

水稻垩白和直链淀粉含量QTL $qCR5/qAC5$ 的定位和效应验证

云鹏^{1,2}, 张彩娟¹, 马廷臣¹, 周坤能¹, 郝栖贤¹, 夏加发¹, 李泽福¹

(¹安徽省农业科学院水稻研究所/水稻种质创新与分子改良安徽省重点实验室, 合肥 230031; ²安徽华安种业有限责任公司/两系杂交水稻种质创新与分子育种安徽省联合共建学科重点实验室, 合肥 230088)

摘要: 为挖掘稻米外观和蒸煮食味品质相关数量性状位点, 以籼稻9311和热带粳稻Cypress为亲本构建了一个包含181个株系的重组自交系, 利用重测序的方法构建高密度遗传连锁图, 于2018年和2019年对稻米垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量进行QTL定位。共检测到4个垩白粒率QTL, 5个垩白度QTL和6个直链淀粉含量QTL, 其中位于第5号染色体18397268~20398241 bp区间的一个同时影响垩白和直链淀粉含量的新位点 $qCR5/qAC5$ 被重复检测到, 2018年和2019年垩白粒率LOD值分别为3.11和3.82, 加性效应分别为-5.54和-6.12; 2018年和2019年直链淀粉含量LOD值分别为3.76和3.82, 加性效应分别为-1.06和-1.05, 该位点垩白粒率和直链淀粉含量的增效等位基因均来自亲本9311。通过回交的方法构建以9311为背景的近等基因系, 利用BC₅F₂分离群体验证了 $qCR5/qAC5$ 的遗传效应, 其对垩白粒率和直链淀粉含量的表型贡献率分别为20.9%和18.6%。研究结果为 $qCR5/qAC5$ 的精细定位打下坚实基础, 对稻米品质遗传改良有较大的潜在利用价值。

关键词: 水稻; 垩白; 直链淀粉含量; QTL

Mapping and Effect Validation of QTL $qCR5/qAC5$ for Grain Chalkiness and Amylose Content in Rice

YUN Peng^{1,2}, ZHANG Caijuan¹, MA Tingchen¹, ZHOU Kunneng¹, HAO Qixian¹, XIA Jiafa¹, LI Zefu¹

(¹Rice Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences/Anhui Province Key Laboratory of Rice Germplasm Innovation and Molecular Improvement, Hefei 230031; ²Anhui Hua'an Seed Industry Co., Ltd./Anhui Province Joint Key Laboratory of Two-line Hybrid Rice Germplasm Innovation and Molecular Breeding, Hefei 230088)

Abstract: To identify quantitative trait loci (QTL) associated with rice grain appearance and cooking/eating quality, a recombinant inbred line (RIL) population consisting of 181 lines was developed by crossing *indica* rice 9311 and tropical *japonica* rice Cypress. A high-density genetic linkage map was constructed using resequencing data, and QTL mapping was performed based on evaluations of chalky grain rate, chalkiness degree, and amylose content in 2018 and 2019. A total of four QTLs for chalky grain rate, five QTLs for chalkiness degree, and six QTLs for amylose content were detected. A novel locus $qCR5/qAC5$, simultaneously affecting chalky grain rate and amylose content, was consistently detected within the chromosomal interval 18397268-20398241 bp on chromosome 5. In 2018 and 2019, the LOD values for chalky grain rate were 3.11 and 3.82 and the additive effects were -5.54 and -6.12, respectively. In 2018 and 2019, the LOD values for amylose content were 3.76 and 3.82, and the additive effects were -1.06 and -1.05, respectively. And the 9311

收稿日期: 2025-06-08 网络出版日期: 2025-08-11

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250608001>

第一作者研究方向为水稻分子遗传与育种, E-mail: yunpen0106@126.com

通信作者: 夏加发, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: ah128x@163.com

李泽福, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: lizefu@aliyun.com

基金项目: 国家水稻产业技术体系 (CARS-01-94); 安徽省科技重大专项 (2021d06050002, 202103a06020008); 国家重点研发计划 (2021YFD1200500)

Foundation projects: The National Rice Industry Technology System (CARS-01-94); The Major Scientific Technological Project of Anhui Province (2021d06050002, 202103a06020008); The National Key R&D Program of China (2021YFD1200500)

genotype of *qCR5/qAC5* simultaneously increased both chalky grain rate and amylose content. Near-isogenic lines (NILs) with the 9311 genetic background were developed through backcrossing, and the genetic effects of *qCR5/qAC5* were validated using BC₅F₂ segregation population. This locus accounted for 20.9% of the phenotypic variation in chalky grain rate and 18.6% in amylose content. These findings lay a solid foundation for the fine mapping of *qCR5/qAC5* and hold significant implications for genetic improvement of rice grain quality.

Key words: rice; grain chalkiness; amylose content; QTL

稻米品质主要包括外观品质、加工品质、蒸煮食味品质和营养品质。垩白是大米中白色不透明部分,是稻米外观品质性状的重要组成部分,按所处位置可分为腹白、心白和背白,通常用垩白粒率和垩白度来量化垩白性状^[1]。垩白除了影响稻米外观,降低其市场价值,所在部位疏松的淀粉粒结构也会降低稻米的硬度,影响加工品质。垩白粒率每升高1%,整精米率平均会降低1%^[2]。减少垩白可以提高商品大米的价值和产量。垩白是一个复杂的数量性状,且容易受环境影响。目前有数百个垩白数量性状位点(QTL, quantitative trait locus)被定位,但只有少数几个被克隆。*Chalk5*是第1个被克隆的垩白 QTL,编码一个液泡质子转运焦磷酸酶(V-PPase, vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase),其正调控垩白粒率,尤其是腹白率。*Chalk5*表达量升高会打破液泡内外pH值的动态平衡,影响蛋白体的形成和产生更多的囊泡状结构,导致胚乳储存物质之间产生更多的间隙,进而产生更多垩白^[3]。*WCRI*(*WHITE-CORE RATE 1*)编码一个F-box转录因子,是心白率的负调控因子。*WCRI*启动子的A/G功能性变异影响了转录因子OsDOF17与其的结合,进而导致*WCRI*表达量的变化,引起心白率的自然变异,*WCRI*能与金属硫蛋白MT2b互作,通过影响活性氧积累和胚乳细胞程序性死亡来调控垩白形成^[4]。*WBR7*(*WHITE-BELLY RATE 7*)编码蔗糖合成酶SUS3(SUCROSE SYNTHASE 3),编码区的G/A变异造成了E541K的氨基酸替换,降低了其蔗糖分解酶活,蔗糖在茎、叶等器官中的分解和代谢较少,更多的蔗糖被运输到胚乳,增强了胚乳中储存物质的积累能力,进而降低腹白率^[5]。*LCGI*(*LESS CHALK GRAIN 1*)位于第5号染色体长臂末端,编码已知的SLRL2(SLENDER RICE1 like 2)蛋白,该基因在籽粒灌浆期高表达,通过影响籽粒储存物质的积累、淀粉颗粒结构和支链淀粉的链长分布,调节垩白度和稻米食味。值得注意的是,*LCGI*的启动子区序列变异导致粳稻品种中基因的转录表达增强,将粳稻型*LCGI*基因导入籼稻品种中能

改善籼稻稻米品质^[6]。

稻米直链淀粉含量(AC, amylose content)是蒸煮食味品质的重要指标,能够决定大米的粘性、适口性和膨胀程度^[7]。直链淀粉含量由一个主效基因和多个微效基因调控,主效基因是位于第6号染色体短臂的*Wx*(*Waxy*)基因,编码颗粒淀粉合成酶I(GBSSI, granule-bound starch synthase I)。由于*Wx*基因对稻米食味品质有较大影响,该位点受到了广泛的人工选择,产生了多种基因型,如*wx*、*Wx^{mp}*、*Wx^{da}*、*Wx^{op}*、*Wx^b*、*Wxⁱⁿ*、*Wx^a*和*Wx^{lv}*等,进而导致稻米直链淀粉含量出现了广泛变异,以满足不同区域消费者的不同偏好和需求。其中*wx*是*Wx*基因功能缺失型,糯稻中一般含该等位型(AC<2%);携带*Wx^{mp}*、*Wx^{da}*和*Wx^{op}*等位基因品种的AC通常处在8%~12%范围内,其米饭具有软而不烂、回生度小等特点,这些品种被称为软米品种,*Wx^{mp}*、*Wx^{da}*和*Wx^{op}*也被称为软米基因,其编码区均发生SNP变异,导致氨基酸改变进而降低GBSSI酶活;*Wx^b*(AC约为16%)主要存在于粳稻中;*Wxⁱⁿ*(AC约为20%)主要存在于印度的Basmati类和泰国香米等品种中;*Wx^a*(AC>25%)主要存在于籼稻中;*Wx^{lv}*(AC约为27%)是主要存在于野生稻中的祖先基因型^[8-10]。

本研究旨在挖掘新的调控垩白和直链淀粉含量的位点,利用籼稻品种9311和粳稻品种Cypress构建了一个重组自交系,采用重测序的方法构建高密度遗传连锁图,进行垩白和直链淀粉含量QTL定位,并针对效应较大的新位点构建近等基因系,验证位点的遗传效应,以期对稻米品质的遗传改良提供新的基因资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为高产籼稻品种9311、优质热带粳稻品种Cypress及二者杂交衍生的包含181个株系的重组自交系(RIL, recombinant inbred line)群体。根据本研究初定位结果,利用分子标记辅助选择的方法,构建了以9311为背景的*qCR5/qAC5*位点的近等

基因系(NIL, near-isogenic line), 利用BC₃F₂群体验证同时影响垩白和直链淀粉含量的*qCR5/qAC5*位点的遗传效应。

1.2 材料种植

父母本9311和Cypress及RIL群体的F₈和F₉代材料分别于2018年夏季在安徽省农业科学院水稻研究所合肥试验基地和2019年春季在安徽省农业科学院水稻研究所海南陵水南繁基地进行田间种植。*qCR5/qAC5*位点的192株BC₃F₂群体于2023年春季在安徽省农业科学院水稻研究所海南陵水南繁基地进行田间种植。秧苗于播种后30 d按株距16.7 cm、行距26.6 cm规格进行单本移栽, 每个家系种植1行, 每行9株。田间栽培管理均参照常规措施实施。

1.3 表型考察

重组自交系各家系内9个单株混收种, *qCR5/qAC5*位点的BC₃F₂群体按单株收种, 种子在室内风干约3个月, 以统一水分。垩白粒率和垩白度按照标准NY/T 83-2017《米质测定方法》^[11]中的图像法测定, 直链淀粉含量按照标准NY/T 2639-2014《稻米直链淀粉的测定 分光光度法》^[12]测定。

1.4 初定位和遗传效应验证

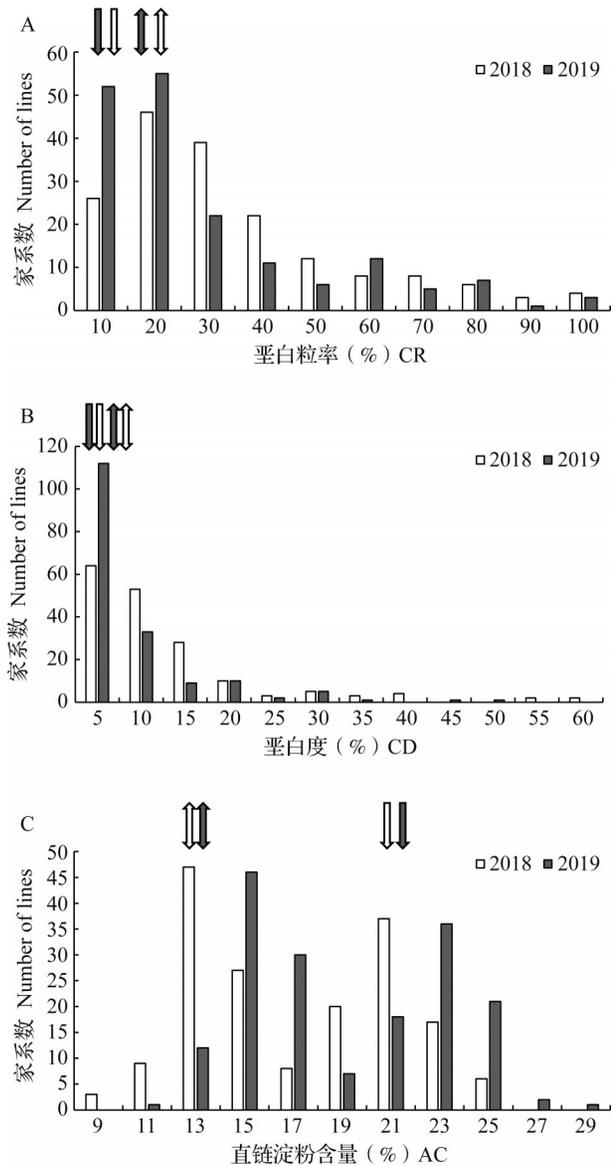
RIL群体重测序、遗传连锁图构建和初定位参照Yun等^[13]。*qCR5/qAC5*位点的BC₃F₂群体的DNA利用CTAB法抽提, 用聚丙烯酰胺凝胶电泳鉴定多态性标记基因型, 用到的两个InDel标记分别为C5-18385(正向引物: GCTTTTTTGAAGTGTATGGAC; 反向引物: ACCGACAGTTGGGATCACTT)和C5-20406(正向引物: CCTGAACTTGGGAACGCAAC; 反向引物: ACGGTCGAACAACCTGAACGTT)。利用MapMaker/Exp3.0^[14]软件构建遗传连锁图, 利用WinQTLCart2.5^[15]软件分析QTL的遗传效应。

2 结果与分析

2.1 群体垩白和直链淀粉含量的表型变异

考察亲本和RIL群体的垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量, 9311的垩白粒率和垩白度要高于Cypress(图1 A、B), 而直链淀粉含量要低于Cypress(图1 C)。RIL群体2018年安徽合肥垩白粒率均值为29.9%, 范围在3.0%~100.0%; 垩白度均值为10.4%, 范围在0.5%~58.7%; 直链淀粉含量均值为16.2%, 范围在7.1%~24.7%。RIL群体2019年海南陵水垩白粒率均值为23.8%, 范围在1.6%~100.0%; 垩白度均值为6.5%, 范围在0.3%~50.0%; 直链淀粉

含量均值为18.1%, 范围在9.7%~27.2%。由图1可知, RIL群体的垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量变异较大, 各个性状均出现明显的超亲分离。垩白粒率和垩白度均呈偏正态分布(图1 A、B), 属于数量性状遗传; 而直链淀粉含量两年均呈双峰分布(图1 C), 表明该性状可能受少数主效基因控制。



白色和黑色图形分别表示2018和2019年表型; 单箭头和双箭头分别指示亲本Cypress和9311表型值

Black and white shapes indicate phenotype of 2018 and 2019, respectively; Single arrows and double-headed arrows indicate the phenotype values of Cypress and 9311, respectively; CR: Chalky grain rate; CD: Chalkiness degree; AC: Amylose content; The same as below

图1 9311/Cypress重组自交系群体垩白和直链淀粉含量表型分布

Fig. 1 Performance of grain chalkiness and amylose content in the RIL population of 9311/Cypress

2.2 垩白和直链淀粉含量 QTL 定位

前期利用重测序数据构建了一张包含 2842 个 bin 的遗传连锁图,总长度为 1500.6 cM^[13]。对 2 年

垩白和直链淀粉含量相关性状进行 QTL 定位,共检测到 15 个 QTL,其中,垩白粒率 4 个,垩白度 5 个,直链淀粉含量 6 个(表 1,图 2)。

表 1 9311/Cypress 重组自交系群体定位到的垩白和直链淀粉含量 QTL

Table 1 QTL for chalkiness and amylose content detected in the RIL population of 9311/Cypress

性状 Traits	位点 Locus	物理位置(bp) Physical position	2018年 Year 2018			2019年 Year 2019		
			LOD值 LOD value	加性效应 Add	表型贡献率(%) PVE	LOD值 LOD value	加性效应 Add	表型贡献率(%) PVE
垩白粒率 CR	<i>qCR5</i>	18397268~20398241	3.11	-5.54	6.3	3.82	-6.12	7.4
	<i>qCR8a</i>	2139540~2382490				4.99	7.12	9.8
	<i>qCR8b</i>	2596373~3114815				3.71	6.16	7.4
	<i>qCR12</i>	25529422~26120518				3.22	5.67	6.2
垩白度 CD	<i>qCD1</i>	23099704~25258692	3.46	3.28	8.0			
	<i>qCD5</i>	18397268~20398241				3.07	-1.90	6.2
	<i>qCD8a</i>	2139540~2382490				2.83	1.84	5.7
	<i>qCD8b</i>	2596373~3114815				3.05	1.89	6.1
	<i>qCD12</i>	25529422~26120518				3.56	2.06	7.2
直链淀粉含量 AC	<i>qAC4a</i>	6661532~10787873	3.18	0.99	5.2			
	<i>qAC4b</i>	14050316~17286310				3.18	0.98	5.3
	<i>qAC5</i>	18397268~20398241	3.76	-1.06	6.2	3.82	-1.05	6.2
	<i>qAC6a</i>	603599~2775818	8.77	1.69	15.4	8.86	1.67	15.5
	<i>qAC6b</i>	23991099~24878175				2.73	-0.88	4.4
	<i>qAC9</i>	20953059~21114157	2.92	-0.93	4.7	2.50	-0.81	4.1

加性效应为正值表示该位点 Cypress 基因型对表型起增效作用,为负值表示该位点 9311 基因型对表型起增效作用;物理位置对照日本晴参考基因组(MSU v7.0, <https://rice.uga.edu/>);下同

Positive additive effect indicates that the allele from Cypress increases the trait value, negative additive effect indicates that the allele from 9311 increases the trait value; Physical position refers to the rice Nipponbare reference genome (MSU v7.0, <https://rice.uga.edu/>); LOD: Logarithm of the odds; Add: Additive effect; PVE: Phenotypic variation explained; The same as below

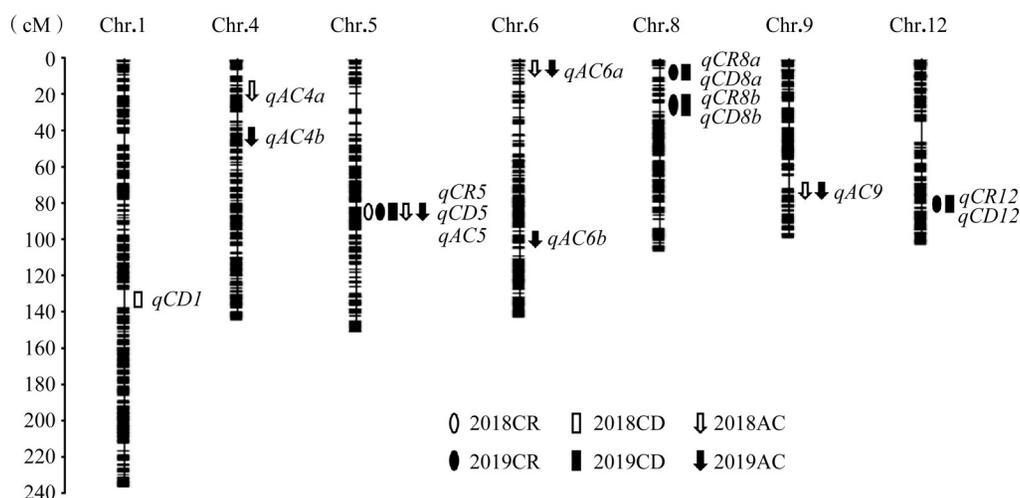


图 2 垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量 QTL 在遗传连锁图上的分布

Fig. 2 Distribution of QTL for chalky grain rate, chalkiness degree, and amylose content on the genetic linkage map

垩白粒率的 4 个 QTL 位于第 5 号、第 8 号和第 12 号染色体上, 命名为 *qCR5*、*qCR8a*、*qCR8b* 和 *qCR12*, 其中 *qCR8a*、*qCR8b* 和 *qCR12* 只在 2019 年被检测到, 而 *qCR5* 在 2018 年和 2019 年被重复定位到, LOD 值分别为 3.11 和 3.82, 加性效应分别为 -5.54 和 -6.12, 其增效等位基因来自于亲本 9311, 表型贡献率分别为 6.3% 和 7.4%。

垩白度的 5 个 QTL 为 *qCD1*、*qCD5*、*qCD8a*、*qCD8b* 和 *qCD12*, 分别位于第 1 号、第 5 号、第 8 号和第 12 号染色体上, 其中 *qCD1* 只在 2018 年被定位到, 而 *qCD5*、*qCD8a*、*qCD8b* 和 *qCD12* 只在 2019 年被定位到。这 5 个 QTL 的 LOD 值为 2.83~3.56, 表型贡献率为 5.7%~8.0%, 均为微效 QTL。

直链淀粉含量的 6 个 QTL 位于第 4 号、第 5 号、第 6 号和第 9 号染色体上, 命名为 *qAC4a*、*qAC4b*、*qAC5*、*qAC6a*、*qAC6b* 和 *qAC9*。其中 *qAC4a*、*qAC4b* 和 *qAC6b* 只在一年被定位到, *qAC5*、*qAC6a* 和 *qAC9* 两年被重复定位到。*qAC6a* 位点 2018 年和 2019 年的 LOD 值分别为 8.77 和 8.86, 加性效应分别为 1.69 和 1.67, 其增效等位基因来自于亲本 Cypress, 表型贡献率分别为 15.4% 和 15.5%, 该位点是一个主效 QTL。*qAC5* 位点 2018 和 2019 年的 LOD 值分别为 3.76 和 3.82, 加性效应分别为 -1.06 和 -1.05, 其增效等位基因来自亲本 9311, 表型贡献率均为 6.2%。*qAC9* 位点的增效等位基因同样来自于亲本 9311, 2018 和 2019 年的 LOD 值分别为 2.92 和 2.50, 加性效应分别为 -0.93 和 -0.81, 表型贡献率分别为 4.7% 和 4.1%。

2.3 垩白和直链淀粉含量性状共定位的 QTL

主效直链淀粉含量位点 *qAC6a* 定位区段内包含已知的 *Wx* 基因, 已有的研究表明亲本 9311 的 *Wx* 基因是 *Wx⁹* 型, 其第 1 个外显子末端 Int1-1 变异的基

因型为 T^[16]; 对 Cypress 的 *Wx* 基因测序发现, 其第 1 个外显子末端 Int1-1 变异的基因型为 G, 第 6 外显子上 Ex6-62 变异基因型为 C, 表明 Cypress 的 *Wx* 基因是 *Wx^m* 型, 以上结果表明 *Wx* 基因很可能是 *qAC6a* 位点的功能基因。值得注意的是, *qCD5* 和 *qCR5*、*qCD8a* 和 *qCR8a*、*qCD8b* 和 *qCR8b*、*qCD12* 和 *qCR12* 分别定位于相同的区段(表 1, 图 2), 表明垩白粒率和垩白度两个性状之间具有较强的相关性。第 5 号染色体上的垩白粒率位点 *qCR5*、垩白度位点 *qCD5* 和直链淀粉含量位点 *qAC5* 共同定位于区间 18397268~20398241 bp (表 1, 图 2), 且 *qCR5* 和 *qAC5* 在两年均被重复检测到, 表明该位点效应稳定, 受环境影响较小, 将其命名为 *qCR5/qAC5*。该位点垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量的增效等位基因均来自于亲本 9311, 且该区段未见相关基因克隆的报道, 可用于稻米品质性状的遗传改良。

2.4 *qCR5/qAC5* 位点的遗传效应验证

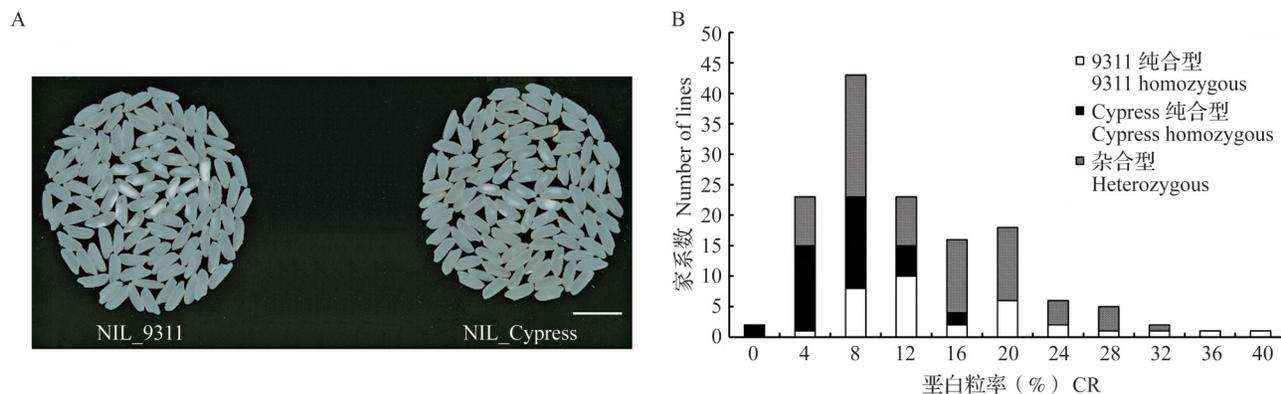
为验证 *qCR5/qAC5* 位点的遗传效应, 通过连续回交结合分子标记辅助选择的方法构建了以 9311 为背景的近等基因系, 种植了包含 192 株的 BC₅F₂ 分离群体, 使用 InDel 分子标记 C5-18385 和 C5-20406 检测基因型, 并测定垩白粒率和直链淀粉含量。结果表明 *qCR5/qAC5* 同时影响垩白粒率和直链淀粉含量, LOD 值分别为 8.10 和 7.62, 加性效应分别为 -4.39 和 -1.37, 显性效应分别为 1.94 和 0.45, 表型贡献率分别为 20.9% 和 18.6% (表 2)。直链淀粉含量的遗传效应较小, 且性状考察相对困难, 后续研究以垩白粒率为目标性状。两种纯合型单株的垩白粒率能够较好地区分开(图 3), 与初定位结果相同, 该位点垩白粒率和直链淀粉含量的增效等位基因均来自亲本 9311。

表 2 BC₅F₂ 分离群体中 *qCR5/qAC5* 的遗传效应

Table 2 Genetic effects of *qCR5/qAC5* in the BC₅F₂ population

性状 Traits	位点 Locus	区间 Interval	LOD 值 LOD value	加性效应 Add	显性效应 Dom	表型贡献率(%) PVE
垩白粒率 CR	<i>qCR5</i>	C5-18385~C5-20406	8.10	-4.39	1.94	20.9
直链淀粉含量 AC	<i>qAC5</i>	C5-18385~C5-20406	7.62	-1.37	0.45	18.6

Dom: Dominance effect



A: NIL_9311 和 NIL_Cypress 的垩白表型, 标尺为 1 cm; B: BC₃F₂ 分离群体垩白粒率分布

A: The grain chalkiness appearance of NIL_9311 and NIL_Cypress, scale bar: 1 cm; B: Distribution of chalky grain rate in the BC₃F₂ population

图3 *qCR5/qAC5* 在近等基因系和 BC₃F₂ 分离群体中垩白的效应

Fig. 3 The effects of *qCR5/qAC5* on grain chalkiness in the NILs and BC₃F₂ population

3 讨论

垩白是稻米外观品质性状的重要组成部分,会降低米粒的硬度进而降低整精米率,因此降低垩白是水稻育种的重要目标之一。垩白是一个易受环境影响的复杂数量性状,且垩白与粒宽有一定的正相关关系,多个粒宽基因在增大粒宽的同时会增加垩白,尤其是腹白^[17],如 *GW2*^[18]、*GW5/qSW5*^[19-20] 和 *GS2/GL2*^[21-23]。本研究利用 9311/Cypress 重组自交系在 2 年定位到 4 个垩白粒率和 5 个垩白度 QTL,所有 QTL 均为微效位点,表型贡献率均不超过 10%。部分垩白粒率和垩白度 QTL 共定位,如 *qCD5* 和 *qCR5*、*qCD8a* 和 *qCR8a*、*qCD8b* 和 *qCR8b*、*qCD12* 和 *qCR12*。第 8 号染色体短臂上的 *qCD8a*、*qCR8a* 和 *qCD8b*、*qCR8b* 与多个已报道的 QTL 位于相近的位置^[24-26],但该区段的垩白 QTL 还未被图位克隆,值得进一步研究。RIL 群体 2018 年夏季在安徽合肥分别定位到 1 个垩白粒率和 1 个垩白度 QTL,而 2019 年春季在海南陵水分别定位到 4 个垩白粒率和 4 个垩白度 QTL,且两年间只有 *qCR5* 被重复定位到。这可能是由垩白易受环境影响且定位到的位点效应较小导致的,与前人研究结果一致^[25-27]。

直链淀粉含量是稻米蒸煮食味品质最重要的决定指标之一。本研究定位到了 6 个控制直链淀粉含量的 QTL,其中 *qAC5*、*qAC6a* 和 *qAC9* 两年被重复定位到,而 *qAC4a*、*qAC4b* 和 *qAC6b* 只在一年被定位到。值得注意的是,位点 *qAC4a*、*qAC4b* 和 *qAC6a* 的增效等位基因来自于亲本 Cypress,而 *qAC5*、*qAC6b* 和 *qAC9* 的增效等位基因来自于亲本 9311。效应最大的位点 *qAC6a* 的定位区段内包含已知的主效 *Wx*

基因,查阅文献和分析亲本 *Wx* 基因序列可知 9311 和 Cypress 分别是 *Wx^b* 型和 *Wx^m* 型^[16],表明 *Wx* 基因很可能是 *qAC6a* 位点的功能基因。

第 5 号染色体上的 *qCR5/qAC5* 位点同时影响垩白粒率、垩白度和直链淀粉含量,且其垩白粒率和直链淀粉含量的效应在两年均被重复检测到,表明该位点效应稳定,受环境影响较小。以此为基础,通过回交的方法构建了 *qCR5/qAC5* 的近等基因系,在 BC₃F₂ 分离群体中,*qCR5/qAC5* 分别解释 20.9% 和 18.6% 的垩白粒率和直链淀粉含量的表型变异。来自于亲本 Cypress 的 *qCR5/qAC5* 基因型可以同时降低垩白粒率和直链淀粉含量,且该区段未见相关 QTL 定位和克隆基因的报道,是一个有潜在育种应用价值的新位点。本研究为 *qCR5/qAC5* 的进一步精细定位和图位克隆打下了坚实基础。

参考文献

- [1] 牛淑琳,唐苗苗,杜晨阳,王增兰,谢先芝,郑崇珂. 稻米品质调控的分子基础及非生物胁迫对稻米品质的影响. 中国稻米, 2022, 28(3): 10-19
Niu S L, Tang M M, Du C Y, Wang Z L, Xie X Z, Zheng C K. Molecular bases of rice quality regulation and effects of abiotic stress on rice quality. China Rice, 2022, 28(3): 10-19
- [2] Zhao X Q, Fitzgerald M. Climate change: Implications for the yield of edible rice. PLoS ONE, 2013, 8(6): e66218
- [3] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, Yun P, Luo L J, Yan B, Peng B, Xie W B, Wang G W, Li X H, Xiao J H, Xu C G, He Y Q. *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. Nature Genetics, 2014, 46: 398-404
- [4] Wu B, Yun P, Zhou H, Xia D, Gu Y, Li P B, Yao J L, Zhou Z Q, Chen J X, Liu R J, Cheng S Y, Zhang H, Zheng Y Y, Lou G M, Chen P L, Wan S S, Zhou M S, Li Y H, Gao G J,

- Zhang Q L, Li X H, Lian X M, He Y Q. Natural variation in *WHITE-CORE RATE 1* regulates redox homeostasis in rice endosperm to affect grain quality. *The Plant Cell*, 2022, 34 (5): 1912-1932
- [5] Shi H, Yun P, Zhu Y, Wang L, Wang Y P, Li P B, Zhou H, Cheng S Y, Liu R J, Gao G J, Zhang Q L, Xiao J H, Li Y B, Xiong L Z, You A Q, He Y Q. Natural variation of *WBR7* confers rice high yield and quality by modulating sucrose supply in sink organs. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22 (11): 2985-2999
- [6] Tu B, Zhang T, Liu P, Yang W, Zheng L, Dai Y, Wang H, Lin S, Zhang Z H, Zheng X H, Yuan M T, Chen Y, Zhu X B, Yuan H, Li T, Xiong J W, Zhong Z H, Chen W L, Ma B T, Qin P, Wang Y P, Li S G. The *LCG1-OsBP5/OsEBP89-Wx* module regulates the grain chalkiness and taste quality in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(1): 36-50
- [7] Fitzgerald M A, Mccouch S R, Hall R D. Not just a grain of rice: The quest for quality. *Trends in Plant Science*, 2009, 14 (3): 133-139
- [8] Zhang C Q, Zhu J H, Chen S J, Fan X L, Li Q F, Lu Y, Wang M, Yu H X, Yi C D, Tang S Z, Gu M H, Liu Q Q. Wx^{da} , the ancestral allele of rice waxy gene. *Molecular Plant*, 2019, 12(8): 1157-1166
- [9] Zhang C Q, Yang Y, Chen S J, Liu X J, Zhu J H, Zhou L H, Lu Y, Li Q F, Fan X L, Tang S Z, Gu M H, Liu Q Q. A rare *Waxy* allele coordinately improves rice eating and cooking quality and grain transparency. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 889-901
- [10] Zhou H, Xia D, Zhao D, Li Y H, Li P B, Wu B, Gao G J, Zhang Q L, Wang G W, Xiao J H, Li X H, Yu S B, Lian X M, He Y Q. The origin of Wx^{da} provides new insights into the improvement of grain quality in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(5): 878-888
- [11] 中华人民共和国农业部. NY/T 83-2017 米质测定方法. 北京: 中国农业出版社, 2017
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. NY/T 83-2017 Determination of rice quality. Beijing: China Agricultural Press, 2017
- [12] 中华人民共和国农业部. NY/T 2639-2014 稻米直链淀粉的测定 分光光度法. 北京: 中国农业出版社, 2014
Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. NY/T 2639-2014 Determination of amylose content in rice Spectrophotometry method. Beijing: China Agriculture Press, 2014
- [13] Yun P, Zhang C J, Ma T C, Xia J F, Zhou K N, Wang Y L, Li Z F. Identification of *qGL4.1* and *qGL4.2*, two closely linked QTL controlling grain length in rice. *Molecular Breeding*, 2024, 44(2): 11
- [14] Lander E S, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly M J, Lincoln S E, Newberg L A. MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1(2): 174-181
- [15] Wang S C, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL cartographer 2.5. Raleigh: North Carolina State University, 2007
- [16] Wang S, Gao S H, Nie J, Tan X Y, Xie J H, Bi X C, Sun Y, Luo S N, Zhu Q H, Geng J N, Liu W F, Lin Q, Cui P, Hu S N, Wu S Y. Improved 93-11 genome and time-course transcriptome expand resources for rice genomics. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 769700
- [17] Yun P, Zhu Y, Wu B, Gao G J, Sun P, Zhang Q L, He Y Q. Genetic mapping and confirmation of quantitative trait loci for grain chalkiness in rice. *Molecular Breeding*, 2016, 36: 162
- [18] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nature Genetics*, 2007, 39: 623-630
- [19] Qiu X J, Pang Y L, Yuan Z H, Xing D Y, Xu J L, Dingkuhn M, Li Z K, Ye G Y. Genome-wide association study of grain appearance and milling quality in a worldwide collection of *indica* rice germplasm. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0145577
- [20] Weng J F, Gu S H, Wan X Y, Gao H, Guo T, Su N, Lei C L, Zhang X, Cheng Z J, Guo X P, Wang J L, Jiang L, Zhai H Q, Wan J M. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Research*, 2008, 18: 1199-1209
- [21] Che R H, Tong H N, Shi B H, Liu Y Q, Fang S R, Liu D P, Xiao Y H, Hu B, Liu L C, Wang H R, Zhao M F, Chu C C. Control of grain size and rice yield by *GL2*-mediated brassinosteroid responses. *Nature Plants*, 2015, 2: 15195
- [22] 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. *Nature Plants*, 2015, 2: 15203
- [23] Hu J, Wang Y X, Fang Y X, Zeng L J, Xu J, Yu H P, Shi Z Y, Pan J J, Zhang D, Kang S J, Zhu L, Dong G J, Guo L B, Zeng D L, Zhang G H, Xie L H, Xiong G S, Li J Y, Qian Q. A rare allele of *GS2* enhances grain size and grain yield in rice. *Molecular Plant*, 2015, 8: 1455-1465
- [24] Yang W F, Xiong L, Liang J Y, Hao Q W, Luan X, Tan Q Y, Lin S W, Zhu H T, Liu G F, Liu Z P, Bu S H, Wang S K, Zhang G Q. Substitution mapping of two closely linked QTLs on chromosome 8 controlling grain chalkiness in rice. *Rice*, 2021, 14(1): 85
- [25] Qiu X J, Chen K, Lyu W K, Ou X X, Zhu Y J, Xing D Y, Yang L W, Fan F J, Yang J, Xu J L, Zheng T Q, Li Z K. Examining two sets of introgression lines reveals background-independent and stably expressed QTL that improve grain appearance quality in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(5): 951-967
- [26] Zhao X, Daygon V D, McNally K L, Hamilton R S, Xie F, Reinke R F, Fitzgerald M A. Identification of stable QTLs causing chalk in rice grains in nine environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(1): 141-153
- [27] 陈丽, 马静, 刘炜, 孙建昌, 韩龙植. 水稻垩白QTL位点 $qCG5$ 的定位分析. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(5): 1458-1464
Chen L, Ma J, Liu W, Sun J C, Han L Z. QTL mapping for *qCG5* of chalky trait in rice. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(5): 1458-1464