

一份绿米水稻种质资源的发现及初步研究

杨庆文,程云连,张丽芳,韩振云,李 飞,张万霞,乔卫华,郑晓明

(中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081)

摘要: 稻米色泽是水稻种质资源多样性的重要组成部分,也是满足彩色稻米市场需求的重要物质基础。本研究团队在野生稻种质资源整理过程中发现了一份包含部分绿米(果皮呈绿色)的资源,经过多代自交,获得稳定的高代品系,命名为LM8。LM8 光敏感性强,易与亚洲栽培稻杂交,在广西晚稻种植株高为 117.7 cm,剑叶长 32.1 cm,剑叶宽 1.1cm,穗长 22.5 cm,有效分蘖数 19,株型直立紧凑。千粒重 8.73 g,粒长 5.76 mm,粒宽 2.09 mm,粒型椭圆,富含脂肪和人体所必需微量元素。亲缘关系研究结果表明,LM8 属 AA 基因组,与亚洲栽培稻在同一个组,应不属于野生稻。但是,LM8 在发现初期具有有芒、落粒性强、颖壳坚硬呈深褐色等野生性状,因此推测 LM8 为杂草稻类型。LM8 的发现及研究不仅可以促进水稻果皮颜色遗传发育调控网络的建立和完善,也能够为创制绿色稻米水稻新品种提供遗传材料,满足消费者多元化选择并在乡村振兴中发挥重要作用。

关键词: 水稻; 种质资源; 绿色果皮

Discovery and Study of a Green Pericarp Germplasm in Rice

YANG Qing-wen, CHENG Yun-lian, ZHANG Li-fang, HAN Zhen-yun, LI Fei,

ZHANG Wan-xia, QIAO Wei-hua, ZHENG Xiao-ming

(*Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081*)

Abstract: Colorful-pericarped rice is an important component of rice germplasm resources. It could be the key material for satisfying the market demand for colored rice. An accession of rice that produced some seeds with green pericarp was found during our investigation of the collected rice germplasm resources. A stable line of green rice was obtained by multigeneration selfing, and was named LM8. It was highly photosensitivity, and was easily crossed with Asian cultivated rice. When grown in Guangxi, it produced 19 effective tillers per plant, with an erect, compact habit, and with the plant height, flag leaf length, flag leaf width and panicle length of 117.7 cm, 32.1 cm, 1.1 cm, and 22.5 cm, respectively. LM8 had very small, ellipsoidal seeds with 1000-grain weight of 8.73 g, 5.76 mm in length and 2.09 mm in width, rich in fat and essential trace elements needed by human body. The evolutionary tree demonstrated that LM8 was of AA genome type and grouped with Asian cultivated rice. Having some wild characteristics in its initial discovery, such as the presence of awn, strong shattering of seed, and hard deep-brown hull, LM8 could be a kind of weedy rice. This study would not only promote the establishment and improvement of genetic development and regulation network of rice pericarp color, but also provide the genetic material for innovation breeding of green rice varieties, and therefore satisfy the diverse consumer preferences and play a positive role in rural revitalization.

Key words: rice; germplasm; green pericarp

收稿日期: 2021-06-10 修回日期: 2021-07-09 网络出版日期: 2021-08-10

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210610001>

第一作者研究方向为野生稻种质资源与保护生物学, E-mail: yangqingwen@caas.cn

基金项目: 中国博士后科学基金资助项目 (2021M693466)

Foundation project: Project Funded by China Postdoctoral Science Foundation (2021M693466)

禾本科稻属 (*Oryza* L.) 包括 22 个种, 除亚洲栽培稻和非洲栽培稻 2 个栽培种外, 其余 20 个为野生种。稻属基因组分为 AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、GG、HHJJ、HHKK 等 10 种类型^[1]。亚洲栽培稻、非洲栽培稻和普通野生稻等 5 个种的基因组为 AA 型, 大部分野生稻为非 AA 型和异源四倍体。水稻种质资源是进行水稻科学研究和遗传育种工作的物质基础, 也是保障粮食安全的重要战略资源。中国是世界公认的亚洲栽培稻起源中心之一, 悠久的稻作历史和各民族各具特色的稻米文化, 孕育了丰富的水稻种质资源, 并在我国历次水稻品种更新换代和重大育种突破中发挥了巨大作用^[2]。

有色米一般是指糙米的颜色, 因其具有天然的颜色和香气而备受消费者青睐。糙米主要由果皮、种皮、糊粉层、胚、胚乳等构成, 其中果皮和种皮愈合, 不易分开, 由果皮 (pericarp) 起主要保护作用^[3]。有色糙米是由于完全成熟后果皮中积累不同颜色的代谢产物而呈现出不同色泽, 如黑、紫、红、绿、黄等颜色。通过对紫米、黑米和红米果皮色泽性状基因发掘和精细定位, 发现 *Pp* 和 *Pb*、*Rc* 和 *Rd* 两对基因分别控制着色素苷与原花色素生物合成, 促使果皮呈紫 (黑) 色和红色^[4-5]。其中, *Rc* 基因是位于 7 号染色体上编码一个 bHLH (helix-loop-helix) 的转录因子, 在第 6 外显子中存在一个 14 bp 片段 (ACGCGAAAAGTCGG) 的插入或缺失^[6]。糙米颜色在野生稻中多为红色果皮, 不过, 经过悠久的种植历史后栽培稻大部分是白色。而研究发现携带有该片段的 *Rc* 等位基因表型多为红色果皮的稻米; *Rc* 也被用于稻属植物起源进化与系统分类研究^[7-9]。目前虽在自然环境条件下未发现胚乳有色泽的稻米资源, 但是伴随类黄酮类和类胡萝卜素生物合成途径的深入研究^[10]以及生物科学技术的成熟应用, 获得了黄色和紫色胚乳的稻米^[11-12]。黄米是通过转基因技术表达类胡萝卜素生物合成途径中八氢番茄红素合成酶 (*PSY*) 和欧文氏菌类胡萝卜素脱氢酶 (*CRTI*) 基因, 导致胚乳中 β -胡萝卜素和叶黄素积累而呈现出黄色^[12-13]。然而, 关于绿米的研究少有报道, 主要原因是虽然有些品种在尚未完全成熟时稻米呈现绿色^[14], 完全成熟后仍保持绿色的种质资源稀少。

我国是具有超过一万年水稻种植历史的文明古国, 有色稻米在各族人民饮食文化中占有非常重要的地位, 绿色果皮稻米不仅是丰富有色稻米多样性、传承稻米文化的重要组成部分, 而且是满足消费者

多元化需求、促进乡村振兴的重要物质基础。本研究团队从收集的大量水稻种质资源中发现了一份罕见的完全成熟后果皮仍呈绿色的特殊遗传材料绿米 LM8, 并对其进行了初步研究, 以便为开展绿色果皮研究和育种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

绿色果皮遗传材料 LM8 来源于本研究团队。2020 年种植在广西农业科学院院基地与海南南繁基地 (陵水), 正常田间管理, 调查表型性状。

1.2 表型性状调查

于开花期、抽穗后田间测量株高、剑叶长和宽、穗长, 统计有效分蘖数, 调查叶片、叶枕、叶舌、节间、叶鞘和茎秆与柱头的颜色。成熟收种后观察颖壳和稃尖的颜色, 利用考种仪获得粒长、粒宽、千粒重数据。LM8 选取长势一致、健壮无病虫害的 10 株材料, 测定数据后计算平均值。

1.3 营养成分分析

营养成分分析包括蛋白质、脂肪和淀粉以及微量元素等, 以白色果皮、国家二级优质稻米品种 U99 为对照, 由农业农村部稻米及制品质量监督检验测试中心完成。

1.4 进化树分析

利用邻接法 (Neighbor-joining), 用功能基因 *Rc* 序列 (LOC_Os07g11020.1) 构建稻属植物系统分类进化树。Bootstrap method 参数为 1000。

2 结果与分析

2.1 LM8 的发现及基本农艺性状

本团队在对进入国家库保存的野生稻种质资源进行整理过程中, 发现一份来自于菲律宾的国际水稻研究所 (原产地不详)、编号为 WYD-0036、命名为紧穗野生稻 (*Oryza eichingeri* Peter, CC 基因组) 的种子性状较为特别, 大多数种子颖壳为褐色, 但少量种子颖壳为深褐色。剥开颖壳后发现, 褐色颖壳的糙米呈现为浅灰色, 但深褐色颖壳的糙米则为绿色。本团队遂将含完整胚的绿色糙米种植于中国农业科学院作物科学研究所网室, 并通过短日处理获得了自交一代种子, 但颖壳和糙米颜色呈现分离, 此后每年选择绿色糙米以同样的方式繁殖, 经连续 8 代自交, 获得了纯合、稳定、一致的高代系, 命名为 LM8。结果显示绿色果皮性状可以稳定遗传, 而不是环境影响或未完全成熟造成的。

田间调查结果表明, LM8 表现为株高 117.7 cm, 剑叶长 32.1 cm, 剑叶宽 1.1 cm, 穗长 22.5 cm, 有效分蘖数 19, 株型紧凑。剑叶角度水平或下垂, 叶片颜色绿色, 叶枕淡绿色, 叶舌白色, 节间绿色, 叶鞘和茎秆绿色, 柱头白色, 稃尖和颖壳深褐色, 无芒。LM8 的植株形态见图 1。



图 1 LM8 植株形态
Fig.1 The phenotype of LM8 plant

LM8 谷粒千粒重 8.73 g, 粒长 5.76 mm, 粒宽 2.09 mm, 粒型指数为 2.76, 属于椭圆形。糙米千粒重 7.97 g, 粒长 4.20 mm, 粒宽 1.78 mm。糙米果皮色泽表现为黄熟期绿色, 枯熟期浅绿色(图 2)。



图 2 LM8 种子与糙米的形态特征
Fig.2 The signature morphology of seed (above)
and grain (below)

2.2 糙米营养成分分析

水稻籽粒的糙米中含有淀粉、蛋白质、脂类及其

他无机物等成分。因此, 为深入探究 LM8 的营养价值, 对其糙米中的营养成分进行了分析。如表 1 所示, LM8 和对照 U99 营养成分检测结果表明, LM8 的蛋白质、脂肪和膳食纤维含量明显高于 U99, 而淀粉和碳水化合物的含量低于 U99, 且两者能量相等。稻米中的蛋白质含量是仅次于淀粉的干物质, 它不仅能够影响稻米的外观品质和加工品质, 而且与食味品质的关系也比较复杂^[15]。从表 1 可以看出, LM8 的蛋白质含量为 12.6 g/100 g, 是 U99 的近 1.8 倍, 脂肪和膳食纤维的含量分别是 U99 的 3.7 倍、1.4 倍, 淀粉含量只有 U99 的 91.33%。较高含量的脂肪对稻米食味品质具有积极作用^[16], 且膳食纤维是平衡膳食的重要内容, 摄入不足会引发诸多慢性疾病的风险^[17]。高脂肪和高膳食纤维起到了提高 LM8 食味口感和平衡膳食的作用。

表 1 糙米中营养物质含量分析
Table 1 Analysis of nutrient substance in whole grain

检测项目 Content	U99	LM8	LM8/U99 (%)
蛋白质 (g/100 g) Protein	7.22	12.60	174.52
脂肪 (g/100 g) Fat	0.30	1.10	366.67
膳食纤维 (%) Dietary fiber	1.02	1.44	141.18
淀粉 (%) Starch	92.30	84.30	91.33
能量 (kJ/100 g) Energy	1489	1489	100
碳水化合物 (g/100 g) Carbohydrate	79.26	72.00	90.84
钠 (mg/kg) Na	11.70	8.90	76.07
钾 (mg/kg) K	2530.00	3600.00	142.29
钙 (mg/kg) Ca	128.00	165.00	128.91
镁 (mg/kg) Mg	1080.00	1410.00	130.56
铁 (mg/kg) Fe	8.12	10.60	130.54
硒 (mg/kg) Se	0.060	0.092	153.33
锌 (mg/kg) Zn	17.90	31.80	177.65
锰 (mg/kg) Mn	20.60	37.00	179.61
铜 (mg/kg) Cu	2.40	3.89	162.08
磷 (mg/kg) P	2398.00	4043.00	168.60

此外, 糙米中还包括了大量的矿质元素。在人体所必需的矿质元素中, 钙是维持人体骨骼和牙齿正常发育的重要元素^[18]; 铁在电子呼吸链中扮演重要角色, 参与血液中氧气的运输和传递以及血红蛋白、血红蛋白、血红蛋白的形成^[19]; 锌元素能够直接影响人体视觉、味觉、食欲等^[20]。矿物质含量检测结果表明, 除钠以外, 钾、钙、镁、铁、硒、锌、锰、铜、磷的含

量 LM8 均高于对照 U99。其中, 硒、锌、锰、铜、磷含量 LM8 是 U99 的 1.5 倍以上, 说明 LM8 在维护人体健康和正常发育方面同样发挥重要作用。

2.3 亲缘关系分析

根据入库记载, LM8 的性状描述为紧穗野生稻 (*Oryza eichingeri* Peter), 属于 CC 基因组。本团队为了利用其绿色果皮性状, 在尝试以 LM8 为亲本与常规水稻品种进行远缘杂交之后, 意外发现 LM8 与常规水稻品种不仅容易进行人工杂交, 而且后代结实率也在 80% 以上。说明 LM8 应不属于 CC 基因组, 推测是 AA 基因组, 估计可能在引种过程中或国际水稻研究所在收集过程中出现了记载错误。为了对其进行准确的植物学分类, 利用已完成的高质量的 LM8 基因组测序数据, 对稻属野生种和亚洲栽培稻籼、粳两个亚种 *Rc* 基因序列进行亲缘关系分析。结果证明, LM8 属于 AA 基因组, 并与亚洲栽培稻聚为一类, 说明 LM8 应属于亚洲栽培稻种的某一类型 (图 3)。但是, 又因 LM8 具有颖壳坚硬、落粒性强等野生性状, 经咨询中国科学院植物研究所稻属系统发育学家葛颂研究员, 判定其应属于杂草稻类型。

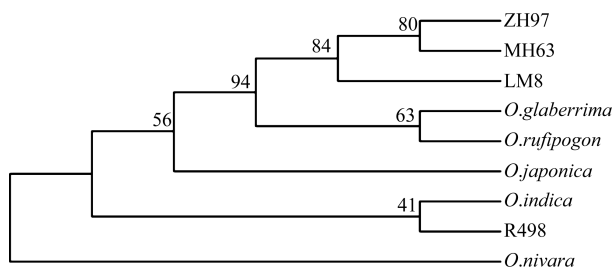


图 3 基于 *Rc* 序列对水稻属不同种植物的进化树关系分析
Fig.3 Phylogenetic tree based on *Rc* gene sequences illustrating relationships in *Oryza* L.

3 讨论

园艺植物果实在成熟发育过程中的一个重要变化特征是果皮褪绿。参与果皮褪绿过程的基因除了叶绿素降解生物途径的结构基因 *NYC1* (non-yellow colouring 1)、*NOL* (*NYC1*-like)、*CHL* (chlorophyllase)、*PPH* (pheophytinase) 外, 还包括调控结构基因转录水平的转录因子。研究者发现, 在柑橘属果实褪绿过程中 *CitERF5*、*CitERF6*、*CitERF7*、*CitERF13* 起到重要作用^[21]。随后, 研究者发现 *CitERF13* 在柑橘果实褪绿过程中通过与叶绿素降解关键基因 *CitPPH* 启动子结合, 增强 *PPH* 的转录水平而促使果皮叶绿素降解^[22]。苹果中

ERF17 基因在编码区发现序列中起始密码子下游 +36 至 +57 位置编码的丝氨酸蛋白残基重复数增加后, *ERF17* 转录活性和编码的蛋白结合 *NYC*、*PPH* 启动子稳定性也增强, 促进果皮褪绿^[23]。而研究者在模式植物番茄中发现两个 GARP 家族 MYB 转录因子 *GLK1* (*Golden 2-like 1*) 和 *GLK2*, 过量表达 *GLK2* 后却可以促进果皮细胞中叶绿体发育和叶绿素积累, 果皮呈现深绿色^[24]。通过观察发现, 大部分水稻品种未成熟和穗基部的种子果皮呈现绿色, 但随着种子成熟度的增加, 果皮颜色逐渐褪绿。本研究发现的 LM8 直至枯熟期果皮仍保持绿色。因此, 本研究推测糙米保持绿色的原因可能是果皮细胞中叶绿体结构完整正常, 叶绿素未发生降解, 导致叶绿素的积累。

在叶片中发现叶绿素降解受阻或延缓后叶绿素积累, 叶片会表现为持绿 (SGR, stay green) 现象。即植物叶片在生长后期和衰老过程叶绿素不降解或降解缓慢而使叶片较长时间保持绿色, 甚至完全不黄化的现象。由于叶绿素主要分布在类囊体膜上, 水稻叶片细胞中叶绿体的生长发育也能够影响叶绿素的降解, 进而影响叶片的颜色变化。例如, 水稻叶绿素缺陷 3 (*cde3*, chlorophyll deficient 3) 和黄叶病幼苗 3 (*cs3*, chlorotic seedling 3) 突变体叶片衰老明显, 叶肉细胞中基粒类囊体结构出现体积变小、数量减少, 而基质中的嗜饿滴体积却增大^[25-26]。显然, LM8 作为典型的果皮保持绿色的有色糙米, 是理想的研究有色稻米果皮色泽发育遗传规律和调控网络的种质资源。不仅如此, LM8 有色稻米的稀有性, 还丰富了稻米产品多样化, 促进有色稻米产业发展以及多渠道增加农民收入水平, 在乡村振兴战略中发挥积极的作用。

稻谷是人类的主要食物来源, 不仅含有淀粉和碳水化合物, 还富含多样的营养物质, 包括蛋白质、脂肪、维生素、矿物质等。有色糙米因独特的营养价值越来越受到消费者的青睐, 是天然的功能性粮食作物。前人的研究结果表明, 紫 (黑) 米和红衣果皮中的类黄酮化合物对人类多种疾病包括癌症、贫血、心血管病、糖尿病等具有一定的防治作用^[27]。表 1 显示, LM8 富含膳食纤维、脂肪和人体必需的微量元素, 高含量营养物质对于人体健康非常重要。然而, 绿米 LM8 中同白米 U99 相比营养物质含量高是否因为它们主要存在于糙米外层, 而 LM8 粒小, 糙米果皮占比大, 所以含量高, 还需要进一步探究其原因。微量元素铁、锌、锰在人体内无法合成, 只能

通过食用的食物中摄取。矿质元素硒能够提高人体免疫力,预防心脑血管疾病的发生,人体摄入量不足时细胞会发生病变,被誉为“奇效元素”和“抗癌防癌之王”^[28-29]。近期,张启发院士提倡实现“主食全谷化”,尤其是“黑米主食化”^[30]。本研究认为,绿米就其营养价值同样值得“绿米主食化”,以满足消费者对有色稻米的多元化选择。

LM8 谷粒大小对于优异基因发掘和创新种质具有较大的可利用潜力。粒型和粒重与许多农艺性状一样,是一个受多基因控制的复合-数量性状,由粒长、粒宽、粒厚共同决定。目前研究结果显示,利用不同水稻遗传群体材料,与粒型和粒重相关 QTL 定位已有 500 余个,分布在所有染色体上^[31]。在水稻的栽培驯化过程中人工选择趋向于大粒,栽培种籽粒逐步偏大。就极小粒型和粒重而言,小粒野生稻是一份极具利用价值的种质资源,它的颖花一般长 4.1~5.6 mm、宽 1.6~2.1 mm,但基因组却为 BBCC 型^[32]。稻属植物中基因组 AA 型与非 AA 型亲缘关系较远,存在种间隔离和明显的生殖隔离,遗传物质相互交流渗透可能性极低,在自然条件下难以得到杂交后代。本研究结果证明 LM8 粒型粒重极小(图 3),而且同栽培稻的基因组型都属于 AA(图 4),亲缘关系较近。由于 LM8 长期生长在野外环境,经过生物胁迫和非生物胁迫的自然选择,优异的抗性基因同样十分丰富。因此,LM8 的极小粒稻谷可以为作物粒型育种和遗传研究提供广阔的遗传基础,为水稻发掘和分析产量性状新基因提供良好的材料选择。

参考文献

- [1] Shenton M, Kobayashi M, Terashima S, Ohyanagi H, Copetti D, Hernández-Hernández T, Zhang J W, Ohmido N, Fujita M, Toyoda A, Ikawa H, Fujiyama A, Furuumi H, Miyabayashi T, Kubo T, Kudrna D, Wing R, Yano K, Nonomura K I, Sato Y, Kurata N. Evolution and diversity of the wild rice *Oryza officinalis* complex, across continents, genome types, and ploidy levels. *Genome Biology and Evolution*, 2020, 12(4): 413-428
- [2] 万建民. 中国水稻遗传育种与品种系谱. 1 版. 北京: 中国农业出版社, 2010: 24-25
Wan J M. The genetic breeding and variety pedigree of rice in China. 1st edition. Beijing: China Agriculture Press, 2010: 24-25
- [3] 郑湘如, 王丽. 植物学. 2 版. 北京: 中国农业大学出版社, 2007: 197
Zheng X R, Wang L. *Phytology*. 2nd edition. Beijing: China Agricultural University Press, 2007: 197
- [4] Rahman M M, Lee K E, Lee E S, Matin M N, Lee D S, Yun J S, Kim J B, Kang S G. The genetic constitutions of complementary genes *Pp* and *Pb* determine the purple color variation in pericarps with cyanidin-3-O-glucoside depositions in black rice. *Journal of Plant Biology*, 2013, 56: 24-31
- [5] Furukawa T, Maekawa M, Oki T, Suda I, Iida S, Shimada H, Takamura I, Kadowaki K. The *Rc* and *Rd* genes are involved in proanthocyanidin synthesis in rice pericarp. *The Plant Journal*, 2006, 49: 91-102
- [6] Sweeney M T, Thomson M J, Pfeil B E, McCouch S. Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *The Plant Cell*, 2006, 18: 283-294
- [7] Xia D, Zhou H, Wang Y P, Li P B, Fu P, Wu B, He Y Q. How rice organs are colored: The genetic basis of anthocyanin biosynthesis in rice. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 598-608
- [8] Konishi S, Ebana K, Izawa T. Inference of the *japonica* rice domestication process from the distribution of six functional nucleotide polymorphisms of domestication-related genes in various landraces and modern cultivars. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(9): 1283-1293
- [9] Singh N, Singh B, Rai V, Sidhu S, Singh A K, Singh N K. Evolutionary insights based on SNP haplotypes of red pericarp, grain size and starch synthase genes in wild and cultivated rice. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 972
- [10] Schaub P, Al-Babili S, Drake R, Beyer P. Why is golden rice golden (yellow) instead of red? *Plant Physiology*, 2005, 138(1): 441-450
- [11] Zhu Q L, Yu S Z, Zeng D C, Liu H M, Wang H C, Yang Z F, Xie X R, Shen R X, Tan J T, Li H Y, Zhao X C, Zhang Q Y, Chen Y L, Guo J X, Chen L T, Liu Y G. Development of “purple endosperm rice” by engineering anthocyanin biosynthesis in the endosperm with a high-efficiency transgene stacking system. *Molecular Plant*, 2017, 10: 918-929
- [12] Ye X D, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, Potrykus I. Engineering the provitamin A (beta-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. *Science*, 2000, 287: 303-305
- [13] Paine J A, Shipton C A, Chaggar S, Howells R M, Kennedy M J, Vernon G, Wright S Y, Hinchliffe E, Adams J L, Silverstone A L, Drake R. Improving the nutritional value of golden rice through increased pro-vitamin A content. *Nature Biotechnology*, 2005, 23(4): 482-487
- [14] Wang X, Ji Z, Cai J, Ma L, Li X, Yang C. Construction of near isogenic lines for pericarp color and evaluation on their near isogenicity in rice. *Rice Science*, 2009, 16: 261-266
- [15] 杜雪树, 李进波, 夏明元, 戚华雄. 稻米蛋白质对稻米品质的影响研究进展. *湖北农业科学*, 2020, 59(S1): 44-46
Du X S, Li J B, Xia M Y, Qi H X. Progress in effect analysis of rice protein on rice quality. *Hubei Agricultural Sciences*, 2020, 59(S1): 44-46
- [16] 于永红, 朱智伟, 程方民. 稻米的脂肪. *中国稻米*, 2006(3): 12-13
Yu Y H, Zhu Z W, Cheng F M. The fat of rice. *China Rice*, 2006(3): 12-13
- [17] 邵雅芳. 稻米的营养功能特点. *中国稻米*, 2020, 26(6): 1-11
Shao Y F. Nutritional and functional characteristics of rice grain. *China Rice*, 2020, 26(6): 1-11

- [18] 高爱民. 人体必需的营养元素 - 钙. 微量元素与健康研究, 2005, 22 (1): 66
Gao A M. Human essential nutrients-calcium. Studies of Trace Elements and Health, 2005, 22 (1): 66
- [19] 迟锡增. 微量元素与人类健康. 北京: 化学工业出版社, 1997: 75-99
Chi X Z. Trace elements and health. Beijing: Chemical Industry Press, 1997: 75-99
- [20] 黄秋婵, 韦友欢, 石景芳. 微量元素锌对人体健康的生理效应及其防治途径. 微量元素与健康研究, 2009, 26 (1): 68-70
Huang Q C, Wei Y H, Shi J F. The physiological effects of zinc trace elements on the human health and its measures of preventing. Studies of Trace Elements and Health, 2009, 26 (1): 68-70
- [21] Xie X L, Shen S L, Yin X R, Xu Q, Sun C D, Grierson D, Ferguson I, Chen K S. Isolation, classification and transcription profiles of the AP2/ERF transcription factor superfamily in citrus. Molecular Biology Reports, 2014, 41: 4261-4271
- [22] Yin X R, Xie X L, Xia X J, Yu J Q, Ferguson I B, Giovannoni J J, Chen K S. Involvement of an ethylene response factor in chlorophyll degradation during citrus fruit degreening. The Plant Journal, 2016, 86: 403-412
- [23] Han Z Y, Hu Y N, Lv Y D, Rose J K C, Sun Y Q, Shen F, Wang Y, Zhang X Z, Xu X F, Wu T, Han Z H. Natural variation underlies differences in ETHYLENE RESPONSE FACTOR17 activity in fruit peel degreening. Plant Physiology, 2018, 176: 2292-2304
- [24] Powell A L T, Nguyen C V, Hill T, Cheng K L, Figueroa-Balderas R, Aktas H, Ashrafi H, Pons C, Fernández-Muñoz R, Vicente A, Lopez-Baltazar J, Barry C S, Liu Y S, Chetelat R, Granell A, Deynze A V, Giovannoni J J, Bennett A B. Uniform ripening encodes a Golden 2-like transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development. Science, 2012, 336 (6089): 1711-1715
- [25] Luo R J, Jiang H W, Lv Y S, Hu S K, Sheng Z H, Shao G N, Tang S Q, Hu P S, Wei X J. Chlorophyll deficient 3, encoding a putative potassium efflux antiporter, affects chloroplast development under high temperature conditions in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Molecular Biology Reporter, 2018, 36: 675-684
- [26] Yu N, Liu Q E, Zhang Y X, Zeng B, Chen Y Y, Cao Y R, Zhang Y, Rania M H, Cheng S H, Cao L Y. CS3, a Ycf54 domain-containing protein, affects chlorophyll biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Science, 2019, 283: 11-22
- [27] 韩磊, 汪旭东, 徐建第, 汪秀志, 张红宇. 有色稻米研究现状分析. 中国稻米, 2003 (5): 5-8
Han L, Wang X D, Xu J D, Wang X Z, Zhang H Y. Current situation on colorific rice research. China Rice, 2003 (5): 5-8
- [28] Rayman M P. Selenium and human health. The Lancet, 2012, 379 (9822): 1256-1268
- [29] Rayman M P. The importance of selenium to human health. The Lancet, 2000, 356 (9225): 233-241
- [30] Zhang Q F. Purple tomatoes, black rice and food security. Nature Reviews Genetics, 2021, DOI: 10.1038/s41576-021-00359-3
- [31] 程琴, 孔令汉, 王鹏, 黄涛, 吴光亮, 王燕宁, 刘睿琦, 何欣月, 贺浩华, 边建民. 水稻粒型、粒重和灌浆研究进展. 分子植物育种, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210304.1126.004.html>
Cheng Q, Kong L H, Wang P, Huang T, Wu G L, Wang Y N, Liu R Q, He X Y, He H H, Bian J M. Research progress of grain shape, grain weight and grain filling in rice (*Oryza sativa* L.). Molecular Plant Breeding, URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210304.1126.004.html>
- [32] 郭嗣斌, 韦宇, 李孝琼, 高国庆, 邓国富. 小粒野生稻优异基因的挖掘与利用研究进展. 植物遗传资源学报, 2016, 17 (2): 371-376
Guo S B, Wei Y, Li X Q, Gao G Q, Deng G F. Advances in excavation and utilization of elite genes from *Oryza minuta*. Journal of Plant Genetic Resources, 2016, 17 (2): 371-376