

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 (N₂O) 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：

陈彩艳, 唐文帮. 筛选和培育镉低积累水稻品种的进展和问题探讨 [J]. 农业现代化研究, 2018, 39(6): 1044-1051.
Chen C Y, Tang W B. A perspective on the selection and breeding of low-Cd rice [J]. Research of Agricultural Modernization, 2018, 39(6): 1044-1051.
DOI: 10.13872/j.1000-0275.2018.0095



筛选和培育镉低积累水稻品种的进展和问题探讨

陈彩艳¹, 唐文帮²

(1. 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;
2. 湖南农业大学农学院, 湖南长沙 410128)

摘要: 推广镉低积累品种是重金属污染农田安全利用的前提, 筛选和培育镉低积累水稻品种已经成为水稻育种家的一个重要任务。近年来人们对镉低积累品种的筛选和培育工作投入较大的精力, 但是由于稻米镉积累是一个复杂性状, 受环境和基因型共同调控, 人们对重金属低积累品种的定义、特征、筛选认定方法等并没有形成一致意见。本文主要介绍了最近几年国内外在镉低积累水稻品种筛选和定向培育方面的最新成果。在此基础上, 从遗传学和农学角度提出了我们对镉低积累品种的定义及其特征的理解: 镉低积累品种是指在相同环境条件下稻米镉积累量相对较低的品种, 其在高镉(有效态)背景下稻米镉含量相对较低, 中低镉背景下能达标, 而低镉土壤背景下不超标。虽然稻米镉积累受环境和遗传因素共同调控, 但镉积累特性遗传率高, 降低稻米镉积累量不影响水稻的生育期、产量及其他必需微量元素的含量。镉低积累品种和镉高积累品种稻米镉积累量的差异随环境变化而变化, 在高镉背景下相差较大, 而在低镉土壤背景下差异变小。因此筛选认定镉低积累品种时, 我们建议先在高镉背景下比较不同品种的相对镉含量, 筛选镉积累相对较低的品种, 然后在低镉条件下评价其产品的达标频率, 确定其安全生产所需的环境条件。

关键词: 水稻; 低镉; 遗传; 筛选; 育种

中图分类号: S503.3

文献标识码: A

文章编号: 1000-0275 (2018) 06-1044-08

A perspective on the selection and breeding of low-Cd rice

CHEN Cai-yan¹, TANG Wen-bang²

(1. Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha, Hunan 410125, China; 2. College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Rice has been a leading source of dietary Cd, a highly toxic trace element that presents in soil naturally and enters into food chain via soil-to-crop pathway. Natural variation occurs in the uptake, transportation, and compartmentation of Cd in rice. Selection and breeding of low-Cd rice has been a useful tool to prevent rice-derived products from exceeding the maximum limit of Cd. Selection programs for a low-Cd content of rice have been established and a stack of low-Cd rice cultivars have been identified from mega rice germplasms. In addition, low-Cd rice inbred lines and hybrid combinations have been successfully developed with marker-assisted selection in our rational design rice breeding program. In this paper, we updated the latest achievement of low-Cd rice selection and breeding in Southern China and summarized the characteristics of low-Cd rice and defined the low-Cd rice agronomically. Though the Cd level in rice grain is controlled by both environmental and genetic factors, the trait is highly heritable, and low-Cd gene can reduce the average grain Cd levels without destroying rice yield and essential micronutrient element level. Because the difference of grain-Cd level between high-Cd rice and low-Cd ones varied with soil and water conditions, being smaller in environments which generally produced a low grain Cd concentration, and greater in environments that produced a high-Cd concentration, the low-Cd rice should be first identified in a soil context with high Cd bio-availability and then be evaluated for the ability to reduce grains- Cd level below proposed international limits in a low-Cd soil.

Key words: rice; low-Cd; inheritance; selection; breeding

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0800901), 国家科技支撑计划 (2015BAD05B02) 和中科院重点部署项目 (KFZD-SW-111)。

作者简介: 陈彩艳 (1973-), 男 (侗族), 湖北宣恩人, 博士, 教授, 研究方向为水稻重金属分子遗传, E-mail: cychen@isa.ac.cn。

收稿日期: 2018-10-22, 接受日期: 2018-10-31

Foundation item: The Key Project of the National Key R&D Program (2017YFD0800901); National Science and Technology Support Program (2015BAD05B02) and Key Research Program of the Chinese Academy of Sciences (KFZD-SW-111).

Corresponding author: CHEN Cai-yan, E-mail: cychen@isa.ac.cn.

Received 22 October, 2018; **Accepted** 31 October, 2018

随着工业化的发展,我国土壤受镉(Cd)、砷(As)等重金属污染的面积逐步扩大。其中,镉污染耕地超标位点为7.0%^[1]。水稻是一种对镉吸收能力较强的植物,低浓度的土壤镉污染会导致稻米品质下降,高浓度的土壤镉污染会导致水稻减产。推广镉低积累品种(variety)、全生育期淹水灌溉(irrigation)、酸性土壤pH值调增(pH)相结合的“VIP”技术体系是重金属镉污染超标农田治理的有效措施^[2]。由于镉低积累品种的效应不如水分管理和pH值调控的效应明显,在相当长的时间里人们对低积累品种的研究与推广工作并未引起足够重视。但是,最近几年的污染农田安全利用实践表明,镉低积累品种是镉超标农田安全利用的必要条件。推广低积累水稻品种既不增加水稻生产成本,又与现有的耕作制度无明显冲突,因此其在整个镉污染农田安全利用技术体系中的份量正在逐步加重。

1 镉低积累品种的定义及其特征

1.1 镉低积累水稻品种的定义

简单地讲,镉低积累水稻品种就是在相同土壤环境条件下稻米镉积累量相对较低的水稻品种。镉低积累品种是一个相对的概念,由于稻米镉积累受土壤环境和农艺措施的综合调控,目前人们还没有发现绝对的镉低积累品种。结合镉低积累品种的遗传学和农学特征,这类品种在镉高度污染的土壤中(有效态含量高)种植,稻米镉积累量相对较低;在镉中、轻度污染的土壤中种植,稻米镉积累量可以达标;在镉达标的土壤中种植,稻米镉积累量不超标。当土壤镉污染程度高时,稻米镉不可能达标,这个时候基因型决定的表型差异变异能够最大化,所以镉低积累品种表型最明显;中、轻度污染条件下,镉低积累品种和高镉品种稻米镉积累量也能表现出差异,但差异相对较小,环境变异和栽培措施造成的差异有时会掩盖基因型造成的差异,通过农艺措施调控可以实现稻米达标;达标土壤条件下,重金属低积累品种的镉低积累特性表现稳定,不随环境变化和栽培措施的改变和导致稻米镉积累超标。当然,作物重金属积累涉及到食品安全、生

态修复、农学及遗传学等多个领域,人们的知识背景不同,对重金属低积累品种的界定也有不同标准。如在食品安全领域侧重于强调低积累品种的农产品要符合国家安全标准,而在生态修复领域则侧重于强调其吸收能力和富集系数要小于某一特定值。

1.2 镉与其他重金属的互作效应

镉低积累品种中镉与微量元素的关系是人们的一个重要关注点。作为一种非必需元素,镉是伴随生物体内其他必需元素的吸收和转运而进入生物体内的。如镉的吸收是通过*NRAMP5*, *NRAMP1*进行^[3-4],转运由*HMA2*和*LCT1*等基因参与完成^[5-6],这些基因既能转运镉,也能转运锌和锰等其他必需元素。另外,在生产上施用一些必需元素制剂,如硅、锌、铁、锰等制剂也可能降低稻米的镉积累量^[7]。因此,人们担心重金属低积累品种在降低重金属含量的同时会降低必需微量元素的含量,从而降低稻米的营养价值。我们研究了铜、铁、镁、锰、镍、铅和锌等金属元素与糙米镉含量的相关性,发现除个别情况外,在田间镉污染情况下生产出的稻米的镉含量和这几种元素间均无显著相关性(表1)^[2],该结论与已有的遗传学研究结果一致。从遗传学的角度分析,目前还没有一个已知的稻米镉积累的QTL与这些必需元素含量的QTL区域重叠。因此,已有的证据不支持降低稻米镉含量会导致营养元素含量下降的推断。上述看似相互冲突的研究结果表明,目前已经发现的控制稻米镉吸收、转运的这些基因参与了稻米镉积累的必要过程,但不是控制稻米镉积累基因型差异的关键基因。我们最近的分子遗传学研究也验证了这一点,稻米镉积累的品种间差异主要是*OsHMA3*的等位变异引起的。该基因定位在液泡膜上,专一性地将进入细胞质的镉向液泡内转运,阻滞镉向地上部转运,从而降低镉在籽粒中累积。该基因的功能缺失突变会造成稻米高富集^[8-11]。相对于多数粳稻品种的强等位基因型而言,多数籼稻品种具有一个弱等位基因型,因此籼稻的稻米镉含量一般高于粳稻,而整合了粳稻相关等位基因的籼稻品种则积累较低的镉。

1.3 稻米镉积累与水稻生育期及产量的相关性

表1 糙米镉含量与其他金属元素间的相关性^[2]

Table 1 Correlations of grain Cd and other metal elements concentrations

土壤镉含量(mg/kg)	项目	Cu	Fe	Mn	Ni	Pb	Zn	Mg
0.3	Cd	0.04	-	0.06	0.13	-0.02	0.05	0.11
1.8	Cd	0.03	-	0.05	-0.14	0.09	0.05	0.05
2.0	Cd	-0.04	0.14	-0.06	0.04	0.13	-0.03	-0.06
2.4	Cd	0.03	0.12	0.45**	-0.13	-0.07	0.07	0.23**

注:标注**表示 $P < 0.01$; -表示数据未检测。

水稻的生育期越长,其产量会相对较高,同时其吸收并积累到体内的镉会相对较多。因此人们凭直觉认为,稻米镉积累与生育期及产量成正比。关于生育期和稻米镉积累的相互关系,不同的学者得到不同的结论,这既可能与选用的材料有关,也可能与栽培措施(如水分管理)有关。最早认为镉与生育期相关联的遗传学证据来源于日本科学家的稻米镉积累 QTL 定位研究,其定位若干与镉含量相关的 QTL,但仔细分析发现这些 QTL 都位于已知的调控生育期的染色体区段内^[12]。也就是说,稻米镉积累的 QTL 位点和生育期控制位点可能存在连锁累赘,或者属于一因多效的同一位点。与之一致的是,我们实验室也发现有低镉基因与生育期基因存在连锁累赘现象。但是,稻米镉积累和生育期控制都是有多基因控制的数量性状,个别基因的连锁并不代表二者的性状一定存在相关性。最近 Sun^[2]和 Duan^[13]分别调查了 617 个和 471 个品种的稻米镉积累与生育期的关系。Sun 利用全生育期干湿交替的方法排除水分管理模式干扰,在这种情况下,二者之间具有一定的相关性,但相关系数较低^[2]。而 Duan 采用常规的水分管理模式,即中期晒田和成熟期断水,结果发现稻米镉积累量与生育期显著正相关^[13]。因此,稻米镉积累量是否与生育期成正相关还需要更多的试验数据支持。不过需要指出的是,即使生育期相同,稻米镉积累量也有较大的差别,筛选和培育镉低积累品种不受生育期和产量的限制。

1.4 镉低积累水稻品种的类型及其遗传力

杂交稻具有广泛的杂种优势,其较高的肥水利用效率使人们直觉地认为杂交稻的稻米镉含量也较常规稻高。因此,很多人认为重金属低积累品种主要在常规稻中,而杂交稻的稻米镉含量则相对较高,没有镉低积累品种。2014—2016 年,我们以 617 份长江中下游主栽籼稻杂交稻品种、68 份来源广泛的常规稻品种为试验材料,进行了稻米镉含量的比较分析^[2]。总体来看,杂交籼稻与常规籼稻亚群镉含量无显著差异($P>0.05$),与常规粳稻亚群镉含量差异显著($P<0.01$)。杂交稻与其亲本间的籽粒镉进行比较,未发现统一规律,既存在杂交稻比其亲本(父本)稻米镉含量高的品种,也存在低的或相差不大的品种,表明杂交稻稻米镉含量不一定比亲本高。在比较杂交稻籽粒镉含量与常规稻各亚群及不同生态型籽粒镉含量的差异时,我们发现杂交籼稻群体籽粒镉含量与籼稻亚群相近。因此,镉低积累品种的筛选培育与品种类型无关,而主要是其遗传背景

决定的。

根据双因素方差分析,以水稻基因型和大田土壤污染作为两个参考因素,我们分析了 87 份材料在 4 个不同污染大田中稻米镉含量表型变异,发现相对于水稻基因型,大田土壤污染是决定水稻稻米镉含量的主要因素,占表型变异的 61.4%,而基因型则只决定了表型变异的 16.5%。但是在相同的或相似的大田污染环境下,水稻稻米镉含量变异则主要受其基因型的控制,达到极显著水平(4 个土壤污染环境下 $P<0.001$)。这说明,在不同的污染环境下,水稻稻米镉含量主要由环境决定,而在相同或相似的污染环境下,水稻基因型决定了稻米镉含量表型的变异。

2 镉低积累品种的筛选认定方法

由于目前筛选和认定重金属低积累品种的方法较多,如排序法,分级法,富集系数法等,人们对镉低积累品种的筛选、认定还没有形成统一的标准。各种方法都有一定的合理性,但也有不少争论。主要争议在于:1) 没有对照品种,2) 基因型差异最大化与国家稻米镉安全标准限值的矛盾。从筛选最终目标来说,我们筛选重金属低积累品种是稻米镉积累量相对较低,在一定条件下能达到国家安全限值标准的品种。但是稻米镉积累量随环境变化而变化,是一个连续的动态变化的正态分布曲线。与硬质小麦镉低积累品种的表现类似(图 1A),当稻米镉积累量总体较大时,基因型差异则较大。随着整体稻米镉积累量的降低,稻米镉积累基因型差异也会减少,并且环境变化导致的差异会掩盖基因型差异(图 1B、图 1C)。无论安全标准是 0.2 mg/kg 还是 0.4 mg/kg,都是一个人为的限量标准,而水稻作为一个生物体并不认识这样一个标准。随着土壤水分、pH 值、土壤理化性质等环境条件的变化,土壤有效态镉会随之变化,从而最终改变稻米镉的积累量。因此,在镉低积累品种筛选和认定时要求一次实验既能分辨出各品种镉积累量基因型差异,又要确保目标品种的稻米镉积累量不超标是一件非常困难的事情。因此,我们建议根据稻米镉积累基因型差异的特点,以目前表现稳定的镉低积累品种为对照,先在较高的镉污染土壤条件下筛选出镉积累量相对较低的品种,然后在较低镉背景下评价其超标频率,明确其安全生产所需的环境条件,最终认定高镉污染条件下稻米镉含量相对较低、中低镉污染条件下能达标、而达标土壤条件下不超标、多重环境条件下表现稳定的低积累品种作为镉低积累品种。

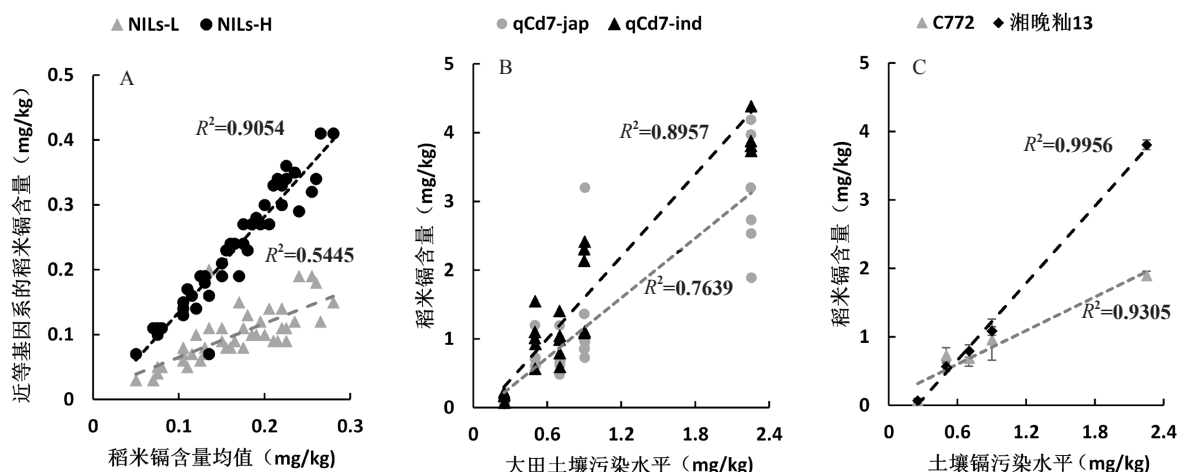


图 1 镉高、低积累品种或近等基因系在不同土壤镉浓度条件下的籽粒镉积累差异

Fig. 1 Grain-Cd concentrations varied according to soil-Cd level

注：图 1A 硬粒小麦近等基因系麦粒镉含量差异随麦粒镉含量平均值增加而增加；(B) 水稻 *qCd7* 近等基因系稻米镉含量差异在土壤镉浓度越高时越明显；(C) 镉低积累品种 C772 和湘晚籼 13 稻米镉含量在不同土壤镉污染条件下的比较。

3 筛选的镉低积累品种

稻米镉积累具有广泛的基因型差异，品种不同，其对镉的吸收，转运和分配能力会有差异，因此利用稻米镉积累的基因型差异，从已有的稻种资源中筛选镉低积累品种是生态学家和生物学家的首要选择^[9-12]。由于镉低积累品种筛选过程耗时较长，加上水稻品种更新较快，所以虽然镉低积累品种筛选的研究报告较多，但商业化应用的还很少。目前只有个别突变体和湖南推荐的应急性镉低积累品种在重金属污染农田治理实践中得到应用。

水稻镉吸收主要通过锰离子转运蛋白 NRAMP5 进行，Ishikawa 等^[12]利用碳离子束辐射诱变（Carbon ion-beam irradiation）越光（Koshihikari）获得 3 株 NRAMP5 基因突变体，这三个突变体稻米镉含量在镉污染条件下显著降低（0.05 mg/kg VS 1.73 mg/kg），其中两株在农艺性状和经济产量指标方面没有明显的差异^[14]。最近，Tang 等^[15]也获得了该基因在华占等背景下的基因敲除突变体，考种数据表明该基因能够降低镉含量，对农艺性状和除锰以外的其他微量元素的含量影响不明显^[15]。但是，NRAMP5 是水稻吸收锰的主要通道，这些突变体的锰含量也显著降低。由于锰是必需元素，该基因在中花 11 背景下突变体的生长发育受阻，生物量和籽粒产量显著降低^[3]，因此，敲除该基因是否会造成农艺表型方面的变化需要更为广泛的试验验证。如果最终证明某些水稻材料能耐受较低水平的锰，或者这些材料的 NRAMP5 敲除后，另外的一些基因能代偿性的增加锰的吸收而不增加镉的吸收量，则可以通过

基因工程手段改造 NRAMP5 来大幅降低土壤镉污染带来的稻米镉超标风险。另外，还有两个有望成为低镉育种材料的突变体是 *lct1* 和 *lcd* 突变体^[5, 16]。*LCT1* (Low-affinity cation transporter 1) 在膨大的维管束和散生维管束中表达，将叶片和茎节中的镉向籽粒转运。RNAi 干扰表达后该植株的镉含量能降低到原来的一半，但农艺性状和其他微量元素含量没有变化^[5]。*lcd* 是一个水稻 *Tos17* 插入突变体，该基因突变后即能增加水稻对镉的抗性，也能减少稻米的镉含量^[16]。这两个基因的突变体都有望整合到主栽品种中用于镉低积累品种培育，但它们实际效应的大小还有待于更广泛研究。

从 2014 年开始，湖南开始大规模筛选低镉主栽品种，通过多年、多点、多重的大田试验及盆栽试验，先后从 685 个主栽品种中筛选出了 49 个镉积累相对较低的品种作为应急性镉低积累品种。这些低积累品种两年内在安全利用区推广应用累计达 40 万 hm^2 （表 2）。另外，2017 年 Duan 等^[13]面向全国推荐了 8 个镉低积累品种。上述品种都是目前市场占有率较高的品种，很多具有高产、高抗、优质、低镉的特性。这些品种有很多共性：早稻主要是株两优系列，共 9 个；中稻 C 两优系列和 Y 两优系列各 4 个，深两优系列 3 个；晚稻 C 两优系列 6 个，深优系列和金优系列各 3 个，H 优系列 2 个。追溯筛选出的镉低积累水稻品种母本的共同来源发现，三系不育系主要来源于非改 B，两系不育系主要来源于株 1S 和培矮 64S；父本来源较广，其中与三个以上品种有亲缘关系的亲本有：蜀恢 527（12 个品种）、先恢 207（4 个品种）、明恢 63（4 个

表 2 筛选界定的镉低积累水稻品种名录
Table 2 The list of low-Cd mega-rice variety

序号	品类	品种	母本 / 父本	序号	品类	品种	母本 / 父本
1	早稻	湘早籼 45 号	-	30	中稻	深两优 5814	Y58S/ 炳 4114
2	早稻	中嘉早 17	-	31	中稻	深优 9595	深 95A/R6295
3	早稻	湘早籼 32 号	-	32	中稻	深优 9519	深 95A/R6319
4	早稻	湘早籼 42 号	-	33	中稻	晶两优华占	晶 4155S/ 华占
5	早稻	株两优 189	株 1S/R189	34	中稻	建两优华占	建 S/ 华占
6	早稻	株两优 819	株 1S/ 华 819	35	中稻	德香 4103	德香 074A/ 泸恢 H103
7	早稻	株两优 729	株 1S/E7299	36	中稻	泸优 9803	泸 98A/ 泸恢 H103
8	早稻	株两优 706	株 1S/R706	37	中稻	皖稻 153	1892S/RH003
9	早稻	株两优 211	株 1S/ 华 211	38	中稻	和两优 1 号	和 620S/ 炳 4114
10	早稻	株两优 15	株 1S/H98-15	39	晚稻	湘晚籼 12 号	-
11*	早稻	株两优 168	株 1S/R168	40	晚稻	湘晚籼 13 号	-
12	早稻	株两优 176	株 1S/ 怀 176	41	晚稻	金优 59	金 23A/R59
13	早稻	株两优 929	株 1S/E929	42	晚稻	金优 498	金 23A/R498
14*	早稻	金优 402	金 23A/R402	43	晚稻	金优 284	金 23A/ 华恢 284
15*	早稻	金优 463	金 23A/To463	44	晚稻	湘菲优 8118	湘菲 A/ 湘恢 8118
16	早稻	欣荣优 123	欣荣 A/R123	45	晚稻	C 两优 266	C815S/R07266
17	早稻	潭两优 215	潭农 S/ 潭早 215	46	晚稻	C 两优 7 号	C815S/R777
18	早稻	两优早 17	9771S/ 中嘉早 17	47	晚稻	C 两优 396	C815S/R396
19*	早稻	T 优 535	T98A/To535	48	晚稻	两优 336	C815S/R336
20*	早稻	杰丰优 1 号	杰丰 A/ 望恢 493	49	晚稻	深优 9559	深 95A/R5359
21*	早稻	I 优 899	优 IA/R899	50	晚稻	深优 9586	深 95A/R8086
22	中稻	C 两优 386	C815S/R386	51*	晚稻	深优 957	深 95A/A-7
23	中稻	C 两优 651	C815S/ 蜀恢 527	52	晚稻	H 优 159	H28A/R51059
24	中稻	C 两优 755	C815S/R755	53	晚稻	H 优 518	H28A R51084
25	中稻	C 两优 87	C815S/ 蜀恢 527	54	晚稻	丰源优 272	丰源 A/ 华恢 272
26	中稻	Y 两优 2108	Y58S/ 怀恢 210-8	55	晚稻	中优 9918	中 9A/R9918
27	中稻	Y 两优 488	Y58S/ 奥 R488	56	晚稻	隆香优 130	隆香 A/R130
28	中稻	Y 两优 9918	Y58S/R928	57*	晚稻	隆平 602	1161S/ 蜀恢 527
29	中稻	Y 两优 19	Y58S/R19				

注：标注 * 为 Duan 等^[13]推荐，其他品种为湖南省农委推荐（http://www.hnagri.gov.cn/web/kjjyc/tzgg/content_262315.html）。

品种)、岳恢 9113 (4 个品种)、绵恢 725 (3 个品种)、丰优早 11 (3 个品种)。这些共同来源亲本，可能是水稻低镉基因的来源，在育种和低镉基因资源挖掘方面具有重要价值。

4 低累积水稻品种的定向培育

4.1 两个低累积作物品种选育的成功案例

稻米镉超标是最近才引起关注的现象，以往水稻育种家并不关注稻米重金属含量这一性状，所以目前很少有低镉水稻品种定向培育的成果报道。但是，水稻并不是第一个遭遇品质危机的作物，低镉向日葵和低镉硬质小麦的培育过程或许可以为镉低积累水稻品种定向培育提供借鉴经验^[17]。1992 年，德国制定了 0.6 mg/kg 的向日葵镉含量标准，这使得产自美国 North Dakota 州和 Minnesota 州的食用型葵花籽达不到安全条件。这两个州的土壤是细沙壤土，排水不畅，含有较多的氯离子，因此镉的

有效性较高，产生的食用葵花籽的镉平均含量为 1.33 mg/kg。Li 等^[18]通过对 200 份种质资源的筛选 (1994 年)，筛选出了 2 个镉低积累品种 Primrose 和 HA290，及两个镉含量中等的保持系 HA323 和恢复系 RHA324。通过筛选 HA323/HA290 的后代，筛选出两个低镉新品种 HA448 和 HA449。从 RHA324/Primrose 的后代中筛选出了 RHA450 恢复系。HA448/RHA450 和 HA449/RHA450 杂交种在 2000—2002 年三年实验中的平均镉含量降低 50% 以上^[19]。硬质小麦比普通小麦累积更多的镉。加拿大于 1991 年启动了低镉硬质小麦育种计划。在最初的资源调查中发现了 Hercules 及其衍生品种 Arcola 的籽粒镉含量相对较低，其中 Arcola 的镉含量只有当时的主推品种 Kyle 的一半^[17]。随后的遗传学研究发现籽粒中的镉含量受到一对低镉显性基因的调控，并被定位到 5B 染色体上^[20]。通过回交育种的办法将该低镉位点导入到 5 个高产品种中，

这些近等基因系除了镉能降低 2.5 倍外没有其他差异。近等基因系间的差异大小随环境的变化而变化，当整体籽粒镉含量相对较低时二者差异相对较小，反之则较大（图 1）^[21]。2004 年世界上第一个商业化推广的低镉硬质小麦品种“Strongfield”获得认定^[22]，其现在的推广面积已经达到加拿大 25% 以上的硬质小麦种植区。现在加拿大新审定推广的硬质小麦必须具有低镉特性^[17]。

4.2 低累积水稻品种定向培育的阶段性成果

从 2014 年开始，我国湖南启动了镉低积累水稻育种计划，几乎湖南所有与育种相关的单位都参与到这一过程。由于稻米镉积累的性状不能直接进行田间鉴定，且受环境影响较大，各参与单位所取得的进展并不一致。但总体而言，该育种计划已经获得初步成功，目前已有一大批高产、低镉新品系和新组合正在参与品种预试和区试，镉低积累品种板仓糯糯通过了品种审定（湘审稻 20170012）。经

验表明，结合重金属积累遗传调控方面的基础研究、育种家的育种经验以及种业公司的商业化育种平台能够快速推进镉低积累品种定向培育工作。分子育种手段具有一定的优势，其可以节约筛选成本，提高筛选效率。我们利用自己开发的 4 个低镉分子标记，对已经定型的 5 769 份具有籼粳杂交背景的父母本新品系进行分子标记辅助选择，筛选到携带 1-3 个低镉分子标记的 464S、141S 等 8 份两系不育系和 R772、R051 等 72 份父本新品系。2015 年从 72 份父本材料中选取代表性的新品系 14 份参加多点镉积累特性联合鉴定试验，其结果是目标选育品种的稻米镉含量在整体参测品种中表现良好，低中更低。表 3 为部分品系的综合表现，从中可以看出，这些品种已经具有了高产、高抗、质优、低镉的特征。由于杂交组合的镉积累受双亲遗传控制，以加性效应为主^[23]，这些新品系配置的组合也表现出稳定的低镉特征（表 3）。

表 3 新育成的代表性低镉恢复系及组合的田间表现
Table 3 performance of newly-developed low-Cd restorer lines and their combinations

品种名	2015 年三点联合鉴定 *			2016 年四点联合鉴定 *			增产 (%)	稻瘟病抗性	米质 (级)
	范围 (mg/kg)	均值 (mg/kg)	排名 #	范围 (mg/kg)	均值 (mg/kg)	排名 (x/y) #			
帮早 1408	0.14-1.09	0.51	5/225	0.16-0.49	0.26	4/195	1.3	中感	二
帮晚 0859	0.12-2.60	1.19	65/225	0.43-3.00	1.25	176/195	8.9	抗	一
帮晚 0281	0.07-1.59	0.72	22/225	0.35-2.93	1.12	113/195	6.3	中感	二
望恢 772	0.08-1.40	0.59	9/225	0.16-2.24	0.76	6/195	3.5	中感	三
望恢 051	0.08-1.45	0.59	10/225	0.17-2.31	0.81	11/195	2.7	中感	二
望恢 441	0.14-1.65	0.69	15/225	0.23-2.79	1.01	65/195	5.9	中抗	二
望恢 1013	0.10-2.21	0.90	29/225	0.34-1.91	0.84	20/195	3.1	中抗	二
4WH1404	0.14-0.44	0.30	2/225	0.12-2.28	0.78	7/195	1.5	中感	四
464S/WH0859	-	-	-	0.23-1.90	0.73	2/195	16.3	抗	二
141S/WH1409	-	-	-	0.24-2.06	0.74	3/195	12.9	中感	三
141S/WH1013	-	-	-	0.33-1.87	0.78	8/195	11.4	中感	二
141S/WH0772	-	-	-	0.19-2.05	0.79	10/195	15.6	中感	三
湘晚籼 13 号 (CK) [^]	0.18-2.52	0.947	37/225	0.25-2.51	1.00	33/195	-	高感	二

注：* 稻米镉含量 mg/kg；#x/y 指在 y 份材料中排名第 x 位；[^]湘晚籼 13 既是品种审定的对照品种，也是应急性镉低积累品种。

5 展望

治理土壤重金属污染是一项长期艰巨的任务，推广镉低积累水稻品种能有效降低稻米镉超标的风险。筛选和培育出一批低镉、高产、高抗、优质的主栽品种是育种家和农业环境保护工作者长期努力的目标。低镉基因挖掘和种质创新、低镉新品种培育与认定、镉低积累品种分级及生态适应性区间划分是今后一段时间的工作重点。

低镉基因挖掘和种质创新是镉低积累水稻育种的基础，需要利用自然群体和人工创制的遗传群体，开展全基因组关联分析和基因定位研究，寻找低镉

基因资源及其紧密连锁的分子标记。在此基础上进一步精细定位和克隆低镉功能基因。解析主栽品种中相关功能基因的等位变异规律，筛选优异等位基因变异，开发功能性低镉分子标记。建立镉低积累水稻分子辅助育种技术体系，有效提高镉低积累水稻新品种选育效率。将筛选到的低镉基因，利用杂交、回交育种手段和 MAS 育种技术聚合到有价值的育种资源中；利用分子标记技术，直接从农艺性状稳定的镉低积累材料中筛选含有已知低镉基因的新材料；对筛选获得的镉低积累材料进行多年多点的镉积累特性鉴定和其他农艺性状评价，获得具有育种应用潜力的稳定低镉材料。

低镉新品种培育与认定是镉低积累水稻育种的核心。低镉新品种培育可以通过三种途径实现,即定向改良高产高镉品种、定向改良低镉低产品种、低镉高产杂交组合后代筛选。高产高镉品种改良是将低镉积累等位基因转育到现有高产高镉骨干亲本中,培育常规稻新品系、杂交稻新组合。而低镉低产品种改良是将控制产量性状的基因 *Gn1a*、*Ghd7*、*RH8*^[24-26] 的优秀等位基因型定向聚合到低镉目标品种中,筛选高产、镉低积累水稻新品种。低镉、高产杂交组合后代筛选是结合传统的田间鉴定和分子标记,从高产低镉杂交后代中筛选稳定的目标株系。通过多年多点的镉积累特性鉴定和其他农艺性状评价,最终选育低镉、优质、多抗、高产、广适型新品种,区试产量、品质和抗性指标符合现行品种审定要求,稻米镉超标风险显著降低。

稻米镉积累受环境因子和遗传因子的共同影响,每一镉低积累品种都有独特的遗传特点,因此,它们的生态适应性区间也各有不同。建立镉低积累品种分级体系及明确各品种生态适应性区间(土壤镉浓度, pH 值等)是镉低积累品种选育的难点。如何对镉低积累品种进行精准表现鉴定,建立一套简单易行、可操作性强、稳定可重复的水稻镉积累特性表型鉴定标准与分级评价体系,确立低镉新品种审定的地方标准或国家标准是低镉育种必须跨过的门槛。

致谢:感谢黄道友、赵方杰、肖国樱三位教授参与本论文的讨论,感谢孙亮博士在数据和图表整理方面提供的帮助。

参考文献:

- [1] 环境保护部,国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报 [R]. 2014: http://www.mep.gov.cn/gkml/hbb/qt/201404/t20140417_270670.htm.
- [2] Sun L, Xu X, Jiang Y, et al. Genetic diversity, rather than cultivar type, determines relative grain Cd accumulation in hybrid rice[J]. *Frontier in Plant Science*, 2016, 7: 1407.
- [3] Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(5): 2155-2167.
- [4] Takahashi R, Ishimaru Y, Senoura T, et al. The OsNRAMP1 iron transporter is involved in Cd accumulation in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(14): 4843-4850.
- [5] Uraguchi S, Kamiya T, Sakamoto T, et al. Low-affinity cation transporter (OsLCT1) regulates cadmium transport into rice grains[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(52): 20959-20964.
- [6] Yamaji N, Xia J, Mitani-Ueno N, et al. Preferential delivery of zinc to developing tissues in rice is mediated by P-type heavy metal ATPase OsHMA2[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(2): 927-939.
- [7] Li H, Luo N, Li Y, et al. Wong, cadmium in rice: Transport mechanisms, influencing factors, and minimizing measures[J]. *Environmental Pollution*, 2017, 224: 622-630.
- [8] Miyadate H, Adachi S, Hiraizumi A, et al. OsHMA3, a P1B-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 190-199.
- [9] Ueno D, Koyama E, Yamaji N, et al. Physiological, genetic, and molecular characterization of a high-Cd-accumulating rice cultivar, Jarjan[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(7): 2265-2272.
- [10] Ueno D, Yamaji N, Kono I, et al. Gene limiting cadmium accumulation in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(38): 16500-16505.
- [11] Yan J, Wang P, Wang P, et al. A loss-of-function allele of OsHMA3 associated with high cadmium accumulation in shoots and grain of Japonica rice cultivars[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(9): 1941-1954.
- [12] Ishikawa S, Ae N, Yano M. Chromosomal regions with quantitative trait loci controlling cadmium concentration in brown rice (*Oryza sativa*)[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 345-350.
- [13] Duan G, Shao G, Tang Z, et al. Genotypic and environmental variations in grain cadmium and arsenic concentrations among a panel of high yielding rice cultivars[J]. *Rice*, 2017, 10(1): 9.
- [14] Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, et al. Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(47): 19166-19171.
- [15] Tang L, Mao B, Li Y, et al. Knockout of OsNramp5 using the CRISPR/Cas9 system produces low Cd-accumulating indica rice without compromising yield[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 14438.
- [16] Shimo H, Ishimaru Y, An G, et al. Low cadmium (LCD), a novel gene related to cadmium tolerance and accumulation in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15): 5727-5734.
- [17] Grant C A, Clarke J M, Duguid S, et al. Selection and breeding of plant cultivars to minimize cadmium accumulation[J]. *Science of the Total Environment*, 2008, 390(2/3): 301-310.
- [18] Li Y, Chaney R, Schneiter A, et al. Genotype variation in kernel cadmium concentration in sunflower germplasm under varying soil conditions[J]. *Crop Science*, 1995, 35: 137-141.
- [19] Miller J F, Green C E, Li Y-M, et al. Registration of three low cadmium (HA448, HA449, and RHA450) confection sunflower genetic stocks[J]. *Crop Science*, 2006, 46: 489-490.
- [20] Wiebe K, Harris N S, Faris J D, et al. Targeted mapping of Cdu1, a major locus regulating grain cadmium concentration in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var durum)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(6): 1047-1058.
- [21] Clarke J, Norvell W, Clarke F, et al. Concentration of cadmium and other elements in the grain of near-isogenic durum lines[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2002, 82: 27-33.

- [22] Clarke J M, McCaig T N, DePauw R M, et al. Strongfield durum wheat[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2005, 85(3): 651-654.
- [23] Yao W, Sun L, Zhou H, et al. Additive, dominant parental effects control the inheritance of grain cadmium accumulation in hybrid rice[J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(1): 39
- [24] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production[J]. *Science*, 2005, 309(5735): 741-745.
- [25] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, et al. Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767.
- [26] Li D, Huang Z, Song S, et al. Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(41): E6026-E6035.

(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 N₂O 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-c, 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)

Editors in duty TONG Cheng-li, WANG Yu-hua

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	科学出版社 (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

国内外公开发行人
定价: 15.00 元