

稻米锌含量的遗传分析与基因克隆研究进展

吴婷¹ 李霞¹ 黄凤林² 胡标林^{1*}

(¹ 江西省农业科学院水稻研究所/水稻国家工程实验室, 南昌 330200; ² 湖南省水稻研究所/农业农村部长江中下游水稻遗传育种重点实验室, 长沙 410125; 第一作者: kuaili1989@126.com; * 通讯作者: hubiaolin992@126.com)

摘 要: 锌是人体健康所必需的微量元素之一, 水稻是世界上主要的粮食作物, 稻米尤其是精米中的锌含量非常低, 提高稻米锌含量能有效缓解人体锌缺乏症。本文综述了稻米锌含量的遗传变异, 稻米不同部位锌的分布模式、遗传模式、QTL 定位、基因克隆及育种进展, 为水稻富锌分子育种提供重要参考。

关键词: 稻米; 锌含量; QTL 定位; 基因克隆

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-8082(2020)01-0016-07

锌是人体和水稻生长发育必需的微量元素, 具有重要的生理功能, 是人体内多种酶活性催化的辅助因子和蛋白质的结构元件, 直接参与核酸、蛋白质等生物大分子合成、骨骼发育、能量代谢及氧化还原过程。缺锌(Zn)是人类最易遭受的 3 种微量营养素(Zn、Fe 和 VA)缺乏症之一^[1], Zn 缺乏会导致发育延缓、免疫力下降、糖尿病等慢性病^[2]。因此, 锌缺乏相关问题日渐引起社会各界的极大关注。

锌在人体内无法自行合成, 必须从膳食中摄取。锌在海鲜、动物内脏等动物类食物中最高, 全谷类食物中较低, 特别是精制谷类食物中含量更低^[3]。稻米是全球超过 50% 人口的主食, 是东南亚和南亚人们营养和能量的主要来源^[4-5]。据国际水稻研究所(IRRI)报道, 精米中的锌含量平均为 12 mg/kg, 而根据中国营养学会推荐的大米日摄入量, 其中锌含量仅为 3.6~6.0 mg, 这远低于 WHO 和 FAO 每日建议膳食摄入量 12~15 mg 的标准^[6], 从而导致了以禾谷类作物为主食的国家和地区锌营养不良现象普遍发生。

据报道, 全世界超过 20 亿人口存在不同程度的“隐性饥饿”, 即缺乏锌、铁等矿质元素和维生素, 每年近 40 万的儿童因患锌缺乏症而死亡^[7], 61% 的亚洲人群存在锌摄入量不足的风险, 且该趋势仍在不断加剧, 锌已成为影响人类健康的全球性重要因素^[2]。解决锌缺乏问题传统的策略是使用保健品、强化食品和微量元素补充剂, 但难以满足庞大的锌缺乏群体, 尤其是低收入人口的现实需求^[8]。由于稻米消费量巨大, 其锌含量略微提高将有助于缓解人体锌缺乏问题^[9-10]。其次, 稻米 Zn 含量与其生物有效性极显著相关^[11]。因此, 提高稻米锌含量及增加其生物有效性利用, 是解决缺锌性营养危机最为有效的办法, 特别是对我国的低收入群

体意义重大。

因此, 开展稻米锌含量遗传、QTL 定位及其基因功能等方面的研究, 具有重要理论价值和现实意义。本文综述了稻米锌含量的遗传变异、分布模式、遗传模式、QTL 定位和基因克隆等方面研究进展, 以为稻米锌含量遗传育种提供参考和依据。

1 稻米锌含量不同基因型的遗传差异性研究

由于育种选择和遗传进化等因素, 稻米 Zn 含量在不同基因型种质间存在显著的遗传差异性, 籼稻稻米 Zn 含量普遍高于粳稻^[4]。不同报道中的糙米 Zn 含量不同, 有报道认为是在 13.5~58.4 mg/kg 之间^[10], 也有人认为是在 15.7~65.0 mg/kg 之间^[12], 表明通过遗传改良提高稻米 Zn 含量是可行的。PINSON 等^[12]对全球 1 763 份水稻种质在淹水和非淹水栽培模式下糙米中 Zn 等 16 种矿质含量的研究表明, 非淹水下 Zn 等元素含量的遗传变异高于淹水下的遗传变异, 从而说明糙米锌含量遗传变异不仅由基因型差异决定, 还受环境因素的影响。为了了解不同水稻类型的糙米矿质含量的遗传变异性, 曾亚文等^[13]测定了 653 份云南稻种资源的糙米锌含量, 表明糙米 Zn 含量的遗传多样性粳稻要高于籼稻。

收稿日期: 2019-10-14

基金项目: 江西省自然科学基金(20171ACB21071); 国家自然科学基金(31760378); 江西省农业科学院创新基金资助项目(20161CBS002); 农业农村部长江中下游水稻遗传育种重点实验室开放课题(2018KLMA02)

2 锌在稻米不同部位的分布模式

稻米可分为糙米和精米, 精米是加工过程中糙米除去 8%~10% 麸皮(主要为种皮和胚)的剩余部分^[14]。由于饮食习惯和口感, 人们日常食用的稻米主要为精米, 尽管其营养价值低于糙米。因此, 了解锌在稻米不同部位的含量及分布模式非常必要。

研究发现, 精米 Zn 含量为糙米的 70%~82%^[14-18], 可能与其在稻米中转运和分布模式密切相关。在水稻颖果发育过程中, 胚乳的表层向内至数层细胞会形成糊粉层组织, 主要涉及转移母体组织的脂质、蛋白质和矿质元素等灌浆营养物质至胚和胚乳中积累^[19]。Zn 从稻米的糊粉层到胚乳均有分布^[20]。而 HANSEN 等^[21]研究表明, 在加工过程中精米 Zn 元素的损失量相差也高达 5 倍。

3 稻米锌含量的经典遗传研究

锌含量等稻米营养品质遗传同时受胚、胚乳、母体植株基因以及细胞质的影响。ZHANG 等^[22]利用种子胚乳数量性状的遗传模型分析糙米锌含量的遗传效应, 表明受种子效应、母体效应和细胞质效应控制, 种子加性效应起主要作用, 狭义遗传力较高; 赖来展等^[23]分析了稻谷中锌含量的配合力效应和遗传模型, 结果表明, 锌含量受加性和非加性效应控制, 以加性效应为主, 表现为加性-显性模型。张名位等^[24]利用 7 份材料进行完全双列杂交, 研究配合力和稳定性, 表明糙米锌含量受加性效应和非加性效应控制, 以加性效应为主, 且还受环境因子影响, 表现为基因型与环境互作。可见, 稻米锌含量主要受加性和非加性效应控制, 以加性效应为主, 基因间存在上位性效应, 同时又受到微效多基因的影响, 属于多基因控制的数量性状。

4 稻米锌含量的 QTL 定位

在水稻中总共检测到 99 个 Zn 含量 QTL, 包括糙米 Zn 含量 QTL 85 个和精米 Zn 含量 14 个(见表 1)。这些 QTL 广泛分布于水稻的 12 条染色体上, 其中第 8 染色体最多, 表型贡献率介于 2.8%~35.4% 之间, 其中主效 QTL 达 55 个。

在第 1 染色体长臂和短臂上分别检测到 6 个和 1 个 Zn 含量 QTL 中, 其中 HUANG 等^[25]检测到糙米 Zn 含量微效 QTL qZn1-1 位于短臂上, 贡献率为 6.9%; 而长臂上的 6 个稻米 Zn 含量 QTL 成簇分布相似的染色

体区域^[25-32], 其中 YU 等^[32]检测到 qZn1 控制精米 Zn 含量, DU 等^[26,29]检测的 QTL 为主效 QTL, 贡献率分别为 14.0% 和 15.0%。在第 2 染色体长臂上的 9 个糙米 Zn 含量 QTL 中, 黄莹莹等^[33]定位到的 Zn 含量 QTL qZn-2, 表型贡献率最大, 为 35.4%。在第 3 染色体长臂和短臂上检测到的 7 个和 3 个 Zn 含量 QTL, 其中短臂上 3 个糙米 Zn 含量 QTL 位于同一染色体区域^[30,34-35], 而 A-NURADHA 等^[34]鉴定到的 qZn3.1 表型贡献最大, 为 31.0%; 在长臂上的 7 个 Zn 含量 QTL 中, YU 等^[32,36]检测的主效 QTL 控制精米 Zn 含量, 其余 5 个 QTL 控制糙米 Zn 含量^[5,26,30]第 4 染色体长臂上检测到的 6 个糙米 Zn 含量 QTL 成簇分布相似的染色体区域^[25,31,35,37-39], 其中, HUANG 等^[25,35]鉴定到的 QTL 为微效 QTL, 其余 4 个 QTL 均为主效 QTL。在第 5 染色体长臂和短臂上分别检测到 3 个和 5 个 Zn 含量 QTL。短臂上的 3 个稻米 Zn 含量 QTL 位于相同染色体区域, 其中 qZn-5 为控制精米 Zn 含量的主效 QTL^[40], 另 2 个 QTL 控制糙米 Zn 含量^[31,41]; 长臂上 5 个 QTL 中, 黄莹莹等^[33]鉴定到的糙米 Zn 含量 qZn-5 为主效 QTL; 其余 4 个 QTL 为微效 QTL, 且成簇分布相似染色体区间^[25,32,39], 其中 qZn5 控制精米 Zn 含量^[32]。在第 6 染色体的长臂和短臂上分别检测到 6 个和 8 个 Zn 含量 QTL, 短臂上的 8 个 QTL 成簇分布于相似染色体区域^[27,28,32,37-39,42-43], 其中 qZn6 控制精米 Zn 含量, 其余 7 个 QTL 控制糙米 Zn 含量。在长臂上 6 个 QTL 位于相似的染色体区域, 其中 qZn6 控制精米 Zn 含量^[36], 其余 QTL 控制糙米 Zn 含量^[30-31,35,37]。在第 7 染色体的长臂和短臂上分别检测到 8 个和 1 个 Zn 含量 QTL, 沈希宏等^[5]和 NORTON 等^[27]分别检测到 1 个主效 Zn 糙米含量 QTL, 位于长臂相同染色体区域; 而 3 个精米含量 QTL^[35,36,40]和 3 个糙米 Zn 含量^[34,39]成簇分布于长臂上的另一染色体区域, ANU-RADHA 等^[34]在染色体短臂上检测到的糙米 Zn 含量 QTL qZn7.3 表型贡献率为 29.0%。在第 8 染色体的共鉴定到 8 个 Zn 含量 QTL, 其中 4 个糙米 Zn 含量 QTL^[26,27,30,41]和 1 个精米 Zn 含量 QTL^[36]成簇分布于短臂上的相同区域; 而 SWAMY 等^[30-31]分别定位到 1 个糙米 Zn 含量 QTL 位于长臂上的相同染色体区域。在第 9 染色体长臂上相同区间共检测到 6 个糙米 Zn 含量 QTL, 其中黄莹莹等^[33]报道的 QTL 表型贡献率最高, 为 24.1%, SWAMY 等^[30]报道的 QTL 表型贡献率最小, 只有 4.0%。在第 10 染色体长臂和短臂上分别检测到 4 个和 3 个 Zn 含量 QTL, 其中 3 个糙米 Zn 含量 QTL 位

表 1 部分文献内容

| 染色体 ^a | 部位 | QTLs | 标记/区间 | 贡献率 (%) | 等位基因 ^b | 组合名称 ^c | 参考文献 |
|------------------|----|---------|---------------|------------|---------------------|---|------|
| 1S | 糙米 | qZn1-1 | RG532~RM5359 | 6.9 | <i>MY46</i> | Zhenshan97B/Miyang46 | [25] |
| 1L | 糙米 | qZn1-2 | RZ730~RZ538 | 4.4 | <i>ZS97B</i> | Zhenshan97B/Miyang46 | [25] |
| 1L | 精米 | qZn1 | RM315~RZ538 | 4.8 | <i>MY46</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [32] |
| 1L | 糙米 | qZn1.1 | RM488~M431 | 4 | <i>Swarna</i> | Swarna /IRGC81848 | [30] |
| 2L | 糙米 | — | RM106 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 2L | 糙米 | qZn2.1 | RM250~M535 | 13 | <i>O. nivara</i> | Swarna/IRGC81848 | [35] |
| 2L | 糙米 | qGZn2-1 | RM573 | 15.2 | <i>W1627</i> | Nipponbare/ <i>O. meridionalis</i> W1627 | [44] |
| 2L | 糙米 | qGZn2-2 | RM6 | 17.6 | <i>W1627</i> | Nipponbare / <i>O. meridionalis</i> W1627 | [44] |
| 3S | 糙米 | qZn3 | RG348~RG450 | 5.5 | <i>DWR</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 3S | 糙米 | qZn3.1 | RM517~M16 | 23 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81832 | [30] |
| 3L | 糙米 | qZn3.2 | RM55~RM520 | 10 | <i>O. nivara</i> | Swarna /IRGC81848 | [30] |
| 3L | 精米 | qZn3 | RZ142~RZ613 | 11.7 | <i>MY46</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [32] |
| 3L | 精米 | qZn3 | RM293~RM85 | 14.4 | <i>IR75862</i> | Ce258 /IR75862 & ZGX1/ IR75862 | [36] |
| 4L | 糙米 | — | RM317 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 4L | 糙米 | qZn4 | RM3643~RM241 | 4.4 | <i>MY46</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [25] |
| 4L | 糙米 | — | RM317 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 4L | 糙米 | qZn4 | RM303~RG214 | 5.3 | <i>XQZB</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 5S | 糙米 | qZn5-2 | CD082~RG182 | 6.4 | <i>ZS97B</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [38] |
| 5S | 糙米 | qZn5.1 | RM153~M413 | 16 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81832 | [30] |
| 5L | 糙米 | — | CDSR49 | 8.1 | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 5L | 糙米 | — | RM421 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 5L | 糙米 | — | RM421 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 5L | 糙米 | qZn5-1 | RG470~C246 | 6.7 | <i>ZS97B</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [25] |
| 5L | 精米 | qZn5 | RG119~RG346 | 5 | <i>MY46</i> | Zhenshan 97/Miyang 46 | [32] |
| 6S | 精米 | qZn6 | RM204~RM225 | 6.5 | <i>MY46</i> | Zhenshan 97/Miyang 46 | [32] |
| 6S | 糙米 | — | RM435 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 6L | 精米 | qZn6 | RM3~RM340 | 24.8 | <i>IR75862/ZGX1</i> | Ce258 /IR75862 & ZGX1/ IR75862 | [36] |
| 6L | 糙米 | qZn6 | RG172~RM340 | 11.8 | <i>DWR</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 6L | 糙米 | qZn6.1 | RM30~M439 | 10 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81832 | [30] |
| 7L | 精米 | qZn7 | RM134~RM1132 | 2 | <i>IR75862</i> | Ce258 /IR75862 & ZGX1/ IR75862 | [36] |
| 7L | 精米 | qZn7 | RM11~RM234 | 7.1 | <i>DWR</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 7L | 糙米 | — | RM248 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 7L | 糙米 | — | RM248 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 8S | 精米 | qZn8 | RM407~RM152 | 18 | <i>IR75862</i> | Ce258 /IR75862 & ZGX1/ IR75862 | [36] |
| 8L | 糙米 | qZn8.1 | RM152~M223 | 13 | <i>Swarna</i> | Swarna /IRGC81832 | [30] |
| 8L | 糙米 | qZn8.2 | RM256~M264 | 3 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81848 | [30] |
| 9L | 糙米 | qZn9.1 | RM215~M189 | 4 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81848 | [30] |
| 9L | 糙米 | — | RM3909 | — | <i>TQ</i> | Lem/TQ | [38] |
| 9L | 糙米 | qGZn9 | RM24085~RM566 | 21.9 | <i>W1627</i> | Nipponbare / <i>O. meridionalis</i> W1627 | [44] |
| 10S | 糙米 | qZn10.1 | RM216~M467 | 6 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81848 | [30] |
| 10S | 糙米 | — | RG241a | 4.4 | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 10S | 糙米 | — | RM222 | — | <i>Lem</i> | Lem/TQ | [38] |
| 10L | 糙米 | qGZn10 | RM171~RM590 | 15 | <i>W1627</i> | Nipponbare/ <i>O. meridionalis</i> W1627 | [44] |
| 10L | 精米 | qZn10 | RM1125~RM6704 | 8.1 | <i>DWR</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 11S | 精米 | qZn11 | RM7557~RZ816 | 4.4 | <i>ZS97</i> | Zhenshan 97/ Miyang 46 | [32] |
| 12S | 糙米 | qZn12 | RM19~RM247 | 9.2 | <i>DWR</i> | Xieqingzao B /DWR | [35] |
| 12S | 糙米 | qZn12.1 | RM415~RM19 | 21 | <i>O. nivara</i> | Swarna / IRGC81848 & IRGC81832 | [30] |
| 12S | 精米 | qZn12 | RM1337~RM3409 | 12.2 | <i>IR75862</i> | Ce258 / IR75862 | [36] |

^a 染色体号后面的字母代表染色体臂:L为长臂,S为短臂;^b 父本等位基因取代母本等位基因所产生的效应。

cAzu = Azucena; Bal = Bala; CJ06 = Chunjian 06; Hab = Habataki; JX17 = Jingxi 17; Lem = Lemont; Mad = Madhukar; MH63 = Minghui 63; Sas = Sasanishiki; Swa = Swarna; TN1 = Tainong 1; TQ = Teqing; XQZB = 协青早 B; DWR = Dongxiang wild rice; ZS97 = Zhengshan 97

于短臂上的相同区域^[30,39]。NORTON 等^[27]在长臂上检测到 2 个主效的糙米 Zn 含量, 其中 1 个 QTL qZn10.2 的染色体区域分别与 1 个糙米 Zn 含量 QTL^[44]和 1 个同时控制糙米和精米 Zn 含量 QTL^[35]相同。在第 11 染色体上共鉴定到 5 个 Zn 含量 QTL, 其中, YU 等^[32-41]分别检测到的主效和微效 QTL 位于相同染色体区域, 均控制精米 Zn 含量, 其余 3 个 QTL 控制糙米 Zn 含量^[28,31,42]。第 12 染色体共鉴定到 9 个糙米 Zn 含量 QTL 和 1 个精米 Zn 含量 QTL, 其中 XU 等^[36]检测的精米 Zn 含量 QTL qZn12 与 ANURADHA 等^[34]报道的糙米 Zn 含量 QTL qZn12.1 的染色体区域相同。另外 8 个糙米 Zn 含量 QTL 中, SWAMY 等^[30,35]检测到的 Zn 含量 QTL 位于染色体短臂上的相同区域, 且其增效等位基因来自野生稻; 而 STANGOULIS 等^[29,33,41]共同检测到 Zn 含量 QTL 位于长臂上的相同区域。上述 QTL 报道中的 24 套遗传群体主要为籼籼交、籼粳交和粳粳交组合, 其中 5 套为野栽交群体^[30,35,41,44], 表明野生稻稻米 Zn 含量基因发掘及 QTL 研究相对薄弱。不同研究中稻米 Zn 含量 QTL 的染色体区间和遗传效应差异大, 不仅受遗传组合、群体大小、分子标记、遗传图谱密度及统计方法等影响, 可能还与遗传异质性有关, 说明稻米矿质遗传机制非常复杂。其次, 这些 QTL 的准确率、作图效率和表型贡献率均较低, 只是染色体上一个较大的置信区间。

因此, 进一步精细定位尤为必要。YU 等^[32]将第 6 染色体短臂上的稻米 Zn 含量 QTL qZn6 精细定位至区间 RM19410~Si2944, 物理位置约 29.9 kb, 包含 3 个注释基因。ISHIKAWA 等^[44]将第 9 染色体上稻米 Zn 含量 QTL qGZn9a 精细定位至 190 kb 区间 RM24211~RM24218, 含 8 个推定基因, 其中 *Os09g0384900* 是一个强有力的候选基因。ANURADHA 等^[34]从重组自交群体中检测控制 Zn 含量 QTL, 筛选出 11 个 Zn 含量高于 80 mg/kg 的株系, 其中株系 176(M) 中提高 Zn 含量的 QTL 最多, 其糙米 Zn 含量为 94 mg/kg。上述研究为将来稻米 Zn 含量分子育种提供了有益的参考。

同时, 很多研究发现, 稻米 Zn 与不同矿质元素含量具有相同的 QTL。如 DU 等^[29]检测到的控制糙米 Zn 含量 QTL 区间 RM1111~SSII2 共同影响糙米 K、Mg、Fe 和 Mn 含量, 这将有助于通过标记辅助选择来协同提高稻米中不同的矿质含量。另一方面, 稻米 Zn 与 Cd、As 和 Pb 等重金属含量具有相同的 QTL, 如 ZHANG 等^[59]对 16 种糙米元素含量进行 QTL 分析, 共

检测 134 个 QTL, 在 8 个控制糙米 Zn 含量 QTLs 中有 3 个与控制 Cd、As 和 Pb 等重金属含量的 QTLs 连锁; 类似地, XU 等^[36]检测了 22 个精米 Fe、Zn、Cd 和 Pb 含量的 QTL 中, 9 个控制精米 Zn、Cd 和 Pb 含量 QTL 分别分布于 4 个基因重叠区域(GO-I - VI): 其 GO-I 包含 qZn3 和 qCd3b, GO-III 包含 qZn6 和 qCd6, GO-IV 包含 qZn7 和 qPb7, GO-V 包含 qZn8、qCd8 和 qPb8。这些 Zn 含量与重金属含量 QTL 研究可为标记辅助选择方法来针对性的选择 Zn 含量 QTL, 消除重金属或植酸抗营养因子 QTL 的不利连锁, 精准实现 Zn 含量分子设计育种具有指导意义。

5 稻米锌含量相关的基因克隆

稻米锌含量的高低与水稻基因型、环境因子(土壤质地、肥力水平、pH 值等)密切相关, 涉及吸收、转运、累积等信号转导, 基因调控等复杂机制, 导致基因克隆的复杂与困难。然而随着生物技术和生物信息学发展, 相继获得了一批稻米 Zn 含量相关基因。

目前, 已经发现多个与 Zn 吸收、转运和积累机制相关的基因, 如烟酰胺合成酶基因家族(*OsNAS1*、*OsNAS2*、*OsNAS3*)、寡肽转运基因家族(*OsPT2*、*OsYSL15*)、ZIP(ZRT/IRT 相关蛋白)基因家族(*OsZIP1*、*OsZIP3*、*OsZIP4*、*OsZIP5*、*OsZIP7*、*OsZIP8*)、液泡膜转运蛋白(*OsVIT1*、*OsVIT2*)、*OsFER2*、*OsIRT1*、*OsMTP1*、*OsHMA2* 和 *OsFRDL1* 等^[18-9,45-46]。JOHNSON 等^[47]研究发现, 水稻 NAS 基因 *OsNAS1*、*OsNAS2* 和 *OsNAS3* 的过表达可显著提高糙米 Zn 含量。其中, *OsNAS3* 基因上调表达不仅可以增强植株对 Zn 缺乏的耐受力, 还能忍受过量 Zn 元素的胁迫, 其转基因植株籽粒中 Zn 含量提高了 2.3 倍。LEE 等^[48]报道, 过表达 *OsNAS2* 可提高精米 Zn 含量 2.4~2.9 倍。PAUL 等^[49]发现, 过表达水稻铁蛋白基因 *OsFER2* 提高锌含量 1.4 倍。TAKAHASHI 等^[50]构建了 *OsSUT1* 启动子控制的 *OsHMA2* 过表达载体转化水稻, 结果发现, 精米 Zn 含量得到少量的提高。ZIP 家族参与 Zn²⁺转运, *OsZIP1* 和 *OsZIP3* 主要负责从土壤中吸收 Zn, *OsZIP4*、*OsZIP5* 和 *OsZIP8* 主要负责 Zn 由根部向茎部的运输, 而 *OsZIP4* 和 *OsZIP8* 主要负责 Zn 转运至稻谷中。ISHIMARU 等^[51]将由 CaMV35S 作为启动子的 *OsZIP4* 基因过表达载体导入水稻中, 发现转基因水稻根部的 Zn 含量是对照组的 10 倍, 但其茎秆中 Zn 含量减少到对照组的 1/5, 籽粒中 Zn 含量也减少为对照组的 1/4。LEE 等^[52]将 *OsZIP5* 基因的过表达载体

转入水稻中,发现 *OsZIP5* 的表达模式及功能与 *OsZIP4* 相似,*OsZIP5* 过表达水稻根部锌大量积累,而其地上部分的 Zn 含量较对照组低。LEE 等^[53]对 *OsZIP8* 转基因水稻锌元素分布的研究也证实,过表达 *OsZIP8* 基因可促进根细胞对 Zn 的吸收并干扰 Zn 向地上部分运输,导致植株出现秸秆变矮、籽粒减产等 Zn 缺乏的症状。

6 富锌水稻的育种研究

微营养元素 Zn 的缺乏是导致人体“隐形饥饿”最重要的因素之一,稻米 Zn 含量的提高有助于缓解人体锌缺乏的问题。合理广泛鉴定富 Zn 的水稻种质资源是高锌水稻育种的基础。

ANURADHA 等^[54]应用重组自交群体进行糙米 Zn 含量 QTL 分析,从中筛选出 11 个 Zn 含量高于 80 mg/kg 的株系,其中株系 176(M)中携带 Zn 含量的 QTL 最多,而其糙米 Zn 含量高达 94 mg/kg。KUMAR 等^[54]从 Palman579 和 PAU201 杂交 F2 群体中筛选得到 Zn 含量高达 157.4 mg/kg 的优良系。雷国方等^[55]利用功亲 1 号和功亲 2 号杂交,选育出紫米新品种功米 2 号,其 Zn 含量有 77.90 mg/kg,是普通稻米的 2 倍多。吴敬德等^[56]等从国际水稻研究所引进 5 份富 Zn 水稻种质 IR41994-50-2-1-3(S1)、IR62141-114-3-2-2-2(S2)、IR63429-23-1-3-3(S3)、Rexmont(S4)和 IR68144-213-2-2-3(S5),其精米 Zn 含量较常规水稻要高,而且其中的 S1 和 S5 的 Fe 含量也高于常规水稻,可以作为富 Zn 水稻种质资源亲本开展高 Zn 水稻品种选育。张琳琳等^[57]利用 Co⁶⁰- γ 射线辐射诱变 YN56 获得高 Zn 突变体,经过多代获得富 Zn 新品系——粒粒滋,经检测在杭州和余姚种植收获的籽粒精米 Zn 含量分别高达 32.8 mg/kg 和 34.1 mg/kg。

7 展望

相对于保健品、补充剂、药剂等,人们更倾向于选择富含微量元素且不改变外观、口感和烹调特性的生物强化作物^[58]。锌缺乏已成为影响人体健康的严重的公共卫生问题,因此,解决锌缺乏症是国际 Harvest Plus 计划中最重要的研究目标。通过生物强化手段来提高水稻对锌的吸收、转运和积累进而提高稻米锌含量,成为降低全球禾谷类食用人群的锌缺乏症策略。

不同基因型水稻对锌元素的吸收与利用存在显著差异,且水稻籽粒中的锌含量与胚乳中的锌含量无直接

关系,糙米中的锌生物有效性又受抗营养因子植酸的影响。有关水稻锌吸收、转运和积累机制相关的 *IRT1* 基因、*HMA* 基因、*ZIP* 基因、*NAS* 基因、*OsVIT1* 和 *Os-VIT2* 基因的克隆研究,多数与铁、重金属转运蛋白和多种离子运输相关,直接与锌相关的较少,且多数基因以在植株其他部位表达为主,应加强开展稻米尤其是胚乳中锌转运基因的克隆。因此,全面深入探究稻米 Zn 含量分子机理,为水稻育种及分子设计育种提供重要参考,具有重要的理论价值与现实意义。

参考文献

- [1] ORRIZ-MONASTERIO J I, PALACIOS-ROJAS N, MENG E, et al. Enhancing the mineral and vitamin content of wheat and maize through plant breeding [J]. *Cereal Sci*, 2007, 46: 293-307.
- [2] MÜLLER O, KRAWINKEL M. Malnutrition and health in developing countries [J]. *Can Med Assoc J*, 2005, 173: 279-286.
- [3] QIN Y, MELSE-BOONSTRA A, YUAN B J, et al. Zinc biofortification of rice in China: A simulation of zinc intake with different dietary patterns [J]. *Nutrients*, 2012, 4: 517-528.
- [4] 梅忠, 王治学, 梅沙, 等. 高锌水稻研究进展 [J]. *核农学报*, 2016, 30(8): 1 515-1 523.
- [5] 沈希宏, 曹立勇, 邵国胜, 等. 水稻籽粒中 5 种微量元素含量的 QTL 定位 [J]. *分子植物育种*, 2008, 6(6): 1 061-1 067.
- [6] CHEN L, YANG F, XU J, et al. Determination of selenium concentration of rice in China and effect of fertilization of selenite and selenate on selenium content of rice [J]. *J Agric Food Chem*, 2002, 50: 5 128-5 130.
- [7] MILLER B D D, WELCH R M. Food system strategies for preventing micronutrient malnutrition [J]. *Food Policy*, 2013, 42: 115-128.
- [8] BASHIR K, ISHIMARU Y, NISHIZAWA N K. Molecular mechanisms of zinc uptake and translocation in rice [J]. *Plant Soil*, 2012, 361: 189-201.
- [9] BASHIR K, TAKAHASHI R, NAKANISHI H, et al. The road to micronutrient biofortification of rice: progress and prospects [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 1-5.
- [10] GREGORIO G B, SENADHIRA D, HTUT H, et al. Breeding for trace mineral density in rice [J]. *Food Nutr Bull*, 2000, 21: 382-386.
- [11] PROM-U-THAI C, RERKASEM B, CAKMAK I, et al. Zinc fortification of whole rice grain through parboiling process [J]. *Food Chemistry*, 2010, 120: 858-863.
- [12] PINSON S R M, TARPLEY L, YAN W G, et al. Worldwide genetic diversity for mineral element concentrations in rice grain [J]. *Crop Sci*, 2015, 55: 294-311.
- [13] 曾亚文, 杜娟, 杨树明, 等. 云南栽培稻生态型矿质元素含量的多样性 [J]. *作物学报*, 2006, 32(6): 867-872.
- [14] MIHUCZ V G, SILVERSMIT G, SZALÓKI I, et al. Removal of some elements from washed and cooked rice studied by inductively coupled plasma mass spectrometry and synchrotron based confocal micro-X-ray fluorescence [J]. *Food Chem*, 2010, 121: 290-297.

- [15] SAENCHAI C, PROM-U-THAI C, JAMJOD S, et al. Genotypic variation in milling depression of iron and zinc concentration in rice grain[J]. *Plant Soil*, 2012, 361: 271-278.
- [16] LU L L, TIAN S K, LIAO H B, et al. Analysis of metal element distributions in rice (*Oryza sativa* L.) seeds and relocation during germination based on X-Ray fluorescence imaging of Zn, Fe, K, Ca, and Mn[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(2): 1-9.
- [17] JIANG S L, WU J G, THANG N B, et al. Genotypic variation of mineral elements contents in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Eur Food Res Technol*, 2008, 228: 115-122.
- [18] 文建成, 张忠林, 金寿林, 等. 滇型杂交梗稻及其亲本稻米铁、锌元素含量的分析[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1182-1187.
- [19] KRISHNAN S, DAYANANDAN P. Structural and histochemical studies on grain-filling in the caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *J Biosciences*, 2003, 28: 455-469.
- [20] IWAI T, TAKAHASHI M, ODA K. Dynamic changes in the distribution of minerals in relation to phytic acid accumulation during rice seed development[J]. *Plant Physiol*, 2012, 160: 2007-2014.
- [21] HANSEN T H, LOMBI E, Fitzgerald M, et al. Losses of essential mineral nutrients by polishing of rice differ among genotypes due to contrasting grain hardness and mineral distribution [J]. *J Cereal Sci*, 2012, 56: 307-315.
- [22] ZHANG M W, GUO B J, PENG Z M. Genetic effects on Fe, Zn, Mn and P contents in *indica* black pericarp rice and their genetic correlations with grain characteristics[J]. *Euphytica*, 2004, 135: 315-323.
- [23] 张名位, 赖来展, 杨明. 中国黑米种质资源的评价与利用研究进展[J]. 湖北农学院学报, 1995, 15(4): 310-318.
- [24] 张名位, 彭仲明, 杜应琼. 特种稻米中微量元素铁、锌、锰含量的配合力和稳定性分析[J]. 中国水稻科学, 1996, 10(4): 201-206.
- [25] HUANG F. Mapping of quantitative trait loci associated with concentrations of five trace metal elements in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Int J Agric Biol*, 2018, 20: 554-560.
- [26] DU J, ZENG D, WANG B, et al. Environmental effects on mineral accumulation in rice grains and identification of ecological specific QTLs[J]. *Environ Geochem Health*, 2013, 35: 161-170.
- [27] NORTON G J, DEACOM C M, XIONG L, et al. Genetic mapping of the rice ionome in leaves and grain: identification of QTLs for 17 elements including arsenic, cadmium, iron and selenium [J]. *Plant Soil*, 2010, 329: 139-153.
- [28] NORTON G J, DUAN G L, LEI M, et al. Identification of quantitative trait loci for rice grain element composition on an arsenic impacted soil: Influence of flowering time on genetic loci [J]. *Ann Appl Biol*, 2012, 161: 46-56.
- [29] STANGOULIS J C R, HUYNH B, WELCH R M, et al. Quantitative trait loci for phytate in rice grain and their relationship with grain micronutrient content[J]. *Euphytica*, 2007, 154: 289-294.
- [30] SWAMY B P M, KALADHAR K, ANURADHA K, et al. QTL Analysis for grain iron and zinc concentrations in two *O. nivara* derived backcross populations[J]. *Rice Sci*, 2018, 25(4): 197-207.
- [31] SWAMY B P M, DESCALSOTA G I L, NHA C T, et al. Identification of genomic regions associated with agronomic and biofortification traits in DH populations of rice[J]. *PLoS ONE*, 2018b, 13.
- [32] YU Y, SHAO Y, LIU J, et al. Mapping of quantitative trait loci for contents of macro- and microelements in milled rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Agric Food Chem*, 2015, 63: 7813-7816.
- [33] 黄莹莹, 邹德堂, 王敬国, 等. 水稻籽粒锰、铁、锌、铜含量的 QTL 定位分析[J]. 作物杂志, 2012(6): 77-81.
- [34] ANURADHA K, AGARWAL S, RAO Y V, et al. Mapping QTLs and candidate genes for iron and zinc concentrations in unpolished rice of Adhukar×Swarna RILs[J]. *Gene*, 2012, 508: 233-240.
- [35] HU B L, HUANG D R, XIAO Y Q, et al. Mapping QTLs for mineral element contents in brown and milled rice using an *Oryza sativa* × *O. rufipogon* backcross inbred line population [J]. *Cereal Res Commun*, 2016, 44: 57-68.
- [36] XU Q, ZHENG T, HU X, et al. Examining two sets of introgression lines in rice (*Oryza sativa* L.) reveals favorable alleles that improve grain Zn and Fe concentrations[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10: 1-18.
- [37] 胡标林, 黄得润, 肖叶青, 等. 应用东乡野生稻回交重组自交系群体分析糙米矿质含量 QTL [J]. 中国水稻科学, 2018, 32 (1): 43-50.
- [38] ZHANG L, HU B, LI W, et al. OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice [J]. *New Phytol*, 2014, 201: 1183-1191.
- [39] ZHANG X, ZHANG G, GUO L, et al. Identification of quantitative trait loci for Cd and Zn concentrations of brown rice grown in Cd-polluted soils[J]. *Euphytica*, 2011, 180: 173-179.
- [40] LU K, LI L, ZHENG X, et al. Quantitative trait loci controlling Cu, Ca, Zn, Mn and Fe content in rice grains [J]. *J Genet*, 2008, 87(3): 305-310.
- [41] GARCIA-OLIVEIRA A L, TAN L, FU Y, et al. Genetic identification of quantitative trait loci for contents of mineral nutrients in rice grain[J]. *J Integr Plant Biol*, 2009, 51: 84-92.
- [42] 张现伟, 杨莉, 张涛, 等. 水稻籽粒锌含量的 QTL 定位[J]. 植物学报, 2009, 44(5): 594-600.
- [43] 孙正海, 曾亚文, 杨树明, 等. 十和田近等基因系糙米锌含量 QTL 定位[J]. 分子植物育种, 2009, 7(2): 264-268.
- [44] ISKIKAWA R, IWATA M, TANKIKO K, et al. Detection of quantitative trait loci controlling grain zinc concentration using Australian wild rice, *Oryza meridionalis*, a potential genetic resource for biofortification of rice[J]. *PLoS ONE*, 2017, 12(10): e0187224.
- [45] MAHENDER A, ANANDAN A, PRADHAN S K, et al. Rice grain nutritional traits and their enhancement using relevant genes and QTLs through advanced approaches[J]. *Springer Plus*, 2016, 5: 1-18.
- [46] WANG M, GRUISSEM W, BHULLAR N K. Nicotianamine synthase overexpression positively modulates iron homeostasis-related genes in high iron rice[J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 156.
- [47] JOHNSON A A, KYRIACOU B, CALLAHAN DL, et al. Constitutive overexpression of the *OsNAS* gene family reveals single-gene strategies for effective iron- and zinc-biofortification of rice endosperm[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6: e24476.
- [48] LEE S, PERSSON D P, HANSEN T H, et al. Bio-available zinc in rice seeds is increased by activation tagging of nicotianamine synthase[J]. *Plant Biotechnol J*, 2011, 9: 865-873.
- [49] PAUL S, ALI N, GAYEN D, et al. Molecular breeding of *Osfer2* gene

- to increase iron nutrition in rice grain [J]. *GM Crop Food*, 2012, 3: 310–316.
- [50] TAKAHASHI R, ISHIMARU Y, SHIMO H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice[J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 1 948–1 957.
- [51] ISHIMARU Y, MASUDA H, SUZUKI M, et al. Over expression of the *OsZIP4* zinc transporter confers disarrangement of zinc distribution in rice plants[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58: 2 909–2 915.
- [52] LEE S, KIM S A, LEE J, et al. OsZIP5 is a plasma membrane zinc transporter in rice[J]. *Plant Mol Biol*, 2010, 29: 551–558.
- [53] LEE S, KIM S A, LEE J, et al. Zinc deficiency-inducible OsZIP8 encodes a plasma membrane-localized zinc transporter in rice[J]. *Mol Cells*, 2010b, 29: 551–558.
- [54] KUMAR J, JAIN S, JAIN R K. Linkage mapping for grain iron and zinc content in F2 population derived from the cross between PAU201 and Palman 579 in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Cereal Res Commun*, 2014, 42(3): 389–400.
- [55] 雷国方, 杨树明, 曾亚文, 等. 粳型水稻高钙富锌新品系功米 2 号选育及栽培技术[J]. 农业科技通讯, 2010, 29(1): 138–139.
- [56] 吴敬德, 郑乐娅, 张瑛, 等. 富含铁锌水稻的筛选[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(4): 635.
- [57] 张琳琳, 韩娟英, 刘振, 等. 迷你型高锌含量水稻的选育及其特征特性[J]. 中国稻米, 2011, 17(6): 66–68.
- [58] BOUIS H E, CHASSY B M, OCHANDA J O. Genetically modified food crops and their contribution to human nutrition and food quality [J]. *Trends Food Sci Technol*, 2003, 14: 191–209.

Advances in Genetic Analysis and Gene Cloning of Zinc Content in Rice

WU Ting¹, LI Xia¹, HUANG Fenglin², HU Biao^{1*}

(¹ Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences/Rice National Engineering Laboratory (Nanchang), Nanchang 330200, China; ² Hunan Rice Research Institute/Key Laboratory of *Indica* Rice Genetics and Breeding in the Middle and Lower Reaches of Yangtze River Valley, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changsha 410125, China; 1st author: kuailiing1989@126.com; *Corresponding author: hubiao1992@126.com)

Abstract: Zinc (Zn) is one of the essential micro-elements for human health. Rice is the main staple food crop in the world, however, the Zn content in rice, especially in milled rice, is very low, thus improving Zn content in rice could effectively alleviate human dietary Zn deficiency. The paper reviewed the progresses on the genetic variability of Zn content in rice, the distribution patterns of Zn in the different parts of rice, the patterns of inheritance pattern, QTL mapping, gene cloning and its genetic breeding, which would provide important references for molecular breeding of Zn-enriched rice.

Key words: rice; zinc content; QTL mapping; gene cloning

· 综合信息 ·

中国作物学会水稻专业委员会第三次会员代表大会在杭召开

2019 年 12 月 8 日, 中国作物学会水稻专业委员会第三次会员代表大会暨首届全国水稻研究所所长年会、中国稻文化与产业发展研讨会在杭州召开。中国作物学会理事长、中国工程院院士、中国农科院副院长万建民, 中国科学院院士谢华安、中国工程院院士陈温福、张洪程, 中国工程院院士、中国水稻研究所所长胡培松, 中国作物学会第二届水稻专业委员会会长程式华及来自全国各地的水稻科研人员、水稻种业和米业企业负责人、稻文化研究推广人员 200 余人参加了会议。大会选举产生了新一届委员会, 胡培松院士当选会长, 中国科学院院士、中国水稻研究所副所长钱前及广西壮族自治区农科院院长邓国富、辽宁省农科院院长隋国民等 19 位著名水稻遗传、育种、栽培、植保等领域专家当选副会长, 赵正洪、王丰、潘国君等 122 位全国地方水稻研究所所长、专家当选委员。

新当选会长胡培松院士发言感谢各位院士、各位领导、同行们对于他的信任、支持和关心, 深感使命光荣、责任重大。胡培松院士指出, 水稻是我国 60% 以上居民的主食, 对保障口粮绝对安全意义重大。当前, 我国水稻产业发展的国内外环境发生了深刻变化, 面临资源环境日益趋紧、市场波动不断加剧、种稻效益持续下滑、科技有效供给不足、种业走出去难度很大等一系列困难和挑战, “把饭碗牢牢端在自己手上”“让农民轻松种稻、快乐赚钱”“让居民吃得安全、吃出健康”“把水稻种业做大做强”等任务依然十分艰巨。水稻科研人员应该居安思危、冷静思考, 深刻

分析当前水稻生产发展中的深层次矛盾与问题。展望新征程, 胡培松表示将以强烈的事业心和责任感, 与水稻科技界同仁一起, 以习近平新时代中国特色社会主义思想为指引, 秉承“创新、协调、绿色、开放、共享”的新发展理念, 共同谱写我国水稻产业绿色、持续、稳定、健康发展的新篇章, 为保障国家粮食安全作出新的更大贡献!

随后, 万建民院士、谢华安院士、陈温福院士、张洪程院士、卢其松副总经理和陈金节研究员在大会上分别作了题为“稻米品质的分子育种研究”“杂交水稻抗病虫育种实践与思考”“我国优质(优良食味)粳稻生产——过去、现在与将来”“生育约束型直播稻生态生理特性与稳产栽培技术途径”“中国稻米需求与发展”和“中国水稻种业发展的思考”等精彩报告, 受到与会代表的广泛赞誉、高度评价。

在首届全国水稻研究所所长年会上, 代表们研讨了筹建全国水稻研究所所长年会、中国水稻科学发展基金等事宜; “中国稻文化与产业发展研讨会”邀请了中国社会科学院考古研究所赵志军研究员作了“中国稻作农业起源的考古新发现和研究成果”、广西区农业科学院院长邓国富研究员作了“广西壮族稻作那文化”、中国水稻研究所沈希宏研究员作了“水稻文化漫谈”、上海浦东百欧欢有机生态农业产业研究院院长田月皎教授作了“稻米的现代饮食文化”等专题报告, 传播、弘扬我国悠久、丰富和灿烂的农耕文明。(中国水稻研究所)