

# 上海水稻种质资源的研究与利用进展

杨 华, 龙 萍, 夏 辉, 陈海荣, 林 田, 罗利军

(上海市农业生物基因中心, 上海 201106)

**摘要:** 综述了上海市水稻种质资源的收集、保存、鉴定、评价和种质创新的研究概况。重点介绍了近年来上海市各科研单位在水稻种质资源的收集保存情况以及在水稻生理、生化、分子生物学和新品种选育等方面的研究进展, 为优良稻种资源的系统研究和有效利用提供了一定的借鉴与参考作用。

**关键词:** 水稻; 种质资源; 节水抗旱水稻; 收集; 利用

## The Research and Utilization Progress of Rice Germplasm Resource in Shanghai

YANG Hua, LONG Ping, XIA Hui, CHEN Hai-rong, LIN Tian, LUO Li-jun

(Shanghai Agriobiological Gene Center, Shanghai 201106)

**Abstract:** In this paper, the research progress was summarized based on collection, preservation, identification and evaluation of rice germplasm in Shanghai. It also summarized the research of rice important physiological functional genes and utilization of rice resources. It will be a guide in germplasm resource researching.

**Key words:** rice; germplasm resource; water-saving and drought-resistance rice (WDR); collection; utilization

农作物种质资源是人类社会的衣食之源, 是现代科技创新的基础物质材料, 是人类认识自我、认识自然的重要工具<sup>[1]</sup>。水稻是我国的主要粮食作物, 改良其产量和品质对确保我国持续稳定的发展至关重要, 丰富的水稻种质资源是水稻品种改良的关键。我国水稻品种低脚乌尖半矮秆资源的利用, 是全球范围内第一次绿色革命中一个重要的里程碑, 养活了全球数以万计的人口<sup>[2]</sup>; 而随后对我国海南省普通野生稻资源的考察、收集、评价与利用过程中发现了雄性不育植株, 这使得杂交水稻在我国首先培育成功并一直处于世界领先水平<sup>[3]</sup>。

因此, 水稻种质资源的收集、鉴定、评价以及新种质的开发和利用对提高我国水稻产量, 满足我国人民不断提高的生活水平, 保障我国粮食安全具有重要的意义。上海位于太湖流域, 河网交错, 水资源丰富, 历来以种植水稻为主, 是著名的晚粳地区。该

地区, 有许多单位从事水稻遗传育种、种质资源创新和生理生化等方面的研究, 自 1983 年上海市开展品种审定以来, 共有 118 份水稻品种通过审定<sup>[4]</sup>。

本文详细介绍了近年来上海市各科研单位在水稻种质资源的收集保存情况以及在水稻生理、生化、分子生物学和新品种选育等方面的研究进展。

### 1 上海市水稻种质资源的收集与保存

上海市农业生物基因中心成立以前, 各类资源主要由各育种单位自行保管。自 2002 年该中心成立后, 开始较为集中和系统地对本市各类农作物资源, 尤其是水稻资源进行了收集和整理, 同时从国内外引进了大量优异资源, 截至 2013 年底, 共编目、保存各类水稻资源 216520 份, 其中品种 6025 份, 全球水稻分子育种项目创制的导入系 44619 份, 水稻 T-DNA 插入突变体材料 152731 份, “973”水稻重组自

收稿日期: 2014-03-25 修回日期: 2014-05-04 网络出版日期: 2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1650.025.html>

基金项目: 上海市科委研发平台专项(13DZ2290800); 上海市农作物种质资源共享服务平台

第一作者研究方向为种质资源的收集、保存和鉴定。E-mail: yh@sagc.org.cn

通信作者: 罗利军, 研究方向为稻种资源收集、保存、评价与管理。E-mail: lijun@sagc.org.cn

交系 13145 份(表 1)。

表 1 上海市农业生物基因中心保存的水稻资源概况

Table 1 Rice germplasm conserved in Shanghai Agriobio-logical Gene Center

来源	数量	遗传背景
Original	No.	Genetic background
优异水稻品种	6025	包括上海市水稻地方品种、水稻微核心资源、陆稻资源等一批优异资源
导入系	44619	“948 全球水稻分子育种计划”导入系, 轮回亲本: 珍汕 97、9311、中 413、寒丰、成恢 448、川香 29B; 丰矮占、粤香占、C418、辽梗 454、早籼 14、M3122、紫恢 100、恢 752、F6
T-DNA 突变体	152731	以中花 11 和中花 15 为受体的 T-DNA 插入突变体库
重组自交系	13145	水稻“973”项目中以 IRAT109、多年生稻、珍汕 97B 等构建的一批抗旱、抗寒、高蛋白、软米等高世代重组自交系

## 2 上海市水稻种质资源的鉴定与评价

原始的种质资源是育种工作的基础,但要让这些资源真正为我们所利用,还需进行系统的鉴定和评价。上海市各科研单位对水稻资源开展了广泛的研究、鉴定和评价工作,并且对水稻现有的种质资源进行了有效的本地化利用,如上海市农业生物基因中心在水稻分类、抗病、抗逆、稻米品质等方面作了广泛研究,中国科学院植物生理生态研究所在水稻重要生理功能基因上取得了重要的成果。

### 2.1 水稻籼、粳两个亚种间的分类鉴定

水稻有籼稻与粳稻两个亚种,两者间的遗传距离较大,故两者间的杂交后代有较大的变异和显著的超亲优势,充分利用亚种间或亚种内不同生态型间的杂种优势已成为当今育种的主要途径之一。水稻籼粳亚种间的快速分类,对合理利用亚种间杂种优势具有重要的理论与实践意义<sup>[5]</sup>。冯芳君等<sup>[6]</sup>根据程氏六性状分类指数,考察了 443 份水稻种质资源,筛选出 46 份典型籼稻和 47 份典型粳稻;根据测序品种序列信息,筛选获得在日本晴和 93-11 间表现多态性的标记 152 个,其中 46 个为 InDel 标记,106 个为 SSR 标记。两类标记在亚种间、亚种间和

亚种内的遗传多样性研究表明:在日本晴和 93-11 间具有多态性的标记很大程度上能代表籼粳亚种间差异,进一步比较 InDel 标记和 SSR 标记在 46 份典型籼稻和 47 份典型粳稻间的多态性,发现 InDel 标记具有数量多、扩增产物稳定和易于检测等优点。从而获得了具有籼粳专化性的 InDel 标记,可用于籼、粳的快速鉴定,提高水稻评价效率。

### 2.2 水稻抗病性鉴定和评价

水稻纹枯病和稻瘟病是我国水稻易发生的重要病害,每年造成水稻大量减产,深入了解水稻抗纹枯病和稻瘟病的遗传机理,找到并利用好相关的抗病基因,对增强水稻的抗病性,提高水稻适应性具有非常重要的作用。

上海市农业生物基因中心以中国水稻微核心种质的 159 份材料和“全球水稻分子育种计划”的 137 份材料为供体亲本,进行了纹枯病抗性的大田鉴定和评价。对中国水稻微核心种质抗性鉴定结果表明:来自云南的稻种资源对纹枯病的抗性相对较强。“全球水稻分子育种计划”的 137 份种质资源来自于 21 个国家,抗性鉴定的结果显示:相对于其他国家和地区,东南亚和非洲地区具有更加丰富的抗性材料<sup>[7-8]</sup>。在 296 份种质中筛选到了 4 份抗性资源,分别为金枝糯、闷加高 1、南高谷、SAI-BUI-BAO,这为水稻纹枯病的抗性育种奠定了良好的基础(图 1)。

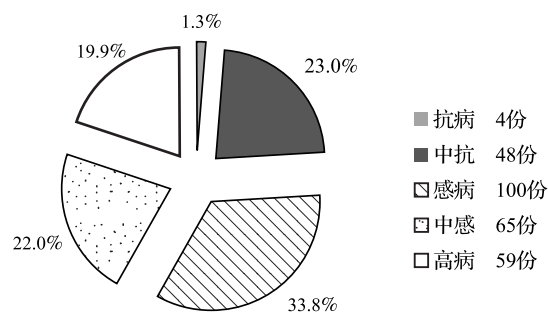


图 1 296 份水稻资源纹枯病抗性的鉴定结果

Fig. 1 The identification results of rice sheath blight resistance for 296 resources

为了获得稻瘟病的抗性资源,安正帅等<sup>[9]</sup>从中国水稻微核心种质中选择了 109 份材料,加上日本晴、9311 和其他 9 份材料,共计 120 份种质为供试材料,在福建、广西和海南 3 地进行苗瘟与穗颈瘟的鉴定,鉴定结果表明:相同品种在不同地区、不同环境条件下抗病表现存在较大差异,造成抗病性差异的原因在于稻瘟病菌具有很大的地区

差异性,而多数品种不具备广谱型抗性;广西和海南的稻瘟病菌相同,但有部分品种在两地的抗病性存在差异,说明不同环境条件对稻瘟病的致病性有影响;有 6 份材料特青选恢、文香糯、豪马克(K)、矮禾迟、京虎 B 和晋稻 1 号,在不同地点和环境下都具有良好的抗性,这为稻瘟病的抗性育种提供了很好的种质资源。

### 2.3 节水抗旱稻资源的鉴定和评价

作物的节水抗旱性极其复杂,是作物基因型与环境互相作用的综合表现。在抗旱性研究与节水抗旱稻选育中,建立一套科学规范的抗旱性鉴定技术与标准是最基础、最关键的一环。多年来,很多国家建立了一系列的抗旱性鉴定方法,其最大的问题是难以模拟大田生长实际,为了克服该缺陷,刘鸿艳等<sup>[10]</sup>直接在大田上面建一个既能防雨,又能实现土壤水分科学管理的抗旱鉴定设施,可在一块地中同时实现从水分充足到缺水干旱的水分梯度处理,从而可在植物全生育期内进行抗旱性鉴定,由此建立了“土壤水分梯度鉴定法”的抗旱性鉴定技术体系(图 2)。

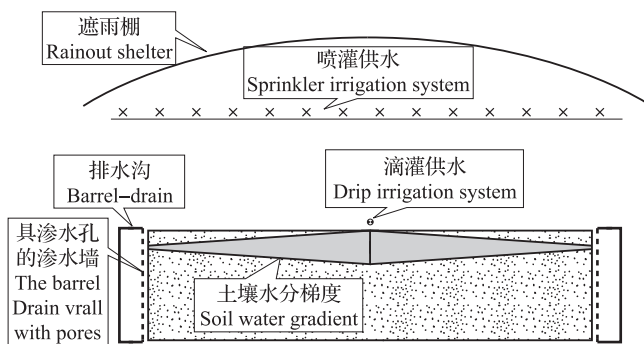


图 2 抗旱鉴定示意图

Fig. 2 A sketch map of the DR screening facility

在完善了抗旱性鉴定方法的基础上,随后对上海市农业生物基因中心收集的 784 份旱稻种质资源进行了抗旱性鉴定,获得了耐旱性强、综合性能较好的抗旱育种核心资源 150 份。随后以抗旱指数为基础,综合考虑栽培稻的农艺性状,从 150 份材料中筛选出了 5 个不同抗旱级别的材料作为标识品种<sup>[13]</sup>(表 3)。

## 3 控制水稻重要生理功能的相关基因

在对水稻种质资源进行系统鉴定和评价的基础上,上海市与水稻研究相关的科研单位对控制水稻重要生理功能的相关基因展开了深入的研究,如水稻株型、花药发育、种子发育基因等。

表 3 抗旱标识品种

Table 3 Drought marked varieties

品种 Variety	抗旱级别 Drought resistant level	抗旱表现 Drought resistant performance
IR55459-05	1	高抗
MARAVILHA	3	抗
MONOLAYA	5	中抗
IR30358-084-1-1	7	中感
IR7790-18-1-2	9	敏感

### 3.1 水稻株型驯化的遗传机理研究

栽培水稻是从普通野生稻经过人工长期选择驯化而来。普通野生稻具有匍匐生长和分蘖过多的株型特征,不利于密植高产栽培。古代人类对野生稻的这种不利株型进行长期选择,逐步把野生稻的株型驯化成直立生长和分蘖适当的栽培稻株型。这样的株型便于人类进行密植和高产栽培,使水稻生产产生了革命性的进步<sup>[12-14]</sup>。

J. Jin 等<sup>[15]</sup>利用海南普通野生稻成功克隆了控制水稻株型的关键基因,该基因为一个锌指蛋白,具有转录激活活性的转录因子,对水稻株型的发育起着重要的调控作用。在海南野生稻和栽培稻间,该基因的编码区只有 2 个碱基发生了变异,其中 1 个碱基变异引起氨基酸的替换,该替换可能是造成野生稻株型向栽培稻株型转变的主要原因,并通过转基因验证进一步证实了该推测,从而在分子水平上阐明了水稻株型驯化的遗传机理,为作物人工选择驯化提供了重要的分子证据,同时为作物株型发育的分子遗传调控机理提出了有价值的见解。

### 3.2 转录因子 *MADS29* 控制水稻种子的发育

水稻种子发育是一个复杂的调控网络,其中转录因子发挥了关键的作用。*MADS* 转录因子家族成员是植物花器官发育的重要调控因子,已有的研究表明几乎所有的水稻 *MADS* 基因都在种子中表达,但对 *MADS* 家族成员如何参与水稻种子发育调控的研究结果比较少<sup>[16-17]</sup>。

L. L. Yin 等<sup>[18]</sup>基于前期表达谱的研究,通过比较分析得到了一个在水稻生殖发育阶段优先表达的转录因子 *MADS29*,*MADS29* 在花药、胚珠和种子中均表达,且在受精后的母体组织中表达量最高。*MADS29* 的反义转基因植株呈现种子皱缩,淀粉粒形态异常,灌浆速率下降等表型。通过解剖学切片、末端转移酶标记试验和全基因组表达谱芯片分析等



证明了 *MADS29* 通过调控程序化死亡(PCD)过程促进珠心细胞和珠心突起处的降解。进一步的体外凝胶阻滞试验显示 *MADS29* 能够通过直接结合程序化死亡相关基因的启动子区域而调控其表达,进而影响胚乳发育。这些结果鉴定了一个参与珠心细胞和珠心突起处降解的调控因子,证实了这两处组织的降解是水稻种子正常灌浆的前提,有助于进一步了解水稻种子发育,特别是胚乳发育调控的分子机制。

### 3.3 水稻子粒灌浆的遗传调控与驯化

水稻产量性状是数量性状,这些性状的大多数都与水稻驯化相关。水稻灌浆直接决定水稻的产量,许多优良品种存在灌浆不足、瘪粒多的问题,因此灌浆性状是高产育种的潜力所在<sup>[19-20]</sup>。但由于水稻灌浆过程十分复杂,导致这方面的研究一直很难获得突破。

为弄清水稻子粒灌浆的遗传调控机制,E. T. Wang等<sup>[21]</sup>通过筛选突变体库,得到一个影响水稻灌浆和千粒重的突变体(*gif1*)。该突变体的灌浆在3~15 d时明显受到抑制。通过图位克隆和互补试验表明,*GIF1*编码一个细胞壁蔗糖转化酶(OsCIN2)。利用原位杂交和*GIF1*启动子驱动*GUS*的转基因植株分析表明,*GIF1*基因主要表达在组织生长旺盛的、需要能量供应的库中。更为重要的是*GIF1*特异性地在发育子粒的背部维管束中表达,这个区域是种子灌浆过程中蔗糖卸载的重要场所,从而首次证明了*GIF1*是控制水稻蔗糖运输卸载、最终影响灌浆的关键基因。检测一系列栽培稻和野生稻*GIF1*基因启动子区域的DNA多态性发现,*GIF1*基因区域有明显受驯化的痕迹。通过构建替换系表明,在栽培稻的背景中引入野生稻的*GIF1*基因会使种子的千粒重下降,野生稻基因相对栽培稻基因是半显性,而不同栽培稻基因的替换系对千粒重没有明显影响。进一步通过遗传作图,把野生稻控制千粒重的位点精细定位到了包含*GIF1*的85kb的范围之内。RT-PCR和原位杂交的结果表明,栽培稻基因比野生稻基因的表达区域要窄,水平也低。由此推测,人工选择可能导致特定的突变累积,使栽培稻的*GIF1*基因有严格的组织特异性,有利于子粒灌浆。用35S启动子或水稻WAXY基因启动子启动的异位表达*GIF1*基因的水稻,灌浆会受到严重的影响。为了更好地研究*GIF1*基因的功能和应用前景,栽培稻*GIF1*基因利用自身的启动子启动并被转化到TP309中,转基因植株能够显著促进子粒灌浆和千粒重,首次证明一个驯化

的作物基因通过一定的基因表达调控,仍然可以提高作物的经济性状,这为水稻高产分子设计育种提供了一种新的选择。

### 3.4 控制水稻花药发育的分子机制

水稻花器官的发育决定了水稻种子的形成,影响水稻产量,但水稻花器官的遗传发育机制尚不清楚。为了揭示水稻花粉发育的分子机理,L. F. Hu等<sup>[22]</sup>在水稻MADS-box基因*MADS3*上找到了一个新的突变位点,该突变体(*mads3-4*)在花药发育的后期,花药会变成异常的褐色,花粉败育,表现为完全雄性不育。深入研究发现,*MADS3*可以控制*MT-1-4b*等基因表达来调节花药发育后期活性氧分子的动态平衡,当该基因突变后,花药中会异常积累活性氧分子,影响花药发育和花粉的成熟。该研究揭示水稻花药发育和花粉形成一个新的分子机制,为阐明植物生殖发育机制以及水稻遗传改良提供基础。

## 4 上海市水稻种质资源的创新与利用

上海地区水稻种植历史悠久(5572年前),1949年新中国成立以来,水稻种植方式和栽培种类发生了多次改变。1949-1964年上海种植的水稻以农家品种为主;1966-1972年早稻品种以早粳代替早粳;1973年以后,一些熟期较早、产量较高的早稻品种代替了以前生育期较长或产量较低品种;1980年前后,上海陆续将双季稻改成单季稻,品种以上海市民喜欢的晚粳为主。

因此,上海地区的水稻种质创新主要集中在粳稻新品种或新品系的选育上。早在1972年,上海市农业科学院将滇型和BT型不育系统转育到中粳类型的水稻中,1975年引进了辽宁C57、北京300等中粳恢复系,从而实现了三系配套,但因其不适合本地区生产条件而未大面积推广。上海地区开展晚粳杂交稻的选育始于1977年,直到1985年,上海先后培育出R161、申恢1号、申恢254、R192、R157等晚粳型恢复系<sup>[23]</sup>,并利用所选育的恢复系,先后育成了8优161、申优1号、申优693、申优254、申优8号等优良晚粳杂交品种<sup>[24]</sup>。

节水抗旱稻是上海种质资源创新和利用的一个重要方向。上海市农业生物基因中心自成立以来,把节水抗旱稻的选育作为研究重点和突破口,先后育成了中早3号、沪早3号、沪早15号和沪早7号4个常规品种。除了在节水抗旱稻常规品种选育中取得进展外,该中心在杂交节水抗旱稻选

育方面也取得了显著的进步。2003 年,他们将珍汕 97A 中的野败型胞质不育系转育到早稻中,并育成了一个优良的节水抗旱稻不育系沪早 1A,该不育系也成为了世界上首例早稻雄性不育系<sup>[25]</sup>。2009 年,通过对不育系寒丰 A 进行抗旱性改良,育成了粳型节水抗旱不育系沪早 2A<sup>[26]</sup>。随后,该中心又选育出了早恢 2 号、早恢 3 号等优良恢复系。在此基础上,培育出了早优 2 号和早优 3 号 2 个节水抗旱杂交稻<sup>[27]</sup>。

在 1980-2013 年间,上海地区累计培育出了 118 个水稻品种,其中粳稻常规稻 84 份,粳型三系杂交稻 21 份,粳型两系杂交稻 3 份,粳型不育系 3 份,籼稻常规稻 4 份,籼型杂交稻 3 份(图 3)。

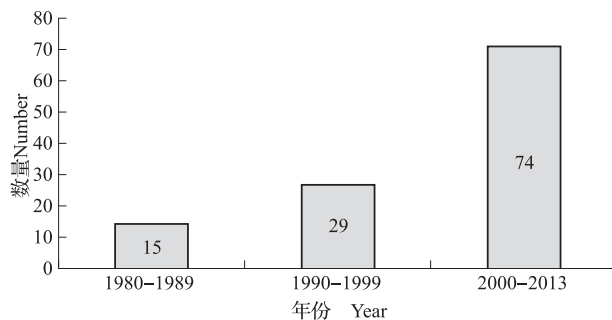


图 3 1980-2013 年间上海地区水稻品种的审定情况

Fig. 3 Validated varieties of rice in Shanghai during 1980-2013

## 5 讨论与展望

水稻种质资源是品种选育的基础,针对各种目标性状进行高效的鉴定与评价是有效利用稻种资源的前提。上海市水稻研究单位根据自身特点,通过收集保存的优异水稻资源,从鉴定和评价水稻资源入手,在水稻资源的评价、筛选到重要性状基因的克隆和功能鉴定等方面作了广泛的研究。其中,上海市农业生物基因中心作为一个新成立的单位,以早稻研究为突破口,通过收集早稻资源,阐明节水抗旱的遗传基础、生理特性与分子基础,从而培育了一批高产优质的节水抗旱稻新品种,并在生产上得到了大面积推广和应用<sup>[28]</sup>。该中心的这条研究路线为如何确立研究主题,如何进行种质资源的研究、创新和利用提供了一套较为成熟可行的技术方案,这将为今后开展类似的研究提供有利的参考。

### 参考文献

[1] 罗利军,应存山,汤圣祥. 稻种资源学[M]. 武汉:湖北省科学技术出版社,2002

- [2] 卢永根,曾世雄,李镇邦,等. 我国早籼稻矮生性基因源的表现型和遗传传递的研究[J]. 遗传学报,1979,6(3):311-321
- [3] 谢承桂. 第二次绿色革命的曙光[J]. 种子世界,1983(1):16
- [4] 陈银华,楼坚锋,龙萍. 上海市农作物品种资源综述[J]. 种子,2010,29(5):51-55
- [5] 王胜军,万建民,陆作楣,等. 利用 SSR 分子标记划分杂交籼稻亲本群的研究[J]. 作物学报,2006,32(10):1437-1443
- [6] 冯芳君,罗利军,李炎. 水稻 InDel 和 SSR 标记多态性的比较分析[J]. 分子植物育种,2005,3(3):725-730
- [7] 付冬,陈亮,刘毅,等. 利用 F<sub>2</sub> 群体对深水稻抗纹枯病 QTLs 定位[J]. 上海农业学报,2012,28(1):55-59
- [8] 付冬,陈亮,刘毅,等. 水稻抗纹枯病遗传研究中的鉴定与评价指标[J]. 上海农业学报,2013,29(1):5-9
- [9] 安正帅,刘国兰,梅捍卫,等. 标记辅助改良节水抗旱杂交稻亲本材料的稻瘟病抗性[J]. 分子植物育种,2010,8(6):1172-1176
- [10] 刘鸿艳,邹桂花,刘国兰,等. 水分梯度下水稻 CT, LWP 和 SF 的相关及其 QTL 定位研究[J]. 科学通报,2005,50(2):130-139
- [11] 张安宁,王飞名,余新桥,等. 基于土壤水分梯度鉴定法的栽培稻抗旱标识品种筛选[J]. 作物学报,2008,34(11):2026-2032
- [12] 全国野生稻资源考察协作组. 我国野生稻资源普查与考察[J]. 中国农业科学,1984,17(6):27-34
- [13] 广西野生稻普查考察协作组. 广西野生稻的地理分布及其特征特性[J]. 中国种业,1983(1):12-17
- [14] 李亚非,陈成斌,张万霞,等. 我国北回归线区域普通野生稻遗传多样性和遗传结构研究[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(3):280-284
- [15] Jin J, Huang W, Gao J P, et al. Genetic control of rice plant architecture under domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40: 1365-1369
- [16] 孟征,刘国振,许智宏,等. 水稻基因组 MADS 盒 DNA 的克隆和分析[J]. 中国科学:C 辑,1998,28(5):450-456
- [17] Purugganan M D, Rounsley S D, Schmidt R J, et al. Molecular evolution of flower development: diversification of the plant MADS-box regulatory gene family [J]. Genetics, 1995, 140: 345-356
- [18] Yin L L, Xue H W. MADS29 regulates the degradation of the nucellus and the nucellar projection during rice seed development [J]. The Plant Cell, 2012, 24: 1049-1065
- [19] 屠曾平. 水稻光合特性研究与高光效育种[J]. 中国农业科学,1997,30(3):28-35
- [20] 李诚,吴俊,庄文,等. 水稻高产育种与形态改良[J]. 杂交水稻,2013,28(3):1-5
- [21] Wang E T, Wang J J, Zhu X D, et al. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication [J]. Nature Genetics, 2008, 40: 1370-1374.
- [22] Hu L F, Liang W Q, Yin C S, et al. Rice MADS3 regulates ROS homeostasis during late anther development [J]. The Plant Cell, 2011, 23(2):515-533
- [23] 袁勤,曹黎明,徐峰,等. 长江流域杂交晚粳恢复系的选育与利用[J]. 上海农业学报,2006,22(4):132-135
- [24] 曹黎明,顾永平,倪林娟,等. 早熟杂交晚粳申优 8 号的选育和应用[J]. 种子,2006,25(12):89-90
- [25] 余新桥,梅捍卫,刘康,等. 优质节水抗旱雄性不育系“沪早 1A”的选育与利用[J]. 上海农业学报,2006,22(2):32-35
- [26] 余新桥,李明寿,刘国兰,等. 粳型节水抗旱不育系沪早 2A 的选育[J]. 上海农业学报,2011,27(3):32-35
- [27] 余新桥,李明寿,梅捍卫,等. 杂交节水抗旱稻新组合沪优 2 号的选育[J]. 分子植物育种,2010,8(6):1177-1179
- [28] 余新桥,梅捍卫,李明寿,等. 节水抗旱杂交稻的选育和应用前景[J]. 分子植物育种,2005,3(5):637-641