

张琪, 贾俊婷, 张爱霞, 刘文华, 陈兵先. 水稻穗发芽研究进展 [J]. 广东农业科学, 2022, 49 (11) : 128–137.

水稻穗发芽研究进展

张 琪, 贾俊婷, 张爱霞, 刘文华, 陈兵先

(广东省农业科学院农业生物基因研究中心 / 广东省农作物种质资源保存与利用重点实验室, 广东广州 510640)

摘要: 作物收获前的穗发芽是一个严重的全球性农业生产问题。经过漫长的驯化过程, 栽培作物的休眠水平普遍低于野生祖先。尽管休眠期的缩短可能提高作物的繁殖代数和农业产值, 但过早的休眠释放使作物在成熟收获前发生穗萌发, 造成巨大的经济损失。从穗发芽的生理基础、穗发芽相关 QTL 和基因、穗发芽防控及展望等方面对水稻穗发芽现象进行梳理, 认为高含水量是水稻种子萌发和穗发芽的先决条件, 该过程中, 淀粉酶活性增强和可溶性糖含量升高为穗发芽提供能量, 水稻籽粒中植物激素 ABA 和 GA 的含量及种子对二者的敏感性是决定穗发芽的关键所在。近年来, 穗发芽相关 QTL 及其功能基因的挖掘为阐明水稻穗萌机理以及培育穗发芽抗性品种提供重要依据。从长远来看, 广泛开展水稻种质资源鉴评, 尤其在野生稻、地方品种中寻找丢失的休眠基因, 并通过分子育种途径聚集此类基因, 培育抗穗萌品系(品种), 对于解决穗发芽问题、提高水稻产量和品质、保证国家粮食安全具有重要意义。

关键词: 穗发芽; 休眠; QTL; 基因; 种质资源; 穗萌抑制

中图分类号: S184

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2022) 11-0128-10

Research Progress in Pre-harvest Sprouting of Rice

ZHANG Qi, JIA Junting, ZHANG Aixia, LIU Wenhua, CHEN Bingxian

(Agro-biological Gene Research Center, Guangdong Academy of Agricultural Sciences / Guangdong Key Laboratory for Crop Germplasm Resources Preservation and Utilization, Guangzhou 510640, China)

Abstract: Pre-harvest sprouting is a serious problem in global agricultural production. After a long period of domestication, the dormancy level of cultivated crops is generally lower than that of wild ancestors. Although the shortening of dormancy period may increase the reproductive generation and agricultural production value of crops, premature dormancy release will cause crop sprouting before harvest, resulting in huge economic losses. In this paper, the physiological mechanism, QTL and genes, prevention and control of pre-harvest sprouting are systematically reviewed. It is believed that high water content is the precondition of rice seed germination and pre-harvest sprouting; during this process, the increases of amylase activity and soluble sugar content provide energy for pre-harvest sprouting; the contents of plant hormones ABA and GA in rice grains and the sensitivity of seeds to them are the key factors to determine the pre-harvest germination. In recent years, the excavation of QTL and its functional genes related to pre-harvest sprouting will provide an important basis for clarifying the mechanism of pre-harvest sprouting in rice and breeding resistant varieties. In the long run, through extensive evaluation of rice germplasm resources, especially searching for the lost dormancy genes in wild rice and local varieties, and gathering such genes through molecular breeding, breeding lines (varieties) resistant to sprouting, it is of great

收稿日期: 2022-09-20

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金 (2022A1515012302, 2020A1515011535); 广州市基础与应用基础研究项目 (202002030403); 广东省农作物种质资源保存与利用重点实验室项目 (2020B121201008); 广东省科技计划项目 (2020B121201013)

作者简介: 张琪 (1985—), 女, 硕士, 助理研究员, 研究方向为植物学, E-mail: zhangqi@agrogene.ac.cn

通信作者: 陈兵先 (1982—), 男, 博士, 副研究员, 研究方向为种子科学与工程技术, E-mail: chbingxian@163.com

significance to solve the problem of sprouting, improve rice yield and quality, and ensure national food security.

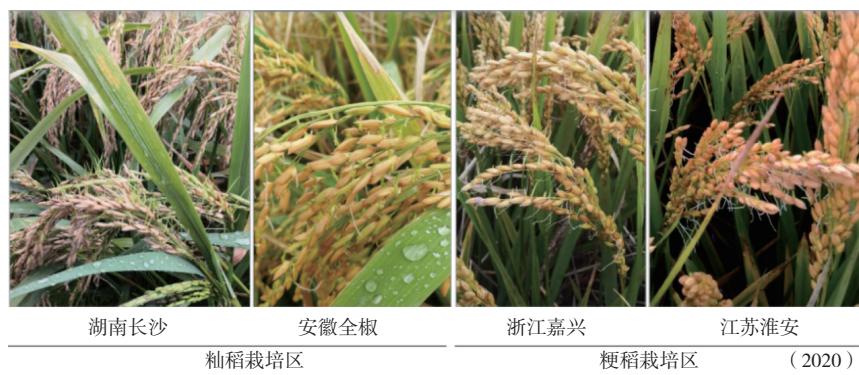
Key words: pre-harvest sprouting; dormancy; QTL; gene; germplasm resource; inhibition of pre-harvest sprouting

种子休眠和萌发是植物适应外界环境并确保其生存与繁衍的重要特性。农作物在驯化过程中，由于更多考虑高产、优质、抗病虫、耐逆境等栽培性状，同时保证在播种时种子具有一致的萌发特性，而常常忽视对种子适度休眠的保留，从而导致许多禾本科作物发生穗发芽现象。穗发芽也称穗萌（pre-harvest sprouting），是一些禾谷类作物成熟后期遇到连续高温、阴雨气候时在穗上萌发的现象。近年来，随着全球气候变暖，作物成熟后期的阴雨天气导致穗发芽灾害频繁发生。据报道，穗发芽直接造成的小麦平均年损失超过10亿美元^[1]。我国长江中下游和黄淮地区等冬小麦主产区在2013、2015、2016年均遭受严重的穗发芽灾害^[2]。2016、2020年，受台风影响，江浙地区水稻、玉米等也爆发大面积穗发芽，造成严重减产。穗发芽不仅导致作物减产和品质下降，也严重影响作物制种质量。

水稻是我国重要的粮食作物，水稻种子及其产量是保证我国粮食安全的关键所在。在我国南方稻区，常规稻约有6%的播种面积出现穗发芽，杂交稻制种过程中因赤霉素的施用，加上亲本不

育系所特有的种子休眠性浅、易裂颖的特点，穗发芽率可高达20%，在雨量充沛的特殊年份和区域穗芽率更高^[3]。随着近年来极端天气频发，水稻穗发芽现象已呈现普遍递增的态势，全国多个水稻种植区均有穗发芽现象（图1），即使在黑龙江寒带水稻生产区，穗发芽也呈现上升势头。

穗发芽的水稻种子基本丧失种用价值，而对于尚未出现穗萌者，其籽粒内部其实已经开始营养物质的动员，在贮藏过程中更易发生劣变，种子活力迅速下降，严重影响播种质量和加工品质^[4-5]。因此，探讨穗发芽发生的生理与分子机理，研发有效防控水稻穗发芽的措施一直是国内外种子生物学家研究的重点。国际上1975年已开始举办国际谷物穗发芽会议，但当前对于水稻穗发芽机理的认识仍十分有限，水稻生产上仍缺乏安全、高效的穗发芽防控技术。本文从水稻穗发芽的生理基础、穗发芽数量性状位点、关键功能基因、防控穗发芽措施以及水稻穗发芽和种子休眠研究的展望等多方面进行探讨，以期为开展水稻穗发芽作用机制研究以及利用遗传改良培育抗穗发芽水稻新品种提供参考。



图片来自中国科学院遗传发育研究所储成才团队

The picture is from the team of CHU Chengcui, Institute of Genetic Development, Chinese Academy of Sciences

图1 水稻穗发芽现象

Fig. 1 Phenomenon of rice sprouting

1 水稻穗发芽的生理基础

1.1 种子萌发、种子休眠与穗发芽的关系

种子萌发是植物生命周期的起点，也是农业生产中决定作物产量的关键过程。种子休眠是植物应对自然环境而获得的自我保护性的适应性特

征，也是谷类作物的一个重要农艺性状。休眠状态的种子可确保自身度过恶劣的环境，直到环境条件达到理想状态时才开始萌发^[6]。种子休眠是一个复杂的特征，受多种内源和外部变量的影响，涉及一系列复杂的生理和生化过程，被认为是种子生物学中认知最少的领域。对于农作物而

言，种子过度休眠会导致该作物无法正常按季节栽培，杂草丛生，而休眠不足又会造成作物提前获得萌发特性，出现种子在穗上就开始发芽的现象。穗发芽促进胚乳中的淀粉水解，从而降低粒重，也为腐生真菌创造有利环境^[7]。植物激素脱落酸（ABA）和赤霉素（GA）是拮抗调控多种植物种子休眠、萌发和穗发芽的主要内源调节因子。乙烯、一氧化氮、油菜素内酯、光、温度和其他外界环境因素都在种子休眠和萌发中发挥主要作用。

1.2 种子含水量与穗发芽

成熟脱水是正常型种子发育成熟的末端事件，是种子生理成熟的标志之一^[4,8]。对于易穗萌水稻而言，其种子在成熟后期并不发生脱水干燥，种胚含水量保持在较高水平，这也证实了 Bewley 等^[6]所提出的成熟脱水对于种子萌发能力的获得并非必需过程的观点。吸水是种子萌发的先决条件，充足的吸水量才能保证胚根突破种皮完成萌发^[9]。种子萌发吸水过程可分 3 个阶段，首先是快速的物理吸胀阶段，此阶段新陈代谢较弱，活的或死亡的种子都可能发生；其次为吸水停滞阶段（或平台期），此时种子中的基质已完全水化，但液泡和新的原生质尚未形成；经过一段时间的吸水停滞期之后，再次进入快速吸水期，在此期间储存的物质被动员起来，转录和翻译大幅上调，DNA 合成和细胞分裂增加，细胞呼吸能力增强^[6]。田间条件下，当丧失脱水干燥能力的稻穗遇到高温高湿天气时，穗发芽就会变本加厉^[10]。事实上，一些抗穗萌水稻品种在遇到连续阴雨高温天气时也会发生一定程度的穗萌现象，可见高含水量不仅是种子正常萌发的先决条件，也是水稻穗发芽的必备条件。

1.3 水解酶活性与穗发芽

水解酶活性在水稻穗发芽过程中同样发挥重要作用。与抗穗萌品种相比，易穗萌的水稻品种在生育后期的籽粒内一直保持高浓度的可溶性糖，它们主要由籽粒内淀粉酶水解淀粉所致，以便为穗发芽提供能量^[11]。Lee 等^[12]发现，水稻在灌浆后期逐渐获得发芽的潜力，高湿条件可使超过 50% 的水稻发生穗发芽，这是由于灌浆时遭遇高温后，淀粉合成酶活性降低，导致籽粒直链淀粉含量低，游离糖含量高，淀粉结晶度低，吸水快，穗发芽发生率高；未发芽的种子也会在干

燥脱水后生活力迅速下降，种子寿命大大缩减。王娟等^[13]研究发现，易穗萌的杂交稻在制种过程中表现出较高的 α - 淀粉酶和半胱氨酸蛋白酶活性以及高含量的可溶性糖和低含量的可溶性蛋白。有报道称丁香酚可通过显著降低 α - 淀粉酶活性而抑制杂交水稻种子的萌发和收获前穗发芽^[14]。除淀粉酶外，一些细胞壁水解酶也参与水稻萌发的过程，比如 β - 甘露聚糖酶和 β - 半乳糖苷酶在萌发的种子的糊粉层、盾片、胚根等组织表达^[15-17]。由于种子正常萌发与穗萌机制存在差异性，故水解酶活性是否在穗发芽过程发挥作用目前仍有待进一步研究。

1.4 植物激素与穗发芽

植物激素在调控水稻休眠和萌发中发挥重要作用，对于穗发芽调控也非常重要。ABA 含量在抽穗后 5~15 d 达到峰值，之后随着灌浆进行而下降^[6]。在高温高湿的穗发芽环境下，发育后期的种胚内 ABA 含量逐渐下降，而其他激素的含量变化则不显著^[6]。本研究团队在水稻黄熟期喷施 10 $\mu\text{mol/L}$ ABA 可有效抑制穗发芽，即使在易穗萌环境下其穗发芽率依然很低。Chen 等^[18]从众多种子萌发抑制物质中筛选出香豆素可有效抑制水稻种子萌发和穗发芽，其机制是通过下调 OsABA8' ox 基因表达，降低 ABA 分解速度，提高种胚内 ABA 含量实现的。因此，在生理层面，较之于其他激素，水稻籽粒内 ABA 的水平及其敏感性或许与穗发芽的关系更为密切。除 ABA 外，GA 含量以及 ABA 与 GA 的比率也是调节穗发芽的关键因素^[19]。水稻大田制种过程中，喷施“920”（主要成分为 GA）量大的田块更容易发生穗发芽^[20]。

1.5 穗部特征与穗发芽

水稻、小麦等禾谷类作物穗发芽与穗部结构如穗型的大小、密度、穗下垂程度和颖壳的坚韧度等因素存在一定的相关性，大穗、颖壳坚韧、穗枝梗挺拔、着粒密度小的品种不易穗发芽；反之，较易穗发芽^[21-22]。Mares 等^[23]研究发现，穗部的芒对于穗发芽影响较大，芒较长和芒角较宽的籽粒比芒短者更容易穗发芽，这很可能是由于芒增加了小穗的吸水性能和延长水分在籽粒上的停滞时间所致。徐保钦等^[24]发现去除稃壳的双亲及 F₁ 种子与未去除稃壳者相比，其休眠指数大幅度下降，更易出现穗发芽表型。扫描电镜

观察发现，易穗发芽的水稻品种的籽粒颖壳外表细胞排列疏松，茸毛较多且孔洞大，这种结构利于种子的透水性和透气性，从而易萌发。不易穗发芽的品种，其颖壳背面细胞排列紧密，细胞间隙较小，茸毛少、孔洞小，不利于种子透水、透气^[25]。一般认为，种皮颜色更深的品种具有更强的休眠特性，不易穗发芽，比如白粒小麦比红粒小麦在种皮结构上更为松散，更易从外界吸水，发生穗发芽^[26]。此外，水稻的颖壳、种皮、胚乳和胚中存在大量的发芽抑制物，主要有ABA、有机酸、酚类、醛类等，这些物质的含量影响种子休眠和穗发芽程度^[27]。

2 水稻穗发芽相关 QTL

水稻穗发芽的研究始于 20 世纪 50 年代，学者们利用正向遗传学克隆穗发芽相关 QTL 位点，挖掘基因，解析遗传机制，以期为培育具有穗发芽抗性的品种提供分子理论依据^[28]。分子标记技术的快速发展为定位控制种子休眠性、穗发芽等数量性状位点、研究某一基因的“剂量效应”和解析每一个基因位点对环境的敏感性等方面提供可能^[29]。目前所定位的水稻穗发芽相关 QTL 如表 1 所示。当前已经在水稻中建立了种子休眠和果皮颜色之间的联系，红粒品种对收获前发芽表现出更强的抵抗力。通过遗传研究，发现两个影响水稻红粒的基因座，其中一个编码螺旋-环-螺旋的转录因子，该基因座引入白粒水稻时，会导致休眠增强^[30-31]；一个在种子发

育早期影响 ABA 和类黄酮产生的多效基因被证明影响种皮诱导的休眠，而后者与下表皮的果皮颜色有关^[32]。Dong 等^[33]将粳稻品种 Asominori 和籼稻品种 IR24 为亲本构建重组自交系，检测到 6 个和水稻穗发芽性状相关的 QTL，贡献率为 10.7%~25.3%。在籼稻 156 和谷梅 2 号构建的 305 个重组自交系中，有 11 个与穗芽指数、穗芽速率、穗芽率相关 QTL 被检测到^[34]。Gao 等^[35]以籼稻保持系骨干亲本岗 G46B 和保持系 K81 为亲本构建的 F₂ 群体，共检测到 3 个和穗发芽性状相关的 QTL。Mizuno 等^[38]、杨锐等^[41]构建的染色体片段置换系中，在第 9 染色体上检测到 2 个与穗发芽相关的 QTL，为 qSDR9.1 和 qSDR9.2。罗正良等^[42]在水稻第 8 染色体上定位到一个抗水稻穗发芽的主效 QTL qPSR8。

一些学者从种子休眠性状考虑穗发芽问题，定位了一些与水稻休眠相关的 QTL。从 2000 年开始陆续有 200 多个与水稻种子休眠相关的 QTL 被定位^[41]，Sdr1 是第一个被精细定位的控制种子休眠的 QTL，与控制水稻抽穗期的 QTL Hd8 均定位在第 3 染色体上，两个基因紧密连锁^[43]。Mizuno 等^[38]、Gu 等^[44]用杂草稻 SS18-2 和育种家系 EM 93-1 构建 BC1 群体，检测到 6 个与种子休眠性相关的 QTL，其中在第 12 染色体上有一个主效 QTL qSD12 精细定位于 75 kb 的区间内，该区间共有 9 个候选基因，其中 PIL5 和 bHLH 最有可能是目的基因。

表 1 水稻种子穗发芽相关 QTL
Table 1 QTL for pre-harvest sprouting-related traits in rice

父母本 Parents	定位群体 Mapping population	QTL 数量 Number of QTL	所在染色体 Chromosome	参考文献 Reference
IR24 × Asominori (<i>Japonica</i>)	71 F ₆ RILs	qPHS-1-1, qPHS-1-2, qPHS-4, qPHS-5, qPHS-7, qPHS-8	1(2), 4, 5, 7, 8	[33]
Zhong 156 × Gumei 2	RILs	qPSI2-1, qPSI9-1, qPSII1-1, qPDS1-1, qPDS3-1, qPDS6-1, qPSRp1-1, qPSRp9-1, qPSRp10-1, qPSRg9-1, qPSRg11-1	1(2), 2, 3, 6, 9(3), 10, 11(2)	[34]
K81 × G46B	164F ₂	qPSR-2, qPSR-5, qPSR-8	2, 5, 8	[35]
Nipponbare × Koshihikari (<i>Japonica</i>)	79 N-BILs	RM4108-RM5849, RM3455-RM6905	3, 12	[36]
Nipponbare/Koshihikari	48 BC3F1 N-CSSLs, 41 BC4F1 K-CSSLs	7	2, 3(2), 5, 8, 11(2)	[36]
<i>Japonica</i> (14) <i>Indica</i> (7)	21	Sdr6, qSD-1, qSD1, qDEG1, qSdn-1, Sdr1, qDT-SGC3.1, qSD-3, qSdn-5, qMT-SGC5.1, Sdr9, qDOR6-2, qSD6, SDR4, qMT-SGC7.2, qSD-7-2, qPHS-7, qSD12, qLTG3-1	1(4), 2, 3(4), 4(2), 5(3), 6(4), 7	[37]
Owarihatamochi × Koshihikari	CSSL	qSDR9.1, qSDR9.2	9(2)	[38]
Jinsang(<i>Indica</i>) × Gopum (<i>Japonica</i>)	88 F _{2,3} RILs	qPHS1FC, qPHSIGC	1(2)	[39]
Odae(<i>Indica</i>) × Unbong40 (<i>Japonica</i>)	F ₉ 160 RILs	qPHS-3FD, qPHS-11FD, qPHS-3GH, qPHS-4GH, qPHS-11GH	3(2), 4, 11(2)	[40]

3 水稻穗发芽相关基因

3.1 调控穗发芽的植物激素相关基因

目前主流观点认为，种子休眠不充分或者休眠丧失是作物穗发芽的主要原因^[5,45]。在禾谷类作物穗发芽的功能基因及其分子机制研究方面，关注最多的仍是ABA和GA两类植物激素的合成、代谢与信号转导。在水稻中，ABA与GA比率是调控种子休眠决定穗发芽的关键。在多种植物中，ABA信号通路的主要关键基因被逐渐发掘，如小麦中的*TaMFT*和*TaPHS1*^[46]，拟南芥中的*ABI3*、*DOG1*和*LEC2*^[47]，玉米中的*VPI*^[48]，水稻中的*Sdr4*、*OsDSG1*、*OsABI3*、*OsABI5*、*PHS8*、*PHS9*、*OsNCED3*、*OsVPI*、*OsPDS*、 β -*OsLCY*、*OsFbx352*、*OsMFT2*、*OsZDS*和*OsCRTISO*^[49]，这些基因与ABA的生物合成、感知、分解代谢和信号转导相关，它们在控制种子休眠和穗发芽中起重要作用。在GA生物合成过程中催化级联反应的关键酶如GA3-氧化酶(GA3ox)和GA20-氧化酶(GA20ox)已在水稻、小麦、拟南芥和大麦中被鉴定^[50-51]。然而，这些基因具体的调控机制仍有待进一步研究。Nelson等^[52]比较了GA信号途径突变体*sly1-2*和野生型的转录组差异，发现突变体种子中存在大量与休眠相关的转录本。相比之下，ABA代谢与信号途径的关键基因则更多应用于解决穗发芽问题。如过表达ABA合成基因*NCED*可使种子发生过度休眠，穗发芽受到抑制^[53]。玉米ABA突变体*vp2*、*vp5*、*vp7*、*w3*、*y3*和*y9*中ABA前体-类胡萝卜素合成受阻而导致成熟种子中ABA含量下降，出现穗发芽表型^[54]。此外，ABA信号转导对于调控穗发芽同样至关重要，陆续有PP2C、SnRK、*ABI3*、*ABI4*、*ABI5*等相关转录因子也逐渐被证实在调控种子休眠、萌发和穗发芽中发挥决定性作用^[55-57]。对于水稻而言，ABA生物合成基因*OsABI1*(*NCED*)突变后导致ABA合成受阻，成熟期种子的ABA含量减少，出现强烈的穗发芽表型^[1,58]。Fan等^[59]发现在水稻易穗萌品种中，*OsVPI*(*ABI3*)基因的大部分转录本在外显子区域发生了错误剪切，从而不能编码正常有功能的蛋白，而抗穗萌品种中该基因只有少量比例的转录本发生错误剪切。Sugimoto等^[60]克隆得到一个休眠基因*Sdr4*，该基因转录水平受*OsVPI*调控，所编码的蛋白与已知功能蛋白的同源性低，推测可能为调控水稻穗发芽的特异性转录因子。

3.2 水稻穗发芽基因最新研究

近年来，我国科学家在水稻穗发芽分子机理研究方面取得较大突破，Du等^[61]利用图位克隆技术获得淀粉脱脂酶基因*PHS8*，发现突变体*phs8*种子的胚乳内糖原分解和糖积累加快，并抑制ABA信号通路中两个重要转录因子*OsABA13*和*OsABI5*的表达，穗出现早萌的表型。Liu等^[54]发现水稻钼辅因子基因*OsCNX6*参与调控ABA的合成，该基因在调控水稻籽粒发育、尤其是种子休眠、萌发和穗发芽控制方面中发挥重要作用。中科院储成才课题组发现穗发芽基因*PHS9*在水稻种子胚胎发育晚期特异性表达，该基因编码一类谷氧还蛋白，可与ABA受体RCAR结合，整合活性氧(ROS)信号和ABA信号，从而调控水稻穗发芽。在江浙主栽品种淮稻5号和武运粳27号中敲除*PHS9*基因能够显著抑制新鲜收获的种子萌发，表明可以通过基因编辑*PHS9*有效缓解水稻穗发芽^[3]。该团队进一步利用强休眠的水稻品种Kasalath和弱休眠的水稻品种日本晴构建染色体单片段代换系，成功从Kasalath中克隆得到一个控制水稻种子休眠的数量性状位点SD6，并证实SD6负调控水稻种子休眠，进一步发现SD6的互作蛋白ICE2正调控种子休眠^[62]。中国科学院东北地理与农业生态研究所方军课题组从分子水平上提供了种皮颜色与穗发芽抗性存在相关性的实验证据。发现红色种皮抑制穗发芽的现象与*OsVPI*、*Rc*及另一个调控因子*OsCl*之间协同作用有关，这3个基因通过促进原花色素的生物合成和ABA信号的感知，从而增强种子对ABA的敏感性，最终抑制穗发芽^[63]。中国水稻研究所近期揭示了SAPK10-bZIP72-AOC通路介导脱落酸和茉莉酸协同作用抑制水稻种子萌发的分子机制，为改良水稻穗发芽抗性提供了重要理论依据^[64]。

4 水稻穗发芽的防控

穗发芽是遗传性状，水稻品种的差异性、穗紧密程度以及颖壳闭合差异等特性是影响穗发芽的内因；高温、高湿等栽培环境是导致水稻穗发芽的外因。因此穗发芽防控需从内外多个因素考虑。国内外研究者们致力于揭示水稻穗发芽机理的同时也从未停止对穗发芽预防和控制技术的研发。

4.1 抗穗种质资源筛选与品种培育

“绿色革命”和突破性品种的选育都离不

开对优异种质资源的发掘^[65]。我国是以水稻为主粮的农业大国，国家种质库、各省级种质库和种质圃保存庞大的栽培种、野生种、地方品种等水稻种质资源。利用传统资源鉴评方法结合高通量表型组学技术对海量稻种资源开展抗穗发芽鉴定，并结合常规育种、分子育种选育抗穗发芽水稻品种是解决水稻穗发芽问题的根本出路。在杂交稻抗穗发芽育种过程中，选育耐穗发芽父母本是防止杂交水稻种子穗发芽的有效途径。研究发现，不育系和保持系的穗发芽特性差异较大，不同穗发芽抗性的亲本正反交试验表明，F₁代的抗穗发芽程度偏向于母本，这种抗性甚至在F₂代中也有体现，但相较于F₁代而言，穗发芽抗性显著下降^[66]。廖泳祥等^[67]利用水稻不育系易于穗发芽的D69A和不易穗发芽的D23A作母本分别与蜀恢527配合制种，发现F₁代种子中D69A/蜀恢527组配更容易穗发芽。赵明等^[68]利用4个IRRI强休眠品种改良获得一批强休眠性的保持系材料，可作为下一轮杂交中间亲本材料使用。因此，在杂交水稻制种中选用抗穗发芽或具有适当休眠特性以及抗倒伏特性的不育系作母本是从遗传上解决水稻穗萌的根本措施。

4.2 田间栽培管理种子干燥

栽培环境对穗发芽的影响同样至关重要。易涝田块种植的水稻更易倒伏，倒伏后的稻穗浸水往往造成大量的穗发芽。在水稻种植过程中，应选择排灌方便、排水良好、阳光充足、含氮量适中的田块种植；尽量选择早熟品种并适当调整播种期避开扬花授粉期的阴雨天气；施肥时合理控制氮、磷、钾的比例，防止植株贪青晚熟；在黄熟至蜡熟期注意及时排水晒田、适时收割，避免恶劣天气，防止植株倒伏。此外，也可以根据亲本的休眠特性适时、适量使用赤霉素“920”。阴雨天气时，应适时适量喷施穗发芽抑制剂。对于已收获的种子，应及时脱水干燥，避免种子堆积发热导致籽粒发芽和种子活力的下降。

4.3 穗发芽的化学防控

通过喷施化学物质解决水稻穗发芽问题是当前较为普遍的方式。马来酰肼和丁酰肼是最早应用于控制水稻穗发芽的有效物质，具有较好的抑制水稻穗发芽的效果。该物质通过降低种子的呼吸作用和内源赤霉素的含量发挥作用。然而研究表明，二者可诱导染色体发生畸变，并降低种子活性，且可能具有致癌作用，因此在生产上逐渐

被淘汰^[69]。多效唑和烯效唑是植物内源赤霉素合成的抑制剂，它们不仅可以较好抑制水稻穗萌，还能在一定程度上增加结实率和产量^[70]。目前已经商品化的“穗萌抑制剂”的主要成分是青鲜素和延滞性有机酸，是目前抑制水稻穗发芽使用相对较多的一种抑制剂。穗萌抑制剂能有效降低种子穗发芽率，一般穗发芽能控制在5%左右，连续高温阴雨天气条件下，也可减少7%~29%的损失^[71]。浙江大学胡晋^[72]发现，在水稻乳熟末期至黄熟初期喷施1~2 g/kg的丁香酚可有效抑制穗萌发；广东省农业科学院陈兵先^[73]应用几种南药提取物，于黄熟期喷施水稻，可较好地防控穗发芽的发生，该穗萌提取物为纯植物源提取物，对土壤环境无污染，且不会影响收获后种子的正常发芽。

4.4 穗发芽的生物技术防控

基因组学辅助育种是解决收获前穗发芽问题、提高作物产量较为有前途的方法之一。如前所述，鉴定抗穗发芽显性QTL和功能基因挖掘方面在过去20年取得巨大进展。随着功能基因组学、转录组学、蛋白质组学及代谢组学的发展，将会有更多与穗发芽相关的基因被发掘。应用现代生物技术手段解决水稻穗发芽问题将成为一种行之有效的方式。如在易穗发芽水稻品种中过表达OsVPI可在一定程度上抑制穗发芽现象，沉默该基因可诱导种子萌发和穗萌^[74-75]；拟南芥中过表达ABA合成基因NCED6可使种子中ABA的含量增加20倍，成功地抑制长角果的早萌，在水稻中或可尝试^[76]。硫氧还蛋白是控制种子中多类蛋白之间二硫键形成的关键酶，将小麦α-醇溶蛋白基因启动子连接蓝色黑鸭草反义基因PTrxh转入小麦中可有效抑制穗萌，该基因对水稻穗萌的控制仍有待进一步研究^[32,77]。近年来我国科学家所克隆的水稻穗发芽基因PHS1-PHS4、PHS7、PHS8、PHS9、OsCNX1和OsCNX6等均有望在水稻抗穗发芽分子育种中得以应用^[1,54,61]。

5 展望

我国丰富的水稻种质资源蕴含大量的宝贵基因。在长期的人工驯化选择过程中，栽培稻不可避免地丧失或者弱化某些基因的功能。从野生稻、古老地方品种中寻找抗虫、抗病、耐贫瘠、抗穗发芽等优异基因并将其导入栽培稻中将是未来培育多抗、广适水稻新品种的有效方式之一。建国以来，我国共开展三次全国范围内的农作物种质

资源收集工作，保存大量的水稻资源，如仅广东省农业科学院保存的栽培稻、野生稻资源有2万余份。随着现代生物技术、智慧农业相关技术的蓬勃发展，综合利用表型组学、重测序、转录组、代谢组等多组学关联技术加大水稻种质资源鉴评力度，挖掘调控种子休眠、穗发芽等农艺性状的优异基因，并通过分子育种新型手段导入主栽品种将是解决水稻穗发芽问题的根本所在。

在水稻穗发芽基础研究方面，ABA和GA是连接内外信号的集合器，拮抗调控种子休眠和穗萌发。随着定量遗传学技术的发展，将为揭示水稻休眠和穗发芽的分子机制提供新方法。除水稻外，在少数作物品种中已开发出关联种子休眠和萌发的突变体文库^[1]。因此，在水稻中创建突变体文库对未来的研究至关重要。此外，突变体分析以及重要基因位点的图位克隆可能为水稻种子休眠提供新的信息。因此，收获前发芽抗性的遗传改良要求种子休眠恢复的程度不能过强也不能过弱^[22,78]。如何将种子的休眠程度控制在一定的阈值范围内，既能有效控制田间穗发芽，又不影响收获种子的休眠释放还能促进直播稻种子萌发，将是遗传育种学家考虑的问题。

考虑到环境对种子休眠和萌发的重要影响，我们建议对收获前抗穗发芽和易穗发芽水稻品种的表观基因组信息展开研究。事实上，越来越多的研究表明，穗发芽的遗传机制在于DNA和组蛋白甲基化所致^[79-80]。如一个DNA甲基化RNA依赖性基因*ARGONAUTE4*₉被证明在小麦穗发芽抗性机制中发挥作用^[80]。然而，水稻穗发芽的表观遗传学机制仍不清楚。因此，破解水稻穗发芽抗性调控的表观遗传机理将为深入理解环境对种子休眠和萌发影响的分子机制奠定基础。此外穗发芽抗性候选基因需要通过CRISPR-Cas9^[81]、RNAi^[82]和超级农杆菌瘤杆菌介导的转化^[83]等方法验证。总之，包括剪接RNA和表观遗传学在内的转录后调控为揭示水稻穗发芽的抗性机制提供新的途径。对穗发芽整个调控系统的深入研究将为设计和改良穗发芽抗性水稻新品种提供帮助。

参考文献 (References) :

- [1] FANG J, CHAI C, QIAN Q, LI C, TANG J, SUN L, HUANG Z, GUO X, SUN C, LIU M, ZHANG Y, LU Q T, WANG Y Q, LU C M, HAN B, CHEN F, CHENG Z K, CHU C C. Mutations of genes in synthesis of the carotenoid precursors of ABA lead to pre-harvest sprouting and photo-oxidation in rice [J]. *The Plant Journal*, 2008, 54(2):177–189. DOI:10.1111/j.1365-313X.2008.03411.x.
- [2] 朱冬梅, 李曼, 李东升, 吴素兰, 张晓, 张伯桥. 长江中下游麦区小麦新品种穗发芽抗性及鉴定方法研究 [J]. 核农学报, 2018, 32(4):795–801.
- [3] ZHU D M, LI M, LI D S, WU S L, ZHANG X, ZHANG B Q. Evaluation and determination method of pre-harvest sprouting resistance of new wheat cultivars in middle and lower reaches of Yangtze river [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2018, 32(4):795–801.
- [4] XU F, TANG J, GAO S, CHENG X, DU L, CHU C. Control of rice pre-harvest sprouting by glutaredoxin-mediated abscisic acid signaling [J]. *Plant Journal*, 2019, 100:1036–1051. DOI:10.1007/s11703-007-0004-0.
- [5] NONOGAKI H. Seed germination and dormancy: the classic story, new puzzles, and evolution [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 61:541–563. DOI:10.1111/jipb.12762.
- [6] ZHANG C Q, ZHOU L H, LU Y, YANG Y, FENG L H, HAO W Z, LI Q F, FAN X L, ZHAO D S, LIU Q Q. Changes in the physicochemical properties and starch structures of rice grains upon pre-harvest sprouting [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2020, 234:115893. DOI:10.1016/j.carbpol.2020.115893.
- [7] BEWLEY J D, BRADFORD K J, HILHORST H W M, NONOGAKI H. Seeds: physiology of development, germination and dormancy [M]. Springer: New York, USA, 2013.
- [8] LI C, NI P, FRANCKI M, HUNTER A, ZHANG Y, SCHIBECI D, LI H, TARR A, WANG J, CAKIR M, YU J, BELLGARD M, LANCE R, APPELS R. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice–wheat–barley comparison [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2004, 4:84–93. DOI:10.1007/s10142-004-0104-3.
- [9] WHITEHOUSE K J, HAY F R, LUSTY C. Why seed physiology is important for genebanking [J]. *Plants*, 2020, 9(5):584. DOI:10.3390/plants9050584.
- [10] FOOTITT S, CLEWES R, FEENEY M, FINCH-SEVAGE W E, FRIGERIO L. Aquaporins influence and germination in response to stress [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(8):2325–2339. DOI:10.1111/pce.13561.
- [11] MAGNESCHI L, KUDAHETTIGE R L, ALPI A, PERATA P. Comparative analysis of anoxic coleoptile elongation in rice varieties: relationship between coleoptile length and carbohydrate levels, fermentative metabolism and anaerobic gene expression [J]. *Plant Biology*, 2009, 11(4):561–573. DOI:10.1111/j.1438-8677.2008.00150.x.
- [12] LEE J S, CHEBOTAROV D, MCNALLY K L, PEDE V, SETIYONO T D, RAQUID R, HYUN W J, JEUNG J U, KOHLI A, MO Y. Novel sources of pre-harvest sprouting resistance for Japonica rice improvement [J]. *Plants*, 2021, 10:1709. DOI:10.3390/plants10081709.
- [13] 王娟, 袁俊, 洪彬, 王磊, 殷彬轩, 莫雨杏, 谢中良, 萧浪涛, 王若仲. 杂交稻制种过程中穗发芽生理生化特性的分析 [J]. 分子植物育种, 2019, 17(19):6469–6474. DOI:10.13271/j.mpb.017.006469.
- [14] WANG J, YUAN J, HONG B, WANG L, YIN B X, MO Y X, XIE Z L, XIAO L T, WANG R Z. Study on physiological and biochemical characteristics of PHS in hybrid rice seed production [J]. *Plant Breeding*, 2019, 17(19):6469–6474. DOI:10.13271/j.mpb.017.006469.
- [15] HU Q, LIN C, GUAN Y, SHETEIWY M S, HU W, HU J. Inhibitory

- effect of eugenol on seed germination and pre-harvest sprouting of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7:5295. DOI:10.1038/s41598-017-04104-x.
- [15] CHANTARANGSEE M, TANTHANUCH W, FUJIMURA T, FRY S C, CAIRNS J K. Molecular characterization of β -galactosidases from germinating rice (*Oryza sativa*) [J]. *Plant Science*, 2007, 173(2):118-134. DOI:10.1016/j.plantsci.2007.04.009.
- [16] REN Y, BEWLEY J, WANG X. Protein and gene expression patterns of endo- β -mannanase following germination of rice [J]. *Seed Science Research*, 2008, 18(3):139-149. DOI:10.1017/S0960258508037987.
- [17] ZHANG Q, PENG Y X, LI X M, CHEN B X, LIU J. β -galactosidase is involved in rice seed germination [J]. *Seed Science and Technology*, 2021, 49(3):261-274. DOI:10.15258/sst.2021.49.3.07.
- [18] CHEN B X, PENG Y X, GAO J D, ZHANG Q, LIU Q J, FU H, LIU J. Coumarin-induced delay of rice seed germination is mediated by suppression of abscisic acid catabolism and reactive oxygen species production [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:828. DOI:10.3389/fpls.2019.00828.
- [19] TAI L, WANG H J, XU X J, SUN W H, JU L, LIU W T, LI W Q, SUN J Q, CHEN K M. Pre-harvest sprouting in cereals: genetic and biochemical mechanisms [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(8):2857-2876. DOI:10.1093/jxb/erab024.
- [20] 覃怀德. 水稻种子休眠 cDNA 文库构建与筛选及基因表达谱分析 [D]. 南京:南京农业大学, 2010.
- TAN H D. Seed dormancy cDNA library construct and selection and gene expression profiling analysis in rice (*Oryza Sativa* L.) [D]. Nanjing:Nanjing Agricultural University, 2010.
- [21] 张会杰, 翟荣荣, 叶胜海, 朱国富, 王俊梅, 朱英, 张小明. 水稻穗发芽及其调控机制研究进展 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(12):4106-4111. DOI:10.13271/j.mpb.016.004106.
- ZHANG H J, ZHAI R R, YE S H, ZHU G F, WANG J M, ZHU Y, ZHANG X M. Research advance on pre-harvest sprouting and its regulation mechanism in rice [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(12):4106-4111. DOI:10.13271/j.mpb.016.004106.
- [22] RODRÍGUEZ M V, BARRERO J M, CORBINEAU F, GUBLER F, BENECH-ARNOLD R L. Dormancy in cereals (not too much, not so little): about the mechanisms behind this trait [J]. *Seed Science Research*, 2015, 25:99-119. DOI:10.1017/S0960258515000021.
- [23] MARES D J, MRVA K. Wheat grain pre-harvest sprouting and latematurity alpha-amylase [J]. *Planta*, 2014, 240:1167-1178. DOI:10.1007/s00425-014-2172-5.
- [24] 徐保钦, 陆作楣. 杂交籼稻亲本种子休眠性与 F1 的相关及配合力研究 [J]. 中国水稻科学, 2008(6):583-589. DOI:10.16819/j.1001-7216.2008.06.005.
- XU B Q, LU Z M. Correlation between parents and F1 and combining ability of parents in seed dormancy for *Indica* hybrid rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008(6):583-589. DOI:10.16819/j.1001-7216.2008.06.005.
- [25] CAI J X, CHEN W. Study on the physiological biochemistry of pre-harvest sprouting and scanning electron microscopy of glume in rice [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2008(1):75-80. DOI:10.16175/j.cnki.1009-4229.2008.01.016.
- [26] GROOS C, GAY G, PERRETTANT M R, GERVAIS L, BERNARD M, DEDRYVER F, CHARMET G. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white \times red grain bread-wheat cross [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104(1):39-47. DOI:10.1007/s001220200004.
- [27] 方希林, 王悦, 关列梅, 邓跃军, 张晶, 李恩宇. 水稻种子休眠性及相关基因定位研究进展 [J]. 作物研究, 2016, 30(2):210-214. DOI:10.16848/j.cnki.issn.1001-5280.2016.02.24.
- FANG X L, WANG Y, GUAN L M, DENG Y J, ZHANG J, LI E Y. Research progress of seed dormancy and related gene mapping in rice [J]. *Crop Research*, 2016, 30(2):210-214. DOI:10.16848/j.cnki.issn.1001-5280.2016.02.24.
- [28] KOORNNEEF M, BENTSINK L, HILHORST H. Seed dormancy and germination [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(1):33-36. DOI:10.1016/S1369-5266(01)00219-9.
- [29] 卢丙越. 水稻品种 N22 强休眠性的 QTL 定位及遗传解析 [D]. 南京:南京农业大学, 2011.
- LU B Y. QTL mapping and genetic dissection of strong seed dormancy in N22 (*Oryza sativa* L.) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [30] SHU K, MENG Y J, SHUAI H W, LIU W G, DU J B, LIU J, YANG W Y. Dormancy and germination: How does the crop seed decide [J]. *Plant Biology*, 2015, 17:1104-1112. DOI:10.1111/plb.12356.
- [31] GU X Y, LIU T, FENG J, SUTTLE J C, GIBBONS J. The qSD12 underlying gene promotes abscisic acid accumulation in early developing seeds to induce primary dormancy in rice [J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 73:97-104. DOI:10.1007/s11103-009-9555-1.
- [32] LIU Y, FANG J, XU F, CHU J, YAN C, SCHLÄPPI M R, WANG Y, CHU C. Expression patterns of ABA and GA metabolism genes and hormone levels during rice seed development and imbibition: A comparison of dormant and non-dormant rice cultivars [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2014, 41:327-338. DOI:10.1016/j.jgg.2014.04.004.
- [33] DONG Y, TSUZUKI E, KAMIUNTEN H, TERAO H, LIN D, MATSUO M, ZHENG Y. Identification of quantitative trait loci associated with pre-harvest sprouting resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Field Crops Research*, 2003, 81:133-139. DOI:10.1016/S0378-4290(02)00217-4.
- [34] 陈海生, 陶龙兴, 王熹, 黄效林, 庄杰云, 郑康乐. 水稻穗芽相关性状的 QTL 定位 [J]. 中国水稻科学, 2006(3):253-258. DOI:10.16819/j.1001-7216.2006.03.005.
- CHEN H S, TAO L X, WANG X, HUANG X L, ZHUANG J Y, ZHENG K L. Identification of QTL associated with pre-harvest sprouting traits in rice [J]. *Rice Science*, 2006(3):253-258. DOI:10.16819/j.1001-7216.2006.03.005.
- [35] GAO F Y, REN G J, LU X J, SUN S X, LI H J, GAO Y M, LUO H, YAN W G, ZHANG Y Z. QTL analysis for resistance to preharvest sprouting in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Breeding*, 2008, 127(3):268-273. DOI:10.1111/j.1439-0523.2007.01450.x.
- [36] HORI K H, SUGIMOTO K, NONOUE Y, ONO N, MATSUBARA K, YAMANOUCHI U, ABE A, TAKEUCHI Y, YANO M. Detection of quantitative trait loci controlling pre-harvest sprouting resistance by using backcrossed populations of *japonica* rice cultivars [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 120:1547-1557. DOI:10.1007/s00122-010-1275-z.
- [37] LEE G A, JEON Y A, LEE H S, HYUN D Y, LEE J R, LEE M C, LEE S Y, MA K H, KOH H J. New genetic loci associated with preharvest sprouting and its evaluation based on the model equation in rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2010, 8:1393. DOI:10.3389/fpls.2017.01393.
- [38] MIZUNO Y, YAMANOUCHI U, HOSHINO T, NONOUE Y, NAGATA K, FUKUOKA S, ANDO T, YANO M, SUGIMOTO K. Genetic dissection of pre-harvest sprouting resistance in an upland rice cultivar [J].

- Breeding Science*, 2018, 68(2):200–209. DOI:10.1270/jsbbs.17062.
- [39] JANG S G, LAR S M, ZHANG H J, LEE A R, LEE J H, KIM N E, PARK S Y, LEE J, HAM T H, KWON S W. Detection of whole-genome resequencing-based QTLs associated with pre-harvest sprouting in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Breeding and Biotechnology*, 2020, 8(4):396–404. DOI:10.9787/PBB.2020.8.4.396.
- [40] CHEON K S, WON Y J, YEONG Y M, LEE Y Y, KANG D Y, OH J, OH H, KIM S L, KIM N, LEE E, YOON I S, CHOI I, BAEK J, KIM K H, PARK H S, JI H. QTL mapping for pre-harvest sprouting resistance in *japonica* rice varieties utilizing genome re-sequencing [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2020, 295:1129–1140. DOI:10.1007/s00438-020-01688-4.
- [41] 杨锐. 水稻穗发芽和抽穗期的QTL定位[D]. 南京:南京农业大学, 2019. DOI:10.27244/d.cnki.gnjnu.2019.000912.
- YANG K. Mapping of QTL for pre-harvest sprouting and heading date in rice (*Oryza sativa* L.) [D]. Nanjing:Nanjing Agricultural University, 2019. DOI:10.27244/d.cnki.gnjnu.2019.000912.
- [42] 罗正良. 水稻抗穗发芽主效QTLqPSR8的精细定位及候选基因分析[D]. 雅安:四川农业大学, 2012.
- LUO Z L. Fine mapping and candidate gene analysis of qPSR8, a major QTL for pre-harvest sprouting resistance in rice [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2012.
- [43] TAKEUCHI Y, LIN S Y, SASAKI T, YANO M. Fine linkage mapping enables dissection of closely linked quantitative trait loci for seed dormancy and heading in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107(7):1174–1180. DOI:10.1007/s00122-003-1364-3.
- [44] GU X Y, KIANIAN S F, FOLEY M E. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*) [J]. *Genetics*, 2004, 166(3):1503–1516. DOI:10.1534/genetics.166.3.1503.
- [45] GUBLER F, MILLAR A A, JACOBSEN J V. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(2):183–187. DOI:10.1016/j.pbi.2005.01.011.
- [46] NAKAMURA S, ABE F, KAWAHIGASHI H, NAKAZONO K, TAGIRI A, MATSUMOTO T, UTSUGI S, OGAWA T, HANDA H, ISHIDA H, MORI M, KAWAURA K, OGIHARA Y, MIURA H. A wheat homolog of mother of FT and TFL1 FT and TFL1 acts in the regulation of germination [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(9):3215–3229. DOI:10.1105/tpc.111.088492.
- [47] BENTSINK L, JOWETT J, HANHART C J, KOORNNEEF M. Cloning of DOG1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2006, 103(45):17042–17047. DOI:10.1073/pnas.060787710.
- [48] HATTORI T, TERADA T, HAMASUNA S T. Sequence and functional analyses of the rice gene homologous to the maize Vp1 [J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 24:805–810. DOI:10.1007/BF00029862.
- [49] CHEN W Q, WANG W, LYU Y S, WU Y W, HUANG P L, HU S K, WEI X J, JIAO G A, SHENG Z H, TANG S Q, SHAO G N, LUO J. OsVp1 activates Sdr4 expression to control rice seed dormancy via the ABA signaling pathway [J]. *The Crop Journal*, 2020, 9(1):68–78. DOI:10.1016/j.cj.2020.06.005.
- [50] YAMAGUCHI S. Gibberellin metabolism and its regulation [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59:225–251. DOI:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804.
- [51] PEARCE S, HUTTLY A K, PROSSER I M, LI Y D, VAUGHAN S P, GALLOVA B, PATIL A, COGHILL J A, DUBCOVSKY J, HEDDEN P, PHILLIPS A. Heterologous expression and transcript analysis of gibberellin biosynthetic genes of grasses reveals novel functionality in the GA3ox family [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15:1–19. DOI:10.5061/dryad.sk2nd.
- [52] NELSON S K, ARIIZUMI T, STEBER C M. Biology in the dry seed: transcriptome changes associated with dry seed dormancy and dormancy loss in the *Arabidopsis* GA-insensitive *sleepy1-2* mutant [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:2158. DOI:10.3389/fpls.2017.02158.
- [53] NONOGAKI M, NONOGAKI H. Prevention of pre-harvest sprouting through hormone engineering and germination recovery by chemical biology [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:90. DOI:10.3389/fpls.2017.00090.
- [54] LIU X, WANG J, YU Y, KONG L, LIU Y M, LIU Z Q, LI H Y, WEI P W, LIU M L, ZHOU H, BU Q Y, FANG J. Identification and characterization of the rice pre-harvest sprouting mutants involved in molybdenum cofactor biosynthesis [J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1):275–285. DOI:10.1111/nph.15607.
- [55] SHU K, ZHANG H, WANG S, CHEN M, WU Y, TANG S Y, LIU C Y, FENG Y Q, CAO X F, XIE Q. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genetics*, 2013, 9(6):e1003577. DOI:10.1371/journal.pgen.1003577.
- [56] TUAN P A, NGUYEN T N, JORDAN M C, AYELE B T. A shift in abscisic acid/gibberellin balance underlies retention of dormancy induced by seed development temperature [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(7):2230–2244. DOI:10.1111/pce.13963.
- [57] CHANDRASEKARAN U, LUO X, ZHOU W, SHU K. Multifaceted signaling networks mediated by abscisic acid insensitive 4 [J]. *Plant Communications*, 2020, 1(3):100040. DOI:10.1016/j.xpcl.2020.100040.
- [58] AGRAWAL G K, YAMAZAKI M, KOBAYASHI M, HIROCHIKA R, MIYAO A, HIROCHIKA H, NOTES A. Screening of the rice viviparous mutants generated by endogenous retrotransposon Tos17 insertion tagging of a zeaxanthin epoxidase gene and a novel OsTATC gene [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(3):1248–1257. DOI:10.1104/pp.125.3.1248.
- [59] FAN J, NIU X L, WANG Y G, REN G J, ZHUO T, YANG Y, LU B R, LIU Y S. Short, direct repeats (SDRs)-mediated post-transcriptional processing of a transcription factor gene *OsVp1* in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(13):3811–3817. DOI:10.1093/jxb/erm231.
- [60] SUGIMOTO K, TAKEUCHI Y, EBANA K, MIYAO A, HIROCHIKA H, HARA N, ISHIYAMA K, KOBAYASHI M, BAN Y, HATTORI T, YANO M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice [J]. *PNAS*, 2010, 107(13):5792–5797. DOI:10.1073/pnas.091196510.
- [61] 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 [J]. *The Plant Journal*, 2018, 95(3):545–556. DOI:10.1111/tpj.13970.
- [62] XU F, TANG J, WANG S, CHENG X, WANG H, OU S, GAO S, LI B, QIAN Y, GAO C, CHU C. Antagonistic control of rice seed dormancy by two bHLH transcription factors [J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(12):1972–1982. DOI:10.1038/s41588-022-01240-7.
- [63] WANG J, DENG Q W, LI Y H, LIU X, HAN Y F, LUO X D, WU X J, JU L, SUN J Q, LIU A H, FANG J. Transcription factors Rc and OsVp1 coordinately regulate preharvest sprouting tolerance in red pericarp rice [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*,

- 2020,68(50):14748–14757. DOI:10.1021/acs.jafc.0c04748.
- [64] WANG Y F, HOU Y X, QIU J H, WANG H M, WANG S, TANG S W, TONG X H, ZHANG J. Abscisic acid promotes jasmonic acid biosynthesis via a ‘SAPK10–bZIP72–AOC’ pathway to synergistically inhibit seed germination in rice (*Oryza sativa*) [J]. *New Phytologist*, 2020,228(4):1336–1353. DOI:10.1111/nph.16774.
- [65] 刘旭,李立会,黎裕,方沕.作物种质资源研究回顾与发展趋势[J].农学学报,2018,8(1):1–6.
- LIU X, LI L H, LI Y, FANG W. Crop germplasm resources:advances and trends [J]. *Journal of Agriculture*, 2018, 8(1):1–6.
- [66] 陈兵先,刘军.水稻穗萌及其调控的研究进展[J].种子,2017(2):49–55. DOI:10.16590/j.cnki.1001–4705.2017.02.049.
- CHEN B X, LIU J. Research progress of rice vivipary and its regulation [J]. *Seed*, 2017(2):49–55. DOI:10.16590/j.cnki.1001–4705.2017.02.049.
- [67] 廖泳祥,黄静,高梅,李东,薛晶晶,张红宇,徐培洲,吴先军.水稻制种中杂交种子穗发芽生理特性研究[J].核农学报,2009,23(5):864–867.
- LIAO Y X, HUANG J, GAO M, LI D, XUE J J, ZHANG H Y, XU P Z, WU X J. Physiological characteristics of pre-harvest sprouting of hybrid rice in seed production [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2009, 23(5):864–867.
- [68] 赵明,陆作楣.籼稻保持系穗发芽抗性的改良[J].南京农业大学学报,2005,28(3):1–5.
- ZHAO M, LU Z M. Improvement of resistance to pre-harvest sprouting of maintainer lines in indica rice(*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2005, 28(3):1–5.
- [69] 王玉元.马来酰肼(MH)的使用及其毒性问题[J].植物生理学通讯,1989(6):7–13. DOI:10.13592/j.cnki.ppp.1989.06.003.
- WANG Y Y. The use of maleic hydrazide and its toxicity [J]. *Plant Physiology Journal*, 1989(6):7–13. DOI:10.13592/j.cnki.ppp.1989.06.003.
- [70] RADEMACHER W. Inhibitors of gibberellin biosynthesis:applications in agriculture and horticulture [M]. New York: Gibberellins. Springer,1991.
- [71] 张朝显,高先光.杂交稻繁殖制种穗上芽防治技术研究[J].杂交水稻,2000(S1):12–13. DOI:10.16267/j.cnki.1005–3956.2000.s1.006.
- ZHANG C X, GAO X G. Techniques of preventing seeds from germinating on panicles in multiplication and hybrid rice seed production [J]. *Hybrid Rice*, 2000(S1):12–13. DOI:10.16267/j.cnki.1005–3956.2000.s1.006.
- [72] 胡晋.穗萌抑制剂及抑制水稻穗萌的方法[P].中国,CN 201510337714.6. 2015–06–17.
- HU J. Pre-harvest sprouting inhibitor and method for inhibiting rice pre-harvest sprouting [P]. China, CN201510337714.6. 2015–06–17.
- [73] 陈兵先.一种利用南药植物提取物制备的水稻穗萌抑制剂及其制备方法与应用[P].中国,CN202110183270.0. 2021–02–10.
- CHEN B X. An inhibitor for rice pre-harvest sprouting prepared from the extract of nanyao, its preparation method and application [P]. China, CN202110183270.0. 2021–02–10.
- [74] 高永峰,刘继恺,范晶,彭奕,黄科,张敦房,刘永胜.水稻穗发芽调控基因 *OsVPI* 的 RNA 干涉载体构建及遗传转化研究 [J]. 中国农业科学, 2010, 43(7):1321–1327.
- GAO Y F, LIU J K, FAN J, PENG Y, HUANG K, ZHANG D F, LIU Y S. Construction and transformation of RNAi vector of *OsVPI* for a regulatory gene of pre-harvest sprouting in *Oryza sativa* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(7):1321–1327.
- [75] 肖英勇,高永峰,唐维,余进德,刘亮亮,张霞,孟蒙,刘永胜.种胚特异性表达番茄 SIABI3 对水稻冈 46B 穗萌的抗性研究 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(15):3020–3028.
- XIAO Y Y, GAO Y F, TANG W, YU J D, LIU L L, ZHANG X, MENG M, LIU Y S. Embryo-specific expression of tomato SIABI3 results in inhibition of preharvest sprouting in G46B of rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(15):3020–3028.
- [76] 周苏政,尹钧,任江萍,张冉.转反义 *trxs* 基因小麦 00T89 分子鉴定及抗穗发芽特性研究 [J].生物工程学报,2006, 22(3):438–444. DOI:10.13345/j.cjb.2006.03.016.
- ZHOU S M, YIN J, REN J P, ZHANG R. Study on molecular identification and pre-harvest sprouting characteristic of the transgenic anti-*trxs*-gene wheat line 00T89 [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2006, 22(3):438–444. DOI:10.13345/j.cjb.2006.03.016.
- [77] DEBEAUJON I, LEON-KLOOSTERZIEL K M, KOORNNEEF M. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2000, 122(2):403–414. DOI:10.1104/pp.122.2.403.
- [78] WANG J W, KORKMAZ U, GUO M, PIPATPONGPINYO W, GU X Y. Pyramiding seed dormancy genes to improve resistance of semi-dwarf varieties to pre-harvest sprouting in rice [J]. *Molecular Breeding*, 2020, 40:93. DOI:10.1007/s11032–020–01172–2.
- [79] SINGH M, SINGH S, RANDHAWA H, SINGH J. Polymorphic homoeolog of key gene of RdDM pathway, ARGONAUTE4_9 class is associated with pre-harvest sprouting in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8:e77009. DOI:10.1371/journal.pone.0077009.
- [80] LUJÁN-SOTO E, DINKOVA T. Time to wake up: epigenetic and small-RNA-mediated regulation during seed germination [J]. *Plants*, 2021, 10:236. DOI:10.3389/fpls.2015.00828.
- [81] KARLSON C K S, MOHD-NOOR S N, NOLTE N, TAN B C. CRISPR/dCas9-based systems: mechanisms and applications in plant sciences [J]. *Plants*, 2021, 10(10):2055. DOI:10.3390/plants10102055.
- [82] RANI D P, SHERIF M S. Application of exogenous dsRNAs-induced RNAi in agriculture: challenges and triumphs [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:946. DOI:10.3389/fpls.2020.00946.
- [83] NONAKA S, SOMEYA T, KADOTA Y, NAKAMURA K, EZURA H. Super-agrobacterium ver. 4: improving the transformation frequencies and genetic engineering possibilities for crop plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:1204. DOI:10.3389/fpls.2019.01204.

(责任编辑 白雪娜)



陈兵先,博士,副研究员,硕士生导师,研究室副主任。长期从事作物种子科学与技术研究,先后主持国家自然科学基金、广东省自然科学基金项目、广州市基础类研究基金、国家重点研发计划(子课题)、广东省重点领域研发计划(子课题)等项目 10 余项。在《JIPB》《Rice》《Frontiers in Plant Sciences》《Journal of Experimental Botany》《IJMS》《植物生理学报》《种子》等国内外期刊发表高水平论文 16 多篇;授权发明专利种子处理技术等相关专利 6 项;获省市相关科技成果奖励 2 项。