

水稻

分子生态栽培学

Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop

林文雄◎著



海峡出版发行集团 | 福建科学技术出版社
THE STRAITS PUBLISHING & DISTRIBUTION GROUP | FUJIAN SCIENCE & TECHNOLOGY PUBLISHING HOUSE

水稻分子生态栽培学

Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop

林文雄 著



海峡出版发行集团 | 福建科学技术出版社

THE STRAITS PUBLISHING & DISTRIBUTING GROUP | FUJIAN SCIENCE & TECHNOLOGY PUBLISHING HOUSE

图书在版编目 (CIP) 数据

水稻分子生态栽培学/林文雄著. —福州: 福建
科学技术出版社, 2017. 12

ISBN 978-7-5335-5250-3

I. ①水… II. ①林… III. ①水稻—分子生物学—生
态学②水稻栽培 IV. ①S511

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 028290 号

书 名	水稻分子生态栽培学
著 者	林文雄
出版发行	海峡出版发行集团 福建科学技术出版社
社 址	福州市东水路 76 号 (邮编 350001)
网 址	www.fjstp.com
经 销	福建新华发行 (集团) 有限责任公司
印 刷	福建地质印刷厂
开 本	787 毫米×1092 毫米 1/16
印 张	29.75
字 数	733 千字
版 次	2017 年 12 月第 1 版
印 次	2017 年 12 月第 1 次印刷
书 号	ISBN 978-7-5335-5250-3
定 价	100.00 元

书中如有印装质量问题, 可直接向本社调换

《水稻分子生态栽培学》简介

水稻分子生态栽培学是作者系统总结 20 多年科研成果的学术专著。该书将传统作物栽培学与现代系统生物学的理论与技术有机结合，创造性地运用植物分子生态学观点和方法来完善和发展作物栽培学理论和技术。作者运用现代遗传生态学和系统生物学理论与方法，着重研究水稻生长发育过程的遗传分子生态特性和环境分子生态效应及其互作规律，在此基础上，根据水稻各生长发育阶段相关基因的遗传生态特性及其环境调控的分子机制，建立相适应的栽培调控技术，并评价其应用效果，无疑对传统作物栽培学研究是一大创新。

本书共有 7 章，含四大部分内容。首先，作者从水稻细胞质类型和核质互作角度研究了杂交水稻性状表达的遗传生态特性及其栽培调控策略；其次，利用数量遗传方法构建了遗传群体，系统研究了水稻产量及其构成因素表现的遗传生态特性；其三，运用差异蛋白组学技术研究水稻在不同发育阶段响应环境调控的分子机制，同时探讨栽培条件影响干物质产生和产量形成的生理生态过程及其分子生态学机制；最后，作者借助包括土壤宏基因组学、蛋白组学和代谢组学在内的现代组学技术，系统研究了水稻包括再生稻，生育后期采用干湿交替和前氮后移的水肥管理方式对水稻生育后期根际土壤生态系统机能的调节作用，并由此引发的水稻生长环境的分子生态效应，其成果深化了对水稻产量形成、源库关系、强弱势籽粒灌浆特性及其环境调节的分子生态学机制等作物栽培学关键科学问题的认识。

本书可作为从事作物栽培学、耕作学和作物生态学等专业方向的研究生、高年段本科生学习研究的参考书，也是广大教学科研人员从事专业工作的一本很好的教科书。

Introduction to *Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop*

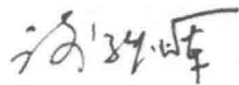
The book, *Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop*, is an academic monograph by Dr. Wenxiong Lin of an exemplary research in crop sciences performed during an era spanning on more than 20 years. It is an excellent amalgamation of the science of traditional crop cultivation and the theory and technology of modern systems biology. The author creatively applies the perspectives and methods of plant molecular ecology to develop and improve the theory and technology of crop cultivation sciences. In the book, he emphasizes on the need to study the molecular ecological characteristics of inheritance and effects of environment on these characteristics. He elucidates how these characteristics and environment play a role in the process of rice growth and development using the theories and methods of modern genetic ecology and systems biology. Based on the results the author obtained from studies on genetic ecological characteristics of the relative genes functioning at each growth stage of rice and their molecular mechanism of environmental regulation, he has established and recommended the corresponding technology of cultivation regulation for highyielding from rice crop. Most importantly, Dr. Lin evaluates the applicability and effectiveness of the research he has presented using case studies. Undoubtedly, *Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop* is a great innovation in the field of traditional crop cultivation science.

This academic monograph, *Molecular Ecocultivation Science of Rice Crop*, consists of seven chapters that can be categorized into four major sectors. Firstly, the genetic ecological characteristics of trait expressions and cultivation regulation strategy have been studied from the perspective of rice sterile-cytoplasm types and its interactions with nuclear in hybrid rice. Secondly, genetic ecological characteristics of rice yield and its component performance have been systematically studied using a genetic population constructed by the method of the quantitative genetics. Thirdly, differential proteomics has been used to study the molecular mechanisms in response to environmental regulation at different development stages of rice, the physioecological processes, molecular ecological mechanisms of dry matter production, and yield formation of rice mediated by the cultivation conditions. Last but not the least, it has been systematically studied how the regulating effects of dry-wet alternative irrigation and the higher N application at the later growth stage of first cropping rice and its ratooning crop on the ecosystem functioning of rhizosphere soil take place. The author shares the resulting molecular ecological responses of rice growth environment with the aid of modern-omics technology, including soil metagenomics, metaproteomics, and metabonomics, in order to deepen the understanding of key scientific problems in crop cultivation science, such as the yield formation, source-sink relationship, the grain-filling characteristics of strong and weak spikelets, and the molecular ecological mechanism of environmental regulation.

序

水稻分子生态栽培学是一门新兴的学科。该著者在总结传统作物栽培学优点与不足的基础上,运用现代遗传生态学和系统生物学的理论和方法,深入研究作物栽培学的科学问题,即从水稻生长发育相关基因的遗传生态特性入手,着重研究水稻生长发育过程的遗传分子生态特性和环境分子生态效应及其相互关系,在此基础上,针对水稻各生长发育阶段相关基因的遗传生态特性及其环境调控的分子机制,建立相适应的水稻栽培技术体系,并评价其技术经济效果,无疑对传统作物栽培学研究是一大创新,也是该书的主要学术观点和研究特色。更为可贵的是,著者结合指导硕博研究生,以水稻细胞质类型和核质互作角度研究了杂交水稻性状表达的遗传生态特性及其栽培调控策略,很好地回答了当前学术界争论的焦点问题;利用数量遗传方法构建了遗传群体,系统研究了水稻产量及其构成因素表现的遗传生态特性,并应用差异蛋白组学技术研究水稻在不同发育阶段响应环境调控的分子机制,以及栽培条件影响干物质与产量形成生理生态过程与分子生态学机理,建立了与之相适应的栽培调控技术,其成果深化了对水稻产量形成、源库关系、强弱势籽粒灌浆特性及其环境调节的分子生态学机制等关键科学问题的认识。特别是著者借助包括土壤宏基因组学、蛋白组学和代谢组学在内的现代系统生物学技术,系统研究了水稻包括再生稻,在生育后期采用干湿交替和前氮后移的水肥管理方式对稻田土壤生态系统机能的调节作用,以及这些调节影响水稻生长的环境分子生态效应,从而提出了作物栽培学工作者应重视加强作物,特别是作物生育后期的根际管理技术研究与应用学术观点,极大地丰富了作物栽培学的研究内容,定会引起同行们的关注和重视。

该书是著者系统地总结了自己 20 多年来的科研成果的学术专著。其特点是将传统作物栽培学与现代系统生物学的理论与技术有机结合,创造性地运用植物分子生态学观点和方法来完善和发展作物栽培学理论与技术,极大地推动了水稻分子生态栽培学这门新兴交叉学科的产生与发展,它将成为当代作物栽培学的发展趋势和研究热点,相信该书的出版必将对我国作物栽培学的发展产生深远的影响。



中国科学院院士、福建农林大学学术委员会主任

2016 年 4 月 15 日于福州

前 言

作物产量表现是作物品种基因型及其与环境互作的结果。因此从基因型组成特点及其与环境的互作特性研究作物产量形成机制及其调控技术,无疑要比传统作物高产栽培研究更加深入与科学。1986~1989年,我在攻读硕士研究生期间,在导师吴志强教授的指导下,开始这方面的研究探索。那个时候在这种思想的驱动下,我大量阅读文献,在此基础上写了一篇题为《基因系统生态观》的文章,作为提交参加1986年福建省高校研究生自然辩证法学术研讨会论文,在会上交流了我的观点,受到了与会代表的肯定并荣获优秀论文二等奖。之后这篇文章经反复补充修改完善,于1996年以题为《基因系统生态及其应用》刊登于《应用生态学报》上。这篇论文首次提出应用分子生态学观点和方法研究作物栽培科学问题的学术观点,成了我创新性开展水稻分子生态特性及其高产栽培研究的基点,其主要内容见本书第一章《作物分子生态特性及基本原理》。本章强调提出作物品种特性是由其基因组成(即基因型)决定的,该基因系统具有整体性、联系性、有序性和平衡性等特点。作物分子生态栽培学强调从分子水平研究作物与环境的关系及其作用规律,即从作物生长发育相关基因的遗传生态特性入手,着重研究在作物生长发育过程中的遗传分子生态特性和环境分子生态效应及其关系;在此基础上,根据作物各生长发育阶段相关基因的遗传生态特性及其环境调控的分子机制,建立相适应的栽培技术体系,并评价其技术经济效果。这已成为当代作物栽培学研究的重要内容之一,也是现代作物生态学的研究热点。本书第二章到第三章是我通过指导硕博研究生,开展了水稻逆境生理与分子生态特性及其栽培调控的系列研究,包括水稻抗UV-B辐射和重金属污染,旨在通过栽培调控策略达到增强水稻抵抗逆境胁迫能力和降低人类受污染风险的目的。本书第四章《杂交水稻胞质遗传与核质互作的分子生态特性及栽培调控策略》,是关于作物遗传分子效应的研究实践,也是在硕士生导师吴志强和博士生导师卢浩然教授的指导下,我在攻读硕博学位论文的主要内容。本章针对当时杂交稻生产存在的结实率不稳和学术界争论的单一化野败不育细胞质是否存在对杂交稻性状表现的不良影响的问题而开展的科学研究。我从水稻细胞质类型和核质互作角度研究了杂交水稻性状表达的遗传生态特性及其栽培调控策略,试图回答学术界争论的焦点问题。我认为在研究水稻不育细胞质遗传效应时,不应忽视核质基因组成及其与环境互作效应对杂交一代遗传表现的影响;栽培条件适宜与否,不仅可以改变不育胞质及核质互作对杂交一代性状遗传表现的影响程度,甚至可以改变其作用性质(即可以改变其负效应为正效应),究其原因可以从蛋白组学分析和现代表观遗传学研究找到答案,从而也深化了我们对米丘林遗传学和现代表观遗传学的区别与理解。本书第五章《水稻产量形成的分子生态学特性及栽培调控策略》,是上述研究的延续与深化。我应用数量遗传方法构建了遗传群体,并以此为材料,系统研究了水稻产量及其构成因素表现的遗传生态特性,并应用差异蛋白组学技术研究水稻在不同发育阶段响应环境调控的分子机制,在此基础上建立了与之相适应的栽培调控技术。这是我们率

先运用遗传生态方法和蛋白组学技术,开展水稻干物质与产量形成生理生态过程及其分子生态机制的研究,其成果深化了我们对水稻产量形成、源库关系、强弱势籽粒灌浆特性及其环境调节的分子生态学机制等关键科学问题的认识。第六章《再生稻高产形成的分子生态特性及栽培调控策略》,是福建省稻作研究的特色领域。我通过指导硕博研究生,应用遗传群体和组学技术研究了再生稻遗传生态特性及其分子调控机制,特别是应用蛋白组学方法较系统地研究了头季稻后期水肥调节对减缓其根系早衰和再生季根系健康生长,促进腋芽萌发再生成穗的分子生态学过程与机制,极大地丰富了现代作物栽培学理论。最后一章是我们从系统研究水稻遗传生态特性,特别是再生稻产量形成的分子生态特性得到的启发而开展的。作物产量的高低和品质的好坏,与其后期的根系生长状况好坏有着极其密切的关系。作物后期栽培调控原理,实际上与一个人进入中老年以后如何减缓衰老进程是一样的。俗语说:“人老脚先老。”现代医学研究还认为人的衰老与其肠道屏障功能失调有关,即“衰老肠先老”。进一步研究认为这种屏障功能失调与其肠道微生物结构变异有关,具体表现为与肠道微生物中 γ -变形菌门类菌群增多有关,因此认为肠道微生物组成是左右人类健康生长的第二基因组。同样,稻衰老与其根先老有关,而根先老与其根际微生物结构变异有关。近年来,越来越多的研究表明,植物根系分泌物对根际微生物组成有塑造作用,并影响其生长发育,因而根际微生物组成也被称为植物的第二基因组,因此,无论是再生稻还是常规水稻,除了要有一个健康的青壮年群体外,高产栽培的关键应重视后期的根际管理,保护根际土壤微生物多样性,不断优化其微生物结构,达到增强土壤缓冲性和抗逆能力,提高土壤基础生产力的目的。据此,本章借助包括土壤宏基因组学、蛋白组学和代谢组学在内的现代系统生物学技术,系统研究了水稻后期干湿交替和前氮后移的水肥管理方式对稻田土壤生态系统机能的调节作用,以及这些调节影响水稻生长的环境分子生态效应,极大地丰富了作物栽培学的研究内容。我认为作物栽培学将从以往的地上部群体生态研究向其群落生态(生物多样性利用)研究转变,地下部研究将从根系调控向根际调控转变。

总之,本书是作者以往科研工作的阶段性总结,大量工作是由我指导的多位硕博研究生完成的。其中,第二章集中反映了唐莉娜、吴杏春和方长甸博士的研究成果;第三章是柯庆明博士和肖美秀硕士学位论文的主要内容;第四章引用了博士生王经源的研究成果;第五章内容是由邵彩虹、张志兴和李兆伟等博士研究完成的;第六章总结了郑景生、姜照伟和陈鸿飞博士的研究工作;第七章体现了李洲和陈军两位博士研究生的阶段性研究总结。因此,本书是团队成员共同努力所获得的研究成果。在本书撰写过程中,我的科研助手、在职博士生陈婷助教做了大量编辑排版工作。此外,本书的出版得到福建省协同创新中心专项基金项目的大力支持,在此一并表示衷心的感谢!

本书可视为作物分子生态栽培学的总论。值得一提的是,本书所讨论的科学问题和知识体系还有待于不断完善,特别是分子调控的物化技术及其应用实例还不够,书中所涉及的研究领域较多,分析问题还不够深入,物化技术还有待深入研究,错漏之处在所难免,希望对本书感兴趣的读者批评指正。

林文雄

2016年4月于福州

目 录

第一章 作物分子生态特性及基本原理.....	(1)
第一节 作物分子生态特性及意义.....	(1)
一、基因生态的基本特性.....	(2)
二、作物分子生态特性的研究意义.....	(4)
第二节 作物分子生态学基本原理.....	(5)
一、作物基因及功能分类.....	(5)
二、作物相关基因的分子生态特性.....	(8)
第三节 环境因子的分子生态效应.....	(9)
一、环境分子生态效应与作物分子调控	(11)
二、作物遗传分子生态特性及分子调控	(18)
三、作物诱导抗性与免疫栽培	(24)
第四节 农田基因多样性重建与分子生态对策	(27)
第二章 水稻对 UV-B 辐射增强响应的分子生态特性及栽培调控策略	(30)
第一节 全球环境变化及生态后果	(30)
一、全球气候变暖	(30)
二、酸雨	(32)
三、大气臭氧层耗损与 UV-B 辐射增强	(33)
第二节 UV-B 辐射增强对植物影响的研究现状及对策	(35)
一、UV-B 辐射对生物影响的研究方法概述	(35)
二、植物对 UV-B 辐射响应的研究进展	(36)
第三节 水稻硅营养特性对其抗 UV-B 辐射增强影响的生理生态机制	(42)
一、UV-B 辐射增强对两个不同抗性品种水稻叶片光合生理及超显微结构的影响.....	(43)
二、不同硅营养条件下 UV-B 辐射增强对水稻光合生理的影响	(47)
第四节 水稻对 UV-B 辐射抗性的 QTL 定位及与环境的互作效应	(52)
一、水稻 RIL 群体遗传图谱的构建	(53)
二、水稻抗 UV-B 辐射的 QTL 分析.....	(54)
三、水稻抗 UV-B 辐射的 QTL 与环境的互作效应	(60)
第五节 硅素营养及基因 <i>Lsi1</i> 介导水稻防御 UV-B 辐射胁迫的分子生理机制.....	(64)

一、水稻硅素营养	(64)
二、UV-B 辐射抗性水稻品种 Lemont 与敏感水稻品种 Dular 的 <i>Lsi1</i> 基因及硅含量差异	(69)
三、UV-B 辐射抗性水稻品种 Lemont 与敏感水稻品种 Dular 根系 <i>Lsi1</i> 基因的克隆及相似性比较	(69)
四、不同转基因水稻根系 <i>Lsi1</i> 基因的表达量	(74)
五、不同转基因水稻根系硅吸收量及叶片硅含量	(75)
六、 <i>Lsi1</i> 基因表达变化后 Lemont 表现型	(75)
七、UV-B 辐射下转基因 Lemont 及野生型叶片苯丙氨酸解氨酶基因及光裂解酶基因的表达变化	(76)
八、UV-B 辐射下转基因 Lemont 及野生型叶片总酚、类黄酮含量	(77)
九、UV-B 辐射下转基因 Lemont 及野生型的差异表达基因	(78)
十、硅基因 <i>Lsi1</i> 介导水稻抵抗 UV-B 辐射胁迫的作用机制	(81)
第六节 过量表达 <i>Lsi1</i> 提高水稻修复 UV-B 辐射伤害的分子生态机制及调控策略	(83)
一、不同光照条件下供试水稻叶片的硅含量	(84)
二、不同供试水稻叶片 DNA 的 CPD 和 6-4-PP 含量	(85)
三、不同供试水稻叶片 Photolyase 基因的相对表达量	(86)
四、不同供试水稻叶片 <i>PL2</i> 基因启动子的克隆及序列比对	(88)
五、不同供试水稻叶片 <i>PL2</i> 基因启动子序列的功能分析	(89)
六、 <i>PL2</i> 基因启动子互作蛋白的筛选和鉴定	(93)
七、目标转录因子的 qRT-PCR 验证	(93)
八、水稻对 UV-B 辐射增强响应的调控策略	(94)
第三章 水稻对重金属元素镉累积的遗传生态特性及栽培调控策略	(97)
第一节 我国农田和稻米镉污染现状	(97)
一、稻田土壤镉污染的来源与特点	(99)
二、镉的生态毒性和水稻对镉累积的特性	(101)
三、镉污染研究意义	(106)
第二节 水稻抗镉胁迫的种质资源筛选	(107)
一、不同抗性水稻品种种质资源的筛选与评价	(107)
二、不同抗性水稻品种的聚类与评价	(114)
三、聚类结果的比较分析	(114)
第三节 水稻耐镉胁迫的生理生化特性及分子机制	(120)
一、镉对水稻生长的影响	(120)
二、镉在不同器官的运转与分布规律	(120)
三、镉胁迫对不同抗性水稻苗期细胞膜脂过氧化和保护酶活性的影响	(122)
四、镉胁迫对水稻各器官镉、铁、钙含量的影响	(127)

五、水稻耐镉胁迫的分子生态机制·····	(129)
第四节 不同季节条件下水稻镉累积的遗传生态特性·····	(154)
一、亲本和杂交组合水稻镉元素含量的表型值分析·····	(155)
二、水稻镉元素含量的遗传方差分析·····	(156)
三、水稻镉元素含量性状的遗传率和选择响应分析·····	(158)
四、水稻镉元素含量性状的群体平均优势分析·····	(160)
第五节 不同区域条件下水稻镉累积的遗传生态特性及调控策略·····	(164)
一、水稻镉累积量的表型值分析·····	(164)
二、水稻镉累积量的 AMMI 模型分析·····	(166)
三、水稻镉累积量的基因型与环境变异分析·····	(166)
四、基于水稻镉累积量的品种聚类分析及调控策略·····	(171)
第四章 杂交水稻胞质遗传与核质互作的分子生态特性及栽培调控策略·····	(173)
第一节 植物雄性不育细胞质的利用及存在问题·····	(173)
第二节 杂交水稻及亲本比较蛋白质组学分析·····	(177)
一、杂交水稻及亲本成熟胚蛋白差异表达与杂种优势表现·····	(177)
二、杂交水稻及亲本苗期叶片蛋白质组 DIGE 分析·····	(187)
第三节 栽培条件对杂交水稻胞质效应与核质互作的影响及调控策略·····	(198)
一、同核异质杂种一代各性状在不同氮素条件下的方差分析与遗传参数估计·····	(198)
二、不同氮素下不育胞质对杂交水稻主要农艺性状的影响·····	(201)
三、同核异质和同质异核组合的胞质效应表现·····	(203)
四、不育胞质对杂交水稻一般配合力的影响·····	(204)
五、不同氮素下不育胞质对杂交水稻特殊配合力的影响·····	(208)
六、不育胞质对杂种一代产量及构成因素配合力效应的稳定性分析·····	(208)
七、在配合力的稳定性反应上产量与其构成因素间的关系·····	(209)
八、水稻不育胞质及核质互作遗传效应的生理生化基础·····	(209)
九、基于水稻不育胞质及核质互作遗传效应的调控策略·····	(222)
第五章 水稻产量形成的分子生态学特性及栽培调控策略·····	(225)
第一节 水稻产量形成的遗传生态特性·····	(225)
一、水稻籽粒灌浆的物质基础·····	(225)
二、水稻籽粒灌浆的遗传生态特性·····	(227)
第二节 水稻产量形成的蛋白组学特性·····	(234)
一、苗期水稻发育的差异蛋白质组学分析·····	(234)
二、分蘖活跃期水稻发育的差异蛋白质组学分析·····	(248)
三、孕穗期水稻发育的差异蛋白质组学分析·····	(259)
四、不同氮肥比例对水稻籽粒灌浆影响的分子生态特性·····	(272)
第三节 水稻高产形成的分子生态调控策略·····	(287)

一、氮肥调控水稻灌浆期的光合生产与物质运转的分子生态策略·····	(287)
二、氮肥调控水稻籽粒灌浆的分子生态策略·····	(291)
第六章 再生稻高产形成的分子生态特性及栽培调控策略·····	(296)
第一节 再生稻发展历史与利用现状·····	(296)
第二节 再生稻再生芽发育特性与再生力遗传生态 ·····	(297)
一、再生稻再生芽发育遗传特性·····	(297)
二、亲本及 F ₂ 群体各主要性状表现 ·····	(298)
三、F ₂ 群体各主要性状间的相关性分析 ·····	(300)
四、再生稻主要性状的 QTL 定位分析 ·····	(300)
第三节 再生稻产量形成的生理生态特性·····	(304)
一、不同育秧方式秧苗素质及生理生化特性·····	(304)
二、不同栽培模式头季和再生季水稻细胞保护酶活性·····	(306)
三、不同栽培模式头季和再生季水稻的根系性状、叶绿素含量和叶面积指数的变化 ·····	(307)
四、不同栽培模式头季和再生季水稻硝酸还原酶活性、硝态氮含量及 ATP 酶活性 变化·····	(308)
五、不同栽培模式头季和再生季水稻的产量形成及生理生态特性 ·····	(309)
第四节 氮肥运筹对头季和再生季水稻产量和氮素利用率影响及生理生态机制·····	(318)
一、头季稻不同施氮水平下氮素吸收积累特性·····	(319)
二、不同氮肥运筹方式对头季和再生季水稻干物质积累的影响·····	(323)
三、不同氮肥运筹方式对头季和再生季水稻产量及构成因素的影响·····	(326)
四、不同氮肥运筹方式对头季和再生季水稻植株氮素吸收积累动态的影响·····	(327)
五、不同氮肥运筹方式对头季和再生季水稻氮素利用率的影响·····	(328)
六、不同氮肥运筹方式对头季稻分蘖及成穗率的影响·····	(329)
七、不同氮肥运筹方式对稻株生理生化的影响·····	(329)
第五节 不同促芽肥水平调控头季稻产量形成和再生季稻再生芽萌发生长的分子生态 机制·····	(334)
一、不同促芽肥水平对头季稻强、弱势粒灌浆影响及分子生态机制·····	(334)
二、不同促芽肥水平对再生季稻生长发育的影响及分子生态机制 ·····	(342)
第七章 水稻生育后期响应水肥调节的根际分子生态学特性及栽培调控策略·····	(350)
第一节 灌浆结实期干湿交替灌溉对水稻产量生理和根际生态学特性的影响及调控 策略·····	(351)
一、灌浆结实期干湿交替灌溉对水稻产量生理的影响·····	(351)
二、灌浆结实期干湿交替灌溉对水稻根际土壤生态特性的影响·····	(355)
三、灌浆结实期干湿交替灌溉对水稻根际微生物的影响·····	(360)
四、水稻灌浆结实期干湿交替灌溉增产原理及调控策略·····	(366)

第二节 不同氮肥处理下水稻生育后期根际生态学特性及调控策略..... (367)

一、不同氮肥比例对水稻产量生理的影响..... (368)

二、不同氮肥比例对水稻根际土壤生物学特性的影响..... (369)

三、不同氮肥比例对水稻根际土壤蛋白组的影响..... (373)

四、不同氮肥比例对水稻根际土壤物质代谢的影响..... (382)

五、水稻根际分子生态调控策略..... (388)

第三节 作物根际生态学研究..... (391)

一、根际沉积与根际分泌物..... (392)

二、根际分泌物的功能..... (393)

三、根系分泌物与根际微生物的相互作用..... (396)

四、根际生物学特性的研究方法..... (400)

五、作物根际生态学研究展望..... (402)

参考文献..... (404)

主要术语索引..... (456)

附录 福建农林大学农业生态研究所完成的水稻分子生态栽培方向博士、硕士学位
论文名录..... (458)

第一章 作物分子生态特性及基本原理

近年来,国际上研究植物细胞内信号转导的途径及其对基因表达与调控的分子机制已成为热点并取得显著进展,这为深入研究作物产量与品质形成的分子生态机制提供理论依据和技术借鉴。栽培措施对作物来说实际上是一种环境信息,作物在感应这种信息后,通过信号转导途径而引导相关基因的表达与调控,从而促进生命活动的发生与变化。因此,年轻一代的农学家们开始从分子水平进一步研究其遗传生态学特性及行为规律,探究作物生长发育过程中环境变化对基因表达的影响与调控,从而大大深化了对作物栽培科学问题的认识。可以相信,随着分子生态学向作物栽培学的不断渗透,必将促进现代作物栽培学——分子生态栽培学(Molecular Ecocultivation Science)或称分子农业(Molecular Farming)的诞生,其发展前景也十分诱人。

作物分子生态栽培学是以作物分子生态学为原理,应用现代植物生理与分子生物学等方法与技术,研究环境包括栽培措施影响农作物生长发育与产量品质形成的分子生理与调控机制,在此基础上探讨环境调控基因表达的新方法及相关物化产品,从而为作物优质、高产、高效、生态、安全生产提供新技术的一门新兴学科。发展作物分子生态栽培学必须以作物基因生态系统观为基础,明确作物基因具有整体性、联系性、有序性和平衡性等特性,才能有效调控功能基因的表达,充分发挥其分子生态系统潜力,实现高产目的。

第一节 作物分子生态特性及意义

生态学的研究正向宏观和微观两方面深入。分子生态学是遗传生态学研究的核心内容,是揭示作物生态适应本质的微观科学。研究分子生态学对作物的行为生态学及作物高产栽培与育种具有重要的理论和实践意义。

分子生态学是20世纪90年代初新兴的一门生态学分支学科,它一经产生就引起了人们的广泛重视。分子生态学作为生态学的遗传基础,最基本的就是探索生物的生存与发展对策。自然生态学中,由于环境信息的多样性,基因选择也较为方便,因而其现实生态位(realized niche)往往和基础或理想生态位(fundamental or ideal niche)相差无几。但在人工生态系统中,由于人类的干预,环境系统十分脆弱,基因的现实生态位和理想生态位相差甚远,缩小这一差距是人类求得生存与发展的物质基础。但要实现这一目标,单靠自然力量是不够的,还需利用科学技术来减少环境对基因功能表达及其实现程度的阻力,缩小现实生态位与理想生态位的差距,达到提高产量的目的。这就需要深入研究基因的生态特性。

一、基因生态的基本特性

(一) 整体性

基因是一个整体性极强的小系统，在这一系统中，可以因为某一环节的失调引起全局性的灾难或突变。在农作物上，由于缺乏整体观而造成失误的例子很多。如对一个抗性基因来说，从整体概念出发，抗性基因在功能上的完整表达，是由基因与环境共同决定的，失去任何一方其抗性也就不存在了。基因本身的突变，或病原菌致病性的增强可引起抗性损失，美国在 20 世纪 60 年代大面积推广 T 型杂交玉米和中国曾经单一大面积推广红系水稻品种而造成抗性损失，就是典型的例子。

(二) 联系性

基因生态系统中基因与基因之间的联系是错综复杂的，例如基因功能表达不仅与体内基因有关，而且还与外界环境有关。在光形态发生中的基因作用，也是光敏色素感受周围环境的光信息，即红光或远红光，通过两种色素状态的可逆性转化来调节基因功能，从而控制发育的形态发生过程。中国发现的光敏核不育水稻，也是光通过调节光敏色素而影响基因的育性表达，如农垦 53A 和鄂宜 105A 具有短日 ($<13.45\text{ h}$) 诱导可育，长日 ($>14.00\text{ h}$) 诱导不育的特性。此外，温度、水、氧气、矿质营养同样可以通过其特定的顺式元件调控基因的功能表达。总之，基因与环境的联系性不容忽视，否则必将受到惩罚。20 世纪 50 年代，我国曾不顾农业生物的不同基因型与环境条件的内在联系，把东北的水稻良种大面积推广到湖南，把河南的冬小麦良种引到广东，结果都不能抽穗结实，仅种子损失就达到数十万千克。因此，运用联系观点去探讨环境对基因的生态作用，很有实际意义。

(三) 有序性

基因生态系统由各遗传因子和外界环境因子按严密的等级和层次构成。各因子在系统中有明确的地位和作用。系统的运动变化则遵循着一定的内在规律。与农业生态系统中农业生物是核心一样，该系统中的基因是核心。就基因的分子结构而言，Waston 和 Crick 首先揭示了这一结构特征。这里所强调的是结构基因与外界环境联系的有序性。基因系统是一个高度有序的耗散结构，对整个生命体（基因体）来讲，它无疑属于开放系统，为维持生存，它与周围环境必须进行极其频繁的物质和能量交换。该系统的总熵 ds 必须是由外界获得的熵流 des 和熵产生的 dis 所组成，即 $ds = des + dis$ 。这里 dis 必然 ≥ 0 ，因而只有在 $des < -dis$ 的情况下， $ds < 0$ ，这意味着要给有机体以足够的负熵（也就是信息），才能维持原有的有序结构，甚至变得愈来愈有序，从而呈现发育和进化。Liya Prigogine 把能从周围摄取负熵以维持自身有序组织的结构命名为耗散结构（dissipative structure theory）。生物的生长发育实质上是基因系统不断接受来自系统外的各种负熵（信息），而在功能上发生不断交替的结果，其基因的有序性发生了相应的变化，即从低级有序向高级有序发展，基因复制和突变现象都可用耗散结构理论予以合理解释。元生朝等在研究农垦 58S 等粳型光敏核不育水稻

的光周期反应时，提出了光敏核不育水稻存在两个光周期敏感期和3个发育阶段的假设，即感光叶龄至第二枝梗原基分化期为影响幼穗发育的光周期敏感期，称为第一光周期；第二枝梗原基分化至花粉母细胞形成期为影响育性转换的光周期敏感期，称为第二光周期。两个光周期敏感期有明显的顺序性，从而形成3个发育阶段，包括诱导阶段（感光叶龄期至一次枝梗原基分化期）、育性诱导阶段（二次枝梗原基分化期至花粉母细胞形成期）和育性表达阶段（花粉母细胞形成期至抽穗期）。研究还表明两个光周期反应间的遗传关系是十分复杂的，特别是不育基因的遗传表达是与其生育期间外界温光环境综合作用的结果。农业生产上应根据其有序性及其内在规律，合理利用栽培促控技术，促进基因有序地形成和顺利更替，从而获得理想的生命体，达到高产优质高效的目的。

（四）平衡性

从分析外界生态因子对基因的生态作用可知，生态因子能激发或抑制基因活性。基因为了适应环境的波动性在其反应规范内进行积极有效的自动调节与饰变（modification），以保持内外关系的协调性，即平衡性。

1. 调节的时间性

基因的自动调节与种群一样具有时间性，具体表现在基因互作的阶段性上。细胞是构成生物体的一个基本单位，细胞分化决定生物生长发育，而细胞的分化归根结底是不同基因的交替表达。由于发育的模式是基因预先决定的，在发育的不同阶段由不同的基因起作用，正是某些基因的“开”和“关”带来了发育的顺序性和连续性，外界环境和细胞内环境提供基因“开”和“关”的信息，基因通过不断地调节来适应内外环境的变化，使一些基因被关闭，一些基因则开始执行功能。因此，虽然细胞内含有整套基因，但约90%基因处于不活化状态。在分化各个阶段，通过调节进行合理的基因功能的交替表达，保证了生长发育的顺序性和连续性，这是当代发育生物学重要的研究课题。作物分子生态学重视研究环境条件对各生育阶段功能基因表达与调控作用机制和应用效果。

2. 调节的顺序性

细胞分化存在着顺序性，由细胞体内代谢反应的顺序性决定。生物体内一切生化过程都是不同酶作用的结果。如春化引起生长发育的阶段性和顺序性，就是由于外界环境信息引起基因功能交替表达的结果。如图1-1所示，光周期敏感的冬性小麦在整个生长季节中响应秋、冬、春、夏环境变化的控制春化和光周期反应的基因表达有序更替，顺序推进。图中处于底部的曲线代表温度的季节性变化，而处于图的顶部4个矩形中白黑相间代表着光照与黑暗时间长短变化，曲线代表白天叶片中光周期CO基因的转录水平变化。由此可见，小麦CO基因的转录水平随日照延长而提高，因此，对冬性小麦来说秋冬季CO转录水平下降，而春夏季转录水平提高。由于秋播的冬性小麦发芽后那时的日照还较长，控制春化和光周期反应的复合功能基因VRN3被长日表达水平仍较强的VRN2所抑制，从而排除了对控制开花VRN1的诱导；从冬季进入春季，日照变长，VRN2表达水平下降，VRN3在冬日低温和春夏高温长日的诱导下提高其转录水平，从而诱导了VRN1的表达，促进开花。可见，小麦等具有低温春化要求的冬性禾谷类作物，完成低温春化和光周期反应的分子生态过程是由3个具有不同春化反应功能的VRN1，VRN2和VRN3基因综合作用的结果。总之，开