

农业现代化研究  
NONGYE XIANDAIHUA YANJIU  
(双月刊)

第 39 卷第 6 期 (总第 229 期)

2018 年 11 月

目次

迎接农业生态环境新挑战 续写创新跨越发展新篇章——贺中国科学院亚热带农业生态研究所成立 40 周年  
..... 谭支良, 王克林, 陈洪松 (891)

亚热带水稻土碳循环的生物地球化学特点与长期固碳效应  
..... 吴金水, 李勇, 童成立, 肖和艾, 刘守龙, 葛体达, 周萍, 沈健林, 祝贞科, 黄习知 (895)

喀斯特典型生态系统土壤有机碳积累特征与稳定机制 ..... 陈香碧, 何寻阳, 胡亚军, 苏以荣 (907)

西南喀斯特生态系统氮素循环特征及其固碳效应 ..... 李德军, 陈浩, 肖孔操, 张伟, 王克林 (916)

稻田生态系统氧化亚氮 (N<sub>2</sub>O) 排放微生物调控机制研究进展及展望  
..... 秦红灵, 陈安磊, 盛荣, 张文钊, 邢肖毅, 魏文学 (922)

气候变化及人为活动驱动下的西南喀斯特生态水文研究评述 ..... 刘梅先, 徐宪立 (930)

三峡工程运行对洞庭湖湿地植被格局的影响及调控机制  
..... 李峰, 谢永宏, 陈心胜, 邓正苗, 邹业爱, 李旭, 侯志勇, 曾静, 胡佳宇 (937)

水稻耐逆境种质创新研究十年回顾 ..... 肖国樱, 邓力华, 翁绿水, 肖友伦, 李锦江, 于江辉, 孟秋成 (945)

湿地植物繁殖库的研究进展 ..... 陈心胜, 蔡云鹤, 王华静, 邓正苗, 李峰, 侯志勇, 谢永宏 (953)

猪低蛋白日粮的作用效应与技术实践进展 ..... 李凤娜, 尹杰, 段叶辉, 何流琴, 李铁军, 黄瑞林, 印遇龙 (961)

仔猪肠道发育和氨基酸营养调控机制 ..... 谭碧娥, 王婧, 印遇龙 (970)

界面物理化学特性在动物营养消化研究中的应用与展望 ..... 汤少勋, 党坦, 谭支良 (977)

洞庭湖区“社会—经济—自然复合生态系统”中的鼠类群落管理 ..... 张美文, 王勇, 李波, 周训军 (986)

洞庭湖流域湿地生态修复技术与模式 ..... 邓正苗, 谢永宏, 陈心胜, 李峰, 邹业爱, 侯志勇, 李旭, 曾静, 李波 (994)

亚热带区域农业面源污染流域源头防控机理与技术示范  
..... 吴金水, 李勇, 李裕元, 肖润林, 王毅, 沈健林, 周脚根, 李希, 刘新亮, 罗沛, 王娟, 孟岑, 王美慧, 刘济 (1009)

绿狐尾藻生态湿地处理污染水体的研究评述 ..... 刘锋, 罗沛, 刘新亮, 李宝珍, 李勇, 肖润林, 李裕元, 吴金水 (1020)

重金属污染耕地农业安全利用研究进展与展望 ..... 黄道友, 朱奇宏, 朱捍华, 许超, 刘守龙 (1030)

筛选和培育镉低积累水稻品种的进展和问题探讨 ..... 陈彩艳, 唐文帮 (1044)

《农业现代化研究》2018 年 (第 39 卷) 总目次 ..... (1052)

引用格式:

肖国樱, 邓力华, 翁绿水, 肖友伦, 李锦江, 于江辉, 孟秋成. 水稻耐逆境种质创新研究十年回顾 [J]. 农业现代化研究, 2018, 39(6): 945-952.

Xiao G Y, Deng L H, Weng L S, Xiao Y L, Li J J, Yu J H, Meng Q C. Germplasm innovation of stress tolerance in rice: Progress we have made in past decade[J]. Research of Agricultural Modernization, 2018, 39(6): 945-952.

DOI: 10.13872/j.1000-0275.2018.0087



## 水稻耐逆境种质创新研究十年回顾

肖国樱, 邓力华, 翁绿水, 肖友伦, 李锦江, 于江辉, 孟秋成

(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, 湖南长沙 410125)

**摘要:** 十多年来, 我们围绕中国南方水稻生产遇到的主要逆境因素, 开展了水稻种质挖掘和创新研究。克隆或优化了耐旱基因 *AtDREB1A* 和 *CbDREB1A*, 抗除草剂基因 *EpSPs*<sup>#</sup>、*Pat*<sup>#</sup> 和 *Mat*<sup>#</sup>, 抗螟虫基因 *Cry2Aa*<sup>#</sup> 和 *Cry1Ca*<sup>#</sup>, 以及植酸酶-牛乳铁蛋白肽融合基因 *PhyLf*。培育出了抗除草剂早籼稻新种质 Bar68, 抗 2 种除草剂水稻新种质 EB7001S, 抗除草剂、具植酸酶和抗菌肽活性的水稻新种质 BPL9K, 抗螟虫、抗除草剂的水稻新种质 B2A4008S、B2A68、B1C893 和 B1C106, 以及一些耐旱、耐盐、耐低温并抗除草剂的水稻新种质。从爪哇稻、籼爪交重组自交系、粳稻中筛选出了一些耐高温、耐旱性较好的种质资源。改良了华占、岳恢 9113、Y58S、广占 63S 等骨干杂交稻亲本的褐飞虱和白叶枯病抗性。培育出了耐涝中间材料 Sub-1BS。这些耐逆境新种质的创制, 将为水稻耐逆境育种提供有力的技术支撑。

**关键词:** 水稻; 耐逆境; 种质; 创新; 抗除草剂; 抗虫; 抗病; 耐旱

**中图分类号:** S503.4      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-0275 (2018) 06-0945-08

### Germplasm innovation of stress tolerance in rice: Progress we have made in past decade

XIAO Guo-ying, DENG Li-hua, WENG Lu-shui, XIAO You-lun, LI Jin-jiang,  
YU Jiang-hui, MENG Qiu-cheng

(Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha, Hunan 410125, China)

**Abstract:** Focusing on the dominant stresses of rice production in Southern China, we have carried out germplasm evaluation and innovation in rice for more than 10 years. A set of genes have been cloned or sequence-optimized, including the drought tolerance genes *AtDREB1A* and *CbDREB1A*, the herbicide resistance genes *EpSPs*<sup>#</sup>, *Pat*<sup>#</sup> and *Mat*<sup>#</sup>, the lepidopteran resistance genes *Cry2Aa*<sup>#</sup> and *Cry1Ca*<sup>#</sup>, and the phytase-lactoferricin fusion gene *PhyLf*. The innovated rice germplasm covered Bar68, a glufosinate resistance *indica* rice variety for early cropping season; EB7001S, a male sterile line with both glufosinate and glyphosate resistance; BPL9K, a glufosinate resistance rice variety as well as with both phytase and antibacterial activity in grains; B2A4008S, B2A68, B1C893 and B1C106, the rice varieties with both glufosinate resistance and lepidopteran resistance; and some glufosinate resistance rice varieties with drought tolerance, or with salinity tolerance, or with cold tolerance. Some rice germplasm with better thermal tolerance or drought tolerance were selected out from *javanica* rice resource, or from *indica/javanica* recombinant inbred lines, or from japonica rice resource. Some key parental lines of hybrid rice, including Huazhan, Yuehui9113, Y58S, and Guangzhan63S etc., were improved in both brown planthopper resistance and bacterial blight resistance. A submergence tolerance line Sub-1BS was developed by marker-assisted selection and twice submergence stress method. The evaluated and innovated rice germplasm as described above will provide strong support for future stress tolerance breeding in rice.

**Key words:** rice; stress tolerance; germplasm; innovation; herbicide resistance; insect resistance; disease resistance; drought tolerance

水稻是我国 60% 以上人口的主食。南方稻区是我国水稻的主产区, 水稻种植面积及产量分别占全

国的 85% 以上。其充足的温光资源不仅对水稻生长有利, 也为水稻的病、虫、草害发生提供了有利条

**基金项目:** 湖南省科技重大专项项目 (2018NK1010)。

**作者简介:** 肖国樱 (1965-), 男, 湖南安化人, 博士, 研究员, 主要从事水稻耐逆境种质创新研究, E-mail: xiaoguoying@isa.ac.cn。

**收稿日期:** 2018-09-24, **接受日期:** 2018-11-01

**Foundation item:** Key Science and Technology Program of Hunan Province (2018NK1010).

**Corresponding author:** XIAO Guo-ying, E-mail: xiaoguoying@isa.ac.cn

**Received** 24 September; **Accepted** 1 November, 2018

件。其地理和气候的多样性,也常常形成高温、低温、干旱、淹涝等逆境胁迫危害水稻生产。近年来,气候变化加剧,水稻耕作制度改变,水稻所遭受的逆境胁迫也日趋频繁和严重。培育耐多种逆境胁迫的水稻新种质显得更加迫切。

## 1 抗除草剂水稻新种质的创制

劳动力成本提高,倒逼水稻耕作制度改变,直播将是今后我国水稻栽培的主要方式<sup>[1]</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。如果杂草控制不当,草害造成的产量损失少则 10%,多则 100%<sup>[2]</sup>。选择性除草剂恶草酮、氰氟草酯、二氯喹啉酸、苄嘧磺隆、吡嘧磺隆等能有效的控制稻田主要杂草,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。更重要的是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>[3]</sup>。如咪草烟和咪唑乙烟酸是在美洲与一类称为 Clearfield® rice 的抗除草剂水稻配套使用、用于控制杂草稻的必备除草剂,它们在土壤中的残效期长达 18 周,不仅对后茬作物棉花、玉米、甜菜、油菜、花椰菜、生菜、土豆等造成伤害,而且还污染地表水,导致美国稻区地表水中残留量达到 1 μg/L,巴西稻区更是高达 7 μg/L<sup>[4]</sup>。相比较而言,草铵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>[3]</sup>。因此,培育抗草铵膦或/和草甘膦的转基因水稻是解决直播稻草害最高效、最环保的途径。

### 1.1 抗除草剂水稻新种质 Bar68

不抗除草剂的不育系与抗除草剂的恢复系配组,产生的 F1 杂交种也抗除草剂。利用杂交种的抗除草剂特性,喷施除草剂清除杂交种中混杂的不育系,可以保证大田杂交种纯度,消除杂交种中不育系混杂带来的种子质量问题<sup>[5]</sup>。香两优 68 是我国审定的第一个两系杂交早稻品种,解决了过去三系杂交早稻熟期长、品质差的问题。但是,其不育系香 125S 的不育临界温度至少为 24 °C,制种过程中遇到低温很容易自交结实。用抗除草剂基因 *Bar* 转化其恢复系 D68,获得抗除草剂草铵膦的恢复系 Bar68,不仅能利用其抗除草剂的特点消除杂交种中不育系混杂、保障大田杂交种的纯度,而且适合直播、方便除草<sup>[6]</sup>。抗除草剂杂交早稻香 125S/Bar68 与香两优 68 性状相似,具有熟期适中、产量高、抗性较好、品质较优的特点。2002—2008 年相继进行了转基因抗除草剂水稻 Bar68 的中间试验、环境释放和生产性试验,并分别于 2008 年和 2010 年 2 次申报安全证书(表 1~2),但均因政策原因没有获准<sup>[7]</sup>。抗除草剂水稻 Bar68 的培育成功,标志着我国在抗除草剂早籼稻恢复系新种质培育方面取得了突破性的进展。

表 1 抗除草剂杂交早稻香 125S/Bar68-1 的生产性试验结果

Table 1 Productive trial of Xiang125S/Bar68-1, a glufosinate resistance hybrid for early cropping season

年份	试验级别	组别	参试品种	对照品种	增产 (%)	抗性与品质	试验结论
2004	湖南省预试	早稻中熟组	香 125S/Bar68-1	湘早籼 13 号	7.50	品质和抗性优于对照	推荐参加省优质早稻区试
2006	湖南省区试	早稻中熟组	香 125S/Bar68-1	株两优 819	1.47	外观品质同对照,稻瘟病抗性好于对照	续试,并同步进行生产试验
2007	湖南省区试	早稻中熟组	香 125S/Bar68-1	株两优 819	-2.27	外观品质优于对照,白叶枯抗性优于对照	结束试验

表 2 转基因抗除草剂水稻 Bar68 的安全评价历程

Table 2 Process of safety assessment for the glufosinate resistance rice Bar68

试验阶段	批准文号	实施年限	安全等级	转基因生物名称
中间试验	农基安审字 2001B-01-003	2002.1-2002.12	I 级	Bar68-1, Bar68-2, 香 125S/Bar68-1, 香 125S/Bar68-2
	农基安办字 2003-T023	2003.7-2004.8	I 级	Bar68-1, Bar68-2, 香 125S/Bar68-1, 香 125S/Bar68-2
环境释放	农基安审字 (2004) 第 052 号	2005.1-2005.12	II 级	Bar68-1, Bar68-2, 香 125S/Bar68-1, 香 125S/Bar68-2
生产性试验	农基安审字 (2005) 第 095 号	2006.1-2006.12	II 级	香 125S/Bar68-1
	农基安审字 (2006) 第 060 号	2007.1-2008.9	II 级	香 125S/Bar68-1

### 1.2 抗两种除草剂的水稻新种质 EB7001S

来源于土壤农杆菌 CP4 菌株的草甘膦抗性基因 *Epsps* 在密码子使用偏爱性方面与水稻存在较大差别,直接在水稻中表达效率不高。按照水稻密码

子偏爱性优化该基因,其中消除了 1 处 AT 富含区序列、改变碱基 163 个、优化密码子 138 个、G+C 含量降为 59.94%<sup>[8]</sup>。将抗草铵膦基因 *Bar* 和优化的抗草甘膦基因 *Epsps*<sup>#</sup> 转化水稻不育系 7001S,获得

了世界上第一例同时耐受草甘膦和草铵膦的抗除草剂水稻新种质 EB7001S<sup>[9]</sup>。利用 hiTAIL-PCR 方法分析,发现目标基因插入水稻基因组第7号染色体的1470725位;以左右旁侧序列为基础,建立了转基因水稻 EB7001S 的事件特异性检测方法和基因型鉴定方法<sup>[10]</sup>。进一步的中间试验(农基安办字 2013-T449)和环境释放试验(农基安审字〔2015〕第30号)表明,它耐受草甘膦的浓度至少为 10 g/L、耐受草铵膦的浓度至少为 4 g/L。同时抗草铵膦和草甘膦的转基因水稻新种质培育成功,可以实现草铵膦和草甘膦在稻田的交替使用,避免长期使用单一除草剂带来的杂草抗性风险,以及土壤中除草剂残留的长期积累,具有重要的生产应用和环保价值。

### 1.3 新型抗草铵膦基因和转基因抗除草剂水稻新种质创制

*Bar* 基因是常用的抗草铵膦基因,它不仅被广泛用作遗传转化的筛选标记,而且常用于抗除草剂作物的培育。*Pat* 基因是另一种发现较早的抗草铵膦基因,它和 *Bar* 的同源性较高,也已广泛应用于抗除草剂作物的研发<sup>[11]</sup>。但是,来源于细菌的原始 *Pat* 基因不仅密码子偏爱性与水稻不同,而且起始密码子也与水稻的不同,在水稻中直接表达没有生产应用价值。人工优化的 *Pat*<sup>#</sup> 基因密码子使用偏爱性与水稻相同,起始密码子由 GTG 改为 ATG, G+C 含量从 69.75% 降为 61.41%,消除了多处 mRNA 发夹环结构,起始自由能的绝对值降低,其转基因水稻植株对草铵膦的耐受浓度达到 2 g/L<sup>[12]</sup>。

*Mat* 基因是一类新的抗草铵膦基因,它与 *Bar* 和 *Pat* 基因的序列同源性不高。来源于细菌的原始 *Mat* 基因在水稻中直接表达也没有生产应用价值。人工优化的 *Mat*<sup>#</sup> 基因密码子使用偏爱性与水稻相同, G+C 含量降为 60.11%, mRNA 二级结构得到优化,其转基因水稻植株对草铵膦的耐受浓度至少为 1 g/L<sup>[11, 13]</sup>。这些新型抗除草剂基因的利用和抗除草剂水稻的创制,扩展了抗除草剂基因的来源、丰富了抗草铵膦水稻的种质库。

### 1.4 抗除草剂、品质改良水稻新种质的创制

国际上,把转化得到单一外源性状的称为第一代转基因作物,把具有多种外源性状的称为第二代转基因作物,把具有多种外源性状、且包含对消费者有利的外源性状的称为第三代转基因作物。抗除草剂转基因水稻的种质创新也将遵循这个发展规律。

植酸酶能水解植酸磷复合物,并释放肌醇、无机磷及被植酸螯合的一些微量元素,具有提高人和

单胃动物对食物中磷及金属离子的利用率、减少磷从粪便中排放污染环境的作用。抗菌肽是生物体产生的具有抗菌活性的小分子肽类的总称。牛乳铁蛋白肽是迄今发现的抗菌抑菌活性最高的抗菌肽之一,对维持肠道健康、提高免疫力具有重要作用。以 *Bar* 基因作为筛选标记基因,将植酸酶-牛乳铁蛋白肽融合基因 *PhyLf* 导入水稻并在其胚乳中特异表达,获得了植株抗除草剂、种子具有植酸酶和抗菌肽活性的转基因水稻新种质 BPL9K。体外检测结果表明,其种子中植酸酶活性最高达到 32.30 U/g,种子提取蛋白液经肠激酶消化后具有抑菌活性<sup>[14, 15]</sup>。植酸酶-牛乳铁蛋白肽融合基因是一个人工合成的新基因,也是迄今为止第一次有人将这 2 个基因融合在水稻中表达。如能在单胃动物体内验证该转基因稻谷具有植酸酶和抗菌肽的功效,它将一举解决饲料中需要添加植酸酶和抗菌素的两个问题,起到提高饲料中磷的利用率、减少粪便中磷的排放、消除抗生素滥用的作用,具有重要的生产应用价值。

## 2 抗螟虫、抗除草剂水稻新种质的创制

螟虫是危害水稻的主要害虫。水稻中至今没有发现高抗螟虫的种质资源。当前,控制水稻螟虫危害只能依靠高毒杀虫剂阿维菌素和水胺硫磷、中等毒性杀虫剂毒死蜱等化学农药。苏云金杆菌产生的 Bt 蛋白质对二化螟、三化螟、大螟、稻纵卷叶螟等水稻鳞翅目害虫具有毒杀作用,利用基因工程技术向水稻中导入 Bt 抗虫基因,是创制抗螟虫水稻新种质的唯一有效途径。

### 2.1 抗虫基因 *Cry2Aa* 的优化和抗虫、抗除草剂水稻新种质创制

来源于苏云金杆菌的原始 Bt 基因在水稻中表达不强,需要对原始 Bt 基因进行改造才能在水稻中高效表达。*Cry2Aa* 蛋白与常用的 *Cry1A* 蛋白序列同源性不高,可避免靶标害虫的交互抗性。人工优化的 *Cry2Aa*<sup>#</sup> 基因的 GC 含量从 34.81% 提高到 57.3%,消除了 4 处潜在的内含子切割识别序列和在真核生物中影响 mRNA 稳定的序列, mRNA 的总自由能绝对值降低了 23.9 kcal/mol,密码子使用的偏爱性与水稻相同<sup>[16-17]</sup>。

B2A4008S 是以 *Bar* 基因为筛选标记基因、转化人工优化的 *Cry2Aa*<sup>#</sup> 基因获得的抗除草剂、抗虫水稻不育系新种质。它高抗稻纵卷叶螟、耐草铵膦,保持了光温敏核不育水稻的育性转换特性<sup>[18]</sup>,是世界上第一例抗除草剂、抗螟虫水稻不育系。

B2A68 是以 *Bar* 基因为筛选标记基因、转化人

工优化的 *Cry2Aa*<sup>#</sup> 基因获得的抗除草剂、抗虫早籼稻新种质。抗虫试验结果表明,转基因水稻 B2A68 及其杂交组合对稻纵卷叶螟、大螟等鳞翅目害虫表现高抗<sup>[19-20]</sup>。利用 hiTAIL-PCR 方法分析,发现目标基因插入水稻基因组第 3 号染色体非编码区;以左右旁侧序列为基础,建立了转基因水稻 B2A68 的事件特异性检测方法和基因型鉴定方法<sup>[21-22]</sup>。采用 ELISA 检测法,揭示了 B2A68 纯杂合基因型、不同组织及不同发育时期叶片中 *Cry2Aa* 蛋白的时空表达特征<sup>[23]</sup>。

## 2.2 抗虫基因 *Cry1Ca* 的优化和抗虫、抗除草剂水稻新种质创制

*Cry1Ca* 蛋白是与 *Cry1A*、*Cry2A* 蛋白序列同源性不高的另一类 Bt 杀虫蛋白。人工优化的 *Cry1Ca*<sup>#</sup> 基因的 GC 含量从 36.51% 提高到 55.47%, 消除了 23 处 AT 富含区序列和 18 处内含子剪切信号位点,不存在潜在的 Poly(A) 加尾信号位点和常用的酶切位点,密码子使用的偏爱性与水稻相同<sup>[24]</sup>。

B1C893 是以 *Bar* 基因为筛选标记基因、转化人工优化的 *Cry1Ca*<sup>#</sup> 基因获得的抗除草剂、抗虫水稻新种质。ELISA 检测发现, B1C893 根系中 *Cry1Ca* 蛋白的表达量最低,叶片中最高,达到 35.073 μg/g 叶片鲜重。抗除草剂和抗虫生物测定结果显示, B1C893 对除草剂草铵膦和稻纵卷叶螟均具有很好的抗性<sup>[25]</sup>。利用 hiTAIL-PCR 方法分析,发现外源基因的插入位点位于水稻第 8 号染色体上第 25981 位。根据插入序列的特点,我们建立了转基因水稻 B1C893 事件特异性检测方法和基因型鉴定方法<sup>[26]</sup>。

以携带抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 和抗白叶枯病基因 *Xa23* 的水稻恢复系 R106 为受体,采用农杆菌介导法转化抗除草剂基因 *Bar* 和抗螟虫基因 *Cry1Ca*<sup>#</sup>,创制出了抗褐飞虱、抗白叶枯、抗螟虫、抗除草剂草铵膦的四抗水稻新种质 B1C106<sup>[27]</sup>。这是迄今为止水稻内源抗性和外源抗性聚合最多的多抗水稻新种质。

## 3 耐旱、耐低温、耐盐和抗除草剂水稻新种质的创制

中国本来就人多地少,经济建设对优质耕地的蚕食使得维持水稻种植面积极为艰难。因此,利用不良土壤和不良气候地区土壤种植水稻,是保证水稻播种面积、维持稻谷产量、保障口粮安全的重要途径。创制耐旱、耐盐、耐低温水稻新种质,是利用这些不良耕地种植水稻的基础工作。

干旱响应转录因子 DREB (dehydration responsive element binding protein) 能特异地与干旱反应原件结合,诱导许多下游逆境基因的表达,产生对干旱、低温及高盐等逆境的响应。我们分别克隆了拟南芥和芥菜的 *AtDREB1A* 和 *CbDREB1A* 基因<sup>[28]</sup>。以 *Bar* 基因作为筛选标记,转化 *AtDREB1A* 基因<sup>[29]</sup> 和 *CbDREB1A* 基因<sup>[30]</sup> 的粳型光温敏核不育系 4008S 均表现出耐旱性增强、且抗除草剂草铵膦。

*OsbHLH1* 基因编码 bHLH (basic helix-loop-helix) 类转录因子,与水稻耐寒性相关。利用 *Bar* 作为筛选标记基因,将 *OsbHLH1* 基因转化粳稻品种东稻 3 号,获得的转基因水稻抗除草剂草铵膦、低温条件下光合速率的下降率显著低于非转基因对照,说明增强了转基因水稻耐低温的能力<sup>[31]</sup>。利用 *Bar* 作为筛选标记基因,将 *OsbHLH1* 基因转化粳稻恢复系淮 C17,获得的转基因水稻芽期、苗期的耐低温能力增强,且抗除草剂草铵膦<sup>[32]</sup>。

甜菜碱在植物中的积累可以提高植物耐旱、耐盐能力。植物体内甜菜碱的合成途径为胆碱→甜菜碱醛→甜菜碱。其中第一步由 CMO (choline monoxygenase) 催化完成,第二步由 BADH (betaine aldehyde dehydrogenase) 催化完成。利用 *Bar* 作为筛选标记基因,将山菠菜胆碱单加氧酶基因 (*AhCMO*) 转化粳稻品种东稻 3 号,获得的转基因水稻抗除草剂草铵膦、耐盐能力强于非转基因对照<sup>[33]</sup>。利用 *Bar* 作为筛选标记基因,将山菠菜甜菜碱醛脱氢酶基因 (*AhBADH*) 转化籼稻不育系 P88S,获得的转基因水稻抗除草剂草铵膦、耐盐能力明显高于非转基因对照<sup>[34]</sup>。

大豆紫色酸性磷酸酶基因 *GmPAP3* 主要参与盐胁迫、渗透胁迫和氧化胁迫的响应,能提高抗氧化能力、减轻由 NaCl 和 PEG 处理引起的氧化损伤。利用 *Bar* 作为筛选标记基因,将 *GmPAP3* 基因转化粳稻品种吉粳 88,获得的转基因水稻在盐胁迫条件下的种子萌发率、芽长和根长、幼苗成活率均比非转基因对照高,且抗除草剂草铵膦<sup>[35]</sup>。

## 4 抗褐飞虱、抗白叶枯病水稻新种质的创制

水稻白叶枯病与褐飞虱是国内外稻作区经常发生的 2 种重要病虫害。长期生产实践证明,选育与利用抗性品种是防治白叶枯病、褐飞虱最有效、经济、安全的途径。但是,目前广泛使用的杂交稻亲本 Y58S、广占 63S、荣丰 A、华占、岳恢 9113 等均不抗这 2 种重要病虫害,所配的杂交稻整体抗性水平低,急需进行改良。

#### 4.1 优良恢复系华占、岳恢 9113 的白叶枯病和褐飞虱抗性改良

华占和岳恢 9113 是目前我国水稻生产上应用较多的杂交稻恢复系，可与两系及野败型三系不育系配组，所配的组合产量高、米质优、适应性广。目前，以它们为父本配制的组合 C 两优 343、天优华占、岳恢 9113 在南方稻区的推广面积大，已分别成为湖南省一季晚稻、双季迟熟晚稻和双季中熟晚稻的区试对照品种。但是它们的褐飞虱和白叶枯病抗性差，既存在病虫害暴发风险，也严重限制了它们的推广应用范围。

将抗白叶枯病基因 *Xa23* 和抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 同时聚合到强优恢复系华占背景中，获得了 3 个基因均纯合的 15 个改良恢复系品系，其白叶枯病抗性水平从至少中感提高到了高抗，褐飞虱抗性水平从 6.3 级提高到  $\leq 3.0$  级。天丰 A 与 15 个改良恢复系配制的 15 个组合与对照组合天优华占相比，其白叶枯病抗性水平从至少中感提高到了高抗，褐飞虱抗性水平从 5.0 级提高到  $\leq 3.0$  级，其中组合天丰 A/R43-06 和天丰 A/R43-07 的 2 年小区平均产量高于对照天优华占，具有较好的生产应用前景<sup>[36]</sup>。

以岳恢 9113 为轮回亲本，分别获得了含纯合抗白叶枯病基因 *Xa21* 和抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 的改良恢复系品系 7 个。所有改良恢复系及其与 C815S 所配组合，除对 FuJ 菌株 (R8 小种) 表现感病外，对其余接种菌株均表现中抗以上抗性水平，对白叶枯病的抗谱及抗性水平较未改良的岳恢 9113 及对照组合 C 两优 343 均显著改良。苗期抗褐飞虱鉴定结果表明，所有改良恢复系及其与 C815S 所配组合均表现抗或高抗褐飞虱，褐飞虱抗性明显强于未改良的岳恢 9113 及对照组合 C 两优 343。农艺性状与小区产量测定结果表明，改良恢复系所配组合 C815S/BX9113-01 和 C815S/BX9113-12 产量较高、抗性较好，具有较好的生产应用价值<sup>[37]</sup>。

#### 4.2 优良不育系 Y58S、广占 63S 和荣丰 B 的白叶枯病和褐飞虱抗性改良

Y58S、广占 63S、荣丰 A 是当前杂交稻育种中广泛应用的两系与三系不育系。迄今为止，Y58S 为母本配制的组合有 78 个通过了国家或省级品种审定，广占 63S 为母本配制的组合有 16 个通过了国家或省级品种审定，荣丰 A 为母本配制的组合有 22 个通过了国家或省级品种审定 (<http://www.ricedata.cn/variety/>)。但是，这些组合均表现为感白叶枯病与褐飞虱，既存在病虫害暴发的风险，也限制

了它们的推广应用范围。

以 Y58S、广占 63S 为轮回亲本，采用分子标记辅助选择与表型鉴定技术相结合，分别获得了含纯合抗白叶枯病基因 *Xa21* 和抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15* 的改良不育系科 BX58S-2 和科 BX63S-2。孕穗期剪叶接种 5 个致病力强的白叶枯病菌株，结果显示，科 BX58S-2 和科 BX63S-2 除对 FuJ 菌株表现感病外，对其余 4 个菌株均表现中抗以上抗性水平，而未改良的 Y58S 和广占 63S 对全部菌株均表现感病。苗期褐飞虱抗性鉴定结果表明，科 BX58S-2 和科 BX63S-2 抗褐飞虱级别均为 3.67 级，抗性水平明显高于 Y58S (7.67 级) 与广占 63S (9.00 级)。此外，改良不育系科 BX58S-2 和科 BX63S-2 的不育临界温度低、异交特性好、配合力高，显示了很好的应用前景<sup>[38]</sup>。

以保持系荣丰 B 为轮回亲本，利用分子标记辅助回交技术获得了含抗褐飞虱基因 *Bph14* 和 *Bph15* 且株叶形态较好的改良株系 9 个。苗期褐飞虱抗性鉴定结果表明，改良保持系的褐飞虱抗性级别从 9.00 级 (荣丰 B) 提升到了至少 2.33 级。连续成对回交产生的不育系鉴定结果表明，由改良保持系科 Bph18B-2 (B6-11) 获得的不育系科 Bph18A-2 花粉败育彻底、株叶形态好，具有较好的应用价值<sup>[38]</sup>。

## 5 耐高温、耐干旱新种质挖掘与耐涝新种质创新

水稻虽属喜温作物，但抽穗期 35 °C 以上高温和干旱对花粉育性和结实率影响很大，严重影响水稻产量。爪哇稻的耐旱、耐热性较强。以 20% PEG-6000 作为渗透介质模拟干旱条件，芽期处理籼爪交重组自交系群体 RIL47 的 270 个株系，从中筛选出了最耐旱株系 47-274 和最敏感株系 47-299<sup>[39]</sup>。利用籼爪交重组自交系群体 RIL47 的 254 个株系为材料，在抽穗扬花期进行高温处理，筛选出 5 个耐高温株系 (07H1619、07H1590、07H1521、07H1706、07H1608) 和 3 个高温敏感株系 (07H1751、07H1710、07H1719)<sup>[40]</sup>。通过人工气候室鉴定和分期播种试验，对来自不同国家和地区的 95 份爪哇稻资源进行抽穗开花期耐高温特性评价，筛选出了 3 份抽穗期耐高温爪哇稻新种质 (IRAT109、260 和 L4-34)<sup>[41]</sup>。

抽穗开花期高温对 34 份东北粳稻花粉育性和结实率的影响研究表明，东稻 2 号、东农 03-33、东农 415-1、合江 195 和吉粳 3 的高温适应性较强<sup>[42]</sup>。对这 5 个抽穗期高温适应性较强的东北粳稻进行分期播种试验，从田间农艺性状表现和各材料

结实率与自然温度之间的关系来看,东稻 2 号和合江 195 可以较好的抵御初夏高温、作为早稻在湖南种植<sup>[43]</sup>。

水稻是半水生植物,长期深水涝渍会严重影响其生长,较长时间没顶淹涝会导致植株死亡。FR13A 是最耐淹的水稻品种,但是它秆高、感光、农艺性状差,没有直接利用价值。利用根据耐涝基因 *Sub1* 的序列开发出了 1 个共分离的分子标记 Sub1-1,同时在耐淹涝鉴定时采用 2 次淹涝法进行淹涝胁迫处理,创制出了 1 个耐淹涝、苯达松敏感的光温敏核不育系 Sub-1BS,它可作为耐涝育种的中间材料使用<sup>[44]</sup>。

## 6 展望

矮秆水稻种质资源的发现和利用,实现了水稻产量的第一次飞跃。野败细胞质雄性不育株的发现,奠定了水稻杂种优势利用的基础,成就了水稻产量的第二次飞跃。可见,优异种质的挖掘和创新是一项至关重要的基础性工作。分子生物学、功能基因组学和育种学的发展,使得水稻产量水平大大提高,水稻超高产品种的产量潜力已经达到亩产 1 000 kg (15 t/hm<sup>2</sup>) 以上。今后,依靠单个基因来显著提高水稻产量的道路将越来越艰难。提高水稻产量潜力需要高产、多抗、高效性状的紧密配合,提高稻田产出效益需要高产、多抗、高效、优质性状的全生产过程协同。近 10 年来,国审水稻品种中高产品种的比率一直保持在 70% 以上,国审水稻品种的总体优质比率达到 49.9%,但抗性品种比率不到 30%<sup>[45]</sup>。可见,在保持高产和优质的前提下,提升水稻品种的抗性是今后需要补齐的短板,我们创制的水稻耐逆境新种质将在提升水稻品种抗性中发挥重要作用。

值得特别指出的是,由于政策限制,转基因性状并不包含在现在的推广水稻品种之中,一旦政策放开它们将释放出巨大的红利。例如,抗除草剂性状方便除草,是直播栽培中急需的优异性状,可以大幅度提高生产效率、降低成本;抗螟虫性状可以避免使用高毒或中毒农药,将减少农药成本和环境污染风险。此外,生产植酸酶-抗菌肽融合蛋白的水稻不仅能解决养殖业中存在的抗生素滥用和高磷粪便排放污染环境两大难题,而且将大幅度提升水稻的附加值,具有诱人的应用前景。从当前实用的角度考虑,培育聚合多种耐逆境性状的新种质、新品种将是今后要重点突破的主攻方向。从创新和引领的角度考虑,生产具有特殊功能蛋白质的分子农

业将是未来要重点发展的新领域。

### 参考文献:

- [1] 肖国樱,陈芬,孟秋成,等.论湖南水稻育种的主攻方向和技术策略[J].杂交水稻,2015,30(4):1-5.  
Xiao G Y, Chen F, Meng Q C, et al. Key targets and technical strategy for rice breeding in Hunan Province[J]. Hybrid Rice, 2015, 30(4): 1-5.
- [2] Farooq M, Siddique K H M, Rehman H, et al. Rice direct seeding: Experiences, challenges and opportunities[J]. Soil and Tillage Research, 2011, 111(2): 87-98. DOI:10.1016/j.still.2010.10.008.
- [3] 肖国樱,陈芬,孟秋成,等.我国转基因抗除草剂水稻的生态风险与控制[J].农业生物技术学报,2015,23(1):1-11.  
Xiao G Y, Chen F, Meng Q C, et al. Ecological risk and management of herbicide-resistant transgenic rice (*Oryza sativa*) in China[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2015, 23(1): 1-11.
- [4] Bzour M, Zuki F M, Mispan M S. Introduction of imidazolinone herbicide and Clearfield® rice between weedy rice-control efficiency and environmental concerns[J]. Environmental Reviews, 2018, 26(2): 181-198. <http://dx.doi.org/10.1139/er-2017-0096>.
- [5] 肖国樱.作物对除草剂的抗性及其在杂种优势中应用策略的探讨[J].杂交水稻,1997,12(5):1-3.  
Xiao G Y. The view of crop herbicide resistance for heterosis utilization[J]. Hybrid Rice, 1997, 12(5): 1-3.
- [6] 肖国樱,唐俐,袁定阳,等.转 Bar 基因抗除草剂两系杂交早稻恢复系 Bar68-1 的培育研究[J].杂交水稻,2007,22(6):57-61.  
Xiao G Y, Tang L, Yuan D Y, et al. Studies on development of Bar68-1, a Bar-transgenic restorer line with herbicide resistance of two-line early hybrid rice[J]. Hybrid Rice, 2007, 22(6): 57-61.
- [7] Xiao G Y, Yuan L P, Sun S S M. Strategy and utilization of a herbicide resistance gene in two-line hybrid rice[J]. Molecular Breeding, 2007, 20(3): 287-292.
- [8] 肖国樱,邓力华.人工优化合成的 *Epsps* 基因与重组载体以及改变作物抗性的方法 [P]. 中国, ZL201110270905.7. 2015-01-14.  
Xiao G Y, Deng L H. Artificially optimized *Epsps* gene, recombinant vector and methods to enhance crop resistance [P]. China, ZL201110270905.7. 2015-01-14.
- [9] Deng L H, Weng L S, Xiao G Y. Optimization of *Epsps* gene and development of double herbicide tolerant transgenic PGMS rice[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2014, 16(1): 217-228.
- [10] 肖国樱,魏岁军,邓力华.核酸和检测转基因水稻 EB7001S 及其衍生系的方法以及试剂盒及其用途 [P]. 中国, ZL201310362525.5. 2018-04-13.  
Xiao G Y, Wei S J, Deng L H. Nucleic acid, method and kit for detecting transgenic rice EB7001S and its derived lines, as well as their application [P]. China, ZL201310362525.5. 2018-04-13.
- [11] 秦冠男,翁绿水,肖国樱.水稻密码子优化基因 *Mat<sup>#</sup>* 增强草铵膦抗性 [J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(10): 1457-1465.  
Qin G N, Weng L S, Xiao G Y. The *Mat<sup>#</sup>* gene optimized by codon bias of rice (*Oryza sativa*) enhances resistance to glufosinate [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2016, 24(10): 1457-1465.
- [12] 肖国樱,邓力华,翁绿水.人工优化合成的 *Pat<sup>#</sup>* 基因与重组载体以及改变作物抗性的方法 [P]. 中国, 201710093699.4. 2017-06-13.

- Xiao G Y, Deng L H, Weng L S. Artificially optimized *Pat<sup>#</sup>* gene, recombinant vector and methods to enhance crop resistance[P]. China, 201710093699.4. 2017-06-13.
- [13] 肖国樱, 翁绿水, 秦冠男. 人工优化合成的 *Mat* 基因与重组载体以及改变作物抗性的方法 [P]. 中国, 201610213307.9. 2016-04-07.
- Xiao G Y, Weng L S, Qin G N. Artificially optimized *Mat* gene, recombinant vector and methods to enhance crop resistance[P]. China, 201610213307.9. 2016-04-07.
- [14] Wang Z P, Deng L H, Weng L S, et al. Transgenic rice expressing a novel phytase-lactoferricin fusion gene to improve phosphorus availability and antibacterial activity[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(4): 774-788.
- [15] 肖国樱, 王作平, 邓力华, 等. 人工合成的融合基因 *PhyLf* 与重组载体以及改良作物磷有效性和抗菌活性的方法 [P]. 中国, 201610549891.5. 2016-7-14.
- Xiao G Y, Wang Z P, Deng L H, et al. Synthetic fusion gene *PhyLf*, recombinant vector and methods to enhance grain phosphorus availability and antibacterial activity in crops[P]. China, 201610549891.5. 2016-7-14.
- [16] 翁绿水, 陈芬, 肖国樱. *Cry2Aa* 基因优化设计及功能验证 [J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(11): 1261-1269.
- Weng L S, Chen F, Xiao G Y. Optimization and functional verification of *Cry2Aa* gene[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2013, 21(11): 1261-1269.
- [17] 肖国樱, 翁绿水. 密码子优化的 *Cry2Aa* 基因与重组载体以及改变作物抗性的方法 [P]. 中国, ZL201210280832.4. 2016-01-20.
- Xiao G Y, Weng L S. Codon optimization *Cry2Aa* gene, recombinant vector and methods to enhance crop resistance[P]. China, ZL201210280832.4. 2016-01-20.
- [18] Weng L S, Deng L H, Lai X F, et al. Optimization of the *Cry2Aa* gene and development of insect-resistant and herbicide-tolerant photoperiod-sensitive genic male sterile rice[J]. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2014, 50(1): 19-25.
- [19] 翁绿水, 蒋利平, 肖国樱. 抗虫抗除草剂转基因水稻恢复系 B2A68 的培育 [J]. 杂交水稻, 2013, 28(1): 63-67.
- Weng L S, Jiang L P, Xiao G Y. Development of an insect-resistant and herbicide-resistant transgenic restorer line B2A68 in rice[J]. Hybrid Rice, 2013, 28(1): 63-67.
- [20] Liu W Q, Meng Q C, Weng L S, et al. A comparative study of two-line early season hybrid rice with lepidopteran resistance[J]. Filed Crops Research, 2016, 187:107-112.
- [21] 蒋利平, 翁绿水, 肖国樱. 转基因水稻 B2A68 事件特异性检测方法的建设 [J]. 杂交水稻, 2013, 28(5): 60-67.
- Jiang L P, Weng L S, Xiao G Y. Establishment of an event-specific method to detect transgenic rice B2A68[J]. Hybrid Rice, 2013, 28(5): 60-67.
- [22] 肖国樱, 蒋利平, 翁绿水. 核酸和检测转基因水稻 B2A68 及其衍生系的方法以及试剂盒及其用途 [P]. 中国, ZL201310068126.8. 2017-05-03.
- Xiao G Y, Jiang L P, Weng L S. Nucleic acid, method and kit for detecting transgenic rice B2A68 and its derived lines, as well as their application[P]. China, ZL201310068126.8. 2017-05-03.
- [23] 翁绿水, 王作平, 肖国樱. 转基因水稻 B2A68 中抗虫蛋白 *Cry2Aa* 的表达特征和抗性分析 [J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(5): 756-763.
- Weng L S, Wang Z P, Xiao G Y. Expression profile of insecticidal protein *Cry2Aa* and lepidopteran resistance in transgenic rice (*Oryza sativa*) B2A68[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26(5): 756-763.
- [24] 肖国樱, 邓力华, 邓晓湘, 等. 密码子优化的 *Cry1Ca<sup>#</sup>* 基因与重组载体以及改变作物抗性的方法 [P]. 中国, ZL201310305677.1. 2017-11-17.
- Xiao G Y, Deng L H, Deng X X, et al. Codon optimization *Cry1Ca<sup>#</sup>* gene, recombinant vector and methods to enhance crop resistance[P]. China, ZL201310305677.1. 2017-11-17.
- [25] 邓力华, 邓晓湘, 曹正春, 等. 抗虫抗除草剂转基因水稻 B1C893 的获得与鉴定 [J]. 杂交水稻, 2014, 29(1): 67-75.
- Deng L H, Deng X X, Cao Z C, et al. Development and identification of herbicide and insect resistant transgenic plant B1C893 in rice[J]. Hybrid Rice, 2014, 29(1): 67-75.
- [26] 肖国樱, 魏岁军, 邓力华. 核酸和检测转基因水稻 B1C893 及其衍生系的方法以及试剂盒及其用途 [P]. 中国, 201610209349.5. 2016-04-06.
- Xiao G Y, Wei S J, Deng L H. Nucleic acid, method and kit for detecting transgenic rice B1C893 and its derived lines, as well as their application[P]. China, 201610209349.5. 2016-04-06.
- [27] Hu W B, Deng X Y, Deng X X, et al. Characteristic analysis of tetra-resistant genetically modified rice[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(3): 493-506.
- [28] 杜洪伟, 陈芬, 肖国樱. 拟南芥、芥菜 *DREB1A* 基因的克隆与植物表达载体的构建 [J]. 生物技术通报, 2008(4): 99-103.
- Du H W, Chen F, Xiao G Y. Cloning of *DREB1A* gene from *Arabidopsis thaliana* and *Capsella bursa-pastoris* and construction of plant expression vector[J]. Biotechnology Bulletin, 2008(4): 99-103.
- [29] 陈芬, 杜洪伟, 陈浩东, 等. 干旱响应转录因子 *DREB1A* 基因导入水稻光温敏核不育系的研究 [J]. 生命科学研究, 2008, 12(1): 24-28.
- Chen F, Du H W, Chen H D, et al. Studies on transformation of photo-sensitive and thermo-sensitive genic male sterile rice with dehydration responsive transcription factor gene *DREB1A*[J]. Life Science Research, 2008, 12(1): 24-28.
- [30] 陈浩东, 罗伯祥, 陈芬, 等. *CbDREB1A* 基因表达载体构建及转化水稻光温敏核不育系的研究 [J]. 杂交水稻, 2009, 24(6): 49-53.
- Chen H D, Luo B X, Chen F, et al. Construction of plant expression vector of *CbDREB1A* gene and its transformation into photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterile line in rice[J]. Hybrid Rice, 2009, 24(6): 49-53.
- [31] 罗伯祥, 邓力华, 陈芬, 等. *OsbHLH1* 基因过表达载体构建及转化水稻研究 [J]. 生物技术通报, 2009(7): 76-81.
- Luo B X, Deng L H, Chen F, et al. Construction of over-expression vector of *OsbHLH1* gene and transformation of rice[J]. Biotechnology Bulletin, 2009(7): 76-81.
- [32] 罗伯祥, 肖自友, 肖国樱. 转 *OsbHLH1* 和 *Bar* 基因水稻及相关特性分析 [J]. 农业生物技术学报, 2012, 20(1): 30-37.
- Luo B X, Xiao Z Y, Xiao G Y. Transgenic rice with *Bar* and



- OsbHLH1* genes and its agronomic trait analyses[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2012, 20(1): 30-37.
- [33] 罗伯祥, 肖自友, 邓力华, 等. 转山菠菜胆碱单加氧酶基因 (*AhCMO*) 水稻创制及其耐盐性研究 [J]. 生命科学研究, 2010, 14(3): 219-225.
- Luo B X, Xiao Z Y, Deng L H, et al. The development of transgenic rice with *AhCMO* gene and analysis of its salinity tolerance[J]. Life Science Research, 2010, 14(3): 219-225.
- [34] 金曦, 罗伯祥, 陈受宜, 等. 转 *BADH* 和 *Bar* 基因水稻培育及其相关特性评价 [J]. 生命科学研究, 2011, 15(3): 209-217.
- Jin X, Luo B X, Chen S Y, et al. Breeding and traits evaluation of *BADH* and *Bar* gene transgenic rice[J]. Life Science Research, 2011, 15(3): 209-217.
- [35] Deng L X, Chen F, Jiang L P, et al. Ectopic expression of *GmPAP3* enhances salt tolerance in rice by alleviating oxidative damage[J]. Plant Breeding, 2014, 133(3): 348-355.
- [36] Xiao Y L, Li J J, Yu J H, et al. Improvement of bacterial blight and brown planthopper resistance in an elite restorer line Huazhan of *Oryza*[J]. Field Crops Research, 2016, 186: 47-57.
- [37] He C, Xiao Y L, Yu J H, et al. Pyramiding *Xa21*, *Bph14*, and *Bph15* genes into the elite restorer line Yuehui9113 increases resistance to bacterial blight and the brown planthopper in rice[J]. Crop Protection, 2019, 115: 31-39. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2018.09.001>.
- [38] 肖友伦. 聚合抗白叶枯病和抗褐飞虱基因的杂交稻亲本培育与相关性状研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2016.
- Xiao Y L. Development of hybrid rice parental lines pyramiding bacterial blight and brown planthopper resistant genes and evaluation on related target traits of them[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2016.
- [39] 樊庆鲁, 郭加沅, 肖国樱. 水稻籼爪重组自交系群体芽期耐旱性鉴定 [J]. 广西植物, 2009, 29(1): 74-77.
- Fan Q L, Guo J Y, Xiao G Y. Drought tolerance of *indica/javanica* recombinant inbred line at germinating stage in rice[J]. Guihaia, 2009, 29(1): 74-77.
- [40] 周浩, 胡文彬, 王作平, 等. 抽穗扬花期高温对水稻重组自交系群体 RIL47 结实率的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 69-74.
- Zhou H, Hu W B, Wang Z P, et al. Effect of high temperature at heading and flowering stage on seed-setting rate of rice recombinant inbred line population (RIL47)[J]. Chinese Journal of Eco-agriculture, 2011, 19(1): 69-74.
- [41] 赵森, 于江辉, 周浩, 等. 抽穗开花期耐高温的爪哇稻资源筛选 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(3): 384-389.
- Zhao S, Yu J H, Zhou H, et al. Screening of *javanica* rice for thermo-tolerance at heading stage[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(3): 384-389.
- [42] 于江辉, 赵森, 周浩, 等. 抽穗开花期高温对东北粳稻花粉育性和结实率的影响 [J]. 湖南农业科学, 2012(5): 1-4, 8.
- Yu J H, Zhao S, Zhou H, et al. Effect of high temperature at heading stage on pollen fertility and seed setting rate of *japonica* rice from Northeast China[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2012(5): 1-4, 8.
- [43] 于江辉, 赵森, 周浩, 等. 分期播种对耐高温东北粳稻农艺性状的影响及耐热性评价 [J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(8): 1037-1042.
- Yu J H, Zhao S, Zhou H, et al. Effect of interval sowing on agronomic traits and thermo-tolerance of *japonica* rice from Northeast China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2012, 20(8): 1037-1042.
- [44] Li J J, Xiao Y L, Xiao G Y. Selection of submergence tolerant homozygous line by STS marker and twice submergence stress[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2012, 11(12): 1940-1947.
- [45] 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 [J]. 湖北农业科学, 2017, 56(21): 4035-4039, 4055.
- Zeng B, Li A H, Lü H X. Several features of approval and promotion of rice varieties in recent years in China[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2017, 56(21): 4035-4039, 4055.

(责任编辑: 王育花)

# RESEARCH OF AGRICULTURAL MODERNIZATION ( Bimonthly )

Vol. 39, No. 6 ( Sum. No. 229 )

Nov., 2018

## CONTENTS

- Taking upon the new challenge of agricultural ecological environment, and writing a new chapter of innovation and leaping development..... TAN Zhi-liang, WANG Ke-lin, CHEN Hong-song ( 891 )
- The key geo-biochemical processes of the long-term carbon sequestration and its mechanisms in the subtropical paddy soils ..... WU Jin-shui, LI Yong, TONG Cheng-li, XIAO He-ai, LIU Shou-long, GE Ti-da, ZHOU Ping, SHEN Jian-lin, ZHU Zhen-ke, HUANG Xi-zhi ( 895 )
- Characteristics and mechanisms of soil organic carbon accumulation and stability in typical karst ecosystems ..... CHEN Xiang-bi, HE Xun-yang, HU Ya-jun, SU Yi-rong ( 907 )
- Nitrogen biogeochemical cycling and its effects on carbon sequestration in karst ecosystems, southwest China ..... LI De-jun, CHEN Hao, XIAO Kong-cao, ZHANG Wei, WANG Ke-lin ( 916 )
- A review on the microbial regulation mechanism of N<sub>2</sub>O production and emission of rice paddy ecosystems ..... QIN Hong-ling, CHEN An-lei, SHENG Rong, ZHANG Wen-zhao, XING Xiao-yi, WEI Wen-xue ( 922 )
- Ecohydrology in karst region of southwestern China under changing climate and human activities: A review ..... LIU Mei-xian, XU Xian-li ( 930 )
- Influence with its regulating mechanism of the Three Gorge Dam operation on plant distributing patterns in the Dongting Lake ..... LI Feng, XIE Yong-Hong, CHEN Xin-Sheng, DENG Zheng-Miao, ZOU Ye-ai, LI Xu, HOU Zhi-Yong, ZENG Jing, HU Jia-Yu ( 937 )
- Germplasm innovation of stress tolerance in rice: Progress we have made in past decade ..... XIAO Guo-ying, DENG Li-hua, WENG Lu-shui, XIAO You-lun, LI Jin-jiang, YU Jiang-hui, MENG Qiu-cheng ( 945 )
- Research progress of wetland plant propagule banks ..... CHEN Xin-sheng, CAI Yun-he, WANG Hua-jing, DENG Zheng-miao, LI Feng, HOU Zhi-yong, XIE Yong-hong ( 953 )
- Effect and technologic practicing progress of low-protein diet in pig ..... LI Feng-na, YIN Jie, DUAN Ye-hui, HE Liu-qin, LI Tie-jun, HUANG Rui-lin, YIN Yu-long ( 961 )
- The intestinal development and the mechanisms of nutritional regulation of amino acids in piglets ..... TAN Bi-e, WANG Jing, YIN Yu-long ( 970 )
- Research progress and prospects on the interface physical chemistry properties in nutrient digestion ..... TANG Shao-xun, DANG Tan, TAN Zhi-liang ( 977 )
- The rodent community management by concept of “the social-economic-natural complex ecosystem” in Dongting Lake region ..... ZHANG Mei-wen, WANG Yong, LI Bo, ZHOU Xun-jun ( 986 )
- Wetland ecological restoration techniques and models in Dongting Lake basin ..... DENG Zheng-miao, XIE Yong-hong, CHEN Xin-sheng, LI Feng, ZOU Ye-ai, HOU Zhi-yong, LI Xu, ZENG Jing, LI Bo ( 994 )
- Controlling mechanisms and technology demonstrations of agricultural non-point source pollution in subtropical catchments ..... WU Jin-shui, LI Yong, LI Yu-yuan, XIAO Run-lin, WANG Yi, SHEN Jian-lin, ZHOU Jiao-gen, LI Xi, LIU Xin-liang, LUO Pei, WANG Juan, MENG Cen, WANG Mei-hui, LIU Ji ( 1009 )
- Research advances of *Myriophyllum spp.* -based wetland for wastewater treatment and resource utilization ..... LIU Feng, LUO Pei, LIU Xin-liang, LI Bao-zhen, LI Yong, XIAO Run-lin, LI Yu-yuan, WU Jin-shui ( 1020 )
- Advances and prospects of safety agro-utilization of heavy metal contaminated farmland soil ..... HUANG Dao-you, ZHU Qi-hong, ZHU Han-hua, XU Chao, LIU Shou-long ( 1030 )
- A perspective on the selection and breeding of low-Cd rice ..... CHEN Cai-yan, TANG Wen-bang ( 1044 )

## 欢迎订阅 2019 年《农业现代化研究》

欢迎订阅 欢迎投稿

《农业现代化研究》是由中国科学院主管、中国科学院亚热带农业生态研究所主办的农业综合性学术刊物，科学出版社出版。其办刊宗旨是探索和研究具有中国特色的农业现代化理论、战略、方针、道路及我国农业现代化进程中的有关科学技术、经济、生态、社会各方面协调发展问题，促进国内外学术交流与合作，为我国农业可持续发展和农业现代化建设服务。它是国内唯一以农业现代化为主题内容，以自然科学为主，兼融人文社会科学为特色的学术性、综合性农业学术期刊。注重以宏观和综合为主，宏观战略与微观技术相结合，综合性与专业性相结合，自然科学与社会科学相结合，理论与实际相结合的原则。主要刊登农业发展战略和农业基础科学及其交叉学科的基础理论研究和应用研究方面的学术论文、科研报告、研究简报等。内容包括农业发展战略、农业可持续发展、区域农业、生态农业、农业生物工程、信息农业、农村生态环境、农业经济、农业产业化、农业系统工程、农业机械化、高新技术应用、资源利用与保护、国外农业等。

《农业现代化研究》从 1992 年起一直被列入全国中文核心期刊，并编入《中国学术期刊（光盘版）》、中国期刊网、万方数据库、中国科学引文数据库、中国科技期刊数据库和 CABI 文摘库、Agrindex 等国际权威检索系统。曾先后被评为中国科学院优秀期刊、湖南省一级期刊和优秀期刊。

《农业现代化研究》为双月刊，逢单月出版。大 16 开国际版本，每册定价 15.00 元。向国内外公开发行人，国内邮发代号 42—46，全国各地报刊发行局（所）均可订阅；国外由中国国际图书贸易总公司负责发行，代号：BM6665。主要读者对象：农业院校师生，广大农业科技工作者，各级领导干部和管理人员。

编辑部地址：湖南长沙市芙蓉区远大二路 644 号中国科学院亚热带农业生态研究所，邮编：410125

联系电话：0731-84615231；E-mail: nyxdhyj@isa.ac.cn

网址：<http://nyxdhyj.isa.ac.cn/ch/index.aspx>；微信公众号：nyxdhyj

**农业现代化研究**  
NONGYE XIANDAIHUA YANJIU

（双月刊，1980 年创刊）

第 39 卷第 6 期（总第 229 期）2018 年 11 月

RESEARCH OF AGRICULTURAL  
MODERNIZATION

(Bimonthly, started in 1980)

Vol. 39, No. 6 (Sum. No. 229) Nov., 2018

主 管	中国科学院	Administrated by	Chinese Academy of Sciences
编 辑	《农业现代化研究》编辑部 地址：湖南长沙市芙蓉区远大二路 644 号 邮编：410125 电话：0731-84615231 E-mail: nyxdhyj@isa.ac.cn	Edited by	Editorial Department of Research of Agricultural Modernization
主 办	中国科学院亚热带农业生态研究所	Address	No. 644, Yuanda 2nd Road, Furong District, Changsha City, Hunan, China
主 编	王克林	Postal Code: 410125 Telephone: 0731-84615231	
副 主 编	吴金水	Sponsored by	Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences
出 版	<b>科学出版社</b> (北京东黄城根北街 16 号, 邮编: 100717)	Chief Editor	WANG Ke-lin
印刷装订	湖南省农业科学院印刷厂	Associate Editor	WU Jin-shui
国内总发行	中国邮政集团公司湖南省报刊发行局	Published by	Science Press(16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China)
国外总发行	中国国际图书贸易总公司 地址: 北京 399 信箱 邮编: 100044	Distributed	China International Book Trading Corporation
订 购 处	全国各地邮政局(所)	Abroad by	(P. O. Box 399, Beijing 100044, China)

ISSN 1000-0275  
CN 43-1132/S

国内邮发代号 42—46  
国外发行代号 BM6665

国内外公开发行  
定价: 15.00 元