

# 高效是当前水稻育种的主导目标

肖国樱\* 肖友伦 李锦江 邓力华 翁绿水 孟秋成 于江辉

(中国科学院 亚热带农业生态研究所 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; \*通讯联系人, E-mail: xiaoguoying@isa.ac.cn)

## High Efficiency is a Dominant Target for Current Rice Breeding

XIAO Guoying\*, XIAO Youlun, LI Jinjiang, DENG Lihua, WENG Lǚshui, MENG Qiucheng, YU Jianghui

(Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; \*Corresponding author, E-mail: xiaoguoying@isa.ac.cn)

**Abstract:** The socioeconomic development and decreases of relative benefits in rice production shift the dominant target of breeding from mainly seeking high yield potential to high efficiency in whole cycle in rice. The high efficiency breeding mainly consists of three aspects. The first is high efficiency technology in rice breeding. The molecular marker and gene chip technology can improve selection efficiency of elite genotypes, and the gene editing technology can efficiently create excellent allelic variations, as well as the transgenic technology can transfer outstanding characters cross species barriers. All of them are good approaches to raise breeding efficiency in rice. The second is high efficiency in productive characters of rice. High yield, environment-friendliness, and salubrity is basis for achieving high returns, and the good grain quality is a multiplier to increase per unit output benefit, then multiple resistances are a divisor to reduce the cost of each bushel, as well as the early maturity can ensure two cropping in one year. Only integration of the elite productive characters in one variety can realize the high efficiency output in each acre. The third is high efficiency in farming characters of rice. The direct seeding of rice in double cropping system is an efficient farming technique that requires rice to possess advantageous farming characters, such as cold tolerance at seedling and heading stages, anaerobic germination, and submergence tolerance. Chemical weeding demands herbicide resistance, and mechanical harvesting needs lodging resistance and good seed holding. Only rice with these efficient farming characters can achieve high efficiency tillage in rice production. Overall, high efficiency is a dominant target for current and future rice breeding.

**Key words:** rice; breeding method; target character; high efficiency

**摘 要:** 社会经济发展和水稻生产比较效益降低, 促使水稻育种由过去追求高产为主, 转向追求整个过程的高效。全过程高效育种主要体现在三个方面。一是水稻育种技术的高效性。分子标记和基因芯片技术能提高优良基因型的选择效率, 基因编辑技术能高效创造优良等位变异, 转基因技术能跨物种转移优良性状, 都是提高育种效率的好方法。二是水稻产出性状的高效性。高产、卫生和有益健康是获得高收益的基础, 优质是提高单位产量效益的乘数, 多抗是减少单位产量成本的除数, 早熟能保证一年两收, 这些性状的整体协同才能实现单位面积稻田产出的高效益。三是水稻耕作性状的高效性。一年两熟制下的水稻直播栽培是高效的耕作技术, 它需要水稻具备苗期耐低温、穗期耐低温、厌氧发芽、耐淹涝等特征。化学除草需要水稻具有抗除草剂特征。机械化收割要求水稻具有抗倒、不易落粒的特征。只有具备这些特征的水稻, 才能实现水稻耕作过程的高效。总之, 高效是当前和今后水稻育种的主导目标。

**关键词:** 水稻; 育种方法; 目标性状; 高效

中图分类号: Q943.2; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2019)04-0287-06

中国稻作至少有 8500 年的历史, 有计划的水稻品种改良工作始于 1919 年, 主要采取纯系育种法, 此法一直沿用到 1950 年代。丁颖 1926 年开始利用野生稻中天然杂交种子的分离后代选育水稻品种, 1928 年又开始了野生稻与栽培稻、栽培稻与

栽培稻的杂交育种工作, 至 1950 年代中期杂交育种成为了中国水稻育种的主流方法<sup>[1]</sup>。之后, 中国水稻育种经历了矮化育种、三系杂交稻、两系杂交稻和超级稻育种几个阶段。从水稻育种的目标性状来看, 高产、优质、多抗一直是水稻育种的主题。

收稿日期: 2018-10-23; 修改稿收到日期: 2018-12-28。

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2017YFD0100301); 湖南省科技重大专项(2018NK1010)。

1985年农业部在湖南长沙召开全国优质稻生产座谈会之后,优质稻育种在全国范围开展<sup>[2]</sup>。近10年来,国家审定水稻品种中高产品种的比率一直保持在70%以上,但总体优质比率不到50%,对病虫害的抗性水平没有明显提升<sup>[3]</sup>。由于中国人多地少的国情,高产一直是贯穿始终的主导育种目标,多抗和优质育种目标至今没有占据过主导地位。随着近10多年来劳动力成本的急剧提升、劳动力向非农产业的快速转移和水稻生产比较效益的明显下降,水稻生产的高效性显得尤为重要。水稻产业目标由过去的追求高产转向追求稻田产出的整体高效。为了适应这种转变,创造出了双季直播稻、直播加再生稻、麦套稻、麦后直播稻、油稻两熟、稻田养鱼、稻田养虾、稻田养鸭、稻田养鳖等多种稻作生产模式。以稻谷为主要产出目标的生产模式向经营规模化、农民专业化、服务社会化、全程机械化、栽培轻简化的方向发展<sup>[4]</sup>。稻作生产模式的变化倒逼水稻育种的目标调整和技术升级,高效将成为今后水稻育种的主导目标。高效作为水稻育种的主导目标,既包含了过去高产、优质、多抗等育种目标的内涵,还具有新的特点,主要体现在如下三个方面。一是采用分子标记技术、基因芯片技术、基因编辑技术、转基因技术等现代生物技术提高育种的准确性和时效性,以提高水稻育种效率。二是重点选育厌氧发芽、耐淹涝、抗除草剂、抗倒等适合直播和机械化作业的性状,以保证整个生产过程的高效性。三是高产、优质、多抗、早熟、卫生等性状的整体协同,以实现单位面积水稻产出的高效益。

## 1 高效的育种技术

水稻育种的真谛是获得优良基因型,以创造更大的经济收益。优良基因型来源于两个方面:一是利用或创造优良的等位基因;二是现有优良基因的优化组合。纯系育种是从已有水稻群体中选择优良的自然突变株或将天然杂交种后代中的优良单株培育成品种的过程。1930–1950年代,中国纯系育种方法占主导地位,育成水稻主栽品种70个,占同期育成水稻主栽品种总数的76.1%。1956年广东省农民洪春利在高秆早粳稻南特16中发现了矮秆抗倒的自然突变株,培育出了著名的矮脚南特,开创了我国水稻矮化育种<sup>[1]</sup>。纯系育种中所利用的优良基因和基因型依靠自然的恩赐,目的性差、费时,育种效率也较低。杂交育种通过人工杂交制造出大量可供选择的基因型,目的性增强了,育种周期缩

短了,育种效率大大提高。1960年代,我国育成水稻品种的数量是1950年代的4.3倍,其中采用纯系育种法培育的品种只占36.7%,杂交育种法选育的品种占63.3%<sup>[1]</sup>。杂交育种解决了纯系育种面临的可供选择的基因型不足的问题,大大提高了育种效率。杂交育种方法在之后的矮化育种、杂交水稻育种、超级稻育种中均得到广泛应用。

但是,杂交育种和纯系育种一样,一是不能提高基因型的选择效率,二是不能创造新的基因资源。有些基因的表型鉴定简单、可靠,如半矮秆基因,有些基因的表型鉴定繁琐,需要借助仪器设备,花费大,如抗病、抗虫、品质。分子标记辅助选择技术提供了一种高效的基因型选择方法。笔者采用分子标记辅助回交的方法,在5个生长季节就聚合3个抗性基因,获得了具有褐飞虱和白叶枯病抗性的稳定品系<sup>[5]</sup>。相比常规的回交育种技术,分子标记辅助回交技术具有两个优点:一是快速恢复轮回亲本的基因组;二是高效选择与目标基因紧密连锁的重组体<sup>[6]</sup>。Kumar等<sup>[7]</sup>在低世代利用分子标记进行基因型鉴定和表型鉴定,显著减少了每个世代需要种植的株系,相比一般的分子标记辅助选择方法节约表型鉴定和基因型鉴定成本25%~68%。随着水稻功能基因组研究推进,大量重要农艺性状基因和QTL位点被挖掘出来,为水稻重要农艺性状的分子设计育种提供了素材<sup>[8]</sup>。水稻高通量芯片的开发将大幅提高优良基因型的选择效率<sup>[9]</sup>。

在创造水稻优异基因方面,开发出了辐射诱变、化学诱变、体细胞变异等育种方法。如 $\gamma$ 射线辐照选育出的早熟高产水稻品种浙辐802在中国累计推广达到113.3万 $\text{hm}^2$ 以上<sup>[10]</sup>。经过碳离子束辐射,从2592个 $M_2$ 植株中获得3个低镉突变体,其籽粒镉含量低于0.05 mg/kg,而其野生型品种籽粒镉含量平均为1.73 mg/kg<sup>[11]</sup>。但是,诱变方法产生的突变性状是随机的,目的性差。近年来发展的基因编辑技术,能够进行定点突变,不仅目的性很强,而且诱变率高。利用CRISPR/Cas9技术敲除功能基因*OsNramp5*产生低镉突变体,其突变率超过70%<sup>[12]</sup>,比碳离子束辐射的诱变率(0.12%)<sup>[11]</sup>高很多。

当然,基因编辑技术只能就地取材,水稻基因库中没有的基因就无从编辑。如水稻中不存在抗螟虫的基因资源,利用基因编辑技术是很难创造出水稻抗螟虫种质资源的。转基因技术能实现跨物种的基因转移,弥补了上述育种技术的不足。如通过转基因技术获得了抗除草剂的恢复系<sup>[13]</sup>和不育系<sup>[14]</sup>、抗螟虫的不育系<sup>[15]</sup>。而这些抗除草剂、抗螟虫性状是水稻种质资源中不具备的。

总之, 现阶段已经开发出了一些高效、精准的育种技术, 需要在不同育种阶段选择采用, 以达到高效育种的目标。

## 2 高效的产出性状

高产、优质、多抗是水稻育种永恒的主题, 只是由于生态条件和社会环境的不同, 不同时期和地区的侧重点和主攻方向不同。在过去粮食短缺的计划经济年代, 高产至关重要, 但到了商品经济时期, 高效更符合市场规律<sup>[4]</sup>。现在, 中国水稻生产已经发展到了效益优先的时代, 单位面积稻田产出的高效益成为了水稻育种的主导目标。

高产和高效是一致的, 高产仍然是获得高效益的重要手段。水稻矮秆基因的发现和利用, 实现了水稻产量的飞跃, 成就了第一次绿色革命。中国利用的矮秆基因来源于矮脚南特, 国外利用的矮秆基因来源于台湾的籼稻地方品种低脚乌尖<sup>[1]</sup>。水稻杂种优势利用实现了水稻产量的第二次飞跃, 被誉为第二次绿色革命<sup>[16]</sup>。两系杂交稻没有恢保关系限制, 比三系杂交稻配组更自由, 提高了获得高产组合的几率。两系法杂交稻亲本选育中大量使用近缘亚种的种质, 双亲遗传差异比三系法杂交稻大, 丰富了获得高产的遗传基础。超级杂交稻在三系、两系法育种策略的基础上, 特别注重株型改良, 把株型改良和杂种优势紧密结合, 获得了更高的产量潜力<sup>[17]</sup>。尽管已鉴定了不少具有显著增产效应的基因或 QTL, 如 *Ghd7*、*DTH8*、*GS2*、*GS3*、*GW2*、*sd1*、*TGW6*、*HTD1*、*IPA1*、*GL7*(*GW7*)、*Gn1a* 等<sup>[8, 18]</sup>, 但由于植物光合系统效率的限制, 象前两次绿色革命一样大幅度提高水稻产量将更加艰难。

质优价高是市场选择的必然结果。由于个人口感和各地饮食习惯的差异, 食用优质水稻的标准不统一。在中国, 籼稻和粳稻分别有不同的优质稻谷标准。现阶段, 中国水稻品种的总体优质比率不到 50%<sup>[3]</sup>, 优质稻能获得较高溢价。因此, 在保持现有产量潜力前提下改良品质是水稻育种的重要目标。优质稻谷国家标准 GB/T17891-2017 中规定了优质稻谷外观、食味和加工等品质的要求, 过去的优质稻育种也主要只面向这些目标, 忽视了食品中污染物限量国家标准 GB2762-2012 中提出的要求。由于矿山开采、金属冶炼、化学工业等的快速发展, 导致土壤污染加重。施肥和大气污染导致耕地酸化, 进一步活化了存在于污染土壤中的重金属镉, 稻米镉超标情况时有发生<sup>[4, 19]</sup>。另外, 糖尿病发病危险性与碳水化合物的摄入总量无关, 而与

摄入食物的血糖生成指数值呈正相关<sup>[20]</sup>。直链淀粉含量高的稻米, 血糖生成指数低<sup>[4, 21]</sup>。过去, 我国的早籼稻直链淀粉含量高、米饭硬、不好吃, 形成了直链淀粉含量高就是劣质稻, 含量低就是优质稻的偏见。事实上, *Basmati* 香稻含有 *Wx<sup>m</sup>* 基因, 直链淀粉含量较高(18%~22%)<sup>[22]</sup>, 但它是世界著名的优质稻。因此, 今后优质稻育种目标不仅要考虑外观、加工和食味品质, 还要重视卫生品质和健康品质, 培育直链淀粉含量较高、镉等重金属积累低、食味佳、整精米率高、外观好的新型优质稻品种<sup>[4]</sup>。

多抗是获得稳定高收益的重要保障。稻瘟病是水稻生产上最主要的病害, 中国近 10 年来的国审水稻品种中稻瘟病抗性没有明显提高, 中抗及以上品种的比率一直在 20% 左右徘徊<sup>[3]</sup>。至今, 至少鉴定了 100 个稻瘟病抗性基因, 其中 22 个基因已经克隆。在稻瘟病分子标记辅助选择、分子标记辅助回交和基因聚合方面, 至少有 44 篇显著提高稻瘟病抗性的报道<sup>[23]</sup>。水稻白叶枯病、褐飞虱是水稻生产上危害严重的病虫害, 通过聚合 *Xa23*、*Bph14* 和 *Bph15* 基因, 我们成功改良了优良恢复系华占的白叶枯病和褐飞虱抗性<sup>[5]</sup>。螟虫也是水稻的主要害虫之一, 水稻中没有抗源, 只有利用转基因技术才能实现快速改良水稻对螟虫的抗性<sup>[15, 24]</sup>。分子标记技术和转基因技术为改良水稻抗性提供了高效的育种方法, 将在今后的水稻育种中发挥重要作用。

缩短生育期、提高复种指数是提高单位面积土地收益的重要方式。湖南是传统的双季稻区, 气候条件适合双季稻的种植<sup>[25]</sup>。以湖南省 2011 年水稻生产为例, 单位面积产量双季稻比单季稻多 69.02%, 单位面积产值双季稻比单季稻多 71.85%, 单位面积利润双季稻比单季稻高 52.7%<sup>[26]</sup>。现在水稻生产正向经营规模化、农民专业化、服务社会化、全程机械化、栽培轻简化的方向发展<sup>[4]</sup>。在土地集中经营之后, 为了获得稻田产出的高效益, 广大适合双季水稻种植的地区会逐渐恢复双季稻生产。温光两季不足、一季有余且适合机械作业的一季稻区会有大部分稻田转为一年两熟、油稻或玉稻两熟制, 也需要生育期较短的单季稻品种。洞庭湖区是湖南的水稻主产区, 水稻双季直播栽培模式已经普及, 它比早稻直播加晚稻移栽模式每亩增效 84.5 元, 早稻直播采用的是早熟早稻品种、晚稻直播使用的是中熟杂交早稻组合<sup>[27]</sup>。适合双季直播的早熟晚稻品种缺乏。可以预期, 今后生育期长的一季稻品种需求会下降, 生育期较短、适合直播栽培的双季稻品种和单季稻品种的需求会明显增加<sup>[4]</sup>。

杂交稻育种还存在制种的问题。制种高产的基本条件是不育系的异交率高。影响异交率的相关性状很多,包括柱头大小、柱头活力、柱头外露率、花柱长度等。栽培稻是典型的自花授粉植物,异交率一般小于0.4%<sup>[28]</sup>。水稻不育系的异交率一般低于50%,高的可达60%以上<sup>[29]</sup>。一些与水稻异交率性状相关的QTL和与花器官发育相关的基因已经鉴定,涉及柱头长度、柱头宽度、柱头外露率、花柱长度、花药长度等<sup>[30]</sup>。由于异交率与多个性状相关,目前还没有找到控制异交率的主导性状或主效基因位点,高异交率不育系的选育主要依赖传统育种方法,育种效率不高。此外,防止杂交种子穗上萌发也是提高种子生产质量、保障预期收益的重要方面。解析穗上发芽机理的研究<sup>[31]</sup>已取得一些进展,预期可以用于改良不育系。

### 3 高效的耕作性状

高产、优质、多抗、早熟的育种目标是针对水稻本身产出的高效性而言的。现代化的水稻生产还需要整个生产过程的高效。其中,直播栽培、化学除草和全程机械化作业是实现水稻生产过程高效的主要技术。为此,对水稻育种提出了新的目标,如苗期耐低温、穗期耐低温、厌氧发芽、耐淹涝、抗除草剂、抗倒等<sup>[4]</sup>。

水稻双季直播栽培的效益明显<sup>[27]</sup>。双季直播栽培不仅需要生育期较短的品种,还需要品种耐寒性好。早稻直播遇到的主要问题是低温导致烂秧。提高早稻苗期耐寒性是抵御低温烂秧的有效手段。根据水稻种质资源现状和水稻主产区的气候特点,确定育种目标为培育芽苗期耐5℃低温的早稻品种<sup>[4]</sup>。水稻生育期与产量正相关。为了保障直播早、晚稻适当的生育期以维持较高的产量水平,不仅需要提高早稻苗期的耐寒性,还需要提高晚稻抽穗灌浆期的耐寒性,以抵御寒露风对晚稻的危害。根据水稻种质资源现状和主产区的气候特点,确定育种目标为培育抽穗期耐17℃低温的晚稻品种<sup>[4]</sup>。一旦芽苗期耐5℃低温的早稻和抽穗期耐17℃低温的晚稻育成,长江中下游稻区双季稻直播将更加安全,温光资源将得到充分利用,水稻生产也将更加高效。

在激光平地机械未普及的情况下,机械耕耘的稻田难免出现不平整,时常导致直播的水稻处在厌氧的低洼淹水环境,严重降低直播稻的发芽率和成苗率。低洼淹水环境不仅对未发芽的水稻种子形成厌氧胁迫,还对已经发芽的幼苗形成淹水胁迫。苗

期耐涝水稻FR13A的耐涝特性由主效基因*Sub1*控制,加入耐涝的*Sub1*基因能够提高水稻苗期的耐涝性<sup>[32-33]</sup>。但是,苗期耐涝的FR13A在厌氧条件下的发芽率较低<sup>[34]</sup>。耐涝基因*Sub1*只能解决苗期耐淹涝的问题,不能够解决水稻种子在厌氧环境下快速发芽问题。稻种资源中存在优秀的厌氧发芽种质资源,从缅甸水稻Khao Hlan On中发现了多个控制厌氧发芽的QTL位点<sup>[34]</sup>,其中*AG1*位点编码海藻糖-6-磷酸磷酸化酶,能增强水稻厌氧发芽能力<sup>[35]</sup>。聚合*Sub1*和*AG1*基因能同时增强水稻种子厌氧发芽能力和秧苗耐淹涝能力,解决了直播稻因淹水而导致发芽率和成苗率不高的问题<sup>[36]</sup>。

草害是直播稻的主要减产因素。只要草害控制得当,直播稻与移栽稻产量相当,甚至更高。如果杂草控制不住,草害造成的产量损失少则10%,多则100%<sup>[37]</sup>。选择性除草剂恶草酮、氰氟草酯、二氯喹啉酸、苄嘧磺隆、吡嘧磺隆等能有效地控制稻田主要杂草,但控制杂草的效果还受施用时间、土地平整度、优势杂草种类、天气等多种因素影响。更重要的这些选择性除草剂杀草谱较窄、残效期长、残留污染环境,影响后茬作物生长<sup>[28]</sup>。如与抗咪草烟的Clearfield®水稻配套使用、在美洲用于控制杂草稻的除草剂咪草烟或咪唑乙烟酸在土壤中的残效期长达18周,地表水残留在巴西达到7 μg/L,在美国为1 μg/L,会对后茬作物棉花、玉米、甜菜、油菜、花椰菜、生菜、土豆等造成影响<sup>[38]</sup>。草胺膦和草甘膦是低残留的灭生性除草剂,在土壤中的半衰期为2~7 d,几乎能杀死稻田中包括水稻在内的所有植物,且长期使用杂草也不容易产生抗药性<sup>[28]</sup>。现在,抗草胺膦和草甘膦的转基因水稻已经培育成功<sup>[13-15, 39]</sup>。那么,利用这两种灭生性除草剂及其对应的抗除草剂转基因水稻,是防除直播稻田杂草最环保、最有效的措施<sup>[28]</sup>。

抗倒与水稻高产形影相随。矮秆基因的利用,水稻株高降低,抗倒性倍增,产量也随之提高<sup>[1]</sup>。超级杂交稻育种中通过稻穗低垂的叶下禾降低穗层高度,培育出株型紧凑、高度抗倒的理想株型,实现超高产<sup>[17]</sup>。机械化收割是实现从高产到高效的重要环节。如不采用机械收割,人工收割的成本将抵消由于高产所形成的收益。对于倒伏水稻,机械难以收割。因此,抗倒是实现水稻高效生产的必备性状之一<sup>[37]</sup>。水稻抗倒性是一个综合性状,它与株高、节间长度、分蘖角度、穗层高度(重心高低)、茎秆直径和壁厚、茎秆韧性、根系发达程度等密切相关。水稻*ipa1*基因与形成大穗、壮秆和基部节间

伸长有关, 可提高抗倒能力和产量, 甬优 12 和 R1128 含有 *ipa1* 的等位变异基因<sup>[18]</sup>。水稻如容易落粒, 机械化收割时产量损失大。培育落粒性适中的品种也是适应机械化收割的重要育种目标之一。

## 4 展望

中国水稻生产从种几亩田就可以养活一家人的家庭支柱产业, 发展到了要种几百亩田才能成就一个体面农民的战略基础产业。水稻育种效益也从发现一个矮秆基因就可以实现一次产量飞跃, 发展到了把多个高产、抗性基因聚合到一起也不见得增产多少的境地。从总的趋势来看, 水稻生产的比较效益将越来越低, 一次水稻改良所获得的遗传增益也将越来越少。水稻育种需要从提高水稻生产总体效益的角度统筹考虑, 要求使用的育种技术要高效, 水稻本身的产出性状要高效, 水稻的耕作性状要高效。从育种技术来说, 中国的科研院所、大学、大型种业企业均已经没有迈不过的技术门槛, 分子标记辅助选择、全基因组选择、基因编辑、转基因技术都有能力去应用。只是转基因技术被人为设置了很高的政策门槛。转基因技术一旦放开, 将释放出巨大的技术和政策红利。从水稻本身产出的经济效益来看, 提高产量的边际成本越来越高, 高产前提下的优质、多抗和早熟更能增加效益。从优化水稻生产过程获得的收益来看, 塑造适合直播栽培和机械化耕作的水稻性状将是今后育种工作的重点。最近, 袁隆平先生提出了第三代杂交稻和第四代杂交稻的概念, 其核心也是利用基因工程技术实现育种过程的高效(第三代杂交稻)和水稻光合作用的高效(第四代杂交稻)<sup>[40]</sup>。总之, 高效是当前和今后水稻育种的主导目标。

## 参考文献:

- [1] 闵绍楷, 申宗坦, 熊振民. 水稻育种学. 北京: 中国农业出版社, 1996: 140-142.  
Ming S K, Shen Z T, Xiong Z M. Rice Breeding. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1996: 140-142. (in Chinese)
- [2] 赵正洪, 夏胜平, 周斌, 张世辉. 湖南省稻米品质改良的成就与思考. 湖南农业科学, 2001(5): 11-13.  
Zhao Z H, Xia S P, Zhou B, Zhang S H. Achievements and thoughts on rice quality improvement in Hunan Province. *Human Agric Sci*, 2001(5): 11-13. (in Chinese)
- [3] 曾波, 李爱宏, 吕海霞. 近年来中国水稻品种审定和推广应用的几个特点. 湖北农业科学, 2017, 56(21): 4035-4039.  
Zeng B, Li A H, Lü H X. Several features of approval and promotion of rice varieties in recent years in China. *Hubei Agric Sci*, 2017, 56(21): 4035-4039. (in Chinese)
- [4] 肖国樱, 陈芬, 孟秋成, 周浩, 李锦江, 于江辉, 邓力华, 翁绿水. 论湖南水稻育种的主攻方向和技术策略. 杂交水稻, 2015, 30(4): 1-5.  
Xiao G Y, Chen F, Meng Q C, Zhou H, Li J J, Yu J H, Deng L H, Weng L S. Key targets and technical strategy for rice breeding in Hunan Province. *Hybrid Rice*, 2015, 30(4): 1-5. (in Chinese with English abstract)
- [5] Xiao Y L, Li J J, Yu J H, Meng Q C, Deng X Y, Yi Z L, Xiao G Y. Improvement of bacterial blight and brown planthopper resistance in an elite restorer line Huazhan of *Oryza*. *Field Crop Res*, 2016, 186: 47-57.
- [6] Ribaut J M, Hoisington D. Marker-assisted selection: New tools and strategies. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(6): 236-239.
- [7] Kumar A, Sandhu N, Dixit S, Yadav S, Swamy B P M, Shamsudin N A A. Marker-assisted selection strategy to pyramid two or more QTLs for quantitative trait-grain yield under drought. *Rice*, 2018, 11: 35.
- [8] 陈明江, 刘贵富, 余泓, 王冰, 李家洋. 水稻高产优质的分子基础与品种设计. 科学通报, 2018, 63(14): 1276-1289.  
Chen M J, Liu G F, Yu H, Wang B, Li J Y. Towards molecular design of rice plant architecture and grain quality. *Chin Sci Bull*, 2018, 63(14): 1276-1289. (in Chinese with English abstract)
- [9] Chen H D, Xie W B, He H, Yu H H, Chen W, Li J, Yu R B, Yao Y, Zhang W H, He Y Q, Tang X Y, Zhou F S, Deng X W, Zhang Q F. A high-density SNP genotyping array for rice biology and molecular breeding. *Mol Plant*, 2014, 7(3): 541-553.
- [10] 杨震, 彭选明, 彭伟正. 作物诱变育种研究进展. 激光生物学报, 2016, 25(4): 302-308.  
Yang Z, Peng X M, Peng W Z. Progress of study on crop mutation breeding. *Acta Laser Biol Sin*, 2016, 25(4): 302-308. (in Chinese with English abstract)
- [11] Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, Kuramata M, Abe T, Senoura T, Hase Y, Arao T, Nishizawa N K, Nakanishi H. Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(47): 19166-19171.
- [12] Tang L, Mao B G, Li Y K, Lv Q M, Zhang L P, Chen C Y, He H J, Wang W P, Zeng X F, Shao Y, Pan Y L, Hu Y Y, Peng Y, Fu X Q, Li H Q, Xia S T, Zhao B R. Knockout of *OsNramp5* using the CRISPR/Cas9 system produces low Cd-accumulating *indica* rice without compromising yield. *Sci Rep*, 2017, 7: 14438.
- [13] Xiao G Y, Yuan L P, Sun S S M. Strategy and utilization of a herbicide resistance gene in two-line hybrid rice. *Mol Breed*, 2007, 20(3): 287-292.
- [14] Deng L H, Weng L S, Xiao G Y. Optimization of *Epsps* gene and development of double herbicide tolerant transgenic PGMS rice. *J Agric Sci Technol*, 2014, 16(1): 217-228.
- [15] Weng L S, Deng L H, Lai F X, Xiao G Y. Optimization of the *Cry2Aa* gene and development of insect-resistant and herbicide-tolerant photoperiod-sensitive genic male sterile rice. *Czech J Genet Plant Breed*, 2014, 50(1): 19-25.
- [16] 朱英国. 杂交水稻研究 50 年. 科学通报, 2016, 61(35): 3740-3747.

- Zhu Y G. Fifty years of hybrid rice research in China. *Chin Sci Bull*, 2016, 61(35): 3740-3747. (in Chinese)
- [17] 袁隆平. 杂交水稻学. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- Yuan L P. Hybrid Rice. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2002. (in Chinese)
- [18] Qian Q, Guo L B, Smith S M, Li J Y. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. *Natl Sci Rev*, 2016, 3: 283-294.
- [19] 黄春艳. 低镉水稻资源的筛选与主栽水稻品种镉积累特性的比较. 长沙: 湖南师范大学, 2014.
- Huang C Y. The screening of low-Cd rice resources and comparisons of Cd-accumulation characteristics in main rice varieties. Changsha: Hunan Normal University, 2014. (in Chinese with English abstract)
- [20] 高春兴, 赵秋利. 血糖生成指数与2型糖尿病患者饮食相关性研究现状. 护理研究, 2016, 30(11): 4115-4117.
- Gao C X, Zhao Q L. Research status quo of correlation between glycemic index and diet of type 2 diabetes patients. *Chin Nurs Res*, 2016, 30(11): 4115-4117. (in Chinese with English abstract)
- [21] Fitzgerald M A, Rahman S, Resurreccion A P, Concepcion J, Daygon V D, Dipti S S, Kabir K A, Klingner B, Morell M K, Bird A R. Identification of a major genetic determinant of glycaemic index in rice. *Rice*, 2011, 4: 66-74.
- [22] 朱霁晖, 张昌泉, 顾铭洪, 刘巧泉. 水稻 Wx 基因的等位变异及育种利用研究进展. 中国水稻科学, 2015, 29(4): 431-438.
- Zhu J H, Zhang C Q, Gu M H, Liu Q Q. Progress in the allelic variation of Wx gene and its application in rice breeding. *Chin J Rice Sci*, 2015, 29(4): 431-438. (in Chinese with English abstract)
- [23] Srivastava D, Shamim M, Kumar M, Mishra A, Pandey P, Kumar D, Yadav P, Siddiqui M H, Singh K N. Current status of conventional and molecular interventions for blast resistance in rice. *Rice Sci*, 2017, 24(6): 299-321.
- [24] Liu W Q, Meng Q C, Weng L S, Peng J, Xiao Y L, Yu J H, Yi Z L, Xiao G Y. A comparative study of two-line early season hybrid rice with lepidopteran resistance. *Field Crop Res*, 2016, 187: 107-112.
- [25] 邹应斌, 戴魁根. 湖南发展双季稻生产的优势. 作物研究, 2008, 22(4): 209-213.
- Zou Y B, Dai K G. The advantages for promoting double-season rice production in Hunan Province. *Crop Res*, 2008, 22(4): 209-213. (in Chinese)
- [26] 杨若珺. 湖南省水稻熟制变化与农民选择行为分析. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- Yang R J. Analysis of farmer selection behaviors of rice cropping system in Hunan Province. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013. (in Chinese with English abstract)
- [27] 方宝华, 夏胜平, 刘云开, 程乐根. 洞庭湖区水稻双季直播模式研究. 湖南农业科学, 2009(7): 27-30.
- Fang B H, Xia S P, Liu K Y, Cheng L G. Studies on model of rice direct seeding in two cropping season in Dongting Lake region. *Hunan Agric Sci*, 2009(7): 27-30. (in Chinese)
- [28] 肖国樱, 陈芬, 孟秋成, 周浩, 李锦江, 于江辉, 邓力华, 翁绿水. 我国转基因抗除草剂水稻的生态风险与控制. 农业生物技术学报, 2015, 23(1): 1-11.
- Xiao G Y, Chen F, Meng Q C, Zhou H, Li J J, Yu J H, Deng L H, Weng L S. Ecological risk and management of herbicide-resistant transgenic rice in China. *J Agric Biotechnol*, 2015, 23(1): 1-11. (in Chinese)
- [29] 王天生, 黄荣裕, 谢旺有, 谢少和, 陈惠清, 陈锦文, 陈秉发, 许桂芳, 曾红英. 高异交率强配合力籼稻三系不育系祥A的选育. 福建农业学报, 2016, 31(10): 1039-1043.
- Wang T S, Huang R Y, Xia W Y, Xia S H, Chen H Q, Chen J W, Chen B F, Xu G F, Zeng H Y. Breeding indica rice CMS line, Xiang A, of high combining and out-crossing capacities. *Fujian J Agric Sci*, 2016, 31(10): 1039-1043. (in Chinese with English abstract)
- [30] Marathi B, Jena K K. Floral traits to enhance outcrossing for higher hybrid seed production in rice: Present status and future prospects. *Euphytica*, 2015, 201: 1-14.
- [31] Du L, Xu F, Fang J, Gao S P, Tang J Y, Fang S, Wang H R, Tong H N, Zhang F X, Chu J F, Wang G D, Chu C C. Endosperm sugar accumulation caused by mutation of PHS8/ISA1 leads to pre-harvest sprouting in rice. *Plant J*, 2018, 95: 545-556.
- [32] Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail A M, Bailey-Serres J, Ronald P C, Mackill D J. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 2006, 442: 705-708.
- [33] Li J J, Xiao Y L, Xiao G Y. Selection of submergence tolerant homozygous line by STS marker and twice submergence stress. *J Integr Agric*, 2012, 11(12): 1940-1947.
- [34] Angaji S A, Septiningsih E M, Mackill D J, Ismail A M. QTLs associated with tolerance of flooding during germination in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2010, 172: 159-168.
- [35] Kretzschmar T, Pelayo M A F, Trijatmiko K R, Gabunada L F M, Alam R, Jimenez R, Mendiore M S, Slamet-Loedin I H, Sreenivasulu N, Bailey-Serres J, Ismail A M, Mackill D J, Septiningsih E M. A trehalose-6-phosphate phosphatase enhances anaerobic germination tolerance in rice. *Nat Plants*, 2015, <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.124>
- [36] Toledo A M U, Ignacio J C I, Casal Jr C, Gonzaga Z J, Mendiore M S, Septiningsih E M. Development of improved Ciherang-Sub1 having tolerance to anaerobic germination conditions. *Plant Breed Biotechnol*, 2015, 3(2): 77-87.
- [37] Farooq M, Siddique K H M, Rehman H, Aziz T, Lee D J, Wahid A. Rice direct seeding: Experiences, challenges and opportunities. *Soil Till Res*, 2011, 111: 87-98.
- [38] Bzour M I, Zuki F M, Mispan M S. Introduction of imidazolinone herbicide and Clearfield® rice between weedy rice: Control efficiency and environmental concerns. *Environ Rev*, 2018, 26: 181-198.
- [39] Xiao G Y. Recent advances in development of herbicide resistant transgenic hybrid rice in China. *Rice Sci*, 2009, 16(3): 235-239.
- [40] 袁隆平. 杂交水稻发展的战略. 杂交水稻, 2018, 33(5): 1-2.
- Yuan L P. The strategy for hybrid rice development. *Hybrid Rice*, 2018, 33(5): 1-2. (in Chinese with English abstract)