

# 水稻抽穗期相关基因的研究进展

罗会超

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年3月3日; 录用日期: 2024年4月2日; 发布日期: 2024年4月9日

## 摘要

抽穗期是水稻的重要农艺性状之一, 不仅影响水稻的产量和品质, 还会影响水稻的区域和季节适应性, 抽穗期属于数量性状, 由主效和微效数量性状座位(QTL)共同控制。近些年来, 随着技术的不断进步, 水稻抽穗期基因发掘、定位和克隆等方面取得了较大的进展, 本文对近年来水稻抽穗期基因的克隆与定位进行了简要概述。

## 关键词

水稻, 抽穗期, 调控

# Research Progress on Genes Related to Heading Stage of Rice

Huichao Luo

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Mar. 3<sup>rd</sup>, 2024; accepted: Apr. 2<sup>nd</sup>, 2024; published: Apr. 9<sup>th</sup>, 2024

## Abstract

Heading stage is one of the important agronomic traits of rice, which not only affects the yield and quality of rice, but also affects the regional and seasonal adaptability of rice. Heading stage is a quantitative trait, which is jointly controlled by major and minor quantitative trait loci (QTLs). In recent years, with the continuous progress of technology, great progress has been made in the exploration, localization and cloning of rice heading date genes. This paper briefly summarizes the cloning and localization of rice heading date genes in recent years.

## Keywords

### Rice, Heading Stage, Regulation

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

水稻是世界上重要的粮食作物之一，是世界上一半以上人口的主食，也是世界上种植面积第二大的谷类作物[1] [2]。抽穗期是水稻的一个重要生物学性状，是决定水稻结实粒数多少的关键时期，直接影响水稻产量和适应性。水稻的抽穗期由多种外部信号和内部信号共同决定，外部因素如光周期、温度及湿度等；内部信号较为典型的是激素类物质。抽穗期属于数量性状，由主效和微效数量性状座位(QTL)共同控制[3]。主效 QTL 主要影响水稻品种的地区和季节适应性；而微效 QTL 在相同或相似的生态适应区域内通常微调抽穗期，在充分利用自然资源或规避逆境胁迫中发挥关键作用[4]。在生产研究中选育早熟高产的水稻品种一直备受水稻育种家重视。水稻早熟基因的发现和利用将有助于解决早熟与丰产难以兼顾的矛盾[5]。因此，深入研究水稻抽穗期基因，不仅可以帮助研究者揭示水稻开花的调控机理，还可以使其在水稻育种工作中发挥作用，培育具有高产、优质以及强适应性的水稻新品种，对水稻安全生产具有十分重要的意义。

## 2. 水稻抽穗期的影响因素

水稻生育期可分为 3 个阶段，分别为营养生长阶段、营养生长与生殖生长并进阶段、生殖生长阶段[6]。营养生长是水稻营养体增长的阶段，是指水稻从播种至幼穗分化开始，包括秧苗期和分蘖期；营养生长与生殖生长并进阶段是决定水稻粒数的关键时期，从幼穗分化开始直至抽穗；生殖生长阶段是决定结实率和粒重的关键时期，从抽穗开花到稻谷成熟，历经抽穗扬花、灌浆过程。抽穗期是水稻重要农艺性状，受到多种外界因素如光周期、温度等的影响，其中光周期调控研究较为成熟。

### 2.1. 水稻的感温性

水稻感温性是指水稻在低温条件下抽穗的天数会延长，而在高温条件下抽穗的天数会缩短，这种抽穗天数受温度控制的特性称为感温性[7]。根据水稻对温度的敏感性可以将水稻分为强感温、中感温、低感温三类。

### 2.2. 水稻的感光性

水稻的感光性是指水稻的生育周期(从营养生长到生殖生长的转变)随不同的日照长度条件发生变化的特性。水稻作为一种短日照作物，其在日照时间缩短时会提早进行幼穗分化，缩短营养生长期导致水稻抽穗提前；而在日照时间延长时会延迟幼穗分化过程导致水稻抽穗延迟。这种日照时间调控水稻抽穗期的特性称为水稻的感光性。目前对感光性调控水稻抽穗分子机制的研究相对较少，水稻感光反应的主要器官是叶片，叶片在感受光刺激后，会产生各类激素，并将其输送至生长点促进幼穗分化。

### 2.3. 水稻的基本营养生长性

水稻品种的种植地区和季节适应性不仅受到感温性及感光性的影响，还会受到水稻的基本营养生长

性的影响,三者相互作用最终决定水稻的生长。水稻的基本营养生长性是指在适宜光照和温度条件下,水稻需要经过一个最短的营养生长期,才能进入生殖生长,开始幼穗分化[8]。这个时期无论在高温还是短日照处理下都不能缩短。

### 3. 水稻抽穗期基因的克隆

近20年来,随着分子遗传学和水稻基因组学的迅速发展,近年来水稻抽穗期相关研究取得了很大进展,已定位出大量水稻抽穗期相关的QTLs,这些研究结果加深了我们对水稻抽穗期的了解。根据Gramene网站公布的数据显示,目前报道的与水稻抽穗期相关的基因及数量性状位点有700多个,其中效应较大的20多个抽穗期基因已被克隆[9]。在获得克隆的水稻抽穗期基因中,有7个在调控网络中居关键地位,分别是*Hd3a*、*RFT1*、*Hd1*、*Hd2*、*Ghd7*、*DTH8*和*Ehd1*[10]。

成花素类基因*Hd3a*是拟南芥的直向同源基因[11],该基因位于6号染色体上,全长为847 bp,由4个外显子组成,编码一个由178氨基酸组成的蛋白产物;*RFT1*基因全长866 bp,同样由4个外显子组成,编码一个由178氨基酸组成的蛋白产物,其蛋白产物中包含PBP(Phosphatidylethanolamine-binding protein)结构域,该基因与*Hd3a*同源,二者的氨基酸的一致性高达91%[12]。

开花集成基因*Hd1*最早克隆调控抽穗期的基因[13],该基因位于6号染色体上,是水稻中克隆的第一个抽穗期调控基因,基因全长为1557 bp,由2个外显子组成,编码一个由395个氨基酸组成的锌指蛋白。在短日照条件下促进水稻抽穗,而在长日照条件下延迟抽穗。*Hd2*是同时控制抽穗期、株高和每穗颖花数的多效性基因[14],其表达受到光周期调控。

*Ghd7*是开花抑制因子,在长日照条件下通过*Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*途径抑制水稻抽穗[3]。薛为亚等人定位并克隆了*Ghd7*(*Grain height date-7*)基因,该基因定位在7号染色体上,能够同时控制水稻每穗粒数、株高和抽穗期这3个性状,是经过珍粒97和明恢86构建的群体定位出的。野生型的*Ghd7*的等位基因可以使抽穗期大大延迟,且能使株高和每穗粒数显著增加。该基因编码的蛋白为含CCT结构域的蛋白家族成员,其表达和功能收到光周期的调控。在长日照条件下,该基因表达量提高,使得水稻抽穗期延后。

*Ehd1*是双子叶植物中一个独特的抽穗期基因。*Ehd1*(*Early heading date 1*)作为开花关键因子,它整合了不同的上游信号,直接促进下游成花素基因*Hd3a*和*RFT1*的表达,同时在其上游受多个开花抑制因子(如*Ghd7*、*DTH8*、*Hd2*、*OsMADS56*、*Hd16*)和开花促进因子(如*Ehd4*、*Ehd3*、*Ehd2*、*Hd18*、*OsMADS50*、*Hd17*)的调控[15]。

光敏色素类基因*PhyA*主要通过影响*OsGI*的表达和*Ghd7*的表达,进而影响抽穗期;促进开花基因*Ehd2/RID1/OsId1/Ghd10*是水稻开花转换的关键因子[16],编码一个具有锌指结构的转录因子。虽然调节抽穗期的基因克隆较多,但大多为主效基因,难以在水稻育种中应用。微效基因对水稻抽穗期的调控作用弱,既能调控水稻适时开花,又能使水稻充分利用光、温条件,可用于水稻抽穗期的品种改良。

### 4. 水稻抽穗期调控途径

随着抽穗期基因克隆数量的增多,逐步形成了调控网络。调控水稻抽穗期基因关系网络复杂,目前普遍认为在水稻中存在2条相对保守的调控途径:依赖于*Hd1*的途径*OsGI(GIGANTEA)-Hd1-Hd3a*和依赖于*Ehd1*的途径*Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*[17]。

*OsGI-Hd1-Hd3a*是与拟南芥*GI(GIGANTEA)-CO(CONSTANS)-FT(Flowering Locus T)*抽穗期调控途径相似且保守性较高的调控途径。同时,*OsGI*、*Hd1*、*Hd3a*分别为*GI*、*CO*、*FT*基因的直系同源物[13][18]。在*OsGI-Hd1-Hd3a*调控路径中,*OsGI*是生物钟相关基因,表达受生理时钟控制,是水稻中唯一的拟南芥

*GI* 同源基因, 可以接受外界的光信号或生物钟信息并将信号通过 *Hd1* 传递给下游。作为第 1 个被报道的水稻开花基因, *Hd1* 在该途径中发挥“承上启下”作用, 能将上游的信号进行整合并传递给下游[19]。*Hd1* 在短日照条件下通过抑制成花素基因 *Hd3a/RFT1* 的表达, 在长日照条件下促进成花素基因 *Hd3a/RFT1* 的表达, 间接调控水稻抽穗。水稻成花素基因 *Hd3a* 在短日照条件下促进开花而 *RET1* 在长日照条件下促进开花, 此外 *RFT1* 基因对水稻的产量有提高作用。

*Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 是水稻中受许多基因调控的特有途径, 这是因为编码 B 型应答调节子的基因 *Ehd1* 在拟南芥等植物中无直系同源基因[20]。在该调控通路中, *Ehd1* 是一个核心环节, 该基因可通过其自身表达水平影响 *Hd3a/RFT1* 的表达进而改变水稻开花时间。*Ghd7* 是直接调控 *Ehd1* 的基因, 其在长日照条件下抑制 *Ehd1* 的表达, 延缓开花[21]。同时, *Ghd7* 自身又被 *Hd16* 和 *Hd17* 的上调表达, 抑制 *Ehd1* 的表达而延迟抽穗。此外, *Ghd7* 的表达还会受到 *Ehd3*、*ELF3* 和 *Hd16/EL1* 的影响。作为 2 条相对保守的调控途径, *OsGI-Hd1-Hd3a* 途径与 *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 途径存在相互调控作用。有研究表明, 在短日照下 *Ehd1* 及 *Hd1* 均可诱导 *Hd3a* 的表达; 在长日照条件下, *Hd1* 可以负调控 *Ehd1* 的转录, 正调控 *Ghd7* 的转录。*GHD7* 及 *HD1* 蛋白在体内形成复合物, 该复合物与 *Ehd1* 中的顺式调节区域特异性结合并抑制其表达, 最终延迟抽穗。

## 5. 结论

水稻抽穗调控的关键因素是光周期途径, 因此目前国内外对光周期调控途径中的基因研究较多。近年来, 已有多个光周期相关基因被克隆, 这些基因共同组成了分别以 *OsGI-Hd1-Hd3a* 通路和 *Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1* 通路为核心的调控网络, 这些研究在一定程度上解答了水稻抽穗期调控的分子机制。但是由于抽穗调控途径本身的复杂性, 因此仍有一些相关调控基因及调控机理未被阐明。因此仍需要不断挖掘新的调控基因, 进一步阐明水稻抽穗的调控机制, 完善遗传关系网络, 从而将其应用于水稻分子设计育种中。

## 6. 展望

抽穗期是影响水稻品种栽培地区和栽培季节的重要农艺性状, 对水稻抽穗期基因进行精细定位, 有助于抽穗期基因克隆和分子标记辅助育种[22]。虽然目前已经克隆了很多抽穗相关基因, 但是目前对抽穗期基因的研究还存在着一些问题。首先, 目前用于鉴定水稻抽穗期相关基因的群体基本上都是  $F_2$  或 BC 群体, 这些群体的遗传背景较为复杂, 很难准确的鉴定出相关的基因[23]。其次就是水稻不同性状不可兼得的矛盾, 早熟与优质高产存在着矛盾, 即在实际生产中早熟品种很难兼得优质和高产这两个性状。

在水稻生产实践中, 适宜的生育期尤为重要。从水稻生育期和水稻品质、产量的关系来看, 品种生育期越长, 其光合作用时间越长, 积累的有机物就越多, 达到优质、高产的概率就越大。因此, 将水稻品种抽穗期与水稻产量、品质性状结合起来, 深入研究抽穗期与产量、品质形成之间的关系, 进一步指导水稻育种实践, 对水稻安全生产具有十分重要的意义。

## 参考文献

- [1] Yazid, S.N., Ahmad, K., Razak, M., et al. (2021) Introgression of Bacterial Leaf Blight (Blb) Resistant Gene, Xa7 into Mardi Elite Variety, Mr219 by Marker Assisted Backcrossing (Mabc) Approach. *Brazilian Journal of Biology*, **84**, e248359. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.248359>
- [2] Chai, J., Zhu, S., Li, C., et al. (2021) Osre1 Interacts with Osrip1 to Regulate Rice Heading Date by Finely Modulating Ehd1 Expression. *Plant Biotechnology Journal*, **19**, 300-310. <https://doi.org/10.1111/pbi.13462>
- [3] 王红波, 董华林, 郑兴飞, 等. 水稻抽穗期的光周期调控分子机制研究进展[J]. 北方水稻, 2020, 50(6): 75-79.
- [4] Chen, J.Y., Guo, L., Ma, H., et al. (2014) Fine Mapping of Qhd1, a Minor Heading Date Qtl with Pleiotropism for

Yield Traits in Rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, **127**, 2515-2524.

<https://doi.org/10.1007/s00122-014-2395-7>

- [5] 董春林, 孙业盈, 邓晓建. 水稻抽穗期基因研究进展[J]. 中国农学通报, 2005, 21(6): 75-78+128.
- [6] 魏祥进, 徐俊锋, 江玲, 等. 我国水稻主栽品种抽穗期多样性的遗传分析[J]. 作物学报, 2012, 38(1): 10-22.
- [7] 崔莹莹, 王晓玲. 水稻产量相关性状 *qt1* 的遗传研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(13): 1-7.
- [8] 杨德卫, 陈壬杰, 程朝平, 等. 水稻抽穗期基因的鉴定与遗传调控网络研究与分析[J]. 分子植物育种, 2019, 17(14): 4656-4660.
- [9] 李允振, 黄永禄, 谢旭阳, 等. 水稻抽穗期基因 *ehd8* 的遗传分析及精细定位[J]. 中国科技论文, 2017, 12(12): 1336-1340.
- [10] 杜雪树, 戚华雄, 廖世勇, 等. 水稻抽穗期分子生物学研究进展[J]. 湖北农业科学, 2013, 52(24): 5958-5962.
- [11] Tsuji, H., Tachibana, C., Tamaki, S., *et al.* (2015) Hd3a Promotes Lateral Branching in Rice. *The Plant Journal*, **82**, 256-266. <https://doi.org/10.1111/tpj.12811>
- [12] Komiya, R., Ikegami, A., Tamaki, S., *et al.* (2008) Hd3a and Rft1 Are Essential for Flowering in Rice. *Development*, **135**, 767-774. <https://doi.org/10.1242/dev.008631>
- [13] Yano, M., Katayose, Y., Ashikari, M., *et al.* (2000) Hd1, a Major Photoperiod Sensitivity Quantitative Trait Locus in Rice, Is Closely Related to the Arabidopsis Flowering Time Gene *CONSTANTS*. *The Plant Cell*, **12**, 2473-2484. <https://doi.org/10.2307/3871242>
- [14] 张立成, 李懿星, 王天抗, 等. 水稻抽穗期基因 *osdof6* 功能的初步研究[J]. 中国水稻科学, 2020, 34(5): 397-405.
- [15] 曾莲, 张华, 柳絮, 等. 水稻抽穗期基因 *hd7m* 的定位及遗传分析[J]. 山东农业科学, 2015, 47(1): 10-13.
- [16] 闫晓峰, 胡渊, 黄晓龙, 等. 水稻抽穗期基因 *osfkf1* 的克隆和互作蛋白筛选[J]. 南京农业大学学报, 2023, 46(3): 429-437.
- [17] 宗超峰, 周丹, 陈析丰, 等. 一个水稻晚抽穗基因的遗传分析与初步定位[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2020, 43(3): 299-303.
- [18] Kojima, S., Takahashi, Y., Kobayashi, Y., *et al.* (2002) Hd3a, a Rice Ortholog of the Arabidopsis *Ft* Gene, Promotes Transition to Flowering Downstream of Hd1 under Short-Day Conditions. *Plant and Cell Physiology*, **43**, 1096-1105. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcf156>
- [19] Zong, W., Ren, D., Huang, M., *et al.* (2021) Strong Photoperiod Sensitivity Is Controlled by Cooperation and Competition among Hd1, Ghd7 and Dth8 in Rice Heading. *New Phytologist*, **229**, 1635-1649. <https://doi.org/10.1111/nph.16946>
- [20] Doi, K., Izawa, T., Fuse, T., *et al.* (2004) Ehd1, a B-Type Response Regulator in Rice, Confers Short-Day Promotion of Flowering and Controls *Ft*-Like Gene Expression Independently of Hd1. *Genes & Development*, **18**, 926-936. <https://doi.org/10.1101/gad.1189604>
- [21] Matsubara, K., Yamanouchi, U., Nonoue, Y., *et al.* (2011) Ehd3, Encoding a Plant Homeodomain Finger-Containing Protein, Is a Critical Promoter of Rice Flowering. *The Plant Journal*, **66**, 603-612. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04517.x>
- [22] 孙宇琪, 卜庆云, 程云清, 等. 中国东北地区水稻抽穗期性状研究进展[J]. 土壤与作物, 2018, 7(2): 177-183.
- [23] 陈俊宇, 张振华, 庄杰云. 水稻株高 *qt1* 及其与产量性状和抽穗期关系的研究进展[J]. 福建稻麦科技, 2012, 30(1): 66-71.