

Wx 基因与 $SS\text{III}-2$ 基因互作对稻米 蒸煮食味品质的影响

杨博文, 向珣朝*, 许顺菊, 许 亮, 王 茜

(西南科技大学 植物分子遗传育种实验室, 四川绵阳 621010)

摘 要: 为了探究蜡质基因(Wx)与可溶性淀粉合成酶 $SS\text{III}-2$ 基因($SS\text{III}-2$)等位变异对稻米品质的影响, 以籼型高直链淀粉恢复系 CG133R 和糯性‘爪哇稻 22’为亲本杂交, 在其 F_3 群体选择仅在 Wx 和 $SS\text{III}-2$ 基因位点存在多态性的单株为材料, 分析各基因型材料的理化指标和粘度速测仪谱特征值。结果表明: (1) $SS\text{III}-2$ 基因为 I 型时, Wx 基因第一内含子多态性对表观直链淀粉含量有极显著影响。 $SS\text{III}-2$ 基因为 II 型时, Wx 基因第一内含子多态性对表观直链淀粉含量和成糊温度有极显著影响。(2) Wx^a 背景下, $SS\text{III}-2$ 基因对稻米品质无显著影响; Wx^b 背景下, $SS\text{III}-2$ 基因对糊化温度和粘度速测仪谱中最高粘度、崩解值、成糊温度有极显著影响。(3) Wx 和 $SS\text{III}-2$ 基因共同作用极显著影响水稻表观直链淀粉含量、糊化温度、最高粘度、崩解值和成糊温度, 说明 Wx 和 $SS\text{III}-2$ 基因之间存在互作, 且 Wx 基因对 $SS\text{III}-2$ 基因具有显性上位性, Wx 基因大量表达会遮盖 $SS\text{III}-2$ 基因对稻米品质的效应。

关键词: 水稻(*Oryza sativa* L.); Wx 基因; $SS\text{III}-2$ 基因; 蒸煮食味品质; 上位性

中图分类号: Q789

文献标志码: A

Effects for Interaction of Wx and $SS\text{III}-2$ on Rice Eating and Cooking Qualities

YANG Bowen, XIANG Xunchao*, XU Shunju, XU Liang, WANG Xi

(Laboratory of Plant Molecular Genetics and Breeding, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621010, China)

Abstract: In order to investigate the genetic effect of allelic variation of Wx and $SS\text{III}-2$ on rice quality, we used a F_3 population, which came from a hybrid combination of *indica* restorer line CG133R with high amylose content and a glutinous rice variety ‘javanica 22’. And plants with polymorphism on Wx and $SS\text{III}-2$ loci in the F_3 population were selected as materials. Furthermore, the physicochemical indexes and RVA profile characteristics of each material were analyzed. The results showed that: (1) the first intron polymorphism of Wx had a significant effect on AAC at 0.01 level under background of type I of $SS\text{III}-2$. When $SS\text{III}-2$ was type II, the first intron polymorphism of Wx had a significant effect on AAC and PaT at 0.01 level. (2) $SS\text{III}-2$ had no significant effect on rice quality under background of Wx^a . However, there had significant difference on GT and PKV, BDV and PaT of RVA profile at 0.01 level under background of Wx^b . (3) Interaction of Wx and $SS\text{III}-2$ had significant effect on rice AAC, GT, PKV, BDV and PaT at 0.01 level. Therefore, Wx had interaction with $SS\text{III}-2$, and Wx was dominant epistatic to $SS\text{III}-2$. The expression of Wx masked the expression of $SS\text{III}-2$.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); Wx ; $SS\text{III}-2$; eating and cooking qualities; epistasis

收稿日期: 2017-03-08; 修改稿收到日期: 2017-04-28

基金项目: 西南科技大学重点科研平台专职科研创新团队建设基金(14tdgc07); 四川省教育厅重点项目(17ZA0412)

作者简介: 杨博文(1992—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事分子标记辅助改良稻米品质研究。E-mail: 416209271@qq.com

* 通信作者: 向珣朝, 博士, 教授, 硕士生导师, 主要从事分子遗传育种研究。E-mail: xiangxunchao@swust.edu.cn

水稻是重要的粮食作物之一,它为世界上超过半数的人口提供食物。经济产量是水稻育种的重要目标,预计到 2030 年全球水稻需求量比现在提高 40%。近年来,半矮秆基因和杂种优势的应用使水稻产量有了巨大的提升。然而,目前稻米的品质并不能满足人们的要求。虽然遗传育种者做了大量关于稻米品质遗传机理的研究^[1-3],但目前只确定了少数品质相关基因^[4-6],对不同品质形成的机理仍然知之甚少。淀粉是稻米的主要成分,其占据了精米干重的 90%。因此,淀粉的理化指标也就决定了稻米蒸煮食味品质的好坏。淀粉的理化指标主要包括 3 个方面:表观直链淀粉含量(apparent amylose content, AAC)、胶稠度(gel consistency, GC)和糊化温度(gelatinization temperature, GT)^[7-8]。近年来,粘度速测仪(rapid visco-analyser, RVA)开始在评价稻米蒸煮食味品质中大量应用^[9-10]。它能准确反映米浆在加热和冷却过程中粘度的变化,测试过程具有样品用量少且操作简单的特点^[11]。

淀粉由直链淀粉和支链淀粉两部分组成。*Wx* 基因位于第 6 染色体,其编码的颗粒性结合淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)负责直链淀粉的合成^[12]。前人研究表明 *Wx* 基因是控制 AAC、GC 及多数 RVA 谱指标的主效基因^[13-16]。目前发现在 *Wx* 位点至少存在 5 种等位基因:*Wx^a*、*Wx^b*、*Wx^{op}*、*Wx^m* 和 *wx*^[12, 17-18]。其中 *Wx^b*、*Wx^{op}* 和 *Wx^m* 的产生都是由于 *Wx* 基因单核苷酸突变导致。这些突变影响 GBSS 的表达量从而导致淀粉结构的改变。例如, *Wx^a* 第 1 内含子(Int1)5'端剪切位点碱基为 G,而 *Wx^b* 此位点突变为 T。这个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphisms, SNPs)直接影响第 1 内含子剪切效率, *Wx^b* 只能合成少量的成熟 mRNA,从而导致 GBSS 表达量降低,最终使合成的直链淀粉量显著减小^[19]。此外, *Wx* 基因第 6 外显子(Ex6)A/C 多态性、第 10 外显子(Ex10)C/T 多态性同样对稻米品质有显著影响^[20-21]。*wx* 基因的产生是由于第 2 外显子 1 个 23 bp 片段的插入导致终止子提前出现,使得 *wx* 基因不能正常合成 GBSS^[16]。相比于直链淀粉的合成,支链淀粉的合成过程较复杂,参与合成的酶包括可溶性淀粉合成酶(soluble starch synthase, SSS)、淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)和淀粉脱分支酶(starch debranching enzyme, DBE),并且每个酶具有多个同工型^[22-23]。SSⅢ是可溶性淀粉合成酶之一,SSⅢ-1(SSⅢ*b*)基因主要在叶片中特异性表达,

而 SSⅢ-2(SSⅢ*a*)基因主要在胚乳表达,负责支链淀粉中长链的合成^[24]。前人研究发现在对 SSⅢ-2 沉默后水稻支链淀粉中聚合度大于 30 的长支链淀粉大约减少 60%,并对淀粉糊化温度有一定的影响^[25]。本研究以仅在 *Wx* 和 SSⅢ-2 基因存在多态性的重组自交系材料作为研究对象,分析 *Wx* 和 SSⅢ-2 基因多态性对稻米品质的影响。同时,探究两者的互作效应。以期分子标记辅助育种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

经过分子标记鉴定,籼型高直链淀粉恢复系 CG133R 和糯性‘爪哇稻 22’在 *Wx*、SSⅡ-3 和 SSⅢ-2 基因位点有不同的等位基因存在。以 CG133R 和糯性‘爪哇稻 22’为亲本进行杂交获得杂种 F₁,再经自交获得 F₂ 群体,通过基因型鉴定选取仅在 *Wx* 和 SSⅢ-2 基因存在多态性的单株进行种植,经自交得到 68 个 F₃ 单株作为供试材料。F₂ 材料于 2015 年正季种植于西南科技大学农学实验基地实验田,常规田间管理,成熟时收获,待品质性状稳定后测定。

1.2 方 法

1.2.1 基因型鉴定 采用微量 SDS 法提取 F₃ 代叶片基因组 DNA^[26]。根据蔡秀玲等^[27]、Dobo 等^[20]、Tran 等^[21]和田志喜等^[28]开发的分子标记分别检测 *Wx* 基因第 1 内含子(Int1)G/T 多态性、第 6 外显子(Ex6)A/C 多态性、第 10 外显子(Ex10)C/T 多态性和 SSⅢ-2 基因多态性。PCR 及酶切反应按常规进行。相关分子标记引物序列见表 1。

1.2.2 理化指标测定 参照 NY147-88 测定 GT,参照 GB/T15683-1995 进行 AAC 和 GC 的测定,GT 用碱消值(alkaline spreading value, ASV)表示,各指标重复测定 3 次。

1.2.3 RVA 谱测定 采用澳大利亚 Newport Scientific 仪器公司生产的 RVA 4500 按照 AACC 操作规程测定稻米淀粉粘滞性。RVA 谱特征值包括 3 个一级指标:最高粘度(peak viscosity, PKV)、热浆粘度(hot paste viscosity, HPV)和冷胶粘度(cool paste viscosity, CPV);3 个二级指标:崩解值(breakdown value, BDV)、消减值(setback value, SBV)和回复值(consistency value, CSV),以及峰值时间(peak time, PeT)和成糊温度(pasting temperature, PaT)。粘滞性特征值以 Rapid Visco Units(RVU)为单位。

表 1 Wx 和 SSⅢ-2 基因扩增的引物序列

Table 1 Primer sequences of Wx and SSⅢ-2 when amplifying

基因位点 Gene locus	染色体 Chromosome	分子标记 Molecular marker	引物序列 Sequence of primer		标记类型 Marker type
			正向 Forward	反向 Reverse	
Wx	6	PCR-AccI	GCTTCACTTCTCTGCTGTG	ATGATTTAACGAGAGTTGAA	CAPS (AccI)
		WXEX6A	CCATACTTCAAAGGAAGCTTA	TTGTCCTTGCTAGGATCC	STS
		WXEX6C	CCATACTTCAAAGGAAGCTTC	TTGTCCTTGCTAGGATCC	STS
		WXEX10	GCATCACCGGCATCGTC	GCTCCGGCCATGATGAGATG	CAPS (ApaI)
SSⅢ-2	2	SSⅢ-2 M2	GAAGTGTGCTTAAGCTGACTG	GAATAGTAAGCCGAAGGACTT	STS

1.2.4 统计分析 实验数据使用 Excel 2013 进行统计分类,使用 DPS 7.05 对基因型间的差异进行方差分析, Duncan 氏新复极差法进行多重比较,裂区设计分析基因间互作效应。

2 结果与分析

2.1 后代各单株的基因分型

‘爪哇稻 22’在 Wx 第 1 内含子(Int1)为 T 型,第 6 内含子(Ex6)为 A 型,第 10 外显子(Ex10)为 T 型。CG133R 在 Wx 第 1 内含子(Int1)为 G 型,第 6 内含子(Ex6)为 A 型,第 10 外显子(Ex10)为 T 型。‘爪哇稻 22’在 SSⅢ-2 第 4 外显子(Ex4)存在 1 个 20 bp 缺失。由表 2 可知,供试的 68 个单株中,有 56 个单株在 Wx 基因第 1 内含子多态性为 G 型(标记为 Wx^a),另外 12 个单株在 Wx 基因第 1 内含子多态性为 T 型(标志为 Wx^b),且 68 个单株在 Wx 基因第 6 外显子均为 A 型、第 10 外显子均为 T 型。将单株 SSⅢ-2 基因为‘爪哇稻’型或 CG133R 型时分别标记为 I 和 II,供试的 68 个单株中有 32 个单株 SSⅢ-2 基因为 I 型,36 个单株 SSⅢ-2 基因为 II 型(表 3)。供试材料在其他淀粉合成相关基因位点无多态性。

2.2 Wx 基因对稻米品质的影响

2.2.1 SSⅢ-2 I 型时 Wx 基因第 1 内含子多态性对稻米品质的影响 多重比较分析结果(表 3)表明,Wx 基因第 1 内含子(Int1)多态性只对表观直链淀粉含量(AAC)有极显著影响,Wx^a 的 AAC(30.99±3.41)% 较高,Wx^b 的 AAC(15.45±3.18)% 较低(表 3)。但其对 GC、GT 和 RVA 谱特征值无显著影响。

2.2.2 SSⅢ-2 II 型时不同 Wx 基因对稻米品质的影响 由表 4 可知,SSⅢ-2 基因为 II 型时,Wx 基因 Int1 多态性对 AAC 有极显著影响,Wx^a 的 AAC(29.76±2.92)% 较高,Wx^b 的 AAC(17.79±1.85)%

表 2 F₃ 代各基因位点的遗传表现

Table 2 The genetic characteristics of different allele loci in F₃

SSⅢ-2	Wx				样本数量 No. of sample
	第 1 内含子 Int1	第 6 外显子 Ex6	第 10 外显子 Ex10	标记 Marker	
爪哇稻 22(I) Javanica22(I)	G	A	T	Wx ^a	27
	T	A	T	Wx ^b	5
CG133R(II)	G	A	T	Wx ^a	29
	T	A	T	Wx ^b	7

表 3 SSⅢ-2(I)型背景下不同 Wx 等位基因 AAC 比较

Table 3 Comparison of AAC for different Wx alleles under background of SSⅢ-2(I)

基因型 Genotype	表观直链淀粉含量 Apparent amylose content/ %		
	均值±标准差 Mean ± SD	变幅 Range	
SSⅢ-2 I	Wx ^a	30.99±3.41 **	25.93~39.88
	Wx ^b	15.45±3.18	13.20~17.70

注: ** 表示有极显著差异。下同

Notes: ** 0.01 significant level. The same as below

较低;对成糊温度(PaT)也有极显著影响,Wx^a 基因型材料均具有较高的成糊温度(79.04±3.86)℃,而 Wx^b 基因型材料的成糊温度均相对较低(72.36±0.81)℃。对 GC、GT 和其它 RVA 谱特征值无显著影响。由表 3 和表 4 可知,在 SSⅢ-2 不同等位基因影响下,Wx 基因对稻米品质的影响不同。

2.3 SSⅢ-2 基因对稻米品质的影响

在 Wx^a 背景下分析发现,不同 SSⅢ-2 基因各指标间均无显著差异。

在 Wx^b 背景下,多重比较结果(表 5)表明,不同 SSⅢ-2 等位基因对消减值(SBV)和 RVA 谱中的最高粘度(PKV)、崩解值(BDV)、成糊温度(PaT)均有极显著影响。与 SSⅢ-2(I)型相比,SSⅢ-2(II)型的 SBV 提高了 151.10%,而 PKV、BDV 和 PaT 分别降低了 14.58%、36.00%和 7.23%,但对

表 4 SSⅢ-2(Ⅱ)型背景下不同 Wx 等位基因的 AAC 和 PaT 比较

Table 4 Comparison of AAC and PaT for different Wx alleles under background of SSⅢ-2(Ⅱ)

基因型 Genotype		表观直链淀粉含量 Apparent amylose content /%		成糊温度 Pasting temperature/℃	
		均值±标准差 Mean ± SD	变幅 Range	均值±标准差 Mean ± SD	变幅 Range
SSⅢ-2 Ⅱ	Wx ^a	29.76±2.92 **	25.29~33.53	79.04±3.86 **	73.88~85.96
	Wx ^b	17.79±1.85	15.35~19.23	72.36±0.81	71.45~73.01

表 5 Wx^b 背景下 SSⅢ-2 等位基因多态性比较

Table 5 Comparison of different SSⅢ-2 alleles under background of Wx^b

基因型 Genotype		碱消值 Alkaline spreading value		最高粘度 Peak viscosity/RVU		崩解值 Breakdown value/RVU		成糊温度 Pasting temperature/℃	
		均值±标准差 Mean± SD	变幅 Range	均值±标准差 Mean± SD	变幅 Range	均值±标准差 Mean± SD	变幅 Range	均值±标准差 Mean ± SD	变幅 Range
Wx ^b SSⅢ-2	I	2.29±0.41	2.00~2.58	299.11±4.45 **	293.79~304.42	113.23±0.21 **	113.08~113.38	78.28±0.60 **	77.85~78.70
	Ⅱ	5.60±0.35 **	5.20~5.85	256.46±8.34	248.56~265.33	73.18±7.05	66.51~80.56	72.36±0.81	71.45~73.01

其他指标无显著影响。不同 Wx 基因背景下,SSⅢ-2 基因对稻米品质的效应不同,说明 Wx 和 SSⅢ-2 基因间存在互作关系。

2.4 Wx 和 SSⅢ-2 基因间互作效应分析

由表 6 可知,不同 Wx 和 SSⅢ-2 基因组合下,部分组合间的稻米 AAC 和 ASV 存在极显著差异。Wx^b I 和 Wx^b Ⅱ 基因型材料的 AAC 极显著低于 Wx^a I 和 Wx^a Ⅱ 基因型材料。但是 Wx^a I 和 Wx^a Ⅱ 基因型间的 AAC 无显著差异,Wx^b I 和 Wx^bⅡ 基因型间的 AAC 也相近。Wx^b I 材料的 SBV 显著低于 Wx^b Ⅱ,而 Wx^a I 和 Wx^a Ⅱ 的 SBV 与上述材料均无显著差异。GC 在不同基因型间均无显著差异。

通过多重比较对不同 Wx 和 SSⅢ-2 基因组合下稻米 RVA 谱特征值进行了分析结果(表 7)显示,各组合的 PKV、BDV 和 PaT 有差异,其中 Wx^b Ⅱ 的 PKV 和 PaT 值极显著低于其他基因型,并且其他基因型的 PKV 和 PaT 值没有显著差异。Wx^b Ⅱ 的 BDV 也极显著低 Wx^b I,但 Wx^a I 和 Wx^a Ⅱ 的 BDV 和它们都没有显著差异。但对其他 RVA 谱特征值无显著影响。上述分析表明,由于 Wx^a 对 SSⅢ-2 有上位性效应,Wx^a 与 SSⅢ-2 不同等位基因的组合(基因型)效应与 Wx^a 的基因效应相同;只有在 Wx^a 不存在时,Wx^b 与 SSⅢ-2 不同等位基因的组合(基因型)效应才表现出差异。

3 讨 论

Wx 基因是影响稻米品质的主效基因,其编码的 GBSS 负责直链淀粉的合成^[12]。多数研究者认为 Wx 基因控制稻米 AAC 和 GC^[13-16]。进一步研究

表 6 不同 Wx 和 SSⅢ-2 基因组合下理化指标的比较

Table 6 Comparison of physicochemical indexes among different combinations of Wx and SSⅢ-2 gene

基因型 Genotype		表观直链淀粉含量 AAC/%	胶稠度 GC/mm	碱消值 ASV
Wx	SSⅢ-2			
Wx ^a	I	30.99±3.41 ^A	100.37±19.60	3.93±1.86 ^{AB}
	Ⅱ	29.76±2.92 ^A	96.32±23.31	3.99±1.44 ^{AB}
Wx ^b	I	15.45±3.18 ^B	122.60±25.88	2.29±0.41 ^B
	Ⅱ	17.19±1.34 ^B	106.46±12.06	5.60±0.35 ^A

注:数值表示为均值±标准差。不同大写字母表示显著水平为 0.01。下同

Notes: All data show mean ± SD. Different capital letters indicate significant at $P\leq 0.01$. The same as below

表 7 不同 Wx 和 SSⅢ-2 基因组合下 RVA 谱特征值的比较

Table 7 Comparison of RVA profile characteristics among different combinations of Wx and SSⅢ-2 gene

基因型 Genotype		最高粘度 PKV/RVU	崩解值 BDV/RVU	成糊温度 PaT/℃
Wx	SSⅢ-2			
Wx ^a	I	285.49±29.91 ^A	87.67±18.05 ^{AB}	78.62±3.47 ^A
	Ⅱ	295.91±27.47 ^A	96.52±28.59 ^{AB}	79.04±3.86 ^A
Wx ^b	I	299.11±4.45 ^A	113.23±2.12 ^A	78.28±0.60 ^A
	Ⅱ	256.46±8.34 ^B	73.18±7.05 ^B	72.36±0.81 ^B

发现 Wx 基因存在多个单核苷酸多态性,Chen 等^[29]认为 Wx 基因第 1 内含子多态性可以解释 76.6% AAC 变异。而 Wx 基因第 10 外显子多态性通常认为与淀粉胶稠度有相关性,Tran 等^[21]认为第 10 外显子为 C 时淀粉胶稠度较高且米浆较软。相反,第 10 外显子为 T 时胶稠度较低且米浆较硬。本研究结果也表明 Wx 基因第 1 内含子 G/T 多态性显著影响稻米 AAC,Wx^bWx^b 基因型水稻品种的 AAC 显著低于基因型 Wx^aWx^a。同时,部分研究者

认为 Wx 基因同样能影响水稻 GT。Tan 等^[30]通过基于数量性状位点的分子标记分析发现位于第 6 染色体的 Wx 基因能同时影响水稻 AAC、GC 和 GT。Wang 等^[31]通过回交重组自交系材料研究发现 Wx 基因是影响 GT 的微效基因。多数研究者认为 SSⅡa(SSⅡ-3, ALK)是控制 GT 的主效基因,而 Wx 基因是控制 GT 的微效基因^[16,32]。前人结论不一致可能是由于材料不同及环境差异对结果产生的影响。本研究结果表明,SSⅢ-2 基因为Ⅱ型时 Wx 基因对 PaT 有极显著影响,而 SSⅢ-2 基因为Ⅰ型时则无显著影响。PaT 与 GT 有极显著相关性,经过一定计算转换后可以用来表示 GT^[33]。这说明两基因间互作对 Wx 基因表达有一定的影响,这也可能是前人研究发现 Wx 基因对 GT 效应不同的原因。

SSⅢ-2 基因包含了 15 个内含子和 16 个外显子,其第 3 外显子存在重复序列多态性^[34]。Li 等^[35]利用 SSⅢ-2 突变体研究发现其负责胚乳支链淀粉长链的合成。柳发财^[36]利用近等基因系研究发现 SSⅢ-2 基因对稻米 GT 有显著影响。本研究发现 Wx^b 背景下,SSⅢ-2 基因同样极显著影响稻米 GT,同时对 RVA 谱中 PKV、BDV、PaT 也有极

显著影响。

稻米淀粉的生物合成需要多个基因共同参与,并且这些基因间也存在相互作用。SSⅢ-2 基因不仅参与了支链淀粉中长链的合成,也能够调节 SS 同工酶的活性和表达水平。SSⅢ-2 基因基因沉默后会导致水稻 SSI 活性的增加^[25]。吴洪恺等^[37]研究发现 Wx^a 基因型背景下,支链淀粉合成相关基因 SSI、SSⅡ-3、SSⅢ-1 和 SBE 对稻米品质影响不显著,而当 Wx^a 被隐性基因 wx 替代后,这些基因的效应便会明显地表现出来。严长杰等^[38]研究发现:在不同的 Wx 等位基因背景下,SBEⅠ和 SBEⅢ基因对稻米的品质的理化特征有不同的影响。不同来源的 SBEⅠ和 SBEⅢ等位基因遗传效应的差异可能被 Wx 基因所掩盖。本研究发现在 Wx^a 背景下,SSⅢ-2 基因对稻米品质无显著影响。而在 Wx^b 背景下,SSⅢ-2 基因对稻米 GT 和 RVA 谱中 PKV、BDV、PaT 有极显著影响。Wx^bWx^b 基因型由于第 1 内含子突变导致表达量相比于 Wx^aWx^a 基因型显著降低,这暗示可能是由于 Wx^aWx^a 基因型下大量合成 GBSS 而掩盖了 SSⅢ-2 基因的效应,Wx 基因是控制稻米品质的主效因子且对 SSⅢ-2 基因具有显性上位性。

参考文献:

- [1] ALUKO G, MARTINEZ C, TOHME J, *et al.* QTL mapping of grain quality traits from the interspecific cross *Oryza sativa* × *O. glaberrima* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, **109**(3): 630-639.
- [2] NELSON J C, MCCLUNG A M, FJELLSTROM R G, *et al.* Mapping QTL main and interaction influences on milling quality in elite US rice germplasm [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, **122**(2): 291-309.
- [3] ZHOU X J, LI J, CHENG W, *et al.* Gene structure analysis of rice ADP-ribosylation factors (OsARFs) and their mRNA expression in developing rice plants [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2010, **28**(4): 692-703.
- [4] CAI X L, WANG Z Y, XING Y Y, *et al.* Aberrant splicing of intron 1 leads to the heterogeneous 5' UTR and decreased expression of waxy gene in rice cultivars of intermediate amylose content [J]. *Plant Journal*, 1998, **14**(4): 459-465.
- [5] WANG S K, WU K, YUAN Q B, *et al.* Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice [J]. *Nature Genetics*, 2012, **44**(8): 950-954.
- [6] LI Y, FAN C, XING Y, *et al.* Chalk5 encodes a vacuolar H⁺ translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice [J]. *Nature Genetics*, 2014, **46**(6): 398-404.
- [7] LITTLE R R, HILDER G B, DAWSON E H D. Differential effect of dilute alkali on 25 varieties of milled white rice [J]. *Cereal Chemistry*, 1958, **35**: 111-126.
- [8] CAGAMPANG G B, PEREZ C M, JULIANO B O. A gel consistency test for eating quality of rice [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1973, **24**(12): 1 589-1 594.
- [9] 隋炯明, 李欣, 严长杰, 等. 稻米淀粉 RVA 谱特征与品质性状相关性研究 [J]. 中国农业科学, 2005, **38**(4): 657-663. SUI J M, LI X, YAN C J, *et al.* Studies on the rice RVA profile characteristics and its correlation with the quality [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, **38**(4): 657-663.
- [10] 张小明, 石春海, 富田桂, 等. 梗稻米淀粉特性与食味间的相关性分析 [J]. 中国水稻科学, 2002, **16**(2): 157-161. ZHANG X M, SHI C H, KATSVRA T. Correlation analysis between starch characteristics and taste quality in japonica rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, **16**(2): 157-161.
- [11] BAO J S, XIA Y W. Genetic control of paste viscosity characteristics in indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, **98**(6): 1 120-1 124.
- [12] SANO Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1984, **68**(5): 467-473.
- [13] SEPTININGSIH E M, PRASETIYONO J, *et al.* Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in

- an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, **107**(8): 1 433-1 441.
- [14] FAN C C, YU X Q, *et al.* The main effects, epistatic effects and environmental interactions of QTLs on the cooking and eating quality of rice in a doubled haploid line population[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, **110**(8): 1 445-1 452.
- [15] WANG L Q, LIU W J, XU Y, *et al.* Genetic basis of 17 traits and viscosity parameters characterizing the eating and cooking quality of rice grain[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, **115**(4): 463-476.
- [16] TIAN Z X, QIAN Q, LIU Q Q, *et al.* Allelic diversity in rice starch biosynthesis pathway leads to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, **106**(51): 21 760-21 765.
- [17] WANG Z Y, ZHENG F Q, *et al.* The amylose content in rice endosperm is related to the post-transcriptional regulation of the waxy gene[J]. *Plant Journal*, 1995, **7**(41): 613-622.
- [18] MIKAMI I, UWATOKO N, IKEDA Y, *et al.* Allelic diversification at the wx locus in landraces of Asian rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, **116**(7): 979-989.
- [19] AYRES N M, MCCLUNG A M, *et al.* Microsatellites and a single-nucleotide polymorphism differentiate apparent amylose classes in an extended pedigree of US rice germ plasm[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, **94**(6): 773-781.
- [20] DOBO M, AYRES N, WALKER G, *et al.* Polymorphism in the GBSS gene affects amylose content in US and European rice germplasm[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, **52**(3): 450-456.
- [21] TRAN N A, DAYGON V D, RESURRECCION A P, *et al.* A single nucleotide polymorphism in the Waxy gene explains a significant component of gel consistency[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, **123**(4): 519-525.
- [22] NAKAMURA Y. Towards a better understanding of the metabolic system for amylopectin biosynthesis in plants: rice endosperm as a model tissue[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, **43**(7): 718-725.
- [23] BALL S G, MORELL M K. From bacterial glycogen to starch: understanding the biogenesis of the plant starch granule[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, **54**(1): 207-233.
- [24] LLOYD J R, LANDSCHUTZE V, KOSSMANN J. Simultaneous antisense inhibition of two starch synthase isoforms in potato tuber leads to accumulation of grossly modified amylopectin[J]. *Biochemical Journal*, 1999, **338**(2): 515-521.
- [25] FUJITA N, YOSHIDA M, KONDO T, *et al.* Characterization of SSIII^a-deficient mutants of rice: the function of SSIII^a and pleiotropic effects by SSIII^a deficiency in the rice endosperm[J]. *Plant Physiology*, 2007, **144**(2): 2009-2023.
- [26] 向珣朝, 李季航, 等. ZmC4Ppc 基因水稻的标记辅助选择及其后代的产量性状分析[J]. 中国水稻科学, 2007, **21**(1): 25-30.
- XIANG X C, LI J H, *et al.* Marker 2 assisted selection of ZmC4Ppc transformed rice and their performance of yield components[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, **21**(1): 25-30.
- [27] CAI X L, LIU Q Q, *et al.* Development of a molecular marker for screening the rice cultivars with intermediate amylose content in *Oryza sativa* subsp. *indica*[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, **28**(2): 137-144.
- [28] TIAN Z X, YAN C J, QIAN Q, *et al.* Development of gene-tagged molecular markers for starch synthesis-related genes in rice[J]. *Science Bulletin*, 2010, **55**(33): 3 768-3 777.
- [29] CHEN M H, BERGMAN C, *et al.* Waxy gene haplotypes: associations with apparent amylose content and the effect by the environment in an international rice germplasm collection [J]. *Journal of Cereal Science*, 2008, **47**(3): 536-545
- [30] TAN Y F, LI J X, YU S B, *et al.* The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, **99**(3): 642-648.
- [31] WANG L Q, LIU W J, XU Y, *et al.* Genetic basis of 17 traits and viscosity parameters characterizing the eating and cooking quality of rice grain[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, **115**(4): 463-476
- [32] 包劲松. 应用 RVA 测定米粉淀粉成糊温度[J]. 中国水稻科学, 2007, **21**(5): 543-546
- BAO J S. Accurate measurement of pasting temperature of rice flour by a rapid visco-analyser[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, **21**(5): 543-546
- [33] UMEMOTO T, AOKI N. Single-nucleotide polymorphisms in rice starch synthase II^a that alter starch gelatinization and starch association of the enzyme[J]. *Functional Plant Biology*, 2005, **32**(9): 763-768.
- [34] DIAN W M, JIANG H W, WU P. Evolution and expression analysis of starch synthase III^a and IV in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**(412): 623-632.
- [35] LI Z, MOUILLE G, KOSAR-HASHEMI B, *et al.* The structure and expression of the wheat starch synthase III^a gene. Motifs in the expressed gene define the lineage of the starch synthase III^a gene family[J]. *Plant Physiology*, 2000, **123**(2): 613-624.
- [36] 柳发财. 利用近等基因系研究淀粉合成酶相关基因对稻米品质的影响[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2012.
- [37] 吴洪恺, 梁国华, 等. 水稻淀粉合成相关基因对稻米 RVA 谱特征的影响[J]. 作物学报, 2006, **11**(32): 1 597-1 603.
- WU H K, LIANG G H, *et al.* The effect of the starch-synthesizing genes on RVA profile characteristics in rice (*O. sativa*) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, **11**(32): 1 597-1 603.
- [38] 严长杰, 田 舜, 张正球, 等. 稻米淀粉 RVA 谱特征与品质性状相关性研究[J]. 中国农业科学, 2005, **39**(5): 865-871.
- YAN C J, TIAN S, ZHANG Z Q, *et al.* The source of genes related to rice grain starch synthesis among cultivated varieties and its contribution to quality[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, **39**(5): 865-871.

(编辑: 宋亚珍)