

串联重复序列在高粱基因组中的特征及分布

赵志新¹,李春鑫²,李雨娇¹

(1. 商洛学院 生物医药与食品工程学院,陕西 商洛 726000;
2. 河南省农业科学院 小麦研究所 分子育种研究室,河南 郑州 450002)

摘要:以高粱全基因组及基因中不同结构区域为研究对象,从 Phytozome 数据库中下载高粱基因组数据及基因注解数据,利用重复序列分析工具(Phobos v3.3.12),检测串联重复序列在不同区域的密度变化、模体类型及其在基因内与基因间的位置分布情况。结果表明,在高粱基因组中 5'UTR、UI200、UI500 中重复序列密度较高,分别为 25 655 bp/Mb、16 761 bp/Mb、10 718 bp/Mb,其余区域密度差别不大,约为 6 000 bp/Mb。在基因内及基因间区域中,重复序列模体主要为二碱基和三碱基重复,占到总密度的 30% 以上;特别在基因编码区(CDS),重复序列模体主要为 3 的倍数(如三碱基、六碱基等)。并且串联重复序列在基因组中并非随机分布,在基因间隔区,串联重复序列的分布明显靠近基因,这样的分布特征可能与其基因转录调控有关;在内含子(Intron)区域,更多的重复序列分布偏向于内含子两端,这可能与内含子剪切有关。

关键词:高粱;基因组;串联重复序列;密度;分布

中图分类号:S514 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-3268(2018)07-0033-10

The Characteristics and Distribution of Tandem Repeats in *Sorghum bicolor* Genome

ZHAO Zhixin^{1*}, LI Chunxin², LI Yujiao¹

(1. College of Biopharmaceutical and Food Engineering, Shangluo University, Shangluo 726000, China;
2. Molecular Breeding Laboratory, Wheat Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: The study was aimed to explore the characteristics and distribution of tandem repeats (TRs) in genome, genic and intergenic regions in *Sorghum bicolor*. Genome and gene annotation data of *S. bicolor* were downloaded from Phytozome (<http://www.phytozome.net/>), and then tandem repeat search tool (Phobos version 3.3.12) was utilized to detect the variation of TR density, motifs and their distribution (1—50 bp). The results showed that 5'UTR, UI200 and UI500 regions had high densities (25 655 bp/Mb, 16 761 bp/Mb and 10 718 bp/Mb, respectively), and the densities were similar in other regions (about 6 000 bp/Mb). TR motifs were mainly a multiple of 3 in CDS regions (e.g., 3-bp and 6-bp motifs). In intragenic and intergenic regions, the densities of 2 bp and 3 bp TRs were high, accounting for more than 30% of the whole densities. Moreover, the location of TRs was not randomly distributed, and in intergenic regions many TRs were detected to be close to the genes, indicating the relationship with gene transcription and regulation. In intron region TRs were mostly detected near the both ends, which may have potential roles in intron splicing.

Key words: *Sorghum bicolor*; Genome; Tandem repeats; Density; Distribution

高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench]为禾本科高粱族高粱属植物,是一种综合利用价值高的粮食、饲

收稿日期:2018-01-11

基金项目:商洛学院科研基金项目(14SKY028)

作者简介:赵志新(1982-),男,河南滑县人,讲师,博士,主要从事药用植物转录组代谢及基因组进化研究。

E-mail:zxzhao@slxy.edu.cn

料等多用途的农作物^[1]。高粱适应能力强,具有较强的抗旱、耐寒、耐盐碱等特性,在干旱和半干旱农业生产中占有极其重要的地位,因此,从基因组角度研究重复序列在高粱中的特征及基因调控机制对高粱分子育种及抗性特征分析具有重要的借鉴意义^[2]。

串联重复序列(Tandem repeat, TRs),主要指1~200 bp的核心重复单位的重复序列,其广泛存在于真核生物和一些原核生物的基因组中,并表现出种属、碱基组成等的特异性^[3]。在同一物种基因组中,串联重复序列在编码区和非编码区都有分布,并且在非编码区大量存在^[4]。随着计算技术的进步及高通量数据分析的出现,重复序列研究已不仅仅局限于微卫星等短重复序列(通常指1~10 bp),中等重复序列(>10 bp)也已经被广泛研究,并且结果显示,这些重复序列在植物及绿藻的基因转录及翻译调控中扮演着重要的作用^[5]。

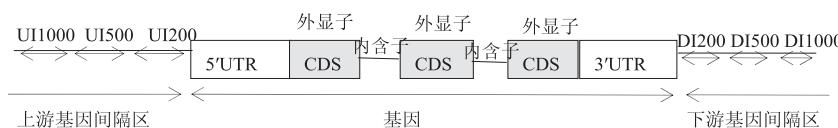


图 1 串联重复序列分析的基因简图

1.2 串联重复序列的检测和分析

为了搜索完美匹配和不完美匹配的串联重复序列,使用全基因组串联重复序列的搜索工具(Phobos version 3.3.12)^[6]。考虑所需处理高粱基因组的计算资源和执行时间,采用1~50 bp作为重复单位的大小,检测重复序列的最小长度被设定为12 bp。对于循环的串联重复序列,按照字母顺序只有一个序列模体被选择为代表^[5],例如AAG、AGA和GAA都是(AAG)_n的重复单元。此外,分别检测串联重复序列以及它的反向互补序列(例如,AAG和CTT),这是因为正链和负链上的基因涉及到正义和反义转录^[7],因此需要强调基因定位(正链或负链)的重要性,类似的策略已经被他人采用^[8]。

串联重复序列的密度被定义为每兆碱基对(Mb)含有的串联重复序列的碱基对数(bp/Mb),表示串联重复序列长度在总检测序列长度中所占的比例。为了研究串联重复序列在不同区域的分布数量,首先将所研究的基因内和基因间区域长度规定为0~99(即百分化),然后切分为0~9、10~19、……、90~99共10个子区域,分别计算串联重复序列在每一个子区域出现的频数,这样所有基因间和基因内区域的串联重复序列数目就具有可比性^[5]。

本研究利用 Phytozome 数据库,下载高粱全基因组及基因组注解数据,然后使用 Phobos 软件分析1~50 bp 重复单元在基因间和基因内的密度和分布特征,以便阐明重复序列在高粱基因组中的特征及可能的生物学功能。

1 材料和方法

1.1 高粱基因组数据的获得

从 Phytozome 数据库 (<http://www.Phytozome.net/>) 下载高粱(*Sorghum bicolor* v2.1)的全基因组及基因注解数据。其全基因组为 738.54 Mb,有效基因组为 697.58 Mb,这里的有效基因组指测序中可测的 A、T、G、C 4 种核苷酸。

依据真核基因结构图(图 1),本研究中每个基因分为基因内区域[包括 5'UTR、CDS(基因编码区)、Intron(内含子)和 3'UTR]和基因间区域(包括上游基因间隔区和下游基因间隔区),主要研究串联重复序列密度及串联重复序列分布^[5]特征。

2 结果与分析

2.1 高粱基因组中 1~50 bp 串联重复序列的密度分析

在整个高粱基因组中(697.58 Mb),5'UTR 中的串联重复序列密度最高,为 25 655 bp/Mb,其次为 UI200(16 761 bp/Mb) 和 UI500(10 718 bp/Mb),3'UTR 中的串联重复序列密度最低,为 5 710 bp/Mb,其余则为 6 000 bp/Mb 左右。5'UTR 和 UI200 中的串联重复序列密度最高,这可能与启动子的保护和 RNA 聚合酶对启动子的识别有关(图 2)。

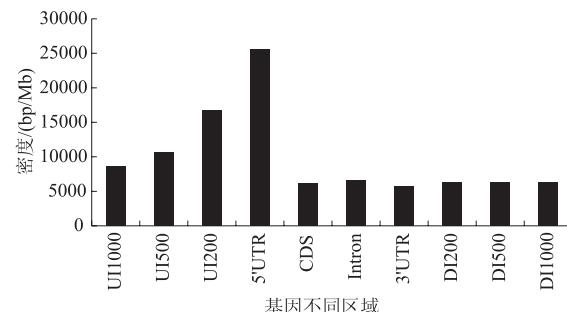


图 2 基因不同区域串联重复序列密度

全基因组中 1~50 bp 串联重复序列密度排在前 7 位的依次是二碱基(1 123 bp/Mb)、三碱基(996

bp/Mb)、六碱基(650 bp/Mb)、二十一碱基(510 bp/Mb)、四碱基(438 bp/Mb)、五碱基(278 bp/Mb)和单碱基(253 bp/Mb),其中除了二十一碱基,其余全是微卫星 DNA(图 3)。二碱基和三碱基为主要的重复单元,其密度分别占总密度的 17.04% 和

15.12%。二碱基重复类别中,密度最大为 AT(746 bp/Mb),CG(9 bp/Mb)密度最小。三碱基重复类别中,重复密度较大的为 ATT(108 bp/Mb)和 AAT(107 bp/Mb),密度较小的为 GAT(21 bp/Mb)和 GGT(20 bp/Mb)。

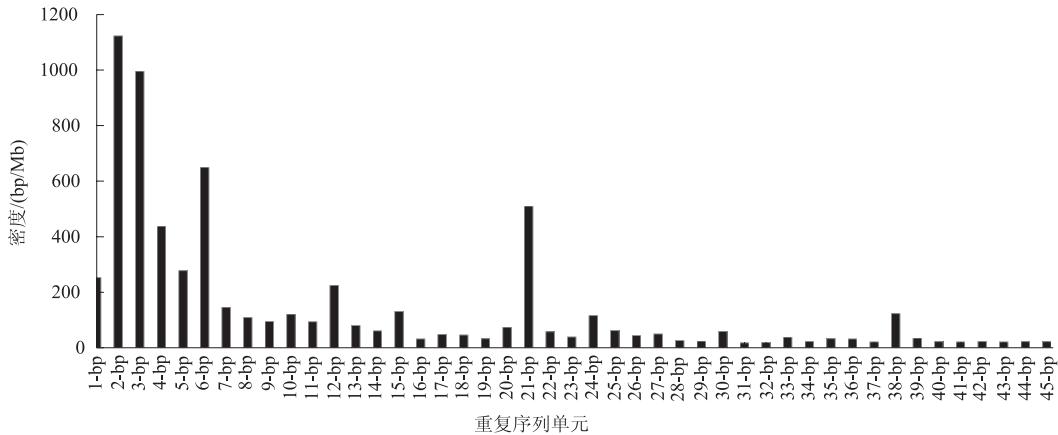


图 3 高粱基因组中 1~50 bp 串联重复序列密度

2.2 基因内不同区域 1~50 bp 串联重复序列的密度分析

真核基因结构主要包括 5'UTR、CDS、Intron 和 3'UTR 等区域,这些区域与 DNA 的转录(如开放阅读框,ORF)、翻译密切相关。

2.2.1 串联重复序列 1~50 bp 的重复单元在 5'UTR 中的密度

如图 4 所示,5'UTR 中重复密度从高到低主要为三碱基(8 949 bp/Mb)、二碱基

(4 064 bp/Mb)、五碱基(3 897 bp/Mb)、六碱基(3 773 bp/Mb)和四碱基(2 821 bp/Mb),它们占总密度的 91.62%。其中三碱基重复密度最大,占总密度的 34.88%,且 CCG(3 127 bp/Mb)为最高的重复模体。在二碱基重复单元中,AG(1 702 bp/Mb)、CT(1 585 bp/Mb)重复模体最高,GT(72 bp/Mb)最小。可见,在 5'UTR 中,重复序列主要为短的 2~6 bp 的微卫星重复,且主要为富含 CG 的重复模体。

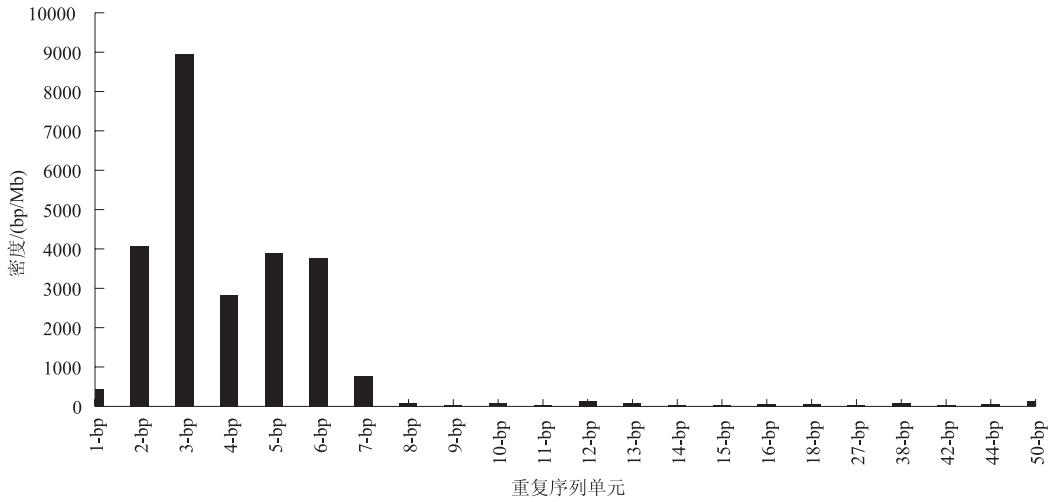


图 4 5'UTR 中不同重复单元的密度

2.2.2 串联重复序列 1~50 bp 的重复单元在 CDS 中的密度

由图 5 知,CDS 中重复序列最高的为三碱基重复(3 334 bp/Mb),占总重复序列的 53.96%,其次为六碱基重复(1 599 bp/Mb),占总的 25.87%,

二者合计高达 79.83%。在三碱基重复模体中,CGG(800 bp/Mb)和 CCG(673 bp/Mb)最高,而 AAT 和 GTT 最低,均为 1 bp/Mb。六碱基重复模体与三碱基重复类似,最高的为富含 CG 的 CGGGCG (113

bp/Mb)。其余的重复单元主要为十二碱基(127 bp/Mb)、九碱基(96 bp/Mb)、十八碱基(92 bp/Mb)

等,它们均为 3 bp 的倍数。由于 CDS 是蛋白质的编码序列,这可能与三联体密码子的翻译有关。

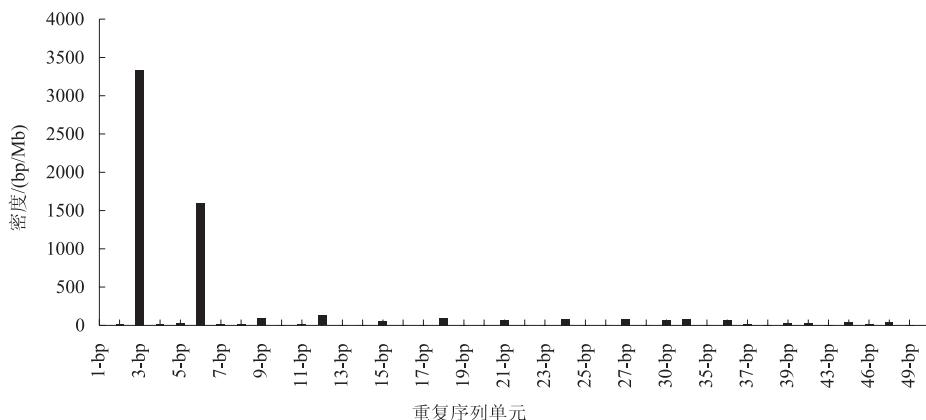


图 5 CDS 中不同重复单元的密度

2.2.3 串联重复序列 1 ~ 50 bp 的重复单元在 Intron 中的密度 高粱基因组 Intron 中,1 ~ 50 bp 的重复单元主要是二碱基(1 613 bp/Mb)、单碱基(759 bp/Mb)、三碱基(654 bp/Mb)、四碱基(603 bp/Mb)、五碱基(440 bp/Mb)和六碱基(433 bp/Mb)等微卫星 DNA(图 6)。其中二碱基占总密度的

24.40%, 单碱基为 11.48%, 二者合计占总密度的 35.88%。在二碱基重复单元中,AT 重复模体密度最高(821 bp/Mb), AG、GT、AC 重复密度相近(200 bp/Mb), CG 重复密度最小(14 bp/Mb)。故可知, Intron 中主要为富含 AT 的微卫星序列重复(1 ~ 6 bp), 其他长碱基的重复单元较少。

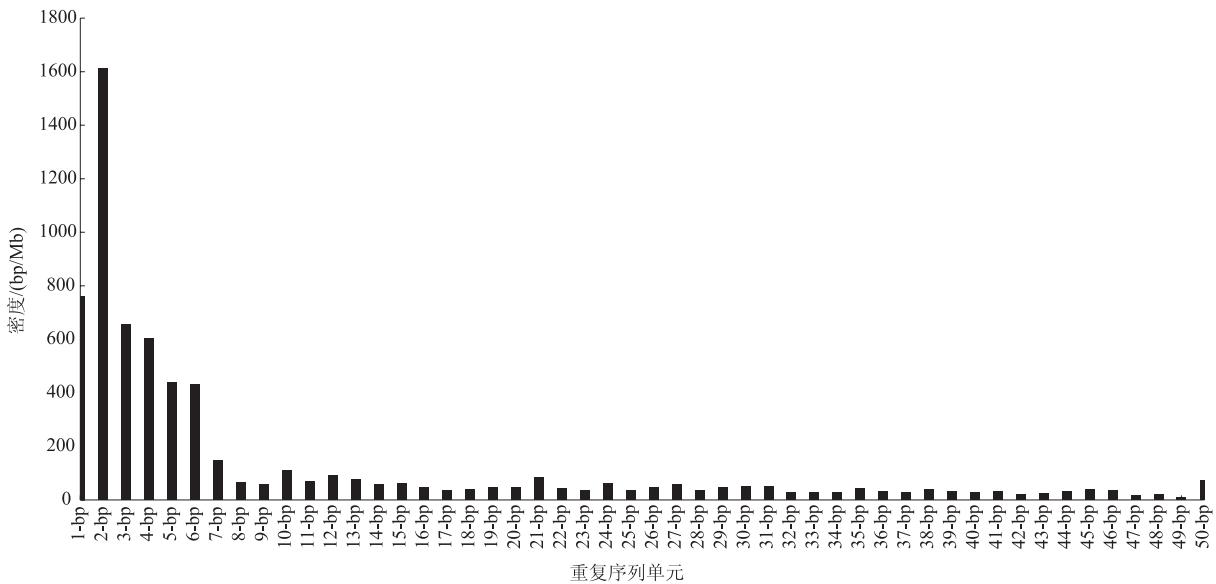


图 6 Intron 中不同重复单元的密度

2.2.4 串联重复序列 1 ~ 50 bp 的重复单元在 3' UTR 中的密度 3'UTR 区为非翻译区, 与基因序列中 5'UTR 相对, 它含有编码一段蛋白质的终止信号和 Poly(A) 信号, 这一区域主要负责基因转录的终止。由图 7 知, 在 3'UTR 中, 重复碱基的主要类别是三碱基(1 148 bp/Mb)、二碱基(1 104 bp/Mb)、四碱基(863 bp/Mb)和五碱基(582 bp/Mb), 合计占总

密度的 64.75%。在三碱基重复单元中, 重复密度最大为 GCT(163 bp/Mb) 和 GTT(141 bp/Mb), 最小为 ATC(11 bp/Mb) 和 ACC(8 bp/Mb); 在二碱基重复单元中, AT(404 bp/Mb) 和 GT(349 bp/Mb) 为优势重复碱基, AG(38 bp/Mb) 和 CG(26 bp/Mb) 为弱势碱基。可见, 3'UTR 类似于 5'UTR, 重复序列主要为富含 GT 的 2 ~ 5 bp 的微卫星重复。

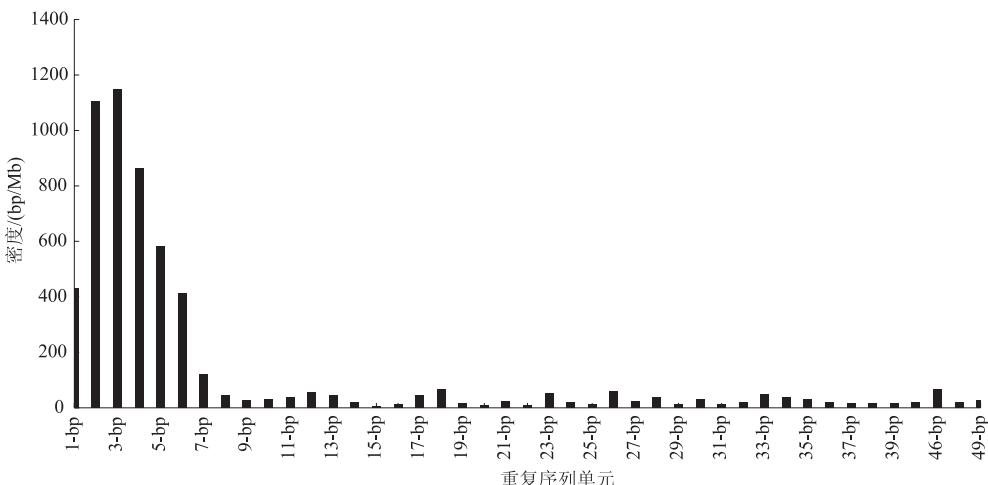


图 7 3'UTR 中不同重复单元的密度

2.3 基因间不同区域 1 ~ 50 bp 串联重复序列的密度分析

基因间序列指基因编码区的上游序列和下游序列,它们含有转录调节的元件,如增强子、启动子、弱化子、沉默子等属于非编码区,目前对它们的研究不多,但是在非编码区中存在大量重复序列。

2.3.1 串联重复序列 1 ~ 50 bp 的重复单元在上游序列中的密度 基因序列的上游区分为 3 个区, UI200(5'UTR 之前的 200 nt, 指 1 ~ 200 nt)、UI500(5'UTR 之前 500 nt, 指 201 ~ 700 nt)、UI1000(5'UTR 之前 1 000 nt, 指 701 ~ 1 700 nt)。该区域一般含有调控转录的元件,如启动子等。

在 UI200 中,二碱基(3 612 bp/Mb)和三碱基(3 437 bp/Mb)重复密度占总重复密度的 42.05%。在二碱基重复单元中,优势模体为 AT(1 170 bp/Mb) 和 CT(1 075 bp/Mb),弱势模体为 GC(73 bp/Mb);在三碱基重复单元中,优势模体是 CCG(627 bp/Mb) 和 CCT(565 bp/Mb),弱势模体为 AAC(6 bp/Mb)(图 8A)。可知,二碱基重复主要为富含 AT 的模体,而三碱基则为富含 CG 的模体。

在 UI500 中,二碱基(2 757 bp/Mb)和三碱基(1 395 bp/Mb)重复密度占总重复密度的 38.74%。在二碱基重复单元中,AT(1 504 bp/Mb)为优势模体,而 CG(35 bp/Mb)属于弱势模体;在三碱基重复单元中,ATT(173 bp/Mb)为优势模体,弱势模体是 GTT(10 bp/Mb)(图 8B)。可知在 UI500 中,二碱基和三碱基重复均为富含 AT 的模体。

类似于 UI500,在 UI1000 中,二碱基(2 184 bp/Mb)和三碱基(1 153 bp/Mb)重复密度占总重复密度的 38.59%。在二碱基重复单元中,优势模体为

AT(1 336 bp/Mb),弱势模体为 CG(14 bp/Mb);在三碱基重复单元中,优势模体为 ATT(188 bp/Mb),弱势模体为 GGT(22 bp/Mb)(图 8C)。可知在 UI1000 中,二碱基和三碱基重复均为富含 AT 的模体。

在基因上游 3 个不同区域中,高重复密度的单元主要为 1 ~ 7 bp,属于微卫星序列,其他重复单元较低。与 UI500 和 UI1000 相比,UI200 重复单元的种类较少(只有 30 种),但密度较大,这或许与 UI200 和 5'UTR 位置较近有关系,此位置主要为启动子的调控区域,可能与转录起始及调控有关。

2.3.2 串联重复序列 1 ~ 50 bp 的重复单元在下游序列中的密度 基因序列的下游区分为 3 个区, DI200(3'UTR 之后 200 nt, 指 1 ~ 200 nt)、DI500(3'UTR 之后 500 nt, 指 201 ~ 700 nt)、DI1000(3'UTR 之后 1 000 nt, 指 701 ~ 1 700 nt)。该区域一般含有调控转录的终止元件,如 Poly(A)位点等。

在 DI200 中,二碱基(856 bp/Mb)和三碱基(684 bp/Mb)重复密度占总重复密度的 24.41%。在二碱基重复单元中,优势模体为 AG(293 bp/Mb) 和 AT(215 bp/Mb),弱势模体为 AC(25 bp/Mb);在三碱基重复单元中,优势模体是 ATT(106 bp/Mb) 和 CGG(100 bp/Mb),弱势模体为 ATC(5 bp/Mb) 和 GAT(5 bp/Mb)(图 9A)。可知,二碱基和三碱基重复没有明显的偏向性。

在 DI500 中,二碱基(848 bp/Mb)重复为主要的重复单元,占总重复密度的 13.29%。在二碱基重复单元中,AT(295 bp/Mb)为优势模体,而 CG(13 bp/Mb)属于弱势模体(图 9B)。可知在 UI500 中,二碱基重复主要为富含 AT 的模体。

在 DI1000 中,三碱基(717 bp/Mb)和二碱基

(701 bp/Mb) 重复密度占总重复密度的 22.67%。在三碱基重复单元中,优势模体为 CGG (90 bp/Mb) 和 CCG (90 bp/Mb), 弱势模体为 GAT (3 bp/Mb); 在二碱基重复单元中, AT (241 bp/Mb) 为优势模体,而 CG (25 bp/Mb) 属于弱势模体(图 9C)。可知在 DI1000 中,三碱基为富含 CG 的

模体,而二碱基重复主要为富含 AT 的模体。

不同于基因上游区域,在高粱基因组下游区域中,虽然 1~7 bp 的重复单元密度较高,但其密度的绝对值 (150~850 bp/Mb) 远小于基因上游区域 (250~3 600 bp/Mb)。与上游区域相比,下游区域大于 10 bp 重复单元的重复密度明显较高。

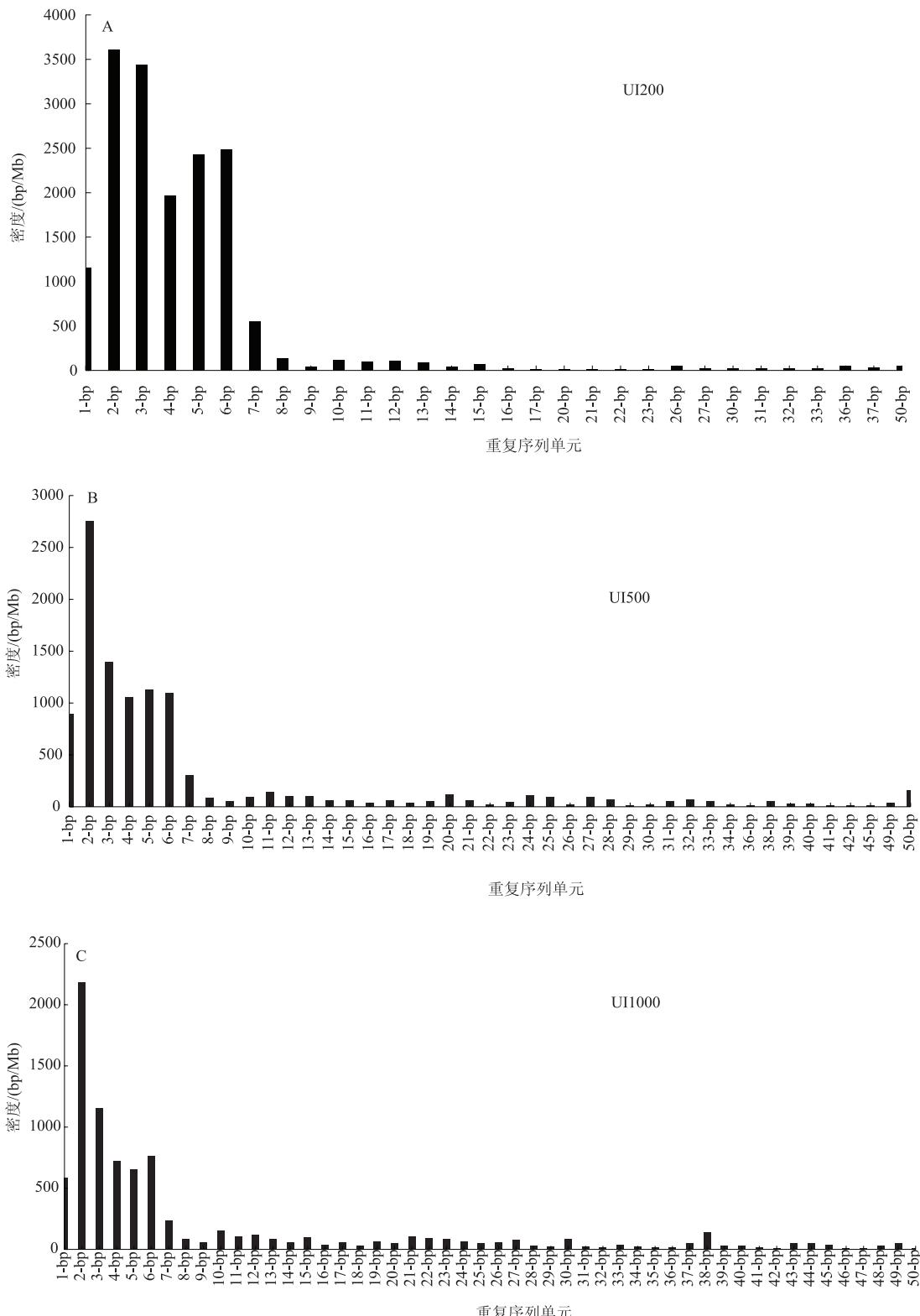


图 8 基因上游序列不同重复单元的密度

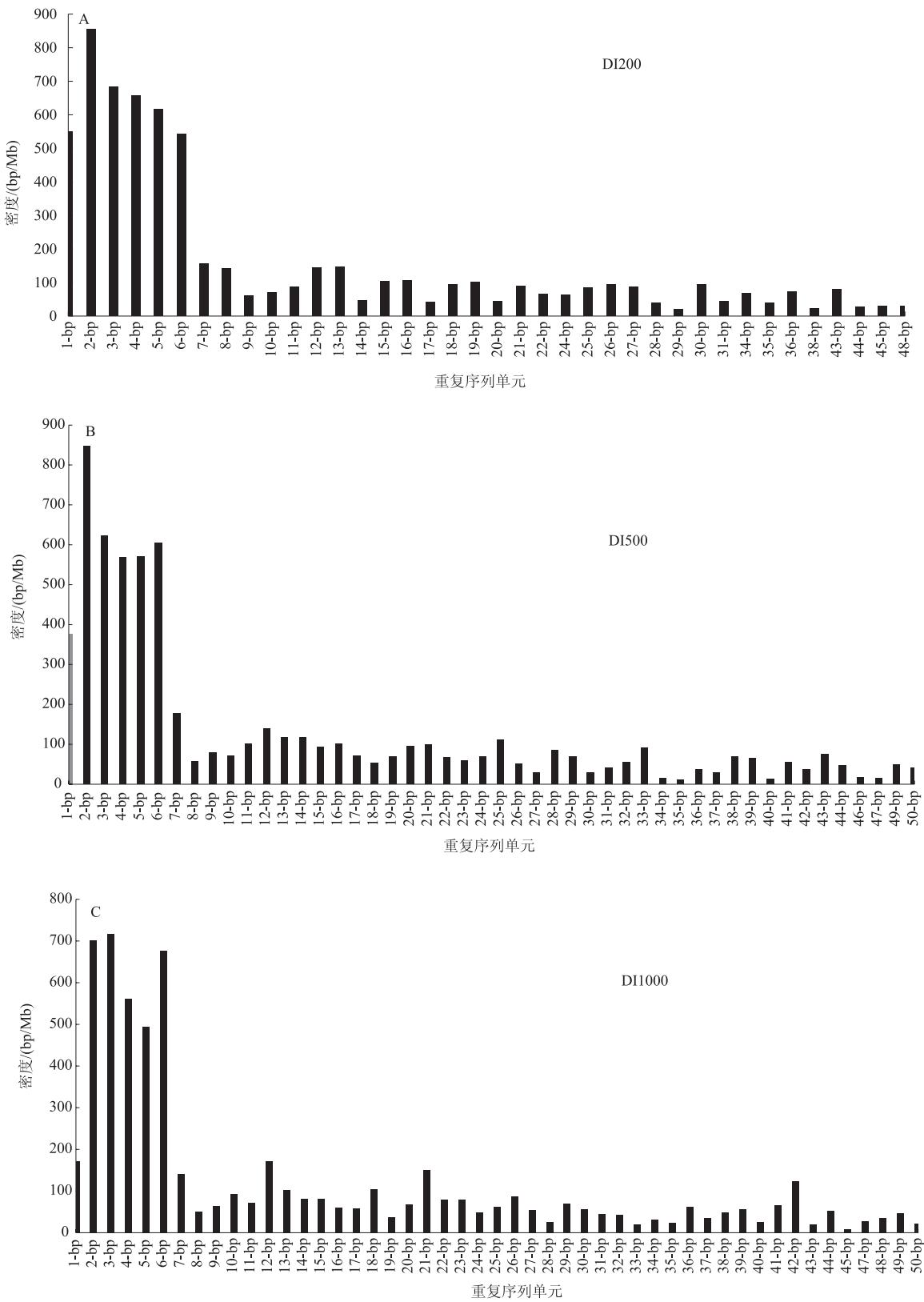


图 9 基因下游序列不同重复单元的密度

2.4 高粱基因组串联重复序列在各个特征序列的分布

2.4.1 串联重复序列在基因内的分布 图 10 显示 1~50 bp 串联重复序列在基因内不同区域的分布情况。在 5'UTR 和 CDS 中, 串联重复序列较均匀地

分布于除两端以外的区域 ($> 9.83\%$), 两端分布较低 ($< 9.14\%$), 特别是在 5'UTR 中。在 Intron 中, 两端的串联重复序列分布较多 (10% 左右), 而中间 60~69 部位则最低 (9.17%), 由于 Intron 的两端紧靠着 CDS, 这可能与 Intron 的识别、剪接有关。与

Intron 相反, 在 3'UTR 中, 重复序列主要分布于中间, 特别是在 60~69 部位最高 (12.84%), 两端则

较低(接近 9%)。

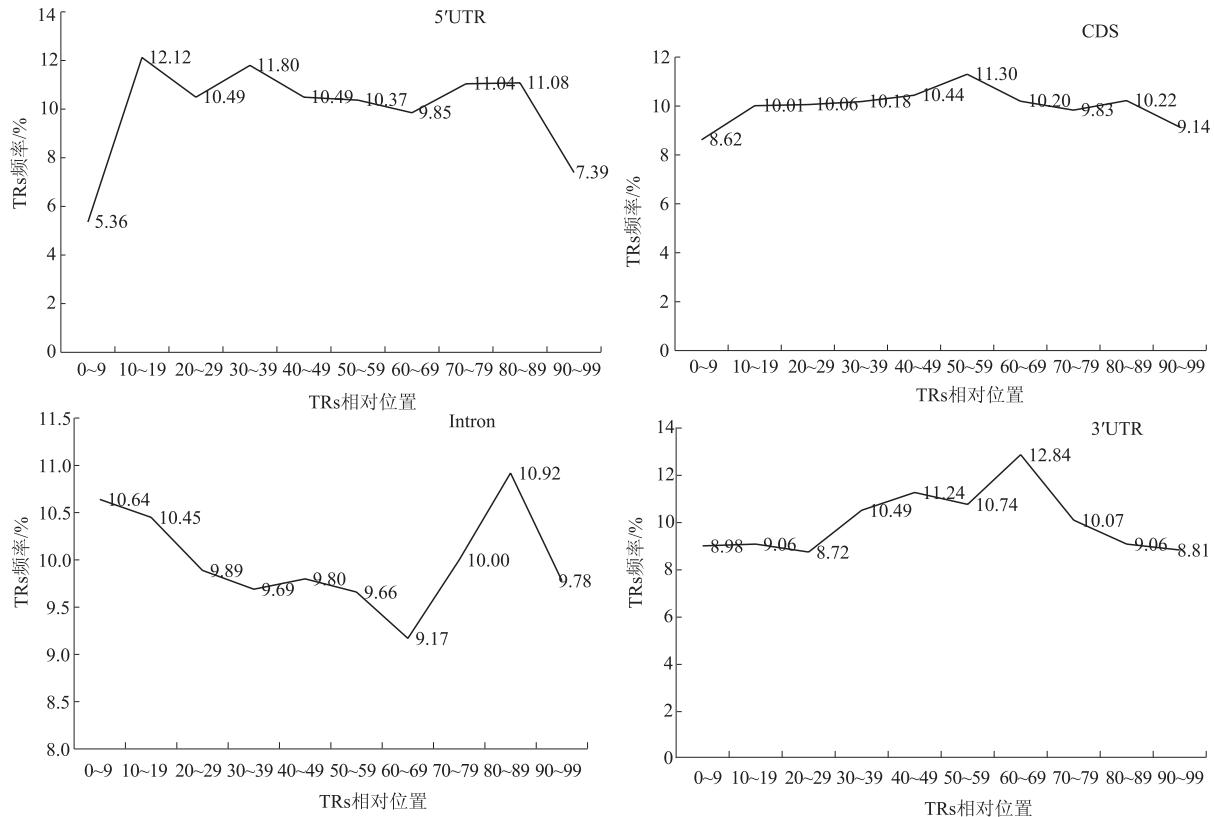


图 10 串联重复序列频率在基因内的分布

2.4.2 串联重复序列在基因间的分布 在上游基因间隔区中, 如图 11, 在 UI200、UI500、UI1000 中, 距离基因 5'UTR 端越远, 串联重复序列数量越少。

在 UI200 和 UI500 中表现尤为明显, 其最大与最小值分别相差 2.55 倍 (UI200, 12.32/4.83) 和 1.72 倍 (UI500, 12.62/7.32)。

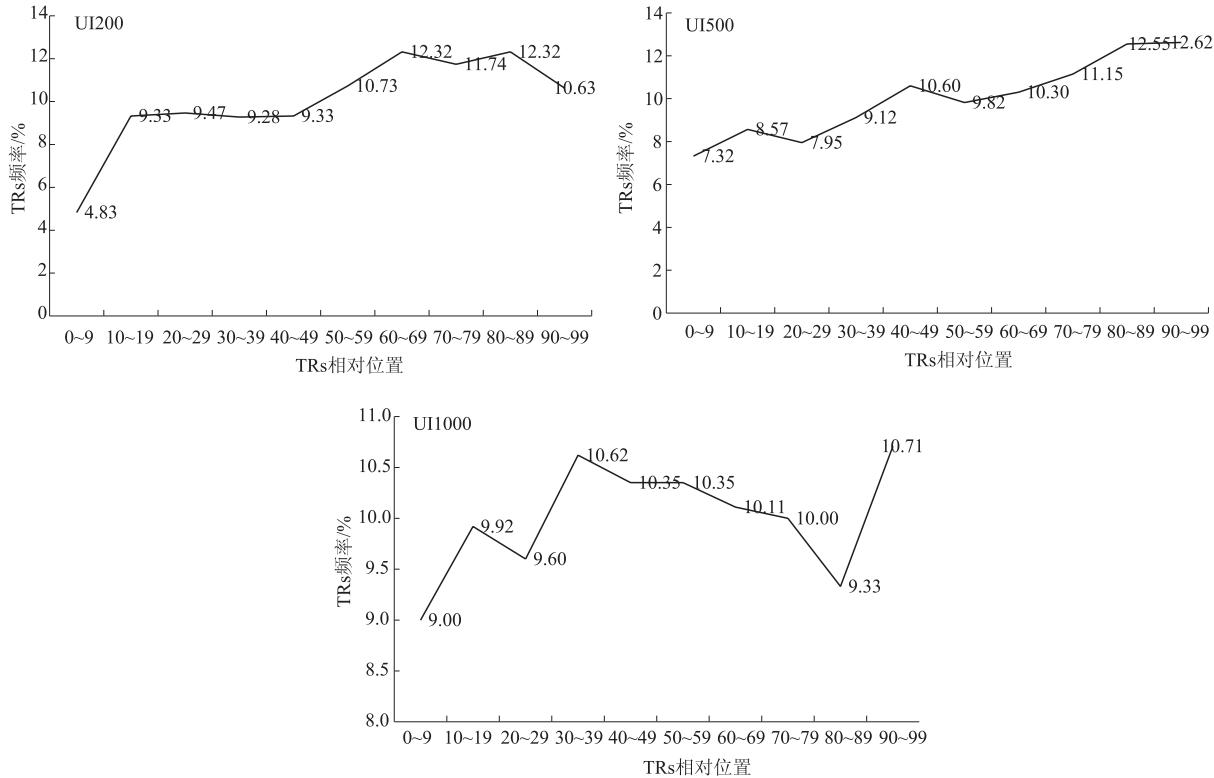


图 11 串联重复序列频率在上游基因间隔区的分布

类似于上游基因间隔区,在下游基因间隔区内,距离基因 3'UTR 端越远,串联重复序列数量也越少(图 12)。特别是在 3' UTR 下游 1~700 bp 内(DI200 和 DI500),靠近 3'UTR 端串联重复序列分布较高,远离 3'UTR 端其分布逐渐降低,其最大与最小值相差 1.99 倍(DI200,13.02/6.54)和 1.57 倍(DI500,11.63/7.39)。而在 DI1000 区域内,串联重复序列分布逐渐降低的趋势则不明显,可能揭示此区域与 3'UTR 转录终止相关性已较弱。

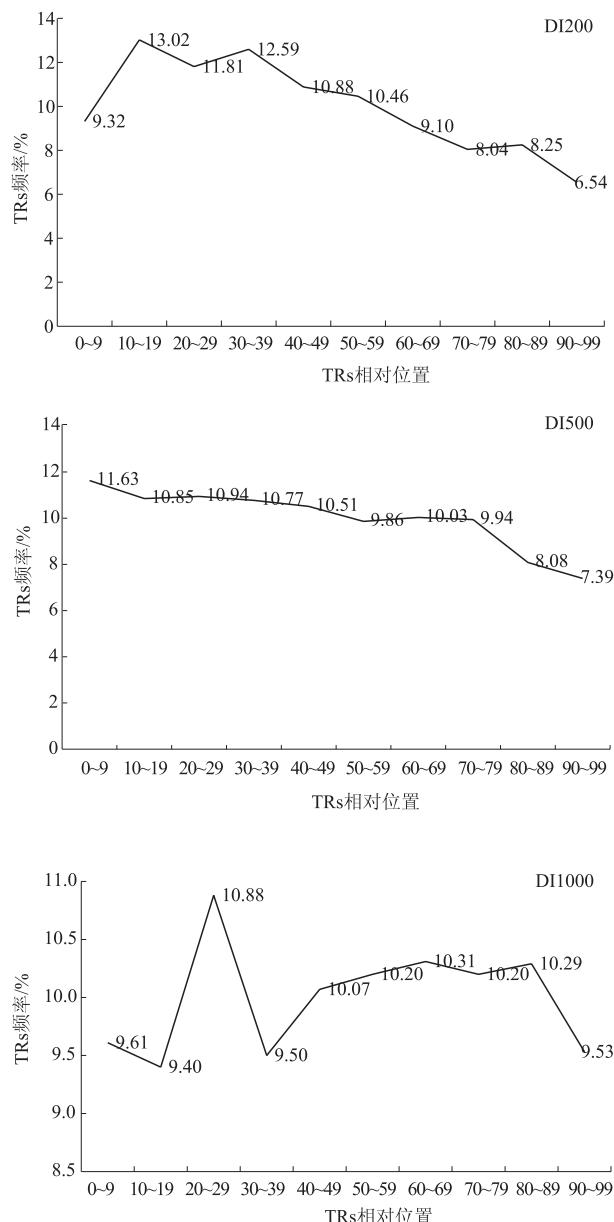


图 12 串联重复序列频率在下游基因间隔区的分布

3 结论与讨论

3.1 串联重复序列在高粱基因组中的密度

在不同区域微卫星重复单元类别中(1~6 bp),主要是二碱基和三碱基等微卫星,占总密度

的 30% 以上,而单碱基重复单元密度不高,同时部分长碱基的重复单元密度也不低,说明高粱基因组中重复单元的出现不是随机的,而是有一定的自然选择性,这与他人的研究结果相一致^[3,5-6]。

已知重复序列在 5'UTR、UI200 和 UI500 中的密度较高,其余区域密度差别不大。就区域基因组大小而言,UI200 基因组为 2.73 Mb、5'UTR 基因组为 2.06 Mb,但其微卫星(1~6 bp)的重复密度高达 80% 以上,而 Intron 基因组为 43.56 Mb,其微卫星重复密度只有 35.88%。显然微卫星重复密度与基因组大小没有明显关系,可能与它所在位置的功能有关^[3]。

本研究显示,高粱基因组中最高和次高的串联重复序列密度在 5'UTR 和它的直接上游区域,即 UI200 区,而这个区域通常为启动子区域。5'UTR 被认为是串联重复序列的热点区域,之前的研究表明,5'UTR 中的串联重复序列可参与转录或翻译的调控^[5-6,9]。CDS 中串联重复序列的密度较低,低密度的重复序列会降低蛋白质的复杂性从而增强其保守度,已经证实 CDS 的突变会导致蛋白质功能改变,功能丧失和蛋白质截短^[10]。3'UTR 和内含子中的串联重复序列密度也较低,可能暗示重复序列在这些区域保守度高,参与的生物学功能也可能较少^[5]。

3.2 串联重复序列在高粱基因组中的位置分布

从重复序列在高粱基因内及基因间的分布可以看出,重复序列在整个基因组中的位置也并非随机存在,这与此前研究相一致^[3]。基因间隔区的串联重复序列的分布明显偏向于靠近基因两端(5'UTR 和 3'UTR),串联重复序列已经被定位到基因和基因调节区,并参与转录和翻译的调控^[11],本研究显示,串联重复序列偏向基因调节区,也支持了这一观点。另外,Intron 两端的串联重复序列分布较高,考虑到可能与内含子剪接有关^[9],也可对与其相邻的 CDS 起到保护的作用。

本研究显示,串联重复序列在基因不同区域具有显著的特征差异,并且重复序列的区域分布与基因调控具有紧密的联系,同时本研究将有助于对串联重复序列进化及在基因表达中调控作用的理解。但由于计算资源的局限性(如 CPU、内存和运算时间),本研究只探究了 1~50 bp 重复序列,而对于更长的重复序列(>50 bp)进行研究或许能揭示更多潜在的重复序列功能。

参考文献:

- [1] 卢庆善. 高粱学 [M]. 北京:中国农业出版社, 1999:

- 25-26.
- [2] 梁小红,仪治本,赵威军.高粱重要抗性性状的基因定位研究综述[J].作物杂志,2005(3):7-9.
- [3] 高焕,孔杰.串联重复序列的物种差异及其生物功能[J].动物学研究,2005,26(5):555-564.
- [4] 王晓敏.基因组中重复序列识别与分析[D].北京:国防科技大学研究生院,2005.
- [5] Zhao Z, Guo C, Sutharzan S, et al. Genome-wide analysis of tandem repeats in plants and green algae[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2014, 4(1):67-78.
- [6] Mayer C, Leese F, Tollrian R. Genome-wide analysis of tandem repeats in *Daphnia pulex*—A comparative approach[J]. BMC Genomics, 2010, 11:277-304.
- [7] Jurka J, Pethiyagoda C. Simple repetitive DNA sequences from primates: Compilation and analysis[J]. Journal of Molecular Evolution, 1995, 40(2):120-126.
- [8] Kerin T, Ramanathan A, Rivas K, et al. A noncoding RNA antisense to moesin at 5p14.1 in autism[J]. Science Translational Medicine, 2012, 4:1836-1846.
- [9] Kuntal H, Sharma V. *In silico* analysis of SSRs in mitochondrial genomes of plants[J]. Omics, 2011, 15(11): 783-789.
- [10] Lin W H, Kussell E. Evolutionary pressures on simple sequence repeats in prokaryotic coding regions[J]. Nucleic Acids Research, 2011, 40(6):2399-2413.
- [11] Streelman J T, Kocher T D. Microsatellite variation associated with prolactin expression and growth of salt-challenged tilapia[J]. Physiological Genomics, 2002, 9(1): 1-4.

(上接第 32 页)

参考文献:

- [1] 肖佳雷,辛爱华,张国民,等.黑龙江省水稻种质资源农艺性状鉴定与筛选[J].中国农学通报,2010,26(1):252-255.
- [2] 吕彬.寒地早粳稻米品质影响因素分析[D].北京:中国农业科学院,2006.
- [3] 党妹,王伯伦,张振宇,等.农艺性状及生理特性对不同株穗型水稻品种品质的影响[J].华中农业大学学报,2010,29(2):125-130.
- [4] 张子军,冯永祥,荆彦辉,等.水稻株型与品质关系的研究[J].江苏农业科学,2009(1):62-65.
- [5] 韩龙植,魏兴华.水稻种质资源描述规范和数据标准[M].北京:中国农业出版社,2006.
- [6] 刘慧超.水稻源库质量与稻米加工外观品质的关系及调控[D].郑州:河南农业大学,2002.
- [7] 耿立清,张凤鸣.稻米食味品质与植株农艺性状的相关分析[J].中国稻米,2006(2):31-32.
- [8] 杨春福,张国民,陈胜勇,等.不同施肥时期对稻米不

- 同穗型品种品质的影响[J].中国农学通报,2010,26(19):161-165.
- [9] 李宗云.养分管理对寒地水稻物质运转及籽粒灌浆特性的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2010.
- [10] 程维民,刘斌美,叶亚峰,等.水稻直链淀粉和蛋白质突变系筛选及其与主要农艺性状的关联分析[J].激光生物学报,2016,25(4):356-361.
- [11] 阙补超,孙滨,张伟等.辽宁省中晚熟水稻新品种食味与品质性状的关系[J].中国农学通报,2013,29(33):379-382.
- [12] 聂呈荣,温玉辉,王蕴波,等.优质稻株的农艺性状与稻米品质关系的研究[J].佛山科学技术学院学报(自然科学版),2001,19(4):69-74.
- [13] 郑英杰,孙滨,夏明,等.北方杂交粳稻株型与食味品质性状的关系[J].北方水稻,2014,44(1):10-13.
- [14] 李国鹏,郭建夫,汤能,等.杂交水稻品质性状间及品质性状与农艺性状间相关性研究[J].安徽农业科学,2007,35(35):11439-11440,11443.
- [15] 吕艳东,郭晓红,郑桂萍,等.水稻理想株型的研究进展[J].垦殖与稻作,2006(2):3-7.