

厦门大学硕士学位论文

学校编码: 10384

学号: 200426127

分类号 _____ 密级 _____

UDC _____

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

籼稻矮秆多蘖突变体的遗传分析
与基因定位研究

Genetic Analysis and Gene Mapping Research of
Dwarf Tillering Mutant in *indica* Rice

徐 斌

指导教师姓名: 黄育民教授

专业名称: 生物化学与分子生物学

论文提交日期: 2007年6月15日

论文答辩时间: 2007年8月4日

学位授予日期: 年 月 日

答辩委员会主席: 陈奕欣教授

评 阅 人: _____

2007年8月

厦门大学学位论文原创性声明

兹呈交的学位论文，是本人在导师指导下独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考的其他个人或集体的研究成果，均在文中以明确方式标明。本人依法享有和承担由此论文产生的权利和责任。

声明人（签名）：

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人完全了解厦门大学有关保留、使用学位论文的规定。厦门大学有权保留并向国家主管部门或其指定机构送交论文的纸质版和电子版，有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅，有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索，有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

本学位论文属于

1、保密（ ），在 年解密后适用本授权书。

2、不保密（ ）

（请在以上相应括号内打“√”）

作者签名： 日期： 年 月 日

导师签名： 日期： 年 月 日

摘 要

本研究组在佳禾早占与特丰占构建的 F_{11} 代群体中发现一株矮秆多穗突变体 (XMD), 经多代自交纯合获得稳定株系。该矮秆多穗突变体表现为: 矮秆, 仅 40-50cm; 纤细多穗, 多达 100 多个分穗; 叶片形态细窄; 谷粒为长粒型, 结实正常。

本实验利用 GLD1 (本研究组的一个高秆种质材料)、广场 13 (GC13) 分别与 XMD 进行杂交, 构建了 2 个 F_2 群体: GLD1/XMD 群体、GC13/XMD 群体。对上述群体的表型 (株高、分穗数、穗长、倒一节长、倒二节长、倒三节长、倒四节长和倒五节长) 进行测量和统计分析, 结果表明: F_2 群体的株高性状等发生典型的孟德尔式分离, 分离比例为 3:1, 矮秆突变体 XMD 受一对隐性矮秆基因控制; XMD 植株的穗长和各伸长节间都有相应的缩短。对上述两个分离群体分别进行了株高和分穗数的相关性分析, 获得相关系数分别为 -0.851^{**} 和 -0.709^{**} (**代表 $P=0.01$ 水平显著)。株高与分穗数呈极显著密切负相关, 表明矮化与多穗两基因紧密连锁或是同一基因。

利用 SSR (simple sequence repeats) 标记, 通过 BSA (bulk segregant analysis) 法构建遗传连锁群。利用在 GLD1/XMD 群体的基因池间表现出多态性的 8 个标记构建了一个连锁群, 包括 8 个 SSR 标记位点, 覆盖水稻基因组 22.2cM, 标记间平均间距为 2.8cM; 利用在 GC13/XMD 群体的基因池间表现出多态性的 8 个标记构建了另一个连锁群, 其中包括 7 个 SSR 标记位点, 覆盖水稻基因组 73.4cM, 标记间平均间距为 10.5cM。

采用 MCIM (mixed-model based composite interval mapping) 作图法对两个 F_2 分离群体的株高、分穗数性状进行 QTL 分析, 每个群体均得到一个株高 QTL 和一个分穗数 QTL。GLD1/XMD 群体定位到的株高 QTL ($qPH-1-1$) 位于 SSR 标记 RM302 和 RM128 之间, 与 RM128 的遗传距离为 0.2cM, 与 RM302 的遗传距离为 4.0cM, 加性贡献率和显性贡献率分别为 74.99% 和 20.70%, 总贡献率接近 100%; 定位到的分穗数 QTL ($qTN-1-1$) 位于 SSR 标记 RM302 和 RM128 之间, 与 RM128 的遗传距离为 1.2cM, 与 RM302 的遗传距离为 3.0cM, 加性贡献率和显性贡献率分别为 52.31% 和 24.41%, 总贡献率接近 77%。GC13/XMD 群体定位到的株高 QTL ($qPH-1-2$) 位于 SSR 标记 RM212 和 RM128 之间, 与 RM128 的遗

传距离为 1.8cM，与 RM212 的遗传距离为 2.0cM，加性贡献率和显性贡献率分别为 45.96%和 13.72%，总贡献率接近 60%；定位到的分蘖数 QTL(*qTN-1-2*)位于 SSR 标记 RM128 和 RM246 之间，与 RM128 的遗传距离为 1.0cM，与 RM246 的遗传距离为 8.1cM，加性贡献率和显性贡献率分别为 30.07%和 13.83%，总贡献率接近 45%。

从上述的 QTL 定位结果及表型分析可以看出：两个 F₂ 群体的株高、分蘖数性状都属于典型的质量性状，两性状的 QTL 定位在一个非常接近的区域内，而且表型分析时已发现两者呈极显著密切负相关，说明本研究中矮秆突变体 XMD 的矮秆性状和多蘖性状很可能受同一隐性矮秆基因控制，暂命名为 *xmd*。通过与前人的研究结果进行比较，证明 *xmd* 是一个新的矮秆基因。本研究对 *xmd* 进行初步的遗传学分析及定位，为进一步进行 *xmd* 的精细定位、图位克隆以及基因功能研究奠定了基础。这对今后的水稻育种研究具有重要的理论意义和应用价值。

关键词：水稻；矮秆突变体；基因定位

Abstract

A dwarf tillering mutant (XMD) was found in the F_{11} population derived from Jiahezaozhan/Tefengzhan. The XMD shows significantly short plant height(PH) , much tiller number(TN), fine stems, narrow leaves and long grains, but its seeding is normal.

We established two F_2 populations: GLD1/ XMD, GC13/ XMD. The phenotypes including PH、TN、PL、IL1、IL2、IL3、IL4 and IL5 was measured and analyzed. Then we concluded: Mendelian heredity with segregated ratio 3:1 happened in the F_2 populations; The XMD is controlled by a recessive gene which induces plant dwarfing through shortening of PL and all internodes. Fearfully significant negative phenotypic correlation was observed between PH and TN in the two F_2 populations. The coefficient was -0.851^{**} 、 -0.709^{**} respectively.

We made use of SSR markers to constructed genetic linkage map by BSA (bulk sergeant analysis) method. In GLD1/XMD population, we constructed a genetic linkage map, with 8 polymorphic SSR markers between gene pools. It covered the rice genome about 22.2cM. The average interval between two markers is about 2.8cM. In GC13/XMD population, we constructed another genetic linkage map with 7 polymorphic SSR markers between gene pools. It covered the rice genome about 73.4cM. The average interval between two markers is about 10.5cM.

The QTL mapping analysis of PH and TN was conducted by MCIM (mixed-model based composite interval mapping) method in the two F_2 populations. One PH QTL and one TN QTL were detected in each population. In GLD1/XMD population, $qPH-1-1$ was located between two SSR makers RM302 and RM128 with genetic distances of 4.0cM、0.2cM to them, additive H^2 and dominant H^2 was 74.99% and 20.70% respectively, the total H^2 was about 100%; $qTN-1-1$ was located between two SSR makers RM302 and RM128 with genetic distances of 3.0cM、1.2cM to them, additive H^2 and dominant H^2 was 52.31% and 24.41% respectively, the total H^2 was about 77%. In GC13/ XMD population, $qPH-1-2$ was located between two SSR makers RM212 and RM128 with genetic distances of 2.0cM、

1.8cM to them, additive H^2 and dominant H^2 was 45.96% and 13.72% respectively, the total H^2 was about 60%; *qTN-1-2* was located between two SSR makers RM128 and RM246 with genetic distances of 1.0cM、8.1cM to them, additive H^2 and dominant H^2 was 30.07% and 13.83% respectively, the total H^2 was about 45%.

From the QTL mapping results we concluded: PH and TN traits of the two F_2 populations are classical quality traits; The QTLs of the two characters with great negative correlation coefficient are located in a close region; PH and TN are likely controlled by a same recessive gene on chromosome 1, named as *xmd*. We improved that *xmd* is a new dwarf gene by comparing to the studies of other people. The *xmd* was roughly mapped in this research, and this result was very useful for fine mapping 、cloning and functional research of the *xmd* .

Key words: rice; dwarf mutant; gene mapping

目 录

中文摘要	
英文摘要	
引言	1
前言	2
1 水稻矮秆基因的遗传学研究与应用	2
1.1 水稻矮秆基因的发现与分类	2
1.2 矮化育种在水稻育种中的贡献	3
1.3 水稻矮秆基因的遗传特性	5
1.4 水稻矮秆基因的功能研究进展	6
2 水稻矮秆基因的分子标记定位与克隆进展	7
2.1 水稻矮秆基因的分子标记定位	7
2.2 水稻矮秆基因的克隆	10
材料与方法	15
1 材料	15
2 方法	15
2.1 遗传群体的构建	15
2.2 株高及分蘖数性状调查	15
2.3 统计分析	16
2.4 SSR 分析	16
结果与分析	21
1 F₂ 群体的株高、分蘖数等表型遗传分析	21
1.1 GLD1/XMD 群体的株高、分蘖数等表型分离情况	21
1.2 GC13/XMD 群体的株高、分蘖数等表型分离情况	26
2 遗传连锁群的构建	32
2.1 GLD1/XMD 群体遗传连锁群的构建	32
2.2 GC13/XMD 群体遗传连锁群的构建	32
3 株高和分蘖数性状 QTL 定位分析	34
讨论	36
1 新发现矮秆材料的遗传特性	36
2 水稻株高与分蘖数的关系	36
3 本研究的 <i>xmd</i> 是否为新的矮秆基因	37
4 后续的工作重点	39
附录	41
参考文献	45
致谢	50

Index

Abstract in Chinese	
Abstract in English	
Foreword	1
Preface	2
1. Genetic research and application of rice dwarf gene	2
1.1 Discovering and classifying of rice dwarf gene	2
1.2 Contribution of dwarf breeding in rice breeding	3
1.3 Genetic traits of rice dwarf gene	5
1.4 Status of functional research about rice dwarf gene	6
2. Status of molecular mapping and cloning about rice dwarf gene	7
2.1 Molecular mapping of rice dwarf gene	7
2.2 Cloning of rice dwarf gene	10
Material and methods	15
1. Material	15
2. Methods	15
2.1 Construction of genetic population	15
2.2 Investigation of plant height and tiller number	15
2.3 Statistical analysis	16
2.4 Analysis of SSR	16
Results and analysis	21
1. Genetic separation of characters in F₂ population	21
1.1 Genetic separation of characters in GLD1/XMD population	21
1.2 Genetic separation of characters in GC13/XMD population	26
2. Construction of genetic linkage groups	32
2.1 Construction of genetic linkage groups about GLD1/XMD population	32
2.2 Construction of genetic linkage groups about GC13/XMD population	32
3. QTL analysis of plant height and tiller number	34
Discussion	36
1. Genetic traits of the new dwarf material	36
2. Relation of rice plant height and tiller number	36
3. Whether the <i>xmd</i> is a new dwarf gene	37
4. Emphases of future work	39
Appendix	41
Reference	45
Thanks	50

引言

水稻在全球粮食生产和消费中占有十分重要的地位,世界 50%以上的人口以水稻为主食。矮秆水稻品种的选育和推广是 20 世纪水稻育种工作最主要的成就之一。20 世纪 30 年代末,日本开始粳稻品种的矮化育种研究,先后育成一批中秆、矮秆水稻品种。50 年代至 60 年代初,中国南方籼稻矮化育种方面取得了突破性的进展,通过利用从低脚乌尖和矮仔占中找到的半矮秆基因 *sd-1*,育成了综合性状良好的高产矮秆抗倒品种,这些品种的产量一般比高秆品种高 20%~30%,引发了全球水稻生产的“绿色革命”。

目前生产上利用的矮秆基因绝大多数是 *sd-1*。长期大面积利用单一半矮秆基因,可能由于遗传背景单一化而带来遗传脆弱性的危险,近几年来国内外新育成的许多矮秆品种产量潜力停滞不前也可能与此有关。因此,发掘和鉴定控制水稻株高的基因,开展株高基因定位、克隆及作用机理等方面的研究,实现对水稻株高的定向改良,具有十分重要的理论意义和应用价值。同时水稻是研究禾本科植物的模式作物,水稻基因组的测序已完成,这为水稻基因的克隆及其功能研究提供了极为有利的条件。基于 DNA 水平的分子遗传学和功能基因组学研究将为 21 世纪新的“绿色革命”提供新的技术平台,而新的水稻矮秆基因的克隆将有助于我们了解植物生长发育的分子生物学机理,为利用基因工程技术进行作物遗传改良奠定基础。

本研究组在采用水稻成熟花粉 γ 射线诱变育种育成的佳禾早占与特丰占杂交组合的后代群体中发现了一株矮秆多蘖突变株,经多代纯合获得稳定株系。本研究对该矮秆突变株进行遗传分析和基因定位,以了解该突变体的遗传特性,明确该突变基因是否为新基因,为该矮秆基因的克隆和相关功能研究奠定基础。这对今后的水稻育种研究具有重要的理论意义和应用价值。

前言

1 水稻矮秆基因的遗传学研究与应用

1.1 水稻矮秆基因的发现与分类

从广义上讲，水稻的矮生性是指成熟期水稻株高比正常植株缩短的遗传特性。同时，根据株高缩短的程度，又可将广义的矮秆分成半矮秆、矮秆和极矮秆 3 种类型。矮秆（狭义）通常指成熟时植株高度等于或低于原正常植株高度一半的矮秆突变系；半矮秆则是指株高介于矮秆和正常高度之间的类型。水稻经常发生矮秆变异，但在育种实践中并非任何矮秆变异都有良好的利用价值，通常将可利用的矮秆材料称为“矮源”^[1]。

一般认为，水稻植株的矮化是由节间长度缩短或节间数减少的结果，也可能是二者共同作用的结果。Takeda 等（1977）以节间长度占株高的比例为指数，将矮秆分为 dn、dm、d6、nl 和 sh 五种基本类型，株高、节间比例正常的品种标定为 N 型（图 1）^[2]。dn 型的特征是节间比例与 N 型相同，即各节间按相同比例同时缩短；属于 dm 型的矮秆基因有 *d1*、*d2* 和 *d11*，其特征是倒二节间特别短；d6 型矮秆植株的倒二、三节间同时缩短；nl 型的特征是倒一节间短而倒四节间长；sh 型矮秆植株的倒一节几乎不伸长，穗子包藏在剑叶叶鞘中。

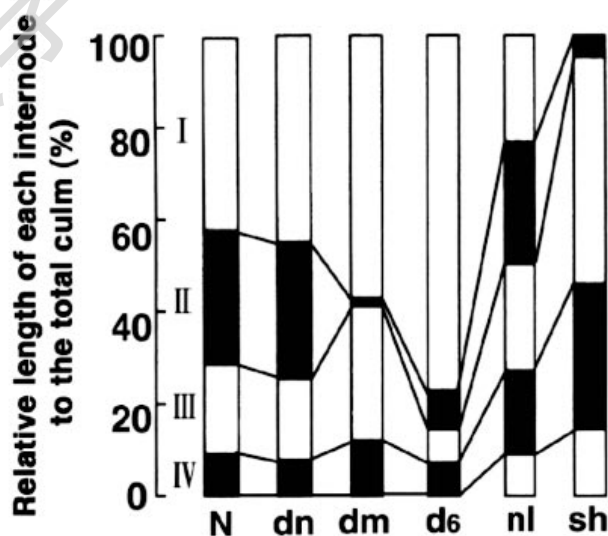


图 1 水稻正常植株与矮秆突变体的节间伸长模式（引自 Takeda 1997）

Fig 1 Schematic Representation about The Various Elongation Patterns of Internodes between Normal Rice and Dwarf Mutants

1922年印度学者 Parnell 等首次报道了 1 个由隐性单基因控制的自然矮秆突变系, 这是有关水稻矮生性遗传的最早报道^[3]; Oryoji 1936 年则首次报道 1 个由一对隐性基因控制的人工诱变产生的矮小型突变系^[4]。随后科学家对矮秆的遗传基础进行了广泛的研究。结果表明绝大多数自然突变或人工诱变产生的矮秆突变系都由 1 对隐性基因控制, 也有学者相继报道了显性矮秆、隐性高秆等突变系^[5-7], 矮秆基因 *d53* 是日本学者发现的唯一的显性矮秆基因^[8]。日本学者 Nagao 和 Takahashi 将矮秆基因定位于 12 个连锁群上^[9,10]。日本水稻基因连锁群和命名委员会 (The Japanese Committee on Nomenclature and Linkage Groups of Rice Gene) 将矮秆基因及少数半矮秆基因统一以 *d* 为符号, 根据矮秆基因被鉴定的时间顺序, 已从 *d1* 到 *d61*, 其中缺 *d8*、*d15*、*d16*、*d25*、*d34*、*d36*, 共 55 个矮秆基因^[8]。这些矮秆基因大多数源于粳稻品种, 这类品种的农艺性状较差, 难以直接利用。Kinoshita 等 (1982) 认为: *d8*、*d11* 和 *d14*, *d10*、*d15* 和 *d16*, 以及 *d18^h* 和 *d18^k* 这三组基因各自是等位的^[11]。半矮秆基因以 *sd* 命名, 目前已报道的有 15 个, 其中 *sd-1* 基因是水稻的主要半矮秆基因, 被誉为“绿色革命”基因。

1.2 矮化育种在水稻育种中的贡献

20 世纪 30 年代末, 日本开始粳稻品种的矮化育种研究, 先后育成一批半矮秆矮秆水稻品种, 如“农垦 57”、“灵峰”、“黎明”和“日本晴”等; 50 年代至 60 年代初, 中国在南方籼稻矮化育种方面取得了突破性的进展, 育成了一系列以“矮脚南特”和“矮仔占”为代表的综合性状良好的矮秆抗倒品种; 此后, 菲律宾、韩国和美国等利用“低脚乌尖”相继育成一批以“IR8”、“统一”和“Calrose76”等为代表的籼稻矮秆高产品种。这些品种的产量一般比高秆品种高 20%~30%, 被誉为“绿色革命”水稻^[1,12-14]。矮化育种是中国水稻育种史上一个重要的里程碑, 在国际水稻研究上也是一个巨大的成就。

六十年代后矮秆稻种在生产上的广泛应用, 使我国水稻生产和科技面貌发生了巨大变化。矮化育种引起的变化是多方面的, 不仅仅是一些矮秆稻种的增产成效, 更重要的是由于矮秆稻种具有优越的生理、生态基础, 而导致了整个水稻育种、栽培研究的相应变化。在育种方面, 从原始材料的收集、积累、亲本选配、杂种后代培育直到育成新品种的整个过程, 发生了一系列改变。实践证明, 矮性基因对高产性状具有多效作用, 矮秆亲本不仅为矮秆育种所需, 而且是改造水稻

品种综合性状所需。在育种中，以矮秆稻种作为亲本较易获得高产性状。在开展矮化育种时，原始材料的收集上从过去以高秆品种为主改变为重点征集发掘矮源。亲本选配至少要一方具有矮性基因为条件，杂种后代的培育选择亦要以矮秆为主的综合性状为尺度。我国推广面积较大的矮秆稻种，大多数与矮仔占有渊源关系。我国杂交水稻研究成功和迅速推广，也有赖于利用矮仔占等的衍生系统。南优系统、汕优系统等优良杂交水稻组合，都含有来源于这些矮秆稻种的矮性基因，从而保证杂交稻在矮秆基础上发挥增产优势。

在矮化的基础上，使丰、抗、早、优等优良性状组合到品种中去，可以确保高产，并大大提高育种水平。自从有了矮秆多效基因以来，南方稻区不少省份在以矮秆为亲本的组合中选育抗逆性较强的丰产品种中都取得了成效，如：湖南省农业科学院 1972 年育成的湘矮早 9 号，既高产又抗稻瘟病。利用矮秆稻种的综合丰产基因与地方品种的优质（米粒的形、色、味香具佳）相组合，育成了一批产量较高、米质好的品种，一般亩产可由过去的 200-250kg 提高到 350-400kg。

在水稻栽培技术方面，自矮化育种成功后，也有重大发展。因为品种性能是生物生产的内因，外界环境条件以及人为的栽培技术要通过品种内因而起作用。矮秆品种的形态特性，生长发育规律不同于高秆品种，其优良的种性为栽培技术水平的提高创造了条件。矮秆品种分蘖数多和适于密植性是栽培上的一个突出优点，也是增产潜力较大的主要原因。良法要适应良种，与耐肥、抗倒和适宜密植等特点相适应，研究肥水促控，已形成了一套矮秆品种的 500kg 高产栽培技术。

矮化育种的实践还推动了水稻育种理论研究的发展：一是发掘、创造和利用矮源，对矮秆资源的遗传机制及利用价值逐步展开比较系统的研究；二是探索和创造理想株型，为此正在开展叶型、叶色、叶面积、叶开张角与光能利用和产量的相关性等研究；三是促进了生态育种的研究，探索不同生态环境品种长相与抗性、适应性形成的关系；四是注重综合性育种目标，以矮秆为基础，展开生态型间杂交，多亲（系）杂交，不断提高新育成品种的丰产稳产性能；五是以杂交育种为主体，适当运用辐射、花培等育种途径和方法，加速创造和综合多种优良性状的新品种的选育步伐；六是利用矮秆资源开发高秆品种资源的其他优质基因资源，拓宽育种实践的遗传背景^[15]。

从 20 世纪 60 年代以来，*sd-1* 一直占据着水稻矮化育种的主导地位，被誉为

“绿色革命”基因，但是单一基因的广泛利用，狭窄的遗传背景不仅可能成为育种工作发展的瓶颈，增加育成品种的遗传脆弱性，甚至还可能潜伏着抗性脆弱的危险。育种家们很早就意识到了这个问题，积极开展了寻找新矮源的工作，并已经鉴定出一些与 *sd-1* 不等位的半矮秆基因。尽管人们已经付出了很大的努力，却一直未能寻找到可以和 *sd-1* 媲美的矮秆基因。利用基因工程手段进行水稻的矮化育种工作，也许是实现这一目标的新出路，但这依赖于对水稻矮生性机理的阐明和优良的矮生性基因的获取。20 世纪 90 年代以后，随着分子生物学的发展，已有多名学者利用分子标记技术对控制水稻株高性状的基因进行了 QTL(quantitative trait loci)检测，克隆了许多矮秆基因并对其生理功能进行了深入研究，这使得水稻矮秆性状遗传研究从经典遗传学的水平深入到分子水平，并最终阐明水稻矮秆基因的遗传机制和矮化机理奠定了基础^[16, 17]。

1. 3 水稻矮秆基因的遗传特性

水稻矮秆基因的遗传主要有两种类型：一类是由单基因控制的质量性状遗传，另一类是由多基因控制的数量性状遗传，生产上利用的矮源绝大多数呈单隐性基因遗传。系统分析我国育成的籼稻品种表明，利用的矮秆资源主要有六个：矮脚南特、矮仔占、低脚乌尖、花龙水田谷、矮脚水田谷和中山无名种等。其中矮脚南特、矮仔占是我国南方籼稻育种的 2 个主要矮秆亲本。籼稻中半矮秆性的遗传研究较多，我国常用的几个矮源如矮脚南特、矮仔占、低脚乌尖、花龙水田谷及其衍生品种都是有一对隐性半矮秆基因 *sd-1* 控制，同时还存在着不同程度的微效多基因的影响。它们所带有的半矮秆基因 *sd-1* 和相关的优良农艺性状使 *sd-1* 基因作为主要矮源基因在籼稻育种中被广泛应用。众多水稻系谱研究和遗传研究结果表明：我国南方育成的籼稻品种中 75.6% 具有 *sd-1* 矮源血统；杂交水稻中南优系统和汕优系统都含有来源于低脚乌尖、矮仔占或矮脚南特的矮秆基因^[18]；*sd-1* 基因是水稻的主要半矮秆基因，被誉为“绿色革命”基因。

顾铭洪等依据控制矮生性基因对数的不同将粳稻矮秆品种分为两类，一类由单个主效基因控制，这些矮秆主效基因一般为非等位关系；另一类由多个微效基因控制^[19]。但是，粳稻中发现的由单基因控制的大多数矮源的农艺性状较差，难以在实际生产中被直接利用。目前在生产上广为种植的粳稻品种矮生性大多由多基因控制，主要来源于农垦 58 和意大利品种 Balilla^[18]。粳稻矮秆育种中不少

也是通过籼粳杂交导入 *sd-1* 基因, 或利用具有 *sd-1* 基因的粳稻矮源。

1.4 水稻矮秆基因的功能研究进展

植物激素几乎参与水稻生长发育的整个过程, 它们既可以独立地发挥生理作用, 也可以通过与其他激素或基因的相互作用来精确地调节植物的发育。研究表明植物矮化突变与植物赤霉素(GA)和油菜素类固醇(BR)有关; 少数植物矮化突变与生长素(IAA)有关。植物激素矮化突变体分为两类: 缺陷型和钝感型。激素缺陷型矮化突变体是活性激素的生物合成途径被抑制或阻断, 使得植物体内源活性激素缺乏或含量较低, 这类突变体外源施加相应的活性激素后可恢复野生型表型; 激素钝感型矮化突变体, 其内源活性激素水平变化不大, 有时甚至比野生型的还高, 这种矮化表型的突变体在外施相应的活性激素后不能恢复野生型表型。钝感型突变体可能有 3 种机制: 一是激素受体突变, 使之不能与激素结合或结合后不能活化; 二是信号传导某个关键步骤突变而丧失功能; 三是外源激素并非体内活性形式, 将此物质转化为活性形式的酶发生突变^[20]。植物激素突变体是研究植物激素合成、代谢途径以及信号传导的重要材料。

1.4.1 GA 的调控

GA 是植物生长发育过程中一类重要的调节激素, 对诱导 α -淀粉酶的形成、禾谷类种子萌发、节间和叶片的伸长、茎的伸长和植株增高、花器官形成等都有明显的促进作用。自从首次发现矮化玉米为 GA 缺陷型突变体以来, 人们已从豌豆、番茄、小麦、大麦、燕麦、水稻、拟南芥等多种植物中发现了许多不同的 GA 缺陷型和 GA 钝感型突变体^[21]。利用 GA 缺陷型矮化突变体可以克隆 GA 生物合成基因, 并且分析这些基因的功能。研究 GA 钝感型矮化突变体有助于了解 GA 的信号接收和传递。

水稻 *dwarf1(d1)* 突变体是 GA 钝感型突变体, 表现为矮化、叶宽且呈墨绿色、花序紧密。研究表明, 水稻 *dwarf1* 基因编码的是 GTP 结合蛋白 (G 蛋白), 该蛋白在植物的生长发育中发挥重要作用^[22]。

Sasaki 等分离的水稻矮化突变体 *gid2* 也是 GA 钝感突变体。在野生型中, GA 通过泛素蛋白化而快速降解磷酸化的 *SLR1*, 因为 *SLR1* 编码的蛋白是 GA 信号传导的抑制剂, 因此 GA 的信号传导不会被抑制, 植株的表型正常; 但在突变体中, 磷酸化的 *SLR1* 的降解被抑制, 结果 *SLR1* 蛋白以磷酸化形式富集, 从而

抑制 GA 的信号传导，导致植株矮化。图位法克隆了 *GID2* 基因，该基因编码 1 个 *F-box* 蛋白，该蛋白是 GA 信号传导的正调节物，通过依赖 GA 的磷酸化而引发 *SLR1* 的降解^[23]。

水稻 *slr1* 突变体是由于 *SLR1* 基因失去功能的突变而导致的突变体，*SLR1* 基因编码的产物是 GA 信号传导的抑制剂，与拟南芥的 *GAI* 和 *RGA*、小麦的 *Rht*、玉米的 *d8* 及大麦的 *SLN1* 基因编码的产物类似，都是调控株高的一类蛋白。更多的研究发现，*SLR1* 蛋白在核中作用，核中 *SLR1* 蛋白的有无调节 GA 的信号传导，GA 上游信号能促进 *SLR1* 蛋白快速降解，从而使 GA 信号能传导到下游^[21, 24, 25]。

1.4.2 BR 的调控

油菜素内酯及其他 40 多种类似物总称为油菜素类固醇(BR)。BR 对植物的形态和生理具有很大影响，参与茎的延长、叶片的卷曲及对逆境反应，有些 BR 生物合成或信号传导受阻的植株表现严重矮化、雄性不育。许多研究发现，与 BR 有关的水稻矮化突变体具有共同的特征，即第 2 节间缩短，叶片直立^[26, 27]。

Mori 等从转基因日本晴中得到一个矮化突变体 *brd1*，该突变体叶鞘短、叶片短而弯曲、分蘖少不育。外源施加 BR 能恢复到正常表型，是 BR 缺陷型突变体。实验发现，在黑暗条件下，*brd1* 表现出结构型光形态建成的特征，即暗中去黄化。内源 BR 含量分析发现，BR 合成过程中的 BR-6-氧化酶减少，进一步分析发现，体内 BR-6-氧化酶基因 *os-BR6ox* 缺失了 0.2kb 片段^[27]。

2 水稻矮秆基因的分子标记定位与克隆进展

2.1 水稻矮秆基因的分子标记定位

目前通过分子标记技术定位的矮秆半矮秆基因有 31 个，包括 8 个半矮秆基因和 23 个矮秆基因，分布于水稻的第 1、2、3、4、5、6、7、9、11、12 条染色体上（表 1）。Huang 等通过 QTL 作图也找到了许多与株高有关的 DNA 位点区域，利用 5 个来源不同的水稻群体进行 QTL 作图，至少找到了 23 个株高 QTL 位点，分布于水稻的全部 12 条染色体上^[28]。

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库