

超级杂交稻生育后期叶片和根系的衰老营养生理研究

郭士伟^{1,2,3}, 赵学强¹, 夏士健³, 朱虹霞³, 施卫明¹

(1. 中国科学院 南京土壤研究所, 江苏 南京 210008; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049;

3. 江苏省农业科学院 粮食作物研究所, 江苏省优质水稻工程技术研究中心, 江苏 南京 210014)

摘要:以常规杂交稻汕优 63 为对照, 选用 11 个超级杂交稻品种(组合), 研究了常规栽培条件下, 超级杂交稻抽穗后叶片和根系伤流液营养元素含量变化与早衰的关系。以剑叶叶绿素含量为早衰标准, 抽穗后不同时间测定发现, 协优 9308 和汕优 63 不易早衰, 而两优培九和国稻 1 号容易早衰。抽穗后 12 个水稻品种剑叶大量元素钙、氮、磷、钾、镁含量测定结果也表明协优 9308 在 12 个品种中相对较高, 而国稻 1 号相对较低。抽穗后水稻根系伤流强度也逐渐降低, 活力下降, 呈现衰老特征。12 个水稻品种抽穗后根系伤流液微量元素磷、钾、钙含量变化不大, 镁含量明显上升, 铁含量迅速下降。农艺性状和生理试验结果综合分析表明, 12 个水稻品种中协优 9308 相对不易早衰, 具有更广泛的生态适应性。此外还比较了叶片和根系各生理指标的相关性, 结果发现超级杂交稻地上部和地下部在衰老进程上具有一致性, 但又相对独立。

关键词:超级杂交稻; 早衰; 营养生理

中图分类号: S511.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2014)03-0115-07

The Leaf and Root Nourishment Physiology Research for the Super-hybrid Rice after Heading

GUO Shi-wei^{1,2,3}, ZHAO Xue-qiang¹, XIA Shi-jian³, ZHU Hong-xia³, SHI Wei-ming¹

(1. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2. Graduate

University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Institute of Food Crops,

Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu High Quality Rice R&D Center, Nanjing 210014, China)

Abstract: In order to elucidate the relationship between the super-hybrid rice plant nourishment and its presenescenting after sprouting, the rice flag leaf and roots nourishment content changes, the flag leaf chlorophyll content changes and the roots bleeding changes of 11 super-hybrid rice varieties as well as the control, Shanyou 63-the most popularized three-line hybrid rice combination were determined during this period, and the relationships were also studied. Our data showed that among the 12 rice varieties Xieyou 9308 and Shanyou 63 were not easy to senescence, but the Liangyoupeijiu and Guodao 1 were easy to senescence. Their senescence characteristics were also verified though the analyzations of their flag leaf N, P, K, Ca and Mg content change. After sprouting, their roots bleeding intensity reduced, the roots vigor became weak, so the roots also senescented gradually. The P, K, Ca content of the rices roots bleeding changed smoothly, but the Mg content rose sharply, and the Fe content dropped sharply. From the integrated analysis of agronomic character and physiological experiment result, it was concluded that Xieyou 9308 was not easy for senescence, and could adapt for more stressful environment than other rice varieties. Based on the above nourishment characteristics of the rice flag leaf and roots, we informed that the rice plant aboveground and the underground senescented concurrently, but they were independent relatively.

Key words: Super hybrid rice; Presenescenting; Nourishment physiology

在“塑造理想株型与亚种间杂种优势利用相结合”的中国超级稻育种技术路线指导下, 中国的超

收稿日期: 2014-03-25

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201303102); 江苏省农业科技自主创新项目(CX(12)3042)

作者简介: 郭士伟(1971-), 男, 河南汝州人, 副研究员, 在读博士, 主要从事作物栽培学研究。

通讯作者: 施卫明(1963-), 男, 浙江舟山人, 研究员, 博士, 主要从事植物营养学研究。

级稻育种取得了巨大成绩^[1]。到 2013 年 9 月,农业部共确认超级稻品种 108 个,产量水平达 12 t/hm²,推广面积占全国水稻种植面积的 21%^[2]。这些超级稻中,超级杂交稻新组合占 70% 以上^[3]。

尽管我国的超级杂交稻育种已经取得了巨大的成绩,但仍然存在许多急需解决的问题。其中早衰问题是制约超级稻发展的主要因素之一。两优培九是江苏省农业科学院和国家杂交水稻工程技术研究中心合作育成的两系亚种间超级杂交稻,具有高产、优质、多抗和适应性广等特点^[4-5],在长江中-下游和江淮地区生产中增产明显。然而,有报道称,在安徽、浙江和苏北等地该品种有早衰现象,增产潜力无法充分发挥^[6-9]。一个水稻品种的大面积推广应用,需要具有广泛的生态适应性^[10],而早衰显然影响超级杂交稻的高产稳产,制约辐射面积的扩大。据测算,水稻收获时穗子中 60%~90% 的总 C,籽粒中 2/3 以上的干物质是在抽穗后由光合作用产生的^[11-12]。在水稻成熟期,若设法延长水稻功能叶的寿命 1 d,理论上可以增产 2% 左右^[13],实际能增产 1% 左右^[14],可见保持抽穗后水稻生理功能的重要性,因此研究早衰问题对水稻的高产稳产有重要意义。本研究以常规杂交稻汕优 63 作为对照,对长江中下游近几年推广和审定的 11 个主要超级杂交稻抽穗后地上和地下的营养元素含量变化进行了研究,探讨了超级杂交稻衰老的营养生理机制。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2006 年和 2007 年在南京正季进行,每年 5 月中旬育秧,6 月中旬移栽,水稻抽穗后开始取样,每次取样时间间隔约 1 周,3 次重复,试验结果为 2 年平均值。水稻材料包括,两优培九、国稻 1 号等共 11 个超级杂交稻品种(组合),一个常规杂交稻对照品种汕优 63(表 1)。随机区组试验设计,3 次重复,每小区 300 株,插单本(1 粒谷秧),移栽规格 19 cm×26 cm。水稻材料种植于江苏省农科院内试验田,按常规水肥管理。稻田土壤基本肥力采用常规方法测定^[15],测定结果为:pH 值 5.51,碱解氮、P、速效钾分别为 113.4,150,89.39 mg/kg,有机质 22 g/kg,Ca、Cu、Zn、Mn、Mg、Fe、Al 等微量元素含量分别为 1 709,4.77,3.63,75.15,201.4,351.85,731.1 mg/kg。

1.2 测定方法

叶片叶绿素含量:参考张志良^[16]的方法,有改进。取水稻剑叶中段,用打孔器取小圆片,在 80% 丙酮中黑暗下放置 2~3 d,等叶圆片泛白后用分光

光度计测定溶液在 645 nm 和 663 nm 下的吸光度值,并用下面的公式计算叶绿素含量, $C_{a+b} = 8.02 \times OD_{663} + 20.20 \times OD_{645}$ 。

根系伤流:伤流液的收集参照之前的方法^[17]。下午 5:00 在距离地面 10~20 cm 处用剪刀剪去上部水稻茎秆,然后用装有脱脂棉的自封袋将下部剩余茎秆套上,并保持脱脂棉和茎秆接触,第 2 天 8:00 取回称重,脱脂棉吸收伤流液前后重量差即为伤流量,从自封袋中取出脱脂棉,挤出伤流液保存,用于进一步的分析。

水稻剑叶叶片和伤流液全氮的测定:植物样品粉碎后用浓硫酸-双氧水消煮,待消煮液澄清后,消煮液直接用全自动定氮仪测定(凯氏定氮法)。

水稻剑叶叶片和伤流液全磷和全钾的测定:植物样品粉碎后用混合酸(4:1 的硝酸:高氯酸,优级纯)消煮,待消煮液澄清后,将其适当稀释后用 ICP-AES 测定。植物伤流液 5 000 r/min 离心 10 min,上清液适当稀释后直接用 ICP-AES 测定磷和钾。

1.3 数据分析

用 Excel 2010 软件进行数据分析和作图,相关性分析利用 SPSS 软件。

2 结果与分析

2.1 参试水稻品种基本农艺性状

供试品种的株型指标见表 1,株高 110.3~135.1 cm,剑叶长度 31.3~53.5 cm,穗长 25.4~33.0 cm,一次枝梗数和二次枝梗数分别为 11.7~16.5,和 50.9~87.0,这些指标都符合超级杂交稻的理想株型,即株高 100 cm 左右,株型适度紧凑,分蘖力中等偏强^[3]。产量相关结果分析表明,超级稻品种 GD1S/RB207 的穗实粒数最多为 276.7,同时单穗粒质量也最高,为 8.55 g。反映生物学产量的单茎草重最高的是组合 88S/747,为 6.27 g。

2.2 剑叶叶绿素含量变化

抽穗后超级杂交稻叶片叶绿素含量降低,叶片逐渐衰老(图 1)。相对其他品种,协优 9308 剑叶叶绿素含量抽穗 14 d 后才逐渐降低,含量也一直高于其他品种,说明衰老时期较迟,其次为对照常规杂交稻汕优 63。其余 10 个品种剑叶叶绿素含量在抽穗后持续降低,且低于协优 9308 和汕优 63,其中两优培九和国稻 1 号剑叶叶绿素含量在 12 个品种(品系)中降低速度最快,含量也最低。剑叶叶绿素含量抽穗后的变化说明协优 9308 和汕优 63 不易早衰,而两优培九和国稻 1 号容易早衰。

表 1 参试水稻品种基本农艺性状

Tab.1 The basic agronomic traits of the experiment rice combinations

品种名称 Varieties	株高/cm Plant height	剑叶长度/cm Flag leaf length	穗长/cm Ear length	一次枝梗数 Number of the primary branches	二次枝梗数 Number of the secondary branches	穗实粒数 Number of the filled grains	结实率 Seed setting rate	实粒质量/g Filled grains weight	单茎草重/g The grass weight/Plant	产量 /(t/hm ²) Yield
汕优 63 Shanyou 63	120.7	33.1	28.5	12.3	62.0	191.1	0.79	5.54	4.20	8.82
两优培九 Liangyoupeijiu	120.7	32.3	26.1	13.8	72.7	235.1	0.85	6.43	5.31	9.89
准两优 527 Zhunliangyou 527	125.3	38.3	30.0	11.7	50.9	189.4	0.91	6.15	3.95	9.65
Ⅱ 优明 86 Ⅱ Youming 86	132.9	39.8	31.5	13.3	70.1	266.2	0.92	7.58	4.97	10.35
两优 0293 Liangyou 0293	115.3	37.1	26.4	13.9	73.4	237.4	0.79	6.43	4.38	10.12
88S/747	116.8	44.0	29.9	16.5	87.0	253.4	0.66	7.77	6.27	11.02
Y 两优 1 号 Yliangyou 1	122.1	31.3	29.2	13.5	64.7	220.4	0.89	5.82	4.02	9.55
GD1S/RB 207	118.3	46.2	33.0	13.9	85.5	276.7	0.79	8.55	4.48	9.36
C 两优 87 Cliangyou 87	110.3	53.5	28.2	13.1	72.5	216.6	0.72	6.19	3.56	9.27
协优 9308 Xieyou 9308	135.1	46.3	28.5	13.5	62.3	224.0	0.89	5.89	6.25	9.16
国稻 1 号 Guodao 1	118.1	44.3	30.5	13.6	67.4	202.2	0.75	5.60	4.01	9.01
红莲优 6 号 Honglianyou 6	123.2	36.2	25.4	12.9	64.6	226.5	0.86	6.25	4.63	10.36

表 2 水稻剑叶片养分含量和伤流液养分含量的相关分析

Tab.2 The correlation analysis between the nourishment changes of flag leaf and root bleeding

性状 Character	叶绿素含量 Leaf chlorophyll	叶片 N Leaf N	叶片 P Leaf P	叶片 K Leaf K	叶片 Ca Leaf Ca	叶片 Mg Leaf Mg	叶片 Fe Leaf Fe	叶片 Mn Leaf Mn	叶片 Cu Leaf Cu	叶片 Zn Leaf Zn
伤流强度 Roots bleeding intensity	0.607 **	0.405 **	0.556 **	0.272 *	-0.486 **	0.506 **	-0.210	-0.313 **	0.476 **	0.304 **
伤流 P Roots bleeding P	0.026	-0.107	0.133	-0.063	0.102	0.094	0.419 **	-0.118	0.191	0.296 *
伤流 K Roots bleeding K	-0.291 *	-0.265 *	-0.344 **	-0.115	0.218	-0.362 **	0.068	0.146	-0.325 **	-0.268 *
伤流 Ca Roots bleeding Ca	0.218	0.014	-0.058	-0.264 *	0.194	0.057	0.127	0.231	-0.048	-0.155
伤流 Mg Roots bleeding Mg	-0.573 **	0.406 **	-0.758 **	-0.554 **	0.659 **	-0.527 **	0.063	0.517 **	-0.694 **	-0.458 **
伤流 Fe Roots bleeding Fe	0.523 **	0.455 **	0.697 **	0.614 **	-0.654 **	0.484 **	-0.084	-0.541 **	0.556 **	0.516 **

注：*，** . 表示在 5% 和 1% 水平下的显著性。

Note: *，** . Significant at 5% and 1% levels, respectively.

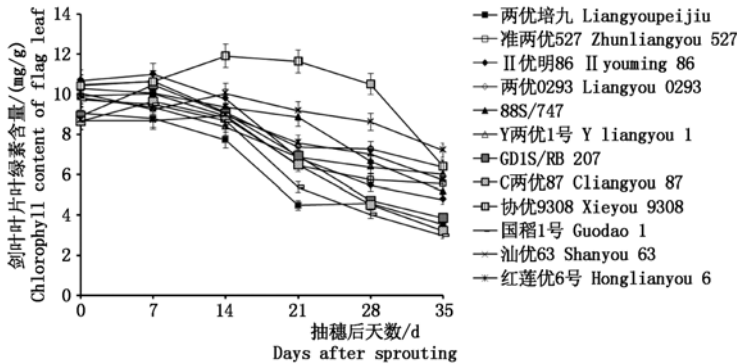


图 1 不同超级稻品种抽穗后剑叶叶绿素含量变化

Fig.1 The flag leaf chlorophyll content change of the super-hybrid rice combinations after their heading

2.3 剑叶大量元素含量变化

我们测定了抽穗后参试品种剑叶叶片氮、磷、钾、钙、镁 5 种大量元素的含量变化。结果表明,12 个水稻品种剑叶大量元素含量中钙含量明显升高,氮元素含量协优 9308 略有升高,其他大量元素含量穗后均持续降低或变化不大。其中协优 9308 叶片氮、磷、钾、镁元素含量相对较高,而国稻 1 号则相对较低。此外与其他品种(品系)相比,除钙镁外,对照品种汕优 63 剑叶叶片其他元素含量均相对较低(图 2)。

从对照叶片氮(图 2-A)和叶绿素含量变化(图 1)趋势可以看出,二者具有很好的相关性,即氮素含

量下降慢的品种,叶绿素含量下降速度也慢,不易衰老。水稻抽穗后叶片氮含量持续降低,叶片中的氮主要被转移到籽粒中。在籽粒形成前 2 个星期,由于籽粒中贮存蛋白的合成极快所以对氮的需求非常大^[18]。本研究除协优 9308 外,抽穗后超级稻剑叶叶片氮含量都快速衰减,大多数品种前 14 d 的衰减速度要快于后期。其中 GD1S/RB207 衰减幅度最大(图 2-A),该品种农艺性状优良,结实率高,实粒数最多,单株产量高(表 1)。因此,抽穗后水稻叶片中氮的快速衰减可能有助于籽粒充实。

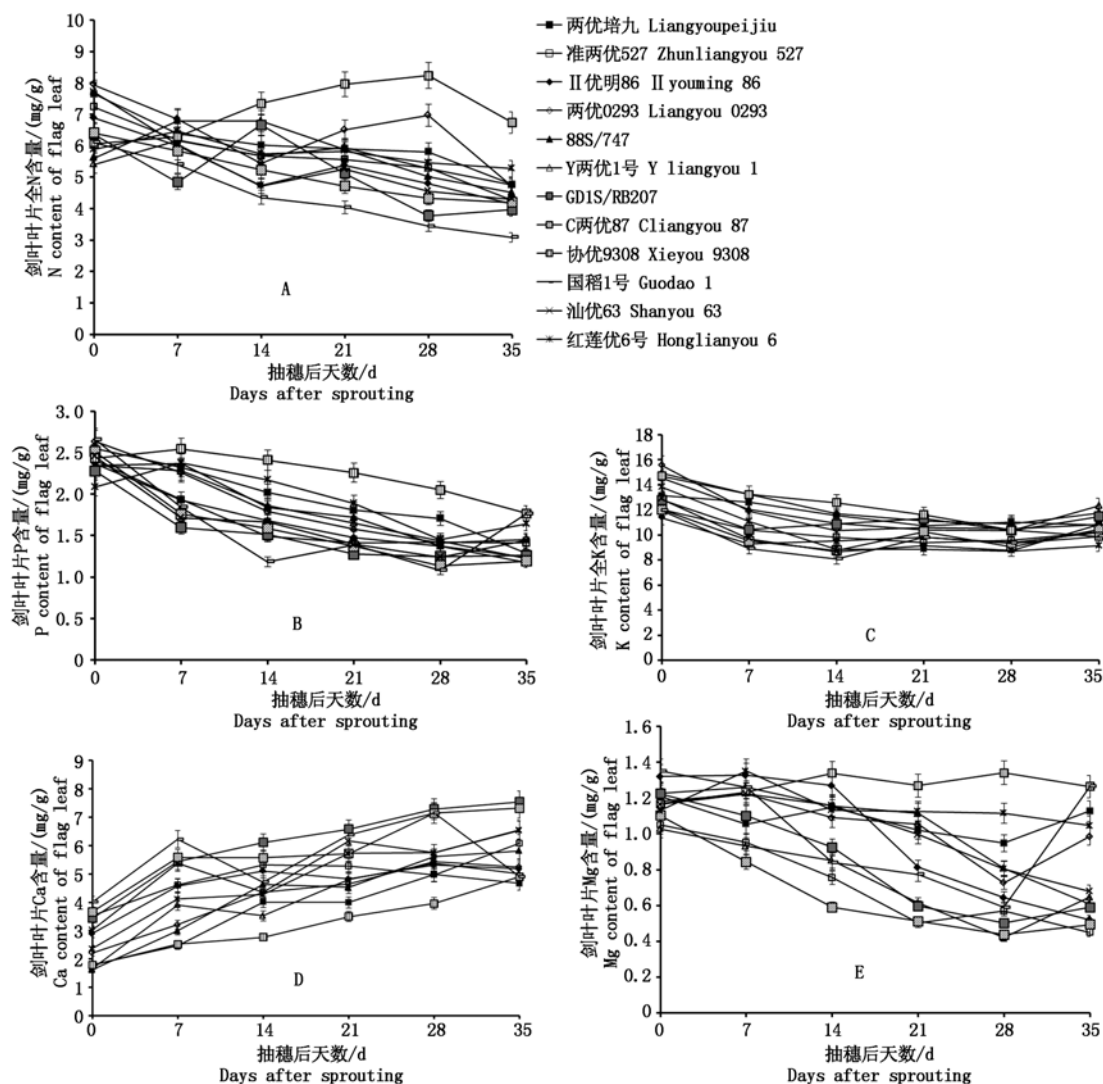


图 2 超级杂交稻抽穗后叶片大量元素含量变化

Fig. 2 The leaf macroelements content change of the super-hybrid rice combinations after their heading

磷是作物生长的必需营养元素,不仅是植物体的组成成分,也是植物体内能量载体的主要组分和提供者,是核酸、植素和卵磷脂的重要组成部分,在植物的光合作用、呼吸作用、糖分代谢、酶促反应和生理生化调节过程中起着重要作用^[19],作物体内磷的含量很大程度上决定了作物的产量和品质^[20]。

超级杂交稻叶片衰老过程中,叶片磷含量降低明显,但不同品种降低幅度和速度不同(图 2-B)。协优 9308 一直保持相对较高的磷含量,而国稻 1 号的磷含量一直相对较低。对比这 2 个品种的农艺性状发现,它们叶片磷含量与其单茎草重有密切关系。磷含量高的协优 9308,单茎草重为 6.25 g,而磷含量

低的国稻 1 号,单茎草重仅为 4.01 g。同时,和国稻 1 号相比,协优 9308 的叶绿素含量降低速度要慢,叶片衰老较迟。

抽穗后,超级杂交稻的剑叶叶片钾含量缓慢下降(图 2-C)。其中,协优 9308 叶片钾含量相对较高,而国稻 1 号叶片钾含量则一直较低。对照各品种叶绿素含量变化发现,叶片钾含量与叶绿素含量具有很好的相关性。钾含量高的协优 9308,其叶片叶绿素含量也一直相对较高,叶片衰老速度相对较慢,而叶片钾含量低的国稻 1 号其叶片叶绿素含量一直相对较低,且下降速度快,叶片衰老快。

钙是植物体内难移动元素,抽穗后超级稻叶片内钙的含量处于上升趋势(图 2-D)。镁是植物体内

的可移动元素,抽穗后大多数超级稻叶片内 Mg 的含量处于降低趋势(图 2-E)。

2.4 剑叶微量元素含量变化

Fe、Zn、Cu、Mn 等微量矿质元素在水稻的生长发育过程中起着重要作用,它们参与蛋白质、碳水化合物、脂类、核酸等多种代谢活动,是水稻体内多种酶及其活化剂的组成成分,其丰缺对水稻的生长发育及品质和产量等有着不同程度的影响^[21]。

Fe、Mn、Cu 是植物体内的难移动元素,本研究中,抽穗后这 3 种元素中 Fe 元素略有升高,Mn 含量升高明显而 Cu 含量略有降低(图 3-A,B,C)。而可移动的 Zn 的含量则降低明显(图 3-D)。

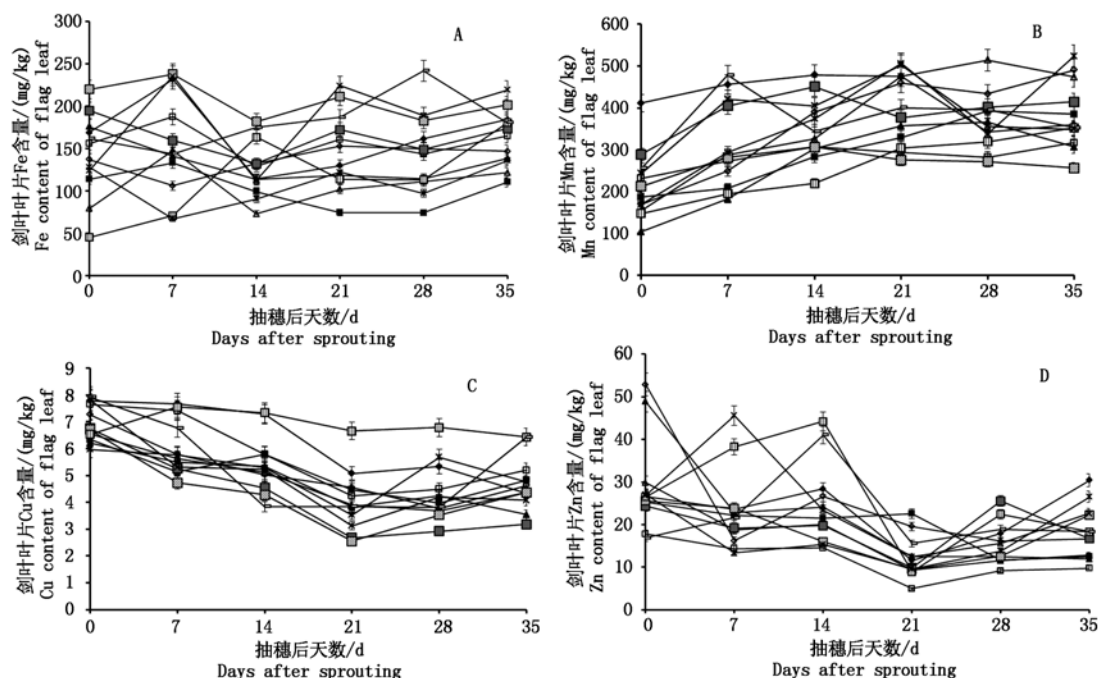


图 3 超级杂交稻抽穗后叶片微量元素含量变化

Fig. 3 The leaf microelements content change of the super-hybrid rice combinations after their heading

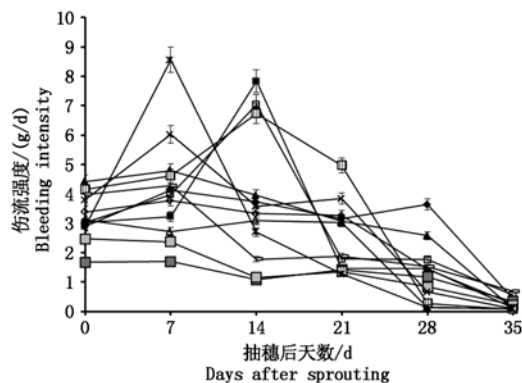


图 4 超级杂交稻抽穗后根系伤流强度变化

Fig. 4 The roots bleeding intensity change of

the super-hybrid rice combinations after their heading

2.5 抽穗后根系伤流强度变化

超级稻的理想株型除地上部的理想形态外,还

需要具有优势的地下部形态,根系发达,分布广,地下部茎秆粗壮,不早衰^[4]。本试验中(图 4),抽穗后超级稻的根系伤流处于下降趋势。其中,两优培九、准两优 527 和协优 9308 在第 14 天出现峰值,国稻 1 号、汕优 63 和红莲优 6 号在第 7 天出现峰值,其他品种抽穗后根系伤流强度一直降低。根系伤流变化和叶片叶绿素含量变化之间有很好的相关性。GD1S/RB207、国稻 1 号的伤流量均较低,同时其叶片叶绿素含量也很低,容易早衰。而协优 9308 的伤流强度和叶绿素含量均高,不易早衰。

2.6 抽穗后根伤流中大量元素含量变化

超级稻抽穗后根系伤流液中元素含量变化(图 5)(伤流液 N 元素含量太低无法测定)。和叶片中元素含量变化(图 2)比较可知,伤流液中元素含量

远低于叶片元素含量,伤流液中元素含量变化与叶片元素含量变化缺乏相关性(表 2)。图 5-A 表明随着根系活力的衰退,根系伤流中磷的含量总体呈微弱的降低趋势,但与叶片中磷含量的变化缺乏一致性。超级稻抽穗后,根系伤流液钾含量变化不大,两优培

九、准两优 527、Ⅱ优明 86、88S/0293 4 个品种后期有稍微地升高(图 5-B)。超级稻根系伤流钙含量变化,除 GD1S/RB207 和 C 两优 87 在抽穗后第 14 d 有一高峰外,其余品种的钙含量均无明显变化(图 5-C)。而伤流中镁的含量所有品种均呈上升趋势(图 5-D)。

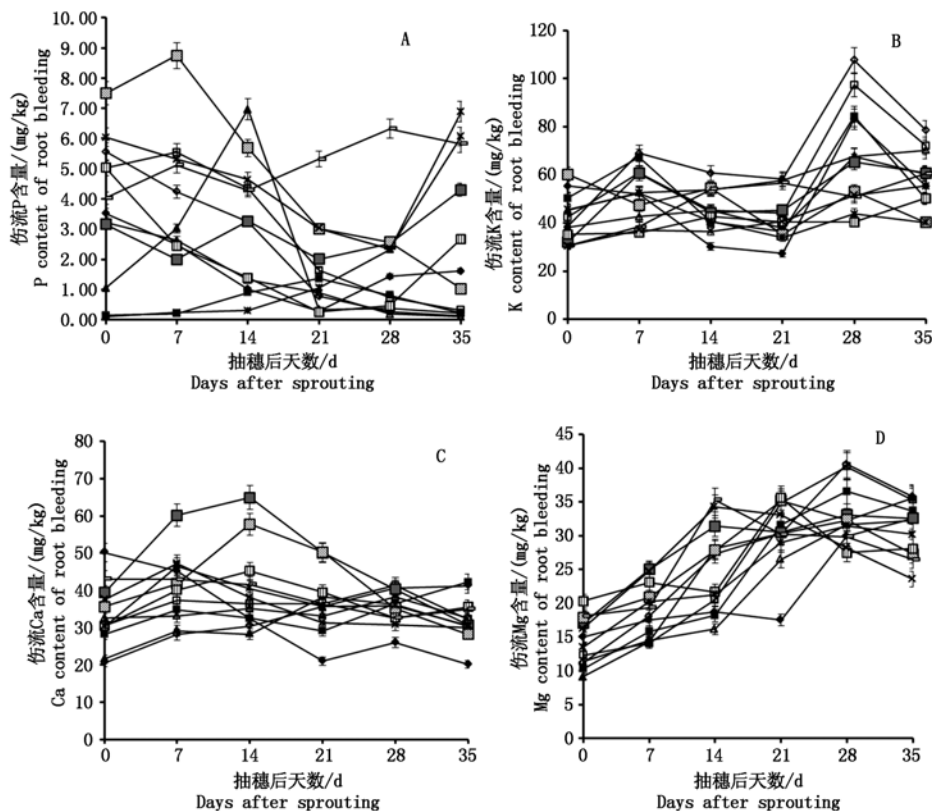


图 5 超级杂交稻抽穗后根系伤流大量元素含量变化

Fig. 5 The roots bleeding macroelements content change of the super-hybrid rice combinations after their heading

2.7 抽穗后根伤流微量元素 Fe 含量变化

根系伤流中锰、铜、锌含量过低,未能检测出。伤流中铁含量在水稻抽穗后快速下降(图 6)。

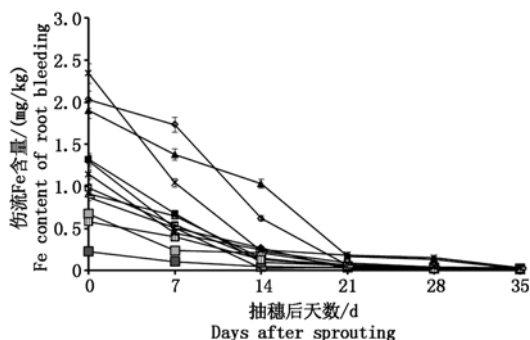


图 6 超级杂交稻抽穗后根系伤流微量元素铁含量变化

Fig. 6 The roots bleeding Fe content change of the super-hybrid rice combinations after their heading

3 讨论

3.1 水稻的营养状况与早衰

抽穗后,协优 9308 叶片叶绿素含量前 14 d 有一升高过程,之后逐渐降低。汕优 63 和其他超级杂

交稻叶片叶绿素含量均持续降低,叶片逐渐衰老。但汕优 63 和协优 9308 的叶绿素含量均相对较高,且降低速率相对缓慢,而两优培九和国稻 1 号则相对较快,说明两优培九和国稻 1 号容易早衰。

一个水稻品种欲大面积推广应用,需要具有广泛的生态适应性,除了光温反应类型外,主要需适应广谱光强(强光和弱光),抽穗开花期对高、低极端温度钝感,对肥料和水分的丰缺有一定耐性等。协优 9308 是由中国水稻研究所通过籼粳杂交育成、农业部首批推荐的超级杂交稻品种之一,被认为是超级稻的一个模型^[22]。结实率是检验生态适应性广泛与否的最重要指标^[3]。在本试验中协优 9308 的结实率为 0.89,在 12 个参试水稻品种中排名第三,尽管稍低于准两优 527(0.91)和Ⅱ优明 86(0.92),但从抽穗后叶片叶绿素含量变化看,协优 9308 表现为抗早衰,与程式华^[4]等的研究结果相同。因此,相对于其他品种,协优 9308 具有更好的生态适应性。

作物的营养状况与其衰老关系密切。营养元素参与作物有机体的构成或者催化作物体内的生理生

化反应。激素与作物衰老的关系密切,许多营养元素是激素合成的必须物质,同时,营养元素还可作为环境因子调控激素的合成和分解。合适的氮素供应能提高叶片中防御酶系统的活性,尤其是 SOD 活性;而缺氮或者氮素水平过高则会增加叶肉细胞 MDA 含量^[23]。干旱胁迫下施钾能增强烟草植株对超氧化物酶活性的调节,有利于清除活性氧^[24]。而 MDA 和活性氧均可诱导植物衰老的启动。活性氧和自由基的清除能力也与水稻氮肥吸收利用效率有关,氮高效基因型水稻生育后期剑叶中用于清除活性氧自由基的 SOD、POD、CAT 活性较高,能有效阻止高浓度氧的积累和膜脂过氧化作用,降低 MDA 的含量,因而抑制叶片的衰老进程,在维持较长光合功能期的同时增强物质积累^[25]。Fe、Zn、Cu、Mn、Mg、Ca 参与生物碳水化合物、蛋白质、脂类、核酸等多种物质的合成代谢,是生物体内多种酶及其活化剂的组成成分,在水稻生长发育过程中起重要作用^[26]。本试验中,抽穗后 12 个水稻品种剑叶的大量元素钙含量明显升高,氮元素含量协优 9308 略有升高,12 个水稻品种剑叶其他大量元素抽穗后均持续降低或者变化不大。协优 9308 叶片氮、磷、钾、镁元素含量相对较高,而国稻 1 号则正好相反。一方面,超级杂交稻生育后期,随着叶片营养元素含量下降,营养缺乏导致水稻衰老。另一方面,不同的水稻品种由于营养转化和吸收能力的差异,叶片中营养元素含量不同,衰老状况也不一样,从而表现出对环境条件变化耐受度的不同。协优 9308 抗早衰的原因与其抽穗后叶片营养元素含量衰减较慢的有关。

3.2 水稻地上部和地下部的关系

根系是作物吸收水分和养分的主要器官,也是多种激素合成的场所^[27]。叶片衰老和根系衰老之间存在密切关系。亚种间杂交水稻虽然具有强大的生物学优势和产量潜力,其理论产量可以比现有杂交水稻提高 20% 以上,但是它结实率偏低、籽粒充实度差,除了叶片早衰的原因外,后期根系的活力快速衰减也是重要原因^[28]。本试验中,抽穗后超级杂交稻叶片叶绿素含量和根系伤流强度均处于下降趋势,二者之间具有很好的相关性和一致性,但是伤流液营养元素含量与叶片营养元素含量变化之间缺乏相关性。水稻地上部(叶片)营养和地下部(根系)营养之间的关系需要进一步研究。

参考文献:

- [1] 程式华. 中国超级稻育种[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 49 - 58.
- [2] 农业部新闻办公室. 我国超级稻第四期攻关计划取得重大阶段性进展[EB/OL]. http://www.moa.gov.cn/zwllm/zwdt/201309/t20130929_3620442.htm, 2013 - 09 - 29/2014 - 01 - 22.
- [3] 邓华凤. 长江流域超级杂交稻目标性状研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2008.
- [4] 程式华, 翟虎渠. 水稻亚种间超高产杂交组合若干株型因子的比较[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 713 - 718.
- [5] 吕川根, 邹江石. 两系超级杂交稻两优培九适宜种植条件的分析[J]. 杂交水稻, 2004, 19(2): 45 - 49.
- [6] 姚余, 余佐明. 两优培九早衰原因探讨[J]. 安徽农业科学, 2001, 29(2): 140 - 143.
- [7] 朱诚, 傅亚萍, 孙宗修. 超高产水稻开花结实期间叶片衰老与活性氧代谢的关系[J]. 中国水稻科学, 2002, 16(4): 326 - 330.
- [8] 薛艳凤, 郎有忠, 吕川根, 等. 两优培九及其父本扬稻 6 号抽穗后叶片与根系衰老特点的研究[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2008, 29(3): 7 - 11.
- [9] 邹江石, 吕川根, 姚克敏, 等. 两系法杂交稻两优培九主要配套技术探讨与应用[J]. 中国农业科技导报, 2008, 10(2): 43 - 50.
- [10] 吕川根, 姚克敏, 李霞, 等. 两系法亚种间杂交稻育种的若干思考[J]. 中国农业科技导报, 2007, 9(2): 38 - 43.
- [11] Abdelkhalik A F, Shishido R, Nomura K, et al. QTL-based analysis of leaf senescence in an indica/japonica hybrid in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110(7): 1226 - 1235.
- [12] 李涛, 丁在松, 关东明, 等. 水稻远缘杂交后代的耐强光和抗光氧化特性[J]. 作物学报, 2006, 32(12): 1913 - 1916.
- [13] 杨淑慎, 高俊凤, 李学俊. 高等植物叶片的衰老[J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 2171 - 2177.
- [14] 张福群, 谢金水, 李祖章, 等. 抗早衰剂不同浓度对杂交晚稻后期叶片和根系衰老的影响[J]. 江西农业学报, 2007, 19(9): 14 - 18.
- [15] 史瑞. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 1988: 29 - 197.
- [16] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 67 - 69.
- [17] 郭士伟, 夏士健, 朱虹霞, 等. 水稻根系活力测定方法及超级稻两优培九生育后期根系活力研究[J]. 土壤, 2012, 44(2): 308 - 311.
- [18] 叶利庭, 宋文静, 吕华军, 等. 不同氮效率水稻生育后期氮素积累转运特征[J]. 土壤学报, 2010, 47(2): 303 - 310.
- [19] Abelson P H. A potential phosphate crisis[J]. Science, 1999, 283(5410): 2015 - 2021.
- [20] Lynch J P, Beebe S E. Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability[J]. Hort-Science, 1995, 30(6): 1165 - 1171.
- [21] 奚振邦. 现代化学肥料科学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 278 - 302.
- [22] 吴伟明. 水稻根系性状的遗传及基因定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.
- [23] 张立新, 李生秀. 氮、钾、甜菜碱对水分胁迫下夏玉米叶片膜脂过氧化和保护酶活性的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(3): 482 - 490.
- [24] 杨虹琦, 周冀衡, 罗泽民, 等. 干旱胁迫下供钾水平对烟草生长和钾素吸收及抗旱性的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 29(5): 376 - 379.
- [25] 魏海燕, 张洪程, 马群, 等. 不同氮肥利用效率水稻基因型剑叶光合特性[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 2243 - 2251.
- [26] 俄胜哲, 袁继超, 丁志勇, 等. 氮磷钾肥对稻米铁、锌、铜、锰、镁、钙含量和产量的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(5): 434 - 440.
- [27] 许明, 贾德涛, 马殿荣, 等. 北方超级梗稻根系生理、叶片光合性能特点及其相互关系[J]. 作物学报, 2010, 36(6): 1030 - 1036.
- [28] 吴伟明, 程式华. 水稻根系育种的意义与前景[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(2): 174 - 180.