



李霞,王世林,吴婷,等.基于高密度SNP Bin标记和SSR标记的遗传图谱鉴定东乡野生稻抽穗期QTL[J].江西农业大学学报,2025,47(4):855-864.

LI X,WANG S L,WU T,et al.Identification of heading date QTLs in Dongxiang wild rice using high density SNP bin and SSR markers-based genetic map[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2025,47(4):855-864.

基于高密度SNP Bin标记和SSR标记的遗传图谱鉴定东乡野生稻抽穗期QTL

李霞¹,王世林^{1*},吴婷¹,汪火林²,周诗琪¹,胡标林^{1*}

(1.江西省农业科学院 水稻研究所,江西 南昌 330200;2.江西省弋阳县农业农村局,江西 上饶 334400)

摘要:【目的】抽穗期是决定水稻种植季节、区域适应性、产量的重要性状。从东乡野生稻(东野)挖掘控制水稻抽穗期相关位点和候选基因,对抽穗期的遗传机制研究、品种改良和驯化具有重要意义。【方法】利用协青早B(协B)/东野BC₁F₁₂回交重组自交系群体中的株系L5339,与协B进行3次回交获得19H19,尔后继续与协B构建BC₅F₂世代23A群体和BC₅F₃世代DX群体。分别利用23A群体及其含2 059个Bin标记的高密度遗传图谱和DX群体及其含182个SSR标记遗传图谱对早季环境(E1)和中季(E2)与晚季(E3)等3个环境下的水稻抽穗期开展QTL分析。【结果】在早季、中季和晚季等3个环境下共定位到9个控制抽穗期的QTLs,分布于第1、2、6、7、8和10号染色体上。*qHD1.1*在E1和E2环境中均被检测到,其东乡野生稻等位基因分别可延迟抽穗0.98 d和2.87 d。通过物理位置比对,*qHD1.1*、*qHD1.2*、*qHD6.1*、*qHD6.2*、*qHD6.3*、*qHD7*、*qHD8*和*qHD10*等8个QTLs区间涵盖了已克隆的抽穗期基因,而*qHD2*尚未克隆。【结论】*qHD1.1*在早稻和中稻环境下均被稳定检测到,值得进一步研究。同时,其在早稻和中稻环境中均延迟抽穗且增加穗长、穗实粒数和穗总粒数,这有利于水稻早稻和中稻高产品种的遗传改良和东乡野生稻抽穗期基因的育种应用。

关键词:东乡野生稻;抽穗期;QTL定位;序列分析;多效性

中图分类号:S511.9 文献标志码:A

文章编号:1000-2286(2025)04-0855-10

CSTR:32399.14.aauj.2025073

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Identification of heading date QTLs in Dongxiang wild rice using high density SNP bin and SSR markers-based genetic map

LI Xia¹,WANG Shilin^{1*},WU Ting¹,WANG Huolin²,ZHOU Shiqi¹,HU Biaolin^{1*}

(1.Institute of Rice,Jiangxi Academy of Agricultural Science,Nanchang 330200,China;2.Yiyang Bureau of Agriculture and Rural Affairs,Yiyang 334400,China)

Abstract: [Objective] Heading date (HD) is an important trait which determines the planting season,

收稿日期:2025-02-22 修回日期:2025-04-20

基金项目:江西省重大科技研发专项(20232ACF01001)和江西省自然科学基金重点项目(20224ACB205001)

Project supported by the Major Scientific Research and Development Project of Jiangxi Province (20232ACF01001) and the Key Natural Science Foundation of Jiangxi Province (20224ACB205001)

作者简介:李霞,助理研究员,硕士,orcid.org/0000-0002-2174-2930,lixia0711@163.com; *共同第一作者; *通信作者:胡标林,研究员,主要从事水稻遗传育种研究,orcid.org/0000-0003-4357-3311,hubiaolin992@126.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

regional adaptability and yield in rice. It is great significance to explore quantitative trait loci (QTLs) and candidate genes controlling heading date from Dongxiang wild rice (DXWR) for the study of genetic mechanism, variety improvement and domestication. [Method] One BC_1F_{12} backcross recombinant inbred line (BIL) L5339 derived from the interspecific cross between Dongxiang wild rice and XieqingzaoB (XB) was backcrossed with XB to generate 19H19 at BC_4F_2 . Then, two populations, including 23A population at BC_5F_2 and DX population at BC_3F_3 were constructed by crossing 19H19 with XB. The QTLs for HD under early season environment (E1) was detected using 23A population and high density genetic map containing 2059 Bin markers, whereas QTLs under middle season (E2) and late season (E3) were mapped using DX population and 182 SSR markers. [Result] A total of 9 QTLs of heading date were detected on chromosomes 1, 2, 6, 7, 8 and 10 under E1, under E2 and E3 environments. Among them, *qHD1.1* was stably detected in both E1 and E2 environments, with DXWR alleles delaying the heading date by 0.98 d and 2.87 d, respectively. In comparison with the physical position of previous HD QTL and genes, eight QTLs (*qHD1.1*, *qHD1.2*, *qHD6.1*, *qHD6.2*, *qHD6.3*, *qHD7*, *qHD8* and *qHD10*) were found to be located in the same regions, while *qHD2* has not been cloned. [Conclusion] *qHD1.1* was stably detected in both early- and middle-season rice environments and deserves further study. Meanwhile, the locus delays heading date and enhances panicle length, number of spikelet per panicle, and number of grains per panicle in both early- and middle-season environments, which would be beneficial for the genetic improvement of high-yield early- and middle-season rice varieties and the breeding application of HD genes from Dongxiang wild rice.

Keywords: Dongxiang wild rice; heading date; QTL mapping; sequencing analysis; pleiotropic effects

【研究意义】水稻是人类赖以生存的重要粮食作物,水稻高产稳产对全球粮食安全至关重要。为了满足人们不断变化的饮食和消费需求,人类一直在对水稻进行人工选择并使其适应环境。水稻起源于短日照的低纬度地区,而一些水稻品种能够适应高纬度地区独特的光照和温度条件^[1]。因此,控制水稻抽穗和结实的光周期反应基因及其调控通路对于当地的光温条件具有独特性^[2]。水稻抽穗期(heading date, HD)是重要的农艺性状之一,反映了水稻品种生育期的长短,直接影响水稻种植季节适应性、区域适应性以及产量。研究水稻抽穗期对水稻品种选育和区域化推广等都具有实际意义^[3]。【前人研究进展】水稻抽穗期受光周期、温度和养分有效性(如氮素水平)等外源因素的影响,其中光周期是关键因素。水稻抽穗期属于复杂的数量性状(quantitative trait loci, QTLs),由主效和微效QTL基因共同控制^[4]。一般而言,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^[5]。水稻抽穗期QTL定位与克隆是研究其遗传机理的前提。迄今,已报道的水稻抽穗期相关QTL达700多个(http://ensembl.gramene.org/Oryza_sativa/Info/Index),广泛分布于水稻12条染色体上,且已克隆的水稻抽穗期相关基因近40个^[4],其中*Hd1*是水稻克隆的第一个调控抽穗期基因^[6]。这些基因分布于除第5、9染色体以外的10条染色体上,主要控制水稻抽穗期关键的光周期途径,包括光周期调控的成花素基因*Hd3a*和*RFT1*、光敏色素基因*phyA*、*phyB*和*phyC*、开花集成因子*Hd1*和*Ehd1*、成花素下游基因*MADS*盒基因及一些促进和抑制开花的调节因子^[7]。因此,水稻抽穗期分子调控网络逐渐清晰,主要可以归为2条调控路径:*Hd1-Hd3a*和*Ghd7-Ehd1-Hd3a/RFT1*^[8-9],极个别基因存在独立于这两条调控路径的抽穗过程,如*DTH2*、*OsCO3*及*OsDof12*^[8]。

【本研究切入点】鉴于水稻抽穗期调控机理的复杂性和重要性,鉴定和克隆出更多相关的基因可加深对其分子机制的理解。不同遗传群体检测到的抽穗期QTL存在很大差异,因此挖掘不同材料中的抽穗期基因对全面系统研究抽穗期的遗传机制具有重要的意义^[10]。目前在已报道的水稻抽穗期基因中有18个是通过QTL克隆,且来自栽培稻,对野生稻抽穗期基因研究还较少^[11]。东乡野生稻是迄今发现分布纬度最高的普通野生稻,蕴藏着丰富的优异基因,是研究水稻生物学特性宝贵的物种资源^[12-13],在江西省东乡县原生境一般在9月下旬始穗,其遗传机制不清晰。【拟解决的关键问题】鉴定东乡野生稻抽穗期QTLs/基因,有助于丰富水稻抽穗期相关的基因库及其调控机制的认识,同时为水稻品种抽穗期改良、起源驯化机制提供基因资源。

1 材料与amp;方法

1.1 水稻材料

本研究以协青早 B(简称协 B)/19H19 的 BC₅F₂ 世代回交自交系 23A 和 BC₅F₃ 世代回交自交系 DX 为研究材料,其材料构建过程具体如下:1998 年在江西南昌以我国第一个商业化超级杂交稻协优 9308 的保持系协青早 B 为受体亲本,以东乡野生稻(简称东野)为供体亲本进行杂交产生 F₁ 代协 B/东野。1999 年在海南三亚以协 B 母本、以协 B/东野为父本构建 BC₁F₁ 代协 B//协 B/东野群体,而后采用单粒传法自交至 BC₁F₁₂ 世代^[13]。随后从协 B//协 B/东野的 BC₁F₁₂ 回交重组自交系中鉴定到强耐冷的株系 L5339,与协 B 连续回交 3 次获得 BC₄F₁ 世代群体,在随后的早春耐淹直播试验中筛选出 1 个抽穗期比协 B 更短且适宜早稻直播的 BC₄F₂ 株系 19H19。为此,继续利用协 B 与 19H19 回交并自交,分别构建了 BC₅F₂ 世代的 23A 群体和 BC₅F₃ 世代的 DX 群体。

1.2 田间种植

2023 年早稻季节(E1 环境)于江西省农业科学院水稻研究所南昌基地种植 23A 群体,而分别于中稻(E2 环境)和晚稻季节(E3 环境)在江西省农业科学院水稻研究所南昌基地种植 DX 群体,正常田间管理。其中,23A 群体于 2023 年 3 月 27 日播种,4 月 29 日移栽(E1 环境),DX 群体分别于 2023 年 5 月 19 日和 2023 年 6 月 26 日播种,6 月 15 日移栽(E2 环境)和 7 月 27 日移栽(E3 环境),上述试验中各群体每个株系种植 4 行,每行种植 8 株,其中 E2 环境下种植规格为 20 cm×20 cm,E1 和 E3 环境下种植间距为 16.5 cm×16.5 cm。各试验设置 2 个重复,以各性状均值开展统计分析。

1.3 抽穗期考察

当株系内抽穗达到 50% 时,记载当天为其抽穗日期,以该日期减去播种日期的天数作为抽穗期。

1.4 遗传图谱构建及 QTL 分析

对 23A 群体 120 个株系及两亲本进行基因组测序,构建含 2 059 个 Bin 标记的高密度遗传图谱。采用 R/qtl 软件定位水稻抽穗期 QTL,以 LOD=2.5 为阈值检测 QTL,应用复合区间(CIM)算法,扫描区间为 1.0 cM,遗传背景控制选择标准模型。QTL 定位结果以 LOD 的峰值作为该 QTL 的 LOD 值,以 LOD 峰值位置的 Bin 标记来估计 QTL 效应,下降 1.5 个 LOD 值包括的区域作为该 QTL 的置信区间。

240 份株系的 DX 群体的遗传图谱包含 182 个 SSR 标记,采用 QTL IciMapping 4.2 的完备区间作图法(ICIM)进行 QTL 分析^[14]。阈值设为 2.5,当实际求得的阈值大于 2.5 时,就认为该区段存在 1 个 QTL,同时估算出每个 QTL 的加性效应值和贡献率大小,QTL 命名遵循 McCouch 等^[15]命名原则。

1.5 鉴定到的 QTL 与已克隆抽穗期基因比对

针对 23A 和 DX 群体中检测到的所有 QTLs 两侧标记的物理位置,基于国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/>)和水稻基因组注释项目(<https://rice.uga.edu/>)数据库,查询已克隆的抽穗期基因的物理位置进行比对。若目标 QTL 区间包含已克隆的抽穗期基因,暗示目标 QTL 对抽穗期的遗传效应可能来源于已克隆的抽穗期基因,并将其列至表 1。若目标 QTL 所在区间尚无已克隆的抽穗期基因报道,则认定其为新 QTL。

1.6 *qHD1.1* 对产量相关性状的多效性分析

为探究 *qHD1.1* 是否对产量相关性状具有多效性,考察 DX 群体的产量性状。群体成熟后,每重复每株系随机收取 3 个单株,室内自然晾干后考查 9 个产量相关性状,包含单株有效穗数、穗实粒数、穗总粒数、结实率、穗长、千粒质量、粒长、粒宽和单株产量,计算各性状均值用于统计分析。

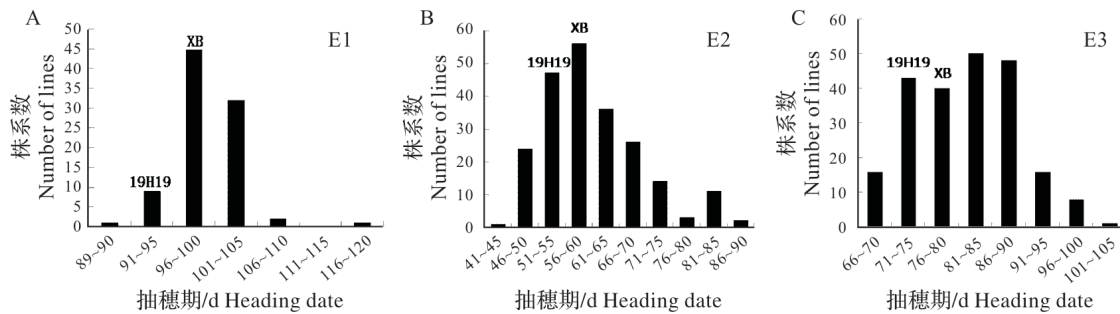
1.7 *OsFTL1* 的测序分析

对 *qHD1.1* 所在区域的注释基因 *OsFTL1*^[16]进行序列分析。具体方法如下:使用 DNeasy Plant Mini Kit(德国,QIAGEN 公司)试剂盒提取全基因组 DNA。基于日本晴参考序列(<http://rapdb.lab.nig.ac.jp/IRGSP-1.0>),设计包含 *OsFTL1* CDS 全长序列的引物(F:GAGCAGCCAAGCTACTGT;R:GAGCTGAATCTGGACTCTG)。以协 B 和 19H19 的 DNA 作为模板,扩增目标产物并进行测序,测序文件使用软件 SnapGene 进行比对。

2 结果与分析

2.1 亲本及 BIL 群体抽穗期的表型特征

亲本 19H19 和协 B 抽穗期差异较大,3 个环境下协 B 的抽穗期明显长于 19H19。E1 环境中协 B 抽穗期为 99.0 d,19H19 抽穗期为 91.0 d,相差 8.0 d;E2 环境中协 B 抽穗期为 60.0 d,19H19 抽穗期为 53.0 d,相差 7.0 d;E3 环境中协 B 抽穗期为 81.0 d,19H19 抽穗期为 72.0 d,相差 9.0 d。在 E1 环境中,23A 群体的抽穗期介于 89.0~120.0 d,均值为 99.8 d;在 E2 环境中,DX 群体抽穗期介于 44.0~87.0 d,平均值为 60.7 d;在 E3 环境中,DX 群体抽穗期介于 67.0~101.0 d,平均值为 81.5 d。3 个环境中的 2 套群体抽穗期表现为正态连续分布,并呈现超亲分离,适合 QTL 分析(图 1)。



A:23A 群体的抽穗期表型分布;B 和 C:DX 群体的抽穗期表型分布。

A:Phenotypic distribution of 23A population on heading date;B and C:Phenotypic distribution of DX population on heading date.

图 1 XB/东乡野生稻回交自交系及亲本的抽穗期表型分布特征

Fig.1 Distribution of heading date of XB/Dongxiang wild rice BIL population and its parents

2.2 抽穗期 QTL 定位

以东乡野生稻渗入系 19H19 与协青早 B 分别构建了 BC₃F₂ 世代的 23A 群体和 BC₃F₃ 世代的 DX 群体开展 QTL 定位研究。其中,23A 群体种植于早稻季节(E1 环境),DX 群体种植于中稻(E2 环境)和晚稻季节(E3 环境)。23A 群体共包含 2 059 Bin 标记,图谱覆盖染色体图距 1 645.88 cM,标记平均图距 0.80 cM。DX 群体共包含 182 个 SSR 标记,覆盖水稻基因组约 1 386.90 cM,标记平均间距为 7.62 cM,平均每条染色体上有 15.2 个标记。

在早季、中季和晚季等 3 个不同环境中共检测到 9 个抽穗期 QTLs(图 2、图 3 和表 1)。其中,位于第 6 染色体上的 *qHD6.1* 在 3 个环境中均被检测到,位于第 1、7 和 10 染色体上的 *qHD1.1*、*qHD7* 和 *qHD10* 在 2 个环境中被稳定检测到,而位于第 1、2、6 和 8 染色体上的 *qHD1.2*、*qHD2*、*qHD6.2*、*qHD6.3* 和 *qHD8* 仅在 1 个环境中被检测到。

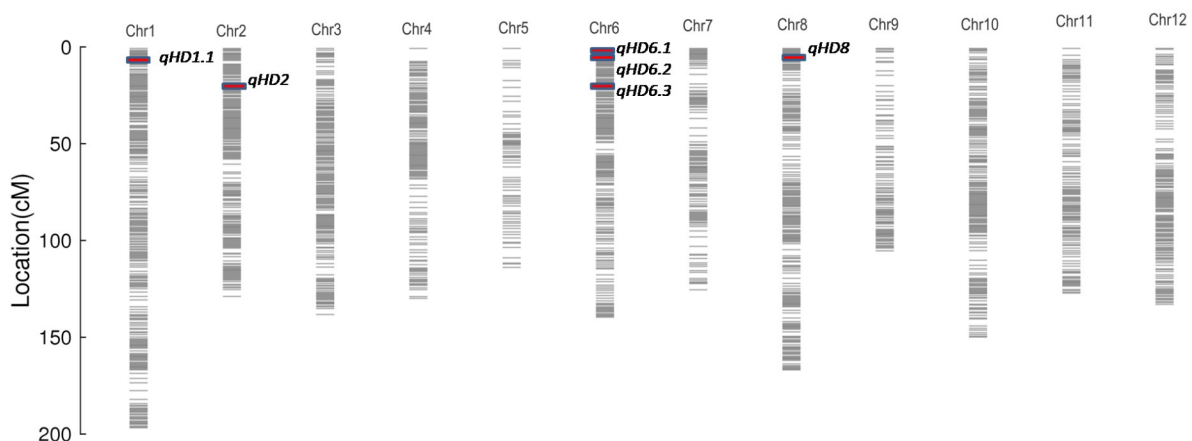


图 2 Bin 标记在染色体上的分布及抽穗期 QTL 位置

Fig.2 Distribution of Bin markers and QTLs for heading date on chromosome

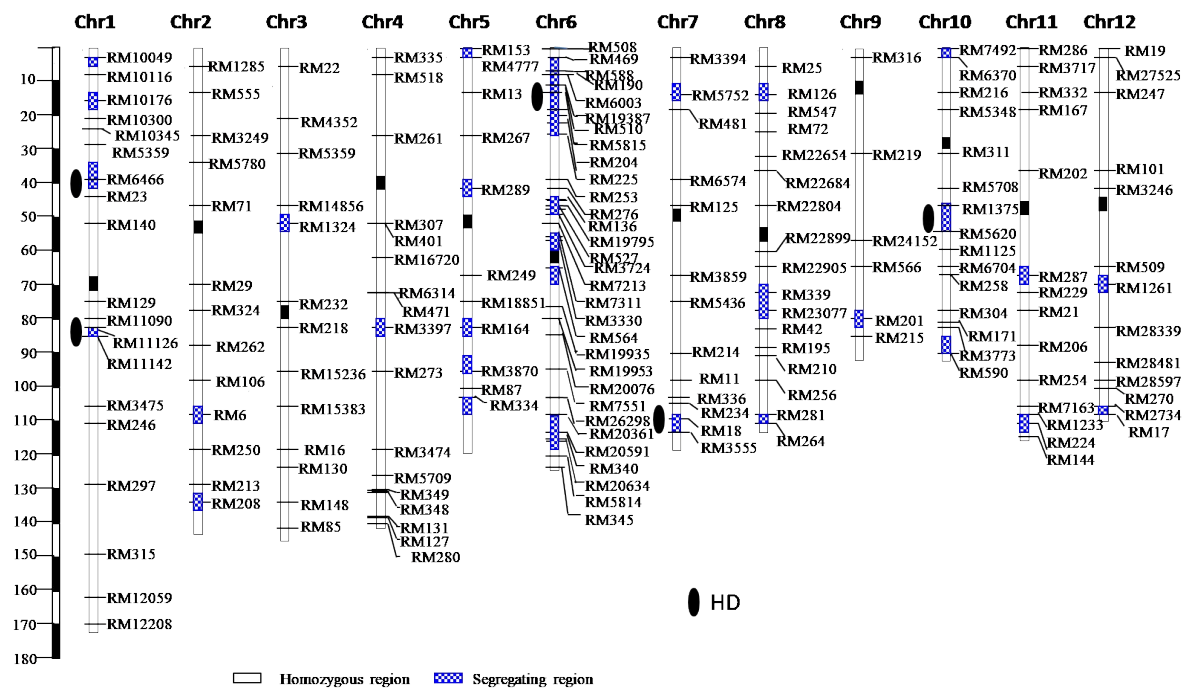


图3 SSR 标记在染色体上的分布及抽穗期 QTL 位置

Fig.3 Distribution of SSR markers and QTLs for heading date on chromosome

表 1 3 个环境下检测到的抽穗期 QTL

Tab.1 QTLs detected for heading date under three environments

QTL	环境 Environment	染色体 Chr.	区间 Interval	LOD	A	R ² /%	位置 Position	已克隆基因 Cloned gene
<i>qHD1.1</i>	E1	1	1_4936096 1_8609147	2.99	0.98	5.52	4,936,096–8,609,147	<i>OsFTL1</i>
	E2	1	RM6466	3.37	2.87	1.29	9,191,088	<i>OsFTL1</i>
<i>qHD1.2</i>	E3	1	RM11126	3.02	2.00	1.43	20,537,064	<i>OsEF3</i>
<i>qHD2</i>	E1	2	2_18310145 2_20003194	2.56	-0.39	4.83	18,310,145–20,003,194	
<i>qHD6.1</i>	E1	6	6_2143808 6_2786166	3.42	-0.42	14.87	2,143,808–2,786,166	<i>Hd17, Hd3a, RFT1</i>
	E2	6	RM6003 RM204	13.99	-9.69	12.27	2,104,200–3,168,314	<i>Hd17, Hd3a, RFT1</i>
	E3	6	RM6003 RM204	16.51	-6.74	14.09	2,104,200–3,168,314	<i>Hd17, Hd3a, RFT1</i>
<i>qHD6.2</i>	E1	6	6_7652428 6_8931581	8.33	1.43	37.27	7,652,428–8,931,581	<i>Hd1</i>
<i>qHD6.3</i>	E1	6	6_17668694 6_21082023	3.29	1.10	7.9	17,668,694–21,082,023	<i>Se5</i>
<i>qHD7</i>	E2	7	RM18	3.93	3.15	1.52	25,652,511	<i>DTH7/Ghd7.1</i>
	E3	7	RM18	2.5	1.60	1.12	25,652,511	<i>DTH7/Ghd7.1</i>
<i>qHD8</i>	E1	8	8_3026766 8_9543194	2.75	-0.35	3.45	3,026,766–9,543,194	<i>DTH8</i>
<i>qHD10</i>	E2	10	RM1375 RM5620	5.37	-3.12	2.42	16,644,899–17,403,621	<i>Ehd1</i>
	E3	10	RM1375 RM5620	10.16	-3.85	5.68	16,644,899–17,403,621	<i>Ehd1</i>

在第1染色体上检测到2个抽穗期 QTLs *qHD1.1* 和 *qHD1.2*。其中, *qHD1.1* 在 E1 和 E2 环境中被检测到, 其东乡野生稻等位基因均延迟抽穗。该 QTL 在 E1 环境和 E2 环境中的 LOD 值分别为 2.99 和 3.37, 加性效应分别为 0.98 d 和 2.87 d, 贡献率分别为 5.52% 和 1.29%。 *qHD1.2* 仅在 E3 环境中被检测到, 其 LOD 值为 3.02, 表型贡献率为 1.43%, 东乡野生稻型等位基因延迟 4.00 d 抽穗。第2染色体上检测到1个 QTL *qHD2*, 且仅在 E1 环境中检测到, 其 LOD 值为 2.56, 加性效应为 0.39 d, 表型贡献率为 4.83%, 其东乡野生稻等位基因促进抽穗。第6染色体上检测到 *qHD6.1*、*qHD6.2* 和 *qHD6.3* 等3个抽穗期 QTLs。其中, *qHD6.1* 在 E1、E2 和 E3 环境中均被检测到, 该 QTL 的 LOD 值依次为 3.42、13.99 和 16.51, 加性效应依次为 0.42 d、9.69 d 和 6.74 d, 贡献率依次为 3.42%、13.99% 和 16.51%, 促进抽穗的等位基因来自东乡野生稻。 *qHD6.2* 和 *qHD6.3* 仅在 E1 环境中被检测到, 二者的 LOD 值分别为 8.33 和 3.29, 分别解释 37.27% 和 7.90%

的表型变异,东乡野生稻等位基因延迟抽穗期 2.86 d 和 2.20 d。第 7 染色体上定位到 *qHD7*,其在 E2 和 E3 环境中均被检测到,其东乡野生稻等位基因延迟抽穗。在 E2 和 E3 环境中,LOD 值为 3.39 和 2.50,加性效应为 3.15 d 和 1.60 d,贡献率为 1.52% 和 1.12%。第 8 染色体上定位到 *qHD8*,仅在 E1 环境中被检测到,其 LOD 值和贡献率为 2.75 和 3.45%,东乡野生稻等位基因促进抽穗 0.70 d。第 10 染色体上检测到 *qHD10*,在 E1 和 E2 环境中均被检测到,其东乡野生稻等位基因促进抽穗。在 E1、E2 环境中,*qHD10* 的 LOD 值、加性效应和贡献率分别为 5.37、3.12 d、2.42% 和 10.16、3.85 d、5.68%。

2.3 *qHD1.1* 对产量相关性状的多效性

一般而言,抽穗期与产量性状正相关,因此分析 *qHD1.1* 对 9 个产量构成因子的遗传效应(表 2)。QTL 分析结果表明,*qHD1.1* 仅对穗长、穗实粒数和穗总粒数等 3 个性状检测到显著的遗传效应,且加性效应方向一致,说明东乡野生稻等位基因协同增加穗长、穗实粒数和穗总粒数。因此,*qHD1.1* 可能在延迟抽穗情况下,通过增加穗长、穗实粒数和穗总粒数,进而实现单株产量的提高。

表 2 DX 群体中 *qHD1.1* 对产量构成因素的作用
Tab.2 Effects of the *qHD1.1* on yield component in DX population

性状 Trait	LOD	A	D	R ² /%
穗长/cm PL	3.55	0.67	0.17	8.11
有效穗数/NP	0.64			
每穗实粒数/NGP	6.97	13.33	1.91	15.60
每穗总粒数/NSP	7.19	16.06	1.24	16.15
千粒质量/g TGW	1.44			
粒长/cm GL	0.55			
粒宽/cm GW	0.24			
结实率/% SF	0.26			
单株产量/g GY	1.96	2.18	2.10	4.72

PL: Panicle length; NP: Number of panicles; NSP: Number of spikelets per panicle; NGP: Number of grains per panicle; TGW: Thousand grains weight; GL: Grain length; GW: Grain width; SF: Setting percentage; GY: Grain yield per plant.

2.4 *qHD1.1* 序列分析

通过物理位置比对,*qHD1.1* 所在区间包含了具有促进水稻抽穗功能的 *OsFTL1*^[16]。对该基因测序发现,亲本东乡野生稻和协青早 B 在 *OsFTL1* 的编码区存在 2 个非同义替换的 SNP(图 4)。

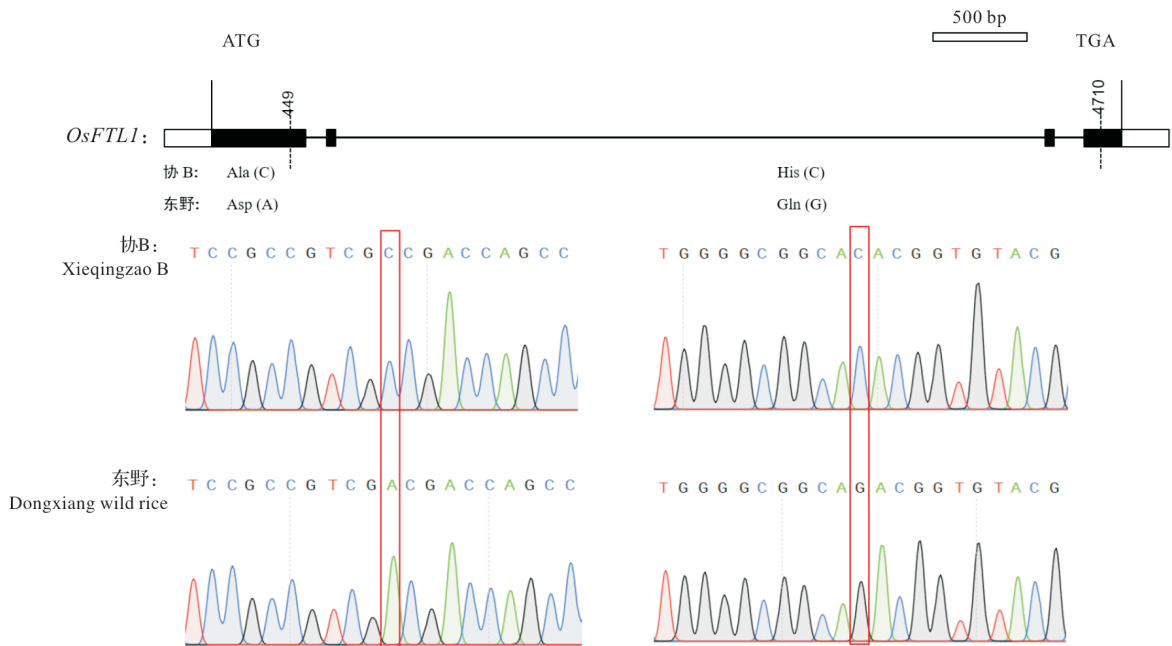


图 4 协青早 B 和东乡野生稻中 *OsFTL1* 的序列分析

Fig.4 Sequencing analysis on *OsFTL1* between Xieqingzao B and Dongxiang wild rice

3 讨论

3.1 野生稻抽穗期基因的挖掘

在栽培稻驯化过程中,丢失了约30%~40%野生稻基因^[17],致使野生稻与栽培稻在许多重要的农艺性状之间有很大差异。尽管栽培稻的产量性状表现优于野生稻,但高产优质基因蕴藏于野生稻中^[18]。发掘野生稻中的重要农艺性状相关基因,既可为栽培稻育种提供基因资源,也可为研究水稻的起源与驯化提供分子依据。迄今,14个克隆的抽穗期 QTL 或基因均来自于籼粳、籼籼或粳粳等栽培稻间杂交构建的遗传群体,功能等位基因大多来自于栽培稻中。例如,*DTH2*、*Hd6*、*RFT1*、*Ghd7*、*Ghd7.1* 和 *DTH8* 的增效等位基因分别来自于籼稻品种 IR24、Kasalath、Nona Bokra、明恢 63、密阳 23 和 IR24^[19-24];而 *Ehd4*、*Hd16*、*Hd17*、*Hd3a*、*Hd1* 和 *Hd18* 中延迟抽穗的等位基因依次来自于粳稻品种 Kitaake、日本晴、Koshihikari、日本晴、日本晴和 Hayamasari^[6,25-29]。此外,*DTH3* 和 *Ehd1* 的功能等位基因分别来自亚洲栽培稻 T65 和非洲栽培稻 (*Oryza glaberrima* Steud.)^[30-31]。而有关野生稻抽穗期有利变异的挖掘研究也取得一定进展,如 *qHD7.2/DTH7/Ghd7.1/OsPRR37* 的功能基因来自野生稻^[32];Dai 等^[33]克隆到一个控制晚抽穗基因 *LHD1*,且为 *Hd5/DTH8/Ghd8* 的等位基因,其功能等位基因来自元江野生稻。而水稻第 1 号染色体短臂的 INDEL4 与 RM10309 区间精细定位到早开花 QTL *qHD1b*,其增效等位基因来自于野生稻^[34]。有关野生稻抽穗期 QTL 也有报道,如薄娜娜等^[11]检测到 6 个抽穗期 QTLs,其中主效 QTL *qDTH-8-1* 控制非洲长雄蕊野生稻 (*Oryza longistaminata*) 感光性,且涵盖了 *DTH8* 基因。李静等^[35]检测到 11 个抽穗期 QTL 中的 6 个,野生稻增效等位基因在长日照和短日照下均延迟抽穗,而 *qHd6.1* 和 *qHd7.2* 分别与 *Hd1* 和 *OsPRR37* 互为等位基因。综上,有关野生稻抽穗期 QTL 的研究有待进一步加强。

东乡野生稻是全球分布最北的野生稻,在南昌一般 9 月下旬始穗,表现为抽穗晚,且相较于栽培稻而言,其对短日照和光周期更敏感^[36,33],其抽穗期 QTL 定位遗传机制研究还未见报道。高密度遗传图谱具有标记数量多、密度高、定位精细等优点,已被应用于水稻抽穗期等重要农艺性状 QTL 定位^[3,37]。为此,本研究利用 Bin 标记构建的高密度 Bin 标记图谱定位到 9 个抽穗期 QTLs,其中 8 个 QTLs 所在区间均已克隆到抽穗期基因,而 *qHD2* 尚未克隆。东乡野生稻具有的强感光性是否与上述 QTL 位点间的特异性差异具有遗传关系,有待进一步研究。

3.2 与已定位的抽穗期 QTL 的比较

由 Gramene 数据库 (<http://www.gramene.org>) 可知,抽穗期相关 QTL 中主要分布在水稻第 1、3 和 7 号染色体上。本研究利用 2 套协 B / 东乡野生稻回交重组自交系群体在 3 个环境内共检测到 9 个控制抽穗期 QTLs,其中,第 6 号染色体上检测到 3 个,数量最多,其次是第 1 号染色体 2 个,而第 2、7、8 和 10 号染色体上各 1 个。*qHD6.1* 位点在 3 个环境下被稳定检测到,说明其具有遗传稳定性,包含了 2 个水稻成花素基因 *Hd3a*、*RFT1* 及促进开花调节因子 *HD17*^[21,27-28]。*qHD6.2* 位于第 6 染色体的 7.65~8.93 Mb 处,覆盖抽穗期基因 *Hd1*^[6]; *qHD6.3* 与水稻抽穗期 *Ehd1* 抑制基因 *Se5* 位置接近^[38];位于 7 号染色体的 *qHD7* 与基因 *DTH7/Ghd7.1* 临近^[23]; *qHD8* 位于 8 号染色体 3.02~5.04 Mb 处,覆盖水稻抽穗期基因 *DTH8*^[24]; *qHD10* 与控制水稻早抽穗基因 *Ehd1* 的位置重合^[31];位于 1 号染色体上的 *qHd1.2* 与促进开花的水稻生物钟基因 *OsEF3* 位置相吻合^[39], *qHd1.1* 在 E1 和 E2 2 个环境中被稳定检测到,其定位区间包含了前人报道的 *qHd1b/OsFTL1*^[34,16]。上述分析说明抽穗期 QTL 分析可靠。

3.3 *qHD1.1* 的多效性及应用价值

水稻抽穗期决定其季节适应性和区域适应性,与产量密切相关,若水稻品种在特定环境下开花太早,未能充分利用温光资源进而导致产量下降;相反,若抽穗太晚,未能在寒冷来临之前完成开花和籽粒发育,同样会导致产量下降。由此可见,在一定范围内,水稻抽穗期和产量呈正相关,抽穗期越长,其生物量积累越多,进而产量越高^[40]。因此,培育适宜抽穗期的水稻品种是特定种植区高产的关键。诸多研究已表明,水稻抽穗期的基因同时影响产量性状,即存在一因多效。水稻抽穗期基因 *Ghd2*、*Ghd7*、*DTH7/Ghd7.1*、*DTH8/Ghd8*、*Hd17*、*DHD1* 等都表现出基因多效性,共同影响水稻抽穗期、株高和产量^[22-24,27,41-42]。具体而言,*Ghd2*、*Ghd7* 与 *DTH8(Ghd8)* 等抽穗期基因通过增加穗粒数来提高产量^[22,24,28]。*DTH7/Ghd7.1* 对产量的增效与每穗小穗数显著相关^[23]。*Hd17* 迟熟等位基因仅仅可增加穗长,但未能影响水稻单株穗数

和穗重^[27]。*DHD1*通过增加穗长、枝梗数来实现水稻产量提高^[42]。而*Ghd7*和*DTH8*组合表现为延迟抽穗,可显著增加水稻株高、枝梗数、主穗粒数和千粒质量等^[43]。本研究发现*qHD1.1*对穗长、穗实粒数、穗总粒数及单株产量的加性效应方向一致,即东乡野生稻等位基因延迟抽穗并同时提高穗长、穗粒数和单株产量。这表明,*qHD1.1*可通过增加穗长和穗粒数提高水稻产量,这一结论有待进一步验证。此外,*qHD1.1*在早稻和中稻环境中均被稳定检测到且延迟抽穗,可用于水稻早熟高产、中熟高产品种改良,促进东乡野生稻应用于生产实践。

抽穗期是影响水稻区域适应性的关键遗传因素^[44]。水稻是短日照植物,短日照促进抽穗,而长日照则延迟抽穗。水稻在驯化过程中,由热带和亚热带地区向北移动至温带地区,伴随着开花性状的人工选择,以确保长日照条件下能够正常抽穗与成熟,其中光周期敏感性减低、非诱导条件下开花是水稻由低纬度向高纬度地区适应性成功的关键^[45]。此外,关键抽穗期基因变异为培育不同基因组合的水稻品种以适应其特定的生态区域提供更多可能性。研究表明*Ghd7*和*Hd1*强功能等位基因与非功能性*Ghd8*的基因组合在三系杂交稻中占优势,可在南北纬 30°附近的亚热带区种植;其次,强功能性*Ghd7*、*Ghd8*和非功能性*Hd1*的基因组合在两系杂交稻中占主导地位,可在南北纬 23.5°附近且光热资源丰富的低纬地区种植;而在长江中下游杂交稻中未发现携带强功能性的*Ghd7*和*Ghd8*和功能性*Hd1*的基因组合,但由于具有最强的光周期敏感性,在热带地区具有高产潜力^[46]。东乡野生稻分布于北纬 28°14',是全球最北的普通野生稻和亚洲栽培稻的祖先种^[12-13],感光性弱,蕴含着弱感光性基因。

4 结 论

本研究在早稻和中稻环境下均能检测到*qHD1.1*,其感光性较弱,进而表明*qHD1.1*对适应高纬度地区的品种选育具有重要育种潜力,值得进一步研究。有趣的是,*qHD1.1*区间包含了*qHD1b/OsFTL1*^[34,16],其中*qHD1b*的野生稻等位基因促进水稻抽穗,与之相反,*qHD1.1*的东乡野生稻等位基因延迟抽穗。其次,*qHD1b*候选基因*OsFTL1*促进水稻抽穗,其在亲本野生稻和 ZH8015 的编码区无 DNA 序列差异(在基因表达量存在显著差异),而测序分析表明亲本东乡野生稻和协青早 B 在*OsFTL1*的编码区存在 2 个非同义替换的 SNP。此外,*OsFTL1*与穗发育密切相关,敲除*OsFTL1*能够增加幼穗二次枝梗分化;而本研究中*qHD1.1*的东乡野生稻等位基因通过增加穗粒数提高产量。综上,*qHD1.1*和*qHD1b*是否为同一 QTL,二者间的抽穗期差异是否与*OsFTL1*的基因表达量/功能变异相关,正在验证中。

参考文献 References:

- [1] WING R A, PURUGGANAN M D, ZHANG Q F. The rice genome revolution: from an ancient grain to green super rice[J]. *Nature reviews genetics*, 2018, 19(8): 505-517.
- [2] MATSUBARA K, HORI K, OGISO-TANAKA E, et al. Cloning of quantitative trait genes from rice reveals conservation and divergence of photoperiod flowering pathways in *Arabidopsis* and rice[J]. *Frontiers in plant science*, 2014, 5(5): 193.
- [3] 董骥驰, 杨靖, 郭涛, 等. 基于高密度 Bin 图谱的水稻抽穗期 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2018, 44(6): 938-946.
DONG J C, YANG J, GUO T, et al. QTL mapping for heading date in rice using high-density Bin map[J]. *Acta agronomica Sinica*, 2018, 44(6): 938-946.
- [4] 孟祥雪, 彭永彬, 郑崇珂, 等. 非生物胁迫对水稻抽穗期的影响[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(1): 192-197.
MENG X X, PENG Y B, ZHENG C K, et al. Effects of abiotic stresses on rice heading date[J]. *Molecular plant breeding*, 2023, 21(1): 192-197.
- [5] CHEN J Y, GUO L, MA H, et al. Fine mapping of *qHd1*, a minor heading date QTL with pleiotropism for yield traits in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theoretical and applied genetics*, 2014, 127(11): 2515-2524.
- [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]. *The plant cell*, 2000, 12(12): 2473-2483.
- [7] WEI H, WANG X L, XU H, et al. Molecular basis of heading date control in rice[J]. *Abiotech*, 2020, 1(4): 219-232.
- [8] 王玉博, 王悦, 刘雄, 等. 水稻光周期调控开花的研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2021, 35(3): 207-227.
WANG Y B, WANG Y, LIU X, et al. Research progress of photoperiod regulation in rice flowering[J]. *Chinese journal of rice science*, 2021, 35(3): 207-227.

- [9] VICENTINI G, BIANCUCCI M, MINER L, et al. Environmental control of rice flowering time [J]. Plant communications, 2023, 4(5): 100610.
- [10] 魏和平, 芦涛, 贾琦玮, 等. 水稻抽穗期 QTL 定位及候选基因分析 [J]. 植物学报, 2022, 57(5): 588-595.
WEI H P, LU T, JIA Q W, et al. QTL Mapping of candidate genes for heading date in rice [J]. Chinese bulletin of botany, 2022, 57(5): 588-595.
- [11] 薄娜娜, 胡星辉, 周乐, 等. 多年生长雄蕊野生稻感光性的遗传分析 [J]. 分子植物育种, 2020, 18(9): 2935-2941.
BO N N, HU X H, ZHOU L, et al. Genetic analysis on photosensitivity of perennial wild rice *Oryza longistaminata* [J]. Molecular plant breeding, 2020, 18(9): 2935-2941.
- [12] 李霞, 陈竹林, 谢建坤, 等. 东乡野生稻杂交后代生育早期耐冷性和耐旱性鉴定 [J]. 中国农学通报, 2016, 32(3): 8-15.
LI X, CHEN Z L, XIE J K, et al. Cold and drought tolerance identification of hybrid progenies of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in early growth stage [J]. Chinese agricultural science bulletin, 2016, 32(3): 8-15.
- [13] 吴婷, 李霞, 黄得润, 等. 应用东乡野生稻回交重组自交系分析水稻耐低氮产量相关性状 QTL [J]. 中国水稻科学, 2020, 34(6): 499-511.
WU T, LI X, HUANG D R, et al. QTL analysis for yield traits related to low nitrogen tolerance using backcrossing recombinant inbred lines derived from Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Chinese journal of rice science, 2020, 34(6): 499-511.
- [14] MENG L, LI H H, ZHANG L Y, et al. QTL IciMapping: integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations [J]. The crop journal, 2015, 3(3): 269-283.
- [15] MCCOUCH S R. Gene nomenclature system for rice [J]. Rice, 2008, 1(1): 72-84.
- [16] GIAUME F, BONO G A, MARTIGNAGO D, et al. Two florigens and a florigen-like protein form a triple regulatory module at the shoot apical meristem to promote reproductive transitions in rice [J]. Nature plants, 2023, 9(4): 525-534.
- [17] SUN C Q, LI Z C, WANG X K, et al. Comparison of the genetic diversity of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*O. sativa* L.) using RFLP markers [J]. Theoretical and applied genetics, 2001, 102(1): 157-162.
- [18] TIAN F, LI D J, FU Q, et al. Construction of introgression lines carrying wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) segments in cultivated rice (*O. sativa* L.) background and characterization of introgressed segments associated with yield-related traits [J]. Theoretical and applied genetics, 2006, 112(3): 570-580.
- [19] WU W X, ZHENG X M, LU G W, et al. Association of functional nucleotide polymorphisms at *DTH2* with the northward expansion of rice cultivation in Asia [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2013, 110(8): 2775-2780.
- [20] TAKAHASHI Y, SHOMURA A, SASAKI T, et al. *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the α subunit of protein kinase CK2 [J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2001, 98(14): 7922-7927.
- [21] KOMIYA R, IKEGAMI A, TAMAKI S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice [J]. Development, 2008, 135(4): 767-774.
- [22] WENG X Y, WANG L, WANG J, et al. Grain number, plant height, and heading date 7 is a central regulator of growth, development, and stress response [J]. Plant physiology, 2014, 164(2): 735-747.
- [23] LIU T M, LIU H Y, ZHANG H, et al. Validation and characterization of *Ghd7.1*, a major quantitative trait locus with pleiotropic effects on spikelets per panicle, plant height, and heading date in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of integrative plant biology, 2013, 55(10): 917-927.
- [24] WEI X J, XU J F, GUO H N, et al. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously [J]. Plant physiology, 2010, 153(4): 1747-1758.
- [25] GAO H, ZHENG X M, FEI G L, et al. *Ehd4* encodes a novel and *Oryza*-genus-specific regulator of photoperiodic flowering in rice [J]. PLoS genetics, 2013, 9(2): 1003281.
- [26] HORI K, OGISO-TANAKA E, MATSUBARA K, et al. *Hd16*, a gene for casein kinase I, is involved in the control of rice flowering time by modulating the day-length response [J]. The plant journal, 2013, 76(1): 36-46.
- [27] 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 and cell physiology, 2012, 53(4): 709-716.
- [28] 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 and cell physiology*, 2002, 43(10): 1096-1105.
- [29] SHIBAYA T, HORI K, OGISO-TANAKA E, et al. *Hd18*, encoding histone acetylase related to *Arabidopsis FLOWERING LOCUS D*, is involved in the control of flowering time in rice[J]. *Plant and cell physiology*, 2016, 57(9): 1828-1838.
- [30] BIAN X F, LIU X, ZHAO Z G, et al. Heading date gene, *dth3* controlled late flowering in *O. Glaberrima Steud.* by down-regulating *Ehd1*[J]. *Plant cell reports*, 2011, 30(12): 2243-2254.
- [31] 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 and development*, 2004, 18(8): 926-936.
- [32] LI J, XU R I, WANG C C, et al. A heading date QTL, *qHD7.2*, from wild rice (*Oryza rufipogon*) delays flowering and shortens panicle length under long-day conditions[J]. *Scientific reports*, 2018, 8(1): 1-11.
- [33] DAI X D, DING Y N, TAN L B, et al. *LHD1*, an allele of *DTH8/Ghd8*, controls late heading date in common wild rice (*Oryza rufipogon*)[J]. *Journal of integrative plant biology*, 2012, 54(10): 790-799.
- [34] LIU L, ZHANG Y X, YANG Z F, et al. Fine mapping and candidate gene analysis of *qHD1b*, a QTL that promotes flowering in common wild rice (*Oryza rufipogon*) by up-regulating *Ehd1*[J]. *The crop journal*, 2022, 10: 1083-1093.
- [35] 李静, 孙妍, 齐兰, 等. 基于染色体置换系的野生稻抽穗期及紫色性状 QTL 的鉴定[J]. *植物遗传资源学报*, 2018, 19(3): 568-577.
- LI J, SUN Y, QI L, et al. Identification of agronomic traits related QTLs from wild rice in chromosome segment substitution lines[J]. *Journal of plant genetic resources*, 2018, 19(3): 568-577.
- [36] 王明全, 唐明. 野生稻光周期反应研究[J]. *武汉植物学研究*, 1998, 16(3): 213-218.
- WANG M Q, TANG M. Studies on photoperiodical response of wild rices[J]. *Journal of Wuhan botanical research*, 1998, 16(3): 213-218.
- [37] 李冬秀, 杨靖, 孙凯, 等. 基于高密度遗传图谱定位新的水稻抽穗期 QTLs[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2020, 48(8): 43-49.
- LI D X, YANG J, SUN K, et al. Mapping new rice heading date QTLs based on high-density genetic map[J]. *Journal of north-west A&F university (nature science edition)*, 2020, 48(8): 43-49.
- [38] ANDRES F, GALBRAITH D W, TALON M, et al. Analysis of *PHOTOPERIOD SENSITIVITY 5* sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice[J]. *Plant physiology*, 2009, 151(2): 681-690.
- [39] FU C, YANG X O, CHEN X, et al. *OsEF3*, a homologous gene of *Arabidopsis ELF3*, has pleiotropic effects in rice[J]. *Plant biology*, 2009, 11(5): 751-757.
- [40] CUI Y, ZHU M M, XU Z J, et al. Assessment of the effect of ten heading time genes on reproductive transition and yield components in rice using a CRISPR/Cas9 system[J]. *Theoretical and applied genetics*, 2019, 132(6): 1887-1896.
- [41] LIU J H, SHEN J Q, XU Y, et al. *Ghd2*, a CONSTANS-like gene, confers drought sensitivity through regulation of senescence in rice[J]. *Journal of experimental botany*, 2016, 67(19): 5785-5798.
- [42] ZHANG H, ZHU S S, LIU T Z, et al. *DELAYED HEADING DATE 1* interacts with *OsHAP5C/D*, delays flowering time and enhances yield in rice[J]. *Plant biotechnology*, 2019, 17(2): 531-539.
- [43] SUN K L, HUANG M H, ZONG W B, et al. *Hd1*, *Ghd7*, and *DTH8* synergistically determine the rice heading date and yield-related agronomic traits[J]. *Journal of genetics and genomics*, 2022, 49(5): 437-447.
- [44] ZHANG Z H, ZHU Y J, WANG S L, et al. Genetic interaction of *Hd1* with *Ghd7*, *DTH8* and *Hd2* largely determines eco-geographical adaption of rice varieties in southern China[J]. *Rice science*, 2021, 28(2): 114-118.
- [45] LI X F, SUN Y Q, TIAN X J, et al. Comprehensive identification of major flowering time genes and their combinations, which determined rice distribution in Northeast China[J]. *Plant growth regulation*, 2018, 84(3): 593-602.
- [46] ZHOU X C, NONG C X, WU B, et al. Combinations of *Ghd7*, *Ghd8*, and *Hd1* determine strong heterosis of commercial rice hybrids in diverse ecological regions[J]. *Journal of experimental botany*, 2021, 72(20): 6963-6976.

(责任编辑:张前锋)