

陈志雄, 王兰, 吴锦文, 等. 丁氏稻种资源有利基因挖掘与创新研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(5): 649-658.  
CHEN Zhixiong, WANG Lan, WU Jinwen, et al. Research progress in favorable gene mining and innovation of Ting's rice germplasm[J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(5): 649-658.

特约综述

# 丁氏稻种资源有利基因挖掘与创新研究进展

陈志雄✉, 王 兰, 吴锦文, 刘向东✉

(广东省植物分子育种重点实验室/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室/  
岭南现代农业科学与技术广东省实验室/华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642)

**摘要:** 稻种资源是水稻生物育种的重要物质基础。我国保存的稻种资源数量超过 9 万份, 丁氏稻种资源 (Ting's rice germplasm) 是极具特色的一类, 主要包括丁颖在 20 世纪 20—30 年代广泛收集的 7 000 多份各地的栽培稻、卢永根在 20 世纪 90 年代组织收集的 2 000 份野生稻资源以及所创制的新型四倍体水稻新种质等。本文总结了近 20 多年来丁氏稻种资源的研究进展, 并提出了今后研究应重点解决的问题, 为水稻育种更好地利用该资源提供参考。

**关键词:** 水稻; 稻种资源; 育性; 生物育种

中图分类号: S511; S334

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)05-0649-10

## Research progress in favorable gene mining and innovation of Ting's rice germplasm

CHEN Zhixiong✉, WANG Lan, WU Jinwen, LIU Xiangdong✉

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources/Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture/College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Rice germplasm provides an important fundation for biological breeding. The total number of rice germplasm preserved in China exceeds 90 000, among which Ding's rice germplasm is a unique category. The Ding's rice germplasm mainly included over 7 000 cultivated rice varieties collected by DING Ying in various regions from 1920s to 1930s, 2 000 wild rice lines collected by LU Yonggen in the 1990s, the newly-devolped neo-tetraploid rice germplasm, and so on. This article summarized the research progress of Ding's rice germplasm in the past 20 years and proposed the key subjects in future research, with the aim of providing a reference for better utilization of this germplasm in rice breeding.

**Key words:** *Oryza sativa* L.; Rice germplasm; Fertility; Biological breeding

水稻 *Oryza sativa* L. 是重要的粮食作物之一, 预计到 2030 年水稻产量需增加 40% 才能适应人口增长的需求<sup>[1]</sup>。2050 年世界人口将增至 90 多亿, 如

何养活日益增加的人口是全世界面临的共同问题<sup>[2]</sup>。培育高产品种是世界粮食安全的重要保障之一。我国约 60% 人口以稻米为主食, 然而, 水稻生

收稿日期: 2023-07-30 网络首发时间: 2023-09-07 16:29:07

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20230906.2022.002>

作者简介: 陈志雄, 副研究员, 博士, 主要从事稻种资源保护与创新研究, E-mail: [chenzx@scau.edu.cn](mailto:chenzx@scau.edu.cn); 通信作者: 刘向东, 教授, 博士, 主要从事稻种资源保护与创新 (多倍体水稻遗传育种) 研究, E-mail: [xdliu@scau.edu.cn](mailto:xdliu@scau.edu.cn)

基金项目: 岭南水稻种质资源基地库项目 (2023-40); 岭南现代农业实验室科研项目 (NT2021001)

产面临着人口不断增加、耕地面积逐渐减少、生长环境恶劣等严峻问题,要实现“中国人的饭碗任何时候都要牢牢端在自己手中,饭碗主要装中国粮”这一目标,不断提高水稻产量、品质和抗性是保障我国粮食安全的重大战略需求。

20 世纪 60 年代以来,矮化育种、杂种优势利用促进水稻产量有了质的飞跃,极大满足了我国人口增长和生活水平提高对粮食增长的需求,这一巨大成就得益于半矮秆基因、野败型细胞质雄性不育基因的发现与应用。半矮秆基因资源有利于水稻品种(或组合)高产,却导致过度施用化肥、农药和灌溉水,引发了水稻生产与生态环境的矛盾。为了缓解资源趋紧、环境污染严重、生态系统退化的严峻问题,“绿色超级稻”新理念主张以功能基因组研究的成果为基础,大力培育环境友好型的“绿色超级稻”新品种(组合),因此亟需更多有利的稻种基因资源<sup>[3]</sup>。然而,近几十年来,水稻育种目标主要以提高商业经济效益为主,多数是在推广的优良品种上进行改良,致使栽培稻遗传基础变窄,种内遗传多样性降低,对未来水稻安全生产构成一定的潜在风险。野生稻或地方品种在自然或栽培条件下经长期自然或人工选择,保留了较为丰富的遗传变异,可用于拓宽栽培稻遗传基础,具有较高的利用潜力和生产应用价值。

我国水稻工作者很早就意识到稻种资源的重要性,并开展了考察和收集工作,目前我国保存的稻种资源数量超过 9 万份。我国的“稻作之父”丁颖先生早在 20 世纪 20—30 年代就开始广泛收集稻种资源,从全国 20 个省,以及朝鲜、日本、菲律宾、巴西、西里伯岛、爪哇、澳洲、越南共 8 个国家和地区,收集到 7 000 多份地方水稻品种,其中多数是农家种,遗传多样性十分丰富,是广东省乃至全国收集最早、极具研究和利用价值的珍贵稻种资源。为了纪念丁颖,卢永根将这批稻种资源命名为“丁氏收集稻种资源(Ting’s rice germplasm collection)”<sup>[4]</sup>。丁颖在我国还首次利用普通野生稻自然杂交后代于 1927—1933 年间选育出水稻新品种‘中山一号’,他先后培育出 100 多个水稻新品种,推广时间超过半个世纪,影响十分深远;并且利用野生稻与栽培稻杂交(印度野生稻和栽培稻‘早银占’杂交)培育出千粒穗的水稻,引起国内外关注。丁颖先生去世后,卢永根传承保护了丁氏收集稻种资源,并组织在我国南方地区广泛收集野生稻资源,同时还利用不同的渠道从国外引进和收集不同种的野生稻,数量超过 2 000 份。近 20 多年来,

卢永根带领研究团队,利用已有的资源开展优异基因挖掘和种质创新等研究工作,从中发掘许多优异基因;创制了大规模的水稻染色体单片段代换系(Single segment substitution line, SSSL)和一大批同源四倍体水稻(Autotetraploid rice),并培育出高育性的新型四倍体水稻(Neo-tetraploid rice),解决了同源四倍体水稻育性偏低的“瓶颈”问题。考虑到以上资源具有明显的特色(其中有许多材料是独有的),为了更好地保护与利用这批珍贵的稻种资源,我们将丁颖收集的稻种资源、卢永根组织收集的野生稻及所创制的同源四倍体水稻(含新型四倍体水稻)等种质合并,统一命名为“丁氏稻种资源(Ting’s rice germplasm)”,并以此为基础,对其近 20 多年来的研究进展,特别是有利基因资源的挖掘、功能基因研究和创新等方面的进展进行全面总结,为在水稻生物育种上利用该宝贵资源提供参考。

1 丁氏稻种资源研究进展

1.1 丁氏收集稻种资源核心种质的构建与耐逆优异基因资源的挖掘

核心种质能最大程度涵盖较大群体全部遗传背景,具有量小、代表性和多样性等特点,用于优异基因挖掘和遗传改良,可节约人力和物力成本,提高工作效率。李自超等<sup>[5]</sup>利用国家品种资源库编目入库的 50 526 份中国地方稻种资源的基本数据,以丁颖分类体系分组、按平方根或对数比例在组内随机取样的策略,构建初级核心种质,总数达 4 000 份。广东省植物分子育种重点实验室(本室)于 2003 年开始利用丁氏收集稻种资源中性状数据较齐全的 2 262 份材料,基于 48 个表型数据和多种统计方法,构建了“丁氏收集稻种资源”的核心种质库(以下简称“丁氏核心种质”),数量为 150 份,该群体最大化地保留了原群体的遗传多样性和遗传结构<sup>[6]</sup>。Zhang 等<sup>[7]</sup>利用 274 对 SSR 分子标记对 150 份丁氏核心种质进行群体结构与连锁不平衡分析,揭示此核心种质资源可用于关联分析。Zhang 等<sup>[8]</sup>利用基因组重测序数据对丁氏核心种质 12 个重要农艺性状进行全基因组关联分析,鉴定到多个已知关键基因,并筛选出新的关联基因位点。Song 等<sup>[9]</sup>利用 SLAF-seq 测序,对丁氏核心种质苗期耐冷性进行关联分析,定位了 22 个 QTLs(表 1),从新鉴定的 QTL 区间内筛选出候选新基因 Os01g0620100。Fu 等<sup>[10]</sup>对丁氏核心种质纹枯病抗性进行全基因组关联分析,筛选出 13 个关联显著的 QTLs,与前人研究结果一致,典型粳稻‘Early

pradifice’ 对纹枯病抗性最好。Zhang 等<sup>[11]</sup> 利用 274 对 SSR 分子标记对丁氏核心种质耐铝毒进行关联分析, 鉴定出 23 对标记与耐铝毒相关联。Zhao 等<sup>[12]</sup> 利用 SLAF-seq 测序标记的高密度 SNP 位点, 将丁氏核心种质群体分为 2 个亚群, 利用 GWAS 方法定位到 25 个与耐铝相关的 QTLs(表 1), 其中 5 个 QTLs 与前人报道的 QTLs 或克隆的耐铝毒基因共定位。Zhang 等<sup>[13]</sup> 对丁氏核心种质进行基因组重测序产生 SNP, 并鉴定它们的耐铝毒特性, 全基

因关联分析鉴定到 69 个候选基因, 并利用转录组测序进行验证, 其中 8 个基因与耐铝毒相关(表 1)。Zhong 等<sup>[14]</sup> 对丁氏核心种质的耐锌毒特性进行全基因组关联分析, 以根长为指标, 鉴定到 7 个 QTLs, 以相对根长为指标, 鉴定到 19 个 QTLs, 24 个 QTLs 是新发现的(表 1)。由上可见, 丁氏种质资源具有丰富的优异基因资源, 是珍贵的育种材料, 可为生物育种和种业创新提供材料基础。

表 1 从丁氏收集稻种资源中鉴定的潜在优异基因资源

Table 1 Potential and superior gene resources identified from Ting’s rice germplasm collection

| 基因/QTL <sup>1)</sup><br>Gene/QTL      | 染色体<br>Chromosome | 耐逆性<br>Stress<br>resistance | 基因/QTL <sup>1)</sup><br>Gene/QTL | 染色体<br>Chromosome | 耐逆性<br>Stress<br>resistance | 基因/QTL <sup>1)</sup><br>Gene/QTL  | 染色体<br>Chromosome | 耐逆性<br>Stress<br>resistance |
|---------------------------------------|-------------------|-----------------------------|----------------------------------|-------------------|-----------------------------|-----------------------------------|-------------------|-----------------------------|
| <i>QTL1~QTL3</i> <sup>a</sup>         | Chr1              | 冷害                          | <i>Os01g57350</i> <sup>c</sup>   | Chr1              | 铝毒                          | <i>qRE7</i> <sup>d</sup>          | Chr11             | 锌毒                          |
| <i>QTL4~QTL13</i> <sup>a</sup>        | Chr2              | 冷害                          | <i>Os01g57360</i> <sup>c</sup>   | Chr1              | 铝毒                          | <i>qRRE1~qRRE2</i> <sup>d</sup>   | Chr1              | 锌毒                          |
| <i>QTL14~QTL21</i> <sup>a</sup>       | Chr3              | 冷害                          | <i>Os01g74200</i> <sup>c</sup>   | Chr1              | 铝毒                          | <i>qRRE4</i> <sup>d</sup>         | Chr2              | 锌毒                          |
| <i>QTL22</i> <sup>a</sup>             | Chr5              | 冷害                          | <i>Os03g30060</i> <sup>c</sup>   | Chr3              | 铝毒                          | <i>qRRE4~qRRE6</i> <sup>d</sup>   | Chr3              | 锌毒                          |
| <i>qALT1.1~qALT1.6</i> <sup>b</sup>   | Chr1              | 铝毒                          | <i>Os03g30060</i> <sup>c</sup>   | Chr3              | 铝毒                          | <i>qRRE7</i> <sup>d</sup>         | Chr4              | 锌毒                          |
| <i>qALT2.1~qALT2.3</i> <sup>b</sup>   | Chr2              | 铝毒                          | <i>Os07g03050</i> <sup>c</sup>   | Chr7              | 铝毒                          | <i>qRRE8~qRRE9</i> <sup>d</sup>   | Chr6              | 锌毒                          |
| <i>qALT3.1~qALT3.7</i> <sup>b</sup>   | Chr3              | 铝毒                          | <i>Os09g33550</i> <sup>c</sup>   | Chr9              | 铝毒                          | <i>qRRE10</i> <sup>d</sup>        | Chr7              | 锌毒                          |
| <i>qALT4.1~qALT4.2</i> <sup>b</sup>   | Chr4              | 铝毒                          | <i>Os11g03110</i> <sup>c</sup>   | Chr11             | 铝毒                          | <i>qRRE11~qRRE12</i> <sup>d</sup> | Chr8              | 锌毒                          |
| <i>qALT6.1~qALT6.2</i> <sup>b</sup>   | Chr6              | 铝毒                          | <i>qRE1~qRE2</i> <sup>d</sup>    | Chr2              | 铝毒                          | <i>qRRE13</i> <sup>d</sup>        | Chr9              | 锌毒                          |
| <i>qALT7.1~qALT7.2</i> <sup>b</sup>   | Chr7              | 铝毒                          | <i>qRE3~qRE4</i> <sup>d</sup>    | Chr6              | 铝毒                          | <i>qRRE14</i> <sup>d</sup>        | Chr10             | 锌毒                          |
| <i>qALT9.1</i> <sup>b</sup>           | Chr9              | 铝毒                          | <i>qRE5</i> <sup>d</sup>         | Chr8              | 锌毒                          | <i>qRRE15~qRRE17</i> <sup>d</sup> | Chr11             | 锌毒                          |
| <i>qALT11.1~qALT11.2</i> <sup>b</sup> | Chr11             | 铝毒                          | <i>qRE6</i> <sup>d</sup>         | Chr9              | 锌毒                          | <i>qRRE18~qRRE19</i> <sup>d</sup> | Chr11             | 锌毒                          |

1) a~d分别表示鉴定方法为GWAS (SLAF)<sup>[9]</sup>、GWAS (SLAF)<sup>[12]</sup>、GWAS (re-sequencing, transcriptome)<sup>[13]</sup>和GWAS (SLAF)<sup>[14]</sup>; *QTL5*、*QTL17*分别与*OsFAD2*、*OsMYB2*共定位<sup>[9]</sup>, *qALT1.6*与*OsFRDL4*、*qALT2.2*与*Os02g49790*、*qALT3.1*与*OsApx1*、*qALT6.2*与*STAR1*共定位<sup>[12]</sup>, *qRRE1*、*qRRE15*分别与*OsMTI-3a*、*qZRTDW11*共定位<sup>[14]</sup>

1) a~d indicate the identification methods were GWAS (SLAF)<sup>[9]</sup>, GWAS (SLAF)<sup>[12]</sup>, GWAS (re-sequencing, transcriptome)<sup>[13]</sup> and GWAS (SLAF)<sup>[14]</sup>, respectively; *QTL5* and *OsFAD2*<sup>[9]</sup>, *QTL17* and *OsMYB2*<sup>[9]</sup>, *qALT1.6* and *OsFRDL4*<sup>[12]</sup>, *qALT2.2* and *Os02g49790*<sup>[12]</sup>, *qALT3.1* and *OsApx1*<sup>[12]</sup>, *qALT6.2* and *STAR1*<sup>[12]</sup>, *qRRE1* and *OsMTI-3a*<sup>[14]</sup>, *qRRE15* and *qZRTDW11*<sup>[14]</sup>, are co-located

1.2 丁氏收集稻种资源育性相关基因研究进展

水稻籼粳亚种间杂种具有强大的生物学优势, 但杂种 F<sub>1</sub> 普遍高度不育, 难以直接利用。籼粳亚种间杂种 F<sub>1</sub> 不育主要表现为花粉和胚囊部分不育, 花粉育性“中性基因”和胚囊“广亲和基因”可以部分克服杂种不育性。Shahid 等<sup>[15]</sup> 通过测交和分子标记鉴定发现, 2 份栽培稻 (DN18 和 DN75) 携带 *S<sub>a</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>b</sub>*<sup>''</sup> 双中性基因, 而 DN22 有 *S<sub>a</sub>*<sup>''</sup>、*S<sub>b</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>c</sub>*<sup>''</sup> 3 个中性基因。杨有新等<sup>[16]</sup> 利用国家水稻微核心种质和丁氏稻种资源等, 通过胚囊中性基因 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup> 特异性引物扩增, 结合测序鉴定发现, ‘毫补卡’ ‘小红谷’ ‘老造谷’ ‘三磅七十箩’ ‘木邦谷’ ‘魔王谷内杂’ ‘饭毫皮’ ‘飞蛾糯 2’ ‘包协-7B’ 和

‘特青选恢’ 10 个品种携带 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup> 中性基因。李宏岩等<sup>[17]</sup> 将携带 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup> 的水稻种质分别与 ‘台中 65’ 及携带花粉不育基因的一套近等基因系组配 F<sub>2</sub> 群体, 利用 *S<sub>a</sub>*<sup>''</sup>、*S<sub>b</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>c</sub>*<sup>''</sup> 座位紧密连锁的分子标记进行基因分型, 发现 ‘灰背子’ 和 ‘Madhukar’ 同时携带 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup>、*S<sub>a</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>b</sub>*<sup>''</sup> 中性基因, ‘饭毫皮’ ‘秕五升’ 和 ‘粤泰 B’ 携带 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>b</sub>*<sup>''</sup> 中性基因, ‘Jackson’ 携带 *S<sub>5</sub>*<sup>''</sup> 和 *S<sub>c</sub>*<sup>''</sup> 中性基因。这些材料是克服籼粳杂种 F<sub>1</sub> 不育性的重要基因来源。

2 丁氏稻种资源有利基因的挖掘

2.1 野生稻耐逆优异基因资源挖掘

丁氏稻种资源中的野生稻资源主要是卢永根

组织收集的野生稻，其中国内的普通野生稻主要来自广东高州、增城、遂溪、佛冈、惠来、博罗、从化，江西东乡，海南琼海，湖南茶陵、江泳，广西贵港和玉林等地；药用野生稻主要来自广西；疣粒野生稻主要来自海南。本室对这些野生稻开展了一系列研究发现，它们蕴含抗旱、抗寒、耐铝毒以及克服杂种  $F_1$  不育性的中性基因等，并从遂溪普通野生稻中克隆了 2 个调控水稻粒型的基因。

药用野生稻原产中国，蕴含大量抗白叶枯病、稻瘟病等抗病基因，抗褐飞虱、白背飞虱等杀虫基因和耐旱、耐盐、耐热等耐非生物胁迫基因。另外，药用野生稻的外观品质好且蛋白质含量高，是水稻品种改良的重要种质资源<sup>[18]</sup>。但药用野生稻的基因型为 CC 组，与栽培稻 AA 组的亲缘关系相差较大，通过有性杂交方法很难得到杂种。为了有效利用药用野生稻，刘耀光团队构建了世界首个药用野生稻 TAC 文库，该文库有 20 631 个克隆，基本覆盖了药用野生稻全基因组，为药用野生稻有利基因的转移和应用提供了重要的基础<sup>[19]</sup>。汪暖等<sup>[20]</sup>成功建立了以‘粤香占’‘华粳籼 74’为受体的药用稻 TAC 克隆的籼稻转化体系，为药用野生稻 TAC 大片段基因成功转移创造了条件。刘蕊等<sup>[21]</sup>和 Liu 等<sup>[22]</sup>以 *AP2/EREBP*、*bZIP2* 和 *NAC* 转录因子保守序列为探针，对该药用野生稻文库进行耐旱基因筛选，并将筛选到的克隆以‘华粳籼 74’为受体进行遗传转化，获得转化植株，发现其中部分转基因材料具有抗旱性。李培纲等<sup>[23]</sup>从药用野生稻中克隆到 *OoADF1* 基因，并证明 *OoADF1* 对高盐胁迫具有一定的响应能力。

高州野生稻是广东境内分布面积最广的普通野生稻，具有丰富的遗传多样性，是水稻育种的宝贵资源<sup>[24]</sup>。王兰等<sup>[25]</sup>以极不耐寒的品种‘三百粒’为对照，通过自然低温处理以及光照培养箱变温处

理鉴定到高州野生稻 2 个株系 GZW5 和 GZW18 具有强耐寒性。刘向东利用普通野生稻自交后代，选育稳定的野生稻品系，先后在江西东乡和广东遂溪普通野生稻自交后代中选育出 4 个稳定的品系，分别是‘华野 1 号’‘华野 2 号’‘华野 3 号’和‘华野 4 号’，这些品系均保留了野生稻的高抗性，具有利用价值。Liu 等<sup>[26]</sup>对‘华野 1 号’和‘华野 2 号’进行基因组重测序，发现 NBS-LRR 保守域在第 11 号染色体上展示更多的变异；在‘华野 1 号’和‘华野 2 号’中，NBS 比 LRR 的保守性更强；‘华野 1 号’的 NBS 基因比‘华野 2 号’的具有更高水平的遗传多样性。Yu 等<sup>[27]</sup>利用基因组重测序分析，在‘华野 3 号’中找到 194 个 NBS-LRR 变异编码基因，这些基因分布于水稻 12 条染色体，其中 28 个变异 NBS-LRR 基因对基因功能和表型变异产生明显影响。这些结果为水稻抗性育种提供了重要的基础。

2.2 野生稻胚囊和花粉中性基因挖掘

籼粳杂交组配杂种  $F_1$  具有强大的生物学优势和增产潜力，但育性偏低，阻碍了其在生产上的进一步利用。广亲和基因  $S_5^n$  和杂种花粉育性中性基因的发现和成功克隆为克服籼粳杂种不育创造了条件<sup>[28]</sup>。魏常敏等<sup>[29]</sup>利用  $S_5^n$  功能性标记，对来自国内不同地区的 441 份普通野生稻进行检测和鉴定，发现其中 18 份材料含有  $S_5^n$  基因(表 2)。Tong 等<sup>[30]</sup>认为  $S_5^n$  广亲和基因在野生稻与栽培稻中平行进化。Peng 等<sup>[31]</sup>对 134 份栽培稻和 139 份普通野生稻(来自琼海、高州、佛冈、增城、遂溪等)的  $S_5^n$  基因进行分子进化研究，发现籼稻、部分普通野生稻和‘南京 11’(对照)聚成一类，粳稻、其余的普通野生稻和‘巴利拉’(对照)聚成一类，琼海普通野生稻单独聚成一类，研究结果表明  $S_5^n$  是一个非常保守的基因，籼亚种、粳亚种分别起

表 2 丁氏稻种资源野生稻资源的有利基因资源  
Table 2 Favorable gene resources from wild rice of Ting's rice germplasm

| 基因/QTL<br>Gene/QTL | 染色体<br>Chromosome | 功能<br>Function | 来源<br>Source      | 鉴定方法<br>Identification method |
|--------------------|-------------------|----------------|-------------------|-------------------------------|
| <i>OoADF1</i>      |                   | 耐盐             | 药用野生稻             | 同源克隆                          |
| $S_b^n$            | Chr5              | 克服籼粳杂种花粉不育     | 广东高州普通野生稻以及 IRW28 | 分子标记                          |
| $S_d^n$            | Chr1              | 克服籼粳杂种花粉不育     | 广东高州普通野生稻以及 IRW28 | 分子标记                          |
| $S_e^n$            | Chr12             | 克服籼粳杂种花粉不育     | 广东高州普通野生稻以及 IRW28 | 分子标记                          |
| <i>qRRE-6-2</i>    | Chr6              | 耐铝             | 广东高州普通野生稻         | QTL 定位                        |
| <i>qRRE-7-2</i>    | Chr7              | 耐铝             | 广东高州普通野生稻         | QTL 定位                        |
| <i>qGL3.5</i>      | Chr3              | 调控粒型           | 广东遂溪普通野生稻         | 基因定位与克隆                       |
| <i>GSW3</i>        | Chr3              | 调控粒型           | 广东遂溪普通野生稻         | 基因定位与克隆                       |

源于不同的野生稻祖先种(表 2)。史磊刚等<sup>[32]</sup>以粳稻‘台中 65’及其  $S_b$  座位的近等基因系为母本, 以 141 份高州野生稻中的 12 份材料 (GZW005、006、011、019、034、075、087、099、101、124、133、137) 为父本, 组配杂交组合得到  $F_1$  和  $F_2$ , 成功鉴定到 GZW099 中携带  $S_b$  座位花粉育性中性基因。Liu 等<sup>[33]</sup>以粳稻‘台中 65’及其  $S_d$ 、 $S_e$  座位的近等基因系为母本, 以 141 份高州野生稻的 13 份材料 (GZW006、009、011、013、026、054、060、099、101、133、135、136、137) 为父本, 组配杂交组合得到  $F_1$  和  $F_2$ , 成功鉴定到 GZW054 中携带  $S_d$ 、 $S_e$  座位花粉育性中性基因(表 2)。Li 等<sup>[34]</sup>以普通野生稻为父本, 与粳亚种‘台中 65’和籼亚种‘广陆矮 4 号’分别杂交, 构建  $F_2$  群体, 检测花粉 5 个座位 ( $S_a$ 、 $S_b$ 、 $S_c$ 、 $S_d$ 、 $S_e$ ) 的育性中性基因, 发现普通野生稻中存在  $S_b$ 、 $S_d$ 、 $S_e$  的中性基因(表 2)。这些蕴涵中性基因的普通野生稻可为克服籼粳杂种不育提供有价值的基因资源。

### 2.3 普通野生稻及其与栽培稻杂种的结实率偏低的细胞学研究

普通野生稻的结实率普遍偏低。杨培周等<sup>[35]</sup>对广东高州 6 个地点共 141 份普通野生稻成熟胚囊和胚囊发育特点等进行研究, 发现在 141 份供试材料中, 胚囊异常频率平均 11.11%, 最高达 67.86%, 并认为胚囊发育异常是其结实率偏低的原因之一。普通野生稻是栽培稻的直接祖先种, 但是普通野生稻与栽培稻杂种的结实率并不高。练子贤等<sup>[36]</sup>将粳型测验种‘台中 65’和籼型测验种‘广陆矮 4 号’分别与不同编号的高州野生稻进行杂交组配, 研究杂种的花粉育性、胚囊育性, 对 60 个杂交组合的 6 618 个胚囊进行观察, 发现胚囊结构正常率平均为 64.61%, 最高达 97.00%; 有些组合育性较低, 最低仅为 20.00%, 胚囊育性偏低是影响栽培稻与野生稻杂种的结实率偏低的原因之一。

### 2.4 非 AA 组野生稻与栽培稻的杂种不育的细胞学研究

高秆野生稻 *Oryza alta* 是水稻抗病育种的一种重要种质资源, 为异源四倍体 (CCDD), 与栽培稻 (AA) 亲缘关系较远, 通过常规有性杂交方式进行有利基因转移很困难。高秆野生稻多倍化后, 再与栽培稻杂交可能是克服种间隔离的一种有效方法。刘向东将高秆野生稻进行辐射诱变后, 在自交后代选育出育性明显提高、感光性和落粒性显著减弱的稳定品系‘华野 5 号’。Zhang 等<sup>[37]</sup>利用‘华野 5 号’建立适合的组培体系, 通过秋水仙碱处理愈

伤组织, 成功获得同源异源八倍体高秆野生稻新种质, 为利用高秆野生稻有利基因提供了基础。Fu 等<sup>[38]</sup>通过对高秆野生稻与栽培稻杂种进行研究, 发现“杂种不活”(Hybrid inviability) 是其种间生殖隔离的主要原因。短花药野生稻 *Oryza brachyantha* (FF) 是基因组最小的一个稻种, 基因组分化程度高且相对稳定, 在稻属进化与分类研究中具有重要的地位, 与栽培稻基因组 (AA) 亲缘关系较远, 通过常规的有性杂交途径很难获得杂种。傅雪琳等<sup>[39]</sup>利用激光扫描共聚焦显微术对栽培稻与短花药野生稻杂种的胚胎、胚乳以及胚囊的发育过程进行了观察, 发现四分体异常、单核或二核退化是杂种胚败育的主要原因。为克服栽培野杂种的生殖障碍, Fu 等<sup>[40]</sup>对药用野生稻和栽培稻杂种授粉前后进行了深入的细胞学研究, 从胚囊发育角度揭示了杂种败育的细胞学机理。

### 2.5 野生稻有利基因 (QTL) 定位与克隆

铝是地壳中含量最丰富的金属元素, 对植物根系的毒害作用很大。褚绍尉等<sup>[41]</sup>对高州普通野生稻进行耐铝性鉴定, 发现其中 8 份材料具有很强的耐铝性; 然后利用分布于水稻 12 条染色体上的 193 个 SSR 标记对高州普通野生稻的耐铝基因进行 QTL 定位, 初步定位到 2 个耐铝 QTLs ( $qRRE-6-2$  与  $qRRE-7-2$ ), 分别位于第 6 和 7 号染色体上(表 2), 对表型的贡献率分别为 18.33% 与 9.18%。王兰等<sup>[42]</sup>以少分蘖的高秆栽培稻‘南特号’为母本、普通野生稻品系‘华野 3 号’为父本, 构建  $F_2$  分离群体, 共检测到 33 个与株高相关的 QTLs、19 个与分蘖相关的 QTLs, 其中 1 个与株高相关的主效 QTL 定位于水稻第 1 号染色体标记 RM30—104 之间, 来源于‘华野 3 号’, 这些研究结果为水稻株高与分蘖基因的克隆提供了理论基础, 为水稻分子育种提供了种质资源。

郑跃滨等<sup>[43]</sup>以长粒栽培稻‘KJ01’为母本、‘华野 3 号’(短粒) 为父本构建  $F_2$  分离群体, 进行粒长 QTL 连锁遗传分析, 共检测到 24 个与粒长相关的 QTLs, 其中位于第 3 号染色体 PSM379—RID24455、RID24455—RM15689 和 RM571—16238 区间的 3 个主效 QTLs 对表型的贡献率分别为 54.85%、31.02% 和 7.62%, 其中标记 PSM379—RID24455 的主效 QTL 为新发现的主效 QTL 位点, 来源于‘华野 3 号’。Wang 等<sup>[44]</sup>利用 BSA-seq 对该粒长基因进行重测序定位, 把粒长基因定位到第 3 号染色体 340 kb 区段内, 进一步精细定位将目的基因缩小到 24.0 kb 范围内, 内含目的

基因 *ORF18* 和 *ORF17* 的部分编码区, 通过 CRISPR/Cas9 编辑分析确定 *ORF18* 为粒型目的基因, 并命名为“*qGL3.5*”(表 2), 该基因通过促进籽粒外颖纵向细胞伸长、横向细胞数量增加来增加籽粒大小。Bai 等<sup>[45]</sup> 对 BSA 关联区域内的 37 个与性状相关的基因进行分析, 发现内含 1 个基因 *ORF25* 编码 GTPase 结合蛋白, 利用 CRISPR/Cas9 对 *ORF25* 进行基因功能研究, 发现 *ORF25* 负调控水稻粒型, 并命名为“*GSW3*”(表 2); *GSW3* 在‘华野 3 号’中过量表达, *GSW3*<sup>Huaye3</sup> 转化到‘KJ01’, 转化植株籽粒变短; 2 个敲除突变体 *KO-1* 和 *KO-2* 能增加粒长 20.16% 和 14.05%、增加粒宽 6.7% 和 4.6%, *GSW3* 通过促进籽粒外颖纵向细胞伸长、横向细胞数量增加来调控籽粒大小; *GSW3* 负调控水稻粒型效果明显, 在水稻生产上具有较大的利用潜力。

3 丁氏稻种资源的创新研究

丁氏稻种资源的创新研究主要包括 2 个方面: 一是创建同源四倍体水稻和培育新型四倍体水稻; 二是构建水稻染色体 SSSL。从 1998 年开始, 本室以丁氏稻种资源栽培稻为基础, 通过秋水仙碱处理进行染色体加倍, 创建了一大批同源四倍体水稻, 一方面利用该四倍体水稻开展原种及其杂种低育性的细胞学和分子遗传学研究; 另一方面, 通过不同类型同源四倍体水稻杂交, 在高代成功选育出高育性的新型四倍体水稻, 解决了同源四倍体水稻育性偏低的“瓶颈”问题。

3.1 同源四倍体水稻低育性的细胞学和分子遗传学研究

同源四倍体水稻每个同源组均含有 4 条染色体, 基因剂量增加 1 倍, 基因组原有的协调关系被打破, 势必影响生殖发育过程。本室研究表明, 同源四倍体水稻及其杂种 F<sub>1</sub> 的花粉发育、胚囊发育和双受精等过程均出现不同程度的异常, 它们都可能影响育性并导致育性降低<sup>[46-49]</sup>。影响同源四倍体

水稻花粉和胚囊发育异常的主要原因是减数分裂染色体行为异常以及相关基因表达的异常。He 等<sup>[50]</sup> 和 Wu 等<sup>[51]</sup> 研究发现, 同源四倍体水稻及其杂种 F<sub>1</sub> 花粉母细胞减数分裂前期 I 均会出现单价体和三价以上的多价体, 导致同源染色体异常分离; 在中期 I 和后期 I, 出现纺锤体位置和形态异常、染色体拖曳和落后等异常; 末期 I 和末期 II 出现微核和分裂不同步等异常现象; 另外, 减数分裂期间的微管骨架组织也存在许多异常现象。同源四倍体水稻及其杂种 F<sub>1</sub> 胚囊败育类型主要有胚囊退化, 雌性生殖单位退化、卵器退化、极核位置和数目异常、小胚囊及其他异常等, 这些异常胚囊均无法正常受精, 导致结实率下降<sup>[52]</sup>。

同源四倍体水稻花粉和胚囊发育过程中许多重要基因以及非编码 RNA 均出现表达异常。Wu 等<sup>[51]</sup>、Chen 等<sup>[53]</sup> 和 Li 等<sup>[54]</sup> 利用不同的同源四倍体水稻材料研究发现, 与二倍体水稻原种比较, 同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂期间出现不同程度差异表达的基因, 其中有些与育性密切相关, 如减数分裂相关基因 *PAIR2* 和 *OsDMC1B* 等(表 3)。此外, Li 等<sup>[55-57]</sup> 还发现同源四倍体水稻中的基因组 DNA 碱基变异及甲基化水平异常, miRNAs 和 lncRNAs 异常表达可能也是其育性低的原因。

3.2 新型四倍体水稻创制及高育性机理研究

为解决同源四倍体水稻育性偏低的问题, 刘向东团队利用不同类型的同源四倍体水稻杂交, 并经过多代自交和选择, 成功选育出高育性四倍体水稻, 并命名为“新型四倍体水稻”<sup>[58]</sup>。新型四倍体水稻不仅育性高, 结实率可达 80%, 而且, 还具备其他优点, 包括携带广亲和基因 *S<sub>5</sub><sup>+</sup>* 和杂种花粉育性的中性基因 (*S<sub>c</sub><sup>+</sup>*) 等多种优异基因, 基因组中存在丰富的 DNA 变异; 类型独特, 与粳型同源四倍体水稻杂交后代 F<sub>1</sub> 的产量优势十分明显, 且可保持多代等<sup>[59]</sup>。目前发现可能与新型四倍体水稻高育性相关的基因至少有 7 个<sup>[59]</sup>, 包括 *NY1*、*NY2*、*MOF1a*、*HSP101-1*、*kin7l*、*bzr3* 和 *nrfg4*。新型四倍体水稻与

表 3 同源四倍体水稻减数分裂期间差异表达基因  
Table 3 Differently expressed genes during meiosis of autotetraploid rice

| 基因来源<br>Gene source | 花粉育性/%<br>Pollen fertility | 差异基因数<br>No. of differently expressed genes | 下调基因数<br>No. of down regulated genes | 涉及已知基因<br>Involved and identified genes                            | 参考文献<br>Reference |
|---------------------|----------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------------------|
| 台中65-4x             | 73.67                      | 786                                         | 125                                  | <i>PAIR2</i> 、 <i>OsDMC1B</i> 等                                    | [51]              |
| T449                | 54.09                      | 75                                          | 60                                   | <i>OsMTOPIVB</i> 、 <i>OsMOF</i> 等                                  | [53]              |
| 02428-4x            | 43.30                      | 663                                         | 352                                  | <i>OsMYB80</i> 、 <i>OsABCG15</i> 、 <i>PTC1</i> 、 <i>CYP703A3</i> 等 | [54]              |

同源四倍体水稻杂交强优势的分子机理复杂, 可能涉及重要功能基因和表观遗传因子的差异表达, 如减数分裂相关基因 (*DPW* 和 *CYP703A3*等)、糖代谢和淀粉合酶相关基因 (*OsBEI1b* 和 *OsSSIIIa* 等)、杂种优势相关基因 (*GW8*、*OsGA20ox1*、*Ghd8*、*GW6a*、*LPI*、*Hd1*、*IPA1* 和 *NAL1*) 等在  $F_1$  中均上调表达<sup>[60-61]</sup>。

3.3 水稻染色体单片段代换系构建与功能基因研究

张桂权团队从 1998 年开始, 以自主培育的水稻新品种‘华粳粳 74’为受体, 分别以 28 个不同来源和类型的栽培稻以及 8 个 AA 基因组的野生稻为供体构建包含 2 360 份水稻的 SSSL 文库<sup>[62]</sup>。另外, 本室还以优良品种‘粤香占’为受体亲本、高州野生稻 GZW087 为供体亲本, 获得了 20 份高州野生稻种质的 9 个 SSSLs; 以‘华粳粳 74’为受体亲本、以高州野生稻的 18 份种质为父本进行杂交和回交, 构建了 7 个 SSSLs 和 3 个双片段代换系。利用以上材料克隆了多个优异基因, Lin 等<sup>[63]</sup>

利用以展颖野生稻 *Oryza glumaepatula* 为供体亲本的 SSSL 克隆了 1 个能够显著提升稻米外观品质 (粒大小和垩白度) 的基因 *GL9*。Zhao 等<sup>[64]</sup> 利用以‘美国茉莉稻’ (‘American Jasmine’) 为供体亲本的 SSSL 克隆了 1 个控制水稻籽粒大小和株型的基因 *GS6.1*。Zhan 等<sup>[65]</sup> 利用 SSSL 克隆了控制水稻粒长的基因 *GL10*, 该基因编码 1 个 MADS-box 家族转录因子 *OsMADS56*, 为正调控水稻粒长的新基因。Zhan 等<sup>[66]</sup> 利用 SSSL 克隆了调控水稻籽粒大小和数量的基因 *GW10*。Pei 等<sup>[67]</sup> 利用以 4 种 AA 基因组野生稻为供体亲本的 SSSL 鉴定出控制种子低温萌发的 10 个 QTLs。Tan 等<sup>[68]</sup> 利用以展颖野生稻为供体亲本的 SSSL 鉴定获得 2 个控制水稻柱头外露率的新 QTLs。Wang 等<sup>[69-70]</sup> 分别克隆了控制水稻粒长和粒宽的基因 *GW7*, 以及控制水稻籽粒大小、形状和品质的基因 *GW8*。此外, 本室赵杏娟<sup>[71]</sup> 还利用以高州野生稻为供体的 SSSL 鉴定出 7 个重要农艺性状的 QTLs(表 4)。

表 4 利用高州野生稻单片段代换系检出的重要农艺性状 QTLs  
Table 4 QTLs of important agronomic trait detected by SSSL of wild rice in Gaozhou

| 代换系编号<br>SSSL code | QTL             | 性状<br>Trait | 染色体<br>Chromosome | 定位片段<br>Located segment      | 加性效应<br>Additive effect | 加性效应比例/%<br>Additive effect proportion |
|--------------------|-----------------|-------------|-------------------|------------------------------|-------------------------|----------------------------------------|
| 2                  | <i>Pss-2-2</i>  | 结实率         | Chr2              | RM530—RM208—长臂末端             | -0.345                  | 37.5                                   |
| 5                  | <i>Pss-11-1</i> | 结实率         | Chr11             | RM21—PSM366—PSM417           | -0.305                  | 33.1                                   |
| 6                  | <i>Lfl-6-1</i>  | 剑叶长         | Chr6              | RM253—RM527—RM539—RM3—PSM138 | -8.165                  | 25.3                                   |
| 6                  | <i>Wfl-6-1</i>  | 剑叶宽         | Chr6              | RM253—RM527—RM539—RM3—PSM138 | -7.865                  | 24.3                                   |
| 9                  | <i>Lfl-2-1</i>  | 剑叶长         | Chr2              | RM110—RM211—RM279—PSM116     | -0.340                  | 16.3                                   |
| 9                  | <i>Wfl-2-1</i>  | 剑叶宽         | Chr2              | RM110—RM211—RM279—PSM116     | -0.490                  | 23.6                                   |

4 展望

种子是农业的“芯片”, 是国家粮食安全的命脉。中央高度重视种质资源保护与利用工作, 2021 年中央一号文件提出了“打好种业翻身仗”, 中央全面深化改革委员会通过的《种业振兴行动方案》强调, 要加强基础性前沿性研究, 加快实施农业生物育种重大科技项目, 开展种源关键核心技术攻关。水稻作为我国最重要的粮食作物, 绿色革命基因和杂种优势利用确保我国稻米产量保持在较高水平。绿色超级稻育种、水稻轻简栽培技术及环境适应型新品种的培育需要挖掘更多的水稻有利基因资源。丁氏稻种资源是我国目前保存的资源中比较有特色的一类, 特别是农家种、普通野生稻和新型四倍体水稻, 以及以自主品种为受体、野生稻作

为供体构建的水稻染色体 SSSLs 等是独有的, 这些珍贵的资源蕴藏丰富的优异基因资源, 至今已提供给国内 30 多个科研单位或高等院校开展研究, 取得重要进展, 发表一批高水平的学术论文。可以相信, 丁氏稻种资源未来将在水稻生物育种中发挥越来越大的作用。本室下一步将结合“岭南水稻种质资源基地库”建设, 大力开展丁氏稻种资源氮高效、耐旱、耐盐、耐冷和强抗病虫性等优异基因的发掘, 进一步通过遗传学、分子生物学和多组学等技术, 揭示优异基因的作用机理, 获得基因知识产权, 在振兴种业和实现国家未来粮食安全方面作出贡献。

参考文献:

[1] KHUSH G S. What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 59(1): 1-6.

- [2] GODFRAY H C, BEDDINGTON J R, CRUTE I R, et al. Food security: The challenge of feeding 9 billion people[J]. *Science*, 2010, 327(5967): 812-818.
- [3] 吴比, 胡伟, 邢永忠. 中国水稻遗传育种历程与展望[J]. *遗传*, 2018, 40(10): 841-857.
- [4] 李晓玲, 李金泉, 卢永根. 水稻核心种质的构建策略研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(5): 681-687.
- [5] 李自超, 张洪亮, 曹永生, 等. 中国地方稻种资源初级核心种质取样策略研究[J]. *作物学报*, 2003, 29(1): 20-24.
- [6] 李晓玲. 栽培稻种质资源核心种质构建的研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2006.
- [7] ZHANG P, LI J Q, LI X L, et al. Population structure and genetic diversity in a rice core collection (*Oryza sativa* L.) investigated with SSR markers[J]. *PLoS One*, 2011, 6(12): e27565.
- [8] ZHANG P, ZHONG K Z, ZHONG Z Z, et al. Genome-wide association study of important agronomic traits within a core collection of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 259. doi: 10.1186/s12870-019-1842-7.
- [9] SONG J Y, LI J Q, SUN J, et al. Genome-wide association mapping for cold tolerance in a core collection of rice (*Oryza sativa* L.) landraces by using high-density single nucleotide polymorphism markers from specific-locus amplified fragment sequencing[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 875. doi: 10.3389/fpls.2018.00875.
- [10] FU D, ZHONG K Z, ZHONG Z Z, et al. Genome-wide association study of sheath blight resistance within a core collection of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Agronomy*, 2022, 12(7): 1493. doi: 10.3390/agronomy12071493.
- [11] ZHANG P, ZHONG K Z, TONG H H, et al. Association mapping for aluminum tolerance in a core collection of rice landraces[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1415. doi: 10.3389/fpls.2016.01415.
- [12] ZHAO M H, SONG J Y, WU A T, et al. Mining beneficial genes for aluminum tolerance within a core collection of rice landraces through genome-wide association mapping with high density SNPs from specific-locus amplified fragment sequencing[J]. *Frontier in Plant Science*, 2018, 9: 1838. doi: 10.3389/fpls.2018.01838.
- [13] ZHANG P, ZHONG K Z, ZHONG Z Z, et al. Mining candidate gene for rice aluminum tolerance through genome wide association study and transcriptomic analysis[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 490. doi: 10.1186/s12870-019-2036-z.
- [14] ZHONG K Z, XIE L H, HU S K, et al. Genome-wide association study of zinc toxicity tolerance within a rice core collection (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plants*, 2022, 11(22): 3138. doi: 10.3390/plants11223138.
- [15] SHAHID M Q, CHEN F Y, LI H Y, et al. Double-neutral genes, *Sa-n* and *Sb-n*, for pollen fertility in rice to overcome *indica* × *japonica* hybrid sterility[J]. *Crop Science*, 2013, 53(1): 164-176.
- [16] 杨有新, 吴锦文, 陈志雄, 等. 基于功能性标记和测序发掘携带有 *S<sub>5</sub><sup>n</sup>* 基因的水稻新种质[J]. *科学通报*, 2009, 54(15): 2212-2218.
- [17] 李宏岩, 王思哲, SHAHID M Q, 等. 从携带 *S<sub>5</sub><sup>n</sup>* 基因的水稻种质中发掘 *S<sub>a</sub><sup>n</sup>*、*S<sub>b</sub><sup>n</sup>* 和 *S<sub>c</sub><sup>n</sup>* 基因[J]. *作物学报*, 2013, 39(8): 1366-1376.
- [18] 张欢欢, 刘蕊, 郭海滨, 等. 药用野生稻有利基因发掘与利用研究进展[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(19): 42-45.
- [19] 潘小芬. 药用野生稻 TAC 文库的构建[D]. 广州: 华南农业大学, 2006.
- [20] 汪暖, 陈志雄, 刘蕊, 等. 药用野生稻 TAC 克隆转化籼稻的体系初探[J]. *植物生理学通讯*, 2010, 46(3): 217-222.
- [21] 刘蕊, 张欢欢, 陈志雄, 等. 筛选和转化药用野生稻 TAC 克隆获得耐旱水稻[J]. *中国农业科学*, 2014, 47(8): 1445-1457.
- [22] LIU R, ZHANG H H, CHEN Z X, et al. Drought-tolerant rice germplasm developed from an *Oryza officinalis* transformation-competent artificial chromosome clone[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(4): 13667-13678.
- [23] 李培纲, 李红梅, 张帅, 等. 药用野生稻 *ADF* 基因的克隆及其抗逆性分析[J]. *华北农学报*, 2017, 32(6): 37-44.
- [24] 卢永根, 刘向东, 陈雄辉. 广东高州普通野生稻的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2008, 9(1): 1-5.
- [25] 王兰, 蔡东长. 高州普通野生稻苗期耐寒性鉴定及其 SSR 多态标记分析[J]. *华北农学报*, 2011, 26(6): 12-15.
- [26] LIU W, GHOURI F, YU H, et al. Genome wide re-sequencing of newly developed rice lines from common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) for the identification of NBS-LRR genes[J]. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0180662.
- [27] YU H, SHAHID M Q, LI R B, et al. Genome-wide analysis of genetic variations and the detection of rich variants of NBS-LRR encoding genes in common wild rice lines[J]. *Plant Molecular Reporter*, 2018, 36(4): 618-630.
- [28] CHEN J J, DING J H, OUYANG Y D, et al. A triallelic system of *S<sub>5</sub>* is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrids in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(32): 11436-11441.
- [29] 魏常敏, 王兰, 杨有新, 等. 普通野生稻中 *S<sub>5</sub><sup>n</sup>* 基因的鉴定及其胚囊育性研究[J]. *科学通报*, 2010, 55(11): 1007-1014.
- [30] TONG J F, LI Y H, YANG Y X, et al. Molecular evolution of rice *S<sub>5</sub><sup>n</sup>* and functional comparison among different sequences[J]. *Grop Germplasm Resources*, 2011, 56(19): 2016-2024.
- [31] PENG H, SHAHID M Q, LI Y H, et al. Molecular evolution of *S<sub>5</sub>* locus and large differences in its coding region revealed insignificant effect on *indica* × *japonica* embryo sac fertility[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2015, 301(2): 639-655.

[32] 史磊刚, 刘向东, 刘博, 等. 从普通野生稻中鉴定栽培稻  $F_1$  花粉不育座位  $S_b$  的中性基因[J]. 科学通报, 2009, 54(19): 2967-2974.

[33] LIU B, LI J Q, SHAHID M Q, et al. Identification of neutral genes at pollen sterility loci  $S_d$  and  $S_e$  of cultivated rice (*Oryza sativa*) with wild rice (*O. rufipogon*) origin[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2011, 10(4): 3435-3445.

[34] LI J Q, SHAHID M Q, FENG J H, et al. Identification of neutral alleles at pollen sterility gene loci cultivated rice (*Oryza sativa* L.) from wild rice (*O. rufipogon* Griff.)[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, 298(1): 33-42.

[35] 杨培周, 郭海滨, 赵杏娟, 等. 广东高州普通野生稻生殖特性的研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(2): 136-143.

[36] 练子贤, 魏常敏, 卢永根, 等. 广东高州普通野生稻与粳稻杂交  $F_1$  胚囊育性及发育特点[J]. *中国水稻科学*, 2008, 22(3): 266-272.

[37] ZHANG L S, SHIVUTE F N, SHAHID M Q, et al. In vitro induction of auto-allotetraploid in a newly developed wild rice line from *Oryza alta* Swallen[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2019, 139(3): 577-587.

[38] FU X L, LU Y G, LIU X D, et al. Cytological mechanisms of interspecific incrossability and hybrid sterility between *Oryza sativa* L. and *O. alta* Swallen[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(6): 755-765.

[39] 傅雪琳, 刘向东, 卢永根. 亚洲栽培稻与短花药野生稻种间杂交障碍观察[J]. *华南农业大学学报*, 2013, 34(3): 287-291.

[40] FU X L, LU Y G, LIU X D, et al. Cytological behavior of hybridization barriers between *Oryza sativa* and *Oryza officinalis*[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10(10): 1489-1500.

[41] 褚绍尉, 王林, 刘桂富, 等. 广东高州普通野生稻耐铝性及其 QTL 定位[J]. *华北农学报*, 2013, 28(3): 12-18.

[42] 王兰, 李智, 郑杏梅, 等. 普通野生稻矮化突变体的株高与分蘖基因的 QTL 定位及主效基因的遗传分析[J]. *华北农学报*, 2014, 29(5): 5-9.

[43] 郑跃滨, 李智, 赵海燕, 等. 水稻粒长 QTL 定位与主效基因的遗传分析[J]. *西北植物学报*, 2020, 40(4): 598-604.

[44] WANG L, LIU Y, ZHAO H Y, et al. Identification of  $qGL3.5$ , a novel locus controlling grain length in rice through bulked segregant analysis and fine mapping[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 921029. doi: 10.3389/fpls.2022.921029.

[45] BAI F, MA H J, CAI Y C, et al. Natural allelic variation in *GRAIN SIZE AND WEIGHT 3* of wild rice regulates the grain size and weight[J/OL]. *Plant Physiology*, (2023-06-24) [2023-07-30]. 2023. doi: 10.1093/plphys/kiad320.

[46] 张华华, 冯九焕, 卢永根, 等. 利用激光扫描共聚焦显微镜观察同源四倍体水稻胚囊的形成与发育[J]. *电子显微学报*, 2003, 22(5): 380-384.

[47] 王兰, 刘向东, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻胚乳发育: 极核融合和胚乳细胞化[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(4): 281-289.

[48] 王兰, 刘向东, 卢永根, 等. 同源四倍体水稻胚乳发育: 糊粉层淀粉积累及胼胝质“套”的形成[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(6): 507-514.

[49] 郭海滨, 卢永根, 冯九焕, 等. 利用激光扫描共聚焦显微镜对同源四倍体水稻胚囊形成与发育的进一步观察[J]. *激光生物学报*, 2006, 15(2): 111-117.

[50] HE J H, SHAHID M Q, LI Y J, et al. Allelic interaction of  $F_1$  pollen sterility loci and abnormal chromosome behaviour caused pollen sterility in inter-subspecific autotetraploid rice hybrids[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(13): 4433-4445.

[51] WU J W, SHAHID M Q, GUO H B, et al. Comparative cytological and transcriptomic analysis of pollen development in autotetraploid and diploid rice[J]. *Plant Reproduction*, 2014, 27(4): 181-196.

[52] HU C Y, ZENG Y X, LU Y G, et al. High embryo sac fertility and diversity of abnormal embryo sacs detected in autotetraploid *indica/japonica* hybrids in rice by whole-mount eosin B-staining confocal laser scanning microscopy[J]. *Plant Breeding*, 2009, 128(2): 187-192.

[53] CHEN L, SHAHID M Q, WU J, et al. Cytological and transcriptome analyses reveal abrupt gene expression for meiosis and saccharide metabolisms that associated with pollen abortion in autotetraploid rice[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2018, 293(6): 1407-1420.

[54] LI X, YU H, JIAO Y M, et al. Genome-wide analysis of DNA polymorphisms, the methylome and transcriptome revealed that multiple factors are associated with low pollen fertility in autotetraploid rice[J]. *PLoS One*, 2018, 13(8): e0201854.

[55] LI X, SHAHID M Q, WU J W, et al. Comparative small RNA analysis of pollen development in autotetraploid and diploid rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17(4): 499. doi: 10.3390/ijms17040499.

[56] LI X, SHAHID M Q, XIA J, et al. Analysis of small RNAs revealed differential expressions during pollen and embryo sac development in autotetraploid rice[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18: 129. doi: 10.1186/s12864-017-3526-8.

[57] LI X, SHAHID M Q, WEN M S, et al. Global identification and analysis revealed differentially expressed lncRNAs associated with meiosis and low fertility in autotetraploid rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 82. doi: 10.1186/s12870-020-2290-0.

[58] GUO H B, MENDRIKAHY J N, XIE L, et al. Transcriptome analysis of neo-tetraploid rice reveals specific differential gene expressions associated with fertility and heterosis[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40139. doi: 10.1038/srep40139.

[59] 刘向东, 吴锦文, 陆紫君, 等. 同源四倍体水稻: 低育性机理、改良与育种展望[J/OL]. *遗传*, (2023-06-28) [2023-07-30]. <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/11.1913>.

R.20230626.2143.002.html.

[60] CHEN L, YUAN Y, WU J W, et al. Carbohydrate metabolism and fertility related genes high expression levels promote heterosis in autotetraploid rice harboring double neutral genes[J]. *Rice*, 2019, 12: 34. doi: 10.1186/s12284-019-0294-x.

[61] GHALED M A A, LI C, SHAHID M Q, et al. Heterosis analysis and underlying molecular regulatory mechanism in a wide-compatible neo-tetraploid rice line with long panicles[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 83. doi: 10.1186/s12870-020-2291-z.

[62] 张桂权. 基于 SSSL 文库的水稻设计育种平台[J]. *遗传*, 2019, 41(8): 754-760.

[63] LIN S J, LIU Z P, ZHANG K, et al. *GL9* from *Oryza glumaepatula* controls grain size and chalkiness in rice[J]. *Crop Journal*, 2023, 11(1): 198-207.

[64] ZHAO H Y, FU Y, ZHANG G Q, et al. *GS6.1* controls kernel size and plant architecture in rice[J]. *Planta*, 2023, 258(2): 42. doi: 10.1007/s00425-023-04201-4.

[65] ZHAN P L, MA S P, XIAO Z L, et al. Natural variations in *grain length 10 (GL10)* regulate rice grain size[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5): 405-413.

[66] ZHAN P L, WEI X, XIAO Z L, et al. *GW10*, a member of P450 subfamily regulates grain size and grain number in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(12): 3941-3950.

[67] PEI R Q, ZHANG Z G, HUANG M C, et al. Mapping QTLs controlling low-temperature germinability in rice by using single segment substitution lines derived from 4 AA-genome species of wild rice[J]. *Euphytica*, 2021, 217(4): 58. doi: 10.1007/s10681-021-02791-2.

[68] TAN Q Y, ZOU T, ZHENG M M, et al. Substitution mapping of the major quantitative trait loci controlling stigma exsertion rate from *Oryza glumaepatula*[J]. *Rice*, 2020, 13(1): 37. doi: 10.1186/s12284-020-00397-1.

[69] WANG S K, LI S, LIU Q, et al. The *OsSPL16-GW7* reg-

ulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949-954.

[70] WANG S K, WU K, YUAN Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(8): 950-954.

[71] 赵杏娟. 广东高州普通野生稻单片段代换系的构建及分蘖数 QTL 鉴定[D]. 广州: 华南农业大学, 2008.



刘向东, 教授, 长期从事稻种资源保护与创新等研究工作, 传承和保护丁颖和卢永根 2 位院士及团队收集的 10 000 多份稻种资源(“丁氏稻种资源”)。前期在卢永根院士的带领下, 分别构建了丁氏稻种资源栽培稻和普通野生稻核心种质库; 建立了普通野生稻永久迁地保护基地; 发掘出包括栽培稻杂种育性、亲和性和抗性基因等在内的一大批优异基因。近期以丁氏稻种资源作为材料基础开展种质创新等研究工作, 创建了一大批同源四倍体水稻, 培育出高育性的新型四倍体水稻, 解决了同源四倍体水稻育性偏低的“瓶颈”问题; 并通过课题组建立的 WE-CLSM 等技术, 利用新型四倍体水稻开展多倍体水稻杂种优势多代利用及其机理等研究。在水稻资源学和生殖生物学等方面取得重要进展, 已在《科学通报》《Journal of Integrative Plant Biology》《Plant Physiology》《Rice》《Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America》和《Cell》等国内外知名学术刊物上发表论文 140 多篇; 获得省级科技奖 3 项。

【责任编辑 李庆玲】