



作物株型与产量研究进展与展望

王文广¹, 王永红^{1,2,3*}

1. 山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018;

2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101;

3. 中国科学院分子植物卓越创新中心, 上海 200032

* 联系人, E-mail: yhwang@genetics.ac.cn

收稿日期: 2021-07-30; 接受日期: 2021-09-23; 网络版发表日期: 2021-10-19

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)和国家自然科学基金项目(批准号: 91935301)资助

摘要 作物株型主要包括株高、分蘖数、分蘖角度和穗部形态等, 是决定作物产量的重要农艺性状。作物株型的驯化或改良已在作物产量的突破中起到至关重要的作用。随着作物株型分子调控网络的不断解析, 为通过分子设计改良作物株型、进一步提高作物产量奠定了坚实的基础。重点关注水稻等模式作物株型调控机理的最新研究进展及其对株型改良和产量的贡献, 并对作物株型未来的研究趋势进行了展望。同时, 针对我国未来粮食增产面临的瓶颈, 提出了应对策略, 为面向2035年进行了战略布局。

关键词 株型, 产量, 分蘖数, 分蘖角度, 穗型

伴随着经济和人口快速增长、可耕地资源逐渐减少和自然灾害频发, 世界粮食安全问题日益突出。增加单位面积的粮食产量是解决世界粮食安全问题的根本途径。20世纪中叶以矮化育种为特征的“第一次绿色革命”通过降低株高进行株型改良, 培育了一系列抗倒伏农作物新品种, 适应了当时的水肥条件, 实现了小麦和水稻等粮食作物产量的突破, 成为通过株型改良有效提高作物产量的经典案例^[1,2]。随着高通量测序和基因编辑等技术快速发展, 借助新技术进行作物株型改良为世界粮食增产提供了新的思路。解析作物株型遗传调控网络及其与环境的互作机制, 将为作物株型分子设计育种, 实现作物产量的进一步提高奠定坚实基础。

1 国内外研究现状

1.1 作物分蘖数形成的新机制

作物的分蘖数直接影响作物有效穗数和穗粒数, 是控制产量的核心要素之一。近年来, 科研人员相继克隆了一系列参与作物分蘖数调控的关键基因, 并对它们的分子调控机理及遗传途径进行了深入研究^[3,4]。独脚金内酯(strigolactones, SLs)作为一类新型的植物激素, 在调控作物分蘖数方面具有重要作用。通过对一系列水稻矮生多分蘖突变体的研究, 克隆了参与SLs生物合成的关键基因*DWARF27* (*D27*), *D17*, *D10*, *Os-MAX1s*及信号途径相关基因*D3*, *D14*和*D53*, 并阐明了SLs调控水稻分蘖形成的分子机理^[5]。在SLs存在时,

引用格式: 王文广, 王永红. 作物株型与产量研究进展与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1366–1375

Wang W G, Wang Y H. Crop plant architecture and grain yields (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1366–1375, doi: 10.1360/SSV-2021-0280

D14可以与D3, D53结合, D53泛素化后被26S蛋白酶体识别并降解, 解除D53对SLs下游响应因子的抑制作用, 从而抑制分蘖芽的伸长生长^[3]. 水稻中的理想株型调控因子Ideal Plant Architecture 1 (IPA1)作为SLs重要的下游响应转录因子, 通过抑制分蘖芽的伸长生长参与调控水稻的分蘖数^[3,5]. 研究表明, D53可以通过与IPA1蛋白互作抑制IPA1的转录活性, 而IPA1又可以激活D53的表达^[5]. 最近, SLs信号响应基因的研究取得了新的突破性进展. 该研究系统鉴定了拟南芥中SLs的早期响应基因, 揭示SLs通过一种全新的信号转导机制调控植物株型的分子机制^[6], 对进一步阐明SLs信号转导机制及其调控作物株型应用潜力具有重要的借鉴和指导意义. SLs和油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)信号途径都可以通过调节D53和BRs信号途径中的转录复合体OsBZR1-RLA1-DLT的稳定性调控水稻*Teosinte Bunched 1* (*OsTBI*)的表达, 进而控制水稻分蘖数^[7], 暗示*TBI*可能作为一个关键节点基因整合多个激素信号进而调控分蘖的发育. 此外, 生物钟调控基因*CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1* (*OsCCA1*)可以通过正向调控*OsTBI*, *D10*, *D14*和*IPA1*的表达并整合糖信号进而调控水稻株型并影响水稻产量^[8].

更为重要的是, 研究证实了SLs途径相关基因在作物高产育种中的关键作用. 在20世纪60年代的绿色革命中, *SEMIDEARF 1* (*SD1*)基因作为重要的矮秆基因在生产上大面积应用^[1,2]. 最近, 在水稻重要骨干亲本华占中发现了SLs的合成基因*D17*的一个优良等位基因, 作为绿色革命基因*SD1*的伴侣基因在育种过程中被共同选择固定下来, 实现了矮秆抗倒和多蘖高产的最佳组合, 成功解析了绿色革命中矮秆多分蘖类型品种的分子机理, 该研究同时也为SLs途径基因应用于水稻株型的高产育种提供了依据^[9]. 此外, *TBI*作为SLs重要的下游响应转录因子IPA1的靶基因, 在多分蘖的野生种大刍草到单秆的玉米驯化中发挥了关键作用, 对玉米产量的大幅提高具有重要贡献^[10]. 因此, SLs途径相关优异等位基因在未来作物株型改良及产量突破中具有重要的应用潜力.

1.2 作物分蘖角度驯化机制及分子调控网络解析

作物的分蘖角度是指最外侧分蘖与垂直线之间的夹角, 反映了作物株型的松散程度. 合适的分蘖角度是作物在单位面积土地上实现高产的重要保障. 由匍匐

生长、低产的野生稻向直立、高产的栽培稻驯化是株型改变对产量贡献的一个典型例子. 控制野生稻匍匐生长的关键基因*PROSTRATE GROWTH 1* (*PRGO1*), *PROG7*和*RICE PLANT ARCHITECTURE DOMESTICATION* (*RPAD*)均编码C2H2类型的锌指蛋白转录因子, 这些转录因子的过量表达导致水稻匍匐生长^[5]. *PROG1*和*RPAD*^{110kb}在匍匐生长的亚洲野生稻向直立生长的亚洲栽培稻驯化过程中受到人工选择, 而*PROG7*和*RPAD*^{113kb}则在非洲栽培稻的驯化中受到选择, 进一步证实了亚洲栽培稻和非洲栽培稻的驯化是相互独立的^[5]. 这些基因驯化后, *TILLER ANGLE CONTROL 1* (*TAC1*)和*TILLER INCLINED GROWTH 1* (*TIG1*)分别在粳稻和籼稻分蘖角度驯化过程中受到选择^[5]. 其中, *TAC1*基因是决定籼稻和粳稻分蘖角度差异的关键位点, 在粳稻的驯化过程中, *TAC1* 3'端非编码区的突变受到人工选择使得粳稻具有非常紧凑的株型, 因其适宜密植在粳稻生产上被广为利用^[5].

近年来, 作物分蘖角度的分子调控机制研究取得了突破性进展, 尤其是在重力反应介导水稻分蘖角度形成的分子途径的解析方面^[5]. 通过分析水稻茎重力反应过程中的动态转录组, 确立了一条以*LAZY1* (*LAI*)为核心介导的*HEAT STRESS TRANSCRIPTIONAL FACTOR 2D* (*HSEF2D*)-*LAI*-*WUSCHEL RELATED HOMEBOX 6* (*WOX6*)/*11*参与调控水稻分蘖角度的分子途径^[11], 为阐明水稻分蘖角度形成的分子网络奠定了基础. 其中, *LAI*是从经典的水稻散生材料中克隆到的调控分蘖角度的关键基因, 其通过正调控水稻地上部分生长素侧向运输, 从而调控水稻茎基部生长素的不对称分布、重力反应和分蘖角度^[5]. *LAI*在玉米中的同源基因不仅具有和水稻类似的调控重力反应的保守功能, 同时还参与调控玉米穗子发育, 具有一定的功能分化^[12]. 在筛选水稻*la1*的抑制子(suppressors)深入解析*LA1*的调控机制时, 发现SLs途径的基因突变后可以恢复*la1*的散生表型, 进而揭示了SLs通过抑制局部的生长素生物合成调控植物茎的重力反应和分蘖角度的新功能^[13]. 通过对*LA1*互作蛋白的鉴定, 发现*Brevis Radix Like 4* (*OsBRXL4*)通过与*LA1*互作影响*LA1*的核定位, 从而揭示了*LA1*影响水稻的重力反应及分蘖角度的新机制^[14]. 最近, 在重力介导水稻分蘖角度形成的早期分子事件方面也取得了重要进展. 研究发现*OsHOX1*和*OsHOX28*通过结合在重力反应早期响应

基因*HSA2D*启动子上负调控*HSA2D*的表达参与调控水稻的分蘖角度^[15]。LA2作为经典淀粉平衡石途径的新组分, 通过与淀粉合成酶*Oryza sativa* plastidic phosphoglucomutase (OspPGM)在叶绿体中直接互作, 特异性地参与水稻重力感应器官中淀粉的合成进而调控水稻的重力反应和分蘖角度^[16]。由于突变体*la2*重力感应器官中淀粉完全缺失而其重力反应只表现为部分缺陷, 暗示可能还存在一条未知的不依赖淀粉平衡石的新途径参与调控水稻的早期重力感应^[16]。研究同时还发现LA2作用在LA1的上游参与调控生长素的不对称分布, 从而将早期的重力感应和后期的生长素不对称分布建立了联系^[16]。目前小麦等作物中有关分蘖角度调控机理的研究相对较少, 水稻分蘖角度遗传调控网络的深入解析, 不仅对水稻密植及其抗倒伏育种具有重要的理论指导意义, 同时也为小麦等其他作物的分蘖角度的研究提供了示范和借鉴。

叶夹角作为冠层结构的一部分, 对作物的种植密度也具有决定性作用。最近, 研究人员克隆了两个控制玉米密植增产的关键基因*Upright Plant Architecture1* (*UPA1*)和*UPA2*。其中, *UPA1*是一个BRs合成途径基因*Brassinosteroid C-6 Oxidase1* (*BRD1*), 而*UPA2*作为一个远端顺式元件调控其下游9.5kb的*ZmRAVLI*基因的表达而发挥功能^[17]。*ZmRAVLI*编码一个含有B3结构域的转录因子, 通过正调控*BRD1*的表达提高叶环区的内源BR水平正调控叶夹角^[17]。玉米祖先种大刍草的*UPA2*位点上2bp的序列差异可以抑制其下游的*ZmRAVLI*基因表达, 进而引起*BRD1*的表达下调和内源BR水平的下降, 最终导致叶夹角变小^[17]。田间试验表明, *UPA2*的大刍草近等基因系和*ZmRAVLI*敲除系在密植条件下均具有显著的增产效应^[17]。该研究说明利用野生种质资源中叶夹角的优异等位基因是突破目前限制玉米紧凑株型育种瓶颈的重要途径之一。

当前, 育种家把通过作物合理密植来提高群体产量作为重要的育种目标之一, 有关作物分蘖角度或叶片夹角的分子机理研究将为育种家提供重要的适用于密植的基因资源。

1.3 作物穗部性状调控机理及对产量的贡献

穗部性状是与作物产量直接相关的重要复杂农艺性状。随着越来越多的作物穗部性状关键基因的相继克隆, 穗发育的分子调控机理研究取得了重要进展。

水稻穗部性状包括穗长、穗粒数、枝梗数等^[3,5]。水稻理想株型基因*IPA1*的功能获得性植株不仅表现为分蘖减少、茎秆粗壮、抗倒伏能力增强, 还表现出穗粒数和千粒重增加、产量增加等优良性状^[18,19]。在甬优12号中图位克隆到的主效QTL位点*qWS8/ipa1-2D*, 经鉴定该QTL位点是位于*IPA1*上游的一段串联重复序列, 通过抑制*IPA1*的DNA甲基化修饰提高*IPA1*基因启动子区域的染色质结构的开放程度, 从而促进*IPA1*基因的适量高表达和水稻产量的提高^[20]。*IPA1 INTERACTING PROTEIN 1* (*IP1I*)编码一个RING-finger E3 ligase, 通过泛素化*IPA1*精细调控*IPA1*在不同组织中的蛋白水平。在*ip1i*突变体中, *IPA1*蛋白水平在茎基部降低而在穗部升高, 从而表现为分蘖数增加、穗子变大、穗粒数增加的表型, 很好地协调了分蘖数和穗粒数。因此, *IP1I*是一个既不牺牲分蘖数又能提高穗粒数的具有增产潜力的候选基因^[21]。研究还发现控制水稻新株型的基因*New Plant Type 1* (*NPT1*)编码一个与人类OTUB1蛋白高度同源的去泛素化酶OsOTUB1, 该酶通过与*IPA1*互作抑制*IPA1*的K63位多聚泛素化(K63Ub), 促进*IPA1*的K48Ub依赖的蛋白酶体降解途径。OsOTUB1功能缺失使得*IPA1*过量累积, 产生少分蘖、壮秆和大穗的新株型^[22]。另外, OsOTUB1还通过影响颖壳细胞的扩展从而控制水稻籽粒的大小和形状^[23]。基因的顺式调控序列决定了基因特异表达方式, 尽管近些年研究人员预测和鉴定了一些作物中潜在的顺式调控元件, 但有关这些顺式调控元件如何影响基因表达进而调控植物表型是亟待解决的难题。*Oryza sativa* *REPRODUCTIVE MERISTEM 20* (*OsREM20*)启动子区域存在携带*CArG*元件的反向重复(inverted repeat, IR)序列, 该IR序列通过影响OsMADS34对*CArG*元件的结合能力进而调控穗发育^[24]。通过单倍型分析发现, IR序列在不同水稻品种中存在两种主要的单倍型, 即含有完整IR序列的*pOsREM20^{IR}*和非完整IR序列的*pOsREM20^{ΔIR}*^[24]。不同单倍型直接影响OsMADS34对*CArG*元件的结合能力, 从而导致*OsREM20*的表达量变化进而特异地调控穗粒数差异^[24]。通过基因编辑或传统育种方法将粳稻品种中*pOsREM20^{IR}*单倍型改良为*pOsREM20^{ΔIR}*单倍型, 可以显著提高穗粒数, 具有显著的增产效应^[24]。这些研究深化了我们对水稻株型调控机制的认识, 为提高水稻产量提供了新的优异等位基因或重要的遗传操作靶点。

小麦穗部性状包括小穗数、穗粒数和千粒重等,是决定小麦产量的重要农艺性状^[25]. *Grain Number Increase 1 (GNI1)*编码一个homeodomain leucine zipper class I (HD-Zip I)转录因子,参与调控小穗数和穗粒数,进而影响小麦产量^[25]. 在小麦驯化过程中,*GNI1*基因表达水平降低导致小穗上可育小花数增多、小穗穗粒数增多,进而提高小麦产量^[25]. *GNI-A1*保守域上的单个氨基酸N105Y自然变异导致穗粒数和产量增加,在小麦生产中被广泛应用^[25]. 此外,*TaTB1*基因通过表达量的改变,调控穗发育相关基因的表达进而调控穗发育及产量^[26]. 在当前推广的小麦品种中,*TaTB1-B*和*TaTB1-D*的自然变异分别在冬麦和春麦中被选择,参与调控小麦穗部形态^[26]. 定向改良小麦穗部性状,对提高小麦产量具有重要意义,而目前克隆到的小麦穗部性状控制基因还较少,且分子机理也不清楚,有待更加深入的研究.

玉米穗部性状相对比较复杂,主要包括穗长、穗粗、轴粗、穗行数、行粒数、穗粒重和穗重等^[27,28],改良玉米穗部性状是提高玉米产量的重要途径之一. 拟南芥中*CLAVATA-WUSCHEL (CLV-WUS)*受体配体途径,通过形成一个动态平衡的负反馈回路,维持分生组织的分化活性^[29]. *CLV-WUS*通路在植物中相对保守,在玉米中通过对一系列的玉米雌穗突变体的研究揭示了*CLV-WUS*受体配体途径通过调节玉米茎端分生组织的稳态和器官分化调节玉米雌穗的发育和大小,一些*CLV*基因的弱突变体表现为穗轴直径和籽粒行数显著增加而穗长不受影响,可显著提高玉米的产量^[27]. 利用基因编辑技术对玉米*CLV3-like (CLE)*启动子区进行精准编辑获得的*CLE*弱等位突变体也表现出增加玉米穗子大小及产量的优良性状^[27]. *KNOTTED 1 (KN1)*是玉米中发现的第一个不依赖于*CLV-WUS*途径的因子,属于*KN1-like homeobox (KNOX)*家族蛋白,在茎分生区中平衡茎细胞再生和器官起始方面发挥重要作用^[28]. *KN1*可以直接调控参与激素代谢、运输和信号转导尤其是生长素途径的相关基因的表达,通过激素途径调控穗形态的发育和玉米产量^[28]. *KERNEL NUMBER PER ROW 6 (KNR6)*编码一个活性的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,能够磷酸化ARF GTPase-activating protein (AGAP)调节GTP结合蛋白活性. *KNR6*过量表达时通过影响穗长和籽粒行数进而调控玉米产量^[28]. *UNBRANCHED 2 (UB2)*和*UB3*属于*SQUAMO-*

*SA PROMOTER BINDING (SBP)-box*家族蛋白的转录因子,这两个转录因子通过限制穗分生区细胞横向分化而发挥功能并存在功能冗余,二者的双突变体表现为增大的穗分生区和籽粒行数; *GROWTH-REGULATING FACTOR (GRF)-INTERACTING FACTOR 1 (GIF1)*作为上游的转录因子可以直接调控*UB3*等基因的表达进而调控穗子大小^[28]. 这些参与调控玉米穗部性状关键因子的鉴定,为定向改良穗部性状,提高玉米产量奠定了基础.

1.4 作物株型与环境之间的互作

植物株型的形成过程不仅受内在遗传因素的调控,同时还受温度、水肥、光周期等外界环境因素的影响. 作物对不同环境因子响应而产生的不同株型表型特征,称为作物株型的环境可塑性.

近年来,有关作物与温度尤其是极端温度互作的研究已成为研究热点. 甲基转移酶*OsNSUN2*通过介导mRNA的m⁵C修饰,在水稻抵抗高温胁迫中能够提高光合系统的稳定性和自我修复能力,从而维持水稻叶片在高温环境下正常的形态建成^[30]. tRNA硫醇化途径中的关键基因*Slender Guy 1 (SLG1)*编码一个保守的细胞质tRNA 2-硫化蛋白2,通过维持高温环境下水稻体内的tRNA硫醇化水平,参与调控高温环境下的穗部形态调控,过量表达该基因可以显著提高水稻对高温的耐受性^[31]. 进一步研究发现*SLG1*启动子区和编码区的序列差异共同决定了携带粳型*SLG1*的水稻植株对孕穗期高温具有更强的抵抗能力,导致粳稻在高温条件下比籼稻具有更高的结实率和有效穗粒数^[31]. 最新研究发现,保守的*MADS-box*蛋白家族成员*MADS1*在高温环境下能够通过调控细胞分裂素含量维持大麦花序发育的稳定性,揭示了外界环境通过遗传因子和激素信号影响花序形态建成的机制^[32].

极端低温和倒春寒等导致的低温灾害也在逐年增加. 每年我国因低温造成的粮食损失高达3~5亿吨,严重影响着粮食安全. 有研究发现水稻*MADS-box*转录因子家族*OsMADS57*协同其互作蛋白*OsTB1*,具有平衡水稻低温耐受性和水稻分蘖形成的分子开关特性^[33]. 低温下,*OsMADS57*与*OsTB1*通过直接激活*OsWRKY94*的转录,启动防御反应;正常温度下,*OsMADS57*与*OsTB1*蛋白互作抑制独脚金内酯受体基因*D14*的转录,促进水稻分蘖芽的分化及分蘖的形成^[33].

另外, 通过对水稻微核心种质材料进行低温耐受性鉴定, 并将表型与91个bZIP转录因子的氨基酸序列进行关联分析, 发现*bZIP73*是一个与苗期低温耐受性高度关联的粳稻耐低温基因^[34]。进一步研究表明, *bZIP73*^{Jap}通过与*bZIP71*互作来调节水稻体内植物激素脱落酸(ABA)和活性氧(ROS)水平, 从而调节水稻对低温的耐受性及低温条件下的水稻形态建成^[34]。研究发现, 小麦苗期的分蘖角度受温度调节, 并且分蘖角度会随着周围环境温度的降低而变大, 并发现小麦调控抗寒的位点与控制分蘖角度的位点高度关联^[35]。这些研究为应对全球极端温度频发、培育温度胁迫下仍然高产或者不减产的品种, 保障作物高产稳产提供了一种有效策略。

营养也是影响植物株型的重要环境因素。2021年《政府工作报告》中首次提出“碳达峰、碳中和”的目标, 农业生产迫切需要更加高效、绿色、低碳的模式。因此, 矿质营养对植物生长发育的调控越来越成为研究的热点。氮和磷是植物需要从外界摄取的最主要的矿质元素, 也是促进作物产量提高的主要肥料成分。其中, 硝态氮是植物吸收利用的主要氮元素, 其吸收与转运主要由NRT1/PTR: Nitrate Transporter1/ Peptide Transporter family (NPF)家族成员参与完成^[36]。拟南芥中鉴定到的第一个硝酸盐转运蛋白NRT1.1/CHL1通过转换其磷酸化状态, 调控其对硝酸盐的亲合性, 行使转运和感受硝酸盐的双重功能, 进而调控拟南芥的生长发育和形态建成^[37]。基于对NRT1.1等的研究, 利用负责硝酸盐再分配的*NRT1.7*的启动子驱动嵌合体转运蛋白NC4N(嵌合了NRT1.1及NRT1.2)编码基因, 创制的拟南芥、水稻及烟草转基因植株均呈现出植株高大、种子产量显著提高的表型^[38]。*AtNRT1.1*在水稻中的同源基因*OsNRT1.1A*及*OsNRT1.1B*也作为硝酸盐转运体, 参与氮的转运及分配过程调控水稻株型及产量。过量表达*OsNRT1.1A*可显著增加穗分枝数; 过量表达籼稻来源的*OsNRT1.1B*可显著提高水稻分蘖数, 而对穗型影响较小^[39,40]。Growth-Regulating Factor 4 (OsGRF4), Nitrogen-mediated tiller Growth Response 5 (NGR5), NAM, ATAF1/2, CUC2 (NAC)家族OsNAC42及TCP家族的OsTCP19等转录因子, 通过对下游靶基因的调控影响氮的吸收和利用, 进而调控株型及产量^[41~44]。*ARE1*编码一个重要的氮素同化途径相关的负调控因子, 在水稻和小麦中, 其功能缺失可产生衰老延

缓、穗子变大、产量提高等表型^[45,46]。此外, 磷也可以通过参与能量代谢、脂膜和核苷酸的合成及光呼吸作用等过程调控作物株型。水稻缺磷会导致叶片直立、分蘖减少^[47]。缺磷条件下, 磷元素感应蛋白Syg1/Pho81/XPR1 (SPX1)与SPX2被诱导并与叶倾角调控因子REGULATOR OF LEAF INCLINATION 1(RLI1)直接互作, 阻止RLI1与下游调控细胞伸长的基因BRASSINOSTEROID UPREGULATED 1 (BUI)和BUI-LIKE 1 COMPLEX1 (BCI)启动子的结合, 最终抑制了BUI与BCI的表达, 导致叶片呈现直立表型^[47]。缺磷还可以促进独脚金内酯的合成及运输, 从而促进分枝负调控因子*TBI/BRC1*的表达, 抑制芽伸长生长, 引起植物分枝或分蘖减少^[3]。此外, 氮磷还可以协同调控作物株型, 以维持植物最佳生长状态。硝酸盐信号可通过NRT1.1B-SPX4, 协同激活硝酸盐应答基因*NLP3*和磷饥饿应答基因*PHR2*, 实现氮磷营养平衡, 调控生长发育^[48]。

2 未来发展趋势

未来30年, 预计全球人口将达到100亿, 为了保障未来粮食安全, 未来需要借助基因编辑等新技术和新方法对作物株型进行精准设计, 培育具有高产、稳产、抗逆和适应机械化的作物新品种。在对上述作物株型最新研究进展综述的基础上, 提出了作物株型未来的研究趋势。

2.1 不同时空维度下株型性状的动态研究

近年来随着新的传感器、成像技术、表型数据获取后的加工和标准化等技术和算法的迅速发展, 自动化、高通量表型分析系统的发展已经实现了对较大群体的快速评估, 增加了选择强度并提高了选择准确性, 为表型组学的建立和完善提供了便利。另外, 随着新的转录组测序技术的发展及测序成本的降低, 可以对田间作物的全生育期进行转录组数据分析, 结合表型组数据进行作物的株型动态发育过程的研究, 为全面解析作物田间全生育期的株型动态发育的分子机理提供了可能。大规模地获取作物不同品种和种质的基因型数据, 结合作物不同时空的群体株型表型组数据进行不同株型性状的全基因组关联分析, 解析不同时空不同株型性状发育调控的动态机理。未来对株型发育动

态的时空研究对培育具有广适性和稳产性的作物新品种具有重要意义, 是未来研究的重要方向之一。

2.2 塑造适应机械化管理和收获的作物株型

随着我国农业由家庭个体经营向种植大户、大中型农场的发展趋势, 我国机械化的快速发展及从事农业人口的减少, 亟需开展适应机械化管理和收获的株型相关研究。为此, 我国农业农村部农业机械化司发布《主要农作物品种选育宜机化指引》的通知, 为未来农作物机械化种植和收获提出株型方面的具体指标。例如株型紧凑或半紧凑的小麦、结穗高度适中的玉米、紧凑和株高适中的水稻等。相比传统的水稻种植, 直播稻更适合机械化操作、省工、省力、劳动生产率高、投入产出率高和经济效益好等优势, 也将是未来水稻种植方式的一个重要发展方向。为了适应我国农业方面未来的机械化作业, 适应机械化的株型研究及株型育种实践将是未来重要的研究方向之一。

2.3 探讨极端温度、低肥等环境条件对作物株型的调控规律

温度作为最重要的环境因子之一, 调控作物的发育进程及最终产量。在小麦乳熟期, 极端高温引起的干热风会造成小麦穗子秕粒, 导致严重减产; 在水稻生产中也会因为低温而导致冷害, 苗期低温会导致幼苗青枯, 而后期低温会导致秃尖、瘪粒甚至不抽穗; 由于频发的寒潮及倒春寒, 对小麦这样的越冬作物造成了严重的减产甚至绝产。所以开展作物在极端温度下株型调控机制的研究, 挖掘能适应极端温度的株型控制基因, 实现作物高产稳产是未来重要研究方向之一。

随着化肥和农药的大量使用, 作物产量得到提高的同时, 也增加了农业生产的成本, 给农业和生态环境带来了一系列亟待解决的问题。因此, 未来迫切需要深入解析营养对作物株型及产量的调控机制, 加强对低肥等生产条件下作物株型调控机理的研究, 培育株型优良、高产且养分高效的新品种, 发展绿色生态农业。

2.4 利用基因编辑技术对关键作物株型性状进行精准改良

作物中很多重要株型性状变异是由单个或者多个

SNP导致的, 如果按照常规方法利用这些优异变异, 需要经过漫长的回交过程, 同时伴随不良基因的连锁。随着基因编辑技术快速发展, 未来可以在不同遗传背景下按照株型性状的关键优异变异进行编辑, 精准改变某个氨基酸或几个氨基酸, 或者对基因的启动子及一些关键的顺式调控元件进行精准操作, 实现株型控制基因的定量表达, 创制不同背景下的优异等位变异, 实现株型的优化和作物的高产。

总之, 综合利用动态表型组、转录组和基因组大数据解析作物株型动态的调控网络, 开展适应大规模机械化生产的株型研究, 挖掘营养高效利用和抵御极端温度的作物株型控制基因, 并利用新的基因编辑等配套技术进行作物株型的精准改良和设计, 为培育高产、稳产和广适的品种带来新的活力和更多可能。

3 我国面临的瓶颈与对策

3.1 传统增产手段接近极限, 需要通过合理密植化种植等来寻找新的增长点

通过降低株高实现作物产量提高的方式, 收获指数已接近极限, 因此通过改良株高培育更高产的品种遇到瓶颈。随着作物育种水平和生产水平的不断提高, 单靠挖掘单株生产力而达到大幅度提高作物产量也已十分困难。所以, 解决作物个体与群体的矛盾, 通过提高群体产量来增加作物产量, 选育和推广耐密植作物品种是未来实现作物产量突破的重要策略。而高密度种植对作物株型有着较高的要求, 如上冲的叶片、合适的分蘖角度、较高的有效分蘖数等。为此, 考虑作物密植化问题的同时需要针对作物叶片形态和叶夹角、分蘖角度、分蘖数及穗部形态等株型性状进行综合、精准和协同改良, 实现作物密植高产的最优株型组合, 寻找密植条件下进一步增产的可能途径。

3.2 作物株型的动态调控网络及其环境可塑性研究有待加强

在全球气候变化背景下, 作物将面临温度、营养和光照等环境因素的时空挑战。目前我国作物的环境可塑性研究尚处于起步阶段, 有很多问题需要解决。环境因素复杂多样, 不同环境因子往往交互作用, 多种环境因子对作物株型可塑性的综合影响需要进一步研究。当前作物株型可塑性的研究主要还停留在宏观

方面, 需要加强在分子层面上对其调控机制进行深入研究. 在作物整个生育期内, 其生长环境也是动态变化的, 需要开展作物在整个生育期的株型环境可塑性研究; 根据不同生态地区、不同品种和栽培措施, 结合抗逆性及品种的发育时期, 借助新技术和大数据, 综合利用各种组学进行株型的动态环境可塑性的理论研究, 为选育能适应多变环境的株型、增强作物的抗逆能力和提高作物的高产稳产能力奠定理论基础.

3.3 需要突破相关作物遗传转化难, 尤其是受转化背景限制的难题

小麦作为主要的粮食作物之一, 对保障我国粮食安全至关重要, 开展小麦基因功能研究对突破小麦产量具有重要意义. 但目前小麦转化效率低, 尤其是受到遗传背景的制约, 不能进行有效且大规模的转化和基因编辑, 极大地限制了小麦的分子机理研究和育种应用. 尽管水稻和玉米的遗传转化水平已经有很大突破, 但仍然受到遗传背景的限制, 相关遗传背景品种的转化难的问题亟待解决. 野生资源中含有大量尚未利用的优异等位基因, 由于遗传转化难, 也限制了利用野生资源开展作物株型的从头驯化研究. 为了克服上述难题, 要集中国家优势科研力量进行相关作物的遗传转化科研攻关, 突破技术瓶颈, 为通过基因编辑进行作物的理论研究和应用研究奠定基础.

3.4 作物遗传资源狭窄且利用率低

由于杂交育种所用的亲本大多是一些骨干亲本, 后代不同品种间遗传多样性差; 而含有丰富变异的野生资源或者农家种因综合农艺性状差、不良性状连锁、回交选育周期长等特点, 极大地限制了其在育种中的应用, 导致我国育种的遗传资源狭窄. 为了突破该瓶颈, 未来要加强对现有的种质资源、野生资源及近源种中包括株型在内的表型评价, 结合基因型数据和表型数据进行优异基因挖掘和机理研究, 为育种家提供更多可以利用的优异株型基因资源进行株型改良育种. 同时, 通过近年来发展的基因编辑技术, 直接在农艺性状好的受体材料上按照新挖掘的优异等位变异进行精准编辑, 可以快速获得具有特定优异等位变异的新品系. 另外, 也可以综合利用多种基因编辑方式在农艺性状好的材料上进行精准编辑, 创造新的等位变异, 并通过表型筛选优异等位变异, 进行株型性状

的分子设计. 最近我国科学家对四倍体野生稻的从头人工驯化的工作开启了利用野生资源的新的策略^[49], 这种策略同样适用于其他作物, 未来通过对作物野生资源直接进行基因编辑达到改良株型及其他重要农艺性状的目的, 从而突破现有资源狭窄的瓶颈, 为育种提供更多选择.

4 面向2035年战略布局

近年来, 我国作物株型分子机理的研究取得了一系列突破性进展, 鉴定了一些在生产上有重大应用价值的株型新基因或者优异等位变异, 为我国作物理想株型育种提供了理论支持. 在对国内外有关作物株型的研究进展总结的基础上, 结合我国未来农业生产面临的瓶颈, 提出了面向2035年有关作物株型研究的战略布局.

4.1 利用大数据和新技术解析株型调控机理

以主要农作物为研究对象, 综合利用各种动态的表型组数据、转录组数据、基因组测序数据和代谢组数据等系统对调控作物株型的关键基因及分子调控网络进行解析, 并综合利用遗传学、分子生物学和生物信息学等多学科交叉的手段, 深入地研究株型发育的遗传及生理生化调控机制, 挖掘有应用价值的新基因, 为基因的精准编辑和分子设计育种提供靶位点.

4.2 开展作物株型与环境互作的分子机理研究

作物在不利的环境下生长, 往往会表现出生长矮小或其他不良的相关株型性状, 严重影响作物的产量. 开展作物株型与环境互作的分子机理研究, 为培育具有能适应不利环境又不牺牲产量的作物株型的品种提供理论支持. 同时开展低氮、低磷等条件下作物株型的研究, 培育具有氮、磷高效利用的新株型品种, 解决低肥条件下实现作物高产的难题.

4.3 开展主要作物的密植和抗倒伏研究

作物密植化种植是未来挖掘作物产量潜力的重要方式之一, 未来要集中针对各个作物的特点进行适合密植的株型研究, 比如小麦的有效分蘖数、分蘖角度及小麦旗叶夹角等性状; 玉米叶片夹角和株高等性状; 水稻分蘖角度、叶夹角和剑叶大小等性状. 另外,

随着作物密植, 往往容易导致作物发生倒伏造成大量减产, 所以开展适合密植条件下的抗倒伏株型研究将是未来研究的一个重要方向. 而未来开展抗倒伏研究要从降低株高之外的途径突破, 比如分蘖角度、茎秆韧性等.

4.4 利用基因编辑技术进行作物株型分子设计及加速株型的人工驯化

利用CRISPR-Cas9基因编辑技术, 实现多种株型

多个基因位点的精准编辑和修饰, 尤其是编辑一些重要的氨基酸位点或者顺式调控元件, 开展作物株型的分子设计育种. 近年来, 利用基因编辑技术分别对番茄野生种质资源和异源四倍体野生稻多个驯化基因进行同时编辑, 通过单一的转化事件和一个世代的培育就能对株型和品质进行很好的改良, 实现对野生种质资源的利用^[49,50]. 未来, 在突破作物各种野生资源遗传转化的基础上, 对野生资源大规模地开展作物株型的基因编辑, 进行快速人工驯化.

参考文献

- 1 Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 1999, 400: 256–261
- 2 Hedden P. The genes of the green revolution. *Trends Genets*, 2003, 19: 5–9
- 3 Wang B, Smith S M, Li J. Genetic regulation of shoot architecture. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 437–468
- 4 Wang Y, Li J. Molecular basis of plant architecture. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 253–279
- 5 Gao H, Wang W, Wang Y, et al. Molecular mechanisms underlying plant architecture and its environmental plasticity in rice. *Mol Breeding*, 2019, 39: 167
- 6 Wang L, Wang B, Yu H, et al. Transcriptional regulation of strigolactone signalling in *Arabidopsis*. *Nature*, 2020, 583: 277–281
- 7 Fang Z, Ji Y, Hu J, et al. Strigolactones and brassinosteroids antagonistically regulate the stability of the D53-OsBZR1 complex to determine *FCI* expression in rice tillering. *Mol Plant*, 2020, 13: 586–597
- 8 Wang F, Han T, Song Q, et al. The rice circadian clock regulates tiller growth and panicle development through strigolactone signaling and sugar sensing. *Plant Cell*, 2020, 32: 3124–3138
- 9 Wang Y, Shang L, Yu H, et al. A strigolactone biosynthesis gene contributed to the green revolution in rice. *Mol Plant*, 2020, 13: 923–932
- 10 Studer A, Zhao Q, Ross-Ibarra J, et al. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *TB1*. *Nat Genet*, 2011, 43: 1160–1163
- 11 Zhang N, Yu H, Yu H, et al. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the *LAZY1*-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 2018, 30: 1461–1475
- 12 Dong Z, Jiang C, Chen X, et al. Maize *LAZY1* mediates shoot gravitropism and inflorescence development through regulating auxin transport, auxin signaling, and light response. *Plant Physiol*, 2013, 163: 1306–1322
- 13 Sang D, Chen D, Liu G, et al. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 11199–11204
- 14 Li Z, Liang Y, Yuan Y, et al. OsBRX14 regulates shoot gravitropism and rice tiller angle through affecting *LAZY1* nuclear localization. *Mol Plant*, 2019, 12: 1143–1156
- 15 Hu Y, Li S, Fan X, et al. *OsHOX1* and *OsHOX28* redundantly shape rice tiller angle by reducing *HSA2D* expression and auxin content. *Plant Physiol*, 2020, 184: 1424–1437
- 16 Huang L, Wang W, Zhang N, et al. *LAZY2* controls rice tiller angle through regulating starch biosynthesis in gravity-sensing cells. *New Phytol*, 2021, 231: 1073–1087
- 17 Tian J, Wang C, Xia J, et al. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science*, 2019, 365: 658–664
- 18 Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541–544
- 19 Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 545–549
- 20 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

- 21 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
- 22 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. *Cell Res*, 2017, 27: 1142–1156
- 23 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. *Plant J*, 2017, 91: 849–860
- 24 Wu X, Liang Y, Gao H, et al. Enhancing rice grain production by manipulating the naturally evolved cis-regulatory element-containing inverted repeat sequence of *OsREM20*. *Mol Plant*, 2021, 14: 997–1011
- 25 Sakuma S, Golan G, Guo Z, et al. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 5182–5187
- 26 Dixon L E, Greenwood J R, Bencivenga S, et al. *TEOSINTE BRANCHED1* regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Cell*, 2018, 30: 563–581
- 27 Liu L, Gallagher J, Arevalo E D, et al. Enhancing grain-yield-related traits by CRISPR-Cas9 promoter editing of maize *CLE* genes. *Nat Plants*, 2021, 7: 287–294
- 28 Chen Z, Gallavotti A. Improving architectural traits of maize inflorescences. *Mol Breeding*, 2021, 41: 21
- 29 Williams L, Fletcher J C. Stem cell regulation in the *Arabidopsis* shoot apical meristem. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8: 582–586
- 30 Tang Y, Gao C C, Gao Y, et al. OsNSUN2-mediated 5-methylcytosine mRNA modification enhances rice adaptation to high temperature. *Dev Cell*, 2020, 53: 272–286
- 31 Xu Y, Zhang L, Ou S, et al. Natural variations of *SLG1* confer high-temperature tolerance in *indica* rice. *Nat Commun*, 2020, 11: 5441
- 32 Li G, Kuijter H N J, Yang X, et al. MADS1 maintains barley spike morphology at high ambient temperatures. *Nat Plants*, 2021, 7: 1093–1107
- 33 Chen L, Zhao Y, Xu S, et al. OsMADS57 together with OsTB1 coordinates transcription of its target *OsWRKY94* and *D14* to switch its organogenesis to defense for cold adaptation in rice. *New Phytol*, 2018, 218: 219–231
- 34 Liu C, Ou S, Mao B, et al. Early selection of *bZIP73* facilitated adaptation of *japonica* rice to cold climates. *Nat Commun*, 2018, 9: 3302
- 35 Marone D, Rodriguez M, Saia S, et al. Genome-wide association mapping of prostrate/erect growth habit in winter durum wheat. *Int J Mol Sci*, 2020, 21: 394
- 36 Wang Y Y, Cheng Y H, Chen K E, et al. Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 85–122
- 37 Sun J, Zheng N. Molecular mechanism underlying the plant NRT1.1 dual-affinity nitrate transporter. *Front Physiol*, 2015, 6: 386
- 38 Chen K E, Chen H Y, Tseng C S, et al. Improving nitrogen use efficiency by manipulating nitrate remobilization in plants. *Nat Plants*, 2020, 6: 1126–1135
- 39 Wang W, Hu B, Yuan D, et al. Expression of the nitrate transporter gene *OsNRT1.1A/OsNPF6.3* confers high yield and early maturation in rice. *Plant Cell*, 2018, 30: 638–651
- 40 Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 2015, 47: 834–838
- 41 Li S, Tian Y, Wu K, et al. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. *Nature*, 2018, 560: 595–600
- 42 Wu K, Wang S, Song W, et al. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice. *Science*, 2020, 367: eaaz2046
- 43 Tang W, Ye J, Yao X, et al. Genome-wide associated study identifies NAC42-activated nitrate transporter conferring high nitrogen use efficiency in rice. *Nat Commun*, 2019, 10: 5279
- 44 Liu Y, Wang H, Jiang Z, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice. *Nature*, 2021, 590: 600–605
- 45 Wang Q, Nian J, Xie X, et al. Genetic variations in *ARE1* mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice. *Nat Commun*, 2018, 9: 735
- 46 Guo M, Wang Q, Zong Y, et al. Genetic manipulations of *TaARE1* boost nitrogen utilization and grain yield in wheat. *J Genet Genomics*, 2021, doi: 10.1016/j.jgg.2021.07.003
- 47 Ruan W, Guo M, Xu L, et al. An SPX-RLI1 module regulates leaf inclination in response to phosphate availability in rice. *Plant Cell*, 2018, 30: 853–870
- 48 Hu B, Jiang Z, Wang W, et al. Nitrate-NRT1.1B-SPX4 cascade integrates nitrogen and phosphorus signalling networks in plants. *Nat Plants*, 2019, 5: 401–413

- 49 Yu H, Lin T, Meng X, et al. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 2021, 184: 1156–1170
- 50 Zsögön A, Čermák T, Naves E R, et al. *De novo* domestication of wild tomato using genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1211–1216

Crop plant architecture and grain yields

WANG WenGuang¹ & WANG YongHong^{1,2,3}

1 State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China;

2 Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

3 CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Crop plant architecture, which mainly consists of plant height, tiller number, tiller angle, and panicle morphology, is an important agronomic trait that determines grain yields. The domestication or improvement of plant architecture has largely contributed to enhancing grain yield potential. The elucidation of the molecular regulatory networks underlying plant architecture will pave the way for the molecular design breeding of crops. In this article, we focus on latest progress in exploring the mechanisms that control crop plant architecture, and its contribution to grain yields. We also propose the future trend in the field of plant architecture improvement, and provide strategies for breaking the bottlenecks of crop yields in China towards 2035.

plant architecture, grain yields, tiller number, tiller angle, panicle architecture

doi: [10.1360/SSV-2021-0280](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0280)