

绿色超级稻将对资源节约型、环境友好型农业生产体系的建设发挥关键作用

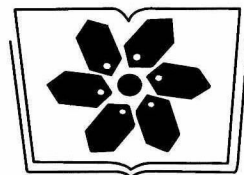
绿色超级稻的 构想与实践

Strategies and Practice for
Developing Green Super Rice

张启发◎主编



科学出版社
www.sciencep.com



中国科学院科学出版基金资助出版

绿色超级稻的构想与实践

Strategies and Practice for Developing Green Super Rice

张启发 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是集水稻基因组研究、品种资源研究、分子技术育种和常规育种研究为一体的学术著作。全书由 13 章组成,围绕培育“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的绿色超级稻这一战略构想,全面、系统地阐述了绿色超级稻的概念、实践思路、相关进展和未来发展趋势。重点介绍了国内外在水稻功能基因组学、重要农艺性状基因的分离和功能鉴定、种质资源研究、水稻遗传改良和栽培领域所取得的最新研究进展,集中展示了我国水稻工作者在绿色超级稻的创新研究中所取得的重要科学成果,深入分析了培育绿色超级稻的可行性和实践思路,并从社会、经济、环境效益等多方位、多角度对绿色超级稻进行了需求分析和展望。

本书可供从事水稻和其他农作物研究的科研工作者、科技管理者及高等院校师生等参考使用。

图书在版编目 (CIP) 数据

绿色超级稻的构想与实践/张启发主编. —北京:科学出版社, 2010

ISBN 978-7-03-026308-7

I. 绿… II. 张… III. 水稻-栽培-无污染技术 IV. S511

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 241419 号

责任编辑:甄文全 刘俊来 席 慧 / 责任校对:刘小梅
责任印制:张克忠 / 封面设计:北极光视界

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双 青 印 刷 厂 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2009 年 12 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2009 年 12 月第一次印刷 印张:18 1/2

印数:1—3 000

字数:500 000

定价:50.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

2008年12月23日,“湖北省绿色超级稻工程技术研究中心”成立,并在华中农业大学举行了揭牌仪式暨学术研讨会,标志着绿色超级稻正式有了自己的培育基地。郭生练副省长亲自莅会揭牌并发表了热情洋溢的讲话,代表省政府对绿色超级稻的培育提出了殷切的希望。参加会议的多学科专家围绕绿色超级稻的目标、就相关领域的研究进展进行了交流和研讨,会上提出了出版一本专著以固化研讨会成果的设想,并对写作内容进行了分工,该书就是这次与会专家集体智慧的结晶。

1998年,在国家“973”计划启动之际,李振声院士提出农业科研领域的主要目标之一是为“第二次绿色革命”准备基因资源。在其后一年多的时间里,许多农业专家纷纷参与到对“第二次绿色革命”的定义和内涵的讨论和辩论中,最后就其目标凝练成10个字的共识:“少投入、多产出、保护环境”。其意蕴主要是针对在过去半个世纪风靡世界的“绿色革命”(即第一次绿色革命)所带来的负效应,即主要作物中大量矮秆、耐肥的高产品种的培育和大面积推广,在全球范围内用于作物生产的化肥、农药、水及劳动力的投入激增,产量增长与环境污染和资源消耗不成比例。而这种以高投入换取高产量,同时带来高消耗、高污染的粗放式增产方式在中国表现得尤其突出。“第二次绿色革命”的基本出发点就是要逆转这一趋势。通过具有新的优良性状的品种培育和技术推广,减少化肥、农药、水及劳动力的投入,做到资源节约、环境友好,从而实现水稻生产方式的根本转变、实现农业的可持续发展、保证国家粮食的生产安全。

稻米是我国人民的主要粮食。水稻是我国第一大作物,其常年种植面积接近我国耕地面积的1/4,稻谷产量约占我国粮食产量的40%,水稻生产中的农药、化肥、水资源及劳动力等各项投入均在各作物之首。因此,要实现我国农业的“第二次绿色革命”,水稻生产必须率先实现“第二次绿色革命”。针对这一重大命题,我国的水稻科研工作者们以高度的历史责任感,进行了多年的讨论和探索,在对我国水稻生产、品种改良的相关科研现状和发展趋势充分分析的基础上,提出了绿色超级稻的构想,并付诸实践。绿色超级稻的目标致力于提高产量,改良品质,大幅度地减少农药、化肥、灌溉和劳动力的投入,即培育的新品种不但要高产优质,而且要具备抗多种主要病虫害、营养高效、抗逆境等多种优良性状。

我国是水稻传统育种的大国和强国,源于我国的矮化育种和杂交稻育种引领了世界水稻育种的潮流,成功地提高了我国的稻谷产量。与传统育种相比,绿色超级稻的培育则要更多地依赖多学科的发展和整合。绿色超级稻育种体系需要以功能基因组和生物技术最新成果为引擎,充分有效地利用大自然恩赐的极为丰富的稻种资源,整合作物遗传育种、植物病理、植物营养、植物生理、作物栽培与田间管理、昆虫学、植物保护等多领域的研究成果。其研发和推广还需要不断地进行社会经济效益的分析来提供原动力。

幸运的是,绿色超级稻目标的提出恰逢其时。20世纪的最后十年里,水稻转基因

技术臻于成熟,多种分子标记高密度连锁图构建与发表,大量的基因和数量性状位点(QTL)被鉴定和定位。21世纪初,水稻全基因组高质量测序完成,并不失时机地启动了水稻功能基因组研究计划,构建了较为完善的功能基因组研究的技术和资源平台,分离克隆了一大批控制重要农艺性状的功能基因。水稻已成为植物生物学和遗传育种研究中名副其实的模式生物。近十年来,绿色超级稻所涉及的诸多性状及其生物学基础研究在我国的一些大型科研计划中均有体现。这些研究成果为绿色超级稻的培育奠定了坚实的科学、技术、基因和种质资源基础。

近十年来,在国家自然科学基金和农业部“948”项目的持续支持下,我国已有11家农业科研单位参与了绿色超级稻的培育研究。通过参加“全球水稻分子育种合作计划”,引进了200余份国外优异的品种资源;以我国各稻区的优良品种为受体进行杂交回交,构建了数以万计的近等基因导入系;针对目标性状进行评价筛选,获得了一大批导入性状各异、综合表现优良的新材料;育出了若干初步具有绿色超级稻性状的新品种,并进入了示范推广阶段。

基于上述各方面的研究进展,笔者于2007年在PNAS上发表了题为《绿色超级稻培育的策略》一文,系统地阐述了绿色超级稻的背景、目标、培育策略以及前景展望,受到了国内外同行的广泛关注。最近,比尔-美琳达·盖茨基金会决定资助由我国科学家主导的“为非洲和亚洲培育绿色超级稻”的重大国际合作项目,不仅为绿色超级稻培育注入了新的动力,也标志着绿色超级稻已开始在国际上成为水稻育种新目标。应该指出的是,绿色超级稻的培育是一个复杂的系统工程,其产品将是集国内外相关领域中大量研究成果之大成、是知识和技术含量都极高的系列品种;同时,它又是一个动态发展的过程,其目标和指标都将随着科学技术的进步和研究的深入而逐步发展和完善。

本书旨在基于现阶段对绿色超级稻的认识,对其目标和培育策略奠定框架,对绿色超级稻培育已取得的相关进展、现有可资利用的基因资源和技术成果进行必要的归纳和总结,为国内外同行提供参考,并希望借此促进绿色超级稻的培育和相关研究。本书的作者都为长期从事相关领域研究工作的专家,有较高的学术造诣和较丰富的实践经验。

由于时间仓促和作者水平所限,书中的错误和缺点在所难免,敬请各位读者及同仁批评指正。

张启发

2009年5月于武汉

目 录

前言

第 1 章 绿色超级稻的概念	1
1.1 我国水稻育种和生产取得的巨大成就以及面临的新挑战	1
1.2 绿色超级稻的概念	3
1.3 绿色超级稻培育的策略	3
参考文献	5
第 2 章 水稻抗虫基因资源和遗传改良	7
2.1 水稻害虫	7
2.2 作物抗虫性	9
2.3 抗虫资源	12
2.4 抗虫遗传及抗虫基因	14
2.5 抗虫育种	17
2.6 Bt 转基因抗虫水稻研发	21
2.7 小结	28
参考文献	29
第 3 章 水稻抗病基因资源和遗传改良	35
3.1 水稻主要病害	35
3.2 植物的抗病性分类	36
3.3 抗性基因分类	36
3.4 可用于水稻抗性改良的抗病主效基因及其最佳利用途径	37
3.5 具有广谱和持久抗性特征的 QTL 基因及其最佳利用途径	44
3.6 小结	51
参考文献	52
第 4 章 水稻抗旱性的分子机制与遗传改良	58
4.1 植物抗旱性机制概述	58
4.2 水稻抗旱性的遗传学基础	62
4.3 水稻抗旱相关基因的鉴定和功能分析	67
4.4 水稻抗旱性遗传改良策略	73
4.5 小结	77
参考文献	78
第 5 章 水稻氮磷营养代谢调控基因和利用效率改良	83
5.1 我国水稻大田生产中氮、磷肥施用现状和存在的问题	83
5.2 氮高效利用基因的研究探索	85

5.3 磷高效利用基因的研究探索·····	92
5.4 其他途径发掘新的氮磷高效基因资源·····	95
5.5 小结·····	99
参考文献·····	100
第6章 稻米品质性状和遗传改良 ·····	107
6.1 稻米品质概述·····	107
6.2 稻米外观品质研究进展·····	108
6.3 稻米蒸煮与食味品质研究进展·····	111
6.4 稻米营养品质的遗传研究进展·····	119
6.5 稻米品质的遗传改良策略·····	126
6.6 小结·····	128
参考文献·····	129
第7章 水稻产量性状基因和提高产量潜力的途径 ·····	136
7.1 水稻产量性状和杂种优势的遗传基础·····	136
7.2 株型的遗传基础·····	146
7.3 QTL 的标记辅助选择育种·····	148
7.4 水稻高产育种策略·····	150
7.5 小结·····	154
参考文献·····	155
第8章 绿色超级稻性状的基因资源发掘 ·····	161
8.1 水稻种质资源的鉴定利用·····	161
8.2 水稻有利基因资源·····	165
8.3 水稻基因的发掘策略·····	169
8.4 小结·····	179
参考文献·····	180
第9章 水稻功能基因组和绿色超级稻培育 ·····	184
9.1 水稻功能基因组研究内容和意义·····	184
9.2 水稻大型突变体库的创制·····	186
9.3 基因的全长 cDNA 文库·····	193
9.4 基因表达谱的制作·····	196
9.5 水稻重要农艺性状的功能基因·····	200
9.6 小结·····	204
参考文献·····	206
第10章 水稻育种的新趋势和绿色超级稻的技术集成 ·····	213
10.1 水稻生产的历史成就·····	213
10.2 水稻育种技术及其主要发展阶段·····	214
10.3 水稻育种新技术和新趋势·····	220
10.4 绿色超级稻育种进展·····	226

10.5 绿色超级稻的技术集成·····	234
10.6 小结·····	237
参考文献·····	237
第 11 章 绿色超级稻的生态适应性与高产高效栽培 ·····	240
11.1 水稻的生物学特性及其对生态环境的要求·····	240
11.2 绿色超级稻的营养特性和养分高效管理·····	242
11.3 绿色超级稻的生态适应性·····	249
11.4 绿色超级稻高产高效栽培技术·····	251
11.5 小结·····	256
参考文献·····	256
第 12 章 绿色超级稻的经济效益、生态效益、社会效益分析 ·····	259
12.1 问题的提出·····	259
12.2 研究内容与方法·····	262
12.3 水稻生产中关键性要素的投入情况·····	264
12.4 绿色超级稻的投入产出期望效益·····	277
12.5 水稻投入性要素的变动趋势分析·····	278
12.6 小结·····	279
参考文献·····	280
第 13 章 绿色超级稻发展展望 ·····	283
13.1 绿色超级稻的培育和应用均富有挑战性·····	283
13.2 功能基因组研究将为绿色超级稻提供基因、知识和技术基础 ·····	283
13.3 绿色超级稻育种应充分利用种质资源的遗传潜力·····	284
13.4 新的挑战·····	284
参考文献·····	285

第 1 章 绿色超级稻的概念

1.1 我国水稻育种和生产取得的巨大成就以及面临的新挑战

稻米是世界半数以上人口的主食。我国是世界上稻米的主要生产国和消费国之一。国际水稻研究所“世界水稻统计数据”(IRRI World Rice Statistics) (http://beta.irri.org/statistics/index.php?option=com_frontpage&Itemid=1) 显示, 2007 年我国水稻种植面积为 2923 万 hm^2 , 占世界稻作面积的 18.7%, 居世界第二位; 稻谷产量 18 549 万 t, 占世界稻谷总产量的 28.5%, 居世界第一位。

在过去的半个世纪中, 我国水稻产量增长迅速。1961 年我国的稻谷单位面积产量为 $2.08\text{t}/\text{hm}^2$, 1998 年的稻谷单产是 1961 年的 3.05 倍, 达到 $6.35\text{t}/\text{hm}^2$ (http://beta.irri.org/statistics/index.php?option=com_frontpage&Itemid=1)。这种大幅度的增产在很大程度上归功于两次重要突破: 第一次是在 20 世纪 60 年代开始的矮秆品种的培育和应用, 不但提高了收获指数, 同时具备了抗倒伏和耐肥特性, 产量潜力大幅度增加; 第二次是 20 世纪 70 年代开始的杂交稻的培育与应用, 使产量在矮秆良种的基础上又大幅度增长。此外, 农田水利基础设施的建设、灌溉面积的增加、农药和化肥的增施, 都在增产中都发挥了重大作用。

进入新世纪, 我国水稻生产又面临着严峻的挑战。预计到 2030 年, 我国人口将达到 16 亿。21 世纪初有分析认为, 在未来的 30 年中, 我国的粮食总产必须较当时增产 60% 才可满足届时需求; 但由于经济发展和城市化建设必然带来耕地的减少, 我们只能通过提高单产来实现粮食总产的增加。然而, 近十年来, 我国水稻产量出现了徘徊不前的局面, 无论是单产还是总产自 1998 年来无明显增加 (图 1-1)。新育出的超级稻品种虽然在小面积试验示范表现出很高的产量, 但大面积生产水平上增产效果并不明显。

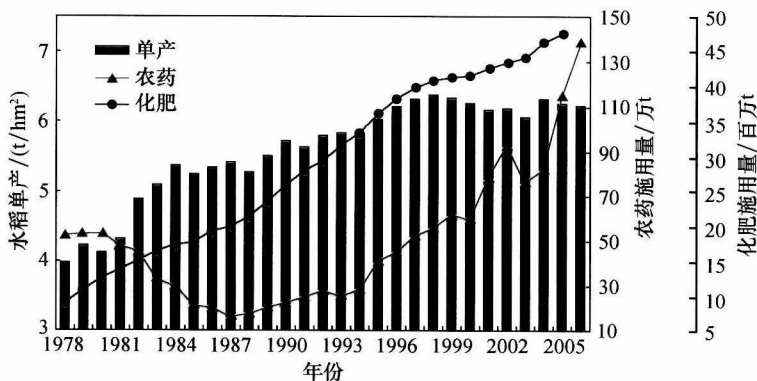


图 1-1 1978 年以来我国的化肥、农药和稻谷产量

数据来源: 国家统计局 (<http://www.stats.gov.cn/>)

综合各方面,对我国水稻生产现状分析表明,造成我国水稻产量徘徊不前的原因主要有以下几个方面。

第一,病虫害造成的损失严重。长期以来,我国水稻主要受稻瘟病、水稻白叶枯病、水稻纹枯病等病害及稻飞虱、二化螟、三化螟、稻纵卷叶螟等害虫的危害,产量损失严重。近年来,又出现一些新的病害,如稻曲病、水稻条纹叶枯病等,在部分稻区也可造成重大损失。例如,据盛承发等(2003)估算,我国每年二化螟、三化螟的发生面积达 1500 万 hm^2 ,防治面积 3800 万 hm^2 ,防治代价连同残虫损失合计 115 亿元(以当时价格计)。目前我国病虫害治理以药剂防治为主,据统计,近 20 年来我国农药用量呈逐年递增趋势,近 10 年更是增速惊人(图 1-1)。虽然喷药量大、次数多,但效果不佳,增施农药并未带来稻谷产量的增加。同时,喷施大量农药还产生一系列的负效应:①害虫抗药性增加,害虫天敌遭杀害,进一步导致害虫暴发;②破坏人类赖以生存的生态环境,还造成食物中的农药残留,危害人类健康;③加重农民的负担。

第二,施肥的增产效果已不再明显。1998 年,我国的总施肥量为 1961 年的 42 倍(<http://faostat.fao.org/default.aspx>),其增速远远大于作物产量的增加;近 10 年化肥用量虽持续增加,但粮食却没有增产。据统计,2002 年,我国以占世界约 8% 的耕地面积,施用了世界 28% 的各种肥料,其中氮肥用量更是高达世界总用量的 31%。彭少兵等(2002)的分析表明,我国水稻生产中氮肥用量较世界其他水稻主要生产国高出约 75%,但利用率很低。在我国很多地区,稻田的肥料用量已经超过了土地的承受能力。过量施肥也会产生一系列的负效应:①引起水稻倒伏而减产;②降低稻米的食味和蒸煮品质;③土壤退化、江河湖海的富营养化;④加重农民的负担。不仅如此,氮肥生产是高耗能、高排放;磷是不可再生的矿产资源,世界上的磷矿资源难以维持到 21 世纪末(Vance et al., 2003)。因此,过量施肥与农业和环境可持续发展存在尖锐的矛盾。

第三,水资源的制约。据唐登银等(2000)估计,我国总用水量为 5570 亿 m^3 ,其中农业用水约 3920 亿 m^3 ,占 70.4%,而水稻的用水约占农业用水的 70%。尽管如此,缺水仍然是我国各稻区减产的主要原因之一(Lin and Shen, 1996)。我国是世界上人均水资源较少的国家之一。西北长期缺水、华北旱灾频繁,由于雨量分布在季节上不均衡,旱灾在长江流域和华南稻区的发生频率也很高。近年来,我国主要稻区的旱灾有加剧的趋势,伏旱和秋旱的频繁发生造成了水稻大幅减产。

第四,中低产田。我国仍有不少稻田为中低产田,其共同特点是肥力低、基础设施差、易受自然灾害影响、投入水平低、产量低。

此外,我国水稻生产中对稻米品质改良也有迫切需求。由于历史上迫于产量的压力,长期以来我国在水稻育种中关注产量较多而关注品质不够,育出的一些高产品种和杂交稻品质品质不很理想,与人民生活水平提高后对稻米品质的需求尚有差距。近年来,水稻育种中品质改良逐渐放到了重要位置。

综上所述,作为主食粮食作物,水稻品种的改良和生产,应该适应和满足人民生活水平不断提高的需求,既要高产优质,又必须考虑节约资源以及与自然环境和諧相处,方能做到可持续发展。

1.2 绿色超级稻的概念

针对上述水稻生产所面临的挑战,为保障我国水稻生产的可持续发展,我们提出了开展“绿色超级稻”培育的构想,即水稻遗传改良目标除要求高产、优质外,还应致力于减少农药、化肥和水的用量,使水稻生产能“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”。要实现这些目标,绿色超级稻应在高产优质的基础上具备下述性状:

(1) 绿色超级稻应具备对多种病虫害的抗性。长期以来,螟虫(稻纵卷叶螟、二化螟、三化螟)、稻飞虱、稻瘟病、水稻白叶枯病和水稻纹枯病对我国水稻生产危害严重。近年来,稻曲病、水稻条纹叶枯病在很多稻区有加重的趋势,局部地区甚至造成严重减产。绿色超级稻应能针对不同稻区的病虫害发生特点,对各稻区主要病虫害具有抗性。近十几年来,通过对苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*, Bt)的抗虫基因(*cry*)的利用,我国已经应用转基因技术培育出高抗螟虫(稻纵卷叶螟、二化螟、三化螟)的多种转基因水稻,且已进行多年的田间实验,抗性和农艺性状均表现良好。国内外多年的研究发现和积累了一大批可利用的抗稻飞虱、稻瘟病、水稻白叶枯病等重要病虫害的稻种资源,鉴定、定位和分离了多个抗病基因和数量性状位点(QTL),通过转基因和基因聚合,已培育出带有多种抗性基因组合的水稻新材料和新品系。但对于水稻纹枯病、稻曲病和水稻条纹叶枯病等病害,目前还缺乏可利用的抗性资源。

(2) 绿色超级稻应能对营养元素高效吸收和利用。可持续农业要求施肥量大幅度减少。随着施肥量的减少,田间营养元素的浓度将逐渐降低。因此,从长远的角度看,绿色超级稻应能在田间营养元素浓度较低的情况下保证足够的吸收,即有高的吸收效率。对已吸收的营养元素能充分利用,即高的利用效率。根据我国稻田肥力的现状,营养高效品种的培育可分两步进行:第一步以提高利用效率为主,即培育高效利用的品种,使品种单位养分的产出达到较经济的水平;第二步以提高吸收效率为主,以保证在土壤养分水平降低之后,植株仍有能力获得高产所需的养分。目前国内外在营养高效基因的研究方面已经有了较好的基础(Yan et al., 2006),在提高氮、磷利用效率基因的分离克隆方面也取得了一定的进展,培育出了转基因株系;还筛选出了一批营养高效吸收利用的种质资源,并通过遗传分析的方法,鉴定了一些氮、磷高效基因(或QTL)。但总体看来,尤其是在氮的吸收和利用方面,还缺乏可直接利用的主效基因。

(3) 绿色超级稻应有较强的抗旱性。大田稻作的抗旱涉及两种主要机制:避旱(drought avoidance)和耐旱(drought tolerance)。水稻在生育后期(孕穗期、开花期和灌浆期)需水量大,此阶段缺水对产量影响很大。绿色超级稻应针对我国主要稻区在水稻生育后期干旱频发导致减产的问题,培育具有避旱性和耐旱性的品种,减少灌溉,提高产量。近年来,国内外已鉴定出多份抗旱性强且农艺性状优良的资源,已鉴定分析了大量抗旱性状的QTL。在水稻及拟南芥的研究中,已鉴定出一批耐旱基因,用其中一些耐旱基因培育的转基因水稻已表现出较强的抗旱性。

1.3 绿色超级稻培育的策略

Zhang (2007) 阐述了绿色超级稻培育的策略,其基本思路是(图 1-2):以目前最

优良的品种为起点, 综合应用品种资源研究和功能基因组研究的新成果, 充分利用水稻和非水稻来源的各种基因资源, 在基因组水平上将分子标记技术、转基因技术、杂交选育技术有机整合, 培育大批抗病、抗虫、抗逆、营养高效、高产、优质的新品种。近年来, 相关方面的研究进展为应用上述策略培育绿色超级稻奠定了坚实的基础。

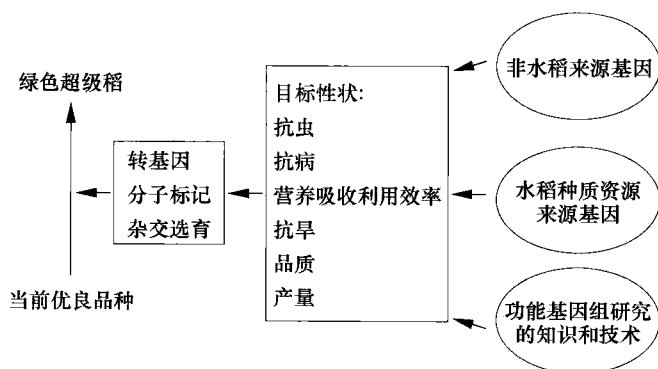


图 1-2 绿色超级稻培育的技术路线

在全球范围内, 稻种的遗传资源极为丰富。栽培稻分为两个种: 亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 和非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud.)。亚洲栽培稻又含籼稻 (*O. sativa* L. ssp. *indica*) 和粳稻 (*O. sativa* L. ssp. *japonica*) 两个亚种。稻属 (*Oryza*) 中还有约 20 个野生稻种 (Vaughan, 1994)。在国际水稻研究所的品种资源库中, 有 105 000 余份从世界各地收集的两个栽培稻种资源以及约 5000 份野生稻 (<http://www.irri.org/GRC/GRChome/Home.htm>)。此外, 各水稻主要生产国都建立了水稻的品种资源库, 其中我国水稻遗传资源库中所保存的栽培稻达 60 000 余份, 并在一些野生稻原产地建立了保护圃。这些品种资源遗传多样性丰富, 是培育绿色超级稻的主要基因资源。

水稻已成为单子叶植物基因组研究的模式植物。水稻在农作物中基因组最小, 目前籼稻和粳稻分别有一个品种完成了全基因组测序。根据最新基因组注释的结果, 粳稻品种日本晴的全基因组为 389Mb (International Rice Genome Sequencing Project, 2005), 编码 32 000 个基因 (The Rice Annotation Project, 2007, 2008)。比较基因组研究表明, 禾本科植物具有广泛的共线性, 因此对水稻基因组的深入研究既可揭示禾本科植物的演化又有助于其他物种基因的分离克隆。此外, 经过近二十年的努力, 目前已建立了水稻的高效实用的遗传转化系统。

水稻功能基因组研究成果丰硕。近十年来, 国内外水稻功能基因组研究十分活跃, 取得了大量成果 (Han and Zhang, 2008; Zhang et al., 2008)。建立了比较完整的功能基因组研究的技术和资源体系, 包括大型突变体库、全基因组-全生育期表达谱、全长 cDNA 库和表观基因组技术等, 大大提升了对水稻功能基因的研究能力。分离克隆了调控抗病、抗逆、营养高效、产量、品质、生长发育等性状的大量功能基因, 加深和丰富了对性状的遗传和分子生物学基础的认识, 丰富了绿色超级稻培育的基因资源和科

学技术基础。

此外,为进一步提高品种的产量潜力,我国的水稻育种界于20世纪90年代中期提出以利用水稻亚种间杂种优势和株型改良为主要目标的超级(杂交)稻育种计划。通过十多年的努力,取得了重大进展,培育出的超级稻新品种的产量潜力有较大的突破(Yuan, 2001)。

绿色超级稻的培育涉及大量性状的改良,Zhang (2007)提出绿色超级稻培育两步走的建议:第一步,将绿色超级稻所涉及的基因通过分子标记辅助选择或转基因单个地导入到最优良品种中,培育一系列遗传背景相同、单性状改良的近等基因系;第二步,将这些近等基因系相互杂交,实现基因聚合,培育聚大量优良基因于一体的绿色超级稻。他还建议,因为杂交稻有两个亲本,将两个亲本基因组按一定的性状设计,分别导入不同的基因组合,用经过改良的亲本配制“绿色超级杂交稻”,应该是一个高效率的培育策略。

(作者:张启发)

参 考 文 献

- 彭少兵,黄见良,钟旭华,杨建昌,王光火,邹应斌,张福锁,朱庆森, Buresh R, Witt C. 2002. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略. 中国农业科学, 35: 1095-1103
- 盛承发,王红托,盛世余,高留德,宣维健. 2003. 我国稻螟灾害的现状 & 损失估计. 昆虫知识, 40: 289-294
- 唐登银,罗毅,于强. 2000. 农业节水的科学基础. 灌溉与排水, 19: 1-9
- Han B, Zhang Q F. 2008. Rice genome research: current status and future perspectives. Plant Genome, 1: 71-76
- International Rice Genome Sequencing Project. 2005. The map-based sequence of the rice genome. Nature, 436: 793-800
- Lin J Y, Shen M. 1996. Rice production constraints in China. In: Evenson R E, Herdt R W, Hos-sain M. Rice research in Asia: progress and priorities. Wallingford UK: CABI Publishing. 161-178
- The Rice Annotation Project. 2007. Curated genome annotation of *Oryza sativa* ssp. *japonica* and comparative genome analysis with *Arabidopsis thaliana*. Genome Res, 17: 175-183
- The Rice Annotation Project Consortium. 2008. The rice annotation project database (RAP-DB): 2008 update. Nucleic Acids Res, 36: D1028-D1033
- Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. New Phytologist, 157: 423-447
- Vaughan D A. 1994. The wild relatives of rice: a genetic resource handbook. Manila, Philippines: International Rice Research Institute
- Yan X L, Wu P, Ling H Q, Xu G H, Xu F S, Zhang Q F. 2006. Plant nutrionomics in China: an overview. Ann Bot, 98: 473-482
- Yuan L P. 2001. Breeding of super hybrid rice. In: Peng S, Hardy B. Rice research for food security

and poverty alleviation. Manila, Philippines: International Rice Research Institute. 143-149

Zhang Q F. 2007. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 16402-16409

Zhang Q F, Li J Y, Xue Y B, Han B, Deng X W. 2008. Rice 2020: a call for an international co-ordinated effort in rice functional genomics. *Mol Plant*, 1: 715-719

第 2 章 水稻抗虫基因资源和遗传改良

虫害历来是影响水稻生产的一个重要因素，每年因此造成的产量损失高达 15%左右，对我国粮食生产安全构成重大威胁。当前对农作物害虫的防治措施主要还是依赖化学农药，而化学农药的大量使用，不仅增加了农民生产成本、减少了种粮收益，还造成了环境污染、农药残留、害虫抗药性增强以及杀伤天敌等一系列生态环境问题。因而水稻虫害生物防治的方法日益受到重视，生物防治方法主要包括生物杀虫剂、生态防治及培育抗虫新品种等几种手段，但这些方法也各有利弊。生物杀虫剂作用时间短、见效慢、成本高、容易产生抗药性。生态防治受许多因素制约，不易控制，且防治效果有限，难以作为主要措施。相比较而言，培育抗虫品种是控制水稻虫害的最经济有效的生物防治手段。绿色超级稻应该具备的特征之一是能够抵抗主要虫害（Zhang，2007）。长期以来，相对水稻抗病性研究，抗虫性研究比较落后；但随着转 Bt 基因水稻抗虫育种研究工作的深入开展，水稻抗虫性研究取得了一些重大突破，培育了一批具有重要利用价值的新材料和新品种，从而为绿色超级稻的推广应用打下了坚实的基础，并表现出良好的生产应用价值和发展前景。

2.1 水稻害虫

水稻是遭受虫害最多的粮食作物，在各个生育期均可遭受害虫的侵害。水稻的害虫种类很多，严重地危害水稻的生长。据统计，国内有记载的水稻害虫有 385 种，其中约 20 种为主要害虫。根据水稻产中和产后阶段的不同，可将水稻害虫分为稻作害虫和仓储害虫。根据危害部位的不同，可将水稻主要稻作害虫做如下分类（表 2-1）。

表 2-1 水稻主要害虫

危害部位	害 虫
钻蛀茎秆	二化螟、三化螟、大螟、稻秆蝇、稻瘿蚊
刺吸、锉吸茎叶	褐飞虱、白背飞虱、灰飞虱、黑尾叶蝉、白翅叶蝉、稻蓟马
食害叶片	稻纵卷叶螟、稻苞虫、稻螟蛉、粘虫、稻负泥虫、稻小潜叶蝇、稻蝗
刺吸穗部	稻黑蝽、稻褐蝽
食害根部	稻根叶甲、稻象甲
食害稻种	稻水蝇、稻摇蚊

水稻的稻作害虫在不同时期表现出不同的种类和危害程度，呈现出动态发展性。20 世纪五六十年代，水稻上的最主要害虫为三化螟；70 年代以来，稻飞虱和稻纵卷叶螟的危害程度大大超过三化螟；70 年代后期，由于恢复稻麦两熟制，二化螟危害相应上升；杂交稻推广后，大螟、二化螟等虫害发生日渐频繁；80 年代后三化螟在局部地区有回升现象；当前，迁飞性害虫如褐飞虱、稻纵卷叶螟的危害仍然十分严重，而钻蛀性

害虫如二化螟、三化螟等已有赶超之势。

2.1.1 螟虫

三化螟 (*Scirpophaga incertulas*) 是长江流域及以南稻区的重要害虫。它是单食性害虫, 以幼虫蛀茎危害, 使稻株分蘖期形成枯心、孕穗期至抽穗期形成枯孕穗和白穗。由于水稻是三化螟唯一的寄主和栖息场所, 研究发现水稻栽培制度成为决定三化螟发生量和危害程度的关键因子。

二化螟 (*Chilo suppressalis*) 以长江流域及以南各省的丘陵山区发生较重。它是多食性害虫, 寄主除水稻外, 还有茭白、玉米、甘蔗、稗草和芦苇等禾本科植物。以幼虫蛀食水稻的叶鞘或茎, 造成水稻枯鞘、枯心、白穗、枯孕穗和虫伤株等症状。近 20 年培育推广的高产品种具有株型较大、茎秆粗、叶宽大、叶色浓绿以及茎秆含硅量低的特点, 为二化螟提供了很好的营养条件, 既能吸引成虫产卵, 又有利于幼虫侵蛀和成活, 幼虫、蛹重增加, 成虫繁殖力强, 是引起二化螟虫量上升的重要原因之一。

2.1.2 稻纵卷叶螟

稻纵卷叶螟 (*Cnaphalocrocis medinalis*) 是东南亚和东北亚危害水稻的一种迁飞性害虫。20 世纪 70 年代以来, 稻纵卷叶螟在我国主要稻区发生的频率明显增加, 目前已经成为影响水稻生产的常发性害虫之一。稻纵卷叶螟能在多种禾本科、莎草科植物上完成世代发育, 但在自然条件下偏嗜水稻, 其他寄主有小麦、甘蔗、粟、稗、雀稗、游草、马唐以及狗尾草等。该虫以幼虫吐丝纵卷叶尖为害, 危害时幼虫躲在苞内取食上表皮和绿色叶肉组织, 形成白色条斑, 受害重的稻田一片枯白, 影响株高和抽穗, 使千粒重降低、空秕率增加, 导致严重减产。

2.1.3 褐飞虱

褐飞虱 (*Nilaparvata lugens*) 属同翅目、飞虱科, 有远距离迁飞习性, 是我国和许多亚洲国家当前水稻生产上的主要高致害性重大害虫。褐飞虱为单食性害虫, 只能在栽培稻和普通野生稻上取食与繁殖后代。常年在长江流域及其以南地区频繁暴发。它的成虫、若虫群集于稻丛基部刺吸韧皮部汁液, 消耗稻株养分, 轻者引起粒重下降, 造成严重减产; 重者稻株枯死, 呈虱烧状, 有可能造成颗粒无收的损失。刺吸取食时分泌的凝固性唾液形成“口针鞘”, 阻碍稻株体内水分和养分输导。虫量大、受害严重时引起稻株下部变黑, 腐烂发臭, 瘫痪倒伏, 俗称“冒穿”、“透天”, 导致严重减产或失收。褐飞虱产卵时刺伤稻株茎叶组织, 形成大量伤口, 使得水分和养分由刺伤点向外散失, 致使输导组织破坏, 同化作用减弱, 加速稻株倒瘫。褐飞虱还能传播水稻病毒病——草状丛矮病和齿叶矮缩病。另外, 取食及产卵时造成的大量伤口有利于水稻纹枯病、小球菌核病病原菌的侵染危害; 取食危害时排泄的“蜜露”富含各种糖类、氨基酸类, 覆盖在稻株上易招致病菌的滋生。

2.2 作物抗虫性

植物对害虫危害有不同程度的防卫能力，而害虫对其寄主植物也有相应的适应性。如果植物的防卫能力较强，使害虫不能适应，既而避免或减轻受害，即表现出抗虫性。植物抗虫性是植物在长期进化过程中形成的抵抗昆虫破坏的能力。通常把植物的抗虫性描述为影响昆虫最终危害程度的可遗传特性。在农业生产上，它表现为某一品种在相同虫口下与其他品种的比较生产力。

人们对作物抗虫性的科学研究始于20世纪初。第二次世界大战前是其初级发展阶段，这一时期的研究促进了植物育种家与昆虫学家合作去培育抗虫品种。战后，由于广谱性有机杀虫剂的广泛使用，人们的研究重心已转向有机化学农药的开发与应用，从而导致了作物抗虫性研究的停滞。直至20世纪60年代后期，由于昆虫对农药产生了抗性以及化学农药引起环境污染，人们才又重新努力研究防治害虫的各种方法，包括作物抗虫性。

作物品种间抗虫能力差异很大，抗虫性一般是以同一种作物的感虫品种作对照来衡量的。根据害虫的危害程度，可将作物品种抗虫性的强度划分为免疫（immune）、高抗（high resistance）、低抗（low resistance）、易感（susceptible）、高感（highly susceptible）5个级别。①免疫是指在任何已知条件下，某一特定害虫从不取食或危害该品种。一般来说，寄主植物有或多或少的抗虫性，但不免疫，免疫的植物一般是非寄主。②高抗是指一个品种在特定条件下，受某种害虫危害很轻。③低抗是指一个品种受害虫危害的程度低于该作物的平均值。④易感是指一个品种受害虫危害的程度相当于或高于该作物的一般受害程度或平均值。⑤高感是指一个品种表现出高度敏感性，受害程度远远高于平均受害水平。这些级别是根据田间观察进行的分类，并不涉及机制的分析。在具体的品种抗虫性鉴定筛选工作中，抗虫性级别的划分会有所不同。例如，国际水稻研究所根据水稻受螟虫危害后表现的枯心率或白穗率，将抗性划分为0、1、3、5、7、9这6个等级，分别与免疫、高抗、抗、中抗、感虫、高感这6个抗性水平相对应（表2-2）。这个等级的划分也适用于其他水稻害虫抗性的评价。

表 2-2 水稻对螟虫抗性级别的划分

级 别	枯心率/%	白穗率/%
0 (免疫)	0	0
1 (高抗)	10~20	1~10
3 (抗)	21~40	11~25
5 (中抗)	41~60	26~40
7 (感虫)	61~80	41~60
9 (高感)	81~100	61~100

注：0、1、3为抗虫，5为中抗，7、9为感虫。下同。

褐飞虱抗性常采用苗期鉴定法，评价标准见表2-3。