

水稻农业增产减排可持续发展的生物工程技术

徐镡钦, 陆雅海*

北京大学城市与环境学院, 北京 100871

* 联系人, E-mail: luyh@pku.edu.cn

水稻是全世界将近一半人口的主粮. 据统计目前全球水稻栽培面积约为每年 1.62 亿公顷^[1], 其中亚洲最多(1.43 亿公顷)占 88%, 非洲和美洲其次, 分别占 6.4% 和 4.4%. 绝大部分水稻生产国家为发展中国家, 经济发展相对落后, 人口密度高而且增长速度快, 不少区域还因土壤质量差、肥力贫瘠, 基础设施落后, 导致自然灾害频发, 粮食短缺问题严重. 更为严峻的是, 世界人口还将继续增长, 估计至 2050 年世界人口将再增加 20 亿. 而水稻主要生产国(除日本)是未来人口增长最快的区域. 水稻作为主要粮食作物, 持续增产将是这些国家社会和经济发展的先决条件. 增加水稻生产可通过两条途径: 扩大耕种面积和增加单位面积产量. 但随着世界范围的工业化和城镇化发展, 耕地面积不但难以扩展, 而且不断被占用减少, 在我国保护 18 亿亩耕地红线已经成为基本国策. 因此, 增加水稻生产, 主要只能依靠提高单位面积产量.

提高单位面积产量、实现稳产高产一直是农业科技发展的主攻目标, 这主要依靠两条措施: 品种改良和发展适宜栽培技术. 传统育种技术曾经并还在为解决我国及世界的粮食安全问题做出重要贡献, 但随着 20 世纪分子生物学技术的发展, 分子育种技术正在发挥越来越巨大的作用, 预计可为解决我国和世界未来粮食问题提供最有希望的方法. 但无论是分子育种还是现代栽培技术的发展, 在追求高产目标的同时都必须兼顾水稻农业的可持续发展. 半个多世纪以来, 随着水稻单产和总产量的提高, 化肥和农药的投入不断增加, 生态系统平衡已经受到明显影响. 增施化肥导致养分向地表水流失, 影响河流和湖泊生态系统, 产生富营养化, 导致水华爆发. 而大量农药投入已经明显影响农田生态系统生物多样性, 导致小型动物和有益昆虫的减少或消失. 化肥农药引起的生态环境问题已经受到分子育种研究领域的高度重视. 近 30 多年来, 国内外转基因生物技术迅速发展, 目前抗病虫转基因水稻品种的推广应用已呼之欲出, 而养分高效利用的转基因品种也指日可待. 可见, 现代分子育种技术正在为解决生态环境问题做出巨大努力.

但在全球变化背景下, 生态环境问题变得异常复杂和严峻, 不仅需要考虑化肥农药污染, 而且需要考虑温室气体排放. 灌溉水稻田是一类独特的生态系统, 在土壤中除



陆雅海 北京大学教授、长江学者特聘教授. 研究方向涉及土壤微生物学、环境微生物学和生物地球化学. 目前主要研究兴趣包括: 厌氧微生物的过程与机理; 厌氧微生物的环境适应与演化; 甲烷产生和氧化的微生物机理; 厌氧微生物与环境纳米颗粒的相互作用及胞外电子传递作用等.

了常见微生物如固氮菌和硝化菌外, 还存在两类特殊的微生物, 即: 产甲烷菌和甲烷氧化菌. 由于在耕种期间土壤淹水, 土壤中的有机物质在产甲烷菌等多种功能微生物作用下发生厌氧降解、形成短链脂肪酸类中间产物、并最终转化为甲烷. 甲烷可通过植物通气组织或土-水界面直接排放到大气, 成为重要温室气体. 最近 30 年来, 稻田甲烷的产生和排放一直是国内外学术界特别是生态环境研究领域的关注焦点. 但由于受到多种人为和自然因素的复杂影响, 目前对稻田甲烷的排放通量以及对全球变化的贡献仍然存在较大不确定性. 尽管如此, 在获得高产、保持生态系统良性发展的同时, 发展减少温室气体排放的农田管理技术, 无疑将有助于促使水稻农业的可持续发展. 分子育种技术已经在为农田减肥减药发挥巨大作用, 但迄今为止, 鲜见在温室气体减排方面的研究. 而最近福建农业科学院与瑞典研究人员的研究成果代表了这方面的突破^[2].

植物光合作用是植物生长发育的基础. 通过调控光合产物在地上-地下的分配, 使更多光合产物向农作物籽实部分输送, 是作物育种技术研究的重要目标之一. 2003 年, 瑞典学者在对大麦的研究中发现并分离了一类大麦糖信号转录因子^[3], 命名为 SUSIBA2(即: Sugar-signaling in barley). 该信号系统调控淀粉合成, 进而可调控所在组织器官作为光合产物传输的“源”或“汇”功能. Sun^[3]等发现 SUSIBA2 在大麦籽实的高表达, 能显著增加籽实淀粉生成量, 提高光合产物的汇强度, 并相对减少光合产物向其他器官包括根部的转移. 最近, 他们与福建农业科学院合作,

把大麦的 *SUSIBA2* 基因转移到水稻基因组, 获得了两个纯合子品系 *SUSIBA2-77* 与 *SUSIBA2-80*。他们分别在田间和植物生长箱进行比较试验, 发现 *SUSIBA2-77* 的甲烷排放量只有野生对照组(Nipp)的 10% 以下。随后, 他们在福州、广州和南宁三地(生态环境差异很大)进行 *SUSIBA2-77* 与 *SUSIBA2-80* 的田间试验, 发现 *SUSIBA2-80* 与 *SUSIBA2-77* 呈现类似的趋势。基因测序结果显示这与 *HvSUSIBA2* 的活性有着紧密的联系, 而与 *SUSIBA2* 基因在水稻基因组的插入位点并无太大关联。为了深入探讨 *HvSUSIBA2* 植株甲烷减排的机理, 他们采用了三管齐下的方法: 定量测定根际产甲烷微生物的变化; 观测 *SUSIBA2* 植株的表型性状; 描述基因型的变化特征。采用荧光原位杂交和定量 PCR 分析方法, 他们发现产甲烷古菌总量以及主要菌群的丰度在 *SUSIBA2* 水稻的根际显著小于 Nipp 野生型。从表型性状来看, 相比野生对照组, *SUSIBA2-77* 的谷粒饱满, 稻穗较大, 甚至出现下垂, 而根系较纤细; 地上部分的干重较大, 地下部分较小; 谷粒的淀粉含量(87%)显著高于野生对照(77%)。有意思的是, *SUSIBA2* 基因的转入使得水稻茎秆的淀粉含量也显著增加, 而叶子和根部并未出现明显变化。选取糖信号系统相关的基因进行基因表达(转录组和蛋白组)分析, 作者进一步证实了 *SUSIBA2* 在不同组织器官的表达调控功能。为此, 他们提出了 *SUSIBA2* 转基因水稻增产减排的雪球效应模型。他们认为 *SUSIBA2* 水稻使籽实作为光合产物汇的强度显著增强, 当糖浓度随光合作用增加时, *SUSIBA2* 能够提高籽实糖诱导靶基因的表达活性, 增强籽实的光合产物汇强度, 并促使籽实从源组织摄取更多的糖。该过程循环往复, 最终增加了籽实淀粉含量, 形成了更加饱满的谷粒。根部和叶子则由于缺乏 *SUSIBA2* 的高表达, 光合产物的分配相对较少。总之, 转基因水稻使更多的光合同化碳输送到籽实, 而向地下的分配显著减少。其结果是根系分泌物降低, 土壤中产甲烷有机底物减少, 产甲烷微生物的生长和活性受到影响, 甲烷的排放显著降低。

过去大量研究探索了水稻植物生长、根系分泌物与甲烷排放的关系, 研究发现在没有人为添加有机肥或秸秆还田的情况下, 稻田甲烷排放量与水稻根系分泌作用呈正向线性关系^[4]。研究还发现, 水稻品种和土壤氮磷养分条件对甲烷排放的影响很大程度上取决于这些因子对根系分泌作用的调控^[4-6]。随后, 稳定同位素示踪研究表明, 水稻根际存在活跃的产甲烷菌群^[7], 支持了甲烷产生与根系分泌作用直接相关的认识。基于甲烷排放与植物生长及根系分泌作用的关系, 研究者曾尝试筛选能满足高产和低甲烷排放的水稻品种^[4,8], 另有研究表明人为控制水稻分蘖和稻穗数可调控甲烷排放量^[9], 支持通过优化水稻光合产物分配、提高谷物产量、发展高产低甲烷排放育种技术的研究设想。遗憾的是, 迄今为止从未有符合推广应用要求的水稻品种被研发出来。Su 等^[2]采用生物工程技术, 显著推

动了这方面的研究发展。

Su 等的研究代表生物工程技术或分子育种技术为解决水稻农业可持续发展做出的一步重要尝试。尽管这个尝试本身还有一些值得商榷的问题, 例如: *SUSIBA2* 转基因是否会影响植株的理想根冠比? 谷物和地上部分的光合产物汇强度过高, 势必影响根系生长, 这或许会降低根系的养分吸收能力和物理支撑能力。因此, 通过调控光合产物源-汇关系发展高产低甲烷排放品种, 只能在满足理想根冠比情况下才实际可行。但不管怎样, 该尝试对于通过学科交叉, 开发水稻农业可持续发展的新技术具有重要引导意义。水稻根际微生物调控可能是非常值得下一步思考研究的问题。

长期以来, 国内外对水稻生物学研究一直非常重视, 我国尤其如此。目前已经有 3000 多株水稻的基因组得到测序^[10], 这为深入研究水稻与环境相互作用提供了难得的机会。另一方面, 水稻土及根际微生物的研究也取得了显著进展。这为水稻分子生物学或生物工程技术与根际微生物研究的交叉发展提供了机遇。越来越多的研究表明, 植物种类对根际微生物群落具有选择性, 其内在原因或许可追溯到植物和根际微生物基因组的差异。植物和根际微生物可能都拥有编码一些信号分子的基因, 用于调控植物与根际微生物的专一性相互作用, 豆科植物与根瘤固氮菌之间的信号传递即是一个典型例子。水稻基因组与微生物基因组的研究能否推动水稻-根际微生物专一性相互作用的认识? 并通过发展生物工程技术, 调控根际微生物的群落结构, 实现水稻高产、优质以及生态环境的可持续发展?

这将是未来研究的重要挑战。一个理想的水稻-根际微生物相互作用模式可能具有以下一些特征(图 1): (1) 抑制产甲烷菌, 但有利于甲烷氧化菌活动; (2) 激发共生或非共生固氮菌; (3) 促进有益于根系和植物生长的促生菌; (4)

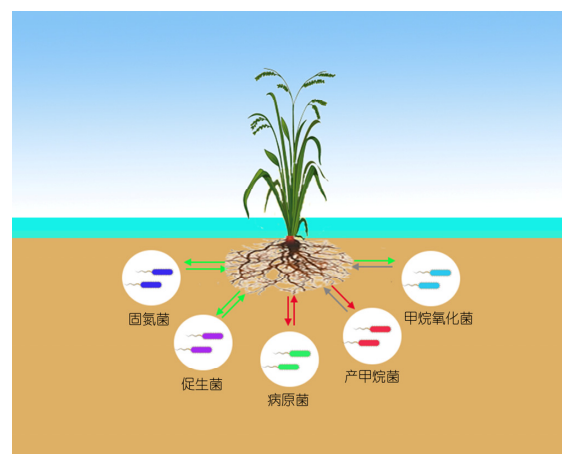


图 1 水稻-根际微生物理想相互作用模式图。图中指向水稻根部的箭头表示微生物对水稻的作用, 反向箭头表示理想水稻应具备的对根际微生物的调控作用。绿色代表促进, 红色代表抑制, 灰色代表无明显作用。

有利于养分高效利用的微生物; (5) 抑制病原菌的生长活动. 通过生物工程技术, 充分挖掘植物-根际微生物相互作

用关系, 促进水稻生产体系的可持续发展, 必将成为未来水稻农业科学的一个重要发展趋势.

推荐阅读文献

- 1 Haefele S M, Nelson A, Hijmans R J. Soil quality and constraints in global rice production. *Geoderma*, 2014, 235: 250–259
- 2 Su J, Hu C, Yan X, et al. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice. *Nature*, 2015, doi: 10.1038/nature14673
- 3 Sun C, Palmqvist S, Olsson H, et al. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the iso1 promote. *Plant Cell*, 2003, 15: 2076–2092
- 4 Lu Y, Wassmann R, Neue H U, et al. Dynamics of dissolved organic carbon and methane emissions in a flooded rice. *Soil Sci Soc J*, 2000, 64: 2011–2017
- 5 Lu Y, Wassmann R, Neue H U, et al. Impact of phosphorus supply on root exudation, aerenchyma formation and methane emission of rice plants. *Biogeochemistry*, 1999, 47: 2032000218
- 6 Lu Y, Wassmann R, Neue H U, et al. Dissolved organic carbon and methane emissions from a rice paddy fertilized with ammonium and nitrate. *J Environ Qual*, 2000, 29: 173320001740
- 7 Lu Y, Conrad R. *In situ* stable isotope probing of methanogenic archaea in the rice rhizosphere. *Science*, 2005, 309: 108820001090
- 8 Aulakh M S, Wassmann R, Bueno C, et al. Impact of root exudates of different cultivars and plant development stages of rice (*Oryza sativa* L.) on methane production in a paddy soil. *Plant Soil*, 2001, 230: 77200086
- 9 van Der Gon H A C D, Kropff M J, Van Breemen N, et al. Optimizing grain yields reduces CH₄ emissions from rice paddy fields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 12021200012024
- 10 Zeigler R. Perspective: Time to unleash rice. *Nature*, 2014, 514: S662000S66