

水稻重要农艺性状调控基因及其育种利用研究进展

张海森 李洋 刘海峰 孔令广 丁新华

(山东农业大学植物保护学院, 泰安 271018)

摘要: 水稻是我国三大主要粮食作物之一, 也是保证我国口粮绝对安全的必保品种之一, 具有极高的生产价值。随着分子标记、转基因等技术的快速发展, 越来越多的科研工作者将研究方向聚焦到水稻高产、高抗、营养高效等优异农艺性状基因的克隆和功能鉴定上来, 并在此基础上利用分子育种技术对目标性状进行定向改良, 以获得综合性状优良的水稻品种。相对于传统杂交育种技术, 分子育种技术在水稻中的应用可以打破物种间的生殖隔离, 缩短育种时间, 使水稻性状的改良更加精准、多样化。综述了水稻营养高效利用、激素、生物胁迫、非生物胁迫、产量与品质等调控基因的最新研究进展, 并对未来水稻研究发展方向进行了展望, 旨在为我国水稻研究提供有益参考。

关键词: 水稻; 农艺性状; 功能基因; 分子育种

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0537

Research Progress on Regulatory Genes of Important Agronomic Traits and Breeding Utilization in Rice

ZHANG Hai-miao LI Yang LIU Hai-feng KONG Ling-guang DING Xin-hua

(College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018)

Abstract: Rice is one of the three main grain crops in China, and it is also one of the guaranteed varieties to ensure the absolute safety of rations in China, thus it has high production value. With the rapid development of technologies such as molecular markers and transgenic technology, more and more researchers have focused on cloning and identifying genes for high yield, high resistance, high nutritional efficiency and other excellent agronomic traits in rice. On this basis, molecular breeding technology is used to improve the target traits in order to obtain rice varieties with excellent comprehensive traits. Compared with traditional hybridization techniques, the application of molecular breeding in rice can break the reproductive isolation between species and shorten the breeding time, therefore make the improvement of rice traits more precise and diversified. This article reviews the recent research progress on the regulation genes related to high nutrient utilization efficiency, hormone, biotic stress, abiotic stress, yield and quality in rice, and prospects on the future direction of rice research and development, aiming to provide a beneficial reference for the scientific research of rice in China.

Key words: rice; agronomic trait; functional gene; molecular breeding

水稻 (*Oryza sativa*) 是全球重要的粮食作物之一, 也是我国三大主要粮食作物之一。2019 年我国水稻总产量达到了世界水稻总产量的 29.8%, 继续保持了水稻生产第一大国的地位。目前我国种植的

水稻以亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 为主, 亚洲栽培稻主要包括粳稻 (*Oryza sativa* subsp. *geng*) 和籼稻 (*Oryza sativa* subsp. *xian*) 两个亚种^[1-2]。1956 年, 黄耀祥院士培育出的矮秆籼稻品种“广场矮”大幅

收稿日期: 2020-05-07

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872925), 山东省重点研发计划 (2019JZZY020608, 2019GNC106152), 山东省自然科学基金杰出青年基金 (JQ201807), 山东省高等学校青创科技支持计划 (2019KJF023)

作者简介: 张海森, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物保护; E-mail: benpaodexiaomiao@163.com

通讯作者: 丁新华, 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 病原微生物与植物互作; E-mail: xhdng@sdau.edu.cn

提高了水稻单产, 率先完成了中国的第一次“绿色革命”。1973年, 袁隆平院士利用三系杂种优势培育出世界上第一株籼型杂交水稻, 进一步推动了水稻研究的进程, 三系杂交水稻的面世和在世界范围内的不断推广解决了包括中国在内的二十多个国家的温饱问题。当面临作物品质需求日益多样化和人均耕地面积不断减少的矛盾时, 传统育种技术周期长、效率低、预见性差等局限性开始暴露。世纪交替之际, 我国相继启动了“水稻分子育种计划”、“水稻功能基因组计划”等项目, 推动了水稻优质农艺性状功能基因的鉴定进程, 为分子育种提供了理论前提和基础。理想株型基因 *IPA1* 的鉴定为平衡水稻免疫和生长提供了新的育种思路, 同时携带 *IPA1* 优异等位基因 *ipa1 1D* 或 *ipa1 2D* 的嘉优中科绿色超级稻的培育和推广标志着水稻研究迈入分子育种时代^[3]。

1 水稻的起源

从分子学角度来说, 水稻起源的探究本质上是野生稻到栽培稻驯化相关基因的鉴定, 水稻株型、粒型、颖芒、产量和品质等农艺性状驯化的过程是为了适应环境变化、满足人们需求不断进行基因变异的过程。目前, 关于水稻起源的假说主要有两种。单一起源假说认为籼稻和粳稻是从同种野生稻驯化而来, 多地起源假说认为籼稻和粳稻是从多地独立驯化而来^[4]。Tan等^[5]对87份籼稻和95份粳稻的基因序列进行比对, 发现这182份水稻均存在 *PROG1* 基因的变异, 这种共同的变异使野生稻由匍匐状进化成直立状, 株型更加紧凑, 同时也支持了单一起源假说。Molina等^[6]对多份野生稻和栽培稻的第8、10、12号染色体上630个基因测序, 并得出中国长江流域是粳稻和籼稻唯一起源地的结论。*sh4* 是影响水稻落粒性的主效数量性状基因, Zhang等^[7]对 *sh4* 单核苷酸多态性 (Single Nucleotide Polymorphism, SNP) 位点进行分析, 发现所选取的41份野生稻第237位SNP位点均为G, 而30份亚洲栽培稻SNP位点均为T, 进一步证明了 *sh4* 是多态性较低的单一起源基因, 这一研究成果被认为是水稻单一起源假说强有力的证据。直到2017年, Civić 和 Brown^[8]发现 *sh4* 和 *PROG1* 等位基因在栽

培稻驯化之前就已经出现在野生稻上, 否定了之前的单一起源假说。Singh等^[9]对野生稻和栽培稻中的果皮色泽基因 (*Rc*)、粒长粒重主效控制基因 (*GS3*) 和淀粉合酶基因 (*GBSSI*, *SSSI*, *SSIIa*, *SSIIb*, *SSIIIa*, *SSIIIb*, *SSIVa*, *SSIVb*) 进行了遗传进化分析, 研究发现 *Rc*、*SSSI*、*SSIIa*、*SSIIb*、*SSIIIa* 和 *SSIVa* 为双系起源, 其余基因为三系起源。随着分子检测技术的不断发展, 越来越多的证据开始向水稻的多地起源假说倾斜。中国启动了对3010份水稻基因组深度重测序的项目 (3K Rice Genome Project, 3K-RG), 该项目对所选取的水稻材料进行了SNP分析, 并于2018年在 *Nature* 上分享了研究成果, 研究表明籼稻和粳稻均携带自身特有的基因家族, 并提出籼稻和粳稻是独立多地起源, 同时更正了多年来日本对籼稻和粳稻拉丁文的错误命名^[1]。水稻驯化过程的解析为科研工作者定向选择驯化相关基因进行分子育种提供了重要依据。

2 农艺性状功能基因及其分子育种研究进展

相对于传统杂交育种, 分子育种目的性更强, 可以通过改变一个或几个基因来获得目的性状, 并且打破了传统育种的生殖隔离, 在提高产量的同时兼顾品质、抗性、营养高效等多种性状的改良。基因组重测序技术的广泛应用加速了我国对水稻多种农艺性状调控基因的克隆, 为分子育种提供了技术支撑。最新数据显示, Yong等^[10]对3K-RG中IR64等12份没有参考基因组的亚洲栽培稻进行了三代测序, 并对基因组进行组装、校正, 所得的高质量基因组进一步推动了科研工作者对种质资源的深度挖掘和高效利用。中国科学院对1275份水稻进行群体分析并获得了146份调控株型、粒型、抗性等的29个农艺性状的表型数据, 鉴定出143个SNP位点, 为进一步利用优异等位基因进行水稻品系改良奠定了数据基础^[11]。

2.1 营养高效利用调控基因

半个多世纪以来, 全球水稻产量持续增长的部分原因是化肥施用量的增加^[12]。化肥投入过高会导致水体富营养化, 并且目前农业生产过程中化肥利用率普遍较低^[13], 造成严重的环境污染和资源浪费, 违背了农业可持续发展理念。因此, 鉴定水稻营养

高效利用调控基因、提高肥料利用率,对发展绿色农业具有重要意义。

氮、磷、钾是水稻生长和繁殖所必需的三大营养元素,提高营养元素利用率、减少化肥施用量成为科研工作者新的育种目标。20世纪60年代携带*sd1*半矮秆水稻的推广大幅提高了水稻单产,但半矮秆水稻赤霉素合成受阻,导致生长抑制转录因子DELLA在植物体内不断积累,降低了水稻对氮肥的响应和吸收^[14-15]。2018年,傅向东研究组鉴定到正向调控水稻铵态氮吸收速率的生长调控因子*GRF4*,DELLA蛋白通过抑制GRF4-GIF1复合体对下游靶基因的调控来抑制水稻对氮的吸收。携带半矮基因*sd1*和*GRF4*优异等位基因*GRF4^{neg2}*的高产水稻品种9311在保留了半矮化性状的同时具有较高的氮元素吸收率。此外,*GRF4*还能诱导*OsCAB1*、*OsTPP*和*OsSWEETs*等碳代谢相关基因的表达。GRF4-DELLA拮抗机制的发现对调节水稻生长和碳氮代谢具有重要指导意义^[14]。近日,傅向东研究组从9311背景的*ngr5*突变体中克隆出氮元素响应基因*NGR5*。研究表明,*NGR5*和PRC2复合体亚基LC2在细胞核中产生相互作用,并通过提高下游分蘖抑制因子(*D14*、*OsSPL14*)的H3K27me3修饰水平抑制其表达,进而实现正向调控水稻对氮肥的响应同时促进分蘖数的增加。同时,*NGR5*还是赤霉素信号路径关键调控因子,DELLA蛋白可以和*NGR5*直接互作并竞争性结合*NGR5*的负调控因子GID1,当赤霉素受体GID1感知到赤霉素信号时*NGR5*可免遭降解,从而提高水稻对氮肥的利用率,实现低氮高产的可持续发展理念^[16]。

磷酸盐(Pi)是植物唯一能吸收的磷形态^[17]。位于细胞质膜(PM)的转运蛋白(PTs)是Pi吸收和转运的关键,*OsCK2*通过磷酸化*OsPT8*来抑制其从内质网(ER)向PM的转运,从而避免Pi摄取过量^[18],但转运蛋白的去磷酸化机制一直不明确。毛传操研究组^[19]钓取到和*OsPT8*互作并且能够调节PTs可逆磷酸化的关键蛋白*OsPP95*。当Pi缺乏时,*OsPP95*快速积累与*OsCK2*相互抑制并使*OsPT8*去磷酸化,促使PTs从ER转运到PM;当Pi富足时,*OsPP95*被E2泛素结合酶*OsPHO2*快速降解,同时大量被磷酸化修饰的*OsPT8*滞留在ER无法完

成对Pi的转运,进而减少对Pi的吸收,最终得以平衡水稻体内Pi的吸收和转运。该研究组同步揭示了*OsCK2*对*OsPHO2*的负调控机制,*OsCK2*的亚基*OsCK2α3*在内质网对*OsPHO2*的磷酸化修饰加速其降解,并维持*OsPHO2*及其靶蛋白*OsPHO1*或磷酸盐转运蛋白*OsPHF1*在Pi富足时仍处于适当水平,从而确保Pi从根到芽的转运和芽的正常生长^[20]。

钾离子(K^+)是限制作物产量和品质的因素之一,在稳定植物代谢、提高植物抗逆性方面具有重要作用^[21]。研究表明,在低钾浓度($< 0.2\text{--}0.5\text{ mmol/L}$)和高钾浓度($1\text{ mol/L--}10\text{ mmol/L}$)下*OsCBL1*-*OsCIPK23*复合体的形成能促进*OsAKT1*介导的水稻根部对 K^+ 的吸收^[22]。近日,章文华研究组发现*OsAKT2*具有弱内流型钾通道活性,可以阻止 H^+ /蔗糖协同诱导的细胞膜去极化,*OsAKT2*的功能突变会导致水稻幼苗在短日条件下生长缓慢,磷脂酸可通过直接抑制*OsAKT2*来影响水稻生长发育,该研究揭示了水稻磷脂信号和 K^+ 通道调控的直接联系,对改良水稻 K^+ 利用率具有重要指导意义^[23]。

2.2 激素调控基因

激素在植物先天免疫、营养生长以及生殖生长过程中起着重要作用,包括独脚金内酯(Strigolactones, SLs)、油菜素内酯(Brassinolides, BRs)、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)、水杨酸(Salicylic acid, SA)、脱落酸(Absciscic acid, ABA)和赤霉素(Gibberellic acid, GA)等^[24],不同植物激素信号各自独立或交叉调节植物生长与防御的平衡。

SLs是20世纪60年代在棉花中发现的抑制植物分蘖的新型激素^[25]。目前已鉴定出水稻中多个SLs信号路径的关键组分。当感知到SLs时,SLs信号传导抑制子Clp蛋白酶的核蛋白D53被D53-D14-SCFD3复合体泛素化修饰并特异性降解,进而激活下游相关基因对SLs信号的响应^[26-27]。李家洋研究组对梗稻Nekken 2和籼稻恢复系华占的重组自交系进行差异分析,在华占中发现了SLs合成基因*HTD1*的优异等位基因*HTD1^{HZ}*,*HTD1^{HZ}*在SLs生物合成中部分功能丧失,能够缓解SLs对分蘖和侧芽生长的抑制作用。并且,在培育“绿色革命”产物半矮化品种IR8的过程中*SD1^{DGWG}*和*HTD1^{HZ}*被共同选择

并稳定遗传,我国双桂、MH63 等籼稻品种也携带 *HTDI*^{HZ} [28]。分蘖调控基因 *HTDI*^{HZ} 的发现充分证明了华占在杂交育种中的优势,为杂交育种亲本的选择提供了新的依据,并对利用 SLs 信号路径上的基因来改良水稻株型具有重要的指导意义。

BRs 可以调节植物株高、叶片倾角、籽粒大小、分蘖、开花等多种性状,在提高植物产量方面具有巨大的潜力 [29]。当 BRs 信号被 OsBRI1 和共受体 OsBAK1 感知后,通过一系列磷酸化事件将信号依次传递到 OsBSK3 和 OsBSU1,并拮抗 OsGSK2 对转录因子 OsBZR1 的抑制作用,最终通过 OsBZR1 对 BRs 信号下游相关基因的调节实现对 BRs 信号的响应 [30-32]。目前在水稻中还发现了其他调节 BRs 信号的关键基因,如 *DLT* 和 *OFP8* 均正调控 BRs 信号 [33-34], *LIC* 通过与 OsBZR1 互作负调控 BRs 信号 [35], *OFP19* 通过与 *DLT* 和 *OSH1* 形成复合物负调控 BRs 信号 [36]。同时,激酶 OsGSK2 是协调 BRs 信号和 SLs 信号的关键组分,可通过磷酸化 CYC U2 抑制中胚轴的伸长。研究表明,BRs 和 SLs 分别通过抑制 OsGSK2 的磷酸化修饰和降解 OsGSK2 的底物来调节水稻中胚轴的伸长生长 [37]。最近,储成才研究组 [38] 发现 *OFP3* 通过和多个 OsGSK2 的靶蛋白发生相互作用抑制 BRs 的合成和传导,同时 OsGSK2 对 *OFP3* 的磷酸化修饰不仅增强了 *OFP3* 蛋白的稳定性还增强了 *OFP3* 和靶蛋白之间的相互作用。钱前研究组 [39] 发现 OsGSK2 可在细胞核内磷酸化 OML4 并负调控水稻籽粒大小和粒重。卜庆云研究组 [40] 发现 OsMED25 通过和靶蛋白 OsBZR1 共同调控 BRs 信号下游基因的表达正向调控水稻对 BRs 信号的感知。张启发研究组 [41] 鉴定到可以同时调控水稻生长和免疫的基因 *OsALDH2B1*。OsALDH2B1 不仅具有转录调控功能可参与调节水稻的抗性、产量等多种性状,还具有乙醛酸脱氢酶活性可以调节水稻育性。OsALDH2B1 通过抑制 JA 合成途径 OsAOS2 的表达来负调控 JA 介导的水稻对条斑病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, Xoc)、白叶枯病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) 和稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*) 的抗性,并通过拮抗 BRs 信号路径中位于其上游的 OsBZR1 对其下游 OsLIC 的抑制作用来降低水稻对 BRs 的敏感性,同时还可

负调控粒长、粒重主效调控基因 *GS3* 的表达来影响水稻的产量。以上研究成果对寻找能够协调植物防御和生长平衡的新节点具有重要指导意义。

JA 主要参与调节植物对死体营养型病原菌的抗性,而 SA 介导对活体、半活体营养型病原菌的抗性 [42-43]。JA 和 SA 在拟南芥和水稻中均具有拮抗作用 [44]。在拟南芥中,JA 可以通过调控多个 NAC 转录因子来抑制 SA 的积累。JA 信号关键调控蛋白 MYC2 与 NACs 的启动子结合后激活 NACs 的转录,并进一步抑制 SA 合成基因 *ICS1* 的表达 [45]。在水稻中,超量表达 SA 信号路径关键调控因子 *OsNPR1* 会强烈激发 SA 信号并提高对 Xoo 和 *M. oryzae* 的抗性,同时抑制 JA 信号 [46]。近日,刘俊研究组鉴定了可通过动态调节 SA 信号和 JA 信号来提高水稻对 *M. oryzae* 抗性的关键基因 *OsbHLH6*, *OsbHLH6* 主要分布在植物细胞核中,部分位于细胞质中。在 *M. oryzae* 入侵早期, *OsbHLH6* 被诱导表达并竞争结合到 JA 信号抑制子 OsJAZ 的靶蛋白 OsMYC2 上,随后激活 JA 信号,并阻止 TGAs 激活 SA 信号。当 *M. oryzae* 入侵超过 24 h 后, *OsbHLH6* 和被病原菌诱导表达的 *OsNPR1* 在细胞质中互作,并无法进入细胞核中激活 JA 信号,最终解除了 JA 对 SA 的抑制 [47]。该研究对揭示 SA 和 JA 动态调控水稻抗性具有重要指导意义。

GA 和 ABA 是一对在植物生长发育过程中起拮抗作用的激素。GA 能促进植物开花、茎的伸长和种子萌发,而高浓度 ABA 抑制植物茎的伸长、种子萌发,并通过诱导腋芽休眠对干旱、低温等非生物胁迫做出应激反应 [48-50]。在 GA 信号路径中, *GID1* 和 *SCF*^{SLY1/GID2} 复合体共同促进 DELLA 的降解,缓解 DELLA 对 GA 的抑制 [51-53]。在 ABA 信号路径中,受体二聚体 *PYL/PYRs/RCARs* 识别 ABA 后以单体的形式和蛋白磷酸酶 *PP2Cs* 结合并伴随 *SnRK2s* 的解离, *SnRK2s* 通过磷酸化下游 *ABF* 和 *AREB* 等转录因子诱导 ABA 应答 [49]。2015 年万建民研究组确定赤霉素和脱落酸之间的拮抗机制受 *SnRK2-APC/C*^{TE} 的调控。 *SnRK2s* 被 ABA 激活后通过磷酸化修饰分蘖抑制基因 (*Tiller Enhancer*, *TE*) 抑制其编码的 *APC/C*^{TE} 的活性,同时干扰 *TE* 和 ABA 受体 *OsPYL/RCARs* 的相互作用,解除 *APC/C*^{TE} 对 *OsPYL/RCARs*

的降解,并通过正反馈机制进一步增强 ABA 信号;此外,当植物感知到 GA 信号时,SnRK2s 被抑制表达并促进 OsPYL/RCARs 的降解,从而干扰 ABA 信号的传导^[54]。近日,万建民研究组发现高水平 GA 可通过促进 APC/C^{TE} 介导的 MOC1 或 OsSHR1 的降解,抑制水稻分蘖或根的生长,低水平 GA 可以在根分生组织中激活 APC / C^{TE} 以促进根的生长。而 ABA 可拮抗 GA 介导的 APC / C^{TE} 降解路径,并通过 SnRK2-APC/C^{TE} 枢纽稳定 MOC1 或 OsSHR1,从而维持分蘖或根的生长^[55]。APC/C^{TE} 介导的 ABA 和 GA 拮抗机制的不断完善对改善水稻株型提出了新的育种思路,在 GA 和 ABA 交叉调节路径中或许可以通过适当增强植物 ABA 信号来促进根系生长和分蘖数的增加。

2.3 生物胁迫调控基因

分别由稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*)、稻黄单胞菌稻生致病变种 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, Xoc) 和稻黄单胞菌水稻致病变种 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) 引起的稻瘟病、细菌性条斑病和白叶枯病是造成水稻产量和品质损失的三大病害^[56-57]。目前,水稻病害的防治多以喷施化学药剂为主,农药的残留和蓄积不仅会影响作物的生长发育、造成土壤污染,同时还会给人们的健康带来隐患。因此,培育并应用广谱抗性品种是替代化学防治的有效措施。

全面了解水稻和病原菌的相互作用,寻找主效抗病基因是研究水稻抗病机制的关键。目前,科研工作者已经克隆了大量的水稻抗性基因并进行了功能鉴定。其中包括 *Pi2*、*Pita*、*Pib*、*Pigm* 和 *bsr d1* 等 28 个抗稻瘟病的主效基因以及 *Xa1*、*Xa10*、*xa13*、*xa25* 和 *xa41* 等 11 个抗白叶枯病的主效基因^[58-60],并鉴定出 13 个抗条斑病的主效数量性状位点 (Quantitative trait loci, QTL),其中位于 5 号染色体上的 *qBlsr5a* 可以解释表型变异的 14%^[61-62]。异源表达玉米抗性基因 *Rxo1* 的水稻对条斑病的抗性显著提高^[63-64]。

由于 *Magnaporthe oryzae*、Xoo 和 Xoc 生理小种的多样性,寻找特异性和非特异性广谱抗病基因是育种工作的重要目标。编码硫胺素合成酶基因

OsDR8 通过促进维生素 B1 的积累正调控水稻对 Xoo 和 *M. oryzae* 的抗性^[65]。转录因子 *OsWRKY45-1* 表达时产生的小 RNA 会抑制 *ST1* 的表达,从而负调控水稻对 Xoo 和 Xoc 的抗性;*OsWRKY45-2* 表达时没有小 RNA 的产生,从而正调控水稻对 Xoo 和 Xoc 的抗性^[66-67]。沉默 *OsHDT1* 显著提高水稻对 Xoo 和 *M. oryzae* 的抗性^[68]。E3 泛素连接酶 OsPUB15 与 Pid2 互作激发植物细胞超敏反应 (Hypersensitive response, HR) 和基础免疫应答,从而正调控水稻对 *M. oryzae* 的抗性^[69]。*OsMPK15* 通过抑制 *PR* 基因的表达和活性氧的爆发负调控水稻对 Xoo 和多个 *M. oryzae* 生理小种的抗性^[70]。籼稻地谷对 1 000 多个 *M. oryzae* 生理小种具有较强的抗性,这种广谱抗性是由其 3 号染色体上的 *bsr d1* 介导的。*bsr d1* 的启动子可以和 MYBS1 紧密结合且被抑制表达,并进一步抑制过氧化氢酶的活性阻止 H₂O₂ 的降解,从而提高地谷对 *M. oryzae* 的抗性。近日,陈学伟研究组^[71]发现地谷 *bsr d1* 表达量的降低会上调 *OsMYB30* 的表达,*OsMYB30* 作为水稻对 *M. oryzae* 抗性的正调控因子,直接结合 *Os4CL3* 和 *Os4CL5* 的启动子并诱导其表达,促进木质素在细胞壁的积累,提高了水稻对 *M. oryzae* 的抗性。此外,研究表明携带多个抗性基因的品种往往具有更强的广谱性,比如携带 *Pi2/Pi1* 或 *Pi2/Pi54* 的品种对 *M. oryzae* 的抗性远远高于单基因系水稻品种,含有 *Pi9/Xa23* 或 *Pi54/Xa21* 的品种可以同时提高水稻对 Xoo 和 *M. oryzae* 两种病原菌的抗性^[72]。

植物和病原菌互作通常会触发激素的生物合成和信号传导等防御反应^[73]。促植物生长激素 (如生长素和赤霉素) 的积累往往是水稻容易受病原菌入侵的易感因素,而抑制生长的激素 (如水杨酸和茉莉酸) 则是提高植物抗性的因素^[74]。例如,*OsHsp18.0 CI* 通过激活 JA 和 SA 信号路径相关基因的表达正调控水稻对 Xoo 的抗性^[75]。*OsBGLU19* 通过激活 *OsAOS2* 等 JA 信号路径相关基因的表达正调控水稻对 Xoc 的抗性^[76]。小肽激素 PSK 候选受体 OsPSKR1 通过激活 *OsPR1a*、*OsPR5* 等 SA 信号路径相关基因的表达正调控水稻对 Xoc 的抗性^[77]。和野生型相比,SLs 缺陷型突变体 *d17* 和 *d14* 的细胞壁合成基因被抑制表达,同时 H₂O₂ 和可溶性糖含量明

显降低, 对 *M. oryzae* 敏感性增加, 表明 SLs 可能通过调节细胞壁防御、过氧化氢酶活和糖代谢等途径正调控水稻对 *M. oryzae* 的抗性^[78]。但这种广义概念也有例外, 比如 GH3-8 通过催化生长素-氨基酸复合物的形成抑制生长素的积累, 从而保护植物免遭由于细胞壁防御能力下降受到的损伤, 介导了依赖于生长素信号路径的抗病机制^[73]。BRs 信号路径相关基因 *OsSERK2* 不仅可以改良水稻株型还可提高水稻对 Xoo 和 *M. oryzae* 的抗性^[79]。

植物细胞壁由纤维素、半纤维素、胼胝质、果胶、木质素等组成, 是阻挡病原菌入侵的天然屏障^[80]。超量表达 *OsSUS3* 可以促进细胞壁多糖和胼胝质的沉积, 降低纤维素结晶度和半纤维素中阿拉伯糖的比例, 并以此提高水稻对 Xoc 的抗性^[81]。PGs 是一类 Xoc 在入侵初期分泌的能够降解植物果胶、软化细胞壁的半乳糖醛酸酶^[82], 并能够正调控 Xoc 在水稻上的致病力^[83]。为了防止病原菌对细胞壁的降解, 植物会通过诱导多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白 PGIPs 的积累来抑制 PGs 的活性, 缓解 PGs 对植物细胞壁中多聚半乳糖醛酸的水解^[84]。水稻基因组编码 7 个 PGIP 蛋白, 其中 *OsPGIP1*、*OsPGIP4* 和 *qBlsr5a* 定位于 5 号染色体上的同一区间, 但对于 *OsPGIPs* 是如何介导水稻对 Xoc 的抗性还知之甚少。2016 年丁新华研究组首次鉴定了 *OsPGIP4* 通过诱导 *OsAOC* 和 *OsAOS* 等 JA 信号通路相关基因的表达增强水稻对 Xoc 的抗性, 并利用 RNAi 技术对 *OsPGIP4* 进行抑制表达显著降低了携带 *qBlsr5a* 的中抗品种 Acc8558 对 RS105 的抗性, 进一步证实了 *OsPGIP4* 可能参与 *qBlsr5a* 介导的水稻对 Xoc 的数量抗性^[62]。近日, 该研究组又揭示了 *OsPGIP1* 介导的水稻对 Xoc 的抗性依赖于植物细胞壁的先天免疫能力和 JA 信号通路的激活。研究发现不同于 *OsPGIP3*、*OsPGIP5*、*OsPGIP6* 和 *OsPGIP7*, *OsPGIP1* 被 Xoc 生理小种 RS105 诱导后表达量显著上调, 并通过转录组分析进一步证实没有病原菌入侵时 *OsPGIP1* 超量表达转基因植株和野生型植株基因表达无明显差异, 但 RS105 会显著诱导 *OsPGIP1* 超量表达转基因植株 JA 的积累和编码细胞壁纤维素合酶基因 *OsCesAs*、木质素合成相关基因 *OsPALs* 等的表达, 揭示了 *OsPGIP1* 介导的防御反应依赖于 PGIP-PGs 复合体的形成。同

时, 超量表达 *OsPGIP1* 不影响水稻农艺性状, 是抗性品种培育过程中可选择的优质基因^[83]。

2.4 非生物胁迫调控基因

冷害、高温、干旱和土壤盐碱化等非生物胁迫是限制水稻生长的重要因素。植物通过调节自身的生长发育来适应环境的变化^[74], 比如可通过基因差异表达、改变酶活、降低气孔导度和激活激素信号通路等应对非生物胁迫。因此, 确定关键的遗传决定因素、提高作物的抗逆性对满足水稻生产需求具有重要意义。

低温会影响水稻过氧化氢酶的活性和代谢平衡, 甚至会导致种子休眠, 严重影响水稻的生长发育。类受体激酶 CTB4a 与 ATP 合酶 β 亚基 AtpB 相互作用, 并通过提高 ATP 合酶活性和 ATP 含量正调控水稻在低温胁迫下的结实率和产量^[85]。*OsMADS57* 和 *OsTB1* 产生相互作用并共同介导水稻对低温胁迫的抗性。在低温条件下, *OsMADS57* 和 *OsTB1* 共同与 *OsWRKY94* 的启动子结合并促进其转录, 同时解除对 *D14* 的抑制, 最终提高植物抗寒性并抑制分蘖的形成; 在常温条件下, *OsWRKY94* 和 *D14* 被抑制表达, 植物分蘖正常形成^[86]。黄荣裕研究组发现在籽粒发育过程中, *LGS1* 的表达提高了籽粒灌浆率, 增加了籽粒长度和胚乳细胞数, 正向调控水稻产量; 同时, *LGS1* 转录本在低温下的积累又提高了水稻幼苗的抗寒能力^[87]。储成才研究组发现水稻在孕穗期遇到低温胁迫时, 梗稻 9 号染色体上的 bZIP73^{Jap} 和 bZIP71 形成的复合体可通过抑制 *OsNCED3* 和 *OsNCED5* 等 ABA 合成基因的表达降低 ABA 水平, 同时过氧化氢酶活性的增强加速了 H₂O₂ 降解, 最终提高水稻对低温的适应性。在生殖生长期, 二聚体的形成激活了抗低温主效 QTL *qLTC3* 1^{Nip}、单糖转运基因 *OsMST7* 和 *OsMST8* 的表达, 并促进葡萄糖、蔗糖等向花粉的输送, 从而提高水稻种子在冷胁迫条件下的结实率^[88]。种康研究组发现低温显著诱导 *OsCYP20-2* 的表达, *OsCYP20-2* 通过在叶绿体和细胞核中招募不同的靶蛋白来协调植物生长和对低温的耐受性。位于叶绿体中的 *OsCYP20-2* 通过靶向 *OsFSD2* 加速细胞活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 的清除, 增强水稻对低温的抗性;

同时,位于细胞核中的 OsCYP20-2 通过降解 SLR1 解除 DELLA 蛋白对植物生长的抑制,从而保证植物在低温环境中的正常生长^[89]。

高温胁迫会破坏植物细胞膜的流动性和蛋白质稳定性,植物通过诱导热激蛋白(Heat shock proteins, HSPs)的积累提高自身蛋白质正确折叠的效率,从而提高耐热性^[90]。HSPs 按蛋白质分子量可分为小热激蛋白(small heat shock proteins, sHSP)、HSP60、HSP70、HSP90 和 HSP100 五个家族,sHSP 是一类不依赖 ATP 有助于提高蛋白质正确折叠率的伴侣蛋白^[91]。近日,张恒木研究组发现超量表达 *OsHSP20* 促进水稻种子萌发和根系伸长,并明显提高水稻对高温和盐胁迫的适应性^[92]。林鸿宣研究组从突变体 *aet1* 中成功克隆编码 *tRNA*^{His} 鸟苷转移酶基因 *AET1*,*AET1* 与两个靶蛋白 RACK1A 和 eIF3h 共同调控生长素应答因子 OsARF23 和 OsARF19 的翻译效率,从而提高水稻对高温的耐受力^[93]。刘建祥研究组发现 *OsZIP74* 参与调节 *OsNTL3* 介导的应激反应。*OsZIP74* 前体蛋白 bZIP74P 定位于内质网膜。*OsNTL3* 前体蛋白 NTL3P 定位于质膜,可以感知热胁迫时细胞膜流动性和完整性的变化,并将热应激响应信号传递到细胞核。在高温胁迫时,*OsNTL3* 从质膜迁移到细胞核,*OsZIP74* 可变剪切产生 bZIP74A 并进入细胞核,诱导 *OsNTL3* 上调表达,*OsZIP74* 和 *OsNTL3* 协同调节水稻的耐热性^[94]。

干旱胁迫会造成水稻花粉败育、气孔关闭、光合速率和生长速率下降,是限制水稻产量的因素之一^[95]。虽然已在水稻生产中大面积推广节水灌溉,但总体运行成本过高、农业劳作人员接受程度较低,因此探究水稻对干旱胁迫的响应机制是利用分子育种技术提高品种抗旱性的关键。干旱胁迫会诱导 ABA 快速积累,水稻中超量表达 ABA 合成基因 *OsNCED3* 会显著提高叶片中 ABA 的含量,并增强过氧化物酶和抗氧化酶的活性,最终提高水稻对干旱胁迫的抗性^[96]。储昭辉研究组发现 *OsDT11* 可通过降低气孔导度减少水分的散失来提高植物的抗旱性。此外,在干旱胁迫条件下 *OsDT11* 可通过诱导 *BURP*、*GRAM* 和 *HVA22* 等基因的表达触发植物对 ABA 信号的响应,并受 ABA 信号路径上游基因 *OsZIP23* 和 *Os2H16* 的调控^[95]。*OsASR2* 通过特

异性结合到顺式作用元件 GT-1 激活靶基因 *Os2H16* 的表达来提高水稻对 Xoo 和干旱胁迫的抗性^[97-98]。近日,刘炜研究组发现干旱胁迫诱导 *OsESG1* 的表达,*OsESG1* 抑制表达转基因水稻过氧化氢酶活性降低,H₂O₂ 的积累影响了苗期根冠发育并导致 H₂O 吸收速率下降,同时编码生长素转运体基因 *OsPIN1b*、*OsPIN2* 和 *OsPIN10a* 上调表达,说明 *OsESG1* 可能通过调节生长素的分配和运输影响植物根系对干旱胁迫的适应性^[99]。

全球约有 6% 的土地存在盐碱化的问题。在高盐胁迫下,高浓度 Na⁺ 和 Cl⁻ 在植物体内不断积累极易产生二次胁迫,导致盐离子中毒,甚至引发植物死亡^[100]。水稻属于非盐生植物,对盐胁迫表现出高度的敏感性^[101]。水稻已经进化出多种适应性防御机制,以保护自身免受盐胁迫的伤害,分离和鉴定盐胁迫相关基因对培育耐盐新品种具有重要意义。黄骥研究组发现,盐胁迫会诱导水稻 *AP2* 和 *bHLH* 等 80 个转录因子上调表达,1 055 个功能基因上调表达,1 030 个功能基因下调表达,其中大部分生长发育调控基因下调表达,如 *SCL33* (*LOC_Os07g0633200*)、*NADP ME2* (*LOC_Os01g0723400*) 和 *SAUR76* (*LOC_Os08g0452500*) 等^[102]。研究表明在盐胁迫下水稻中超量表达 *OsSTLK* 会降低气孔导度减少水分蒸发,并通过增强超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶的活性减少 ROS 的积累,同时降低 Na⁺ 和 K⁺ 的比值以及 MAPK 磷酸化水平,进而增强水稻对盐胁迫的抗性^[103]。在盐胁迫下,*OsMPT3* 突变体增加了脯氨酸合成的前体谷氨酰胺的积累,降低了 Ca²⁺、Pi、ATP、可溶性糖和脯氨酸的积累,同时增加了 Na⁺ 和 K⁺ 的比值,并对外源 ATP 高度敏感,该研究表明 *OsMPT3* 可通过调节植物细胞能量供应,并引起盐胁迫下参与渗透调节的离子和代谢物积累的变化,正调控水稻的对盐胁迫的抗性^[104]。谢先芝研究组发现 *OsSRK1* 编码非典型的 S 类受体激酶(S-receptor-like kinase),超量表达 *OsSRK1* 会提高水稻对 ABA 的敏感性,并通过促进叶原基细胞分裂增加叶片宽度,同时诱导 *OsMyb4*、*OsDREB1A*、*ZOS3* 和 *OsWRKY08* 等基因的表达提高水稻对盐胁迫的耐性^[105]。杨志敏研究组发现 Na⁺/H⁺ 反向运输蛋白 OsNHAD 介导盐胁迫条件

下水稻亚细胞 Na^+ 的稳态。*OsNHAD* 抑制表达转基因水稻对 Na^+ 敏感性增强, Na^+ 在叶绿体中的积累导致叶绿素含量下降、光系统 II 光化学效率降低、生长发育迟缓, 而异源表达 *OsNHAD* 可以回补拟南芥突变体 *atnhd1 1* 盐胁迫下生长异常的表型, 说明 *OsNHAD* 通过介导叶绿体中 Na^+ 的外排提高水稻对盐胁迫的耐受力^[106]。尽管水稻对盐胁迫的耐受性受多个基因调控, 但引入编码关键效应蛋白的单基因可能会改善这一复杂的农艺性状, 超量表达 *OVPI* 可增加液泡膜焦磷酸酶和 ATP 酶的活性, 从而为逆向转运蛋白 *MHX* 提供质子驱动力并将 Na^+ 隔离在液泡中, 减少了 Na^+ 对细胞质的损伤, 最终提高了水稻对盐胁迫的适应性和耐受力^[107]。*OVPI* 超量表达转基因植株已经过研究者 4 年的田间试验, 其分蘖、产量等综合性状明显优于野生型, *OVPI* 可作为提高品种盐胁迫耐受性的重要候选基因。

2.5 产量调控基因

随着人口的不断增加, 我国对稻米的需求量也居高不下, 不断提高水稻单产满足人们基本需求一直是育种工作者的首要目标。单位面积上的穗数、每穗粒数、千粒重和结实率是影响水稻产量的决定性因素^[108]。随着基因组测序和功能基因组学的发展, 目前已经鉴定了多个调控水稻粒型、粒重、结实率的主效 QLT, 如 *GW2*^[109]、*GS3*^[110]、*GS2*^[111]。近日, 高振宇和钱前研究组鉴定出 *TGW2* 也是调控籽粒大小的主效数量性状基因, 并通过与细胞周期蛋白依赖性激酶抑制因子 *KRP1* 互作抑制水稻颖壳细胞分裂, 最终负调控粒宽和粒重^[112]。已鉴定的 QTL 主要通过影响小 G 蛋白信号通路、植物激素水平的变化、MAPK 级联反应等来调控水稻细胞的伸长^[113-114]。*TGW6* 通过影响 IAA-葡萄糖水解酶的活性来调节生长素的含量, 进而影响水稻的产量^[115]。MAPK 级联反应主要通过 MAPKs 激酶将磷酸化信号逐级传递到细胞核并引起防御基因的差异表达, 从而介导植物的免疫反应, 研究表明 *OsMKK4* 不仅影响植物抗性, 还是 MAPK 信号通路和 BRs 信号通路交叉调节的关键因子, 是水稻的株高、粒长、粒宽等产量影响因素的正向调控因子^[116]。此外, 在水稻中超量表达 *OsMKKK10* 也显著增加了株高、粒重^[117]。而 *GSN1*

通过对 *OsMAPK6* 去磷酸化修饰抑制 MAPK 级联反应对产量的正向调控, 是产量影响因素的负调控因子^[118]。*GS5* 通过促进细胞分裂和外稃的发育正调控籽粒大小^[119-120], 并且影响 BRs 信号的传导。细胞分裂素主要分布于植物根分生组织、叶片、果实和种子等部位, 能够促进植物茎顶端分生组织的细胞分裂和细胞增殖^[121]。*OsCKX2* 主要在花器官中表达量较高, 并通过抑制细胞分裂素在植物体内的积累, 负调控水稻的粒数, 从而降低水稻的产量^[122]。*DST* 等位基因 *DSTreg1* 通过抑制 *OsCKX2* 的表达, 缓解细胞分裂素的降解, 从而促进水稻籽粒的伸长和产量的提高^[119, 122]。

OsmiR156^[123]、*OsmiR397*^[124]、*OsmiR396*^[125] 和 *OsmiR408*^[126] 等均参与调控水稻生殖生长。谢先芝研究组^[127]发现 *OsmiR530* 是潜在的产量调控因子, *OsPIL15* 通过与 *OsMIR530* 启动子的顺式作用元件结合促进 *OsMIR530* 在细胞核内的转录, *OsmiR530* 的积累抑制了下游 *OsPL3* 的表达, 并进一步抑制小穗颖壳的细胞分裂从而负调控水稻产量。分蘖角度在水稻育种中可作为培育理想株型以提高产量的主要目标性状之一, 可塑性较强。*miR167* 在不同植物中高度保守^[128], 吴昌银研究组^[129]发现 *OsmiR167a* 可以通过抑制生长素应答基因(*OsARF12*, *OsARF25*, *OsARF17*) 的表达来增大水稻分蘖夹角, 并且这种调控依赖于 *HSFA2D* 和 *LAZY1* 介导的生长素不对称分布途径。

主茎和分蘖的均匀生长不仅是影响水稻株型和产量因素之一, 还能确保同步成熟便于收获, *DWT1* 是这一性状的关键调控因子, *DWT1* 的突变导致水稻顶端优势增强并引起矮化现象^[130]。梁婉琪研究组^[131]发现 *DWT1* 及其同源蛋白 *DWL2* 均可与磷脂酰肌醇单磷酸激酶 *OsPIP5K1* 在细胞核内互作, 并促进 *OsPIP5K1* 和其产物磷酸肌醇第二信使 $\text{PI}(4, 5)\text{P}_2$ 在细胞核内富集, *OsPIP5K1* 突变后使 *dwt1* 突变体的顶端优势消失, 即 *DWT1* 是通过影响 *OsPIP5K1* 和磷酸肌醇信号通路共同调控水稻的均匀生长。

2.6 品质调控基因

淀粉含量、蛋白质含量、氨基酸含量、垩白等是评价水稻营养品质和外观品质的重要指标^[132],

高产与优质一直是科研工作者力求兼得的两个育种目标。稻米的质量取决于品种、生产和收获条件、采后管理、碾磨和贮藏条件等。利用组织特异性 *Oleosin-18* 启动子和 RNAi 技术沉默表达 *LOX3* 延长了稻米贮藏期,减少了营养损伤,同时还不影响水稻的产量^[133]。目前,市场上最受欢迎的是长粒、白色透明的稻米。*GIF1* 在自身启动子的驱动下持续表达导致水稻产量增加,而在 *Waxy* 启动子的驱动下表达 *GIF1* 则会导致水稻小粒的产生^[134]。在水稻中超量表达 *OsmiRNA397* 抑制了 *OsLAC* 的表达,并增强了水稻对 BRs 的敏感性,产生了比野生型更多的分蘖,籽粒也显著增长^[135]。超表达 *GW7* 促使籽粒变长变窄,从而改善水稻籽粒的外观品质,*GW7* 启动子可与 *GW8* 编码的 *OsSPL16* 直接结合并被抑制表达,最终负调控水稻的产量^[136]。虽然垩白不会影响稻米的口感,但是消费者在购买稻米的时候会更倾向于垩白度低的品种,温度、土壤肥沃程度、土壤含水量都是影响垩白产生的因素之一^[137]。*Chalk5* 编码液泡膜质子转运焦磷酸酶,超表达 *Chalk5* 导致蛋白质合成受阻,胚乳垩白率显著增加^[138]。备受欢迎的泰国香米因含有 2-乙酰-1-吡咯啉(2-acetyl-1-pyrroline, 2-AP)而具有独特的香气。*OsBADH2* 则是影响 2-AP 合成的关键基因。在普通品种中,*OsBADH2* 氧化 2-AP 的前体,进而抑制 2-AP 的合成。但在类似泰国香米等具有独特气味的品种中,*OsBADH2* 的突变解除了对 2-AP 合成的抑制作用^[139]。

水稻营养成分包含蛋白质、碳水化合物、纤维素等,蛋白质含量约占籽粒干重的 7%,淀粉含量约占籽粒干重的 80%^[137]。*RSR1*^[140]、*OsBP 5*^[137]、*OsZIP58*^[141] 等都是影响籽粒淀粉含量的关键基因。近日,万建民研究组^[142]发现在水稻中异源表达玉米 *GLK* 基因可使植物叶绿素得到积累并进一步提高在田间的光合效率,经多代稳定繁殖后产量可提升 30%–40%,糖、淀粉以及氨基酸等代谢物的含量也明显高于野生型。钱前研究组^[143]鉴定到 *OsMADS6* 等位基因突变体 *afg1*, *AFG1* 的功能突变导致水稻籽粒变小,总淀粉和直链淀粉含量降低,蛋白质和可溶性糖含量增加,对水稻产量和品质具有重要影响。

3 展望

国以民为本,民以食为天,食以稻为先。水稻养育着我国 60% 的人口,是我国重要的粮食作物。因此,提高水稻单产仍是未来育种的首要目标。当前,我国不仅面临人口不断增加、耕地面积不断减少的局面,还存在农业生产和环境发展不平衡的矛盾。现代稻作生产过程中生物胁迫或非生物胁迫等因素限制了水稻品种的增产潜力,虽然商业化肥和农药的投入在短时间内可以改变这一窘境,但依靠化肥和农药助力水稻生产不仅违背了绿色农业的可持续发展理念,也不是从根本上解决问题的长久之计,因此利用分子育种技术培育综合性状优良的新品种是未来水稻研究的重点发展方向。此外,对水稻基因进行改造的同时不能只注重单一性状的改良。比如超量表达 *OsNPR1* 虽然会提高水稻的抗性,但却以牺牲水稻的正常发育为代价^[144]。因此,像 *IPA1* 理想株型基因的发掘和在“嘉优中科”的应用就很好的化解了生长和防御不可兼得的矛盾^[3]。位于 3 号染色体上的 *bsr d1* 未与任何农艺性状调控基因有连锁关系,对 *bsr d1* 的利用可在不影响水稻品质的前提下提高对 *Magnaporthe oryzae* 的抗性^[72]。上文介绍的 *NGR5*^[16]、*OsPGIP4*^[83]、*OsALDH2B1*^[41] 等都是品种培育过程中可以兼顾多个性状改良的优质“候选者”。

随着我国经济的发展,满足人们对水稻品质的多样化需求、扩大有效和中高端供给成为市场新导向。除了生产者关注的高产、高抗等性状,消费者也越来越注重稻米的外观品质和营养品质。近年来,随着水稻基因组序列的不断完善,越来越多的科研工作者利用转基因等技术对水稻品质进行了改良,比如集高抗、高产、优质于一身的“中科”系列品种就是良好的成果^[145],还有利用 TALEN 靶向基因敲除技术对 *OsBADH2* 进行功能突变,在短时间内即可获得 2-AP 含量较高的水稻品种^[146]。但目前最大的挑战是世界范围内消费者对转基因技术的质疑。因此,稻米安全性的监督和评价应该更有力、更透明,同时在育种过程中还可利用组织特异性或诱导型启动子减少基因持续表达对水稻的影响。

科学研究的最终意义是为国所用、为民所用。基因组技术的不断发展为我们挖掘更多农艺性状调控基因提供了技术支撑,但水稻的研究不能仅仅停留于功能基因的鉴定,如何将科学技术转化成为民所需的第一生产力才是科研工作最关键的一环。将杂交育种技术、分子育种技术和现代化信息技术相融合,加速发展可持续、现代化水稻生产,培育营养高效、高抗、高产等综合性状优良的品种成为新时代的重要挑战。

参考文献

- [1] Wang W, Mauleon R, Hu Z, et al. Genomic variation in 3010 diverse accessions of Asian cultivated rice [J]. *Nature*, 2018, 557 (7703): 43-49.
- [2] Vaughan D, Morishima H, Kadowaki K. Diversity in the *Oryza* genus [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6 (2): 139-146.
- [3] Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice [J]. *Science*, 2018, 361 (6406): 1026-1028.
- [4] Kovach M, Sweeney M, McCouch S. New insights into the history of rice domestication [J]. *Trends Gene*, 2007, 23 (11): 578-587.
- [5] Tan L, Li X, Liu F, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication [J]. *Nature Genetics*, 2008, 40 (11): 1360-1364.
- [6] Molina J, Sikora M, Garud N, et al. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice [J]. *PNAS*, 2011, 108(20): 8351-8356.
- [7] Zhang L, Zhu Q, Wu Z, et al. Selection on grain shattering genes and rates of rice domestication [J]. *New Phytologist*, 2009, 184 (3): 708-720.
- [8] Civián P, Brown T. Origin of rice (*Oryza sativa* L.) domestication genes [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2017, 64 (6): 1125-1132.
- [9] Singh N, Singh B, Rai V, et al. Evolutionary insights based on SNP haplotypes of red pericarp, grain size and starch synthase genes in wild and cultivated rice [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8 : 972.
- [10] Yong Z, Dmytro C, Dave K, et al. A platinum standard pan-genome resource that represents the population structure of Asian rice [J]. *Scientific Data*, 2020, 7 (1): 113.
- [11] Li X, Chen Z, Zhang G, et al. Analysis of genetic architecture and favorable allele usage of agronomic traits in a large collection of Chinese rice accessions [J]. *Science China Life Sciences*, 2020. DOI : 10.1007/s11427-019-1682-6.
- [12] Peng S, Tang Q, Zou Y. Current status and challenges of rice production in China [J]. *Plant Prod Sci*, 2009, 12 (1): 3-8.
- [13] Trevor G, Vanessa C, Kaiser B. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants [J]. *Plant Cell & Environment*, 2009, 32 (9): 1272-1283.
- [14] Li S, Tian Y, Wu K, et al. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture [J]. *Nature*, 2018, 560 (7720): 595-600.
- [15] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi M, et al. Green revolution : a mutant gibberellin-synthesis gene in rice [J]. *Nature*, 2002, 416 (6882): 701-702.
- [16] Wu K, Wang S, Song W, et al. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice [J]. *Science*, 2020, 367 (6478): eaaz2046.
- [17] Raghothama K. Phosphate acquisition [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50 : 665-693.
- [18] Chen J, Wang Y, Wang F, et al. The rice CK2 kinase regulates trafficking of phosphate transporters in response to phosphate levels [J]. *The Plant Cell*, 2015, 27 (3): 711-723.
- [19] Yang Z, Yang J, Wang Y, et al. Protein phosphatase 95 regulates phosphate homeostasis by affecting phosphate transporter trafficking in rice [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32 (3): 740-757.
- [20] Wang F, Deng M, Chen J, et al. Casein kinase2-dependent phosphorylation of phosphate 2 fine-tunes phosphate homeostasis in rice [J]. *Plant Physiology*, 2020, 183 (1): 250-262.
- [21] Ingo D, Nobuyuki U. Potassium channels in plant cells [J]. *The FEBS Journal*, 2011, 278 (22): 4293-4303.
- [22] Li J, Long Y, Qi G, et al. The Os-ATK1 channel is critical for K⁺ uptake in rice roots and is modulated by the rice CBL1-CIPK23 complex [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26 (8): 3387-3402.
- [23] Shen L, Tian Q, Yang L, et al. Phosphatidic acid directly binds with rice potassium channel OsAKT2 to inhibit its activity [J]. *The Plant Journal*, 2020, 102 (4): 649-665.
- [24] Yang J, Duan G, Li C, et al. The crosstalks between jasmonic acid and other plant hormone signaling highlight the involvement of jasmonic acid as a core component in plant response to biotic and abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10 : 1349.
- [25] Mikiyoshi U, Atsushi H, Satoko Y, et al. Inhibition of shoot

- branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, 455 (7210) : 195-200.
- [26] Yao R, Li J, Xie D. Recent advances in molecular basis for strigolactone action[J]. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(3) : 277-284.
- [27] Jiang L, Liu X, Xiong G, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504 (7480) : 401-405.
- [28] Wang Y, Shang L, Yu H, et al. A strigolactone biosynthesis gene contributed to the green revolution in rice [J]. *Molecular Plant*, 2020, 2052 (20) : 30071.
- [29] Divi K, Priti K. Brassinosteroid : a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance [J]. *New Biotechnology*, 2009, 26 (3) : 131-136.
- [30] Bai M, Zhang L, Campala S, et al. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice [J]. *PNAS*, 2007, 104 (34) : 13839-13844.
- [31] Yamamuro C, Ihara Y, Wu X, et al. Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint [J]. *The Plant Cell*, 2000, 12 (9) : 1591-1606.
- [32] Zhang B, Wang X, Zhao Z, et al. OsBRI1 activates BR signaling by preventing binding between the TPR and kinase domains of OsBSK3 via phosphorylation [J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(2) : 1149-1161.
- [33] Tong H, Jin Y, Liu W, et al. Dwarf and low-tillering, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice [J]. *Plant J*, 2009, 58 (5) : 803-816.
- [34] Yang C, Shen W, He Y, et al. OVATE family protein 8 positively mediates brassinosteroid signaling through interacting with the GSK3-like kinase in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12 (6) : e1006118.
- [35] Zhang C, Xu Y, Guo S, et al. Dynamics of brassinosteroid response modulated by negative regulator lie in rice [J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8 (4) : e1002686.
- [36] Yang C, Ma Y, He Y, et al. OsOFP19 modulates plant architecture by integrating the cell division pattern and brassinosteroid signaling [J]. *Plant J*, 2018, 93 (3) : 489-501.
- [37] Sun S, Wang T, Wang L, et al. Natural selection of a GSK3 determines rice mesocotyl domestication by coordinating strigolactone and brassinosteroid signaling [J]. *Nature Communications*, 2018, 9 (1) : 2523.
- [38] Xiao YH, Zhang GX, Liu DP, et al. GSK2 stabilizes OFP3 to suppress brassinosteroid responses in rice [J]. *The Plant Journal : for Cell and Molecular Biology*, 2020. DOI : 10.1111/tpj.14692.
- [39] Jia L, Wang DK, Duan PG, et al. Control of grain size and weight by the GSK2-LARGE1/OML4 pathway in rice [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32 (6) : 1905-1918.
- [40] Ren YK, Tian XJ, Li SY, et al. *Oryza Sativa* mediator subunit OsMED25 interacts with OsBZR1 to regulate brassinosteroid signaling and plant architecture in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 7 (1) : 113.
- [41] Ke Y, Yuan M, Liu H, et al. The versatile functions of OsALDH2B1 provide a genic basis for growth-defense trade-offs in rice [J]. *PNAS*, 2020, 117 (7) : 3867-3873.
- [42] Qing F, Yan S, Saleh A, et al. NPR3 and NPR4 are receptors for the immune signal salicylic acid in plants [J]. *Nature*, 2012, 486 (7402) : 228-232.
- [43] David D, Godelieve G, Monica H. Hormone defense networking in rice : tales from a different world [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18 (10) : 555-565.
- [44] Caarls L, Pieterse J, Van M. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6 : 170.
- [45] Zheng X, Spivey N, Zeng W, et al. Coronatine promotes *Pseudomonas Syringae* virulence in plants by activating a signaling cascade that inhibits salicylic acid accumulation [J]. *Cell Host & Microbe*, 2012, 11 (6) : 587-596.
- [46] Yuan Y, Zhong S, Li Q, et al. Functional analysis of rice *NPR1-like* genes reveals that OsNPR1/NH1 is the rice orthologue conferring disease resistance with enhanced herbivore susceptibility [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2007, 5 (2) : 313-324.
- [47] Meng F, Yang C, Cao J, et al. A BHLH transcription activator regulates defense signaling by nucleo-cytosolic trafficking in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020. DOI : 10.1111/jipb.12922.
- [48] González-Grandío E, Pajaro A, Franco-Zorrilla J, et al. Absciseic acid signaling is controlled by a BRANCHED1/HD-ZIP I cascade in *arabidopsis* axillary buds [J]. *PNAS*, 2017, 114 (2) : 245-254.

- [49] Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation [J] . Annual Review of Plant Biology, 2008, 59 : 225-251.
- [50] Dortje G, Chao L, Harikrishnan M, et al. Gibberellins and abscisic acid signal crosstalk : living and developing under unfavorable conditions [J] . Plant Cell Reports, 2013, 32 (7) : 1007-1016.
- [51] Miyako U, Masatoshi N, Ashikari M, et al. Gibberellin receptor and its role in gibberellin signaling in plants [J] . Annual Review of Plant Biology, 2007, 58 : 183-198.
- [52] Sun T. The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants [J] . Current Biology, 2011, 21 (9) : 338-345.
- [53] Miyako U, Motoyuki A, Masatoshi N, et al. Gibberellin insensitive DWARF1 encodes a soluble receptor for gibberellin [J] . Nature, 2005, 437 (7059) : 693-698.
- [54] Lin Q, Wu F, Sheng P, et al. The SnRK2-APC/C (TE) regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways [J] . Nat Commun, 2015, 6 : 7981.
- [55] Lin Q, Zhang Z, Wu F, et al. The APC /CTE E3 ubiquitin ligase complex mediates the antagonistic regulation of root growth and tillering by ABA and GA [J] . The Plant Cell, 2020, 32 (6) : 1973-1987.
- [56] Nan J, Jun Y, Yi L, et al. Resistance genes and their interactions with bacterial blight/leaf streak pathogens (*Xanthomonas Oryzae*) in rice (*Oryza Sativa* L.) - an updated review [J] . Rice, 2020, 13 (1) : 3.
- [57] Yang Z, Xing J, Wang L, et al. Mutations of two feronia-like receptor genes enhance rice blast resistance without growth penalty [J] . J Exp Bot, 2020, 71 (6) : 2112-2126.
- [58] Xuan N, Zhang H, Liu X, et al. Analysis of the relationship between blast resistance genes and diseaseresistance of rice germplasm via functional molecular markers [J] . Phyton-international Journal of Experimental Botany, 2020, 89 (1) : 45-55.
- [59] Ji Z, Wang C, Zhao K. Rice routes of countering *Xanthomonas Oryzae* [J] . International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19 (10) : 3008.
- [60] Meng XL, Xiao G, Telebanco M, et al. The broad-spectrum rice blast resistance (R) gene *Pita2* encodes a novel R protein unique from *Pita* [J] . Rice, 2020, 13 (1) : 19.
- [61] Chen C, Zheng W, Huang X, et al. Major QTL conferring resistance to rice bacterial leaf streak [J] . Agricultural Sciences in China, 2006, 5 (3) : 216-220.
- [62] Feng C, Zhang X, Wu T, et al. The polygalacturonase-inhibiting protein 4 (OsPGIP4) , a potential component of the qblsr5a locus, confers resistance to bacterial leaf streak in rice [J] . Planta, 2016, 243 (5) : 1297-1308.
- [63] Zhao B, Lin X, Poland J, et al. A maize resistance gene functions against bacterial streak disease in rice [J] . PNAS, 2005, 102(43) : 15383-15388.
- [64] Liu H, Chang Q, Feng W, et al. Domain dissection of AvrRxo1 for suppressor, avirulence and cytotoxicity functions [J] . PLoS One, 2014, 9 (12) : e113875.
- [65] Wang G, Ding X, Yuan M, et al. Dual function of rice *OsDR8* gene in disease resistance and thiamine accumulation [J] . Plant Molecular Biology, 2006, 60 (3) : 437-449.
- [66] Masaki S, Hironori K, Aya A, et al. Rice WRKY45 plays important roles in fungal and bacterial disease resistance [J] . Molecular Plant Pathology, 2012, 13 (1) : 83-94.
- [67] Tao Z, Liu H, Qiu D, et al. A pair of allelic *WRKY* genes play opposite roles in rice-bacteria interactions [J] . Plant Physiology, 2009, 151 (2) : 936-948.
- [68] Bo D, Rosario B, Yuese N, et al. HDT701, a histone H4 deacetylase, negatively regulates plant innate immunity by modulating histone H4 acetylation of defense-related genes in rice [J] . The Plant Cell, 2012, 24 (9) : 3783-3794.
- [69] Wang J, Qu B, Dou S, et al. The E3 ligase OsPUB15 interacts with the receptor-like kinase Pid2 and regulates plant cell death and innate immunity [J] . BMC Plant Biology, 2015, 15 (1) : 49.
- [70] Hong Y, Liu Q, Cao Y, et al. The OsMPK15 negatively regulates *Magnaporthe Oryza* and Xoo disease resistance via SA and JA signaling pathway in rice [J] . Frontiers in Plant Science, 2019, 10 (1) : 752.
- [71] Li W, Wang K, Chern M, et al. Sclerenchyma cell thickening through enhanced lignification induced by OsMYB30 prevents fungal penetration of rice leaves [J] . New Phytologist, 2020, 226 (6) : 1850-1863.
- [72] Li W, Deng Y, Ning Y, et al. Exploiting broad-spectrum disease resistance in crops : from molecular dissection to breeding [J] . Annual Review of Plant Biology, 2020, 71 : 575-603.
- [73] Ding X, Cao Y, Huang L, et al. Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and

- promotes salicylate-and jasmonate-independent basal immunity in rice [J]. *The Plant Cell*, 2008, 20 (1): 228-240.
- [74] Yang D, Yang Y, He Z. Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity [J]. *Molecular Plant*, 2013, 6 (3): 675-685.
- [75] Ju Y, Tian H, Zhang R, et al. Overexpression of OsHSP18. 0-CI enhances resistance to bacterial leaf streak in rice [J]. *Rice*, 2017, 10 (1): 1-11.
- [76] Li B, Liu Y, Wu T, et al. OsBGLU19 and OsBGLU23 regulate disease resistance to bacterial leaf streak in rice [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18 (6): 1199-1210.
- [77] Yang W, Zhang B, Qi G, et al. Identification of the phytosulfokine receptor 1 (OsPSKR1) confers resistance to bacterial leaf streak in rice [J]. *Planta*, 2019, 250 (5): 1603-1612.
- [78] Nasir F, Tian L, Shi S, et al. Strigolactones positively regulate defense against *Magnaporthe Oryzae* in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142: 106-116.
- [79] Chen X, Zuo S, Schwessinger B, et al. An XA21-associated kinase (OsSERK2) regulates immunity mediated by the XA21 and XA3 immune receptors [J]. *Molecular Plant*, 2014, 7 (5): 874-892.
- [80] Daniela B, Felice C, Vincenzo L. Plant cell wall dynamics and wall-related susceptibility in plant-pathogen interactions [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 228.
- [81] Fan C, Wang G, Wu L, et al. Distinct cellulose and callose accumulation for enhanced bioethanol production and biotic stress resistance in OsSUS3 transgenic rice [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2020, 232: 115448.
- [82] Laura B, Hugo M, Eva M, et al. Plant cell wall-mediated immunity: cell wall changes trigger disease resistance responses [J]. *Plant J*, 2018, 93 (4): 614-636.
- [83] Wu T, Peng C, et al. OsPGIP1-mediated resistance to bacterial leaf streak in rice is beyond responsive to the polygalacturonase of *Xanthomonas Oryzae* pv. *Oryzicola* [J]. *Rice*, 2019, 12 (1): 90.
- [84] Kalunke R, Tundo S, Benedetti M, et al. An update on polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP), a leucine-rich repeat protein that protects crop plants against pathogens [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 146.
- [85] Zhang Z, Li J, Pan Y, et al. Natural variation in CTB4A enhances rice adaptation to cold habitats [J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 14788.
- [86] Chen LP, Zhao Y, Xu SJ, 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 [J]. *The New Phytologist*, 2018, 218 (1): 219-231.
- [87] Chen X, Jiang L, Zheng J, et al. A missense mutation in large grain size 1 increases grain size and enhances cold tolerance in rice [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70 (15): 3851-3866.
- [88] Liu C, Schläppi M, Mao B, et al. The BZIP 73 transcription factor controls rice cold tolerance at the reproductive stage [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17 (9): 1834-1849.
- [89] Ge Q, Zhang YY, Xu YY, et al. Cyclophilin OsCYP20-2 with a novel variant integrates defense and cell elongation for chilling response in rice [J]. *New Phyto*, 2020, 225 (6): 2453-2467.
- [90] Tereza T, Despina S, Anna K, et al. Multifaceted roles of heat shock protein 90 molecular chaperones in plant development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 (14): 3966-3985.
- [91] Waters ER. The evolution, function, structure, and expression of the plant shsp [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64 (2): 391-403.
- [92] Guo L, Li J, He J, et al. A class I cytosolic Hsp20 of rice enhances heat and salt tolerance in different organisms [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10 (1): 1383.
- [93] Chen K, Guo T, Li X, et al. Translational regulation of plant response to high temperature by a dual-function tRNA histidyltransferase in rice [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12 (8): 1123-1142.
- [94] Liu X, Lu Y, Yang W, et al. A membrane-associated NAC transcription factor OsNTL3 is involved in thermotolerance in rice [J]. *Plant Biotech J*, 2020, 18 (5): 1317-1329.
- [95] Li X, Han H, Chen M, et al. Overexpression of OsDT11, which encodes a novel cysteine-rich peptide, enhances drought tolerance and increases ABA concentration in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, 93 (1): 21-34.
- [96] 徐学中, 汪婷, 万旺, 等. 水稻 ABA 生物合成基因 *OsNCED3* 响应干旱胁迫 [J]. *作物学报*, 2018, 44 (1): 24-31.
Xu XZ, Wang T, Wan W, et al. ABA biosynthesis gene *OsNCED3* confers drought stress tolerance in rice [J]. *Acta Agron Sin*, 2018, 44 (1): 24-31.
- [97] Li N, Kong L, Zhou W, et al. Overexpression of Os2H16 enhances resistance to phytopathogens and tolerance to drought stress in rice [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (petoc)*, 2013, 115 (3): 429-441.

- [98] Li N, Wei SJ, Chen J, et al. OsASR2 regulates the expression of a defence-related gene, *Os2HH16*, by targeting the GT-1 cis-element [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (3): 771-783.
- [99] Pan J, Li Z, Wang Q, et al. An S-domain receptor-like kinase, OsESG1, regulates early crown root development and drought resistance in rice [J]. *Plant Science*, 2020, 290 : 110318.
- [100] Yang Y, Guo Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses [J]. *New Phytologist*, 2018, 217 (2): 523-539.
- [101] Inès S, Chedly A, Alain B, et al. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress [J]. *Annals of Botany*, 2015, 115 (3): 433-447.
- [102] Wang R, Cheng Y, Ke X, et al. Comparative analysis of salt responsive gene regulatory networks in rice and arabidopsis [J]. *Computational Biology and Chemistry*, 2020, 85 : 107188.
- [103] Lin F, Li S, Wang K, et al. A leucine-rich repeat receptor-like kinase, OsSTLK, modulates salt tolerance in rice [J]. *Plant Science*, 2020, 296.
- [104] Huang S, Xin S, Xie G, et al. Mutagenesis reveals that the rice *OsMPT3* gene is an important osmotic regulatory factor [J]. *The Crop Journal*, 2020, 8 (3): 465-479.
- [105] Zhou J, Ju P, Zhang F, et al. OsSRK1, an atypical S-receptor-like kinase positively regulates leaf width and salt tolerance in rice [J]. *Rice Science*, 2020, 27 (2): 133-142.
- [106] Liu X, Feng S, et al. OsNHAD is a chloroplast membrane-located transporter required for resistance to salt stress in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Science*, 2020, 291 : 110359.
- [107] Kim J, Park S, Kim Y, et al. Overexpression of a proton pumping gene *OVPI* enhances salt stress tolerance, root growth and biomass yield by regulating ion balance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 175 : 104033.
- [108] Xing Y, Zhang Q. Genetic and molecular bases of rice yield [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61 : 421-442.
- [109] Song X, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown ring-type E3 ubiquitin ligase [J]. *Nature Genetics*, 2007, 39 (5): 623-630.
- [110] Mao H, Sun S, Yao J, et al. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107 (45): 19579-19584.
- [111] Jiang H, Yuexing W, Yunxia F, et al. A rare allele of GS2 enhances grain size and grain yield in rice [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8 (10): 1455-1465.
- [112] Banpu R, Lianguang S, Bin Z, et al. Natural variation in the promoter of TGW2 determines grain width and weight in Rice [J]. *New Phytologist*, 2020, 227 (2): 629-640.
- [113] Zuo J, Li J. Molecular genetic dissection of quantitative trait loci regulating rice grain size [J]. *Annual Review of Genetics*, 2014, 48 : 99-118.
- [114] Huang R, Jiang L, Zheng J, et al. Genetic bases of rice grain shape : so many genes, so little known [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18 (4): 218-226.
- [115] Ken I, Naoki H, Yuka M, et al. Loss of function of the IAA-Glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45 (6): 707-711.
- [116] Kato T, Segami S, Toriyama M, et al. Detection of QTLs for grain length from large grain rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Breeding Science*, 2011, 61 (3): 269-274.
- [117] Ran X, Penggen D, Yu HY, et al. Control of grain size and weight by the OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 signaling pathway in rice [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11 (6): 860-873.
- [118] Tao G, Ke C, Nai D, et al. Grain size and number1 negatively regulates the OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 cascade to coordinate the trade-off between grain number per panicle and grain size in rice [J]. *The Plant Cell*, 2018, 30 (4): 871-888.
- [119] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Natural variation in GS5 plays an important role in regulating grain size and yield in rice [J]. *Nature Genetics*, 2011, 43 (12): 1266-1269.
- [120] Xu C, Liu Y, Li Y, et al. Differential expression of GS5 regulates grain size in rice [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66 (9): 2611-2623.
- [121] Azizi P, Rafii M, Maziah M, et al. Understanding the shoot apical meristem regulation : a study of the phytohormones, auxin and cytokinin, in rice [J]. *Mech Dev*, 2015, 135 : 1-15.
- [122] Li J, Norville J, Aach J, et al. Multiplex and homologous recombination-mediated genome editing in arabidopsis and nicotiana benthamiana using guide RNA and Cas9 [J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31 (8): 688-691.
- [123] Liu M, Shi Z, Zhang X, et al. Inducible overexpression of ideal plant architecture1 improves both yield and disease resistance in rice [J]. *Nature Plants*, 2019, 5 (4): 389-400.

- [124] Zhang Y, Yang Y, Wang C, et al. Overexpression of microrna OsMIR397 improves rice yield by increasing grain size and promoting panicle branching [J] . Nature Biotechnology, 2013, 31 (9) : 848-852.
- [125] Duan P, Ni S, et al. Regulation of OsGRF4 by OsMIR396 controls grain size and yield in rice [J] . Nature Plants, 2015, 2 : 15203.
- [126] Zhang J, Yu Y, Feng Y, et al. MIR408 regulates grain yield and photosynthesis via a phycocyanin protein [J] . Plant Physiology, 2017, 175 (3) : 1175-1185.
- [127] Sun W, Xu X, Li Y, et al. OsMIR530 acts downstream of OsPIL15 to regulate grain yield in rice [J] . New Phytologist, 2020, 226 (3) : 823-837.
- [128] Li Y, Zheng Y, et al. Transcriptome-wide identification of microrna targets in rice [J] . Plant J, 2010, 62 (5) : 742-759.
- [129] Li Y, Li J, Chen Z, et al. OsMIR167a-targeted auxin response factors modulate tiller angle via fine-tuning auxin distribution in rice [J] . Plant Biotech J, 2020, 18 (10) : 2015-2026.
- [130] Wang W, Chu H, Zhang D, et al. Fine mapping and analysis of DWARF tiller 1 in controlling rice architecture [J] . Journal of Genetics and Genomics, 2013, 40 (9) : 490-492.
- [131] Fang F, Ye S, Tang J, et al. DWT1/DWL2 act together with OsPIP5K1 to regulate plant uniform growth in rice [J] . New Phytologist, 2020, 225 (3) : 1234-1246.
- [132] Bai S, Yu H, Wang B, et al. Retrospective and perspective of rice breeding in China [J] . Journal of Genetics and Genomics, 2018, 45 (11) : 603-612.
- [133] Xu H, Wei Y, Zhu Y, et al. Antisense suppression of *LOX3* gene expression in rice endosperm enhances seed longevity [J] . Plant Biotechnology Journal, 2015, 13 (4) : 526-539.
- [134] Wang E, Wang J, Zhu X, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J] . Nature Genetics, 2008, 40 (11) : 1370-1374.
- [135] Zhang Y, Yu Y, Wang C, et al. Overexpression of microRNA OsmiR397 improves rice yield by increasing grain size and promoting panicle branching [J] . Nature Biotechnology, 2013, 31 (9) : 848-852.
- [136] Wang S, Li S, et al. The OsSPL16-GW7 regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality [J] . Nature Genetics, 2015, 47 (8) : 949-954.
- [137] Birla D, Malik K, Sainger M, et al. Progress and challenges in improving the nutritional quality of rice (*Oryza sativa* L.) [J] . Crit Rev Food Sci Nutr, 2017, 57 (11) : 2455-2481.
- [138] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Chalk5 encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice [J] . Nature Genetics, 2014, 46 (4) : 398-404.
- [139] He Q, Yu J, Kim T, et al. Resequencing reveals different domestication rate for BADH1 and BADH2 in Rice (*Oryza sativa*) [J] . PLoS One, 2015, 10 (8) : e0134801.
- [140] Fu F, Xue H. Coexpression analysis identifies rice starch regulator 1, a rice AP2/EREBP family transcription factor, as a novel rice starch biosynthesis regulator [J] . Plant Physiology, 2010, 154 (2) : 927-938.
- [141] Wang J, Xu H, Zhu Y, et al. OsbZIP58, a basic leucine zipper transcription factor, regulates starch biosynthesis in rice endosperm [J] . J Exp Bot, 2013, 64 (11) : 3453-3466.
- [142] Li X, Wang P, Li J, et al. Maize Golden2-Like genes enhance biomass and grain yields in rice by improving photosynthesis and reducing photoinhibition [J] . Communications Biology, 2020, 3 (1) : 151.
- [143] Yu X, Xia S, Xu Q, et al. Abnormal flower and grain 1 encodes OsMADS6 and determines palea identity and affects rice grain yield and quality [J] . Science China Life Sciences, 2020, 63(2) : 228-238.
- [144] Xu G, Yuan M, Ai C, et al. uORF-mediated translation allows engineered plant disease resistance without fitness costs [J] . Nature, 2017, 545 (7655) : 491-494.
- [145] 郭韬, 余泓, 邱杰, 等. 中国水稻遗传学研究进展与分子设计育种 [J] . 中国科学: 生命科学, 2019, 49 (10) : 1185-1212.
- Guo T, Yu H, Qiu J, et al. Advances in rice genetics research and molecular design breeding in China [J] . Scientia Sinica, 2019, 49 (10) : 1185-1212.
- [146] Shan Q, Zhang Y, et al. Creation of fragrant rice by targeted knockout of the *OsBADH2* gene using TALEN technology [J] . Plant Biotechnology J, 2015, 13 (6) : 791-800.

(责任编辑 朱琳峰)