国家标准 GB/T 17891 - 1999^[15]规定,一级优质稻的垩白率不高于 10.0%,垩白度不高于 1.0%;二级优质稻的垩白率不高于 20.0%,垩白度不高于 3.0%;三级优质稻的垩白率不高于 30.0%,垩白度不高于 5.0%。垩白率和垩白度越小,稻米外观品质越好。

2 垩白与其他品质性状的相关性

水稻品质包括加工品质、外观品质、蒸煮食味品质和营养品质,这些品质的不同指标之间相互影响,形成统一的整体。加工品质方面,垩白与整精米率呈显著负相关^[16]。这可能是因为胚乳淀粉颗粒排列不紧密,导致米粒硬度降低,在加工过程中容易断裂,降低了整精米率,蒸煮后饭粒易断裂或降低米饭的口感^[17-20]。在外观品质中,垩白与粒长和长宽比呈极显著负相关,与粒宽呈极显著正相关^[21-22]。在

籼稻的蒸煮食味品质中,垩白与直链淀粉含量和糊化温度呈极显著正相关,与胶稠度呈极显著负相关;而在粳稻中,这些相关性并不显著^[23-24]。在营养品质方面,不同研究者所用的材料和使用的方法不同,得到的结果不尽相同。罗玉坤等^[25]认为籼稻垩白度与蛋白质含量呈显著正相关,而黄少军等^[26]得到的结论正好相反。在水稻品质改良过程中,培育低垩白或无垩白品种,可以同时提高整精米率、长宽比、糊化温度和胶稠度,改良多个品质性状;值得注意的是,降低垩白同时会带来直链淀粉含量的提高,降低蒸煮食味品质。因此在育种过程中要同时兼顾多个品质指标,不能片面追求某一个性状。

3 垩白性状的遗传基础

垩白是种子性状,其特殊的结构特征和染色体组成,导致垩白的遗传与非种子性状有很大差异。大部分研究都认为垩白的遗传具有明显的母体效应和胚乳效应,同时受到细胞质基因型的影响^[27-28]。在改良水稻品种垩白过程中,要选择低垩白的品种作为母本,效果更好。而要改良杂交组合的垩白性状,不育系垩白的改良尤为重要。此外,垩白是一个典型的数量性状,受多基因控制,以加性效应为主,且存在明显的基因型与环境互作^[29-30]。一般有垩白对无垩白为显性,但也有无垩白对有垩白、小垩白对大垩白为显性或部分显性的报道^[31-33]。杨仁崔等^[32]认为垩白受 2 对主效基因控制;郭二男等^[34]认为腹白受微效多基因控制,且存在部分显性作用;冷燕等^[35]认为垩白率的遗传主要是加-显模型,且以显性效应为主。在改良水稻垩白性状时,要利用杂交、回交等技术聚合尽可能多的低垩白等位基因。在杂交稻育种中,要同时改良不育系和恢复系。同时,要在多个环境下鉴定表型,选择在多个环境下均表现为低垩白的新品系。

4 垩白 QTL 定位研究

垩白受环境影响非常大,因此研究起来非常困难。近年来,分子生物学的发展为解析垩白性状的遗传基础提供了便利,尤其是近几十年来水稻功能基因组和分子标记技术的发展以及水稻基因组测序的完成,为垩白基因的挖掘和定位提供了很好的契机。不同的研究者利用不同的遗传群体,定位了很多影响垩白性状的 QTL,其中部分已经精细定位到很小的区间(表 1)。

目前为止共定位到 82 个影响垩白性状的 QTL (<http://archive.gramene.org/qtl/>),但多数研究只停留在 QTL 初定位和精细定位层面上^[36-40]。P. He 等^[41]采用籼粳杂交的加倍单倍体(DH)群体,定位到 2 个与垩白率相关的位点,分别位于第 3 染色体和第 8 染色体;Y. F. Tan 等^[6]使用汕优 63 的 F_{2:3} 家系和重组自交系(RIL)群体,分别定位到 5 个和 4 个控制垩白的位点。X. Y. Wan 等^[37]利用 IR24(籼稻)/Asominori(粳稻)重组自交系衍生的 66 个染色体单片段代换系(SSSLs)群体,2 年重复,在 8 个环境下进行了外观品质 QTL 的稳定性分析。结果表

明,有 4 个位点同时可以在 8 个环境中被检测到。T. Guo 等^[42]利用同样的亲本构建的染色体片段代换系(CSSLs)群体,发现第 8 染色体上 1 个垩白率位点,并将该位点精细定位到 1 个 142 kb 的区段。L. J. Zhou 等^[40]用 9311 和培矮 64S 构建的染色体片段代换系群体,定位到 2 个控制垩白率的 QTL, *qPGWC-6* 和 *BqPGWC-7*, 分别位于第 6 和第 7 染色体上,并将 *qPGWC-7* 精细定位于 44 kb 的区间。Y. Qin 等^[39]利用 Samgang/Tongil 构建的 DH 群体,在第 1 和第 7 染色体上检测到 2 个主效 QTL 和 4 对互作 QTL,认为垩白性状的遗传改良应该重视互作效应

表 1 已报道的影响水稻垩白相关性状的 QTL
Table 1 Reported chalkiness related QTLs in rice

性状 Trait	QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	解释的表型 变异率(%) Variation explained	群体 Population	组合名称 Cross name	参考文献 Reference
垩白率 Chalkiness	qPGWC-1	1	C2340-C1370	18.5	CSSL	Asominori/IR24	[35]
		1	C161-R753	8.9	F _{2:3}	zhenshan97/minghui63	[40]
	qPGC1.1	1	1021-1024	10.0	DH	Samgang/Nagdong	[37]
	qJPGC-5	5	RM289-RM3437	25.0	RIL	Koshihikari/C602	[42]
	qPGWC-5a	5	RG360-C734a	70.3	F _{2:3}	zhenshan97/minghui63	[40]
	qPGWC-5b	5	RG528-C1447	11.3	F _{2:3}	zhenshan97/minghui63	[40]
	qPGWC-6	6	RM190	19.2	CSSL	9311/PA64S	[38]
		6	R1952-C226	5.0	F _{2:3}	zhenshan97/minghui63	[40]
	qPGWC-7	7	Indel14-Indel3	28.2	CSSL	9311/PA64S	[38]
	qPGC7.1	7	7038-7024	16.0	DH	Samgang/Nagdong	[37]
	qPGWC-8	8	G8-7-G8-9	29.8	CSSL	Asominori/IR24	[35][41]
		8	G187-RZ66	21.9	DH	ZYQ8/JX17	[39]
	qJPGC-8	8	RM447-RM281	18.2	RIL	Koshihikari/C602	[42]
	qPGWC-9	9	XNbp36-XNbp103	19.9	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qPGWC-10	10	R2625-C223	4.9	F _{2:3}	zhenshan97/minghui63	[40]
	qJPGC-10	10	RM1873-68923-7	9.6	RIL	Koshihikari/C602	[42]
	qPGWC-12	12	CT462-RG574	10.0	DH	ZYQ8/JX17	[39]
垩白大小 Size of chalkiness	qACE-2	2	G1340-R459	20.7	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qCA5.1	5	5042-RM440	11.0	DH	Samgang/Nagdong	[37]
	qACE-8	8	G1149-R727	40.6	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qACE-9	9	XNbp36-XNbp103	15.7	CSSL	Asominori/IR24	[35]
垩白度 Degree of chalkiness	qDEC-1a	1	G210-C955	12.9	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qDEC-1b	1	C2340-C1370	5.8	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qDEC-2	2	G1340-R459	7.3	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qDEC-8	8	G1149-R727	48.5	CSSL	Asominori/IR24	[35]
	qDEC-9	9	XNbp36-XNbp103	15.6	CSSL	Asominori/IR24	[35]

及主效 QTL 的加性效应。X. Liu 等^[43] 利用 Koshihikari/C602 的 RIL 群体中在第 5、8 和 10 染色体上检测到影响垩白率的 3 个主效 QTL,共解释垩白率表型变异的 50.8%。

这些已定位的 QTL 为分子育种改良垩白性状提供了良好的基因资源,尤其是在多个群体中均检测到已经精细定位的 QTL(例如 *qPGWC-7*)。可以针对这些 QTL 设计紧密连锁的分子标记,利用分子标记辅助选择转移和聚合有利等位基因,改良现有品种的垩白性状。另外,对于这些 QTL,要进一步精细定位和克隆,为弄清水稻垩白形成的分子机理奠定基础。

表 2 已克隆的水稻垩白相关基因

Table 2 Cloned chalkiness related genes in rice

基因符号 Gene symbol	染色体 Chromosome	编码蛋白 Coding protein	表达部位 Part of expression	突变表型 Phenotype of mutant	突变体来源 Source of mutation	参考文献 Reference
<i>OsPPDKB</i>	5	丙酮酸磷酸双激酶	胚乳和糊粉层	产生心白,粒重下降,蛋白质含量和脂肪含量增加	T-DNA 插入	[8]
<i>GW2</i>	2	E3 泛素连接酶	组成型表达	产生垩白,粒宽、粒重和产量增加	自然变异	[44]
<i>SS III a</i>	8	淀粉合成酶 III a	胚乳	产生心白,粒重降低,直链淀粉含量增加	T-DNA 插入/ Tos17 插入	[10][45]
<i>GIF1</i>	4	细胞壁转化酶	发育中的种子	产生垩白,粒重、直链淀粉和支链淀粉含量下降	伽马射线诱变	[46][47]
<i>ms-h</i>	9	UDP 葡萄糖磷酸酶	未知	产生垩白,不育	化学诱变	[48]
<i>Flo2</i>	4	TPR 结构域	发育中的种子	产生垩白,粒长、粒宽和粒重降低	化学诱变	[49]
<i>OsRab5a</i>	12	小分子 GTP 酶	组成型表达	产生心白,谷蛋白累积	⁶⁰ Co 诱变	[50]

GW2 是目前唯一利用自然变异克隆的垩白基因,其他基因均是通过构建人工突变体的方式分离克隆的。*GW2* 位于第 2 染色体,编码一个 E3 泛素连接酶,宽粒等位基因灌浆速率加快,导致垩白的产生^[44]。*SS III a* 位于第 8 染色体,编码淀粉合成酶 III a,主要参与直链淀粉 B2-B4 链的延伸^[10,45]。*GIF1* 位于第 4 染色体,编码一个细胞壁转化酶,参与灌浆早期碳源分配过程^[46]。该基因突变后呈现出心白,粒重降低,直链淀粉含量增加。该基因的启动子在水稻驯化过程中经历了一次选择^[47],因此有可能在自然群体中分离优异等位基因用于育种实践。*OsPPDKB* 位于第 5 染色体,编码丙酮酸磷酸双激酶,主要在胚乳和糊粉层中表达^[8]。基因突变后产生心白,粒重下降,蛋白质含量和脂肪含量显著增加。该基因在灌浆开始之后的子粒中高度表达,可能参与子粒灌浆过程中糖代谢的调节和

5 垩白基因的克隆

随着水稻功能基因组的发展,研究者利用各种群体,克隆了许多与垩白相关的基因(表 2)。垩白相关基因的克隆大多从人工诱变获得的突变体中分离,研究者通过 T-DNA 插入、辐射诱变、化学诱变等方式获得垩白突变体(一般都是高垩白的突变体),然后构建遗传群体,通过图位克隆法克隆垩白基因。这种方法的优点是能创造极端表型,等位基因效应很大,因而比较容易获得成功。但是,由于获得的都是高垩白突变类型,限制了其在育种实践中的直接应用。

脂肪的合成。*ms-h*编码 UDP 葡萄糖磷酸酶,是一个控制水稻育性的基因,该基因突变同时会出现垩白表型^[48]。*Flo2* 编码的蛋白质含有一个 TPR 结构域,在子粒灌浆过程中高度表达,可能参与蛋白质互作^[49]。该基因突变后许多参与贮藏淀粉和贮藏蛋白质相关酶的活性显著下降。*OsRab5a* 编码小分子 GTP 酶,位于胚乳细胞的液泡中,该基因对胚乳细胞器内膜的形成以及在贮藏蛋白向蛋白体 PBII 的运输中起重要作用^[50]。

6 水稻垩白的分子改良策略

传统育种进行品质改良过程中,通常只针对表型进行选择。由于垩白受环境影响较大,且测量方法比较繁琐,导致垩白性状的改良往往工作量很大,但收效甚微,从而造成目前优质米育种中垩白性状最难突破的不利局面。利用与垩白 QTL 紧密连锁的分子

标记直接进行基因选择,可以极大地提高育种效率,缩短育种时间^[51]。利用杂交、回交等方法,结合分子标记辅助选择,转移和聚合一些效应较大且在各个环境中稳定表达的垩白 QTL,是分子育种改良水稻垩白的一个有效途径。例如,育种家通过杂交、回交结合分子标记辅助选择的方法,将 *qPGWC-8* 等稳定表达的 QTL 导入到高垩白的品种(如珍汕 97B)中,改良这些品种的垩白表型,获得了预期的效果^[6,52]。

随着水稻功能基因组的发展和水稻测序成本的降低^[53],研究者可以直接利用水稻核心种质进行全基因组关联分析定位水稻垩白 QTL,挖掘有利等位基因并鉴定其紧密连锁的分子标记。由于垩白 QTL 以加性效应为主^[39-41],聚合不同有利等位基因能显著降低垩白表型^[51]。为此,可以考虑将多个不同来源的低垩白籼稻品种或种质材料相互杂交,通过分子标记辅助选择聚合不同来源的低垩白基因。这种多亲本有利基因的聚合育种可以借助显性核不育基因为工具来实现。

轮回选择是以遗传基础丰富的群体为基础,经过不断的“选择—互交—选择”,打破不利基因连锁,聚合有利基因,从而不断提高基因重组体后群体的性状水平,达到持续改良群体的目的。目前,比较成功应用的显性核不育基因是福建三明农科所发现的 1 对完全显性的核不育基因^[54],该基因以杂合状态保存,与可育株杂交后代出现 50% 可育株和 50% 不育株,目前该显性核不育基因已导入到优质米品种佳辐占中。本研究小组在多年的育种实践中,提出了借助显性核不育系,结合分子标记辅助选择改良垩白的育种方法。以佳辐占或其他显性核不育系为桥梁,通过轮回选择结合标记辅助选择可以实现不同来源低垩白亲本优异基因的聚合,培育无垩白的优良新品系,其育种流程分述如下。

首先挑选带有不同垩白基因且表现为低垩白率的品种或种质材料组建轮回选择的基础亲本群体。这一群体可以根据以往垩白率定位的结果收集相应的品种;也可以利用种质资源关联分析定位的结果,选择垩白率低且带有不同垩白率等位基因的品种来组建。将这些垩白率低的品种分别与显性核不育系杂交,各个组合的 F_1 种子等量混合种植在隔离区。 F_1 混合群体中 50% 植株可育,50% 不育,在抽穗期进行人工赶花粉,使不同组合的单株之间充分随机杂交,混收不育株上的种子形成第 2 轮轮回群体。然后隔离种植不育系上混收的经第 1 轮交配的种

子,进行第 2 轮随机重组,同样进行人工赶粉,实现不同不育株与可育株之间随机交配,混收不育株上的种子形成第 3 轮轮回群体,并重复 1 轮。从第 4 轮交配群体中分离出来的可育株已经过 3 次重组,出现不同目标基因聚合的概率比较大,收获可育株上的种子于下一代种成株系,进行分子标记辅助鉴定目标 QTL,随后用分子标记跟踪结合其他性状的系谱选择,选育聚合不同垩白率 QTL 的材料。轮回群体中不育株与可育株随机交配 3 次以后,后续的每一轮轮回群体中的可育株都可以提出来用于标记辅助选择筛选不同垩白基因的聚合材料,选育新品种,而不育株上的混收种子继续发展下一轮轮回群体(图 1)。选育的材料聚合了多个垩白有利基因,需要在多个环境下种植并进行垩白率和综合性状评价,最终选育出无垩白的优良新品系。

轮回选择在实际操作过程中,还有一些技术环节需要解决。如亲本材料的生育期要与显性核不育系相接近,保证花期相遇,使不同亲本的花粉能够有均等的机会进入后续的轮回选择群体。轮回群体中不育株与可育株的抽穗期差异较大时,可分成生育期相对一致的不同亚群体进行,便于个体间充分随机交配。此外,在轮回选择过程中,需要剔除不良个体,同时在一轮群体中可以随机加入优良个体,让优良的单株在可控的条件下进行随机交配,使有利基因得到重组,反复进行“剔除—重组—剔除”过程,可以降低不利基因频率,提高群体内的有利基因和基因型频率。

7 展望

垩白是水稻重要的品质性状之一,对其他品质性状有重要影响。虽然垩白受环境影响很大,但是遗传因素对垩白性状的贡献最大。近年来,水稻功能基因组和分子标记技术突飞猛进的发展,极大地促进了垩白性状的遗传机理和有利基因挖掘的研究。越来越多的垩白基因/QTL 被定位出来,其中位于第 7 和第 8 染色体的 2 个垩白 QTL 已经精细定位到很小的区间。但必须看到,目前垩白基因的克隆大多是利用人工诱变获得突变体进行分离克隆的。由于突变表型都是增加垩白,育种家在利用这些基因的时候会有一定困难。因此,利用重测序技术和关联分析方法从多样性丰富的种质资源中定位和挖掘影响垩白性状的有利基因,已成为趋势。

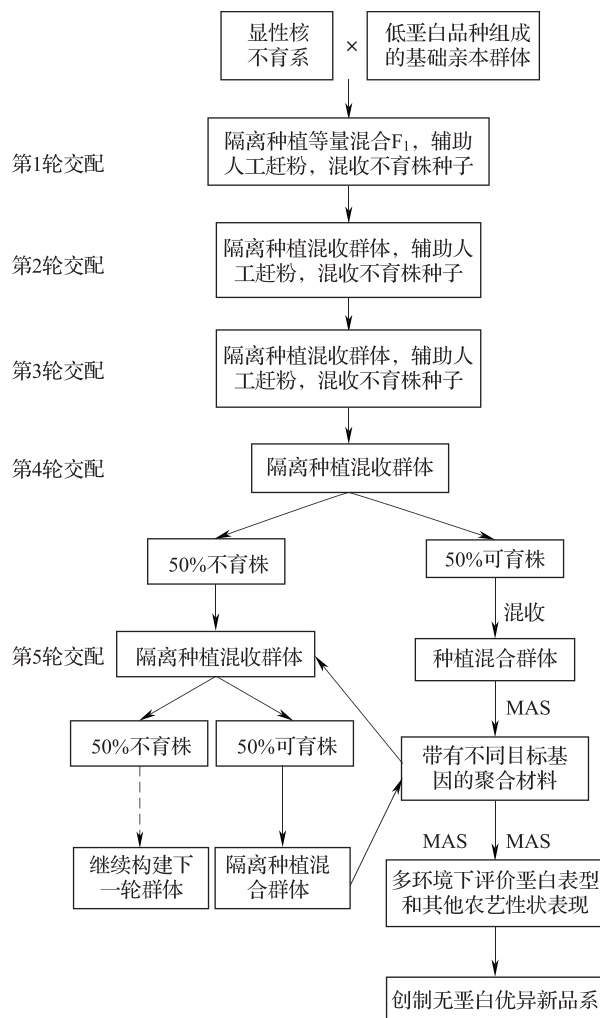


图1 垩白性状的分子标记辅助选择轮回选择改良流程图

Fig. 1 Flow chart of marker-assisted recurrent selection of chalkiness in rice

由于种质资源不仅数量多而且遗传多样性丰富,对其重测序发展的 SNP 标记数量大,可以将垩白 QTL 直接定位到很小的区间,方便紧密连锁分子标记的开发。在鉴定出不同种质来源影响垩白的有利等位基因以后,结合显性核不育材料的轮回选择技术和分子标记辅助选择技术,育种家可以高效地聚合种质资源中的低垩白基因,从而快速实现品种垩白性状的分子改良。

参考文献

- [1] FAO. FAO statistical yearbook 2013 [EB/OL]. (2013-12-01) www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e00.htm
- [2] Delseny M, Salses J, Cooke R, et al. Rice genomics: present and future[J]. Plant Physiol Biochem, 2001, 39: 323-334
- [3] 吴绍洪, 李荣生. 中国耕地与未来 30 年食物需求、保障及对策[J]. 地理科学进展, 2002(21): 121-129
- [4] 杨仕华, 程本义, 沈伟峰, 等. 我国长江流域籼稻品种选育进展及改良策略[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(2): 89-93
- [5] Satoh H, Omura T. New endosperm mutations induced by chemical mutagen in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Jpn L Breed, 1981, 31: 316-326
- [6] 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
- [7] Li J M, Xiao J H, Grandillo S, et al. QTL detection for rice 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: 697-704
- [8] Kang H G, Park S H, Matsuoka M, et al. White-core endosperm floury *endosperm-4* in rice is generated by knockout mutations in the C4-type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*) [J]. Plant J, 2005, 42: 901-911
- [9] Singh N, Kaur L, Sandhu K S, et al. Relationships between physicochemical, morphological, thermal, rheological properties of rice starches[J]. Food Hydrocolloid, 2006, 20: 532-542
- [10] Fujita N, Yoshida M, Kondo T, et al. Characterization of SS III a deficient mutants of rice: the function of SS III a and pleiotropic effects by SS III a deficiency in the endosperm[J]. Plant Physiol, 2007, 144: 2009-2023
- [11] Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, et al. Comprehensive expression profiling of grain filling related genes under high temperature using DNA microarray[J]. Plant Physiol, 2007, 144: 258-277
- [12] 顾蕴洁, 熊飞, 王忠, 等. 水稻和小麦胚乳发育的比较[J]. 南京师范大学学报: 自然科学版, 2001, 24(3): 65-74
- [13] 徐是雄, 徐雪宾. 稻的形态与解剖[M], 1 版. 北京: 农业出版社, 1984

- [14] 王忠,李卫芳,顾蕴洁,等. 水稻胚乳的发育及其养分输入的途径[J]. 作物学报,1995,21(5):520-527
- [15] 中华人民共和国国家标准. 优质稻谷 GB/T17891-1999[S],1版. 北京:中国标准出版社,1999
- [16] 徐富贤,熊洪,朱永川,等. 杂交中稻整精米率的影响因子及其间接鉴定方法研究[J]. 西南农业学报,2013,16(1):1-6
- [17] 江良荣,李义珍,王侯聪,等. 稻米外观品质的研究进展与分子改良策略[J]. 分子植物育种,2003,1(2):243-255
- [18] 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 Chem,2005,90:39-46
- [19] Yamakawa H,Hirose T,Kuroda M,et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray[J]. Plant Physiol,2007,144(1):258-277
- [20] 程方民,钟连进,舒庆尧,等. 早籼水稻垩白部位淀粉的蒸煮食味品质特征[J]. 作物学报,2002,28(3):363-368
- [21] 李欣,顾铭洪,潘学彪. 常见水稻品种稻米品质研究[J]. 江苏农学院学报,1987(29):1-8
- [22] 李仕贵,黎汉云,周开达,等. 杂交水稻稻米外观品质性状的遗传相关分析[J]. 西南农业学报,1996,9(5):1-7
- [23] 周少川,李宏,王家生,等. 华南籼稻早造稻米蒸煮、外观和碾米品质与食味品质的相关性研究[J]. 作物学报,2002,28(3):397-400
- [24] 刘奇华,蔡建,刘敏,等. 两个籼稻品种垩白对稻米蒸煮食味与营养品质的影响[J]. 中国水稻科学,2007(21):327-330
- [25] 罗玉坤,施一平,闵捷,等. 中国食用优质米品质的分析研究[J]. 浙江农业学报,1991,3(2):55-60
- [26] 黄少军,梁庆平. 早籼杂交稻稻米品质性状相关性分析[J]. 广西农业科学,2003(1):15-17
- [27] 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 Res,2002,76(1):1-9
- [28] 刘小川,王渭霞,陈深广,等. 杂交稻米质性状的亲本配合力分子标记鉴定[J]. 中国水稻科学,2005,19(1):25-28
- [29] 夏加发,施伏芝,陈多璜. 两系杂交水稻垩白性状配合力研究[J]. 中国农学通报,2001,17(3):16-19
- [30] 黎毛毛,徐磊,曹桂兰,等. 梗稻谷粒性状与垩白性状的相关分析[J]. 植物遗传资源学报,2008,9(2):206-211
- [31] Kou Y C,Liu C. Inheritance of chalkiness of rice endosperm[J]. J Agric Res China,1986,35(2):129-138
- [32] 杨仁崔,梁康迳,陈表华. 稻米垩白直感遗传和杂交稻垩白米遗传分析[J]. 福建农学院学报,1986,15(1):51-54
- [33] 黎杰强,朱碧岩,李小波. 籼稻品种杂交后代垩白性状频数分布及遗传分析[J]. 广东农业科学,2000(4):8-10
- [34] 郭二男,潘增,王才林,等. 梗稻腹白米的研究[J]. 作物学报,1983,9(1):31-38
- [35] 冷燕,洪德林. 不同生态类型间杂交梗稻品质性状及其遗传分析[J]. 中国水稻科学,2004,18(1):29-33
- [36] Fan C C,Yu X Q,Xing Y Z,et al. The main effects, epistatic effects and environmental interactions of QTLs on the cooking and eating quality of rice in a double-haploid line population[J]. Thero Appl Genet,2005,110:1445-1452
- [37] Wan X Y,Wan J M,Weng J F,et al. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments[J]. Thero Appl Genet,2005,110:1334-1346
- [38] Yamakawa H,Ebitami T,Terao 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 Sci,2008,58:337-343
- [39] Qin Y,Kin S,Sohn J. Genetic analysis and QTL mapping for grain chalkiness characteristics of brown rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Genes Genom,2009,31:155-164
- [40] Zhou L J,Chen L M,Jiang L,et al. Fine mapping of the grain chalkiness QTL *qPGWC-7* in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Thero Appl Genet,2009,118:581-590
- [41] He P,Li S,Qian Q,et al. Genetic analysis of rice grain quality[J]. Thero Appl Genet,1999,98:502-508
- [42] Guo T,Liu X L,Wan X,et al. Identification of a stable quantitative trait locus for percentage grains with white chalkiness in rice (*Oryza sativa*) [J]. J Integr Plant Biol,2011,53:598-607
- [43] Liu X,Wang Y,Wang S W. QTL analysis of percentage of grains with chalkiness in japonica rice (*Oryza sativa*) [J]. Genet Mol Res,2012,11(1):717-724
- [44] 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]. Nat Genet,2006,39(5):623-630
- [45] Ryoo N,Yu C,Park C S,et al. Knockout of a starch synthase gene *OsSS IIIa/Flo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Cell Rep,2007,26:1083-1095
- [46] Wang E T,Wang J J,Zhu X G,et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication[J]. Nat Genet,2008,40:1370-1374
- [47] 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 Evol Biol,2010,10:108
- [48] Woo M O,Ham T H,Je H S,et al. Inactive of *UGPase1* gene causes genic male sterility and endosperm chalkiness in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant J,2008,54:190-204
- [49] 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,2010,22:3280-3294
- [50] Wang Y H,Ren Y L,Liu X,et al. *OsRab5a* regulates endomembrane organization and storage protein trafficking in rice endosperm cells[J]. Plant J,2010,64:812-824
- [51] Varshney R K,Granerl A,Sorrells M E. Genomics assisted breeding for crop improvement[J]. Trends Plant Sci,2005,10(12):621-630
- [52] 江良荣,方宜钧. 分子标记辅助渗入佳辐占基因组约 800kb 区间定向改良珍汕 97B 外观品质[J]. 分子植物育种,2004,2(3):453-454
- [53] Chen H D,He H,Zhou F S,et al. Development of genomics-based genotyping platforms and their applications in rice breeding[J]. Curr Opin Plant Biol,2013,16(2):247-254
- [54] 杨泽茂,谢小芳,黄显波,等. 水稻“三明”显性核不育基因的定位[J]. 遗传,2012,34(5):615-620