

稻米蒸煮品质性状的 QTL 定位

邵高能 唐绍清 焦桂爱 罗炬 唐傲 胡培松*

(中国水稻研究所 国家水稻改良中心/水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; * 通讯联系人, E-mail: riceh@caas.net.cn)

Mapping of QTL for Cooking Quality Traits of Rice

SHAO Gao neng, TANG Shao qing, JIAO Gui ai, LUO Ju, TANG Ao, HU Pei song*

(Chinese National Center for Rice Improvement/ State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; * Corresponding author, E mail: riceh@caas.net.cn)

Abstract: A recombinant inbred population consisting of 190 lines, derived from the cross of a javanica (D50) and an indica (HB277) rice was used to investigate the genetic factors affecting cooking quality of rice. A total of 102 simple sequence repeat(SSR) markers were used to construct a genetic linkage map spanning 1226.4 cM on total 12 chromosomes, with an average interval of 12.02 cM. By Windows QTL Cartographer 2.5, a total of six quantitative trait loci(QTLs) were identified for the three traits, two for amylose content (AC), one for alkali spreading value (ASV), three for gel consistency (GC). Three QTLs (*qAC6*, *qGC6* and *qASV6*) could stably express and had significant additive effects in Hangzhou and Hainan. *qAC6* and *qGC6* governing AC and GC respectively were flanked by RM508 and RM587 on the short arm of chromosome 6, and *qASV6* governing ASV was flanked by RM111 and RM3438 on the same chromosome.

Key words: rice; recombinant inbred lines; cooking quality; quantitative trait locus

摘要: 以 D50/HB277 衍生的由 190 个家系组成的 F₇ 重组自交系群体为研究材料, 构建了包含 102 个 SSR 标记的遗传连锁图谱, 覆盖水稻基因组 1226.4 cM 区域, 平均图距为 12.02 cM。利用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件, 对蒸煮品质进行 QTL 分析。在杭州和海南两地实验中, 共检测到 6 个具有显著加性效应的 QTL。其中, 分别控制直链淀粉含量和胶稠度的主效 QTL (*qAC6* 和 *qGC6*) 均位于第 6 染色体短臂 RM508 和 RM587 之间, 控制碱消值的主效 QTL (*qASV6*) 位于第 6 染色体短臂 RM111 和 RM3438 之间, 且均能在两地稳定表达。

关键词: 水稻; 重组自交系; 蒸煮品质; 数量性状座位

中图分类号: Q943.2; S511.033

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2009)01-0094-05

水稻是我国第一大粮食作物, 约有 65% 人口以稻米为主食。随着人们生活水平提高, 稻米品质改良越来越受到重视, 特别是蒸煮品质的改良。而直链淀粉含量、糊化温度和胶稠度是评价蒸煮品质的重要理化指标, 决定稻米品质的优劣^[1]。

近年来, 蒸煮品质相关基因的定位与克隆已取得了一定进展。直链淀粉含量主要受编码颗粒结合型淀粉合成酶 *Wx* 基因调控^[2-3], 其中 *Wx^a* 等位基因主要存在于籼稻品种中, 一般表现高直链淀粉含量, 而 *Wx^b* 则主要存在于粳稻品种中, 一般表现低直链淀粉含量。与此同时, 大量水稻胚乳突变体的获得, 丰富和发展了直链淀粉含量的遗传控制理论及育种利用^[4]。糊化温度主要受第 6 染色体短臂上的 *ALK* 基因控制, 并受微效基因的修饰^[3, 5], 高振宇等^[6] 采用图位克隆法分离了水稻糊化温度基因 (*ALK*); 胶稠度的遗传模式较复杂, 只做了一些初步遗传研究与探索^[7-8]。

稻米蒸煮品质同时受上位性效应^[3]、胚乳效应、细胞质效应及环境等因素的影响^[9]。控制蒸煮品质的基因数目及分子作用机理还有待深入研究。本研究利用 D50/HB277 衍生的重组自交系 (recombinant inbred lines, RIL) 群体, 构建水稻分子遗传图谱, 在杭州和海南两种不同环境条件下, 在分子水平上对蒸煮品质的 3 项指标进行 QTL 分析, 探讨其分子遗传机理及育种利用, 以促进稻米品质改良。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

D50^[10] 来自美国, 属于爪哇稻类型, 环境条件的变化对其稻米品质的影响较小, 而 HB277 是中熟早籼稻品系, 两亲本间蒸煮品质差异较大。亲本 D50 和 HB277 的生育期基本一致, 由它们所衍生的重组自交系群体家系间的生育期基本保持一致, 基本消除环境条件对不同株系间蒸煮品质的影响, 提高了对蒸煮品质 QTL 分析的可靠性。

以 D50 为母本、HB277 为父本构建的由 190 个株系组成的 F₇ 重组自交系群体为研究对象, 2006 年将亲本及 190 个 F₇ 重组自交系群体种植于中国水稻研究所富阳实验基地, 苗期单株取样, 用于 DNA 提取; 2007 年将亲本及 F₈ 重组自交系群体种植于中国水稻研究所海南陵水实验基地。单株种植, 随机区组设计, 每个株系种植 3 行, 每行 8 株, 株行距 18 cm × 20 cm, 成熟后将中间 1 行植株的种子全部混收。

收稿日期: 2008-05-26; 修改稿收到日期: 2008-10-24。

基金项目: 国家 863 计划资助项目 (2006AA100101); 科技部国际科技合作资助项目 (2006DFA32130)。

第一作者简介: 邵高能 (1983 -), 男, 硕士研究生, E-mail: caas06a102@yahoo.com.cn。

1.2 稻米蒸煮品质测定

先将种子置于室温条件下 3 个月,待其理化性质稳定后,参照中华人民共和国农业部部颁标准 NY147-88 米质测定方法测定直链淀粉含量、糊化温度及胶稠度等 3 项理化指标。本实验用碱消值(Alkali spreading value,ASV)表示糊化温度。

1.3 DNA 提取及 SSR 分析

参照卢扬江和郑康乐^[11]的方法提取亲本及每个株系的 DNA。通过 www.gamene.org 网站查找 SSR 标记信息,共选择 266 对均匀分布于各染色体的 SSR 标记用于亲本间多态性的分析,然后选择多态性好且均匀分布于各染色体的 SSR 标记用于群体基因型分析。SSR 引物由上海生工生物工程技术服务公司合成,扩增条件为:94℃ 下 2 min;94℃ 下 45 s、55℃ 下 45 s、72℃ 下 1 min,30 个循环,最后在 72℃ 下延伸 8 min。PCR 产物在 6% 非变性聚丙烯酰胺凝胶上进行电泳分析,方法参考施勇烽等^[12]。

1.4 连锁图谱构建及 QTL 分析

利用均匀分布于 12 条水稻染色体且在双亲间表现出多态性的 SSR 标记,对重组自交系群体 190 个株系进行基因型分析,通过 MAPMAKER/EXP 3.0^[13] 构建水稻分子连锁图谱,用 Kosambi 函数将重组率转化成遗传距离(cM)。应用 Windows QTL Cartographer 2.5^[14] 软件,采用复合区间作图法(CIM),以 LOD = 2.0 为阈值检测稻米蒸煮品质性状 QTL,仅当 LOD > 2.4 时为显著水平,扫描区间为 2 cM,遗传背景控制选择标准模型,应用正反向回归法,以 $P = 0.01$ 为阈值。QTL 的命名采用 McCouch 等^[15] 提出的规则。

2 结果与分析

2.1 SSR 标记连锁图谱构建

参照已测序水稻品种日本晴的物理距离,选取 266 对均匀分布于 12 条染色体的 SSR 标记进行亲本间多态性分析,发现 102 对 SSR 标记在双亲间表现出多态性,所占比例约为 38%。利用 MAPMAKER/EXP 3.0 软件,构建了水稻分子

连锁图谱,该图谱覆盖水稻基因组遗传距离 1226.4 cM,标记之间的平均距离约 12.02 cM(图 1)。从实验结果可知,SSR 标记结果稳定可靠、重复性好、特异性高。

2.2 SSR 标记偏态性分析

对整合于连锁图谱的 102 个 SSR 标记进行偏分离分析,结果如表 1 所示。根据 χ^2 值来判断标记在 RIL 群体中是否以 1:1 比例分离($P < 0.05$),发现共有 26 个 SSR 标记发生了偏分离,其中 4 个偏向于 D50,22 个偏向于 HB277。除了第 1 和第 2 染色体外,其他各染色体均发生了偏分离现象,第 4 和第 7 染色体分别有 1 个和 3 个标记偏向于 D50,第 3、5、6、8、9、10、11 和 12 染色体分别有 1、1、3、5、5、1、3 和 3 个标记偏向于 HB277(表 1)。

2.3 蒸煮品质在杭州和海南两地的表现与分布

如表 2 所示,直链淀粉含量、碱消值和胶稠度等 3 个性状在杭州和海南均表现为双向超亲分离,而且呈连续分布,显示出数量性状的遗传特征。

2.4 性状之间的相关性分析

在 2006 年和 2007 年两年实验中,直链淀粉含量、碱消值分别与胶稠度表现为极显著负相关;直链淀粉含量与碱消值仅在 2007 年表现为显著正相关(表 3)。

2.5 蒸煮品质 QTL 定位分析

共检测到 6 个控制直链淀粉含量、碱消值和胶稠度且具有显著加性效应的 QTL,分布于第 2、6、7 和 9 染色体上的 4 个区间内(表 4 图 1)。

共检测到 2 个控制直链淀粉含量的 QTL,分布于第 2 和第 6 染色体上,其中 *qAC6* 位于第 6 染色体标记 RM508 和 RM587 之间,在两年内均具有显著加性效应,且方向不变,而 *qAC2* 则位于第 2 染色体标记 RM262 和 RM106 之间,仅在 2006 年被检测到。*qAC6* 增效基因来自 D50,在 2006 年和 2007 年分别可解释表型变异的 58.31% 和 76.94%,而 *qAC2* 增效基因来自 HB277,贡献率为 2.46%。

共检测到 1 个控制碱消值的 QTL,*qASV6* 位于第 6 染色体标记 RM111 与 RM3438 之间,其增效等位基因都来自

表 1 各染色体多态性标记及标记偏态性分布

Table 1. Polymorphic markers and its distribution of distorted segregation.

染色体 Chromosome	多态性标记数 No. of polymorphic markers	偏 D50 标记数 No. of markers skewed toward D50	偏 HB277 标记数 No. of markers skewed toward HB277	染色体长度 Chromosome length/cM
1	10	0	0	147.5
2	10	0	0	148.3
3	11	0	1	148.1
4	11	1	0	106.4
5	7	0	1	95.4
6	10	0	3	129.2
7	10	3	0	96.2
8	6	0	5	52.9
9	8	0	5	87.1
10	6	0	1	86.0
11	8	0	3	73.5
12	5	0	3	55.8
总计 Total	102	4	22	1226.4

表 2 亲本和 RIL 群体各性状表现

Table 2 . Phenotypic performance of the RIL population and its parents .

地点(年份) Site(Year)	性状 Trait	亲本 Parent		重组自交系群体 RIL population					
		D50	HB277	平均值 Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	标准差 SD	偏斜度 Skewness	峰度 Kurtosis
杭州 Hangzhou(2006)	直链淀粉含量 AC/%	25.26	14.13	22.56	31.75	9.70	6.99	-0.29	-1.45
	碱消值 ASV	6.00	7.00	4.47	7.00	1.00	2.08	0.05	-1.55
	胶稠度 GC/mm	74.67	82.67	58.79	89.67	28.67	15.07	-0.02	-0.98
海南 Hainan(2007)	直链淀粉含量 AC/%	25.83	13.39	20.99	31.18	8.86	7.62	-0.24	-1.65
	碱消值 ASV	6.00	7.00	4.70	7.00	1.00	1.59	-0.05	-1.33
	胶稠度 GC/mm	75.67	84.33	52.37	80.00	27.00	14.07	0.11	-0.99

AC, Amylose content; ASV, Alkali spreading value; GC, Gel consistency. The same as in tables below.

表 3 蒸煮品质性状间的相关性分析

Table 3 . Correlation analysis between cooking quality traits .

地点(年份) Site(Year)	性状 Trait	杭州 Hangzhou(2006)			海南 Hainan(2007)		
		直链淀粉含量 AC	碱消值 ASV	胶稠度 GC	直链淀粉含量 AC	碱消值 ASV	胶稠度 GC
杭州 Hangzhou(2006)	直链淀粉含量 AC						
	碱消值 ASV	0.0054					
	胶稠度 GC	-0.5444**	-0.2720**				
海南 Hainan(2007)	直链淀粉含量 AC	0.8752**	0.0709	-0.5224**			
	碱消值 ASV	0.1248	0.8369**	-0.2705**	0.1816*		
	胶稠度 GC	-0.6206**	-0.1899**	0.5416**	-0.6708**	-0.2610**	

* 和 ** 分别表示差异达 5% 和 1% 显著水平。

* and ** indicate significant difference at 5% and 1% levels, respectively.

表 4 D50/HB277 重组自交系群体中检测到的控制蒸煮品质性状的 QTL

Table 4 . QTLs for cooking quality traits detected in D50/HB277 RIL population .

性状 Trait	QTL	区间 Interval	LOD		加性效应 $A^{1)}$		贡献率 $H^2/\%$ ²⁾	
			2006	2007	2006	2007	2006	2007
直链淀粉含量 AC	<i>qAC2</i>	RM262 - RM106	2.41		-1.1138		2.46	
	<i>qAC6</i>	RM508 - RM587	30.25	39.92	5.3778	6.6986	58.31	76.94
碱消值 ASV	<i>qASV6</i>	RM111 - RM3438	25.19	29.14	-1.6808	-1.2853	65.20	64.41
胶稠度 GC	<i>qGC6</i>	RM508 - RM587	9.35	14.06	-6.6154	-15.2816	19.40	30.33
	<i>qGC7</i>	RM336 - RM351	2.43	<u>2.17</u>	3.4597	<u>2.9315</u>	4.82	<u>4.05</u>
	<i>qGC9</i>	RM257 - RM201	2.58		3.8426		4.78	

¹⁾ 加性效应 指一个母本等位基因取代父本等位基因所产生的遗传效应; 加底线表示 $LOD > 2.0$, 但效应不显著; ²⁾ 相应 QTL 所解释的群体表型方差的比例。

¹⁾ Additive effect, i.e. the genetic effect when a paternal allele is replaced by a maternal allele; Underlined numbers indicate that the effect is not significant although LOD is more than 2.0; ²⁾ The proportion of phenotypic variation explained by the given QTL.

HB277 2006 年和 2007 年分别可解释表型变异的 65.20% 和 64.41%。

同时检测到 3 个控制胶稠度的 QTL, 分布于第 6、7 和 9 染色体上, 其中 *qGC6* 在 2006 年和 2007 年两年都被检测到, 位于第 6 染色体标记 RM508 与 RM587 之间, 其增效等位基因都来自 HB277, 在两年分别可解释表型变异的 19.40% 和 30.33%, 而 *qGC7* 位于标记 RM336 和 RM351 之间, 2006 年加性效应达显著水平, 2007 年加性效应未达显著水平, 但 $LOD > 2.0$, 其增效等位基因都来自 D50, 在两年分别可解释表型变异的 4.82% 和 4.05%; 而 *qGC9* 仅在 2006 年被检测到, 位于第 9 染色体标记 RM257 与 RM201 之间, 其增效等

位基因来自 D50, 可解释表型变异的 4.78%。

3 讨论

3.1 水稻连锁图谱构建

本实验以 D50 和 HB277 为亲本, 构建了包含 102 个 SSR 标记的水稻分子遗传图谱, 覆盖 12 条染色体 1226.4 cM 区域, 标记之间的平均距离约 12.02 cM, 基本达到 QTL 初定位的要求。在连锁图谱中, 第 3、5 染色体上分别有一个区间的遗传距离超过 30 cM, 分别为 32 cM 和 54 cM (图 1)。

偏分离现象在许多物种中都有报道, 在高等植物中一般受一类偏分离遗传因子诸如配子体基因 (gametophytic

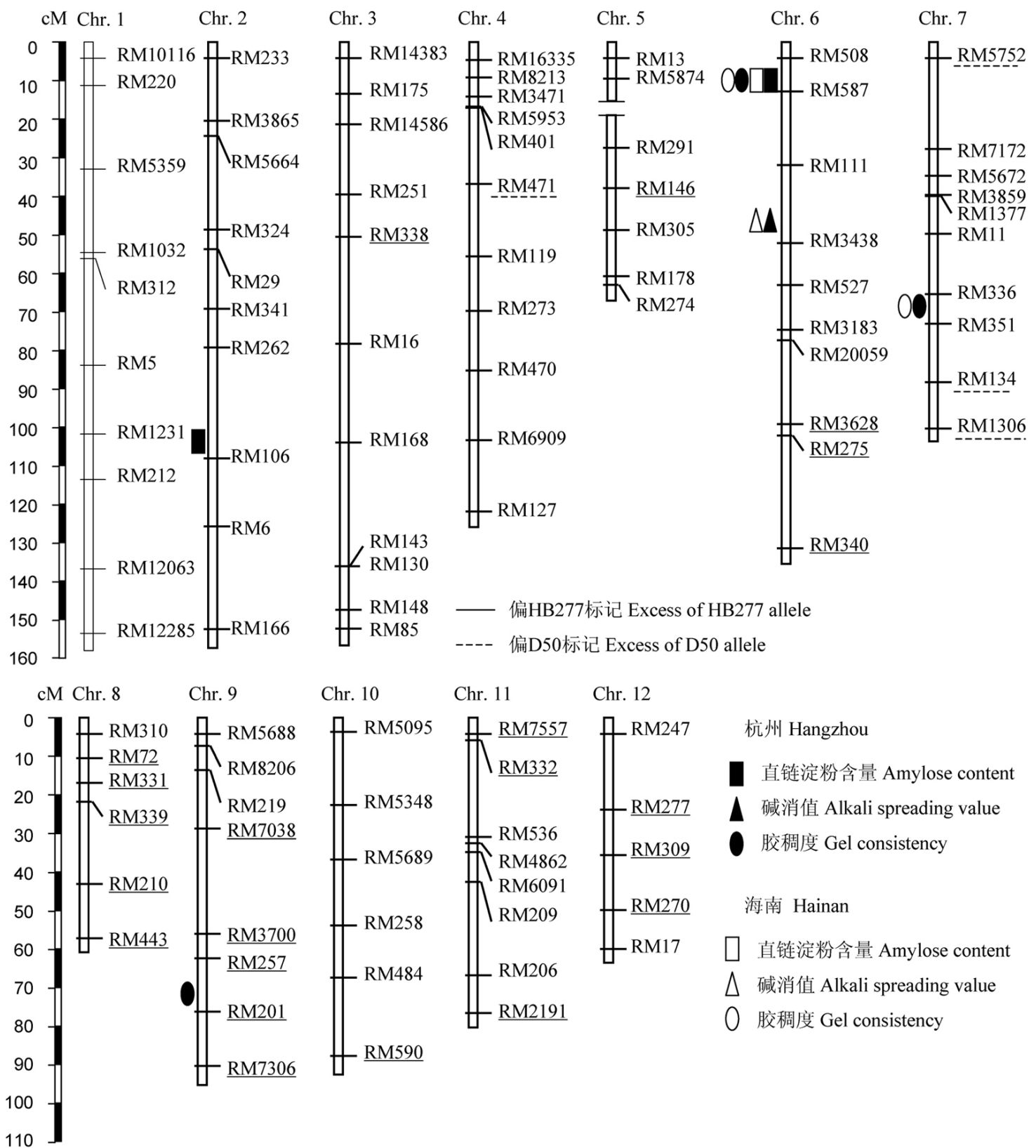


图 1 D50/ HB277 重组自交系中检测到的蒸煮品质性状 QTL

Fig. 1 . Locations of QTLs for cooking quality traits in the RIL population derived from D50/ HB277 .

genes ,*ga*)、不育基因 (sterility genes) 等控制^[16] , 这些基因通过控制某种生理过程进行配子选择或引起雌雄配子的败育 , 从而导致某些基因型配子的比例异常 , 进而使与该配子连锁的某性状基因出现频率异常。在水稻杂交后代中也普遍存在偏分离现象 , 在籼粳杂交后代中 , 一般偏向于籼稻的配子体基因^[17]。D50 为爪哇型稻 , 而 HB277 属于籼稻 , 两者之间的遗传背景差异较大 , 易发生偏分离。在实验中 , 有 26 个标记发生了偏分离 (表 1) , 占总标记数的 25.5% , 其中有 22 个偏向于 HB277 , 与 Lin 等^[17] 得出的结论基本一致 , 同时可以发现 , 染色体两端较易产生偏分离现象 (图 1)。

3.2 蒸煮品质 QTL 定位结果分析

在 2006 年和 2007 两年同时检测到的控制直链淀粉含量的主效 QTL (*qAC6*) , 位于第 6 染色体短臂 *Wx* 基因区域 , 表明本研究群体直链淀粉含量受 *Wx* 基因控制 , 这与前人结果一致^[2-3] , 而 *qAC2* 仅在 2006 年被检测到 , 它位于编码可溶性淀粉合成酶 的基因附近^[18] , 以前未曾报道 ; 控制糊化

温度主效 QTL (*qASV6*) 在两年里也同时被检测到 , 其 LOD 值的最高处与 *ALK* 基因的位置基本相同 ; 控制胶稠度的主效 QTL (*qGC6*) 和微效 QTL (*qGC7*) 在两年均被检测到 , *qGC6* 位于 *Wx* 基因的区域或其邻近区域 , 与 Jonaliza 等^[19] 得出的结论基本一致 , *qGC7* 与 He 等^[20] 检测到的 QTL 位置基本一致 , 2006 年在第 9 染色体上还检测到 1 个控制胶稠度的微效 QTL (*qGC9*) , 以前未曾报道过 , 到目前为止未见关于胶稠度基因精细定位及克隆的报道。

蒸煮品质还极易受不同种植地区环境条件的影响 , 环境条件的不同 , 特别在灌浆期温度差异较大的情况下 , 淀粉合成相关酶类代谢水平随之发生变化 , 直链淀粉含量占总淀粉含量的比例及淀粉精细结构 (链长、分子粒径、分子权重和聚合度等) 也表现出较大差异 , 进而影响蒸煮品质 3 项指标。不同环境条件还影响 QTL 的表达效应 , 在杭州检测到的控制胶稠度的主效 QTL 的贡献率为 19.40% , 但在海南陵水其贡献率达 30.33% (表 4)。

3.3 蒸煮品质分子改良

由于蒸煮品质遗传的复杂性和多样性,育种工作具有一定的难度。到目前为止,对直链淀粉含量进行遗传改良及分子育种的报道较多,有学者将反义 *Wx* 基因导入到水稻植株中,转基因植株种子中直链淀粉含量明显下降^[21];大多数学者认为 *Wx* 基因第 1 外显子上的 CT 重复序列与直链淀粉含量存在极显著正相关,可以针对 (CT)_n 多态性进行有目的的标记辅助选择^[22];Wan 等^[23]认为 *Wx* 基因上的 (CT)_n 多态性和 G/T 单核苷酸多态性之间的不同组合可以更好地解释直链淀粉含量。控制稻米糊化温度的基因已被克隆^[6],而 Bao 等^[24]认为控制糊化温度基因 *SS a* 中的 GC/TT 核苷酸多态性可以解释 90% ~ 94% 以上的糊化温度,因而可在分子水平上利用 GC/TT 的选择对糊化温度进行改良;关于胶稠度育种改良的报道较少,Wan 等^[23]认为胶稠度与 *Wx* 基因第 1 内含子上的 G/T 单核苷酸多态性有很大的相关性,但是由于其遗传方式的复杂性,对它进行遗传改良存在较大难度,需要进一步阐述控制该性状的基因数目及分子机理,才能更好地为育种服务,对蒸煮品质的 3 项指标的协同改良更是如此。

参考文献:

- [1] 黄发松,孙宗修,胡培松,等.食用稻米品质形成研究的现状和展望.中国水稻科学,1998,12(3):172-176.
- [2] Sano Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. *Theor Appl Genet*, 1984, 68: 467-473.
- [3] Fan C C, Yu X Q, Zhang Q F, et al. The main effects, epistatic effects and environmental interactions of QTLs on the cooking and eating quality of rice in a doubled haploid line population. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1445-1452.
- [4] 左晓旭,郑涛,舒小丽,等.水稻胚乳突变体筛选与特性研究进展.核农学报,2006,20(2):118-122.
- [5] 严长杰,徐辰武,裔传灯,等.利用 SSR 标记定位水稻糊化温度的 QTLs.遗传学报,2001,28(11):1006-1011.
- [6] 高振宇,曾大力,崔霞,等.水稻稻米糊化温度控制基因 *ALK* 的图位克隆及其序列分析.中国科学: C 辑,2003,33(6):481-487.
- [7] 汤圣祥,张云康,余汉勇,等.粳籼杂交稻米胶稠度的遗传分析.中国水稻科学,1996,8(3):129-134.
- [8] Tan Y F, Zhang Q F. Correlation of simple sequence repeat (SSR) variants in the leader sequence of the waxy gene with amylose content of the grain in rice. *Acta Bot Sin*, 2001, 43(2): 2146-2150.
- [9] 石春海,朱军.粳稻米蒸煮品质的种子和母体遗传效应分析.中国水稻科学,1994,8(3):129-134.
- [10] Hu P S, Luo J, Tang S Q, et al. Utilization of American glabrous rice and breeding of good quality varieties. *CRRN*,

2000, 8(2): 13-15.

- [11] 卢扬江,郑康乐.一种简易提取水稻 DNA 的方法.中国水稻科学,1992,6(1):47-48.
- [12] 施勇烽,应杰政,王磊,等.鉴定水稻品种的微卫星标记筛选.中国水稻科学,2005,19(3):195-201.
- [13] Lincoln S, Daley M, Lander E, et al. Constructing genetic maps with MAPMAKER/EXP 3.0//Whitehead Institute Technical Report. Cambridge, MA, USA: Whitehead Institute, 1992.
- [14] Wang S, Basten C J, Zeng Z B, et al. WinQTL Cartographer 2.5. Raleigh, USA: Department of Statistics, North Carolina State University, 2006.
- [15] McCouch S R, Cho Y G, Yano P E, et al. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet NewsL*, 1997, 14: 11-13.
- [16] Xu Y, Zhu L, Xiao J, et al. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F₂, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Gen Genet*, 1997, 253: 535-545.
- [17] Lin S Y, Ikehashi H, Yanagihara S, et al. Segregation distortion via male gametes in hybrids between indica and japonica or wide compatibility varieties of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 1992, 84: 812-818.
- [18] Harrington S E, Bligh H F J, Park W D, et al. Linkage mapping of starch branching enzyme III in rice (*Oryza sativa* L.) and prediction of location of orthologous genes in other grasses. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 564-568.
- [19] Jonaliza C, Lancera S, Huang Z L, et al. Mapping of genes for cooking and eating qualities in Thai Jasmine rice (KDML105). *DNA Res*, 2000, 7: 93-101.
- [20] He P, Li S G, Qian Q, et al. Genetic analysis of rice grain quality. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 502-508.
- [21] Shimada H, Tada Y. Antisense regulation of the rice waxy gene expression using PCR amplified fragment of the rice genome reduce the amylose content in grain starch. *Theor Appl Genet*, 1993, 86: 665-672.
- [22] 舒庆尧,吴殿星,夏英武,等.粳稻和籼稻中蜡质基因座位上微卫星标记的多态性及其与直链淀粉含量的关系.遗传学报,1999,26(4):350-358.
- [23] Wan Y X, Deng Q M, Wang S Q, et al. Genetic polymorphism of *Wx* gene and its correlation with main grain quality characteristics in rice. *Rice Sci*, 2007, 14(2): 85-93.
- [24] Bao J S, Corke H, Sun M, et al. Nucleotide diversity in starch synthase IIa and validation of single nucleotide polymorphisms in relation to starch gelatinization temperature and other physicochemical properties in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1171-1183.