

王 建, 张善磊, 赵春芳, 等. 水稻粒型基因 *GW2* 和 *GS3* 遗传效应分析[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 721-728.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.04.001

水稻粒型基因 *GW2* 和 *GS3* 遗传效应分析

王 建^{1,2}, 张善磊^{1,2}, 赵春芳², 赵 凌², 胡庆峰^{1,2}, 顾明超^{1,2}, 梁文化²,
路 凯², 张亚东², 王才林^{1,2}

(1. 南京农业大学农学院/江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏 南京 210095; 2. 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)

摘要: 以大粒品种 TD70 和小粒品种 Kasalath 为背景材料, 分别对其中的 *GW2* 和 *GS3* 基因进行了反义和超表达载体的构建和转化。结果表明, Kasalath 来源的 *GW2* (*GW2^K*) 和 *GS3* (*GS3^K*) 转化 TD70 的超表达材料籽粒质量均降低, 且 *GW2^K* 的贡献大于 *GS3^K*; *GW2^K* 和 *GS3^K* 转化 Kasalath 的反义表达材料籽粒质量均增加, *GW2^K* 的贡献大于 *GS3^K*; TD70 来源的 *GW2* (*GW2^T*) 转化 Kasalath 的超表达材料千粒质量显著增加, 而 TD70 来源的 *GS3* (*GS3^T*) 转化 Kasalath 的超表达材料粒型和籽粒质量没有显著变化, 说明不同遗传背景中 *GW2* 和 *GS3* 的基因效应有差异, 但同一背景下 *GW2* 对籽粒质量的贡献大于 *GS3*。

关键词: 水稻; *GW2* 基因; *GS3* 基因; 粒型; 籽粒质量

中图分类号: S511.032 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)04-0721-08

Analysis of genetic effects of *GW2* and *GS3* genes in rice

WANG Jian^{1,2}, ZHANG Shan-lei^{1,2}, ZHAO Chun-fang², ZHAO Ling², HU Qing-feng^{1,2},
GU Ming-chao^{1,2}, LIANG Wen-hua², LU Kai², ZHANG Ya-dong², WANG Cai-lin^{1,2}

(1. College of Agriculture, Nanjing Agricultural University/Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China;
2. 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)

Abstract: In this study, *GW2* and *GS3* genes antisense and overexpression vectors were constructed and transformed with the background materials of big grain variety TD70 and small grain variety Kasalath. The transformed TD70 plants with *GW2* (*GW2^K*) or *GS3* (*GS3^K*) gene derived from Kasalath plant exhibited reduced grain weight, and *GW2^K* gene contributed more to the reduction than *GS3^K* gene did. The transformed Kasalath plants with *GW2^K* and *GS3^K* antisense genes showed increased grain weight, and *GW2^K* gene contributed more than *GS3^K* gene did. The transformed Kasalath plants with *GW2* (*GW2^T*) gene derived from TD70 showed increased 1 000-grain weight while the transformed Kasalath plants with *GS3* (*GS3^T*) gene did not, suggesting that the *GW2* and *GS3* genes exert different genetic effects in different backgrounds and the contribution of *GW2* to grain weight in the same background is greater than that of *GS3*.

Key words: rice; *GW2* gene; *GS3* gene; grain shape; grain weight

收稿日期: 2017-03-09

基金项目: 公益性行业科研专项(201603002-5-1); 现代农业产业技术体系建设专项基金项目(CARS-01-47); 江苏省重点研发计划项目(BE2016370)

作者简介: 王 建(1991-), 男, 河南南阳人, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究。(Tel) 15195883032; (E-mail) jianw-jaas@hotmail.com

通讯作者: 王才林, (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

水稻是主要粮食作物之一, 对粒型或籽粒质量基因遗传效应的分析有助于提高水稻产量。近年来, 国内外学者纷纷克隆出控制水稻粒型的基因, 如 *GW2*^[1]、*GS3*^[2-3]、*qGL3*^[4]、*GSS*^[5]、*GW5*^[6-8]、*TGW6*^[9]、*GW8*^[10] 等。*GW2* 是一个控制粒宽和粒质量的主效基因, *GW2* 编码的环型 E3 泛素连接酶位于细胞质

中,该酶通过将其底物锚定到蛋白酶体进行降解,从而负调节细胞的分裂^[1]。GS3 定位于水稻第 3 染色体近着丝粒区,序列分析结果表明,与小粒品种相比,大粒品种 GS3 第 2 外显子中编码第 55 位半胱氨酸的密码子 TGC 突变成终止密码子 TGA,造成蛋白质翻译提前终止(缺失了 178 个氨基酸),从而使得类 PEBP 结构域残缺并缺少其他 3 个功能域,这表明 GS3 编码的蛋白质对籽粒质量起负调控作用^[2-3]。水稻粒型基因的克隆为水稻分子标记辅助选择提供了理论依据和技术基础^[11-16]。然而到目前为止,大多粒型基因效应的评价基于明恢 63、日本晴、9311、WY3、N411 等不同遗传材料背景,因此无法较为准确地比较基因间的作用大小。目前,各粒型基因在同一背景材料中的遗传效应还不明确,在籽粒质量方面的育种应用亦较少^[17-18]。

江苏省农业科学院粮食作物研究所水稻研究室利用自主选育的特大粒粳稻资源 TD70^[19],与小粒籼稻 Kasalath 构建了重组自交系(RIL)群体,在该群体中同时定位到 GW2、GS3、qGL3、GS5、GW8 等多个粒型基因,且增效基因均来自 TD70,而 Kasalath 具有对应等位基因。通过对 TD70 和 Kasalath 的粒型基因测序分析,发现 GW2 和 GS3 在 TD70 中为功能缺失型,表现为对籽粒质量的负调控作用^[20-21],但是由于 RIL 群体的遗传背景复杂,易受其他粒型基因干扰,无法准确对比 GW2 和 GS3 的效应。因此本研究通过不同来源的 GW2 和 GS3 基因反义和超表达载体的转基因试验,分别在大粒和小粒材料中比较这 2 个基因对籽粒质量的贡献,为粒型基因的育种利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为大粒粳稻品种 TD70 和小粒籼稻品种 Kasalath。T₀代转基因植株经农杆菌介导法^[22]获得,T₁和 T₂代转基因植株由阳性植株连续自交获得,2015 年种植转基因 T₁植株,2016 年种植转基因 T₂植株。

1.2 方法

1.2.1 表达载体构建及转化 以连接目的基因 cDNA 全长的 pEASY-Blunt Simple Cloning Kit (Transgene) 克隆载体为底物,利用分别加上相应的酶切位点的引物扩增目的基因的全长,经 TA 克隆、转化、连接、测序验证及双酶切获得目的片段。植物表达载体 pCAMBIA1300 经双酶切获得开环载体,使其与目的片段连

接,转化入 JM109 大肠杆菌,筛选阳性克隆。

1.2.2 转基因植株的 PCR 检测 用改良 CTAB 法提取转基因水稻和对照植株的基因组 DNA,PCR 扩增引物 Hyg-F 和 Hyg-R 序列分别为 5'-ATTGTG-TACGCCCCGACAGT-3'和 5'-GATGTAGGAGGGCGTG-GATA-3'。该引物可以特异性扩增载体携带的潮霉素标记,PCR 片段长度为 959 bp。

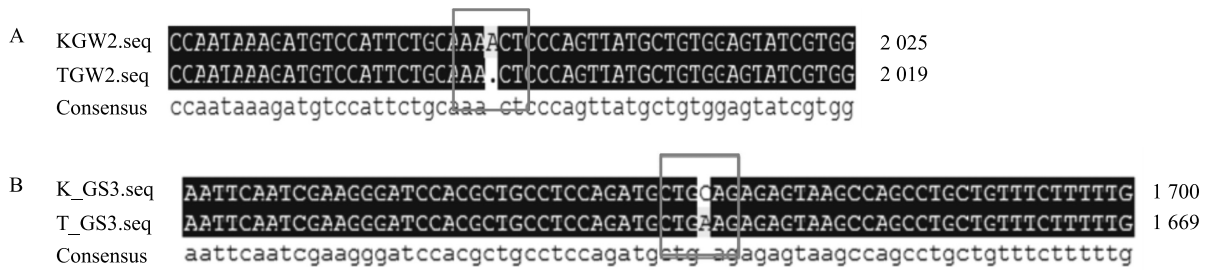
1.2.3 转基因植株的 RT-PCR 检测 利用 TRIzol 试剂提取转基因水稻 T₀、T₁ 和 T₂ 代植株不同组织混合样品的总 RNA,然后以其反转录产物为模板,QGW2、QGS3 为引物进行定量 PCR 扩增,内标基因采用 OsUBQ5。引物序列 OsUBQ5-F: 5'-GAAGGAG-GAGGAAATCGAAC-3'; OsUBQ5-R: 5'-CTTCACAGAGGTGATGCTAAGG-3'; QGW2-F: 5'-TTATGCCTG-TAACTGAGCCATCTC-3'; QGW2-R: 5'-CGCAACCG-CACAGGAAA-3'; QGS3-F: 5'-CATCGGAAGAACTC-CTGATCCA-'; QGS3-R: 5'-CACGCACTTGCTCTGCA-CA-3'。按照 TIANGEN 公司 Talent qPCR PreMix (SYBR Green)说明书在 Step One Plus Real-time PCR system 中进行反应。反应条件为:95 ℃ 3 min;95 ℃ 5 s,62 ℃ 10 s,72 ℃ 15 s,40 个循环。

1.2.4 粒型性状调查 转基因和对照植株在种子完全成熟时收获,每个阳性单株随机抽取 10 粒饱满籽粒,用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测定粒长、粒宽、粒厚;用千分之一电子天平称取 100 粒饱满籽粒的质量,折算为千粒质量。各性状值均以 6 株的平均值作为表型值。用 SPSS 对千粒质量进行多重比较分析。

2 结果分析

2.1 TD70 和 Kasalath 中粒型基因 GW2 和 GS3 的序列分析

测序结果(图 1)显示 Kasalath 和 TD70 的 GW2 和 GS3 序列均存在多处差异。在编码的蛋白质产物氨基酸序列中,由于 TD70 在第 316 位缺失一个碱基 A,造成 GW2 在表达蛋白质时提前终止,而 Kasalath 则没有突变,表达了完整的 425 个氨基酸,该突变位点与文献[1]报道相同。在已克隆的 GS3 中第 2 个外显子编码区+165 位置的一个单核苷酸替换 C-A 是改变该基因功能的关键^[2],在 Kasalath 和 TD70 的 GS3 序列中也存在这一差异。说明 GW2 和 GS3 在 TD70 中为功能缺失型,均表现出对籽粒质量的负调控作用。



A: *GW2* 基因序列比对; B: *GS3* 基因序列比对。

图1 *GW2* 和 *GS3* 基因在小粒籼稻 *Kasalath* 和大粒粳稻 *TD70* 中的序列差异

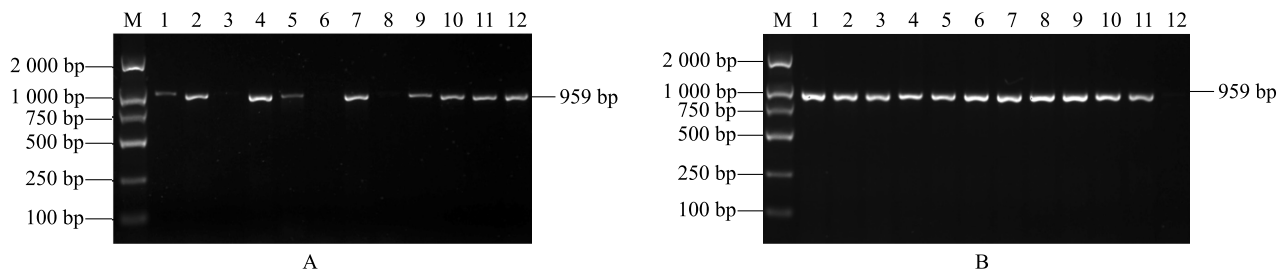
Fig.1 Sequence alignment of *GW2* and *GS3* between small-grain *Indica* rice *Kasalath* and big-grain *Japonica* rice *TD70*

2.2 转基因载体的构建及转基因植株的分子检测

利用 pCambia-1300 为表达载体骨架,共构建了 6 个载体,分别为 *Kasalath* 来源的 *GW2* (*GW2^K*) 和 *GS3* (*GS3^K*) 的超表达载体、*Kasalath* 来源的 *GW2^K* 和 *GS3^K* 反义载体、*TD70* 来源的 *GW2* (*GW2^T*) 和 *GS3* (*GS3^T*) 的超表达载体。利用农杆菌介导的成熟胚愈伤组织遗传转化方法进行 *Kasalath* 和 *TD70* 水稻材料的转化。*GW2^K* 和 *GS3^K* 转化 *TD70*, 分别命名为 *OvGW2^K* 和 *OvGS3^K*; *GW2^K* 和 *GS3^K* 反义载体转化 *Kasalath*, 命名为 *AntiGW2^K* 和 *AntiGS3^K*; *GW2^T* 和 *GS3^T* 转化 *Kasalath*, 分别命名为 *OvGW2^T* 和 *OvGS3^T*。通过潮霉素抗性筛选均获得了阳性 *T₀* 代单株, 自交得到 *T₁* 和 *T₂* 代转基因株系。首先利用潮霉素分子

标记对 *T₀*、*T₁* 和 *T₂* 转基因植株在基因组水平上进行检测, 结果 (图 2) 显示阳性转基因植株均扩增出 959 bp 的特异性条带, 而对照植株没有任何条带。统计 *T₁* 代阳性植株发现, 各转基因材料均为纯合株系, 并在 *T₂* 代得到保持, 表明外源基因在世代间稳定遗传。

为了明确目的基因在转基因植株中的表达情况, 对 *T₀*、*T₁* 及 *T₂* 代植株进行定量 RT-PCR 检测。结果表明, 与对照相比, 超表达载体的转基因植株中目的基因显著过量表达, 而反义载体的转基因植株中目的基因的表达受到明显抑制 (图 3), 证明目的基因不仅可以在转基因后代植株中稳定遗传, 并且能够在转基因后代的 RNA 水平上稳定表达。



A 和 B 分别为 *T₁* 和 *T₂* 转基因植株的潮霉素分子标记检测。A 中, 1、2、4、5、7、9~12 为阳性植株, 3、6、8 为阴性植株; B 中, 1~11 为阳性植株, 12 为非转基因对照, M 为 DNA marker。

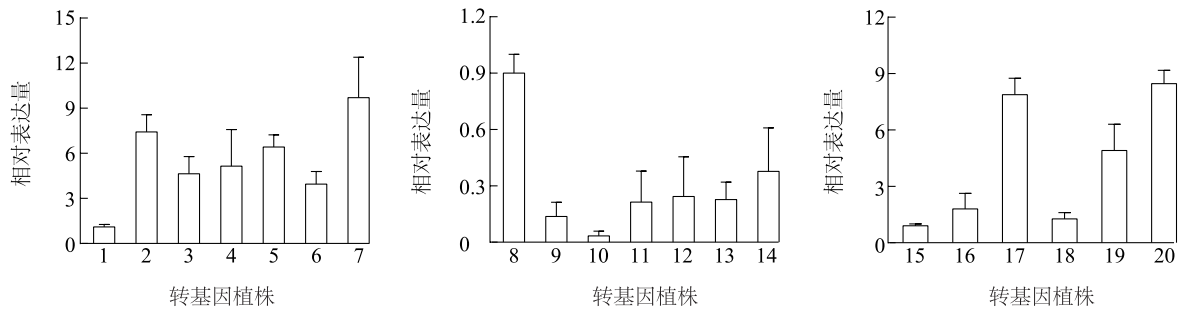
图2 转 *GW2* 或 *GS3* 基因水稻 *Kasalath* 和 *TD70* 的 PCR 检测

Fig.2 PCR detection of transformed *Kasalath* and *TD70* rice plants with *GW2* or *GS3* gene

2.3 超表达 *GW2^K* 和 *GS3^K* 的转基因 *TD70* 粒型表现

T₂ 转基因植株收获后, 每个载体材料选择 2 个纯合株系进行粒型性状测定。与对照 *TD70* 相比, *GW2^K* 转化 *TD70* 的转基因水稻 *OvGW2^K* 粒长、粒宽、粒厚和千粒质量均显著减小 (图 4), 其中粒长降低了 11.07%, 粒宽降低了 25.00%, 粒厚降低了

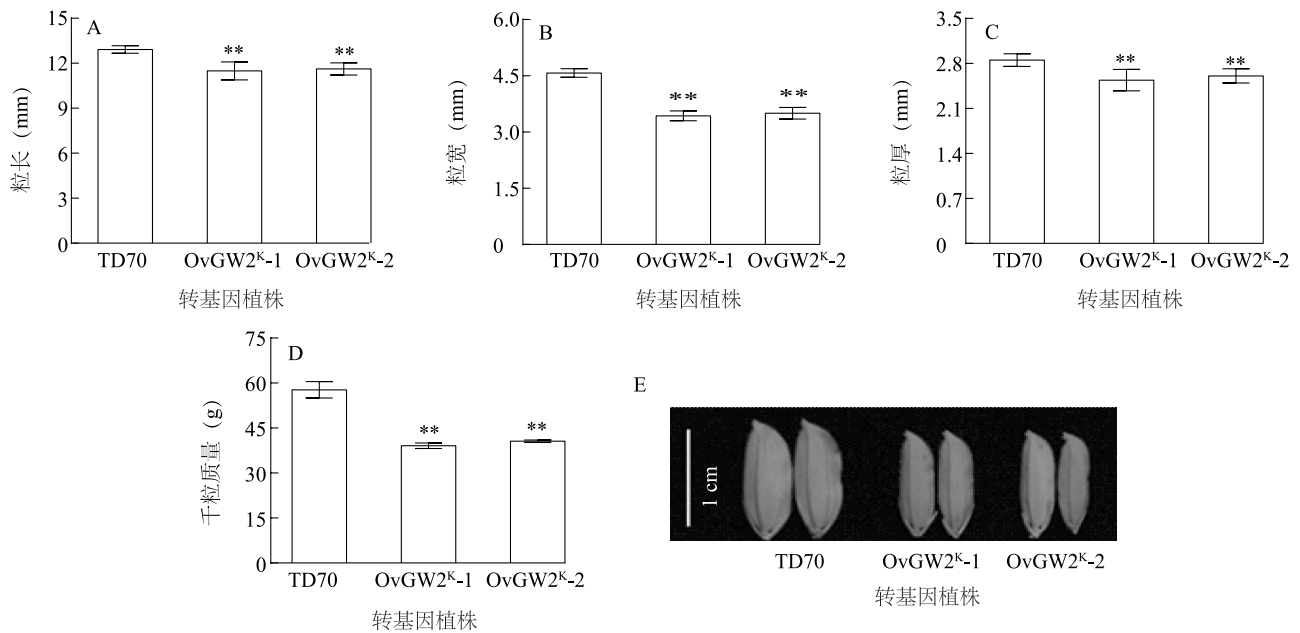
10.93%, 表明 *GW2^K* 主要影响粒宽, 其次是粒长和粒厚, 千粒质量的降低主要由粒宽的降低引起。与对照 *TD70* 相比, *GS3^K* 转化 *TD70* 的 *OvGS3^K* 转基因材料粒长、粒宽、粒厚和千粒质量亦显著降低 (图 5), 粒长、粒宽、粒厚分别降低了 13.24%、11.48%、10.63%, 表明 *GS3^K* 主要影响粒长, 其次是粒宽和粒厚, 千粒质量的降低主要由粒长的降低引起。



1:非转基因 TD70;8,15:非转基因 Kasalath;2~4:OvGW2^K(GW2^K转化 TD70);5~7:OvGS3^K(GS3^K转化 TD70);9~11:AntiGW2^K(GW2^K反义载体转化 Kasalath);12~14:AntiGS3^K(GS3^K反义载体转化 Kasalath);16~18:OvGW2^T(GW2^T转化 Kasalath);19,20:OvGS3^T(GS3^T转化 Kasalath)。

图 3 不同载体转基因水稻 Kasalath 和 TD70 T₁代植株中 GW2 和 GS3 基因的相对表达量

Fig.3 The relative expression of GW2 and GS3 genes in T₁ transgenic plants of Kasalath and TD70 with different vectors



TD70、OvGW2^K见图 3 注。 ** 表示转基因植株与对照在 0.01 水平上差异显著。

图 4 OvGW2^K转基因水稻粒型表型变化

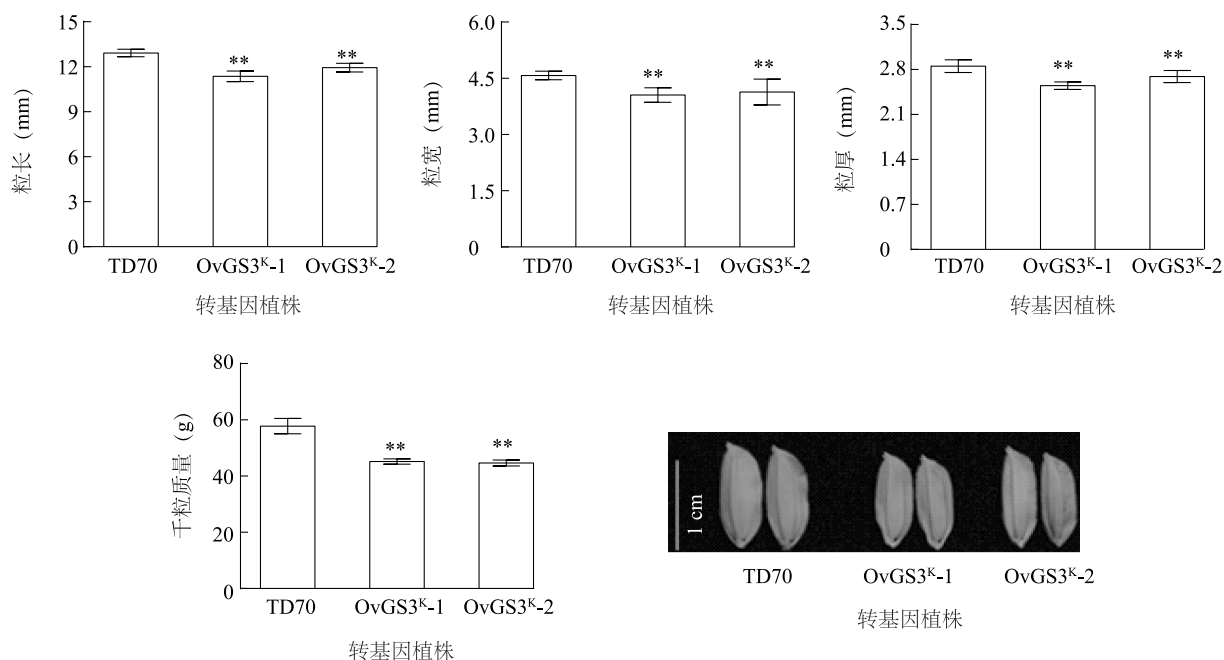
Fig.4 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice OvGW2^K

2.4 反义 GW2^K和 GS3^K转基因 Kasalath 粒型表型

由图 6 可以看出,与对照 Kasalath 相比,反义 GW2^K转基因 Kasalath (AntiGW2^K)粒宽、粒厚和千粒质量显著增加,其中粒宽和粒厚分别增加了 10.19%和 5.00%,表明反义 GW2^K基因主要影响粒宽,千粒质量的增加主要由粒宽的增加引起。与对照 Kasalath 相比,反义 GS3^K转基因 Kasalath (AntiGS3^K)粒长、粒厚和千粒质量显著增加,粒宽无显著变化,其中粒长和粒厚分别增加 7.00%和 3.28%(图 7)。说明反义 GS3^K基因主要影响粒长,千粒质量的增加主要由粒长的增加引起。

2.5 超表达 GW2^T和 GS3^T的转基因 Kasalath 粒型表型

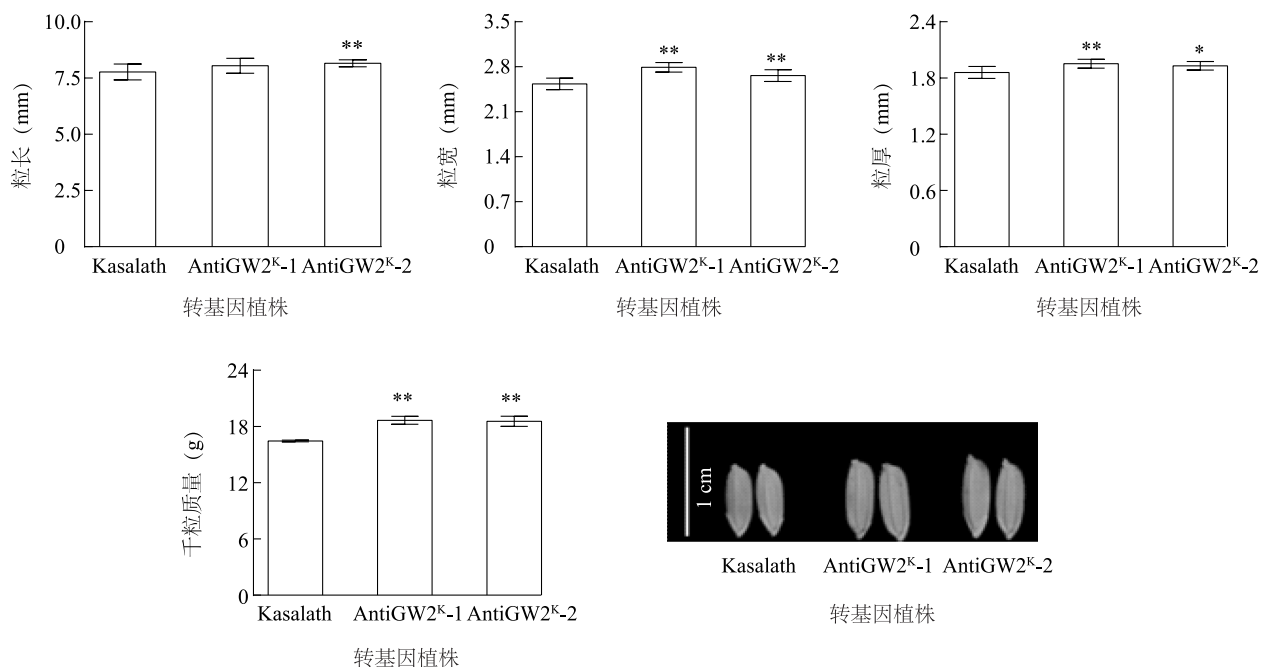
在以往的研究中,我们发现功能缺失型的 GW2^T和 GS3^T对小粒水稻材料的粒型具有一定的增加作用。因此我们设计了这个探索性的转化试验,将 GW2^T和 GS3^T过表达载体转化 Kasalath。由图 8 可见,GW2^T转基因 Kasalath (OvGW2^T)粒长、粒宽、粒厚和千粒质量均显著增加,其中粒长、粒宽和粒厚分别增加了 27.87%、17.37%和 18.39%。然而过表达的 GS3^T对粒型表型的影响相对较小,仅株系 1 粒宽和粒厚显著降低(图 9)。



TD70、OvGS3^K见图3注。**表示转基因植株与对照在0.01水平上差异显著。

图5 *OvGS3^K*转基因水稻粒型表型变化

Fig.5 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice *OvGS3^K*



Kasalath、AntiGW2^K见图3注。*、**分别表示转基因植株与对照相比差异达到0.05和0.01显著水平。

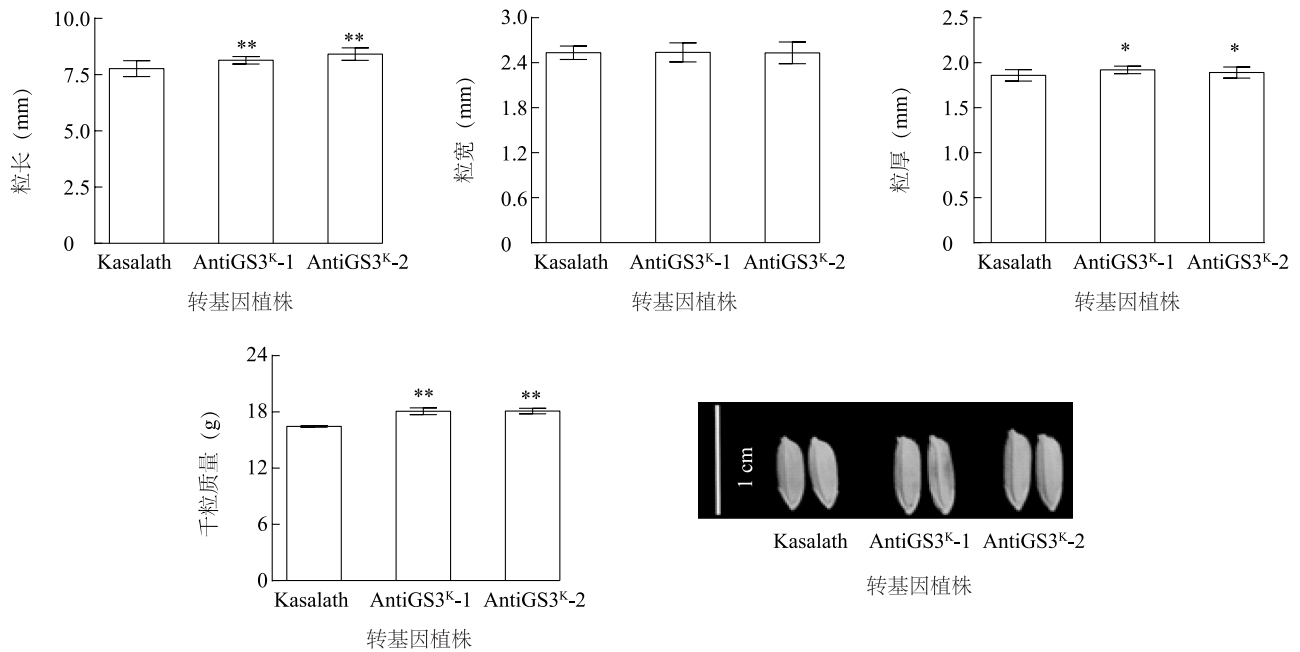
图6 *AntiGW2^K*转基因水稻粒型表型变化

Fig.6 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice *AntiGW2^K*

2.6 *GW2* 和 *GS3* 基因效应比较

为了在同一背景下评价 *GW2* 和 *GS3* 的基因效应大小,对同种类型转基因材料的千粒质量进行

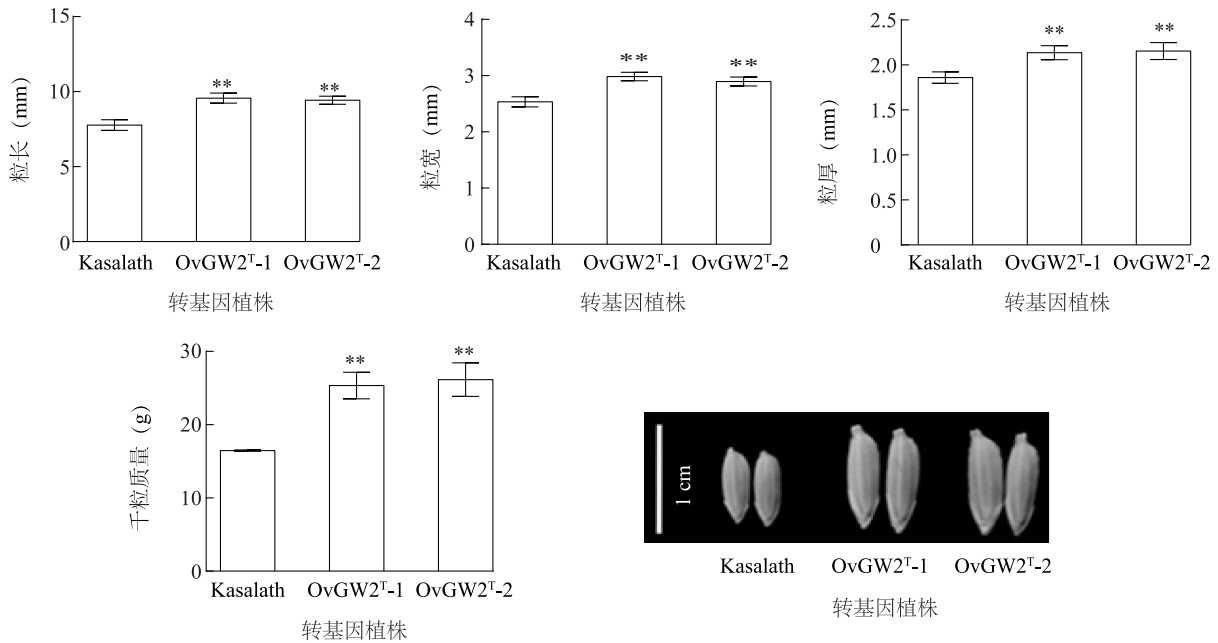
了比较。与 TD70 相比, *OvGW2^K* 和 *OvGS3^K* 的千粒质量分别减小 31.55%、16.08%,且两者存在显著性差异,说明 *GW2* 的效应大于 *GS3*;在以 Kasalath



Kasalath、AntiGS3^K见图3注。*、**分别表示转基因植株与对照相比差异达到0.05和0.01显著水平。

图7 AntiGS3^K转基因水稻粒型表型变化

Fig.7 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice AntiGS3^K



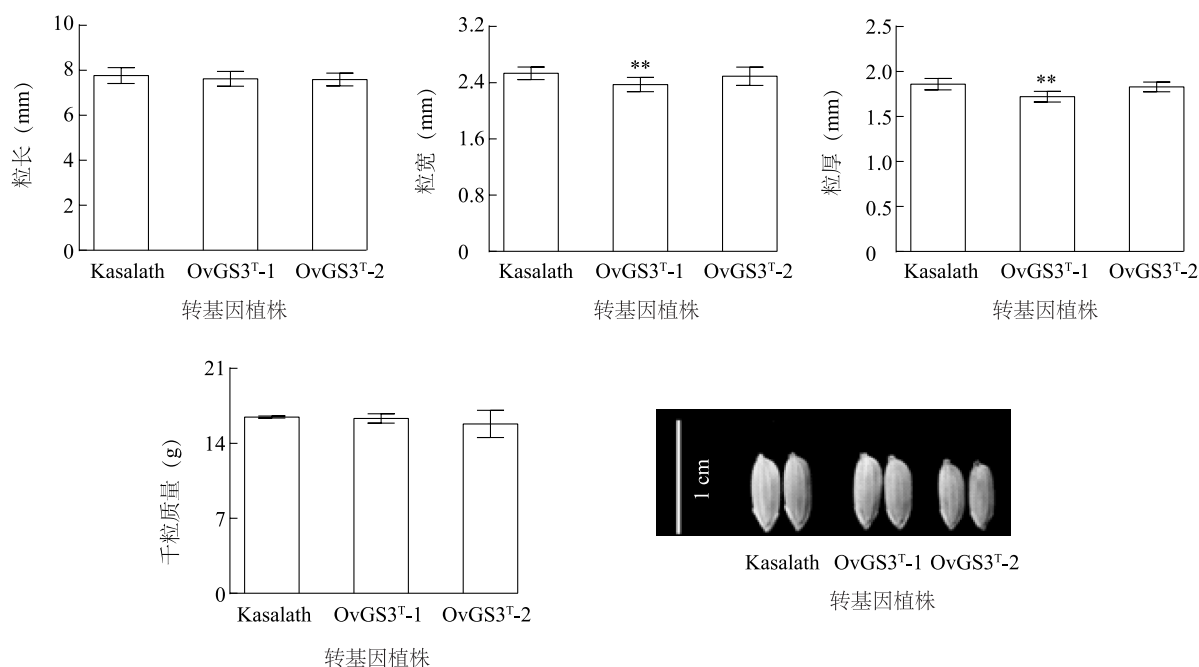
Kasalath、OvGW2^T见图3注。**表示转基因植株与对照相比差异达到0.01显著水平。

图8 OvGW2^T转基因水稻粒型表型变化

Fig.8 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice OvGW2^T

为受体的基因反义转化材料中, AntiGW2^K和 AntiGS3^K的千粒质量分别增加 14.89% 和 10.39%, 且两者存在显著性差异, 说明 GW2 的效应大于 GS3; 在 GW2^T和 GS3^T过表达转化 Kasalath

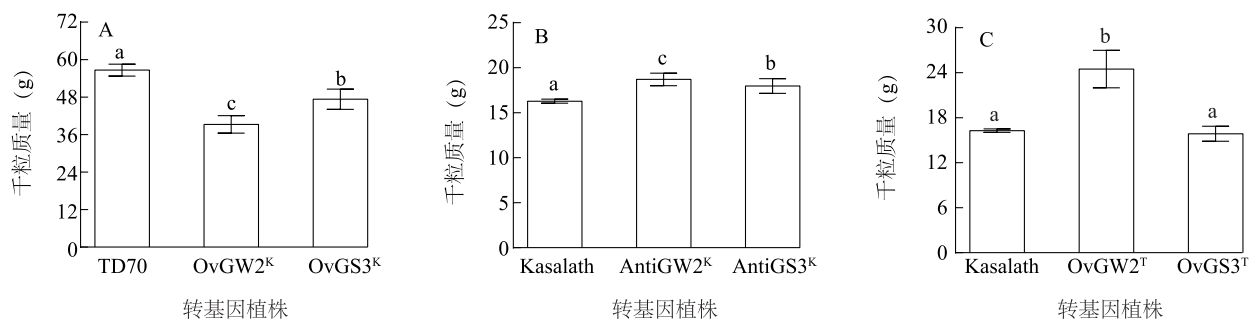
材料中, OvGW2^T的千粒质量增加 59.03%, 而 OvGS3^T的千粒质量没有变化(图10)。上述结果表明无论何种转化方式, 同一背景下 GW2 比 GS3 具有更强的籽粒质量调控作用。



Kasalath、OvGS3^T 见图 3 注。 ** 表示转基因植株与对照相比差异达到 0.01 显著水平。

图 9 OvGS3^T 转基因水稻粒型表型变化

Fig.9 Phenotypic differentiation of grain shapes in transgenic rice OvGS3^T



TD70、Kasalath、OvGW2^K、OvGS3^K、AntiGW2^K、AntiGS3^K、OvGW2^T、OvGS3^T 见图 3 注。不同字母表示在相同背景下不同材料间在 0.05 水平上差异显著。

图 10 同种类型转基因材料中 *GW2* 和 *GS3* 遗传效应比较

Fig.10 Comparison of genetic effects of *GW2* and *GS3* between the same type transgenic plants

3 讨论

目前已经克隆的粒型基因大多是在不同遗传背景下得到的,无法比较不同粒型基因间的遗传效应。本研究室前期在对 TD70/Kasalath 构建的 RIL 群体进行等位基因型检测及遗传效应分析后,初步判断 *GW2* 和 *GS3* 在分子辅助育种中具有一定的价值^[20-22],但是由于重组自交系群体的遗传背景复杂,为了准确地对 2 个粒型基因的效应进行比较,因此设计了不同类型的基因转化试验。根据对 TD70

和 Kasalath 中粒型基因测序结果,大粒品种 TD70 的 *GS3*^T 和 *GW2*^T 为突变型,而小粒品种 Kasalath 中为野生型。在野生型 *GS3*^K 和 *GW2*^K 导入 TD70 的转基因材料中,产生了籽粒大小和千粒质量降低的表型,同样地, *GS3*^K 和 *GW2*^K 转化 Kasalath 的反义材料均表现为籽粒质量增大的表型,这与 *GS3*^K 和 *GW2*^K 基因负向调控粒型的功能是一致的。经籽粒质量表型比较,发现这 2 种类型的转基因试验均证实 *GW2* 比 *GS3* 对籽粒质量的贡献更大,但是,不同遗传背景下效应大小有所不同,在 TD70 背景下的 OvGW2^K 千粒

质量减小 31.55%,而在 Kasalath 背景下的 AntiGW2^K千粒质量增加 14.89%,说明载体类型和遗传背景对于基因潜在效应的发挥起重要作用。

此外我们发现,当把 TD70 中突变型 GW2^T导入 Kasalath 中时,籽粒大小和千粒质量均增加,说明突变型 GW2^T蛋白极有可能仍具有一定的蛋白质结合功能,与野生型 GW2^K存在竞争关系,从而干扰了 GW2^K的功能,使其对粒型和千粒质量负向调控作用降低,导致籽粒增大;当然也有可能与基因的插入位点有关系,例如当外源基因恰好插入到 GW2^K基因功能区域或插入到调控 GW2^K基因表达的上游基因功能区域时,会通过抑制自身基因表达的方式来调控籽粒增大。戴争妍等曾发现水稻粒型基因 *SL* 在调控水稻粒型时影响了 GW2 的表达^[23]。因而,我们后续将设计更深入的分子生物学试验对 GW2^T的生物学功能进行解析。

本研究在极端粒型材料中利用转基因方法比较了 GS3 和 GW2 的遗传效应,在 2 种材料背景下 GW2 对籽粒质量的效应均大于 GS3。该结论与我们在 TD70/Kasalath 来源的 RILs 中得出的结论是一致的^[24-26],但是本研究获得更准确的遗传效应值。粒型基因或基因型调控籽粒质量的分子机制可能需要更多的分子生物学试验证实,但是其遗传效应的明确可为通过分子设计育种获得最佳籽粒质量效果的粒型基因选择提供可靠的依据。

参考文献:

- [1] 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]. *Nature Genetics*, 2007, 39(5):623-630.
- [2] FAN C, XING Y, MAO H, 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]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(6):1164-1171.
- [3] 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]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(45):19579-19584.
- [4] 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]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(52):21534-21539.
- [5] 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]. *Nature Genetics*, 2011, 43(12):1266-1269.
- [6] 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 Research*, 2008, 18(12):1199-1209.
- [7] SHOMURA A, IZAWA T, EBANA K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(8):1023-1028.
- [8] 裔传灯,李 玮,王德荣,等. 水稻 GW5 基因的 1212-bp Indel 变异对粒形的影响[J]. *江苏农业学报*, 2016, 32(6):1201-1205.
- [9] ISHIMARU K, HIROTSU N, MADOKA Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain, weight and increases yield[J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(6):707-711.
- [10] WANG S, WU K, YUAN Q, et al. Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(8):950-954.
- [11] 谢婷婷,张令鑫,郭伟伟,等. 水稻粒型与粒质量的 QTL 分析[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(6):99-103.
- [12] 高志强,占小登,梁永书,等. 水稻粒形性状的遗传及相关基因定位与克隆研究进展[J]. *遗传*, 2011, 33(4):314-321.
- [13] 曾博虹,孙晓棠,李玲锋,等. 水稻粒重遗传研究进展[J]. *南方农业学报*, 2016, 47(12):2033-2040.
- [14] 徐正进,陈温福,马殿荣,等. 稻谷粒形与稻米主要品质性状的关系[J]. *作物学报*, 2004, 30(9):894-900.
- [15] 刘胜男,张 华,柳 絮,等. 水稻株高和产量相关性状的 QTL 定位[J]. *山东农业科学*, 2015, 47(4):8-12.
- [16] 马孟莉,江 玲,刘艳红,等. 利用籼粳交 BIL 群体定位水稻谷粒长宽比 QTL[J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(2):236-240.
- [17] 钱 前. 水稻基因设计育种[M]. 北京:科学出版社, 2007.
- [18] 陶 增. 一对等位 WRKY 类转录因子基因在水稻抗病反应中的功能分析[D]. 武汉:华中农业大学, 2009.
- [19] 张亚东. 一种特大粒型水稻粒重遗传的初步研究[C]//中国生物化学与分子生物学会农业分会植物分子育种专业委员会. 第五次全国植物分子育种代表大会暨学术交流会议论文集. 中国生物化学与分子生物学会农业分会植物分子育种专业委员会, 2008.
- [20] 丁 丹,张亚东,郑 佳,等. 水稻粒长基因 GS3 和 *qGL3* 功能标记的设计及应用[J]. *江苏农业学报*, 2014, 30(6):1191-1197.
- [21] 丁 丹. 水稻 5 个粒型相关基因的分子标记开发与效应分析[D]. 南京:南京农业大学, 2014.
- [22] 王景雪,孙 毅. 农杆菌介导的植物基因转化研究进展[J]. *生物技术通报*, 1999(1):7-13.
- [23] 戴争妍,高晓彦,王 江,等. 水稻 *SL* 基因调控水稻的粒形[J]. *植物生理学报*, 2014(8):1159-1166.
- [24] 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.
- [25] ZHANG Y D, ZHENG J, LIANG Z K, et al. Verification and evaluation of grain QTLs using RILs from TD70 x Kasalath in rice[J]. *Genetics & Molecular Research Gmr*, 2015, 14(4):14882.
- [26] ZHANG Y D, ZHAO Q Y, ZHAO C F, et al. Distribution of seven grain genes and evaluation of their genetic effects on grain traits[J]. *Pak J Bot*, 2016, 48(4):1073.

(责任编辑:张震林)