

• 农业生物技术 •

# 水稻蒸煮品质相关 QTL 定位及候选基因分析

乐巧娜<sup>1</sup>, 黄梓雯<sup>1</sup>, 戴若惠<sup>1</sup>, 李三峰<sup>2</sup>, 李梦佳<sup>1</sup>, 方媛<sup>1</sup>, 王跃星<sup>2\*</sup>, 饶玉春<sup>1\*</sup>

1 浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华 321004

2 中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006

乐巧娜, 黄梓雯, 戴若惠, 李三峰, 李梦佳, 方媛, 王跃星, 饶玉春. 水稻蒸煮品质相关 QTL 定位及候选基因分析[J]. 生物工程学报, 2024, 40(1): 122-136.

LE Qiaona, HUANG Ziwen, DAI Ruohui, LI Sanfeng, LI Mengjia, FANG Yuan, WANG Yuexing, RAO Yuchun. Mapping of QTL associated with rice cooking quality and candidate gene analysis[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(1): 122-136.

**摘要:** 挖掘与稻米蒸煮品质相关的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL), 分析候选基因, 并通过遗传育种手段改良稻米蒸煮品质相关性状, 可有效提升稻米的口感。以籼稻华占(Huazhan, HZ)、粳稻热研2号(Nekken2)及由其构建的120个重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)群体为实验材料, 测定成熟期稻米的糊化温度(gelatinization temperature, GT)、胶稠度(gel consistency, GC)和直链淀粉含量(amylose content, AC)。结合高密度分子遗传图谱进行QTL定位, 共检测到26个与稻米蒸煮品质相关的QTLs(糊化温度相关位点1个、胶稠度相关位点13个、直链淀粉含量相关位点12个), 其中最高奇数的可能性(likelihood of odd, LOD)值达30.24。通过实时荧光定量PCR(quantitative real-time polymerase chain reaction, qRT-PCR)分析定位区间内候选基因的表达量, 发现6个基因在双亲间的表达量差异显著, 推测 *LOC\_Os04g20270* 和 *LOC\_Os11g40100* 的高表达可能会极大地提高稻米的胶稠度, 而 *LOC\_Os01g04920* 和 *LOC\_Os02g17500* 的高表达以及 *LOC\_Os03g02650* 和 *LOC\_Os05g25840* 的低表达有助于降低直链淀粉含量。这些结果为培育优质水稻新品种奠定了分子基础, 并为揭示稻米蒸煮品质的分子调控机制提供了重要的遗传资源。

**关键词:** 水稻; 蒸煮品质; 数量性状基因座(QTL)分析; 候选基因

资助项目: 浙江省自然科学基金(LZ23C130003); 浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划(2022R404A005); 国家级大学生创新创业训练计划(202010345067)

This work was supported by the Zhejiang Provincial Natural Science Foundation (LZ23C130003), the Zhejiang Students' Technology and Innovation Program (2022R404A005), and the National Undergraduate Innovation and Entrepreneurship Training Program (202010345067).

\*Corresponding authors. E-mail: WANG Yuexing, wangyuexing@caas.cn; RAO Yuchun, ryc@zjnu.cn

Received: 2023-03-20; Accepted: 2023-05-08; Published online: 2023-05-10

# Mapping of QTL associated with rice cooking quality and candidate gene analysis

LE Qiaona<sup>1</sup>, HUANG Ziwen<sup>1</sup>, DAI Ruohui<sup>1</sup>, LI Sanfeng<sup>2</sup>, LI Mengjia<sup>1</sup>, FANG Yuan<sup>1</sup>, WANG Yuexing<sup>2\*</sup>, RAO Yuchun<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China

<sup>2</sup> State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, Zhejiang, China

**Abstract:** Excavating the quantitative trait locus (QTL) associated with rice cooking quality, analyzing candidate genes, and improving cooking quality-associated traits of rice varieties by genetic breeding can effectively improve the taste of rice. In this study, we used the indica rice HZ, the japonica rice Nekken2 and 120 recombinant inbred lines (RILs) populations constructed from them as experimental materials to measure the gelatinization temperature (GT), gel consistency (GC) and amylose content (AC) of rice at the maturity stage. We combined the high-density genetic map for QTL mapping. A total of 26 QTLs associated with rice cooking quality (1 QTL associated with GT, 13 QTLs associated with GC, and 12 QTLs associated with AC) were detected, among which the highest likelihood of odd (LOD) value reached 30.24. The expression levels of candidate genes in the localization interval were analyzed by quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR), and it was found that the expression levels of six genes were significantly different from that in parents. It was speculated that the high expression of *LOC\_Os04g20270* and *LOC\_Os11g40100* may greatly increase the GC of rice, while the high expression of *LOC\_Os01g04920* and *LOC\_Os02g17500* and the low expression of *LOC\_Os03g02650* and *LOC\_Os05g25840* may reduce the AC. The results lay a molecular foundation for the cultivation of new high-quality rice varieties, and provide important genetic resources for revealing the molecular regulation mechanism of rice cooking quality.

**Keywords:** *Oryza sativa* (rice); cooking quality; quantitative trait locus (QTL) mapping; candidate genes

水稻(*Oryza sativa*)是全世界最重要的粮食作物之一, 占我国粮食总产量的 40%以上, 其产量与稻米品质的提升一直以来都是中国农业现代化生产与粮食安全的研究热点<sup>[1]</sup>。随着我国社会经济的快速发展和人民物质生活水平的不断提高, 消费者对于稻米的需求逐渐由“吃饱”转向“吃好”, 对水稻的蒸煮品质尤为关注, 对稻米的味道、硬度和黏度等多维度提出要求<sup>[2]</sup>。因此, 改善稻米的蒸煮品质, 培养口感佳、营养

价值高的优质稻米是现阶段水稻育种工作者的重要研究方向。

水稻品质是综合性状, 主要包括外观品质、加工品质、蒸煮品质、食味品质和营养品质等<sup>[3]</sup>。水稻的蒸煮品质通常用糊化温度(gelatinization temperature, GT)、胶稠度(gel consistency, GC)和直链淀粉含量(amylose content, AC)这 3 项指标来表示<sup>[4]</sup>。糊化温度是指稻米淀粉颗粒在热水中吸水并发生不可逆膨胀时的温度, 一般用

碱消值(alkali spreading value, ASV)来表示<sup>[4]</sup>。糊化温度与碱消值有对应关系, 糊化温度大于 74 °C: 碱消值 1–3 级; 糊化温度 70–74 °C: 碱消值 4–5 级; 糊化温度小于 70 °C: 碱消值 6–7 级。通常稻米的糊化温度为中低等级为最佳, 表明蒸煮米饭的时间适中。胶稠度是用来衡量米饭软硬程度的指标, 以米胶长度表示。胶稠度通常分为 3 类: 软胶稠度(大于 60 mm)、中胶稠度(40–60 mm)和硬胶稠度(小于 40 mm)。一般优质米均为软胶稠度。直链淀粉含量作为稻米蒸煮品质的重要指标, 分 4 个等级: 很低(2%–10%)、低(10%–20%)、中等(20%–25%)和高(大于 25%)。具有中低直链淀粉含量的稻米更受青睐。稻米的蒸煮品质属于数量性状, 受多基因控制, 易受环境因素影响, 其中氮肥的施用和灌浆期温度差异影响最大<sup>[5]</sup>。因此, 研究水稻蒸煮品质性状相关基因及遗传机制对于利用分子手段培育优质水稻品种具有重要意义。

近年来, 随着数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)研究的不断深入, 已有多个水稻蒸煮品质相关 QTL 与基因被精细定位或克隆。包劲松等<sup>[6]</sup>利用窄叶青 8 号和京系 17 为亲本构建的双单倍体(doubled haploid, DH)群体及其遗传连锁图谱, 对水稻蒸煮品质的 3 个性状进行了 QTL 定位, 最终将控制糊化温度的主效 QTL 定位于 *Alk* 基因位点, 将调控直链淀粉含量的主效 QTL 定位于 *Wx* 基因所在区间; 还发现水稻胶稠度的遗传调控机制较为复杂, 除主效 QTL 参与调控外, 还存在微效 QTL 控制。田瑞<sup>[7]</sup>利用武育粳 2 号与珍汕 97B 衍生了重组自交系群体, 运用区间作图方法, 结果检测到 5 个与水稻蒸煮品质相关的 QTLs, 这 5 个 QTLs 分别位于第 1、2、6 号染色体上, 在第 6 号染色体上 RM276–RM121 区域能够扫描到 1 个控制糊化温度的主效 QTL, 而对于胶稠度和直链淀粉

含量, 解释最大变异情况的 QTLs 都位于第 6 号染色体上的 RM190–RM510 区间内。邵高能等<sup>[8]</sup>以 D50/HB277 为亲本构建 DH 群体, 并对水稻蒸煮品质 3 项指标进行检测, 共检测到了 6 个具有显著加性效应的 QTLs, 分别位于第 2、6、7、9 号染色体上。鄢宝<sup>[9]</sup>则使用华恢 3 号/中国香稻衍生的重组自交系群体作为研究材料, 构建分子标记遗传连锁图谱, 对蒸煮品质性状进行 QTL 定位分析, 定位到 7 个与胶稠度相关的 QTLs, 分别位于第 2、4、6、8 号染色体上, 3 个与糊化温度相关的 QTLs, 分别位于第 3、6、8 号染色体上, 6 个与直链淀粉含量相关的 QTLs, 分别位于第 1、3、6、8 号染色体上。晁园等<sup>[10]</sup>以川香 29B 和中国香稻构建的重组自交系群体为实验材料, 建立简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)分子标记遗传连锁图谱, 定位结果显示, 与直链淀粉含量相关位点 *qAC6* 区间包含 *Waxy* 基因, 糊化温度相关位点 *qASV6-4* 和 *qASV6-5* 区间包含第 6 号染色体的 *Alk* 基因。许勇<sup>[11]</sup>则用 93-11/日本晴组成的 190 个重组自交系群体构建图谱, 定位到 14 个与水稻直链淀粉含量相关的 QTLs, 其中 4 个分别位于第 1、3、10 号染色体上的 QTLs 的贡献率高达 74.604 8%–78.666 7%。

前人虽在水稻蒸煮品质相关 QTL 定位研究上取得了一些进展, 但由于其复杂的遗传机理、不同 QTL 之间及 QTL 与环境之间的互作效应等<sup>[12]</sup>, 相关基因的精细定位与克隆受到很大限制, 研究进展缓慢, 亟需筛选出新的主效 QTL 及基因。此外, 籼稻与粳稻的蒸煮品质存在显著差异, 粳稻的蒸煮品质往往优于籼稻。籼粳杂交遗传群体的蒸煮品质可能受到不同亲本遗传组分的影响<sup>[13]</sup>, 进而影响蒸煮品质的 QTL 定位结果。鉴于此, 本研究运用籼稻品种华占(HZ)、粳稻品种热研 2 号(Nekken2)及其构建的

重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)群体为实验材料,分别对水稻籽粒糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量这 3 项蒸煮品质指标进行检测,结合实验室前期构建的遗传图谱进行 QTL 定位分析,以期挖掘调控水稻蒸煮品质的新位点或基因,为培育具有优良蒸煮品质的水稻新品种提供种质资源和理论支撑。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 实验材料

华占(*Oryza sativa* L. subsp. *indica* cv. 'HZ')作为中国水稻研究所培育的优质籼稻,具有产量高、口感佳等优点。热研 2 号(*Oryza sativa* L. subsp. *japonica* cv. 'Nekken2')属于粳稻品种,具有很强的亲和性,被广泛应用于挖掘功能基因及水稻育种中。以华占(HZ)为父本、热研 2 号(Nekken2)为母本,杂交得到 F<sub>1</sub>代, F<sub>1</sub>代通过单粒传法进行套袋自交至第 12 代,获得具有稳定基因型和表型的 120 个重组自交系(RILs),组成实验所用遗传群体<sup>[14]</sup>。实验群体于 2021 年 5 月在浙江省中国水稻研究所杭州试验基地播种,10 月完成群体收种。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 水稻种植及管理

取亲本及各株系健康饱满且大小相近的种子各 60 粒,分别用 70%乙醇和 10%次氯酸钠溶液对种子表面进行 10 min 的消毒处理,再用去离子水冲洗数次,洗净种子表面残留液。浸种 2 d,期间换水 1 次。浸种后用湿纱布包裹种子,在 37 °C 恒温培养箱中催芽 48 h。然后,挑选发芽一致的种子进行播种。1 个月后,选取各株系长势良好且一致的幼苗 24 株移栽到常规稻田中,各株系均 4 行 6 列。生长期间进行常规田间管理,及时除草除虫等。

#### 1.2.2 样品处理

在水稻成熟后收获籽粒,将稻谷晒干后置于室温环境下 3 个月,以使其理化性质相对稳定。随后,将待测样品置于干燥通风且温度稳定的实验室内 7 d,使样品水分含量保持在 13%±1%范围内以减小误差。籽粒含水量按 GB/T 24896—2010《粮油检验 稻谷水分含量测定 近红外法》所述方法测定<sup>[7]</sup>。将收获的 120 个重组自交系和 14 组亲本的稻谷样品分别编号,按顺序经砻谷机出糙、碾米机精白、旋风式粉碎磨粉碎,得到的米粉通过 0.25 mm 的尼龙筛过滤后,所得样品粉末颗粒分别装入带编号的牛皮纸袋中。另备样胶稠度标准品进行比较,对应值为 30、50、70 mm。

#### 1.2.3 直链淀粉含量测定

称取 0.05 g 烘干后的待测样品,倒入容量瓶中。吸取 0.5 mL 95%乙醇缓慢加入容量瓶中,轻轻振荡润湿后,加入 4.5 mL 1.00 mol/L 氢氧化钠溶液。将装有样品的容量瓶置于 37 °C 恒温箱中过夜,冷却至室温后,加蒸馏水定容至 50 mL。吸取待测液 0.5 mL,加入到装有一部分蒸馏水的容量瓶中,依次加入 0.1 mL 1.00 mol/L 乙酸和 0.2 mL 碘液(称取 2.00 g 碘和 20.00 g 碘化钾混合,用蒸馏水溶解后,定容至 1 000 mL),充分摇匀,用蒸馏水定容至 5 mL,静置 0.5 h。配制 0.09 mol/L 氢氧化钠溶液为空白对照组,在分光光度计波长 620 nm 处调零,随后对各编号样品液测定吸光度,记录数据。

与上述方法相同,分别对已知含量的高、中、低 3 份直链淀粉含量的标准样品进行吸光度测定,绘制标准曲线。以标样的直链淀粉含量为纵坐标,以相对应的吸光度为横坐标,列出曲线的回归方程:  $Y=a+bx$ , 式中  $Y$  代表样品的直链淀粉含量,  $a$  代表标准曲线截距,  $b$  代表标准曲线斜率,  $x$  代表样品的吸光度。

随后,将每个样品用各自测得的吸光度从标准曲线上直接读出或代入标准曲线回归方程中求出所得稻米的直链淀粉含量(以占干重的百分比表示)。重复实验 3 次,实验数据的误差应在 1%以内,标准样品所做标准曲线的  $R^2$  值大于 0.99。

#### 1.2.4 胶稠度测定

称取 0.1 g 烘干后的待测样品置于试管内,滴加百里酚蓝试剂,振荡湿润。滴加 0.5 mL 95%乙醇及 2.0 mL 0.200 mol/L 氢氧化钠溶液,混匀后,将溶液立即置于沸水浴进行糊化,用玻璃球封试管口,保持沸腾的米胶高度在试管的 2/3 处,持续糊化 8 min。糊化后取出试管并移去玻璃球,室温静置 5 min,再于冰水中放置 15 min。在室温(25±2) °C下,将试管平放在水平台上。1 h 后,测量试管底至冷胶沿的距离,即为样品胶稠度。此外,还需测定内标样品。内标样品测定数据与标准数值的相对相差应在下列范围内:软、中胶稠度 5 mm;硬胶稠度 3 mm。实验重复 3 次。胶稠度分 3 类(表 1)<sup>[15]</sup>。

#### 1.2.5 糊化温度测定

从每袋样品中取出 6 粒无破损、无干瘪、饱满的精米放入方盒中,加入 10.0 mL 1.70%氢氧化钾溶液。平稳转移至(30±2) °C的恒温箱内,保温 1 d,每个米粒都要观察其胚乳的状态<sup>[16]</sup>,按标准(表 2)进行分级并记录。

表 2 碱消值分级表

Table 2 The grading of alkali spreading value (ASV)

Grade	Alkali spreading behavior
1	Grain not affected; kernel white
2	Grain swollen; kernel white, with powdered collar
3	Grain swollen; kernel white, collar incomplete or narrow
4	Grain swollen; kernel cotton white, collar complete and wide
5	Grain cracked; kernel cotton white, collar complete and wide
6	Grain partially dispersed and dissolved; kernel cloudy white, collar disappeared
7	Grain completely dispersed; kernel and collar both dispersed

表 1 胶稠度分类表

Table 1 The classification of gel consistency

Class	Length of rice gel (mm)
Hard gel consistency	<40
Medium gel consistency	40–60
Soft gel consistency	>60

碱消值=( $G_1 \times N_1 + G_2 \times N_2 + \dots + G_n \times N_n$ )/总粒数  
式中:G 代表每粒米的级别;N 代表同级米粒数。

内标样品同时进行实验,其实际测量数值与已知标准数值的相对误差保持在 0.5 级以内。参照 NYT83—2017《米质测定方法》,根据稻米糊化时现象的不同,糊化温度可分为 3 类(表 3)。实验重复 3 次,每次测定的结果之间相差≤0.5 级。

#### 1.2.6 遗传图谱构建

提取亲本与 120 个重组自交系群体的 DNA,进行全基因组测序,构建测序文库。比较各株系之间的变异位点,采用隐马尔可夫模型<sup>[17]</sup>确定群体基因型。再将具有相同基因型的连续单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点集中成区块,筛选出小于 100 kb 的 SNP 位点。对筛选后的结果进行整理分析,共获得 4 858 个均匀分布在水稻 12 条染色体上的分子标记,以此构建相应的高密度 SNP 遗传图谱<sup>[18]</sup>。

#### 1.2.7 QTL 定位

结合实验室前期构建的高密度 SNP 遗传图谱,运用区间作图法,借助 Mapmaker/QTL1.1B

表 3 糊化温度分级表

Table 3 The grading of gelatinization temperature

Grade	Alkali spreading value (ASV)	Gelatinization temperature (°C)
High	1-3	>74
Medium	4-5	70-74
Low	6-7	<70

软件, 分别对各株系中蒸煮品质的直链淀粉、胶稠度和糊化温度 3 项指标进行 QTL 定位分析, 将 LOD=2.5 作为阈值。QTL 的命名方法遵循 McCouch 等<sup>[19]</sup>的原则。

### 1.2.8 基因表达定量分析

使用 TRIzol 总 RNA 提取试剂盒(Invitrogen)提取 HZ 和 Nekken2 成熟期叶片的 RNA, DNase I 处理 RNA 样品, 用逆转录试剂盒 ReverTra Ace<sup>®</sup> qPCR RT Kit (Toyobo) 进行反转录。根据 QTL 定位结果, 利用水稻基因组注释数据库(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>), 在 QTL 区间内筛选与水稻蒸煮品质相关的候选基因。运用实时荧光定量 PCR (quantitative real-time polymerase chain

reaction, qRT-PCR) 法检测候选基因在亲本间的表达量。qRT-PCR 反应体系总体积为 20  $\mu$ L, 包括 2  $\mu$ L cDNA 模板、10  $\mu$ mol/L 正反引物各 0.8  $\mu$ L、10  $\mu$ L SYBR qPCR Mix (Toyobo), 用 ddH<sub>2</sub>O 补足至 20  $\mu$ L。qRT-PCR 扩增程序(循环 40 次): 95 °C 30 s, 95 °C 5 s, 55 °C 10 s, 72 °C 15 s<sup>[20-21]</sup>。qRT-PCR 反应所用引物序列见表 4。以 *OsActin* 为内参基因, 采用 2<sup>- $\Delta\Delta C_t$</sup>  法<sup>[22]</sup>进行双亲基因定量分析。实验重复 3 次。利用 SPSS 22.0 软件进行 *t* 检验, 比较不同处理间在 0.05 和 0.01 水平上差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本及重组自交系籽粒糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量差异

亲本(华占和热研 2 号)及重组自交系群体水稻籽粒的糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量呈正态分布(图 1A-1C)。结果表明, 水稻籽粒的糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量在两亲本之间均差异显著, 其中糊化温度在两亲本之间

表 4 qRT-PCR 所用引物序列

Table 4 Primer sequences for qRT-PCR

Primer name	Sequence (5'→3')	<i>T<sub>m</sub></i> (°C)	Length (bp)
<i>LOC_Os04g20270-F-qrt</i>	TGGCTATGCCGAGAAGCTAT	59.98	243
<i>LOC_Os04g20270-R-qrt</i>	GATGCACCAGGAACACCTTT	60.00	
<i>LOC_Os11g40100-F-qrt</i>	TAACCCCAACAACAGATGCAA	59.82	196
<i>LOC_Os11g40100-R-qrt</i>	TTGTTTCCTCGGCCATCTAC	59.99	
<i>LOC_Os01g04920-F-qrt</i>	TGCTGGTGGTGTTCTGATA	60.25	226
<i>LOC_Os01g04920-R-qrt</i>	CCAGATCGCAGCATTGTAGA	60.07	
<i>LOC_Os02g17500-F-qrt</i>	GCCTGAGATTTTCCCAAACA	59.86	163
<i>LOC_Os02g17500-R-qrt</i>	TGCTACCACACAAGCTGAGG	60.07	
<i>LOC_Os03g02650-F-qrt</i>	GACGACGTCTTCGAGATGC	60.01	152
<i>LOC_Os03g02650-R-qrt</i>	GAATGGTTCCACAGGCTCAT	60.02	
<i>LOC_Os04g20330-F-qrt</i>	CACCCGAGAAGAGAGGTCAG	59.66	241
<i>LOC_Os04g20330-R-qrt</i>	GTGGATGAGAAGCCCAATGT	59.99	
<i>LOC_Os05g25840-F-qrt</i>	AACAACAGGTCAGGGGCTAA	59.59	178
<i>LOC_Os05g25840-R-qrt</i>	GTGCTCCTTCTCCTCCTTCC	60.36	

的差异最大, 华占的碱消值为 3.78, 表现为中糊化温度; 热研 2 号的碱消值为 7.00, 表现为低糊化温度(表 5)。结果显示, 重组自交系群体(RILs)中水稻籽粒的糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量均呈现连续的正态分布, 分布范围广泛, 且存在超亲变异现象, 表明水稻糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量为多基因控制的数量性状, 符合 QTL 区间作图要求。

## 2.2 QTL 定位分析

利用重组自交系构建包含 4 858 个分子标记的高密度 SNP 遗传连锁图谱并进行 QTL 定位分析, 结果共检测到 26 个与水稻蒸煮品质相关 QTLs, LOD 值在 2.77–30.24 之间, 分布于第 1、2、3、4、5、6、7、8、11 和 12 号染色体上(表 6, 图 2)。其中与糊化温度相关的

QTL 1 个, 位于第 6 号染色体上物理距离为 3 908 292–22 732 901 bp 区间内, 其 LOD 值高达 30.24, 由此推测该位点可能是控制水稻糊化温度的主效 QTL。共检测到 13 个与胶稠度相关的 QTLs, 其中位于第 11 号染色体上物理距离为 21 807 002–23 985 951 bp 区间内的 *qGC11* 的 LOD 值最大, 为 7.18, 推测该位点可能是控制水稻胶稠度的主效 QTL。对于直链淀粉含量, 共检测到 12 个 QTLs, 其中位于第 1 号染色体上物理距离为 1 663 060–6 064 691 bp 区间内的 *qAC1* 的 LOD 值最大, 为 9.67, 推测该位点可能是控制水稻直链淀粉含量的主效 QTL。此外, 在第 6 号染色体上存在着与水稻糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量均相关且 LOD 值较大的重叠 QTL 区间。

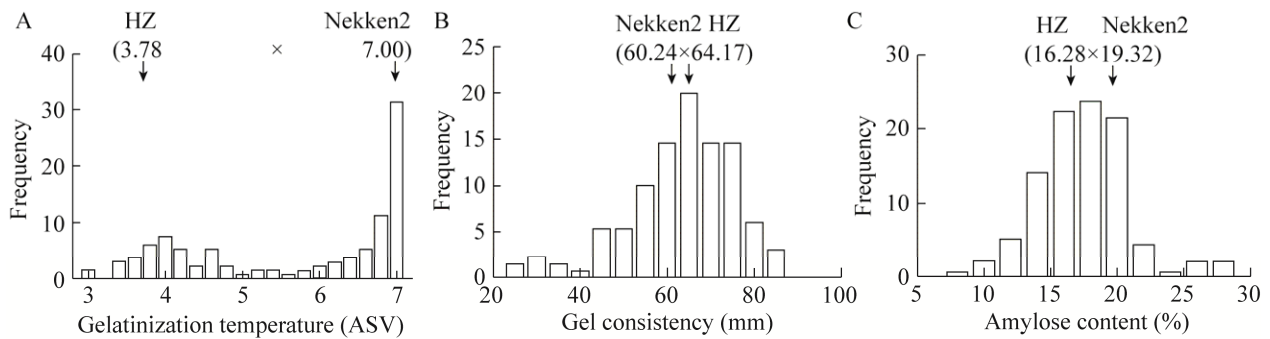


图 1 水稻重组自交系中糊化温度(A)、胶稠度(B)和直链淀粉含量(C)分布

Figure 1 Distribution of gelatinization temperature (A), gel consistency (B), amylose content (C) in recombinant inbred lines of rice.

表 5 水稻亲本及重组自交系群体的糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量

Table 5 Gelatinization temperature, gel consistency, amylose content in parents and recombinant inbred lines of rice

Trait	RILs				Parents	
	$\bar{x} \pm s$	Range	Skewness	Kurtosis	HZ	Nekken2
GT (ASV)	5.30±1.56	3.08–7.00	−0.23	−0.94	3.78	7.00
GC (mm)	62.87±12.57	22.67–87.00	−0.89	0.90	64.17	60.24
AC (%)	17.49±3.47	8.76–28.13	0.47	1.31	16.28	19.32

表 6 水稻重组自交系籽粒蒸煮品质相关 QTL 分析

Table 6 QTL analysis related to cooking qualities in grains of rice recombinant inbred lines

Trait	QTL	Chromosome	Physical distance (bp)	Position of support (cM)	Likelihood of odd (LOD)
Gelatinization temperature	<i>qGT6</i>	06	3 908 292–22 732 901	16.75–97.45	30.24
Gel consistency	<i>qGC1-1</i>	01	2 407 127–2 649 258	10.32–11.36	4.49
	<i>qGC1-2</i>	01	14 842 775–15 336 720	63.63–65.74	2.77
	<i>qGC2</i>	02	10 729 809–10 871 055	46.00–46.60	4.09
	<i>qGC3-1</i>	03	704 980–858 167	3.02–3.68	2.94
	<i>qGC3-2</i>	03	20 915 784–21 003 928	89.66–90.04	3.49
	<i>qGC4-1</i>	04	787 067–16 903 933	3.37–72.46	5.61
	<i>qGC4-2</i>	04	30 534 081–30 686 115	130.90–131.54	4.32
	<i>qGC5</i>	05	10 057 827–10 708 959	43.12–45.91	3.34
	<i>qGC6</i>	06	8 457 698–17 537 504	36.26–75.18	4.56
	<i>qGC7</i>	07	13 095 659–13 853 455	56.14–59.39	6.15
	<i>qGC11</i>	11	21 807 002–23 985 951	93.48–102.82	7.18
	<i>qGC12-1</i>	12	6 897 394–10 410 938	29.57–44.63	3.62
<i>qGC12-2</i>	12	17 370 399–17 901 627	74.46–76.74	3.67	
Amylose content	<i>qAC1</i>	01	1 663 060–6 064 691	7.13–26.00	9.67
	<i>qAC2-1</i>	02	3 999 642–5 752 314	17.15–24.66	4.38
	<i>qAC2-2</i>	02	9 896 262–18 043 622	42.42–77.35	5.48
	<i>qAC3-1</i>	03	481 634–1 377 228	2.06–5.90	5.54
	<i>qAC3-2</i>	03	20 915 784–21 229 182	89.66–91.00	4.70
	<i>qAC4</i>	04	46 622–14 135 131	0.20–60.59	6.03
	<i>qAC5</i>	05	10 057 827–15 200 902	43.12–65.16	5.10
	<i>qAC6</i>	06	8 457 698–17 655 069	36.26–75.68	4.81
	<i>qAC7</i>	07	13 095 659–13 314 991	56.14–57.08	4.16
	<i>qAC8</i>	08	18 777 521–18 935 918	80.49–81.17	2.98
	<i>qAC11</i>	11	14 212 356–22 421 559	60.92–96.12	6.75
	<i>qAC12</i>	12	17 268 215–17 694 262	74.02–75.85	6.62

### 2.3 蒸煮品质相关基因的表达特征

利用水稻基因组注释网站(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)与国家水稻数据中心基因库(<http://www.ricedata.cn/gene/>)的基因注释信息,并结合前人研究成果,对上述 QTLs 所在染色体区间内的基因信息进行分析,初步筛选得到 8 个与水稻蒸煮品质相关的候选基因,并对基因功能进行整理(表 7)。这些基因主要调控硫代异鼠李糖基转移酶、单糖转运体、乙烯应答因子、组蛋白去乙酰化酶、UDP-葡萄糖转移酶、ABC1 激酶和 GRF 互作因子等。通过实

时荧光定量 PCR 对部分基因在双亲间的表达量进行检测,结果表明(图 3),位于胶稠度/直链淀粉含量 QTL 重叠区的 *LOC\_Os04g20330* 在亲本间的表达量无显著差异;位于胶稠度 QTL 定位区的 *LOC\_Os04g20270* 和 *LOC\_Os11g40100* 在亲本间的表达量均差异显著,在父本华占中的表达量均显著高于母本热研 2 号;位于直链淀粉含量 QTL 定位区的基因 *LOC\_Os01g04920*、*LOC\_Os02g17500*、*LOC\_Os03g02650* 和 *LOC\_Os05g25840* 的表达量在双亲间差异显著,其中 *LOC\_Os01g04920* 和 *LOC\_Os02g17500* 在父本



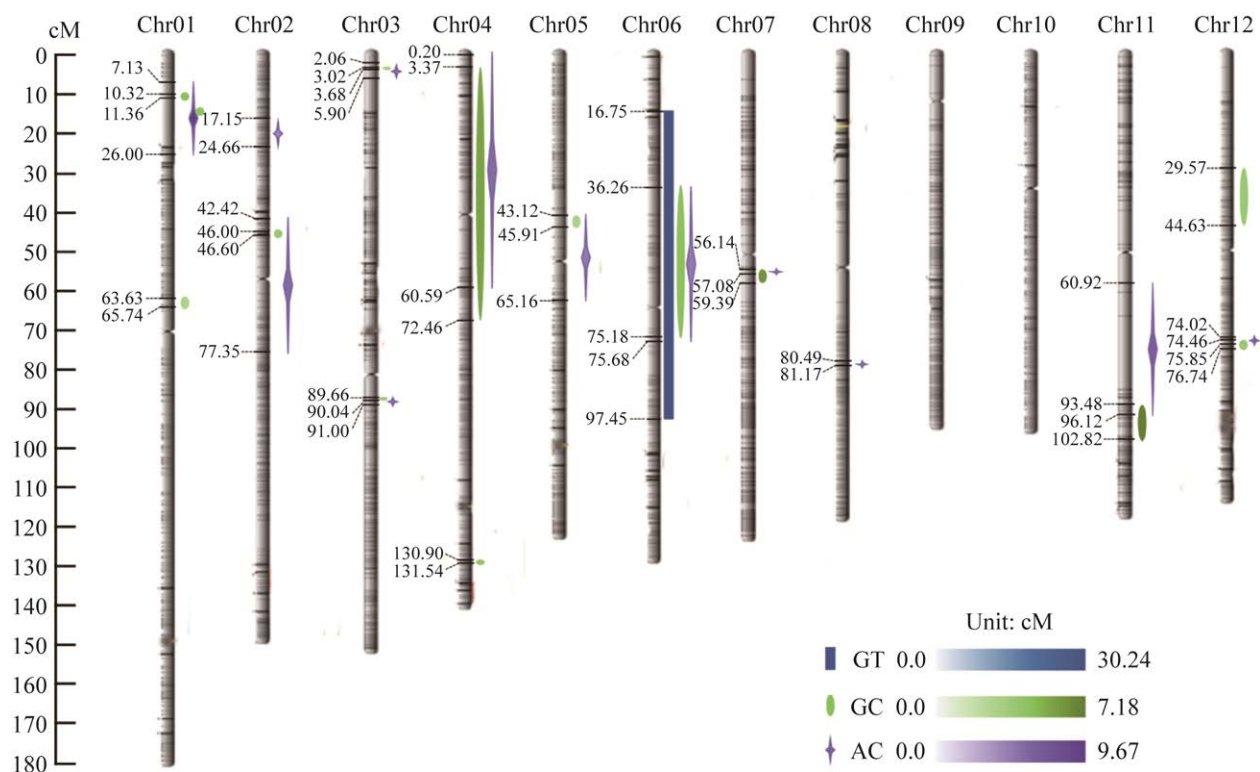


图2 水稻重组自交系籽粒蒸煮品质相关 QTL 定位

Figure 2 Mapping of QTL associated with cooking qualities in grains of rice recombinant inbred lines. GT: Gelatinization temperature; GC: Gel consistency; AC: Amylose content.

表7 水稻蒸煮品质相关候选基因的功能

Table 7 The function of candidate genes associated with to rice cooking quality

Chromosome	QTL locus	Gene	Function	Regulation object
1	<i>qAC1</i>	<i>LOC_Os01g04920</i>	Decreased seed setting rate and increased the level of glycoside flavonoids <sup>[23]</sup>	Thioredoxin isorhamnosyltransferase
2	<i>qAC2-2</i>	<i>LOC_Os02g17500</i>	Associated with total soluble sugar content	Monosaccharide transporter localized in the Golgi apparatus
3	<i>qAC3-1</i>	<i>LOC_Os03g02650</i>	DNA transcription factor activity, which affects photosynthesis and thus increases starch content <sup>[24]</sup>	Ethylene response factor
4	<i>qGC4-1</i> , <i>qAC4</i>	<i>LOC_Os04g20270</i>	Involved in starch accumulation and transposon repression, involved in rice seed development <sup>[25]</sup>	Histone deacetylase gene
4	<i>qGC4-1</i> , <i>qAC4</i>	<i>LOC_Os04g20330</i>	Associated with UDP-glucosyltransferase expression, involved in nucleotide sugar metabolism <sup>[26]</sup>	UDP-glucosyltransferase
5	<i>qAC5</i>	<i>LOC_Os05g25840</i>	Plays an important role in grain shape and seed size in rice <sup>[27]</sup>	ABC1 kinase
6	<i>qGT6</i>	<i>Alk</i>	Involved in branched starch crystal building, associated with the synthesis of the main component of branched starch branching clusters (medium-length dextran chain) <sup>[28]</sup>	Soluble starch synthase II
11	<i>qGC11</i>	<i>LOC_Os11g40100</i>	Increased seed length, grain width and thousand grain weight in transgenic rice <sup>[29]</sup>	GRF intercropping factor

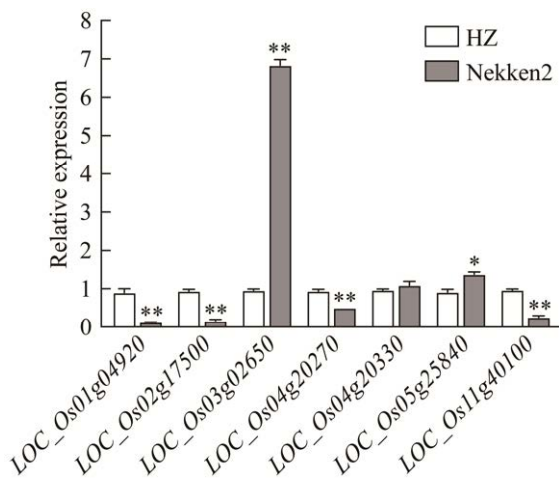


图3 候选基因在亲本中的表达量差异

Figure 3 Differential expression of candidate genes in parents. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

华占中的表达量高于母本热研 2 号, *LOC\_Os03g02650* 和 *LOC\_Os05g25840* 在母本热研 2 号中的表达量高于父本华占。综上所述, 共有 6 个基因在双亲间的表达量存在显著差异, *LOC\_Os04g20270* 和 *LOC\_Os11g40100* 可能参与调控水稻籽粒的胶稠度, *LOC\_Os01g04920*、*LOC\_Os02g17500*、*LOC\_Os03g02650* 和 *LOC\_Os05g25840* 可能参与调控水稻籽粒直链淀粉的合成代谢过程, 进而影响水稻的蒸煮品质。

### 3 讨论

消费者对稻米的选择偏好很大程度上取决于稻米的蒸煮食味品质<sup>[30]</sup>。稻米的蒸煮品质主要包括糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量, 这 3 项指标反映了稻米在烹饪和食用过程中的理化特性<sup>[31]</sup>。蒸煮品质性状在本质上均属于数量性状, 受主效基因或微效基因等多基因的共同调控, 它们的上位性和环境交互作用也会影响稻米的蒸煮品质<sup>[32]</sup>。因此, 定位与水稻蒸煮品质相关的 QTL 及筛选相关主效基因是改良、培育优质稻米的有效方法之一。

本研究以华占、热研 2 号及其构建的 RILs 群体为实验材料, 以水稻籽粒的糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量为检测指标, 将表型数据进行统计分析, 结合已构建的高密度遗传图谱进行 QTL 定位, 共检测到 26 个 QTLs, 其中与糊化温度相关的位点 1 个, 与胶稠度相关的位点 13 个, 与直链淀粉含量相关的位点 12 个。在对相关基因进行初步筛选及表达分析后, 发现 6 个基因在双亲间表达量差异显著, 其中 2 个基因可能与稻米胶稠度有关, 4 个基因可能参与调控稻米直链淀粉含量。与以往研究结果相比, 本研究有效地证实了部分前人的研究成果, 同时也发掘出新的 QTL 位点和基因。

本研究获得的部分 QTL 区间与以往研究所得结果存在重合区间。高振宇<sup>[28]</sup>将控制糊化温度的主效基因 *Alk* 定位于水稻第 6 号染色体 SSR 标记 rm50–rm527 之间, 该基因所在区间与本研究定位到的 *qGT6* 重叠, 且本研究测得其 LOD 值高达 30.24, 表明本研究群体的糊化温度受 *Alk* 基因控制, 这与前人的研究成果一致。本研究在第 4 号染色体上检测到一个范围较大且与直链淀粉含量相关的 QTL *qAC4*, 其与 Lanceras 等<sup>[33]</sup>的 QTL 检测区间存在部分重叠, 且张杰等<sup>[34]</sup>在 G264–G177 标记区间内检测到的 *qAC4* 也在本研究定位到的区间内, 说明该区间真实存在一个稳定控制水稻直链淀粉含量的位点, 具有较高的研究价值。谢黎红<sup>[35]</sup>利用珍汕 97B/密阳 46 杂交衍生的 F<sub>10</sub> 重组自交系群体及 247 个分子标记连锁图谱, 在第 6 号染色体上 *Wx* 基因标记的 RM190 所处片段检测到 1 个调控胶稠度和直链淀粉含量的主效 QTL, 表型贡献率分别为 42.0% 和 61.3%, 该区间与本研究定位到的 *qGC6* 区间存在重合。同时, 本研究还检测到控制胶稠度的微效基因 *qGC7*, 位于 *Wx* 基因附近区域, 与 Lanceras 等<sup>[33]</sup>分析得出的结

论基本一致。此外,本研究还获得了许多新的 QTL 位点,例如,在第 11 号染色体物理距离为 21 807 002–23 985 951 bp 区间内定位到 1 个 LOD 值高达 7.18 的 *qGCI1*,说明该区间内很可能存在 1 个影响水稻胶稠度的主效基因;位于第 1 号染色体物理距离为 1 663 060–6 064 691 bp 区间内的 *qAC1*,其 LOD 值高达 9.67,表明该区间内很可能存在 1 个调控水稻籽粒直链淀粉含量的主效基因。上述研究结果将为水稻蒸煮品质的遗传改良提供理论支撑。

汤圣祥等<sup>[36]</sup>认为胶稠度受到 1 对主效基因 *Wx* 和若干微效基因的控制。然而黄祖六等<sup>[37]</sup>通过限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)和 SSR 标记技术构建了 3 张分子标记连锁图,得出水稻胶稠度主要受位于第 3 号染色体上 2 个连锁位点控制。除主效基因 *Wx* 以外,其他与淀粉代谢相关的基因,如 *ALK* 和 *SBE3* 也对水稻胶稠度发挥调控作用<sup>[38-39]</sup>。前人研究表明,*LOC\_Os04g20270* 的调控对象为组蛋白去乙酰化酶基因,参与调控稻米中的淀粉积累<sup>[25]</sup>,进而对稻米的胶稠度起控制作用;*LOC\_Os11g40100* 主要调节 GRF 互作因子,属于 SSXT 超家族基因,能够控制水稻的粒长、粒宽、千粒重及胶稠度<sup>[29]</sup>。结合基因表达定量分析结果,推测 *LOC\_Os04g20270* 和 *LOC\_Os11g40100* 的高表达可能极大地提高水稻籽粒的胶稠度。Fang 等<sup>[25]</sup>通过染色体免疫共沉淀(chromatin immunoprecipitation, ChIP)实验表明,在水稻种子发育过程中,*LOC\_Os04g20270* 参与降低淀粉代谢基因和转座子的组蛋白 H3K9 乙酰化,该基因的下调会诱导发育种子中水稻淀粉调控因子基因 *RSR1* 以及淀粉酶基因的高表达,引起淀粉合成降低以及淀粉降解增加,而直链淀

粉含量的降低会使得稻米胶稠度有所增加。Li 等<sup>[40]</sup>已成功克隆 *LOC\_Os11g40100* 基因,过表达该基因能够增加水稻籽粒的大小和重量,通过调控细胞伸长和细胞增殖,调控籽粒的发育,间接影响稻米的胶稠度。

研究显示,对于水稻中的直链淀粉含量相关调控基因,在栽培稻中首先发现的是 *Wx<sup>a</sup>* 和 *Wx<sup>b</sup>*,*Wx* 基因能够调控淀粉合成酶 GBSS 的形成,进而控制稻米中的直链淀粉含量<sup>[41]</sup>。邵高能等<sup>[8]</sup>研究得出,控制直链淀粉含量的主效基因 *Wx* 位于 6 号染色体 RM508 到 RM587 之间。然而本次研究并未在 *Wx* 基因附近检测到直链淀粉含量相关的 QTL,推测可能是因为本研究构建定位群体时使用的亲本(HZ 和 Nekken2)是直链淀粉含量相似的品种,这与张杰等<sup>[34]</sup>、吴长明等<sup>[42]</sup>的报道相似。近年来,除主效基因 *Wx* 外,对直链淀粉含量起调控作用的微效基因也逐渐被挖掘出来。例如,本研究中的 *LOC\_Os01g04920* 编码硫代异鼠李糖基转移酶,能够调控结实率及糖苷类黄酮水平<sup>[23]</sup>; *LOC\_Os02g17500* 与高尔基体的单糖转运体有关,具体功能尚未见报道,推测其可能参与调节稻米中可溶性糖的合成;*LOC\_Os03g02650* 的调控对象为乙烯应答因子,可调节 DNA 转录因子活性和光合作用速率,进而调控籽粒中直链淀粉含量<sup>[24]</sup>; *LOC\_Os05g25840* 主要调控 ABC1 激酶的功能,影响水稻籽粒中淀粉等有机物的积累量<sup>[27]</sup>。实时荧光定量 PCR 分析表明,在调控水稻直链淀粉含量的候选基因中, *LOC\_Os01g04920*、*LOC\_Os02g17500* 的高表达和 *LOC\_Os03g02650*、*LOC\_Os05g25840* 的低表达有助于降低稻米中直链淀粉含量,提高稻米的适口性。Zhan 等<sup>[23]</sup>通过实验证明,过表达 *LOC\_Os01g04920* 基因的水稻植株,相较于野生型,其淀粉合酶活性降低,表现出淀粉水平显著下降、可溶性糖水

平升高的性状。Cao 等<sup>[43]</sup>利用反向遗传学方法鉴定出 *LOC\_Os02g17500* 与水稻单糖转运蛋白家族成员有关,将该基因的表达产物定位于高尔基体, *LOC\_Os02g17500* 表达量降低的植株中单糖积累减少。Ambavaram 等<sup>[24]</sup>利用日本晴进行转基因实验,证明了 *LOC\_Os03g02650* 在水稻中的表达能够增强在干旱和高温胁迫等多种环境条件下的光合作用,转基因植株的淀粉含量较野生型显著提高。Li 等<sup>[27]</sup>研究发现过表达 *LOC\_Os05g25840* 的稳定转基因水稻株系与野生型和 RNAi 转基因植株相比,表现出籽粒大小、粒重、灌浆速率和千粒重显著增加的表型,从而影响稻米中的直链淀粉的积累量。这些候选基因在其他学者的研究中,均显示出对水稻蒸煮品质的调控作用,也进一步证明了本研究中挖掘得到的 QTLs 的正确性和可靠性,有利于这些基因优异等位型的开发,为优质稻育种提供基础。

## 4 结论

本研究共定位到 26 个与水稻蒸煮品质相关的 QTLs,分布于第 1、2、3、4、5、6、7、8、11、12 号染色体上,其中 1 个与糊化温度相关,其 LOD 值高达 30.24; 13 个与胶稠度相关,最高 LOD 值达 7.18; 12 个与直链淀粉含量相关,LOD 值最大为 9.16; 且在第 6 号染色体上存在 1 个同时调控水稻糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量的多效 QTL 区间。同时,研究表明,定位区间内与水稻胶稠度相关的 2 个基因(*LOC\_Os04g20270* 和 *LOC\_Os11g40100*)以及与直链淀粉含量相关的 4 个基因(*LOC\_Os01g04920*、*LOC\_Os02g17500*、*LOC\_Os03g02650* 和 *LOC\_Os05g25840*)在父本华占和母本热研 2 号中的表达量存在显著差异,与亲本表型相符,说明上述 6 个基因在调控水稻胶稠度和直链淀粉含量

中可能发挥重要的作用,可影响稻米的蒸煮品质和食用口感。本研究进一步挖掘了与水稻籽粒糊化温度、胶稠度和直链淀粉含量相关的 QTLs,揭示了调控水稻蒸煮品质相关基因的功能,为阐明水稻蒸煮品质调控机制提供了新的遗传位点。此外,本研究定位到的 QTLs 和基因经验证后可应用于低糊化温度、软胶稠度、低直链淀粉含量的水稻分子设计育种,以提升稻米的蒸煮品质,为培育优质水稻品种夯实基础。

## REFERENCES

- [1] 程式华. 中国超级稻育种技术创新与应用[J]. 中国农业科学, 2016, 49(2): 205-206.  
CHENG SH. Breeding technique innovation and application of China's super rice[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(2): 205-206 (in Chinese).
- [2] 王志玺, 吕文俊, 崔晶, 黄亮, 张欣, 楠谷彰人, 松江勇次, 崔中秋. 稻米品质的相关性分析[J]. 天津农学院学报, 2018, 25(3): 9-15, 33.  
WANG ZX, L(U) WJ, CUI J, HUANG L, ZHANG X, Akihito Kusutani, Yuji Matsue, CUI ZQ. Correlation analysis of rice quality[J]. Journal of Tianjin Agricultural College, 2018, 25(3): 9-15, 33 (in Chinese).
- [3] 董国军. 分子标记辅助改良稻米品质[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2009.  
DONG GJ. Chinese academy of agricultural sciences dissertation[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2009 (in Chinese).
- [4] 高维维, 陈思平, 王丽平, 陈立凯, 郭涛, 王慧, 陈志强. 稻米蒸煮品质性状与分子标记关联研究[J]. 中国农业科学, 2017, 50(4): 599-611.  
GAO WW, CHEN SP, WANG LP, CHEN LK, GUO T, WANG H, CHEN ZQ. Association analysis of rice cooking quality traits with molecular markers[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(4): 599-611 (in Chinese).
- [5] 姚晓云, 王嘉宇, 刘进, 王棋, 姜鑫, 姜树坤, 徐正进. 粳稻蒸煮食味品质相关性状的 QTL 分析[J]. 植物学报, 2016, 51(6): 757-763.  
YAO XY, WANG JY, LIU J, WANG Q, JIANG X, JIANG SK, XU ZJ. Dissection of quantitative trait loci for cooking and eating quality traits in *Oryza sativa* subsp. *japonica*[J]. Bulletin of Botany, 2016, 51(6):

- 757-763 (in Chinese).
- [6] 包劲松, 何平, 李仕贵, 夏英武, 陈英, 朱立煌. 异地比较定位控制稻米蒸煮食用品质的数量性状基因[J]. 中国农业科学, 2000, 33(5): 8-13.  
BAO JS, HE P, LI SG, XIA YW, CHEN Y, ZHU LH. Comparative mapping quantitative trait loci controlling the cooking and eating quality of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2000, 33(5): 8-13 (in Chinese).
- [7] 田瑞. 稻米蒸煮与食味品质、米饭特性相关性状的 QTL 定位及香味基因的精细定位[D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2006.  
TIAN R. QTL mapping of rice cooking and eating quality, rice characteristics and fine mapping of flavor genes[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2006 (in Chinese).
- [8] 邵高能, 唐绍清, 焦桂爱, 罗炬, 唐傲, 胡培松. 稻米蒸煮品质性状的 QTL 定位[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(1): 94-98.  
SHAO GN, TANG SQ, JIAO GA, LUO J, TANG A, HU PS. Mapping of QTL for cooking quality traits of rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2009, 23(1): 94-98 (in Chinese).
- [9] 鄢宝. 稻米粒重和品质性状的遗传分析[D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2012.  
YAN B. The QTL analysis of rice grain weight and quality[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2012 (in Chinese).
- [10] 晁园, 冯付春, 高冠军, 朱雪萍, 何予卿. 利用重组自交系群体定位水稻品质相关性状的 QTL[J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(4): 397-403.  
CHAO Y, FENG FC, GAO GJ, ZHU XP, HE YQ. Mapping QTLs related with rice qualities of appearance, cooking and eating using a recombinant inbred line population[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2012, 31(4): 397-403 (in Chinese).
- [11] 许勇. 杂交稻协优 57 食味品质改良及水稻直链淀粉含量相关 QTL 定位的研究[D]. 合肥: 安徽大学硕士学位论文, 2010.  
XU Y. Improvement of the cooking and eating quality of hybridrice *Xieyou 57* and contents of rice mapping of QTLs for the amylose[D]. Hefei: Master's Thesis of Anhui University, 2010 (in Chinese).
- [12] 孔宪琴, 胡光莲, 张小惠, 李春生. 稻米品质检测技术的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(1): 28-31.  
KONG XQ, HU GL, ZHANG XH, LI CS. Research progress of rice quality detection technology[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(1): 28-31 (in Chinese).
- [13] 张佳, 程海涛, 徐海, 夏英俊, 刘春香, 徐正进. 籼粳稻杂交后代蒸煮食味品质与亚种分化的关系[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 167-173.  
ZHANG J, CHENG HT, XU H, XIA YJ, LIU CX, XU ZJ. Relationship between cooking-eating quality and subspecies differentiation in RILs population from *indica* and *japonica* crossing[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2015, 29(2): 167-173 (in Chinese).
- [14] WANG YX, SHANG LG, YU H, ZENG LJ, HU J, NI S, RAO YC, LI SF, CHU JF, MENG XB, WANG L, HU P, YAN JJ, KANG SJ, QU MH, LIN H, WANG T, WANG Q, HU XM, CHEN HQ, et al. A strigolactone biosynthesis gene contributed to the green revolution in rice[J]. Molecular Plant, 2020, 13(6): 923-932.
- [15] 倪昊东. 水稻品质相关性状分析及 QTL 定位[D]. 南昌: 江西农业大学硕士学位论文, 2022.  
NI HD. Analysis and QTL mapping of quality related traits in rice[D]. Nanchang: Master's Thesis of Jiangxi Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [16] 梅德勇. 应用 QTL 分析研究籼稻稻米品质和产量性状的关系[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2012.  
MEI DY. QTL-based study of relationship between rice quality and grain yield of *indica* rice[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012 (in Chinese).
- [17] XIE WB, FENG Q, YU HH, HUANG XH, ZHAO Q, XING Y, YU SB, HAN B, ZHANG QF. Parent-independent genotyping for constructing an ultrahigh-density linkage map based on population sequencing[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107: 10578-10583.
- [18] 芦涛, 叶涵斐, 褚晓洁, 林晗, 王盛, 潘晨阳, 李三峰, 王跃星, 饶玉春. 水稻糙米率 QTL 检测及候选基因分析[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2022, 45(3): 323-328.  
LU T, YE HF, CHU XJ, LIN H, WANG S, PAN CY, LI SF, WANG YX, RAO YC. Identification of QTL brown rice rate to submergence in rice[J]. Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences Edition), 2022, 45(3): 323-328 (in Chinese).
- [19] MCCOUCH SR, CHO YC, YANO M, PAUL E, BLINSTRUB M, MORISHIMA H, KINOSHITA T. Report on QTL no-menclature[J]. Rice Genet Newsletter, 1997, 14: 11-13.
- [20] 周纯, 焦然, 胡萍, 林晗, 胡娟, 徐娜, 吴先美, 饶

- 玉春, 王跃星. 水稻早衰突变体 *LS-es1* 的基因定位及候选基因分析[J]. 植物学报, 2019, 54(5): 606-619.
- ZHOU C, JIAO R, HU P, LIN H, HU J, XU N, WU XM, RAO YC, WANG YX. Gene mapping and candidate gene analysis of rice early senescence mutant *LS-es1*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2019, 54(5): 606-619 (in Chinese).
- [21] 饶玉春, 林晗, 肖飒清, 吴仪, 张月, 王盛, 胡佳青, 薛大伟. 水稻耐淹性的 QTL 定位与候选基因分析[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2020, 43(3): 312-319.
- RAO YC, LIN H, XIAO SQ, WU Y, ZHANG Y, WANG S, HU JQ, XUE DW. Identifying of QTL for resistance to submergence in rice[J]. Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences Edition), 2020, 43(3): 312-319 (in Chinese).
- [22] LIVAK KJ, SCHMITTGEN TD. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta C_T}$  method[J]. Methods, 2001, 25: 402-408.
- [23] ZHAN XQ, SHEN QW, WANG XM, HONG YY. The sulfoquinovosyltransferase-like enzyme SQD2.2 is involved in flavonoid glycosylation, regulating sugar metabolism and seed setting in rice[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 4685.
- [24] AMBAVARAM MMR, BASU S, KRISHNAN A, RAMEGOWDA V, BATLANG U, RAHMAN L, BAISAKH N, PEREIRA A. Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress[J]. Nature Communications, 2014, 5: 5302.
- [25] FANG CY, ZHANG H, WAN J, WU YY, LI K, JIN C, CHEN W, WANG SC, WANG WS, ZHANG HW, ZHANG P, ZHANG F, QU LH, LIU XQ, ZHOU DX, LUO J. Control of leaf senescence by an MeOH-jasmonates cascade that is epigenetically regulated by *OsSRT1* in rice[J]. Molecular Plant, 2016, 9(10): 1366-1378.
- [26] 唐乙钧. 糖基异构酶 *OsUGE3* 调节水稻细胞壁多糖代谢和耐盐性的机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学博士学位论文, 2022.
- TANG YJ. Mechanism of *OsUGE3* regulating rice cell wall polysaccharides metabolism and salt tolerance[D]. Shenyang: Doctoral Dissertation of Shenyang Agricultural University, 2022 (in Chinese).
- [27] LI T, JIANG JM, ZHANG SC, SHU HR, WANG YQ, LAI JB, DU JJ, YANG CW. *OsAGSW1*, an *ABC1*-like kinase gene, is involved in the regulation of grain size and weight in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(19): 5691-5701.
- [28] 高振宇. 水稻稻米糊化温度控制基因: *alk* 基因的精细定位[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2003.
- GAO ZY. Fine mapping of *alk*, a gene responsible for rice gelatinization temperature[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2003 (in Chinese).
- [29] DUAN PG, NI S, WANG JM, ZHANG BL, XU R, WANG YX, CHEN HQ, ZHU XD, LI YH. Regulation of *OsGRF4* by *OsmiR396* controls grain size and yield in rice[J]. Nature Plants, 2015, 2: 15203.
- [30] 黄李春. 精细调控 *Wx* 和 *SSII* 基因表达改良稻米蒸煮食味品质[D]. 扬州: 扬州大学博士学位论文, 2020.
- HUANG LC. Fine-tuning of *Wx* and *SSII* expression to improve rice eating and cooking quality[D]. Yangzhou: Doctoral Dissertation of Yangzhou University, 2020 (in Chinese).
- [31] 张灏. 水稻外观品质和蒸煮食味品质性状 QTL 定位及效应验证[D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2021.
- ZHANG H. QTL mapping and effect verification of rice appearance and cooking and eating quality traits[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2021 (in Chinese).
- [32] SAJID FIAZ. 水稻蒸煮食味及营养品质的 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业科学院博士学位论文, 2019.
- SAJID FIAZ. Quantitative trait loci analysis for cooking eating and nutritional quality traits in rice (*Oryza sativa* L.)[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019 (in Chinese).
- [33] LANCERAS JC, HUANG ZL, NAIVIKUL O, VANAVICHIT A, RUANJAICHON V, TRAGOONRUNG S. Mapping of genes for cooking and eating qualities in Thai jasmine rice (KDML105)[J]. DNA Research, 2000, 7(2): 93-101.
- [34] 张杰, 郑蕾娜, 蔡跃, 尤小满, 孔飞, 汪国湘, 燕海刚, 金洁, 王亮, 张文伟, 江玲. 稻米淀粉 RVA 谱特征值与直链淀粉、蛋白含量的相关性及其 QTL 定位分析[J]. 中国水稻科学, 2017, 31(1): 31-39.
- ZHANG J, ZHENG LN, CAI Y, YOU XM, KONG F, WANG GX, YAN HG, JIN J, WANG L, ZHANG WW, JIANG L. Correlation analysis and QTL mapping for starch RVA profile properties and amylose and protein contents in rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2017, 31(1): 31-39 (in Chinese).
- [35] 谢黎虹. 稻米蒸煮和营养品质的 QTL 定位[D]. 南昌: 江西农业大学博士学位论文, 2017.

- XIE LH. QTL analysis for eating and nutrient quality of rice[D]. Nanchang: Doctoral Dissertation of Jiangxi Agricultural University, 2017 (in Chinese).
- [36] 汤圣祥, G.S.KHUSH. 稻米胶稠度的遗传研究[J]. 中国水稻科学, 1991, 5(1): 25-28.  
TANG SX, G.S.KHUSH. Genetic studies on gel consistency of rice (*Oryza sativa*)[J]. Chinese Journal of Rice Science, 1991, 5(1): 25-28 (in Chinese).
- [37] 黄祖六, 谭学林, 徐辰武, Vanavichit A. 稻米胶稠度基因位点的标记和分析[J]. 中国农业科学, 2000, 6: 1-5.  
HUANG ZL, TAN XL, XU CW, VANAVICHIT A. Molecular mapping QTLs for gel consistency in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2000, 6: 1-5 (in Chinese).
- [38] TIAN ZX, QIAN Q, LIU QQ, YAN M, LIU XF, YAN CJ, LIU GF, GAO ZY, TANG SZ, ZENG D, WANG YH, YU JM, GU M, LI JY. 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, 2009, 106: 21760-21765.
- [39] GAO ZY, ZENG DL, CHENG FM, TIAN ZX, GUO LB, SU Y, YAN MX, JIANG H, DONG GJ, HUANG YC, HAN B, LI JY, QIAN Q. *ALK*, the key gene for gelatinization temperature, is a modifier gene for gel consistency in RiceF[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(9): 756-765.
- [40] LI SC, GAO FY, XIE KL, ZENG XH, CAO Y, ZENG J, HE ZS, REN Y, LI WB, DENG QM, WANG SQ, ZHENG AP, ZHU J, LIU HN, WANG LX, LI P. The *OsmiR396c-OsGRF4-OsGIF1* regulatory module determines grain size and yield in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(11): 2134-2146.
- [41] SANO Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1984, 68(5): 467-473.
- [42] 吴长明, 孙传清, 王象坤, 李自超, 付秀林, 张强. 稻米食味品质性状的 QTL 分析[J]. 吉林农业科学, 2003, 28(2): 6-14.  
WU CM, SUN CQ, WANG XK, LI ZC, FU XL, ZHANG Q. Study on QTLs of grain eating quality characters in rice[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2003, 28(2): 6-14 (in Chinese).
- [43] CAO H, GUO SY, XU YY, JIANG K, JONES AM, CHONG K. Reduced expression of a gene encoding a Golgi localized monosaccharide transporter (*OsGMST1*) confers hypersensitivity to salt in rice (*Oryza sativa*)[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(13): 4595-4604.

(本文责编 陈宏宇)