

我国水稻辐射诱变育种研究进展

丁佳宁^{1,2} 周利斌^{1,2}

¹(中国科学院近代物理研究所 兰州 730000)

²(中国科学院大学 北京 100049)

摘要 水稻(*Oryza sativa* L.)是主要粮食作物之一,其品种改良对我国农业可持续发展和粮食安全至关重要。辐射诱变技术为改良高产、优质、抗逆的水稻品种提供了有效途径,为种业自主创新作出了重要贡献。本文综述了近二十年来水稻辐射诱变各类辐射源的应用,选育方法体系,辐射诱发突变的分子机理,水稻产量、抗性、品质等各类表型及相关基因突变体和获得的新品种等领域所取得的研究进展,并对未来使用辐射诱变技术为我国培育产量更高、适应性更强、品质更优的水稻新品种与创制更多用于基因功能研究的新种质等应用前景进行了展望。

关键词 水稻,辐射,诱变育种, γ 射线,重离子束

中图分类号 Q691

DOI: 10.11889/j.1000-3436.2023-0110

引用该文:

丁佳宁,周利斌.我国水稻辐射诱变育种研究进展[J].辐射研究与辐射工艺学报,2024,42(2): 020101. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2023-0110.

DING Jianing, ZHOU Libin. Progress on radiation-induced mutation breeding of rice in China[J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2024, 42(2): 020101. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2023-0110.



Progress on radiation-induced mutation breeding of rice in China

DING Jianing^{1,2} ZHOU Libin^{1,2}

¹(Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

²(University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

ABSTRACT Rice (*Oryza sativa* L.) holds significant importance as a staple food crop, and its continual improvement plays a crucial role in sustainable advancement of agriculture and food security in China. Radiation mutagenesis technology offers an effective approach for breeding high-yield, superior-quality, and stress-resistant rice varieties, thereby contributing positively to the independent innovation of China's seed industry. This study provides a comprehensive review on the progress and notable achievements made in the field of radiation-induced mutation breeding of rice in China over the past two decades. It encompasses various aspects, including the

基金资助:国家重点研发计划(2022YFD1200705)、广东省重点领域研发计划项目(2022B0202060006)、核能开发科研项目“核辐射作物品种改良与害虫防控”和国家自然科学基金(11975285、12135016)资助

第一作者:丁佳宁,女,2001年出生,在读硕士研究生,中国科学院近代物理研究所

通信作者:周利斌,博士,研究员, E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

收稿日期:初稿 2023-12-04;修回 2024-01-31

Supported by the National Key Research and Development Program (2022YFD1200705), the Key Research and Development Project of Guangdong Province (2022B0202060006), the Crop Varietal Improvement and Insect Pests Control by Nuclear Radiation and the National Natural Science Foundation of China (11975285, 12135016)

First author: DING Jianing (female) was born in 2001. Now she is a graduate student at Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences

Corresponding author: ZHOU Libin, doctoral degree, professor, E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

Received 04 December 2023; accepted 31 January 2024

application of various types of radiation sources for radiation mutagenesis in rice, establishment of reliable screening methods, progress in understanding the molecular mechanisms underlying radiation-induced mutation, particularly through genomic variation studies. Additionally, the study highlights the development of a rice mutant bank comprising diverse phenotypes such as yield, resistance, and quality, along with the identification of related gene mutations. Furthermore, it discusses the creation of new varieties through radiation mutagenesis. Looking ahead, this technology will further contribute to the cultivation of higher yielding rice varieties adaptable to different environments and possess superior quality, while also creating new germplasms for gene function research in China.

KEYWORDS Rice, Radiation, Mutation breeding, Gamma rays, Heavy ion beams

CLC Q691

辐射诱变育种, 又称物理诱变育种, 主要是指通过辐射诱发植物产生新的遗传多样性, 再从变异群体中筛选和培育出满足人类需求的新品种的育种技术。与传统育种技术相比, 辐射诱变能够丰富种质资源, 并加速作物改良。利用辐射诱变还能培育出更好地适应极端环境的突变品种, 扩大作物的生态位广度, 以适应如今急剧变化的地球环境气候。水稻(*Oryza sativa* L.)是最为主要的粮食作物之一, 随着全球人口的持续增长, 提高粮食产量和质量已成为人们关注的焦点。自1928年以来, Stadler^[1]首次将X射线应用到了大麦的诱变研究中, 开创了植物辐射诱变的先河, 随后, 世界各地的研究者利用辐射诱变技术培育出了各类高产优质的水稻新品种。根据联合国粮农组织/国际原子能机构(Food and Agriculture Organization of the United Nations/International Atomic Energy Agency, FAO/IAEA)的突变品种数

数据库(Mutant Variety Dataset, MVD, <https://data.apps.fao.org/catalog/dataset/mutant-variety-dataset>)最新统计, 截至2023年3月全球通过物理、化学及空间诱变育种技术培育并登记入库的水稻品种有873个, 其中, 通过辐射诱变获得的品种超过七成, 是最为常用的诱变方法。通过辐射诱变技术获得突变水稻品种数量最多的国家是中国(279个, 占34%), 其他依次为日本(188个)、印度(43个)、美国(35个)等。

根据国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/>)统计数据, 截至2023年, 我国应用辐射诱变获得的水稻品种超过600个, 其地理分布主要集中在东南地区。广东、浙江、江西、安徽等省利用辐射诱变培育的水稻品种数量均超过50个, 其次为湖南、四川、湖北、福建等地, 其余地区也有一定数量分布(图1)。

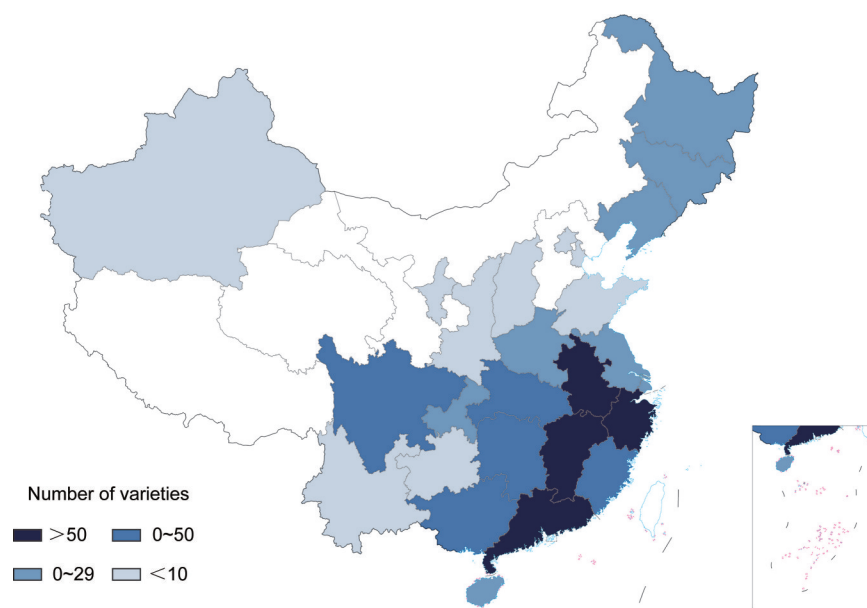


图1 中国辐射诱变获得的水稻品种地理分布
Fig.1 Geographical distribution of rice varieties induced by radiation in China

此外，我国在太空育种领域也一直走在世界前列，处于领先地位，为农业生产和食品安全作出了积极贡献。而如今，随着分子生物学、基因组学和基因编辑技术的迅速发展，突变体的鉴别和选择效率得到了显著提升，辐射诱变育种的目标与未来发展将聚焦在突变频谱的进一步提升以及定向诱变的实现^[2]。

本文将从常用辐射诱变源、选育方法、突变发生机制、新品种等角度系统总结近20年水稻辐射诱变育种的研究进展，旨在为该领域未来的研

究提供参考，并最大限度地发挥诱变技术在水稻育种中的优势。

1 水稻辐射育种的常用诱变源

在水稻辐射诱变育种领域中，主要应用的是X射线、 γ 射线、快中子、重离子束等电离辐射源。这些辐射源的基本原理、与物质的相互作用机制以及后续的生物效应各不相同。因此，通过这些不同的辐射方式，研究人员可以培育出各类水稻新品种(表1)。

表1 水稻常用辐射源性质与应用
Table 1 Properties and applications of commonly used radiation sources in rice

辐射源 Radiation source	性质 Property	分类 Classify	特点 Characteristic	应用 Application
X射线 X rays	电磁辐射 Electromagnetic radiation	硬X射线、软X射线 Hard X rays, soft X rays	最早用于作物诱变育种的辐射 Initially used for crop mutation breeding radiation	紫香糯 861 ^[3] Zixiangnuo 861 ^[3]
中子 Neutrons	中性粒子 Neutral particles	快中子、慢中子、热中子 Fast neutrons, slow neutrons, thermal neutrons	不带电荷,生物学效应强;但中子源或反应堆装置分布较少 Chargeless, strong biological effects; however, neutron sources or reactor devices are less distributed	早熟水稻品种卷叶白 ^[4] Early-maturing rice variety Juanye Bai ^[4]
γ 射线 Gamma rays	高能电磁辐射 High-energy electromagnetic radiation	⁶⁰ Co: 1.17 MeV, 1.33 MeV ¹³⁷ Cs: 0.66 MeV	最为常用的辐射源;辐照方式分为急性辐射和慢性辐射 Most commonly used radiation source; irradiation methods include acute radiation and chronic radiation	中国种植面积最大的水稻突变品种浙辐 802 ^[5] Zhefu 802, mutant variety with the largest planting area in China ^[5]
重离子束 Heavy ion beams	带正电的加速离子 Positively charged accelerated ions	高能重离子束、低能重离子束 High-energy heavy ion beams, low-energy heavy ion beams	传能线密度大、相对生物学效应高;常见的高能重离子束有 ¹² C ⁶⁺ ,低能离子注入有N ⁺ 、Ar ⁺ 等 High linear energy transfer; relative biological effectiveness; common high-energy heavy ion beams include ¹² C ⁶⁺ , low-energy ion implantation includes N ⁺ , Ar ⁺ , etc.	低镉水稻品种Koshihikari Kan No. 1 ^[6] ;高产水稻品种东稻 122 ^[7] Low-cadmium rice variety "Koshihikari Kan No. 1" ^[6] ; high-yield rice variety "Dongdao 122" ^[7]
空间诱变 Space mutation	空间辐射、微重力、交变磁场等 Space radiation, microgravity, alternating magnetic field, etc.	—	多种理化因素复合作用,诱发细胞突变 Multiple physical and chemical factors interact, inducing cell mutations	航恢七号 ^[8] Hanghui No. 7 ^[8]

X射线是最早被用于作物诱变育种的辐射源,可分为硬X射线和软X射线。中子本身不带电荷,通过核反应使原子发生电离,可造成DNA分子发生双链断裂、碱基缺失和结构变异等,具有较高的生物学效应^[9]。 γ 射线由于其诱变处理效益高、操作较为简单而广泛应用于诱变育种工作。大型的 γ 射线设施包括:日本国家农业食品研究组织(The National Agriculture and Food Research Organization, NARO)的 γ 圃、韩国原子能研究所(Korea Atomic Energy Research Institute, KAERI)的 γ 植物加速器以及马来西亚核机构(Malaysian Nuclear Agency, Nuklear Malaysia)的 γ 温室等^[10]。

空间诱变育种是指将植物样品用航天器送入太空后进行舱内或舱外暴露,利用太空环境的高能辐射、微重力等复合因素使样品获得新的遗传突变,返回地面后经种植、筛选,最终形成新品种的方法。在这一过程中,导致作物突变的主要因素被认为是由高能电离辐射在复杂环境条件,如微重力、超真空、零磁场的情况下引起的DNA损伤和染色体畸变^[11]。自1987年以来,我国已成为第三个开展植物空间诱变育种研究的国家^[12]。通过空间诱变技术,我国培育出了多个水稻新品种,譬如1996年我国第一个通过国家审定的航天诱变水稻品种——“华航一号”^[13]。

重离子指原子序数大于2的原子部分或全部剥离掉核外电子形成的带正电的离子,经地面加速器加速后,形成的具有特定能量的束流即为重离子束。与X射线、 γ 射线相比,重离子束具有更高的传能线密度(Linear energy transfer, LET),更强的相对生物学效应(Relative biological effectiveness, RBE),从而导致细胞产生更多、更复杂的DNA损伤及染色体畸变,包括染色体断裂、易位和大片段缺失等,最终导致细胞突变或死亡^[14]。研究表明,高能重离子束与其他射线相比,其辐照后的植物具有较高的突变频率,可产生更为丰富的突变类型,更有利于获取现代植物育种所需的各类突变材料^[15]。

2 水稻辐射诱变选育方法

目前,水稻辐射诱变选育已经建立了成熟的体系,其中包括亲本选择、后代选育和突变体鉴定等关键步骤。

2.1 样品的起始状态和亲本选择

在对水稻进行辐射诱变的过程中,选择合适的起始材料至关重要。种子是目前辐射诱变育种中使用最为广泛的起始材料。其中,含水量约12%~14%的种子辐射敏感性较为适中,最为适宜进行辐照^[16]。此外,还需要根据不同的辐照源来适当调整种子的数量。例如,使用 γ 射线处理时,水稻种子数目可以多一些,而使用重离子束进行诱变时,由于其照射野相对较小,一次可辐照的种子数量相对较少^[17]。花粉是单倍体,辐射后不易形成嵌合体,这一特征有利于进行突变材料的筛选,而当使用植物作为辐照处理材料时,辐照对象既可以是整个植株,也可以是处于不同生长发育阶段的器官。此外,还可以利用愈伤组织进行离体辐射诱变,相比其他材料,愈伤组织会产生更为丰富的突变类型。

2.2 后代选育

M_1 代,即辐照后的种子及植株,其通常为嵌合体,且产生的大多是杂合隐性突变。因此,研究者在 M_1 代通常不进行选择。 M_2 代通常会产生突变表型的性状分离,其后代选择一般使用系谱法或者混合法^[18]。 M_3 代时可对稳定的材料进行优良品系的选择与鉴定,而对于仍出现性状分离的材料,则需获取 M_4 代甚至更高的世代后再进行选择。此外,亦有学者使用物理诱变结合 M_1 代混池深度测序的方法获得了突变材料及其杂交组合^[19]。

2.3 突变体筛选与鉴定

传统的突变筛选方法主要基于表型来进行选择和鉴定。然而,近几十年来随着分子生物学发展的突飞猛进,特别是随着21世纪初水稻基因组计划的完成,使得突变体的筛选可以从基因层面入手。例如,利用PCR结合电泳,可以筛选含有突变基因的DNA产物。此外,利用分子标记辅助育种,大大提高了筛选的效率和准确性。

随着组学和大数据的发展,越来越多的研究者通过使用以高通量测序(Whole generation sequencing, WGS)为代表的技术进行突变体的筛选与鉴定。其中,定向基因组突变鉴定技术(Targeting induced local lesions in genomes, TILLING)由于其具有高通量快速检测目的基因点突变的特点,已经被广泛用于水稻突变体的高效筛选^[20]。

3 水稻辐射诱变分子机理研究

植物辐射诱变的分子机理研究主要集中在DNA损伤修复以及基因组变异方面。辐射诱变可造成植物DNA损伤，导致发生多种基因组变异和染色体异常。这些变异包括单碱基替换(Single base substitutions, SBSs)、片段的插入/缺失(Insertions and deletions, INDELs)等,以及更大范围的结构变异(Structural variations, SVs),如基因重排、拷贝数变异等。同时,这也会诱导植物自身修复机制的启动,如碱基切除修复(Base-excision repair, BER)、非同源末端链接(Non-homologous end joining, NHEJ)、同源重组(Homologous recombination, HR)等(图2)。然而,并非所有的DNA损伤都能被正确修复,这些错误的修复使得突变会在植物后代中得以保留和遗传^[21]。随着组

学和高通量测序技术的不断发展,越来越多的研究者聚焦于揭示全基因组范围内诱发突变的特征。近年来,较为新颖的重离子束的应用比较广泛,关于其在水稻辐射诱变基因组突变特征及规律的研究也较为丰富。Ren等^[22]对于无表型选择偏向的水稻M₂突变群体在全基因组水平上探究了不同剂量碳离子束(Carbon ion beams, CIBs)诱发的突变特征,结果表明,CIBs诱导的突变在整个基因组中分布是不均匀的。Yang等^[23]对来自CIBs和 γ 射线辐照诱发的M₄~M₆代水稻突变体的变异特征通过WGS进行了检测,发现CIBs诱导的多个碱基缺失(≥ 5 bp)的频率远高于 γ 射线。Zhang等^[24]通过WGS和RNA-seq技术,探究了三个时间点下突变引起的动态变化,以及用碳离子辐照的水稻种子在两个剂量中的表达谱。

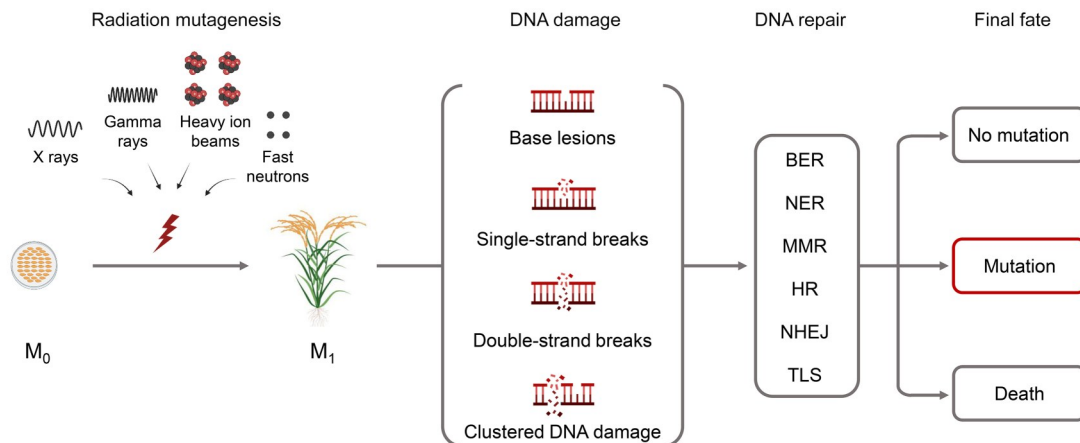


图2 辐射诱变引起的植物DNA损伤及修复(BER,碱基切除修复;NER,核酸切除修复;MMR,错配修复;HR,同源重组;NHEJ,非同源末端链接;TLS,跨损伤合成)

Fig.2 DNA damage and repair in plants induced by radiation mutagenesis (BER, base excision repair; NER, Nucleotide excision repair; MMR, DNA mismatch repair; HR, Homologous recombination; NHEJ, non-homologous end joining; TLS, translesion synthesis)

此外,领域内对于不同类型的离子束诱导的辐射特征也有一定的研究报道。Kazama等^[25]报道过,氦离子比碳离子更容易引起染色体重排或大缺失(≥ 100 bp),而碳离子则比氦离子诱导了更多的SBSs和小于100 bp的INDELs。Zheng等^[26]也利用三种不同重离子束(氦、碳、氟)照射后产生的M₄植株中通过WGS技术识别并验证了SVs,并对其特征进行了深入分析,发现诱发突变的特征与辐射所用的离子种类及LET大小有密切相关性。这一报道结果与Li等^[27]在2019年利用WGS技术对高能碳离子束和 γ 射线诱发的M₅代水稻的突变特征的研究结果基本相符,Li等同时也发现,SBSs是

两种辐射方式诱发的最常见突变类型,与 γ 射线相比,高能碳离子束辐照会诱发复杂的SVs。

值得提及的是,全外显子组测序(Whole exome sequencing, WES)技术由于其效率更高、成本更低的优势,已经被广泛应用于对辐射后突变的研究,许多研究者利用这个技术对于辐射后在植物外显子区域诱发的突变进行了揭示。譬如,Oono等^[28]通过WES技术来分析使用CIBs辐照后产生的5个水稻突变系中突变诱发的特性,其中,在检测到的56个突变中,占比最大的是单核苷酸位点变异(Single nucleotide variants, SNVs),他们也依据这些突变预测了候选突变基因。Ichida等^[29]

鉴定了未经选择的水稻 M_2 代由 CIBs 引起的突变的频率和分布, 他们利用 WES 技术从 110 份 M_2 水稻系中检测到 997 个突变, 结果表明, CIBs 主要诱发水稻基因组中的 SNVs 以及缺失突变。

4 水稻辐射诱变突变体创制

目前, 通过辐射诱变已经创制了大量的水稻

突变资源, 其中包括与高产、品质相关的突变体, 也包括了针对特定环境胁迫的适应性突变体, 如抗重金属污染和抗除草剂(图3)。这些多样的突变体不仅为提升水稻的品质、产量、适应性和抗逆能力提供了有效途径, 而且在水稻品种改良和功能基因研究方面也具有重要的价值。

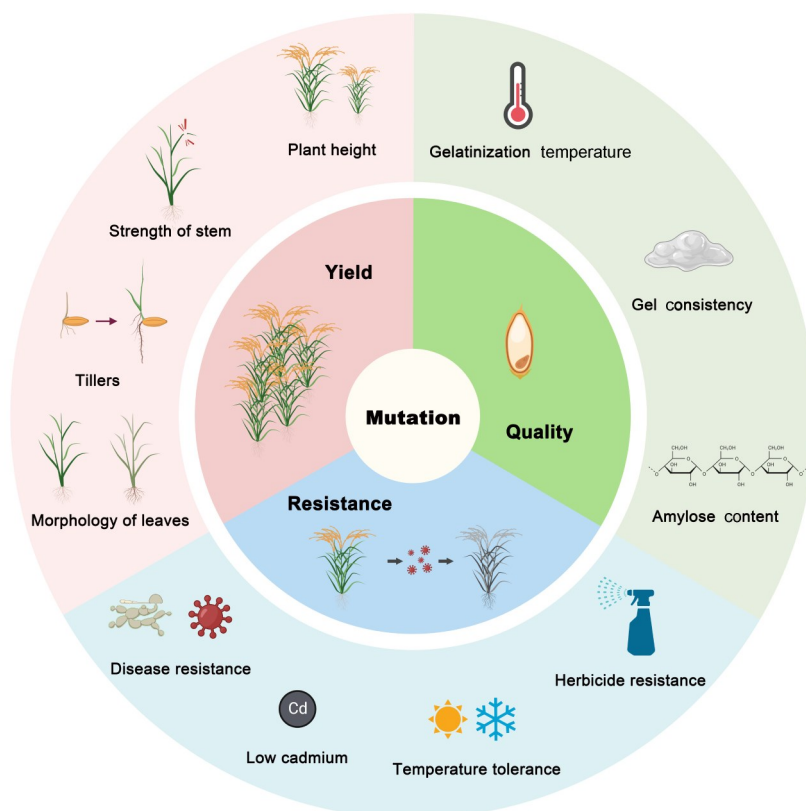


图3 辐射诱变获取的水稻突变体类型
Fig.3 Types of rice mutants obtained by radiation mutagenesis

4.1 产量相关突变体

水稻的高产性能一直受到广泛关注。水稻的产量是一个复杂的数量性状, 与株高、茎秆、分蘖能力和叶型等均密切相关。目前, 辐射诱变技术已经创制了许多与水稻高产相关的突变体, 对水稻育种和生产有着重要的现实意义。

株高对于水稻高产非常重要, 如果太矮, 产量会受到负面影响; 如果过高, 则易倒伏。Phanchaisri 等^[30]利用低能氮离子束辐照“茉莉香”(Oryza sativa L. cv. KDML 105) 种子, 获得了两个半矮秆的突变体, 其高度较对照减少了 25.7% 和 21.5%。张敏娟等^[31]利用 γ 射线诱变水稻材料“9311”, 获得了矮化、少蘖的突变体 *dlt3*, 并发现

突变体的 *dlt3* 基因突变会引起油菜素内酯信号途径的异常, 引起植株生长发育异常。

茎秆的脆性直接影响水稻的抗倒伏能力, 而水稻倒伏将导致自遮阴和减少冠层光合作用从而降低水稻产量^[32]。Qian 等^[33]从 γ 射线处理的籼稻品种“Shuang Ke Zao” M_2 群体中获得水稻脆茎突变体 *fpl* (后更名为 *bcl-2*), 并对其进行了分离和基因定位。Jiang 等^[34]通过重离子束辐照粳稻品种“xiushui 63”中获得了 *cef3* 脆茎突变体, 突变体表型为生长缓慢和茎秆脆性, 细胞壁组成改变, 次级壁厚度减少, 并发现 *CEF3* 编码的蛋白与拟南中气孔相关 *SCD2* 是同源蛋白。

分蘖能力决定了水稻穗数, 分蘖能力过强会导致无效分蘖增多, 使得茎秆细小易倒伏; 而分

蘖能力弱会导致穗数太少结实率下降, 从而影响单株产量。江海湃等^[35]利用⁶⁰Co- γ 射线辐射处理水稻品种“9311”, 并筛选获得了一个多分蘖矮化突变体 *htd1-2*, 并在水稻第4号染色体定位到了多分蘖矮秆基因 *HTD1-2*。

叶型对植物的光合作用效率具有直接影响, 从而影响水稻单株与群体的产量。Jiang 等^[36]通过 γ 射线辐照水稻材料“日本晴”, 获得了 *NAL1* 的两个等位基因突变体, 分别命名为 *nall-2* 和 *nall-3*。这些突变体的叶宽和叶长与野生型相比均减少了一半, 为水稻叶型多样化的研究提供了新的可能性。严长杰等^[37]利用⁶⁰Co- γ 射线辐射水稻品种“中花11”, 获得了一个卷叶突变体, 发现了卷叶基因 *rl9(t)*。

4.2 抗性相关突变体

在水稻生长过程中, 其发育、产量、品质等方面可能会受到来自生物胁迫与非生物胁迫的影响, 如病虫害、高温、盐碱、除草剂、重金属吸收等, 这些胁迫会给水稻生产造成巨大经济损失。目前已有许多通过辐射诱变获得相关抗性的水稻突变的研究报道。这些突变能够降低胁迫所带来的负面影响, 提高水稻产量和品质。

培育具有优异抗病性的水稻品种才能维持和保障水稻良好的生长发育和产量。张景欣等^[38]利用空间诱变水稻品种“泰航68”, 并在当代群体中筛选获得了抗病突变体 *TH1* 及 *TH2*, 并将该抗病基因初步定位于第11号染色体长臂上。臧威等^[39]利用⁶⁰Co- γ 射线辐照诱变结合稻瘟病菌粗毒素的胁迫选择, 筛选到一大批抗稻瘟病水稻突变体。王建军等^[40]通过 γ 射线诱变水稻品种“中花11”, 获得了水稻类病变突变体 *lrd40*, 其对于白叶枯病具有抗病性。

培育低镉水稻对部分地区, 特别是我国南方的农业可持续发展有着重要的现实意义。2012年 Ishikawa 等^[41]利用高能 CIBs 辐射水稻品种“Koshihikari”, 成功获得了镉含量低于3%的低镉水稻突变体 (*osnramp5-1*、*osnramp5-2* 和 *osnramp5-3*), 这些突变体均在 *OsNRAMP5* 基因上产生突变, 该基因的缺陷会导致植物根系对镉(Cadmium, Cd)的吸收大大降低。林园园等^[42]通过重离子束辐照“9311”, 在 *M₂* 代筛选出了 Cd 低吸收突变体。Lyu 等^[43]发现源于水稻“粤泰B”品种的辐射变异后代中所获得的品系“珞红3A”中出现调控水稻镉吸

收的 *OsNramp5* 基因缺失。韶也等^[19]应用重离子束辐照诱变结合 *M₁* TDS 技术获得了低镉积累的杂交稻组合莲两优1号。这些突变体表现出在高浓度 Cd 严重污染的土壤条件下生长时其籽粒中几乎无法检测到镉含量。此外, 这些品系的产量潜力与正常条件下的高产量品种相当。在正常农业实践中种植这些品系时, 并未观察到明显的产量损失或形态差异。

温度与水稻的产量、品质息息相关, 通过辐射诱变创制突变体库以探究温度变化与水稻性状之间的分子机制, 有利于水稻生产。Morita^[44]从 CIBs 辐照产生的突变种群中获得了温度敏感的水稻突变体 *csv1*, 并且发现 *CSV1* 基因编码氧化还原酶家族的保守蛋白, 完善了水稻耐冷的生理机制。Jiang 等^[45]利用⁶⁰Co- γ 射线辐照水稻品种“嘉花1号”后, 鉴定筛选出温度敏感突变体 *tcd9*, 该突变体在低温下表现出白化的特异表型, 为研究叶绿体发育及其对温度胁迫的响应提供了理想的材料。

稻田杂草会降低水稻的产量和品质, 影响水稻的生长发育和产量。除草剂是抑制稻田杂草的主要措施, 但其对于正常水稻也会造成一定的损伤, 开发抗除草剂的水稻并配合与之相应的除草剂能够有效解决水稻生产过程中的杂草问题。De Andrade 等^[46]用 γ 射线辐照诱导水稻种子突变, 获得了两个对 APPs 除草剂具有抗性的突变系, 并发现突变体的抗药性来源于乙酰辅酶A羧化酶的改变。Ren 等^[47]通过重离子辐射诱变水稻和草铵膦筛选, 在大田筛选中获得了对草铵膦除草剂具有抗性的水稻突变体 *glr1* 和 *glr2*, 以及其控制基因 *GLR1*, 并推测 *GLR1* 基因突变对非生物胁迫具有广谱的耐逆性。

4.3 品质相关突变体

随着人民消费水平的提升, 水稻育种方向从单一的高产已经逐渐转向高产、高品质兼得。已有报道表明, 稻米蒸煮品质主要受直链淀粉含量 (Amylose content, AC)、凝胶稠度 (Gel consistency, GC) 和糊化温度 (Gelatinization temperature, GT) 影响^[48]。程维民等^[49]利用重离子辐照“武运粳7号”获得了29份低AC突变体、23份高AC突变体。郭涛等^[50]通过空间诱变获得了2个低AC籼稻突变体 *XLA-1* 和 *XLA-2*, 并定位到了突变体中控制 AC 的基因。舒庆尧等^[51]经 300 Gy ⁶⁰Co- γ 射线辐照籼型细胞质雄性不育保持系 II32B 干种子后, 筛选到了低

GT的水稻突变体 *Mgt 1*。

5 自2000年以来我国水稻辐射诱变育种的品种

我国自20世纪50年代后期开始开展植物辐射诱变育种的研究^[3],虽然起步较晚,但发展迅速而显著,培育的突变品种无论是数量还是种植面积都在国际上具有较大领先优势,为推动诱变育种学科发展和保障粮食安全做出了重要贡献。在2000年之前,我国通过辐射诱变育种获得的较为典型的水稻品种有“浙辐802”^[12]、“原丰早”^[52]等。其中,“浙辐802”是由浙江农业大学原子核农学研究所与余杭县农科所协作利用 γ 射线照射“四梅2号”干种子育成,是世界上推广面积最大

的辐射诱变获得的水稻突变品种,据全国农技推广服务中心历年汇编数据统计,该品种自1982年以来累计推广1亿亩以上(<https://www.ricedata.cn/variety/varis/600505.htm>)。

自21世纪以来,我国利用辐射诱变技术成功培育了多个水稻品种,并将其广泛应用于农业生产(表2)。近年来,我国科学家利用重离子束诱变获得了多个对生产具有重要意义的水稻新品种。例如,中国科学院东北地理与农业生态研究所与中国科学院近代物理研究所合作创立了重离子束辐射北方粳稻的“少而精”诱变育种技术体系,并成功选育出耐盐碱性的优良水稻新品种,如“东稻122”、“东稻275”、“东稻211”、“东稻812”和“东稻862”等^[16]。

表2 2000年以来利用辐射诱变选育出的水稻新品种(不完全统计)
Table 2 Rice varieties bred by radiation mutagenesis since 2000 (incomplete statistics)

品种名 Variety name	选育单位 Breeding affiliations	审定年份 Registration year	诱变源 Mutagen resource	剂量 Dose / Gy	选育方式 Breeding methods	特性 Characteristic	审定编号 Approval number
赣早籼 47 Ganzaoxian 47	抚州地区农科所;中国科学院遗传研究所;抚州地区种子分公司 Agricultural Science Institute in Fuzhou; Institute of Genetics, Chinese Academy of Sciences (CAS); Fuzhou Seed Company	2000	空间诱变 – Space mutation	–	直接诱变 Direct use of an induced mutant	高产、早熟 High-yield, early-maturing	赣审稻 2000001 Ganshendao 2000001
扬辐糯4号 Yangfunuo 4	江苏里下河地区农业科学研究所 Agricultural Science Research Institute in Lixiahe, Jiangsu	2000	γ 射线 Gamma rays	300	直接诱变 Direct use of an induced mutant	高产、抗性强、适应性广 High-yield, strong resistance, wide adaptability	鄂审稻 009-2001 Eshendao 009-2001
粤优938 Yueyou 938	江苏省农业科学院粮食作物研究所;江苏省农业科学院原子能农业利用研究所 Jiangsu Academy of Agricultural Sciences; Institute of Nuclear Agriculture Utilization, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences	2000	γ 射线 Gamma rays	–	对与突变系杂交后的 F_1 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F_1	高产、优质、分蘖力强、抗白叶枯病 High-yield, high-quality, strong-tillering capacity, resistant to white leaf blight	闽审稻 2006A01 Minshendao 2006A01
特优37 Teyou 37	浙江大学原子核农业科学研究所 Institute of Nuclear Agricultural Sciences, Zhejiang University	2001	γ 射线 Gamma rays	30	直接诱变 Direct use of an induced mutant	分蘖力中等、稳产 Mid-tillering capacity, Stable-yield	浙品审字第374号 Zhepinshen No.374

续表

品种名 Variety name	选育单位 Breeding affiliations	审定年份 Registration year	诱变源 Mutagen resource	剂量 Dose / Gy	选育方式 Breeding methods	特性 Characteristic	审定编号 Approval number
华航 1 号 Huahang 1	华南农业大学农学院 College of Agriculture, South China Agricultural University	2002	空间诱变 – Space mutation		直接诱变 Direct use of an induced mutant	高产、抗病 High-yield, disease-resistant	国审稻 2003032 Guoshendao 2003032
特优航 1 号 Teyouhang 1	福建省农业科学院水稻研究所 Rice Research Institute of Fujian Academy of Agricultural Sciences	2003	空间诱变 – Space mutation		对与突变系杂交 后 F ₁ 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F ₁	高产、稳产、 适应性广 High-yield, stable-yield, wide adaptability	粤审稻 2008020 Yueshendao 2008020
湘辐 994 Xiangfu 994	湖南省原子能农业应用研究所 Atomic Energy Applied Agricultural Research Institute in Hunan Province	2003	γ 射线 Gamma rays	300	对诱变材料 (F ₁ , F ₂ , 种子等) 进行诱变处理 Mutagenic treatment of breeding material (F ₁ , F ₂ , seeds, etc.)	抗病 Disease-resistant	湖南审定 XS001-2003 Hunanshengding XS001-2
全优 36 Quanyou 36	浙江大学农业与生物技术学院 College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University	2004	γ 射线 Gamma rays	300	直接诱变 Direct use of an induced mutant	高产 High-yield	浙审稻 2004012 Zheshendao 2004012
Ⅱ优航 1 号 Ilyouhang 1	福建省农业科学院水稻研究所 Rice Research Institute of Fujian Academy of Agricultural Sciences	2005	空间诱变 – Space mutation		与突变体杂 交形成 Crossing with mutant	高产、茎秆粗壮 High-yield, sturdy stalks	国审稻 2005023 Guoshendao 2005023
池优 S162 Chiyou S162	浙江大学原子核农业科学研究所 Institute of Nuclear Agriculture Science, Zhejiang University	2005	γ 射线 Gamma rays	300	对与突变系杂交 后的 F ₁ 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F ₁	株型紧凑、穗大、籽 粒品质好、抗稻瘟病 Compact plant architecture, large panicles, good grain quality, resistance to rice blast disease	浙审稻 2005005 Zheshendao 2005005
浙 101 Zhe 101	浙江省农业科学院作物与核技术 利用研究所 Crop and Nuclear Technology Utilization Research Institute, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences	2005	空间诱变 – Space mutation		直接诱变 Direct use of an induced mutant	茎秆粗壮、抗倒、千 粒重较高、抗稻瘟病 Sturdy stalks, lodging-resistant, high thousand-grain weight, and resistance to rice blast disease	浙审稻 2005026 Zheshendao 2005026

续表

品种名	选育单位	审定年份	诱变源	剂量	选育方式	特性	审定编号
Variety name	Breeding affiliations	Registra- tion year	Mutagen resource	Dose / Gy	Breeding methods	Characteristic	Approval number
浙辐 201 Zhefu 201	浙江大学原子核农业科学研究所; 浙江新安生物技术有限公司 Institute of Nuclear Agriculture Science, Zhejiang University; Zhejiang Xin'an Biotechnology Co., Ltd.	2006	γ 射线 Gamma rays	300	直接诱变 Direct use of an induced mutant	直链淀粉含量高 High amylose content	浙审稻 2005027 Zheshendao 2005027
华航丝苗 Huahang- simiao	华南农业大学国家植物航天育种 工程技术研究中心 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University	2006	空间诱变 – Space mutation	–	直接诱变 Direct use of an induced mutant	稻瘟病抗性高 High resistance to rice blast disease	粤审稻 2006043 Yueshendao 2006043
白丰优 48 Baifengyou 48	浙江大学原子核农业科学研究所 Institute of Nuclear Agricultural Sciences, Zhejiang University	2007	γ 射线 Gamma rays	300	对与突变系杂交 后的 F_1 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F_1	高产、茎秆粗壮、抗 倒 High-yield, sturdy stems, lodging- resistant	浙审稻 2007018 Zheshendao 2007018
花香 7 号 Huaxiang 7	四川省农业科学院生物技术核技 术研究所 Biotechnology and Nuclear Tech- nology Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences	2007	空间诱变 – Space mutation	–	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	高产 High-yield	滇审稻 2012020 号 Dianshend- ao No. 2012020
特优航 2 号 Teyouhang 2	福建省农业科学院水稻研究所 Rice Research Institute of Fujian Academy of Agricultural Sciences	2007	空间诱变 – Space mutation	–	对与突变系杂交 后的 F_1 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F_1	高产、稳产、适应性 广 High-yield, stable- yield, wide adaptability	闽审稻 2007026 Minshendao 2007026
培杂 130 Peiza 130	华南农业大学国家植物航天育种 工程技术研究中心 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University	2008	空间诱变 – Space mutation	–	对与突变系杂交 后的 F_1 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F_1	分蘖力强、有效穗多 Strong-tillering capacity, numerous effective spikes	粤审稻 2008027 Yueshendao 2008027
培杂航香 Peizhangx- iang	华南农业大学国家植物航天育种 工程技术研究中心 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University	2008	空间诱变 – Space mutation	–	对与突变系杂交 后的 F_1 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F_1	分蘖力中强、穗大粒 多 Mid-strong-tillering capacity, large panicles, numerous grains	粤审稻 2008026 Yueshendao 2008026

续表

品种名	选育单位	审定年份	诱变源	剂量	选育方式	特性	审定编号
Variety name	Breeding affiliations	Registra- tion year	Mutagen resource	Dose / Gy	Breeding methods	Characteristic	Approval number
华航 31 号 Huahang 31	华南农业大学国家植物航天育种 工程技术研究中心 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University	2010	空间诱变 – Space mutation	–	对与突变系杂交 后的 F ₁ 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F ₁	植株较高、分蘖力中 等、穗长、抗倒力中 强、耐寒性强 Higher plant height, mid-tillering capacity, long spikes, moderate lodging- resistant, strong chilling tolerance	粤审稻 2010022 Yueshendao 2010022
丰两优 9 号 Fengliangyou 9	合肥丰乐种业股份有限公司 Hefei Fengle Seed Co., Ltd.	2011	离子束注 – 入 Ion im- plantation	–	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	叶片内卷明显 Significant leaf curling	皖稻 2011010 Wandao 2011010
新稻 39 号 Xindao 39	新疆农业科学院核技术生物技术 研究所 Institute of Nuclear Technology and Biotechnology, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences	2012	空间诱变 – Space mutation	–	对与突变系杂交 后的 F ₁ 诱变处理 Mutagenic treatment of Hybrid F ₁	株型适中、茎秆坚韧 Moderate plant architecture, sturdy stems	新审稻 2012 年 06 号 Xinshendao No.201206
C 两优 266 Cliangyou266	湖南省核农学与航天育种研究 所; 湖南农业大学 Hunan Institute of Nuclear Agricultural and Space Mutation Breeding; Hunan Agricultural University	2013	γ 射线 Gamma rays	300	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	高产、抗倒、抗病、耐 低温 High-yield, lodging- resistant, disease- resistant, strong chilling tolerance	湘审稻 2013022 Xiangshend- ao 2013022
五优航 666 Wuyouhang 666	江西金信种业有限公司; 江西省 超级水稻研究发展中心; 广东省 农业科学院水稻研究所 Jiangxi Golden Agriculture Bio- tech Co. Ltd.; Jiangxi Research and Development Center of Super Rice; Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences.	2014	空间诱变 – Space mutation	–	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	株型适中、剑叶挺 直、叶色淡绿、长势 繁茂、分蘖力中 Moderate plant architecture, erect flag leaves, vigorous growth, moderate tillering capacity	赣审稻 2014025 Ganshendao 2014025
润优 318 Runyou 318	四川农业大学水稻研究所; 重庆 润农种业有限公司 Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University; Chongqing Runnong Seed Co., Ltd.	2015	γ 射线 Gamma rays	–	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	株高适中, 株型松紧 适中, 分蘖力中等 Moderate plant height, moderate plant architecture, moderate tillering capacity	渝审稻 2015003 Yushendao 2015003

续表

品种名	选育单位	审定年份	诱变源	剂量	选育方式	特性	审定编号
Variety name	Breeding affiliations	Registra- tion year	Mutagen resource	Dose / Gy	Breeding methods	Characteristic	Approval number
航新糯 Hangxinnuo	南昌市农作物良种引育中心;广 东省农业科学院水稻研究所 Nanchang Crop Variety Introduction and Breeding Center; Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences	2017	空间诱变 – Space mutation		与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	长势繁茂,穗粒数 多,结实率高 Vigorous growth, abundant grains, high grain- setting rate	赣审稻 20170047 Ganshendao 20170047
丰两优7号 Fengliangyou 7	合肥丰乐种业股份有限公司 Hefei Fengle Seed Co., Ltd.	2018	离子注入 – Ion im- plantation		与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	高产、稳产、抗病 High-yield, stable yield, disease- resistant	国审稻 20180034 Guoshendao 20180034
闽农糯6A Minnongnuo 6A	福建农林大学 Fujian Agriculture and Forestry University	2019	γ 射线 Gamma rays	350	与突变体杂交形 成 Crossing with mutant	株型适中,剑叶挺 直,叶片宽窄适中, 分蘖力中等 Moderate plant archi- tecture, erect flag leaves, moderate- wide leaf, medium tillering capacity	闽审稻 20190048 Minshendao 20190048
东稻122 Dongdao 122	中国科学院东北地理与农业生态 研究所;中国科学院近代物理研 究所 Northeast Institute of Geography and Agroecology (IGA), CAS; Institute of Modern Physics (IMP), CAS	2020	重离子 束 Heavy ion beams	200	直接诱变 Direct use of an induced mutant	产量高、米质好、耐 盐碱性强 High-yield, good grain quality, strong saline-alkali tolerance	吉审稻 20200004 Jishendao 20200004
东稻275 Dongdao 275	中国科学院东北地理与农业生态 研究所;中国科学院近代物理研 究所 IGA-CAS; IMP-CAS	2021	重离子 束 Heavy ion beams	200	直接诱变 Direct use of an induced mutant	中早熟品种、株型紧 凑、分蘖力强、剑叶 直立上举 Mid-early-maturing variety, compact plant architecture, strong tillering capacity, erect flag leaves	吉审稻 20210022 Jishendao 20210022
东稻211 Dongdao 211	中国科学院东北地理与农业生态 研究所;中国科学院近代物理研 究所 IGA-CAS; IMP-CAS	2022	重离子 束 Heavy ion beams	200	直接诱变 Direct use of an induced mutant	中早熟品种、分蘖力 强 Mid-early-maturing variety, strong tillering capacity	吉审稻 20220002 Jishendao 20220002

续表

品种名	选育单位	审定年份	诱变源	剂量	选育方式	特性	审定编号
Variety name	Breeding affiliations	Registra- tion year	Mutagen resource	Dose / Gy	Breeding methods	Characteristic	Approval number
东稻 812 Dongdao 812	中国科学院东北地理与农业生态研究所;中国科学院近代物理研究所 IGA-CAS; IMP-CAS	2022	重离子束 Heavy ion beams	200	直接诱变 Direct use of an induced mutant	中晚熟品种、株型紧凑、分蘖力强 Mid-late-maturing variety, compact plant architecture, strong tillering capacity	吉审稻 20220018 Jishendao 20220018
东稻 862 Dongdao 862	中国科学院东北地理与农业生态研究所;中国科学院近代物理研究所 IGA-CAS; IMP-CAS	2022	重离子束 Heavy ion beams	200	直接诱变 Direct use of an induced mutant	晚熟、苗瘟抗性中等 Late-maturing, moderate resistance to blast disease	吉审稻 20220026 Jishendao 20220026

6 问题与展望

目前，国内外已经成功利用辐射诱变技术开展水稻育种工作，并创制了大量新的种质资源库，培育了众多优良的水稻新品种。辐射诱变技术能够快速建立起庞大的突变体库，对水稻的新品种培育和基础研究有着极大的促进作用。尽管基因编辑技术的飞速发展给辐射诱变育种带来了巨大的挑战，但物理诱变育种的独特性仍然无法替代。例如水稻中不少与产量和品质相关的性状通常为数量性状，涉及复杂的遗传调控机制，而辐射诱变具有随机性，能够产生丰富多样、大规模的突变位点，通过高通量定向筛选，可以有效地改良这些数量性状。虽然水稻辐射诱变育种工作已经取得了丰硕的成果，未来具有广阔的发展前景，但由于辐射诱变依旧有着在低世代中有较多的无效突变，后代筛选需要较大的选择群体，M₁代嵌合突变如何快速甄别并加以利用，以及变异的方向和性质难以预测等问题亟需解决。建议未来工作的研究聚焦三个方向。

6.1 深入理解、阐明辐射诱变发生机制

在当前的水稻辐射诱变育种研究中，研究者主要关注于优良性状的产生及其在生产中的应用价值，对于突变产生的内在物理学和生物学特性与机制的了解不够深入。未来的研究仍需要更深入地挖掘突变发生的内在规律与机理，例如突变位点与辐照参数的相关性，以及突变位点随遗传

世代的变化规律等。有学者发现，通过重离子束诱变获得的突变材料具有只改变某个单一性状、对其他农艺学性状影响较小的特点，即所谓的“单点育种”（“one-point breeding”）^[53]，若能充分利用高LET重离子束诱变的这项特征，势必将为未来植物品种改良做出更大的贡献。此外，不同品质的电离辐射诱发植物在群体上的表型和基因组突变是否存在以及存在何种规律，也亟需开展系统探索。深入理解这些特性与机制将有助于更有效地设计和掌握辐射诱变的发生过程，使辐射引发的突变在群体上更具有导向性。

6.2 提高突变体选择和鉴定效率

未来应当结合大数据和组学技术建立更完善的表型数据库，并应用高通量基因测序提高突变体鉴定效率，开发建立基于定向筛选的辐射诱变体系。此外，整合其他方法，特别是结合分子育种，利用基因编辑技术对变异体库进行筛选和修饰，以及高通量表型组学，以期更快速、更高效地获取具有特定突变性状的突变体，加速对目标性状进行精准改良过程，有助于提高育种工作的效率和准确性，为培育更优良的品种提供了更为可靠的手段。

6.3 综合多种手段聚合各种优良性状

研究者在致力提升水稻产量和稻米品质等性状的同时，也需要关注提升水稻的抗逆性，以培育出能够适应恶劣环境条件的气候智能型突变品

种。此外,未来也值得特别关注的是选育专用的功能性大米,譬如,富含花青素、胡萝卜素的大米,以满足以大米为主食的人群对维生素和矿物质的需求。随着社会需求的不断更新迭代,我们更需要培育综合多种优良性状的高品质水稻品种。因此,未来应当运用辐射诱变技术结合杂交、分子育种等手段,将各种优良性状进行聚合,以更好地满足复杂的农业生产和市场多样的需求。

致谢 特别感谢康桂森、隆静、王曼、陈婧敏、魏丽英、杨晨桢、李哲以及张楠对于图1数据挖掘做出的贡献。

作者贡献声明 丁佳宁主要负责论文撰写,周利斌负责论文修改指导与论文最后的审阅和定稿。全体作者均阅读并同意最终的文稿。

参考文献

- Stadler L J. Mutations in barley induced by X-rays and radium[J]. *Science*, 1928, **68**(1756): 186-187. DOI: 10.1126/science.68.1756.186.
- 梁劬,高美须.核技术在农业上应用现状和展望[J].核农学报,2024, **38**(1): 1-10. DOI: 10.11869/j.issn.1000-8551.2024.01.0001.
LIANG Qu, GAO Meixu. Status and prospect of nuclear application for food and agriculture[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2024, **38**(1): 1-10. DOI: 10.11869/j.issn.1000-8551.2024.01.0001.
- 顾德法,徐美玉,陈全庆.用软X射线诱变育成特种稻新品种香粳832和紫香糯861[J].上海农业学报,1992, **8**(1): 20-24.
GU Defa, XU Meiyu, CHEN Quanqing. New rice varieties FJR 832 and FBGR 861 bred with radiation of soft-X-ray[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 1992, **8**(1): 20-24.
- 林兆松.中子诱变育成水稻新品种“卷叶白”[J].核农学报,1981(3): 62.
LIN Zhaosong. A new rice variety "Juanye Bai" bred by neutron mutagenesis [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 1981(3): 62.
- 夏英武,范忠信,唐天明.水稻突变品种浙辐802的选育与应用[J].原子能农业应用,1986(3): 21-24.
XIA Yingwu, FAN Zhongxin, TANG Tianming. Breeding and application of rice mutant variety Zhefu 802[J]. *Application of Atomic Energy in Agriculture*, 1986(3): 21-24.
- Ishikawa S, Abe T, Kuramata M, *et al.* Development of low-cadmium-accumulating rice[M]//Himeno S, Aoshima K. *Cadmium Toxicity*. Singapore: Springer, 2019: 139-150. DOI: 10.1007/978-981-13-3630-0_11.
- 李景鹏,余丽霞,张鑫,等.水稻新品种东稻122选育及应用[J].北方水稻,2021, **51**(6): 44-47. DOI: 10.3969/j.issn.1673-6737.2021.06.014.
LI Jingpeng, YU Lixia, ZHANG Xin, *et al.* Breeding and application of a new rice variety Dongdao-122[J]. *North Rice*, 2021, **51**(6): 44-47. DOI: 10.3969/j.issn.1673-6737.2021.06.014.
- 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.
LIU Yongzhu, CHEN Zhiqiang, ZHANG Jianguo, *et al.* Breeding of "Hanghui No.7", a wide restorer line of rice by space mutation and its utilization[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2008, **22**(4): 439-442.
- 张丰收,王青.植物辐射诱变育种的研究进展[J].河南师范大学学报(自然科学版),2020, **48**(6): 39-49. DOI: 10.16366/j.cnki.1000-2367.2020.06.006.
ZHANG Fengshou, WANG Qing. Research progresses in the plant breeding of radiation mutation[J]. *Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition)*, 2020, **48**(6): 39-49. DOI: 10.16366/j. cnki. 1000-2367. 2020.06.006.
- Hase Y, Satoh K, Seito H, *et al.* Genetic consequences of acute/chronic gamma and carbon ion irradiation of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, **11**: 336. DOI: 10.3389/fpls.2020.00336.
- Mohanta T K, Mishra A K, Mohanta Y K, *et al.* Space breeding: the next-generation crops[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 771985. DOI: 10.3389/fpls. 2021. 771985.
- 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. DOI: 10.7671/j.issn.1001-411X.201905073.
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. DOI: 10.7671/j.issn.1001-411X.201905073.
- 陈志强,周丹华,郭涛,等.植物航天育种的发展及其展望[J].卫星应用,2021(12): 19-24. DOI: 10.3969/j.issn.1674-9030.2021.12.007.
CHEN Zhiqiang, ZHOU Danhua, GUO Tao, *et al.* Development and prospect of plant space breeding[J].

- Satellite Application, 2021(12): 19-24. DOI: 10.3969/j.issn.1674-9030.2021.12.007.
- 14 Oladosu Y, Rafii M Y, Abdullah N, *et al.* Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2016, **30**(1): 1-16. DOI: 10.1080/13102818. 2015. 1087333.
 - 15 Kazama Y, Hirano T, Saito H, *et al.* Characterization of highly efficient heavy-ion mutagenesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. BMC Plant Biology, 2011, **11**: 161. DOI: 10.1186/1471-2229-11-161.
 - 16 Spencer L M M, Forster B P. Manual on mutation breeding[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.
 - 17 杨福, 李景鹏, 余丽霞, 等. 关于高能重离子束辐射诱变北方粳稻育种方法的思考[J]. 中国稻米, 2023, **29**(1): 72-75. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2023.01.011.
YANG Fu, LI Jingpeng, YU Lixia, *et al.* Reflections on the method of northern japonica rice breeding using high energy heavy ion beam radiation[J]. China Rice, 2023, **29** (1): 72-75. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2023.01.011.
 - 18 徐冠仁. 植物诱变育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.
XU Guanren. Plant mutation breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1996.
 - 19 韶也, 彭彦, 毛毕刚, 等. MITDS 技术及镉低积累杂交水稻亲本创制与组合选育[J]. 杂交水稻, 2022, **37**(1): 1-11. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.20211020.361.
SHAO Ye, PENG Yan, MAO Bigang, *et al.* MITDS technology and creation of low-cadmium accumulation parents for hybrid rice breeding[J]. Hybrid Rice, 2022, **37** (1): 1-11. DOI: 10.16267/j.cnki.1005-3956.20211020.361.
 - 20 Szurman-Zubrzycka M, Kurowska M, Till B J, *et al.* Is it the end of TILLING era in plant science?[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, **14**: 1160695. DOI: 10.3389/fpls. 2023.1160695.
 - 21 Durut N, Mittelsten Scheid O. The role of noncoding RNAs in double-strand break repair[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, **10**: 1155. DOI: 10.3389/fpls.2019.01155.
 - 22 Ren W, Wang H, Du Y, *et al.* Multi-generation study of heavy ion beam-induced mutations and agronomic trait variations to accelerate rice breeding[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, **14**: 1213807. DOI: 10.3389/fpls. 2023.1213807.
 - 23 Yang G L, Luo W L, Zhang J, *et al.* Genome-wide comparisons of mutations induced by carbon-ion beam and gamma-rays irradiation in rice *via* resequencing multiple mutants[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, **10**: 1514. DOI: 10.3389/fpls.2019.01514.
 - 24 Zhang J, Peng Z A, Liu Q L, *et al.* Time course analysis of genome-wide identification of mutations induced by and genes expressed in response to carbon ion beam irradiation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Genes, 2021, **12** (9): 1391. DOI: 10.3390/genes12091391.
 - 25 Kazama Y, Ishii K, Hirano T, *et al.* Different mutational function of low- and high-linear energy transfer heavy-ion irradiation demonstrated by whole-genome resequencing of *Arabidopsis* mutants[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2017, **92**(6): 1020-1030. DOI: 10.1111/tpj.13738.
 - 26 Zheng Y C, Li S, Huang J Z, *et al.* Identification and characterization of inheritable structural variations induced by ion beam radiations in rice[J]. Mutation Research, 2021, **823**: 111757. DOI: 10.1016/j.mrfmmm. 2021.111757.
 - 27 Li F, Shimizu A, Nishio T, *et al.* Comparison and characterization of mutations induced by gamma-ray and carbon-ion irradiation in rice (*Oryza sativa* L.) using whole-genome resequencing[J]. G3, 2019, **9**(11): 3743-3751. DOI: 10.1534/g3.119.400555.
 - 28 Oono Y, Ichida H, Morita R, *et al.* Genome sequencing of ion-beam-induced mutants facilitates detection of candidate genes responsible for phenotypes of mutants in rice[J]. Mutation Research, 2020, **821**: 111691. DOI: 10.1016/j.mrfmmm.2020.111691.
 - 29 Ichida H, Morita R, Shirakawa Y, *et al.* Targeted exome sequencing of unselected heavy-ion beam-irradiated populations reveals less-biased mutation characteristics in the rice genome[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2019, **98**(2): 301-314. DOI: 10.1111/tpj.14213.
 - 30 Phanchaisri B, Samsang N, Yu L D, *et al.* Expression of *OsSPY* and 14-3-3 genes involved in plant height variations of ion-beam-induced KDML 105 rice mutants [J]. Mutation Research, 2012, **734**(1/2): 56-61. DOI: 10.1016/j.mrfmmm.2012.03.002.
 - 31 张敏娟, 李帅军, 陈琼琼, 等. 水稻矮化少蘖突变体 *dlt3* 的基因定位和蛋白质组学分析[J]. 中国水稻科学, 2018, **32**(6): 529-537. DOI: 10.16819/j.1001-7216.2018. 8001.
ZHANG Minjuan, LI Shuaijun, CHEN Qiongqiong, *et al.* Genetic mapping and proteomic analysis of the dwarf and

- low-tillering mutant *dlt3* in rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2018, **32**(6): 529-537. DOI: 10.16819/j.1001-7216.2018.8001.
- 32 Yadav S, Singh U M, Naik S M, *et al.* Molecular mapping of QTLs associated with lodging resistance in dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, **8**: 1431. DOI: 10.3389/fpls.2017.01431.
 - 33 Qian Q, Li Y H, Zeng D L, *et al.* Isolation and genetic characterization of a fragile plant mutant in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Chinese Science Bulletin, 2001, **46**(24): 2082-2085. DOI: 10.1007/BF02901137.
 - 34 Jiang H R, Ren Y, Guo J Y, *et al.* CEF3 is involved in membrane trafficking and essential for secondary cell wall biosynthesis and its mutation enhanced biomass enzymatic saccharification in rice[J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2022, **15**(1): 111. DOI: 10.1186/s13068-022-02205-y.
 - 35 江海湃, 张淑英, 包劲松, 等. 水稻多分蘖矮秆突变体 *hdt1-2* 的遗传分析和基因定位[J]. 遗传, 2009, **31**(5): 531-539. DOI: 10.3724/SP.J.1005.2009.00531.
JIANG Haipai, ZHANG Shuying, BAO Jinsong, *et al.* Genetic analysis and mapping of high-tillering and dwarf mutant *hdt1-2* in rice[J]. Hereditas (Beijing), 2009, **31**(5): 531-539. DOI: 10.3724/SP.J.1005.2009.00531.
 - 36 Jiang D, Fang J J, Lou L M, *et al.* Characterization of a null allelic mutant of the rice *NAL1* gene reveals its role in regulating cell division[J]. PLoS One, 2015, **10**(2): e0118169. DOI: 10.1371/journal.pone.0118169.
 - 37 严长杰, 严松, 张正球, 等. 一个新的水稻卷叶突变体 *rl9(t)* 的遗传分析和基因定位[J]. 科学通报, 2005, **50** (24): 2757-2762. DOI: 10.3321/j.issn: 0023-074X.2005.24.013.
YAN Changjie, YAN Song, ZHANG Zhengqiu, *et al.* Genetic analysis and gene mapping of a new rice leaf-rolling mutant *rl9(t)* [J]. Chinese Science Bulletin, 2005, **50**(24): 2757-2762. DOI: 10.3321/j.issn: 0023-074X.2005.24.013.
 - 38 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]. 核农学报, 2012, **26**(5): 734-739.
ZHANG Jingxin, SUN Dayuan, YANG Qiyun, *et al.* Preliminary report on the rice blast resistance of space-induced mutants derived from rice cultivar "Taihang-68" [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2012, **26** (5): 734-739.
 - 39 臧威, 张淑园, 张国民, 等. 用 ^{60}Co - γ 射线诱导水稻抗瘟突变体的筛选[J]. 核农学报, 2008, **22**(3): 248-252.
ZANG Wei, ZHANG Shuyuan, ZHANG Guomin, *et al.* Screening of resistant mutant induced by γ -rays irradiation to rice blast[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2008, **22**(3): 248-252.
 - 40 王建军, 朱旭东, 王林友, 等. 水稻类病变突变体 *lrd40* 的抗病性与细胞学分析[J]. 中国水稻科学, 2005, **19**(2): 111-116. DOI: 10.3321/j.issn: 1001-7216.2005.02.004.
WANG Jianjun, ZHU Xudong, WANG Linyou, *et al.* Disease resistance and cytological analyses on lesion resembling disease mutant *lrd40* in *Oryza sativa* [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2005, **19**(2): 111-116. DOI: 10.3321/j.issn: 1001-7216.2005.02.004.
 - 41 Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, *et al.* Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice[J]. PNAS2012, **109**(47): 19166-19171. DOI: 10.1073/pnas.1211132109.
 - 42 林园园, 陈慧茹, 刘斌美, 等. $^{12}\text{C}^{6+}$ 离子束诱变水稻籽粒 Cd 低积累突变体的研究[J]. 原子核物理评论, 2016, **33** (4): 488-493. DOI: 10.11804/NuclPhysRev.33.04.488.
LIN Yuanyuan, CHEN Huiru, LIU Binmei, *et al.* Study on low-cadmium rice mutants induced by $^{12}\text{C}^{6+}$ ion beam [J]. Nuclear Physics Review, 2016, **33**(4): 488-493. DOI: 10.11804/NuclPhysRev.33.04.488.
 - 43 Lyu Q M, Li W G, Sun Z Z, *et al.* Resequencing of 1, 143 indica rice accessions reveals important genetic variations and different heterosis patterns[J]. Nature Communications, 2020, **11**: 4778. DOI: 10.1038/s41467-020-18608-0.
 - 44 Morita R, Nakagawa M, Takehisa H, *et al.* Heavy-ion beam mutagenesis identified an essential gene for chloroplast development under cold stress conditions during both early growth and tillering stages in rice[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2017, **81** (2): 271-282. DOI: 10.1080/09168451.2016.1249452.
 - 45 Jiang Q, Mei J, Gong X D, *et al.* Importance of the rice TCD9 encoding α subunit of chaperonin protein 60 (Cpn60 α) for the chloroplast development during the early leaf stage[J]. Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology, 2014, **215/216**: 172-179. DOI: 10.1016/j.plantsci.2013.11.003.
 - 46 de Andrade A, Tulmann-Neto A, Teacenco F A, *et al.* Development of rice (*Oryza sativa*) lines resistant to aryloxyphenoxypropionate herbicides through induced mutation with gamma rays[J]. Plant Breeding, 2018, **137**

- (3): 364-369. DOI: 10.1111/pbr.12592.
- 47 Ren Y, Liu B M, Jiang H R, *et al.* Precision editing of GLR1 confers glufosinate resistance without yield penalty in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, **21** (12): 2417-2419. DOI: 10.1111/pbi.14168.
- 48 Bao J S, Deng B W, Zhang L. Molecular and genetic bases of rice cooking and eating quality: an updated review[J]. *Cereal Chemistry*, 2023, **100**(6): 1220-1233. DOI: 10.1002/cche.10715.
- 49 程维民, 刘斌美, 叶亚峰, 等. 重离子辐照创建水稻直链淀粉、蛋白质突变系的研究[J]. *中国农学通报*, 2016, **32** (6): 86-90.
CHENG Weimin, LIU Binmei, YE Yafeng, *et al.* Establishment of rice amylose and protein mutant lines by heavy ion irradiation[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, **32**(6): 86-90.
- 50 郭涛, 韦璇, 王慧, 等. 2个低直链淀粉含量籼稻突变体的遗传分析[J]. *华南农业大学学报*, 2009, **30**(1): 10-13. DOI: 10.3969/j.issn.1001-411X.2009.01.003.
GUO Tao, WEI Xuan, WANG Hui, *et al.* Genetic analysis of low amylose content trait in two *oryza indica* mutants[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2009, **30**(1): 10-13. DOI: 10.3969/j.issn.1001-411X.2009.01.003.
- 51 舒庆尧, 池晓菲, 陈善福, 等. 一个低糊化温度水稻突变体(Mgt-1)的培育与稻米品质特征研究[J]. *核农学报*, 2001, **15**(6): 341-344. DOI: 10.3969/j.issn.1000-8551.2001.06.005.
SHU Qingyao, CHI Xiaofei, CHEN Shanfu, *et al.* Development of a low gelatinization temperature mutant (Mgt-1) of rice and its grain quality characters[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2001, **15**(6): 341-344. DOI: 10.3969/j.issn.1000-8551.2001.06.005.
- 52 浙江省农业科学院原子能所辐射育种研究组. 利用原子能辐射引变育成的水稻品种——原丰早[J]. *农业科技通讯*, 1984(10): 12.
Radiation Breeding Research Group of Institute of Atomic Energy, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences. Rice variety YuanFengZao bred by atomic energy radiation[J]. *Agricultural Science and Technology Communication*, 1984(10): 12.
- 53 Tanaka A, Shikazono N, Hase Y. Studies on biological effects of ion beams on lethality, molecular nature of mutation, mutation rate, and spectrum of mutation phenotype for mutation breeding in higher plants[J]. *Journal of Radiation Research*, 2010, **51**(3): 223-233. DOI: 10.1269/jrr.09143.