DOI: 10.13376/j.cbls/2018124
文章编号：1004-0374(2018)10-1032-06

李家洋，中国科学院遗传与发育生物学研究所研究员，中国科学院院士，发展中国家科学院院士，美国科学院外籍院士，德国科学院院士，英国皇家学会外籍会员。长期从事高等植物生长发育与代谢调控的机理研究，着重阐明高等植物株型形成的分子机理，并致力于水稻的分子设计育种，培育高产、优质、高抗、高效的新品种，在我国建立了植物基因图位克隆技术方法体系，奠定了我国水稻功能研究的重要基础。在国际著名学术刊物上发表学术论文 150 余篇，部分代表性成果入选 2003、2010 和 2014 年度中国十大科技进展新闻 / 中国科学十大进展。获国家自然科学奖一等奖 (2017)、国家自然科学奖二等奖 (2005)、中国科学院杰出科技成就奖 (2013)、求是科技成就集体奖 (2017)、陈嘉庚科学奖 (2017)、未来科学大奖 (2018) 等奖励。

水稻分子设计育种发展与展望

余　泓[1]，王　冰[1]，陈明江[1]，刘贵富[1]，李家洋[1,2]*
(1 中国科学院遗传与发育生物学研究所植物基因组学国家重点实验室，北京 100101；2 中国科学院大学，北京 100049)

摘　要：中国是一个人多地少的大国，农业生产是永恒的主题。育种技术的发展与良种选育为保证粮食产量和安全做出了巨大贡献。近年来，随着主要作物全基因组测序的完成与功能基因组学的发展，一种新的育种理念 —— 分子设计育种在世界范围内逐渐兴起。我国科学家率先践行了分子设计育种理念，将在水稻功能基因组学上所获得的科学知识应用于生产实践，为解决水稻产量与品质互相制约的难题提供了有效策略。分子设计育种技术的全面推广，对于保障粮食安全、实现农业可持续发展具有重要意义。

关键词：分子设计育种；水稻；功能基因组
中图分类号：Q33；S33；S511　　**文献标志码：**A

Research advance and perspective of rice breeding by molecular design

YU Hong[1], WANG Bing[1], CHEN Ming-Jiang[1], LIU Gui-Fu[1], LI Jia-Yang[1,2]*
(1 State Key Laboratory of Plant Genomics and National Center for Plant Gene Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, The Innovative Academy of Seed Design, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Crop production is an eternal theme in China. Breeding technologies and breeding practices of new varieties have made great contributions to grain yield and food security. In recent years, with the whole genome sequencing of major crops and identification of genes regulating important agronomic traits, a new breeding concept, “breeding by molecular design”, has emerged. Chinese scientists have pioneered in this frontier through applying the knowledge of rice functional genomics into breeding, and made significant achievements in cooperative improvement of high-yielding and high-quality in rice. The broad application of crop breeding through

收稿日期：2018-10-18
基金项目：国家高技术研究发展计划(“863”计划)“绿色超级稻新品种选育”(2014AA10A600)
***通信作者：**E-mail: jyli@genetics.ac.cn

molecular design will surely be important for securing national food supply and realizing agricultural sustainability.

Key words: breeding by molecular design; *Oryza sativa*; functional genome

农业安全和发展与国家和人民利益息息相关，农业是全面建成小康社会、实现国家现代化的基础。我国耕地面积仅占世界总耕地面积 8% 左右，却拥有世界 20% 左右的人口，这对我国粮食生产提出了巨大挑战。新中国成立以来，我国粮食生产取得了举世瞩目的伟大成就，2016 年我国粮食产量为 6.16 亿吨，已达到建国初期粮食产量的 5 倍。农业科技是加快现代农业建设的决定性力量，育种技术的发展和优异新品种的推广为保证粮食产量和安全做出了巨大贡献。近些年来随着我国经济社会的发展，我国农业正在发生结构性改变，农业人员老龄化、耕地面积减少、环境恶化、极端气候频繁以及对粮食品质需求的提高，对我国农业发展提出了新的要求和挑战。为满足日益增长的粮食需求，需要更加高效和精准的育种技术，即分子设计育种。

水稻是我国最主要的粮食作物，历史上水稻矮化育种 (绿色革命) 和杂交稻的应用，实现了水稻产量的两次飞跃 [1]。近年来，水稻功能基因组学领域的快速发展 [2-4]，使得水稻育种能够率先践行分子设计育种理念，提高育种效率，加快培育优异水稻新品种。发展分子设计育种技术体系，利用分子设计育种的最新成果对传统农业技术进一步升级，建设资源节约型和环境友好型的两型生态农业，是我国粮食安全和农业可持续发展的重要保证。

1　分子设计育种理念的提出

种子是整个农业的基础，“良种”是实现粮食增产的关键要素。新中国成立以来，已育成新品种 2 万余个，实现了 5~6 次新品种的大规模更新换代，良种覆盖率达到 96%，良种对作物单产贡献率达 43% 以上。作物遗传育种技术是良种选育的核心，其发展得益于遗传学、分子生物学和基因组学的发展。早期通过驯化选育农家品种，进程慢，效率低。随着遗传学的发展，20 世纪 30 年代，通过遗传育种创制的杂交玉米开辟了农业革命；60 年代起，在全世界范围内以矮化育种为标志的“绿色革命”中，科学家们利用一个半矮秆性状基因适度降低了小麦和水稻的株高，克服了株高过高易倒伏的问题，使小麦、水稻等作物产量大幅度提高；70 年代，以袁隆平院士为代表的我国科学家成功实现了水稻杂交育种理论与技术的突破，使我国水稻产量实现了第二次飞跃；80 年代，生物技术的发展促生了分子标记辅助选择育种，使常规遗传育种有了一定的可跟踪性。近些年来，上述育种技术已不能满足日益增长的粮食需求，突破性新品种的培育也进入平台期，需要更加高效和精准的育种技术。

进入新世纪以来，随着遗传学、基因组学、分子生物学等领域的快速发展，设计育种 (breeding by design) 的理念被提出，其理念是根据需求聚合优异性状基因培育优异新品种 [5]；随后，分子设计育种 (breeding by molecular design) 的理念逐渐得到丰富和完善 [1,6-7] (图 1)。分子设计育种是在解析作物重要农艺性状形成的分子机理的基础上，通过品种设计对多基因复杂性状进行定向改良，以达到综合性状优异的目标。设计育种技术的突破依赖于遗传学、分子生物学和基因组学等学科的发展，特别是在基因水平上对产量、品质、耐逆性、营养高效等复杂性状形成的遗传机理的阐明。

2　分子设计育种的理论基础

2.1　农业基因组学

基因组测序技术的快速突破极大地推动了农业基因组学的发展，为作物遗传学和功能基因组学的发展，特别是重要农艺性状调控基因的克隆以及作物遗传背景的解析奠定了坚实的基础。我国科学家在水稻 [8-9]、小麦 [10] 等作物的基因组测序、精细遗传图谱绘制、核心种质收集挖掘及其基因组遗传多样性分析等方面取得了一系列具有国际影响的重要成果。近年来，随着新一代测序技术的发展，接近

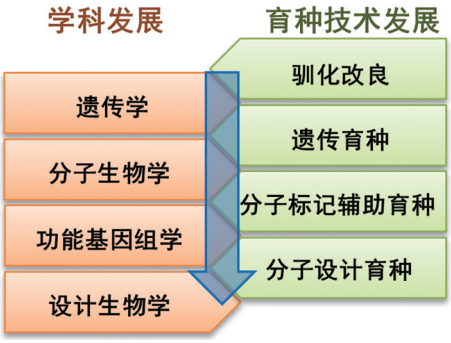

图1　学科发展推动育种技术发展

完整的籼稻基因组得到了高质量的组装[11-12]。高质量的水稻基因组信息为水稻功能基因组研究和分子设计育种提供了坚实的基础。

2.2 重要农艺性状基因的克隆与定位

重要农艺性状基因的克隆与定位，是实现分子设计育种的前提和基础，只有在基因层面上解析了作物性状形成的分子机制，才能在育种过程中进行准确的设计和实施，聚合优异等位基因，打破优异基因与不利基因之间的连锁累赘，做到有针对性地设计育种，大幅提高育种效率。

水稻是世界上最重要的粮食作物之一，在保障我国粮食安全的重大国家战略需求中具有举足轻重的地位。同时，水稻也是研究农艺性状形成的模式作物，其研究成果具有重大理论价值，不仅可以指导水稻分子设计育种，同时能够在其他作物的研究中起到示范作用。在作物育种中，株型改良一直是高产品种培育的核心指标之一，水稻株型直接影响有效穗数和穗粒数，是决定产量的核心要素[13]。为提高水稻的产量潜力，育种学家较早提出了新株型/理想株型的概念，其重要特征包括分蘖数适中、没有无效分蘖、穗粒数多、茎秆强壮、根系发达。因此，要利用分子设计育种理念培育高产水稻品种，核心是在分子层面上解析清楚这些影响株型形成的关键因素。*MOC1* 是水稻中首个克隆的调控水稻株型的基因[14]，同时也标志着我国水稻基因图位克隆体系的建立。随后，我国水稻功能基因组学得到了快速的发展，我国科学家克隆了控制水稻株高、分蘖数目、分蘖及叶片角度、茎秆粗细及其机械强度、穗大小和穗型等重要农艺性状的一系列关键基因[2,15-17]，成功发掘和鉴定了具有理想株型的水稻遗传材料，发现了理想株型形成的关键基因 *IPA1* (*Ideal Plant Architecture1*)[18-19]，解析了 *IPA1* 介导的株型发育分子机理与调控网络[20-23]，发现了独脚金内酯信号通路的关键负调控因子 D53[24-25]，揭示了水稻株型形成的分子基础。2018 年，研究表明，IPA1 同时参与了水稻稻瘟病抗性的调控，通过调控 *WRKY45* 的表达增强水稻对稻瘟病的广谱抗性[26]。将 *IPA1* 优异等位基因导入水稻主栽品种，能够塑造理想株型性状，显著提高产量，提高水稻稻瘟病抗性，为培育超级水稻品种奠定了坚实的理论基础[27]。

此外，我国科学家针对水稻中重要的农艺性状，克隆了控制水稻褐飞虱抗性[28]、稻瘟病抗性[29-30]、耐高低温[31]、耐盐[32]、氮高效[33]、育性[34-35]及稻米品质等重要农艺性状的基因，解析了水稻表观遗传学调控的分子基础[36]，为培育抗虫、抗病、耐逆、高效的水稻新品种，减少农业生产中的农药化肥使用以及应对极端环境提供了重要理论依据以及大量的基因资源 (图 2)。

2.3 复杂性状的遗传调控网络

许多重要农艺性状是由多基因网络所调控的复杂性状，对其形成机理的理解与改良依赖于对其遗传调控网络的系统解析，这就要求开发解析复杂性状的新方法。譬如，“高产不优质，优质不高产”是水稻品种选育中长期困扰育种学家的一个难题，主要原因就是对稻米品质形成机制的研究相对滞后，其难点就在于决定品质性状的遗传网络非常复杂[37]，这就要求在理论研究上进行创新。稻米的食用和蒸煮品质主要由直链淀粉含量、胶稠度、糊化温度以及三者之间的互作而决定。我国科学家发展和应用关联分析等手段，发现了调控稻米品质 3 个重要理化指标的主效基因，解析了直链淀粉含量、胶稠度、糊化温度的相关性，发现了决定这 3 个性状的主效基因和微效基因及它们之间的作用关系，从而揭示了调控稻米食用和蒸煮品质的精细调控网络[38]。

全基因组关联分析为高效准确地鉴定复杂性状相关基因提供了新思路和新策略，实现了优异种质资源的高效挖掘与利用[39-40]。为充分利用丰富多样的水稻遗传资源，我国科学家在大规模、系统性收集稻种资源和创制遗传材料的基础上，首创了水稻复杂性状的全基因组关联分析新方法[41]，高效鉴定

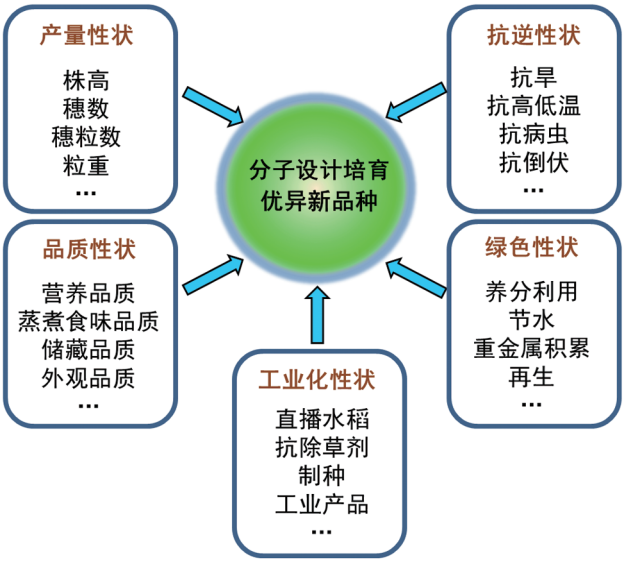

图2 水稻重要农艺性状分子机理的解析推动分子设计育种培育优异水稻新品种

了调控水稻重要农艺性状基因的自然变异[42]，阐明了栽培稻的驯化历程以及水稻杂种优势的分子基础[43]，揭示了作物群体基因组的变异规律，对水稻产量性状杂种优势进行了全基因组解析[44]，为进一步开展高效的水稻分子设计育种奠定了理论基础并提供了具有重要价值的遗传资源，同时也在我国，乃至世界范围内引领了农作物全基因组关联分析研究。2018 年，由我国主导完成了 3 010 份亚洲稻群体重测序，提升了水稻基因组研究水平，加速了水稻规模化基因发掘和水稻复杂性状的分子改良[45]。

3　分子设计育种示范推广

我国科学家将基础理论研究与实际应用紧密结合，实践分子设计育种的理念。在解析理想株型基因 *IPA1* 介导的株型发育调控网络基础上，提出了理想株型塑造与杂种优势利用相结合的分子设计育种新思路，挖掘了多个有应用价值的 *IPA1* 优异等位变异基因[23]。利用分子标记辅助选择等方法，将理想株型基因 *IPA1* 导入优质籼稻和粳稻骨干亲本，充分利用籼粳杂交稻的杂种优势，将杂种优势和理想株型相结合，聚合了控制理想株型、抗稻瘟病、结实率、生育期等优异性状的等位基因，育成适宜长江中下游稻区种植的“嘉优中科”系列水稻新品种。该品种具有株高适宜、分蘖适中、无效分蘖很少、茎秆粗壮、根系发达等明显的理想株型特征，且熟期早，抗逆性强，适合机械化或直播等高效、轻简的栽培方式，增产效果显著。另外，针对我国东北稻区提高水稻产量、改良稻米的外观品质和营养品质、增强稻瘟病抗性的生产需求，利用南方长粒品种和北方粳稻进行杂交与回交，将南方长粒品种中控制粒型、稻瘟病抗性以及稻米品质的基因导入北方粳稻中，育成“中科 804”和“中科发”系列水稻新品种，其具有高产、优质、早熟、长粒、抗病、抗倒伏、适应性广等优点。为解决水稻生产中产量与品质互相制约的难题，通过将粳稻中稻米品质基因杂交导入到高产籼稻品种 93-11 中[7]，育成高产优质的“广两优”系列品种，实现了“籼稻产量，粳稻品质”的创新型育种目标。

这些品种针对不同地区的实际问题，示范性地应用分子设计育种技术，增强了品种培育的目的性和设计性，大大提高了育种效率，充分体现了分子设计育种在解决国家重大战略需求方面的示范指导作用和科学引领作用。将这些经验和技术路线广泛推广，对全面促进我国作物育种效率的提升，增加新品种的科技含量具有重要意义。

4　我国分子设计育种展望

4.1　未来分子设计育种的研究方向

未来的分子设计育种研究必须结合我国农业发展的实际国情与切实需求，贯彻中国特色现代化农业道路，明确我国农业科技创新的主攻方向和突破口，坚持自主创新、重点跨越、支撑发展、引领未来的方针，坚定不移地走中国特色自主创新道路。

解析农艺性状的分子机理是进行分子设计与改良的基础与前提，对农艺性状分子机理的解析，特别是对于复杂性状的系统解析以及不同性状之间的相互作用关系，仍将是未来研究的一个重要方向。面向我国农业的重大需求，需要针对性地对重要农艺性状进行解析。虽然我国在粮食总产量上取得了巨大的成绩，但粮食安全问题永远不能放松。在提高作物单产问题上仍需不懈努力，对作物株型形成的分子机理进行系统解析的同时，进行光能转化效率等前沿探索；高效挖掘边际土地的生产潜能，研究不同作物耐盐碱、耐干旱的分子机制，加强对盐碱滩涂等生态边际土地的利用，为开发能够利用边际土地的新品种提供理论基础；进一步解析作物稳产的分子机理，例如解析作物抗病性、抗虫性、抗倒伏、耐冷性、耐热性等抗性机制，为粮食安全提供保障。与此同时，为实现农业供给侧结构性改革，需要加强对粮食品质和营养性状形成机理的解析，关注针对特殊人群的营养成分和营养物质，培育满足不同人群需求的作物品种；关注作物“绿色性状”的机理解析，通过提升作物的抗性及水肥利用效率，减少化肥农药的使用量；推进农业现代化，关注现代化生产相关性状，如水稻直播、抗倒伏、苗期耐冷等，培育适合农业机械化及标准化的作物品种；针对生物药物、生物疫苗、生物肥料、生物饲料、工业原材料等不同用途的农作物，鉴定关键性状形成的分子机理，挖掘具有成为新作物潜力的遗传资源，加速野生资源的驯化及新品种培育。对这些重要农艺性状机理的解析，将为未来全面推进分子设计育种，培育和推广下一代作物品种，全面提升我国农业的竞争力和科技含量，打下坚实的理论基础。

4.2　分子设计育种与基因组编辑

基因组编辑是近年来生命科学领域颠覆性的技术突破，它能够在不改变目标生物基因组整体稳定性的基础上直接对目的基因进行分子设计改良，其终产品为无任何外源基因、非目标靶点的基因组序

列也没有任何损伤的新种质资源[46]。因其高效、快速、成本低廉、生物安全性高，基因组编辑技术在农作物中也具有重要的应用前景，目前已成为国际上品种创新研发的新一代热点技术[47]。我国科学家在作物基因组编辑技术的活跃创新以及推进精准育种的应用研究中取得多项突破性进展[48-51]，使我国成为作物基因组编辑研究的国际领跑者。基因组编辑技术正在成为分子设计育种的关键转化技术，和传统的杂交育种相比，它能够大大加快优异基因聚合的效率，同时，能够创制更加丰富的遗传资源。未来在各个作物中，开发高效、安全、可靠的基因组编辑技术将是重要的技术储备和研究方向，哪个国家能够率先取得技术上的突破并付诸实践，必将带动农业竞争力的大幅提升和领先。同时需要注意的是，也要给技术穿上安全服，在基因组编辑技术走出实验室的同时，制定科学完善的基因组编辑作物的监督管理机制，让制度设计匹配技术发展的速度，形成未来作物分子设计技术新体系，加速培育高产、优质、高抗、高效的突破性新品种。

4.3 扎实推进新技术与新品种推广

新品种的推广既离不开配套的生产技术的开发，同时也会推动农业生产方式的发展与变革。在新品种选育的过程中，要重视新品种的配套技术开发，摸索最适宜的栽培条件，开发配套的生产工具，按照增产增效并重、良种良法配套、农机农艺结合、生产生态协调的原则，加强农业科技人才队伍建设，培养新型职业农民，稳步扎实推进新技术与新品种，逐步排查和解决在新品种推广中随时可能出现的新问题，适时调整农业技术进步路线，在保障我国粮食安全的基础上，加速实现下一代品种与生产方式的升级换代。

5 小结

我国率先建立了完善的水稻基因图位克隆技术体系与水稻复杂农艺性状的全基因组关联分析方法，克隆了一系列调控水稻产量、品质、抗逆、营养高效等重要农艺性状的关键基因，引领了相关领域的国际前沿，推动了我国相关学科的发展，为我国水稻基础科学研究在世界范围内从追赶到引领奠定了坚实的基础。在此基础上，率先提出并建立了高效精准的设计育种体系，示范了以高产优质为基础的设计育种，培育了一系列高产优质新品种，为解决水稻产量与品质互相制约的难题提供了有效策略。未来，要继续加强产学研的深入合作，真正做到将基础理论与实际应用相结合，践行分子设计育种理念，加强分子设计育种技术的研究和新品种培育，提高作物育种技术水平和育种效率，在理论和实践上实现新的突破，用科技创新为我国农业发展插上腾飞的翅膀。

[参 考 文 献]

[1] Qian Q, Guo L, Smith S, et al. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. Natl Sci Rev, 2016, 3: 283-94

[2] Zuo J, Li J. Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: a team effort by Chinese scientists in recent years. Natl Sci Rev, 2014, 1: 253-76

[3] 符德保, 李燕, 肖景华, 等. 中国水稻基因组学研究历史及现状. 生命科学, 2016, 28: 1113-21

[4] Li Y, Xiao J, Chen L, et al. Rice functional genomics research: past decade and future. Mol Plant, 2018, 11: 359-80

[5] Peleman J, van der Voort J. Breeding by design. Trends Plant Sci, 2003, 8: 330-4

[6] Wang Y, Xue Y, Li J. Towards molecular breeding and improvement of rice in China. Trends Plant Sci, 2005, 10: 610-4

[7] Zeng D, Tian Z, Rao Y, et al. Rational design of high-yield and superior-quality rice. Nat Plants, 2017, 3: 17031

[8] Goff S, Ricke D, Lan TH, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). Science, 2002, 296: 92-100

[9] Yu J, Hu S, Wang J, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). Science, 2002, 296: 79-92

[10] Ling H, Zhao S, Liu D, et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. Nature, 2013, 496: 87-90

[11] Zhang J, Chen L, Xing F, et al. Extensive sequence divergence between the reference genomes of two elite indica rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63. Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113: E5163-71

[12] Du H, Yu Y, Ma Y, et al. Sequencing and *de novo* assembly of a near complete indica rice genome. Nat Commun, 2017, 8: 15324

[13] Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 253-79

[14] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice. Nature, 2003, 422: 618-21

[15] Wang B, Smith S, Li J. Genetic regulation of shoot architecture. Annu Rev Plant Biol, 2018, 69: 437-68

[16] 黄勇, 胡勇, 傅向东, 等. 水稻产量性状的功能基因及其应用. 生命科学, 2016, 28: 1147-55

[17] 梁彦, 王永红. 水稻株型功能基因及其在育种上的应用. 生命科学, 2016, 28: 1156-67

[18] Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. Nat Genet, 2010, 42: 541-4

[19] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. *OsSPL14* promotes

panicle branching and higher grain productivity in rice. Nat Genet, 2010, 42: 545-9
[20] 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. Plant Cell, 2013, 25: 3743-59
[21] Song X, Lu Z, Yu H, et al. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. Cell Res, 2017, 27: 1128-41
[22] 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. Plant Cell, 2017, 29: 697-707
[23] Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice. Nat Commun, 2017, 8: 14789
[24] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. Nature, 2013, 504: 401-5
[25] Zhou F, Lin Q, Zhu L, et al. D14-SCF(D3)-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. Nature, 2013, 504: 406-10
[26] Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. Science, 2018, 361: 1026-8
[27] Wang B, Wang H. *IPA1*: a new "green revolution" gene? Mol Plant, 2017, 10: 779-81
[28] 杜波, 陈荣智, 何光存. 水稻抗虫功能基因组研究进展. 生命科学, 2016, 28: 1200-15
[29] 张海涛, 王石平. 水稻抗病功能基因组研究进展. 生命科学, 2016, 28: 1189-99
[30] Liu W, Wang G. Plant innate immunity in rice: a defense against pathogen infection. Natl Sci Rev, 2016, 3: 295-308
[31] Li X, Lin H. Molecular signature of chilling adaptation in rice. Natl Sci Rev, 2016, 3: 276-7
[32] 王胜昌, 涂海甫, 胡丹, 等. 水稻抗非生物逆境功能基因的发掘. 生命科学, 2016, 28: 1216-29
[33] 刘于, 毛传澡, 储成才. 水稻养分利用功能基因组研究进展. 生命科学, 2016, 28: 1230-42
[34] 王多祥, 祝万万, 袁政, 等. 水稻雄性发育功能基因的发掘及应用. 生命科学, 2016, 28: 1180-8
[35] Chen L, Liu Y. Male sterility and fertility restoration in crops. Annu Rev Plant Biol, 2014, 65: 579-606
[36] Deng X, Song X, Wei L, et al. Epigenetic regulation and epigenomic landscape in rice. Natl Sci Rev, 2016, 3: 309-27
[37] Lo P, Hu L, Kitano H, et al. Starch metabolism and grain chalkiness under high temperature stress. Natl Sci Rev, 2016, 3: 280-2
[38] 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. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 21760-5
[39] 侯青青, 司丽珍, 黄学辉, 等. 水稻复杂性状研究的新途径: 水稻重要农艺性状全基因组关联分析. 生命科学, 2016, 28: 1250-7
[40] Chen E, Huang X, Han B. How can rice genetics benefit from rice-domestication study? Natl Sci Rev, 2016, 3: 278-80
[41] Huang X, Wei X, Sang T, et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. Nat Genet, 2010, 42: 961-7
[42] Huang X, Zhao Y, Wei X, 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
[43] Huang X, Kurata N, Wei X, et al. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. Nature, 2012, 490: 497-501
[44] Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. Nature, 2016, 537: 629-33
[45] Wang W, Mauleon R, Hu Z, et al. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. Nature, 2018, 557: 43-9
[46] Gao C. The future of CRISPR technologies in agriculture. Nat Rev Mol Cell Biol, 2018, 19: 275-6
[47] 李希陶, 刘耀光. 基因组编辑技术在水稻功能基因组和遗传改良中的应用. 生命科学, 2016, 28: 1243-9
[48] Zong Y, Song Q, Li C, et al. Efficient C-to-T base editing in plants using a fusion of nCas9 and human APOBEC3A. Nat Biotechnol, 2018, 36: 950-3
[49] Meng X, Yu H, Zhang Y, et al. Construction of a genome-wide mutant library in rice using CRISPR/Cas9. Mol Plant, 2017, 10: 1238-41
[50] Zong Y, Wang Y, Li C, et al. Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9-cytidine deaminase fusion. Nat Biotechnol, 2017, 35: 438-40
[51] Li J, Meng X, Zong Y, et al. Gene replacements and insertions in rice by intron targeting using CRISPR-Cas9. Nat Plants, 2016, 2: 16139