

优质稻粤农丝苗抗倒伏影响因素和遗传分析

陆展华, 王晓飞, 刘 维, 卢东柏, 王石光, 薛 敏, 何秀英
(广东省农业科学院水稻研究所 / 广东省水稻育种新技术重点实验室, 广州 510640)

摘要: 倒伏影响水稻光合产物的生成和运输, 引起稻谷霉变、发芽, 加剧病虫害的发生, 进而造成稻米品质下降和粮食减产甚至减半。抗倒性受株高、茎秆结构特性和栽培条件等多种因素影响。优质稻主栽品种粤农丝苗抗倒伏性强、适应轻简化栽培模式, 但其抗倒伏的主要影响因素仍不清楚。本研究对粤农丝苗、倒伏品种象牙香占及粤农丝苗 × 象牙香占的 F_2 遗传分离群体的株高、单株抗折力、基部节间抗折力和茎秆结构等抗倒伏相关农艺性状进行分析。结果显示, 相对于象牙香占, 粤农丝苗基部节间短、壁厚、充实度高是其抗倒伏的重要结构基础; 在 F_2 群体中, N_2 节间的抗折力、节间长度、节间直径、茎秆壁厚可能受数量性状位点控制; 相关性分析结果表明, 抗倒伏主要性状与株高、穗长的相关性较低, 与茎秆直径呈极显著正相关, 与节间的长度呈极显著负相关, 抗倒伏能力主要取决于节间的长度、直径和茎秆壁的厚度。本研究为揭示粤农丝苗抗倒伏的内在因素提供重要依据。

关键词: 水稻; 倒伏; 抗折力; 茎秆

Influencing Factors and Genetic Analysis of Lodging Resistance of High-quality Rice Yuenong Simiao

LU Zhan-hua, WANG Xiao-fei, LIU Wei, LU Dong-bai, WANG Shi-guang, XUE Jiao, HE Xiu-ying

(Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences /

Guangdong Key Laboratory of New Technology in Rice Breeding, Guangzhou 510640)

Abstract: Lodging affects the production and transportation of photosynthetic products, causing mildew and germination of seed, which aggravates the occurrence of diseases and insect pests, and reduces the quality and yield of grains. Usually, lodging resistance is influenced by plant height, stem structure and cultivation conditions. Yuenong Simiao, a main rice variety with good quality, has strong lodging resistance and can adapt to simplified cultivation pattern. However, the main factors of lodging resistance are still unclear. In this research, the plant height, breaking-resistant strength of individual plant and of basal internode, and the stem structure of rice Yuenong Simiao, Xiangya Xiangzhan, and the F_2 population of Yuenong Simiao × Xiangya Xiangzhan were analyzed. The results showed that the shorter basal internode, the thicker wall and the higher substantiality of the stem were the important structural basis of lodging resistance of Yuenong Simiao in comparison to Xiangya Xiangzhan. In the F_2 populations, internode resistance, internode length, internode diameter, and stem

收稿日期: 2020-09-18 修回日期: 2020-10-09 网络出版日期: 2020-11-20

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200918003>

第一作者研究方向为水稻抗逆遗传和应用研究, E-mail: aaslzh@163.com; 王晓飞为共同第一作者

通信作者: 何秀英, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: xyhe@163.com

基金项目: 科技创新战略专项资金(高水平农科院建设)(R2016PY-JG001, R2018QD-008, R2016YJ-YB3005); 广东省农业科学院“十三五”学科团队建设项目(201635TD); 广东省农业科学院院长基金重点项目(201825); 2019年广东省现代农业产业技术体系水稻创新团队项目(2019KJ105); 广东省农业农村厅优质稻良种重大科研联合攻关(粤财农[2019]73号); 广东省自然科学基金(2018A0303130172)

Foundation projects: Special Fund for Science and Technology Innovation Strategy(Construction of High-level Agricultural Academy)(R2016PY-JG001, R2018QD-008, R2016YJ-YB3005), Discipline Team Building Project of the 13th Five-Year Plan of Guangdong Academy of Agricultural Sciences(201635TD), Key Projects of the Deans Fund of Guangdong Academy of Agricultural Sciences(201825), Rice Innovation Team Project of Modern Agricultural Industrial Technology System in Guangdong Province(2019KJ105), Quality Rice and Seed Major Scientific Research Joint Tackling of Department of Agriculture and Rural Affairs, Guangdong Province([2019]73), Natural Science Foundation of Guangdong Province(2018A0303130172)

wall thickness of N2 internode may be controlled by QTLs. The lodging resistance was weakly correlated with plant height and panicle length, but showed extremely significant positive correlation with stem diameter, and extremely negative correlation with internode length. The lodging resistance is mainly depended on the internode length, diameter and wall thickness. This study provides an important basis for revealing the internal factors of lodging resistance of rice Yuenong Simiao.

Key words: rice; lodging; breaking-resistant strength; stem

倒伏是水稻生产过程中的重大危害, 不仅导致机械收割困难, 而且因叶片和根系等器官活力受抑制而影响光合产物的生成和运输, 使籽粒千粒重下降, 稻谷霉变、发芽, 加剧病虫害的发生, 影响稻米品质和造成粮食减产甚至减半。20 世纪 50 年代以来, 由矮化育种掀起的第一次绿色革命^[1], 通过降低水稻株高, 提高水稻的抗倒伏能力, 从而降低因倒伏导致的水稻减产, 大幅提高水稻产量, 也为后来的杂交稻育种奠定重要基础。

华南稻区易受台风暴雨等极端气候影响, 常常发生水稻大面积倒伏而导致粮食减产; 长江中下游稻区, 尤其在江汉平原、鄱阳湖、洞庭湖等平原区域, 也经常受大风影响导致大面积水稻倒伏。随着水稻产业不断向轻简化、集约化发展, 抛秧、直播、机械化发展对水稻品种的抗倒伏能力提出更高要求。

水稻倒伏受多种因素影响^[2]。株高过高使植株的重心增高, 受力的力臂和力矩增大, 当受力力矩大于植株的抗折力矩时, 即发生倒伏^[3]。水稻的茎秆由节和节间组成, 节可以增强水稻茎秆的刚度, 使其抵抗外部的弯曲载荷能力得以提高。节间则由表皮、机械组织、薄壁组织和维管束等组成。茎秆的机械强度不仅取决于茎秆的直径和节间长短, 还受基部茎秆组织解剖结构(维管束、机械组织等)及钾、硅等化学组成影响^[4]。基部节间越粗、壁越厚、充实度越高, 抗折力越大, 抗倒伏能力越强^[5-6]。研究表明, 水稻抗倒伏能力与基部第 1、2 伸长节间长度呈显著负相关^[7]。此外, 分蘖夹角、穗型以及栽培灌溉和耕作等农业措施也通过改变植株的形态结构特征影响水稻的抗倒伏能力^[8-10]。

对于茎秆抗倒性的遗传率, 不同的研究材料和分析方法得到的结果往往不同。孙旭初^[11]认为茎基抗折力、抗倒指数和茎长等性状的遗传率均在 81.9% 之上。梁康迺等^[12]研究表明茎粗和秆型指数的狭义遗传率分别为 79.9% 和 64.8%, 而茎粗、秆长、茎基抗折力、秆型指数和抗倒指数等 5 个茎秆抗倒性状的普通狭义遗传率相对较低。邹德堂等^[13]以倒伏指数作为衡量抗倒伏能力的指标研究水稻抗

倒伏的遗传, 表明倒伏指数的遗传以加性效应为主。

优质、抗病、丰产品种粤农丝苗是本研究团队近年来育成的适应性广的水稻新品种^[14-15], 目前已通过广东(2011 年)、海南(2013 年)、广西(2017 年)和湖北(2017 年)等省、自治区品种审定, 湖南、江西、安徽、河南等省引种备案, 并在上述区域获得了大面积的推广应用。粤农丝苗株高适中, 茎秆粗壮, 抗倒伏能力强, 推广以来未出现大面积倒伏现象。粤农丝苗多年多地种植表现出优良的抗倒伏性, 并且作为三系、两系杂交稻恢复系(即恢复系 R1212)使用, 有力提升了杂交稻组合的抗倒伏性。因此, 为了揭示粤农丝苗的抗倒伏机制, 本研究对粤农丝苗和遗传分离群体的抗倒伏能力及相关性状进行测定和统计分析, 为初步揭示其抗倒伏遗传机制和调控机制提供重要依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料和种植条件

粤农丝苗为本研究团队自主育成, 对照材料为易倒伏品种象牙香占, 2018 年和 2019 年晚季种植于广东省农业科学院水稻研究所大丰基地, 株行距 15 cm × 15 cm, 设置 3 个生物学重复。

遗传分离群体构建: 2018 年晚季以粤农丝苗为母本与易倒伏品种象牙香占杂交, 2019 年早季种植 F₁ 12 株, 自交获得 F₂ 种子, 当年晚季 F₂ 群体 1000 株和亲本材料各 100 株种植于广东省农业科学院水稻研究所大丰试验基地。

1.2 抗倒伏相关性状测量

1.2.1 抗折力 逐日记载抽穗期, 于各株系抽穗后 18 d 在植株距地面 15 cm 处, 用 YYD-1 茎秆强度测量仪(浙江托普仪器有限公司)垂直于茎秆向前推压, 将水稻茎秆压弯至 45° 倾角处(用量角器测), 记录最大压力值, 即为水稻单株最大折力。每个亲本测量 10 株, 取平均值为表型值(F₂ 群体测量各单株主茎的抗折力)。单茎抗折力用 YYD-1 型茎秆强度测量仪测定: 固定基部节间 2 个支点间距离为 5 cm, 将节间水平放置在 2 个支点上, 在节间中点施

力使其折断,力的大小即为该节间的抗折力;若节间长度小于 5 cm 则不测,10 株取平均值。

1.2.2 节间鲜重 测定单株抗折力之后,调查单株茎数,每小区取 10 株的地上部分进行称量,同时剥取各单株主茎进行称量,得到单株及各节间(从根部到穗颈节依次为 N1~N5)生物量。

1.2.3 节间长度 测定单株抗折力的同期取 10 株主茎剥去叶鞘,用电子游标卡尺测定各节间长度。

1.2.4 节间直径和壁厚 测定单株抗折力的同期取 10 株主茎剥去叶鞘,用电子游标卡尺测定各节间中间最宽和最细处宽度,取平均值为节间直径。同时从节间中间横向切开,用游标卡尺测量节间壁的厚度。

1.2.5 节间充实度 假定水稻茎秆为圆环结构,根据测得的茎秆直径和壁厚计算体积,节间鲜重除以体积计为该节间的充实度。

1.2.6 横切面组织染色 采用间苯三酚染色法,取间苯三酚 4 g,溶于 100 mL 95% 酒精中配制间苯三酚——酒精溶液。先利用徒手切片法将各材料基部节间进行徒手切片,选取完整的薄片置于载玻片上,滴上 1 滴浓盐酸,再滴上 1 滴间苯三酚——酒精溶液,盖上盖玻片在显微镜下进行观察拍照,木质化的细胞壁染红色。

1.2.7 显微结构观察 在显微镜下观察间苯三酚染色切片,观察机械组织细胞壁加厚情况。根据显微拍照结果测量茎秆壁厚,比较各品种间茎秆细胞结构之间的差异。

1.3 数据处理与分析

抗倒伏相关性状的数据采用 SPSS 20.0 软件进行统计分析,相关图表采用 Excel 软件进行制作及绘图。

1.4 PCR 检测

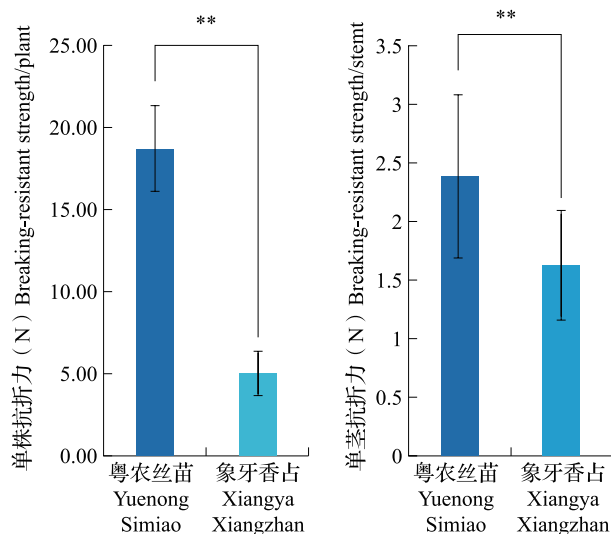
根据 *Semidwarf 1* (*SD1*) 基因的基因组序列设计上下游引物: SD1F: ACGCACGGGTCTTCCAGGT; SD1R: TGAGCTGCTGTCGCGAAGA; IR24 等半矮品种扩增产物 128 bp,高秆品种 510 bp。按照常规方法提取相应材料叶片 DNA 进行 PCR 和琼脂糖凝胶电泳检测。

2 结果与分析

2.1 粤农丝苗单株抗折力测定

单株抗折力是水稻植株抗倒伏能力的重要反映。在同等种植条件下,粤农丝苗单株抗折力约为 18.65 N,象牙香占仅为 5.01 N;粤农丝苗单茎抗折力为 2.36 N,象牙香占为 1.6 N,单株抗折力和单茎

抗折力均具有极显著差异,表明粤农丝苗的抗倒伏能力强于象牙香占(图 1)。



** 表示 0.01 水平差异显著。下同

**means significant difference at 0.01. The same as below

图 1 粤农丝苗和象牙香占单株抗折力和单茎抗折力比较分析

Fig.1 Breaking-resistant strength of individual plant and single stem of rice Yuenong Simiao and Xiangya Xiangzhan

2.2 粤农丝苗茎秆特性对抗折力的影响

株高是水稻倒伏的重要因素之一。在同等种植条件下,粤农丝苗在广州地区株高约 108.2 cm,比易倒伏品种象牙香占矮 10 cm 左右(图 2A)。从各节间长度来看,粤农丝苗基部 N1~N4 节间均较象牙香占短,幅度在 5.7%~27.6% 之间,而 N5 节间稍长于象牙香占(图 2B)。为了明确粤农丝苗与象牙香占抗倒伏是否受株高影响,本研究对粤农丝苗和象牙香占的株高调控基因 *SD1* 的基因型进行了 PCR 检测,结果显示粤农丝苗和象牙香占与 IR24、粤香占、粤禾丝苗等半矮秆品种基因型一致均为 *sd1*,表明粤农丝苗的抗倒伏性不受 *SD1* 影响(图 2C)。

基部节间是水稻抗倒伏的重要结构,粤农丝苗和象牙香占基部第一节间(N1)均非常短且经常处于地面以下,因此本研究重点对 N2、N3 节间进行测定。虽然 N2、N3 节间直径无明显差别,但粤农丝苗 N2、N3 节间壁比象牙香占厚。粤农丝苗 N2、N3 节间的鲜重稍大于象牙香占,节间充实度也优于象牙香占。节间抗折力测量结果显示,粤农丝苗 N2、N3 节间的抗折力均比象牙香占强,粤农丝苗 N3 节间抗折力甚至大于象牙香占 N2 节间(图 3),这些结果表明粤农丝苗基本节间(尤其是 N2 节间)短而粗、充实度高、抗折力强,赋予植株较强的抗倒伏能力。

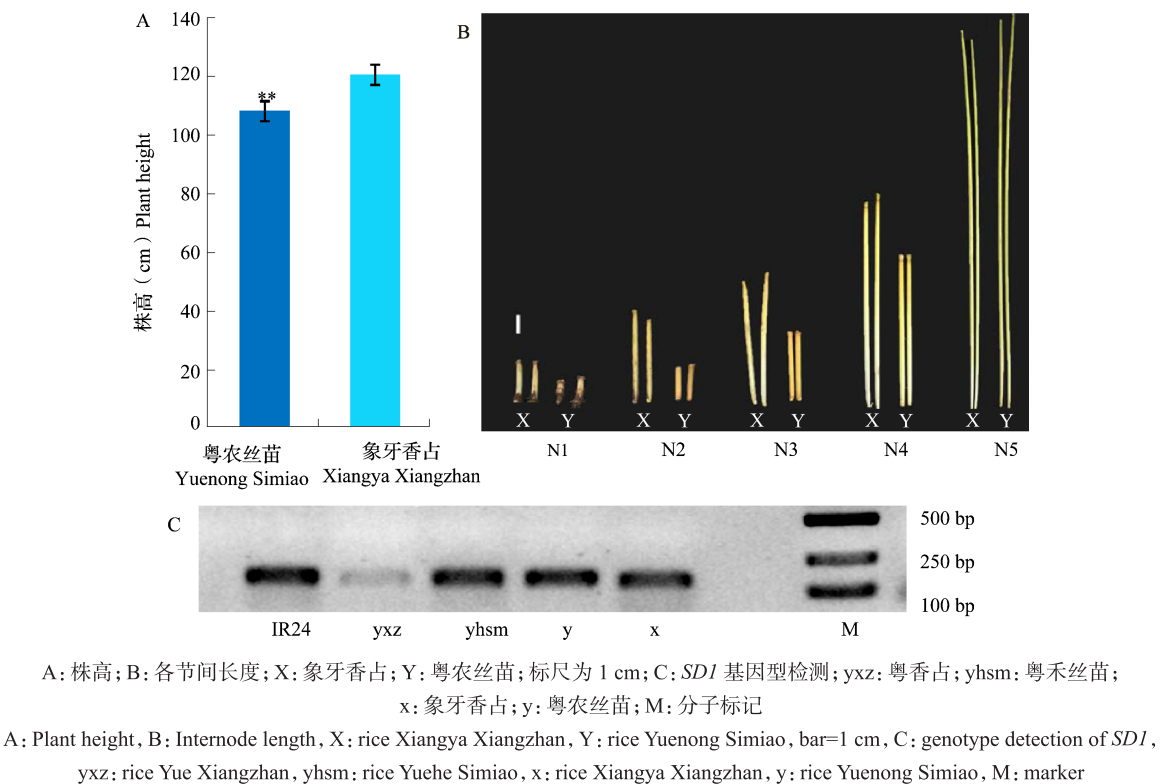


图 2 粤农丝苗抗倒伏相关性状分析和 *SD1* 基因型检测

Fig.2 Lodging resistance related traits analysis and *SD1* genotyping detection of between rice Yuenong Simiao and Xiangya Xiangzhan

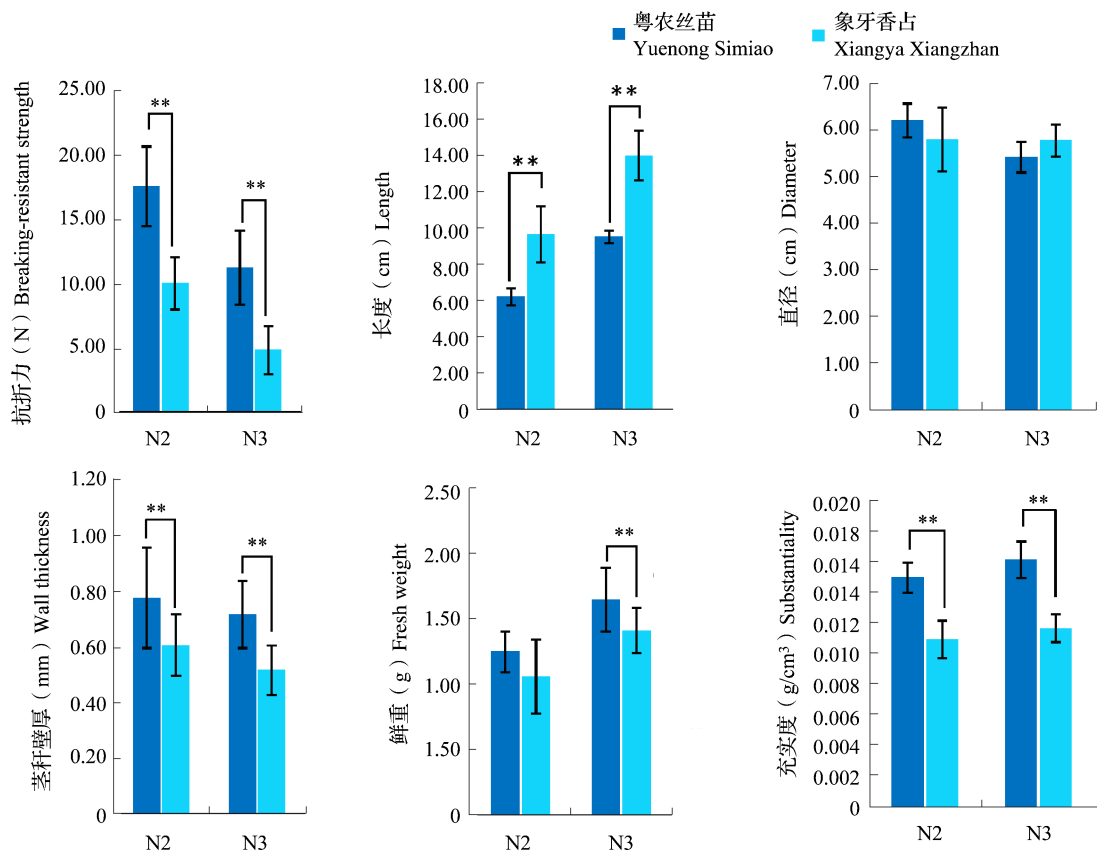


图 3 N2 和 N3 节间抗折力及相关性状比较

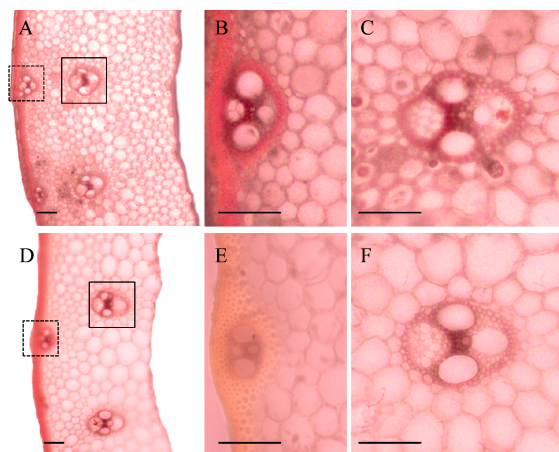
Fig.3 Comparison of breaking-resistant strength and related characters of N2 and N3 internodes.

2.3 茎秆组织结构对粤农丝苗抗倒伏性的影响

众多研究表明,基部节间的物理结构是水稻抗倒伏的物质基础。为了揭示粤农丝苗抗倒伏的物质基础,本研究对粤农丝苗和象牙香占基部 N2 节间进行了细胞学分析。结果显示,粤农丝苗基部节间壁更厚,主要表现为薄壁细胞数目多,且机械组织和维管束鞘细胞着色深,木质化程度高;象牙香占薄壁组织少,机械组织和维管束鞘细胞间苯三酚染色着色浅(图 4),表明粤农丝苗机械组织的纤维素含量可能比象牙香占高。

2.4 粤农丝苗抗倒伏能力的遗传分析

为了明确抗倒伏性状的遗传规律,本研究利用粤农丝苗 × 象牙香占的 F_2 遗传分离群体 N2 节间抗倒伏相关性状进行遗传分析,从种植的 1000 株 F_2 分离群体中随机选取 300 个单株进行抗倒伏相关性状的测量和统计分析。在 F_2 群体中 N2 抗折力、N2 节间长度、N2 节间直径、茎秆壁厚、鲜重和充实度从低到高呈连续分布,除鲜重和充实度外都集中在双亲的平均水平,呈正态分布,可能受数量性状位点控制(图 5)。

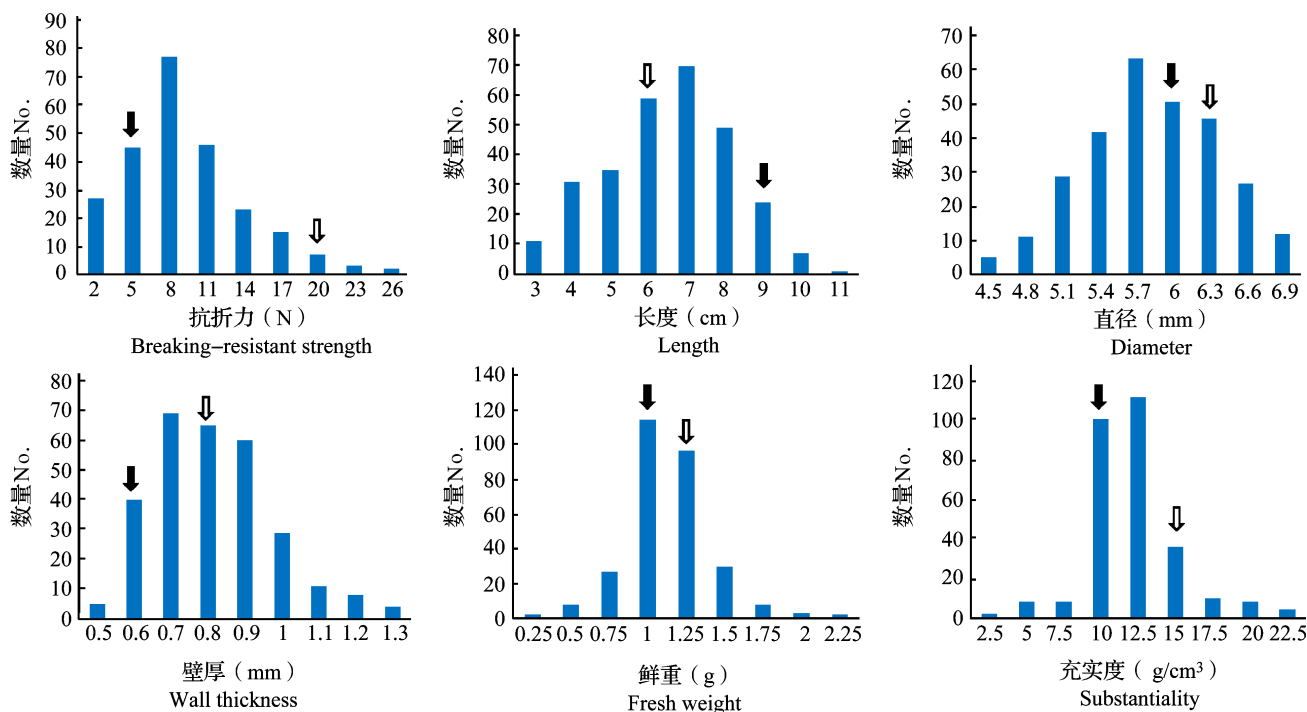


A~C: 粤农丝苗 N2 节间横切; D~F: 象牙香占 N2 节间横切; 红色为间苯三酚染色; 虚线框和实线框分别为小维管束和大维管束结构; 标尺为 0.1 mm

A-C: Cross sections of rice Yuenong Simiao N2 internode, D-F: Cross sections of rice Xiangya Xiangzhan N2 internode, the red color is resulted from staining by phloroglucinol, the dashed frame and the solid frame enclose a small vascular bundle and a large vascular bundle in the stem, respectively; bar = 0.1 mm

图 4 粤农丝苗和象牙香占基部节间结构特征

Fig.4 Basal internode structure features of rice Yuenong Simiao and Xiangya Xiangzhan



黑色箭头和白色箭头分别为粤农丝苗和象牙香占性状所在区域

The black arrow and the white arrow indicate the regions of the traits of rice Yuenong Simiao and Xiangya Xiangzhan, respectively

图 5 F_2 遗传分离群体 N2 节间抗倒伏相关性状的频数分布直方图 (n=300)

Fig.5 Histogram of frequency distribution of N2 internode lodging resistance related traits of the F_2 population (n=300)

2.5 抗倒伏性状间的相关性分析

性状间的遗传相关对性状的同步改良,或通过对某个性状的定向选择对另一性状间接选择具有重要的实际意义。相关分析结果显示(表1),F₂群体中株高、穗长与抗倒伏性状的相关性都比较低,N2节间抗折力与其直径和壁厚呈极显著或显著正相关,相关系数分别为0.53和0.46,与节间的长度呈极显著负相关,相关系数为-0.57。N2节间鲜重

与其直径和充实度分别为显著或极显著正相关,相关系数为0.41和0.62。N2节间的长度分别与节间的直径和壁厚呈显著或极显著负相关,相关系数为-0.41和-0.50。N2节间直径又与其壁厚呈极显著正相关,相关系数为0.58。这些结果表明,相对于象牙香占,粤农丝苗基部节间的抗折力与株高、穗长、节间鲜重相关性不大,主要取决于节间的长度、直径和茎秆壁的厚度。

表1 N2节间抗倒伏相关性状的相关性分析
Table 1 Correlation analysis of the lodging resistance traits of N2 internode

性状 Trait	抗折力 Breaking-resistant strength	株高 Plant height	穗长 Panicle length	鲜重 Fresh weight	长度 Length	直径 Diameter	壁厚 Wall thickness	充实度 Substantiality
抗折力 Breaking-resistant strength	1.00							
株高 Plant height	0.09	1.00						
穗长 Panicle length	0.24	0.35	1.00					
鲜重 Fresh weight	0.19	0.14	0.19	1.00				
长度 Length	-0.57**	0.00	-0.16	0.10	1.00			
直径 Diameter	0.53**	0.17	0.36	0.41*	-0.41*	1.00		
壁厚 Wall thickness	0.46*	0.07	0.21	0.15	-0.50**	0.58**	1.00	
充实度 Substantiality	0.29	0.05	0.07	0.62**	-0.36	0.07	-0.14	1.00

*,** 分别表示 0.05、0.01 水平的差异显著性
* means significant difference at 0.05, 0.01

3 讨论

水稻抗倒伏能力与株高、基部节间的结构特征和机械强度、穗型及栽培管理方式等密切相关^[5-6,16]。株高,尤其是基部节间长度是影响作物抗倒伏能力的重要因素^[17]。水稻矮化育种的成功,正是通过降低株高、提高收获指数来大幅提高水稻的产量。“绿色革命”正是由于赤霉素(GA)合成基因GA20-氧化酶(*OsGA20ox2*,即*SD1*)等位突变的遗传导入使水稻植株矮化所引起,从而大幅减少倒伏对水稻产量的影响^[18],但粤农丝苗和象牙香占均为*sd1*基因型,表明*SD1*并非粤农丝苗抗倒伏的主要因素。GA是调控植物株高的主要激素,GA通过加速细胞分裂、增加细胞长度、促使细胞壁松弛、增加细胞渗透吸水,促进植株茎的伸长。最新研究表明,水稻抗倒伏基因*SBI*编码GA2-氧化酶,通过使GA失活抑制茎基部节间的伸长,而易倒伏品种象牙香占为*sbi*基因型^[19]。本研究通过对粤农丝

苗与象牙香占抗倒伏相关性状分析结果表明,粤农丝苗株高适中,基部节间较矮,重心下移;基部节间粗,节间壁厚,增强了其基部茎秆的抗折力,从而显著提高其抗倒伏能力,这也进一步表明粤农丝苗的抗倒伏性受多因素控制。F₂遗传分析结果显示,F₂遗传分离群体中基部节间长度分别与茎秆直径和茎秆壁厚呈显著或极显著负相关,因此,可通过选择节间短的单株实现对茎秆粗壮、抗倒伏性强性状的选择。

水稻茎秆抗倒伏能力与茎鞘干物质质量的高低呈极显著正相关,基部节间壁越厚节间越粗、节间充实度越高,抗折力越大,抗倒伏能力越强^[5-6,20]。植物细胞壁由纤维素、半纤维素、果胶多糖、木质素及各种蛋白等组成,是植物体的支撑骨架,次生细胞壁是决定水稻茎秆机械强度的物质基础,其成分结构与水稻抗倒伏性直接相关^[21]。本研究结果显示,粤农丝苗基部节间在长度、直径对抗倒伏有利,机械组织纤维素含量的增加则进一步增强其抗倒伏

能力。

抗倒伏能力受多种因素影响,衡量水稻抗倒伏能力的指标有很多,如单株抗折力、倒伏指数等,而单株抗折力是最直观的性状,但受田间条件影响,测量数据误差较大^[22-23],而基部节间抗折力与单株抗折力正相关,且不易受田间环境影响,便于准确判断水稻的抗倒伏能力。加强抗倒性良好的新品种选育并配套相应的栽培管理方式是提高水稻抗倒性的主要途径。本研究结果显示,基部节间的长度分别与直径和茎秆壁厚呈显著或极显著负相关,在抗倒伏品种选育过程中应注意选择节间短而粗壮的单株。

参考文献

- [1] Khush G S. Green revolution: the way forward. *Nature Review Genetics*, 2001, 2(10): 815-822
- [2] 王晓飞,刘斌. 水稻抗倒伏性遗传研究现状. *广东农业科学*, 2010, 37(7): 5-8
Wang X F, Liu B. Progress on the genetics of lodging resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Guangdong Agricultural Science*, 2010, 37(7): 5-8
- [3] 杨惠杰,杨仁崔,李义珍,姜照伟,郑景生. 水稻茎秆性状与抗倒性的关系. *福建农业学报*, 2000, 15(2): 1-7
Yang H J, Yang R C, Li Y Z, Jiang Z W, Zheng J S. Relationship between culm traits and lodging resistance of rice cultivar. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2000, 15(2): 1-7
- [4] 董明辉,张洪程,戴其根,霍中洋,陈卫中. 不同粳稻品种倒伏指数及其相关农艺性状的分析. *吉林农业大学学报*, 2003, 25(2): 120-123
Dong M H, Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y, Chen W Z. Analysis of lodging indices and correlative agronomic characters of different *Japonica* rice varieties. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2003, 25(2): 120-123
- [5] 黄艳玲,石英尧,申广勤,石扬娟,王维刚,陈多璞. 水稻茎秆性状与抗倒伏及产量因子的关系. *中国农学通报*, 2008, 24(4): 203-205
Huang Y L, Shi Y Y, Shen G L, Shi Y J, Wang W G, Chen D P. Study on the relationship between rice lodging resistance and culm traits & the yield factors. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(4): 203-205
- [6] 华泽田,郝宪彬,沈枫,张忠旭,王岩,王彦荣,马秀芳. 东北地区超级杂交粳稻倒伏性状的研究. *沈阳农业大学学报*, 2003, 34(3): 161-164
Hua Z T, Hao X B, Shen F, Zhang Z X, Wang Y, Wang Y R, Ma X F. Lodging traits of north *japonica* super hybrid rice. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2003, 34(3): 161-164
- [7] Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. *Plant Physiology*, 2004, 134(2): 676-683
- [8] 林泽川,曹立勇. 水稻株型相关基因的定位与克隆研究进展. *中国稻米*, 2014, 20(1): 17-22, 27
- Lin Z C, Cao L Y. Progress on mapping and cloning of genes related to rice plant type. *China Rice*, 2014, 20(1): 17-22, 27
- [9] 吴伟明,程式华. 水稻根系育种的意义与前景. *中国水稻科学*, 2005, 19(2): 174-180
Wu W M, Cheng S H. Significance and prospects of breeding for root system in rice (*Oryza sativa*). *China Rice Science*, 2005, 19(2): 174-180
- [10] 徐正进,张树林,周淑清,刘丽霞. 水稻穗型与抗倒伏性关系的初步分析. *植物生理学通讯*, 2004, 40(5): 561-563
Xu Z J, Zhang S L, Zhou S Q, Liu L X. Primary analysis of relationship between rice panicle type and lodging resistance. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(5): 561-563
- [11] 孙旭初. 水稻茎秆抗倒性的研究. *中国农业科学*, 1987, 20(4): 32-37
Sun X C. Studies on the resistance of the culm of rice to lodging. *Scientia Agricultura Sinica*, 1987, 20(4): 32-37
- [12] 梁康迺,王雪仁,章清杞,陈志雄. 基因型 × 环境互作效应对水稻茎秆抗倒性杂种优势的影响. *福建农业大学学报*, 2000, 29(1): 12-17
Liang K J, Wang X R, Zhang Q Q, Chen Z X. Effect of genotype × environment interaction on heterosis for lodging resistance of the culm in rice. *Journal of Fujian Agricultural University*, 2000, 29(1): 12-17
- [13] 邹德堂,崔成焕,赵宏伟,秋太权. 水稻倒伏指数的配合力分析. *东北农业大学学报*, 1997, 28(4): 328-333
Zou D T, Cui C H, Zhao H W, Qiu T Q. Combining ability analysis of lodging in rice. *Journal of Northeast Agricultural University*, 1997, 28(4): 328-333
- [14] 何秀英,廖耀平,陈钊明,程永盛,陈粤汉,刘维. 优质抗病水稻新品种粤农丝苗的选育及应用. *中国稻米*, 2014, 20(2): 69-70
He X Y, Liao Y P, Chen Z M, Cheng Y S, Chen Y H, Liu W. Breeding and application of a new rice variety Yuenong Simiao with good quality and disease resistance. *China Rice*, 2014, 20(2): 69-70
- [15] 陆展华,刘维,卢东柏,王晓飞,王石光,何秀英. 优质稻品种粤农丝苗稻瘟病广谱抗性遗传及基因组成分析. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(4): 827-833
Lu Z H, Liu W, Lu D B, Wang X F, Wang S G, He X Y. Genetic analysis and gene identification of high-quality rice Yuenong Simiao with broad spectrum resistance against rice blast. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(4): 827-833
- [16] 齐龙昌,周桂香. 水稻抗倒伏性状影响因素研究进展. *安徽农业科学*, 2019, 47(9): 19-22, 25
Qi L C, Zhou G X. Advances in search on factors influencing lodging resistance in rice. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2019, 47(9): 19-22, 25
- [17] Wang Y, Li J. The plant architecture of rice (*Oryza sativa*). *Plant Molecular Biology*, 2005, 59(1): 75-84
- [18] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, Suzuki J, Masuda H, Maehara Y, Tanji M, Sato M, Nasu S, Minobe Y. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1*: rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Research*, 2002, 9(1): 11-17

- [19] Liu C, Zheng S, Gui J, Fu C, Yu H, Song D, Shen J, Qin P, Liu X, Han B, Yang Y, Li L. *Shortened Basal Internodes* encodes a gibberellin 2-oxidase and contributes to lodging resistance in rice. *Molecular Plant*, 2018, 11 (2): 288-299
- [20] Yadav S, Singh U M, Naik S M, Venkateshwarlu C, Ramayya P J, Raman K A, Sandhu N, Kumar A. Molecular mapping of QTLs associated with lodging resistance in dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1431
- [21] Sherratt M J, Baldock C, Haston J L, Holmes D F, Jones C J, Shuttleworth C A, Wess T J, Kielty C M. Fibrillin microfibrils are stiff reinforcing fibres in compliant tissues. *Journal of Molecular Biology*, 2003, 332 (1): 183-193
- [22] 赖上坤, 陈春, 赖尚科, 王磊, 陈卫军. 水稻主要农艺性状和抗倒性的基因型差异及其相互关系. *核农学报*, 2018, 32 (7): 1256-1266
- Lai S K, Chen C, Lai S K, Wang L, Chen W J. Genotypic differences and correlations between rice main agronomic traits and lodging-resistance. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2018, 32 (7): 1256-1266
- [23] 杨国涛, 彭友林, 葛中英, 钦鹏, 范存留, 郭连安, 胡运高. 水稻直立穗突变体抗倒伏性的遗传力分析. *植物遗传资源学报*, 2016, 17 (5): 824-831
- Yang G T, Peng Y L, Ge Z Y, Qin P, Fan C L, Guo L A, Hu Y G. Heritability analysis of the erect panicle mutant of *indica* rice on lodging resistance. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2016, 17 (5): 824-831