

季杨贝贝, 王 俊, 聂媛卿, 等. 水稻颖花形成机制及水分和氮素对其影响的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(11): 2187-2192.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.11.022

水稻颖花形成机制及水分和氮素对其影响的研究进展

季杨贝贝¹, 王 俊¹, 聂媛卿¹, 秦 莉¹, 刘立军^{1,2}

(1.扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏 扬州 225009; 2.江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

摘要: 颖花是水稻的生殖器官, 颖花授精后, 受精卵发育, 籽粒开始灌浆。因此颖花数对水稻的产量和稻米品质有重要影响。每穗颖花数由幼穗发育前期颖花分化数以及幼穗发育后期颖花退化数之差决定。水稻颖花分化与退化受到遗传因素和环境条件等多重因素的影响。本文综述了有关水稻颖花分化与退化的研究进展, 系统分析了灌溉方式、氮肥管理和水氮互作对水稻颖花分化与退化的影响及其机制, 并提出了未来研究方向, 旨在为水稻高产栽培提供依据。

关键词: 水稻; 颖花; 水分; 氮肥

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)11-2187-06

Research progress on the formation mechanism of rice spikelets and effects of water and nitrogen on spikelet formation

JI Yangbeibei¹, WANG Jun¹, NIE Yuanqing¹, QIN Li¹, LIU Lijun^{1,2}

(1. Jiangsu Provincial Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Jiangsu Province Food Crop Modern Industrial Technology Collaborative Innovation Center, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Spikelet is a reproductive organ of rice. After fertilization, the fertilized eggs develop and grains begin to fill. Therefore, the number of spikelets has an important effect on rice yield and quality. The number of spikelets per panicle was determined by the difference of spikelets differentiation number at the early stage of young panicle development and spikelets degeneration number at the late stage of young panicle development. The differentiation and degradation of spikelets in rice were affected by multiple factors, such as genetic factors and environmental conditions. In this paper, the research progress on spikelets differentiation and degradation of rice was summarized, and the effects of irrigation methods, nitrogen management and water-nitrogen interaction on spikelets differentiation and degradation of rice and their mechanisms were systematically analyzed. The future research directions were put forward to provide a theoretical basis for high-yield cultivation of rice.

Key words: rice; spikelet; moisture; nitrogen fertilizer

收稿日期: 2024-02-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071947); 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(23)1035]; 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD); 扬州大学“高端人才支持计划”

作者简介: 季杨贝贝(2000-), 女, 江苏扬州人, 硕士研究生, 研究方向为水稻栽培生理。(E-mail) 1023575351@qq.com

通讯作者: 刘立军, (E-mail) ljliu@yzu.edu.cn

水稻是全球最主要的粮食作物之一, 到 2023 年, 中国的水稻种植面积已经达到 $2.894 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 占全国粮食种植面积的 28.97%; 总产量高达 $2.07 \times 10^8 \text{ t}$, 占全国粮食总产量的 32.21%^[1]。提高水稻产量尤其是提高水稻单位面积产量是保障粮食安全的主要途径^[2-3]。水稻每穗颖花数是产量的重要构成

因素,提高水稻每穗的颖花数是提高水稻产量的关键^[4],而水稻的每穗颖花数是由颖花分化数和颖花退化数之差决定的,每穗颖花数与水稻品种、环境条件及种植管理方式密切相关^[5-7]。水分和氮肥是影响水稻生产的2种重要环境因子^[8-9],水分和氮肥对水稻颖花分化和发育有重要影响^[10-11]。本文系统总结灌溉方式、氮肥管理方式和水氮互作对水稻颖花形成、分化与退化的影响及其机制,以期为水稻高产栽培提供理论依据。

1 水稻颖花分化和退化的研究现状

1.1 水稻颖花分化机制

1.1.1 颖花分化的基本过程 水稻的颖花包括1对副护颖、1对护颖、1枚内颖、1枚外颖、1对浆片、6枚雄蕊以及1枚雌蕊^[12]。颖花分化是一个复杂的过程,有研究表明,在颖花分化过程中,颖花退化率达到10%^[13]。Itoh等^[14]将水稻颖花发育过程分成9个时期;丁颖等^[15]将水稻颖花发育过程划分为8个连续的时期;松岛省三^[16]把水稻颖花发育过程细分为21个阶段,并进一步简化为7个时期;凌启鸿等^[17]依据叶龄模式,将水稻颖花发育过程划分为5个时期。尽管前人对颖花发育阶段的划分方式有所不同,但可以将颖花的发育过程大致归结为7个阶段,第一阶段颖花原基开始分化为颖、雄蕊和雌蕊;第二阶段颖膜、外稃、内稃以及小稃开始发育;第三阶段花粉母细胞经历减数分裂,分化出4个花粉粒,子房开始分化;第四阶段花药内的花粉粒发育成熟,子房发育为胚珠,并形成柱头和柱颈;第五阶段颖花逐渐张开,柱头暴露在外,准备进行传粉和受精;第六阶段颖花授精,受精卵和融合核发育为初生胚,逐渐分化为成熟的胚;第七阶段胚乳灌浆,颖花枯萎,籽粒成熟^[14-17]。

1.1.2 颖花分化的遗传调控 颖花的分化与多个基因的表达联系紧密,这些基因包括调控花序发育的基因、调控激素合成和信号传导的基因、调控花器官分化的基因。MADS-box转录因子在颖花分化过程中发挥了至关重要的作用^[18-21]。研究发现,基因*OsMADS1*、*OsMADS2*、*OsMADS4*以及*OsMADS16*在水稻的雄蕊与浆片发育过程中起重要作用^[22-23]。

当*OsMADS1*基因发生突变,功能丧失,浆片、雄蕊以及雌蕊的发育会出现异常,造成花顶端分生组织的不定性丧失,进而影响花的正常发育^[21]。*Os-*

*MADS16*基因主要在浆片和雄蕊中表达^[24]。突变体SPW1与野生型营养生长阶段形态无明显差异,但在花器官分化上存在差异,突变体SPW1雄蕊及浆片分别转化为类似心皮及内稃的器官,颖花不能正常发育^[25]。此外,有研究发现,*OsMADS16*与*OsMADS3*和*OsMADS58*之间的相互作用影响花器官形态,共同调控颖花的分化^[26]。*OsMADS2*和*OsMADS4*对水稻浆片的分化起调控作用。研究发现,当*OsMADS2*的表达受到抑制,浆片萎缩,体积减少,颖花的开放时间延迟;*OsMADS2*和*OsMADS4*同时受到抑制的水稻植株与SPW1表型相似,颖花无法开放^[27]。

1.2 水稻颖花分化顺序

星川清亲^[28]研究发现,在二次枝梗顶端,颖花原基首先开始分化,然后从上至下分化;而在一次枝梗,颖花原基从下往上依次分化。丁颖等^[15]发现,水稻幼穗发育过程中,颖花的分化呈有限花序特性;从穗整体看,位于穗子顶部的颖花最早开始分化;对于一次枝梗而言,枝梗顶端的颖花最先开始分化,然后再由下到上依次分化颖花。

1.3 水稻颖花退化机制

水稻颖花退化指水稻抽穗后,顶部或底部的颖花变成白色或败育脱落^[29]。有研究发现,颖花退化主要是由于腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)含量下降、能荷水平降低、细胞内活性氧(ROS)过度积累,引发了膜脂的过氧化损伤和小穗的细胞程序性死亡^[30]。同时,ROS的过度积累也会对绒毡层降解、花药开裂以及花粉管萌发产生影响,导致颖花败育,但相关分子机制目前仍不清楚^[31]。水稻颖花的退化按发生位置可分为两类,第一类是基部颖花退化,此类退化发生在减数分裂阶段^[30,32]。第二类是顶端颖花退化,此类退化一般发生在抽穗前^[33],研究结果表明顶端颖花退化由基因调控,且顶端颖花退化可能与幼穗发育过程中花器官发育不成熟以及花轴迅速伸长阶段的养分缺失或运输受阻有关^[33-35]。

2 水分管理对水稻颖花分化和退化的影响

2.1 淹水灌溉

淹水灌溉是水稻传统的灌溉方式,指稻田长期保持一定深度的水层,分为浅水灌溉(3~5 cm水层)和深水灌溉(10 cm及以上水层)。水分的充足

供应有助于维持水稻正常的生长发育,促进颖花的形成^[36-37]。解嘉鑫等^[38]研究发现,持续淹水灌溉,水稻的二次枝梗和颖花分化数量显著上升,颖花退化率下降,每穗颖花数量增加。这种现象主要发生在稻穗的中部和中上部。也有研究发现,长期处于淹水环境中,土壤性状逐渐恶化,长期淹水灌溉不利于水稻根系和地上部分的生长,也不利于颖花的形成^[39]。

2.2 干湿交替灌溉

干湿交替灌溉技术(AWD)是近年来在世界各地水稻种植区广泛应用的一项节水技术。该技术采用了灌水-落干-灌水的灌溉方式,可以有效保持土壤湿度^[40]。有研究发现,干湿交替灌溉方式可以促进水稻生长,提高水稻光合作用,增加光合产物,从而进一步促进颖花的分化^[37,41]。同时,干湿交替灌溉可以有效降低水稻颖花受到真菌侵袭的概率,减少颖花退化数,有利于保证水稻产量^[42]。有研究发现,干湿交替灌溉创造的干旱-复水循环,可以使根系产生“超越补偿效应”,当经过一段时间的断水后再获得足够的水分,水稻根系的适应性和吸水能力显著提高^[37]。干湿交替灌溉促进了幼穗分化期非结构性碳水化合物(NSC)的积累,为颖花的形成提供了充足的营养成分,有利于促进水稻二次枝梗颖花的分化,减少退化颖花数^[3]。同时,使用轻度干湿交替灌溉能够改善水稻根系土壤的物理、化学性质,促进颖花的分化,进而形成大穗^[43-44]。

2.3 水分胁迫

水分胁迫,也称为干旱或水分亏缺,是一种严重影响作物生产力的非生物逆境。在整个生长发育期,水稻在幼穗分化期对水分需求量最大,尤其在花粉母细胞的减数分裂前后,这一时期水稻对水分的敏感度较高,若水分亏缺,颖花会逐渐退化^[45-47]。有研究者认为,水分胁迫导致颖花不育的主要原因是,遭受水分胁迫时颖花内脱落酸(ABA)浓度显著升高^[48]。也有人提出在颖花遭遇水分胁迫时,需要大量ABA维持颖花育性^[49]。关于ABA对颖花的保护机制,目前相关研究较少。杨建昌等^[50]研究发现,水分亏缺造成颖花内乙烯生成过多是颖花不育的主要原因。

3 氮素对水稻颖花分化和退化的影响

在水稻生长发育过程中,氮代谢旺盛有利于

营养生长^[51],碳代谢旺盛有利于水稻生殖生长^[52]。水稻形成大穗需要足够的营养供给以及碳氮代谢均衡^[53-54]。氮素与蛋白质、核酸等物质的合成密切相关,同时氮素也是合成碳水化合物和激素的重要原料^[50]。在水稻幼穗形成阶段,穗部氮素积累量与颖花分化数呈正相关^[51]。适宜的施氮量可以促进水稻光合作用和蔗糖代谢,增加叶片蔗糖积累量,进而维持碳氮平衡,增强颖花分化能力,特别是促进二次枝梗颖花分化,显著增加颖花总数^[55]。王夏雯等^[56]的研究结果表明,在低氮环境中施用氮肥可以有效延长颖花分化时间,并显著提高水稻二次枝梗颖花的分化量,同时提高每穗总颖花数。细胞分裂素(CTK)含量与生长素含量的比值影响颖花分化,其中细胞分裂素含量起主导作用;水稻幼穗生长期,施用氮肥可以提升CTK水平,颖花分化阶段,高浓度CTK可以促进颖花分化^[56-57]。有研究发现,水稻幼穗分化前,减少施氮量可促进苞叶原基分化,加快营养生长转化为生殖生长,但是由于氮素供应不足,颖花的正常分化会受到抑制,导致减产^[58]。适当增加施氮量可以减少某些中穗型水稻颖花的退化数^[59]。有研究结果表明,在水稻穗分化期,提高施氮量可以有效提高水稻一次枝梗和二次枝梗的分化数,相应提高水稻颖花的分化数,但过高的施氮量会加速二次枝梗和颖花的退化,特别是在水稻齐穗期、孕穗期间,小穗顶部的一次颖花退化数明显增加^[60]。关于这一现象,杨洪建等^[61]认为颖花退化主要是由于水稻颖花形成期植株的碳氮代谢不协调,碳代谢增强,而氮代谢减弱。

4 水氮互作对水稻颖花分化和退化的影响

水分在水稻的养分运输中起着重要的媒介作用,水分可以促进土壤中氮素被转化和利用^[62-67]。一方面,水分充足的条件下,土壤中的氮素可以被微生物分解和矿化,从有机形态转变为无机形态,供给植物吸收利用。另一方面,水分还有助于土壤中氮素的移动和扩散,使植物根系能更多接触到土壤中的氮素,有助于植物对氮素的吸收利用^[68]。“以氧促氮”模式,如干湿交替灌溉、起垄栽培和好氧灌溉等灌溉方式与氮肥运筹互作,可通过调控同化物转运和分配进而促进水稻幼穗分

化、发育,提高相关代谢水平^[69]。研究表明,在水稻的穗分化时期,茎、叶的干物质积累速度较快,有助于形成更多的颖花^[50],在这一阶段,生长速度更快的植物能够积累更多的非结构性碳水化合物(NSC),NSC 在植物的生长和发育中发挥着能源供应的作用,尤其是在颖花的发育阶段^[70]。范雪梅等^[71]发现,在水分不足的环境中,增加氮肥的施用量可以有效提高茎鞘中 NSC 的转运量,以及开花后的光合产物向籽粒中的运输量。但是,如果在淹水的环境中,增加氮肥的施用量,会产生相反的效果,因为淹水会使植株的根系缺氧,进而影响植物对氮的吸收和利用效率,同时还会影响植物对同化物的积累和分配。张文地等^[10]的研究结果表明,灌溉方式和氮肥管理方式对二次枝梗及颖花的分化与退化有显著影响,轻度干湿交替灌溉结合基肥:穗肥=5:5(重量比)的氮肥管理方式,能够显著提高总枝梗数、总颖花数、二次枝梗数、二次枝梗颖花数,同时减少颖花退化数,进而提高每穗的总颖花数。在水稻幼穗分化期,适宜的水氮管理模式可以增加水稻光合产物的合成量,促进光合产物向籽粒转运,进而促进颖花分化^[69]。

有研究表明,水稻颖花的形成与内源激素有关^[50]。在水稻穗分化期,当遭遇轻度干旱时,颖花的分化数会增加,同时颖花的退化率和败育率也会下降,在这个阶段,水稻中内源多胺(DA)和油菜素甾醇(BRs)的合成量增加,而乙烯的释放量减少,这有助于平衡根系激素,促进根系的健康发育,为颖花的形成提供足够的营养物质^[46,72-73]。张伟杨^[46]的试验结果表明,轻度干湿交替灌溉与中氮处理耦合可以提高幼穗中的 BRs 含量,提高抗氧化系统活性,降低过氧化氢(H_2O_2)对水稻的伤害,促进颖花分化。

5 展望

5.1 深入探究水稻颖花分化与退化的分子机制

当前对水稻颖花退化的调控途径已有较多研究,遗传因素(内因)在很大程度上起到了决定性作用,而营养因素(外因)的作用也不可或缺^[30]。大多数研究通过加强水肥管理、喷施外源物质等措施调节植物体内的 ROS 水平、激素水平和糖代谢水平,提高颖花育性,减少颖花退化^[30-31]。然而,影响颖

花分化与退化的分子机制目前还未被完全阐明,颖花退化过程中各激素间的相互作用仍需进一步探究。

5.2 深入探究水氮互作对颖花分化和退化相关基因表达的调控

水稻颖花的分化和退化在很大程度上受到水分和氮素的影响。水氮互作对颖花分化和退化的调控机制仍需进一步探究,如水氮互作对幼穗碳氮代谢及 ROS 产生的影响需进一步探究。除此之外,有关幼穗发育期颖花形成的分子机制的研究较少。因此,需要进一步探究水氮互作对水稻颖花分化、退化过程中相关基因表达的调控。

5.3 优化灌溉方式和氮肥管理方式以调控内源激素

优化灌溉方式和氮肥管理方式是提高颖花育性、减少颖花退化数的有效手段,植物激素在促进水稻颖花分化方面具有重要作用^[6],可以深入研究水氮互作对水稻内源激素合成与积累的影响以及内源激素对水稻颖花分化和退化的作用。

参考文献:

- [1] 国家统计局. 国家统计局关于 2023 年粮食产量数据的公告 [EB/OL]. (2023-12-11). https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202312/t20231211_1945417.html.
- [2] 黄承伟. 新征程上乡村振兴前沿问题研究[J]. 华中农业大学学报(社会科学版),2023(5):1-10.
- [3] 刘立军,周沈琪,刘 昆,等. 水稻大穗形成及其调控的研究进展[J]. 作物学报,2023,49(3):12.
- [4] ZHEN F, ZHOU J, MAHMOOD A, et al. Quantifying the effects of short-term heat stress at booting stage on nonstructural carbohydrates remobilization in rice[J]. The Crop Journal, 2020, 8(2): 194-212.
- [5] 王亚梁,张玉屏,曾研华,等. 水稻穗分化期高温对颖花分化及退化的影响[J]. 中国农业气象,2015,36(6):724-731.
- [6] 李刚华,王惠芝,王绍华,等. 穗肥对水稻穗分化期碳氮代谢及颖花数的影响[J]. 南京农业大学学报,2010,33(1):1-5.
- [7] 文廷刚,王伟中,杨文飞,等. 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.
- [8] MALLAREDDY M, THIRUMALA IKUMAR R, BALASUBRAMANIAN P, et al. Maximizing water use efficiency in rice farming: a comprehensive review of innovative irrigation management technologies[J]. Water, 2023, 15(10):1802.
- [9] 肖大康,胡 仁,韩天富,等. 氮肥用量和运筹对我国水稻产量及其构成因子影响的整合分析[J]. 中国水稻科学,2023,37(5):529-542.

- [10] 张文地,董明辉,李 扬,等. 施氮量对水稻非结构性碳水化合物积累分配与颖花形成的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2023,44(1):29-39.
- [11] 陈毅敏,张建红,李世东,等. 浅析部分杂交水稻品种颖花退化的原因与对策[J]. 种子科技,2021,39(2):137-138.
- [12] LIU H, GUO S, XU Y, et al. OsmiR396d-regulated OsGRFs function in floral organogenesis in rice through binding to their targets *OsJM706* and *OsCR4*[J]. Plant Physiology, 2014, 165(1): 160-174.
- [13] 陈小荣,钟 蕾,贺晓鹏,等. 稻穗枝梗和颖花形成的基因型及播期效应分析[J]. 中国水稻科学,2006,20(4):424-428.
- [14] ITOH J, NONOMURA K, IKEDA K, et al. Rice plant development; from zygote to spikelet[J]. Plant and Cell Physiology, 2005, 46(1):23-47.
- [15] 丁 颖,李乃铭,徐雪宾. 水稻幼穗发育和谷粒充实过程的观察[J]. 农业学报,1959,10(2):59-85.
- [16] 松岛省三. 稻作的理论与技术[M]. 庞 诚,译. 北京:农业出版社,1966.
- [17] 凌启鸿,张洪程,苏祖芳,等. 稻作新理论水稻叶龄模式[M]. 北京:科学出版社,1994.
- [18] KÄPPEL S, RÜMPLE F, THEIBEN G. Cracking the floral quartet code: How do multimers of MIKC^C-type MADS-domain transcription factors recognize their target genes? [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(9):8253.
- [19] KAUFMANN K, MELZER R, THEIEN G N. MIKC-type MADS-domain proteins; structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants[J]. Gene, 2005, 347(2):183-198.
- [20] GRIMPLET J, MARTÍNEZ Z J M, CARMONA M J. Structural and functional annotation of the MADS-box transcription factor family in grapevine[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1):80.
- [21] AGRAWAL G K, ABE K, YAMAZAKI M, et al. Conservation of the E-function for floral organ identity in rice revealed by the analysis of tissue culture-induced loss-of-function mutants of the *OsMADS1* gene[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 59:125-135.
- [22] MOON Y H, JUNG J Y, KANG H G, et al. Identification of a rice APETALA3 homologue by yeast two-hybrid screening[J]. Plant Molecular Biology, 1999, 40:167-177.
- [23] NAGASAWA N, MIYOSHI M, SANO Y, et al. *SUPERWOMAN1* and *DROOPING LEAF* genes control floral organ identity in rice [J]. Development, 2003, 130(4):705-718.
- [24] WU H M, XIE D J, TANG Z S, et al. PINOID regulates floral organ development by modulating auxin transport and interacts with MADS16 in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(8):1778-1795.
- [25] YUTAKA M, JUNKO K. Characterization of *OsPID*, the rice ortholog of *PINOID*, and its possible involvement in the control of polar auxin transport[J]. Plant and Cell Physiology, 2007, 48(3):540-549.
- [26] KONG L, DUAN Y, YE Y, et al. Screening and analysis of proteins interacting with *OsMADS16* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. PLoS One, 2019, 14(8):e0221473.
- [27] YAO S G, OHMORI S, KIMIZU M, et al. Unequal genetic redundancy of rice *PISTILLATA* orthologs, *OsMADS2* and *OsMADS4*, in lodicule and stamen development[J]. Plant and Cell Physiology, 2008, 49(5):853-857.
- [28] 星川清亲. 解剖图说稻的生长[M]. 蒋彭炎,许德海译. 上海:上海科学技术出版社,1980.
- [29] 戚英雄,杜雪树,李进波. 水稻颖花退化的遗传研究进展[J]. 湖北农业科学,2014,53(24):5905-5907.
- [30] 盛家艳,张伟杨,王志琴,等. 水稻颖花退化机理与调控途径[J]. 作物杂志,2019(2):20-27.
- [31] 徐 鹏,贺一哲,尤翠翠,等. 高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施研究进展[J]. 江苏农业学报,2023,39(1):255-265.
- [32] 顾文亮,高 山,张红叶,等. 响水县粳稻基部枝梗颖花退化的主要原因及预防措施[J]. 农业科技通讯,2013(3):152-154.
- [33] 姜 辉,姜树坤,陈丽丽,等. 水稻顶端颖花退化的形态与发育学研究[J]. 黑龙江农业科学,2016(1):7-10.
- [34] 衡月芹. 水稻穗顶部颖花退化基因 *PAA1* 的图位克隆与功能分析[D]. 北京:中国农业科学院,2019.
- [35] 尤 娟. 水稻每穗颖花数的形成与氮素穗肥的调控机理[D]. 南京:南京农业大学,2011.
- [36] 曲世勇,郭丽娜. 水稻各生育期需水规律及水分管理技术[J]. 吉林农业,2012(2):100.
- [37] 李强强. 水分调控措施对水稻碳水化合物积累转运及籽粒灌浆的影响[D]. 扬州:扬州大学,2020.
- [38] 解嘉鑫,熊若愚,陈丽明,等. 不同灌溉方式对优质晚粳稻颖花分化与退化和产量的影响[J]. 江西农业大学学报,2021,43(2):235-243.
- [39] ANITHA K M P R. Alternate wetting and drying; irrigation technology in rice[J]. Indian Farming, 2020, 70(4):6-9.
- [40] 成大宇,刘 昆,高 捷,等. 养分和水分管理对稻米香味影响的研究进展[J]. 作物杂志,2022(2):22-27.
- [41] JU C, BURESH R J, WANG Z, et al. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application [J]. Field Crops Research, 2015, 175:47-55.
- [42] 宋有金,吴 超. 高温影响水稻颖花育性的生理机制综述[J]. 江苏农业科学,2020,48(16):41-48.
- [43] 李婷婷,冯钰枫,朱 安,等. 主要节水灌溉方式对水稻根系形态生理的影响[J]. 中国水稻科学,2019,33(4):293-302.
- [44] 刘 昆. 不同穗型水稻品种颖花分化与退化机制及其调控[D]. 扬州:扬州大学,2023.
- [45] 汪本福. 干旱胁迫对不同抗旱类型水稻光合特性的影响及其生理机制[D]. 武汉:华中农业大学,2019.
- [46] 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.
- [47] NGUYEN G N, HAILSTONES D L, WILKES M, et al. Drought stress; role of carbohydrate metabolism in drought-induced male

- sterility in rice anthers[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2010, 196(5): 346-357.
- [48] BHARGAVA S, SAWANT K. Drought stress adaptation; metabolic adjustment and regulation of gene expression[J]. *Plant Breeding*, 2012, 132(1): 21-32.
- [49] 董明辉, 江 贻, 陈培峰, 等. 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.
- [50] 杨建昌, 刘 凯, 张慎凤, 等. 水稻减数分裂期颖花中激素对水分胁迫的响应[J]. *作物学报*, 2008, 34(1): 111-118.
- [51] 种浩天, 尚 程, 张运波, 等. 增密减氮对不同类型水稻品种颖花形成的影响[J]. *作物杂志*, 2022, 38(6): 226-233.
- [52] 张文地. 水氮调控对水稻非结构性碳水化合物积累转运与颖花形成的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2023.
- [53] WANG Z Q, ZHANG W Y, YANG J C. Physiological mechanism underlying spikelet degeneration in rice[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(7): 1475-1481.
- [54] 孙永健, 孙园园, 奉春君, 等. 氮肥后移对不同氮效率水稻花后碳氮代谢的影响[J]. *作物学报*, 2017, 43(3): 407-419.
- [55] 张 蕊. 氮素穗肥对水稻不同时间开花颖花灌浆充实的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [56] 王夏雯, 王绍华, 李刚华, 等. 氮素穗肥对水稻幼穗细胞分裂素和生长素浓度的影响及其与颖花发育的关系[J]. *作物学报*, 2008, 34(12): 2184-2189.
- [57] 王夏雯. 氮素穗肥和 NO 对水稻幼穗发育及其内源激素的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- [58] 吕腾飞, 周 伟, 孙永健, 等. 不同秧龄下氮肥运筹对杂交稻枝梗和颖花分化及退化的影响[J]. *四川农业大学学报*, 2014, 32(1): 10.
- [59] 李玲锋, 孙晓棠, 欧阳林娟, 等. 水稻小穗退化的影响因素及遗传研究进展[J]. *核农学报*, 2018, 32(2): 291-296.
- [60] 陈惠哲, 朱德峰, 林贤青, 等. 穗肥施氮量对两优培九枝梗及颖花分化和退化的影响[J]. *浙江农业学报*, 2008, 20(3): 181-185.
- [61] 杨洪建, 杨连新, 黄建晔, 等. FACE 对武香梗 14 颖花分化和退化的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 1076-1082.
- [62] 龙泓锦, 王 辉, 欧阳赞, 等. 水稻品质及产量对灌浆期旱涝急转的响应[J]. *排灌机械工程学报*, 2024, 42(9): 938-947.
- [63] 王 拓, 李秋平, 周文玲, 等. 田间不同淹水深度对耐低氧水稻和杂草生长的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(3): 111-117.
- [64] 李圆圆, 何 平, 茅 桁. 稻田水肥管理研究进展及思考[J]. *排灌机械工程学报*, 2023, 41(8): 825-832.
- [65] 邓海龙, 谢亨旺, 付桃秀, 等. 水稻生育期智能间歇灌溉系统研发及应用[J]. *排灌机械工程学报*, 2023, 41(8): 842-848, 864.
- [66] 李国齐, 吴 汉. 免耕与秸秆还田对直播稻产量及水分利用的影响[J]. *排灌机械工程学报*, 2022, 40(9): 945-951.
- [67] 梁 友, 王 津, 王思进, 等. 稻田环境因子对水稻生长发育和产量、品质形成的影响研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(24): 1-9.
- [68] 文宏达, 刘玉柱, 李晓丽, 等. 水肥耦合与旱地农业持续发展[J]. *土壤与环境*, 2002(3): 315-318.
- [69] 张 露, 梁青铎, 吴龙龙, 等. 减氮和增氧灌溉对水稻产量和氮素利用的影响[J]. *中国水稻科学*, 2023, 37(1): 78-88.
- [70] 徐云姬, 许阳东, 李银银, 等. 干湿交替灌溉对水稻花后同化物转运和籽粒灌浆的影响[J]. *作物学报*, 2018, 44(4): 554-568.
- [71] 范雪梅, 姜 东, 戴廷波, 等. 花后干旱和渍水下氮素供应对小麦籽粒蛋白质和淀粉积累关键调控酶活性的影响[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(6): 1132-1141.
- [72] 段 骅, 佟 卉, 刘燕清, 等. 高温和干旱对水稻的影响及其机制的研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2019, 33(3): 206-218.
- [73] ZHANG W, SHENG J, FU L, et al. Brassinosteroids mediate the effect of soil-drying during meiosis on spikelet degeneration in rice[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 169: 103887.

(责任编辑: 成纾寒)