

# 粳稻支链淀粉合成相关基因的遗传组成及其对品质的影响

陈峰<sup>1</sup>, 张正球<sup>2</sup>, 李华东<sup>1</sup>, 徐建第<sup>1</sup>, 高洁<sup>1</sup>, 刘奇华<sup>1</sup>, 周起先<sup>1</sup>, 朱文银<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>山东省水稻研究所, 济南 250100; <sup>2</sup>江苏省连云港农业局, 连云港 222003)

**摘要:** 淀粉的组成和结构是决定稻米品质的主要因素。利用 17 个淀粉合成相关基因位点的分子标记鉴定 67 个粳稻品种的淀粉合成相关基因的籼粳来源, 表明 67 个品种均带粳型 *Wx* 基因, *GBSS II*、*SS II-2* 和 *SS IV-1* 位点没有发生重组, 其他 13 个支链淀粉合成相关基因位点有籼型等位基因的渗入, 渗入频率 1.49% ~ 46.27%, 其中 *SS I* 籼型等位基因渗入到粳稻品种中最高; 逐步回归分析表明有 7 个基因对 10 个淀粉理化指标有效应, 其中 *Isa* 对 PKV、BDV、CSV、SBV 和 PeT 有效应, 其他基因只对 1~4 个性状有明显的遗传效应。说明在支链淀粉合成相关基因位点上籼粳等位基因已经发生了明显的分化, 具有不同的遗传功能, 为水稻优质品种培育提供了参考依据。

**关键词:** 水稻; 淀粉合成相关基因; 淀粉理化特性; 淀粉粘滞性特征

## Genetic Composition of Amylopectin and its Influence on Rice Qualities in Japonica Varieties

CHEN Feng<sup>1</sup>, ZHANG Zheng-Qiu<sup>2</sup>, LI Hua-Dong<sup>1</sup>, XU Jian-di<sup>1</sup>,  
GAO Jie<sup>1</sup>, LIU Qi-hua<sup>1</sup>, ZHOU Qi-xian<sup>1</sup>, ZHU Wen-yin<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Shandong Rice Research Institute, Jinan 250100; <sup>2</sup>Lianyungang Agricultural Bureau in Jiangsu Province, Lianyungang 222003)

**Abstract:** The composition and structure of rice grain starch are two major factors which influence the grain quality. In this study, we investigated the genotypes of 67 japonica cultivars using 17 molecular markers of amylopectin synthesis-related genes. The results showed that all 67 japonica varieties carried the japonica allele *Wx*, *GBSS II*, *SS II-2*, and *SS IV-1* had no recombination, and 13 locus had indica allele introgression with the frequency between 1.49% and 46.27%, of which *SS I* gene had the highest introgression frequency. Stepwise regression analysis demonstrated that 7 genes had effects on the 10 physico-chemical properties, of which *Isa* gene had effects on PKV, BDV, CSV, SBV, and PeT, while the other 9 genes only had obvious genetic effects on 1-4 characteristics. The results indicated that the functional differentiation had been occurred on the ASRG locus which would provide useful information for rice quality improvement.

**Key words:** Rice; starch-synthesizing genes; starch physico-chemical properties; starch RVA characteristic

水稻是我国重要的粮食作物之一, 随着人民生活水平的提高, 人们对稻米品质的要求越来越高。水稻胚乳中淀粉的组成和结构是决定稻米品质的主要因素<sup>[1-2]</sup>。胚乳中的淀粉分为直链淀粉和支链淀

粉, 其合成需要颗粒结合淀粉合成酶、可溶性淀粉合成酶、淀粉分支酶、淀粉脱分支酶, 以及葡萄糖焦磷酸化酶的协同作用。每种酶都具有数量不等的同工型, 且由不同座位的基因所编码, 不同的同工型的作

收稿日期: 2012-12-03 修回日期: 2013-02-07 网络出版日期: 2013-08-09

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130809.1354.013.html>

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR2009DQ013); 国家自然科学基金(31000696); 山东省农业良种工程项目

第一作者主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: chenfen7902@163.com; 张正球为并列第一作者

通信作者: 朱文银, 主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: wyzhu0321@163.com

用部位和作用机理也不尽相同<sup>[3]</sup>。这些特征决定了稻米品质性状的复杂性。

水稻是一多型性作物,存在丰富的变异类型,品质性状同样存在丰富的多样性<sup>[4]</sup>。研究表明稻米淀粉的理化品质与品质基因在分子水平上的变异有关。目前,关于 *Wx* 基因的调控机理及其对品质的影响已有很多报道<sup>[5-7]</sup>。对于支链淀粉合成相关基因对稻米品质的效应研究相对较少。Y. P. Han 等<sup>[8]</sup>利用 40 个糯稻品种,通过对支链淀粉合成中两种分支酶 SBE1 和 SBE3 的基因序列分析发现,这两种基因在粳稻品种中存在等位性变异,并证明这些变异与糯稻淀粉的 RVA 特征值变异有关。X. Y. Liu 等<sup>[9]</sup>、严长杰等<sup>[10]</sup>、陈峰等<sup>[11]</sup>利用根据粳稻基因组序列差异设计的分子标记,分析了 *Wx*、*Sbe1*、*Sbe3* 基因对稻米淀粉品质的效应。吴洪恺等<sup>[12]</sup>研究表明在糯稻遗传背景下,分支酶基因 *Sbe1* 和可溶性淀粉合成酶基因 *SssI*、*SssII-3* 和 *SssIII-1* 都可对 RVA 谱特征发生显著影响,其中尤以 *SssII-3* 的作用最为明显。严长杰等<sup>[13]</sup>利用 *PUL* 基因的近等基因系比较了近等基因系与轮回亲本的蒸煮食味品质,发现两者在淀粉的热力学特性和淀粉粘滞性等指标存在显著的变化,说明 *PUL* 基因也是影响稻米蒸煮品质的重要基因之一。

Z. X. Tian 等<sup>[14]</sup>通过关联分析的方法对淀粉合成途径中的不同基因在稻米品质形成中的作用进行了系统分析,利用候选基因关联分析法和分子遗传学发现了 18 个与稻米淀粉合成相关基因的相互作用,以及由此构成的调控稻米食用和蒸煮品质的精细网络,发现不同淀粉合成相关基因的遗传变异组合对稻米品质的形成具有决定性的作用。目前粳、粳代表品种的全基因组序列已经测定完成,水稻主要品质基因序列也已基本清楚<sup>[14]</sup>。田志喜等<sup>[15]</sup>克隆和分析了 16 个不同品质类型水稻品种的 18 个淀粉合成相关基因的基因组序列,根据序列变异,设计了 18 个基因位点等位基因变异的 51 个特异分子标记,并利用 64 个不同类型品种分析了这些标记对复等位基因变异的鉴别和应用潜力,这为稻米品质的分子育种提供了可靠的依据。

在高产水稻品种培育过程中,为了进一步提高水稻的产量,水稻育种家们除了利用亚种内的有利等位基因以外,近年来,通过粳、粳杂交方式对亚种间的有利等位基因的利用也取得了较大的突破,由此也培育出了大量高产粳、粳品种。在此过程中,

粳、粳等位基因在不同基因间是否发生了重组,以及对品质的形成是否有重要影响,目前报道较少。本研究搜集了我国近年来育成的高产粳稻品种 67 个,利用根据淀粉合成相关基因位点的序列差异设计的 17 个分子标记,检测了 67 个品种的基因型,调查了各基因位点的等位基因来源以及对稻米理化品质性状的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

选用生产上常用的粳稻品种 67 个,在扬州大学农学院试验农场种植,常规田间管理。成熟期收获各品种的种子,贮藏 1 个月后测定其品质性状。

### 1.2 品质测定

直链淀粉含量(AC, amylose content)测定按农业部标准 NY147-88 进行。胶稠度(GC, gel consistency)按照标准 GB1950-1999 测定。RVA 谱采用澳大利亚 Newport Scientific 仪器公司生产的 3-D 型粘度速测仪测定,并用 TCW(thermal cycle for windows)配套软件分析,按 AACCC(美国谷物化学协会)操作规程(1995 61-02)进行测定。RVA 谱特征值用最高粘度(PKV, peak viscosity)、热浆粘度(HPV, hot paste viscosity)、冷胶粘度(CPV, cool paste viscosity)、崩解值(BDV, breakdown)、消减值(SBV, setback)和回复值(CSV, consistence)表示。粘滞性值用 Centipoise(cp)作单位表示。

### 1.3 分子标记检测

利用根据淀粉合成相关基因位点的序列差异,设计了 17 个分子标记(表 1),检测 67 个品种的基因型。以日本晴和桂朝 2 号为对照,基因型与日本晴相同的定义为粳型等位基因,与桂朝 2 号相同的为粳型等位基因。

### 1.4 统计分析

次数分布采用 Excel 软件分析。遗传效应分析采用 SPSS 软件,运用逐步回归方法,选取  $F_{\alpha=0.10}$  为剔除标准。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同品种的 *Wx* 位点基因型分析

利用在 *Wx* 基因位点上设计的分子标记 PCR-AccI<sup>[17]</sup>对 67 个粳稻品种进行检测,结果表明所有的供试粳稻品种均带有粳型 *Wx* 基因(图 1),说明供试的粳稻品种在 *Wx* 基因位点上具有相同的遗传组成。

表 1 用于基因型检测的分子标记的引物序列

Table 1 Primer sequences of molecular markers used to amplify genes related to starch synthesis

| 引物 Primer        | 正向引物 Forward primer(5'→3') | 反向引物 Reverse primer(5'→3') | 标记类型 Marker type |
|------------------|----------------------------|----------------------------|------------------|
| <i>Wx</i>        | GCTTCACCTTCTCTGCTTGTG      | ATGATTTAACGAGAGTTGAA       | CAPS             |
| <i>AGPlar-1</i>  | GCGTGAAGCTGAACATCCATCT     | GGTCAAGCCTTCAGGTCAG        | CAPS             |
| <i>AGPiso-1</i>  | TGGAATGGGAAGCTCTATTATTGG   | TCCCAACCTCTACCTTCAAATG     | CAPS             |
| <i>GBSSII-1</i>  | TTGCTGCCAATTATCTGCC        | ACCTCCTCCCACCTTCTTTGC      | STS              |
| <i>ISA</i>       | ATAGATGCTAATGTGATGTGGC     | TGGTATAGGCACAACCGTAGA      | STS              |
| <i>PUL-1</i>     | CCACCATTAAAGCATCATCAAC     | AGTTGTTATATTTTAGGATGGATGG  | STS              |
| <i>SBE1</i>      | TGCTACATAACACGCATACAAAAGT  | AGACAAAAGCGAAAGGTAATGAG    | STS              |
| <i>Sbe3</i>      | TCGGTCTAATATTTTGGCGCTG     | CCTTAACTTGACACCGAATCCG     | STS              |
| <i>Sbe4-2</i>    | CCATCACCTCAAATACATCACTC    | AGACTGGAATGCCCTTAGG        | STS              |
| <i>SSI-1</i>     | GGTAGGGTAGTCAATCTGGC       | ATAGAGAAGACAATGTGGCAACC    | CAPS             |
| <i>SSII-1-1</i>  | CACCCACCGTCTACTATGC        | TCCATAGTTTCATTGAGATTGCTC   | CAPS             |
| <i>SSII-2-1</i>  | AGATTTGAACTCAGGACTTGGTG    | TCTATGGGCTCTATCCTTACTAGG   | STS              |
| <i>SSII-3-1</i>  | CCAATACCGTAACTAGCGACTATG   | TACAGGTAGAATGGCAGTGCTG     | STS              |
| <i>SSIII-1-1</i> | AAGAAGGGAAGGGAGTCAAGC      | GCCATCTCCATTGCCAGC         | STS              |
| <i>SSIII-2-2</i> | GAACCTGTGCCTTAAGCTGACTG    | GGAATAGTAAGCCGAAGGACTT     | STS              |
| <i>SSIV-1</i>    | TTCACATGAAGGTTTTTG         | CATTTTCCTCACTAGTAAGC       | STS              |
| <i>SSIV-2-1</i>  | CTTCTGATGATGTTGGTTGC       | GGAAGAATAATCTCTACTAGGTGGC  | CAPS             |

图 1 *Wx* 基因位点的基因型检测(PCR-AccI 标记)Fig. 1 Genotype analysis on *Wx* locus detected by PCR-AccI marker

进一步利用 16 个分子标记对 67 个品种的支链淀粉合成相关基因位点的基因型分析表明,除了在 *Sbe1*、*Sbe4*、*SS II-1*、*SS III-1*、*SS III-2* 和 *SS IV-2* 基因位点上发现有不同于日本晴和桂朝 2 号的新的等位基因以外,其他所有的标记均获得了预期的扩增条带,可以明确区分籼粳等位基因(表 2)。

从渗入籼型等位基因数目看,台北 167、郑稻 5 号、武粳 13 等 9 个品种全部带有粳型等位基因,其他 58 个品种都或多或少渗入了籼型等位基因,其中最多的品种带有了 4 个籼型等位基因,如宁粳 1 号,而大部分品种带有 2 个籼型等位基因(表 2)。从渗入的籼型等位基因类型

看,在 16 个基因中,有 13 个籼型等位基因渗入到粳稻品种中;在 67 个品种中,只有 *GBSS II*、*SS II-2* 和 *SS IV-1* 等 3 个基因位点上的籼型等位基因没有在供试的粳稻中发现。从渗入籼型等位基因的频率看,不同基因位点上渗入籼型等位基因的频率存在较大的差异,变动在 1.49% ~ 46.27% 之间,其中以 *SS I* 籼型等位基因渗入到粳稻中的频率最高(表 3)。该结果初步表明:在高产粳稻品种的培育过程中,与淀粉合成相关的基因确实已经发生了重组,而不同基因位点发生重组频率的差异可能与该基因不同籼粳等位基因的功能差异有关。

表 2 供试粳稻品种的籼型基因重组表

Table 2 The table of japonica rice varietal genes recombination

| 品种<br>Variety           | 籼型等位基因<br><i>Indica</i> allele  | 品种<br>Variety            | 籼型等位基因<br><i>Indica</i> allele                                   |
|-------------------------|---|--------------------------|--|
| 宁粳 1 号 Ningjing 1       | <i>AGPlar<sup>i</sup>Sbe3<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>   | 镇稻 99 Zhendao99          | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 豫粳 6 号 Yujing6          | <i>AGPiso<sup>i</sup></i>   | 泗阳 1382 Siyang1382       | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 辽粳 288 Liaojing288      | <i>Isa<sup>i</sup> Sbe3<sup>i</sup> Sbe4<sup>i</sup> SS II-3<sup>t</sup></i>      | 武育粳 3 号 Wuyujing3        | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 农育 1898 Nongyu1898      | <i>Pul<sup>i</sup></i>  | 晚粳 4003 Wanjing4003      | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 武运粳 8 号 Wuyunjing8      | <i>Sbe1<sup>i</sup> SS II-1<sup>i</sup></i>                                       | 广陵香粳 Guanglingxiangjing  | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 盐粳 204 Yanjing204       | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 南农 4030 Nannong4030      | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 武 99-2 Wu99-2           | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 998-3                    | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 黄金晴 Huangjingqing       | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 盐选粳 9910 Yanxuanjing9910 | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 盐 1439 Yan1439          | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 华粳 3 号 Huajing3          | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 盐粳 5 号 Yanjing5         | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 武香 99-8 Wuxiang99-8      | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 盐 93538 Yan93538        | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 武育粳 7 号 Wuyujing7        | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 27123                   | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 武香粳 9 号 Wuxiangjing9     | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| T1-56                   | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 武香粳 14 Wuxiangjing14     | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 镇稻 916 Zhendao916       | <i>Sbe1<sup>i</sup></i>   | 武育 2105 Wuyu2105         | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 镇稻 158 Zhendao158       | <i>Sbe1<sup>i</sup>SS I<sup>i</sup>SS II-3<sup>i</sup>SS III-2<sup>i</sup></i>    | 徐粳 200 Xujing200         | <i>SS I<sup>i</sup></i>  |
| R109                    | <i>Sbe1<sup>i</sup> SS III-1<sup>i</sup></i>                                      | 南粳 41 Nanjing41          | <i>SS I<sup>i</sup></i>  |
| 武香 075 Wuxiang075       | <i>Sbe1<sup>i</sup> SS III-1<sup>c</sup></i>                                      | 南粳 39 Nanjing39          | <i>SS I<sup>i</sup></i>  |
| M1148                   | <i>Sbe1<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                                      | 早丰 9 号 Zaofeng9          | <i>SS I<sup>i</sup></i>  |
| 扬粳 687 Yangjing687      | <i>Sbe1<sup>t</sup> SSI<sup>ii</sup></i>  | 晚粳 97 Wanjing97          | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     |
| 扬辐粳 4901 Yangfujing4901 | <i>Sbe1<sup>t</sup></i>   | 武粳 15 Wujing15           | <i>SS I<sup>i</sup> SS II-3<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i> |
| 盐 9910 Yan9910          | <i>Sbe1<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS III-1<sup>t</sup> SS IV-2<sup>t</sup></i> | 徐稻 3 号 Xudao3            | <i>SS III-2<sup>i</sup></i>                                      |
| 丰粳 9806 Fengjing9806    | <i>Sbe1<sup>t</sup> Sbe4<sup>i</sup></i>  | 盐稻 8 号 Yandao8           | <i>SS III-2<sup>i</sup></i>                                      |
| 华粳 2 号 Huajing2         | <i>Sbe1<sup>t</sup></i>   | 武运粳 11 号 Wuyunjing11     | <i>SS III-2<sup>i</sup></i>                                      |
| 宁恢 8 号 Ninghui8         | <i>Sbe3<sup>i</sup></i>   | 镇稻 210 Zhendao210        | <i>SS III-2<sup>i</sup></i>                                      |
| 扬粳 29 Yangjing29        | <i>Sbe4<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS II-1<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i> | 台北 167 Taibei167         |  |
| 中粳 05 Zhongjing05       | <i>Sbe4<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     | 郑稻 5 号 Zhengdao5         |  |
| 扬粳 9538 Yangjing9538    | <i>Sbe4<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     | 99-295                   |  |
| R254                    | <i>Sbe4<sup>i</sup> SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                     | 武农早 Wunongzao            |  |
| 盐稻 1229 Yandao1229      | <i>Sbe4<sup>t</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                                      | 连粳 3 号 Lianjing3         |  |
| 香粳 20-18 Xiangjing20-18 | <i>Sbe4<sup>t</sup></i>   | 沈农 1033 Shennong1033     |  |
| 香粳 T-37 XiangjingT-37   | <i>Sbe4<sup>i</sup></i>   | 扬辐粳 4928 Yangfujing4928  |  |
| 99298-2                 | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                                      | 水晶 3 号 Shuijing3         |  |
| 淮稻 7 号 Huaidao7         | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                                      | 武粳 13 Wujing13           |  |
| 淮稻 8 号 Huaidao8         | <i>SS I<sup>i</sup> SS III-2<sup>i</sup></i>                                      |                          |  |

i: 籼型等位基因; j: 粳型等位基因; t: 其他等位基因, 下同

i: *indica* allele, j: *japonica* allele, t: the third allele, the same as below

表 3 各基因位点渗入籼型等位基因的频率

Table 3 The frequency of *indica* allele in each quality gene loci

| 基因位点<br>Gene locus | 渗入籼型等位基因频率(%)<br>Introgression frequency for <i>indica</i> allele | 基因位点<br>Gene locus | 渗入籼型等位基因频率(%)<br>Introgression frequency for <i>indica</i> allele |
|--------------------|---|--------------------|---|
| <i>AGPlar</i>      | 1.49  | <i>SS I</i>        | 46.27   |
| <i>AGPiso</i>      | 1.49  | <i>SS II-1</i>     | 2.98  |
| <i>GBSS II</i>     | 0   | <i>SS II-2</i>     | 0   |
| <i>Isa</i>         | 1.49  | <i>SS II-3</i>     | 4.47  |
| <i>Pul</i>         | 1.49  | <i>SS III-1</i>    | 1.49  |
| <i>Sbe1</i>        | 22.38   | <i>SS III-2</i>    | 43.29   |
| <i>Sbe3</i>        | 4.48  | <i>SS IV-1</i>     | 0   |
| <i>Sbe4</i>        | 11.94   | <i>SS IV-2</i>     | 2.99  |

2.2 粳稻品种淀粉品质性状的分布

为了明确供试品种的品质差异,测定了 67 个品种的 AC、GC 和 RVA 谱特征值。结果发现各品质性状在供试的 67 个品种之间存在较大的变异,各品质指标均基本成正态分布(图 2)。其中 AC 变动在 12.0% ~ 20.0% 之间,绝大部分品种(50 个)分布在

15.0% ~ 17.0% 之间;本研究中,67 个粳稻品种在 *Wx* 基因位上都带有粳型等位基因,具有相同的遗传组成,但是 AC 却存在较大的差异,推测与不同品种带有的支链淀粉合成相关基因不同有关。GC 变动在 4.0 ~ 10.0 cm 之间,有 61 个品种集中分布在 7.0 ~ 9.0 cm 之间;其他 RVA 特征值也存在类似的分布。

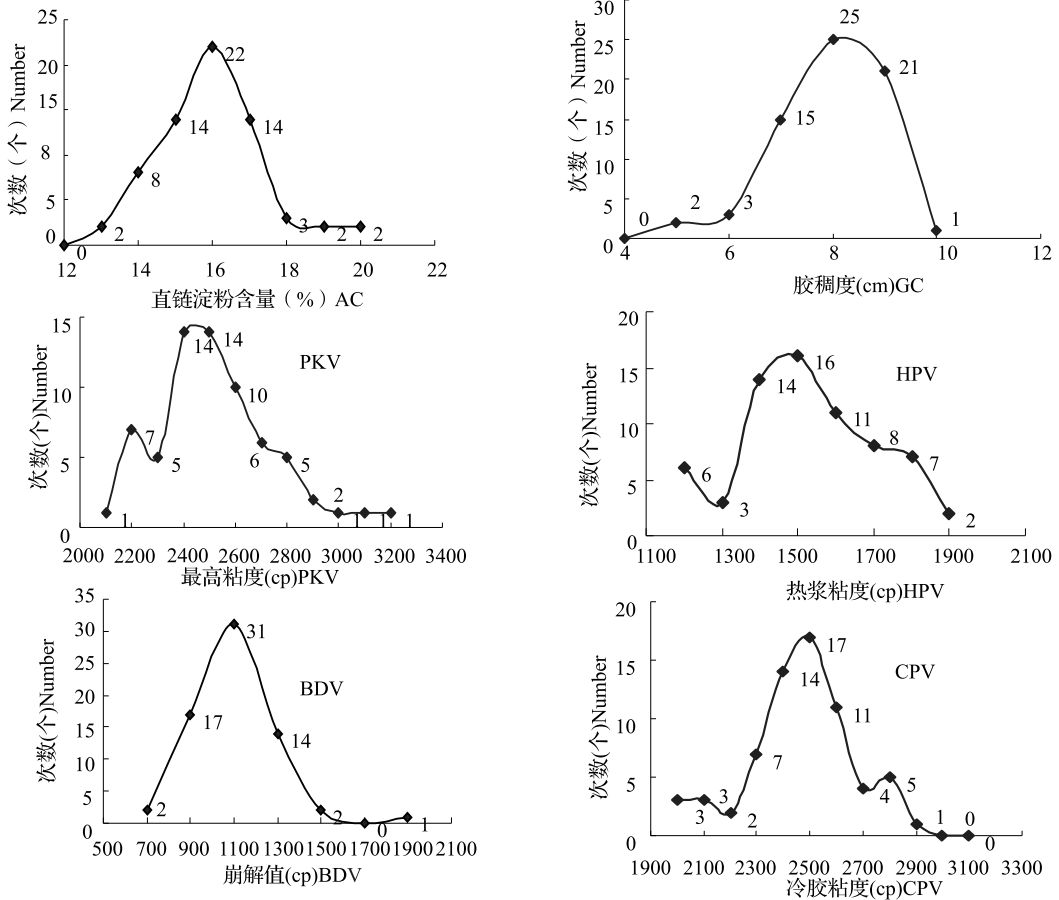


图 2 部分品质性状在粳稻品种中的分布

Fig. 2 The distribution of several quality traits in the japonica varieties

### 2.3 粳稻品种的支链淀粉合成相关基因遗传主效应分析

为了进一步明确渗入籼型等位基因对淀粉品质的影响,利用逐步回归方法分析了支链淀粉合成相关基因对稻米淀粉各理化指标的影响。由表 4 可见 *AGPiso*、*SS III-1* 和 *SS III-2* 基因位点与 AC 的变异有关,其中 *AGPiso* 的效应较大,为 4.802,*SS III-1* 和 *SS III-2* 的效应值分别为 1.082 和 0.848,3 个基因一起能解释表型变异方差的 25.0%;对于 GC,检测到 *Pul* 和 *SS I* 2 个基因位点,效应值分别为 -2.110 和 0.663,一起可解释表型变异的 20.6%;在 RVA 各特征值中,共检测到 3 个基因位点影响 PaT,分别是

*Pul*、*SS I* 和 *SS II-3* 控制,效应值分别为 13.833、-1.063 和 7.058,可解释表型变异方差的 66.6%;而其他 RVA 指标也分别找到了影响其变异的相关基因位点,但是基因的遗传效应都较小,可解释的遗传变异变动在 5.5%~31.7%。

对于基因位点来说,16 个基因中,发现有 7 个基因对淀粉的理化指标有效应,其中 *Isa* 对 5 个性状的变异有作用,分别是 PKV、BDV、CSV、SBV 和 PeT;而其他基因位点只对 1~4 个性状有明显的遗传效应。没有检测到对品质性状的变异有明显遗传效应的基因包括:*AGPlar*、*GBSS II*、*Sbe1*、*Sbe3*、*Sbe4*、*SS II-1*、*SS II-2*、*SS IV-1* 和 *SS IV-2*。

表 4 支链淀粉合成相关基因位点的遗传主效应

Table 4 The genetic main effects of gene related to rice amylopectin

| 性状<br>Trait | 基因位点<br>Gene locus | 偏回归系数 <i>B</i><br>Partial regression coefficient <i>B</i> | <i>T</i> 测验值<br><i>T</i> -test value | 概率<br><i>P</i> | 决定系数<br><i>R</i> <sup>2</sup> |
|-------------|--------------------|---|--------------------------------------|----------------|-------------------------------|
| AC          | <i>AGPiso</i>      | 4.802   | 3.546                                | 0.001          | 0.250                         |
|             | <i>SSIII-1</i>     | 1.082   | 2.339                                | 0.023          |                               |
|             | <i>SSIII-2</i>     | 0.848   | 2.678                                | 0.009          |                               |
| GC          | <i>Pul</i>         | -2.110  | -2.349                               | 0.022          | 0.206                         |
|             | <i>SSI</i>         | 0.663   | 3.033                                | 0.003          |                               |
| PKV         | <i>Isa</i>         | 663.561   | 3.121                                | 0.003          | 0.130                         |
| HPV         | <i>AGPiso</i>      | 361.682   | 2120                                 | 0.038          | 0.065                         |
| BDV         | <i>Isa</i>         | 479.668   | 2.399                                | 0.019          | 0.317                         |
|             | <i>SSI</i>         | -89.332   | -2.224                               | 0.030          |                               |
|             | <i>SSII-3</i>      | 236.103   | 2.019                                | 0.048          |                               |
| CPV         | <i>AGPiso</i>      | 371.409   | 1.946                                | 0.056          | 0.055                         |
| CSV         | <i>AGPiso</i>      | 626.769   | 2.189                                | 0.032          | 0.199                         |
|             | <i>Isa</i>         | -943.231  | -3.294                               | 0.002          |                               |
| SBV         | <i>Isa</i>         | -858.600  | -4.345                               | 0.000          | 0.280                         |
|             | <i>Pul</i>         | 469.400   | 2.375                                | 0.021          |                               |
| PeT         | <i>Isa</i>         | -0.536  | -2.966                               | 0.004          | 0.119                         |
| PaT         | <i>Pul</i>         | 13.833  | 8.222                                | 0.000          | 0.666                         |
|             | <i>SSI</i>         | -1.063  | -2.588                               | 0.012          |                               |
|             | <i>SSII-3</i>      | 7.058   | 7.174                                | 0.000          |                               |

### 3 讨论

自从 20 世纪水稻杂种优势以及半矮秆基因成功应用以来,水稻产量水平得到大幅度提高,而品质的改良却进展较慢。熊振民等<sup>[18]</sup>按照国家二级优质米标准评价了我国稻米品质,结果表明:总体上糙米率、精米率、糊化温度和蛋白质含量等各项指标达

标率较高,而垩白米率、直链淀粉含量等指标的达标率不到 30%。吕文彦等<sup>[19]</sup>认为近年来辽宁省育成的直立穗型粳稻品种的外观品质和适口性均比较差。陈志德等<sup>[20]</sup>分析了江苏省 15 个常规粳稻品种的稻米品质,认为绝大多数品种的适口性不尽人意。

进一步分析现有的高产粳稻品种,不难发现,多数品种带有籼稻血缘;近年来育成的籼稻品种有些

也带有粳稻血缘,比如扬稻6号、明恢63等带有粳型  $Wx$  基因<sup>[10]</sup>。本研究利用淀粉合成相关基因位点的17个分子标记,分析67个粳稻品种在淀粉合成相关基因上的粳型等位基因来源,表明有9个品种没有带有粳型等位基因,而其他58个品种都或多或少地渗入了粳型等位基因,说明控制淀粉合成的相关基因在粳稻中已经发生了广泛的重组。

当然,本研究中67个粳稻品种在淀粉合成相关基因的遗传组成上存在明显的偏斜,对准确地分析基因的遗传效应带来了困难。尽管如此,利用逐步回归方法分析粳型等位基因的遗传效应时,发现至少有7个基因位点对10个淀粉理化指标具有明显的遗传效应,表明在这些基因位点上粳型等位基因在功能上已经发生了明显的分化;同时这些基因都是与支链淀粉合成有关的基因,说明支链淀粉的结构对淀粉品质存在重要影响。需要指出的是,在本研究中基因的效应分析结果显示对各品质性状的遗传贡献率都比较小, $R^2$ 变动在5.5%~66.6%之间,暗示了还有其他遗传因素对品质性状的变异起作用,比如基因间的互作等。由于目前还缺乏有效的分析基因互作的统计方法和工具,因此还有待于进一步的研究。

而其他基因没有发现有明显的遗传差异,造成这一现象的原因可能有以下几个方面:(1)本研究使用的67个品种是一个偏斜的群体,在淀粉合成相关基因位点上,遗传组成不平衡,导致某一类基因型品种数太少,其平均值不能真正代表其基因型值。(2)每个基因在粳稻间存在多个位点的序列变异,设计的标记只能反映某一个位点的变异,如果该位点的变异对其遗传功能没有影响,则由此设计的分子标记区分的两种粳型等位基因的功能差异就不会被检测出来。(3)淀粉的合成涉及到多个基因的协同作用<sup>[21]</sup>,等位基因的微小功能差异可能被掩盖,从而无法检测到其遗传效应。

本研究结果一方面揭示了目前高产粳稻中带有部分淀粉合成相关的粳型等位基因,另一方面也为明确粳型等位基因的功能提供了线索。当然,如何利用粳型等位基因的组合,即如何选择合适的等位基因培育优质的水稻品种还有待于进一步研究。然而,从已有的研究结果看,在粳稻品种中导入部分粳型等位基因可能有助于品质的改良。如著名的优质品种武育粳3号和广陵香粳在  $SS I$  和  $SS III-2$  基因位点上就带有粳型等位基因,说明在粳稻中导入  $SS I$  和  $SS III-2$  基因位点上的粳型等位基因可能有

利于粳稻品质的改良。由于淀粉合成过程受到复杂的遗传网络调控,涉及的基因众多,其中每一个基因都是在一定的遗传网络中发挥作用,同一基因在不同的遗传网络背景下的遗传效应可能不同<sup>[10-14]</sup>。因此,本研究的结果需要通过构建近等基因系等方法进行验证。

#### 参考文献

- [1] Wang X Q, Yin L Q, Shen G Z, et al. Determination of amylose content and its relationship with RVA profile within genetically similar cultivars of rice (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) [J]. *Agr Sci China*, 2010, 9(8): 1101-1107
- [2] 贺晓鹏,朱昌兰,刘玲珑,等. 不同水稻品种支链淀粉结构的差异及其与淀粉理化特性的关系[J]. *作物学报*, 2010, 36(2): 276-284
- [3] James M G, Denyer K, Myers A M. Starch synthesis in the cereal endosperm [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 215-222
- [4] 王雨辰,杜娟,曾亚文,等. 云南稻粳亚种间功能性成分含量差异[J]. *植物遗传资源学报*, 2010, 11(2): 175-178
- [5] Wang Z Y, Wu Z L, Xing Y Y, et al. Nucleotide sequence of rice *waxy* gene [J]. *Nucleic Acids Res*, 1990, 18(19): 5898
- [6] Sano Y. Differential regulation of *waxy* gene expression in rice endosperm [J]. *Theor Appl Genet*, 1984, 68: 467-473
- [7] 吴洪恺,梁国华,严长杰,等. 水稻不同生态型品种间直链淀粉含量的变异及其遗传分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(9): 1301-1305
- [8] Han Y P, Xu M L, Liu X Y, et al. Gene coding for starching enzymes are major contributors to starch viscosity characteristics in waxy rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Sci*, 2004, 166: 357-364
- [9] Liu X Y, Gu M H, Han Y P, et al. Developing gene-tagged molecular markers for functional analysis of starch-synthesizing genes in rice (*Oryza Sativa* L.) [J]. *Euphytica*, 2004, 135: 345-353
- [10] 严长杰,田舜,张正球,等. 水稻栽培品种淀粉合成相关基因来源及其对品质的影响[J]. *中国农业科学*, 2005, 39(5): 865-871
- [11] 陈峰,孙公臣,杨泽峰,等. 水稻淀粉合成相关基因对稻米品质效应研究[J]. *华北农学报*, 2009, 24(2): 55-59
- [12] 吴洪恺,梁国华,顾燕娟,等. 水稻淀粉合成相关基因对稻米 RVA 谱特征的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(11): 1597-1603
- [13] 严长杰,房玉伟,李敏,等. 水稻淀粉脱分支酶基因 *PUL* 对稻米理化品质的影响[J]. *作物学报*, 2010, 36(5): 728-735
- [14] Tian Z X, Qian Q, Liu Q Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities [J]. *PNAS*, 2009, 106(51): 21760-21765
- [15] Yu J, Hu S N, Wang J, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. *Science*, 2002, 296: 79-92
- [16] 田志喜,严长杰,钱前,等. 水稻淀粉合成相关基因分子标记的建立[J]. *科学通报*, 2010, 55(26): 2591-2601
- [17] 蔡秀玲,刘巧泉,汤述翥,等. 用于筛选直链淀粉含量为中等的粳稻品种的分子标记[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2002, 28(2): 137-144
- [18] 熊振民,蔡洪法. *中国水稻* [M]. 北京:中国农业科技出版社, 1990: 250-269
- [19] 吕文彦,曹萍,侯秀英,等. 辽宁省水稻品质及其品质与产量关系的研究 I. 品质与产量概况 [J]. *辽宁农业科学*, 2000(5): 1-4
- [20] 陈志德,仲维功,熊元忠,等. 江苏常规晚粳稻经济性状演变及育种思考[J]. *南京农专学报*, 2000, 16(1): 10-15
- [21] Yan C J, Tian Z X, Fang Y W, et al. Genetic analysis of starch paste viscosity parameters in glutinous rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 63-76