

方先文, 张云辉, 肖西林, 等. 基于重组自交系群体的水稻粒形 QTL 定位[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(2) : 241-247.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.02.001

## 基于重组自交系群体的水稻粒形 QTL 定位

方先文, 张云辉, 肖西林, 张所兵, 林 静, 汪迎节

(江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省农业种质资源保护与利用平台, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 以云南省地方籼稻品种扎西玛与江苏省著名优质粳稻品种南粳 46 杂交获得的水稻重组自交系群体为研究对象, 考察了各株系籽粒长度、籽粒宽度、籽粒长宽比和籽粒厚度 4 个性状, 结合利用 202 个 SSR 分子标记构建的该群体分子连锁图谱对控制水稻粒形相关性状的 QTL 进行分析。共检测到 17 个加性 QTL。其中粒长相关的 3 个, 增效等位基因均来自扎西玛; 粒宽相关的 3 个, 增效等位基因均来自南粳 46; 籽粒长宽比相关的 6 个, 其中 5 个 QTL 增效等位基因来自扎西玛; 粒厚相关的 5 个, 其中 4 个增效等位基因来自南粳 46。经与前人研究结果对比, 共发现 2 个粒形新位点, 分别控制粒长和粒宽。

**关键词:** 水稻; 重组自交系; 粒形; QTL

**中图分类号:** S511.032      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2017)02-0241-07

## Mapping of QTLs for grain shape using recombinant inbred lines in rice (*Oryza sativa* L.)

FANG Xian-wen, ZHANG Yun-hui, XIAO Xi-lin, ZHANG Suo-bing, LIN Jing, WANG Ying-jie

(*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/The Jiangsu Provincial Platform for Conservation and Utilization of Agricultural Germplasm, Nanjing 210014, China*)

**Abstract:** In this research, recombinant inbred lines (RILs) derived from Zhaxima, a landrace *indica* variety of Yunnan province and Nanjing 46, an elite *japonica* variety with superior grain quality of Jiangsu province were used. A molecular linkage map consisting of 202 SSR markers was constructed. Grain shape related traits including grain length, grain width, grain length-width ratio and grain thickness were investigated in the RIL population. Combined with the linkage map, a total of 17 additive QTL affecting grain shape were detected, in which three controlling grain length, all positive alleles from Zhaxima; three controlling grain width, all positive alleles from Nanjing 46; six controlling grain length-width ratio, of which five positive alleles from Zhaxima; five controlling grain thickness, of which four positive alleles from Nanjing 46. Compared with the previous research results, two QTLs, controlling grain length and grain width respectively, were found in this study.

**Key words:** rice; recombinant inbred lines; grain shape; QTL

收稿日期: 2016-05-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31401036); 江苏省自然科学基金项目(BK20130706); 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(14)5005]

作者简介: 方先文(1967-), 男, 江苏高邮人, 博士, 研究员, 主要从事水稻品种资源研究。(Tel) 025-84390321; (E-mail) xianwen\_fang@hotmail.com

水稻是世界一半以上人口的主要粮食作物, 提高水稻产量一直是遗传和育种工作者的奋斗目标。随着世界人口的增长, 预计到 2030 年粮食产量需要提高 40% 才能满足人类的需求<sup>[1-2]</sup>。进一步研究水稻产量的构成因素, 解析其内在的遗传机制并应用到育种计划中, 对推动水稻高产育种具有积极的意义。水稻

的单株产量由穗数、每穗粒数和单粒质量3个因素共同决定,其中单粒质量由籽粒大小和灌浆程度共同决定。在灌浆程度理想的状态下,水稻单粒质量直接由籽粒大小决定。现代水稻育种已取得较高成就,水稻推广品种的有效穗数和每穗粒数已达到一个相对理想的高水平,因此提高籽粒质量将是提高水稻产量的关键因素之一<sup>[3-4]</sup>。

水稻籽粒大小由籽粒长度、籽粒宽度和籽粒厚度(简称粒长、粒宽、粒厚)3个部分组成,在杂交后代群体中呈正态连续分布,是典型的数量性状,同时拥有较高的遗传率,也决定了籽粒长宽比等外观品质<sup>[5-7]</sup>。目前,不同的研究者利用不同的遗传群体和研究方法,已定位了大量控制水稻粒长和粒宽的QTL,其中粒长QTL达103个,粒宽QTL达95个,分布于水稻12条染色体,控制粒厚的QTL相对较少<sup>[8]</sup>。但不同试验定位的QTL难以比较,不排除存在大量的重复,即同一个QTL可能为不同的研究者利用不同的研究群体和方法重复检测到。

尽管水稻粒形由多基因控制,但通过连续回交筛选,将多基因分解为单基因,构建作图群体对目标QTL进行精细定位和克隆,已成为数量性状QTL图位克隆的常用策略。目前,采取这种策略,已有至少7个影响水稻粒形性状的基因被克隆,分别是GS3<sup>[9-10]</sup>、*qGL3/GL3.1*<sup>[11-12]</sup>、GW2<sup>[13]</sup>、GW5/*qSW5*<sup>[14-15]</sup>、GS5<sup>[16-17]</sup>、GS6<sup>[18]</sup>、GW8(*OsSPL16*)<sup>[19]</sup>。其中,GS3是细胞分裂的负调控因子,编码一个未知功能的跨膜蛋白,包含OSR-TM-TN-FR-VWFC4个结构域,OSR是主要的负调控区,缺失使粒形变长<sup>[9-10,20]</sup>。*qGL3/GL3.1*编码一个包含Kelch-like repeat结构域的磷酸酯酶,Kelch结构域中一个点突变使粒形变长<sup>[11]</sup>;*qGL3/GL3.1*被认为能加速细胞分裂,直接与CyclinT1;3互作去除该蛋白质的磷酸化,而CyclinT1;3的磷酸化水平与粒长呈正相关<sup>[12]</sup>。GW2编码RING型泛素连接酶,对细胞分裂起负调控作用,该基因突变后引起其靶向蛋白的积累,加速细胞分裂,增加粒宽和粒质量<sup>[13]</sup>。GW5/*qSW5*编码一个富含精氨酸的蛋白质,能与多聚泛素蛋白互作,推测通过泛素蛋白酶体途径调控细胞分裂,从而调节水稻的粒宽和粒质量<sup>[14-15]</sup>。GS5编码一个丝氨酸羧基酶,通过影响细胞周期调控基因的表达调控粒宽,同时影响籽粒的灌浆和粒质量<sup>[16]</sup>。GS6编码含GRAS结构域的蛋白质,其348位核苷酸突变造成蛋白质翻译提前终止,增加了粒宽和

粒质量<sup>[18]</sup>。GW8(*OsSPL16*)编码SQUAMOSA启动子结合蛋白,属于SBP转录因子家族,启动子区10bp的缺失降低了基因表达量,籽粒变窄,然而大米质量得到提高<sup>[19]</sup>。

虽然水稻粒形控制基因的克隆和功能研究取得了一定进展,但总的来说,目前克隆基因的数量远不能揭示不同水稻品种粒形多样化的分子机制,对已克隆基因间关系的研究甚少。鉴定和定位更多控制水稻粒形QTL仍具有积极的意义。本研究以云南省地方籼稻扎西玛和江苏省著名优质粳稻南粳46构建的包含143个家系的重组自交系群体为材料,对粒长、粒宽、粒长宽比和粒厚4个性状进行QTL分析,为进一步精细定位和克隆相关基因,并应用到水稻高产育种中提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以云南省地方籼稻品种扎西玛与江苏省著名优质粳稻品种南粳46为亲本,通过单粒传法获得包含143个家系的扎西玛/南粳46重组自交系群体(F<sub>8</sub>)。

### 1.2 材料种植与表型鉴定

2015年南京正季,在江苏省农业科学院溧水植物科学基地种植两个亲本和143个重组自交系群体,行距23cm,株距13cm。每个株系种植2行,每行10株,单株种植。常规大田和水肥管理,并注意防治病虫害。成熟后每个株系选5株混收,随机挑选10粒成熟饱满的种子,用游标卡尺测量种子的长度、宽度和厚度,取平均值作为性状的表型值。长宽比为种子长度与宽度的比值。

### 1.3 QTL分析

采用Wang等<sup>[21]</sup>开发的基于完备复合区间作图方法的QTL检测软件QTL IciMapping V3.2进行QTL分析,以LOD值2.5为阈值。QTL命名遵循McCouch等<sup>[22]</sup>的原则。

## 2 结果与分析

### 2.1 扎西玛/南粳46重组自交系亲本与群体粒形性状分析

扎西玛的粒长、粒宽、粒长宽比和粒厚分别为8.20mm、2.81mm、2.92和2.02mm,南粳46对应性状表型值分别为7.43mm、3.21mm、2.31和2.32mm,差异极显著(图1)。所有性状在重组自交系群

体中呈现连续分布(图 2),表明该群体中所有粒形相关性状均表现为多基因控制的数量性状遗传模式。

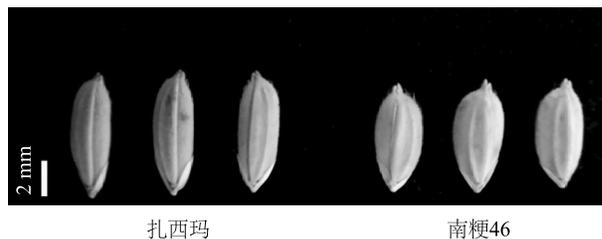


图 1 籼稻品种扎西玛和粳稻品种南粳 46 的籽粒形态  
Fig.1 Grain shape of *indica* variety Zhaxima and *japonica* variety Nanjing 46

## 2.2 扎西玛/南粳 46 RIL 群体粒形性状 QTL 分析

利用 202 对较均匀分布于水稻 12 条染色体上的 SSR 多态性标记构建了扎西玛/南粳 46 RIL 群体的分子连锁图谱。该图谱全长 1 437.3 cM, 平均图距 8.1 cM, 满足 QTL 定位的要求。依据该遗传连锁图谱, 结合表型测定结果, 对该群体的粒形相关性状进行 QTL 分析。共检测到 3 个控制籽粒长度的加性 QTL ( $qGL-7$ 、 $qGL-9$ 、 $qGL-10$ ), 分别位于第 7、9、10 染色体上(图 3 和表 1)。这些 QTL 共解释 35.30% 的表型变异。3 个 QTL 的增效等位基因均来源于高

值亲本扎西玛。其中位于第 9 染色体上的  $qGL-9$  贡献率最大, 为 12.75%。检测到 3 个控制籽粒宽度的加性 QTL ( $qGW-2a$ 、 $qGW-2b$ 、 $qGW-6$ ), 分别位于第 2 和第 6 染色体上(图 3 和表 1), 第 2 染色体上分布有 2 个 QTL。这些 QTL 共解释 40.03% 的表型变异。3 个 QTL 的增效等位基因均来源于高值亲本南粳 46。其中位于第 2 染色体上的  $qGW-2b$  贡献率最大, 为 15.98%。检测到 6 个控制粒长宽比的加性 QTL ( $qLWR-2$ 、 $qLWR-6a$ 、 $qLWR-6b$ 、 $qLWR-8a$ 、 $qLWR-8b$ 、 $qLWR-10$ ), 分别位于第 2、第 6、第 8 和第 10 染色体上(图 3 和表 1), 其中第 6 和第 8 染色体上各有 2 个 QTL 分布。这些 QTL 共解释 45.82% 的表型变异。除  $qLWR-6a$  的增效等位基因来源于低值亲本南粳 46 外, 其余 5 个 QTL 的增效等位基因均来源于高值亲本南粳 46。其中位于第 10 染色体上的  $qLWR-10$  贡献率最大, 为 10.93%。检测到 5 个控制籽粒厚度的加性 QTL ( $qGT-1$ 、 $qGT-2$ 、 $qGT-5$ 、 $qGT-10$ 、 $qGT-12$ ), 分别位于第 1、2、5、10、12 染色体上(图 3 和表 1)。这些 QTL 共解释 55.37% 的表型变异。除  $qGT-1$  的增效等位基因来源于低值亲本扎西玛外, 其余 4 个 QTL 的增效等位基因均来源于高值亲本南粳 46。其中位于第 2 染色体的  $qGT-2$  贡献率最大, 为 15.98%。

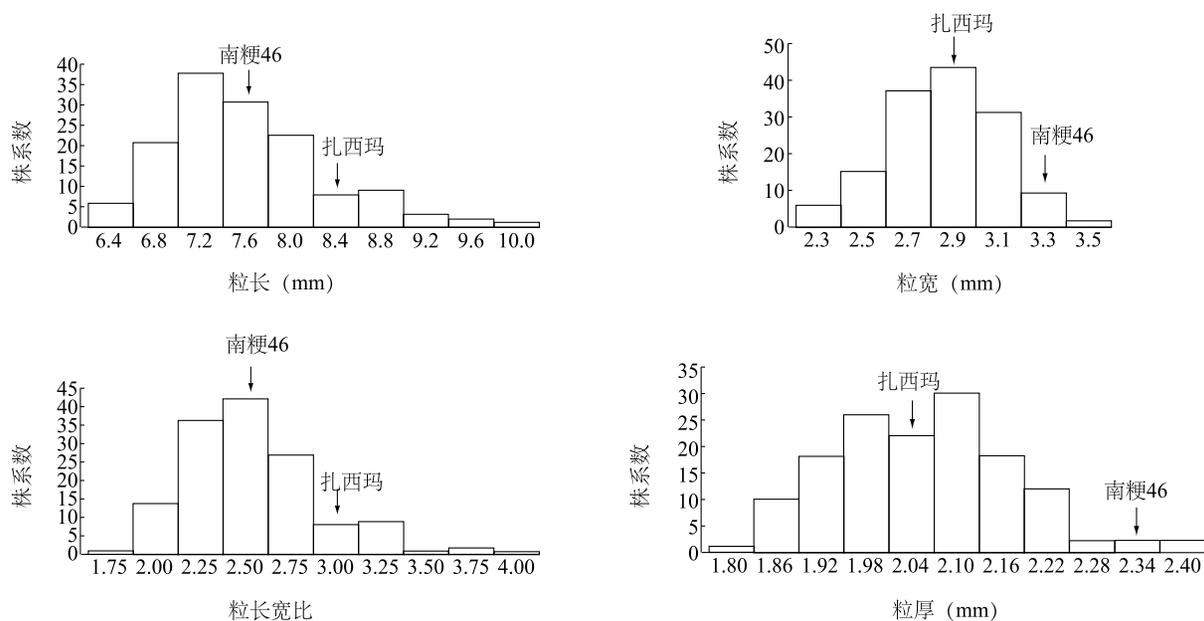


图 2 扎西玛/南粳 46 重组自交系群体粒形相关性状的频率分布图

Fig.2 Distribution of rice grain shape traits of RILs population derived from Zhaxima/Nanjing 46

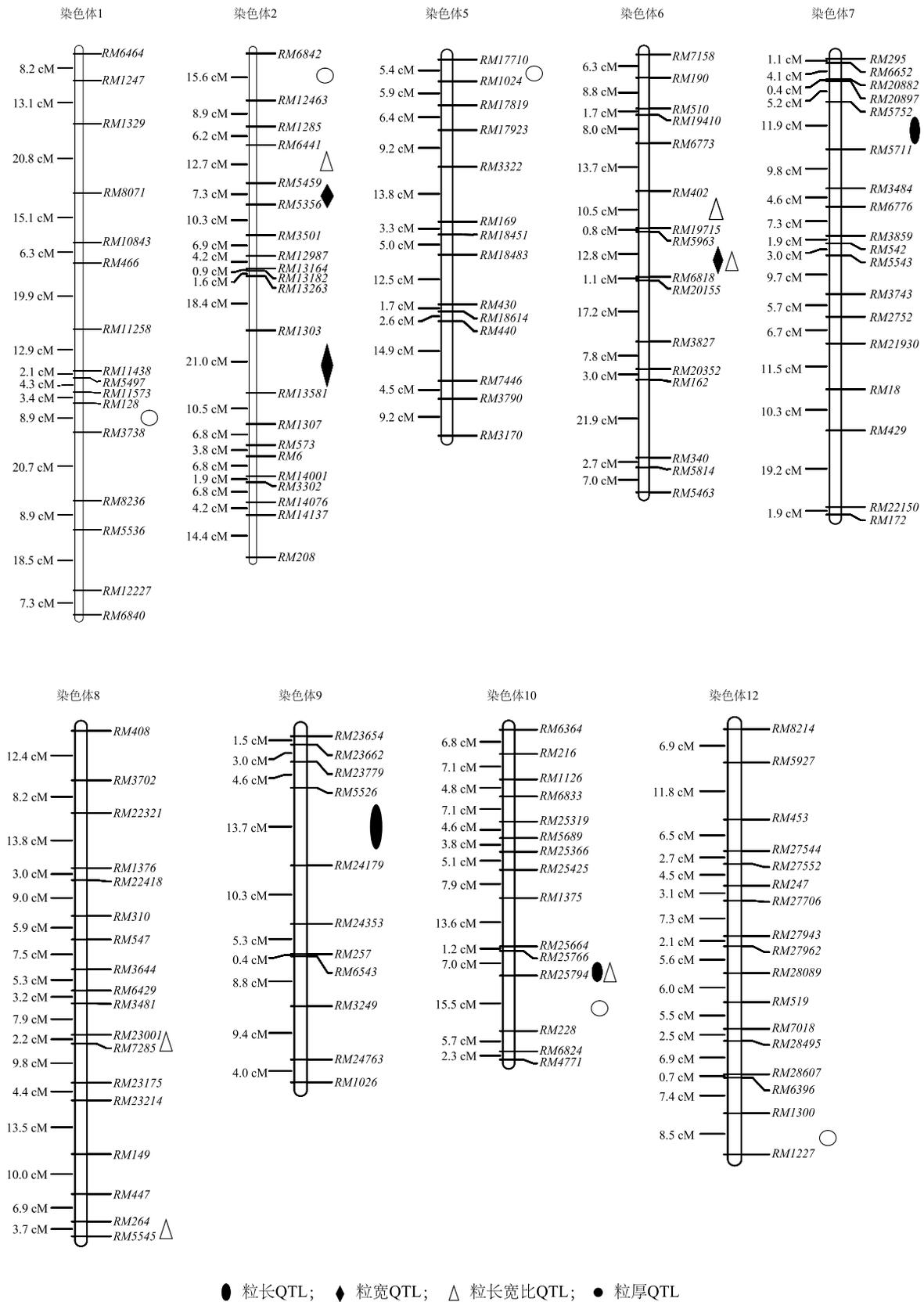


图3 水稻粒形相关性状 QTL 在染色体上的分布

Fig.3 Chromosome location of the QTL associated with rice grain shape traits in RIL population

表 1 RIL 群体中检测到的粒形相关 QTL

Table 1 QTL affecting grain shape of rice detected in RIL population

性状	QTL	染色体	标记区间	LOD 值	可解释的表型变异百分数(%)	加性效应
粒长	<i>qGL-7</i>	7	<i>RM5752RM5711</i>	3.85	10.13	0.24
	<i>qGL-9</i>	9	<i>RM5526RM24179</i>	3.93	12.75	0.26
	<i>qGL-10</i>	10	<i>RM25766RM25794</i>	4.69	12.42	0.26
粒宽	<i>qGW-2a</i>	2	<i>RM5459RM5356</i>	3.87	11.61	-0.09
	<i>qGW-2b</i>	2	<i>RM1303RM13581</i>	4.56	15.98	-0.10
	<i>qGW-6</i>	6	<i>RM5963RM6818</i>	3.80	12.44	-0.10
长宽比	<i>qLWR-2</i>	2	<i>RM6641RM5459</i>	2.61	4.58	0.08
	<i>qLWR-6a</i>	6	<i>RM402RM19715</i>	4.19	7.13	-0.12
	<i>qLWR-6b</i>	6	<i>RM5963RM6818</i>	5.54	9.59	0.13
	<i>qLWR-8a</i>	8	<i>RM23001RM7285</i>	4.72	8.19	0.11
	<i>qLWR-8b</i>	8	<i>RM264RM5545</i>	3.22	5.40	0.09
	<i>qLWR-10</i>	10	<i>RM25766RM25794</i>	6.17	10.93	0.13
粒厚	<i>qGT-1</i>	1	<i>RM128RM3738</i>	3.84	8.58	0.03
	<i>qGT-2</i>	2	<i>RM6842RM12463</i>	6.53	15.98	-0.05
	<i>qGT-5</i>	5	<i>RM17710RM1024</i>	3.50	7.64	-0.03
	<i>qGT-10</i>	10	<i>RM25794RM228</i>	3.72	10.92	-0.04
	<i>qGT-12</i>	12	<i>RM1300RM1227</i>	4.54	12.25	-0.04

### 3 讨论

自上世纪 80 年代 Takeda<sup>[23]</sup>报道水稻籽粒长度受单基因 *LK-f* 控制以来,国内外学者通过粒形差异较大的两个亲本杂交构建分离群体,检测到许多控制水稻粒形 QTL,分布于水稻全部 12 条染色体上<sup>[24-31]</sup>。Gramene 网站收录了约 315 个粒质量 QTL 位点(<http://www.gramene.org/qtl>),其中控制粒长的 QTL 75 个,控制粒宽的 QTL 66 个,未统计控制粒厚和粒长宽比的 QTL<sup>[32]</sup>。本研究利用籼稻扎西玛与粳稻南梗 46 杂交并通过单粒传法获得的重组自交系群体( $F_8$ ),用 202 对较均匀分布于水稻 12 条染色体上的 SSR 多态性标记构建了一张全长 1 437.3 cM、平均图距 8.1 cM 的分子连锁图谱。依据该图谱结合表型分析,进行粒形相关性状的 QTL 分析,共检测到 17 个控制水稻粒形相关 QTL,其中粒长 QTL 3 个,粒宽 QTL 3 个,粒长宽比 QTL 6 个,粒厚 QTL 5 个,分布于除第 3、4、11 以外的 9 条染色体上。

将本研究结果与已公布的水稻粒形 QTL 在染

色体上的位置进行对比,发现控制粒长的 *qGL-7* 与 Tan 等<sup>[33]</sup>报道的第 7 染色体上的粒长位点一致,*qGL-10* 与 Redona 等<sup>[34]</sup>报道的位点一致,*qGL-9* 在 3 个粒长 QTL 中效应值最大,达 12.75%,是本研究新发现的控制粒长的位点;控制粒宽的 *qGW-2a* 与王军等<sup>[35]</sup>定位的 *qGW2-2*、黎毛毛等<sup>[36]</sup>定位的 *qGW-2* 在染色体上的位置相近,*qGW-6* 与 Wan 等<sup>[37]</sup>报道的位置在染色体上有重叠,*qGW-2b* 未见报道,效应值达 15.98%。关于水稻籽粒长宽比和籽粒厚度 QTL 的研究较少,经与前人研究结果对比,本研究检测到的控制籽粒长宽比的 *qLWR-6b* 和控制籽粒厚度的 *qGT-12* 分别与叶乃忠等<sup>[38]</sup>定位的 *qGLW-6*、*qGT12* 位置在染色体上有重叠,至于是否为同一基因控制,由于作图亲本、群体和分子标记类型的不同,有待进一步验证。本研究中检测到的每个性状的 QTL 能解释 35.30%~55.37% 的表型变异,在实际育种中充分利用与这些 QTL 连锁的分子标记,有助于加快高产优质水稻新品种的培育。

通过分析加性效应值发现,大部分 QTL 的增效等位基因来自于高值亲本,只有控制籽粒长宽比的

*qLWR-6a* 和控制粒厚的 *qGT-1* 来自低值亲本,表明低值亲本中依然存在增效基因。整合多个性状的 QTL 图谱发现,控制籽粒长宽比的 *qLWR-10* 与控制粒长的 *qGL-10* 是同一位点,增效等位基因都来自高值亲本扎西玛。*qLWR-6b* 和控制粒宽的 *qGW-6* 是同一位点,但 *qLWR-6b* 的增效等位基因来自扎西玛,*qGW-6* 的增效等位基因来自南粳 46。

随着高通量测序技术的普及,以及更多品种测序和超高密度连锁图谱的获得,越来越多的粒形 QTL 将被检测、定位和克隆,这为推动粒形基因之间的互作研究,建立和完善水稻粒形调控网络提供了契机,也方便育种家从众多资源中聚合有利基因实现水稻的高产,真正解决世界粮食短缺问题。

#### 参考文献:

- [1] KHUSH G S. What it will take to Feed 5.0 Billion Rice consumers in 2030[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 59(1): 1-6.
- [2] 谢婷婷,张令瑄,郭伟伟,等. 水稻粒形与粒质量的 QTL 分析[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(6): 99-103.
- [3] ZHANG Q, LI J, XUE Y, et al. Rice 2020: A call for an international coordinated effort in rice functional genomics[J]. *Molecular Plant*, 2008, 1(5): 715-719.
- [4] 裔传灯,李 玮,王德荣,等. 水稻粒形基因 GS3 的功能标记开发与鉴定[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(12): 64-67.
- [5] HE P, LI S G, QIAN Q, et al. Genetic analysis of rice grain quality[J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 1999, 98(3): 502-508.
- [6] FITZGERALD M A, MCCOUCH S R, HALL R D. Not just a grain of rice: the quest for quality[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(3): 133-139.
- [7] 曾博虹,孙晓棠,李玲锋,等. 水稻粒重遗传研究进展[J]. *南方农业学报*, 2016, 47(12): 2033-2040.
- [8] HUANG R, JIANG L, ZHENG J, et al. Genetic bases of rice grain shape: so many genes, so little known[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 18(4): 218-226.
- [9] FAN C, XING Y, MAO H, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [10] MAO H, SUN S, YAO J, et al. Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(45): 19579-19584.
- [11] ZHANG X, ZHANG H. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2012, 109(52): 21534-21539.
- [12] QI P, LIN Y S, SONG X J, et al. The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3[J]. *Cell Research*, 2012, 22(12): 1666-1680.
- [13] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nature Genetics*, 2007, 39(5): 623-630.
- [14] SHOMURA A, IZAWA T, EBANA K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(8): 1023-1028.
- [15] WENG J F, GU S H, WAN X Y, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. *Cell Research*, 2008, 18(12): 1199-1209.
- [16] LI Y, FAN C, XING Y, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nature Genetics*, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [17] 郑 佳,丁 丹,梁彦丽,等. 极端粒形水稻品种 *GS5* 基因的序列及效应分析[J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(5): 951-956.
- [18] SUN L, LI X, FU Y, et al. *GS6*, A member of the GRAS gene family, negatively regulates grain size in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55(10): 938-949.
- [19] WANG S, WU K, YUAN Q, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(8): 950-954.
- [20] TAKANOKAI N, JIANG H, KUBO T, et al. Evolutionary history of *GS3*, a gene conferring grain length in rice [J]. *Genetics*, 2009, 182(4): 1323-1334.
- [21] WANG J, WAN X, LI H, et al. Application of identified QTL-marker associations in rice quality improvement through a design-breeding approach [J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2007, 115(1): 87-100.
- [22] MCCOUCH SR, CHO YG, YANO M, et al. Suggestion for QTL nomenclature[J]. *Rice Genetics Newsletter*, 1997(14): 11-13.
- [23] TAKEDA K S K. Major genes responsible for grain shape in rice [J]. *Japanese Journal of Breeding*, 1980(30): 280-282.
- [24] KATO T, SEGAMI S, TORIYAMA M, et al. Detection of QTLs for grain length from large grain rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Breeding Science*, 2011, 61(3): 269-274.
- [25] BAI X, LUO L, YAN W, et al. Genetic dissection of rice grain shape using a recombinant inbred line population derived from two contrasting parents and fine mapping a pleiotropic quantitative trait locus *qGL7*[J]. *BMC Genetics*, 2010, 11(3): 16.
- [26] WANG L, WANG A, HUANG X, et al. Mapping 49 quantitative trait loci at high resolution through sequencing-based genotyping of rice recombinant inbred lines[J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2010, 122(2): 327-340.
- [27] XING Y Z, TAN Y F, XU CG, et al. Mapping quantitative trait loci for grain appearance traits of rice using a recombinant inbred line population [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(8): 840-845.
- [28] WAN X Y, WAN J M, JIANG L, et al. QTL analysis for rice grain length and fine mapping of an identified QTL with stable and

- major effects [J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2006, 112(7): 1258-1270.
- [29] 张 强,姚国新,胡广隆,等. 利用极端材料定位水稻粒形性状数量基因位点[J]. *作物学报*, 2011, 37(5): 784-792.
- [30] 张颖慧,谢永楚,董少玲,等. 利用水稻籼粳重组自交系群体研究粒形性状与千粒重的相关性[J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(2): 231-235.
- [31] 林荔辉,吴为人. 水稻粒形和粒重的 QTL 定位分析[J]. *分子植物育种*, 2003, 1(3): 337-342.
- [32] 张晓军. 水稻粒长基因 *qGL3* 的定位克隆、功能分析及育种利用研究[D]. 南京:南京农业大学, 2012.
- [33] TAN Y F, XING Y Z, LI J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid[J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2000, 101(6): 823-829.
- [34] REDOÑA E D, MACKILL D J. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics[J]. *Probability in the Engineering & Informational Sciences*, 1998, 96(6/7): 957-963.
- [35] 王 军,朱金燕,周 勇,等. 基于染色体单片段代换系的水稻粒形 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2013, 39(4): 617-625.
- [36] 黎毛毛,徐 磊,任军芳,等. 粳稻粒形性状的数量性状基因座检测[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(7): 2255-2261.
- [37] WAN X Y, WAN J M, WENG J F, et al. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments [J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 2005, 110(7): 1334-1346.
- [38] 叶乃忠,曾 盖,唐 伟,等. 日本晴/R1126 水稻重组自交系群体粒形性状 QTL 定位[J]. *华北农学报*, 2016, 31(1): 90-95.

(责任编辑:张震林)