

# 水稻长日抑制基因 *PhyB* 的多样性及区域适应性初探

刘莎<sup>1</sup>, 郑晓明<sup>1</sup>, 冯 雳<sup>1</sup>, 乔卫华<sup>1</sup>, 王君瑞<sup>1</sup>, 公婷婷<sup>2</sup>, 梁新霞<sup>1</sup>, 齐 兰<sup>1</sup>,  
苏 龙<sup>1</sup>, 丁膺宾<sup>1</sup>, 许 睿<sup>1</sup>, 张丽芳<sup>1</sup>, 程云连<sup>1</sup>, 杨庆文<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081;

<sup>2</sup>中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

**摘要:** *PhyB* 是在长日照条件下抑制水稻开花的关键基因, 但目前对水稻 *PhyB* 基因的遗传基础还不清楚, 研究其分子遗传机制, 对于培育光周期适应性广的品种以及扩大水稻种植区域具有重要意义。本研究选择 78 份亚洲栽培稻 (34 份籼稻和 44 份粳稻) 及 47 份野生稻进行测序, 对 *PhyB* 基因的核苷酸多态性、单倍型进行分析, 计算籼稻、粳稻和野生稻的遗传多样性。结果表明, *PhyB* 基因共有 28 个单倍型, 其中有 2 个高频率的单倍型分别存在于 2 个栽培稻亚种中。从 Network 图可以看出栽培稻分为 2 组 (A 组和 B 组), A 组栽培稻包括全部的籼稻和 4 个粳稻个体, B 组栽培稻全是粳稻品种。亲缘地理学分析发现, A、B 两组栽培稻具有明显不同的地理分布格局, 且 A 组和 B 组开花时间差异显著, 说明 *PhyB* 基因的 2 个高频率单倍型在 2 个栽培稻亚种中具有区域适应性, *PhyB* 基因在栽培稻中具有明显的驯化信号, 随着水稻种植区域的扩大, 进化出适应不同地域特有的等位基因, 导致开花时间对不同地区的区域适应性及多样性。

**关键词:** 栽培稻; *PhyB* 基因; 单倍型; 开花时间; 多样性; 区域适应性

## Genetic Diversity and Regional Adaptability of Long-day Suppression Gene (*PhyB*) in Rice

LIU Sha<sup>1</sup>, ZHENG Xiao-ming<sup>1</sup>, FENG Li<sup>1</sup>, QIAO Wei-hua<sup>1</sup>, WANG Jun-rui<sup>1</sup>, GONG Ting-ting<sup>2</sup>,  
LIANG Xin-xia<sup>1</sup>, QI Lan<sup>1</sup>, SU Long<sup>1</sup>, DING Ying-bin<sup>1</sup>, XU Rui<sup>1</sup>, ZHANG Li-fang<sup>1</sup>,  
CHENG Yun-lian<sup>1</sup>, YANG Qing-wen<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Key Facilities for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081;

<sup>2</sup>Life and Environmental Science College, Minzu University of China, Beijing 100081)

**Abstract:** Detailed knowledge of the molecular mechanisms of controlling flowering time will facilitate understanding the adaptation mechanism in cultivated rice and enable breeders to design appropriate genotypes for distinct preferences. Previous studies showed that *PhyB* suppress flowering in long day (LD) conditions, however, how the genetic variation of *PhyB* was associated with flowering time in different varieties in rice remained unknown. In this study, we sequenced 78 cultivated rice varieties (34 *indica*, 44 *japonica*) and 47 accessions of wild rice for *PhyB*. We obtained the following results: 28 haplotypes were detected among the 125 accessions, and there were two prevalent haplotypes which mainly existed in cultivated rice. The Network indicated that the cultivated rice could be divided into two groups (group A and group B), in which, group A included all *indica* individuals and 4 *japonica* in-

收稿日期: 2016-08-29 修回日期: 2016-11-14 网络出版日期: 2017-02-17

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170217.1411.022.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31670211); 作物种质资源保护与共享 (2060302); 国家重点研发计划 (2016YFD0100101)

第一作者研究方向为野生稻种质资源。E-mail: liusha19910717@163.com

通信作者: 郑晓明, 研究方向为野生稻群体遗传。E-mail: zhengxiaoming@caas.cn

杨庆文, 研究方向为野生稻遗传多样性保护与利用。E-mail: yangqingwen@caas.cn

dividuals, and group B included the rest of *japonica* individuals. Further geographical analysis showed that group A and group B had distinct geographic distribution pattern, and the flowering time between group A and group B were significantly different. In addition, the genetic diversity result showed that wild rice harbored higher genetic diversity than that of the two cultivated subspecies (*indica* and *japonica*). Thus, we inferred that the two prevalent haplotypes existed in two cultivated subspecies were associated with regional adaptability. *PhyB* had obvious domestication signals in cultivated rice. It evolved specific alleles to adapt the day time suitable for flowering of rice varieties in different regions.

**Key words:** cultivated rice; *PhyB*; haplotype; flowering time; diversity; regional adaptability

亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 被认为约 10000 年前由普通野生稻 (*O. rufipogon* Griff.) 或尼瓦拉野生稻 (*O. nivara* Sharma & Shastry) 驯化而来<sup>[1-5]</sup>。普通野生稻和尼瓦拉野生稻主要分布在热带短日照地区, 而亚洲栽培稻在短日照和长日照条件下均能抽穗, 栽培范围覆盖北纬 50° 到南纬 40° 的广阔区域<sup>[6-7]</sup>。最佳开花时间是一个重要的育种目标, 使水稻能够适应季节性变化, 最大限度地利用种植区域的温度和日照资源<sup>[6]</sup>。为了适应不同的光温环境, 不同稻区的品种经过长期人工选择和适应性进化, 品种间已经产生了明显的分化<sup>[7-9]</sup>, 逐渐形成了各地区独特的水稻品种类型, 全生育期从 100 d 到 170 d 不等<sup>[10-11]</sup>。详细解析控制水稻开花时间的遗传因子及其与水稻开花时间的相关性, 有助于揭示水稻的适应性机制, 为育种家设计各地区适宜的水稻品种提供理论依据<sup>[12]</sup>。

植物的抽穗主要由感光性、感温性和基本营养生长性决定, 目前在拟南芥中被认可的开花调控途径有 4 种, 即光周期途径、赤霉素途径、自调节途径和春化作用, 但在栽培稻中只发现了光周期调控途径<sup>[13]</sup>。在光周期调控途径中, 光敏色素及其介导的信号传导调控因子在收集光信号感受光周期变化上起重要作用<sup>[13]</sup>。拟南芥有 5 种光敏色素 (phytochrome), 分别是 *PhyA*、*PhyB*、*PhyC*、*PhyD*、*PhyE*, 其中 *PhyB* 基因表达丰富度高, 在接受光信号时起关键作用<sup>[14]</sup>, 且有抑制开花的作用<sup>[15-16]</sup>。在其他植物中也发现 *PhyB* 对植物开花时间多样性起重要作用。例如, 刘栓桃等<sup>[17]</sup> 对大白菜 *PhyB* 基因组序列的分析结果表明, 大白菜 *PhyB* 基因启动子区的缺失突变造成 *PhyB* 基因的表达差异, 从而影响其开花时间。水稻中只有 3 种光敏色素基因, *PhyA*、*PhyB* 和 *PhyC*<sup>[18-22]</sup>。日本学者曾构建了光敏色素三突体 *phyABC*, 其研究结果表明光敏色素在水稻幼苗建成时期是感受红/远红光的唯一光受体, 而且在水稻的营养生长期对促进光合作用的效率起

重要作用<sup>[23]</sup>。赵杰等<sup>[24]</sup> 对 *PhyB* 正调控水稻叶绿素合成的研究表明, *PhyA* 参与叶绿素的合成, 但 *PhyA* 调控叶绿素合成的作用与 *PhyB* 正调控功能高度冗余, 且仅仅在 *PhyB* 功能缺陷的背景下才能表现出来。另外, 在长日照条件下, *PhyB* 通过抑制 *Ehd1* 和 *Hd3a* 使水稻不能开花<sup>[11, 25]</sup>。还有研究表明 *PhyB* 通过调节 *Hd1* 而抑制 *Hd3a* 的表达, 是长日照抑制水稻开花的主要原因<sup>[26-27]</sup>。由此可见, *PhyB* 在长日照条件下对抑制水稻开花起重要作用, 但 *PhyB* 的自然变异如何影响栽培稻开花时间的多样性以及 *PhyB* 基因的分子遗传机制还不清楚。

本研究选择 125 份亚洲栽培稻及野生稻为材料, 对长日照抑制基因 *PhyB* 进行测序, 分析 *PhyB* 基因变异位点的多态性以及该位点的自然变异对栽培稻抽穗期多样性的影响。同时, 对 *PhyB* 进行亲缘地理学分析, 揭示该基因不同等位基因的进化方式和不同等位基因群的地理分布, 计算 *PhyB* 在籼稻、粳稻和野生稻群体中的遗传多样性并对 3 个群体进行中性检验, 深入探讨 *PhyB* 影响水稻抽穗期的分子遗传机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

参试样品包括 78 份栽培稻和 47 份野生稻。栽培稻包括 34 份籼稻和 44 份粳稻, 覆盖水稻的主要种植区域; 47 份野生稻覆盖野生稻的主要分布区。这些材料均种植于长日照地区, 并观察其开花时间。

### 1.2 DNA 提取、PCR 扩增以及基因测序

基因组 DNA 采用改进的 CTAB 法从硅胶干燥的叶片或新鲜叶片中提取<sup>[28]</sup>。本研究仅对 *PhyB* 基因的编码区进行扩增, 并分别对 *PhyB* 基因的 3 个外显子区段进行引物设计。由于 *PhyB* 基因的第 1 个外显子区域片段较长, 故对第 1 个外显子设计了

2 个前引物和 3 个后引物,扩增及测序的引物如表 1 所示。PCR 扩增反应在 Tpersonal 或 Tgradient 热循环仪上进行,为避免 PCR 反应过程中和基因位点上不同等位基因间重组,在扩增程序中采用长时间延伸方法<sup>[29]</sup>。测序反应在 ABI 3730XL (Applied Biosystems, Foster City, CA) 自动测序仪上进行。纯化的 PCR 产物直接进行测序,由于少数栽培品种可能存在杂合个体<sup>[30-31]</sup>,PCR 产物需先克隆至 pGEM T-Easy 载体后再进行测序<sup>[32-33]</sup>。为确保序列数据中单态位点准确可靠,本研究对包含单态位点的个体进行重复扩增和重复测序<sup>[29,32]</sup>。利用 ContigExpress 进行序列组装,然后利用 ClustalX 1.83<sup>[34]</sup> 进行比对。

表 1 *PhyB* 基因扩增及测序的引物清单

Table 1 The primer sequence of *PhyB* gene

引物名称 Primer	引物序列 Primer sequence (5'-3')
<i>PhyB-1</i>	cccactctcatctccctcag; caagcagtgctggttcaag
<i>PhyB-2</i>	cgggccagaacaatctaaag; tgtatctcaccaccactt
<i>PhyB-3</i>	atgctgtgtcagccaagtg; tgcctcatcagagtggacga
<i>PhyB-W1F</i>	atctcgtctcaacce
<i>PhyB-W2F</i>	tagtatgccaccacacac
<i>PhyB-W2R</i>	caagaacaaccaattagca
<i>PhyB-W3R</i>	aaggctatctgtctgag
<i>PhyB-W4R</i>	tggcaacgactctcca

### 1.3 数据分析

将 *PhyB* 基因的全部序列利用 Clustalx 1.83 进行比对,得到长度完全一致的序列,再利用 DnaSP 5.0<sup>[35]</sup> 分析 *PhyB* 编码区的单核苷酸多态性位点 (SNPs) 和单倍型,计算每个群体的分离位点数 (S)、单倍型数 (h)、两个随机序列的每个碱基平均差异值 ( $\pi$ )<sup>[36]</sup>、基于分离位点数目 Watterson's 参数 ( $\theta$ )<sup>[37]</sup>、最小重组事件 (Rm)<sup>[38]</sup>。为了检验群体水平上每个位点是否为中性进化,还利用 DnaSP 5.0 估算了 Tajima'D<sup>[39]</sup> 以及 Fu & Li'D\* 与 Fu & Li'F\*<sup>[40]</sup> 检验值,利用软件 Network 4.0<sup>[41]</sup> 基于 Median-Joining 模型构建各单倍型连锁 Network 图。

## 2 结果与分析

### 2.1 *PhyB* 基因编码区的核苷酸多态性

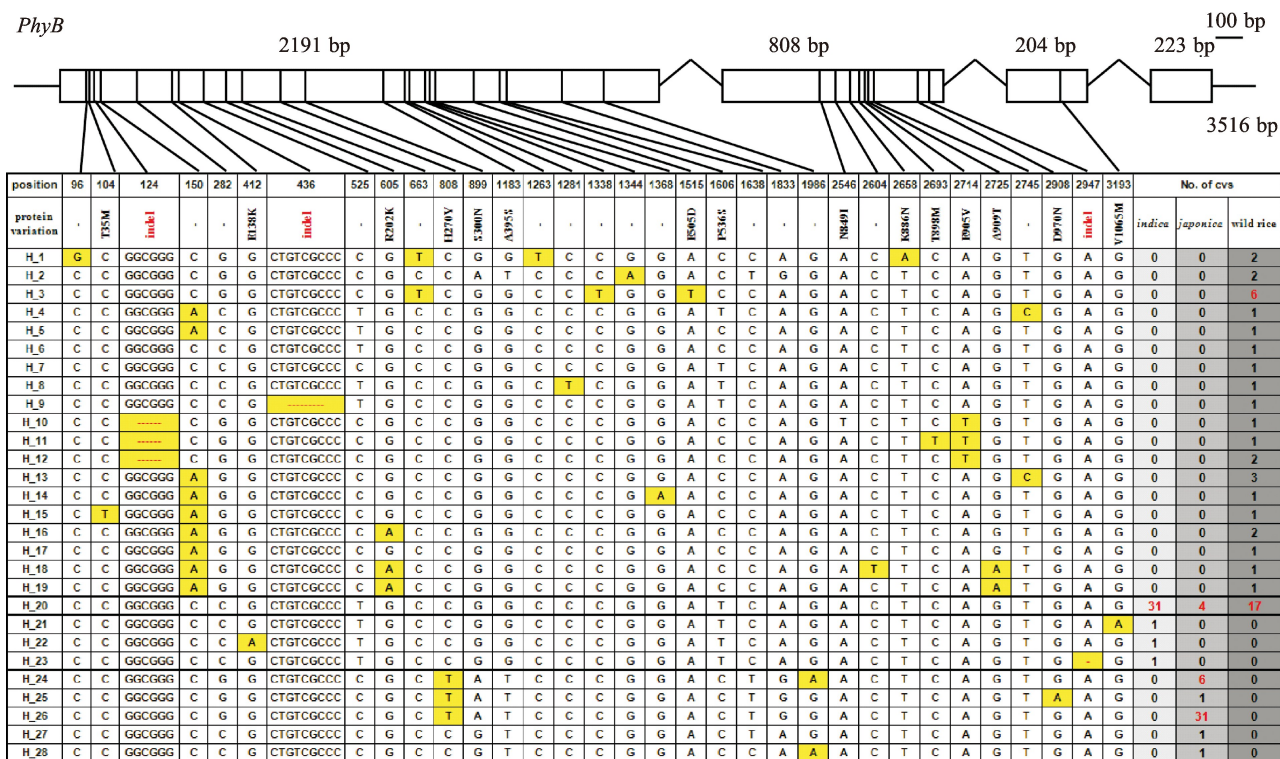
本研究对 *PhyB* 基因编码区在 125 份材料中进行测序,比对后的 *PhyB* 基因编码区全长 3516 bp。在 *PhyB* 基因中检测到 30 个变异位点 (SNPs) 和 3 个

插入缺失 (InDels)。在 30 个 SNPs 中,引起氨基酸发生改变有 15 个,分别在 104 bp、412 bp、605 bp、808 bp、899 bp、1183 bp、1515 bp、1606 bp、2546 bp、2658 bp、2693 bp、2714 bp、2725 bp、2908 bp、3193 bp 位置;在 2947 bp 处的 InDels 发生了移码突变,另外在 124 bp、436 bp 处发生的缺失碱基数是 3 的倍数,并没有发生移码突变。*PhyB* 基因的编码区总共包含 4 个外显子,其长度分别为 2191 bp、808 bp、294 bp、223 bp。第 1 个外显子包含了 21 个 SNPs 和 2 个 InDels,引起氨基酸发生改变的 SNPs 有 8 个;第 2 个外显子包含了 8 个 SNPs 和 1 个 InDels,引起氨基酸发生改变的 SNPs 有 6 个;第 3 个外显子包含了 1 个 SNPs,且引起氨基酸的变化;第 4 个外显子没有多态性位点。通过对 SNPs 和 Indels 的分析发现,野生稻群体中包含 17 个特有 SNPs 和 2 个特有 InDels;籼稻群体只有 2 个特有 SNPs 和 1 个特有 InDels;粳稻群体有 3 个特有 SNPs,野生稻群体比籼稻和粳稻具有更高的核苷酸多态性。*PhyB* 基因编码区的核苷酸多态性见图 1。

### 2.2 *PhyB* 基因单倍型之间的遗传关系

*PhyB* 基因在 125 份材料中共有 28 个单倍型,其中野生稻、籼稻、粳稻群体分别有 19 个、3 个和 5 个特有的单倍型,还有 1 个单倍型是这 3 个群体共有的 (图 1)。28 个单倍型中, H<sub>20</sub> 和 H<sub>26</sub> 属于高频率的单倍型,各包含 52 个和 31 个个体,其余单倍型样品个数在 6 个以下 (含 6 个)。H<sub>20</sub> 是籼稻、粳稻、野生稻群体共有的单倍型,其主要包含 31 个籼稻 (91.2%)、4 个粳稻 (9%) 和 17 个野生稻 (36%),而 H<sub>26</sub> 只存在于粳稻中。

利用 Network 分析 *PhyB* 基因单倍型的亲缘关系 (图 2)。从图中可以看出,高频率的等位基因 (H<sub>20</sub>、H<sub>26</sub>) 分别出现在 *PhyB* 的两个主要世系 (A 组和 B 组) 中,而且分布在 Network 图的顶端。其中, A 组的栽培稻除了 4 个粳稻品种外,全部为籼稻,4 个粳稻品种均为热带粳稻 (TRJ) 品种; B 组的栽培稻均为粳稻品种。A 组中包含的栽培稻单倍型有 4 个,分别是 H<sub>20</sub>、H<sub>21</sub>、H<sub>22</sub>、H<sub>23</sub>; B 组中包含的栽培稻单倍型有 5 个,分别是 H<sub>24</sub>、H<sub>25</sub>、H<sub>26</sub>、H<sub>27</sub>、H<sub>28</sub>。进一步进行亲缘地理学分析发现, A 组和 B 组中的栽培稻展现不同的地理分布格局,有着不同的地理来源 (图 3)。A、B 两组的栽培稻分布于整个水稻的种植区域, A 组主要分布在南部, B 组主要分布在北部, 图 3 中黑色外圈的个体是 A 组中 4 个粳稻。



图中标黄色部分是指籼稻、粳稻、野生稻群体内特有的 SNPs 和 InDels  
Specific SNPs and Indels within *indica*, *japonica* and wild rice population are colored in yellow

图 1 *PhyB* 基因编码区的核苷酸多态性

Fig.1 Nucleotide polymorphisms in the *PhyB* coding region

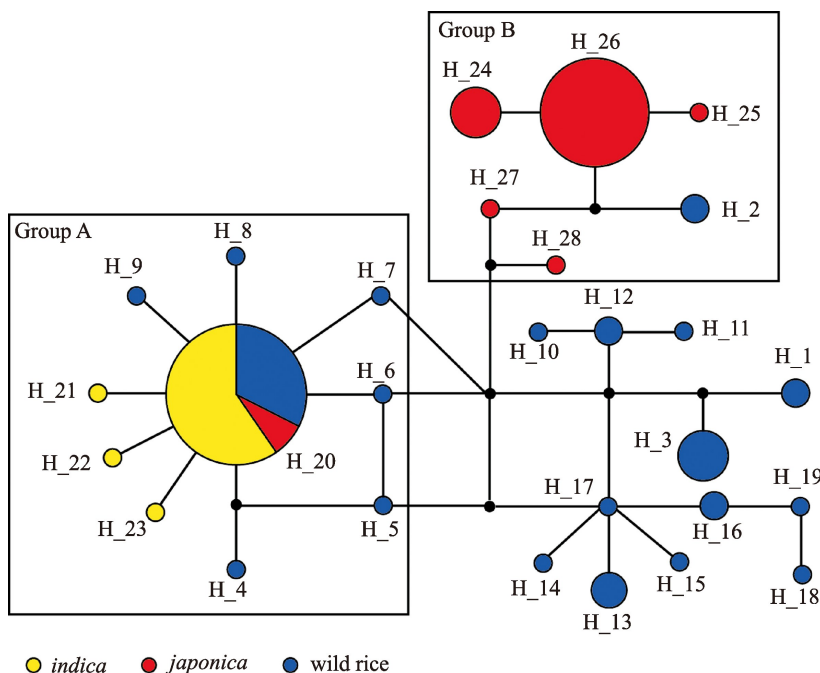


图 2 *PhyB* 基因所有单倍型的 Network 图

Fig.2 The Network of all Haplotype for *PhyB*

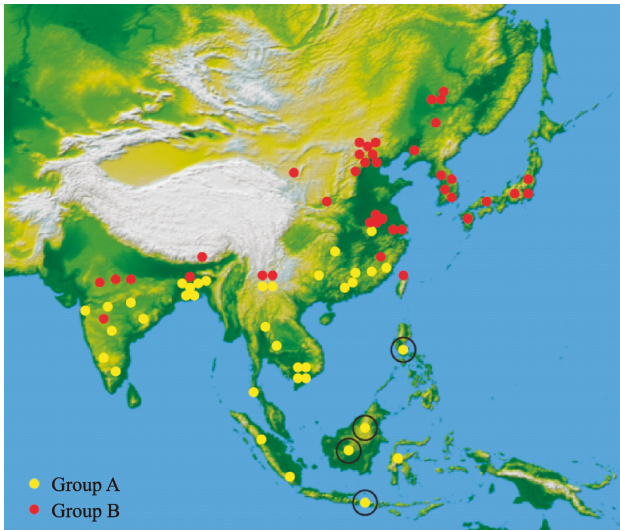


图 3 A 组和 B 组栽培稻的地理分布图

Fig. 3 Geographic distribution map of cultivated rice in group A and group B

对 A、B 两组中栽培稻的开花期进行比较,结果显示,A 组的开花时间平均为 137.7 d, B 组的开花时间平均为 120 d。通过显著性检验,发现 A、B 两组的开花时间具有显著性差异( $P=0.03 < 0.05$ )。

表 2 *PhyB* 基因的遗传多样性分析以及中性检验

Table 2 The genetic diversity analysis and neutral test in *PhyB* gene

群体 Pop	S	h	$\pi$	$\theta$	D	D*	F*	RM
所有群体 Whole population	30	26	0.00137	0.00159	-0.41112	-1.19673	-1.0596	3
野生稻 Wild rice	25	19	0.00118	0.00162	-0.88728	-0.06589	-0.41724	3
籼稻 <i>indica</i>	2	3	0.00003	0.00014	-1.49966	-2.34612	-2.34612	0
粳稻 <i>japonica</i>	10	6	0.00057	0.00065	-0.38468	0.80534	0.49449	1
粳稻 a <i>japonica a</i>	7	5	0.00022	0.00047	-1.44663	-0.23222	-0.23222	1

粳稻 a 是去掉 4 个 TRJ 品种的粳稻群体

*Japonica a* represents the *japonica* populations without 4 TRJ varieties

### 3 讨论

光敏色素 *PhyB* 是光受体基因,在水稻光周期调控网络中起着接受光信号的作用<sup>[27]</sup>,参与调控水稻开花,在长日条件下抑制水稻开花<sup>[22-23,27,42]</sup>。本研究获得了 78 个栽培稻品种和 47 份野生稻的

### 2.3 *PhyB* 基因在籼稻、粳稻和野生稻群体中的遗传多样性分析以及中性检验

为了进一步了解 *PhyB* 基因的自然变异对栽培稻抽穗期变化的影响及其进化机制,本研究对栽培稻的 2 个亚种和野生稻群体进行遗传多样性分析和中性检验。3 个群体的多样性参数和中性检验结果如表 2。在所有群体中,发现 2 个随机个体序列每 1 kb 有 1.4 个 SNPs( $\pi=0.00137$ )。从野生稻、籼稻和粳稻群体水平的多样性结果来看,野生稻群体( $\pi=0.00118$ ;  $\theta=0.00162$ )是粳稻( $\pi=0.00057$ ,  $\theta=0.00065$ )的 2 倍多,且远大于籼稻群体( $\pi=0.00003$ ,  $\theta=0.00014$ )。当去掉 A 组中 4 个粳稻个体后,发现剩余粳稻样本的  $\pi$  值和  $\theta$  值( $\pi=0.00022$ ,  $\theta=0.00047$ )明显下降,且  $\pi$  值只有原群体的一半。这些群体的最小重组事件(RM)显示,野生稻群体的重组数为 3,而籼稻和粳稻群体为 0 和 1,这可能是野生稻群体存在自然异交的原因。3 种中性检验的结果显示,除了粳稻群体的 Fu & Li'D\* 与 Fu & Li'F\* 是正值外,其他群体的 Tajima'D 以及 Fu & Li'D\* 与 Fu & Li'F\* 均是负值,并且这些中性检验参数在群体水平上均不显著。

*PhyB* 基因序列,在检测到的 28 个单倍型中,H\_20、H\_26 为高频单倍型,分别存在于南北不同区域的 A、B 两组品种中。近年来的研究表明,光敏色素调控基因的序列多态性是引起抽穗期差异的重要因素之一。X. Wei 等<sup>[13]</sup>和 W. Xue 等<sup>[43]</sup>发现 2 个成花素的间接调控基因 *DTH8* 和 *Ghd7* 在品种间存在等

位变异,中国北方品种的早抽穗表型多与 *DTH8* 和 *Ghd7* 的蛋白翻译提前终止有关。C. L. Huang 等<sup>[44]</sup> 对 *PhyB*、*Hdl*、*Hd3a* 和 *Ehd1* 在 71 个栽培稻和 17 个野生稻中研究表明,*Hdl* 和 *Ehd1* 基因的多态性与粳稻分布的纬度变化相关。W. Wu 等<sup>[45]</sup> 发现栽培稻中 2 个适应长日照的基因,其中 *DTH2* 的一个等位基因在长日条件下能促进栽培稻开花,从而被人工选择利用,扩大了粳稻的种植范围。普通野生稻和尼瓦拉野生稻被认为是亚洲栽培稻的祖先种,主要分布在热带短日照地区,但亚洲栽培稻却在短日照和长日照条件下均能抽穗,其中 *PhyB* 基因对开花的调控作用在栽培稻向北扩张中可能起到了一定的作用。

同时,本研究结果还显示 A 组中的单倍型(H\_21、H\_22、H\_23)和 B 组中的单倍型(H\_24、H\_25、H\_26、H\_27、H\_28)位于 Network 图的顶端(图 2),是栽培稻特有的单倍型,而且分别存在于南部和北部种植的水稻品种(图 3),表明这些单倍型是栽培稻在野生祖先种驯化过程中,为适应南北部不同光照时间驯化而来。前人研究也表明,栽培稻在驯化过程中,开花期相关的基因发生变异形成新的等位基因或单倍型,从而使栽培稻适应不同地理区域的光照条件以及特定的生态环境<sup>[7]</sup>。同时,通过计算栽培稻 2 个亚种和野生稻群体的遗传多样性,发现野生稻的多样性明显高于栽培稻,说明栽培稻在驯化过程中,经过自然选择和人工选择,杂合度降低、核苷酸多样性下降、遗传基础变窄<sup>[33,46]</sup>。另外,栽培稻 2 个亚种中,籼稻群体的分离位点数(S)和单倍型数(h)分别只有 2 和 3,多态性很低,明显低于粳稻群体(S = 10, h = 6)(表 2),这与 C. L. Huang 等<sup>[44]</sup> 对 *Hdl*、*Ehd1*、*Hd3a*、*PhyB* 在栽培稻的核苷酸多态性研究结果一致。综上所述,长日抑制基因 *PhyB* 在栽培稻中有明显的驯化信号,进化的等位基因适应不同地区光照条件,从而导致开花时间对不同地区的适应性。本研究阐明了 *PhyB* 基因长日照抑制开花的分子机制,为培育适应于不同光照条件的水稻品种提供了科学依据。

#### 参考文献

- [1] Jiang L, Liu L. New evidence for the origins of sedentism and rice domestication in the Lower Yangzi River, China [J]. *Antiquity*, 2006, 80(308):355-361
- [2] Fuller D Q, Qin L, Zheng Y, et al. The domestication process and domestication rate in rice: spikelet bases from the Lower Yangtze [J]. *Science*, 2009, 323(5921):1607-1610
- [3] Oka H I. Origin of cultivated rice [J]. *Taxon*, 1988, 37(4):935
- [4] Zhu Q, Ge S. Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes [J]. *New Phytol*, 2005, 167(1):249-265
- [5] Huang X, Kurata N, Wei X, et al. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice [J]. *Nature*, 2012, 490(7421):497-501
- [6] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice [J]. *Plant Mol Biol*, 1997, 35(1):25-34
- [7] Izawa T. Adaptation of flowering-time by natural and artificial selection in *Arabidopsis* and rice [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(12):3091-3097
- [8] Garris A J, Tai T H, Coburn J, et al. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. [J]. *Genetics*, 2005, 169(3):1631-1638
- [9] Gao H, Jin M, Zheng X M, et al. Days to heading 7, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(46):16337-16342
- [10] 汤圣祥, 余汉勇. 对 INGER 水稻种质的遗传评价和利用 [J]. *植物遗传资源科学*, 2002, 3(2):46-50
- [11] Takahashi Y, Teshima K M, Yokoi S, et al. Variations in *Hdl* 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
- [12] Putterill J, Laurie R, Macknight R. It's time to flower; the genetic control of flowering time [J]. *Bioessays*, 2004, 26(4):363-373
- [13] Wei X, Xu J, Guo H, et al. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(4):1747-1758
- [14] Schepens I, Duek P, Fankhauser C. Phytochrome-mediated light signalling in *Arabidopsis* [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(5):564-569
- [15] Blázquez M A, Weigel D. Independent regulation of flowering by phytochrome B and gibberellins in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 1999, 120(4):1025-1032
- [16] Reed J W, Elumalai R P, Chory J. Suppressors of an *Arabidopsis thaliana* *phyB* mutation identify genes that control light signaling and hypocotyl elongation [J]. *Genetics*, 1998, 148(3):1295-1310
- [17] 刘栓桃, 张志刚, 李巧云, 等. 光敏色素 B 基因 (*PHYB*) 启动子突变及与大白菜开花时间的关联分析 [J]. *农业生物技术学报*, 2014, 22(7):853-861
- [18] Kay S A, Keith B, Shinozaki K, et al. The sequence of the rice phytochrome gene [J]. *Nucleic Acids Res*, 1989, 17(7):2865
- [19] Dehesh K, Tepperman J, Christensen A H, et al. *phyB* is evolutionarily conserved and constitutively expressed in rice seedling shoots [J]. *Mol Gen Genet*, 1991, 225(2):305-313
- [20] Tahir M, Kanegae H, Takano M. Phytochrome C (*PHYC*) gene in rice: Isolation and characterization of a complete coding sequence [J]. *Plant Physiol*, 1998, 118(4):1535
- [21] Basu D, Dehesh K, Schneider-Poetsch H J, et al. Rice *PHYC* gene: structure, expression, map position and evolution [J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 44(1):27-42
- [22] Takano M, Inagaki N, Xie X, et al. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(12):3311-3325
- [23] Takano M, Inagaki N, Xie X, et al. Phytochromes are the sole photoreceptors for perceiving red/far-red light in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(34):14705-14710
- [24] 赵杰, 周晋军, 顾建伟, 等. 光敏色素 B 正调控水稻叶绿素合成和叶绿体的发育 [J]. *中国水稻科学*, 2012, 26(6):637-642
- [25] Komiya R, Yokoi S, Shimamoto K. A gene network for long-day flowering activates *RFT1* encoding a mobile flowering signal in rice [J]. *Development*, 2009, 136(20):3443-3450
- [26] Ishikawa R, Aoki M, Kurotani K, et al. Phytochrome B regulates Heading date 1 (*Hdl*)-mediated expression of rice florigen *Hd3a*

- and critical day length in rice [J]. *Mol Genet Genomics*, 2011, 285(6):461-470
- [27] Sun C, Chen D, Fang J, et al. Understanding the genetic and epigenetic architecture in complex network of rice flowering pathways [J]. *Protein & cell*, 2014, 5(12):889-898
- [28] Ge S, Oliveira G C X, Schaal B A, et al. RAPD variation within and between natural populations of the wild rice *Oryza rufipogon* from China and Brazil [J]. *Heredity*, 1999, 82(6):638-644
- [29] Zheng X M, Ge S. Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related *Oryza* species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*) [J]. *Mol Ecol*, 2010, 19(12):2439-2454
- [30] Wei X, Qiao W, Yuan N, et al. Domestication and association analysis of *Hdl* in Chinese mini-core collections of rice [J]. *Genet Resour Crop Ev*, 2014, 61(1):121-142
- [31] Zheng X M, Feng L, Wang J, et al. Nonfunctional alleles of long-day suppressor genes independently regulate flowering time [J]. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58(6):540-548
- [32] Zhang L B, Ge S. Multilocus analysis of nucleotide variation and speciation in *Oryza officinalis* and its close relatives [J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(3):769-783
- [33] Zhu Q, Zheng X, Luo J, et al. Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives; severe bottleneck during domestication of rice [J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(3):875-888
- [34] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The CLUSTAL\_X windows interface; flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. *Nucleic Acids Research*, 1997, 25(24):4876-4882
- [35] Rozas J, Sánchez-DelBarrio J C, Messeguer X, et al. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods [J]. *Bioinformatics*, 2003, 19(18):2496-2497
- [36] Nei M. *Molecular evolutionary genetics* [M]. New York: Columbia University Press, 1987
- [37] Watterson G A. On the number of segregating sites in genetical models without recombination [J]. *Theoretical population biology*, 1975, 7(2):256-276
- [38] Hudson R R, Kaplan N L. Statistical properties of the number of recombination events in the history of a sample of DNA sequences [J]. *Genetics*, 1985, 111(1):147-164
- [39] Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism [J]. *Genetics*, 1989, 123(3):585-595
- [40] Fu Y X, Li W H. Statistical tests of neutrality of mutations [J]. *Genetics*, 1993, 133(3):693-709
- [41] Bandelt H J, Forster P, Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies [J]. *Mol Biol Evol*, 1999, 16(1):37-48
- [42] Osugi A, Itoh H, Ikeda-Kawakatsu K, et al. Molecular dissection of the roles of phytochrome in photoperiodic flowering in rice [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(3):1128-1137
- [43] 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
- [44] Huang C L, Hung C Y, Chiang Y C, et al. Footprints of natural and artificial selection for photoperiod pathway genes in *Oryza* [J]. *Plant J*, 2012, 70(5):769-782
- [45] Wu W, Zheng X M, Lu G, et al. Association of functional nucleotide polymorphisms at *DTH2* with the northward expansion of rice cultivation in Asia [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(8):2775-2780
- [46] Sang T, Ge S. The puzzle of rice domestication [J]. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(6):760-768