

## 水稻垩白形成的生理和遗传机制

刘霞<sup>1</sup>, 付艳苹<sup>1</sup>, 朱晔荣<sup>1</sup>, 李艳萍<sup>2</sup>, 王勇<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>南开大学生命科学学院, 天津 300071; <sup>2</sup>天津市水稻研究所, 天津 300192

## Physiological and Genetic Mechanism of Rice Chalkiness Formation

LIU Xia<sup>1</sup>, FU Yan-Ping<sup>1</sup>, ZHU Ye-Rong<sup>1</sup>, LI Yan-Ping<sup>2</sup>, WANG Yong<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; <sup>2</sup>Rice Research Institute of Tianjin, Tianjin 300192, China

摘要: 介绍了水稻垩白形成的生理和分子生物学机制的研究进展, 提出了垩白形成分子机制研究中的一些难点和期待解决的问题。

关键词: 水稻; 垩白; 形成机制; 基因定位

稻米垩白是指稻米胚乳中白色不透明的部分, 是由于胚乳中淀粉体和蛋白质体充实不良, 相互间存在有空气而形成的一种光学特性(伍时照等 1986; 袁莉民等 1994; 汤圣祥等 1999)。按其发生部位垩白可区分为腹白、心白和背白。垩白性状主要指稻米中垩白的有无与大小, 通常用 3 个指标表示, 即垩白粒率、垩白大小、垩白度。垩白粒率是指有垩白的米粒占整个米样粒数的百分率。垩白大小是指垩白米粒平放, 米粒中垩白面积占整粒投影面积的百分率。垩白度则是指垩白米的垩白面积总和占试样米粒面积的总和的百分比。稻米垩白是影响水稻外观品质的重要指标。由于垩白部分质软而脆, 所以极大地影响到水稻的碾磨品质和蒸煮食味, 从而大大影响稻米的市场价格。因此, 研究稻米垩白的形成原因、影响因素、遗传特性、生理特征、控制垩白基因的定位及垩白与其他品质性状的关系不仅有助于了解垩白形成的分子机制, 有一定的科学和学术意义, 而且研究成果可以直接应用于培育优质水稻品种和控制稻米垩白产生的生产实践, 有一定的实践意义。稻米垩白的形成可以分为生理机制和遗传机制 2 个方面, 以下我们就这两方面的研究进展进行介绍。

### 1 稻米垩白形成的生理机制

胚乳为稻米籽粒的最主要组成部分, 占糙米重量的 90%, 由内含大量复合状球形淀粉粒的薄壁细胞组成, 其发育和充实不但决定了籽粒的重量, 同时也决定了稻米的品质。淀粉体在充实不良时呈球形或椭圆形, 淀粉体间存有气体, 致

使胚乳细胞中出现许多空隙, 光线照射这部分胚乳组织时发生光散射, 从而呈现出垩白(Raju 和 Srinivas 1991)。有研究表明, 水稻垩白的形成与稻米胚乳细胞的组成和淀粉体的填充有关。稻米胚乳是由排列于背腹径方向的扁平细胞群形成, 这一组织在淀粉填充之前是不透明的, 以后随着淀粉的充实而逐渐透明化。一般水稻在开花后 10 d 就形成发达的扁平细胞群, 无垩白品种在此期间细胞群充实且作整齐的放射状排列, 而垩白品种在这一时期其胚乳背腹方的扁平细胞群虽然已有很多分化, 但随后养分供应不充分, 致使扁平细胞充实不均匀和排列不整齐而产生垩白。在这一过程中, 腹方的细胞淀粉不充实就形成腹白, 背方的细胞淀粉不充实就产生背白, 中心的细胞不充实就产生心白(江幡守衛和長戸一雄 1961; 赵式英 1982; 范燕萍等 1988)。此外, 颖果腹部的胚乳细胞和小细胞数目都比背部多, 小细胞数越多的品种, 稻米垩白粒率和垩白面积越大(范燕萍等 1988)。

水稻籽粒是贮藏淀粉的主要场所, 水稻籽粒的充实过程主要是淀粉的合成与积累过程。淀粉体的充实过程与垩白的形成密切相关, 而充实的程度则受到灌浆物质输入能力的制约。灌浆物质的运输是一个生理过程, 实际上受到多种内外因素的影响。有研究表明, 水稻灌浆期间籽粒干物

收稿 2007-04-03 修定 2007-05-17

资助 天津市攻关项目(043123811)。

\* 通讯作者(E-mail: wangyong@nankai.edu.cn; Tel: 022-23504388)。

质积累、灌浆速率以及含水量的动态变化与稻米垩白率和垩白度的形成有十分密切的关系(Krisam 1986; 钟旭华等 1996; 邹东升和唐建军 1987; 杨福等 2003)。灌浆影响垩白的形成主要有3个原因,第1种原因是灌浆物质不足,亦即“源”小“库”大,同化物质供不应求和胚乳中贮藏物填充不充分,就形成垩白,相关分析和途径分析都表明,糙米体积越大,垩白度就越高(郭二男等 1983)。其次是灌浆动态不合理和相关酶生理活性的变化(李太贵等 1997; 澜万煌等 2002),其结果是米粒中物质分配不匀,某些部位物质过多而另一些部位(通常是腹部和心部)物质相对不足。籽粒灌浆动态曲线平缓型的品种往往垩白较小,而曲线起伏大的材料垩白则较大(李太贵等 1997; 澜万煌等 2002)。第3种可能的原因是“流”的障碍。例如有许多稻米垩白的产生往往是由于胚乳边缘的细胞中蛋白质填充细胞后阻碍灌浆物质进入内部胚乳细胞造成的(王忠等 2003)。此外,淀粉体的充实与灌浆物质的输入途径也有关系,由于内胚乳细胞中淀粉体充实所需养分是经过质外体和糊粉细胞输送的,所以离背部维管束远的腹部胚乳细胞因输导途径长,易充实不良,形成所谓的腹白米;大粒品种稻米也因其中部的胚乳细胞离糊粉层远、障碍大、充实不好而形成心白米(王忠等 1995)。在小粒或细长的稻米中由于内胚乳各处细胞与糊粉层的距离相对较近,即灌浆路程短以致使胚乳细胞易于得到养分而充实,所以小粒或细长的稻米垩白度低、透光性好(王忠等 1995)。董明辉等(2006)分析稻穗不同部位、不同粒位籽粒垩白度和垩白粒率分布结果表明,稻米垩白粒率的高低也与颖花在穗上的开花程序有密切关系,一般开花较早的籽粒垩白率较低,开花迟的籽粒的垩白粒率较高,表明不同阶段的灌浆物质对稻米垩白形成的影响是不同的。常红叶等(2006)认为,胚乳细胞和淀粉颗粒的物理性状和结构决定稻米外观垩白性状表现,胚乳细胞的发育特点决定最终的米粒胚乳结构,包括细胞层数和排列方式等,垩白发生与一定部位胚乳细胞及淀粉粒分布有很大关系,其中淀粉粒发育可能是关键性的。

垩白发生的生理机制十分复杂,可以说在水

稻籽粒形成过程中任何影响籽粒形成因素的变化都有可能影响垩白的形成。籽粒的形成主要与淀粉的合成和同化物的运输有关,因此推测影响淀粉的合成或同化物运输的因素都会影响垩白形成。杨建昌等(2001)的研究表明,水稻籽粒中3个淀粉合成相关酶[ADPG(葡萄糖腺苷二磷酸)焦磷酸酶、淀粉合成酶和淀粉分支酶]的活性变化与籽粒灌浆动态相关联,尤以Q酶(淀粉分支酶)的相关值最大,对籽粒灌浆起关键的调控作用。李太贵等(1997)认为高温下早籼以腹白为主的垩白形成主要是包括Q酶在内的酶的绝对或相对的缺乏引起的,糖源不足可能不是主要原因。灌浆期根系活性对垩白的影响很大,活性越低垩白越大,其机制可能是由于灌浆期向根系的活性与籽粒充实的好坏有关所致(钟旭华和黄农荣 2005)。

## 2 水稻垩白的遗传及其控制基因的定位

**2.1 水稻垩白的遗传** 影响垩白发生的因素很多。遗传机制的研究是基因克隆的前提,而基因克隆与功能研究是遗传机制研究的重要组成部分。稻米垩白在品种间表现差异显著,籼稻垩白的发生率比粳稻高(Takita 等 1987)。垩白的遗传较为复杂,不同学者的观点差异很大。印度和美国的一些研究表明,心白、腹白是隐性单基因遗传(wc、wb)(赵式英等 1982),另一些研究则显示腹白受显性基因控制(赵式英等 1982);日本学者多次报道垩白为多基因遗传(Ebata 和 Tashiro 1973; Takeda 和 Saito 1983);国际水稻所也倾向于垩白受多基因控制,并与环境因素存在互作(Chang 和 Somrith 1979; 赵式英等 1982)。国内有的学者认为无垩白对有垩白为不完全显性,由2对主效隐性基因控制,表现出明显的剂量效应(杨仁崔等 1986)。但也有研究表明,垩白可能是由2对互补基因控制的(冯明友和徐宗俦 1996)。

水稻胚乳为三倍体,是不同于母体的新世代,其所需的营养物质由属于二倍体的母体稻株提供。胚乳性状的遗传表达可能受三倍体的胚乳基因型和/或二倍体的母体基因型控制,还可能存在细胞质效应(莫惠栋 1995)。垩白性状是一种胚乳性状(杨仁崔等 1986),陈建国和朱军(1998)认为杂交稻米垩白性状主要受母体植株基因型的控制;林建荣等(2001)则认为垩白性状主要受种子

直接加性和母体加性效应所控制,以种子直接加性效应为主;但郭益全(1986)的研究表明,垩白性状主要受胚乳基因型控制。

**2.2 水稻垩白控制基因的定位** 由于上位性效应、母体和细胞质效应以及胚乳的三倍体本质,水稻谷粒特性的遗传比其他农艺性状的遗传更加复杂。尽管对于水稻垩白遗传的认识不一,但对于控制水稻垩白基因定位的一些研究则多是以数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)方法进行的,目前尚未发现控制垩白的单一基因。He等(1999)用‘窄叶青8号’(籼稻)/‘京系17’(粳稻)获得了132株双倍体(doubled-haploid, DH)群体,并对其垩白形成的遗传决定位点进行了QTL分析,找到了与垩白率相关的2个位点,它们分别位于第8染色体G187~RZ66之间与第12染色体的CT462~RG574之间,分别能解释21.9%和10.0%的变异;同时也找到了垩白面积大小的一个位于第3染色体的CT211A~G1318之间的位点,这一位点能解释8.8%的变异度。Tan等(2000)同时用‘汕优63’(‘珍汕97’/‘明恢63’)获得的241株 $F_{2,3}$ 家系和238株重组自交系(recombinant inbred lines, RILs),对水稻外观品质性状进行了QTL定位。采用RILs找到2个腹白控制区,分别位于第5染色体RG360~C734a之间和第7染色体的R1245~R1789之间,而前者能解释87.2%的变异;另外他们还检测到2个心白QTL,位于第5染色体RG360~C734a之间和第6染色体的Wx~R1952之间,它们可分别解释11.6%和7.5%的变异;他们在分析 $F_{2,3}$ 家系时检测到第1染色体的C161~R753、第5染色体的RG360~C734a和RG528~C1447、第6染色体R1952~C226和第10染色体的R2625~C223之间的垩白控制位点的结果,也表明第5染色体的QTL位点在垩白形成过程中起主导的控制作用。吴顺等(2005)用‘七丝占’/‘外选35’重组自交系为材料,分析控制稻米垩白和直链淀粉含量的QTLs及其相互关系中,在第2和第6染色体上检测到4个控制垩白度的QTLs,分别位于第2染色体RM71~RM290之间和RM290~RM324之间及第6染色体的RM170~RMD2和RMD21~Js19区间。曾大力等(2002)采用视频显微扫描与计算机图形分析相结合的技术手

段,从横切面、侧面和腹面3个层面对127个典型的籼/粳交(‘窄叶青8号’/‘京系17’)DH群体的127个株系的垩白大小进行了立体分析,并结合该群体的染色体图谱检测控制垩白的QTL。结果表明,在横切面的分析中检测到3个QTLs,分别位于第8、11和12染色体上的RZ617~G2132、ATT42B~RG98和CT462~RG574标记区间内。侧面分析中也检测到3个QTLs,其LOD值的最高峰位点与横切面的分析结果完全一致。腹面的分析检测到3个QTLs,分别位于第8、11和12染色体上的GA376~CT195、RZ638~RG304和CT462~RG574标记区间内,其加性效应来源与横切面和腹面分析的结果一致。

数量性状的表型极易受环境条件的影响,相同的分离群体在不同的环境条件下检测出的QTL数目、效应都不同。考虑到基因型与环境的相互作用,Wan等(2005)在检测水稻粒形与垩白QTL位点中,应用由‘IR24(籼稻)’/‘Asominori’(粳稻)重组自交系中选出的19个株系,通过与‘Asominori’回交而产生66个染色体单片段替换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs)于南京、江苏淮安、江苏连云港和海南三亚四地、2年共8个环境条件下进行了稳定QTL分析(分别为2001年南京;2001年江苏淮安;2001年江苏连云港;2001~2002年海南三亚;2002年南京;2002年江苏淮安;2002年江苏连云港和2002~2003年海南三亚),结果检测到与垩白相关的QTL位点共11个,其中4个位点能同时在8个环境中检出,分别为垩白率QTL位点qPGWC-8(第8染色体G1149~R727之间)、qPGWC-9(第9染色体XNbp36~XNpb103之间),垩白大小QTL位点qACE-8(第8染色体G1149~R727之间),控制垩白度的QTLqDEC-8(第8染色体G1149~R727之间);1个控制垩白度的QTL能在7个环境中同时检出(2002年南京未检出),为第9染色体的qDEC-9(XNpb36~XNpb103之间)。而其他位点中的2个能同时在4个环境中检出,其中位于第一染色体C2340与C1370之间的垩白率控制位点qPGWC-1同时在2001年江苏连云港、2001~2002年海南三亚、2002年江苏连云港和2002~2003年海南三亚4个环境中检测到,而位于第1染色体

的垩白度控制位点 qDEC-1a 则在 2001 年南京、2001-2002 年海南三亚、2002 年江苏连云港和 2002~2003 年海南三亚四个环境中都能检测到。另外, 1 个垩白大小控制位点能在 3 个环境(2001~2002 年海南三亚、2002 年南京和 2002 年江苏连云港)中检测到, 1 个垩白度控制位点能在 2 个环境(2001 年江苏淮安和 2002~2003 年海南三亚)中检测到, 1 个垩白大小控制位点和 1 个垩白度控制位点分别只能在 2002 年江苏连云港和 2002~2003 年海南三亚 1 个环境中检测到。李泽福等(2003)利用由 98 个家系组成的 ‘Nipponbare’(粳稻)/ ‘Kasalath’(籼稻)// ‘Nipponbare’(粳稻)回交重组自交系(backcross inbred lines, BILs)群体(BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub>)及其分

子连锁图谱, 并以复合区间作图的方法对粒长、粒宽、粒形、垩白率、垩白大小、垩白度和透明度等 7 个稻米外观品质性状的数量性状基因位点进行了 2 年的 QTL 分析, 定位到 7 个垩白率 QTLs, 5 个垩白大小 QTL 及 4 个垩白度 QTL。

从上述结果可以看出, 垩白遗传控制位点在不同遗传背景和环境条件下对垩白表型的贡献是不同的, 因此不同研究者所检测到的位点不尽相同。总的看来, 在第 4 染色体、第 2、6、9、11 染色体下臂尚未检测到垩白控制位点, 检测到的垩白控制位点较集中的区域则为第 5、6、12 染色体的上臂和第 8 染色体, 此外第 1、2、3、9、11 也检测到有垩白 QTL 区域(图 1)。

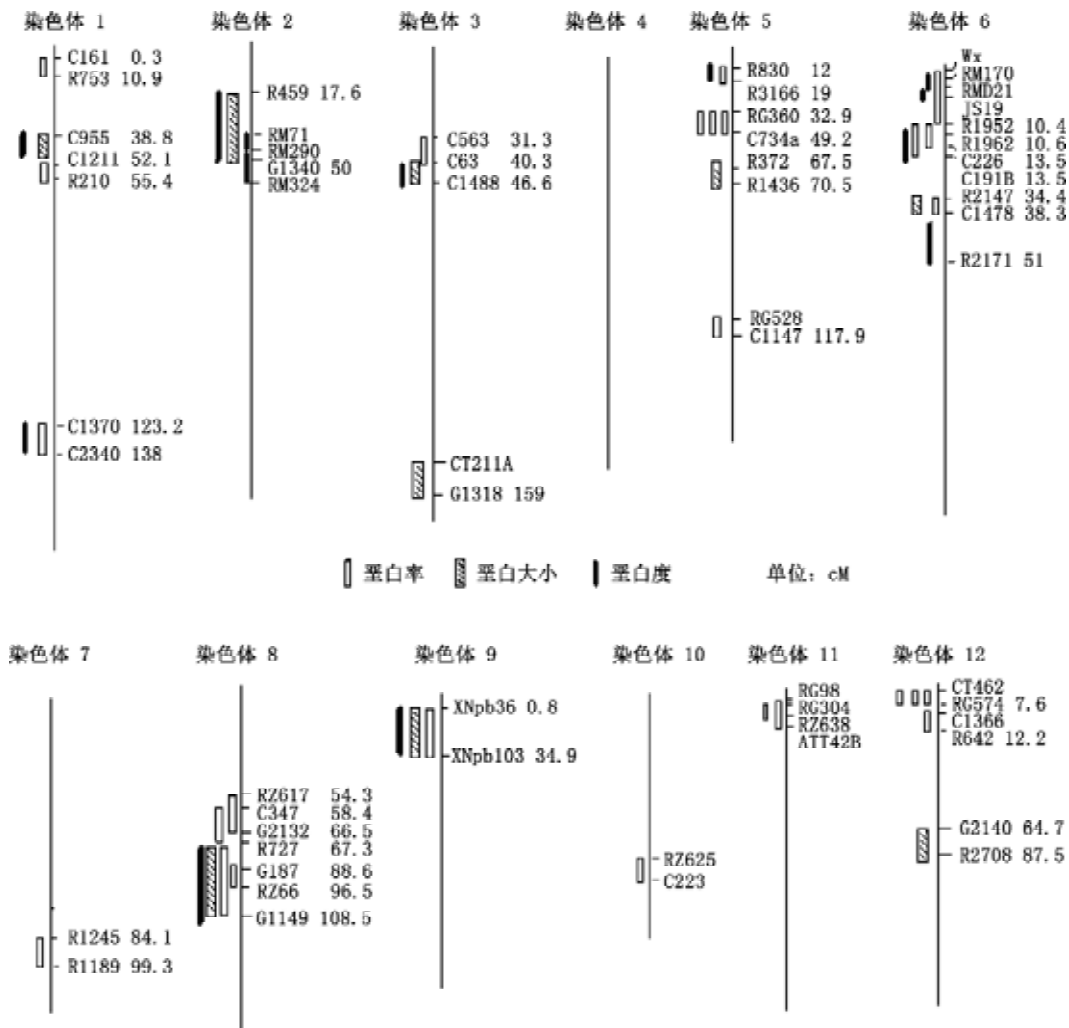


图 1 已检测到的水稻垩白基因位点

(李泽福等 2003; 吴顺等 2005; 曾大力等 2002; He 等 1999; Tan 等 2000; Wan 等 2005, 2006)

### 3 结束语

垩白形成是一个复杂的遗传过程和生理过程。垩白的产生及其程度不仅受多基因控制,而且受环境的影响较大。因此,要想阐明水稻垩白形成的机制,必须首先克隆影响水稻垩白产生的基因。通过 QTL 遗传定位方法,目前至少发现有 18 个遗传位点与垩白率相关,9 个遗传位点与垩白大小相关,13 个遗传位点与垩白度相关(图 1),但是这些定位的垩白遗传位点遗传距离较大、所能解释的垩白变异度较小[Tan 等(2000)检测到的第 5 染色体 RG360~C734a 区段内的主效基因除外],因此克隆相关基因仍然存在一定的难度。可能的策略是用已有的研究成果选择适宜的遗传组合并用水稻基因组的信息寻找到更为紧密的分子标记,最终克隆垩白形成控制基因。水稻粒长控制基因也为一 QTL 位点,周良强等(2006)用来源于水稻品种‘蜀恢 527’//‘蜀恢 527’//‘小粒’回交组合 BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> 群体 800 隐性长粒单株进行分析,定位了一个控制水稻籽粒长短的基因, *Lk-4(t)*。Fan 等(2006)用近等基因系将粒长主效基因定位于 7.9 kb 片段内,并确定了其候选基因。同年, Wan 等(2006)用单片段替换系将水稻粒长主效基因定位于 87.5 kb 的基因组区段内。这对垩白控制基因的定位有一定的参考价值。然而,目前在垩白研究中尚缺乏精确的垩白性状考种技术和方法、特别适于垩白研究的材料(如突变体)和群体(如重组自交系、近等基因系、单片段替换系等)、垩白基因网络控制及与其相关的知识等,这都影响了垩白研究的深入开展。用较大的研究群体、编制和试用更为有效的 QTL 分析工具软件、克隆更多的数量遗传基因,可进一步加快垩白形成和遗传决定的深入研究。

垩白形成的生理和遗传机制研究应集中到以下 3 点:

(1) 环境与垩白形成的关系。一般认为,稻米垩白是由遗传因素和环境条件共同作用引起的。在基因型和环境的作用中,稻米品质性状受环境影响的程度又因品种而异。在进行垩白基因定位时,如何才能去除环境因素的影响?虽然,已有的研究采用多点不同年份的环境条件进行稳定 QTL 分析,以部分排除环境因素的影响效应,但

如何以更好的方法来区分环境效应与遗传效应所造成表型值变化仍值得考虑。实际上,基因与环境、基因型与环境、基因组与环境都存在十分复杂的多重互作,全面解析和理解垩白与环境的关系尚需做大量的研究。

(2) QTL 精细定位与克隆。数量性状位点分析中采取的 QTL 方案之一是将一个复杂的多基因系统分解成一个个孟德尔因子,像对待质量性状那样进行数量性状研究。在基因定位时采用统计学的方法分析单个 QTL 座位、进行基因效应与基因互作分析,但数量性状位点的作用不仅包括各主、微效基因的加性效应,还存在上位性效应、显性效应等,因此,针对单 QTL 座位进行的基因精细定位有一定的难度。目前,在进行精细定位时所采取的策略是用含有目标 QTL 的染色体片段替代系或近等基因系为材料建立精细定位分析群体。但这一过程费时耗力,仅对主效或效应较大的基因座位精细定位与克隆较为有效,而对于微效基因则由于表型差异较小而不易于进行。利用较大的研究群体、编制和试用更为有效的 QTL 分析工具软件、克隆更多的数量遗传基因,进而对垩白形成与遗传决定进行深入研究都是需要的。

(3) 垩白形成的遗传机制。遗传机制的研究是基因克隆的前提,而基因克隆与功能研究是遗传机制研究的重要组成部分。根据数量性状遗传的特点,造成以不同种质进行遗传研究和 QTL 分析得到的结论之所以差异很大,可能是由于不同的垩白有效控制基因分散在不同的种质资源中造成的,用遗传较稳定且较为简单的遗传机制的亲本进行研究,也许是垩白研究中的一条捷径。

总之,垩白形成是一个复杂的动态过程,当前的研究中大多注重于垩白形成的某一方面,未能从整体、系统的角度综合研究垩白形成的机制,如不同的研究者只是从单个或少数几个环境因素、遗传因素、酶活性因素等探索垩白产生的原因。而要进行垩白基因定位和垩白遗传机制的研究,以致最终认知垩白形成的生理和遗传机制,需要在材料、技术和方法学上有所创新。

### 参考文献

常红叶, 康海岐, 傅华龙, 唐薇薇, 邓禹, 刘佳, 兰利琼(2006). 不同水稻品种(系)的垩白差异及胚乳细胞学结构研究. 四川大学

- 学报(自然科学版), 43 (4): 927~932
- 陈建国, 朱军(1998). 籼粳杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型×环境互作效应. 中国农业科学, 31 (4): 1~7
- 董明辉, 桑大志, 王朋, 张文杰, 杨建昌(2006). 水稻穗上不同部位籽粒垩白性状的差异. 作物学报, 32 (1): 103~111
- 范燕萍, 唐启源, 周美兰(1988). 稻米胚乳淀粉细胞结构与米质关系的研究 I. 胚乳淀粉细胞结构差异及其对米质垩白性状的影响. 作物研究, 2 (1): 18~23
- 冯明友, 徐宗涛(1996). 遗传与环境因素对水稻品质影响的研究进展. 贵州农业科学, (1): 56~59
- 郭二男, 潘增, 王才林, 卢少华(1983). 粳稻腹白米的研究. 作物学报, 9 (1): 31~38
- 郭益全(1986). 米粒垩白之遗传. 中华农业研究, 35 (2): 129~138
- 澜万煌, 萧浪涛, 吴顺(2002). 早籼稻籽粒灌浆动态与稻米垩白形成关系的研究. 中国农学通报, 8 (1): 13~23
- 李太贵, 沈波, 陈能, 罗玉坤(1997). Q 酶在水稻籽粒垩白形成中作用与研究. 作物学报, 23 (3): 338~344
- 李泽福, 万建民, 夏加发, 翟虎渠(2003). 水稻外观品质的数量性状点分析. 遗传学报, 30 (3): 251~259
- 林建荣, 吴明国, 石春海(2001). 粳型杂交稻米外观品质性状的遗传效应研究. 中国水稻科学, 15 (2): 93~96
- 莫惠栋(1995). 谷类作物胚乳性状遗传控制的鉴别. 遗传学报, 22 (2): 126~132
- 汤圣祥, 江云珠, 余汉勇, 张去康, 李双盛(1999). 早籼胚乳淀粉体扫描电镜观察. 作物学报, 25 (2): 269~271
- 王忠, 顾蕴洁, 陈刚, 熊飞, 李运祥(2003). 稻米的品质和影响因素. 分子植物育种, 1 (2): 231~241
- 王忠, 李卫芳, 顾蕴洁, 陈刚, 石火英, 高煜珠(1995). 水稻胚乳的发育及其养分输入的途径. 作物学报, 21 (5): 520~527
- 吴顺, 李晓方, 萧浪涛, 毛兴学, 肖昕(2005). 稻米垩白与直链淀粉含量的数量性状位点及相互关系研究. 华南师范大学学报(自然科学版), (1): 90~94
- 伍时照, 黄超武, 欧烈才, 孔宪扬, 鄢鸿鸣, 林瑜钊(1986). 水稻粳型品种胚乳淀粉性状的扫描电镜观察. 植物学报, 28 (2): 145~149
- 杨福, 宋慧, 崔喜艳, 马景勇(2003). 不同垩白粳稻灌浆动态比较研究. 吉林农业大学学报, 25 (1): 13~17
- 杨建昌, 彭少兵, 顾世梁, Visperas RM (2001). 水稻灌浆期籽粒中 3 个与淀粉合成有关的酶活性变化. 作物学报, 27 (2): 157~164
- 杨仁崔, 梁康逢, 陈青华(1986). 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, 15 (1): 51~54
- 袁莉民, 朱庆森, 王志琴, 张祖建(1994). 亚种间杂交稻及其亲本胚乳淀粉粒性状的初步观察. 江苏农学院学报, 15 (2): 45~50
- 曾大力, 钱前, 阮刘青, 滕胜, 国广泰史, 藤本宽, 朱立煌(2002). 稻米垩白三维切面的遗传分析. 中国水稻科学, 16 (1): 11~14
- 赵式英(1982). 稻米的垩白. 国外农学——水稻, (6): 43~46
- 钟旭华, 黄农荣(2005). 水稻结实期根系活性与稻米垩白形成的相关性初步研究. 中国水稻科学, 19 (5): 471~474
- 钟旭华, 曾宪江, 徐益群, 张佩莲, 曾晓春(1996). 稻米垩白度与籽粒灌浆特征参数的关系研究. 江西农业大学学报, 18 (4): 387~394
- 周良强, 王玉平, 李仕贵(2006). 一个控制水稻籽粒长度主效基因——*Lk-4(t)*的 BC<sub>2</sub>F<sub>3</sub> 群体定位及其遗传效应分析. 遗传学报, 33 (1): 72~79
- 邹东升, 唐建军(1987). 水稻籽粒灌浆特性与米质的关系. 贵州农业科学, (2): 13~14
- 江幡守衛, 長戸一雄(1961). 心白米に関する研究 III. 胚乳淀粉細胞組織の発達心白との関係. 日本作物学会記事, 29 (1): 93~96
- Chang TT, Somrith B (1979). Proceedings of the Workshop on Chemical Aspects of Rice Grain Quality. Manila: IRRI, 49~58
- Ebata M, Tashiro T (1973). Studies on white-belly rice kernels 1. Varietal differences in the occurrence of white-belly kernels. Proc Crop Sci Soc Jpn, 42: 370~376
- Fan CC, Xing YZ, Mao HL, Lu TT, Han Bin, Xu CG, Li XH, Zhang QF (2006). GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. Theor Appl Genet, 112: 1164~1171
- He P, Li SG, Qian Q, Ma Y Q, Li JZ, Wang WM, Chen Y, Zhu LH (1999). Genetic analysis of rice grain quality. Theor Appl Genet, 98: 502~508
- Krisham NB (1986). Structural relationship among the rice glutelin polypeptides. Plant Physiol, 81 (3): 748~753
- Takeda K, Saito K (1983). Heritability of kernel weight and white belly frequency in rice and genetic correlation. Jpn J Breed, 33: 468~469
- Takita T (1987). Relationship between grain width and occurrence of white-belly and white core as a factor responsible for slender grain shape of indica rice. Jpn Agr Res, 20 (3): 223~224
- Tan YF, Xing YZ, Li JX, Yu SB, Xu CG, Zhang QF (2000). Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid. Theor Appl Genet, 101: 823~829
- Raju GN, Srinivas T (1991). Effect of physical, physiological, and chemical factors on the expression of chalkiness in rice. Cereal Chem, 68 (2): 210~211
- Wan XY, Wan JM, Weng JF, Jiang LJ, Bi C, Wang CM, Zhai HQ (2005). Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. Theor Appl Genet, 110: 1334~1346
- Wan XY, Wan JM, Jiang L, Wang JK, Zhai HQ, Weng JF, Wang HL, Lei CL, Wang JL, Zhang X et al (2006). QTL analysis for rice grain length and fine mapping of an identified QTL with stable and major effects. Theor Appl Genet, 112: 1258~1270