

DOI: 10.13376/j.cblls/2016166

文章编号: 1004-0374(2016)10-1287-08



余四斌, 华中农业大学教授, 博士生导师, 作物遗传改良国家重点实验室研究人员。主要从事水稻种质创新、基因多样性与分子育种等方面研究。先后主持承担国家高技术研究发展计划、国家重大基础研究计划、国家自然科学基金以及国际合作项目等研究。在国内外学术刊物上发表论文 70 余篇, 参编专著和教材 5 部, 获得国家和省部级科技进步奖 5 项次。

功能基因组与绿色超级稻培育的研究进展

余四斌*, 汤欣欣¹, 罗利军²

(1华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070; 2上海市农业生物基因中心, 上海 201106)

摘要: 水稻是主要的粮食作物, 也是功能基因组研究的模式植物之一。水稻功能基因组研究取得的成果为绿色超级稻的培育奠定坚实的基础。特别是分离克隆的一大批控制水稻高产、优质、抗病虫、抗逆和营养高效等重要农艺性状的基因以及建立的全基因组选择技术等, 为绿色超级稻培育提供了基因资源和技术平台。简要介绍了水稻功能基因组研究和绿色超级稻培育的近期进展。

关键词: 功能基因组; 绿色超级稻; 功能基因; 营养高效利用; 抗逆

中图分类号: S335; S511 **文献标志码:** A

Recent advances in rice functional genomics and Green Super Rice development

YU Si-Bin¹, TANG Xin-Xin¹, LUO Li-Jun²

(1 National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2 Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China)

Abstract: Rice is a staple food crop and a model plant for functional genomics research. Advances made in rice functional genomics research set theoretical and applied foundation towards the development of Green Super Rice (GSR) with the goal to produce more rice with less input and better environment. For instance, a large number of genes identified for important agronomic traits including high yield, good quality, resistance to biotic and abiotic stresses, and nutrient-use efficiency, together with the newly developed technologies such as genome-wide selection and genome editing provide resource and technical platforms for developing the GSR cultivars. This review presents some of the recent progress in rice functional genomics research relevant to the development of GSR.

Key words: functional genomics; Green Super Rice; functional gene; nutrient-use efficiency; resistance to stresses

收稿日期: 2016-08-30

基金项目: 国家高技术研究发展计划(2014AA10A600); 国家自然科学基金项目(31271695, 31261140369); 国家重点研发计划“水稻功能基因组研究与应用”项目(2016YFD0100900)

*通信作者: E-mail: ysb@mail.hzau.edu.cn

水稻 (*O. sativa* L.) 是我国乃至世界上最重要的粮食作物之一, 提供了全球近一半人口的主食。水稻生产的可持续发展对保障我国粮食安全、满足粮食刚性需求具有重要的战略意义。20 世纪 60、70 年代作物矮秆品种和杂交稻的培育和应用, 使我国粮食产量实现了两次飞跃^[1]。但大量矮秆、耐肥的高产品种的培育与大面积推广应用, 使作物生产的化肥、农药、水及劳动力的投入激增。产量增长与环境污染和资源消耗不成比例, 导致农业生产与资源环境的严重矛盾。据统计, 我国的农药用量超过世界平均水平的 4 倍以上; 化肥用量已接近世界化肥总量的 40%, 利用率极低^[2]。特别是, 农药化肥严重过量使用已造成了严峻的环境问题。我国是世界上水资源匮乏的国家, 农业耗水约占全国总耗水量的 70%, 水稻的用水约占整个农业耗水的 70%。而且我国的耕地资源有限, 近 70% 的中低产田, 土壤较贫瘠、抵御自然灾害的能力不足^[1]。为改变这种状况, 我国科学家提出了发展“绿色超级稻”的构想, 要求水稻新品种同时兼顾抗病虫、节水抗旱、抗逆、养分高效利用和高产优质等特性, 在水稻生产中率先实现“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的战略目标。

绿色超级稻理念^[3]所倡导的作物育种目标和生产方式非常契合资源节约型、环境友好型农业发展的国家战略, 得到国内外研究单位的积极响应和实践, 绿色超级稻培育已取得阶段性的成果。水稻功能基因组研究的系列成果, 为绿色超级稻培育提供了重要的基因资源和坚实的理论技术支撑。本文将概述功能基因组研究特别是重要农艺性状基因的克隆、全基因组选择技术平台的建立, 以及绿色超级稻培育的相关进展。

1 水稻功能基因组研究进展

功能基因组研究的内容是利用基因组序列信息和分子生物学手段大规模发掘和解析基因功能, 最终目标是明确基因组中全部基因的功能, 揭示植物生长发育、环境互作的分子调控网络, 以及各种重要性状的调控机理。水稻是自花授粉作物, 基因组相对较小, 易于遗传转化, 且拥有丰富的遗传群体和基因组资源, 已经成为作物遗传研究的模式植物。近十几年来, 水稻功能基因组研究在功能基因组研究的技术平台和重要农艺性状的功能基因两方面取得了一系列成果^[4-5]。建立了比较系统和完善的水稻功能基因组研究的技术平台和资源体系, 包括: (1)

水稻 T-DNA 插入大型突变体库 (<http://rmd.ncpgr.cn>) 和饱和的 EMS 突变体库等; (2) 基因全长 cDNA 文库^[6]; (3) 全生育期表达谱芯片^[7]; (4) 核心种质基因组资源^[8-9]; (5) 高通量植物表型检测平台^[10]; (6) 代谢组学分析平台^[11]; (7) 生物信息学研究平台等^[12] (<http://variation.ic4r.org/>; <http://crep.ncpgr.cn>)。同时, 在重要农艺性状的功能基因方面, 围绕高产、优质、抗逆和营养高效等重要性状, 分离克隆了大量的水稻功能基因, 截至 2016 年 8 月, 已报道的克隆基因有 2 160 多个 (<http://www.ricdata.cn/>)。这些研究成果正在全面带动生物技术应用于作物品种改良以及农业生命科学的发展, 为绿色超级稻培育提供了重要的基因资源和有力的理论技术支撑。

1.1 水稻功能基因组为绿色超级稻培育提供理论和技术支撑

随着全基因组测序等技术和新方法的发展, 水稻功能基因组研究的内容日益丰富, 水稻功能基因组的研究体系更加完善, 开始形成以功能基因组学、蛋白质组学、代谢组学、转录组学、表型组学以及表观组学等生物学研究的系统体系。“多组学”研究为深入揭示控制重要农艺性状的生物学路径展示了更为广阔的空间。从基因组水平弄清全部基因的功能及其调控网络, 利用优良基因和调控网络信息进行分子设计育种, 开展高效的作物遗传改良成为生物学研究的重要内容。

大多农艺性状是受多基因控制的复杂性状。丰富的水稻种质资源以及高通量的基因分型技术的发展, 为研发多种方法或途径规模化鉴定基因位点、剖析复杂性状的遗传基础奠定了扎实的基础。目前应用较多的途径有: (1) 全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS); (2) 连锁群体 (如重组自交系、回交导入系、近等基因系以及巢式关联群体等) 分析; (3) 突变体分析; (4) 比较基因组分析; (5) 联合不同群体的系统分析。特别是这种联合分析的手段已成为鉴定基因变异和功能多样性, 发掘有利等位基因进行作物遗传改良的有效策略。基于种质资源 GWAS 和连锁分析群体^[9], 定位和评价重要性状位点上的等位基因效应及其育种价值; 利用基因组定点诱变技术 (如小 RNA 技术、基因编辑技术等)^[13]、遗传转化试验以及突变体检测技术 (如 Mutmap 等)^[14], 鉴定基因的生物学功能; 开展作物间、野生稻与栽培稻、亚洲栽培稻与非洲栽培稻、籼粳亚种间以及亚种内个体基因组的比较基因组分析^[5,9], 剖析水稻基因组结构差异与基因功能多样性,

阐明水稻的起源进化以及基因驯化选择的机制。

许多科学家利用水稻等作物的种质资源对农艺性状、抗逆性、抗病性以及营养成分或代谢组分开展了卓有成效的全基因组关联分析。例如, 中国科学院国家基因研究中心完成了 950 份水稻种质资源的全基因组低覆盖度测序, 并通过全基因组关联分析获得大量重要农艺性状的相关位点^[15]。华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室基于测序技术开发了高通量群体基因分型和构建超高密度遗传连锁图的方法^[16], 对水稻杂种优势的遗传组成进行了深入剖析^[17]。该实验室还完成 533 份水稻品种的全基因组低覆盖度测序, 并对水稻苗期叶片的代谢组进行了关联分析研究^[18]。基于高质量的单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 数据, 系统分析了水稻品种的群体结构, 鉴定出水稻受育种选择的基因组区段或“育种印迹”^[19]。这些区段包括与产量、株型、抗性以及营养吸收等重要农艺性状相关的已知功能基因和大量功能未知的基因。此外, 中国农业科学院牵头协同国际水稻研究所和华大基因完成了全球 3 000 多份水稻核心种质的重测序工作^[20], 正在对 3 000 多份核心种质基因组数据进行深入分析, 在此基础上, 将建立全球最大的水稻分子育种数据库和信息平台。这些研究成果为培育绿色超级稻品种储备了基因资源和重要靶点的信息。

基因组测序技术的发展和测序成本的降低, 为覆盖全基因组的高密度分子标记及其检测平台的完善创造了条件。利用高通量技术已经获得大量水稻品种的重测序数据^[9,15]和全基因组的表达芯片数据^[7], 这些覆盖全基因组的 SNP 和功能基因信息正在被开发成为育种的选择标记。国内外多家研究单位针对不同应用目标, 设计开发了多款不同通量的 SNP 育种芯片, 建立了利用测序技术以及全基因组 SNP 芯片的基因型检测平台。该技术平台目前已应用到水稻品种间的遗传多样性检测、自交系亲缘关系分析、重组自交系和导入系基因型分析及作物育种的其他各个环节^[21-22]。基于测序基因型技术 (如 genotyping-by-sequencing, GBS) 和 SNP 芯片技术的高通量基因型鉴定方法, 推动了全基因组选择育种技术体系的建设, 将加快常规育种与基因组育种技术的整合。

基因组育种技术主要包括分子标记辅助选择 (molecular marker-assisted selection, MAS) 和全基因组选择育种。一般而言, MAS 可应用于多个育种环节, 例如, 利用分子标记进行育种品系的系谱分

析、育种亲本的选配、目标重组个体的筛选以及品种指纹鉴定等。因此, 分子标记辅助选择也常称为分子标记辅助育种。在 MAS 基础上, 全基因组选择育种是以基因的遗传、功能和表型信息为基础, 以高通量检测 DNA 多态性 (如 SNP) 为手段, 利用覆盖整个基因组的标记将染色体分成若干个片段, 然后通过标记基因型结合表型性状以及其他信息分别估计每个标记 (位点) 代表的染色体片段 (或基因) 的效应, 最后利用个体所携带的标记信息对其未知的表型信息进行预测, 并依此进行个体选择^[22]。根据育种目标, 在全基因组水平上对多个育种目标性状 (基因) 和个体的遗传背景进行选择, 能极大地提高育种选择的效率和预见性, 帮助育种家快速、准确、稳定地培育新品种 (系)。

另外, 水稻转基因技术和基因表达调控技术日趋成熟。转基因技术是将外源基因 (人工分离和修饰过的基因) 导入到生物体基因组中, 并进行表达的技术。转基因技术能够准确地对某个基因进行操作, 打破自然界中存在的物种间的生殖隔离, 为物种间基因交流、扩大可用于育种的优良基因来源提供了便利。利用转基因技术开展抗虫转基因水稻品系的研究, 相继培育出一系列抗虫水稻新品系。例如, 利用基因枪介导的共转化法培育了无选择标记基因的抗虫转基因水稻品系华恢 1 号及其杂交组合 Bt 汕优 63^[1], 获得农业部颁发的生产应用安全证书。利用水稻 1,5-二磷酸核酮糖羧化 / 加氧酶 *rbcS* 基因启动子, 与抗虫基因 *cryIC** 构建成融合基因 *PrbcS-cryIC**, 通过农杆菌介导转化水稻品种中花 11。通过多代选择, 培育出抗虫性好、农艺性状没有显著差异, 胚乳中几乎不表达 Bt (*Bacillus thuringiensis*) 蛋白的转基因水稻新品系^[23]。最近, 基因组编辑技术的发展, 如基于核酸酶介导的基因组编辑技术如 CRISPR/Cas9 系统, 使得定点修饰或替换基因变得更为简单且高效^[13,24]。水稻功能基因组的研究有望弄清每一个基因的功能, 尤其是控制重要农艺性状的基因功能信息。大量功能基因序列和功能差异的信息使基因组编辑技术有了“用武之地”。该技术的运用为作物品种的遗传改良提供全新的育种策略和思路。可以看到, 功能基因组学的研究成果已经改变了传统的育种模式, 并将向更为精准、快速的分子设计育种模式转变。

1.2 水稻功能基因组为绿色超级稻培育提供基因资源

近年来, 我国科学家在重要农艺性状基因鉴定

和功能分析上取得了系列进展和重大成果。针对农业生产需求和绿色超级稻培育的目标, 获得了许多有自主知识产权的基因资源^[4]。表1列举了近5年来分离克隆的一些水稻重要基因, 如高产、优质、抗病害、氮磷养分高效利用、抗逆(旱、盐、冷), 以及杂种优势利用等基因。研究发现, 大多具有重要应用前景的基因在种质资源群体中存在较大的等位变异及功能差异。

值得关注的是, 大多优异的等位变异来源于地方品种或野生资源, 还有的来自非洲栽培稻, 表明地方品种、野生种或非洲稻等资源中蕴藏着大量的重要性状的有利等位基因, 可以用于绿色超级稻的培育。例如, *Xa21* 基因是水稻中第一个被分离克隆的抗白叶枯病基因, 来源于长药野生稻 (*O. longistaminata*)^[51]。具有广谱抗性的抗稻瘟病基因 *Pi9* 以及抗褐飞虱基因 *Bph14* 源自小粒野生稻 (*O. minuta*)^[52-53]。*Pstol1* 是一个磷养分高效利用的基因, 分离克隆于地方品种“Kasalath”; 超表达该基因能有效地提高水稻在低磷条件下的稻谷产量^[47]。水稻抗褐飞虱基因 (*BPH3*)、抗旱基因 (*Drop1*)、耐盐基

因 (*HKT2*)、耐淹基因 (*Sub1*) 等优异等位基因也都是从地方品种中发掘而来的^[37,40,54-55]。利用分子标记辅助回交育种程序将这些有利等位基因分别转移到栽培稻品种中, 可以提高水稻的抗逆性并可增加单株产量, 展示出较好的育种应用潜力。最近, 科学家从非洲栽培稻中分离克隆到一个水稻耐高温基因 (*TTI*)^[38]。该基因能够快速降解因高温变性的蛋白, 表现出较强的抗热、抗旱性。

籼稻和粳稻是亚洲栽培稻的两个亚种。部分已克隆的基因存在较强的籼粳分化特性, 可能与其地理生态适应性或选择高度相关。例如, 氮素利用相关基因 *NRT1.1B* 是影响籼粳利用氮素效率差异的一个重要因子, 它在籼粳间呈现显著的分化。田间试验表明, *NRT1.1B* 籼稻等位基因的导入可显著提高粳稻的产量及氮肥利用效率^[43]。类似的, 粳稻品种也存在许多有利基因, 如抗冷基因 *COLD1*^[39] 和穗着粒密度的基因 *DEP1*^[46] 等。通过导入粳稻有利基因到籼稻品种中, 可增加籼稻的抗冷性、氮素利用效率或单株产量。

利用籼粳亚种间杂种优势是提高水稻产量的有

表1 近年来分离克隆的部分水稻重要功能基因

基因	编码蛋白	基因功能	差异原因	有利基因	参考文献
<i>GL7/GW7</i>	TRM蛋白	增加粒长	表达水平	高表达	[25-26]
<i>OsSPL13</i>	SPB家族成员	增加粒长和产量	表达水平	高表达	[27]
<i>GL3.1</i>	丝氨酸/苏氨酸磷酸酶	增加粒长和产量	氨基酸替换	丧失功能	[28]
<i>GS5</i>	丝氨酸羧基酶	增加粒宽	表达水平	高表达	[29]
<i>OsSPL16</i>	SPB家族成员	增加粒宽	表达水平	高表达	[30]
<i>OsglHAT1</i>	类GNAT蛋白	增加粒重和产量	表达水平	高表达	[31]
<i>TGW6</i>	编码IAA-葡萄糖水解酶	增加粒重和产量	提前终止	丧失功能	[32]
<i>Chalk5</i>	液泡膜质子转运焦磷酸酶	谷粒垩白和品质	表达水平	低表达	[33]
<i>OsLG1</i>	SPB家族成员	穗型紧凑	转录水平	高表达	[34]
<i>DTH7/Ghd7.1</i>	类反应调节蛋白	延迟抽穗期, 提高产量	氨基酸替换	获得功能	[35-36]
<i>Bph3</i>	凝集素受体激酶	抗褐飞虱	基因簇	获得功能	[37]
<i>TTI</i>	26S蛋白酶体 α 2亚基	耐高温	氨基酸替换	获得功能	[38]
<i>COLD1</i>	G蛋白信号调节因子	抗冷	氨基酸替换	获得功能	[39]
<i>DRO1</i>	表达蛋白	抗旱	碱基缺失和插入	获得功能	[40]
<i>OsNRAMP5</i>	自然抗性相关巨噬细胞蛋白	减少镉吸收	氨基酸替换	丧失功能	[41]
<i>OsLCT1</i>	低亲和性阳离子转运体	减少谷粒镉含量	表达水平	低表达	[42]
<i>NRT1.1B</i>	硝酸盐转运蛋白	提高氮吸收利用	氨基酸替换	获得功能	[43]
<i>OsNRT2.3B</i>	硝酸盐转运蛋白	提高氮吸收利用	表达水平	高表达	[44]
<i>qNGR9/DEP1</i>	G蛋白 γ 亚基	增强氮吸收, 直立密穗	提前终止	丧失功能	[45-46]
<i>Pstol1</i>	NA(未知)	耐低磷	基因缺失	获得功能	[47]
<i>CSA</i>	R2R3类MYB转录因子	光敏感雄性核不育	碱基缺失和插入	丧失功能	[48]
<i>pms3</i>	非编码RNA	光温敏感雄性核不育	转录水平	低表达	[49]
<i>S5</i>	天冬氨酰蛋白酶	广亲和	氨基酸替换和缺失	丧失功能	[50]

效途径。籼粳杂种一般表现为半不育; 籼粳杂交制种(如“两系”制种)也存在产量及稳定性等瓶颈问题。针对亚种优势利用的理论和实践问题, 华中农业大学水稻团队经过二十多年的努力, 成功地分离克隆到光敏感核不育基因 *pms3* 和广亲和基因 *S5*。研究发现, *pms3* 是一个长链非编码 RNA, 光敏感核不育水稻与正常水稻在 *pms3* 区间存在一个碱基的突变^[49]。该基因表达受光周期调控, 在长日条件下, *pms3* 基因的正常表达对花粉发育至关重要, *pms3* 基因突变会引起基因启动子区发生甲基化修饰, 导致表达量下降, 花粉发育不正常。*S5* 是控制水稻籼粳杂种不育和广亲和的一个主效位点。该位点上紧密连锁的基因 (*ORF3* 和 *ORF4*) 与 *ORF5* 在遗传上彼此互作, 形成一个“杀手-保护者”互作的生殖隔离体系, 通过不同等位基因之间的互作调控水稻籼粳杂种不育性^[50]。研究成果为培育优良的光敏不育系和广亲和品种、利用籼粳亚种间强大的杂种优势提高水稻产量, 提供了强有力的理论和技术支持。

2 绿色超级稻的培育

按照绿色超级稻的概念, 绿色超级稻在高产优质的基础上, 还应具备抗多种病虫害、高效的养分吸收利用率、较强的抗旱性以及抗多种逆境(盐、碱、高温、低温)等特性。绿色超级稻的培育涉及到大量复杂性状的改良。为此, Zhang^[3]于2007年提出了绿色超级稻品种培育的基本思路, 即以目前最优秀的品种为起点, 综合应用品种资源研究和功能基因组研究的新成果, 充分利用水稻和非水稻来源的各种基因资源, 将基因组水平上的分子标记技术、转基因技术、杂交选育技术等有机整合, 培育大批抗病、抗虫、抗逆、营养高效、高产、优质的新品种。

为了加快绿色超级稻培育与推广应用, 我国科学家还制定了“两步走”的策略和分阶段目标实践的线路^[1]。第一步, 通过回交育种, 将种质资源中的大量绿色性状有利基因导入到优良的遗传背景中, 建立大批的绿色性状导入系, 或通过分子标记辅助选择、转基因手段等将有利基因导入到目前生产上大面积应用的优良品种中, 培育一系列遗传背景相同、单个性状获得改良的近等基因系。第二步, 将这些导入系或近等基因系相互杂交, 实现基因聚合, 培育大量优良基因聚合于一体的绿色超级稻。在生产应用上实现分阶段目标: 第一阶段, 品种具备对多种主要病虫害的抗性, 实现基本不打农药; 第

二阶段, 实现对氮磷肥料有较高的利用效率和吸收效率, 进而减少化肥的使用量; 第三阶段, 通过分子标记辅助选择和转基因等技术的结合, 培育出抗旱性明显增强的水稻新品种, 实现抗旱节水的目标。三阶段目标达成后, 绿色超级稻品种的大面积推广应用将使水稻生产实现“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的育种目标。功能基因组研究的飞速发展, 有望加快实现绿色超级稻培育的阶段目标。

最近, “绿色超级稻培育”项目得到了我国科技部和比尔盖茨基金会的支持。围绕“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的战略目标和绿色超级稻理念, 项目聚集了国内水稻科研育种优势单位, 形成覆盖国内所有生态稻作区的分子育种协作网络, 展开了五个方面的主要研究: 一是建立完善绿色超级稻设计育种的理论与技术体系; 二是构建全基因组选择技术平台; 三是开展绿色性状基因聚合与种质创新; 四是发掘与利用优良种质和基因资源, 培育绿色超级稻新品种; 五是建立绿色超级稻高产栽培与管理技术体系。目前, 绿色超级稻培育已经取得了系列的进展和成果。

利用水稻核心种质和野生稻资源构建不同生态区优良品种的回交导入系、染色体片段代换系和近等基因系, 开展了大规模鉴定和筛选, 获得一大批具有抗病虫、氮磷高效利用、抗旱、高产优质等目标性状的材料, 定位到大量重要性状数量性状位点^[56]。将功能基因组研究方向与绿色超级稻的育种目标相结合, 利用种质资源群体(包括自然群体和遗传群体)鉴定了一大批影响抗病虫、氮磷高效利用、节水抗旱、高产和优质等重要性状的功能基因。在此基础上, 开发出一批快捷、准确和适用的基因标记, 建立并优化了抗稻瘟病、抗白叶枯病、抗褐飞虱、耐低磷、耐低氮等多个绿色性状的分子聚合技术体系^[56-57]。研制出多性状联合关联分析等方法用于优异等位基因的挖掘和遗传效应的估计^[58]。建立了利用高代回交群体鉴定野生种质和地方品种中优异等位基因的新途径^[59]。搭建起基于高通量基因型分析和全基因组选择育种技术的平台^[21-22]。通过全基因组选择和标记辅助育种实现不同优良基因向高产品种背景的转移和累加, 创制出大量的育种品系。截止2016年3月底, 该项目已培育省级或国家审定的优良品种(组合)45个, 筛选出适应不同水稻种植区域的优质高产且具有绿色性状的优良品系近100份, 其中大部分品种(系)正在参加各级区域试验和绿色

超级稻品种的认定试验。建立绿色超级稻高产高效栽培技术模式，评价和比较了绿色超级稻与超高产水稻品种的特征和差异，为绿色超级稻的推广应用起到了重要的作用。近年来，具有绿色超级稻性状的新品种试验示范面积累积超过 400 万公顷。

3 展望

绿色超级稻培育依赖于功能基因发掘和育种新技术等成果的应用。绿色超级稻是功能基因组学等学科领域的研究成果的集成，也是农业科技进步的重要载体。绿色超级稻不仅是具有绿色性状的新品种，它还代表“优质、高产、高效、生态、安全”的理念。绿色超级稻的培育与应用将推进农业生产方式的转变，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的转变。

绿色超级稻的育种目标需要发展。随着全球气候变化造成极端天气（如高温、低温、旱、涝）的频繁发生，以及农业生产方式转变的需求，绿色超级稻除要求具备对主要水稻病虫害的抗性、对土壤营养成分的高效利用，以及对逆境（干旱、低温、高温等）的抗性绿色性状之外，还应具有适合轻简化和机械化等栽培模式的品种特征，如早生快发、生态广适性、高效干物质转运、高收获指数及秸秆的易降解等^[2]。育种目标的发展也为功能基因组研究提出了新的研究方向。

分子设计育种是以生物信息学和基因组学等组学的研究结果为基础，综合作物遗传、生理、生化、栽培、生物统计等学科的有用信息，根据具体作物的品种和生长环境，设计最佳方案，然后开展育种实践的新型育种方法。水稻功能基因组学的研究成果极大地推动传统育种模式向分子设计育种模式的转变。按群体 - 个体 - 性状 - 基因层次的“分子设计育种”理念^[5]，实现特定生境下具有最高光能利用效率的群体、保证群体优势的理想株型，以及获得有利基因组合的育种性状，可望加快绿色超级稻的培育，实现“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”目标。目前，我们还不完全了解一些目标性状（如抗稻曲病、物质转运等）遗传改良可资利用的基因资源，更缺乏对重要性状的相互影响或制约协调的机制以及基因与环境相互作用的认识。绿色超级稻的发展还有待于功能基因组及相关学科领域的研究进展。

同时，绿色超级稻的发展及效益的发挥更有待

于国家相关政策的支撑。目前的品种区域试验与审定制度不仅无法客观地评价绿色超级稻的绿色性状如养分高效、节水抗旱等^[23]，而且其导向极大地阻碍了绿色超级稻育种理念的实践。因此，迫切需要创新品种区域试验与审定制度，制定绿色超级稻测试与评价标准，出台绿色新品种产业化的支持政策，加快绿色超级稻新品种的推广应用。

[参 考 文 献]

- [1] 张启发. 绿色超级稻的构想与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2009
- [2] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 845-50
- [3] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402-9
- [4] 肖景华, 吴昌银, 韩斌, 等. 中国水稻功能基因组研究进展. 中国科学: 生命科学, 2009, 39: 909-24
- [5] Jiang YH, Cai ZC, Xie WB, et al. Rice functional genomics research: progress and implications for crop genetic improvement. *Biotech Adv*, 2012, 30: 1059-70
- [6] Lu TT, Huang XH, Zhu CR, et al. RICD: a rice indica cDNA database resource for rice functional genomics. *BMC Plant Biol*, 2008, 8: 118
- [7] Wang L, Xie WB, Chen Y, et al. A dynamic gene expression atlas covering the entire life cycle of rice. *Plant J*, 2010, 61: 752-66
- [8] McCouch SR, Wright MH, Tung CW, et al. Open access resources for genome-wide association mapping in rice. *Nat Commun*, 2016, 7: 10532
- [9] Huang XH, Han B. Natural variations and genome-wide association studies in crop plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 531-51
- [10] Yang WN, Guo ZL, Huang CL, et al. Combining high-throughput phenotyping and genome-wide association studies to reveal natural genetic variation in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 5087
- [11] Gong L, Chen W, Gao YQ, et al. Genetic analysis of the metabolome exemplified using a rice population. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 20320-5
- [12] Zhao H, Yao W, Ouyang YD, et al. RiceVarMap: a comprehensive database of rice genomic variations. *Nucleic Acids Res*, 2015, 43: D1018-22
- [13] Shan QW, Wang YP, Li J, et al. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nat Biotechnol*, 2013, 7: 686-8
- [14] Abe A, Kosugi S, Yoshida K, et al. Genome sequencing reveals agronomically important loci in rice using MutMap. *Nat Biotechnol*, 2012, 30: 174-9
- [15] Huang XH, Zhao Y, Wei XH, et al. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nat Genet*, 2011, 44: 32-9
- [16] Xie WB, Feng Q, Yu HH, et al. Parent-independent genotyping for constructing an ultra high-density linkage

- map based on population sequencing. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107: 10578-83
- [17] Zhou G, Chen Y, Yao W, et al. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109: 15847-52
- [18] Chen W, Gao YQ, Xie WB, et al. Genome-wide association analyses provide genetic and biochemical insights into natural variation in rice metabolism. Nat Genet, 2014, 46: 714-21
- [19] Xie WB, Wang GW, Yuan M, et al. Breeding signatures of rice improvement revealed by a genomic variation map from a large germplasm collection. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: E5411-9
- [20] Li JY, Wang J, Zeigler RS. The 3,000 rice genomes project: new opportunities and challenges for future rice research. Gigascience, 2014, 3: 8
- [21] Chen HD, Xie WB, He H, et al. A high-density SNP genotyping array for rice biology and molecular breeding. Mol Plant, 2014, 7: 541-53
- [22] Yu HH, Xie WB, Li J, et al. A whole-genome SNP array (RICE6K) for genomic breeding in rice. Plant Biotechnol J, 2014, 12: 28-37
- [23] 张启发. 资源节约型、环境友好型农业生产体系的理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2015
- [24] Li MR, Li XX, Zhou ZJ, et al. Reassessment of the four yield-related genes *Gn1a*, *DEP1*, *GS3*, and *IPA1* in rice using a CRISPR/Cas9 system. Front Plant Sci, 2016, 7: 377
- [25] Wang SK, Li S, Liu Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. Nat Genet, 2015, 47: 949-54
- [26] Wang YX, Xiong GS, Hu J, et al. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. Nat Genet, 2015, 47: 944-8
- [27] Si LZ, Chen JY, Huang XH, et al. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice. Nat Genet, 2016, 48: 447-56
- [28] Zhang XJ, Wang JF, Huang J, et al. 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: 21534-9
- [29] Li YB, Fan CC, Xing YZ, et al. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. Nat Genet, 2011, 43: 1266-9
- [30] Wang SK, Wu K, Yuan QB, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. Nat Genet, 2012, 44: 950-4
- [31] Song XJ, Kuroha T, Ayano M, et al. Rare allele of a previously unidentified histone H4 acetyltransferase enhances grain weight, yield, and plant biomass in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: 76-81
- [32] 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. Nat Genet, 2013, 45: 707-11
- [33] Li YB, Fan CC, Xing YZ, et al. *Chalk5* encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. Nat Genet, 2014, 46: 398-404
- [34] Ishii T, Numaguchi K, Miura K, et al. *OsLGI* regulates a closed panicle trait in domesticated rice. Nat Genet, 2013, 45: 462-5
- [35] Gao H, Jin MN, Zheng XM, et al. Days to heading 7, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111: 16337-42
- [36] Yan WH, Liu HY, Zhou XC, et al. Natural variation in *Ghd7.1* plays an important role in grain yield and adaptation in rice. Cell Res, 2013, 23: 969-71
- [37] Liu YQ, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. Nat Biotechnol, 2015, 33: 301-5
- [38] Li XM, Chao DY, Wu Y, et al. Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. Nat Genet, 2015, 47: 827-33
- [39] Ma Y, Dai XY, Xu YY, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice. Cell, 2015, 160: 1209-21
- [40] Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. Nat Genet, 2013, 45: 1097-102
- [41] Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, et al. Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109: 19166-71
- [42] Uruguchi S, Kamiya T, Sakamoto T, et al. Low-affinity cation transporter (*OsLCT1*) regulates cadmium transport into rice grains. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108: 20959-64
- [43] Hu B, Wang W, Ou SJ, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. Nat Genet, 2015, 47: 834-8
- [44] Fan XR, Tang Z, Tan YW, et al. Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields. Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113: 7118-23
- [45] Sun HY, Qian Q, Wu K, et al. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. Nat Genet, 2014, 46: 652-6
- [46] Huang XZ, Qian Q, Liu ZB, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. Nat Genet, 2009, 41: 494-7
- [47] Gamuyao R, Chin JH, Pariasca-Tanaka J, et al. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. Nature, 2012, 488: 535-9
- [48] Zhang H, Xu CX, He Y, et al. Mutation in *CSA* creates a new photoperiod-sensitive genic male sterile line applicable for hybrid rice seed production. Proc Natl Acad Sci USA, 2013, 110: 76-81
- [49] Ding JH, Lu Q, Ouyang YD, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109: 2654-9
- [50] Yang JY, Zhao XB, Cheng K, et al. A Killer-Protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. Science, 2012, 337: 1336-40

- [51] Song WY, Wang GL, Chen LL, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. *Science*, 1995, 270: 1804-6
- [52] Qu SH, Liu GF, Zhou B, et al. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice. *Genetics*, 2006, 172: 1901-14
- [53] Du B, Zhang WL, Liu BF, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown plant hopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 22163-8
- [54] Oomen R, Benito B, Sentenac H, et al. HKT2;2/1, a K⁺-permeable transporter identified in a salt-tolerant rice cultivar through surveys of natural genetic polymorphism. *Plant J*, 2012, 71: 750-62
- [55] Xu KN, Xu X, Fukao T, et al. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 2006, 442: 705-8
- [56] Zhang F, Xie XW, Xu MR, et al. Detecting major QTL associated with resistance to bacterial blight using a set of rice reciprocal introgression lines with high density SNP markers. *Plant Breeding*, 2015, 134: 286-92
- [57] Jiang JF, Yang DB, Ali J, et al. Molecular marker-assisted pyramiding of broad-spectrum disease resistance genes, *Pi2* and *Xa23*, into GZ63-4S, an elite thermo-sensitive genic male-sterile line in rice. *Mol Breeding*, 2015, 35: 83
- [58] Cui Y, Zhang F, Xu J, et al. Mapping quantitative trait loci in selected breeding populations: A segregation distortion approach. *Heredity*, 2015, 115: 538-46
- [59] Ali ML, Sanchez PL, Yu SB, et al. Chromosome segment substitution lines: A powerful tool for the introgression of valuable genes from *Oryza* wild species into cultivated rice (*O. sativa*). *Rice*, 2010, 3: 218-34