



研究报告

Research Report

基于高密度遗传图谱的水稻糙米率 QTL 定位分析

叶生鑫¹, 刘颖¹, 彭强², 张大双², 吴健强², 王际凤², 黄培英², 朱速松^{1,2}

1 贵州师范大学, 贵阳, 550001

2 贵州省水稻研究所, 贵阳, 550006

✉ 通讯作者, susongzhu@139.com; ✉ 作者

分子植物育种, 2016 年, 第 14 卷, 第 14 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2016.14.0014

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

叶生鑫等, 2016, 基于高密度遗传图谱的水稻糙米率 QTL 定位分析, 分子植物育种(online), 14(14): 1095-1101 (doi: 10.5376/mpb.cn.2016.14.0014)

引用格式(英文):

Ye et al., 2016, QTL Analysis of Brown Rice Rate Using High-density Genetic Map in Rice Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding), 14(14): 1095-1101 (doi: 10.5376/mpb.cn.2016.14.0014)

摘要 水稻糙米率是加工品质中的一个重要组成部分。为了探索糙米率的遗传基础, 本研究以 V20B 和 CPSLO17 作为亲本, 构建了 150 个重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体。利用 SLAF 标签构建的精度更高、平均遗传距离为 0.292 cm 的高密度遗传图谱, 结合亲本和群体糙米率表型数据, 对三亚和贵阳两个环境下控制水稻糙米率的数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)进行遗传分析。结果显示: 三亚和贵阳共检测到两个 QTL。其中, 三亚检测到 1 个 QTL 位点 qBR1, 位于第 1 染色体 Marker600937~Marker685097 区间上, 两个标记间遗传距离为 0.471 cm, 贡献率为 9.7470%; 贵阳检测到 1 个 QTL 位点 qBR4 位于第 4 染色体 Marker503771~Marker431234 区间上, 两个标记间遗传距离为 0.469 cm, 贡献率为 9.7634%。两个检测到的 QTL, 在两个环境中未重复检测到, 且增效位点均来自于亲本 V20B。本研究对进一步发掘和利用水稻糙米率 QTL 具有重要意义, 同时为利用分子标记辅助选择提高水稻糙米率来提供参考。

关键词 水稻, 糙米率, 重组自交系, 数量性状位点

QTL Analysis of Brown Rice Rate Using High-density Genetic Map in Rice

Ye Shengxin¹, Liu Ying¹, Peng Qiang², Zhang Dashuang², Wu Jianqiang², Wang Jifeng², Huang Peiying², Zhu Susong²

1 Guizhou Normal University, Guiyang, 550001

2 Guizhou Rice Research Institute, Guiyang, 550006

✉ Corresponding author, susongzhu@139.com; ✉ Authors

Abstract Brown rice rate is an important component of the processing quality in rice. In order to explore the genetic basis of brown rice rate, this study constructed a population of 150 lines (recombination inbred lines, RIL) derived from a cross between V20B and CPSLO17. Using a high-density genetic linkage map of SLAF Markers with an average distance of 0.292 cm. and higher accuracy, and combination with the brown rice rate phenotype data between parents and population, the genetics analysis of QTLs that control the brown rice rate in Sanya and Guiyang was conducted. The results showed that a total of two QTLs controlling brown rice rate were detected in Sanya and Guiyang. qBR1, the QTL detected in Sanya, was located in the Marker600937~Marker685097 interval on chromosome 1 with the genetic distance of 0.471 cm and genotype contribution of 9.7470%, while qBR4, the other QTL detected in Guiyang, was located in the Marker503771~Marker431234 on chromosome 4 with the genetic distance of 0.469 cm and genotype contribution of 9.7634%. Moreover, these two detected QTLs haven't repeatedly detected in the two environments, and their effect-increasing loci were both originated from V20B. Therefore, the results is of great significance for further exploring and utilizing brown rice rate related QTL, and also useful in improvement of brown rice rate by marker-assisted selection.

Keywords Rice, Brown rice rate, Recombinant inbred lines, Quantitative trait loci

收稿日期: 2016 年 04 月 22 日

接受日期: 2016 年 05 月 25 日

发表日期: 2016 年 05 月 27 日

基金项目: 本研究由贵州省重大专项([2012]6005、[2013]6023)、贵州省农业科学院专项([2010]004)和国家科技计划课题(2014AA10A604-11)共同资助。

研究背景

水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 稻米品质越来越受到消费者和生产者的重视。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等四个方面。其中, 加工品质是稻米由初级加工到消费者的中间环节, 其优劣影响了稻米的商

品价值和生产效益。糙米率是糙米质量占稻谷质量的百分率, 是衡量稻米加工品质的重要指标之一。一般而言, 粳稻主要栽培品种的平均糙米率为 80%, 粽稻比籼稻高 3~4 个百分点(钱前和程式华, 2006)。粘稻糙米率也会高于糯稻, 大粒品种的糙米率小于小粒品种, 同时籽粒的饱满程度也影响糙米率的高低(周勇等, 2013)。

研究表明, 水稻糙米率是一个遗传机理较为复杂的数量性状, 不仅受到基因的影响, 也容易受环境因素的影响。石春海等(1998)分析认为糙米率的遗传受基因型和基因型与环境互作共同控制, 而李欣等(2000)认为杂种的糙米率的遗传表达主要取决于二倍体的母本基因型。穆平等(2007)则认为控制糙米率 QTL 表达受环境的影响较小, 以加性、上位性效应为主。研究的结果不一致, 可能是由于环境对不同群体影响程度不同导致的。此外, 不同的研究者研究发现, 糙米率与产量性状(石春海等, 1997; 聂呈荣等, 2001)、外观品质性状之间存在相关性, 糙米率与其他加工品质性状之间也存在显著正相关或显著负相关(梅德勇, 2012; 赵飞, 2014)。目前, 已有 87 个控制糙米率的 QTLs 被研究报道, 分布在水稻的 12 条染色体上, 如分布在第 1 染色体上的 br1(Aluko et al., 2004)、qBR1(刘贺梅, 2010; 胡霞, 2011; 饶玉春, 2011; 张大双等, 2013)、qPBR1(刘家富等, 2007)、qBR-1a、qBR-1b(翁建峰等, 2007)、qBRR-1(Lou et al., 2009)。进行初步定位的研究较多, 但进行了精细定位的较少, 目前只有饶玉春(2011)利用 BC4F2 群体进行了精细定位, 对 qBRR-10 位点发现了 14 个可能的开放阅读框。但是, 还没有发现与水稻糙米率有关的基因被克隆出来。因此, 分析水稻糙米率的遗传基础, 对于水稻育种有着重要的指导意义。

近年来, 与水稻糙米率相关的研究报道较多, 但主要是以籼籼交、籼粳交为遗传背景的材料, 鲜有籼爪交为遗传背景的材料。利用 RFLP、SSR 等标记构建连锁图谱的较多, 采用高密度遗传图谱的较少。本研究采用籼爪交为遗传背景的材料, 结合高密度图谱进行 QTL 分析。构建的图谱采用 SLAF-seq 技术, 该技术基于简化基因组技术开发的大规模 SNP 标记和基因分析技术, 具有标记密度、通量、精度等较高的特点, 可以媲美精细定位图谱。该技术构建的图谱已成功应用在大豆异黄酮(Li

et al., 2014)、大豆抗菌核病(Zhao et al., 2015)、黄瓜果长果重(Wei et al., 2014)等 QTL 定位, 芝麻高密度图谱构建(Zhang et al., 2013)、长穗偃麦草特异性标记开发(陈士强等, 2013)等多个农作物物种间遗传分析。在水稻上已经应用在水稻千粒重(Xu et al., 2015)、苗期耐冷性(宋佳渝等, 2014, 2014 年中国作物学会学术年会论文摘要集)等的 QTL 定位分析中, 但将此技术运用于水稻糙米率研究上却少有报道。为进一步发掘新的糙米率 QTL, 本研究利用 V20B 和 CPSLO17 为亲本的重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体, 结合 SLAF 标签构建的高密度遗传连锁图谱(未发表), 对控制水稻糙米率的 QTL 进行定位, 并做遗传分析。

1 结果与分析

1.1 亲本和 RIL 群体性状表现

V20B 是籼稻品种, 糙米率高; CPSLO17 是爪哇稻品种, 糙米率低。两个亲本的糙米率表型差异明显, 分别为 81.33% 和 76.68%。2014 年在三亚和贵阳两个点中的 RIL 群体的糙米率均呈现连续分布, 平均糙米率分别为 79.32% 和 79.84%, 分别分布在 64.75%~84.92% 和 64.22%~88.10% 之间(表 1; 图 1)。

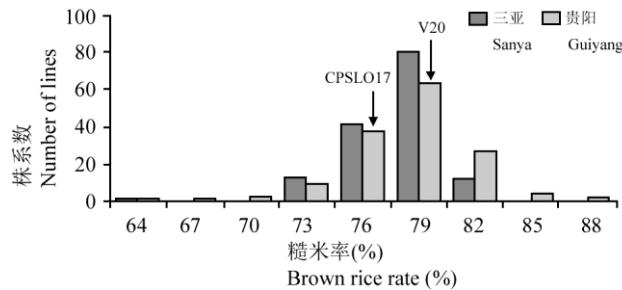


图 1 RIL 群体的糙米率分布

Figure 1 The distribution of brown rice rate in the RIL population

1.2 糙米率的 QTL 检测和效应分析

2014 年三亚检测到 1 个 QTL 位点 qBR1, 位于第 1 染色体 Marker600937~Marker685097 区间上, LOD 值为 3.2668, 贡献率是 9.7470%; 贵阳检测到 1 个 QTL 位点 qBR4, 位于第 4 染色体 Marker503771~Marker431234 区间上, LOD 值为 3.3300, 贡献率是 9.7634% (表 2; 图 2)。这两个 QTL 位点等位基因均来源于 V20B。

表 1 在亲本和重组自交系群体的糙米率
 Table 1 Brown rice rate of Parents and RIL population

地点 location	亲本 Parents		RIL 群体 RIL population			
	V20B (%)	CPSLO17 (%)	均值(%) Mean (%)	范围(%) Range (%)	标准差 SD	变异系数 CV (%)
三亚 Sanya			79.32	64.75~84.92	0.02	2.53
贵阳 Guiyang	81.33	76.68	79.84	64.22~88.10	0.03	3.75

表 2 水稻糙米率 QTL 的检测
 Table 2 Detection of QTL affecting brown rice rate

地点 Location	位点 QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	阈值 LOD	贡献率(%) PVE (%)	加性效应 Add.	等位基因来源 Source of allele
三亚 Sanya	<i>qBR1</i>	1	Marker600937-Mar ker685097	3.27	9.76	0.01	V20B
贵阳 Guiyang	<i>qBR4</i>	4	Marker503771-Marker431234	3.33	9.75	0.01	V20B

注: chr.: 染色体; PVE (%): 贡献率; Add.: 加性效应

Note: chr.: Chromosome; PVE (%): The percent of variance explained; Add.: Additive effect

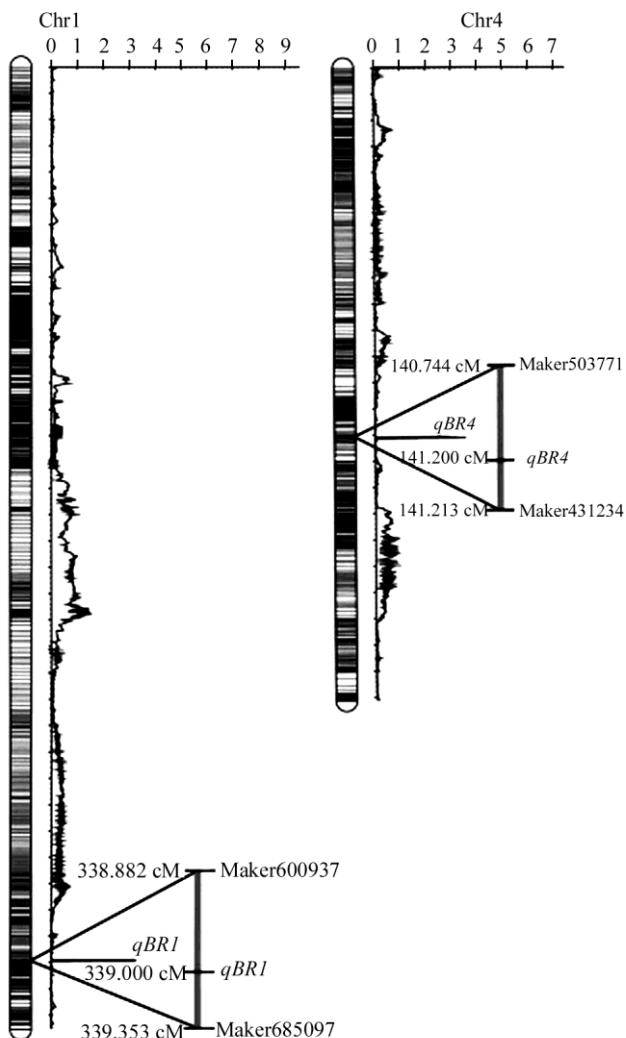


图 2 糙米率 QTL 分布
 Figure 2 Distribution of the QTLs for brown rice in rice

2 讨论

水稻糙米率是一个重要的加工品质性状。已报道的研究表明, 糙米率是一个复杂的数量性状, 受多个 QTL 的直接影响, 也容易受其他性状相关 QTL 影响。存在与环境的互作(穆平等, 2007; 李俊周等, 2009; 胡霞, 2011), 基因间互作(梅捍卫等, 2002; Septiningsih et al., 2003; Zheng et al., 2007), 在同一个区域, 也有涉及多个 QTL, 可能是存在“一因多效”(刘家富等, 2007; 翁建峰等, 2007; Zheng et al., 2007)。随着对水稻生理以及抗病虫害等的分子机理研究的深入, 分子标记辅助选择育种在水稻中的应用越加广泛(程朝平等, 2011; 樊叶杨, 2014; 曹志等, 2015)。而水稻糙米率研究并不透彻, 因此, 通过探索并分析水稻糙米率的遗传基础, 对于水稻分子辅助标记选择育种有着重要意义。

本研究中, 两年定位到的 QTL 位点 *qBR1* 和 *qBR4* 分别来自第 1 和第 4 染色体, 两年都没有重复检测到。LOD 值较低, 可能是环境影响较大, 说明这两个 QTL 遗传不稳定。结合已发表的 RFLP 图谱(Tsunematsu et al., 1996)和文献进行对比, 发现 *qBR1*(两个 Marker 之间的遗传距离为 0.471 cm)和 *qBR4*(两个 Marker 之间的遗传距离为 0.469 cm)分别包含于翁建峰等(2007)利用“*Asominori* × *IR24*”的 CSSL 群体采用 RFLP 标记检测到的 *qBR-1b*(两个 Marker 之间的遗传距离为 14.8 cm)和 *qBR-4*(两个 Marker 之间的遗传距离为 18.9 cm)区间内(图 3), 可能是相同的位点。不同的群体和方法在

同一区间检测到相同性状 QTL, 表明这两个 QTL 广泛存在于不同品种中。同时, 本研究的结果有利于下一步相关基因的克隆, 和进行分子标记辅助选择育种和转基因育种。

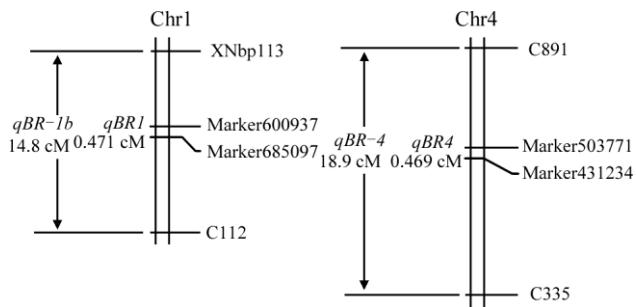


图 3 qBR1 和 qBR4 与已发表相同区间的糙米率 QTL 遗传距离对比

Figure 3 Genetic distance comparison between qBR1, qBR4 and the published same interval of brown rice rate of QTL

3 材料和方法

3.1 试验材料与田间种植

V20B 是籼稻品种, 加工品质好, 但米质较差; CPSLO17 是典型的广亲和爪哇稻品种, 米质优良, 但加工品质较差。重组自交系(RIL)群体是 V20B 和 CPSLO17 进行杂交, 然后通过单粒传法连续自交, 最后建立的 RIL 群体, 共 150 份。

2014 年先后在贵州省贵阳市贵州省水稻研究所试验基地和海南省三亚市师部农场种植亲本株系和 150 个 RIL 群体, 每株系种 2 行, 每行 10 株, 种植密度采用宽窄行(宽行 30 cm, 窄行 20 cm), 株距 20 cm, 常规田间管理。

3.2 性状考察

水稻成熟期后, 混合收种, 室温贮存 3 个月以上, 选取籽粒饱满的种子进行糙米率的测定。糙米率的测定参照中华人民共和国农业部颁布的标准进行测定, 具体方法是: 用电子天平称量 100 粒谷粒, 精确到 0.0001 g, 用砻谷机脱壳并称重。糙米率的计算公式是:

$$\text{糙米率}(\%) = \{\frac{\text{糙米重}(g)}{\text{试样种子重}(g)} - \frac{\text{未脱壳种子重}(g)}{\text{试样种子重}(g)}\} \times 100$$

3.3 连锁图谱构建和数据分析

RIL 群体的连锁图谱是由北京百迈克生物科技有限公司利用 SLAF-seq(Specific-Locus Amplified Fragment Sequencing)技术和 HighMap 软件联合开

发得到 SLAF 标签的分子数据高密度遗传图谱, 结合田间表型数据, 进行 QTL 效应分析。其中, 该遗传图谱共包含 8602 个高质量 SLAF 标签, 较为均匀地分布在水稻的 12 条染色体上; 覆盖水稻全基因组 2508.65 cm, 相邻标记间的平均距离为 0.292 cm。通过使用 IciMapping4.0 对该群体糙米率进行 QTL 分析, 扫描步长为 0.1 cm, 以 LOD ≥ 3.0 为判定 QTL 存在的阈值。参照 McCouch 等(1997)提出的方法对所检测到的 QTL 进行命名, 其中加性效应值为正指增效等位基因来自于亲本 V20B, 负值则来源于亲本 CPSLO17。

作者贡献

叶生鑫是本研究的实验设计和实验研究的执行人, 完成数据分析, 论文初稿的写作; 刘颖和彭强参与实验设计和实验执行, 以及论文的修改; 张大双和吴健强负责实验材料的田间种植与管理; 王际凤和黄培英辅助实验的执行; 朱速松是项目的构思者和负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由贵州省重大专项([2012]6005、2013]6023)、贵州省农业科学院专项([2010]004)和国家科技计划课题(2014AA10A604-11)共同资助。

参考文献

- Aluko G, Martinez C., Tohme C., Castano C., Bergman C., and Oard J.H., 2004, QTL mapping of grain quality traits from the inter specific cross *Oryza sativa* × *O. glaberrima*, Theoretical and Applied Genetics, 109: 630-639
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-004-1668-y>
- Cao Z., Zeng G., Hao M., Sheng H.W., Ye N.Z., and Xiao Y.H., 2015, Improving blast resistance of dual-purpose genic sterile line C815S by using molecular marker-assisted selection, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 13(6): 1193-1200 (曹志, 曾盖, 郝明, 盛浩闻, 叶乃忠, 肖应辉, 2015, 利用 MAS 技术改良水稻两用核不育系 C815S 的稻瘟病抗性, 分子植物育种, 13(6): 1193-1200)
- Cheng S.Q., Qing S.W., Huang Z.F., Dai Y., Zhang L.L., Gao Y.Y., Gao Y., and Cheng J.M., 2013, Development of specific molecular markers for *thinopyrum elongatum* chromosome using SLAF-seq technique, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 39(4): 727-734 (陈士强, 秦树文, 黄泽峰, 戴毅, 张璐璐, 高营营, 高勇, 陈建民,



- 2013, 基于 SLAF-seq 技术开发长穗偃麦草染色体特异分子标记, 作物学报, 39(4): 727-734
- Cheng Z.P., Liu C.D., Yang D.W., Lu L.B., Ye N., Zheng X.H., and Ye X.F., 2011, Molecular markers-assisted selection of restorer line of dense and erect panicle, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 9(5): 561-566 (程朝平, 刘成德, 杨德卫, 卢礼斌, 叶宁, 郑向华, 叶新福, 2011, 分子标记辅助选择籼型直立恢复系, 分子植物育种, 9(5): 561-566)
- Fan Y.Y., Wang H.M., Wu J.L., Zhuang J.Y., and Zhu Y.J., 2013, Breeding of rice restorer lines with resistance to blast and bacterial blight by marker assisted selection, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 12(1): 17-24 (樊叶杨, 王惠梅, 吴建利, 庄杰云, 朱玉君, 2014, 应用分子标记辅助选择培育兼抗稻瘟病和白叶枯病的水稻恢复系, 分子植物育种, 12(1): 17-24)
- Hu X., 2011, Dissection of QTLs for yield and grain quality and genetic background effect on their expression using backcross introgression lines of rice, Thesis for M.S., Biotechnology Research Institute CAAS, Supervisor: Xu J.L., pp.39-47 (胡霞, 2011, 利用回交导入系剖析水稻产量与品质 QTL 及其表达的遗传背景效应, 硕士学位论文, 中国农业科学院研究生院, 导师: 徐建龙, pp.39-47)
- Li B., Tian L., Zhang J.Y., Huang L., Han F.X., Yan S.R., Wang L.Z., Zheng H.K., and Sun J.M., 2014, Construction of a high-density genetic map based on large-scale markers developed by specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) and its application to QTL analysis for isoflavone content in *Glycine max*, *BMC Genomics*, 15: 1086-1101
<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2164-15-1086>
- Li J.Z., Fu C.Y., and Li Z.C., 2009, QTL mapping and QTL × environment interactions of milling quality and percentage of chalky grain in upland rice introgression lines under upland and lowland environments, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 35(5): 831-838 (李俊周, 付春阳, 李自超, 2009, 旱稻导入系碾磨品质和垩白粒率的 QTL 定位及其与土壤水分的互作分析, 作物学报, 35(5): 831-838)
- Li X., Tang S.Z., Yin Z.T., Zhu Y.H., Wang A.M., and Mo H.D., 2000, Performance and genetic control of quality characters of rice grains in Japonica hybrids, *Zuowu Xuebao (Acta agronomica Sinica)*, 26(4): 411-419 (李欣, 汤述翥, 印志同, 朱毅华, 王安民, 莫惠栋, 2000, 糜型杂种稻米品质性状的表现及遗传控制, 作物学报, 26(4): 411-419)
- Liu H.M., 2010, QTLs analysis of processing quality and appearance quality of rice, Thesis for M.S., Biotechnology Research Institute CAAS, Supervisor: Wan J.M., pp.15-17 (刘贺梅, 2010, 水稻加工品质与外观品质 QTL 分析, 硕士学位论文, 中国农业科学院研究生院, 导师: 万建民, pp.15-17)
- Liu J.F., Kuai L.M., Zheng Z.F., Tan L.B., Wang G.J., Li Q.W., Shu J.S., and Su C.Q., 2007, Identification of QTLs associated with processing quality and appearance quality of common wildrice (*Oryza rufipogon* Griff.), *Nongye Shengwu Jishu Xuebao (Journal of Agricultural Biotechnology)*, (18): 30-32 (刘家富, 奎丽梅, 朱作峰, 谭禄宾, 王桂娟, 黎其万, 束继红, 孙传清, 2007, 普通野生稻稻米加工品质和外观品质性状 QTL 定位, 农业生物技术学报, 15(1): 90-96)
- Lou J., Chen L., Yue G.H., Lou Q.J., Mei H.W., Xiong L., and Lou L.J., 2009, QTL mapping of grain quality traits in rice, *Journal of Cereal Science*, 50: 145–151
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2009.04.005>
- McCouch S.R., Cho Y.G., Yano M., Paule E., Blinstrue M., Morishima H., and Kinoshita T., 1997, Report on QTL nomenclature, *Rice Genetics Newsletter*, 14:11-13
- Mei D.Y., Zhu Y.J., and Fan Y.Y., 2012, Mapping QTL for rice milling and appearance quality traits in indica rice, *Yichuan (Hereditas)*, 34(12): 1591-1598 (梅德勇, 朱玉君, 樊叶杨, 2012, 籼稻稻米碾磨与外观品质性状的 QTL 定位, 遗传, 34(12): 1591-1598)
- Mei H.W., Luo L.J., Guo L.B., Guo L.B., Yu X.Q., Yin C.S., and Li Z.K., 2002, Molecular mapping of QTLs for rice milling yield traits, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 29(9): 791-797 (梅捍卫, 罗利军, 郭龙彪, 王一平, 余新桥, 应存山, 黎志康, 2002, 水稻加工品质数量性状基因座 (QTLs) 分子定位研究, 遗传学报, 29(9): 791-797)
- Mu P., Liu J., Lu Y.X., and Li Z.C., 2007, QTL mapping and QTL × environments interactions of grain milling and appearance quality traits in rice under upland and low land environments, *Nongye Shengwu Jishu Xuebao (Journal of Agricultural Biotechnology)*, 15(4): 654-660 (穆平, 郭咏梅, 刘家富, 卢义宣, 李自超, 2007, 稻米外观和碾磨品质 QTL 定位及其与土壤水分环境互作分析, 农业生物技术学报, 15(4): 654-660)
- Nie C.R., Wen Y.H., Wang Y.B., Chen M.Z., LI M., and Liu D.Q., 2001, Study on the correlation between rice quality and agronomic traits of quality rice, *Foshan Kexue Jishu Xueyuan Xuebao (Ziran Kexue Ban) (Journal of Foshan University(Natural Science Edition))*, 29(9): 791-797 (聂呈荣, 温玉辉, 王蕴波, 陈明忠, 李梅, 刘道全, 2001, 优质稻株的农艺性状与稻米品质关系的研究, 佛山科



学技术学院学报(自然科学版), 19(4): 69-74)

Rao Y.C., 2011, Cloning and function analysis of genes involved in regulation of early senescence in rice & analysis of QTL for brown rice rate, Dissertation for Ph.D., Biotechnology Research Institute CAAS, Supervisor: Qian Q., pp.56-60) (饶玉春, 2011, 水稻早衰控制基因的克隆及其功能研究&水稻出糙率的 QTL 定位研究, 博士学位论文, 中国农业科学院研究生院, 导师: 钱前, pp.56-60)

Septiningsih E.M., Triyatmiko K.R., Moeljopawiro S., and McCouch S.R., 2003, Identification of quantitative trait loci for grain quality in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*, Theoretical and Applied Genetics, 107: 1433-144

<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1376-z>

<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1373-2>

Shi C.H., and Zhu J., 1997, Analysis of genetic covariances between plant agronomic traits and milling quality traits of indica rice, Zhejiang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Zhejiang Agricultural University), 23(3): 331-337 (石春海, 朱军, 1997, 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关分析, 浙江农业大学学报, 23(3): 331-337)

Shi C.H., He C.X., and Zhu J., 1998, Analysis of genetic effects and genotype × environment interactions formilling quality traits of rice, Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica), 25(1): 46-53 (石春海, 何慈信, 朱军, 1998, 稻米碾磨品质性状遗传主效应及其与环境互作的遗传分析, 遗传学报, 25(1): 46-53)

Tsunematsu H., Yoshimura A., Harushima Y., Nagamura Y., Kurata N., Yano M., Sasaki T., and Iwata N., 1996, RFLP framework map using recombinant inbred lines in rice, Breeding Science, 46(3): 279-284

<http://dx.doi.org/10.1270/jsbbs1951.46.279>

Wei Q.Z., Wang Y.Z., Qin X.D., Zhang Y.X., Zhang Z.T., Wang J., Li J., Lou Q.F., and Chen J.F., 2014, An SNP-based saturated genetic map and QTL analysis of fruit-related traits in cucumber using specific-length amplified fragment (SLAF) sequencing, BMC Genomics, 15: 1158-1167

<http://dx.doi.org/10.1186/1471-2164-15-1158>

Weng J.F., Wan X.Y., Guo T., Jiang L., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2007, Stability analysis of QTL for milling quality of rice (*Oryza sativa* L.) using CSSL population, Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 40(10): 2128-2135 (翁建峰, 万向元, 郭涛, 江玲, 翟虎渠, 万

建民, 2007, 利用 CSSL 群体研究稻米加工品质相关 QTL 表达的稳定性, 中国农业科学, 40(10): 2128-2135)

Xu F.F., Sun X., Chen Y.L., Huang Y., Tong C., and Bao J.S., 2015, Rapid identification of major QTLs associated with rice grain weight and their utilization, PloS one, 10(3): e0122206-e0122218

<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0122206>

Zhang D.S., Huang P.Y., Peng Q., Zhang S.D., Wang J.F., Wang C.Z., and Zhu S.S., 2013, Detection of QTLs responsible for grinding quality of rice with RIL population, Xiandai Nongye Keji (Modern Agricultural Sciences and Technology), (18): 30-32 (张大双, 黄培英, 彭强, 张上都, 王际凤, 王成招, 朱速松, 2013, 利用重组自交系群体检测水稻碾磨品质数量性状基因座, 现代农业科技, (18): 30-32)

Zhang Y.X., Wang L.H., Xin H.G., Li D.H., Ma C.X., Ding X., Hong W.G., and Zhang X.R., 2013, Construction of a high-density genetic map for sesame based on large scale marker development by specific length amplified fragment (SLAF) sequencing, BMC Plant Biology, 13: 141-152

Zhao F., 2014, Genetic analysis on relationship between quality and yield of Japonica rice, Dissertation for Ph.D., Shenyang Agricultural University, Supervisor: Chen W.F., pp.79-83 (赵飞, 2014, 粳稻稻米品质及其与产量关系的遗传分析, 博士学位论文, 沈阳农业大学, 导师: 陈温, pp.79-83)

Zhao X., Han Y.P., Li Y.H., Liu D.Y., Sun M.M., Zhao Y., Lv C.M., Li D.M., Yang Z.J., Huang L., Teng W.L., Qiu L.J., Zheng H.K., and Li W.B., 2015, Loci and candidate gene identification for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean (*Glycine max* L. Merr.) via association and linkage maps, The Plant Journal, 82: 245-255

<http://dx.doi.org/10.1111/tpj.12810>

Zheng T.Q., Xu J.L., Li Z.K., Zhai H.Q. and Wan J.M., 2007, Genomic regions associated with milling quality and grain shape identified in a set of random introgression lines of rice (*Oryza sativa* L.), Plant Breeding, 126: 158-163

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01357.x>

Zhou Y., Gao Y., Zhu S.S., Zhu J.Y., Wang J.Y., Wang J., Yi C.D., Zhong W.G., and Liang G.H., 2013, QTL mapping of brown rice rate using chromosome single segment substituted lines in rice, Hubei Nongxue Bao (Acta Agriculturae Boreali-Sinica), 28(6): 1-5 (周勇, 高云, 朱松松, 朱金燕, 王军, 裴传灯, 仲维功, 梁国华, 2013, 基于染色体单片段代换系的水稻糙米率 QTL 的定位, 华北农学报, 28(6): 1-5)