生物技术通报
·综述与专论· BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2024, 40(1):24-31

水稻穗发芽遗传与分子机制的研究进展

林鑫焱[1,2] 张传忠[2] 戴兵[2] 王馨珩[2] 刘剑锋[1] 温丽[3] 徐兴健[3] 方军[2]
(1. 吉林师范大学生命科学学院 吉林省植物资源科学与绿色生产重点实验室，四平 136000；2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所农业技术中心，哈尔滨 150081；3. 内蒙古自治区北方寒地水稻育种创新重点实验室 兴安盟农牧科学研究所，兴安盟 137400)

摘 要： 水稻穗发芽是指水稻在收获前如遇连续阴雨天气或高温潮湿环境条件，往往诱导籽粒在穗上发芽的现象。穗发芽导致水稻种子活力和品质下降，给水稻生产带来巨大损失。对于水稻抗穗发芽育种，除了扩大对穗发芽突变体的筛选外，挖掘和克隆一些控制穗发芽的新基因并解析其穗发芽调控机制，是水稻抗穗发芽育种的重要工作。穗发芽过程中，水稻的淀粉酶活性增强、可溶性糖含量升高，且水稻籽粒中植物激素 ABA 和 GA 的含量及二者的平衡是决定穗发芽的关键。*OsVP1* 等一些关键基因通过 ABA 信号通路控制水稻种子休眠，GA 则可通过激活 GA 相关转录因子等调控种子萌发。本文从水稻穗发芽的内部生理因素及环境条件、水稻穗发芽的遗传机制、水稻穗发芽的分子机制和水稻穗发芽的性状改良这四方面进行综述，以期阐述穗发芽的整体调控机制，为水稻抗穗发芽品种的选育提供理论参考。

关键词： 水稻；穗发芽；调控机制；性状改良
DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0786

Advances in Genetic and Molecular Mechanisms of Pre-harvest Sprouting in Rice

LIN Xin-yan[1,2] ZHANG Chuan-zhong[2] DAI Bing[2] WANG Xin-heng[2] LIU Jian-feng[1] WEN Li[3]
XU Xing-jian[3] FANG Jun[2]
(1. *Jilin Provincial Key Laboratory of Plant Resource Science and Green Production, College of Life Sciences, Jilin Normal University, Siping* 136000; 2. *Center for Agricultural Technology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS, Harbin* 150081; 3. *Inner Mongolia Key Laboratory of Rice Breeding Innovation in Northern Cold Regions, Hinggan League* 137400)

Abstract: Pre-harvest sprouting refers to the phenomenon that rice tends to induce seed germination on the spike if it encounters continuous cloudy and rainy weather or high-temperature and humid environmental conditions before harvest. Pre-harvest sprouting leads to decreased seed vigor and quality of rice, resulting in huge losses to rice production. In addition to expanding the screening of pre-harvest sprouting mutants, excavating and cloning some new genes controlling pre-harvest sprouting and analyzing their spike germination regulatory mechanisms are important tasks for breeding rice for pre-harvest sprouting resistance. During the process of pre-harvest sprouting, rice amylase activity is enhanced, soluble sugar content is elevated, and the content and balance of phytohormones ABA and GA in rice seeds are the key factors determining pre-harvest sprouting. Some key genes such as *OsVP1* control rice seed dormancy through the ABA signaling pathway, while GA regulates seed germination through the activation of GA-associated transcription factors. The article reviews the four areas, i.e., internal physiological factors and environmental conditions of rice pre-harvest sprouting, genetic mechanisms of rice pre-harvest sprouting, molecular mechanisms of rice pre-harvest sprouting, and trait improvement of rice pre-harvest sprouting, and thus aiming to provide theoretical references for the selection of varieties that are resistant to pre-harvest sprouting in rice.

Key words: rice; pre-harvest sprouting; regulation mechanism; trait improvement

收稿日期：2023-08-08
基金项目：国家自然科学基金项目（U22A20456），中科院先导项目（XDA28100301），黑龙江省自然科学基金项目（YQ2021C035）
作者简介：林鑫焱，女，硕士研究生，研究方向：植物学；E-mail: 13936685732@163.com
通讯作者：方军，男，博士，研究员，研究方向：水稻种质资源发掘与创新利用；E-mail: fangjun@iga.ac.cn

生物技术通报

水稻（*Oryza sativa* L.）是重要的粮食作物，其总产量占世界粮食作物产量第3位。穗发芽即种子在收获前发芽（pre-harvest sprouting，PHS），是指禾谷类作物在成熟后期遇到连续高温、阴雨气候时在穗上萌发的现象。穗发芽作为农业生产中的一个不良性状，会严重影响水稻等农作物的种子活力、谷物质量和产量。近年来由于全球气候变暖，极端天气频繁出现，作物穗发芽现象已呈现普遍递增的态势，即使在黑龙江寒带水稻生产区，穗发芽也呈现上升势头[1]。

穗发芽和种子休眠紧密相关，两者为同一性状的两种极端表现。种子休眠是指在预定的时间范围内，本该有生命活力体征的种子，在预计正常、利于种子萌发的一些环境条件下，不能按期正常萌发的一种生物现象。种子休眠期过长，则田间出苗参差不齐，出苗率低导致产量降低。减少作物的种子休眠，可缩短商业种子生产的生长周期，但这可能会增加作物对穗发芽的敏感性。因此，平衡的种子休眠水平对于防止穗发芽损害至关重要。研究表明穗发芽和种子休眠表现为由微效多基因控制的复杂数量性状。二者受内部生理因素与外部环境条件的共同调控，且受环境影响较大，这为遗传研究带来了许多困难。目前，通过遗传改良来培育穗发芽抗性品种是公认的解决穗发芽问题的根本性可行方法。本文从水稻穗发芽的生理因素及环境条件、水稻穗发芽的遗传机制、穗发芽的分子机制和穗发芽的性状改良四方面进行探讨，以期为解决水稻穗发芽问题提供参考。

1　影响水稻穗发芽的生理因素和环境条件

水稻穗发芽表现出数量性状的遗传特征，在不同水稻品种间差异较大，不仅在内源生理上受到可溶性糖、α-淀粉酶活性和内源激素的影响，还要受到如温度和湿度等外部因素的影响。

1.1　可溶性糖、α-淀粉酶活性影响穗发芽

水稻的穗发芽现象与其籽粒内维持较长时间的高水平的可溶性糖含量和α-淀粉酶活性密切相关，容易出现穗发芽现象的水稻品种在其发育前期可溶性糖含量高且持续时间长[2]。在成熟期，易穗发芽与不易穗发芽品种的水稻种子中的α-淀粉酶活性均呈现下降趋势，可溶性糖含量呈现先上升后下降的趋势。易穗发芽种子材料的α-淀粉酶活性、可溶性糖含量显著高于不易穗发芽材料[3]。穗发芽的有效抑制剂丁香酚，就是通过推迟α-淀粉酶的合成，引起α-淀粉酶活性的降低，延迟萌发速度，抑制穗发芽[4]。

1.2　内源激素影响穗发芽

种子休眠是在种子成熟期间建立的，其在成熟种子中的维持受到环境因素和内源植物激素水平的精确调控，其中脱落酸（ABA）和赤霉素（GA）被认为是调节种子休眠和发芽过程中至关重要的激素。ABA通过促进种子贮藏蛋白和脂肪的合成，阻止种胚吸水，抑制胚的萌发，来维持种子休眠。GA能够解除休眠并促进种子萌发[5]。易穗发芽材料籽粒中GA与ABA的含量比值较大，ABA含量较低。

ABA调控有两个途径：ABA合成分解途径与ABA信号转导途径。ABA生物合成的增加会促进种子休眠，而降低ABA水平或阻断ABA信号通路会打破种子休眠。本研究团队发现ABA类胡萝卜素前体合成中的基因突变造成ABA缺乏导致了穗发芽现象[6]。在Chen等[7]的研究中，ABA合成基因9顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶家族的一个成员*OsNCED3*通过编码一种叶绿体定位脱落酸生物合成酶来调节水稻穗发芽和籽粒发育。

激素调控种子萌发的分子机制一直以来都是生物学的研究热点。先前的研究主要集中在赤霉素与脱落酸的拮抗作用上，中国水稻研究所种子发育团队首次揭示了SAPK10-bZIP72-*AOC*通路介导植物激素脱落酸和茉莉酸协同抑制水稻种子萌发的分子机制，外施茉莉酸合成抑制剂可缓解脱落酸对种子萌发的抑制，暗示着脱落酸对种子萌发的抑制效应部分依赖于茉莉酸的合成，该研究为改良水稻穗发芽抗性提供了新的思路[8]。

1.3　温度和湿度影响穗发芽

穗发芽一般受到多种外部环境因素控制，其中以温度影响较大。温度升高会造成穗发芽率迅速上升，这可能与高温下水稻籽粒的休眠性低甚至无休眠存在一定关系。Wang等[9]发现在低温条件处理下，种子中GA失活并抑制GA信号转导，同时促

生物技术通报

进种子 ABA 合成从而维持种子休眠。近期，日本福岛大学科研团队为探索基因型－环境相互作用对不同温度条件下水稻品种萌发率的影响，进行了一项全基因组关联研究发现，了温度调控水稻种子发芽的基因 *GF14h*，通过 ABA 信号调节种子发芽以响应温度，揭示了温度依赖性的水稻种子萌发的分子基础[10]。

湿度在水稻穗发芽过程中同样发挥重要作用。以往的研究多是关注高温的环境如何导致穗发芽[11]，关于高湿度影响穗发芽的分子机制却很少有研究。董袁袁等[12]通过模拟高湿处理，研究籽粒在高湿条件下的分子机制，认为成熟期水稻种子在持续多雨环境下极易诱发穗发芽。高湿处理后，ABA 降解途径基因和 GA 合成基因表达量迅速升高，同时 ABA 合成途径中关键基因的表达受到抑制，导致种子中 ABA 含量大幅度降低，GA 含量增加，ABA 与 GA 的比值下降，进而促进 α- 淀粉水解酶基因的表达，从而促进种子萌发。

水稻穗发芽受到内源生理因素与外部环境共同影响，而环境同时也影响着生理因素的变化，如低温条件下水稻种子中生物活性赤霉素的缺乏会导致淀粉水解和糖分消耗的减少，抑制种子的萌发。在田间制种过程中，田间环境对穗发芽有很大影响，应充分考虑目标地区近几年的气候环境。

2 水稻穗发芽的遗传机制

杂交水稻不育系品种具有休眠性浅，并且种子裂颖的特性；加上制种时广泛使用农药“920”，导致不育系花期延长，群体种子成熟度不一致，增加了浅休眠水稻种子更容易穗发芽的概率。不同品种水稻的休眠性存在显著差异，现有研究结果表明，栽培稻的休眠性弱于野生稻；亚洲栽培稻的休眠性弱于非洲栽培稻；水稻亚种间，粳稻的休眠性弱于籼稻[13]。在大田生产实践中，将抗穗发芽品种与不抗穗发芽品种进行正反交，杂种一代的穗发芽抗性遗传在大多数情况下具有明显的母体效应，这反映出穗发芽特性具有母性遗传的特点，将抗穗发芽的不育系作为母本繁种可以有效降低穗发芽现象[14]。这些研究为之后学者们利用正向遗传学克隆穗发芽相关控制位点与基因，解析遗传机制提供了助力。

自 20 世纪 50 年代以来，国内外学者利用不同的群体定位到 200 多个与水稻籽粒休眠性及穗发芽抗性相关的数量性状位点（QTL），这些位点广泛分布于 12 条染色体上，且在第 3、5、6、7、和 11 染色体较为集中，反映出水稻穗发芽性状是由多基因控制的复杂性状[3]。

2003 年，Dong 等[15]以 Asominor 和 IR24 为亲本构建的重组自交系群体中检测到 6 个与水稻穗发芽性状相关的 QTL，贡献率为 10.7%–25.3%。2006 年，陈海生等[16]利用源自籼稻品种中 156 和谷梅 2 号的重组自交系群体进行了水稻穗芽性状的 QTL 检测，检测到控制穗芽指数、穗芽速率、穗穗芽率的 QTL 各 3 个，还有 2 个控制粒穗芽的 QTL。其中检测到的穗芽速率 QTL 的 RM9–RM5 区间与 Dong[15]检测到的第 1 染色体上的 R1485–R1928 区间位于近似的基因组位置，说明该区间表达较为稳定，受环境影响较小，这种类型的 QTL 更适合进一步开展基因精细定位。2008 年，Gao 等[17]开发了以籼稻保持系冈 46B 和 K81 杂交构建的对穗发芽具有高度抗性的 F_2 群体，从该群体中鉴定了 3 个穗发芽抗性相关的 QTL，分别位于第 2、5 和 8 染色体上，即 qPSR2、qPSR5 和 qPSR8。其中，qPSR8 是在第 8 染色体长臂末端检测到的一个主效 QTL，对穗发芽表型变异的贡献率达到 43.04%。2010 年，Hori 等[18]利用从粳稻品种 Nipponbare 和 Koshihikari 的杂交中获得的回交自交系（BIL）和一组染色体片段替代系（CSSL）检测穗发芽抗性的 QTL，在 BIL 中，第 3 号和第 12 号染色体上各检测到了一个 QTL。此外，鉴定与穗发芽相关的 QTL，常使用穗发芽抗性差异大的品种之间杂交获得的 F_2 种群来完成。2019 年，杨锟等[19]以易穗发芽的粳稻品系 B1923 和相对耐穗发芽的籼稻 93-11 为亲本杂交构建的 F_2 群体，共检测定位到 9 个控制水稻穗发芽 QTL，大多数与先前报道的穗发芽 QTL 吻合或相近，这些 QTL 能在不同群体中重演，也正说明它们确实存在并影响着水稻穗发芽表型，但许多位点未能有效重演，他就此提出穗发芽微效 QTL 可能受遗传背景或不同年份环境条件的影响的猜想。2020 年，Cheon 等[20]在两种不同的环境条件——田间（夏季）和温室（冬季）环境下，测定了来自温带粳稻品种 Odae（抗穗发芽）

和 Unbong40（易穗发芽）的 160 个重组自交系，在田间环境中，在第 3 和 11 号染色体上分别鉴定出 2 个主效 QTL（qPHS-3FD 和 qPHS-11FD），而在温室环境中，在第 3、4 和 11 号染色体上鉴定到 3 个主效 QTL（qPHS-3GH、qPHS-4GH 和 qPHS-11GH）。qPHS-11GH 和 qPHS-11FD 在 11 号染色体上具有相似的位置，这说明在不同环境条件下存在一种具有稳定穗发芽抗性效应的基因。Wang 等[21]发现一个 QTL qSd-1-1 对强休眠籼稻品种 N22 和非休眠粳稻品种南粳 35 的种子休眠差异有显著贡献。qSd-1-1 编码一个类似 DOG1 的蛋白，命名为 OsDOG1L-3，与拟南芥 DOG1 同源。通过这些已鉴定出的 QTL 了解穗发芽的遗传基础，有助于培育穗发芽抗性的杂交亲本。未来继续挖掘新的控制水稻穗发芽相关位点和候选基因，对穗发芽的遗传机制研究和品种改良具有重要的意义。

水稻穗发芽基因定位与克隆技术为解决穗发芽提供了新的方向。克隆穗发芽相关基因，不断进行功能解析，从而为水稻抗穗发芽的优化提供理论基础和技术支持。本实验室发现了红色种皮抑制穗发芽的现象与 *OsVP1*、*Red pericarp*（*RC*）及另一个调控因子 *OsC1* 之间协同相互作用有关[22]。Chen 等[23]揭示 *OsVP1* 是通过 ABA 信号通路激活 *Sdr4* 的表达，从而控制水稻种子休眠。Zhao 等[24]揭示了水稻种子休眠调控关键基因 *Sdr4* 的遗传机制：*Sdr4* 是水稻粳、籼两个亚种间穗发芽差异的主导性遗传因子。

中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才团队通过前期大规模的筛选，获得一系列水稻穗发芽突变体，并克隆了其中的 *PHS1*–*PHS4* 和 *PHS8* 基因[25–26]，*PHS8* 的突变导致胚乳中小分子糖的积累，从而抑制胚中的 ABA 信号传递，导致了穗发芽表型。本课题组延续此研究，证明了水稻钼辅因子 MoCo 合成基因 *OsCNX1* 和 *OsCNX6* 的突变最终导致了穗发芽及纯合致死，并揭示 MoCo 合成途径在调节水稻穗发芽及胁迫耐受性过程中发挥关键作用[25]。储成才团队之后又发现穗发芽基因 *PHS9* 在水稻种子胚胎发育晚期特异性表达，与一个 ABA 受体互作蛋白 OsGAP 相互作用，在水稻 PHS 的调节中发挥重要作用。最近，该团队通过利用强休眠的水稻品种 Koshihikari 和弱休眠水稻品种 Nipponbare 构建染色体单片段代换系，成功从强休眠水稻品种中克隆到一个控制水稻种子休眠的关键基因 *SD6*，并证实了 *SD6* 负调控水稻种子休眠。在江浙主栽品种淮稻 5 号和武运粳 27 号中敲除 *PHS9* 基因显著抑制新鲜收获的种子萌发，表明基因编辑 *PHS9* 可有效缓解水稻穗发芽[27]，后续在不同水稻品种背景下改良的材料，穗发芽情况也明显改善[28]。

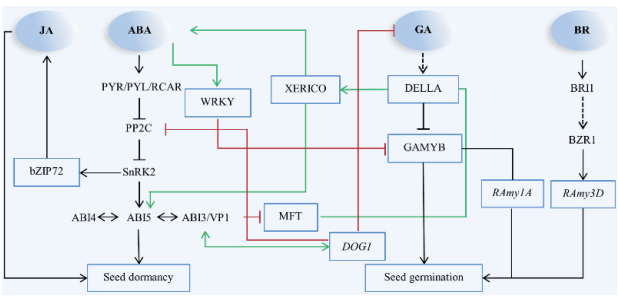
ABA 代谢与信号途径的关键基因常被应用于解决穗发芽问题，如 ABA8′羟化酶是植物中分解 ABA 的主要酶，Fu 等[29]使用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术在宁粳 6 号中靶向编码 ABA8′羟化酶的 3 个 *OsABA8ox* 基因发现，敲除 *OsABA8ox* 基因显著增强了种子休眠，并提高了抗穗发芽能力。T-DNA 插入突变体 *Oswrky29* 具有强休眠性，对 *OsWRKY29* 进一步的检测发现 ABA 信号抑制因子 OsWRKY29，能通过直接下调 *OsABF1* 和 *OsVP1* 的表达以抑制种子休眠[30]。Jin 等[31]近期鉴定了两个与水稻芒发育相关基因 *GAD1*/*OsEPFL1* 和 *OsEPFL2*，不仅调控芒的发育，还通过 ABA 合成与信号途径调控种子萌发。

3　穗发芽的分子机制

众多激素参与到了水稻种子休眠与萌发过程中（图 1），从分子层面解析激素如何调控水稻种子萌发，提供众多激素与穗发芽抗性存在相关性的实验证据，不仅为禾谷类作物抗穗发芽研究提供了新思路，更为保障稻米品质和粮食安全提供了重要理论基础与研究方向。前人的研究主要集中在以脱落酸与赤霉素拮抗为中心的调控通路。近年来研究者们将目光移向更多的种子萌发调控激素如茉莉酸、油菜素内酯等，这些激素是否与主要调控激素脱落酸存在互作，以及具体的分子调控机制将成为未来探究的重点。

3.1　赤霉素与脱落酸的平衡调控水稻穗发芽

赤霉素（GA）和脱落酸（ABA）在植物种子萌发过程中存在拮抗作用，两者间平衡关系的变化是调控种子休眠与发芽的主要调控机制[32–33]。ABA 通过调节 WRKY 转录因子的表达来抑制 GAMYB 介导的 GA 反应。DELLA 蛋白通过与 Ring-H2 锌指 E3 泛素连接酶 XERICO 相互作用，调节 GA 和 ABA 反应之间的平衡。SnRK2 与 GAMYB 结合并抑制其转



虚线表示间接或多步骤的调节；箭头代表正向调节；平箭头代表负向调节

Dashed lines indicate indirect or multistep regulation; arrowheads indicate positive regulation; and flat-ended lines indicate negative regulation. ABA: Abscisic acid; GA: gibberellin; JA: jasmonic acid; PYR/PYL/RCAR: pyrabactin resistance/pyrabactin-like/regulatory components of ABA receptors; PP2C: protein phosphatase 2C; SnRK2: SNF1-related protein kinase2; bZIP72: bZIP transcription factor; WRKY: WRKY transcription factor; XERICO: a RING-H2 zinc finger E3 ubiquitin ligase; GAMYB: GA regulated MYB transcriptional regulator; DELLA: DELLA protein; MFT: MOTHER OF FT AND TF1; *DOG1*: *DELAY OF GERMINATION 1*; ABI4: ABA INSENSITIVE 4;ABI5: ABA INSENSITIVE 5; ABI3: ABA INSENSITIVE 3; VP1: VIVIPAROUS 1; BR: brassinosteroid; BRI1: BR-insensitive 1; BZR1: brassinazole-resistant 1; *RAmy3D*: *alpha-amylase isozyme 3D*. *RAmy1A*: *alpha-amylase 1A*

图 1 参与水稻种子休眠与萌发调控中多种激素介导的转录模块的工作模型

Fig. 1 Working model for the hormone-mediated transcriptional module in the regulation of rice seed dormancy and germination.

录。FT 和 MFT 通过负反馈机制抑制表达，从而抑制 ABA 信号传导。延迟发芽基因 *DOG1* 通过其与 PP2C 的相互作用来调节 ABA 信号传导，并可能通过调节 ABI5 与 ABI3 的相互作用，从而调节种子休眠。*DOG1* 还通过以温度依赖性方式表达 GA 生物合成和失活基因来调节 GA 代谢。

目前已有许多利用调控 ABA 与 GA 信号从而调控种子休眠与发芽的基因被报道：在 PHS 突变体 *phs1–phs8* 中，*phs1–phs7* 在编码 ABA 生物合成途径中主要酶的基因中突变[26]，而 *phs8* 在淀粉脱支酶 ISA1 中突变，导致胚乳中的植物糖原分解和糖积累，从而抑制胚胎中的 ABA 信号传导，导致水稻穗发芽现象。穗发芽基因 *PHS9* 在水稻种子胚胎发育晚期特异性表达，编码一种高等植物特有的 CC 型谷氧还蛋白，可与 ABA 受体 RCAR 结合，通过 ROS 信号和 ABA 信号的整合调节水稻 PHS。在水稻中过表达 *OsAP2-39* 基因，会使种子中内源 ABA 水平提高，从而导致种子萌芽率降低[34]。*OsVP1*、*Rc* 及 *OsC1* 之间协同相互作用，这 3 个基因通过促进原花色素的生物合成和 ABA 信号的感知，从而增强了种子对 ABA 的敏感性，最终抑制穗发芽。*OsNCED3* 编码一种叶绿体定位脱落酸生物合成酶，通过调节胚胎中适当的 ABA/GA 比率来增强 PHS 抗性[7]。

3.2 脱落酸与茉莉酸协调调控水稻穗发芽

脱落酸和茉莉酸（JA）都能抑制种子发芽，ABA 又能通过“SAPK10-bZIP72-*AOC*”途径促进 JA 生物合成，协同抑制水稻种子发芽[8]。SAPK10 是水稻中由 ABA 诱导的 SnRK2 型激酶，是 ABA 信号传导的核心成分[35–36]。在水稻中，ABA 响应基因 *OsbZIP82* 主要通过直接调节 JA 代谢基因来正向调节 JA 含量。SAPK10 依赖性磷酸化增强了 bZIP72 蛋白的稳定性，以及 DNA 与 *AOC* 启动子的 G-box 顺式元件的结合能力，提高了 *AOC* 转录，从而提高体内的茉莉酸水平并抑制水稻发芽。

3.3 油菜素内酯调控水稻穗发芽

扬州大学刘巧泉团队揭示了油菜素内酯（BR）通过核心转录因子 BZR1 调节水稻种子萌发的分子机制：通过阻断 BR 信号传导，包括将缺陷引入 BRI1 受体或过表达 GSK2 激酶活性，可延迟种子发芽并抑制胚胎生长。BZR1 是关键的下游转录因子，通过与 α- 淀粉酶基因 *RAmy3D* 启动子结合来介导 BR 对种子发芽的调节，该启动子影响 α- 淀粉酶的表达和活性以及胚乳中淀粉的降解。BZR1-*RAmy3D* 模块的功能独立于 GA 通路中已建立的 GAMYB-*RAmy1A* 模块。GA 通过激活 GAMYB 转录因子，并增强其与 *RAmy1A* 启动子中 GARE 基序的结合，从而促进其表达调控种子休眠。BR 信号由 BR 受体 BR insensitive 1（OsBRI1）和 BRI1 相关受体激酶 OsBAK1 辅助受体感知，触发一系列下游磷酸化事件，包括 BR 信号激酶 OsBSK3 的激活和糖原合成酶 GSK2 活性的抑制。GSK2 是水稻中一个与拟南芥 BIN2 同源的类 GSK3/SHAGGY 激酶，负向调节参与调控下游 BR 应答基因的表达。在种子萌发期间 BR 和 GA 存在既独立又互作的关系，BR 和 GA 通过动员贮藏淀粉和谷蛋白来调节种子萌发，阻断 BR 信号可以抑制 α- 淀粉酶的表达和活性，从而延缓淀粉

降解和降低可溶性糖含量，抑制种子发芽[37]。

4　水稻穗发芽的性状改良

揭示穗发芽的分子调控机制，并通过遗传改良来培育穗发芽抗性品种是解决这一问题的根本方法，但由于高抗穗发芽种子资源的匮乏，传统育种方法在水稻穗发芽抗性改良方面收效甚微。植物转基因技术可以打破传统育种的局限性，将外源抗性基因导入水稻，提高水稻对穗发芽的抗性，如储成才团队通过基因编辑技术，对水稻易穗发芽品种天隆619、武运粳27号及淮稻5号中的*SD6*基因进行改良，改良后的水稻材料在收获期穗发芽情况得到明显改善。

随着现代分子育种技术发展，2021年，中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋团队首次培育出可用于大田生产的双季早粳水稻新品系中科发早粳1号，以优异稻米品质基因为主线，结合高产抗逆基因等，运用分子设计育种的理念和技术，选择最佳亲本通过杂交选择，最终育成优质高产、抗寒和抗穗发芽的全新中科发早粳新品系。这些双季早粳新品系表现出了抗逆性强，苗期耐寒、后期抗穗发芽的优点。

穗发芽作为世界级农业难题，在小麦中研究相对较多，水稻穗发芽的研究起步较晚。总体来看，目前我国培育出的明显抗穗发芽的水稻新品种数量很少，这可能与穗发芽形成原因复杂多样有关，要从根本上解决穗发芽问题，未来需要培育更多抗穗发芽的亲本材料。

5　展望

近年来，极端气候频繁发生，全球水稻穗发芽问题愈加突出，严重危害水稻的产量及品质。而穗发芽既受遗传控制，由许多微效基因共同作用，又受环境影响。应用化学手段来减轻水稻穗发芽是一条较为简便、经济的途径。如本实验室初步研发的穗发芽抑制剂组合——马来酰肼与香豆素组合，能有效抑制种子萌发且对作物产量无明显负面影响，为初步研发适合实际应用推广的穗发芽抑制剂、抑制穗发芽现象提供了积极的尝试和化学策略。

然而，针对水稻穗发芽的问题，最根本有效的方法是通过广泛鉴定、筛选栽培和野生水稻种质资源，挖掘调控种子休眠、穗发芽等农艺性状的优异基因，如将已经定位到的与穗发芽及种子休眠相关的QTLs，针对主效QTLs进行精细定位和克隆，以获取更多有价值的耐穗发芽品种。此外，植物激素GA和ABA在拮抗调控种子休眠和萌发方面虽已取得重要进展，但GA或ABA如何与其他植物激素交叉对话进而调节穗发芽的机制目前仍不清晰，未来应作为解决穗发芽现象的重点研究方向之一。通过遗传学、分子生物学和植物生理学等多学科方法解析种子休眠与萌发的分子机制，为水稻穗发芽的防控和耐穗发芽种质资源的创制提供理论基础，并结合常规育种和分子设计育种，培育更多可以实际应用于农业的抗穗发芽新品种，将成为未来解决作物穗发芽问题的关键。

参考文献

[1] 张琪，贾俊婷，张爱霞，等. 水稻穗发芽研究进展[J]. 广东农业科学，2022, 49(11): 128-137.
Zhang Q, Jia JT, Zhang AX, et al. Research progress in pre-harvest sprouting of rice[J]. Guangdong Agric Sci, 2022, 49(11): 128-137.

[2] 杨浚，陆建飞，俞炳杲，等. 水稻穗发芽与籽粒内可溶性糖和α-淀粉酶活性的品种差异[J]. 南京农业大学学报，1991, 14(1): 17-21.
Yang J, Lu JF, Yu BG, et al. Soluble sugar level and alpha-amylase activity in grains of some rice varieties with distinguishable viviparity during grain developing[J]. J Nanjing Agric Univ, 1991, 14(1): 17-21.

[3] 王娟，袁俊，洪彬，等. 杂交稻制种过程中穗发芽生理生化特性的分析[J]. 分子植物育种，2019, 17(19): 6469-6474.
Wang J, Yuan J, Hong B, et al. Study on physiological and biochemical characteristics of PHS in hybrid rice seed production[J]. Mol Plant Breed, 2019, 17(19): 6469-6474.

[4] Hu QJ, Lin C, Guan YJ, et al. Inhibitory effect of eugenol on seed germination and pre-harvest sprouting of hybrid rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 5295.

[5] 江玲，万建民. 植物激素ABA和GA调控种子休眠和萌发的研究进展[J]. 江苏农业学报，2007, 23(4): 360-365.
Jiang L, Wan JM. Advances in seed dormancy and germination regulated by plant hormones ABA and GA[J]. Jiangsu J Agric

Sci, 2007, 23（4）: 360-365.

[6] Fang J, Chu CC. Abscisic acid and the pre-harvest sprouting in cereals [J]. Plant Signal Behav, 2008, 3（12）: 1046-1048.

[7] Chen Y, Xiang ZP, Liu M, et al. ABA biosynthesis gene *OsNCED3* contributes to preharvest sprouting resistance and grain development in rice [J]. Plant Cell Environ, 2023, 46（4）: 1384-1401.

[8] Wang YF, Hou YX, Qiu JH, et al. Abscisic acid promotes jasmonic acid biosynthesis via a 'SAPK10-bZIP72-AOC' pathway to synergistically inhibit seed germination in rice（*Oryza sativa*）[J]. New Phytol, 2020, 228（4）: 1336-1353.

[9] Wang X, Zou BH, Shao QL, et al. Natural variation reveals that OsSAP16 controls low-temperature germination in rice [J]. J Exp Bot, 2018, 69（3）: 413-421.

[10] Yoshida H, Hirano K, Yano K, et al. Genome-wide association study identifies a gene responsible for temperature-dependent rice germination [J]. Nat Commun, 2022, 13（1）: 5665.

[11] 袁仁长. 防止水稻制种穗发芽的几项措施 [J]. 种子世界, 1986（6）: 17.
Yuan RC. Several measures to prevent panicle germination in rice seed production [J]. Seed World, 1986（6）: 17.

[12] 董袁袁, 徐恒, 张华, 等. 水稻种子成熟后期高湿环境下种子休眠相关基因的表达 [J]. 浙江农业学报, 2022, 34（6）: 1103-1113.
Dong YY, Xu H, Zhang H, et al. Dynamic profile of genes related to seed dormancy under high humidity condition during late stage of rice grain filling [J]. Acta Agric Zhejiangensis, 2022, 34（6）: 1103-1113.

[13] Li W, Xu L, Bai XF, et al. Quantitative trait loci for seed dormancy in rice [J]. Euphytica, 2011, 178（3）: 427-435.

[14] 沈又佳, 刘世家, 吴兆苏. 杂种小麦抗穗发芽性的遗传研究 [J]. 南京农业大学学报, 1996, 19（2）: 1-5.
Shen YJ, Liu SJ, Wu ZS. A genetic study on pre-harvest sprouting in hybyid wheat [J]. J Nanjing Agric Univ, 1996, 19（2）: 1-5.

[15] Dong YJ, Tsuzuki E, Kamiunten H, et al. Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice（*Oryza sativa* L.）[J]. Field Crops Res, 2003, 81（2/3）: 133-139.

[16] 陈海生, 陶龙兴, 王熹, 等. 水稻穗芽相关性状的 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2006, 20（3）: 253-258.
Chen HS, Tao LX, Wang X, et al. Identification of QTL associated with pre-harvest sprouting traits in rice [J]. Chin J Rice Sci, 2006, 20（3）: 253-258.

[17] Gao FY, Ren GJ, Lu XJ, et al. QTL analysis for resistance to preharvest sprouting in rice（*Oryza sativa*）[J]. Plant Breed, 2008, 127（3）: 268-273.

[18] Hori K, Sugimoto K, Nonoue Y, et al. Detection of quantitative trait loci controlling pre-harvest sprouting resistance by using backcrossed populations of japonica rice cultivars [J]. Theor Appl Genet, 2010, 120（8）: 1547-1557.

[19] 杨锟, 尚菲, 陈露露, 等. 水稻穗发芽性状的 QTL 定位 [J]. 扬州大学学报：农业与生命科学版, 2019, 40（3）: 16-21.
Yang K, Shang F, Chen LL, et al. QTL mapping for pre-harvest sprouting traits in rice [J]. J Yangzhou Univ Agric Life Sci Ed, 2019, 40（3）: 16-21.

[20] Cheon KS, Won YJ, Jeong YM, et al. QTL mapping for pre-harvest sprouting resistance in japonica rice varieties utilizing genome re-sequencing [J]. Mol Genet Genomics, 2020, 295（5）: 1129-1140.

[21] Wang Q, Lin QB, Wu T, et al. OsDOG1L-3 regulates seed dormancy through the abscisic acid pathway in rice [J]. Plant Sci, 2020, 298: 110570.

[22] Wang J, Deng QW, Li YH, et al. Transcription factors *Rc* and *OsVP* 1 coordinately regulate preharvest sprouting tolerance in red pericarp rice [J]. J Agric Food Chem, 2020, 68（50）: 14748-14757.

[23] Chen WQ, Wang W, Lyu YS, et al. OsVP1 activates *Sdr4* expression to control rice seed dormancy via the ABA signaling pathway [J]. Crop J, 2021, 9（1）: 68-78.

[24] Zhao B, Zhang H, Chen TX, et al. Sdr4 dominates pre-harvest sprouting and facilitates adaptation to local climatic condition in Asian cultivated rice [J]. J Integr Plant Biol, 2022, 64（6）: 1246-1263.

[25] Du L, Xu F, Fang J, et al. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of PHS8/ISA1 leads to pre-harvest sprouting in rice [J]. Plant J, 2018, 95（3）: 545-556.

[26] Fang J, Chai CL, Qian Q, et al. Mutations of genes in synthesis of the carotenoid precursors of ABA lead to pre-harvest sprouting and photo-oxidation in rice [J]. Plant J, 2008, 54（2）: 177-189.

[27] Xu F, Tang JY, Gao SP, et al. Control of rice pre-harvest sprouting by glutaredoxin-mediated abscisic acid signaling [J]. Plant J, 2019, 100（5）: 1036-1051.

[28] Xu F, Tang JY, Wang SX, et al. Antagonistic control of seed dormancy in rice by two bHLH transcription factors [J]. Nat Genet, 2022, 54(12): 1972-1982.

[29] Fu K, Song WH, Chen C, et al. Improving pre-harvest sprouting resistance in rice by editing OsABA8ox using CRISPR/Cas9 [J]. Plant Cell Rep, 2022, 41(10): 2107-2110.

[30] Zhou CL, Lin QB, Lan J, et al. WRKY transcription factor *OsWRKY29* represses seed dormancy in rice by weakening abscisic acid response [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 691.

[31] Jin J, Xiong LL, Gray JE, et al. Two awn-development-related peptides, GAD1 and OsEPFL2, promote seed dispersal and germination in rice [J]. Mol Plant, 2023, 16(3): 485-488.

[32] Gubler F, Millar AA, Jacobsen JV. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. Curr Opin Plant Biol, 2005, 8(2): 183-187.

[33] Tuan PA, Kumar R, Rehal PK, et al. Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals[J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 668.

[34] Yaish MW, El-Kereamy A, Zhu T, et al. The APETALA-2-like transcription factor OsAP2-39 controls key interactions between abscisic acid and gibberellin in rice[J]. PLoS Genet, 2010, 6(9): e1001098.

[35] Kobayashi Y, Murata M, Minami H, et al. Abscisic acid-activated SNRK2 protein kinases function in the gene-regulation pathway of ABA signal transduction by phosphorylating ABA response element-binding factors [J]. Plant J, 2005, 44(6): 939-949.

[36] Kobayashi Y, Yamamoto S, Minami H, et al. Differential activation of the rice sucrose nonfermenting1-related protein kinase2 family by hyperosmotic stress and abscisic acid [J]. Plant Cell, 2004, 16(5): 1163-1177.

[37] Xiong M, Yu JW, Wang JD, et al. Brassinosteroids regulate rice seed germination through the BZR1-RAmy3D transcriptional module [J]. Plant Physiol, 2022, 189(1): 402-418.

（责任编辑　朱琳峰）

生物技术通报