

文献综述

REVIEW

稻米外观品质的研究进展与分子改良策略

江良荣¹ 李义珍² 王侯聪³ 黄育民^{3*}

1 海南省农作物分子育种重点实验室, 三亚, 572025

2 海南省热带农业资源开发利用研究所, 三亚, 572025

3 厦门大学生命科学院, 厦门, 361005

* 通讯作者, zjhym@public.xm.fj.cn

摘要

本文综述了稻米外观品质(长、宽、长宽比和垩白)的经典遗传及分子遗传研究状况, 归纳列举了已定位的外观品质性状的 QTLs, 提出了稻米外观品质改良的分子策略。

关键词

水稻, 外观品质, 数量性状座位, 基因聚合, 分子标记辅助育种

Research Progresses on Appearance Quality of Rice Grain and Strategies for its Molecular Improvement

Jiang Liangrong¹ Li Yizhen² Wang Houcong³ Huang Yuming^{3*}

1 Hainan Provincial Key Laboratory of Crop Molecular Breeding, Sanya, 572025

2 Hainan Provincial Institute of Tropical Agricultural Resources, Sanya, 572025

3 School of Life Science, Xiamen University, Xiamen, 361005

* Corresponding author, zjhym@public.xm.fj.cn

ABSTRACT

This paper has reviewed the classical and molecular genetic research progresses of rice appearance quality, which including traits of grain length, grain width, length–width ratio and chalkiness, and compared the QTLs conferring these traits which was detected by deferent labs using deferent kind populations. The authors have put forward the molecular strategy for appearance quality improvement.

KEY WORDS

Rice (*Oryza sativa* L.), Appearance quality, Quantitative trait locus (QTL), Gene pyramiding, Molecular marker–assisted breeding

1 前言

中国是一个人多地少的国家,吃饱肚皮是人们长期以来奋斗的目标。水稻是大多数中国人的主食,无论政府管理者还是育种家们均十分注重其产量的提高,以致目前我国的稻米品质普遍较差。随着我国经济实力的不断增强、人民生活水平的逐步提高,人们对稻米品质的要求越来越高。尤其是我国加入WTO以来,粮油贸易进一步对外开放,国外优质稻米对国内稻米业造成很大的冲击,改良稻米品质已是一项十分迫切的任务。

稻米品质包括外观品质、加工品质、蒸煮食用品质和营养品质。外观品质是稻米品质中尤为重要指标,是稻米商品性优劣的直接体现,直接影响到人们的喜好。不仅如此,稻米的外观品质还与其它品质性状诸如蒸煮食用、加工等密切相关。因此,外观品质对稻米的商品价值有着十分重要的影响。

稻米的外观品质性状大都是数量性状,利用常规育种方法往往难以奏效;而利用分子标记辅助选择的育种方法能使稻米品质基因得到迅速繁育、优良品质基因快速聚合,从而大大提高了育种效率。

本文综述了国内外关于稻米外观品质在经典遗传与分子遗传学方面的研究进展,并提出了改良外观品质的分子策略。

2 外观品质的评价标准

稻米的外观品质,主要是指稻米的长度、宽度、长宽比、垩白和透明度等。

米长、米宽是指糙米的最大长度和最大宽度,一般测10粒糙米的总长和总宽再求平均值而得到。粒形就是长宽比,即米长与米宽的比值。目前人们比较认可的水稻品种粒形分类标准是国际水稻研究所根据糙米的粒长和粒形两个性状提出来的。根据粒长分为极长(>7.50mm)、长(6.61-7.50mm)、中(5.51-6.60mm)和短(<5.50mm)四类;根据粒形(长宽比)分为细(>3.1)、中(2.1-3.0)、中圆(1.1-2.0)和圆(<1.0)四类(Khush, G. S., 1979)。我国农业部标准(NY122-86)对优质米粒形的指标是:一级优质米的长为6.5-7.5mm,长宽比为3.0mm;二级优质米的长为5.5-6.5mm,长宽比为2.5-3.0mm(中

华人民共和国农业部,1986)。

垩白是稻米胚乳中不透明的部分。根据其发生部位不同,可分为腹白、心白和背白。通常认为垩白是由于稻米局部灌浆不充分,导致胚乳中的淀粉和蛋白质颗粒排列疏松充气而形成的(钟旭华,1995;程方民等,2000;蔺万煌,2001)。通常以垩白率、垩白大小和垩白度来表示。垩白率是在随机取的100粒整精米中,具垩白的粒数所占的比率,重复一次,取两次的平均值;垩白大小的测定立法是随机取垩白米粒10粒,在聚光灯平放,测定每粒垩白面积占整个米粒面积的百分比,然后求平均值,重复一遍,取两次的平均值;垩白度是样品中垩白总面积占样品总面积的百分比,即垩白率与垩白大小的乘积(中华人民共和国农业部,1988)。由于胚乳的充实是由背部到腹部由周边到中心逐步进行的,因而可以想象,背部与周缘的养分充实情况一般较好,而腹部与中心的情况较差(钟旭华,1995),这刚好与现实腹白最多、心白次之、而背白很少的情况相吻合。稻米的垩白不仅使外观品质差,而且由于垩白部位硬度低,在碾米时易碎,整精米率低蒸煮后饭粒裂纹多,饭粒蓬松中空,严重影响稻米的加工、蒸煮食味品质(赵式英,1982;谭震波等,1993;蔺万煌,2001)。我国农业部标准(NY122-86)对优质米垩白含量的指标是:一级优质米的垩白率和垩白大小都低于5%;二级优质米的垩白率和垩白大小都低于10%(中华人民共和国农业部,1986)。在《中华人民共和国农业部标准-米质测定方法》(NY147-88)中将垩白度分为5个级别:一级,垩白度<1%;二级,垩白度为1%-5%;三级,垩白度为6%-10%;四级,垩白度为10%-20%;五级,垩白度>20%(中华人民共和国农业部,1988)。

3 外观品质与其它品质的相关性

3.1 外观品质与加工品质的相关性

多数学者认为长宽比与糙米率、精米率、整精米率极显著负相关(石春海等,1997;武小金,1989;李欣等,1999),但在粒长、粒宽与加工品质的不同相关分析中却有不同结论。李欣等(1999)的研究表明糙米率与粒长和粒重呈显著正相关,与粒宽呈正相关,但未达到显著水平。李成荃等(1988)对南方稻区的38个杂交稻组合和

相应的三系的稻米品质的分析研究后发现糙米厚度、谷粒长宽比和千粒重对糙米率都表现为正向贡献,而谷粒长和宽则表现为负向贡献。武小金(1989)的研究则表明糙米率与粒长的正相关性达到极显著水平,与长宽比的负相关性也极为显著,与粒宽的相关性不显著。杨联松等(2001)利用安徽省农科院水稻所育成的17个品种(组合)对谷粒形状与稻米品质相关性进行研究,结果表明粒长、长宽比与加工品质均呈显著负相关,粒宽与加工品质呈显著或极显著正相关。至于垩白与加工品质,普遍认为,垩白与加工品质呈显著负相关。这可能是由于稻米垩白部位淀粉和蛋白质颗粒排列疏松,致使米粒不结实,在加工过程中稻米易断裂。

3.2 外观品质与蒸煮食用品质的相关性

通常认为外观品质与蒸煮食用品质有较为显著的相关性,但关系较为复杂,研究结果很不一致。Sood等(1986)利用94个香稻品种对稻米外观品质与蒸煮、营养品质相关性研究中发现,米长与碱消值呈显著正相关,相关系数为0.245;而粒宽与直链淀粉含量呈极显著负相关,相关系数为-0.323。Chauhan等(1995)在研究中也发现粒宽与直链淀粉含量呈极显著负相关,同时表明其与碱消值也呈极显著负相关。王建林等(1992)配置了18个籼粳杂交组合分析了稻米外观品质和蒸煮品质的相关关系,结果显示粒长与直链淀粉含量呈显著正相关($r=0.3858^*$),粒形与之也呈极显著正相关($r=0.4051^{**}$)。杨联松等(2001)研究中发现粒长、长宽比与碱消值显著负相关;粒宽与碱消值、直链淀粉含量呈显著正相关。Chen等(1997)、陈能等(1997)的研究都表明籼稻食味与粒长、长宽比呈极显著正相关。稻米的垩白也与蒸煮食味品质之间存在显著、极显著水平的相关性(Somrith et al., 1979)。刘宜柏等(1989)研究显示,垩白指数与食味品质的相关性不明显,而与糊化温度却呈显著负相关。程方民等(2002)选用5个米质水平不同的早籼稻品种对垩白部位淀粉的蒸煮食味品质特征进行研究,发现淀粉的糊化起始温度、糊化峰值温度和糊化终结温度,在垩白米样中均比非垩白米样高,差异达到显著或极显著水平。这表明垩白的存在对淀粉的糊化过程具有抑制作用,这可能就是我国广东潮汕地区喜欢用这类有垩白的稻米煮

稀饭的原因。

3.3 外观米质与营养品质的相关性

关于外观米质和营养品质的相关性的报道不。Hussain等(1987)研究表明米宽、长宽比与蛋白质含量呈极显著负相关,相关系数分别为-0.881和-0.344。石春海等(1994)的研究显示粒长与蛋白质含量、赖氨酸含量的表现协方差和遗传协方差均达显著水平,呈显著负相关。杨联松等(2001)的研究中却显示粒长、长宽比与蛋白质含量的正相关性不显著;而粒宽、千粒重与蛋白质含量的负相关性也不显著。

4 稻米外观品质经典遗传学的研究进展

4.1 稻米长度、宽度和长宽比

多年来,多数学者的研究认为,米长、米宽和粒形属于数量性状,受多基因控制,受母体基因型控制,以加性效应为主(莫惠东等,1993;陈建国等,1998;李欣等,1999)。也有少数研究报告不同的观点。

Mckenzie等(1983)、Takite(1989)和石春海等(1995)研究表明,水稻粒形在 F_1 代表现为中亲值,在 F_2 代表现为连续的正态分布,说明粒长为多基因控制的数量性状。芮重庆等(1983)用6个早中籼品种和10个亲本的完全双列杂交及其部分杂交组合的 F_2 和 F_3 群体,研究粒形的遗传特性,结果发现粒长的遗传以加性效应为主同时存在正向部分显性,可能存在细胞质与细胞核间的互作效应,其狭义遗传率高达95.3%。石春海等(1994)研究表明粒长以加性效为主,加性效应值比率为50.6%—98.4%。

粒宽是由多基因控制的,这一观点目前较为一致(Chang et al., 1980;熊振民等,1982;石春海等,1995)。但有些品种则受单基因或主效基因控制,显性方向也不尽相同,因组合而异,有时窄粒对宽粒部分显性,有时则相反。芮重庆等(1983)认为粒宽的加性效应明显,可能不存在上位效应,其狭义遗传率高达94.5%。石春海等(1994)测得其加性效应值比率达64.8%—97.8%,认为粒宽以加性效为主。

长宽比的遗传受粒长和粒宽的影响,以加性

效应为主(石春海等, 1994)。徐辰武等(1996)、李欣等(2000)研究认为粒长、粒宽和粒形的遗传表达受母体基因型控制, 符合加性显性模型, 但以母体加性效应为主, 不存在细胞质效应。廖伏明等(2000)用7个不育系和9个恢复系为材料, 采用NC II 交配设计研究米质性状的配合力和遗传力时, 发现整精米长和长宽比性状以加性效应占主导地位。林建荣等(2001)利用4个细胞质来源不同的粳型不育系和9个外观品质差异较大的粳型恢复系配成不完全双列杂交(4×9), 进行外观品质的遗传效应研究发现糙米长、糙米长宽比的母体遗传方差分别占遗传总方差的69.54%、62.74%, 这两性状主要受母体遗传效应的控制, 同时还受到种子直接遗传效应的影响, 粒形性状还兼有细胞质遗传效应。

4.2 垩白

尽管稻米的垩白受环境条件的影响较大, 特别是灌浆期的温度, 但垩白的遗传效应还是更为主要的, 品种间存在明显的差异(程方民等, 1996, 2000; 陈能等, 2001)。如广陆矮4号在任何环境条件下都有垩白, 而IR22则总是没有垩白。对于稻米垩白的遗传表达, 目前较为统一的观点是主要受二倍体母体基因型控制及细胞质效应的影响(Kuo et al., 1986; 杨仁崔等, 1986; 陈建国等, 1998)。垩白为数量性状, 受多基因控制, 以加性效应为主(廖伏明等, 2000; 夏加发等, 2001, 金正勋等, 2000)。无垩白对有大垩白, 小垩白对大垩白为显性或部分显性(Kuo et al., 1986; 杨仁崔等, 1986; 黎杰强等, 2000)。尽管如此, 关于垩白遗传效应还是有较多不同的观点。杨仁崔等(1986)以多垩白的不育系和少垩白的恢复系配置杂交稻, 观察垩白在F₂群体中的分离情况, 推测出垩白是受两对主效基因控制的遗传模式; 郭二男等(1983)的研究表明, 腹白是由微效多基因控制的, 并存在部分显性作用, 而不是由一对基因控制。陈秉发等(2000)利用5个亲本配成3个杂交组合(大垩白×无垩白或小垩白)来研究稻米垩白遗传效应, 结果表明垩白遗传呈胚乳直感现象, 有两个组合表现加性效应, 显性效应也起到较大的作用。黎杰强(2000)分析了8个籼稻正反交组合后代的稻米垩白分离情况, 认为垩白性状主要受胚乳基因型控制, 并存在细胞质效应。林建荣等(2001)研究显示, 垩

白率、垩白度主要由种子直接遗传效应调控, 两者的种子直接遗传方差分别占遗传总方差的62.97%和57.52%, 同时也具有较大的母体遗传效应。

4.3 外观品质性状间的相关性

对粒形的研究表明, 粒长、长宽比与粒宽的负相关水平均达到极显著水平(Reddy et al., 1979; Sood et al., 1986; 刘宜柏等, 1989)。对于粒形与垩白的相关性的观点, 说法也较为一致。泷田正(1990)、Takita(1989)认为粒宽与腹白和心白率呈高度正相关。李欣等(1999)、李成荃等(1988)、刘宜柏等(1989)的研究表明, 粒宽与垩白面积(垩白大小、垩白指数)呈极显著正相关, 而长宽比则与之呈极显著负相关。

5 稻米外观品质的分子遗传学研究进展

5.1 稻米外观品质性状的分子定位

现代分子生物学的迅速发展, 为稻米品质的分子遗传机理的深入研究提供新的思路和新的方法。利用分子标记技术进行数量性状座位的定位已成为分子育种中极为热门的课题。在短短的四、五年里单就水稻外观品质的标记定位报道已有十多篇论文(林鸿宣等, 1995; Huang et al., 1997; Redoña et al., 1998; 何平等, 1998; He et al., 1999; Tan et al., 2000; 徐建龙等, 2002; 曾大力等, 2002)。

研究工作者利用各种遗传群体、各种类型的分子标记定位出许多外观品质性状的基因座位(表1-7)。从表1-7可知, 已定位出的与粒(谷、米)长相关的基因座位有38座(位)次, 与粒(谷、米)宽相关的基因座位有33座(位)次, 与粒(谷、米)形相关的基因座位有22座(位)次, 垩白(垩白率、垩白大小、垩白度、腹白和心白)相关的基因座位有23座(位)次。其中有不少是重复的标记区间, 若将这些标记区间在公共图谱上进行对比, 更会发现许多标记座位其实是处在相同座位上, 有些则是部分重叠或是紧密相邻。

控制粒长的标记座位总共有38座(位)次, 分别来自林鸿宣等(1995)的两个群体各5个、

Huang 等 (1997) 的 4 个、Redoña 等的 7 个、徐建龙等 (2002) 的 8 个和 Tan 等 (2000) 两个群体分别 5 个和 4 个 (包括谷长和米长), 平均每个作图群体获得 4.2 个标记座位。除 Tan 等 (2000) 定位分析得到的 RG393–C1087 标记区间的贡献率较高 (40.7%–63.8%) 外, 其它标记区间的贡献率都比较小 (2.9%–23.3%), 这与粒长是数量性状的说法较为一致。作者运用公共图谱 (Cho et al., 1998; Temnykh et al., 2000) 将表 1–6 中粒长性状的基因座位进行对比分析发现, 30 个标记区间分布在 1、2、3、4、6、7、8、10、11 号染色体上的 22 个位点。其中 Tan 等 (2000) 得到的 3 号染色体上的 RG393–C1087 区间在两个群体中同时出现, 并且同时控制谷长和米长, 贡献率达 40.7%–63.8%。Redoña 等 (1998) 检测到的标记区间 RZ452–RZ284 也处在这一位点上, 贡献率为 20.9%。林鸿宣等 (1995) 在 10 号染色体上检测到的区间 RG241–RG561 (Var= 12.8) 与 Huang 等 (1997) 检测到的区间 G2155–RG134 (Var= 17.9) 实际上也是同一位点。徐建龙等 (2002) 获得 8 个粒长的基因座位, 座位数较多, 但贡献率较低, 最高的只有 15.31%, 最低的仅为 3.61% (表 7)。

控制粒宽的标记总共有 33 个, 平均每个作图群体定位上了 3.7 个座位。表 1–6 的 27 个标记区间分布在 1、2、3、5、6、7、8、10、11 号染色体上的 19 个位点。与粒长的情况相似, Tan 等 (2000) 在两个群体中同时在 5 号染色体上检测到了控制谷长和米长的 RG360–G734a 座位, 贡献率为 41.6%–55.2%。林鸿宣等 (1995) 在两个群体中也同时在这一区间内检测到这一位点, 贡献率为 19.7% 和 21.1%。而林鸿宣等 (1995) 检测到的 RG650–RG4 和 Redoña 等 (1998) 得到的 RG711–RG650 则紧密相连, 这种现象在其它性状的 QTL 分析中也经常出现, 推测这两个位点很可能就是同一个基因座位, 由于亲本、作图群体和图谱的不同而造成定位结果的差异。徐建龙等 (2002) 的粒形的 QTL 分析中获得粒宽的基因座位 7 个, 分别分布在 1、2、4、5、7 染色体上, 贡献率在 2.81–12.87% (见表 7)。

粒形的标记座位总共有 22 个 (贡献率在 5.1% 与 37.8% 之间), 平均每个作图群体有 3.1 个座位。除表 7 的标记区间外, 其它 15 个标记座位分布在 2、3、4、5、6、7 号染色体上的 8 个位

点。Redoña 等 (1998) 和 Tan 等 (2000) 在 5 号染色体上检测到了一个相同位点, 标记区间分别是 RZ403–RZ452 (Var= 21.4%) 和 RZ403–R19 (Var= 36.4%)。Tan 等 (2000) 检测到的基因座位也是分别控制粒长和粒宽的座位, 这种现象在其他人的研究中也较常见 (Redoña et al., 1998; 徐建龙等, 2002)。

控制垩白的标记座位总共有 23 个, 这 23 个座位除了 Tan 等 (2000) 定位在 5 号染色体上垩白率和腹白的共同座位 RG360–C734a 的贡献率很大外 (分别为 70.3%、87.2%), 其它座位的贡献率都不是很大, 分布在 4.9% 到 21.9% 之间。应用公共图谱对各座位进行整合分析发现, 这 23 个座位区间共分布在 9 条染色体上的共 12 个座位。不同的图谱和不同的作图群体, 定位的座位几乎都不同。而利用同图谱、具相同亲本的作图群体进行 QTL 分析时, 相关的性状一般都能得到不少公共的座位。例如, Tan 等 (2000) 应用珍汕 97×明恢 63 的 F₂ 和 RIL 两群体进行垩白率、腹白、心白的 QTL 分析时发现, 5 号染色体上的 RG360–C734a 区间是三性状共同座位, 而且贡献率都比较大, 分别为 70.3%、87.2% 和 11.6%; 曾大力等 (2002) 利用窄叶青 8 号×京系 17 的 DH 群体对横切面、侧面和腹面垩白大小的 QTL 分析时显示, 这三个性状指标得到的基因座位几乎一样, 贡献率也差别不大。但是, 我们也发现, 应用相同的定位图谱和定位群体分析垩白性状的不同统计指标, 也有结果完全不同的情况。何平等 (1998)、He 等 (1999) 和曾大力等 (2002) 利用的图谱和作图群体都一样, 不同的是何平等 (1998)、He 等 (1999) 是对垩白率、垩白大小和垩白率进行定位, 而曾大力等 (2002) 却是分析横切面、侧面和腹面的垩白大小的 QTL, 最终两者定位结果没有一个座位是相同的。

5.2 稻米外观品质的分子遗传分析

对稻米外观品质进行分子遗传分析的报道并不多, 不过在基因座位的定位过程中, 稻米外观品质性状的基因座位的遗传效应将被逐渐阐明。林鸿宣等 (1995) 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形 QTLs 时, 在 2 个作图群体中分别定位到 3 个 (wg5、wg7、tg5) 和 2 个 (wg2、wg5) 主效基因, 同时还检测到数目更多的微效基因。由于微效基因的影响, 主效基因的分布没有明显的主峰

表1 林鸿宣等 (1995) 应用 RFLP 图谱定位籼稻粒形 QTL

Table 1 QTL analysis for the length, width and shape of rice grains based on a RFLP rice map by Lin et al. (1995)

作图群体 Population	性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
特三矮 2 号 × CB1128 F ₂ F ₂ of AST2 × CB1128	粒长 Grain length	1	RZ649- RG374	2.85	11.9	- 0.26
		1	RG173- RG532	2.85	10.4	0.26
		7	RG146- RG650	3.01	10.2	0.22
		8	RG108- RZ562	2.17	6.3	- 0.12
		10	RG241- RG561	2.47	10.4	- 0.24
	粒宽 Grain width	1	RG381- RZ649	2.31	6.8	0.09
		3	RG348- RG409A	2.89	9.7	- 0.09
		5	RG9- RG182	6.19	19.7	- 0.14
		7	RG650- RG4	11.00	32.5	- 0.17
		外引 2 号 × CB1128 F ₂ F ₂ of WY2 × CB1128	粒长 Grain length	2	RG171- RG437	4.33
3	RG166- RG722			3.73	13.0	- 0.17
6	RG213- RG138			2.70	8.1	0.27
7	RG404B- RG650			3.14	13.8	0.33
10	RG241- RG561		5.01	12.8	- 0.32	
粒宽 Grain width	1		RG173- RG532	2.26	6.6	- 0.10
	2		RG437- RG509	6.99	21.9	- 0.17
	5	RG9- RG182	7.34	21.1	- 0.17	
		6	RG138- RG64	2.43	8.9	- 0.11
		7	RG404B- RG650	4.81	12.4	- 0.13

表2 Huang et al. (1997) 利用 IR64 × Azucena 的 DH 群体定位粒形 QTL

Table 2 QTL detected for rice grains shapes analyzed using DH population from IR64 × Azucena by Huang et al. (1997)

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
粒长 Grain length	1	RZ730- RZ801	6.20	23.3	0.4013
	3	RZ519- RZ448	4.17	13.4	- 0.2776
	3	RZ337A- CDO337	6.20	19.2	- 0.3272
	10	G2155- RG134	5.68	17.9	- 0.3246
粒宽 Grain width	1	RG810- RG331	3.94	13.1	0.0731
	2	RZ318- RZ58	3.04	13.5	0.0809
	3	CDO87- Pgi- 1	3.12	10.6	0.0661
	10	RG134- RZ500	3.06	10.1	- 0.0650
	11	RZ536- G186	3.41	11.4	0.0686
长宽比 L/W	2	RG157- RZ318	4.25	16.1	- 0.1319
	3	RZ519- Pgi- 1	4.01	14.9	- 0.1243
	3	RG179- CDO337	5.03	17.2	- 0.1276

表3 Redoña et al (1998) 利用 Labelle× Black Gora 的 F₂ 群体定位粒形的 QTL

Table 3 QTL detected for rice grains shapes analyzed using F₂ population from Labelle× Black Gora by Redoña et al. (1998)

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
粒长 Grain length	2	CDO1091- RG520	3.42	8.0	- 0.18
	3	CDO457- RZ142	4.63	10.4	0.44
	3	RZ452- RZ284	9.95	20.9	- 0.29
	4	RZ656- RG449	5.71	12.7	0.14
	4	RG476- RG620	3.77	8.6	0.20
	7	RG711- RG650	8.00	17.2	- 0.23
	10	RZ625- RZZ337	3.66	8.4	- 0.22
粒宽 Grain width	2	RG139- CDO686	4.01	9.1	- 0.08
	3	RZ448- RZ403	3.50	7.9	0.08
	7	RG711- RG650	10.54	22.0	0.13
	8	RZ143- RG333	3.24	7.5	- 0.08
粒形 Grain shape	3	RZ403- RZ452	10.19	21.4	- 0.18
	4	RZ656- RG449	4.84	10.9	0.05
	7	RG711- RG650	12.89	26.2	- 0.21

而近似正态分布。因而他认为粒形性状应为质量-数量性状。Tan 等 (2000) 的研究也显示粒长、粒宽通常是由 1 个主基因座位和 1-2 个微效基因座位所控制。然而, He 等 (1999) 在应用 ZYQ8 × JX17 的 DH 群体进行垩白率和垩白大小的 QTL 分析后认为, 垩白是由具加性效应的微效基因控制的。在对表 1-7 的对比中我们发现, 定位出来的不少座位, 同时控制着多个性状, 这种现象在同一作图群体内表现得较为突出。利用珍汕 97 和明恢 63 的 F₂ 和 RILs 群体分析了粒形与垩白的 QTLs, 结果发现 5 号染色体的 R360- C734a 区间是粒宽、长宽比和垩白率的共同基因座位, 贡献率分别为 ≥41.6%、≥30.0% 和 ≥70.3%。在不同的作图群体之间也有类似的现象。如 7 号染色体上的 RG404a- RG650 区间 (Var= 13.8%), 是林鸿宣等 (1995) 定位出来的粒长的基因座位, 而其定位的粒宽的标记座位 RG404- RG650 (Var= 12.4%) 和 Tan 等分析得到的控制腹白的区间 RG1245- R1789 (Var= 9.5%) 也落在这一区间内。这很可能是一个多效基因座位, 即“一因多

效” (Tan et al., 2000), 也有可能这几个座位是紧密连锁在一起的。

6 稻米外观品质改良的分子策略

6.1 外观品质优良基因聚合育种的可能性

在本文中, 我们基本可以了解到粒长、长宽比与粒宽呈极显著负相关; 粒宽与腹白率、心白率和垩白面积呈高度正相关, 而长宽比则与之呈极显著负相关。因而从经典遗传学角度看, 实现水稻外观品质优良基因的聚合是可能的。在分子研究方面也有一些相关的报道。He 等 (1999) 发现产量与米质 QTLs 间并没明显的连锁关系, 对丰产与优质性状的聚合育种是可能的。Tan 等 (2000) 分析表明粒长与垩白的主效基因在不同的染色体上, 可分别进行调控, 同时也表明垩白率与粒宽呈正相关, 减小粒宽的同时, 垩白率也减少了。徐建龙等 (2002) 研究显示大多数的粒长和粒宽的 QTL 定位在染色体上的不同区域, 这两个性状的遗传是相对独立的, 因而增加粒长减小

表4 Tan et al. (2000) 利用珍汕 97× 明恢 63 的 F₂ 和 RIL 群体定位稻谷 (米) 外观品质 QTLTable 4 QTL detected for appearance quality traits of rice grains analyzed using F₂ and RIL population from ZS97× Mh63 by Tan et al. (2000)

群体 Population	性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
F _{2,3} 群体 F _{2,3} Population	谷长 Grain length	2	R1843- RMD1	3.1	6.5	- 0.18
		3	RG393- C1087	41.0	63.8	- 0.57
		7	C1023- R1440	3.9	15.4	- 0.27
	米长 Grain length	3	RG393- C1087	32.7	59.0	- 0.42
		7	RG128- C1023	2.7	5.1	- 0.08
	谷宽 Grain width	1	C161- R753	3.8	13.7	0.02
		5	RG360- C734a	20.6	55.2	0.18
		6	RG424- C962	2.6	10.4	- 0.09
	米宽 Grain width	1	C161- R753	4.1	15.2	0.04
		5	RG360- C734a	19.9	52.3	0.16
	谷长宽比 L/W	3	RZ403- R19	21.0	36.4	- 0.24
		5	RG360- C734a	11.3	37.8	- 0.22
米长宽比 L/W	3	C1087- RZ403	12.8	29.4	- 0.18	
	5	RG360- C734a	9.9	31.3	- 0.17	
垩白率 Chalkiness	1	C161- R753	2.6	8.9	1.97	
	5	RG360- C734a	29.3	70.3	30.91	
	5	RG528- C1447	5.8	11.3	13.74	
	6	R1952- C226	2.5	5.0	8.24	
	10	R2625- C223	2.5	4.9	8.57	
RIL 群体 RIL population	谷长 Grain length	3	RG393- C1087	33.8	57.6	- 0.88
		11	G44- G257	3.1	7.2	- 0.34
	米长 Grain length	3	RG393- C1087	19.8	40.7	- 0.55
		6	Wx- R1952	4.0	8.0	0.24
	谷宽 Grain width	5	RG360- C734a	16.5	44.0	0.31
		6	RZ667- RG424	2.5	4.6	- 0.12
	米宽 Grain width	5	RG360- C734a	15.3	41.6	0.22
		8	C347- R727	2.5	4.9	0.08
	谷长宽比 L/W	3	RG393- C1087	11.7	25.4	- 0.32
		5	RG360- C734a	11.5	33.3	- 0.37
	米长宽比 L/W	3	RG393- C1087	9.6	21.8	- 0.25
		5	RG360- C734a	10.2	30.0	- 0.30
腹白 White belly	6	R1952- C226	2.4	5.1	0.12	
	5	RG360- C734a	35.2	87.2	72.9	
心白 White core	7	R1245- R1789	2.7	9.5	24.5	
	5	RG360- C734a	4.5	11.6	- 12.2	
		6	Wx- R1952	4.0	7.5	9.8

表5 何平等 (1998)、He et al (1999) 利用窄叶青8号×京系17的DH群体定位的垩白的QTL

Table 5 QTL detected for chalkiness of grain rice analyzed using DH population from ZYQ8×JX17 by He et al (1998, 1999)

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
垩白率 ratio of chalkiness	8	G187- RZ66	3.67	21.9	- 29.45
	12	CT462- RZ574	2.15	10.0	- 20.14
垩白大小 size of chalkiness	3	CT211a- G1318	2.19	8.8	7.08
	3	CT211a- G1318	2.48	9.9	5.89
垩白度	8	G187- RZ66	2.22	11.9	- 6.48

表6 曾大力 (2002) 等利用窄叶青8号×京系17的DH群体定位的三个层面垩白大小的基因座位

Table 6 Performance of the chalkiness size in three sections based on DH population from ZYQ8×JX17 by Ceng et al (2002)

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
横切面 Transverse section	8	RZ617- G2132	3.23	14.7	- 10.83
	11	AT42b- RG98	2.61	13.1	9.88
	12	CT462- RG574	3.37	18.6	11.80
侧面 Flank section	8	RZ617- G2132	2.93	14.3	14.21
	11	AT42b- RG98	3.00	14.9	14.10
	12	CT462- RG574	2.47	13.1	18.31
腹面 Belly Section	8	GA376- CT195	2.56	11.1	- 9.58
	11	RZ638- RG304	3.24	20.5	12.85
	12	CT462- RG574	2.83	16.2	11.32

表7 徐建龙等 (2002) 等利用Lemont×特青的RIL群体定位粒形QTL

Table 7 QTL detected for rice grains shapes analyzed using RIL population from Lemont×Teqin by Xu et al (2002)

性状 Trait	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	贡献率 % Var	加性效应值 Additive effect
粒长 Grain length	1	RD1.5- RM129	8.28	7.9	2.06
	1	RZ14- RG236	3.61	2.9	1.23
	2	C624x- RM263	5.83	6.0	1.79
	3	RD3.5- RD3.7	15.31	17.3	3.04
	5	RM163- RM161	8.79	9.0	- 2.19
	7	RD7.10- RD7.11	9.47	13.9	2.72
	10	RG752- RG1094f	5.34	4.9	- 1.62
	12	RM235- RM17	5.32	4.0	1.48
粒宽 Grain width	1	C131- RZ288	2.81	1.7	- 0.34
	1	RD1.5- RM129	5.75	4.7	0.55
	2	C624x- RM263	5.83	4.8	0.57
	4	G271- RM252	7.07	6.1	- 0.63
	5	Y1049- R569a	12.87	17.6	- 1.07
粒型 Grain shape	7	RD7.10- RD7.11	10.93	14.8	- 0.99
	1	C131- RZ288	4.97	6.3	0.08
	1	RD1.5- RM129	9.28	11.7	2.06
	3	RD3.5- RD3.7	6.54	8.2	0.11
	4	G271- RM252	8.57	8.6	0.11
	5	RM163- RM161	3.43	4.3	- 0.05
	5	Y1049- R569a	6.39	7.3	0.09
7	RD7.10- RD7.11	9.47	13.9	2.72	

粒宽也是可以实现的。综上所述, 培育粒形细长, 无垩白, 又高产的水稻品种从理论上讲是可能的。但是要实现外观品质优良基因的聚合、培育高产品种仍然不是一件容易的事情。外观品质性状正常是多基因控制的, 即使个别性状的基因座位贡献率较大, 但从性状分离的情况看, 仍然是数量性状的遗传模式。因此, 常规选择方法往往会顾此失彼, 无法将多个优良基因聚合在一起。利用分子选择的手段, 可望解决这一问题。

6.2 分子标记辅助选择

在传统的回交育种的过程中, 应用分子手段对目标性状的基因及改良对象的遗传背景进行选择, 从而快速实现优良性状的聚合及快速转移(方宣钧等, 2002)。当然, 在常规回交育种中, 要进行分子选择, 首先要获得与目标基因紧密连锁的分子标记。获得分子标记的途径可通过一个 F_2 群体进行筛选, 如为改良稻米的外观品质, 在选择亲本时供体亲本和受体亲本的粒形差异应比较大, 同时供体亲本的垩白率最好是 0, 受体亲本有较高的垩白率。建立的 F_2 群体的大小一般应在 200 株以上, 当然理论上讲, 群体越大越好。得到分离群体后, 根据分离体分组混合分析法(Michelmoré et al., 1991), 把 F_2 群体中外观品质性状表现为极端的单株分成对应的 2 组, 然后将其 DNA (一般 10 株左右) 混合形成一对基因池(Chantret et al., 2000)。如以垩白为例, 将垩白率为 100% 的 10 个单株的 DNA 混合在一起, 形成一个基因池, 将垩白率为 0 的 10 个单株的 DNA 混合在一起, 形成另一基因池, 用这对基因池来筛选标记, 在分离群体中进一步验证, 应用 Mapmaker/Exp3.0 作局部的分子遗传图谱(Lander and Green, 1987), 随后利用 Mapmaker/QTL1.1 进行垩白率的 QTL 分析(Paterson et al., 1988), 从而得到垩白的基因座位的分子标记。获得的标记可以用 BC_1S_2 来验证。一般来说从两个不同的群体同时检测到的座位是比较可信的。分子标记与目标基因座位的遗传距离最好在 5cM 以内。

背景选择标记的获得要比较容易, 具体方法可以是: 用亲本筛选标记, 选出具多态均匀分布在水稻基因组上且不落在目标基因座位区间内的标记。从理论上说选择标记越多越好, 本作者认为每个标记距离在 10cM 以内为佳。目前 SSR 标记被广泛地用作背景选择标记。

6.3 分子标记辅助育种路线

在进行分子育种过程中时, 要非常注意以下三个问题:

首先关键一步是亲本的选配。亲本的选配要根据育种的目标和育种的程序进行选择。综合两方面因素, 一般认为亲本的选配要注意下面几个因素(闵绍楷等, 1996; 方宣钧等, 2001)。第一, 双亲优点多, 优点突出, 优缺点互补。双亲优点多, 且能互补, 后代中选择优点多, 选择率与高, 有利用优良基因的聚合。在改良米质时就要注意优质与高产相结合。受体亲本的丰产性要好, 而供体亲本的优良品质性状要突出, 如垩白率为 0, 粒形为细长形。第二, 双亲配合力高, 后代可育性好。配体力好, 基因累加效应大; 而若配合力不好, 可育性低, 染色体的联会和重组受到抑制, 导致重组率低, 出现严重的偏分离, 不利于基因的聚合, 同时也影响构建的分子图谱和 QTL 分析的可信度。第三, 亲本差异大, DNA 多态性高。亲本差异大, 将会有更为广阔的供选择的遗传背景、更大的分离群体, 并且 DNA 多态性丰富, 有利于遗传图谱的构建。第四, 亲本染色体应较为稳定。若双亲之间染色体存在相互易位、染色体缺失等问题, 同样会影响分子遗传图谱的构建和 QTL 分析的可信度。

其次是目标基因的可信度。目标基因的获得是分子标记辅助育种中的一个非常核心的问题。标记的准确与否, 直接影响到分子选择的成败。因而在对垩白率、粒长、粒宽和长宽比进行 QTL 分析时, 要搞清其每个座位的贡献率, 正负效应来自哪个亲本。同时, 要用相同亲本组合的多个不同群体(如 F_2 、 BC_1S_2 、DH、RIL) 进行验证。

最后的育种群体大小。分子标记辅助选择育种策略是灵活机动的, 在何时何种世代进行分子选择也是不固定的。若能在 F_2 或更高代中找到具纯合目标性状的杂种后代用于回交, 也许效果会更好。若直接用 F_1 进行回交, 作者认为用于回交的株数应较多, 第一代回交种子应多点, 这样在分子水平上才有充分的选择空间。用于背景选择的引物也应有一定的数量, 这样更有利于避免供体亲本的不利基因残留在回交后代的基因组中(方宣钧等, 2001)。

7 结束语

目前, 稻米外观品质基因座位的标记绝大部分是 RFLP 标记。但是, RFLP 标记的探针要进行同位素标记或 Southern 杂交, 这个过程是个较为危险和复杂的过程, 对实验室及实验者的要求较高, 一般的实验室是难以满足这种要求。SSR (Simple Sequence Repeat, 简单重复序列) 标记又称微卫星 (Microsatellite) 标记、简单序列长度多态性 (Simple sequence length polymorphism) 标记, 是基于 PCR (polymerase chain reaction) 技术的 DNA 分子标记技术。其重复性好、稳定程度高、多态性丰富, DNA 用量少, 结果分析容易, 对实验条件要求低 (只要有 PCR 仪、电泳仪及其它的一些常规仪器更可完成) 等优点, 已被广泛用于品种鉴定、遗传多样性分析、遗传作图等研究 (钱前, 1996; 李进波, 2003; Temnykh, 2000)。所以, 目前在寻找目标基因的标记时, 最好尽可能使用 SSR 标记。

水稻外观品质的遗传方式是比较复杂, 许多研究都显示出不同的结论。随着分子生物学的发展, 分子标记技术已逐步应用于水稻遗传育种的研究中, 借助分子生物学手段研究水稻外观品质也是必然的趋势。从 DNA 水平上去研究外观品质的遗传, 从而抓住改良机理本质的东西, 研究结论将更为准确。

分子选择是对常规育种的一次深刻的革命, 也是现在和将来种质改良与创新的必要手段。不过, 不要以为有了分子手段, 就可抛弃一切常规的方法。其实分子育种是在传统育种方法的基础上建立起来的, 而分子育种更应注重材料平台的建立, 表型数据的获得与分析。随着分子标记技术的进一步发展, 分子标记辅助育种技术的研究将进一步深入, 分子选择策略将进一步完善, 作物的品质改良、种质创新将进入一个全新的时代。

致谢

本研究由国家 863 项目 (2002AA211091) 及 (2001AA211091) 资助。感谢方宣钧博士对本论文的详尽审阅并提出宝贵意见

参考文献

Chang T. T., and Li C. C., Genetics Breeding. In: *Luh rice*

- production and utilization, AVI press, 1980, 87- 127
- Chantret N., Sourdil P., Röder M., Tavaud M., Bernard M. and Doussinault G., Location and mapping of the powdery mildew resistance gene *MIRE* and detection of a resistance QTL by bulked segregant analysis (BSA) with microsatellites in wheat, *Theor. Appl. Genet.*, 2000, 100, 1217- 1224
- Chauhan J. S., Chauhan V. S., and Lodh S. B., Comparative analysis of variability and correlations between quality components in traditional rainfed upland and lowland rice, *Indian J. Genet., Plant Breed.*, 1995, 55 (1), 6- 12
- Chen N., Z. W. Zhu, Zhang B. P., and Zheng Y. C., Relationship between the eating quality and the physicochemical properties of high grain quality rice in China, *Chinese Rice Research Newsletter*, 1997, 5 (1), 7- 8
- Cho Y. G., McCouch S. R., Kuoper M., Kang M. R., Pot J., Groenen J. T. M. and Eun M. Y., Integrated map of AFLP, SSLP and RFLP markers using a recombinant inbred population of rice (*Oryza sativa* L.), *Theor Appl Genet.*, 1998, 97, 370- 380
- He P., Li S. G., Qian Q., Ma Y. Q., Li J. Z., Wang W. M., Chen Y., and Zhu L. H., Genetic analysis of rice grain quality, *Theor. Appl. Genet.*, 1999, 98, 502- 508
- Huang N., Parco A., Mew T., Magpantay G., McCouch S., Guiderdoni E., Xu J., Subudhi P., Angeles E. R. and Khush G. S., RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population, *Molecular Breeding*, 1997, 3, 105- 113
- Hussain A. A., Maurya D. M., and Vaish C. P., Study on quality status of indigenous upland rice (*Oryza sativa*), *Indian J. Genet.*, 1987, 47 (2), 145- 152
- Khush G. S., Paule C. M., and Delacruz N. M., Rice grain quality evaluation and improvement at IRRI, *Chemical Aspects of Rice Grain Quality*, IRRI, 1979, 21- 32
- Kou Y. C., and Liu C., Inheritance of chalkiness of rice endosperm, *Journal of Agricultural Research of China*, 1986, 35 (2), 129- 138
- Lander E., and Green P., Construction of multilocus genetic maps in humans, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1987, 84, 2363- 2367
- Mckenzie K. S. and Rutger J. N., Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score and grain dimensions, rice, *Crop Sci.*, 1983, 23 (2), 306- 313
- Michelmore R. W., Paranand I., and Kessali R. V., Identification of markers linked to disease resistance gene by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions using segregating popula-

- tions, Proc. Natl Acad. Sci. USA, 1991, 8, 9829- 9832
- Paterson A., Lander E., Lincoln S., Hewitt J., Peterson S., and Tanksley S., Resolution of quantitative traits into Mendelian factors using a complete RFLP linkage map, Nature, 1988, 335, 721- 726
- Reddy G. M., and Sarala A. K., Study on the amylose content and gelatinization temperature in certain local cultivars and induced grain shape mutants in rice, Euphytica, 1979, 28, 665- 674
- Redoña E. D., and Mackill D. J., Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics, Theor. Appl. Genet., 1998, 96, 957- 963
- Somrith B., Chang T. T., and Jackson B. R., Genetics analysis of traits related to grain characteristics and quality in two crosses of rice, IRRI Research Paper Series, 1979, (35), 1- 14
- Sood B. C., and Siddiq E. A., Possible physico- chemical attributes of kernel influencing kernel elongation in rice, Indian J. Genet, 1986, 46 (3), 456- 460
- Takite T., Breeding for grain shape in rice, Agri. Sci., 1989, 44 (6), 39- 42
- Tan Y. F., Xing Y. Z., Li J. X., Yu S. B., Xu C. G., and Zhang Q., Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou63, an elite rice hybrid, Theor. Appl. Genet., 2000, 101, 823- 829
- Temnykh S., Park W. D., Ayres N., Cartinhour S., Hauch N., Lipovich L., Cho Y. G., Ishii T., and McCouch S. R., Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.), Theor. Appl. Genet., 2000, 100, 697- 712
- 陈秉发, 陈建民, 黄荣裕, 谢旺有, 稻米垩白遗传及无垩白稻谷单粒筛选技术初探, 福建农业学报, 2000, 15 (4), 1- 5
- 陈建国, 朱军, 粳籼杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型环境互作效应研究, 中国农业科学, 1998, 31 (4), 1- 7
- 陈能, 李太贵, 罗玉坤, 早籼稻胚乳充实过程中温度变化对垩白形成的影响, 浙江农业学报, 2001, 13 (2), 103- 106
- 陈能, 罗玉坤, 朱智伟, 张伯平, 郑有川, 谢黎虹, 优质食用稻米的理化指标与食味的相关性研究, 中国水稻科学, 1997, 11 (2), 70- 76
- 程方民, 胡东维, 丁元树, 人工控温条件下稻米垩白形成变化及胚乳扫描结构观察, 中国水稻科学, 2000, 14 (2), 83- 87
- 程方民, 张嵩午, 吴永常, 灌浆结实期温度对稻米垩白形成的影响, 西北农业学报, 1996, (92), 31- 34
- 程方民, 钟连进, 舒庆尧, 黄华宏, 石春海, 吴平, 早籼水稻垩白部位淀粉的蒸煮食味品质特征, 作物学报, 2002, 28 (3), 363- 368
- 方宣钧, 吴为人, 唐纪良, 作物 DNA 分子标记辅助育种, 科学出版社, 2001, 22- 78
- 郭二男, 潘增, 王才林等, 粳稻腹白米的研究, 作物学报, 1983, 9 (1), 31- 38
- 何平, 李仁贵, 李晶火召, 马育清, 钱前, 王文明, 陈英, 朱立煌, 影响稻米品质几个性状的基因座位分析, 科学通报, 1998, 43 (16), 1747- 1750
- 金正勋, 秋太权, 孙艳丽, 金学泳, 粳稻杂种后代稻米垩白率的配合力分析, 中国水稻科学, 2000, 14 (4), 199- 202
- 黎杰强, 朱碧岩, 李小波, 籼稻品种杂交后代垩白性状频数分布及遗传分析, 广东农业科学, 2000, (4), 8- 10
- 李成荃, 孙明, 许克农等, 杂交粳稻品质性状的遗传研究, 杂交水稻, 1988, 3, 32- 35
- 李进波, 江良荣, 李春海, 牟同敏, 水稻光温敏核不育系的 ISSR 和 SSR 的遗传分析比较, 分子植物育种, 2003, 1 (1), 42- 47
- 李欣, 莫惠东, 王安民, 徐辰武, 朱毅华, 于恒秀, 粳型杂交稻米品质性状的遗传表达, 中国水稻科学, 1999, 13 (4), 197- 204
- 李欣, 汤述翥, 印志同, 朱毅华, 王安民, 莫惠栋, 粳型杂种稻米品质性状的表现及遗传控制, 作物学报, 2000, 26 (4), 411- 419
- 廖伏明, 周坤炉, 阳和华, 徐秋生, 龙和平, 籼型杂交水稻米质性状配合力及遗传力研究, 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2000, 26 (5), 323- 328
- 林鸿宣, 闵绍楷, 能振民, 钱惠荣, 庄杰云, 陆军, 郑康乐, 应用 RFLP 图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位, 中国农业科学, 1995, 28 (4), 1- 7
- 林建荣, 吴明国, 石春海, 粳型杂交稻稻米外观品质性状的遗传效应研究, 中国水稻科学, 2001, 15 (2), 93- 96
- 藺万煌, 萧浪涛, 彭克勤, 洪亚辉, 邹冬生, 稻米垩白的形成及其调控, 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2001, 27 (3), 235- 239
- 刘宜柏, 黄英金, 稻米食品食味品质的相关性研究, 江西农业大学学报, 1989, (4), 55- 59
- 泷田正, 水稻籽粒大小的遗传及其与诸性状的关系, 国外农学 (水稻), 1990, (1), 18- 20
- 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民, 汤圣祥, 水稻育种学, 中国农业出版社, 1996, 149- 169
- 莫惠栋, 我国稻米品质的改良, 中国农业科学, 1993, 26 (4), 8- 14
- 钱前, 陈洪, 孙宗修, 朱立煌, 真、假杂交水稻 II 优 63 的 RAPD 鉴定, 中国水稻科学, 1996, 10 (4), 241- 242

- 芮重庆, 赵安常, 籼稻粒重及粒形性状 F1 遗传特性的双列分析, 中国农业科学, 1983, (5), 14-20
- 石春海, 申宗坦, 早籼稻谷性状遗传效应的分析, 浙江农业大学学报, 1994, 20 (4), 405-410
- 石春海, 申宗坦, 早籼粒形的遗传和改良, 中国水稻科学, 1995, 9 (1), 27-32
- 石春海, 朱军, 水稻植株农艺性状与稻米碾磨品质的遗传相关性分析, 浙江农业大学学报, 1997, 23 (3), 331-337
- 谭震波, 况浩池, 稻米垩白的研究综述, 种子, 1993, 64 (2), 36-37
- 王建林, 熊振民, 朱旭东, 等, 籼粳亚种间杂种一代米质性状的优势表现及性状间的相关分析, 水稻育种通讯, 1992, (12), 20-26
- 武小金, 稻米蒸煮品质性状的遗传研究, 湖南农学院学报, 1989, 15 (4), 6-9
- 夏加发, 施伏芝, 陈多璞, 两系杂交水稻垩白性状配合力研究, 中国农学通报, 2001, 17 (3), 16-19
- 熊振民, 孔繁林, 水稻粒重的超亲遗传及其在育种中的应用, 浙江农业大学学报, 1982, 8 (1), 17-25
- 徐辰武, 张爱红, 宋庆森, 籼粳杂交稻米品质性状的遗传分析, 作物学报, 1996, 22 (5), 530-534
- 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 黎志康, 水稻粒重及其相关性状的遗传解析, 中国水稻科学, 2002, 16 (1), 6-10
- 杨联松, 白一松, 张培江, 许传万, 胡兴明, 王伍梅, 佘德红, 陈桂芝, 谷粒形状与稻米品质相关性研究, 杂交水稻, 2001, 16 (4), 48-50, 54
- 杨仁崔, 梁康迳, 陈表华, 稻米垩白直感遗传和杂交稻垩白米遗传分析, 福建农学院学报, 1986, 15 (1), 51-54
- 曾大力, 钱前, 阮刘表, 滕胜, 国广泰史, 藤本宽, 朱立煌, 稻米垩白三维切面的遗传分析, 中国水稻科学, 2002, 16 (1), 11-14
- 赵式英, 稻米的垩白, 国外农学(水稻), 1982, (6), 43-46
- 中华人民共和国农业部, 米质测定方法, NY147-88, 1988
- 中华人民共和国农业部, 优质食用稻米标准, NY122-86, 1986
- 钟旭华, 稻米垩白形成与籽粒灌浆动态的关系, 江西农业学报, 1995, 7 (1), 55-60

(continued page 256)

Membership in ETB is on an institutional basis and individual scientist. Admission of new members into ETB shall require the unanimous agreement of the Steering Committee. An application for membership is considered if the applicant endorses the Articles of ETB and is a relevant professional research institution in this region or a relevant scientist around the world.

Secretariat of ETB:

Address: Room 610, Meishe Hotel, 7 Haifu Yiheng Road,

Haikou 570203, Hainan, P. R. China

TEL/ FAX: 86-898-65301428

Email: osetb@public.hk.hi.cn