

# 水稻穗形态建成基因 *PMM1* 的遗传分析与初步定位

李雪梅 何宗顺 余四斌 陈国兴 吴昌银

华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

**摘要** 在水稻粳稻品种中花 11 T-DNA 插入突变体库中鉴定了 3 个穗形态突变体, 它们均表现为植株半矮、叶夹角变小、一次枝梗轮生、复粒、粒长变短、粒宽变宽等突变表型。基因双突变杂交  $F_1$  表型考查证明这 3 个突变体为等位突变体, T-DNA 标签共分离检测表明这 3 个突变体的表型与 T-DNA 插入无关。通过与籼稻品种珍汕 97 配置 3 个杂交组合, 由经典的孟德尔遗传分离比显示, 突变性状受 1 对隐性基因 (*panicle morphological mutant 1*, *PMM1*) 控制。采用基因图位克隆的方法, 已将基因 *PMM1* 定位在第 4 染色体长臂上的 RM3866-1 和 X4(InDel) 标记之间, 其两侧物理图距为 147 kb 左右。

**关键词** 水稻; 穗形态突变体; T-DNA 标签; 遗传分析; 基因定位; 图位克隆

**中图分类号** S 511.503 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2012)01-0010-06

水稻是重要的粮食作物之一, 稻穗是水稻种子着生的器官, 而稻穗形态建成是水稻产量的一个决定因素。因此研究水稻穗的发育无论在发育生物学还是在育种上都具有重要的理论意义和实际应用价值。水稻的穗属于有限花序的圆锥花序, 稻穗的发育始于水稻从营养生长向生殖生长的转换, 主要涉及到茎尖分生组织和腋芽分生组织(发育成枝梗和侧生小穗)的发育和调控。

目前已分离克隆的控制水稻穗形态建成的相关基因包括 *LAX*、*MOC1*、*FZP*、*APO1*、*SP1*、*DEP1*、*FON1*、*FON4* 等。*LAX* 基因编码 1 个植物所特有的 bHLH 转录因子, 在茎尖分生组织和新生分生组织的边界以及腋分生组织中表达, 并启动终端颖花分生组织的形成。该基因突变后, 阻止了二次枝梗侧生小穗的发育, 更严重的会导致各级枝梗顶端小穗的发育均受阻, 整个花序只存在一次枝梗的分枝结构, 且枝梗数目减少, 影响水稻的产量<sup>[1-2]</sup>。*MOC1* 基因编码 1 个 GRAS 家族的核蛋白, 在营养生长和生殖生长阶段控制叶腋分生组织的形成, 促进腋芽的向外生长, 突变体 *moc1* 植株穗的分枝明显减少<sup>[3-4]</sup>。*FZP* 基因是 1 个 ERF 类转录激活因

子, 在腋芽分生组织形成且建立花分生组织的过程中起作用, 决定着水稻小穗的发育<sup>[5]</sup>。*APO1* 基因编码 1 个 F-box 蛋白, 主要在顶端分生组织和侧生器官原基中表达, 对一级枝梗数目和小穗数起正调节的作用<sup>[6]</sup>。*SP1* 基因编码 1 个多肽转运家族 (PTR) 的 1 个硝酸盐转运子, 在穗的枝梗生长, 尤其是主穗轴的一次枝梗上发挥着重要作用<sup>[7]</sup>。*DEP1* 基因编码了 1 个磷脂酰乙醇胺结合蛋白样的蛋白, 在 *dep1* 突变体中, 造成蛋白的提前终止编码, 植物表现出植物变矮、穗变得直立和穗密集型等表型<sup>[8]</sup>。*FON1* 基因编码 1 个富含亮氨酸重复序列 (LRR) 的跨膜受体激酶, 该基因突变造成水稻花分生组织增大, 最终引起所有花器官数目增加<sup>[9-10]</sup>。*FON4* 基因编码 1 个含有 CLE 功能域的分泌蛋白, 与拟南芥的 *CLV3* 高度同源, *fon4* 突变体具有与 *fon1* 突变体相似的突变表型, 都表现为花器官增多<sup>[11]</sup>。

这些基因虽然都与水稻穗的发育有关, 但它们调控穗形态建成的分子调控网络尚不清楚, 因此需要进一步分离克隆稻穗发育相关基因, 提高研究者对水稻产量性状的遗传和分子调控机制的理解。本研究通过筛选笔者所在课题组建立的大型水稻

收稿日期: 2011-04-28

基金项目: 国家转基因专项(2008ZX08010-002)和华中农业大学自主创新课题

李雪梅, 硕士研究生. 研究方向: 功能基因组学. E-mail: lixuemei0517@126.com

通讯作者: 吴昌银, 博士, 教授. 研究方向: 水稻功能基因组学、水稻抽穗分子调控机制、水稻发育生物学. E-mail: cywu@mail.hzau.edu.cn

T-DNA 插入突变体库 (<http://rmd.ncpgr.cn/>)<sup>[12-13]</sup>, 鉴定了 3 个穗形态建成突变体。然而这 3 个突变体均非 T-DNA 插入导致, 可能是由于水稻 T-DNA 插入突变体库构建过程中的组培导致体细胞的变异及反转录转座子的跳跃。因此本研究采用图位克隆的方法进行基因 *PMM1* (*panicle morphogenesis mutant1*) 的定位, 以期为进一步分离克隆 *PMM1* 基因和分子标记辅助选择育种及解释水稻穗形态建成提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

粳稻品种中花 11 (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. *zhonghua* 11, ZH11), 籼稻品种珍汕 97 (*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. *zhenshan*97, ZS97), 为笔者所在实验室材料。纯合突变体 (*pmm1-1*, *pmm1-2* 和 *pmm1-3*) 来自笔者所在实验室 T-DNA 插入突变体库 (<http://rmd.ncpgr.cn/>)。

### 1.2 水稻材料的田间种植

水稻材料田间种植于 2009—2010 年的 4—10 月, 种植地点为华中农业大学试验田, 按常规的水稻种植方法进行田间管理。每行 10 个单株, 种植密度为 16.6 cm×26.6 cm。

### 1.3 基因的 T-DNA 插入标签检测

PCR 阳性检测的引物位于 T-DNA 上 *GAL4/VP16* 基因区段, 该引物的 PCR 产物大小为 611 bp, 序列分别是 *GAL4-L*: 5'-GCCTCAAGAAGCTCAAGTGC-3', *GAL4-R*: 5'-GGCATCGGTAAACATCTGCT-3'。水稻基因组总 DNA 的抽提采用 CTAB 法抽提, 以基因组总 DNA 为模板进行检测。PCR 反应体系采用 20 μL 体系: 模板取 1 μL, 10×PCR (含 Mg<sup>2+</sup>) 缓冲液 2 μL, 10 mmol/L dNTP 0.3 μL, 10 μmol/L 引物 0.3 μL, 10 U/μL *Taq* 酶 (TaKaRa 公司) 0.2 μL, 加 ddH<sub>2</sub>O 至 20 μL, 矿物油密封。PCR 反应程序: 94 °C 预变性 5 min; 94 °C 变性 45 s, 57 °C 退火 45 s, 72 °C 延伸 1 min, 30 个循环; 72 °C 延伸 7 min; 最后 25 °C 保存。反应产物经 0.8% 琼脂糖凝胶电泳 (TBE 缓冲液), 采用 2 kb Marker (TaKaRa 公司) 作对照。

### 1.4 基因定位的分子标记

根据 Gramene 数据库 (<http://www.gramene.org/>) 信息, 在水稻全基因组均匀选取 549 对 SSR 标记, 合成引物, 筛选亲本多态性。通过初步定位把

基因确定在具体的染色体位置上后, 在目标区段选用亲本间存在多态性的 18 对 SSR 标记 (来源于 Gramene 数据库) 和笔者自行设计的 1 对 SSR 标记 (*RM3866-1*, *RM3866-1-L*: 5'-AGAGCAAATTC-CAA TACATCCAG-3', *RM3866-1-R*: 5'-GAAG-CAAAAGT CAAATCAGCAGT-3'), 1 对 InDel (Insert/Deletion) 标记 (*X4*, *X4-L*: 5'-GCATGCTTTCTTTATATGGAGTC-3', *X4-R*: 5'-CTCT-TAGTACCCCAGTTTGAATT-3') 对基因进一步定位。本研究新设计的 SSR 和 InDel 标记, 是根据 NCBI 网站 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 上公布的水稻籼稻品种 93-11 (*Oryza sativa* L. ssp. *indica* cv. 93-11) 和粳稻品种日本晴 (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. *nipponbare*) 在该区段的基因组序列进行序列比对, 利用 Primer Premier 5 软件设计。所有引物均由上海英骏生物技术有限公司合成。

SSR 和 InDel 标记分析的 PCR 反应体系和 PCR 反应程序与 T-DNA 阳性检测一致。SSR 和 InDel 标记 PCR 产物在 4% 的聚丙烯酰胺变性胶上电泳, 快速银染法染色观察。

### 1.5 突变体等位性检测

以 *pmm1-1* 纯合突变体为母本, *pmm1-2* 和 *pmm1-3* 纯合突变体为父本进行杂交, 构建双突变体 F<sub>1</sub> 材料。通过对 F<sub>1</sub> 植株进行表型观察, 确定突变体的等位性。

### 1.6 基因定位群体的构建及定位方法

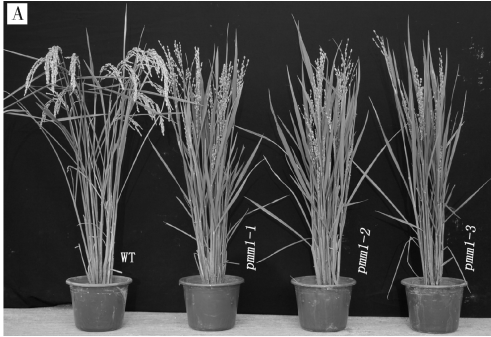
以纯合突变体 (*pmm1-1*、*pmm1-2* 和 *pmm1-3*) 为父本, ZS97 为母本, 分别构建分离群体。2007、2008 年分别种植 F<sub>2</sub> 代, 接近成熟期观察统计 3 个 F<sub>2</sub> 群体的突变体性状的分离情况, 并根据分离情况分析该基因的遗传特征。本研究采用 BSA 法 (在 F<sub>2</sub> 代群体中分别选取 10 个突变表型单株和 10 个正常单株的 DNA 样等量混合分别构建突变体池和野生型池) 筛选与突变性状连锁的标记, 再通过 F<sub>2</sub> 分离群体 (180~280 个单株) 验证 BSA 法筛选到的连锁标记, 最后通过构建 F<sub>2</sub> 大群体进行基因初步定位。

本研究的物理图距是由分子标记引物序列在网站 <http://redb.ncpgr.cn/> 上公布的 2009 年日本晴序列 Blast 而来。

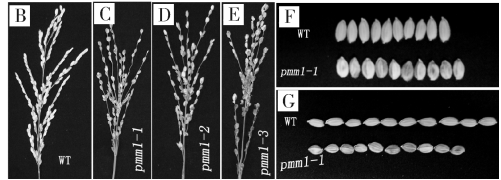
## 2 结果与分析

### 2.1 水稻穗形态建成突变体的鉴定及等位性分析

在自然栽培条件下大规模种植水稻 T-DNA 插入突变体材料,通过表型观察筛选穗部有明显变化的家系,根据 *GAL4/VP16* 基因上设计的引物进行阳性检测。结果筛选到在成熟期表现为植株半矮、叶夹角变小、一次枝梗轮生、复粒(每个小枝梗上着生 1~3 颗谷粒)、粒长变短、粒宽变宽等突变体表型



的 3 个突变体(图 1)。阳性检测结果表明,这 3 个突变体的表型与 T-DNA 插入没有对应关系,因此它们不是 T-DNA 插入标签突变体。基因双突变杂交试验,构建双突变体  $F_1$  材料。通过对  $F_1$  植株进行表型观察表明, $F_1$  代植株表型并未回复野生型表型(图 2),证明这 3 个突变体为等位突变体。由于该突变体与穗形态建成有关,因此将基因命名为 *PMM1*(*panicle morphogenesis mutant 1*),这 3 个突变体分别命名为 *pmm1-1*、*pmm1-2*、*pmm1-3*。



A:成熟期整株表型 Gross morphology at mature stage; B-E:成熟期穗表型 Panicle morphology at mature stage; F:成熟期野生型与突变体 *pmm1-1* 粒宽比较 Comparison of the mature grain length; G:成熟期野生型与突变体 *pmm1-1* 粒长比较 Comparison of the mature grain width.

图 1 突变体的表型

Fig. 1 Phenotype of the mutant



A:成熟期突变体双杂交材料  $F_1$  代植株表型 Gross morphology of  $F_1$  of mutant two-hybrid materials at mature stage; B:成熟期突变体双杂交材料  $F_1$  代植株穗表型 Panicle morphology of  $F_1$  of mutant two-hybrid materials at mature stage.

图 2 突变体等位性分析

Fig. 2 The allelic analysis of mutants

### 2.2 用于基因定位的杂交组合配制及遗传分析

为了分离克隆控制穗形态建成的 *PMM1* 基因,利用 ZS97 为母本,纯合突变体 *pmm1-1*、*pmm1-2* 和 *pmm1-3* 为父本,构建分离群体。3 个组合的  $F_1$  代植株都表现为野生型性状, $F_2$  代分离群体材料表型经  $\chi^2$  检测,突变体表型与野生型表型之比符合孟德尔 1:3 的分离比率(表 1),说明突变体是由单基因控制的隐性突变体。

### 2.3 基因 *PMM1* 的初步定位

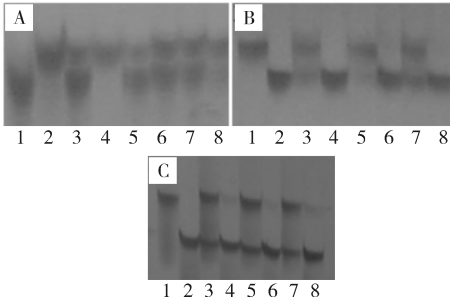
1)亲本多态性遗传标记分析。利用水稻全基因组均匀分布的 549 对 SSR 标记引物对亲本(ZH11 和 ZS97)进行多态性分析,结果 254 对 SSR 标记在亲本中表现出多态性,多态性比例为 46.3%。

2)基因 *PMM1* 的初步定位。利用 *pmm1-1*/ZS97 杂交组合进行基因定位。用 254 对亲本间有多态性的 SSR 标记,采用 BSA 法鉴定 *PMM1* 位点。结果在第 4 染色体长臂上的 RM7396、RM3367 和 RM252 在突变池和野生池中表现出差异(图 3),表明这 3 对标记可能与突变性状连锁。

表 1 杂交 F<sub>2</sub> 群体的遗传分析

Table 1 Genetic analysis of F<sub>2</sub> population

亲本 Parents	F <sub>2</sub> 总株数 No. of F <sub>2</sub> plants	显性单株数 No. of dominant seedlings	隐性单株数 No. of recessive seedlings	理论比值 Expected segregation ratio	$\chi^2$	$\chi^2_{0.05}$
<i>pmm1-1</i> /ZS97	40	28	12	3 : 1	0.30	3.84
<i>pmm1-2</i> /ZS97	40	30	10	3 : 1	0.03	3.84
<i>pmm1-3</i> /ZS97	80	67	13	3 : 1	2.82	3.84



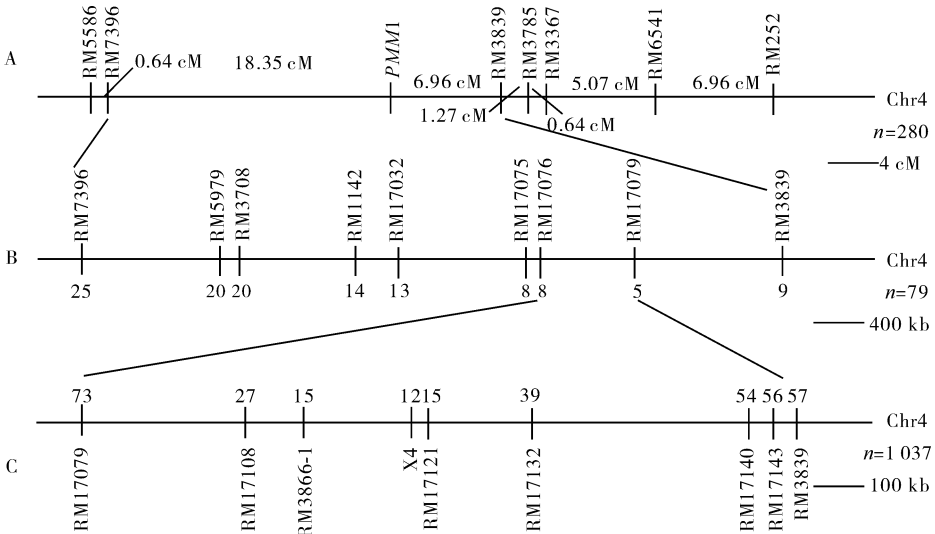
A: RM7396; B: RM3367; C: RM252; 1: ZS97; 2: ZH11(野生型 Wild type); 3: *pmm1-1* 野生池 *pmm1-1* wild-pool; 4: *pmm1-1* 突变池 *pmm1-1* mutant-pool; 5: *pmm1-2* 野生池 *pmm1-2* wild-pool; 6: *pmm1-2* 突变池 *pmm1-2* mutant-pool; 7: *pmm1-3* 野生池 *pmm1-3* wild-pool; 8: *pmm1-3* 突变池 *pmm1-3* mutant-pool.

图 3 BSA 分析连锁标记图

Fig. 3 The linked markers of BSA analysis

利用 *pmm1-1*/ZS97 的 F<sub>2</sub> 分离群体 (F<sub>2</sub> 代 280 个单株, 其中突变体 79 株野生型 201 株) 进行基因

定位。用在基因池间存在多态性的引物 (RM7396、RM3367 和 RM252) 对 F<sub>2</sub> 群体进行验证, 基因型与表型能很好地对应, 表明这 3 对标记与 *PMM1* 基因连锁。在这个区段加密 4 对亲本间存在多态性的 SSR 标记, 并用 Mapmaker 3.0 进行数据分析, 将 *PMM1* 基因定位在标记 RM7396-RM3839 之间, 遗传距离分别为 18.35 和 6.96 cM (图 4-A)。在 RM7396-RM3839 之间再加密 7 对亲本间存在多态性的 SSR 标记, 分析 F<sub>2</sub> 群体中的 79 株突变单株, 结果将 *PMM1* 基因定位在标记 RM17079-RM3839 的 1 049 kb 之间 (图 4-B)。为将 *PMM1* 基因定位在更小的范围内, 采用相同方法在 RM17079-RM3839 之间加密 7 对亲本间存在多态性的标记, 分析 *pmm1-1*/ZS97 大群体的 1 037 株突变体, 最终将 *PMM1* 基因定位在标记 RM3866-1 和 X4 的 147 kb 之间 (图 4-C)。



A: 通过 280 株 F<sub>2</sub> 小分离群体将基因定位在第 4 染色体长臂的 RM7396 和 RM3839 之间 The gene was mapped to the interval region between the molecular RM7396 and RM3839 on rice chromosome 4 on the basis of the genotyping of 280 F<sub>2</sub> segregation population; B: 通过 F<sub>2</sub> 小分离群体中的 79 株突变单株将基因定位在 RM17079 和 RM3839 之间 The gene was mapped to the interval region between the molecular RM17079 and RM3839 on rice chromosome 4 on the basis of the genotyping of 79 mutants in F<sub>2</sub> segregation population; C: 通过 F<sub>2</sub> 大分离群体中的 1 037 株突变单株将基因定位在 RM3866-1 和 X4 之间的 147 kb The gene was mapped to the interval region between the molecular RM3866-1 and X4 on rice chromosome 4 on the basis of the genotyping of 1 037 mutants in F<sub>2</sub> segregation population.

图 4 *PMM1-1* 基因初步定位

Fig. 4 The preliminary gene mapping of *PMM1-1*

依据上面相同原理和步骤,采用 *pmm1-2/ZS97* 和 *pmm1-3/ZS97* 分离群体,对 *PMM1* 基因进行定位。BSA 法分析,*PMM1* 基因同样与 RM7396、RM3367 和 RM252 连锁(图 3)。标记 RM3866-1 和 RM17132 在 *pmm1-2/ZS97* 分离群体中的 94 个突变单株中鉴定到 3 个重组交换单株,在 *pmm1-3/ZS97* 分离群体中的 305 个突变单株中鉴定到 21 个重组交换单株。结果表明 *pmm1-1/ZS97* 群体的定位结果正确,也进一步证实这 3 个突变体表型为同一个基因突变所致。

### 3 讨论

随着人们对水稻品质和产量的要求不断提高,选育出理想株型势在必行,而穗部性状的研究已成为株型理论研究的重点<sup>[14]</sup>。本研究的 3 个突变体成熟期突变表型为,植株半矮、叶夹角变小、一次枝梗轮生、复粒(每个小枝梗上着生 1~3 颗谷粒)、粒长变短、粒宽变宽等。目前已有较多对水稻复粒稻的遗传分析报道,郑雷英等<sup>[15]</sup>采用 CAPs 标记将复粒稻定位在第 6 染色体的 R0674-C12560 之间;张毅等<sup>[16]</sup>通过构建近等基因系,也将复粒稻定位在第 6 染色体上;田翠等<sup>[17]</sup>采用 SSR 标记对其进行定位,将复粒基因 *Cl* 定位在第 6 染色体上的 RM20300-RM7434 之间。这些报道都是将复粒稻基因定位在第 6 染色体上,而本研究通过 SSR 和 InDel 标记分析,将基因定位在第 4 染色体长臂上的 RM3866-1-X4 之间,说明是 1 个复粒稻的新基因,可以作为新的种质资源加以利用。

在本研究定位的 RM3866-1-X4 区段,有 1 个相关株高和粒长的基因 *D11* 被克隆<sup>[18]</sup>。突变体 *d11* 表现出第二节间变短、植株变矮、粒长变短和成熟期叶夹角变小的表型,这与本研究的突变体有非常相似的表型,但 *pmm1* 突变体还表现出一次枝梗轮生和复粒稻的表型,说明 *PMM1* 基因可是该区段的一个新的基因,为株型的研究和 *PMM1* 基因的图位克隆及分子标记辅助选择育种奠定基础。

本研究由于分子标记不足,只进行了初步定位,需要进一步发掘新的标记用于进一步定位及克隆 *PMM1* 基因。随着科技的发展,新一代测序技术以其高通量、低成本的优势,逐渐实现了商业化,对较多的个体测序,很容易得到大量的 SNP(single nucleotide polymorphism)位点<sup>[19]</sup>,而 SNP 可以作为新的遗传标记用于基因定位。这就为今后分离克隆

基因提供了很好的遗传标记,加快基因的分离克隆进程。

对这 3 个突变体的穗部突变表型分析,推测基因 *PMM1* 突变后影响了水稻植株生殖生育期的一次枝梗原基和小穗原基时期的发育,最终导致了一次枝梗轮生和复粒的表型。因此 *PMM1* 对水稻株型和穗型的表型研究及其分子调控机制的研究提供了非常好的试验材料,对研究水稻穗形态建成的发育生物学分子机制具有重要的理论意义和实际应用价值。本研究只是对 *PMM1* 基因进行了初步定位,后续可以精细定位该基因,并研究其功能,从分子机制上研究该基因在穗形态建成中如何发挥作用。

**致谢** 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室博士研究生杨莹、龙端提供了 *pmm1-1*、*pmm1-2* 和 *pmm1-3* 突变体材料,在此表示感谢!

### 参 考 文 献

- [1] KOMATSU M, MAEKAWA M, SHIMAMOTO K, et al. The *lax1* and *frizzy panicle 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development[J]. *Dev Biol*, 2001, 231(2): 364-373.
- [2] KOMATSU K, MAEKAWA M, UJIIE S, et al. *Lax* and *spa*: major regulators of shoot branching in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(20): 11765-11770.
- [3] LI X, QIAN Q, FU Z, et al. Control of tillering in rice[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 618-621.
- [4] LU F, AMMIRAJU J S, SANYAL A, et al. Comparative sequence analysis of monoculm1-orthologous regions in 14 *Oryza* genomes[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2009, 106(6): 2071-2076.
- [5] KOMATSU M, CHUJO A, NAGATO Y, et al. Frizzy panicle is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets[J]. *Development*, 2003, 130(16): 3841-3850.
- [6] IKEDA K, ITO M, NAGASAWA N, et al. Rice aberrant panicle organization 1, encoding an F-box protein, regulates meristem fate[J]. *Plant J*, 2007, 51(6): 1030-1040.
- [7] LI S, QIAN Q, FU Z, et al. Short panicle1 encodes a putative ptr family transporter and determines rice panicle size[J]. *Plant J*, 2009, 58(4): 592-605.
- [8] HUANG X, QIAN Q, LIU Z, et al. Natural variation at the *dep1* locus enhances grain yield in rice[J]. *Nat Genet*, 2009, 41(4): 494-497.
- [9] SUZAKI T, SATO M, ASHIKARI M, et al. The gene *floral organ number1* regulates floral meristem size in rice and en-

- codes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis clavata1*[J]. *Development*, 2004, 131(22):5649-5657.
- [10] MOON S, JUNG K H, LEE D E, et al. The rice *fon1* gene controls vegetative and reproductive development by regulating shoot apical meristem size[J]. *Mol Cells*, 2006, 21(1): 147-152.
- [11] CHU H, QIAN Q, LIANG W, et al. The floral organ number 4 gene encoding a putative ortholog of *Arabidopsis clavata 3* regulates apical meristem size in rice[J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 1039-1052.
- [12] WU C, LI X, YUAN W, et al. Development of enhancer trap lines for functional analysis of the rice genome[J]. *Plant J*, 2003, 35(3): 418-427.
- [13] ZHANG J, LI C, WU C, et al. Rmd: a rice mutant database for functional analysis of the rice genome[J]. *Nucleic Acids Res*, 2006, 34(Database issue): D745-D748.
- [14] 冯永祥, 徐正进, 李金峰, 等. 水稻穗型研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2004(6): 7-10.
- [15] 郑雷英, 朱旭东, 钱前, 等. 水稻穗部突变体 Cl 的形态和定位分析[J]. *科学通报*, 2003, 22(3): 264-267.
- [16] 张毅, 李云峰, 谢戎, 等. 水稻小穗簇生性近等基因系的构建及其近等性评价[J]. *作物学报*, 2006, 28(3): 397-401.
- [17] 田翠, 张涛, 蒋开锋, 等. 水稻小穗簇生突变体的遗传分析及其基因的初步定位[J]. *分子植物育种*, 2010, 8(1): 29-34.
- [18] TANABE S, ASHIKARI M, FUJIOKA S, et al. A novel cytochrome p450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, *dwarf11*, with reduced seed length[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 776-790.
- [19] 解增言, 林俊华, 谭军, 等. DNA 测序技术的发展历史与最新进展[J]. *生物技术通报*, 2010(8): 64-70.

## Genetic analyses and preliminary mapping of a panicle morphogenesis mutant (*PMM1*) in rice

LI Xue-mei HE Zong-shun YU Si-bin CHEN Guo-xing WU Chang-yin

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

**Abstract** Three panicle morphogenesis mutants were identified from a T-DNA insertional mutant library of the japonica rice variety Zhonghua 11. All these mutants exhibited as semi-dwarf, reduced leaf angle, whorled primary branches, shortened and widened grains. The same mutant phenotype of  $F_1$  generated by parallel crossing between three mutants verified that they were allelic. Cosegregation analysis of T-DNA tag confirmed that the mutant phenotypes were not caused by T-DNA insertion in the genome. Three  $F_2$  mapping populations were generated by individually crossing mutants with Zhenshan 97. The segregation ratio of mutants and wild-types indicated that the mutant traits were controlled by a single recessive gene (*panicle morphological mutant 1*, *PMM1*). Through map-based cloning, *PMM1* was located between molecular markers RM3866-1 and X4 (InDel) on the long arm of chromosome 4, with physical region about 147 kb. This research will provide a foundation for further mapping and characterization of the *PMM1* gene in rice.

**Key words** rice; panicle morphogenesis mutant; T-DNA tag; genetic analysis; gene mapping; map-based cloning

(责任编辑: 张志钰)