

评述与展望

Review and Progress

属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的利用

张现伟¹, 唐永群¹, 李经勇¹, 雷祖燕², 姚雄¹

1.重庆市农业科学院 重庆再生稻研究中心, 重庆, 402160

2.重庆科技学院, 重庆, 402160

✉ 通讯作者: ljj@cqagri.gov.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 22 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0022

收稿日期: 2012 年 02 月 28 日

接受日期: 2012 年 04 月 26 日

发表日期: 2012 年 05 月 18 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

张现伟等, 2012, 属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的利用, 分子植物育种(online) Vol.10 No.22 pp.1157-1163 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0022)

引用格式(英文):

Zhang et al., 2012, The Utilization of Favorable Inter-generic Genes in Rice Genetics and Breeding, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.22 pp.1157-1163 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0022)

摘 要 充分利用具有重要价值的新种质资源是水稻遗传育种取得突破性进展的重要前提。水稻种间与亚种间基因交流已成为水稻杂种优势利用拓宽了视野并已取得良好进展, 挖掘属间远缘有利基因, 是进一步解决亲本材料遗传基础狭窄、创造新质源的有效途径。综述了属间远缘材料的类型特点、远缘杂交的机理及其在水稻遗传育种中的利用价值, 并指出了当前在属间外缘基因利用方面存在的问题及对策, 这为加快属间材料在水稻育种中的有效利用提供参考。

关键词 水稻; 属间基因; 远缘资源; 遗传育种

The Utilization of Favorable Inter-generic Genes in Rice Genetics and Breeding

Zhang Xianwei¹, Tang Yongqun¹, Li Jingyong¹, Lei Zuyan², Yao Xiong¹

1. Chongqing Ratoon Rice Research Center, Chongqing Academy of Agricultural Science, Chongqing, 402160, P.R. China; 2. Chongqing University of Science and Technology, Chongqing, 401331, P.R. China

✉ Corresponding author, ljj@cqagri.gov.cn; ✉ Authors

Abstract The utilization of new valuable germplasm resources is one of the essential and important conditions for the breakthrough of rice genetics and breeding. Gene flows among rice species and subspecies provide many advantages to the utilization of rice heterosis and has already got some excellent progresses in this filed ; the exploration of valuable generic distant gene, on the other hand, is a more effective method of coping with narrow genetic basis of parent material, as well as creating new germplasm resources. This paper not only summarizes the characteristics in distant resource, the mechanism of distant hybridization and its value in rice genetics and breeding, but also points out the existing problems and solutions in the utilization of generic distant gene to improve the validity of utilization of distant resources, which offers references to the further research

Keywords Rice; Inter-generic gene; Distant resource; Genetics and breeding

前言

水稻是世界主要粮食作物之一, 积极开展遗传育种研究, 选育出优良水稻新品种对实现稻谷的高产、稳产、优质, 确保世界粮食安全都具有重要意义。种质资源是水稻育种的物质基础, 突破性育种成就有赖于种质资源的创新及关键性基因的发掘和利用。回顾水稻育种的发展历程, 每一次重大突破都与水稻优异种质资源的发掘和利用有着密切的联系(韩龙植和曹桂兰, 2005)。充分利用具有重要利用价值的新种质资源是水稻育种取得成功的重

要前提。国际水稻所 Khus 等(1990)、“杂交水稻之父”袁隆平等人都曾提出过要利用远缘杂种优势, 提高属间远缘有利基因利用(袁隆平, 1987, 杂交水稻, 1: 1-3)。一些具有重要利用价值的属间外缘材料如野生稻、稗草、高粱、玉米等, 携带有水稻需要的有利基因, 是解决亲本材料遗传基础狭窄问题的有效途径。

有关属间远缘资源在水稻遗传育种上的利用研究, 国内外育种家通过花粉管通道法、穗茎注射法等途径就增强水稻的抗逆性、提高稻谷产量、改

善稻米品质、创新种质资源及利用远缘杂种优势等方面做了许多有益的探索,并取得了重要进展。孙祎振和包淑英(1996)将属间植物菰的抗旱基因导入水稻并对其后代进行抗旱性测定,研究发现所选育的 7 个品系均表现出较强的抗旱能力。朴亨茂等(2000)将紫花菰的优良基因导入到水稻中,选育出了通 35 和通 31 等优良粳稻新品种。张在忠等也利用属间远缘有利基因(张在忠, 2007, 安徽农学通报, 13(11): 121, 124),选育出了具有青皮竹优势基因的竹稻 966-17 等水稻新品种,表现出较强的杂种优势。笔者概述了属间远缘资源在水稻遗传育种研究中的利用途径及利用领域等方面取得的进展,并指出了存在的一些问题,为今后的进一步研究提供有益的参考。

1 属间远缘材料的特性

1.1 属间远缘材料的特点

水稻属于禾本科稻属植物,其属间远缘材料众多,中国有 190 余属,约 1 200 多种植物。在属间远缘资源的利用上,目前以野生稻、稗草、高粱、玉米、菰、薏苡等研究较多。其中稗草、高粱、玉米属于 C₄ 植物,具有喜温耐旱、抗盐碱、生长繁茂、竞争优势大、根系发达、光合速率高等特点,近年来在育种上的应用也引起了各育种单位的重视。高粱在水稻属间资源的利用上研究最多,且已有新的水稻品种育成并通过审定推广(伏军等, 1997)。万文举等(1993)用玉米 CYB 的总 DNA 浸泡水稻品种 XR 等的种胚,从后代中筛选到了新材料 GER-1,从而实现了多穗、大穗和高结实率的统一。刘传光等(2006)采用远缘杂交技术获得大批水稻×玉米远缘杂交后代材料,并育成一批在生产上有推广应用价值的新品系。

1.2 属间远缘杂交的机理

有关属间远缘杂交的机理研究上,目前比较认同的观点有 DNA 片段杂交假说和双重作用假说。周光宇(1978)结合我国属间杂交的成功经验,认为远缘杂交是 DNA 片段杂交的结果,当远缘 DNA 进入受体后,被酶解成若干片段,其中大部分片段被受体降解,保存下来的某些 DNA 片段有可能被整合进受体染色体,参与受体性状基因表达的调控或数量遗传,影响了多基因表达体系,从而使子代发生变异。并进一步从分子水平上加以验证,模拟授粉杂交设计出花粉管通道技术并首先在棉花上应

用成功(Zhou et al., 1983)。随后又进行了高粱稻及其亲本的酯酶同工酶分析,发现高粱的部分 DNA 已存在于稳定的高粱稻基因组中(周光宇等, 1979)。蒲俊之(2007)采用 SSR 分子标记对母本水稻、父本高粱及其杂种进行了分析,从分子水平上初步证明了水稻高粱远缘杂交的可行性。万文举等(1992)就外源 DNA 导入产生变异机制提出了双重作用假说。该假说认为,外源 DNA 导入的诱变作用属于生物诱变,具有基因转移和诱变双重作用。外源 DNA 片段导入并整合到受体 DNA 中,引起基因突变和性状变异,这种变异具有遗传性,当插入受体的外源 DNA 片段小于一个基因时,将引起移码突变;整合到受体的外源 DNA 片段较大时,也会引起基因突变。该假说的可行性已经在水稻、野生大豆等属间外源基因利用研究中得到验证(罗忠训等, 1987; Christou et al., 1991; 王红艳, 2009)。

2 属间远缘基因的利用途径

2.1 远缘杂交

远缘杂交作为一种传统的遗传育种有效手段,能导入属间外缘材料所携带的有利基因,是创造新物种和改进现有品种的一条重要途径,已在多种栽培作物上取得成功。但在育种利用过程中,要获得远缘杂种通常要克服三方面的困难:一是远缘杂交亲和性差;二是远缘物种异交结实率很低;三是水稻远缘杂种后代分离的世代长,稳定慢。稗草、高粱、玉米等与水稻远缘杂交由于生殖隔离,使远缘有利基因难以在水稻育种上利用。在植物远缘杂交中利用幼胚拯救技术可以有效克服杂种夭亡、不育等缺点,保留物种间远缘杂交后代的基因型。

2.2 花粉管通道法

周光宇首创的花粉管通道技术是利用属间外源基因的最有效方法之一(李经勇, 2007, 国家科技成果, pp.1-11),目前已在水稻、小麦、棉花、大豆等多种作物品种改良中取得了成功。陈成斌(2004)将野生稻 DNA 利用花粉管通道途径导入水稻,研究发现后代材料中一般低世代出现的变异性状不能稳定遗传。洪亚辉等(1999)利用该技术将密穗高粱 DNA 导入到粳稻品种鄂宜 105,从 D1 至 D5 代变异材料中选育出 DH3、DH4、DH5 等多个具有高光效、高产和优质的新品系,并从分子水平上进行了验证。李经勇等(李经勇等, 2007, 国家科技成果, pp.1-11)采用花粉管导入技术,将稗草 DNA 导入到

恢复系材料 R1351、R7108 和保持系 B2142 中, 其后代存在低世代(D2)稳定的假象, D3 代材料植株在穗形、穗粒结构、叶环与叶片颜色等性状出现疯狂分离, D4 代趋于稳定; 且后代在株高、生育期、粒形、籽粒大小及抗逆性等方面出现了一批抗旱力强或抗稻瘟病的中间材料。

2.3 穗茎注射法

穗茎注射法是在植物单核花粉的形成期进行外源 DNA 导入, 从而实现供体有利性状的转移的一种外源 DNA 导入技术, 与花粉管通道法相比, 其后代一般稳定较快。许多研究表明, 该技术在外源基因利用上不仅简便有效, 还能实现属间远缘有利基因在水稻基因组上的整合, 从而利用远缘杂种优势。周建林等(2001)通过穗茎注射技术将稗草 DNA 导入水稻, 研究发现, 稗草部分性状在水稻中得到了有效转移, 远缘杂交后代在生育期、分蘖力、穗型、粒形等方面出现了变异, 变异性状一般在 2~3 个世代内稳定遗传。2001 年他又采用该法将耐铁毒能力极强的野生植物-稗草的总 DNA 导入到水稻中, 获得了一些变异株。李经勇等(李经勇等, 2007, 国家科技成果, pp1-11)也利用该方法将稗草、玉米、高粱等 C₄ 植物的全基因组导入到 R7109、R2103、R1351 等优良的恢复系材料中, 目前已筛选出高光效型、大穗大粒型等新中间资源材料。

2.4 体细胞杂交

植物体细胞杂交, 是指将植物不同种、属, 甚至科间的原生质体通过人工方法诱导融合, 然后进行离体培养, 使其再生杂种植株的技术, 该法在植物遗传育种上已得到成功应用。近年来, 国内外育种工作者应用体细胞杂交技术通过属间、族间、种内、种间的体细胞杂交已获得包括水稻、小麦等 16 个科, 70 多个杂交种(夏光敏等, 1999)。日本植物所专家采用体细胞杂交技术将野生稻的优良性状导入栽培稻, 育成了抗逆性强的水稻野生种与栽培种的远缘杂种; 该研究所的专家们根据稗草所具有的抗病虫害、耐寒、抗旱、抗倒伏与高光效等优良性状, 利用体细胞杂交技术将 C₄ 植物稗的优良基因导入水稻, 选育出“稗稻”新品种(孙国风, 1997, 世界农业, (6): 46-48); 李培夫, 2005, 种子科技, 23(4): 215-216)。

2.5 异源多倍体

异源多倍体技术在水稻、西瓜、甜菜、柑橘育

种上已得到成功应用。我国学者鲍文奎利用含有可杂交基因的桥梁品种先与小麦杂交, 让杂交后代获得可杂交基因, 再与黑麦杂交, 成功地培育出异源八倍体小黑麦新物种。在水稻遗传育种利用上, 多倍体法育种最初在籼粳亚种间杂种优势利用上开始利用(谢兆辉等, 2002; Yu et al., 1993)。黄群策等(2001)利用多倍体杂交技术将籼稻、粳稻加倍到四倍体并进一步杂交, 而后又利用四倍体水稻与属间植物狼尾草杂交进行杂交, 发现杂种一代表现出强大的生物学产量优势, 结实率达到正常水平, 获得了饱满的实粒种子。

2.6 基因工程

基因工程又称基因拼接技术和 DNA 重组技术, 是以分子遗传学为理论基础、分子生物学和微生物学的现代方法为手段, 将不同来源的基因按预先设计的蓝图, 在体外构建杂种 DNA 分子, 然后导入活细胞, 以改变生物原有的遗传特性、获得新品种、生产新产品。基因工程技术克服了远缘杂交的不亲和障碍, 为基因的结构和功能的研究提供了有力的手段。基因工程育种具有针对性强、效率高等优点, 但也存在着技术要求严格、应用成本高等限制因素, 因而在育种利用上还存在有一定的局限性。

3 属间材料的利用价值

近年来, 属间外缘资源在水稻育种上的利用已受到国内外育种家的高度重视。袁隆平、杨守仁等曾分别提出利用属间远缘杂种优势、加大水稻属间远缘有利基因在水稻育种中的利用等主张。属间远缘资源, 尤其是 C₄ 植物稗草、高粱、玉米等具有高光效、抗旱耐涝、耐瘠薄、耐盐碱、较高生长率和田间竞争优势等优良基因, 充分发掘属间远缘有利基因在水稻育种上的利用, 是创新种质资源、提高产量、改善品质、增强抗逆性、利用远缘杂种优势及提高生物多样性的有效途径。

3.1 创新种质资源

种质资源为培育水稻新品种奠定了丰富的物质基础。随着育种目标的不断提高, 对种质资源的创新利用也提出了更高的要求。水稻属间遗传资源丰富, 加大对属间远缘资源的研究与发掘利用对创新种质资源及优质高产新品种的选育都具有重要意义。赵凤梧等(2006)以早稻基因型远 FH2-1(早稻 65/长芒稗)为母本、高粱基因型沈农 133 为父本, 进行属间早稻种质创新研究, 在后代材料中获得双

亲没有的紫色柱头、紫色芒、紫色护颖、紫色颖尖及糯质胚乳 5 种均能稳定遗传的变异性状的新种质, 部分品系已直接用于早稻抗逆、高产、优质新品种选育。李经勇等(李经勇等, 2007, 国家科技成果, pp1-11)利用稗草基因导入水稻材料中, 创建了一批带有稗草优势基因的优良保持系、恢复系材料。其中包括一种新型的稗草复粒稻、带有持绿基因的恢复系、重穗大粒型、叶环紫色的变异材料, 这些遗传资源材料均能稳定遗传。

3.2 抗逆性育种

水稻的抗性包括抗寒、抗旱、抗盐、抗病虫害等性状。通过属间优良外缘基因导入水稻, 可以有效提高水稻品种的抗病抗逆性。在这个领域, 国内外育种工作者做了大量的研究工作。陈成斌(2006)研究认为, 广西药用野生稻具有耐冷性、抗水稻叶瘟、穗瘟、白叶枯病、褐稻虱、白背飞虱、稻瘿蚊等优良抗性。Song 等(1995)将非洲长药野生稻中高抗白叶枯病基因导入到栽培稻中, 从而获得高抗白叶枯病的 IRBB21 近等基因系, 进一步成功克隆了光谱高抗白叶枯病(*Xa21*)基因。孙祎振和包淑英(1996)将属间植物菰的抗旱基因导入到水稻中, 检测远缘杂交后代的抗旱性时发现, 选育出的 7 个后代品系均表现较强抗旱能力。周建林等(2001)对 5 个稗草 DNA 导入水稻的变异株系及其亲本在 160 mg/L Fe²⁺胁迫水培条件下 RDP、MDA 含量的增加率、电解质外渗率的增加率进行了比较, 结果表明, 其中 3 个变异株系(94D-5, 94D-34 和 94D-54)的耐铁毒能力显著高于各自的受体, 达到或接近供体稗草的耐铁毒能力。野生稻作为栽培稻的野生亲缘种, 具有许多优良的性状和有利基因, 是栽培稻品种进一步改良的天然遗传种质资源库。其中, 野生稻的抗病抗虫性、耐旱耐寒性等, 已广泛应用于现代栽培稻的育种改良(鄂志国等, 2008)。

3.3 高产育种

属间远缘有利基因在水稻产量上的研究上目前已有较多的报道。国家杂交水稻工程技术研究中心与美国康奈尔大学合作, 采用分子标记技术结合田间试验, 在野生稻中发现了 2 个与产量相关的 QTLs 位点, 每一基因位点的增产效应在 18% 左右, 其中位点 RZ776 定位在第 1 染色体上, RG256 在第 2 染色体上(Xiao, 1996)。科研人员进一步利用远缘杂交结合分子技术将这 2 个增产 QTLs 成功地转育

到水稻亲本中, 选育出了携带了这 2 个具有增产效应的 QTL 位点的大穗恢复系 Q611, 利用该恢复系配制的超级杂交丰稻源优 611 等新组合, 验收平均单产高达 10.58t/hm², 增产效果显著(周彤, 2005, 小康生活, 11: 9)。国家杂交水稻工程技术研究中心(Zhao and Yuan, 2005)利用稗草总 DNA 导入先恢 207 得到新种质 RB207, 培育的杂交组合 T98A/RB207 和 GD-1S/RB207 在生产试验中单产分别为 13.53 t/hm² 和 13.15 t/hm² 的高产记录。万文举等(1993)用玉米的总 DNA 浸泡水稻品种 XR 等的种胚, 筛选到了新材料 GER-1, 由此实现了多穗、大穗和高结实率的统一。

3.4 优质育种

有关属间外缘资源在水稻品质的改良方面目前主要是野生稻在水稻育种上的利用。野生稻含有米质优良基因, 是优质育种的好资源。对我国野生稻原产地的调查发现, 米质优良的占 39.16%, 中等占 56.24%, 差的仅占 4.42%。庞汉华和陈成斌(庞汉华和陈成斌, 2002, 广西科学技术出版社, pp.26-29)研究发现, 广西药用野生稻不但外观品质好, 且蛋白质含量均在 11% 以上, 有的甚至高达 16%。江西省对东乡野生稻的检测也表明, 19 种氨基酸含量高达 11.28%。广东省的药用野生稻中蛋白质也高达 12.00~17.76%(黄运平和覃瑞, 2002)。广西农业科学院水稻研究所(周泽隆和邓显章, 1989, 广西农学报, (1): 22)利用野生稻优质基因, 育成优质、高产、耐肥、抗倒、抗病的“西乡糯”, 米质达农业部颁优质糯二级标准。广东省农科院利用野生稻有利基因选育成的优质稻新品种桂野占 2 号, 具有品质优、米粒透明、无腹白、米饭软滑等特点(宋东海, 1987, 广东农业科学, 4: 48)。

3.5 利用远缘杂种优势

属间远缘植物稗草、高粱等与水稻遗传差异较大, 核质之间有明显的分化, 利用远缘杂交技术, 将一个具有不育细胞质基因的属间物种和具有不育细胞核基因的水稻进行细胞核置换, 可以实现远缘不育细胞质和水稻不育细胞核的结合, 以此产生水稻雄性不育系, 再利用该不育系配制杂交组合, 从而利用远缘杂种优势。利用该途径, 可以实现与高粱、稗草、玉米、菰、狼尾草、薏苡甚至竹子等 10 多个属间植物间部分远缘杂种优势的利用(何强等, 2007)。有关远缘杂种优势的研究利用上, 以水

稻与高粱、玉米、稗草杂交的研究较深入。高粱、玉米都是 C₄ 植物, 具有光合效率高、茎粗秆硬、根系发达、耐肥抗倒、适应性强、耐旱耐渍等许多优良的农艺性状, 远缘杂种后代表现出较强的远缘杂种优势。伏军和徐庆国(1994)利用远缘杂交技术将属间作物高粱与水稻进行杂交, 从后代材料中筛选出光合速率高、穗大粒多、结实好的水稻新品种超丰早 1 号。刘传光等(2006)利用属间植物玉米与两系材料 D1S 进行远缘杂交, 从而选育出大穗大粒的新不育系玉-1S, 利用带有玉米基因的不育系配制的组合可表现出超强的杂种优势。朴亨茂等(2000)将属间植物紫花菰的优良基因导入到水稻中, 选育了通 35 和通 31 等粳稻新品种, 这些新品种带有紫花菰的优良基因, 表现为株型好、产量高、抗逆性强等优点。张在忠等也利用属间杂交等技术(张在忠, 2007, 安徽农学通报, 13(11): 121, 124), 选育了具有青皮竹优势基因的竹稻 966-17 等水稻新品种, 表现出较强的杂种优势。

4 展望

1986 年袁隆平院士提出杂交水稻育种由三系法到两系法到一系法和从品种间到亚种间到远缘杂种优势利用三个发展阶段的战略设想, 这一设想已成为国内外公认杂交水稻育种的指导思想。以远缘杂种优势利用为代表的水稻超高产育种已成为今后水稻研究的热点与重要研究方向。属间远缘有利基因在水稻遗传育种, 特别是超级稻育种上的利用, 是水稻新材料创建的发展趋势, 如何实现属间远缘优势基因在水稻遗传育种上的有效应用, 实现水稻的优质、超产、多抗的育种目标, 成为当前水稻育种的主要课题。

从水稻育种的种间、亚种间杂种优势的成功利用, 发展到属间种质资源创新、属间远缘杂种优势的利用, 是水稻育种科研的又一突破。目前, 有关属间优势基因的有效利用方面已经取得了一定的成绩, 在利用范围及途径上都有所突破。在资源利用上, 从野生稻有利基因的开发利用, 发展到稗草、玉米、高粱及竹子等属间有利基因的成功利用。在利用方法上, 开发出了花粉管通道法等简便快速的利用途径, 大大提高了属间有利基因在水稻育种上的有效利用。在水稻性状的改良方面也进一步拓展到抗逆性、高产、优质等性状的提高, 新种质资源的创造及远缘杂种优势的利用等多方面。

水稻属间资源众多, 但目前还难以实现属间优

势基因的充分有效利用。中国拥有丰富的水稻属间远缘资源, 已经利用的仅有野生稻、稗草、高粱、玉米、薏苡、大黍、狼尾草、竹子等; 在利用途径上, 随着花粉管通道法、穗茎基因注射法的建立和成功应用, 为属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的应用提供了简便、快捷、更有效的新途径, 但仍存在着外源 DNA 的整合机理、转化后代的基因沉默、拷贝数量对表达水平的影响以及外源基因的表达检测许多问题(赵剑峰等, 2006; 曹东慧, 2009)。今后应从分子生物学角度研究水稻可利用属间远缘资源特点, 系统研究属间作物在水稻新资源创新及在育种中的利用价值。现代生物技术在水稻种质创新和新品种选育中发挥越来越重要的作用, 应进一步完善分子育种技术的理论和应用研究, 以充分发挥其简便快速的优势, 为充分有效的利用属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的应用提供前提条件。植物遗传工程技术与植物细胞工程技术的有机结合将有助于属间远缘遗传物质的交流和转移, 利用分子标记技术将有助于使属间植物的优势基因通过定向变异达到定向改良的目的。特别是近年来不断完善的转基因新技术在水稻遗传改良中的有效利用将属间资源的开发利用提供一条新途径。随着水稻育种目标的不断提高和生物新技术的应用, 属间远缘有利基因在水稻遗传育种上的利用范围及相应的育种方法也将不断予以拓宽。

致谢

本研究由重庆市科技攻关计划项目(CSTC, 2009AB1103); 重庆市 2010 年基本科研业务费专项资金项目“一个新变异型复粒稻的遗传分析与资源创建”共同资助。作者感谢四川农业科学院水稻高粱研究所郑家奎研究员在论文写作过程中给予的指导。

参考文献

- Cao D.H., 2009, Alteration in DNA Methylation and Mobilization of Transposons mPing and Pong in Rice (*Oryza Sativa* L.) by Introgression from Pennisetum Sp. or Zea Mays L., Thesis for M.s., Northeast normal University, Supervisor: Pang J.S., and Zhao J.F., pp.1-9 (曹东慧, 2009, 水稻与玉米、狼尾草远缘杂交诱发甲基化变异和转座子 mPing 及 Pong 的激活, 硕士学位论文, 东北师范大学, 导师: 庞劲松, 赵剑锋, pp.1-9)
- Chen C.B., 2004, Wild rice resource and its utilization in breeding, *Guangxi Nongye Kexue* (Guangxi Agricultural Science), 35(4): 274-278 (陈成斌, 2004, 野生稻资源在育种上的应用, *广西农业科学*, 35(4): 274-278)

- Chen C.B., 2006, Utilization of Wild Rice High Protein Germplasm in Rice Breeding, *Yaredai Zhiwu Kexue (Subtropical Plant Science)*, 35(1): 46-51 (陈成斌, 2006, 试论野生稻高蛋白种质在水稻育种中的应用, *亚热带植物科学*, 35(1): 46-51)
- Christou P., Ford T.L., and Kofron M., 1991, Production of transgenic rice (*Oryza sativa* L.) plants from agronomically important indica and japonica varieties via electric discharge particle acceleration of exogenous DNA into immature zygotic embryos, *Nature Biotechnology*, 9: 957-962 <http://dx.doi.org/10.1038/nbt1091-957>
- E Z.G., Zheng C.J., and Wang L., 2008, Wild rice in China and its application in resistant breeding, *Zhongguo Daomi (China Rice)*, 4: 3-7 (鄂志国, 郑传举, 王磊, 2008, 中国野生稻资源及其在水稻抗性育种上的应用, *中国稻米*, 4: 3-7)
- Fu J., and Xu Q.G., 1994, Studies on the wide hybridization breeding between rice and sorghum, *Hunan Xongxueyuan Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences))*, 20(1): 6-12 (伏军, 徐庆国, 1994, 水稻与高粱远缘杂交育种研究, *湖南农学院学报*, 20(1): 6-12)
- Fu J., Xu Q.G., and Zhou W.X., 1997, On breeding rice through wide hybridization between rice (*oryza sativa*) and sorghum (*sorghum bicolor*), *Hunan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University)*, 23(6): 509-514 (伏军, 徐庆国, 周文新, 1997, 水稻与高粱远缘杂交育种若干问题探讨, *湖南农业大学学报*, 23(6): 509-514)
- Han L.Z., and Cao G.L., 2005, Status of collection, conservation and propagation of rice germplasm in China, *Zhiwu Yichuan Ziyuan Xuebao (Journal of Plant Genetic Resources)*, 6(3): 359-364 (韩龙植, 曹桂兰, 2005, 中国稻种资源收集、保存和更新现状, *植物遗传资源学报*, 6(3): 359-364)
- He Q., Deng H.F., Shu F., and Zhang W.H., 2007, Present status on utilization of distant hybridization and heterosis in rice, *Zhongguo Nongye Keji Daobao (Journal of Agricultural Science and Technology)*, 9(5): 24-29 (何强, 邓华凤, 舒服, 张武汉, 2007, 水稻远缘杂交及杂种优势利用现状, *中国农业科技导报*, 9(5): 24-29)
- Hong Y.H., Dong Y.Y., Zhao Y., and Xiao L.T., 1999, Studies on the introduction of sorghum total DNA into rice, *Hunan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences))*, 25(2): 9-12 (洪亚辉, 董延瑜, 赵燕, 萧浪涛, 1999, 密穗高粱总 DNA 导入水稻的研究, *湖南农业大学学报*, 25(2): 9-12)
- Huang Q.C., Sun M.Y., and Deng Q.Y., 2001, Polyploid rice and its potential value, *Zajiao Shuidao (Hybrid Rice)*, 16(1): 1-3 (黄群策, 孙梅元, 邓启云, 2001, 多倍体水稻及其潜在价值, *杂交水稻*, 16(1): 1-3)
- Huang Y.P., and Qin R., 2002, Research and utilization of wild rice resources, *Hubei Nongye Kexue (Hubei Agricultural Sciences)*, (4): 16-19 (黄运平, 覃瑞, 2002, 野生稻资源的研究与利用, *湖北农业科学*, (4): 16-19)
- Khush G.S., Bacalangco E., and Ogawa T., 1990, A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*, *Rice Genetics Newsletter*, 7: 121
- Liu C.G., Jiang Y.J., Mao X.X., Gao.Y., Liu.J., Lin Q.S., and Li X.F., 2006, SSR analysis of indica rice PTGMS lines improved by rice and maize distant hybrid, *Zhongguo Nongxue Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin)*, 22(2): 152-157 (刘传光, 江奕君, 毛兴学, 高云, 刘军, 林青山, 李晓芳, 2006, 水稻与玉米远缘杂交改良籼稻温敏两用核不育系之 SSR 分析, *中国农学通报*, 22(2): 152-155)
- Luo Z.S., Wan S.Q., Xia G.X., and Xu L.H., 1987, Pollinating ovary microinjection studies of gene transfer to rice, *Kexue Tongbao (Chinese Science Bulletin)*, 32(11): 863-865 (罗忠训, 万树青, 夏桂先, 徐琳虹, 1987, 未传粉子房显微注射向水稻转移外源基因的研究, *科学通报*, 32(11): 863-865)
- Piao H.M., Zhao F.S., Zhao J.H., and Liu B., 2000, Molecular characterization of two elite rice lines delved from a non-convictional wide hybrid between rice and *Zizania latifolia*, *Muben Zhiwu Yanjiu (Bulletin of Botanical Research)*, 20(3): 260-263 (朴亨茂, 赵粉善, 赵基洪, 刘宝, 2000, 对 2 个源自“水稻×菰”非常规远缘杂种的优良品系的分子分析, *木本植物研究*, 20(3): 260-263)
- Pu J.Z., 2007, The preliminary study on analysis of distant hybridization between rice and sorghum using SSR molecular marker, *Zhangzhou Shifan Xueyuan Xuebao (Journal of Zhangzhou Normal University (Natural Science Edition))*, (1): 99-103 (蒲俊之, 2007, 利用 SSR 标记鉴定水稻与高粱远缘杂交的研究, *漳州师范学院学报(自然科学版)*, (1): 99-103)
- Song W.Y., Wang G.L., Chen L.L., Kim H.S., Pi LY., Holsten T., Gardner J., Wang B., Zhai W.X., Zhu L.H., Fauquet C., Ronald P., Steven D., and Susan R., 1995, A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*, *Science*, 270(5243): 1804-1806 <http://dx.doi.org/10.1126/science.270.5243.1804> PMID:8525370
- Sun Y.Z., and Bao S.Y., 1996, A preliminary study on drought resistance of hybrid progenies from *Oryza sativa* and *Zizania caducifera*, *Beijing Nongxueyuan Xuebao (Journal of Beijing Agricultural College)*, 11(1): 10-16 (孙伟振, 包淑英, 1996, 水稻和菰远缘杂交后代抗旱性初探, *北*

- 京农学院学报, 11(1): 10-16)
- Wan W.J., Peng K.Q., and Zou D.S., 1993, Genetic engineering of rice research, *Hunan Nongye Kexue (Hunan Agricultural Sciences)*, 1: 12-13 (万文举, 彭克勤, 邹冬生, 1993, 遗传工程水稻研究, *湖南农业科学*, 1: 12-13)
- Wan W.J., Zou D.S., and Peng K.Q., 1992, On biotransformation-induced mutation and double function of exogenous DNA introduction, *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 18(4): 886-891 (万文举, 邹冬生, 彭克勤, 1992, 论生物诱变—外源 DNA 导入的双重作用, *湖南农学院学报*, 18(4): 886-891)
- Wang H.Y., 2009., A study on the genetic and epigenetic variation and its possible underlying mechanism in the recipient plant genome following pollination by a distantly related species, Dissertation for Ph.D., Northeast normal University, Supervisor: Liu B., pp.26-50 (王红艳, 2009, 远缘物种花粉授粉引起受体基因组遗传和表观遗传变异的现象及可能机制的研究, 博士学位论文东北师范大学, 导师: 刘宝, pp.26-50)
- Xia G.M., Xiang F.N., Zhou A.F., Wang K., He S.X., and Chen H.M., 1999, Fertile hybrid plant regeneration from somatic hybridization between *Triticum aestivum* and *Agropyron elongatum*, *Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica)*, 41(4): 349-352 (夏光敏, 凤宁, 爱芬, 王槐, 何世贤, 陈惠民, 1999, 小麦与高冰草属间体细胞杂交获可育杂种植株, *植物学报*, 41(4): 349-352)
- Xiao J.H., Grandillo S., Ahn S.N., McCouch S.R., and Tanksley S.D., 1996, Genes from wild rice improve yield, *Nature*, 384: 223-224 <http://dx.doi.org/10.1038/384223a0>
- Xie Z.H., Mou C.H., Wang B., Wu X.J., and Wang X.D., 2002, Plant polyploidization and its appliance in breeding, *Zhongguo Nongxue Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin)*, 18(3): 70-76 (谢兆辉, 牟春红, 王彬, 吴先军, 汪旭东, 2002, 植物多倍化及在育种上的应用, *中国农学通报*, 18(3): 70-76)
- Yu Z.L., Yang J.B., Wu Y.J., Cheng B.J., He J.J., and Huo Y.P., 1993, Transferring GUS gene into intract rice cells by low energy ion beam, *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 80: 1328-1331 [http://dx.doi.org/10.1016/0168-583X\(93\)90793-6](http://dx.doi.org/10.1016/0168-583X(93)90793-6)
- Zhao B.R., and Yuan L.P., 2005, Great progress in molecular breeding of hybrid rice in CNHRDC, *Agricultural Science&Technology*, 6(3): 2-6
- Zhao F.W., Li H.M., Liu D.C., and Zhang A.M., 2006, Germplasm innovation by hybridization between upland rice (*O. Sativa*) and sorghum (*S. Bicolor*), *Henongxue Bao (Journal of Nuclear Agricultural Sciences)*, 20(2): 106-109 (赵凤梧, 李慧敏, 刘冬成, 张爱民, 2006, 旱稻 (*O.sativa*)、高粱(*S.bicolor*)属间远缘杂交种质创新研究, *核农学报*, 20(2): 106-109)
- Zhao J.F., Jiang L.Q., and Chu X.C., 2006, Studies on distant hybridization of rice with biotechnology, *Jilin Nongye Kexue (Journal of Jilin Agricultural Sciences)*, 31(1): 30-34, 43 (赵剑峰, 姜立雁, 初秀成, 2006, 水稻远缘杂交生物技术育种的研究, *吉林农业科学*, 31(1): 30-34, 43)
- Zhou G.Y., 1978, Exploration the theory of distant hybridization from the biochemical point, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 11(2): 16-20 (周光宇, 1978, 从生物化学的角度探讨远缘杂交的理论, *中国农业科学*, 11(2): 16-20)
- Zhou G.Y., Gong Z.Z., and Wang Z.F., 1979, The molecular basis of remote hybridization — an evidence of the hypothesis that dna segments of distantly related plants may be hybridized, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 6(4): 405-412 (周光宇, 龚蓁蓁, 王自芬, 1979, 远缘杂交的分子基础 2DNA 片段杂交假设的一个论证, *遗传学报*, 6(4): 405-412)
- Zhou G.Y., Weng J., Zeng Y., Huang J., Qian S., and Liu G., 1983, Introduction of exogenous DNA into cotton emoyos, *Methods in Enzymology*, 101: 433-481 [http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879\(83\)01032-0](http://dx.doi.org/10.1016/0076-6879(83)01032-0)
- Zhou J.L., Li Y.S., and Li D.M., 2001, Analysis of RAPD pattern and iron-toxicity tolerance of variants induced by introducing *echinocloa crusgalli* DNA into rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 27(4): 529-532 (周建林, 李阳生, 李达模, 2001, 稗草 DNA 导入水稻产生的变异体的耐铁毒特性和 RAPD 分析, *作物学报*, 27(4): 529-532)