

## bZIP73: 影响粳稻耐低温的关键基因

刘次桃, 区树俊, 储成才

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101



刘次桃 博士

水稻(*Oryza sativa* L.)是最主要的粮食作物之一, 全球种植面积约 1.6 亿公顷, 养活了世界约 35 亿人口。缘于水稻起源于亚热带地区, 因此对低温非常敏感。世界上约 1500 万公顷的稻区(包括 24 个国家, 如中国、日本和朝鲜等)遭遇过严重的冷害问题。冷害是高纬度高海拔稻区水稻生长发育的主要限制因素之一, 我国稻区南北分布相差约 34 度(最北端漠河 53°27'N, 最南端海南 18°00'N), 海拔分布相差 2700 m (从东南沿海到云贵高原), 因此平均每 3~4 年就会遭遇一次较大规模的冷害。除此之外, 每年秋季“寒露”节气前后, 即 9 月中下旬, 是华南及长江中下游一带水稻抽穗扬花的关键时期, 如遇低温危害就会造成抽穗扬花受阻、授粉和受精无法正常进行、空壳率增加, 从而造成晚稻大幅减产。2010 和 2011 年 9 月下旬, 湖南省就发生了自 1997 年以来最严重的寒露风天气, 导致晚稻产量大幅减产。近年来, 极端气候频繁, 倒春寒和寒露风等低温灾害逐年增加, 每年我国因此造成的粮食损失高达 3~5 亿吨, 严重影响粮食供给。

亚洲栽培稻有两个亚种——籼稻(*indica*)和粳稻(*japonica*)。籼稻主要种植在我国南方、南亚及东南亚热带和亚热带地区; 而粳稻经过近万年的人工驯化和选择, 具备了耐低温特性, 种植地域逐渐北移, 主要分布在我国北方和东北亚温带地区。研究表明, 早期水稻在向寒冷地区扩展期间, 某些功能基因的等位基因型可能促进水稻适应冷胁迫, 从而受到人工选择。如 *COLD1* 和 *qPSR10* 基因中的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)均受到了人工选择, 增强了粳稻的耐寒性; 同样, 生长在温带的粳稻在驯化过程中, 人工选择保留了 *CTB4a* 基因的野生稻单倍型。随着水稻种植区的不断北移, 揭示粳稻驯化过程中适应低温环境的分子机制, 对

于培育适合高纬度高海拔地区种植的低温耐受性水稻新品种具有重要的理论和实践意义, 那么是否还有其他基因的变异在粳稻驯化过程中得到了选择?

在过去 100 多年里, 美国农业部(The United States Department of Agriculture, USDA)从世界 116 个国家收集了近 18 000 份水稻种质资源, 为了便于操作, 从这些种质资源中通过形态、分子等技术手段, 筛选出 203 份微核心种质群体(mini-core accessions), 该群体代表了世界 88% 水稻种质资源多样性, 因此, 是比较难得的基因宝库。bZIP 转录因子是植物中比较大的一个基因家族, 在植物耐受胁迫中起着关键作用。通过对微核心种质资源群体的苗期低温耐受性鉴定, 并将低温耐受性表型与编码 bZIP 转录因子的氨基酸序列进行关联分析, 结合群体遗传学和进化生物学方法对相关位点进行驯化选择分析, 发现了一个与粳稻低温耐受性关联又在进化中受到强烈选择的耐低温基因——bZIP73。

群体分析表明, bZIP73 基因在粳稻与籼稻间仅有一个 SNP 差别(粳稻 G<sup>511</sup>, 籼稻 A<sup>511</sup>), 相应地造成籼粳间一个氨基酸的差异(粳稻 171<sup>E</sup>, 籼稻 171<sup>K</sup>)。逆境诱导表达谱实验表明, bZIP73<sup>Jap</sup> 受低温和植物激素脱落酸(ABA)诱导表达上调, 说明 bZIP73 参与 ABA 依赖的低温信号途径。转基因及近等基因系实验证明, bZIP73 中的 SNP 差别改变了籼粳亚群间对低温的敏感性(图 1)。

遗传及生物化学研究都表明, 粳稻型 bZIP73<sup>Jap</sup> 蛋白通过与另一个 bZIP 蛋白 bZIP71 互作来调节水稻体内植物激素 ABA 和活性氧(ROS)水平, 从而提高水稻对低温的耐受性(图 2)。

进一步对野生稻群体基因组序列分析发现, bZIP73 可能早在水稻祖先中就受到了人工选择, 并

且耐冷型等位基因( $bZIP73^{Jap}$ )频率在粳稻中迅速提高,说明耐冷型等位基因在粳稻驯化中受到青睐(图2)。结合这些野生稻分布区,我们发现中国南方野生稻资源中仅存在粳稻型  $bZIP73^{Jap}$ (G),而在印度、孟加拉国和中南半岛以西地带的野生稻中却同时存在粳稻型和籼稻型  $bZIP73$ 。有意思的是,结合 1960~1990 年 30 年间平均地表温度数据分析发现,野生稻群体中含籼稻型  $bZIP73^{Ind}$ (A)个体主要分布区明

显与地表温度相关,说明粳稻型  $bZIP73^{Jap}$  与粳稻的北移具有明显的相关性。这项研究成果表明,  $bZIP73^{Jap}$  和  $bZIP71$  对南方籼稻品种低温耐受性的提高以及水稻种植区北移具有重要意义。

该研究成果于 2018 年 8 月 17 日发表在 *Nature Communications* (9(1): 3302, doi: 10.1038/s41467-018-05753-w)。刘次桃博士和区树俊博士为共同第一作者。该项研究得到国家自然科学基金项目资助。

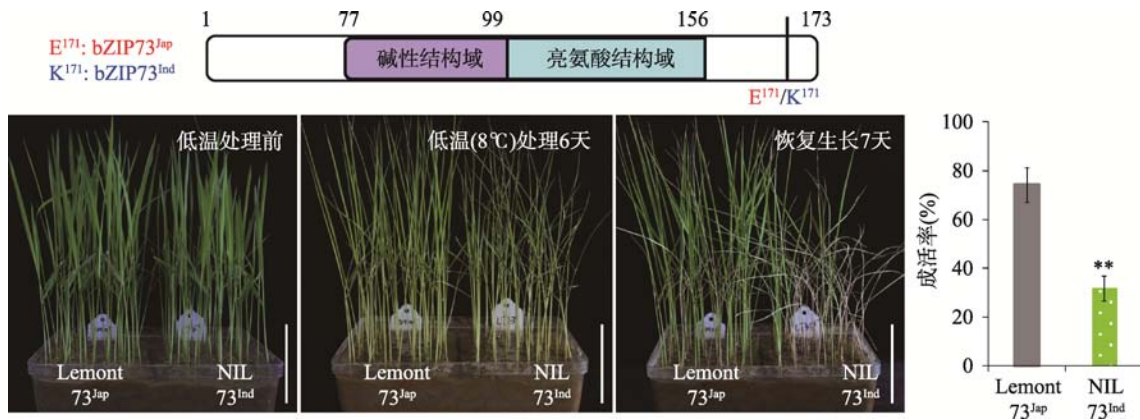


图 1 含籼稻型  $bZIP73^{Ind}$  的近等基因系(以粳稻 Lemont 为受体亲本)表现出对低温敏感

Fig. 1 Increased sensitivity of  $bZIP73^{Ind}$  near-isogenic lines (*japonica* 'Lemont' as recurrent parent) to cold stress

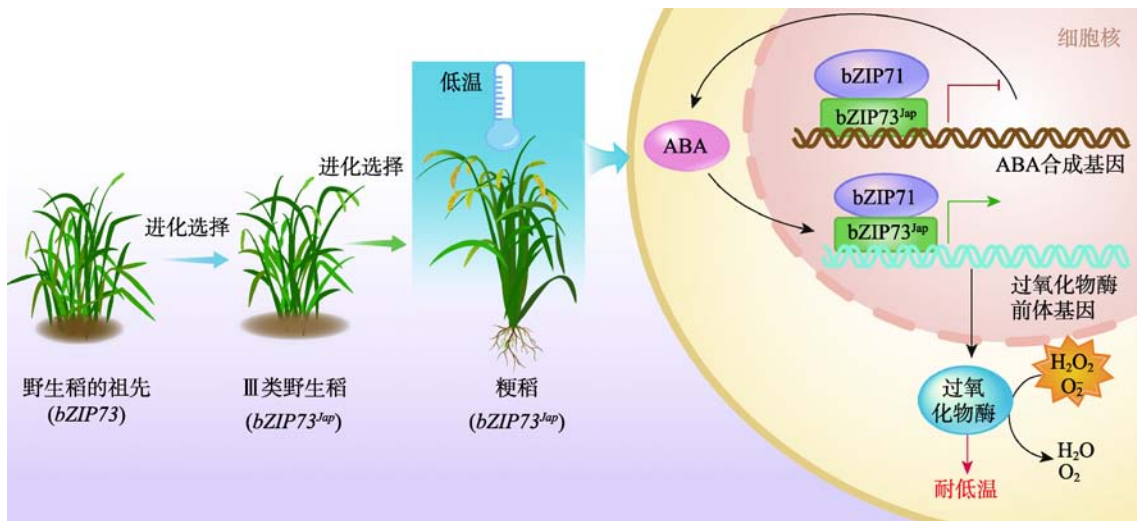


图 2  $Os bZIP73$  的逐步选择模式以及  $Os bZIP73^{Jap}$  耐低温的分子调控机制

Fig. 2 Step-wise selection model of  $bZIP73$  and the molecular mechanism of  $bZIP73^{Jap}$ -orchestrated cold tolerance in *japonica* rice