

· 热点评 ·



长链非编码RNA基因 *Ef-cd* 调控水稻早熟与稳产

张硕, 吴昌银*

华中农业大学, 作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 水稻(*Oryza sativa*)育种中早熟和高产往往不能兼顾。最近一项研究分离鉴定了1个调控水稻早熟的基因 *Ef-cd* (*Early flowering-completely dominant*)。 *Ef-cd* 编码一段长链非编码RNA (lncRNA), 该lncRNA与 *OsSOC1* 基因的一段反义转录本重叠, *Ef-cd* 正调控H3K36me3的富集及 *OsSOC1* 基因的表达。在不同的纬度, 含有 *Ef-cd* 基因的品种及其杂交种与对照相比生育期缩短7–20天, 但产量不降低。对1 439份优质杂交稻品种的基因型分析显示, 含有 *Ef-cd* 基因的16份纯合子和299份杂合子均表现出明显的早熟特性。 *Ef-cd* 基因可能通过提高氮素利用率及光合效率来促进水稻早熟。因此, *Ef-cd* 基因兼顾了水稻的早熟和产量, 在水稻分子育种中具有重要利用价值。

关键词 水稻, lncRNA, 抽穗期, 产量

张硕, 吴昌银 (2019). 长链非编码RNA基因 *Ef-cd* 调控水稻早熟与稳产. 植物学报 54, 550–553.

城市化导致耕地面积减少, 提高单位面积作物产量是保障粮食安全的有效途径(Crist et al., 2017; Bren et al., 2017)。人们利用双季稻和水稻(*Oryza sativa*)-小麦(*Triticum aestivum*)、水稻-油菜(*Brassica campestris*)等轮作模式提高土地利用率和单位面积的总产量。虽然矮化品种和杂交稻的推广应用大幅提高了水稻单季产量, 然而这类品种往往具有较长的生育期, 通过延长光合作用时间及提高碳素同化量来实现高产。生育期长的水稻品种难以应用于双季稻生产且影响后茬作物的种植。例如, 水稻第一次绿色革命的半矮化品种(如IR8、IR20、IR24和IR26)及20世纪70年代末使用的杂交稻品种(如汕优1号和汕优2号)虽然产量高, 但它们的生育期均偏长, 影响作物多季轮作(Virman et al., 1982; Khush, 2001; Xie et al., 2015)。近年来, 水稻育种家通过选育早熟恢复系培育了一批适合双季种植的杂交稻品种, 并鉴定了调控水稻生育期的相关功能基因(Matsubara et al., 2014; Hori et al., 2015), 但生育期缩短又会导致水稻产量的降低。由此可见, 在水稻育种中早熟与高产性状的协调改良是困扰育种家的一大难题。

最近, 中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才团队、四川农业大学邓晓建团队与中国科学院东北

地理与农业生态研究所方军团队合作研究鉴定了1个控制水稻早熟的主效基因位点, 将其命名为 *Ef-cd* (*Early flowering-completely dominant*), 含有该基因的近等基因系或杂交稻比对照材料生育期缩短7–20天, 但产量不受影响(Fang et al., 2019)。

早期的研究已将 *Ef-cd* 基因定位于第3号染色体的短臂上(邓晓建等, 2001; 董春林等, 2007)。通过将 *Ef-cd* 区段导入6个水稻晚抽穗品种中, 发现在不同地理位置生长的近等基因系(NIL)均比其轮回亲本早熟, 且产量无明显下降。Fang等(2019)将早熟的D248近等基因系(NIL D248)与轮回亲本蜀恢881 (Shuhui881, SH881)杂交获得4 800株F₂代群体, 将 *Ef-cd* 基因定位在12.9 kb的区间内, 此区段包含1个编码lncRNA的 *Os03g0122500* 和已发表的促进开花基因 *OsSOC1* (Lee et al., 2004; Bian et al., 2011)。 *Os03g0122500* 的lncRNA与来自 *OsSOC1* 基因反义链的一段转录本重叠(Fang et al., 2019)。比较NIL D248与SH881的序列, 发现 *Os03g0122500* 的启动子序列存在明显差异但编码区无差别。利用T-DNA插入突变体、CRISPR/Cas9编辑材料及RNAi材料, 证实 *Ef-cd* 为 *Os03g0122500* 基因, 而非 *OsSOC1* (Fang et al., 2019)。将 *Os03g0122500* 启动子驱动荧光素酶

收稿日期: 2019-08-20; 接受日期: 2019-08-24

* 通讯作者。E-mail: cywu@mail.hzau.edu.cn

基因瞬时表达, 结果表明NIL D248启动子驱动的荧光素酶基因有更强的表达。

Fang等(2019)进一步检测了基因表达量, 发现NIL D248中*Ef-cd*和*OsSOC1*表达量明显高于野生型, 其成花素基因*Hd3a*和*RFT1*的表达量也高于野生型, 而*ef-cd* T-DNA突变体中*OsSOC1*的表达明显下降, 但在*ossoc1*突变体中*Ef-cd*的表达不受影响, 说明*Ef-cd*正调控*OsSOC1*基因的表达, *Ef-cd*通过正调控*OsSOC1*使水稻早熟。

Fang等(2019)还发现*Ef-cd*和*OsSOC1*的表达受表观调控。NIL D248中H3K36me2/3在*Ef-cd*和*OsSOC1*上的富集程度明显高于SH881, 可能也是NIL D248中*Ef-cd*和*OsSOC1*表达量高的原因。此外, *OsSOC1*的内含子区段产生许多NATs (*natural antisense transcripts*)。同时, 3'RACE实验表明除了*Os03g0122500-1*外, *Ef-cd*可能还有其它转录本。*Ef-cd*的这些特点与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中产生lncRNA的COOLAIR类似(Swiezewski et al., 2009; Csorba et al., 2014)。拟南芥中MAS是由MAF4位点产生的NAT-lncRNA, MAS招募WDR5a到MAF4位点以增强H3K4me3的水平, 从而促进MAF4的表达(Zhao et al., 2018)。据此推测*Ef-cd*可能通过招募某种包含SDG724的复合物来提高*OsSOC1*内含子区的H3K36me3修饰水平从而促进其表达, 最终导致水稻早熟。

Fang等(2019)通过比较早熟材料NIL与其轮回亲本基因表达的差异, 发现许多参与氮素同化、叶绿素代谢和光合作用的基因呈现差异表达, 并且大多数在早熟材料NIL中呈上调表达。Fang等(2019)推测*Ef-cd*基因可能通过提高氮的利用及光合效率来促进水稻早熟但产量不受损失(Evans, 1989; Makino, 2011)。

其实, 在水稻早熟品种选育中育种家可能已利用了*Ef-cd*基因。Fang等(2019)分析了部分杂交稻的亲本基因型, 发现早熟的恢复系亲本中普遍含有*Ef-cd*的位点, 说明在培育早熟杂交稻品种中已利用了*Ef-cd*。Fang等(2019)针对*Ef-cd*-*OsSOC1*位点开发了分子标记122500InDel-1和sf0301285586, 并对1439份优质杂交稻品种进行基因型分析, 发现含有*Ef-cd*基因的纯合子和杂合子均表现出明显的早熟特性。Fang等(2019)将*Ef-cd*位点导入杂交稻的不育系

或恢复系中配置杂交稻品种, 田间试验表明, 含有*Ef-cd* NIL的杂交种生育期较对照材料缩短6.9–15.9天, 产量不受影响, 有些组合产量比对照还高, 说明*Ef-cd*的位点可应用于水稻早熟品种的培育。

自从20世纪70年代水稻品种间杂种优势应用于生产以来, 已取得举世瞩目的成就。近年来, 利用粳稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组, 选育出甬优系列的籼粳亚种间杂交稻, 表现出更加明显的杂种优势, 对提升水稻品质具有重要意义(宋昕蔚等, 2016)。由于*Ef-cd*基因具有提高水稻光合效率和氮同化率及缩短生育期的功能, 且为显性作用位点, 因此可利用分子标记将*Ef-cd*座位导入到杂交稻的不育系或恢复系亲本中, 实现缩短杂交稻的生育期又不降低产量, 从而扩大杂交稻的地域适应性(图1)。因此, *Ef-cd*基因对杂交稻遗传改良具有重要的应用价值。

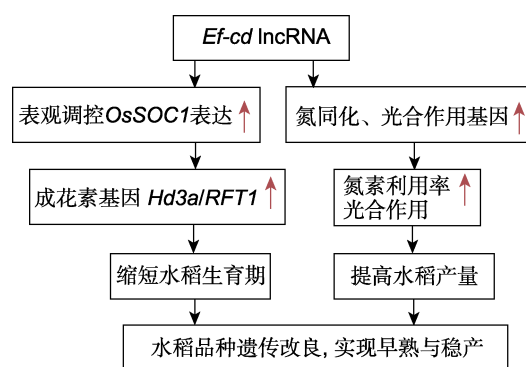


图1 *Ef-cd*实现水稻早熟与稳产的工作模型

*Ef-cd*编码的lncRNA与*OsSOC1*基因的一段反义转录本重叠。*Ef-cd*正调控*OsSOC1*基因的表达, 进而提高成花素基因*Hd3a*和*RFT1*的表达水平, 缩短水稻生育期。同时, *Ef-cd*通过提高氮素利用率及光合效率实现水稻的早熟与稳产。

Figure 1 A proposed working model showing *Ef-cd*-promoted maturity without yield penalty in rice

Ef-cd (*Early flowering-completely dominant*) encodes a long noncoding RNA, which overlaps with the antisense transcript of the *OsSOC1* gene. *Ef-cd* lncRNA positively regulates the expression of *OsSOC1* and florigen genes *Hd3a* and *RFT1*. *Ef-cd* could promote rice flowering. On the other hand, *Ef-cd* could facilitate nitrogen utilization and improve photosynthesis. Thus, *Ef-cd* contributes to early maturing with stable grain yield.

参考文献

- 邓晓建, 周开达, 李仁端, 淳泽, 李平, 王文明, 翟文学, 朱立煌 (2001). 水稻完全显性早熟性的发现和基因定位. 中国农业科学 **34**, 233–239.
- 董春林, 孙业盈, 王平荣, 黄晓群, 邓晓建 (2007). 水稻显性早熟基因 *Ef-cd* 的基因效应分析及育种应用潜力的初步评价. 作物学报 **33**, 384–388.
- 宋昕蔚, 林建荣, 吴明国 (2016). 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望. 科学通报 **61**, 3778–3786.
- Bian XF, Liu X, Zhao ZG, Jiang L, Gao H, Zhang YH, Zheng M, Chen LM, Liu SJ, Zhai HQ, Wan JM (2011). Heading date gene, *dth3* controlled late flowering in *O. Glaberrima* Steud. by down-regulating *Ehd1*. *Plant Cell Rep* **30**, 2243–2254.
- Bren d'Amour C, Reitsma F, Baiocchi G, Barthel S, Güneralp B, Erb KH, Haberl H, Creutzig F, Seto KC (2017). Future urban land expansion and implications for global croplands. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 8939–8944.
- Crist E, Mora C, Engelman R (2017). The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science* **356**, 260–264.
- Csorba T, Questa JI, Sun QW, Dean C (2014). Antisense COOLAIR mediates the coordinated switching of chromatin states at *FLC* during vernalization. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 16160–16165.
- Evans JR (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* **78**, 9–19.
- Fang J, Zhang FT, Wang HR, Wang W, Zhao F, Li ZJ, Sun CH, Chen FM, Xu F, Chang SQ, Wu L, Bu QY, Wang PR, Xie JK, Chen F, Huang XX, Zhang YJ, Zhu XG, Han B, Deng XJ, Chu CC (2019). *Ef-cd* locus shortens rice maturity duration without yield penalty. *Proc Natl Acad Sci USA* doi: 10.1073/pnas.1815030116.
- Hori K, Nonoue Y, Ono N, Shibaya T, Ebana K, Matsu- bara K, Ogiso-Tanaka E, Tanabata T, Sugimoto K, Taguchi-Shiobara F, Yonemaru J, Mizobuchi R, Uga Y, Fukuda A, Ueda T, Yamamoto S, Yamanouchi U, Takai T, Ikka T, Kondo K, Hoshino T, Yamamoto E, Adachi S, Nagasaki H, Shomura A, Shimizu T, Kono I, Ito S, Mizubayashi T, Kitazawa N, Nagata K, Ando T, Fukuoka S, Yamamoto T, Yano M (2015). Genetic architecture of variation in heading date among Asian rice accessions. *BMC Plant Biol* **15**, 115.
- Khush GS (2001). Rice improvement at IRRI: an example of international collaboration. *Breed Res* **3**, 281–286.
- Lee S, Kim J, Han JJ, Han MJ, An G (2004). Functional analyses of the flowering time gene *OsMADS50*, the putative SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1/AGAMOUS-LIKE 20 (SOC1/AGL20) ortholog in rice. *Plant J* **38**, 754–764.
- Makino A (2011). Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol* **155**, 125–129.
- Matsubara K, Hori K, Ogiso-Tanaka E, Yano M (2014). Cloning of quantitative trait genes from rice reveals conservation and divergence of photoperiod flowering pathways in *Arabidopsis* and rice. *Front Plant Sci* **5**, 193.
- Swiezewski S, Liu FQ, Magusin A, Dean C (2009). Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an *Arabidopsis* Polycomb target. *Nature* **462**, 799–802.
- Virmani SS, Aquino RC, Khush GS (1982). Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **63**, 373–380.
- Xie WB, Wang GW, Yuan M, Yao W, Lyu K, Zhao H, Yang M, Li PB, Zhang X, Yuan J, Wang QX, Liu F, Dong HX, Zhang LJ, Li XL, Meng XZ, Zhang W, Xiong LZ, He YQ, Wang SP, Yu SB, Xu CG, Luo J, Li XH, Xiao JH, Lian XM, Zhang QF (2015). Breeding signatures of rice improvement revealed by a genomic variation map from a large germplasm collection. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, E5411–E5419.
- Zhao XY, Li JR, Lian B, Gu HQ, Li Y, Qi YJ (2018). Global identification of *Arabidopsis* lncRNAs reveals the regulation of MAF4 by a natural antisense RNA. *Nat Commun* **9**, 5056.

Long Noncoding RNA *Ef-cd* Promotes Maturity Without Yield Penalty in Rice

Shuo Zhang, Changyin Wu*

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

Abstract In rice breeding, 'high yielding' and 'early maturing' are negative-reciprocally regulated traits. A recent study identified a major maturity duration regulatory gene, *Early flowering-completely dominant (Ef-cd)*, which encodes a long noncoding RNA. *Ef-cd* lncRNA overlaps with the antisense transcript of the *OsSOC1* gene. *Ef-cd* positively regulates the expression of *OsSOC1* and H3K36me3 deposition. Varieties and their derivated hybrids harboring *Ef-cd* allele show 7–20 d early-maturation compared to their respective wild types at different latitudes, but without a concomitant yield penalty. Moreover, among 1 439 elite hybrid rice varieties, all of the hybrid cultivars with homozygous or heterozygous *Ef-cd* alleles mature significantly earlier. The mechanism of *Ef-cd*-promoted maturity without yield penalty is attributed to its facilitating nitrogen utilization and improving photosynthesis. Thus, *Ef-cd* may balance early maturing with stable grain yield, and can be used for molecular design breeding in rice.

Key words rice, lncRNA, heading date, yield

Zhang S, Wu CY (2019). Long noncoding RNA *Ef-cd* promotes maturity without yield penalty in rice. *Chin Bull Bot* **54**, 550–553.

* Author for correspondence. E-mail: cywu@mail.hzau.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)