

多穗型与大穗型超级稻品种幼穗分化期 碳氮代谢与产量构成

李文秀¹, 戴力², 王礼煌¹, 方宝华², 王学华¹

(1.湖南农业大学 农学院, 湖南 长沙 410128; 2.湖南省水稻研究所 农业农村部长江中下游籼稻遗传育种重点实验室, 湖南 长沙 410125)

摘要: 为探明多穗型与大穗型品种穗粒特征形成的规律, 提高水稻产量, 以多穗型品种岳优 9113(Y9113) 和大穗型品种天优华占(TYHZ)、五丰优 T025(WT025) 为试验材料, 在常规大田试验条件下开展试验, 探明多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段主茎茎鞘、主茎功能叶和主茎幼穗各器官的碳氮代谢特征及产量构成差异。结果表明: 大穗型品种的主茎茎鞘、功能叶和幼穗的碳代谢关键酶活性(SPS 和 AMS)、氮代谢关键酶活性(NR 和 GS)、可溶性糖含量和可溶性蛋白含量在幼穗分化主要阶段均呈现出高于或显著高于多穗型品种的现象。其中在第 2 次枝梗及颖花原基分化期(粒数迅速增加), 五丰优 WT025 的功能叶可溶性蛋白含量、幼穗的可溶性糖含量和 GS 活性较岳优 9113 分别显著高 6.77%、35.07%、20.10%, 天优华占的主茎茎鞘 SPS 活性和幼穗 GS 活性较岳优 9113 分别显著高 46.72% 和 7.81%; 在花粉母细胞减数分裂期(颖花易发生退化, 粒数下降), 五丰优 T025 的功能叶可溶性蛋白含量、主茎的可溶性糖含量和可溶性蛋白含量较岳优 9113 分别显著高 9.88%、21.20%、16.20%, 天优华占的主茎茎鞘可溶性糖含量和功能叶 SPS 活性较岳优 9113 分别显著高 14.67% 和 28.55%。在该试验条件下得出, 与多穗型品种相比, 幼穗分化期较强的碳氮代谢水平是大穗型品种形成大穗的机制之一。

关键词: 超级稻; 多穗型; 大穗型; 幼穗发育; 碳氮代谢; 产量

中图分类号: S143.1; S511.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2022)04-0103-10

doi: 10.7668/hbxb.20193168



Carbon and Nitrogen Metabolism and Yield Composition in Multi-panicle and Large-panicle Super Rice Varieties at Young Panicle Differentiation Stage

LI Wenxiu¹, DAI Li², WANG Lihuang¹, FANG Baohua², WANG Xuehua¹

(1.College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; 2.Hunan Rice Research Institute, Key Laboratory of Indica Rice Genetics and Breeding in the Middle and Lower Reaches of Yangtze River Valley, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Changsha 410125, China)

Abstract: In order to find out the regularities of formation of panicle grain characteristics of multi-panicle type and large-panicle type varieties to increase rice yield. The conventional field experiments method were conducted to use the multi-panicle type varieties Yueyou 9113(Y9113), the large-panicle type varieties Tianyouhuazhan(TYHZ) and Wufengyou T025(WT025) as test materials. To study the differences in carbon and nitrogen metabolism and yield composition of main stem, functional leaves and young panicles during the young panicle differentiation stages of multi-panicle type and large-panicle type varieties. The results showed that the activities of key enzymes in carbon and nitrogen metabolism(SPS, AMS, NR and GS) and soluble sugar and soluble protein content of the main stem, functional leaves and young panicles of large-panicle type varieties were higher or significantly higher than multi-panicle type varieties in the main young panicle differentiation stages. In the second branch and spikelet primordia differentiation stage, which the number of grains increased rapidly, the soluble protein content of functional leaves

收稿日期: 2022-03-06

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0301501; 2017YFD0301502)

作者简介: 李文秀(1996—)女, 湖南常德人, 在读硕士, 主要从事水稻栽培生理生态研究。李文秀、戴力为同等贡献作者。

通讯作者: 王学华(1963—)男, 湖南娄底人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事作物高效高产栽培研究。

方宝华(1978—)男, 湖南邵阳人, 研究员, 博士, 主要从事水稻栽培生理生态研究。

and soluble sugar content and GS activity of young panicles of Wufengyou T025 were significantly higher than Yueyou 9113 by 6.77% ,35.07% and 20.10% ,and the SPS activity of main stem and GS activity of young panicle of Tianyouhuazhan were significantly higher than Yueyou 9113 by 46.72% and 7.81%. In the meiotic stage of the pollen mother cell ,which the spikelets are prone to degeneration and the number of grains decreases ,the soluble protein content of functional leaves and soluble sugar content and soluble protein content of main stem of Wufengyou T025 were significantly higher than Yueyou 9113 by 9.88% 21.20% and 16.20% ,and the soluble sugar content of main stem and SPS activity of functional leaves of Tianyouhuazhan were significantly higher than Yueyou 9113 by 14.67% and 28.55%. Under the conditions of this experiment ,compared with the multi-panicle type varieties ,the stronger carbon and nitrogen metabolism during the young panicle differentiation stage was one of the mechanisms of the large-panicle formation of the large-panicle type varieties.

Key words: Super rice; Multi-panicle type; Large-panicle type; Young panicle development; Carbon and nitrogen metabolism; Yield

水稻是人类最重要的粮食作物 ,全世界以及我国均有 50%~60% 的人口以稻米为主食^[1-2] ,我国是世界上最大的稻米生产国和消费国 ,2017 年后稻米进口量开始位居世界第一^[3-4]。随着经济的快速发展和城镇化水平不断提高 ,我国人口不断增加 ,耕地面积和农村劳动力不断减少 ,老龄化现象日益加重 ,单产提高对于粮食增产的重要性也不断提高。水稻的产量构成包括单位面积穗数、每穗颖花数、结实率和千粒质量^[5] ,其中每穗颖花数是仅次于单位面积穗数(有效穗数)的重要产量贡献因子^[6] ,也是水稻品种穗粒结构分型的重要指标因子 ,其多少主要取决于水稻幼穗生长发育阶段。因此 ,研究不同穗粒型超级稻品种的幼穗生长发育特征并针对性配套相应超高产稳产栽培技术 ,对于实现水稻增产、保障粮食安全具有重要意义。

大穗型品种具有单株穗数相对较少、穗粒数较多的特征 ,穗粒数对产量的贡献度相对较大;多穗型品种具有单株穗数相对较多而穗粒数较少的特征 ,单位面积穗数对产量的贡献相对较大;戴力等^[7] 提出的“长江中下游地区籼型超级稻穗粒分型分类系数法”将分类系数 ≥ 7 的品种划分为大穗型品种、分类系数 ≤ 5 的品种划分为多穗型品种。水稻有效穗数与有效分蘖数和分蘖成穗率呈正相关关系^[8] ,穗粒数则与每穗颖花数和小花结实率正相关 ,而每穗颖花数又与一次枝梗、二次枝梗分化数正相关 ,与枝梗退化数和颖花退化数负相关^[9-10] ;颖花退化数主要随二次枝梗的退化而发生^[11]。水稻幼穗分化始期(第一苞原基分化期)是由营养生长转为生殖生长的起点 ,此时养分分配重点由运往分蘖开始转向运往幼穗 ,碳、氮代谢特点由氮代谢占优势过渡为碳、氮代谢并重 ,且幼穗形成过程中适宜的碳氮代谢水平有利于颖花现存数的增加 ,反之颖花现存数减

少^[10,12] ,不仅影响幼穗生长发育进度 ,还关系到产量的高低和品质的优劣^[13-14]。相关研究表明 ,在一定范围内适当施氮有利于穗部一次枝梗、二次枝梗数的提高和颖花的形成 ,使二次枝梗退化数降低 ,二次枝梗存活率和颖花存活率增加^[15-16] ,从而提高穗总粒数和产量^[17-18]。另有研究认为 ,大穗型水稻穗粒数不稳定与非结构性碳水化合物 NSC 关系密切 ,且每穗颖花数与穗分化期整株碳积累量直线相关 ,从抽穗前 16 d 开始 ,植株体内积累的 NSC 越多 ,颖花退化率越低 ,如低密高氮处理可提高可溶性糖和蔗糖含量 ,从而促进小花的分化发育 ,增加可见花、可孕花数和可孕花结实率 ,进而提高穗粒数^[19-21]。

幼穗分化期是水稻开始生殖生长的标志 ,更是由氮代谢为主转换为碳、氮代谢并重的关键阶段 ,且与穗粒数的形成密切相关。有关不同类型水稻品种各生长发育时期碳氮代谢的差异已有较多报道^[22-24] ,但关于多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段碳、氮代谢差异的报道不多。多穗型与大穗型品种穗粒特征形成的生物学机理不同 ,配套的超高产栽培技术也应不同 ,因此深入研究其穗粒形成差异 ,有利于水稻的高产稳产栽培。

本试验通过研究多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段碳代谢生理指标(可溶性糖含量、植物淀粉酶 AMS 活性、蔗糖磷酸合成酶 SPS 活性)、氮代谢生理指标(可溶性蛋白含量、谷氨酰胺合成酶 GS 活性、硝酸还原酶 NR 活性)及产量构成的差异 ,探明两类品种穗粒特征形成的规律 ,以为各类型品种精准配套超高产栽培技术提供理论支撑。

1 材料和方法

1.1 试验地点及材料

试验于 2019、2020 年在湖南省水稻研究所长沙

马坡岭试验基地(28°20'N, 113°09'E)进行大田小区试验。多穗型品种选用岳优9113(Y9113),大穗型品种选用天优华占(TYHZ)和五丰优T025(WT025)^[7]为供试品种,其中,岳优9113根据戴力等^[7]提出的“长江中下游地区籼型超级稻粒分型分类系数法”其分类系数为4,是典型的多穗型品种,且其适宜种植地区为广西中北部、福建中北部、江西中南部、湖南中南部、浙江南部以及湖北稻瘟病轻发区种植,范围较广;天优华占和五丰优T025的分类系数则均为8,为典型的大穗型品种。

1.2 试验设计

本试验采用随机区组设计,3个处理(品种)4次重复,共12个小区,每个小区面积为16 m²,移栽密度为20 cm×20 cm,单苗移栽。2019年于6月21日播种,7月24日移栽,2020年于6月22日播种,7月21日移栽。犁田时施用石宝山牌高浓度硫酸钾复合肥(N:P₂O₅:K₂O=15:15:15)500.25 kg/hm²(宜昌富升化工)作基肥,移栽7 d后施分蘖肥,每公顷施用尿素(昆仑牌)75 kg和氯化钾(中化牌)35 kg。其他栽培管理措施同大田生产。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 幼穗分化阶段的划分 分化阶段按幼穗长度法划分幼穗分化各阶段^[25],具体标准见表1。

表1 幼穗分化阶段及缩写

Tab.1 Young panicle differentiation stage and acronym

幼穗分化阶段 Young panicle differentiation stage	幼穗长度/mm Young panicle length
第一苞原基分化期(一期)FBPD	<0.1
第一次枝梗原基分化期(二期)BPBD	0.3~0.9
第二次枝梗及颖花原基分化期(三期)SBSPD	1~2
雌雄蕊形成期(四期)PSF	5~10
花粉母细胞形成期(五期)PMCF	15~49
花粉母细胞减数分裂期(六期)PMCM	50~100
花粉内容物充实期(七期)PF	>100

1.3.2 碳代谢指标的取样方法与测定 返青后第7天开始每3 d取一次样,进行幼穗剥检观测幼穗发育情况,直至幼穗长度超过100 mm(幼穗分化七期)。每次取连续的植株主茎20根,带回室内进行幼穗剥检测定每个幼穗长度,在幼穗剥检过程中将同一分化阶段的幼穗(包括幼穗基部5 mm左右长度嫩茎)及其茎鞘和功能叶叶片(主茎最上部2片全展叶)分开保存,然后置于烘箱中105℃条件下杀青30 min,之后在80℃下烘至恒质量备用。待幼穗分化阶段完成后将同一品种不同时间取样的同一分化阶段茎鞘、叶片和幼穗样品分别汇总后粉碎备检。用植物可溶性糖检测试剂盒法(茁彩,上海茁

彩生物科技有限公司)测定可溶性糖含量。

幼穗剥检确定分化阶段后,第2天再取连续植株主茎20根用冰盒带回室内进行分样。分样过程中将达到特定分化阶段的茎鞘、功能叶叶片和幼穗样品用锡箔纸分开包裹并置于液氮中,之后转移到-80℃超低温冰箱保存。幼穗分化阶段结束后,将同一品种不同时间取样的同一幼穗分化阶段茎鞘、功能叶叶片和幼穗分别汇总,然后制样检测。分别采用植物蔗糖磷酸合成酶(SPS)ELISA检测试剂盒法、植物淀粉酶(AMS)ELISA检测试剂盒法测定对应酶活性,试剂盒由上海茁彩生物科技有限公司提供。

1.3.3 氮代谢指标的取样方法与测定 取样方法参考碳代谢指标的方式,用植物BCA法蛋白含量检测试剂盒法(茁彩,上海茁彩生物科技有限公司)测定可溶性蛋白含量;用植物硝酸还原酶(NR)ELISA检测试剂盒法和植物谷氨酰胺合成酶(GS)ELISA检测试剂盒法测定对应酶活性,试剂盒由上海茁彩生物科技有限公司提供。

1.3.4 产量及产量构成 成熟期每个小区调查连续20穴的有效穗数并求平均值,然后根据有效穗数平均值每小区取样5穴,用于考察有效穗数、穗粒数、结实率、千粒质量和理论产量等指标;同时每小区连续割取80穴用于考察实际产量。

1.4 数据处理与分析

采用随机区组设计分析方法,用SPSS 23.0进行统计分析,Microsoft Excel 2010进行图表绘制。根据最小显著差异法(Least significant difference, LSD)检验处理间差异显著性。

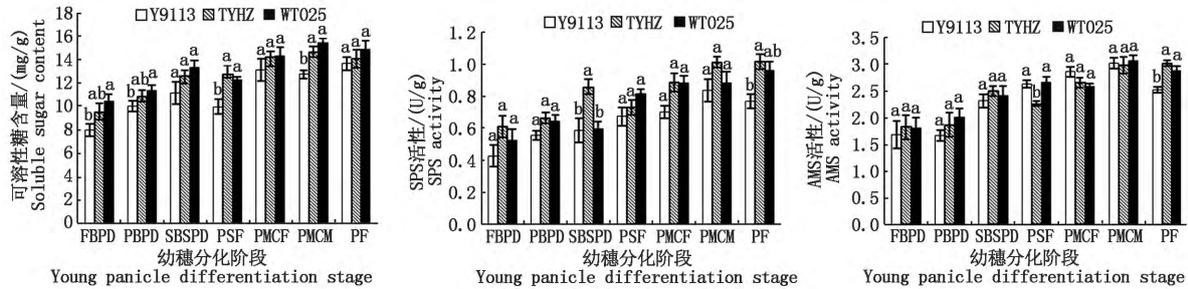
2 结果与分析

2.1 多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段不同器官的碳代谢分析

2.1.1 主茎茎鞘碳代谢分析 如图1所示,各品种幼穗分化阶段主茎茎鞘可溶性糖含量和SPS(蔗糖磷酸合成酶)、AMS(植物淀粉酶)活性均随着幼穗发育进程不断推进而增高。幼穗分化一至七期,大穗型品种(WT025和TYHZ)的主茎茎鞘可溶性糖含量高于或显著高于多穗型品种(Y9113),其中可溶性糖含量WT025分别较Y9113高31.18%($P<0.05$),13.76%($P<0.05$),19.45%,22.69%($P<0.05$),9.52%,21.20%($P<0.05$),8.97%,TYHZ分别比Y9113高18.87%,8.54%,12.65%,27.60%($P<0.05$),8.30%,14.67%($P<0.05$),2.69%;且大穗型品种(WT025和TYHZ)的主茎SPS活性也高于或显著高于多穗型品种(Y9113),WT025较Y9113分别高23.06%,15.

86% ,1.62% ,20.83% ,25.84% ,5.21% ,24.86% ,TYHZ 的SPS 活性较 Y9113 分别高 42.89% ,19.19% ,46.72% ($P<0.05$) ,8.55% ,26.48% ,20.78% ,32.14% ($P<0.05$) ,在幼穗分化三期和七期表现显著差异 ($P<0.05$) ;大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的主茎 AMS 活性在幼穗分化一期、二期、三期和七期也分别高于或显著高于多

穗型品种(Y9113) ,WT025 分别较 Y9113 高7.68% ,20.77% ,3.92% ,14.26% ($P<0.05$) ,TYHZ 分别较之 8.91% ,12.07% ,7.73% ,20.08% ($P<0.05$) 。由此表明 ,大穗型品种幼穗分化阶段主茎蔗糖代谢水平高于或显著高于多穗型品种。



柱子上的不同小写字母表示同一幼穗分化时期不同品种处理的 0.05 水平上的差异。图 2—6 同。
Lowercase letters on the column represent significant difference at 5% probability level in the same young panicle differentiation stage with different varieties. The same as Fig.2—6.

图 1 幼穗分化阶段不同品种主茎蔗糖可溶性糖含量、SPS 和 AMS 活性

Fig.1 The content of soluble sugar and the activity of sucrose phosphate synthase and amylase of main stem at young panicle differentiation stages with different varieties

2.1.2 主茎功能叶碳代谢分析 如图 2 所示,幼穗分化阶段各品种主茎功能叶可溶性糖含量和碳代谢关键酶(SPS 和 AMS) 活性均随幼穗分化推进而增高。幼穗分化一至六期,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的功能叶可溶性糖含量均高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,其中 WT025 分别较 Y9113 高 13.91% ,14.87% ($P<0.05$) ,8.68% ,8.62% ,5.44% ,14.39% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 8.55% ,13.68% ($P<0.05$) ,2.28% ,6.96% ,2.31% ,7.94%;且幼穗分化一至六期,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的功能叶 SPS 活性高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,WT025 分别较 Y9113 高 63.02% ($P<$

0.05) ,39.80% ($P<0.05$) ,28.13% ,11.02% ,14.96% ,11.78% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 32.73% ,38.19% ($P<0.05$) ,28.82% ,18.00% ,18.70% ($P<0.05$) ,28.55% ($P<0.05$) ;幼穗分化一至七期,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的功能叶 AMS 活性均高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,其中 WT025 一期和三期分别较 Y9113 高 75.90% ($P<0.05$) 和 35.07% ($P<0.05$) ,TYHZ 一期、三期和七期分别较 Y9113 高 60.80% ($P<0.05$) ,23.45% ,12.95% ($P<0.05$) 。由此表明 在幼穗分化阶段大穗型品种主茎功能叶的碳代谢水平强于多穗型品种。

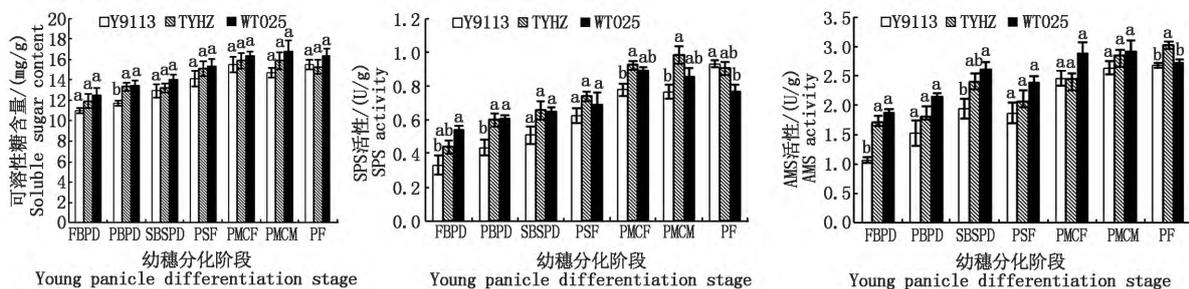


图 2 幼穗分化阶段不同品种主茎功能叶可溶性糖含量、SPS 和 AMS 活性

Fig.2 The content of soluble sugar and the activity of sucrose phosphate synthase and amylase of main stem functional leaves at young panicle differentiation stages with different varieties

2.1.3 主茎幼穗碳代谢分析 如图 3 所示,幼穗分化一至七期,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的主茎幼穗可溶性糖含量高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,其中 WT025 分别较 Y9113 高 16.72% ,9.76% ($P<0.05$) ,35.07% ($P<0.05$) ,18.24% ($P<$

0.05) ,15.56% ($P<0.05$) ,24.31% ,15.22% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 3.09% ,1.27% ,15.21% ,8.76% ,21.58% ($P<0.05$) ,22.23% ,14.34%;幼穗分化阶段各品种幼穗碳代谢关键酶(SPS 和 AMS) 活性整体表现为随着生育进程的推进而逐渐增强,幼穗分化一至七

期,大穗型品种 TYHZ 的 SPS 活性分别较 Y9113 高 25.46% ,18.12% 27.08% ,11.55% 22.23% ,19.26% , 21.01%($P<0.05$),且在幼穗分化一期和三期至七期,WT025 的 SPS 活性分别较 Y9113 高 9.36% ,21.35% 5.02% ,10.57% ,11.43% ,17.07%;在幼穗分化一至六期,各品种间的主茎幼穗 AMS 活性则表现为

WT025 分别较 Y9113 高 7.82% ,29.08%($P<0.05$), 4.37% ,16.34% ,13.44% ,7.47% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 8.03% ,6.99% ,8.45% ,1.50% ,20.77%($P<0.05$),10.10%。由此表明,幼穗分化阶段大穗型品种的幼穗碳代谢水平强于多穗型品种。

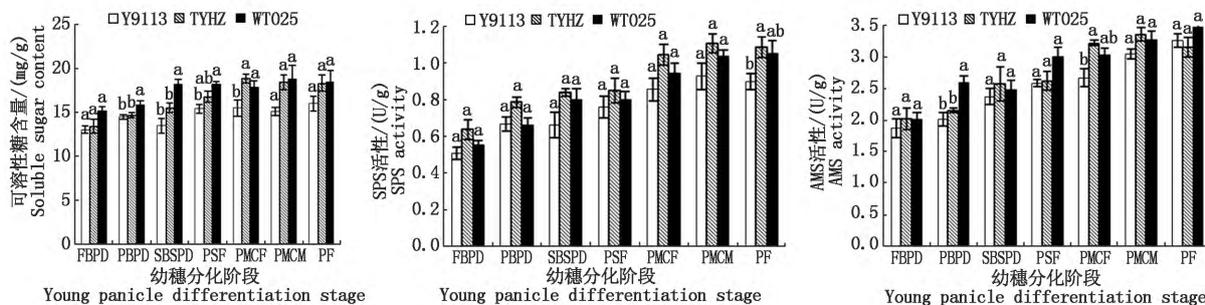


图3 幼穗分化阶段不同品种主茎幼穗可溶性糖含量、SPS 和 AMS 活性

Fig.3 The content of soluble sugar and the activity of sucrose phosphate synthase and amylase of main stem young panicles at young panicle differentiation stages with different varieties

2.2 多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段不同器官的氮代谢分析

2.2.1 主茎茎鞘氮代谢分析 如图4所示,幼穗分化阶段各品种主茎茎鞘可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性均随幼穗分化推进而增高,且均表现为大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 高于或显著高于多穗型品种(Y9113)。幼穗分化一至七期,WT025 主茎茎鞘可溶性蛋白含量比 Y9113 分别高出 13.09% ($P<0.05$) 4.27% ,7.87% ,6.71% ,12.83%($P<0.05$),16.20%($P<0.05$),13.09%($P<0.05$),且在幼穗分化一期、二期和四至七期,TYHZ 比 Y9113 分别高 6.18% ,6.94% ,0.78% ,3.15% ,4.00% ,8.18%;大穗型

品种 WT025 幼穗分化四期主茎 NR 活性较多穗型品种 Y9113 显著高出 27.83% ,其余各阶段大穗型品种的 NR 活性比多穗型品种稍高或基本相当;幼穗分化一至七期大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的主茎 GS 活性高于或显著高于多穗型品种(Y9113),其中 WT025>TYHZ>Y9113,具体为 WT025 各时期主茎 GS 活性分别较 Y9113 高 62.9% ,32.03%($P<0.05$), 30.44% 22.50% ,32.57%($P<0.05$),9.43% ,18.75% ,TYHZ 分别较 Y9113 高40.51% ,18.08% ,7.58% ,21.19% ,11.41% ,8.91% ,8.84%。由此表明,幼穗分化阶段大穗型品种主茎茎鞘氮代谢水平强于多穗型品种。

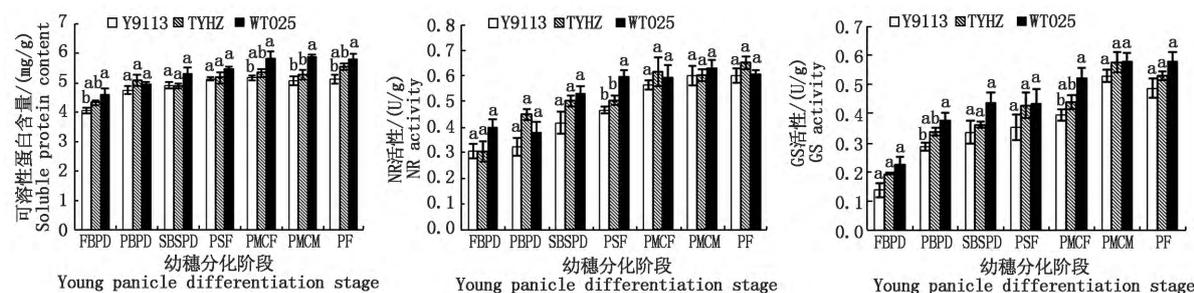


图4 幼穗分化阶段不同品种主茎茎鞘可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性

Fig.4 The content of soluble protein and the activity of nitrite reductase and glutamine synthesis of main stem at young panicle differentiation stages with different varieties

2.2.2 主茎功能叶氮代谢分析 如图5所示,幼穗分化阶段各品种主茎功能叶可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性的变化趋势均随幼穗分化推进而增强,且其可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性均表现为大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 高于或显著高于多穗型品种(Y9113)。具体呈现幼穗分化一至七期,WT025 的可溶性蛋白含量分别较 Y9113 高 12.87% ,12.14%(P

<0.05) ,6.77%($P<0.05$) ,16.24%($P<0.05$) ,22.70% 9.88%($P<0.05$) 28.68%($P<0.05$),TYHZ 分别较 Y9113 高 9.41% ,4.91% ,0.80% ,16.45%($P<0.05$) 5.26% 4.27% ,11.46%($P<0.05$);幼穗分化一至七期(三期除外),大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 功能叶 NR 活性高于或显著高于多穗型品种(Y9113),幼穗分化三期 Y9113 的 NR 活性稍高于

WT025 和 TYHZ(差异不显著) ,其中在幼穗分化二期和五期 ,TYHZ 的功能叶 NR 活性分别较 Y9113 高 26.01%($P<0.05$) ,30.65%($P<0.05$) ,WT025 分别较 Y9113 高33.40%($P<0.05$) ,18.10%; 幼穗分化一至七期 ,功能叶的 GS 活性也表现为 WT025 分别

较 Y9113 高 24.85% ,14.92% ,2.67% ,63.49%($P<0.05$) ,9.55% ,10.38% ,17.59% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 29.09% ,4.34% ,15.38% ,22.04% ,15.40% ,16.27% ,21.04%。由此说明 ,在幼穗分化阶段大穗型品种主茎功能叶的氮代谢水平高于多穗型品种。

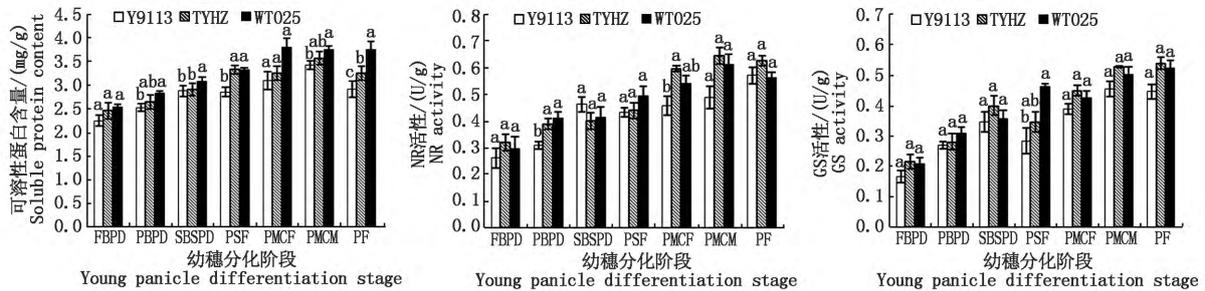


图5 幼穗分化阶段不同品种主茎功能叶可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性

Fig.5 The content of soluble protein and the activity of nitrite reductase and glutamine synthesis of main stem functional leaves at young panicle differentiation stages with different varieties

2.2.3 主茎幼穗氮代谢分析 如图 6 所示 ,幼穗分化一至五期 ,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 的主茎幼穗部位可溶性蛋白含量高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,其中 WT025 分别较 Y9113 高 30.02%($P<0.05$) ,22.89%($P<0.05$) ,11.08% ,32.28%($P<0.05$) ,13.52% ,TYHZ 分别较 Y9113 高出 14.65% ,13.01% ,0.70% ,15.60% ,7.44%; 且在幼穗分化一至七期 ,大穗型品种(WT025 和 TYHZ) 幼穗 NR 活性稍高于多穗型品种(Y9113) ,或与之基本相当 ,其中一至四期和七期幼穗的 NR 活性 WT025 分别较 Y9113 高 7.78% ,15.04% ,3.58% ,6.31% ,3.14% ,TYHZ 分别较 Y9113 高 14.15% ,3.68% ,9.20% ,4.59% ,

3.52%; 大穗型(WT025 和 TYHZ) 在幼穗分化一至七期 ,幼穗的 GS 活性则在某些时期表现显著差异 ,高于或显著高于多穗型品种(Y9113) ,其中 WT025 分别较 Y9113 高 45.97% ,50.81%($P<0.05$) ,20.10%($P<0.05$) ,31.24%($P<0.05$) ,24.21%($P<0.05$) ,16.16% ,17.53%($P<0.05$) ,TYHZ 分别较 Y9113 高 36.85% ,35.98% ,7.81%($P<0.05$) ,19.69%($P<0.05$) ,13.97% ,19.68% ,32.47%($P<0.05$)。由此表明 ,幼穗分化阶段大穗型品种主茎幼穗的氮代谢水平强于多穗型品种 ,且在某些时期显著高于多穗型品种。

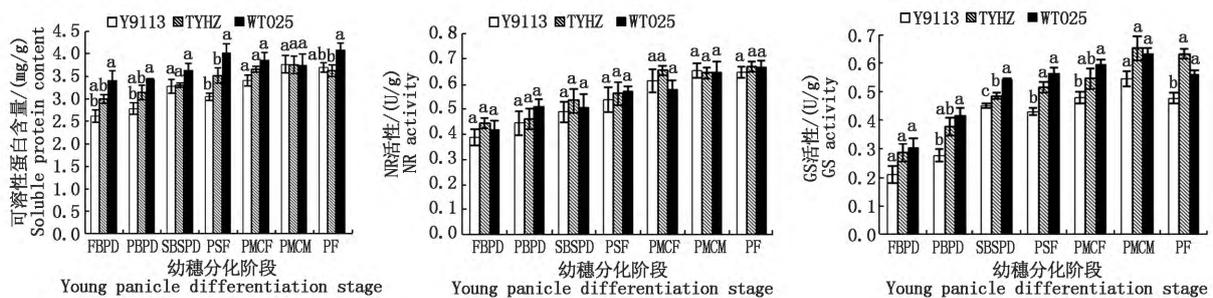


图6 幼穗分化阶段不同品种主茎幼穗可溶性蛋白含量、NR 和 GS 活性

Fig.6 The content of soluble protein and the activity of nitrite reductase and glutamine synthesis of main stem young panicles at young panicle differentiation stages with different varieties

2.3 多穗型与大穗型品种产量及产量构成差异

2.3.1 有效穗数 如表 2 所示 ,2019 ,2020 年各品种间的单位面积有效穗数大小均表现为 Y9113>TYHZ > WT025 ,其中 ,2019 年 Y9113 较 TYHZ 和 WT025 分别高出 19.2%和 44.9%($P<0.05$) ,2020 年 Y9113 较 TYHZ 和 WT025 则分别高出 29.6%($P<0.05$) 和 52.0%($P<0.01$)。

2.3.2 穗粒数 2019 ,2020 年各品种间的穗粒数大小

则均呈 WT025>TYHZ>Y9113 的现象 2019 年 WT025 和 TYHZ 分别比 Y9113 极显著高出60.9%($P<0.01$) 和 54.0%($P<0.01$) ,2020 年则分别比 Y9113 极显著高出 67.3%($P<0.01$) 和42.7%($P<0.01$)。

2.3.3 结实率 从表 2 可以看出 ,2019 年各品种的结实率大小表现为 WT025>Y9113>TYHZ ,2020 年 9 月中下旬和 10 月上中旬由于遇上“寒露风”连续低温影响各品种抽穗灌浆 ,导致各品种的结实率均出

现下降现象 2020 年岳优 9113 的结实率与 2019 年相比下降了 21.43 百分点, TYHZ 的结实率与 2020 年相比下降了 7.96 百分点, WT025 的结实率与 2020 年相比下降了 7.27 百分点。由此可明显看出, 在遇“寒露风”天气时, 多穗型 Y9113 的结实率下降程度大于大穗型品种 TYHZ 和 WT025。

2.3.4 千粒质量 2019、2020 年各品种千粒质量大小均表现为 Y9113>TYHZ>WT025, 且各品种间均表现出极显著差异, 2019 年 Y9113 较 TYHZ 和 WT025 分别极显著高出 4.4% ($P<0.01$) 和 15.2% ($P<0.01$), 2020 年 Y9113 较 TYHZ 和 WT025 分别极显著高出 7.1% ($P<0.01$), 15.6% ($P<0.01$)。

2.3.5 产量 2019 年各品种间的理论产量未表现出显著差异, 2020 年的理论产量则表现出 WT025 高于 TYHZ, 并显著高于 Y9113, 较 Y9113 高出 21.9% ($P<0.05$); 各品种间的实际产量大小 2019、2020 年均呈现 WT025>Y9113>TYHZ 的规律, 且在 2020 年 WT025 的实际产量较 Y9113 极显著高出 20.2% ($P<0.01$), TYHZ 与 Y9113 之间无显著差异。

上述结果表明, 多穗型品种的主要特征表现为单位面积有效穗数相对较多, 穗粒数相对较少的特征, 大穗型品种则主要表现为单位面积有效穗数相对较少, 穗粒数相对较多的特征。

表 2 多穗型与大穗型品种产量及产量构成因素

Tab.2 Yield and yield components of multi-panicle type and large-panicle type varieties

年份 Year	处理 Treatment	有效穗数/ (万穗/hm ²) Effective panicle number	穗粒数/粒 Grains number per spike	结实率/% Seed setting rate	千粒质量/g 1000-grain weight	理论产量 (t/hm ²) Theoretical yield	实测产量 (t/hm ²) Actual yield
2019	Y9113	318.8±15.8Aa	158.4±5.1Bb	74.2±3.0Aab	25.7±0.2Aa	9.5±0.4Aa	8.9±0.1Aab
	TYHZ	267.5±20.3Aab	244.6±6.0Aa	65.3±0.7Ab	24.6±0.1Bb	10.4±0.8Aa	8.3±0.3Ab
	WT025	220.0±13.8Ab	254.8±8.5Aa	81.1±3.4Aa	22.3±0.1Cc	10.1±0.9Aa	9.2±0.2Aa
2020	Y9113	328.8±14.2Aa	159.0±7.2Bc	58.3±2.1Bb	24.4±0.1Aa	7.4±0.5Ab	6.3±0.1Bb
	TYHZ	253.8±8.8ABb	226.8±4.1Ab	60.1±2.5Bb	22.7±0.2Bb	7.8±0.2Aab	6.1±0.1Bb
	WT025	216.3±12.3Bb	266.0±10.0Aa	75.2±2.3Aa	21.1±0.1Cc	9.1±0.4Aa	7.6±0.0Aa

注: 同列数据后不同大写字母表示 1% 显著水平; 不同小写字母表示 5% 显著水平。因 2020 年 9 月中下旬和 10 月上中旬出现连续低温影响水稻抽穗灌浆与结实, 导致结实率、实际产量和理论产量偏低, 2020 年产量较 2019 年受到严重影响。

Note: Different capital or small letters in same column of date mean significant at the 1% or 5% level, respectively. Due to the continuous low temperature in mid-to-late September and early to mid-October 2020, which affected rice heading, grain-filling and seed setting, resulting in low seed setting rate, actual yield and theoretical yield, the yield in 2020 was severely affected compared to 2019.

2.4 幼穗分化期碳氮代谢与产量性状相关性分析

幼穗分化时期各器官可溶性糖和可溶性蛋白含量与产量性状指标间相关分析结果显示, 穗粒数与幼穗分化二期主茎茎鞘 ($r=0.935$, $P<0.01$) 和功能叶 ($r=0.866$, $P<0.05$) 可溶性糖含量及四期幼穗可溶性蛋白含量 ($r=0.867$, $P<0.05$) 呈显著或极显著正相关; 有效穗数与二期茎鞘可溶性糖呈显著负相关 ($r=-0.818$, $P<0.05$); 千粒质量与三期茎鞘可溶性糖含量呈显著负相关 ($r=-0.909$, $P<0.05$); 实际产量则与幼穗二期至七期的可溶性蛋白含量均呈显著负相关 ($P<0.05$), 其相关系数分别为 -0.906 , -0.842 , -0.874 , -0.841 , -0.819 , -0.843 。表明幼穗分化二期(第一次枝梗原基分化期)和三期(第二次枝梗原基和小穗原基分化期)的可溶性糖和可溶性蛋白代谢水平对水稻穗粒结构的形成具有重要意义。相关代谢酶活性与产量性状指标的相关性有待进一步研究。

3 结论与讨论

3.1 多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段碳代谢分析

碳代谢在整个植物生理代谢中都有着非常重要的地位, 碳水化合物是植物体内多种生长发育和生理生化反应的产物, 也是能量的来源, 是重要的研究指标^[26]。植物的碳代谢过程主要包括光合碳同化、蔗糖和淀粉的合成与代谢、碳水化合物的运输和利用, 与植物碳代谢密切相关的酶主要有蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶、转化酶(Inv)以及淀粉酶等, SPS 调节光合产物在蔗糖和淀粉的分配, 是植物体内蔗糖合成、碳同化与分配的一个关键调节酶^[27-28], 且 SPS 活性与可溶性糖含量呈正相关^[29]。本研究结果发现, 水稻幼穗分化各阶段主茎茎鞘、功能叶和幼穗的 SPS 活性、AMS 活性和可溶性糖含量大体均表现为大穗型品种高于或显著高于多穗型品种, 表明大穗型在幼穗分化阶段的碳代谢水平高于多穗型品种, 且在第二次枝梗和颖花原基分化期

(幼穗分化三期)和花粉母细胞减数分裂期(幼穗分化六期)分别是粒数快速增加以及枝梗和颖花易发生死亡或退化的时期,与大穗的形成紧密相关^[30-32],在本研究中,发现在第二次枝梗和颖花原基分化期,大穗型品种天优华占主茎的SPS活性较岳优9113显著高出46.72%,大穗型品种五丰优T025幼穗的可溶性糖含量较岳优9113显著高出35.07%,以及在花粉母细胞减数分裂期,大穗型品种五丰优T025主茎可溶性糖含量较岳优9113显著高出21.20%,大穗型品种天优华占的主茎茎鞘可溶性糖含量和功能叶SPS活性较岳优9113分别显著高出14.67%和28.55%。且根据幼穗分化期碳氮代谢与产量性状相关性分析可知,穗粒数与幼穗分化二期主茎茎鞘和功能叶可溶性糖含量呈显著或极显著正相关,有效穗数与二期茎鞘可溶性糖含量呈显著负相关。前人研究表明,叶鞘和茎秆积累的淀粉和可溶性糖含量增多,输送给幼穗构建花器官的碳水化合物也多,能促进枝梗和颖花的分化变退化为不退化或少退化^[33]。由此可见,大穗型品种穗粒数多的形成机制与旺盛的碳代谢有关,大穗型品种较高的SPS活性、AMS活性和可溶性糖含量导致大穗型品种能合成更多的碳水化合物供给枝梗和颖花的分化,为保证大穗型品种的穗粒数提供了基础。

3.2 多穗型与大穗型品种幼穗分化阶段氮代谢分析

氮代谢包括氮素在植物体内的吸收、同化、转运、利用和调节等过程,NR和GS是影响植物氮素代谢的关键酶,其活性强弱直接影响着氮素同化速率的高低,反映了植株营养状况和氮素代谢水平^[26,34-35]。有研究指出,不同穗型品种间植株含N率差异较小,但大穗型品种抽穗期群体、个体氮素累积量均较大^[36],在幼穗期通过追施氮素营养能增加二次枝梗上分化的颖花数和减少二次枝梗上的退化颖花数,提高每穗颖花分化数,在枝梗和颖花分化期供应充足有利于大穗的形成,在雌雄蕊分化期氮素营养可以不同程度的增加小花分化数,而在减数分裂期可以显著减少颖花退化数^[37]。另有研究表明,各生育期水稻叶片NR、GS、GOGAT活性随着氮含量的增加而提高^[38],NR和GS活性与蛋白质含量呈正相关^[39-41]。在本研究中,大穗型品种幼穗分化阶段主茎茎鞘、功能叶和幼穗的NR和GS的活性大体高于或显著高于多穗型品种,其可溶性蛋白质含量也表现为大穗型品种高于或显著高于多穗型品种,且在第二次枝梗和颖花原基分化期,大穗型品种五丰优T025功能叶的可溶性蛋白质含量和幼穗的GS活性较多穗型品种岳优9113分别显著高出6.77%和20.10%,大穗型品种天

优华占幼穗的GS活性较岳优9113显著高出7.81%,以及在花粉母细胞减数分裂期,大穗型品种五丰优主茎茎鞘和功能叶的可溶性蛋白质含量较岳优9113分别显著高出16.20%和9.88%。根据幼穗分化期碳氮代谢与产量性状相关性分析可知,穗粒数与四期幼穗可溶性蛋白含量呈显著正相关。由此可见,大穗型品种在幼穗分化阶段其主茎茎鞘、功能叶和幼穗的氮代谢均强于多穗型品种,且在幼穗分化阶段大穗型品种较强的氮代谢使大穗型品种在幼穗分化阶段能获得更多的枝梗和颖花分化数,从而促进大穗型品种形成较多的穗粒数。

大穗型水稻品种在幼穗分化一至七期的碳代谢与氮代谢均强于多穗型品种,有利于枝梗和颖花的分化以及减少颖花退化,促进穗粒数的增加,是大穗型品种形成大穗的生理机制之一,也是多穗型品种与大穗型品种穗粒形成特征的差异之一。

参考文献:

- [1] 屠晓,邓先亮,朱梦华,李晓芸,荆培培,戴其根.不同穗型超级稻品种3种栽培株型的源库特征[J].核农学报,2018,32(7):1425-1434. doi: 10.11869/j.issn.100-8551.2018.07.1425.
Tu X, Deng X L, Zhu M H, Li X Y, Jing P P, Dai Q G. Source-sink characteristics of three plant types in different panicles varieties of rice[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences* 2018, 32(7): 1425-1434.
- [2] 刘传光,周新桥,陈达刚,郭洁,陈平丽,陈可,李逸翔,陈友订.功能性水稻研究进展及前景展望[J].广东农业科学,2021,48(10):87-99. doi: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.10.010.
Liu C G, Zhou X Q, Chen D G, Guo J, Chen P L, Chen K, Li Y X, Chen Y D. Progress and prospect of functional rice research[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(10): 87-99.
- [3] 梁健,吕修涛,冯宇鹏,万克江,汤松,贺娟.我国超级稻发展现状及建议[J].中国稻米,2020,26(3):1-4. doi: 10.3969/j.issn.1006-8082.2020.03.001.
Liang J, Lü X T, Feng Y P, Wan K J, Tang S, He J. Development status and suggestions of super rice in China[J]. *China Rice* 2020, 26(3): 1-4.
- [4] 徐春春,纪龙,陈中督,方福平.2020年我国水稻产业形势分析及2021年展望[J].中国稻米,2021,27(2):1-4. doi: 10.3969/j.issn.1006-8082.2020.02.001.
Xu C C, Ji L, Chen Z D, Fang F P. Analysis of China's rice industry in 2020 and the outlook for 2021[J]. *China Rice* 2021, 27(2): 1-4.
- [5] 官春云.现代作物栽培学[M].北京:高等教育出版社,2011:49.
Guan C Y. Modern crop cultivation [M]. Beijing: Higher Education Press, 2011: 49.
- [6] 钟晓媛,邓飞,陈多,田青兰,赵敏,王丽,陶有凤,任万军.播期对机插杂交籼稻不同茎蘖部位稻穗枝梗数和颖花数的影响[J].作物学报,2021,47(10):2012-2027. doi: 10.3724/SP.J.1006.2021.02074.
Zhong X Y, Deng F, Chen D, Tian Q L, Zhao M, Wang L, Tao Y F, Ren W J. Effects of sowing date on the numbers of branches and spikelets per panicle of machine-transplanted indica hybrid rice at different tiller positions[J]. *Acta Agronomica Sinica* 2021, 47(10): 2012-2027.
- [7] 戴力,黄凤林,赵杨,匡炜,方宝华.长江中下游地区籼

- 型超级稻品种分型及方法研究[J].南方农业学报, 2021, 52(10): 2671-2679. doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2021.10.006.
- Dai L, Huang F L, Zhao Y, Kuang W, Fang B H. Types and methods of Indica super rice varieties in the middle and lower reaches of Yangtze River[J]. *Journal of Southern Agriculture* 2021, 52(10): 2671-2679.
- [8] 祁玉良, 石守设, 鲁伟林, 余新春, 何道君, 余明慧, 胡建涛. 不同栽植密度杂交稻分蘖成穗规律及其穗部性状研究[J]. 中国农学通报, 2006, 22(5): 177-181. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2006.05.048.
- Qi Y L, Shi S S, Lu W L, Yu X C, He D J, Yu M H, Hu J T. Studies on the characters of panicle and its formation rules from tillers of hybrid rice at different transplanting densities [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(5): 177-181.
- [9] 赵长华, 丁艳锋. 水稻穗粒数形成的生理生化研究进展[J]. 耕作与栽培, 2001(1): 5-9. doi: 10.3969/j.issn.1008-2239.2001.01.002.
- Zhao C H, Ding Y F. Advances in physiological and biochemical research on the formation of grain number per spike in rice [J]. *Tillage and Cultivation* 2001(1): 5-9.
- [10] 文廷刚, 王伟中, 杨文飞, 顾大路, 钱新民, 施洪泉, 孙爱侠, 吴传万. 水稻穗分化期外源植物生长调节剂处理对颖花分化与退化的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(3): 514-522. doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.03.003.
- Wen T G, Wang W Z, Yang W F, Gu D L, Qian X M, Shi H Q, Sun A X, Wu C W. Effects of exogenous plant growth regulator treatments on rice spikelet differentiation and degeneration during panicle initiation stage [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences* 2019, 35(3): 514-522.
- [11] 姚友礼, 王余龙, 蔡建中. 水稻大穗形成机理的研究(2) 品种间每穗颖花退化数的差异及其与分化数和抽穗期物质生产的关系[J]. 江苏农学院学报, 1994, 15(4): 24-29. doi: 10.16872/j.cnki.1671-4652.1994.04.005.
- Yao Y L, Wang Y L, Cai J Z. Formation of large panicle rice(2) varietal difference of retrograded spikelet number per panicle and its relations with differentiated spikelet number and dry matter accumulated at heading [J]. *Jiangsu Agricultural Research*, 1994, 15(4): 24-29.
- [12] 邱泽生, 刘捷平, 黄勤妮, 丁以珊, 张承谦, 王沅. 冬小麦的小花发育与碳氮代谢的关系[J]. 作物学报, 1980, 6(3): 139-146.
- Qiu Z S, Liu J P, Huang Q N, Ding Y S, Zhang C Q, Wang Y. The relation between floret development and carbon-nitrogen metabolism in winter wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1980, 6(3): 139-146.
- [13] 林贤青, 王雅芬, 朱德峰, 罗玉坤. 水稻茎鞘非结构性碳水化合物与穗部性状关系的研究[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(2): 155-157. doi: 10.16819/j.1001-7216.2001.02.016.
- Lin X Q, Wang Y F, Zhu D F, Luo Y K. The non-structural carbohydrate of the stem and sheath in relation to the panicle characteristics in rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science* 2001, 15(2): 155-157.
- [14] 林瑞余, 蔡碧琼, 柯庆明, 蔡向阳, 林文雄. 不同水稻品种产量形成过程的固碳特性研究[J]. 中国农业科学, 2006, 39(12): 2441-2448. doi: 10.3321/j.issn: 0578-1752.2006.12.007.
- Lin R Y, Cai B Q, Ke Q M, Cai X Y, Lin W X. Characteristics of carbon fixation in different rice cultivars during yield formation process [J]. *Scientia Agricultura Sinica* 2006, 39(12): 2441-2448.
- [15] 付鹏浩. 氮肥运筹对大穗型水稻颖花分化、籽粒灌浆和产量的影响及机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020. doi: 10.27158/d.cnki.gzhnu.2020.000006.
- Fu P H. Effect of nitrogen management on spikelet differentiation, grain filling and grain yield and its mechanisms for large-panicle type rice [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020.
- [16] 黄健. 穗粒肥用量对不同穗型水稻品种产量的影响及其机理[D]. 扬州: 扬州大学, 2021. doi: 10.27441/d.cnki.gyzdu.2021.001352.
- Huang J. Effects of panicle and grain nitrogen fertilizer rates on grain yield in rice varieties with different panicle types and their mechanisms [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2021.
- [17] 董明辉, 顾俊荣, 陈培峰, 韩立宇, 乔中英. 麦秸还田与氮肥互作对大穗型杂交粳稻不同部位枝梗和颖花形成的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(22): 4437-4449. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2015.22.005.
- Dong M H, Gu J R, Chen P F, Han L Y, Qiao Z Y. Effects of interaction of wheat straw residue with field and nitrogen applications on branches and spikelets formation at different positions in large panicle hybrid rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica* 2015, 48(22): 4437-4449.
- [18] 白羽. 施氮水平对大穗型水稻品种籽粒灌浆结实的影响及其机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- Bai Y. Effects of nitrogen levels on large panicle rice in grain filling and its mechanism [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.
- [19] 董明辉, 江贻, 陈培峰, 赵步洪, 顾俊荣. 非结构性碳水化合物与水稻颖花形成关系的研究进展[J]. 农学学报, 2020, 10(10): 1-6.
- Dong M H, Jiang Y, Chen P F, Zhao B H, Gu J R. The relationship between non-structural carbohydrates and rice spikelet formation: A review [J]. *Journal of Agriculture* 2020, 10(10): 1-6.
- [20] 李怡香. 氮肥和密度对小麦穗粒数形成的影响及生理基础[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- Li Y X. Effect of nitrogen rate and planting density on grain number formation and its physiologic metabolism in wheat [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014.
- [21] 王惠芝, 李刚华, 王绍华, 王强盛, 郑永美, 丁艳锋. 水稻穗分化期碳氮积累特征及其与每穗颖花数的关系[C]. 中国作物学会栽培专业委员会换届暨学术研讨会论文集, 2007: 80-90.
- Wang H Z, Li G H, Wang S H, Wang Q S, Zheng Y M, Ding Y F. Characteristics of carbon and nitrogen accumulation during panicle differentiation period and its relationship with spikelets per panicle in rice [C]. Chinese Society of Crop Cultivation Professional Committee Change and Academic Symposium Proceedings, 2007: 80-90.
- [22] 赵晨. 施氮模式对不同水稻品种产量和品质及氮素利用的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020. doi: 10.27327/d.cnki.gshnu.2020.000465.
- Zhao C. Effects of nitrogen application patterns on yield, quality and nitrogen utilization of different rice varieties [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.
- [23] 武辉. 粳籼杂交稻花后物质生产与碳氮转运特征研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018. doi: 10.27158/d.cnki.gzhnu.2018.000076.
- Wu H. Study on characteristics of post-anthesis matter production and translocation of carbon and nitrogen in indica and japonica hybrid rice [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018.
- [24] 吕腾飞, 湛洁, 代邹, 马鹏, 杨志远, 郑传刚, 马均. 缓释氮肥与尿素配施对机插杂交籼稻碳氮积累的影响[J]. 作物学报, 2021, 47(10): 1966-1977. doi: 10.3724/SP.J.1006.2021.02059.
- Lü T F, Shen J, Dai Z, Ma P, Yang Z Y, Zheng C G, Ma J. Effects of combined application of slow release nitrogen fertilizer and urea on carbon and nitrogen accumulation

- in mechanical transplanted hybrid rice [J]. *Acta Agromonica Sinica* 2021, 47(10): 1966-1977.
- [25] 杜永杰, 梁瑞凤. 水稻幼穗分化期的田间观察与鉴定 [J]. 农民致富之友, 2007(3): 18.
Du Y J, Liang R F. Field observation and identification of rice ear differentiation stage [J]. *Nong Min Zhi Fu Zhi You* 2007(3): 18.
- [26] 谭佳缘. 碱蓬内生菌对铅胁迫下水稻幼苗碳氮代谢及叶绿素荧光的影响 [D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2020. doi: 10.27328/d.cnki.gshsc.2020.000365.
Tan J Y. Effects of *Suaeda salsa* endophyte on carbon and nitrogen metabolism and chlorophyll fluorescence of rice seedlings under Pb stress [D]. Shenyang: Shenyang Normal University 2020.
- [27] 方亮兵. 水稻碳氮代谢相关基因 *OsCNMI* 的图位克隆和功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2020. doi: 10.27630/d.cnki.gznky.2020.000856.
Fang L B. Map-based cloning and functional analysis of a carbon and nitrogen metabolism gene *OsCNMI* in rice [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020.
- [28] 刘彩霞. N 素水平对超级稻甬优 6 号生长生理及 SPS 活性的影响 [D]. 杭州: 浙江大学, 2007.
Liu C X. Effects of N level on growth and physiological responses and SPS activity of super rice Yongyou 6 [D]. Hangzhou: Zhejiang University 2007.
- [29] 薛薇, 崔江慧, 孙爱芹, 常金华. 高粱可溶性糖含量与 SS, SPS 酶活性的相关性研究 [J]. 中国农业科技导报, 2009, 11(2): 124-128. doi: 10.3969/j.issn.1008-0864.2009.02.022.
Xue W, Cui J H, Sun A Q, Chang J H. Research of soluble sugar content and activities of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase on *Sorghum* [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology* 2009, 11(2): 124-128.
- [30] 官春云. 现代作物栽培学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2011: 244.
Guan C Y. Modern crop cultivation [M]. Beijing: Higher Education Press 2011: 244.
- [31] 胡秋倩. 幼穗分化期高温影响水稻产量形成的机理及氮素调控研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2021. doi: 10.27158/d.cnki.ghznu.2021.000037.
Hu Q Q. Rice (*Oryza sativa* L.) yield formation and its nitrogen regulation under high temperature during panicle initiation stage [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University 2021.
- [32] 吴孚桂. 盐胁迫对水稻幼穗发育的影响 [D]. 海口: 海南大学, 2020. doi: 10.27073/d.cnki.ghadu.2020.000786.
Wu F G. Effects of salt stress on rice young panicle development [D]. Haikou: Hainan University 2020.
- [33] 王永毅. 水稻幼穗发育控制及其生理性状的研究 [J]. 中山大学学报(自然科学版), 1978, 17(1): 91-108.
Wang Y Y. Investigation on the developmental control of rudimentary panicles in paddy rice and its physiological aspect [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1978, 17(1): 91-108.
- [34] 张小全, 蔡文龙, 阙洪赢, 薛冰洁, 贾振宇, 王帅, 武云杰. 不同品种烤烟衰老期碳氮代谢及相关基因表达的差异分析 [J]. 中国烟草学报, 2020, 26(6): 66-73. doi: 10.16472/j.chinatobacco.2020.043.
Zhang X Q, Cai W L, Kan H Y, Xue B J, Jia Z Y, Wang S, Wu Y J. Differences of carbon and nitrogen metabolism and related gene expression during leaf senescence phase for different flue-cured tobacco varieties [J]. *Acta Tabacaria Sinica* 2020, 26(6): 66-73.
- [35] 安琪. 水稻分蘖期氮响应的初步研究 [D]. 武汉: 武汉大学, 2020. doi: 10.27379/d.cnki.gwhdu.2020.000226.
An Q. Preliminary study on nitrogen response of rice at tillering stage [D]. Wuhan: Wuhan University 2020.
- [36] 孙永健, 孙园园, 李旭毅, 郭翔, 马均. 水氮互作下水稻氮代谢关键酶活性与氮素利用的关系 [J]. 作物学报, 2009, 35(11): 2055-2063. doi: 10.3724/SP.J.1006.2009.02055.
Sun Y J, Sun Y Y, Li X Y, Guo X, Ma J. Relationship of activities of key enzymes involved in nitrogen metabolism with nitrogen utilization in rice under water-nitrogen interaction [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(11): 2055-2063.
- [37] 董桂春, 于小凤, 赵江宁, 居静, 田昊, 李进前, 张燕, 王余龙. 不同穗型常规粳稻品种氮素吸收利用的基本特点 [J]. 作物学报, 2009, 35(11): 2091-2100. doi: 10.3724/SP.J.1006.2009.02091.
Dong G C, Yu X F, Zhao J N, Ju J, Tian H, Li J Q, Zhang Y, Wang Y L. General characteristics of nitrogen uptake and utilization in conventional indica rice cultivars with different panicle weight types [J]. *Acta Agromonica Sinica* 2009, 35(11): 2091-2100.
- [38] 张伟杨. 水分和氮素对水稻颖花发育与籽粒灌浆的调控机制 [D]. 扬州: 扬州大学, 2018.
Zhang W Y. Mechanism underlying water and nitrogen regulating spikelet development and grain filling of rice [D]. Yangzhou: Yangzhou University 2018.
- [39] 胡润芳, 张广庆, 滕振勇, 林国强. 不同形态氮素对大豆硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性及蛋白质含量的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2012, 43(1): 31-35. doi: 10.19720/j.cnki.issn.1005-9369.2012.01.006.
Hu R F, Zhang G Q, Teng Z Y, Lin G Q. Effect of different nitrogens on activities of nitrate reductase, glutamine synthetase and seed protein contents in soybean cultivars [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2012, 43(1): 31-35.
- [40] 陈煜, 朱保葛, 张敬, 梁宗锁. 不同氮源对大豆硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性及蛋白质含量的影响 [J]. 大豆科学, 2004, 23(2): 143-146. doi: 10.3969/j.issn.1000-9841.2004.02.013.
Chen Y, Zhu B G, Zhang J, Liang Z S. Effects of different nitrogens on activities of nitrate reductase, glutamine synthetase and seed protein contents in soybean cultivars [J]. *Soybean Science* 2004, 23(2): 143-146.
- [41] 李建敏, 王振林, 尹燕桦, 高荣岐, 李圣福, 闫素辉, 于安玲. 不同蛋白质含量小麦品种籽粒形成期氮代谢及相关酶活性的比较 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(9): 3078-3086.
Li J M, Wang Z L, Yin Y P, Gao R Q, Li S F, Yan S H, Yu A L. Comparison of nitrogen metabolism and activities of the related enzymes during grain filling stage among wheat cultivars differing in protein content [J]. *Scientia Agricultura Sinica* 2009, 42(9): 3078-3086.