

淀粉合成基因与水稻胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量相关性分析

康雪蒙¹, 薄晋芳², 马梦影¹, 巩文靓², 姜恭好², 段海燕^{1*}

(1. 黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨 150080; 2. 黑龙江大学生命科学学院, 哈尔滨 150080)

摘要: 水稻蒸煮食味品质是影响其销量的重要因素之一, 胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量是衡量水稻蒸煮食味品质的三个重要指标。对空育 131 和稻花香 2 号上述三个指标进行了测定, 以为提升水稻空育 131 的蒸煮食味品质提供依据, 同时也对 17 个与水稻淀粉合成相关的基因在两个品种间碱基序列差异进行了检测, 并采用空育 131 为供体亲本、稻花香 2 号为轮回亲本, 利用分子标记辅助选择后的 BC₁F₄ 代作为试验材料对差异基因的功能进行验证。结果表明: 空育 131 和稻花香 2 号在胶稠度和直链淀粉含量上均具有差异; 在 17 个与食味品质相关的基因中只有 *SBE3* 和 *SSII-1* 在两个品种间存在单碱基序列差异; 来自稻花香 2 号的 *SBE3* 和 *SSII-1* 具有提升水稻胶稠度的作用, *SBE3* 对胶稠度的提升作用较大, *SSII-1* 对胶稠度的提升作用较小。

关键词: 水稻; 淀粉合成基因; 胶稠度; 糊化温度; 直链淀粉含量

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2023)01-0001-04

Correlation Analysis of Starch Synthesis Genes with Rice Gel Consistency, Gelatinization Temperature, and Amylose Content

KANG Xuemeng¹, BO Jinfang², MA Mengying¹, GONG Wenjing², JIANG Gonghao², DUAN Haiyan^{1*}

(1. College of Modern Agricultural and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080; 2. College of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin 150080, China)

Abstract: Rice cooking and eating quality is one of the most important factors affecting its sales. Gel consistency, gelatinization temperature, and amylose content are three important indicators for measuring the cooking and eating quality of rice. Three indicators of Kongyu 131 and Daohuaxiang 2 were measured in order to improve the cooking taste of rice. At the same time, the base sequence differences of 17 genes related to rice starch synthesis between the two varieties were also tested. The function of the differential genes was verified by using the BC₁F₄ generation after molecular marker-assisted selection as test materials. Kongyu 131 as the donor parent and Daohuaxiang 2 as the recurrent parent. The results showed that: Kongyu 131 and Daohuaxiang 2 had differences in gel consistency and amylose content. In the 17 genes related to taste quality, only *SBE3* and *SSII-1* were between the two varieties. There are single-base sequence differences. Both *SBE3* and *SSII-1* from Daohuaxiang 2 have the effect of improving the gel consistency of rice, but *SBE3* has a greater effect on the gel consistency, and *SSII-1* has a smaller effect on the gel consistency.

Key words: Rice; Starch synthesis gene; Gel consistency; Gelatinization temperature; Amylose content

随着经济的快速发展, 人们对水稻生产的要求不再仅仅停留在产量这一层面, 开始对稻米品质有着更高的要求。蒸煮食味品质作为评价稻米

品质的重要指标, 是水稻研究者对水稻品种进行选育的重要目标之一。在评定稻米蒸煮食味品质时主要对蒸煮后稻米的香味、硬度、外观、甜味等感官进行综合评价, 进而判定稻米的蒸煮食味品质是否属优^[1]。但上述评判标准具有一定主观性, 因此选用胶稠度 (Gel Consistency, GC)、糊化温度 (Gelatinization Temperature, GT)、直链淀粉含量 (Amylose Content, AC) 和稻米淀粉黏滞性 RVA 指标来对水稻蒸煮食味品质进行更严谨的评价^[2-3]。

收稿日期: 2020-02-12

基金项目: 黑龙江省教育厅科学技术研究项目 (11551356); 黑龙江大学高层次人才 (创新团队) 支持计划 (Hdd2010-18)

作者简介: 康雪蒙 (1995-), 女, 硕士, 主要从事水稻分子遗传育种研究。

通讯作者: 段海燕, 女, 博士, 副教授, E-mail: 1144983024@qq.com

研究表明,胚乳基因是决定水稻蒸煮食味品质是否属优的重要因素,这就使得淀粉的相关性质成为其评价的标准^[4-5]。其中,直链淀粉含量与蒸煮食味品质呈显著负相关关系^[6-8],而直链淀粉含量受淀粉合成途径中相关酶的影响。因此,从分子生物学看,了解并利用水稻淀粉合成途径相关酶的基因可对提升水稻蒸煮食味品质作出贡献。

水稻淀粉合成途径主要受以下4种酶多个基因一起调控:ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP glucose pyrophosphorylase, AGP)、淀粉合成酶(starch synthase, SS)、淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)和淀粉去分支酶(starch debranching enzyme, DBE)^[9-10]。研究表明, *AGPlar*、*AGPiso*、*AGP_{sma}*、*Wx*、*GBSSII*、*SSI*、*SSII-1*、*SSII-2*、*SSII-3*、*SSIII-1*、*SSIII-2*、*SSIV-1*、*SSIV-2*、*SBE1*、*SBE3*、*SBE4*、*ISA*、*PUL*, 18个淀粉合成基因调控水稻淀粉的合成^[11]。

空育131具有耐寒、产量稳定等特点,已成为北方水稻栽植区的重要水稻品种之一^[12],稻花香2号因优良的食味品质成为五常市农业经济中的一大特色^[13]。本试验利用上述两个品种作为亲本,选用BC₁F₄代群体来对两个品种的胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量及淀粉合成途径中相关基因进行了研究,同时对两个品种存在差异的基因的功能进行了验证,旨在找出两个品种间衡量蒸煮食味品质三个指标的差异原因,为用稻花香2号改良空育131稻米品质奠定分子基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

亲本:黑龙江省主栽粳稻品种空育131和黑龙江省特色粳稻品种稻花香2号。

BC₁F₄代群体:用分子标记辅助选择育种的方法以稻花香2号为供体亲本,空育131为轮回亲本,多次回交获得BC₁F₄代。

1.2 田间栽培措施

试验田分别位于黑龙江省建三江农场、五常市。建三江农场位于三江平原,属寒温带湿润季风气候,年平均日照2300~2600 h,平均降水量550~600 mm,无霜期110~135 d。土壤肥沃,物理结构良好,有机质含量3.2%,全氮含量0.15%,全磷含量0.15%,全钾含量2.2%,土壤酸碱度接近中性。灌溉用水为井水。五常市位于黑龙江省南部,属温带大陆性季风气候,年平均日照2500~2700 h,平均降水量600~625 mm,全年无霜期

115~139 d,昼夜温差明显,平均为13℃。土壤肥沃,土壤有机质含量10%以上,黑土层厚,在其下面有透气、透水性好的沙壤土。灌溉用水为河水,水质可达国家一级饮用矿泉水标准。

空育131、稻花香2号和BC₁F₄代群体种植方式为每株单本插植两行,每行8株,行距30 cm,株距20 cm,保证合适的栽培密度。3月20日播种,5月8日移栽,移栽后按照常规栽培管理。

1.3 测定方法

1.3.1 蒸煮食味品质的测定

空育131和稻花香2号的直链淀粉含量、胶稠度、糊化温度(用碱消值表示)分别按农业农村部标准NY/T 83-1988、GB/T 17891-1999、NY/T 83-1988进行测定。具体数值由农业农村部稻米及制品质量监督检验测试中心测定。

1.3.2 对17个淀粉合成基因进行基因组测序

试验选取了水稻淀粉合成途径中最为关键的17个基因:*Wx*(*GBSSI*)、*ALK*、*SSI*、*SSII-2*、*SSIII-2*、*SSIV-1*、*AGPlar*、*SSII-3*、*SSIII-1*、*AGP_{sma}*、*SBE1*、*PUL*、*ISA*、*GBSSII*、*AGPiso*、*SSII-1*、*SBE3*^[11]。从基因数据库(<http://www.gramene.org>)获取这17个基因的核苷酸序列。根据查询所得的DNA序列,利用Primer 3.0软件设计引物,经PCR扩增后用1%的琼脂糖凝胶电泳检测17个基因是否扩增成功。检测结束后将扩增产物送至上海华大基因公司进行基因组测序。测序区间为起始密码子上游3 kb至终止密码子。

1.3.3 对淀粉合成基因在空育131和稻花香2号间的差异位点进行验证

根据测序结果得知:空育131和稻花香2号具有差异的基因均表现为单碱基差异,并以基因的差异位点为基础设计了酶切扩增多态性序列(CAPS)标记。DNA经PCR扩增后使用限制性内切酶进行切割,再用6%-聚丙烯酰胺凝胶电泳检测是否与测序结果一致。酶切反应体系如下:总反应体系为10.0 μL,其中包含PCR产物4.0 μL,限制性内切酶1.0 μL,10×Buffer 1.0 μL, ddH₂O 4.0 μL。因酶类型不同,反应体系会随之发生改变,当需要加入1.0 μL 10×BSA,此时ddH₂O减少为3.0 μL。

1.3.4 BC₁F₄代交换单株胶稠度的测定

由测序结果得知:空育131和稻花香2号在17个淀粉合成基因中具有差异的基因为*SBE3*、*SSII-1*。在BC₁F₂代时已经利用标记RM13329和RM596、RM25470分别对*SBE3*和*SSII-1*去除了连

锁累赘。

根据实验室已有的38对SSR标记对BC₁F₄代植株的基因型进行分析,并将与空育131基因型相同的记为K型,与稻花香2号基因型相同的记为D型。在BC₁F₄代中随机选择3株含*SBE3*基因且基因型为D型的植株对其胶稠度进行测定,*SSII-1*同上。同时,对空育131和稻花香2号的胶稠度进行测定,作为对照。

2 结果与分析

2.1 空育131和稻花香2号蒸煮食味品质指标的测定

由表1可知,不同时间、不同地点,空育131和稻花香2号的糊化温度均相同;稻花香2号胶稠度高于空育131约10 mm;稻花香2号直链淀粉含量高于空育131约2%。

表1 空育131和稻花香2号蒸煮食味品质对比

年份	地点	品种	ADV(级)	GC(mm)	AC(%)
2010	建三江	空育131	7.0	55	15.8
		稻花香2号	7.0	69	17.5
	五常	空育131	7.0	56	16.0
		稻花香2号	7.0	70	17.3
2011	建三江	空育131	7.0	68	16.2
		稻花香2号	7.0	78	19.1
	五常	空育131	7.0	71	16.7
		稻花香2号	7.0	81	18.6

检测结果显示稻花香2号的胶稠度和直链淀粉含量均高于空育131。直链淀粉含量与水稻食味品质呈负调控关系^[6-8],而胶稠度与水稻食味品质则呈正调控关系^[4]。因此推测稻花香2号较高的胶稠度是导致其蒸煮食味品质优于空育131的原因之一,并且弥补了直链淀粉含量对其蒸煮食味品质的影响。

2.2 测序分析淀粉合成相关基因在空育131和稻花香2号间的差异

通过对17个与淀粉合成相关的基因进行测序发现:空育131和稻花香2号中与食味品质密切相关的*Wx*和*ALK*均不存在序列差异,只有位于第2号染色体上的*SBE3*和第10号染色体上的*SSII-1*这两个基因的编码区有着单碱基的序列差异,其中*SBE3*在两个品种之间为两个单碱基的差异(表2),*SSII-1*在两个品种之间为五个单碱基的差异(表3)。

*SSII-1*主要负责中等长度的葡聚糖链的合成^[15-16],*SBE3*为淀粉分支酶的一种^[17]。*SBE3*或*SSII-1*的单碱基差异使空育131和稻花香2号密

表2 空育131和稻花香2号中*SBE3*的碱基序列对比

		空育131	稻花香2号	位置
差异序列一	碱基序列	CAC	CGC	19 359 kb
	所对应的氨基酸	组氨酸	精氨酸	
差异序列二	碱基序列	TTG	GTG	19 361 kb
	所对应的氨基酸	亮氨酸	缬氨酸	

表3 空育131和稻花香2号中*SSII-1*的碱基序列对比

		空育131	稻花香2号	位置
差异序列一	碱基序列	GCC	GTC	15 602 kb
	所对应的氨基酸	丙氨酸	缬氨酸	
差异序列二	碱基序列	CGT	CAT	15 604 kb
	所对应的氨基酸	精氨酸	组氨酸	
差异序列三	碱基序列	GCT	TCT	15 606 kb
	所对应的氨基酸	丙氨酸	丝氨酸	
差异序列四	碱基序列	TTT	CTT	15 608 kb
	所对应的氨基酸	苯丙氨酸	亮氨酸	
差异序列五	碱基序列	CTT	ATT	15 609 kb
	所对应的氨基酸	亮氨酸	异亮氨酸	

码子编码的氨基酸存在差异,进而造成支链淀粉结构的不同,最终导致两个品种胶稠度的差异。

2.3 验证*SBE3*、*SSII-1*在空育131和稻花香2号间差异位点

2.3.1 *SBE3*在空育131与稻花香2号间差异位点的验证

利用限制性内切酶*Spe I*和*Nae I*对空育131和稻花香2号这两个品种的*SBE3*两个差异位点进行验证。结果发现:*Spe I*切不开空育131,但可以切开稻花香2号,证明两个品种在此位点确实存在差异;*Nae I*可以切开空育131,但切不开稻花香2号,证明两个品种在此位点确实存在差异。与之前的测序结果完全相同。

2.3.2 *SSII-1*在空育131与稻花香2号间差异位点的验证

利用*Eag I*、*Aat II*、*Pst I*、*EcoRV*、*EcoR I*5种限制性内切酶对空育131和稻花香2号的*SSII-1*5个差异位点进行验证。结果发现:经*Aat II*、*Pst I*、*EcoR I*酶切后,两个品种的*SSII-1*之间确实存在差异位点;经过*Eag I*和*EcoRV*酶切后发现两个品种的*SSII-1*之间不存在差异位点。因此,证明*SSII-1*在空育131和稻花香2号之间只存在3个差异位点,而GCC/GTC、TTT/CTT这2个位点经酶切验证后发现不存在差异,与测序结果不相同。

2.4 BC₁F₄代交换单株胶稠度的测定

在48株BC₁F₄代中,利用标记RM13329筛选

出6株5'端发生*SBE3*交换的植株,另一侧采用RM13353进行筛选,但并未发现两侧均发生交换的植株;在48株BC₁F₄代中筛选出22株发生*SSII-1*交换的植株,经过鉴定发现这22个单株均为两侧交换单株。

由表4可知,稻花香2号胶稠度>*SBE3*交换单株>*SSII-1*交换单株>空育131。证明来自稻花香2号的*SBE3*、*SSII-1*两个基因均对提升空育131的胶稠度有促进作用,但是二者相比*SSII-1*对胶稠度的影响较小,*SBE3*对胶稠度的影响更大。

表4 BC₁F₄代发生交换植株的胶稠度

亲本	发生 <i>SBE3</i> 交换植株		发生 <i>SSII-1</i> 交换植株	
	D型	K型	D型	K型
空育131	65	76	73	66
稻花香2号	73	66	69	64

2.5 *SBE3*、*SSII-1*与胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量相关性分析

对空育131和稻花香2号的胶稠度、糊化温度和直链淀粉含量进行测定发现二者的胶稠度和直链淀粉含量有一定的差异。对含有差异基因的BC₁F₄代交换植株的胶稠度分别进行测定发现:来自稻花香2号的*SBE3*、*SSII-1*都可以提高空育131的胶稠度,其中*SBE3*对胶稠度的提高作用较大,*SSII-1*仅起到微小的作用。因此,得出结论*SBE3*、*SSII-1*对水稻的胶稠度有一定影响,对水稻的糊化温度没有影响,对直链淀粉含量影响较小。

3 讨论

水稻食味品质是决定水稻品种能否受市场欢迎的主要因素之一,其中蒸煮食味品质又是评定水稻食味品质的重要指标^[18]。目前与水稻蒸煮食味品质相关的基因已经定位到了几十种,其中*Wx*和*ALK*是影响水稻蒸煮食味品质两大主效调控基因^[19-22]。本试验对稻花香2号和空育131的淀粉合成途径中与米质相关的17个基因进行测定发现:*Wx*和*ALK*并没有差异,只有*SBE3*、*SSII-1*具有单碱基序列差异。*SBE3*属于淀粉分支酶的一种,主要存在于水稻胚乳中,对淀粉分支酶中的A链和B1链合成造成影响,抑制*SBE3*的表达会使水稻的直链淀粉含量提升,胶稠度下降^[19-22]。*SSII-1*属于可溶性淀粉合成酶II中的一种,负责中等长度的葡萄糖链的合成,目前研究较少^[15-16]。因此,推测两个水稻品种有单碱基差异的*SBE3*和*SSII-1*影响了水稻中短链的支链淀粉合成,并对支链淀

粉的结构造成了一定的影响,进而对胶稠度、直链淀粉含量也造成了一定影响。胶稠度和直链淀粉含量的差异也可能是导致稻花香2号蒸煮食味品质优于空育131的原因之一。当然,影响水稻蒸煮食味品质的因素绝不仅仅只是淀粉合成途径,还包含蛋白质、脂类物质等因素的影响。栽培地的土壤、水质、播种时间都会对水稻的食味品质造成影响^[23]。另外,空气中的CO₂对水稻的蛋白质结构造成影响进而对食味品质造成影响^[24]。因此,在后续的研究中,找出稻花香2号蒸煮食味品质优于空育131的其他原因才可以对空育131进行改良进而有效提升空育131的市场竞争力。当然,想要提升空育131的市场竞争力绝不是只包含食味品质这一方面,还有外观品质、产量等因素。

经济全球化的今天,水稻的优质食味品质已经成为竞争水稻市场份额的强劲利刃,而不再是仅追求水稻产量的提升。而基因组学、分子生物学等学科的快速发展为提升水稻的食味品质提供了技术支持。利用分子标记辅助选择技术筛选目标作物,可以有效缩短分子育种的时间,快速提升水稻的蒸煮食味品质。然而,即使相同的基因在不同的水稻品种也会令二者的食味品质有着明显差异,这就是分子育种所存在的弊端^[25]。另外,从水稻种植到蒸煮的每一个过程都会对食味品质造成影响,绝非仅仅是分子方面。但是,想要从根本上改良水稻食味品质还需要从分子生物学着手。当对水稻品种食味品质进行改良时,正确选择优质食味品质水稻的基因可以有效地提升水稻食味品质。

参考文献:

- [1] 周广春,孟维韧,全东兴,等.吉林省第八届优质食味水稻品种鉴评报告[J].东北农业科学,2018,43(6):1-4.
- [2] 黄发松,孙宗修,胡培松,等.食用稻米品质形成研究的现状与展望[J].中国水稻科学,1998,12(3):172-176.
- [3] 乔中英,陈培峰,黄萌,等.密度、氮肥水平对粳稻苏香粳3号淀粉黏滞性的影响[J].江苏农业科学,2015,43(7):69-70.
- [4] Pfister B, Zeeman S C. Formation of starch in plant cells[J]. Cellular & Molecular Life Sciences, 2016,73(14):2781-2807.
- [5] Jeon J S, Ryoo N, Hahn T, et al. Starch biosynthesis in cereal endosperm[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2010, 48(6): 383-392.
- [6] 陈能,罗玉坤.优质食用稻米品质的理化指标与食味的相关性研究[J].中国水稻科学,1997,11(2):70-76.
- [7] Champagne E T, Lyon B G, Min B K, et al. Effects of Postharvest Processing on Texture Profile Analysis (下转第29页)

- (3):44-47,69.
- [21] 谢宇. 纺织艺术的演变[M]. 南昌:百花洲文艺出版社, 2010:1-2.
- [22] 宋松. 无纺布果袋调控水蜜桃果实色泽发育的研究[D]. 杭州:浙江大学, 2013.
- [23] 张肖肖. 东港市水稻无纺布育苗技术推广应用探析[J]. 现代农业科技, 2018(6):38-39.
- [24] 张辰凌, 韩梅, 贾娜, 等. ICP-OES 研究活性炭无纺布对镉的吸附[J]. 光谱学与光谱分析, 2019, 39(3):931-936.
- [25] 张悦. 水稻无纺布旱育苗技术研究[J]. 现代农业科技, 2010(24):46.
- [26] 张煜. 新型覆盖材料在韭黄栽培上应用研究[J]. 中国农业文摘, 2018(1):75-77.
- [27] 蔡太义, 贾志宽, 黄耀威, 等. 不同秸秆覆盖量对春玉米田蓄水保墒及节水效益的影响[J]. 农业工程学报, 2011, 27(S1):238-243.
- [28] 谷凌云, 李磊, 张利全, 等. 无纺布容器规格对大叶相思苗木生长及生物量的影响试验[J]. 林业调查规划, 2010, 35(2):35-39.
- [29] 贾生海. 土工织物保土保水试验研究[J]. 中国水土保持, 2007(3):36-37.
- [30] 邓家林, 张全军, 李文贵. 新型覆盖材料—LS 地布在果树节水抗旱上的应用效果[J]. 四川农业科技, 2010(5):37.
- [31] 王超仁, 周爱珠, 周正春, 等. 旱育秧无纺布覆盖对早稻生长和产量的影响[J]. 浙江农业科学, 2009(4):717-719.
- [32] 方文松, 朱自玺, 刘荣花, 等. 秸秆覆盖农田的小气候特征和增产机理研究[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(6):123-128.
- [33] 刘广明, 杨劲松, 吕真真, 等. 不同调控措施对轻中度盐碱土壤的改良增产效应[J]. 农业工程学报, 2011, 27(9):164-169.
- [34] 孙云云, 侯中华, 窦金刚, 等. 花生可降解地膜筛选研究[J]. 东北农业科学, 2018, 43(4):23-26.

(责任编辑:刘洪霞)

- (上接第4页) of Cooked Rice[J]. Cereal Chemistry, 1998, 75(2): 181-186.
- [8] 李俊辉, 朱智伟, 谢黎虹. 我国稻米食味品质的研究现状与发展趋势[J]. 中国稻米, 2008(2):8-12.
- [9] Hannah L C, Greene T. The Complexities of Starch Biosynthesis in Cereal Endosperms[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2008, 19(2): 160-165.
- [10] Jeon J S, Ryoo N, Hahn T R, et al. Starch biosynthesis in cereal endosperm[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2010, 48(6): 383-392.
- [11] Zhixi T, Qian Q, Qiaoquan L, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(51):21760-21765.
- [12] 郑祥正. 水稻品种空育 131 稻瘟病抗性基因座 *Pik* 鉴定及抗性分析[J]. 福建农业科技, 2019(9):12-15.
- [13] 曹阳. “稻花香 2 号”抗倒伏高产栽培技术探讨[J]. 农业科技通讯, 2013(4):158-159.
- [14] 李辉, 戴常军, 张瑞英, 等. 稻米胶稠度测定影响因素的研究[J]. 粮食加工, 2007(5):37-39.
- [15] Commuri P D, Keeling P L. Chain-length specificities of maize starch synthase I enzyme: studies of glucan affinity and catalytic properties[J]. Plant Journal, 2001, 25(5):475-486.
- [16] Jiang H, Dian W, Liu F, et al. Molecular cloning and expression analysis of three genes encoding starch synthase II in rice[J]. Planta, 2004, 218(6):1062-1070.
- [17] 许顺菊. *Wx*, *SSIII-1* 和 *SBE3* 基因多态性对稻米蒸煮食味品质的调控[D]. 绵阳:西南科技大学, 2016.
- [18] 朴日花, 金永梅, 陈莫军, 等. 基于分子标记的吉林省粳稻食味评价体系建立[J]. 分子植物育种, 2020, 18(13):4338-4349.
- [19] Yang R F, Sun C, Bai J J, et al. A putative gene *sbe3-s* for resistant starch mutated from *SBE3* for starch branching enzyme in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. PLoS ONE, 2012, 7(8): e43026.
- [20] Youngchan C, Manki B, Jungpil S, et al. QTL detection associated with eating quality based on palatability test in Japonica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Breeding & Biotechnology, 2014, 2(4): 342-353.
- [21] Luo J, Jobling S A, Millar A, et al. Allelic effects on starch structure and properties of six starch biosynthetic genes in a rice recombinant inbred line population [J]. Rice, 2015, 8(1):15.
- [22] Xiang X, Kang C, Xu S, et al. Combined Effects of *Wx* and *SSIIa* Haplotypes on Rice Starch Physicochemical Properties [J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2017, 97(4): 1229-1234.
- [23] 何广生, 崔凯, 高志坤, 等. 不同播种期对天隆优 619 产量及品质的影响[J]. 东北农业科学, 2018, 43(6):13-15.
- [24] 刘婷婷, 王立群, 王辉, 等. 大气 CO₂ 浓度对水稻食味品质的影响[J]. 东北农业科学, 2017, 42(2):49-52.
- [25] Takeda, Hizukuri, Juliano, et al. Structures of rice amylopectins with low and high affinities for iodine [J]. Carbohydrate Research, 1987, 168(1): 79-88.

(责任编辑:刘洪霞)