

水稻抽穗期的光周期调控

范守山^{1,2}, 邹德堂¹

(1. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150090; 2. 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江 哈尔滨 150090)

摘要:水稻的抽穗期是决定品种地区与季节适应性的重要农艺性状。光周期是影响抽穗的主要外在因素。文章对已被克隆控制水稻抽穗期的 8 种基因 *SE5*、*Hdl*(*Se1*)、*Hd6*、*Hd3a*、*OsGI*、*Ehd1*[*EF(t)*]、*Ghd7* 和 *RID1*/*Ehd2*/*OsId1* 及其参与光周期信号调控网络的进展进行了综述。

关键词:水稻; 抽穗期; 光周期

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 1002-2767(2011)02-0012-04

在高等植物的生活周期中,从营养生长到生殖生长是一个重要的转折点。完成这一过程除了受内在因素的调控外,还受到外在条件的影响。外在条件主要包括光周期和温度。植物感受外界光温信号后,通过一系列信号传导和放大后最终引起营养生长向生殖生长的转变。Garner 等^[1]首次详细地描述了光周期现象。根据植物开花对光周期的反应不同,一般将植物分为 3 种主要类型:短日植物、长日植物和日中性植物^[2]。开花期在谷类作物中被称为抽穗期。水稻属于短日照植物,在短日照条件下抽穗期缩短,长日照条件下则延长。

水稻的驯化和培育迄今已有 8 000 ~ 10 000 a 的历史^[3]。水稻品种地理分布的广泛和产量的提高主要原因之一是其抽穗期的多样化^[4]。水稻品种的抽穗期主要由其感光性、感温性和基本营养生长性决定。选育弱感光或非感光型的品种一直以来就是育种的主要目标之一。对水稻抽穗期基因发掘和克隆方面的研究有助于阐明水稻抽穗期的遗传基础和指导育种工作。随着分子生物学和基因组学的发展,水稻抽穗期的分子遗传学取得了很大的进展。该文对控制水稻抽穗期的基因克隆及光周期信号调控网络的进展进行了综述。

1 水稻抽穗期基因克隆

基因克隆在作物育种上的应用研究工作已开

展起来,其用于水稻抽穗期克隆的基因有 8 种。

1.1 *SE5*

SE5 是 Izawa 等^[5]以感光性突变体 *se5* 为材料,应用候选基因克隆法首次克隆到的控制水稻抽穗期的基因。该突变体是经过 γ 射线处理粳稻品种 Norin8 获得,具有极早抽穗和非感光的特性。该基因与拟南芥的 *HYI* 基因同源,具有编码血红素加氧酶的功能,该酶与光敏色素生色团的生物合成有关。序列分析表明,该基因在水稻基因组中只有一个单拷贝,其开放阅读框编码 289 个氨基酸残基的蛋白。异位表达试验表明,该基因可以恢复 *se5* 突变体的感光性。因此认为,水稻的感光性与光敏色素生色团有关。

1.2 *Hdl*(*Se1*)

Yano 等^[6]利用图位克隆方法分离获得了 *Hdl* 基因。该基因包含 2 个外显子,编码 1 个具有 CCT (CONSTANS, CO-LIKE, TIMING OF CAB1) 结构域的 B-box 锌指蛋白。通过序列比较发现 *Hdl* 与拟南芥的 *CO* (CONSTANS) 基因同源,均编码 1 个含锌指结构域的转录因子。感光性功能不同的品种,其 *Hdl* 等位基因核苷酸序列存在差异,主要表现在序列长度、转录片段大小的不同以及基本氨基酸基序 (RRHQR) 的存在与否,这些变化均位于蛋白的锌指域。遗传转化分析表明 *Hdl* 可能具有双重功能:短日照条件下促进抽穗,长日照条件下则抑制抽穗。但拟南芥的 *CO* 在短日照条件下对开花没有影响,在长日照下促进开花^[7]。

1.3 *Hd6*

Takahashi 等^[8]用 Nipponbare 和 Kasalath 构建的高世代回交群体克隆了 *Hd6*。该基因编

收稿日期:2010-09-13

第一作者简介:范守山(1966-),男,山东省梁山市人,硕士,高级农艺师,从事水稻育种研究。E-mail: Bdhrice@163.com。

通讯作者:邹德堂(1965-),男,黑龙江省铁力市人,博士,教授,从事水稻育种研究。E-mail: 55190292@163.com。

码蛋白质激酶 CK2 的 α 亚基,与拟南芥和玉米的 CK2 α 基因高度同源。在长日照条件下 Kasalath 的等位基因 *Hd6* 延迟抽穗,而在 Nipponbare 中的等位基因基本不影响抽穗。Nipponbare 的该基因中包含了一个提前终止密码子 TAG,导致该基因功能丧失。遗传互补分析表明,Kasalath 的 CK2 α 基因延长了 Nipponbare 的抽穗期。

1.4 *Hd3a*

Kojima^[9]通过精细定位把 *Hd3a* 定位在约 20kb 的区域内,包含 4 个预测基因 *cds25*、*cds26*、*cds27* 和 *cds28*。其中,*cds25* 与拟南芥的成花基因 *FT* 的序列高度相似。在短日照下 *cds25* 的表达被强烈诱导,但在长日照条件下无表达,这与 *Hd3a* 在短日照下特异地促进抽穗是相一致的。与日本晴相比,在 *Hd3a* 的近等基因系中,*cds25* 被诱导表达的量多且早。*TFL1* 和 *FT* 均为拟南芥中控制花序组织形成的基因,*Hd3a* 与 *FT* 具有 70% 的一致性,与 *TFL1* 具有 50% 的一致性。*TFL1* 与 *FT* 具有序列相似性,但抑制花的转变。*Hd3a* 的过量表达使水稻早抽穗,*FT* 的过量表达使拟南芥早开花。这些暗示 *Hd3a* 与 *FT* 一样促进开花转变,序列和功能相似性暗示 *Hd3a* 是 *FT* 的一个直系同源物。

1.5 *OsGI*

Hayama 等^[10]采用差异显示技术分离得到拟南芥 *GI* 的直系同源基因 *OsGI*。在长日照与短日照条件下,*OsGI* 与 *GI* 的 mRNA 的表达呈现节律特性。过表达 *OsGI* 的转基因植株在短日照以及长日照条件下都延迟抽穗,RNAi 抑制表达 *OsGI* 的转基因植株在长日照条件下抽穗提早,短日照条件下延迟^[11]。

1.6 *Ehd1*(*Ef(t)*)

Doi 等^[12]用图位克隆法克隆了水稻抽穗期 QTL(*Ehd1*),该基因编码含 341 个氨基酸的 B 型 RR 蛋白,当植株中 Hdl 功能缺乏时,短日照条件下 *Ehd1* 被诱导表达,从而进一步诱导类似基因的表达而促进抽穗。与其它抽穗期相关基因不同的是,该基因在拟南芥中找不到同源基因。

1.7 *Ghd7*

Xue 等^[13]分离出了一个多效性基因,同时控制单穗粒数、株高和抽穗期。在长日照条件下,*Ghd7* 延迟抽穗期、增加株高和穗大小。该基因编码含 257 个氨基酸的 CCT 结构域蛋白,在 189~233 氨基酸处与拟南芥的 CO 蛋白、水稻的

Hd1 及其它植物的调控光周期开花、春化和生物节律性及光信号蛋白的 CCT 区存在高度同源。但 *Ghd7* 的 CCT 区域与水稻、小麦、大麦和拟南芥等其它含有 CCT 结构域的蛋白具有较大差异。另外,*Ghd7* 没有明显的 B-box 锌指结构,在 CCT 之外的区域与拟南芥的基因组序列也没有明显的相似性。*Ghd7* 存在 2 个重叠的核定位信号 KRKK 和 RKKR,是核蛋白。

1.8 *RID1/Ehd2/OsId1*

Wu 等^[14]、Matsubara 等^[15]和 Park 等^[16]分别克隆了水稻中与玉米 ID1 同源的基因 *RID1*、*Ehd2* 和 *OsId1*。*ID1* 编码一个 Cys-2/His-2 型的锌指蛋白,4 个锌指基序 C2H2、C2H2、C2HC 与 C2HC 形成 ID 结构域^[17]。这 3 个基因均编码 IDD 蛋白,通过上调下游基因 *Ehd1* 和 *Hd3a/RFT1* 的表达而促进抽穗。

2 光周期调控水稻抽穗期的路径

2.1 光感受器

植物光感受器包括光敏色素和隐花色素等。分子系统树分析表明被子植物光敏色素基因家族包括 4 个亚家族:*PHYA*、*PHYB*、*PHYC/F* 和 *PHYE*^[18]。拟南芥有 5 个植物光敏色素基因(从 *PHYA* 到 *PHYE*),而单子叶植物水稻仅有 *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC3* 个光敏色素基因^[19-21]。Takano 等^[22]对 *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC* 的单突变体以及双突变的研究表明水稻中光敏色素介导的光信号在短日照条件下促进抽穗,而长日照条件下延迟抽穗。其中 phyB 或 phyC 与 phyA 在感受到光周期信号后是通过不同的路径影响开花的。

2.2 水稻抽穗期的调控网络

经典的嫁接实验表明植物体内存在一种可转移的信号从“光诱导”的叶片运动到开花的分生组织中,这种现象促使人们去寻找普遍存在的开花素。近来的研究表明 *FT/Hd3a* 是一种可移动的开花信号即开花素^[23-24]。在水稻中有 13 个 *FTL*(*FT-like*)基因,其中 *RFT1* 位于水稻第 6 染色体,与 *Hd3a* 相距 11.5 kb;基因序列和时空表达模式与 *Hd3a* 相似;在 *Hd3a* 功能缺失时,*RFT1* 起到弥补的作用^[25]。这表明 *Hd3a* 和 *RFT1* 都是开花促进因子。*Hd3a* 位于 *Hd1*、*Ehd1* 和 *OsMADS50* 的下游^[6,12,26]。

Hayama 等^[11]发现短日照植物水稻中存在

一条光周期调控抽穗的主要途径 *OsGI-Hd1-Hd3a* 与拟南芥中的 *GI-CO-FT* 相类似。二者之间的区别在于长日照条件下 *CO* 上调 *FT* 的表达促进开花,而 *Hd1* 抑制 *Hd3a* 的表达延迟抽穗。同时 *Hd1* 在短日照条件下促进 *Hd3a* 的表达从而提早抽穗。Lee 等^[26] 发现与拟南芥 *SOC1* 同源的 *OsMADS50* 受到抑制后, *OsMADS1*、*OsMADS14*、*OsMADS15*、*OsMADS18* 以及 *Hd3a* 的表达下降,而 *OsGI* 和 *Hd1* 的表达不受影响。这表明该基因在水稻抽穗期路径中处于 *MADS-box* 类基因及 *Hd3a* 的上游, *OsGI* 的下游。 *Hd1* 与 *OsMADS50* 的上位性关系有待于进一步研究,但在拟南芥中 *SOC1* 受 *CO* 直接调控。在短日照条件下 *Ehd1* 的表达呈现节律特征与 *Hd1* 无关,促进 *FT* 类基因(*Hd3a* 和 *RFT1* 等)的表达,长日照条件下的表达量比较低^[12]。这说明在水稻中存在与 *Hd1* 无关的生物钟调控抽穗的路径: *OsGI-Ehd1-Hd3a/RFT1*。Kim 等^[27] 研究发现 *OsMADS51* 是一个开花促进因子,位于 *OsGI* 的下游, *Ehd1* 的上游。Xue 等^[13] 发现 *Ghd7* 的表达不影响生物钟基因(*OsLhy*、*OsPRR* 和 *OsGI*)表达;在长日照条件下的清晨 *Ghd7* 抑制 *Ehd1* 的表达峰值,但在短日照条件下的夜晚能略为促进 *Ehd1* 的表达;在长日照条件下 *Ghd7* 几乎完全抑制了 *Hd3a* 的表达,但在短日照条件下则不会影响 *Hd3a* 的表达; *Ghd7*、*Ehd1* 和 *Hd3a* 表达量的波动幅度大小呈现 *Ghd7* < *Ehd1* < *Hd3a* 的趋势。这表明 3 个基因在开花途径的

位置关系为 *Ghd7-Ehd1-Hd3a*。长日照条件下 *Hd1* 与其同源基因 *CO* 的功能类似,短日照植物水稻具有促进 *Hd3a* 表达的能力,但是 *Hd1* 的表达量高而 *Hd3a* 的表达量低。这可能是 *Ghd7* 通过 *Ghd7-Ehd1-Hd3a* 这一开花途径抑制了 *Hd3a* 表达。拟南芥中没有与 *Ehd1*、*OsMADS51* 和 *Ghd7* 同源的基因,因此 *OsGI-OsMADS51-Ehd1-Hd3a/RFT1* 和 *Ghd7-Ehd1-Hd3a* 可能是水稻特有的新途径。水稻中与玉米 *ID1* 同源的基因 *Ehd2*、*OsId1* 和 *RID1* 上调下游基因 *Ehd1* 和 *Hd3a/RFT1* 的表达而促进抽穗,都位于 *Hd1* 上游但是对其影响比较小^[14-16]。其中, *Ghd7* 的表达部分受 *RID1* 的调控。因此,水稻在感受光周期信号后,通过多条路径的调控,最终引起抽穗(见图 1)。

3 展望

通过对水稻抽穗期基因的克隆和功能分析,研究者发现了光周期信号调控抽穗的多条路径。但是光周期信号如何进入生物钟、开花素的转运机制以及受体的识别等有待进一步研究。对短日模式植物水稻与长日模式植物拟南芥开花基因的比较研究,将揭开高等植物开花的机理。同时深入研究水稻抽穗的分子机理将在品种改良及推广中发挥重要作用。

参考文献:

- [1] Garner W W, Allard H A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants[J]. J. Agric. Res., 1920, 18:553-606.
- [2] Thomas B, Vince-Prue B. Photoperiodism in Plants[M]. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1997.
- [3] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication[J]. Cell, 2006, 127:1309-1321.
- [4] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice[J]. Plant Mol. Biol., 1997, 35:25-34.
- [5] Izawa T, Oikawa T, Tokutomi S, et al. Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant)[J]. Plant J., 2000, 22:391-399.
- [6] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, et al. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS* [J]. Plant Cell, 2000, 12:2473-2483.
- [7] Putterill J, Robbison F, Lee K, et al. The *CONSTANS* gene of Arabidopsis promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factor[J]. Cell, 1995, 80:847-857.
- [8] Takahashi Y, Shomura A, Sasaki T, et al. *Hd6*, a rice quan-

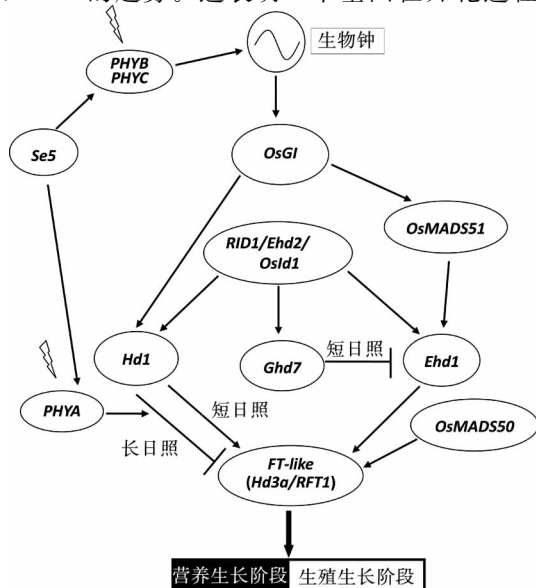


图1 水稻抽穗期调控网络

- titative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, 98: 7922-7927.
- [9] Kojima S, Takahashi Y, Kobayashi Y, et al. *Hd3a*, a rice ortholog of the Arabidopsis *FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2002, 43: 1096-1105.
- [10] Hayama R, Izawa T, Shimamoto K. Isolation of rice genes possibly involved in the photoperiodic control of flowering by a differential display method[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2002, 43: 494-504.
- [11] Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, et al. Adaptation of photoperiodic control of pathways produces short-day flowering in rice[J]. *Nature*, 2003, 422: 719-722.
- [12] Doi K, Izawa T, Fuse T, et al. *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1*[J]. *Genes Dev.*, 2004, 18: 926-936.
- [13] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767.
- [14] Wu C Y, You C J, Li C S, et al. *RID1*, encoding a Cys2/His2-type zinc finger transcription factor, acts as a master switch from vegetative to floral development in rice[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2008, 105: 12915-12920.
- [15] Matsubara K, Yamanouchi U, Wang Z X, et al. *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148: 1425-1435.
- [16] Park S J, Kim S L, Lee S, et al. Rice *Indeterminate1* (*OsId1*) is necessary for the expression of *Ehd1* (*Early heading date 1*) regardless of photoperiod[J]. *Plant J.*, 2008, 56: 1018-1029.
- [17] Colasanti J, Tremblay R, Wong A Y M, et al. The maize *INDETERMINATE1* flowering time regulator defines a highly conserved zinc finger protein family in higher plants[J]. *BMC Genomics*, 2006, 7: 158.
- [18] Alba R, Kelmenson P M, Cordonnier-Pratt M M. The phytochrome gene family in tomato and the rapid differential evolution of this family in angiosperms[J]. *Mol. Biol. Evol.*, 2000, 17: 362-373.
- [19] Kay S A, Keith B, Shinozaki K, et al. The sequence of the rice phytochrome gene[J]. *Nucleic Acids Res.*, 1989, 17: 2865-2866.
- [20] Dehesh K, Tepperman J, Christensen A H, et al. phyB is evolutionarily conserved and constitutively expressed in rice seedling shoots[J]. *Mol. Gen. Genet.*, 1991, 225: 305-313.
- [21] Tahir M, Kanegae H, Takano M. *Phytochrome C* (*PHYC*) gene in rice: Isolation and characterization of a complete coding sequence[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118: 1535.
- [22] Takano M, Inagaki N, Xie X Z, et al. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17: 3311-3325.
- [23] Corbesier L, Vincent C, Jang S, et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis[J]. *Science*, 2007, 316: 1030-1033.
- [24] Tamaki S, Matsuo S, Wong H L, et al. Hd3a protein is mobile flowering signal in rice[J]. *Science*, 2007, 316: 1033-1036.
- [25] Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice[J]. *Development*, 2008, 135: 767-774.
- [26] Lee S, Kim J, Han J J, et al. Functional analyses of the flowering time gene *OsMADS50*, the putative SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1/AGAMOUS-LIKE 20 (*SOC1/AGL20*) ortholog in rice[J]. *Plant J.*, 2004, 38: 754-764.
- [27] Kim S L, Lee S Y, Kim H J, et al. *OsMADS51* is a short-day flowering promoter that functions upstream of *Ehd1*, *OsMADS14* and *Hd3a*[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145: 1484-1494.

The Photoperiod Regulation of Rice Heading Period

FAN Shou-shan^{1,2}, ZOU De-tang¹

(1. Agronomy College of Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030;
2. Crop Research and Breeding Center of Heilongjiang Land Reclamation General Bureau, Harbin, Heilongjiang 150090)

Abstract: Heading period is an important agronomic trait, which is responsible for the regional and seasonal adaptation of rice varieties. Among environmental factors, the photoperiod is a key regulator of heading period. In this review, it focused on recent advances in the isolation of eight genes, which was *SE5*, *Hdl* (*Sel*), *Hd6*, *Hd3a*, *OsGI*, *Ehd1* (*EF(t)*), *Ghd7*, *RID1*/*Ehd2*/*OsId1*, involved in heading period control and regulatory network of photoperiodic control in rice.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); heading period; photoperiod