

# 全基因组关联分析鉴定调控水稻分蘖角度的基因 *TAC3*

董海娇, 邢永忠

华中农业大学, 作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070



董海娇 博士

水稻是主要的粮食作物,随着人口的不断增加,需要不断提高作物的产量来满足人们日益增长的粮食需求。株型是决定水稻群体产量的重要性状,提高水稻的种植密度是增加水稻产量的有效方法。水稻的分蘖角(Tiller angle, TA)是指侧生分蘖和主茎穗之间的夹角,它作为塑造理想株型的主要性状之一,决定植株的单位面积种植密度及作物产量。理想的分蘖角度既能避免角度过小导致田间湿度过高而诱发植物病害,又能避免因匍匐生长导致的光合作用效率降低和单位面积种植密度降低导致的产量下降,因此在水稻的长期驯化和遗传改良过程中分蘖角度受到了自然和人类的双重选择。*PROG1*(*PRO-STRATE GROWTH 1*)基因由林鸿宣教授团队和孙传清教授团队分别揭示具有控制野生稻匍匐生长的功能,而其在栽培稻中的变异导致植株的直立生长,是驯化相关的基因(图 1)。*TAC1*(*Tiller Angle Control 1*)基因由孙传清教授团队证明其在栽培稻籼粳亚群间的自然变异导致两个亚群间分蘖角度的差异(图 1)。此外,研究人员利用反向遗传学等方法证明了一些基因具有控制水稻分蘖角度的功能。然而,关于水稻分蘖角度遗传分子机制的研究尤其是基于水稻自然变异的研究仍然相对有限。

全基因组关联分析(Genome wide association study, GWAS)是基于群体基因组中大量单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)将群体的表型变异与之相结合,以连锁不平衡为基础,鉴定出与表型变异紧密相关的关联 SNP 位点。GWAS 早期广泛应用于人类疾病相关的研究中,而近年来,随着二代全基因组测序技术的发展和测序成本的大幅度下降,它被广泛地应用于作物遗传育种的研究

领域中。2010 年,韩斌教授团队发表了基于 373 份籼稻品种针对 14 个农艺性状展开的 GWAS 研究;2011 年,又进一步扩大到 950 份栽培稻品种分籼粳亚群对水稻的开花期和作物产量相关的性状进行 GWAS 分析。华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室水稻团队对 529 份亚洲栽培稻(*Oryza sativa*)种质资源包括 295 份籼稻(*Indica*)品种和 156 份粳稻(*Japonica*)品种在内进行全基因组测序得到大量的 SNP 分子标记,作为后续 GWAS 研究的分子标记。

本研究组分别在海南和武汉调查上述 529 份栽培稻开花期的分蘖角度,分别在总群体和籼粳亚群中进行 GWAS 分析,检测控制栽培稻分蘖角度的 QTL(Quantitative trait loci),并通过突变体共分离鉴定分蘖角度基因。表型统计分析发现籼稻亚群的分蘖角度比粳稻亚群有更大的变异。方差分析表明分蘖角度尽管受环境影响,但是主要还是由遗传因素决定,环境效应在粳稻亚群中表现更为明显。共检测到 30 个控制栽培稻分蘖角度的 QTLs,其中 7 个同时在两个环境中重复关联。*TAC1* 基因位于有重复关联的 *qTA9c* QTL 区间,它和 *qTA8a* 在总群体和籼稻亚群中均能检测到,而在粳稻亚群中均未检测到重复关联位点;其余的 10 个和 13 个 QTLs 分别只在海南和武汉检测到。通过突变体表型与基因型的共分离鉴定,分离了位于水稻第 3 染色体上 *qTA3* 的候选基因 *TAC3*,该基因编码保守的假定蛋白,并在水稻的分蘖基部具有较高的表达量。已报道的控制水稻叶夹角和株高的 *DWARF2* (*D2*)基因位于 *qTA1b* 区间,通过对该基因突变体的分蘖角统计分析表明 *D2* 为该关联位点的分蘖角基因。*TAC1*、*TAC3* 和 *D2* 的核酸多态性分析表明 3 个基因在粳稻的驯化

过程中均受到了选择, 它们在大多数粳稻品种中的基因型是固定一致的, 而在籼稻品种中存在不同的基因型(图 1), 同时鉴定出各自的优良等位基因, 为遗传育种家培育紧凑型品种提供了基因资源。以上研究表明 *TAC1*、*TAC3*、*D2* 和其它新的基因是控制栽培稻分蘖角度自然变异的主要基因, 同时分蘖角

度在籼粳亚群中有不同的遗传调控网络。该研究结果于 2016 年 11 月 4 日在线发表于 *PLoS Genetics* (<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pgen.1006412>) 上。华中农业大学邢永忠实验室的董海娇博士是该论文的第一作者。该研究得到了国家重点研发计划、国家自然科学基金和湖北省自然科学基金项目资助。

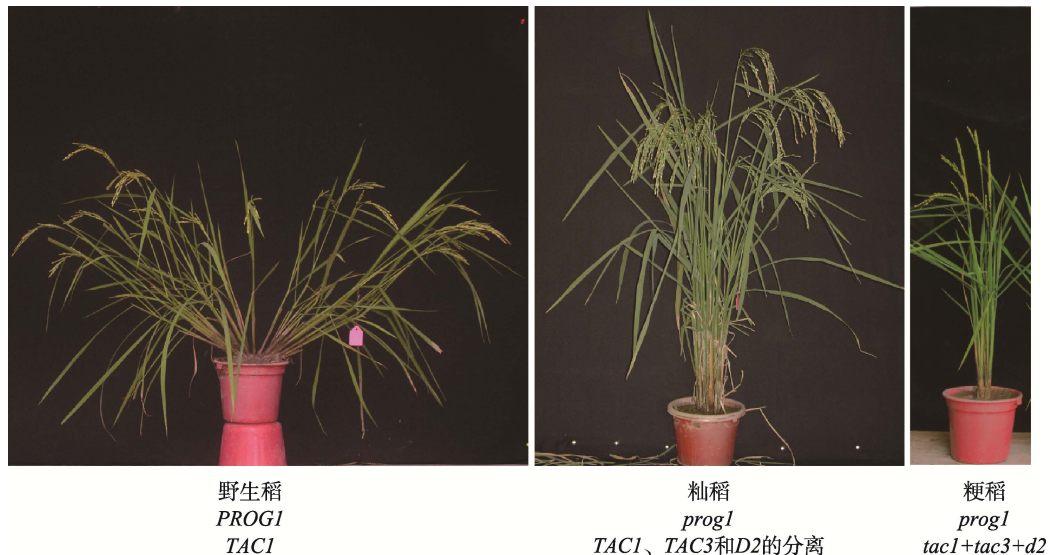


图 1 野生稻、籼稻和粳稻的分蘖角的表型和基因型基本特征

Fig. 1 The phenotypes of tiller angle and general genotypic characteristics of major genes controlling tiller angle in *Oryza rufipogon*, *indica* and *japonica* subspecies