

# 水稻稻米香味基因的遗传研究及其在育种中应用的研究进展

郭震华,张淑华,刘传雪,王瑞英,张兰民,关世武,黄晓群

(黑龙江省农业科学院 佳木斯水稻研究所,黑龙江 佳木斯 154026)

**摘要:**香味是香稻的一项重要品质性状,成为水稻研究的热点之一。香稻拥有食味品质好、经济价值高等优点,倍受青睐。综述了近年来水稻香味的化学成分、遗传机理、基因定位及克隆等方面的研究工作。并对水稻香味的育种研究和应用进行了展望。

**关键词:**水稻;香味;基因;育种

**中图分类号:**S511

**文献标识码:**A

**文章编号:**1002-2767(2013)03-0143-04

水稻(*Oryza sativa* L.)作为世界上重要的粮食作物,全世界大约有 1/3 的人以水稻为主食。而在中国大约有 65% 的人以水稻为主食。随着水稻产量不断提高,以及人们生活水平的不断提高,人们在吃饱的同时又提出了更高的要求,更加注重稻米的食味品质。香稻不但清香可口,更具有很高的营养价值。有研究认为,香稻中的各种氨基酸、生物碱、维生素以及很多种酶类含量丰富,同时富含多种微量元素,硒元素含量较普通稻高出 8 倍<sup>[1]</sup>,而铁和锌高于普通稻米 50%~90%。由于香稻的良好口感和丰富的营养价值,受到越来越多的消费者欢迎,需求量也逐渐增加,开展香稻育种研究成为育种家们的研究热点之一。在水稻稻米香味的生化构成、遗传机理和基因定位等方面的不断深入研究的同时,广泛搜集发掘香稻种质资源,将常规手段和分子生物学方法相结合,大力推进新品种选育过程,更好地改良稻米品质,加速品种的示范推广,更快更好地满足国内外市场的需要。

## 1 水稻香味主要成分及合成机理

中华人民共和国农业部行业标准(香稻 NY/T596-2002)就香稻给出了详细的定义,认为香稻应该是稻米本身含有香味物质,并且其香味要高于人的识别阈,另外在蒸煮品尝时,能够逸出或散发令人敏感的香味。而通过对稻米香味的评价分类,普遍认为常见的有 5 种,分别是,茉莉花型、爆

米花型、紫罗兰型、茼蒿笋香型和山核桃香型<sup>[2]</sup>。同时也有分为 8 种类型的,即茉莉花型、爆米花型、紫罗兰型、茼蒿笋香型、山核桃香型、巴斯马蒂型、烤面包型和香锅巴型<sup>[3]</sup>。

水稻香味挥发性成分的研究开始于 20 世纪 80 年代,到目前为止已发现的有 200 多种成分。Yajima 等<sup>[4]</sup>通过研究鉴定出香米中的 114 种挥发性成分。Obata 和 Tanaka<sup>[5]</sup>通过研究发现挥发性香气中有  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  和乙醛的存在,另外 Legngre 等<sup>[6]</sup>研究指出挥发性香气中存在甲醇、乙醇、正己醇、乙醛、丙酮、异丁醛、戊醛、己醛、苯甲醛、糠醛和 2-甲基吡嗪等成分。Buttery<sup>[7]</sup>和 Aliss 等<sup>[8]</sup>报道认为香稻的香味主要是由于 2-乙酰基-1-吡咯啉(2AP),其现在被认为是香稻区别于普通稻的主要成分。而孙树侠等<sup>[9]</sup>的研究结果也证明,2-乙酰基-1-吡咯啉在水稻中是一种重要香味成分。Paule C M 等<sup>[10]</sup>通过试验也得出了相同的结论。Pinson<sup>[11]</sup>认为籽粒中 2AP 含量多少决定了香稻和非香稻间的差异。Rong G Buttery<sup>[12]</sup>通过研究发现香稻品种间香味强弱不同主要是因为 2AP 浓度的差异,而同一品种糙米的 2AP 浓度要比精米高 20~30 倍。研究表明稻米香味的形成和积累可能受其外层很大影响。Romanczyk 等<sup>[13]</sup>通过在<sup>15</sup>N 标记谷氨酸、脯氨酸进行同位素示踪试验,发现新合成的 2AP 中含有<sup>15</sup>N,表明谷氨酸、脯氨酸参与 2AP 的合成过程。同样试验表明葡萄糖中的碳原子也以乙酰基的形式参与到 2AP 的合成中。Vanavichit 等<sup>[14]</sup>通过酶学试验发现 2AP 是通过多胺途径合成的。Pinson<sup>[15]</sup>等认为,2AP 的合成可能受一种变性酶的促进,该种酶又受到香稻基因的复等位基因调控,所以

收稿日期:2012-12-24

基金项目:国家水稻产业体系资助项目(CARS-01-14)

第一作者简介:郭震华(1985-),男,内蒙古自治区呼伦贝尔市人,硕士,研究实习员,从事水稻分子育种研究。Email: sds1gzh@163.com。

香稻的复等位基因决定着 2AP 的代谢各途径。但就目前研究结果来看,2-乙酰基-1-吡咯啉的代谢合成机理研究还不是十分透彻,有待进一步深入研究。

## 2 水稻香味的遗传调控机制

基因控制,与细胞质无关。Berner 等<sup>[16]</sup>通过试验得出,水稻香味是受一对隐性基因控制的,分离比为 1:3。吴爱忠等<sup>[17]</sup>通过 0.3 mol·L<sup>-1</sup> KOH 溶液浸泡籽粒或叶片,董彦君等<sup>[18]</sup>利用 1.7% KOH 溶液浸泡叶片法,李军等<sup>[19]</sup>通过质量浓度 17 g·L<sup>-1</sup> 的 KOH 溶液浸泡籽粒或叶片,均得出了一致的结论。任光俊等<sup>[20]</sup>通过 KOH 浸泡法试验,发现香味是同时受 2 对独立遗传的隐性基因控制。徐辰武等研究认为水稻香味遗传机制比较复杂,到目前为止也没有一个统一的说法。但研究学者们普遍认为,香稻性状受两对独立遗传的隐性基因控制的,同时,还受微效多基因累加的修饰,属于质量-数量性状遗传<sup>[21]</sup>。而 Dong 等报道称,不同品种的香稻其香味遗传有的是受一对隐性基因控制,也有受两对隐性互补的基因控制的<sup>[22]</sup>。除此之外,甚至有报道称香味遗传是受单显性基因控制的<sup>[23]</sup>,还有称其是受多隐性基因<sup>[24]</sup>或多显性基因控制的<sup>[25]</sup>。水稻香味的遗传模式如此多样,可能的原因是试验材料选用的不同或是试验方法的差异,同时表明香稻基因的复杂性。

## 3 水稻香味基因的标记定位及克隆

近年来随着分子生物学的不断发展,分子手段也越来越多的被应用到水稻香味的研究当中。多种分子标记如, RFLP、SNP、SSR、RAPD 和 STS 等标记都被应用到香味基因的定位研究中。

最早定位到香稻基因的是 Ahn 等通过 RFLP 标记将香味基因(*fgr*)定位在第 8 染色体上,并表明该基因为一对隐性基因。定位 RFLP 标记为 RG28,与基因的遗传距离为 4.5 cM<sup>[26]</sup>。Lorieux 等<sup>[27]</sup>通过 RFLP、RAPD、STS 和同工酶等标记定位, QTL 分析等手段,将香稻基因定位在 8 号连锁群上 RG1 和 RG28 标记之间,并得到水稻香味的一对主效基因和两对微效基因的 QTLs。Jin 等利用 SNP 标记,将 *fgr* 基因定位在水稻第 8 染色体上,连锁标记 RSP04 的遗传距离为 2.0 cM<sup>[28]</sup>。任鄞胜等利用 SSR 标记,将 *fgr* 基因定位于水稻第 8 染色体上,与标记 RM515 连锁,遗传距离 5.7 cM 左右<sup>[29]</sup>。Wanchana

等<sup>[30]</sup>通过 SSR 标记 RM223 和 RM342,将香味基因 *fgr* 定位在第 8 染色体上,两标记间的遗传距离为 2.9 cM。李金华等<sup>[31]</sup>通过 SSR 标记 GR01 和 RM223 将 *fgr* 基因定位在第 8 号染色体上,与 2 个标记的遗传距离分别为 3.3 cM 和 5.7 cM。张涛等<sup>[32]</sup>通过标记 AP05537-17 和 AP004463-13,将水稻香味基因定位在水稻 8 号染色体上,与标记 AP004463-13、AP05537-17 间的遗传距离分别为 0.4 cM 和 1.6 cM。

就香稻基因克隆而言,Bradbury 等<sup>[33]</sup>通过研究表明,在香和非香水稻品种中,在 *fgr* 区域的 17 个基因中,只有甜菜碱醛脱氢酶(BADH2)的基因 *Badh2* 有明显区别。与普通稻不同,编码 BADH2 蛋白的基因存在 8 个碱基和 3 个单核苷酸的缺失,导致翻译提前终止,产生无正常功能的 BADH2 蛋白。因此推断该基因控制着香味的合成。Chen 等<sup>[34]</sup>研究表明了 *Badh2* 基因 1 个等位基因,该基因第 2 外显子上存在 7 bp 的缺失,从而导致该基因也能控制香味的产生。Prathepha<sup>[35]</sup>在普通野生稻(*Oryza rufipogon* Griff.) 中发现同样的 8 bp 片段缺失个体,从而推测,香味基因存在于野生稻中,而栽培稻中的香味是人工选择的结果。

## 4 水稻香味基因在育种中的应用

由于香稻自身突出的优秀品质,受到越来越多的消费者的青睐,受到育种家们的重视。世界各国的研究者们针对香稻育种已经开展了大量的研究工作。而这些研究成果多集中在亚洲地区。巴基斯坦培育出的优质香稻品种 Basmati370、Basmati 385、Super Basmati 和 Basmati 2000 等<sup>[36]</sup>,其中的 Basmati370 被誉为世界上最为优质的香稻品种,也成为香稻育种的重要种质资源。而国际水稻所通过香稻不育系 IR58025A 等,培育出以 IR841 为代表的优质香稻品种,这些品种在东南亚很多国家都大面积种植,受到了广泛的好评和欢迎<sup>[37]</sup>。泰国作为香稻的主要生产和输出国,其香米闻名世界。其选育出的 KDML105 和 RD6 等品种也同样成为香稻育种的重要种质资源<sup>[38]</sup>。

我国育种家们开始香稻育种相对较晚,始于 20 世纪 80 年代初。目前我国已经获得了一大批优质的香稻种质资源和香稻品种。黄发松从香稻资源 066,中选育出 80-65 和 80-66 等优质香稻品种。湖南杂交稻研究中心育成的湘香 2 号 A,是

我国首个优质杂交香稻不育系,通过其组配得到的杂交香稻品种“香优 63”被称为“超级香稻”<sup>[39]</sup>。上海市农业科学院作物育种栽培研究所选育的紫香糯 861、香粳 832 和申香粳 4 号等品种在上海及邻近地区种植收到很好的效果。四川省各水稻研究单位通过多年研究,先后培育出一大批香稻品种,如香优 1 号、香优 2 号、中浙优 1 号、吉香 3 号、泰香 5 号、宜香 10 号、宜香 157 和川香 8 号等,江苏省各水稻研究单位育成,银香 18、武香粳 1 号、武香粳 14、香粳 111、新香优 80 和新香优 77 等<sup>[40]</sup>。

## 5 问题与展望

通过各国研究学者几十年的研究,无论是从水稻香味成分、合成途径、遗传调控机理及香味基因的标记定位、克隆和在育种中的应用,都取得了相当大的成就,不但克隆得到了相应的基因,并且育成了众多的优质香稻品种,为香稻育种工作做出了巨大的贡献。但是,在取得成绩的同时,也存在着一些问题。第一,水稻香味成分复杂多样,检测鉴定比较困难。而且鉴定方法、技术并不十分完善,不能快速准确地鉴定出具体的香味成分,降低香味鉴定的精确度。第二,水稻香味基因的遗传机制较为复杂,遗传模式较为多样。虽然许多研究表明其是受一对隐性基因控制的,但是也有受 2 对或是更多对基因控制的,可能是单隐性基因控制,也可能是单显性基因,还可能是多隐性或是多显性基因控制。而随着基因的增多,杂交后代个体含有香稻基因的几率也逐渐减少。第三,除了香稻本身基因控制,水稻香味受环境影响很大。气候条件、土壤条件、微量元素、甚至病虫害都会对香味的表达产生影响,造成很大的差异。第四,在香稻育种中,特别是常规育种中,存在着香味分离的现象,即有的稻米有香味,有的则没有。在杂交后代中,很难将香味和产量、抗逆性很好地结合在一起。同时,香稻的栽培措施也有待于进一步研究。

随着分子技术的不断发展和完善,分子标记辅助选择(MAS)也越来越多地应用在水稻香味基因及香稻育种的研究中。通过构建合适的作图群体,对香味基因进行标记定位,可以准确找到基因所在的准确位置。随着标记的增加,与香稻基因的连锁标记间距离不断缩短,香稻基因定位的越准确。可以快速准确地找出基因的遗传模式。另外,由于标记是与基因紧密连锁的,根本不受环

境影响。在香稻育种中,通过分子标记辅助选择不但可以快速准确的搜集香稻的种质资源,同时还可以加速种质资源的创新,通过与香稻基因紧密连锁的标记辅助选择,不但可以提高育种的准确性,还可以缩短育种年限,加速育种进程。尽可能缩短标记与香稻基因的遗传距离,就会尽可能地打破连锁累赘,从而使香稻基因能够和其它优良农艺性状结合到一起,在导入香味基因的同时,并不降低产量和抗逆性。水稻香稻育种涉及遗传、育种、分子生物学、生理、病理以及栽培等诸多学科,需要把常规育种与新技术,特别是分子生物学相关技术相结合,有效地开展分子标记辅助选择育种,基因聚合育种以及转基因育种,培育出高产、优质、抗逆的香稻新品种。

## 参考文献:

- [1] 王国峰,黄金龙,刘兰芳,等. 优质白香稻新品种古榆香稻 1 号的选育与应用[J]. 现代农业,2004(11):14.
- [2] Reddy V D. 水稻香味的遗传及生理基础[J]. 赵继美,译. Theor Appl Genet,1985,73(5):699-700.
- [3] 谢黎虹,段斌伍,孙成效. 香稻的渊源、香味及遗传[J]. 世界农业,2003,11:49-50.
- [4] Yajima I, Yani T, Nakamura M, et al. Components of cooked rice kaorimai(scented rice, *O. sativa japonica*) [J]. Agric Biol Chem,1979,43(12):2424-2429.
- [5] Obata Y, Tanaka H. Studies on the photolysis of L-Cysteine and L-Cysteine formation of the flavor of cooked rice from L-Cysteine and L-Cysteine[J]. Agric Biol Chem,1965,29:191-195.
- [6] Legendre M G, Dupuy H P, McIlrath W V J. Instrumental analysis of volatiles from rice and corn products[J]. Ac Food Chem,1978,26:1035-1038.
- [7] Buttery R G, Ling L C, Juliano B O, et al. Cooked rice aroma and 2-acetyl-1-pyrroline[J]. Agric Food Chem,1983,31:823-826.
- [8] Aliss. Inheritance studies for aroma in two aromatic varieties of Pakistan[J]. IRRN,1993,18:65.
- [9] 孙树侠,刘书诚. 水稻的香味及氮/钾肥对香味效应的研究[J]. 作物学报,1991,17:430-435.
- [10] Paule C M, Powers J J. Sensory and chemical examination-aromatic and nonaromaticrices[J]. Food Sci., 1989, 54:343-346.
- [11] PinSon S R. Inheritance of aroma in six rice cultivars[J]. Crop Science,1994,34:1151-1157.
- [12] Rong G Buttery. Cooked Rice Aroma and 2-Acety-pyrroline[J]. Jgric. Food,1983,31:823-826.
- [13] Romanczyk L J, McClelland C A, Post L S, et al. Formation of 2-acetyl-1-pyrroline by several *Bacillus cereus* strains isolated from cocoa fermentation boxes[J]. J. Agric. Food Chem,1995,43:469-475.
- [14] Vanavichit A, Yoshihashi T, Wanchana S, et al. Positional cloning of Os2AP, the aromatic gene controlling the bio-

- synthetic switch of 2-acetyl-1-pyrroline and gamma aminobutyric acid (GABA) in rice [C]//Manila, Philippines: International Rice Functional Genomics Symposium, 2005.
- [15] PinSon S R. Inheritance of aroma in six rice cultivars[J]. Crop Science, 1994, 34: 1151-1157.
- [16] Berner D K, Hoff B J. Inheritance of scent in American Long Grain Rice[J]. Crop Sci., 1986, 26: 876-878.
- [17] 吴爱忠, 曹林奎, 蔡向忠, 等. 上农香糯香味的遗传分析[J]. 上海农学院学报, 1994, 12(1): 31-34.
- [18] 董彦君, 张宏德, 石守, 等. 香梗不育系双百 A 的主要特性及其香味遗传[J]. 种子, 1992(3): 24-27.
- [19] 李军, 顾德法, 李林峰. 申香梗 4 号香味性状的遗传分析[J]. 上海农业学报, 1996, 12(3): 78-81.
- [20] 任光俊, 陆贤军. 杂交香稻的香味遗传模式及育种研究[J]. 中国水稻科学, 1999, 13(1): 51-53.
- [21] 徐辰武, 莫惠栋. 胚乳性状的质量-数量分析[J]. 江苏农学院学报, 1995, 16(1): 9-13.
- [22] Dong Y J, Tsuzuki E, Terao H, et al. Inheritance of aroma and identification of RFLP makers linked to aroma genes in two rice cultivars (*Oryza sativa* L.) [J]. Bull Fac Agric, 2001, 48(1-2): 59-65.
- [23] 江火泉. 水稻香味的测定及遗传研究方法[J]. 四川农业科技, 1984(5): 43.
- [24] Tsuzuki E, Shimokawa E. Inheritance of aroma in rice[J]. Euphytica, 1990, 46: 157-159.
- [25] Tripathi R S, Rao M. Inheritance and linkage relationship of scent in rice[J]. Euphytica, 1979, 28: 319-323.
- [26] Ahn S N, Bollich C N, Tanksely S D. RFLP tagging of a gene for aroma in rice[J]. Theor Appl Genet, 1992, 84(7-8): 825-828.
- [27] Lorieux M, Petrov M, Huang N, et al. Aroma in rice: genetic analysis of a quantitative trait[J]. Theor Appl Genet, 1996, 93(7): 1145-1151.
- [28] Qingsheng Jin, Dan Waters, Giovanni M Cordeiro, et al. A single nucleotide polymorphism (SNP) marker linked to the fragrance gene in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Sci., 2003, 165: 359-364.
- [29] 任野胜, 肖培村, 陈勇, 等. 几个香稻保持系香味的遗传研究[J]. 种子, 2004, 23(12): 24-28.
- [30] Wanchana S, Kamolsukyoung W, Ruengphayak S, et al. A rapid construction of a physical contig across a 4.5 cM region for rice grain aroma facilitates marker enrichment for positional cloning [J]. Sci Asia, 2005, 31: 299-306.
- [31] 李金华, 王丰, 柳武革, 等. 水稻粤丰 B 的香味遗传分析与 SSR 标记定位[J]. 分子植物育种, 2006, 4(1): 54-58.
- [32] 张涛, 张红宇, 蒋开锋, 等. 水稻香味基因的精细定位[J]. 分子植物育种, 2008, 6(6): 1038-1044.
- [33] Bradbury L M T, Fitzgerald T L, Henry R J, et al. The gene for fragrance in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2005, 3: 363-370.
- [34] Chen S H, Yang Y, Shi W W, et al. Badh2, Encoding beta-ine aldehyde dehydrogenase, inhibits the biosynthesis of 2-acetyl-1-pyrroline, a major component in rice fragrance[J]. Plant Cell, 2008, 20(7): 1850-1861.
- [35] Prathepha P. The fragrance (*mgr*) gene in natural populations of wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Genetic Resour. Crop Evolution, 2009, 56: 13-18.
- [36] Zaman F U, Viraktamath B C, Virmani S S. Improving grain quality in hybrid rice [C]//Virmani S S, Mao C X, Hardy B et al. Hybrid rice for food Philippines security, poverty alleviation and environmental protection, Proceedings of the 4th International Symposium on Hybrid Rice, International Rice Research Institute, 2003: 69-82.
- [37] Virmani S S. Advances in hybrid rice research and development in the tropics [C]//Virmani S S, Mao C X, Hardy B et al. Hybrid rice for food security, poverty alleviation and environmental protection, Proceedings of the 4th International Symposium on Hybrid Rice, Philippines, USA, International Rice Research Institute, 2003: 7-20.
- [38] 张羽. 水稻香味的研究与应用[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(33): 14471-14473.
- [39] 周坤炉. 优质、高产、抗病的香型杂交稻组合香优 63 [J]. 杂交水稻, 2004(S1): 23-24.
- [40] 赵志鹏. 香稻研究进展[J]. 上海农业学报, 2009, 25(2): 110-114.

## Research Progress of Genetic Studies of Rice Fragrance Gene and Its Application in Breeding

GUO Zhen-hua, ZHANG Shu-hua, LIU Chuan-xue, WANG Rui-ying, ZHANG Lan-min, GUAN Shi-wu, HUANG Xiao-qun

(Jiamusi Rice Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi, Heilongjiang 154026)

**Abstract:** Fragrance is one of the most important qualities in aromatic rice, and it has become a hot issue in scientific research on rice. Aromatic rice is widely accepted by the broad masses of the customers for the advantage of high eating quality and high economic value. The fragrance chemical composition, inheritance of aroma, mapping and cloning of fragrance gene were reviewed. And the application and breeding research of aromatic rice were prospected.

**Key words:** rice; fragrance; gene; breeding