

文章编号: 1005-0906(2008)01-0011-04

玉米光周期敏感性的遗传特性 及相关基因的研究进展

王翠玲, 程芳芳, 孙朝晖, 库丽霞, 陈晓, 陈彦惠

(河南农业大学农学院, 国家玉米改良郑州分中心, 郑州 450002)

摘要: 引进来源于多样性中心的热带、亚热带玉米种质是解决我国玉米种质资源狭窄的有效途径。光周期敏感性是热带、亚热带玉米种质在温带地区应用的主要障碍。对光周期敏感性的遗传特点和相关基因的定位及克隆研究方面取得的成果进行了综述, 结合模式植物拟南芥和水稻光周期敏感性研究方面的进展, 对玉米光周期敏感性研究的发展趋势进行了展望。

关键词: 光周期敏感性; 热带亚热带玉米; 遗传机制; 数量性状基因位点

中图分类号: S513.034

文献标识码: A

Advances in Genetic Research and Related Genes of Photoperiod Sensitivity in Maize

WANG Cui-ling, CHENG Fang-fang, SUN Zhao-hui, KU Li-xia, CHEN Xiao, CHEN Yan-hui

(Agronomy College of Henan Agricultural University, Zhengzhou Sub-center of Chinese National Maize
Improvement Center, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Introducing tropical and sub-tropical germplasm from diversity center was an efficiency approach to enrich the limited germplasm of maize in China. Photoperiod sensitivity was the major obstacle of using tropical and sub-tropical germplasm in temperate zone. This paper summarized recent progress in the genetic research and related genes of photoperiod sensitivity in maize, in combination with the progress in the related field in mode plant *Arabidopsis* and rice, the trends of the research on photoperiod sensitivity were discussed.

Key words: Photoperiod sensitivity; Tropical and sub-tropical maize; Genetic mechanism; QTL

我国的玉米生产由于大面积利用塘四平头、旅大红骨、瑞得和兰卡斯特四大系统的自交系, 导致育种的种质基础相对狭窄与脆弱, 使玉米生产陷入遗传脆弱性的危险^[1]。从全球范围来说, 大约有 300 个玉米地方种族, 但广泛开发利用的只有 5~6 个。从玉米的多样性中心和次生中心引进和开发利用新的种质资源, 可扩增现代育种的种质基础。外来种质特别是来自玉米多样性中心的热带、亚热带种质具有我国乃至美国玉米带种质不同的遗传变异, 可以极

大的丰富温带玉米育种的遗传基础。热带、亚热带玉米种质具有很强的光周期敏感性, 引入到温带地区后, 表现出营养生长旺盛, 茎节数和叶片增多, 生殖生长受到抑制; 抽雄期和吐丝期延迟, 晚熟, 雌雄不协调, 甚至不能开花结果; 空秆率高, 经济系数低等明显的不适应性现象。因此, 全面了解玉米光周期敏感性的生理生化机制、遗传机理和分子机制, 对钝化玉米的光周期敏感性、改良我国玉米种质有重要意义。近年来, 随着分子标记技术的飞速发展和广泛应用, 在这个领域已经取得了很大的进展。本文主要评述控制玉米的光周期敏感性的基因作图和分子标记的研究进展、发展趋势及其在将来应用的潜力, 阐述光周期敏感性机制方面的研究进展。

1 玉米光周期敏感的遗传特点

1.1 玉米光周期反应特点

收稿日期: 2007-05-20

基金项目: 国家自然科学基金(30571167)、教育部高等学校博士学科点专项科研基金项目(20050466005)

作者简介: 王翠玲(1974-), 女, 助理研究员, 博士。主要从事玉米遗传育种。E-mail: lywgg@126.com

陈彦惠为本文通讯作者。E-mail: chy989@sohu.com

研究表明,玉米对日照长度的敏感时数为 12 ~ 13 h^[2,3]。日照时数的延长往往导致开花期的延迟^[4~7],在长日照条件下,吐丝期的延迟比散粉期的延迟程度更甚,进而导致雌雄不协调的程度加重^[8]。Kiniry 等(1982)认为玉米在出苗到雄穗分化前 4 ~ 8 d(形态上为 35% ~ 50% 可见叶期)对光周期变化反应钝感,雄穗分化期是玉米对光周期反应的敏感时期。任永哲等(2006)研究表明敏感性材料 CML288 在叶龄指数为 40 左右时对光周期反应最敏感。

玉米光敏感性不仅受到光周期的影响,而且还受到温度、光质、水分、土壤养分、栽培条件和品种基因型^[11]以及这些因素之间的互作影响。温带长日照条件下的玉米光周期敏感特性与基因型的适应性关系密切^[12,13]。品种成熟性与光周期反应强弱有关,遗传上越晚熟的品种,通过出苗至雄穗分化所花费的时间越长,经历不利于开花的光周期的作用时间就越长。较高的温度能加快玉米发育速度,有利于降低光敏感效应(Ellis, et al. 1992)。不同生态类型种质对长光敏感性不同,表现为温带玉米 < 高原玉米 < 亚热带玉米 < 热带玉米。来源于低海拔和低纬度的群体的敏感性很强,来源于高地的群体,不论其起源地的纬度高低都不敏感 (Ellis, et al. 1992; 张凤路等, 2001; Gouesnard, et al. 2002)。

1.2 光周期敏感性的评价指标

不同的研究者采用不同的指标来研究光周期敏感性。Rood 和 Major(1980)以光周期每延长 1 h 所推迟的生长天数作为光周期敏感性指标。Bonhomme 等(1994)提出一种把光照长度和温度结合起来度量玉米品种光敏感的指标,将播种到抽雄的间隔期内光照小于 13 h 的平均热量单位看作基本热量单位,用品种超过 13 h 光周期时所用的热量单位与基本热量单位的回归值作为光敏感的指标。Gouesnard 等(2002)参照 Bonhomme 的方法,计算从播种到雄穗开花所需要的积温,把积温与光周期的回归斜率作为群体的光周期敏感性值。张凤路等(2001)以总叶片数和雄穗开花期为参照指标,计算其平均敏感性指数。具体计算方法为:敏感性系数 = 某性状在自然光照下的观测值 / 该性状在长光下的观测值。敏感性指数 = (某种质在长光下的观测值 / CK 种质在长光下的观测值) × (某种质的敏感性系数 / CK 种质的敏感性系数)。也有研究者用 RD 来估算某一材料某一性状的光周期敏感指数: $RD_i(\%) = [(L_i - S_i) / S_i] \times 100\%$, 其中: L_i 表示某一材料某一性状在长日照表现的平均值, S_i 表示某一材料某一性状在短日照表现的平

均值(张世煌等. 1995; Moutiq, et al. 2002; 郭瑞. 2005)。

1.3 玉米光周期敏感性的经典遗传学机制

研究表明玉米光周期敏感性属于数量性状遗传,由多个基因控制(Russell, Stuber. 1983)。多数研究认为玉米开花期的遗传力很高,光周期敏感性遗传以加性基因作用为主(张世煌等. 1995);也有研究(Hallauer. 1988)表明,玉米早抽丝对晚抽丝是显性遗传。陈彦惠等(2000)研究表明对于温、热杂交组合的基本营养生长期较之亲本有明显提早的趋势,符合加性 - 显性遗传模式;温带早熟性对热带晚熟性呈显性和部分显性。温带遗传成分在杂种后代中所占的比重,对基本营养生长期提早和光周期钝感表现出剂量效应。陈彦惠等(2003)研究表明玉米热带钝感自交系 × 温带钝感自交系组合的 5 个性状(抽雄期、散粉期、吐丝期、株高、穗位高)显性效应大于加性效应,上位性效应普遍存在;而钝感 × 敏感组合 5 个性状则以加性效应占主导地位,显性和上位性效应作用显著降低。

2 玉米光周期敏感相关基因定位研究

随着 DNA 分子标记技术的发展,借助高密度的分子连锁图谱,数量性状基因定位工作发展很快。近年来,国内外学者利用 RFLP、AFLP、SSR 等分子标记技术,在温带玉米群体中检测到开花期性状和株高、穗位高等农艺性状的多个 QTL。Chardon 等(2004)应用荟萃分析(Meta-analysis)方法,综合分析了 313 个与开花时间相关的 QTL,构建了一个由 62 个一致性 QTL 的组成综合遗传模式,其中 6 个效应最大的区域分别位于第 1、8、9 和 10 染色体上。Vladutu 等(1999)在第 8 染色体的 8.04 ~ 8.05 区间内检测到 2 个影响从生殖生长到营养生长转化的 QTL(vgt1, vgt2)。Salvi 等(2002)将 vgt1 精细定位到第 8 染色体的 8.05 区域的离一个 AFLP 标记距离 0.3 cM 的位置。Chardon 等(2005)在第 8 染色体的一个 6 cM 的区间内检测到一个影响从生殖生长到营养生长转化的 QTL(vgt-f7p),研究证明它是 vgt1 的等位基因。

也有研究者对热带种质的生育期、植株性状等光周期敏感相关性状 QTL 定位,但很少有专门针对热带玉米的光周期敏感性进行定位的报道,仅 Koester 等(1993)将开花时间和株高的主效 QTL 定位在第 1、8 和 10 染色体上,对开花时间效应最大且最稳定的 QTL 区域在染色体 1 着丝点附近,同时将总叶片数的主效 QTL 定位在第 1 和 8 染色体上,推测第 8 染色体的这个 QTL 区域可能含有光周期反应

因子。Moutiq 等(2002)发现,长日照下的开花期 QTLs 定位在染色体 3、8、9、10 上,短日照处理下的开花期 QTLs 定位在染色体 1、3、4、5、9 上,与光周期反应相关的几个 QTLs 位于染色体 8、9、10 上,与长日照处理下开花期相关的 3 个主效 QTLs 位于相似的图谱位点,候选基因 *id1*、*phy1*、*phy2*、*phyb1*、*mal*、*zag2*、*zmm1* 与发现的 QTLs 存在连锁关系。郭瑞(2005)将长日照的散粉期 QTLs 定位在 1、2、3、4、5、8、9、10 上,短日照下的散粉期 QTL 定位在第 1 染色体上,将抽雄期敏感性指数 QTL 定位在第 3、6、8、9 和 10 染色体上,将散粉期敏感指数 QTL 定位在 1、4 和 10 染色体上,将吐丝期的光周期指数 QTL 定位在第 4 和 10 染色体上。

研究发现,与光周期反应相关的 QTLs,与长日照处理下开花期相关的主效 QTLs 位于相似的图谱位点^[17,18],光周期 QTL 与长日照开花期 QTL 的相互关系尚待进一步研究。

3 光周期敏感相关基因克隆研究进展

Dwarf8 基因是植物开花的赤霉素途径中的一个负调控因子,对赤霉素不敏感,影响玉米开花时间和株高,位于第 1 染色体 1.09 ~ 1.10 区间。研究表明,*Dwarf8* 基因的一个 6 个碱基的缺失与长日照下的早开花密切相关,推断 *Dwarf8* 基因影响热带玉米对温带气候的适应性^[27,28]。*id1* 基因位于第 1 染色体的 1.08 区域,*id1* 编码一个具有锌指结构的蛋白,调节来自叶片的开花转化所必须的信号,控制玉米从营养生殖向生殖生长的转化。*id1* 突变体进行很长的营养生长阶段,从营养生长向生殖生长的转化出现异常^[29,30]。另一个从营养生长向生殖生长转化的必需的基因 *dfl1* (Muszynski, et al. 2006),定位在第 7 染色体的长臂上。研究表明 *dfl1* 位于 *id1* 的下游,调节从叶片向茎尖传导的开花诱导信号,*dfl1* 突变体开花延迟,植株高大,叶片数和节数增多,对日长没有明显的反应。任永哲等(2006)和高伟等(2006)通过 RT-PCR 法分别克隆到一个玉米上的类 *EMF* 基因和类 *LFY* 基因,类 *EMF* 基因的功能似乎与促进营养生长、抑制生殖生长有关。类 *LFY* 基因在自交系茎尖中长日照条件下不同生长时期持续表达,短日照条件下生长早期和后期不表达,其功能有待进一步研究。

4 模式植物光周期敏感性研究进展

长日植物拟南芥光周期研究取得了巨大进展,

确立了一个长日照条件下光周期促进开花的遗传途径,使人们了解了植物对日长的辨别并影响生殖发育的分子基础。长日植物拟南芥与短日植物水稻在诱导开花的基因上具有保守性,研究发现水稻中光周期调节开花的关键调节基因 *Hd1*、*Hd3a*、*OsGI* 同拟南芥的同族体基因非常保守,但是作用机制相反。水稻中 *Hd1* (*CO* 同族体基因)对 *Hd3a* (*FT* 同族体基因)的调节与拟南芥中 *CO* 对 *FT* 的调节作用是相反的,结果导致水稻在长日条件下开花被抑制^[33,34]。由于长日植物拟南芥与短日植物水稻光周期调节开花的关键基因存在保守性以及玉米与水稻间的共线性关系,因此拟南芥和水稻的研究结果将对揭示玉米开花的光周期信号传导路径的分子机理提供有益的借鉴作用。

高等植物开花的光周期调控是由参与花启动的发育控制、生物钟(Circadian clock)调控及光受体信号转导的基因间相互作用完成的。参与花启动调控的基因主要有 *CO*、*FT*、*FHA*、*GI*、*SOC1*、*FWA* ^[35~39],生物钟调控基因主要有 *LHY*、*CCA1*、*GI*、*ELF3*、*TOC*、*ZTL* 和 *FKF1*^[40,41]等,光受体基因主要有 5 种光敏素基因 *phyA*、*phyB*、*phyC*、*phyD*、*phyE* 和两种隐色素基因 *cry1*、*cry2*^[42~44]。通过光周期影响拟南芥开花发育的机理研究确立了一个长日照条件下光周期促进开花的遗传途径。*PhyA*、*PhyB*、*Cry1*、*Cry2* 等光受体位于光周期途径的上游,直接感受光信号后诱导 *CCA1*、*LHY* 等生物钟成分及转录因子的表达,产生生物钟,*GI* 在生物钟振荡和 *CO* 基因之间发挥作用,*CO* 基因的表达受生物节律的影响,呈现有规律的上升和下降态势。*CO* 蛋白作用于 *FT*,从而影响花分生组织基因表达种类和丰度,促进或抑制花序分生组织的形成,决定开花转换的时机,即为开花时间决定 (Yanovsky, et al. 2002)。

5 结 论

玉米光周期敏感性的遗传特点及分子机制研究方面已取得了一些进展,但与拟南芥和水稻相比仍然存在的很大的差距,特别对光周期敏感性的分子机理研究方面知之甚少,主要原因是玉米上克隆的开花时间基因太少。图位克隆是获得数量性状基因的唯一方法,目前在禾谷类作物中已有多数 QTL 通过图位克隆法克隆成功(*iga1*、*Hd1*、*Hd6*、*Hd3a*、*Ehd1*、*Vrn1* 和 *Vrn2* 等),这些 QTL 的克隆成功均借助了大规模的作图群体,与其它谷类作物的共线性关系为其提供了更多的分子标记和候选基因,测序和表达

分析可以帮助确定最可能的候选基因。高等植物开花的光周期途径关键基因的保守性和禾谷类作物的共线性关系将能为玉米光周期敏感基因的克隆提供有益的借鉴,有利于克服玉米基因组庞大、含有大量的中等或高度重复序列很难通过图位克隆法分离到基因的缺点。将来会有更多精细定位的玉米光周期敏感 QTL 被克隆出来,通过研究基因间的互作关系,玉米光周期敏感性的分子机理将会越来越清晰。

参考文献:

- [1] 吴景锋. 我国玉米杂交种发展的主要历程、差距和对策[J]. 玉米科学, 1995, 3(1): 1-5.
- [2] Ellis R H, Sumerfield R J, Edmeades G O. Photoperiod, temperature, and the interval from sowing initiation to emergence of maize[J]. Crop Sci., 1992, 32: 1225-1232.
- [3] Bonhomme R, Derieu M, Edmeades G O. Flowering of diverse maize cultivars in relation to temperature and period in multilocation field trials [J]. Crop Sci., 1994, 34: 156-164.
- [4] Fedorov A K. Physiological-genetic bases of growing-season length in cereal crops[J]. Biol. Bul. Acad. Sci., 1987, 14(5): 409-415.
- [5] Muchow R C, Carberry P S. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize[J]. Field Crop Research, 1989, 20: 221-236.
- [6] Rood S B, Major D J. Responses of early corn inbreds to photoperiod [J]. Crop Sci., 1980, 20: 679-682.
- [7] Allison J C S, Daynard T B. Effects of change in time of flowering, induced by altering photoperiod or temperature, on attributes related to yield in maize[J]. Crop Sci., 1979, 19: 1-4.
- [8] Struik P C, Doergeest M, Boonman G. Environmental effects on flowering characteristics and kernel set of maize (*Zea mays* L.) [J]. Netherlands J of Agric. Sci., 1986, 34: 469-484.
- [9] Kiniry J R, Ritchie J T, Musser R L. The photoperiod sensitive interval in maize[J]. Agron J, 1983, 75: 687-690.
- [10] 任永哲, 陈彦惠, 库丽霞, 等. 玉米光周期反应及一个相关基因的克隆[J]. 中国农业科学, 2006, 39(7): 1487-1494.
- [11] Russel W K, Stuber C. Effects of photoperiod and temperatures on the duration of vegetative in maize[J]. Agron J, 1983, 75: 795-802.
- [12] Francis C A, Grogan C O, Sperling D W. Identification of photoperiod insensitive strains of maize (*zea mays* L.) [J]. Crop Sci., 1969, 9: 675-677.
- [13] Francis C A. Photoperiod sensitivity and adaption in maize[J]. Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf., 1972, 27: 119-131.
- [14] 张凤路, Mugo S. 不同玉米种质对长光周期反应的初步研究[J]. 玉米科学, 2001, 9(4): 54-56.
- [15] Gouesnard B, Rebourg C, Welcker C, Charcosset A. Analysis of photoperiod sensitivity within a collection of tropical maize populations [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2002, 49: 471-481.
- [16] 张世煌, 石德权. 系统引进和利用外来玉米种质[J]. 作物杂志, 1995(1): 7-9.
- [17] Moutiq R, Ribaut J M, Edmeades G, et al. Photoperiod Response and Two Genetic Pathways for Flowering in Maize[A]. Maize Genetics Conference Abstract, 2002.
- [18] 郭瑞. 玉米光周期敏感相关基因的 QTLs 定位及性状分析[D]. 郑州: 河南农业大学硕士论文, 2005.
- [19] 陈彦惠, 王利明, 戴景瑞. 热带、亚热带自交系与中国温带玉米种质杂交种的研究[J]. 中国农业大学学报, 2000, 5(1): 50-57.
- [20] Koester R P, Sisco P H, Stuber C W. Identification of quantitative trait loci controlling days to flowering and plant height in two near-isogenic lines of maize[J]. Crop Sci., 1993, 33: 1209-1216.
- [21] Hallauer A R, Miranda J B. Quantitative Genetics in Maize Breeding [A]. 2nd edition, Iowa State University Press/Ames. 1988.
- [22] 陈彦惠, 张向前. 热带玉米光周期敏感相关性状的遗传分析[J]. 中国农业科学, 2003, 36(3): 248-253.
- [23] Chardon F, Virlon B, Moreau L, et al. Charcosset A Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from QTL meta-analysis and synteny conservation with the rice genome[J]. Genetics, 2004, 162: 2169-2185.
- [24] Vladutu C, McLaughlin J, Phillips R L. Fine mapping and characterization of linked quantitative trait loci involved in the transition of the maize apical meristem from vegetative to generative structures[J]. Genetics, 1999, 153: 993-1007.
- [25] Salvi S, Tuberosa R, Chiapparino E, et al. Toward positional cloning of Vgt1, a QTL controlling the transition from the vegetative to the reproductive phase in maize[J]. Plant Mol. Biol., 2002, 48: 601-613.
- [26] Chardon F, Hourcade D, Combes V, Charcosset A. Mapping of a spontaneous mutation for early flowering time in maize highlights contrasting allelic series at two-linked QTL on chromosome 8[J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 112(1): 1-11.
- [27] Thornsberry J M, Goodman M M, Doebley J, et al. Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time[J]. Nat. Genet., 2001, 28: 286-289.
- [28] Létizia C K, Veyrieras J B, Madur D, et al. Maize adaptation to temperate climate: relationship with population structure and polymorphism in the Dwarf8 gene[J]. Genetics, 2006, 172: 2449-2463.
- [29] Colasanti J, Tremblay R, Wong A Y, 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.
- [30] Kozaki A, Hake S, Colasanti J. The maize ID1 flowering time regulator is a zinc finger protein with novel DNA binding properties[J]. Nucleic Acids Res., 2004, 32: 1710-1720.
- [31] Muszynski M G, Dam T, Li B, et al. Delayed flowering1 encodes a basic leucine zipper protein that mediates floral inductive signals at the shoot apex in maize[J]. Plant Physiology, 2006, 42: 1523-1536.
- [32] 高伟, 陈晓, 库丽霞, 等. 玉米类 LFY 基因的克隆及其在不同光周期条件下的表达[J]. 作物学报, 2006(32): 1256-1260.
- [33] Hayama R, Yokoi S, Tamaki S, Yano M, Shimamoto K. Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice [J]. Nature, 2003, 422: 719-722.
- [34] Izawa T, Takahashi Y J, 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: 113-120.
- [35] Putterill J, Robson F, Lee K, et al. The CONSTANS gene of Arabidopsis promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors[J]. Cell, 1995, 80: 847-857.