

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00208

一个新的水稻小穗梗弯曲突变体的形态特征及基因定位

杨韵龙, 吴建国, 周元飞, 石春海

浙江大学农业与生物技术学院农学系, 杭州 310058

摘要: 稻穗小穗梗的发育与产量有着密切关系。文章利用 ^{60}Co γ 射线辐照籼稻品种“浙农 7 号”, 获得一个性状能稳定遗传的小穗梗弯曲突变体 *bpb1* (*bent pedicel branch 1*), 表现为小穗梗弯曲, 并伴有小穗梗长度增长、穗长缩短和植株矮化等特点。扫描电镜观察显示, *bpb1* 突变体小穗梗的表皮毛及气孔变小, 外表皮细胞和厚壁细胞排列不规则, 接近弯曲部位的细胞变小、排列更为紧密。*bpb1* 突变体小穗梗横切面观察表明, 小维管束排列结构发生明显变化。遗传分析表明该突变表型受隐性单基因控制。利用 *bpb1* 突变体与粳稻品种“浙农大 104”杂交构建的 F_2 群体进行基因定位, 将 *bpb1* 基因定位于水稻第 7 号染色体长臂 SSR 标记 RM21537 和 RM21552 之间, 该区间的物理距离为 343 kb, 该区域内未发现与水稻小穗梗发育相关的已知基因。文章为 *bpb1* 基因的克隆和功能研究奠定了重要基础。

关键词: 水稻; 小穗梗弯曲; 突变体; 形态特征; 基因定位

Morphological characteristics and gene mapping of a novel bent pedicel branch (*bpb1*) mutant in rice

YANG Yun-Long, WU Jian-Guo, ZHOU Yuan-Fei, SHI Chun-Hai

Agronomy Department, College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Rice pedicels are tightly associated with the yield of grain. In the present study, a novel and stable pedicel mutant *bpb1* (*bent pedicel branch 1*) was obtained from the wild type “Zhenong 7” after ^{60}Co γ -ray treatment. The mutant had the typical phenotype of bent pedicel branches with multiple abnormal phenotypes, such as longer pedicels, short panicles, and dwarfism. Detail examination using scanning electron microscopy revealed that the pedicel epidermal hairs and stomas in the mutant were smaller than those in the wild type. The epidermal and sclerenchymatous cells were arranged irregularly, and the cells in the bend region of pedicels became smaller and arranged closely. The transverse observation of the mutant pedicel branches showed that the small vascular bundles arranged differently from those of the wild type. Genetic analysis indicated that the abnormal phenotypes were controlled by a single recessive gene. Using the F_2 mapping

收稿日期: 2012-10-25; 修回日期: 2012-12-02

基金项目: 浙江省自然科学基金重点项目(编号: Z3100089), 浙江省科技厅“创新团队”(编号: 2010R50024), 教育部“创新团队”(编号: IRT1185) 和浙江省重大科技攻关专项(编号: 2007C12902)资助

作者简介: 杨韵龙, 硕士, 专业方向: 水稻遗传育种。E-mail: ylyang@zju.edu.cn

通讯作者: 石春海, 博士, 教授, 研究方向: 作物遗传育种。E-mail: chhshi@zju.edu.cn

网络出版时间: 2012-12-19 10:06:01

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20121219.1006.002.html>

population from the *bpb1* mutant crossed with the *japonica* rice variety “Zhenongda 104”, the *bpb1* gene was mapped in a 343 kb region between two SSR markers, RM21537 and RM21552, at the long arm of chromosome 7. Because no homologous gene was found in this region until now, *bpb1* might be a novel gene related to the pedicel development and growth. This study could be beneficial to future cloning and functional analysis of the *bpb1* gene.

Keywords: rice; bent pedicel branches; mutant; morphological characteristics; gene mapping

水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物之一,全世界 50%以上的人口以稻米为主食^[1]。随着水稻全基因组测序工作的完成,利用水稻突变体进行基因克隆及其功能研究,已成为一种有效的方法^[2,3]。小穗梗(又称小穗柄或小枝梗,位于小穗和稻穗枝梗之间)是连接水稻源和库的穗部结构,植株合成的光合产物等均需通过小穗梗的维管束组织进入籽粒,因而小穗梗在水稻产量形成过程中起着调控物质运输“泵”作用^[4,5]。张丹莹等^[6]发现水稻小穗柄中央大维管束后生韧皮部筛管和伴胞发育过程与普通细胞相同,但筛管分子的退化要早于伴胞。张其芳等^[5]的结果则表明,开始灌浆时强势粒小穗梗的筛管厚壁和伴胞细胞中的线粒体等细胞器以及胞间连丝数量要比弱势粒小穗梗更为丰富、CaM 标记密度也更高,表现出更强的启动机能和输导生理优势。

稻谷小穗梗着生于枝梗上,两者的发育有着密切的联系^[7,8]。水稻中存在类似于拟南芥CLV的调控途径^[9~11],并在花序枝梗发育过程中扮演着重要角色。Ikeda等^[12,13]发现一个受隐性基因控制的*ap01(aberrant panicle organization1)*突变体,穗部在产生极少数枝梗后即转变成小穗分生组织,其枝梗分生组织转变成小穗分生组织的时间也早于野生型,该突变体同时伴随着雄蕊减少、浆片增加等特点。Chu等^[14]发现*fon4(floral organ number4)*突变体的茎顶端、花序和花器分生组织均异常增大,同时表现为茎变粗,穗的枝梗、花器官数目也显著增加。Komatsu等^[15]报道的*lax*突变体稻穗的枝梗与小穗数目明显减少,对*LAX*基因的研究表明该基因编码一个含有bHLH功能域的蛋白,其表达位于茎顶端分生组织、枝梗分生组织的边缘。Li等^[16]发现*sp1(short panicle 1)*小穗突变体由于枝梗伸长功能缺失,枝梗长度极短。对*SP1*基因的克隆和功能研究表明该基因编码一种属于PTR家族(Peptide transporter family)

的转运肽,该基因在幼穗分枝的韧皮部能够高度表达。虽然目前对枝梗发育已有一些研究,但尚未发现着生在枝梗上的稻谷小穗梗弯曲以及相关分子机制研究的报道。

本研究通过⁶⁰Co γ 射线辐照粳稻品种“浙农 7 号”,筛选出一个稳定遗传的小穗梗弯曲突变体。表现为小穗梗呈明显弯曲状,伴有小穗梗长度增加、稻穗变短和植株变矮等性状变异。利用扫描电镜等对突变体小穗梗的发育形态进行了细胞学观察,同时对突变体进行了遗传分析和基因定位。由于至今尚未发现有关稻谷小穗梗弯曲突变体的报道,因此该突变体可能是一个新的突变体,结果可为进一步研究与水稻穗形有关的小穗梗发育机理和基因克隆奠定基础。

1 材料和方法

1.1 实验材料

供试材料为粳稻品种“浙农 7 号”。2007 年通过⁶⁰Co γ 射线(剂量为 350Gy)辐照后筛选出一个小穗梗弯曲突变体,经多代种植,性状稳定。外观表现为小穗梗呈明显弯曲状,部分一次、二次枝梗也表现为弯曲状态,同时伴随植株变矮,穗长缩短等特点。本研究将其命名为*bpb1(bent pedicel branch 1, 小穗梗弯曲)*突变体。

1.2 方法

1.2.1 表型分析

2012 年在浙江大学实验农场种植*bpb1* 突变体和野生型各 6 行,3 月 24 日播种,4 月 9 日移栽,株行距为 17 cm×17 cm,每行 6 株。栽培管理与一般大田相同。成熟时随机选取*bpb1* 突变体和野生型“浙农 7 号”植株各 20 株,考查株高(cm)、主穗长度(cm)、小穗数目(粒)、稻谷千粒重(g)、一次枝梗数(根)、二

次枝梗数(根)及结实率(%)等性状。利用*bpb1* 突变体和野生型主穗上相同位置的小穗梗各 20 根,用游标卡尺测量其长度(cm)。利用Microtek scanmaker i800 扫描仪及万深SC-E型大米外观品质检测分析系统对*bpb1* 突变体和野生型各 500 余粒精米的横切面积(mm²)和周长(mm)等外观指标进行考查。

1.2.2 遗传分析和定位群体构建

2011 年 8 月利用*bpb1* 突变体与野生型“浙农 7 号”杂交,2011 年 12 月在海南省陵水县实验基地种植F₁,通过F₁表型确定突变性状的显隐性,2012 年 4 月在浙江大学实验农场种植F₂遗传分析群体,利用F₂群体统计突变型和野生型的株数,根据其分离比例分析控制突变性状的基因情况。2011 年 8 月以*bpb1* 突变体作母本与粳稻品种“浙农大 104”杂交,2011 年 12 月在海南省陵水县实验基地种植F₁,成熟时收获F₂种子,2012 年 4 月在浙江大学实验农场种植F₂定位群体。从F₂分离群体中选择小穗梗弯曲突变性状明显的单株,取叶片用于提取各个单株的DNA,用于基因定位。

1.2.3 小穗梗扫描电镜及冰冻切片显微观察

选取幼嫩时期 *bpb1* 突变体和野生型穗部相同位置的小穗梗,切取中间部位约 2~4 mm,于 4%、2.5%戊二醛溶液中固定过夜,0.1 mol/L 的磷酸缓冲液漂洗样品 3 次,1%锇酸溶液固定样品 1 h,用梯度浓度乙醇(50%、70%、80%、90%、95%和 100%)对样品进行脱水处理,然后用乙醇/醋酸异戊酯混合液和纯醋酸异戊酯处理样品各 2 h。对样品进行纵切后利用 Hitachi 公司 HCP-2 临界点干燥仪进行临界点干燥,镀膜仪喷金,然后利用 Hitachi 公司 TM-1000 扫描电镜进行观察,拍照。

利用冰冻切片进行小穗梗横切面观察。随机选取突变体和野生型幼嫩小穗梗中间相同部位约 2~4 mm 长度的枝梗于 FAA 固定液中固定 24 h,利用蒸馏水洗涤 3 次后浸入 OCT 包埋剂中约 6 h,在-20℃Thermo scientific 冰冻切片机内冰冻 30 min 后切片。切片直接黏贴在载玻片上,室温下自然干燥后用 LEICA DM IRB 倒置光学显微镜观察,拍照。

1.2.4 突变基因 *bpb1* 的分子定位

参照Michelmore等^[17]提出的BSA(Bulk segregation analysis)法,对目的基因进行染色体定位,在F₂定位群体中选取具有小穗梗弯曲表型和正常表型的单株各 10 株,采用CTAB法提取单株叶片总DNA^[18],浓度调成一致后分别混合成突变株DNA池和正常株DNA池,混合池DNA终浓度为 300 ng/μL。利用本实验室合成的均匀分布于水稻 12 条染色体的 300 对SSR标记,及Shen等^[19]所公布的 50 对InDel标记,在*bpb1* 突变体和“浙农大 104”进行PCR扩增和多态性比较。PCR扩增参考Panaud等^[20]方法进行,反应产物用 8%聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,观察后拍照。利用筛选出的多态性标记检测突变株DNA池和正常株DNA池,比较分析获取与目的基因连锁的标记。

选取具有典型突变表型的 40 个隐性单株用于初步定位,再扩大定位群体,同时合成水稻数据库(<http://www.gramene.org/>)中公布的目标区域 SSR 标记(表 1),增加标记密度。根据已有分子标记的分析结果,利用 MAPMAKER/EXP3.0 进行连锁分析。

表 1 *bpb1* 分子定位所用多态性标记

标记名称	标记类型	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')	所在 BAC
R7M20	InDel	GTTTTGTGCATTCTTTAC	TTTATGACATTTTGACCG	AP004346
R7M30	InDel	ATGTCGCCTACGAGTTTTC	TTCATGTG ACCATTTGTGC	AP005185
RM7273	SSR	CTCGGGTCTACATGTCCAGTGC	GGCGGTTTGAGAGTGTGTAGG	AP003745
RM7184	SSR	GGGTGGAGTTAGAGCCGAACC	GTGGCTTGAGAGCGTTTGTAGG	AP005200
RM21564	SSR	CGACGGAAACACAATTCATAGG	ACCAACCGGGACTAAAGATCG	AP005181
RM21624	SSR	AGGAAACAAGTGCTTTGTGC	CGAAGAGTCATTACCTCATGC	AP004266
RM21537	SSR	GACTACTACTACGTCGAAATCGTACC	CAATCCGGGACTAAAGATCG	AP005188

RM21552

SSR

ATGGCCCTGTTTGCTGCATGG

TCGGTCCTTCTCTTCTGACATAACG

AP003808

2 结果与分析

2.1 *bpb1* 突变体的表型特征

从外观形态上看, *bpb1* 突变体与野生型相比, 株高明显矮化(图 1A), 稻穗和一次枝梗缩短(图 1:B, C), 小穗梗和护颖的长度长于野生型(图 1D)。不同稻穗小穗梗弯曲发生频率及弯曲弧度无明显规律, 但一次枝梗中部到顶部的小穗梗弯曲弧度比同一枝梗中部到基部的小穗梗弯曲弧度大。同时, 多数一次枝梗、二次枝梗的基部也表现出一定的弯曲状, 但两者的弯曲程度没有小穗梗的弯曲程度明显。性状考查结果显示, *bpb1* 突变体的株高、小穗梗长、一次枝梗数、二次枝梗数、每穗小穗数、主穗长及结实率与野生型“浙农 7 号”相比有明显变化, 差异均已达到极显著水平(表 2, 图 1)。但 *bpb1* 突变体与野生型“浙农 7 号”相比, 在稻谷千粒重和稻米外观性状上无明显差异(表 2)。

表 2 *bpb1* 突变体和野生型的性状比较

性状	WT	<i>bpb1</i>	差异
株高(cm)	93.20	68.10	-25.10**
小穗梗长(mm)	33.50	82.10	48.60**
每穗小穗数(个)	210.42	119.40	-91.02**
一次枝梗数(根)	8.60	6.70	-1.90**
二次枝梗数(根)	26.70	13.60	-13.10**
主穗长(cm)	25.49	19.20	-6.29**
结实率(%)	86.40	77.80	-8.60**
面积均值(mm ²)	9.90	10.12	0.22
周长均值(mm)	14.98	15.37	0.39
稻谷千粒重(g)	23.24	23.78	0.54

注: **为极显著差异($P < 0.01$), *为显著差异($P < 0.05$)。

2.2 *bpb1* 突变体的遗传分析

bpb1 突变体与野生型“浙农 7 号”杂交 F_1 植株上的稻谷小穗梗性状的表现与野生型一致, 表明小穗梗弯曲为隐性突变。在 456 株 F_2 单株中, 有 342 株表现为正常表型, 114 株表现为小穗梗弯曲的突变表型。 χ^2 检验结果表明其分离比符合 3:1 的比例($\chi^2 = 0.57 < \chi^2_{0.05} = 3.84$), 说明*bpb1* 突变体的小穗梗弯曲性状由隐性单基因控制。

2.3 *bpb1* 突变体小穗梗的细胞学观察

为明确 *bpb1* 突变体小穗梗在细胞学水平的变化, 本研究对 *bpb1* 突变体和野生型植株幼穗的小穗梗表面和切面进行了扫描电子显微镜和冰冻切片的观察。纵切面观察结果证实, 野生型植株小穗梗的外表皮细胞和厚壁细胞排列规则, 同一排上的细胞大小较为一致; 而 *bpb1* 突变体小穗梗的外表皮细胞和厚壁细胞排列紊乱, 同一排上的细胞大小不一致, 且接近弯曲部位的表皮细胞变小、排列更紧密(图 2:E, F)。横切面结果表明, 与野生型相比, *bpb1* 突变体中央维管束面积变大, 外围小维管束面积无明显变化; 维管束数目无差异, 均为 1 个大维管束和 4~6 个小维管束, 但 *bpb1* 突变体小穗梗小维管束的分布发生明显变化, 其外围小维管束明显偏离中央维管束(图 2:H, I)。除此之外, *bpb1* 突变体的表皮毛及气孔也有变小, 但小穗梗的表皮形态无明显变化(图 2:A~D)。

2.4 *bpb1* 基因的分子标记定位

利用 300 对 SSR 标记和 50 对 InDel 标记对 *bpb1* 突变体与“浙农大 104”之间进行了分子标记多态性筛选, 获得了 136 对多态性标记。根据筛选到的多态性标记分别扩增 F_2 突变株 DNA 池和正常株 DNA 池, 结果发现第 7 号染色体上的 InDel 标记 R7M7、R7M20、R7M30 和 R7M37 在突变池和野生池间具有明显差异, 这 4 对标记在 7 号染色体上的物理排列是 R7M7-R7M20-R7M30-R7M37。利用这 4 对标记分别扩增了 40 个具有典型突变表型的 F_2 单株, 发现它们均与 *bpb1* 基因连锁; 其中 R7M20 和 R7M30 检测到较少的重组单株, 表明其与目的基因连锁更为紧密。通过进一步分析, 所有 R7M20 的重组单株都出现在 R7M7 中, 所有 R7M30 的重组单株都出现在 R7M37 中, 且 R7M20 与 R7M30 检测到的重组单株均不相同, 说明 *bpb1* 基因位于 INDEL 标记 R7M20 和 R7M30 之间(图 3A)。

为了进一步精确定位该突变基因, 在 R7M20 和 R7M30 之间合成 GRAMENE 数据库公布的 SSR 标记 30 对, 筛选出在 *bpb1* 突变体和“浙农大 104”之间有多态性的标记 4 对, 分别是 RM7273、RM7184、RM21564 和 RM21624, 进一步扩大定位群体, *bpb1*

基因被定位到 SSR 标记 RM7184 和 RM21564 之间, 与两标记的遗传距离分别为 3.7 cM 和 0.7 cM(图 3

B)。继续筛选 RM7184 和 RM21564 之间的 SSR 标记, 利用 386 株定位群体将 *bpb1* 基因定位到标记



图 1 *bpb1* 突变体与野生型表型比较

A: 单株比较; B: 稻穗展开; C: 一次枝梗展开; D: 小穗及小穗梗局部。

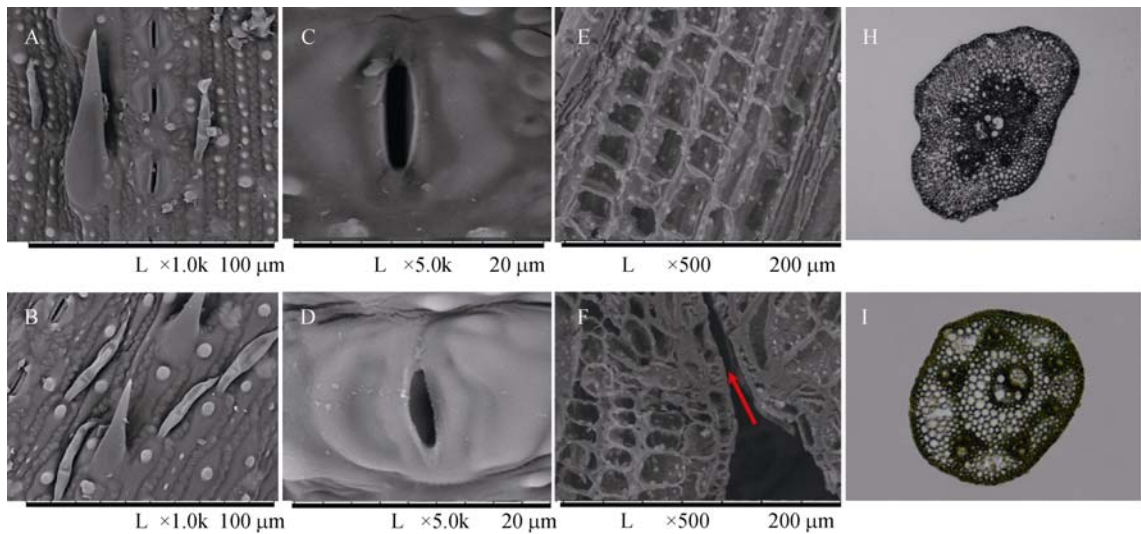


图 2 *bpb1* 突变体与野生型小穗梗的显微观察

野生型(A)与突变体(B)小穗梗表面比较; 野生型(C)与突变体(D)表面气孔比较; 野生型(E)与突变体(F)小穗梗纵切面比较; 野生型(H)与突变体(I)小穗梗横切面比较。图中箭头处为小穗梗弯曲部位。

RM21537 和 RM21552 之间, 其遗传距离分别为 0.5 cM 和 0.4 cM。根据分子标记在染色体上的位置, 该定位区间的物理距离为 343 kb(图 3 C)。通过 Rice Genome Annotation(<http://rice.plantbiology.msu.edu/>)预测, 此区域共有 49 个基因, 并未发现与小穗梗发育相关的已知基因, 表明 *bpb1* 可能为一新发现的基因。

3 讨论

穗形是水稻最重要的外部形态特征之一, 与产量有着密切的关系, 一直是水稻理想株型育种及高产栽培研究的重点之一。水稻穗形建成过程复杂, 要经历从茎顶端分生组织分化到小穗分生组织分化等几个程式化阶段, 涉及穗轴、枝梗、小穗梗及小穗等器官的形态、长度、数目等多个方面^[7,8]。虽然,

以水稻为代表的单子叶植物的花序相关器官在形态和结构上与双子叶植物存在明显差别,但在分子遗传控制上却表现高度的保守^[10-12,21]。

在拟南芥中,曾报道过一些花梗相关的突变体^[22],

如*erecta(er)*和*brevipedicellus(bp)*,其花梗(相当于稻谷小穗梗)长度明显缩短,花呈现向地生长的状态;Scott等^[22]对基因*KNAT1*功能研究表明*KNAT1*对花

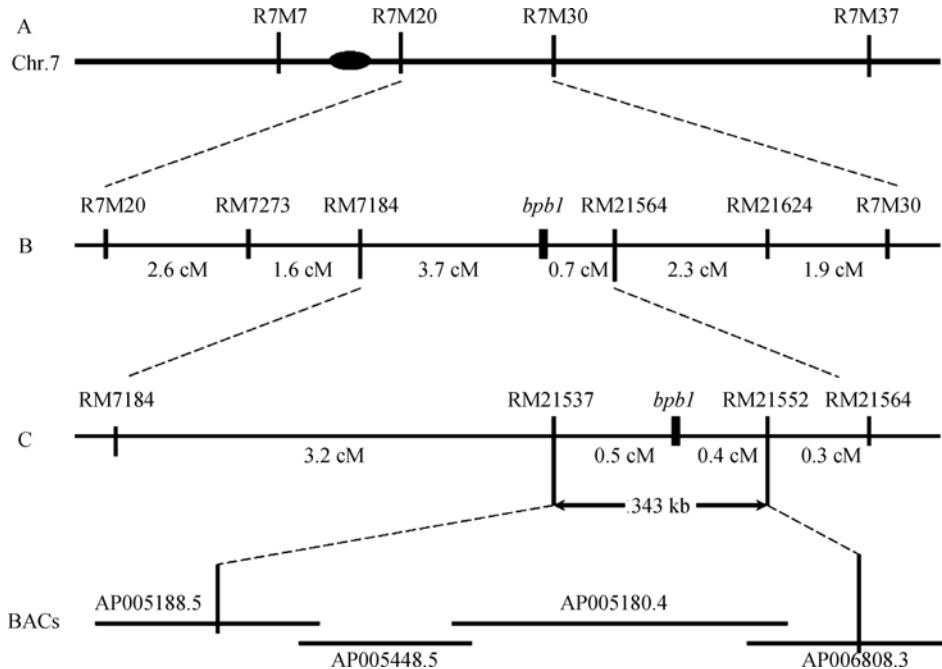


图 3 *bpb1* 基因在水稻第 7 号染色体上的分子定位

A: *bpb1* 基因染色体定位的连锁图谱, 染色体上方为标记名称; B: *bpb1* 基因染色体初定位的遗传连锁图谱, 染色体上方为标记名称, 染色体下方标明相邻标记遗传距离; C: *bpb1* 基因染色体分子定位的遗传连锁图谱和物理图谱及定位区间所在的 BACs, 最终将目的基因定位于 343 kb 范围内。

梗的生长起到重要的调控作用。植物组织发生弯曲或扭曲的情况在水稻和其他植物中也有报道, 如方云霞等^[23]发现的*rtl1(rumpled and twist leaf 1)*扭曲叶突变体, 该突变体叶片在伸长过程中发生扭曲, 其穗部也偶见扭曲; Sedbrook等^[24]报道的拟南芥*sku5*突变体根和胚轴发生左旋扭曲, 并呈现一定的弯曲状。本研究发现的*bpb1*突变体表现出与上述扭曲特性明显不同的特点, 主要表现为小穗梗折叠弯曲、增长的特点, 没有*rtl1*和*sku5*左旋或者右旋的扭曲特征。

与拟南芥相比, 与水稻穗形关系密切的小穗梗发育机制研究还相对滞后, 水稻穗形建成中的穗轴、枝梗和小穗等器官发育相关基因均已有报道^[12-16,25], 但尚未发现稻谷小穗梗发育相关基因的报道。本研究通过⁶⁰Co γ 射线诱变获得了*bpb1*突变体, 其小穗梗弯曲突变性状表现明显; 遗传分析表

明*bpb1*突变性状受一对隐性单基因控制, 分子标记定位表明*bpb1*基因位于水稻第 7 染色体 RM21537 和 RM21552 之间 343 kb 区间内。小穗梗弯曲突变体的发现以及对该突变基因的进一步研究, 有利于进一步完善水稻小穗梗建成过程中的分子调控机制, 在穗形研究中也具有重要的意义。

水稻稻穗的小穗梗由表皮、皮层厚壁细胞和维管束构成, *bpb1*突变体弯曲部位的表皮、厚壁细胞排列不整齐, 同一排细胞的大小不一致, 接近弯曲部位的表皮细胞变小, 而野生型小穗梗细胞排列整齐、大小一致。同时, 由于*bpb1*突变体小穗梗长度增长, 其细胞数目多于野生型, 故推测该突变基因*bpb1*可能对小穗梗表皮细胞、厚壁细胞的发育起着一定的调控作用。由于水稻幼穗是处于狭小的叶鞘空间内发育, *bpb1*突变体的小穗梗较长, 空间的限制使其在伸长时呈现出弯曲状, 这可能是突变体小

穗梗出现弯曲的原因之一, 显微观察表明 *bpb1* 突变体小穗梗外围小维管束的排列发生了较大变化, 其外围小维管束明显偏离中部, 虽然 *bpb1* 突变体的大维管束面积变大, 但突变体的结实率极显著降低, 推测可能是与 *bpb1* 突变体维管束排列结构发生变化有关。此外, *bpb1* 突变体还具有一个明显变化是株高显著矮化, 它与小穗梗弯曲等穗部突变性状的关系也可以成为以后的研究方向。

参考文献(References):

- [1] Wang YH, Li JY. Branching in rice. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 14(1): 94–99. [DOI](#)
- [2] Li XY, Qian Q, Fu ZM, Wang YH, Xiong GS, Zeng DL, Wang XQ, Liu XF, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li JY. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422(6932): 618–621. [DOI](#)
- [3] 马艺沔, 刘璐, 朱晨光, 孙昌辉, 徐波, 方军, 唐九友, 罗安定, 曹守云, 李古坡, 钱前, 薛勇彪, 储成才. 利用一多功能T-DNA标签系统创制水稻突变体. *遗传学报*, 2009, 36(5): 267–276. [DOI](#)
- [4] 金银根, 周桂香, 王增春, 王忠. 水稻小穗的结构及其功能. *植物学通报*, 1996, 13(4): 34–37. [DOI](#)
- [5] 张其芳, 刘奕, 黄福灯, 胡东维, 程方民. 水稻不同粒位小穗轴的超微结构差异及其CaM活性的细胞化. *作物学报*, 2009, 35(12): 2280–2287. [DOI](#)
- [6] 张丹莹, 刘宁, 常崇艳. 水稻小穗柄韧皮部发育的超微结构研究. *北京师范大学学报 (自然科学版)*, 2006, 42(4): 410–414. [DOI](#)
- [7] Ikeda K, Sunohara H, Nagato Y. Developmental course of inflorescence and spikelet in rice. *Breeding Sci*, 2004, 54(2): 147–156. [DOI](#)
- [8] Furutani L, Sukegawa S, Kyoizuka J. Genome-wide analysis of spatial and temporal gene expression in rice panicle development. *Plant J*, 2006, 46(3): 503–511. [DOI](#)
- [9] Ulrike B, Fletcher JC, Martin H, Meyerowitz EM, Rüdiger S. Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by *CLV3* activity. *Science*, 2000, 289(5479): 617–619. [DOI](#)
- [10] Suzaki T, Yoshida A, Hirano HY. Functional diversification of CLAVATA3-related CLE proteins in meristem maintenance in rice. *Plant Cell*, 2008, 20(8): 2049–2058. [DOI](#)
- [11] Kellogg EA. Floral displays: genetic control of grass inflorescences. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(1): 26–31. [DOI](#)
- [12] Ikeda K, Nagasawa N, Nagato Y. *Aberrant Panicle Organization 1* temporally regulates meristem identity in rice. *Dev Biol*, 2005, 282(2): 349–360. [DOI](#)
- [13] Ikeda K, Momoyo I, Nagasawa N, Kyoizuka J, Nagato Y. Rice *Aberrant Panicle Organization 1*, encoding an F-box protein, regulates meristem fate. *Plant J*, 2007, 51(6): 1030–1040. [DOI](#)
- [14] Chu H, Qian Q, Liang W, Yin C, Tan H, Yao X, Yuan Z, Yang J, Huang H, Luo D, Ma H, Zhang D. 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](#)
- [15] Komatsu M, Maekawa M, Shimamoto K, Kyoizuka J. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development. *Dev Biol*, 2001, 231(12): 364–373. [DOI](#)
- [16] Li SB, Qian Q, Fu ZM, Zeng D, Meng XB, Kyoizuka J, Maekawa M, Zhu XD, Zhang J, Li JY, Wang YH. *Short panicle1* encodes a putative PTR family transporter and determines rice panicle size. *Plant J*, 2009, 58(4): 592–605. [DOI](#)
- [17] Michelmore RW, Paran I, Kesseli RV. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method to detect makers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(21): 9828–9832. [DOI](#)
- [18] Rogers SO, Bendich AJ. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Mol Biol*, 1985, 5(2): 69–76. [DOI](#)
- [19] Shen Y, Jiang H, Jin J, Zhang Z, Xi B, He Y, Wang G, Wang C, Qian L, Li X. Development of genome-wide DNA polymorphism database for map-based cloning of rice genes. *Plant Physiol*, 2004, 135(3): 1198–1205. [DOI](#)
- [20] Panaud O, Chen X, McCouch SR. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLPs) in rice. *Mol Gen Genet*, 1996, 259(5): 597–607. [DOI](#)
- [21] 杨德卫, 卢礼斌, 程朝平, 曾美娟, 郑向华, 叶宁, 刘成德, 叶新福. 一个水稻内颖退化突变体的形态特征及基因的精确定位. *遗传*, 2012, 34(8): 1064–1072. [DOI](#)
- [22] George SJ, Chuck G, Dengler RE, Pelecandaa L, Riggs D. *KNAT1* and *ERECTA* regulate inflorescence architecture in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14(3): 547–558. [DOI](#)
- [23] Fang YX, Song XJ, Peng YL, Dong GJ, Guo LB, Zeng DL, Zhang GH, Yan HL, Qian Q. Characterization and genetic analysis of rumpled and twisted leaf mutant (*rtl1*) in rice. *Rice Sci*, 2011, 18(4): 243–249. [DOI](#)
- [24] Sedbrook JC, Carroll K L, Hung KF, Masson PH, Somerville CR. The *Arabidopsis* *SKU5* gene encodes an extracellular glycosyl phosphatidylinositol-anchored glycoprotein involved in directional root growth. *Plant Cell*,

2002, 14(7): 1635–1648. [DOI](#)

小穗分化调控基因 *FZP(t)* 的遗传分析和分子标记定位.

- [25] 段远霖, 李维明, 吴为人, 潘润森, 周元昌, 祁建民, 林荔辉, 陈志伟, 毛大梅, 刘华清, 张丹凤, 薛勇彪. 水稻

中国科学(C辑: 生命科学), 2003, 33(1): 27–32. [DOI](#)