

引用格式:

曾哲, 王燕, 张叶楠, 张汐语, 杜江莹, 张海清, 贺记外. 水稻稻米延伸性QTL定位[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2025, 51(6): 18–25.

ZENG Z, WANG Y, ZHANG Y N, ZHANG X Y, DU J Y, ZHANG H Q, HE J W. QTL mapping for cooked-kernel elongation in rice[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2025, 51(6): 18–25.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



## 水稻稻米延伸性QTL定位

曾哲<sup>1,2</sup>, 王燕<sup>1,3</sup>, 张叶楠<sup>1</sup>, 张汐语<sup>1,3</sup>, 杜江莹<sup>1,3</sup>, 张海清<sup>1,3</sup>, 贺记外<sup>1,3\*</sup>

(1. 湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128; 2. 广西农业科学院农产品质量安全与检测技术研究所, 广西 南宁 530007; 3. 岳麓山实验室, 湖南 长沙 410128)

**摘要:** 以349份来自3K水稻基因组资源库的核心种质为材料, 统计2年的稻米延伸性表型数据, 运用全基因组关联分析技术共检测到4个稻米延伸性QTL位点, 分别是 $qCRE1$ 、 $qCRE7-1$ 、 $qCRE10$ 和 $qCRE7$ , 相对表型贡献率为9.4%~15.6%, 其中,  $qCRE7$ 位点与已报道的功能基因 $OsDPE2$ 共定位; 针对其余3个新鉴定的QTL位点, 结合其区间内的基因功能注释信息, 采用单倍型分析手段, 最终筛选出2个候选基因, 分别为Os10g0162844和Os07g0268000; 通过分析候选基因不同单倍型在种质中的聚合情况, 筛选出2份在稻米粒长与稻米延伸性性状上具备多个基因优势的单倍型种质IRIS\_313-8656和IRIS\_313-11189, 为水稻品质改良提供新的位点和种质资源。

**关键词:** 稻米延伸性; QTL; 候选基因; 基因聚合

中图分类号: S511; Q781

文献标志码: A

文章编号: 1007-1032(2025)06-0018-08

## QTL mapping for cooked-kernel elongation in rice

ZENG Zhe<sup>1,2</sup>, WANG Yan<sup>1,3</sup>, ZHANG Yenan<sup>1</sup>, ZHANG Xiyu<sup>1,3</sup>, DU Jiangying<sup>1,3</sup>, ZHANG Haiqing<sup>1,3</sup>, HE Jiwei<sup>1,3\*</sup>

(1. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Research Institute of Agro-products Quality Safety and Testing Technology, Guangxi Academy of Agriculture Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China; 3. Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan 410128, China)

**Abstract:** A core set of 349 accessions from the 3K Rice Genome Project was evaluated for cooked-kernel elongation (CKE) over two years. Genome-wide association analysis identified four quantitative trait loci( $qCRE1$ ,  $qCRE7-1$ ,  $qCRE10$ , and  $qCRE7$ ) that accounted for 9.4% to 15.6% of the phenotypic variance. The lead SNP at  $qCRE7$  colocalized with the previously characterized gene  $OsDPE2$ . For the three novel loci, candidate gene screening was performed by integrating functional annotations with haplotype analysis, which prioritized Os10g0162844 and Os07g0268000 as the most promising candidates. Furthermore, two accessions, IRIS\_313-8656 and IRIS\_313-11189 were identified as harboring favorable alleles for both grain length and CKE by aggregation analysis of different haplotypes of the candidate genes in the germplasm, offering new alleles and germplasm resources for rice quality improvement.

**Keywords:** cooked-kernel elongation; QTL; candidate genes; gene pyramiding

水稻是我国重要的粮食作物, 随着消费者对稻米食用品质要求的进一步提高, 稻米延伸性也成为衡量

稻米品质的一个关键指标。优质的稻米品种在蒸煮后能够纵向延伸, 而横向膨胀较小, 部分籼米品种在蒸

收稿日期: 2025-02-28

修回日期: 2025-11-25

基金项目: 湖南省重点研发计划项目(2024AQ2034)

作者简介: 曾哲(2000—), 男, 湖南邵阳人, 硕士研究生, 主要从事水稻品质性状基因的挖掘及其功能研究, 972475509@qq.com; \*通信作者, 贺记外, 博士, 副教授, 主要从事水稻重要基因的挖掘及分子育种研究, hejiwai@hunau.edu.cn

煮之后可以给消费者带来独特的视觉体验<sup>[1]</sup>。

目前,科学家们已经定位出了多个调控水稻稻米延伸性的QTL位点。AHN等<sup>[2]</sup>利用巴斯马蒂稻衍生品种‘B8462T3-710’与‘Dellmont’构建了F<sub>3</sub>群体,在第8号染色体RZ323至RZ562区间内定位了首个与蒸煮米粒延伸率相关的QTL位点。何予卿等<sup>[3]</sup>利用‘珍汕97’与‘明恢63’杂交构建的RIL群体,定位到与*Wx*基因位于同一区间内的QTL,并证实该位点可以调控稻米的外观性状。张光恒等<sup>[4]</sup>基于籼稻‘窄叶青8号’与粳稻‘京系17’杂交衍生的双单倍体(DH)遗传群体,发现调控稻米蒸煮延伸率的关键QTL位点位于第3、6、10号染色体,其中10号染色体主效QTL(*qMER10*)表型贡献率达18.6%,通过等位互补实验证实*Wx*基因在该群体中调控直链淀粉合成,显著影响米饭延伸性。ARIKIT等<sup>[5]</sup>通过QTL-seq方法,对一组F<sub>2</sub>分离群体进行了混合分离分析,最终定位到2个主要QTL区域,分别与可溶性淀粉合成酶基因和淀粉分支酶基因紧密连锁。沈圣泉等<sup>[6]</sup>利用‘协青早B’与‘密阳46’构建的重组自交系群体,定位到1个加性QTL,而且发现稻米延伸性这一性状与外界环境存在着极其复杂的关系。TAN等<sup>[7]</sup>利用‘武运粳2号’和‘珍汕97B’构建的DH群体,定位到2个与米粒延伸性相关的QTL,分别位于水稻第2号和第6号染色体上。LIU等<sup>[8]</sup>利用籼稻‘IR24’和粳稻‘Asominori’构建的种质群体,检测到7个与稻米延伸性相关的QTL。姜树坤等<sup>[9]</sup>在‘沈农265’和‘丽江新团黑谷’构建的种质群体中定位到了8个与稻米延伸性相关的QTL,其中1个QTL不仅相对贡献率较高,而且还可以在不同的环境条件中稳定表达。

YANG等<sup>[10]</sup>以水稻染色体片段代换系(CSSL)群体为材料,将供体品种‘Basmati 370’携带的优质片段导入受体品种‘中花11(ZH11)’的遗传背景,获得154个代换系,通过代换作图共鉴定出4个控制蒸煮米粒延伸率的主效QTL,即*qCER-3*、*qCER-5*、*qCER-7*与*qCER-12*。GE等<sup>[11]</sup>基于重组自交系群体,系统鉴定出33个与稻米品质相关的遗传位点,其中,位于第2、6、11号染色体的3个QTL(*qMER2*、*qMER6*、*qMER11*)特异性调控稻米蒸煮延伸性,

*qMER6*与直链淀粉合成关键基因*SSIIa*共定位;WANG等<sup>[12]</sup>通过构建重组自交系群体,定位到了多个影响稻米蒸煮食味品质(直链淀粉含量、胶稠度和碱消值等)的QTL,其中包括4个分别位于第3、6、7、8号染色体上的QTL。沈年伟等<sup>[13]</sup>利用籼稻品种‘TN1’和粳稻品种‘Chunjiang06’构建种质群体,定位到了多个影响稻米品质相关性状的QTL位点,包括位于水稻第1、3、6、9、10号染色体上的7个影响稻米延伸性的QTL,另有2个QTL与已克隆的*Wx*和*ALK*共定位,表明这2个基因对稻米延伸性有一定的调控作用。GULERIA等<sup>[14]</sup>以‘Pusa1266’和‘Jaya’为亲本构建重组自交系群体,共筛选出了表型贡献率为2.9%~53.5%的22个影响稻米延伸性的QTL。

上述QTL及基因的研究深化了人们对水稻稻米延伸性调控机制的认知,为水稻育种提供了宝贵的遗传资源,但调控稻米延伸性的基因及分子调控机制尚不清楚。基于此,本研究利用3K水稻基因组资源库中的349份优质材料,结合全基因组关联分析(GWAS)、基因注释和单倍型分析技术,筛选调控稻米延伸性的候选基因,以期培育高产优质的水稻新品种提供基因资源。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

以349份来自3K水稻基因组资源库的核心种质为研究材料,分别于2022年在湖南农业大学浏阳基地,2023年在海南陵水基地采取分期播种的方式播种,进行正常水肥管理。

### 1.2 表型鉴定

材料成熟后,收获整个小区稻穗,充分干燥后常温存储3个月后进行表型测定。从每份材料中挑选出100粒完整、无裂痕的整精米,平铺在一块黑色硬板上,米粒之间保持一定的间隙,使用相机拍摄米粒图片。利用LongWidth软件测量100粒整精米的平均粒长(MRL,以cm为单位)。从测量的精米中随机挑选10粒完整、无裂痕的米粒,放入15 mL的离心管中,加入10 mL的蒸馏水,静置30 min后将

离心管放入沸水中蒸煮10 min,用镊子将饭粒取出,用吸水纸吸干多余水分。静置1 h后,使用相机拍摄饭粒照片,利用LongWidth软件测量出每粒饭粒的长度(CRL,以cm为单位),每个样品重复2次。计算蒸煮米粒延伸性CRE。

1.3 全基因组关联分析

3K种质群体的基因型数据来自RiceVarMap v2.0 (<http://ricevarmap.ncpgr.cn>), 去除缺失率(MR)高于20%且最小等位基因频率(MAF)小于0.05的SNP位点后, 利用TASSEL5.2软件的混合线性模型(MLM)进行全基因组关联分析(GWAS) [15]。以 $P$ 小于 $1\times10^{-4}$ 为标准, 当200 kb物理区域内存在至少2个显著SNP位点时, 则认为SNP峰值处存在1个QTL。在确认的

显著关联区域内, 比较所有显著QTL的 $R^2$ 值(表型贡献率), 以最高 $R^2$ 值作为对应关联区域的贡献率[16]。在R环境中, 借助qqman程序包绘制曼哈顿图和Q-Q图, 并利用LD heatmap程序包绘制连锁不平衡衰减图。

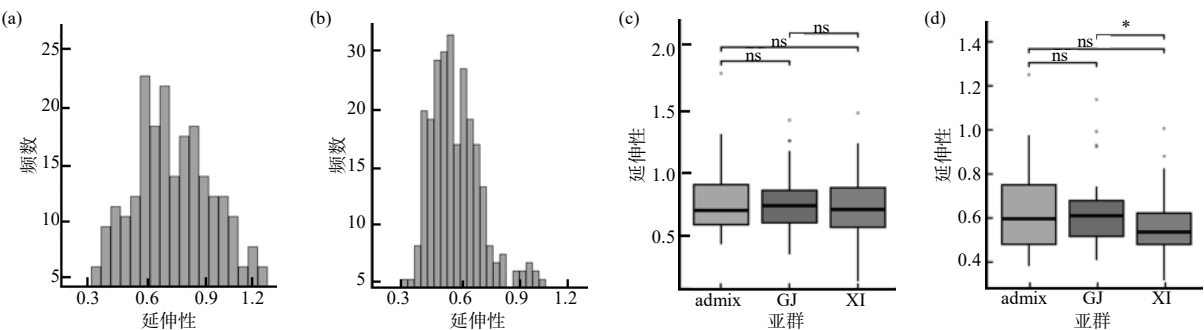
2 结果与分析

2.1 水稻稻米延伸性表型分析

针对种质群体的稻米延伸性这项性状进行统计分析, 结果(表1)显示, 长沙、陵水黎族自治县2个环境下种质群体稻米延伸性分别为0.32 ~ 1.46与0.32 ~ 1.25。频率分布图(图1)呈正态或偏态分布, 表明该性状是受多基因共同调控的数量性状, 满足进行全基因组关联分析的前提要求。

表1 水稻种质群体延伸性相关性状的统计分析结果

Table1 Statistical analysis result of elongation-related traits in the rice germplasm populations								
年份	地点	性状	最小值	最大值	均值±标准差	变异系数%	偏度	峰度
2022	长沙浏阳	稻米延伸性	0.32	1.46	0.72±0.19	26.39	0.20	-0.52
2023	陵水黎族自治县	稻米延伸性	0.32	1.25	0.57±0.13	22.81	0.96	1.26



\*表示差异有统计学意义( $P < 0.05$ ); ns表示差异无统计学意义( $P > 0.05$ ); admix表示中间型亚群; GJ表示梗稻亚群; XI表示籼稻亚群。

(a) 2022年稻米延伸性频数分布; (b) 2023年稻米延伸性频数分布;

(c) 2022年稻米延伸性在不同亚群中的分布; (d) 2023年稻米延伸性在不同亚群中的分布

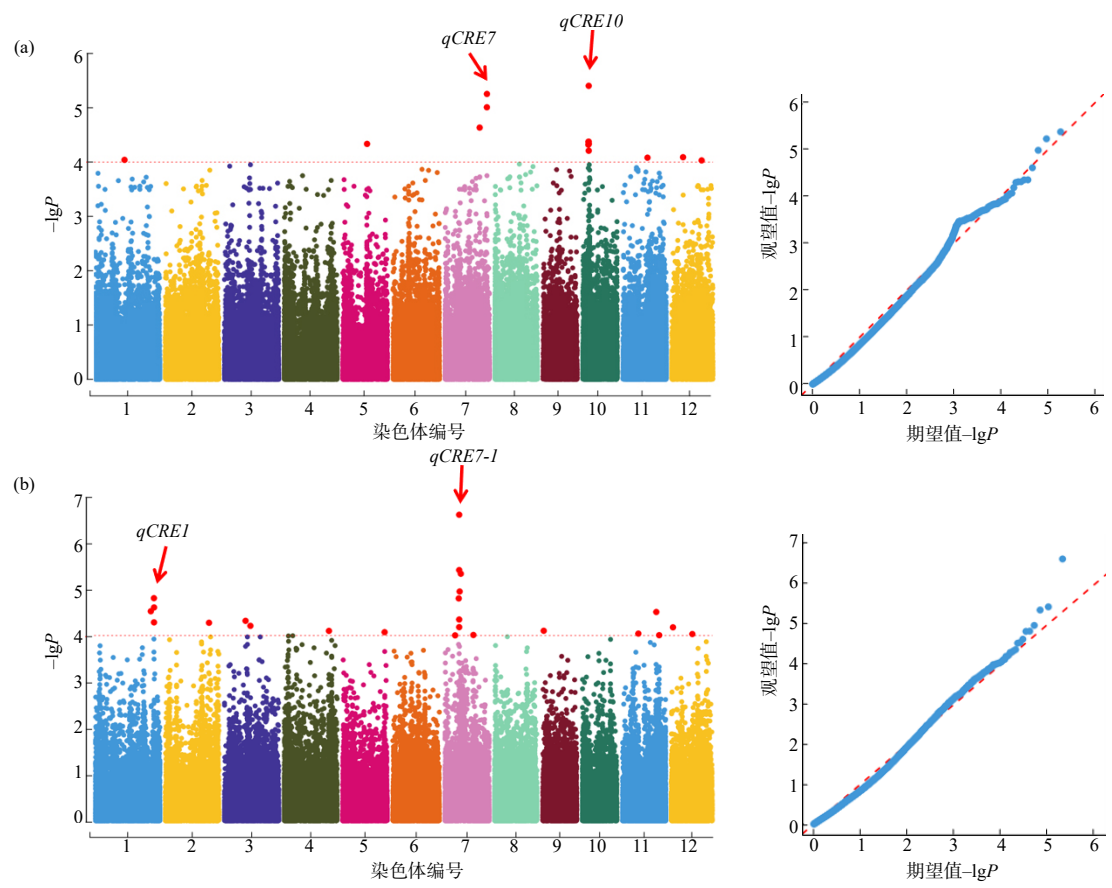
图1 水稻种质群体稻米延伸性统计分析结果

Fig. 1 Statistical analysis result of cooked-kernel elongation in the rice germplasm population

2.2 水稻稻米延伸性全基因组关联分析

对种质群体2年的稻米延伸性数据进行GWAS分析, 检测到4个与稻米延伸性相关的QTL(图2), 分别为 $qCRE1$ 、 $qCRE7$ 、 $qCRE7-1$ 和 $qCRE10$ , 相对

贡献率分别为9.4%、14.8%、14.9%和15.6%, 分别位于第1号染色体的39 251 726 bp处, 第7号染色体的27 958 534 bp处, 第7号染色体的9 541 642 bp处, 第10号染色体的3 984 703 bp处。



(a) 2022年稻米延伸性曼哈顿图和Q-Q图；(b) 2023年稻米延伸性曼哈顿图和Q-Q图

图2 水稻稻米延伸性全基因组关联分析结果

Fig. 2 Genome-wide association analysis result for cooked rice elongation

2.3 水稻粒型和稻米延伸性相关候选基因分析

参考日本晴基因组数据库 (<https://rapdb.dna.affrc.go.jp>) 和水稻基因表达数据库 (<http://expression.ic4r.org/search>) 对这些区间内的基因进行分析, 结果 (表2) 表明, *Os07g0662900* (*OsDPE2*)、*Os07g0268000* 和 *Os10g0162844* 影响稻米延伸性, 其中, *Os07g0662900* (*OsDPE2*) 编码细胞质歧化酶, *Os07g0268000* 编码F-box蛋白, *Os10g0162844* 编码细胞壁相关受体激酶(WAK)。

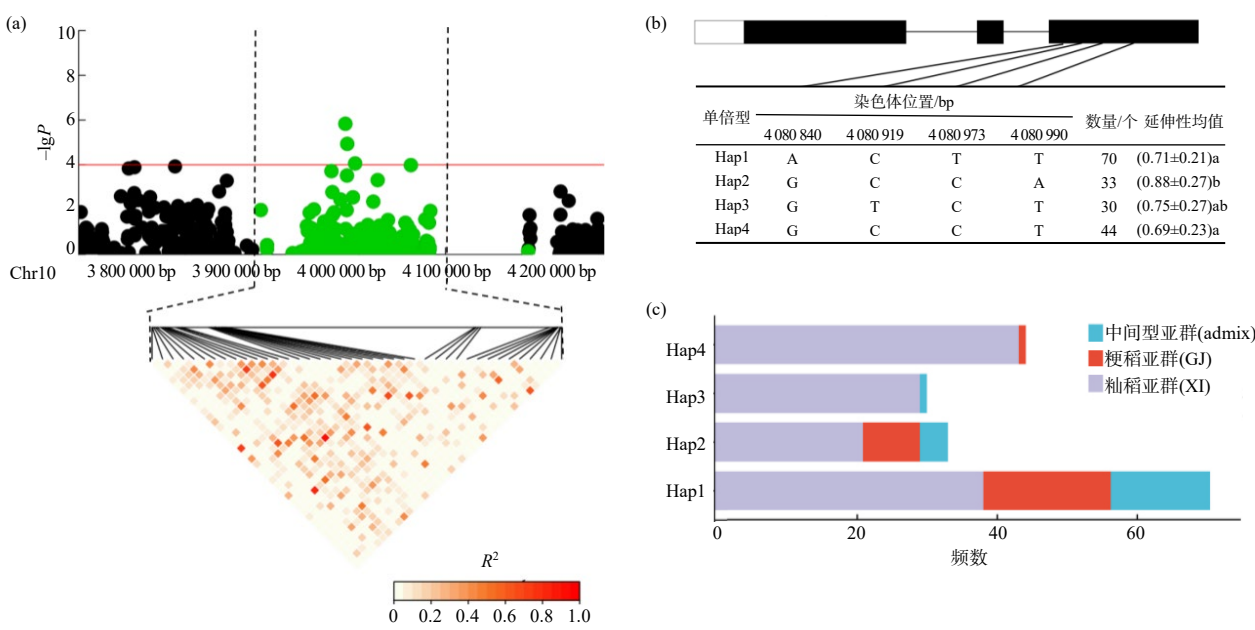
表2 水稻种质群体延伸性相关候选基因

Table 2 Candidate genes related to elongation traits in the rice germplasm populations

QTL位点	候选基因或基因编号	功能注释
<i>qCRE7</i>	<i>Os07g0662900</i> ( <i>OsDPE2</i> )	细胞质歧化酶
<i>qCRE7-1</i>	<i>Os07g0268000</i>	F-box蛋白
<i>qCRE10</i>	<i>Os10g0162844</i>	细胞壁相关受体激酶

2.4 候选基因单倍型分析

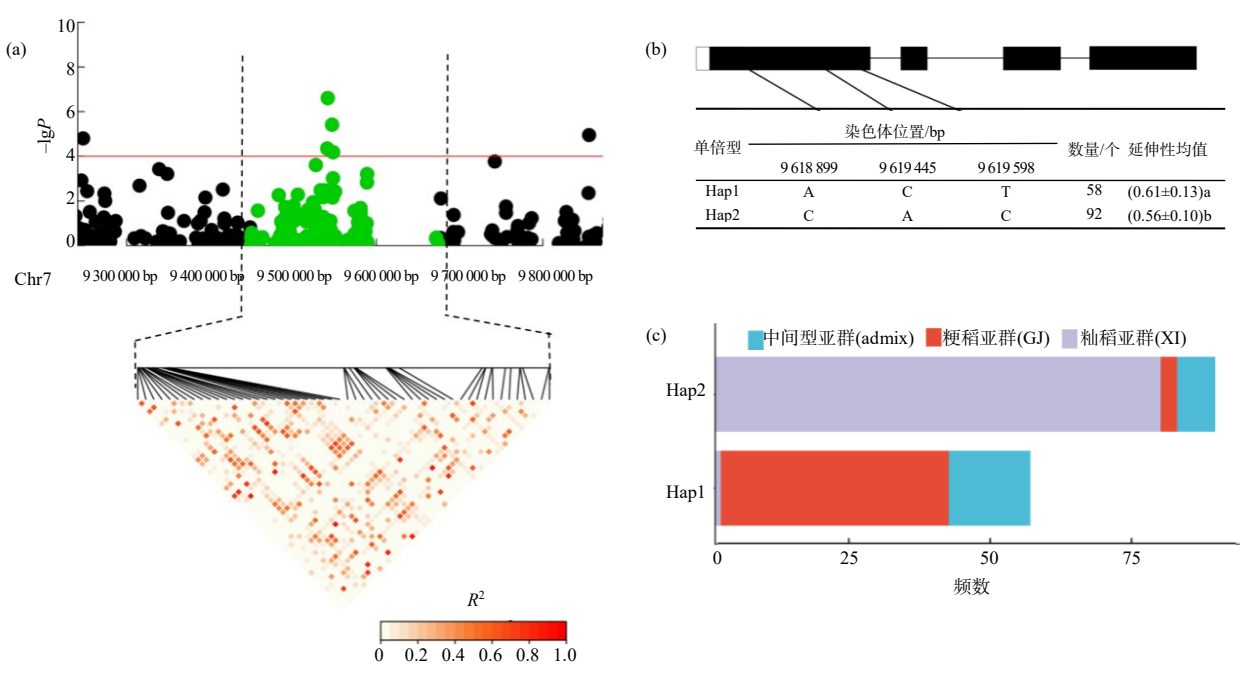
为解析3个候选基因在自然群体中的功能变异, 对*Os10g0162844*、*Os07g0268000*、*Os07g0662900* (*OsDPE2*) 进行单倍型分型, 并比较不同单倍型在 XI、GJ 及 admix 亚群中的稻米延伸性表型差异。结果显示, 稻米延伸性候选基因 *Os10g0162844* 有 4 种单倍型 (图3), Hap1 的 3 种亚群比例相近, 延伸性均值为 0.71; Hap2、Hap3 和 Hap4, XI 亚群占比较大, 延伸性均值分别为 0.88、0.75 和 0.69; *Os07g0268000* 有 2 种单倍型 (图4), Hap1 中, GJ 和 admix 亚群占比较大, 延伸性均值为 0.61; Hap2 中, XI 亚群占比较大, 延伸性均值为 0.56; *Os07g0662900* 有 2 种单倍型 (图5), Hap1 中, XI 亚群占比较大, 延伸性均值为 0.67; Hap2 中, XI 和 GJ 亚群占比较大, 其延伸性均值为 0.78。



图(b)中延伸性均值栏同列不同字母表示单倍型间的差异有统计学意义( $P<0.05$ )。  
(a) *qCRE10*的局部曼哈顿图和连锁不平衡衰减图; (b) *Os10g0162844*的单倍型分析; (c) *Os10g0162844*单倍型亚群分布

图3 *Os10g0162844*单倍型分析结果

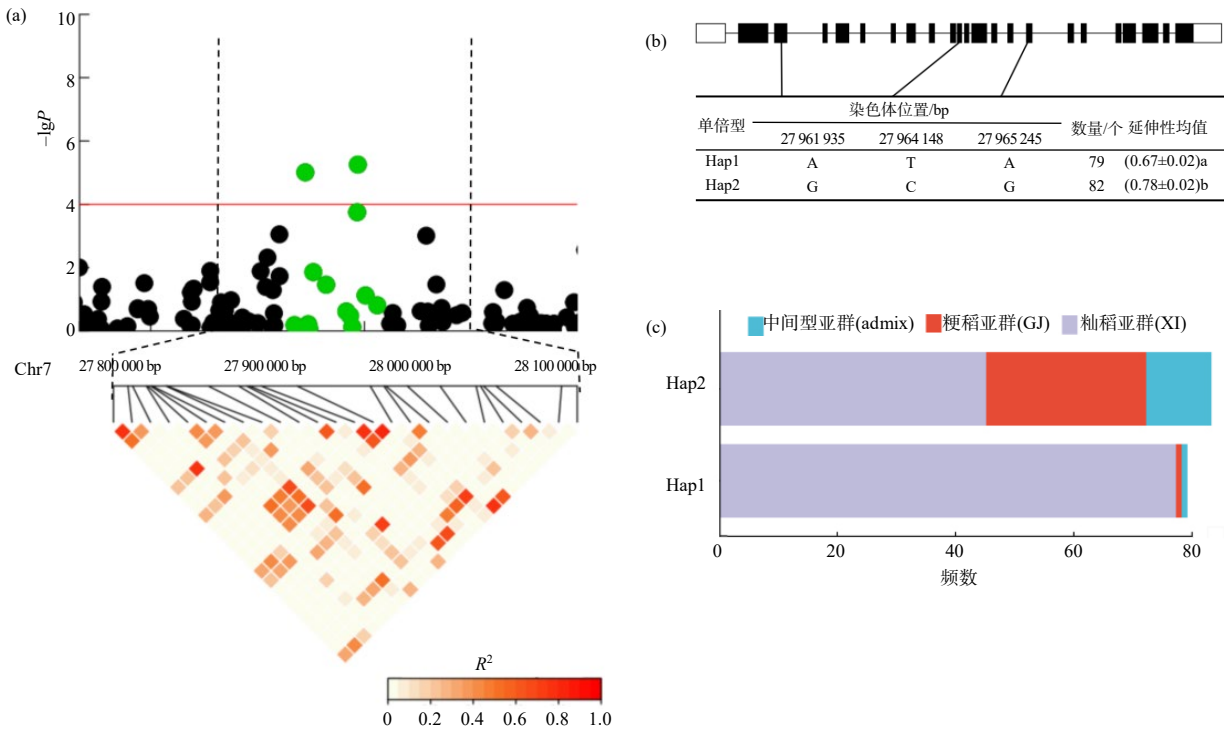
Fig. 3 Haplotype analysis result of *Os10g0162844*



图(b)中延伸性均值栏同列不同字母表示单倍型间的差异有统计学意义( $P<0.05$ )。  
(a) *qCRE7-1*的局部曼哈顿图和连锁不平衡衰减图; (b) *Os07g0268000*的单倍型分析; (c) *Os07g0268000*单倍型亚群分布

图4 *Os07g0268000*单倍型分析结果

Fig. 4 Haplotype analysis result of *Os07g0268000*



图(b)中延伸性均值栏同列不同字母表示单倍型间的差异有统计学意义( $P<0.05$ )。  
(a) *qCRE7*的局部曼哈顿图和连锁不平衡衰减图; (b) Os07g0662900的单倍型分析; (c) Os07g0662900单倍型亚群分布

图5 Os07g0662900单倍型分析结果

Fig. 5 Haplotype analysis result of Os07g0662900

2.5 水稻稻米延伸性QTL候选基因单倍型在种质中的聚合情况分布

针对与稻米延伸性相关的 *OsDPE2*、Os07g0268000、Os10g0162844基因,分析其不同单倍型在供试种质群体中的聚合情况,结果发现,有8种主要单倍型进行聚合,产生16种单倍型聚合形式,但能同时聚合3个基因单倍型的只有8种聚合方式。对8种聚合类型种质的稻米延伸性进行分析,结果(表3)显示: Type5的稻米延伸性均值为0.72,显

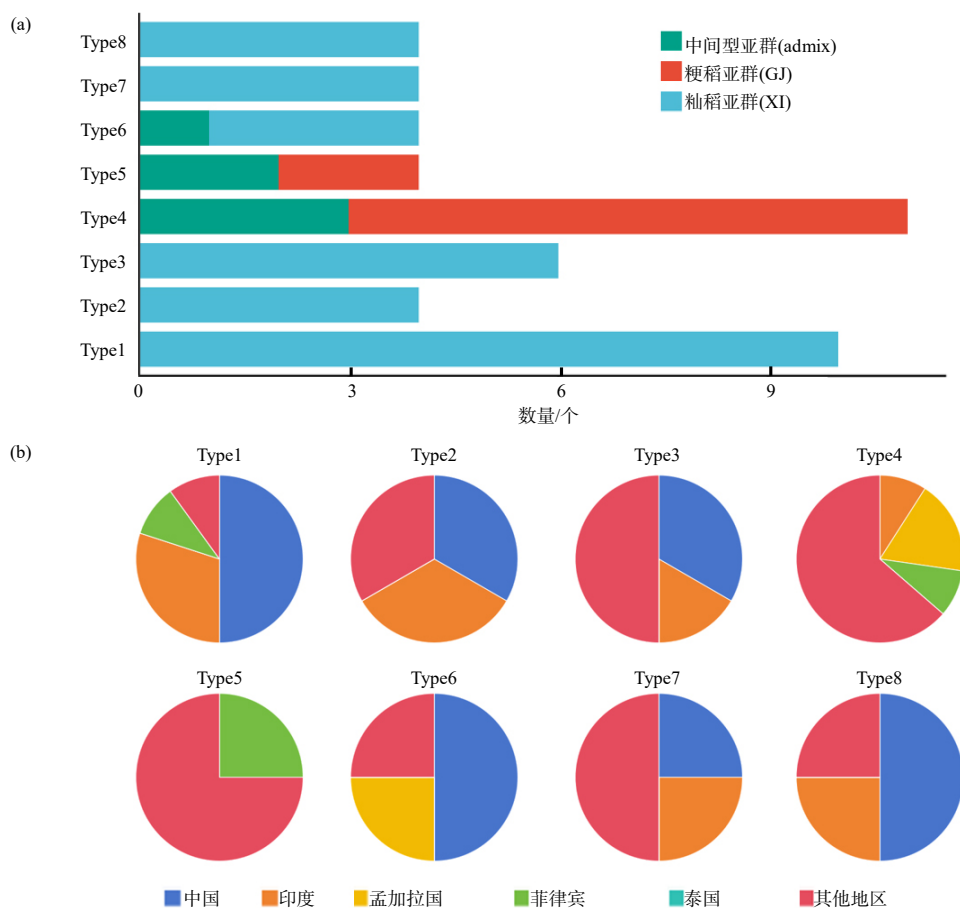
著高于Type3和Type4的,但与其他群体聚合类型的差异不显著;筛选出4份携带3个基因最优势单倍型聚合的优异种质,包括 IRIS\_313-8656、IRIS\_313-10379、IRIS\_313-11189及B008,其遗传背景以梗稻亚群与中间型亚群为主,主要分布在菲律宾等国家。Type3种质稻米延伸性均值较小,为0.52,该类型种质携带3个基因的劣势单倍型,遗传背景以籼稻亚群为主,主要分布在中国和印度等国家(图6)。

表3 稻米延伸性基因单倍型聚合分析结果

Table 3 Haplotype aggregation analysis result of genes for rice grain elongation					
组合	候选基因单倍型			数量/个	稻米延伸性均值
	<i>OsDPE2</i>	Os07g0268000	Os10g0162844		
Type1	Hap1	Hap2	Hap1	10	(0.55±0.15)ab
Type2	Hap1	Hap2	Hap2	4	(0.54±0.03)ab
Type3	Hap1	Hap2	Hap4	6	(0.52±0.10)a
Type4	Hap2	Hap1	Hap1	11	(0.52±0.08)a
Type5	Hap2	Hap1	Hap2	4	(0.72±0.15)b
Type6	Hap2	Hap2	Hap1	4	(0.57±0.06)ab
Type7	Hap2	Hap2	Hap3	4	(0.53±0.08)ab
Type8	Hap2	Hap2	Hap4	4	(0.61±0.02)ab

注: 同列不同字母表示组合间的差异有统计学意义( $P<0.05$ )。





(a) 8种单倍型聚合类型的亚群组成; (b) 8种单倍型聚合类型的国家(地区)分布

图6 种质资源中稻米延伸性候选基因不同单倍型聚合分析结果

Fig. 6 Haplotype aggregation analysis result of rice grain elongation candidate genes in the germplasm resources

### 3 结论与讨论

本研究共鉴定出4个与水稻稻米延伸性相关的QTL(*qCRE1*、*qCRE7-1*、*qCRE10*和*qCRE7*), 其中*qCRE7*与已报道的基因*OsDPE2*定位在同一染色体区间内。进一步对4个QTL区间内的基因进行功能注释以及单倍型分析, 筛选出3个候选基因*OsDPE2*、*Os10g0162844*、*Os07g0268000*。已有研究<sup>[17]</sup>表明, *OsDPE2*突变体的各营养器官及幼穗中淀粉含量均显著高于野生型的。上述共定位结果不仅验证了本研究全基因组关联分析(GWAS)结果的可靠性, 也为后续挖掘水稻稻米延伸性相关的新位点、解析其遗传调控机制提供了参考。

稻米品质与籽粒大小之间可能存在负相关性, 大籽粒通常伴随着较差的稻米品质和不同程度的胚乳粉化现象, 这主要是籽粒灌浆阶段淀粉合成异常所致<sup>[18]</sup>。淀粉是水稻胚乳的主要成分, 约占80%, 对精米加工质量和蒸煮特性有重要影响<sup>[19]</sup>。WANG等<sup>[20]</sup>通过比较*coi2*突变体与野生型发现, F-box蛋白

的编码基因*OsCOI2*调控籽粒大小。*Os07g0268000*注释为F-box蛋白成员, 表明其可能参与调控稻米的延伸性。YUE等<sup>[21]</sup>通过比较细胞壁相关受体激酶基因*OsWAK11*的突变体与野生型, 发现*OsWAK11*敲除株系粒长显著增加。本研究中, *Os10g0162844*被注释为细胞壁相关受体激酶成员, 推测其可能参与调控稻米的延伸性。

本研究通过分析水稻稻米延伸性相关基因不同单倍型在供试种质中的聚合模式, 筛选获得携带优势单倍型的优异种质资源; 结合前期研究结果<sup>[22]</sup>, *IRIS\_313-10379*与*B008*在粒长性状上优势不够显著而未被进行后续分析, 进一步聚焦筛选出*IRIS\_313-8656*和*IRIS\_313-11189*这2份核心种质, 其在稻米粒长与稻米延伸性2个关键性状上均聚合了多个基因的优势单倍型。籽粒较长的水稻品种通常具备更高的单产潜力, 而稻米延伸性作为评价稻米蒸煮食用品质的重要指标, 优良的延伸性可使米饭呈现口感松软、香气浓郁的特征, 更契合消费者对

高品质稻米的需求。在传统育种实践中,粒长与稻米延伸性常存在遗传拮抗效应(如籽粒长度增加可能伴随延伸性下降),导致产量与品质性状难以同步改良。本研究筛选获得的同时聚合粒长与延伸性优势单倍型的核心种质,为解析这2个性状间的遗传互作机制、开展产量与品质的协同改良提供了重要遗传材料,有望实现水稻“高产优质”的育种目标。

#### 参考文献:

- [1] 陈蕾. 巴斯马蒂稻蒸煮米粒延伸率的基因定位[D]. 长沙: 湖南师范大学, 2021.
- [2] AHN S N, BOLLI C N, MCCLUNG A M, et al. RFLP analysis of genomic regions associated with cooked-kernel elongation in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 87(1): 27–32.
- [3] 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.
- [4] 张光恒, 曾大力, 郭龙彪, 等. 水稻米粒延伸性的遗传剖析[J]. *遗传*, 2004, 26(6): 887–892.
- [5] ARIKIT S, WANCHANA S, KHANTHONG S, et al. QTL-seq identifies cooked grain elongation QTLs near soluble starch synthase and starch branching enzymes in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 8328.
- [6] 沈圣泉, 庄杰云, 王淑珍, 等. 水稻米粒延伸性QTLs定位和基因型与环境互作分析[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 319–322.
- [7] 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]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101(5): 823–829.
- [8] LIU L L, YAN X Y, JIANG L, et al. Identification of stably expressed quantitative trait loci for cooked rice elongation in non-Basmati varieties[J]. *Genome*, 2008, 51(2): 104–112.
- [9] 姜树坤, 黄成, 徐正进, 等. 粳稻米粒延伸性的QTL剖析[J]. *植物生理学通讯*, 2008, 44(6): 1091–1094.
- [10] YANG D W, ZHANG Y D, ZHU Z, et al. Substitutional mapping the cooked rice elongation by using chromosome segment substitution lines in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2013, 4: 107–115.
- [11] GE X J, XING Y Z, XU C G, et al. QTL analysis of cooked rice grain elongation, volume expansion, and water absorption using a recombinant inbred population[J]. *Plant Breeding*, 2005, 124(2): 121–126.
- [12] 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.
- [13] 沈年伟, 来凯凯, 粘金蓉, 等. 稻米出饭特性QTL分析及遗传研究[J]. *中国水稻科学*, 2011, 25(5): 475–482.
- [14] GULERIA S, SHARMA V, MARATHI B, et al. Molecular mapping of grain physico-chemical and cooking quality traits using recombinant inbred lines in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2012, 21(1): 1–10.
- [15] BRADBURY P J, ZHANG Z W, KROON D E, et al. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples[J]. *Bioinformatics*, 2007, 23(19): 2633–2635.
- [16] ZHAO K Y, TUNG C W, EIZENGA G C, et al. Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*[J]. *Nature Communications*, 2011, 2: 467.
- [17] CHEN L K, DONG X B, YANG H F, et al. Cytosolic disproportionating enzyme2 is essential for pollen germination and pollen tube elongation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2023, 191(1): 96–109.
- [18] LI Y Y, HE P L, WANG X W, et al. FGW1, a protein containing DUF630 and DUF632 domains, regulates grain size and filling in *Oryza sativa* L.[J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(5): 1390–1400.
- [19] SUMAN K, MADHUBABU P, RATHOD R, et al. Variation of grain quality characters and marker-trait association in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Genetics*, 2020, 99(1): 5.
- [20] WANG X J, CHEN Y M, LIU S T, et al. Functional dissection of rice jasmonate receptors involved in development and defense[J]. *New Phytologist*, 2023, 238(5): 2144–2158.
- [21] YUE Z L, LIU N, DENG Z P, et al. The receptor kinase OsWAK11 monitors cell wall pectin changes to fine-tune brassinosteroid signaling and regulate cell elongation in rice[J]. *Current Biology*, 2022, 32(11): 2454–2466.e7.
- [22] 龚成云, 朱裕敬, 桂金鑫, 等. 水稻粒型全基因组关联分析[J]. *农业生物技术学报*, 2024, 32(11): 2447–2461.

责任编辑: 毛友纯

英文编辑: 罗 维