

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.00264

## 不同生态环境下稻米淀粉 RVA 谱特征值的 QTL 定位分析

杨亚春 倪大虎 宋丰顺 李莉 陆徐忠 李泽福 杨剑波\*

安徽省农业科学院水稻研究所, 安徽合肥 230031

**摘要:** 利用 2 个直链淀粉含量相似的水稻品种 9311 和日本晴为亲本, 采取单粒传法创建由 190 个家系组成的重组自交系群体, 并构建了包含 202 个 SSR、CAPs 和 STS 标记的遗传连锁图谱。采用复合区间作图法, 在 3 个不同生态环境下(海南陵水、安徽合肥和怀远)对 RVA 谱特征值(峰值黏度、热浆黏度、崩解值、冷胶黏度、消减值、峰值时间、起浆温度和回复值)的 8 个特征性状进行了 QTL 分析。共定位到 57 个 QTL, 单个性状 QTL 数目在 1~14 个之间, 说明 RVA 谱特征值是多基因控制的数量性状。13 个 QTL 在 3 个不同环境中被 2 次或 3 次检测到, 其中 *qCPV-3*、*qCPV-10b*、*qSBV-10b*、*qCSV-3b*、*qCSV-10b* (贡献率分别为 26.9%、29.5%、29.7%、25.2%、28.3%) 被 3 次检测到, 稳定性较高。16 个 QTL 具有一因多效性, 单个 QTL 位点控制的性状一般在 2~6 个之间, 第 10 染色体 RM25032~RM1375 区段控制峰值黏度、热浆黏度、冷胶黏度、消减值、峰值时间和回复值等 6 个性状。

**关键词:** 水稻; RVA 谱特征值; 数量性状; QTL 稳定性; QTL 多效性

## Identification of QTL for Rice Starch RVA Profile Properties under Different Ecological Sites

YANG Ya-Chun, NI Da-Hu, SONG Feng-Shun, LI Li, LU Xu-Zhong, LI Ze-Fu, and YANG Jian-Bo\*

Rice Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China

**Abstract:** Two rice varieties with similar apparent amylose content, Nipponbare (*japonica*) and 9311 (*indica*), were used as parents to establish a recombinant inbred line population consisting of 190 lines using single seed descent method. The genetic linkage map was constructed with 202 SSR, CAPs, and STS markers. Quantitative trait loci (QTLs) were identified for eight rice starch RVA profile properties including peak paste viscosity (PKV), hot paste viscosity (HPV), cool paste viscosity (CPV), breakdown viscosity (BDV), setback viscosity (SBV), consistence viscosity (CSV), peaktime (PeT), pasting temperature (PaT) by composite interval mapping method in three different ecological sites (Lingshui, Hefei, and Huaiyuan). A total of 57 QTLs were identified, with 1 to 14 for each trait, indicating that rice starch RVA profile properties were controlled by multiple genes. Thirteen stable QTLs were detected at two or three sites, among which *qCPV-3*, *qCPV-10b*, *qSBV-10b*, *qCSV-3b*, and *qCSV-10b* (explaining, 26.9%, 29.5%, 29.7%, 25.2%, and 28.3% of variance) were detected in all the three sites. Sixteen QTLs were found to have pleiotropy with a single QTL controlling 2–6 traits (RVA profile properties). The interval RM25032–RM1375 on chromosome 10 harbored QTLs for six traits (PKV, HPV, CPV, SBV, PaT, and CSV).

**Keywords:** Rice; RVA profile properties; Quantitative trait locus; QTL stability; QTL pleiotropy

稻米在蒸煮过程中米粉黏滞性(viscosity)发生一系列变化, 形成特异的黏滞性谱(visco amylograph), 主要包括, 峰值黏度(peak paste viscosity, PKV)、热浆黏度(hot paste viscosity, HPV)、冷胶黏

度(cool paste viscosity, CPV)、崩解值(breakdown viscosity, BDV)、消减值(setback viscosity, SBV)、回复值(consistence viscosity, CSV)、峰值时间(peaktime, PeT)、起浆温度(pasting temperature, PaT)等特征值。

本研究由国家转基因生物新品种培育重大专项(2009ZX08001-13B), 国家自然科学基金项目(31071401)和国际合作项目(2008DFA31840)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 杨剑波, E-mail: yjianbo@263.net, Tel: 0551-2160212

第一作者联系方式: E-mail: yyc200198@163.com, Tel: 0551-5160535

Received(收稿日期): 2011-05-25; Accepted(接受日期): 2011-09-12; Published online(网络出版日期): 2011-11-07.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20111107.1047.007.html>

通常认为, 稻米直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度是决定稻米食味品质的重要因素。随着研究的深入, 发现在表观直链淀粉含量相同的品种中, 稻米的食味仍有一些差异, 其中稻米淀粉的黏滞性对食味品质有明显的影[1-2]。稻米淀粉的黏滞性与淀粉含量及结构直接相关。直链淀粉含量和胶稠度是影响 RVA 谱特征值的重要指标, 一般情况下, 直链淀粉含量高、胶稠度硬的品系崩解值小、消减值和回复值大[3]。在淀粉结构上支链淀粉的短链部分的比率与最高黏度和崩解值呈极显著的正相关关系, 而长链部分的比率与最高黏度和崩解值呈极显著负相关关系[4]。因此, 对 RVA 谱特征值遗传的深入研究可以指导食味品质的改良。

目前, 国内外有关稻米淀粉 RVA 谱特征值 QTL 定位的研究并不多。Bao 等[5-8]利用 4 个初级分离群体, 检测到 61 个与 RVA 谱特征值相关的 QTL, 分布在水稻 9 条染色体上, 由于该研究是单一环境下的试验, 故无法对 QTL 的稳定性评估。张巧凤等[9]在相同地点不同年份研究了 RVA 谱特征值的 QTL, 环境因素的变异不大。Gravois 等[10-11]认为稻米淀粉 RVA 谱表现为典型的质量-数量性状, 同时受基因型与环境效应的影响。本研究选用 2 个直链淀粉含量相似的优质水稻品种构建的重组自交系, 在 3 个不同生态环境下研究 RVA 谱特征值的 QTL。期望能了解环境因素的影响, 分析和发现新的稳定位点, 为水稻品质的分子改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

籼稻 9311 (又名扬稻 6 号) 与粳稻日本晴杂交组合的  $F_2$  经单粒传法产生重组自交系, 共含 190 个株系, 系经过 11 代构建的高世代群体。9311 为江苏省选育的优质中籼迟熟品种, 株叶形态好, 米质优良; 日本晴是日本爱知县农试站于 20 世纪 50 年代中期选育的粳稻品种, 早熟、米质优。2 个品种都已完成 DNA 测序。

### 1.2 田间试验与性状分析

2008 年 11 月在海南省陵水县安徽省农业科学院水稻研究所南繁基地(18.49°N, 110.04°E, 水作)种植亲本(9311 和日本晴)及 190 个重组自交系, 每个株系栽 2 行, 每行 10 株, 株行距为 13.5 cm×23.3 cm, 重复 2 次, 常规田间管理, 成熟混收各株系, 经常温贮藏 3 个月, 待水分平衡后检测。2009 年 5 月在安

徽省合肥市安徽省农业科学院水稻研究所试验田(32.21°N, 117.25°E, 水作)和 2009 年 6 月在安徽省怀远县龙亢农场(32.78°E, 117.17°N, 旱作)分别按上述种植方式正季种植同样材料, 收获、贮藏, 待水分平衡后检测。

平衡水分后的种子经韩国双龙 SY2001-NSART-100 型号碾米机出糙米, 日本 KETT 精米机自糙米出精米, 国产 JFS-13A 旋风式粉碎磨自精米出粉。

使用澳大利亚 Newport 公司的 RVA 测定仪和其操作规程检测 RVA 谱特征值, 取米粉样品(80 目) 3.0 g, 加蒸馏水 25.0 mL。从 50°C (保持 1.5 min)开始加热, 以 15°C min<sup>-1</sup> 的速率升至 93°C (3.5 min), 93°C 下保持 2.5 min, 再以 15°C min<sup>-1</sup> 的速率下降至 50°C (3.5 min), 50°C 下保持 1.5 min。以搅拌器 160 r min<sup>-1</sup> 的速率旋转搅拌。每个样品重复测定 2 次, 取其平均值为性状表型值(单位: cP)。每家系重复 3 次, 取其表型值的平均值为该家系的表型值进行 QTL 分析。

### 1.3 分子连锁图的构建

利用 CTAB 法[12], 提取亲本(9311 和日本晴)及 190 个重组自交系叶片基因组 DNA。

选取 659 对 SSR 分子标记和本研究室合成的 34 对 STS 和 CAPs 标记用于亲本多态性分析, 从多态性筛选结果中选择具有明显多态且能稳定扩增的标记对 190 个重组自交系进行基因型分析。

SSR 分析采用 10 μL PCR 反应体系, 含 3 μL 模板 DNA (2 ng μL<sup>-1</sup>), 0.25 μL 正反引物(0.25 μmol L<sup>-1</sup>), 0.4 μL dNTPs (2.5 mmol L<sup>-1</sup>), 1 μL 10×buffer (含 Mg<sup>2+</sup>), 0.2 μL *Taq* DNA 聚合酶(5 U μL<sup>-1</sup>), 4.9 μL ddH<sub>2</sub>O。反应程序为 94°C 预变性 5 min, 接着 94°C 变性 1 min, 55°C 退火 1 min, 72°C 延伸 1 min, 35 个循环后再 72°C 延伸 7 min, 15°C 保温。PCR 扩增产物经过 8.0% 聚丙烯酰胺凝胶或 3% 琼脂糖凝胶电泳分离, 读取并记录数据(与日本晴带型相同记为 a, 与 9311 带型相同记为 “b”, 杂合带型记为 “h”, 模糊或缺失带型记为 “-”)。

借助 JoinMap 3.0 分析软件构建连锁图谱。

### 1.4 数据分析和 QTL 检测

利用 DPS 软件分析目标性状在 RIL 群体中的分布状况, 以 Microsoft Excel 分析各性状之间的相关性。结合重组自交系的表型值、基因型以及连锁图谱, 采用 MapQTL5.0 软件进行复合区间作图(composite interval mapping, CIM)分析, 在水稻全基因组范

围内检测控制稻米 RVA 谱特征值的相关 QTL, 并计算每个 QTL 可解释表型变异的贡献率。将 LOD 值 2.0 定为阈值, 对检测到的 QTL 按照 McCouch 等<sup>[13]</sup>的方法命名。

## 2 结果与分析

### 2.1 分子连锁图谱的构建

通过 693 对引物(SSR 引物 659 对, STS 和 CAP 标记 34 对)在 9311 和日本晴上的多态性分析, 筛选得到 225 对多态性好的引物, 占供试引物的 32.47%。用这些引物对 190 个重组自交系进行群体基因型分析, 其中 202 对引物扩增带型清晰、稳定且呈共显性, 用 JoinMap 3.0 软件构建出多态性标记位点数据连锁图谱。如图 1 所示, 平均每条染色体大约分布 17 个标记, 覆盖整个水稻基因组 1 640.25 cM, 标记间的平均遗传距离为 8.12 cM, 满足 QTL 定位要求。

### 2.2 RVA 谱特征值相关性分析

海南陵水以及安徽合肥和怀远三地的 RVA 谱特征值测定结果表明, RIL 群体中峰值黏度、热浆黏度、崩解值等 8 个性状呈连续变异, 基本呈正态分布, 超亲分离现象明显, 表明稻米 RVA 谱特征值为多基因控制的数量性状, 通过基因重组可产生正向和负向的超亲分离现象。

9311 在峰值黏度、热浆黏度、崩解值和冷胶黏度上为高值亲本; 日本晴在消减值、起浆温度和回复值 3 个性状上均大于 9311。陵水点的峰值黏度、热浆黏度、崩解值、冷胶黏度和回复值较大, 怀远点的消减值和起浆温度较大。除峰值时间和起浆温度受环境影响较小外, 其余 6 项值在 3 个环境下均存在较大变异, 说明淀粉黏度相关性性状易受环境影响, 详见表 1。

相关性分析表明, 峰值黏度与热浆黏度、崩解值呈极显著正相关, 与冷胶黏度呈显著正相关, 与消减值、起浆温度呈显著负相关; 热浆黏度与冷胶黏度、消减值、峰值时间和回复值呈极显著正相关, 与崩解值呈显著负相关; 崩解值与消减值、峰值时间和回复值呈极显著负相关, 与冷胶黏度和起浆温度呈显著负相关; 冷胶黏度与消减值和回复值呈极显著正相关, 与峰值时间呈显著正相关; 消减值与峰值时间和回复值呈极显著正相关, 与起浆温度呈显著正相关; 峰值时间与起浆温度和回复值呈显著正相关(表 2)。

在 3 个环境下, RVA 特征值存在较大变异, 但各个特征值的相关度基本一致, 说明 RVA 谱受遗传主

效控制; 但起浆温度与崩解值和消减值的相互关系存在变异, 说明 RVA 谱还受到基因型和环境因素的影响。

### 2.3 RVA 谱特征值的 QTL 定位

结合重组自交系的表型值、基因型以及构建好的连锁图谱, 采用复合区间作图方法, 对 3 个不同生态地点的 RVA 谱特征值进行 QTL 分析, 共定位到 57 个 QTL, 单个性状 QTL 数为 1~14 个(表 3 和图 1)。

2.3.1 峰值黏度 共检测到 5 个 QTL, 分布在 4 条染色体上, LOD 值为 2.5~3.2, 贡献率变幅为 10.6%~24.9%, 加性效应范围为-302.79~260.13。其中陵水点检测到 3 个, 合肥点检测到 2 个。效应较大的位点为 *qPKV-8b* 和 *qPKV-10*, 分别分布在第 8、第 10 染色体的 RM22934-RM6699、RM25032-RM1375 区间。其增效基因分别来自于日本晴和 93-11, 贡献率达到 24.9%和 20.1%。

2.3.2 热浆黏度 共检测到 10 个 QTL, 分布在 7 条染色体上, LOD 值为 2.3~4.9, 贡献率的变幅为 9.4%~24.7%, 加性效应大小范围为-286.46~287.83。其中陵水点检测到 5 个, 合肥点检测到 3 个, 怀远点检测到 3 个。效应较大的位点为 *qHPV-8a*、*qHPV-8b* 和 *qHPV-10*, 分别分布在第 8 和第 10 染色体的 RM458-RM264、RM22934-RM669、RM25032-RM137 区间。第 1 个的增效基因来自 9311, 后 2 个的增效基因来自日本晴, 贡献率分别达到 22.8%、23.4%和 24.7%。

2.3.3 崩解值 仅检测到 1 个 QTL, 位于第 12 染色体 RM20~RM19 区间的 *qBDV-12*, LOD 值为 2.5, 贡献率为 14.3%, 加性效应为-87.38, 增效基因来自日本晴。

2.3.4 冷胶黏度 共检测到 14 个 QTL, 分布在 9 条染色体上, LOD 值为 2.4~10.8, 贡献率变幅为 7.6%~29.5%, 加性效应范围为-703.65~724.06。其中陵水点检测到 12 个, 合肥点检测到 5 个, 怀远点检测到 3 个。效应较大的位点为 *qCPV-3*、*qCPV-8b*、*qCPV-10a* 和 *qCPV-10b*, 分别分布在第 3、第 8 和第 10 染色体 RM7396-RM6266、RM458-RM264、RM474-RM25032 和 RM25032-RM1375 区间。前 2 个的增效基因来自 9311, 后 2 个的增效基因来自日本晴, 贡献率分别达到 26.9%、29.2%、28.7%和 29.5%。

2.3.5 消减值 共检测到 5 个 QTL, 分布在 4 条染色体上, LOD 值为 2.3~9.9, 贡献率变幅为

表1 RVA谱特征值的多点表现  
Table 1 RVA profile value in multiple locations

性状 Trait	亲本 Parents						RIL 群体 RIL population			范围 Range
	日本晴 Nipponbare			9311			均值 Average			
	海南陵水 Lingshui, Hainan	安徽合肥 Hefei, Anhui	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	海南陵水 Lingshui, Hainan	安徽合肥 Hefei, Anhui	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	海南陵水 Lingshui, Hainan	安徽合肥 Hefei, Anhui	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	
峰值黏度 PKV	2619.0±326.0	2547.0±102.0	1415.0±5.0	3142.8±60.8	2782.3±90.2	1974.5±34.5	3006.9±30.6	2521.2±25.8	1949.7±17.7	953.0–3728.0
热浆黏度 HPV	1560.5±223.5	1395.0±4.0	854.5±33.5	2002.0±109.0	1491.3±42.1	1228.5±111.5	1712.1±25.1	1481.1±24.9	1271.3±16.4	624.0–2631.3
崩解值 BDV	1058.5±102.5	1152.0±106.0	560.5±28.5	1140.8±48.3	1291.0±59.4	746.0±77.0	1294.9±25.5	1040.2±24.5	678.4±15.8	138.0–2177.5
冷胶黏度 CPV	3239.3±378.3	2645.0±55.0	2459.0±85.0	3808.0±94.0	2714.0±58.3	2691.0±143	3384.9±52.9	2893.9±54.2	2905.0±29.7	1271.0–5667.3
消减值 SBV	620.3±52.3	98.0±157.0	1044.0±80.0	665.3±33.3	-68.3±123.9	716.5±108.5	378.0±50.1	372.8±54.1	955.3±29.6	-1381.5–4054.5
峰值时间 PeT	6.0±0.1	6.3±0.1	6.2±0.1	6.0±0.1	6.2±0.1	6.2±0.1	6.0±0.1	6.3±0.1	6.3±0.1	5.5–6.8
起浆温度 PaT	87.0±0.2	76.5±0.4	94.0±0.5	81.6±4.8	74.7±0.3	90.7±0.4	81.7±0.4	81.7±0.5	89.6±0.2	72.6–94.3
回复值 CSV	1678.8±154.8	1250.0±51.0	1604.5±51.5	1806.0±15.0	1222.7±64.7	1462.5±31.5	1672.8±31.4	1412.9±34.0	1633.7±21.4	647.0–3036.0

PKV: peak paste viscosity; HPV: hot paste viscosity; BDV: breakdown viscosity; CPV: cool paste viscosity; SBV: setback viscosity; PeT: peaktime; PaT: pasting temperature; CSV: consistency viscosity.

表 2 RVA 谱特征值的相关性分析  
Table 2 Correlation analysis of RVA profile value

性状 Trait	峰值黏度 PKV	热浆黏度 HPV	崩解值 BDV	冷胶黏度 CPV	消减值 SBV	峰值时间 PeT	起浆温度 PaT	回复值 CSV
海南陵水 Lingshui, Hainan								
峰值黏度 PKV	1.00							
热浆黏度 HPV	0.59**	1.00						
崩解值 BDV	0.62**	-0.27*	1.00					
冷胶黏度 CPV	0.38*	0.92**	-0.45*	1.00				
消减值 SBV	-0.21*	0.61**	-0.85**	0.82**	1.00			
峰值时间 PeT	-0.01	0.55**	-0.54**	0.49*	0.52**	1.00		
起浆温度 PaT	-0.36*	-0.04	-0.39*	0.08	0.31*	0.21*	1.00	
回复值 CSV	0.16	0.75**	-0.54**	0.95**	0.90**	0.39*	0.18	1.00
安徽合肥 Hefei, Anhui								
峰值黏度 PKV	1.00							
热浆黏度 HPV	0.53**	1.00						
崩解值 BDV	0.51**	-0.46*	1.00					
冷胶黏度 CPV	0.24*	0.89**	-0.65**	1.00				
消减值 SBV	-0.24*	0.64**	-0.90**	0.89**	1.00			
峰值时间 PeT	0.02	0.64**	-0.62**	0.65**	0.64**	1.00		
起浆温度 PaT	-0.38*	0.10	-0.51**	0.31*	0.50**	0.17	1.00	
回复值 CSV	-0.01	0.69**	-0.71**	0.94**	0.95**	0.57**	0.42*	1.00
安徽怀远 Huaiyuan, Anhui								
峰值黏度 PKV	1.00							
热浆黏度 HPV	0.57**	1.00						
崩解值 BDV	0.53**	-0.40*	1.00					
冷胶黏度 CPV	0.30*	0.71**	-0.40*	1.00				
消减值 SBV	-0.29*	0.37*	-0.71**	0.82**	1.00			
峰值时间 PeT	0.23*	0.75**	-0.52**	0.49**	0.35*	1.00		
起浆温度 PaT	-0.41*	-0.06	-0.39*	0.07	0.31*	0.16	1.00	
回复值 CSV	-0.02	0.22*	-0.25*	0.84**	0.86**	0.10	0.15	1.00

PKV: peak paste viscosity; HPV: hot paste viscosity; BDV: breakdown viscosity; CPV: cool paste viscosity; SBV: setback viscosity; PeT: peakttime; PaT: pasting temperature; CSV: consistence viscosity.

9.6%~29.7%，加性效应范围为-628.7~629.9。其中陵水点检测到 5 个，合肥点检测到 2 个，怀远点检测到 2 个。效应较大的位点为 *qSBV-8* 和 *qSBV-10b*，分别分布在第 8 和第 10 染色体的 RM458-RM264 和 RM25032-RM1375 区间。增效基因分别来自日本晴和 9311，贡献率分别达到 27.8%和 29.7%。

2.3.6 峰值时间 共检测到 4 个 QTL，分布在 4 条染色体上，LOD 值为 2.3~3.9，贡献率变幅为 7.3%~18.6%，加性效应范围-0.11~0.07。效应较大的位点为 *qPeT-10*，分布在第 10 染色体 RM25032-RM1375 区间。其增效基因来自 9311，贡献率达到 18.6%。

2.3.7 起浆温度 共检测到 6 个 QTL，分布在 6

条染色体上，LOD 值为 2.4~17.6，贡献率变幅为 9.7%~31.8%，加性效应范围为-4.24~ -1.1。效应较大的位点为 *qPaT-1*、*qPaT-8* 和 *qPaT-9*，分别分布在第 1、第 8、第 9 染色体的 RM292-RM583、RM458-RM264 和 RM7038-RM6051 区间。其增效基因来自 9311，贡献率分别达到 31.5%、31.8%和 30.7%。

2.3.8 回复值 共检测到 12 个 QTL，分布在 6 条染色体上，LOD 值为 2.5~9.9，贡献率的变幅为 7.7%~28.3%，加性效应范围为-430.87~469.9。效应较大的位点为 *qCSV-3a*、*qCSV-3b*、*qCSV-8b*、*qCSV-10a* 和 *qCSV-10b*，分别分布在第 3、第 8 和第 10 染色体的 RM5478-RM1319、RM7396-RM6266、

表 3 RVA 谱特征值的 QTL 分析  
Table 3 QTL analysis of RVA profile value

QTL	染色体 Chr.	区间 Interval	地点 Site	LOD	贡献率 Variation explained (%)	加性效应 Additive effect	效应来源 Positive allele
峰值黏度 Peak paste viscosity							
<i>qPKV-5</i>	5	RM2246–RM5784	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	10.6	-183.97	j
<i>qPKV-8a</i>	8	RM337–RM6925	安徽合肥 Hefei, Anhui	2.9	13.1	-126.14	j
<i>qPKV-8b</i>	8	RM22934–RM6699	安徽合肥 Hefei, Anhui	2.5	24.9	-302.79	j
<i>qPKV-10</i>	10	RM25032–RM1375	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.6	20.1	260.13	i
<i>qPKV-11</i>	11	RM3133–RM552	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.2	14.2	-232.46	j
热浆黏度 Hot paste viscosity							
<i>qHPV-1</i>	1	RM292–RM583	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	4.3	20.2	154.65	i
<i>qHPV-3</i>	3	RM7396–RM6266	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	3.5	20.9	203.08	i
<i>qHPV-4</i>	4	pull-1–RM3524	安徽合肥 Hefei, Anhui	4.4	12.7	132.47	i
<i>qHPV-6a</i>	6	RM6917–RM276	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.5	14.3	138.03	i
<i>qHPV-6b</i>	6	RM276–RM5531	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.0	12.5	150.04	i
<i>qHPV-8a</i>	8	RM458–RM264	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.6	16.7	224.86	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	2.3	22.8	287.83	i
<i>qHPV-8b</i>	8	RM22934–RM6699	安徽合肥 Hefei, Anhui	4.5	23.4	-286.46	j
<i>qHPV-10</i>	10	RM25032–RM1375	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	4.9	24.7	-182.19	j
<i>qHPV-11a</i>	11	RM167–RM3133	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	9.4	-137.76	j
<i>qHPV-11b</i>	11	RM3133–RM552	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.9	10.2	-155.66	j
崩解值 Breakdown viscosity							
<i>qBDV-12</i>	12	RM20–RM19	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.5	14.3	-87.38	j
冷胶黏度 Cool paste viscosity							
<i>qCPV-1</i>	1	RM292–RM583	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.5	18.8	262.67	i
<i>qCPV-3</i>	3	RM7396–RM6266	海南陵水 Lingshui, Hainan	5.2	24.7	713.57	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	3.2	26.9	692.36	i
			安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	5.4	19.4	420.63	i
<i>qCPV-4</i>	4	pull-1–RM3524	安徽合肥 Hefei, Anhui	3.4	10.3	259.44	i
<i>qCPV-6a</i>	6	RM6917–RM276	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.2	13.9	283.64	i
<i>qCPV-6b</i>	6	RM276–RM5531	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.5	17.0	370.87	i
<i>qCPV-7a</i>	7	RM6574–RM7153	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	7.6	-199.92	j
<i>qCPV-7b</i>	7	RM7153–RM6018	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	8.4	-211.28	j
<i>qCPV-8a</i>	8	RM5493–RM458	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.8	23.4	724.06	i
<i>qCPV-8b</i>	8	RM458–RM264	海南陵水 Lingshui, Hainan	7.3	27.4	659.45	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	7.9	29.2	663.13	i
<i>qCPV-10a</i>	10	RM474–RM25032	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.3	22.0	-703.65	j
			安徽合肥 Hefei, Anhui	3.8	28.7	-686.20	j
<i>qCPV-10b</i>	10	RM25032–RM1375	海南陵水 Lingshui, Hainan	8.4	27.4	-685.97	j
			安徽合肥 Hefei, Anhui	10.8	29.5	-665.41	j
			安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	4.4	20.6	-362.09	j
<i>qCPV-11a</i>	11	RM6082–RM167	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	8.1	-253.04	j
<i>qCPV-11b</i>	11	RM167–RM3133	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	9.1	-280.43	j
<i>qCPV-12</i>	12	RM20–RM19	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.4	9.8	268.23	i
消减值 Setback viscosity							
<i>qSBV-3</i>	3	RM7396–RM6266	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.3	21.5	615.76	i

(续表 3)

QTL	染色体 Chr.	区间 Interval	地点 Site	LOD	贡献率 Variation explained (%)	加性效应 Additive effect	效应来源 Positive allele
<i>qSBV-8</i>	8	RM458–RM264	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.4	15.2	397.79	j
			海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	24.4	580.24	i
<i>qSBV-10a</i>	10	RM474–RM25032	安徽合肥 Hefei, Anhui	5.4	27.8	629.90	j
			海南陵水 Lingshui, Hainan	3.1	16.0	-551.53	j
<i>qSBV-10b</i>	10	RM25032–RM1375	海南陵水 Lingshui, Hainan	5.9	25.6	-579.87	j
			安徽合肥 Hefei, Anhui	9.9	29.7	-628.73	i
<i>qSBV-11</i>	11	RM6082–RM167	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.4	13.6	-307.00	i
			海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	9.6	-255.12	j
峰值时间 Peak time							
<i>qPeT-1</i>	1	RM583–RM243	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.5	7.3	0.04	j
<i>qPeT-5</i>	5	RM146–RM1237	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.9	12.4	0.07	j
<i>qPeT-6</i>	6	RM469–Wx-1	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.7	11.0	0.05	j
<i>qPeT-10</i>	10	RM25032–RM1375	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.3	18.6	-0.11	i
起浆温度 Pasting temperature							
<i>qPaT-1</i>	1	RM292–RM583	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.9	28.5	-4.11	i
			安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	17.1	31.5	-4.23	i
<i>qPaT-2</i>	2	RM208–RM318	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.6	11.6	-1.17	i
<i>qPaT-3</i>	3	RM143–RM570	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	2.4	9.7	-1.10	i
<i>qPaT-8</i>	8	RM458–RM264	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	17.6	31.8	-4.24	i
<i>qPaT-9</i>	9	RM7038–RM6051	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	11.4	30.7	-4.11	i
<i>qPaT-12</i>	12	RM20–RM19	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	12.8	-1.96	i
回复值 Consistence viscosity							
<i>qCSV-3a</i>	3	RM5478–RM1319	海南陵水 Lingshui, Hainan	4.9	27.8	408.00	i
<i>qCSV-3b</i>	3	RM7396–RM6266	海南陵水 Lingshui, Hainan	5.8	25.2	440.93	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	3.8	21.8	448.12	j
<i>qCSV-6a</i>	6	RM6917–RM276	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	5.2	17.2	373.12	j
			海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	14.5	171.85	i
<i>qCSV-6b</i>	6	RM276–RM5531	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.3	16.4	242.53	i
<i>qCSV-7a</i>	7	RM6574–RM7153	海南陵水 Lingshui, Hainan	3.1	8.6	-125.14	j
<i>qCSV-7b</i>	7	RM7153–RM6018	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.8	8.9	-128.71	j
<i>qCSV-8a</i>	8	RM5493–RM458	海南陵水 Lingshui, Hainan	5.0	23.7	440.88	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	2.8	19.8	469.90	j
<i>qCSV-8b</i>	8	RM458–RM264	海南陵水 Lingshui, Hainan	7.6	27.2	404.34	i
			安徽合肥 Hefei, Anhui	5.6	26.0	404.57	j
<i>qCSV-10a</i>	10	RM474–RM25032	海南陵水 Lingshui, Hainan	6.1	25.6	-430.87	j
<i>qCSV-10b</i>	10	RM25032–RM1375	海南陵水 Lingshui, Hainan	9.9	28.3	-411.18	j
			安徽合肥 Hefei, Anhui	8.4	27.2	-412.12	i
<i>qCSV-11a</i>	11	RM6082–RM167	安徽怀远 Huaiyuan, Anhui	4.3	17.0	-390.90	i
			海南陵水 Lingshui, Hainan	2.7	8.0	-148.47	j
<i>qCSV-11b</i>	11	RM167–RM3133	海南陵水 Lingshui, Hainan	2.5	7.7	-150.08	j

<sup>1)</sup> i 表示增效基因来自 9311; j 表示增效基因来自日本晴。

<sup>1)</sup> Efficiency gene expressed from 9311 with i; efficiency gene expressed from Nipponbare with j.

RM458–RM264、RM474–RM25032 和 RM25032–RM1375 区间。前 3 个 QTL 增效基因来自 9311, 后 2 个的增效基因来自日本晴, 贡献率分别达到 27.8%、25.2%、27.2%、25.6%和 28.3%。

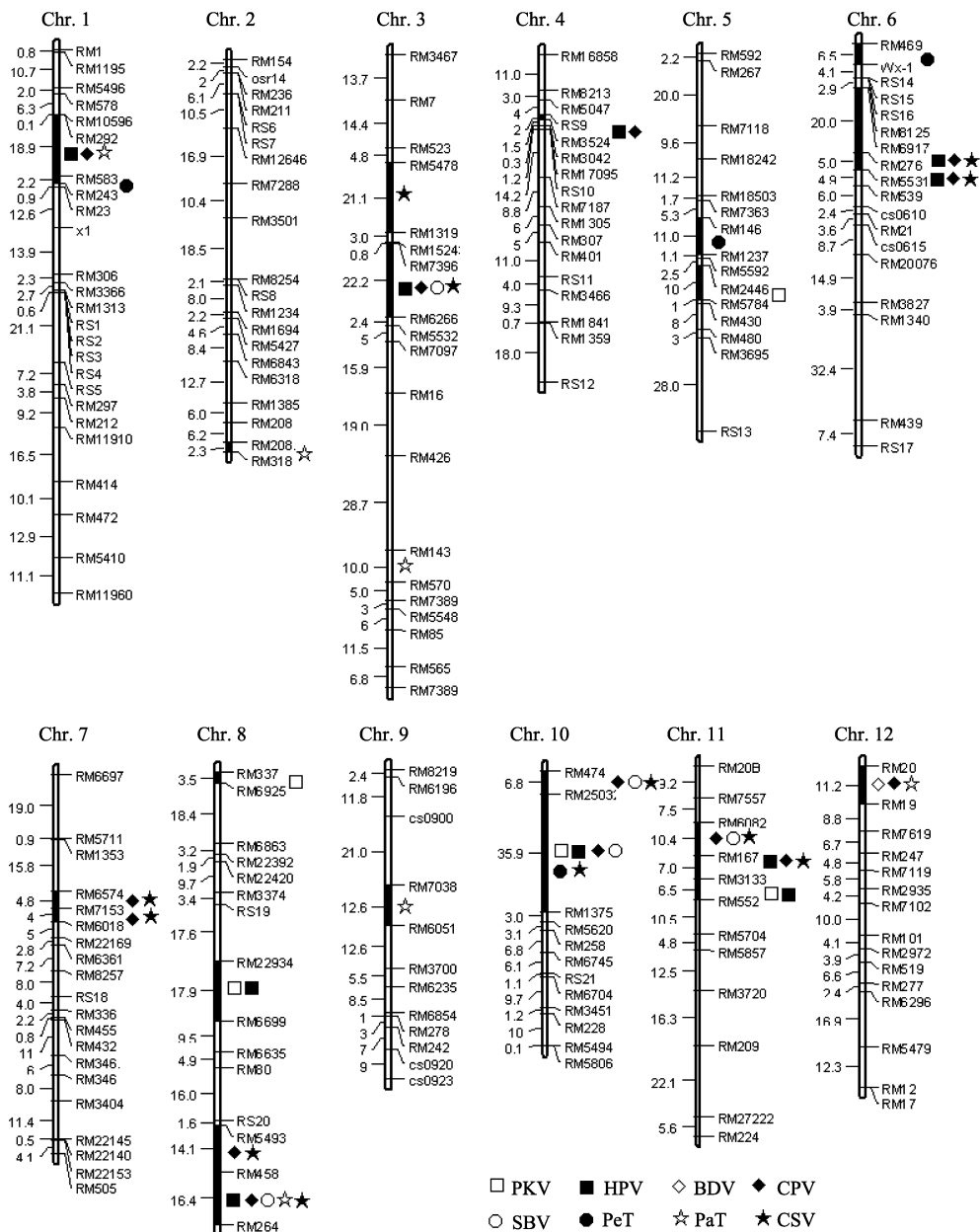


图 1 RVA 谱特征值的 QTL 染色体定位

Fig. 1 QTL localization on chromosome of RVA profile value

PKV: 峰值黏度; HPV: 热浆黏度; BDV: 崩解值; CPV: 冷胶黏度; SBV: 消减值; PeT: 峰值时间; PaT: 起浆温度; CSV: 回复值。

PKV: peak paste viscosity; HPV: hot paste viscosity; BDV: breakdown viscosity; CPV: cool paste viscosity; SBV: setback viscosity; PeT: peaktime; PaT: pasting temperature; CSV: consistence viscosity.

### 2.4 RVA 谱特征值的 QTL 稳定性及一因多效性分析

比较 3 个环境下定位到的 QTL 发现, 有 13 个 QTL 在 2~3 环境中被检测到(表 4)。其中控制冷胶黏度的  $qCPV-3$ 、 $qCPV-10b$ , 控制消减值的  $qSBV-10b$ , 控制回复值的  $qCSV-3b$ 、 $qCSV-10b$ , 均在 3 个环境下被检测到, 贡献率分别为 26.9%、29.5%、29.7%、25.2%和 28.3%, 位点效应均较大; 控制热浆黏度的

$qHPV-8a$ , 控制冷胶黏度的  $qCPV-8b$ 、 $qCPV-10a$ , 控制消减值的  $qSBV-3$ 、 $qSBV-8$ , 控制起浆温度的  $qPaT-1$ , 以及控制回复值的  $qCSV-8a$ 、 $qCSV-8b$ , 均在 2 个环境下被检测到, 贡献率分别为 22.8%、29.2%、28.7%、21.5%、27.8%、31.5%、23.7%和 27.2%, 位点效应较大。冷胶黏度、消减值和回复值这 3 个性状在不同的环境条件下表现出较好的稳定性和一致性。



表 4 多频次检出的 QTL  
Table 4 QTLs detected by multiple frequency

性状 Trait	2 个地点检测到 Detected in two sites	3 个地点检测到 Detected in three sites
热浆黏度 HPV	<i>qHPV-8a</i>	
冷胶黏度 CPV	<i>qCPV-8b, qCPV-10a</i>	<i>qCPV-3 qCPV-10b</i>
消减值 SBV	<i>qSBV-3, qSBV-8</i>	<i>qSBV-10b</i>
起浆温度 PaT	<i>qPaT-1</i>	
回复值 CSV	<i>qCSV-8a, qCSV-8b</i>	<i>qCSV-3b qCSV-10b</i>

PKV: peak paste viscosity; HPV: hot paste viscosity; BDV: breakdown viscosity; CPV: cool paste viscosity; SBV: setback viscosity; PeT: peakttime; PaT: pasting temperature; CSV: consistence viscosity.

对不同性状的定位结果比较发现, 有 16 个区间同时控制多个性状, 第 8 和第 11 染色体上有 3 个区间, 第 6、第 7、第 10 染色体上有 2 个区间, 第 1、第 3、第 4 和第 12 染色体上各 1 个区间(表 5)。其中位于第 10 染色体上的 RM25032–RM1375 区间控制峰值黏度、热浆黏度、冷胶黏度、消减值、峰值时间和回复值等

6 个性状; 位于第 8 染色体上的 RM458–RM264 区间控制热浆黏度、冷胶黏度、消减值、起浆温度和回复值等 5 个性状; 位于第 3 染色体上的 RM7396–RM6266 区间控制着热浆黏度、冷胶黏度、消减值和回复值等 4 个性状。值得注意的是, 热浆黏度、冷胶黏度和回复值共同被多个位点控制。

表 5 具有多效性的 QTL  
Table 5 QTLs with pleiotropism

染色体 Chr.	多效性位点 Pleiotropism locus	性状 Trait
1	RM292–RM583	热浆黏度, 冷胶黏度, 起浆温度 HPV, CPV, PaT
3	RM7396–RM6266	热浆黏度, 冷胶黏度, 消减值, 回复值 HPV, CPV, SBV, CSV
4	RS9–RM3524	热浆黏度, 冷胶黏度 HPV, CPV
6	RM6917–RM276	热浆黏度, 冷胶黏度, 回复值 HPV, CPV, CSV
	RM276–RM5531	热浆黏度, 冷胶黏度, 回复值 HPV, CPV, CSV
7	RM6574–RM7153	冷胶黏度, 回复值 CPV, CSV
	RM7153–RM6018	冷胶黏度, 回复值 CPV, CSV
8	RM22934–RM6699	峰值黏度, 热浆黏度 PKV, HPV
	RM5493–RM458	冷胶黏度, 回复值 CPV, CSV
	RM458–RM264	热浆黏度, 冷胶黏度, 消减值, 起浆温度, 回复值 HPV, CPV, SBV, PaT, CSV
10	RM474–RM25032	冷胶黏度, 消减值, 回复值 CPV, SBV, CSV
	RM25032–RM1375	峰值黏度, 热浆黏度, 冷胶黏度, 消减值, 峰值时间, 回复值 PKV, HPV, CPV, SBV, PeT, CSV
11	RM6082–RM167	冷胶黏度, 消减值, 回复值 CPV, SBV, CSV
	RM167–RM3133	热浆黏度, 冷胶黏度, 回复值 HPV, CPV, CSV
	RM3133–RM552	峰值黏度, 热浆黏度 PKV, HPV
12	RM20–RM19	崩解值, 冷胶黏度, 起浆温度 BDV, CPV, PaT

PKV: peak paste viscosity; HPV: hot paste viscosity; BDV: breakdown viscosity; CPV: cool paste viscosity; SBV: setback viscosity; PeT: peakttime; PaT: pasting temperature; CSV: consistence viscosity.

### 3 讨论

本研究构建的遗传连锁图谱由 SSR 标记为主的 202 对多态性标记构成, 平均每条染色体分布大约 17 个标记, 覆盖整个水稻基因组 1 640.25 cM, 标记间的平均遗传距离为 8.12 cM, 虽然能够满足 QTL 连锁分析的要求, 但部分区间标记间过于宽泛, 如第 3、第 5、第 6 和第 10 染色体的 RM426–RM143、

RM3695–RS13、RM340–RM439、RM25032–RM1375 等区间, 其遗传距离分别达到 28.7、28.0、32.4 和 35.9 cM。需要在今后的研究工作中进一步完善。

本研究表明, 环境因素对 RVA 谱存在明显影响, 峰值黏度、热浆黏度、崩解值、冷胶黏度和消减值都在不同环境中表现出不同程度的变异(表 1)。陵水和合肥相较于怀远点的崩解值大、消减值小, 说明水作条件更利于优质稻米的形成。已有研究表明,

水稻灌浆期的干旱和高温会降低淀粉分支酶 SBE1 和 SBE3 的活性, 导致胚乳支链淀粉的长分支链相对增加<sup>[14-18]</sup>, 稻米的淀粉崩解值降低, 消减值升高, 对米质的形成不利。

数量性状虽然较易受环境条件的影响, 但不同性状受影响的程度和方式不同, 同一性状在不同的作图群体<sup>[19]</sup>, 同一群体在不同生长时期<sup>[20]</sup>, 检测结果虽然都会存在差异, 但受环境影响较小的、效应较大的 QTL 总能在不同环境下被重复检测到<sup>[21]</sup>。本研究中有 13 个 QTL 在 2~3 环境下被检测到。在第 8 染色体上同时检测到 CSV、CPV、HPV 全部 3 个性状的位点(*qHPV-8a*、*qCPV-8b*、*qCSV-8a*、*qCSV-8b*), 极有可能是控制淀粉合成的 *SssIII-2* 基因<sup>[22]</sup>在该区附近, 这与吴洪恺等<sup>[23]</sup>的研究结果较为一致。在第 10 染色体上检测到了 *qCPV-10a*、*qCPV-10b*、*qSBV-10b*、*qCSV-10b* 等多个稳定位点, 可能与该区域存在的淀粉合成基因 *SssII-J*<sup>[24]</sup>有关。对比前人对 RVA 谱特征值的 QTL 定位<sup>[6,8-9,25,28-29]</sup>, 除崩解值外的其余 7 个性状均发现了稳定表达的新 QTL, 这些新位点是 *qPaT-1*、*qSBV-3*、*qCSV-3b*、*qHPV-8a*、*qCPV-8b*、*qSBV-8*、*qCSV-8a*、*qCSV-8b*、*qCPV-10a*、*qCPV-10b*、*qCSV-10b*。今后我们将对它们作进一步研究。

相关性状的 QTL 往往被定位在同一染色体的相邻或相同区域<sup>[26-27]</sup>, 我们在 9 条染色体上定位到 16 个控制 RVA 谱特征值的区间位点, 其中第 3、第 8 和第 10 染色体的 RM7396-RM6266、RM458-RM264、RM25032-RM1375 的区间分别控制 4~6 个性状, 且这 3 个区间控制的 HPV、CPV、SBV 和 CSV 等性状的 QTL 均能在多个环境下被检测到, 较为稳定。CPV 与 CSV、HPV 与 CPV、CPV 与 SBV、HPV 与 CSV 的相关系数分别达到 0.95、0.92、0.82 和 0.75, 说明基因连锁或一因多效现象的存在。

本研究在 3 个环境下共定位到 RVA 谱 8 个特征值的 57 个 QTL, 但未在 *Wx* 基因区域附近检测到相关的稳定主效 QTL, 与张永生等<sup>[25]</sup>、包劲松等<sup>[28]</sup>、沈圣泉等<sup>[29]</sup>的研究结果不同, 可能是本研究使用群体材料的亲本(93-11 和日本晴)是直链淀粉含量相似的品种, 这更说明稻米 RVA 谱特征值是典型的质量-数量性状, 其遗传变异受主效基因控制的同时, 还受到微效基因与环境因素的影响。这与 Bao 等<sup>[5]</sup>、翁建峰等<sup>[30]</sup>、吴长明等<sup>[31]</sup>在利用直链淀粉含量相似品种构建群体定位 AC 等相关 QTL 所表现的情况一致。

## 4 结论

在 3 个不同生态环境下, 分析了 RVA 谱特征值的 QTL。发现了 13 个稳定的 QTL 和 16 个一因多效位点, 但在第 6 染色体短臂处(*Wx* 位点)未定位到 RVA 谱特征值的主效 QTL, 可能是定位群体双亲的直链淀粉含量相近导致。定位结果为直链淀粉含量相似品种的米质分子改良提供了一定的理论依据。

## References

- [1] Shu Q-Y(舒庆尧), Wu D-X(吴殿星), Xia Y-W(夏英武), Gao M-W(高明尉), Anna M C. Relationship between RVA profile character and eating quality in *Oryza sativa* L. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1998, 31(3): 25-29 (in Chinese with English abstract)
- [2] Wu D-X(吴殿星), Shu Q-Y(舒庆尧), Xia Y-W(夏英武). Rapid identification of starch viscosity property of early *indica* rice varieties with different apparent amylose content by RVA profile. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(1): 57-59 (in Chinese with English abstract)
- [3] Jia L(贾良), Ding X-Y(丁雪云), Wang P-R(王平荣), Deng X-J(邓晓建). Rice RVA profile characteristics and correlation with the physical/chemical quality. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(5): 790-794 (in Chinese with English abstract)
- [4] Cai Y-X(蔡一霞), Wang W(王维), Zhu Z-W(朱智伟), Zhang Z-J(张祖建), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森). The physiochemical characteristics of amylopectin and their relationships to pasting properties of rice flour in different varieties. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2006, 39(6): 1122-1129 (in Chinese with English abstract)
- [5] Bao J S, Harold C, He P, Zhu L H. Analysis of quantitative trait loci for starch properties of rice based on an RIL population. *Acta Bot Sin*, 2003, 45: 986-994
- [6] Bao J S, Wu Y R, Hu B, Wu P, Cui H R, Shu Q Y. QTL for rice grain quality based on a DH population derived from parents with similar apparent amylose content. *Euphytica*, 2002, 128: 317-324
- [7] Bao J S, Xia Y W. Genetic control of paste viscosity characteristics in *indica* rice. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1120-1124
- [8] Bao J S, Zheng X W, Xia Y W, He P, Shu Q Y, Lu X, Chen Y, Zhu L H. QTL mapping for the paste viscosity characteristics in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 280-284
- [9] Zhang Q-F(张巧凤), Zhang Y-D(张亚东), Zhu Z(朱镇), Zhao L(赵凌), Zhao Q-Y(赵庆勇), Xu L(许凌), Wang C-L(王才林). Analysis of inheritance and QTLs of rice starch viscosity (RVA

- profile) characteristics. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2007, 21(6): 592–598 (in Chinese with English abstract)
- [10] Gravois K A. Genetic and genotype  $\times$  environment effects for rough rice and head rice yield. *Crop Sci*, 1991, 31: 907–911
- [11] Gravois K A, Webb B D. Inheritance of long grain rice amylo-graph viscosity characteristics. *Euphytica*, 1997, 97: 25–29
- [12] Rogers S O, Bendch A J. Extraction of DNA from Plant Tissues. In: Gelvin S B, Schilperoort R A, Verma D P S, eds. *Plant Molecular Biology Manual*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. A6: 1–10
- [13] McCouch S R, Cho Y G, Yano M. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [14] Lee M H, Hettiarachchy N S, McNew R W. Physicochemical properties of calcium fortified rice. *Cereal Chem*, 1995, 72: 352–355
- [15] Jane J, Chen Y Y, Lee L F. Effects of amylopectin branch length and amylose content on the gelatinization and pasting properties of starch. *Cereal Chem*, 1999, 76: 629–637
- [16] Han X Z, Hamaber B R. Amylopectin fine structure and rice starch paste breakdown. *J Cereal Sci*, 2001, 34: 279–284
- [17] Jiang H W, Dian W M, Wu P. Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. *Phytochemistry*, 2003, 63: 53–59
- [18] Cai Y-X(蔡一霞), Wang W(王维), Zhang Z-J(张祖建), Xia G-H(夏广宏), Zhang H-X(张洪熙), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森). Comparative studies on cooking quality and RVA Profile of several rice varieties under water-and-dry cultivation. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(4): 508–513 (in Chinese with English abstract)
- [19] Wei M-G(魏蒙关). QTL Analysis for Stover Yield and Quality Traits and Their Genetic Relationship Using Two Connected  $F_{2,3}$  Populations in Maize. PhD Dissertation of Henan Agricultural University, 2009 (in Chinese with English abstract)
- [20] Jansen R C, Van Ooijen J W, Stam P. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 33–37
- [21] 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. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1334–1346
- [22] Ryoo N, Yu C, Park C S, Baik M Y, Park I M, Cho M H, Bhoo S H, An G H, Hahn T R, Seong J. Knockout of a starch synthase gene *OsSSIIIa/Flo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 2007, 26: 1083–1095
- [23] Wu H-K(吴洪恺), Liang G-H(梁国华), Gu Y-J(顾燕娟), Shan L-L(单丽丽), Wang F(王芳), Han Y-P(韩月鹏), Gu M-H(顾铭洪). The effect of the Starch-Synthesizing genes on RVA profile characteristics in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(11): 1597–1603 (in Chinese with English abstract)
- [24] Jiang H W, Dian W M, Liu F Y, Wu P. Molecular cloning and expression analysis of three genes encoding starch synthase II in rice. *Planta*, 2004, 218: 1062–1070
- [25] Zhang Y-S(张永生), Jiang L(江玲), Liu X(刘喜), Liu S-J(刘世家), Chen L-M(陈亮明), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Analysis of QTLs for starch RVA profile properties in the superior rice cultivar Koshihikari. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2010, 24(2): 137–144 (in Chinese with English abstract)
- [26] Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley S D. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 230–244
- [27] Hittalmani S, Huang N, Courtois B, Venuprasad R, Shashidhar H, Zhuang J Y, Zheng K L, Lui G F, Wang G C, Sidhu J S. Identification of QTL for growth and grain yield-related traits in rice across nine locations of Asia. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 679–690
- [28] Bao J-S(包劲松), He P(何平), Xia Y-W(夏英武), Chen Y(陈英), Zhu L-H(朱立煌). RVA profile of rice starch was controlled by *Wx* gene. *Chin Sci Bull* (科学通报), 1999, 44(18): 1973–1976 (in Chinese)
- [29] Shen S-Q(沈圣泉), Zhuang J-Y(庄杰云), Shu Q-Y(舒庆尧), Bao J-S(包劲松), Wu D-X(吴殿星), Xia Y-W(夏英武). Analysis of QTLs with main, epistasis and  $G \times E$  interaction effects of starch paste viscosity in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(10): 1289–1294 (in Chinese with English abstract)
- [30] Weng J-F(翁建峰), Wan X-Y(万向元), Wu X-J(吴秀菊), Wang H-L(王海莲), Zhai H-Q(翟虎渠), Wan J-M(万建民). Stable expression of QTL for AC and PC of milled rice (*Oryza sativa* L.) using a CSSL population. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(1): 14–19 (in Chinese with English abstract)
- [31] Wu C-M(吴长明), Sun C-Q(孙传清), Fu X-L(付秀林), Wang X-K(王象坤), Li Z-C(李自超), Zhang Q(张强). Relationship between quality yield characters or *indica-japonica* differentiation in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(6): 822–828 (in Chinese with English abstract)