

水稻开花期调控分子机理研究进展

徐 铨^{1,2}, 奥本裕¹, 王晓雪²

(¹京都大学农学研究科育种学研究室, 京都 606-8502;

²沈阳农业大学水稻研究所/教育部和辽宁省北方粳稻遗传育种重点实验室/农业部东北水稻生物学与遗传育种重点实验室, 沈阳 110866)

摘要: 水稻准确地感知外部环境信号, 通过内部复杂的基因网络做出反应, 在一年中最适合的时候开花繁殖。与长日促进长日模式植物拟南芥开花相反, 短日促进短日模式植物水稻开花。通过对水稻和拟南芥的开花期调控机理的对比分析, 发现水稻和拟南芥有着一些相对保守的开花期控制基因, 其调控机理也是相似的。另外, 水稻也有一些独特的开花期控制基因和开花途径。本文着重从光周期对水稻开花期的调控途径和作用机理角度进行了阐述, 并对水稻开花期的自然变异与其育种应用、生物钟关联基因、光中断现象和临界日长现象以及开花期与产量的关系进行了总结。

关键词: 水稻; 开花期; 成花素; 开花期调节; 生物钟

Research Progress on Regulatory Molecular Mechanisms of Flowering Time in Rice

XU Quan^{1,2}, Okumoto Yutaka¹, WANG Xiao-xue²

(¹ Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502;

² Rice Research Institute, Shenyang Agriculture University/Key Laboratory of Northeast Rice Biology and Breeding, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Northern Japonica Super Rice Breeding, Ministry of Education, Shenyang 110866)

Abstract: In order to bloom at the most appropriate time of a year, plants perceive the environment signals and response with an endogenous complex molecular network. Contrary to *Arabidopsis*, the model long-day plant, the flowering time of rice, the model short-day plant, is promoted under short-day conditions. Extensive studies on the molecular mechanisms of flowering time in rice and *Arabidopsis* reveal that several flowering time related genes are highly conserved between rice and *Arabidopsis*. Rice also has unique genes which are involved in response to photoperiod. In the paper, we have reviewed the recent understanding of flowering time in rice including the molecular pathways response to photoperiod, natural variation of rice flowering time, the application of flowering time genes, circadian related gene in rice, phenomenon of night break and critical day length response, and the relationship between flowering time and yield.

Key words: rice; flowering time; florigen; regulation of the flowering time; circadian clock

开花期是植物从营养生长转向生殖生长的重要过程, 是由植物内部的基因网络和外部的环境因素共同决定的。为了达到最大的生殖生长量, 植物通过感知随着季节变化的光周期和温度等环境因素决定在最适宜的时期开花。开花期决定作物的地区适应性, 是重要的农艺性状。相对于温度等其他环境因素, 光

周期更加稳定, 其对开花期影响的研究也更加深入。

植物对光周期的反应是一个复杂的过程, 包括叶片感知日长的变化, 然后产生一种可移动的开花信号, 开花信号从叶片传递到生长点, 生长点感知这个信号并做出开花反应^[1-2]。拟南芥的 Flowering locus T (FT) 蛋白质和水稻的同源蛋白质 Heading date 3a (Hd3a)

收稿日期: 2013-04-10 修回日期: 2013-05-22 网络出版日期: 2013-12-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131219.1116.013.html>

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD35B02-01)

第一作者研究方向为水稻抽穗期遗传分析。E-mail: kobexu34@live.cn

通信作者: 王晓雪, 研究方向为植物开花分子机理。E-mail: xiaoxuewang6@163.com

是一种移动的开花信号,被称作成花素 (Florigen)^[3-5]。拟南芥是典型的低温长日植物, *Frigida* (*FRI*) 途径、春化作用、自主途径、RNA polymerase II associated factor 1 (*PAF1*) 复合体途径、光周期途径和赤霉素等途径相互作用共同控制拟南芥成花素的合成,调控开花期^[6-8]。短日植物水稻的成花素则主要由光周期途径调控,其中包括短日促进开花途径和长日抑制开花途径。通过对拟南芥和水稻的开花机理研究,发现一些开花控制基因在拟南芥和水稻中是高度保守的,其功能机理也是相似的。另外,水稻也有一些特有的开花期控制基因和开花途径,而这些特有的基因很大程度决定了水稻的地理分布^[9-10]。水稻还有一些对光照信号所做出的反应是拟南芥没有的。如(1)水稻有临界日长的表现,即 30 min 的日长增加或缩短会对水稻开花期有明显影响,而拟南芥并没有这种反应。(2)午夜 10 min 的红光照射会大幅度延迟水稻开花,拟南芥并不表现这种延迟现象^[11]。很多高等植物的生命过程都表现为约 24h 的昼夜节律变化,昼夜节律在水稻开花期调控中也同样起着重要的作用^[12]。

水稻作为重要的粮食作物一直被人们所重视。开花期作为重要的农艺性状与产量有着密切的联系,很多开花期调控基因直接或间接地影响水稻株高、穗数、一次枝梗数及二次枝梗数等农艺性状。对基础营养生长期和感光期的研究,为探索推广品种是否都拥有最佳开花期和优良品种地区适应性提出了新的课题,也为水稻高产研究提供了新思路。

1 短日促进水稻 *Hd3a* 基因表达的分子机理

短日促进水稻成花素 *Hd3a* 基因表达主要通过 2 条途径,即 *Heading date1* (*Hd1*) 途径和 *Early heading date 1* (*Ehd1*) 途径(图 1)。*Hd1* 途径与拟南芥的开花期调控途径高度保守,而 *Ehd1* 途径则是水稻所特有的。*Hd1* 是水稻第 1 个被克隆的控制开花期的重要基因,是拟南芥 *Constans* (*CO*) 的同源基因,编码 C 端有一个 CCT (constans, constans-like, and timing of cab expression 1) 结构域的 B-box 锌指结构蛋白质^[13-14]。拟南芥 *CO* 受生物钟相关蛋白质 *GIGANTEA* (*GI*) 的影响并激活成花素 *FT* 的表达,形成 *GI-CO-FT* 的开花期调控途径^[3-4]。水稻 *GI-CO-FT* 途径是由 3 个同源蛋白质 *OsGI-Hd1-Hd3a* 组成的, *OsGI* 调控 *Hd1* 的表达, *Hd1* 促进成花素 *Hd3a* 的表达^[12-13]。在短日条件下, *hd1* 功能缺失突变使 *Hd3a* 的表达水平降低,导致开花期延迟^[11,13,15]。此外, *Hd1* 和 *Hd3a* 的节律表达最高峰出现的时间不同, *Hd1* 表达量在午夜达到最高值, *Hd3a* 表达量的最高点却在清晨^[12],这种差异在水稻开花期调控中的作用需要进一步研究。在其他植物中也发现了 *CO/Hd1* 的同源基因,例如长日植物大麦 *CO/Hd1* 的同源基因 *HvCO1* 在长日条件下促进 *FT* 基因的表达^[16],这表明 *CO/Hd1* 广泛存在于植物的光周期基因网络中。

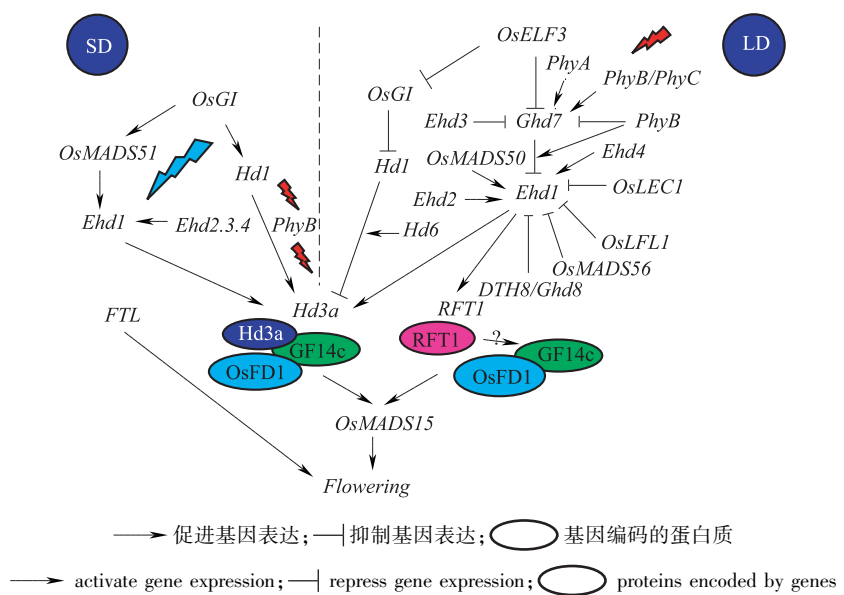


图 1 水稻开花期调控的光周期途径

Fig. 1 Photoperiod pathway of flowering timecontrol in rice

短日促进 *Hd3a* 表达的另一调控途径的重要基因 *Ehd1* 编码 B 型反应调节因子,是水稻特有的开花期调控基因,拟南芥中并不存在 *Ehd1* 的同源基因^[9]。在 *Hd1* 功能缺失条件下,短日可以通过 *Ehd1* 促进开花(图 1)。*Ehd1* 的 GARP 结构域可以结合 DNA,调控靶基因的表达。在短日条件下,*Ehd1* 的功能缺失突变体和 RNAi 突变体 *Hd3a* 的表达水平降低,开花延迟^[17]。与 *Hd1* 相似,*Ehd1* 也受 *OsGI* 的调控。*OsGI* 通过 2 个途径促进 *Ehd1* 的表达,一条途径是激活 *OsMADS51* 的表达,促进 *Ehd1* 的积累,促进开花。在 *OsGI* 的反义抑制突变体中,*OsMADS51* 的表达被抑制,无法诱导 *Ehd1* 的表达,开花期延迟^[17]。另一条途径是通过由 *OsGI* 控制的蓝光激活途径,蓝光诱导 *Ehd1* 的表达。进一步的研究表明,*Ehd1* 并不是在任何时候都对蓝光敏感,只是在清晨对蓝光敏感,而且这个对蓝光的敏感期是由 *OsGI* 控制的^[18]。除 *OsGI* 之外,*Ehd2*、*Ehd3* 和 *Ehd4* 也可以促进 *Ehd1* 的表达。*Ehd2* 是玉米 *indeterminate 1 (id1)* 的同源基因,编码含有 C2-H2 锌指结构的蛋白质,能显著促进开花,但是 *Ehd2* 和 *id1* 调控开花期的机制并不相同。水稻 *Ehd2* 通过 *Ehd1* 影响 *FT-like* 基因的表达,促进开花,而玉米 *id1* 似乎并不影响 *FT-like* 的表达^[19]。*Ehd3* 编码含有 2 个 plant home domain (PHD) 结构域的蛋白质,短日下促进 *Ehd1* 的表达^[20]。*Ehd4* 编码含有 CCCH 型锌指结构的蛋白质,在其他物种中并没有发现 *Ehd4* 的同源基因^[21]。短日下 *Ehd2*、*Ehd3* 和 *Ehd4* 通过调控 *Ehd1* 影响 *FT* 的表达,从而影响开花期,长日下 *Ehd2*、*Ehd3* 和 *Ehd4* 同样是 *Ehd1* 重要的调控因子。

调控短日植物开花期的各种途径最终整合,促进成花素 *Hd3a* 的表达,加速开花(图 1)。*Hd3a* 和 *FT* 属于 phosphatidylethanolamine-binding protein (PEBP) 蛋白质家族,从细菌到人类高度保守^[22]。拟南芥 *FT* 蛋白质通过与 bZIP 转录因子 *FD* 相互作用激活 *APETALA1 (API)* 的表达,促进开花^[23-24]。水稻 14-3-3 蛋白质 *GF14c* 和 *Hd3a* 相互作用^[25],然后与 *OsFD1* 转录因子结合,形成成花素复合体。这个包含 14-3-3 蛋白质 *GF14c*、*Hd3a* 和 *OsFD1* 的复合体促进水稻 *API* 的同源基因 *OsMADS15* 的表达,进而诱导开花^[26](图 1)。与此类似的研究还有 *FT* 蛋白质与番茄 14-3-3 的相互作用^[27],说明 14-3-3 蛋白质通过成花素调控开花的功能普遍存在于植物中。

2 长日抑制 *Hd3a* 基因表达的分子机理

与短日条件相比,长日条件下水稻往往会推迟开花,这是由长日条件下 *Hd3a* 抑制途径所引起的(图 1)。与短日下的促进途径相似,长日下的抑制途径同样也可以分成 *Hd1* 途径和 *Ehd1* 途径,其中 *Hd1* 途径是由于 *Hd1* 的功能从短日下的促进转变成了长日下的抑制^[12,15]。*hd1* 功能缺失突变体,在短日下开花期延迟,但是在长日下开花期提前。这验证了 *Hd1* 在长日和短日下不同的功能,而这个功能的转换可能是由光敏色素(phytochrome)调节的。对光敏色素失效的 *Photoperiod sensitivity5 (se5)* 突变体的研究发现,无论是在长日还是短日下,*Hd1* 蛋白质都促进 *Hd3a* 的表达^[15]。研究 *OsGI* 的表达水平对 *Hd1* 和 *Hd3a* 的影响时发现,短日下 *Hd1* 的表达量在午夜达到顶点,而光敏色素信号通常是在白天产生,所以光敏色素一般不会影响晚上合成的 *Hd1* 蛋白质。在 *OsGI* 超表达突变体中,*Hd1* 白天的表达量增加,而白天生成的光敏色素信号会和 *Hd1* 蛋白质相互作用,使 *Hd1* 抑制 *Hd3a* 的表达^[12]。拟南芥 *CO* 的表达同样与光环境和暗环境密切相关,黑暗下 *CO* 蛋白质可以被多泛素化介导的 Constitutively photomorphogenic (COP1) 途径降解。因此,拟南芥 *GI-CO-FT* 途径只有在长日下才能促进开花。长日下 *CO* 的表达量从傍晚开始增加,这样就可以在白昼即泛素介导的 *CO* 蛋白质被降解之前,积累足够的 *CO* 蛋白质来激活 *FT* 的表达,促进开花。短日下 *CO* 的表达量在黑暗下就开始增加,随即被降解,无法激活 *FT* 的表达^[28-29]。这是拟南芥长日下开花期明显早于短日的主要原因,而 *Hd1* 和 *CO* 对光信号的不同反应为今后的研究提出了新的方向。

另一条 *Ehd1* 途径主要是感光基因长日下抑制 *Ehd1* 的表达,从而降低 *Hd3a* 的表达,导致开花期延迟(图 1)。其中 *Ghd7* 是主要抑制 *Ehd1* 表达的开花期调控基因,编码含有 CCT 结构域的蛋白质,是水稻特有的控制开花期的基因。长日下 *Ghd7* 的表达水平明显增加,抑制 *Ehd1* 和 *Hd3a* 的表达,延迟开花;短日下 *Ghd7* 的表达量很低,并不影响开花期^[10]。此外,长日下 *OsMADS56* 抑制 *Ehd1* 的表达^[30]; *OsLECI* 和 *FUSCA-Like1 (OsLFL1)* 与 *Ehd1* 的染色质相互作用从而降低 *Ehd1* 的表达量^[31-32]; *DTH8/Ghd8* 编码含有 HAP3 亚基,通过抑制 *Ehd1* 而影响 *Hd3a* 的表达^[33-34](图 1)。

3 长日促进 RFT1 表达的分子机理

长日下水稻虽然开花期延迟,但是最终可以开花。*Hd3a* RNAi 突变体短日下开花期明显延迟,但是长日下开花期正常^[35],这说明除 *Hd3a* 外还有一个重要因子诱导长日下水稻开花。研究表明,*RICE FLOWERING LOCUS T 1 (RFT1)* 可以促进长日下水稻开花^[35]。与 *Hd3a* RNAi 突变体的表型相反,*RFT1* RNAi 突变体长日下开花期显著延后,但是短日下并无明显变化。这进一步说明 *RFT1* 主要促进长日下开花,而 *Hd3a* 主要促进短日下开花。利用 RFT1-GFP 融合蛋白质实验结果表明,长日下 *RFT1* 在叶片韧皮部的表达量增加,而且 *RFT1* 可以从叶片运输到生长点。这些结果都表明,水稻有 2 个成花素分别诱导长日和短日下开花。当 *Hd3a* 和 *RFT1* 的表达都被抑制时,水稻将不会再次开花,这说明水稻完全依赖这 2 个成花素促进开花^[35-36]。水稻基因组中有超过 10 个拟南芥 *FT* 基因的同源基因,除 *Hd3a* 和 *RFT1* 这 2 个最主要的水稻成花素外,*FT-Like (FTL)* 也在过量表达的条件下促进开花,而其他 *FT* 同源基因的功能还需要进一步研究^[15] (图 1)。

长日下促进途径主要是通过 *Ehd1* 途径促进 *RFT1* 的表达完成的 (图 1)。*Ehd1* 的作用更像是一个信号集成者,收集其他调控基因的促进信号和抑制信号,将这些信号整合后决定促进 *Hd3a* 和 *RFT1* 的强度。长日下促进 *Ehd1* 表达的有 *Ehd2*、*Ehd3*、*Ehd4*,其中 *Ehd3* 短日下直接促进 *Ehd1* 的表达,而长日下通过抑制 *Ghd7* 来促进 *Ehd1* 的表达^[20]。*Ehd4* 并不影响 *Ghd7* 的表达,独立于其他已知的 *Ehd1* 调控基因。长日下 *ehd4* 功能缺失突变体在 220d 后仍不能开花,说明其长日下促进水稻开花的重要作用^[21]。虽然 *Ehd1* 是水稻特有的开花调控途径,但是拟南芥有 *Ehd1* 的调控者的同源基因。*OsMADS50* 是拟南芥 *suppressor of overexpression of constants 1 (SOC1)* 的同源基因,*SOC1* 整合许多外部信号后促进开花^[37]。水稻 *osmads50* 功能缺失突变体 *Ehd1* 和 *RFT1* 的表达量显著减少,而 *RFT1* RNAi 突变体开花期延迟,但是 *Ehd1* 和 *OsMADS50* 的表达量并不受影响。这些结果表明, *OsMADS50-Ehd1-RFT1* 是长日下促进水稻开花的途径^[38]。水稻和拟南芥 *SOC1/OsMADS50* 的功能并不相同,拟南芥 *FT* 活性促进 *SOC1* 在顶端分生组织的表达^[39],而水稻 *OsMADS50* 作用于 *RFT1* 的上游,并在叶片上表达。

osmads50 功能缺失突变体 *Ehd1* 和 *RFT1* 不能被激活表达,因此在长日下不能开花^[35]。

4 生物钟相关基因

高等植物的许多生命过程都表现为约 24 h 的昼夜节律变化。这种昼夜节律是由植物体内的时钟机制,即生物钟产生的。生物钟一般包括接受外界环境信号的输入途径 (input pathway)、接受外界信号并产生节律的中央振荡器 (central oscillator) 和将中央振荡器产生的节律输出的输出途径 (output pathway) 3 部分,其中中央振荡器是核心。对拟南芥生物钟的分子机理研究为开展植物生物钟分子机理的研究奠定了基础。和其他物种相似,拟南芥的中央振荡器是由多个相互锁定的转录-翻译水平的反馈抑制环 (transcriptional-translational feedback loop) 构成的,其中包括中心反馈抑制环 (core/central loop)、早晨反馈抑制环 (morning loop) 和夜间反馈抑制环 (evening loop)。中心反馈抑制环和另外 2 个反馈抑制环相互锁定组成了拟南芥生物钟的中央振荡器^[40-42]。中心反馈抑制环是由 2 个功能部分冗余、早晨表达的 MYB 家族的转录因子 circadian clock-associated 1 (CCA1) 和 late elongated hypocotyl (LHY)^[43-45] 和夜间表达的 pseudo-response regulators (PRRs) 家族的转录抑制因子 timing of cab expression 1 (TOC1) 组成的^[46-47]。*CCA1/LHY* 在清晨表达水平最高,而后逐渐降低;*CCA1/LHY* 与 *TOC1* 启动子区域的黑夜元件 (EE, evening element, AAATATCT) 结合,抑制 *TOC1* 的表达^[48]。*TOC1* 是夜间表达的基因,原来被认为是 *CCA1/LHY* 的转录激活因子^[49]。后来的研究表明,*TOC1* 通过其 CCT 结构域结合到 *CCA1/LHY* 启动子区域的顺式作用元件 *TOC1 morning element (TIME, TGTG)* 上抑制 *CCA1/LHY* 的表达,参与生物钟的调控^[50-52]。除 *CCA1/LHY* 和 *TOC1* 外,还有 *GI*^[53]、*ELF3*^[54] 和 *ELF4*^[55] 等基因也参与拟南芥的昼夜节律调控。在拟南芥生物钟的研究过程中,一个简单却又十分重要的问题引起了关注,即拟南芥的生物钟分子模型是否广泛存在于其他高等植物中。非 24 h 昼夜循环的光照条件或者人工控制 *OsGI* 的 mRNA 表达量都会很大程度地影响水稻的开花期,这说明昼夜节律也参与了水稻感知日长的过程^[12,15]。已有研究表明单子叶植物水稻也高度保守着拟南芥的生物钟相关基因,如清晨表达的调控因子 *OsLHY*、夜间表达的调控因子 *OsTOC1/OsPRR1* 和 *OsGI*。相关研

究表明,水稻 *OsLHY*、*OsTOC1/OsPRR1* 和 *OsGI* 可能并不是一条线性的途径^[56],这三者之间的关系仍需进一步研究。*OsELF3/Hd17/Ef7/OsELF3-1* 会直接影响 *OsGI* 和 *OsPRRs* 家族基因的表达量,但是并不会改变 24 h 的节律周期,*OsELF3/Hd17/Ef7/Os-ELF3-1* 还在长日条件下抑制 *Ghd7* 的表达,从而促进 *Ehd1* 的表达^[56-59](图 1)。生物钟基因通过对开花期等生命过程的调节,影响水稻的生长发育过程。

5 光中断和临界日长

光中断和临界日长是短日植物所特有的性状。光中断是指短日下午夜进行 10 min 的红光处理,水稻开花期明显延后。临界日长是指日长在 13 h 以内的变化并不明显影响开花期,而从 13 h 到 13.5 h 短短 30 min 的变化,就会使开花期显著延后。光敏色素参与了对光中断现象和临界日长现象的控制^[60]。水稻基因组有 3 个光敏色素基因 A、B 和 C,在水稻开花期的调控中起着不同的作用^[61]。光中断试验并不影响 *OsGI* 和 *Hd1* 的表达,功能缺失光敏色素 B 突变体并不受光中断的影响,这说明光中断通过光敏色素 B 影响 *Hd3a* 的表达^[11,62](图 1)。而对临界日长的研究发现,当 *Ghd7* 不表达时水稻并不会表现出临界日长现象^[18]。3 个光敏色素在调控 *Ghd7* 的表达上起着不同的作用,光敏色素 A 可以独自诱导 *Ghd7* 的表达,光敏色素 B 和光敏色素 C 可以一起诱导 *Ghd7* 的表达,而光敏色素 B 可以增强 *Ghd7* 蛋白质对 *Ehd1* 的抑制^[60](图 1)。

进一步对光中断和临界日长的研究,得出了关于 *Ehd1* 和 *Ghd7* 的阀门系统理论,从而解释了水稻长日下抑制开花、短日下促进开花的现象。所谓阀门体系,是指蓝光能促进 *Ehd1* 的表达,而红光能促进 *Ghd7* 的表达。但蓝光和红光不是任何时候都能诱导 *Ehd1* 和 *Ghd7* 的表达,而是由生物钟控制的阀门所调控,只有在阀门打开的时候接收到光信号才会诱导基因表达。*Ehd1* 的阀门无论长日还是短日下都在清晨开启,此时恰好有光照射,基因得以诱导表达。*Ghd7* 的阀门短日下在午夜打开,而此时没有光照射,所以基因不表达;长日下在清晨打开,此时有光照射,所以基因表达,但是 *Ghd7* 的表达产物在第 2 天早上抑制 *Ehd1* 的表达,从而抑制开花^[18]。短日下 *Ghd7* 的阀门在午夜打开,此时 10 min 红光处理会诱导 *Ghd7* 的表达,从而抑制开花。这个理论是水稻对光周期反应的一个重要进展,同时也提出了新的课题,通过对 *osgi* 突变体的研究,发现生

物钟相关基因 *OsGI* 并不调控 *Ghd7* 阀门打开的时间,关于长日和短日下 *Ghd7* 阀门打开时间的调控机制需要进一步研究。

6 开花期的自然变异与育种应用

水稻的栽培区域逐渐从过去的北纬 28 度北上到现在的北纬 45 度^[63],栽培范围扩大化得益于水稻驯化和育种过程中对开花期自然变异的人工选择。通过对水稻的开花机理的研究,发现自然条件下水稻开花期呈现丰富的遗传多样性。通过对比分析,发现早生型都是因为 *Hd3a* 较高的表达量,而 *Hd3a* 表达量的差异主要是因为启动子不同,*Hd1* 的活性和 *Ehd1* 表达量不同所引起的^[2]。温带地区 *Hd1* 对开花的抑制和 *Ehd1* 对开花的促进之间的平衡对水稻能否在适当的时间开花起着至关重要的作用^[63-64]。温带地区水稻品种一般 *Hd1* 的活性低因而有弱感光性,一些品种例如日本晴和越光虽然有功能性的 *Hd1*,但是能够增强 *Hd1* 长日下抑制开花功能的 *Hd6* 基因是失效的^[65],使得品种的感光性减弱,保证在降温之前成熟。而亚洲北部地区的水稻品种大多具有非功能性的 *Hd1*,这可能是通过和籼稻品种杂交获得的。一些台湾品种同时拥有功能缺失的 *Hd1* 和 *Ehd1*,这样的基因型组合使水稻在短日下有更长的基础营养生长期,避免水稻过早开花,影响产量。*Ehd1* 的等位基因也决定了基础营养生长期的自然变异^[66]。另一个控制水稻开花期的自然变异基因是与栽培区域有密切关系的 *Ghd7*。*Ghd7* 在长日下抑制 *Ehd1* 的表达,功能较强的等位基因趋向于亚洲南部,而功能较弱和功能缺失的等位基因更多出现在北部^[10]。

7 开花期与产量的关系

因为较长的生育期往往伴随着更高的株高和更多的分蘖,所以在作物产量的研究中,经常把长生育期和高产联系在一起。田间试验发现长日下抑制水稻开花的重要基因 *Ghd7* 在控制开花期的同时也影响每穗粒数^[10]。*Ghd7* 区域在株高、每穗粒数等性状上的多效性已得到了普遍验证,在珍汕 97 和明恢 63 的近等基因系中发现明恢 63 等位基因在延迟开花期的同时提高株高,增加每穗粒数^[67-68]。功能型 *DTH8/Ghd8* 也在推迟开花期的同时,表现出更多的一次枝梗、二次枝梗和更多的每穗粒数。此外 *DTH8/Ghd8* 还促进 *MONOCULM 1 (MOC1)* 基因的表达,从而调控分蘖数^[33-34]。*DTH8/Ghd8* 的多效性

也在很多研究中得到了验证,在 9024 和 LH422 的近等基因系和窄叶青 8 号与京系 17 的 DH 群体中,均发现功能型等位基因开花期延迟,并且株高和每穗粒数增加^[69-70]。对水稻开花期具有主效作用的基因往往对产量性状和株高亦有重要作用,且产量的提高往往伴随着开花期的延迟,*RFT1-Hd3a* 和 *Hd1* 区间除影响抽穗期外,还对株高和千粒重有显著作用^[71-72],挖掘同时控制株高与产量性状且对开花期影响小的 QTL 区间,对水稻高产育种有重要利用价值^[73]。相关研究发现延长生育期并不能保证增加产量,通过对台湾品种台中 65 遗传背景下 4 种基因型组合 (*Hd1Ehd1*、*Hd1ehd1*、*hd1Ehd1* 和 *hd1ehd1*) 个体在不同光照条件下的对比分析发现,*Hd1* 和 *Ehd1* 共同调控一次枝梗数,并且加长营养生长期往往因为分蘖数的增多和更高的株高而有更大的生物产量,但是并没有明显提高经济产量^[74]。如何才能更有效地利用光合产物提高经济产量是一个新的挑战。

开花期延迟并不意味着高产,现在的水稻推广品种的开花期是否是最适合的,适当调整其开花期是否能进一步提高产量。水稻播种后先是经历一段不感光的基础营养生长期,然后对日长做出反应,开始幼穗分化,品种间不感光期间和感光期间的长度表现出很高的多态性。因此,加长基础营养生长期,缩短感光期是否会因为其更强的地域适应性而成为今后的育种目标。*se5* 和 *se13* 两个光敏色素失效的突变体在长、短日下表现出相同的开花期^[75-76],但是由于开花过早基础营养生长不足而导致产量下降。如果结合功能缺失突变体 *ehd1* 加长基础营养生长期,从而在保证产量的基础上消除感光期,将有可能达到加强地区适应性的目的。

8 展望

本文总结了由进化上相对保守的与拟南芥相同基因和水稻特有基因所共同组成的水稻开花期调控基因网络(图 1)。水稻特有开花期基因 *Ehd1* 和 *Ghd7* 的发现也说明了正向遗传学仍然是水稻研究中不可或缺的研究方法。这些开花期基因为水稻开花描绘出了很多层面,例如短日促进途径、长日促进途径、自然变异以及与产量的关系等。然而仍有一些尚待进一步研究的问题:*Hd1* 在短日下如何促进 *Hd3a* 的表达,*Hd1* 表达量峰值与 *Hd3a* 峰值之间的时间差对开花期的调控机理,*Ghd7* 阀门长日和短日下开放时间的调控机理,*RFT1* 是否也与 14-3-3 蛋

白和 *OsFD1* 组成复合体促进开花等。水稻开花主要受光周期控制,但是近期的研究表明水稻也存在春化作用途径^[77]。对于温度与开花期关系的研究还停留在调查已知感光开花期基因是否对温度做出反应的层面上,并没有直接从温度的角度入手研究其对开花期的影响,这也为今后的研究开辟了新的切入点。另外,开花期基因与产量的关系值得进一步研究,现有的推广品种是否是最佳的开花期、基础营养生长期和感光性组合,这些问题都将成为今后水稻开花期研究的增长点。

参考文献

- [1] Borthwick H, Hendricks S. Photoperiodism in plants [J]. Science, 1960, 132 (3435): 1223-1228
- [2] Takahashi Y, Teshima K M, Yokoi S, et al. Variations in *Hd1* proteins, *Hd3a* promoters, and *Ehd1* expression levels contribute to diversity of flowering time in cultivated rice [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106 (11): 4555-4560
- [3] Kobayashi Y, Weigel D. Move on up, it's time for change—mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering [J]. Genes Dev, 2007, 21 (19): 2371-2384
- [4] Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of flowering: FLOWERING LOCUS T moves center stage [J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 573-594
- [5] Tsuji H, Tamaki S, Komiya R, et al. Florigen and the photoperiodic control of flowering in rice [J]. Rice, 2008, 1 (1): 25-35
- [6] Amasino R. Seasonal and developmental timing of flowering [J]. Plant J, 2010, 61 (6): 1001-1013
- [7] Imaizumi T. *Arabidopsis* circadian clock and photoperiodism: time to think about location [J]. Curr Opin Plant Biol, 2010, 13 (1): 83-89
- [8] Simpson G G. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time [J]. Curr Opin Plant Biol, 2004, 7 (5): 570-574
- [9] 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]. Gene Dev, 2004, 18 (8): 926-936
- [10] Xue W, Xing Y, Weng X, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice [J]. Nat Genet, 2008, 40 (6): 761-767
- [11] Ishikawa R, Tamaki S, Yokoi S, et al. Suppression of the floral activator *Hd3a* is the principal cause of the night break effect in rice [J]. Plant Cell, 2005, 17 (12): 3326-3336
- [12] Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, et al. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice [J]. Nature, 2003, 422 (6933): 719-722
- [13] 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 Online, 2000, 12 (12): 2473-2483
- [14] Izawa T, Takahashi Y, Yano M. Comparative biology comes into bloom: genomic and genetic comparison of flowering pathways in rice and *Arabidopsis* [J]. Curr Opin Plant Biol, 2003, 6 (2): 113-120
- [15] Izawa T, Oikawa T, Sugiyama N, et al. Phytochrome mediates the external light signal to repress FT orthologs in photoperiodic flowering of rice [J]. Gene Dev, 2002, 16 (15): 2006-2020
- [16] Campoli C, Drosse B, Searle I, et al. Functional characterisation of HvCO1, the barley (*Hordeum vulgare*) flowering time ortholog of

- CONSTANS [J]. *Plant J*, 2012, 69(5): 868-880
- [17] Kim S L, Lee S, Kim H J, et al. OsMADS51 is a short-day flowering promoter that functions upstream of Ehd1, OsMADS14, and Hd3a [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145(4): 1484-1494
- [18] Itoh H, Nonoue Y, Yano M, et al. A pair of floral regulators sets critical day length for Hd3a florigen expression in rice [J]. *Nat Genet*, 2010, 42(7): 635-638
- [19] Coneva V, Zhu T, Colasanti J. Expression differences between normal and indeterminate1 maize suggest downstream targets of ID1, a floral transition regulator in maize [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(13): 3679-3693
- [20] Matsubara K, Yamanouchi U, Nonoue Y, et al. Ehd3, encoding a plant homeodomain finger-containing protein, is a critical promoter of rice flowering [J]. *Plant J*, 2011, 66(4): 603-612
- [21] Gao H, Zheng X M, Fei G, et al. Ehd4 encodes a novel and *Oryza*-genus-specific regulator of photoperiodic flowering in rice [J]. *PLoS Genet*, 2013, 9(2): e1003281
- [22] 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(10): 1096-1105
- [23] Wigge P A, Kim M C, Jaeger K E, et al. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis* [J]. *Sci Signal*, 2005, 309(5737): 1056
- [24] Abe M, Kobayashi Y, Yamamoto S, et al. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex [J]. *Sci Signal*, 2005, 309(5737): 1052
- [25] Purwestri Y A, Ogaki Y, Tamaki S, et al. The 14-3-3 protein GF14c acts as a negative regulator of flowering in rice by interacting with the florigen Hd3a [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(3): 429-438
- [26] Tsuji H, Nakamura H, Taoka K, et al. Functional diversification of FD transcription factors in rice, components of florigen activation complexes [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(3): 385-397
- [27] Pnueli L, Gutfinger T, Hareven D, et al. Tomato SP-interacting proteins define a conserved signaling system that regulates shoot architecture and flowering [J]. *Sci Signal*, 2001, 13(12): 2687
- [28] Jang S, Marchal V, Panigrahi K C S, et al. *Arabidopsis* COP1 shapes the temporal pattern of CO accumulation conferring a photoperiodic flowering response [J]. *EMBO J*, 2008, 27(8): 1277-1288
- [29] Liu L J, Zhang Y C, Li Q H, et al. COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(2): 292-306
- [30] Ryu C H, Lee S, Cho L H, et al. OsMADS50 and OsMADS56 function antagonistically in regulating long day (LD)-dependent flowering in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(10): 1412-1427
- [31] Peng L T, Shi Z Y, Li L, et al. Ectopic expression of OsLFL1 in rice represses Ehd1 by binding on its promoter [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 360(1): 251-256
- [32] Peng L T, Shi Z Y, Li L, et al. Overexpression of transcription factor OsLFL1 delays flowering time in *Oryza sativa* [J]. *J Plant Physiol*, 2008, 165(8): 876-885
- [33] Wei X, Xu J, Guo H, et al. DTH8 suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(4): 1747-1758
- [34] Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL, Ghd8, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice [J]. *Mol Plant*, 2011, 4(2): 319-330
- [35] Komiya R, Yokoi S, Shimamoto K. A gene network for long-day flowering activates RFT1 encoding a mobile flowering signal in rice [J]. *Development*, 2009, 136(20): 3443-3450
- [36] Komiya R, Ikegami A, Tamaki S, et al. Hd3a and RFT1 are essential for flowering in rice [J]. *Development*, 2008, 135(4): 767-774
- [37] Araki T. Transition from vegetative to reproductive phase [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(1): 63-68
- [38] Lee S, Kim J, Han J J, et al. Functional analyses of the flowering time gene OsMADS50, the putative SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS - LIKE 20 (SOC1/AGL20) ortholog in rice [J]. *Plant J*, 2004, 38(5): 754-764
- [39] Lee J, Lee I. Regulation and function of SOC1, a flowering pathway integrator [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(9): 2247-2254
- [40] Harmer S L. The circadian system in higher plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60: 357-377
- [41] Pruneda-Paz J L, Kay S A. An expanding universe of circadian networks in higher plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(5): 259-265
- [42] Wang X, Ma L. Unraveling the circadian clock in *Arabidopsis* [J]. *Plant Signal Behav*, 2013, 8(2): e23014
- [43] Schaffer R, Ramsay N, Samach A, et al. The late elongated hypocotyl mutation of *Arabidopsis* disrupts circadian rhythms and the photoperiodic control of flowering [J]. *Cell*, 1998, 93(7): 1219-1229
- [44] Wang Z Y, Tobin E M. Constitutive expression of the CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1) gene disrupts circadian rhythms and suppresses its own expression [J]. *Cell*, 1998, 93(7): 1207-1218
- [45] Mizoguchi T, Wheatley K, Hanzawa Y, et al. LHY and CCA1 are partially redundant genes required to maintain circadian rhythms in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2002, 2(5): 629-641
- [46] Alabadi D, Yanovsky M J, Más P, et al. Critical role for CCA1 and LHY in maintaining circadian rhythmicity in *Arabidopsis* [J]. *Curr Biol*, 2002, 12(9): 757-761
- [47] Matsushika A, Makino S, Kojima M, et al. Circadian waves of expression of the APR1/TOC1 family of pseudo-response regulators in *Arabidopsis thaliana*; insight into the plant circadian clock [J]. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41(9): 1002-1012
- [48] Harmer S L, Hogenesch J B, Straume M, et al. Orchestrated transcription of key pathways in *Arabidopsis* by the circadian clock [J]. *Science*, 2000, 290(5499): 2110-2113
- [49] Alabadi D, Oyama T, Yanovsky M J, et al. Reciprocal regulation between TOC1 and LHY/CCA1 within the *Arabidopsis* circadian clock [J]. *Sci Signal*, 2001, 293(5531): 880
- [50] Huang W, Pérez-García P, Pokhilko A, et al. Mapping the core of the *Arabidopsis* circadian clock defines the network structure of the oscillator [J]. *Sci Signal*, 2012, 336(6077): 75
- [51] Pokhilko A, Fernández A P, Edwards K D, et al. The clock gene circuit in *Arabidopsis* includes a repressilator with additional feedback loops [J]. *Mol Syst Biol*, 2012, 8: 574
- [52] Gendron J M, Pruneda-Paz J L, Doherty C J, et al. *Arabidopsis* circadian clock protein, TOC1, is a DNA-binding transcription factor [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(8): 3167-3172
- [53] Fowler S, Lee K, Onouchi H, et al. GIGANTEA: a circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis* and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains [J]. *EMBO J*, 1999, 18(17): 4679-4688
- [54] Liu X L, Covington M F, Fankhauser C, et al. ELF3 encodes a circadian clock-regulated nuclear protein that functions in an *Arabidopsis* PHYB signal transduction pathway [J]. *Plant Cell Online*, 2001, 13(6): 1293-1304
- [55] Doyle M R, Davis S J, Bastow R M, et al. The ELF4 gene controls circadian rhythms and flowering time in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature*, 2002, 419(6902): 74-77
- [56] Yang Y, Peng Q, Chen G X, et al. OsELF3 is involved in circadian clock regulation for promoting flowering under long-day conditions in rice [J]. *Mol Plant*, 2013, 6(1): 202-215
- [57] Zhao J, Huang X, Ouyang X, et al. OsELF3-1, an ortholog of *Arabidopsis* early flowering 3, regulates rice circadian rhythm and photoperiodic flowering [J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e43705

- [58] Saito H, Ogiso-Tanaka E, Okumoto Y, et al. *El7* encodes an ELF3-like protein and promotes rice flowering by negatively regulating the floral repressor gene *Ghd7* under both short-and long-day conditions [J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(4) :717-728
- [59] Matsubara K, Ogiso-Tanaka E, Hori K, et al. Natural variation in *Hd17*, a homolog of *Arabidopsis* ELF3 that is involved in rice photoperiodic flowering [J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(4) :709-716
- [60] Osugi A, Itoh H, Ikeda-Kawakatsu K, et al. Molecular dissection of the roles of phytochrome in photoperiodic flowering in rice [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(3) :1128-1137
- [61] Takano M, Inagaki N, Xie X, et al. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice [J]. *Plant Cell Online*, 2005, 17(12) :3311-3325
- [62] Ishikawa R, Shinomura T, Takano M, et al. Phytochrome dependent quantitative control of *Hd3a* transcription is the basis of the night break effect in rice flowering [J]. *Gene Genet Syst*, 2009, 84(2) :179-184
- [63] Izawa T. Adaptation of flowering-time by natural and artificial selection in *Arabidopsis* and rice [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(12) :3091-3097
- [64] Izawa T, Mihara M, Suzuki Y, et al. *Os-GIGANTEA* confers robust diurnal rhythms on the global transcriptome of rice in the field [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(5) :1741-1755
- [65] Takahashi Y, Shomura A, Sasaki T, et al. *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(14) :7922-7927
- [66] Saito H, Yuan Q, Okumoto Y, et al. Multiple alleles at early flowering 1 locus making variation in the basic vegetative growthperiod in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 119(2) :315-323
- [67] 邢永忠,徐才国,华金平,等. 水稻株高和抽穗期基因的定位和分离[J]. *植物学报*, 2001, 43(7) :721-726
- [68] 郭龙彪,罗利军,邢永忠,等. 水稻重要农艺性状的两年 QTL 剖析[J]. *中国水稻科学*, 2003, 17(3) :22-29
- [69] Xiao J, Li J, Yuan L, et al. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(2) :230-244
- [70] Lu C F, Shen L S, Tan Z, et al. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments using a doubled haploid population [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 93(8) :1211-1217
- [71] 郭梁,张振华,庄杰云. 水稻抽穗期 QTL 及其与产量性状遗传控制的关系[J]. *中国水稻科学*, 2012, 26(2) :235-245
- [72] 陈俊宇,王凯,龚俊义,等. *RFT1* 与 *Hd1* 所在区间对水稻抽穗期、株高和千粒重的作用[J]. *中国水稻科学*, 2013, 27(2) :117-121
- [73] 张振华,郭梁,朱玉君,等. 籼稻不同定位群体抽穗期和株高的 QTL 比较研究[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(15) :3069-3077
- [74] Endo-Higashi N, Izawa T. Flowering time genes heading date 1 and early heading date 1 together control panicle development in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(6) :1083-1094
- [75] Saito H, Okumoto Y, Yoshitake Y, et al. Complete loss of photoperiodic response in the rice mutant line X61 is caused by deficiency of phytochrome chromophore biosynthesis gene [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122(1) :109-118
- [76] Andres F, Galbraith D W, Talon M, et al. Analysis of *PHOTOPERIOD SENSITIVITY5* sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice [J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(2) :681-690
- [77] Magome H, Nomura T, Hanada A, et al. *CYP714B1* and *CYP714B2* encode gibberellin 13-oxidases that reduce gibberellin activity in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(5) :1947-1952