

应用通用转录器工程获得优良农艺性状的转基因水稻

彭 颖 陈香嵩 赵 毓

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 为得到农艺性状或抗逆性优良的转基因水稻材料, 克隆了梗稻品种中花 11(ZH11)的通用转录因子 TATA 框结合蛋白 TBP (TATA binding protein) 基因, 通过随机诱变 PCR 的方法, 获得 104 个突变子; 利用农杆菌介导的方法将这些突变的 *TBP* 基因分别转化到中花 11 中, 获得了水稻 *TBP* 基因不同突变的转基因水稻。将其移入大田, 收获种子并在 T_1 、 T_2 代进行农艺性状的考察, 对产量性状改善的转基因材料进行百草枯、甘露醇、氯化钠的胁迫处理, 观察并记录表型变化。最终获得了 1 个具有较高产量同时具有一定非生物逆境抗性的突变体材料。

关键词 通用转录器工程; TATA 框结合蛋白(TBP); 水稻; 非生物逆境胁迫; 农艺性状; 转基因

中图分类号 S 511 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2016)01-0001-07

水稻是主要的粮食作物之一, 其农艺性状的改良对于缓解日趋严重的粮食和环境问题具有重要的意义。已经有产量、抗逆和抗病的相关基因被分离克隆^[1-2], 有的已经被用来培育具有优良性状的水稻品种^[3]。然而植物体一种性状的获得或缺失往往伴随着 1 条甚至数条代谢或信号传导途径的转变, 会引起大量基因的差异表达^[4], 只改变单个基因往往达不到预期的效果。只有改变某一代谢或信号转导途径中大量基因的表达才能解决这一问题, 最经济有效的方式就是在转录水平实现这一改变。

通用转录因子不具有基因特异性, 可以广泛地调节基因的表达。改造通用转录因子再附加特定的筛选条件, 就有可能获得经过定向改造的目标个体^[5]。Alper 等^[6]在这方面进行了开创性的工作, 他们将该方法命名为通用转录器工程(global transcription machinery engineering, gTME)。通用转录器工程是一个通过突变通用转录因子来获得具有一些期望表型品系的方法^[7]。自 2006 年以来, 该方法已经在大肠杆菌、酿酒酵母和植物乳酸杆菌中用于高浓度乙醇耐受性、番茄红素增加和木糖发酵方面的研究^[7-8]。在更加复杂的高等植物如水稻中, 这一技术体系是否适用, 目前还没有报道。

通用转录因子 TBP(TATA binding protein)的 C 端有一个高保守的结构域, 参与大部分真核生物基因转录起始复合体(transcriptional initiation complex, TIC)的组装, 同时可与各种通用转录因子互作^[9-11], 是调控基因表达的重要因子。真核生物细胞内存在 4 种 RNA 聚合酶, 其中 3 种 RNA 聚合酶的转录中都必须有 TBP 的参与^[12-14]。拟南芥中的研究表明, 异位表达 *TBP* 基因会引起植物顶端优势的削弱甚至丧失^[15]。

水稻对高盐、干旱、洪涝和低温等多种非生物逆境的胁迫都很敏感^[16]。研究发现转录调控在植物抵抗非生物逆境的过程中起着至关重要的作用, 很多相关的必需转录因子已经被鉴定并进行了功能分析^[17-21]。除此之外, 大部分逆境胁迫还会引起活性氧^[22]和细胞内钙离子的短暂增加^[23]以及水杨酸、茉莉酸、脱落酸和乙烯等相关激素的含量增加^[24]。

Zhu 等^[25]将 PCR 扩增得到的产物与水稻 cDNA 文库进行杂交, 最终分离鉴定了水稻 *TBP* 基因 *OsTBP1* 和 *OsTBP2* (03g), 并研究了 *OsTBP2* (03g) 与其他的转录因子之间的互作, 结果显示它与基本转录因子 OsTF II B 和辅助转录因子 RF2a 都有相互作用。本研究克隆了梗稻品种中花

收稿日期: 2015-05-27

基金项目: 农业部转基因专项(2009ZX08009-078B); 中央高校基本科研业务费专项 2013PY021)

彭 颖, 硕士研究生, 研究方向: 生物化学与分子生物学. E-mail: py19880106@126.com

通信作者: 赵 毓, 博士, 副教授. 研究方向: 表观遗传与发育生物学. E-mail: zhaoyu@mail.hzau.edu.cn

11(ZH11)的通用转录因子 *TBP* 基因,通过随机诱变 PCR 的方法,得到 104 个独立的突变子。利用农杆菌介导的方法将这些突变的 *TBP* 基因分别转化到中花 11 中,获得一个水稻 *TBP* 基因的突变文库。将转基因水稻移入大田,收获种子并在 T_1 、 T_2 代进行农艺性状考察,对产量性状改善的转基因材料进行百草枯、甘露醇、氯化钠的胁迫处理,观察并记录表型变化,以期获得一些农艺性状或抗逆性得到改良的转基因材料。

1 材料与方法

1.1 试验材料

遗传转化受体是梗稻品种 (*Oryza sativa* ssp. *japonica*) 中花 11。克隆菌株为大肠杆菌 (*Escherichia coli*) DH10B, 遗传转化菌株为农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) EHA105, 所用克隆载体为 pUC19, 超量表达载体为 pU1301^[26]。

1.2 易错 PCR

易错 PCR 的原理是通过调整反应条件来改变扩增目的基因过程中的突变频率,从而随机引入突变,进而获得蛋白质分子的随机突变体。按照试剂盒 GeneMorph II Radom Mutagenesis Kit (Stratagene, Catalog # 200550) 说明书进行操作,通过使用高错误率的 DNA 聚合酶混合物和选择合适的突变频率来获得 *TBP2*(03g) 基因的随机突变 PCR 扩增产物。

1.3 农杆菌介导梗稻遗传转化

用农杆菌介导的方法侵染中花 11 种子诱导出的胚性愈伤组织,共培养 2 d 后用潮霉素筛选,得到抗性愈伤^[27]。分化生根后获得转化植株,将其分别命名为 mt0、mt1、mt2、mt3……mt104。

1.4 非生物逆境胁迫

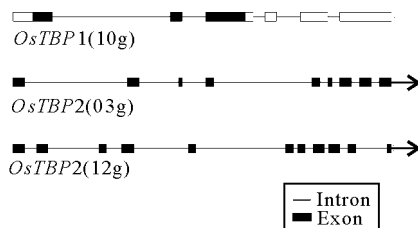
将野生型和转基因的稻谷去壳,用 0.15% 的 $HgCl_2$ 溶液消毒后水洗,置于生根培养基上发芽,用封口膜封好置于光照培养室 7 d。选择长势相同的突变体和野生型中花 11 幼苗,分别移入含有 0.15 mol/L 甘露醇、0.20 mol/L 氯化钠和 2.00 μ mol/L 百草枯的培养基内,置于光照培养室,观察突变体和野生型表型之间的差异并进行测量和记录。

2 结果与分析

2.1 水稻基因组中 *TBP* 基因及蛋白质结构分析

1) 水稻基因组中 *TBP* 基因结构及蛋白质同源

性分析。通过搜索 NCBI(National Center for Biotechnology Information)核苷酸数据库(GenBank),根据核苷酸同源性分析发现,梗稻(*Oryza sativa* ssp. *japonica*)中基因组有 3 个 *TBP* 基因:*OsTBP1* (LOC_Os10g29660)、*OsTBP2*(LOC_Os03g45410)和 *OsTBP2*(LOC_Os12g39070),分别位于第 10、3 和 12 条染色体上,含有 1 186、1 071、1 132 个碱基。对 3 种 *TBP* 的基因进行结构分析,发现 *OsTBP1* 只有 3 个外显子,而其余 2 个 *TBP* 基因结构相似,分别有 9 个和 11 个外显子(图 1)。它们分别编码 223、203 和 208 个氨基酸,尽管氨基酸序列的长度不同,但编码蛋白的同源性是非常高的,2 个 *TBP2* 蛋白的序列同源性高达 99%,而 *TBP1* 和 2 个 *TBP2* 序列的同源性都只有 88%(图 2)。



黑色方框代表外显子,直线代表内含子,*OsTBP1* 中白色方框表示编码 *TBP* 蛋白以外的部分。Black boxes represent the exon, straight lines represent the intron, white boxes of the *OsTBP1* represent coding part outside *TBP* protein.

图 1 梗稻品种 *TBP* 基因的结构示意图

Fig.1 Diagrammatic structure of *TBP* genes in rice (*Oryza sativa* ssp. *japonica*)

2) *TBP* 在水稻不同组织器官中的表达模式。采用 RT-PCR 检测 3 种 *TBP* 基因在水稻生长发育过程中不同时期及组织器官中的表达状况,结果显示这 3 个 *TBP* 基因的表达模式不完全相同。*OsTBP1*(10g)在叶片中表达量很低,但在剑叶中表达量很高。*OsTBP2*(03g)在愈伤中基本不表达,*OsTBP2*(12g)在各组织或器官中为组成型高水平表达(图 3)。

2.2 *TBP2*(03g)突变体库的建立

1) 突变体库中 *OsTBP2*(03g)突变位点在蛋白质序列上的分布。根据 KOME (<http://cdna01.dna.affrc.go.jp/cDNA/>) 上的全长 cDNA 信息设计引物,以野生中花 11 中抽提的 RNA 反转录产物为模板,扩增得到 *OsTBP2* (03g) 全长 cDNA。然后以之为模板进行易错 PCR 反应,根据产品说明书选择合适的突变频率。

位点上发生了 171 个突变,其中 31 个 PCR 产物发生了单氨基酸突变、47 个为双氨基酸突变、20 个为三氨基酸突变,只有 6 个发生了 3 个以上的突变。

2.3 遗传转化及转基因植株的检测

将发生了突变的 *OsTBP2*(03g)基因分别连接到超量表达载体 pU1301 上,通过农杆菌介导的遗传转化方法转化到受体材料中花 11 中,获得的转基因植株依次命名为mt1、mt2、mt3……mt104,同

时将转化了野生型 *OsTBP2*(03g)的植株作为对照,命名为 mt0。每个克隆转化水稻中花 11 后,至少获得 20 株家系。大田种植 T₀代转基因材料后,以 *GUS* 和潮霉素序列作为引物通过 PCR 的方法检测转基因阳性并初步选取 5 株转基因阳性单株,每株选取 20 粒种子,混合后播种。通过 PCR 进行表达水平检测(图 5),结果表明有 49 个克隆子成功转入中花 11 中,且突变的 *TBP* 在 mRNA 水平有了较

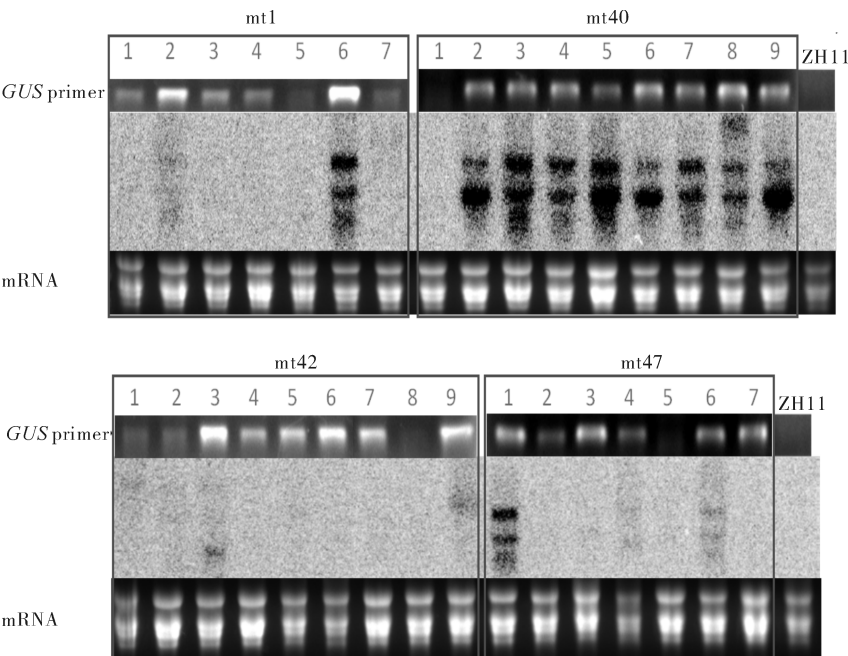


图 5 转基因植株的阳性检测(部分)

Fig.5 Positive detection of transgenic plants

高的表达。

2.4 产量相关农艺性状考察

为考察 TBP 突变后水稻产量是否受到了影响, 质量、实粒数、空壳质量、空壳数5个性状对 T₁、T₂

对转基因材料进行了连续 2 a 的产量农艺性状的考察。将阳性突变体种子植入大田,选取总穗数、实粒

表 1 产量增加的阳性突变体农艺性状表型值

Table 1 Agronomic traits of productive positive mutants

突变体编号 Mutants No.	总穗数 Tillers per panicle	结实率/% Seed setting ratio	千粒重/g 1000-grain weight	单株产量/g Yield per plant	每穗颖花数 Spikelets per panicle
ZH11(WT)	11.81±2.96	78±0.04	24.74±0.92	32.31±7.75	141.88±11.09
mt0(CK)	8.77±2.14	73±0.10	24.78±1.23	21.84±6.02	139.36±15.87
mt1	9.80±2.98	79±0.14	24.86±0.45	33.07±15.27	162.03±27.46 *
mt2	12.33±3.68	82±0.03	25.26±0.82	52.42±18.53	202.37±17.16 **
mt3	11.56±3.24	76±0.07	24.71±0.99	33.98±11.94	163.71±16.34 *
mt29	10.90±3.71	79±0.04	25.90±1.60 *	31.88±11.69	142.87±11.25
mt42	14.92±7.15	72±0.06 **	24.33±1.03	53.70±29.05 **	200.85±29.19 **
mt59	11.11±3.16	75±0.06	25.49±1.19 *	31.70±9.34	150.67±17.10
mt71	11.17±4.26	80±0.04	27.98±2.82 **	33.69±15.07	134.39±21.80
mt83	10.62±2.89	75±0.07	24.15±1.75	35.93±11.00	187.74±20.54 **

注: * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。Note: * and ** indicate significant differences at $P<0.05$ or 0.01 by Duncan's multiple-range test.

代转基因植株进行考察,由考察数据计算出结实率、千粒重、单株产量和每穗颖花数,并以 mt0 为对照分别进行了显著性分析。结果显示:转入了野生型基因的空白对照 mt0 各性状测量值与中花 11 没有显著差异,表明遗传转化载体和遗传转化方法没有影响水稻各方面的生长;突变体 mt29、mt59、mt71 的千粒重显著增加,分别比对照 mt0 高 4%、2%、12%;突变体 mt11 和 mt42 的单株产量显著上升,比 mt0 高 140%、146%;而突变体 mt4、mt11、mt16 和 mt83 的每穗颖花数显著增加,与 mt0 相比增加 16%、45%、17%、34%(表 1)。

2.5 非生物逆境胁迫

选取产量等农艺性状有明显改变的突变体 T₂ 代种子,用 2.00 μmol/L 百草枯、0.15 mol/L 甘露醇和 0.20 mol/L 氯化钠进行胁迫处理(以 mt0 作为对照),结果表明:在未处理前,mt0 和 mt16 在植株形态和生长方面没有显著差异,在百草枯胁迫条件处理 6 d 后,mt16 的叶片仍然显现绿色,而相同生长条件下的中花 11 的整个幼苗显现出白化现象。在 NaCl 胁迫处理 8 d 后,mt16 幼苗颜色没有明显变化,而中花 11 已经泛黄(图 6)。这表明突变体 mt16 对百草枯和氯化钠都具有一定耐受性,在不良的环境条件下可能有更强的适应性。

随后还对产量性状没有变化的阳性突变体进行了百草枯、甘露醇和氯化钠等非生物胁迫处理,结果发现有 8 个突变体对不同的非生物胁迫有明显的抗性,有的突变体还呈现对几种胁迫的交叉抗性(数据

未发表)。与此同时,对抗性突变体的氨基酸突变位点的特异性进行了分析统计,发现丙氨酸的突变非常多。有研究表明逆境相关的单个氨基酸的突变会导致植物抗性的增强,表明脯氨酸在植物体内的积累与植物的逆境代谢密切相关,单个氨基酸是可能影响植物抗性的^[28]。推测 TBP 中丙氨酸的突变对于加强水稻非生物逆境抗性也具有非常重要的作用。统计 TBP 在突变后的蛋白质性质变化后发现,抗氯化钠的突变体 mt63 和对 3 种胁迫都具有一定抗性的 mt32、mt38、mt62 中的 TBP 极性都增强(表 2)。

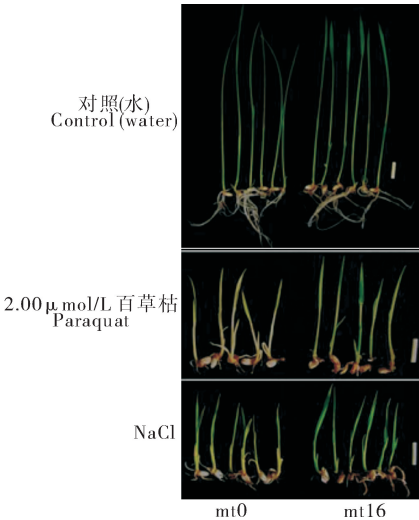


图 6 抗性突变体 mt16 对百草枯和氯化钠的抗性(标尺=1 cm)
Fig.6 Resistance of mutant mt16 to paraquat and NaCl(Bar=1 cm)

表 2 抗性突变体的突变位点及氨基酸特异性
Table 2 Mutant loci and amino acid specificity of the resistant mutants

突变体编号 Mutants No.	逆境 Stress	突变 Mutations	极性表现 Polarity	氨基酸特异性 Aminoacid specificity
mt47 mt100	百草枯 Paraquat	N-36-K, S-89-I, K-200-Stop A-2-V, S-33-L, A-101-G, K-106-M, G-141-V	增强 Increased	
mt63	氯化钠 NaCl	A-62-V, A-97-E	增强 Increased	
mt16 mt75 mt94	百草枯+ 氯化钠 Paraquat + NaCl	Q-105-K A-78-G, M-82-L E-54-Q, V-63-A	增强 Increased	A→V(2) A→G(3) A→X(7)
mt32		L-48-S	增强 Increased	
mt38	百草枯+甘露醇+氯化钠 Paraquat+ Mannitol+ NaCl	A-87-G	增强 Increased	
mt62		A-61-D, C-84-Y	增强 Increased	

注:括号内数字表示出现次数。Note: Numbers in the brackets represent the frequency.

3 讨 论

抗非生物逆境和高产是作物最佳的性状组合,仅有产量增加或者逆境胁迫抗性增强可作为作物的优良农艺性状。本试验中 mt4、mt11、mt29、mt59、mt71 和 mt83 没有很强的非生物逆境耐受性,但 mt29、mt59 和 mt71 的千粒重增加,mt11 和 mt42 的单株产量上升,mt4、mt5 和 mt83 的每穗颖花数增多,说明通过通用转录器工程获得的突变体与野生型水稻相比对环境的适应力更强,有的还可以提高产量;其中 mt11 和 mt42 的单株产量比对照 mt0 高出 140%,这是人们期望获得的性状之一。这与 Alper 等^[8]通过突变酵母的 TATA 框结合蛋白 SPT15 和辅助蛋白 TAF25,筛选出对乙醇和葡萄糖都有很强耐受性的酵母菌株有异曲同工之处。进一步说明了通用转录器工程(gTME)这一育种方法在水稻中是可行的。

具有抗性的突变体中,突变位点基本在 2 个功能结构域的范围,表明 23~108 和 113~199 这 2 段结构域与抵御非生物逆境相关。统计发现大部分突变位点处于 23~118 结构域,由此推测该结构域对水稻的非生物逆境抗性更重要。

mt16、mt32 和 mt38 都是单位点发生突变的突变体,分别在第 105、48 和 87 位氨基酸发生变化。只突变一个位点就能增强水稻的非生物逆境抗性,表明这 3 个氨基酸位点与水稻抵御非生物逆境的能力相关性很高。另外,mt42 在 136 位氨基酸发生突变,其单株产量出现了大幅度的提高,第 136 位可能是产量相关的氨基酸位点。其中 mt16 只有第 105 个位点发生变化,产量显著上升,同时对于百草枯、氯化钠的抗性也增加,这个位点值得深入研究。水稻的生长周期很长,进行 1 个基因突变往往得不到期望的表型,水稻抗逆、抗病等方面研究尤其困难,可以通过通用转录器工程(gTME)提高植物非生物胁迫耐受性并对其深入研究。

突变一个通用转录因子会引起一连串基因转录表达和代谢通路的变化,因此,构建通用转录因子的突变体库为整个调控网络的系统研究提供了丰富的研究材料。本研究初步考察了这些水稻材料中与产量和抗性相关的性状,其光合作用、呼吸作用、生长发育、次生代谢等过程也可能发生了一系列变化,有待进一步探讨。

参 考 文 献

- [1] WANG C, CHEN S, YU S. Functional markers developed from multiple loci in GS3 for fine marker-assisted selection of grain length in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 905-913.
- [2] YAN W H, WANG P, CHEN H X, et al. A major QTL, Ghd8, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice[J]. *Plant Mol*, 2011, 4: 319-330.
- [3] ZHANG Q. Strategies for developing Green Super Rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402-16409.
- [4] PENNISI E. The blue revolution, drop by drop, gene by gene[J]. *Science*, 2008, 320: 171-173.
- [5] WARNER J R, PATNAIK R, GILL R T. Genomics enabled approaches in strain engineering[J]. *Curr Opin Microbiol*, 2009, 12: 223-230.
- [6] ALPER H S, STEPHANOPOULOS G. Global transcription machinery engineering: a new approach for improving cellular phenotype[J]. *Metab Eng*, 2007, 9: 258-267.
- [7] LANZA A M, ALPER H S. Global strain engineering by mutant transcription factors[J]. *Methods Mol Biol*, 2011, 765: 253-274.
- [8] ALPER H S, MOXLEY J, NEVOIGT E, et al. Engineering yeast transcription machinery for improved ethanol tolerance and production[J]. *Science*, 2006, 314: 1565-1568.
- [9] GANTET P, MEMELINK J. Transcription factors: tools to engineer the production of pharmacologically active plant metabolites[J]. *Trends Pharmacol Sci*, 2002, 23: 563-569.
- [10] TRAVERS A. Transcription: building an initiation machine[J]. *Curr Biol*, 1996, 6: 401-403.
- [11] BERNARD V, BRUNAUD V, LECHARNY A. TC-motifs at the TATA-box expected position in plant genes: a novel class of motifs involved in the transcription[J]. *BMC Genomics*, 2010, 11: 166-181.
- [12] ONODERA Y, HAAG J R, REAM T, et al. Plant nuclear RNA polymerase IV mediates siRNA and DNA methylation-dependent heterochromatin formation[J]. *Cell*, 2005, 120: 613-622.
- [13] FAN X, SHI H, LIS J T. Distinct transcriptional responses of RNA polymerases I, II and III to aptamers that bind TBP[J]. *Nucleic Acids Res*, 2005, 33: 838-845.
- [14] HAHN S. Structure and mechanism of the RNA polymerase II transcription machinery[J]. *Nat Struct Mol Biol*, 2004, 11: 394-403.
- [15] LI Y F, DUBOIS F, ZHOU D X. Ectopic expression of TATA box-binding protein induces shoot proliferation in *Arabidopsis* [J]. *FEBS Lett*, 2001, 489: 187-191.
- [16] LAFITTE H R, ISMAIL A, BENNETT J. Abiotic stress tolerance in rice for Asia: progress and the future[C]// FISCHER T, TURNER N, ANGUS J, et al. New directions for a diverse

planet; the Proceeding of 2004 the 4th International Crop Science Congress.[S.l.]: The Regional Institute Ltd, 2004.

[17] GAO J P, CHAO D Y, LIN H X. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms; recent studies on stress response in rice [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49: 742-750.

[18] SHARONI A M, NURUZZAMAN M, SATOH K, et al. Gene structures, classification and expression models of the AP2/EREBP transcription factor family in rice[J]. Plant Cell Physiology, 2011, 52: 344-360.

[19] XU M, LI L, FAN Y, et al. ZmCBF3 overexpression improves tolerance to abiotic stress in transgenic rice (*Oryza sativa*) without yield[J]. Plant Cell Rep, 2011, 30: 1949-1957.

[20] XIAO J, CHENG H, LI X, et al. Rice WRKY13 regulates cross talk between abiotic and biotic stress signaling pathways by selective binding to different cis-elements [J]. Plant Physiol, 2013, 163: 1868-1882.

[21] CHEN X, WANG Y, LV B, et al. The NAC family transcription factor OsNAP confers abiotic stress response through the ABA pathway[J]. Plant Cell Physiol, 2014, 55: 604-619.

[22] JASPERS P, KANGAS J, ÄRVI J. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling[J]. Plant Physiol, 2010, 138: 405-413.

[23] DODD A N, KUDLA J, SANDERS D. The language of calcium signaling[J]. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 593-620.

[24] WANG K L C, LI H, ECKER J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks[J]. Plant Cell, 2002, 14: 131-151.

[25] ZHU Q, ORDIZ M I, DABI T, et al. Rice TATA binding protein interacts functionally with transcription factor IIB and the RF2a bZIP transcriptional activator in an enhanced plant in vitro transcription system[J]. Plant Cell, 2002, 14: 795-803.

[26] ZHAO Y, HU Y, DAI M, et al. The WUSCHEL-related homeobox gene WOX11 is required to activate shoot-borne crown root development in rice[J]. Plant Cell, 2009, 21: 736-748.

[27] LIN Y J, ZHANG Q. Optimising the tissue culture conditions for high efficiency transformation of indica rice[J]. Plant Cell Rep, 2005, 23: 540-547.

[28] ABREU I A, FARINHA A P, NEGRÃO S, et al. Coping with abiotic stress; proteome changes for crop improvement [J]. J Proteomics, 2013, 93: 145-168.

Obtaining transgenic rice plant with elite agronomic traits by the general transcription machinery

PENG Ying CHEN Xiangsong ZHAO Yu

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract General transcription factors are involved in a wide range of eukaryote gene transcription. Rice TBP (TATA-box binding protein) gene was amplified by PCR. Totally 104 individual mutagenic TBP genes were obtained by random mutagenesis and introduced into wild rice ZH11 (*Oryza sativa* spp. *japonica*) by *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation. Various phenotypes were screened. In T₁ and T₂ generation, improved agronomic traits and tolerant to abiotic stresses were identified. One mutant with high yield and abiotic stress resistance was obtained. It is indicated that improving rice agronomic traits with general transcription machinery is workable.

Keywords global transcription machinery engineering (gTME); TATA binding protein (TBP); rice; abiotic stress; agronomic traits; transgene

(责任编辑: 张志钰)