

# 我国水稻种质资源创新研究与利用进展

杨德卫<sup>1</sup>, 张海峰<sup>2</sup>, 余文权<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>福建省农业科学院水稻研究所, 福州 350019; <sup>2</sup>福建省农业科学院资源环境与土壤肥料研究所, 福州 350000;

<sup>3</sup>福建省农业科学院茶叶研究所, 福州 350000)

**摘要:** 农业种质资源主要包括农作物、畜禽、农业微生物和药用植物等种质资源。截止到2023年,我国保存的作物种质资源有超过54万份,其中有8万多份是水稻种质资源,如何对这么庞大的水稻种质资源进行精确评价与利用,这将对今后水稻种质创新与育种具有重要意义。本文梳理了我国水稻种质资源收集、评价与精确鉴定、水稻新品系创制、水稻杂种优势利用、水稻种质创制新技术、新方法以及水稻优异基因资源的挖掘与利用等方面的进展,并归纳形成了水稻种质资源创制与利用的新模式。最后,本文就当前水稻核心种质构建、种质资源鉴定与挖掘以及种质资源共享共赢机制等方面的问题进行了探讨,并就如何加强专用型核心种质的构建、种质资源的精确鉴定、种质资源的创新研究、种质资源的共享机制以及种质资源的合作交流进行了分析与展望,以期为进一步深入开展水稻种质资源鉴定评价与创新利用提供一定的参考和帮助。

**关键词:** 水稻;种质资源;创新;利用;基因

## Progress on Innovative Research and Utilization of Rice Germplasm Resources in China

YANG Dewei<sup>1</sup>, ZHANG Haifeng<sup>2</sup>, YU Wenquan<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350019; <sup>2</sup>Institute of Resources, Environment and Soil

Fertilizer, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350000; <sup>3</sup>Tea Research Institute,

Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350000)

**Abstract:** Agricultural germplasm resources mainly include crops, livestock and poultry, agricultural microorganisms and medicinal plants. There are 134,000 crop germplasm resources preserved in China, among which 74,000 are rice germplasm resources. How to accurately evaluate and utilize such huge rice germplasm resources is of great significance in rice germplasm innovation and breeding. In this paper, we reviewed the progress in collection, evaluation and accurate identification of rice germplasm resources, creation of new strains of rice, utilization of heterosis of rice, new techniques and methods of rice germplasm creation, and exploration and utilization of excellent genetic resources of rice, and summarized a new model of rice germplasm resource creation and utilization. Finally, this article discussed the current problems of rice core germplasm construction, germplasm resources identification and mining, and germplasm resources sharing and win-win mechanism. At the same time, we analyzed and prospected how to strengthen the construction of specialized core seed resources, the accurate identification of germplasm resources, the innovative research of germplasm resources, the sharing mechanism of germplasm resources and the cooperation and exchange of

收稿日期: 2023-10-29 修回日期: 2023-12-06 网络出版日期: 2023-12-19

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231029001>

第一作者研究方向为水稻优异基因挖掘与利用, E-mail: dewei-y@163.com

通信作者: 余文权, 研究方向为茶树资源利用与茶文化, E-mail: 825938828@qq.com

**基金项目:** 福建省农业高质量发展超越“5511”协同创新工程(XTCXGC2021019); 院平台提升建设项目(CXPT20230003); 院东西部合作项目(DKBF-2024-12)

**Foundation projects:** Fujian Agricultural High-quality Development Beyond the "5511" Collaborative Innovation Project (XTCXGC2021019); Institute Platform Upgrading Project (CXPT20230003); The College's East and West Cooperation Project (DKBF-2024-12)

germplasm resources, in order to provide some reference and help for further development of the identification, evaluation and innovative utilization of rice germplasm resources.

**Key words:** rice; germplasm resources; innovate; utilization; gene

农业种质资源又称遗传资源、基因资源,是指一切对人类具有实际或潜在利用价值的遗传材料<sup>[1]</sup>。农业种质资源主要包括农作物、畜禽、农业微生物和药用植物等种质资源,是保障人类生存、发展的物质基础。当今社会,谁拥有农业种质资源多,谁就拥有农业发展的主动权。农作物种质资源主要包括水稻、小麦、大麦、玉米、大豆、棉花、马铃薯、甘薯、花生、粟、蚕豆、豌豆以及茶、桑、甘蔗、黄麻、苧麻、高粱、咖啡、可可、烟草以及果树与蔬菜等种质资源。

水稻是我国乃至世界最重要的农作物之一,对保障世界粮食安全发挥着极其重要作用<sup>[2]</sup>。而水稻种质资源是维护水稻遗传多样性、开展水稻育种以及推动水稻产业可持续发展的“希望火种”。水稻育种的每一次重大突破,均离不开地方品种或野生近缘种的优异资源发掘与利用。例如,20世纪60年代,发现并利用水稻半矮秆基因*sd1*(来源于中国台湾的地方种低脚乌尖和来源于湖南的矮子粘)进行矮化育种,实现了水稻生产的第一次突破<sup>[3]</sup>;70年代,普通野生稻的细胞质雄性不育基因被发现并创制了野败不育系,成功地实现了杂交稻三系配套<sup>[4]</sup>;福建省选育的恢复系明恢63,它在我国杂交水稻遭受毁灭性稻瘟病病害影响、杂交水稻陷入生产应用推广困境的危难关头选育成功,对我国杂交水稻的更新换代起到里程碑的作用,对杂交水稻能迅速在全国大面积推广起到决定性作用,为水稻单产取得第二次飞跃奠定基础<sup>[5]</sup>,这些成就均与种质资源的创新利用密不可分。

截至2023年,中国有8万多份水稻种质资源,种质资源保存是持续有效利用的前提和基础,有效利用是种质资源保存的价值体现<sup>[6]</sup>。然而,目前我国绝大多数种质资源的鉴定还停留在初级阶段,将水稻种质资源应用于育种创新更是远远不足。因此如何将水稻种质资源真正应用于水稻育种创新研究,这将是今后亟待解决的问题。本论文梳理了我国水稻种质资源收集与鉴定、水稻新种质创制、水稻基因挖掘、水稻种质资源创新利用存在问题及对策与建议等方面的工作内容,以期为我国抢占世界水稻科技制高点、促进科技自立自强和保障种源自主可控提供一定参考和帮助。

## 1 水稻种质资源收集与鉴定

### 1.1 水稻种质资源的收集

我国总共开展了3次全国农作物种质资源普查工作,分别是1956-1957年、1979-1983年和2015-2020年,其中2015-2020年第三次普查是规模最大的一次普查。第三次普查共收集了12.4万份农作物种质资源,包括一大批稀有珍贵的种质资源,这些种质资源对科学研究具有极其重要的意义<sup>[7]</sup>。截至2023年,我国保存的作物种质资源有超过54万份,其中水稻8万多份,水稻种质资源数量位居世界第3位<sup>[6,8]</sup>。

### 1.2 水稻种质资源鉴定评价

水稻种质资源的表型鉴定与评价对优良种质资源的挖掘利用具有重要意义。为了避免重复评价种质资源,减少工作量,研究者需要先对种质资源进行遗传多样性分析,再进行DNA指纹分析<sup>[8]</sup>。

**1.2.1 种质资源遗传多样性分析** 种质资源的广泛收集和交流,使得种质资源的数量与规模越来越大、越来越丰富,但是数量和规模的增加并不代表遗传多样性和变异的增加。分子标记多样性分析为解决遗传重复资源的问题提供了方案,随着水稻功能基因组学的深入研究,可用于遗传多样性分析的标记类型与数量也越来越多。例如从最初的限制性片段长度多态性(RFLP, restriction fragment length polymorphism)和随机扩增多态性(RAPD, random amplified polymorphim DNA)到简单序列重复多态性(SSR, simple sequence repeats)、再到单核苷酸多态性(SNP, single nucleotide polymorphism)和基因芯片等<sup>[9-10]</sup>。

利用基因芯片,崔迪<sup>[11]</sup>对云南省600份地方品种进行了遗传多样性分析,结果表明云南省地方品种基本保留了1980年遗传多样性水平。管俊娇等<sup>[12]</sup>利用SSR标记对163份粳稻品种进行了遗传多样性分析,结果显示品种之间亲缘关系相似程度与来源的地域性存在一定相关性。邓伟等<sup>[13]</sup>利用基因芯片GSR40K并结合SNP分子标记,对135份来自云南不同海拔地区水稻种质资源进行遗传多样性分析,结果表明不同海拔的种质资源存在丰富的遗传多样性。利用不同类型的分子标记对种质资

源进行遗传多样性分析,有助于明晰种质资源的遗传背景,更好帮助育种工作者选择目标亲本。

**1.2.2 种质资源 DNA 指纹分析** 水稻种质资源 DNA 指纹鉴定起始于 2007 年,主要依据 24 对 SSR 分子标记对不同的水稻材料进行鉴定,根据电泳结果对不同的种质资源进行分析和鉴别<sup>[14]</sup>。DNA 指纹鉴定经历了 SSR、SNP 和多核苷酸多态性(MNP, multiple nucleotide polymorphism)不同类型的分子标记,同时借助于基因组测序技术,检测位点由原来的 24 个已增加到几千甚至几万个<sup>[15]</sup>。马小定等<sup>[16]</sup>提出指纹图谱构建新流程,主要包括全基因组(WGS, whole genome sequencing)测序、参考基因组比对、SNP 检测过滤、SNP 标记筛选、SNP 标记评估以及主成分与系统进化树分析等步骤,并以已完成全基因组 DNA 重测序的 5374 份水稻种质资源为材料,利用该方法建立了 2 套水稻种质资源全基因组 DNA 指纹标准。

### 1.3 水稻核心种质的构建

构建核心种质是提高水稻种质资源利用效率以及提升种质创新能力的前提与基础。目前已构

建了野生稻、地方稻种资源和地方品种的核心种质。在野生稻方面,陈雨<sup>[17]</sup>以 217 份广东高州普通野生稻为基础材料,构建了一套包含 24 份野生稻的核心种质;薛艳霞等<sup>[18]</sup>以 623 份广西普通野生稻为基础材料,构建了一套包含 31 份野生稻的核心种质。地方稻种资源方面,李自超等<sup>[19]</sup>以 50526 份中国地方稻种资源为基础材料,构建了一套初级核心种质,该核心种质包含 4310 份地方种质资源;Zhang 等<sup>[20]</sup>以 4310 份初级核心种质为基础材料,构建了一套包含 932 份的水稻核心种质;孙强等<sup>[21]</sup>以 3170 份遗传稳定材料为基础材料,构建了一套包含 477 份的水稻核心种质。在地方品种方面,魏兴华等<sup>[22]</sup>以 16791 份中国粳稻地方种为基础材料,构建了一套 5% 样品集的核心种质;黎毛毛等<sup>[23]</sup>以 3187 份江西省现代地方稻种资源为基础材料,构建了一套包含 296 份的水稻核心种质。据统计,目前中国已经构建了 21 套水稻核心种质(表 1),其中野生稻 4 套,稻种资源 7 套,地方品种 10 套。这些核心种质的构建为今后生物育种提供基础材料,为未来重要基因的合理布局提供遗传材料及科学依据。

表 1 水稻核心种质的构建情况

Table 1 Construction of rice core germplasm

类型 Type	核心种质名称 Core germplasm name	数据类型 Data type	参考文献 Reference
野生稻 Wild rice	中国普通野生稻初级核心种质	表型数据	[24]
野生稻 Wild rice	高州普通野生稻核心种质	SSR 标记	[17]
野生稻 Wild rice	广西野生稻核心种质	SSR 标记	[18]
野生稻 Wild rice	广西野生稻核心种质	SSR 标记	[25]
稻种资源 Rice seed resources	云南稻种资源核心种质	表型数据	[19]
稻种资源 Rice seed resources	收集的水稻种质资源	表型数据	[26]
稻种资源 Rice seed resources	丁氏收集稻种资源	表型数据	[27]
稻种资源 Rice seed resources	旱稻核心样品	表型数据	[28]
稻种资源 Rice seed resources	江西稻种资源核心种质	表型数据及 SSR 标记	[29]
稻种资源 Rice seed resources	宁夏粳稻核心种质	表型数据	[30]
稻种资源 Rice seed resources	宁夏和新疆水稻核心种质	SSR 标记	[31]
地方品种 Local variety	中国地方稻种资源核心种质	SSR 标记	[20]
地方品种 Local variety	吉林省地方种资源	SSR 标记	[21]
地方品种 Local variety	中国粳稻地方种资源	表型数据	[22]
地方品种 Local variety	中国地方稻种资源核心种质	表型数据	[32]
地方品种 Local variety	华南地方稻种资源	表型数据	[33]
地方品种 Local variety	广西地方稻种核心种质	表型数据及 SSR 标记	[34]
地方品种 Local variety	中国地方稻种资源核心种质	SSR 标记	[20]
地方品种 Local variety	中国地方稻种资源微核心种质	SSR 标记	[20]
地方品种 Local variety	广西地方稻种核心种质	测序技术	[35]
地方品种 Local variety	江西地方稻种核心种质	SSR 标记	[23]

#### 1.4 水稻种质资源精确评价

在构建水稻核心种质基础上,再对大量水稻种质资源进行表型性状鉴定和评价,通过对表型性状进行评价,筛选性状突出的优异种质资源,为育种家培育水稻新品种提供基础材料<sup>[36]</sup>。2013年, Jia等<sup>[37]</sup>完成了916份水稻种质资源精确评价,主要包括生育期、株型、穗型、产量和抗病性等主要农艺性状的精确鉴定。2023年中国农业科学院作物科学研究所牵头的农业农村部“水稻种质资源精准鉴定”项目,共鉴定了38份育种可利用优异种质,包括强耐盐种质W11、对多个南亚和东南亚稻瘟病小种具有高抗性的野生稻W341、高抗稻瘟病品种N107等新种质,该项目的实施为加快水稻优异种质资源共享利用以及水稻新品种选育工作提供了重要的资源支撑(<https://ics.caas.cn/xwdt/sndt/a0d2009c85a14d74bb4c881cc2c12d5c.htm>)。

#### 1.5 水稻种质资源精确评价新方法

表型分析是挖掘优异基因的最重要的基础数据,表型鉴定精准度的提高将给优异基因挖掘与利用提供更多的机会。因此,除了传统表型鉴定的方法外,还需充分运用高通量、高分辨率的表型分析技术和平台(包括表型组学平台)对种质资源开展育种急需性状的精准鉴定,从而提高表型鉴定的效率与准确性<sup>[36]</sup>。

基因型鉴定是挖掘优异等位基因的重要步骤。目前我国保存的种质资源基因型鉴定大多数还使用传统分子标记,基于高通量测序技术的基因型鉴定正在起步,高通量测序技术为大样本量种质材料的基因型精准鉴定提供了可能<sup>[38]</sup>。因此,建议搭建一批国家资源精准鉴定和基因挖掘平台,加快信息化建设,促进种质资源优势不断向创新优势和产业优势转化。

## 2 水稻新种质创制

水稻种质资源按照育种目标进行资源集中和优异基因交流置换,是实现水稻种质资源与水稻遗传育种成功对接的重要载体<sup>[38]</sup>,通过种质资源与遗传育种合理的融合,创制优异水稻新品系,从而育成重大突破性大品种。

#### 2.1 水稻新品系的创制

IR30是国际水稻所的种质资源之一,1998年谢华安<sup>[39]</sup>以IR30为母本,以圭630为父本,通过杂交,成功创制了恢复力强、配合力好、抗稻瘟病、综合农艺性状优良的恢复系明恢63。目前明恢63

作为亲本,是我国选育的三系恢复系中贡献最大的。

28占作为国际水稻所的种质资源之一,周少川等<sup>[38]</sup>以丰矮占1号为母本,以28占为父本,成功选育了常规稻品种丰八占,以丰八占为母本、华丝占为父本,选育了常规稻品种丰华占,接着以黄新占为母本、丰华占为父本,成功选育出突破性大品种黄华占。周少川等<sup>[38]</sup>以丰八占为关键核心种质,经过多年的努力,选育了以黄华占、黄莉占、五山油占(华占)、黄粤丝苗、黄广油占和五山丝苗等为代表的系列突破性大品种。江苏省农业科学院赵凌等<sup>[40]</sup>以关东194为种质资源,通过系谱选育的方法,成功选育了具有优良食味的南粳46、南粳5055、南粳9108和南粳3908等系列新品种。

除了恢复系和常规品种新材料创制外,在不育系新材料创制方面,以普通种质资源为基础材料,同样创制了具有影响力的水稻不育系。例如,福建省农业科学院水稻研究所抗病育种课题组,以稻瘟病抗源谷农13、IRs48B、IRs24B(IRs58023B)、IRs58025B为初级种质资源,以V41B、龙特甫B、金23B、中9B、浙农8010B、珍汕97B、II-32B、新香B为核心种质,通过杂交的方法,先后选育了地谷A、福伊A、夏丰A、谷丰A、连丰A、昌丰A、安丰A、长丰A、乐丰A、富丰A、成丰A、捷丰A、民源A、正源A、祥源A、和源A、繁源A、延源A、创源A、启源A和庆源A等22个抗稻瘟病三系不育系;宁波市农业科学研究院马荣荣<sup>[41]</sup>以双九S和京52为种质资源,成功选育了籼粳交系列不育系甬粳15A、甬粳16A和甬粳26A等,为籼粳交杂交育种做出重要贡献。

#### 2.2 水稻杂种优势的利用

通过聚合具有优良系统基因的恢复系可实现杂交水稻综合优良性状完全表达<sup>[38]</sup>。谢华安等<sup>[42]</sup>自创制恢复系明恢63以来,截至2010年,以明恢63配制的杂交组合,通过省级或省级以上审定的杂交水稻新品种有34个,累计推广面积有3.10亿亩(汕优63除外);以明恢63为核心种质资源,通过杂交的方法,选育的恢复系有543个,利用这些恢复系配制杂交组合,有922个新品种通过省级或省级以上审定。周少川等<sup>[38]</sup>以丰八占为关键核心种质,培育了以黄华占为代表的系列恢复系,利用这些恢复系配制的杂交组合有27个,共计68次通过省级及省级以上审定。而以黄华占为核心种质,成功选育出华占、五山丝苗、黄粤丝苗、黄华占和黄莉占等系列恢复系新材料,目前华占已成为我国配制杂交组合

最广的恢复系,其累计推广面积超过亿亩。雷捷成<sup>[43]</sup>创制的细胞质雄性不育系谷丰A是全国应用最广泛的不育系之一,应用于生产20余年,稻瘟病抗性持久不衰,目前已配制出45个品种通过56次审定,其中国审品种8个,这些品种中多数品种的稻瘟病抗性表现中抗以上。马荣荣<sup>[41]</sup>创制的籼粳交不育系甬粳15A,目前已配制出甬优1510、甬优1512、甬优1538和甬优1540等品种,其中甬优1540在浙江、江苏、湖北、安徽、福建、广西、上海等省市区大面积推广,累计推广面积达41.8万公顷。

### 2.3 水稻种质创制的新方法

传统意义上的杂交育种是水稻种质创制最基本的方法。然而,随着人们对生物体认识的不断深入以及生物技术的不断发展,种质资源创制的方法也不仅仅停留和局限于杂交,还可以通过诱变技术、染色体工程技术、小孢子培养技术、原生质体融合技术以及基因工程等进行种质资源创制。

生物技术的快速兴起大大提高了人们创造和利用变异的能力,为种质创制提供了多种可利用的手段。近年来,基因编辑技术的快速发展,CRISPR/Cas介导的水稻基因定点编辑可以特异地修饰某个靶向序列,从而创制具有特定优异等位基因的新种质<sup>[36]</sup>,如创制水稻高产基因*Gn1a*和*DEP1*的等位基因新种质<sup>[44]</sup>,创制水稻抗病基因*RBL1*的等位基因新种质<sup>[45]</sup>,创制水稻低镉基因*OsNramp5*的等位基因新种质<sup>[46]</sup>。该技术与传统的点突变相比,具有效率更高、速度更快、无多余的随机突变的优点<sup>[36]</sup>。

## 3 水稻基因资源挖掘

### 3.1 水稻基因组研究

2002年北京华大基因研究中心和美国的Syngenta公司成功完成了籼稻9311全基因组测序工作(<http://rice.genomics.org.cn/>),2005年水稻《水稻基因组精细图》正式完成,标志着水稻是第一个完成全基因组测序的作物(<https://ngdc.cncb.ac.cn/databasecommons/database/id/1088>)。2014年中国农业科学院作物科学研究所利用从不同国家收集的3000份水稻种质资源,通过三代测序技术,成功完成这些材料的深度测序<sup>[47]</sup>。2016年华中农业大学Zhang等<sup>[48]</sup>完成珍汕97和明恢63两个籼稻高质量参考基因组。2019年中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所Wang等<sup>[49]</sup>在全基因组范围内全面系统地鉴定出控制水稻杂种

优势的主要基因位点。2021年四川农业大学Qin等<sup>[50]</sup>联合中科院遗传与发育生物学研究所完成了33个水稻遗传多样性材料的泛基因组分析,并首次发现大量尚未发现的“隐藏”基因和等位变异。2021年Xie等<sup>[51]</sup>合作完成了普通野生稻高质量基因图谱构建。2023年Shang等<sup>[52]</sup>完成首个完整的水稻参考基因组,实现了全基因组所有染色体的完整无缺口组装。植物基因组学的快速发展为水稻功能基因组和分子遗传机制研究奠定了重要基础。

### 3.2 水稻优异基因资源挖掘

随着水稻基因组、转录组和泛基因组等研究的迅速开展,研究者以水稻种质资源为材料,从中鉴定了一系列控制产量、抗病虫、抗逆和品质等性状的基因。

**3.2.1 产量性状基因鉴定** 水稻产量由多基因控制,主要是有效穗数、穗粒数和千粒重3个方面决定的<sup>[53]</sup>。粒重受水稻粒形大小和灌浆饱满程度的影响<sup>[54]</sup>,大粒作为重要育种性状在长期的驯化栽培中被保留下来,在实际生产和育种过程中,水稻粒形和粒重成为了水稻品种选育的重要参数<sup>[55]</sup>。

*GW2*是以种质资源WY3为材料克隆的同时控制水稻粒宽和粒重的主效基因,其编码一个环型E3泛素连接酶,*GW2*能显著增加水稻的粒宽、粒重和有效穗数<sup>[56]</sup>,是第一个被克隆的水稻粒宽基因。*Ghd7*是利用汕优63克隆的能同时控制水稻每穗粒数、株高和抽穗期的主效基因,其作为一个转录抑制因子,通过抑制*ARE1*基因的表达,从而正调控水稻产量性状<sup>[57]</sup>。*GS3*是利用核心资源明恢63克隆的同时控制水稻粒长和粒重的主效基因,通过参与G蛋白信号转导来调控水稻粒形<sup>[58]</sup>,是第一个被克隆的水稻粒长基因。继*GW2*和*GS3*问世后,研究者利用不同水稻核心种质对水稻粒形性状开展了深入的研究,克隆出一些新的粒形基因或等位基因,其中同时影响水稻粒形和粒重的基因有*GW5*、*GS5*和*GS2*<sup>[59]</sup>。研究者以籼稻特青和粳稻02428为研究材料,利用图位克隆的方法鉴定1个水稻增产的重要基因*GY3*,该基因通过调控细胞分裂素的合成,显著增加水稻每穗的粒数,从而提高水稻的产量<sup>[60]</sup>。

**3.2.2 品质基因鉴定** 稻米品质是一个极为复杂的农艺性状,主要包括稻米的外观品质、研磨加工品质、食味品质和营养品质等方面<sup>[61]</sup>。而稻米外观品质是最重要的指标之一,直接影响到消费者的喜

好,大多数消费者都比较喜欢低垩白且细长的优质米<sup>[62]</sup>。

*Wx*是控制直链淀粉含量的主效基因,在该位点,目前已鉴定了大量的等位变异基因,而且不同的等位基因控制着不同的蒸煮食味品质<sup>[63]</sup>。*Chalk5*是目前唯一利用图位克隆获得的调控垩白的主效基因,过表达*Chalk5*可增加蛋白质体的含量并降低垩白率<sup>[64]</sup>。目前,很多已报道的粒形基因也影响垩白性状,*GW2*增加粒宽的同时也显著增加籽粒垩白<sup>[56]</sup>;控制细长粒形的*gw8*、*GW7/GL7*和*gs9/g19*都能够降低垩白,显著地改良稻米的外观品质<sup>[65]</sup>。*Zhai*等<sup>[66]</sup>克隆了一个控制水稻穗颈大维管束韧皮部面积性状的基因*LVP44*,该基因通过源、库、流性状的协调作用,同时提高了水稻产量和稻米品质,在水稻高产优质育种中具有应用价值。

**3.2.3 病虫害基因鉴定** 稻瘟病、白叶枯病、褐飞虱是我国水稻主要的病虫害,而稻瘟病在我国各稻区每年均有不同程度发生<sup>[67]</sup>。挖掘水稻中抗病、抗虫基因并将其聚合到不同水稻品种中,有利于培育出抗病虫害的水稻新品种<sup>[68]</sup>。

稻瘟病是一种世界性真菌病害,严重影响水稻产量和品质,迄今已从不同水稻品种中克隆了超过30个抗瘟基因<sup>[69]</sup>。其中*Pib*是最先被成功克隆的抗稻瘟病基因,而*Pi9*是最早被克隆广谱的抗稻瘟病基因<sup>[70]</sup>。水稻白叶枯病严重危害水稻生产,目前被定位的水稻抗白叶枯主效基因已超过40个,其中有10个基因被成功克隆<sup>[71]</sup>,其中*Xa23*是从野生稻资源中鉴定的一个在全生育期表现广谱、高抗白叶枯病的基因。褐飞虱是水稻生产中危害最严重的害虫之一,严重影响水稻的品质和产量,迄今鉴定到的抗褐飞虱基因位点已超过30个,主要分布在水稻第3、4、6和12号染色体上,其中*Bph14*是第一个被克隆的来源于药用野生稻资源的抗褐飞虱基因<sup>[72]</sup>。华中农业大学Sha等<sup>[45]</sup>克隆了1个名为*RBL1*的广谱抗病类突变体基因,并通过基因编辑技术成功创制了一个名为*RBL1Δ12*的新基因,该基因具有广阔的抗病育种应用前景,对稻瘟病、白叶枯病、稻曲病三病的抗性均有显著提高。

**3.2.4 抗逆性基因鉴定** 水稻在生长过程中经常受生物及非生物胁迫而导致产量和品质下降,其中非生物胁迫主要包括盐碱、冷害、高温、洪涝、干旱、重金属胁迫等;在漫长的进化过程中,水稻已形成

了一系列复杂且有序的机制来感知环境的变化,以抵御环境带来的不利影响<sup>[73]</sup>,其中一些抗逆基因陆续被挖掘出来并应用于育种实践。

*qSE3*编码1个新的转运蛋白OsHAK21,能够提高种子萌发过程中的耐盐性<sup>[74]</sup>。*DST*是水稻中发现的一个新型锌指转录因子,该转录因子对水稻的耐旱性和耐盐性表现负调控,当该基因功能缺失时可显著提高水稻的耐旱性和耐盐性<sup>[75]</sup>。*SNAC1*基因编码1个NAC转录因子,过表达*SNAC1*可以显著提高水稻的耐旱性和耐盐性<sup>[76]</sup>。*Deng*等<sup>[77]</sup>鉴定了1个新的水稻耐盐关键基因*RST1*,并揭示了其通过抑制天冬酰胺合成酶基因表达来调控水稻盐胁迫响应以及产量形成的分子机制。*Zu*等<sup>[78]</sup>通过甲磺酸乙酯(EMS, ethylmethanesulfonate)化学诱变筛选得到1个*ospus1*抑制子PPR蛋白,该蛋白可以显著增加水稻耐冷性。*Fujino*等<sup>[79]</sup>发现*qLTG3-1*是1个未知功能的蛋白,能控制水稻发芽期的低温耐受性。

## 4 水稻种质资源创新与利用模式

中国有8万多份水稻种质资源,然而如何开发与利用庞大的资源,将是今后水稻种质资源保存与利用最为重要的内容。本文归纳形成了水稻种质资源创新与利用的模式(图1),通过对收集的种质资源进行初步鉴定与多样性分析,构建初级和终极核心种质资源库,利用高通量的表型分析平台和基因型鉴定平台,再对这些核心种质资源进行精确评价,筛选和挖掘优异种质资源。

以筛选和挖掘的优异资源为基础材料,一方面开展新材料的创制,主要是利用表型和基因型分析的结果,开发不同类型的分子标记,并借助于这些分子标记,通过回交方法,构建大规模不同类型的染色体片段置换系或渐渗系群体,进而创制携有优异性状的新种质或供育种利用的中间新材料;另一方面开展优异基因的鉴定与分离,主要是鉴定与分离这些优异基因及其等位基因,再利用开发的其功能性分子标记应用于水稻育种实践,同时解析这些基因的功能,揭示其遗传调控网络。最后,利用生物育种技术,开展分子设计育种,创制综合农艺性状优异的水稻新品系,并利用创制的恢复系与不育系杂交代组,进而培育综合性状优异的突破性水稻新品种。

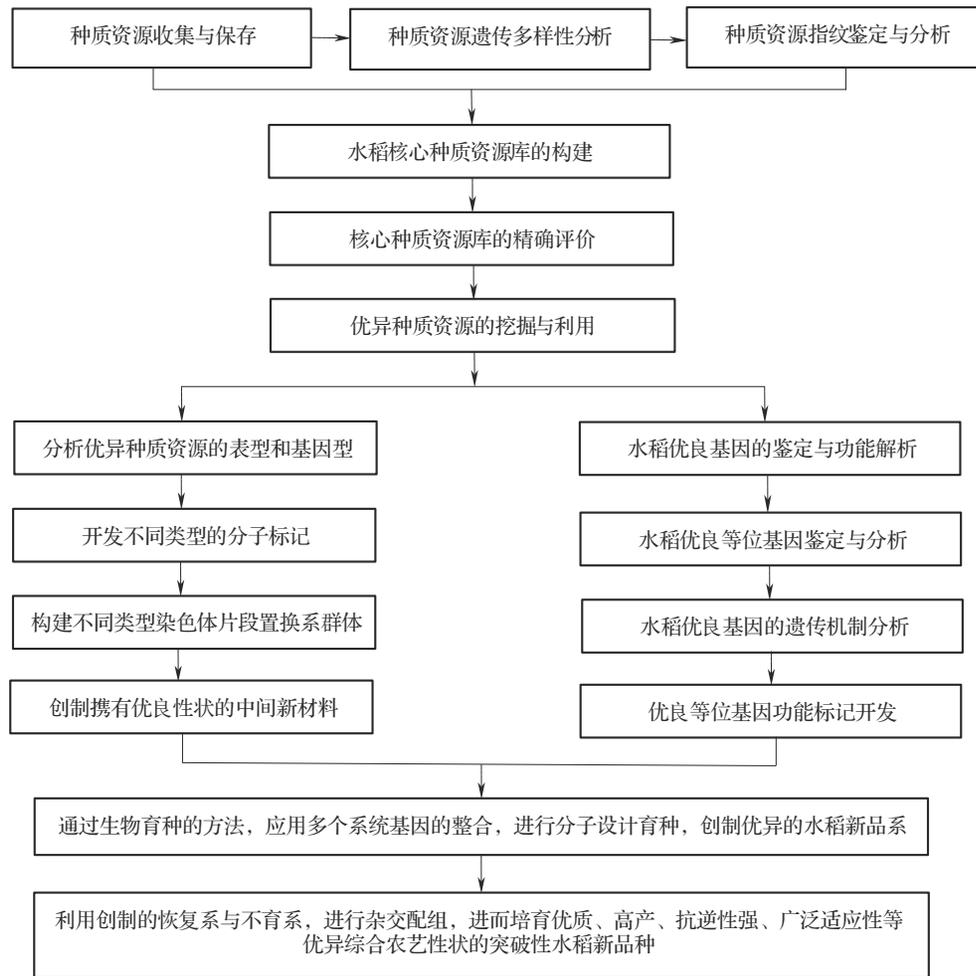


图1 水稻种质资源创新研究与利用模式

Fig.1 Model of innovative research and utilization of rice germplasm resources

## 5 存在问题

### 5.1 核心种质构建专用型不强

目前我国已构建了21套水稻核心种质(表1),包括野生稻、稻种资源和地方品种等,然而这些核心种质都是通用型核心种质,而专业化型的核心种质很少。例如,抗病性、抗虫型、高产型、优质型、功能型和营养性等专业化型核心种质几乎还没有构建。

### 5.2 种质资源的表型鉴定不全面

中国有8万多份水稻种质资源,虽然这些种质资源丰富多样,但也为种质资源评价工作带来很大困扰。中国工程院院士万建民在2021中国种子大会提到深度鉴定评价的种质资源不足10%,绝大多数种质资源的鉴定还停留在初级阶段,同时将种质资源应用于育种创新更是远远不足,很多种质资源优势根本没有转化为产业优势<sup>[80]</sup>。

### 5.3 优异种质资源挖掘与利用还不够深入

科学家利用水稻种质资源虽然鉴定了一些控

制产量、抗病虫、抗逆和品质等性状的基因,然而,种质资源中还存在大量变异的等位基因,这些等位基因对水稻遗传改良具有极其重要意义。例如,野生稻与地方品种,由于经历了多年自然灾害和环境自然选择,往往含有丰富优异基因,例如抗病、抗虫、抗逆等基因,这些材料是水稻育种的天然基因库,然而在育种中真正利用的还较少。主要原因包括两方面:一方面是种质资源包括核心资源鉴定评价信息不完整、不详细,没有满足育种家的特别需求;另一方面,核心种质资源包括野生资源和地方品种等,这些资源往往具有较多不良性状,很难直接利用。

此外,深度挖掘优异基因资源的能力亟待加强,基础研究和应用研究结合不紧密,有重大利用价值的基因资源很少。

### 5.4 优异新种质的创新动力不足

近年来,虽然在优质稻品种、超级稻品种以及籼粳交品种选育方面取得较大进步,然而在大品

种、突破性品种的选育方面还存在一定的瓶颈。实际上,依靠单个基因来实现大品种、突破性品种的道路将越来越艰难,这些大品种应该集综合优良农艺性状于一身,需要集合育种学、遗传学和分子生物学等综合知识才能实现。

### 5.5 种质资源共享共赢机制不健全

目前我国水稻种质资源的安全保护体系相对滞后,还没有形成一套系统有效的保护制度<sup>[81]</sup>。种质资源共享还面临一些困难和挑战:一方面缺乏有效的激励机制,种质资源交流之后,使用者不愿意分享使用后的成果;另一方面是种质资源交流不顺畅,例如有些种质资源被科研单位或者企业作为“私有材料”进行保留,与育种家之间的交流、交换以及使用非常有限。有些申请人向地方库或者国家库申请的种质资源,没有及时或者不愿意把使用信息反馈给资源保存单位,导致使用单位与保存单位之间存在相互脱节现象,而且对应的研究成果也没有体现供种单位的贡献,明显破坏了种质资源共享共赢的机制,导致还未完全打通种质资源有效利用的最后一公里。

## 6 展望

### 6.1 加强专用型核心种质的构建

利用现有种质资源的遗传多样性、基因型特点、遗传结构信息,调整或优化核心种质构建,根据不同需求,构建专用型核心种质,并对构建的专用型核心种质进行多环境、多年的鉴定与表型分析。从抗病角度,研究者可以构建抗稻瘟病、抗白叶枯病、抗细条病、抗纹枯病和抗稻曲病等不同病害抗性的专用型核心种质,然后对核心种质在实验室和田间分别进行抗性鉴定与分析,研究其抗性变化,分离并鉴定对应的抗性基因以及等位基因,为育种家提供优异的基因资源。例如,本课题组利用收集于不同地区和单位的种质资源,通过室内和田间抗性鉴定,正在构建一套水稻抗稻瘟病专用型核心资源。

### 6.2 加强种质资源表型的精确鉴定

种质资源表型准确鉴定是后期基因分离与功能研究的最基础数据,表型鉴定的准确性将为后期基因挖掘与利用提供更多机会。例如,由中国农业科学院作物科学研究所带头,通过精确鉴定,获得高抗稻瘟病野生稻 W341 和地方品种 N107 等新种质 (<https://ics.caas.cn/xwdt/sndt/a0d2009c85a14d74bb4c881cc2c12d5c.htm>)。通过对该种质进行深入

研究,不仅给生物学家提供重要的遗传材料,也为育种学家提供重要的基因资源。此外,研究者还可借助高通量、高分辨率、大数据表型分析平台对种质资源及核心资源进行精准鉴定,以满足育种者的需求<sup>[35]</sup>。

### 6.3 加强种质资源深入挖掘和创新研究

#### 6.3.1 加强种质资源优异基因的挖掘

种质资源主要包含野生稻、地方品种和稻种资源等,尤其是野生稻和地方品种资源往往含有特异的基因,深入挖掘这些优异与特异性基因,对丰富水稻育种基因资源具有重要意义。对于地方品种资源优异基因的挖掘,在精确评价的基础上,可以构建分离群体,通过图位克隆、全基因组关联分析以及测序分析方法,对相关基因进行鉴定与分离。

对野生稻而言,由于其遗传背景复杂,很难直接利用。可以通过构建染色体片段置换系,消除遗传背景的影响,为进一步挖掘野生稻中的有利基因创造条件。例如, Yang 等<sup>[82]</sup>以福建漳浦野生稻为供体亲本,以东南恢 810 为受体亲本,利用分子标记辅助选择,通过杂交与回交的方法,构建获得了覆盖漳浦野生稻全基因组的染色体片段置换系群体。利用构建的这个群体,已克隆了水稻长芒基因 *GAD1-2*<sup>[83]</sup>、水稻早熟新基因 *qHDI9*<sup>[84]</sup> 和白叶枯病抗病新基因 *Xa42(t)*<sup>[85]</sup>, 这些基因的挖掘将为水稻育种和功能基因组研究提供极其重要的基因资源。

#### 6.3.2 加强优异等位基因的挖掘与利用

近年来随着基因编辑技术快速发展与更新,优异等位基因在水稻遗传改良中已呈现巨大的应用前景。因此,种质资源中优异等位基因的挖掘与进一步利用,将是种质资源重要的研究内容与方向,也是种质资源与遗传育种相融合的关键所在<sup>[36]</sup>。今后研究者可以从以下两个方面开展研究:

(1) 加强野生稻资源和地方品种资源优异基因及其等位基因的鉴定和利用。野生稻和地方品种往往含有现代品种中缺失和丢失的优异基因,这些基因是水稻育种极其重要的基因资源。因此,可以利用基因组学、遗传学和分子生物学等方法,鉴定这些资源材料中的优异等位基因,真正发挥种质资源在现代水稻育种中的重要作用。Yang 等<sup>[86]</sup>利用图位克隆方法,从地方资源品种双抗 77009 中克隆了 1 个与 *Pigm* 等位、高抗稻瘟病的新基因 *Pigm-1*, 研究发现很多地方品种不含有 *Pigm-1*, 很可能在驯化和种植过程该基因已经丢失,目前 *Pigm-1* 对所有已知的稻瘟病菌均表现抗病,因此该基因在今后水

稻生产和育种中很可能具有广阔的应用前景。

(2)加强优异等位基因在新种质创制中的应用。在充分鉴定并分离水稻产量、品质和抗性等相关基因的基础上,通过进一步开发这些基因及等位基因的功能性分子标记,并集合优良等位基因,创制优异的中间育种材料,实现新种质创制和遗传育种相融合,从而提升育种效率。例如,杨德卫等<sup>[87]</sup>利用开发的 *Pigm-1* 功能标记,通过聚合育种的方法,创制了同时含抗稻瘟病 *Pigm-1* 和抗白叶枯病 *Xa23* 的新材料。

#### 6.4 激发种质创新的内生动力

水稻种质资源创新,需要加强科企融合,激发创新的动力,要加强基础研究的深度,挖掘有重大利用价值的新基因,加快生物育种的进程。同时必须进一步加强水稻种质资源精准鉴定与深度发掘,从保存的资源中挖掘出大量优异种质并进行改良创制,将种质资源优势转变成可利用亲本材料优势,打通种质资源有效利用的最后一公里,培育出更多具有突破性的大品种。

#### 6.5 强化种质资源的共享机制

为了促进水稻种质资源的共享,管理部门与科研部门可以采取相应措施。首先,要建立完善的共享机制。要加快构建基于大数据的统一信息平台,统筹国家和省级水稻种质资源收集、保存、评价、分发等业务工作,确保信息互联互通,从而促进资源的共享次数和利用效率。其次,制定特定的激励性措施,鼓励科研单位、种子企业以及个人把保存的种质资源上交或者将资源相关信息提交,统一集中到资源共享的公共平台上,实现资源信息的完全共享。再次,加强种质资源的精确鉴定,依托科研单位、高校、企业等资源评价单位,鉴定重要农艺性状(包括抗性、产量和品质等),为育种者提供重要的性状信息。同时加大水稻种质资源宣传力度,对筛选和鉴定的优异种质资源进行集中种植和展示示范,让育种者在现场对资源有直观的了解和认识。

#### 6.6 加强国际合作交流

近年来,受战争、自然灾害以及全球性疫病流行的叠加影响,种质资源国际交流合作受限。在安全、规范的原则下,可加强与水稻资源丰富国家和地区、一带一路国家和地区,以及相关国际组织等的深入交流与合作,提升种质资源安全保护与高效利用水平。

#### 参考文献

- [1] 李淑芹, 郭晖, 雷颖, 李凌, 孟泉科, 张翠翠. 园林植物遗传育种. 第3版. 重庆: 重庆大学出版社, 2016: 116  
Li S Q, Guo H, Lei Y, Li L, Meng Q K, Zhang C C. Genetic breeding of landscape plants. 3rd edition. Chongqing: Chongqing University Press, 2016: 116
- [2] Deng Y W, Zhai K R, Xie Z, Yang D Y, Zhu X D, Liu J Z, Wang X, Qin P, Yang Y Z, Zhang G M, Li Q, Zhang J F, Wu S Q, Milazzo J, Mao B Z, Wang E T, Xie H A, Tharreau D, He Z H. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. *Science*, 2017, 355(6328): 962-965
- [3] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Kobayashi M, Khush GS, Kitano H, Matsuoka M. Green revolution: A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*. 2002, 416(6882): 701-702.
- [4] 袁隆平. 中国的杂交水稻. *杂交水稻*, 1986(1): 5-10  
Yuan L P. Hybrid rice in China. *Hybrid rice*, 1986(1): 5-10
- [5] 谢华安. 明恢63的选育与利用. *福建农业学报*, 1998, 13(4): 6  
Xie H A. Breeding and utilization of Minghui 63. *Journal of Fujian Agricultural Sciences*, 1998, 13(4): 6
- [6] 朱业宝, 王金英, 江川. 水稻种质资源核心种质的研究进展. *江西农业学报*, 2023, 35(4): 27-32  
Zhu Y B, Wang J Y, Jiang C. Research progress in core collection of rice germplasm resources. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2023, 35(4): 27-32
- [7] 罗江, 陈凯姿. 中国新收集农作物种质资源12.4万份 包括一大批特色、特有或特异的种质资源. (2023-04-04) [2023-10-29]. [https://paper.people.com.cn/rmrhwb/html/2023-04/04/content\\_25973734.htm](https://paper.people.com.cn/rmrhwb/html/2023-04/04/content_25973734.htm)  
Luo J, Chen K Z. China collects 124,000 new crop germplasm resources, including a large number of characteristic, endemic or special germplasm resources. (2023-04-04) [2023-10-29]. [https://paper.people.com.cn/rmrhwb/html/2023-04/04/content\\_25973734.htm](https://paper.people.com.cn/rmrhwb/html/2023-04/04/content_25973734.htm)
- [8] 武昌, 汤沙, 王红霞, 常金华, 刘长友, 张凯旋, 刘永辉, 王彦楠, 韩渊怀, 刁现民. 我国杂粮种质资源创新研究: 现状与展望. *植物学报*, 2023, 58(1): 6-21  
Wu J, Tang S, Wang H X, Chang J H, Liu C Y, Zhang K X, Liu Y H, Wang Y N, Han Y H, Diao X M. Germplasm resource innovation of minor cereals in China: Advances and perspectives. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58(1): 6-21
- [9] Singh N, Choudhury D R, Tiwari G, Singh A K, Kumar S, Srinivasan K, Tyagi R K, Sharma A D, Singh N K, Singh R. Genetic diversity trend in Indian rice varieties: An analysis using SSR markers. *BMC Genetics*, 2016, 17(1): 127
- [10] Vasumathy S K, Alagu M. SSR marker-based genetic diversity analysis and SNP haplotyping of genes associating abiotic and biotic stress tolerance, rice growth and development and yield across 93 rice landraces. *Molecular Biology Reports*, 2021, 48

- (8): 5943-5953
- [11] 崔迪. 粳稻抗逆性关联分析及云南农家保护水稻地方品种遗传多样性的历时变化. 北京: 中国农业科学院, 2016  
Cui D. Association mapping of stress tolerance in *japonica* rice germplasm and diachronic analysis of genetic diversity in rice landraces under on-farm conservation in Yunnan, China. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2016
- [12] 管俊娇, 杨晓洪, 张建华, 王江民, 张鹏, 李彦刚. 云南粳稻遗传多样性及群体结构分析. 生物技术通报, 2018, 34(1): 90-96  
Guan J J, Yang X H, Zhang J H, Wang J M, Zhang P, Li Y G. Genetic diversity and population structure analysis of *japonica* rice varieties from Yunnan province. Biology Bulletin, 2018, 34(1): 90-96
- [13] 邓伟, 吕莹, 董阳均, 徐雨然, 杨华涛, 张锦文, 张建华, 奎丽梅, 涂建, 相罕章, 管俊娇, 董维, 谷安宇, 安华, 杨丽萍, 张笑, 李小林. 云南水稻种质资源的遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2023, 24(3): 624-635  
Deng W, Lv Y, Dong Y J, Xu Y R, Yang H T, Zhang J W, Zhang J H, Kui L M, Tu J, Xiang H Z, Guan J Q, Dong W, Gu A Y, An H, Yang L P, Zhang X, Li X L. Genetic diversity analysis of rice germplasm resources in Yunnan province. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(3): 624-635
- [14] 程本义, 施勇烽, 沈伟峰, 庄杰云, 杨仕华. 南方稻区国家水稻区域试验品种的微卫星标记分析. 中国水稻科学, 2007, 21(1): 7-12  
Cheng B Y, Shi Y F, Shen W F, Zhuang J Y, Yang S H. Microsatellite marker-based analysis of rice varieties in national regional yield trial of southern China. Chinese Journal of Rice Science, 2007, 21(1): 7-12
- [15] 魏兴华, 刘丰泽, 韩斌, 徐群, 冯旗, 赵妍, 支巨振, 周泽宇, 杨窑龙, 冯跃, 任雪贞, 王珊, 章孟臣. 水稻品种真实性鉴定 SNP 标记法, NY/T2745-2021. 北京: 中国农业出版社, 2021  
Wei X H, Liu F Z, Han B, Xu Q, Feng Q, Zhao Y, Zhi J Z, Zhou Z Y, Yang Y L, Feng Y, Ren X Z, Wang S, Zhang M C. SNP marker method for authenticity identification of rice varieties, NY/T2745-2021. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2021
- [16] 马小定, 崔迪, 韩冰, 焦成智, 韩龙植. 水稻种质资源全基因组 DNA 指纹鉴定方法研究. 植物遗传资源学报, 2023, 24(4): 1106-1113  
Ma X D, Cui D, Han B, Jiao C Z, Han L Z. Identification and evaluation method for genome-wide DNA fingerprinting of rice germplasm. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(4): 1106-1113
- [17] 陈雨. 高州普通野生稻籼粳分化研究及核心种质构建. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008  
Chen Y. Study on *indica-japonica* differentiation and establishment of core collection of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in Gaozhou of Guangdong province. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2008
- [18] 薛艳霞, 梁燕理, 冯璇, 黄金艳, 刘芳, 覃宝祥, 邱永福, 李容柏. 广西普通野生稻遗传多样性中心的确定与核心种质构建. 华南农业大学学报, 2016, 37(5): 24-30  
Xue Y X, Liang Y L, Feng X, Huang J Y, Liu F, Qin B X, Qiu Y F, Li R B. Center of genetic diversity and core collection of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in Guangxi. Journal of South China Agricultural University, 2016, 37(5): 24-30
- [19] 李自超, 张洪亮, 曹永生, 裘宗恩, 魏兴华, 汤圣祥, 余萍, 王象坤. 中国地方稻种资源初级核心种质取样策略研究. 作物学报, 2003, 29(1): 20-24  
Li Z C, Zhang H L, Cao Y S, Qiu Z E, Wei X H, Tang S X, Yu P, Wang X K. Studies on the sampling strategy for primary core collection of Chinese indigenous rice. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(1): 20-24
- [20] Zhang H L, Zhang D L, Wang M X, Sun J L, Qi Y W, Li J J, Wei X H, Han L Z, Qiu Z G, Tang S X, Li Z C. A core collection and mini core collection of *Oryza sativa* L. in China. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(1): 49-61
- [21] 孙强, 林秀云, 李明生, 王贵才. 吉林省稻种资源核心种质构建的研究. 吉林农业科学, 2006, 31(1): 21-24, 58  
Sun Q, Lin X Y, Li M S, Wang G C. Studies on constructing core collection of rice germplasm resources in Jilin province. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2006, 31(1): 21-24, 58
- [22] 魏兴华, 汤圣祥, 余汉勇, 江云珠, 裘宗恩. 中国粳稻地方种资源核心样品的构建方法研究. 中国水稻科学, 2000, 14(4): 237-240  
Wei X H, Tang S X, Yu H Y, Jiang Y Z, Qiu Z E. Studies on methods of developing a core collection for China traditional *japonica* rice germplasm. Chinese Journal of Rice Science, 2000, 14(4): 237-240
- [23] 黎毛毛, 黄永兰, 余丽琴, 王记林, 芦明, 熊玉珍, 束爱萍, 范志洁, 万建林. 利用 SSR 标记构建江西稻种资源核心种质库的研究. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 952-957  
Li M M, Huang Y L, Yu L Q, Wang J L, Lu M, Xiong Y Z, Shu A P, Fan Z J, Wan J L. Development of a core collection for Jiangxi traditional rice germplasm by SSR markers. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(6): 952-957
- [24] 余萍, 李自超, 张洪亮, 曹永生, 李道远, 王象坤. 中国普通野生稻初级核心种质取样策略. 中国农业大学学报, 2003, 8(5): 37-41  
Yu P, Li Z C, Zhang H L, Cao Y S, Li D Y, Wang X K. Sampling strategy of primary core collection of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in China. Journal of China Agricultural University, 2003, 8(5): 37-41
- [25] 潘英华, 徐志健, 梁云涛. 广西普通野生稻群体结构解析与核心种质构建. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 498-509  
Pan Y H, Xu Z J, Liang Y T. Genetic structure and core collection of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in Guangxi. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 498-509
- [26] 李长涛, 石春海, 吴建国, 徐海明, 张海珍, 任玉玲, 费万

- 辛. 利用基因型值构建水稻核心种质的方法研究. 中国水稻科学, 2004, 18(3): 218-222
- Li C T, Shi C H, Wu J G, Xu H M, Zhang H Z, Ren Y L, Fei W X. Methods of constructing core collections for rice germplasm by using the genotypic value. Chinese Journal of Rice Science, 2004, 18(3): 218-222
- [27] 宋佳谕. 利用全基因组关联分析法挖掘水稻核心种质优异耐冷耐铝基因. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
- Song J Y. Mining excellent aluminum tolerance and cold tolerance genes in rice using microcore germplasm-whole genome association analysis. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018
- [28] 刘鸿艳, 王英, 郑成木. 335 份旱稻核心样品的构建. 热带作物学报, 2005, 26(1): 84-90
- Liu H Y, Wang Y, Zheng C M. Development of a core collection of 335 accessions of upland rice. Chinese Journal of Tropical Crops, 2005, 26(1): 84-90
- [29] 贺晓鹏, 边建民, 欧阳林娟, 徐杰, 周大虎, 傅军如, 陈小荣, 彭小松, 朱昌兰, 贺浩华. 江西省水稻种业创新发展对策建议. 江西农业大学学报, 2021, 43(3): 479-487
- He X P, Bian J M, Ouyang L J, Xu J, Zhou D H, Fu J R, Chen X R, Peng X S, Zhu C L, He H H. Suggestions on innovative development of rice seed industry in Jiangxi province. Journal of Jiangxi Agricultural University, 2021, 43(3): 479-487
- [30] 马洪文, 陈晓军, 殷延勃, 王昕, 武绍湖. 利用基因型值构建宁夏粳稻核心种质的方法. 种子, 2012, 31(5): 43-49
- Ma H W, Chen X J, Yin Y B, Wang X, Wu S H. The establishment of Ningxia japonica rice core collection by the value of genotype. Seed, 2012, 31(5): 43-49
- [31] 赵璐. 宁夏和新疆水稻种质资源遗传多样性分析及核心种质构建. 银川: 宁夏大学, 2018
- Zhao L. Analysis of genetic diversity and establishment of core collection of rice germplasm in Ningxia and Xinjiang. Yinchuan: Ningxia University, 2018
- [32] 魏兴华, 汤圣祥, 余汉勇, 江云珠. 浙江粳稻地方品种核心样品的构建方法. 作物学报, 2001, 27(3): 324-328
- Wei X H, Tang S X, Yu H Y, Jiang Y Z. Methods of developing a core collection for Zhejiang traditional japonica rice germplasm. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(3): 324-328
- [33] 陈雨, 潘大建, 刘斌, 范芝兰, 曲延英, 陈建西, 李晨. 华南地方稻种资源初级核心种质构建. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 322-327
- Chen Y, Pan D J, Liu B, Fan Z L, Qu Y Y, Chen J Y, Li C. Establishment of primary core collection of rice landraces in south china. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(3): 322-327
- [34] 李丹婷, 夏秀忠, 农保选, 刘开强, 张宗琼, 梁耀懋. 广西地方稻种资源核心种质构建和遗传多样性分析. 广西植物, 2012, 32(1): 94-100
- Li D T, Xia X Z, Nong B X, Liu K Q, Zhang Z Q, Liang Y M. Construction of core collection and genetic diversity of land rice resources (*Oryza sativa*) in Guangxi. Guihaia, 2012, 32(1): 94-100
- [35] 陈灿, 农保选, 夏秀忠, 张宗琼, 曾宇, 冯锐, 郭辉, 邓国富, 李丹婷, 杨行海. 广西水稻地方品种核心种质稻瘟病抗性位点全基因组关联分析. 作物学报, 2021, 47(6): 1114-1123
- Chen C, Nong B X, Xia X Z, Zhang Z Q, Zeng Y, Feng R, Guo H, Deng G F, Li D T, Yang X H. Genome-wide association study of blast resistance loci in the core germplasm of rice landraces from Guangxi. Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(6): 1114-1123
- [36] 武晶, 黎裕. 基于作物种质资源的优异等位基因挖掘: 进展与展望. 植物遗传资源学报, 2019, 20(6): 1380-1389
- Wu J, Li Y. Mining superior alleles in crop germplasm resources: Advances and perspectives. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(6): 1380-1389
- [37] Jia G Q, Huang X H, Zhi H, Zhao Y, Zhao Q, Li W J, Chai Y, Yang L F, Liu K Y, Lu H Y, Zhu C R, Lu Y Q, Zhou C C, Fan D L, Weng Q J, Guo Y L, Huang T, Zhang L, Lu T T, Feng Q, Hao H F, Liu H K, Lu P, Zhang Ni, Li Y H, Guo E H, Wang S J, Wang S Y, Liu J R, Zhang W F, Chen G Q, Zhang B J, Li W, Wang Y F, Li H Q, Zhao B H, Li J Y, Diao X M, Han B. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). Nature Genetics, 2013, 45(8): 957-961
- [38] 周少川, 柯苇, 缪若维, 李宏, 黄道强, 王重荣. 水稻核心种质育种理论体系的创建与应用. 中国水稻科学, 2021, 35(6): 529-534
- Zhou S C, Ke W, Miao R W, Li H, Huang D Q, Wang Z R. Creation and application of the breeding theory based on rice core germplasm. Chinese Journal of Rice Science, 2021, 35(6): 529-534
- [39] 谢华安. 明恢 63 的选育与利用. 福建农业学报, 1998, 13(4): 6
- Xie H A. Breeding and utilization of Minghui 63. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 1998, 13(4): 6
- [40] 赵凌, 朱镇, 陈涛, 赵庆勇, 赵春芳, 张亚东, 王才林. 水稻优良品种南粳 46 及其衍生品种特性分析. 植物遗传资源学报, 2023, 24(3): 648-660
- Zhao L, Zhu Z, Chen T, Zhao Q Y, Zhao C F, Zhang Y D, Wang C L. Analysis on the characteristics of Nanjing 46, an excellent rice variety, and its derivatives. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(3): 648-660
- [41] 马荣荣. 甬优 1526. 武汉: 武汉佳禾生物科技有限责任公司, 2019
- Ma R R. Yongyou 1526. Wuhan: Wuhan Jiahe Biotechnology Co., LTD., 2019
- [42] 谢华安, 张受刚, 郑家团, 林美娟, 杨绍华, 余永安, 姜兆华, 许旭明, 罗家密, 张建新. 杂交水稻恢复系的广适强优势优异种质明恢 63. 北京: 农业科技, 2016

- Xie H A, Zhang S G, Zheng J T, Lin M J, Yang S H, Yu Y A, Jiang Z H, Xu X M, Luo J M, Zhang J X. The broadly adapted and strongly dominant superior germplasm of hybrid rice restoration lines, Minhui63. Beijing: Agricultural science and technology, 2016
- [43] 雷捷成. 水稻细胞质雄性不育系谷丰A. 福州: 福建省农业科学院水稻研究所, 2000
- Lei J C. Rice cytoplasmic male sterile line Gufeng A. Fuzhou: Rice Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, 2000
- [44] Huang L Y, Zhang R, Huang G F, Li Y X, Melakua G, Zhang S L, Chen H T, Zhao Y J, Zhang J, Zhang Y S, Hu F Y. Developing superior alleles of yield genes in rice by artificial mutagenesis using the CRISPR/Cas9 system. *The Crop Journal*, 2018, 6(5): 475-481
- [45] Sha G, Sun P, Kong X J, Han X Y, Sun Q P, Fouillen L, Zhao J, Li Y, Yang L, Wang Y, Gong Q W, Zhou Y, Zhou W Q, Jain R, Gao J, Huang R L, Chen X Y, Zheng L, Zhang W Y, Qin Z, Zhou Q, Zeng Q D, Xie K, Xu J D, Chiu T, Guo L, Mortimer J C, Boulté Y, Li Q, Kang Z S, Ronald P C, Li G T. Genome editing of a rice CDP-DAG synthase confers multipathogen resistance. *Nature*, 2023, 618(7967): 1017-1023
- [46] Yu E, Wang W G, Yamaji N, Fukuoka S, Che J, Ueno D, Ando T, Deng F L, Hori K, Yano M, Shen R F, Ma J F. Duplication of a manganese/cadmium transporter gene reduces cadmium accumulation in rice grain. *Nature Food*, 2022, 3(8): 597-607
- [47] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, Wang W S, Xu J L, Zhang F, Zhao X Q, Zheng T Q, Zhou Y L, Zhang G, Tai S S, Xu J B, Hu W S, Yang M, Niu Y C, Wang M, Li Y H, Bian L L, Han X L, Li J, Liu X, Wang B. The 3, 000 rice genomes project. *Gigascience*, 2014, 3: 7
- [48] Zhang J, Chen L L, Xing F, Kudrna D A, Yao W, Copetti D, Mu T, Li W, Song J M, Xie W, Lee S, Talag J, Shao L, An Y, Zhang C L, Ouyang Y, Sun S, Jiao W B, Lv F, Du B, Luo M, Maldonado C E, Goicoechea J L, Xiong L, Wu C, Xing Y, Zhou D X, Yu S, Zhao Y, Wang G, Yu Y, Luo Y, Zhou Z W, Hurtado B E, Danowitz A, Wing R A, Zhang Q. Extensive sequence divergence between the reference genomes of two elite indica rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(35): 5163-5171
- [49] Wang C S, Tang S C, Zhan Q L, Hou Q Q, Zhao Y, Zhao Q, Feng Q, Zhou C C, Lyu D F, Cui L L, Li Y, Miao J S, Zhu C R, Lu Y Q, Wang Y C, Wang Z Q, Zhu J J, Shangguan Y Y, Gong J Y, Yang S H, Wang W Q, Zhang J F, Xie H A, Huang X H, Han B. Dissecting a heterotic gene through GradedPool-Seq mapping informs a rice-improvement strategy. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2982
- [50] Qin P, Lu H W, Du H L, Wang H, Chen W L, Chen Z, He Q, Ou S J, Zhang H Y, Li X Z, Li X X, Li Y, Liao Y, Guo Q, Tu B, Yuan H, Ma B T, Wang Y P, Qian Y W, Fan S J. Pan-genome analysis based on 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. *Cell*, 2021, 184(13): 3542-3558
- [51] Xie X R, Du H L, Tang H W, Tang J N, Tan X Y, Liu W Z, Li T, Lin Z S, Liang C Z, Liu Y G. A chromosome-level genome assembly of the wild rice *Oryza rufipogon* facilitates tracing the origins of Asian cultivated rice. *Science China Life Sciences*, 2021, 64(2): 282-293
- [52] Shang L G, He W C, Wang T Y, Yang Y X, Xu Q, Zhao X J, Yang L B, Zhang H, Li X X, Lv Y, Chen W, Cao S, Wang X M, Zhang B, Liu X P, Yu X M, He H Y, Wei H, Leng Y, Shi C L, Guo M L, Zhang Z P, Zhang B T, Yuan Q L, Qian H G, Cao X L, Cui Y, Zhang Q Q, Dai X F, Liu C C, Guo L B, Zhou Y F, Zheng X M, Ruan J, Cheng Z K, Pan W H, Qian Q. A complete assembly of the rice Nipponbare reference genome. *Molecular Plant*, 2023, 16(8): 1232-1236
- [53] Huang R Y, Jiang L R, Zheng J S, Wang T S, Wang H C, Huang Y M, Hong Z L. Genetic bases of rice grain shape: So many genes, so little known. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(4): 218-226
- [54] 郭韬, 余泓, 邱杰, 李家洋, 韩斌, 林鸿宣. 中国水稻遗传学研究进展与分子设计育种. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(10): 1185-1212
- Guo T, Yu H, Qiu J, Li J Y, Han B, Lin H X. Advances in rice genetics and molecular design breeding in China. *Science in China: Life Sciences*, 2019, 49(10): 1185-1212
- [55] 王丰, 柳武革, 刘迪林, 廖亦龙, 付崇允, 朱满山, 李金华, 曾学勤, 马晓智, 霍兴. 广东优质稻发展及稻米品牌建设与展望. *中国稻米*, 2021, 27(4): 107-116
- Wang F, Liu W G, Liu D L, Liao Y L, Fu C Y, Zhu M S, Li J H, Zeng X Q, Ma X Z, Huo X. Guangdong high-quality rice development and rice brand building and prospects. *Chinese Rice*, 2021, 27(4): 107-111
- [56] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nature Genetics*, 2007, 39: 623-630
- [57] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, Zhao Y, Tang W J, Wang L, Zhou H J, Yu S B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767
- [58] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, Lu T T, Han B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(6): 1164-1171
- [59] Liu J F, Chen J, Zheng X M, Wu F Q, Lin Q B, Heng Y Q, Tian P, Cheng Z J, Yu X W, Zhou K N, Zhang X, Guo X P, Wang J L, Wang H Y, Wan J M. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice. *Nature Plants*, 2017, 3: 17043

- [60] Wu B, Meng J H, Liu H B, Mao D H, Yin H R, Zhang Z Y, Zhou X C, Zhang B, Sherif A, Liu H Y, Li X H, Xiao J H, Yan W H, Wang L, Li X W, Chen W, Xie W B, Yin P, Zhang Q F, Xing Y Z. Suppressing a phosphohydrolase of cytokinin nucleotide enhances grain yield in rice. *Nature Genetics*, 2023, 55(8): 1381-1389
- [61] Gao Y, Liu C L, Li Y Y, Zhang A P, Dong G J, Xie L H, Zhang B, Ruan B P, Hong K, Xue D W, Zeng D L, Guo L B, Qian Q, Gao Z Y. QTL analysis for chalkiness of rice and fine mapping of a candidate gene for qACE9. *Rice*, 2016, 9(1): 41
- [62] Misra G, Badoni S, Parween S, Singh R K, Leung H, Ladejobi O F, Mott R, Sreenivasulu N. Genome-wide association coupled gene to gene interaction studies unveil novel epistatic targets among major effect loci impacting rice grain chalkiness. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(5): 910-925
- [63] Wang Z Y, Wu Z L, Xing Y Y, Zheng F G, Guo X L, Zhang W G, Hong M M. Nucleotide sequence of rice waxy gene. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18(19): 5898
- [64] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, Yun P, Luo L J, Yan B, Peng B, Xie W B, Wang G W, Li X H, Xiao J H, Xu C G, He Y Q. *Chalk5* encodes a vacuolar H<sup>+</sup>-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. *Nature Genetics*, 2014, 46(4): 398-404
- [65] Wang S K, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J Q, Wang S S, Wang Y, Chen X B, Zhang Y, Gao C X, Wang F, Huang H X, Fu X D. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949-954
- [66] Zhai L Y, Yan A, Shao K T, Wang S, Wang Y, Chen Z H, Xu J L. Large vascular bundle phloem area 4 enhances grain yield and quality in rice via source-sink-flow. *Plant Physiology*, 2023, 191(1): 317-334
- [67] 郝中娜, 毛雪琴, 柴荣耀, 王艳丽, 孙国昌. 国家长江中下游稻区区试籼稻稻瘟病抗性分析. *中国水稻科学*, 2019, 33(2): 152-157  
Hao Z N, Mao X Q, Chai R Y, Wang Y L, Sun G C. Analysis of indica rice blast resistance in the middle and lower reaches of the Yangtze River in China. *Chinese Rice Science*, 2019, 33(2): 152-157
- [68] 楼珺, 杨文清, 李仲惺, 罗天宽, 谢永楚, 郑国楚, 岳高红, 徐建龙, 卢华金. 聚合稻瘟病、白叶枯病和褐飞虱抗性基因的三系恢复系改良效果的评价. *作物学报*, 2016(1): 31-42  
Lou J, Yang W Q, Li Z X, Luo T K, Xie Y C, Zheng G C, Yue G H, Xu J L, Lu H J. Evaluation of the improvement effect of the three-line recovery line of the resistance genes of rice blast, white leaf blight and brown planthopper. *Acta Agronomica Sinica*, 2016(1): 31-42
- [69] 高清, 张亚玲, 葛欣, 李雨馨, 马宇欣, 靳学慧. 水稻抗稻瘟病基因研究进展. *分子植物育种*, 2022, 20(11): 3634-3643  
Gao Q, Zhang Y L, Ge X, Li Y X, Ma Y X, Jin X H. Research progress on rice blast resistance genes. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(11): 3634-3643
- [70] Wang Z X, Yano M, Yamanouchi U, Iwamoto M, Monna L, Hayasaka H, Katayose Y, Sasaki T. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *Plant Journal*, 19(1): 55-64
- [71] 陈贤, 赵延存, 明亮, 杨勇, 刘凤权. 水稻白叶枯病抗性相关基因的研究进展. *江苏农业学报*, 2022, 38(5): 1402-1410  
Chen X, Zhao Y C, Ming L, Yang Y, Liu F Q. Research progress on genes related to resistance to rice white leaf blight. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 38(5): 1402-1410
- [72] 张梦龙, 程新杰, 岳红亮, 施伟, 孙明法, 朱国永. 水稻抗褐飞虱基因及抗性机制研究进展. *江苏农业科学*, 2022, 50(10): 16-22  
Zhang M L, Cheng X J, Yue H L, Shi W, Sun M F, Zhu G Y. Research progress on rice planthopper resistance genes and resistance mechanisms. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(10): 16-22
- [73] Dong Q Y, Wallrad L, Almutairi B O, Kudla J. Ca<sup>2+</sup> signaling in plant responses to abiotic stresses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(2): 287-300
- [74] He Y Q, Yang B, He Y, Zhan C F, Cheng Y H, Zhang J H, Zhang H S, Cheng J P, Wang Z F. A quantitative trait locus, *qSE3*, promotes seed germination and seedling establishment under salinity stress in rice. *The Plant Journal*, 2019, 97(6): 1089-1104
- [75] Huang X Y, Chao D Y, Gao J P, Zhu M Z, Shi M, Lin H X. A previously unknown zinc finger protein, *DST*, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes and Development*, 2009, 23(15): 1805-1817
- [76] Hu H H, Dai M Q, Yao J L, Xiao B Z, Li X H, Zhang Q F, Xiong L Z. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(35): 12987-12992
- [77] Deng P, Jing W, Cao C J, Sun M F, Chi W C, Zhao S L, Dai J Y, Shi X Y, Wu Q, Zhang B L, Jin Z, Guo C X, Tian Q X, Shen L K, Yu J, Jiang L, Wang C M, Chin J H, Yuan J Y, Zhang Q, Zhang W H. Transcriptional repressor *RST1* controls salt tolerance and grain yield in rice by regulating gene expression of asparagine synthetase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2022, 119(50): e2210338119
- [78] Zu X F, Luo L L, Wang Z, Gong J, Yang C, Wang Y, Xu C H, Qiao X H, Deng X, Song X W, Chen C, Tan B C, Cao X F. A mitochondrial pentatricopeptide repeat protein enhances cold tolerance by modulating mitochondrial superoxide in rice. *Nature Communications*. 2023, 14(1): 6789
- [79] Fujino K, Sekiguchi H. Origins of functional nucleotide polymorphisms in a major quantitative trait locus, *qLTG3-1*, controlling low-temperature germinability in rice. *Plant*

- Molecular Biology, 2011, 75(1-2): 1-10
- [80] 万建民. 2021年中国种子大会暨南繁硅谷论坛.(2021-03-21) [2024-01-22]. <https://baijiahao.baidu.com/s?id=1748897011432987727&wfr=spider&for=pc>
- Wan J M. 2021 China Seed Conference and Nanfan Silicon Valley Forum. Sanya, (2021-03-21) [2024-01-22]. <https://baijiahao.baidu.com/s?id=1748897011432987727&wfr=spider&for=pc>
- [81] 祖祎祎. 推动种质资源利用夯实种业创新基础. 农民日报, (2023-03-24) [2024-01-22]. [https://www.moa.gov.cn/gbzwfwqjd/xxdt/202303/t20230324\\_6423897.htm](https://www.moa.gov.cn/gbzwfwqjd/xxdt/202303/t20230324_6423897.htm)
- Zu Y Y. Promoting the use of germplasm resources to strengthen the foundation of seed industry innovation. Farmer's Daily, (2023-03-24) [2024-01-22]. [https://www.moa.gov.cn/gbzwfwqjd/xxdt/202303/t20230324\\_6423897.htm](https://www.moa.gov.cn/gbzwfwqjd/xxdt/202303/t20230324_6423897.htm)
- [82] Yang D W, Ye X F, Zheng X H, Cheng C P, Ye N, Huang F H. Development and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of the whole wild rice genome. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1737
- [83] 杨德卫, 郑向华, 程朝平, 叶宁, 黄凤凰, 叶新福. 基于 CSSLs 群体定位和图位克隆水稻长芒基因 *GAD1-2*. *遗传*, 2018, 40(12): 1101-1111
- Yang D W, Zheng X H, Cheng Z P, Ye N, Huang F H, Ye X F. Mapping and cloning of *GAD1-2* for long awn using CSSLs in rice (*Oryza sativa* L.). *Hereditas*, 2018, 40(12): 1101-1111
- [84] Yang D W, Cheng C P, Zheng X H, Ye X F, Ye N, Huang F H. Identification and fine mapping of a major QTL, *qHD19*, that plays pleiotropic roles in regulating the heading date in rice. *Molecular Breeding*, 2020, 40(3): 1-12
- [85] Huang F H, He N Q, Yu M X, Li D F, Yang D W. Identification and fine mapping of a new bacterial blight resistance gene, *Xa43 (t)*, in Zhangpu wild rice (*Oryza rufipogon*). *Plant Biology*, 2023, 25(3): 433-439
- [86] Yang D W, Li S P, Lu L, Fang J B, Wang W, Cui H T, Tang D Z. Identification and application of the *Pigm-1* gene in rice disease-resistance breeding. *Plant Biology*, 2020, 22(6): 1022-1029
- [87] 杨德卫, 何旒清, 黄凤凰. 利用分子标记辅助选择聚合水稻抗病基因 *Pigm-1* 和 *Xa23*. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2023, 51(11): 1-9
- Yang D W, He N Q, Huang F H. Pyramiding *Pigm-1* and *Xa23* genes in rice (*Oryza sativa* L.) by marker-assisted selection. *Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition*, 2023, 51(11): 1-9