

稻米品质性状影响因素及相关基因研究进展

王慧 张从合* 陈金节 严志 周桂香 黄艳玲

(安徽荃银高科种业股份有限公司/农业部杂交稻新品种创制重点实验室, 合肥 230088; 第一作者: qygkwh@163.com;

*通讯作者: zhangch7201@vip.sohu.com)

摘要:水稻是我国的主要粮食作物。随着生活水平和消费水平的提高, 人们对稻米品质的追求也日益提高。笔者简要概述了稻米品质性状的构成及影响因素、品质性状相关基因的定位与克隆以及稻米品质改良方式及育种研究, 并对品质改良过程中所遇到的问题进行了讨论。

关键词:水稻; 品质性状; 基因; 定位与克隆; 育种改良

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-8082(2018)04-0016-06

水稻是世界特别是亚洲地区的主要粮食作物。自1989年国际水稻研究所首次提出超级稻之后, 中国科学家已在超级稻品种选育与应用方面取得了巨大成绩^[1]。随着人们生活水平和消费水平的提高, 人们对稻米品质特别是风味、口感和营养品质的需求也不断提高^[2]。糙米率、整精米率、垩白度和透明度等外观和加工品质以及碱消值、胶稠度和直链淀粉含量等蒸煮食味品质在国家水稻品种审定中也一直是作为重要的评价指标。

稻米品质性状大多数都是数量性状, 遗传特征相当复杂, 除了受遗传控制外, 还受光照、温度、海拔、水肥等环境因素的影响。因此, 利用常规育种手段改良品质难度较大。近年来, 随着分子生物学理论与技术的迅速发展, 在品质相关基因的定位、克隆及机理研究方面也取得了很大的进展, 利用分子标记辅助选择的方法能够快速导入优良品质基因, 大大提高育种效率。本文在介绍稻米品质性状构成的基础上, 综述了稻米品质性状的影响因素、品质性状的定位与基因克隆研究进展, 以及稻米品质改良方式及育种研究, 以期为进一步利用分子标记辅助选择的育种方法改良水稻品质提供参考。

1 稻米品质性状的构成

稻米品质性状主要包括加工品质、外观品质、蒸煮与食味品质以及营养品质, 其中加工品质主要用糙米率、精米率和整精米率等指标来评价, 而外观品质主要由粒型、垩白、透明度和籽粒色泽等要素构成^[3]。加工和外观品质直接决定了水稻的商品价值。由于稻米主要食用的是胚乳, 胚乳的主要成分又是淀粉, 因此直链淀

粉含量的高低直接影响蒸煮与食味品质, 是其主要评价指标; 胶稠度和糊化温度与蒸煮食味品质也密切相关^[4]; 此外, 延伸性的好坏、香味的类型及浓淡都会影响蒸煮与食味品质。

稻米营养成分包括蛋白质、氨基酸、脂肪、维生素和矿质元素等, 目前衡量营养品质的指标主要是蛋白质含量^[5]。籼稻的蛋白质含量普遍高于粳稻, 高蛋白水稻品种多为籼稻^[6]。蛋白质含量高且人体必需氨基酸含量高的稻米具有很好的营养价值^[7-8]。

2 影响稻米品质性状的因素

不同水稻品种的稻米品质是不同的, 这主要是由遗传特性所决定。但稻米品质性状除了受遗传控制外, 还受自然生态环境、栽培技术以及水肥管理等因素的影响。

2.1 环境因素

2.1.1 高温和干旱

高温和干旱是影响稻米品质的首要生态因素。水稻生育期内遇到高温和干旱, 会引起稻米长宽比变小, 同时造成糙米率、精米率、整精米率的降低, 进而导致加工品质变差^[9], 特别是抽穗期遇到高温和干旱, 对稻米胚乳结构影响很大, 使垩白粒率和垩白度提高, 外观品质降低; 相关研究^[10]得出, 抽穗期高温会导致直链淀粉含量、胶稠度和碱消值不同程度下降; 但吕艳梅等^[11]研究结果刚好相反, 其认为花后高温(37℃)会导致直

收稿日期: 2017-12-28

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2014BAD01B00); 安徽省科技攻关项目(1501031076)

链淀粉含量升高, 明显降低稻米的蒸煮食味。水稻在结实前后都需要一定的低温环境, 但是温度太低或者太高都不利于蛋白质和氨基酸的形成, 进而导致营养品质降低^[12]。

2.1.2 光照和海拔

不同光照条件对稻米品质的影响不同。研究表明, 稻米垩白度和透明度与光照时数密切相关, 相关系数为 0.75 和 -0.86^[13]。灌浆期日照时数不够, 会降低水稻碳水化合物化合物的积累, 同时也会造成蛋白质含量和直链淀粉含量增加, 引起食味品质降低^[14]。在水稻生育期内, 增加籼稻日照时长, 可使其蛋白质含量在一定程度上有所提高, 从而提高籼稻的营养品质^[15]。

种植地的海拔高度也是影响稻米品质不可忽视的环境因素。向远鸿等^[16]采用灰色关联分析的方法研究了不同海拔高度稻米品质的变化规律, 结果表明, 在海拔 500~1 000 m 范围内, 不同品种米质随海拔高度的不同有所不同, 米质越优的品种其米质表现最优的海拔也越高。苏振喜等^[17]研究得出, 海拔对糙米率、精米率、粒型影响较小, 对整精米率和垩白的影响较大, 一般高海拔点的整精米率优于低海拔点, 随着海拔的升高, 垩白粒率有明显下降的趋势, 并认为海拔对直链淀粉含量的影响较小, 胶稠度随海拔的升高而降低; 李俊青等^[18]则认为, 高海拔地区籼稻的垩白大于低海拔地区, 而粳稻则有相反趋势, 籼稻和粳稻稻谷的粗蛋白含量随着海拔的升高而升高; 但周广洽等^[12]认为, 海拔 800 m 以内蛋白质含量会随着海拔升高而升高, 但是超过 800 m 之后则成下降趋势。

2.2 栽培管理

2.2.1 播期和栽插密度

杂交稻外观品质和加工品质受播期的影响较大, 且成熟后不及时收割会导致糙米率、垩白粒率和垩白度显著增加, 同时精米率和整精米率不同程度降低^[19]。不同垩白度品种受播期的影响比较大, 播期推迟使垩白度较高的品种垩白降低, 垩白度较低品种垩白升高^[20]。直播稻在前茬腾茬时间允许的情况下早播, 可以改善稻米的食味和蒸煮品质^[21]。

此外, 栽插密度过高或过低均不利于稻米综合品质的提高, 密度过高会使整精米率降低, 密度过低会使直链淀粉含量增加、米饭变硬, 加工品质和外观品质变差, 营养品质也会降低^[22-23]。

2.2.2 肥料施用

氮素供应量是影响稻米蛋白质含量的重要因素

^[24], 在一定范围内氮肥施用量越多蛋白质和微量元素含量越高, 但超过范围则呈下降趋势。有研究^[25]认为, 直链淀粉含量随着施氮量的增加而降低, 进而增加食味品质。张俊国等^[26]则认为, 多数稻米蛋白质含量、直链淀粉含量随着施氮量的增加而上升, 与此同时米饭的硬度增加, 食味品质下降, 在高氮时下降尤为明显。

此外, 在栽培管理中还应控制好不同肥料的比例。张进等^[27]研究发现, 喷施合理配比的铁氮混配肥不仅能提高稻米中的蛋白质含量, 也能提高糙米中锌、钙、镁的含量。同时土壤水分对稻米微量元素的吸收有着至关重要的作用。胡树林等^[28]研究认为, 土壤中 Zn^{2+} 含量较高时, 香稻的香味更浓。

3 稻米品质的基因定位与克隆

3.1 外观品质的相关基因研究

粒型是与水稻外观品质直接相关的重要性状, 同时与水稻的产量也有密切关系, 其相关基因也是稻米外观品质改良中最受关注的一类基因^[3]。目前已经从不同的水稻种质资源中分离了至少几十个与粒型相关的基因, 而在育种实践中有利用价值的基因主要包括 *GS3*、*GL3.1/OsPPKL1*、*GW7/GL7* 等控制粒长性状的基因^[29-32], *GW2*、*GW5/qSW5*、*GS5* 等控制粒宽性状的基因^[33-35], 以及 *GS6*、*TGW6*、*GW8/OsSPL16*、*BG2*、*GW6a/Os-glHAT1*、*OsGRF4/GS2/GL2* 等粒型基因^[36-41]。其中, *GS3*、*GL3.1/OsPPKL1*、*GW2*、*GW5/qSW5*、*GS5*、*GW8* 等基因已被克隆。位于第 3 染色体上的 *GS3* 和 *GL3.1/OsPPKL1* 主效基因对籽粒长度有明显的调控作用, 已经应用于分子标记辅助选择育种^[29-30]。*GW2* 基因是 Song 等利用小粒籼稻品种 FAZ1 和大粒粳稻品种 WY3 进行杂交、回交并构建群体后克隆到的 1 个粒宽和粒重基因, 该基因通过调控颖花外壳的宽度进而增加粒重^[33]。*GW5* 可以通过改变籽粒外颖细胞数量来调节粒宽, 与 *qSW5* 是同一个基因^[34]。

垩白不仅能降低稻米的外观品质, 还能降低整精米率以及引起稻米的口感变差。目前已经鉴定了大量与垩白相关的 QTL 和基因, 已经鉴定的 QTL 中, 控制垩白的位点可能存在 23 个, 贡献率在 4.9%~87.2% 之间, 其中, 被 Tan 等定位于第 5 号染色体上的腹白和垩白率的共同座位 RG360-C734a 的贡献率较大^[42]。而已克隆的与垩白有关的基因仅有少数几个, 如 Kang 等^[43]克隆了通过调节碳代谢而影响胚乳灌浆的粉质突变体基因 *cyPPDK*; Wang 等^[44]克隆了 *G1F1*, 该基因通过编

码细胞壁转化酶来调控籽粒灌浆初期的碳源分流,当其功能丧失时会造成高垩白,同时会造成直链淀粉含量降低。Wang 等^[45]克隆了胚乳粉质基因 *OsRab5a*,该基因突变会干扰淀粉体的形成等。Li 等^[46]于 2014 年克隆了 *Chalk5*,提高该基因表达将会使稻米胚乳中垩白增加。

3.2 加工品质的相关 QTL 定位

梅捍卫等^[47]利用 Lemont 与特青的重组自交系群体,通过 RFLP 连锁图和基于混合线性模型的复合区间作图法,定位到 1 个控制精米率和 4 个控制整精米率的位点。穆平等^[48]利用早稻 IRAT109 与越富的花培 DH 群体,在第 1 染色体 RM295 标记附近同时检测到 5 个 QTL(Qgcla、Qgclb、Qlwal、QMrlb、QHrl),分别控制粒长、长宽比、精米率和整精米率;同时分别在第 3、第 6、第 7 染色上检测到控制垩白率、粒宽、糙米率、精米率和整精米率的 QTL,得出糙米率、精米率和整精米率 3 个性状间存在遗传相关,在外观和加工品质性状间广泛存在“一因多效”。翁建峰等^[49]利用 Asominori 为遗传背景具有 IR24 染色体片段的置换系(CSSL)群体,在 4 个环境下对稻米糙米率、精米率和整精米率 QTL 定位和稳定性分析,共检测到与稻米加工品质相关的 30 个 QTL。刘家富等^[50]利用以特青为遗传背景的云南元江普通野生稻渗入系为材料,共定位了分别位于第 1、第 3、第 4 染色体上的 3 个糙米率 QTL 和 1 个位于第 1 染色体上的整精米率 QTL。胡霞等^[51]在南宁和三亚环境下检测到 4 个影响糙米率 QTL、5 个精米率 QTL 和 6 个整精米率 QTL。

3.3 蒸煮与食味品质相关基因

目前普遍认为蒸煮与食味品质主要是受胚乳基因型控制,其评价指标大部分是由淀粉理化性质决定的。

直链淀粉含量受主效和微效 QTL 共同影响。稻米直链淀粉的合成主要由编码水稻蜡质基因 *Waxy* 和 *Wx* 的 GBSSI 来决定,其含量高低由该基因的不同等位变异决定^[52];截止目前已经发表的 *Wx* 等位基因至少有 8 个^[53]。早在上世纪 90 年代,水稻 *Wx* 基因就已经被克隆,其位于水稻第 6 条染色体的短臂上,直接影响水稻胚乳和花粉中直链淀粉的含量^[54]。随后在水稻中克隆了 5 个与直链淀粉相关的基因,分别为 *G1F1*、*Wx^b*、*Wx-mp*、*Wx^p* 以及 *du-1* ^[44,55-58],其中, *Wx-mp*、*Wx^p* 与 *Wx* 等位。此外,Mikami 等^[59]于 2013 年克隆了 *Wxⁿ* 等位基因,该基因会导致直链淀粉含量保持在 18%~22%之间;Sato 等^[60]克隆了 *Wx^m* 软米基因,该基因会使稻米直

链淀粉含量降到 10%左右。

香味的形成主要受一对隐性基因控制。Bradbury 等^[61]克隆了编码 *Badh2*(甜菜碱乙醛脱氢酶 2)的香味基因 *gr*,发现 *Badh2* 在香味水稻和非香味水稻中存在明显差异,进一步研究发现,这种差异是在 *Badh2* 编码区的第 7 个外显子中出现一个 8bp 的缺失,而这个 8bp 的缺失存在于香稻品种中,推测 *Badh2* 基因控制米香性状。Kovach 等^[62]深入研究了 *Badh2* 香味基因,有 8 种隐性等位基因被发现,得出香稻中普遍存在的优势等位基因是 *Badh2.1*。

关于糊化温度和胶稠度的研究较多。糊化温度基因定位于水稻第 6 染色体上,He 等^[63]首次在 *Wx* 附近检测到 1 个主效 QTL,与 *Alk* 基因等位且控制糊化温度。随后多数学者^[64-66]利用糊化温度差别比较大的亲本构建群体,验证了 He 等的研究结果,且发现 *Wx* 基因也会引起糊化温度的变化。Tian 等^[66]研究得出,与 *Wx* 紧密连锁的 1 个基因主要控制胶稠度,也有学者认为胶稠度主要由第 2、第 7 染色体上的 QTL 共同控制^[63,65]。

关于米粒延伸性尚没有基因被克隆,仅定位了几个微效 QTL。早在 1993 年,Ahn 等^[67]就在水稻第 8 染色体上鉴定了 1 个控制米粒延伸性的 QTL;何予卿等^[68]在水稻第 6 染色体 *Wx* 附近定位到 1 个多效性 QTL 控制米粒延伸性;Rathi 等^[69]鉴定了 1 个米粒延伸性 QTL 位于水稻第 4 染色体上。

3.4 营养品质的相关基因

蛋白质是稻米的第二大成分,也是稻米营养品质的主要构成因素。关于蛋白质的 QTL 定位和克隆方面研究较多,其中储藏蛋白与品质密切相关,在籼稻和粳稻之间也存在一定的差异^[7];谷蛋白直接与稻米编码基因有关,水稻中已鉴定了至少 15 个编码谷蛋白的结构基因^[70]。研究表明,转录因子 *OsRISBZ1* 和 *OsRPBF* 参与调控种子储藏蛋白的含量^[71];Wang 等^[72]克隆了 1 个谷蛋白转运的基因 *OsRab5a*,该基因突变后能够导致谷蛋白从高尔基体向蛋白体 II 转运受阻。*OsSar1a* 及其另外 2 个同源基因 *OsSar1b* 和 *OsSar1c* 共同调控谷蛋白和球蛋白的运输,其突变后表现出相同的粉质表型^[73]。此外,PENG 过量表达主效基因 *OsAPP6* 能够促进根部氨基酸吸收,提高蛋白质的合成^[74]。

4 稻米品质改良方式及相关研究

4.1 利用杂交、回交方法改良水稻品质

水稻品质改良主要是利用 2 个亲缘关系较远且品质优良的亲本通过杂交、回交等方法, 结合田间农艺性状选择选育优质水稻品种。李宏等^[75]利用美国水稻品种 Lemont 和广东省审定的品种丰澳占杂交, 育成了产量较高、品质优良的美香占 2 号, 并围绕美香占 2 号配置了大量杂交组合, 成功选育了美丝占、齐新占等优质品种于 2006 年通过广东省审定; 随后又围绕美丝占和齐新占进行配组, 成功选育了美雅占、美油占和齐华占等食味品质较好的品种。赖穗春等^[76]以优质稻黄华占为母本, 与丰秀占进行杂交, 育成了早晚兼用型优质、丰产水稻新品种黄丰占, 并于 2012 年通过广东省审定。

4.2 利用分子标记辅助选择培育优良水稻品种

育种工作者在传统育种的基础上结合分子标记辅助选择选育优良水稻品种, 并取得了一定成果。王才林等^[77]将日本优质粳稻关东 194 与江苏优质高产粳稻武香粳 14 杂交, 并结合分子标记辅助选择, 以及外观和食味品质筛选, 培育出了优良粳稻新品种南粳 46, 于 2008 年通过江苏省品种审定; 之后又分别利用优质高产粳稻武粳 13 和武香粳 14 为母本, 与关东 194 杂交, 结合暗胚乳突变基因 *Wx-mq* 的分子标记辅助选择, 分别育成优质食味粳稻南粳 5055 和南粳 9108, 分别于 2011 年和 2013 年通过江苏省品种审定^[78-79]。Liu 等^[80]借助 PCR-AccI 分子标记, 将 *Wxb* 基因导入籼型杂交稻重要亲本龙特甫和珍汕 97 中, 选育了低直链淀粉含量的改良保持系和恢复系, 其所配组合直链淀粉含量也显著降低, 蒸煮与食味品质明显提高。刘巧泉等^[81]利用分子标记辅助选择将 *Wxb* 基因导入籼稻特青中并替换了 *Wxa* 基因, 使其直链淀粉含量显著下降, 改良特青与培矮 64S 杂交的后代直链淀粉含量也明显降低。

5 问题及展望

大量的稻米品质相关基因被定位和克隆为稻米品质改良奠定了分子基础。在稻米品质改良过程中仍会存在一些问题, 比如研究稻米外观和加工品质性状, 要密切关注其与产量、抗性性状之间是否存在矛盾, 这也是水稻育种的关键。细长粒米可以提高稻米的外观品质, 但是会降低其整精米率和产量; 宽粒水稻能够增加粒重和产量, 但是会增加稻米垩白度。育种家需根据育种目标在外观品质、加工品质和产量之间作出一些选择, 一方面可利用分子标记辅助选择技术结合常规育种选育达到增产目的的特定粒型, 改善外观和加工

品质, 进而提高水稻商品价值; 另一方面, 可根据消费者对稻米品质的不同需求来选育不同优良品质的品种, 并协调粒型、粒重和品质之间的关系, 选择最优组合。

稻米品质表现是一个综合性状, 虽然育种家在稻米品质性状的影响因素、品质相关基因的定位和克隆以及在品质改良育种方面都取得了一些成绩, 但是大部分是集中在基础研究方面, 真正在育种上应用的相对较少, 优质水稻品种选育的突破性进展方面相对薄弱。这就需要进一步研究稻米品质性状相关基因的分子机理, 同时要进一步加大对优良种质资源的挖掘, 充分发掘一些关键优良等位基因, 继续开发与优良品质性状基因紧密连锁的分子标记供育种利用。由于稻米品质受环境因素的影响极大, 通过导入单一品质性状基因来改良水稻品质存在一定的局限性, 还需深入研究将优良米质相关基因聚合到同一水稻品种中。相信通过水稻育种工作者的不断努力, 将会选育出越来越多的突破性优质高产水稻品种。

参考文献

- [1] 程式华. 中国超级稻育种技术创新与应用 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(2): 205-206.
- [2] Rao Y C, Li Y Y, Qian Q, et al. Recent progress on molecular breeding of rice in China [J]. *Plant Cell Rep*, 2014, 33(4): 551-564.
- [3] 张昌泉, 赵冬生, 李钱峰, 等. 稻米品质性状基因的克隆与功能研究进展 [J]. 中国农业科学, 2016, 49(22): 4 267-4 283.
- [4] Bao J S, Corke H, Sun M, et al. Nucleotide diversity in starch synthase IIa and validation of single nucleotide polymorphisms in relation to starch gelatinization temperature and other physicochemical properties in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113(7): 1 171-1 183.
- [5] 刘海, 赵欢, 何佳芳, 等. 稻米营养品质影响因素研究进展 [J]. 贵州农业科学, 2013, 41(6): 85-89.
- [6] 朱智伟. 当前我国稻米品质状况分析 [J]. 中国稻米, 2006, 12(1): 1-4.
- [7] 楠谷彰人. 中日水稻品种的食味比较 [J]. 北方水稻, 2007(5): 72-77.
- [8] Long X H, Liu Q Q, Chan M L. Metabolic engineering and profiling of rice with increased lysine [J]. *Plant Biotechnol J*, 2013, 11(4): 490-501.
- [9] 高焕晔, 宗学风, 吕俊, 等. 高温干旱双重胁迫对水稻产量和品质的影响 [J]. 三峡生态环境监测, 2016, 1(2): 10-17.
- [10] 从夕汉, 施伏芝, 阮新民, 等. 抽穗期高温与干旱对不同籼型水稻品种产量和品质的影响 [J]. 河南农业大学学报, 2014, 48(6): 667-673.
- [11] 吕艳梅, 谭伟平, 肖层林, 等. 高温对优质水稻籽粒淀粉形成及淀粉合成相关酶活性的影响 [J]. 华北农学报, 2014, 29(1): 135-139.

- [12] 周广洽, 徐孟亮, 谭周, 等. 温光对稻米蛋白质及氨基酸含量的影响[J]. 生态学报, 1997, 17(5): 537-542.
- [13] 杨联松, 孙明, 张培江, 等. 温度、光照对杂交中梗 80 优 121 稻米品质的影响[J]. 杂交水稻, 1998, 13(6): 23-28.
- [14] 倪善君. 影响稻米品质的因素及对策 [J]. 垦殖与稻作, 2003, 47(1): 47-49.
- [15] 王熙军. 稻米蛋白质含量与气象条件的关系探讨 [J]. 广西气象, 1997, 18(4): 51-56.
- [16] 向远鸿, 唐启源. 海拔对稻米品质影响的灰色关联分析[J]. 中国水稻科学, 1991, 5(2): 94-96.
- [17] 苏振喜, 廖新华, 赵国珍, 等. 高原粳稻在不同海拔条件下品质特性分析[J]. 生态环境, 2008, 17(3): 1 157-1 162.
- [18] 李俊青, 刘从军, 袁继超, 等. 攀西地区稻米蛋白的变异及其影响因素初探[J]. 四川农业大学学报, 2004, 22(1): 26-29.
- [19] 包灵丰, 林纲, 赵德明, 等. 不同播期与收获期对水稻灌浆期、产量及米质的影响[J]. 华南农业大学学报, 2017, 38(2): 31-37.
- [20] 秦阳, 蒋文春, 张城, 等. 不同水稻品种播期与品质的关系[J]. 沈阳农业大学学报, 2004, 35(4): 328-331.
- [21] 姚义, 霍中洋, 张洪程, 等. 播期对麦茬直播粳稻产量及品质的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(15): 3 098-3 107.
- [22] 吴春赞, 叶定池, 林华, 等. 栽插密度对水稻产量及品质的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(9): 190-205.
- [23] 潘志刚, 曹凑贵, 蔡明历, 等. 栽插密度及方式对杂交水稻“红莲优 6 号”产量和品质的影响[J]. 江西农业大学学报, 2006, 28(6): 845-849.
- [24] 万觐军, 张洪程, 霍中洋, 等. 不同氮肥施用比例对两优培九产量及品质的影响 [J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2005, 26(1): 69-72.
- [25] 王晓波, 王录, 赵颖君, 等. N、P、K 三要素对水稻的蛋白质效应分析[J]. 吉林农业大学学报, 2001, 23(3): 5-8.
- [26] 张俊国, 张三元, 杨春刚, 等. 不同施氮水平对水稻主要食味品质性状研究的影响[J]. 吉林农业科学, 2012, 35(4): 29-33.
- [27] 张进, 吴良欢, 王敏艳, 等. 铁氮配施对稻米中铁、锌、钙、镁和蛋白质含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(1): 122-125.
- [28] 胡树林, 徐庆国, 黄启为. 香米品质与微量元素含量特征关系的研究[J]. 作物研究, 2001, 15(4): 12-16.
- [29] Mao H L, Sun S Y, Yao J L, et al. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2010, 107(45): 19 579-19 584.
- [30] Zhang X J, Wang J F, Huang J, et al. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2012, 109(52): 21 534-21 539.
- [31] Wang Y X, Xiong G S, Hu J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice [J]. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 944-948.
- [32] Wang S K, Li S, Liu Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 949-954.
- [33] Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623-630.
- [34] Wang J F, Gu S H, Wan X Y, et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. *Cell Res*, 2008, 18(12): 1 199-1 209.
- [35] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nat Genet*, 2011, 43(12): 1 266-1 269.
- [36] Sun L J, Li X J, Fu Y C, et al. *GS6*, a member of the GRAS gene family, negatively regulates grain size in rice [J]. *J Integr Plant Biol*, 2013, 55(10): 1-12.
- [37] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield[J]. *Nat Genet*, 2013, 45(6): 707-711.
- [38] Wang S K, Wu K, Yuan Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nat Genet*, 2012, 44(8): 950-954.
- [39] Xu F, Fang J, Ou S J, et al. Variations in *CYP78A13* coding region influence grain size and yield in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(4): 800-811.
- [40] Song X J, Kuroha T, Ayano M, et al. Rare allele of a previously unidentified histone H4 acetyltransferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112(1): 76-81.
- [41] Che R H, Tong H N, Shi B H, et al. Control of grain size and rice yield by *GL-2* mediated brassinosteroid responses [J]. *Nat Plant*, 2016, 2(1): 15 195-15 196.
- [42] Tan Y F, Xing Y Z, Li J X, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, an elite rice hybrid[J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 823-829.
- [43] Kang H, Park S, Matsuoka M, et al. White-core endosperm floury endosperm-4 in rice is generated by knockout mutations in the C4-type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*)[J]. *Plant J*, 2005, 42(6): 901-911.
- [44] Wang E, Wang J J, Zhu X D, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J]. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1 370-1 374.
- [45] Wang Y H, Ren Y L, Liu X, et al. The failure to express a protein disulphide isomerase-like protein results in a floury endosperm and an endoplasmic reticulum stress response in rice[J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(1): 121-130.
- [46] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, et al. Chalk 5 encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nat Genet*, 2014, 46(1): 398-404.
- [47] 梅捍卫, 罗利军, 郭龙彪, 等. 水稻加工品质数量性状基因座 (QTLs) 分子定位研究[J]. 遗传学报, 2002, 29(9): 791-797.
- [48] 穆平, 郭咏梅, 刘家富, 等. 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 [J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(4): 654-660.
- [49] 翁建峰, 万向元, 郭涛, 等. 利用 CSSL 群体研究稻米加工品质相关 QTL 表达的稳定性[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2 128-2 135.
- [50] 刘家富, 奎丽梅, 朱作峰, 等. 普通野生稻稻米加工品质和外观品质性状 QTL 定位[J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(1): 90-96.
- [51] 胡霞, 石瑜敏, 贾倩, 等. 影响水稻穗部性状及籽粒碾磨品质的

- QTL 及其环境互作分析[J]. 作物学报, 2011, 37(7): 1 175–1 185.
- [52] Wang Z Y, Zheng F Q, Shen G Z, et al. The amylose content in rice endosperm is related to the post-transcriptional regulation of the waxy gene[J]. *Plant J*, 1995, 7(4): 613–622.
- [53] 朱霁晖, 张昌泉, 顾铭洪, 等. 水稻 Wx 基因的等位变异及育种利用研究进展[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(4): 431–438.
- [54] Wang Z Y, Wu Z L, Xing Y Y, et al. Nucleotide sequence of rice waxy gene[J]. *Nucleic Acids Res*, 1990, 18(19): 5 898–5 899.
- [55] Zhang M J, Fang J H, Yan X, et al. Molecular insights into how a deficiency of amylose affects carbon allocation – carbohydrate and oil analyses and gene expression profiling in the seeds of a rice waxy mutant[J]. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 230–230.
- [56] Ji Q, Zhang L S, Wang Y F, et al. Genome-wide analysis of basic leucine zipper transcription factor families in *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa* and *Populus trichocarpa* [J]. *J Shanghai University (English Ed)*, 2009, 13(2): 174–182.
- [57] Kubo T, Yoshimura A, Kurata N. Hybrid Male Sterility in Rice is Due to Epistatic Interactions With a Pollen Killer Locus[J]. *Genetics*, 2011, 189(3): 1 083–1 092.
- [58] Isshiki M, Nakajima M, Satoh H, et al. Dull: rice mutants with tissue-specific effects on the splicing of the waxy pre-mRNA [J]. *Plant J*, 2000, 23(4): 451–460.
- [59] Mikami I, Uwatoko N, Ikeda Y, et al. Allelic diversification at the wx locus in landraces of Asian rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116(7): 979–989.
- [60] Sato H, Suzuki Y, Okumo K, et al. Genetic analysis of low-amylose content in a rice variety, ‘Milky Queen’[J]. *Breed Res*, 2001, 3: 13–19.
- [61] Bradbury L, Fitzgerald T, Henry R, et al. The gene for fragrance in rice[J]. *Plant Biotechnol J*, 2005, 3(3): 363–370.
- [62] Kovach M, Calingcion M, Fitzgerald M, et al. The origin and evolution of fragrance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2009, 106(34): 14 444–14 449.
- [63] He P, Li S Q, Qian A, et al. Genetic analysis of rice grain quality[J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 502–508.
- [64] 严长杰, 徐辰武, 裔传灯, 等. 利用 SSR 标记定位水稻糊化温度的 QTLs[J]. 遗传学报, 2001, 28(11): 1 006–1 011.
- [65] Li Z F, Wan J M, Xia J F, et al. Mapping of quantitative trait loci controlling physico-chemical properties of rice grains (*Oryza sativa* L.)[J]. *Breed Sci*, 2003, 53: 209–215.
- [66] Tian R, Jiang G H, Shen L H, et al. Mapping quantitative trait loci underlying the cooking and eating quality of rice using a DH population[J]. *Mol Breed*, 2005, 15: 117–124.
- [67] Ahn S N, Bollich C N, McClung A M, et al. RFLP analysis of genomic regions associated with cooked-kernel elongation in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 1993, 87(1): 27–32.
- [68] 何予卿, 邢永忠, 葛小佳, 等. 水稻米饭延伸指数相关性状的基因定位研究[J]. 分子植物育种, 2003, 1(5): 613–619.
- [69] Rath S, Pathak K, Yadav R N S, et al. Association studies of dormancy and cooking quality traits in direct-seeded indica rice [J]. *J Genet*, 2014, 93(1): 3–12.
- [70] Vitale A, Hina G. Sorting of proteins to storage vacuoles: how many mechanisms[J]. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(7): 316–323.
- [71] Kawakatsu T, Yamamoto M P, Toumo S M, et al. Compensation and interaction between RISBZ1 and RPBF during grain filling in rice[J]. *Plant J*, 2009, 59(6): 908–920.
- [72] Wang Y H, Ren Y L, Liu X, et al. *OsRab5a* regulates endomembrane organization and storage protein trafficking in rice endosperm cells [J]. *Plant J*, 2010, 64(5): 812–824.
- [73] Tian L H, Dai L L, Yin Z J, et al. Small GTPase Sar1 is crucial for proglutelin and α -globulin export from the endoplasmic reticulum in rice endosperm[J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(10): 2 831–2 845.
- [74] Peng B, Kong H L, Li Y B, et al. *OsAAP6* functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice[J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 4 847–4 847.
- [75] 李宏, 周少川, 黄道强, 等. 水稻优质食味的认知及育种实践[J]. 广东农业科学, 2014, 41(4): 15–31.
- [76] 赖穗春, 周少川, 王志东, 等. 优质稻新品种黄丰占的选育——水稻核心种质育种理论应用实例[J]. 广东农业科学, 2013, 40(21): 16–18.
- [77] 王才林, 张亚东, 朱镇, 等. 抗条纹叶枯病优良食味晚粳稻新品种南粳 46 的特征特性与栽培技术[J]. 江苏农业科学, 2008, 36(2): 91–92.
- [78] 王才林, 张亚东, 朱镇, 等. 优良食味粳稻新品种南粳 5055 的选育及利用[J]. 农业科技通讯, 2012(2): 84–87.
- [79] 王才林, 张亚东, 朱镇, 等. 优良食味粳稻新品种南粳 9108 的选育与利用[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(9): 86–88.
- [80] Liu Q Q, Li Q F, Cai X L, et al. Molecular marker-assisted selection for improved cooking and eating quality of two elite parents of hybrid rice[J]. *Crop Sci*, 2006, 46: 2 354–2 360.
- [81] 刘巧泉, 蔡秀玲, 李钱峰, 等. 分子标记辅助选择改良特青及其杂交稻米的蒸煮食味品质[J]. 作物学报, 2006, 32(1): 64–69.

Research Advances in the Influence Factors and Related Genes of Rice Quality Traits

WANG Hui, ZHANG Conghe*, CHEN Jinjie, YAN Zhi, ZHOU Guixiang, HUANG Yanling

(Anhui Win-all Hi-tech Seed Co., LTD. /National Key Laboratory for New Variety Development of Hybrid Rice, Ministry of Agriculture, Hefei, Anhui 230088, China; 1st author: qyqkwh@163.com; *Corresponding author: zhangch7201@vip.sohu.com)

Abstract: Rice is one of the main grain crops in China. With the continuous improvement of living standard and consumption levels, people's demand for rice quality is also increasing. This paper briefly summarized the composition, influence factor, gene mapping and cloning as well as breeding and improvement of rice quality traits. Meanwhile, we also discussed the problems encountered in the process of quality improvement.

Key words: rice; quality traits; influence factors; gene; mapping and cloning; breeding and improvement