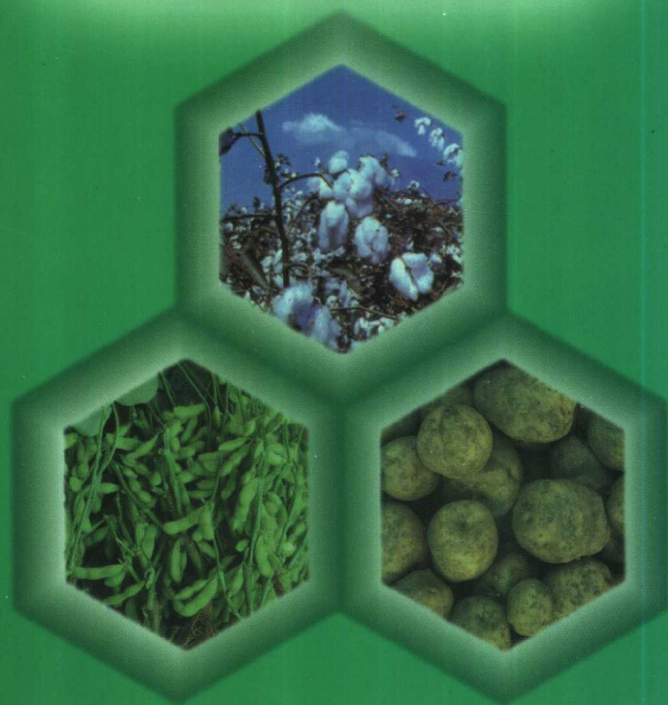


生物技术与 抗除草剂作物

苏少泉 编著



化学工业出版社

生物技术与抗除草剂作物

苏少泉 编著

化学工业出版社

·北京·

(京) 新登字 039 号

图书在版编目 (CIP) 数据

生物技术与抗除草剂作物/苏少泉编著. —北京:
化学工业出版社, 2002.10
ISBN 7-5025-4224-8

I. 生… II. 苏… III. 生物技术-关系-除草剂
IV. TQ457

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 073166 号

生物技术与抗除草剂作物

苏少泉 编著

责任编辑: 杨立新

责任校对: 李丽 王素芹

封面设计: 潘峰

*

化学工业出版社出版发行

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

发行电话: (010) 64982530

<http://www.cip.com.cn>

*

新华书店北京发行所经销

北京市燕山印刷厂印刷

北京市燕山印刷厂装订

开本 787 毫米×1092 毫米 1/32 印张 5 字数 128 千字

2002 年 11 月第 1 版 2002 年 11 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-4224-8/TQ·1658

定 价: 20.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

前 言

正如 20 世纪的信息技术革命一样，21 世纪被誉为生物技术世纪。它涉及医学、农药、生物、农业、化学等一系列学科，并将引起这些学科的深刻变革与革命。

植物保护以及农药学是生物技术所渗入的重要领域之一，它已经并将继续引起此类学科理论与实践的极大变化，作为农药主体的除草剂以及植物保护中的杂草防治与除草剂使用受生物技术的影响最为显著，其中除草剂抗性与抗除草剂作物品种的创制与推广最引人注目。因为它将改变杂草防治理论与实践，并对除草剂新品种设计、筛选与开发，除草剂品种推广与销售以及作物遗传与育种都将产生深远的影响。

孟山都公司是除草剂抗性及抗性作物创制的先驱和领头羊，它已创制出一系列抗除草剂（草甘膦）的作物品种并大面积推广应用。我国在这方面刚刚开始进行研究，为此笔者将手头所掌握的资料结合我们所作的初步工作及认识与体会，编写了《生物技术与抗除草剂作物》以供参考。这是国内首部有关除草剂抗性原理与抗除草剂基因工程的系统论著，必然会存在缺点与不足，竭诚欢迎来自各方面的批评、讨论与建议。

在本书编写过程中，得到了美国北达科他州立大学（North Dakota State University）周景恺博士以及郭景春、王秋霞、高爽等的大力帮助，他们为此书的完成付出了辛勤的劳

动；该书的出版得到了丹东市红泽农化有限公司的赞助，在此一并致以热忱谢意。

苏少泉

2002年1月26日

内 容 提 要

本书根据世界近 10 余年来生物技术的飞速发展，结合其在国外杂草科学领域内的应用成果，系统、全面地阐述了创制抗除草剂作物品种的原理与方法、推广种植及安全性等问题。

本书理论性较强，技术前沿，具有较高的参考价值。可供农药学科、大专院校生物系以及从事生物技术等相关领域的科研、管理人员阅读参考。

目 录

1 生物技术与植物对除草剂的抗性	1
1.1 除草剂品种开发、使用与植物抗性	1
1.2 抗性除草剂作用机制	3
1.3 影响除草剂抗性产生速度的因素	3
1.3.1 遗传因子	3
1.3.2 除草剂的选择压力	8
1.3.3 植物种内竞争与适应性	8
1.4 植物对主要类型除草剂的抗性	9
1.4.1 ACCase 抑制剂	9
1.4.2 ALS 抑制剂	14
1.4.3 PSII 抑制剂——三氮苯类	19
1.4.4 PSI 抑制剂——联吡啶类	21
1.4.5 合成激素类	24
1.4.6 其他	26
1.4.7 稻田杂草的抗性	29
1.5 生物技术与除草剂抗性的利用	32
1.5.1 抗性遗传	32
1.5.2 抗性的利用	34
2 抗除草剂作物品种的创制	37
2.1 创制抗除草剂作物品种的原理	37
2.1.1 除草剂品种的选择	37
2.1.2 创制原理	38
2.2 创制方法	44
2.2.1 抗性基因的导入	44

2.2.2	细胞与组织培养	46
2.2.3	细胞(原生质体)融合	47
2.2.4	植株选择	47
2.2.5	种子选择	47
2.2.6	花粉选择	47
2.2.7	传统育种与单株选拔	48
3	重要除草剂抗性作物的创制	50
3.1	草甘膦(glyphosate)	51
3.1.1	作用靶标	52
3.1.2	抗性作物品种的创制	53
3.1.3	抗草甘膦大豆的创制	57
3.2	草铵膦(glufosinate)	58
3.2.1	作用靶标	58
3.2.2	抗草铵膦作物品种的创制	60
3.2.3	创制成功的抗性作物	62
3.3	磺酰脲(sulfonylurea)	64
3.3.1	作用靶标	65
3.3.2	抗性作物的创制	65
3.4	咪唑啉酮(imidazolinone)	70
3.4.1	组织培养选择抗咪唑啉酮玉米	71
3.4.2	花粉诱变的抗咪唑啉酮小麦	71
3.4.3	种子诱变的抗咪唑啉酮小麦	72
3.4.4	小孢子诱变的抗咪唑啉酮油菜	72
3.4.5	化学诱变的抗咪唑啉酮水稻	73
3.4.6	转基因抗咪唑啉酮的其他植物	73
3.4.7	抗咪唑啉酮类除草剂作物的推广	73
3.5	2,4-滴(2,4-D)	73
3.5.1	作用靶标与抗性	73
3.5.2	抗性作物的创制	74

3.6	稀禾啶 (sethoxydim) 与氟吡禾灵 (haloxyfop-methyl)	76
3.6.1	作用靶标	76
3.6.2	抗性品种的创制	77
3.7	均三氮苯类 (S-triazine)	79
3.7.1	作用靶标	79
3.7.2	抗性品种的创制	80
4	抗除草剂作物的推广与问题	83
4.1	创制成功的抗除草剂作物	83
4.2	抗除草剂作物的商品化与推广	85
4.2.1	北美洲	87
4.2.2	拉丁美洲	89
4.2.3	欧洲	90
4.2.4	其他地区	90
4.2.5	抗除草剂作物的发展前景	91
4.3	转基因抗除草剂作物的优点与问题	91
4.3.1	优点	91
4.3.2	问题	95
4.4	转基因抗除草剂作物与除草剂品种的使用与开发	100
4.4.1	除草剂品种的开发	100
4.4.2	除草剂品种的销售与使用	101
5	抗除草剂作物中抗性基因的释放与污染	102
5.1	转基因作物的近缘野生种植物	102
5.2	影响基因流的因素	102
5.2.1	抗性作物与近缘野生种共存的亲和性	102
5.2.2	杂交种的适应性与抗性基因的遗传稳定性	106
5.2.3	交配系统与授粉方式	108
5.2.4	种子传播方式	109
5.3	转基因作物在自然条件下的扩散	110
6	抗除草剂作物的安全性	111

6.1	安全性的要求	111
6.2	产量及营养成分的分析	111
6.3	饲料营养成分及对动物的安全性	118
6.4	对非靶标生物的影响	121
7	关于转基因抗除草剂作物的争论	123
7.1	争论状况	123
7.2	转基因作物及其产品的管理	126
7.2.1	美国与加拿大	127
7.2.2	欧洲国家	129
7.2.3	其他国家	130
7.2.4	中国	131
7.3	实行转基因食品标识势在必行	133
7.4	普及生物技术及转基因工程知识非常重要	133
	参考文献	135

1 生物技术与植物对除草剂的抗性

1.1 除草剂品种开发、使用与植物抗性

除草剂品种开发与使用远比杀虫剂与杀菌剂为晚。因此，当人们在大力研究杀虫剂与杀菌剂的抗性治理时，仍未发现植物（杂草）对除草剂产生抗性的问题，这种现象与 20 世纪 50~60 年代大面积使用的苯氧羧酸类除草剂（2,4-滴，2 甲 4 氯）的多靶标有关，由于多靶标的存在，使此类除草剂应用至今历时 50 年以上，除了一些植物具有天然抗性以外，敏感植物抗性的发展十分缓慢，在农业生产中仍未成为严重的问题。

自 1970 年首次报道了欧洲千里光（*Senecio vulgaris*）抗三氮苯类除草剂西玛津（simazine）与莠去津（atrazine）（Ryan G.F. 1970）后开始引起人们的重视，相继发现一系列植物对不同类型除草剂品种产生了抗性，成为农业杂草防治中日益突出的问题。特别是最近 20 年来，随着一些作用靶标非常单一的除草剂如乙酰乳酸合成酶（ALS）抑制剂，乙酰辅酶 A 羧化酶（ACCase，ACC）抑制剂等的大面积使用，抗性的发展更为迅速（图 1-1），而多抗性与交互抗性的发生使问题更为复杂。1983 年全世界发现 60 种杂草对除草剂产生了抗性，其中抗三氮苯类除草剂杂草居首位，占 67%，1990 年抗性杂草增多为 100 种，而 1999 年抗性杂草则增至 171 种，抗 ALS 抑制剂的杂草跃居第一位，占 26%（图 1-2）。为了解决

杂草抗性问题，国际上成立了“除草剂抗性治理委员会”(HRAC)，并召开了多次国际性及地区杂草抗性讨论会。

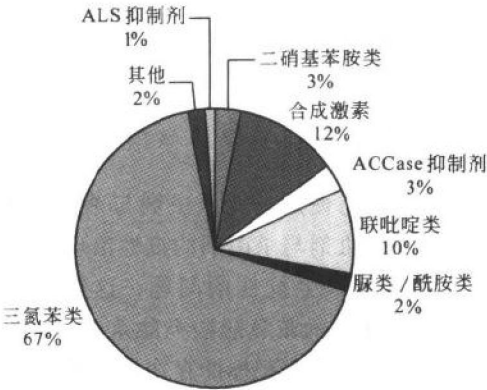


图 1-1 各类除草剂的抗性杂草
(Heap I.1983，作者同意引用)

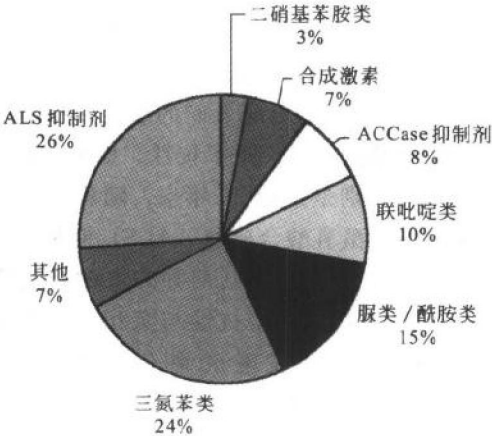


图 1-2 1999 年全世界的抗性杂草
(Heap I. 1983，作者同意引用)

1.2 抗性与除草剂作用机制

不同类型除草剂的作用机制与作用靶标显著不同（表 1-1），而抗性的形成与其紧密相连。深入了解各类除草剂作用靶标，不仅可以阐明抗性的原因，制定相应的抗性治理措施，而且有助于抗性作物的创制。

1.3 影响除草剂抗性产生速度的因素

植物对除草剂产生抗性的快慢主要决定于以下几个因素。

1.3.1 遗传因子

植物对除草剂产生遗传抗性，在其种群中必须存在一定水平的单个或多个等位基因；在自然界中存在着对除草剂具有不同抗性与耐性的基因，群落中抗性基因的初始频率控制着植物遗传方式；任何一种除草剂的化学结构中均含有不同的反应基，故具有多种作用点，从而使植物具有对每类化合物产生抗性的相应基因频率；杂草抗性遗传是单基因显性，亚麻对莠去津的耐性是数量遗传，而玉米抗性则受一个显性核基因控制。

通常，单基因显性表现型的出现频率约 $10^{-6} \sim 10^{-5}$ 。单基因隐性表现型为 $10^{-10} \sim 10^{-9}$ ，苋（*Amaranthus*）、藜（*Chenopodium*）、千里光（*Senecio*）、芸苔（*Brassica*）等对三氮苯类除草剂的抗性均作用于叶绿体的同一位点，所以它们的抗性都是母体遗传，受细胞质 DNA 控制，故不能通过花粉传播（Gressel J. et al. 1982）；而其他类型除草剂的抗性则是一个单核基因变化的结果，惟一例外是看麦娘对绿麦隆的抗性受两个加性基因控制。在大多数情况下，抗性编码一个核基因时，表现为显性或部分显性（Murray B. G. et al. 1995），只有绿狗尾草（*Setaria viridis*）对二硝基苯胺类除草剂的抗性是隐

表 1-1 除草剂作用机制的分类

作用机制	除草剂类型	代表品种
抑制乙酰辅酶A羧化酶(ACCase)	芳氧苯氧丙酸	禾草灵(diclofop-methyl)
	环己烯二酮	稀禾啶(稀禾定, sethoxydim)
抑制乙酰乳酸合成酶(ALS, AHAS)	磺脲	氯磺隆(绿磺隆, chlorsulfuron)
	咪唑啉酮	咪唑乙烟酸(咪草烟, imazethapyr)
	三唑啉啶	咪唑磺草胺(flumetsulam)
	嘧啶(碱)苯甲酸	双草醚(bispyribac-Na)
	磺酰氨基酸基三唑啉酮	氟酮磺酮(Flucarbazone-Na)
	三氮苯	莠去津(atrazine)
抑制光合系统 II ^①	三氮苯酮	噻草酮(metribuzin)
	三唑啉酮	氯唑草酮(amicarbazone)
	尿嘧啶	除草定(bromacil)
	吡啶酮	杀草敏(pyrazon)
	苯氨基甲酸酯	甜菜宁(phenmedipham)
	脲	绿麦隆(chlorotoluron)
抑制光合系统 II ^②	酰胺	敌稗(propanil)
	腈	溴苯腈(bromoxynil)
	苯并噻二唑酮	灭草松(bentazon)
	苯基一吡啶	吡草特(pyridate)
抑制光合系统 I 电子转移	联吡啶	百草枯(paraquat)

续表

作用机制	除草剂类型	代表品种
抑制原卟啉氧化酶(PPO,Protox)	二苯醚	氟磺胺草醚(fomesafen)
	苯基吡啶	吡草醚(吡氟苯草酯,pyraflufen-ethyl)
	N-苯基酰胺亚胺	丙炔氟草胺(flumioxazin)
	噻二唑	氟噻乙草酯(fluthiacet-ethyl)
	噁二唑	恶草酮(oxadiazon)
	三唑啉酮	啶啉草酮(azafenidin)
	噁唑烷二酮	环戊恶草酮(pentoxazone)
	噻啉二酮	双苯噻草酮(benzfendizone)
	其他	双唑草腈(pyrazogyl)
	吡啶酮	氟草敏(吡草伏,norflurazon)
白化作用:抑制八氢番茄红素去饱和酶阶段(PDS)的类胡萝卜素生物合成	吡啶羧酰胺	吡氟醚草胺(diflufenican)
	其他	氟定酮(fluridone)
	三酮	磺草酮(sulcotriene)
	异噁唑	异噁唑草酮(isoxaflutole)
	吡唑	苯草唑(pyrazoxyfen)
	其他	双环磺草酮(benzobicyclon)
	三唑	杀草强(aminrole)
	异噁唑二酮	异恶草松(异恶草酮,clomazone)
	脲	伏草隆(fluometuron)
	二苯醚	苯草醚(aclonifen)
白化作用: 抑制4-羟苯基-丙酮酸双氧化酶(4-HPPD)		
白化作用: 抑制类胡萝卜素生物合成(靶标不详)		

续表

作用机制	除草剂类型	代表品种
抑制 5-烯醇丙酮酰莽草酸 (EPSP) 合成酶	甘氨酸	草甘膦 (glyphosate)
抑制谷氨酰胺合成酶	次膦酸	草铵膦 (glufosinate)
抑制二氢蝶酸 (DHP) 合成酶	氨基甲酸酯	烯草灵 (asulam)
抑制微管组成	二硝基苯胺	氟乐灵 (trifluralin)
	磷酸酯	甲基胺草磷 (amiprofos-methyl)
	吡啶	氟硫草定 (dithiopyr)
	苯酰胺	伏草膦草胺 (戊炔草胺, propyzamid)
抑制有丝分裂/微管形成	氨基甲酸酯	氟苯胺灵 (chlorpropham)
抑制细胞分裂 (抑制最长侧链脂肪酸合成)	氯代乙酰胺	乙草胺 (acetochlor)
	乙酰胺	萘丙胺 (naproanilide)
	氧乙酰胺	苯噻草胺 (mefenacet)
	四唑啉酮	四唑嘧草胺 (fentrazamide)
	其他	苯酮唑 (唑草胺, cafenstrole)
抑制细胞壁 (纤维素) 合成	腈	敌草腈 (dichlobenil)
	苯酰胺	异恶唑草胺 (ioxaben)
	三唑啉酰胺	氟胺草唑 (胺草唑, flupoxam)
解偶联作用 (膜破坏)	二硝基酚	二硝酚 (DNOC)
抑制脂类合成 (非 ACCase 抑制剂)	硫代氨基甲酸酯	禾草敌 (草达灭, molinate)
	二硫代磷酸酯	地散磷 (bensulide)
	苯并咪唑	乙氧呋草黄 (乙炔草黄, ethofumesate)
	氯-碳酸	三氯醋酸 (TCA)

续表

作用机制	除草剂类型	代表品种
类吡啶乙酸作用(合成激素)	苯氧羧酸 苯甲酸 吡啶羧酸 喹啉羧酸 其他	2,4-滴(2,4-D) 麦草畏(dicamba) 二氯吡啶酸(clopyralid) 二氯喹啉酸(quinclorac) 草除灵(benzazolin-ethyl)
作用机制不详	芳氧基丙酸 吡唑 有机肿 其他	麦草伏 M(flamprop-M) 野燕枯(双苯唑快, difenzoquat) 甲基肿酸(MSMA) 溴丁酰草胺(bromobutide) 环庚草醚(cinmethylin) 苄草隆(cumyluron) 棉隆(dazomet) 杀草隆(daimuron) 蔓草磷(fosamine) 威白亩(metam) 恶喹草酮(oxaziclomefone) 油酸(oleic acid) 壬酸(pelargonic acid) 稗草畏(pyributicarb)

① 与结合蛋白束缚情况不同。
(HRAC 2001)