

文章编号: 1004-0374(2009)03-0444-08

稻米外观品质性状遗传与分子定位研究进展

王忠华^{1,2*}, 方振华¹, 干建慧¹

(1 浙江万里学院生物技术研究所, 宁波 315100; 2 浙江大学原子核农业科学研究所, 杭州 310029)

摘要: 稻米外观品质主要是指稻米的粒形、垩白、透明度和籽粒色泽等, 它不仅直接影响到人们的喜好, 还与其他品质性状诸如蒸煮食用、加工等密切相关。因此, 外观品质对稻米的商品价值有着十分重要的影响。本文从经典遗传与现代分子生物学两个方面对稻米主要外观品质的遗传研究进展进行了较全面的综述, 包括粒长、粒宽、长宽比、粒厚、垩白、透明度和籽粒色泽等。综合近年来的遗传研究结果发现, 大多数稻米外观品质性状都是由数量基因控制的。利用分子标记技术已将控制外观品质的QTL(qualitative trait locus)定位在不同的染色体上, 为下一步的稻米外观品质改良提供了有利条件。

关键词: 水稻; 外观品质; 经典遗传; QTL; 分子定位

中图分类号: S511.1; S511.02 **文献标识码:** A

Advances in genetic research and molecular mapping of the rice grain appearance quality

WANG Zhong-hua^{1,2*}, FANG Zhen-hua¹, GAN Jian-hui¹

(1 Institute of Biotechnology, Zhejiang Wanli University, Ningbo 315100, China;

2 Institute of Nuclear Agriculture Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: The appearance quality of rice grain is mainly referred to rice grain shape, chalkiness, transparency, the grain color, and so on, which not only influences customer's feeling, but also is related closely with the cooking and eating and mill quality. So the appearance quality of rice grain plays an important role in the commercial value. This paper in detail reviewed the advances of classic genetics and molecular mapping of genes controlling the appearance quality of rice grain, including grain length, grain width, length-width ratio, grain height, chalkiness, transparency and the grain color. The results of most report were suggested that most appearance traits of rice grain were controlled by qualitative genes. So far, these genes have been mapped on the different chromosomes of rice via molecular marker technology, which will provide the beneficial base for the improvement of the appearance quality of rice grain.

Key words: rice; appearance quality; classical genetics; QTL; molecular mapping

水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 约占一半以上的人口以稻米为主食。水稻也是我国种植面积最广、生产量最大的粮食作物之一, 在食品生产与消费中占有举足轻重的地位, 其播种面积约占全国粮食作物的29%, 总产量约占粮食总产的40%, 全国有65%的人口以稻米为主食^[1,2]。尽管如此, 但在过去相当长的一段时期, 为解决粮食的不足, 偏重提高产量而忽视了品质, 有关稻米品质与优质稻品种的选育工作比美国、日本、泰国、澳大利亚、

印度等国都要晚, 因而我国的稻谷国际贸易量在绝对量和相对量上均远远落后于泰国、美国等国家。在国内市场上, 亦存在早稻大量积压、好米供不应求的现象, 这与长期以来农业生产只求数量和不重品质有很大关系^[1]。进入20世纪80年代中期后, 由

收稿日期: 2008-12-15; 修回日期: 2009-02-09

基金项目: 国家自然科学基金(30671284)

*通讯作者: E-mail: wang1972@zvu.edu.cn

于劣质稻米使水稻生产与国内消费及国际市场竞争产生了很大的矛盾, 促使我国开始重视稻米品质问题的研究。随着生活水平提高, 人们对稻米品质的要求日益提高, 加之粮食流通体制的变化、发展商品生产的需要, 以及加入WTO带来的影响和冲击, 稻米品质的改善已成为缓解供需矛盾、提升市场竞争力、发展地方经济和增加农民收入的关键。

目前有关稻米品质的遗传研究, 主要集中在外观品质(如粒型、垩白度、垩白率和透明度等)、加工品质(如糙米率、精米率、整精米率和籽粒充实度等)、蒸煮及食用品质(如直链淀粉含量、糊化温度、胶稠度和延伸性等)、营养品质(如蛋白质含量、脂肪含量和微量元素含量等)等性状指标上, 但因其研究方法和材料的不同, 研究结果有所差异。稻米的外观品质主要是指稻米的粒型、垩白度、透明度和籽粒色泽等。稻米的外观品质性状大都是数量性状, 利用常规育种方法往往难以奏效; 而利用分子标记辅助选择的育种方法能使稻米品质基因得到迅速转育、优良品质基因快速聚合, 从而大大提高了育种效率。

1 稻米粒型性状

籽粒形状不仅是构成水稻产量的重要性状之一, 同时也影响着稻米的外观品质。稻米的品质特征虽与品种的复杂生理生化特性有关, 但利用其与粒型性状的相关性可间接评价稻米品质的优劣, 从而为稻米品质育种提供了极大的便利。目前用于评价稻米粒型性状的主要指标有粒长、粒宽、粒厚和长宽比等。多数学者研究一致认为, 稻米粒型性状属于数量性状, 受多基因控制, 并以加性效应为主, 同时表现为细胞质遗传^[3-5]。

1.1 粒长

1.1.1 遗传分析 许多试验结果表明, 稻米粒长的遗传主要受单基因、双基因、多基因或微效基因控制。武田和义和斋藤健一^[6]对水稻品种H-346小粒性和房吉大粒性的遗传研究认为, 控制粒长既有多多个主基因(如 *Lk-f*), 也有微效基因的存在(如 *Mi*)。Mckenzie和Rutger^[7]认为粒长由2-3个或更多基因控制。泷田正^[8]根据F₂代群体的分离情况进行遗传分析, 结果认为粒长由2-5个基因决定。Kuo和Liu^[9]则根据长粒型Mira与短粒型农林20号的杂交结果, 初步推测粒长由2个基因决定。由此表明, 粒长虽为数量性状, 但控制的基因数不多。

近年来, 国内外主要倾向于粒长以多基因控制

为主, 属于数量性状遗传, 如我国学者赵连芳早在1928年对粒长性状进行了遗传分析, 他以品种4269(平均粒长8.81 mm)与品种4957(平均粒长4.13 mm)为亲本进行杂交试验, 结果发现F₁代植株平均谷长为5.33 mm, 属中间型, 在F₂代群体出现变幅为4.7-9.7mm的分离。汤文通^[10]则以陕西香稻(平均粒长8.27 mm)与长粒品种安徽香稻(平均粒长12.99 mm)为亲本进行杂交试验, 结果发现F₁代植株平均谷长为9.72 mm, 介于双亲之间, 而F₂代群体为8.25-12.25 mm。石春海和申宗坦^[11]以早粳品种为亲本进行杂交, 结果发现杂交F₁粒型为中亲值, 呈连续分布。国外学者也发现类似的现象^[12-13]。由此表明稻米粒长的遗传表现为数量遗传, 受多基因控制。

还有些试验认为粒长性状还可能兼有不完全的显性作用, 其显性方面因组合而异。泷田正^[8]遗传研究发现, 在F₁代短粒和宽粒分别对长粒和窄粒表现为部分显性和无显性。石春海和申宗坦^[11]以广陆矮4号等8个短粒品种和湘早粳3号等5个长粒品种进行不完全双列杂交, 采用加显遗传模型对早粳谷粒性状进行遗传分析, 结果发现浙农921/早粳3号等20个组合的粒长遗传以加性效应为主, 加性效应值比率为50.6%-98.4%; 芮重庆和赵安常^[14]用6个粒型差异较大的早、中粳品种为亲本进行完全双列杂交, 也认为粒长性状的遗传以加性效应为主, 并存在着正向部分显性。郭益全等^[15]研究证实在粒长性状上存在细胞质效应。

1.1.2 分子定位 目前发现控制粒长的标记座位总共有55个座(位)次, 分别位于水稻的第1、2、3、4、6、7、8、9、10和11染色体上^[4-5]。除Tan等^[16]定位分析得到的RG393-C1087标记区间的贡献率较高(40.7%-63.8%)外, 其他标记区间的贡献率都比较小(2.9%-23.3%), 这与粒长属于数量性状的提法较为一致。

除了上述报道外, 还出现许多更深入的研究, 如吴长明等^[17]利用Asominori/IR24的71份重组自交系群体及其相应的具有293个分子标记的RFLP(restriction fragment length polymorphism)图谱, 采用单因子方差分析和区间做图方法, 对控制稻米粒长的QTL(qualitative trait locus)进行了系统分析。结果检测出3个控制稻米粒长的QTL R11、R12和R13。研究认为, 粒长是受多基因控制, 但不受粒宽的影响。李泽福等^[18]利用由98个家系组成的Nipponbare(粳)/Kasalath(籼)Nipponbare回交重组自交

系(backcross inbred lines, BIIJs)群体及其分子连锁图谱,采用复合区间作图的方法,在2个不同年份对粒长、QTL进行了定位分析,共定位到5个粒长QTL。单个QTL对性状变异解释率为6.2%—15.2%。比较2年的检测结果表明,粒长QTL定位受环境影响不大。严长杰等^[19]利用简单重复序列(single sequence repeat, SSR)标记,以回交群体Balilla/NTH/Balilla为作图群体,构建了水稻12条染色体的连锁图,该遗传图谱包括108个分子标记,平均图距为11.9 cM。以构建的遗传图谱为基础,采用区间作图法对粒长进行了QTL定位。结果发现,第12染色体上RM101—RM270区间内存在一个与粒长性状相关的QTL-*qGL212*,加性效应约为0.26 MM,贡献率为16.7%。张光恒等^[20]以窄叶青8号和京系17构建的双单倍体(double haploid, DH)群体为材料,系统分析了稻谷粒长等外观品质性状在北京、杭州、海南3种不同环境下的表现,并进行了QTL比较定位。检测结果表明,3种环境下共检测到18个QTLs,分布于水稻第1、2、3、4、6、8和12染色体上,其中与粒长性状相关QTL 3个,LOD(logarithm of the odds score)值为2.69—4.75,贡献率为9.9%—18.4%。万向元等^[21]利用Asominori/IR24的染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs)群体,对稻米粒长进行连续2年及4个地点的QTL表达稳定性分析。结果表明粒长性状存在超亲遗传类型;共检测到13个粒型相关QTL,其中在8种环境中都能被重复检测到的QTL有6个,其中控制粒长的QTL为*qGL-3*。这个QTL对应置换系的相应性状与背景亲本Asominori的表现型差异在8种环境中都达到极显著水平($P < 0.001$),且同一QTL对应置换系相应性状的表现型在不同环境间呈显著正相关($r=0.75$, $r_{0.05}=0.666$)。谭耀鹏等^[22]采用混合线性模型的复合区间作图法对水稻圭630/02428 DH群体的谷粒粒长进行了QTL定位,同时对定位的主效应和上位性进行了环境效应分析。结果发现在不同年份分别检测到5个和3个粒长QTL,且有2个QTL在2年中都检测到,它们对粒长性状的贡献率达67.71%。曾瑞珍等^[23]以单片段代换系(single segment substitution lines, SSSL)为材料构建分离群体,利用微卫星标记对控制水稻谷粒长QTL进行了分子定位。结果发现,粒长QTL *gl-3* 被定位于第3染色体着丝粒附近的微卫星标记RM6146和PSM377之间,遗传距离分别为1.5 cM

和11.0 cM。Zhou等^[24]定位了控制水稻籽粒长的基因LK24(t),该基因位于第3染色体着丝点附近,离分子标记P12EcoRV和P22S acI分别为0.90 cM和0.50 cM。Rabiei等^[25]检测到与粒长相关的QTLs 5个,其中1个主效QTL位于第3染色体上,对粒长的贡献率达19.3%。Wan等^[26]利用Asominori/IR24组合RILs群体,在2年4个点8种环境下共检测到与粒长有关QTLs 4个,分别位于第1、第2、第3和第4染色体上,其中第1、第3染色体上QTL在8种环境下均能检测到。他们还采用Asominori/IR24回交后代BC₄F₂群体,将控制粒长的QTL基因*g123*精细定位在第3染色体Rmw357—Rmw353区域,标记间距87.5 kb^[27]。Fan等^[28]利用Minghui63和Chuan7构建的BC₃F₂群体,将控制粒长的主效QTL *GS3*基因精细定位到7.9 kb区域,该基因同时为控制粒宽和粒厚的微效QTL,结合图位克隆的方法最终克隆得到*GS3*基因,并确认该基因编码产物为跨膜蛋白质。

1.2 粒宽

1.2.1 遗传分析

多数试验结果发现,粒宽在杂交F₂代群体中表现为正态分布,受多基因控制,但有些品种的粒宽是受单基因或主效基因控制,显性表现因组合而异,即有窄粒对宽粒为部分显性,也有相反的情况。此外,研究还发现粒宽存在细胞质效应。Mckenzie和Rutger^[7]在对谷粒大小的遗传分析中认为可能有3—7个基因控制着米粒宽度。泷田正^[8]在研究BG1/越光的F₆群体中,发现粒宽呈单基因分离。石春海和申宗坦^[11]在早籼谷粒性状遗传分析中认为,粒宽以加性效应为主,其加性效应值比率达到64.8%—97.8%。符福鸿等^[29]利用交配设计对三系杂交稻谷粒性状进行遗传分析,结果也发现粒宽以加性基因效应起主导作用,具有很高的广义遗传力和狭义遗传力,分别为92.5%和89.53%。

还有些学者认为粒宽是由主效基因和微效基因共同作用的结果,林鸿宣等^[30]利用QTLs定位粒型性状时,认为在特三矮2号/CB1128群体中共定位314个QTLs中有2个主效基因(分别位于第5和第7染色体上)控制着粒宽,同时还有2个微效基因发挥作用;在外引2号/CB1128群体中,共定位了13个QTLs,其中有2个主效基因(分别位于第2和第7染色体上)和3个微效基因控制粒宽。Redona和Mackill^[31]在分析籼粳交F₂后代群体QTLs的RFLP分子标记时认为控制粒宽的4个QTLs,分别位于第

3、4和7染色体上。Huang等^[32]在分析籼粳交后代的DH系所用146个RFLP分子标记时,认为有12个QTLs控制粒长、粒宽、长/宽,这些位点分别位于第1、2、3和10染色体上。

1.2.2 分子定位 目前发现控制粒宽的标记总共有53个,分布在第1、2、3、5、6、7、8、10、11号染色体的19个位点上。吴长明等^[17]利用Asominori/IR24的71份重组自交系群体及其相应的具有293个分子标记的RFLP图谱,采用单因子方差分析和区间做图方法,对控制主要稻米粒宽QTL进行了分析。结果检测出2个控制稻米粒宽的QTLRw1Rw2,且粒宽受两对主效基因和多对微效基因控制。徐建龙等^[33]在粒形QTL分析中获得粒宽的基因座位有7个,分别分布在第1、2、4、5和7染色体上,贡献率为2.81%—12.87%。李泽福等^[18]利用由98个家系组成的BIIJs群体及其分子连锁图谱,采用复合区间作图的方法,在2个不同年份对粒宽QTL进行了定位分析。结果发现共定位到4个QTL,单个QTL对性状变异解释率为8.3%—32.5%。比较2年的检测结果表明,粒宽QTL定位受环境影响不大。严长杰等^[19]利用SSR标记,以回交群体Balilla/NTH//Balilla为作图群体,采用区间作图法对粒宽进行了QTL定位,结果发现在第2和第3染色体上RM154—RM211和RM257—RM175区间内,分别检测到qGW22和GW23两个位点与粒宽性状有关,加性效应分别为0.10 mm和0.12 mm,贡献率分别为11.5%和16.6%。张光恒等^[20]以窄叶青8号和京系17构建的DH群体为材料,系统分析了稻谷粒宽等外观品质性状在北京、杭州、海南3种不同环境下的表现,并进行了QTL比较定位。检测结果发现3种环境下共检测到18个QTLs,分布于水稻第1、2、3、4、6、8和12染色体上,其中与粒宽性状相关QTL 9个,LOD值为2.43—5.77,贡献率为8.4%—25.6%。万向元等^[21]利用Asominori/IR24的CSSLs群体,对稻米粒宽进行连续两年及4个地点的QTL表达稳定性分析。结果表明粒宽性状存在超亲遗传类型;共检测到13个粒型相关QTL,其中在8种环境中都能被重复检测到的QTL有6个,其中控制粒宽的QTL为qGW-5a和qGW-5b。这两个QTL对应置换系的相应性状与背景亲本Asominori的表现型差异在8种环境中都达到极显著水平($P < 0.01$),且同一QTL对应置换系相应性状的表现型在不同环境间呈显著正相关($r = 0.75$,

$r_{0.05} = 0.666$)。谭耀鹏等^[22]采用混合线性模型的复合区间作图法对水稻圭630/02428DH群体的谷粒粒宽进行了QTL定位,同时对定位的主效应和上位性进行了环境效应分析。结果发现在不同年份分别检测到4个粒宽QTL,且有2个QTL在两年中都检测到,它们对粒宽性状的贡献率达50.08%。他们还发现,影响粒宽的4个QTL与环境之间存在显著互作作用,但上位性贡献率相对主效应作用较小。曾瑞珍等^[23]以SSSL为材料构建分离群体,利用微卫星标记对控制水稻谷粒宽的QTL进行了分子定位。结果发现,粒宽QTL Gw-8被定位于第8染色体长臂末端微卫星标记RM502与RM447之间,遗传距离均为0.3 cM。在此基础上构建了覆盖Gw-8的物理图谱, RM502与RM447位于同一克隆AP005529,两者之间的物理距离为55.0 kb。最近, Song等^[34]利用Wy3和Fengai zhan21构建的BC₃F₂群体,将控制粒宽的主效基因GW3精细定位于8.2 kb区域,随后利用图位克隆的方法克隆了GW3基因,该基因编码一个未知的环形E3泛素连接酶。

1.3 粒厚

谷粒厚度大多认为受多基因控制。芮重庆和赵安常^[14]利用6个粒型差异较大的籼稻品种做完全双列杂交分析,结果发现粒厚的母性效应较显著,说明可能存在着细胞质遗传,并受环境影响较大。石春海和申宗坦^[11]以8个粗短粒品种与5个细长粒品种进行不完全双列杂交,对早籼谷粒性状进行遗传分析,认为粒厚主要以基因的加性效应为主,其狭义遗传率为50.9%—95.0%。林鸿宣等^[30]在用两个粒型杂交组合F₂群体构建的RFLP图谱中,发现5个控制粒厚的QTLs在群体特三矮2号/CB1128中被检测到,其中位于第5染色体上的tg5表现为主效基因,而其他4个QTLs的效应微小,为微效基因;而在外引2号/CB1128群体中没有定位到控制粒厚的主效基因,仅有3个微效基因,分别位于第1、5、10染色体上。Redona和Mackill^[31]利用116个RFLP分子标记对籼粳交F₂后代群体进行定位,控制粒厚的4个QTLs分别位于第3、4、7染色体上。

1.4 长宽比

1.4.1 遗传分析 水稻粒型可由长宽比表示,谷粒长宽比在杂交F₂群体中基本上表现为正态分布。长宽比性状中加性和非加性基因效应都很显著,而以加性效应为主。符福鸿等^[29]对杂交稻谷粒性状进行了遗传分析研究,结果发现杂种F₁代长/宽比主要

受母本(不育系)的影响,父本(恢复系)对其影响甚微,另外父母互作也不容忽视,而且他们认为在长宽比上均有超亲优势效应的组合出现。石春海和申宗坦^[11]对早籼粒型性状遗传效应分析时认为,谷粒长宽比受粒长和粒宽两性状的影响,他们发现,浙农921/湘早籼3号等组合以加性效应为主,其比率达到51.6%—99.8%。徐辰武等^[35]研究认为长宽比的遗传表达受母体基因型控制,符合加性-显性模型,但以母体加性效应为主,不存在细胞质效应。廖伏明等^[36]用7个不育系和9个恢复系为材料,采用NCII交配设计研究米质性状的配合力和遗传力时,发现整精米长和长宽比性状以加性效应占主导地位。林建荣等^[37]利用4个细胞质来源不同的粳型不育系和9个外观品质差异较大的粳型恢复系配成不完全双列杂交(4×9),进行外观品质的遗传效应研究时发现,糙米长、长宽比的母体遗传方差分别占遗传总方差的69.54%和62.74%,由此表明这两性状主要受母体遗传效应的控制,同时还受到种子直接遗传效应和细胞质遗传效应的影响。另外,就米粒外型的总体表现而言,印度学者Tomar和Nanda^[38]认为稻米粒型的表现受制于同一位点上的3对等位基因,细长米(Gs1Gs1)对中等米粒(Gs2Gs2)及粗胖粒(gsgs)为显性,中等米粒(Gs2Gs2)对粗胖粒(gsgs)为显性,并认为籽粒大小与粒型无相关性。

1.4.2 分子定位 目前发现,控制粒型的标记座位总共有44个(贡献率在5.1%—37.8%),平均每个作图群体有3.1个座位。它们分布在第1、2、3、4、5、6和7号染色体的9个位点上。吴长明等^[17]利用Asominori/IR24的71份重组自交系群体及其相应的具有293个分子标记的RFLP图谱,采用单因子方差分析和区间做图方法,对控制主要稻米粒宽QTL进行了分析,结果检测出4个控制长宽比的QTL Lw1、Lw2、Lw3和Lw4。李泽福等^[18]利用由98个家系组成的Nipponbare(粳)/Kasalath(籼)//Nipponbare BIIJs群体及其分子连锁图谱,采用复合区间作图的方法,在2个不同年份对稻米长宽比QTL进行了定位分析,共定位到4个QTL,单个QTL对性状变异解释率为6.8%—19.8%。比较2年的检测结果表明,定位受环境影响很小。严长杰等^[19]利用SSR标记,以回交群体Balilla/NTH//Balilla为作图群体,采用区间作图法对粒型进行了QTL定位,结果共检测到3个QTLs,即qLW22、qLW26和qLW27,分别位于第2、6和7染色体上,其中

qLW22和qLW27的加性效应分别约为0.09和0.10,两个QTLs分别可解释表型变异的12.7%和18.3%;而qLW26的加性效应约为0.13,可解释粒形变异的11.5%。张光恒等^[20]以窄叶青8号和京系17构建的DH群体为材料,系统分析了稻谷长宽比等外观品质性状在北京、杭州、海南3种不同环境下的表现,并进行了QTL比较定位。检测结果发现3种环境下共检测到18个QTLs,分布于水稻第1、2、3、4、6、8和12染色体上,其中与长宽比性状相关QTL 6个,LOD值为2.44—6.02,贡献率为9.8%—22.7%。万向元等^[21]利用Asominori/IR24的CSSLs群体,对稻米长宽比进行连续两年及4个地点的QTL表达稳定性分析,结果发现这个性状“两年四点”的表现型都为连续分布,存在超亲遗传类型,共检测到13个粒型相关QTL,其中在8种环境中都能被重复检测到的QTL有6个,其中作用于长宽比的QTL为qLWR-3、qLWR-5a和qLWR-5b。这3个QTL对应置换系的相应性状与背景亲本Asominori的表现型差异在8种环境中都达到极显著水平($P < 0.001$),且同一QTL对应置换系相应性状的表现型在不同环境间呈显著正相关($r \geq 0.75$, $r_{0.05} = 0.666$),说明这3个QTL表达稳定性较高。谭耀鹏等^[22]采用混合线性模型的复合区间作图法对水稻圭630/02428DH群体的谷粒长宽比进行了QTL定位,同时对定位的主效应和上位性进行了环境效应分析,结果发现在不同年份分别检测到2个和4个长宽比QTL,且有2个QTL在2年中都检测到,它们对长宽比性状的贡献率为29.17%。他们还发现,影响长宽比的3个QTL也影响粒长和粒宽,同时4个长宽比QTL与环境之间存在显著互作作用,但上位性贡献率相对主效应作用较小。

2 垩白

2.1 遗传分析

尽管稻米垩白的有无和大小受环境因素的影响较大,特别是灌浆期温度,但研究表明垩白受遗传效应更大,不同品种间存在明显差异,如广陆矮4号在任何环境条件下都有垩白,而品种IR22则不会出现垩白。对于稻米垩白的遗传表达,目前较为统一的观点是主要受二倍体母体基因型控制及细胞质效应的影响。垩白为数量性状,受多基因控制,并以加性效应为主^[39-40]。无垩白对有垩白和小垩白对大垩白为显性或部分显性。尽管如此,关于垩白遗传效应仍存在较多不同的观点。杨仁崔等^[41]以多垩

白不育系和少垩白恢复系配制杂交稻, 根据垩白在 F_2 群体中的分离情况, 认为垩白是受两对主效基因控制; 郭二男等^[42]研究表明, 腹白由微效多基因控制, 并存在部分显性作用, 而不是由一对基因控制的。陈秉发等^[43]利用5个亲本配成3个杂交组合(大垩白/无垩白或小垩白)来研究稻米垩白的遗传效应, 结果发现垩白遗传呈胚乳直感现象, 有两个组合表现加性效应, 显性效应也起到较大的作用。黎杰强^[44]分析了8个籼稻正反交组合后代的稻米垩白分离情况, 认为垩白性状主要受胚乳基因型控制, 并存在细胞质效应。林建荣等^[37]的研究结果显示, 垩白率、垩白度主要由种子直接遗传效应调控, 两者的种子直接遗传方差分别占遗传总方差的62.97%和57.52%, 同时也具有较大的母体遗传效应。

也有研究认为, 垩白受单显性基因或单隐性基因控制。心白和腹白分别为隐性单基因 *Wc* 和 *Wb* 控制, 但也有认为腹白为显性性状。

2.2 分子定位

控制垩白的标记座位总共有23个, 这23个座位除了Tan等^[16]定位在第5号染色体上垩白率和腹白的共同座位RG360-C734a的贡献率很大外(分别为70.3%和87.2%), 其他座位的贡献率都不是很大, 分布在4.9%—21.9%之间。江良荣等^[40]应用公共图谱对各座位进行整合分析发现, 这23个座位区间分布在第1、3、5、6、7、8、10、11、12等9条染色体的12个位点上。不同的图谱和不同的作图群体, 定位的座位几乎都不同。而利用同图谱、具相同亲本的作图群体进行QTL分析时, 相关的性状一般都能得到不少公共的座位, 如Tan等^[16]应用珍汕97/明恢63的 F_2 和重组自交系(recombination inbred line, RIL)两群体进行垩白率、腹白和心白的QTL分析时发现, 5号染色体上的RG360—C734a区间是三性状共同座位, 而且贡献率都比较大, 分别为70.3%、87.2%和11.6%; 曾大力等^[45]利用窄叶青8号/京系17的DH群体对横切面、侧面和腹面垩白大小的QTL分析结果显示, 这三个性状指标得到的基因座位几乎一样, 贡献率也差别不大。李泽福等^[18]利用由98个家系组成的回交重组自交系群体及其分子连锁图谱, 采用复合区间作图的方法, 在2个不同年份对稻米垩白率、垩白大小和垩白度QTL进行了定位分析。共定位到7个垩白率QTL, 5个垩白大小QTL, 4个垩白度QTL。单个QTL对性状变异解释率垩白率为6.4%—28.5%, 垩白大小

为6.1%—16.9%, 垩白度为9.3%—17.2%。比较2年的检测结果表明, 垩白率、垩白大小和垩白度的QTL定位受环境影响很大。

当然, 应用相同的定位图谱和定位群体分析垩白性状的不同统计指标, 也会出现完全不同的结果, 如曾大力等^[45]和何平等^[46]利用的图谱和作图群体都一样, 而定位目标不同, 导致定位结果也各不相同。

3 透明度

透明度是衡量稻米外观品质好坏的另一项重要指标。Khush等^[47]以糯性品种与低直链淀粉但胚乳透明的IR24为亲本进行杂交试验, 结果发现杂交 F_2 群体的胚乳外观出现明显的分离现象。梁世胡等^[48]的研究结果表明, 水稻品种间杂交, 杂种的透明度普遍表现出正向杂种优势。因而只要某一亲本透明度高, 就可获得透明度好的杂种。李泽福等^[18]利用由98个家系组成的回交重组自交系群体及其分子连锁图谱, 采用复合区间作图的方法, 在2个不同年份对稻米透明度QTL进行了定位分析。共定位到4个QTL, 单个QTL对性状变异解释率为5.6%—25.2%。比较2年的检测结果表明, 透明度QTL定位受环境影响不大。沈圣泉等^[49]利用珍汕97B/密阳46构建的RIL群体及其相应分子遗传图谱, 以海南和杭州两地试验的精密透光率(%)作为稻米透明度考察指标, 应用检测QTL主效应、加 \times 加上位性效应和 $G \times E$ 互作效应的遗传分析方法, 对该性状两个环境下数据进行联合分析, 结果发现共检测到5个控制该性状的主效应QTL, 分别位于第2、6(2个)、8、10染色体上, 总的遗传贡献率19.15%。其中, qTR222增加透明度的有效基因来源于母本; 其余4个则来自于父本。qTR621还与环境存在显著的GE互作效应。此外, 他们还检测到2对控制稻米透明度的加性上位性互作基因, 但它们均未与环境存在显著互作。

4 籽粒色泽

籽粒色泽属于品质上比较次要的性状, 但色泽的深浅与铁等微量元素的含量密切相关。通常红米的红棕色色素集积在种皮内, 红米的种皮一般比白米的厚。紫米和黑米的紫色素、黑色素沉积于果皮内。现已发现, 控制粳稻的色素基因 *Rc* 和 *Rd* 控制红色种皮, *C* 和 *Pl* 控制红色果皮, *Pt* (或 *Pt^u*) 和 *A* 或 *Prp* 和 *A* 控制紫色果皮。籼稻的 *A*、*Pr1* 和 *Pr2* 或 *Pra* 和 *Prp* 控制红色果皮, *A* 和 *Arp* 控制紫色果

皮, *Prp* 和 *a* 控制棕色果皮, *ih* 和 *Pr* 控制金黄色果皮, *Pr* 和 *Ih* 控制灰棕色果皮。莫定森^[50]发现水稻品种富国(白米)与青森5号(红米突变株)的杂交 F_1 代糙米带褐色、间有赤褐斑点, F_2 群体分离比为 3 红:1 白, 表明红米受一对显性主基因控制。熊振民和孔繁林^[51]在云南香紫糯/竹科2号的杂交 F_2 代发现红白米的分离比为 9:7。伍时照和黄超武^[52]对矮紫占/马坝香糯、早香17/陕西黑糯两组合的遗传情况进行了分析, 结果发现 F_1 籽粒表现黑紫色, F_2 代黑紫色米与白米的分离比也为 9:7。由此表明, 红米、黑紫米性状受控于两对互补基因。日本学者用 5 个白米品种分别与 1 个褐色品种杂交, 全部组合的 F_1 表现中间类型, F_2 得到由深褐至微红色及白色 7 个表现等级, 其分离比例为 1:6:15:20:15:6:1, 由此表明褐色种皮由三对基因控制, 显性基因的累积效应剂量为 0—6。顾信媛和黄超武^[53]选用萍县黑糯、紫占和江苏血糯 3 个黑色素种皮的水稻品种与白色米品种杂交, 结果发现 F_1 黑色素种皮为不完全显性, 显性度组合间有差异, F_2 种皮出现深黑、紫黑、深褐、中褐、微褐及白色 6 个等级分离类型, 分离比例呈正态分布, 有色与白色植株数比例接近 63:1。由此表明黑色种皮至少由三对基因控制, 属于数量性状遗传, 色素基因存在剂量效应。

吴平理等^[54]进一步研究了黑糯米的色素遗传, 发现黑糯米的色素是一种花青素, 其本身为红色, 含量高就表现为黑色。研究结果显示有 3 种基因决定黑糯米的色泽: (1) 花青素原基因“*C*”, 位于第 6 染色体的 44 位点上, 至少含 4 个复等位基因, 它们的显色能力大小为 $C^B > C^{BP} > C^{BQ} > C^{Br}$; (2) 花青素活化基因“*A*”位于第 4 染色体的 70 位点上, 至少含 4 个复等位基因, 它们的显色能力大小 $AE > A > Ab > Ad$; (3) 紫米基因“*Pb*”位于第 11 染色体的 61 位点上, 紫米基因的作用在于为花青素的合成提供场所。若无紫米基因, 即使 *CB* 和 *AE* 同时存在, 也不会出现紫米。

5 结束语

综上所述, 稻米外观品质性状大多数是由多基因控制的, 即使个别性状的基因座位贡献率较大, 但从性状分离的情况看, 仍然是数量性状的遗传模式^[55-60]。因此, 采用常规选择法往往会顾此失彼, 无法将多个优良基因聚合在一起。而利用分子标记辅助选择手段可很好地进行优良基因的聚合, 它已

成为现在和将来种质改良与创新的必要手段。当然, 分子育种技术仍离不开常规育种方法。与此相反, 它是在传统育种方法的基础上建立起来的。因此, 我们更应注重材料平台的建立、表型数据的获得与分析, 为开展分子标记辅助选择提供丰富的数据与材料资源。我们相信, 随着分子标记技术的进一步发展, 分子标记辅助育种技术的研究将进一步深入, 分子选择策略将进一步完善, 稻米外观品质的改良与优质稻米种质创新研究将进入一个全新的时代。

[参 考 文 献]

- [1] 费槐林. 水稻优质高产栽培及加工技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2004:1-2
- [2] 卢景波. 中国水稻产业: 供需、流通与未来政策导向. 中国稻米, 2002, 6: 17-20
- [3] 莫惠栋. 我国稻米品质的改良. 中国农业科学, 1993, 26(4):8-14
- [4] 黄招德, 施碧红, 赵明富, 等. 水稻粒形QTLs的研究进展. 福建稻麦科技, 2008, 26(1): 36-9
- [5] 黎毛毛, 徐磊, 刘昌文, 等. 水稻粒形遗传及QTLs定位研究进展. 中国农业科技导报, 2008, 10(1): 34-42
- [6] 武田和义, 斋藤健一. 控制水稻籽粒大小的主效基因. 育种学杂志, 1980, 30(3):280-2
- [7] Mckenzie KS, Rutger JN. Genetic analysis of amylase content, alkali spreading score and grains dimensions in rice. Crop Sci, 1983, 23(2): 306-13
- [8] 泷田正. 水稻籽粒大小的遗传及其与诸性状的关系. 国外农学-水稻, 1987, (1): 18-20
- [9] Kuo YC, Liu C. Genetic studies on large kernel size of rice II: inheritance of grain dimension of brown rice. JAgri, 1986, 35(4): 401-12
- [10] 汤文通. 水稻小穗长度遗传的研究. 农学丛刊, 1935, 2(1-2):127-35
- [11] 石春海, 申宗坦. 早籼粒形的遗传和改良. 中国水稻科学, 1995, 9(1): 27-32
- [12] Chang TT, Li CC. Genetics breeding. [M]//Luh BS (ed.) Rice: production and utilization. Westport Conn.: AVI press, 1980: 82-146
- [13] Takie T. Breeding for grain shape in rice. Agri Sci, 1989, 44(6): 39-42
- [14] 芮重庆, 赵安常. 籼稻粒重及粒形性状 F_1 遗传特性的双列分析. 中国农业科学, 1983, (5): 14-20
- [15] 郭益全, 刘清, 张德梅. 籼稻烹调与食用品质及谷粒性状之遗传. 中华农业研究, 1985, 34(3): 243-57
- [16] Tan YF, Xing YZ, Li JX, et al. Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou63, an elite rice hybrid. Theor Appl Genet, 2000, 101: 823-9
- [17] 吴长明, 孙传清, 陈亮, 等. 应用RFLP图谱定位分析籼米粒形的QTL. 吉林农业科学, 2002, 27(5): 3-7
- [18] 李泽福, 万建民, 夏加发, 等. 水稻外观品质的数量性状基因位点分析. 遗传学报, 2003, 30(3): 251-9
- [19] 严长杰, 梁国华, 陈峰, 等. 利用籼粳回交群体分析水稻

- 粒形性状相关QTLs. 遗传学报, 2003, 30(8): 711-6
- [20] 张光恒, 张国平, 钱前, 等. 不同环境条件下稻谷粒形数量性状的QTL分析. 中国水稻科学, 2004, 18(1): 16-22
- [21] 万向元, 刘世家, 王春明, 等. 利用CSSLs群体研究稻米粒型QTL的表达稳定性. 遗传学报, 2004, 31(11): 1275-82
- [22] 谭耀鹏, 李兰芝, 李平, 等. 利用DH群体定位水稻谷粒外观性状的QTL. 分子植物育种, 2005, 3(3): 314-22
- [23] 曾瑞珍, Talukdar A, 刘芳, 等. 利用单片段代换系定位水稻粒形QTL. 中国农业科学, 2006, 39(4): 647-54
- [24] Zhou L Q, Wang YP, Li SG. Genetic analysis and physical mapping of LK24 (*t*), a major gene controlling grain length in rice, with a BC₂F₂ population. Acta Genet Sin, 2006, 33(1): 72-9
- [25] Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, et al. Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. Euphytica, 2004, 11(137): 325-32
- [26] Wan XY, Wan JM, Weng JF, et al. Stability QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. Theor Appl Genet, 2005, 110: 1334-46
- [27] Wan XY, Wan JM, Jiang L, et al. QTLs analysis for rice grain length and fine mapping an identified QTL with stable and major effects. Theor Appl Genet, 2006, 112: 1258-70
- [28] Fan CC, Xing YZ, Mao HL, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encode a putative trans-membrane protein. Theor Appl Genet, 2006, 112: 1164-71
- [29] 符福鸿, 王丰, 黄文剑. 杂交水稻谷粒性状的遗传分析. 作物学报, 1994, 20(1): 39-44
- [30] 林鸿宣, 闵绍楷, 熊振民, 等. 应用RFLP图谱定位分析籼稻粒形数量性状基因座位. 中国农业科学, 1995, 28(4): 1-7
- [31] Redona ED, Mackill DJ. Quantitative trait locus analysis for rice panicle and grain characteristics. Theor Appl Genet, 1998, 96: 957-63
- [32] Huang N, Parco A, Mew T, et al. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance in a doubled haploid rice population. Mol Breed, 1997, 3: 105-13
- [33] 徐建龙, 薛庆中, 罗利军, 等. 水稻粒重及其相关性状的遗传解析. 中国水稻科学, 2002, 6(1): 6-10
- [34] 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. Nat Genet, 2007, 39: 623-30
- [35] 徐辰武, 张爱红, 朱庆. 森籼粳杂交稻米品质性状的遗传分析. 作物学报, 1996, 22(5): 33-6
- [36] 廖伏明, 周坤炉, 阳和华, 等. 籼型杂交水稻米质性状配合力及遗传力研究. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2000, 26(5): 323-8
- [37] 林建荣, 吴明国, 石春海. 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, 2001, 15(2): 93-6
- [38] Tomar JB, Nanda JS. Genetics and association studies of kernel shape in rice. Indian J Genet Plant Breed, 1985, 45(2): 278-83
- [39] 王东, 黄敏, 高方远, 等. 稻米垩白的影响因素及遗传改良. 西南农业学报, 2006, 19(6): 1189-94
- [40] 江良荣, 李义珍, 王侯聪, 等. 稻米外观品质的研究进展与分子改良策略. 分子植物育种, 2003, 1(2): 243-55
- [41] 杨仁崔, 梁康迳, 陈青华. 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, 1986, 15(1): 51-4
- [42] 郭二男, 潘增, 王才林. 粳稻腹白米的研究. 作物学报, 1983, 9(1): 31-8
- [43] 陈秉发, 陈建民, 黄荣裕, 等. 稻米垩白遗传及无垩白稻谷单粒筛选技术初探. 福建农业学报, 2000, 15(4): 1-5
- [44] 黎杰强, 朱碧岩, 李小波. 籼稻品种杂交后代垩白性状频数分布及遗传分析. 广东农业科学, 2000, (4): 8-10
- [45] 曾大力, 钱前, 阮刘表, 等. 稻米垩白三维切面的遗传分析. 中国水稻科学, 2002, 16(1): 11-4
- [46] 何平, 李仁贵, 李晶, 等. 影响稻米品质几个性状的基因座位分析. 科学通报, 1998, 43(16): 1747-50
- [47] Khush GS, Paule CM, De La Cruz NM. Rice grain quality evaluation and improvement at IRRI [C]//Brady NC (ed.). Proceedings of the chemical aspects of rice grain quality, IRRI, Philippines: Laguna, Los Banos, 1979: 21-31
- [48] 梁世胡, 李传国, 吴东辉, 等. 杂交稻米品质的遗传研究. 广东农业科学, 2000, (5): 17-9
- [49] 沈圣泉, 庄杰云, 王淑珍, 等. 稻米透明度QTLs主效应、上位性效应和G×E互作效应检测. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006, 32(4): 367-71
- [50] 莫定森. 五常县赤米产生原因的调查分析. 东北农学院学报, 1963, (1): 25-30
- [51] 熊振民, 孔繁林. 水稻的超亲遗传及其在育种中的应用. 浙江农业大学学报, 1982, 8(1): 17-25
- [52] 伍时照, 黄超武. 水稻品种籽粒种皮色素的遗传分析初报. 广东农业科学, 1988, (3): 5-6
- [53] 顾信媛, 黄超武. 水稻高、矮秆杂种以矮秆品种复交F₁的半矮秆、产量及外观品质性状的育种效应. 华南农业大学学报(自然科学版), 1989, (4): 5-6
- [54] 吴平理, 陈汉生, 金武宽, 等. 黑糯米色素遗传机理探讨. 种子, 1992, (3): 36-7
- [55] 雷东阳, 谢放鸣, 徐建龙, 等. 稻米粒形和垩白度的QTL定位和上位性分析. 中国水稻科学, 2008, 22(3): 255-60
- [56] 耿友玲, 徐强, 陈银根, 等. 作物品质性状的分子遗传改良. 分子植物育种, 2008, 6(4): 749-59
- [57] 黎毛毛, 徐磊, 曹桂兰, 等. 粳稻谷粒性状与垩白性状的相关分析. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 206-11
- [58] 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. 农业生物技术学报, 2007, 15(4): 654-60
- [59] 陈冰孺, 石英尧, 崔金腾, 等. 利用BC₂F₂高代回交群体定位水稻籽粒大小和形状QTL. 作物学报, 2008, 34(8): 1299-307
- [60] 朱文银, 杨德卫, 林静, 等. 利用染色体片段置换系定位水稻粒型QTL. 江苏农业学报, 2008, 24(3): 226-31