影响稻米品质几个性状的基因座位分析

何平 李仕贵^④ 李晶焰 马育清^④ 钱前
王文明 陈英 朱立煌^{*}

(中国科学院遗传研究所, 北京 100101; ^④四川农业大学水稻研究所, 温江 611130. * 联系人)

摘要 利用一个以窄叶青8号和京系17为亲本构建的加倍单倍体(DH)群体及其分子连锁图谱, 对考察稻米蒸煮食味品质及外观品质的6项指标——直链淀粉含量、糊化温度、胶稠度、垩白率、垩白大小和垩白度进行了数量性状基因座位(QTL)的分析和定位. 结果表明, 除直链淀粉含量外, 其余5个性状均为连续变异, 各个性状均存在一定数量的超亲遗传类型. 在第6染色体糯性基因附近找到了1个控制直链淀粉含量91.1%变异的主效基因ac-6, 与其连锁的ass-6b则是控制糊化温度的主效基因. 另有2个微效基因ac-5和ass-6a分别与上述2个性状有关. 在第2和第7染色体上的gc-2和gc-7与胶稠度有关. 对于垩白率检测到了2个QTLs, rch-8和rch-12分别位于第8和第12染色体上. 在第3染色体上有1个微效基因sch-3与垩白大小有关, 控制垩白度的2个QTLs, ch-3和ch-8分别与sch-3和rch-8一致.

关键词 水稻 稻米品质 数量性状基因座位(QTL) 加倍单倍体(DH)群体

水稻在粮食作物中占有举足轻重的地位. 近年来, 随着人们生活水平的提高以及南方稻区早籼劣质米的大量积压, 稻米的品质问题已受到高度重视. 稻米品质的遗传研究始于对糯性胚乳的认识, 非糯性对糯性3:1的分离比率已成为经典遗传的范例. 而稻米品质其他特性的遗传则远比糯性胚乳复杂. 众多研究表明, 这些性状或受多个微效基因控制, 或存在一个主效基因并受其他微效基因的修饰, 表现出数量性状基因座位(QTL)的特点^[1]. 但它们又有别于一般二倍体核基因型控制的数量性状, 因为稻米的发育程度既受胚乳本身三倍体基因型的影响, 又取决于母株的基因型和营养状况, 甚至还存在细胞质效应. 莫惠栋^[2]基于这一认识, 首先提出了可以独立地测验和评估胚乳基因型、母体基因型和细胞质效应的遗传模型. 这一模型虽能区分各种遗传效应, 但它却不可能将控制米质的基因定位于染色体上. 另一方面, 对稻米品质的精确评价需要一定数量种子, 而自身处于分离状态的F₂及F₃则很难满足这一要求. 加倍单倍体(DH)群体每一株系的三倍体胚乳基因型均与母体二倍体植株基因型一致, 而且每一株系均为纯系. 这样就可避开品质分析中母性遗传与细胞质效应的影响. 收获足量纯合的种子直接定位通过不同途径影响米质数量性状的QTL. 本研究利用一个来自籼粳交的DH群体及其分子连锁图谱, 对评估稻米蒸煮食味品质及外观品质的6项指标——直链淀粉含量、糊化温度、胶稠度、垩白率、垩白大小和垩白度进行了主效基因及微效基因的遗传分析和基因定位.

1 材料与方法

利用一对典型的广东早籼品种窄叶青8号(ZYQ8)和北方粳稻品种京系17(JX17)为亲本, 获得了一个由127个稳定的株系组成的加倍单倍体(DH)群体. 1997年春, 将亲本及DH系种植于四川农业大学水稻所(成都)试验场. 待其成熟后, 收获足量的种子用于米质分析.

各项米质指标的测定,根据农业部颁布的147-88米质测定方法^[3].对各项米质指标测定3次,取其平均值.

分子连锁图谱的构建及区间作图分析参见文献[4].该图谱的偏分离情况及基因组比率等均与其他国际上的水稻作图群体相当,适合于QTL作图^[5].

2 结果与分析

2.1 亲本间稻米品质几个主要性状的差异及其在群体中的变异

表1列出了与稻米品质有关的6个性状在2个亲本中的表现以及在DH群体中的分布情况.由表1可见,ZYQ8和JX17在6个性状上均存在显著差异,这种差异与典型的籼粳稻之间的米质差异是一致的.在DH群体中,除直链淀粉含量的分布有2个峰值外,其余5个性状均为连续变异,各个性状均有一定数量的超亲遗传类型存在,表现出数量性状遗传的特点.

表1 稻米品质6个主要性状在双亲间的差异及在DH群体中的变异

性状	亲本		DH 群体			
	ZYQ8	JX17	平均数	分布范围	峰度	偏度
直链淀粉含量	21.55	15.73	16.97	9.08~ 25.84	0.13	- 1.59
胶稠度	70	95	67.20	30~ 98	- 0.46	- 1.03
糊化温度	3.4	6.8	5.96	3.3~ 7	- 0.89	- 0.76
垩白率	50	4	51.24	2~ 100	0.00	- 1.30
垩白大小	15	1	16.23	1~ 54	2.15	6.95
垩白度	7.5	0.04	9.49	0.02~ 43	1.44	1.66

2.2 稻米品质的数量性状基因座位(QTL)分析

本实验室曾用该DH群体构建了水稻分子连锁图谱,该图谱共含243个分子标记,均匀地分布于水稻12条染色体上^[4].对111个株系的6个米质性状采用Mapmaker/QTL软件进行区间作图,结果如表2.

表2 与稻米品质有关的基因座位及其参数

稻米品质性状	位点	染色体	标记区间	LOD 值	加性效应	变异解释率/ %
直链淀粉含量	ac-5	5	RG573-c624	2.67	- 3.32	11.8
	ac-6	6	wx-RZ516	28.39	- 8.52	91.1
胶稠度	gc-2	2	RG171-G243A	4.14	17.60	20.2
	gc-7	7	TCT122-RG769	3.26	17.00	14.2
糊化温度	ass-6a	6	CT201-RZ450	6.19	1.23	24.6
	ass-6b	6	CT506-C235	27.04	2.33	82.4
垩白率	rc1r-8	8	G187-RZ66	3.67	- 29.45	21.9
	rc1r-12	12	CT462-RG574	2.15	- 20.14	10.0
垩白大小	sc1r-3	3	CT211A-G1318	2.19	7.08	8.8
垩白度	chr-3	3	CT211A-G1318	2.48	5.89	9.9
	chr-8	8	G187-RZ66	2.22	- 6.48	11.9

在第6染色体的末端检测到1个与直链淀粉含量有关的主效基因ac-6,该位点能解释直链淀粉含量91.1%的变异;另外在第5染色体上检测到一个微效基因ac-5,它能解释11.8%的变异.两者的加性效应均来自ZYQ8.在定位分析时,ac-6的LOD值分布的峰区覆盖了糯性基因(wx),最高峰的位点与wx仅相差2.0 cM.考虑到直链淀粉含量测定时的误差及另外

一个微效基因 *ac-5* 的影响, 推测 *ac-6* 很可能是 *wx* 的 1 个等位基因. 在第 2 和第 7 染色体上分别检测到 2 个 QTLs, *gc-2* 和 *gc-7*, 与胶稠度有关, 分别解释 20.2% 与 14.2% 的变异. 尽管 ZYQ8 的胶稠度也高于群体的均值, 但这 2 个位点的加性效应均来自 1 个更高的亲本 JX17. 有意思的是, 与糊化温度有关的 2 个 QTLs 均位于第 6 染色体上, 其中 *ass-6b* 是 1 个主效基因, 可说明 82.4% 的变异, 而 *ass-6a* 则更邻近 *ac-6*.

垩白率、垩白大小和垩白度, 则是典型的数量性状, 对于垩白率检测到了 2 个 QTLs, *rch-8* 和 *rch-12*, 分别位于第 8 和 12 染色体上, 各引起 21.9% 和 10.0% 的变异. 来自 ZYQ8 的 *rch-8* 和 *rch-12* 能增加稻米垩白的 29.45% 和 20.14%. 在第 3 染色体上有 1 个微效基因 *sch-3* 与垩白大小有关. 尽管 ZYQ8 的垩白大小高于 JX17, 但 *sch-3* 的加性效应却来自 JX17, 推测控制 ZYQ8 垩白大小的都是一些微效基因. 垩白度是垩白率与垩白大小的乘积, 所以 *ch-3* 与 *ch-8* 分别与 *sch-3* 和 *rch-8* 一致.

3 讨论

稻米供食用的部分为母株上经双受精形成的三倍体胚乳. 研究米质的遗传势必要考虑到剂量效应、母体遗传及细胞质影响. 尽管有各种遗传模型来区分这些遗传控制^[2], 但利用纯合二倍体作为研究对象则简化了米质遗传的复杂性. 本文利用 DH 群体的研究表明, 直链淀粉含量与糊化温度受 1 个主效基因控制, 同时还受其他微效基因的修饰. 而胶稠度、垩白率、垩白大小及垩白度则为多基因控制的数量性状.

在稻米品质的众多参数中, 研究最多的是直链淀粉含量. 研究表明, 非糯性品种中直链淀粉含量由 1 个主效基因及几个修饰基因控制^[1]. Kumar 和 Sano 等人^[6, 7]指出, 控制非糯性品种中直链淀粉含量的一系列主效基因与 *wx* 基因存在复等位关系. 其他蒸煮食味品质的遗传研究则报道较少, McKenzie 和 Rutger^[8]指出控制直链淀粉含量的 1 个主效基因与控制糊化温度的 1 个位点存在连锁^[8]. 本研究也在 *ac-6* 附近发现 2 个与糊化温度有关的 QTLs, *ass-6a* 和 *ass-6b*. 与胶稠度有关的 *gc-2* 和 *gc-7*, 未见有过报道, 可见胶稠度也存在一定的主效基因. 国内也有一些人做过稻米外观品质的遗传. 垩白等一些外观品质尽管在品种间存在很大差异, 但环境的影响也很大. 研究的结果均为多基因累加效应的遗传^[1], 这与本研究结果类似. 目前, 垩白的测定仍以目测为主, 主观误差很大, 这也给分析带来难度.

本研究利用 DH 群体定位控制米质的 QTL, 尽管简化了米质分析的复杂性, 但由于母株与米粒基因型的一致性及不同 DH 株系之间生长状况的异质性, 使我们无法区分这些 QTL 是在母株水平还是在籽粒水平上对米质起作用. 如果利用每一 DH 系作父本, 分别与双亲回交, 这样就可母株一致的情况下, 分别研究籼稻或粳稻背景中, 籽粒基因型对米质的影响, 更深入的研究正在进行之中.

致谢 RFLP 探针由美国 Cornell 大学 S D Tanksley, S R McCouch 和日本国立农业资源研究所水稻基因组计划(RGP)提供, 特此致谢. 本工作为中国水稻基因组计划和 Rockfeller 基金资助项目.

参 考 文 献

- 1 熊振民, 蔡洪法. 中国水稻. 北京: 中国农业出版社, 1992
- 2 莫惠栋. 谷类作物胚乳性状遗传控制的鉴别. 遗传学报, 1995, 22(2): 126~ 132
<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1998-43-16-1747>

- 3 中华人民共和国农业部. 中华人民共和国农业部颁标准: NY147-88. 米质测定方法. 北京: 中国标准出版社, 1988
- 4 Lu C, Shen L, Tan Z, et al. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments using a doubled haploid population. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1 211~ 1 217
- 5 Xu Y B, Zhu L H, Xia J H, et al. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F₂, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L). *Mol Gen Genet*, 1997, 253: 536~ 545
- 6 Kumar I, Khush G S, Juliano B O. Genetic analysis of waxy locus in rice (*Oryza sativa* L). *Theor Appl Genet*, 1987, 73: 481~ 488
- 7 Sano Y, Katsumata M, Okuno K. Genetic studies of speciation in cultivated rice. 5. inter- and intraspecific differentiation in the waxy gene expression of rice. *Euphytica*, 1986, 35: 1~ 9
- 8 Mckenzie K S, Rutger J N. genetic analysis of amylose content, alkali spreading score and grain dimensions in rice. *Crop Science*, 1983, 23: 306~ 313

(1998-01-16 收稿, 1998-03-31 收修改稿)

盐生杜氏藻细胞对回转器模拟 微重力刺激的反应

胡章立 刘永定

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 通过回转器模拟微重力刺激实验, 以盐生杜氏藻为试验材料, 发现在微重力刺激下, 盐生杜氏藻细胞及其生理生化特性发生了一系列的变化. 具体表现为甘油含量增加; H^+ 分泌速率加快; 膜磷脂与膜蛋白比率下降; 质膜(PM) H^+ -ATPase 活性升高等. 这些变化表明, 微重力环境对藻类来说是一个耗能胁迫环境. 微重力对藻细胞代谢特性的影响可能是通过次级的水分胁迫而产生的.

关键词 盐生杜氏藻 回转器 质膜 微重力

尽管落塔实验和抛物线飞行能够产生一定水平的微重力环境, 但通常时间很短, 只有数秒钟. 到目前为止, 人们还无法在地球上产生超过几十秒的真正的微重力环境. 然而, 通过回转器能产生“功能性失重”效应, 其原理已由 Silver^[1] 阐释. 由于生物体对重力的反应有一个刺激的阈值时间, 如果在此阈值范围内不断改变细胞受力方向, 那么细胞将会来不及对重力反应, 从而达到与微重力刺激同样的效果. 本研究采用由中国科学院水生生物研究所自行设计研制的一台 10mL 容积回转器和由中国科学院水生生物研究所与上海技术物理研究所共同研制的可调容积可调转速回转器, 报道了经回转器模拟微重力刺激后, 盐生杜氏藻在生理生化特性方面的变化. 这对进一步探讨空间微重力对藻类细胞的影响及分析藻类空间生物学效应的机理具有重要意义.

1 材料与方法

(1) 藻种. 盐生杜氏藻(*Dunaliella salina*) 由中国典型培养物保藏中心中国淡水藻种库

<https://engine.scichina.com/doi/10.1360/csb1998-43-16-1747>