

# 黑龙江省4个主栽水稻品种GS3基因克隆及表达模式分析

张 肇<sup>1</sup>, 杨学文<sup>2</sup>, 赵北平<sup>1</sup>, 郑福余<sup>1</sup>, 孙中义<sup>1</sup>, 孟庆英<sup>3</sup>, 吴立成<sup>1</sup>, 肖明纲<sup>1\*</sup>

(1. 黑龙江省农业科学院生物技术研究所/黑龙江省作物与家畜分子育种重点实验室, 哈尔滨 150028; 2. 佳木斯大学生物与农业学院, 黑龙江 佳木斯 154007; 3. 黑龙江省农业科学院佳木斯分院, 黑龙江 佳木斯 154007)

**摘要:** GS3是克隆的第一个负调控水稻粒长和粒重的基因。本研究在黑龙江省4个主栽水稻品种龙粳31、绥粳18、龙稻18和龙稻21中克隆GS3基因编码区并进行序列分析,发现4个品种的GS3基因都存在可变剪切,共检测到5种剪切类型。根据编码蛋白序列预测,有3种剪切类型是有功能类型。实时定量PCR检测结果表明,4个品种GS3基因均以有功能的剪切类型为主,在穗发育过程中表达呈现逐渐降低的趋势,长粒品种幼穗中表达量低于圆粒品种。本试验结果表明,这4个品种中GS3基因在穗发育过程中对粒长起负调控作用,可作为遗传操作靶位点进行粒形改良。

**关键词:** 水稻; 粒长; GS3; 可变剪切; 基因表达

中图分类号: S511; Q781

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2023)05-0061-05

## Cloning and Expression Analysis of GS3 in Four Main Rice Varieties from Heilongjiang Province

ZHANG Bo<sup>1</sup>, YANG Xuewen<sup>2</sup>, ZHAO Beiping<sup>1</sup>, ZHENG Fuyi<sup>1</sup>, SUN Zhongyi<sup>1</sup>, MENG Qingying<sup>3</sup>, WU Licheng<sup>1</sup>, XIAO Minggang<sup>1\*</sup>

(1. Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop and Livestock Molecular Breeding of Heilongjiang Province, Harbin 150028; 2. College of Biology and Agriculture, Jiamusi University, Jiamusi 154007; 3. Jiamusi Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154007, China)

**Abstract:** GS3 is the first cloned gene that negatively regulates grain length and grain weight in rice. In this study, the coding region of GS3 in four main rice varieties (Longjing 31, Suijing 18, Longdao 18 and Longdao 21) from Heilongjiang Province was cloned and sequenced. Alternative splicing of GS3 was detected in each of the four varieties and a total of five splicing patterns were identified, three of which were recognized as functional according to the amino acid sequence analysis on their coding protein. As was shown in real-time quantitative PCR results, functional splicing types were the most abundant splicing patterns dominant in the four varieties and their expression decreased gradually during the panicle development. The expression varied significantly among the four varieties. GS3 expression level in long-seed varieties was lower than that in short-seed varieties. It was concluded that GS3 gene played vital roles in negative regulating seed length during panicle development in the four varieties, which could be used as the target gene for genetic operation to improve grain shape.

**Key words:** Rice; Grain length; GS3; Alternative splicing; Gene expression

水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物,全

世界有超过半数的人口以稻米为主食。随着人们生活水平的不断提高,水稻的生产目标转向以优质为主兼顾高产<sup>[1]</sup>。粒形是决定水稻产量、外观品质和加工品质的重要性状,包括粒长、粒宽、粒厚及长宽比等,粒长是最能反映粒形的指标<sup>[2]</sup>。一般来说,细长粒稻米灌浆期淀粉积累更均匀,透明度较高、垩白率较低,其外观品质也较好<sup>[3]</sup>。

水稻粒长是一个复杂的数量性状,目前已成功克隆了多个调控粒长的基因,其编码蛋白和功

收稿日期: 2020-11-24

基金项目: 黑龙江省农业科学院资助项目(2018YYYY023、2020YYYY060); 国家重点研发计划项目(2018YFD0200204-01)

作者简介: 张 肇(1983-),男,助理研究员,博士,从事水稻分子育种研究。

通讯作者: 肖明纲,男,博士,副研究员, E-mail: xiaoyang8076@163.com

能多种多样。*GS3* (Grain Size on Chromosome 3) 是第一个被克隆的负调控粒形和粒重的主效基因<sup>[4]</sup>, 圆粒品种日本晴 (Nipponbare) 的 *GS3* 基因由 5 个外显子构成, 编码区全长 699 bp, 编码一个 232 个氨基酸组成的有功能跨膜蛋白 (野生型), 按照功能不同可分为 4 个结构域: 器官大小调控区 (organ size regulation, OSR)<sup>[5]</sup>、肿瘤坏死因子受体 (tumor necrosis factor receptor, TNFR)/神经生长因子受体 (nerve growth factor receptor, NGFR)、富含半胱氨酸结构域和血管性血友病因子 C 型 (von Willebrand factor type C, VWFC) 同源结构域<sup>[4-5]</sup>。野生型 *GS3* 蛋白对水稻粒长和粒重起负调控作用, 其 OSR 结构域对其功能是必需的, OSR 结构域缺失, 水稻籽粒变长; 而 TNFR 和 VWFC 对 OSR 结构域的功能分别有大约 10.5% 和 4.8% 的抑制效应, 而且这种效应可以叠加<sup>[5]</sup>。在一些长粒品种中, 该基因第二个外显子末尾有一个碱基突变, 造成编码蛋白提前终止, 使 *GS3* 基因丧失功能, 粒长增长<sup>[5]</sup>。*GS3* 基因对粒形的有效调节功能, 在籼稻品种选育中得到了较多的应用<sup>[6-9]</sup>, 在北方粳稻中利用较少, 有较大的应用潜力。

本文以近年来黑龙江省各积温带广泛种植的粒形不同的 4 个粳稻品种龙粳 31、绥粳 18、龙稻 18、龙稻 21 为试验材料, 克隆 *GS3* 基因编码区并分析序列特征; 采用实时荧光定量 PCR 研究其在穗发育进程中及孕穗期不同部位的表达模式, 了解这 4 个品种中 *GS3* 对粒长的调控作用, 为改良黑龙江省粳稻品种粒长提供理论依据。

## 1 材料与与方法

### 1.1 材料与试剂

水稻品种龙粳 31、绥粳 18、龙稻 18、龙稻 21 播种于黑龙江省农业科学院哈尔滨市道外民主园, 在孕穗-抽穗期取样, 用液氮速冻样品后带回实验室立即提取 RNA; 在收获后使用外观品质分析仪对稻谷进行粒形测量。

RNA 提取试剂盒、快速去基因组 cDNA 第一链合成试剂盒、UltraSYBR Mixture 荧光定量 PCR 试剂盒购自北京康为世纪生物科技有限公司, Golden Star T6 DNA 高保真酶 PCR 预混液、胶回收试剂盒、pClone007 Blunt Vector 连接试剂盒购自北京擎科新业生物技术有限公司。引物合成和测序由北京擎科新业生物技术有限公司完成。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 RNA 提取及反转录

将采集的组织在液氮中研磨成粉末。使用

RNA 提取试剂盒提取总 RNA, 提取纯化后的 RNA 在紫外分光光度计  $A_{260}/A_{280}$  吸光度下测量其质量及浓度, 用琼脂糖凝胶电泳检测其完整性。使用快速去基因组 cDNA 第一链合成试剂盒去除基因组 DNA 进行反转录。

#### 1.2.2 *GS3* 基因克隆及测序

从水稻基因组数据库网站 (<http://www.rice-data.cn/gene/>) 上查找日本晴 (Nipponbare) *GS3* 基因 (序列号 Os03g0407400)。根据此序列, 在两端 UTR 区域设计一对引物 (表 1), 以不同水稻品种幼穗 cDNA 为模板, 用 Golden Star T6 DNA 高保真酶预混液进行 PCR 扩增, 扩增条件为: 98 °C 预变性 2 min, 98 °C 变性 10 s, 56 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 20 s, 35 个循环, 72 °C 延伸 5 min。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶进行电泳检测, 后用紫外凝胶成像分析仪观察结果。PCR 产物经琼脂糖凝胶 DNA 回收试剂盒纯化后, 连接到 pClone007 Blunt Vector 载体上, 转化大肠杆菌 DH5 $\alpha$  感受态细胞, 进行复苏、涂平板和菌落培养, 标记并挑取分散且光滑的单菌落, 以 M13F、M13R 通用引物进行菌落 PCR, 筛选阳性克隆送测序。

表 1 试验引物

引物名称	序列(5'-3')	用途
GS3F1	CTTCGATCATCTCCATTATCGG	扩增 <i>GS3</i> 编码区
GS3R1	GGCAGCAAAGCCAAATTACAGAT	
QGS3F1	GCAAGTCCGTGCTGCCTCAG	<i>GS3</i> 实时定量 PCR 上游引物
QGS3F2	TTCATAACCGATGTATGGATTTTCAG	<i>GS3</i> 实时定量 PCR 上游引物
QGS3F3	TTGAAGAAGTTTCGCTGTTTGTG	<i>GS3</i> 实时定量 PCR 上游引物
QGS3R	AGGAGGAGGAGCAGCACTTG	<i>GS3</i> 实时定量 PCR 下游引物
ACT324F	CTTCCTCATGCCATCCTGCG	内参基因 <i>Actin</i>
ACT324R	GCAAGCTTCTCCTTGATGTCC	实时定量 PCR
M13F	TGTAAAACGACGGCCAGT	克隆鉴定
M13R	CAGGAAACAGCTATGACC	

#### 1.2.3 *GS3* 基因表达分析

在水稻孕穗期, 每个品种选取生长良好一致的植株 3 株, 对幼穗 (穗长 1~2 cm)、中穗 (穗长 5~6 cm)、大穗 (穗长 10~13 cm)、幼茎、剑叶叶鞘等器官进行取样, 提取总 RNA 并进行反转录。根据测序结果设计实时定量 PCR 引物 (表 1), 采用 SYBR Green 荧光染料法, 检测 *GS3* 基因在孕穗期不同发育阶段的穗及不同营养器官中的相对表达

量,以水稻 *Actin* 基因为内参基因<sup>[10]</sup>(表1),反应体系为:2×SYBRTM Green Master Mix 7.5 μL,上、下游引物各 0.25 μL,模板 cDNA(反转录产物稀释 50 倍)7 μL;反应条件为:95 °C 预变性 2 min;95 °C 变性 10 s,57 °C 退火 15 s,72 °C 延伸 1 min,40 个循环。3 次重复。采用 2<sup>-ΔΔCt</sup> 方法<sup>[11]</sup>计算相对表达量,利用 SPSS19 软件进行方差分析( $P < 0.05$ )。

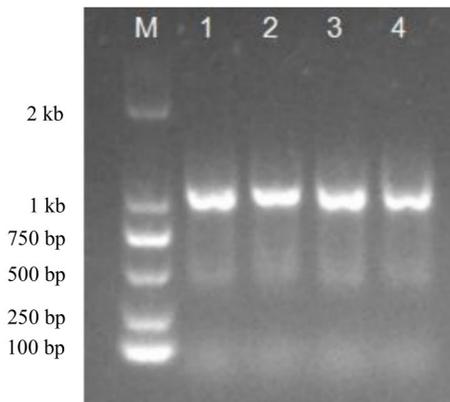
## 2 结果与分析

### 2.1 4 个水稻品种 GS3 基因克隆与序列分析

4 个水稻品种粒形有圆粒和长粒,长宽比各不相同(表 2)。以 4 个水稻品种幼穗 cDNA 为模板,用 GS3F 和 GS3R 引物进行 PCR 扩增,均获得了大约 1 kb 的片段(图 1)。将 PCR 产物纯化后直接

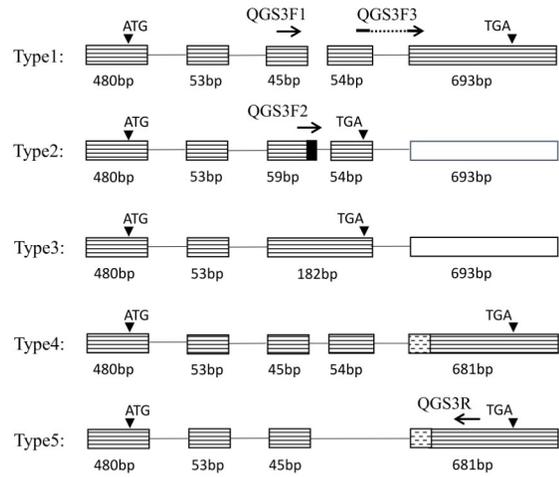
表 2 4 个水稻品种谷粒外观性状

品种	长(mm)	宽(mm)	长宽比	粒形
龙粳 31	6.38	3.25	1.96	圆粒
绥粳 18	7.36	3.00	2.45	长粒
龙稻 18	7.83	3.09	2.53	长粒
龙稻 21	7.95	2.71	2.93	长粒



M:DL2 000 Marker; 1.龙粳 31; 2.绥粳 18; 3.龙稻 18; 4.龙稻 21  
图 1 4 个水稻品种 GS3 基因编码区 PCR 扩增条带

测序,结果发现,GS3F 引物测序结果均从 215~220 bp 处开始出现杂峰,推断这 4 个品种的 GS3 基因可能都存在可变剪切。因此将 PCR 产物连接到 pBlunt007 克隆载体并转化大肠杆菌 DH5α,每个样品挑选 10 个阳性克隆进行测序。初步测序结果表明,4 个品种的 GS3 基因均存在可变剪切,共有 5 种转录本类型(图 2)。类型 1(Type1)编码区全长 699 bp,与日本晴的剪切模式相同,为有功能的野生型。类型 2(Type2)第 3 外显子结尾处多了 14 bp,导致在第 271~273 碱基处产生终止密码 TGA,预测编码一个含有 90 个氨基酸的蛋



注:横线方框表示外显子,直线表示内含子;Type1 为野生型类型,Type2 第三外显子末尾黑色方框表示与 Type1 相比多出 14 bp 的编码核苷酸。Type2 和 Type3 的空心方框表示外显子位于终止密码子之后,不能翻译成氨基酸。Type4 和 Type5 的虚线方框表示与 Type1 相比,该外显子起始处少了 12 bp。箭头所示实时定量 PCR 引物位置,引物 QGS3F1 和 QGS3R 可检测所有剪切类型,QGS3F2 和 QGS3R 可检测 Type2 和 type3,QGS3F3 和 QGS3R 可检测 Type1、Type2 和 Type3。

图 2 GS3 基因可变剪切示意图

白,其 1~70 号氨基酸与日本晴相同,71~90 号氨基酸为移码后产生的。类型 3(Type3)为第 4 内含子(83 bp)未剪切掉,导致移码突变,在其第 340~342 碱基处产生终止密码 TGA,预测编码一个含有 113 个氨基酸的蛋白,其 1~71 号氨基酸与野生型相同,72~113 号氨基酸为移码后产生的。类型 4(Type4)第 5 外显子起始处少了 12 bp,预测编码一个含有 228 个氨基酸的蛋白。与野生型 GS3 相比,该蛋白缺少 91~94 位的 4 个氨基酸残基。类型 5(Type5)为第 4 外显子(54 bp)被当作内含子剪切掉,同时第 5 外显子起始处少了 12 bp。这种剪切方式编码区 633 bp,预测编码一个含有 210 个氨基酸的蛋白,与野生型 GS3 蛋白相比,该蛋白缺少 75~96 位的 22 个氨基酸残基。

Type2 和 Type3 蛋白仅含有 OSR 区而无 TNFR 和 VWFC 区,与 Type1 相比跨膜区氨基酸序列存在明显差异;Type4 和 Type5 蛋白缺少部分氨基酸,但没有产生移码突变,具有完整的 4 个结构域和跨膜区,推测他们可能具有野生型 GS3 蛋白的功能(图 3)。

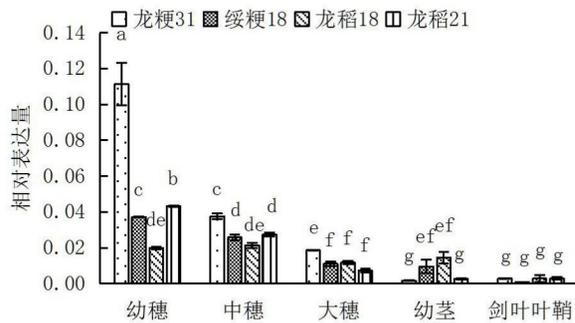
### 2.2 4 个水稻品种 GS3 基因的表达模式分析

为了解 GS3 基因在 4 个品种中的表达情况,首先设计实时定量 PCR 上游引物 QGS3F1 与下游引物 QGS3R 检测所有剪切类型,确定 GS3 基因在孕穗期穗发育不同阶段及部分营养器官中的表达

OSR区		
Type1	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFITISSEKRSHD	80
Type2	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFITMYGFS	76
Type3	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFITMYGFS	76
Type4	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFITISSEKRSHD	80
Type5	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFITISSEKRSHD	72
Consensus	MAMAAAPRPKSPAPPDPCGRHRLQLAVDALHREIGFLEGEINSIEGTHAASRCCREVDEFIGRTDPDFIT	
跨膜区		
TNFR/NGFR区		
Type1	HSHHFLKFRCLCRASACCLSYLSWICCCSSAAGGCSSSSSSFNLKRPSCCCNCNCSSSSSSCGAALTKSPRCRR	160
Type2	-----V-----	79
Type3	-GREFVFNFAFL-----LFFFLILCLQAV-----	102
Type4	HSHHFLKFR-----ASACCLSYLSWICCCSSAAGGCSSSSSSFNLKRPSCCCNCNCSSSSSSCGAALTKSPRCRR	156
Type5	-----ASACCLSYLSWICCCSSAAGGCSSSSSSFNLKRPSCCCNCNCSSSSSSCGAALTKSPRCRR	138
Consensus	-----ASACCL-----AGGCSSSSSSFNLKRPSCCCNCNCSSSSSSCGAALTKSPRCRR	
VWFC区		
Type1	RSCCCRRCCCGVGRACASCSCSPACCAPPACGSCRCCTCPCPCPGGCSACACRCCCGVPRCCPPCL	232
Type2	RSEVMILTTTS	90
Type3	RSEVMILTTTS	113
Type4	RSCCCRRCCCGVGRACASCSCSPACCAPPACGSCRCCTCPCPCPGGCSACACRCCCGVPRCCPPCL	228
Type5	RSCCCRRCCCGVGRACASCSCSPACCAPPACGSCRCCTCPCPCPGGCSACACRCCCGVPRCCPPCL	210
Consensus	RS-----GVGRACASCSCSPACCAPPACGSCRCCTCPCPCPGGCSACACRCCCGVPRCCPPCL	

图3 GS3基因5种剪切类型的预测氨基酸序列比较

模式。由图4可知,GS3在幼穗发育早期的表达水平相对较高,中长粒、长粒品种绥粳18、龙稻18、龙稻21中表达量远低于圆粒品种龙粳31;随着穗及颖壳的发育,GS3表达量呈现明显降低的趋势,圆粒品种龙粳31降幅最大,从幼穗到大穗降低了83.2%;中长粒品种龙稻18降幅最小,从幼穗到大穗降低了40.5%。在分蘖基部茎中,不同品种差异较大:绥粳18和龙稻18中表达量相对较高,而龙粳31和龙稻21中表达量很低。在叶鞘中,GS3表达量极低。



注:小写字母不同表示差异显著(P<0.05),下同

图4 4个品种GS3基因5种剪切类型在穗不同发育阶段及不同部位的总表达量

与野生型相比,Type2和Type3编码的氨基酸存在巨大差异,推测其有可能会扰乱野生型GS3基因发挥调控粒形的作用,为此设计了上游引物QGS3F2与下游引物QGS3R组合检测Type2和Type3在孕穗期穗发育不同阶段及部分营养器官中的表达量,并计算它们所占GS3基因总体表达水平的比例。由图5可知,Type2和Type3在4个品种的穗部呈现极低水平表达,在分蘖基部茎和剑叶叶鞘中检测不到表达。Type2和Type3随着

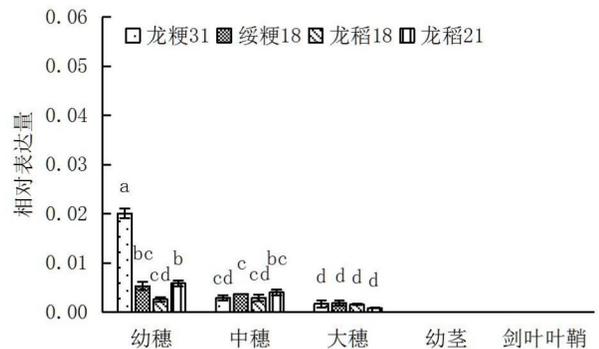


图5 4个品种GS3基因Type2和Type3两种剪切类型在穗发育不同阶段及不同部位中表达量

穗发育也呈现明显的降低趋势。Type2和Type3在穗部表达所占百分率最高不超过5种剪切类型总表达量的20%(表3),可见GS3主要表达有功能的剪切类型。接下来设计上游引物QGS3F3,与下游引物QGS3R组合检测Type1、Type2和Type3这3种类型的表达量(图6),从而明确Type1的表达情况。结合图4、图5实验结果可知,Type1的表达量远远高于Type2和Type3的总和,是最主要的剪切类型。

表3 4个品种GS3基因Type2和Type3两种剪切类型表达量占总表达量的百分率 %

	龙粳31	绥粳18	龙稻18	龙稻21
幼穗	18.01	14.19	12.95	13.55
中穗	7.70	14.35	13.67	14.66
大穗	9.10	16.60	13.11	11.52
幼茎	0	0	0	0
叶鞘	0	0	0	0

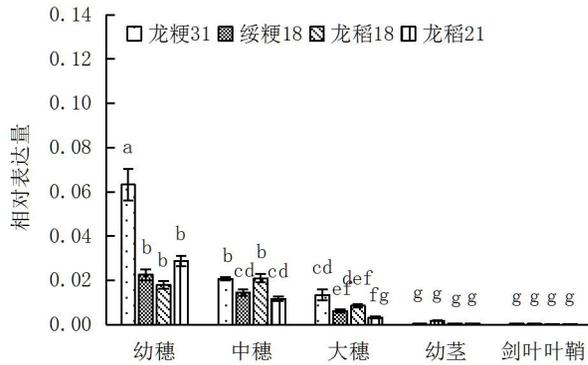


图6 4个品种GS3基因Type1、Type2和Type3三种剪切类型在穗不同发育阶段及不同部位的表达量

### 3 讨论与结论

水稻粒形是决定产量和品质的重要性状,黑龙江省水稻粒形种类丰富,稻米品质优良。本研究选择4个黑龙江省近年来推广面积较大的不同粒形粳稻品种,通过基因克隆和实时荧光定量PCR,了解GS3等位基因类型和表达模式,为主栽品种品质改良提供依据。通过克隆测序,检测到GS3基因在4个品种均存在不同类型的可变剪切,共检测到5种可变剪切方式,这些剪切方式都在已报道的17种类型之内<sup>[5]</sup>。GS3基因可变剪切普遍存在,可能是水稻在自然胁迫条件下,通过更多的剪切变异微调基因表达的组分和效率<sup>[12]</sup>。通过编码蛋白序列和结构域比对,将5种剪切类型分为无功能的Type2和Type3,有功能的Type1、Type4、Type5。结合不同引物的实时荧光定量PCR技术,确认4个水稻品种中以野生型Type1为主,连带Type4、Type5所表达的蛋白对粒形起负调控作用。GS3在长粒品种绥粳18、龙稻18和龙稻21幼穗中表达量明显低于圆粒品种龙粳31,说明该基因在穗部发育早期起着重要作用,可以有效负调控粳稻粒长。

水稻粒长受多基因共同调控,截至目前已发现调控粒长的基因12个<sup>[13]</sup>,其遗传往往具有加性效应<sup>[8]</sup>,但不同基因对粒长的效应不同,不同品种中调控粒长的主效基因也不尽相同。Yu等<sup>[14]</sup>利用3585228个有效SNP对504个栽培水稻材料进行关联分析发现,GS3和一个新鉴定的*OsLG3*是调控水稻粒长主效基因,在提高粳稻育种粒长方面具有很大的潜在价值,但在北方粳稻品种选育中

这两个基因功能尚未得到广泛利用。*OsLG3*正调控粒长,而GS3负调控粒长,利用基因编辑技术使得控制粒形基因功能丧失改良北方粳稻粒长更便捷,具有更大的利用前景<sup>[14]</sup>。本文确定GS3在4个粳稻品种基因编码区序列及表达模式,为下一步通过基因编辑手段敲除GS3进行粳稻粒形改良提供依据。

### 参考文献:

- [1] 吕艳东,徐令旗,李猛,等.黑龙江省水稻株型演变及与品质相关性分析[J].东北农业科学,2020,45(2):1-5,15.
- [2] 伍豪,高利军,黄娟,等.水稻粒长粒重主效基因GS3的功能标记开发与利用[J].西南农业学报,2019,32(6):1211-1215.
- [3] Zhao D S, Li Q F, Zhang C Q, et al. *GS9* acts as a transcriptional activator to regulate rice grain shape and appearance quality[J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 1-14.
- [4] 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]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [5] 茆海亮.水稻粒型基因GS3的功能研究[D].武汉:华中农业大学,2010.
- [6] Fan C C, Yu S B, Wang C R, et al. A causal C→A mutation in the second exon of *GS3* highly associated with rice grain length and validated as a functional marker[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(3): 465-472.
- [7] Zeng D L, Tian Z X, Rao Y C, et al. Rational design of high-yield and superior-quality rice[J]. Nature Plants, 2017, 3(4): 1-5.
- [8] 黄海祥,钱前.水稻粒形遗传与长粒型优质粳稻育种进展[J].中国水稻科学,2017,31(6):665-672.
- [9] 杨梯丰,曾瑞珍,朱海涛,等.水稻粒长基因GS3在聚合育种中的效应[J].分子植物育种,2010,8(1):59-66.
- [10] 张家亮.幼穗分化期干旱胁迫对水稻谷粒大小和GS3基因表达的影响[D].武汉:华中农业大学,2009.
- [11] Kenneth J L, Thomas D S. Analysis of relative gene expression data using Real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  method[J]. Methods, 2001, 25: 402-408.
- [12] Chaudhary S, Jabre I, Reddy ASN, et al. Perspective on alternative splicing and proteome complexity in plants[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(6): 496-506.
- [13] 郑跃滨,杨琬祺,赵海燕,等.水稻粒长基因的研究进展[J].安徽农业科学,2020,48(15):4-8.
- [14] Yu J, Xiong H, Zhu X, et al. *OsLG3* contributing to rice grain length and yield was mined by Ho-LAMap[J]. BMC Biology, 2017, 15(1): 1-18.

(责任编辑:范杰英)