

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01349

水稻早熟多子房突变体 *fon5* 的遗传分析和基因定位

张向前, 邹金松, 朱海涛, 李晓燕, 曾瑞珍

华南农业大学农学院, 广州 510642

摘要: 在水稻中花 11 的后代中筛选到 1 例花器官数目突变体, 突变体主要表现为多雄蕊、多子房和早开花。遗传分析表明, 该突变表型受 1 对隐性核基因控制。因为对花器官数目突变体曾有报道, 如 *fon1*、*fon2*、*fon3* 和 *fon4*, 所以该突变体暂定名为 *fon5*。利用 *fon5* 与籼稻品种华梗粳 74 构建的 F₂ 群体对 *fon5* 进行基因定位, 发现其与第 6 染色体上的标记 *RM400* 和 *RM412* 连锁, 遗传距离分别为 10.5 cM 和 1.6 cM。通过在两标记间发展 6 个新的 Indel 标记, 将该基因定位于 116 kb 区间。

关键词: 水稻; 花发育突变体; 多子房; InDel 标记

Genetic analysis and gene mapping of an early flowering and multi-ovary mutant in rice (*Oryza sativa* L.)

ZHANG Xiang-Qian, ZOU Jin-Song, ZHU Hai-Tao, LI Xiao-Yan, ZENG Rui-Zhen

College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: A rice floral mutant was obtained from a *japonica* variety Zhonghua 11, which was characterized with the phenotype of more stamens, more pistils and early flowering. Genetic analysis showed that the mutant phenotype was controlled by a single recessive gene, which was designed as *floral organ number 5 (fon5)*. To map *fon5*, an F₂ population was derived from the cross between Huajingxian 74 and *fon5* mutant. Gene *fon5* was roughly mapped between the microsatellite markers *RM400* and *RM412* on chromosome 6 with genetic distances of 10.5 and 1.6 cM, respectively. Then, six new polymorphic InDel markers were developed in the region. According to the physical information of the markers, locus *fon5* was finally delimited to a region of 116 kb.

Keywords: rice; floral mutants; multi-ovary; InDel marker

花发育的分子遗传学机制已在拟南芥和金鱼草两个双子叶植物中广泛研究, 并取得了突破性进展, 在花发育 ABC 模型的基础上^[1,2], Theissen 和 Saedler^[3]提出了花发育的 ABCDE 模型。花同源异型 MADS-box 基因在被子植物中具有一定的保守性, 该模型对于单子叶植物的花器官发育研究具有重要的借鉴作用。但单子叶植物的花器官结构与双子叶模式植物

有着显著的区别, 其花器官发育是否遵循相似的调控机制缺乏足够的证据支持^[4]。水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 是单子叶植物基因组研究的模式植物^[5], 其花器官的发育直接影响稻谷产量和稻米品质, 因而对调控水稻花器官发育基因的研究具有重要的理论和现实意义。

目前的基因组数据显示, 水稻中至少有 70 多个

收稿日期: 2008-04-05; 修回日期: 2008-07-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 3067128)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 3067128)]

作者简介: 张向前(1975-), 男, 河南汝州人, 博士, 讲师, 研究方向: 植物分子生物学。Tel: 020-38604789; E-mail: maizerice@scau.edu.cn

通讯作者: 曾瑞珍(1971-), 女, 广东兴宁人, 硕士, 副研究员, 研究方向: 植物分子育种。Tel: 020-85280619; E-mail: zengrz@scau.edu.cn

MADS-box 基因^[6], 然而其中大多数基因的研究结果, 很大程度上是通过检测基因的表达模式, 并与双子叶植物和其他单子叶植物中同源基因的表达模式进行比较而得到的^[7], 仅部分基因的功能是从突变体出发直接研究得到^[8~10]。由于水稻花发育突变体的缺乏, 在很大程度上限制了对水稻花发育模式的全面理解^[4]。

本研究在中花 11 的后代中筛选到 1 个花发育突变体, 该突变体花器官数目异常, 主要表现为多雄蕊和多子房, 且生育期明显提前。因为对花器官数目 (Floral organ number, *fon*) 突变体曾有报道如 *fon1*^[11]、*fon2*^[12]、*fon3*^[13] 和 *fon4*^[9], 所以该突变体暂定名为 *fon5*。本研究在遗传分析的基础上, 对该突变基因进行了定位分析。

1 材料和方法

1.1 供试水稻材料

水稻多子房突变体 *fon5* 在水稻中花 11 的 *Ac/Ds* 双因子转座系统的 F_4 代群体中筛选获得, 再经自交和选择, 成为遗传稳定的品系。华粳 74 为花发育正常的粳稻品种。

1.2 方法

1.2.1 遗传分析和定位群体的构建

2005 年早季在以水稻多子房突变体 *fon5* 与华粳 74 配置杂交组合, 晚季种植 F_1 , 获得 F_2 种子。2006 年早季种植各亲本和 F_2 群体, 亲本和群体均为单株种植, 在开花期和成熟期观察每个单株的花器官及种子性状, 并根据其在群体中的分离情况分析该基因的遗传特性, 分离群体中的多子房突变体用于突变基因的定位。

1.2.2 多子房基因定位的方法

对多子房基因的定位中连锁标记的筛选采用 Michmore 等^[14]提出的近等基因池分析法。将 F_2 分离群体中的正常株和多子房突变体分成 2 组, 每组内将 10 个单株的 DNA 混合, 形成正常株和多子房突变体的 2 个池。利用分子标记技术寻找在 2 个池的扩增有差异的谱带; 再用分离后代单株, 验证该多态性是否真正与目标基因连锁。

1.2.3 DNA 的提取和 SSR 分析

在移栽大田 3 周后分单株收获 F_2 和亲本植株的叶片, 每株取 2~3 片约 4~5 cm 长的嫩叶片。 F_2 群体

中的 312 株突变体植株用于多子房基因的定位。水稻基因组 DNA 提取采用简易的 TPS 法: (1) 取 2~4 cm 长的水稻叶片放入 1.5 mL 离心管中, 放入液氮, 研碎, 加 TPS 抽提液 900 μ L, 75 $^{\circ}$ C 水浴 30~60 min; (2) 12 000 r/min 离心 10 min; (3) 吸上清约 500 μ L 转入 1.5 mL 离心管; (4) 加入等体积异丙醇, 放置, 12000 r/min 离心 10 min; (5) 弃上清, 干燥沉淀, 加 100 μ L 灭菌水, 4 $^{\circ}$ C 放置待用。TPS 抽提液组分: 100 mmol/L Tris-HCl(pH 8.0), 10 mmol/L EDTA(pH 8.0), 1 mol/L KCl。

选择已经公布的微卫星标记进行多子房基因初步定位, SSR 分析中所用到的引物序列引自 <http://www.gramene.org/>, 引物由上海生工生物工程技术服务有限公司合成。PCR 反应所用的程序为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min, 循环(94 $^{\circ}$ C 1 min, 55 $^{\circ}$ C 1 min, 72 $^{\circ}$ C 1 min) 35 次, 72 $^{\circ}$ C 延伸 5 min。按 20 μ L 的反应体系进行 PCR 扩增, 20 μ L 的反应体系包括: 0.2 μ mol/L 的引物, 200 μ mol/L dNTP, 1 \times PCR buffer(50 mmol/L KCl, 10 mmol/L Tris-HCl pH 8.3, 1.5 mmol/L $MgCl_2$, 0.01%明胶), 50~100 ng 的模板 DNA, 1 U 的 *Taq* 酶。DNA *Taq* 酶由本实验室生产。扩增产物用 6%聚丙烯酰胺凝胶电泳分离, 银染检测。

1.2.4 InDel 标记的发展和精细定位

利用 Shen 等^[15]发展的水稻全基因组 DNA 多态数据库在目标区域发展 InDel(Insertion deletion)标记; 利用软件 Primer 3.0 对含 8 bp 序列差异的基因组序列设计出能扩增长度约为 200 bp PCR 产物的上下游引物。经检测有多态的 InDel 标记用于精细定位。

1.2.5 分子标记与多子房基因的连锁分析

根据分子标记分析的结果, 将分离群体中显示具有多子房池和正常池的个体分别赋值 1 和 2, 由于具有双亲带型(杂合带)的个体与正常株池的带型一致因此也赋值 2, 利用 MAPMAKER (EXP3.0b) 作图软件^[16], 构建目标基因区域的分子标记连锁图谱。

2 结果与分析

2.1 多子房突变体的表型特征和遗传分析

本研究在利用水稻中花 11 的 *Ac/Ds* 双因子转座系统筛选突变体时, 在 F_4 代群体中发现来自 d6 \times B5-9-14-4 的株系中有 1 个早开花突变体, 种植

后代, 在开花期进一步观测, 发现花器官发育异常(图 1)。突变体早季抽穗期较对照中花 11 的 75 d 早 23 d, 晚季较对照中花 11 的 63 d 早 20 d; 颖片和内外稃正常, 突变体雄蕊 7~12 个, 多数为 8~10 个, 雌蕊 2~4 个。成熟期调查结实情况, 发现约有 80% 的谷壳内有 2~4 粒米。此外, 该突变体还表现为植株较矮, 分蘖较少。*fon5* 突变体与籼稻华梗粳 74 杂交, F_1 代所有个体的表型都与野生型一致, 而自交 F_2 代群体中正常植株(960 株)与突变植株(312 株)的比例符合 3:1 ($\chi^2 = 0.13 < \chi^2_{0.05} = 3.84$), 表明该突变体表型由 1 对隐性基因控制。对该突变体及其后代的 Basta 抗性检测及 T-DNA 和 *Ds* 插入的分子检测结果表明(数据未显示), 突变体表型与 T-DNA 或 *Ds* 插入无共分离关系。

2.2 突变基因的初步定位

选择均匀分布于水稻染色体上的 SSR 标记, 逐条进行 2 个池之间的 SSR 标记的多态性分析, 然后利用在 2 个池间表现出多态的标记, 在 F_2 群体进行验证分析, 以明确多子房突变性状是否与该 SSR 标记存在连锁关系。在对第 6 染色体上的微卫星标记的多态性分析中, 发现有 7 对位于第 6 染色体上的微卫星标记(RM510、RM527、RM564、RM454、RM162、RM400、RM412 和 RM141)在多子房混合

池与正常株混合池间表现出多态性, 可能与多子房性状连锁。利用这些多态性标记进一步进行群体检测, 结果发现, 突变基因与这些分子标记存在不同程度的连锁, 初步将多子房基因定位在 RM400 和 RM412 之间, 与 RM400 和 RM412 的遗传距离分别为 10.5 cM 和 1.6 cM (图 2)。

2.3 多子房基因的精细定位

目标基因的精细定位是基因图位克隆的关键步骤, 与目标基因紧密连锁分子标记的确定将为构建覆盖该基因的物理图谱奠定基础。初步将多子房基因定位在 RM400 和 RM412 之间, 我们在这两标记之间不同区段的 PAC 克隆上共发展了 7 对 InDel 标记, 用这些标记对亲本进行多态性分析, 共有 6 对标记在两亲本间有多态(表 1)。利用这 6 对多态性标记对 F_2 群体中的 312 株多子房植株进行分析。水稻多子房基因被定位在 InDel 标记 M1-2 和 M3-1 之间, 遗传距离分别为 0.16 和 0.8 cM; 同时发现标记 M2-1 与多子房性状共分离。其中 InDel 标记 M1-2 和 M3-1 在分离群体部分个体中的表现见图 3。根据水稻第 6 染色体的物理图谱和精细定位的结果, 我们构建了覆盖 *fon5* 基因的物理图谱(图 4)。在此基础上, 我们利用水稻基因组注释数据库 TIGR(<http://www.tigr.org/tigr-scripts/e2k1/osa1/>)分析了 InDel 标记 M1-2 和

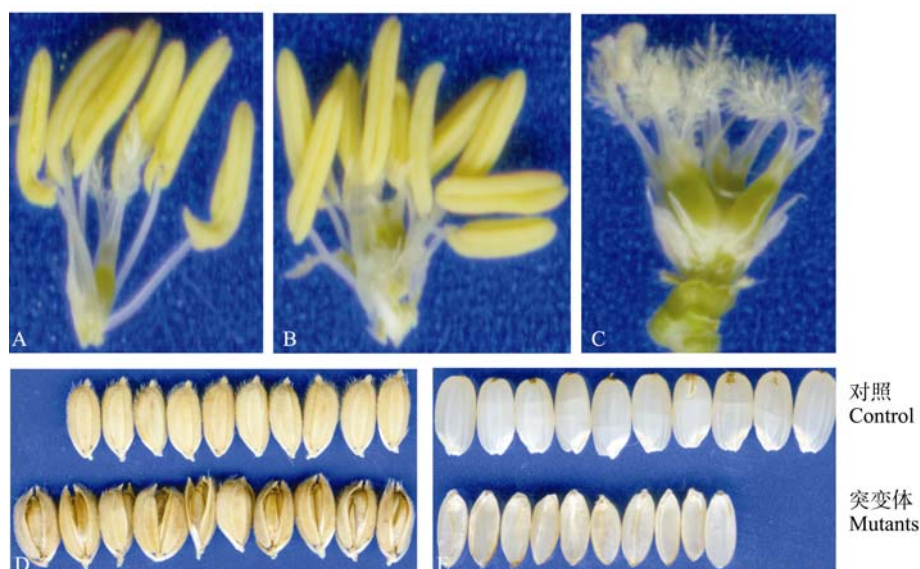


图 1 水稻多子房突变体表型

A: 野生型花; B: 突变体花(10 个雄蕊); C: 突变体花(4 个雌蕊); D, E: 野生型和突变体种子表型。

Fig. 1 Phenotypes of multi-ovary mutants in rice

A: A flower of the wild type; B: A flower of the mutant with ten stamens; C: A flower of the mutant with four pistils; D and E: Phenotypes of the wild-type and the mutant seeds.

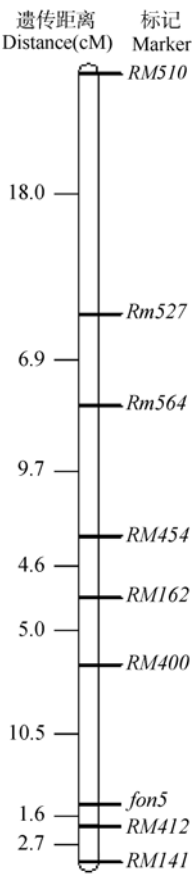


图 2 水稻第 6 染色体 *fon5* 座位的连锁图
Fig. 2 The linkage map of locus *fon5* on rice chromosome 6

M3-1 之间的水稻染色体区段, 发现在该区段有 1 个 MADS-box 基因 (*OsMADS16*), 标记 *M2-1* 位于 *OsMADS16* 的内含子区。由于 *fon1* 基因位于水稻第

6 染色体, 为了明确 *fon1* 与目的基因 *fon5* 的关系, 我们比较分析了 *fon1* 与目的基因 *fon5* 的定位结果, 表明目的基因所在的染色体区段不含 *fon1* 基因, 两者相距 203 kb。

3 讨论

本文对 1 个早熟、多子房的水稻突变体 *fon5* 进行了研究。遗传分析表明该突变体受 1 对隐性基因控制, 通过定位群体的构建和 InDel 标记的发展将突变基因定位在水稻第 6 染色体 PAC 克隆 AP004329 和 AP005463 上, 位于 InDel 引物 *M1-2* 和 *M3-1* 之间, 物理距离 116 kb(图 4)。根据水稻基因组注释数据库 TIGR 的预测, 在定位区域有 1MADS-box 基因 *OsMADS16*, 进一步检索发现已有 3 个研究者采用不同的方法研究了 *OsMADS16* 基因的功能, 研究表明 *OsMADS16* 属 B 类功能基因。水稻中 B 类功能基因有 3 个, 其中的 *OsMADS2* 和 *OsMADS4* 基因与拟南芥 *PI* 同源, *OsMADS16* 与拟南芥 *AP3* 同源^[17]。在拟南芥中 *ap3* 突变体表现为花瓣转变为花萼而雄蕊为心皮所取代, 显示在双子叶植物中 B 类基因的主要功能是控制雄蕊和花瓣的发育, 特别是在雄性生殖器官的决定上^[18]。除此之外, 还存在对 *AP3* 基因起负调控作用的基因, 如拟南芥中的 *SUP* (*SUPERMAN*) 基因, *sup* 突变体在心皮处出现额外的雄蕊^[19]。利用 RNAi 干扰技术沉默 *OsMADS16* 基因的植株中, 浆片则转变为内稃类的结构, 雄蕊转变为心皮, 且雄性不育^[20]。*OsMADS16* 基因的超表达转基因植株也有类似表型^[21]。研究还发现

表 1 两亲本间表现多态的 InDel 分子标记
Table 1 The newly developed polymorphic InDel markers

标记 Marker	引物序列 Primer sequence (5 →3)	产物长度 Size of products (kb)	所在 PAC 克隆 Related PAC clones
<i>M1-1</i>	L: tgatcagtcaatccacaacaa R: attaccagcactgtggcgta	210	AP004329
<i>M1-2</i>	L: tcgaaccaaccaaacattca R: tggactgtgatgaccgactc	177	AP004329
<i>M2-1</i>	L: aacatgcatgcttgaactgg R: ttacctgcggttagctggt	188	AP005463
<i>M3-1</i>	L: tgcttgtgtgccaccttta R: tcacagccaaggcaatgtag	244	AP004678
<i>M3-2</i>	L: ctctctctctccgatggtg R: gaagcccaaatccatcaaaa	196	AP004678
<i>M3-3</i>	L: attcgtctcgcggtttacag R: gtgtccctgatccaacacc	183	AP004678

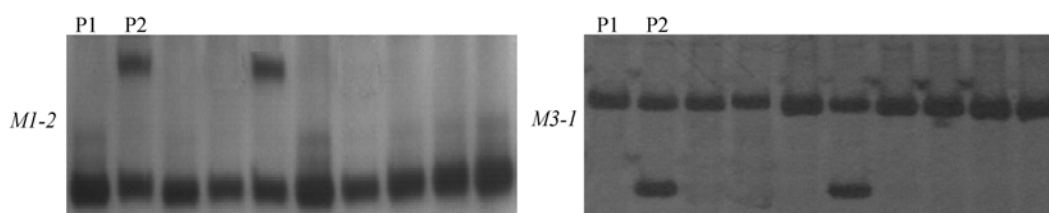


图 3 InDel 标记 *MI-2* 和 *M3-1* 在两个池之间的多态性及其在 F_2 代部分植株中的分离情况

P1: 突变体混合池; P2: 野生型混合池。

Fig. 3 Segregation of the InDel markers *MI-2* and *M3-1* in the F_2 population

P1: Mutants pool; P2: Wild-type plants pool.

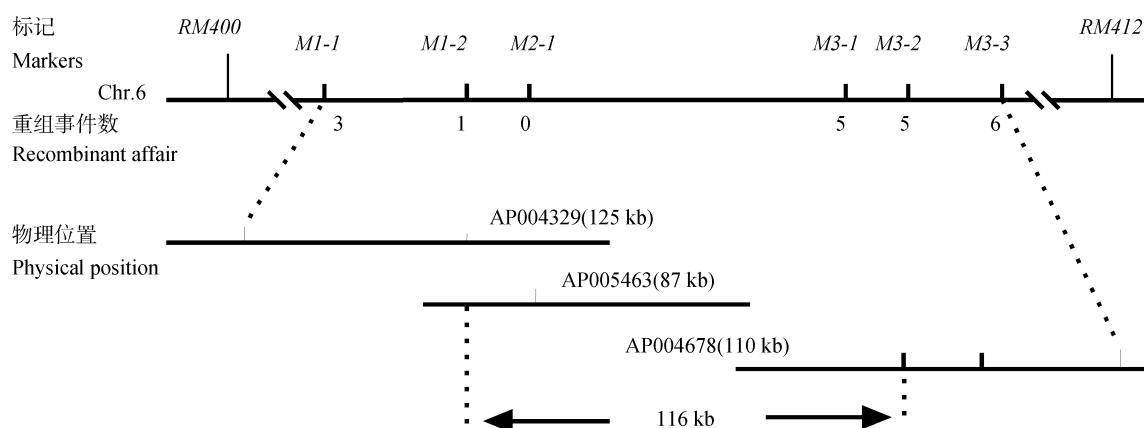


图 4 水稻第 6 染色体上 *fon5* 座位所在区域物理图

Fig. 4 The physical map of locus *fon5* on rice chromosome 6

superwoman1(spw1) 的突变表型也是由 *OsMADS16* 突变所引起的, *SPW1* 异位表达的转基因水稻, 其心皮被雄蕊状器官取代, 性状与拟南芥中异位表达 *AP3* 的突变体 *superman* 类似^[8]。本研究的多子房突变体 *fon5* 主要表现为超数雌蕊、雄蕊, 不仅亲本育性正常, 而且在杂交后代的突变株中也都发育正常, 这一现象与上述报道的表型不同。

此外, 多子房突变体生育期显著缩短, 这在已报道的 *OsMADS16* 基因研究中没有提及。MADS-box 基因除了在植物花发育中调控花器官以及花分生组织特性以外, 多个 MADS-box 基因例如 *OsMADS14*、*OsMADS50* 和 *OsMADS51* 等也参与了水稻生育期的调控。Kim 等^[22]研究表明, *OsMADS51* 在水稻光周期调控路径中位于 *Ehd1*、*OsMADS14* 和 *Hd3a* 的上游, 在短日照条件下 *OsMADS51* 突变后, 突变体较对照延迟开花 2 周, 而在长日照条件下几乎没有影响。我们的研究表明 *fon5* 基因可能参与了水稻生育期的调控。

调控花器官数目的分子遗传学机制在拟南芥已经有了较为透彻的研究, *CLV1*^[23]、*CLV2*^[24]和 *CLV3*^[25]是其中功能研究比较清楚的 3 个基因, 它们通过调节花分生组织最终影响花器官数目及额外产生花器官。在水稻中, 对花器官数目突变体已有报道如 *fon1*^[11]、*fon2*^[12]、*fon3*^[13] 和 *fon4*^[9]等。水稻 *fon1* 基因与拟南芥 *CLV1* 同源, 编码富含亮氨酸的受体蛋白激酶, 位于水稻第 6 染色体与目的基因 *fon5* 的定位结果所在染色体区段相距 203 kb, 因此, 可以认为 *fon5* 是不同于 *fon1* 的 1 个新突变体; 研究表明 *fon2* 和 *fon4* 是 1 对等位变异, 位于水稻第 11 染色体与拟南芥 *CLV3* 同源; *fon3* 突变体系水稻第 11 染色体发生染色体臂内倒位造成的花器官数目突变体, 这也是水稻中首次报道的染色体臂内倒位造成的染色体结构变异。李云等^[26]也报道了 1 个水稻花器官数目突变体 *fon(t)*, *fon(t)* 内外稃开裂, 花器官外露, 雄蕊一般 6~9 枚, 雌蕊 1~2 枚。另外, 目前发现的多子房突变体有 *TOR*^[27]、*PRR16*^[28]等。*TOR* 突变体雄

蕊数目减少,雌蕊数目增多,有雄蕊雌蕊化现象,每个颖花只产生 1 粒种子; *PRR16* 的雄蕊增多,有多余的颖片,产生双粒或三粒种子。本研究的突变体 *fon5*, 颖片和内外稃正常,雄蕊 7~12 个,多数为 8~10 个,雌蕊 2~4 个(图 1),与上述花发育突变体存在不同程度的表型差异或与它们相应的突变基因所在的染色体位置不同。由此我们认为 *fon5* 可能是 1 个新的花发育突变体。

根据突变体基因定位结果及相应染色体区段基因注释分析,我们认为 *OsMADS16* 可能为突变体 *fon5* 的候选基因。但是鉴于突变体与已报道的 *OsMADS16* 在育性和生育期表型方面的差异,目前尚不能确定 *fon5* 与 *OsMADS16* 之间的等位关系。*fon5* 与 *OsMADS16* 之间表型方面的差异一方面可能是 *fon5* 发生了不同的等位变异,已往的研究表明不同的等位变异可产生不同的表型变异。例如水稻花器官数目等位突变体 *fon1-1* 和 *fon1-2*,前者雌蕊 2~3 个,雄蕊发育几乎不受影响,后者的突变效应较强,雌蕊 4~5 个,雄蕊 7~12 个^[11];再如 *fon2*^[12]和 *fon4*^[9],两者均造成突变体花器官数目增加,但 *fon4* 同时影响水稻穗子发育,一次枝梗数由野生型的 11.4 个增加到 18.9 个,而 *fon2* 对穗子发育无影响。另一方面也可能是 *OsMADS16* 的上游调控基因发生了突变。要证实上述推测是否正确,或要得出这一发育现象的正确解释,必须克隆突变基因及野生型基因,并对这些基因的结构和功能进行比较研究。相关工作正在进行之中。

参考文献(References):

- [1] Bowman JL, Smyth DR, Meyerowitz EM. Genetic interactions among floral homeotic genes of *Arabidopsis*. *Development*, 1991, 112(1): 1–20.
- [2] Coen ES, Meyerowitz EM. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353(6339): 31–37. [\[DOI\]](#)
- [3] Theissen G, Saedler H. Plant biology: floral quartets. *Nature*, 2001, 409(6819): 469–471. [\[DOI\]](#)
- [4] CUI Rong-Feng, MENG Zheng. Functional conservation and diversity of floral homeotic MADS-box genes in angiosperms. *Chinese Bull Bot*, 2007, 24(1): 31–41. 崔荣峰, 孟征. 花同源异型 MADS-box 基因在被子植物中的功能保守性和多样性. *植物学通报*, 2007, 24(1): 31–41.
- [5] Izawa T, Shimamoto K. Becoming a model plant: the importance of rice to plant science. *Trends Plant Sci*, 1996, 1(3): 95–99. [\[DOI\]](#)
- [6] Irish VF, Litt A. Flower development and evolution: gene duplication, diversification and redeployment. *Curr Opin Genet Dev*, 2005, 15(4): 454–460. [\[DOI\]](#)
- [7] LUO Qiong, ZHU Li-Huang. Progress of molecular floral development research in rice. *Hereditas (Beijing)*, 2002, 24(1): 87–93. 罗琼, 朱立煌. 水稻花发育的分子生物学研究进展. *遗传*, 2002, 24(1): 87–93.
- [8] Nagasawa N, Miyoshi M, Sano Y, Satoh H, Hirano H, Sakai H, Nagato Y. *SUPERWOMAN1* and *DROOPING LEAF* genes control floral organ identity in rice. *Development*, 2003, 130(4): 705–718. [\[DOI\]](#)
- [9] Chu HW, Qian Q, Liang WQ, Yin CS, Tan HE, Yao X, Yuan Z, Yang J, Huang H, Luo D, Ma H, Zhang DB. The *FLORAL ORGAN NUMBER4* gene encoding a putative ortholog of *Arabidopsis* CLAVATA3 regulates apical meristem size in rice. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 1039–1052. [\[DOI\]](#)
- [10] Yamaguchi T, Lee DY, Miyao A, Hirochika H, An G, Hirano HY. Functional diversification of the two C-class MADS box genes *OSMADS3* and *OSMADS58* in *Oryza sativa*. *Plant Cell*, 2006, 18(1): 15–28. [\[DOI\]](#)
- [11] Suzuki T, Sato M, Ashikari M, Miyoshi M, Nagato Y, Hirano HY. The gene *FLORAL ORGAN NUMBER1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1. *Development*, 2004, 131(22): 5649–5657. [\[DOI\]](#)
- [12] Suzuki T, Toriba T, Fujimoto M, Tsutsumi N, Kitano H, Hirano HY. Conservation and diversification of meristem maintenance mechanism in *Oryza sativa*: function of the *FLORAL ORGAN NUMBER2* gene. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(12): 1591–1602. [\[DOI\]](#)
- [13] Jiang L, Zhang WL, Xia ZH, Jiang GH, Qian Q, Li AL, Cheng ZK, Zhu LH, Mao L, Zhai WX. A paracentric inversion suppresses genetic recombination at the *FON3* locus with breakpoints corresponding to sequence gaps on rice chromosome 11L. *Mol Genet Genomics*, 2007, 277(3): 263–272. [\[DOI\]](#)
- [14] Michelmore RW, Paran I, Kesseli RV. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(21): 9828–9832. [\[DOI\]](#)
- [15] Shen YJ, Jiang H, Jin JP, Zhang ZB, Xi B, He YY, Wang G, Wang C, Qian LL, Li X, Yu QB, Liu HJ, Chen DH, Gao JH, Huang H, Shi TL, Yang ZN. Development of genome-wide DNA polymorphism database for map-based cloning of rice genes. *Plant Physiol*, 2004, 135(3): 1198–1205. [\[DOI\]](#)
- [16] Lander ES, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly MJ, Lincoln SE, Newburg L. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1(2): 174–181. [\[DOI\]](#)
- [17] Moon YH, Jung JY, Kang HG, An G. Identification of a

- rice APETALA3 homologue by yeast two-hybrid screening. *Plant Mol Biol*, 1999, 40(1): 167–177. [\[DOI\]](#)
- [18] Yi Y, Jack T. An intragenic suppressor of the Arabidopsis floral organ identity mutant *apetala3-1* functions by suppressing defects in splicing. *Plant Cell*, 1998, 10(9): 1465–1478. [\[DOI\]](#)
- [19] ZHANG Ze-Ting, LI Xue-Bao. Function of *MADS-box* genes in plant development. *Plant Physiol Commun*, 2007, 43(2): 218–222.
张则婷, 李学宝. *MADS-box* 基因在植物发育中的功能. *植物生理学通讯*, 2007, 43(2): 218–222.
- [20] Xiao H, Wang Y, Liu D, Wang W, Li X, Zhao X, Xu J, Zhai W, Zhu, L. Functional analysis of the rice AP3 homologue *OsMADS16* by RNA interference. *Plant Mol Biol*, 2003, 52(5): 957–966. [\[DOI\]](#)
- [21] Lee S, Jeon JS, An K, Moon YH, Lee S, Chung YY, An G. Alteration of floral organ identity in rice through ectopic expression of *OsMADS16*. *Planta*, 2003, 217(6): 904–911. [\[DOI\]](#)
- [22] Kim SL, Lee S, Kim HJ, Nam HG, An G. *OsMADS51* is a short-day flowering promoter that functions upstream of *Ehd1*, *OsMADS14*, and *Hd3a*. *Plant Physiol*, 2007, 145(4): 1484–1494. [\[DOI\]](#)
- [23] Clark SE, Running MP, Meyerowitz EM. *CLAVATA1*, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis*. *Development*, 1993, 119(2): 397–418.
- [24] Jeong S, Trotochaud AE, Clark SE. The *Arabidopsis* *CLAVATA2* gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the *CLAVATA1* receptor-like kinase. *Plant Cell*, 1999, 11(10): 1925–1934. [\[DOI\]](#)
- [25] Clark SE, Running MP, Meyerowitz EM. *CLAVATA3* is a specific regulator of shoot and floral meristem development affecting the same processes as *CLAVATA1*. *Development*, 1995, 121(7): 2057–2067.
- [26] LI Yun, XU Pei-Zhou, ZHANG Hong-Yu, PENG Hai, ZHANG Quan-Fang, WANG Xu-Dong, WU Xian-Jun. Characterization and identification of a novel mutant *fon(t)* on floral organ number and floral organ identity in rice. *J Genet Genomics*, 2007, 34(8): 730–737. [\[DOI\]](#)
李云, 徐培洲, 张红宇, 彭海, 张全芳, 汪旭东, 吴先军. 一个新的水稻花器官数目突变体 *fon(t)* 的鉴定及分析. *遗传学报*, 2007, 34(8): 730–737.
- [27] WEN Wen, LI Shuang-Cheng, WANG Shi-Quan, HE Ti-Hong, LI Ping. Phenotypic and genetic characterization of a twin-ovary mutant (*TOR*) in rice. *Chinese J Rice Sci*, 2007, 21(3): 253–258.
文雯, 李双成, 王世全, 何体宏, 李平. 一个水稻双子房突变体的表型鉴定和遗传分析. *中国水稻科学*, 2007, 21(3): 253–258.
- [28] Pandian R, Thiyagarajan K. Inheritance of floral traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Curr Sci*, 2004, 87(8): 1051–1052.

贺谈老百年华诞

李家洋

中国遗传学会, 北京 100101

值谈家桢教授百年华诞, 我衷心地祝愿他健康长寿。

半个多世纪以来, 谈老一直活跃在科学和社会的各个领域, 从 50 年代的青岛遗传学座谈会到 70 年代提倡开展基因工程研究, 80 年代建议在各院校设立遗传学教研室, 90 年代上书中央开展人类基因组计划, 到 1998 年第 18 届国际遗传学大会在北京胜利召开, 都凝聚了谈家桢教授的心血。正如原国家科委主任宋健同志所说: “谈家桢是一位呕心沥血辛勤劳作了半个多世纪, 为中国科技事业的发展作出了巨大贡献的老一辈科学家”。

谈家桢教授是中国遗传学会的创始人之一, 他曾担任第二、三届理事长, 以后又担任名誉理事长。30 年来, 他为中国遗传学会和中国遗传学事业的发展以及培养人才倾注了全部精力。

谈家桢教授生性豁达, 心胸宽广。他博学、他亲切、他坦率、他刚直, 一生关注着遗传学事业的发展; 他爱国、他爱人、他爱学, 始终把握着学科前沿与最新动态, 关心着年轻一代的进步与发展。他给予我们的精神财富是一部永远读不完的书。

谈家桢教授为人坦诚、坚持真理、实事求是、光明磊落的品德永远激励我们奋发向前!