

## 研究报告

### A Letter

# 元阳传统水稻品种月亮谷抽穗期控制候选基因的 SNP/InDel 多态性分析

毛如志<sup>1</sup>, 高东<sup>1</sup>, 魏富刚<sup>2</sup>, 杨香婷<sup>1</sup>

1 云南农业大学农业生物多样性应用技术国家工程中心, 教育部农作物多样性与病害控制重点实验室, 植物病理重点实验室, 昆明, 650201

2 文山州植保站, 文山, 663000

✉ 通讯作者: gaodong521@yahoo.com.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 19 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0019

收稿日期: 2012 年 04 月 16 日

接受日期: 2013 年 04 月 18 日

发表日期: 2012 年 05 月 15 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

毛如志等, 2012, 元阳传统水稻品种月亮谷抽穗期控制候选基因的 SNP/InDel 多态性分析, 分子植物育种(online) Vol.10 No.19 pp.1138-1144 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0019)

引用格式(英文):

Mao et al., 2012, Analysis of SNP and InDel in Candidate Genes Controlling Heading Date in Yuelianggu from Yuanyang Terrace Wetland, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.19 pp.1138-1144 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0019)

**摘要** 抽穗期是水稻的一种重要农艺性状, 但其遗传控制机理还不清楚。本文基于本课题组对元阳传统水稻品种月亮谷的全基因组重测序, 利用数据库搜索的方法, 搜索并分析了 62 个水稻中与拟南芥花期控制基因同源的基因。通过与典型的籼粳品种 9311 和日本晴的比对得到了发生在这些基因如 *Hd6*、*Ehd1* 和 *OsSOC1* 上的 1 356 个 SNP 及 242 个 InDel 位点, 其中月亮谷特有的 SNP 为 165 个, 占总 SNP 12.66%; InDel 为 3 个, 占 0.83%。结果显示, SNP/InDel 位点不是平均分布到每个基因上, 含量较高的基因存在 SNP/InDel 的热点片段。23.45% 的 SNP 位点及 9.92% 的 InDel 位点分布在基因的编码区。其中月亮谷中特有的 SNPs 分布在 CDS 中的为 50 个, 占月亮谷所有特异 SNP 位点总数的 30.03%。本文同时分析了候选基因侧翼 2Kbp 范围内的 SNP/InDel 多态性位点。按照侧翼多态性位点数目的分布可以将候选基因分成 2 种类型, 即保守型和热点型。

**关键词** 水稻; 候选基因; 抽穗期; 单核苷酸多态性; 哈尼梯田

## Analysis of SNP and InDel in Candidate Genes Controlling Heading Date in Yuelianggu from Yuanyang Terrace Wetland

Mao Ruzhi<sup>1</sup>, Gao Dong<sup>1</sup>, Wei Fugang<sup>2</sup>, Yang Xiangting<sup>1</sup>

1. The National Center for Agricultural Biodiversity, Key Laboratory of Ministry of Education for Agricultural Biodiversity and Plant Disease Control, Key Laboratory of Plant Pathology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, P.R. China;

2. Plant Protection Station of Wensan Autonomous Prefecture, Wensan, 663000, P.R. China

✉ Corresponding author, gaodong521@yahoo.com.cn; ✉ Authors

**Abstract** Heading stage is a very important agricultural trait of rice, but the genetic regulation mechanism of that remains unclear. In this paper, based on the genome sequencing of Yuelianggu, the traditional rice varieties from Yuanyang terrace, 62 rice genes, which are homologous to the flowering control genes in *Arabidopsis*, were analyzed by means of database searching. Compared with rice varieties 9311 and Nipponbare, 1 356 SNPs and 242 InDels were found in these genes including *Hd6*, *Ehd1*, *OsSOC1* in rice polymorphism database, and 12.66% (165) SNPs and 0.83% (3) InDels of them were specific to Yuelianggu. These polymorphic loci distributed unevenly in each gene. Polymorphism rich genes contain SNP/InDel hot fragments. 23.45% SNPs and 9.92% InDels are located in coding sequence. 30.03% (50) of the total specific SNPs for Yuelianggu distributed in the CDS. The polymorphic loci in the 2Kbp flanking sequences of these genes were also analyzed. According to the number of the polymorphic loci distributed in flanking sequences, there are two types of candidate genes, the conservative type and the hot type.

**Keywords** *Oryza sativa* L.; Candidate gene; Heading date; Single nucleotide polymorphisms (SNP); Hani terrace

## 研究背景

抽穗期是决定作物品种生育期及地区适应性的重要性状, 受自身遗传因子和外界环境因素两方面决定, 是开花基因时空顺序表达的结果(Yano et

al., 2001)。研究表明, 拟南芥至少有 4 条调控开花时间的信号途径, 即光周期途径(Photoperiod pathways), 春化途径(Vernalization pathway), 自主途径(Autonomous pathway)和赤霉素途径(Gibberellin

pathway)等(Boss et al., 2004)。这些途径中的许多相关基因已经被克隆, 这些基因在开花植物中是比较保守, 已克隆水稻抽穗期基因大多与拟南芥相关基因同源, 转拟南芥成花基因的水稻表现出相同的效应(Hayama et al., 2003)。比较大麦、水稻、拟南芥间抽穗期基因保守结构域, 发现长日拟南芥与短日水稻在诱导开花的基因上具有一定的保守性(Griffiths et al., 2003), 如水稻中的 *OsGI*、*Hdl* 和 *Hd3a* 基因与拟南芥中的同源基因 *GI*、*CO* 和 *FT* 相对应(Izawa et al., 2002)。

粳稻、籼稻的全基因组序列测定已先后完成(Goff et al., 2002; Yu et al., 2002), 重测序项目发展迅速。序列数据库为候选同源基因搜索提供了方便(Izawa et al., 2003)。SNP/InDel 是一种在基因组中广泛存在的多态性。研究表明, 测序粳稻日本晴和籼稻 9311 基因组中每 268 bp 就存在 1 个 SNP, 每 953 bp 就有 1 个 InDel (Shen et al., 2004)。这些多态性位点是开发基因图位克隆分子标记及分子标记辅助育种的基础, 也是揭示抽穗期基因多样性及其生态适应性分子机制的基础(岳兵和邢永忠, 2005)。

本文以哀牢山哈尼梯田的传统代表品种(月亮谷)全基因组重测序为材料, 借助目前在水稻花期基因中的研究结果, 通过序列的搜索比对分析其 SNP/InDel 的数量与分布, 为揭示当地传统品种持续种植上百年, 经久耐用, 避病、避寒提供分子证据。

## 1 结果分析

### 1.1 抽穗期调控基因 SNP/InDel 多态性

对 62 个水稻抽穗期候选基因的分析结果表明, 供试候选基因中 SNP/InDel 多态性丰富, 日本晴/9311/月亮谷中 SNP 总数为 1 356 个, InDel 的总数为 242 个; 传统水稻品种月亮谷中特有的 SNP 总数为 165 个, 占总 SNP 12.66%; 特有 InDel 的总数为 3 个, 占 0.83%; 多态性位点数目分布很不均匀(图 1)。

SNP/InDel 基因间差异较大。*PHYA*、*OsFT-L4*、*OsFT-L6* 和 *OsLUX* 没有 SNP/InDel, 而 *OsMADS51* 有 414 个 SNP/InDel 位点。40.32% 的 SNP/InDel 位点数量小于 10 个, 10 个到 20 个之间的基因为 20.97%, 大于 20 的为 38.71%。SNP/InDel 多态性大都分布在基因组的非编码区, 分布在 CDS 中 SNP 为 318, 占有 SNP 位点总数的 23.45%, 而分布在 CDS 中的 InDel 为 24 个, 占 9.92%, 其中月亮谷中特有的 SNP/InDel 分布在 CDS 中 SNP 为 50 个, 占月亮谷所有特异 SNP 位点总数的 30.03%, 分布

在 CDS 中的 InDel 为 0 个。在 CDS 中的分布同样也是不均匀的, *RCN2*、*OsLKP2*、*OsCRY2*、*Hd3a* 和 *OsELF3* 分别有 106、14、13、12 和 10 个 SNP; *OsFT-L6*、*OsFT-L10*、*OsFT-L12*、*Ghd7*、*OsAPI*、*OsFLK*、*Hd6*、*RCN1*、*RCN3*、*OsFy*、*OspRR1* 和 *RFL* 中无 SNP, 其余的基因 SNP 小于 10 个。*RCN2*、*OsFT-L10*、*Ehd1* 和 *OsGAI* 分别有 8、2、2 和 2 个 InDel, *OsPRR95*、*OsPRR73*、*OsLKP2*、*ZTL*、*RGL1*、*RCN1*、*OsFCA*、*Hd3a* 和 *OsFT-L9* 各有 1 个 InDel, 其余的基因无 InDel。

通过合并多态性的方法对 SNP/InDel 含量较高的基因深入分析发现, 大部分基因中存在 SNP/InDel 热点区域(SNP/InDel 密度较高的片段)(图 2)。将 100 bp 或 500 bp 内的所有 SNP/InDel 合并, 视为一个多态性位点做图, 结果显示多数基因的多态性位点数目变化明显, 多态性的位点降低超过 50%。例如 *OsMADS51* 的 SNP/InDel 位点有 414 个, 经 100 bp 合并后降为 147 个, 经 500 bp 合并后降为 44 个。但是, 也有基因变化不明显, 例如 *OsGI* 其热点区域不明显, 经 100 bp、500 bp 合并后, 其 SNP/InDel 位点降低不超过 50%。

### 1.2 抽穗期基因上游 2Kbp 调控区域 SNP/InDel 多态性

基因的侧翼序列中可能存在比较重要的调控序列。对 62 个水稻抽穗期候选基因的上游调控序列分析结果表明, 水稻抽穗期调控候选基因侧翼中同样存在着丰富的 SNP/InDel 多态性, 日本晴/9311/月亮谷中 SNP 总数为 1 372 个, InDel 的总数为 263 个, 月亮谷中特有的 SNP 总数为 251 个, 占总 SNP 的 16.90%, InDel 的总数为 50 个占 19.01%, 多态性位点数目也分布很不均匀(图 3)。

按照基因上游 2Kbp 内 SNP/InDel 的分布数量, 可以将供试 62 个候选基因分为以下 2 种类型: ①保守型: 经 100 bp 合并作图后, 大多数基因的上游调控序列多态性位点降低一半以上, 经 500 bp 合并后作图后多态性位点保持不变或差异较小的, 如 *RCN4*、*RFT1*、*OsELF3*、*OsFCA* 和 *OsFPA* 等; ②热点型: 经 500 bp 合并后作图后多态性位点又减低一半以上的, 如 *OsCDF1*、*OsELF6*、*OsFLD*、*TFL1* 和 *OsFT-L13* 等(图 4)。

## 2 讨论

随着基因组研究的不断深入, 积累了大量的在

遗传学研究和分子育种中有重要的利用价值的数据库资源(闫双勇等, 2005)。重测序数据库资源的积累为研究同一物种内的遗传变异及适应机制创造了条件。本文以目前已经全基因组测序完成的 2 个栽培稻亚种: 粳稻品种日本晴(Nipponbare)通过全基因组鸟枪法和逐步克隆法被测序; 籼稻品种 9311 通过全基因组鸟枪法被测序, 以及我课题组对元阳传统水稻品种月亮谷的全基因组重测序全基因组序列为材料, 分析了 62 个水稻抽穗期候选基因的 SNP/InDel 多态性。结果表明, 水稻抽穗期调控候选基因中存在着丰富的 SNP/InDel 多态性。传统水稻品种月亮谷抽穗期相关基因中即有较多的 SNP/InDel 变异位点, 同时分布在 CDS 的特异 SNP 位点数高于日本晴/9311 的 SNP 位点数。侧翼序列多态性的差别反映了调节序列或转座子的存在。多态性较低的侧翼序列可能存在调节序列, 而非非常保守的区域则可能存在比较重要的调节序列(闫双勇等, 2005)。推测传统水稻品种抽穗期基因所具有的较多 SNP/InDel, 可能与其相对于现代品种具有较强的适应性和稳定性有关。在水稻上包括花期相关基因 *Hdl*、*Edh1* 和 *Ghd7* (Yano et al., 2000; Doi et al., 2004; 薛为亚等, 2009)等与农艺性状自然变异有关的功能核苷酸多态性(functional nucleotide polymorphisms, FNP)已经得到了鉴定。分析水稻品种间功能核苷酸多态性是揭示其分子生态适应性的重要途径(Takahashi et al., 2009)。

### 3 材料与方法

#### 3.1 哈尼族传统水稻品种月亮谷全基因组测序

哈尼族当地传统水稻品种月亮谷全基因组序列采取重测序的方法, 我课题组出资, 由华大基因(深圳)完成, 并分别以日本晴和 9311 为模板拼接成 2 套月亮谷全基因组序列。

#### 3.2 水稻花期调控途径的候选基因获取

本文所用候选基因分为两类, 一类是文献中已经报道过的水稻抽穗期调控基因及水稻中拟南芥开花调控的直系同源基因, 例如 *Hdl*、*OsMADS51* 等, 直接在 Gene Bank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 中查询其登陆号及核酸序列; 第二类是在 TAIR ([www.arabidopsis.org](http://www.arabidopsis.org)) 网站上获得拟南芥花期调控蛋白质氨基酸序(Swarbreck et al., 2007), 用该序列在 Gramene ([www.gramene.org](http://www.gramene.org)) 网站上用 BLASTP 程序搜索水稻蛋白质数据库, 获得显著相似的蛋白质序列, 并获得相应的基因组序列(Ware et al., 2002), 选 E-value 最小和对比序列长度比较接近的序列作为候选序列。从表 1 中可以看出候选的序列都有比较小的 E-value 值(E-value 值最大的为 6.5E-59), 序列大小也比较接近。

#### 3.3 月亮谷花期调控途径基因及上游 2kbp 调控序列的获取

利用 BIOEDIT (Kostka et al., 2008)将测序水稻品种建立本地 BLAST 数据库。然后用候选基因的

表 1 水稻中抽穗期候选调控基因

Table 1 The candidate genes of heading date in rice

编号 Code	基因名 gene name	拟南芥查询号 Gene id of Arabidopsis	水稻登录号 Gene id of rice	E 值 E-value	参考文献 Reference
1	<i>OsCDF1</i>	AT5G230240.1	NM_001069588	3.1E-100	
2	<i>OsELF6</i>	AT3G48430.1	NM_001051672	0	
3	<i>OsFLD</i>	AT3G10390.1	NM_001057969		
4	<i>OsLD</i>	AT4G02560.1	NM_001051845	4.8E-113	
5	<i>OsOsPIF3</i>	AT1G09530.1	NM_001061128.1	6.5E-59	
6	<i>TFL1</i>	AT5G93840.1	NM_001072303	9E-105	
7	<i>OsFHA</i>	AT1G04400.1	NM_001054011	1.5E-283	
8	<i>OsFT-L1(FTL)</i>		LOC_Os01g11940		
9	<i>OsFT-L4</i>		LOC_Os09g33850		
10	<i>OsFT-L5</i>		LOC_Os02g39064		
11	<i>OsFT-L6</i>		LOC_Os04g41130		
12	<i>OsFT-L7</i>		LOC_Os12g13030		
13	<i>OsFT-L8</i>		LOC_Os01g10590		
14	<i>OsFT-L9</i>		LOC_Os01g54490		
15	<i>OsFT-L10</i>		LOC_Os05g44180		

续表 1

Continuing table 1

编号 Code	基因名 gene name	拟南芥查询号 Gene id of Arabidopsis	水稻登录号 Gene id of rice	E 值 E-value	参考文献 Reference
16	<i>OsFT-L11</i>		LOC_Os11g18870		
17	<i>OsFT-L12</i>		LOC_Os06g35940		
18	<i>OsFT-L13</i>		LOC_Os02g13830		
19	<i>OsMFT-L1</i>		LOC_Os06g30370		
20	<i>OsMFT-L2</i>		LOC_Os01g02120		
21	<i>RCN4</i>		LOC_Os04g33570		
22	<i>OsPVE</i>		os01g0710000		
23	<i>PHYC</i>		AB018442		
24	<i>Ehd2</i>		AB359198.1		Matsubara et al., 2008
25	<i>Ehd1</i>		AB092507.1		Doi et al., 2004
26	<i>Ghd7</i>		EU286801.1		薛为亚等, 2009
27	<i>Hd1</i>		AB375859.1		Matsubara et al., 2008
28	<i>Hd3a(FT-L2)</i>		AB426883.1		Kojima et al., 2002
29	<i>OsMADS56</i>		AB003327		Lee et al., 2003
30	<i>RFT1(FT-L3)</i>		AB426873.1		Izawa et al., 2002; Kojima et al., 2002
31	<i>RID1</i>		FJ009578		Wu et al., 2008
32	<i>SE5(OsHY1)</i>		NM_001064546		Izawa et al., 2000
33	<i>OsAP1</i>		AF058697		
34	<i>OsLHY/(CCA1)</i>	AT1G01060.1	AP004460.2		
35	<i>OsELF3</i>		NM_001063305		Matsubara et al., 2012
36	<i>OsEMF1</i>		AF326768		Yamazaki et al., 2002
37	<i>OsFCA</i>		AY730687		Lee et al., 2005
38	<i>OsFKF1</i>		NM_001074600.1		
39	<i>OsFLK</i>	AT3G04610.1	NM_001071939	9.8E-121	
40	<i>OsFPA</i>	AT2G43410.1	NM_001070206	9.2E-147	
41	<i>OsGI</i>		AJ133787		Hayama et al., 2003
42	<i>OsGAI</i>		AB030956		
43	<i>Hd6</i>		DQ157463		Takahashi et al., 2009
44	<i>OsLUX</i>	AT3G46640.1	NM_001051318	6.8E-81	
45	<i>PHYA</i>		AB109891		Takano et al., 2005
46	<i>OsMADS51</i>		AY332476		
47	<i>PHYB</i>		AB109892		
48	<i>RCN1</i>		LOC_Os11g05470		
49	<i>RCN2</i>		LOC_Os02g32950		
50	<i>RCN3</i>		LOC_Os12g05590		
51	<i>RGL1</i>	AT1G66350.1	AK101402	2E-173	
52	<i>ZTL</i>		BAD38049		
53	<i>OsCRY1a</i>		AB073546		Zhang et al., 2006
54	<i>OsCRY1b</i>		AB073547		
55	<i>OsCRY2</i>		AB103094		
56	<i>OsFy</i>		DQ132809		Lu et al., 2006
57	<i>OsLFL1</i>		EF521182		Peng et al., 2008
58	<i>OsLKP2</i>		BAD53873		
59	<i>OsPRR1/TOC1</i>		AB189038		
60	<i>OsPRR73</i>		AB189043.1		
61	<i>OsPRR95</i>		AB189041.1		
62	<i>RFL/LFY</i>		AF065992		Rao et al., 2008

序列作查询序列搜索 BLAST 数据库发现基因片段, 同时截取基因及上游 2kbp 调控序列片段, 序列比对用 Clustal W 软件进行, 比对结果文件保存为 .phy 文件。

### 3.4 SNP/InDel 位点提取和数目统计

SNP/InDel 位点的提取, 位点和数目统计用 TASSEL 软(<http://sourceforge.net/projects/tassel>)完成。

### 作者贡献

高东是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 高东、毛如志及杨香婷完成数据分析; 毛如志, 魏富刚论文初稿的写作; 高东是论文的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

### 致谢

本研究国家重点基础研究发展计划(973项目)课题(2011CB100406)资助。

### 参考文献

Akahashi Y., Shomura A., Sasaki T., and Yano M., 2001, *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the  $\alpha$  subunit of protein kinase CK2, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98(14): 7922-7927

Boss P.K., Bastow R.M., Mylne J.S., and Dean C., 2004, Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting, and resetting, *Plant Cell.*, 16: 18-31 <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.015958> PMID:15037730 PMCID:2643402

Doi K., Izawa T., Fuse T., Yamanouchi U., Kubo T., Shimatani Z., Yano M., and Yoshimura A., 2004, *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT*-like gene expression independently of *Hd1*, *Genes Dev.*, 18(8): 926-936 <http://dx.doi.org/10.1101/gad.1189604>

Goff S.A., Ricke D., Lan T.H., Presting G., Wang R., Dunn M., Glazebrook J., Sessions A., Oeller P., Varma H., Hadley D., Hutchison D., Martin C., Katagifi F., Lange B.M., Moughamer T., Xia Y., Budworth P., Zhong J., Miguel T., Paszkowski U., Zhang S., Colbert M., Sun W.L., Chen L., Cooper B., Park S., Wood T.C., Mao L., Quail P., Wing R., Dean R., Yu Y., Zharkikh A., Shen R., Sahasrabudhe S., Thomas A., Cannings R., Gutin A., Pruss D., Reid J., Tavtigian S., Mitchell J., Eldredge G., Scholl T., Miller R.M., Bhatnagar S., Adey N., Rubano T., Tusneem N., Robinson R., Feldhaus J., Macalima T., Oliphant A., and Briggs S., 2002, A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*), *Science*, 296(5565): 92-100 <http://dx.doi.org/10.1126/science.1068275> PMID:11935018

Griffiths S., Dunford R.P., Coupland G., and Laurie D.A., 2003, The evolution of CONSTANS-like gene families in barley, rice, and *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 131(4):1855-1867 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.102.016188> PMID:12692345 PMCID:166942

Hayama R., Yokoi S., Tamaki S., Yano M., and Shimamoto K., 2003, Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice, *Nature*, 422(6933): 719-722 <http://dx.doi.org/10.1038/nature01549> PMID:12700762

Izawa T., Oikawa T., Sugiyama N., Tanisaka T., Yano M., and Shimamoto K., 2002, Phytochrome mediates the external light signal to repress *FT* orthologs in photoperiodic flowering of rice, *Genes Dev.*, 16(15): 2006-2020 <http://dx.doi.org/10.1101/gad.999202>

Izawa T., Oikawa T., Tokutomi S., Okuno K., and Shimamoto K., 2000, Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant), *The Plant Journal*, 22(5): 391-399 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.2000.00753.x> PMID:10849355

Izawa T., Takahashi Y.J., and Yano M., 2003, Comparative biology comes into bloom: genomic and genetic comparison of flowering pathways in rice and *Arabidopsis*, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 6(2): 113-120 [http://dx.doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00014-1](http://dx.doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00014-1)

Kojima S., Takahashi Y., Kobayashi Y., Monna L., Sasaki T., Araki T., and Yano M., 2002, *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions, *Plant and Cell Physiol.*, 43(10): 1096-1105 <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcf156> PMID:12407188

Kostka M., Uzlikova M., Cepicka I., and Flegr J., 2008, SlowFaster, a user-friendly program for slow-fast analysis and its application on phylogeny of Blastocystis, *BMC bioinformatics*, 9: 341-347 <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2105-9-341> PMID:18702831 PMCID:2529323

Lee J.H., Cho Y.S., Yoon H.S., Suh M.C., Moon J., Lee I., Weigel D., Yun C.H., Kim J.M., 2005, Conservation and divergence of *FCA* function between *Arabidopsis* and rice, *Plant Molecular Biology*, 58(6): 823-838 <http://dx.doi.org/10.1007/s11103-005-8105-8> PMID:16240176

Lee S., Kim J., Son J.S., Nam J., Jeong D.H., Lee K., Jang S., Yoo J., Lee J., Lee D.Y., Kang H.G., and An G., 2003, Systematic reverse genetic screening of T-DNA tagged genes in rice for functional genomic analyses: MADS-box genes as a test case, *Plant and Cell Physiol.*, 44(12): 1403-1411 <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcf156> PMID:14701936

- Lu Q., Xu Z.K., and Song R.T., 2006, *OsFY*, a Homolog of *AtFY*, Encodes a Protein that Can Interact with OsFCA-Y in Rice (*Oryza sativa* L.), *Acta Biochim. Biophys. Sin.* (Shanghai), 38(7): 492-499 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1745-7270.2006.00188.x> PMID:16820865
- Matsubara K., Ogiso-Tanaka E., Hori K., Ebana K., Ando T., and Yano M., 2012, Natural variation in *Hd17*, a homolog of *Arabidopsis ELF3* that is involved in rice photoperiodic flowering, *Plant and Cell Physiol.*, 53(4): 709-716 <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcs028> PMID:22399582
- Matsubara K., Yamanouchi U., Wang Z.X., Minobe Y., Takeshi Izawa T., and Yano M., 2008, *Ehd2*, a rice ortholog of the maize *INDETERMINATE1* Gene, promotes flowering by up-regulating *Ehd1*, *Plant Physiol.*, 148(3): 1425-1435 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.108.125542> PMID:18790997 PMCid:2577255
- Murakami M., Ashikari M., Miura K., Yamashino T., and MiZuno T., 2003, The evolutionarily conserved *OsPRR* quintet: rice pseudo-response regulators implicated in circadian rhythm, *Plant Cell Physiol.*, 44(11): 1229-1236 <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcg135> PMID:14634161
- Peng L.T., Shi Z.Y., Li L., Shen G.Z., and Zhang J.L., 2008, Overexpression of transcription factor *OsLFL1* delays flowering time in *Oryza sativa*, *Journal of Plant Physiol.*, 165(8): 876-885 <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2007.07.010> PMID:17913295
- Rao N.N., Kalika Prasad K., Kumar P.R., and Vijayraghavan U., 2008, Distinct regulatory role for *RFL*, the rice *LFY* homolog, in determining flowering time and plant architecture, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(9): 3646-3651 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0709059105> PMID:18305171 PMCid:2265177
- Shen Y.J., Jiang H., Jin J.P., Zhang Z.B., Xi B., He Y.Y., Wang G., Wang C., Qian L., Li X., Yu Q.B., Liu H.J., Chen D.H., Gao J.H., Huang H., Shi T.L., and Yang Z.N., 2004, Development of genome-wide DNA polymorphism database for map-based cloning of rice genes, *Plant Physiol.*, 135(3):1198-1205 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.103.038463> PMID:15266053 PMCid:519040
- Swarbreck D., Wilks C., Lamesch P., Berardini T.Z., Garcia-Hernandez M., Foerster H., Li D., Meyer T., Muller R., Ploetz L., Radenbaugh A., Singh S., Swing V., Tissier C., Zhang P., and Huala E., 2007, The arabidopsis information resource (TAIR): gene structure and function annotation, *Nucleic acids res.*, 36(suppl 1): D1009-D1014 <http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkm965> PMID:17986450 PMCid:2238962
- Takahashi Y., Teshima K.M., Yokoi S., Innan H., and Shimamoto K., 2009, Variations in *Hdl* proteins, *Hd3a* promoters, and *Ehd1* expression levels contribute to diversity of flowering time in cultivated rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106(11): 4555-4560 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0812092106> PMID:19246394 PMCid:2647979
- Takano M., Inagaki N., Xie X.Z., Yuzurihara N., Hihara F., Ishizuka T., Yano M., Nishimura M., Miyao A., Hirochika H., and Shinomura T., 2005, Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice, *The Plant Cell*, 17(12): 3311-3325 <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.105.035899> PMID:16278346 PMCid:1315371
- Ware D.H., Jaiswal P., Ni J., Yap I.V., Pan X., Clark K.Y., Teytelman L., Schmidt S.C., Zhao W., Chang K., Cartinhour S., Stein L.D., and McCouch S.R., 2002, Gramene, a tool for grass genomics, *Plant Physiol.*, 130(4): 1606-1613 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.015248> PMID:12481044 PMCid:1540266
- Wu C.Y., You C.J., Li C.S., Long T., Chen G.X., Byrne M.E., and Zhang Q.F., 2008, *RIDL*, encoding a Cys2/His2-type zinc finger transcription factor, acts as a master switch from vegetative to floral development in rice, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(35): 12915-12920 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0806019105> PMID:18725639 PMCid:2529042
- Xue W.Y., Xing Y.Z., Weng X.Y., Zhao Y., Tang W.J., Wang L., Zhou H.J., Yu S.B., Xu C.G., Li X.H., and Zhang Q.F., 2009, Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice, *Zhongguo Jichu Kexue (China Basic Science)*, 11(2): 21-23 (薛为亚, 邢永忠, 翁小煜, 赵毓, 唐为江, 王磊, 周红菊, 余四斌, 徐才国, 李香花, 张启发, 2009, *Ghd7*自然变异是调控水稻抽穗期和产量潜力的重要因素, *中国基础科学*, 11(2): 21-23)
- Yamazaki M., Agrawal G.K., and Hirochika H., 2002, Disruption of *OsEMF1* gene leads to ectopic expression of MADS-box genes resulting in abnormal floral morphogenesis, dwarfism and early flowering, *Nippon Shokubutsu Seiri Gakkai Nenkai oyobi Shinpojiumu Koen Yoshishu*, 42: 254
- Yan S.Y., Tan Z.B., Liu X.J., Su J.P., Ma Z.Y., Sun L.J., and Lu B.G., 2005, Analysis of SNP and InDel in candidate genes controlling heading date in rice, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 3(3): 335-341 (闫双勇, 谭振波, 刘学军, 苏京平, 马忠友, 孙林静, 卢百关, 2005, 水稻抽穗期控制候选基因的SNP/InDel多态性分析, *分子植物育种*, 3(3): 335-341)

- Yano M., Katayose Y., Ashikari M., Yamanouchi U., Monna L., Fuse T., Baba T., Yamamoto K., Umehara Y., Nagamura Y. and Sasaki T., 2000, *Hdl*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*, *Plant Cell*, 12(12): 2473-2484 <http://dx.doi.org/10.2307/3871242> PMID: 11148291 PMCID:102231 <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.12.12.2473>
- Yano M., Kojima S., Takahashi Y., Lin H., and Sasaki T., 2001, Genetic control of flowering time in rice, a short-day plant, *Plant Physiol.*, 127(4): 1425-1429 <http://dx.doi.org/10.1104/pp.010710> PMID:11743085 PMCID:1540174
- Yu J., Hu S., Wang J., Wong G.K., Li S., Liu B., Deng Y., Dai L., Zhou Y., Zhang X., Cao M., Liu J., Sun J., Tang J., Chen Y., Huang X., Lin W., Ye C., Tong W., Cong L., Geng J., Han Y., Li L., Li W., Hu G., Huang X., Li W., Li J., Liu Z., Li L., Liu J., Qi Q., Liu J., Li L., Li T., Wang X., Lu H., Wu T., Zhu M., Ni P., Han H., Dong W., Ren X., Feng X., Cui P., Li X., Wang H., Xu X., Zhai W., Xu Z., Zhang J., He S., Zhang J., Xu J., Zhang K., Zheng X., Dong J., Zeng W., Tao L., Ye J., Tan J., Ren X., Chen X., He J., Liu D., Tian W., Tian C., Xia H., Bao Q., Li G., Gao H., Cao T., Wang J., Zhao W., Li P., Chen W., Wang X., Zhang Y., Hu J., Wang J., Liu S., Yang J., Zhang G., Xiong Y., Li Z., Mao L., Zhou C., Zhu Z., Chen R., Hao B., Zheng W., Chen S., Guo W., Li G., Liu S., Tao M., Wang J., Zhu L., Yuan L., and Yang H., 2002, A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *Indica*), *Science*, 296(5565): 79-92 <http://dx.doi.org/10.1126/science.1068037> PMID:11935017
- Yue B., and Xing Y.Z., 2005, Progress on molecular and genetic studies of heading date in rice, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 3(2): 222-228 (岳兵, 邢永忠, 2005, 水稻抽穗期分子遗传研究进展, *分子植物育种*, 3(2): 222-228)
- Zhang Y.C., Gong S.F., Li Q.H., Sang Y., and Yang H.Q., 2006, Functional and signaling mechanism analysis of rice CRYPTOCHROME 1, *The Plant Journal*, 46(6): 971-983 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02753.x> PMID: 16805731

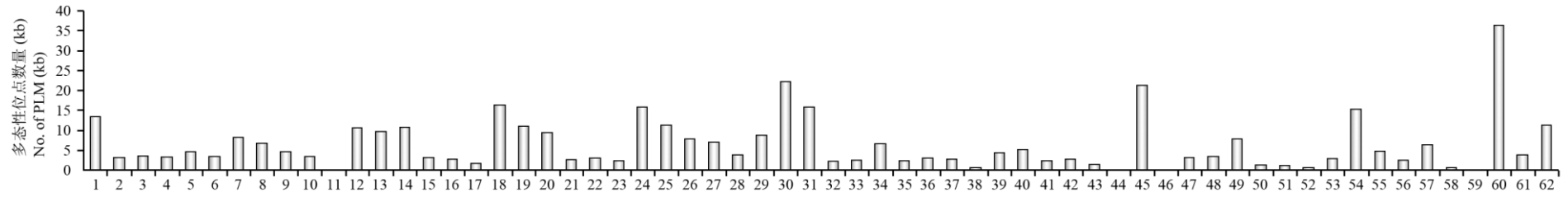


图1 候选基因的 SNP/InDel 密度分布

Figure 1 The density of SNP/InDel distribution among the candidate gene

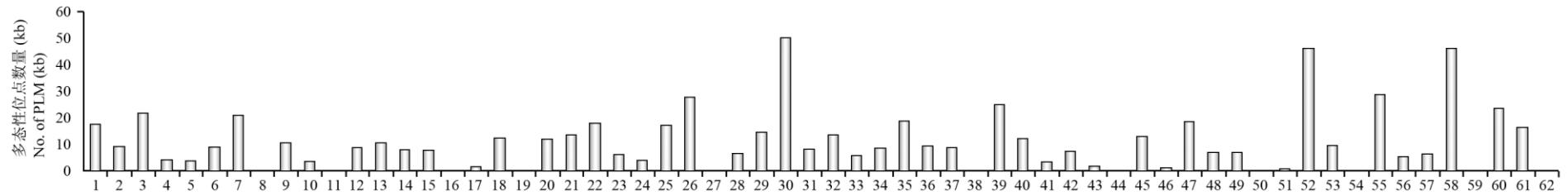


图2 候选基因侧翼序列的 SNP/InDel 密度分布

Figure 2 The density of SNP/InDel distribution among the candidate gene flanking sequences

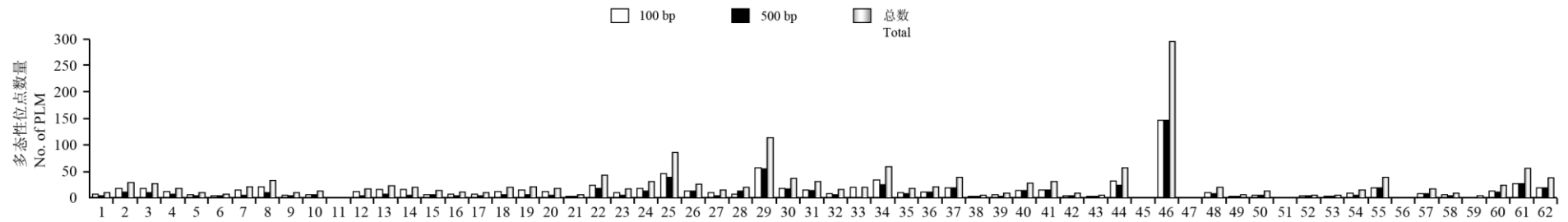


图3 合并后候选基因的 SNP/InDel 分布图

Figure 3 The distribution of SNP/InDel after united



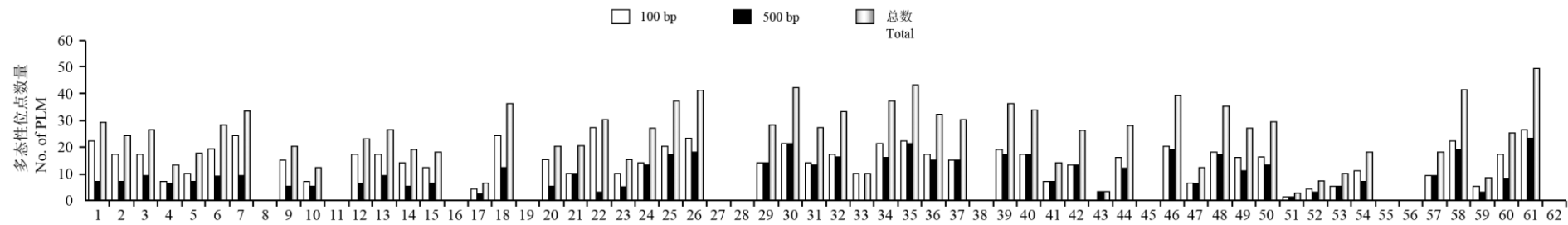


图 4 候选基因侧翼的 SNP/InDel 分布图

Figure 4 The distribution of SNP/InDel of flanking sequences after united