

Research Progress in Heading Date Genes of Rice

Chaofeng Zong

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang
Email: 616069035@qq.com

Received: Sep. 3rd, 2019; accepted: Sep. 16th, 2019; published: Sep. 23rd, 2019

Abstract

Heading date is one of the important agronomic traits of rice, which determines the area and time when rice is suitable for planting. In recent years, with the rapid development of rice genomics and molecular genetics, the gene/QTL mapping, cloning and molecular mechanism of rice heading stage have made great progress. This paper reviews the research progress of the aspects of QTL mapping, interaction and heading stage gene regulation network in rice heading stage.

Keywords

Rice, Heading Date, QTL

水稻抽穗期基因研究进展

宗超峰

浙江师范大学, 化学与生命科学, 浙江 金华
Email: 616069035@qq.com

收稿日期: 2019年9月3日; 录用日期: 2019年9月16日; 发布日期: 2019年9月23日

摘要

抽穗期是水稻重要的农艺性状之一, 它决定着水稻适宜种植的地区和时间。近年来, 随着水稻基因组学和分子遗传学的快速发展, 水稻抽穗期基因/QTL定位、克隆及其分子机理取得较大进展。本文对水稻抽穗期QTL定位及抽穗期基因调控网络等方面的研究进行综述。

关键词

水稻, 抽穗期, QTL

Copyright © 2019 by author(s) and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

1. 引言

水稻作为中国最主要的粮食作物之一，因此选育早熟高产的水稻品种一直是水稻育种专家的目标。抽穗期是水稻重要农艺性状之一，它既决定了水稻生育期的长短，还决定了水稻品种对不同地区和季节的适应性[1]，所以研究抽穗期对育种实践具有重要的意义。

抽穗期并不等于生育期，水稻生育期是指水稻从播种到谷粒成熟的过程。水稻抽穗期有两种解释：一是指从水稻从播种到刚开始抽穗的时间；二是指水稻从始穗到齐穗的时间。本综述讲的抽穗期是第一层含义，主要涉及了水稻抽穗期相关的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位及抽穗期基因调控网络。并对水稻抽穗期基因的研究的前景和可能遇到的困难进行预测，希望对抽穗期基因及其调控网络的研究提供参考。

2. 水稻抽穗期 QTL 定位

近年来国内外学者利用不同定位群体，定位到了许多与水稻抽穗期相关的 QTL，根据 GRAMENE 网站(<http://www.gramene.org/qtl>)最新公布的数据，目前与水稻抽穗期相关 QTL 总计有 618 个，水稻 12 条染色体中都有分布，其中 3 号染色体上定位的 QTL 最多，7 号染色体次之，10 号染色体上最少(表 1)。

Table 1. Distribution of QTLs related to rice heading date on chromosome

表 1. 水稻抽穗期相关 QTL 在染色体上的分布

染色体	1	2	3	4	5	6	7	9	10	11	12
QTL 数量	73	48	102	33	32	48	83	48	22	36	31

20 世纪 90 年代以来，随着分子标记的快速发展，人们开始通过分析水稻抽穗期相关 QTL 来阐明水稻开花时间相关基因的数量及作用。20 世纪 90 年代以来，随着分子标记的快速发展，人们开始通过分析水稻抽穗期相关 QTL 来说明水稻开花时间相关基因的数量和作用，Yano [2]等利用日本晴/Kasalath 杂交 F₂ 群体鉴定到 5 个抽穗期 QTLs (*HD1*~*HD5*)，Lin [3]等利用其衍生的高级回交群体 BC₁F₅ 鉴定到 3 个抽穗期 QTLs (*HD7*、*HD8* 和 *HD11*)。通过标记辅助育种(MAS)技术开发的近等基因系(NILs)为水稻抽穗期的遗传分析提供了有利条件。例如，QTL 的近等基因系(QTL-NILs)可以用来研究上位性相互作用。Lin [4]等通过这种方法不仅证实了 *HD1* 和 *HD3* 之间的上位性，还发现 Kasalath 的 *HD3* 等位基因不影响光周期敏感性，但增强了光周期敏感性。在对晚期后代的分析中，发现 *HD2* 和 *HD6* 之间存在显著的上位性相互作用。

3. 水稻抽穗期分子调控网络研究

开花(或者水稻抽穗)是从营养生长过渡到生殖生长的重要阶段，适宜的开花时间不仅对作物的繁殖很重要，还会影响作物的品质和产量[5]。开花过程又受到环境和内部因素共同调控，包括光周期、温度和植物激素水平[6] [7]。总结前人研究，水稻抽穗主要有两条调控途径(图 1) [8]，一条是 *Hd1* 依赖性途径；另一条是 *Ehd1* 依赖性途径。这两条途径在短日照条件下有功能冗余，但在长日照条件下存在拮抗作用[9]。

Hd1 是拟南芥 *CONSTANS* (*CO*)的水稻同源基因，受 *OsGI* 调控，在短日照条件下通过激活 *Hd3a* 基因

的表达来促进开花，在长日照条件下抑制 *Hd3a* 基因的表达延迟开花。*Ehd1* 编码一个 B 型响应调节因子，在水稻中高度保守。*Ehd1* 可以通过激活 *Hd3a* 和 *RFT1* 基因的表达来促进开花。*Ehd1* 的表达受到许多调节因子控制，其中正调节因子包括 *Ehd2* [10]、*Ehd3*、*Ehd4*、*OsMADS50* 和 *OsMADS51*，负调控因子包括 *Ghd7*、*Ghd8*、*OsCOL4* 和 *OsLFL1* [11]，因此 *Ehd1* 作为多种信号传导调控的关键汇聚点。从 *Hd1* 和 *Ehd1* 收集开花信号，并将其转导至成花基因 *Hd3a* 和 *RFT1*，分别在长、短日照条件下促进水稻开花[12] [13]。

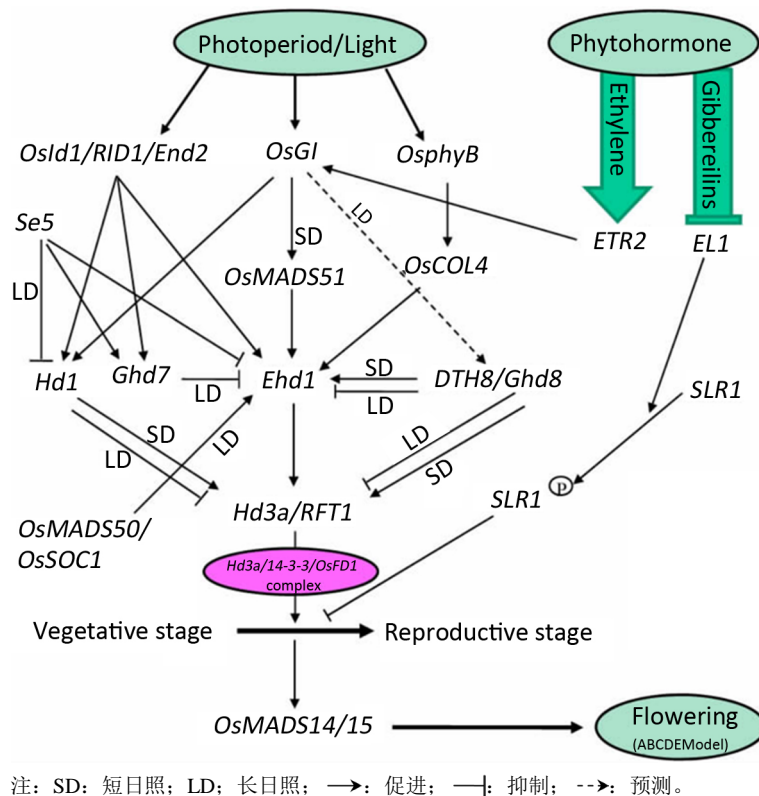


Figure 1. Gene regulation network for rice heading stage

图 1. 水稻抽穗期基因调控网络

4. 展望

一般来说，水稻生育期越长，水稻产量也会更高，但这并不意味着延迟抽穗与产量呈正相关。恰恰相反，选育稳定早熟高产的水稻品种，一直是水稻育种专家的目标。近年来，随着国内外学者对水稻抽穗期研究不断深入，已经成功克隆了许多抽穗期基因，并初步揭示了水稻开花的调控途径，但其潜在的分子机制，尤其是这些抽穗期基因之间的上下位相互作用，仍然尚未得到很好的解释。因此加快对水稻抽穗期基因研究，有利于培育稳定早熟高产水稻，并对揭示植物开花分子机理具有重大意义。

参考文献

- [1] 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.
- [2] Yano, M., Harushima, Y., Nagamura, Y., et al. (1997) Identification of Quantitative Trait Loci Controlling Heading Date in Rice Using a High-Density Linkage Map. *Theoretical and Applied Genetics*, **95**, 1025-1032. <https://doi.org/10.1007/s001220050658>
- [3] Lin, S.Y., Sasaki, T. and Yano, M. (1998) Mapping Quantitative Trait Loci Controlling Seed Dormancy and Heading Date in Rice, *Oryza sativa* L. Using Backcross Inbred Lines. *Theoretical and Applied Genetics*, **96**, 997-1003.

<https://doi.org/10.1007/s001220050831>

- [4] Lin, H.X., Yamamoto, T., Sasaki, T., *et al.* (2000) Characterization and Detection of Epistatic Interactions of 3 QTLs, Hd1, Hd2, and Hd3, Controlling Heading Date in Rice Using Nearly Isogenic Lines. *Theoretical and Applied Genetics*, **101**, 1021-1028. <https://doi.org/10.1007/s001220051576>
- [5] Simpson, G.G. and Caroline, D. (2002) Arabidopsis, the Rosetta Stone of Flowering Time? *Science*, **296**, 285-289. <https://doi.org/10.1126/science.296.5566.285>
- [6] Andr, S.F. and Coupland, G. (2012) The Genetic Basis of Flowering Responses to Seasonal Cues. *Nature Reviews Genetics*, **13**, 627-639. <https://doi.org/10.1038/nrg3291>
- [7] Yasushi, K. and Detlef, W. (2007) Move On Up, It's Time for Change—Mobile Signals Controlling Photoperiod-Dependent Flowering. *Genes & Development*, **21**, 2371-2384. <https://doi.org/10.1101/gad.1589007>
- [8] Hu, S.-K., Su, Y., Ye, W.-J., *et al.* (2012) Advances in Genetic Analysis and Molecular Regulation Mechanism of Heading Date in Rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Journal of Rice Science*, **26**, 373-382.
- [9] Izawa, T. (2007) Adaptation of Flowering-Time by Natural and Artificial Selection in Arabidopsis and Rice. *Journal of Experimental Botany*, **58**, 3091-3097. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm159>
- [10] Matsubara, K., Yamanouchi, U., Wang, Z.X., *et al.* (2008) Ehd2, a Rice Ortholog of the Maize *INDETERMINATE1* Gene, Promotes Flowering by Up-Regulating *Ehd1*. *Plant Physiology*, **148**, 1425-1435. <https://doi.org/10.1104/pp.108.125542>
- [11] Chen, J., Li, X., Cheng, C., *et al.* (2014) Characterization of Epistatic Interaction of QTLs LH8 and EH3 Controlling Heading Date in Rice. *Scientific Reports*, **4**, Article No. 4263. <https://doi.org/10.1038/srep04263>
- [12] Komiya, R. and Yokoi, S.K. (2009) A Gene Network for Long-Day Flowering Activates *RFT1* Encoding a Mobile Flowering Signal in Rice. *Development*, **136**, 3443-3450. <https://doi.org/10.1242/dev.040170>
- [13] Reina, K., Akiko, I., Shojiro, T., *et al.* (2008) *Hd3a* and *RFT1* Are Essential for Flowering in Rice. *Development*, **135**, 767-774. <https://doi.org/10.1242/dev.008631>