

陈志强, 周丹华, 郭涛, 等. 水稻航天生物育种研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 195-202.

CHEN Zhiqiang, ZHOU Danhua, GUO Tao, et al. Research progress of rice space mutation bio-breeding[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 195-202.

水稻航天生物育种研究进展

陈志强, 周丹华, 郭涛, 王慧

(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)

摘要: 我国自 1987 年首次开展水稻等农作物种子返回式卫星空间搭载至今已有 32 年。本文对我国 30 多年来在水稻航天诱变机理, 航天生物育种共性关键技术, 航天诱变新种质 (基因) 创新, 优质绿色高产水稻新品种培育方面的研究进行概述, 并提出了进一步的发展战略。

关键词: 水稻; 航天生物育种; 诱变机理; 种质创新; 品种培育

中图分类号: S511; S335

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2019)05-0195-08

Research progress of rice space mutation bio-breeding

CHEN Zhiqiang, ZHOU Danhua, GUO Tao, WANG Hui

(National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China

Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: It has been 32 years since China's first process of taking seeds of rice and other crops to space with return satellite in 1987. In this paper, the main achievements of crop space breeding over the past 30 years were reviewed, including the mechanisms of rice space mutation, the general key technologies for space bio-breeding, the germplasm (gene) innovation from space mutation, the development and application of new green rice varieties with superior quality and high yield. The perspective development strategies of space breeding were also discussed.

Key words: rice; space mutation bio-breeding; mutation mechanism; germplasm innovation; variety development

水稻是我国最主要的粮食作物之一, 水稻新品种选育的突破与创新对确保我国粮食安全具有重要作用和意义。多年的育种实践证明, 育种技术的创新和种质资源的突破是新品种突破的基础和保证。

航天育种又称航天诱变育种或空间诱变育种, 是指航天器 (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, 诱导作物种子发生突变和变异, 再在地面选育新种质、新材料, 培育新品种的作物育种新方法^[1]。我国航天育种研究始于 1987 年 8 月我国第 9 颗返回式卫星搭载水稻和青椒等作物种子^[2]。30 多年的研究实践反复证明, 航天搭载的空间诱变技术是创

造农作物新种质, 创建新基因和培育新品种的有效技术途径^[3-14]。

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^[15]。此后, 美国及前苏联科学家利用生物卫星、航天飞机和空间站研究了太空环境对植物的生物学效应。目前, 国外研究重点关注太空飞行中各种复杂因素对植物生长和发育的影响, 并定向选育适合在太空飞行器中生长结实的植物^[16], 以期对未来长期的太空旅行提供氧气及食物供给。

自 1987 年农作物种子首次空间搭载试验以来, 中国已先后开展 30 多次农作物种子空间搭载试验, 并在 2006 年发射了世界首颗专门用于航天

收稿日期: 2019-05-17 网络首发时间: 2019-07-25 13:08:01

网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.s.20190724.1124.012.html>

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

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0100104, 2016YFD0102102); 863 计划 (2012AA100400)

育种研究的返回式卫星“实践八号”。国家通过“863”计划、国家重点研发计划等对植物航天育种进行了长期持续的资助,有力支撑了我国航天育种研究。水稻是我国航天育种研究开展最早、空间搭载材料最多、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标杆作用^[17]。

本文对我国 30 多年来水稻航天诱变机理、航天生物育种共性关键技术、航天诱变新种质(基因)创新以及优质绿色高产新品种培育进行概述,并对今后水稻航天育种研究与发展进行展望。

1 水稻航天诱变机理研究

1.1 空间环境导致突变的主要因素研究

空间环境具有高真空、微重力、弱磁场及复杂辐射等特点,能引起生物基因突变,甚至直接影响生物的生存、生长发育和衰老^[18]。已有研究表明,生物种子空间搭载所处环境的重力、磁场和真空条件基本一致,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因素^[19]。空间辐射主要来源有银河宇宙射线、太阳高能粒子、被地球磁场俘获的太阳风粒子带。不同辐射源的高能量的质子、氦核以及高能重离子能够穿入航天器舱内,激发大量的次级粒子^[20-21]。相对地面辐射试验常用的剂量,尽管空间辐射剂量率和总剂量较低,但高能重离子的能量峰值可达 10^3 MeV 数量级,具有很强的穿透性和电离能力。因此,长期持续暴露于空间环境中的低剂量率、低剂量、不同辐射源的高能重离子辐照可能产生相当可观的诱变效应。

易继财等^[22]分别用 RAPD 和 AFLP 对水稻‘特粳占 13’种子的空间诱变突变体进行多态性分析,结果显示,空间诱变突变体与原种存在不同程度的多态性差异,从分子水平证明了空间环境对植物种子的诱变作用。Ou 等^[23]对 460 个基因座位上的变异进行 AFLP 分析,在随机选择的 11 个航天搭载当代单株中变异频率为 0.7%~6.7%,平均每个单株的变异频率为 3.5%。罗文龙等^[24]利用 24 个 SSR 标记分析 300 株“神舟八号”搭载当代水稻单株混合形成的 100 个样品,发现空间诱变平均突变频率为 0.014%。

颜红梅等^[25]和骆艺等^[26]利用固体核径迹探测器“CR-39”与水稻种子组成“三明治”式空间辐射探测系统,通过“神舟三号”飞船搭载(飞行高度 198~338 km,倾斜角 42.40°,飞行时间 7 d),返回地面后,进行了 RAPD 和 SNP 分析以及种子被空间重离子击中的定位检测分析。研究结果表明,空

间辐射中的高能重离子是导致突变的有效因子,这些粒子直接轰击到胚是产生可遗传突变的重要因素,该结果首次揭示空间高能重离子辐射是植物种子后代产生突变的主因。

1.2 水稻航天诱变全基因组的分子突变频谱研究

由于空间搭载条件的限制,对空间环境诱变机制、诱变效应的研究难度大,进展也比较缓慢。早期研究主要集中在空间诱发特定突变表型的分析,以及在细胞水平观测染色体的畸变现象^[27-29]。近 10 多年来,分子生物学的发展及 DNA 测序技术的逐渐成熟为在全基因组水平分析航天诱变的特征与频谱提供了可能。

空间环境的主要致突因素为高能重离子,高能重离子轰击能够引发致密的电离事件,诱发 DNA 产生紧密排列的成簇性损伤和 DNA 双链断裂(Double-strand breaks, DSBs)^[30-32]。DNA 成簇性损伤和 DSBs 往往难以精确修复,特别是在异染色质区域甚至是不可修复的^[33]。因此,水稻空间诱变全基因组的变异频谱和分子特征与高能重离子轰击诱发的损伤高度相关。

张志勇等^[34]将航天诱变突变体和野生型水稻材料进行全基因组测序发现,航天诱变诱发的变异在水稻基因组上均匀分布,变异数目是单核苷酸多态性>插入缺失片段>结构变异,表明航天诱变因子对水稻基因组的主要诱变形式为单碱基的改变。罗文龙^[35]通过 Illumina 文库构建及 Hiseq 2000 高通量测序,对水稻空间诱变突变体进行全基因组测序,并与 γ 射线辐照突变体比较,结果表明空间诱变突变体呈高频变异和不均匀分布的分子特征,其中 3 份突变体的突变总数达到 1.1 万~17.1 万,是其他 5 份突变体的 300 倍以上,其突变不是均匀分布于基因组各个染色体,而是集中分布在某些染色体上;该结果首次揭示了空间诱变中高能重离子辐射诱发基因组变异的典型特征,与传统 γ 射线辐射具有显著的分子差异,证实空间诱变是创造变异的有效途径;该研究结果发现的部分空间诱变突变体呈现的高频变异特征与国际原子能机构对重离子的生物学效应的报道^[36]相符。鉴于空间环境的复杂性,进一步分析空间微重力等因素与重离子辐射的交互作用有助于解析空间诱变的诱变机理。

1.3 空间环境主要诱变因素地面模拟关键技术的建立

由于空间搭载的复杂性和不可控制性,地面模拟技术的建立受到了研究人员的重视。地面模拟技术不仅可以作为空间试验的对照,还可以提供空间

辐射的明确参数^[37]。在空间环境主要诱变因素的地面模拟技术中, 高能重离子辐射作为空间辐射的关键因素受到了高度重视。

利用高能重离子加速器研究分析不同类型、能量、剂量的重离子对水稻的诱变效应。史金铭^[37]利用同品系水稻干种子进行空间辐射与地面模拟辐射效应的对比分析发现, 地面模拟辐射与空间飞行引起的生物学功能效应不完全一致, 当 C 离子辐射剂量小于 2 Gy 时, 生物体抗氧化应激能力是其辐射损伤程度的重要因素。Wei 等^[38]比较空间诱变和 C 离子、Ne 离子及 Fe 离子辐照发现, 空间环境和重离子诱变都可以影响根尖有丝分裂, 诱发各种染色体畸变。严贤诚^[39]利用空间诱变和重离子诱变对水稻品种‘华航 31 号’干种子进行诱变处理, 结果表明, 低剂量重离子诱变当代各农艺性状变异不明显, 高剂量 (80 Gy 及以上) 诱变当代的结实率显著降低。陈志强等^[40]在 2010—2015 年先后辐照了 39 批次不同遗传背景的水稻材料, 并比较了不同重离子 (Fe 离子、Mg 离子、Cr 离子、C 离子等) 辐射对水稻种子的诱变效应, 鉴定出辐照剂量率 20 Gy·min⁻¹、剂量 80 Gy 的 C12 具有较强的诱变效应, 农艺性状突变频率 0.1%~0.5%。由于水稻种子胚是产生可遗传突变的关键部位, 华南农业大学

与中国科学院近代物理研究所合作, 利用重离子微束实现了对水稻种子胚的精确辐照, 显著提高了重离子诱变效率, 有效补充和完善了航天搭载诱变研究存在的不足, 创建了地面模拟新的诱变技术途径。

2 水稻航天生物育种共性关键技术体系

2.1 水稻航天育种技术体系

传统诱变育种诱变后代选择工作量大、育种效率低、随机性强, 基于多年的水稻空间诱变机理研究, 陈志强等提出了空间诱变“多代混系连续选择与定向跟踪筛选技术”核心学术思想 (图 1)。该技术针对空间诱变生理损伤轻、变异世代多的特点, 将传统选择与现代生物技术有机结合, 在连续多个世代对诱变群体进行鉴定和定向筛选, 鉴定出的突变新种质可直接培育成新品种或作为重要亲本间接培育新品种, 实现了同时从 3 条途径育成新品种, 提升了水稻空间诱变特异新种质选择效率和育种效果^[41-42]。

此外, 针对水稻优质与高产紧密结合, 适宜于机械化制种的育种资源匮乏、辐射诱变因子单一、突变体选择效率低的技术难题, 王平^[43]提出了“以搭载材料为基础, 田间选育、评价为核心, 分子标记

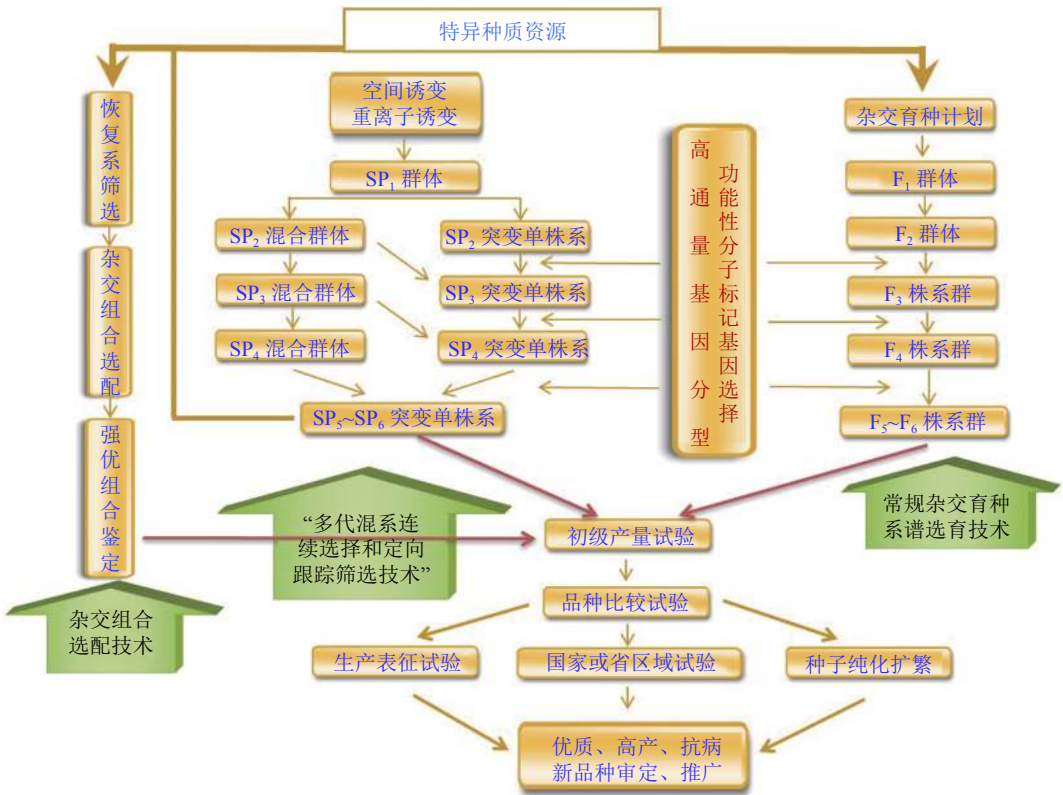


图 1 多代混系连续选择与定向跟踪筛选技术

Fig. 1 Continuous selection, directed tracking and screening techniques for multi-generation mixed lines

筛选为辅助, 基因鉴定作补充”的航天诱变育种技术新思路, 并利用这一技术思路育成系列水稻新品种。

2.2 高通量基因分型技术体系

航天诱变具有诱变频率高、有益变异多的特点, 如何有效鉴定突变, 特别是外观无法鉴定的性状(如抗性、品质性状)是限制航天诱变选择效率的重要因素之一。如何高效、精确地筛选符合要求的突变体成为航天育种的研究重点。传统育种通过表型间接对突变基因型进行选择, 存在育种周期长、育种效率低、容易漏选等缺陷。结合现代生物技术, 直接对突变群体个体基因型进行选择是克服传统育种缺点的有效途径。

高分辨率熔解曲线 (High-resolution melting curve, HRM) 是近年发展的一种 DNA 多态性检测技术, 分辨率高, 快速简便, 实现了完全的闭管操作^[44-45]。定向诱导基因组局部突变 (Targeting induced local lesions in genomes, TILLING) 技术是基于反向遗传学策略, 将诱变、PCR 技术和高通量突变检测技术相结合, 高通量、快速准确地鉴定出由诱变产生的 SNP 多态性和插入/缺失变异^[46]。

罗文龙^[35]及其他研究者^[47-52]将 HRM 技术与特定基因分析有机结合, 构建 HRM-TILLING 高通量基因分型体系, 用于诱变后代及育种群体鉴定。近年来, 在作物分子标记辅助育种应用中, 已开发出多个基于 HRM 体系的多种类型的分子标记^[50, 53-60], 并成功应用于育种实践。将 TILLING 与 HRM 检测技术结合的高通量基因分型技术与育种技术有效结合, 创建了高效的航天生物育种技术体系, 有效促进了航天育种进步^[61-65]。

3 水稻航天诱变种质 (基因) 创新

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, 诱导新的基因资源, 是农作物遗传改良的有效技术途径。

3.1 特异种质的鉴定及应用

王慧等^[66]利用我国返回式卫星搭载水稻品种‘特粳占 13’种子, 回收后经多代种植选择, 多个突变品系表现出谷粒长宽比变大, 千粒质量变小, 但产量提高。其中表现突出的新品系 H11 通过进一步筛选评价, 育成我国第 1 个通过国家品种审定的航天诱变新品种‘华航一号’^[67]。另外还在诱变后代中筛选鉴定出穗粒数达 500~600 粒且结实率正常的特大穗型突变体。徐建龙等^[9]对粳稻‘农垦

58’经空间诱变产生的大粒型突变体进行遗传分析和育种应用研究, 发现大粒型突变体的籽粒大小(籽粒体积)是受多基因控制的数量性状。

水稻矮化育种的成功掀起了我国水稻育种史上第 1 次“绿色革命”, 发掘有育种价值的矮秆突变体, 对其遗传特性和矮生基因的定位与克隆开展研究, 在育种实践及理论研究上都具有重要意义。近年来国家植物航天育种工程技术研究中心利用空间诱变直接选育出非 sd-1 矮秆新种质 CHA-1^[4]、CHA-2^[6, 68-70]、hfa-1^[71-74]等并应用于育种实践, 对促进华南籼稻株型育种作出重要贡献。徐建龙等^[75]用空间诱变创建的多穗矮秆突变体 R955, 在培育多穗型水稻品种上具有应用价值。

在抗病性研究方面, 多年的研究实践证明, 空间诱变可使水稻品种的稻瘟病抗性产生一系列变异^[76], 在空间诱变后代中不仅可以选择鉴定出新的抗病种质, 还能获得自然界稀有的或常规方法较难获得的抗病基因资源^[76-78]。利用空间诱变育种技术, 华南农业大学成功地在普感稻瘟病品种‘丽江新团黑谷’和‘中二软占’中诱变和创制出一批抗病甚至达到免疫的新种质^[5], 利用这些抗病种质资源 (H4^[79-81]、H-61、H-31、H-32、H-136、H-161), 培育出了更加优质、丰产、高抗稻瘟病的新品种^[82-87]。严文潮等^[10]将返回式卫星搭载的早粳品种‘浙 9248’在病区进行多代筛选, 培育出抗稻瘟病和白叶枯病的突变体浙 101。

直链淀粉含量是影响稻米食味品质及米饭质地的重要因素^[88], 也是稻米品质改良的主要指标。郭涛等^[89]研究发现籼稻品种‘粳小占’和‘胜巴丝苗’经空间诱变后, SP₂ 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、胶稠度提高, 并发现了一批低直链淀粉含量的突变体。黄明等^[90]在‘培矮 64S’空间诱变后代中成功定向选育出双低(低直链淀粉含量和低不育起点温度)两系不育系‘航 17S’, 显著改善了原种米质较硬的缺点。张丽雨等^[91]对粳稻品种‘盐粳 188’航天诱变后代株系的稻米品质性状进行分析, 选育出 5 个食味值较高的株系, 表明航天诱变育种可以成为稻米品质育种及改良的有效途径^[92-93]。

3.2 不育系种质的鉴定和优良恢复系的创制

水稻是杂种优势利用最为成功的作物之一。杂交稻的成功发展得益于育种材料的突破^[94]。恢复系和不育系的成功选育在杂交稻发展中起着至关重要的作用^[95]。

华南农业大学水稻航天育种团队利用空间诱

变以及多年创建的育种技术体系,育成一批三系和两系杂交稻不育系,包括两系不育系‘航10S’^[96]、‘航93S’^[96]和双低不育系‘航17S’^[90],以及三系不育系‘宁A’^[95]、‘航A’、‘航5A’;张志雄等^[97]将航天诱变与花药培养技术结合选育出不育系‘花香A’等。通过这些不育系育出一批杂交稻新组合,特别是利用‘宁A’育出‘宁优1179’,是广东省第1个达到国家优质一级米的三系杂交稻,受到农民和市场的欢迎。

在恢复系选育方面,多年来利用空间诱变育种技术,先后选育出‘航恢七号’^[98]、‘航恢1173’^[99]、‘航恢1179’^[100]、‘航恢1378’和‘航恢1508’等多个优良恢复系,育成‘培杂航七’^[101]、‘Y两优1173’^[102]、‘五优1179’^[103]、‘顺两优1179’、‘天优1179’、‘软华优1179’和‘宁优1179’等一批抗病高产的杂交稻并广泛应用于生产;利用‘航1号’^[104]培育出‘特优航1号’^[105]、‘谷优航1号’、‘II优航1号’等优良杂交稻品种,‘特优航1号’和‘II优航1号’还通过国家品种审定和农业部超级稻品种认定;江西省超级水稻研究发展中心选育出‘跃恢航0799’、‘跃恢航1698’和‘跃恢航1573’等优良恢复系。

4 航天诱变水稻新品种的选育

航天生物育种关键技术的创新和聚合优良多基因新种质的创建,直接促进新品种优质、抗病、丰产综合性状取得全面突破,推动航天育种新品种的培育进程。浙江省农科院通过高空气球诱变获得的‘航育1号’是我国利用空间诱变技术育成的第1个水稻新品种;华南农业大学选育的‘华航一号’^[67]是第1个通过国家品种审定的航天诱变新品种;截至2018年,陈志强等利用航天诱变育种技术育出42个水稻品种,45次通过省级和国家品种审定,其中‘培杂泰丰’^[106]、‘华航31号’^[107]、‘Y两优1173’^[102]、‘五优1179’^[103]分别于2006、2015、2017、2018年通过农业部超级稻品种认定,‘华航丝苗’^[108]、‘金航丝苗’^[109]、‘华航48号’、‘华航57号’、‘江航丝苗’^[110]、‘宁优1179’均达到国家优质一级米标准。

5 展望

随着载人航天工程的稳步推进,我国将于2020年前后建成长期在轨运行的载人空间站,其舱外暴露辐射装置和辐射因素测量装置将为空间诱变因素的高效利用提供重要支撑,对加强空间环境

的诱变效应及分子机理研究十分有利。未来航天生物育种有必要从以下3方面展开深入研究。

1) 空间诱变分子机理深入解析。空间高能重离子轰击诱发的基因组变异高频及成簇分布可能是空间诱变最典型的分子特征,但仍需要大量基因组数据完善这一推测。目前所获得的空间诱变突变体基因组数据仍不足,而且目前的变异数据反映的均是通过有性繁殖传递下来的变异,初始变异数据严重缺乏。因此,借助未来空间站技术对不同诱变世代大量空间诱变突变体进行测序分析,并与 γ 射线及重离子辐射突变体对比,将有助于解析空间诱变基因组变异分子特征。

2) 空间环境地面模拟技术深化与突破。利用高能重离子加速器,实现重离子能量沉积的空间特异分布和遗传物质或染色体特定区域的定点定位诱变,是模拟空间辐射和提高诱变效率的关键。研究单离子束高效辐射装置,实现种子或组织样本自动化、批量化的低剂量精确辐射,对研究空间诱变机理具有重要价值。

3) 水稻空间诱变后代表型和基因型高通量鉴定技术深化与突破。基因组选择和表型选择相结合,结合高通量数字化鉴定技术,提升选择效率;开发全基因组重要农艺性状诊断性分子标记,结合高通量基因分型技术,实现空间诱变个体的基因组定向选择。实现表型和基因型选择多周期、高强度、批量化的定向选择,可显著提升水稻空间诱变后代的育种效率。

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] 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.
- [3] 陈志强,王慧. 培杂泰丰与华航1号[J]. *作物研究*, 2004(4): 283.
- [4] 刘永柱,王慧,陈志强,等. 水稻空间诱变特异矮秆突变体CHA-1变异特性研究[J]. *华南农业大学学报*, 2005, 26(4): 1-4.
- [5] 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(自然科学版)*, 2006, 34(4): 96-100.
- [6] 王慧,张书涛,郭涛,等. 籼型矮秆突变体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.
- [7] 杜周和,左艳春,严旭,等. 航天诱变创制矮秆多蘖高丹草新材料[J]. *中国草地学报*, 2016, 38(6): 8-14.
- [8] 张勇,杨兴勇,董全中,等. 利用空间诱变技术选育大豆新品种克山1号[J]. *核农学报*, 2013, 27(9): 1241-

- 1246.
- [9] 徐建龙, 王俊敏, 骆荣挺, 等. 空间诱变水稻大粒型突变体的遗传育种研究[J]. *遗传*, 2002, 24(4): 431-433.
- [10] 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.
- [11] 王雪, 陈立新, 刘录祥, 等. 利用空间诱变技术选育辣椒新品种“宇椒 7 号”[J]. *北方园艺*, 2017(11): 162-165.
- [12] 曹墨菊, 荣廷昭, 潘光堂. 首例航天诱变玉米雄性不育突变体的遗传分析[J]. *遗传学报*, 2003, 30(9): 817-822.
- [13] 刘自华, 龚振平, 刘振兴, 等. 空间诱变创造高粱新种质研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(3): 280-285.
- [14] 赵洪兵, 郭会君, 赵林妹, 等. 一个空间诱变的温度敏感型冬小麦叶绿素突变体的初步研究[J]. *核农学报*, 2010, 24(6): 1110-1116.
- [15] KOSTINA L, ANIKEEVA I, VAULINA E. The influence of space flight factors on viability and mutability of plants[J]. *Adv Space Res*, 1984, 4(10): 65-70.
- [16] 蒲志刚. 水稻航天诱变突变体变异分析及应用研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2012.
- [17] 陈志强, 郭涛, 刘永柱, 等. 水稻航天育种研究进展与展望[J]. *华南农业大学学报*, 2009, 30(1): 1-5.
- [18] 刘敏. 植物空间诱变[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
- [19] 徐建龙, 林哈滋, 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.
- [20] BENTON E R, BENTON E. Space radiation dosimetry in low-earth orbit and beyond[J]. *Nucl Instrum Methods Phys Res B*, 2001, 184(1/2): 255-294.
- [21] DING N, PEI H, HU W, et al. Cancer risk of high-charge and -energy ions and the biological effects of the induced secondary particles in space[J]. *Rendiconti Lincei Sci Fis Nat*, 2014, 25(S1): 59-63.
- [22] 易继才, 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.
- [23] OU X, LONG L, WU Y, et al. Spaceflight-induced genetic and epigenetic changes in the rice (*Oryza sativa* L.) genome are independent of each other[J]. *Genome*, 2010, 53(7): 524-532.
- [24] 罗文龙, 陈立凯, 王慧, 等. “神舟八号”搭载‘航恢 173’种子的当代生物效应及 SSR 分析[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(15): 11-16.
- [25] 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.
- [26] 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): 131-138.
- [27] FUKUDA T, FUKUDA K, TAKAHASHI A, et al. Analysis of deletion mutations of the *rpsL* gene in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* detected after long-term flight on the Russian space station Mir[J]. *Mutat Res*, 2000, 470(2): 125-132.
- [28] IKENAGA M, YOSHIKAWA I, KOJO M, et al. Mutations induced in *Drosophila* during space flight[J]. *Biol Sci Space*, 1997, 11(4): 346-350.
- [29] MAALOUF M, DURANTE M, FORAY N. Biological effects of space radiation on human cells: History, advances and outcomes[J]. *J Radiat Res*, 2011, 52(2): 126-146.
- [30] HADA M, GEORGAKILAS A G. Formation of clustered DNA damage after high-LET irradiation: A review[J]. *J Radiat Res*, 2008, 49(3): 203-210.
- [31] LORAT Y, BRUNNER C U, SCHANZ S, et al. Nano-scale analysis of clustered DNA damage after high-LET irradiation by quantitative electron microscopy: The heavy burden to repair[J]. *DNA Repair*, 2015, 28: 93-106.
- [32] MARTIN L M, MARPLES B, LYNCH T H, et al. Exposure to low dose ionising radiation: Molecular and clinical consequences[J]. *Cancer Lett*, 2013, 338(2): 209-218.
- [33] AGHAJANYAN A, SUSKOV I. Transgenerational genomic instability in children of irradiated parents as a result of the chernobyl nuclear accident[J]. *Mutat Res*, 2009, 671(1/2): 52-57.
- [34] 张志勇, 蒲志刚, 王平, 等. 水稻航天诱变突变体全基因组测序研究[J]. *西南农业学报*, 2014, 27(2): 469-475.
- [35] 罗文龙. 利用 Illumina 测序及 HRM 分析水稻航天诱变群体的 DNA 变异[D]. 广州: 华南农业大学, 2014.
- [36] INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY. Relative biological effectiveness in ion beam therapy[M]. Vienna: International atomic energy agency, 2008: 461.
- [37] 史金铭. 空间和重离子辐射环境的诱变效应与 DNA 甲基化变化的关联[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2010.
- [38] WEI L J, YANG Q, XIA H M, et al. Analysis of cytogenetic damage in rice seeds induced by energetic heavy ions on-ground and after spaceflight[J]. *J Radiat Res*, 2006, 47(3/4): 273-278.
- [39] 严贤诚. 水稻空间诱变与重离子诱变效应分析及突变体定向筛选[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [40] 陈志强, 王慧, 郭涛, 等. 水稻生物育种技术体系创新与新品种创制应用[J]. *中国科技成果*, 2017(15): 76-77.
- [41] 陈志强, 王慧, 郭涛, 等. 一种水稻空间诱变后代的育种方法: CN103329798A[P]. 2013-10-02.
- [42] 陈志强, 郭涛, 王慧, 等. 一种水稻空间诱变后代的种植及收获方法: CN103329769A[P]. 2013-10-02.
- [43] 王平. 水稻航天育种成果通过鉴定[J]. *植物医生*, 2016(6): 27.
- [44] WITTEWER C T. High-resolution DNA melting analysis: Advancements and limitations[J]. *Hum Mutat*, 2009, 30(6): 857-859.
- [45] TAHERI S, ABDULLAH T L, JAIN S M, et al. TILLING, high-resolution melting (HRM), and next-generation sequencing (NGS) techniques in plant mutation breeding[J]. *Mol Breed*, 2017, 37(3): UNSP 40.
- [46] 吴海滨, 朱汝财, 赵德刚. TILLING 技术的原理与方法述评[J]. *分子植物育种*, 2004, 2(4): 574-580.

- [47] 陈海英. 基于 HRM 技术的水稻分子标记及其应用[D]. 广州: 华南农业大学, 2013.
- [48] LUO W, GUO T, YANG Q, 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.
- [49] LUO W, HUANG M, GUO T, et al. Marker-assisted selection for rice blast resistance genes *Pi2* and *Pi9* through high-resolution melting of a gene-targeted amplicon[J]. *Plant Breed*, 2017, 136(1): 67-73.
- [50] 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 *fgr* 的基因型[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2013, 39(6): 597-603.
- [51] 王平, 白玉路, 王闵霞, 等. 基于 HRM 体系的水稻不育系香味和抗稻瘟病基因分型研究[J]. 西南农业学报, 2016, 29(2): 214-220.
- [52] 郭震华, 罗文龙, 黄翠红, 等. 利用 HRM 功能标记检测黑龙江省水稻种质资源 *Wx* 和 *fgr* 的基因型分布[J]. 农业图书情报学刊, 2016, 28(10): 21-25.
- [53] 金名捺, 陈竹锋, 丘式浚, 等. 基于 HRM 体系的稻瘟病抗性基因 *Pi2* 特异性分子标记的开发及应用[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(3): 365-373.
- [54] 陈竹锋, 金名捺, 刘金成, 等. 基于 HRM 体系开发抗稻瘟病基因 *Pi2* 特异性分子标记[J]. 分子植物育种, 2017, 15(3): 938-943.
- [55] 司浩杰, 汪庆, 刘洋洋, 等. 一种基于 HRM 技术的安全及高通量水稻光敏不育基因分型体系的创建与应用[J]. *核农学报*, 2017, 31(11): 2081-2086.
- [56] 赵均良, 张少红, 刘斌. 应用高分辨率溶解曲线技术分析水稻分子标记基因型[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(18): 3701-3708.
- [57] 郭涛, 罗文龙, 陈志强, 等. 一种利用 DNA 溶解温度分析水稻 *Pita* 基因的功能标记: CN103333887A[P]. 2013. 10. 02.
- [58] 郭涛, 罗文龙, 陈志强, 等. 一种利用 DNA 溶解温度分析水稻稻瘟病抗性基因的功能标记: CN103333886A [P]. 2013. 10. 02.
- [59] 郭涛, 罗文龙, 陈志强, 等. 一种利用 DNA 溶解温度分析水稻 *Wx* 基因的功能标记 *Wx-a/b* 及其使用方法和应用: CN103436601A[P]. 2013-12-11.
- [60] 郭涛, 罗文龙, 王加峰, 等. 一种基于高分辨率溶解曲线的多 SNP 鉴定方法: CN104131092A[P]. 2014. 11. 05.
- [61] REDDY T V, DWIVEDI S, SHARMA N K. Development of TILLING by sequencing platform towards enhanced leaf yield in tobacco[J]. *Ind Crops Prod*, 2012, 40: 324-335.
- [62] 石从广. 油菜 EMS 诱变群体的构建以及油脂代谢相关基因等位多态性与油脂品质关系的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2010.
- [63] 刘梦洋, 卢银, 赵建军, 等. HRM 技术在大白菜 EMS 突变体筛选上的应用研究[J]. 河北农业大学学报, 2015, 38(1): 41-47.
- [64] 仝靖洋, 李少鹏, 刘胜杰, 等. 小麦粒重基因等位变异的高通量分子检测及组合分析[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(11): 1300-1308.
- [65] 李立群, 程显, 殷楠, 等. 基于 HRM 技术的小麦光周期基因功能标记的开发和应用[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(18): 17-20.
- [66] 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*, 2003, 24(4): 5-8.
- [67] 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.
- [68] 陈立凯, 卢苏龙, 刘永柱, 等. 水稻矮秆基因 *iga-1* 的序列变异和表达分析[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(1): 1-7.
- [69] 郭涛, 霍兴, 饶得花, 等. 水稻半矮秆基因 *iga-1* 的鉴定及精细定位[J]. *作物学报*, 2011, 37(6): 955-964.
- [70] 饶得花, 郭涛, 王慧, 等. 籼稻半矮秆新突变体的遗传分析及对外源赤霉素的反应[J]. *华南农业大学学报*, 2009, 30(1): 19-22.
- [71] 郭涛, 黄永相, 罗文龙, 等. 水稻叶色白化转绿及多分蘖矮秆突变体 *hfa-1* 的基因表达谱分析[J]. *作物学报*, 2013, 39(12): 2123-2134.
- [72] 刘永柱, 罗文龙, 黄翠红, 等. 水稻花色素苷合成调节基因 *hrd1(t)* 的鉴定[J]. *中国农业科学*, 2013, 46(19): 3955-3964.
- [73] 郭涛, 刘永柱, 张建国, 等. 一份水稻半矮秆非整倍体 *hya-1* 的鉴定与研究[J]. *中国水稻科学*, 2012, 26(4): 401-408.
- [74] 郭涛, 黄永相, 黄宣, 等. 水稻叶色白化转绿及多分蘖矮秆基因 *hw-1(t)* 的图位克隆[J]. *作物学报*, 2012, 38(8): 1397-1406.
- [75] 徐建龙, 李春寿, 王俊敏, 等. 空间环境诱发水稻多蘖矮秆突变体的筛选与鉴定[J]. *核农学报*, 2003, 17(2): 90-94.
- [76] 肖武名, 杨祁云, 陈志强, 等. 水稻空间诱变育种抗稻瘟病研究进展[J]. *仲恺农业技术学院学报*, 2005, 18(4): 70-74.
- [77] 洪彦彬, 杨祁云, 林佩珍, 等. 高空气球搭载空间诱变品系稻瘟病抗性变异基因遗传分析及分子标记研究[J]. *分子植物育种*, 2006, 4(6): 825-828.
- [78] 张国民, 孙野青, 李明贤, 等. 航天诱变水稻对叶瘟和穗瘟的抗性鉴定[J]. *植物保护*, 2003, 29(2): 36-39.
- [79] 肖武名. 空间诱变水稻 H4 抗稻瘟病基因的鉴定及抗病种质创新[D]. 广州: 华南农业大学, 2010.
- [80] 张景欣. 高抗稻瘟病水稻 H4 的 microRNA 表达分析及功能研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2012.
- [81] 孙大元. 广谱抗源 H4 抗稻瘟病的分子机制研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2014.
- [82] XIAO W, YANG Q, WANG H, et al. Identification and fine mapping of a resistance gene to *Magnaporthe oryzae* in a space-induced rice mutant[J]. *Mol Breed*, 2011, 28(3): 303-312.
- [83] XIAO W, YANG Q, WANG H, et al. Identification and fine mapping of a major R gene to *Magnaporthe oryzae* in a broad-spectrum resistant germplasm in rice[J]. *Mol Breed*, 2012, 30(4): 1715-1726.
- [84] XIAO W, YANG Q, SUN D, et al. Identification of three major R genes responsible for broad-spectrum blast resistance in an *indica* rice accession[J]. *Mol Breed*, 2015, 35(1). doi: 10.1007/s11032-015-0226-4.
- [85] XIAO W M, LUO L X, WANG H, et al. Pyramiding of

- Pi46* and *Pita* to improve blast resistance and to evaluate the resistance effect of the two *R* genes[J]. *J Integr Agric*, 2016, 15(10): 2290-2298.
- [86] 孙大元, 陈冠州, 张景欣, 等. 空间诱变水稻品系 T2 的稻瘟病抗性分析及抗病基因定位[J]. *华北农学报*, 2016, 31(2): 7-11.
- [87] 张景欣, 孙大元, 杨祁云, 等. 空间诱变泰航 68 突变体稻瘟病抗性研究[J]. 2012, 26(5): 734-739.
- [88] JANTABOON J, SIANGLIW M, IM-MARK S, et al. Ideotype breeding for submergence tolerance and cooking quality by marker-assisted selection in rice[J]. *Field Crops Res*, 2011, 123(3): 206-213.
- [89] 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.
- [90] 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.
- [91] 张丽丽, 赵一洲, 李鑫, 等. 60 份盐粳 188 空间诱变育成株系的稻米品质性状比较[J]. *福建农林大学学报 (自然科学版)*, 2018, 47(1): 8-14.
- [92] 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.
- [93] 毛艇, 李旭. 北方粳稻区利用航天诱变进行水稻新品种选育研究[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(4): 77-79.
- [94] 刘金波, 宋兆强, 王宝祥, 等. 几个新选杂交水稻不育系和恢复系的主要农艺性状的配合力分析[J]. *西南农业学报*, 2016, 29(2): 209-213.
- [95] 刘永柱, 王慧, 梁克勤, 等. 优质抗稻瘟病粳型水稻不育系宁 A 的选育与应用[J]. *杂交水稻*, 2014, 29(5): 10-11.
- [96] 黄明, 陈志强, 王慧, 等. 水稻光温敏核不育系航 93S 的选育[J]. *杂交水稻*, 2018, 33(4): 9-12.
- [97] 张志雄, 张志勇, 向跃武, 等. 具橙红色颖壳标记性状的优质香稻不育系花香 A 的选育与利用[J]. *杂交水稻*, 2009, 24(6): 15-16.
- [98] 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.
- [99] 孙大元, 周丹华, 肖武名, 等. 利用 MAS 技术培育高抗稻瘟病的杂交水稻恢复系航恢 1173[J]. *华北农学报*, 2014, 29(6): 121-125.
- [100] 肖武名, 罗立新, 王慧, 等. 抗稻瘟病水稻恢复系航恢 1179 的选育及应用[J]. *杂交水稻*, 2017, 32(4): 18-22.
- [101] 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.
- [102] 刘永柱, 肖武名, 王慧, 等. 两系超级杂交稻新组合 Y 两优 1173 的选育与应用[J]. *杂交水稻*, 2018, 33(1): 17-19.
- [103] 刘永柱, 肖武名, 王慧, 等. 超级杂交稻‘五优 1179’的选育及高产栽培技术[J]. *作物研究*, 2018, 32(4): 280-282.
- [104] 谢华安, 王乌齐, 陈炳焕, 等. 超级杂交稻恢复系“航 1 号”的选育与应用[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(11): 1688-1692.
- [105] 黄庭旭, 王乌齐, 陈炳焕, 等. 超级杂交稻特优航 1 号的选育与应用[J]. *江西农业学报*, 2010, 22(8): 16-18.
- [106] 张建国, 陈志强, 王慧, 等. 优质超级杂交稻培杂泰丰的选育[J]. *广东农业科学*, 2006(9): 48-50.
- [107] 刘永柱, 王慧, 郭涛, 等. 优质抗病水稻新品种航航 31 号的选育与应用[J]. *广东农业科学*, 2013, 40(10): 8-11.
- [108] 王慧, 陈志强, 张建国, 等. 优质高抗水稻新品种航航丝苗的选育[J]. *广东农业科学*, 2006(9): 43-44.
- [109] 陈志强, 王慧, 张建国, 等. 优质高抗水稻新品种金航丝苗选育报告[J]. *作物研究*, 2007(3): 190-191.
- [110] 李惠珠, 陈仕军, 刘朝东, 等. 优质水稻品种江航丝苗的选育及栽培技术要点[J]. *中国稻米*, 2018, 24(6): 116-117.

【责任编辑 李庆玲】



陈志强, 教授, 博士生导师, 国家植物航天育种工程技术研究中心主任, 国务院政府特殊津贴专家; “十二五”国家“863”计划首席科学家, “十一五”、“十二五”国家水稻产业体系岗位科学家, 华南稻区总协调人; 现兼任中国作物学会常务理事、中国农学会植物新品种保护专业委员会副主任委员、广东省农作物品种审定委员会副主任委员。长期从事水稻遗传育种特别是水稻航天育种研究, 在国内外主要学术刊物发表研究论文 110 多篇, 申报植物新品种保护权 29 项, 获授权 14 项, 申报发明专利 24 项, 获授权 13 项, 2001 年以来育成 42 个优质抗病高产的水稻新品种, 45 次通过国家及省级品种审定并在华南稻区大面积推广应用。先后获得广东省科技进步一等奖 2 项, 广东省农业技术推广奖一等奖 4 项, 教育部科技进步奖二等奖 1 项, 全国农牧渔业丰收奖二等奖 1 项。获全国优秀农业科技工作者、国家星火计划先进个人、全国农业科技推广标兵、2018 年广东省“五一劳动奖章”等荣誉称号。