

水稻垩白 QTL 位点 *qCG5* 的定位分析

陈 丽¹, 马 静¹, 刘 炜¹, 孙建昌¹, 韩龙植²

(¹ 宁夏农林科学院农作物研究所, 银川 750002; ² 中国农业科学院作物科学研究所 / 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程 / 农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081)

摘要: 为挖掘水稻外观品质相关性状基因位点, 以水稻重组自交系群体为材料, 于 2019-2021 年进行稻米垩白粒率、垩白度和粒型表型数据采集及 QTL 定位分析。结果表明, 共检测到外观品质性状相关 QTL 12 个, 其中垩白粒率相关的 QTL 4 个, 分别位于第 5 号和第 6 号染色体上, 贡献率为 3.53%、18.32%、13.97% 和 5.62%; 垩白度相关的 QTL 3 个, 分别位于第 5 号和第 6 号染色体上, 贡献率为 15.64%、12.29% 和 6.27%; 粒形相关 QTL 5 个, 分别位于第 5 号和第 12 号染色体上, 贡献率为 42.56%、46.75%、55.50%、3.86 和 4.30%, 垩白粒率和垩白度共定位区间 Marker49932~Marker160033 (*qCGP-5-2*、*qCGP-5-3* 和 *qCGG-5-1*) 的贡献率超过 10%, 遗传距离较小 (0.833cM)。经过对比, Marker49932~Marker160033 区间是一个新的垩白粒率和垩白度主效 QTL 区域, 可进一步进行精细定位, 对水稻品质育种将具有重要意义。

关键词: 水稻; 外观品质; QTL 分析

QTL Mapping for *qCG5* of Chalky Trait in Rice

CHEN Li¹, MA Jing¹, LIU Wei¹, SUN Jian-chang¹, HAN Long-zhi²

(¹ Institute of Crop Sciences, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan 750002; ² Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Key Facility for Crop Gene Resource and Genetic Improvement/Key Laboratory of Crop Germplasm Resources and Biotechnology, Ministry of Agriculture, Beijing 100081)

Abstract: In order to explore the genetic loci underlying rice appearance quality-related traits, QTL mapping of chalky grain rate, chalkiness degree and grain type phenotypes in recombinant inbred lines were carried out based on the three-year phenotypic datasets (2019-2021). Twelve QTL related to appearance quality traits were identified. Four QTL to chalkiness percentage were located on chromosome 5 and 6 with the contribution rates of 3.53%, 18.32%, 13.97% and 5.62%, respectively. Three chalkiness-related QTL on chromosome 5 and 6 contributed to 15.64%, 12.29% and 6.27% of phenotypic variation. Five QTL to length-width ratio were identified on chromosome 5 and 12 with the contribution rates of 42.56%, 46.75%, 55.50%, 3.86% and 4.30%, respectively. The genetic interval (0.833 cM) between the markers Marker49932 and Marker160033, where three QTL *qCGP-5-2*, *qCGP-5-3* and *qCGG-5-1* of chalkiness rate and chalkiness degree were resided, contributes >10% of phenotypic variation. The locus in Marker49932-Marker160033 interval is a new QTL for chalky grain rate and chalkiness, which can be further delimited in a higher resolution and might be of great significance in rice quality breeding.

Key words: rice; appearance quality; QTL analysis

收稿日期: 2022-03-30 修回日期: 2022-04-25 网络出版日期: 2022-07-08

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220330003>

第一作者主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: chen1985li@163.com

通信作者: 孙建昌, 主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: nxsjch@163.com

韩龙植, 主要从事水稻种质资源研究, E-mail: hanlongzhi@caas.cn

基金项目: 宁夏回族自治区水稻育种专项 (2018NYYZ0302); 宁夏回族自治区自然科学基金项目 (2022AAC03459); 宁夏回族自治区农业科技自主创新资金项目 (NGSB-2021-13-3-3)

Foundation projects: Ningxia Hui Autonomous Region Rice Breeding Program (2018NYYZ0302); Ningxia Hui Autonomous Region Natural Science Foundation (2022AAC03459); Ningxia Hui Autonomous Region Agricultural Science and Technology Independent Innovation Fund (NGSB-2021-13-3-3)

水稻的品质通常由加工品质、外观品质、蒸煮食味品质及营养品质组成^[1]。外观品质是水稻商品性的直接体现,影响到消费者的视觉感观,在水稻品质中尤为重要。外观品质主要由粒型、透明度和垩白所决定^[2-3],其中垩白是稻米外观品质中最为主要的影响因素,通常用垩白粒率、垩白大小和垩白度来评定稻米外观品质的等级^[4]。

前人在水稻外观品质相关性状的 QTL 定位方面已做过较多研究。定位的粒长 QTL 达 110 个,以第 3、2、1 和 10 号染色体上最多;粒宽 QTLs 达 91 个,以第 5、2、3 和 1 号染色体上最多;长宽比 QTL 达 67 个,主要位于第 3、5、2 和 1 号染色体^[5];Hu 等^[6]用小粒形中华 11 号(ZH11)和大粒形 Baodali (BDL) 构建 BC₄F₂ 群体,克隆了一个正调控粒型的基因 GS2。目前已经克隆到了 14 个对水稻的粒长和粒宽产生较大影响的基因。其中 *GL7/GW7* 对粒长和粒宽具有相似的效应,是一个控制粒形的基因^[7-8], *GW2*、*GS5*、*qSW5/GW5* 和 *GW8* 是主要控制粒宽基因^[9], *GS2/GL2*、*OsLG3*、*qLGY3/OsLG3b*、*GL3.1/qGL3*、*GL4*、*TGW6* 和 *GLW7* 是主要控制粒长基因^[9-13]。Peng 等^[14]利用两个双单倍体(DH)群体,在海南和武汉两种环境条件下,定位到了与 6 个垩白性状相关的 79 个位点;刘艳春^[15]采用籼稻品种 YZD 与 II-32B 杂交构建的 F₂ 群体,在第 6 号染色体上定位到 1 个控制垩白的位点,利用 BC₂F₂ 群体在第 7 和第 11 号染色体定位到 2 个控制垩白的位点。周立军等^[16]采用染色体片段置换系(CSSLs)及回交近交系(BIL)群体作为材料,在第 1、3、4、6、10、11 号染色体上检测到 12 个垩白率相关 QTL。郭涛^[17]采用回交群体对垩白粒率 QTL(*qPGWC8*)进行了精细定位,并将标记缩小到了 142 kb。

由于研究者所用的作图群体和试验环境条件有所不同,导致 QTL 定位结果不尽相同,能够应用于水稻品质选育的 QTL 还较少。鉴于此,本研究以外观品质性状差异较大的育种材料 13HJZ-44 和 13HJZ-19 杂交获得的 RIL 群体为材料,利用重测序技术,开展外观品质相关性状 QTL 定位研究,以期能够发掘更多有利的 QTL,为水稻品质育种及遗传改良提供基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为 13HJZ-44(母本)、13HJZ-19(父本)及二者杂交衍生的包含 243 个家系的 RIL 群

体 F₇。其中,13HJZ-44 为垩白较小、偏长粒材料;13HJZ-19 为垩白较大、圆粒材料。

1.2 试验设计

2019-2021 年,本试验在宁夏农林科学院农作物研究所基地进行,采用插秧栽培方式,随机区组设计,每份材料种植 2 行,行长 2 m,株行距 9.9 cm × 26.4 cm,每穴 3~5 苗,重复 3 次。抽穗时记载每个家系的抽穗期。成熟后进行取样,选取其中 1 行中间不间断的 5 穴,自然晒干,待性状稳定后进行性状测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 粒形性状调查 粒形调查按照《水稻种质资源描述规范和数据标准》^[18]的方法稍作修改,成熟期在每个株系中间区域选取长势一致的水稻植株 5 穴,将所有穗剪下进行脱粒,随机抽取成熟的稻谷谷粒 30 粒,用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测量粒长、粒宽,根据粒长和粒宽计算稻谷的长宽比,3 次重复。

1.3.2 垩白度 将精米用布擦拭表面附着的米粉,随机抽取擦拭干净的精米 10g,借助万深扫描仪进行扫描拍照,将所得图片通过万深扫描仪的软件执行大米垩白处理,计算不透明部分的占比,得到垩白度、垩白粒率的数据。

1.4 连锁图谱的构建及 QTL 分析

本研究所用的遗传连锁图谱和相关分子数据是由北京迈百客生物科技有限公司利用 SLAF-seq (Specific-Locus Amplified Fragment Sequencing) 技术^[19]和 HighMap 软件^[20]开发获得,日本晴为参考基因组。利用 RIL 群体构建水稻连锁图谱,该图谱包括 2225 个多态性 SLAF 标签,覆盖了水稻全基因组 1135.11 cM,并且均匀地分布在 12 条染色体上,标记间的平均距离为 0.51 cM。结合 RIL 群体粒形表型数据,采用 R/qtl 软件进行 Check Interval Mapping (CIM) 分析,利用 Permutation test (P<0.05) 方式确定 QTL 的阈值,并计算每个 QTL 的贡献率和加性效应,QTL 的命名原则遵循 McCouch 等^[21]提出的方法。

2 结果与分析

2.1 亲本及 RIL 群体稻米外观品质性状的表型变异

亲本及 RIL 群体 2019-2021 年稻米外观品质相关性状数据列于表 1。通过对比可知 RIL 群体的垩白粒率、垩白度和粒形变异较大,各性状变化均存在超亲现象。其中粒形变幅最大,变异系数为 13.07%,垩白粒率变异幅度次之,变异系数为 2.19%,垩白度变异幅度最小。

表 1 亲本及 RIL 群体外观品质性状的变异表现

Table 1 Variation of appearance quality traits in parents and RILs

性状 Trait	亲本 Parent			重组自交系群体 RIL population						
	13HJZ-44	13HJZ-19	差值 Difference	均值 Mean	标准差 SD	最大值 Max.	最小值 Min.	变异系数 (%) CV	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
垩白粒率 (%) Chalky grain percentage	4.37	7.53	3.17	15.40	7.04	37.00	2.00	2.19	-0.085	0.695
垩白度 (%) Chalkiness grain grade	1.25	3.07	1.82	7.17	3.46	18.00	1.00	2.07	0.08	0.156
粒形 (长宽比) Length-width ratio	2.20	1.70	0.50	1.96	0.15	2.30	1.70	13.07	-1.096	0.041

2.2 指标分布

RIL 群体 2019-2021 年各表型的家系分布情况如图 1,垩白度呈正态分布,垩白粒率和粒形呈偏正态分布,表明各性状是连续变化的,属于数量性状遗传,适合进行 QTL 定位分析。

2.3 水稻 RIL 群体稻米外观品质性状的 QTL

对 3 年外观品质相关性状的表型进行 QTL 定位,共检测到 12 个 QTL 位点,其中垩白粒率 4 个,垩白度 3 个,粒形 5 个(表 2、图 2)。

垩白粒率相关 4 个 QTL,分别位于第 5 号和第 6 号染色体上,命名为 *qCGP-5-1*、*qCGP-5-2*、*qCGP-5-3* 和 *qCGP-6*。其中 *qCGP-5-1*、*qCGP-5-2*、*qCGP-5-3* 贡献率分别为 3.53%、18.32% 和 13.97%,有利等位变异均来源于父本 13HJZ-19,且 *qCGP-5-2*、

qCGP-5-3 均为主效 QTL;*qCGP-6* 的 LOD 值为 2.83,贡献率为 5.62%,有利等位变异来源于母本 13HJZ-44。

垩白度相关的 3 个 QTL,为 *qCGG-5-1*、*qCGG-5-2* 和 *qCGG-6*,分别位于第 5 号和第 6 号染色体上,贡献率为 15.64%、12.29% 和 6.27%。其中 *qCGG-5-1* 和 *qCGG-5-2* 有利等位变异均来自父本 13HJZ-19,且为主效 QTL;*qCGG-6* 有利等位变异来源于母本 13HJZ-44。

粒形相关 5 个 QTL,分别位于第 5 号和第 12 号染色体上,贡献率为 42.56%、46.75%、55.50%、3.86 和 4.30%,有利等位变异均来源于母本 13HJZ-44,其中 *qLWR-5-1*、*qLWR-5-2* 和 *qLWR-5-3* 为主效 QTL。

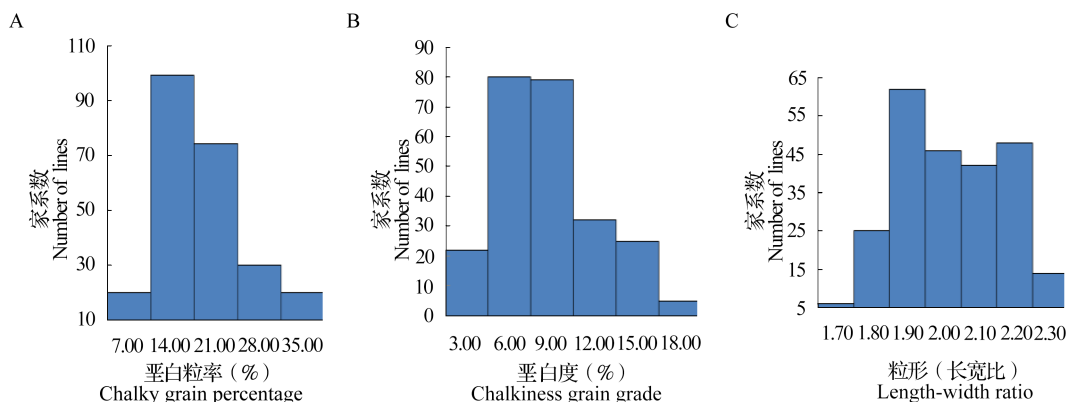


图 1 RIL 群体外观品质相关性状的家系分布图

Fig.1 Line distribution of appearance quality traits in RILs

表 2 稻米外观品质相关性状 QTL 定位
Table 2 QTL mapping for appearance quality related traits in rice

性状 Trait	QTL 名称 QTL Symbols	标记区间 Marker interval	区间距离 (cM) Interval distance	LOD 值 LOD value			贡献率 (%) PVE			加性效应 (%) Add		
				2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020	2021
垩白 粒率 CGP	<i>qCGP-5-1</i>	Marker65386~Marker18862	0	2.61	-	-	3.53	-	-	1.27	-	-
	<i>qCGP-5-2</i>	Marker49932~Marker146651	0.833	-	11.68	-	-	18.32	-	-	4.08	-
	<i>qCGP-5-3</i>	Marker49932~Marker160033	0.833	-	-	8.26	-	-	13.97	-	-	3.69
	<i>qCGP-6</i>	Marker3138707~Marker3368411	0.83	2.83	-	-	5.62	-	-	-1.6	-	-
垩白度 CGG	<i>qCGG-5-1</i>	Marker49932~Marker160033	0.833	-	9.72	-	-	15.64	-	-	1.73	-
	<i>qCGG-5-2</i>	Marker12871~Marker146651	0.626	-	-	7.7	-	-	12.29	-	-	1.85
	<i>qCGG-6</i>	Marker3226553~Marker3300337	0.415	3.28	-	-	6.27	-	-	-0.89	-	-
粒形 LWR	<i>qLWR-5-1</i>	Marker49932~Marker113029	0.415	35.68	-	-	42.56	-	-	-0.1	-	-
	<i>qLWR-5-2</i>	Marker49932~Marker201637	0.415	-	39.77	-	-	46.75	-	-	-0.11	-
	<i>qLWR-5-3</i>	Marker49932~Marker113029	0.415	-	-	47.43	-	-	55.50	-	-	-0.12
	<i>qLWR-12-1</i>	Marker1205955~Marker1270267	0.623	5.83	-	-	3.86	-	-	-0.03	-	-
	<i>qLWR-12-2</i>	Marker1284980~Marker1363043	0.831	-	5.75	-	-	4.30	-	-	-0.03	-

-: 代表该年度该性状对应位点未被检测到
 -: Indicates that the corresponding locus of the trait has not been detected in the year; CGP: Chalky grain percentage; CGG: Chalkiness grain grade; LWR: Length-width ratio; PVE: Phentypic viariance explained; Add: Additive

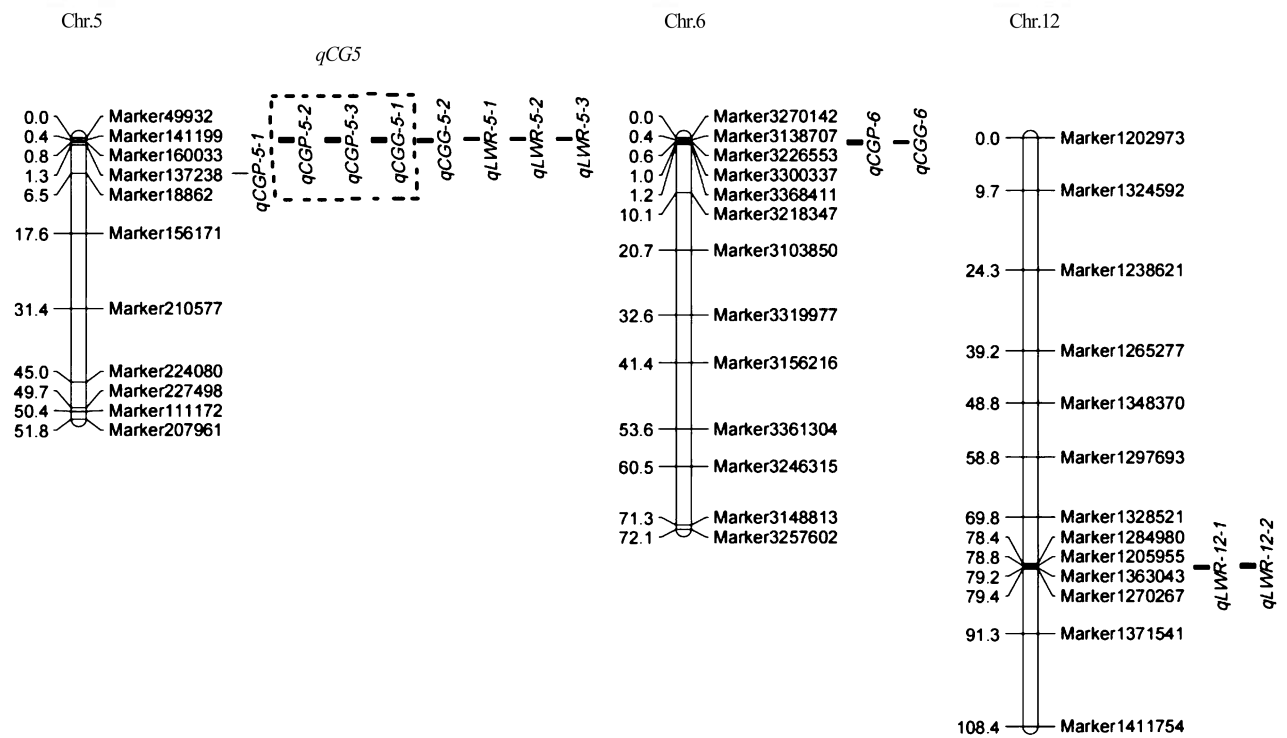


图 2 外观品质相关性状 QTL 在染色体上的分布
Fig.2 Distribution of QTLs for appearance quality traits in rice

2.4 稻米外观品质性状共定位 QTL

在第 5 号染色体上检测到的控制垩白粒率的 *qCGP-5-2*、*qCGP-5-3* 与垩白度 *qCGG-5-1* 共定位区间为 Marker49932~Marker160033 (图 2), 为了便于后续分析, 暂命名为 *qCG5*, 该区间的距离为 0.833 cM, 表型贡献率为 13.97%~18.32%, 加性效应值均为正值, 其增效等位基因来源于亲本 13HJZ-19, 说明该 QTL 位点与垩白性状关系密切。与粒形相关的 *qLWR-5-1*、*qLWR-5-2* 和 *qLWR-5-3* 定位区间为 Marker49932~Marker113029, 区间距离为 0.415 cM, 表型贡献率为 42.56%~55.50%, 加性效应值均为负值, 其增效等位基因来源于亲本 13HJZ-44, 说明该 QTL 位点与粒形性状关系密切, 且该定位区间在 3 年均被检测到, 说明该位点受环境影响较小, 能够稳定表达。

3 讨论

稻米的垩白极易受环境条件的影响, 其中灌浆至成熟期间的温度对其影响较大, 但垩白的遗传效应是最主要的影响, 品种之间存在很大的差异^[22]。对于垩白的遗传比较统一的观点为垩白是受多基因控制、以加性效应为主的数量性状^[23-26]。石春海等^[27]认为垩白主要受胚乳基因型控制, 且存在细胞质效应。陈建国等^[28]、林建荣等^[29]认为垩白的遗传表达具有较大母体遗传效应。本研究表明稻米粒形、垩白粒率和垩白度均是受多基因控制的数量性状, 该结果与已报道的研究结果^[23-26]一致。

前人已对大米外观品质性状相关的 QTLs 进行了大量的定位研究, 它们主要位于第 1、3、4、5、6、7 和 10 号染色体上^[30-34], 且控制垩白性状的主效基因多位于第 5、6、7 以及 8 号染色体上^[4]。本研究也在第 5 号染色体、第 6 号染色体检测到了控制垩白粒率、垩白度相关的 QTL, 该结论与前人一致。

王情英等^[5]采用 F₂ 群体在第 5 号染色体着丝粒附近检测到了两个 QTL 位点 (RM7118~RM3683、RM169~RM289), 对垩白粒率、垩白度、粒形、粒厚均有效应。张志勇^[35]研究也表明 RM169~RM289 区间含有粒重和粒形的 QTL。本研究在第 5 号染色体上检测到控制垩白粒率的 *qCGP-5-1* (Marker65386~Marker18862) 与王情英等^[5]和张志勇^[35]结果吻合, 位于同一区域 (RM169~RM289); 检测到的与粒形相关的 *qLWR-5-1*、

qLWR-5-2 和 *qLWR-5-3* 与 Wan 等^[36]定位的 *qLWR-5* (R3166~R569) 结果吻合。以上结果说明这些 QTL 是控制水稻外观品质较为稳定可靠的 QTL, 能够用于水稻品质分子辅助育种。

位于第 5 号染色体上控制垩白粒率与垩白度共定位区间为 Marker49932~Marker160033, 与控制粒宽和粒重主基因 *GW5* 位置比较接近。该区间 Marker49932~Marker160033 内共有 970 个基因, 经过比对分析, 共筛选到 17 个基因参与糖代谢通路。其中有 7 个基因参与淀粉形成, 且有 2 个基因 (*LOC_Os05g08790.1* 和 *LOC_Os05g05720.1*) 为首次被检测到, 初步推测其可能与 MAR 蛋白构成有关。由此可见, *qCG5* 是一个新的垩白粒率和垩白度主效 QTL, 可进一步进行精细定位研究。

本研究还在第 12 号染色体上检测到了 2 个控制粒形的 QTL (*qLWR-12-1*、*qLWR-12-2*), 经过比较, 这是一个新发现的控制粒形位点, 解释了 3.86% 和 4.30% 的遗传变异, 可能是控制粒形的微效基因, 有待进一步验证研究。

参考文献

- [1] 邱先进, 袁志华, 何文静, 刘环, 徐建龙, 邢丹英. 水稻垩白性状遗传育种研究进展. 植物遗传资源学报, 2014, 15(5): 992-998
Qiu X J, Yuan Z H, He W J, Liu H, Xu J L, Xing D Y. Progress in genetic and breeding research on rice chalkiness. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(5): 992-998
- [2] Zhang Q F. Strategies for developing green super rice. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(42): 16402-16409
- [3] Cheng S H, Zhuang J Y, Fan Y Y, Du J H, Cao L Y. Progress in research and development on hybrid rice: A super-domesticated in China. Annals of Botany, 2007, 100(5): 959-966
- [4] 廖斌, 张桂莲. 水稻垩白的研究进展. 作物研究, 2015, 29(1): 77-83
Liao B, Zhang G L. Research progress on rice chalkiness. Crop Research, 2015, 29(1): 77-83
- [5] 王情英, 江良荣, 郑景生, 黄荣裕, 王侯聪, 黄育民. 稻米垩白和粒形的主效 QTL 定位分析. 分子植物育种, 2011, 9(5): 547-553
Wang Q Y, Jiang L R, Zheng J S, Huang R Y, Wang H C, Huang Y M. Major QTLs mapping and analysis for rice grain chalkiness and grain shape traits. Molecular Plant Breeding, 2011, 9(5): 547-553
- [6] Hu J, Wang Y X, Fang Y X, Zeng L J, Xu J, Yun H P, Shi Z Y. A rare allele of GS2 enhances grain size and grain yield in rice. Molecular Plant, 2015, 8(10): 1455-1465
- [7] Wang S, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J, Wang S, Wang Y,

- Chen X, Zhang Y, Gao C, Wang F, Huang H, Fu X. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949-954
- [8] Wang Y, Xiong G, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y, Zeng L, Xu E, Xu J, Ye W, Meng X, Liu R, Chen H, Jing Y, Wang Y, Zhu X, Li J, Qian Q. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 944-948
- [9] Li N, Li Y. Signaling pathways of seed size control in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 23-32
- [10] Wu W, Liu X, Wang M, Meyer R S, Luo X, Ndjondjop M N, Tan L, Zhang J, Wu J, Cai H, Sun C, Wang X, Wing R A, Zhu Z. A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication. *Nature Plants*, 2017, 3(6): 17064
- [11] Yu J, Xiong H, Zhu X, Zhang H, Li H, Miao J, Wang W, Tang Z, Zhang Z, Yao G, Zhang Q, Pan Y, Wang X, Rashid M A R, Li J, Gao Y, Li Z, Yang W, Fu X, Li Z. *OsLG3* contributing to rice grain length and yield was mined byho-LAMap. *BMC Biology*, 2017, 15(1): 28-45
- [12] Liu Q, Han R, Wu K, Zhang J, Ye Y, Wang S, Chen J, Pan Y, Li Q, Xu X, Zhou J, Tao D, Wu Y, Fu X. G-protein $\beta\gamma$ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 852
- [13] Yu J P, Miao J L, Zhang Z Y, Xiong H Y, Zhu X Y, Sun X M, Pan Y H, Liang Y T, Zhang Q, Rashid MAR, Li J J, Zhang H L, Li Z C. Alternative splicing of *OsLG3b* controls grain length and yield in *japonica* rice. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(9): 1667-1678
- [14] Peng B, Wang L, Fan C, Jiang G H, Luo L J, Li Y B, He Y Q. Comparative mapping of chalkiness components in rice using five populations across two environments. *BMC Genetics*, 2014, 15(1): 49-62
- [15] 刘艳春. 稻米外观品质相关性状 QTL 分析. 北京: 中国农业科学院, 2012
- Liu Y C. QTL analysis of appearance quality related traits in rice (*Oryza sativa* L.). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012
- [16] 周立军, 刘 喜, 江 玲, 郑蕾娜, 陈亮明, 刘世家, 翟虎渠, 万建民. 利用 CSSL 和 BIL 群体分析稻米垩白率 QTL 及互作效应. *中国农业科学*, 2009, 42(4): 1129-1135
- Zhou L J, Liu X, Jiang L, Zheng L N, Chen L M, Liu S J, Zhai H Q, Wan J M. Analysis of QTL and GE effects on PGWC in rice (*Oryza sativa* L.) using CSSL and BIL populations. *Science Agricultural Sinica*, 2009, 42(4): 1129-1135
- [17] 郭涛. 水稻垩白材料 CSSL50 的形态学解析和 QTLqPGWC-8 的精细定位. 南京: 南京农业大学, 2011
- Guo T. Morphological analysis of the high chalkiness material CSSL50 and fine mapping of the QTLqPGWC-8 in rice (*Oryza sativa* L.), NanJing: Nanjing Agricultural University, 2011
- [18] 韩龙植, 魏兴华. 水稻种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 1-132
- Han L Z, Wei X H. Descriptors and data standard for rice (*Oryza sativa* L.). BeiJing: China Agricultural Publishing House, 2006: 1-132
- [19] Sun X, Liu D, Zhang X, Li W, Liu H, Hong W, Jiang C, Ning G, Ma C, Zeng H. SLAF-seq: An efficient method of large-scale *de novo* SNP discovery and genotyping using high-throughput sequencing. *PloS ONE*, 2013, 8(3): e58700
- [20] Liu D, Ma C, Hong W, Huang L, Liu M, Liu H, Zeng H, Deng D, Xin H, Song J, Xu C, Sun X, Hou X, Wang X, Zheng H, Liu C. Construction and analysis of high-density linkage map using high-throughput sequencing data. *PloS ONE*, 2014, 9(6): e98855
- [21] McCouch S R, Cho Y G, Yang M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H. Report on QTL nomenclature. *Rice Gene Newslett*, 1997, 14: 11-13
- [22] 陈能, 李太贵, 罗玉坤. 早籼稻胚乳充实过程中温度变化对垩白形成的影响. *浙江农业学报*, 2001, 13(2): 103-106
- Chen N, Li T G, Luo Y K. Effect of the changes of temperature on the formation of chalkiness of early indica rice during endosperm development. *Journal of Zhejiang Agricultural Science*, 2001, 13(2): 103-106
- [23] 谭震波, 况浩池. 稻米垩白的研究综述. *种子*, 1993, 64(2): 36-37
- Tan Z B, Kuang H C. Research review of rice chalkiness. *Seeds*, 1993, 64(2): 36-37
- [24] 李欣, 王安民. 粳型杂交稻米品质性状的遗传表达. *中国水稻科学*, 1999, 13(4): 197-204
- Li X, Wang A M. Genetic expression of quality traits in *Japonica* rice hybrid. *Chinese Journal of Rice Science*, 1999, 13(4): 197-204
- [25] 金正勋, 秋太权, 孙艳丽, 金学泳. 粳型杂种后代稻米垩白率的配合力分析. *中国水稻科学*, 2000, 14(4): 199-202
- Jin Z X, Qiu T Q, Sun Y L, Jin X Y. Combining analysis ability of chalkiness rate in grain of *Japonica* rice hybrid. *Chinese Journal of Rice Science*, 2000, 14(4): 199-202
- [26] 夏加发, 施伏芝. 两系杂交水稻垩白性状配合力研究. *中国农学通报*, 2001, 17(3): 16-25
- Xia J F, Shi F Z. Study on the combining ability in chalkiness of two-line hybrid rice. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2001, 17(3): 16-25
- [27] 石春海, 何慈信, 朱军. 稻米碾磨品质性状遗传效应及其与环境互作的遗传分析. *遗传学报*, 1998, 1(1): 46-53
- Shi C H, He C X, Zhu J. Genetic effects and genetic analysis of their interaction with environment of milling quality traits in rice. *Acta Genetica Sinica*, 1998, 1(1): 46-53
- [28] 陈建国, 朱军. 籼粳杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型 \times 环境互作效应研究. *中国农业科学*, 1998, 31(4): 1-7
- Chen J G, Zhu J. Study on inheritance of appearance quality traits and genotype \times environmental interaction in *Indica-Japonica* hybrid rice. *Science Agricultura Sinica*, 1998, 31(4): 1-7

- [29] 林建荣, 吴明国, 石春海. 粳型杂交稻稻米外观品质性状的遗传效应研究. 中国水稻科学, 2001, 15 (2): 93-96
Lin J R, Wu M G, Shi C H. Analysis on genetic effects of appearance quality traits in *Japonica* hybrid rice. Chinese Rice Science, 2001, 15 (2): 93-96
- [30] Amarawathi Y, Singh R, Singh A K, Singh V P. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.). Molecular Breeding, 2008, 21 (1): 49-65
- [31] Wang X, Pang Y, Wang C, Chen K, Zhu Y, Sheng C, Ali J, Xu J, Li Z. New Candidate candidate genes affecting rice grain appearance and milling quality detected by genome-wide and gene-based association analyses. Frontiers in Plant Science, 2017, 7: 1998-2009
- [32] Zhu A, Zhang Y, Zhang Z, Wang B, Xue P, Chen Y, Li Z, Liu Q, Cheng S. Genetic dissection of *qPCG1* for a quantitative trait locus for percentage of chalky grain in rice (*Oryza sativa* L.). Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1173-1186
- [33] Zhang M, Pinson S R M, Tarpley L, Huang X Y, Salt D E. Mapping and validation of quantitative trait loci associated with concentrations of 16 elements in unmilled rice grain. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127 (1): 137-165
- [34] Shao G, Tang S, Luo J, Jiao G, Wei X, Tang A, Wu J, Zhuang J, Hu P. Mapping of *qGL7-2*, a grain length QTL on chromosome 7 of rice. Journal of Genetics and Genomics, 2010, 37 (8): 523-531
- [35] 张志勇. 水稻粒型和粒重性状的主效 QTL 定位研究. 厦门: 厦门大学, 2008
Zhang Z Y. Mapping of major QTLs for grain shape and weight traits (*Oryza sativa* L.). Xiamen: Xiamen University, 2008
- [36] Wan X Y, Wan J M, Weng J F, Jiang L, Bi J C, Wang C M, Zhai H Q. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110 (1): 1334-1346