

不同氮肥吸收利用效率水稻基因型叶片衰老特性

魏海燕^{1,2} 张洪程^{1,2,*} 马 群² 戴其根^{1,2} 霍中洋^{1,2} 许 轲^{1,2}
张 庆² 黄丽芬²

¹ 扬州大学农业部长江流域稻作技术创新中心; ²扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州 225009

摘 要: 选用氮肥利用高效型和低效型具有代表性的 12 个粳稻品种, 研究 225 kg hm⁻²施氮条件下其氮素吸收积累特性。与氮低效基因型相比, 氮高效基因型水稻在拔节至抽穗、抽穗至成熟阶段的氮素吸收速率、氮素积累量和积累比例均具有明显优势, 其中以抽穗至成熟阶段的优势尤为显著。该阶段水稻各器官逐渐衰老, 植株各项生理功能逐渐衰退, 为明了水稻衰老与植株中后期氮素吸收与积累、氮肥吸收利用效率的相互关系, 相继研究了花后各基因型水稻的衰老特性。结果表明, 齐穗后的不同时期, 氮高效基因型水稻的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均显著高于氮低效基因型, 而膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)的含量却要显著低于氮低效基因型水稻。相关性分析表明, 水稻的氮肥利用效率与齐穗后剑叶中的SOD、POD和CAT活性呈极显著正相关, 而与其剑叶中的MDA含量呈极显著负相关。由此说明, 与氮低效基因型相比, 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, 因而降低叶片的衰老进程, 在维持较长光合功能期的同时能增强物质积累, 促进植株对氮肥的吸收和利用。

关键词: 水稻; 氮肥利用效率; 衰老特性; 相关性

Characteristics of Leaf Senescence in Rice Genotypes with Different Nitrogen Use Efficiencies

WEI Hai-Yan^{1,2}, ZHANG Hong-Cheng^{1,2,*}, MA Qun², DAI Qi-Gen^{1,2}, HUO Zhong-Yang^{1,2}, XU Ke^{1,2}, ZHANG Qing², and HUANG Li-Fen²

¹ Innovation Center of Rice Cultivation Technology in Yangtze Valley, Ministry of Agriculture, Yangzhou University; ² Jiangsu Province Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou 225009, China

Abstract: Although excessive use of N fertilizer can result in the rapid decrease of N use efficiency and other serious environment problems, N fertilizer is yet the most important and largest input in modern rice production. Previous researches have been demonstrated that variation in N use efficiency existed among rice genotypes. Therefore, it is of urgent importance to elucidate the physiological mechanism of rice N absorption and utilization for increasing N use efficiency. In this research, field experiment with 225 kg ha⁻¹ N fertilizer application was carried out in 2006 on the farm of Yangzhou University, Jiangsu province, China. Twelve rice genotypes (six N efficient and six N inefficient) selected from one hundred and twenty rice cultivars grown in Yangzhou during 2004 and 2005 were adopted to investigate the characteristics of N absorption and accumulation. Compared with N inefficient genotypes, N efficient genotypes had more obvious advantages in N absorption rate, the amount and the percentage of N accumulation during the growth phases from elongating to heading and from heading to maturing. And of which the advantage during the growth phase from heading to maturing was particularly significant. Since rice organs aged and the plant physiological functions declined gradually from heading to maturing, the characteristics of rice senescence was then studied to understand the relationships between rice senescence and the N absorption and accumulation, and the N use efficiency. Results showed that, during the period of grain filling, the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) in flag leaf of N efficient genotypes were obviously higher than those of N inefficient genotypes. Contrarily, content of malondialdehyde (MDA), which is the product of membrane lipid peroxidation, was lower in N efficient genotypes than in N inefficient genotypes significantly. After the stage of full heading, N use efficiency was positively correlated to the activities of SOD, POD, and CAT in flag leaf of rice and negatively correlated to the content of MDA. So it reveals that, at late growth stages of rice, the activities of SOD, POD, and CAT of N efficient

本研究由国家“十一五”科技支撑计划重大项目(2006BAD02A03), 国家自然科学基金项目(30971732, 30671223)和江苏省自然科学基金面上项目(BK2009187)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 张洪程, E-mail: hc Zhang@yzu.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: wei_haiyan@163.com

Received (收稿日期): 2009-07-28; Accepted (接受日期): 2009-12-10.

genotypes were higher than those of N inefficient genotypes in flag leaves, which could eliminate reactive oxygen species, inhibit the membrane lipid peroxidation and decrease the content of MDA more efficiently in N efficient rice genotypes. Therefore, compared with the N inefficient genotypes, the leaf senescence of N efficient genotypes was relatively slower, which could prolong the functional period of leaves, enhance the organic matter accumulation and improve the efficiency of N absorption and utilization.

Keywords: Rice; N use efficiency; Characteristics of senescence; Correlation

以往有关水稻氮肥利用效率与剑叶光合特性研究的相关结果^[1]表明,水稻氮肥利用效率与其生育后期叶片的光合特性密切相关,延缓叶片的光合功能期可有效促进植株对氮素的吸收,提高氮肥利用效率。而光合功能期的长短主要取决于水稻叶片的衰老进程。叶片衰老快,一方面缩短了抽穗后光合作用持续的时间,减少了光合物质的积累,另一方面由于地上部与地下部的联动关系,也会加剧植株根系活力的降低^[2],氮肥吸收利用效率也会随之下降。因此,为全面解析水稻氮肥利用率相互差异的可能原因,有必要深入研究各生育阶段水稻氮素吸收积累特性、生育后期叶片衰老性状的差异及其与植株氮肥吸收利用的相互关系。

自从 20 世纪 70 年代,自由基伤害学说引入植物衰老研究以来,活性氧自由基与植物衰老关系的研究正在不断深入^[3-5]。人们已经认识到植株体内活性氧自由基产生与清除的平衡至关重要,这一平衡的紊乱将导致植株的衰老和死亡。而植株体内起清除活性氧自由基作用的主要是活性氧清除酶系统,包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等^[6-7]。它们能有效阻止高浓度氧的积累,防止膜脂的过氧化作用,延缓植株衰老。此外,膜脂质过氧化产物丙二醛(MDA)含量是反映脂质过氧化程度的重要指标,如果植物组织和器官的多种酶和膜系统遭受严重损伤,丙二醛的含量则大幅度升高。综上所述,在水稻生长过程中,用上述各项指标均可有效衡量植株的衰老程度。因而为进一步探明水稻氮肥利用率与叶片衰老特性的相互关系,本文重点研究水稻生育后期剑叶中SOD、POD、CAT活性和膜脂质过氧化产物MDA含量的差异,及水稻氮肥利用效率与叶片衰老生理性状的相关,以揭示不同水稻基因型氮肥吸收利用差异的可能原因。

1 材料与方法

1.1 供试品种

依据 2004—2005 年的研究分类与评价,选取迟熟中粳中氮素利用高效型品种 9 优 418、武育粳 3 号、扬粳 9538,低效型品种农垦 57、武农早、郑稻 5 号,早熟晚粳中氮素利用高效型品种 86 优 8 号、武粳 15、泗优 422,低效型品种镇稻 196、香粳 20-18、T1-56,共 12 个基因型。

1.2 试验设计

试验于 2006 年在扬州大学农学院试验农场进行。前茬为小麦,土质为砂壤土,地力中等,土壤含全氮 0.13%、碱解氮 90.5 mg kg⁻¹、速效磷 35.6 mg kg⁻¹、速效钾 87.9 mg kg⁻¹。采取裂区设计,以对照N0(不施氮)和N1 (225 kg hm⁻²) 2 个施氮水平为主区,品种为裂区,裂区面积 15 m²,重复 3 次。主区间作埂隔离,并用塑料薄膜覆盖埂体,保证各小区单独排灌。于 5 月 13 日播种,6 月 12 日移栽,栽插密度为 27 万穴 hm⁻² (14.4 cm×26.0 cm)。常规稻双本栽插,杂交稻单本栽插。基肥:分蘖肥:穗肥=2.5 2.5 5.0,其中穗肥分别于倒四叶和倒二叶叶龄期施入。每公顷分别以过磷酸钙和氯化钾的形式基施P₂O₅ 150 kg, K₂O 150 kg。其他管理措施按常规栽培要求实施。

1.3 测定内容与分析方法

分别观测记载有效分蘖临界叶龄期、拔节期、抽穗期、成熟期,并于各期每小区取有代表性植株 4 穴,考察地上部性状后 105 杀青,80 烘至恒重后测定全株的干物重,计算大田物质生产量。植株样品分器官粉碎后,用H₂SO₄-H₂O₂消化及半微量凯氏定氮法测定全氮含量。

氮肥利用效率 = (施氮区植株总吸氮量 - 空白区植株总吸氮量) / 施氮量 × 100%

齐穗期,选择同一日齐穗且有代表性植株挂牌标记,每隔 10 d选取标记植株剑叶各 5 片,洗净叶片表面的灰尘和污物并用吸水纸吸干水分,去除叶脉,混匀,测定剑叶衰老的各项指标,重复 3 次。用NBT法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[8],愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性^[8],过氧化氢法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[9],硫代巴比妥酸法测定MDA含量^[10]。

2 结果与分析

2.1 水稻氮肥利用效率与产量的差异

比较两种生育类型中各基因型水稻在 225 kg hm⁻²施氮条件下的氮肥利用效率，发现其影响因子很多，除品种自身的遗传特性外，环境条件也是重要的因素。其中，2005 年水稻生长后期温光条件不足是当年各基因型水稻氮肥利用率和产量偏低的主要原因。2004 年条纹叶枯病的发生相对于 2006 年略重，在影响水稻生长发育的同时其氮肥利用效率也略低。虽然各基因型的氮肥利用效率年度间具有差异($F = 22.78 > F_{0.01}$)，但氮高效基因型水稻的氮肥利用效率均极显著大于氮低效基因型，3 年的研究结果一致。由此说明本研究所选材料在氮肥吸收利用效率方面具有鲜明差异，在不同年份间表现相对稳定。

表 1 不同年份水稻产量与氮利用效率

Table 1 Yields and N use efficiencies of rice genotypes grown in different years

基因型 Genotype			氮素利用效率 N use efficiency (%)			产量 Yield (t·hm ⁻²)		
			2004	2005	2006	2004	2005	2006
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低 效型	农垦 57 Nongken 57	32.16 Dd	31.02 Ef	31.98 Ef	7.00 Ff	6.76Ee	7.33 De
		武农早 Wunongzao	34.07 Cc	34.11 Cd	34.81 Dd	7.32 Ee	7.09 Dd	7.48 De
	NIE	郑稻 5 号 Zhengdao 5	33.69 Cc	32.78 De	34.01 De	7.69 Dd	7.48Cc	7.95 Cd
		9 优 418 9 you 418	45.62 Aa	45.23 Aa	46.54 Aa	10.21 Aa	9.40 Aa	10.79Aa
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	44.09 Bb	43.89 Bc	44.13 Cc	9.38 Cc	8.61 Bb	9.81 Bc
NE	扬粳 9538 Yangjing 9538	45.12 Aa	44.56 ABb	45.41 Bb	9.72 Bb	8.53 Bb	10.01 Bb	
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低 效型	镇稻 196 Zhendao 196	35.78 Dd	35.03 Ef	36.84 De	7.79 Dd	7.55 Cd	8.75 CDd
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	38.97 Cc	38.35 Cd	40.67 De	7.85Dd	7.23 De	8.56 De
	NIE	T1-56	36.25 Dd	36.59 De	37.11 Cd	8.42 Cc	8.03 Bc	8.96 Cc
		86 优 8 号 86 you 8	46.30 Bb	46.58 Bc	47.23 Bc	10.34 Aba	9.54Ab	10.87 Bb
		武粳 15 Wujing 15	48.76 Aa	48.01 Aa	49.10 Bb	10.12 Bb	9.70 Aa	10.99 BB
NE	泗优 422 Siyou 422	48.12 Aa	47.26 ABb	48.07 Aa	10.40Aa	9.45 Ab	11.23Aa	

标以不同大、小写字母的数值间分别具1%和5%显著差异。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively.

2.2 水稻氮素吸收与积累特性的差异

2.2.1 氮素吸收速率的差异 由表 2 可知，移栽至有效分蘖临界叶龄、拔节至抽穗、抽穗至成熟阶段，除个别水稻基因型外，氮高效基因型水稻的氮素吸收速率显著或极显著大于氮低效基因型，平均迟熟中粳分别高 9.54%、21.63%和 81.39%，早熟晚粳分别高 6.48%、13.43%和 58.94%。有效分蘖临界叶龄至拔节阶段，氮高效基因型水稻的氮素吸收速率极显著低于氮低效基因型，平均迟熟中粳低 9.00%，早熟晚粳低 6.19%。两种生育类型趋势一致。

表 2 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型的氮素吸收速率

Table 2 N absorption rate in rice genotypes with different N use efficiencies (kg hm⁻² d⁻¹)

基因型 Genotype			TP-(N-n)	(N-n)-EG	EG-HD	HD-MT
			迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低效型	农垦 57 Nongken 57	1.07 Dd
NIE	武农早 Wunongzao	郑稻 5 号 Zhengdao 5	1.10 CDc	1.97 Aa	1.94 Dd	0.36 Cd
		9 优 418 9 you 418	1.03 Ee	1.93 Bb	1.85 Ee	0.48 Bc
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	1.11 Cc	1.86 Cc	2.42 Aa	0.71 Aa
NE	扬粳 9538 Yangjing 9538	武育粳 3 号 Wuyujing 3	1.17 Bb	1.73 Dd	2.16 Cc	0.65 Ab
		扬粳 9538 Yangjing 9538	1.21 Aa	1.72 Dd	2.20 Bb	0.70 Aa
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低效型	镇稻 196 Zhendao 196	1.04 Bcd	2.05 Ab	2.08 Ee	0.43 Cc
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	1.02 Bd	1.99 Bc	2.18 Dd	0.43 Cc
	NIE	T1-56	1.02 Bd	2.08 Aa	2.05 Ee	0.44 Cc
		86 优 8 号 86 you 8	1.13 Aa	1.92 Cd	2.30 Cc	0.66 Bb
		武粳 15 Wujing 15	1.05 Bc	1.91 Cd	2.36 Bb	0.75 Aa
NE	泗优 422 Siyou 422	1.10 Ab	1.92 Cd	2.50 Aa	0.65 Bb	

标以不同大、小写字母的数值间分别具1%和5%显著差异。TP: 移栽; N-n: 有效分蘖临界叶龄; EG: 拔节; HD: 抽穗; MT: 成熟。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively. TP: transplanting; N-n: critical stage of productive tillering; EG: elongating; HD: heading; MT: maturing.

2.2.2 氮素积累量的差异 移栽至有效分蘖临界叶龄、拔节至抽穗和抽穗至成熟阶段，氮高效基因型水

稻的氮素积累量均极显著大于氮低效基因型(表 3)，平均迟熟中粳分别高 6.71%、29.57%和 78.83%，早熟晚粳分别高 6.46%、21.94%和 57.85%。有效分蘖临界叶龄至拔节阶段，氮高效基因型水稻的氮素积累量均极显著低于氮低效基因型，平均迟熟中粳低 5.06%，早熟晚粳低 6.19%。两种生育类型趋势一致。

表 3 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型氮素阶段性积累量
Table 3 N accumulation in rice genotypes with different N use efficiencies in different periods (kg hm⁻²)

		基因型 Genotype	TP-(N-n)	(N-n)-EG	EG-HD	HD-MT
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低效型 NIE	农垦 57 Nongken 57	26.68 Ff	29.09 ABb	62.43 Ee	13.00 Ef
		武农早 Wunongzao	28.49 Dd	29.55 Aa	67.87 Cc	16.19 De
		郑稻 5 号 Zhengdao 5	27.80 Ee	28.91 Bb	64.79 Dd	21.14 Cd
	氮高效型 NE	9 优 418 9 you 418	28.92 Cc	27.93 Cc	87.15 Aa	32.09 Aa
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	29.25 Bb	27.65 Ccd	82.00 Bc	27.74 Bc
		扬粳 9538 Yangjing 9538	30.36 Aa	27.52 Cd	83.63 Bb	30.17 ABb
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低效型 NIE	镇稻 196 Zhendao 196	31.11 Df	30.77 Ab	74.71 Ee	21.90 Cc
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	31.47 Ce	29.92 Bc	76.40 Dd	22.73 Cc
		T1-56	31.67 Cd	31.17 Aa	73.89 Ef	21.56 Cc
	氮高效型 NE	86 优 8 号 86 you 8	33.85 Ab	28.75 Cd	87.51 Cc	32.78 Bb
		武粳 15 Wujing 15	32.46 Bc	28.60 Cd	92.02 Bb	37.74 Aa
		泗优 422 Siyou 422	34.03 Aa	28.83 Cd	94.85 Aa	33.96 Bb

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1%和 5%显著差异。缩写同表 2。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively. Abbreviations as in table 2.

2.2.3 氮素积累比例的差异 表 4 表明，移栽至有效分蘖临界叶龄和有效分蘖临界叶龄至拔节阶段，氮高效基因型水稻的氮素积累比例极显著低于氮低效基因型，平均迟熟中粳分别低 13.71%和 23.32%，早熟晚粳分别低 10.08%和 20.78%。拔节至抽穗和抽穗至成熟阶段，氮高效基因型水稻的氮素积累比例显著或极显著高于氮低效基因型，平均迟熟中粳分别高 4.71%和 45.18%，早熟晚粳分别高 2.93%和 33.23%。

表 4 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型氮素阶段性积累比例的差异
Table 4 Percentage of N accumulation in rice genotypes with different N use efficiencies in different periods (%)

		基因型 Genotype	TP-(N-n)	(N-n)-EG	EG-HD	HD-MT
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低效型 NIE	农垦 57 Nongken 57	20.33 Aa	22.17 Aa	47.59 Bb	9.91 De
		武农早 Wunongzao	20.05 Bb	20.80 Bb	47.76 Bb	11.39 Dd
		郑稻 5 号 Zhengdao 5	19.49 Cc	20.27 Cc	45.42 Cc	14.82 Cc
	氮高效型 NE	9 优 418 9 you 418	16.42 Ee	15.86 Ee	49.49 Aa	18.22 Aa
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	17.55 Dd	16.59 Dd	49.21 Aa	16.65 Bb
		扬粳 9538 Yangjing 9538	17.68 Dd	16.03 Ee	48.71 ABa	17.57 ABab
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低效型 NIE	镇稻 196 Zhendao 196	19.63 Ab	19.41 Aa	47.14 CDcd	13.82 Cc
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	19.60 Ab	18.64 Bb	47.60 BCDbc	14.16 Cc
		T1-56	20.01 Aa	19.69 Aa	46.68 Dd	13.62 Cc
	氮高效型 NE	86 优 8 号 86 you 8	18.51 Bc	15.72 Cc	47.85 BCb	17.93 ABb
		武粳 15 Wujing 15	17.01 De	14.99 Dd	48.22 Bb	19.78 Aa
		泗优 422 Siyou 422	17.75 Cd	15.04 Dd	49.49 Aa	17.72 Bb

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1%和 5%显著差异。缩写同表 2。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively. Abbreviations as in table 2.

2.3 不同氮肥吸收利用效率水稻叶片衰老特性的差异

由水稻氮素吸收积累特性可知，与氮低效基因型相比，氮高效基因型水稻在拔节至抽穗、抽穗至成熟阶段其氮素吸收速率、氮素积累量和积累比例均具有明显优势，其中以抽穗至成熟阶段的优势尤为显著。该阶段，氮高效基因型水稻的氮素吸收速率、氮素积累量和积累比例分别比氮低效基因型高出 58.94%~81.39%、57.85%~78.83%和 33.23%~45.18%。由于抽穗至成熟阶段水稻各器官逐渐衰老和植株各项生理功能逐渐衰退，且本研究之前的相关结果^[1]也表明水稻生育后期叶片光合功能期的延长可有效促进植株对氮素的吸收利用。因此，为明了氮高效基因型水稻在抽穗至成熟阶段氮素吸收积累优势是否与其自身的衰老特性有着某种联系，我们相继研究了花后各基因型水稻叶片衰老特性的差异及其与氮肥吸收利用效率之间的相互关系。

2.3.1 SOD 活性的差异 SOD 是植物体内清除活性氧自由基的关键酶，其活性是植株衰老和抗性的良好指标。表 5 表明，齐穗后，各基因型水稻剑叶的 SOD 活性均随叶片的衰老呈下降趋势，但其活性指标值及下降幅度存在显著的基因型差异。齐穗后不同生育时期，氮高效基因型水稻的 SOD 活性极显著大于氮低效基因型，平均齐穗期、齐穗后 10、20、30、40 d 5 个时期，迟熟中粳分别高 3.86%、5.84%、6.34%、7.71% 和 9.54%；早熟晚粳分别高 3.63%、5.50%、6.93%、7.38% 和 8.82%。齐穗期到齐穗后 40 d，氮低效基因型水稻的 SOD 活性降幅高于氮高效基因型。其中迟熟中粳中氮低效基因型的降幅为 39.13%，氮高效基因型为 35.79%，早熟晚粳中氮低效基因型降幅为 38.85%，氮高效基因型为 35.79%。两种生育类型的表现趋势一致。

表 5 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型的剑叶 SOD 活性
Table 5 SOD activity of flag leaves in rice genotypes with different N use efficiencies ($U g^{-1} FW h^{-1}$)

		基因型	齐穗期	齐穗后 10 d	齐穗后 20 d	齐穗后 30 d	齐穗后 40 d
		Genotype	Full Heading	10 days after full heading	20 days after full heading	30 days after full heading	40 days after full heading
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低效型	农垦 57 Nongken 57	967.69 Ef	864.13 De	762.90 Ef	673.34 Ef	587.89 Ef
		武农早 Wunongzao	970.64 DEe	867.08 CDd	765.85 DEe	676.29 DEe	593.84 Dd
		郑稻 5 号 Zhengdao 5	973.36 Dd	869.80 Cc	768.57 Dd	679.01 Dd	590.56 DEe
		9 优 418 9 you 418	1019.28 Aa	920.92 Aa	818.27 Aa	719.64 Cc	638.40 Cc
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	999.35 Cc	912.99 Bb	810.34 Cc	729.71 Bb	648.47 Bb
	扬粳 9538 Yangjing 9538	1005.32 Bb	918.96 Aa	814.31 Bb	735.68 Aa	654.44 Aa	
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低效型	镇稻 196 Zhendao 196	970.11 Dd	866.55 Dd	765.32 De	675.76 De	590.31 Dd
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	982.59 Cc	877.03 Cc	772.80 Cc	678.24 Dd	602.79 Cc
		T1-56	980.22 Cc	874.66 Cc	768.43 Dd	685.87 Cc	600.42 Cc
		86 优 8 号 86 you 8	1010.67 Bb	918.31 Bb	819.66 Bb	721.03 Bb	642.79 Bb
		武粳 15 Wujing 15	1019.15 Aa	926.79 Aa	828.14 Aa	749.51 Aa	668.27 Aa
	泗优 422 Siyou 422	1009.53 Bb	917.17 Bb	818.52 Bb	719.89 Bb	640.65 Bb	

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1% 和 5% 显著差异。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively.

2.3.2 POD活性的差异 POD是细胞防御活性氧毒害酶系统的成员之一，能催化 H_2O_2 氧化其他底物以清除 H_2O_2 。表 6 表明，水稻生育后期，各基因型水稻剑叶的POD活性随叶片的衰老呈先上升后下降，在叶片衰老后期又略有上升的趋势。齐穗后不同生育时期，水稻剑叶的POD活性存在显著的基因型差异。其中，氮高效基因型水稻的POD活性极显著高于氮低效基因型。就其平均值而言，水稻齐穗期、齐穗后 10、20、30、40 d 5 个时期，迟熟中粳分别高 10.00%、9.86%、12.08%、13.06% 和 13.84%；早熟晚粳分别高 0.49%、10.65%、11.83%、12.97% 和 12.66%。两种生育类型趋势相同。

表 6 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型的 POD 活性
Table 6 POD activity of flag leaves in rice genotypes with different N use efficiencies ($U g^{-1} FW min^{-1}$)

		基因型	齐穗期	齐穗后 10 d	齐穗后 20 d	齐穗后 30 d	齐穗后 40 d
		Genotype	Full heading	10 days after full heading	20 days after full heading	30 days after full heading	40 days after full heading
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低效型	农垦 57 Nongken 57	386.41 Df	484.04 Df	438.69 Df	401.91 Ef	414.27 Ef
		武农早 Wunongzao	389.01 De	486.64 De	441.29 De	404.51 Ee	416.87 Ee
		郑稻 5 号 Zhengdao 5	393.38 Cd	490.01 Cd	445.66 Cd	408.88 Dd	420.24 Dd
		9 优 418 9 you 418	431.21 Aa	538.89 Aa	492.93 Bc	454.28 Cc	470.17 Cc
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	426.11 Bc	531.79 Bc	497.83 Aa	458.18 Bb	475.07 Bb
	扬粳 9538 Yangjing 9538	428.33 Bb	534.01 Bb	495.05 ABb	461.50 Aa	479.29 Aa	
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低效型	镇稻 196 Zhendao 196	389.26 Df	486.89 Df	441.54 De	404.76 Ce	417.12 Ef
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	394.28 Cd	492.91 Cd	446.56 Cc	405.78 Cde	422.34 Dd
		T1-56	391.57 CDe	489.20 De	443.85 Dd	407.07 Cd	419.43 Ee
		86 优 8 号 86 you 8	430.75 Bb	539.43 Bb	492.47 Bb	453.82 Bb	460.71 Cc
		武粳 15 Wujing 15	439.39 Aa	549.07 Aa	506.11 Aa	470.46 Aa	489.35 Aa
	泗优 422 Siyou 422	428.22 Bc	536.90 Bc	490.94 Bb	451.29 Bc	468.18 Bb	

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1% 和 5% 显著差异。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively.

2.3.3 CAT活性的差异 CAT是植物体内 H_2O_2 等活性氧的清除酶，它与SOD、POD等协同作用维持体内

活性氧代谢平衡。表 7 表明，齐穗后，各基因型水稻剑叶的CAT活性均随叶片的衰老呈下降趋势，但其活性指标值及下降幅度存在显著的基因型差异。齐穗后不同生育时期，氮高效基因型水稻的CAT活性极显著大于氮低效基因型。就其平均值而言，水稻齐穗期、齐穗后 10、20、30、40 d 5 个时期，迟熟中粳分别高 10.53%、14.50%、21.28%、27.30%和 50.25%；早熟晚粳分别高 10.21%、15.17%、22.18%、25.43%和 48.84%。与氮低效基因型相比，氮高效基因型水稻剑叶的CAT活性在叶片衰老后期的优势更加明显。齐穗期到齐穗后 40 d，氮低效基因型水稻的CAT活性降幅要高于氮高效基因型。其中迟熟中粳中氮低效基因型的降幅为 69.98%，氮高效基因型为 59.19%，早熟晚粳中氮低效降幅为 70.13%，氮高效基因型为 59.67%。两种生育类型的表现趋势一致。

表 7 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型的 CAT 活性

Table 7 CAT activity of flag leaves in rice genotypes with different N use efficiencies ($U g^{-1} FW min^{-1}$)

		基因型 Genotype	齐穗期 Full Heading	齐穗后 10 d 10 days after full heading	齐穗后 20 d 20 days after full heading	齐穗后 30 d 30 days after full heading	齐穗后 40 d 40 days after full heading
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低 效型	农垦 57 Nongken 57	679.30 Ff	579.51 Ff	458.38 Ff	340.76 Ff	198.78 Ff
		武农早 Wunongzao	683.92 Ee	585.32 Ee	477.68 Dd	357.67 Dd	214.26 Dd
	氮高 效型	郑稻 5 号 Zhengdao 5	696.04 Dd	593.25 Dd	472.01 Ee	344.40 Ee	205.06 Ee
		9 优 418 9 you 418	765.48 Aa	679.16 Aa	575.32 Aa	433.65 Cc	300.93 Cc
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	752.22 Cc	664.66 Cc	564.03 Cc	445.68 Bb	310.96 Bb
		扬粳 9538 Yangjing 9538	758.49 Bb	669.15 Bb	568.36 Bb	448.14 Aa	316.83 Aa
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低 效型	镇稻 196 Zhendao 196	680.69 Ef	578.61 Ff	460.59 Ff	346.52 Ff	203.09 Ff
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	702.87 Cd	596.13 Dd	472.33 Ee	358.47 Ee	208.00 Ee
	氮高 效型	T1-56	697.44 De	590.76 Ee	479.41 Dd	361.21 Dd	210.52 Dd
		86 优 8 号 86 you 8	761.59 Bb	678.07 Bb	571.64 Bb	435.18 Bb	303.74 Bb
		武粳 15 Wujing 15	772.40 Aa	685.03 Aa	587.96 Aa	469.66 Aa	320.08 Aa
		泗优 422 Siyou 422	759.57 Bc	670.20 Cc	565.95 Cc	432.45 Cc	301.39 Cc

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1%和 5%显著差异。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively.

2.3.4 MDA 含量的差异 MDA 是膜脂过氧化作用的主要产物之一，其含量是细胞膜脂过氧化作用的重要指标。表 8 表明，随生育后期水稻叶片的衰老，剑叶中 MDA 含量逐渐增加。齐穗后不同生育时期，氮高效基因型水稻剑叶中的 MDA 含量均极显著低于氮低效基因型。就其平均值而言，水稻齐穗期、齐穗后 10、20、30、40 d 5 个时期，迟熟中粳分别低 21.37%、11.11%、15.89%、17.81%和 18.95%；早熟晚粳分别低 25.87%、14.04%、19.67%、20.05%和 18.81%。两种生育类型表现一致。

表 8 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型的 MDA 含量

Table 8 MDA contents of flag leaves in rice genotypes with different N use efficiencies ($\mu mol g^{-1} FW$)

		基因型 Genotype	齐穗期 Full Heading	齐穗后 10 d 10 days after	齐穗后 20 d 20 days after	齐穗后 30 d 30 days after	齐穗后 40 d 40 days after
迟熟中粳 Late maturing medium japonica rice	氮低 效型	农垦 57 Nongken 57	23.44 Aa	40.98 Aa	56.94 Aa	69.83 Aa	80.92 Aa
		武农早 Wunongzao	22.64 ABab	39.09 Bb	53.65 Bc	67.55 Bb	77.85 Cc
	氮高 效型	郑稻 5 号 Zhengdao 5	21.89 Bb	38.24 Bc	54.63 Bb	67.51 Bb	79.14 Bb
		9 优 418 9 you 418	16.87 Dd	34.44 De	44.97 Ef	57.99 Cc	67.10 Dd
		武育粳 3 号 Wuyujing 3	18.91 Cc	35.67 Cd	46.23 De	55.80 Dd	63.89 Ee
		扬粳 9538 Yangjing 9538	17.67 Dd	35.06 CDde	47.77 Cd	54.61 De	61.84 Ff
早熟晚粳 Early maturing late japonica rice	氮低 效型	镇稻 196 Zhendao 196	23.45 Aa	40.31 Aa	57.75 Aa	70.89 Aa	80.35 Aa
		香粳 20-18 Xiangjing 20-18	22.31 Ab	39.10 Ab	55.36 Bb	68.90 Bb	79.53 ABa
	氮高 效型	T1-56	22.33 Ab	39.83 Aab	54.14 Cc	66.67 Cc	78.36 Bb
		86 优 8 号 86 you 8	16.80 BCcd	34.56 Bc	45.19 Ee	56.81 Dd	66.28 Dd
		武粳 15 Wujing 15	16.19 Cd	33.38 Bd	42.44 Ff	51.26 Ee	59.56 Ee
		泗优 422 Siyou 422	17.49 Bc	34.55 Bc	46.72 Dd	57.00 Dd	67.58 Cc

标以不同大、小写字母的数值间分别具 1%和 5%显著差异。

Values followed by a different letter are significantly different at 1% (capital letter) and 5% (small letter) probability levels, respectively.

2.4 水稻叶片衰老特性与氮肥吸收利用效率的相互关系

水稻剑叶的衰老生理性状不仅存在显著的基因型差异，同时与水稻的氮肥利用效率也有着密切的相互关系。表 9 表明，水稻的氮肥利用效率与齐穗后剑叶的 SOD、POD、CAT 活性呈显著的正相关，而与剑叶

中 MDA 含量呈极显著负相关关系。由此说明, 与氮低效基因型相比, 氮高效基因型水稻剑叶中的 SOD、POD、CAT 具有较高活性, 更能及时清除活性氧自由基, 有效阻止高浓度氧的积累和膜脂的过氧化作用, 从而使得其叶片的衰老进程相对缓慢, 在具有较长的光合功能期的同时也增强了物质积累, 促进了植株对氮素的吸收和利用。

表 9 水稻剑叶衰老生理性状与氮素利用效率的相互关系

叶片衰老生理性状		齐穗期	齐穗后 10 d	齐穗后 20 d	齐穗后 30 d	齐穗后 40 d
Physiological properties of leaf senescence		Full	10 days after full	20 days after full	30 days after full	40 days after full
		Heading	heading	heading	heading	heading
SOD 活性	Activity of SOD	0.97**	0.96**	0.96**	0.91**	0.94**
POD 活性	Activity of POD	0.95**	0.96**	0.93**	0.92**	0.92**
CAT 活性	Activity of CAT	0.96**	0.95**	0.94**	0.94**	0.92**
MDA 含量	Content of MDA	-0.94**	-0.93**	-0.91**	-0.90**	-0.90**

$n = 11$; $r_{0.05} = 0.553$; $r_{0.01} = 0.684$; *和**分别表示 5% 和 1% 显著水平。

*, **: significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

3 讨论

3.1 关于不同氮肥吸收利用效率水稻剑叶衰老特性的分析

已有的研究表明^[11-12], 生育后期水稻叶片早衰存在品种间差异。本试验条件下, 不同氮肥利用效率水稻基因型的衰老特性差异明显。其中, 齐穗后氮高效基因型水稻剑叶中 SOD、POD、CAT 活性不仅显著高于氮低效基因型, 同时, 其活性随叶片衰老而下降的幅度显著低于氮低效基因型; 与活性氧清除酶活性相反, 氮高效基因型水稻叶片衰老过程中的膜脂质过氧化产物 MDA 含量却显著低于氮低效基因型。由此说明, 与氮低效基因型相比, 氮高效基因型水稻剑叶中的活性氧清除酶系统能及时清除活性氧自由基, 有效阻止高浓度氧的积累和膜脂过氧化作用, 从而延缓叶片衰老。造成这一现象的原因可能有二。一是不同氮肥利用效率水稻基因型衰老过程中氮素调配与运转的差异^[13-15]。王绍华等^[16]的研究表明, 水稻生长过程中, 当库向叶片强行征调氮素时, 叶片自身缺氮, 活性氧防御酶活力下降, MDA 含量提高, 叶片衰老加快。水稻齐穗后, 其主要的生长库转向籽粒, 茎叶中的氮素也向籽粒中转移。而据前文^[17]的研究结果, 抽穗至成熟阶段, 尽管氮高效基因型水稻茎叶中具有较高的氮素转移量和转移率, 但其转移的氮对籽粒的贡献率显著低于氮低效基因型, 同时氮高效基因型水稻剑叶具有更高的含氮量。由此表明, 氮高效基因型水稻不仅在抽穗前积累了大量的氮素, 以便于生殖生长阶段向籽粒输送, 同时在抽穗以后, 其籽粒库所需的氮素仍有相当一部分是依靠其生育后期相对较强的氮素吸收与累积能力, 无须向叶片特别是剑叶强行征调氮素, 从而使其剑叶衰老进程相对缓慢。二是根系的衰老可引发和加剧叶片衰老^[2]。前文已有的研究表明^[18], 抽穗至成熟阶段, 氮低效基因型水稻的根系活力一直显著低于氮高效基因型, 因而有可能是氮低效基因型水稻根系的早衰恶化了地上部的相关性状, 加剧了剑叶的衰老。

3.2 关于提高水稻氮肥吸收利用效率的可能调控途径

本文的研究表明, 水稻叶片的衰老与植株氮肥的吸收利用密切相关, 延缓叶片衰老可提高植株的氮肥吸收利用效率。因此, 生产上可适当通过调节水稻衰老进程而达到提高氮肥利用效率的目的。如采用激素与植物生长调节剂、营养元素和遗传改良等多种延缓衰老的调节手段。其中可抑制水稻叶片衰老的激素主要有细胞分裂素^[19]、赤霉素类^[20-22]等, 4PU-30^[23-25]、粒粒饱^[26]和烯效唑^[27]等植物生长调节剂的适期喷施, 也能提高水稻叶片中的叶绿素含量和 SOD 活性, 减少 MDA 的积累和膜的透性, 延缓叶片的衰老。除 N 素以外, 调节叶片衰老的营养元素主要有 K、Ca 等^[28-31], 其中以 Ca 元素的作用最为显著。有关水稻抗衰老的遗传改良, 主要通过基因工程^[32-33]的方法。如付永彩^[34]等将带有特异衰老基因 *SAG12* 启动子的 IPT 导入水稻, 并已证明此抑制衰老的自我调节系统在部分转基因水稻中表达, 叶片衰老受到明显抑制。又如李双成^[35]等利用农杆菌介导法, 将豌豆中特异表达、具有延缓衰老作用的 *PPF1* 基因转入水稻, 也达到了延缓叶片衰老的作用。综上所述, 近年来涉及水稻衰老的相关研究无论是宏观领域还是微观领域均已深入开展, 如果能在上述研究基础上将延缓水稻衰老与提高氮肥利用率密切结合, 相信可探索出提高水稻氮肥吸收利用效率的新途径。

4 结论

水稻的衰老特性与生育中后期氮素吸收与积累、氮肥吸收利用效率密切相关，是导致各基因型水稻氮肥利用效率产生差异的原因之一。齐穗后，氮高效基因型水稻剑叶中的 SOD、POD 和 CAT 活性均显著高于氮低效基因型，而膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)的含量显著低于氮低效基因型水稻。因而其叶片衰老进程相对缓慢，在维持较长光合功能期的同时能增强物质积累，促进植株对氮肥的吸收和利用。

References

- [1] Wei H-Y(魏海燕), Zhang H-C(张洪程), Ma Q(马群), Dai Q-G(戴其根), Huo Z-Y(霍中洋), Xu K(许轲), Zhang Q(张庆), Huang L-F(黄丽芬). Photosynthetic characteristics of flag leaf in rice genotypes with different N use efficiencies. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(12): 2243–2251 (in Chinese with English abstract)
- [2] Wang Y-R(王彦荣), Hua Z-T(华泽田), Chen W-F(陈温福), Dai G-J(代贵金), Hao X-B(郝宪彬), Wang Y(王岩), Zhang Z-X(张忠旭), Sui G-M(隋国民). Relation between root and leaf senescence and their effects on grain-filling in *Japonica* rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(6): 892–898 (in Chinese with English abstract)
- [3] Zhu C(朱诚), Fu Y-P(傅亚萍), Sun Z-X(孙宗修). Relationship between leaf senescence and activated oxygen metabolism in super high yielding rice during flowering and grain formation stage. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(4):326–330 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wu R-S(吴荣生), Jiao D-M(焦德茂), Li H-Z(李黄振), Yan J-X(颜清秀), Tong H-Y(童红玉). Changes of superoxide anion radicals and superoxide dismutase activity during senescence of flag leaf in hybrid rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1993, 7(1): 51–54 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang X-Y(王向阳), Peng W-B(彭文博), Cui J-M(崔金梅), Zhao H-J(赵会杰). Influence of organic acids, boron and zinc on active oxygen metabolism and grain weight in wheat flag leaf. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1995, 28(1): 69–74 (in Chinese)
- [6] Hung K T, Kao C H. Hydrogen peroxide is necessary for abscisic acid-induced senescence of rice leaves. *J Plant Physiol*, 2004, 161: 1347–1357
- [7] Li Y-S(李奕松), Huang P-S(黄丕生), Huang Z-Q(黄仲青), Ding Y-F(丁艳锋). Characteristics of photosynthesis and senescence after heading stage in two-line *Indica* hybrid rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(2): 141–145 (in Chinese with English abstract)
- [8] Zhang X-Z(张宪政). Methods for Physiology Research in Crops(作物生理研究法). Beijing: Agriculture Press, 1992. pp 140–142, 197–198 (in Chinese)
- [9] Stelmach B. Qian J-Y(钱嘉渊) trans. Determination of Enzyme 酶的测定方法. Beijing: China Light Industry Press, 1992. pp 186–194 (in Chinese)
- [10] Zou Q(邹琦). Experimental Guidance for Plant Physiology (植物生理学实验指导). Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000. pp 173–174 (in Chinese)
- [11] Jiao D-M(焦德茂), Li X(李霞), Huang X-Q(黄雪清), Ji B-H(季本华). The relationship among photoinhibition, photooxidation and early aging at later developmental stages in different high yield varieties. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, 35(5):487–492 (in Chinese with English abstract)
- [12] Murchie E H, Chen Y Z, Hubbard S, Peng S B, Horton P. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field grown rice. *Plant Physiology*, 1999, 119: 553–563
- [13] Shen C-G(沈成国), Yu S-L(余松烈), Yu Z-W(于振文). Monocarpic Senescence and nitrogen redistribution. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1998, 34(4): 288–296 (in Chinese)
- [14] Mae T, Ohira K. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 1981, 22:1067–1074
- [15] Hortensteiner S, Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *J Exp Bot*, 2002, 53(370):927–937
- [16] Wang S-H(王绍华), Ji Z-J(吉志军), Liu S-H(刘胜环), Ding Y-F(丁艳锋), Cao W-X(曹卫星). Relationships between balance of nitrogen supply-demand and nitrogen translocation and senescence of leaves at different positions of rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2003, 36(11): 1261–1265 (in Chinese with English abstract)
- [17] Wei H-Y(魏海燕), Zhang H-C(张洪程), Hang J(杭杰), Dai Q-G(戴其根), Huo Z-Y(霍中洋), Xu K(许轲), Zhang S-F(张胜飞), Ma Q(马群), Zhang Q(张庆), Zhang J(张军). Characteristics of N accumulation and translocation in rice genotypes with different N use efficiencies. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(1):119–125 (in Chinese with English abstract)
- [18] Wei H-Y(魏海燕), Zhang H-C(张洪程), Zhang S-F(张胜飞), Hang J(杭杰), Dai Q-G(戴其根), Huo Z-Y(霍中洋), Xu K(许轲), Ma Q(马群), Zhang Q(张庆), Liu Y-Y(刘艳阳). Root morphological and physiological characteristics in rice genotypes with different N use efficiencies. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(3): 429–436 (in Chinese with English abstract)
- [19] Wang S-G(王三根). Roles of cytokinin on stress-resistance and delaying senescence in plants. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 2000, 17(2):121–126 (in Chinese with English abstract)
- [20] Yang A-Z(杨安中), Huang Y-D(黄义德). The effect of 6-benzyladenine spray on the early-senescence prevention and yield increase of dry-cultivated rice. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 2001, 24(2):12–15 (in Chinese with English abstract)
- [21] Zhang W-X(张文学), Peng C-R(彭春瑞), Sun G(孙刚), Zhang F-Q(张福群), Hu S-X(胡水秀). Effect of different external phytohormones on leaves senescence in late growth period of late-season rice. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2007, 19(2):11–13 (in Chinese with English abstract)
- [22] Zeng F-H(曾富华), Luo Z-M(罗泽民). The Effects of gibberellic acid (GA₃) on the factors scavenging active oxygens in the flag leaves of hybrid rice during the later growth stages. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1994, 20(3):347–351 (in Chinese with English abstract)
- [23] Zhu C(朱诚), Zeng G-W(曾广文). Effect of 4PU-30 on leaf senescence and active oxygen metabolism in rice. *J Zhejiang Univ (Agric & Life Sci)* (浙江大

- 学学报·农业与生命科学版), 2000, 26(5): 483–488 (in Chinese with English abstract)
- [24] Tang R-S(汤日圣), Mei C-S(梅传生), Wu G-N(吴光南). The physiological basis of 4PU-30 in delaying leaf senescence in rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1996, 10(1): 23–28 (in Chinese with English abstract)
- [25] Tang R-S(汤日圣), Liu X-Z(刘晓忠), Chen Y-F(陈以峰), Wu G-N(吴光南). Effect of 4PU-30 on Delaying senescence of hybrid rice leaves. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24(2): 231–236 (in Chinese with English abstract)
- [26] Wang X(王熹), Lao L-X(陶龙兴), Huang X-L(黄效林), Yu M-Y(俞美玉). The delay function on senescence of lilibao during rice grain filling stage. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2000, 14(4): 253–255 (in Chinese with English abstract)
- [27] Li Y-Y(李玥莹). Effect of S₃₃₀₇ on rice leaves senescence and yield. *J Shenyang Normal Univ (Nat Sci)*(沈阳师范学院学报·自然科学版), 2002, 20(1): 42–45 (in Chinese with English abstract)
- [28] Ye C-S(叶春升), Luo Q-X(罗奇祥), Li Z-Z(李祖章), Xie J-S(谢金水), Long Q-L(龙丘陵), Li J-G(李建国), Wei L-G(魏林根). Application of different potassium fertilizer varieties in preventing early senescence of rice. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2005, 17(4): 15–20 (in Chinese with English abstract)
- [29] Zheng B-S(郑炳松), Jiang D-A(蒋德安), Weng X-Y(翁晓燕), Lu Q(陆庆), Xi H-F(奚海福). Effects of potassium on the contents and activities of Rubisco, Rubisco aetivase and photosynthetic rate in rice leaf. *J Zhejiang Univ (Agric & Life Sci)* (浙江大学学报·农业与生命科学版), 2001, 27(5): 189–191 (in Chinese with English abstract)
- [30] Huang Y, Chen C T, Kao C H. Senescence of rice leaves: XXIV. Involvement of calcium and calmodulin in the regulation of senescence. *Plant Cell Physiol*, 1990, 31: 1015–1020
- [31] Song S-Q(宋松泉), Fu J-R(傅家瑞). Effect of Ca on leaf senescence at late stage and grain yield in hybrid rice Ca. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni (Nat Sci Edn)* (中山大学学报·自然科学版), 1996, 35(4): 70–74 (in Chinese with English abstract)
- [32] Cao M-L(曹孟良). Establishment of Efficient *Agrobacterium* mediated transformation of rice. *J Hunan Agric Univ* (湖南农业大学学报), 1999, 25(5): 349–356 (in Chinese with English abstract)
- [33] Lin Y-J(林拥军), Cao M-L(曹孟良), Xu C-G(徐才国), Chen H(陈浩), Wei J(魏君), Zhang Q-F(张启发). Cultivating rice with delaying leaf-senescence by P_{SAG12}-IPT gene transformation. *Acta Bot Sin* (植物学报), 2002, 44(11): 1333–1338 (in English with Chinese abstract)
- [34] Fu Y-C(付永彩), Ding Y-Y(丁月云), Liu X-F(刘新仿), Sun C-Q(孙传清), Cao S-Y(曹守云), Wang D-J(王东江), He S-J(何锶洁), Wang X-K(王象坤), Li L-C(李良材), Tian W-Z(田文忠). Transformation of a senescence-inhibition chimeric gene in rice. *Chin Sci Bull* (科学通报), 1998, 43(18): 1963–1967 (in Chinese)
- [35] Li S-C(李双成), Zhang Y(张玉), Wang S-Q(王世全), Yin F-Q(尹福强), Zou L-P(邹良平), Li P(李平). Preliminary study on introducing of leaf senescence-delaying gene PPF1 into rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(8): 1014–1020 (in Chinese with English abstract)