

郑 佳, 丁 丹, 梁彦丽, 等. 极端粒形水稻品种 *GS5* 基因的序列及效应分析[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(5): 951-956.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.05.001

极端粒形水稻品种 *GS5* 基因的序列及效应分析

郑 佳¹, 丁 丹^{1,2}, 梁彦丽^{1,2}, 张亚东¹, 王才林¹

(1. 江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014; 2. 南京农业大学农学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 为明确粒型控制基因 *GS5* 在 2 种极端粒型水稻中的序列差异和作用, 本研究利用极端大粒型水稻品种 TD70 和小粒型水稻品种 Kasalath 对粒宽控制基因 *GS5* 进行了克隆和序列分析, 根据序列比对结果设计分子标记, 用来区分不同来源的 *GS5* 基因, 并结合重组自交系的粒型信息分析该基因对粒型的调节作用。结果显示, 该基因包含 10 个外显子和 9 个内含子, 与 TD70 的 *GS5* 基因相比, Kasalath 的 *GS5* 基因第 1 外显子上编码的第 31 位氨基酸由甘氨酸变成丙氨酸, 同时第 36、37 位缺失 2 个甘氨酸。以这 2 个氨基酸的缺失为基础, 设计简单重复序列 (SSR) 分子标记并在 2 个品种及其重组自交系 (RIL) 中进行了验证。利用该标记可以在含有 *GS5*^{-T} 的品种中扩增出 216 bp 的片段, 在含有 *GS5*^{-K} 的品种中扩增出 210 bp 的片段。对重组自交系的检测结果显示, 含有 *GS5*^{-T} 基因的株系有 122 个, 含有 *GS5*^{-K} 基因的株系有 118 个。含 *GS5*^{-T} 基因的株系平均粒宽比含 *GS5*^{-K} 基因的株系平均粒宽高出 0.47 mm, 千粒质量高出 2.87 g, 说明 *GS5* 是水稻粒宽性状的主效调控基因。

关键词: 水稻; *GS5*; 克隆; 简单重复序列 (SSR)

中图分类号: S511; Q785 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2015)05-0951-06

Sequence and effect of extreme grain shape gene *GS5* of rice (*Oryza sativa* L.)

ZHENG Jia¹, DING Dan^{1,2}, LIANG Yan-li^{1,2}, ZHANG Ya-dong¹, WANG Cai-lin¹

(1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice R&D Center/Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China; 2. College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to identify the differences of sequences and role of extreme grain gene *GS5* in rice, TD70 with extremely large grain and Kasalath with extremely small grain were used to clone *GS5* genes. According to the se-

quences differences, molecular markers were designed and the role of *GS5* were analyzed through based on the grain shape of RIL. *GS5* contained ten exons and nine introns. Compared with *GS5* of TD70, *GS5* of Kasalath showed a mutation changing the amino acid from Gly to Ala in +31 and deleted two gly in +36 and +37 at the first exon. Based on this deletion, a simple sequence repeat (SSR) molecular marker was designed and veri-

收稿日期: 2014-12-26

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31271678); 江苏省农业科技自主创新基金项目 [CX(11)4023]; 江苏省博士后基金项目 (1302161C)

作者简介: 郑 佳 (1984-), 女, 安徽淮南人, 博士后, 研究方向为作物遗传育种。(Tel) 13405852826; (E-mail) zhengjiajob@163.com

通讯作者: 王才林, (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

fied in the recombinant inbred lines (RILs). The marker could amplify a 216-bp fragment in rice with $GS5^{-T}$ and a 210-bp fragment in rice with $GS5^{-K}$. In the 240 RILs, $GS5^{-T}$ genotype were 122 and $GS5^{-K}$ genotype were 118. The grain width of lines with $GS5^{-T}$ was 0.47 mm wider than those of lines with $GS5^{-K}$, and the 1 000-grain weight (kgw) of lines with $GS5^{-T}$ was 2.87 g heavier than those of lines with $GS5^{-K}$. These indicated that $GS5$ was the major gene controlling grain width.

Key words: rice; $GS5$; cloning; simple sequence repeat (SSR)

水稻是中国人赖以生存的重要粮食作物,提高水稻产量一直以来都是科研人员研究的重点之一,矮化育种和杂交育种这两大历史性的科学研究成果使水稻产量在上世纪得到了较大幅度的提高^[1-3]。随着分子生物学日新月异的发展,研究者们开始从分子生物学这一角度思考如何提高水稻产量。水稻的产量主要取决于每株水稻的穗数,每穗的谷粒数以及粒质量,而粒质量主要由粒型决定^[4]。

目前利用分子生物学手段定位和克隆到一些与粒型密切相关的基因如 $GW2$ ^[5]、 $qSW5$ ^[6]/ $GW5$ ^[7-8]、 $GS3$ ^[9-10]、 $GS5$ ^[11]、 $GW8$ ^[12] 和 $qGL3$ ^[13]/ $GL3.1$ ^[14] 等。 $GS5$ 是控制水稻粒宽、粒质量和充实度的主效 QTL。Li 等利用 zhenshan97 和 H94 的杂交种构建的单倍体加倍性群体发现位于第 5 条染色体短臂上的 $GS5$ 基因。通过形态学比较不同等位基因构成的近等基因系的水稻发现拥有大粒单倍型 $GS5$ 基因的水稻幼穗的内稃,外稃在横切面上拥有更多的细胞数目。与野生型相比,过表达大粒型 $GS5$ 基因的植株在细胞周期 G1/S 阶段的一些相关基因表达量上调。这些证据证明 $GS5$ 作为细胞周期基因的上游正调控因子,其高表达量可以通过调节有丝分裂行为来增加细胞数目,从而控制籽粒大小。通过分析 $GS5$ 基因 ORF 区和启动子区域的序列发现位于启动子区域的序列多态性是对粒形产生影响的原因,而非其编码区^[11]。

本研究以江苏省农业科学院粮食作物研究所杂交籼稻项目组选育获得的 1 个新的特大粒粳稻材料 TD70 和小粒籼稻 Kasalath 为研究对象,对 2 个水稻品种的 $GS5$ 基因的基因组序列和 cDNA 序列进行克隆和分析,并设计 1 对 SSR 分子标记,对 2 个亲本及来源于这 2 个亲本的 240 个重组自交系 (RILs) 群体的 $GS5$ 基因型和表型进行检测,为明确粒型控制基因 $GS5$ 在 2

种极端粒型水稻中的序列差异和作用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究材料

来源于天鹅谷//9520//(72-496/御糯)的特大粒粳稻 TD70 和小粒籼稻 Kasalath,其粒宽 2 年平均分别为 4.42 cm 和 2.55 cm;TD70/Kasalath 的 240 个重组自交系 (RILs)。用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测量 240 个 RILs 及其亲本的单个籽粒长度。每个品种或株系随机取 5 个单株,每株随机选取 10 粒饱满籽粒测定,取平均值作为粒宽的表型值。

1.2 植物 DNA、RNA 提取及 cDNA 合成

水稻 DNA 提取以新鲜叶片为材料,总 RNA 提取以生长旺盛期的根、茎、幼穗的混合样为材料,DNA、RNA 提取试剂盒采用 OMEGA 公司的 Plant DNA Kit 和 Plant RNA Kit,提取的 RNA 用 $DNase$ I 处理样本,琼脂糖凝胶电泳和分光光度计检测 RNA 质量后进行第一链 cDNA 的合成。第一链 cDNA 合成试剂盒采用 Fermentas 公司 RevertAid First Strand cDNA synthesis kit,胶回收采用 Axygen 公司的胶回收试剂盒。

1.3 引物设计、合成与序列测定

特异性引物利用 Primer Premier 5.0 软件设计,并由英潍捷基贸易有限公司合成,序列测定由英潍捷基贸易有限公司完成。

1.4 $GS5$ 基因的 DNA 序列的克隆

以提取的 TD70 和 Kasalath 基因组为模版,特异性基因 $GS5G1F$ 、 $GS5G1R$ 、 $GS5G2F$ 和 $GS5G2R$ 扩增引物通过聚合酶链式反应分段扩增 $GS5$ 基因,测序结果利用 DNAMAN 进行拼接后即为完整的 $GS5$ 基因 DNA 序列。以提取的 TD70 和 Kasalath 的总 RNA 为模版,反转录为 cDNA 后利用特异性扩增引

物 GS5F、GS5R 通过聚合酶链式反应扩增 GS5 基因的 cDNA 全长。

1.5 PCR 产物的克隆、纯化与筛选

PCR 产物在 1% 的琼脂糖凝胶中电泳,确定片段大小正确无误后,切胶回收,纯化。连接到 pGEM-T 克隆载体上,热激法导入大肠杆菌 DH5 α 感受态细胞中,进行氨苄抗性法和 X-gal/IPTG 蓝白斑筛选,挑取阳性菌落在含有氨苄的培养基中培养后进行菌液 PCR,扩增程序为:94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 55 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 30 个循环; 72 $^{\circ}\text{C}$ 5 min。电泳后将检测为阳性的菌落送公司测序,约 10 个重复样。

2 结果

2.1 GS5 基因 DNA、cDNA 全长克隆与序列分析

已知的 GS5 基因(Os05g0158500)序列长 4 466 bp,分段设计扩增引物 GS5G1F: 5'-CTCCCATG-GAATTACTAGAGAA-3', GS5G1R: 5'-TTGGACAT-GTTTACATCCACAT-3'; GS5G2F: 5'-TGTATG-GTCTAACATTTCAGAAATTC-3', GS5G2R: 5'-GCG-CACTTGAAATTGATTTG-3'。利用 NCBI 的 Primer-blast 检测引物对在水稻中仅可以扩出 1 个片段。利用引物对在 TD70 和 Kasalath 的全基因组中扩增出的片段测序拼接后发现 TD70 品种中该片段 TGS5g 长度为 4 449 bp, Kasalath 品种中该片段 KGS5g 长度为 4 441 bp,它们与已知 GS5 (Os05g0158500) 基因的序列相似性达 99.82%。

利用已扩增出的基因组序列结合 NCBI 上下载的已知 GS5 基因序列信息,设计 cDNA 扩增引物 GS5F: 5'-ATGGCGGTGGCGG-3', GS5R: 5'-TCATCTGCTTGTCTCGGAAG-3',在 TD70 和 Kasalath 反转录的 cDNA 模版上分别扩增出 1 条约 1 500 bp 大小的片段。测序结果显示,TD70 品种中该片段 TGS5 长度为 1 449 bp,编码 482 个氨基酸残基, Kasalath 品种中该片段 KGS5 长度为 1 443 bp,编码 480 个氨基酸残基,它们与已知 GS5 (Os05g0158500) 序列相似性达 99.84%。TGS5 和 Os05g0158500 的开放阅读框在碱基的+92 位是 G,因此第 31 位编码的氨基酸为甘氨酸;KGS5 的开放阅读框在碱基的+92 位是 C,该位点编码的氨基酸为丙氨酸,且在+106~111 bp 缺失 GGCGGC6 个碱基,即第 36、37 位编码的氨基酸缺失 2 个甘氨酸(图

1)。

比较 GS5 基因的 DNA 序列和 cDNA 序列发现 TGS5 和 KGS5 基因在基因结构上包含 10 个外显子和 9 个内含子(图 2)。

2.2 GS5 基因分子标记设计及验证

分析 TD70 和 Kasalath 的 GS5 基因序列上的多处差异,根据 KGS5 基因第一外显子中 GCGGCG 的缺失设计 SSR (Simple sequence repeats) 标记,正向引物 GS5SSR-F: 5'-AGGCGGCGAGATGTCTCTT-GTC-3', 反向引物 GS5SSR-R: 5'-CTGCGC-CTCGAAGAACCAGTAG-3'(图 3)。该引物在 TD70 中可以扩增出 216 bp 的条带,在 Kasalath 中可以扩增出 210 bp 的条带(图 4)。

2.3 功能标记对 TD70/Kasalath RIL 群体的鉴定

利用上述分子标记检测 TD70 与 Kasalath 为亲本构建的重组自交系群体的结果显示,240 个株系中含有 GS5^{-T} 基因(表现 TGS5 基因型)的株系有 122 个,含有 GS5^{-K} (表现 KGS5 基因型)基因的株系有 118 个。含 GS5^{-T} 基因的株系平均粒宽为 (3.26 \pm 0.37) mm,平均千粒质量为 (32.61 \pm 7.66) g,含 GS5^{-K} 基因的株系平均粒宽为 (2.98 \pm 0.28) mm,平均千粒质量为 (29.74 \pm 6.36) g,两者分别相差 0.47 mm 和 2.87 g,粒宽存在极显著差异(表 1),说明 GS5 是水稻粒宽性状的主效调控基因。此外,GS5 对水稻的粒长、粒厚都有一定的影响,具有多效调节作用。

2.4 GS5 基因对水稻粒宽的作用及与已知其他基因的比较

GW2 基因是控制水稻粒宽的主效基因,某些大粒型水稻品种中存在的功能缺失型是籽粒变宽的重要调节因素,我们之前的研究已经证实本试验所用研究材料 TD70 品种拥有稀有的 GW2 功能缺失型,是 TD70 的超宽籽粒的正向调控因子^[15],且在 TD70 和 Kasalath 构建的重组自交系中,GW2 对粒宽的贡献较大,含 GW2^{-T} 基因的株系平均粒宽比含 GW2^{-K} 基因的株系平均粒宽分别高出 0.47~0.51 mm,千粒质量高出 5.54~6.05 g^[15]。本试验发现同一重组自交系群体中,含 GS5^{-T} 基因的株系平均粒宽比含 GS5^{-K} 基因的株系平均粒宽高出 0.47 mm,千粒质量高出 2.87 g。说明 GS5 对粒宽调控效应与 GW2 相当,但是对千粒质量的调控效应没有 GW2 强。

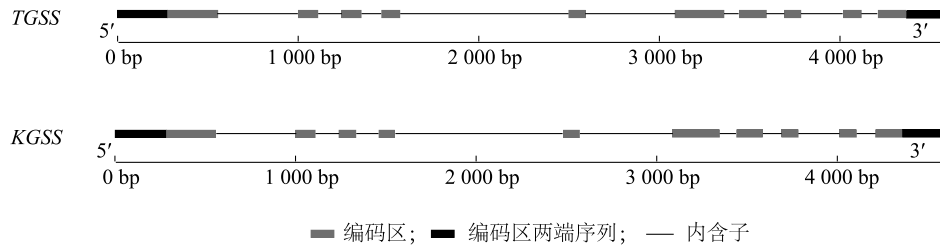
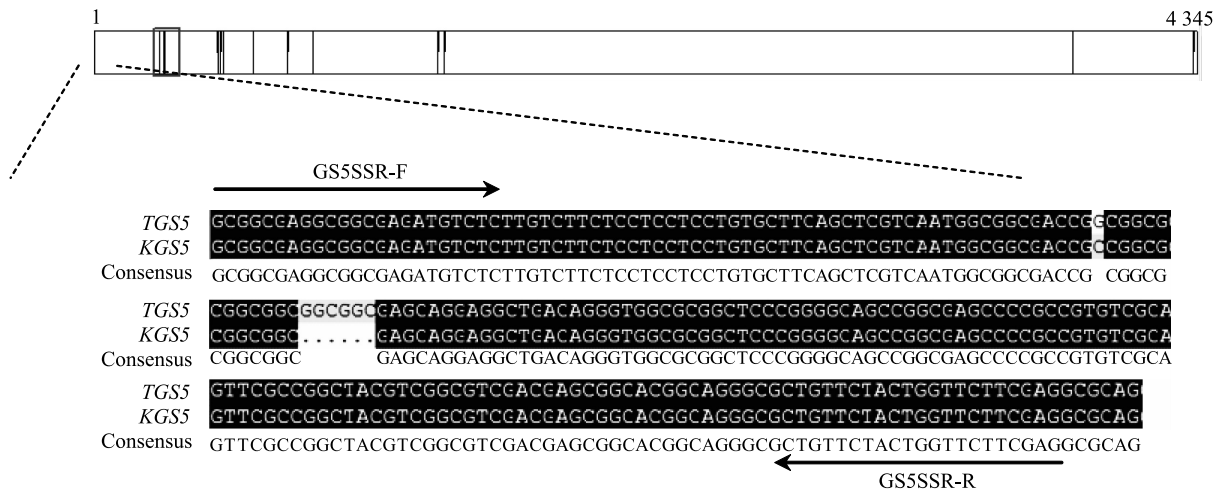
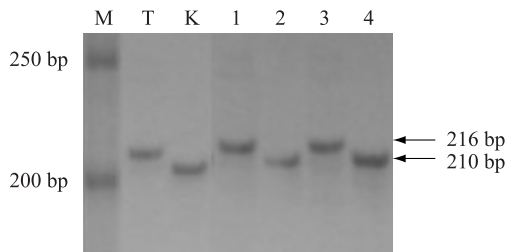
Kasalath: GCC Kasalath: -----

ATGGCGGTGGCGGCGGCGGCGGCGGCGGCGAGGCGGCGAGATGTCTCTTTGTCTTCTCCTCCTC
 M A V A A A A A A R R R D V S C L L L L
 CTGTGCTTCAGCTCGTCAATGGCGGCGACCGGCCGGCGGCGGCGGCGGCGGCGAGCAGGAG
 L C F S S S M A A T G G G G G G G E Q E
 GCTGACAGGGTGGCGGCGGCTCCCGGGGCGAGCCGGCGAGCCCCGCCGTGTGCGAGTTCGCC
 A D R V A R L P G Q P A S P A V S Q F A
 GGCTACGTGCGGCGTCGACGAGCGGCACGGCAGGGCGCTGTTCTACTGGTTCTTCGAGGCG
 G Y V G V D E R H G R A L F Y W F F E A
 CAGGCGTCGCCGCGCGCGGAGAGAAGCCGCTGCTCCTCTGGCTCAATGGAGGACCTGGT
 Q A S P A P E K K P L L L W L N G G P G
 TGCTCTTCCATTGGCTATGGTGTGTCATCAGAGCTAGGGCCTCTCAGAGTTGCAAGACAA
 C S S I G Y G A A S E L G P L R V A R Q
 GGAGCAGCACTAGAGTTCAACCAGTATGGCTGGAACAAAGAGGCTAACCTCCTGTTCTTG
 G A A L E F N Q Y G W N K E A N L L F L
 GAGTCTCCTGTTGGGGTCGGCTTCTCCTACACCAACACATCCTCTGACCTCTCCAATCTT
 E S P V G V G F S Y T N T S S D L S N L
 AATGATGATTTTGTAGCTGAGGATGCTTATAGTTTCCTGGTGAAGTGGTTCAAGAGATTT
 N D D F V A E D A Y S F L V N W F K R F
 CCTCAGTACAAGGACAATGAGTTCTACATCTCAGGGGAGAGCTATGCAGGTCAGTATGTG
 P Q Y K D N E F Y I S G E S Y A G H Y V
 CCCCAACTTGCTGACCTTGTCTATGAGAGGAACAAAGACAAAAGGGCCAGCACATATATC
 P Q L A D L V Y E R N K D K R A S T Y I
 AACCTCAAGGGGTTTCAATTGTAGGCAACCCTCTCACCGATGATTACTATGATTCAAAAGGT
 N L K G F I V G N P L T D D Y Y D S K G
 TTGGCTGAGTATGCCTGGAGCCATGCAATTGTGTGCGGATCAAGTTTACGAGCGCATCAAG
 L A E Y A W S H A I V S D Q V Y E R I K
 AAAACTTGCAACTTCAAGAACTCCAAGTGGACTGACGATTGCAATGCTGCAATGAACATA
 K T C N F K N S N W T D D C N A A M N I
 ATCTTCAGTCAGTACAATCAGATAGATATATACAACATTTATGCCCCAAAGTGCCTTCTA
 I F S Q Y N Q I D I Y N I Y A P K C L L
 AACAGTACTTCAGCATCTTCACCTGATCGTGCATTCTTCGCAAATAACCAGGAACAATTC
 N S T S A S S P D R A F F A N N Q E Q F
 AGGTGGAGAATCAAGATGTTTTTCAGGCTATGATCCATGCTACTCATCCTATGCTGAGGAC
 R W R I K M F S G Y D P C Y S S Y A E D
 TACTTCAATAAGCATGATGTGCAAGAAGCATTCCATGCAAATGCCAGTGGACTGCTTCCA
 Y F N K H D V Q E A F H A N A S G L L P
 GGGAAAGTGGCAAGTTTGCAGTGACCAAAATCCTCAACTCTTACAATTTCTCAGTACTTTCC
 G K W Q V C S D Q I L N S Y N F S V L S
 ATCCTACCTATATACTCCAAGCTCATCAAAGCAGGGCTGAGAGTTTGGCTCTACAGCGGT
 I L P I Y S K L I K A G L R V W L Y S G
 GATGCTGACGGCAGGGTCCCGGTTATCAGTTCTCGGTACTGCGTGGAAGCACTCGGCCTA
 D A D G R V P V I S S R Y C V E A L G L
 CCGATCAAGACCGATTGGCAATCTTGGTACCTTGACAAGCAGGTTGCTGGGAGGTTTGTG
 P I K T D W Q S W Y L D K Q V A G R F V
 GAGTACCATGGAATGACAATGGTGACTGTGAGAGGGGCGAGGTCACCTGGTTCCCTCAAC
 E Y H G M T M V T V R G A G H L V P L N
 AAACCTGCTGAAGGGCTTATGCTGATAAATGCATTCCTTCATGGTGAGAAGCTTCCGACA
 K P A E G L M L I N A F L H G E K L P T
 AGCAGATGA
 S R -

方框指 TD70 与 Kasalath 的 GS5 的差异序列。

图 1 TD70 品种中 GS5 基因片段及预测编码的氨基酸

Fig.1 GS5 sequence fragment and encoded protein prediction in TD70

图2 *TGS5* 和 *KGS5* 的基因结构Fig.2 Structure of *TGS5* and *KGS5* genes图3 *TGS5* 和 *KGS5* 差异位点及引物序列所处的位置Fig.3 The polymorphic loci and primers locations of *TGS5* and *KGS5*

M: Marker; T: TD70; K: Kasalath; 1~4: RIL 群体中 4 个样本。

图4 *GS5* 分子标记对 TD70、Kasalath 和 RIL 群体中的扩增结果Fig.4 PCR amplification of *GS5* with SSR marker in TD70, Kasalath and RILs表1 含不同来源的 *GS5* 基因的株系的粒型表现Table 1 Grain phenotype of lines with different *GS5* genotypes

基因型	株数	粒长 (cm)	粒宽 (cm)	粒厚 (cm)	千粒质量 (g)
<i>GS5</i> ^K <i>GS5</i> ^K	118	9.86±1.23	2.98±0.28	2.07±0.14	29.74±6.36
<i>GS5</i> ^T <i>GS5</i> ^T	122	9.81±1.26	3.26±0.37**	2.15±0.17**	32.61±7.66**

** 表示不同处理间差异达 0.01 极显著水平。

3 讨论

GS5 是控制水稻粒宽、粒质量和充实度的主效 QTL。已有研究结果表明 *GS5* 基因启动子区域的序列多态性是影响水稻粒宽的原因,而非其编码区^[11]。本试验通过对极端粒型水稻 TD70 和 Kasalath 2 个品种的 *GS5* 基因的研究并未发现文献报道的启动子区域的差异,但是编码区存在 GCGGCGC 的插入缺失位点。宽粒 TD70 型的 *GS5* 基因较窄粒 Kasalath 型 *GS5* 基因所编码的氨基酸序列中存在 1 个甘氨酸向丙氨酸的变化和 2 个丙氨酸的增加。本研究利用该差异位点成功设计区分 2 种类型 *GS5* 基因的 SSR 标记,对重组自交系群体分型后发现 TD70 型的 *GS5* 基因对水稻粒宽具有显著的正调控作用,效应与 *GW2* 相当,对粒宽、粒厚和千粒质量也有一定的正向调控效应。在高粱、玉米等其他禾本科植物中也发现了水稻 *GS5* 基因的直系同源基因,有些

物种内还存在侧向同源基因^[16], 说明 *GS5* 基因对籽粒的调控作用并不单一存在于水稻中。

参考文献:

- [1] XING Y Z, ZHANG Q F. Genetic and molecular bases of rice yield [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61:421-442.
- [2] 付立东, 隋鑫, 任海, 等. 不同取秧量与穴距对机插水稻产量的影响[J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(12):70-72.
- [3] 唐成, 陈露, 安敏敏, 等. 稻瘟病诱导水稻幼苗叶片氧化还原系统的特征谱变化[J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(12):141-144.
- [4] XING Z, TAN F, HUA P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(2-3):248-257.
- [5] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5):623-630.
- [6] SHOMURA A, IZAWA T, EBANA K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication[J]. *Nat Genet*, 2008, 40:1023-1028.
- [7] WAN X, WENG J, ZHAI H, et al. Quantitative trait loci (QTL) analysis for rice grain width and fine mapping of an identified QTL allele *gw-5* in a recombination hotspot region on chromosome 5[J]. *Genetics*, 2008, 179(4):2239-2252.
- [8] WENG J, GU S, WAN X, et al. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. *Cell Res*, 2008, 18(12):1199-1209.
- [9] FAN C C, XING Y Z, MAO H L, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(6):1164-1171.
- [10] MAO H, SUN S, YAO J, et al. Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107:19579-19584.
- [11] LI Y, FAN C, XING Y, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nat Genet*, 2011, 43:1266-1269.
- [12] WANG S, WU K, YUAN Q, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nat Genet*, 2012, 44(8):950-954.
- [13] ZHANG X, WANG J, HUANG J, et al. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(52):21534-21539.
- [14] QI P, LIN Y S, SONG X J, et al. The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating *Cyclin-T1* [J]. *Cell Research*, 2012, 22:1666-1680.
- [15] 张亚东, 梁彦丽, 郑佳, 等. 极端粒形水稻粒宽基因 *GW2* 的序列分析和效应[J]. *中国水稻科学*, 2014, 28(6):581-588.
- [16] 张帅, 王金朋, 张宪, 等. 禾本科植物中调控产率基因 *GS5* 的进化[J]. *河北联合大学学报:自然科学版*, 2012, 34(4):65-68.

(责任编辑:袁伟)