

研究报告

Research Report

一个与水稻直立穗基因 *qPE9-1* 关联的 InDel 标记的设计与验证

朱金燕¹, 王军¹, 杨杰¹, 范方军¹, 杨金欢², 仲维功¹

1. 江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏省优质水稻工程技术研究中心, 国家水稻改良中心南京分中心, 南京, 210014;
2. 安徽农业大学生命科学院, 合肥, 230036

✉ 通讯作者: wgzhong0503@yahoo.com.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2012年, 第10卷, 第43篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0043

收稿日期: 2012年05月02日

接受日期: 2012年05月31日

发表日期: 2012年09月25日

本文首次发表在《分子植物育种》(2012年第10卷第5期583-588页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 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):

朱金燕等, 2012, 一个与水稻直立穗基因 *qPE9-1* 关联的 InDel 标记的设计与验证, 分子植物育种(online) Vol.10 No.43 pp.1317-1322 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.00043)

引用格式(英文):

Zhu et al., 2012, Development and Application for a Functional Marker for Erect Panicle Gene *qPE9-1* of Rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.43 pp.1317-1322 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.00043)

摘要 水稻穗型是重要的农艺性状, 也是水稻高产的重要决定因素之一。本研究根据水稻弯曲穗品种与直立穗品种在直立穗基因 *qpe9-1* 第5外显子处存在的核苷酸差异设计了1对插入-缺失标记(Insert/Deletion), InDel-E5。利用该功能标记对24份水稻品种资源材料及直立穗分离群体 F₂ 进行标记基因型分析, 研究结果表明, 直立穗品种均表现为缺失带型, 弯曲穗品种均表现为非缺失带型, F₂ 群体中杂合带型和非缺失带型均为弯曲穗, 而缺失带型均为直立穗, 说明利用该标记可以快速、准确的鉴定出直立穗品种和单株。

关键词 水稻; 直立穗; 弯曲穗; 功能标记

Development and Application for a Functional Marker for Erect Panicle Gene *qPE9-1* of Rice

Zhu Jinyan¹, Wang Jun¹, Yang Jie¹, Fan Fangjun¹, Yang Jinhuan², Zhong Weigong¹

1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu High Quality Rice Research and Development Center, Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing, 210014;

2. College of Life Sciences, Anhui Agricultural University, Hefei, 230036

✉ Corresponding author, wgzhong0503@yahoo.com.cn; ✉ Authors

Abstract Rice plant architecture is an important agronomic trait and a major determinant in high productivity. In this study, one InDel marker, InDel-E5, was designed based on the difference of exon 5 between curved panicle gene *qPE9-1* and erect panicle *qpe9-1*. 24 rice varieties and F₂ segregated populations were detected for genotype analysis using InDel-E5 marker. The results showed that InDel-E5 was cosegregated with the rice panicle erectness, allowing to identify the homozygous erect panicle genotype, homozygous curved panicle genotype and heterozygous curved panicle genotype individuals. Therefore, InDel-E5 can be used to determined rice panicle genotype rapidly and exactly.

Keywords Rice; Erect panicle; Curved panicle; Functional marker

研究背景

水稻是重要的粮食作物之一, 为世界一半以上的人口提供食物和营养来源。水稻产量占中国粮食总产的一半以上, 可以说, 提高水稻产量是关系中国社会经济发展的全局性问题。中国水稻育种史上共有两次单产飞跃: 水稻矮化育种使中国水稻单产水平提高了20%以上, 三系配套及杂种优势的应用, 实现了中国水稻单产水平的又一次飞跃。但是, 最近20多年, 水稻产量水平徘徊不前, 水稻品种产量

潜力难以提高, 没有新的突破(徐正进等, 2000)。目前, 已经初步形成了具有重要导向作用的“理想株型与优势利用相结合”理论, 在育种界普遍被认为是水稻产量水平实现第三次飞跃的重要途径(陈温福等, 2003), 因此备受重视。

穗型是水稻理想株型研究的重要内容。杨守仁等(1984)早在20世纪80年代初提出“短枝立叶, 大穗直穗”的北方地区粳稻理想株型模式, 提倡培育直立穗型粳稻品种。自此, 中国北方地区涌现了一

批典型的直立穗型品种, 在水稻生产上形成重要的影响, 由此直立穗型品种引起广泛的重视, 各方面相关研究也逐步增多。研究表明, 直立穗型粳稻品种的产量潜力在一定程度上超出弯曲穗型品种(陈温福等, 2003)。因此, 最近十几年, 水稻育种家们采用各种方法选育了一大批直立穗型水稻高产品种。直立穗型已成为超高产水稻株型育种的重要形态指标之一, 培育出的超高产优质品种已有很多在生产上成功地应用(Chen et al., 2001; 陈温福等, 2002)。

直立穗育种中的关键问题是对直立穗性状的准确鉴定, 传统的鉴定方法是在水稻成熟后对穗部进行观察鉴定。由于直立穗基因在不同的遗传背景下表型存在较大的差异, 因此这种鉴定方法存在一定的局限性, 同时直立穗的植株仅仅只占分离群体的1/4, 传统的鉴定方法也浪费了大量的人力、物力和财力。因此, 如何准确、快速地对直立穗进行鉴定是提高直立穗育种效率的重要保证。开发直立穗基因功能标记进行辅助选择是一个行之有效的办法, 这就要求对直立穗基因的遗传和功能展开深入的研究。

朱立宏和顾铭洪最早在遗传方面报道了直立穗性状, 采用变异材料小粒57为试验材料, 研究后认为该变异系的直立密穗相对于农垦57号的弯垂散穗数一种隐性性状, 受单个基因控制, 表现为质量性状(朱立宏和顾铭洪, 1979, 遗传, 1(4): 17-19)。徐正进等(1995a)利用典型直立穗品种辽粳5号与弯曲穗品种丰锦和沈农129杂交进行穗型分析, 结果表明, 按颈穗弯曲度划分的穗型属质量性状, 受1对核主效基因控制, 其中直立穗型表现为显性性状。金雪花等(2003)研究发现, F₁世代穗的直立性不如亲本直立性强, 而且在F₄、F₆代分离群体中, 纯合基因型与杂合基因型植株的颈穗弯曲度表现出极显著差异, 由此得出直立穗性状是不完全显性的结论, 但其基因互作形式及机理还有待于进一步研究。近年来分子标记的快速发展在某种程度上促进了直立穗基因的分子定位工作的开展。Kong等(2007)利用丰锦和辽粳5号为亲本材料, 构建F₂和BC₁F₁分离群体进行直立穗基因的定位, 结果表明直立穗型为显性性状, 受单个基因控制, 并将直立穗基因EP精细定位在第9染色体上, 位于分子标记RM5833-11和RM5686-23之间, 遗传距离分别为1.5 cM和0.9 cM。Yan等(2007)利用弯曲穗型品种农垦57与直立穗型品种武运粳8号构建了DH群体, 分

析直立穗性状与其它主要农艺性状之间的关系。结果表明, 株高和穗长与穗弯曲度均存在极显著负相关性, 直立穗除了受一个主效基因的控制, 还受到其它一些微效基因的作用。Zhou等(2009)成功的克隆了水稻直立穗基因, 该基因的功能已经明确, 在第5外显子处存在637个核苷酸的缺失及12个核苷酸的插入, 突变以后形成一个蛋白质翻译终止密码子, 造成*qpe9-1*仅编码了195个氨基酸, 缺失了C端231个氨基酸。

本研究根据水稻直立穗基因*qpe9-1*的DNA序列差异设计了基于PCR的功能标记, 利用该标记对水稻品种资源材料进行了分析验证, 并对直立穗分离群体进行鉴定, 利用该方法可以快速、准确的鉴定出直立穗品种和单株。

1 结果与分析

1.1 *qPE9-1*基因功能标记InDel-E5的开发

直立穗基因*qPE9-1*已经被克隆, 功能基序(function motif)已经明确, 与弯曲穗相比*qpe9-1*在第5外显子处存在637个核苷酸的缺失及12个核苷酸的插入, 突变以后形成一个蛋白质翻译终止密码子, 造成*qpe9-1*仅编码了195个氨基酸, 缺失了C端231个氨基酸。根据其缺失位置两侧的碱基序列信息, 利用Primer 5.0软件设计引物, 序列为InDel-5-For 5'-TCCAGGGATGTAATCATCTTTGT-T-3'; InDel-5-Rev 5'-GGCTCCATATCTTCACGGT-CTA-3'。对含有直立穗基因的品种DNA, 能扩增出大小为733 bp的片段, 而不包含直立穗基因的品种DNA扩增出的产物片段大小为1 357 bp, 在琼脂糖凝胶电泳上能很好的分离。

1.2 对推广的水稻品种中直立穗的鉴定分析

水稻生产推广的品种中明恢63、镇恢084、9311、明恢81、南粳34、盐稻5号、苏粳5号、泗稻8号、泗稻10号和农垦57是典型的弯穗品种; 而武育粳3号、武运粳23号、南粳44、南粳45、徐稻3号、镇稻11号、镇稻88、盐稻15号、淮稻10号、宁粳1号、连粳7号、嘉花1号、辽粳5和沈农265是典型的直立穗品种。提取这些品种的DNA, 利用InDel-E5对这些材料进行PCR扩增结果见图1。可以看出所有的直立穗品种都能够扩增出732 bp的特征条带, 其基因型为*qpe9-1qpe9-1*; 所有的弯穗品种都能够扩增出1 357 bp的特征条带, 其基因型为*qPE9-1qPE9-1*。基因型检测的结果与田间穗部表现型一致。

1.3对水稻直立穗分离群体中直立穗单株的鉴定分析

2009年以弯穗品种农垦57与直立穗品种南粳45配制杂交组合, 同年于海南种植杂交种F₁, 于海南收获F₂种子。2010年在南京种植F₂群体。对F₂群体进行挂牌取样, 提取单株DNA, 利用InDel-E5对F₂群体进行PCR扩增结果见图2, 结合成熟后穗部性

状的调查结果发现: 所有扩增出732 bp特征条带的单株都表现为直立穗, 而扩增出1 357 bp的特征条带或者732 bp和1 357 bp特征条带的单株都表现出弯穗性状, 且弯穗与直立穗符合3:1的分离比, 说明穗部弯曲度是受一对主效基因控制, 直立穗型为隐性性状。

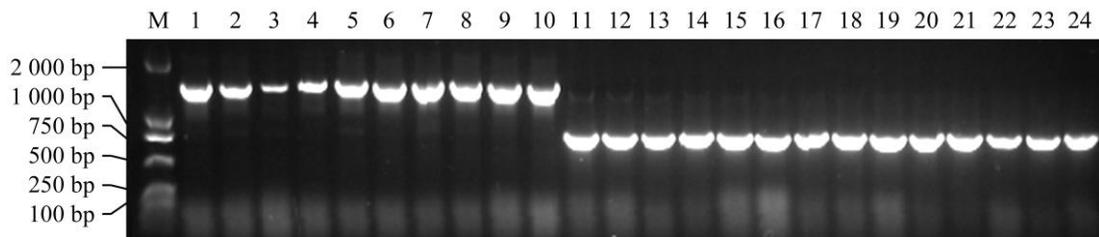


图1 直立穗功能标记InDel-E5对不同的水稻品种的PCR扩增后在1%的琼脂糖胶电泳结果

注: M: DNA ladder DL2000 marker; 1: 明恢63; 2: 镇恢084; 3: 9311; 4: 明恢81; 5: 南粳34; 6: 盐稻5号; 7: 苏粳5号; 8: 泗稻8号; 9: 泗稻10号; 10: 农垦57; 11: 武育粳3号; 12: 武运粳23号; 13: 南粳44; 14: 南粳45; 15: 徐稻3号; 16: 镇稻11号; 17: 镇稻88; 18: 盐稻15号; 19: 淮稻10号; 20: 宁粳1号; 21: 连粳7号; 22: 嘉花1号; 23: 辽粳5; 24: 沈农265

Figure 1 PCR amplification products of deferent rice varieties using InDel-E5

Note: M: DNA ladder DL2000 marker; 1: Minghui63; 2: Zhenhui084; 3: 9311; 4: Minghui81; 5: Nanjing34; 6: Yandao5; 7: Sujing5; 8: Sidao8; 9: Sidao10; 10: Nongken57; 11: Wuyujing3; 12: Wuyunjing23; 13: Nanjing44; 14: Nanjing45; 15: Xudao3; 16: Zhendao11; 17: Zhendao88; 18: Yandao15; 19: Huaidao10; 20: Ningjing1; 21: Lianjing7; 22: Jiahua1; 23: Liaojing5; 24: Shennong265

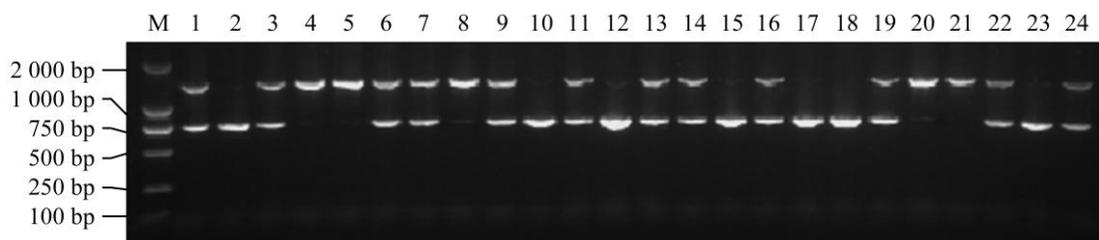


图2 直立穗功能标记InDel-E5对F₂群体中不同单株PCR扩增后在1%的琼脂糖胶电泳结果

注: M: DNA ladder DL2000 marker; 1~24: 弯穗品种农垦57与直立穗品种南粳45的F₂中的部分单株

Figure 2 PCR amplification products of individuals from F₂ segregating population using InDel-E5

Note: M: DNA ladder DL2000 marker; 1~24: Part individuals of F₂ segregating population using curved panicle variety Nongken57 and erect panicle variety Nanjing45 as two parents

2讨论

DNA标记是利用种内个体间DNA序列差异设计的分子标记, 主要有SSR、RFLPs、AFLPs、SNPs和InDel等, 这些标记既有基因连锁标记(Zhang et al., 2006), 也有基因标记(王军等, 2008)。Andersen等(2003)把基因标记分为基因靶向标记和基因功能标记, 这两种基因标记都是根据等位基因的序列差异而开发的, 不同的是功能标记的多态性来源于造成等位基因功能差异区段的DNA序列差异。基因功能

标记是指一个分子标记位点代表一个特定的等位基因, 同时与该基因控制的性状相关联, 通过对分子标记的筛选即能准确的对性状进行筛选(王丰等, 2008; 陆艳婷等, 2008)。因此开发相关性状基因的功能标记能有效的提高水稻育种效率。本研究根据已被克隆的水稻直立穗基因*qpe9-1*的DNA序列差异设计了基于PCR的功能标记, 利用该标记对水稻品种资源材料进行了分析验证, 结合田间表型性状分析发现所有表现为直立穗的品种扩增的带型为

缺失带型,所有表现为弯曲穗的品种扩增的带型为非缺失带型,标记基因型与田间穗部表现型完全一致,因此利用该基因标记可以直接追踪水稻直立穗基因,快速鉴定其基因型,可以有效地加快育种进程。

直立穗型在粳稻育种中已经被广泛应用,80年代初育成了第一个直立穗型品种辽粳5号,累计推广面积近 $1.33 \times 10^6 \text{ hm}^2$,结束了辽宁等稻区长期以来日本引进品种占主导地位的历史,自此,直立穗型品种层出不穷,分布地区越来越广,并且直立穗型品种的数量和生产中的栽培面积也在不断扩大。例如,江苏省近几年审定的粳稻品种大部分表现为直立穗型,这一现象充分表明了直立穗型品种的在育种中所处的地位及其发展前景。目前,在育种界直立穗型品种已被普遍认为是粳稻高产品种的重要类型之一,在水稻生产应用中发挥着重要的作用。直立穗型有利于改善群体生态环境,同时群体生长率高、抗倒伏性强,具有较高的产量潜力,可认为是继矮化育种以后中国水稻株型育种史上的又一个突破(徐正进等,1995b)。但迄今为止,在水稻生产上尚未出现籼稻直立穗品种。周维永等(2006)研究了在籼稻背景下直立穗型的遗传模式及其对籼稻植株农艺性状的影响,结果表明,水稻直立穗型遗传受一对核主效基因的控制,直立穗型相对弯曲穗型表现为显性;直立穗型植株较矮,剑叶短而宽,穗及穗颈节间较短,而弯曲穗型则相反;不同穗型植株有效穗数差异不显著,直立穗型植株的每穗粒数极显著高于弯曲穗型植株,而千粒重、结实率、单株产量则极显著低于弯曲穗型植株。Zhou等(2009)对籼稻背景下的近等基因系R6547进行研究,与前人的研究结果基本一致,但另外发现直立穗基因对水稻粒型存在较大影响,穗弯曲度与粒长及长宽比呈极显著正相关性,长宽比的大小不仅影响产量,同时也影响稻米外观品质和加工品质等。目前市场上的籼型大米主要为长粒型,这类籼米比较受消费者的青睐,因此,要想将直立穗应用到籼稻品种的育种中去,必须要减小直立穗性状对粒长所产生的负效应。可行的办法之一就是,尝试同时导入其它的粒长控制位点,在保证直立穗穗型和株型不变的情况下,将粒型的变化降到最小。直立穗型在籼稻品种中的应用还有待更一步的研究。

3材料与方法

3.1供试材料

本研究材料包括弯曲穗品种和直立穗品种共

计24份(表1),以及弯曲穗品种农垦57与直立穗品种南粳45配制杂交组合后得到的 F_2 群体。所有材料均于2010年正季在江苏省农业科学院大田种植,按水稻常规栽培方式管理。

3.2引物设计

直立穗基因和弯曲穗基因相比在第5外显子处存在637个核苷酸的缺失及12个核苷酸的插入,突变后形成一个蛋白质翻译终止密码子,造成*qpe9-1*仅编码了195个氨基酸。根据水稻直立穗基因*qpe9-1*的DNA序列差异,利用软件Primer 5.0设计引物。PCR产物大小合适,能很好的在琼脂糖凝胶上电泳分离。引物由Invitrogen公司合成。

3.3 DNA提取

水稻苗期分单株取6~8 cm长的嫩叶片,水稻基因组DNA提取采用CTAB法(McCouch et al., 1988)。取约0.1 g叶片,剪碎放入2 mL离心管中。将离心管浸没在液氮中,用一次性筷子将叶子研碎至粉末;然后加700 μL CTAB提取液,充分混匀后65 $^{\circ}\text{C}$ 水浴30~60 min,间隔15 min摇晃一次;水浴结束后,加700 μL 氯仿,充分混匀抽提5 min,室温下10 000 rpm离心8 min;吸上清置于另一个1.5 mL离心管中。在上清中加入2倍体积预先冷冻的无水乙醇,充分混匀后冰浴30 min。最后12 000 rpm离心5 min,倒掉废液;将抽提出的DNA用70%酒精洗涤2次,自然晾干后加300 μL 的ddH₂O溶解,-20 $^{\circ}\text{C}$ 保存备用。

3.4 PCR扩增和电泳

20 μL 的反应体系包括:模板DNA(约15 ng/ μL) 2 μL ,引物(4 pmol/ μL) 2 μL ,10 \times 缓冲液(25 mmol/L) 2 μL ,MgCl₂(25 mmol/L) 1.2 μL ,dNTP(2.5 mmol/L) 0.4 μL ,Taq DNA聚合酶(5 U/ μL) 0.2 μL ,灭菌双蒸水12.2 μL 。在PCR仪上进行扩增,反应程序为:(1)94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性5 min;(2)94 $^{\circ}\text{C}$,30 s;63 $^{\circ}\text{C}$,30 s;72 $^{\circ}\text{C}$,1 min;共35个循环;(3)72 $^{\circ}\text{C}$ 再延伸10 min。反应产物在1%的琼脂糖上进行分离,溴化乙锭染色,然后在紫外凝胶成像仪上观察并照相。

作者贡献

朱金燕是本研究的实验设计和实验研究的执行人,同时完成论文的稿件写作,仲维功是本研究的总指导,王军和杨杰老师完成本研究中序列分析和引物设计部分工作,范方军完成本研究中表型鉴定工作,杨金欢在本研究中承担分子检测的工作,全体作者都阅读并同意最终的文本。

表 1 供试材料

Table 1 Plant materials used in this study

材料	来源	分类	穗型	材料	来源	分类	穗型
Material	Origin	Taxon	Panicle type	Material	Origin	Taxon	Panicle type
明恢 63	江苏	籼稻	弯曲穗	南粳 44	江苏	粳稻	直立穗
Minghui63	Jiangsu	<i>Indica</i>	Curved panicle	Nanjing44	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
镇恢 084	江苏	籼稻	弯曲穗	南粳 45	江苏	粳稻	直立穗
Zhenhui084	Jiangsu	<i>Indica</i>	Curved panicle	Nanjing45	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
9311	江苏	籼稻	弯曲穗	徐稻 3 号	江苏	粳稻	直立穗
	Jiangsu	<i>Indica</i>	Curved panicle	Xudao3	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
明恢 81	江苏	籼稻	弯曲穗	镇稻 11 号	江苏	粳稻	直立穗
Minghui81	Jiangsu	<i>Indica</i>	Curved panicle	Zhendao11	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
南粳 34	江苏	粳稻	弯曲穗	镇稻 88 号	江苏	粳稻	直立穗
Nanjin34	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Zhendao88	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
盐稻 5 号	江苏	粳稻	弯曲穗	盐稻 15 号	江苏	粳稻	直立穗
Yandao5	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Yandao15	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
苏粳 5 号	江苏	粳稻	弯曲穗	淮稻 10 号	江苏	粳稻	直立穗
Sujing5	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Huaidao10	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
泗稻 8 号	江苏	粳稻	弯曲穗	宁粳 1 号	江苏	粳稻	直立穗
Sidao8	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Ningjing1	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
泗稻 10 号	江苏	粳稻	弯曲穗	连粳 7 号	江苏	粳稻	直立穗
Sidao10	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Lianjing7	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle
农垦 57	日本	粳稻	弯曲穗	嘉花 1 号	浙江	粳稻	直立穗
Nongken57	Japan	<i>Japonica</i>	Curved panicle	Jiahua1	Zhejiang	<i>Japonica</i>	Erect panicle
武育粳 3 号	江苏	粳稻	直立穗	辽粳 5	辽宁	粳稻	直立穗
Wuyujing3	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle	Liaojing5	Liaoning	<i>Japonica</i>	Erect panicle
武运粳 23 号	江苏	粳稻	直立穗	沈农 265	辽宁	粳稻	直立穗
Wuyunjing23	Jiangsu	<i>Japonica</i>	Erect panicle	Shennong265	Liaoning	<i>Japonica</i>	Erect panicle

致谢

本研究由国家与江苏省粮食丰产科技工程(2011BAD1-6B03/BE2009425)、江苏省农业科技自主创新基金(CX[11]-4020)的资助。

参考文献

Andersen J.R., and Lübberstedt T., 2003, Functional markers in plants, *Trends in Plant Science*, 8(11): 554-560 <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2003.09.010> PMID:14607101

Chen W.F., Xu Z.J., Zhang W.Z., Zhang L.B., and Yang S.R., 2001, Creation of new plant type and breeding rice for super high yield, *Acta Agronomica Sinica*, 27(5): 665-672

Chen W.F., Xu Z.J., Zhang L.B., Zhang W.Z., and Yang S.R., 2002, Advances and prospects of rice breeding for super high yield, *Zhongguo Gongcheng Kexue (Engineering Science)*, 4(1): 31-35 (陈温福, 徐正进, 张龙步, 张文忠, 杨守仁, 2002, 水稻超高产育种研究进展与前景, *中国工程科学*, 4(1): 31-35)

Chen W.F., Xu Z.J., and Zhang L.B., 2003, Rice breeding for super high Yield—from theories to practices, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural*

University), 34(5): 324-327 (陈温福, 徐正进, 张龙步, 2003, 水稻超高产育种——从理论到实践, *沈阳农业大学学报*, 34(5): 324-327)

Jin X.H., Wang J.Y., Xu Z.J., Zhang W.Z., Chen W.F., and Zhang L.B., 2003, Genetic multiple-effects of erect panicle type rice, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural University)*, 34(5): 332-335 (金雪花, 王嘉宇, 徐正进, 张文忠, 陈温福, 张龙步, 2003, 水稻直立穗型基因多效性的研究, *沈阳农业大学学报*, 34(5): 332-335)

Kong F.N., Wang J.Y., Zou J.C., Shi L.X., Jin D.M., Xu Z.J., and Wang B., 2007, Molecular tagging and mapping of the erect panicle gene in rice, *Mol. Breeding*, 19(4): 297-304 <http://dx.doi.org/10.1007/s11032-006-9062-x>

Lu Y.T., Liu Q.L., Wang J.M., Yan W.C., Yu F.M., and Jin Q.S., 2008, Detection of rice fragrant gene by allele-specific amplification, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 34(2): 243-246 (陆艳婷, 刘庆龙, 王俊敏, 严文潮, 俞法明, 金庆生, 2008, 利用等位基因特异扩增快速检测水稻香味基因, *作物学报*, 34(2): 243-246)

McCouch S.R., Kotcket G., Yu Z.H., Wang Z.Y., Khush G.S.,

- Coffman W.R., and Tanksley S.D., 1988, Molecular mapping of rice chromosome, *Theor. Appl. Genet.*, 76: 815-829 <http://dx.doi.org/10.1007/BF00273666>
- Wang F., Li J.H., Liu W.G., Liao Y.L., Zhu M.S., Liu Z.R., Huang H.J., and Huang D.J., 2008, Development of a functional marker for fragrance gene in rice, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 22(4): 347-352 (王丰, 李金华, 柳武革, 廖亦龙, 朱满山, 刘振荣, 黄慧君, 黄德娟, 2008, 一种水稻香味基因功能标记的开发, *中国水稻科学*, 22(4): 347-352)
- Wang J., Yang J., Chen Z.D., and Zhong W.G., 2008, Development and application of fragrance gene markers in rice, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 6(6): 1209-1212 (王军, 杨杰, 陈志德, 仲维功, 2008, 水稻香米基因标记的开发与应用, *分子植物育种*, 6(6): 1209-1212)
- Xu Z.J., Chen W.F., and Zhang L.B., 1995a, The heredity of the erect panicle character and relations with other characters in rice, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural University)*, 26(1): 1-7 (徐正进, 陈温福, 张龙步, 1995a, 水稻直立穗性状的遗传与其它性状的关系, *沈阳农业大学学报*, 26(1): 1-7)
- Xu Z.J., Chen W.F., Zhang L.B., and Yang S.R., 1995b, Advance in estimation and utilization of rice erect panicle, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural University)*, 12(26): 335-341 (徐正进, 陈温福, 张龙步, 杨守仁, 1995b, 水稻直立穗性状评价与利用研究进展, *沈阳农业大学学报*, 12(26): 335-341)
- Xu Z.J., Chen W.F., Zhang W.Z., Liu L.X., Zhou S.Q., Zhang L.B., and Yang S.R., 2000, The yield potentiality of rice and its development of plant type, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural University)*, 31(6): 534-536 (徐正进, 陈温福, 张文忠, 刘丽霞, 周淑清, 张龙步, 杨守仁, 2000, 水稻的产量潜力与株型演变, *沈阳农业大学学报*, 31(6): 534-536)
- Yan C.J., Zhou J.H., Yan S., Chen F., Yeboah M., Tang S.Z., Liang G.H., and Gu M.H., 2007, Identification and characterization of a major QTL responsible for erect panicle trait in japonica rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 115(8): 1093-1100 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-007-0635-9> PMID:17851647
- Yang S.R., Zhang L.B., and Wang J.M., 1984, The theory and method of ideal plant morphology in rice breeding, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Agricultural Science)*, 3: 36-12 (杨守仁, 张龙步, 王进民, 1984, 水稻理想株型育种的理论和方法初论, *中国农业科学*, 3: 36-12)
- Zhang X.J., Chen Y.Z., Wei Y.P., Lv W.L., Liao H.H., Liu Y.F., Yang X.Q., Li X.Y., Yang L., Li L.S., and Li R.B., 2006, Close linkage SSR markers for wide compatibility locus S-5 in rice TGMS line Pei'ai 64S, *Molecular Plant Breeding*, 4(4): 506-512
- Zhou W.Y., Bai D.L., Yang X.Q., Li X.Y., Liu Y.F., Chen Y.Z., Wei P.X., Ceng X.F., Feng D., and Li R.B., 2006, Inheritance of erect panicle type and its effect on the agronomic characteristics of indica rice, *Guangxi Nongye Kexue (Guangxi Agricultural Sciences)*, 37(5): 490-403 (周维永, 白德朗, 杨新庆, 李小勇, 刘宇锋, 陈英之, 韦鹏霄, 岑秀芬, 冯斗, 李容柏, 2006, 水稻直立穗型的遗传及其对籼稻农艺性状的影响, *广西农业科学*, 37(5): 490-403)
- Zhou Y., Zhu J.Y., Li Z.Y., Yi C.D., Liu J., Zhang H.G., Tang S.Z., Gu M.H., and Liang G.H., 2009, Deletion in a quantitative trait gene *qPE9-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication, *Genetics*, 183(1): 315-324 <http://dx.doi.org/10.1534/genetics.109.102681> PMID:19546322 PMCid:2746156