

利用重组自交系群体在长日照和短日照条件下进行水稻抽穗期 QTL 分析

侯晓晔 朱丹 喻辉辉 龚亮 徐才国 张启发

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 在海南岛冬季短日照条件下, 分 2 次种植珍汕 97 和明恢 63 构建的重组自交系群体, 利用超高密度 SNP 遗传连锁图检测抽穗期 QTL, 将结果与武汉夏季长日照条件下 7 组抽穗期 QTL 定位结果进行比较, 探究长日照和短日照条件下 QTL 的差异。两地结果的主要差别在于: 武汉长日照条件下抽穗期的主效 QTL 定位在第 7 染色体着丝粒附近, 但该 QTL 在海南短日照条件下无显著效应; 在海南条件下检测到第 6 染色体物理位置 9.12~9.65 Mb 处一个效应很大的 QTL, 在武汉条件下效应不显著。本研究结果进一步完善了该群体抽穗期的遗传研究, 增进了对水稻长短日照条件下抽穗期遗传基础的理解。

关键词 水稻(*Oryza sativa* L.); 超高密度遗传连锁图; 开花期; 适应性

中图分类号 S 511.032 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2014)02-0001-07

开花期是影响作物季节和地域适应性的重要性状。在水稻中, 随着越来越多遗传群体的分析和分子标记技术的不断发展, 已检测到大量开花期(抽穗期)的数量性状位点(QTLs)。如在 Gramene 网站(<http://www.gramene.org/qtl/>), 输入 heading date 并将物种选为 *Oryza sativa* (rice), 根据 2012 年 10 月的数据, 可以查询到共 618 个控制抽穗期性状的 QTLs。

水稻的抽穗期主要由其感光性、感温性和基本营养生长性决定。水稻中已克隆的抽穗期相关基因中, 一部分在长日照条件和短日照条件下表现出了不同的功能, 如 *OsMADS50* 和 *OsMADS56* 两个基因都只在长日照条件下特异地调控抽穗期, 而在短日照下没有效应^[1]。通过图位克隆方法分离克隆的 *Hd1* 和 *Ghd7* 也表现出了长、短日照条件下功能的差异。

Hd1 与拟南芥的 *CO* 基因具同源性, 编码产物都含有锌指结构域和 CCT 结构域, 遗传转化分析表明 *Hd1* 可能具有短日照条件促进抽穗、长日照条件抑制抽穗的功能^[2], 后续的研究也证实了 *Hd1* 的双重功能。*Hd1* 在短日照下促进 *Hd3a* 的表达, 但在长日照条件下 *Hd3a* 的表达被 *Hd1* 抑制; 在 *OsGI*

超表达植株中 *Hd1* 表达升高而 *Hd3a* 表达量降低^[3-4]。相对于拟南芥中 *CO* 只在长日照下促进开花^[5], *Hd1* 在短日照植物水稻中有其特异的功能。

本研究中使用的珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体(recombinant inbred lines, RILs)是华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室构建的作图群体。邢永忠等^[6]1997、1998 两年考察了该群体的单株产量及其构成因子、株高、抽穗期等 12 个性状的表型值, 利用构建的 RFLP/SSR 遗传连锁图对各性状进行了 QTL 定位分析、上位性检测和遗传基础剖析。另外该群体还曾多次种植在湖北省武汉市华中农业大学实验农场(WH, 北纬约 30.5°)并进行了表型考察, 积累了大量的表型数据。*Ghd7* 基因正是通过对本群体 QTL 的进一步研究所克隆的。*Ghd7* 同时调控抽穗期、株高和每穗粒数, 是一个多效应基因, 在长日照条件下表达量较高, 使抽穗推迟, 株高和穗粒数增加; 在短日照条件下表达量大幅度降低从而失去了对 3 个性状的调控效应^[7]。

综上所述, 抽穗期受光周期调控, 而抽穗期基因也可能在长日照和短日照条件下表现出不同的功能。然而我们多年对珍汕 97/明恢 63 RIL 群体的抽穗期研究均是在长日照条件进行的, 尚未在短日

收稿日期: 2012-12-21

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(31130032)

侯晓晔, 硕士研究生。研究方向: 水稻分子遗传。E-mail: houxiaoye@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 张启发, 博士, 教授。研究方向: 水稻功能基因组与杂种优势的生物学基础。E-mail: qifazh@mail.hzau.edu.cn

照条件下进行观察研究。为了剖析水稻在不同光照条件下抽穗期的遗传基础,本研究在短日照条件下(作物遗传改良国家重点实验室海南实验基地,北纬约 18.5°)对该群体进行抽穗期 QTL 分析,寻找在长日照和短日照条件下抽穗期 QTL 的区别,完善本群体的抽穗期研究,以进一步阐述水稻在不同日照条件下开花时间差异的遗传基础。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验使用的珍汕 97/明恢 63 重组自交系群体,共包含 210 个家系,是由珍汕 97×明恢 63 杂交产生的 F₂ 中随机选单株套袋自交,单粒传经过 10 代以上套袋自交形成。珍汕 97 和明恢 63 分别是我国累计种植面积最大的优良三系杂交稻汕优 63 的保持系和恢复系。

1.2 播种时间的选择

温度和光周期是影响水稻抽穗期的两大环境因素^[8]。为了尽可能地突出日照长度差异对群体抽穗期的影响,应调节材料在海南日照最短的时间区段内进入幼穗分化期。北半球白昼最短的一天在冬至日,即每年的 12 月 22 日左右。虽然短日照条件促进水稻抽穗期提前,但海南冬季的低气温会延长抽穗期。RIL 群体在武汉的平均抽穗期为 83 d 左右,根据经验推测群体在海南的平均抽穗期应在 100 d 左右。一般认为稻株在抽穗前 30 d 左右进入幼穗分化期^[9],我们选择在 12 月 22 日前 70 d 左右播种。本试验于 2011 年 10 月 19 日(Hainan 1)和 11 月 25 日(Hainan 2)分两批在海南陵水大田播种,分别于 11 月 16 日和 12 月 24 日插秧。

表 1 海南与武汉条件下 RIL 群体抽穗期变异的比较¹⁾

Table 1 Phenotypic variation in heading date of the RIL population planted in Wuhan and Hainan

地点 Site	亲本抽穗期/d Heading date of parents			RIL 群体 RIL population			
	珍汕 97	明恢 63	均值/d	标准差 SD	变异范围/d Range	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
	Zhenshan 97	Minghui 63	Mean				
武汉 Wuhan	66.0±2.6	92.0±3.0	83.00	7.98	57.57~102.00	0.29	-0.25
海南 1 Hainan 1	84.1±5.4	122.6±2.9	98.00	16.96	57.20~126.67	-0.96	-0.19
海南 2 Hainan 2	92.0±2.6	122.9±3.0	104.90	9.84	78.00~124.67	-0.59	-0.27

1)海南 1 和海南 2 分别指 2011 年 10 月 19 日和 2011 年 11 月 25 日两批播种的结果。Hainan 1 and Hainan 2 refer to field experiments seeded on Oct. 19th, 2011 and Nov. 25th, 2011, respectively.

海南 2 次种植条件下珍汕 97 的抽穗期分别为 84.1±5.4、92.0±2.6 d,明恢 63 的抽穗期为 122.6±2.9、122.9±3.0 d。相对于 2 个亲本在武汉的抽穗期,分别推迟 25 和 30 d 左右。群体在海

1.3 田间试验与性状考察

田间种植采用随机区组设计,每批 3 次重复,每个重复 212 个小区(210 个 RIL 家系+2 个亲本),单行区,每行 10 株,株行距 16.5 cm×26.4 cm。记录每小区 10 株材料中间 8 株的抽穗期,以每株第 1 穗颖尖超过剑叶叶枕 1 cm 的日期为准,再换算成天数, d。

1.4 超高密度 SNP 遗传连锁图与 QTL 扫描

Xie 等^[10]对全部 RIL 家系和亲本基因组 DNA 进行了低覆盖度 Illumina/Solexa 测序,经过鉴定 SNP、推测亲本基因型和对 RIL 群体进行基因分型的过程构建了本群体的超高密度 SNP 连锁图。Yu 等^[11]对该图谱进行了进一步的完善和质量评价,同时用该图谱进行了产量性状的 QTL 研究并与以前的 RFLP/SSR 图谱进行了比较。该超高密度图谱包括 1 619 个重组 bin,总长 1 625 cM,平均约 1.0 cM/bin。本研究以超高密度 SNP 遗传连锁图^[10-11]采用复合区间作图法(composite interval mapping, CIM)^[12]进行表型性状的 QTL 扫描,使用 R 软件 qtl 程序包的 *cim* 函数进行。扫描 LOD 阈值采用默认值 2.5。

2 结果与分析

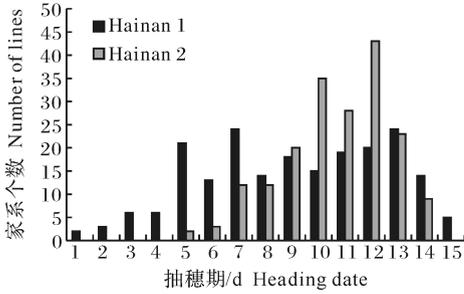
2.1 海南与武汉条件下 RIL 群体抽穗期的表型变异

表 1 列出了 RIL 群体在海南与武汉两地的抽穗期统计值。武汉条件下抽穗期为 210 个家系 2008、2009、2010 三年在武汉的抽穗期平均值;珍汕 97 和明恢 63 在武汉的平均抽穗期分别为 66±2.6 d 和 92±3.0 d,RIL 群体的变异范围为 57.57~102.00 d,群体呈连续变异,双向超亲分离。

南第 1 批播种的变异范围较武汉增大 20 d 左右,第 2 批播种的变异范围大小与武汉类似,但抽穗期整体推迟了 20 d 左右。

图 1 显示 RIL 群体在海南 2 次种植抽穗期的

频率分布。海南冬季种植总体上推迟了群体的抽穗期,但各个家系反应不同,抽穗期相对武汉从提前 40 d 到推迟 40 d 左右。尤其是第 1 批播种 RILs 中有部分家系表现出抽穗期提前的现象。推测是由于第 1 批材料在 10 月份播种时温度还较高且日照较短,部分家系快速完成了基本营养生长,移栽后不久就进入了生殖生长,从而抽穗期提前,而还没完成营养生长的家系移栽后则受到低温的影响延长了营养生长期。



1:55~60; 2:60~65; 3:65~70; 4:70~75; 5:75~80; 6:80~85; 7:85~90; 8:90~95; 9:95~100; 10:100~105; 11:105~110; 12:110~115; 13:115~120; 14:120~125; 15:125~130.

图 1 海南 2 次种植抽穗期的频率分布
Fig.1 Frequency distribution of heading date in Hainan two plantings

2.2 海南与武汉条件下抽穗期 QTL 定位的结果

我们已积累了本 RIL 群体多年武汉田间条件下的 7 组抽穗期数据,包括邢永忠等^[13] 和华金平^[14] 考察的数据,本研究以新的超高密度 SNP 遗传连锁图^[10-11] 对这些数据重新进行了抽穗期 QTL 定位。表 2 列出了 7 组抽穗期数据中重复检测到 6 次以上的区间,置信区间为各次扫描结果中重叠的部分。抽穗期效应最大的 QTL 位于第 7 染色体着丝粒附近(*qHD-7-1*),该置信区间物理距离较大,可解释抽穗期表型变异的 12.73%~37.16%,来自亲本明恢 63 的等位基因延长抽穗期。该区段包含已克隆的控制抽穗期、株高和每穗粒数的多效基因 *Ghd7*^[7]。另外,在第 7 染色体末端处(*qHD-7-2*)、第 6 染色体(*qHD-6*)、第 11 染色体(*qHD-11*)也重复检测到 QTL,其中 *qHD-6* 区间中包含已克隆的 *Hd3a* 和 *RFT1* 两个基因^[15-16]。

同样,我们也用超高密度 SNP 遗传连锁图对海南获得的数据进行了 QTL 扫描(表 2)。2 批种植群体分别检测到 6 个和 7 个 QTL,分布在 1、6、7、8、10、11 染色体上,2 次种植均检测到的 QTL 有 4 个(*qHD-6-1*、*qHD-6-2*、*qHD-7-3* 和 *qHD-10*),包括 2 次定位 LOD 峰值所在的 bin 位置相近,置信区

表 2 武汉与海南两地条件下抽穗期 QTL 定位结果

Table 2 Heading date QTLs identified from 9 sets of data in Wuhan and Hainan environment

地点 Site	QTL	Chr.	LOD	置信区间/Mb ¹⁾	加性效应 ²⁾	贡献率/% ³⁾
				Interval	Add.	PVE
武汉 ⁴⁾ Wuhan	<i>qHD-6</i>	6	4.06~18.11	2.88~3.05	-4.46~-2.49	3.53~19.56
	<i>qHD-7-1</i>	7	7.86~30.51	8.93~15.41	3.14~5.36	12.73~37.16
	<i>qHD-7-2</i>	7	4.10~7.13	28.55~29.69	1.93~2.79	4.56~10.90
	<i>qHD-11</i>	11	2.80~4.33	2.42~3.17	1.41~2.13	3.09~6.31
海南 1 Hainan 1	<i>qHD-1-1</i>	1	2.74	39.82~1.09	-2.49	1.33
	<i>qHD-6-1</i>	6	3.18	0.00~2.30	-2.64	1.18
	<i>qHD-6-2</i>	6	48.48	9.12~9.65	14.10	59.14
	<i>qHD-7-3</i>	7	5.70	6.96~7.60	3.66	5.28
	<i>qHD-10</i>	10	4.56	18.01~18.58	-2.99	3.37
	<i>qHD-11</i>	11	3.27	1.93~3.10	2.39	1.91
	<i>qHD-1-2</i>	1	2.84	3.58~4.75	1.39	1.17
海南 2 Hainan 2	<i>qHD-6-1</i>	6	3.27	0.00~1.68	-2.27	0.01
	<i>qHD-6-2</i>	6	35.22	9.12~9.65	7.67	45.96
	<i>qHD-7-3</i>	7	7.12	4.01~12.80	2.88	8.86
	<i>qHD-7-2</i>	7	3.10	28.08~29.70	1.96	2.76
	<i>qHD-8</i>	8	2.92	7.86~15.35	1.49	2.58
	<i>qHD-10</i>	10	4.30	17.40~18.58	-1.94	3.65

1) 置信区间为下降 1.5-LOD 值的 QTL 置信区间 Interval: 1.5-LOD support interval of the QTL; 2) 加性效应正值表示来自明恢 63 的等位基因增加性状值 Add: Positive values of the additive effect indicate that alleles from Minghui 63 increase the trait score; 3) 贡献率表示 QTL 解释表型变异的百分比 PVE: Percentage of variation explained by the QTL; 4) 武汉条件下, 置信区间是各次扫描结果中重叠的部分, LOD 值、加性效应和表型变异值为 7 组数据扫描结果的范围 In the site of Wuhan, interval indicates the overlap part of each result. The values under LOD, Add, and PVE indicate the ranges of the results obtained in 7 different sets of data.

间也包含大部分重叠的 QTL。其中 *qHD-6-1*、*qHD-10* 区段来自明恢 63 的等位基因促进抽穗,而 *qHD-6-2*、*qHD-7-3* 区段来自明恢 63 的等位基因推迟抽穗,且以 *qHD-6-2* 区段效应最大,LOD 值分别为 48.48 和 35.22,分别可解释 59.14% 和 45.96% 的表型变异。

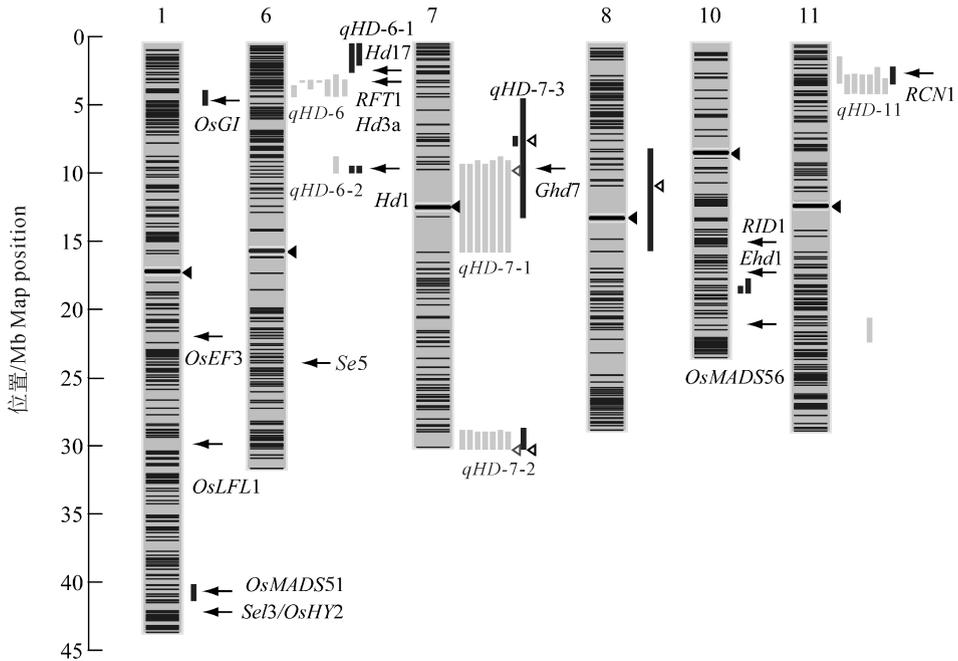
2.3 两地 QTL 定位结果比较

将全部抽穗期 QTL 数据进行汇总、比较(图 2、图 3)。对抽穗期 QTL 的比较表明,在武汉长日照条件和海南短日照条件下遗传控制的最大差异表现为:第 7 染色体上 *Ghd7* 区段在武汉条件下效应很大,明恢 63 等位基因大幅度延迟抽穗;但该区段在海南短日条件下效应很小(图 3,表 2)。相反,位于第 6 染色体上的 *Hd1* 区段在海南短日条件下效应很大,也表现为明恢 63 等位基因推迟抽穗,而在武汉条件下该区段在 7 组数据中仅检测到 1 次(图 2)。另外,

第 6 染色体的 *Hd3a* 和 *RFT1* 区段,在武汉长日条件下检测到较大效应,明恢 63 等位基因促进抽穗,而在海南短日条件下该区段则效应不显著。

此外,武汉重复检测到 7 次的 *qHD-7-2* 和 *qHD-11* 在海南 2 次种植中只出现了 1 次。*qHD-6-1* 在海南 2 次种植均扫描到包含 *qHD-6-1* 的 R2869-C474 标记区间以前用 RFLP/SSR 标记也曾在武汉条件下 2 年的数据中检测到^[13],但利用超高密度遗传连锁图对同样的数据进行扫描却没有检测到,LOD 值曲线图上该处也没有 LOD 值的峰值(图 3)。

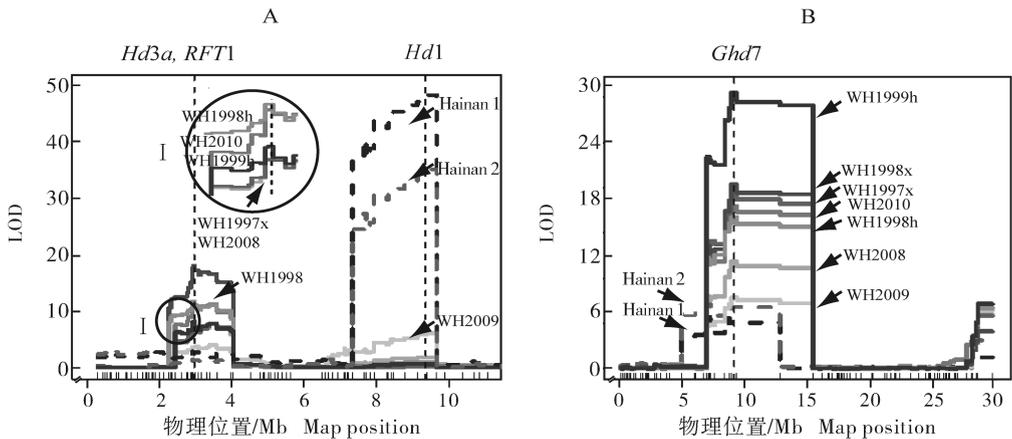
QTL *qHD-10* 在海南条件下 2 次种植中被检测到,而在武汉条件下未曾发现过,说明本群体虽然已经在武汉条件不同年份做了大量 QTL 研究,然而在不同的光温环境条件下研究仍可以发现新的抽穗期 QTL。



仅绘出本研究中检测到抽穗期 QTL 的 6 条染色体。染色体上相邻的 bin 之间用横线分割,粗横线和实心三角形表示着丝粒的位置,灰线表示武汉环境下检测到的抽穗期 QTL,黑线表示海南条件下检测到的抽穗期 QTL,每条竖线表示在 1 组数据中检测到,空心三角形指向 LOD 值最大的 bin 的末端,黑色箭头处为已克隆的抽穗期基因。Only six chromosomes which we have detected QTLs on heading date are presented here. Horizontal lines on each chromosome separate the adjacent bins. Thick horizontal lines and filled triangles indicate the centromere. Grey lines indicate heading date QTLs detected in the Wuhan environment. Black lines indicate heading date QTLs detected in the Hainan environment. Each vertical line indicates a QTL detected in 1 set of data. Hollow triangles indicate the ends of the bins showing LOD peaks. Black arrows indicate positions of cloned genes for heading date.

图 2 全部 9 组数据抽穗期 QTL 汇总

Fig. 2 A summary of heading date QTLs from all 9 sets of data



虚线表示海南的数据,实线表示武汉条件的数据;横轴上的短线表示 bin 的边界。A:抽穗期 QTL 扫描第 6 染色体物理距离 0~10 Mb 的 LOD 曲线;2.94 Mb 位置的竖直虚线表示抽穗期基因 *Hd3a, RFT1* 的位置,9.34 Mb 位置的竖直虚线表示 *Hd1* 的位置。B:抽穗期 QTL 扫描第 7 染色体的 LOD 曲线;9.15 Mb 位置的竖直虚线表示 *Ghd7* 的位置。Dashed line indicates the data from Hainan. Solid lines indicate the data from Wuhan plantings. Short lines on horizontal axis indicate the boundaries of the bins. A: LOD curves of QTL for heading date on chromosome 6, 0-10 Mb. Vertical dashed line at 2.94 Mb indicates the exact position of heading date gene *Hd3a, RFT1*. Vertical dashed line at 9.34 Mb indicates the exact position of *Hd1*. B: LOD curves of QTL for heading date on chromosome 7. Vertical dashed line at 9.15 Mb indicates the exact position of *Ghd7*.

图 3 第 6、7 染色体上抽穗期 QTL 所对应物理位置的 LOD 值曲线

Fig. 3 Physical locations of LOD plots for heading date QTLs on chromosomes 6 and 7

3 讨论

日照长度对于水稻的抽穗期有至关重要的调控作用。在不同的日照长度条件下对同一群体进行抽穗期 QTL 分析有助于充分挖掘群体中长日照和短日照条件下调控抽穗期的基因及遗传基础。这一点在本研究中得到了体现,在武汉长日照条件下 *Ghd7* 区间在调控群体的抽穗期这一性状上起主要作用;而在海南短日照条件下该区间作用大幅减小, *Hd1* 区间表现出了主要的作用。这是抽穗期基因的功能决定的,仅在长日照条件下无法发现群体中全部的抽穗期 QTL。

Ghd7 作用于 *Ehd1*^[17] 上游,在长日照下通过抑制 *Ehd1* 的表达下调 *Hd3a* 的表达,从而推迟开花^[7]。 *Ghd7* 在拟南芥中没有同源基因。在玉米中 Hung 等^[18] 近期报道了含 CCT 结构域的开花调控基因 *ZmCCT*,该研究用一套含有 4 699 个 RIL 家系的 NAM(nested association mapping, NAM) 作图群体,经过关联分析定位到了 *ZmCCT*。某些基因型表现出了对光周期的敏感,在长日照下表达量高并推迟了抽穗期,在短日照下效应减小。该作用方式与本群体长短日照下的情况类似, *Ghd7* 在水

稻和玉米中很可能具有相同的作用机制。

在海南短日照条件下对抽穗期表现出主要效应的位点位于第 6 染色体物理位置 9.12~9.65 Mb。长日照条件下抽穗期 7 组数据中只有 1 次检测到了该区段,且效应不大。该区段包含已克隆的抽穗期基因 *Hd1*。他人研究结果表明 *Hd1* 基因短日照条件促进抽穗、长日照条件抑制抽穗^[2], *Hd1* 的编码区在珍汕 97 中类似于已报道的一种有功能的基因型,明恢 63^① 则类似于一种无功能的基因型^[19],本群体中该区段在武汉和海南的检测结果中均表现为珍汕 97 基因型使抽穗期提前。该区段之所以在长短日照条件下没有表现出相反方向的作用模式,可能因为在长日照条件下 *Hd1* 珍汕 97 的基因型没有效应,其只在短日照下表现出促进抽穗的效应。

第 6 染色体的 *Hd3a* 和 *RFT1* 区段,在长日照条件下效应较大,而在短日照条件下则效应不显著。这可能是由于 *Hd1* 在短日照下有促进 *Hd3a* 的作用,这种上下游关系导致大效应的 *Hd1* 区段掩盖了 *Hd3a* 区段的效应。

图 2 中显示,海南 2 次种植中只检测到 1 次的 *qHD-1-1* 和 *qHD-1-2* 的置信区间中包含已知的对抽穗期有影响的基因 *OsMADS51* 和 *OsGI*^[20-21]。

海南 2 次种植均检测到的 *qHD-6-1* 和 *qHD-10* 在已知抽穗期基因 *Hd17/OsELF3-1/Ef7*^[22-24] 和 *Ehd1*^[17] 的附近。武汉、海南环境都曾检测到的 *qHD-11* 置信区间包含对抽穗期有影响的基因 *RCN1*^[25]。这些区段是否是这些基因的效应, 仍需进一步的研究。

总之本研究从群体自然表现的侧面支持了水稻多效性基因 *Ghd7* 和成花调控基因 *Hd1* 在不同光周期条件下的功能, 同时定位了群体中的一些新的抽穗期 QTL。有助于进一步理解水稻在长短日照下抽穗期差异的遗传基础。

参 考 文 献

- [1] 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.
- [2] 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*, 2000, 12:2473-2483.
- [3] IZAWA T, OIKAWA T, SUGIYAMA N, et al. Phytochrome mediates the external light signal to repress *FT* orthologs in photoperiodic flowering of rice[J]. *Genes Dev*, 2002, 16(15):2006-2020.
- [4] 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.
- [5] YANOVSKY M J, KAY S A. Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 2002, 419(6904):308-312.
- [6] XING Y Z, TAN Y F, HUA J P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105:248-257.
- [7] 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.
- [8] LUAN W, CHEN H, FU Y, et al. The effect of the crosstalk between photoperiod and temperature on the heading-date in rice[J]. *PLoS One*, 2009, 4(6):e5891.
- [9] YOSHIDA S. Fundamentals of rice crop science[M]. Laguna: IRRI, 1981:50.
- [10] XIE W, FENG Q, YU H, et al. Parent-independent genotyping for constructing an ultrahigh-density linkage map based on population sequencing[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(23):10578-10583.
- [11] YU H, XIE W, WANG J, et al. Gains in QTL detection using an ultra-high density SNP map based on population sequencing relative to traditional RFLP/SSR markers [J]. *PLoS One*, 2011, 6(3):e17595.
- [12] ZENG Z B. Precision mapping of quantitative trait loci[J]. *Genetics*, 1994, 136(4):1457-1468.
- [13] 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.
- [14] 华金平. 汕优 63“永久 F₂”群体构建及其杂种优势的遗传研究 [D]. 武汉:华中农业大学图书馆, 2003.
- [15] 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.
- [16] KOMIYA R, IKEGAMI A, TAMAKI S, et al. *Hd3a* and *RFT1* are essential for flowering in rice[J]. *Development*, 2008, 135(4):767-774.
- [17] 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 Dev*, 2004, 18(8):926-936.
- [18] HUNG H, SHANNON L M, TIAN F, et al. *ZmCCT* and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(28):e1913-1921.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] HAYAMA R, IZAWA T, SHIMAMOTO K. Isolation of rice genes possibly involved in the photoperiodic control of flowering by a fluorescent differential display method[J]. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(5):494-504.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] SAITO H, OGISO-TANAKA E, OKUMOTO Y, et al. *Ef7* 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.

[25] NAKAGAWA M, SHIMAMOTO K, KYOZUKA J. Overexpression of RCN1 and RCN2, rice *TERMINAL FLOWER 1*/

CENTRORADIALIS homologs, confers delay of phase transition and altered panicle morphology in rice[J]. *Plant J*, 2002, 29(6):743-750.

注 释:

① 来自鄢文豪, 私人交流.

Comparative mapping of quantitative trait loci for heading date in rice under long-day and short-day conditions using a recombinant inbred line population

HOU Xiao-ye ZHU Dan YU Hui-hui GONG Liang XU Cai-guo ZHANG Qi-fa

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract A population of recombinant inbred lines derived from the cross between rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63 was examined for heading date in two plantings (winter in Hainan and summer in Wuhan) to analyze QTLs for heading date using an ultra-high density SNP linkage map. Comparison of the results from the short-day Hainan winter and long-day Wuhan summer revealed large differences of QTLs between the two conditions. The main QTL for heading date in long-day environment of Wuhan was detected near the centromere of chromosome 7, but its effect was not significant in Hainan short-day environment. In contrast a major QTL for heading date was detected in the region of 9.12-9.65 Mb on chromosome 6 in Hainan but its effect was not significant in Wuhan conditions. The results will be useful for understanding the genetic basis of rice flowering.

Key words *Oryza sativa* L.; ultra-high density bin map; flowering time; adaptation

(责任编辑: 张志钰)