

卫纯洁,陶亚军,范方军,等. 利用重测序染色体片段代换系群体定位水稻籽粒长宽比 QTL[J]. 江苏农业科学,2020,48(6):36-40.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.06.007

利用重测序染色体片段代换系群体 定位水稻籽粒长宽比 QTL

卫纯洁^{1,2}, 陶亚军^{1,3}, 范方军^{1,3}, 李文奇^{1,3}, 王芳权^{1,3}, 许 扬^{1,3}, 陈智慧^{1,3}, 仲维功¹, 杨 杰^{1,3}, 王 军^{1,3}

(1. 江苏省农业科学院粮食作物研究所/国家水稻改良中心南京分中心/江苏省优质水稻工程技术研究中心, 江苏南京 210014;

2. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009; 3. 扬州大学/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏扬州 225009)

摘要:水稻籽粒长宽比是影响水稻品质和产量的重要农艺性状之一,是由多基因控制的数量性状。染色体片段代换系由于可以减少分离群体中个体间遗传背景的干扰,已成为定位和克隆复杂性状 QTL 的重要材料。本研究利用以籼稻品种 9311 为背景、以粳稻品种日本晴为代换片段构建的 128 个经过 2 代重测序的染色体片段代换系群体作为试验材料,利用多元回归,结合 Bin-map 图谱,定位到了 4 个控制水稻籽粒长宽比的 QTL。其中,*qLWR2.1* 被定位在第 2 染色体上的 812 145 bp 区间内,加性效应值为 -0.04,加性效应百分率为 -1.12%;*qLWR2.2* 被定位在第 2 染色体上的 324 166 bp 区间内,加性效应值为 0.17,加性效应百分率为 4.14%;*qLWR3.1* 被定位在第 3 染色体上的 17 825 bp 区间内,加性效应值为 -0.25,加性效应百分率为 -7.73%;*qLWR11.1* 被定位在第 11 染色体上的 945 168 bp 区间内,加性效应值为 0.21,加性效应百分率为 5.15%。本研究结果为精细定位并克隆相应 QTL,进而探明水稻籽粒长宽比 QTL 的分子调控机制奠定了基础。

关键词:水稻;染色体片段代换系;重测序;籽粒长宽比;QTL 定位

中图分类号:S511.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)06-0036-05

水稻的粒形是一个与水稻产量和品质都存在密切关系的重要性状,由粒长、粒宽、粒厚以及长宽比构成。水稻粒形遗传机制十分复杂,是受多基因控制的数量性状^[1-4]。目前,不同研究者利用各种分离群体,已经定位了 400 多个水稻粒形相关 QTLs,这些 QTLs 分布在水稻 12 条染色体上。粒形的遗传调控网络也非常复杂^[5-6],主要涉及植物激素、MAPK 信号、泛素-蛋白酶体通路、表观修饰和 G-蛋白信号等分子路径。油菜素内脂(BR)不仅可以调控水稻的生长发育,还可以控制水稻粒形。BR 生物合成中的关键基因 *D11* 发生突变后,其突变体 *d11* 表现为植株矮化,谷粒小且圆^[7-8],过量表达该基因可以增加粒长和粒宽,并通过增加种子中糖积累以提高粒质量^[9]。*D2/SMG11* 同样与 BR 合

成有关,也可以调控水稻籽粒大小^[10]。参与 BR 信号转导的基因也可以影响籽粒体积,如 *OsBR11*^[11]、*GS6*^[12]、*BUI*^[13]、*OsBZRI*^[14]、*BAKI*^[15] 等。除 BR 以外,参与调控生长素平衡的基因 *TGW6*^[16]、参与生长素响应的基因 *BGI*^[17] 等也可以调节籽粒大小。水稻 G 蛋白由 α 、 β 、 γ 3 个亚基组成,调控多个信号转导过程。 α 亚基功能缺失突变体 *d-1* 表现为矮秆小粒^[18]; β 亚基基因 *RGB1* 表达量降低也可以导致籽粒变小^[19-20];*GS3* 是第 1 个被克隆的负调控粒长的 QTL,它编码 G 蛋白 γ 亚基^[21-23]。最近,李云海课题组在 MAPK 信号如何影响粒形方面提出了多个调控模型^[24-25]。

虽然目前已经定位和克隆了多个控制水稻籽粒大小的 QTLs,但是至今没有控制水稻籽粒长宽比的 QTL 被精细定位和克隆。染色体片段代换系是通过连续回交结合分子标记辅助选择的方法,在受体亲本中导入供体亲本的染色体片段,因此,避免了分离群体内遗传背景的干扰,可以将复杂的 QTL 位点分解为几个甚至单一位点,已被广泛应用到复杂性状 QTL 精细定位与克隆研究中。但由于分子标记数量有限、在不同染色体上分布不均匀以及双交换等问题的存在,利用分子标记辅助选择构建的

收稿日期:2019-02-13

基金项目:国家重点研发计划(编号:2017YFD0100400-3);江苏省农业科学院探索性项目[编号:ZX(17)2014];江苏省重点研发计划(编号:BE2017368)。

作者简介:卫纯洁(1996—),女,上海人,主要从事水稻分子生物学研究。E-mail:wcj4435@outlook.com。

通信作者:王 军,博士,副研究员,主要从事水稻分子遗传及育种研究。E-mail:wangjunjaas@aliyun.com。

染色体片段代换系会存在小片段漏检从而使得 QTL 定位不准确的问题。笔者所在实验室在前期研究中,构建了以籼稻品种 9311 为背景、粳稻品种日本晴为代换片段的 128 个染色体单片段代换系群体,并通过 2 代高通量重测序技术对该套群体进行测序^[26],导入片段的大小和位置准确可知。本研究利用这一套重测序的染色体片段代换系,定位了 4 个控制水稻籽粒长宽比的 QTLs,为进一步精细定位并克隆相应的 QTL 和育种利用研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料包括:籼稻品种 9311,粳稻品种日本晴,以 9311 为背景、日本晴为替换片段的 128 个染色体片段代换系群体。利用全基因组 2 代高通量测序技术,参考 Huang 等的方法^[27],对染色体片段代换系群体重测序,明确 128 个代换系的代换片段在染色体上的精确位置和代换片段带型,代换片段覆盖水稻全基因组的 93.3%。

1.2 试验方法

2017 年 5 月 11 日在江苏省南京市采用早育秧的方式播种试验材料。秧龄 30 d 后移栽,按照 26.7 cm × 13.3 cm 的行、株距每个代换系栽 4 行,每行 15 株。采用粳稻常规大田肥水管理和病虫害防治方法。成熟后,每个代换系挑选中间长势正常的 5 株混收,每个代换系随机选取成熟饱满的 10 粒种子,测定粒长、粒宽和粒厚,以平均值作为性状的表型值。

1.3 QTLs 分析

参考 Paran 等的方法^[28],根据染色体片段代换

系群体的 Bin 信息绘制覆盖基因组的 Bin - map。128 个代换系共包括 401 个 Bin,命名为 X1 ~ X401,其中最小 Bin 的片段长度为 13 213 bp,最大 Bin 的片段长度为 10 654 035 bp,平均长度为 889 652 bp。参考 Xu 等的方法^[26],采用多元回归的方法,进行 QTL 的精确定位,回归模型如下:

$$y_i = b_0 + \sum_{k=1}^m b_k x_{ik} + e_i$$

式中: y_i 为第 i 系的性状平均值; b_0 为模型均值; m 是 Bin 的总数; b_k 为第 k 个 Bin 的偏回归系数; x_{ik} 为第 i 个体第 k 个 Bin 基因型的指示变量,依 Bin 的基因型来源不同而取值,来自供体的 Bin 取 -1,来自受体亲本的 Bin 取 1; e_i 为随机误差。

1.4 QTLs 效应分析

QTL 加性效应值的计算,参照 Eshed 等的方法^[29]估算各个 QTL 的加性效应值及加性效应贡献率。

加性效应值 = (片段代换系的表型值 - 9311 的表型值)/2;

加性效应百分率 = (加性效应值/9311 的表型值) × 100%。

QTL 的命名依照 McCouch 制定的原则^[30]。

2 结果与分析

2.1 亲本及 128 个染色体片段代换系籽粒的长宽比

128 个染色体片段代换系的长宽比为 3.17 ~ 4.28,受体亲本 9311 的长宽比为 3.66 ± 0.11 ,供体亲本日本晴的长宽比为 2.37 ± 0.09 (图 1),亲本间长宽比差异达到极显著水平($P < 0.01$)。

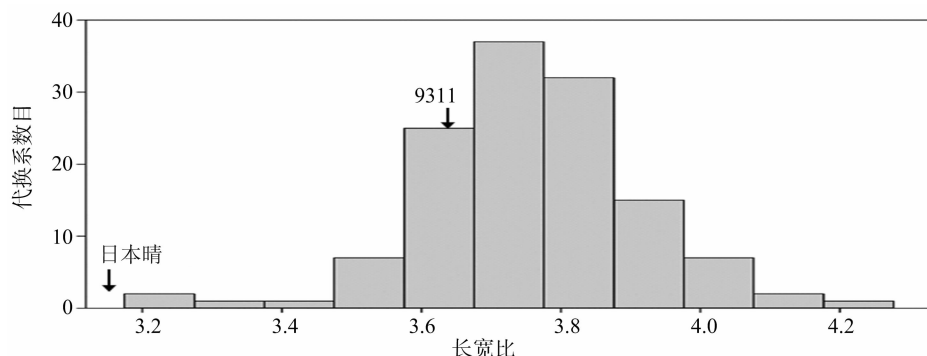


图1 染色体片段代换系及其亲本长宽比表型值分布

2.2 籽粒长宽比 QTL 分析

利用 128 个染色体片段代换系和受体亲本 9311 籽粒长宽比的表型数据,通过 Bin - map 进行

QTL 定位的方法,在 Bin X66、X77、X137、X374 上定位到 4 个籽粒长宽比的 QTLs(表 1),分别位于水稻的第 2、2、3 和 11 号染色体上。其中, *qLWR2.1* 被定

位在 812 145 bp 区段上;*qLWR2. 2* 被定位在 324 166 bp 区段上;*qLWR 3. 1* 被定位在 17 825 bp

区段上;*qLWR11. 1* 被定位在 945 168 bp 区段上。

表 1 籽粒长宽比 QTL 的定位

Bin	QTL	染色体	区间 (bp)	区间大小 (bp)
X66	<i>qLWR2. 1</i>	2	16 341 872 ~ 17 154 017	812 145
X77	<i>qLWR2. 2</i>	2	20 138 092 ~ 20 462 258	324 166
X137	<i>qLWR3. 1</i>	3	22 449 287 ~ 22 467 112	17 825
X374	<i>qLWR11. 1</i>	11	4 453 335 ~ 5 398 503	945 168

2.3 籽粒长宽比 QTL 效应分析

对 128 个重测序片段进行分析,获得了 4 个长宽比 QTLs 的单片段代换系。利用这个 4 个染色体单片段代换系对 QTL 效应进行分析,结果(表 2)表明,*qLWR2. 1* 表现为减效作用,加性效应为 -0. 04,加性效应百分率为 -1. 12%;*qLWR2. 2* 表现为增效作用,加性效应为 0. 17,加性效应百分率为 4. 14%;*qLWR 3. 1* 表现为减效作用,加性效应为 -0. 25,加性效应百分率为 -7. 73%;*qLWR11. 1* 表现为增效作用,加性效应为 0. 21,加性效应百分率为 5. 15%。

表 2 籽粒长宽比 QTL 效应分析

QTL	表型值	加性效应	加性效应百分率 (%)
9311	3. 66		
<i>qLWR2. 1</i>	3. 58	-0. 04	-1. 12
<i>qLWR2. 1</i>	3. 99	0. 17	4. 14
<i>qLWR3. 1</i>	3. 17	-0. 25	-7. 73
<i>qLWR11. 1</i>	4. 08	0. 21	5. 15

3 讨论与结论

随着人们对稻米品质要求的提高,品质改良已经成为水稻最重要的育种目标之一。稻米的品质主要包括外观品质、加工品质、蒸煮食味品质和营养品质。水稻粒形是与外观品质、加工品质、蒸煮食味品质都存在着密切的关系的重要性状^[31-32]。水稻粒形遗传机制复杂,是受多基因控制的数量性状。在籽粒长宽比相关 QTL 定位研究方面,邢永忠等利用珍汕 97 与明恢 63 的重组自交系群体检测到了 5 个长宽比相关的 QTLs,分别位于水稻第 1、1. 3、5、6 号染色体,这 5 个 QTLs 共解释长宽比变异的 57. 47%^[2]。严长杰等利用 Balilla 为轮回亲本、NTH 为供体亲本的回交群体为材料,结合其遗传图谱定位了 *qLW-2*、*qLW-6* 和 *qLW-7* 3 个长宽比相关位点,3 个 QTLs 的贡献率分别为 12. 7%、11. 5% 和

18. 3%^[33]。张光恒等以窄叶青和京系 17 构建的 DH 群体,在北京、杭州、海南等 3 种环境下定位了 6 个控制长宽比的 QTLs,分别位于水稻第 1、2、3、4 和 6 号染色体,贡献率为 9. 7% ~ 22. 7%,其中 5 个 QTLs 能够在 2 个及以上环境被检测到^[34]。陈冰嫒等利用蜀恢 527 为轮回亲本、Milagrosa 为供体亲本构建的 BC₂F₂ 高代回交群体定位了 2 个长宽比 QTLs,均位于水稻第 3 号染色体上,分别解释了 5. 05% 和 26. 15% 的表型变异^[35]。通过这些传统的次级遗传群体对目标 QTL 进行鉴定之后,由于定位群体本身遗传背景的干扰、QTL 之间的互作加上环境条件的影响,造成 QTL 定位结果不准确,年际间重复性差,因此很难再进行 QTL 的精细定位和克隆工作。

染色体单片段代换系是通过受体亲本和供体亲本杂交并不断回交而选育的一套遗传背景单一、供体信息丰富的高级遗传群体,染色体单片段代换系与受体亲本之间表型的差异,有可能就是供体片段的基因型所致,因此排除了遗传噪音干扰的染色体单片段代换系已经成为作物复杂农艺性状 QTL 定位和克隆的理想群体。前人利用染色体片段代换系对粒形长宽比 QTL 定位开展了部分工作。万向元等利用短宽粒粳稻品种 Asominori 为受体亲本、长窄粒粳稻品种 IR24 为供体品种构建了一套染色体片段代换系,多年多点对代换系的粒长、粒宽和长宽比进行了 QTL 定位,共定位到 5 个长宽比相关 QTLs,其中 *qLWR-3*、*qLWR-5a* 和 *qLWR-5b* 在 2 年 4 点的环境中被重复检测到,表明这 3 个 QTLs 遗传较为稳定,可以进一步研究利用^[36]。李生强等利用籼稻品种广陆矮 4 号为轮回亲本、粳稻品种日本晴为供体亲本构建了一套染色体片段代换系为材料,利用多重比较的方法共定位到 5 个影响籽粒长宽比的 QTLs^[37]。

利用染色体片段代换系为材料,对水稻复杂农

艺性状进行 QTL 定位,不仅提高了定位结果的准确性,而且可以直接配制分离群体进行精细定位。但是,父母本之间的遗传多样性以及分子标记数目的局限性,导致基于分子标记检测代换系的遗传背景以及供体信息往往不够准确,容易造成 QTL 定位的偏差。随着高通量测序技术的发展,对每个代换系进行全基因组重测序,可以准确获知代换系的遗传背景以及替换片段的遗传信息,有目的地选择替换片段,对于构建覆盖全基因组的染色体片段代换系具有重要意义。同时基于测序信息绘制覆盖基因组的 Bin - map 图谱,可以通过多元回归的方法实现 QTL 的精细定位。本研究利用 9311 和日本晴构建的 128 个重测序的染色体片段代换系为试验材料进行粒形 QTL 分析,定位了 4 个水稻籽粒长宽比相关的 QTLs,每一个 QTL 都被界定在具体的染色体区段上。根据之前构建的物理图谱,对本研究定位到的籽粒长宽比 QTLs 与前人研究结果进行比较,发现 *qLWR2.1* 与李生强等定位的长宽比 QTL *qLWR-2*^[37] 在相同的染色体区段上;*qLWR2.2* 与 Bai 等定位的长宽比 QTL *qLWR2*^[38] 在相同的染色体区段上;*qLWR3.1* 与陈冰孺等定位的长宽比 QTL *qlw3b*^[35]、万向元等定位的长宽比 QTL *qLWR3*^[36]、李生强等定位的长宽比 QTL *qLWR-3*^[37]、马孟莉等定位的长宽比 QTL *qLWR-3*^[39]、Tan 等定位的长宽比 QTL^[40]、李泽福等定位的长宽比 QTL^[41] 在相同或者相邻的染色体区段上,该主效 QTL 的效应较大,在多个群体中均能被检测和定位到,且与第 3 染色体短臂上已克隆的粒形基因 *GS3*^[21] 的距离较远。本研究中的 4 个籽粒长宽比 QTLs 被定位在 17.8 ~ 945.2 kb 的区段内,其中 *qLWR3.1* 被定位在第 3 染色体上约 17.8 kb 区间内,可以直接利用带有目标 QTL 的代换系与受体亲本 9311 杂交,构建 F₂ 及其衍生分离群体,有望快速实现 *qLWR3.1* 的精细定位和克隆,为进一步探明该主效 QTL 的调控机制奠定基础。本研究也进一步证明了重测序染色体片段代换系群体在 QTL 鉴定和定位方面的优势。

参考文献:

- [1] 林鸿宣, 闵绍楷, 熊振民, 等. 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座[J]. 中国农业科学, 1995, 28(4): 1 - 7.
- [2] 邢永忠, 谈移芳, 徐才国, 等. 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[J]. 植物学报, 2001, 43(8): 840 - 845.
- [3] 张光恒, 张国平, 钱 前, 等. 不同环境条件下稻谷粒形数量性状

- 的 QTL 分析[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(1): 16 - 22.
- [4] 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.
- [5] Kesavan M, Song J T, Seo H S. Seed size: a priority trait in cereal crops[J]. Physiol Plantarum, 2013, 147(2): 113 - 120.
- [6] Lin N, Li Y H. Signaling pathways of seed size control in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 2016, 33: 23 - 32.
- [7] Tanabe S, Ashikari M, Fujioka S, et al. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, *dwarf11*, with reduced seed length[J]. Plant Cell, 2005, 17(3): 776 - 790.
- [8] Zhou Y, Tao Y J, Zhu J Y, et al. GNS4, a novel allele of *DWARF11*, regulates grain number and grain size in a high - yield rice variety[J]. Rice, 2017, 10: 34.
- [9] Zhu X L, Liang W Q, Cui X, et al. Brassinosteroids promote development of rice pollen grains and seeds by triggering expression of carbon starved anther, a MYB domain protein[J]. Plant J, 2015, 82(4): 570 - 581.
- [10] Hong Z, Ueguchi - Tanaka M, Umemura K, et al. A rice brassinosteroid - deficient mutant, *ebisu dwarf (d2)*, is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450[J]. Plant Cell, 2003, 15(12): 2900 - 2910.
- [11] Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, et al. Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint[J]. Plant Cell, 2000, 12(9): 1591 - 1606.
- [12] Tao H, Lin L, Jin Y, et al. DWARF AND LOW - TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY - like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(6): 2562 - 2577.
- [13] Atsunori T, Hitoshi N, Chikako T, et al. *BRASSINOSTEROID UPREGULATED1*, encoding a helix - loop - helix protein, is a novel gene involved in brassinosteroid signaling and controls bending of the lamina joint in rice[J]. Plant Physiol, 2009, 151(2): 669 - 680.
- [14] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of *OsBZR1* and 14 - 3 - 3 proteins in brassinosteroid signaling in rice[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(34): 13839 - 13844.
- [15] Li D, Wang L, Wang M, et al. Engineering *OsBAK1* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield[J]. Plant Biotech J, 2010, 7(8): 791 - 806.
- [16] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, et al. Loss of function of the IAA - glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield[J]. Nature Genet, 2013, 45(6): 707 - 711.
- [17] Liu L, Tong H, Xiao Y, et al. Activation of *Big Grain1* significantly improves grain size by regulating auxin transport in rice[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112(35): 11102 - 11107.
- [18] Miura K, Agetsuma M, Kitano H, et al. A metastable *DWARF1* epigenetic mutant affecting plant stature in rice[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106(27): 11218 - 11223.
- [19] Zhang D P, Zhou Y, Yin J F, et al. Rice G - protein subunits

- qPE9-1 and RGB1 play distinct roles in abscisic acid responses and drought adaptation [J]. J Exp Bot, 2015, 66 (20): 6371 – 6384.
- [20] Utsunomiya Y, Samejima C, Takayanagi Y, et al. Suppression of the rice heterotrimeric G protein beta – subunit gene, *RGB1*, causes dwarfism and browning of internodes and lamina joint regions [J]. Plant J, 2011, 67 (5): 907 – 916.
- [21] 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]. Theor Appl Genet, 2006, 112 (6): 1164 – 1171.
- [22] 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]. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107 (45): 19579 – 19584.
- [23] Liu Q, Han R X, Wu K, et al. G – protein beta gamma subunits determine grain size through interaction with MADS – domain transcription factors in rice [J]. Nat Commun, 2018, 9: 852.
- [24] Xu R, Duan P, Yu H, et al. Control of grain size and weight by the OsMKKK10 – OsMKK4 – OsMAPK6 signaling pathway in rice [J]. Mol Plant, 2018, 11: 860 – 873.
- [25] Xu R, Yu H, Wang J, et al. A Mitogen – activated protein kinase phosphatase influences grain size and weight in rice [J]. Plant J, 2018, 95: 937 – 946.
- [26] Xu J, Zhao Q, Du P, et al. Developing high throughput genotyped chromosome segment substitution lines based on population whole – genome resequencing in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. BMC Genomics, 2010, 11: 656 – 669.
- [27] Huang X, Feng Q, Qian Q, et al. High – throughput genotyping by whole – genome resequencing [J]. Genome Res, 2009, 19 (6): 1068 – 1076.
- [28] Paran I, Zamir D. Quantitative traits in plants; beyond the QTL [J]. Trends Genet, 2003, 19 (6): 303 – 306.
- [29] 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 [J]. Genetics, 1995, 141 (3): 1147 – 1162.
- [30] McCouch S R. Gene nomenclature system for rice [J]. Rice, 2008, 1 (1): 72 – 84.
- [31] 徐正进, 陈温福, 马殿荣, 等. 稻谷粒形与稻米主要品质性状的关系 [J]. 作物学报, 2004, 30 (9): 49 – 55.
- [32] 杨联松, 白一松, 许传万, 等. 水稻粒形与稻米品质间相关性研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2001, 29 (3): 312 – 316.
- [33] 严长杰, 梁国华, 陈 峰, 等. 利用籼粳回交群体分析水稻粒形性状相关 QTLs [J]. 遗传学报, 2003, 30 (8): 711 – 716.
- [34] 张光恒, 张国平, 钱 前, 等. 不同环境条件下稻谷粒形数量性状的 QTL 分析 [J]. 中国水稻科学, 2004, 18 (1): 16 – 22.
- [35] 陈冰霜, 石英尧, 崔金腾, 等. 利用 BC₂F₂ 高代回交群体定位水稻籽粒大小和形状 QTL [J]. 作物学报, 2008, 34 (8): 1299 – 1307.
- [36] 万向元, 刘世家, 王春明, 等. 利用 CSSLs 群体研究稻米粒型 QTL 的表达稳定性 [J]. 遗传学报, 2004, 31 (11): 1275 – 1283.
- [37] 李生强, 崔国昆, 关成冉, 等. 基于水稻单片段代换系的粒形 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2011, 25 (2): 163 – 168.
- [38] Bai X F, Luo L J, Yan W H, 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: 16 – 26.
- [39] 马孟莉, 刘艳红, 江 玲, 等. 利用 F₂ 群体定位水稻谷粒长宽比 QTL [J]. 江西农业大学学报, 2015 (2): 260 – 263.
- [40] 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]. Theor Appl Genet, 2000, 101 (6): 823 – 829.
- [41] 李泽福, 万建民, 夏加发, 等. 水稻外观品质的数量性状基因位点分析 [J]. 遗传学报, 2003, 30 (3): 251 – 259.