

DOI: 10.13376/j.cbls/2018130

文章编号: 1004-0374(2018)10-1083-07



余四斌, 华中农业大学教授, 博士生导师。国家“863”计划“绿色超级稻新品种选育”项目总体专家组组长。主要从事水稻种质创新、优异基因发掘、杂种优势的分子遗传机理与分子育种等研究。1983年进入华中农业大学学习, 1997年获博士学位, 1998—2000年在国际水稻研究所(IRRI)从事博士后研究。先后主持和承担了国家高新技术计划和国家自然科学基金等课题的研究工作。参与的水稻产量的遗传与分子生物学基础研究、水稻新品种及其推广应用以及水稻基因资源创新与分子育种等成果获国家和省部级奖励6项次。在国内外学术刊物上发表论文70余篇, 参编专著和教材6部。

## 绿色超级稻新品种选育研究进展

张超普, 余四斌\*, 张启发

(华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070)

**摘要:** 水稻 (*Oryza Sativa* L.) 是重要的粮食作物之一。面对农业生产与资源环境日益突出的矛盾, 我国科学家提出了“绿色超级稻”的理念, 并开展了卓有成效的系统研究与实践, 在发掘与利用高产、优质、抗病虫、抗逆和营养高效等重要性状基因、建立全基因组育种技术平台、培育与应用绿色超级稻等方面取得了一系列的重大成果。“绿色超级稻”已经成为全球作物育种的新目标和农业可持续发展的重要举措。现概要介绍我国绿色超级稻的理论与实践的近期研究进展以及绿色超级稻选育与应用的主要成果。

**关键词:** 绿色超级稻; 绿色性状; 基因资源; 基因组育种

**中图分类号:** S511      **文献标志码:** A

## Recent advances in Green Super Rice development

ZHANG Chao-Pu, YU Si-Bin\*, ZHANG Qi-Fa

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

**Abstract:** Rice is one of the world's major staple crops. There is a massive challenge in increasing crop production to meet the population demand in face of climate change and diminishing resources. “Green Super Rice” (GSR), which was proposed for promoting resource saving and environment friendly in rice production, while still achieving yield increase and quality improvement, is becoming the goal for agricultural research and crop improvement worldwide. A large number of genes identified for the important agronomic traits such as high yield, good quality, resistance to biotic and abiotic stresses, and nutrient-use efficiency have provided a rich source for progressively developing GSR varieties by using the molecular design and genome-based selection. This paper presents an overview of the recent achievements and perspectives in the theoretical and applied GSR.

**Key words:** Green Super Rice; green trait; gene resource; genome breeding

收稿日期: 2018-10-19

基金项目: 国家高技术研究发展计划(“863”计划)(2014AA10A600)

\*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。作物的矮化育种和杂种优势的利用使我国粮食产量实现了两次大的飞跃<sup>[1]</sup>。但随着大量半矮秆、耐肥高产品种的培育和推广应用, 化肥、农药和水资源的过量使用以及劳动力的投入激增, 农业生产面临着越来越严峻的挑战, 其中, 水稻生产与资源环境的矛盾表现尤为突出<sup>[2]</sup>。面对资源趋紧、环境污染严重、生态系统退化的严峻形势, 2005年, 我国科学家提出了“绿色超级稻”的新理念, 主张以功能基因组研究的成果为基础, 大力培育“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的“绿色超级稻”新品种<sup>[3-4]</sup>, 并倡导“高产、高效、生态、安全”的绿色栽培管理模式<sup>[1]</sup>, 从而实现作物生产方式的根本转变, 促进农业的绿色发展。

“绿色超级稻”的理念受到国内外同行的广泛响应和高度认可。“绿色超级稻”的相关研究得到了中国政府和比尔及梅琳达·盖茨基金会等的支持。2010年以来, “绿色超级稻”项目在国家“863”计划的持续资助下, 聚集国内水稻科研育种等单位, 形成覆盖国内水稻主产区和稻作生态区的分子育种

协作网络, 展开了绿色超级稻设计育种的理论与技术体系、全基因组育种技术平台、绿色性状基因聚合与种质创新、绿色超级稻新品种培育, 以及绿色超级稻高效栽培与管理模式等方面的系统研究(图1)。“绿色超级稻”项目取得了一系列重要进展和突出成果, 包括创建绿色超级稻的设计育种理论与技术体系, 开发基于高通量测序和多款育种芯片的全基因组育种平台, 实现水稻品种的快速定向改良, 建立适合绿色超级稻的栽培管理技术模式等。本文将概述国内绿色超级稻项目近五年所取得的相关重要进展和成果。

## 1 绿色超级稻的研究进展与成果

### 1.1 绿色超级稻设计育种的理论与技术体系

水稻具有丰富的自然种质资源。为了充分利用栽培稻和野生稻的丰富遗传变异, 张启发等科学家提出培育绿色超级稻的基因组育种策略<sup>[5]</sup>, 结合基因组学、表型组学、表观遗传学、代谢组学、蛋白质组学和转录组学等多组学技术, 系统挖掘栽培稻和野生稻中大量绿色性状的有利基因, 如氮磷高效利用、抗病虫、抗旱、耐淹、耐冷和耐高温以及控

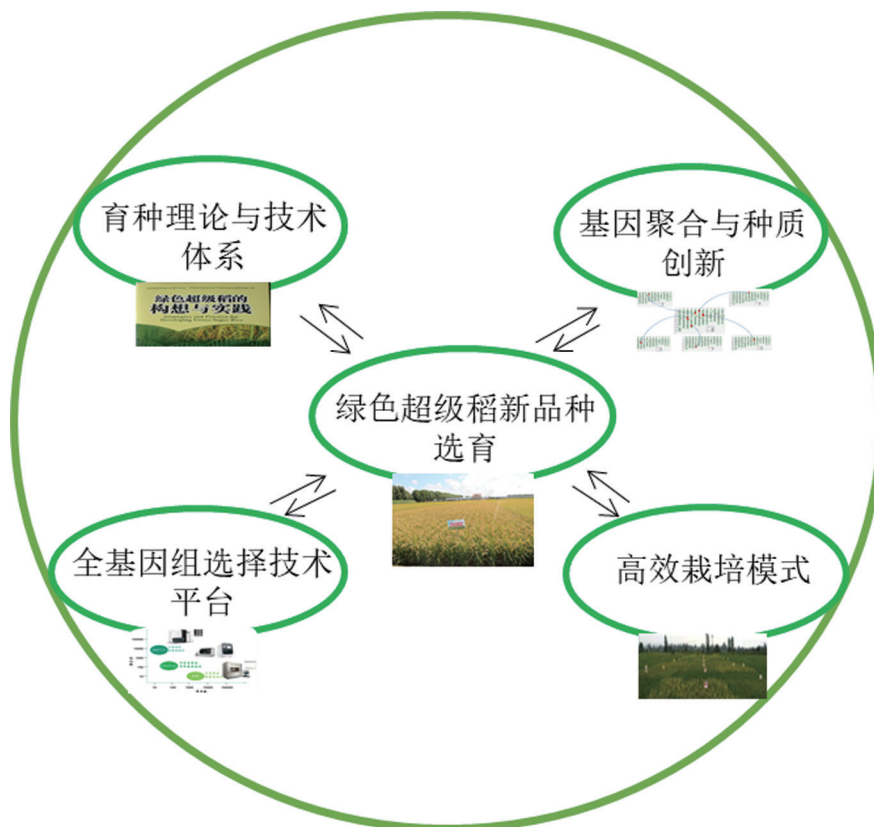


图1 绿色超级稻研究内容

制产量、品质等基因, 通过快速高效的基因组育种选择平台, 创制一系列与生产上大面积种植的水稻骨干亲本背景一致, 仅包含有目的基因的较小基因组片段(约 200 kb)的近等基因系, 实现目标性状的精准定向改良。目前, 通过基因组育种策略和分子标记辅助选择体系, 已经实现将多个抗稻瘟病基因分别导入同一优良亲本或品种, 培育出遗传背景高度一致的近等基因系, 为培育与应用抗谱广且抗性持久的多系品种奠定了理论和实践基础。

前期, 我国科学家完成了水稻核心种质和野生稻资源与不同生态区优良品种杂交和多次回交、构建导入系等群体的工作, 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、抗旱、高产优质等绿色性状的导入系<sup>[6]</sup>。在此基础上, 提出利用高代回交群体鉴定野生稻种质和地方品种中优异等位基因的新途径<sup>[11]</sup>; 根据偏分离分析方法, 建立了对目标性状选择的育种群体进行数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位的新方法。针对绿色超级稻育种实践涉及到的绿色性状受多基因控制且性状间存在一定关联性等问题, 创建了用于优异等位基因挖掘和遗传效应估计的多性状联合关联分析方法<sup>[7]</sup>; 开展了全基因组最佳线性无偏预测(genomic best linear unbiased prediction, GBLUP)模型研究, 并利用与目标性状相关的多个辅助性状建立选择指数, 开发多性状基因组选择软件和方法, 实现对水稻性状的综合选择。使用限制性极大似然估计方法, 建立了多性状联合的全基因组预测模型<sup>[8]</sup>。该 GBLUP 模型为预测理想基因型和选择育种亲本提供了新的手段。

根据群体-个体-性状-基因层次的“分子设计育种”理念<sup>[4]</sup>, 为实现特定生境下群体光能利用效率的优化, 我国科学家创建了绿色超级稻的理想冠层光合作用模型, 即针对群体和个体不同株型、叶面积指数等动态指标, 通过构建水稻三维冠层模型, 研究叶绿素浓度对冠层光合作用效率的影响, 发现改变叶绿素合成相关酶类(基因)可以降低光合天线大小, 进而提高光能、氮素及水分利用效率; 同时, 研发了测量冠层光合作用速率及蒸腾作用速率的测量系统<sup>[9]</sup>, 为利用遗传改良手段改变冠层指标、降低叶绿素含量, 开展冠层水平的光能、水分及氮素利用效率的研究奠定了基础。

## 1.2 建立水稻核心种质的全基因组变异信息数据库

中国农业科学院等十多家国内外研究机构开展并完成了“3 000 份水稻基因组计划”(3K Rice

Genome Project), 对代表全球 78 万份水稻种质资源约 95% 的遗传多样性的 3 010 份水稻品系进行了测序和分析, 检测到约 2 900 万个单核苷酸多态性位点(single nucleotide polymorphism, SNP)及 25 万个插入缺失变异(insertion and deletion, InDel), 发现亚洲栽培稻存在大量的基因组微细结构变异和基因缺失/存在的变异<sup>[10]</sup>。基于“3 000 份水稻基因组计划”的基因组序列数据, 构建了水稻功能基因组育种数据库子库(<http://www.rmbreeding.cn/snp3k>)。该数据库包含了 3K 水稻基因组序列多态性信息检索、基因组浏览器可视化系统、特定区段基因组数据导出系统等多项功能<sup>[11]</sup>。这些信息为开展水稻全基因组分子设计育种提供了丰富的基因来源与理论基础。此外, 华中农业大学对水稻全基因组序列变异数据库 RiceVarMap 进行了更新(<http://ricevarmap.ncpgr.cn/v2/>)<sup>[12]</sup>。更新的 RiceVarMapV2.0 包含 4 726 个水稻品种的 17 397 026 个高质量的基因组序列变异。该数据库还整合了大量水稻重要农艺性状表型和代谢组数据, 以及全基因组关联分析显著位点的信息, 并提供各种数据可视化展示工具, 为培育绿色超级稻新品种提供了信息资源平台。

## 1.3 构建水稻全基因组育种技术平台

利用基因组学的研究成果, 我国科学家致力于打造由高通量测序分型方法和育种芯片等技术组成的水稻全基因组育种平台。目前, 已经开发几款高通量的水稻基因组育种芯片, 如 RICE6K、RICE60K(又称 RiceSNP50)、RICE90K 等, 包含高质量的 SNP 标记位点数分别为 4 473、43 386 以及约 85 000 个。利用这些 SNP 芯片可以开展水稻品种真实性及分子标记指纹分析、群体基因型鉴定、育种群体的遗传背景分析与筛选、性状位点全基因组关联分析和基因定位<sup>[13-14]</sup>。

建立了基于 Solexa HighSeq 2000 测序平台的高通量 GBS(Genotyping by Sequencing)分型平台。此外, 建成基于 Hiseq 4000 等测序技术的高通量、低成本的基因分型技术平台, 该平台包含样品 DNA 提取及检测、文库构建、样本测序及信息分析四大模块, 年分析通量可达 6 万份样品。利用该平台完成约 35 000 份水稻材料的基因分型工作, 并构建了相应的遗传连锁图谱, 开展了大规模的关联分析和数量性状位点定位, 已精确定位多个水稻抗白背飞虱、抗稻瘟病、粒型、株高、分蘖数、直链淀粉含量等重要性状位点。针对 70 多个有价值的绿色性状基因, 研发优良基因型鉴定和选择的分子

标记技术体系<sup>[5]</sup>。全基因组育种技术平台的建成,为实践基因组育种策略和快速培育绿色超级稻品种提供了扎实的技术支撑,推动了水稻传统育种向更加精准和快速的基因组育种的转变。

基于高质量的 SNP 数据,我们系统分析水稻品种的群体结构,鉴别出籼稻中的两大主要亚群籼 I 和籼 II,发现两个亚群之间受到不同选择的 200 个基因组区段<sup>[15]</sup>。这些受选择的保守区域对水稻分子设计育种具有重要的参考价值。

我国科学家利用重测序技术和 RICE60K 芯片技术,还建立了水稻品种系谱溯源技术体系,获得黄华占核心谱系 21 个品种和衍生谱系 96 个育种材料的全基因组基因型数据。通过系谱信息溯源分析,发现与品质改良和产量提高相关的 1 113 个保守且可追溯的染色体区域<sup>[16]</sup>,发掘出一系列与重要农艺性状相关的基因位点。广东省农科院等单位在品种系谱溯源分析的基础上,开展了以黄华占为骨干亲本的水稻全基因组分子育种,培育出黄广莉占等优质、高抗稻瘟病、中抗白叶枯的绿色水稻新品种。

#### 1.4 发掘绿色性状有利基因及遗传网络

随着功能基因组学研究的不断深入,目前已有近 3 000 个水稻基因的生物功能获得解析。这些基因为培育绿色超级稻新品种提供了丰富的基因资源。近些年,针对绿色超级稻培育的目标,我们利用水稻核心种质群体及构建的回交导入系、染色体片段代换系和近等基因系,发掘出大量的控制绿色性状的位点/基因,如控制产量和品质<sup>[17-19]</sup>、氮磷养分高效利用<sup>[20-22]</sup>、抗病虫<sup>[23-27]</sup>、抗旱<sup>[28-29]</sup>,以及耐冷<sup>[30-31]</sup>、耐盐<sup>[32-33]</sup>等抗逆位点(表 1)。开发出一批快捷、准确和适用的基因标记<sup>[5]</sup>,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。

值得指出的是,我国科学家利用籼稻品种 IR24 与粳稻品种日本晴构建的遗传群体,分离克隆

到一个硝酸盐转运蛋白基因 *NRT1.1B/OsNPF6.5*,发现该基因的等位变异是导致籼、粳氮利用能力差异的重要原因<sup>[20]</sup>。*NRT1.1B-indica* 基因具有比较高的氮肥利用效率。通过分子设计育种,将籼稻型 *OsNRT1.1B* 导入粳稻品种获得含 *NRT1.1B-indica* 等位基因的新品系。田间测试结果表明,*NRT1.1B-indica* 可显著提高粳稻对尿素的利用能力,在氮肥减半的条件下,与对照相比产量增加 30%~33%,氮肥利用效率提高 30%;即使在正常施肥条件下,*NRT1.1B-indica* 增产 8%~15%,氮肥利用效率提高约 10%。最近的研究还发现,激活硝酸盐转运蛋白基因 *OsNRT2.3b* 的表达能增强植物的 pH 缓冲能力,从而促进氮、铁和磷的吸收<sup>[22]</sup>。田间试验结果表明,过表达 *OsNRT2.3b* 水稻植株产量和氮利用效率与对照相比提高约 40%。可以看到,发掘鉴定具有育种价值的绿色性状关键基因对培育绿色超级稻,如氮高效水稻新品种等,具有十分重要的实践意义和利用前景。

另外,我国科学家利用来源于甬优系列的水稻品种,成功定位并克隆到一个调控水稻理想株型的关键基因 *IPAI (Ideal Plant Architecture1)* 及其优异等位位点 (*ipa1-2D*),解析了 *IPAI* 介导的株型发育的分子机理与调控网络,发现 *IPAI* 对株型有着精细的剂量调控效应。利用 *IPAI* 的不同等位位点,可以实现 *IPAI* 的适度表达,从而形成大穗、适当分蘖和粗秆抗倒的理想株型<sup>[18]</sup>。最近的研究结果表明,*IPAI* 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<sup>[34]</sup>。*IPAI* 既能提高水稻产量,又能增强对稻瘟病抗性的调控新机制,为绿色超级水稻品种培育提供了新的思路。

#### 1.5 聚合绿色性状基因与种质创新

项目组多年坚持以不同生态区的优良水稻品种为受体,以野生稻、微核心种质和特异地方品种为

表1 已经克隆的部分水稻绿色性状基因(来源于国家水稻数据中心)

绿色性状	主要基因	克隆数目
抗白叶枯病	<i>Xa1</i> 、 <i>Xa3/Xa26</i> 、 <i>xa5</i> 、 <i>Xa10</i> 、 <i>xa13</i> 、 <i>Xa21</i> 、 <i>Xa23</i> 、 <i>xa25</i> 、 <i>Xa27</i>	70
抗稻瘟病	<i>IPAI</i> 、 <i>PigmR</i> 、 <i>bsr-d1</i> 、 <i>Pib</i> 、 <i>Pb1</i> 、 <i>Pit</i> 、 <i>Pi2</i> 、 <i>Pi3</i> 、 <i>Pi5</i> 、 <i>Pi9</i>	108
抗褐飞虱	<i>BPH1</i> 、 <i>BPH2</i> 、 <i>BPH3</i> 、 <i>BPH4</i> 、 <i>BPH9</i> 、 <i>Bph14</i> 、 <i>BPH15</i> 、 <i>Bph26</i> 、 <i>Bph17</i> 、 <i>bph29</i>	12
抗纹枯病	<i>OsGLP8</i> 、 <i>OsWRKY45</i> 、 <i>Osoxo4</i> 、 <i>OsACS2</i> 、 <i>OsB12D1</i> 、 <i>OsETOL1</i> 、 <i>rad</i>	7
抗旱	<i>DRO1</i> 、 <i>OsTPS1</i> 、 <i>OsMT1a</i> 、 <i>AM1</i> 、 <i>DST</i> 、 <i>GF14c</i> 、 <i>ONAC045</i> 、 <i>OsACS2</i> 、 <i>OsAlba1</i>	105
耐低温	<i>qLTG3-1</i> 、 <i>LTG1</i> 、 <i>COLD1</i> 、 <i>SNAC2</i> 、 <i>OsFAD2</i> 、 <i>OsTPP1</i> 、 <i>OVPI</i> 、 <i>ZFP182</i>	43
耐盐	<i>SKC1</i> 、 <i>OsABI5</i> 、 <i>OsGMST1</i> 、 <i>OsdsG1</i> 、 <i>OsGSK1</i> 、 <i>OsNHX1</i> 、 <i>OsPDCD5</i> 、 <i>OsRan2</i> 、 <i>OsRDR1</i> 、 <i>SKC1</i>	97
氮吸收利用	<i>OsGNA1</i> 、 <i>NRT1.1B</i> 、 <i>qNGR9/DEP1</i> 、 <i>OsNRT1</i> 、 <i>OsAMT1;1</i>	12

供体, 采用大规模杂交和回交育种策略, 开展多轮的导入系群体及富含绿色性状资源群体的构建。利用已鉴定出的抗病虫基因(如 *Pikm*、*Pi9*、*Pi33*、*Pid2*、*Bph3*、*Xa21* 等)、高产(如 *gs3*、*GW2*、*GW5*、*GW8* 等)和优质等基因(*wx* 等)的分子标记, 筛选出大量具有绿色性状的优良导入系。同时, 利用显性核不育材料创建轮回选择群体, 通过全基因组芯片技术选择、分子标记辅助选择以及绿色性状(如耐旱、氮磷营养高效、耐盐、抗病、抗虫等)的鉴定, 实现不同优良基因向优良骨干品种的转移和累加。创制出聚合多个绿色性状, 如抗稻瘟病、抗褐飞虱、抗白叶枯病以及优质等基因的具有潜在育种价值的新材料。培育出含有抗稻瘟、抗飞虱和抗白叶枯病等多基因聚合(如 *Xa21/QBr6/Bph14/Bph15*、*Pi1/Pi2/Bph14/Bph15*)的恢复系、不育系等新品系<sup>[35-36]</sup>。通过在不同逆境的筛选、鉴定以及创制高产、抗旱、耐淹和耐盐多抗等聚合系的研究, 发现目标性状的聚合导入系, 不仅可以显著提高目标性状的表现, 而且可以获得非目标性状的提升。研究结果对利用目标性状导入系(近等基因系)开展分子设计聚合育种具有实践指导意义。

### 1.6 培育绿色超级稻新品种

近五年来, 项目参加单位通过种质资源、功能基因组、分子育种紧密结合, 利用系谱育种、回交育种、分子标记辅助选择和全基因组选择育种等技术途径, 将水稻高产、优质、抗病、抗虫、耐旱、营养高效等有利基因进行定向转移或聚合, 创建了多个优良基因聚合的新品系和新种质, 经过品种区域试验和生产试验, 截至2018年3月, 已经培育出通过国家和省级审定的绿色超级稻新品种75个, 申请或获得植物新品种保护权82个, 申请或授权发明专利42个。新品种推广示范面积累计超过667万 $\text{hm}^2$ , 新增产值近300多亿元, 取得了显著的社会经济效益。

一批绿色超级稻新品种, 如优质高产广适抗病低镉的杂交稻“晶两优华占”、高产稳产多抗优质新品种“嘉58”、节水抗旱品种“早优73”以及优质多抗氮肥高效利用新品种“徽两优630”、“荃优丝苗”和“华两优1511”等, 在不同生态区域展开的生产试验示范中表现较为突出。许多绿色超级稻品种在高效栽培管理模式下, 表现出高产稳产的同时, 减少农药和化肥的施用量30%以上, 在具备灌溉条件的地区种植, 节约灌溉用水至少30%, 而且可以降低播种、插秧等用工投入等<sup>[37]</sup>, 为推进水

稻生产绿色可持续发展奠定了扎实的基础。

与此同时, 绿色超级稻已经走向非洲和东南亚等水稻产区。目前有70多个绿色超级稻通过目的国家的品种审定, 在非洲和东南亚等14个目标国家累计推广面积达到235万 $\text{hm}^2$ 。

### 1.7 建立绿色超级稻栽培与管理技术体系

为了促进绿色超级稻品种的选育和推广应用, 我们制定了“绿色超级稻”品种的认定程序和方法, 明确了绿色超级稻品种在产量、品质、氮肥利用率、磷肥利用率、水分利用率和病虫害抗性等方面的具体表现及要求, 并将现阶段的绿色超级稻品种分为5种类型。此外, 还制定了《节水抗旱稻术语》和《节水抗旱稻抗旱性鉴定技术规范》两项农业行业标准。根据绿色超级稻认定程序和办法, 以绿色超级稻候选品种作为试验材料, 在湖北和安徽中粳稻区、江苏中粳稻区以及湖南和广东双季稻区开展了多年多点的试验, 筛选出一批适应不同水稻生态区种植的具有绿色性状的新品种或组合。

近年来, 我国科学家选用具有绿色性状的新品种, 针对不同生态区域, 开展机插壮秧培育技术、实地养分管理技术、精确灌溉技术和秸秆还田技术等节水节肥的“两型”关键栽培技术研究, 推广示范配套的“两型”栽培技术体系近100万 $\text{hm}^2$ 。在江苏省建立绿色超级稻机插壮秧培育技术, 在安徽省建立机直播丰产高效栽培技术, 在湖南省开展绿超品种黄华占轻简化(免耕撒播、免耕机插、免耕抛秧等)绿色栽培的大面积试验示范, 均取得了明显的经济效益和社会效益。试验表明, 绿色超级稻百亩示范方的平均测产产量为11.5 $\text{t}/\text{hm}^2$ , 较当地高产栽培增加了16.6%, 氮肥施用量较当地高产栽培减少10%, 氮肥偏生产力提高30.4%。华中农业大学等单位建立的机收再生稻丰产高效栽培模式因具有省工、省种、省肥、节水和高效的特点, 已成为农业部主推的增绿技术。绿色超级稻品种和配套绿色栽培技术的应用, 极大地推动了农业生产方式的转变。

## 2 展望

近年来, “绿色发展”已经成为我国的一项基本国策。我国政府高度重视农业绿色发展, 以提质增效为主要目标, 积极推进农业供给侧结构性改革。2017年, 农作物品种审定委员会对主要农作物品种审定标准进行了修改, 首次提出“绿色优质品种”的类型, 为绿色新品种选育及产业化提供了政策支

持。相关政策文件的出台也为充分发挥绿色超级稻在作物生产模式转变和农业绿色发展中的引领和示范作用提供了实践空间。

我国不同地方开展了多种农业生产模式,如稻田种养模式等的有益探索。最近,我国科学家在稻田种养技术的基础上,提出了“双水双绿”理念,旨在充分利用平原湖区稻田和水资源优势,在稻田种养中协同发展“绿色水稻”和“绿色水产”,实现水稻水产产业和生态环境的多赢目标<sup>[38]</sup>。“双水双绿”模式不仅是绿色超级稻理论与实践的发展,而且是振兴乡村发展的一种产业模式,为农业的绿色发展提供了巨大的潜力和机遇。新型产业模式对绿色品种培育和绿色生产技术提出了更高的要求和挑战。当前迫切需要培育适合“双水双绿”的专用特色优质的水稻绿色品种,并创新适宜的绿色生产防控技术体系。

水稻基因组学研究的快速发展,以及全基因组育种技术体系和3K水稻基因组等数据库的建立和完善,为规模化挖掘绿色性状基因、加快培育绿色水稻品种提供了丰富的基因组信息和理论基础<sup>[5,10]</sup>。但是,发掘和鉴定野生种和栽培种中自然发生的优异有利基因,弄清绿色性状的关键基因的功能和调控网络,仍然是水稻遗传育种工作者面临的巨大挑战和任务。为此,我们倡导开展全球范围的广泛合作,对大量的基因组重测序的品种资源进行大规模的高通量表型分析<sup>[5]</sup>,针对不同绿色性状基因的功能特征,开展相应的基因组设计育种,加快绿色品种的培育与应用,满足多种产业模式的需要,促进农业绿色可持续发展。

### 参 考 文 献

- [1] 张启发. 绿色超级稻的培育的设想 [M]. 北京: 科学出版社, 2009
- [2] 余四斌, 汤欣欣, 罗利军. 功能基因组与绿色超级稻培育的研究进展. 生命科学, 2018, 28: 1287-84
- [3] 张启发. 绿色超级稻培育的设想. 分子植物育种, 2005, 3: 601-2
- [4] Zhang Q. Strategies for developing Green Super Rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104: 16402-9
- [5] Wing RA, Purugganan MD, Zhang Q. The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice. Nat Rev Genet, 2018, 19: 505-17
- [6] 余四斌, 熊银, 肖景华, 等. 杂交稻与绿色超级稻. 科学通报, 2016, 61: 3797-803
- [7] Xu Y, Hu W, Yang Z, et al. A multivariate partial least square approach to joint association analysis for multiple correlated traits. Crop J, 2016, 4: 21-9
- [8] Wang X, Li Y, Yang Z, et al. Predicting rice hybrid performance using univariate and multivariate GBLUP models based on North Carolina mating design II. Heredity, 2016, 118: 302-10
- [9] Song Q, Wang Y, Qu M, et al. The impact of modifying photosystem antenna size on canopy photosynthetic efficiency development of a new canopy photosynthesis model scaling from metabolism to canopy level processes. Plant Cell Environ, 2017, 40: 2946-57
- [10] Wang W, Mauleon R, Hu Z, et al. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. Nature, 2018, 557: 43-9
- [11] 郑天清, 余泓, 张洪亮, 等. 水稻功能基因组育种数据库 (RFGB): 3K 水稻SNP 与InDel 子数据库. 科学通报, 2015, 60: 367-71
- [12] Zhao H, Yao W, Ouyang Y, et al. RiceVarMap: a comprehensive database of rice genomic variations. Nucl Acids Res, 2015, 43: D1018-22
- [13] Yu H, Xie W, Li J, et al. A whole-genome SNP array (RICE6K) for genomic breeding in rice. Plant Biotech J, 2014, 12: 28-37
- [14] Chen H, Xie W, He H, et al. A high-density SNP genotyping array for rice biology and molecular breeding. Mol Plant, 2014, 7: 541-53
- [15] Xie W, Wang G, 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: 5411-9
- [16] Zhou D, Chen W, Lin Z, et al. Pedigree-based analysis of derivation of genome segments of an elite rice reveals key regions during its breeding. Plant Biotech J, 2016, 14: 638-48
- [17] Wu Y, Wang Y, Mi X, et al. The QTL GNP1 encodes *GA20ox1*, which increases grain number and yield by increasing cytokinin activity in rice panicle meristems. PLoS Genet, 2016, 12: e1006386
- [18] Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPAI* and leads to superior yielding rice. Nat Commun, 2017, 8: 14789
- [19] Zhou H, Wang L, Liu G, et al. Critical roles of soluble starch synthase *SSIIIa* and granule-bound starch synthase *Waxy* in synthesizing resistant starch in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113: 12844-9
- [20] Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate use divergence between rice subspecies. Nat Genet, 2015, 47: 834-8
- [21] Sun HY, Qian Q, Wu K, et al. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. Nat Genet, 2014, 46: 652-6
- [22] 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
- [23] 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
- [24] Deng Y, Zhai K, Xie Z, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. Science, 2017, 355: 962-5

- [25] Li, W, Zhu Z, Chern M, et al. A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance. *Cell*, 2017, 170: 114-26
- [26] Hu K, Cao J, Zhang J, et al. Improvement of multiple agronomic traits by a disease resistance gene via cell wall reinforcement. *Nat Plants*, 2017, 3: 17009
- [27] Zhao Y, Huang J, Wang Z, et al. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 12850-5
- [28] 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
- [29] Yang Z, Wu YR, Li Y, et al. *OsMT1a*, a type 1 metallothionein, plays the pivotal role in zinc homeostasis and drought tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 2009, 70: 219-29
- [30] Lu G, Wu F Q, Wu W, et al. Rice *LTG1* is involved in adaptive growth and fitness under low ambient temperature. *Plant J*, 2014, 78: 468-80
- [31] Ma Y, Dai X, Xu Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 2015, 160: 1209-21
- [32] Ren ZH, Gao JP, Li LG, et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nat Genet*, 2005, 37: 1141-6
- [33] Zou M, Guan Y, Ren H, et al. A bZIP transcription factor, *OsABI5*, is involved in rice fertility and stress tolerance. *Plant Mol Biol*, 2008, 66: 675-83
- [34] Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science*, 2018, 361: 1026-8
- [35] Jiang J, Mi J, Jauhar A, et al. Development of broad-spectrum bacterial blight resistance into thermo-sensitive genic male sterile lines. *Plant Breeding*, 2016, 135: 73-9
- [36] Wang H, Ye S, Mu T. Molecular breeding of rice restorer lines and hybrids for brown planthopper (BPH) resistance using the *Bph14* and *Bph15* genes. *Rice*, 2016, 9: 53
- [37] Liu H, Hussain S, Zheng M, et al. Dry direct-seeded rice as an alternative to transplanted-flooded rice in Central China. *Agron for Sustain Dev*, 2015, 35: 285-94
- [38] 张启发. 以“双水双绿”重塑“鱼米之乡”[N]. 湖北日报, 2018-06-13