

茶陵野生稻种子休眠性 QTL 定位

郑传琴^{1,2,3}, 江南^{1,2}, 曾苗春^{1,3}, 赵新辉^{1,2,4}, 吴钟秀^{1,3}, 李艳锋^{1,2}, 严天泽^{1,2},
傅军^{1,2}, 周延彪^{1,2}, 王凯^{1,2,3}, 杨广^{1,2,3}, 杨远柱^{1,2,3,4}

(¹ 湖南亚华种业科学研究院, 长沙 410604; ² 袁隆平农业高科技股份有限公司 / 农业农村部南方水稻品种创制重点实验室 /

抗病虫水稻育种湖南省工程实验室, 长沙 410128; ³ 湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081;

⁴ 湖南农业大学农学院, 长沙 410128)

摘要: 我国南方地区水稻 (*Oryza sativa* L.) 在成熟收获季节常遇连续高温多雨天气, 易出现穗发芽现象, 严重影响稻米产量、品质、稻谷贮藏和稻种质量。种子适度的休眠性可避免不良环境对种子萌发的影响, 避免或减轻穗发芽危害。因此, 开展水稻种子休眠性遗传机制研究, 对培育抗穗发芽水稻品种, 保障我国水稻生产与种子产业的发展具有重要意义。本研究以籼稻品种 93-11 为受体和轮回亲本, 茶陵野生稻 (*O. rufipogon* Griff.) 为供体亲本构建的高代回交渗入系群体为材料, 进行种子休眠性鉴定, 获得 5 个表现较强休眠性的单株, 发芽率为 10.0%~36.5%, 而对照及轮回亲本 93-11 发芽率为 89.5%。5 个强休眠单株自交后的株系平均发芽率为 3.1%~17.4%, 进一步利用其中 3 个株系的强休眠后代单株, 分别与 93-11 杂交构建 F₂ 群体, 通过 BSA (Bulked segregant analysis) 方法, 结合 56 K 全基因组 SNP 芯片数据, 共检测到 8 个 QTL, 分别位于水稻第 3、5、6、10 号染色体上。本研究为进一步精细定位和克隆种子休眠性 QTL 以及培育抗穗发芽水稻新品种奠定了理论和材料基础。

关键词: 茶陵野生稻; 种子休眠性; SNP 芯片; QTL

QTL Mapping for Seed Dormancy in Chaling Common Wild Rice

ZHENG Chuan-qin^{1,2,3}, JIANG Nan^{1,2}, ZENG Miao-chun^{1,3}, ZHAO Xin-hui^{1,2,4}, WU Zhong-xiu^{1,3},
LI Yan-feng^{1,2}, YAN Tian-ze^{1,2}, FU Jun^{1,2}, ZHOU Yan-biao^{1,2}, WANG Kai^{1,2,3},
YANG Guang^{1,2,3}, YANG Yuan-zhu^{1,2,3,4}

(¹ Yahua Seeds Science Academy of Hunan, Changsha 410604; ² Yuan Longping High-Tech Agriculture Co., Ltd/Key Laboratory of Southern Rice Innovation & Improvement, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Hunan Engineering Laboratory of Disease and Pest Resistant Rice Breeding, Changsha 410128; ³ College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081; ⁴ College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128)

Abstract: In southern China, rice (*Oryza sativa* L.) grains are prone to field pre-harvest sprouting (PHS) due to high temperature and humid weather conditions, which seriously affects the yield, quality and storage of rice. Moderate seed dormancy prevents the adverse effects of the unfavorable environment and helps reduce or avoid PHS. Therefore, genetic studies of seed dormancy and breeding PHS-resistant varieties, are extremely

收稿日期: 2020-06-17 修回日期: 2020-08-10 网络出版日期: 2020-08-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200617001>

第一作者研究方向为水稻分子遗传学, E-mail: 823571517@qq.com; 江南为共同第一作者

通信作者: 王凯, 研究方向为水稻分子遗传学, E-mail: wk8587@163.com

杨广, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: 398943268@qq.com

杨远柱, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: yzhuyah@163.com

基金项目: 国家重点研发计划 (2018YFD0100900); 杂交水稻国家重点实验室 (湖南杂交水稻研究中心) 开放课题基金 (2018KF03); 国家自主创新示范区专项 (2018XK2005); 湖南省科技创新计划 (2018NK1020)

Foundation projects: National Key Technology Research and Development Program of China (2018YFD0100900), State Key Laboratory of Hybrid Rice (Hunan Hybrid Rice Research Center) Open Project Fund (2018KF03), Special Project of National Independent Innovation Demonstration Zone (2018XK2005), Science and Technology Innovation Program of Hunan (2018NK1020)

important for rice production and development of seed industry. In this study, we used the *indica* cultivar ‘93-11’ as the recipient and recurrent parent, and Chaling common wild rice (CLCW) of *O. rufipogon* Griff. as the donor parent to develop an advanced backcross introgression population consisting of 812 lines. We assessed the seed dormancy of the population, and found five individual plants displaying strong dormancy with the germination rate ranging from 10.0% to 36.5%, while the control and recurrent parent ‘93-11’ had the germination rate of 89.5%. The germination rate of the selfed lines derived from the five strong-dormancy plants ranged from 3.1% to 17.4%. The plants with extremely strong seed dormancy selected from each of 3 selfed lines were crossed with ‘93-11’ to develop the F_2 population. By combining the bulked segregant analysis (BSA) and 56K SNP chip data, 8 QTLs were detected, distributed on chromosomes 3, 5, 6, and 10. This study will facilitate further map-based cloning of these QTLs and breeding PHS-resistant rice varieties.

Key words: Chaling common wild rice; seed dormancy; SNP chip; QTL

水稻 (*Oryza sativa* L.) 是我国也是全世界最重要的粮食作物之一, 水稻的安全生产对于保障人民生活和国家稳定意义重大。水稻在收获前遇到连续高温高湿的天气, 会出现穗发芽现象。穗发芽在我国各稻区粮食和种子生产过程中均有发生。我国南方, 尤其是长江流域和华南地区, 在夏秋季节水稻成熟阶段由于长期阴雨, 水稻穗发芽更易发生, 每年常规稻和杂交水稻分别有 6% 和 20% 的面积发生穗发芽^[1]。穗发芽籽粒内因发生一系列生理生化反应, 蛋白和淀粉水解酶等酶活性提高, 促进了胚乳中贮藏物质的降解, 从而影响稻谷产量和稻米品质。除水稻外, 穗发芽在玉米、小麦和大麦等禾谷类作物上也均有发生^[2]。水稻穗发芽是一个复杂的性状, 受到种子休眠性、穗部与籽粒特征、 α -淀粉酶活性、种子含水量、内源激素、可溶性糖含量、温度、光照等多种内外因素共同影响, 而种子休眠性被广泛认为是影响穗发芽的主要内在因素^[3]。一般而言, 种子休眠期越长, 其穗发芽抗性越强。种子休眠是指在一定时间内完整且具有活力的种子在适宜萌发的环境条件(光、温度、水、氧气等)下不能萌发的现象^[4-5]。对植物本身而言, 种子休眠是一个极其重要的发育时期, 是植物在长期进化过程中获得的一种对生态环境及季节变化等各种因素的适应性。种子的休眠性可以防止植物在不适宜的季节萌发, 逃避自然灾害, 增加不良气候条件下的存活率^[6]。然而, 种子的过度休眠又会导致萌发过程中出苗不整齐等情况发生。因此, 开展水稻种子休眠性遗传学研究, 定位和克隆相关基因并对其功能进行分析, 将解析穗发芽发生的分子机制以及培育穗发芽抗性品种奠定基础。

据统计, 有大约 120 个水稻种子休眠或穗发芽相关的数量性状位点 (QTL, quantitative trait loci) 被报道, 大部分位点位于水稻第 1、2、3、5、6、7、

8 和 11 号染色体, 仅有少数被克隆^[7]。*Sdr4* (*Seed dormancy 4*) 基因位于水稻第 7 号染色体, 该基因编码一个未知功能的蛋白, 其作为中间调节因子, 控制种子休眠和发芽^[8]。位于第 7 号染色体上的基因 *qSD7-1/qPC7* 编码 bHLH 转录因子, 通过促进植物激素脱落酸 (ABA, abscisic acid) 合成的相关基因表达, 诱导种子休眠^[9]。中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才实验室, 通过大规模 T-DNA 插入突变体的筛选, 获得了一系列穗发芽突变体, 并克隆了相关基因。其中, *PHS1-PHS4* 为 ABA 合成途径相关基因, 这也进一步表明了 ABA 是诱导和维持种子休眠的主要植物激素^[10]。*PHS8* 编码异淀粉酶, 该基因突变导致胚乳中小分子糖的积累, 从而抑制 ABA 信号通路中 2 个重要转录因子基因 *OsABI3* 和 *OsABI5* 的表达, 导致了穗发芽表型^[11]。*PHS9* 编码 CC 类型的谷氧还蛋白, 它与 ABA 受体互作蛋白 OsGAP 相互作用, 影响活性氧 (ROS) 信号和 ABA 信号, 从而调控水稻穗发芽^[11]。*OsCNX1* 和 *OsCNX6* 为钼辅因子 (MoCo, molybdenum cofactor) 合成相关基因, *OsCNX6* 的突变导致黄嘌呤脱氢酶 (XDH)、醛氧化酶 (AO)、硝酸还原酶 (NR) 及亚硫酸盐氧化酶 (SO) 等 4 种钼酶活性显著降低, 也揭示了 MoCo 合成途径在调节水稻穗发芽过程中发挥重要作用^[12]。

与水稻相比, 野生稻通常具有相对较强的种子休眠性, 这有利于其在恶劣的环境中生存。茶陵普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) (简称茶陵野生稻) 种群位于中国湖南省茶陵县尧水乡湖里湿地^[13]。据报道, 茶陵野生稻种子具有极强的休眠性, 休眠期在 3 个月以上^[14]。本研究利用茶陵野生稻与籼稻品种 93-11 构建的高代回交 (BC_3 与 BC_4) 渗入系和回交 F_2 群体, 进行种子休眠性鉴定和 QTL 定位, 为培

育穗发芽抗性品种奠定了理论和资源基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以籼稻品种 93-11 为受体和轮回亲本, 以茶陵野生稻为供体亲本, 通过杂交、回交和自交, 构建的一套高代回交渗入系群体, 构建流程如图 1 所示。筛选到的强休眠单株与 93-11 杂交构建 F_2 群体。

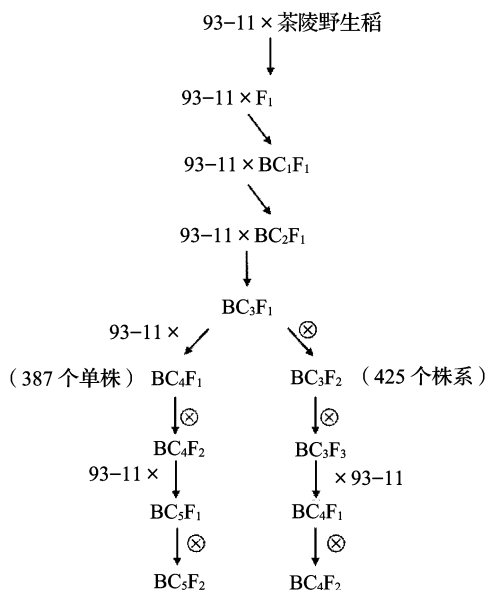


图 1 茶陵野生稻高代回交渗入系群体构建流程
Fig.1 Scheme for development of advanced backcross introgression lines population

1.2 种子休眠性表型鉴定

种子休眠性鉴定参照 Wan 等^[15]的方法, 每份待检测单株收获抽穗后 35 d 的稻穗, 从中挑选 50 粒饱满一致的成熟种子分别均匀置于内垫 2 层直径 9 cm 滤纸的培养皿内进行萌发试验, 设置 3 次重复, 蒸馏水浸种 24 h 后, 放入 30 ± 1 °C 微电脑光照培养箱内黑暗条件下保持种子湿润, 进行萌发试验。以萌发的胚根或胚芽长度达到半粒种子长以上为发芽标准, 7 d 后统计种子的发芽率, 计算 3 次重复的平均值作为单株发芽率, 根据种子发芽率来检测群体种子的休眠性。强休眠材料进行破休眠处理的方法参照唐九友等^[16]的方法, 将种子放在 55 °C 条件下干热处理 4 d, 再根据上述方法进行发芽率统计, 来确定强休眠材料及对照 93-11 对干热处理的响应。

1.3 种子活力鉴定

参照文飘等^[17]对种子活力鉴定的方法并略作改动, 挑选出干热处理后依旧不发芽的种子, 剥去种壳后置于培养皿中, 用 0.5% 的氯化三苯基四氮唑

(TTC) 溶液浸没种子, 盖上培养皿盖后用锡箔纸包好置于 30 °C 的培养箱中处理 30 min, 观察胚染色情况, 若胚被染成红色, 则表示种子具有活力, 颜色越深则种子活力越强。

1.4 QTL 分析

株系 SL108、SL445、SL851 中的强休眠单株分别与 93-11 杂交构建 F_2 群体, 对每个群体 300 个单株进行种子休眠性鉴定, 挑选发芽率最高和最低的各 25 个极端表型单株构建混池, 连同亲本进行水稻全基因组 56 K SNP 芯片检测, 检测结果被划分为 6 种类型, 选取高质量的 SNP (即 Poly High Resolution 类型) 进行后续分析。筛选双亲间纯合的多态性 SNP, 并通过 1 Mb 滑动窗口及 100 kb 步长, 计算混池在这些位点的 SNP-index 及 Δ SNP-index。SNP-index 为混池非参考基因型的比例, 如参考基因型为 A, 混池基因型分别为 A/A、A/T、T/T 时, 计算得到的 SNP-index 分别为 0、0.5、1。 Δ SNP-index 为 2 个混池 SNP-index 的差值。通过 1000 次模拟计算, 确定 99% 置信区间阈值, 将混池 Δ SNP-index 超过 99% 置信区间的窗口作为与休眠性状关联的候选区间^[18]。

2 结果与分析

2.1 茶陵野生稻高代回交群体种子休眠性鉴定

从 425 个 BC_3F_2 和 387 个 BC_4F_1 世代材料中各选取 1 个单株与对照 93-11 进行种子休眠性鉴定。结果如图 2 所示, 对照 93-11 在 30 °C 处理 7 d 的平均发芽率为 89.5%, 表现为弱休眠性。 BC_3F_2 世代的 425 个单株的发芽率呈现偏态连续分布, 有 309 个单株的发芽率在 80% 以上, 与 93-11 接近, 表现为弱休眠性; 有 3 个单株的发芽率在 40% 以下, 分别为 25.7%、10.0% 和 26.7%, 表现为较强休眠性。 BC_4F_1 世代的 387 个单株的发芽率也呈现非正态分布, 有 308 个单株的发芽率在 80% 以上, 表现为弱休眠性; 有 2 个单株的发芽率在 40% 以下, 分别为 25.9% 和 36.5%, 表现为较强休眠性。

2.2 强休眠单株自交株系种子休眠性与活力鉴定

将筛选出的发芽率在 40% 以下的 3 个 BC_3F_2 单株和 2 个 BC_4F_1 单株自交后获得 5 个 BC_3F_3 和 BC_4F_2 株系, 编号分别为 SL812、SL851、SL853、SL108 和 SL445。对 5 个株系各 15 个单株的种子休眠性进行鉴定, 结果表明其各株系 15 个单株的平均发芽率均低于 18%, 而对照 93-11 的发芽率达到 88% (表 1, 图 3A)。

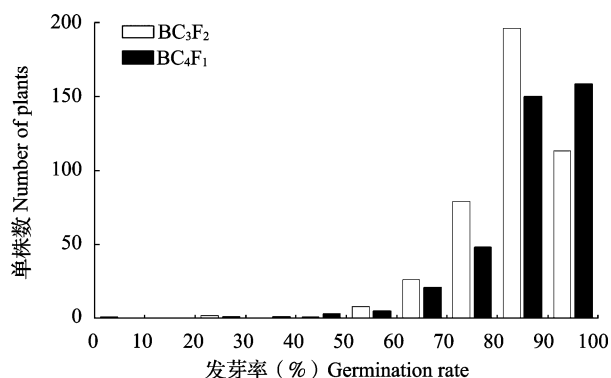


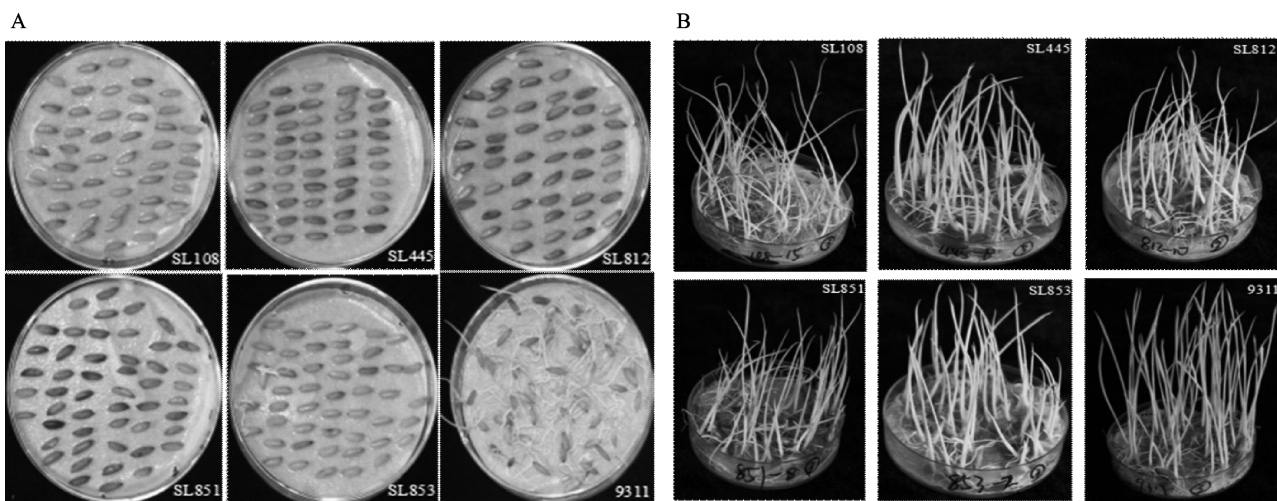
图2 茶陵野生稻高代回交群体 BC_3F_2 与 BC_4F_1 发芽率频率分布

Fig.2 Frequency distribution of germination rates for CLCW-derived advanced backcross introgression populations BC_3F_2 and BC_4F_1

表1 SL812、SL851、SL853、SL108 和 SL445 株系种子干热处理前后的平均发芽率

Table 1 Average germination rates of seeds from lines SL812, SL851, SL853, SL108, and SL445 before and after dry-heat treatment

株系 Line	世代 Generation	种子发芽率(%) Germination rate of seeds	
		未处理 Untreated	干热处理 Dry-heat treated
SL812	BC_3F_3	3.1 ± 6.2	92.3 ± 3.1
SL851	BC_3F_3	9.1 ± 5.2	88.7 ± 4.3
SL853	BC_3F_3	12.0 ± 5.9	78.7 ± 2.6
SL108	BC_4F_2	15.1 ± 15.1	85.0 ± 2.9
SL445	BC_4F_2	17.4 ± 13.7	77.0 ± 3.3
93-11		88.0 ± 5.3	100.0 ± 0



A: 未处理种子; B: 干热处理种子

A: Untreated seeds, B: Dry-heat treated seeds

图3 SL812、SL851、SL853、SL108 和 SL445 株系种子干热处理前后的发芽表现

Fig.3 Germination of seeds from lines SL812, SL851, SL853, SL108, and SL445 before and after dry-heat treatment

强休眠单株自交株系与 93-11 的种子经过 55 °C 干热处理 4 d 后的发芽率与处理前存在显著差异,强休眠单株自交株系发芽率由未经处理时的 3.1%~17.4% 上升到 55 °C 干热处理后的 77.0%~92.3%,对照 93-11 由 88.0% 上升到 100%(表 1,图 3B)。进一步随机挑选 55 °C 干热处理后仍未发芽的种子进行 TTC 检验以检测种子活性,染色结果显示种子的种胚部分均被染成了红色,表明 55 °C 干热处理后仍未发芽的强休眠种子仍具有活力(图 4)。以上结果表明,经过 55 °C 干热处理 4 d,可在一定程度上打破种子的休眠性。

2.3 茶陵野生稻强休眠性 QTL 定位

株系 SL108、SL445、SL851 中的强休眠单株分

别与 93-11 杂交构建 F_2 群体,对每个群体 300 个单株进行种子休眠性鉴定,挑选发芽率最高和最低的各 25 个极端表型单株构建混池,即强休眠混池和弱休眠混池(图 5)。3 个强休眠混池所有单株发芽率均低于 30%,而 3 个弱休眠池所有单株发芽率均高于 60%。通过水稻全基因组 56K SNP 芯片检测,3 个群体分别得到 30984、30706、30712 个高质量的 SNP,其中双亲间纯合的多态性 SNP 分别为 6461、7435 和 844 个。通过计算混池 Δ SNP-index,共检测到 8 个 QTL(表 2),分别位于水稻第 3、5、6、10 号染色体上,最大区间为 2.7 Mb,最小区间为 0.4 Mb。

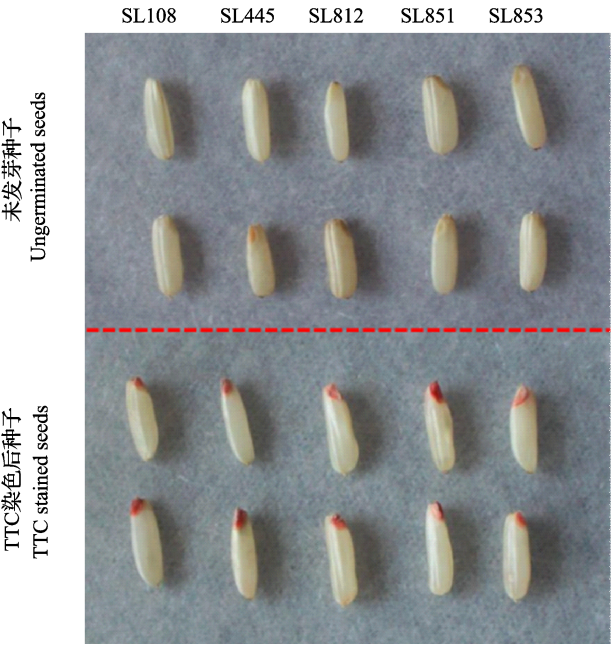


图 4 SL812、SL851、SL853、SL108 和 SL445 株系种子干热处理后未发芽种子活力分析

Fig.4 Seed vigor analysis of ungerminated seeds from lines SL812, SL851, SL853, SL108, and SL445 after dry-heat treatment

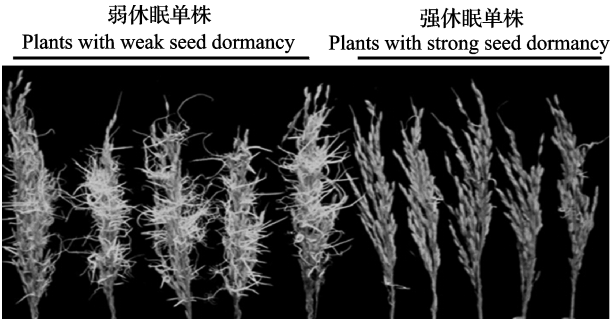


图 5 93-11/SL108 F₂ 群体部分极端表型单株发芽表现

Fig.5 Seed germination of some plants from 93-11/SL108 F₂ population with extreme phenotypes of strong and weak seed dormancy

3 讨论

水稻种子休眠性是一个重要的农艺性状,与穗发芽抗性直接相关。穗发芽会严重影响稻米品质、产量、稻谷贮藏和稻种质量。近些年,由于全球气候变暖,高温多雨天气增加,水稻穗发芽现象日益频繁和严重,对稻米和稻种生产造成了严重威胁。发掘和利用穗发芽抗性资源和基因,培育具有穗发芽抗

表 2 茶陵野生稻种子休眠性 QTL 检测

Table 2 QTL detection of seed dormancy in Chaling common wild rice

株系 Line	QTL	染色体 Chromosome	物理位置 (bp) Physical location		区间 (Mb) Interval size	ΔSNP 指数 ΔSNP-Index
			起始 Start	终止 End		
SL851	<i>qSD6-1</i>	6	26, 288, 858	28, 901, 848	2.6	0.44
	<i>qSD6-2</i>	6	30, 452, 693	30, 841, 616	0.4	0.50
	<i>qSD10-1</i>	10	21, 943, 179	22, 782, 106	0.8	0.41
SL108	<i>qSD3-1</i>	3	1, 650, 615	4, 362, 149	2.7	0.46
	<i>qSD6-3</i>	6	20, 498, 199	21, 615, 517	1.1	0.45
	<i>qSD6-4</i>	6	25, 026, 863	26, 958, 621	1.9	0.51
	<i>qSD10-2</i>	10	16, 768, 740	17, 740, 029	1.0	0.44
SL445	<i>qSD5-1</i>	5	6, 942, 322	8, 414, 816	1.5	0.46

性的水稻品种显得十分迫切。野生稻是天然的种质资源库,在进化过程中保留了较强的休眠特性。野生稻中与休眠性相关基因的挖掘和利用对培育穗发芽抗性品种及稻种安全生产具有重要意义。茶陵野生稻种群位于我国野生稻的第二北点,其具有耐寒、光合效率高、抗病等优异特性。前期研究发现,茶陵野生稻种子具有极强的休眠性。本研究通过构建茶陵野生稻高代回交渗入系群体,并进行了种子休眠性鉴定,筛选获得了 5 个强休眠株系。进一步通过 BSA 和 SNP 芯片分析,鉴定到了 8 个控

制种子休眠性的 QTL,其中第 3 号和第 5 号染色体各检测到 1 个,第 10 号染色检测到 2 个,第 6 号染色体上检测到 4 个,这些 QTL 所在区域未覆盖已克隆的种子休眠相关基因,但是与部分报道的尚未克隆的 QTL 位置发生重叠。Lee 等^[19]利用韩国粳稻品种 Hwayeongbyeon 与中国普通野生稻 W1944 构建的重组自交系,鉴定了 5 个控制种子休眠性 QTL,其中 3 号染色体上的 QTL *sd3.1* 表型贡献率达到 22.5%,与本研究检测到的 QTL *qSD3-1* 定位在同一区域,但是其控制强休眠的等位基因来自

于 Hwayeongbyeon, 而不是普通野生稻。Rathi 等^[20]利用强休眠水稻品种 Cheni ahu 与弱休眠水稻品种 Kolong 构建的 F₂ 群体, 在 5 号染色体检测到 1 个 QTL *qSD5*, 其表型贡献率达到 36.5%, 与本研究中的 *qSD5-1* 所在区域重叠。Li 等^[21]利用栽培稻与尼瓦拉野生稻构建的 F₂ 群体, 在 6 号染色体定位到 1 个 QTL *sd6*, 其所在区域覆盖了本研究中检测到的 QTL *qSD6-3*。目前在第 10 号染色体上报道的与种子休眠性相关的 QTL 较少, 而在本研究中鉴定到 2 个位于 10 号染色体上的 QTL。Magwa 等^[22]通过全基因组关联分析在 10 号染色体上鉴定到一个种子休眠性关联位点 ARS10.2, 它与本研究中检测到的 *qSD10-2* 位置接近。本研究为进一步精细定位和克隆种子休眠性 QTL 以及培育抗穗发芽水稻新品种奠定了理论和材料基础。

参考文献

- [1] Xu F, Tang J Y, Gao S P, Cheng X, Du L, Chu C C. Control of rice pre-harvest sprouting by glutaredoxin-mediated abscisic acid signaling. *The Plant Journal*, 2019, 100(5): 1036-1051
- [2] Miao X L, Zhang Y J, Xia X C, He Z H, Zhang Y, Yan J, Chen X M. Mapping quantitative trait loci for pre-harvest sprouting resistance in white-grained winter wheat line CA 0431. *Crop and Pasture Science*, 2013, 64(6): 573-579
- [3] Née G, Xiang Y, Soppe W J. The release of dormancy, a wake-up call for seeds to germinate. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 35: 8-14
- [4] Gu X Y, Zhang J F, Ye H, Zhang L H, Feng J H. Genotyping of endosperms to determine seed dormancy genes regulating germination through embryonic, endospermic, or maternal tissues in rice. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 2015, 5(2): 183-193
- [5] Shu K, Liu X D, Xie Q, He Z H. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination. *Molecular Plant*, 2016, 9(1): 34-45
- [6] Bewley J D. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 1997, 9(7): 1055
- [7] Nguyen T, Zhou C L, Zhang T Y, Yu J F, Miao R, Huang Y H, Zhu X J, Song W H, Liu X, Mou C L, Lan J, Liu S J, Tian Y L, Zhao Z G, Jiang L, Wan J M. Identification of QTL for seed dormancy from weedy rice and its application to elite rice cultivar 'Ninggeng 4'. *Molecular Breeding*, 2019, 39(9): 123
- [8] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(13): 5792-5797
- [9] Gu X Y, Foley M E, Horvath D P, Anderson J V, Feng J H, Zhang L H, Mowry C R, Ye H, Suttle J C, Kadowaki K, Chen Z X. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice. *Genetics*, 2011, 189(4): 1515-1524
- [10] Fang J, Chu C C. Abscisic acid and the pre-harvest sprouting in cereals. *Plant Signaling and Behavior*, 2008, 3(12): 1046-1048
- [11] Du L, Xu F, Fang J, Gao S P, Tang J Y, Fang S, Wang H R, Tong H N, Zhang F X, Chu J F, Wang G D, Chu C C. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of *PHS8/ISA1* leads to pre-harvest sprouting in rice. *The Plant Journal*, 2018, 95(3): 545-556
- [12] Liu X, Wang J, Yu Y, Kong L N, Liu Y M, Liu Z Q, Li H Y, Wei P W, Liu M L, Zhou H, Bu Q Y, Fang J. Identification and characterization of the rice pre-harvest sprouting mutants involved in molybdenum cofactor biosynthesis. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 275-285
- [13] Gao L Z, Chen W, Jiang W Z, Ge S, Hong D Y, Wang X K. Genetic erosion in northern marginal population of the common wild rice *Oryza rufipogon* Griff. and its conservation, revealed by the change of population genetic structure. *Hereditas*, 2000, 133: 47-53
- [14] 王丽萍. 水稻种子的休眠特性研究. 长沙: 湖南师范大学, 2012
Wang L P. Study on the dormancy characteristic of rice (*Oryza sativa* L.) seed. Changsha: Hunan Normal University, 2012
- [15] Wan J M, Cao Y J, Wang C M, Ikehashi H. Quantitative trait loci associated with seed dormancy in rice. *Crop Science*, 2005, 45(2): 712-716
- [16] 唐九友, 江玲, 王春明, 刘世家, 陈亮明, 翟虎渠, 万建民. 水稻种子休眠性 QTL 定位及其对干热处理的响应. *中国农业科学*, 2004, 37(12): 15-20
Tang J Y, Jiang L, Wang C M, Liu S J, Chen L M, Zhai H Q, Wan J M. Analysis of QTL for seed dormancy and their response to dry heat treatment in rice (*Oryza sativa* L.). *Scientia Agricultural Sinica*, 2004, 37(12): 15-20
- [17] 文飘, 罗向东, 付学琴, 万勇, 戴亮芳, 谢建坤. 东乡野生稻及其种间杂交后代的休眠特性研究. *杂交水稻*, 2011, 26(6): 74-77
Wen P, Luo X D, Fu X Q, Wan Y, Dai L F, Xie J K. Study of seed dormancy for Dongxiang common wild rice and its progenies crossed with other subspecies. *Hybrid Rice*, 2011, 26(6): 74-77
- [18] Takagi H, Abe A, Yoshida K, Kosugi S, Natsume S, Mitsuoka C, Uemura A, Utsushi H, Tamiru M, Takuno S, Innan H, Cano L M, Terauchi R. QTL-seq: rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome resequencing of DNA from two bulked populations. *Plant Journal*, 2013, 74: 174-183
- [19] Lee S J, Oh C S, Suh J P, McCouch S R, Ahn S N. Identification of QTLs for domestication-related and agronomic traits in an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* BC₁F₇ population. *Plant Breeding*, 2010, 124(3): 209-219
- [20] Rathi S, Baruah A R, Chowdhury R K, Sarma R N. QTL analysis of seed dormancy in indigenous rice of Assam, India. *Cereal Research Communications*, 2011, 39(1): 137-146
- [21] Li C, Zhou A, Sang T. Genetic analysis of rice domestication syndrome with the wild annual species, *Oryza nivara*. *New Phytologist*, 2010, 170(1): 185-194
- [22] Magwa R A, Zhao H, Xing Y. Genome-wide association mapping revealed a diverse genetic basis of seed dormancy across subpopulations in rice (*Oryza sativa* L.). *BMC Genetics*, 2016, 17(1): 28