

中国水稻遗传育种历程与展望

吴比, 胡伟, 邢永忠

华中农业大学, 作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要: 我国的水稻育种经历了矮化育种、杂种优势利用和绿色超级稻培育 3 次飞跃, 其间伴随矮化育种(第一次绿色革命)、三系杂交稻培育、二系杂交稻培育、亚种间杂种优势利用、理想株型育种和绿色超级稻培育等 6 个重要历程。育种目标从唯产量是举到高抗、优质和高产并重, 育种理念从高产优质逐步提升为“少投入, 多产出, 保护环境”。水稻功能基因组研究为第二次绿色革命准备了大量的有重要利用价值的基因, 水稻育种正迈向设计育种的新时代。基因组选择技术和转基因技术将为培育“少打农药, 少施化肥, 节水抗旱, 优质高产”绿色超级稻保驾护航。本文对我国水稻遗传育种的发展历程进行了概括, 指出了各种育种方法和育种技术的优缺点, 系统介绍了水稻细胞质雄性不育和光温敏雄性核不育以及籼粳杂种不育的分子机制的研究进展, 综述了水稻株型、穗型、粒形和养分高效利用相关的重要功能基因, 阐明了产量与开花期联动的关系, 凸显了我国水稻基础研究在国际上的重要地位。特别指出, 近年来, 我国水稻生产方式发生了或正在发生巨大变革, 育种理念也要与时俱进。未来, 杂交育种技术要与现代育种技术紧密结合, 选育水稻品种不仅要满足市场需求, 而且更要具备绿色健康的特点, 同时还要适应新耕作制度和新耕作方法。

关键词: 水稻遗传育种; 产量; 育种目标; 矮化育种; 杂种优势利用; 绿色超级稻

The history and prospect of rice genetic breeding in China

Bi Wu, Wei Hu, Yongzhong Xing

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Rice breeding in China has experienced three major leaps of dwarf breeding, heterosis utilization and green super rice cultivation, accompanied by six important processes: dwarf breeding (the first green revolution), three-line hybrid rice cultivation, two-line hybrid rice cultivation, inter-subspecies heterosis utilization, ideal plant type breeding and green super rice cultivation. The breeding subject ranges from the unique trait of high yield to the complex traits of resistance, high quality and high yield. The breeding concept is gradually upgraded from high yield and quality to the second green

收稿日期: 2018-07-26; 修回日期: 2018-09-04

基金项目: 科技部“七大作物育种”专项(编号: 2016YFD0100301), 国家自然科学基金项目(编号: 31701391), 湖北省自然科学基金项目(编号: 2015CFA006)和武汉市应用基础研究项目(编号: 2016020101010090)资助[Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2016YFD0100301), the National Natural Science Foundation of China (No.31701391), the Natural Science Foundation of Hubei Province (No.2015CFA006) and the Application Basic Research Program of Wuhan City (No.2016020101010090)]

作者简介: 吴比, 博士, 研究方向: 水稻遗传学。E-mail: wubi@mail.hzau.edu.cn

通讯作者: 邢永忠, 教授, 博士生导师, 研究方向: 水稻遗传学。E-mail: yzxing@mail.hzau.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.18-213

网络出版时间: 2018/9/20 11:41:50

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20180920.1141.002.html>

revolution concept of “less investment, more output, and better environment”. Rice functional genomics achievements have prepared many genes with important utilization values for the second green revolution, and rice breeding is moving towards a new era of design breeding. The genomic selection technology and transgenic technology will help to develop the green super rice for “less pesticides, less fertilizers, water saving and drought tolerance, superior quality and high yield”. Here, we summarize the development process of rice genetics and breeding in China, point out advantages and disadvantages of various breeding methods and breeding techniques, systematically introduce the molecular mechanisms on cytoplasmic male sterility, photoperiod-sensitive male genic sterility and *indica-japonica* hybrid sterility, review the important functional genes related to rice plant architecture, panicle architecture, grain size and nutrient use efficiency, clarify the correlation between yield and heading date, and highlight the important position of China in the rice basic research in the world. In particular, we emphasize the fact that Chinese rice production styles have undergone or are undergoing tremendous changes in recent years, and the breeding concept must also keep pace with the changing production styles. In the future, the hybrid breeding technology should be closely integrated with modern breeding technologies to breed rice varieties that must not only meet the market demand, but also have the natural and healthy characteristics and adapt to the new farming system and methods.

Keywords: rice genetic breeding; yield; breeding object; dwarf breeding; heterosis utilization; green super rice

水稻(*Oryza sativa* L.)是重要的粮食作物,在我国具有悠久的种植和选育历史。《诗经》中就有“丰年多黍多稌”关于水稻丰产的记载,“稌”即为糯稻。水稻品种概念在战国《管子》中就已出现^[1]。在水稻种植历史中,无论是常规地方品种、现代品种还是杂交组合,产量一直是重要考量目标之一。特别是 20 世纪中期以来,我国农业生产力低下,为了解决粮食短缺问题,我国育种家唯产量是举,培育出耐大肥大水的品种,依靠大量使用农药化肥,虽然解决了燃眉之急,但也给我国的生态环境造成了破坏,这种生产模式不具有可持续性。21 世纪以来,人们生活水平显著提高,我国的水稻生产渐渐地发生了重大变化,育种目标也从单一高产转向优质高抗高产等复合性状目标,绿色农业指日可待。

1 水稻遗传育种 6 个重要历程

1.1 水稻第一次“绿色革命”

水稻地方品种基本是高秆类型,耐肥力差,容易倒伏,导致稳产问题。因此,发掘矮秆种质资源,培育矮秆品种变得十分重要。1956 年,我国育种家黄耀祥先生以广西农家品种“矮仔占”为材料,选

育出“矮仔占 4 号”,并与高秆品种“广场 13”杂交,培育出第一个矮秆籼稻品种“广场矮”^[2]。1966 年,国际水稻研究所(IRRI)利用我国台湾省地方品种低脚乌尖(Dee-geo-woo-gen)与皮泰(Peta)杂交,育成了半矮化的品种 IR8,创造了当时的高产奇迹^[3]。我国的矮化育种比国际上整整提前了 10 年。“广场矮”的培育以及 IR8 的引进推动了我国水稻育种进入第一次“绿色革命”时代,水稻亩产从 50 年代的 164 千克提高到 70 年代初的 238 千克,水稻单产提高了将近 45%,实现了水稻产量的第一次飞跃^[4]。实际上矮秆品种单株产量略微下降^[5],但是由于其耐密植和抗倒伏,群体产量大幅度提升;同时矮秆品种的耐肥能力强,氮素吸收利用效率低,大量氮肥的施用,在提高产量的同时使土壤和环境受到破坏^[6]。

1.2 核质互作雄性不育系的培育和水稻三系杂种优势利用

杂种优势是指一个物种的不同品种或者物种间的杂交后代的生物量、发育速度和产量的表型值优于两个亲本的现象^[7]。我国稻作科学的奠基人丁颖先生曾用人工办法给水稻“去雄”,但实际效果不佳。1964 年,湖南安江农校的袁隆平先生开始杂交水稻育种研究,并提出杂种优势利用的设想^[8]。1970 年,

袁隆平先生和他的助手李必湖等人在海南三亚发现了花粉败育的野生稻, 花粉败育是由不育细胞质产生(Wild Abortive Cytoplasmic Male Sterility, CMS-WA), 为杂交水稻雄性不育系的选育打开了突破口。1971 年, 杂交水稻课题被列为全国协作项目, 野败材料被分发到国内水稻科研单位^[9]。1973 年 10 月, 在苏州召开的水稻科研会议上, 袁隆平先生发表《利用“野败”选育“三系”进展》的论文, 标志中国籼型杂交水稻三系(不育系、保持系和恢复系)配套成功。同时, 江西省萍乡市农业科学研究所的颜龙安先生利用“野败”育成不育系珍汕 97A。1981 年, 福建省三明市农业科学研究所的谢华安先生育成具有抗病性强、配合力高、米质优良的恢复系明恢 63。明恢 63 与珍汕 97A 配制的强优势组合汕优 63 产量高, 且具有抗病、耐低磷钾、耐高低温、米质较好、适应性广等特点, 累计推广 6287.7 万公顷^[10,11]。三系杂交稻平均产量比一般普通良种增产 20% 左右, 亩产能达到 430 公斤^[12]。

CMS-WA 是细胞质基因和核基因互作导致花粉败育类型, 属于孢子体雄性不育。可以通过回交的方法保留细胞质基因组而交换核基因组, 达到培育不育系的目的。除 CMS-WA 外, 我国水稻育种学家还创制出不同细胞质来源的核质互作雄性不育系。四川农业大学的周开达先生等用西非品种冈比亚卡与朝阳 1 号、雅安早等杂交和回交, 育成冈型不育系冈 12 朝阳 1 号 A 和冈 22 雅安早 A; 同时, 周开达先生等从 Dissi D52/37//矮脚南特群体中选出不育株, 育成 D 型不育系意大利 A。意大利 A 与珍汕 97B 中变异株杂交, 育成 D 汕 A^[13]。湖南省农业科学院利用地理远距离品种间杂交组合, 育成印尼水田型不育系^[14]。冈型、D 型和印尼水田型不育特性以及恢、保关系与野败相似。不同育种单位育成了很多孢子体雄性不育类型的不育系, 如四川省农业科学院的 K 型^[15], 其胞质不育基因来自于粳稻, 恢、保关系与野败相同; 安徽省广德县农业科学研究所从江西省引进的矮秆野生稻中发现一株雄性不育株, 命名“矮败”, 通过核置换育成协青早 A, 恢、保关系与野败相同^[14], K 型和矮败型不育系属于孢子体不育。1972 年, 武汉大学朱英国先生等以红芒野生稻为母本与莲塘早杂交, 选育出红莲型细胞质雄性

不育系(Honglian-type Cytoplasmic Male Sterility, HL-CMS), 为配子体不育类型^[11]。包台型(BT)不育系台中 65A 引入我国, 并经湖南省农业科学院转育成 BT 型黎明 A, 与 C 系统恢复系的配组, 使得 BT 型不育系成为我国粳稻杂种优势利用的主要不育系类型^[16]。BT 型不育系花粉败育属于配子体不育, 不育性没有 CMS-WA 稳定, 高温易自交结实, 杂交制种种子不纯^[17]。滇型不育系是云南省培育出的适应当地高海拔气候环境的粳稻 CMS, 属于配子体不育类型^[18]。HL-CMS 的花粉败育特征为圆败型, 而 BT-CMS 和滇型为染败型。

1.3 光温敏雄性核不育系的培育和水稻两系杂种优势利用

1973 年, 湖北沙湖原种场农技员石明松先生发现水稻农垦 58 的光敏核不育(photoperiod-sensitive genic male-sterile, PGMS)株, 并育成了首个光敏核不育系农垦 58S。农垦 58S 在长日高温条件下表现为雄性不育, 作为不育系用于杂交水稻制种; 在短日低温条件下可育, 用于不育系的繁种。PGMS 的敏感阶段为幼穗发育时期, 主要是从二次枝梗分化到花粉母细胞形成时期, 在长日照条件下绒毡层提前降解, 缺乏营养供给导致小孢子败育。温度和光照长度在农垦 58S 中具有补偿效应, 高温可以降低临界日照长度, 而低温要提高临界日照长度。利用农垦 58S 光敏不育的特性, 突破三系配套恢保关系束缚, 开创了“二系”杂交水稻育种的新阶段^[19]。另外一类种质例如安农 S-1、衡农 S-1 和 5460S, 称为水稻温敏核不育(temperature-sensitive genic male-sterile, TGMS), 温度变化可以导致育性的转换, 高温不育, 低温可育, 而光周期长短对育性转换没有影响。TGMS 的诱导阶段在花粉母细胞形成和减数分裂时期, 小孢子母细胞不能完成减数分裂, 败育的花粉都呈现出皱缩的形态^[20,21]。两系杂交稻由于冲破了恢保关系的束缚, 亲本间的遗传差异变大, 两系杂交稻平均产量比三系杂交稻具有较大的提高, 代表性的品种如两优培九大面积种植能达到亩产 630 公斤, 比三系对照汕优 63 增产约 10% 左右^[22]。

1.4 籼粳亚种间杂种优势的利用

籼稻和粳稻亚种之间具有更丰富的遗传多样性,

杂交组合比籼籼组合具有更强的杂种优势。但是, 籼粳杂交种 F_1 不育(或部分可育)限制了籼粳杂种优势的利用。广亲和基因的发现为籼粳亚种间杂种优势利用奠定了理论基础^[23]。利用部分粳稻血缘培育的杂交组合例如两优培九、协优 9308 等表现出很强的杂种优势^[24,25]。直到 21 世纪以来, 利用粳稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组配制出籼粳亚种间的杂交品种, 如“甬优系列”和“春优系列”组合。这些杂交组合在生产上表现出更强的产量优势^[26,27]。

1.5 理想株型育种

理想株型是由澳大利亚科学家 CM. Donald 博士提出, 指农作物个体间竞争最小的株型, 使每个植株最大限度地获取光照和营养, 从而提高群体的收获指数。日本栽培学家松岛省三最早提出高产水稻应该具备“多穗、矮秆、短穗, 顶部 2、3 叶片要短厚直立”的特性。Khush^[28]提出少蘖、大穗、茎秆粗壮、株高 100~110 cm、叶厚直立、根系发达、晚熟、收获指数高和生产潜力大等特征。我国育种家杨守仁先生等提出高产水稻指标: 半矮秆、穗大且直立、分蘖中等、耐肥抗倒、生物量大、谷草比高^[29]。袁隆平先生认为超高产杂交水稻在形态上主要特点是上部 3 片功能叶要长、直、窄、凹、厚, 叶面积较大, 并且可以两面受光而互不遮蔽, 提出库大源足是高产的前提, 新株型特征和杂种优势利用相结合是实现超高产水稻育种技术路线^[30]。2010 年, 李家洋先生克隆出理想株型基因 *IPA1*^[31]。*IPA1* 植株株型紧凑, 茎秆挺直, 虽然分蘖能力不强, 但成穗率高、穗大、产量潜力大。*IPA1* 的克隆促进了理想株型的育种, 培育的理想株型新品种已经表现出巨大的增产潜力。

1.6 第二次绿色革命理念及绿色超级稻品种选育

1999 年 12 月 14 日, 西北农林科技大学的李振声先生、华中农业大学的张启发先生和中国农业科学院作物科学研究所贾继增先生在杭州召开的“农作物资源核心种质构建、重要新基因发掘与有效利用”973 项目年会中提出了第 2 次绿色革命的 10 字口号, “少投入, 多产出, 保护环境”, 并提出为绿

色革命准备基因资源。国家 973 项目“作物高效利用氮磷养分的分子机理”、“主要粮食作物重大病害控制的基础研究”和“害虫爆发成灾的遗传与行为机理”以及农业部 948 项目“参与全球水稻分子育种计划研究”等, 推动了作物营养高效利用和对逆境抗性基因的发掘。2005 年和 2007 年, 张启发先生先后两次撰文^[32,33], 提出培育绿色超级稻的构想, 主要包括“少打农药, 少施化肥, 节水抗旱, 优质高产”, 将第二次绿色革命的基本理念贯穿始终。经过 10 年的努力, 我国选育出一批绿色超级稻品种, 全国累计推广约 9000 万亩(http://www.hb.xinhuanet.com/2017-10/26/c_1121861611.htm)^[34]。

水稻遗传育种的历程就是一个育种理念变迁的过程。我国水稻遗传育种经历了 3 次大的飞跃(图 1), 每次飞跃都离不开重要基因资源的发掘和利用。矮秆基因导致“第一次绿色革命”, 解决了水稻耐肥和抗倒伏的问题; 核质互作不育系和光温敏核不育系的培育, 促成了杂种优势的利用。第三次飞跃以理想株型塑造为主要技术路线, 以绿色超级稻育种为目标, 选育高产优质健康新品种/组合, 实现第二次绿色革命。

2 水稻遗传育种技术的变迁

2.1 常规育种

常规育种包括选择育种、有性杂交育种、物理以及化学诱变育种、离体组织培养育种和细胞杂交育种。常规育种的过程主要是选择合适的亲本, 得到分离的群体, 利用该育种方法, 根据表型从群体后代中选择达到所设定育种目标的个体。这种方法对高产育种效率比较高, 但是对稻米品质和非生物逆境的改良效率较低。选择育种是从自然变异中选择优良变异, 但是自然变异发生频率低, 有价值变异少, 育种效率低。诱变育种是通过物理化学处理, 增加诱变频率, 从大量突变中选择有利突变, 由于突变往往是有害的, 因此育种效率也低。利用水稻花药培养再生植株, 单倍体自然加倍, 基因组纯合快, 能大量缩短育种历程, 但是花药培养严重依赖于基因型, 特别是籼稻的花药培养难度较大, 因此

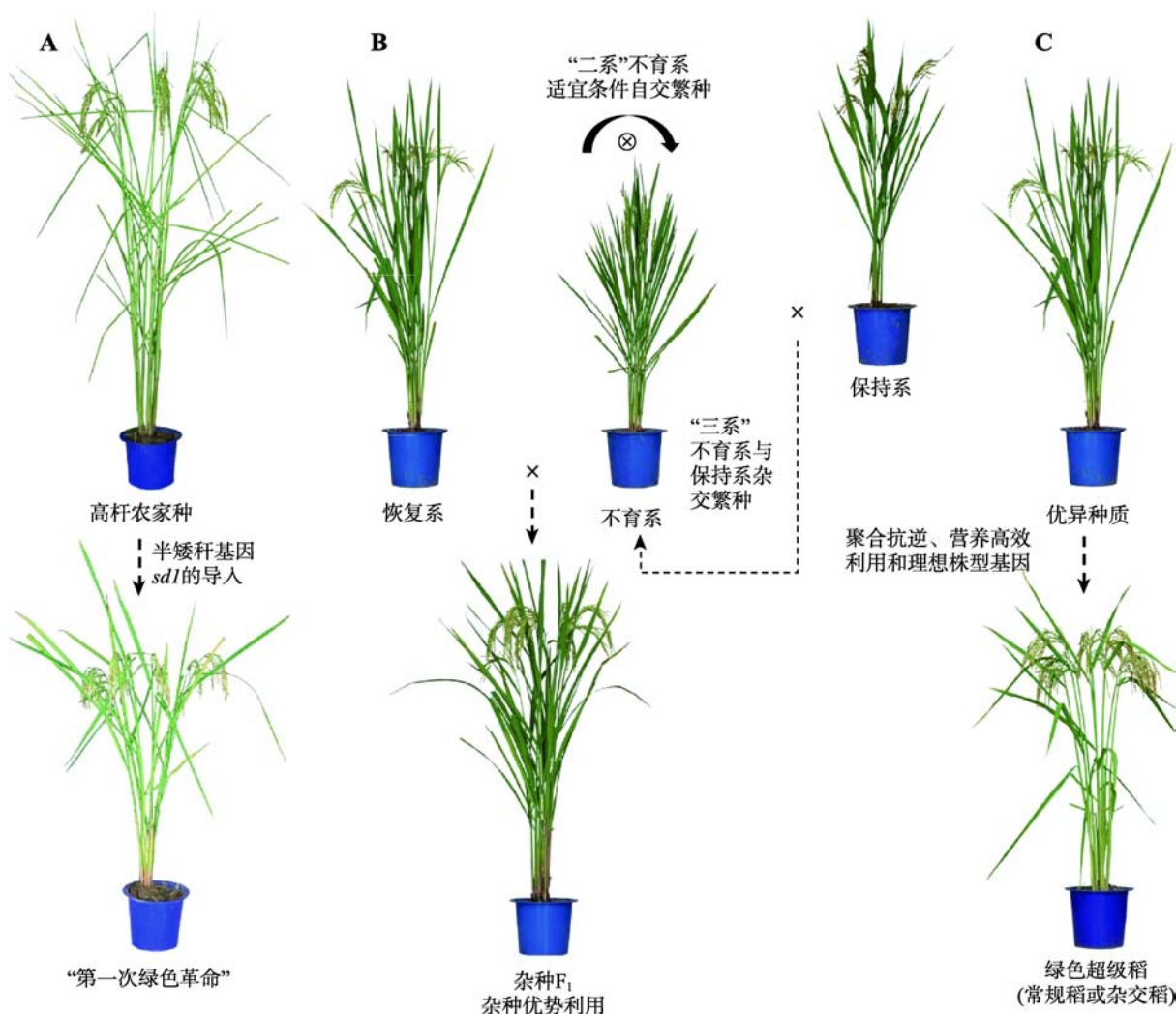


图 1 水稻遗传育种经历的 3 次飞跃

Fig. 1 Three leaps in rice genetic breeding

A: 半矮秆基因 *sd1* 利用以及半矮秆水稻品种培育促成“第一次绿色革命”; B: 不育系和恢复系配制杂种促进杂种优势的利用; C: 抗逆、养分高效利用和理想株型等有利基因的发掘促进绿色超级稻的培育。

花药培养育种也受到限制, 只有少数单位开展。有性杂交育种是利用不同亲本材料杂交, 再通过自交或测交, 产生大量的具有丰富表型变异的后代群体, 从中选择优良表型的单株。杂交育种充分发挥基因重组的作用, 只要亲本间互补性强, 杂交育种效率一般比较高, 并且很可能育成全新的骨干品种。因此, 杂交育种是最主流的水稻育种方法, 得到广泛应用。

2.2 分子标记辅助选择育种和基因组育种

近 30 年来水稻功能基因组学的成果为辅助选择育种提供了一系列的功能分子标记。SNP 芯片是全基因组选择育种的有效工具, 水稻 60K SNP 芯片

的开发和应用为大规模的基因型鉴定提供了便捷的方法^[35]。在这些标记辅助选择下, 通过回交实现目标性状的定向改良。2017 年, 缩短作物生长周期的快速育种方法(Speed Breeding)诞生, 该方法可以使春小麦(*Triticum aestivum*)和豌豆(*Pisum sativum*)等实现一年种植 6 代, 油菜(*Brassica napus*)一年可以种植 4 代, 加速了育种进程^[36]。水稻是短日照植物, 结合基因组选择育种和快速育种方法, 可充分发挥定向改良的效率。定向改良必须知道哪些基因(等位基因)具有控制有利农艺性状和生物学性状的功能。在育种过程中, 水稻材料大多在正常生产条件下种植, 抗性性状如抗生物逆境和非生物逆境很难通过

田间目测加以选择,而标记辅助选择在苗期就可以进行。因此,利用标记辅助育种和基因组育种定向改良抗逆等性状更有现实意义。随着功能基因的不断挖掘和基因调控网络的建立,全基因组范围的设计育种将有更广阔的天地。

2.3 转基因育种与基因编辑育种

转基因育种是指通过转基因的方法,导入外源的基因,达到性状改良的目标,从而培育出新品种^[37]。传统育种只能依靠品种或者种之间的杂交实现重组,选育出具有优良性状的品种。而转基因育种可以实现跨物种的基因交流,对目标性状改良的针对性强,提高育种效率。苏云金芽孢杆菌的 Bt 毒蛋白基因是目前世界上公认的高效抗虫基因之一,通过转基因的方法将其导入水稻,可以有效提高水稻的抗虫特性^[38]。*bar* 基因能使植物特异性获得对除草剂草丁膦的抗性,转 *bar* 基因的抗除草剂水稻能获得很好的抗除草剂效果^[39]。

近 10 年来,基因编辑技术的突飞猛进,特别是 CRISPR/Cas9 技术的应用,基因敲除技术已经成为常规技术^[40],基因敲入技术也产生了突破^[41,42]。因此,定向敲除不良目标基因和定向整合优良目标基因,将大幅提高水稻定向遗传改良效率。并且,该系统获得的植株通过自交重组,容易得到不含转基因的基因编辑品种^[43,44]。

以选育矮秆抗病品种为例,3 种育种方法各有千秋(图 2)。常规育种历时长,但可以培育出全新的矮秆抗病品种;辅助选择快速育种历时大大缩短,定向改良矮秆抗病性状,获得与亲本综合性状类似的矮秆抗病品种;而转基因育种可以在较短的时间(2~3 世代)内获得与受体相似的矮秆抗病品种。

3 水稻遗传育种分子机制研究进展

水稻基因组测序的完成掀起了水稻基因功能研究的热潮^[45,46]。基于自然变异的正向遗传学策略,大量具有重要应用价值的基因相继被克隆,一批功能基因的分子机制得到解析,为水稻的遗传改良提供了重要基因^[47]。

3.1 雄性不育分子机制解析

近年来,野败型细胞质雄性不育的分子机理得到解析。刘耀光教授课题组报道了一个野生稻线粒体中新近起源的基因 *WA352*,与核编码的线粒体蛋白 *COX11* 互作,共同调控水稻 CMS-*WA*^[48]。*WA352* 诱导雄性不育可以被两个育性恢复基因 *Rf3* 和 *Rf4* 恢复,*Rf3* 暂时未被克隆,*Rf4* 编码一个 PPR 蛋白,可以降低 *WA352* 的表达^[49]。BT-CMS 中 *orf79* 与 *atp6* 共转录形成 *B-atp6-orf79*,控制包台型 CMS。*Rf1* 位点存在两个紧密连锁的恢复基因 *Rf1A* 和 *Rf1B*,编

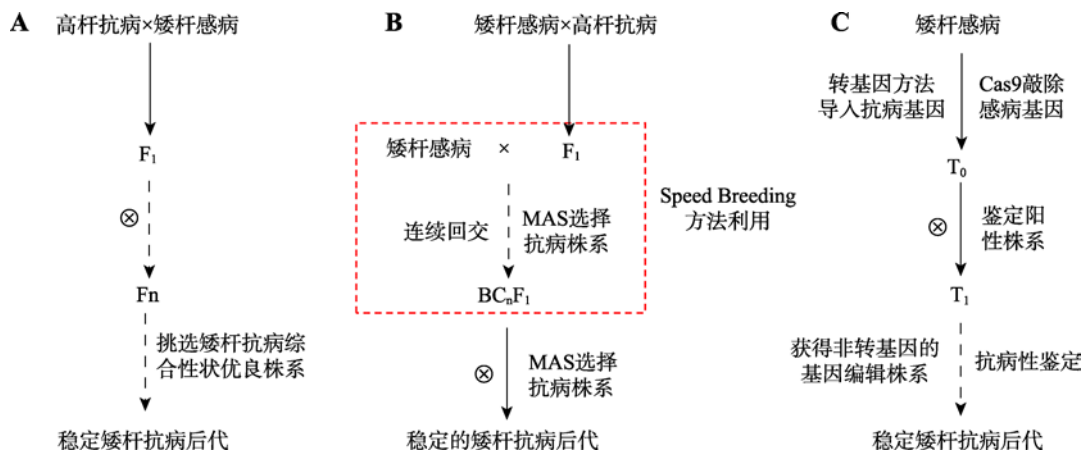


图 2 3 种水稻育种方法流程(以选育矮秆抗病品种为例)

Fig. 2 The flowchart of three types of rice breeding methods (Taking development of a dwarf and disease resistance cultivar as an example)

A: 常规育种; B: 标记辅助快速育种; C: 转基因育种。

码 PPR 家族蛋白, *Rf1A* 和 *Rf1B* 分别参与了对双顺反子 mRNA *B-atp6-orf79* 的切割和降解^[50]。与 BT-CMS 不同的是, HL-CMS 不育系中 *orfH79* 有两种转录产物, 一种为 *atp6-orfH79*, 另一种为 *orfH79*, 并且都能翻译成细胞毒素肽 ORFH79^[51]。OrFH79 蛋白能与电子传递链复合体 III 的亚基 P61 互作, 导致花粉败育^[52,53]。CMS 中线粒体基因突变改变了线粒体的正常状态, 导致不育; 而育性恢复基因编码 PPR 家族蛋白, 抑制或者参与对线粒体中 CMS 基因的 mRNA 加工, 从而导致育性的恢复。

我国科学家在光温敏雄性核不育的机理方面也进行了系统的研究。Fan 等^[54]发现 *PMS1* 编码一个长链非编码 RNA(long noncoding RNA, lncRNA) *PMS1T*, 在幼穗中表达量较高, 是 miR2118 的作用靶标, 切割产生 21nt 的 phasiRNAs。在长日照条件下, 农垦 58S 中 miR2118 切割位点附近的 S2 突变, 改变了 RNA 的二级结构, 增强了 miR2118 切割效率, 产生更多的 phasiRNAs, 导致不育。Ding 等^[55]和 Zhou 等^[56]发现 *PMS3* 编码一个 lncRNA, 分别命名为 LDMAR 和 osa-smR5864w。LDMAR 中一个 G-C 突变导致了 RNA 二级结构的改变, 并且 LDMAR 的启动子区域甲基化程度升高, 导致长日照条件下幼穗中表达量降低, 产生农垦 58S 中的雄性不育^[57]。

安农 S-1 是第一个培育成功的温敏不育系, 受一个隐性核不育基因 *TMS5* 控制, *TMS5* 编码 RNase Z^{S1} *tms5* 一个 SNP 的突变导致编码蛋白提前终止。与野生型相比, *tms5* 中 3 个泛素 60S 核糖体蛋白 *UbL401*、*UbL402* 和 *UbL404* 受高温诱导表达^[21], 蛋白质活性实验证明, RNase Z^{S1} 能特异切割 *UbL40* mRNA。安农 S-1 中 *tms5* 不能对 *UbL40* mRNA 进行切割降解, 导致高温条件下 *UbL40* mRNA 的过度积累, 从而影响细胞内泛素平衡, 引发花粉母细胞液泡化, 最终导致高温条件下花粉败育^[21]。

3.2 杂交种 F₁ 不育的分子机制

广亲和材料的发掘以及籼粳杂种不育基因的克隆和应用是有效解决籼粳杂种不育的根本出路^[58]。Ikehashi 和 Araki 提出广亲和基因的遗传模型, 即广亲和的 S5ⁿ 等位基因型、籼稻的 S5ⁱ 等位基因型和粳稻的 S5^j 等位基因型, 广亲和的 S5ⁿ 无论是与籼稻还

是粳稻杂交均可育。S5 位点有 3 个紧密连锁的基因—*ORF3*、*ORF4* 和 *ORF5*, 其中 *ORF5* 和 *ORF4* 分别扮演了“杀手(killer)”和“帮凶(partner)”的角色, 引起内质网逆境, 而 *ORF3* 起到了“保镖(protector)”的角色, 对内质网逆境有清除作用。典型的籼稻基因型为 *ORF3⁺ORF4⁺ORF5⁺*, 典型的粳稻基因型为 *ORF3⁺ORF4⁺ORF5⁻*, 而广亲和品种含有 *ORF5ⁿ*。*ORF4* 和 *ORF5* 为孢子体型作用方式(*ORF4* 和 *ORF5* 对所有的配子都能发挥作用), *ORF3* 为配子体型作用方式(只对含有该基因的配子起作用)。籼粳杂种 F₁ 雌配子形成过程中, 由于籼型配子 *ORF3⁺* 的存在, 可以为正常发育提供保护, 粳型配子携带 *ORF3⁻* 不能有效防护 *ORF4⁺ORF5⁺* 的杀伤, 从而导致败育^[59,60]。

Sa 是一个控制杂种雄配子不育基因, 由两个紧密连锁的基因 *SaM* 和 *SaF* 组成, 分别编码泛素修饰 E3 连接酶和 F-box 蛋白。大多数的籼稻携带 *SaM⁺SaF⁺* 基因型, 粳稻携带 *SaM⁻SaF⁻* 基因型, *SaM* 内含子中一个 SNP 的改变导致剪接模式的改变, 从而造成 *SaM* 蛋白翻译提前终止。籼粳杂种 F₁ 中存在 *SaM⁺* 的前提下, *SaF⁺* 能与 *SaM⁺* 互作, 导致 *SaM⁺* 基因型花粉败育, 称为“两基因/三元件”互作模型。因为 *SaM⁺* 多出一个自我抑制结构域, 阻止 *SaF* 和 *SaM⁺* 互作, *SaF* 不能与 *SaM⁺* 互作^[61]。

杂种雄性不育位点 *qHMS7* 也包括两个紧密连锁的基因 *ORF2* 和 *ORF3*, 分别编码核糖体失活蛋白和含线粒体信号肽的禾本科特异蛋白。滇粳优 1 号携带有功能的 *ORF2^DORF3^D*, 而南方野生稻(*O. meridionalis*)只携带一个无功能的 *ORF2^N*, 完全缺失 *ORF3*。*ORF2^D* 是一个毒性蛋白, 以孢子体方式发挥作用; *ORF3^D* 是一个解毒蛋白, 以配子体方式发挥作用。杂合(*ORF2^DORF3^D/ORF2^N*)条件下, *ORF2^D* 蛋白能杀死不携带 *ORF3^D* 基因的花粉。因此, 只有携带 *ORF2^DORF3^D* 基因型的花粉能遗传到后代, 称为自私基因^[62]。

日本研究者发现两个杂种不育位点 S27 和 S28 存在上位性互作, 图位克隆发现 S27 和 S28 是重复基因, 编码线粒体核糖体蛋白 L27。在栽培稻台中 65(Taichung 65)中, S27 有功能(*T⁺T⁺*)而 S28 无功能(*T^ST^S*), 基因型为 *T⁺T⁺|T^ST^S*; 在展颖野生稻(*O. glumaepatula*)中, S27 无功能(*G^SG^S*)而 S28 有功能(*G⁺G⁺*),

基因型为 $G^S G^S | G^+ G^+$; 后代中基因型为 $G^S | T^S$ 的花粉败育^[63]。

3.3 穗发育的分子机制

穗长、一次枝梗数、二次枝梗数和着粒密度决定每穗颖花数。*Gn1a* 编码细胞分裂素氧化酶基因 *OsCKX2*, 促进细胞分裂素的降解, 突变后细胞分裂素得到积累, 每穗颖花数增加, 从而增产^[64]。直立密穗基因 *DEP1* 编码 G 蛋白 γ 亚基^[65]。*DEP1* 蛋白通过调控 *OsCKX2* 的表达影响分生组织的活性和细胞的分裂增殖, 该基因突变促进细胞分裂, 枝梗数增加、每穗粒数增多^[66,67]。*FZP* 决定穗分枝向小穗形成的转化, 同时还抑制腋分生组织的形成。*FZP* 上游约 5 kb 处的 18 bp 串联重复序列抑制其表达, 延长了穗分枝历时从而增加每穗颖花数, 增产约 15%^[68]。*An-1* 编码 bHLH 蛋白, 调控细胞分裂, 正调控芒长和粒长, 负调控每穗颖花数^[69]。*An-2/LABA1* 编码 LOG-like 蛋白 6, 催化 CK 合成的最后一步反应, 通过促进细胞分裂增加芒长, 同时降低每穗颖花数和分蘖数^[70,71]。*GAD1* 也是一个正调控芒长和粒长、负调控每穗颖花数的基因^[72]。另外, 也发现了正调控每穗颖花数基因, 如富含亮氨酸重复受体样激酶基因 *LRK1*, 过表达该基因可以增加每穗颖花数^[73,74]。*Spr3* 最初由林鸿宣教授课题组定位在 4.6 kb 区间内, 但是这个区间并没有编码基因, 通过近等基因系比较发现, SG-64 等位基因具有增加每穗颖花数的作用^[75]; 而日本 Ishii 等^[76]将该基因定位在 9.3 kb 区间, *OsLGI* 位于定位区间下游, 通过互补测验验证了 9.3 kb 的 DNA 片段具有上调 *OsLGI* 的作用, *Spr3/OsLGI* 的克隆证实远端调控对基因功能起到重要的作用。*LF1* 是一个功能获得性突变体, 颖花两侧护颖发育成侧生小花, 形成簇生小花, 从而对每穗颖花数具有重要的调控作用^[77]。

3.4 粒形发育的分子机制

GS3 是粒长的负调控因子, 编码 G 蛋白 γ 亚基, 并且与 G 蛋白的其他亚基以及 *OsMADS1* 共同作用, 调控水稻粒型^[78-81]。*GW2* 负调控粒宽, 编码一个功能未知的 RING-type 蛋白, 具有 E3 泛素连接酶活性, 可能参与泛素蛋白酶体对蛋白的降解途径^[82]。*GIF1*

编码细胞壁蔗糖酶, 影响水稻灌浆, 表达模式对其功能的发挥具有重要的影响, 栽培稻中 *GIF1* 自身启动子驱动 *GIF1* 的过量表达能增加粒重^[83]。

BRs 是重要的植物激素, 其合成和信号转导途径对水稻粒形具有调控作用。*GS5* 编码一个丝氨酸羧肽酶, *GS5-1* 能增强 BRs 的信号, 正调控种子大小^[84,85]。*GW5/qSW5* (grain width 5/seed width 5) 是一个控制粒宽的主效基因, 前期研究认为 *GW5* 编码一个核定位蛋白, 并且 1212 bp 的缺失增加粒宽^[86-88]; 随后, 进一步研究发现 1212 bp 的缺失导致了其 5 kb 下游处的钙调素结合蛋白(*GW5*)表达量的降低, 增加了粒宽。*GW5* 定位在细胞膜上, 直接与 *GSK2* 互作并抑制 *GSK2* 的激酶活性, 激活 BRs 信号^[89]。转录调控因子 GRF 家族的 *GL2/GS2/PT2* 编码 *OsGRF4*, 直接与 BRs 的负调控因子 *GSK2* 互作, 抑制 *GSK2* 的转录激活活性, 从而上调受 BRs 信号诱导的基因表达, 激活 BRs 的响应^[90-93]。*qGL3.1/OsPPKL1* 编码 PPKL 家族的丝氨酸/苏氨酸磷酸酶 *OsPPKL1*, 也可能参与 BRs 的转导过程^[94-96]。*TGW6* 编码 IAA(indole-3-acetic acid)葡萄糖水解酶, 在胚乳发育过程中对保持生长素的稳态起着重要的作用, 不仅直接控制胚乳大小, 而且间接参与了同化物从源到库的运输及分配^[97]。

粒宽 QTL *GW8* 编码 SPL(squamosa promoter binding protein-like)家族蛋白 *OsSPL16*, 通过增加细胞数目增加粒宽和粒重^[98]。粒长和粒宽 QTL *GL7/GW7* 编码与拟南芥中 *LONGIFOLIA* 蛋白的同源蛋白。*GL7* 位点上 17.1 kb 片段的串联重复, 引起 *GL7* 的上调表达, 从而增加水稻粒长^[99]。*GW8* 中 SBP(squamosa promoter-binding protein)结构域直接结合在 *GW7* 的启动子, 抑制 *GW7* 基因的表达, 从而粒长变短^[100]。粒长粒重基因 *GLW7* 编码 SPL 家族的转录因子 *OsSPL13*, 正调控颖壳的细胞大小, 具有增加粒长和产量的作用^[101]。

3.5 株型的分子机制

自 20 世纪 60 年代以来, “绿色革命基因” *sd1* (semi-dwarf 1) 在水稻矮化育种中得到了广泛的应用, 但是直到 2002 年 *sd1* 才被克隆。*SD1* 编码 GA20 氧化酶蛋白 *OsGA20ox2*, 催化 GA53~GA44~GA19~

GA20 的反应, 活性的 GA3 处理 *sd1* 幼苗可以恢复到野生型表型^[102,103]。通过对矮秆品种中 *sd1* 的比较测序, 发现 *sd1* 的突变主要有 7 种等位基因型, 分别为 IR8 的 383 bp 缺失等位基因型、93-11 外显子提前终止等位基因型、矮脚南特中第一个外显子中 2 bp 缺失等位基因型, 以及 4 种 *SD1* 氨基酸改变的等位基因型, 它们的广泛利用推动了矮秆育种的进程^[104]。*Sd1* 不仅在“第一次绿色革命”中得到选择应用, 而且在更早的粳稻驯化过程中就被选择; 粳稻中两个功能性的 FNP(*SD1-EQ*)导致 *GA20ox2* 酶活性降低, 内源 GA 含量降低, 最终株高降低, 而籼稻和野生稻携带了强功能型的 *SD1(SD1-GR)*, 内源 GA 含量升高, 株高增加^[105]。

最重要的理想株型基因 *IPA1(Ideal plant architecture1)*编码 OsSPL14, 是 OsmiRNA156 的直接靶标。*IPA1* 的一个点突变阻断了 OsmiRNA156 介导的 OsSPL14 调控, 使分蘖减少、穗粒数和千粒重增加, 同时茎秆变得粗壮, 抗倒伏能力增强, 产量提高。在营养生长期, *OsSPL14* 控制水稻分蘖; 在生殖生长期, *OsSPL14* 高表达促进了穗分支。*IPA1* 可以直接结合在 *OsTBI* 的启动子上, 负调控水稻分蘖发生, 正调控 *DEP1* 调节水稻株高和穗长^[31,106]。研究还发现, 超级稻甬优 12 的 *IPA1* 等位基因上游具有 3 个 3137 bp 的串联重复, 使启动子区域甲基化程度降低以及染色质结构松散, 导致 *ipa1-2D* 的表达量上升, 分蘖数变少, 而穗变大, 所以, 适度的 *IPA1* 表达量能具有最高的产量潜力^[107]。

分蘖角是株型的重要性状, 普通野生稻具有匍匐生长的特性, 分蘖角很大, 而栽培稻表现为直立生长, 分蘖角较小。*PROG1(PROSTRATE GROWTH 1)* 是一个重要的控制匍匐生长习性的驯化基因, 编码 Cys2-His2 锌指蛋白转录因子。在野生稻到栽培稻的驯化过程中, *PROG1* 基因功能丧失, 株型得到改良, 每穗粒数增加, 产量提高^[108,109]。*TAC1* 是分蘖角主效 QTL, 编码一个禾本科特有的蛋白, 其内含子中 SNP 的突变导致了 *tac1* 表达量的降低, 产生了紧凑的株型^[110]。

3.6 开花与水稻产量的联动机制

开花期不仅是水稻地域适应性的重要性状, 在

一定的范围内, 开花期与产量正相关。*Ghd7* 编码一个 CCT 结构蛋白, *Ghd8/DTH8* 编码一个 CCAAT 盒结合蛋白亚基的 *OsHAP3*, *Ghd7.1/DTH7* 编码一个 PRR 蛋白, 它们都对光照长度敏感, 在长日照条件下, 通过抑制 *Ehd1*、*RFT1* 和 *Hd3a* 延迟抽穗, 同时增加株高和每穗颖花数^[111~113]。抽穗期基因 *Ghd7*、*Ghd8*、*Ghd7.1* 和 *Hd1* 功能的减弱或缺失促成了水稻从低纬度地区向高纬度地区扩散^[114]。在长日照条件下, *Hd1* 和 *Ghd7* 互作形成 *Ghd7-Hd1* 的蛋白复合体, 特异性地结合在 *Ehd1* 的顺式作用元件上, 抑制 *Ehd1* 的表达延迟抽穗^[115]。在长日照条件下, *Hd1* 也可以直接与 *Ghd8* 互作, 形成 *Ghd8-Hd1* 复合体, 抑制 *Hd3a* 的转录, 从而延迟抽穗。在短日照条件下, *Ghd8* 的转录得不到积累, 不能形成 *Ghd8-Hd1* 复合体, 而 *Hd1* 可以激活 *Hd3a* 的表达促进抽穗^[116]。

3.7 水稻重要利用价值的抗逆新基因和营养高效吸收基因发掘

挖掘具有抗生物逆境和非生物逆境的基因并阐明作用机理, 对培育高产稳产水稻品种具有重大意义。近 20 年来, 一大批水稻抗病基因被克隆^[117], 而这些基因具有不同的作用方式, 包括作用于病原识别、信号转导、下游防御相关蛋白以及不同信号之间的相互作用^[118]。最近几年抗虫基因克隆也取得突破性进展, 多个抗褐飞虱基因被克隆, 如 *Bph3*^[119]、*Bph14/Qbpl*^[120,121]、*BPH18*^[122] 和 *Bph9*^[123] 等, 为抗褐飞虱水稻品种的培育提供了优异的基因资源。

水稻优良品种应具备抗非生物逆境如高温和冷害等特性。水稻耐寒基因 *COLD1* 编码 G 蛋白信号的调控因子, 其与 *RGA1* 互作, 激活 Ca^{2+} 通道感受低温, 并加速 G 蛋白 GTPase 活性。超表达 *COLD1^{jap}* 能增强水稻耐寒性^[124]。耐冷 QTL *CTB4a* 编码富含亮氨酸受体蛋白激酶; 上调 *CTB4a* 会增强 ATP 合酶活性, 提高 ATP 含量, 在低温条件下提高结实率和产量^[125]。耐高温 QTL *TT1* 编码 26S 蛋白酶体 $\alpha 2$ 亚基, 参与泛素化蛋白降解途径, 非洲栽培稻中的等位基因具有耐高温; 高温诱导 *TT1* 表达, 可以降解有毒蛋白以及维持高温应答过程, 从而保护细胞免受损伤^[126]。

养份高效利用是绿色水稻品种的重要特性。

DEP1/qNGR9 编码 G 蛋白 γ 亚基,除了控制直立穗的性状外,还影响水稻氮利用效率,DEP1 能与 $G\alpha$ (RGA1)和 $G\beta$ (RGB1)亚基互作,共同调控氮信号^[127]。最近有研究报道 GRF4 可以结合在控制氮代谢、光合作用、蔗糖代谢、蔗糖转运和细胞分裂等基因的启动子上,上调基因的表达,促进氮素同化、固碳作用以及水稻的生长;而 *SLR1* (*slender rice 1*)编码 DELLA 蛋白,活性 GAs 可以促进 SLR1 的降解,SLR1 可以与 GRF4 拮抗,并对 GRF4 的功能起抑制作用,SLR1 积累不仅造成矮化,还降低了氮肥使用效率^[6]。因此,可以通过增加 *GRF4* 的表达,提高含有半矮秆基因 *sd1* 品种的氮利用效率,从而进一步提高产量^[6]。*PSTOL1/Pup1* 编码 Pup1 特异性蛋白激酶,超表达 *PSTOL1* 能在磷缺乏条件下显著增加产量。*PSTOL1* 能增强早期根的发育,使植株获得更多的磷和其他营养元素^[128]。

3.8 中国在水稻基础研究中的地位和贡献

上述大部分进展是中国科学家完成的。在 NCBI 中以 rice 为关键词,提取 2003 年~2018 年 7 月间发表的所有与水稻相关的论文,选取 Nature Index 所包含杂志中植物学相关的杂志,共筛选出 1286 篇论文,其中通讯作者单位为中国有 307 篇(图 3)。世界每年有 60~100 篇高水平水稻论文发表,中国发表论文数量在其中所占比例越来越高,从 2003 年占比 12%到 2018 年 7 月占比 43%。这表明,我国在水稻领域的基础研究突飞猛进,已经处于国际领先水平,中国的重要论文贡献份额近 5 年稳定在 30%左右。

4 水稻育种的发展方向

4.1 杂交育种与标记辅助选择技术紧密结合

常规育种、标记辅助选择育种和转基因育种在品种选育中都表现出各自的优势。但是,当前标记辅助选择大多是独立于杂交育种过程,只是对杂交育种等方法选育出的品种的个别缺陷性状进行改良,改良后新品种的基因组结构与原品种变化很小。转基因育种与标记辅助选择育种一样,也只是对现有品种的个别性状加以改良。从育种的效率和效果看,

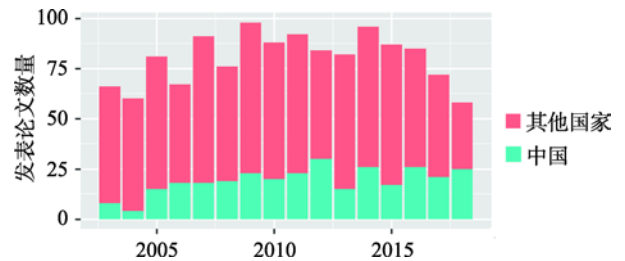


图 3 2003~2018 年发表的与水稻相关的高水平论文

Fig. 3 National distribution of high quality papers in rice from 2003 to 2018

毋庸置疑,水稻杂交育种方法依旧是主流方法。但是,杂交育种一定要在选育过程中与现代育种技术相结合,避免过去仅限于大田的纯表型选择,在杂交育种完成后再开展不良性状的改良。因此,在开展杂交育种之前,一定要先明确育种目标,首先要筛选符合育种目标的材料作为亲本,再明确亲本中调控目标性状的主要基因是否有功能或者功能强弱。这样,在杂交育种的低世代材料中根据农艺性状选择一些优良单株,再对这些单株进行标记辅助选择,从中选择携带无法目测的优良目标基因的单株,进入下一个世代,在杂交育种过程中完成标记辅助选择,使新品种具有育种目标性状,没有明显缺陷,省去辅助选择对某个性状修修补补的必要。

4.2 满足消费者需要,培育口感好的品种

随着生活水平的提高,人们对稻米品质有了更高的追求。除了外观品质和营养品质外,口感应该成为品质的重要指标。口感与水稻中直链和支链淀粉的组成比例和蛋白含量密切相关,但是影响口感的遗传基础还不清晰,需要加强遗传学研究。

4.3 满足轻简栽培需要,培育适合新的耕作制度的品种

直播和机械化等轻简栽培技术大大降低了劳动力成本,已成为水稻生产的主流技术。然而,轻简栽培出现新的生产问题:直播稻易倒伏,增加机械化收获难度。因此,培育茎秆粗壮、增强抗倒伏特性的品种有利于轻简栽培技术推广。另外,当前耕作制度多样化,从两季稻变一季稻,或者一种两收的再生稻。特别是张启发先生提出的长江中下

游稻区“双水双绿”稻虾共生的种植/养殖模式,具有较高的经济效益。为满足稻虾连作的需求,应该培育生育期适宜、茎秆粗壮、抗倒伏和抗病虫害的水稻品种。

4.4 满足生态环保需要, 培育具有特色健康品质的绿色新品种

培育抗病虫害的绿色品种是生产健康稻米的基本条件。水稻中一系列的抗稻瘟病和白叶枯病基因,以及抗飞虱基因得到定位或克隆^[129,130]。但是还没有找到有效抗稻曲病和抗螟虫的基因,今后需要在这些方面力争突破。土壤重金属污染特别是镉污染尤其严重,对食品安全和人类健康有重要的影响^[131]。2010年, Ueno 等^[132]克隆出一个控制水稻镉积累的基因 *OsHMA3*, 超表达低镉积累的等位基因可以选择性的降低种子中镉的积累,而对其他的微量元素没有影响。选育种子中镉或其他重金属含量低的品种,解决“重金属米”的安全隐患。另外,应该重视培育富含微量元素如富硒水稻品种,重视培育满足特殊人群需要的水稻品种,如适合糖尿病患者食用的抗性淀粉高的稻米等。

总之,水稻育种要紧跟耕作制度变化的步伐,培育适合新耕作方法的新品种。一方面要利用基因组育种技术和基因编辑技术,加快水稻功能基因组研究成果向育种应用的转化,另一方面要重视发掘新的重要基因,为设计育种提供元件!培育高产优质的绿色超级稻品种是人心所向,大势所趋。

参考文献(References):

- [1] 游修龄. 我国水稻品种资源的历史考证. 农业考古, 1981(2): 2–12. [DOI]
- [2] 广东省农业科学院. 广东水稻矮化育种的主要经验. 中国农业科学, 1965, 6(1): 19–24. [DOI]
- [3] Peng S, Cassman KG, Virmani SS, Sheehy J, Khush GS. Yield potential trends of tropical rice since the release of IR8 and the challenge of increasing rice yield potential. *Crop Sci*, 1999, 39(6): 1552–1559. [DOI]
- [4] Gu F, Zhang H, W J, Zhang H. Study on inheritance of dwarf character and its utilization in rice(*Oryza sativa* L.) breeding. *Jiangsu J Agr Sci*, 2003, 19(1): 48–54. 谷福林, 翟虎渠, 万建民, 张红生. 水稻矮秆性状研究及矮源育种利用. 江苏农业学报, 2003, 19(1): 48–54. [DOI]
- [5] Wu B, Hu W, Ayaad M, Liu H, Xing Y. Intragenic recombination between two non-functional *semi-dwarf 1* alleles produced a functional *SD1* allele in a tall recombinant inbred line in rice. *PLoS One*, 2017, 12(12): e0190116. [DOI]
- [6] Li S, Tian Y, Wu K, Ye Y, Yu J, Zhang J, Liu Q, Hu M, Li H, Tong Y, Harberd NP, Fu X. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. *Nature*, 2018, 560(7720): 595–600. [DOI]
- [7] Birchler JA, Yao H, Chudalayandi S, Vaiman D, Veitia RA. Heterosis. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2105–2112. [DOI]
- [8] 袁隆平. 水稻的雄性不孕性. 科学通报, 1966, 17(4): 185–188. [DOI]
- [9] Yuan LP. Hybrid rice in China. *Chin J Rice Sci*, 1986, 1(1): 8–18. 袁隆平. 中国的杂交水稻. 杂交水稻, 1986, 1(1): 8–18. [DOI]
- [10] 谢华安, 郑家团, 张受刚. 籼型杂交水稻汕优 63 及其恢复系明恢 63 的选育研究. 福建农业学报, 1987(1): 32–38. [DOI]
- [11] Ren GJ, Yan LA, Xie HA. Retrospective and perspective on indica three-line hybrid rice breeding research in China. *Chin Sci Bull*, 2016, 61(35): 3748–3760. 任光俊, 颜龙安, 谢华安. 三系杂交水稻育种研究的回顾与展望. 科学通报, 2016, 61(35): 3748–3760. [DOI]
- [12] 袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987(1): 1–2. [DOI]
- [13] 李实黄. 冈型及 D 型杂交稻的选育、利用和遗传研究. 杂交水稻, 1997(S1): 1–25. [DOI]
- [14] 周坤炉. 籼型杂交水稻三系不育系选育. 杂交水稻, 1994, 3(Z1): 22–26. [DOI]
- [15] Wang WM, Wen HC, Yuan GL, Wan XQ, Zhu YC. Breeding of and studies on k-type hybrid rice. *Hybrid Rice*, 1996(6): 13–15. 王文明, 文宏灿, 袁国良, 万先齐, 朱永川. K 型杂交水稻的选育与研究. 杂交水稻, 1996(6): 13–15. [DOI]
- [16] Yang ZY. Retrospects and prospects on the development of japonica hybrid rice in the north of china. *Acta Agronom Sin*, 1998, 24(6): 840–846. 杨振玉. 北方杂交粳稻发展的思考与展望. 作物学报, 1998, 24(6): 840–846. [DOI]
- [17] Tang SZ, Zhang HG, Liang GH, Yan CJ, Liu QQ, Gu MH. Reasons and countermeasures of slow development

- on three-line japonica hybrid rice. *Hybrid Rice*, 2008, 23(1): 1–5.
- 汤述翥, 张宏根, 梁国华, 严长杰, 刘巧泉, 顾铭洪. 三系杂交粳稻发展缓慢的原因及对策. *杂交水稻*, 2008, 23(1): 1–5. [DOI]
- [18] Tan XL, Tan YL, Zhao YH, Zhang XM, Hong RK, Jin SL, Liu XR, Huang DJ. Identification of the Rf gene conferring fertility restoration of the CMS Dian-type 1 in rice by using simple sequence repeat markers and advanced inbred lines of restorer and maintainer. *Plant Breed*, 2010, 123(4): 338–341. [DOI]
- [19] Zhang ZG, Yuan SC, Xu CZ. The influence of photoperiod on the fertility changes of Hubei photo-sensitive genic male-sterile rice (HPGMR). *Chin J Rice Sci*, 1987, 1(3): 137–143. [DOI]
- [20] Chen L, Zhou G, Yu X. Effects of temperature and photoperiod on fertility and physiological activities of rice annong S-1 and Hengnong S-1. *Acta Bot Sin*, 1994, 36(Suppl.): 119–123. [DOI]
- [21] Zhou H, Zhou M, Yang Y, Li J, Zhu L, Jiang D, Dong J, Liu Q, Gu L, Zhou L, Feng M, Qin P, Hu X, Song C, Shi J, Song X, Ni E, Wu X, Deng Q, Liu Z, Chen M, Liu YG, Cao X, Zhuang C. *RNase Z^(SI)* processes UbL40 mRNAs and controls thermosensitive genic male sterility in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 4884. [DOI]
- [22] Wu J, Deng QY, Yuan DY, Shaowu QI. Progress of super hybrid rice research in China. *Chin Sci Bull*, 2016(35): 3787–3796. [DOI]
- [23] Ikehashi H, Araki H. Varietal screening of compatibility types revealed in F₁ fertility of distant crosses in rice. *Japan J Breed*, 1984, 34(3): 304–313. [DOI]
- [24] Lü CG, Zou JS. Theory and practice on breeding of two-line hybrid rice, Liangyoupei jiu. *Sci Agric Sin*, 2016, 49(9): 1635–1645.
- 吕川根, 邹江石. 两系法杂交稻两优培九育种的理论与实践. *中国农业科学*, 2016, 49(9): 1635–1645. [DOI]
- [25] Shen XH, Chen SG, Cao LY, Zhan XD, Chen DB, Wu WM, Cheng SH. Construction of genetic linkage map based on a RIL population derived from super hybrid rice, XY9308. *Mol Plant Breed*, 2008, 6(5): 861–866.
- 沈希宏, 陈深广, 曹立勇, 占小登, 陈代波, 吴伟明, 程式华. 超级杂交稻协优 9308 重组自交系的分子遗传图谱构建. *分子植物育种*, 2008, 6(5): 861–866. [DOI]
- [26] Wei HH, Jiang YH, Zhao K, Xu JW, Zhang HC, Dai QG, Huo ZY, Xu K, Wei HY, Zheng F. Characteristics of super-high yield population in Yongyou series of hybrid rice. *Acta Agron Sin*, 2013, 39(12): 2201–2210.
- 韦还和, 姜元华, 赵可, 许俊伟, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕, 郑飞. 甬优系列杂交稻品种的超高产群体特征. *作物学报*, 2013, 39(12): 2201–2210. [DOI]
- [27] 林建荣, 吴明国, 宋昕蔚, 阮关海. 籼粳亚种间高产杂交水稻新组合春优 658. *杂交水稻*, 2009, 24(5): 84–85. [DOI]
- [28] Khush GS. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. *Plant Mol Biol*, 2005, 59(1): 1–6. [DOI]
- [29] Yang SR, Chen WF, Zhang LB. Trends in breeding rice for ideotype. *Chin J Rice Sci*, 1988, 2(3): 129–135. [DOI]
- [30] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. *杂交水稻*, 1997(6): 1–6. [DOI]
- [31] Jiao Y, Wang Y, Xue D, Wang J, Yan M, Liu G, Dong G, Zeng D, Lu Z, Zhu X, Qian Q, Li J. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 541–544. [DOI]
- [32] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Mol Plant Breed*, 2005, 3(5): 601–602.
- 张启发. 绿色超级稻培育的设想. *分子植物育种*, 2005, 3(5): 601–602. [DOI]
- [33] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(42): 16402–16409. [DOI]
- [34] Wing RA, Purugganan MD, Zhang Q. The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice. *Nat Rev Genet*, 2018, 19: 505–517. [DOI]
- [35] Yu H, Xie W, Li J, Zhou F, Zhang Q. A whole-genome SNP array (RICE6K) for genomic breeding in rice. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12(1): 28–37. [DOI]
- [36] Watson A, Ghosh S, Williams MJ, Cuddy WS, Simmonds J, Rey MD, Asyraf Md Hatta M, Hinchliffe A, Steed A, Reynolds D, Adamski NM, Breakspear A, Korolev A, Rayner T, Dixon LE, Riaz A, Martin W, Ryan M, Edwards D, Batley J, Raman H, Carter J, Rogers C, Domoney C, Moore G, Harwood W, Nicholson P, Dieters MJ, Delacy IH, Zhou J, Uauy C, Boden SA, Park RF, Wulff BBH, Hickey LT. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nat Plants*, 2018, 4(1): 23–29. [DOI]
- [37] 陈浩, 林拥军, 张启发. 转基因水稻研究的回顾与展望. *科学通报*, 2009, 54(18): 2699–2717. [DOI]
- [38] Tu JM, Zhang GA, Datta K, Xu CG, He YQ, Zhang QF, Khush GS, Datta SK. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expressing *Bacillus thur-*

- ingiensis δ -endotoxin. *Nat Biotechnol*, 2000, 18(10): 1101–1104. [DOI]
- [39] Wang FQ, Wang SQ, Li SC, Zhang KZ, Li P. Research progress on herbicide resistant transgenic rice and its safety issues. *Mol Plant Breed*, 2006, 4(6): 846–852. 吴发强, 王世全, 李双成, 张楷正, 李平. 抗除草剂转基因水稻的研究进展及其安全性问题. *分子植物育种*, 2006, 4(6): 846–852. [DOI]
- [40] Ran FA, Hsu PD, Wright J, Agarwala V, Scott DA, Zhang F. Genome engineering using the CRISPR-Cas9 system. *Nat Protoc*, 2013, 8(11): 2281–2308. [DOI]
- [41] Zhu Z, Verma N, González F, Shi ZD, Huangfu D. A CRISPR/Cas-mediated selection-free knockin strategy in human embryonic stem cells. *Stem Cell Rep*, 2015, 4(6): 1103–1111. [DOI]
- [42] Li J, Meng X, Zong Y, Chen K, Zhang H, Liu J, Li J, Gao C. Gene replacements and insertions in rice by intron targeting using CRISPR-Cas9. *Nat Plants*, 2016, 2(10): 16139. [DOI]
- [43] Hsu PD, Lander ES, Zhang F. Development and applications of CRISPR-Cas9 for genome manipulations. *Cell*, 2014, 157(6): 1262–1278. [DOI]
- [44] Miki D, Zhang W, Zeng W, Feng Z, Zhu JK. CRISPR/Cas9-mediated gene targeting in Arabidopsis using sequential transformation. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 1967. [DOI]
- [45] Feng Q, Zhang Y, Hao P, Wang S, Fu G, Huang Y, Li Y, Zhu J, Liu Y, Hu X, Jia P, Zhang Y, Zhao Q, Ying K, Yu S, Tang Y, Weng Q, Zhang L, Lu Y, Mu J, Lu Y, Zhang LS, Yu Z, Fan D, Liu X, Lu T, Li C, Wu Y, Sun T, Lei H, Li T, Hu H, Guan J, Wu M, Zhang R, Zhou B, Chen Z, Chen L, Jin Z, Wang R, Yin H, Cai Z, Ren S, Lv G, Gu W, Zhu G, Tu Y, Jia J, Zhang Y, Chen J, Kang H, Chen X, Shao C, Sun Y, Hu Q, Zhang X, Zhang W, Wang L, Ding C, Sheng H, Gu J, Chen S, Ni L, Zhu F, Chen W, Lan L, Lai Y, Cheng Z, Gu M, Jiang J, Li J, Hong G, Xue Y, Han B. Sequence and analysis of rice chromosome 4. *Nature*, 2002, 420(6913): 316–320. [DOI]
- [46] Sasaki T, Matsumoto T, Yamamoto K, Sakata K, Baba T, Katayose Y, Wu J, Niimura Y, Cheng Z, Nagamura Y, Antonio BA, Kanamori H, Hosokawa S, Masukawa M, Arikawa K, Chiden Y, Hayashi M, Okamoto M, Ando T, Aoki H, Arita K, Hamada M, Harada C, Hijishita S, Honda M, Ichikawa Y, Itonuma A, Iijima M, Ikeda M, Ikeno M, Ito S, Ito T, Ito Y, Iwabuchi A, Kamiya K, Karasawa W, Katagiri S, Kikuta A, Kobayashi N, Kono I, Machita K, Maehara T, Mizuno H, Mizubayashi T, Mukai Y, Nagasaki H, Nakashima M, Nakama Y, Nakamichi Y, Nakamura M, Namiki N, Negishi M, Ohta I, Ono N, Saji S, Sakai K, Shibata M, Shimokawa T, Shomura A, Song J, Takazaki Y, Terasawa K, Tsuji K, Waki K, Yamagata H, Yamane H, Yoshiki S, Yoshihara R, Yukawa K, Zhong H, Iwama H, Endo T, Ito H, Hahn JH, Kim HI, Eun MY, Yano M, Jiang J, Gojobori T. The genome sequence and structure of rice chromosome 1. *Nature*, 2002, 420(6913): 312–316. [DOI]
- [47] Li Y, Xiao J, Chen L, Huang X, Cheng Z, Han B, Zhang Q, Wu C. Rice functional genomics research: past decade and future. *Mol Plant*, 2018, 11(3): 359–380. [DOI]
- [48] Luo D, Xu H, Liu Z, Guo J, Li H, Chen L, Fang C, Zhang Q, Bai M, Yao N, Wu H, Wu H, Ji C, Zheng H, Chen Y, Ye S, Li X, Zhao X, Li R, Liu YG. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat Genet*, 2013, 45(5): 573–577. [DOI]
- [49] Tang H, Luo D, Zhou D, Zhang Q, Tian D, Zheng X, Chen L, Liu YG. The rice restorer *Rf4* for wild-abortive cytoplasmic male sterility encodes a mitochondrial-localized PPR protein that functions in reduction of WA352 transcripts. *Mol Plant*, 2014, 7(9): 1497–1500. [DOI]
- [50] Wang Z, Zou Y, Li X, Zhang Q, Chen L, Wu H, Su D, Chen Y, Guo J, Luo D, Long Y, Zhong Y, Liu YG. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 676–687. [DOI]
- [51] Peng XJ, Wang K, Hu CF, Zhu YL, Wang T, Yang J, Tong JP, Li SQ, Zhu YG. The mitochondrial gene *orfH79* plays a critical role in impairing both male gametophyte development and root growth in CMS-Honglian rice. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 125. [DOI]
- [52] Wang K, Gao F, Ji Y, Liu Y, Dan Z, Yang P, Zhu Y, Li S. *ORFH79* impairs mitochondrial function via interaction with a subunit of electron transport chain complex III in Honglian cytoplasmic male sterile rice. *New Phytol*, 2013, 198(2): 408–418. [DOI]
- [53] Hu J, Zhu RS, Li S, Li Y, Yu J, Huang W, Zhu Y. Discovery, utilization and perspective of Honglian cytoplasmic male sterile rice. *Chin Sci Bull*, 2016, 61(35): 3813–3821. 胡骏, 朱仁山, 李绍清, 李阳生, 余金洪, 黄文超, 朱英国. 红莲型细胞质雄性不育的发现利用研究及展望.

- 科学通报, 2016, 61(35): 3813–3821. [DOI]
- [54] Fan Y, Yang J, Mathioni SM, Yu J, Shen J, Yang X, Wang L, Zhang Q, Cai Z, Xu C, Li X, Xiao J, Meyers BC, Zhang Q. *PMSIT*, producing phased small-interfering RNAs, regulates photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(52): 15144–15149. [DOI]
- [55] Ding J, Lu Q, Ouyang Y, Mao H, Zhang P, Yao J, Xu C, Li X, Xiao J, Zhang Q. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(7): 2654–2659. [DOI]
- [56] Zhou H, Liu QJ, Li J, Jiang DG, Zhou LY, Wu P, Lu S, Li F, Zhu LY, Liu ZL, Chen LT, Liu YG, Zhuang CX. Photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterility in rice are caused by a point mutation in a novel noncoding RNA that produces a small RNA. *Cell Res*, 2012, 22(4): 649–660. [DOI]
- [57] Ding J, Shen J, Mao H, Xie W, Li X, Zhang Q. RNA-directed DNA methylation is involved in regulating photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Mol Plant*, 2012, 5(6): 1210–1216. [DOI]
- [58] Ikehashi H, Araki H. Varietal screening of compatibility types revealed in F_1 fertility of distant crosses in rice. *Japan J Breed*, 1984, 34(3): 304–313. [DOI]
- [59] Yang J, Zhao X, Cheng K, Du H, Ouyang Y, Chen J, Qiu S, Huang J, Jiang Y, Jiang L, Ding J, Wang J, Xu C, Li X, Zhang Q. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science*, 2012, 337(6100): 1336–1340. [DOI]
- [60] Chen J, Ding J, Ouyang Y, Du H, Yang J, Cheng K, Zhao J, Qiu S, Zhang X, Yao J, Liu K, Wang L, Xu C, Li X, Xue Y, Xia M, Ji Q, Lu J, Xu M, Zhang Q. A triallelic system of *S5* is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of indica-japonica hybrids in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(32): 11436–11441. [DOI]
- [61] Long Y, Zhao L, Niu B, Su J, Wu H, Chen Y, Zhang Q, Guo J, Zhuang C, Mei M, Xia J, Wang L, Wu H, Liu YG. Hybrid male sterility in rice controlled by interaction between divergent alleles of two adjacent genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(48): 18871–18876. [DOI]
- [62] Yu X, Zhao Z, Zheng X, Zhou J, Kong W, Wang P, Bai W, Zheng H, Zhang H, Li J, Liu J, Wang Q, Zhang L, Liu K, Yu Y, Guo X, Wang J, Lin Q, Wu F, Ren Y, Zhu S, Zhang X, Cheng Z, Lei C, Liu S, Liu X, Tian Y, Jiang L, Ge S, Wu C, Tao D, Wang H, Wan J. A selfish genetic element confers non-Mendelian inheritance in rice. *Science*, 2018, 360(6393): 1130–1132. [DOI]
- [63] Yamagata Y, Yamamoto E, Aya K, Win KT, Doi K, Sobrizal, Ito T, Kanamori H, Wu J, Matsumoto T, Matsuoka M, Ashikari M, Yoshimura A. Mitochondrial gene in the nuclear genome induces reproductive barrier in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(4): 1494–1499. [DOI]
- [64] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309(5735): 741–745. [DOI]
- [65] Botella JR. Can heterotrimeric G proteins help to feed the world? *Trends Plant Sci*, 2012, 17(10): 563–568. [DOI]
- [66] Zuo J, Li J. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size. *Annu Rev Genet*, 2014, 48: 99–118. [DOI]
- [67] Huang X, Qian Q, Liu Z, Sun H, He S, Luo D, Xia G, Chu C, Li J, Fu X. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41(4): 494–497. [DOI]
- [68] Bai X, Huang Y, Hu Y, Liu H, Zhang B, Smaczniak C, Hu G, Han Z, Xing Y. Duplication of an upstream silencer of *FZP* increases grain yield in rice. *Nat Plant*, 2017, 3(11): 885–893. [DOI]
- [69] Luo J, Liu H, Zhou T, Gu B, Huang X, Shangguan Y, Zhu J, Li Y, Zhao Y, Wang Y, Zhao Q, Wang A, Wang Z, Sang T, Wang Z, Han B. *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice. *Plant Cell*, 2013, 25(9): 3360–3376. [DOI]
- [70] Gu B, Zhou T, Luo J, Liu H, Wang Y, Shangguan Y, Zhu J, Li Y, Sang T, Wang Z, Han B. *An-2* encodes a cytokinin synthesis enzyme that regulates awn length and grain production in rice. *Mol Plant*, 2015, 8(11): 1635–1650. [DOI]
- [71] Hua L, Wang DR, Tan L, Fu Y, Liu F, Xiao L, Zhu Z, Fu Q, Sun X, Gu P, Cai H, McCouch SR, Sun C. *LABA1*, a domestication gene associated with long, barbed awns in wild rice. *Plant Cell*, 2015, 27(7): 1875–1888. [DOI]
- [72] Jin J, Hua L, Zhu Z, Tan L, Zhao X, Zhang W, Liu F, Fu Y, Cai H, Sun X, Gu P, Xie D, Sun C. *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication. *Plant Cell*, 2016, 28(10): 2453–2463. [DOI]
- [73] Zha X, Luo X, Qian X, He G, Yang M, Li Y, Yang J. Over-expression of the rice *LRK1* gene improves

- quantitative yield components. *Plant Biotechnol J*, 2009, 7(7): 611–620. [DOI]
- [74] He G, Luo X, Tian F, Li K, Zhu Z, Su W, Qian X, Fu Y, Wang X, Sun C, Yang J. Haplotype variation in structure and expression of a gene cluster associated with a quantitative trait locus for improved yield in rice. *Genome Res*, 2006, 16(5): 618–626. [DOI]
- [75] Luo JJ, Hao W, Jin J, Gao JP, Lin HX. Fine mapping of *Spr3*, a locus for spreading panicle from African cultivated rice (*Oryza glaberrima* Steud.). *Mol Plant*, 2008, 1(5): 830–838. [DOI]
- [76] Ishii T, Numaguchi K, Miura K, Yoshida K, Thanh PT, Htun TM, Yamasaki M, Komeda N, Matsumoto T, Terauchi R, Ishikawa R, Ashikari M. *OsLGI* regulates a closed panicle trait in domesticated rice. *Nat Genet*, 2013, 45(4): 462–465, 465e1–2. [DOI]
- [77] Zhang T, Li Y, Ma L, Sang X, Ling Y, Wang Y, Yu P, Zhuang H, Huang J, Wang N, Zhao F, Zhang C, Yang Z, Fang L, He G. *LATERAL FLORET 1* induced the three-florets spikelet in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114(37): 9984–9989. [DOI]
- [78] Fan C, Xing Y, Mao H, Lu T, Han B, Xu C, Li X, Zhang Q. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor Appl Genet*, 2006, 112(6): 1164–1171. [DOI]
- [79] Mao H, Sun S, Yao J, Wang C, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. Linking differential domain functions of the *GS3* protein to natural variation of grain size in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(45): 19579–19584. [DOI]
- [80] Liu Q, Han R, Wu K, Zhang J, Ye Y, Wang S, Chen J, Pan Y, Li Q, Xu X, Zhou J, Tao D, Wu Y, Fu X. G-protein $\beta\gamma$ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 852. [DOI]
- [81] Sun S, Wang L, Mao H, Shao L, Li X, Xiao J, Ouyang Y, Zhang Q. A G-protein pathway determines grain size in rice. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 851. [DOI]
- [82] Song XJ, Huang W, Shi M, Zhu M, Lin HX. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623–630. [DOI]
- [83] Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, Zhang L, He W, Lu B, Lin H, Ma H, Zhang G, He Z. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1370–1374. [DOI]
- [84] Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J, He Y, Zhang Q. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 2011, 43(12): 1266–1269. [DOI]
- [85] Xu C, Liu Y, Li Y, Xu X, Xu C, Li X, Xiao J, Zhang Q. Differential expression of *GS5* regulates grain size in rice. *J Exp Bot*, 2015, 66(9): 2611–2623. [DOI]
- [86] Weng J, Gu S, Wan X, Gao H, Guo T, Su N, Lei C, Zhang X, Cheng Z, Guo X, Wang J, Jiang L, Zhai H, Wan J. Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res*, 2008, 18(12): 1199–1209. [DOI]
- [87] Wan XY, Weng JF, Zhai HQ, Wang JK, Lei CL, Liu XL, Guo T, Jiang LJ, Su N, Wan JM. Quantitative trait loci (QTL) analysis for rice grain width and fine mapping of an identified QTL allele *gw-5* in a recombination hotspot region on chromosome 5. *Genetics*, 2008, 179(4): 2239–2252. [DOI]
- [88] Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(8): 1023–1028. [DOI]
- [89] Liu J, Chen J, Zheng X, Wu F, Lin Q, Heng Y, Tian P, Cheng Z, Yu X, Zhou K, Zhang X, Guo X, Wang J, Wang H, Wan J. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice. *Nat Plants*, 2017, 3: 17043. [DOI]
- [90] Duan P, Ni S, Wang J, Zhang B, Xu R, Wang Y, Chen H, Zhu X, Li Y. Corrigendum: Regulation of *OsGRF4* by OsmiR396 controls grain size and yield in rice. *Nat Plants*, 2016, 2: 15203. [DOI]
- [91] Che R, Tong H, Shi B, Liu Y, Fang S, Liu D, Xiao Y, Hu B, Liu L, Wang H, Zhao M, Chu C. Control of grain size and rice yield by *GL2*-mediated brassinosteroid responses. *Nat Plants*, 2015, 2: 15195. [DOI]
- [92] Hu J, Wang Y, Fang Y, Zeng L, Xu J, Yu H, Shi Z, Pan J, Zhang D, Kang S, Zhu L, Dong G, Guo L, Zeng D, Zhang G, Xie L, Xiong G, Li J, Qian Q. A rare allele of *GS2* enhances grain size and grain yield in rice. *Mol Plant*, 2015, 8(10): 1455–1465. [DOI]
- [93] Sun P, Zhang W, Wang Y, He Q, Shu F, Liu H, Wang J, Wang J, Yuan L, Deng H. *OsGRF4* controls grain shape, panicle length and seed shattering in rice. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58(10): 836–847. [DOI]
- [94] Hu Z, He H, Zhang S, Sun F, Xin X, Wang W, Qian X, Yang J, Luo X. A Kelch motif-containing serine/threonine protein phosphatase determines the large

- grain QTL trait in rice. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54(12): 979–990. [DOI]
- [95] Qi P, Lin Y, Song X, Shen J, Huang W, Shan J, Zhu M, Jiang L, Gao J, Lin H. The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating Cyclin-T1;3. *Cell Res*, 2012, 22(12): 1666–1680. [DOI]
- [96] Zhang X, Wang J, Huang J, Lan H, Wang C, Yin C, Wu Y, Tang H, Qian Q, Li J, Zhang H. Rare allele of *OsPPKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(52): 21534–21539. [DOI]
- [97] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, Murakami N, Hara N, Onodera H, Kashiwagi T, Ujiie K, Shimizu B, Onishi A. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield. *Nat Genet*, 2013, 45(6): 707–711. [DOI]
- [98] Wang S, Wu K, Yuan Q, Liu X, Liu Z, Lin X, Zeng R, Zhu H, Dong G, Qian Q, Zhang G, Fu X. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat Genet*, 2012, 44(8): 950–954. [DOI]
- [99] Wang Y, Xiong G, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y, Zeng L, Xu E, Xu J, Ye W, Meng X, Liu R, Chen H, Jing Y, Wang Y, Zhu X, Li J, Qian Q. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 944–948. [DOI]
- [100] Wang S, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J, Wang S, Wang Y, Chen X, Zhang Y, Gao C, Wang F, Huang H, Fu X. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nat Genet*, 2015, 47(8): 949–954. [DOI]
- [101] Si L, Chen J, Huang X, Gong H, Luo J, Hou Q, Zhou T, Lu T, Zhu J, Shangguan Y, Chen E, Gong C, Zhao Q, Jing Y, Zhao Y, Li Y, Cui L, Fan D, Lu Y, Weng Q, Wang Y, Zhan Q, Liu K, Wei X, An K, An G, Han B. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice. *Nat Genet*, 2016, 48(4): 447–456. [DOI]
- [102] Spielmeier W, Ellis MH, Chandler PM. *Semidwarf 1 (sd-1)*, "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(13): 9043–9048. [DOI]
- [103] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Kobayashi M, Khush GS. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*, 2002, 416: 701–702. [DOI]
- [104] Asano K, Takashi T, Miura K, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M, Ashikari M. Genetic and molecular analysis of utility of *sd1* alleles in rice breeding. *Breed Sci*, 2007, 57(1): 53–58. [DOI]
- [105] Asano K, Yamasaki M, Takuno S, Miura K, Katagiri S, Ito T, Doi K, Wu J, Ebana K, Matsumoto T, Innan H, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M. Artificial selection for a green revolution gene during japonica rice domestication. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(27): 11034–11039. [DOI]
- [106] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, Song XJ, Ito M, Asano K, Matsuoka M, Kitano H, Ashikari M. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 545–549. [DOI]
- [107] Zhang L, Yu H, Ma B, Liu G, Wang J, Wang J, Gao R, Li J, Liu J, Xu J, Zhang Y, Li Q, Huang X, Xu J, Li J, Qian Q, Han B, He Z, Li J. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice. *Nat Commun*, 2017, 8: 14789. [DOI]
- [108] Jin J, Huang W, Gao JP, Yang J, Shi M, Zhu MZ, Luo D, Lin HX. Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1365–1369. [DOI]
- [109] Tan L, Li X, Liu F, Sun X, Li C, Zhu Z, Fu Y, Cai H, Wang X, Xie D, Sun C. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1360–1364. [DOI]
- [110] Yu B, Lin Z, Li H, Li X, Li J, Wang Y, Zhang X, Zhu Z, Zhai W, Wang X, Xie D, Sun C. *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice. *Plant J*, 2007, 52(5): 891–898. [DOI]
- [111] Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761–767. [DOI]
- [112] Yan WH, Wang P, Chen HX, Zhou HJ, Li QP, Wang CR, Ding ZH, Zhang YS, Yu SB, Xing YZ, Zhang QF. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4(2): 319–330. [DOI]
- [113] Wei X, Xu J, Guo H, Jiang L, Chen S, Yu C, Zhou Z, Hu P, Zhai H, Wan J. *DTH8* suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. *Plant Physiol*, 2010, 153(4): 1747–1758. [DOI]
- [114] Zhang J, Zhou X, Yan W, Zhang Z, Lu L, Han Z, Zhao H, Liu H, Song P, Hu Y, Shen G, He Q, Guo S, Gao G, Wang G, Xing Y. Combinations of the *Ghd7*, *Ghd8* and *Hd1* genes largely define the ecogeographical adaptation and yield potential of cultivated rice. *New Phytol*, 2015, 208(4): 1056–1066. [DOI]

- [115] Nemoto Y, Nonoue Y, Yano M, Izawa T. *Hdl*, a CONSTANS ortholog in rice, functions as an *Ehd1* repressor through interaction with monocot-specific CCT-domain protein *Ghd7*. *Plant J*, 2016, 86(3): 221–233. [DOI]
- [116] Du A, Tian W, Wei M, Yan W, He H, Zhou D, Huang X, Li S, Ouyang X. The *DTH8-Hdl* module mediates day-length-dependent regulation of rice flowering. *Mol Plant*, 2017, 10(7): 948–961. [DOI]
- [117] St Clair DA. Quantitative disease resistance and quantitative resistance Loci in breeding. *Annu Rev Phytopathol*, 2010, 48: 247–268. [DOI]
- [118] Helliwell EE, Yang Y. Molecular strategies to improve rice disease resistance. *Methods Mol Biol*, 2013, 956: 285–309. [DOI]
- [119] Liu Y, Wu H, Chen H, Liu Y, He J, Kang H, Sun Z, Pan G, Wang Q, Hu J, Zhou F, Zhou K, Zheng X, Ren Y, Chen L, Wang Y, Zhao Z, Lin Q, Wu F, Zhang X, Guo X, Cheng X, Jiang L, Wu C, Wang H, Wan J. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. *Nat Biotechnol*, 2015, 33(3): 301–305. [DOI]
- [120] Du B, Zhang W, Liu B, Hu J, Wei Z, Shi Z, He R, Zhu L, Chen R, Han B, He G. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(52): 22163–22168. [DOI]
- [121] Hu L, Wu Y, Wu D, Rao W, Guo J, Ma Y, Wang Z, Shangguan X, Wang H, Xu C, Huang J, Shi S, Chen R, Du B, Zhu L, He G. The coiled-coil and nucleotide binding domains of *BROWN PLANTHOPPER RESISTANCE14* function in signaling and resistance against Planthopper in rice. *Plant Cell*, 2017, 29(12): 3157–3185. [DOI]
- [122] Ji H, Kim SR, Kim YH, Suh JP, Park HM, Sreenivasulu N, Misra G, Kim SM, Hechanova SL, Kim H, Lee GS, Yoon UH, Kim TH, Lim H, Suh SC, Yang J, An G, Jena KK. Map-based cloning and characterization of the *BPH18* gene from wild rice conferring resistance to Brown Planthopper (BPH) insect pest. *Sci Rep*, 2016, 6: 34376. [DOI]
- [123] Zhao Y, Huang J, Wang Z, Jing S, Wang Y, Ouyang Y, Cai B, Xin XF, Liu X, Zhang C, Pan Y, Ma R, Li Q, Jiang W, Zeng Y, Shangguan X, Wang H, Du B, Zhu L, Xu X, Feng YQ, He SY, Chen R, Zhang Q, He G. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(45): 12850–12855. [DOI]
- [124] Ma Y, Dai X, Xu Y, Luo W, Zheng X, Zeng D, Pan Y, Lin X, Liu H, Zhang D, Xiao J, Guo X, Xu S, Niu Y, Jin J, Zhang H, Xu X, Li L, Wang W, Qian Q, Ge S, Chong K. *COLD1* confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 2015, 160(6): 1209–1221. [DOI]
- [125] Zhang Z, Li J, Pan Y, Li J, Zhou L, Shi H, Zeng Y, Guo H, Yang S, Zheng W, Yu J, Sun X, Li G, Ding Y, Ma L, Shen S, Dai L, Zhang H, Yang S, Guo Y, Li Z. Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats. *Nat Commun*, 2017, 8: 14788. [DOI]
- [126] Li XM, Chao DY, Wu Y, Huang X, Chen K, Cui LG, Su L, Ye WW, Chen H, Chen HC, Dong NQ, Guo T, Shi M, Feng Q, Zhang P, Han B, Shan JX, Gao JP, Lin HX. Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet*, 2015, 47(7): 827–833. [DOI]
- [127] Sun H, Qian Q, Wu K, Luo J, Wang S, Zhang C, Ma Y, Liu Q, Huang X, Yuan Q, Han R, Zhao M, Dong G, Guo L, Zhu X, Gou Z, Wang W, Wu Y, Lin H, Fu X. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. *Nat Genet*, 2015, 46(6): 652–656. [DOI]
- [128] Gamuyao R, Chin JH, Pariascatanaka J, Pesaresi P, Catausan S, Dalid C, Slametloedin I, Tecsonmendoza EM, Wissuwa M, Heuer S. The protein kinase *Pstoll* from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*, 2012, 488(7412): 535–539. [DOI]
- [129] Zhang HT, Wang SP. Progress in functional genomic studies of rice disease resistance. *Chin Bull Life Sci*, 2016, 28(10): 1189–1199.
张海涛, 王石平. 水稻抗病功能基因组研究进展. 生命科学, 2016, 28(10): 1189–1199. [DOI]
- [130] Gong SL, Hou ML. Research progress on rice varietal resistance to the brown planthopper and white-backed planthopper. *Plant Prot*, 2017, 43(1): 15–23.
弓少龙, 侯茂林. 水稻对褐飞虱和白背飞虱的抗性及其机制研究进展. 植物保护, 2017, 43(1): 15–23. [DOI]
- [131] Peng XH, Xie XY. Progress in remediation of the soil contaminated with cadmium in rice soil. *Hunan Agr Sci*, 2007, (2): 67–69.
彭星辉, 谢晓阳. 稻田镉(Cd)污染的土壤修复技术研究进展. 湖南农业科学, 2007, (2): 67–69. [DOI]
- [132] Ueno D, Yamaji N, Kono I, Huang CF, Ando T, Yano M, Ma JF. Gene limiting cadmium accumulation in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(38): 16500–16505. [DOI]