

利用单片段代换系定位水稻粒形 QTL

曾瑞珍, Akshay TALUKDAR, 刘芳, 张桂权

(华南农业大学 / 广东省植物分子育种重点实验室, 广州 510642)

摘要: 【目的】水稻谷粒形状(粒长、粒宽和长宽比)是衡量稻米外观品质的重要指标之一,为更好地开展粒形分子育种,对水稻粒形 QTL 进行分子定位。【方法】以单片段代换系(SSSL)为材料构建分离群体,利用微卫星标记对控制水稻谷粒长和谷粒宽的 2 个粒形 QTL 进行分子定位。【结果】粒宽 QTL *Gw-8* 被定位于第 8 染色体长臂末端微卫星标记 RM502 与 RM447 之间,遗传距离均为 0.3 cM。在此基础上构建了覆盖 *Gw-8* 的物理图谱, RM502 与 RM447 位于同一克隆 AP005529,两者之间的物理距离为 55.0 kb。粒长 QTL *gl-3* 被定位于第 3 染色体着丝粒附近的微卫星标记 RM6146 和 PSM377 之间,遗传距离分别为 1.5 cM 和 11.0 cM。【结论】利用单片段代换系能准确地定位水稻粒形 QTL,这两个粒形 QTL 的定位为其克隆及稻米外观品质的分子育种奠定了基础。

关键词: 水稻; 基因定位; 粒形; 单片段代换系

Mapping of the QTLs for Grain Shape Using Single Segment Substitution Lines in Rice

ZENG Rui-zhen, Akshay TALUKDAR, LIU Fang, ZHANG Gui-quan

(Guangdong Key Laboratory of Plant Molecular Breeding / South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract: 【Objective】Grain shape (grain length, grain width and length-width ratio) is a main index of rice appearance quality. For molecular breeding in rice, two QTLs controlling grain shape were mapped. 【Method】The mapping populations were developed from the single segment substitution lines (SSSLs) in indica background of Huajingxian 74 and the two QTLs of grain shape were mapped using SSR markers. 【Results】The grain width QTL, *Gw-8*, was mapped on the long arm of chromosome 8 between RM502 and RM447 with genetic distance of 0.3 cM. RM502 and RM447 located on the same clone AP005529 and the physical distance between RM502 and RM447 was 55.0 kb. The grain length QTL, *gl-3*, was located near the centromeric region of rice chromosome 3 between RM6146 and PSM377 with genetic distance of 1.5 cM and 11.0 cM, respectively. 【Conclusion】The QTLs for grain shape in rice can be mapped using SSSLs. Mapping of *Gw-8* and *gl-3* has laid a foundation for cloning of the QTLs and molecular breeding of appearance quality in rice.

Key words: *Oryza sativa* L.; Gene mapping; Grain shape; Single segment substitution line

0 引言

【本研究的重要意义】随着人们生活水平的提高和稻米市场的开放,对米质的要求不仅要口味适合,而且要求外形美观。稻谷粒长 (grain length, GL)、粒宽 (grain width, GW) 和长宽比 (length-width ratio, RLW) 是衡量稻米外观品质的重要指标之一,稻谷籽粒形状也是影响水稻产量的重要因素之一^[1]。弄清粒

形性状的遗传基础对有效改良稻米外观品质具有重要意义。【前人研究进展】多数遗传研究结果表明,谷粒粒形受多基因控制,属数量遗传性状^[1~6]。林鸿宣等^[3]最早应用 RFLP 标记对籼稻粒形 QTL 进行了定位分析,在特三矮 2 号/CB1128 和外引 2 号/CB1128 两个群体中分别检测出 14 个和 13 个 QTL。随后,国内外一些研究者利用初级作图群体(如 F₂、RIL、DH 等)对水稻粒形 QTL 进行了研究,均检测到一些与稻谷籽

收稿日期: 2005-08-29; 接受日期: 2006-02-14

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30330370)和广东省自然科学基金团队项目(20003023)

作者简介: 曾瑞珍(1971-),女,广东兴宁人,助理研究员,研究方向为植物分子育种, E-mail: zengrz@scau.edu.cn。通讯作者张桂权(1957-),男,广东高要人,教授,研究方向为植物分子育种, Tel: 020-85281175; E-mail: gqzhang@scau.edu.cn

粒性状相关的 QTL, 并找到一些控制粒长、粒宽或长宽比(粒形)的主效 QTL^[1, 4-19]。上述研究者使用的作图群体大多为 F₂/F₃、BC₁、DH 或 RIL, 这些群体的遗传背景较为复杂, 对 QTL 定位有一定的影响^[20]。染色体片段代换系(chromosome segment substitution lines, CSSL)、导入系(introgression lines, IL)、单片段代换系(single segment substitution lines, SSSL)等次级作图群体是在受体亲本的遗传背景中代换某个或某些供体亲本的染色体片段, 可以消除群体内遗传背景的干扰, 将复杂性状分解为简单性状, 而逐渐受国内外研究者所关注^[21-29]。Tsunematsu 等^[30]利用 RIL 群体对粒长进行 QTL 鉴定, 在第 3 染色体上的 C1677-R19 区段上检测到一个控制粒长的主效 QTL。随后, Kubo 等^[31]在构建染色体片段代换系(CSSL)过程中, 利用 48 株的 BC₃F₂ 群体将该隐性 QTL *lk3(t)* 定位于第 3 染色体上的 RFLP 标记 C1677 和 G1316 之间。Sobrizal 和 Yoshimura^[32]在培育导入系群体过程中将 1 个控制粒长的隐性 QTL *sk1(t)* 定位于第 2 染色体长臂端的 RFLP 标记 C679 与 C560 之间, 将另 1 个控制粒长的显性 QTL *Sk2(t)* 定位于第 5 染色体短臂上的 RFLP 标记 Y1060L 与 R566 之间。【本研究切入点】上述研究仅对几个粒形 QTL 进行了初步定位, 且采用的标记均为 RFLP 标记, 不利于水稻粒形分子育种工作的开展。本实验室来自世界各地的具有遗传多样性的 24 个水稻品种为供体亲本, 利用微卫星标记构建了一个以籼稻品种华粳 74 为遗传背景的单片段代换系(SSSL)文库, 其平均代换片段长度为 19.3 cM, 代换片段总长度为 21 674 cM, 相当于水稻基因组长度的 14 倍, 覆盖整个水稻基因组^[25, 27, 33]。【拟解决的关键问题】本研究以单片段代换系(SSSL)为材料构建分离群体, 利用微卫星标记对 2 个粒形 QTL 进行分子定位, 为这两个粒形 QTL 的克隆及稻米外观品质的分子育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 作图群体的构建

本研究在以籼稻品种华粳 74 为受体亲本构建单片段代换系的过程中发现两个单片段代换系的杂合株系 W9-38-60-7 和 W12-11-22-3 (BC₄F₂) 表现为粒形分离。其中 W9-38-60-7 只携带一个来源于供体亲本 Basmati 385 第 8 染色体的代换片段 RM80-OSR7-RM502- RM447, W12-11-22-3 只携带一个来源于供体亲本 IR58025B 第 3 染色体的代换片段 PSM21-RM16-

PSM27, 其余遗传背景与华粳 74 一致^[25, 33]。在这两个杂合单片段代换系的自交后代中各收取 1 个杂合单株(编号为: W9-38-60-7-7 和 W12-11-22-3-3)用于发展定位群体。其中 W9-38-60-7-7 群体种植了 167 个单株, W12-11-22-3-3 群体种植了 194 个单株。定位群体均种植于华南农业大学教学实验农场, 常规管理。

1.2 粒形的表型分析

成熟期单株收获种子, 稻谷粒形(粒长、粒宽和长宽比)的测定参照 Tan 等^[10]的方法进行。

1.3 微卫星标记分析

首先利用代换片段上已知微卫星标记对分离群体进行检测, 根据检测结果利用网上资源(<http://www.gramene.org/>)及本实验室构建的微卫星标记图谱^[34], 在该代换片段上选择微卫星标记进行多态性筛选, 将有多态性的微卫星标记用于作图群体的分析。微卫星标记的检测按 Li 等^[35]的方法进行。

1.4 连锁分析

利用 MAPMAKER/EXP Version 3.0 软件进行微卫星标记与粒形 QTL 的连锁分析, 用 Kosambi 函数将重组值转换成遗传图距(cM)^[36]。

1.5 物理图谱的构建

根据 Gramene 网站(<http://www.gramene.org/>)公布的水稻遗传图谱和物理图谱资料确定分子标记在物理图谱上的位置, 在此基础上构建覆盖粒宽 QTL 区域的克隆重叠群。

2 结果与分析

2.1 受体亲本华粳 74 和供体亲本的粒形

调查了受体亲本华粳 74 和供体亲本 Basmati 385 和 IR58025B 的谷粒长、谷粒宽和谷粒长宽比, 结果见表 1。从表 1 可以看出, Basmati 385 和 IR58025B 与华粳 74 的粒形性状均具有很大的差异, 两个供体亲本的谷粒均为细长形。

表 1 作图群体中亲本的粒形表型值

Table 1 Phenotypic values of grain shape of the parents in mapping populations

性状 Trait	华粳 74 Huajingxian74	Basmati 385 (W9)	IR58025B (W12)
谷粒长 Grain length (mm)	8.32±0.11	9.72±0.10	10.15±0.09
谷粒宽 Grain width (mm)	2.51±0.01	1.94±0.05	1.92±0.05
谷粒长宽比 Grain length-width ratio	3.32±0.04	5.01±0.13	5.30±0.11

2.2 粒宽 QTL *Gw-8* 的定位

2.2.1 分离群体 W9-38-60-7-7 的表型分离 调查了 W9-38-60-7-7 分离群体的 167 个单株的谷粒长、谷粒宽及长宽比, 结果见图 1。

从图 1 可知, W9-38-60-7-7 分离群体中稻谷粒宽和长宽比的变异均呈明显的双峰分布, 表明分离群体中谷粒宽和长宽比是受一对基因控制的, 且宽粒相对于窄粒为显性。从图 1 还可知, 分离群体中稻谷粒长的变异呈单峰连续分布, 表明谷粒长宽比的变异主要是由粒宽 QTL 引起的。

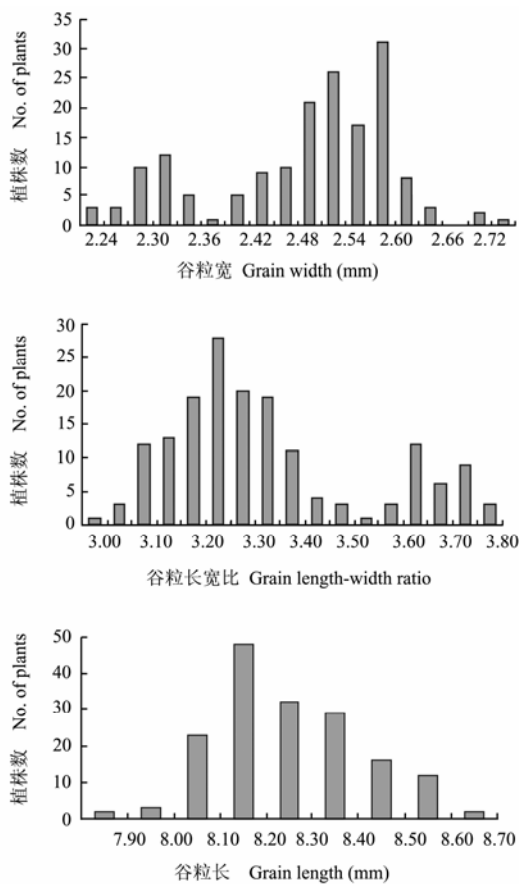


图 1 W9-38-60-7-7 分离群体谷粒宽、谷粒长和长宽比的分布

Fig. 1 Distributions of the phenotypic values of grain shape in W9-38-60-7-7 population

2.2.2 *Gw-8* 遗传图谱的构建 从第 8 染色体的 RM80-RM447 标记附近区域共筛选到 6 个微卫星标记 (RM80、OSR7、RM502、RM447、RM5493、RM3754) 在亲本间存在多态性, 利用这些多态标记对分离群体

的 167 个单株进行标记基因型检测。由于谷粒宽和长宽比的表型变异均呈双峰连续分布 (图 1), 故删除谷粒宽为 2.33~2.51 mm 之间和长宽比为 3.30~3.60 之间处于双峰重叠部分的单株, 最终以 102 个单株的谷粒宽表型与分子标记基因型进行连锁分析, 结果见图 2。粒宽 QTL (命名为 *Gw-8*) 被定位于第 8 染色体近长臂端的微卫星标记 RM502 和 RM447 之间, 遗传距离均为 0.3 cM。

2.2.3 *Gw-8* 物理图谱的构建 利用 <http://www.gramene.org> 网站公布的物理图谱构建了覆盖 *Gw-8* 区域的物理图谱 (图 3)。与 *Gw-8* 两端最接近的微卫星标记 RM502 与 RM447 位于同一克隆 AP005529, 其物理距离为 55.0 kb。这为发展与粒宽 QTL *Gw-8* 更紧密连锁的分子标记作进一步精细定位和基因克隆奠定了基础。

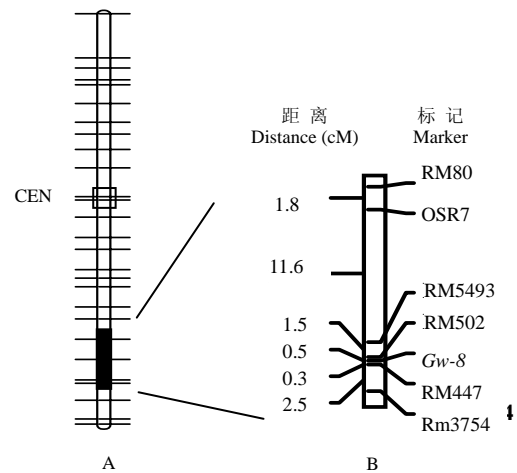


图 2 水稻谷粒宽 QTL *Gw-8* 在第 8 染色体的连锁图
A. The substituted segment with *Gw-8* locus; B. Genetic map of the *Gw-8* locus

图 2 水稻谷粒宽 QTL *Gw-8* 在第 8 染色体的连锁图

Fig. 2 Genetic map of the *Gw-8* locus for grain width on rice chromosome 8

2.2.4 不同标记基因型的粒形表型值 根据与粒宽 QTL *Gw-8* 最接近的微卫星标记 RM502 的基因型 (AA、Aa、aa), 把 W9-38-60-7-7 群体内的 167 个单株分为 3 种基因型 (表 2)。不同标记基因型的谷粒宽、长宽比的平均值不同, 受体亲本华粳 74 基因型 (AA) 个体的谷粒宽最大, 其长宽比最小; 供体亲本 Basmati 385 基因型 (aa) 个体的谷粒宽最小, 其长宽比最大; 杂合基因型 (Aa) 单株的谷粒宽、长宽比

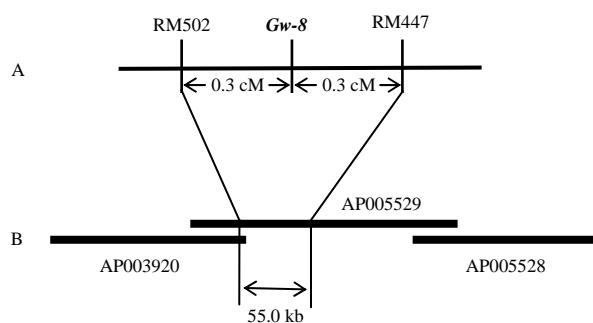


图 3 第 8 染色体水稻谷粒宽 QTL *Gw-8* 区域物理图谱与遗传图谱的整合
A. Genetic map encompassing *Gw-8* region; B. Physical contigs covering *Gw-8*

图 3 第 8 染色体水稻谷粒宽 QTL *Gw-8* 区域物理图谱与遗传图谱的整合

Fig. 3 Integration of the physical map and the genetic map covering *Gw-8* locus for grain width on rice chromosome 8

表 2 W9-38-60-7-7 群体内 RM502 标记基因型的粒形表型值

Table 2 Phenotypic values of grain shape in different genotypes at RM502 in W9-38-60-7-7 population

RM502 标记基因型 ¹⁾	株数	谷粒宽	谷粒长宽比	谷粒长
Genotype of RM502 marker	No. of plants	Grain width (mm)	Grain length-width ratio	Grain length (mm)
AA	53	2.59±0.04a ²⁾	3.14±0.05c	8.12±0.07c
Aa	78	2.51±0.04b	3.29±0.06b	8.26±0.09b
aa	36	2.31±0.04c	3.67±0.06a	8.45±0.09a

¹⁾ AA: 受体亲本华粳 74 的基因型; aa: 供体亲本 Basmati 385 的基因型; Aa: 杂合基因型。 ²⁾ 同列中不同字母表示在 5% 水平上差异显著。

¹⁾ AA: Genotype of Huajingxian74; aa: Genotype of Basmati 385; Aa: Heterozygous genotype. ²⁾ Different letters in the same column indicate significant difference at 5% probability level

RM3646、RM16、PSM127 和 RM5626), 利用这些多态标记对分离群体的 194 个单株进行标记基因型检测。由于谷粒长和长宽比的表型变异均呈双峰连续分布(图 4), 故删除谷粒长为 8.40~9.00 mm 之间和长宽比为 3.20~3.50 之间处于双峰重叠部分的单株, 最终以 122 个单株的谷粒长表型与分子标记基因型进行连锁分析, 结果见图 5。谷粒长 QTL (命名为 *gl-3*) 被定位于第 3 染色体着丝粒附近的微卫星标记 RM6146 与 PSM377 之间, 遗传距离分别为 1.5 cM 和 11.0 cM。

2.3.3 不同标记基因型的粒形表型值 根据与粒长 QTL *gl-3* 最接近的微卫星标记 RM6146 的基因型 (AA、Aa、aa), 把 W12-11-22-3-3 群体内的 194 个单株分为 3 种基因型(表 3)。不同标记基因型的谷粒长、长宽比平均值不同, 受体亲本华粳 74 基因型

平均值介于前二者之间, 但偏向于受体亲本基因型。3 种基因型间的谷粒宽、长宽比和谷粒长差异均显著, 表明来源于受体亲本华粳 74 的粒宽 QTL *Gw-8* 相对于供体亲本 Basmati 385 表现为不完全显性, 且 *Gw-8* 对谷粒长也存在显著影响。

2.3 粒长 QTL *gl-3* 的定位

2.3.1 分离群体 W12-11-22-3-3 的表型分离 调查了 W12-11-22-3-3 分离群体的 194 个单株的谷粒长、谷粒宽及长宽比, 结果见图 4。W12-11-22-3-3 分离群体中谷粒长和长宽比均呈明显的双峰分布, 表明分离群体中谷粒长和长宽比是受一对基因控制的, 且长粒相对于短粒表现为隐性。从图 4 还可知, 分离群体中稻谷粒宽的变异呈单峰连续分布, 这表明谷粒长宽比的变异主要是由粒长 QTL 引起的。

2.3.2 *gl-3* 遗传图谱的构建 从第 3 染色体的 PSM21-RM16-PSM127 标记附近区域共筛选到 7 个有多态性的微卫星标记 (PSM21、PSM377、RM6146、

(AA) 个体的谷粒长和长宽比最小, 供体亲本 IR58025B 基因型 (aa) 个体的谷粒长和长宽比最大, 而杂合基因型 (Aa) 个体谷粒长、长宽比的平均值介于前二者之间, 但偏向于受体亲本。3 种基因型之间的谷粒长、长宽比和谷粒宽差异均显著, 表明来源于供体亲本 IR58025B 的粒长 QTL *gl-3* 相对于受体亲本华粳 74 表现为不完全隐性, 且 *gl-3* 对谷粒宽也存在显著影响。

3 讨论

随着分子标记的产生和遗传图谱的发展, 运用分子标记进行 QTL 研究已有很多报道^[37-39]。粒形作为衡量稻米外观品质的主要指标之一, 一直是遗传学家和育种学家关注的对象。国内外很多研究者对粒形 QTL 进行了大量研究, 控制粒长和粒宽的 QTL 分布于 12

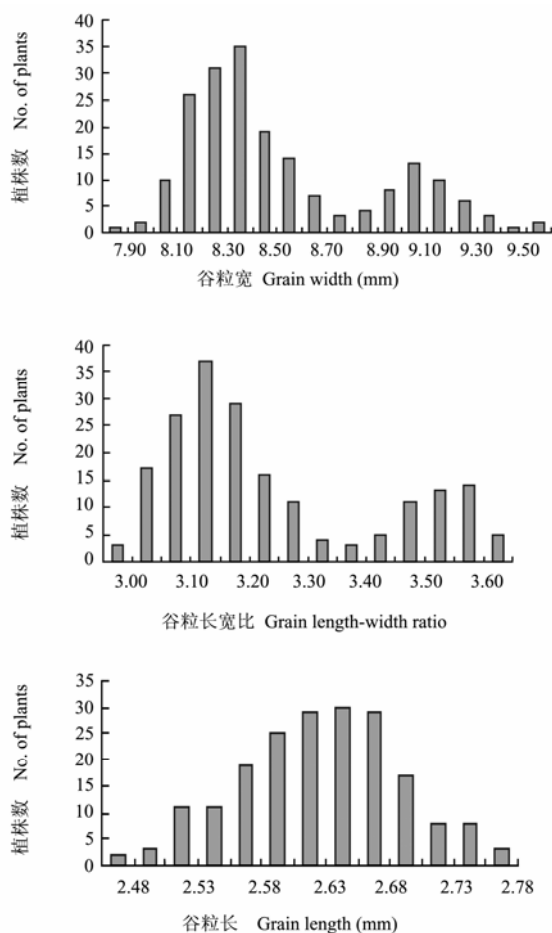


图 4 W12-11-22-3-3 分离群体谷粒长、谷粒宽和长宽比的分

Fig. 4 Distributions of the phenotypic values of grain shape in W12-11-22-3-3 population

表 3 W12-11-22-3-3 群体内不同 RM6146 标记基因型的粒形表型值

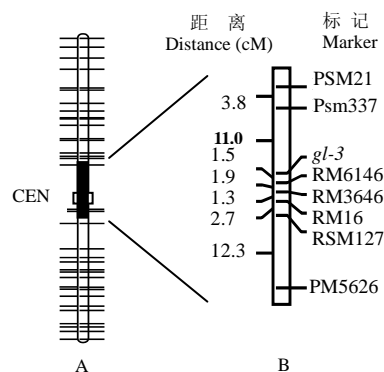
Table 3 Phenotypic values of grain shape in different genotypes at RM6146 in W12-11-22-3-3 population

RM6146 标记基因型 ¹⁾	株数	谷粒长	谷粒长宽比	谷粒宽
Genotype of RM6146 marker	No. of plants	Grain length (mm)	Grain length-width ratio	Grain width (mm)
AA	49	8.24±0.12 c ²⁾	3.11±0.06 c	2.65±0.05 a
Aa	95	8.38±0.14 b	3.17±0.07 b	2.65±0.04 a
aa	50	9.06±0.17 a	3.50±0.06 a	2.59±0.04 b

¹⁾ AA: 受体亲本华粳 74 的基因型; aa: 供体亲本 IR58025B 的基因型; Aa: 杂合基因型。 ²⁾ 同列中不同字母表示在 5% 水平上差异显著。

¹⁾ AA: Genotype of Huajingxian74; aa: Genotype of IR58025B; Aa: Heterozygous genotype. ²⁾ Different letters in the same column indicate significant difference at 5% probability level

将遗传效应表现微小的 QTL 作为单个孟德尔因子进行遗传作图。本研究利用与受体亲本只存在一个代换片段差异, 而遗传背景与受体亲本一致的单片段代换系^[25,33] 构建分离群体, 对粒宽 QTL *Gw-8* 和粒长 QTL *Gl-3* 进行了定位。粒宽 QTL *Gw-8* 被首次定位于第 8



A. *gl-3* 所在的代换片段; B. *gl-3* 的连锁图

A. The substituted segment with *gl-3* locus; B. Genetic map of the *gl-3* locus

图 5 水稻粒长 QTL *gl-3* 在第 3 染色体的连锁图

Fig. 5 Genetic map of the *gl-3* locus for grain length on rice chromosome 3

条染色体上, 其中第 2、3、4、7、12 染色体可能存在控制粒长的主效 QTL; 而第 2、3、4、5、7 染色体可能存在粒宽主效 QTL; 控制粒形(长宽比)的 QTL 分布于除第 11 号染色体外的其余 11 条染色体上, 其中第 2、3、5、7、9 染色体可能存在主效 QTL^[11,3-19, 24, 26]。但上述研究只是将粒形 QTL 定位于染色体上的某一区段。

Yamamoto 等^[39]利用 RFLP 标记对全基因组进行筛选, 跟踪目标片段, 通过自交和回交的方法构建了水稻抽穗天数的 NIL, 并在 BC₃F₂ 对抽穗天数 QTL—*Hd1*、*Hd2* 和 *Hd3* 进行了精细定位, 表明利用 NIL 可

染色体长臂端的微卫星标记 RM502 与 RM447 之间, 这两个标记位于同一克隆 AP005529 上, 其物理距离为 55.0 kb。粒长 QTL *gl-3* 定位于第 3 染色体着丝粒附近的微卫星标记 RM6146 和 PSM377 标记之间, 遗传距离分别为 1.5 cM 和 11.0 cM。这为 *Gw-8* 和 *gl-3*

的克隆及分子标记辅助粒形育种奠定了基础,并进一步证明利用单片段代换系可将复杂性状分解为简单性状进行遗传作图。

Kubo 等^[31]曾用 RFLP 标记将一个控制粒长的隐性 QTL *lk3(t)* 定位于第 3 染色体上,但其定位群体太小,只有 48 株。本研究利用微卫星标记也将粒长 QTL *gl-3* 定位于第 3 染色体着丝粒的附近,与 *lk3(t)* 位置相似,这两个 QTL 是否为同一基因,有待进一步分析。

由于粒形性状一般是用长宽比来表示的,粒形实际上是粒长和粒宽的复合性状,因此应有可能检测到同时影响粒长和长宽比或粒宽和长宽比的 QTL,这在很多研究结果中得到证实^[1, 3-19, 24, 26]。本研究发现两个分离群体谷粒长宽比的变异分别主要是由粒长 QTL *gl-3* 和粒宽 QTL *Gw-8* 引起的,表明控制谷粒长或谷粒宽的 QTL 同时控制谷粒长宽比即粒形。本研究将控制谷粒长和谷粒宽的两个 QTL 分别定位于两条染色体上,进一步证实了水稻谷粒长和谷粒宽具有不同的遗传基础,可根据不同的育种目标对谷粒长和谷粒宽进行独立选择,同时还可利用分子标记辅助选择技术将这两个 QTL 聚合在一起,从而培育出粒长大而粒宽小的长粒形品种。

4 结 论

利用单片段代换系能准确地定位水稻粒形 QTL,本研究定位的这 2 个粒形 QTL 为粒形基因的克隆及稻米外观品质的分子育种奠定了基础。

References

- [1] 张光恒, 张国平, 钱 前, 徐律平, 曾大力, 滕 胜, 包劲松. 不同环境条件下稻谷粒形数量性状的 QTL 分析. *中国水稻科学*, 2004, 18(1): 16-22.
Zhang G H, Zhang G P, Qian Q, Xu L P, Zeng D L, Teng S, Bao J S. QTL Analysis of grain shape traits in different environments. *Chinese Journal of Rice Science*, 2004, 18 (1): 16-22. (in Chinese)
- [2] 石春海, 申宗坦. 早籼粒形的遗传和改良. *中国水稻科学*, 1995, 9(1): 27-32.
Shi C H, Shen Z T. Inheritance and improvement of grain shape in indica rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 1995, 9(1): 27-32. (in Chinese)
- [3] 林鸿宣, 闵绍楷, 熊振民, 钱惠荣, 庄杰云, 陆 军, 郑康乐, 黄宁. 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位. *中国农业科学*, 1995, 28(4): 1-7.
Lin H X, Min S K, Xiong Z M, Qian H R, Zhuang J Y, Lu J, Zheng K L, Huang N. RFLP mapping of QTLs for grain shape traits in indica rice (*Oryza sativa* L. Subsp. Indica). *Scientia Agricultura Sinica*, 1995, 28(4): 1-7. (in Chinese)
- [4] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 华金平, 孙新立. 利用水稻重组自交系群体定位谷粒外观性状的数量性状基因. *植物学报*, 2001, 43: 840-845.
Xing Y Z, Tan Y F, Xu C G, Hua J P, Sun X L. Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43: 840-845. (in Chinese)
- [5] 吴长明, 孙传清, 陈 亮, 李自超, 王象坤. 应用 RFLP 图谱定位分析稻米粒形的 QTL. *吉林农业科学*, 2002, 27(5): 3-7.
Wu C M, Sun C Q, Chen L, Li Z C, Wang X K. Analysis QTL of grain shape by using of RFLP map in rice. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2002, 27(5): 3-7. (in Chinese)
- [6] 严长杰, 梁国华, 陈 峰, 李 欣, 汤述翥, 裔传灯, 田 舜, 陆驹飞, 顾铭洪. 利用籼粳回交群体分析水稻粒形性状相关 QTLs. *遗传学报*, 2003, 30: 711-716.
Yan C J, Liang G H, Chen F, Li X, Tang S Z, Yi C D, Tian S, Lu J F, Gu M H. Mapping quantitative trait loci associated with rice grain shape based on an indica / japonica backcross population. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30: 711-716. (in Chinese)
- [7] Huang N, Parco A, Mew T, Magpantay G, McCouch S, Guiderdoni E, Xu J C, Subudhi P, Angeles E R, Khush G S. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population. *Molecular Breeding*, 1997, 3: 105-113.
- [8] Redona E D, Mackill D J. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 957-963.
- [9] 钱 前, 何 平, 郑先武, 陈 英, 朱立煌. 籼粳分类的形态指数及其相关鉴定性状的遗传分析. *中国科学(C 辑)*, 2000, 30: 305-310.
Qian Q, He P, Zheng X W, Chen Y, Zhu L H. Genetic analysis of morphological index and its related taxonomic traits for classification of indica / japonica rice. *Science in China (Series C)*, 2000, 30: 305-310. (in Chinese)
- [10] Tan Y F, Xing Y Z, Li J X, Yu S B, Xu C G, Zhang Q F. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101: 823-829.
- [11] 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 黎志康. 水稻粒重及其相关性状的遗传解析. *中国水稻科学*, 2002, 16: 6-10.
Xu J L, Xue Q Z, Luo L J, Li Z K. Genetic dissection of grain weight

- and its related traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, 16: 6-10. (in Chinese)
- [12] Ahn S N, Kwon S J, Suh J P, Kang K H, Kim H J, Hwang H G, Moon H P. Introgressions of *Oryza grandiglumis* chromatin into rice affect plant height and grain length. *Rice Genetics Newsletter*, 2002, 19: 12-13.
- [13] 汪 斌, 兰 涛, 吴为人. 应用微卫星图谱定位稻米性状的 QTL. 福建农业学报, 2003, 18(1): 11-15.
- Wang B, Lan T, Wu W R. Identification of QTLs underlying grain traits in rice using SSLP linkage map. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2003, 18(1): 11-15. (in Chinese)
- [14] 林荔辉, 吴为人. 水稻粒型和粒重的 QTL 定位分析. 分子植物育种, 2003, 1: 337-342.
- Lin L H, Wu W R. Mapping of QTLs underlying grain shape and grain weight in rice. *Molecular Plant Breeding*, 2003, 1: 337-342. (in Chinese)
- [15] Li Z F, Wan J M, Xia J F, Zhai H Q. Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.). *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30: 251-259.
- [16] Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, Moghaddam M, Ali A J. Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. *Euphytica*, 2004, 137: 325-332.
- [17] Aluko G, Martinez C, Tohme J, Castano C, Bergman C, Oard J H. QTL mapping of grain quality traits from the interspecific cross *Oryza sativa* × *O. glaberrima*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 630-639.
- [18] Govindaraj P, Arumugachamy S, Maheswaran M. Bulked segregant analysis to detect main effect QTL associated with grain quality parameters in Basmati 370/ASD 16 cross in rice (*Oryza sativa* L.) using SSR markers. *Euphytica*, 2005, 144: 61-68.
- [19] 谭耀鹏, 李兰芝, 李 平, 王玲霞, 胡中立. 利用 DH 群体定位水稻谷粒外观性状的 QTL. 分子植物育种, 2005, 3: 314-322.
- Tan Y P, Li L Z, Li P, Wang L X, Hu Z L. Quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a doubled haploid population. *Molecular Plant Breeding*, 2005, 3: 314-322. (in Chinese)
- [20] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 191-203.
- [21] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. *Genetics*, 1995, 141: 1147-1162.
- [22] Howell P M, Marshall D F, Lydiate D J. Towards developing intervarietal substitution lines in *Brassica napus* using marker-assisted selection. *Genome*, 1996, 39: 348-358.
- [23] Nadeau J H, Singer J B, Matin A, Lander E S. Analyzing complex genetic traits with chromosome substitution strains. *Nature Genetics*, 2000, 24(3): 221-225.
- [24] 刘冠明, 李文涛, 曾瑞珍, 张泽民, 张桂权. 水稻单片段代换系代换片段的 QTL 鉴定. 遗传学报, 2004, 31: 1395-1400.
- Liu G M, Li W T, Zeng R Z, Zhang Z M, Zhang G Q. Identification of QTLs on substituted segments in single segment substitution lines of rice. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31: 1395-1400. (in Chinese)
- [25] Zhang G Q, Zeng R Z, Zhang Z M, Ding X H, Li W T, Liu G M, He F H, Tulukdar A, Huang C F, Xi Z Y, Qin L J, Shi J Q, Zhao F M, Feng M J, Shan Z L, Chen L, Guo X Q, Zhu H T, Lu Y G. The construction of a library of single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.). *Rice Genetics Newsletter*, 2004, 21: 85-87.
- [26] 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: 1334-1346.
- [27] 何风华, 席章营, 曾瑞珍, Talukdar A, 张桂权. 利用高代回交和分子标记辅助选择建立水稻单片段代换系. 遗传学报, 2005, 32: 825-831.
- He F H, Xi Z Y, Zeng R Z, Talukdar A, Zhang G Q. Developing single segment substitution lines (SSSLs) in rice (*Oryza sativa* L.) using advanced backcrosses and MAS. *Acta Genetica Sinica*, 2005, 32: 825-831. (in Chinese)
- [28] 何风华, 席章营, 曾瑞珍, Talukdar A, 张桂权. 利用单片段代换系定位水稻抽穗期 QTL. 中国农业科学, 2005, 38: 1505-1513.
- He F H, Xi Z Y, Zeng R Z, Talukdar A, Zhang G Q. Mapping of heading date QTLs in rice (*Oryza sativa* L.) using single segment substitution lines. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38: 1505-1513. (in Chinese)
- [29] He F H, Xi Z Y, Zeng R Z, Talukdar A, Zhang G Q. Identification of QTLs for plant height and its components by using single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa*). *Rice Science*, 2005, 12: 151-156.
- [30] Tsunematsu H, Yoshimura A, Yano M, Iwata N. Quantitative trait locus analysis using recombinant inbred lines and restriction fragment length polymorphism makers in rice. Edited by Khush G S, *Rice Genetics III*. IRRI: Science Publishers Inc. 1995: 619-623.
- [31] Kubo T, Takano-Kai N, Yoshimura A. RFLP mapping of genes for long kernel and awn on chromosome 3 in rice. *Rice Genetics*

- Newsletter*, 2001, 18: 26-27.
- [32] Sobrizal, Yoshimura A. Mapping of genes for slender kernel using *Oryza glumaepatula* introgression lines in rice. *Rice Genetics Newsletter*, 2002, 19: 40-42.
- [33] 曾瑞珍, 施军琼, 黄朝锋, 张泽民, 丁效华, 李文涛, 张桂权. 籼稻背景的单片段代换系群体的构建. *作物学报*, 2006, 32: 88-95.
Zeng R Z, Shi J Q, Huang C F, Zhang Z M, Ding X H, Li W T, Zhang G Q. Development of a series of single segment substitution lines in *Indica* background of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32: 88-95. (in Chinese)
- [34] 黄朝锋. 水稻 PSM 标记的发展及抗虫基因的分子定位. 华南农业大学硕士学位论文, 2003.
Huang C F. Development of position-specific microsatellite markers and molecular mapping of insect resistant genes in rice (*Oryza sativa* L.). Research Dissertation of South China Agricultural University, 2003. (in Chinese)
- [35] Li W T, Zeng R Z, Zhang Z M, Zhang G Q. Mapping of *S-b* locus for F₁ pollen sterility in cultivated rice using PCR based markers. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44: 463-467.
- [36] Lander E S, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly M J, Lincoln S E, Newburg L. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174-181.
- [37] Li Z K, Pinson S R M, Stansel J W, Park W D. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 91: 374-381.
- [38] Lin H X, Qian H R, Zhuang J Y, Lu J, Min S K, Xiong Z M, Huang N, Zheng K L. RFLP mapping of QTL for yield and related characters in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 920-927.
- [39] Yamamoto T, Kuboki Y, Lin S Y, Sasaki T, Yano M. Fine mapping of quantitative trait loci *Hd-1*, *Hd-2* and *Hd-3*, controlling heading date of rice, as single Mendelian factors. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 37-44.

(责任编辑 孙雷心)