

水稻育种行业创新进展

刘贵富¹, 陈明江¹, 李明¹, 吕慧颖¹, 葛毅强², 魏珣², 杨维才¹

(¹中国科学院遗传与发育生物学研究所/种子创新研究院, 北京 100101; ²中国农村技术开发中心, 北京 100045)

摘要:水稻是我国最重要的粮食作物, 水稻等主要作物的持续稳定生产对保障我国粮食安全和农业可持续发展具有重大的现实和战略意义。近 20 年来, 水稻分子生物学和分子设计育种方面均取得了一系列的重要研究进展, 特别是重要功能基因的发现与利用, 随着基因组学、计算生物学、系统生物学、合成生物学等新兴学科的发展, 不仅为解析生物复杂性状的遗传调控网络带来了机遇, 也为育种技术创新奠定了科学基础。本文简要综述与提高水稻产量有关的功能基因研究进展。

关键词:水稻; 产量; 品质性状; 抗性; 功能基因

Advances and Innovation of Rice Breeding

LIU Gui-fu¹, CHEN Ming-jiang¹, LI Ming¹, LV Hui-ying¹, GE Yi-qiang², WEI Xun², YANG Wei-cai¹

(¹Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences/Innovative Academy of Seed Design, Beijing 100101; ²China Rural Technology Development Center, Beijing 100045)

Abstract: Rice is the most important cereal crop in our country, the continuous and stable grain production of rice and other major crops is of great practical and strategic significance for the food security and sustainable development of agriculture. During the past 20 years, a series of important research progresses has been made in rice molecular biology and molecular design breeding, especially, with the development of new disciplines such as genomics, computational biology, systems biology and synthetic biology, the identification and utilization of important functional genes not only brings opportunity to dissect the genetic regulation network of biological complex traits, but also provides scientific basis for the innovation of breeding technology. This article briefly reviews the research progress in the studies of functional genes in associated with improvement of rice grain yield.

Key words: rice; yield; quality trait; resistance; functional gene

1 我国水稻产业的现状

1.1 水稻是保障我国粮食安全的基石

水稻是世界上最重要的粮食作物, 全世界近 1/2 的人口以稻米为主食, 水稻更是我国最主要的粮食作物。我国不仅是世界水稻生产大国而且也是消费大国, 2/3 的人口以稻米为主粮, 且以食用消费为主, 因此水稻在保障我国粮食安全的重大战略需求中具有举足轻重的地位。近年来, 国内年总消费量 2 亿 t 左右, 其中口粮消费约 1.65 亿 t, 占国内总消费量的 82.5% 左右 (2015 年数据), 国内稻米产

需仅仅实现了平衡略有余。

1.2 我国水稻种植分布情况及水稻产业现状

我国水稻从大的种植区域可划分为南方稻区和北方稻区, 北方稻区是我国最大的粳稻种植区, 该区域包括东北稻区、西北稻区以及华北的天津和内蒙古等地; 南方稻区是我国的主要籼稻种植区, 包括长江流域的湖南、湖北、安徽、江苏、浙江、上海, 四川和重庆等省市以及华南稻区的广东、广西、福建、贵州、云南等省市, 另外南方稻区中的江淮之间是主要籼粳并存种植区域, 如湖北、安徽、江苏等省。近年来, 我国水稻生产逐步向优势区域集中, 尤其是向长江

收稿日期: 2018-03-06 修回日期: 2018-04-09 网络出版日期: 2018-04-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180417.1031.012.html>

基金项目: 中国农村技术开发中心“农作物育种行业动态专题研究”项目

第一作者主要从事水稻分子育种研究。E-mail: glliu@genetics.ac.cn

中下游和黑龙江水稻产区集中。目前我国常年水稻种植面积在 4.5 亿亩左右,超过 10 个省份种植面积在 1500 万亩以上,占全国水稻总面积的 85% 左右,目前种植面积最大的是黑龙江和湖南省,年种植面积超过 5000 万亩以上。南方稻区约占我国水稻播种面积的 85% ~ 90% (长江流域占全国 65% 左右),北方稻区种植面积约占全国的 10% ~ 15%。我国水稻分为籼稻、粳稻,还有少量糯稻,其中籼稻产量占 2/3 左右,粳稻约占 1/3。

世界上有约 22.5 亿亩的水稻栽培面积,总产达 7 亿 t 以上。我国水稻常年播种面积在 4.5 亿亩左右,占世界水稻总面积的 20%,居世界第二(仅次于印度),占国内粮食种植面积的 27% 左右;我国水稻总产在 2 亿 t 左右,平均单产 457.5 kg/亩(2016 年国家统计局数据),比世界平均单产高 40% 左右,稻谷产量居世界第一,约占世界稻谷总产量的 28%,占国内粮食总产量的 1/3 左右。我国的水稻生产为世界和我国粮食生产做出了极大贡献。尽管如此,我国大米的进口量却在不断增加,在 2012-2015 年,我国累计进口大米超过百万吨,其中 2015 年单年大米进口量首次突破 300 万 t。

1.3 高产与优质、高产与抗逆之间的矛盾更加突出

水稻稻米品质是多基因控制的复杂农艺性状,且品质与产量等其他农艺性状间通常又是矛盾、难以协调统一的,具体表现在优质与高产的矛盾、优质与抗逆的矛盾以及优质和环境间相互影响等方面。因此,阐明其调控网络的组成与相互关系极具挑战,使得解析水稻产量与品质的分子机理进而高效地培育高产优质的水稻新品种成为世界性的科学难题。

稻米是我国人民的主食,随着国民经济的快速发展和生活水平的日益提高,人们越来越关注稻米的品质,对稻米品质的要求除了有良好的适口性外,同时还要求稻米的外观品质、营养品质和健康环保等。过去为解决温饱问题,育种主要以高产为主要目标,没有重视对优质稻米品种的选育,导致了生产上优质水稻品种所占比重低。但是目前水稻生产不仅要求高产,同时还要求优质、抗逆和环保。因此,如何打破高产与优质、高产与抗逆的矛盾,将这三者平衡、协调统一起来,将是水稻遗传改良工作的重中之重。

1.4 水稻产量稳定将维系国家粮食安全

尽管我国水稻单产居于世界最高,比世界平均单产高 40% 左右。但粮食安全是维系社会稳定的压舱石,是国家安全的重要基础,中国人的饭碗任何

时候都要牢牢端在自己的手上。预计到 2020 年我国稻谷产量 2.15 亿 t,消费量 2.1 亿 t,供需基本平衡。随着社会的持续发展及人口的不断增加,对水稻等粮食的需求会越来越多。目前我国水稻平均单产一直在 450 kg 左右徘徊,即使在保持现有种植面积的前提下,如果水稻单产不能持续提高,我国粮食就可能出现短缺。因此大幅提高水稻单产是当务之急,对保持我国稻米供需平衡、确保国家粮食安全具有重大意义。

2 我国水稻产业未来发展趋势

2.1 提高水稻总产量还是我国水稻今后的工作重点

我国是世界第一人口大国,占世界人口的 1/5 以上,而耕地面积不到 8%,因此保障粮食安全问题一直是我国的基本国策之一。预测今后的 10 ~ 15 年,我国人口将会达到 14.5 亿以上,对粮食的刚性增长需求将会长期存在。虽然经过几十年的努力,我国在水稻生产上取得了重大突破和历史性的成就,但是,随着我国经济的飞速发展和城市化的进程加速,今后我国农业仍然面临着粮食需求刚性增长与耕地、水等资源供给缺少的矛盾,粮食供需平衡与结构性紧缺的矛盾,农业生产成本上升与经济效益下降的矛盾等问题。

由于水稻在保障我国粮食安全的重大战略需求中具有举足轻重的地位,因此在保证我国水稻种植面积基本稳定的前提下,只有持续创新育种新技术,发展高效及资源节约型的水稻生产方式,不断提高水稻单产水平和总产量,才能确保人们的消费需要和国家粮食安全。

2.2 “高产、优质、高效、生态、安全”将是我国水稻研究重心

我国自然资源相对不足,人均资源占有量少,长期以来我国粮食的供需矛盾一直比较突出。随着国民经济发展和人口持续增加,对粮食的需求将会不断提升,这就有可能进一步加剧这种供需矛盾。过去为解决温饱问题,几十年来水稻生产一味地追求产量,采取了水肥、农药等高投入、低产出以及牺牲资源环境的粗放式生产,结果直接加剧了我国农业持续发展与自然资源、环境之间的巨大矛盾,这一现实已经成为制约我国经济可持续发展的主要因素。另外全球气候变化造成的极端天气(如高温、低温、旱、涝)等的频繁发生,对我国的水稻生产也构成了威胁。

同时随着人民生活水平提高,对粮食需求既要吃得饱,也要吃得好。然而国内大米口感不佳、品质不高等问题长期存在。这是由于稻米品质是由多基因组成的一个复杂调控网络,且品质性状间以及与其他农艺性状间通常互相影响,很难协调统一,如优质与高产、优质与抗逆等方面的矛盾,另外稻米品质的形成还与环境密切相关,所有这些因素极大地限制了稻米品质的遗传改良。对水稻来说,高产往往带来品质差、抗病虫害能力低的问题,这一状况成为提高我国稻米行业竞争力的瓶颈。

因此,未来的水稻产业将会朝着使传统农业生产方式向更加有利于提高生产效率、资源利用效率和保护资源环境的现代农业生产方式转变。重点是在保证产量的前提下,大幅提升稻米品质、资源高效利用和保护生态环境。

3 我国水稻育种发展的对策

3.1 深入挖掘优良农艺性状基因的优势等位位点和抗逆基因资源

我国是水稻的起源中心之一,不仅野生种质资源丰富,而且拥有众多农家品种和地方品种资源。这些种质资源在经过长期自然进化和人工驯化过程中产生了大量突变和不同的等位位点,创造了丰富的基因资源,尤其是抗逆基因资源。因此深入挖掘、研究和利用这些重要基因资源,对水稻重要农艺性状进行遗传改良将具有重要意义。

依据调控基因的数量,水稻的农艺性状可大致分为数量性状和质量性状。目前的研究表明,只有极少数的性状是由单基因或几个基因控制的质量性状,如株高、抗病和抗虫等性状;而大多数重要农艺性状是由多基因共同调控的数量性状,如产量、品质、抗逆等性状。这些数量性状通常是由不同的调控网络来进行调控,不仅遗传关系复杂,而且往往还和环境互作。因此,我国要深入开展水稻功能基因组的研究,利用水稻全基因组关联分析等方法对多个性状进行分析,阐明基因型和表型性状之间的关系,深入挖掘优良农艺性状基因的优势等位位点和抗逆基因资源,构建水稻育种核心资源数据库,为发展超高产、优质、多抗和资源高效利用及环境友好型的水稻新品种奠定基础。

3.2 “分子设计育种”及育种技术体系建设,创制优异水稻新品种

“分子设计育种”是个庞大的系统工程,它涉及到基础理论研究、育种应用研究和品种的推广等领

域。近年来随着基因组学、计算生物学、系统生物学、合成生物学等新兴学科的发展为解析生物复杂性状的遗传调控网络带来了机遇,也为育种技术创新奠定了科学基础。分子设计育种旨在创新育种新技术体系,为培育优良、高效的超级品种提供系统解决方案,为保障我国粮食安全提供强大的技术支撑。“分子设计育种”可以将多个重要农艺性状关键基因定向高效聚合,从而加速作物超级新品种培育的进程。与常规育种技术相比,“分子设计育种”不仅克服了育种周期长,偶然性大和育种效率低下等缺点,而且该技术还可以深入研究控制特定性状的基因,可对相关品种进行精确改良,容易实现多个优良基因(性状)的聚合。更为重要的是,目前已在水稻中建立了基因组编辑技术体系,能够实现基因的敲除、激活、抑制、替换以及基因定点插入体系,为水稻基因功能的研究和分子设计育种提供了新的技术路线。这些成果将推动水稻育种逐渐向高效、精准、定向的分子设计育种转变。

4 国内外研究进展

4.1 水稻理想株型研究进展及应用

水稻株型包括株高、分蘖数目、分蘖角度、叶形及叶夹角和穗形等,株型与水稻产量密切相关。1989年国际水稻所以 G. S. Khush 为首的科学家提出新株型(NPT, new plant type)的水稻育种计划,该“新株型”的主要特征是分蘖数适中、没有无效分蘖、大穗、茎秆粗壮、每穗粒数增多和根系强大等^[1]。在构成水稻株型的多个性状中,大多是由激素相关基因进行调控的,其中油菜素内酯(BRs, brassinosteroids)、赤霉素(GAs, gibberellins)、独脚金内酯(SLs, strigolactones)3类激素分别在水稻株高、叶夹角以及分蘖数等方面发挥着重要调控功能。

株高是重要的农艺性状,更是决定水稻株型的主要因素之一。20世纪60年代,以半矮秆基因 *sd1* 为代表的株高调控基因成功的应用到水稻育种中,使当时的水稻产量普遍增加20%以上,这就是仅以半矮秆基因 *SD1* 的利用而产生的第一次绿色革命^[2]。由此充分表明了株高以及株型的改良在水稻育种中具有的重大意义和价值。迄今为止,所克隆的株高调控关键基因大多与赤霉素、油菜素内酯、独脚金内酯等激素的生物合成或信号转导途径有关,其中 *KSI*、*D18*、*D35*、*SD1*、*GA2ox6*、*EUII* 是 GA 生物合成途径中的关键基因^[3-9]; *YAB1*、*GDD1*、*GDI*、*OsEATB*、*OsNAC2*、*PAD* 等基因是通过 GA 合成途

径关键酶的调控来对水稻的株高进行调控^[10-15];而 *DI*、*SLR1*、*GID1*、*GID2* 和 *DWT1* 是 GA 信号转导途径中的关键基因^[16-20]。已克隆的 *BRD1*、*BRD2*、*D2*、*D4* 和 *D11* 是 BR 生物合成途径的关键基因^[21-24];而 *DI*、*D61*、*BAK1*、*BZR1*、*DLT* 和 *GSK2* 参与 BR 的信号途径^[25-27]。独脚金内酯 (SL) 是近期发现的一种新型植物激素,该激素在调控株高的同时还调控着水稻分蘖数目,其突变体的表型是株高显著矮化而分蘖数急剧增加。尽管 SL 对水稻株高的调控作用很大,目前人们还未深入研究其对水稻株高的调控机理,与此相比,研究者现在主要集中在 SL 对分蘖调控的分子机理研究上。

2017 年复旦大学 S. Qiao 等^[28] 研究表明,与非转基因对照相比,过表达 *OsBZR1* 引起发育的花药和种子中糖积累量增加,籽粒产量提高,如粒长、粒宽、粒厚、千粒重以及小穗数目均增加。相反,降低或 RNAi 抑制 *OsBZR1* 的表达后,在一定程度上使种子大小和重量降低以及淀粉积累量减少外,同时还会导致水稻产生矮秆和直立叶表型,BR 敏感性降低且 BR 应答基因表达发生改变。

叶型尤其叶夹角是构成水稻理想株型的重要组成部分,主要是由 BR 激素调控。研究表明参与 BR 生物合成的 *BRD1*、*BRD2*、*D2*、*D4*、*D11* 以及参与 BR 信号转导途径的 *DI*、*D61*、*BAK1*、*BZR1*、*DLT*、*GSK2*、*TUD1* 基因都在不同程度上调控了水稻叶夹角的发育。在这些调控基因中,只有 *GSK2* 是叶夹角的负调控因子。

水稻的穗型是一个非常重要且比较复杂的农艺性状,也是理想株型水稻的重要指标性状,其可以直接影响水稻的产量和品质。水稻穗型具体由穗长、穗粒数、枝梗数、着粒密度和粒型等因素构成。为了揭示穗部发育的分子遗传及调控机理,人们开展了大量的研究工作,相继克隆了一批参与调控水稻穗型发育的基因和 QTL,研究表明穗型大多是由数量性状位点 QTL 控制,且这些 QTL 大多具有多效性,如 *Gn1a*、*Ghd7*、*Ghd8*、*DEP1*、*IPAI* 等^[29-34],可以在增加穗子的枝梗数和每穗粒数同时,还参与对株高、分蘖等性状的调控。

2017 年中国科学院遗传与发育生物学研究所傅向东课题组克隆鉴定了一个控制水稻株型重要基因 *OsOTUB1* (*NPT1*)^[35]。该基因编码一个去泛素化酶,与人类 OTUB1 蛋白高度同源,使得植株表现为分蘖少、主茎粗和穗子大。同人类 OTUB1 蛋白不同,*OsOTUB1* 具有 K48 位和 K63 位泛素链解聚活

性。*OsOTUB1* 通过解聚 *OsSPL14* 基因 K63 位泛素链而抑制 *OsSPL14* 基因的表达。进一步的研究表明将 *npt1* 和 *dep1* 基因聚合可以显著提高水稻产量。该研究为提高水稻产量提供了新的思路。

李家洋团队在这方面的研究更是取得了重大进展,在 2011 年证明了理想株型基因 *IPAI* (Ideal Plant Architecture 1) 具有无效分蘖少、根系发达、茎秆粗壮、穗子增大、每穗粒数增多等典型的理想株型特征,能使水稻产量大幅提高。后又通过深入的研究表明,*IPAI* 基因编码一个转录因子,对植物株型有多方面的影响,该基因受到 microRNA156 和 microRNA529 的调控。*IPAI* 基因编码一个 Ring-finger 的 E3 连接酶,可以在核中与 *IPAI* 基因互作。*IPAI* 可以通过组织特异性的添加不同类型的多泛素化链,进而调控 *IPAI* 的蛋白水平,在穗部促进 *IPAI* 的降解,而在茎基部维持 *IPAI* 蛋白的稳定性。与之对应,*ipil* 突变体表现出明显的多分蘖、长穗和生物量增加的表型。这为育种家们调控植物株型提供了新的遗传资源^[36]。与此同时,团队又同中国科学院植物生态所何祖华研究组合作,在 2017 年鉴定到一个新的理想株型 QTL 位点 *qWS8/ipal-2D*,该位点是 *IPAI* 基因上游的一段串联重复序列,这一重复序列可以降低 *IPAI* 基因的 DNA 甲基化修饰,保持 *IPAI* 启动子区域的染色质处于松散状态,从而促进 *IPAI* 基因的高表达,最终造成株型改良和产量提升。这一发现表明,改变 *IPAI* 基因的表达量可以对水稻株型和产量形成重要影响^[37]。

4.2 水稻产量性状的功能基因研究进展及其应用

水稻产量是一个复杂的农艺性状,由有效穗数、每穗粒数和粒重三要素构成。目前在水稻产量相关基因的功能研究方面获得重大突破,一大批与产量相关的主效 QTL 得到克隆,产量形成的分子机制正在逐步得到解析。

分蘖数目是水稻产量三要素之一,水稻分蘖能力的强弱对产量有很大影响。就水稻而言,水稻分蘖发生需经历 3 个过程,即叶腋处形成分生组织、分生组织形成腋芽和腋芽伸长形成分蘖。研究表明 *LAX1* 和 *LAX2* 对水稻腋芽原基形成起了重要调控作用,*LAX1* 编码一个植物特有的 bHLH 转录因子,是控制水稻腋芽原基形成的主要调节因子^[38],*LAX2* 是一个新的核定位蛋白,通过与 *LAX1* 协同作用调控水稻分蘖芽的起始从而调控水稻的分蘖^[39]。

中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋等团队在水稻控制分蘖重要功能基因研究方面取得巨

大进展:*MOC1* 是第 1 个克隆鉴定到的与腋芽形成相关的基因,它编码一个核定位的 GRAS 家族转录因子,研究发现该基因对腋芽的形成是必需的^[40]; *MOC3* 是克隆到的另一个与腋芽形成相关的基因, *MOC3* 是一个转录抑制因子,编码一个 WOX 蛋白家族成员^[41]。

独脚金内酯(SL)作为一类新型植物激素,对水稻分蘖芽的延伸有重要影响。SL 的合成起始于类胡萝卜素,*D3*、*D14* 和 *D53* 参与调控 SL 生物合成的信号途径;*D27*、*D17*、*D10* 和 *OsMAX1* 参与了从类胡萝卜素到 SL 的合成途径。其中 *D27*、*D10* 和 *D17* 是 SL 生物合成途径中的关键基因,*D27* 编码一个定位于叶绿体中的含铁蛋白 β -类胡萝卜素异酶,调控水稻分蘖腋芽的生长^[45]; *D10* 编码类胡萝卜素裂解双加氧酶 *OsCCD8*,控制水稻侧芽向外伸长;*D17* 编码胡萝卜素裂解双加氧酶 *OsCCD7*,抑制水稻腋芽的伸长从而负调控水稻分蘖数^[42-44]。*D3*、*D14* 和 *D53* 是 SL 信号转导途径上的关键基因,*D3* 编码一个富含亮氨酸重复的 F-box 蛋白,参与形成 SCF 复合体;*D14* 编码一个 α/β 水解酶超家族成员,该家族蛋白有着保守的包含 3 个不变氨基酸的三联体催化中心 (Ser-Asp-His)^[46-48]; *D53* 编码一个与 class I ClpAT-Pase 相似的蛋白,是 SL 信号途径中的负调控因子。机理研究表明,当 SL 存在时,*D53* 能够与 *D3* 和 *D14* 形成复合体,使 *D53* 被 SCFD3 泛素化,随后被 26S 蛋白酶体识别并降解,以解除 *D53* 对 SL 下游响应因子的抑制作用,进而促进腋芽的伸长生长,最终导致 *d53* 突变体矮化丛生的表型^[48-49]。最新研究表明 *D14* 是一个非典型受体,既可以水解 SL 产生活性分子,又可以不可逆地结合活性分子,揭示了一种全新的“底物-酶-活性分子-受体”识别规律^[50]。此外很多油菜素内酯相关的突变体(除 *DLT* 之外, *DLT* 突变体表现矮化少分蘖)都表现出矮化多分蘖的表型。

DWARF53 (*D53*) 是独脚金内酯信号途径中的关键负调控因子,推测其通过调控下游基因转录网络来调控植物对独脚金内酯的响应,但是此前尚未报道受 *D53* 直接调控的转录因子。2017 年中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋团队研究发现此前鉴定的水稻理想株型主效基因 *IPA1* 参与了水稻独脚金内酯信号途径,*IPA1* 作为直接受 *D53* 调控的下游转录因子调控了水稻分蘖数及独脚金内酯响应基因的表达。研究发现 *D53* 蛋白能在体内及体外与 *IPA1* 互作,并抑制 *IPA1* 的转录激活活性,同时还

发现 *IPA1* 能直接结合 *D53* 的启动子并激活 *D53* 基因的表达,从而形成负反馈调节。该结果揭示了 *IPA1* 即是长期寻找的 *D53* 下游的转录因子,参与了独脚金内酯信号途径,并直接受到 *D53* 的调控^[51]。

OsTBI 位于 SL 的下游,为 SL 抑制腋芽生长所必需,是水稻腋芽的负调节因子。进一步研究发现,水稻株型及穗型调控的关键基因 *OsSPL14* (*IPA1/WFP*) 能与控制水稻分蘖侧芽生长的负调控因子 *OsTBI* 的启动子直接结合,从而抑制水稻分蘖发生。李家洋团队和万建民团队同时报道的 *TAD1/TE* 基因可以通过介导 *MOC1* 蛋白的降解来抑制水稻分蘖,*TAD1* 编码水稻中的 Cdh1 同源蛋白,在核中 *TAD1*、*MOC1* 和 *OsAPC10* 形成复合体,使 *MOC1* 发生泛素化,进而被 26S 蛋白酶体降解,来抑制侧芽分生组织的起始和形成^[52-53]。

转录沉默和拷贝数变异与基因表达量息息相关。邢永忠课题组鉴定 1 个数量性状位点 *SGDP7*,该基因属于 *FZP* 基因,抑制腋分生组织的形成。该基因上游 5.3 kb 处有一个 18 bp 片段插入,使得栽培品种 Chuan7 形成了一个串联重复,该序列重复抑制了 *FZP* 基因的表达,延长了穗分枝时期并增加小穗的数量,进而提高了籽粒数,同时稍微降低了籽粒的千粒重。转录抑制子 *OsBZRI* 结合到插入串联重复序列上的 CGTG 基序,并因此抑制 *FZP* 基因的表达,表明这段插入序列是 *FZP* 基因上游的沉默子。该研究表明沉默拷贝数目变异会通过精确调控 *FZP* 基因的表达来影响 SPP 与 TGW 之间的平衡,而调节这种平衡对作物的产量提高具有重要意义^[54]。

每穗粒数是构成产量的另一个重要因素,目前已有很多参与到调控每穗粒数性状的基因被鉴定和克隆。研究表明,IM (inflorescence meristem) 形成 BM (primary branchmeristem) 的能力直接决定着每穗颖花的数量,在参与到其中的调控基因中,*Gn1a*、*DEP1*、*PAP2/OsMADS34*、*TAW1* 和 *LP* 都是促进 IM 向 SM 转变的正调控基因,*AP01*、*AP02/RFL* 和 *LRK1* 都通过抑制 IM 向 SM 的提前转变而正调控每穗粒数,而 *ASPI* 在调控 IM 的活性及调控 BM 向 SM 转变过程中发挥平衡作用。其中 *Gn1a* 编码一种降解细胞分裂素的酶 *OsCKX2*,是影响水稻每穗粒数的主效 QTL,*OsCKX2* 的表达量下调将会导致穗粒数增多进而提高水稻的产量^[56]; *DEP1* 是控制水稻直立穗的主效 QTL,*dep1* 促进细胞分裂,增加枝梗数和每穗籽粒数^[32]; *OsMADS34* 是调控穗枝梗数的基

因,该基因突变引起一次枝梗长度变短和数目增加,但二次枝梗的数量下降的表型^[55]; *TAW1* 基因是水稻中一个独特的分生组织活性调控因子,突变的 *TAW1* 能促进 IM 的活性并且抑制 IM 向 SM 的转变,从而使枝梗和颖花数增加^[57]; *LP* 基因是富含 Kelch 的 F-box 蛋白,主要集中在枝梗原基表达,该基因突变后使一次枝梗数增加,并通过增加穗粒数而使产量提高^[59]; *OsGRF6* 可与 *OsTAWA1* 和 *OsMADS34* 启动子结合,对生长素合成和信号转导途径进行正调控,通过促进花序发育来增加每穗粒数, *OsGRF6* 还同 miR396d 协同作用,激活与分枝和穗发育相关的转录因子,从而对穗大小和穗粒数进行调节^[58]; 研究表明 *APO1* 通过表达量的变化来调控穗子大小, *APO2* 与 *APO1* 存在互作,且 *APO1* 依赖于 *APO2* 发挥作用; *LRK1* 表达量提高能使水稻穗数、每穗粒数和千粒重增加,进而影响产量^[60-63]。

有许多基因除了调控水稻分蘖外,还对穗分枝的能力进行调控。 *OsSPL14* (*WFP/IPA1*) 在负调控水稻分蘖的同时,正调控了穗长与每穗粒数, *SPL* 基因家族在调控穗分枝过程中,既受 miR156、也受 miR529 的负调控,进而调控下游 miR172 的表达,从而形成复杂的基因调控网络。 研究表明, *OsSPL* 家族基因的表达量在一定范围内提高会使穗子变大、每穗粒数增加; *LAX1* 与 *LAX2* 也是在调控水稻分蘖的同时,对穗分枝进行调控的基因, *LAX1* 的表达主要在新生的 AM 中,正调控穗分枝; *SPA* (*MOCI* 等位基因)也是 AM 的主要调控基因, *SPA* 突变后其穗分枝数和穗粒数将严重减少,因此 *LAX1*、*LAX2* 以及 *MOCI/SPA* 一起正调控 AM 形成与发育; *FZP* 基因编码一个 AP2/ERF 转录因子,其功能可能是抑制腋芽形成或者促进颖花的形成,最近的研究发现 *FZP* 与 *RFL/APO2* 表达存在相互调控,协同调控穗分枝^[39,64-66]。

2017 年中国农业大学孙传清实验室克隆的 *NOG1* 基因编码一个烯酰-CoA 水合酶/异构酶蛋白,可以显著增加每穗籽粒数而不影响粒重进而增加作物产量。在该基因缺失的中花 17 中,导入该基因可以增加 25.8% 的产量。在特青中过表达该基因可以增加 19.5% 的产量。有趣的是该基因能够增加穗粒数但对抽穗期和结实率没有影响。该基因的应用对作物产量的提高具有重要意义^[67]。

产量构成的另一重要因素粒重,粒重包括粒长、粒宽、粒厚和充实度 4 个指标,在产量三要素中是遗传力最高的。随着研究的进展,相关基因的定位与

克隆已取得了很大的进展。中国农业科学院万建民课题组研究表明 *qSW5/GW5* 是控制水稻粒宽和粒重的基因,编码 1 个 144 个氨基酸的核定位蛋白,包含 1 个核定位信号和 1 个富含精氨酸的区域, *GW5* 可能是通过泛素蛋白酶体途径对粒宽和粒重进行调控^[68]; *GW2* 编码包含 C5HC2 结构域的 E3 泛素连接酶,负调控水稻粒宽, *GW2* 表达量提高会使粒型变窄、粒重降低^[69]; *GS5* 和 *GW8/OsSPL16* 都是正调控水稻粒宽的基因,其中 *GW8/OsSPL16* 编码含 SBP 结构域的转录因子, *GW8* 表达量增加会促进大粒形成,继而使产量增加,另外 *GW8* (*OsSPL16*) 可以与 *GW7* 的启动子区直接结合,抑制 *GW7* 的表达来调控粒形^[70,71]; *GW6a* 为控制水稻粒重的 QTL,定位于细胞核,正调控水稻粒重和产量^[72]; *GS3* 是第 1 个克隆到的控制粒长和粒重的主效 QTL,同时也是调控粒宽和粒厚的微效基因^[73]; *GL3.1* (*OsPPKL1*) 是另一个控制粒长和粒重的主效 QTL,编码蛋白磷酸酶 PPKL 家族的丝氨酸/苏氨酸磷酸酶^[75]。在有关调控粒形基因方面, *DEP1* 同时调控穗形和粒形,该基因突变造成直立密穗表型的同时,籽粒变短^[74]; *GL7/GW7* 编码 LONGIFOLIA 蛋白,负调控控制粒长,在 *GLW7* 座位存在 171 kb 的串联重复序列致使 *GLW7* 表达量上调,并通过调控纵向细胞长度而改变粒长,提高 *GL7/GW7* 表达,在减缓颖花细胞横向分裂的同时促进细胞纵向分裂,从而形成细长的粒型^[76-77]; *GLW7/OsSPL13* 编码一类高等植物特有的 SPL 转录因子,是调控水稻粒长和粒重的另一基因, *GLW7* 主要是通过增加细胞体积而使水稻籽粒增大,研究还发现 *GLW7* 能显著增加穗长、一次和二次枝梗数及穗粒数,从而使水稻产量增加^[78]; *GS2/GL2* 是调控产生大粒表型的基因,并受 *OsmiR396c* 的调控,提高 *GS2/GL2* 基因的表达,会导致细胞变大及细胞数量增加,进而增加粒重与产量^[79-80]。 *TGW6* 编码吡啶乙酸-葡萄糖水解酶,对水稻粒长和粒重进行调控, *TGW6* 表达水平降低使粒长增加,但不影响粒宽和粒厚^[81]。除此之外,水稻大粒基因 *BG1*,水稻 *BRD1*、*BRD2*、*D2*、*D11* 和 *OsDWARF4*、*XIAO*、*SGL1*、*TUD1* 以及 *SMG1* 等与 BR 相关的粒形基因也相继被分离。

中科院遗传与发育生物学研究所李云海等实验室研究表明, *WTG1* 编码 1 个与人类 *OsTUB1* 同源的 Otubain-like 蛋白酶,具有去泛素化酶活性,主要调控水稻籽粒形状和大小,该基因突变使粒宽、粒厚、千粒重及每穗粒数均增加,反之表达量增加会导致

水稻粒宽及粒厚降低,粒长增加^[82]。中科院遗传与发育生物学研究所傅向东等实验室研究表明 *OsOTUB1* 与 *IPAI/OsSPL14* 互作,遗传上位于 *IPAI* 上游,有着共同的靶基因。*OsOTUB1* 和 *OsSPL14* 的物理互作限制了 *OsSPL14* 的 K63 位多聚泛素化 (K63Ub),反过来又促进 *OsSPL14* 的 K48Ub 依赖的蛋白酶体降解途径,*OsOTUB1* 功能缺失使得 *OsSPL14* 大量积累,产生少分蘖、粗秆和大穗的株型,因此适当下调 *OsOTUB1*,能增强分生组织的活性,导致分蘖数减少,穗粒数和粒重增加,继而增加稻谷产量^[83]。*GNS4* 是一个新鉴定的 Dwarf11 等位突变体,该基因编码 1 个细胞色素 P450 家族蛋白,与油菜素内酯的生物合成有关。启动子区域一个单碱基的缺失导致 *gns4* 突变体粒数和千粒重减少。形态学和细胞切片分析表明 *GNS4* 是通过调控细胞伸长进而影响籽粒形态大小的。在日本晴和武运梗 7 号背景下,过表达该基因能够显著增加穗子大小、籽粒大小和千粒重。这些结果表明 *GNS4* 可以在作物育种中发挥关键作用^[84]。在长期的进化过程中人们总是以大粒种子为选择方向,而非洲栽培稻相对于原始来源却明显的表现为籽粒变小。最近中国农业大学朱作峰研究组等鉴定的一个数量性状位点 *GLA*,该基因通过调节内外颖纵向细胞伸长来控制籽粒长度。同时该基因还调控籽粒的落粒性,1 个单碱基的突变导致 *GLA* 基因提前终止使得籽粒变小和落粒性丧失,继而影响千粒重和单株产量^[85]。

研究控制籽粒大小基因的等位变异可以为高产育种提供遗传资源。中科院遗传与发育生物学研究所李云海等通过全基因组分析和功能验证鉴定了 1 个控制水稻籽粒大小的新基因 *GSE5*。该基因编码 1 个定位于细胞膜上的钙调素结合蛋白,可以与钙调素 *OSCaMI-1* 相互作用。*GSE5* 影响穗子中细胞的增殖,可以使籽粒变宽,千粒重增大,过表达该基因使得籽粒变得细长。在水稻栽培品种中,该基因主要有 3 种单倍型,即 *GSE5*, *GSE5DEL1 + INI* 和 *GSE5DEL2*。在 46.1% 的籼稻品种中,*GSE5* 启动子有 950 bp 缺失 (*DEL1*) 和 367 bp 插入,而在 81.3% 的粳稻品种中,*GSE5* 启动子有 1.2 kb 缺失 (*DEL2*)。启动子区域的差异使得 *GSE5* 基因表达量不同,最终表现为籼粳之间粒形的差异。进一步分析发现这 3 种单倍型在野生稻中存在,这表明栽培稻进化过程中来源于不同类型的野生稻。该研究揭示了水稻籼粳之间粒形差异的分子机制,可以利用于籽粒大小、形态的改良,对水稻高产育种具有重要意义^[86]。

4.3 稻米品质研究进展

稻米品质主要分为外观品质、加工品质、蒸煮食味品质、碾磨品质和营养品质等,每一类型的品质都有相对应的评价指标。其中外观品质和蒸煮食味品质是最重要的稻米品质性状和评价指标,而粒形、垩白、整精米率和直链淀粉含量是稻米品质的定级指标。

水稻稻米品质是多基因控制的复杂农艺性状,品质与其他农艺性状间通常是相互矛盾、很难协调统一,同时各品质性状间及品质与环境间又互相影响,所有这些极大地限制了稻米品质的遗传改良。因此破解控制稻米重要品质性状形成的调控机制,对稻米品质改良和品种选育具有十分重要的意义。近十多年来,稻米品质功能基因组研究成果为其遗传改良提供了丰富的功能基因、有效的功能性分子标记及良好的改良策略。

在蒸煮食味品质方面,中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋课题组等对 18 个淀粉合成酶基因在基因型和转录水平上对稻米品质和淀粉合成的影响进行了关联分析,明确了 AC、GC 和 GT 的主效基因,也基本明确了不同的微效基因对它们形成的调节作用。研究结果也表明,在不同年份,种子发育的不同时期,微效的调控基因是有所不同的。在深入研究的基础上,已经建立淀粉合成相关基因调控稻米品质形成的初步模型和调控网络,结果表明淀粉合成和稻米蒸煮品质形成是一个复杂的网络系统,首先稻米蒸煮品质的 3 个指标之间关系复杂,相互关联,其次淀粉合成基因调控 AC、GC 和 GT 也非常复杂,有些基因同时调控了不同的品质指标,而有些基因只特异调控了单个品质性状。与此同时他们还还对 16 个典型水稻品种中 18 个淀粉合成重要基因的全基因序列进行了分析,明确了各个基因的不同等位变异,设计了一系列可以区分不同等位基因的分子标记,这为稻米品质的分子设计育种提供了可靠的依据^[87-88]。

就蒸煮食味品质而言,*Wx* 基因编码颗粒淀粉合成酶,直接调控了直链淀粉含量,是控制稻米直链淀粉含量的主效基因,且 AC 的调控属于转录后调控,与切除内含子的能力有关;另外 *Wx* 还和 *ALK* 基因一起共同决定了稻米胶稠度的大小;而 *SSII-3* 对于稻米糊化温度起到最主要的调控作用。研究表明 *Wx*、*ALK* 和 *SSII-3* 的不同单倍型组合形成了不同的稻米品质特性,是影响蒸煮食味品质的主要因素,至今鉴定出的 *Wxa*、*Wxin*、*Wxb*、*Wxop* 和 *wx5* 的 5 种 *Wx*

等位基因型,其对应的直链淀粉含量(AC)依次是高、中、低、很低和无。现在的研究还表明 *Wx* 基因存在典型的粳/籼分化, *Wxa* 是籼稻的主要表现形式,而 *Wxb* 则是粳稻的普遍表现形式^[89-90]。因此选择不同的 *Wx* 等位基因型可改良稻米的直链淀粉含量(AC)。

淀粉是高等植物中主要的储存物。尽管已经有相关基因报道,但是作物种子中淀粉合成的完整碳水化合物调控网络仍不清楚。2017 年中国水稻所胡培松研究组等克隆鉴定了 1 个淀粉合成相关基因 *OSbt1*, 编码一个预测的 ADP 葡萄糖转运体,它主要在发育的胚乳中特异表达,编码蛋白定位于造粉体膜上。*osbt1* 突变体表现出白心胚乳和粒重显著降低,其复合淀粉粒的形成和发育表现出明显缺陷。在 *osbt1* 种子中央区域的胚乳细胞中,造粉体在早期发育阶段破裂,淀粉粒分散并且不能聚合,总淀粉含量和直链淀粉含量均降低,淀粉的物理化学特征发生改变。研究表明突变体中淀粉合成相关基因的表达也发生显著改变,*osbt1* 中支链淀粉的聚合度(DP)与野生型具有显著差异。这些结果表明,OsBT1 在淀粉合成以及复合淀粉粒的形成中发挥重要作用^[91]。

水稻的粒形对稻米品质也有很大影响,目前已克隆的 11 个粒形 QTL 功能基因,有 10 个是我国科学家克隆的,包括首个调控粒长和粒宽主效 QTL 基因 *GS3* 和 *GW2*^[69]。*GS3* 编码 G 蛋白三聚体的 γ 亚基,对粒长具有正调控作用,而与 *GS3* 紧密连锁的 *qGL3* 是 *GS3* 的增强子基因^[73]。在水稻第 5 染色体上的粒宽 QTL 热点区域鉴定到 2 个粒宽 QTL: *GW5/qSW5* 和 *GS5*, *GW5/qSW5* 是控制粒宽和粒重的主效 QTL,并表现明显的粳籼分化现象^[68]; 而 *GS5* 是首个克隆到的正向调控水稻种子大小 QTL, 编码一个丝氨酸羧基酶,其表达量变化可对粒宽和粒重产生显著影响^[93]。*GS2* 是中国 3 个研究团队几乎同时克隆到的一个稀有大粒主效 QTL, 编码一个生长调节因子,并受 *OsmiR396* 调控^[92]。另外最近由我国科学家克隆到的主效 QTL *GL7*、*GW7* 和 *OsSPL13*, 在增加粒长和改善外观品质的同时,没有其他明显不利效应表现^[77-78]。

垩白不仅严重影响到稻米的外观品质和蒸煮品质等,而且直接关系到稻米的商品性和市场价值。通常认为垩白是胚乳内部灌浆不充实造成组织疏松而形成的不透明部分。研究表明,稻米垩白性状不仅受多基因控制,而且垩白形成很容易受环境(温

度)影响,此外垩白还会受到粒形(尤其是粒宽)等的影响,一般来讲籼稻且粒宽的品种垩白普遍偏高,而细长粒则垩白较少。尽管已有不少与垩白相关 QTL 和基因被鉴定出来,但被精细定位和克隆的仍很少,目前已知 *qPGWC-7* 和 *qPGWC-8* 已分别被精细定位在 44 kb 和 140 kb 的区段内^[94-95], 而 *cyPP-DK* 是首次克隆到调控稻米粉质的基因, 编码一个丙酮酸磷酸激酶(PPDK), 通过调节碳代谢而影响胚乳的灌浆,进一步分析表明在高温条件下, *cyPP-DK* 表达量降低是导致垩白增多的主要原因^[96]; 另外有些影响种子胚乳发育的基因也可能产生垩白表型,如编码一个叶绿素 a 氧化酶的 *PGL/OsCAO1*, 编码一个 VPS22 同源蛋白的 *OsVPS22* 和可能直接参与质体发育且功能未知的蛋白 *SSG4* 等,这些基因通过影响穗部的发育,使得籽粒灌浆不充分从而产生垩白表型。2014 年张启发实验室成功克隆到第 1 个直接调控稻米垩白粒率的主效 QTL 基因 *Chalk5*, 并首次从遗传、分子与细胞学方面揭示了其调控垩白形成的机制。*Chalk5* 基因编码一个液泡质子(H^+)转运焦磷酸酶,为一个胚乳特异表达控制腹白率的正调控因子, *Chalk5* 基因表达变化除了影响垩白之外,对其他稻米品质指标如稻米外观品质、整精米率、直链淀粉含量、胶稠度和蛋白质含量等均有显著影响,研究表明 *Chalk5* 对稻米品质性状的影响具有很大普遍性意义,该基因启动子上的 2 个 SNPs 变异是籼稻腹白率遗传多样性的一个主要原因^[97]。

进一步研究表明,一些主要调控粒形和粒重的 QTL, 如 *qTGW6*、*GS3*、*GS2*、*GW2*、*GW5*、*GW8* 和 *GL7* 等,在不同的材料背景和不同的环境条件下,也会对垩白的产生起着一定的微调效应。其中 *qTGW6* 是主要调控粒型的基因,即通过调节粒长而改变籽粒的长宽比,该基因表达水平降低不仅可使粒长增加,而且还可以在高温胁迫条件下显著降低稻米垩白率和垩白度;*GW8* 和 *GL7* 在增加粒长、降低粒宽的同时,也均可显著降低垩白率;而 *GW2* 和 *GS2* 在提高粒宽/粒重的同时则伴随着垩白率的显著提高。*GS5*、*GW5/qSW5* 既是调节粒宽(长)的主效基因,又是垩白发生的微效基因,与此同时其本身又与垩白主效基因(*Chalk5*)紧密连锁,这在一定程度上解释了籼稻中优质(垩白率和垩白度低)与大粒(高产)间的矛盾^[97]。

香米由于具有一定而独特的香味,已成为优质稻米的重要指标之一。稻米中的香味物质有很多

种,其中最重要且生产上最常用的是2-乙酰基-1-吡咯啉(2-AP,2-acetyl-1-pyrroline),由编码甜菜碱醛脱氢酶的基因*Badh2/fgr*基因调控,其香味是茉莉香型,*Badh2*由于8 bp碱基缺失而使原有功能丧失,导致2-AP在水稻中大量积累从而产生香味,随后在深入研究的基础上,又发现多个其功能丧失的隐性等位基因如*badh2.1*、*badh2-E2*和*badh2-E7*等均同样具有产生香味的功能,其中*badh2.1*是优势等位基因,首先起源于梗稻,后来才转到籼稻中^[98]。

关于稻米营养品质尤其是蛋白营养品质合成等方面的遗传机制及合成调控机理研究还很少,能用于品质改良的则更少。稻米中的营养蛋白可分为谷蛋白、醇溶蛋白、球蛋白和白蛋白等,极大多数稻米蛋白的合成受到多基因及其调控网络的控制。根据目前的报道,有多个研究团队鉴定到了一些稻米蛋白主效QTL:*OsVPE1*编码一个半胱氨酸蛋白酶,*OsRab5a*编码一个GTPase,*OsVPS9a*编码一个鸟嘌呤核苷酸交换因子,*GPA4*编码进化保守的膜蛋白GOT1B等,这些基因在蛋白的合成、运输、转运和贮藏等过程中发挥着重要的调控作用。2014年B. Peng等^[99]第1个鉴定到与稻米蛋白质含量相关的基因*qPC1*,*qPC1*编码一个氨基酸通透酶*Os-AAP6*,其表达量变化不仅对水稻中的氨基酸吸收和在体内的分布都产生很大的影响,而且也在一定程度上调控着水稻直链淀粉向支链淀粉的转化,研究表明,上调*qPC1*的表达,可以增加稻米中不同蛋白合成及积累,使稻米蛋白质含量明显提高。

4.4 水稻抗病、虫基因研究进展

水稻抗病机制研究对抗性改良具有重要的理论和实践意义。水稻常见的病害主要有稻瘟病、纹枯病和白叶枯病。目前越来越多的水稻主效抗病基因和抗病相关基因被克隆。对于这些基因的研究可以提高人们对水稻-病原菌互作的认识,并有利于发掘水稻中新发现的抗性基因加以利用。

稻瘟病(*Magnaporthe grisea*)是水稻中常见且危害严重的一种真菌病害,一直以来稻瘟病都对水稻的生产产生了极大威胁。目前已有100多个稻瘟病抗性基因被定位或克隆,分析已克隆的26个稻瘟病抗性基因发现,极大多数为编码NBS-LRR的抗性基因。主效抗性基因*Pb1*、*Pib*、*Pit*、*Pita*、*Pi2*、*Pi9*、*Pi25*、*Pi36*、*Pi37*、*Pi54*、*Pi63*、*Pi64*、*Piz-t*、*Pid3*和*Pish*是均为显性抗病基因,*pi21*是唯一一个已克隆的隐性抗稻瘟病基因,上述的抗性基因其单个抗性基因即可表现抗稻瘟病。与之不同的另一类抗性基因如

Pik、*Pikm*、*Pik-p*、*Pi1*和*Pike*是由2个基因组成的复等位基因,而*Pia*和*Pi5*是由双基因控制,只有双基因同时存在的情况下才会表达抗性;而与NBS-LRR抗性基因不同的是抗性基因*Pi-d2*,编码了B-凝集素受体激酶^[100-105]。

2017年中国科学院植物生理生态研究所何祖华课题组克隆的持久广谱抗稻瘟病基因*Pigm*揭示了水稻育种中稻瘟病广谱抗性与产量平衡之间表观调控的新机制。*Pigm*基因编码一个包含多个NLR抗病基因的基因簇。在这些基因簇中,*PigmR*在植物体各个组织中表达,可以自身形成同源二聚体,发挥广谱抗性,然而该基因同时导致水稻千粒重下降,产量降低;*PigmS*特异性在花粉中高表达,在病原菌浸染区域表达量较低,该基因能够显著提高结实率;*PigmS*可以与*PigmR*竞争性形成异源二聚体,使得病原菌选择压减小而保持*Pigm*基因的持久广谱抗性,同时*PigmS*可以抑制*PigmR*对水稻产量的影响。因而利用*Pigm*基因改良选育的品种可以保持持久的广谱抗性和最终产量的稳定性^[106]。

多方面的研究表明,稻瘟病非小种特异抗性相对特异小种抗性更加广谱、持久和有效。四川农业大学陈学伟教授团队通过基因组关联分析和抗性分析鉴定了一个与稻瘟病抗性相关的C2H2类(锌指蛋白类)转录因子。通过对3000份水稻种质的分析发现该等位基因存在于10%的品种中,这个结果表明该基因在育种中经历了人工选择。该基因在*Bsr-d1*基因启动子区域一个单碱基的变化,导致MYBS1转录因子对*Bsr-d1*启动子区域结合能力增强使得*Bsr-d1*基因表达量下降,从而使*Bsr-d1*基因直接调控的过氧化氢降解酶表达下调,最终抑制H₂O₂的降解,水稻体内H₂O₂的聚集使其稻瘟病抗性显著提高。该基因的发现为水稻广谱抗性育种提供了极为有利的基因资源^[107]。

水稻白叶枯病是水稻三大病害之一,由黄单胞杆菌(*Xoo*,*xanthomonasoryzae* pv. *oryzae*)引起。迄今为止有40多个抗白叶枯病基因被鉴定和克隆出来,*Xa1*、*Xa3/Xa26*、*xa5*、*Xa10*、*xa13*、*Xa21*、*Xa23*、*xa25*、*Xa27*和*xa41(t)*等10个是成功被克隆的主效抗病基因,其中有4个为隐性抗病基因。由于白叶枯病主效抗病基因编码的产物丰富多样,因此不同基因的抗病机理存在很大差异。

在水稻其他病害方面,细菌性条斑病由黄单胞杆菌(*Xoc*,*xanthomonasoryzae* pv. *oryzicola*)所引起,目前仅有2个主效抗性基因完成了定位,即第6染

染色体上的隐性抗病主效基因 *bls1* 和第 4 染色体上的显性抗病主效基因 *Xo1*, 分别来源于广西的普通野生稻和美国水稻品种, 研究发现 *Xo1* 的抗性与 TALE 有关^[108-113]。由灰飞虱为传播媒介的水稻条纹叶枯病是由条纹叶枯病毒(RSV, rice stripe virus) 所引起, 该病毒属于纤丝病毒属的 RNA 类型病毒。*STV11* 是迄今唯一克隆到的主效抗性基因, 编码磺基转移酶 *OsSOT1*, 催化生成磺化的水杨酸, 磺化的水杨酸可强烈的抑制 RSV 复制而导致抗病^[114]。

2017 年的研究表明, *OsNPRI/NHI* cDNA 全长 1788 bp, 含有 4 个外显子, 编码一个由 482 氨基酸组成的蛋白产物, *OsNPRI* 可能调控了水稻中水杨酸和茉莉酸 2 条信号通路的拮抗性交互应答, *OsNPRI* 通过扰乱生长素通路, 至少是部分通过间接上调 *OsGH3.8* 表达, 影响水稻生长和发育。*OsCUL3a* 定位在 2 号染色体上 123-kb 区域内, 测序分析表明 *OsCUL3a* 第 1 个内含子和第 2 个外显子连接区内存在 11 bp 碱基替换和 8 bp 碱基缺失, 导致不正确剪切, 最终导致翻译提前终止。体内 *OsCUL3a* 与 *OsNPRI* 互作, 通过 26S 蛋白酶体促进 *OsNPRI* 降解, 负调控细胞死亡和免疫反应^[115]。

稻飞虱是为害水稻最严重的害虫之一, 全世界及我国极大部分水稻种植区每年都有稻飞虱发生, 稻飞虱发生严重时不仅使水稻大幅减产甚至绝收, 而且稻飞虱还携带不同病毒可导致水稻条纹叶枯病、黑条矮缩病及黄萎病等的发生, 同时也会引起由于大量使用农药所产生的环境污染等。迄今在被定位或克隆的 30 多个水稻抗褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 基因中, *Bph1* ~ *Bph9*、*bph19(t)*、*Bph25*、*Bph26* 和 *Bph28* 等 13 个抗虫基因来源于栽培稻, 其余抗虫基因来源于野生稻。除了 *bph5* 和 *bph8* 外, 其他 29 个抗性基因均已定位, 其中有 22 个基因在水稻染色体上成簇存在。我国科学家成功克隆到了 *Bph14*、*Bph3* (*Bph17*)、*Bph26* 和 *Bph29* 这 4 个抗褐飞虱基因。第 1 个克隆的抗褐飞虱基因 *Bph14*, 其蛋白质由 1323 个氨基酸组成, 该蛋白包含有螺旋-螺旋结构、核结合位点和亮氨酸富集重复的基序, 主要在韧皮部表达; *Bph29* 定位于细胞核中, 其蛋白质由 203 个氨基酸组成, 具有保守的 B3 核酸结合域, 可能作为转录因子对水稻抗虫相关基因进行调控; 在 12 号染色体上的 *Bph26*, 核酸序列与 *bph2* 相同, 编码一个 CC-NB-LRR 的蛋白而产生抗虫性; *Bph3* 被重新定位在水稻 4 号染色体短臂上, 由 4 个串联的细胞膜定位的水稻类凝集素受体激酶 (*LecRK1-4*) 组成

了一个受体蛋白激酶基因簇, 并由该激酶基因簇一起发挥抗虫作用^[116-120]。

白背飞虱 (*Sogatella furcifera* Horvath) 也经常在水稻上发生并产生一定的危害, 目前鉴定到 9 个水稻白背飞虱抗性基因或 QTL (*Wbph1-Wbph8* 及 *Ovc*), 其中 *Wbph2* 与 RZ667 分子标记连锁, *Wbph6* 被定位在 11 号染色体短臂上, 一个具有杀卵的抗白背飞虱基因 *Ovc* 被定位于 11 号染色体, *Wbph7* 和 *Wbph8* 来源于药用野生稻, 可能与 *Bph14* 和 *Bph15* 处在同一位置上。进一步研究表明, *Bph3*、*Bph14* 和 *Bph15* 在抗褐飞虱的同时还可能抗白背飞虱, 因此利用这些基因将会获得兼抗褐飞虱和白背飞虱的材料^[121-123]。

从现在的研究结果看, 抗虫和抗病基因在结构及功能上极其相似, 抗虫与抗病的机理也非常接近, 都主要分别通过位于细胞内的 NBS-LRR 蛋白和细胞膜上的 LecRK 发挥抗性功能, 这在一定程度上揭示了在作物抗病虫中存在着天然免疫及其重大意义。

4.5 其他重要进展

磷元素是影响作物产量的重要养分。超过 60% 的磷元素最终以植酸的形式积累到籽粒中。然而人类等单胃生物难以吸收植酸形式的磷, 排泄物中的磷聚集导致水体的富营养化。降低籽粒中磷的积累对环境具有重要意义。马建锋团队发现了一个在水稻节间维管束木皮部中特异表达的跨膜转运蛋白 *SPDT* 基因, 该基因可以控制磷在植物体内的转运。敲除该基因可以降低籽粒中磷的含量, 叶片中磷的含量增加, 对最终的产量没有影响。该发现可以减少磷肥的使用量, 同时对解决水体的富营养化具有重要意义^[124]。

短肽在植物应对胁迫响应中有重要作用。2017 年山东农业大学等鉴定了一个未知功能基因 *OsDT11*, 它编码一个包含 88 个氨基酸的短肽, 属于富含半胱氨酸的肽段家族。聚乙二醇 (PEG) 处理植株会激活该基因的表达, *OsDT11* 过表达株系相比野生型表现出耐旱性显著增加, 水分散失减少, 气孔密度降低, ABA 浓度增加, 而抑制 *OsDT11* 表达会导致植株对于干旱的敏感性增加。在 *OsDT11* 过表达株系中, 一些干旱相关基因, 包括 ABA 信号标记编码基因, 也受到强烈诱导。此外, 在 ABA 不敏感突变体 *Oszip23* 和 *Os2HI6-RNAi* 株系中, *OsDT11* 的表达受到抑制。这些结果表明, *OsDT11* 介导的耐旱性可能依赖于 ABA 信号通路^[125]。

类黄酮是一类广泛分布在植物界的次生代谢产物,在植物发育、花色的形成、植物微生物互作以及应对各种生物、非生物胁迫反应等方面发挥重要作用。华中农业大学罗杰团队对水稻自然群体的黄酮代谢组数据进行了全基因组关联分析,确定了4个控制氧糖基黄酮自然变异的位点。结合体外生化实验及对转基因植株的代谢谱分析,鉴定了包括2个主效基因——黄酮-5-氧糖基转移酶(*F5GlcT*)和黄酮-7-氧糖基转移酶(*F7GlcT*)在内的12个氧糖基转移酶基因。两个主效基因分别通过改变转录及酶活力水平的等位变异控制不同水稻品种中5-氧糖基黄酮及7-氧糖基黄酮的含量。另外,*F5GlcT*和*F7GlcT*两个基因强弱功能等位变异组合的分布与水稻品种在不同紫外强度下的地理分布显著相关,且其超量表达均能显著提高植株紫外耐受,证明*F5GlcT*和*F7GlcT*在水稻紫外耐受的天然变异中发挥重要作用。进一步的生化及进化分析表明,*F7GlcT*广泛存在植物界中,而*F5GlcT*在鸭跖草科植物中存在较为特异的进化^[126]。该研究揭示了水稻氧糖基黄酮自然变异的生化基础及其在紫外耐受中的作用,为作物遗传改良实践提供了新资源。

参考文献

- [1] Khush GS. Breaking the yield frontier of rice [J]. *Geo Journal*, 1995, 35: 329-332
- [2] Monna L, Kitazawa N, Yoshino R, et al. Positional cloning of rice semi dwarfing gene, *sd-1*; rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis [J]. *DNA Res*, 2002, 9: 11-17
- [3] Margis-Pinheiro M, Zhou X R, Zhu Q H, et al. Isolation and characterization of a *Ds*-tagged rice GA-responsive dwarf mutant defective in an early step of the gibberellin biosynthesis pathway [J]. *Plant Cell Rep*, 2005, 23: 819-833
- [4] Itoh H, Ueguchi-Tanaka M, Sentoku N, et al. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3 β -hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 8909-8914
- [5] Itoh H, Tatsumi T, Sakamoto T, et al. A rice semi-dwarf gene, *Tan-Ginbozu (D35)*, encodes the gibberellin biosynthesis enzyme, ent-kaurene oxidase [J]. *Plant Mol Biol*, 2004, 54: 533-547
- [6] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. Green revolution; a mutant gibberellin-synthesis gene in rice [J]. *Nature*, 2002, 416: 701-702
- [7] Spielmeier W, Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 9043-9048
- [8] Zhu Y, Nomura T, Xu Y, et al. *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice [J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 442-456
- [9] Luo A D, Qian Q, Yin H F, et al. *EUII*, encoding a putative cytochrome P450 mono oxygenase, regulates internode elongation by modulating gibberellin responses in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 181-191
- [10] Dai M, Zhao Y, Ma Q, et al. The rice *YABBY1* gene is involved in the feedback regulation of gibberellin metabolism [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144: 121-133
- [11] Li J, Jiang J, Qian Q, et al. Mutation of rice *BCI2/GDDI*, which encodes a kinesin-like protein that binds to a GA biosynthesis gene promoter, leads to dwarfism with impaired cell elongation [J]. *Plant Cell*, 2011, 23: 628-640
- [12] Guo X, Hou X, Fang J, et al. The rice *GERMINATIONDEFECTIVE 1*, encoding a B3 domain transcriptional repressor, regulates seed germination and seedling development by integrating GA and carbohydrate metabolism [J]. *Plant J*, 2013, 75: 403-416
- [13] Qi W, Sun F, Wang Q, et al. Rice ethylene-response AP2/ERF factor *OsEATB* restricts internode elongation by down-regulating a gibberellin biosynthetic gene [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157: 216-228
- [14] Chen X, Lu S, Wang Y, et al. *OsNAC2* encoding a NAC transcription factor that affects plant height through mediating the gibberellic acid pathway in rice [J]. *Plant J*, 2015, 82: 302-314
- [15] Liu Z, Cheng Q, Sun Y, et al. A SNP in *OsMCA1* responding for a plant architecture defect by deactivation of bioactive GA in rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 87: 17-30
- [16] Ashikari M, Wu J, Yano M, et al. Rice gibberellin insensitive dwarf mutant gene *Dwarf1* encodes the α -subunit of GTP-binding protein [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 10284-10289
- [17] Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, et al. Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* gene, an ortholog of the height regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8* [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 999-1010
- [18] Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. *GIBBERELIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin [J]. *Nature*, 2005, 437: 693-698
- [19] Gomi K, Sasaki A, Itoh H, et al. *GID2*, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interacts with phosphorylated *SLR1* protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of *SLR1* in rice [J]. *Plant J*, 2004, 37: 626-634
- [20] Wang W, Li G, Zhao J, et al. Dwarf Tiller1, a Wuschel related homeo box transcription factor, is required for tiller growth in rice [J]. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004154
- [21] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Fujioka S, et al. The rice brassinosteroid-deficient dwarf 2 mutant, defective in the rice homolog of Arabidopsis *DIMINUTO/DWARF1*, is rescued by the endogenously accumulated alternative bioactive brassinosteroid, dolichosterone [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 2243-2254
- [22] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Umemura K, et al. A rice brassinosteroid-deficient mutant, *ebisu dwarf (d2)*, is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450 [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2900-2910
- [23] Tanabe S, Ashikari M, Fujioka S, et al. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, *dwarf11*, with reduced seed length [J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 776-790
- [24] Sakamoto T, Morinaka Y, Ohnishi T, et al. Erect leaves caused by brassinosteroid deficiency increase biomass production and grain yield in rice [J]. *Nat Biotechnol*, 2006, 24: 105-109
- [25] Li D, Wang L, Wang M, et al. Engineering *OsBAKI* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield [J]. *Plant Biotechnol J*, 2009, 7: 791-806
- [26] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, et al. Functions of *OsBZR1* and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 13839-13844
- [27] Tong H, Liu L, Jin Y, et al. DWARF AND LOWTILLERING acts as a direct downstream target of a *GSK3/SHAGGY*-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice [J]. *Plant Cell*, 2012,

- 24;2562-2577
- [28] Qiao S, Sun S, Wang L, et al. The *RLAI/SMOS1* transcription factor functions with *OSBZRI* to regulate brassinosteroid signaling and rice architecture[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(2):292-309
- [29] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*[J]. 2005, 309:741-745
- [30] Weng X, Wang L, Wang J, et al. Grain number, plant height, and heading date7 is a central regulator of growth, development, and stress response[J]. *Plant Physiol*, 2014, 164:735-747
- [31] Yan W H, Wang P, Chen H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice[J]. *Mol Plant*, 2011, 4:319-330
- [32] Huang X, Qian Q, Liu Z, et al. Natural variation at the *DEPI* locus enhances grain yield in rice [J]. *Nat Genet*, 2009, 41:494-497
- [33] Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of *OsSPL14* by Os-miR156 defines ideal plant architecture in rice [J]. *Nat Genet*, 2010, 42:541-544
- [34] Lu Z, Yu H, Xiong G, et al. Genome-wide binding analysis of the transcription activator ideal plant architecture1 reveals a complex network regulating rice plant architecture [J]. *Plant Cell*, 2013, 25:3743-3759
- [35] Wang S, Kun W, Qian Q, et al. Non-canonical regulation of SPL transcription factors by a human *OTUB1*-like deubiquitinase defines a new plant type rice associated with higher grain yield[J]. *Cell research*, 2017, 27(9):1142-1156
- [36] Wang J, Yu H, Xiong G, et al. Tissue-specific ubiquitination by *IPA1* INTERACTING PROTEIN1 modulates *IPA1* protein levels to regulate plant architecture in rice [J]. *The Plant Cell*, 2017, 29:697-707
- [37] Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice [J]. *Nature Communications*, 2017, 8:14789
- [38] Oikawa T, Koyozuka J. Two-step regulation of lax panicle1 protein accumulation in axillary meristem formation in rice [J]. *Plant Cell*, 2009, 21:1095-1108
- [39] Tabuchi H, Zhang Y, Hattori S, et al. LAX PANICLE2 of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems [J]. *Plant Cell*, 2011, 23:3276-3287
- [40] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice [J]. *Nature*, 2003, 422:618-621
- [41] Lu Z, Shao G, Xiong J, et al. *MONOCULM 3*, an ortholog of *WUSCHEL* in rice, is required for tiller bud formation [J]. *Genet Genomics*, 2015, 42:71-78
- [42] Alder A, Jamil M, Marzorati M, et al. The path from β -carotene to carotene, as trigolactone-like plant hormone [J]. *Science*, 2012, 335:1348-1351
- [43] Zou J, Zhang S, Zhang W, et al. The rice *HIGHTILLERINGD-WARF1* encoding an ortholog of Arabidopsis *MAX3* is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds [J]. *Plant J*, 2006, 48:687-698
- [44] Arite T, Iwata H, Ohshima K, et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DADI* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice [J]. *Plant J*, 2007, 51:1019-1029
- [45] Lin H, Wang R, Qian Q, et al. *DWARF27*, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones regulates rice tiller bud outgrowth [J]. *Plant Cell*, 2009, 21:1512-1525
- [46] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46:79-86
- [47] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, et al. *d14*, as trigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50:1416-1424
- [48] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. *DWARF 53* acts as arepressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504:401-405
- [49] Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. D14-SCFD3-dependent degradation of *D53* regulates strigolactone signalling [J]. *Nature*, 2013, 504:406-410
- [50] Yao R, Ming Z, Yan L, et al. *DWARF14* is a non-canonical hormone receptor for strigolactone [J]. *Nature*, 2016, 536:469-473
- [51] Song X, Lu Z, Yu H, et al. *IPA1* functions as a downstream transcription factor repressed by *D53* in strigolactone signaling in rice [J]. *Cell Research*, 2017, 27:1128-1141
- [52] Xu C, Wang Y, Yu Y, et al. Degradation of *MONOCULM 1* by APC/C (*TADI*) regulates rice tillering [J]. *Nat Commun*, 2012, 20(3):750
- [53] Lin Q, Wang D, Dong H, et al. Rice APC/CTE controls tillering by mediating the degradation of *MONOCULM1* [J]. *Nature Communication*, 2012, 20(3):752
- [54] Bai X, Huang Y, Hu Y, et al. Duplication of an upstream silencer of FZP increases grain yield in rice [J]. *Nature Plants*, 2017, 3:885-893
- [55] Gao X, Liang W, Yin C, et al. The SEPALLATA-like gene *OsMADS34* is required for rice inflorescence and spikelet development [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153:728-740
- [56] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production [J]. *Science*, 2005, 309:741-745
- [57] Yoshida A, Sasao M, Yasuno N, et al. *TAWAWAI*, a regulator of rice inflorescence architecture, functions through the suppression of meristem phase transition [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110:767-772
- [58] Gao F, Wang K, Liu Y, et al. Blocking miR396 increases rice yield by shaping inflorescence architecture [J]. *Nat Plant*, 2015, 2:15196
- [59] Li M, Tang D, Wang K, et al. Mutations in the F-box gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice [J]. *Plant Biotech J*, 2011, 9:1002-1013
- [60] Ikeda K, Ito M, Nagasawa N, et al. Rice *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1*, encoding an F-box protein, regulates meristem fate [J]. *Plant J*, 2007, 51:1030-1040
- [61] Ikeda-Kawakatsu K, Maekawa M, Izawa T, et al. *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 2/RFL*, the rice ortholog of Arabidopsis *LEAFY*, suppresses the transition from inflorescence meristem to floral meristem through, interaction with *APO1* [J]. *Plant J*, 2012, 69:168-180
- [62] Zha X, Luo X, Qian X, et al. Over-expression of the rice *LRKI* gene improves quantitative yield components [J]. *Plant Biotechnol J*, 2009, 7:611-620
- [63] Yoshida A, Ohmori Y, Kitano H, et al. Aberrant spike-let and panicle 1, encoding a TOPLESS-related transcriptional co-repressor, is involved in the regulation of meristem fate in rice [J]. *Plant J*, 2012, 70:327-339
- [64] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, et al. LAX and SPA major regulators of shoot branching in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100:11765-11770
- [65] Komatsu M, Chujo A, Nagato Y, et al. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets [J]. *Development*, 2003, 130:3841-3850
- [66] Bai X, Huang Y, Mao D, et al. Regulatory role of FZP in the determination of panicle branching and spikelet formation in rice [J]. *Sci Rep*, 2016, 6:19022
- [67] Huo X, Wu S, Zhu Z, et al. *NOGI* increases grain production in rice [J]. *Nature Communications*, 2017, 8:1497
- [68] Liu J, Chen J, Zheng X, et al. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice [J]. *Nature Plants*, 2017, 3:17043
- [69] Song X, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and

- weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nat Genet*,2007,39:623-630
- [70] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nat Genet*,2011,43:1266-1269
- [71] Wang S, Wu K, Yuan Q, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nat Genet*,2012,44:950-954
- [72] Song X, Kuroha T, Ayano M, et al. Rare allele of previously unidentified histone H4 acetyl transferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015,112:76-81
- [73] Fan C, Xing Y, Mao H, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theor Appl Genet*, 2006,112:1164-1171
- [74] Zhou Y, Zhu J, Li Z, et al. Deletion in a quantitative trait gene *qPE9-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication[J]. *Genetics*,2009,183:315-324
- [75] Qi P, Lin Y, Song X, et al. The novel quantitative trait locus *GL3.1* controls rice grain size and yield by regulating *Cyclin-T1*[J]. *Cell Res*,2012,22:1666-1680
- [76] Wang S, Li S, Liu Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nat Genet*,2015,47:949-954
- [77] Wang Y, Xiong G, Hu J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice[J]. *Nat Genet*, 2015,47:944-948
- [78] Si L, Chen J, Huang X, et al. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice[J]. *Nat Genet*,2016,48:447-956
- [79] Hu J, Wang Y, Fang Y, et al. A rare allele of *GS2* enhances grain size and grain yield in rice[J]. *Mol Plant*,2015,8:1455-1465
- [80] Duan P, Ni S, Wang J, et al. Regulation of *OsGRF4* by *OsmiR396* controls grain size and yield in rice[J]. *Nat Plant*,2015,2:15203
- [81] Ishimaru K, Hirotsu N, Madoka Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield[J]. *Nat Genet*,2013,45:707-711
- [82] Huang K, Wang D, Duan P, et al. *WIDE AND THICK GRAIN 1*, which encodes an otubain-like protease with deubiquitination activity, influences grain size and shape in rice[J]. *Plant J*,2017, 91(5):849-860
- [83] Wang S, Wu K, Qian Q, et al. Non-canonical regulation of SPL transcription factors by a human *OTUB1*-like deubiquitinase defines a new plant type rice associated with higher grain yield[J]. *Cell Res*. 2017,27(9):1142-1156
- [84] Zhou Y, Tao Y, Zhu J, et al. *GNS4*, a novel allele of *DWARF11*, regulates grain number and grain size in a high-yield rice variety[J]. *Rice*,2017,10:34
- [85] Wu W, Liu X, Wang M, et al. A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication[J]. *Nat Plants*,2017,3:17064
- [86] Duan P, Xu J, Zeng D, et al. Natural variation in the promoter of *GSE5* contributes to grain size diversity in rice[J]. *Molecular Plant*,2017,10:685-694
- [87] Tian Z, Qian Q, Liu Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. *PNAS*,2009,106(51):21760-21765
- [88] 田志喜, 严长杰, 钱前, 等. 水稻淀粉合成相关基因分子标记的建立[J]. *科学通报*,2010(26):2591-2601
- [89] Wang Z, Zheng F, Shen G, et al. The amylose content in rice endosperm is related to the post-transcriptional regulation of the waxy gene[J]. *Plant J*,1995,7:613-622
- [90] Zhang Z, Li M, Fang Y, et al. Diversification of the waxy gene is closely related to variations in rice eating and cooking quality[J]. *Plant Mol Biol Rep*,2012,30:462-469
- [91] Li S, Wei X, Ren Y, et al. *OsBT1* encodes an ADP-glucose transporter involved in starch synthesis and compound granule formation in rice endosperm[J]. *Sci Rep*,2017,7:40124
- [92] Gao F, Wang K, Liu Y, et al. Blocking miR396 increases rice yield by shaping inflorescence architecture[J]. *Nat Plants*,2015, 2:15196
- [93] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nat Genet*,2011,43:1266-9
- [94] 周立军. 水稻垩白粒率和千粒重 QTL 分析与 qPGWC-7 的精细定位[D]. 南京:南京农业大学,2008
- [95] 郭涛. 水稻垩白材料 CSSL50 的形态学解析和 QTL qPGWC-8 的精细定位[D]. 南京:南京农业大学,2011
- [96] 张昌泉, 赵冬生, 李钱峰, 等. 稻米品质性状基因的克隆与功能研究进展[J]. *中国农业科学*,2016,49(22):4267-4283
- [97] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyro-phosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nat Genet*,2014,46(4):398-404
- [98] Bradbury L, Fitzgerald T, Henry R, et al. The gene for fragrance in rice[J]. *Plant Biotechnol J*,2005,3:363-370
- [99] Peng B, Kong H, Li Y, et al. *OsAAP6* functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice[J]. *Nature Communications*,2014,5:4847
- [100] Ma J, Lei C, Xu X, et al. *Pi64*, encoding a novel CC-NBSLRR protein, confers resistance to leaf and neck blast in rice[J]. *Mol Plant Microbe Interact*,2015,28:558-568
- [101] Xu X, Hayashi N, Wang C, et al. Rice blast resistance gene *Pikahel-1(t)*, a member of a resistance gene cluster on chromosome 4, encodes a nucleotide-binding site and leucine-rich repeat protein[J]. *Mol Breeding*,2014,34:691-700
- [102] Chen J, Peng P, Tian J, et al. *Pike*, a rice blast resistance allele consisting of two adjacent NBS-LRR genes, was identified as a novel allele at the *Pik* locus[J]. *Mol Breeding*,2015,35:1-15
- [103] Yuan B, Zhai C, Wang W, et al. The *Pik-p* resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice is mediated by a pair of closely linked CC-NBS-LRR genes[J]. *Theor Appl Genet*,2011,122:1017-1028
- [104] Hua L, Wu J, Chen C, et al. The isolation of *Pi1*, an allele at the *Pik* locus which confers broad spectrum resistance to rice blast[J]. *Theor Appl Genet*,2012,125:1047-1055
- [105] Okuyama Y, Kanzaki H, Abe A, et al. A multifaceted genomics approach allows the isolation of the rice *Pia* blast resistance gene consisting of two adjacent NBS-LRR protein genes[J]. *Plant J*, 2011,66:467-779
- [106] Deng Y, Zhai K, Xie Z, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance[J]. *Science*,2017,335:962-965
- [107] Li W, Zhu Z, Chern M, et al. A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance[J]. *Cell*, 2017,140:114-126
- [108] Hutin M, Sabot F, Ghesquiere A, et al. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum *OsSWEET14* resistance allele to bacterial blight from wild rice[J]. *Plant J*, 2015, 84: 694-703
- [109] Wang C, Zhang X, Fan Y, et al. *XA23* is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice[J]. *Mol Plant*,2015,8:290-302
- [110] Gu K, Yang B, Tian D, et al. R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice[J]. *Nature*, 2005,435:1122-1125
- [111] Liu Q, Yuan M, Zhou Y, et al. A paralog of the MtN3/saliva family recessively confers race-specific resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice[J]. *Plant Cell Environ*,2011,34:1958-1969
- [112] Tian D, Wang J, Zeng X, et al. The rice TAL effector dependent resistance protein *XA10* triggers cell death and calcium depletion

- in the endoplasmic reticulum[J]. *Plant Cell*,2014,26:497-515
- [113] Zhang J, Yin Z, White F. TAL effectors and the executor R genes [J]. *Front Plant Sci*,2015,6:641
- [114] Wang Q, Liu Y, He J, et al. *STVII* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripevirus [J]. *Nat Commun*,2014,5:4768
- [115] Liu Q, Ning Y, Zhang Y, et al. *OsCUL3a* negatively regulates cell death and immunity by degrading OsNPR1 in rice[J], *The Plant Cell*,2017,29(2):345-359
- [116] Liu Y, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectinreceptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice[J]. *Nat Biotech*,2015,33:301-305
- [117] Du B, Zhang W L, Liu B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown plant hopper in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,2009,106:22163-22168
- [118] Tamura Y, Hattori M, Yoshioka H, et al. Map-based cloning and characterization of a brown plant hopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L. ssp. *Indica* cultivar ADR52 [J]. *Sci Rep*, 2014,4:5872
- [119] Wang Y, Cao L, Zhang Y, et al. Map-based cloning and characterization of *BPH29*, a B3 domain-containing recessive gene conferring brown plant hopper resistance inrice[J]. *J Exp Bot*,2015, 66:6035-6045
- [120] Ren X, Wang X, Yuan H, et al. Mapping quantitative trait loci and expressed sequence tag related to brown plant hopper resistance in rice[J]. *Plant Breed*,2004,123:342-348
- [121] Liu Z, Liu G, Sogawa K, et al. On mapping the gene *Wbph2* in RC10239 resistant to the white backed plant hopper *Sogatella furcifera* in rice[J]. *Rice Sci*,2002,16:311-314
- [122] Li X M, Zhai H Q, Wan J M, et al. Mapping of a new gene *Wbph6* (t) resistant to the white backed planthopper, *Sogatella furcifera* in rice[J]. *Rice Sci*,2004,11(3):86-90
- [123] Chen J, Huang D, Wang L, et al. Identification of quantitative trait loci for resistance to white backed plant hopper, *Sogatella furcifera*, from an inter specificcross *Oryza sativa* × *O. rufipogon* [J]. *Breed Sci*,2010,60:153-159
- [124] Yamaji N, Takemoto Y, Miyaji T, et al. Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node [J], *Nature*,2017,541:92-95
- [125] Li X, Han H, Chen M, et al. Overexpression of *OsDT11*, which encodes a novel cysteine-rich peptide, enhances drought tolerance and increases ABA concentration in rice[J], *Plant Molecular Biology*,2017,93(1):21-34
- [126] Peng M, Shahzad R, Gul A, et al. Differentially evolved glucosyltransferases determine natural variation of rice flavone accumulation and UV-tolerance[J]. *Nat Commun*,2017, 8:1975