

遗传背景对无花粉型水稻温敏核不育系籼S 杂交后代不育性表达的影响研究

邱振国^{1,2}, 彭海峰³, 陈雄辉², 万邦惠²

(1 仲恺农业工程学院 计算机科学与工程学院, 广东 广州 510225; 2 华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642;
3 华南农业大学 生命科学学院, 广东 广州 510642)

摘要:将无花粉型温敏核不育系籼S与不同父本杂交,在籼S不育期内调查 F_2 和 BC_1F_2 育性分离.结果表明:8个组合 F_2 及 BC_1F_2 群体不育株数:可育株数均符合1:3,符合1对主效基因控制的遗传模式;无花粉败育方式可以稳定遗传,但遗传背景会对出现无花粉败育的时间产生影响;各组合 F_2 不育株的不育期长短及可育期育性的差异均达到显著水平,且各组合不同单株间也存在差异;13个组合的不育株不育期长短与可育期育性的相关性差异较大,其中,籼S/金华占、籼S/籼黄占、籼S/新小占、籼S/野绿占、籼S/密粒早占等5个组合达到显著负相关水平.

关键词:温敏核不育水稻;无花粉型;籼S;不育性表达;遗传背景

中图分类号: S571.1

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2012)03-0282-06

Effect of Genetic Backgrounds on Sterility Expression of Filial Generation Derived from a Thermo-Sensitive Genic Male Sterile Line of Non-Pollen Type XianS in Rice

QIU Zhen-guo^{1,2}, PENG Hai-feng³, CHEN Xiong-hui², WAN Bang-hui²

(1 College of Computer Science and Engineering, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China; 2 College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 3 College of Life Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: XianS is a thermo-sensitive genic male sterile line of non-pollen type in rice and a mutant from a traditional variety Xianhuangzhan. The effects of genetic backgrounds on sterility expression of filial generations of XianS were studied by cross of XianS with several parental lines. The results were as follows: during the sterile period of XianS, the rate of sterile plants to fertile plants followed 1:3 in generation F_2 and BC_1F_2 of 8 combinations. The sterility of XianS was controlled by one pair of major genes and the type of pollen abortion could be inherited. However, the time of appearance of non-pollen abortion could be affected by genetic backgrounds. Analysis of variance showed that the variance of days of sterile period and fertile period for sterile plants from F_2 of different combinations was significant, and the variance of different plants in the same combination was obvious. The relationship between days of sterile period and fertile period for sterile plants from F_2 of 8 combinations was negatively correlated, and the correlation of XianS/Jinhua-zhan, XianS/Xianhuangzhan, XianS/Xinxiao-zhan, XianS/Yeluzhan, XianS/Miniza-zhan was significant.

Key words: thermo-sensitive genic male sterile line; non-pollen type; XianS; infertility expression; genetic backgrounds

收稿日期: 2011-09-06

作者简介: 邱振国(1979—), 男, 助理研究员, 硕士; 通信作者: 彭海峰(1972—), 女, 副教授, 博士, E-mail: phf72@scau.edu.cn

基金项目: 广东省自然科学基金(010280); 国家自然科学基金(31171612)

1978年,袁隆平^[1]结合 Ikehashi 等人报道水稻广亲和研究结果,提出“两系法”利用水稻杂种优势的战略设想,从此拉开了全国大规模研究光温敏雄性核不育水稻的序幕.30多年来,很多学者以农垦58S为代表对光敏核不育水稻的遗传规律进行过研究,但研究结果不尽一致.早期研究认为,农垦58S的育性转换受控于1对隐性基因^[2-6].雷建勋等^[7]的研究认为2对独立的隐性主基因对农垦58S的育性转换有影响.盛孝邦^[8]则认为农垦58S除受2对主效基因作用外,还受2组微效修饰基因影响.薛光行等^[9]也认为,农垦58S除主效基因以外还存在修饰基因的作用.朱英国等^[10]通过农垦58S与早粳杂交发现群体可能表现3对基因或多对基因的分离模式.梅国志等^[11]认为农垦58S的雄性不育性具有质量-数量性状的遗传特点.这些研究的不一致性,充分说明了光温敏不育性遗传的复杂性.而多数学者均将光温敏不育性遗传的复杂性归因于遗传背景的作用.孙宗修等^[12]根据农垦58S衍生的不同粳型光敏不育材料的育性对光温反应存在差异而推测遗传背景对育性表达可能有重要作用,武小金等^[13]用安农S-1与遗传背景不同的亲本杂交后,不同杂交组合、同一杂交组合内不同株系间育性波动期内的育性均存在极显著的差异,证实了遗传背景对温敏不育性表达有明显的差异.向阳等^[14]以光敏核不育系农垦58S和安农S-1的基因源及其衍生的温敏核不育系研究遗传背景等因素对F₂育性变化规律的影响发现,光温敏核不育水稻杂交F₂育性分离是很复杂的,其中遗传背景是影响核不育基因表达的重要因素,核不育基因的表达,可能受多个不同调控位点的影响,从而各不育基因在不同的遗传背景下表达的程度不同.周元昌等^[15]和廖亦龙^[16]对其他光温敏核不育系的研究也表明了光温敏不育系的不育性表达与遗传背景关系密切.粳S是由常规水稻品种粳黄占突变株选育得到的无花粉型温敏核不育系,低温诱导其由不育转为可育日均温21℃需7d以上,且具有花粉败育时期早而败育彻底的特点,是一种具有较高价值的新型光温敏核不育水稻^[17].目前,遗传背景对其不育基因表达的影响尚不清楚,本研究将该基因置于不同的遗传背景中,研究其后代杂交F₂的育性变化规律及F₂不育单株的育性表达情况,为进一步利用该不育基因奠定基础,同时也以此促进对光温敏核不育基因表达条件和遗传规律的认识.

1 材料与方法

1.1 材料

以粳S为供试水稻不育材料,用13份材料为父

本进行杂交,父本分别为:新小占、野绿占、H3、国丝早占、金华占、密粒早占、丰矮占、矮新占、粳黄占、JELOMT、JAWZ、丰穗占、BR8.

1.2 方法

1.2.1 试验内容与设计 F₂育性分离调查:于2008年3月1日在大田种植F₂群体,于2008年6—7月(粳S不育期内)调查育性分离情况.

BC₁F₂育性分离调查:以13个常规稻品种为父本,杂交F₁与粳S进行1次回交,于2007年早季种植BC₁F₁,成熟时选套袋结实正常的单株混合收种;2008年3月1日种植于大田中,于2008年6—7月(粳S不育期内)调查育性分离情况.

F₂不育株禾薹的育性转换调查:从2008年晚季种植F₂代中任选若干不育株(均含1株典败型不育株)进行割薹,分薹插成株行越冬,越冬方法按邱振国等^[18]方法进行.2—11月每月进行1次分薹,按常规方法进行管理,调查各株行育性,并以粳S禾薹作为对照.

1.2.2 试验及数据分析方法 育性调查方法:对F₂、BC₁F₂及不育株禾薹进行育性调查,每次取样3株(单株调查除外),并将每株主穗套袋自交,取已抽出1/3~2/3穗子上部3~6朵未开的颖花,用FAA固定液保存,镜检时每株颖花混合压片,用φ为1%I-KI染色,观察3个视野,记录各视野花粉可染率,求平均值.将花粉圆形、大小正常、染色深而均匀的计为正常可育,其他各类均计为败育,包括典败、圆败、染败和无花粉.套袋后20~25d分实粒、空粒计算自交结实率,凡有淀粉积累的稻粒均计为实粒.以套袋自交结实率作为育性指标,以花粉育性作为参考.

单株育性类型划分方法:将单株可育率(%)按0~5、>5~10、>10~20、>20~30、>30~40、>40~50、>50~60、>60~70、>70~80以及>80等区分10个组,依据波谷法^[19]区分单株育性类型.

F₂不育株禾薹不育性分析方法:以F₂不育株禾薹在4—5月第1次持续花粉可育率≤5%且自交结实率为0作为不育期起点,以10—11月份第1次出现自交结实率>0作为不育期终点,期间作为不育期计算不育期长度.以4—5月自交结实率持续>5%的日期作为可育期,计算可育期育性平均值.用可育期育性平均值与不育期长度计算二者的相关系数.

通过卡平方适应性测验,分析群体单株育性分离情况.将可育率进行反正弦转换后,用SPSS 15.0软件进行方差和相关分析.所有试验均在华南农业大学教学试验场农学分场进行.

2 结果与分析

2.1 F_2 及 BC_1F_2 育性分离及不育株败育方式差异

于2008年早季调查了籼S与8个不同常规种杂交后代 F_2 及 BC_1F_2 育性分离情况. 由表1可以看出:8个组合 F_2 及 BC_1F_2 群体不育株数:可育株数均符合1:3,符合1对主效基因控制的遗传模式,这说明遗传背景对各组合 F_2 及 BC_1F_2 群体不育株数、可育株数分离影响不明显.

通过对籼S与相同材料杂交所得的各 BC_1F_2 及 F_2 组合不育株的镜检(表1)发现,其败育方式均以

无花粉型为主,与籼S的败育方式相同.各 BC_1F_2 组合不育株中无花粉型败育株的比例均高于50%,且均高于对应 F_2 组合不育株中无花粉型败育的比例,这应与回交增加了籼S基因数量有关.由于抽穗时间处于6月中、下旬,其对应的幼穗分化期的气温并非广东最高温时期,对败育方式的调查仅能反映当时光温条件的结果.故将非无花粉败育单株拔穗处理,7—8月新抽穗中最终均为无花粉型败育,但出现无花粉的时间差异较大.这说明无花粉败育方式可以稳定遗传,但遗传背景会对转为无花粉败育的时间产生影响.

表1 F_2 与 BC_1F_2 败育方式及育性分离

Tab.1 Abortion types and segregation ratios of fertile and sterile plants in F_2 and BC_1F_2

父本及杂交世代	不同败育类型占不育株数比例/%			不育株数	可育株数	χ^2	P	理论比值
	无花粉	典败、圆败	染败					
JAWZ BC_1F_2	55.26	44.74	0	38	124	0.206	0.650	1:3
JAWZ F_2	46.51	53.49	0	86	315	2.711	0.011	1:3
H3 BC_1F_2	89.47	10.53	0	57	137	1.986	0.159	1:3
H3 F_2	87.27	7.27	5.45	55	162	0.014	0.906	1:3
野绿占 BC_1F_2	89.80	10.20	0	49	140	0.086	0.769	1:3
野绿占 F_2	81.48	18.52	0	54	155	0.078	0.780	1:3
金华占 BC_1F_2	82.35	17.65	0	51	142	0.209	0.648	1:3
金华占 F_2	76.92	19.23	3.85	26	103	1.615	0.204	1:3
密粒早占 BC_1F_2	82.61	17.39	0	46	146	0.111	0.739	1:3
密粒早占 F_2	64.71	26.47	8.82	34	131	1.699	0.192	1:3
籼黄占 BC_1F_2	98.04	1.96	0	51	148	0.042	0.838	1:3
籼黄占 F_2	95.89	4.11	0	73	217	0.005	0.946	1:3
新小占 BC_1F_2	84.21	15.79	0	38	87	1.944	0.163	1:3
新小占 F_2	68.97	31.03	0	58	166	0.095	0.758	1:3
国丝早占 BC_1F_2	88.24	11.76	0	51	141	0.250	0.617	1:3
国丝早占 F_2	88.10	11.90	0	42	152	1.162	0.281	1:3

2.2 F_2 不育株不育期长短的差异

2.2.1 不同组合 F_2 不育株不育期长短的差异 通过2009年对各组合中不育株的不育期观察发现,不同组合的不育期长短有一定的差异(表2).就各个组合平均值来看,仅籼S/籼黄占、籼S/丰矮占不育株不育期较籼S(191 d)长,其他组合不育株均短于籼S,其中籼S/JAWZ和籼S/JELOMT仅为154.3和161.8 d,短于籼S近1个月,组合间方差分析显示: $F = 2.9 > F_{(0.05,12)} = 1.9$,差异达到显著水平. JAWZ和JELOMT均为引种的爪哇稻,在供试父本中与籼S亲缘关系最远,而籼S/JAWZ、籼S/JELOMT的不育期较籼S缩短了30 d左右.故遗传背景对籼S转育材料的不育期长短有明显影响.

2.2.2 组合内 F_2 不育株间不育期长短的差异 除了组合间的不育期长短存在差异外,同一组合内不同单株间也有一定的差异(表2).就各个组合的不育期极值来讲,除籼S/籼黄占的极小值大于191 d(籼S不育期),籼S/JAWZ和籼S/JELOMT的极大值均小于191 d外,其他10个组合中的不育期长短范围均涵盖了191 d;不育期极差看,除籼S/籼黄占和籼S/JELOMT外,其他11个组合中的不育期极差均在30 d以上,其中籼S/野绿占高达66 d;就变异系数来讲,除籼S/籼黄占和籼S/JELOMT外,变异系数均在3.3%以上,其中籼S/JAWZ更是高达8.5%.在13个组合中,有10个组合的不育期最大值大于200 d,这说明选育较籼S不育期更长的不育系是可能的.

表2 F₂不育株不育期长短变异¹⁾Tab.2 Variation of days of sterile period for sterile plants in F₂

来源	观测株数	不育期/d			变异系数/%
		范围	极差	平均值 ± 标准差	
籼S/籼黄占	10	193 ~ 204	11	198.4 ± 1.0	0.5
籼S/H3	6	166 ~ 201	35	175.2 ± 5.8	3.3
籼S/新小占	9	146 ~ 203	57	175.2 ± 7.7	4.4
籼S/野绿占	8	138 ~ 204	66	168.0 ± 8.6	5.1
籼S/丰矮占	5	171 ~ 207	36	196.8 ± 7.6	3.9
籼S/矮新占	5	169 ~ 210	41	179.2 ± 8.7	4.8
籼S/密粒早占	7	157 ~ 207	50	180.9 ± 9.0	5.0
籼S/国丝早占	7	165 ~ 204	39	186.1 ± 6.9	3.7
籼S)/BR8	6	152 ~ 195	43	166.7 ± 6.8	4.1
籼S/丰穗占	5	164 ~ 202	38	180.2 ± 8.7	4.8
籼S/金华占	5	164 ~ 209	45	181.8 ± 10.3	5.7
籼S/JAWZ	3	133 ~ 166	33	154.3 ± 13.1	8.5
籼S/JELOMT	3	158 ~ 164	6	161.8 ± 3.7	1.4

1) 籼S不育期为191 d.

2.3 F₂不育株可育期育性的差异

2.3.1 不同组合F₂不育株可育期育性的差异 通过对2009年早造越冬材料的育性观察发现,各组合的不育株在当年4月中下旬均有一段可育期,试验发现不同组合的可育期育性有一定的差异(表3).就平均值来看,有5个组合不育株育性高于籼S(24.2%),其中籼S/矮新占、籼S/JAWZ、籼S/丰穗

占可育率均高于30%;有8个组合不育株育性低于籼S,其中籼S/丰矮占、籼S/新小占可育率不足15%.组合间方差分析显示: $F = 3.6 > F_{(0.05,12)} = 1.9$,差异达到显著水平,各组合不育基因均来源于籼S,这表明遗传背景也会导致不同组合可育期内可育率的差异.

表3 F₂不育株可育期育性变异¹⁾Tab.3 Variation of fertility of fertile period for sterile plants in F₂

来源	观测株数	可育率/%			变异系数/%
		范围	极差	平均值 ± 标准差	
籼S/籼黄占	10	11.7 ~ 25.8	14.1	20.5 ± 1.6	8.0
籼S/H3	5	11.7 ~ 40.0	28.3	26.8 ± 5.7	21.2
籼S/新小占	7	6.0 ~ 32.7	27.7	14.7 ± 3.9	26.9
籼S/野绿占	8	12.5 ~ 28.5	16.0	18.0 ± 2.2	12.4
籼S/丰矮占	5	6.5 ~ 20.0	13.5	14.2 ± 2.9	20.2
籼S/矮新占	5	30.0 ~ 39.0	9.0	33.0 ± 2.4	7.3
籼S/密粒早占	7	8.3 ~ 25.7	17.4	17.6 ± 2.7	15.7
籼S/国丝早占	7	12.5 ~ 33.3	20.8	20.5 ± 3.0	14.8
籼S/BR8	6	6.7 ~ 27.5	20.8	16.2 ± 4.3	26.6
籼S/丰穗占	5	16.7 ~ 62.5	45.8	35.5 ± 8.8	24.9
籼S/金华占	5	10.0 ~ 30.0	20.0	17.8 ± 3.8	21.2
籼S/JAWZ	3	17.5 ~ 43.8	26.3	33.9 ± 10.1	29.8
籼S/JELOMT	3	18.0 ~ 31.7	13.7	24.9 ± 9.7	39.0

1) 籼S可育率为24.2%.

2.3.2 组合内 F_2 不育株可育期育性的差异 除了各个组合间的可育期育性的差异外,同一组合内不同单株间也存在一定的差异(表3).就各个组合的极值来讲,粳 S/丰矮占可育率最大值仅为 20.0%,低于粳 S 的可育率(24.2%);粳 S/矮新占可育率最小值高达 30.0% 仍大于粳 S 的可育率,其他组合不育株育性的范围均涵盖了 24.2% (粳 S).就各组合内不育株育性的变异来看,变异系数为 7.3% ~ 39.0%,范围较广,除粳 S/粳黄占、粳 S/矮新占 2 个组合变异系数较低外,其他组合的变异系数均在 10.0% 以上,粳 S/JELOMT 则高达 39.0%.这说明各组合内不育株间的育性差异亦有所不同.

2.4 各组合不育株不育期长短与可育期可育率的关系

利用统计学方法,计算不育株不育期长短与可育期可育率的 Pearson 相关系数.结果显示,粳 S/金华占、粳 S/粳黄占、粳 S/新小占、粳 S/野绿占、粳 S/密粒早占、粳 S/JELOMT、粳 S/JAWZ、粳 S/矮新占、粳 S/丰穗占、粳 S/丰矮占、粳 S/BR8、粳 S/H3 和粳 S/国丝早占 13 个组合的相关系数分别为 -0.79^* 、 -0.72^* 、 -0.70^* 、 -0.55^* 、 -0.52^* 、 -0.38 、 -0.34 、 -0.17 、 0.09 、 0.17 、 0.20 、 0.24 和 0.28 ,表明不同组合不育株不育期长短与可育期育性的相关性差异较大,其中有 8 个组合呈负相关,5 个组合呈正相关,但只有粳 S/金华占、粳 S/粳黄占、粳 S/新小占、粳 S/野绿占、粳 S/密粒早占 5 个组合的负相关达到显著水平.

3 讨论与结论

虽然很多学者均将光温敏不育性遗传的复杂性归因于遗传背景的作用,但遗传背景只是一个笼统的概念,其实质应为能对光温敏核不育系育性表达产生影响的微效基因.盛孝邦等^[20]认为遗传背景就是残余基因型,其实质是存在于不同类型的光敏不育系中的光温 2 组微效基因群的协同作用.武小金等^[21]通过研究不育起点温度不同的同源光温敏核不育系发现遗传背景的差异实际上就是基因的差异.何予卿等^[22]认为,遗传背景也就是影响光敏不育水稻的育性不稳定性 and 育性可转换性的微效基因.1996 年廖伏明等^[23]提出了光温敏不育系育性转换特性受 1 对或 2 对隐性主基因控制,属质量性状,而导致不育的起点温度则受微效多基因控制,属数量性状,由于控制起点温度的多基因仍有少数基因处于杂合状态,从而引起光温敏不育系不育性表达的不稳定.曾汉来等^[24]认为,光敏不育基因和温敏不育

基因的表达条件都受所在遗传背景的影响,背景主要影响不育基因完全表达所需光温条件,而这些影响主效不育基因表达的遗传背景因素仍可通过自交分离重组,造成后代育性转换条件的株间差异,经数代自交后所得的不育系已成为不育起点温度不同的混合群体.武小金等^[13]将安农 S-1 的温敏核不育基因导入不同的遗传背景以后发现,不育系的温敏不育特性能够在世代间传递,而且对温度的反应也能基本保持稳定,但不育起点温度的变异类型可能较多,这为选育实用的温敏核不育系提供了遗传基础.

本试验将无花粉型光温敏核不育系粳 S 不育基因置于不同的遗传背景中发现, F_2 和 BC_1F_2 育性分离模式均符合 1:3,这说明粳 S 不育性主要受 1 对隐性基因控制,遗传背景不影响其育性分离模式,遗传模式相对简单.无花粉败育方式虽然可以稳定遗传,但遗传背景会对出现无花粉败育的时间产生影响.而邱东峰等^[25]认为出现无花粉败育的时间是由于无花粉败育的起点温度发生了分离引起的.本研究结果显示,粳 S/粳黄占 F_2 及 BC_1F_2 无花粉型败育不育株比例最高,均超过 95%,而粳 S/JAWZ F_2 及 BC_1F_2 无花粉型败育不育株比例最低,仅占 50% 左右.粳 S 是由粳黄占突变而来,JAWZ 则是引种的爪哇稻,粳黄占和 JAWZ 在 13 个父本中分别是与粳 S 的亲缘距离最近和最远的 2 个亲本,这说明不育株无花粉败育的起点温度分离可能与父母本间的亲缘距离有一定的相关性.因此,遗传背景可能会对粳 S 不育基因无花粉败育起点温度产生影响.由于无花粉型不育系比典败型不育系的败育时期早,败育程度彻底,花粉育性恢复难^[26].故在不育起点温度相同的情况下,无花粉型不育系的不育性可能会更加稳定,这可以大大降低异常低温导致的制种风险.因此,在通过选育无花粉光温敏核不育系时,应尽量选择出现无花粉败育时间早(即无花粉败育的起点温较低)的类型.

光温敏核不育系的利用,首先应确保制种的安全性,即要选择不育期较长的光温敏核不育系.试验结果表明,粳 S 不育基因置于不同的遗传背景中,不同组合 F_2 中不育株的不育期长短存在显著差异,而就变异系数来讲,除粳 S/粳黄占和粳 S/JELOMT 外,各组合的变异系数均在 3.3% 以上,其中粳 S/JAWZ 更是高达 8.5%;在 13 个组合中,有 10 个组合的不育期最大值较粳 S 长 10 d 以上,且粳 S/粳黄占、粳 S/丰矮占各单株不育期均长于粳 S,这说明可以选育较粳 S 不育期更长的不育系.JAWZ 和 JELOMT 均为引种的爪哇稻,在供试父本中与粳 S 亲缘关系最远,而粳 S/JAWZ、粳 S/JELOMT 的不育期较粳 S 缩短了

30 d左右.因此,在利用籼S转育新不育系时,可能避免使用与籼S亲缘关系较远的材料(如爪哇稻).光温敏核不育系的利用,在确保制种安全的条件下,还应考虑繁种的难度.通过多年的观察发现,籼S在广州秋繁的可行性较低,而越冬繁殖相对较好,故本研究对转育的不育株越冬繁殖的育性进行了研究,结果表明,不同组合F₂不育株的可育期育性的差异也达到了显著水平,其变异系数除籼S/籼黄占、籼S/矮新占2个组合较低外,其他组合的变异系数均在10%以上.这表明遗传背景对籼S杂交后代不育株的不育期长短、可育期育性均有明显影响,而微效多基因控制不育起点温度可能是主要原因.因此,可以用杂交转育的方法将籼S不育基因置于不同遗传背景中,选育各种类型的不育期长短不同、可育期育性各异的光温敏核不育材料.各组合不育株不育期长短与可育期育性的相关性显示,13个组合中有8个组合呈负相关关系,且有5个组合的负相关达到显著水平,这说明部分组合无法同时满足长不育期与高育性2个选育标准.

参考文献:

- [1] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种战略设想[J]. 杂交水稻, 1986(2):3-4.
- [2] 石明松, 邓景扬. 湖北光敏感核不育水稻的发现、鉴定及其利用途径[J]. 遗传学报, 1986, 13(2):107-112.
- [3] 卢兴桂. 湖北光周期敏感核不育水稻的研究与利用[J]. 杂交水稻, 1986(4):6-9.
- [4] 朱英国, 杨代常, 余金洪, 等. 湖北光敏核不育水稻不育性的遗传及利用研究[J]. 武汉大学学报:自然科学版, 1992(2):112-118.
- [5] 李新奇, 罗孝和. 培迪广亲和基因重现效应的研究[J]. 杂交水稻, 1990, 5(4):36-38.
- [6] 武小金, 尹华奇. 温敏核不育水稻的遗传与稳定性[J]. 中国水稻科学, 1992, 6(2):63-69.
- [7] 雷建勋. 湖北光敏感核不育水稻遗传规律研究[J]. 杂交水稻, 1989(2):39-43.
- [8] 盛孝邦. 光敏核不育水稻农垦58S雄性不育的遗传[J]. 中国水稻科学, 1992, 6(1):5-14.
- [9] 薛光行, 邓景扬. 对光周期敏感雄性不育水稻的初步研究:修饰基因对光敏感雄性不育表现型值的影响[J]. 遗传学报, 1991, 18(1):59-66.
- [10] 朱英国. 光周期敏感核不育水稻研究与利用[M]. 武汉:武汉大学出版社, 1992:74-80, 203-209.
- [11] 梅国志, 汪向明. 农垦58S型光周期敏感雄性不育的遗传分析[J]. 华中农业大学学报, 1990, 9(4):400-406.
- [12] 孙宗修, 程式华, 闵绍楷. 光敏核不育水稻的光温反应研究:II:人工控制条件下粳型光敏不育系的育性鉴定[J]. 中国水稻科学, 1991, 5(2):56-60.
- [13] 武小金, 尹华奇. 温敏核不育基因置于不同遗传背景下的育性表现变异[J]. 杂交水稻, 1997, 12(1):26-29.
- [14] 向阳, 李必湖. 不同基因源光温敏核不育水稻在不同遗传背景下F₂育性变化规律的比较研究[J]. 作物研究, 2004(2):63-67.
- [15] 周元昌, 潘润森, 林荔辉. 水稻光温敏核不育基因的遗传及等位性的初步研究[J]. 福建农业科技, 1997(3):1-2.
- [16] 廖亦龙. 籼型光温敏核不育水稻不育性的遗传研究[J]. 华南农业大学学报, 1999, 20(4):38-43.
- [17] 彭海峰, 邱振国, 陈雄辉, 等. 无花粉型水稻温敏核不育系的育性表现与细胞学观察[J]. 生态学报, 2006, 26(7):2322-2327.
- [18] 邱振国, 陈雄辉, 彭海峰, 等. 光温敏核不育水稻在广州越冬繁殖的可行性研究[J]. 杂交水稻, 2004, 19(5):25-29.
- [19] 雷建勋, 李泽炳. 湖北光敏核不育水稻雄性不育性的遗传学研究[J]. 华中农业大学学报, 1990, 9(4):420-428.
- [20] 盛孝邦. 光敏感核不育水稻农垦58S雄性不育性的遗传学研究(英文)[J]. 中国水稻科学, 1992, 6(1):5-14.
- [21] 武小金, 尹华奇. 温敏不育基因置于不同遗传背景下育性表现变异的遗传初探[J]. 中国水稻科学, 1996, 10(1):1-6.
- [22] 何予卿, 杨静, 徐才国, 等. 籼型光敏核不育水稻育性不稳定性与育性可转换性的遗传研究[J]. 华中农业大学学报, 1998, 17(4):305-311.
- [23] 廖伏明, 袁隆平. 水稻光温敏核不育系起点温度遗传纯化的策略探讨[J]. 杂交水稻, 1996, 11(6):1-4.
- [24] 曾汉来, 张端品, 张自国. W6154S×农垦58杂交后代育性转换的发育感光性与育性转换特性[J]. 作物学报, 1997, 23(6):693-698.
- [25] 邱东峰, 田志宏, 杨金松, 等. 水稻无花粉型核不育系特优占S育性特征研究[J]. 湖北农业科学, 2008, 47(12):1375-1378.
- [26] 彭海峰, 万邦惠, 张桂权, 等. 温光敏核不育水稻N28S无花粉败育的显微结构观察[J]. 云南植物研究, 2009, 31(1):15-20.

【责任编辑 周志红】