

李 转, 梁铖玮, 于晓玉, 等. 基于高密度遗传图谱发掘杂草稻早抽穗 QTL[J]. 沈阳农业大学学报, 2025, 56(1): 1-8.

LI Z, LIANG C W, YU X Y, et al. Exploring QTL for early heading of weedy rice based on high-density genetic map[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2025, 56(1): 1-8.

基于高密度遗传图谱发掘杂草稻早抽穗 QTL

李 转, 梁铖玮, 于晓玉, 韩雨晴, 崔 娟, 赵 雪, 孙 健, 陈温福*

(沈阳农业大学 水稻研究所, 沈阳 110161)

摘要: [目的] 水稻(*Oryza sativa* L.) 抽穗期是由多基因调控的数量性状, 影响水稻产量和品质, 决定了水稻适应种植区域和分布范围, 抽穗标志着水稻由营养生长转入生殖生长。杂草稻作为一类早熟型种质资源, 其抽穗期往往提前于栽培稻, 然而其遗传机制尚未被充分阐明。[方法] 基于早抽穗的粳型杂草稻 WR04-6 和晚抽穗的籼稻七山占构建的包含 168 个体的重组自交系群体, 结合高密度的 SNP 遗传图谱应用完备复合区间作图的加性效应模型进行抽穗期 QTL 定位。[结果] 在以 LOD 值为 2.5 的阈值线之上, 鉴定到唯一 1 个显著调控杂草稻早抽穗的 QTL, 区间内包含 70 个基因, 基于组织特异性表达谱分析与基因注释推测 *LOC_Os01g08700* 即 *OsGI* 作为目标候选基因, 进行后续的验证和生物信息学分析, *OsGI* 不同血缘单倍型之间差异显著, 位于细胞核内, 在籼稻和粳稻之间有明显的亚种间分化。[结论] 在水稻 *OsGI-Hd1-Hd3a/RFT1* 的抽穗期调控途径中, *Hd1* 变异调控水稻抽穗期和分布被广泛报导, 而本研究中发现, 上游的生物钟基因 *OsGI* 在杂草稻中的自然变异, 可能影响杂草稻的适应性分布。研究结果为杂草稻早抽穗的分子遗传调控机制提供了新视角, 也为杂草稻早熟基因资源应用于栽培稻遗传改良贡献了新的靶点。

关键词: 抽穗期; 杂草稻; 遗传图谱; QTL 定位; 生物钟

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 1000-1700(2025)01-0001-08

Exploring QTL for Early Heading of Weedy Rice Based on High-density Genetic Map

LI Zhuan, LIANG Chengwei, YU Xiaoyu, HAN Yuqing, CUI Juan, ZHAO Xue, SUN Jian, CHEN Wenfu*

(Rice Research Institute, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: [Objective] The heading date of rice (*Oryza sativa* L.) is a quantitative trait regulated by multiple genes, which affects the yield and quality of rice, and determines the planting area and distribution range, heading marks the transformation of rice from vegetative growth to reproductive growth. Weedy rice (*Oryza sativa* f. *spontanea*) as a kind of early heading germplasm resources, its heading date is often earlier than that of cultivar, while its genetic mechanism has not been fully elucidated. [Methods] In this study, a recombinant inbred line population consisting of 168 individuals was constructed based on early heading *japonica* weedy rice WR04-6 and late heading *indica* rice Qishanzhan. A high-density SNP genetic map was used to apply a inclusive composite interval mapping with additive effect model for QTL mapping at heading stage. [Results] Above the threshold line with a LOD score of 2.5, the only QTL regulating early heading of weedy rice was identified, containing 70 genes in the interval. Based on tissue-specific expression profile analysis and gene annotation, *LOC_Os01g08700*, also known as *OsGI*, was speculated as the target candidate gene. Subsequent verification and bioinformatics analysis showed significant differences between different haplotypes of *OsGI*, which located in the nucleus of the cell and exhibiting significant inter subspecies differentiation between *indica* and *japonica* rice. [Conclusion] In the heading regulation pathway of rice *OsGI-Hd1-Hd3a/RFT1*, *Hd1* variation has been widely reported to regulate the heading stage and

收稿日期: 2025-01-19 修回日期: 2025-01-30

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (32372107)

第一作者: 李 转 (1997-), 女, 博士研究生, 从事杂草稻种质资源遗传特质与起源演化研究, E-mail: 2021200076@stu.syau.edu.cn

通信作者: 陈温福 (1955-), 男, 中国工程院院士, 博士, 教授, 博士生导师, 从事水稻遗传育种研究, E-mail: wfchen@syau.edu.cn

distribution of rice. However, this study found that the natural variation of the upstream circadian clock gene *OsGI* in weedy rice may affect its adaptive distribution. This study provides a new perspective on the molecular genetic regulation mechanism of early heading in weedy rice, and also contributes new a targets for the application of early heading gene resources in cultivated rice genetic improvement.

Key words: heading date; weedy rice; genetic map; QTL mapping; circadian clock

水稻(*Oryza sativa* L.)抽穗期是由多基因调控的数量性状,是影响水稻产量和品质的重要因素。标志着水稻由营养生长转为生殖生长,决定了水稻的区域适应性,受到日照时长温度水份等外部环境的影响制约^[1-2]。水稻光周期开花的调控包括:(1)叶片中的光感受器感受不同波长光信号;(2)光感受器对接收到的光信号进行生物钟处理;(3)通过光感受器和生物钟测量白天(光)和夜晚(暗)的相对变化;(4)汇聚形成输出信号特异性调节核心开花基因等多个层次的调控,这些步骤决定了开花基因的表达,最终决定成花素基因的表达^[3]。

植物生物钟是一种内源性分子振荡器,可以在 24 h 的周期内控制植物的昼夜节律^[4]。生物钟调节生理过程,包括光合作用、生长、开花以及对生物和非生物胁迫的反应,以确保在最佳时间合理配置物质资源和能量并提前适应环境变化^[5]。生物钟系统大致分为输入途径、核心振荡器和输出途径 3 个部分^[6-8]。相较于拟南芥来说,对水稻生物钟研究面临着更多的挑战,这些光感受器是如何通过与生物钟成分相互作用,或参与下游信号转导途径来调节生物钟的相位振幅和周期并形成水稻昼夜节律仍有待探究。拟南芥具有保守的开花途径 *GI-CO-FT*,水稻中具有与拟南芥开花途径类似的 *OsGI-Hd1-Hd3a/RFT1* 开花途径^[9-10],*OsGI* 基因是拟南芥 *GIGANTEA(GI)* 的同源基因,表达具有昼夜节律性,主要接收上游的光周期信号并参与抽穗期调控^[11]。*Hd1* 是拟南芥 *CO(CONSTANS)* 家族在水稻中的同源基因。有研究表明该基因在短日照条件下会促进水稻提前抽穗,而长日照条件下则抽穗推迟^[12]。*Hd3a* 和 *RFT1* 是拟南芥成花素基因 *FT* 的同源基因,*Hd3a* 主要在短日照条件参与抽穗期调控,*RFT1* 主要在长日照调控开花^[13-14],另外还有众多其他抽穗期光周期途径基因广泛地互作,形成复杂的调控网络,协同控制水稻抽穗开花^[15-16]。此外,越来越多的研究揭示了一些开花基因对非生物胁迫的响应。抽穗期基因可能将细胞发育与胁迫耐受性联系起来,这为优化生长和胁迫反应之间的平衡提供了机会^[17]。

高纬度杂草稻(*Oryza sativa* f. *spontanea*)具有早熟、长芒和落粒的特征使其区别于伴生栽培稻^[18]。与此同时,杂草稻具有多种抗性,耐生物胁迫和非生物胁迫等优良性状还未被开发出来,被誉为隐藏的“稻田金矿”,作为一种特殊的种质资源而备受关注,有待进一步深入挖掘和育种改良利用^[19-21]。在之前的研究中,发现了在同为光敏感粳稻背景的杂草稻与伴生栽培稻的遗传解析中,粳型杂草稻早抽穗是由于光周期调控因子(*Hd1* 等 CCT 型转录因子)的差异决定^[22]。而光敏感粳型杂草稻与光钝感籼稻之间抽穗期的差异是否存在着光周期昼夜节律差异,及其遗传基础还未见报道。因此本研究利用课题组前期构建的一组重组自交系群体解析杂草稻提前抽穗分子基础,为杂草稻早抽穗基因的挖掘和解析其遗传调控提供了新视角,为更深入应用杂草稻种质资源进行栽培稻遗传改良和育种应用奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及种植环境

WR04-6 来源于辽宁省的典型粳型杂草稻,七山占来源于广东省的常规籼稻品种,将由两个材料杂交构建的包括 168 个系的重组自交系群体为遗传作图群体,种植在沈阳市(41°48'N、123°25'E),于 4 月末播种,5 月末插秧,7-8 月集中抽穗,每个品系种植 3 行,行间距 30 cm,株距 10 cm,行长 1.2 m,田间管理为常规大田肥水管理。从播种日期开始到每个品系超过 50% 植株抽穗当天的日期即记为抽穗期,作为表型数据。

1.2 遗传图谱构建

遗传图谱的构建参照文献[18]中的方法。

1.3 QTL 作图和候选基因分析

利用 QTL IciMapping 软件中的完备复合区间作图法(Inclusive Composite Interval Mapping, ICIM)的加性效应模型,设置阈值线为 2.5,逐步回归步长为 1 CM,对重组自交系群体进行 QTL 定位^[23]。通过 RGAP(<http://rice.uga.edu>)数据库网站提取 QTL 区间内的所有基因的注释。结合网站 https://bar.utoronto.ca/eplant_rice/对基因表

达量的预测,协同筛选候选基因。

1.4 荧光定量PCR和蛋白构象比较

提取 *OsGI* 基因的 CDS 序列,在 NCBI 数据库 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/index.cgi?LINK_LOC=BlastHome)设计引物,并进行引物特异性验证,对候选基因进行表达量测定,分析双亲间的表达量差异,引物序列为 F-Primer: TGAAGCGGAATGTAGCAGCA; R-Primer: TCCCAGATCCTCGGCTGTAA。并利用 Alpha fold3 预测双亲蛋白结构,利用 PyMOL 软件比对二者蛋白结构。

1.5 单倍型图谱分析

利用 RiceVarMap2 (ncpgr.cn) 3k 数据库网站下载 *OsGI* 基因的变异位点信息(包括籼稻、粳稻、奥斯稻和中间类型水稻)结合 Haplotype network 模块生成单倍型数据,结合 Popart (1.7 版本)软件,进行单倍型图谱绘制。

1.6 系统发育树构建

在 <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> 数据库输入 *OsGI* 基因的蛋白质序列进行 blast,根据 blast 的结果,下载在不同物种中的同源基因的蛋白质序列,利用 MEGA 软件的 muscle 进行序列比对,然后根据邻近树法进行同源基因系统发育树的构建。

2 结果与分析

2.1 亲本与重组自交系群体的表型变异

对杂草稻 WR04-6 和籼稻七山占以及重组自交系抽穗期的调查分析发现,WR04-6 与七山占抽穗期分别为 93 d 和 110 d, RIL 群体中抽穗期平均天数为 100 d,呈现出从 80 d 到 118 d 的正态连续分布变异(图 1),变异系数为 5.679%,表现出数量性状的遗传特征,符合 QTL 区间作图的要求(表 1)。

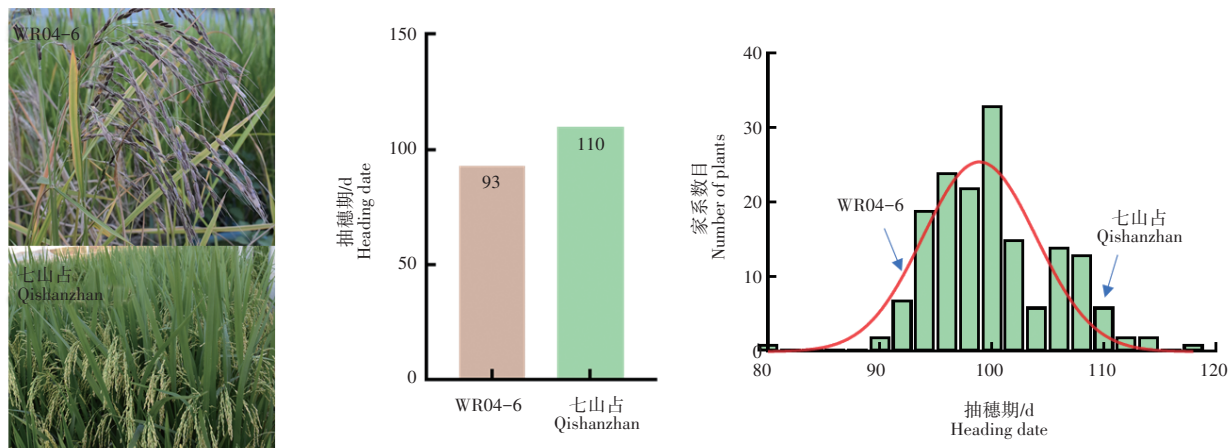


图1 双亲抽穗期表型差异及RIL群体分布情况

Figure 1 Phenotypic differences of heading date between parents and state of RIL population distribution

表1 亲本及后代描述性统计分析

Table 1 Descriptive statistical analysis of parents and offspring

性状 Trait	亲本 Parent		重组自交系群体 RIL population				
	WR04-6	七山占 Qishanzhan	均值±标准差 Mean±SD	变幅 Range	变异系数/% CV	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
抽穗期/d Heading date	93	110	99.65±0.437 9	80~118	5.679	0.484 1	0.318 7

2.2 抽穗期性状QTL定位

基于构建的重组自交系群体,应用高密度 SNP 遗传图谱,利用复合区间完备作图法的加性效应模型(ICIM-ADD)以 2.5 为阈值线,鉴定到唯一 1 个显著调控抽穗期差异的 QTL。位于 1 号染色体 3.9~4.3 MB 区间范围内(图 2), LOD 值为 3.582 9,表型贡献率 PVE(Phenotypic Variance Explained)为 9.464 7%,加性效应增效等位点来自杂草稻 WR04-6(表 2)。

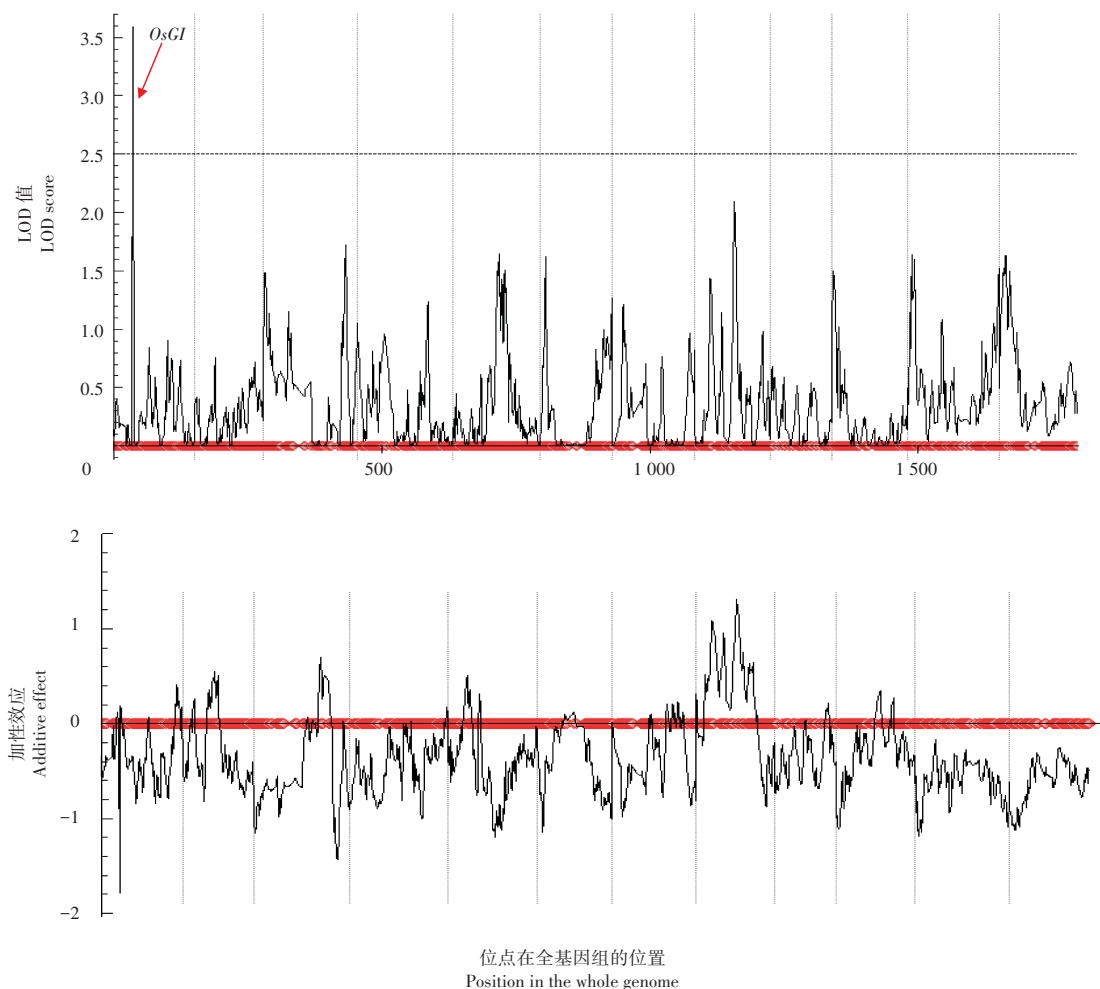


图2 RIL群体完备复合区间作图法加性效应模型QTL定位结果

Figure 2 QTL mapping results of RIL population by inclusive composite interval mapping model additive effect model

表2 RIL群体ICIM-ADD模型QTL定位结果

Table 2 QTL mapping results of RIL population by ICIM-ADD model

染色体 Chr	位置/CM Position	左标记/bp Left marker	右标记/bp Right marker	LOD值 LOD score	表型贡献率/% PVE	加性效应 Add	左置信区间 Left CI	右置信区间 Right CI
1	37	3 979 490	4 513 739	3.582 9	9.464 7	-1.795 1	36.5	38.5

2.3 定位区间基因筛选

根据QTL定位结果对定位区间内的70个基因,通过注释和表达量预测进行筛选,分析表明调控水稻生物钟的大效应“明星”基因*OsGI*恰好位于该区间之内。因此,本研究跳过精细定位的一般基因图位克隆过程,推测其为目标候选基因直接开展后续验证与生物信息分析。以*OsGI*起始密码子上游2 000 bp为启动子区域,分析双亲之间的多态性。双亲在编码区有两个非同义替换(3个同义突变未在图中标出)(图3A),2个非同义替换均位于籼粳稻分化区域,其中位于第11外显子的非同义替换(I/V)被PolyPhen-2预测为具有蛋白功能破坏性的变异,预测上述变异可能影响其功能。针对*OsGI*基因,根据亲本血缘来源,将后代群体分为两种类型,*OsGI*来自杂草稻WR04-6的后代抽穗期早于来自七山占血缘的后代个体(图4A)。查询基因表达网站https://bar.utoronto.ca/eplant_rice/,该基因在叶片中具有最高表达量(图3B),取双亲叶片组织经过荧光定量PCR发现,*OsGI*的表达量在双亲之间具有极显著差异(图3C),基因预测定位于细胞核内<https://www.uniprot.org/>(图4B)。蛋白构象也不完全相同(图3D),其中七山占用青色表示,WR04-6用粉红色表示,经过PyMOL软件比对双亲蛋白结构,发现二者蛋白结构有5处螺旋和环的区别,可能影响蛋白功能。

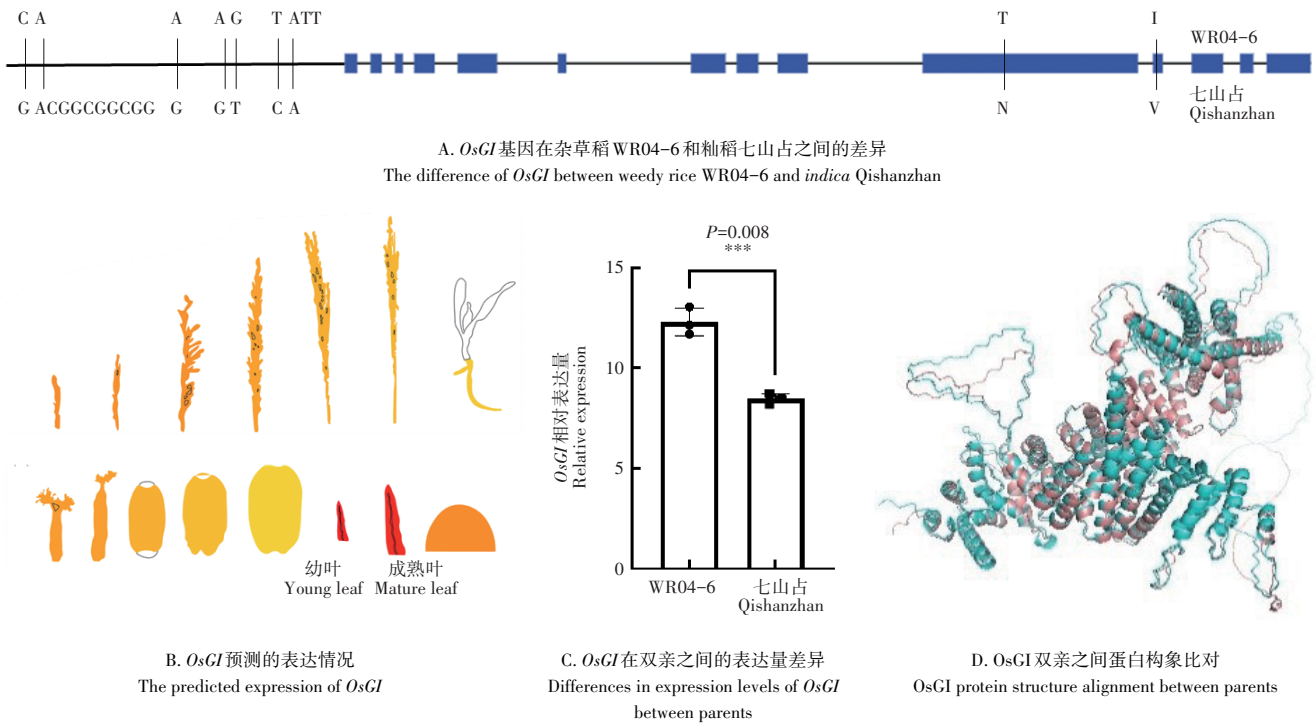


图3 RIL群体抽穗期定位候选基因差异

Figure 3 Differences in candidate genes for heading date mapping in RIL population

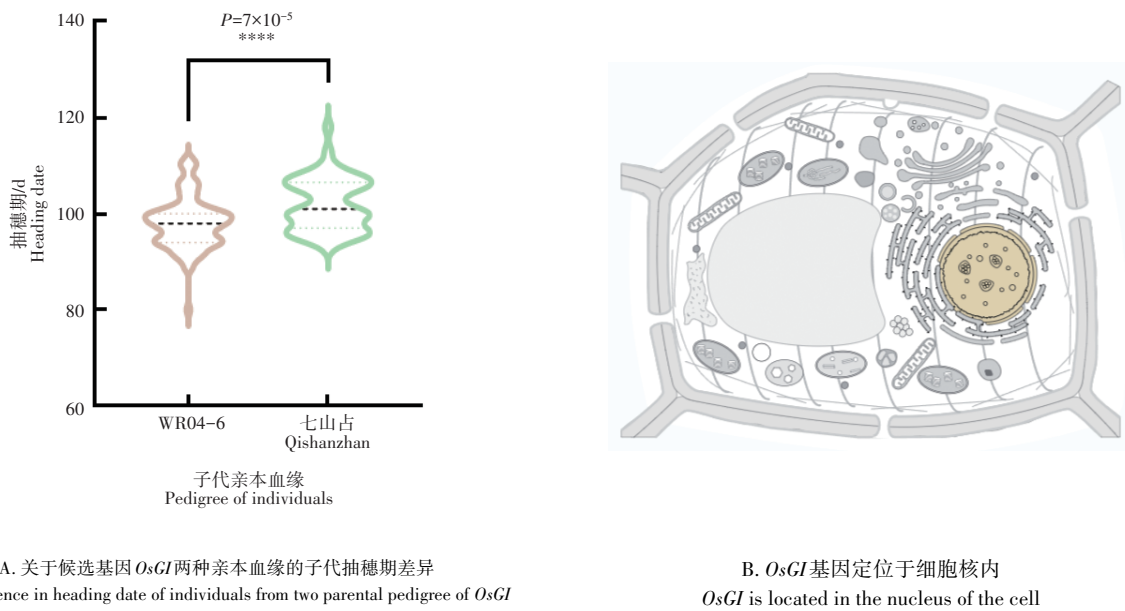


图4 *OsGI* 变异分析及定位信息

Figure 4 *OsGI* variation analysis and localization information

2.4 候选基因单倍型分析

3k 数据库单倍型分析显示 *OsGI* 具有明显的籼粳亚种间分化(图 5A), 奥斯稻主要包括 hap6 和 hap8。系统进化树分析显示籼稻的 *OsGI* 基因与野生稻亲缘关系更接近, 高纬度杂草稻与粳稻更近(图 5B)。根据之前的报道, *OsGI* 基因在其他作物昼夜节律中也存在重要作用, 并调控花序发育^[24-25]。

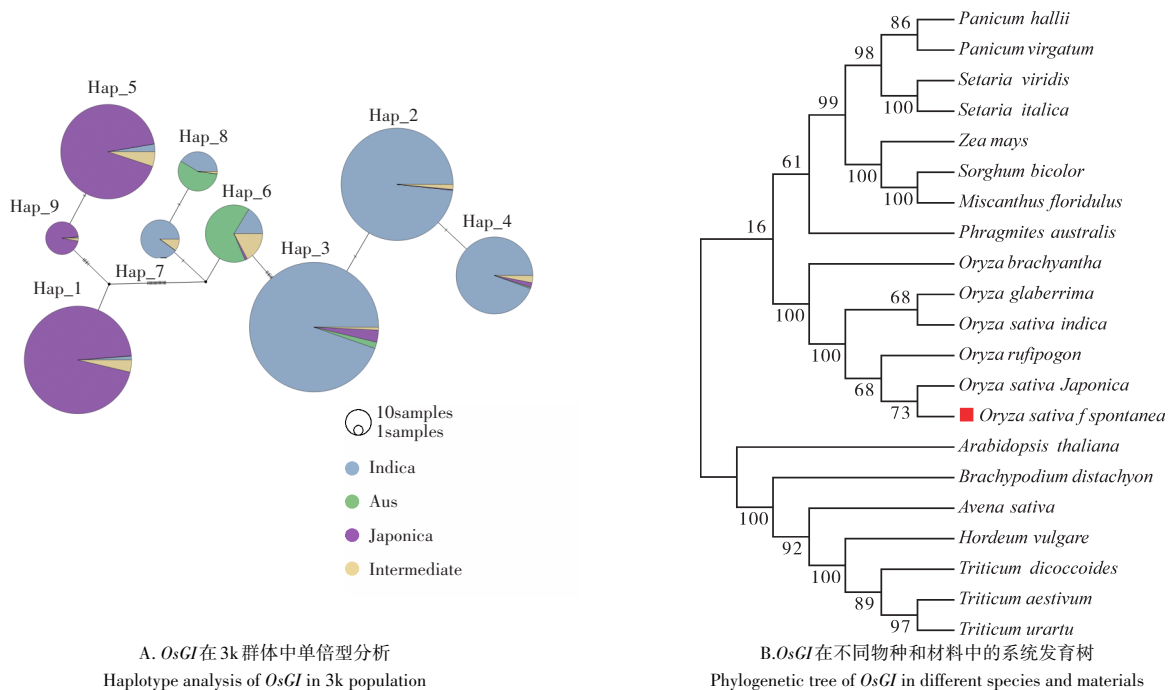


图5 群体候选基因单倍型分析
Figure 5 Population candidate gene haplotype analysis

3 讨论与结论

近年来,随着分子遗传学的高速发展,对水稻抽穗光周期调控基因的研究已经取得了显著进展,水稻抽穗同时受到了主效基因和多个微效基因间的相互协同调控,目前克隆和定位了多个与水稻抽穗期相关的基因,这些基因主要是下游光周期开花核心调控因子^[26]。对于较上游的光信号感受器和昼夜节律生物钟基因研究较少。在之前的研究中发现了同为粳型背景的高纬度杂草稻和栽培稻的抽穗期差异是由于Hd1等CCT型家族蛋白的作用,而在本研究中利用光敏感的粳型杂草稻WR04-6和光钝感型籼稻七山占构建的重组自交系材料,定位到了一个表型贡献率为9.464 7%的QTL调控抽穗期,根据注释分析推测可能的候选基因为*OsGI*,该基因在籼稻和粳稻之间具有明显的亚种分化,其中一个非同义突变(1/V)位于保守结构区域,可能与地理分布以及适应性区域有关^[27-28]。在此前的研究中,通过自然群体发现的基因多为下游光周期调控因子,生物钟基因均由突变体材料挖掘^[29],还没有利用自然群体克隆到生物钟基因,但是本研究中关于生物钟的遗传调控机制还未研究清楚。

在拟南芥中具有保守的开花途径*GI-CO-FT*,水稻具有与拟南芥开花途径类似的*OsGI-Hd1-Hd3a/RFT1*途径。在水稻中主要由*Hd1*的自然变异来调控抽穗期以及水稻的适应性分布。而尽管*OsGI*作为调控生物钟的明星基因,但一直以来被认为是组成型的基因,并未有通过正向遗传学定位的报道,而*OsGI*的自然变异及其可能的遗传效应在本研究中首次通过QTL定位在杂草稻中揭示。因此,杂草稻作为一类与栽培稻伴生的生态型,在长期的自然选择与竞争下,在抽穗期性状中可能具有不同于栽培稻的调控网络。

之前的研究已经发现粳型杂草稻相比粳稻具有早熟遗传优势与机制,而本研究又发现了粳型杂草稻和籼稻抽穗期差异的遗传基础。此外,越来越多的研究揭示了一些开花基因响应非生物胁迫,例如*OsGI*基因在调控抽穗的同时响应盐胁迫^[30],对昼夜节律生物钟的研究可能将细胞发育与胁迫耐受性和产量性状等众多领域交叉联系起来,能够更好地平衡协调生长发育和胁迫反应之间的关系,为农业生产实践提供理论支持。杂草稻作为极早熟的遗传资源的同时还具备极佳的生物和非生物胁迫抗性如耐冷耐旱等^[31-33],因此将杂草稻作为一种早熟的种质资源,用于栽培稻的育种改良,提高其区域适应性,具有重要的应用价值。近些年来,关于杂草稻的研究正在获得巨大关注^[34-35],杂草稻也被誉为隐藏的稻田金矿,对杂草稻众多适应性特征的研究有利于开发水稻种质资源和拓宽栽培稻遗传背景,同时为分子设计育种策略提供理论依据。

参考文献:

- [1] THOMAS B, VINCE-PRUE D. Daylength Perception in Short-day Plants[M]//Photoperiodism in Plants. Amsterdam: Elsevier, 1997:85-117.
- [2] WANG F, HAN T W, JEFFREY CHEN Z. Circadian and photoperiodic regulation of the vegetative to reproductive transition in plants[J]. *Communications Biology*, 2024, 7(1):579.
- [3] CHEN R Z, DENG Y W, DING Y L, et al. Rice functional genomics: Decades' efforts and roads ahead[J]. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(1):33-92.
- [4] IZAWA T. Physiological significance of the plant circadian clock in natural field conditions[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(10):1729-1741.
- [5] 魏 华, 王 岩, 刘宝辉, 等. 植物生物钟及其调控生长发育的研究进展[J]. *植物学报*, 2018, 53(4):456-467.
WEI H, WANG Y, LIU B H, et al. Deciphering the underlying mechanism of the plant circadian system and its regulation on plant growth and development[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2018, 53(4):456-467.
- [6] GREENHAM K, ROBERTSON MCCLUNG C. Integrating circadian dynamics with physiological processes in plants[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2015, 16(10):598-610.
- [7] ROBERTSON MCCLUNG C. The plant circadian oscillator[J]. *Biology*, 2019, 8(1):14.
- [8] XU X D, YUAN L, YANG X, et al. Circadian clock in plants: Linking timing to fitness[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(4):792-811.
- [9] VICENTINI G, BIANCUCCI M, MINERI L, et al. Environmental control of rice flowering time[J]. *Plant Communications*, 2023, 4(5):100610.
- [10] BRAMBILLA V, FORNARA F. Molecular control of flowering in response to day length in rice[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55(5):410-418.
- [11] HAYAMA R, IZAWA T, SHIMAMOTO K. Isolation of rice genes possibly involved in the photoperiodic control of flowering by a fluorescent differential display method[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2002, 43(5):494-504.
- [12] YANO M, KATAYOSE Y, ASHIKARI M, et al. Hd1, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*[J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(12):2473-2484.
- [13] 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.
- [14] TAMAKI S, MATSUO S, WONG H L, et al. Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice[J]. *Science*, 2007, 316(5827):1033-1036.
- [15] ZONG W B, REN D, HUANG M H, et al. Strong photoperiod sensitivity is controlled by cooperation and competition among Hd1, Ghd7 and DTH8 in rice heading[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(3):1635-1649.
- [16] SUN K L, ZONG W B, XIAO D D, et al. Effects of the core heading date genes *Hd1*, *Ghd7*, *DTH8* and *PRR37* on yield-related traits in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(11):227.
- [17] GRUNDY J, STOKER C, CARRÉ I A. Circadian regulation of abiotic stress tolerance in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:648.
- [18] SUN J, MA D R, TANG L, et al. Population genomic analysis and de novo assembly reveal the origin of weedy rice as an evolutionary game[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(5):632-647.
- [19] SUN J, ZHANG G C, CUI Z B, et al. Regain flood adaptation in rice through a 14-3-3 protein OsGF14h[J]. *Nature Communications*, 2022, 13:5664.
- [20] NADIR S, XIONG H B, ZHU Q, et al. Weedy rice in sustainable rice production. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2017, 37(5):46.
- [21] WU D Y, QIU J, SUN J, et al. Weedy rice, a hidden gold mine in the paddy field[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(4):566-568.
- [22] LI Z, GUI R, YU X Y, et al. Genetic basis of the early heading of high-latitude weedy rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1059197.
- [23] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图方法[J]. *作物学报*, 2009, 35(2):239-245.
WANG J K. Inclusive composite interval mapping of quantitative trait genes[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(2):239-245.
- [24] WANG L S, LI H Y, HE M L, et al. *GIGANTEA* orthologs, E2 members, redundantly determine photoperiodic flowering and

- yield in soybean[J].Journal of Integrative Plant Biology,2023,65(1):188-202.
- [25] BENDIX C,MENDOZA J M,STANLEY D N,et al.The circadian clock-associated gene *gigantea1* affects maize developmental transitions[J].Plant,Cell & Environment,2013,36(7):1379-1390.
- [26] BRAMBILLA V,GOMEZ-ARIZA J,CERISE M,et al.The importance of being on time:regulatory networks controlling photoperiodic flowering in cereals[J].Frontiers in Plant Science,2017,8:665.
- [27] HUANG X H,KURATA N,WEI X H,et al.A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice[J].Nature,2012,490:497 - 501.
- [28] LIN X Y,FANG C,LIU B H,et al.Natural variation and artificial selection of photoperiodic flowering genes and their applications in crop adaptation[J].aBIOTECH,2021,2(2):156-169.
- [29] 谢启光,徐小冬.作物生物钟的研究进展与前瞻[J].植物生理学报,2022,58(1):39-51.
- XIE Q G,XU X D.Progress and prospects of circadian clock in agriculture[J].Plant Physiology Journal,2022,58(1):39-51.
- [30] WANG X L,HE Y Q,WEI H,et al.A clock regulatory module is required for salt tolerance and control of heading date in rice[J].Plant,Cell & Environment,2021,44(10):3283-3301.
- [31] OSAKINA A,JIA Y L.Genetic diversity of weedy rice and its potential application as a novel source of disease resistance[J].Plants,2023,12(15):2850.
- [32] HAN B,CUI D,MA X D,et al.Evidence for evolution and selection of drought-resistant genes based on high-throughput resequencing in weedy rice[J].Journal of Experimental Botany,2022,73(7):1949-1962.
- [33] HAN B,MA X D,CUI D,et al.Comprehensive evaluation and analysis of the mechanism of cold tolerance based on the transcriptome of weedy rice seedlings[J].Rice,2020,13(1):12.
- [34] 李雷,肖乐铨,王园园,等.复合性状转 *cry2A*^{/bar}* 基因水稻 T2A-1 与杂草稻 F1、F2、F3 的适合度[J].南京农业大学学报,2023,46(2):266-277.
- LI L,XIAO L Q,WANG Y Y,et al.Fitness of F1,F2 and F3 from T2A-1 transgenic rice stacked with *cry2A*^{/bar}* genes and weedy rice[J].Journal of Nanjing Agricultural University,2023,46(2):266-277.
- [35] BHUPENCHANDRA I,CHONGTHAM S K,DEVI A G,et al.Harnessing weedy rice as functional food and source of novel traits for crop improvement[J].Plant,Cell & Environment,2024.doi:10.1111/pce.14868.