

# 有色稻米研究进展

童继平<sup>1</sup>, 李素敏<sup>1</sup>, 刘学军<sup>1</sup>, 韩傲男<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>天津市杂交粳稻研究中心/天津市农作物研究所, 天津 300112; <sup>2</sup>安徽省林业职业技术学院林业技术系, 合肥 230031)

**摘要:** 有色稻米是一类特异水稻种质资源, 主要由不同色素沉积在水稻种子的种皮内而形成, 有色稻米富含蛋白质、氨基酸、植物脂肪、纤维素和人体必需的矿物质, 具有特殊的生理功能, 而且有色稻米种皮内的色素可作为安全的天然色素用做食品添加剂。其中最为常见的是红色稻米与紫色稻米。水稻红色种皮是由于其种皮内含有原花色素所致, 该性状受 *Rc/rc* 和 *Rd/rd* 2 对基因控制, 红色为显性, 白色为隐性。*RdRd* 表现红色, *Rc* 表现褐色, *rcrd* 和 *rcrd* 则呈现白色。*Rc* 已被定位于水稻第 7 染色体上, 而 *Rd* 则位于第 1 染色体上。前人研究表明, *Rc* 基因编码一个典型的含 HTH 结构的 Myc 类转录因子, 其第 6 外显子内一个 14bp 片段的缺失致使种皮颜色由原先的红色变为白色。水稻紫色种皮是由于其种皮内沉积花色素所致。该性状由基因 *Pb* 与其互补基因 *Pa* 共同作用导致。当 *Pa* 基因单独存在时, 种皮呈白色; 当 *Pb* 基因单独存在时, 种皮呈棕色; 当 *Pb* 基因和 *Pa* 同时存在时, 种皮呈紫色。*Pb* 基因已被定位于水稻第 4 染色体上, 而 *Pa* 基因则位于第 1 染色体上。

**关键词:** 有色稻米; 红种皮; 紫种皮

## Research Advances in Colored Rice

TONG Ji-ping<sup>1</sup>, LI Su-min<sup>1</sup>, LIU Xue-jun<sup>1</sup>, HAN Ao-nan<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Tianjin Hybrid Japonica Rice Research Center/Tianjin Crop Institute, Tianjin 300112;

<sup>2</sup>Forest Technology Department, Anhui Vocational & Technical College of Forestry, Hefei 230031)

**Abstract** Colored rice is the type of rice with pigments deposited in their grain pericarp, red rice and purple rice are the two most common types of it. It is rich in component of nutrition, such as protein, amino acid, fats, fiber, minerals and so on. It was grown and consumed in China with a long history. Proanthocyanidins is the major flavonoids of the red rice, red pericarp characteristic of rice is dominant over that of white pericarp. The red pericarp were controlled by two genes (*Rc/rc* and *Rd/rd*), *Rc* gene was mapped on chromosome 7, and *Rd* gene was mapped on chromosome 1. It was reported that a 14bp deletion within the exon 6 of the *Rc* gene caused the mutation from red to white color of pericarp. Anthocyanins is the major flavonoids of the purple rice, the purple pericarp characteristic of rice is dominant over that of white pericarp. The purple pericarp were controlled by two genes *Pb* gene was mapped on chromosome 4 and *Pa* gene was mapped on chromosome 1, respectively.

**Key words** Colored rice; Red pericarp; Purple pericarp

### 1 我国有色稻米的种质资源及栽培历史

有色稻米是色素沉积在水稻种子的种皮内形成的一种重要的特异水稻种质资源, 就种皮的颜色而言, 可分为紫(黑)米、红米、黄米和绿米, 其中以紫(黑)米和红米最常见。

我国具有悠久的有色稻米栽培历史, 在长期的农业生产实践中, 勤劳智慧的中国人民培育出了丰富多彩、各具特色的有色稻米地方品种。目前中国保存的水稻种质资源中, 有色稻种占 10% 左右, 其中红米稻种质有 8963 份, 占据有色稻种的首位<sup>[1]</sup>。为我国和世界水稻的品种改良提供丰富多样的实践内容和充足有力的资源保障。

收稿日期: 2010-05-26 修回日期: 2010-09-13

基金项目: 天津市农业科学院院长基金项目资助 (09012)

作者简介: 童继平, 副研究员, 博士。主要从事水稻重要农艺性状功能基因分离鉴定与水稻新品种选育研究。E-mail: tongjiping@sina.com

## 2 有色稻米的品质特点及其市场经济价值

### 2.1 有色稻米的营养品质与医疗保健功效

有色稻米在我国具有悠久的食用历史。虽然不同研究者对其营养成分的分析结果不尽相同,但多数认为红米与紫米富含蛋白质、氨基酸、植物脂肪、纤维素和人体必需的矿物质,如 Fe、Zn、Ca等,以及丰富的维生素 B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>、B<sub>6</sub>、B<sub>12</sub>、D、E 和烟酸,尤其是含有一般稻米缺乏的维生素 C、胡萝卜素等<sup>[2]</sup>。

赵腾芳<sup>[3]</sup>分析了云南、贵州、广西、广东、福建等地 7 个有色稻米品种的营养成分,结果表明:黑米中赖氨酸、色氨酸、蛋白质、脂肪、硫胺素(维生素 B<sub>1</sub>)和核黄素(维生素 B<sub>2</sub>)含量都显著高于白米。姚碧清等<sup>[4]</sup>的研究结果认为:紫色粳稻和黑色粳稻所含 8 种人体必需氨基酸均高于一般稻谷,分别占氨基酸总量的 42.21% 和 41.89%。朱智伟等<sup>[5]</sup>分析结果发现,不同色泽稻米,紫黑米的蛋白质品质最好,特别是赖氨酸和苏氨酸的含量明显高于其他色泽的稻米,组氨酸的含量也相对较高。顾德法等<sup>[6]</sup>的研究表明紫黑糯稻糙米的蛋白质、纤维素、维生素 B<sub>2</sub> 等含量显著高于普通稻糙米,其半糙米的蛋白质、纤维素、维生素和矿物元素等含量更显著或成倍高于普通稻精米。裘凌沧等<sup>[7]</sup>分析了在同地繁殖的国内外 252 份水稻品种糙米中的 N、P、K、S、Mg、Ca、Mn、Fe、Na、Al、Cu、B、Ba、Mo、Sr、V、Eu 17 种无机元素,比较了其中有色米(33 份红米、9 份紫米)与白米(210 份)间的 17 种元素含量和 12 个无机元素的养分供需率的差异,结果表明:有色米中除 Ba、V 低于白米, Sr 无显著差异外,其余 14 种元素,即 N、P、K、S、Mg、Ca、Mn、Fe、Na、Al、Cu、B、Mo 和 Eu 含量均高于精白米。有色米中红米的 Mg、Ca、Ba 维生素和 Fe 高于紫米。赵成章等<sup>[8]</sup>报道经无性系变异与常规选育相结合育成黑珍米,其蛋白质含量为 13.29%,高于普通大米 50% 左右,氨基酸总量和人体必需氨基酸也显著高于亲本和一般黑米;矿物元素、维生素含量丰富,特别是具抗癌作用的 Se 含量是普通大米 3.25 倍,一般黑米的 2 倍,抗衰老作用的 VE 含量也明显高于一般黑米。吴国泉等<sup>[9]</sup>报道舟山红米中含有的微量元素硒、锌等是普通粳米浙 733 的 2 倍,维生素 B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub>、脂肪酸及膳食纤维等含量也明显高于浙 733。

已有的研究结果表明,有色米具有抗氧化、抗动脉硬化和促进造血恢复等功能。孙玲等<sup>[10]</sup>的研究

表明,黑米具有一定的抗氧化性,其抗氧化能力与黄酮和种皮色素有关。黑米黄酮含量和种皮色素含量越高,抗氧化能力越强。张名位等<sup>[11]</sup>的研究结果表明,黑米皮提取物表现出较强的体外清除活性氧自由基、羟自由基和 DPPH 自由基的抗氧化作用。马静等<sup>[12]</sup>研究了红米对机体血脂及抗氧化系统的影响。结果发现:红米组高密度脂蛋白胆固醇(HDL)、GSH-Px 和 SOD 均显著高于对照组,表明红米具有提高机体抗氧化能力和防治由氧自由基引起的疾病。陈起萱等<sup>[13]</sup>研究结果表明,黑、红米可降低高脂胆固醇饲实验兔的主动脉脂质斑块面积,其作用机制可能是通过提高 HDL-C 和 ApoA I 水平,从而促进胆固醇的逆转运,加速体内胆固醇清除而达到抗动脉粥样硬化(atherosclerosis AS)的作用,该作用可能与黑米和红米组有较高的微量元素有关,也可能是通过降低体内 ROS 水平,提高机体抗氧化能力,从而减少动脉壁细胞及其他成分的氧化损伤。王琳琳等<sup>[14]</sup>研究结果表明,膳食黑米皮可以抑制高脂诱导的家兔动脉粥样硬化形成,具有延缓动脉粥样硬化的作用。马静等<sup>[15]</sup>认为黑米皮具有明显抗 AS 作用,其作用机制与改善脂质代谢、提高抗氧化能力有关。这种抗氧化作用可能来自黑米皮中的微量元素硒、锌及活性物质黄酮。徐飞等<sup>[16]</sup>认为,紫黑、尤其紫黑半糙米有防治缺铁性贫血作用,并推测可能是由于紫黑米含铁量较高的缘故。Chen 等<sup>[17]</sup>研究结果表明,红种皮水稻品种的酒精提取物可有效杀死脂肪肝恶性肿瘤细胞系。

### 2.2 有色稻米种皮色素的组成与市场经济价值

红米因其种皮内所含的原花色素而呈色,而水稻种皮呈现紫色是由于花色素苷的积累造成的。原花色素和花色素苷均属于类黄酮家族。Reddy 等<sup>[18]</sup>分析认为,构成黑米种皮中花色素苷的主要苷元是矢车菊素,其次为芍药素;而红米种皮中原花色素的起始单元是由矢车菊素代谢而来的儿茶素。Fossen 等<sup>[19]</sup>认为,紫米种皮内的色素主要为矢车菊素-3-葡萄糖苷和芍药素-3-葡萄糖苷,此外还有少量的矢车菊素龙胆二糖苷。Okie 等<sup>[20]</sup>分析认为红米种皮的主要色素为原矢车菊素。

AbdelFattah 等<sup>[21]</sup>研究结果认为,组成紫米与红米的主要花色素苷为矢车菊素-3-葡萄糖苷。刘晓庚等<sup>[22]</sup>推测紫香糯中的色素为矢车菊素-3-葡萄糖苷和花青素-3-鼠李糖-5-葡萄糖苷。李炜等<sup>[23]</sup>判定供试红米种皮花色素苷的结合糖为葡萄糖和鼠李糖。钟丽玉等<sup>[24]</sup>鉴定出供试黑米色素由矢车菊素-

3-鼠李糖苷和芍药素-3-阿拉伯糖苷等 5 种色素化合物组成。张晴等<sup>[25]</sup>的分析认为黑米色素中花色苷类物质主要为 6'-丙二酰-3-葡萄糖苷-3'-甲花翠素。徐杰等<sup>[26]</sup>的研究表明贵州黑糯米种皮含矢车菊素-3-双葡萄糖苷。

据研究, 有色稻米种皮内沉积的特殊色素, 可作为天然安全的食品添加剂应用于食品加工工业。

## 3 有色稻米种皮色素基因的遗传进化与品种改良

### 3.1 有色稻米种皮色素基因的遗传进化

亚洲栽培稻的祖先是红种皮的普通野生稻 (*Oryza rufipogon*), 其驯化在约 9000 多年前从喜马拉雅山南麓平原、缅甸与泰国北部、老挝、越南及中国西南与南部所构成的区带内独立而同时发生<sup>[27]</sup>。在驯化过程中, 部分材料红色种皮性状消失, 形成了白色种皮材料。而非洲栽培稻 (*O. glaberrima*) 起源于尼日尔河三角洲, 由长雄野生稻 (*O. longistaminata*) 驯化而来, 仅在西非有少量种植<sup>[28]</sup>。大部分非洲栽培稻的种皮是红色的, 部分品种所具有的白色种皮性状通过杂交获得<sup>[29]</sup>。

从 1928 年起, 我国学者和日本学者对红米和紫米的遗传特性展开了大量的研究, 虽然因为使用的材料以及颜色划分标准上的差异而呈现不同的结果, 但多数认为红米与紫米种皮颜色性状均受 2 对基因互作控制, 有色与白色受一对基因控制。王彩霞<sup>[30]</sup>将有色米种皮颜色性状遗传的部分研究结果进行了初步整理, 见表 1。

Hsieh 等<sup>[31]</sup>利用水稻品种 7102 和 7105 的自然突变体研究表明: 紫米种皮色素由 2 对互补基因 *Pa* 和 *Pb* 控制。当 *Pa* 和 *Pb* 同时存在时种皮为紫色, 当 *Pb* 单独存在时种皮呈现棕色, *Pa* 单独存在时种皮为白色。控制紫米种皮色素的 *Pa* 位于第 1 染色体, *Pb* 位于第 4 染色体<sup>[32-34]</sup>。庄杰云等<sup>[35]</sup>将控制黑珍珠紫色种皮的显性主效基因定位到第 4 染色体的 RFLP 标记 RG329 和 RG214 之间, 其间的遗传距离分别为 18.9 cM, 26.3 cM。王彩霞<sup>[30]</sup>利用培矮 64S (白米) × 豫南黑粳糯 (紫米) 和培矮 64S × 川黑糯 (紫米) 2 个  $F_2$  分离群体将 *Pb* 基因初步定位于第 4 染色体 RM3820 下游 0.79 cM 的位置, 通过在候选区域内发展高密度的 InDel 标记和 CAPS 标记, 将 *Pb* 基因进一步限定在 2 个 InDel 标记 RID3 与 RID4 之间 25 kb 范围以内。在该区段内, TIGR 水稻基因

组有 2 个注释基因: 一个为与玉米血基因 *LC* 同源的 *Ra*, 为控制花色苷代谢的 Myc 类转录因子; 另一个为与拟南芥 *TT8* 同源的 *bhlh6*, 也与植物色素代谢有关。并据此推测 *Pb* 与 *Ra* 为同一个基因。序列分析结果表明, 与白米品种培矮 64S、9311 (粳) 和日本晴 (粳) 相比, 豫南黑粳糯和川黑糯中 *Ra* 基因第 7 外显子存在一个 GT 缺失。根据 GT 缺失发展了一个 CAPS 标记 CAPSRa 并对 2 个  $F_2$  分离群体和 100 余份水稻品种进行分析。结果发现, 所有  $F_2$  白米单株以及所有白米 ( $n=63$ ) 和红米 ( $n=23$ ) 品种的 CAPSRa 基因型与培矮 64S 相同, 而所有紫米品种 ( $n=20$ ) 与豫南黑粳糯和川黑糯相同。据此推测, 水稻紫色种皮性状可能由 *Ra* 基因第 7 外显子内的 GT 缺失引起。

Dong 等<sup>[42]</sup>利用杂交回交组合 [Koshihikari (白果皮) / Kasalath (红果皮) // Koshihikari (白果皮)] 的 182 回交重组自交系材料 (backcross recombinant inbred lines BILs) 对水稻果皮红色级别 (degree of red coloration, DRC) 进行 QTL 作图, 共检出 4 个 QTL 位点, 它们分别位于水稻基因组的第 1、7、9、11 号染色体上。2 个效应大的 QTL 位点, 位于水稻基因组第 1、7 染色体上, 2 个效应较小的 QTL 位点, 位于水稻基因组的第 9、11 染色体上。

Nagao 等<sup>[43]</sup>通过研究水稻自然突变体, 发现红米种皮色素是由 2 对互补基因 *Rc* 和 *Rd* 控制。当 *Rc* 和 *Rd* 同时存在时, 种皮呈现暗红色, 当 *Rc* 单独存在时呈现褐色并有不规则的斑点, *Rd* 单独存在时种皮为白色。控制红米种皮色素的 *Rc* 位于第 7 染色体, *Rd* 位于第 1 染色体<sup>[32-34]</sup>。Sweeney 等<sup>[44]</sup>利用红种皮的普通野生稻与白种皮亚洲栽培稻品种 Jefferson 杂交组合, 将 *Rc* 基因定位于水稻第 7 染色体一段 18.5 kb 的区段内, 发现 *Rc* 基因产物为一个具有 basic helix-loop-helix (HLH) 结构的 myc 类转录因子。在白种皮水稻材料中, 该基因第 6 个外显子有 14 bp 的碱基缺失, 引起了基因产物的 HLH 结构域改变, 从而导致了该基因的功能丧失。RT-PCR 结果表明, 基因 *Rc* 无论在红、白种皮水稻中皆能正常表达, 只是在白种皮水稻材料中的转录本被截短了一段而已。Brooks 等<sup>[45]</sup>对水稻品种 Wells 的 *rc* 假基因中的一个碱基的自然突变进行了研究。通过对分离群体的连锁分析及对 *rc* 位点的序列测定, 鉴定了一个新的、显性的和野生型的基因位点 *Rc-g*。该位点的一个碱基删除突变 (鸟嘌呤) 逆转了基因 *rc* 的阅读框, 使白种皮水稻材料的种皮颜色从原先

表 1 有色米种皮颜色性状的遗传分析<sup>[30]</sup>

Table 1 Genetic analysis of colorful character in colored rice pericarp

报告者 Reporter	材料 Material	种皮颜色分离情况 Segregation model of pericarp color	结论 Conclusion
莫定森 <sup>[36]</sup>	白米富国 与红米青森 5号	F <sub>1</sub> 带褐色间赤褐色斑点, F <sub>2</sub> 红米与白米分离比为 3:1	红米色素性状受一对基因控制, 红色 为显性
卢守耕 <sup>[36]</sup>	红米四川大足寸 与白米昭和早	F <sub>1</sub> 为红米, F <sub>2</sub> 分离为红 9 黄 3: 白 4	红米色素性状受 2对 互补基因 共同参 与 控制
永井 <sup>[2]</sup>	红米大粒 与白米羽黑	F <sub>2</sub> 分离为红 9 黄褐 3: 白 4	种皮色泽受色素基因控制, 无 <i>R</i> 时均 表现白色
加藤和石川 <sup>[2]</sup>	红米黑薯 与白米大场精	正反交 F <sub>1</sub> 均为红米, F <sub>2</sub> 为红 3: 白 1	红米和白米这对性状决定于单基因, 等位基因间为完全显性
	红米黑薯 与白米早生神力	F <sub>1</sub> 为红米, F <sub>2</sub> 分离为红 9 黄褐 3: 白 4	红米、白米及黄褐色决定于 2对 基因 色素原基因 <i>A</i> 和决定米粒为红色的基 因 <i>R</i> 的互作, <i>A</i> 和 <i>R</i> 同时存在时为红 色, 缺 <i>A</i> 时黄褐色, 缺 <i>R</i> 时白色
伍时照等 <sup>[37]</sup>	黑(紫)稻陕西黑糯、矮紫占与 无色品种马坝香糯、早香 17	F <sub>1</sub> 黑紫色, F <sub>2</sub> 黑(紫)色 9: 白色 7	籽粒种皮的黑(紫)色素沉积是一个由 显性基因控制的质量性状, 受 2对独 立遗传的、互补基因控制
吴爱忠等 <sup>[38]</sup>	白米上农香糯与黑米黑糯 07 白米铁桂丰与黑米黑糯 07	正反交 F <sub>2</sub> 为黑 9 黄褐 3: 白 4	种皮色泽由 2对基因互作, 即基因色 素基因 <i>C-c</i> 和决定种皮显示黑或黄褐 色的基因 <i>P-p</i> , 互作的形式是隐性上 位。当 <i>C</i> 存在时, <i>P</i> 和 <i>p</i> 才能各自表 现黑色和黄褐色
陈廷文 <sup>[39]</sup>	3个黑色种皮亲本和 1个白色种皮亲本	F <sub>1</sub> 黑色显性度在组间有差异, F <sub>2</sub> 有色 与白色的分离为 3: 1, 但株间颜色深浅有 差异, 正反交结果一致	种皮黑色素沉积性状受一对显性色素 基因控制, 存在加性、显性和上位性效 应, 种皮颜色的深浅呈数量性状遗传
庄杰云等 <sup>[35]</sup>	紫黑色稻黑珍珠与 无色稻 Basma370	F <sub>1</sub> 种皮紫黑色, F <sub>2</sub> 有色: 白色为 3: 1, F <sub>3</sub> 有色纯合: 有色杂合: 白色纯合为 1: 2: 1; 有色植株种皮的颜色在同一株上变化于 棕色至紫黑色, 同一植株不同部位种子的 种皮颜色相近	有一个显性主效基因控制着两材料之 间种皮颜色上的差异, 紫色种皮显性
颜克久 <sup>[40]</sup>	红河紫米、毫干和紫米与白米 IR22、IR29 培边、大南特	F <sub>1</sub> 紫黑色或紫色, F <sub>2</sub> 为紫 3: 白 1, 紫色可 分为紫黑 1: 紫 2 微紫 1, F <sub>2</sub> 为紫色的单 株在 F <sub>3</sub> 继续分离紫 3: 白 1, F <sub>3</sub> 未见白米 分离	米紫色为显性和部分显性, 白色为隐 性; 米紫黑色是显性纯合体, 米紫色为 显性主基因的遗传
石帮志 <sup>[41]</sup>	红米天红与白米明恢 63 特青	F <sub>1</sub> 种皮皆为红米, 但颜色深浅不一, F <sub>2</sub> 分 离为红 3 白 1	天红的红米性状受一对主基因控制的 显性遗传, 其他基因只起修饰作用

的白色恢复成红色。Lee 等<sup>[46]</sup>在粳稻品种 Perla 及其红种皮突变体 Perla Rosso 的 *Rc* 基因中也发现删除相同的碱基 G 的恢复了基因 *Rc* 的阅读框, 使白种皮水稻材料的种皮颜色从原先的白色恢复成红色。而 *Rc* 位点最初 14 个碱基的缺失致使水稻材料种皮颜色变成白色。Funakawa 等<sup>[47]</sup>对 2 个影响红果皮、棕色果皮的 原花色素合成的基因进行了研究。表明 *Rd* 和 *Al* 为同一基因位点, 它们都编码二氢黄酮醇-4-还原酶蛋白 (dihydroflavonol-4-reductase, DFR)。将 DFR 转入棕色果皮的 *Rcrd* 突变体, 使得突变体的种皮颜色由棕色变为红色, 以及转 *Rd* 基因 *Rcnd* 材料观察到有原花色素的积累, 结果也表

明, *Rd* 基因编码的是 DFR 蛋白。为查找 *Rc* 基因, 将从 *Rd* 材料中确定的 3 个候选基因转到 *rcrd* 材料中。在包含 HHH 基序的转基因后代材料中, 有棕色果皮的种子出现, 表明 *Rc* 编码的是 bHLH 蛋白。与 *Rc* 位点相比, *rc* 位点有 14b 碱基缺失。赵辉等<sup>[48]</sup>将绿色果皮的紧穗野生稻与白色果皮的栽培稻 (*O. sativa* L.) 中花九号杂交, 在以中花九号为轮回亲本的回交后代中分离出具有红色果皮的种子, 自交后获得 BC<sub>4</sub> F<sub>1</sub> 分离群体, 利用这一群体确定红色果皮性状来自于紧穗野生稻的单片段代换系且受一对显性基因控制。利用 123 对 SSR 引物对其中 1 个分离群体的 115 个隐性单株进行基因定

位, 将该基因初步定位于第 7 染色体短臂上的 RM 1253 和 RM 8262 标记之间, 其遗传距离分别是 2.61 cM 和 3.48 cM。并将基因初步命名为 *R<sub>f</sub>*。廖金花<sup>[49]</sup>的研究结果表明红宝石的红色性状受到 2 对主效基因控制。利用 SSR 引物对米色色素基因进行了粗略定位, 其中第 1 染色体上的 RM 212 与目的基因紧密连锁, 遗传距离是 9.6 cM。出于该基因首次定位, 暂且命名为 *RRM*。王丽华<sup>[50]</sup>在对红米水稻材料红宝石再次进行遗传分析及基因定位研究结果表明, 红种皮性状仅受 1 对显性基因控制 (暂命名为 *Red*)。利用 SSR 标记, 他们将该基因定位在第 7 染色体上 RM 8006 和 RM 21186 标记之间, 其遗传距离分别为 4.0 cM 和 2.1 cM。韩磊<sup>[51]</sup>在水稻单倍体幼穗培养过程中, 发现了红种皮的加倍单倍体纯合材料。利用红米水稻与白色米水稻正反交结果表明, 该种质的红色表现型由单显性基因控制。微卫星标记多态性分析表明: *rdh* 红色果皮基因位于水稻第 7 染色体, 距离微卫星标记 RM 214 和 RM 320 的距离分别是 4.5 cM 和 10.3 cM。并将该基因暂时命名为 *Re*。但以上的研究者并没有说明他们所定位的主效基因 *R<sub>f</sub>*、*RRM*、*Red* 和 *Re* 与前人报道的 *R<sub>c</sub>*、*R<sub>d</sub>*、*P<sub>a</sub>* 的遗传等位关系。

### 3.2 有色稻米品种改良研究进展

20 世纪 70 年代, 我国对现有地方品种资源包括有色稻米品种资源进行了系统的收集整理。在此基础上, 上海农学院利用系统选育方法, 从贵州惠水黑糯的自然变异株经系统选育育成上农黑糯<sup>[52]</sup>。在杂交育种方面, 江苏农科院和浙江舟山市农科所, 分别育成了龙睛 4 号和舟山红米<sup>[53-54]</sup>。安徽育成红香 1 号和红香 4 号<sup>[55]</sup>。云南省农科院粮作所陆稻课题组育成光壳粳粘型陆稻红米云陆 29 号, 湖南省水稻研究所育成优质红粳米湘晚粳 12<sup>[56]</sup>。

借助传统技术、物理、化学手段, 以及现代生物技术成果, 红米资源创新取得了新的进展。上海农科院利用软 X 射线辐射龙睛 4 号育成了紫香糯 861<sup>[57]</sup>。赵长生等<sup>[58]</sup>利用热中子辐射技术培育出种皮黑色素含量比原品种高 17.3% ~ 40.0% 的新品系。浙江省景宁县大际乡农技站对赤皮稻进行辐照处理, 育成优质粳型红米品种赤峰 1 号<sup>[59]</sup>。上海交通大学育成红米巨胚稻粳型新品系<sup>[60]</sup>。韩龙植等<sup>[61]</sup>选育出具有巨胚、甜味、有色种皮、软米和香味等单一特殊性状和聚合 2 个以上特殊性状的特种稻种质多份。中国水稻研究所通过体细胞无性系变异, 获得乌黑色种皮的黑珍珠米<sup>[8]</sup>。湖南农大借助遗

传工程技术选育成功遗传工程稻 3 号 (GER-3)<sup>[62]</sup>, 广州农科院利用黑米稻全基因组 DNA 导入方法育成了高产、高糙米蛋白含量的黑优粘<sup>[63]</sup>。江西抚州市农科所利用航天育种技术育成了早熟、优质、多抗的晚粳红米品种赣晚粳 33 号<sup>[64]</sup>等。在杂种优势利用方面, 安徽安庆市育成两系杂交晚粳红米皖稻 129<sup>[65]</sup>; 广西象州黄氏水稻研究所 2007 年在全国率先育成野败香型红米水稻三系不育系槟榔红 A<sup>[66]</sup>。贵州省农业科学院水稻研究所金 23A 为母本, 与耐寒红米恢复系红零-4 配组育成的红米杂交中稻组合金优红<sup>[67]</sup>。中国农业科学院与武穴市农作物良种研究所育成超高产特种优质红米稻良种固优红宝 3 号<sup>[68]</sup>。另外, 国内培育的红米稻品种还有: 红香粳糯、红香玉、南红宝、桂红占、北京红香粳、枣红糯、紫红稻 4 号、华农红米等; 国外也培育了一些红米品种, 如印度的 ASD I Red Triranj, 美国的 A-201, 日本的筑紫红糯等<sup>[60]</sup>。

## 4 有色稻米研究的意义与展望

有色稻米不仅含有丰富的营养成分和具有特殊的保健功能, 而且由于其种皮内沉积的特殊色素, 还可以作为天然安全的食品添加剂而应用于食品加工工业。因此, 对有色稻米开展研究, 已经超越了传统农业的植物生产领域及营养学学科的界限, 也引起了医学保健学科、食品加工学科以及商业贸易等行业与领域的重视。所以, 对有色稻米开展生物学理论基础及新品种改良与选育研究, 无论从营养保健, 还是从市场经济价值方面来说, 都具有重要意义。

### 参考文献

- [1] 孙明茂, 韩龙植. 水稻花色苷含量的遗传研究进展 [J]. 植物遗传资源学报, 2006 7(2): 239-245
- [2] 赵则胜, 赖来展, 郑金贵. 中国特种稻 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1995: 66
- [3] 赵腾芳. 黑糯稻品种资源的考察 [J]. 云南农业科技, 1985(1): 29-31
- [4] 姚碧清, 谢光盛. 墨米中必需氨基酸含量 [J]. 植物学通报, 1990(1): 45-46
- [5] 朱智伟, 杨炜, 林榕辉. 不同类型稻米的蛋白营养价值 [J]. 中国水稻科学, 1991 5(4): 157-162
- [6] 顾德法, 徐美玉. 紫黑糯米特种营养研究 [J]. 中国农业科学, 1992 25(5): 36-41
- [7] 裴凌沧, 潘军, 段彬伍. 有色米及白米矿质元素营养特征 [J]. 中国水稻科学, 1993(2): 33-38
- [8] 赵成章, 戚秀芳, 杨长登, 等. 应用细胞工程技术培育“黑珍珠”的研究 [J]. 农业生物技术学报, 1993(1): 104-109
- [9] 吴国泉, 叶阿宝, 张启华, 等. 舟山红米的特征特性及品质分析 [J]. 中国稻米, 2000(5): 15
- [10] 孙玲, 张名位, 池建伟, 等. 黑米的抗氧化性及其与黄酮和种

- 皮色素的关系 [J]. 营养学报, 2000 22(3): 246-249
- [11] 张名位, 郭宝江, 池建伟, 等. 黑米皮提取物的体外抗氧化作用与成分分析 [J]. 中国粮油学报, 2005 20(6): 49-54
- [12] 马静, 凌文华, 葛慧, 等. 红米对大鼠血脂及抗氧化系统的影响 [J]. 营养学报, 1999, 21(2): 232
- [13] 陈起萱, 凌文华, 梅节, 等. 黑米和红米抗动脉粥样硬化和抗氧化作用初步研究 [J]. 营养学报, 2001 23(3): 246-249
- [14] 王琳琳, 凌文华, 马静, 等. 黑米皮对高脂诱导的家兔动脉粥样硬化形成的影响 [J]. 营养学报, 2002 24(4): 372-376
- [15] 马静, 夏敏, 凌文华, 等. 黑米皮对 *ApoE* 基因缺陷小鼠动脉粥样硬化斑块形成及血脂的影响 [J]. 营养学报, 2003, 25(1): 37-41
- [16] 徐飞, 王思美, 顾德法. 紫黑米提高贫血大鼠血红蛋白作用的研究 [J]. 营养学报, 1989 11(2): 120-125
- [17] Chi H Y, Lee C H, Kim K H, et al. Induction of apoptotic cell death by red pericarp rice (Jawangkhalbyeon) extracts [J]. Food Sci & Biotechnol 2006 15(4): 534-542
- [18] Rddy A R. Genetic and molecular analysis of the anthocyanin pigmentation pathway in rice [EB/OL]. [2010-05-10]. <http://www.iri.org/science/abstracts/pdfs/RGRGenetic29>
- [19] Fossen T, Slimstad R, Ovstad D O, et al. Anthocyanins of grasses [J]. Biochem Syst Ecol 2002 30: 855-864
- [20] Oki T, Masuda A, Kobayashi M, et al. Polymeric procyanidins as radical scavenging components in red hulled rice [J]. J Agric Food Chem, 2002, 50: 7524-7529
- [21] Abdelaal E S M, Young J C, Rabakki I A. Anthocyanin composition in black blue pink purple and red cereal grains [J]. J Agric Food Chem, 2006, 54: 4696-4704
- [22] 刘晓庚, 贺洁华. 黑米色素初步研究 [J]. 粮食与饲料工业, 1994(8): 35-39
- [23] 李炜, 刘晓阳. 红米花色苷结合糖的研究 [J]. 中国食品添加剂, 1996(2): 7-10
- [24] 钟丽玉, 胡秋林. 黑米色素分子结构解析 [J]. 无锡轻工大学学报, 1996 15(1): 33-38
- [25] 张晴, 陈勇, 李钊, 等. 黑米色素的吸收光谱及色差分析研究 [J]. 食品科学, 1999(7): 12-16
- [26] 徐杰, 林正盾. 贵州黑糯米稻米种皮成分的分离纯化和结构鉴定 [J]. 中国粮油学报, 2003 18(2): 9-13
- [27] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice [J]. Plant Mol Biol 1997 35: 25, 34
- [28] Porters R. Taxonomic agrobotanique des riz cultivés *O. sativa* Linne et *O. glaberrima* Steudel [J]. J Agric Trop Bot Appl 1956 3: 341-452
- [29] 冈彦一. 水稻进化遗传学 [M]. 徐云碧译. 杭州: 中国水稻研究所, 1986
- [30] 王彩霞. 有色米的品质特性与种皮颜色性状的分子遗传学研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2007
- [31] Hsieh S C, Chang T M. Jap J Breeding [M]. Japan, 1964, 14: 141-149
- [32] Causse M A, Fulton T M, Cho Y G, et al. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population [J]. Genetics 1994, 138: 1251-1274
- [33] Yoshimura A, Ideta O, Iwata N. Linkage map of phenotype and RFLP markers in rice [J]. Plant Mol Biol 1997 35: 49-60
- [34] McCouch S R, Teyehian L, Xu Y, et al. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.) [J]. DNA Res 2002 9: 199-207
- [35] 庄杰云, 杨长凳, 钱惠荣, 等. 紫米基因与 RFLP 标记的连锁分析 [J]. 遗传学报, 1996, 23(5): 372-375
- [36] 熊振民, 蔡洪法. 中国稻米 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1992
- [37] 伍时照, 黄超武. 水稻品种籽粒种皮色素的遗传分析初报 [J]. 广东农业科学, 1988(3): 5-6
- [38] 吴爱忠. 上农特种稻植株色泽遗传的初步研究 [J]. 上海农学院学报, 1994, 12(2): 104-106
- [39] 陈廷文. 稻谷黑米种皮的遗传特性研究 [J]. 四川农业大学学报, 1995, 13(4): 498-505
- [40] 颜克久. 水稻米紫色和糯性的遗传研究 [J]. 遗传, 1998 20(增): 103-104
- [41] 石帮志, 阮仁超, 孙灿慧. 水稻红米性状的遗传及利用研究 [J]. 贵州农业科学, 2000 28(6): 3-5
- [42] Dong Y, Xu J X, Kuo K, et al. Genomic regions associated with the degree of red coloration in pericarp of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. J Cere Sci 2008, 48: 556-560
- [43] Nagao S, Takahashi M. Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice [J]. J Fac Agr Hokkaido Univ, 1963 53: 76-131
- [44] Sweeney M, Thomson M J, Pfeil B E, et al. Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice [J]. Plant Cell 2006 18: 283-294
- [45] Brooks S A, Yan W, Jackson A K, et al. A natural mutation in *rc* reverts white rice pericarp to red and results in a new, dominant white type allele *Rc-g* [J]. Theor Appl Genet 2008, 117: 575-580
- [46] Lee D, Lupotto E, Powell W. G-string slippage turns white rice red [J]. Genome 2009 52: 490-493
- [47] Funakawa T, Maekawa M, Oki T, et al. The *Rc* and *Rd* genes are involved in proanthocyanidin synthesis in rice pericarp [J]. Plant 2006, 49: 91-102
- [48] 赵辉, 张万霞, 柳哲胜, 等. 紧穗野生稻 (*O. eichingeri* A. Peter) 控制红色果皮基因的定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2009 10(2): 201-204
- [49] 廖金花. 特种稻米色遗传分析及其杂种优势的利用 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2003
- [50] 王丽华. 红米的微量元素测定与糙米色素基因的定位 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2007
- [51] 韩磊. 有色稻米色素的研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2006
- [52] 陈卸富, 陈磊, 蒋家云, 等. 上农黑糯生育特点的研究 [J]. 上海农学院学报, 1996 14(4): 273-276
- [53] 王根来, 蒋荷, 吴竞仑. 特种稻苏御糯和龙睛 4 号 [J]. 生物与物产, 1990(4): 14-15
- [54] 吴国泉, 张启华, 朱家骥. “舟山红米”的选育、特征特性及栽培技术 [J]. 上海农业科技, 2001(1): 27-28
- [55] 王景晨. 特种稻香型红米红香 1 号和红香 4 号 [J]. 作物品种资源, 1998(3): 36
- [56] 王子平. 湘晚籼 12 号 [J]. 作物研究, 2004(4): 232
- [57] 顾德法, 徐美玉, 陈金庆. 用软 X 射线诱变育成特种稻新品种香粳 832 和紫香糯 861 [J]. 上海农业学报, 1992, 8(1): 20-24
- [58] 赵长生, 张圣君. 应用热中子辐射技术选育黑色种皮稻米的研究 [J]. 上海农学院学报, 1996, 14(4): 277-281
- [59] 梅中青, 汤芬芬. 优质红米粳型赤皮稻改良品种——赤峰 1 号的选育与栽培技术 [J]. 农业科技通讯, 2006(5): 20-21
- [60] 王子平. 中国红米资源的研究与利用进展 [J]. 湖南农业科学, 2008(4): 32-34
- [61] 韩龙植, 南钟浩, 全东兴, 等. 特种稻种质创新和营养特性评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(3): 207-213
- [62] 金冀生. 优质红米新品种 GER-3 [J]. 福建农业科技, 1996(2): 8
- [63] 赖来展, 王志坚, 陈春洪, 等. 黑米稻 DNA 分子育种技术研究 [J]. 广东农业科学, 1993(5): 29-31
- [64] 李源祥, 王任初, 华育坚, 等. 优质红米晚粳稻“赣晚籼 33 号”的选育研究 [J]. 江西农业学报, 2003, 15(2): 1-6
- [65] 刘琴. 广西在全国率先育成香型红米水稻三系不育系 [EB/OL]. [2007-12-7]. <http://www.gdfls.gov.cn/spkj//ShowArticleArticleID=19457>
- [66] 戴平. 红香 4 号 [EB/OL]. [2001-01-21]. <http://www.dcknki.gov.cn/detail.asp?pubID=20927>
- [67] 阮仁超, 左汝励, 石帮志, 等. 高产耐寒红米杂交中稻新组合优红 [J]. 杂交水稻, 2004 19(1): 66-67
- [68] 陈建三, 饶水佳. 超高产特种优质红米稻良种-固优红宝 3 号 [J]. 农业科技与信息, 1999(1): 18