

# 水稻光温敏不育系“六圃法”提纯保真原种繁殖体系的建立与应用

吴俊<sup>1</sup> 邓启云<sup>1,2,\*</sup> 齐绍武<sup>1</sup> 庄文<sup>1</sup> 石祖兴<sup>2</sup> 周川广<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>湖南杂交水稻研究中心/杂交水稻国家重点实验室,长沙 410125; <sup>2</sup>湖南袁创超级稻技术有限公司,长沙 410100; \* 通讯联系人, E-mail: dqy100@163.com)

## Establishment and Application of “Six-Nursery Method” System for Seed Purification and Multiplication of PTGMS Lines in Rice

WU Jun<sup>1</sup>, DENG Qiyun<sup>1,2,\*</sup>, QI Shaowu<sup>1</sup>, ZHUANG Wen<sup>1</sup>, SHI Zuxing<sup>2</sup>, ZHOU Chuanguang<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Hunan Hybrid Rice Research Center/State Key Laboratory of Hybrid Rice, Changsha 410125, China; <sup>2</sup>Bio-Rice (Hunan)Co. Ltd., Changsha 410100, China; \* Corresponding author, E-mail: dqy100@163.com)

**Abstract:** 【Objective】 Guaranteeing the seed purity of photo-thermo-sensitive genic male sterile (PTGMS) lines is extremely important for developing and using two-line hybrids. Problems still remained in existing technologies which put too much emphasis on preventing the threshold temperature drift and neglect maintaining not only high seed purity but authenticity. To solve these problems, a new set of “Six-Nursery Method” purification and multiplication system of PTGMS lines in rice has been established based on years of multiplication practices of PTGMS line Y58S in large scale commercially. 【Method】 Key technologies of this system are as follows: initial separating typical monoclonal in screening nursery which is sampled directly from commercial foundation seeds in mass multiplication, and then genetically purifying critical temperature inducing male sterility in critical temperature identification nursery; integrating evaluation results in 3 nurseries, such as group observation nursery, combining ability identification nursery and outcrossing testing nursery, to the final selection for purified genetic background and uniformed phenotype, in order to screening authentic core lines and to obtaining original seed; establishing a specific original seed multiplication base to achieve the high purity original seed; multiplying original seed to produce breeder seed and multiplying breeder seed to produce foundation seed of PTGMS lines. 【Conclusion】 Practices have proved that application of such a set of techniques could guarantee stable sterility and identical genetic background of PTGMS line and greatly improve the safety and reliability of two line hybrids in commercial production. Since 2008, 2.49 million kg foundation seeds of Y58S with the purity over 99.5% have been produced by applying this purification and multiplication system, and been provided to seed companies for hybrid seed production, which have produced a large number hybrid seeds for planting 14.74 million hectare in farmer’s field.

**Key words:** rice; PTGMS; purification and multiplication system; Y58S

**摘要:** 【目的】水稻光温敏不育系的提纯保真繁殖对于两系法杂交水稻的发展和应用具有十分重要的意义。现有提纯繁殖技术多以防止起点温度漂移为目的,而忽视了生物学性状的提纯保真。为解决这些问题,本研究结合光温敏不育系 Y58S 的多年大规模原种生产实践,建立了水稻光温敏不育系“六圃法”提纯保真原种繁殖体系。【方法】该技术体系基本步骤如下:首先,直接在生产上大规模制种使用的不育系种子中取样,种植“典型单株筛选圃”,进行典型单株初选;其次,通过“起点温度鉴定圃”筛选不育起点温度基本一致的核心单株,进行起点温度纯化;然后,通过“群体观察圃”、“配合力鉴定圃”和“制种试验圃”来确保光温敏不育系的遗传背景基本纯合和表型整齐一致,从而决选保真核心株系,进而获得保真核心种子;最后,建立连续稳定的品种“专一性原种繁殖圃”来实现原原种和原种的高纯度生产。【结论】实践证明,该技术体系可确保获得育性稳定、表型整齐,且遗传背景来源基本一致的光温敏不育系原种,大幅度提高水稻光温敏不育系繁殖的安全可靠性和生产效率。2008 年以来,应用该技术体系生产了 249 万 kg Y58S 生产用种,基本消灭了同形可育株,纯度全部达到 99.5% 以上。目前这些 Y58S 生产用种已经全部销售给各种业公司进行杂交制种,生产的杂交种子推广 1474 万 hm<sup>2</sup> 以上。

**关键词:** 水稻; 光温敏不育系; 提纯保真繁殖体系; Y58S

**中图分类号:** S511.0351

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-7216(2017)01-0099-06

按照袁隆平“三系—两系—一系”的杂交水稻发展战略思想<sup>[1]</sup>,我国杂交水稻已从三系法技术体系

逐渐向两系法技术体系发展。两系法技术体系“一系两用”,配组自由,降低了种子生产成本,易于

收稿日期: 2016-03-28; 修改稿收到日期: 2016-08-24。

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2016YFD0101103); 国家自然科学基金资助项目(31470089)。

选配出强优势的超高产组合,在生产中已占主导地位。据统计,2005年以来,全国年推广面积最大的杂交水稻品种都是两系杂交水稻<sup>[2,3]</sup>。位于长江流域水稻主产区的湖南、湖北、安徽等省的两系杂交水稻种植面积都超过了三系杂交水稻<sup>[4]</sup>。随着两系杂交水稻的大面积生产应用,需要大量的光温敏不育系原种,这对光温敏不育系核心种子提纯和原种生产提出了更高的要求。

## 1 现有技术及其不足

两系法的载体光温敏不育系的雄性不育性具有随光长、温度等生态因子的变化而波动的特点,因而生产上育性转换起点温度“漂变”现象非常突出,从而造成光温敏不育系繁殖或生产制种失败等巨大潜在风险<sup>[5]</sup>。针对这一现象,袁隆平等提出核心种子生产程序,即通过人工低温筛选核心单株、自交生产原原种、由原原种繁殖生产用种的光温敏不育系原种繁育程序<sup>[6,7]</sup>。该程序能有效控制不育起点温度的遗传“漂变”,已成为目前光温敏不育系提纯繁殖的核心技术。此后,水稻育种研究工作者们以该程序为基础进行了改进研究。如一些研究者<sup>[8,9]</sup>先后提出利用海南春季自然低温条件代替人工气候室等专业设备进行起点温度鉴定和提纯,从而达到降低生产成本的目的;但同时由于自然低温的不可控性,增加了提纯繁殖的风险。张繁等<sup>[10]</sup>提出了一种利用不育系不同穗层之间的生育期差异而形成的后发分蘖穗定向培养生产核心种子方法。该方法简化了生产程序,但专业技术水平要求较高,而且由于不同分蘖穗发育时间的连续性致使实际操作难度极大,并不能有效降低成本<sup>[11]</sup>。马镇荣等<sup>[12]</sup>则通过利用花药培养技术纯合基因型来实现光温敏不育系的快速提纯,该方法有可能缩短育种时间,但也存在难度较大,甚至不适合提纯生产上大面积应用的光温敏不育系核心种子。上述各种光温敏不育系提纯繁殖技术方法,对丰富技术思路、提高效率、降低成本具有积极意义。然而,这些技术方法都集中在以防止起点温度“漂变”为核心目的的技术改进。在实际应用中,不育系品种的株叶形态、生育期、一般配合力和制种特性等性状的一致性都有可能繁殖过程中因各种内外因素而发生变化,多代繁殖、特别是连续原种繁殖易导致品种失真。如受微效基因影响较大的配合力就很容易产生变化,需通过配合力试验、制种试验等一系列试验来确保品种的真实性。近年

来,生产上还出现了一种与光温敏不育系株叶穗粒形态基本一致、生育期相近,在各种光温条件下花药均能正常散粉、结实正常的“同形可育株”。因同形可育株从株叶形态、株高、生育期等方面都难以辨别、剔除,导致不育系繁殖纯度严重降低,进而可能给大面积两系大田制种生产带来严重损失<sup>[13]</sup>。常规除杂手段很难根除同形可育株,需要从不育系核心种子及原原种繁殖源头上进行控制。综上所述,对于实现水稻光温敏不育系品种的高纯度繁殖生产和综合性状的“防杂保真”,迫切需要有一个高效完善的体系。笔者通过对光温敏不育系提纯繁殖的多年实践和总结,建立了水稻光温敏不育系“六圃法”提纯保真原种繁殖体系,用来保纯保真繁殖遗传性和表型一致的、确保大面积制种生产安全的水稻光温敏不育系原种种子<sup>[14]</sup>。

## 2 “六圃法”提纯保真原种繁殖体系技术原理

### 2.1 典型单株筛选圃

目前的繁殖技术直接从原原种选择典型单株,因为没有经过大规模生产应用检验,容易出现选择不当而导致性状偏离。本技术体系直接从大面积制种生产所用的光温敏不育系种子中取样,种植“典型单株筛选圃”(图1),并主要根据育种家经验从中选择与该品种原有性状保持一致的典型单株。因其经过了生产应用上大规模种植的超大群体检验,能确保从中选择的典型单株具有原有品种的农艺性状特点。此为保持品种真实性(保真)措施的第一步。

### 2.2 起点温度鉴定圃

在光温敏不育系育性转换过程中,存在一个育性转换的临界温度,即当环境气温高于该临界温度时,无论光长如何,水稻光温敏不育系均表现为不育,这个临界温度就是育性转换的起点温度。在推广应用过程中,发现不育起点温度有遗传“漂移”的现象。邓启云等认为光温敏不育系的不育性受主基因控制,但其不育起点温度值受到微效多基因群的影响。起点温度“漂移”的遗传本质如下:在大田繁殖过程中,带有较多显性微基因(具有加性效应)的单株对温度或光照更敏感,其起点温度偏高从而易于收获种子,因此其在后代群体中很快占据优势,导致不育系群体不育起点温度平均值逐代向上“漂移”。“漂移”现象也必然由于不育性遗传中微基因作用的普遍性而普遍存在<sup>[7,15]</sup>。因此,光温敏不育

系繁殖必须按照“核心种子生产技术体系”进行严格的提纯,将漂移幅度控制在生产允许的范围之内<sup>[7]</sup>。本技术体系的育性转换“起点温度鉴定圃”即是在选择典型单株之后,严格按照水稻光温敏不育系育性转换起点温度纯化程序进行纯化,得到起点温度不变且育性稳定的“核心种子”(图1)。

### 2.3 核心种子“三圃”保真

杂交水稻不育系经过多年多代繁殖后,由于机械混杂、生物混杂、自然变异累积以及选择不当产生性状偏离等原因,都会出现不同程度的混杂退化导致品种失真,造成配合力降低、开花习性变劣、制种性能变差以及株、叶、穗、粒性状与生育期分离等后果<sup>[16]</sup>。而现有光温敏不育系繁殖技术方法集中以防止起点温度“漂变”为核心目的,难以防止品种失真。对于保持原有品种特征特性和遗传本质的“保真种子”没有引起业界、特别是种子行政主管部门的足够重视。因此,本技术体系引入“保真核心种子”的概念,即保持原有品种特征特性和遗传本质,同时又保持原有品种较低的起点温度不变,而且纯度达到原原种级别的种子。

本技术体系通过建立“群体观察圃”、“配合力鉴定圃”和“制种试验圃”来鉴定核心株系保真情况(图1)。其中,“群体观察圃”通过种植较大规模的水稻光温敏不育系群体进行放大观察,考察其主要农艺性状的一致性、整齐度和育性稳定性;“配合力鉴定圃”通过对核心株系的测交配组,观察其配合力变化情况,确保配合力稳定;“制种试验圃”则用于考查水稻光温敏不育系的开花习性、异交特性、制种产量。通过此三圃配合,来确保光温敏不育系的遗传背景基本纯合和表型性状整齐一致,从而决选核心株系获得保真核心种子。

### 2.4 专一性原种繁殖圃

水稻光温敏不育系原种生产主要通过冷水串灌或利用自然低温来进行高效繁殖<sup>[17]</sup>。原原种或原种纯度至关重要。特别是近年来生产上出现的同形可育株问题,已给原种繁殖和大田制种生产带来严重干扰。同形可育株与不育系表型高度相似,常规除杂手段很难根除,从不育系核心种子及原原种繁殖源头上控制同形可育株的发生被认为是最有效的策略。笔者等通过对多年光温敏不育系原种繁殖实践,认为通过核心种子套袋繁殖,再配合固定繁殖基地、建立专一性原种繁殖圃(图1),实现三代严格自交再配合严格除杂,即可从源头上完全控制甚或消

除同形可育株<sup>[13,14]</sup>。

## 3 “六圃法”提纯保真繁殖技术体系操作程序

根据上述水稻光温敏不育系提纯保真技术原理结合生产实践,建立了一套完整的水稻光温敏不育系提纯保真繁殖技术体系(图1),具体操作程序如下。

### 3.1 典型单株筛选圃

#### 3.1.1 样本种植

选择肥力条件均匀、排灌方便的田块,播种取自光温敏不育系大面积生产用种的样品种子,种植3000株以上的群体,按一般栽培管理,保证各单株之间条件一致,建立典型单株筛选圃。

#### 3.1.2 初选

经多次观察,田间选择具有原品种典型株叶形态且整齐一致的单株600~800株,在其主穗进入幼穗分化4期时,移入盆钵中,每钵栽3~4株。

### 3.2 起点温度鉴定圃

#### 3.2.1 低温筛选

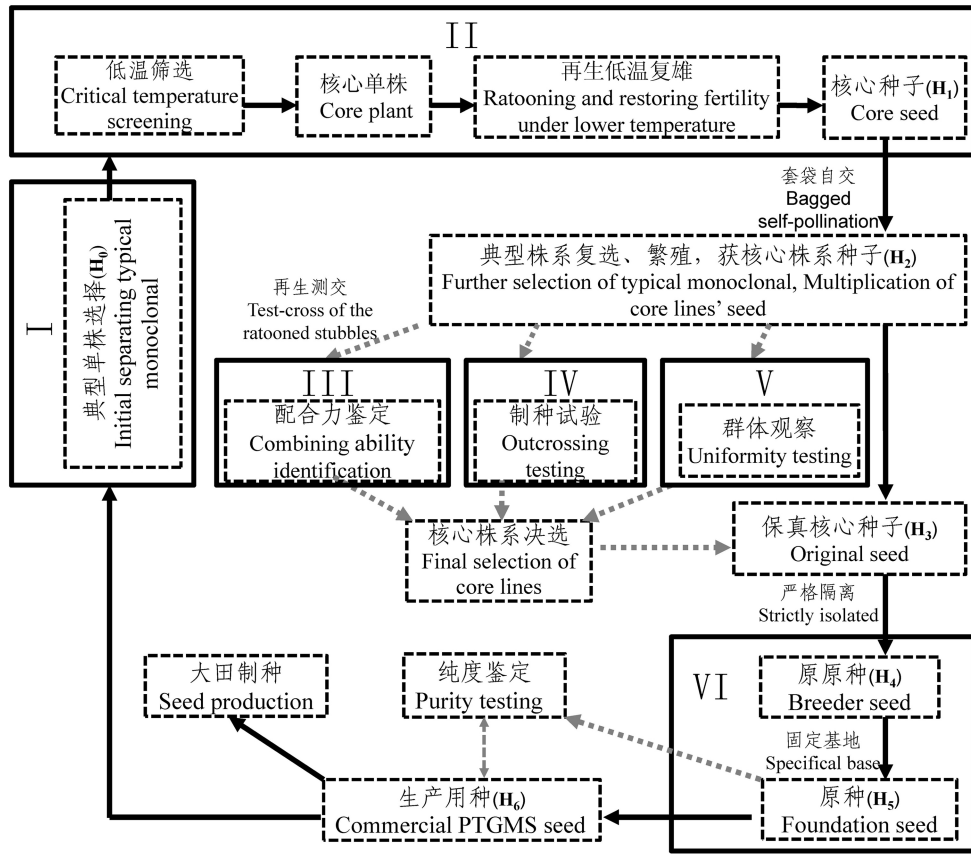
将上述盆钵栽培4~5d的典型单株材料搬到人工气候室或恒温冷水池,21.0℃~22.5℃低温处理约7d,然后将盆钵移到自然条件下并挂牌编号,生长5d,当80%植株的分蘖开始抽穗时,选择当天抽出的穗子进行花粉取样镜检,每株镜检3~4穗,连续镜检3~5d,选择花粉不育度为100%的单株为核心单株。

#### 3.2.2 再生低温复雄

将核心单株刈割再生,待再生后核心单株进入育性敏感期时将其移置于温度为20℃~21.5℃的环境中7~10d,然后移至室外,抽穗前分单株套袋,成熟时分株收获种子,得到传统意义上的水稻光温敏不育系核心种子(核心1代种子,H1)。

#### 3.2.3 种植核心株系

将核心种子分株系进行冷水串灌或自然低温繁殖,各种植100~200株,根据生育期、株叶形态等指标进行初步筛选,淘汰不整齐株系,将高矮一致、具有原品种典型株叶形态的水稻光温敏不育系核心株系套袋或严格隔离,并依序将套袋或严格隔离的水稻光温敏不育系核心株系编号,待其成熟时分株系收获种子,所获种子即为水稻光温敏不育系核心2代种子(H2)。



I—典型单株筛选圃；II—起点温度鉴定圃；III—配合力鉴定圃；IV—制种试验圃；V—群体观察圃；VI—专一性原种繁殖圃。

I, Typical monoclonal screening nursery; II, Critical temperature identification nursery; III, Combining ability identification nursery; IV, Outcrossing testing nursery; V, Uniformity testing nursery; VI, Specific original seed multiplication nursery.

图 1 水稻光温敏不育系“六圃法”提纯保真繁殖体系

Fig. 1. System for seed purification and multiplication of PTGMS line in rice.

### 3.3 “三圃”保真

#### 3.3.1 配合力鉴定圃

将收获 H2 种子后的水稻光温敏不育系核心株系植株移植到正常田块刈割再生,待其再生苗抽穗后,选用该水稻光温敏不育系任一审定组合的父本进行测交配组,分株系收获测交种子,并分株系种植测交后代各 100~200 株,同时种植该组合大面积制种种子作为对照,建立配合力鉴定圃,对各水稻光温敏不育系核心株系进行配合力鉴定。

#### 3.3.2 群体观察圃和制种试验圃

将核心 2 代种子(H2)分为三份:一份分株系种植 200~1000 个单株,以此建立群体观察圃,观察该圃的水稻光温敏不育系群体的整齐度及其育性稳定性;另一份用于制种试验,即建立制种试验圃,观察该圃中光温敏不育系的开花习性、异交特性、制种产

量,并将制种试验收获的种子各种植 200~500 个单株,继续观察其配合力变化;第三份储存备用。

#### 3.3.3 得到保真核心种子

根据配合力鉴定圃、群体观察圃和制种试验圃的测试鉴定结果,综合分析决选出各方面都表现良好的 10~20 个水稻光温敏不育系保真核心株系,所选株系对应的备用种子即为本技术体系所提纯的水稻光温敏不育系核心 2 代保真种子,冠名“保真核心种子”(H3)。在遗传学意义上 H3=H2,但在生物学意义上,H3 与 H2 完全不同。H3 种子可在严格隔离条件下用于繁殖原原种种子(H4)。

#### 3.3.4 两代严格自交

需要严格自交的“两代”是指核心种子和原原种种子,严格自交的措施通常采用单株套袋收种。通过这两代的严格自交收种,可以从源头上避免高起

点温度单株或可育单株串粉混杂,防止起点温度漂移和同形可育株的产生。

### 3.4 专一性原种繁殖圃

#### 3.4.1 固定繁殖基地

选择隔离条件好、水源充足、排灌方便并且集中连片的田块建立成单一不育系专门的冷水串灌繁殖基地。该基地每年仅用作同一不育系原原种繁殖原种。在繁殖基地中打深水井,为育性转换敏感期使用大功率水泵抽地下冷水串灌繁殖田提供稳定冷水源。长期固定的冷水串灌原种繁殖基地,彻底消除落田谷杂株,可严格控制甚或消除同形可育株。

#### 3.4.2 强化除杂

用原原种种子(H4)在该不育系固定繁殖基地繁殖,繁殖阶段尽可能地除尽各类异形株和同形可育株,对获得的不育系原种(H5)进行纯度鉴定。用原种种子大量繁殖光温敏不育系生产用种(H6)种子,并对生产用种种子进行纯度鉴定,鉴定后的高质量生产用种可提供给种业公司用于大面积制种生产。

## 4 提纯保真原种繁殖生产实践

Y58S是本课题组选育的水稻光温敏不育系,具有农艺性状优良、一般配合力好、抗病抗逆力强、起点温度低、异交结实率高等优点<sup>[18]</sup>。Y58S是生产上使用最广泛的不育系之一,据统计,已有95个以Y58S为母本的杂交稻组合共通过130次省级以上审定,其中通过国家审定组合20个<sup>[19]</sup>。这些组合以广适性为其突出优点在生产上大面积推广。其代表性品种Y两优1号自2010年起连续4年成为中国年推广面积最大的杂交水稻品种<sup>[3]</sup>,Y两优2号、Y两优900分别于2011、2014年通过农业部专家组现场测产验收,平均产量达到926.6 kg/667m<sup>2</sup>和1026.7 kg/667 m<sup>2</sup>,多次刷新一季中稻较大面积单产世界纪录。Y两优系列组合的快速发展及推广面积的持续迅速增加,需要大量合格的Y58S生产用种。尤其是Y58S具有异交结实率高的特点,在不育系繁殖时极易造成生物学混杂,给Y58S原种生产提出了很高的要求。根据本提纯保真繁殖生产技术体系,2008年以来,连续8年原种生产均取得成功,共生产高纯度Y58S生产用种249万kg,纯度均在99.5%以上。这些种子已提供给全国30余家从事Y两优系列组合开发的种子公司进行制种生产,生产的杂交种子可以推广1474万hm<sup>2</sup>以上。

实践证明,该技术体系可确保高纯保真的光温敏不育系生产用种供应,大幅度提高水稻光温敏不育系繁殖的安全可靠性和生产效率。

## 5 讨论与展望

水稻光温敏不育系原种是两系法杂交水稻大面积生产用种的源头,由于其巨大的繁殖系数,核心种子质量对大面积制种和粮食生产安全有至关重要的影响。按保守的繁殖产量测算,一株保真核心单株的种子(100粒),经过保真核心种子(H3)—原原种(H4)—原种(H5)—生产用种(H6)的扩繁,可以繁殖用于5~6万亩制种田的母本种子,进一步可以制出满足50万hm<sup>2</sup>大田生产的杂交种子。相比现有的其他水稻光温敏不育系原种繁殖技术,“六圃法”提纯保真原种繁殖体系通过更为严密和完善的程序,实现高纯保真的光温敏不育系繁殖和生产,其可靠性和效果都已通过生产实践的检验。并且其技术步骤还可以进一步丰富和完善,如近年来发展迅速的基因组测序技术<sup>[20]</sup>,将基于新一代测序技术的“全基因组指纹鉴定谱”或芯片技术与本技术体系相结合,无疑将提高提纯保真的准确度和效率。

水稻光温敏不育系核心种子的生产事关两系法杂交水稻种业安全和国家粮食安全。然而,水稻光温敏不育系能自交繁殖的特点导致亲本容易外流,部分小规模中小种子公司在不具备技术基础的情况下自行繁殖光温敏不育系种子以降低种子生产成本,结果出现光温敏不育系育性转换起点温度升高、同形可育株超标、在制种期间自交结实,因而造成杂种质量不合格,甚至出现制种全盘失败的现象已屡见不鲜。由于中小种业公司在我国种业市场上仍具有相当大的份额,一旦其制种失败,将给种业安全和粮食安全造成较大威胁。本技术体系的建立和多年应用实践结果表明,建立专业化的技术团队,严格按照光温敏不育系提纯保真原种繁殖技术体系的程序化要求,逐级进行核心种子、保真核心种子、原原种、原种、生产用种的繁殖与生产,是避免两系法杂交水稻种子生产的无序和风险、确保大面积生产安全和国家粮食安全的有效途径。呼吁有关部门予以高度重视。

### 参考文献:

- [1] 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987(1): 1-3.  
Yuan L. P. Strategy prospect of breeding on hybrid rice. *Hy-*

- brid Rice*, 1987(1): 1-3. (in Chinese)
- [2] 斯华敏, 刘文真, 付亚萍, 孙宗修, 胡国成. 我国两系杂交水稻发展的现状和建议. *中国水稻科学*, 2011, 25(5): 544-522. Si H M, Liu W Z, Fu Y P, Sun Z X, Hu G C. Current situation and suggestion for development of two-line hybrid rice in China. *Chin J Rice Sci*, 2011, 25(5): 544-522. (in Chinese)
- [3] 全国农业技术推广服务中心. 全国农作物主要品种推广情况统计表(2000-2014). The National Agro-Tech Extension and Service Center. The statistical table of staple crops planting area of China (2000-2014). (in Chinese)
- [4] 唐文帮, 肖应辉, 王建龙, 陈立云. 水稻光温敏核不育系株系育性鉴定保纯法原种生产技术. *杂交水稻*, 2010, 25(5): 25-27. Tang W B, Xiao Y H, Wang J N, Chen L Y. A foundation seed production method to ensure seed purity of rice PTGMS lines by fertility identification of plant lines. *Hybrid Rice*, 2010, 25(5): 25-27. (in Chinese)
- [5] 邓启云, 符习勤. 光温敏核不育水稻育性稳定性研究. *湖南农业大学学报*, 1998, 24(1): 8-13. Deng Q Y, Fu X Q. Studies of fertility stability of P(T)GMS rice: III. Drift of critical temperature inducing male sterility and its controlling technology. *J Hunan Agric Univ*, 1998, 24(1): 8-13. (in Chinese)
- [6] 袁隆平. 水稻光、温敏不育系的提纯和原种生产. *杂交水稻*, 1994(6): 1. Yuan L P. Purification and foundation seed production of PT-GMS lines in rice. *Hybrid Rice*, 1994(6): 1. (in Chinese)
- [7] 邓启云, 袁隆平. 光温敏核不育水稻育性稳定性及其鉴定技术研究. *中国水稻科学*, 1998(4): 200-206. Deng Q Y, Yuan L P. Fertility stability of P(T)GMS lines in rice and its identification techniques. *Chin J Rice Sci*, 1998(4): 200-206.
- [8] 周承恕, 刘建兵, 张克明. 利用海南春季低温条件提纯水稻低温敏核不育系. *杂交水稻*, 1996(5): 32. Zhou C S, Liu J B, Zhang K M. Purification of rice TGMS lines under the spring low temperature conditions in Hainan. *Hybrid Rice*, 1996(5): 32. (in Chinese)
- [9] 陈金节, 张从合, 王合勤, 严志, 蒋家平, 虞勇. 自然低温环境胁迫单株选择法及其在广占63S原种生产中的应用. *杂交水稻*, 2004, 19(5): 29-31. Chen J J, Zhang C H, Wang H Q, Yan Z, Jiang J P, Yu Y. The method of single plant selection under natural low temperature stress conditions and its use in foundation seed production of Guangzhan 63S. *Hybrid Rice*, 2004, 19(5): 29-31. (in Chinese)
- [10] 张繁, 曹文亮, 刘爱民, 黄峰, 张海清, 肖层林. 水稻温敏核不育系后发分蘖定向培养技术研究. *作物研究*, 2009, 23(4): 244-248. Zhang F, Cao W L, Liu A M, Huang F, Zhang H Q, Xiao C L. Study on directional cultivation techniques for late tillers of TGMS lines in rice. *Crop Res*, 2009, 23(4): 244-248. (in Chinese)
- [11] 何强, 邓华凤, 庞震宇, 舒服, 张武汉, 杨益善. 水稻光温敏核不育系提纯繁殖技术研究进展. *杂交水稻*, 2010, 25(6): 1-3. He Q, Deng H F, Pang Z Y, Shu F, Zhang W H, Yang Y S. Research progress on purifying and multiplying technologies of photo- and thermo-sensitive genic male sterile lines in rice. *Hybrid Rice*, 2010, 25(6): 1-3. (in Chinese)
- [12] 马镇荣, 凌定厚, 王昌虎. 花药培养对籼稻两用核不育系培矮64S的提纯与改良. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(4): 308-314. Ma Z R, Ling D H, Wang C H. Purification and improvement on dual-purpose genic male sterile rice Peiai 64S by anther culture. *J Trop Subtrop Bot*, 2000, 8(4): 308-314. (in Chinese)
- [13] 吴俊, 庄文, 熊跃东, 邓启云. 水稻光温敏不育系同形可育株的成因与防控对策. *杂交水稻*, 2012, 27(1): 29-31. Wu J, Zhuang W, Xiong Y D, Deng Q Y. Origins of and control countermeasures to fertile isomorphous plants of PTGMS lines in rice. *Hybrid Rice*, 2012, 27(1): 29-31. (in Chinese)
- [14] 邓启云, 吴俊, 熊跃东, 庄文. 一种水稻光温敏不育系种子的提纯保真繁殖方法(P). 中国专利: ZL201110379473.4, 2013-09-18. Deng Q Y, Wu J, Xiong Y D, Zhuang W. A new system for seed purification and multiplication of PTGMS lines in rice. China patent: ZL201110379473.4, 2013-09-18.
- [15] 邓启云, 欧爱辉, 符习勤, 朱全仁. 实用光温敏核不育水稻育性稳定性鉴定方法的初步研究: I. 水稻光温敏核不育系育性的光温反应分析. *杂交水稻*, 1996(2): 23-27. Deng Q Y, Ou A H, Fu X Q, Zhu Q R. A preliminary study on the method for identifying the practical Photo- and Thermo-sensitive Genic Male Sterile rice: I. Analysis on fertility reaction of Photo- and Thermo-sensitive Genic Male Sterile rice to photoperiod and temperature. *Hybrid Rice*, 1996(2): 23-27. (in Chinese)
- [16] 袁隆平. *杂交水稻学*. 北京: 中国农业出版社, 2002: 228-235. Yuan L P. *Hybrid Rice Science*. Beijing: China Agriculture Press, 2002: 228-235. (in Chinese)
- [17] 刘海, 肖应辉, 唐文邦, 邓化冰, 陈立云. 水稻两用核不育系繁殖基地计算机选择系统研制与应用. *作物学报*, 2011, 37(5): 755-763. Liu H, Xiao Y H, Tang W B, Deng H B, Chen L Y. Development and application of a computer-aided selection system for thermo-sensitive genic male sterile rice multiplying site. *Acta Agron Sin*, 2011, 37(5): 755-763. (in Chinese)
- [18] 邓启云. 广适性水稻光温敏不育系 Y58S 的选育. *杂交水稻*, 2005, 20(2): 15-18. Deng Q Y. Breeding of the PTGMS line Y58S with wide adaptability in Rice. *Hybrid Rice*, 2005, 20(2): 15-18. (in Chinese)
- [19] 国家水稻数据中心, 中国水稻品种及其系谱数据库, <http://www.ricedata.cn/variety/China Rice Data Center>, <http://www.ricedata.cn/variety/>
- [20] Mardis E R. The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends Genet*, 2008, 24(3): 133-141.