

玉米开花期调控机制研究进展

邢瑞霞^{1,2}, 朱金洁¹, 祁显涛¹, 谢传晓¹, 江海洋², 刘昌林^{1*}

(1. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; 2. 安徽农业大学生命科学学院, 安徽合肥 230036)

摘要 开花期对玉米非常重要, 不仅影响玉米的生长区域适应性、对各种逆境的抗性, 另外对于玉米的产量、质量、营养价值等多个性状都具有重要的影响。根据玉米开花期调控途径的研究报道, 玉米开花期可分为 4 条途径: 光周期途径 (photoperiod pathway)、自主途径 (autonomous pathway)、赤霉素途径 (gibberellin pathway) 和年龄途径 (age pathway), 4 条途径既独立存在又相互影响, 共同调节玉米的开花时间。总结并整理玉米的开花期调控途径, 对于改良热带种质资源使其适应我国温带地区、培育优良品种具有重要的参考价值和指导意义。

关键词 玉米; 开花时间; 光周期; 开花调控网络

中图分类号 S513 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)09-0023-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.09.007



开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):

Research Progress on the Regulation Mechanism of Maize Flowering Period

XING Rui-xia^{1,2}, ZHU Jin-jie¹, QI Xian-tao¹ et al (1. Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; 2. School of Life Sciences, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036)

Abstract Flowering is very important for maize. It not only affects the adaptability of maize to growth area and resistances to various stresses, but also has very important effects on traits such as product quality, yield and nutritional value. According to the researches, the regulatory of maize flowering time can be divided into four pathways: photoperiod pathway, autonomous pathway, gibberellin pathway, and age pathway. The four pathways are relatively independent, and there are also some mutual influence and interaction among them. Reviewing the regulation approaches of maize flowering time will be helpful for improving tropical germplasm resources to adapt to temperate zone in China and cultivating good varieties.

Key words Maize; Flowering time; Photoperiod; Flowering regulatory network

开花对于植物而言至关重要, 这个过程不仅涉及植物从营养生长到生殖生长的不可逆转换^[1], 而且对植物繁衍和适应生态环境等方面都具有非常重要的作用。通过研究玉米开花期, 进而对玉米种质进行改良已经成为当前玉米育种的一大热点。

玉米花的发育过程涉及细胞分化、器官分化、转录调控等众多重要的生理生化过程, 花发育的过程既受遗传因子的控制也受环境因子的影响^[2-4]。植物花发育的过程一般要历经 3 个阶段^[5]: ①开花诱导, 植物受自身及环境因子的影响, 开始从营养生长转变为生殖生长, 并形成花序分生组织; ②花原基形成, 花序分生组织逐渐转变为花分生组织, 再分化形成花器官原基; ③花器官发育, 花器官原基逐渐发育成为成熟的各种花器官^[5-6], 包括花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群等结构。

开花途径的研究一直是植物研究的一大热点。以研究最为透彻的模式植物拟南芥为例, 其开花期遗传控制网络在 2014 年已经基本建立完全^[7-10], 以 *FT*、*CO*、*SOC1* 等开花相关的主效基因为中心, 将拟南芥的 5 条开花调控途径: 光周期途径、自主途径、春化途径、赤霉素途径以及年龄途径进行了总结与梳理, 从而构建出拟南芥的开花调控网络 (图 1)^[11], 为其他植物开花期的研究提供了大量的参考依据以及更多的研究方向。

另外, 对于禾本科植物水稻的开花网络的调节研究也有

了明确的进展。以光周期途径为例, 在短日照的情况下, 可大致将其分为两条独立且有效的途径: *OsGI-Hd1-FT* 和 *OsGI-Ehd1-FT*^[12-13]。其中 *Hd1* 作为 *CO* 基因的一个同源基因, 在受到 *OsGI* 的影响后会激活 *FT* 的表达, 从而构成 *OsGI-Hd1-FT* 调控途径; 而另外一条途径是水稻所特有的调控途径, 在长日照条件下 *Ehd1* 会上调 *Hd3a* 的表达, *OsGI* 则会控制 *Ehd1* 的表达, 进而构成一条特殊的调控途径^[12-13]。

玉米基因组序列公布后, 开花期的相关研究取得了明显进展。根据历年研究可将玉米开花诱导调控网络分为光周期途径 (photoperiod pathway)、自主途径 (autonomous pathway)、赤霉素途径 (gibberellin pathway) 和年龄途径 (age pathway) 四大调控途径, 以 *FT-like* 基因 *ZCN8* 为中心、以开花标记基因 *ZMM4* 为成花关键构建如下调控网络, 展现玉米从营养生长向生殖生长的不可逆转变 (图 2)。

1 光周期途径

光是调节植物开花时间的一个重要环境信号, 根据光照时间的周期性变化而形成的一种 24 h 变化的生物节律被称为光周期。植物根据光周期的变化来协调自身新陈代谢及各种生理过程, 最终实现开花诱导、叶片运动和气孔开闭等生长发育变化。以拟南芥为例的长日照植物研究显示: *CO/FT* 模式的表达变化是光周期诱导途径中核心的环节^[14]。许多研究表明, 不同植物中的 *CO/FT* 的表达模式虽然在构成元件及表达通路略有不同, 但仍具有一定的保守性, *CO* 基因的转录产物在植物中起到光与开花时间相连接的作用, 植物通过感知光来调节开花时间; *FT* 基因主要控制植物开花^[14], 在适宜的条件下, *CO* 基因诱导 *FT* 基因在叶脉中表达后, *FT*

作者简介 邢瑞霞 (1995—), 女, 山东济宁人, 硕士研究生, 研究方向: 基因编辑育种。* 通信作者, 副研究员, 博士, 从事玉米分子育种研究。

收稿日期 2021-08-04

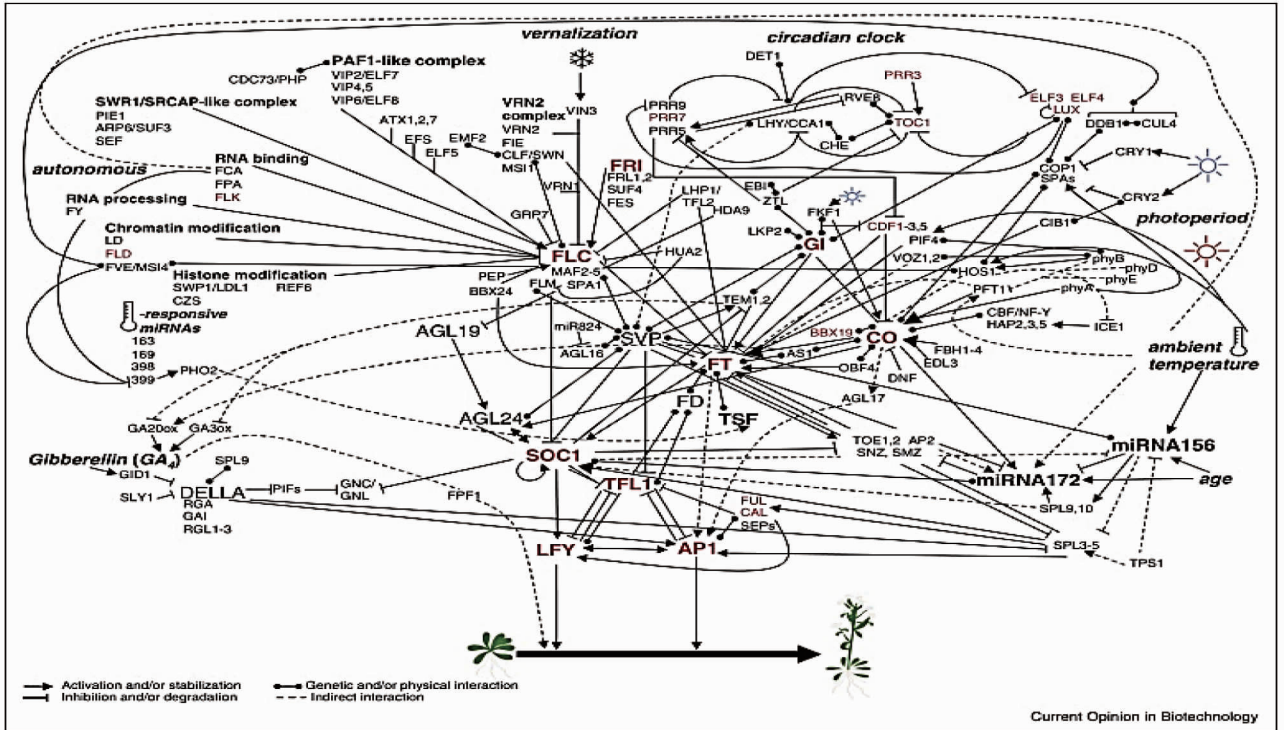


图1 拟南芥开花调控网络
Fig. 1 Flowering regulatory network in Arabidopsis

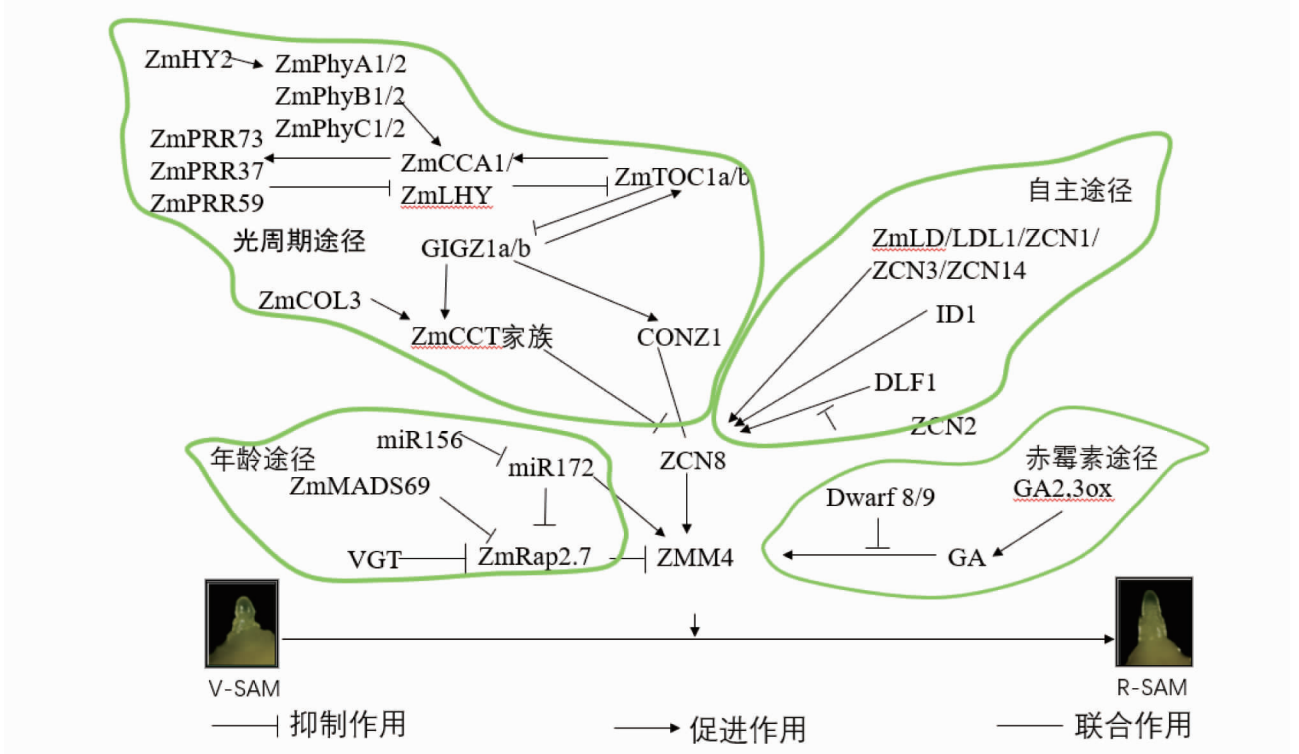


图2 玉米开花途径调控网络
Fig. 2 Schematic diagram of maize-flowering pathway regulation network

蛋白从韧皮部移动到顶端分生组织中发挥作用,与在顶端分生组织中进行表达的FD蛋白激活SOC1基因的表达,诱导开花。

1.1 光信号感受器 植物通过对周围环境的感知相应地调整其本身的生长发育,而存在于成熟叶片中的光信号感受器

就是一个非常重要的工具。植物通过光信号感受器识别和接收光信号,影响种子的萌发、幼苗的生长、花的诱导以及衰老等多个发育过程。在拟南芥中已经鉴定出的光感受器有13种^[15],大致可分为3类:光敏色素(phytochromes)、隐花色素(cryptochromes)、向光素(phototropins)。在玉米中发现了

3 对光敏色素基因,分别是 *PHYA1/2*、*PHYB1/2* 和 *PHYC1/2*^[16],这 3 种光敏色素主要接收红光/远红外光,具有一定的组织特异性。*PHYB* 参与光周期的感知与传导,在长日照下延迟开花^[17],而 *PHYC1* 在叶片中高度表达,并受昼夜节律调节,可与自身或 *ZmPHYB* 相互作用^[18]。当对 *PHYC1* 和 *PHYC2* 进行双基因敲除后,玉米在长日照条件下表现出早花表型^[18]。

1.2 生物节律钟 成熟的叶片在感受光信号后会进一步向生物节律钟传递信号,以适应每时每刻外部环境的变化。在玉米基因组中存在多个相关基因,并且 10%~23% 的转录产物表现出明显的昼夜振荡规律^[19-20],这些相关基因包括 *ZMAC*、*ZmTOC1* 以及其他一些候选基因,如 *ZmPRR73*、*ZmPRR37*、*ZmPRR59*、*ZmFKF1a* 和 *ZmFKF1b* 等,并且这些基因在拟南芥和水稻中分别有其对应的同源基因,调节控制玉米生长的关键生理过程,如碳固定、细胞壁合成、植物激素生物合成、开花调控等^[20]。

1.3 光周期转导途径 目前已有许多基因被证实与光周期转导途径相关,大致可以分为 3 类:*CONZ1*、*CCT* 以及 *ZCN* 家族^[21-24]。其中,*CONZ1* 与拟南芥中的 *CO* 基因以及水稻中的 *Hd1* 基因具有非常显著的序列相似性^[21],因此作为二者的同源基因,*CONZ1* 基因展现出强烈的昼夜表达模式,能够在不同光照下的表达模式来响应玉米中光周期的变化,并且根据 *conz1* 突变体的试验结果表明,*CONZ1* 基因可能作为激活剂、抑制剂或者二者作用兼具,在植物光周期的调节中起作用^[22]。

玉米中的 *CCT* 家族基因被证实与水稻光周期反应调节因子 *Ghd7* 同源,同源性约为 36%,其编码的蛋白质一般都含有保守的 *CCT* 结构域或含有一个或多个 *B-box* 结构域,调节与其他蛋白质之间的相互作用。有研究表明,降低 *ZmCCT9* 的表达不仅可以促进玉米在长日照下开花,同时能够增强植株对于高纬度地区的适应性^[23],有利于解除玉米在高纬度地区出现徒长、不长等不良影响,扩大玉米的种植范围。而同时含有 *CCT* 结构域与 *B-box* 结构域的 *ZmCOL3* 基因则会通过干扰昼夜节律时钟和激活 *ZmCCT* 相关基因的表达来抑制玉米开花,*ZmCOL3* 的过表达会导致晚花,沉默 *ZmCOL3* 基因的表达则会表现出轻微早花现象^[24-26]。

ZCN8 基因与拟南芥中的 *FT* 基因同源,在玉米中起成花素的作用,*ZCN8* 蛋白通过韧皮部向茎尖分生区移动,与 *DLF1* 基因(拟南芥 *FD* 基因的同源基因)互作,促进下游基因表达,如花分生组织特征基因 *ZMM4*,诱导植物从营养生长向生殖生长转变,有研究表明下调 *ZCN8* 的表达量可以诱导晚花表型^[27-28]。

2 自主开花途径

外界环境因素可诱导植物在适宜的条件下开花,如果缺少光信号、温度信号的诱导,植物也可以通过感受自身内部的发育状态,在营养生长到达一定程度后自主开花。在拟南芥中已相继克隆了 7 个与自主开花相关的基因,分别是 *FCA*、*FY*、*FPA*、*FVE*、*FLD*、*FL* 和 *LD*,这些基因以不同的方式

参与对 *FLC* 染色质或 mRNA 的修饰与调节^[29-33]。其中 *FCA*、*FPA*、*FLK*、*FY* 基因编码 RNA 结合蛋白,参与 *FLC* 前体 mRNA 的调节,在开花控制中非常关键,属于转录后调控;*LD*、*FLD* 和 *FVE* 编码调节 *FLC* 表观遗传因子,参与 *FLC* 染色质组蛋白去乙酰化的后期修饰^[29-33]。

在玉米基因中,*ID1* 和 *ZmLD* 被证实与玉米的自主开花相关^[34-35]。*ID1* 基因位于玉米的成花素基因 *ZCN8* 的上游,调控 *ZCN8* 转录产物在韧皮部的转运,仅在幼叶中微量表达,能够控制植物从营养生长向生殖生长转变,起到成花开关的作用,但在拟南芥中并未发现其同源基因。*id1* 突变体会出现晚花的性状^[35]。*ZmLD* 基因又叫 *ldp1*,在茎尖组织和花序组织中表达含量较高^[36],其结构上分为 4 个保守区域,构成 LD 蛋白的功能区域。

3 赤霉素途径

赤霉素(GA)作为一种内源性植物生长调节剂,对植物种子的萌发、茎秆的伸长、开花的诱导以及花器官的形成等生长和发育方面发挥着非常重要的作用。目前从植物、真菌和细菌中鉴定出来的 GAs 超过 130 种,其中大多数都是以无生物活性形式存在,有生物活性的 GAs 有 4 种,分别是 GA1、GA3、GA4 和 GA7^[37]。GA 是植物开花的必要存在因素,主要影响花粉的成熟和花器官的形成和发育,通过施加 GA 可以使拟南芥在短日照下提早开花^[38]。GA 和 *GID1* 结合后可与 *DELLA* 蛋白形成一个 GA-GID1-DELLA 三聚体,当 GA-GID1-DELLA 三聚体形成后被 *SCF*(*SKP1-CUL1-F-box*) 聚合体标记,之后 *DELLA* 蛋白被 26S 蛋白酶泛素化降解,从而解除了 *DELLA* 蛋白对植物生长的抑制作用,产生赤霉素效应^[39-41],恢复植物体的正常生长。*GA2ox1* 基因编码一种使 GA 失活的酶^[42],对 GA 的积累产生一个负调控作用,进而减少赤霉素的积累量,促进开花。在其他植物的研究中发现:GA 既能终止营养生长,也会抑制花器官形成^[43]。GA 抑制剂多效唑(PCA)会促进花芽形成和植株矮化^[44-45]。

也有研究表明,*DELLA* 蛋白能够直接与年龄途径相关基因 *miR156* 介导的 *SPL* 结合,干扰 *SPL* 对 *SOC1* 和 *FUL* 的转录激活。*miR159* 介导了与 GA 有关的开花调控,它通过抑制 GA 特异性转录因子 *MYB33*、*MYB65* 和 *MYB101*(*R2R3-MYB* 转录因子)发挥作用。在短日照条件下,GA 不足,*miR159* 增加,强烈抑制 *MYB33* 的表达;同时也抑制了 *MYB33* 下游基因 *LFY* 水平,导致拟南芥晚花。这种情况可以通过增加日长或者外源 GA 的喷施消除。另外,研究发现细胞分裂素(CK)也参与植物开花时间的正向调控。

另外,对于赤霉素在植物中的研究发现,GA 既能终止营养生长,也会抑制花器官形成。GA 会促进 *LFY* 基因的表达,调控开花,但是增加的 *LFY* 基因转录产物却诱导一个细胞色素 P450 的基因 *ELA1*(*Eui-likeP450*) 在植物茎尖分生组织 SAM 中的表达,而 *ELA1* 又会阻碍 GA 碳骨架 C13 的羟基化,从而导致 GA4 合成的减少,结果使依赖于 GA-DELLA-API 通路的花器官形成机制受到破坏,推迟花芽的形成^[44],而 GA 抑制剂多效唑 PCA 会促进花芽形成和植株矮化^[45]。GA

与光周期途径、年龄途径这些开花调控途径息息相关。

4 年龄途径

目前,对玉米植株的营养生长到生殖生长的研究热点仍集中在 *miR156-miR172* 级联式调控体系中,而这个调控体系广泛存在于大多数植物中,如拟南芥、水稻、番茄、杨树等^[46-47]。幼年基因 *miR156* 随着生长发育的进行,在植物体内的含量逐渐减少,而成年基因 *miR172* 则与之相反,两者共同调节植物开花转换。*miR156* 的靶基因是一类称为 SPLs 的转录因子,通过结合到开花器官特征基因启动子的 SQUAMOSA 区域进而促进开花^[48]。*miR172* 受到 SPLs 调控,还受到 GI(光周期途径中)、FCA(自主途径中)的调控。

5 小结

植物的开花涉及植物发育的大部分内容,由于物种、地理、进化的方向及程度等方面均存在着巨大的差异,增加了植物开花调控的复杂性,其中所涉及的调控基因、转录因子以及调控途径更是十分复杂。通过调节植物的开花时间进而获得优良种质,并且最大程度地利用这些优良种质来扩大植物的生长范围,增加农作物的产量及营养价值,提高植物的多种抗性等仍是目前解决优良育种问题的一大热点。

参考文献

- [1] 徐雷,贾飞飞,王利琳.拟南芥开花诱导途径分子机制研究进展[J].西北植物学报,2011,31(5):1057-1065.
- [2] JUNG C,MÜLLER A E. Flowering time control and applications in plant breeding[J]. Trends in plant science,2009,14(10):563-573.
- [3] MOURADOV A,CREMER F,COUPLAND G. Control of flowering time:Interacting pathways as a basis for diversity[J]. Plant cell,2002,14(S1):S111-S130.
- [4] COLASANTI J,SUNDARESAN V V. Control of the transition to flowering[J]. Current opinion in biotechnology,1996,7(2):145-149.
- [5] RAY A,LANG J D,GOLDEN T,et al. *SHORT INTEGUMENT(SIN1)*, a gene required for ovule development in *Arabidopsis*, also controls flowering time[J]. Development,1996,122(9):2631-2638.
- [6] BLÁZQUEZ M. Flower development pathways[J]. Journal of cell science,2000,113(Pt20):3547-3548.
- [7] EHRENREICH I M,HANZAWA Y,CHOU L,et al. Candidate gene association mapping of *Arabidopsis* flowering time[J]. Genetics,2009,183(1):325-335.
- [8] FORNARA F,DE MONTAIGU A,COUPLAND G. SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis*[J]. Cell,2010,141(3):550.
- [9] LIU C,THONG Z H,YU H. Coming into bloom:The specification of floral meristems[J]. Development,2009,136(20):3379-3391.
- [10] TURCK F,FORNARA F,COUPLAND G. Regulation and identity of florigen:FLOWERING LOCUS T moves center stage[J]. Annual review of plant biology,2008,59(1):573-594.
- [11] BLÜMEL M,DALLY N,JUNG C. Flowering time regulation in crops—what did we learn from *Arabidopsis*? [J]. Current opinion in biotechnology,2015,32:121-129.
- [12] ZHANG J,HU Y,XU L H,et al. The CCT domain-containing gene family has large impacts on heading date,regional adaptation,and grain yield in rice[J]. Journal of integrative agriculture,2017,16(12):2686-2697.
- [13] 徐铨,奥本裕,王晓雪.水稻开花期调控分子机理研究进展[J].植物遗传资源学报,2014,15(1):129-136.
- [14] JING Y J,LIN R C. Transcriptional regulatory network of the light signaling pathways[J]. New phytologist,2020,227(3):683-697.
- [15] SHEEHAN M J,KENNEDY L M,COSTICH D E,et al. Subfunctionalization of *PhyB1* and *PhyB2* in the control of seedling and mature plant traits in maize[J]. Plant journal,2007,49(2):338-353.
- [16] SAWERS R J H,LINLEY P J,CUTIERREZ-MARCOS J F,et al. The *Elm1(ZmHy2)* gene of maize encodes a phytochromobilin synthase[J]. Plant physiology,2004,136(1):2771-2781.
- [17] HAYES K R,BEATTY M,MENG X,et al. Maize global transcriptomics

- reveals pervasive leaf diurnal rhythms but rhythms in developing ears are largely limited to the core oscillator[J]. PLoS One,2010,5(9):1-14.
- [18] LI Q Q,WU G X,ZHAO Y P,et al. CRISPR/Cas9-mediated knock-out and overexpression studies reveal a role of maize phytochrome C in regulating flowering time and plant height[J]. Plant biotechnology journal,2020,18(12):2520-2532.
- [19] KHAN S,ROWE S C,HARMON F G. Coordination of the maize transcriptome by a conserved circadian clock[J]. BMC plant biology,2010,10:1-15.
- [20] CAI H G,CHU Q,YUAN L X,et al. Identification of quantitative trait loci for leaf area and chlorophyll content in maize (*Zea mays*) under low nitrogen and low phosphorus supply[J]. Molecular breeding,2012,30(1):251-266.
- [21] CASTELLETTI S,COUPEL-LEDRU A,GRANATO I,et al. Maize adaptation across temperate climates was obtained via expression of two florigen genes[J]. PLoS genetics,2020,16(7):1-25.
- [22] MILLER T A,MUSLIN E H,DORWEILER J E. A maize *CONSTANS*-like gene, *conz1*, exhibits distinct diurnal expression patterns in varied photoperiods[J]. Planta,2008,227(6):1377-1388.
- [23] HUANG C,SUN H Y,XU D Y,et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes[J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America,2018,115(2):E334-E341.
- [24] JIN M L,LIU X G,JIA W,et al. *ZmCOL3*, a CCT gene represses flowering in maize by interfering with the circadian clock and activating expression of *ZmCCT*[J]. Journal of integrative plant biology,2018,60(6):465-480.
- [25] 金敏亮.玉米泛转录组的构建及玉米开花抑制因子 *ZmCOL3* 的功能解析[D].武汉:华中农业大学,2018.
- [26] KIM D H,SUNG S. Genetic and epigenetic mechanisms underlying vernalization[J]. The Arabidopsis book,2014,12:1-15.
- [27] XIN M,MUSZYNSKI M G,DANILEVSKAYA O N. The *FT*-like *ZCN8* gene functions as a floral activator and is involved in photoperiod sensitivity in maize[J]. The plant cell,2011,23(3):942-960.
- [28] LEE Y S,JEONG D H,LEE D Y,et al. *OsCOL4* is a constitutive flowering repressor upstream of *Ehd1* and downstream of *OsphyB*[J]. The plant journal,2010,63(1):18-30.
- [29] HE Y H. Chromatin regulation of flowering[J]. Trends in plant science,2012,17(9):556-562.
- [30] LIU F Q,MARQUARDT S,LISTER C,et al. Targeted 3' processing of antisense transcripts triggers *Arabidopsis FLC* chromatin silencing[J]. Science,2010,327(5961):94-97.
- [31] HE Y H,MICHAELS S D,AMASINO R M. Regulation of flowering time by histone acetylation in *Arabidopsis*[J]. Science,2003,302(5651):1751-1754.
- [32] KIM H J,HYUN Y,PARK J Y,et al. A genetic link between cold responses and flowering time through *FVE* in *Arabidopsis thaliana*[J]. Nature genetics,2004,36(2):167-171.
- [33] SOPPE W J J,JACOBSEN S E,ALONSO-BLANCO C,et al. The late flowering phenotype of *fiva* mutants is caused by gain-of-function epigenetic alleles of a homeodomain gene[J]. Molecular cell,2000,6(4):791-802.
- [34] VAN NOCKER S,MUSZYNSKI M,BRIGGS K,et al. Characterization of a gene from *Zea mays* related to the *Arabidopsis* flowering-time gene *LUMINIDEPENDENS*[J]. Plant molecular biology,2000,44(1):107-122.
- [35] COLASANTI J,YUAN Z,SUNDARESAN V. The indeterminate gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize[J]. Cell,1998,93(4):593-603.
- [36] AUKERMAN M J,LEE I,WEIGEL D,et al. The *Arabidopsis* flowering-time gene *LUMINIDEPENDENS* is expressed primarily in regions of cell proliferation and encodes a nuclear protein that regulates *LEAFY* expression[J]. The plant journal,1999,18(2):195-203.
- [37] WILSON R N,HECKMAN J W,SOMERVILLE C R. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days[J]. Plant physiology,1992,100(1):403-408.
- [38] MURASE K,HIRANO Y,SUN T P,et al. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1[J]. Nature,2008,456(7221):459-463.
- [39] UEGUCHI-TANAKA M,ASHIKARI M,NAKAJIMA M,et al. *GIBBEREL-LIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin[J]. Nature,2005,437(7059):693-698.

温室气体的排放,降低全球增温潜势^[26-27]。

4 展望

随着生态种养模式日益受到重视,在全国迅速推广,生态种养模式向多元化发展,不仅出现稻-渔生态种养、稻-蛙生态种养以及稻-鸭生态种养等单一动植物复合种养方式,更出现了稻-鱼-虾、稻-鱼-蛙、稻-鱼-蛙-虾等多元化复合种养方式。生态种养模式利用生态系统循环原理,做到“一田多用,一地多收”,能够提高稻田生态系统生物多样性,减少化肥农药的投入,保障粮食安全,同时保护环境,减少农田面源污染风险,有效地提高生态效益和经济效益,是值得推广的生态农业模式。

在当前的生态种养模式下,如何利用生态原理平衡好植物和动物的关系,以及避免过多的饵料投入造成浪费,防治动物疾病导致的抗生素过度使用也值得警惕,尤其是过多的有机肥投入潜在地增加磷素流失的风险防控值得深思和注意。

参考文献

- [1] 朱兆良,孙波. 中国农业面源污染控制对策研究[J]. 环境保护, 2008, 36(8): 4-6.
- [2] 农业部办公厅. 农业部办公厅关于印发《重点流域农业面源污染综合治理示范工程建设规划(2016—2020年)》的通知:农办科〔2017〕16号[A]. 2017-03-24.
- [3] 生态环境部办公厅,农业农村部办公室. 农业面源污染治理与监督指导实施方案(试行)[A]. 2021.
- [4] 中国稻渔综合种养产业发展报告(2020)[J]. 中国水产, 2020(10): 12-19.
- [5] 张福锁. 发展绿色生态种养业 加强绿色食品认证管理[J]. 中国食品, 2021(8): 32-35.
- [6] 苏培义. 论稻田养鱼在农田生态中的作用及其综合效益[J]. 重庆水产, 1988(1): 41-46.
- [7] REN W Z, HU L L, GUO L, et al. Preservation of the genetic diversity of a local common carp in the agricultural heritage rice-fish system[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2018, 115(3): E546-E554.
- [8] XIE J, HU L L, TANG J J, et al. Ecological mechanisms underlying the sustainability of the agricultural heritage rice-fish coculture system[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2011, 108(50): E1381-E1387.
- [9] 王晨,胡亮亮,唐建军,等. 稻鱼种养型农场的特征与效应分析[J]. 农业现代化研究, 2018, 39(5): 875-882.
- [10] LI F B, FENG J F, ZHOU X Y, et al. Impact of rice-fish/shrimp co-culture on the N₂O emission and NH₃ volatilization in intensive aquaculture ponds[J]. Science of the total environment, 2019, 655: 284-291.
- [11] 吴敏芳,张剑,陈欣,等. 提升稻鱼共生模式的若干关键技术研究[J]. 中国农学通报, 2014, 30(33): 51-55.
- [12] HU L L, REN W Z, TANG J J, et al. The productivity of traditional rice-fish co-culture can be increased without increasing nitrogen loss to the

environment[J]. Agriculture, ecosystems & environment, 2013, 177: 28-34.

- [13] AHMED N, FLAHERTY M S. Opportunities and challenges for the development of prawn farming with fish and rice in southeast Bangladesh: Potential for food security and economic growth[J]. Food security, 2013, 5(5): 637-649.
- [14] 佘国涵,彭成林,徐祥玉,等. 稻虾共作模式对渍渍稻田土壤理化性状的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(1): 61-68.
- [15] 陈飞星,张增杰. 稻田养蟹模式的生态经济分析[J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 323-326.
- [16] ZHANG J, HU L L, REN W Z, et al. Rice-soft shell turtle coculture effects on yield and its environment[J]. Agriculture, ecosystems and environment, 2016, 224: 116-122.
- [17] 苑圆圆. 稻-蛙、瓜-蛙-鱼生态种养及养分平衡的研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2011.
- [18] 仪小梅. 基于稻蛙生态种养的稻田氮素流失及微生物群落特征研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2020.
- [19] 周雪芳,朱晓伟,陈泽恺,等. 稻蛙生态种养对土壤微生物及无机磷含量的影响[J]. 核农学报, 2016, 30(5): 971-977.
- [20] FANG K K, DAI W, CHEN H Y, et al. The effect of integrated rice-frog ecosystem on rice morphological traits and methane emission from paddy fields[J/OL]. Science of the total environment, 2021, 783[2021-03-17]. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147123>.
- [21] 岳玉波,沙之敏,赵峥,等. 不同水稻种植模式对氮磷流失特征的影响[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(12): 1424-1432.
- [22] SHA Z M, CHU Q N, ZHAO Z, et al. Variations in nutrient and trace element composition of rice in an organic rice-frog coculture system[J]. Scientific reports, 2017, 7(1): 1-10.
- [23] 陈慧妍,沙之敏,吴富钧,等. 稻蛙共作对水稻-紫云英轮作系统氮挥发影响的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(5): 792-801.
- [24] ZHANG J E, QUAN G M, ZHAO B L, et al. Rice-duck co-culture in China and its ecological relationships and functions[M]//LUO S M, GLIESSMAN S R. Agroecology in China: Science, Practice, and Sustainable Management. Boca Raton: CRC Press, 2016: 111-138.
- [25] 沈建凯,黄璜,傅志强,等. 稻鸭生态种养系统直播水稻根表和根际土壤营养特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(6): 1151-1156.
- [26] SHENG F, CAO C G, LI C F. Integrated rice-duck farming decreases global warming potential and increases net ecosystem economic budget in central China[J]. Environmental science and pollution research, 2018, 25: 22744-22753.
- [27] XU G C, LIU X, WANG Q S, et al. Integrated rice-duck farming mitigates the global warming potential in rice season[J]. Science of the total environment, 2017, 575: 58-66.
- [28] 李成芳,曹贵贵,展茗,等. 稻鸭共作对稻田氮素变化及土壤微生物的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(5): 2115-2122.
- [29] 郑敏. 稻鸭共育稻田水体藻类多样性及其与氮磷相关性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [30] GAO H, SHA Z M, WANG F, et al. Nitrogen leakage in a rice-duck co-culture system with different fertilizer treatments in China[J]. Science of the total environment, 2019, 686: 555-567.
- [31] YANG H S, YU D G, ZHOU J J, et al. Rice-duck co-culture for reducing negative impacts of biogas slurry application in rice production systems[J]. Journal of environmental management, 2018, 213: 142-150.

(上接第 26 页)

- [40] DAVIÈRE J M, ACHARD P. Gibberellin signaling in plants[J]. Development, 2013, 140(6): 1147-1151.
- [41] GALVÃO V C, HORRER D, KÜTTNER F, et al. Spatial control of flowering by DELLA proteins in *Arabidopsis thaliana*[J]. Development, 2012, 139(21): 4072-4082.
- [42] BOLDUC N, HAKE S. The maize transcription factor KNOTTED1 directly regulates the gibberellin catabolism gene *ga2ox1*[J]. Plant cell, 2009, 21(6): 1647-1658.
- [43] GOLDBERG-MOELLER R, SHALOM L, SHLIZERMAN L, et al. Effects of gibberellin treatment during flowering induction period on global gene expression and the transcription of flowering-control genes in *Citrus* buds[J]. Plant science, 2013, 198: 46-57.
- [44] GHOSH A, CHIKARA J, CHAUDHARY D R, et al. Paclobutrazol arrests

vegetative growth and unveils unexpressed yield potential of *Jatropha curcas*[J]. Journal of plant growth regulation, 2010, 29(3): 307-315.

- [45] BODEN S A, WEISS D, ROSS J J, et al. EARLY FLOWERING3 regulates flowering in spring barley by mediating gibberellin production and FLOWERING LOCUS T expression[J]. Plant cell, 2014, 26(4): 1557-1569.
- [46] XUE X Y, ZHAO B, CHAO L M, et al. Interaction between two timing microRNAs controls trichome distribution in *Aarabidopsis*[J]. PLoS genetics, 2014, 10(4): 1-13.
- [47] WANG J W, CZECH B, WEIGEL D. miR156-regulated SPL transcription factors define an endogenous flowering pathway in *Arabidopsis thaliana*[J]. Cell, 2009, 138(4): 738-749.
- [48] JUNG J H, SEO P J, AHN J H, et al. *Arabidopsis* RNA-binding protein FCA regulates microRNA172 processing in thermosensory flowering[J]. The journal of biological chemistry, 2012, 287(19): 16007-16016.