

# 水稻株型结构相关基因遗传研究进展

郭震华

(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:**为加强水稻分子育种研究并提高其产量,综述了水稻株型结构即株高、分蘖数、分蘖角度和穗部性状相关基因的研究进展,并通过基因工程方法对株型育种工作进行了展望。

**关键词:**水稻;株型;基因;育种

**中图分类号:**S511

**文献标识码:**A

**文章编号:**1002-2767(2013)11-0127-04

20世纪50年代,日本学者角田重三郎首次提出株型概念<sup>[1]</sup>,继而,澳大利亚学者 Donald C M 于1968年提出作物“理想株型”概念<sup>[2]</sup>。随后,关于理想株型育种开展了大量的研究工作。作为世界上最主要的粮食作物之一,水稻对粮食安全起着至关重要的作用。各国学者就水稻株型育种也进行了深入的研究和探讨,并获得了大量的研究成果。伴随着现代分子生物技术的快速发展,分子标记技术也越来越多地被应用到水稻株型育种的相关研究中。目前已获得部分调控水稻株型结构的相关基因,研究其结构及功能,对指导水稻分子育种及提高水稻产量起到重要的推动作用。

## 1 水稻株高性状相关基因

株高作为水稻株型改良中的一项重要性状,与生物产量呈线性相关。株高过高,生物产量高,植株易倒伏、易染病,从而导致作物经济产量降低。而矮秆、半矮秆品种株高较低,植株抗倒伏,同时对病原菌侵袭的抵抗能力增强,秸秆的生物学产量降低,作物籽粒产量提高。

随着现代分子生物技术发展以及水稻矮秆突变体的不断获得和研究,关于水稻株高调控基因的报道也越来越多。而绝大多数都主要与赤霉素(GA)的遗传和调控有关。赤霉素作为四环双萜植物激素,主要影响植株茎的伸长。玉米的 *Dwarf8(D8)*、大麦的 *Slender1(SLN1)*、小麦的 *Reduced height1(RHT1)*,以及拟南芥的 *GA in-*

*sensitive(GAI)*和 *repressor of gal-3(RGA)* 基因均为 GA 生物合成途径中的一个负调控因子<sup>[4-7]</sup>。水稻中矮秆隐性突变体 *semidwar(SD1)* 基因中 *SD1* 编码的 *GA 20-oxidase*,是 GA 生物合成途径中的一种重要的限速酶<sup>[8]</sup>。迄今为止在水稻中共发现 4 个 *GA 20-oxidase* 基因,分别为 *OsGA20ox1*、*OsGA20ox2*、*OsGA20ox3* 和 *OsGA20ox4*,这 4 个基因在繁殖器官中都表达,而只有 *OsGA20ox2* 和 *OsGA20ox4* 在营养器官中表达<sup>[9]</sup>。水稻矮秆突变体 *Slender1 rice1(SLR1)* 基因为隐性基因,对组成型的 GA 敏感<sup>[10]</sup>。研究发现,水稻中有 2 个对 GA 不敏感矮秆突变基因 *GID1* 和 *GID2*。其中 *GID1* 作为 GA 的接收器,通过与 GA 结合促进 *GID1* 与 *SLR1* 相互作用,从而使 *SLR1* 退化。而 *GID2* 则作为一个正向调控因子诱导 *SLR1* 退化<sup>[11-12]</sup>。在 GA 合成途径中,*OsGA20ox1* 编码的 *GA2-oxidase* 是 GA 的分解酶,通过对 *OsGA20ox1* 基因的过表达减少 GA 含量,从而达到降低株高的目的<sup>[13]</sup>。而 *GA3-oxidase* 作为 GA 生物合成途径最后一步的酶,基因 *OsGA3ox1* 和 *OsGA3ox2* 分别在繁殖器官和营养器官中特异表达<sup>[14]</sup>。

## 2 水稻分蘖性状相关基因

水稻分蘖的多少直接影响着水稻产量的高低。研究水稻分蘖主要从分蘖数和分蘖角 2 方面展开。

2003 年 Nature 杂志上报道了 1 个控制分蘖数量的基因 *MOC1*,该基因是在水稻单秆突变体 *moc1* 中通过图位克隆的方法分离得到的<sup>[15]</sup>。*MOC1* 为隐性基因,其突变体丧失分蘖能力,仅有 1 个主茎。*MOC1* 基因编码植物所特有的 *GRAS* 基因转录因子家族,是 1 个正向调控因子,控制着

收稿日期:2013-08-22

基金项目:国家水稻产业体系资助项目(CARS-01-14)

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。E-mail:sds1gzh@163.com。

水稻腋芽分生和分蘖的形成,同时能够促进分蘖芽的生长。另一个控制水稻分蘖的基因 *OsTB1*, 是1个负向调控因子,在水稻腋芽处表达,该基因如过量表达,则水稻分蘖数明显减少,水稻 *fine culm1(fc1)* 突变体表现出类似现象。该突变体缺失 *OsTB1* 基因,表现为分蘖数显著增加<sup>[16]</sup>。

另一方面,在水稻株型育种研究中,水稻分蘖角度是否适中直接影响着水稻种植群体的合理性。目前研究比较深入的是 *LA1* 基因,该基因是自水稻散生突变体 *lazy1* 第1个图位克隆得到的控制水稻分蘖角度的基因。研究表明,*LA1* 作为负调控因子,通过编码包含1个跨膜结构域和1个载体结构域的蛋白质,负向调控植物生长素极性运输。*LA1* 基因通常在胚芽鞘部位表达水平最高,在根中有微量的表达,表现为重力敏感型表达。*LA1* 的功能丧失性突变体极性运输增强,改变内源生长激素在芽中的分布,从而使得水稻分蘖夹角增大,表明 *LA1* 蛋白与重力性呈负相关<sup>[17-19]</sup>。此外,有研究表明水稻基因 *OsLIC* 通过编码结构蛋白来负向调控水稻分蘖的叶夹角,抑制 *OsLIC* 的表达,叶和分蘖的夹角显著增大<sup>[20]</sup>。*Tiller Angle Controlling (TAC1)* 和 *PROSTRATE GROWTH1 (PROG1)* 是两个比较重要的控制水稻分蘖角度的基因。*TAC1* 基因是通过图位克隆得到的,位于水稻第9染色体,由于其第4内含子上3'位点的1处碱基发生置换,使得基因发生突变,表现出功能差异,研究表明,*TAC1* 基因正向调控水稻分蘖角度的大小<sup>[21]</sup>。*PROG* 是控制野生稻匍匐生长习性的基因,该基因主要在腋芽的分生组织处表达<sup>[22]</sup>。

### 3 水稻穗部性状相关基因

水稻穗部性状是水稻重要的形态特征之一,穗部性状影响着水稻的群体结构及产量。穗部性状主要包括穗型、穗长、穗弯曲度、每穗粒数、着粒密度、枝梗数与形态等,而研究穗部性状主要是从穗型分类、穗部结构与产量和品质的关系以及通过分子生物学手段对穗型相关基因的分离和克隆及功能等方面逐步展开的。

在穗型基因的研究中,主要从散穗基因和直立穗基因两方面进行的。目前只有4个基因位点被发现,分别是隐性基因 *Spr1*,显性基因 *Spr2*、*Spr3(t)* 和 *Spr4(t)*,这些基因目前还没有被分离

和克隆<sup>[23-26]</sup>。在粳稻品种(Hwacheong)突变体中通过图位克隆方法得到了 *DEP3* 基因,其位于水稻第6染色体上,是一对单隐性基因。*DEP3* 基因在突变体中由于片段缺失导致突变体全生育期表现为直立穗型,但对其它性状没有影响<sup>[27]</sup>。另一个隐性突变基因 *EP3* 同样为直立穗型控制基因,位于水稻第2染色体上,含有该基因的突变体表现为穗轴粗度和小维管束的数量都有明显增加,从而导致穗型直立。同时,突变体中的一次枝梗数和籽粒数增加,也导致产量明显增加<sup>[28]</sup>。而 *qPE9-1* 则是一个位于水稻第9染色体上的控制水稻直立穗表型的主效 QTL,该基因导致穗下垂,而 *qPE9-1* 作为功能丧失性突变则引起穗直立,且对穗长、粒长和粒重等性状也有一定的调控作用<sup>[29]</sup>。

此外,水稻穗部性状与产量的基因也相继被分离和克隆出来。*DEP1* 作为控制水稻密穗直立及每穗粒数的多效基因,位于第9染色体上。该基因编码的蛋白质,与磷脂酰乙醇胺结合蛋白有类似功能域<sup>[30]</sup>。经过突变,*DEP1* 能够促进细胞分裂,从而达到矮化植株高度、增加稻穗、枝梗数和每穗籽粒数。而在水稻第7染色体上发现的 *Ghd7* 基因,是第1个克隆得到的一因多效的基因,该基因不但控制水稻株高性状,同时还控制水稻抽穗期和每穗粒数等性状<sup>[31]</sup>。同时,一些粒形相关基因也被发现克隆,如 *GS3*、*GW2*、*GW5* 等<sup>[32-34]</sup>。另有关于水稻穗部枝梗着生密度突变体及其相关基因的研究报道,如水稻枝梗无小穗突变体 *Branched floretless (bfl1)*,含有 *BFL1* 基因,*bfl1* 突变体的穗部枝梗不伸展,不产生小花,只长出下一级枝梗,而 *BFL1* 基因位于第7染色体,控制水稻的花分生组织的发育<sup>[35]</sup>。有关研究还报道过水稻簇生穗突变体 *Clustered spikelets (Cl)* 及相关基因 *Cl*<sup>[36]</sup>,水稻稀穗突变体 *Lax panicle (lax)* 及相关基因 *LAX*<sup>[37]</sup>,水稻小穗分化调控基因突变体 *Frizzy panicle (fzp)* 以及其基因 *FZP*。*FZP* 基因作为一个转录因子,能够转录激活一个类似乙烯应答 *ERF* 的结构域,从而阻止腋芽分生组织形成,决定水稻小穗的发育<sup>[38]</sup>。

### 4 结论

株型结构对水稻产量有着重要的影响。水稻

高产株型模式主要有 5 种:Khush 博士的“少蘖、大穗模式”<sup>[3]</sup>,杨守仁等的“理想株型”及“直立穗型”<sup>[39]</sup>,袁隆平院士的“超高产杂交稻的理想株型”模式<sup>[40]</sup>,黄耀祥院士的“半矮秆丛生早长超高产株型模式”<sup>[41]</sup>以及周开达的“重穗型”模式<sup>[42]</sup>。

目前水稻株型的各个性状,从株高、分蘖、穗长、穗重、一次枝梗、二次枝梗、穗粒数和粒重等方面都有着相关的研究报道。随着越来越多的水稻株型结构相关基因被标记定位和克隆,水稻株型的理论研究也越来越深入,也为育种工作提供更直接的理论指导和技术支持。控制植物性状的基因分为主效基因和微效多基因,大部分性状属于数量性状,受到多个基因和外界环境条件共同调节。所以,改良某个主效基因很难改变植株性状。就株型结构相关性状受 1 个或多个基因共同调控,是一个复杂的基因调控网络。育种时,通过有利基因不断地聚合或累加,同时综合其它性状的表现,改善株型,提高作物产量。

另外,突变体是基因研究中的重要材料,通过自然变异和物理化学等方法诱变,获得水稻株型相关性状的突变体,为水稻株型结构的遗传、分子机理以及育种工作研究提供了基础。如从高氮吸收和利用率的植物材料中分离克隆氮代谢相关基因,从灌浆效率高的植物材料中分离相关基因。因此,加强种质资源的搜集整理工作,建立丰富的种质资源库,从中筛选产量高的突变材料,研究其株型结构与产量间的关系,从而能够更快更准确地分离出相关目标基因。

#### 参考文献:

- [1] 角田重三郎. 形态と机能からみた多收性品种[J]. 稻の形态と机能, 1960(1):170-228.
- [2] Donald C M. The breeding of crop ideotypes[J]. Euphytica, 1968, 17: 385-403.
- [3] Khush G S. Modern varieties-their real contribution to food supply and equity[J]. Geo Journal, 1995, 35(3):275-284.
- [4] Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. Nature, 1999, 400:256-261.
- [5] Peng J, Carol P, Richards D E, et al. The ArabidopsisGA1 gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses[J]. Genes Dev, 1997, 11:3194-3205.
- [6] Silverstone A L, Ciampaglio C N, and Sun T. The Arabidopsis RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway[J]. Plant Cell, 1998, 10:155-169.
- [7] Chandler P M, Marion-Poll A, Ellis M, et al. Mutants at the *Slender1 locus* of barley cv. Himalaya. Molecular and physiological characterization [J]. Plant Physiol, 2002, 129: 181-190.
- [8] Spielmeier W, Ellis M H, Chandler P M. *Semidwarf1 (sd-1)*, ‘green revolution’ rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002, 99: 9043-9048.
- [9] Hedden P, Kamiya Y. Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1997, 48:431-460.
- [10] Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, et al. Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* gene, an ortholog of the height-regulating gene *GA1/RGA/RHT/D8* [J]. Plant Cell, 2001, 13:999-1010.
- [11] Gomi K, Sasaki A, Itoh H, et al. *GID2*, an F-box subunit of the *SCF E3* complex, specifically interacts with phosphorylated *SLR1* protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of *SLR1* in rice[J]. Plant J. , 2004, 37: 626-34.
- [12] Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. *Gibberellin insensitivedwarf1* encodes a soluble receptor for gibberellin[J]. Nature, 2005, 437:693-98.
- [13] Sakamoto T, Kobayashi M, Itoh H, et al. Expression of a gibberellin 2-oxidase gene around the shoot apex is related to phase transition in rice[J]. Plant Physiol, 2001, 125: 1508-1516.
- [14] Sakamoto T, Morinaka Y, Ishiyama K, et al. Genetic manipulation of gibberellin metabolism in transgenic rice[J]. Nat Biotechnol, 2003, 21:909-913.
- [15] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice[J]. Nature, 2003, 422:618-621.
- [16] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, et al. The *OsTB1* gene negatively regulates lateral branching in rice[J]. Plant, 2003, 33:513-520.
- [17] Li Peijin, Zeng Dali, Liu Xinfang, et al. Mapping and characterization of a tiller-spreading mutant *lazy-2* in rice[J]. Kexue Tongbao :Chinese Science Bullence, 2003, 48(21): 2271-2274.
- [18] Li Peijin, Wang Yonghong, Qian Qian, et al. *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport[J]. Cell Research, 2007, 17:402-410.
- [19] Yoshihara T, Iino M. Identification of the gravitropism-related rice gene *LAZY1* and elucidation of *LAZY1* dependent and independent gravity signaling pathways[J]. Plant Cell Physiol, 2007, 48(5):678-688.
- [20] Wang Lei, Xu Yunyuan, Zhang Cui, et al. *OsLIC*, a novel CCCH-type zinc finger protein with transcription activation, mediates rice architecture via brassinosteroids signa-

- ling[J]. PLOS ONE, 2008, 3(10):3521-3533.
- [21] Yu Baisheng, Lin Zhongwei, Li Haixia, et al. *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice[J]. The Plant Journal, 2007, 52(5):891-898.
- [22] Tan Lubin, Li Xianran, Liu Fengxia, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication[J]. Nature Genetics, 2008, 40(11):1360-1364.
- [23] Kinoshita T, Takamura I. Linkage studies by the use of backcross data in rice[J]. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ, 1986, 61:445-455.
- [24] Mitra S K, Ganguli P M. Some observations on the characters of wild rice hybrids[J]. Ind. J. Agr. Sci., 1932, 2:271-279.
- [25] Biguchim, Sano Y. A gene complex for seed shattering and panicle spreading found in common wild rices[J]. Rice Genet News, 1990, 7:105-107.
- [26] Sanchez C, Khush G S. A new gene for spreading panicle in rice[J]. Rice Genet News, 1997, 14:47.
- [27] Qiao Yongli, Piao Rihua, Shi Jinxia, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of dense and erect panicle 3, *DEP3*, which confers high grain yield in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122:1439-1449.
- [28] Piao Rihua, Jiang Wenzhu, Ham Tae-Ho, et al. Map-based cloning of the *ERECT PANICLE 3* gene in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(8):1497-1506.
- [29] Zhou Yong, Zhu Jinyuan, Li Zhengyi, et al. Deletion in a quantitative trait gene *qPE9-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication[J]. Genetics, 2009, 183(1):315-324.
- [30] Huang Xianzhong, Qian Qian, Liu Zhengbin, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. Nature Genetics, 2009, 41(4):494-497.
- [31] Xue Weiya, Xing Yongzhong, Weng Xiaoyu, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. Nature Genetics, 2008, 40:761-767.
- [32] Song Xianjun, Huang Wei, Shi Min, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. Nature Genetics, 2007, 39:623-630.
- [33] Fan Chuchuan, Xing Yongzhong, Mao Hailiang, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. Theor Appl Genet, 2006, 112:1164-1171.
- [34] Weng Jianfeng, Gu Suhai, Wan Xiangyuan, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. Cell Research, 2008, 18(12):1199-1209.
- [35] Zhu Qiaohao, Hoque M S, Dennis E S, et al. *Ds* tagging of *BRANCHED FLORETLESS1 (BFL1)* that mediates the transition from spikelet to floret meristem in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. BMC Plant Biology, 2003, 3:6.
- [36] 郑雷英, 朱旭东, 钱前, 等. 水稻穗部突变体 *Cl* 的形态和定位分析[J]. 科学通报, 2003, 48(3):264-267.
- [37] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, et al. *LAX* and *SPA*: Major regulators of shoot branching in rice[J]. PNAS, 2003, 100(20):11765-11770.
- [38] Komatsu M, Chujo A, Nagato Y, et al. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets[J]. Development, 2003, 130:3841-3850.
- [39] 陈温福, 徐正进, 张文忠, 等. 水稻新株型创造与超高产育种[J]. 作物学报, 2001, 27(5):665-672.
- [40] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种[J]. 杂交水稻, 1997, 12(6):1-6.
- [41] 黄耀祥. 水稻丛化育种[J]. 广东农业科学, 1983(1):1-5.
- [42] 周开达, 马玉清, 刘太清, 等. 杂交水稻亚种间重穗型组合的选育——杂交水稻超高产育种的理论与实践[J]. 四川农业大学学报, 1995, 13(4):403-407.

## Research Progress of Relevant Genetics of Rice Plant Type Structure

GUO Zhen-hua

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

**Abstract:** In order to strengthen the molecular breeding research of rice and improve rice yield, plant type structure including plant height, tiller number, tiller angle and spike characters was reviewed. The research progress of relevant genetics of rice plant type structure was summarized, and plant type breeding was prospected through genetic engineering.

**Key words:** rice; plant type; gene; breeding