

张浩博, 吴伊宁, 莫伊凡, 等. 绿色超级稻的研究进展与展望[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 28-39.

DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.01.003

绿色超级稻的研究进展与展望

张浩博, 吴伊宁, 莫伊凡, 宋根才, 张丽婷, 孙文强, 余四斌

华中农业大学植物科学技术学院/作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070

摘要 如何平衡农业生产与环境资源的矛盾是我国乃至全球面临的巨大挑战。为应对这一挑战, 我国科学家提出绿色超级稻的理念, 建立全基因组育种选择技术体系, 挖掘出一批高产、抗逆、优质、抗病虫以及养分高效利用的绿色性状基因, 培育大量绿色超级稻品种并推广应用, 推动了作物育种目标和育种模式的转变。本文总结了绿色超级稻的理念、发展历程以及绿色超级稻研究取得的重要进展, 并就绿色营养优质水稻的培育与应用进行了展望。

关键词 绿色超级稻; 种质资源; 功能基因; 绿色性状; 基因组育种

中图分类号 S 511.3 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2022)01-0028-12

水稻(*Oryza sativa* L.)作为重要的粮食作物, 为全球近 35 亿人口提供了主要食物来源。水稻安全生产对保障世界粮食安全、促进农业可持续发展具有重大意义。在可利用耕地逐渐减少、资源环境日趋紧张的形势下, 为满足日益增加的人口对粮食的需求, 作物生产面临巨大的挑战。在过去的几十年里, 通过应用生物育种技术(如半矮秆品种培育、杂种优势利用)以及发展集约化生产模式, 极大地提高了包括水稻在内的多种作物的生产水平, 减少了大面积饥荒的发生。作物半矮化品种的广泛应用为大幅度增加作物产量做出了巨大的贡献, 但也为大量氮、磷肥等的投入提供了品种基础。目前, 作物生产因化学肥料的过量施用和肥料利用率较低, 已经导致日趋严重的土壤退化和水体富营养化等问题^[1-2]。此外, 气候变化, 如极端气温频发、二氧化碳和臭氧水平的升高以及降雨的不均衡等, 加重了农业用地的干旱或盐碱化程度, 使作物的生长环境发生改变。为了解决农业生产与资源环境之间的突出矛盾, 20 世纪 90 年代末, 我国科学家呼吁开展旨在“少投入、多产出、保护环境”的新一轮“绿色革命”。2005 年, 张启发提出了培育绿色超级稻(Green Super Rice, GSR), 实现水稻生产过程少打农药、少施化肥、节水抗旱的构想^[3]。目前, 绿色超级稻的理念

受到国内外遗传育种学家的积极响应与践行。绿色超级稻的目标和实践已经成为全球作物育种的新目标和农业可持续发展的重要举措^[2]。本文对绿色超级稻的概念及发展历程、绿色超级稻的基因组育种体系以及绿色超级稻的推广应用等进展进行综述, 并展望绿色超级稻的发展及其对农业绿色发展的作用。

1 绿色超级稻的构想与实践

1.1 中国水稻育种的成就

水稻作为我国主要粮食作物, 其生产主要经历了 2 次大的飞跃。在 20 世纪 50 年代, 中国科学家培育出第 1 个半矮秆粳型品种“广场矮”; 此后, 国际水稻研究所育成并推广应用半矮秆品种“IR8”, 创造了当时水稻高产的奇迹。半矮化品种的培育与应用推动了我国水稻生产进入第 1 次“绿色革命”的时代, 使水稻单产提高 20% 左右。水稻生产上的第 2 次跨越是杂种优势的利用。1964 年, 袁隆平提出了杂种优势的设想, 在此基础上, 率先培育出以野败不育为基础的三系杂交水稻, 使中国成为世界上首个将杂种优势利用到水稻生产上的国家, 为自花授粉作物利用杂种优势开辟了新的途径。目前, 我国杂交水稻年种植面积维持在 1 618 万 hm^2 左右^[4]。光

收稿日期: 2021-11-11

基金项目: 湖北省科技重大专项(2020ABA016); 国家水稻产业技术体系(CARS-01-06)

张浩博, E-mail: haobozhang@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 余四斌, E-mail: ysb@mail.hzau.edu.cn

敏感雄性核不育水稻“农垦 58S”的发现拉开了“两系法”杂交稻的序幕。两系杂交稻打破了恢复系与保持系之间的束缚,使组配的双亲的遗传差异扩大,杂种产量较三系杂交组合有了进一步的提高。1989年,国际水稻研究所提出了“超级稻”(Super Rice)的概念并启动了“超级稻育种计划”。在随后的30多年中,我国育种家通过创新育种技术、拓宽遗传基础,配制强优势杂交组合,育成一批超级稻新品种,使水稻单产水平不断获得突破^[5],从1995年的400 kg到2000年的700 kg、2004年的800 kg、2011年的900 kg、2014年的1 000 kg以及2018年的1 100 kg的高产阶段目标先后实现(<http://news.sciencenet.cn/htmlnews>)。截至2021年,农业农村部冠名了135个超级稻品种(<http://www.ricedata.cn>)。另外,水稻的2个亚种(籼稻和粳稻)存在较强的生物学杂种优势,但籼/粳杂交组合F₁代不育或部分可育的障碍限制了其杂种优势的利用。广亲和基因的发现和利用为克服籼/粳亚种间的育性障碍、充分利用籼/粳杂种优势提供了重要的技术支撑^[6]。目前许多产量杂种优势表现突出的杂交稻,如“甬优系列”和“春优系列”组合,均是利用粳稻不育系和广亲和恢复系配制的优良籼/粳杂交组合。近年来,我国科学家利用基因组学手段对多套杂交稻的后代材料进行了高通量的基因型和表型分析,鉴定出大量控制水稻杂种优势的遗传位点,剖析了品种间和亚种间杂种优势的遗传基础^[7]。这些研究成果对指导高效筛选杂交组合配组亲本、加快杂交稻品种选育进程,具有重要的理论和实践意义。

1.2 绿色超级稻理念与培育策略

长期以来,育种家多以高产目标为主,成功培育出许多耐肥高产品种并推广应用。生产上为了追求高产,较少控制化肥和农药的投入量;而农药和化肥的过度施用给资源 and 环境带来严重的影响。为了解决这种高投入、低产出以及破坏资源环境的问题,张启发^[3]于2005年提出绿色超级稻(GSR)的构想,要求培育的绿色超级稻品种不仅高产优质,而且具备抗病虫、高效的养分吸收利用、节水抗旱等绿色性状,达到生产上“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的目标。2010年,“绿色超级稻新品种选育”项目获得国家高技术研究发展计划(“863计划”)的支持。该项目采用了“两步走”的品种选育策略:第1步,利用水稻核心种质等品种资源与不同生态区优良品种杂交并且多次回交,通过回交育种结

合分子标记辅助选择等技术,构建大批含绿色性状的导入代换系,挖掘绿色性状基因,创制一系列遗传背景与优良品种相同且单个性状(基因)得到改良的导入系或近等基因系。第2步,将导入系有计划地组配杂交,培育聚合多个优良基因的绿色超级稻品种(系)。此外,为了加快绿色超级稻培育与推广,我国科学家根据功能基因组研究进展和育种基础还设定了阶段性目标:第1阶段,培育抗主要病虫害的品种,实现基本不打农药;第2阶段,提升品种对氮、磷等养分的吸收利用效率,进而减少化肥的使用量;第3阶段,培育耐(避)旱的水稻新品种,实现节水抗旱的目标^[3]。近10年来,随着基因组学的发展,水稻功能基因组研究取得了重大进展,特别是科学家利用基因组重测序技术分析大量种质资源,鉴定和发掘一批符合绿色超级稻育种目标的有利基因,如抗病虫、养分高效利用、抗逆性强、高产优质等,在此基础上,提出了绿色超级稻的基因组设计育种策略和选择方案^[8]。即根据稻区生产需求和具体育种目标,以优良品种为受体亲本,利用丰富多样的品种资源和功能基因组研究的新成果,发掘鉴定水稻种质资源中的优异基因和基因组变异,从基因组水平设计组合各种有利基因,利用分子标记选择技术、全基因组选择技术、杂交与回交等育种手段精准改良目标品种,培育绿色超级稻品种(品系)。

1.3 绿色超级稻研究进展及发展历程

绿色超级稻涉及多种绿色性状,如抗病虫性、耐旱性、养分高效利用、抗各种非生物胁迫等,而这些性状多为受多基因控制的复杂数量性状。育种家要同步改良复杂性状的多个基因面临着极大的挑战。针对这一挑战,1998年,国际水稻研究所发起了“全球水稻分子育种计划”,其基本策略是收集、发掘利用全球丰富多样的特异种质资源,通过大规模的杂交、回交和分子标记等技术将资源中的优异基因转移到各地优良推广品种中,培育大批以优良品种为遗传背景的导入代换系^[9]。1999年,我国科学家倡导以“少投入、多产出、保护环境”为目标的“新的绿色革命”;2001年,相应启动了“参与全球水稻分子育种计划研究”项目。国内外多家研究机构利用水稻微核心种质资源,通过大规模杂交、回交和目标性状的分子标记辅助选择,将微核心种质中有利的绿色性状(或基因)导入到不同生态区的优良推广品种中,培育出一批具有优良品种背景的导入系群体,创建了大量水稻育种材料,开展了水稻新品种的分子

育种(图 1)。

在此基础上,张启发提出了“绿色超级稻的构想”,主张培育“少打农药、少施化肥、节水抗旱、高产优质”的绿色超级稻品种。现阶段,GSR 不仅指具有绿色特性的一类新型品种,而且代表“高产高效、生态安全”的作物生产体系理念^[8],该理念得到了我国政府和国际组织的大力支持。2008—2018 年,比尔和梅林达·盖茨基金会连续资助了“为非洲和亚洲资源贫瘠地区培育绿色超级稻”的国际重大项目(图 1)。2010—2018 年,科技部立项支持“绿色超级稻新品种选育”“863 计划”重大(重点)项目,国内 27 家科研和育种单位联合承担了该项目的研究,其主要内容包括:(1)绿色超级稻品种选育的育种理论与技术体系,利用种质资源基因组学、全基因组关联分析和多组学技术等手段,挖掘不同水稻资源(包括野

生稻)中具有潜在育种利用价值的绿色性状基因;(2)建立全基因组选择育种技术平台,创制高通量、低成本的基因分型技术和基因组育种芯片,提升定向改良品种的能力;(3)开展绿色性状基因聚合与种质创新,将多个优良性状(如抗病、抗虫、耐旱、耐低温、耐盐碱、氮磷营养高效、高产优质等基因)聚合在一个品系中,创建含绿色优良性状的新材料;(4)发掘利用优良种质和基因资源,培育绿色超级稻新品种;(5)建立绿色超级稻高产高效的栽培技术体系,制定绿色超级稻的认定指标和程序,开展绿色超级稻新品种在不同生态区域的示范推广。2017 年,绿色超级稻项目在执行 10 周年之际承办了主题为“功能基因组到绿色作物和可持续农业”的国际农业基因组学大会,张启发介绍了绿色超级稻的发展,并提出了从绿色品种、作物绿色生产到农业绿色发展的新目标(图 1)。



图 1 绿色超级稻的发展历程

Fig.1 Timeline of the Green Super Rice development

截至 2018 年,绿色超级稻项目培育出具备绿色性状的(如抗病虫、养分高效利用等)水稻新品种 66 个,认定具有氮高效的绿色超级稻品种 41 个(<https://www.nstrs.cn/>)。据统计,绿色超级稻品种在世界主要水稻产区累计推广面积超过 255 万 hm^2 ^[2,10],为我国和世界粮食安全做出了积极贡献。2018 年,绿色超级稻入选中共中央宣传部等单位举办的“伟大的变革——庆祝改革开放 40 周年”大型展览。2019 年,农业农村部正式颁发“水稻、玉米、小麦、大豆绿色品种指标体系”,明确指出“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”是我国农作物今

后主要的育种目标和方向。2021 年,第 26 届联合国气候大会将绿色超级稻培育作为建立低碳、适应气候变化的食品系统和“迎接 2050 挑战”的科技解决方案(图 1)。绿色超级稻的培育与应用对我国乃至全球的农业绿色发展战略和政策发挥了积极的影响。

2 水稻种质资源的基因组研究

绿色超级稻品种培育需要挖掘抗病虫、养分高效利用、抗逆、节水抗旱、优质高产等重要性状基因。基因组技术和种质资源的创新利用可为培育绿色超级稻提供重要的实践基础。

当前,我国拥有全球第 2 大作物种质资源库,但对其深度研究开发利用不足 5%。如何充分利用这些种质资源中优异基因并培育出符合各地需求的新品种,一直是育种家面临的重大课题。分子生物学技术的不断发展以及大规模的种质资源基因组重测序,极大地促进了水稻重要基因的挖掘。随着梗稻品种(日本晴)率先完成基因组精细测序,目前全世界已有超过 1 万份水稻资源完成了基因组测序或者重测序。2016 年,华中农业大学公布了 2 个籼稻品种明恢 63 和珍汕 97 参考基因组序列^[11]。2018 年,中国农业科学院联合国内外多家科研机构开展并完成了“3 000 份水稻基因组计划”。3 000 余份核心种质基因组显示约有 2 900 万个单核苷酸多态性位点,以及超过 24 万个插入缺失变异和 9 万余个结构变异^[10]。基于“3 000 份水稻基因组计划”的基因组序列数据,科学家构建了包含 14 826 个核心基因和

9 050 个水稻品种特有的基因或基因家族的水稻功能基因组的育种数据库(<http://www.rmbreeding.cn/snp3k>)^[12]。种质资源基因组分析加速了水稻重要基因等位变异的发掘与利用。同时,水稻核心种质的基因组变异与表型关联分析助推了大量影响重要性状基因的规模化发掘^[2],促进了绿色超级稻的培育进程。

3 绿色性状功能基因的发掘与应用

近 20 年来,水稻功能基因组研究取得了快速发展,截至 2021 年 3 月,国内外科学家鉴定分离到 3 809 个水稻重要性状的基因(图 2),而且发现亚洲栽培稻地方品种、非洲稻以及野生稻中蕴藏着大量自然发生的优异性状的等位基因,如抗病虫、养分高效利用、抗各种非生物逆境胁迫以及高产优质等基因,为绿色超级稻的培育提供了宝贵的基因资源。

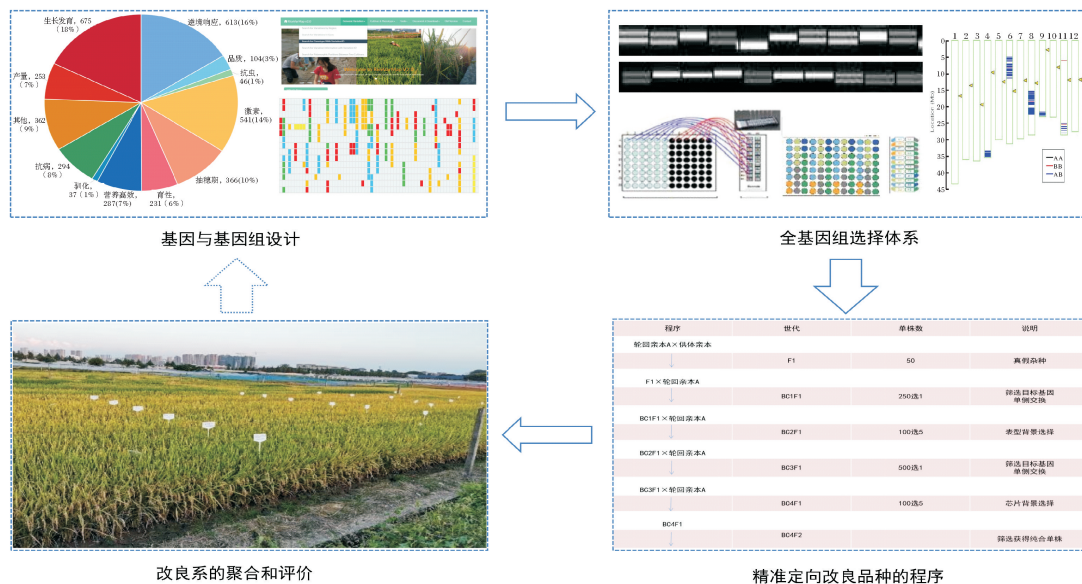


图 2 绿色超级稻的基因组育种策略

Fig.2 A schematic strategy of genomic breeding for Green Super Rice

褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)是水稻生产的主要虫害之一。目前,在水稻中,已有近 40 个抗褐飞虱基因被定位,它们均来源于野生稻与农家品种^[13],具有较好的育种利用价值。例如,*Bph14* 是我国科学家从野生稻中克隆的第 1 个水稻抗褐飞虱基因,它编码含有卷曲螺旋、核苷酸结合以及富含亮氨酸重复序列的蛋白(coiled-coil nucleotide binding leucine rich repeat, CC-NB-LRR)。*Bph14* 具有独特的富含亮氨酸重复序列(LRRs)可识别褐飞虱的入侵并激活植物抗性^[14]。*Bph30* 是最近克隆的 1

个广谱抗飞虱基因,编码含有 2 个亮氨酸重复结构域(leucine-rich domains, LRD)的蛋白,其氨基酸 N 端的自然突变可能是广谱抗性的基础。含 *Bph30* 的抗性品种可能通过增加厚壁组织厚度与细胞硬度,形成一道坚固的屏障,从而阻止褐飞虱取食植物韧皮部的汁液^[15]。水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)是世界上分布最广、为害最重的水稻细菌性病害之一。*Xa21* 是第 1 个从野生稻中克隆的抗白叶枯病基因,它编码 1 个由 1 025 个氨基酸组成的类受体蛋白激酶,其结构包括与抗性表

达相关的 LRRs 和丝氨酸-苏氨酸激酶区 (STK) 2 个功能域^[16]。Chen 等^[17]利用珍汕 97 与明恢 63 构建的重组自交系群体鉴定克隆到 1 个隐性抗白叶枯病的新基因 *xa25*, 其编码 1 个 MtN3/saliva 家族蛋白。由稻瘟病菌 (*Pyricularia grisea* Cook Sacc.) 引起的稻瘟病, 是水稻最严重的真菌病害之一。Liu 等^[18]将源自小粒野生稻 (*O. minuta*) 中的抗稻瘟病基因 *Pi9* 导入栽培稻, 且发现 *Pi9* 对来自 13 个国家的 43 个稻瘟病菌株均表现出很高的抗性, 该基因编码含有 NBS-LRR 结构域的蛋白。研究结果表明, *Pi9* 与 *Pi2*、*Pi50*、*Pigm*、*Pizh*、*Piz*、*Piz-t* 为复等位基因^[19]。

据统计, 我国农业生产的化肥用量占世界化肥总量的 25% 以上, 且利用率偏低。作物氮肥的低效利用以及化学投入品的严重过量施用, 对环境产生了严重影响。一方面, 化学肥料的过量施用引起水体富营养化、土壤酸碱化; 另一方面, 氮肥使用量的边际效益减少, 直接降低了农民的收益。近年来, 我国科学家利用水稻种质资源分离克隆出许多高效氮肥利用基因。例如, 利用染色体片段代换系群体分离克隆的氮高效利用基因 *MYB61*。 *MYB61* 在籼粳稻中存在表达差异, 且受转录因子 *GRF4* 调控。粳稻品种的启动子区检测到 *helitron* 转座子插入, 影响 *GRF4* 与 *MYB61* 启动子区的结合, 下调其表达, 造成籼粳品种之间氮素利用率的差异^[20]。Tang 等^[21]利用全基因组关联分析发现硝酸盐转运蛋白 *OsNPF6.1* 能提升硝酸盐的吸收能力, 其中来源于野生稻的单倍型 *OsNPF6.1^{HapB}* 能增强氮肥利用率, 而绝大部分的栽培稻已经丢失了该等位基因 (单倍型)。 *OsNPF6.1^{HapB}* 启动子区存在的自然突变能增强相关转录因子 *OsNAC42* 的转录激活, 提高氮肥利用率。最近, Liu 等^[22]报道了 1 个负调控水稻分蘖的转录因子 *OsTCP19*, 其单倍型 *OsTCP19-H* 的启动子区缺少 29 bp, 影响氮响应负调控因子 LBD 蛋白与该启动区的高效结合, 从而抑制 *OsTCP19* 转录。同样, 该等位基因在现代水稻品种中几乎全部丢失。 *DNR1* 是从籼稻分离的一个氮高效基因, 它编码吡哆醛磷酸依赖型的氨基转移酶。该位点的籼稻等位基因 *DNR1^{indica}* 的启动子区存在 520 bp 的缺失, 会引起其表达下降, 植株生长素含量上升, 导致籼粳稻间氮肥吸收速率的显著差异^[23]。

水稻生产经常会遭受非生物逆境胁迫, 科学家

也开展了大量耐受非生物逆境胁迫基因研究。如在耐旱方面, 利用深根的旱地品种 Kinandang Patong 与浅根的籼稻品种 IR64 构建近等基因系分离群体, 鉴定克隆到 1 个控制根生长角度的基因 *DRO1* (Deeper Rooting 1)。序列比较分析发现, 品种 IR64 中 *DRO1* 基因的第 4 外显子存在 1 bp 的缺失, 导致编码的氨基酸提前终止^[24]。浅根品种导入了 *DRO1* 基因, 可以增加其扎根深度, 提高抗旱能力。在耐热方面, Li 等^[25]在非洲稻 CG14 中鉴定到 1 个抗高温的主效数量性状位点 *OsTT1*, 它编码 1 个参与泛素化蛋白降解的 26S 蛋白酶体 $\alpha 2$ 亚基。 *OsTT1* 基因的表达量越高, 其植株的耐热性越强。在已克隆的许多耐寒基因, 如 *COLD1*、*HAN1*、*bZIP73* 的耐寒等位基因均来源于粳稻^[26-28]。其中, *COLD1* 编码 1 个 G 蛋白信号调节因子, 该基因编码区存在 1 个单核苷酸的差异, 导致不同水稻品种耐寒性的显著差异^[26]。温带粳稻与热带粳稻相比, *HAN1* 的启动子区存在 1 个 *MYB* 顺式元件, 可增强其耐寒性^[27]。同样, *bZIP73* 基因编码区第 511 位置在籼粳品种间存在 1 个单核苷酸多态性差异 (粳稻 G⁵¹¹、籼稻 A⁵¹¹), 导致籼粳对低温耐受性的不同^[28]。在重金属胁迫方面, *OsCd1* 在籼稻和粳稻间存在较大的序列差异, 其编码区存在的序列变异造成了氨基酸的差异 (粳稻 V⁴⁴⁹、籼稻 D⁴⁴⁹), 导致 *OsCd1^{v449}* 品种的重金属镉 (Cd) 积累相对低于 *OsCd1^{d449}* 品种^[29]。

高产、优质是育种家选育品种的重要目标。目前科学家已经鉴定到许多与籽粒产量和稻米品质相关的基因。例如, Xue 等^[30]分离克隆到 1 个多效基因 *Ghd7*, 同时控制水稻穗粒数、抽穗期和株高。测序分析发现, *Ghd7* 在栽培稻品种中至少存在 9 种等位基因, 不同等位基因的感光性差别很大。 *IPA1* (ideal plant architecture 1) 是 1 个调控水稻理想株型的关键基因, 影响单株的倒伏性和籽粒产量, 其等位基因 (*ipa1-2D*) 对株型有着精细的表达调控^[31]。育种工作者可以利用 *IPA1* 的不同等位基因调控 *IPA1* 的适度表达, 培育大穗、分蘖适当和粗秆抗倒的理想株型。研究表明, *IPA1* 通过调控 *WRKY45* 的表达参与调控水稻对稻瘟病的广谱抗性^[32]。 *Wx* 基因可以催化直链淀粉的合成, 是决定稻米食用和蒸煮品质的关键因子。目前的研究表明, 该位点存在至少 4 种等位基因 (*Wx^a*、*WX^b*、*WX^{lv}* 和 *wx*), 决定了不同水稻品种籽粒中直链淀粉含量 (*AMY-*

LOSE CONTENT, AC) 的差异^[33]。籼稻品种一般具有 Wx^a 等位基因, 粳稻品种携带 WX^b 等位基因, 籼稻比粳稻具有更高的 AC; 而主要分布在热带地区的品种含有 WX^v 等位基因, 其 AC 水平最高。功能丧失的等位基因 wx 形成了糯性胚乳, AC 水平最低(0~3%)。利用这些基因信息, 育种家可以根据消费者的喜好选择合适的等位基因进行品质育种。可以看到, 随着功能基因组研究的快速发展, 越

来越多的具有育种利用价值的功能基因及其等位变异材料将被发掘与鉴定, 可为绿色超级稻的基因组育种提供重要的理论依据和技术支撑。

目前, 已有许多绿色功能基因(表 1)在绿色超级稻育种实践中得到了广泛应用。例如, 利用抗褐飞虱基因 *Bph* 14 和 *Bph* 15 进行水稻优良恢复系的抗性改良, 获得了抗虫基因叠加的近等基因系^[88]; 将抗白叶枯病基因 *Xa* 7、*Xa* 21 和 *Xa* 23 导入、聚合

表 1 分离克隆的水稻部分绿色性状基因

Table 1 Some representative genes for green characters cloned in rice

绿色性状 Green trait	基因 Gene	供体来源 Donor	编码蛋白 Encoding protein	基因功能 Function	参考文献 Reference
抗虫 Insect resistance	<i>Bph</i> 1	Cheongcheongbyeo	CC-NB-NB-LRR	抗褐飞虱 Brown planthopper resistance	[34]
	<i>Bph</i> 3	Rathu heenati	Lectin receptor kinase		[35]
	<i>Bph</i> 6	Swarnalata	Atypical LRR		[36]
	<i>Bph</i> 9	Pokkali	CC-NBS-NBS-LRR		[37]
	<i>Bph</i> 14	B5 (<i>O. officinalis</i>)	CC-NB-LRR		[14]
	<i>Bph</i> 15	B5 (<i>O. officinalis</i>)	Lectin receptor kinase		[38]
	<i>Bph</i> 18	IR65482 (<i>O. australiensis</i>)	CC-NBS-NBS-LRR		[39]
	<i>Bph</i> 26	ADR52	CC-NB-LRR		[40]
	<i>Bph</i> 29	RBPH54 (<i>O. rufipogon</i>)	B3 DNA-binding domain		[41]
	<i>Bph</i> 30	AC-1613	Atypical LRR		[15]
	<i>Bph</i> 32	Ptb33	Unknown SCR domain		[42]
	<i>Bph</i> 37	IR64	CC-NB		[43]
	<i>Xa</i> 1	Kogyoku	NBS-LRR		[44]
	<i>Xa</i> 5	IRBB5	TFIIA γ 5 V39E		[45]
	<i>Xa</i> 21	IRBB21(<i>O. longistaminata</i>)	Receptor kinase-like protein		[16]
抗病 Disease resistance	<i>Xa</i> 23	RBB16 (<i>O. officinalis</i>)	Executor	抗白叶枯病 Bacterial blight resistance	[46]
	<i>Xa</i> 25	Minghui 63	MtN3/saliva/SWEET protein		[17]
	<i>Xa</i> 26/ <i>Xa</i> 3	Minghui 63	LRR receptor kinase		[47]
	<i>Xa</i> 27	IRBB27 (<i>O. minuta</i>)	Executor		[48]
	<i>Pi</i> 2	Fukunishiki	NBS-LRR		[19]
	<i>Pi</i> 9	75-1-127 (<i>O. minuta</i>)	NBS-LRR		[49]
	<i>Pigm</i>	Gumei 4	NBS-LRR		[50]
	<i>pi</i> 21	Owarihatamochi	Proline containing protein		[51]
	<i>Pi</i> 25	Gumei 2	NBS-LRR		[52]
	<i>Pib</i>	BL1	NBS-LRR		[53]
	<i>rod</i> 1	TP309	Ca ²⁺ sensor		[54]
	<i>bsr-d</i> 1	Digu	C ₂ H ₂ -type transcription factor		[55]
	<i>rbr</i> 2	Minghui 63	CC-NBS-LRR		[56]
	<i>Pb</i> -1	Modan	CC-NBS-LRR		[57]
	<i>MYB</i> 61	93-11	MYB transcription factor		[20]
氮肥利用 Nutrient use efficiency	<i>OsSBM</i> 1	Kasalath	Peptide transporter	氮素高效利用 Nitrogen-use efficiency	[58]
	<i>OsTCP</i> 19	Kasalath	TCP transcription factor		[22]
	<i>SMOS</i> 1/ <i>NGR</i> 5	93-11	AP2 transcription factor		[1]
	<i>DEP</i> 1/ <i>qNGR</i> 9	Shennong 265	G protein gamma subunit		[59]
	<i>OsNR</i> 2	93-11	NAD(P)H-dependent nitrate reductase		[60]
	<i>NRT</i> 1.1 <i>B</i>	IR24	Nitrate transporter		[61]
	<i>OsNRT</i> 2.1	Nipponbare	Nitrate transporter		[62]
	<i>PSR</i> 1/ <i>OsNiR</i>	Kasalath	Ferredoxin-nitrite reductase		[63]
	<i>DNR</i> 1	HHGX74	Amino transferase		[23]
	<i>OsNPF</i> 6.1	IR36	Nitrate transporter		[21]
	<i>OsNAC</i> 42	IR36	NAC transcription factor		[21]

续表 1 Continued Table 1

绿色性状 Green trait	基因 Gene	供体来源 Donor	编码蛋白 Encoding protein	基因功能 Function	参考文献 Reference
抗逆性 Stress response	<i>DRO1</i>	Kinandang Patong	Early auxin response protein		[24]
	<i>Sub1A</i>	FR13A	ERF	耐旱	[64]
	<i>OsMT1a</i>	Iapar 9	Metallothionein	Drought	[65]
	<i>Rf1a/Rf-1/Rf5</i>	IR24	Pentatricopeptide-repeat family protein	tolerance	[66]
	<i>TCM5</i>	PA64S	Deg protease protein		[67]
	<i>OsHTAS</i>	HT54	Ubiquitin E3 ligase		[68]
	<i>TOGR1</i>	Zhonghua 11	DEAD-box RNA helicase	耐热	[69]
	<i>OsTT1</i>	CG14 (<i>O. glaberrima</i>)	α -2 subunit of the 26S proteasome	Heat tolerance	[25]
	<i>GSA1</i>	Wuyunjing	UDP-glucose sterol glucosyltransferase		[70]
	<i>Ctb1</i>	Norin-PL8	F-box		[71]
	<i>bZIP73</i>	Zhonghua 11	bZIP transcription factor		[28]
	<i>CTB4a</i>	KMXBG	Leucine-rich repeat receptor-like kinase	耐冷	[72]
	<i>CTB2</i>	KMXBG	UDP-glucose sterol glucosyltransferase	Cold tolerance	[73]
	<i>TCD10</i>	Guangzhan 63	Pentatricopeptide repeat protein		[74]
	<i>HAN1</i>	02428	Cytochrome P450		[27]
	<i>COLD1</i>	Nipponbare	G-protein signaling regulator		[26]
耐重金属 Tolerance to heavy metals	<i>OsHMA3</i>	Akita 63	Heavy-metal ATPase	低镉积累	[75]
	<i>OsCd1</i>	Nipponbare	MFS domain-containing protein	Low cadmium	[29]
	<i>CAL1</i>	Taichung Native 1	Defensin-like protein	accumulation	[76]
高产 High yield	<i>GW2</i>	WY3	Ubiquitin E3 ligase		[77]
	<i>Ghd7</i>	Minghui 63	CCT domain protein		[30]
	<i>Ghd8</i>	Asominori	HAP3 subunit		[78]
	<i>OsGS1</i>	Kasalath	Glutamine synthetase		[79]
	<i>GL3.1/OsPPKL1</i>	WY3	Ser/Thr phosphatase		[80]
	<i>OsGSR1/OsGASR7</i>	Nanyangzhan	GAST protein	提高产量构成因子	[81]
	<i>TGW6</i>	Kasalath	IAA-glucose hydrolase	Increased yield	[82]
	<i>qTGW2/OsCNR1</i>	93-11	Cell number regulator	components	[83]
	<i>OsGRF4/GS2</i>	JDL	Growth-regulating factor		[20]
	<i>OsSPL14/IPA1/WFP</i>	Yongyou 12	Squamosa promoter binding protein		[31]
食味品质 Grain quality	<i>GS5</i>	Zhenshan 97	Ser carboxypeptidase		[84]
	<i>OsGluA2</i>	SL431 (<i>O. rufipogon</i>)	Glutelin type-A2 precursor	增加籽粒蛋白	[85]
	<i>OsAAP6</i>	ZS97	Amino acid permease	Protein content in grains	[86]
	<i>Wx</i>	T65	Granule-bound starch synthase	直链淀粉合成	[33]
	<i>OsBADH2/fgr</i>	Della	Betaine aldehyde dehydrogenase	Starch biosynthesis	[87]
				香味 Fragrance	[87]

到光温敏雄性核不育系,可以培育广谱抗病的不育系^[89];通过聚合多个抗病、抗虫基因(如 *Pi2*、*Pi9*、*Pikm*、*Bph3*、*Bph14*、*Bph14*、*Bph32*、*Xa7*、*Xa21*、*Xa23*)以及优质基因,培育新型两系不育系或恢复系。另外,以显性核不育系佳辐占等为受体,创制含有 *Pi1*、*Pi2*、*Xa21*、*Xa23* 等多个抗病基因的新种质;通过分子标记辅助育种技术将基因 *NRT1.1B-indica* 转移到粳稻品种秀水 134 中^[61],培育出多个水稻新品系。这些品系为绿色超级稻的品种选育提供了丰富的育种材料。

4 基因组育种技术平台及其应用

随着全基因组测序技术的发展和新技术的开发,越来越多的绿色性状功能基因被发掘和利用。在此基础上,科学家提出了培育绿色超级稻的基因组育种新策略^[8],即充分利用基因组重测序的水稻

种质资源以及大量基因组变异信息,发掘和鉴定野生种和栽培稻中有利基因,如抗病虫、抗逆、养分高效利用等基因及其自然变异;根据不同水稻产区的目标需求和基因的功能特征进行相应的基因组育种设计(图 2);选择优良的水稻品种为待改良亲本,以具有优异等位基因的水稻种质为供体亲本,利用全基因组选择育种技术,结合大规模的杂交和连续的回交等育种程序和手段,创建大量以优良品种为背景、具有单个所需目标基因的近等基因系(near isogenic lines, NIL)群体。每个近等基因系包含 1 个含目标基因的非常短的基因组片段(<200 kb),从而实现目标基因的精准定向替换。利用这些近等基因系,可以对不同绿色性状(有利基因)进行设计组合,利用基因组选择育种技术实现不同优良基因的聚合和累加(图 2),选育出具备抗病虫、氮磷养分高效利用、节水抗旱、优质高产等的新品系。再经过聚

合系的大田试验评价,选育出综合性状优良的绿色超级稻品种。

基因组育种技术平台主要包括2个方面。一是以高通量测序技术和育种芯片技术为核心的全基因组选择技术。目前我国科学家已经创制了多款单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)育种芯片,例如, RICE6K、RICE60K、RICE90K等^[90-91]。这些育种芯片可用于品种的真实性鉴定、基因指纹分析、特定性状位点的全基因组关联分析和育种系谱信息溯源分析等^[92]。结合回交育种程序和基因组选择技术,育种家已经成功地将源于“Dular”的广亲和基因定向导入到优良恢复系“93-11”中;利用 RICE6K 芯片快速检测其背景,发现背景回复率高达 99.4%;将具有广亲和基因的新恢复系与典型粳稻品种“Balilla”杂交, F₁ 代结实率显著提高^[93]。二是目标基因选择体系。精确定向改良要求在替换目标基因/等位基因的同时,不能因遗传连锁累赘带来不良性状。因此,该基因选择系统最好由基因内的功能标记和基因两侧(如, <100 kb)的侧翼标记组成。功能标记一般基于引起功能差异的等位变异进行开发,可以是简单序列重复、等位基因特异性 PCR、切割扩增多态性序列和竞争等位基因特异性 PCR 标记等。通过连续的杂交、回交程序将供体亲本中携带优异的等位基因转移到一个待改良的品种(轮回亲本)中。为了精确地替换目标基因,在每一代回交过程都可以进行目标基因的选择,创建含有目标等位基因的近等基因系。在适当世代进行全基因组(背景)选择,从而获得目标性状改良、背景优良的改良品系。根据不同的生产要求,改良品系可以通过设计杂交以聚合不同绿色性状的有利基因,培育综合性状优良的绿色超级稻品系(图2)。另外,该方法的一个优点在于,利用近等基因系培育新品种的同时,还可以剖析不同基因的互作效应和育种效应。目前,育种家已经利用基因组育种选择技术成功地创制大量近等基因系,培育出含有抗稻瘟病、抗飞虱、抗白叶枯病等多基因聚合的恢复系、不育系和多个绿色超级稻新品种^[94-96]。

5 展 望

我国农业生产面临着保障粮食安全、保护环境以及满足人民日益增长的对美好生活需求的新挑战。为此,绿色超级稻需要创新发展,进一步助推以“提质增效”为主要目标,创新生产方式和产业模式,践行农业绿色发展。

5.1 绿色超级稻的发展内涵

绿色超级稻的实践与应用是一个长期的发展过程。绿色超级稻不仅指具备绿色性状的新品种,而且代表绿色环保、生态安全的生产模式。绿色超级稻的发展目标,首先是保障粮食安全的可持续性生产,在资源约束的条件下,不断提高作物对水、肥等养分的吸收利用效率,增加和稳定作物产量。其次,保障农产品的安全,通过绿色品种、绿色栽培和绿色防控等综合措施,实现少打农药、少施化肥,改善稻田土壤和水资源环境,达到产品无农药残留、低重金属污染和无微生物毒素的效果。另外,保护生态环境,减少水稻生长过程对环境资源的不良影响。通过培育和推广应用抗病虫、养分高效利用、节水抗旱、抗逆性强的绿色超级稻品种,探索多种因地制宜的农业生产模式,促进水稻清洁生产、净化农田水质,提高稻田资源的综合利用效率。

5.2 育种目标的变化

随着我国人民群众生活水平的提高,“吃饱”已经不是主要问题,更多人群面临的是隐形饥饿或营养不均衡。因此,育种目标要从过去单一追求产量向追求产量和质量并举的方向转变^[96]。水稻作为主要的食物来源,除了提供能量外,还应该具有营养健康价值。糙米(全谷)的营养健康成分的鉴定利用受到关注。同时,减少稻米过度加工造成营养成分的流失、倡导食用全谷而非精白米的消费理念正在兴起。为了满足人们对稻米营养和健康的个性化、多样化需求,培育富含铁、锌等微量营养元素、不饱和脂肪酸、花青素、维生素以及其他特殊营养成分将成为水稻品质育种的重要方向和研究内容^[96]。许多研究机构已经开始选育不同直链淀粉或蛋白质含量的品种,以提高全谷的口感或食味品质。

5.3 育种范式的发展

随着作物学、基因组学以及多组学等技术的迅速发展,深度解析重要性状的功能基因以及基因与环境等互作机制成为现实,作物育种手段和方式也会发生深刻的变革。特别是利用基因编辑等技术加快遗传变异的创造,利用基因组育种技术精准选择目标基因和遗传背景,使得作物育种开始从传统的遗传改良模式走向精准、高效、智能的设计育种模式。依靠多组学等技术手段培育绿色、营养、优质的水稻品种将成为绿色超级稻发展的主要内容。

参考文献 References

- [1] WU K, WANG S S, SONG W Z, et al. Enhanced sustainable

- green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice[J/OL]. Science, 2020, 367: 6478[2021-11-11]. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aaz2046>.
- [2] YU S B, ALI J, ZHANG C P, et al. Genomic breeding of Green Super Rice varieties and their deployment in Asia and Africa [J]. Theor Appl Genet, 2020, 133(5): 1427-1442.
 - [3] 张启发. 绿色超级稻培育的设想[J]. 分子植物育种, 2005, 3(5): 601-602. ZHANG Q F. The idea of green super rice cultivation[J]. Molecular plant breeding, 2005, 3(5): 601-602 (in Chinese).
 - [4] 任光俊, 颜龙安, 谢华安. 三系杂交水稻育种研究的回顾与展望[J]. 科学通报, 2016, 61(35): 3748-3760. REN G J, YAN L A, XIE H A. Retrospective and perspective on *indica* Three-Line hybrid rice breeding research in China[J]. Science bulletin, 2016, 61(35): 3748-3760 (in Chinese with English abstract).
 - [5] 余四斌, 熊银, 肖景华, 等. 杂交稻与绿色超级稻[J]. 科学通报, 2016, 61(35): 3797-3803. YU S B, XIONG Y, XIAO J H, et al. Hybrid rice and green super rice[J]. Chinese science bulletin, 2016, 61(35): 3797-3803 (in Chinese with English abstract).
 - [6] YANG J Y, ZHAO X B, CHENG K, et al. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice[J]. Science, 2012, 337(6100): 1336-1340.
 - [7] HUANG X H, YANG S H, GONG J Y, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice [J]. Nature, 2016, 537: 629-633.
 - [8] WING R A, PURUGGANAN M D, ZHANG Q F. The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice [J]. Nature reviews genetics, 2018, 19: 505-517.
 - [9] YU S B, XU W J, VIJAYAKUMAR C H, et al. Molecular diversity and multilocus organization of the parental lines used in the International Rice Molecular Breeding Program[J]. Theor Appl Genet, 2003, 108(1): 131-140.
 - [10] WANG W S, MAULEON R, HU Z Q, et al. Genomic variation in 3010 diverse accessions of Asian cultivated rice[J]. Nature, 2018, 557(7703): 43-49.
 - [11] ZHANG J W, CHEN L L, XING F, et al. Extensive sequence divergence between the reference genomes of two elite indica rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63[J]. PNAS, 2016, 113(35): 5163-5171.
 - [12] SUN C, HU Z Q, ZHENG T Q, et al. RPN: rice pan-genome browser for 3000 rice genomes [J]. Nucleic acids research, 2016, 45(2): 597-605.
 - [13] MUDULI L, PRADHAN S K, MISHRA A, et al. Understanding brown planthopper resistance in rice: genetics, biochemical and molecular breeding approaches[J]. Rice science, 2021, 28(6): 532-546.
 - [14] DU B, ZHANG W, LIU B, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice[J]. PNAS, 2009, 106(52): 22163-22168.
 - [15] SHI S J, WANG H Y, NIE L Y, et al. *Bph30* confers resistance to brown planthopper by fortifying sclerenchyma in rice leaf sheaths[J]. Molecular plant, 2021, 14(10): 1714-1732.
 - [16] SONG W Y, WANG G L, CHEN L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21* [J]. Science, 1995, 270(5243): 1804-1806.
 - [17] CHEN H L, WANG S P, ZHANG Q F. New gene for bacterial blight resistance in rice located on chromosome 12 identified from Minghui 63, an elite restorer line[J]. Phytopathology, 2002, 92(7): 750-754.
 - [18] LIU G, LU G, ZENG L R, et al. Two broad-spectrum blast resistance genes, *Pi9(t)* and *Pi2(t)*, are physically linked on rice chromosome 6 [J]. Molecular genetics and genomics, 2002, 267(4): 472-480.
 - [19] ZHOU B, QU S H, LIU G F, et al. The eight amino-acid differences within three leucine-rich repeats between *Pi2* and *Piz-t* resistance proteins determine the resistance specificity to *Magnaporthe grisea* [J]. Molecular plant microbe interactions, 2006, 19(11): 1216-1228.
 - [20] GAO Y H, XU Z P, ZHANG L J, et al. MYB61 is regulated by GRF4 and promotes nitrogen utilization and biomass production in rice[J/OL]. Nature communications, 2020, 11(1): 5219 [2021-11-11]. https://www.sohu.com/a/424943837_732029.
 - [21] TANG W J, YE J, YAO X M, et al. Genome-wide associated study identifies NAC42-activated nitrate transporter conferring high nitrogen use efficiency in rice[J/OL]. Nature communications, 2019, 10(1): 5279 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13187-1>.
 - [22] LIU Y Q, WANG H R, JIANG Z M, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice[J]. Nature, 2021, 590(7847): 600-605.
 - [23] ZHANG S Y, ZHU L M, SHEN C B, et al. Natural allelic variation in a modulator of auxin homeostasis improves grain yield and nitrogen use efficiency in rice[J]. The plant cell, 2020, 33(3): 566-580.
 - [24] UGA Y, SUGIMOTO K, OGAWA S, et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions[J]. Nature genetics, 2013, 45(9): 1097-1102.
 - [25] LI X M, CHAO D Y, WU Y, et al. Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice[J]. Nature genetics, 2015, 47(4): 827-833.
 - [26] YUN M, DAI X Y, XU Y Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice[J]. Cell, 2015, 160(6): 1209-1221.
 - [27] MAO D H, XIN Y Y, TAN Y J, et al. Natural variation in the *HAN1* gene confers chilling tolerance in rice and allowed adaptation to a temperate climate [J]. PNAS, 2019, 116(9): 3494-3501.
 - [28] LIU C T, SCHLÄPPI M, MAO B G, et al. The bZIP73 transcription factor controls rice cold tolerance at the reproductive stage[J]. Plant biotechnology journal, 2019, 17(9): 1834-1849.
 - [29] YAN H L, XU W X, XIE J Y, et al. Variation of a major facilitator superfamily gene contributes to differential cadmium ac-

- cumulation between rice subspecies[J/OL]. *Nature communications*, 2019, 10(1): 2562 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10544-y/>.
- [30] XUE W Y, XING Y Z, WENG X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature genetics*, 2009, 40(6): 761-767.
- [31] ZHANG L, YU H, MA B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of *IPA1* and leads to superior yielding rice[J/OL]. *Nature communications*, 2017, 8: 14789 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/ncomms14789>.
- [32] 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.
- [33] ITOH K, OZAKI H, OKADA K, et al. Introduction of *Wx* transgene into rice *wx* mutants leads to both high-and low-amylase rice[J]. *Plant and cell physiology*, 2003, 44(5): 473-480.
- [34] CHA Y S, JI H, YUN D W, et al. Fine mapping of the rice *Bph1* gene, which confers resistance to the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal), and development of STS markers for marker-assisted selection[J]. *Molecules and cells*, 2008, 26(2): 146-151.
- [35] LIU Y Q, HAN W, CHEN H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice[J]. *Nature biotechnology*, 2015, 33(3): 301-305.
- [36] GUO J P, XU C X, WU D, et al. *Bph6* encodes an exocyst-localized protein and confers broad resistance to planthoppers in rice[J]. *Nature genetics*, 2018, 50(2): 297-306.
- [37] ZHAO Y, HUANG J, WANG Z Z, et al. Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation [J]. *PNAS*, 2016, 113(45): 12850-12855.
- [38] YANG H Y, YOU A Q, YANG Z F, et al. High-resolution genetic mapping at the *Bph15* locus for brown planthopper resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(1): 182-191.
- [39] JI H, KIM S R, KIM Y H, et al. Map-based cloning and characterization of the *BPH18* gene from wild rice conferring resistance to brown planthopper (BPH) insect pest[J/OL]. *Scientific reports*, 2016, 6: 34376 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/srep34376>.
- [40] TAMURA Y, HATTORI M, YOSHIOKA H, et al. Map-based cloning and characterization of a brown planthopper resistance gene *BPH26* from *Oryza sativa* L. ssp. *indica* cultivar ADR52[J/OL]. *Scientific reports*, 2014, 4: 5872 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/srep05872>.
- [41] WANG Y, CAO L M, ZHANG Y X, et al. Map-based cloning and characterization of *bph29*, a b3 domain-containing recessive gene conferring brown planthopper resistance in rice[J/OL]. *Journal of experimental botany*, 2015, 66(7): 1815 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/srep34376>.
- [42] REN J S, GAO F Y, WU X T, et al. *Bph32*, a novel gene encoding an unknown SCR domain-containing protein, confers resistance against the brown planthopper in rice[J/OL]. *Scientific reports*, 2016, 6: 37645 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/srep37645>.
- [43] ZHOU C, ZHANG Q, CHEN Y, et al. Balancing selection and wild gene pool contribute to resistance in global rice germplasm against planthopper[J]. *Journal of integrative plant biology*, 2021, 63(10): 1695-1711.
- [44] YOSHIMURA S, YAMANOUCHI U, KATAYOSE Y, et al. Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation[J]. *PNAS*, 1998, 95(4): 1663-1668.
- [45] YUAN M, KE Y G, HUANG R Y, et al. A host basal transcription factor is a key component for infection of rice by TALE-carrying bacteria [J/OL]. *eLife sciences*, 2016, 5: e19605 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.7554/elife.19605>.
- [46] WANG C L, ZHANG X P, GAO Y, et al. *XA23* is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice [J]. *Molecular plant*, 2014, 8(2): 290-302.
- [47] LI H J, LI X H, XIAO J H, et al. Ortholog alleles at *Xa3/Xa26* locus confer conserved race-specific resistance against *Xanthomonas oryzae* in rice[J]. *Molecular plant*, 2012, 5(1): 281-290.
- [48] GU K Y, YANG B, TIAN D S, et al. *R* gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice[J]. *Nature*, 2005, 435(7045): 1122-1125.
- [49] DENG Y W, ZHAI K R, XIE Z, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance[J]. *Science*, 2017, 355(6328): 962-965.
- [50] DENG Y W, ZHU X D, SHEN Y, et al. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus *Pigm(t)* tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety[J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113(4): 705-713.
- [51] FUKUOKA S, SAKA N, KOGA H, et al. Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice[J]. *Science*, 2009, 325(5943): 998-1001.
- [52] XU X, LÜ Q M, SHANG J J, et al. Excavation of *Pid3* orthologs with differential resistance spectra to *Magnaporthe oryzae* in rice resource[J/OL]. *PLoS One*, 2014, 9(3): e93275 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093275>.
- [53] WANG Z X, YANO M, YAMANOUCHI U, et al. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes [J]. *The plant journal*, 1999, 19(1): 55-64.
- [54] JUN G M, YANG H, XIN Y, et al. Ca^{2+} sensor-mediated ROS scavenging suppresses rice immunity and is exploited by a fungal effector[J]. *Cell*, 2021, 184(21): 5391-5404.
- [55] LI W T, ZHU Z W, CHERN M S, et al. A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance[J]. *Cell*, 2017, 170(1): 114-126.
- [56] CHEN H L, WANG S P, XING Y Z, et al. Comparative analyses of genomic locations and race specificities of loci for quanti-

- tative resistance to *Pyricularia grisea* in rice and barley[J]. PNAS, 2003, 100(5): 2544-2549.
- [57] HAYASHI N, INOUE H, KATO T, et al. Durable panicle blast-resistance gene *Pb1* encodes an atypical CC-NBS-LRR protein and was generated by acquiring a promoter through local genome duplication[J]. The plant journal 2010, 64(3): 498-510.
- [58] XU J, SHANG L G, WANG J J, et al. The *SEEDLING BIO-MASS 1* allele from *indica* rice enhances yield performance under low-nitrogen environments [J]. Plant biotechnology journal, 2021, 19(9): 1681-1683.
- [59] HUANG X Z, QIAN Q, LIU Z B, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. Nature genetics, 2009, 41(4): 494-497.
- [60] GAO H, WANG Y F, CHEN G, et al. The indica nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency[J/OL]. Nature communications, 2019, 10(1): 5207 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13110-8>.
- [61] HU B, WEI W, OU S J, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. Nature genetics, 2015, 47(4): 834-838.
- [62] YAN M, FAN X R, FENG H M, et al. Rice OsNAR2.1 interacts with OsNRT2.1, OsNRT2.2 and OsNRT2.3a nitrate transporters to provide uptake over high and low concentration ranges[J]. Plant, cell & environment, 2011, 34(8): 1360-1372.
- [63] YU J, XUAN W, TIAN Y L, et al. Enhanced OsNLP4-OsNIR cascade confers nitrogen use efficiency by promoting tiller number in rice[J]. Plant biotechnology journal, 2021, 19(1): 167-176.
- [64] XU K N, XU X, FUKAO T, et al. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice[J]. Nature, 2006, 442(7103): 705-708.
- [65] YANG D W, LI S P, XIAO Y P, et al. Transcriptome analysis of rice response to blast fungus identified core genes involved in immunity[J]. Plant, cell & environment, 2021, 44(9): 3103-3121.
- [66] ZHANG H G, ZHANG L J, SI H, et al. *Rf5* is able to partially restore fertility to Honglian-type cytoplasmic male sterile *japonica* rice (*Oryza sativa*) lines[J/OL]. Molecular breeding, 2016, 36(7): 102 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0511-X>.
- [67] ZHENG K L, ZHAO J, LIN D Z, et al. The rice *TCM5* gene encoding a novel deg protease protein is essential for chloroplast development under high temperatures [J/OL]. Rice, 2016, 9(1): 13 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1186/s12284-016-0086-5>.
- [68] LIU J P, ZHANG C C, WEI C C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice[J]. Plant physiology, 2015, 170(1): 429-443.
- [69] WANG D, QIN B X, LI X, et al. Nucleolar DEAD-Box RNA helicase TOGR1 regulates thermotolerant growth as a Pre-rRNA chaperone in rice[J/OL]. PLoS genetics, 2016, 12(2): e1005844 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005844>.
- [70] DONG N Q, SUN Y W, GUO T, et al. UDP-glucosyltransferase regulates grain size and abiotic stress tolerance associated with metabolic flux redirection in rice[J/OL]. Nature communications, 2020, 11(1): 2629 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16403-5>.
- [71] SAITO K, HAYANO-SAITO Y, KUROKI M, et al. Map-based cloning of the rice cold tolerance gene *Ctb1*[J]. Plant science, 2010, 179(1): 97-102.
- [72] ZHANG Z Y, LI J J, PAN Y H, et al. Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats[J/OL]. Nature communications, 2017, 8: 14788 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/NCOMMS14788>.
- [73] LI J L, ZENG Y W, PAN Y H, et al. Stepwise selection of natural variations at *CTB2* and *CTB4a* improves cold adaptation during domestication of *japonica* rice[J]. New phytologist, 2021, 231(3): 1056-1072.
- [74] WU L L, WU J, LIU Y X, et al. The rice pentatricopeptide repeat gene *TCD10* is needed for chloroplast development under cold stress[J/OL]. Rice, 2016, 9(1): 67 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1186/s12284-016-0134-1>.
- [75] LU C N, ZHANG L X, TANG Z, et al. Producing cadmium-free Indica rice by overexpressing *OsHMA3*[J]. Environment international, 2019, 126: 619-626.
- [76] LUO J S, HUANG J, ZENG D L, et al. A defensin-like protein drives cadmium efflux and allocation in rice[J/OL]. Nature communications, 2018, 9(1): 645 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03088-0>.
- [77] HAO J Q, WANG D K, WU Y B, et al. The GW2-WG1-OsbZIP47 pathway controls grain size and weight in rice[J]. Molecular plant, 2021, 14(8): 1266-1280.
- [78] YAN W H, WANG P, CHEN H X, et al. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice[J]. Molecular plant, 2011, 4(2): 319-330.
- [79] BAO A, ZHAO Z, DING G, et al. Accumulated expression level of cytosolic glutamine synthetase 1 gene (*OsGS1; 1* or *OsGS1; 2*) alter plant development and the carbon-nitrogen metabolic status in rice[J/OL]. PLoS One, 2014, 9(4): e95581 [2021-11-11]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095581>.
- [80] ZHANG X J, WANG J F, HUANG J, et al. Rare allele of *OsP-PKL1* associated with grain length causes extra-large grain and a significant yield increase in rice[J]. PNAS, 2012, 109(52): 21534-21539.
- [81] LI Q Q, XU F, CHEN Z, et al. Synergistic interplay of ABA and BR signal in regulating plant growth and adaptation[J]. Nature plants, 2021, 7(8): 1108-1118.
- [82] ISHIMARU K, HIROTSU N, MADOKA Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene *TGW6* enhances rice grain weight and increases yield[J]. Nature genetics, 2016, 48(11): 1203-1208.

- 2013,45(6):707-711.
- [83] RUAN B P, SHANG L G, ZHANG B, et al. Natural variation in the promoter of *TGW2* determines grain width and weight in rice[J]. *New phytologist*, 2020, 227(2): 629-640.
- [84] LI Y B, FAN C C, XING Y Z, 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.
- [85] YANG Y H, GUO M, SUN S Y, et al. Natural variation of *Os-GluA2* is involved in grain protein content regulation in rice[J/OL]. *Nature communications*, 2019, 10(1): 1949[2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09919-y>.
- [86] PENG B, KONG H L, LI Y B, et al. *OsAAP6* functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice[J/OL]. *Nature communications*, 2014, 5: 4847[2021-11-11]. <https://doi.org/10.1038/ncomms5847>.
- [87] CHEN S H, YANG Y, SHI W W, et al. *Badh2*, encoding beta-aldehyde dehydrogenase, inhibits the biosynthesis of 2-acetyl-1-pyrroline, a major component in rice fragrance[J]. *The plant cell*, 2008, 20(7): 1850-1861.
- [88] WANG H, YE S, MOU T. Molecular breeding of rice restorer lines and hybrids for brown planthopper (BPH) resistance using the *Bph14* and *Bph15* genes[J]. *Rice*, 2016, 9(1): 1-9.
- [89] JIANG J, MI J, ALI J, et al. Development of broad-spectrum bacterial blight resistance into thermo-sensitive genic male sterile lines[J]. *Plant breeding*, 2016, 135(1): 73-79.
- [90] YU H, XIE W, LI J, et al. A whole-genome SNP array (RICE6K) for genomic breeding in rice[J]. *Plant biotechnology journal*, 2014, 12(1): 28-37.
- [91] CHEN H, XIE W, HE H, et al. A high-density SNP genotyping array for rice biology and molecular breeding[J]. *Molecular plant*, 2014, 7(3): 541-553.
- [92] ZHOU D, CHEN W, LIN Z, et al. Pedigree-based analysis of derivation of genome segments of an elite rice reveals key regions during its breeding[J]. *Plant biotechnology journal*, 2016, 14(2): 638-648.
- [93] MI J, LI G, HUANG J, et al. Stacking *S5-n* and *f5-n* to overcome sterility in *indica-japonica* hybrid rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2016, 129(3): 563-575.
- [94] FENG B, CHEN K, CUI Y, et al. Genetic dissection and simultaneous improvement of drought and low nitrogen tolerances by designed QTL pyramiding in rice[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2018, 9: 306[2021-11-11]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00306>.
- [95] LIANG Y, MENG L, LIN X, et al. QTL and QTL networks for cold tolerance at the reproductive stage detected using selective introgression in rice[J/OL]. *PLoS One*, 2018, 13(9): e0200846[2021-11-11]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200846>.
- [96] 张启发. 双水双绿产业发展的理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2021: 1-5, 161-164. ZHANG Q F. Theory and practice of "Shuangshui Shuanglü" (Two-Aquatics and Double-Green) industry development [M]. Beijing: Science Press, 2021: 1-5, 161-164 (in Chinese).

Progress and prospects of Green Super Rice

ZHANG Haobo, WU Yining, MO Yifan, SONG Gencai, ZHANG Liting, SUN Wenqiang, YU Sibin
National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement/College of Plant Science and Technology,
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract How to balance the contradiction between agricultural production and environmental resources is a huge challenge for geneticists and breeders in China and worldwide. In response to this challenge, geneticists and breeders in China proposed the notion of "Green Super Rice" (GSR), established a whole-genome selection and gene-specific selection system, discovered a batch of green trait genes for high yield, superior quality, resistance to pests and diseases, tolerance to abiotic stresses, and high nutrient-use efficiency. The breeding and application of a large number of Green Super Rice varieties has promoted the paradigm shift of the goals and models of crop genetic improvement. This article summarized the concept, development and achievements of Green Super Rice. The breeding and application of green, nutritious and high-quality rice were prospected to enhance the development of green agriculture.

Keywords Green Super Rice; germplasm resources; functional gene; green traits; genomic breeding

(责任编辑: 张志钰)