

黄明, 陈淳, 章旭光, 等. 水稻不育系 ‘培矮 64S’ 空间搭载的 “双低” 选育与应用[J]. 华南农业大学学报, 2018, 39(2): 34-39.

水稻不育系 ‘培矮 64S’ 空间搭载的 “双低” 选育与应用

黄 明¹, 陈 淳¹, 章旭光², 王 慧¹, 郭 涛¹, 刘永柱¹,
肖武名¹, 赵 林¹, 邹永健¹, 陈志强¹

(1 华南农业大学 国家植物航天育种工程技术研究中心, 广东 广州 510642; 2 广东金稻种业有限公司, 广东 广州 510642)

摘要:【目的】解决水稻 *Oryza sativa* L.两系不育系 ‘培矮 64S’ 所面临的直链淀粉含量偏高和不育起点温度因遗传漂移而不断上升的问题, 选育新的两系不育系。【方法】通过利用 ‘培矮 64S’ 种子搭载 “实践八号” 农业卫星、地面种植和跟踪、定向筛选, 筛选到具有低直链淀粉含量的稳定不育株系, 同时结合水稻光温敏不育系的提纯和原种生产方法, 对不育起点温度进行加压选择与鉴定。【结果】育成具有低直链淀粉含量 (w 为 8.69% 左右)、低不育起点温度 (23.0 ℃ 以下) 的新型 “双低” 不育系, 命名为 ‘航 17S’。该不育系株高 79.62 cm, 剑叶长 32.54 cm、宽 1.82 cm, 有效穗数 11.4 个, 穗长 22.01 cm, 每穗总粒数约 181 粒。除剑叶宽以外, 其他主要性状均与野生型 ‘培矮 64S’ 没有显著差异。【结论】‘航 17S’ 除了具有 “双低” 特点以外, 其他主要农艺性状表现与野生型 ‘培矮 64S’ 基本一致, 而且保留了 ‘培矮 64S’ 的异交特性好、配合力强等优良特点, 于 2015 年 10 月通过了广东省技术鉴定。

关键词: 水稻; 光温敏核不育系; 空间诱变; 直链淀粉含量; 不育起点温度; 遗传漂移
中图分类号: S511; S334 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-411X(2018)02-0034-06

Dual-low breeding and application of two-line rice ‘Peiai 64S’ after space flight

HUANG Ming¹, CHEN Chun¹, ZHANG Xuguang², WANG Hui¹, GUO Tao¹, LIU Yongzhu¹,
XIAO Wuming¹, ZHAO Lin¹, ZOU Yongjian¹, CHEN Zhiqiang¹

(1 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2 Guangdong Golden Rice Seeds Co., Ltd., Guangzhou 510642, China)

Abstract: 【Objective】To solve the problems of thermo-photo-sensitive genic male sterile (PTGMS) rice ‘Peiai 64S’ caused by rising critical sterility-inducing temperature (CSIT) and higher amylose content in practical production, and breed new male sterile line. 【Method】‘Peiai 64S’ seeds, which were carried by the agricultural satellite named as “practical #8”, were planted, tracked and directionally selected. The steady sterile line with low amylose content was obtained. In the mean time, according to YUAN Longping’s method for the purification and propagation of PTGMS lines, CSIT was selected and identified by adding pressure. 【Result】The mutant plants with low amylose content (about 8.69%) and low CSIT (below 23.0 ℃) were found. One new mutant line with the dual-low characteristics was identified and named as ‘Hang 17S’. The plant height of ‘Hang 17S’ was 79.62

收稿日期: 2017-10-18 优先出版日期: 2018-01-17
优先出版网址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20180117.1559.010.html>
作者简介: 黄 明 (1981—), 男, 助理研究员, 博士, E-mail: mhuang@scau.edu.cn; 通信作者: 陈志强 (1956—), 男, 教授, 硕士, E-mail: chenlin@scau.edu.cn
基金项目: 广东省科技发展基金 (2017B020201013); 广州市科技计划项目 (2014J4500030); 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室开放课题 (SKLCUSA-b201504)

cm, the flag leaf length and width were 32.54 and 1.82 cm respectively, the panicle number per plant was 11.4, the panicle length was 22.01 cm and the grain number per panicle was about 181. Except for the flag leaf width, there was no significant difference for most of the traits compared with its wild type ‘Peiai 64S’. 【Conclusion】 The newly bred ‘Hang 17S’ is much like its wild type ‘Peiai 64S’ for most of the traits except for the dual-low characteristics. And it retains the characteristics of good outcrossing rate and strong combining ability of ‘Peiai 64S’. ‘Hang 17S’ was appraised by the government committee and commercially released in 2015.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); PTGMS line; space mutation; amylose content; critical sterility-inducing temperature; genetic drift

湖北光敏核不育水稻 *Oryza sativa* L. ‘农垦 58S’^[1-2]的发现为水稻杂种优势利用带来新的革命。袁隆平^[3]于 1987 年提出杂交水稻的战略和规划后,以光温敏核不育水稻(以下简称“两系不育系”)为基础的两系法杂交水稻研究方兴未艾,基础理论及其在育种上的应用研究取得瞩目的进展,各种类型的两系不育系层出不穷。迄今,我国累计通过审定的两系组合 730 个,由农业部冠名的超级稻示范推广品种达 130 个(农办科〔2017〕11 号文),两系杂交水稻占 32 个。截止 2017 年 9 月,全国已鉴定(含审定)的两系不育系 431 个,有组合通过审定的为 330 个,其中审定组合数 20 个以上的不育系有 11 个,分别是 ‘Y58S’ (109 个)、 ‘培矮 64S’ (70 个)、 ‘株 1S’ (60 个)、 ‘C815S’ (35 个)、 ‘广占 63-4S’ (34 个)、 ‘隆科 638S’ (31 个)、 ‘深 08S’ (27 个)、 ‘湘陵 628S’ (26 个)、 ‘HD9802S’ (23 个) 及 ‘广占 63S’ (21 个)。 ‘培矮 64S’ 配组的杂交稻有 70 个通过审定(7 个通过国家级农作物品种审定,4 个被农业部冠名为超级稻),其中华南地区 37 个,超过总数的一半,广东地区 26 个(3 个国审)。实践证明, ‘培矮 64S’ 对两系杂交水稻甚至整个杂交稻的贡献卓越。 ‘培矮双七’ 连续 5 年为广东省年种植面积最大的杂交稻组合, ‘两优培九’ 更是被誉为超级杂交稻的先锋组合^[4]。 ‘培矮泰丰’、 ‘培两优 288’ 等超级稻组合曾以压倒性的丰产稳产优势在生产上大面积推广种植,受到各级农业部门和农民的青睐,极大地推动了两系杂交水稻的发展。然而,在大量新的两系不育系如 ‘Y58S’、 ‘C815S’ 等涌现之后, ‘培矮 64S’ 已逐步退出历史舞台,自 2011 年起,该不育系几乎没有组合通过审定。其中的一个主要原因是不育起点温度的遗传漂移,目前生产上的 ‘培矮 64S’ 不育起点温度较之前鉴定的 23.3 ℃ 已上升了不少,有的已超过 24.2 ℃^[5-6],严重影响了杂交种子生产的安全性。另外,与稻米品质直接相

<http://xuebao.scau.edu.cn>

关的直链淀粉含量 (Amylose content, AC) 也是一个不容忽视的原因。笔者测定了目前生产上正在使用的 ‘培矮 64S’ 的 AC, 平均值(w)为 25.5%。调查发现,与 ‘培矮 64S’ 配组审定的 70 个杂交稻中, AC 最低的为 14.8%(‘培两优 288’ , 国审品种), 最高为 28.9%(‘培矮航香’), 平均为 25.5%, 与母本相当, 达不到国家优质稻米的标准。

实践证明, 空间诱变育种在改良稻米的直链淀粉含量方面效果明显, 经空间诱变的群体, 存在不同直链淀粉含量的突变体^[7-11]。本研究利用 ‘培矮 64S’ 经 “实践八号” 农业卫星搭载、地面种植和跟踪、定向筛选, 选育具有低直链淀粉含量(质量分数为 9% 左右)的稳定不育株系, 同时结合袁隆平^[12]提出的水稻光温敏不育系的提纯和原种生产方法, 对不育起点温度进行加压选择, 以期育成低直链淀粉含量、低不育起点温度的新型 “双低” 不育系, 解决水稻两系不育系 ‘培矮 64S’ 所面临的直链淀粉含量偏高和不育起点温度因遗传漂移而不断上升的问题。

1 材料与方法

1.1 材料

水稻两系不育系 ‘培矮 64S’ 及其经空间诱变后的株系。

1.2 方法

1.2.1 空间诱变及种植方法

空间诱变是将 ‘培矮 64S’ 干种子(保留一部分作为对照)搭载 “实践八号” 农业卫星(2006 年 9 月 9 日发射, 在轨运行 15 d, 卫星运行的近地点高度 180 km、远地点高度 469 km, 轨道倾角 63°)^[13]后返回地面。2007 年在华南农业大学实验基地种植搭载种子 SP₀ 代和对照种子, 晚秋割茬再生, 利用自然低温复育, 混收得到 SP₁ 代及对照种子。同样的方法, 扩繁至 SP₃ 代。

1.2.2 突变体的筛选及直链淀粉含量测定

利用 *Wx* 基因连锁标记 RM190(484/485) 对诱变后代株

系进行初步筛选, DNA 的提取参考赵国珍等^[14]的方法, PCR 扩增及电泳凝胶检测参考张建勇等^[15]的方法。利用国家植物航天育种工程技术研究中心开发的基于 HRM(高分辨率溶解曲线)的 *Wx* 基因的功能标记 *Wx-a/b*^[16]、参照罗文龙等^[17]的方法对初筛诱变株系进行鉴定。直链淀粉含量测定参照优质稻谷 GB/T17891—1999^[18]的品质分析方法。

1.2.3 突变单株(系)不育起点温度的加压选择
不育起点温度的加压选择分 3 步进行。第 1 步是淘汰, 在水稻幼穗分化花粉母细胞减数分裂的Ⅲ期末, 将待处理植株移莧至大型恒温水槽(DCW-1500)中, 从第Ⅳ期开始进行冷处理 10 d (23.5℃ 恒温、自然光照、水深为漫过植株生长点 3~5 cm), 对处理到位的穗子进行标记。对标记好的穗子在抽穗开花后连续进行花粉镜检(用 10 g·L⁻¹ I-KI 溶液染色), 套袋检查自交结实率。淘汰败育不彻底(花粉部分或全部可育, 套袋有结实)的单株, 剩余单株均送海南省三亚市进行加代扩繁成株系。第 2 步是初步筛选, 对加代后的株系, 扩大群体种植, 按照上述方法设置低温处理(温度设为 23.0℃), 每个株系处理 50 株以上单株, 最终筛选败育彻底较多的单株(系)。第 3 步对新入选单株的繁殖后代群体进行 23.0℃ 的加压选择与验证, 严格筛选出败育彻底的株系。

1.2.4 不育起点温度测定 不育起点温度的鉴定参照农业部颁发的“水稻光、温敏雄性核不育育性鉴定规程”(NY/T1215—2006)^[19]进行。

2 结果与分析

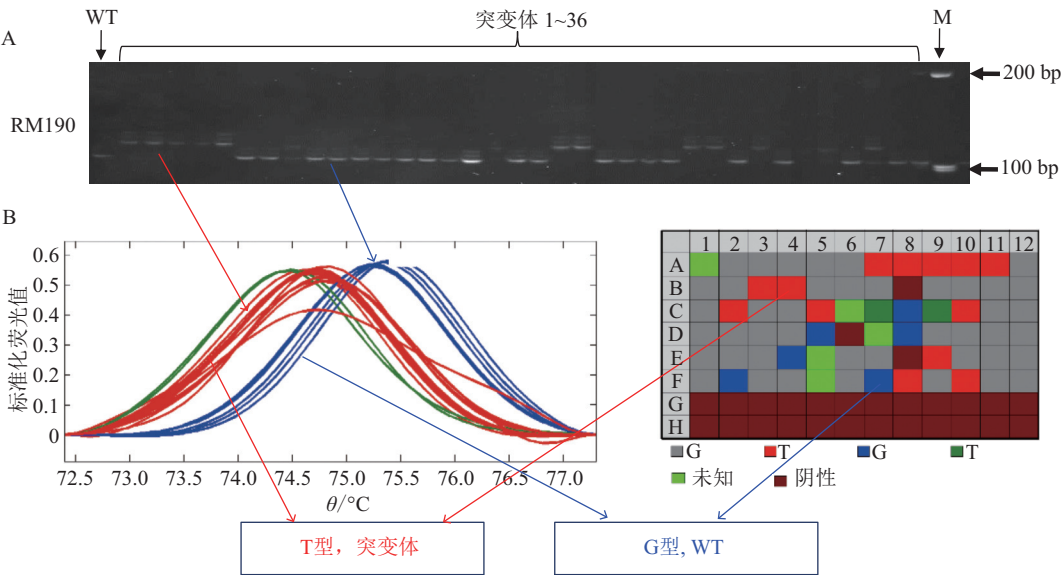
2.1 突变体植株的获得

利用 SSR 标记 RM190(484/485) 对 SP₂ 代群体的 5 500 个单株进行了多态性筛选, 发现单株 T0122、T0172 和 T4503 在 RM190 扩增位点上表现出多态性。单株再经低温处理后, 仅 T0122 和 T0172 收到少量 SP₃ 代种子。全部种植 SP₃ 代, 去除个别杂株后得到 60 个单株, 单株成系种植, 至 2012 年晚造, 有 36 个 SP₆ 代株系得以保留。继续用标记 RM190(484/485) 对 36 个株系的幼苗进行多态性扩增, 发现有 11 个株系表现出 (CT)_n 的多态性(图 1A)。

考虑到 (CT)_n 具有多种多态性且不同的 (CT)_n 与直链淀粉含量的高低相关^[20-21], 进一步利用 HRM-SNP 标记 *Wx-a/b* 对上述株系进行基因分型, 结果如图 1B 所示。根据 RM190 和 *Wx-a/b* 标记共同的分析结果, 确定为低直链淀粉含量的株系有 9 个。

2.2 突变体株系杂种优势分析

根据 2012 年晚造基因分型的结果, 对具有 *Wx^b* 型的 9 个株系分别与‘航恢 1173’、‘航恢 1179’、‘航恢 168’、‘航恢 508’、‘航恢 190’、‘泰丰占’、‘航恢 7 号’、‘1H1124’、‘BBS-15’和‘R261’等 20 个测交系测交, 2013 年晚造种植 9 个株系及 180 个测交组合, 按照株系和测交组合田间综合表现(目测), 入选 4 个株系(南繁编号: HM-12、HM-15、HM-17、HM-21)。入选株系经低温处理再生结实, 冬季送海南扩繁。



A: 多态性图, B: 基因分型图; WT: 野生型 ‘培矮 64S’, M: DNA-marker, 红色 T 型为低直链淀粉含量突变体类型 (*Wx^b*), 蓝色 G 型为野生型 (*Wx^a*)

图 1 突变体株系分子标记 RM190(484/485) 多态性及功能标记 *Wx-a/b* 的基因分型图

Fig. 1 Polymorphism analysis of molecular marker RM190 and genotyping of functional marker *Wx-a/b* for 36 mutant lines

2.3 突变体株系不育起点温度的加压选择

2012 年晚造对 9 个 Wx^b 型株系进行不育起点温度初步筛选 (23.5 °C 恒温), 结果 (表 1) 表明, 不同株系的转育情况有一定差异。23.5 °C 处理 10 d, 仍然表现败育彻底的株系有 HM-15 和 HM-17, 其他株系及对照均有不同程度的复育且有部分单株自交结实。经过对比株系内和株系间的单株育性, 发现单株之间的育性差异较大, 说明可能在不育起点温度上存在微分离。为此, 我们对株系 HM-17 进行扩繁后, 按照袁隆平^[12]提出的水稻光温敏不育系的提纯和原种生产方法, 连续进行 4 轮加压选择, 最终在 HM-17 后代群体中发现 1 个单株 (2014 年编号 M-155-2-2) 的不育起点温度在 23.0°C 以下, 育性稳定、败育彻底。该突变体自交后代群体整齐, 育性稳定, 正式命名为 ‘航 17S’ 。

表 1 Wx^b 型突变体株系经 23.5 °C 水温处理 10 d 后的育性
Tab. 1 The fertility of Wx^b mutant lines immersed in water at 23.5 °C for 10 days n=10

株系编号	每穗粒数/粒	花粉可染率/%	单穗自交结实率/%		
			平均值	最大值	最小值
HM-11	68.6	4.07±1.48	1.59	5.03	0.00
HM-12	66.7	1.35±0.51	0.32	3.24	0.00
HM-13	65.0	0.00±0.00	0.00	0.00	0.00
HM-14	66.6	0.92±0.37	0.18	1.65	0.00
HM-15	67.9	0.00±0.00	0.00	0.00	0.00
HM-16	73.5	0.05±0.01	0.00	0.00	0.00
HM-17	74.5	0.00±0.00	0.00	0.00	0.00
HM-18	70.8	0.81±0.23	0.28	1.52	0.00
HM-19	67.7	1.54±0.40	1.61	3.18	0.00
培矮64S	68.1	6.55±0.08	0.48	8.30	0.05

2.4 突变体株系直链淀粉含量测定

2014 年 4 月从海南分别收取 4 个株系及对照株系的单株及混收种子进行直链淀粉含量测定, 结果见表 2。由表 2 可见, 4 个株系中, 直链淀粉质量分数最低的是 HM-17(平均值为 8.69%) 和 HM-21(平均值为 9.07%), 对照 ‘培矮 64S’ 的直链淀粉质量分数为 25.55%。这也进一步证明了基于 Wx 基因开发的 HRM 功能标记 $Wx-a/b$ 在鉴定高/低直链淀粉含量上的准确性。

表 2 ‘培矮 64S’及其突变体株系的直链淀粉含量
Tab. 2 The amylose contents of ‘Peiai 64S’ and its mutant lines w/%

项目	突变体株系				培矮64S
	HM-12	HM-15	HM-17	HM-21	
单株1	11.23	9.54	8.62	9.56	25.63
单株2	10.98	10.07	9.19	8.78	25.51
单株3	11.84	10.33	8.06	8.90	25.49
单株4	11.52	11.31	8.90	9.04	25.58
平均值	11.39	10.31	8.69	9.07	25.55

2.5 突变体株系‘航 17S’与野生型‘培矮 64S’的主要农艺性状比较

由图 2 和表 3 可见, 突变体株系 ‘航 17S’ 与野生型 ‘培矮 64S’ 的株叶形态及其他主要农艺性状基本相似; 除剑叶宽外, 其他主要农艺性状均无显著差异。主茎叶片数均为 11~13 片, 出叶速率和分蘖增长率表现一致。开花习性方面, ‘航 17S’ 的柱头外露率为 82%, 比 ‘培矮 64S’ 高出 8.7%; ‘航 17S’ 的午前花率为 71.8%, 高于 ‘培矮 64S’ (65.8%)。



图 2 ‘航 17S’与‘培矮 64S’株型比较及‘航 17S’群体田间种植表现

Fig. 2 The plant types of ‘Peiai 64S’ and ‘Hang 17S’ and growth performance of ‘Hang 17S’ population in field

表 3 ‘航 17S’与‘培矮 64S’农艺性状比较”
Tab. 3 Comparison of agronomic traits of ‘Hang 17S’ and ‘Peiai 64S’

材料	株高/cm	剑叶长/cm	剑叶宽/cm	有效穗数/个	穗长/cm	每穗总粒数/粒
航17S	79.62±0.77	32.54±2.29	1.82±0.02**	11.40±0.68	22.01±0.21	180.78±5.45
培矮64S	76.38±1.48	30.18±1.00	1.96±0.02	10.60±0.40	21.15±0.31	173.67±7.22

1)表中数据为 3 次重复的平均值±标准误, “**” 表示与 ‘培矮 64S’ 比较差异极显著($P<0.01$, t 检验)

3 讨论与结论

直链淀粉含量 (AC) 是稻米食用品质最重要的影响因素, 与蒸煮品质和食味品质密切相关。AC 与米饭黏性、柔软性和光泽等食味品质呈负相关, 所以 AC 越高的米饭越硬、口感越差^[22]。*Wx* 基因编码的颗粒结合淀粉合成酶 (GBSS) 是直链淀粉合成的关键酶^[23], 具有一系列复等位基因^[24-25], 从而影响直链淀粉含量, 是目前生产上利用的最主要的基因资源。直链淀粉质量分数在 5%~15% 之间的低直链淀粉水稻, 是介于普通稻米和糯米之间的中间类型, 是改良稻米直链淀粉含量和食味品质的理想材料。目前已经报道了 20 多种低直链淀粉突变体, 其直链淀粉质量分数均低于 15%, 胚乳外观表型多为半透明或不透明, 少数为透明^[26]。在育种实践上, 由于直链淀粉性状属于三倍体遗传, 利用 *Wx* 复等位基因改良水稻 AC 难度较大。高 AC 与低 AC 的杂交后代中能出现中等 AC 的个体, 但这种个体的基因型是杂合的, 后代还会出现分离^[19], 最终产生与亲本 AC 相似的纯合体, 这种育种方式周期长、效果差。如果利用非 *Wx* 低直链淀粉基因资源, 由于遗传重组的存在, 在杂交后代中可以较快得到中等 AC 的纯合体。实践证明, 空间诱变育种在改良稻米 AC 方面效果显著, 经空间诱变的群体, 存在不同 AC 的突变体^[7-11]。本研究通过空间诱变与定向筛选育成的 ‘航 17S’ 直链淀粉质量分数低于 10%, 更有利于选育出 AC 中等偏下的杂交稻组合。

此外, 两系不育系的不育起点温度直接关系到两系杂交水稻生产的安全性问题。具有较低不育起点温度的不育系制种安全, 保证了杂交水稻种子的纯度和质量。‘培矮 64S’ 是以 ‘农垦 58S’ 为母本、广亲和系 ‘培矮 64’ 为父本, 通过杂交选育而成的光温敏核不育系^[27]。然而, ‘培矮 64S’ 在生产过程中由于不育起点温度漂移而被淘汰。分析认为, 在不施加任何选择压力的情况下, 光温敏不育系同一株系不同世代的群体, 不育起点温度有逐代升高的趋势^[5]。于永红等^[28]通过对不同来源的 5 份 ‘培矮 64S’ 的研究发现, ‘培矮 64S’ 的育性转

换光温反应特性表现出明显的地区间和年度间差异。引起这一现象的根本原因是不育系本质上是由光温反应存在差异的杂合个体组成的混合群体, 遗传分离、环境影响以及人为选择导致了临界温度的变化^[29]。这种差异以及所造成的分离表现为某些个体不育起点温度上升, 某些个体不育起点温度下降, 本研究就是利用不育起点温度下降的特点成功地从 ‘培矮 64S’ 空间诱变的低 AC 的突变体株系中通过多次加压选育出低不育起点温度的新材料。这也进一步证实, 该方法是降低两系不育水稻不育起点温度的有效途径之一^[30]。

参考文献:

[1] 石明松. 晚粳自然两用系的选育及应用初报[J]. 湖北农业科学, 1981(7): 1-3.

[2] 石明松. 对光照长度敏感的隐性雄性不育水稻的发现与初步研究[J]. 中国农业科学, 1985, 18(2): 44-48.

[3] 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想[J]. 杂交水稻, 1987, 2(1): 1-3.

[4] 王丰, 李永辉, 柳武革, 等. 水稻不育系培矮 64S 的空间诱变效应及后代的 SSR 分析[J]. 核农学报, 2006, 20(6): 449-453.

[5] 邓启云, 符习勤. 光温敏核不育水稻育性稳定性研究: III: 不育起点温度漂移及其控制技术[J]. 湖南农业大学学报, 1998, 24(1): 11-16.

[6] 段美娟, 袁定阳, 邓启云, 等. 光温敏核不育水稻育性稳定性研究: IV: 不育起点温度漂移规律[J]. 杂交水稻, 2003, 18(2): 64-66.

[7] 郭涛, 纪庆绵, 陈志强, 等. 籼型水稻突变体 MLA-1 低直链淀粉突变基因遗传分析[C]//李东辉. 2007 年全国作物遗传育种学术研讨会论文集. 北京: 中国作物学会, 2007: 16-20.

[8] 郭涛, 纪庆绵, 陈志强, 等. 籼型水稻突变体 MLA-1 低直链淀粉突变基因遗传分析[J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2007, 33(S1): 16-20.

[9] 郭涛, 韦璇, 王慧, 等. 2 个低直链淀粉含量籼稻突变体的遗传分析[J]. 华南农业大学学报, 2009, 30(1): 10-13.

[10] 刘永柱, 陈志强, 张建国, 等. 空间诱变水稻广谱恢复系航恢七号的选育及利用[J]. 核农学报, 2008, 22(4): 439-442.

[11] 夏斌, 郭涛, 王慧, 等. 2 个籼稻低直链淀粉突变体淀粉合成关键酶分析[J]. 华南农业大学学报, 2011, 32(3): 10-13.

[12] 袁隆平. 水稻光温敏不育系的提纯和原种生产[J]. 杂交

水稻, 1994, 9(6): 1-3.

[13] 黄翠红, 刘永柱, 陈立凯, 等. 水稻培矮 64S 空间诱变突变株系的花培效应研究[J]. 核农学报, 2014, 28(3): 386-392.

[14] 赵国珍, 贾育林, 严宗卜, 等. 一种高效便捷的水稻 DNA 提取法及其应用[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(4): 495.

[15] 张建勇, 陈德全, 李仕贵, 等. 利用分子标记鉴定水稻品种的 *Wx* 等位基因及其与直链淀粉含量的关系[J]. 作物学报, 2005, 31(4): 420.

[16] LUO W L, GUO T, YANG Q Y, et al. Stacking of five favorable alleles for amylase content, fragrance and disease resistance into elite lines in rice (*Oryza sativa*) by using four HRM-based markers and a linked gel-based marker[J]. Mol Breed, 2014, 34(3): 805-815.

[17] 罗文龙, 郭涛, 周丹华, 等. 利用基于 HRM 的功能标记分析水稻 *Wx* 和 *fgs* 的基因型[J]. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 2013, 39(6): 597.

[18] 国家质量技术监督局. 优质稻谷: GB/TM891—1999[S]. 北京: 中国标准出版社, 2000.

[19] 中华人民共和国农业部. 水稻光、温敏雄性核不育系育性鉴定规程: NY/T 1215—2006[S]. 北京: 中国农业出版社, 2007.

[20] 舒庆尧, 吴殿星, 夏英武, 等. 籼稻和粳稻中蜡质基因座位上微卫星标记的多态性及其与直链淀粉含量的关系[J]. 遗传学报, 1999, 26(4): 350-358.

[21] 谈移芳, 张启发. 水稻蜡质基因引导区两个 SSR 序列与直链淀粉含量的相关性[J]. 植物学报, 2001, 43(2): 146-150.

[22] 万向元, 胡培松, 王海莲, 等. 水稻品种直链淀粉含量、糊化温度和蛋白质含量的稳定性分析[J]. 中国农业科学, 2005, 38(1): 1-6.

[23] WANG Z Y, WU Z L, XING Y Y, et al. Nucleotide sequence of rice *waxy* gene[J]. Nucleic Acids Res, 1990, 18(19): 5898.

[24] MIKAMI I, UWATOKO N, IKEDA Y, et al. Allelic diversification at the *wx* locus in landraces of Asian rice[J]. Theor Appl Genet, 2008, 116(7): 979-989.

[25] 何风华, 曾瑞珍, 席章营, 等. 不同 *Waxy* 基因型水稻的遗传多样性[J]. 分子植物育种, 2003, 1(2): 179-186.

[26] 朱昌兰, 沈文飏, 翟虎渠, 等. 水稻低直链淀粉含量基因育种利用的研究进展[J]. 中国农业科学, 2004, 37(2): 157-162.

[27] 罗孝和. “培矮 64S”核不育系标准[J]. 杂交水稻, 2000, 15(S2): 134-135.

[28] 于永红, 斯华敏, 胡国成, 等. 不同来源培矮 64S 育性转换光温反应特性的分析[J]. 中国农业科学, 2006, 39(5): 1064-1068.

[29] 程式华, 孙宗修, 斯华敏. 人工控制条件下水稻光 (温) 敏核不育系育性转换的整齐度分析[J]. 浙江农业学报, 1993, 5(3): 133-137.

[30] 徐孟亮, 周广洽, 陈良碧. 培矮 64S 育性对温度与光周期的反应[J]. 作物学报, 1999, 25(6): 772-776.

【责任编辑 周志红】