

文章编号:1001-7380(2020)02-0006-05

牡丹花型基因的研究

周 洁¹, 黄 婧¹, 孙体如¹, 张 忠², 曹 瑶²

(1. 江苏省林业科学研究院, 江苏 南京 211153; 2. 沭阳县生产力促进中心, 江苏 沭阳 223600)

摘要:为研究牡丹花型的分子机理,挖掘调控牡丹雌蕊瓣化的候选基因,揭示牡丹不同花型的分子机理,以牡丹‘黑海撒金’(tree peony ‘HEIHAISAJIN’)和‘瓔珞宝珠’(‘YINGLUOBAOZHU’)为材料,采用 Illumina Hiseq 测序技术进行花瓣的转录组测序,通过序列的拼接、组装和过滤,得到牡丹的转录组;比较‘黑海撒金’和‘瓔珞宝珠’中转录本特定基因的表达量,获得差异表达基因;将差异表达基因进行 GO 功能注释和 KEGG 代谢通路分类,获得与花发育相关的功能基因。通过 de novo 的拼接和组装,获得了49 191个 unigenes;差异显著性分析得到 2 735 个差异表达基因(DEGs),其中 1 082 个为上调基因,1 653 个差异表达基因下调。GO 功能注释发现,DEGs 主要分布在 25 个功能区,最显著富集的为 90 S preribosome。KEGG 代谢通路中显著富集的通路有 13 条,最显著富集的通路为 Ribosome。对功能基因进行挖掘和比对,发现与开花相关的 ABCDEF 模型基因有 3 个,分别为 agamous-like MADS-box protein 65(AGL65), floral homeotic protein APETALA 2(AP2)和 EMBRYO SAC DEVELOPMENT ARREST 3(EDA3)。认为利用转录组测序技术,可以分析雌雄蕊发育正常和雌蕊瓣化的不同花型的牡丹花瓣的功能基因。3 个 ABCDEF 模型基因中,AGL65 和 EDA3 为首次在牡丹中发现的花器官发育基因。说明这 3 个基因很可能是调控牡丹雌蕊瓣化的关键基因,参与牡丹花型的发育。该研究系统地挖掘与花型相关的基因,并发现了新的可能调控牡丹花型基因的成员,不仅为调控牡丹花器官发育挖掘了新的功能基因,也为揭示牡丹花型发育的分子机理奠定了重要的基础。

关键词:牡丹;花型;基因;拼接;转录组

中图分类号:Q786; Q943. 2; Q945. 45; S685. 11 文献标志码:A doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2020.02.002

Flowering type genes study of peonies based on transcriptome comparison

Zhou Jie¹, Huang Jing¹, Sun Tiru¹, Zhang Zhong², Cao Yao²

(1. Jiangsu Academy of Forestry, Nanjing 211135, China; 2. Productivity Center of Shuyang County, Shuyang 223600, China)

Abstract:In this article, the candidate genes regulating pistilization of peony were explored to reveal the molecular mechanism of regulation of the flowering types. With tree peony ‘HEIHAISAJIN’ and ‘YINGLUOBAOZHU’ taken as materials, the petal transcriptome of peonies was sequenced by Illumina Hiseq sequencing technology by sequence splicing, assembling and filtering. The differentially expressed genes were obtained by comparing the expression of specific genes in ‘HEIHAISAJIN’ and ‘YINGLUOBAOZHU’. The functional genes were obtained from differentially expressed genes through functional annotation and BLAST. 49 191 unigenes were obtained by de novo sequencing and assembling. 2 735 differential expression genes (DEGs) were obtained by significantly analyzing, among which, 1 082 genes were up-regulated and 1 653 genes were down regulated. Gene Ontology functional annotation found that DEG mainly distributed in 25 functional groups, the most significantly enriched was 90 S preribosome. 13 pathways were significantly enriched in KEGG metabolic pathway, and the most significantly enriched pathway was Ribosome. After mining and blasting the functional genes, three genes were found to be related to flowering, which were agamous-like MADS box protein 65 (AGL65), floral homeotic protein APETALA 2 (AP2) and EMBRYO SAC DEVELOPMENT ARREST 3 (EDA3). The functional genes of petals with normal gynoecium development and pistil petalization were analyzed by using transcriptome sequencing technology in different peony flower types. In this study, three ABCDEF model genes (AGL 65, AP 2, EDA3) were found. AGL 65 and EDA3 were

收稿日期:2020-01-13;修回日期:2020-02-28

作者简介:周 洁(1986-),女,江苏宜兴人,副研究员,博士。主要从事林木花卉遗传育种工作。E-mail: zjwin718@126.com。

the first flower organ development genes found in peony. This results indicated that these three genes are most likely to regulate the petalization of peony pistil and participate in the development of peony flower development. The study deals with systematic mining of genes related to flower type and found new member genes that may regulate the flower type of peony.

Key words: Peony; Flower type; Gene; Splicing; Transcriptome

牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andrews.)为芍药科芍药属落叶小灌木,是我国的十大传统名花之一。我国牡丹资源丰富,目前国内外共有牡丹 1 100 余品种。中国栽培牡丹主要有中原品种群、西北品种群、西南品种群、江南品种群以及国外品种群^[1],在品种资源、优异性状和花型齐备等方面,我国居世界首位。花型是牡丹最重要的观赏价值之一,牡丹的花型有 2 大类(单花类、台阁花类)、4 个亚类、13 个类型^[2]。牡丹千层类花型花瓣花芽分化的特点为花瓣向心式层层增加,楼子类花型分化特点为雄蕊离心式分化和瓣化,台阁类花型为同一花原基上分化出上下 2 朵重叠的花器官。

花器官特征基因决定花原基形成不同的花器官,从而形成形态多样的花。目前已确定 4 条开花调控途径,即光周期途径、春化作用、自主途径、赤霉素(GA₃)途径^[3],通过调控植物开花时间的 4 条信号途径激活一套开花途径整合因子从而激活花分生组织特异基因启动开花。主要的开花途径整合因子有 CO (CONSTANS)、FLOWERING LOCUS T (FT)、LEAFY (LFY) 和 SUPPRESSOR OF OVER-EXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)^[4], SPL (squamosa promoter-binding protein-like)^[5],然后激活花分生组织特性基因如 APETALA1/2 (AP1/2)、FRUITFUL (FUL)、SEEPALLATA4 (SEP4)等使茎端分生组织转化为花序分生组织^[6]。AP1/2 属 A 功能基因,决定萼片、花瓣特性, APETALA3 (AP3), TM6, PI 属 B 功能基因^[7-8],决定花瓣、雄蕊特性; AGAMOUS (AG)是唯一 C 功能基因,早期调控雌、雄蕊的发育,后期决定细胞分化; SHATTERPROOF (SHP)属 D 功能基因,控制心皮发育; WUS 为顶端分生组织特征基因,维持 AG 活性。

重瓣性是牡丹最要的观赏价值之一,也是现代牡丹育种的重要目标之一。重瓣牡丹品种已占据整个牡丹品种的 80% 以上。目前牡丹中与花器官发育的基因已有被分离和克隆,但是仅限于个别基因的克隆,关于牡丹花型调控的基因尚未系统研究。本研究利用 Illumina HiSeq 技术对牡丹 2 个不同花型的品种雌雄蕊正常的‘黑海撒金’和雌蕊瓣

化的‘璎珞宝珠’进行测序,以期找到不同花型的差异表达基因,为花型的分子研究提供依据。研究牡丹花型调控的相关基因,对深入了解牡丹花型发育机制具有重要理论意义。

1 材料与方法

1.1 试验植物

本试验选用牡丹品种‘黑海撒金’(tree peony ‘HEIHAISAJIN’)和‘璎珞宝珠’(‘YINGLUOBAOZHU’)总花瓣为材料,采集于江苏省林业科学研究院牡丹种质资源圃,于 4 月待完全开花后采集 2 种牡丹的花瓣,每个品种采集 3 份,样品迅速冻于液氮中,放于 -80 °C 保存,备用。

1.2 转录组 De novo 测序

本研究利用无参转录组对‘黑海撒金’和‘璎珞宝珠’的花瓣(各 3 份)进行 de novo 测序,花瓣的总 RNA 采用 TRIzol[®] Reagent (Invitrogen) 提取后,利用 Illumina Truseq TM RNA sample prep Kit 方法构建文库,通过 TBS380 (Picogreen) 定量后使用 Illumina HiSeq 进行测序,对测序得到的原始数据进行过滤,去除低质量、接头污染以及 N 比例超过 10% 的序列,使用的软件为 SeqPrep (<https://github.com/jstjohn/SeqPrep>), Sickle (<https://github.com/najoshi/sickle>)。将过滤后的干净序列(clean reads)使用 Trinity 技术进行 de novo 组装,然后将组装的转录本进行聚类去冗余,得到 unigene。

1.3 功能注释与差异表达基因的筛选

对拼接得到的 unigene 序列进行注释,并与数据库 NR, Swiss-Prot, KEGG 和 COG 比对(E value < 10⁻⁵)。对每个转录本的表达量进行样本间的表达差异显著性分析,找到相应的差异表达基因,并对差异表达进行可视化分析。差异表达基因的 GO 功能分析使用软件 Goatools (<https://github.com/tanghaibao/GOatools>) 进行富集分析,使用方法为 Fisher 精确检验, p 值(p_fdr) ≤ 0.05。差异表达基因的 KEGG 分析使用 KOBAS(<http://kobas.cbi.pku.edu.cn/home.do>) 进行 KEGG PATHWAY 富集分析,校正的 p 值(Corrected P-Value)以 0.05 为阈值。

2 结果与分析

2.1 转录组序列测序和拼接

通过对‘黑海撒金’和‘璎珞宝珠’2个品种6个样本进行 RNA-Seq 转录组测序,获得原始数据后,经过过滤、去接头、去冗余和低质量序列后,获得33 186 290到48 461 266条高质量序列 clean reads, Q20 的比例为98.46%—98.6%,结果表明测序质量较好(见表1)。通过 trinity 软件(<http://trinityrnaseq.sourceforge.net/>)进行 de novo 拼接,组装后获得49 191个 unigenes,平均长度为753 bp,最长的为10 070 bp, N50 为 835 bp(见表2)。

表 1 牡丹转录组测序组装

样品	原始数据	干净数据	Q20/%
‘黑海撒金’1	44 054 614	37 627 390	98.46
‘黑海撒金’2	53 652 370	48 086 684	98.59
‘黑海撒金’3	49 009 282	42 603 596	98.49
‘璎珞宝珠’1	55 465 324	48 461 266	98.6
‘璎珞宝珠’2	46 991 798	39 818 342	98.55
‘璎珞宝珠’3	39 985 404	33 186 290	98.5

表 2 de novo 序列拼接

组装	信息
总基因数目	49 191
总基因长度	37 043 196
总异形数目	78 711
总异形长度	60 023 455
平均长度	753.048 240 5
最长基因	10 070
N50	835

2.2 unigenes 功能注释

如图1所示,将拼接得到的 unigenes 进行注释,并与 NR,GO,KEGG,SWSS 数据库进行比对,其中比

对到 NR 的 unigenes 为 31 994,比对到 GO 数据库的为10 451个 unigenes,比对到 COG 数据库的为 24 605 个 unigenes,比对到 KEGG 的为 13 279 的 unigenes。这4个数据库中共有的基因为5 196个 unigenes。

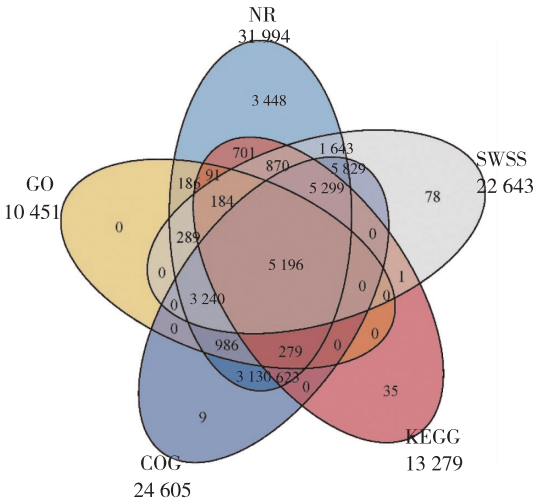
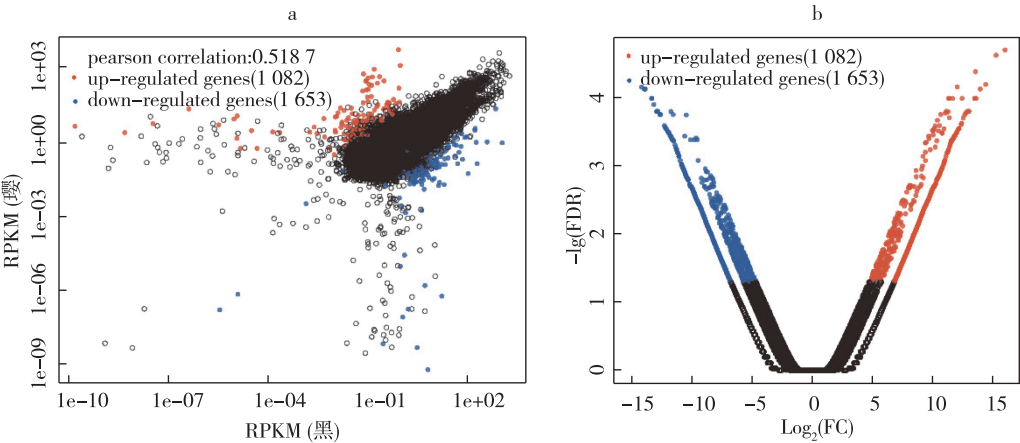


图 1 unigenes 的数据库比对和注释

2.3 差异表达基因 DEGs 的筛选

采用 RPKM 的方法,将差异表达基因定义为 $FDR < 0.001$, 且倍数差异在 2 倍以上 ($|\log_2 \text{Ratio}| > 1$) 的基因。以散点图表示 1 个基因在 2 个转录本中的表达量,横坐标为在‘黑海撒金’的表达量,纵坐标为在‘璎珞宝珠’中的表达量(见图2-a);火山图(Volcano-plots)为基因或转录本在 2 个样本间表达差异的倍数变化值,横坐标为倍数的对数,纵坐标为 P 值的对数(见图2-b)。通过‘黑海撒金’和‘璎珞宝珠’2个转录组的表达量差异的比较,共得到 2 735 个差异表达基因,其中 1 082 个为上调基因,1 653 个差异表达基因下调(如图2)。



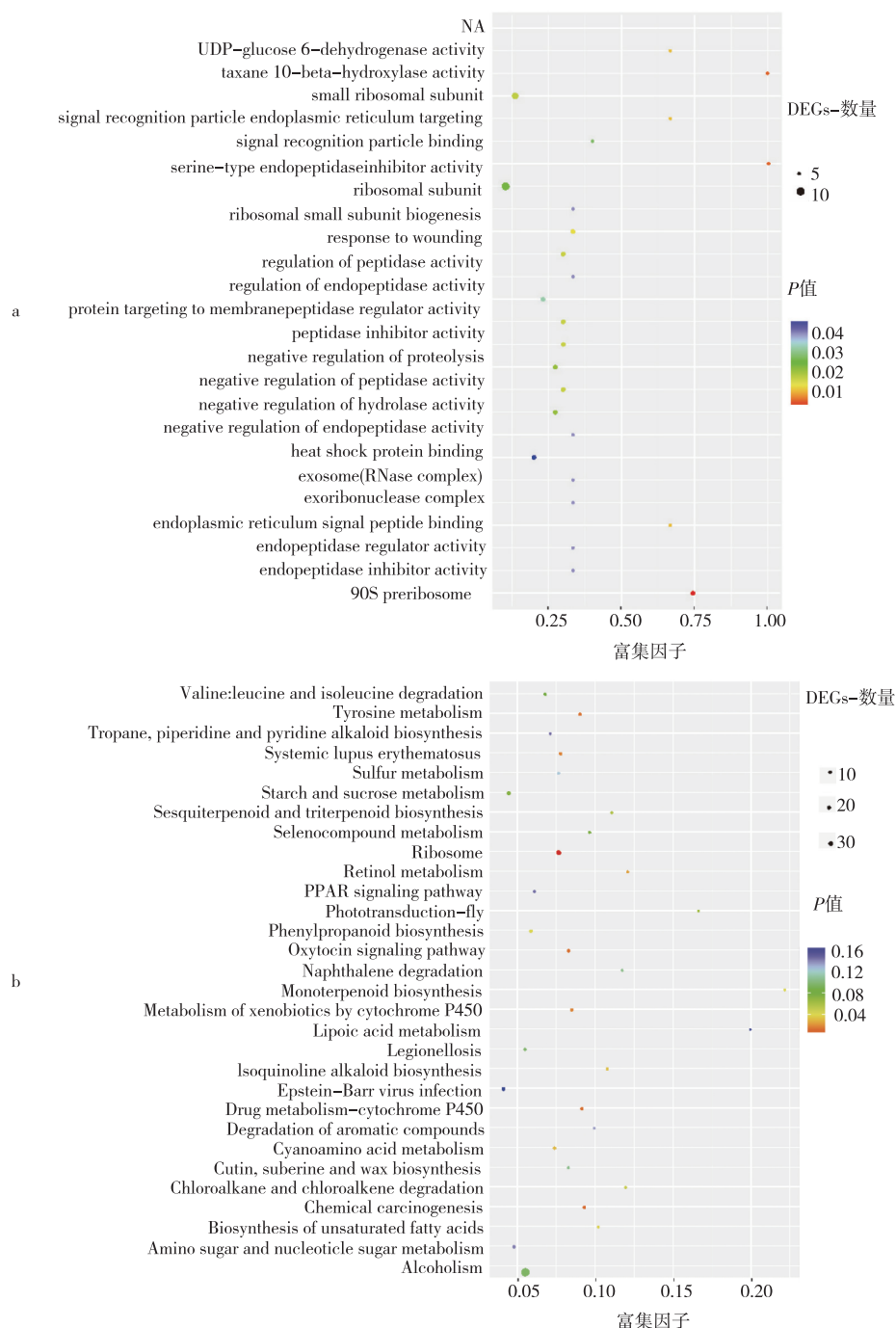
注:a 散点图;b 火山图。黑为‘黑海撒金’,璎为‘璎珞宝珠’; $\log_2(FC)$ 为‘黑海撒金’和‘璎珞宝珠’的表达量比值的对数值。

图 2 差异表达基因可视化分析

2.4 差异表达基因的注释

将差异表达基因(DEGs)进行 GO 功能注释,主要分布在 25 个功能区,在细胞组分中显著富集的为 90 S preribosome, 在分子功能中最显著富集的为 taxane 10-beta-hydroxylase activity, 在生物学过程中最为显著的是 response to wounding。其中 ribosomal subunit 中富集的基因最多,有 14 个 unigenes(见图

3-a)。对 DEG 进行 KEGG 代谢通路分析,显著富集的通路有 13 条($P<0.05$), 前 5 个富集的通路为 Ribosome, Chemical carcinogenesis, Drug metabolism-cytochrome P450, Oxytocin signaling pathway, Tyrosine metabolism, 其中 Ribosome 最为显著富集且基因最多,有 36 个(见图 3-b)。



注:a GO 功能富集图;b KEGG 路径富集图
图 3 DEGs 的 GO 功能和 KEGG 路径富集图

2.5 候选功能基因的挖掘

如表 3 所示,对功能基因进行挖掘,将得到的 DEGs 序列通过与 NCBI 进行比对,发现与开花相关的功能基因有 2 个,为 agamous-like MADS-box protein 65 (AGL65) 和 floral homeotic protein APETALA 2 (AP2)。AP2 在‘黑海撒金’中几乎无表达,在‘璎珞宝珠’中表达量稍高。AGL65 在‘黑海撒金’中表达

量稍高,在‘璎珞宝珠’中几乎无表达。同时还发现了与性别决定相关控制雌雄发育的基因 EMBRYO SAC DEVELOPMENT ARREST 3(EDA3),该基因在‘黑海撒金’中表达量较高,而在‘璎珞宝珠’中几乎无表达。说明在牡丹中雌蕊的瓣化由开花基因和性别决定基因共同调控。

表 3 功能基因的筛选

基因编号	‘黑海撒金’	‘璎珞宝珠’	功能基因	基因简称
TRINITY_DN35200_c0_g1	0	2. 265 24	flora homeotic protein APETALA 2	AP2
TRINITY_DN37766_c0_g1	7. 278 467	0	agamous-like MADS-box protein 65	AGL65
TRINITY_DN31378_c0_g5	7. 980 507	0. 106 218	EMBRYO SAC DEVELOPMENT ARREST 3	EAD3

3 结论与讨论

目前从牡丹萼片、花瓣、雄蕊和心皮中已分离出很多关于花发育的相关基因。其中与 ABCDE 模型相关的基因有 PsAP1,PsAP2,PsPI,PsMADS1,Ps-MADS9,PsAG 和 PsMADS5 等^[9]。MADS-box 基因作为参与花器官发育的一类重要转录因子,在生长发育、信号传导、开花调节和器官发育方面也发挥着重要的作用^[10-11]。AP2 属于 A 类基因,主要负责萼片和花瓣的形成^[12]。本研究中 AP2 基因在‘黑海撒金’中几乎无表达,在‘璎珞宝珠’中表达量稍高,说明 AP2 参与了雌蕊瓣化的过程,负责花瓣的形成,与 ABCDE 模型的理论一致。AGL6 基因已在柳杉^[13]、买麻藤^[14]、春兰^[15]等植物中分离得到。水稻 AGL6 同源基因 OsMADS6 在雌蕊与分生组织中表达^[16]。腊梅 CpAGL6 可能具有调控开花时间与花器官形成的双重功能^[17]。牡丹中 PsAGL6 在蔷薇型牡丹中的表达量较高,在萼片、花瓣和雌蕊显著表达^[18]。而在本研究中 AGL65 在‘黑海撒金’中表达量稍高,在‘璎珞宝珠’中几乎无表达。说明 AGL65 参与了雌蕊的分化和发育,而在雌蕊瓣化的花型中无表达,且 AGL65 与 AGL6 功能存在差异,AGL65 成员目前在功能方面还没有报道,所以 AGL65 可能是新的调节雌蕊瓣化发育的基因成员,属于 C 类基因。EMBRYO SAC DEVELOPMENT ARREST 3 (EDA3)参与胚囊的分化,且仅在子房中表达,且 EDA3 能促进胚珠的发育^[19]。EDA3 也仅在‘黑海撒金’中表达,表达量为 7 倍,所以这一结果也与报道的功能一致。所以可以推测 EDA3 为 D 类基因,调控胚珠的发育。综上所述,牡丹花型雌

蕊的瓣化不仅有 ABCDE 开花模型 A 类基因 AP2 促进了花瓣的形成,C 类基因 AGL65 调控雌蕊的发育,也可能由 D 类基因 EDA3 作用于胚珠,调控雌蕊的发育。本研究利用转录组测序技术研究了不同花型牡丹的差异表达基因,筛选出了调控牡丹花发育的新成员基因 AGL65,AP2 和 EDA3,这些基因的挖掘为牡丹花器官的研究包括牡丹雌蕊发育和瓣化、胚珠发育的研究提供了很好的理论基础。

参考文献:

[1] 王莲英.中国牡丹品种图志[M].北京:中国林业出版社,1997.

[2] 苏美和,颜世宽,赵兰勇.牡丹育种研究进展[J].北方园艺,2011(16):211-212.

[3] 齐仙惠,巫东堂,李改珍,等.拟南芥成花调控途径的研究进展[J].山西农业大学学报(自然科学版),2018,38(9):7-13,42.

[4] 姚远,王晓萍.拟南芥开花相关的分子调控机制的研究[J].安徽农业科学,2015,43(9):7-10.

[5] 田晶,赵雪媛,谢隆聖. SPL 转录因子调控植物花发育及其分子机制研究进展[J].南京林业大学学报(自然科学版),2018,42(3):159-166.

[6] ZHAO D, JIANG Y, NING C, MENG J, et al. Transcriptome sequencing of a chimaera reveals coordinated expression of anthocyanin biosynthetic genes mediating yellow formation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall) [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1):689.

[7] 朱永平,杨德,杨晓虹,等.墨兰多舌奇花 MADS 特异表达基因筛选及分析[J].西北植物学报,2011,31(11):2165-2171.

[8] SHCHENNIKOVA A V, SHULGA O A, IMMINK R, et al. Identification and characterization of four chrysanthemum MADS-box genes, belonging to the APETALA1/FRUITFULL and SEPALLATA3 subfamilies [J]. Plant Physiology, 2004, 134(4):1632-1641.

(下转第 39 页)

参考文献:

- [1] LAIDLAW M, FILIPPELLI G. Resuspension of urban soils as a persistent source of lead poisoning in children; a review and new directions[J]. Applied Geochemistry, 2008, 23(8): 2021-2039.
- [2] 肖承坤. 我国铅污染现状分析[J]. 环境与可持续发展, 2017, 42(5): 91-92.
- [3] YANG X E, LONG X X, HE H B, et al. Cadmium tolerance and hyperaccumulation in a new Zn-hyperaccumulating plant species (*Sedum alfredii* Hance) [J]. Plant and Soil, 2004, 259(1-2): 181-189.
- [4] KLANG-WESTIN E, ERIKSSON J. Potential of *Salix* as phytoextractor for Cd on moderately contaminated soils[J]. Plant and soil, 2003, 249(1): 127-137.
- [5] KUZOVKINA Y A, QUIGLEY M F. Willows beyond wetlands: uses of *Salix* L. species for environmental projects[J]. Water, Air, and Soil Pollution, 2005, 162(1-4): 183-204.
- [6] GREGER M, LANDBERG T. Use of willow in phytoextraction[J]. International Journal of Phytoremediation, 1999, 1(2): 115-123.
- [7] COSIO C, VOLLENWEIDER P, KELLER C. Localization and effects of cadmium in leaves of a cadmium-tolerant willow (*Salix viminalis* L.): I. Macrolocalization and phytotoxic effects of cadmium[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 58(1): 64-74.
- [8] 汪有良, 王宝松, 李荣锦, 等. 柳树在环境污染生物修复中的应用[J]. 江苏林业科技, 2006, 33(2): 40-44.
- [9] 何新华, 陈力耕, 何冰, 等. 铅对杨梅幼苗生长的影响[J]. 果树学报, 2004, 21(1): 29-32.
- [10] 晋海军, 王海霞. 植物对重金属镉的吸收与耐受机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2019, 35(24): 52-57.
- [11] 朱成豪, 唐健民, 高丽梅, 等. 重金属铜、锌、镉复合胁迫对麻疯树幼苗生理生化的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(6): 752-760.
- [12] 黄瑞芳, 王红玲, 施士争. 7个灌木柳无性系铅富集能力比较[J]. 江苏林业科技, 2020, 47(1): 11-16.
- [13] 徐爱春, 陈益泰, 王树凤, 等. 镉胁迫下柳树5个无性系生理特性的变化[J]. 生态环境学报, 2007, 16(2): 150-155.
- [14] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212.
- [15] GRIFFITHS H, PARRY M A J. Plant responses to water stress [J]. Annals of Botany, 2002, 89(7): 801-802.
- [16] 魏志琴, 陈志勇, 秦蓉, 等. Cu^{2+} 对拟南芥根的局部毒性及诱导 DNA 损伤、细胞死亡[J]. 植物学报, 2013, 48(3): 303-312.
- [17] GONALVES J F, BECKER A G, CARGNELUTTI D, et al. Cadmium toxicity causes oxidative stress and induces response of the antioxidant system in cucumber seedlings[J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2007, 19(3): 156-163.
- [18] 房娟, 陈光才, 楼崇, 等. Pb 胁迫对柳树根系形态和生理特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2011(15): 143-145, 181.
- [19] 林艳, 郭伟珍, 徐振华, 等. 大叶女贞抗寒性及冬季叶片丙二醛和可溶性糖含量的变化[J]. 中国农学通报, 2012, 28(25): 68-72.
- [20] 张翠梅, 师尚礼, 吴芳, 等. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(5): 868-882.
- [21] 杨卫东. 柳树对镉积累、忍耐与解毒生理机制初步研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008.
- [22] 王树凤. 柳树对重金属铅、镉响应的基因型差异及其耐性机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- (上接第10页)
- [9] GE J, ZHAO D, HAN C, et al. Cloning and expression of floral organ development-related genes in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. Molecular Biology Reports, 2014, 41: 6493-6503.
- [10] LILJEGREN S J, DITTA G S, ESHED Y, et al. Shatter proof MADS-box genes control seed dispersal in *Arabidopsis* [J]. Nature, 2000, 404(6779): 766-770.
- [11] ZHANG L, XU Y, MA R. Molecular cloning, identification, and chromosomal localization of two MADS box genes in peach (*Prunus persica*) [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2008, 35(6): 365-372.
- [12] RIPOLL J J, ROEDER A H, DITTA G S, et al. A novel role for the floral homeotic gene APETALA2 during *Arabidopsis* fruit development [J]. Development, 2011, 138(23): 5167-5176.
- [13] KATAHATA S I, FUTAMURA N, IGASAKI T, et al. Functional analysis of SOC1-like and AGL6-like MADS-box genes of the gymnosperm *Cryptomeria japonica* [J]. Tree Genetics & Genomes, 2014, 10(2): 317-327.
- [14] SHINO S, ITO M, UEDA K, et al. Characterization of MADS genes in gymnosperm *Gnetum parvifolium* and its implication on the evolution of reproductive organs in seed plants [J]. Evolution & Development, 1999, 1(3): 180-190.
- [15] 孙崇波, 向林, 施季森, 等. 春兰 AGL6 基因的克隆及实时定量表达分析[J]. 分子植物育种, 2010, 5(8): 939-944.
- [16] LI H F, LIANG W Q, JIA R D, et al. The AGL6-like gene Os-MADS6 regulates floral organ and meristem identities in rice [J]. Cell Research, 2009, 20(3): 299-313.
- [17] 敬帆, 罗登攀, 马婧, 等. 蜡梅 CpAGL6 基因启动子的克隆及功能初步分析[J]. 园艺学报, 2015, 42(6): 1139-1149.
- [18] 唐文龙, 赵鹏飞, 李永华, 等. 牡丹 PsAGL6 基因克隆与表达分析[J]. 西北植物学报, 2018, 38(3): 439-444.
- [19] LEE H S, CHUNG Y Y, CHANDREYEE D, et al. Embryo sac development is affected in *Petunia inflata* plants transformed with an antisense gene encoding the extracellular domain of receptor kinase PRK1 [J]. Sexual Plant Reproduction, 1997, 10(6): 341-350.