

水稻航天育种研究进展与展望

陈志强, 郭涛, 刘永柱, 王慧

(华南农业大学植物航天育种研究中心, 广东广州 510642)

摘要:概述了20年来我国水稻航天育种研究的概况,对水稻空间诱变性状的变异特点、诱变作用机理和新品种选育研究进行了总结,同时指出目前水稻航天育种研究存在的问题,分析了水稻航天育种研究的应用前景.

关键词:水稻; 航天育种; 研究进展; 前景展望

中图分类号: S335.21

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2009)01-0001-05

Achievements and Perspective Outlook of Rice Space Induced Mutation Breeding in China

CHEN Zhi-qiang, GUO Tao, LIU Yong-zhu, WANG Hui

(Plant Space Breeding Research Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: The main achievements of rice space mutation breeding had been reviewed. The variation characteristics and mechanism of space mutation were summarized. Some new germplasms with specific traits and rice varieties derived from space mutagenesis were also described. The problems and application perspective of rice space mutation breeding were also discussed.

Key words: rice; space induced mutation breeding; achievements; perspective outlook

航天育种又称航天诱变育种或空间诱变育种,是指利用航天器(如:返回式卫星、高空气球、宇宙飞船、航天飞机等)将农作物种子带到其所能到达的空间环境,对作物种子诱导突变产生有益的变异,并在地面选育新种质、新材料、培育新品种的作物育种新方法^[1]. 20年的实践证明,航天育种在创造优异新种质、诱导新的基因资源突变和培育农作物新品种上已发挥其独特的优势和作用,是农作物遗传改良的新途径,是未来作物育种新技术的重要组成部分.

国外关于空间环境对植物种子影响的研究报道始于20世纪60年代初期^[2]. 此后,美国科学家利用生物卫星、航天飞机和空间站开展了系列生物育种研究,至2005年,先后育成适合太空站种植的超矮小麦、水稻、豌豆、番茄和青椒等,其最终目的是为了建立“会飞的农场”^[3].

我国进行空间生命科学试验研究始于1987年8月我国第9颗返回式卫星的第1批水稻、青椒等作物种子的空间搭载^[4]. 截至目前,我国利用返回式卫星、高空气球和飞船已进行了22次农作物种子空间搭载试验,2006年9月24日,国家还专门发射了“实践8号”作物航天育种卫星,装载了152种动、植物的2020份生物品种材料,表明我国的航天育种研究已正式列入国家行为,并配套国家863计划重大项目及支撑计划重点项目开展研究^[5]. 水稻是我国航天育种研究开展最早、空间搭载单位最多、研究方向最广、研究成果最显著的作物,在全国作物航天育种研究中起着标杆的作用.

本文就水稻航天诱变的性状变异特点、诱变的作用机理以及新品种选育进行概述,并对其存在的问题以及发展前景进行评述.

收稿日期: 2008-10-28

作者简介: 陈志强(1956—),男,教授, E-mail: chenlin@scau.edu.cn

基金项目: 国家863计划项目(2007AA100101);“十一五”国家科技支撑计划重点项目(2008BAD97B02);广东省科技计划项目(2004A20107001, 2006A20202006, 2007A020400003);广东省自然科学基金(010353, 05006656)

1 水稻航天诱变的性状变异特点

水稻种子经空间搭载后,在空间环境的微重力、高真空、弱磁场和宇宙射线这些特殊条件的综合作用下,无论是主要的农艺性状、经济性状,还是主要的品质性状或抗病性状,都在生物学效应、突变频率和突变方向等方面呈现出与地面传统诱变不同的性状变异特点,归纳起来有如下几个方面:(1)诱变后代(SP_1)生理损伤轻、伤害性变异小;(2)同一批次搭载的不同品种其诱变效果不一样,遗传背景较复杂,遗传稳定性较低的品种(材料)其空间诱变频率较高、变异类型较多、诱变效果较好;(3)不管是农艺性状、经济性状、品质性状还是稻瘟病抗性,同一性状均表现出正向和负向的变异;(4)与人类育种目标相一致的有益变异频率明显地比地面传统的 Co^{60} 物理诱变要大 2~3 倍;(5)同一突变体同时表现几个主要目标性状的变异,有利于对空间诱变综合性状优良突变体选育;(6)由主效基因控制的质量性状,如株高、生育期、粒型、千粒质量等在诱变的低世代 $SP_1 \sim SP_3$ 变异效果明显,而由微效多基因控制的数量性状,如单株有效穗数和穗粒数等在诱变高世代 $SP_3 \sim SP_5$ 才显出诱变效果;(7)能诱导出当前传统的创造变异的方法都难以创造和获得的特异(极端)变异类型(如:结实率完全正常的 500~600 多粒的特大穗型、分蘖达 60 多个且株高只有 40 cm 左右的多孽矮秆型,稻瘟病抗性变异同时出现接近 100% 高抗和接近 8% 的高感极端类型等),这为创造突破性的特异新种质资源提供了可能;(8) SP_2 代后产生的变异一般均能遗传,由主基因控制的性状突变或点突变的变异稳定较快,一般在 SP_4 代基本稳定^[6-15]。

上述航天诱变的性状变异特点,对水稻航天育种各技术环节,如对航天搭载材料的选择、对诱变不同世代不同目标性状的选择以及不同诱变世代材料的处理方法等均具有理论和实践的指导意义。

2 水稻航天诱变作用机理研究

2.1 空间环境的诱变因素

空间环境的诱变因素主要包括:微重力、弱磁场、高真空和宇宙射线等。已有的研究认为,生物种子空间搭载所处的环境微重力、弱磁场和高真空条件基本是一致的,只有空间辐射是随机的,因此,空间辐射可能是产生变异的主要诱因^[16-17]。空间辐射通常指多种带电的高能粒子,包括质子、电子、氦核及其他质量更大的粒子。这些高能粒子对生物细胞的撞击可以引起 DNA 的多种类型损伤,从而产生基因变异。Nevzgodina 等^[18] 和 Maksimova^[19] 利用核径迹探测片观察到莠苣种子在卫星搭载飞行中被高能

粒子(HZE)击中后其染色体变异率大大增加。Pickert 等^[20] 认为 HZE 可导致高等植物细胞产生损伤和可遗传的变异。颜红梅等^[21] 和骆艺等^[22] 利用 CR-39 固体核径迹探测器与水稻种子一起组成“三明治”式的空间辐射探测系统,通过“神舟三号”飞船搭载,种子返回地面后,进行随机扩增多态性 DNA (RAPD)分析和单核苷酸多态性(SNP)分析,结果表明,HZE 粒子直接轰击到胚是产生可遗传突变的重要因素,揭示了水稻空间诱变 HZE 粒子的辐射是引起种子后代产生突变的主因。Anikeeva 等^[23] 和 Halstead 等^[24] 认为微重力能够干扰 DNA 的损伤修复系统,抑制 DNA 损伤的修复,增加植物对其他诱变因素的敏感性,提高变异率。综上所述,植物种子航天搭载实际上是处于空间各种诱变因素的复合作用中,空间辐射是主要的诱因,而微重力则可能通过提高生物细胞对诱因的敏感性和抑制 DNA 损伤的修复,使之提高变异率。

2.2 水稻航天诱变后代生物学性状变异

已有的研究表明,水稻种子经航天搭载后, SP_1 代虽然也表现出一定程度的生物反应,但在主要农艺和经济性状上很少出现明显的变异^[25-26]。 SP_2 代大部分性状出现明显的变异,株高的变异通常出现正、负 2 个方向的变异,且趋于正态分布;穗长、粒宽和千粒质量等倾向于偏态分布,但也有极端的变异类型;单株有效穗数变异以增多为主;生育期的变异以早熟突变的效果较好^[27-28]。

水稻航天诱变 SP_2 代单株在品质性状方面也有较大变异,鲍正发等^[29] 的研究表明,籼稻品种“9311”经空间诱变后, SP_2 代单株直链淀粉含量出现了高、低、糯 3 种类型的突变,胶稠度与亲本相似或明显改良,并发现了富含抗性淀粉以及高无机磷低植酸等突变体。郭涛等^[30] 的研究表明,籼稻品种“籼小占”和“胜巴丝苗”经空间诱变后, SP_2 代单株出现了丰富的品质变异,总体趋势是直链淀粉含量降低、胶稠度级别提高,并发现了一批低直链淀粉突变体。实践证明,空间诱变可以有效地改良品质性状主要指标,并表现出一定的方向性,是今后品质改良的途径之一。

航天诱变育种抗病性研究工作正越来越受研究者重视,我国利用空间诱变育种技术,已选育出了一些抗稻瘟病新品种和新抗源。杨祁云等^[31] 通过接种考察粳稻品种“丽江新团黑谷”(国际公认不含任何主效抗性基因的普感稻瘟病品种)空间诱变后代的苗瘟情况,结果发现经过空间诱变后,“丽江新团黑谷”在 SP_1 代群体中部分个体抗性产生显著变化,13.7% 的单株由原来的严重感病变成抗病,另外还有一部分感病程度减轻了,说明空间诱变确实使“丽

江新团黑谷”的抗瘟性产生了变异,可能诱变出新的抗病基因. 严文潮等^[32]选用遗传性稳定的早熟早粳品种“浙9248”纯系的单株种子为材料,在SP₅代中筛选出一个抗性强、抗谱较广的很有应用价值的突变体,编号为浙101. 浙101在2001、2002年叶瘟平均级别分别为1.4和1.7,穗瘟平均级别分别为1.6和1.3级,抗性比原品种有显著提高. 洪彦彬^[33]对高空气球搭载的“粤香占”和“青华占”诱变高代材料进行稻瘟病抗性鉴定和农艺性状考察,其中7个“粤香占”突变品系和7个“青华占”突变品系的抗谱超过75%，“粤香占”的突变品系YX-9和YX-3以及“青华占”的突变品系QH-10不但高抗稻瘟病,而且单株有效穗数多、穗大、粒长,完全可以作为抗稻瘟病育种的特异新抗源.

2.3 水稻航天诱变后代细胞和分子生物学研究

航天搭载后代的细胞学研究主要集中在细胞壁的变化、细胞器及结构的异常、雄性不育、染色体变异等方面,并取得了一些有价值的成果. 吴敦肃等^[34]研究发现,在模拟微重力(回转器)环境下水稻幼苗叶细胞的细胞骨架变得疏松,稻叶表皮细胞的形态极不规则,大小不等,细胞壁变薄且凹凸不平;叶细胞叶绿体的部分基粒出现破坏和解体,基粒数有所减少,叶绿体内缺乏淀粉粒或只含非常小且少的淀粉粒. 李力^[35]对粳稻“特粳占13”卫星搭载高代24个突变品系的叶绿体超微结构进行观察发现,部分突变品系叶绿体基粒大且厚、基粒片层多且密,与原种差异明显. 陈忠正等^[36]对空间诱变产生的水稻雄性不育材料进行了研究,结果表明该材料败育机理与现有的雄性不育机理完全不一样,是水稻雄性不育的新种质. 王彩莲等^[37]报道,水稻种子经空间飞行后根尖细胞染色体畸变率高于地面对照,诱发的染色体畸变类型以微核为主,还出现了染色体桥及落后染色体. 郭涛等^[38]对“特粳占13”航天诱变后代中选出的半矮秆突变体HYA-1染色体研究表明,HYA-1单株收获种子染色体数目出现了22、23、24、25、36的变化,从而导致该突变体遗传纯合性丧失,长期高、矮分离.

随着水稻航天诱变研究的深入,有关突变体的遗传学分析和分子生物学方面的研究逐步开展起来. 徐建龙等^[39]对水稻品种“丙95-503”经空间诱变处理产生的多蘖矮秆突变体R955进行矮生基因鉴定,结果表明,其矮生性受隐性矮秆基因控制,与*d3*、*d10*、*d14*、*d17*和*d27*基因均不等位. 王慧等^[40]对粳稻“特华占”航天诱变矮生突变体CHA-1进行遗传分析发现,控制CHA-1矮生性状的矮生基因为一对隐性主效核基因,并且与*sd-1*不等位,与*sd-1*之间可能存在遗传互作关系. 王慧等^[41]对粳稻“特

粳占13”航天诱变矮生突变体CHA-2的遗传分析表明,控制CHA-2矮生性状的矮生基因为1对隐性主效核基因,该基因对赤霉素反应钝感. 郭涛等^[42]的研究表明,粳稻“美香占”空间诱变突变体MLA-1低直链淀粉突变性状受1对与*Wx*基因紧密连锁的突变基因控制. 周峰等^[43]运用SSR技术分析了水稻品种“特粳占13”与其空间诱变5个突变株的后代的DNA多态性,引物多态性频率介于0.35%~2.47%,且多态性位点在水稻基因组中是随机分布的. 易继财等^[44]则利用RAPD和RFLP方法对“特粳占13”的其他空间诱变后代进行多态性分析,多态率为6%~12%. 杨存义等^[45]利用微卫星标记对空间诱变的水稻突变体后代进行DNA水平上的分析,结果表明,多数突变系和原种相比都存在多个位点突变,DNA分子多个区段内发生重复或缺失等结构性变异,其诱变机理和一般的诱变因素导致DNA少数碱基发生点突变不同. 王丰等^[46]对经过卫星搭载的“培矮64S”种子及后代进行了SSR标记分析,SSR标记座位的变异频率为18.97%~36.21%,变异座位在水稻基因组中是随机分布的. 邢金鹏等^[47]对卫星搭载得到的水稻“农垦58”大粒突变体及对照进行RAPD分析,找出与大粒性状有关的特异片段OPA18-3,并将该片段定位在第11染色体上. 李常银等^[48]采用DD-PCR从空间诱变稻瘟病突变品系972-4及地面对照品系972ck中寻找差异表达基因,从20个差异片段中共找到6个阳性片段,经测序发现其中2个是新的序列座位标签(EST),这2个EST在抗稻瘟病水稻品系972-4中高表达,可能是抗瘟性相关基因. 洪彦彬等^[49]利用1个编号为L_{R8}-SP₂的“丽江新团黑谷”空间诱变SP₂群体进行了抗稻瘟病突变基因的分子标记,结果发现该基因与位于第9染色体SSR标记RM409连锁.

3 水稻航天诱变种质创新与新品种选育

据不完全统计,截至2007年底,通过航天育种手段,已有16个水稻品种通过国家(省)品种审定,分别为特优航1号、Ⅱ优航1号、华航一号、Ⅱ优航148、Ⅱ优航2号、两优航2号、培杂泰丰、培杂航七、胜巴丝苗、金航丝苗、华航丝苗、粤航1号、浙101、中早21、中浙优1号和航天36等,其中华航一号^[50]是通过国家品种审定的第1个航天诱变新品种,1999年参加广东省早季优质组区试,产量名列第1名,该品种具穗大、粒多、结实率高、抗病性和抗逆性强,后期转色好,米粒透明无垩白,属一级米,一般产量可增产10%,达7800 kg/hm²以上,已在南方稻区累计推广达20多万hm². 实践证明,航天诱变技术已成为高产优质多抗水稻新品种培育的重要途径.

航天诱变育种的最大优势在于它可以创造出地面其他育种方法难以获得的罕见种质材料,而这正是常规育种、杂种优势育种等取得重大突破的关键基础,以此作为杂交亲本,可以培育出在产量和品质上有突破的优良品种.周炳炎等^[51]利用卫星搭载水稻品种“明恢63”和“D6049”等均获得了比原品种早熟20 d的系列优良突变系.胡达礼等^[52]从“农垦58”获得大穗型水稻变异每穗平均达550多粒,最长达647粒,水稻大粒型突变的千粒质量高达51 g.中国科学院遗传研究所等单位利用卫星搭载感光型晚稻品种包选2号,从中分离出感温性强的早季稻类型和能适应在高温长日照条件下生长的中季稻类型.据陈芳远等^[53]报道,利用高空气球处理的“中作59”和“海香”2个粳稻品种,获得了一些能够恢复籼型雄性不育系育性的粳稻恢复基因突变系,可能对水稻亚种间杂种优势利用产生重大影响.郑家团等^[54]利用航天技术选育出强恢复系“航1号”,用其配组育成的“特优航1号”参加2000、2001年福建省晚季杂优区试,2年的单产和日产均居参试组合之首,创“六五”攻关以来所有参加福建省区试品种、组合产量的最高记录,“特优航1号”2002年已通过福建省审定.张建国等^[55]从“特粳占13”航天诱变后代中选出了恢复力强、恢复谱广、配合力好的新恢复系“航恢七号”,由其配制的两系杂交组合“培杂航七”2005年通过广东省品种审定,并有一批两系及三系杂交组合参加广东省区试.其他可见变异有不育性突变、强分蘖突变、花色的变异及粳型水稻品种中出现亲籼和籼型突变等.以上出现的特殊变异类型,是其他理化因素处理极少出现的,体现了航天诱变在创造新种质方面的特殊作用.

4 存在问题及展望

水稻航天育种研究20年来,虽然在新品种选育和特异种质资源的创建方面取得了很大成绩,在航天诱变机理研究上也取得一定进展,但仍存在一些问题有待进一步加强和完善:(1)航天诱变机理研究,特别是针对不同的诱变现象或突变体从形态学、细胞学和分子生物学开展研究,这不但有利于解释航天诱变的原理,更重要的是能有效地指导其育种实践.(2)进一步加强和完善航天诱变后代处理及选育技术和方法的研究.航天诱变后代的变异特点往往与传统的诱变不一样,需要采取不同的处理及选育方法才能获得较好的育种效果.但有不少单位由于简单地用传统育种方法处理而丢掉不少好材料致使育种效果不理想.(3)加强对航天诱变特异种质资源的遗传和利用评价.作物航天诱变最大的贡献是能创造地面或传统育种方法难以获得的新种质

(基因)资源,特别是对于一些从外观难以观察到的突变性状(如品质、抗病性等),通过有效的遗传,利用评价手段,将会获得一批育种上可利用的新种质资源.(4)加强航天育种技术与传统育种技术及其他新技术的结合,构建一个高效的航天育种技术平台,以促进未来的水稻遗传改良.(5)加强水稻航天育种研究各单位之间的合作、交流和联合攻关,从整体上促进全国在本领域的研究水平,多出成果.特别是针对一些共性的关键研究问题,开展协作研究和攻关,形成协作体系,成果共享,促进航天育种研究深入、持续发展,实现水稻航天育种新突破.

参考文献:

- [1] 王乃彦.开展航天育种的科学研究工作,为我国农业科学技术的发展做贡献[J].核农学报,2002,16(5):257-260.
- [2] KOSTINA I, ANIKEERA L, VAULINA E. The influence of space flight factors on viability and mutability of plants [J]. Adv Space Res, 1984, 4(10):65-70.
- [3] HALSTEAD W T, DUTCHER F R. Plant in space [J]. Annual Rev Plant Physiol, 1987, 38: 317-366.
- [4] 温贤芳,张龙,戴维序,等.天地结合开展我国空间诱变育种研究[J].核农学报,2004,18(4):241-246.
- [5] 刘录详,郭会君,赵林姝,等.我国作物航天育种20年的基本成就与展望[J].核农学报,2007,21(6):589-592.
- [6] 王慧,陈志强,杨祁云,等.水稻空间诱变突变品系主要农艺经济性状及稻瘟病抗性变异[J].华南农业大学学报,2004,25(4):1-5.
- [7] 王俊敏,魏力军,骆荣挺,等.航天技术在水稻诱变育种中的应用研究[J].核农学报,2004,18(4):252-256.
- [8] 梅曼彤.空间诱变研究的进展[J].空间科学学报,1996,16:148-152.
- [9] 王慧,陈志强,张建国.水稻卫星搭载突变性状考察和品系选育[J].华南农业大学学报:自然科学版,2003,24(4):5-8.
- [10] 张广彬,于良斌,宋福金,等.水稻空间诱变育种研究[J].黑龙江农业科学,1997(4):1-4.
- [11] 沈桂芳,孙永成,钦天均.中国航天育种搭载试验综述[M]//信乃论.航天育种高层论坛论文选编.北京:中国高科技产业研究会,2005:1-6.
- [12] 吴殿星,舒庆尧,夏英武,等.空间技术诱发的水稻变异及育种价值[J].核农学报,1999,13(3):175-178.
- [13] 余红兵,周峰,姚涓,等.高空气球搭载水稻种子后代变异的研究[J].核农学报,2004,18(4):276-279.
- [14] 王呈祥,白志良,王良群.航天育种——我国农业科技革命的新路[J].山西农业科学,2003,31(3):92-96.
- [15] 余红兵,周峰,姚鹏,等.高空气球搭载诱导水稻后代形态变异研究[J].江苏农业科学,2005(1):21-22.
- [16] 徐建龙,林貽滋,奚永安,等.空间条件诱发水稻突变体[J].浙江农业学报,1999,11(2):63-66.

- [17] 梅曼彤. 空间辐射环境对生物系统的效应[M] // 姜景山. 空间科学与应用. 北京:北京科学出版社,2001: 551-565.
- [18] NEVZGODINA L V, MAKSIMOVA Y N. Cytogenetic effects of heavy charges particles of galactic cosmic radiation in experiments aboard Cosmos-1129 biosatellite[J]. Space Biol Aerosp Med, 1982(16):103-111.
- [19] MAKSIMOVA Y N. Effect on seeds of heavy charged particles of galactic cosmic radiation[J]. Space Biol Aerosp Med, 1985(19):103-114.
- [20] PICKERT M, GARTENBACH K E, KRANZ A R. Heavy ion induced mutation in genetic effective cells of high plant[J]. Adv Space Res, 1992(12):69-75
- [21] 颜红梅,卫增泉,梅曼彤,等. 搭载水稻种子被空间重离子击中的定位研究[J]. 核技术, 2005, 28(9): 671-674.
- [22] 骆艺,王旭杰,梅曼彤,等. 空间搭载水稻种子后代基因组多态性及其与空间重离子辐射关系的探讨[J]. 生物物理学报, 2006,22(2):131-137.
- [23] ANIKEEVA I D, KOSTINA L N, VAULINA E N. Experiments with air-dried seeds of *Arabidopsis thaliana* (L.) wallr aboard salyut 6[J]. Adv Space Res, 1983(3):129-136.
- [24] HALSTEAD W T, DUTCHER F R. Plant in space[J]. Annual Rev Plant Physiol,1987(38): 317-366.
- [25] 李源祥,李金国,刘汉东,等. 水稻空间技术育种的研究[J]. 遗传, 2002, 24(4):434-438.
- [26] 徐建龙. 空间诱变因素对不同粳稻基因型的生物学效应研究[J]. 核农学报, 2000, 14(1): 56-60.
- [27] 严文潮,徐建龙,俞法明,等. 不同早粳基因型水稻的空间诱变效应研究[J]. 核农学报,2004, 18(3): 174-178.
- [28] 李源祥,蒋兴村,李金国,等. 水稻空间诱变性状变异及育种研究[J]. 江西农业学报, 2000, 12(2): 17-23.
- [29] 鲍正发,段智英,赵海军等. 空间诱变引起水稻 9311 的品质变异[J]. 核农学报, 2004, 18(4): 272-275.
- [30] 郭涛,蔡金洋,王慧,等. 水稻空间诱变 SP₂ 代品质性状变异分析[J]. 华南农业大学学报, 2007, 28(1):6-9.
- [31] 杨祁云,王慧,林佩珍,等. 水稻空间诱变第一代材料抗稻瘟病研究初报[C] // 彭友良. 中国植物病理学会 2004 年学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社, 2004: 332-334.
- [32] 严文潮,孙国昌,徐建龙,等. 空间诱变育成抗稻瘟病和白叶枯病水稻突变体浙 101[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(5):415-419.
- [33] 洪彦彬. 水稻空间诱变稻瘟病抗性变异研究及其新抗源的筛选[D]. 广州:华南农业大学农学院, 2005.
- [34] 吴敦肃,高小彦,陈一新,等. 水平回转对水稻幼苗叶细胞的影响[J]. 植物学报, 1994,36(5): 364-369.
- [35] 李力. 水稻空间诱变突变系性状变异及相关分析研究[D]. 广州:华南农业大学农学院, 2003.
- [36] 陈忠正,刘向东,陈志强,等. 水稻空间诱变雄性不育新种质的细胞学研究[J]. 中国水稻科学, 2002,16(3): 199-205.
- [37] 王彩莲,陈秋方,慎玫. 水稻空间诱变效应的研究[J]. 中国农学通报, 1998, 14(5): 21-23.
- [38] 郭涛. 水稻空间诱变半矮生突变体 HYA-1 的研究[D]. 广州:华南农业大学农学院,2004.
- [39] 徐建龙,李春寿,王俊敏,等. 空间环境诱发水稻多穗矮秆突变体的筛选与鉴定[J]. 核农学报, 2003, 17(2): 90-94.
- [40] 王慧,刘永柱,张建国,等. 空间诱变水稻矮秆突变体 CHA-1 对赤霉素的反应及其遗传分析[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(5): 391-395.
- [41] 王慧,张书涛,郭涛,等. 粳型矮秆突变体 CHA-2 的矮生性状遗传分析及基因初步定位[J]. 分子植物育种, 2006,4(6S):1-6.
- [42] 郭涛,纪庆绵,陈志强,等. 粳型水稻突变体 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.
- [43] 周峰,易继财,张群宇,等. 水稻空间诱变后代的微卫星多态性分析[J]. 华南农业大学学报, 2001,22(4):55-56.
- [44] 易继财,庄楚雄,姚涓,等. 空间搭载诱导水稻种子突变的分子标记多态性分析[J]. 生物物理学报, 2002,18(4):478-483.
- [45] 杨存义,陈芳远,王应祥,等. 粳稻品种秋光空间诱变突变体的微卫星分析[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1550-1555.
- [46] 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.
- [47] 邢金鹏,陈受宜,朱立煌. 水稻种子经卫星搭载后大粒突变系的分子生物学分析[J]. 航天医学与医学工程, 1995, 8(2): 109-113.
- [48] 李常银,孙野青,杨谦. 空间生物学研究进展[J]. 哈尔滨工业大学学报, 2003, 35(4): 385-388.
- [49] 洪彦彬,杨祁云,林佩珍,等. 水稻空间诱变稻瘟病抗性变异研究及抗性变异基因的分子标记[J]. 西北农林科技大学学报,2006,34(4): 96-100.
- [50] 王慧,张建国,陈志强. 航天育种优良水稻品种华航一号[J]. 中国稻米, 2003(6):18.
- [51] 周炳炎,黎毛毛,许秀钧,等. 水稻空间诱变育种进展和前景[J]. 空间科学学报, 1996,16(增刊):53.
- [52] 胡达礼,刘宜宾. 航天诱变选育强势水稻新品系的研究[J]. 空间科学学报, 1996, 16(增刊): 158.
- [53] 陈芳远,卢升安,易小平. 空间诱变创造克服粳籼杂种半不育性新种质和新恢源研究[J]. 激光生物学报, 2000, 9(2): 119-124.
- [54] 郑家团,谢华安,王乌齐,等. 水稻航天诱变育种研究进展与应用前景[J]. 分子植物育种, 2003, 1(3): 367-371.
- [55] 张建国,刘永柱,陈志强,等. 两系高产杂交稻新组合培杂航七的选育[J]. 作物研究, 2007(3): 186-187.