

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2009.00563

水稻垩白的研究现状与改良策略

周立军¹, 江玲¹, 翟虎渠³, 万建民^{1,2}

1. 南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室/江苏省植物基因工程技术研究中心, 南京 210095;
2. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081;
3. 中国农业科学院, 北京 100081

摘要: 文章综合分析了水稻垩白与其他稻米品质性状的相关性、垩白形成机理、经典遗传以及分子遗传方面的国内外研究进展。表明垩白形成是一个复杂的生理过程, 与稻株“源-库”关系、籽粒灌浆动态以及胚乳内淀粉的合成与积累密切相关。垩白属于复杂的数量性状, 其遗传具有母体效应、胚乳效应以及细胞质效应, 还受环境条件的影响。在多条染色体上存在一些稳定表达的控制垩白性状的 QTL, 其中 3 个与垩白形成相关的影响淀粉合成、淀粉代谢和果实发育的基因已被克隆。然而, 关于垩白的形成机制和调控网络目前仍不清楚。在育种实践中, 降低垩白仍是我国优质稻育种, 尤其是籼稻品质育种的主要目标之一。文章对今后稻米垩白的遗传研究方向及其改良措施进行了讨论。

关键词: 水稻; 垩白; 改良

Current status and strategies for improvement of rice grain chalkiness

ZHOU Li-Jun¹, JIANG Ling¹, ZHAI Hu-Qu², WAN Jian-Min^{1,2}

1. State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Jiangsu Plant Gene Engineering Research Center, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;
2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;
3. Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081 China

Abstract: This paper reviews the current status of correlation between rice chalkiness and other rice quality characters, formative mechanism, and classical and molecular genetics for rice chalkiness. The formation of rice chalkiness proves to be a complicated physiological process and tightly relate to “source-sink” of rice, dynamics of grain filling, biosynthesis and accumulation of starch in endosperm. Rice chalkiness is a complicated quantitative trait, which is controlled by maternal effects, endosperm effects, and cytoplasmic effects. There are some stable quantitative trait loci (QTL) for rice chalkiness on many rice chromosomes. Of them, three genes controlling rice chalkiness, which have an impact on starch synthesis, starch metabolism, and fruit development, have been cloned. But the manipulative network and formative mechanisms of rice chalkiness remain unclear. At present in breeding practice, decrease of rice chalkiness has become one of the main aims in rice quality breeding, especially for *indica* rice. The direction of genetic research and improvement strategy of rice chalkiness in future were discussed in this review.

Keywords: rice; chalkiness; improvement

收稿日期: 2008-11-04; 修回日期: 2009-01-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30500315), 国家科技支撑计划项目(编号: 2006BAD01A01, 2006BAD13B01), 江苏省高技术招标项目(编号: BG2006301), 江苏省农业种质资源基因库项目(编号: sx(2007)g02), 高等学校学科创新引智计划项目(编号: B08025)资助

作者简介: 周立军(1973-), 男, 博士研究生, 研究方向: 水稻遗传育种。E-mail: lijunzhz@yahoo.com.cn

通讯作者: 万建民(1960-), 教授, 博士生导师, 研究方向: 水稻遗传育种。Tel: 025-84396516; E-mail: wanjm@njau.edu.cn

垩白是指稻米胚乳中白色不透明的部分,是由于胚乳中的淀粉体和蛋白质体排列不紧密,相互间存在着空气而形成的一种光学特性^[1,2]。根据其发生部位不同,可分为腹白、心白和背白。通常以垩白粒率、垩白面积和垩白度来表示。垩白米在加工时易断裂成碎米,整精米率相应下降^[3];蒸煮过程中也容易发生爆裂,降低米饭的适口性^[4]。垩白是我国稻米外观品质中最重要的指标之一。从 1986 年到 2002 年,我国南方稻区国家区试籼稻品种的稻米品质有较大提高。在整精米率、垩白和直链淀粉含量三项最重要的品质指标中,直链淀粉含量明显改善,优质达标率 80%以上;整精米率依然较低,达标率为 64%;垩白度的优质达标率仍然很低,只有 35%,早籼稻则更低^[5]。在 2003 年至 2007 年间国家审定的所有水稻品种中,粳稻的稻米品质明显优于籼稻;整精米率和直链淀粉含量的优质达标率均在 80%以上,粳稻垩白粒率和垩白度的优质达标率为 80.8%和 78.6%,得到明显改善;但籼稻垩白粒率和垩白度的优质达标率仅为 45.7%和 43.4%,是达标率最低的品质指标(表 1)。可见,降低垩白仍是今后水稻品质育种(尤其是籼稻)的主要目标之一。研究表明,垩白属于复杂的数量性状,受多基因控制,而且易受环境影响^[6]。淀粉合成基因*SSIIIa*突变影响淀粉合成^[7]、*OsPPDKB*基因突变导致淀粉合成途径改变^[8]以及控制颖壳细胞分裂*GW2*基因突变使籽粒增大后^[9],均可导致垩白出现。

1 稻米垩白形成机理

1.1 稻米垩白形成的细胞学基础

稻米是由众多胚乳细胞构成。水稻糊粉层是由胚乳表层细胞转化而来,它既是胚乳吸收养分的细胞层,又是灌浆物质的累积层。由母体植株运输来的养分首先在子房背部维管束卸载,在灌浆旺盛的乳熟期和蜡熟期,一般先卸至珠心突起部位,然后在珠心突起外的质外体分流,一部分养分经背部糊粉层细胞直接向内胚乳输送;另一部分养分围绕胚乳外周的质外体运向胚乳四周,再经各处的糊粉层细胞运向内胚乳^[10-12]。到了成熟后期,珠心表皮已退化,由背部维管束运来的养分只能依靠糊粉层来输导。有研究认为,距离背部远的腹部胚乳细胞因充实不良易形成腹白米,颖果中部的胚乳细胞也因其离糊粉层远而充实不好,故易形成心白米^[11]。而江幡守衛和長戸一雄^[13]认为垩白的形成与稻米胚乳细胞的组成和淀粉体的填充过程有关。稻米胚乳是由排列于背腹径方向的扁平细胞群形成,一般水稻在开花 10 d后就形成发达的扁平细胞群,此时,腹部的细胞淀粉不充实就形成腹白,背部的细胞淀粉不充实就产生背白,中心的细胞不充实就产生心白。

1.2 稻米垩白形成的生理基础

稻米胚乳的形成是功能叶(源)制造的有机同化物由输导组织输送(流)到籽粒(库)中的过程。“库”中同化物的积累过程是受“源”的供应能力,“库”的容量及“流”的运输能力三方面制约。

表 1 2003~2007 年国家审定的水稻品种(组合)主要品质性状的优质达标率 (%)

| 性状 | 类型 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 | 2007 | 平均 |
|--------|----|-------|-------|------|-------|-------|-------|
| 垩白粒率 | 粳稻 | 60.5 | 75.0 | 88.2 | 85.7 | 94.4 | 80.8 |
| | 籼稻 | 36.0 | 46.2 | 57.1 | 49.1 | 40.0 | 45.7 |
| 垩白度 | 粳稻 | 50.0 | 83.3 | 94.1 | 71.4 | 94.4 | 78.6 |
| | 籼稻 | 26.0 | 48.7 | 51.4 | 50.9 | 40.0 | 43.4 |
| 整精米率 | 粳稻 | 69.2 | 100.0 | 88.2 | 100.0 | 94.4 | 90.4 |
| | 籼稻 | 72.0 | 92.3 | 85.7 | 81.1 | 90.0 | 84.2 |
| 直链淀粉含量 | 粳稻 | 88.5 | 100.0 | 94.1 | 100.0 | 100.0 | 96.5 |
| | 籼稻 | 72.0 | 89.7 | 94.3 | 79.2 | 83.3 | 83.7 |
| 胶稠度 | 粳稻 | 100.0 | 100.0 | 100 | 100.0 | 100.0 | 100.0 |
| | 籼稻 | 40.0 | 71.8 | 91.4 | 84.9 | 90.0 | 75.6 |

注: 2003~2007 年的国家品种审定公告的统计结果。

“源-库”关系的协调与垩白的形成密切相关。田代亨等^[14]认为灌浆物质不足, 亦即“源”小“库”大, 同化物质供不应求和胚乳中贮藏物填充不充分, 就形成垩白。郭二男^[6]发现糙米体积越大, 垩白度就越高; 徐锡元等^[15]研究表明抽穗期每个小颖花所占叶面积越小, 制造的同化物就越少, 则腹白率越高。田代亨等^[16]发现在抽穗前 10 d 至抽穗后 15 d 期间剪叶可提高垩白粒率, 而在抽穗前 5 d 至抽穗后 18 d 期间剪去部分枝梗使垩白降低。可见, 适时改变“库源”比例, 可降低垩白发生率。

灌浆过程中某些酶活性的改变, 灌浆动态的不合理, 使胚乳中物质分配不均, 最终导致垩白出现。李太贵等^[17]发现籽粒灌浆动态曲线起伏大的材料往往垩白较大, 而平缓的垩白较小; 郭二男^[6]发现腹白指数与前中期灌浆速度呈极显著正相关, 而与后期灌浆速度呈极显著负相关。田代亨等^[18]发现高垩白品种灌浆前期籽粒增重快, 灌浆期短; 腹白米率较低的品种与之相反, Raju 等^[19]也获得类似结果。长户一雄等^[20]发现在抽穗后 0~10 d 剪去部分枝梗使垩白粒率提高, 而在 15 d 后处理可使垩白粒率降低, 是由于灌浆速率的改变所导致。本实验室吴秀菊等^[21]研究发现, 高垩白置换系在灌浆中后期(开花 9 d 以后), GBSS、BE 和 SSS 酶活性迅速下降, 在整个籽粒灌浆期变化幅度大, 可能是高垩白产生的直接原因。当淀粉合成或代谢途径中某些酶的突变导致其功能缺失或活性急剧下降时, 可引起垩白出现, 如 *OsPPDKB* 或可溶性淀粉合酶 *SSIIIa* 基因发生突变后, 突变体粒重减少、心白出现^[5,6]。

此外, 灌浆物质运输流畅与否以及运输距离的长短也可能与垩白形成有关。杨福等^[22]发现低垩白水稻品种籽粒比高垩白品种具有更发达的输导组织。王忠等^[23]发现糊粉层细胞被蛋白质填充后可导致垩白产生。大粒、宽粒品种可能因为腹部和中部的胚乳细胞离背部维管束或糊粉层较远、障碍大, 导致充实不良而形成腹白或心白, 而小粒、细长粒由于灌浆物质运输路程较短不易产生垩白^[11]。已有研究表明, 垩白粒率与百粒重显著正相关^[14], 垩白米的粒重大于非垩白米^[20]。一个粒宽和粒重基因 *GW2* 在增加粒重的同时也引起垩白增加^[7]。

由此可见, 导致垩白发生的原因有 2 种: 一是灌浆物质不足, 表现为粒重低于非垩白米; 二是灌

浆动态不合理, 导致灌浆物质在不同部位分配不均。而影响灌浆动态的因素有多种, 比如某些酶活性的改变、输导组织的发达程度及其通畅与否。

2 环境条件对垩白的影响

灌浆期的气候条件对稻米垩白的形成有较大影响, 其中以高温影响最大。研究表明, 高温会明显提高稻米的垩白粒率和增加垩白面积, 以齐穗后 5~20 d 内的日均温影响最大^[3, 24~26]。高温使淀粉合成相关基因如 *GBSSI*、分支酶特别是 *BEIIb*、*PPDKB* 的活性下调, 籽粒垩白增加, 但有些品种在垩白粒率上遗传较为稳定, 不易受温度影响^[26], 表明高温对垩白的影响因品种而异。此外, 光照对垩白形成也有一定的影响。田代亨等^[16]研究发现, 在抽穗后 0~20 d 内遮光使腹白米率降低, 在 21~40 d 内遮光而使腹白米率提高。可见, 光照对垩白的影响因灌浆时期不同而不同。

栽培措施对垩白也有较大的影响。采用适当稀植, 株行距大的方式能协调植株个体和群体的关系, 可减少垩白粒率和垩白面积^[27]。采用超稀植, 可以降低垩白粒率和垩白度^[28, 29], 其植株透光率大, 叶片衰老延缓, 有利于茎鞘物质向穗部运输^[29]。随着氮肥施用量的增加, 各品种稻米垩白粒率和垩白度均有所下降, 但其影响程度因品种而异^[30]。孕穗期增施氮肥能显著降低垩白粒率^[31]。抽穗后增施氮肥使垩白粒率降低, 施用量越大, 垩白粒率越低^[16, 32], 但因品种而异^[32]。垩白米率、垩白度与结实期根系活性呈负相关, 在抽穗期施用硝态氮肥, 可以明显提高根系活性, 减少垩白; 抽穗期施用呼吸抑制剂叠氮化钠, 可显著降低高垩白品种的垩白, 而提高低垩白品种的垩白^[33]。可见, 中后期施用氮肥有利于降低垩白粒率和垩白度, 但其影响程度因品种而异。在灌浆中后期用 1 $\mu\text{mol/L}$ 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 处理稻穗, 稻米垩白粒率、垩白面积和垩白度均显著增加, 而用其抑制剂处理稻穗, 结果则相反; 结实期进行轻干-湿交替灌溉, 可降低籽粒乙烯释放速率、ACC 浓度和垩白度^[34]。

3 垩白性状的经典遗传学研究

水稻胚乳为三倍体, 是不同于母体的新世代, 其所需的营养物质由属于二倍体的母体稻株提供。

垩白遗传具有母体效应^[35-39]和胚乳效应^[38],而且还存在细胞质效应^[38,39]。垩白受多基因控制^[4,35],并与环境因素存在互作^[4,26]。祁祖白等^[35]利用优质籼稻品种和非优质品种杂交后,发现腹白受多基因控制,无腹白性状对腹白性状有部分显性作用,腹白的遗传率高,可在早代选择。郭二男等^[6]对粳稻品种间杂交后代腹白的遗传研究表明,腹白由微效多基因控制,并存在部分显性作用,还受环境条件的影响。陈建国等^[36]发现杂交早稻垩白主要受母体加性效应控制,直接显性效应也有一定影响。李欣等^[37]发现粳型杂交稻米的垩白粒率主要受母体效应控制。Shi等^[38]利用 7 个细胞质雄性不育系和 5 个恢复系分析了籽粒不同时期垩白和透明籽粒的遗传效应,垩白和透明度受母体和胚乳加性效应以及细胞质效应影响,但母体和胚乳加性效应较大,可在早世代进行选择改良,抽穗后 1~14 d 是垩白形成的主要时期。刘小川等^[39]采用半双列杂交设计和分子标记技术研究了亲本配合力,杂种垩白的表现受母体的影响较大。冷燕等^[40]利用不同生态类型的粳稻品种的双列杂交进行了垩白粒率的遗传分析,发现垩白粒率的遗传符合加性-显性模型,以显性效应为主。综上所述,垩白性状是多基因控制的复杂性状,且易受环境条件的影响。

4 垩白性状的分子遗传学研究

4.1 垩白性状 QTL 定位

不同研究者利用多种群体进行了垩白性状的 QTL 分析,根据 Harushima 等^[41]和 McCouch 等^[42]的高密度分子标记连锁图谱,将 QTL 进行图谱整合,发现在 18 个位点上有 36 个垩白性状基因座(位)次^[43-50],分布于除第 4 染色体外其余的 11 条染色体上,其中垩白粒率 QTL 15 个、垩白面积 QTL 10 个和垩白度 QTL 11 个(表 2)。在同一研究中,垩白粒率、垩白面积和垩白度检测结果的位置同一性比较高,表明这 3 个性状可能由同一套遗传体系所控制。

其中,一些控制垩白的 QTL 在不同群体和环境重复检测到,其表达具有一定的稳定性(表 2)。Tan 等^[45]利用珍汕 97/明恢 63 F_{2.3} 群体在第 5 染色体上检测到 QTL *qPGWC-5a*,同时控制腹白和心白;本实验室 Li 等^[47]利用日本晴/Kasalath 回交自交系(BIL)

群体也在此区段检测到 1 个控制垩白粒率、垩白面积和垩白度的 QTL。Tan 等^[45]和 Li 等^[47]在第 6 染色体检测到 1 个垩白粒率 QTL *qPGWC-6a*,同时控制垩白度。本实验室 Wan 等^[49]利用 Asominori/IR24 染色体片段置换系(CSSL)群体在 8 个环境中检测到 QTL *qPGWC-8b*,并在多个群体中都发现该垩白粒率^[44,47]、垩白面积^[46]和垩白度 QTL^[43]的存在。Wan^[49]在 8 个环境中检测到 1 个位于第 9 染色体 R1167-R79 区间内的垩白粒率 QTL *qPGWC-9*,与 *qACE-9* 和 *qDEC-9* 位置重叠;且在特青/云南元江普通野生稻渗入系中也检测到^[50]。位于第 12 染色体上的 *qPGWC-12* 在 4 个不同群体中都被检测到^[43,44,47,48,50],它同时控制着垩白度^[46]。

作者^[51,52]利用 2 个 CSSL、1 个重组自交系(RIL)和 1 个 BIL 群体在多个环境条件下共检测到 10 个垩白粒率 QTL,分布于第 1、4、6~11 染色体上,在第 4 染色体上发现一个新的垩白粒率 QTL,在 2 个群体中重复检测到。*qPGWC-6a* 在 3 个群体中检测到。利用 PA64S/9311 CSSL 家系与背景亲本回交建立次级群体,将 *qPGWC-7* 精细定位在第 7 染色体长臂上 44 kb 区间内,为垩白粒率 QTL 的克隆和分子辅助选择奠定了基础。

以上研究表明,尽管垩白性状的遗传体系复杂,且易受环境影响,但在多条染色体上均存在一些稳定表达的控制垩白性状的 QTL,同时多个垩白性状 QTL 成簇分布,且能在不同群体和环境稳定表达。说明遗传效应在垩白性状的形成中具有重要作用,其降低垩白的等位基因可供稻米垩白性状的遗传改良直接利用。

4.2 垩白相关基因以及淀粉合成相关基因克隆

4.2.1 控制垩白表现的相关基因

迄今,已克隆了 3 个与垩白表现有一定关系的基因。Kang 等^[8]利用心白突变体 *flo-4* 克隆了位于第 5 染色体的丙酮酸磷酸盐双激酶 *OsPPDKB*,它参与籽粒灌浆过程中糖代谢的调节,使部分淀粉合成转向脂肪合成,其突变体粒重减小,脂肪含量增加。Fujita 等^[7]克隆了位于第 8 染色体上的 *SSIIIa* 基因,负责支链淀粉 B2-B4 链(聚合度 DP>30)和超长链(DP=500)的延伸,其突变体籽粒呈现心白表型,粒重减小,支链淀粉的长链(DP>30)显著减少,淀粉结晶度降

表 2 已报道的稻米垩白性状 QTL

| 性状 | 位点 | 染色体 | 标记区间 | 群体 | 亲本 | 参考文献 |
|------|-----------------|-----|----------------|-----------------|------------------|----------|
| 垩白粒率 | <i>qPGWC-1a</i> | 1 | R210-C1211 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qPGWC-1b</i> | 1 | C2340-C1370 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qPGWC-3</i> | 3 | C63-C563 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qPGWC-5a</i> | 5 | RG360-C734a | (I/J) F2:3 | 珍汕 97/明恢 63 | [45] |
| | | | R830-R3166 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qPGWC-5b</i> | 5 | RM598-RM3351 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [50] |
| | <i>qPGWC-5c</i> | 5 | RG528-C1447 | (I/J) F2:3 | 珍汕 97/明恢 63 | [45] |
| | <i>qPGWC-6a</i> | 6 | R1962-C191B | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | | | Wx--C226 | (I/J) F2:3, RIL | 珍汕 97/明恢 63 | [45] |
| | <i>qPGWC-6b</i> | 6 | C2147-C1478 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qPGWC-7</i> | 7 | R1245-R1789 | (I/J) RIL | 珍汕 97/明恢 63 | [45] |
| | <i>qPGWC-8a</i> | 8 | RM2344-RM38 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [50] |
| | <i>qPGWC-8b</i> | 8 | G187-RZ66 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [43, 44] |
| | | | R727-C347 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | | | G1149-R727 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qPGWC-9</i> | 9 | XNbp36-XNpb103 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | | | RM296-RM216 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [50] |
| | <i>qPGWC-10</i> | 10 | R2625-C223 | (I/J) F2:3 | 珍汕 97/明恢 63 | [45] |
| | <i>qPGWC-11</i> | 11 | RM20B-RM6085 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [50] |
| | <i>qPGWC-12</i> | 12 | CT462-RG574 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [43, 44] |
| | | | C1336-R642 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | | | RZ397 | (I/W) BC3F1 | V20A/ glaberrima | [48] |
| | | | RM5568-RM453 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [50] |
| 垩白面积 | <i>qACE-1</i> | 1 | C1211-C955 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qACE-2</i> | 2 | G1340-R459 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qACE-3</i> | 3 | C1488-C63 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qACE-5</i> | 5 | R372-R1436 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qACE-6</i> | 6 | R2147-C1478 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qACE-8</i> | 8 | RZ617-G2132 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [46] |
| | | | G1149-R727 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qACE-9</i> | 9 | XNbp36-XNpb103 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qACE-11</i> | 11 | ATT42B-RG98 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [46] |
| | <i>qACE-12a</i> | 12 | CT462-RG574 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [46] |
| | <i>qACE-12b</i> | 12 | R2078-G2140 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| 垩白度 | <i>qDEC-1a</i> | 1 | R210-C953 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qDEC-1b</i> | 1 | C2340-C1370 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qDEC-2</i> | 2 | G1340-R459 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | <i>qDEC-3</i> | 3 | C1488-C63 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qDEC-5</i> | 5 | R830-R3166 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qDEC-6a</i> | 6 | R1962-C191B | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qDEC-6b</i> | 6 | C1478-R2171 | (I/J) BIL | 日本晴/Kasalath | [47] |
| | <i>qDEC-8a</i> | 8 | RM2344-RM38 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [48] |
| | <i>qDEC-8b</i> | 8 | G1149-R727 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | | | G187-RZ66 | (I/J) DH | 窄叶青 8 号/京系 17 | [43] |
| | <i>qDEC-9</i> | 9 | XNbp36-XNpb103 | (I/J) CSSL | Asominori/IR24 | [49] |
| | | | RM296-RM216 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [48] |
| | <i>qDEC-12</i> | 12 | RM5568-RM7003 | (I/W) IL | 特青/普通野生稻 | [48] |

I、J、W 分别表示籼稻、粳稻和野生稻。

低, RVA谱发生显著变化, 表明支链淀粉结构和淀粉结晶度的改变, 可能导致垩白出现。Song等^[9]克隆了一个编码E₃泛素连接酶的控制粒宽的GW2 基因, 使颖壳变宽, 在NIL(GW2)中, 粒重、粒宽和垩白粒率均显著高于其背景亲本, 表明粒重和粒宽基因GW2对垩白粒率具有一因多效作用。Wang等^[53]克隆了一个编码细胞壁转化酶基因GIFI(Grain incomplete filling 1), 位于第4染色体上, 负责籽粒灌浆早期的碳源分流, 其突变导致垩白显著增加和粒重显著减少。可见, 由于引起粒重变化的机制不同, 粒重的增加或减小都可出现垩白。

4.2.2 淀粉合成相关基因

垩白形成的细胞学和生理基础表明, 垩白形成与淀粉的合成与积累密切相关。水稻胚乳中淀粉合成和积累过程的主要步骤如图 1^[54]所示: (1)胚乳细胞质中的蔗糖在一系列酶的作用下形成 1-磷酸葡萄糖G1P; (2)G1P在ADP葡萄糖焦磷酸化酶AGPP的催化下形成ADP葡萄糖ADPG; (3)ADPG在淀粉体内在颗粒淀粉合酶GBSSI的作用下合成直链淀粉, 在可

溶性淀粉合酶SS、淀粉分支酶BE和淀粉去分支酶DBE的共同作用下合成支链淀粉。

淀粉代谢途径中的大部分合成酶和运输酶类已被分离鉴定, 其中一些酶发生突变引起稻米外观显著变化, 如水稻UGPP1 基因控制雄性不育, 可能与垩白形成有关, 在其超表达转化T₀植株上(杂合)出现极少量垩白籽粒, 这些垩白籽粒的后代均表现为不育, 与基因共分离^[55]。突变体bt1 表现为种子皱缩, 淀粉含量显著下降^[56]。Kawagoe等^[57]发现水稻AGPP大亚基突变体sh2 胚乳中淀粉粒发育不完全和淀粉体小, 且只含有一个淀粉粒, 种子扁平皱缩。GBSSI(Wx基因)与淀粉颗粒紧密结合, 利用ADPG合成直链淀粉, 突变体wx直链淀粉缺失, 籽粒呈暗胚乳和粉质, 淀粉为糯性。Nakamura等^[58]发现SSIIa在粳稻中活跃, 而在籼稻中不活跃; Umemoto等^[59]发现糊化温度alk基因与SSIIa位置重叠, 其突变影响中等长度分支链的合成, 使淀粉晶体结构的改变, 最终表现为糊化温度的改变。Nishi等^[60]分离到amylose-extender ae (BEIIb, QEIIa), 突变体ae籽粒粒型变小, 粒重减轻, 胚乳外观显著变化, 呈现暗

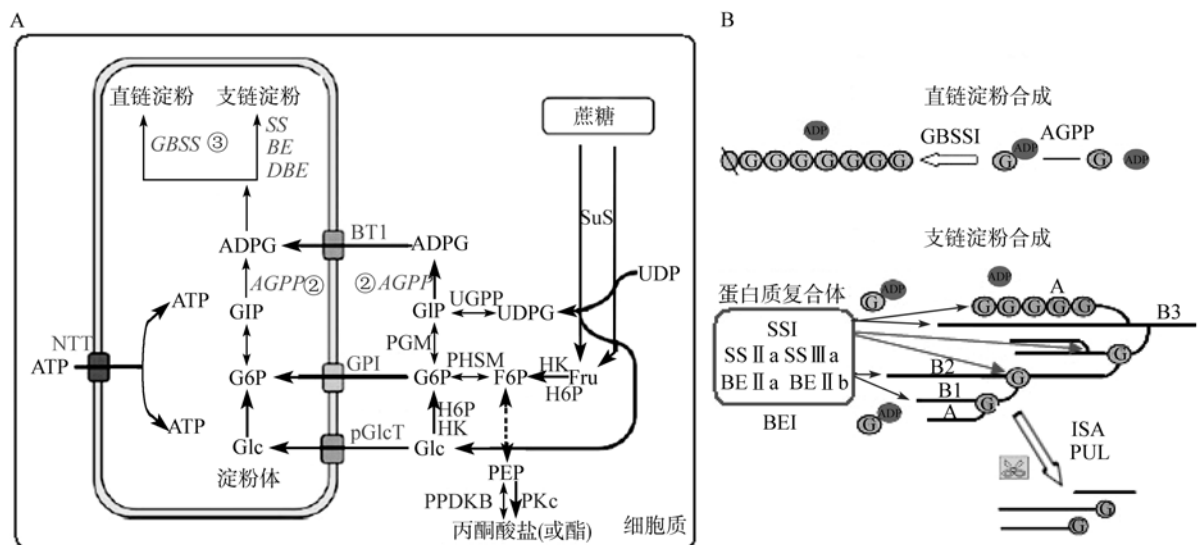


图 1 水稻胚乳细胞中淀粉生物合成示意图(参考Toyota^[54]的图并进行了修饰与调整)

A: 胚乳细胞中淀粉的合成途径; B: 淀粉体中直链淀粉和支链淀粉的合成。蓝色箭头为淀粉合酶作用位点; 粉红色箭头为淀粉分支酶作用位点。胚乳细胞质中的蔗糖在一系列酶的作用下形成 G1P; G1P 在 AGPP 的催化下形成 ADP 葡萄糖 ADPG; ADPG 在淀粉体内在 GBSSI 的作用下合成直链淀粉, 在 SS、BE 和 DBE 的共同作用下合成支链淀粉。尿苷二磷酸(UDP), 葡萄糖(Glc), 果糖(Fru), 6-磷酸果糖(F6P), 1-磷酸葡萄糖(G1P), 6-磷酸葡萄糖(G6P), 腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG), 尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG), 丙酮酸羧化酶(PEP), 蔗糖合酶(SuS); 己糖激酶(HK), UDPG 焦磷酸化酶(UGPP), 葡糖磷酸变位酶(PGM), 己糖磷酸异构酶(PHSM), 己糖-6-磷酸酶(H6P); ADPG 转移酶(BT1)、6 磷酸葡萄糖转移酶(GPT)、质体葡萄糖转移酶(pGlcT)、核苷转移蛋白(NTT); ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPP), 颗粒淀粉合酶(GBSSI), 可溶性淀粉合酶(SS), 淀粉分支酶(BE), 淀粉去分支酶(DBE), 异淀粉酶(ISA), 极限糊精酶(PUL)。

胚乳和粉质表型, 而Yano等^[61]发现直链淀粉也提高。Kubo等^[62]和Kawagoe等^[57]都发现ISA突变体*su1*胚乳有植物糖原(中央大部分)和淀粉(边缘)两个明显的区域, 糖原域内 α -1,4链的A链增加、而B链降低甚至没有, 该区域的淀粉分支结构消失, 种子扁平皱缩、无淀粉粒形成。

尽管这些淀粉合成相关酶的突变体未呈现垩白表型, 但都是淀粉合成途径中最关键的酶, 其突变均导致淀粉合成的严重缺陷, 有的粒重严重减轻, 表明其功能不能由其他酶类补偿。这些酶的活性部分降低, 淀粉合成受到的影响相对较小, 其籽粒可能会出现较轻度的表型(如垩白)。Yamakawa等^[26]发现在高温条件下, 几个淀粉合成相关基因如*GBSS I*、分支酶特别是*BE IIb*、胞质正丙酮磷酸盐双激酶基因(*PPDKB*)表达下调, α -淀粉酶和热击蛋白上调; 直链淀粉含量减少、富含长链的支链淀粉减少和13 kDa醇溶蛋白积累减少; 籽粒垩白增加和粒重减少。因此, 高温下垩白的增加或出现可能是一些酶活性的部分改变而导致。

5 稻米垩白性状的研究方向与改良

稻米垩白是一个复杂的数量性状, 受微效多基因控制, 易受遗传背景和环境条件的影响。要彻底阐明垩白形成机制和改良垩白性状, 今后应加强以下几个方面的研究。

5.1 垩白的遗传研究

淀粉合成途径中各种基因的克隆, 为淀粉粒的发育、淀粉体的动态积累机制、垩白形成机制的阐明以及垩白的改良奠定了基础。在众多的淀粉合成酶突变体中, 呈现垩白表型的只有*SSIIa*^[5], 表明垩白可能与支链淀粉中长链的改变有关。*PPDKB*^[6]可能参与了糖代谢的调节, 使部分淀粉合成转向脂肪的合成, 说明垩白可能与淀粉合成途径的改变有关, 而*GW2*^[7]编码一个环状 E_3 泛素连接酶, 使果实增大, 其垩白的发生可能与养分的运输距离有关。此结果与一些主效粒宽QTL和主效腹白QTL位置重叠^[45]的结果吻合。源小库大使垩白增加, 剪叶可提高垩白发生率, 而剪穗可以减低垩白发生^[4, 14, 16]。因此, 加强对影响和控制籽粒发育和胚乳输导组织发育方面的研究, 特别是大量垩白(包括腹白、心白和背白)突变

体的分离鉴定、以及不同粒重垩白的产生机制, 将成为今后垩白形成机制的研究重点之一。

国内外许多学者利用9种不同类型群体在18个位点上检测到35个垩白性状QTL(表2)。对于垩白这样复杂的数量性状, 控制垩白的QTL远不止这些位点, 比如在水稻抽穗期上报了近600个QTL^[63]。因此, 加强稻米垩白性状多群体和多环境中稳定的QTL检测, 尤其是具有互作效应的QTL检测, 并结合已克隆基因的位置, 验证和寻找已知基因的调控位点, 有利于分析各个基因位点之间调控关系以及调控基因的克隆, 以全面揭示垩白的调控网络。

5.2 垩白的遗传改良

与目标性状紧密连锁的分子标记可以直接用于后代选择, 加快育种进程。基于传统的杂交、回交育种方法, 结合标记筛选, 转移有利性状的基因并进行多个基因的聚合, 是分子标记辅助选择育种的核心^[64]。垩白QTL的研究表明, 一些稳定表达的位点附近存在淀粉合成基因(表2)。如第5染色体上*qPGWC-5a*附近存在控制心白的*PPDKB*基因^[6], *qPGWC-6a*附近存在*GBSSI*基因^[42], *qPGWC-6b*附近存在*SSIIa*^[65]基因。还有一些稳定表达的位点, 如*qPGWC-1a*、*qPGWC-3*、*qPGWC-9*、*qPGWC-12a,b*, 这些QTL附近没有发现已知的淀粉合成基因, 可能与*GW2*一样, 位于其他途径中, 与淀粉的合成无关, 或者与*PPDKB*一样间接影响淀粉的合成, 或调控淀粉的合成。与这些位点紧密连锁的分子标记可用于垩白的分子育种。

目前, 分子育种利用有两种策略, 一是通过分子标记辅助选择技术将目标基因定向回交转育。针对我国曾经的一些高产但垩白偏高的主栽品种的不育系与保持系如珍汕97A和珍汕97B, 可采用此种方法进行改良, 首先构建群体和分子图谱, 再进行垩白性状分析, 然后利用分子标记选择对那些稳定控制垩白QTL的减效等位基因进行定向回交转移。例如位于第5染色体RZ360-C734a区间的QTL在3个群体和多个环境中都检测到^[45, 47], 以及位于第6染色体*GBSSI*附近的两个QTL也在两个群体中检测到, 增效等位基因都来自珍汕97。因此可以利用与这两个位点紧密连锁的分子标记结合回交方法将明恢63的等位基因定向转移到珍汕97中, 从而实现

珍汕 97 垩白性状的改良。二是利用已经鉴定出的垩白性状QTL的信息,包括QTL在染色体上的位置、遗传效应、QTL之间的互作、QTL与背景亲本和环境之间的互作等信息,利用GP(Genotype to phenotype)模型模拟预测各种可能基因型的表现型,从中选择符合特定育种目标的基因型^[66]。应用CSSL、单片段代换系(SSSL)和渗入系等近等基因系群体,检测垩白性状QTL及其与环境之间的互作,根据每个QTL的效应大小、连锁标记、增效等位基因来源和包含QTL的家系等信息,采用GP模型进行预测,选择最优方案,直接利用这些群体中目标家系进行相互杂交,从而实现多位点优良等位基因的聚合。

在育种实践中应注意以下几点: 选取低垩白或无垩白且稳定的品种作母本;另一亲本垩白不能太高,如垩白高,应适当扩大F₂群体或与低值亲本回交。从早世代开始剥壳严格选择低垩白或无垩白个体;在高世代进行分子标记辅助选择并结合穿梭育种,尤其是高温环境下的育种。对于垩白高但其它性状优良的品种或资源,可考虑采用诱变育种方式,改变单个位点的等位基因,但其分离世代种植群体需扩大;或与优良资源多代回交,结合MAS定向转移。

5.3 垩白的栽培措施改良

灌浆物质不足和灌浆动态不合理是垩白形成的主要原因,尽管遗传因素的影响是主要的,但环境因素对垩白的影响也较大。

温度对垩白的影响较大,但其影响程度因品种而异^[26]。对于垩白在遗传上不够稳定,易受气温影响的品种(或组合),可根据其灌浆期间生态需求,安排好最佳播期,以避免灌浆期高温而加以利用^[67]。

在诸多环境因素中,栽培措施是可以人为控制的。不同类型的品种,必须采用不同的栽培方式和肥水管理模式,全面实现“良种良法”配套。根据品种特性,适当稀植,采用合理的施肥技术,在生育前期建立合理的群体结构,协调个体与群体的关系,使植株透光率好,有利于降低垩白。在生育中后期,根据群体的源库状况进行调控。当灌浆物质不足(库大源小)时,通过限库增源措施如追施氮肥或化学调控物质来增加叶片的光合速率,促进光合产物向籽粒运输。当灌浆物质充足时(库小源大),则着

重考虑对灌浆动态的调控,使之趋向平缓。高垩白品种在灌浆前期的灌浆速率过快,灌浆期短。在灌浆旺盛期(抽穗后 0~20 d),尽管遮光、减库增源措施不宜使用(会降低产量),但可利用化学调控物质来调控某些淀粉合成酶的活性,从而降低灌浆速率。在灌浆后期(抽穗 20 d 以后),追施适量氮肥或化学调控物质,延缓功能叶衰老,延长灌浆期,以降低垩白。此外,在灌浆期采用干湿交替灌溉有利于保持根系的活力,延缓植株衰老,降低垩白。因此,在栽培措施和肥料运筹上,应根据不同类型品种采用最利于优质米形成的方案。为确保各项措施的全面落实,建立优质稻的标准化生产基地是非常必要的。

6 结 语

水稻垩白的形成非常复杂,它与碳代谢途径、淀粉代谢途径以及果实发育等过程有关。虽然目前已有 4 个控制垩白的相关基因被克隆,但其相关基因的克隆和调控网络还有待深入研究。垩白相关基因的克隆、垩白的调控网络、垩白与粒重之间的关系以及垩白的遗传改良是未来垩白研究的重点。

参考文献(References):

- [1] 田代亨,江幡守衛. 腹白米に関する研究第 4 報. 日本作物学会紀事, 1975, 44(2): 205-214.
- [2] 程方民, 胡东维, 丁元树. 人工控温条件下稻米垩白形成变化及胚乳扫描结构观察. 中国水稻科学, 2000, 14(2): 83-87.
- [3] 長戸一雄, 江幡守衛. 心白米に関する研究第 2 報. 日本作物学会紀事, 1959, 28 (1): 46-50.
- [4] Cheng FM, Zhong LJ, Wang F, Zhang GP. Differences in cooking and eating properties between chalky and translucent parts in rice grains. *Food Chem*, 2005, 90(1-2): 39-46. [\[DOI\]](#)
- [5] 杨仕华, 程本义, 沈伟峰, 廖西元. 我国长江流域籼稻品种选育进展及改良策略. 中国水稻科学, 2004, 18(2): 89-93.
- [6] 郭二男, 潘增, 王才林, 卢少华. 粳稻的腹白研究. 作物学报, 1983, 9(1): 31-38.
- [7] Fujita N, Yoshida M, Kondo T, Saito K, Utsumi Y, Tokunaga T, Nishi A, Satoh H, Park JH, Jane JL, Miyao A, Hirochika H and Nakamura Y. Characterization of *SSIIIa*-deficient mutants of rice: The function of *SSIIIa* and pleiotropic effects by *SSIIIa* deficiency in the rice endosperm. *Plant Physiol*, 2007, 144(4): 2009-2023. [\[DOI\]](#)

- [8] Kang HG, Park SH, Matsuoka M, An GH. White-core endosperm floury endosperm-4 in rice is generated by knockout mutations in the C4-type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*). *Plant J*, 2005, 42(6): 901–911. [\[DOI\]](#)
- [9] Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu MZ, Lin HX. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623–630. [\[DOI\]](#)
- [10] 顾蕴洁, 熊飞, 王忠, 陈刚, 李卫芳. 水稻和小麦胚乳发育的比较. *南京师范大学学报(自然科学版)*, 2001, 24(3): 65–74.
- [11] 徐是雄, 徐雪宾. 稻的形态与解剖. 北京: 农业出版社, 1984.
- [12] 王忠, 李卫芳, 顾蕴洁, 陈刚, 石火英, 高煜珠. 水稻胚乳的发育及其养分输入的途径. *作物学报*, 1995, 21(5): 520–527.
- [13] 江幡守衛, 長戸一雄. 心白米に関する研究第3報. *日本作物学会紀事*, 1960, 29(1): 93–96.
- [14] 田代亨, 江幡守衛. 腹白米に関する研究第2報. *日本作物学会紀事*, 1974, 43(1): 105–110.
- [15] 徐锡元, 茶村修吾. 短稈多収性の改良イソト水稻品種の特性に関する研究第2報. *日本作物学会紀事*, 1979, 48(3): 418–424.
- [16] 田代亨, 江幡守衛. 腹白米に関する研究第3報. *日本作物学会紀事*, 1975a, 44(1): 86–92.
- [17] 李太贵, 沈波, 陈能, 罗玉坤. Q 酶在水稻籽粒垩白形成中作用与研究. *作物学报*, 1997, 23(3): 338–344.
- [18] 田代亨, 江幡守衛. 腹白米に関する研究第5報. *日本作物学会紀事*, 1976, 45(4): 616–623.
- [19] Raju GM, Srinivas T. Effect of physical, physiological, and chemical factors on the expression of chalkiness in rice. *Cereal Chem*, 1991, 68(2): 210–211.
- [20] 長戸一雄, 江幡守衛. 心白米に関する研究第1報. *日本作物学会紀事*, 1958, 27(1): 49–51.
- [21] 吴秀菊, 江玲, 万向元, 翁建峰, 边小峰, 万建民. 与水稻高垩白率相关的 qPGWC-9 的生理功能. *植物生理与分子生物学报*, 2007, 33(2): 153–159.
- [22] 杨福, 聂小兰, 宋慧, 崔喜艳, 侯立荣. 2 个不同垩白度粳稻胚乳养分输导组织解剖结构的比较研究. *吉林农业大学学报*, 2005, 27(1): 11–14, 18.
- [23] 王忠, 顾蕴洁, 陈刚, 熊飞, 李运祥. 稻米的品质和影响因素. *分子植物育种*, 2003, 1(2): 231–241.
- [24] 贾志宽, 高如嵩, 张嵩午, 朱碧岩. 中国稻米垩白形成的地域分异规律之初步研究. *中国水稻科学*, 1992, 6(4): 159–164.
- [25] 张国发, 王绍华, 尤娟, 王强盛, 丁艳锋, 吉志军. 结实期不同时段高温对稻米品质的影响. *作物学报*, 2006, 32(2): 283–287.
- [26] Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, Yamaguchi T. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 258–277. [\[DOI\]](#)
- [27] 吕川根. 栽培密度和施肥方法对稻米品质影响的研究. *中国水稻科学*, 1988, 2(30): 141–144.
- [28] 徐富贤, 郑家奎, 朱永川, 王贵雄, 杨大金, 刘康. 川东南杂交中稻超稀栽培对稻米整精米率和垩白粒率的影响. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 686–691.
- [29] 许凤英, 马均, 王贺正, 刘惠远, 黄清龙, 马文波, 明东风. 水稻强化栽培下的稻米品质. *作物学报*, 2005, 31(5): 577–582.
- [30] 金军, 徐大勇, 蔡一霞, 胡署云, 葛敏, 朱庆森. 施氮量对水稻主要米质性状及 RVA 谱特征参数的影响. *作物学报*, 2004, 30(2): 154–158.
- [31] 熊飞, 王忠, 顾蕴洁, 陈刚, 周鹏. 施氮时期对扬稻6号颖果发育及稻米品质的影响. *中国水稻科学*, 2007, 21(6): 637–642.
- [32] 金正勋, 秋太权, 孙艳丽, 赵久明, 金学泳. 氮肥对稻米垩白及蒸煮食味品质特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(1): 31–35.
- [33] 钟旭华, 黄农荣. 水稻结实期根系活性与稻米垩白形成的相关性初步研究. *中国水稻科学*, 2005, 19(5): 471–474.
- [34] 杨建昌, 常二华, 唐成, 张耗, 王志琴. 结实期籽粒乙烯释放速率和 1-氨基环丙烷-1-羧酸浓度与稻米外观品质的关系. *中国水稻科学*, 2007, 21(1): 77–83.
- [35] 祁祖白, 李宝健, 杨文广, 吴秀峰. 水稻籽粒外观品质及脂肪的遗传研究. *遗传学报*, 1983, 10(6): 452–458.
- [36] 陈建国, 宋国清, 瞿绍洪, 周勇. 杂交早稻米质特性的直接和母体遗传效应分析. *中国水稻科学*, 1998, 12(2): 79–84.
- [37] 李欣, 莫惠栋, 王安民, 徐辰武, 朱毅华, 于恒秀. 粳型杂种稻米品质性状的遗传表达. *中国水稻科学*, 1999, 13(4): 197–204.
- [38] Shi CH, Wu JG, Lou XB, Zhu J, Wu P. Genetic analysis of transparency and chalkiness area at different filling stages of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Res*, 2002, 76(1): 1–9. [\[DOI\]](#)
- [39] 刘小川, 王渭霞, 陈深广, 余柳青. 杂交稻米质性状的亲本配合力分子标记鉴定. *中国水稻科学*, 2005, 19(1): 25–28.
- [40] 冷燕, 洪德林. 不同生态类型间杂交粳稻品质性状及其遗传分析. *中国水稻科学*, 2004, 18(1): 29–33.
- [41] Harushima Y, Yano M, Shomura A, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamamoto T, Lin SY, Antonio BA, Parco A, Kajiya H, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y,

- Kurata N, Khush GS, Sasaki T. A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F₂ Population. *Genetics*, 1998, 148(1): 479–494.
- [42] McCouch SR, Teytelman L, Xu YB, Lobos KB, Clare K, Walton M, Fu BY, Maghirang R, Li ZK, Xing YZ, Zhang QF, Kono I, Yano M, Fjellstrom R, DeClerck G, Schneider D, Cartinhour S, Ware D, Stein L. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Res*, 2002, 9(6): 199–207. [\[DOI\]](#)
- [43] 何平, 李仕贵, 李晶焰, 马育清, 钱前, 王文明, 陈英, 朱立煌. 影响稻米品质几个性状的基因座位分析. *科学通报*, 1998, 43(16): 1747–1750.
- [44] He P, Li SG, Qian Q, Ma YQ, Li JZ, Wang WM, Chen Y, Zhu LH. Genetic analysis of rice grain quality. *Theor Appl Genet*, 1999, 98(3-4): 502–508. [\[DOI\]](#)
- [45] Tan YF, Xing YZ, Li J X, Yu SB, Xu CG, Zhang QF. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(5-6): 823–829. [\[DOI\]](#)
- [46] 曾大力, 钱前, 阮刘青, 滕胜, 国广泰史, 藤本 宽, 朱立煌. 稻米垩白三维切面的遗传分析. *中国水稻科学*, 2002, 16(1): 11–14.
- [47] Li ZF, Wan JM, Xia JF, Zhai HQ. Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains. *Acta Genet Sin*, 2003, 30 (3): 251–259.
- [48] Li JM, Xiao JH, Grandillo S, Jiang LY, Wan YZ, Deng QY, Yuan LP, McCouch SR. 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. *Genome*, 2004, 47(4): 697–704. [\[DOI\]](#)
- [49] Wan XY, Wan JM, Weng JF, Jiang L, Bi JC, Wang CM, Zhai HQ. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(7): 1334–1346. [\[DOI\]](#)
- [50] 刘家富, 奎丽梅, 朱作峰, 谭禄宾, 王桂娟, 黎其万, 束继红, 孙传清. 普通野生稻稻米加工品质和外观品质性状 QTL 定位. *农业生物技术学报*, 2007, 15(1): 90–96.
- [51] Zhou LJ, Chen LM, Jiang L, Zhang WW, Liu LL, Liu X, Zhao ZG, Liu SJ, Zhang LJ, Wang JK, Wan JM. Fine mapping of the grain chalkiness QTL *qPGE-7* in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 581–590. [\[DOI\]](#)
- [52] 周立军, 江玲, 刘喜, 陈红, 陈亮明, 刘世家, 万建民. 水稻千粒重和垩白粒率的 QTL 及其互作分析. *作物学报*, 2009, 35(2): 255–261.
- [53] Wang ET, Wang JJ, Zhu XD, Hao W, Wang LY, Li Q, Zhang LX, He W, Lu BR, Lin HX, Ma H, Zhang GQ, He ZH. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1370–1374. [\[DOI\]](#)
- [54] Toyota K, Tamura M, Ohdan T, Nakamura Y. Expression profiling of starch metabolism-related plastidic translocator genes in rice. *Planta*, 2006, 223(2): 248–257. [\[DOI\]](#)
- [55] Woo MO, Ham TH, Ji HS, Choi MS, Jiang W, Chu SH, Piao R, Chin JH, Kim JA, Park BS, Seo HS, Jwa NS, McCouch SR, Koh HJ. Inactivation of the UGPase1 gene causes genic male sterility and endosperm chalkiness in rice. *Plant J*, 2008, 54(2): 190–204. [\[DOI\]](#)
- [56] Yano M, Isono Y, Satoh H, Omura T. Gene analysis of sugary and shrunken mutants of rice, *Oryza sativa* L. *Jpn J Breed*, 1984, 34(1): 43–49.
- [57] Kawagoe Y, Kubo A, Satoh H, Takaiwa F, Nakamura Y. Roles of isoamylase and ADP-glucose pyrophosphorylase in starch granule synthesis in rice endosperm. *Plant J*, 2005, 42(2): 164–174. [\[DOI\]](#)
- [58] Nakamura Y, Francisco JP, Hosaka Y, Sato A, Sawada T, Kubo A, Fujita N. Essential amino acids of starch synthase IIa differentiate amylopectin structure and starch quality between japonica and indica rice varieties. *Plant Mol Biol*, 2005, 58(2): 213–227. [\[DOI\]](#)
- [59] Umemoto T, Aoki N. Single-nucleotide polymorphisms in rice starch synthase IIa that alter starch gelatinization and starch association of the enzyme. *Funct Plant Biol*, 2005, 32(9): 763–768. [\[DOI\]](#)
- [60] Nishi A, Nakamura Y, Tanaka N, Satoh H. Biochemical and genetic analysis of the effects of amylose-extender mutation in rice endosperm. *Plant Physiol*, 2001, 127(2): 459–472. [\[DOI\]](#)
- [61] Yano M, Okuno K, Kawakami J, Satoh H, Omura T. High amylose mutants of rice, *Oryza sativa* L. *Theor Appl Genet*, 1985, 69(3): 253–257. [\[DOI\]](#)
- [62] Kubo A, Fujita N, Harada K, Matsuda T, Satoh H, Nakamura Y. The Starch-debranching enzymes isoamylase and pullulanase are both involved in amylopectin biosynthesis in rice endosperm. *Plant Physiol*, 1999, 121(2): 399–409. [\[DOI\]](#)
- [63] 万建民. 超级稻分子设计育种. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(5): 652–661.
- [64] Varshney RK, Graner A, Sorrells ME. Genomics assisted breeding for crop improvement. *Trends Plant Sci*, 2005, 10 (12): 621–630. [\[DOI\]](#)
- [65] Jiang H, Dian W, Liu F, Wu P. Molecular cloning and expression analysis of three genes encoding starch synthase II in rice. *Planta*, 2004, 218(6): 1062–1070. [\[DOI\]](#)
- [66] 万建民. 作物分子设计育种. *作物学报*, 2006, 32(3): 455–462.
- [67] 沈新平, 沈晓燕, 顾丽, 龚丽萍, 张洪程. 两优培九稻米垩白在江苏省不同纬度点的播期效应. *中国水稻科学*, 2007, 21(6): 677–680.