

DOI: 10.13376/j.cbls/2018137

文章编号: 1004-0374(2018)10-1137-09



杨建昌, 博士, 扬州大学教授, 博士生导师, 长期从事作物栽培与生理的科研工作, 承担“863”计划、“973”计划、国家自然科学基金等40项国家和省部级研究课题;在“水稻源库理论与应用”、“水稻高产高效栽培理论与技术”、“水稻品质调优栽培技术”等研究领域取得了创新成果;在国内外发表学术论文300余篇, 论文他引4600余次, 自2014年起列入中国高被引学者榜单;获国家和省部级自然科学奖、科技进步奖12项;被授予“全国优秀科技工作者”荣誉称号, 享受国务院特殊津贴。

水稻绿色性状形成的生理基础

杨建昌*, 展明飞, 朱宽宇

(扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 扬州 225009)

摘要: 阐明水稻绿色性状形成的生理基础对于指导绿色超级稻品种的选育及其栽培均有重要意义。该文以“抗旱性强、水分高效、营养高效”等绿色性状为重点, 从叶片生理性状、内源激素水平、根系形态生理、群体冠层特征等方面概述了水稻绿色性状形成的生理机制。叶片蒸腾效率和碳、氮代谢相关酶活性较高, 激素之间平衡特别是脱落酸与乙烯比值及精胺或亚精胺与腐胺比值高, 根量大、根系扎得深、根系活性强, 根尖细胞中的线粒体、高尔基体等数目多, 根系分泌物中苹果酸和琥珀酸浓度较高, 群体冠层质量好尤其是粒叶比、糖花比和收获指数高是高产优质、抗旱性强、水分和养分高效利用等绿色性状形成的重要生理基础。今后需要深入研究各绿色性状形成的生理生化机制及其相互关系, 各绿色性状协调形成的生理基础、环境适应性和栽培调控的作用及其调控原理。

关键词: 水稻; 抗旱性; 水分高效; 养分高效; 生理机制; 绿色性状

中图分类号: Q945; S514; S152.7 **文献标志码:** A

Physiological bases for the formation of green traits in rice

YANG Jian-Chang*, ZHAN Ming-Fei, ZHU Kuan-Yu

(Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Understanding the physiological bases for the formation of green traits in rice will have great significance in breeding and selecting a green super rice variety and developing crop management strategies for its cultivation. Focused on the green traits of strong drought resistance, high water use efficiency and high nutrition use efficiency in rice, this paper summarized the physiological mechanism underlying the formation of green traits from the aspects of leaf physiological characters, endogenous hormones, root morphology and physiology, and canopy characteristics. Greater transpiration efficiency and higher activities of the enzymes involved in carbon and nitrogen metabolism of leaves, the balance among the hormones, especially a higher ratio of abscisic acid to ethylene, and a

收稿日期: 2018-05-31

基金项目: 国家高技术研究发展计划(“863”计划)(2014AA10A600); 国家自然科学基金项目(31461143015)

*通信作者: E-mail: jcyang@yzu.edu.cn

higher ratio of spermine or spermidine to the putrescine, a larger root biomass, a deeper root system and a stronger root activity, more number of mitochondria and Golgi bodies in the root tip cells, higher concentrations of malic acid and succinic acid in the root exudates, and a healthier canopy, especially with a higher spikelet no.-leaf area ratio, nonstructural carbohydrate-spikelet no. ratio and a higher harvest index are important physiological bases for high yield, good quality, drought resistance, and high use efficiencies of water and nutrition. Further investigations are needed to deeply elucidate the physiological and biochemical mechanisms in which each green trait forms and the relationship between or among the traits, the physiological bases for the coordinated formation of green traits, the environmental adaptability of each green trait, and the role of crop management in the regulating green trait formation and its regulation mechanism.

Key words: rice; drought resistance; high water use efficiency; high nutrition use efficiency; physiological mechanism; green traits

水稻是世界上最主要的粮食作物之一, 为 30 多亿人口提供了近 60% 的饮食热量^[1-2]。中国是世界上最大的水稻生产国和稻米消费国, 持续提高水稻产量对保障我国乃至世界的粮食安全和人民生活水平具有极其重要的作用^[2-3]。长期以来, 我国水稻生产以矮秆、抗倒、耐肥品种的培育和应用为基础, 以增加化肥、农药和水资源的用量为手段, 大幅度地提高了单位面积的产量, 使我国水稻单产从 1950 年的 2.10 t/hm² 增加到 2016 年的 6.81 t/hm², 单产在世界主要产稻国中名列前茅, 为促进我国经济发展作出了重要贡献^[1,4-5]。但与此同时也形成了高投入、高产出、高污染、低效益的“三高一低”生产模式, 对社会、经济和环境带来了巨大的压力^[4]。针对这一严重问题, 张启发院士^[5-6]提出了绿色超级稻的构思并付诸实践。与目前生产上推广应用的“高投入、高产出”的超级稻相比, 绿色超级稻不但具有高产优质, 而且具备抗多种病虫害、营养高效、抗逆等多种优良性状^[5-7]。有研究表明, 推广种植绿色超级稻, 可实现在水稻生产中“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的战略目标, 节省农药 50%、化肥 30%, 节水 30% 以上^[7-10]。绿色超级稻如何能实现节肥节水, 高产优质, 其生理基础是什么, 认识和阐明这一问题对于完善绿色超级稻的理论体系, 指导绿色超级稻品种的选育及其栽培均有重要意义。有鉴于此, 本文以“抗旱性强、水分高效、营养高效”等绿色性状为重点, 从叶片生理性状、内源激素水平、根系形态生理、群体冠层特征等方面概述了水稻绿色性状形成的生理基础。

1 叶片生理性状与水氮高效利用

1.1 叶片光合性状与抗旱性及水分高效利用

提高作物的水分利用效率, 关键是利用作物生

物学潜力, 在较少的水分投入条件下获得较高的作物产量。从生理上分析, 水分利用效率 (WUE) 可称之为蒸腾效率, 即:

$$WUE = \frac{A(\text{CO}_2 \text{ fixed})}{E(\text{H}_2\text{O lost})} \quad \text{或} \quad WUE = \frac{g_a \Delta[\text{CO}_2]}{g_t \Delta[\text{H}_2\text{O}]_{\text{vapor}}}$$

上式中的 $\Delta[\text{CO}_2]$ 是气孔开度的函数, 降低气孔开度可以增大 CO_2 梯度; $\Delta[\text{H}_2\text{O}]_{\text{vapor}}$ 为气孔内外水汽浓度差。植物蒸腾失水与气孔导度呈线性关系, 而光合作用与气孔导度呈渐趋饱和关系^[11]。如果气孔导度从最大值适当调低, 可显著降低蒸腾而不明显影响光合作用, 从而在不明显减少生物产量的前提下, 提高单位耗水量的物质生产量, 即增加 WUE。上海市农业生物中心培育的节水抗旱稻品种在土壤干旱条件下, 叶片光合速率降低的幅度要小于叶片气孔导度和蒸腾速率降低的幅度, 因而具有较高的蒸腾效率^[12-14]。

叶片气孔开度、气孔在叶片的分布密度与气孔导度有密切关系^[15]。Ouyang 等^[16]观察到, 相对于抗旱性较弱的水稻品种, 抗旱性较强的品种具有较低的气孔密度以及在干旱条件下较小的气孔开度, 导致较小的气孔导度; 不仅如此, 抗旱性较强的品种具有较高的叶肉导度, 尤其是较高的叶肉导度与气孔导度的比值。他们认为, 较高的叶肉导度与气孔导度的比值是抗旱性品种的一个重要生理特征, 通过遗传改良提高叶肉导度与气孔导度的比值, 有望培育出抗旱性较强、WUE 较高的水稻品种^[16]。

为什么抗旱性强的品种在干旱条件下能保持较高的叶片光合速率? 有研究表明, 与抗旱性较弱的水稻品种/品系相比, 抗旱性较强的水稻品种/品系在干旱条件下具有较高的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 和碳酸酐酶活性, 以及较高的最大光化学效率、电子传递速率、光系统 II 光量

子产量和光化学猝灭系数^[17-18]。这说明较强的光合作用相关酶活性、较高的光能转化和利用效率及电子传递效率是抗旱性形成的重要生理机制。

陈婷婷^[19]观察到, 在无水层灌溉条件下, 节水抗旱稻品种叶片光合速率显著高于常规高产品种(对照品种), 并从蛋白质表达量方面分析了两类品种光合作用差异的原因。(1) 光合作用相关蛋白质表达量的差异: 节水抗旱稻品种的光合系统 II 叶绿体 23 kD 多肽、放氧复合体蛋白 1、放氧复合体增强蛋白 1、转酮醇酶 1、铁氧化还原蛋白-NADP(H) 氧化还原酶和 Rubisco 的表达量显著高于对照品种, 这些蛋白质表达量高有利于光合电子传递和光合作用^[20-22]; (2) 糖代谢和能量代谢相关蛋白质表达量的差异: 与对照品种相比, 节水抗旱稻品种具有较高的硫胺素生物合成蛋白、磷酸丙糖异构酶、果糖-1,6-二磷酸酶和果糖-二磷酸醛缩酶的表达式, 可为光合作用提供较多的能量, 促进植物体各种代谢功能的正常发挥^[23-25]; (3) 蛋白质及氨基酸代谢相关蛋白质表达量的差异: 节水抗旱稻品种具有较高的谷氨酰胺合成酶和甘氨酸卵裂系统 H 蛋白的表达式, 有利于较多地吸收和利用氮素营养, 有利于植株体内其他重要含氮素有机化合物, 如蛋白质、核酸、叶绿素、酶、维生素、生物碱和一些激素等的合成, 促进植株的生长发育^[26-28]; (4) 抗逆相关蛋白质表达量的差异: 节水抗旱稻品种叶片中依赖谷胱甘肽脱氢抗坏血酸还原酶 1、L-抗坏血酸过氧化酶 1 和超氧化物歧化酶 [Cu-Zn] 的表达式较高, 有利于叶片有效清除活性氧和过氧化物, 抵抗膜脂过氧化作用, 提高干旱伤害的修复能力, 延缓叶片的衰老, 进而有利于叶片功能的发挥, 生产更多的同化物^[29-31]。

1.2 叶片碳、氮代谢酶活性与氮素高效利用

Rubisco 是水稻光合作用的关键酶^[32]。有研究表明, 该酶活性与叶片光合速率及光合功能期呈极显著正相关, Rubisco 含量与叶片全氮之比、Rubisco 含量与蛋白氮含量之比和氮素籽粒生产效率(籽粒产量/成熟期植株氮素吸氮量)呈极显著正相关^[33-34]。与氮素利用率较低的水稻品种(简称氮低效品种)相比, 氮素利用率高的品种(简称氮高效品种)具有较高的 Rubisco 活性、较高的 Rubisco 含量与叶片全氮含量之比、较高的 Rubisco 含量与蛋白氮含量之比、较高的叶片光合氮素利用率(光合速率/单位叶面积的含氮量)^[33-35]。通常, 叶片光合氮素利用率与氮素籽粒生产效率高度相关^[35-37]。

叶片光合氮素利用率高是氮高效品种的一个重要生理机制, 提高叶片光合氮素利用率也是培育氮高效品种的一个重要途径。

水稻对氮素的吸收与利用必须经过一系列氮代谢酶参与反应和转化来完成。硝酸还原酶是植物器官中硝态氮还原同化过程中的限速酶, 谷氨酸合酶-谷氨酰胺合酶循环是植物体内氮同化的主要途径, 是整个氮代谢的中心^[38-40]。氮高效品种叶片中通常具有较高的硝酸还原酶和谷氨酸合酶活性, 这是氮高效利用的一个重要酶学机制^[39-42]。

2 内源激素水平与抗旱性及氮高效利用

2.1 内源脱落酸、乙烯和多胺水平与抗旱性

脱落酸(ABA)和乙烯是应答逆境的两类激素^[43-45]。在干旱等逆境条件下, 植物体内 ABA 和乙烯大量产生并调节叶片气孔开闭、开花结实和衰老等生长发育过程^[45-49]。Yang 等^[50-51]比较分析了在减数分裂期土壤干旱条件下抗旱性不同品种幼穗中激素产生的特点及其与颖花结实的关系。他们观察到, 土壤干旱处理显著增加了颖花不孕率, 抗旱性品种显著低于干旱敏感性品种; 干旱处理显著增加了颖花中 ABA、乙烯和 1-氨基环丙烷 1-羧酸(ACC)浓度, 干旱敏感性品种乙烯的增加超过了 ABA 的增加, 而抗旱性品种乙烯与 ABA 的增加量大致相等, 即抗旱性品种具有较高的 ABA 与乙烯的比值。在减数分裂早期对干旱处理的稻穗施用氨基-乙氧基乙烯基甘氨酸(乙烯合成抑制剂)和 ABA, 颖花的不孕率显著降低; 施用乙烯利(乙烯释放促进物质)或氟草酮(ABA 合成抑制物质)的结果则相反; 颖花中玉米素+玉米素核苷、吲哚-3-乙酸和赤霉素(GA₁+GA₄)浓度在供水充足的对照与干旱处理间以及在两类型品种间均无显著差异。他们认为, 在减数分裂期遭受水分胁迫, 水稻内源 ABA 和乙烯的相互拮抗作用调控颖花的育性, 较高的 ABA 与乙烯的比值是水稻适应干旱逆境的一个生理机制, 也是抗旱性品种的一个重要生理特征^[50-51]。

多胺是普遍存在于生命体内具有生物活性的低相对分子质量脂肪族含氮碱, 参与调节胚胎发育和形态建成、衰老和细胞程序性死亡, 应答生物和非生物逆境等多种生理过程^[52-54]。在植物体内, 多胺主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm)。当遇到干旱等逆境时, 植物细胞内多胺含量增加, 其增加的量与品种的抗旱性有着密切关系。周小梅

等^[55]指出,水分胁迫促进水稻幼苗叶片和根系中 Put、Spd 和 Spm 含量的上升,且抗旱性强的品种上升幅度大于抗旱性弱的品种。Yang 等^[56-57]研究表明,在土壤干旱条件下,抗旱品种多胺的产生具有 3 个明显特点:一是多胺累积早,多胺开始在叶片中累积的水势阈值,抗旱品种为 -0.5~-0.6 MPa,干旱敏感品种为 -0.7~-0.8 MPa;二是多胺累积量高,持续时间长,Spd 和 Spm 累积的峰值,抗旱品种是干旱敏感品种的 1.2~1.3 倍,峰值持续时间,抗旱品种比干旱敏感品种长 5~7 d;三是抗旱性品种 Spd 与 Put、Spm 与 Put 的比值较干旱敏感性品种高。因此,他们建议将在水分胁迫下多胺累积较早、累积量高且持续时间长、Spd 或 Spm 与 Put 的比值高作为抗旱性水稻品种选育的重要指标。

曹云英等^[58-59]研究表明,水稻内源多胺不仅与抗旱性有关,而且与品种的耐热性有密切联系。他们观察到,与常温处理的对照相比,水稻减数分裂期遭受高温胁迫后幼穗中多胺含量,耐热性品种黄华占显著增加,热敏感性品种双桂 1 号则显著降低;多胺含量与高温下的颖花受精率呈显著正相关,说明在高温下水稻内源多胺含量高是品种耐热性强的一个重要生理原因。

2.2 内源细胞分裂素水平与氮高效利用

细胞分裂素对植物氮的吸收、转运、分配和利用具有重要调控作用^[60]。氮高效品种内源细胞分裂素含量往往高于氮低效品种^[36,60-61]。细胞分裂素促进水稻氮高效利用的机制主要表现在 3 个方面:(1) 促进产量器官形成。在穗分化期,细胞分裂素可以促进颖花分化,增加颖花数目和体积;在胚乳发育期,细胞分裂素促进胚乳细胞的分裂,增加胚乳细胞的数目,增大库容和库强,从而可使植株中氮素等养分更多地用于产量器官的形成和籽粒充实^[62-64]。(2) 调控冠层光氮匹配。根系合成的细胞分裂素随着蒸腾流,通过木质部较多地转运至顶部叶片,促进氮素从基部衰老叶片向顶部新叶的转运,增加冠层中氮的分布梯度,提高冠层光合效率;诱导氮素代谢相关酶活性,促进核酸、叶绿素和蛋白质的合成,提高叶片氮素光合效率和氮素籽粒生产效率^[65-67]。(3) 延长叶片光合作用功能期。细胞分裂素是目前已知的唯一能够延缓叶片衰老的植物激素,通过负调控叶绿素分解酶相关基因的表达,增加叶绿素含量,保持光合系统的结构与功能,延缓叶片衰老,延长叶片光合功能期,充分利用吸收的氮素制造更多的光合同化产物,提高氮素利用效率^[68-70]。

3 根系形态生理与水氮高效利用及优质性状的形成

3.1 根系形态生理与水氮高效利用

植物根系既是水分和养分吸收的主要器官,又是多种激素、有机酸和氨基酸合成的重要场所,其形态和生理与地上部的生长发育、产量和品质形成均有着密切的关系^[71-73]。虽然植物根系对水分和养分的吸收是两个相对独立的过程,但水稻水分高效吸收利用的品种与养分高效吸收利用品种在根系特征上有许多共同点,如根量大、根系分布广、扎得深、根系活性强等^[12-13,36,74-75]。根量大、根系分布广有利于吸收土壤耕作层更多的水分和养分;根系扎得深,有利于对土壤深层处水分养分的吸收利用;根系活性强,特别是灌浆中后期根系活性强有利于提高地上部叶片净光合速率和延长叶片光合作用时间,提高花后干物质生产。氮高效品种还具有根对 NH_4^+ 的亲合力强、根中铵转运基因 *OsAMT1;1* 和硝酸盐转运基因 *OsNRT2;1* 表达量高的特点,从而促进根对氮素的吸收^[76-77]。在干旱条件下抗旱性较强的品种根系 ABA 含量较高,较高的 ABA 含量可以抑制乙烯的产生,从而减少乙烯对根系的不利影响^[78-79]。此外,根中较高的 ABA 可以促进生长素向根尖的运输,生长素向根尖运输的增加可以激活质膜 ATP 酶,促使根尖分泌更多的质子 (H^+),从而使根系适应干旱,维持根系生长^[80]。

根尖(包括根冠和根分生区)是根系生理活性最活跃的部分,具有感知重力方向、响应和传递环境信号、吸收水分和养分及合成物质等重要功能^[81-82]。根尖细胞的内质网、线粒体、高尔基体、核糖体、液泡、微体和质膜 ATPase 等对根的功能发挥重要作用^[83-84]。分蘖期根尖细胞中线粒体和高尔基体数目与根干重、根系氧化力、苗干重和分蘖数呈显著或极显著的正相关;结实期根尖细胞中线粒体、高尔基体和核糖体数目与结实率和弱势粒的粒重呈极显著的正相关关系;产量、水分养分吸收利用率高的品种,根尖细胞中的线粒体、高尔基体、核糖体数目较多^[85-87]。这表明根尖细胞超微结构与根生理活性、产量形成和水分养分吸收利用均有密切的关系。

3.2 根系化学讯号、根系分泌物与稻米品质

植物根系的化学信号通常是指由根系产生(包括根系合成和根系输出),对地上部植株生长发育起调控作用的化学物质,一般由激素、有机酸、氨

基酸、糖和离子等组成^[88-90]。一些研究者^[85-86,91]观察到, 根系化学信号与稻米品质形成有密切关系, 并有如下特点: (1) 外观品质较好和直链淀粉含量较低的品种, 灌浆中、后期根系细胞分裂素[玉米素(Z) + 玉米素核苷(ZR)]浓度较高, 根系ACC浓度较低; (2) 食味性较好的品种根系分泌的苹果酸和琥珀酸较多, 酒石酸、柠檬酸和乳酸较少; (3) 稻米中谷蛋白和球蛋白较高、醇溶蛋白较低的品种根系中腐胺含量较低, 亚精胺和精胺含量以及精胺与腐胺的比值较高。

根系作为植物与土壤的接触面, 在从土壤中吸收水分、养分的同时, 通过根分泌的方式向根周围释放出各种化合物, 产生根际效应, 进而调控或影响植株的生长发育。这些由植物根系在生命活动过程中向外界环境分泌的各种化合物称之为根系分泌物^[92]。研究表明, 根系分泌物成分与稻米中重金属含量有密切关系: 根系分泌物中乳酸浓度较高的品种, 根系和稻株吸收镉(Cd)的量较低; 根系分泌苹果酸和琥珀酸浓度较高的品种, 根系和稻株对铅(Pb)的吸收量较低; 根系分泌物中 NH_4^+ 浓度较高的品种, 稻米中氨基酸含量较高^[85-86,91]。这些结果说明, 根系化学信号和分泌物对稻米品质形成有重要调控作用。

4 群体冠层特征与水分养分高效利用

群体冠层特征主要指群体冠层结构和生理性状, 包括抽穗期有效分蘖与无效分蘖的比例、顶部三叶叶面积与群体总叶面积的比例、源库比例、叶片着生角度、茎中同化物累积及其抽穗后向籽粒转运、冠层氮分布梯度、花后物质生产和成熟期收获指数等^[93-94]。前人对群体冠层特征与水分养分高效利用的关系作了较多研究, 并获得了较为一致的结论。水分高效利用型与氮素高效吸收利用型水稻品种有许多共同的冠层特征, 主要有: (1) 分蘖成穗率(有效穗数与拔节期最高分蘖数的比值)高; (2) 抽穗期粒叶比(颖花数与叶面积之比)大, 茎与鞘中非结构性碳水化合物(NSC)积累多, 糖花比(NSC量与颖花数之比)高; (3) 叶片挺立, 有效叶面积率(抽穗期有效茎蘖叶面积与总叶面积之比)和高效叶面积率(有效茎蘖顶部三叶叶面积与有效茎蘖总叶面积之比)高, 花后干物质积累量高; (4) 较大的冠层氮分布梯度; (5) 收获指数高^[36,94-98]。茎蘖成穗率高, 表明无效分蘖就少, 用于无效茎、蘖、叶生长的水分养分消耗就少^[93-95]。无效分蘖的减少不仅

有利于改善群体通风透光条件, 而且有利于改善冠层结构, 进而有利于抽穗后物质生产与积累^[95-99]。粒叶比高, 表明库容相对较大, 叶源相对较小。山田登^[100]曾指出, 相对小的营养系和相对大的受容系是提高光合生产的内在机制。在群体颖花量或叶面积指数接近条件下, 凡粒叶比越高的群体, 叶片的光合速率就越高^[93,101]。不仅如此, 水稻颖花等经济器官并不是被动接纳干物质的器官, 它具有主动向光合生产系统“提取”光合产物的能力^[93,101-102], 因此粒叶比高, 抽穗至成熟期茎中同化物向籽粒的运转速度就越快, 运转量就越大^[93-95,101-102]。抽穗期糖花比高, 表明抽穗前茎与鞘中同化物(NSC)累积量大, 每朵颖花获得的NSC多, 不仅有利于抽穗前花粉粒的充实完成, 而且可以增加抽穗至成熟期茎中同化物向籽粒的运转量, 促进花后胚乳细胞的发育和籽粒的充实^[103-104]。生长中后期叶片挺立, 有利于冠层的光能利用; 有效叶面积率和高效叶面积率高, 有利于提高冠层光合生产能力和花后干物质积累量, 使得水分和养分更多地直接用于籽粒灌浆充实, 进而提高水分养分利用效率^[96-99]。

冠层氮分布主要指冠层深度叶片含氮量的分布梯度^[98]。Gu等^[98]研究表明, 冠层氮素分布符合指数分布: $\text{SLN}_i = (N_o - N_b) \exp(-K_N F) + N_b$ [SLN_i为冠层不同深度叶片氮含量($\text{g} \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2}$); N_o 为冠层顶部叶片氮含量; F 为叶面积指数; K_N 为冠层氮素衰减系数; N_b 为叶片能进行光合作用所需要的最低叶片氮素含量]。他们观察到, 冠层氮素衰减系数(K_N)与氮素籽粒生产效率呈极显著正相关, 水稻高产与氮素高效利用的品种或群体具有较大的 K_N 值, 较大的叶片含氮量分布梯度; 通过选用氮高效品种或采用精确灌溉、土壤深翻和使用有机肥等栽培措施可以增大 K_N 值和冠层叶片含氮量分布梯度, 进而提高氮素利用效率。

收获指数(HI)反映了光合同化物转化为经济产量的效率, 不仅是决定产量(Y)的一个重要因素 [$Y = \text{生物产量}(B) \times \text{HI}$], 而且也是决定水分和养分利用效率的一个重要因素^[95-97]。从田间尺度或生物学角度, 水分利用效率可定义为蒸腾单位水生产的籽粒产量(W_{PT}), 即 $W_{\text{PT}} = Y/T = \text{HI} \times B/T$ (T 为作物蒸腾的水量, B/T 为蒸腾效率)^[105]。蒸腾效率(B/T)主要由遗传决定, 对于某一作物在某一区域, B/T 基本上是一个常数, 减少蒸腾往往要以牺牲物质生产为代价^[11,105]。因此, 提高作物水分利用效率, 提高收获指数是重要途径。

养分生产力可定义为吸收单位养分生产的籽粒产量 (N_p), 即 $N_p = Y/N = HI \times B/N$ [N 为作物养分吸收量, B/N 为养分物质生产效率 (吸收单位养分生产的干物质量)]。养分物质生产效率 (B/N) 主要受养分施用量的影响, 在养分施用量相近情况下, B/N 是一个相对保守的值, 对于某一作物、某一区域, B/N 值变化较小, 要提高养分生产力, 提高收获指数是重要途径^[95]。收获指数与水稻的水分利用效率及养分利用效率均呈极显著的正相关^[95-97]。因此, 高的收获指数不仅是作物高产、水分高效和养分高效的重要生理机制, 也是培育绿色超级稻品种非常重要的途径和绿色栽培的重要目标。

5 结论与展望

培育和种植具有高产优质、水分养分高效利用和抗逆性强等绿色性状的绿色超级稻品种, 对于建立和发展资源节约型和环境友好型“两型”农业生产体系具有十分重要的战略意义和应用价值^[4-8]。阐明水稻绿色性状的生理基础对于选育绿色超级稻品种和发展“两型”栽培技术有重要指导作用。叶片蒸腾效率和碳、氮代谢相关酶活性较高, 激素之间平衡特别是 ABA 与乙烯比值及精胺或亚精胺与腐胺比值较高, 根量大、根系扎得深、根系活性强, 根尖细胞中的线粒体、高尔基体等数目多, 根系分

泌物中苹果酸和琥珀酸浓度较高, 群体冠层质量好尤其是粒叶比、糖花比和收获指数高是高产优质、抗旱性强、水分和养分高效利用绿色性状形成的重要生理基础。表 1 列出了各绿色性状所对应的生理性状或指标, 可为选育绿色超级稻品种及制定相应的栽培策略提供参考。

2007 年, 张启发院士^[5]在国际上发表第一篇关于发展绿色超级稻的文章以来, 我国绿色超级稻的理论与实践取得了重要进展, 但有关水稻绿色性状形成的生理基础研究还很不系统和深入。建议今后需要选用绿色超级稻品种为材料, 重点从以下 3 个方面深入系统研究绿色性状形成的生理机制。(1) 从组织、器官、细胞和分子水平, 深入研究水分高效、养分高效、抗逆、优质等各绿色性状形成的形态解剖, 激素调控、酶学等生理生化机制, 各绿色性状形成生理机制的相互联系, 阐明各绿色性状形成的生理基础和生理指标。(2) 从根冠信号传递、根尖细胞超微结构和根系伤流液组分, 叶片光合特性、源库关系、同化物分配与转运等冠层生理特征方面研究水分高效、养分高效、抗逆、优质等各种绿色性状协同形成的生理基础, 在植株整体水平上探明绿色性状协同形成的生理机制。(3) 研究温度、光照、土壤水分等生态因子、矿质营养元素和栽培措施对绿色性状形成的影响及其生理机制, 明确适宜绿色

表1 水稻绿色性状的生理性状/指标

绿色性状	生理性状/指标				参考文献
	叶片光合性状与酶活性	内源激素水平/蛋白质表达	根系形态生理	群体冠层特征	
抗旱性	气孔密度低、开度小; 叶肉导度与气孔导度的比值高; 在干旱胁迫下光合作用相关酶活性、光能转化和利用效率及电子传递效率高	脱落酸(ABA)与乙烯的比值高; 亚精胺和精胺含量及其与腐胺的比值高; 在干旱胁迫下多胺累积早、持续时间长, 多胺合成相关蛋白、抗逆相关蛋白质表达量高	干旱胁迫下根量大、系分布广、扎得深、根系活性强		12-19, 36, 50-51, 54-57, 74-75
水分高效	在干旱胁迫下光合作用相关酶活性及其基因表达量高, 光合速率下降的幅度小于蒸腾速率下降的幅度	在干旱胁迫下 ABA 与乙烯的比值高; 亚精胺和精胺含量高	根量大、系分布广、扎得深、根系活性强, 根尖细胞中的线粒体、高尔基体、核糖体数目较多	分蘖成穗率高; 抽穗期粒叶比高, 茎与鞘中非结构性碳水化合物积累多, 糖花比高; 叶片挺立, 有效叶面积率和高效率叶面积率高; 抽穗至成熟干物质积累量高; 冠层氮素衰减系数(K_N)大; 收获指数高	12-19, 33-36, 54-57, 74-75, 85-87, 94-98, 105
养分(氮)高效	在低氮水平下光合作用相关酶活性、氮代谢相关酶活性高; 叶片光合氮素利用率高	冠层从上到下叶片细胞分裂素含量分布梯度大	根量大、系分布广、扎得深、根系活性强; 根对 NH_4^+ 的亲合力强, 根中铵转运基因和硝酸盐转运基因表达量高		12, 13, 36, 38-42, 60-62, 74-79, 85-87, 94-98
优质		根系细胞分裂素[玉米素(Z)+玉米素核苷(ZR)]含量较高; ACC 含量较低	根系分泌物中乳酸、苹果酸、琥珀酸和 $[NH_4^+]$ 浓度较高		85-86, 91

性状形成的环境条件指标, 探明促进绿色性状形成的栽培调控途径、关键技术及其调控原理。

[参 考 文 献]

- [1] FAOSTAT. FAO Statistical Databases, Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations [EB/OL]. Rome, 2017. <http://www.fao.org>
- [2] 余四斌, 熊银, 肖景华, 等. 杂交稻与绿色超级稻. 科学通报, 2016, 61: 3797-803
- [3] Peng SB, Tang QY, Zou YB. Current status and challenges of rice production in China. *Plant Prod Sci*, 2009, 12: 3-8
- [4] 张启发. 资源节约型、环境友好型农业生产体系的理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2015
- [5] Zhang Q. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402-9
- [6] 张启发. 绿色超级稻的构想与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2010
- [7] Wang F, Peng SB. Yield potential and nitrogen use efficiency of China's super rice. *J Intergr Agric*, 2017, 16: 1000-8
- [8] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44: 845-50
- [9] 罗利军, 梅捍卫, 余新桥, 等. 节水抗旱稻及其发展策略. *科学通报*, 2011, 56: 804-11
- [10] Luo L. Breeding for water-saving and drought-resistance rice in China. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3509-17
- [11] Zhang JH, Yang JC. Crop yield and water use efficiency [M]//Mark A. *Water use efficiency in plant biology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2004: 189-218
- [12] 褚光. 不同水分、养分利用效率水稻品种根系特征及其调控技术[D]. 扬州: 扬州大学, 2016
- [13] Chu G, Chen TT, Wang ZQ, et al. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice. *Field Crops Res*, 2014, 162: 108-19
- [14] 张耗, 剧成欣, 陈婷婷, 等. 节水灌溉对节水抗旱水稻品种产量的影响及生理基础. *中国农业科学*, 2012, 45: 4782-93
- [15] Franks PJ, Beerling DJ. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 10343-7
- [16] Ouyang WJ, Struik PC, Yin XY, et al. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. *J Exp Bot*, 2017, 68: 5191-205
- [17] Gu JF, Qiu M, Yang JC. Enhanced tolerance to drought in transgenic rice plants overexpressing C₄ photosynthesis enzymes. *Crop J*, 2013, 1: 105-14
- [18] Gu J, Yin X, Stomph TJ, et al. Physiological basis of genetic variation in leaf photosynthesis among rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines under drought and well-watered conditions. *J Exp Bot*, 2012, 63: 5137-53
- [19] 陈婷婷. 水稻高产高效节水灌溉技术的生理与分子机理[D]. 扬州: 扬州大学, 2014
- [20] Girardini JE, Dissous C, Serra E. *Schistosoma mansoni* ferredoxin NADP(H) oxidoreductase and its role in detoxification. *Mol Biochem Parasitol*, 2002, 124: 37-45
- [21] Douce R, Bourguignon J, Neuburger M, et al. The glycine decarboxylase system: a fascinating complex. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 167-76
- [22] Chen TT, Xu GW, Wang ZQ, et al. Expression of proteins in superior and inferior spikelets of rice during grain filling under different irrigation regimes. *Proteomics*, 2016, 16: 102-21
- [23] Patrick S, Andreas C, Robert D. Transient expression of members of germin-like gene family in epidermal cells of wheat confers disease resistance. *Plant J*, 1999, 20: 541-52
- [24] 康瑞娟, 施定基, 丛威, 等. 果糖-1,6-二磷酸醛缩酶和丙糖磷酸异构酶共表达对蓝藻光合作用效率的影响. *生物工程学报*, 2004, 20: 851-5
- [25] 应芸书. 植物叶肉细胞内果糖-1,6-二磷酸酶(FDPase)的电镜细胞化学定位法. *电子显微学报*, 1989, 2: 31-5
- [26] Hirel B, Lea PJ. Ammonium assimilation [M]//Lea PJ, Morof Gaudry JF. *Plant nitrogen*. Berlin: Springer-Verlag, 2001: 79-99
- [27] Kikuchi G. The glycine cleavage system: composition, reaction mechanism, and physiological significance. *Mol Cell Biochem*, 1973, 1: 169-87
- [28] Kikuchi G, Motokawa Y, Yoshida T, et al. Glycine cleavage system: reaction mechanism, physiological significance, and hyperglycinemia. *Proc Jpn Acad Ser B: Physical Biol Sci*, 2008, 84: 246-63
- [29] Asada K. Ascorbate peroxidase—a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants. *Physiol Plant*, 1992, 85: 235-41
- [30] 成子硕, 兰婷, 李迪, 等. 江南卷柏脱氢抗坏血酸还原酶的分子特性. *生物工程学报*, 2011, 27: 76-84
- [31] 张志兴, 李忠, 陈军, 等. 氮肥运筹对大穗型水稻品种金恢809灌浆期叶片蛋白质表达的影响. *作物学报*, 2011, 37: 842-54
- [32] Schmitt MR, Edwards GE. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat, and rice: a comparison between C₃ and C₄ photosynthesis. *J Exp Bot*, 1981, 32: 459-66
- [33] 程建峰, 戴廷波, 曹卫星, 等. 不同氮收获指数基因型的氮代谢特征. *作物学报*, 2007, 33: 497-502
- [34] 曾建敏, 崔克辉, 黄见良, 等. 水稻生理生化特性对氮肥的反应与氮素利用效率的关系. *作物学报*, 2007, 33: 1168-76
- [35] 剧成欣, 周著彪, 赵步洪, 等. 不同氮敏感性粳稻品种的氮代谢与光合特性比较. *作物学报*, 2018, 44: 405-13
- [36] Ju CX, Buresh RJ, Wang ZQ, et al. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application. *Field Crops Res*, 2015, 175: 47-59
- [37] Peng JY, Palta JA, Rebetzke GJ. Wheat genotypes with high early vigor accumulate more nitrogen and have higher photosynthetic nitrogen use efficiency during early growth. *Funct Plant Biol*, 2014, 41: 215-22
- [38] 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 高等植物GS/GOGAT循环研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7: 223-31
- [39] 王小纯, 熊淑萍, 马新明, 等. 不同形态氮素对专用型小

- 麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响. 生态学报, 2005, 25: 802-7
- [40] 叶利庭, 吕华军, 宋文静, 等. 不同氮效率水稻生育后期氮代谢酶活性的变化特征. 土壤学报, 2011, 48: 132-40
- [41] 安久海, 刘晓龙, 徐晨, 等. 氮高效水稻品种的光合生理特性. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2014, 42: 29-38, 45
- [42] 董芙蓉. 不同氮效率基因型水稻氮代谢关键酶活性及其基因表达特征分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2010
- [43] Cheng CY, Lur HS. Ethylene may be involved in abortion of the maize caryopsis. *Physiol Plant*, 1996, 98: 245-52
- [44] Davies PJ. The plant hormones: their nature, occurrence and function [M]// Davies PJ ed. *Plant hormones, biosynthesis, signal transduction, action!* Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004:1-15
- [45] Yang JC, Zhang JH, Liu K, et al. Abscisic acid and ethylene interact in wheat grains in response to soil drying during grain filling. *New Phytol*, 2006, 171: 293-303
- [46] Wang ZQ, Xu YJ, Chen TT, et al. Abscisic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling. *Planta*, 2015, 241: 1091-107
- [47] Wilkinson S, Davies WJ. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 195-210
- [48] Morgan PW, Drew MC. Ethylene and plant responses to stress. *Physiol Plant*, 1997, 100: 620-30
- [49] Davies WJ, Zhang JH. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 55-76
- [50] Yang JC, Zhang JH, Liu K, et al. Abscisic acid and ethylene interact in rice spikelets in response to water stress during meiosis. *J Plant Growth Regul*, 2007, 26: 318-28
- [51] 杨建昌, 刘凯, 张慎凤, 等. 水稻减数分裂期颖花中激素对水稻胁迫的响应. 作物学报, 2008, 34: 111-8
- [52] Jang SJ, Wi SJ, Choi YJ, et al. Increased polyamine biosynthesis enhances stress tolerance by preventing the accumulation of reactive oxygen species: T-DNA mutational analysis of *Oryza sativa* lysine decarboxylase-like protein 1. *Mol Cell*, 2012, 34: 251-62
- [53] Torrigiani P, Bressanin D, Ruiz KB, et al. Spermidine application to young developing peach fruits leads to a slowing down of ripening by impairing ripening-related ethylene and auxin metabolism and signaling. *Physiol Plant*, 2012, 146: 86-98
- [54] Chen TT, Xu YJ, Wang JC, et al. Polyamines and ethylene interact in rice grains in response to soil drying during grain filling. *J Exp Bot*, 2013, 64: 2523-38
- [55] 周小梅, 赵运林, 周朴华, 等. 水分胁迫下水稻幼苗多胺含量变化与抗旱性的关系. 湖南农业大学学报, 2010, 36: 17-21
- [56] Yang JC, Zhang JH, Liu K, et al. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *J Exp Bot*, 2007, 58: 1545-55
- [57] 杨建昌, 张亚洁, 张建华, 等. 水分胁迫下水稻剑叶中多胺含量的变化及其与抗旱性的关系. 作物学报, 2004, 30: 1069-75
- [58] 曹云英, 陈艳红, 李卫振, 等. 水稻减数分裂期幼穗激素、多胺和蛋白质对高温的响应. 植物生理学报, 2015, 51: 1687-96
- [59] 曹云英. 高温对水稻产量与品质的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学, 2009
- [60] Gu JF, Li ZK, Mao YQ, et al. Roles of nitrogen and cytokinin signals in root and shoot communications in maximizing of plant productivity and their agronomic applications. *Plant Sci*, 2018, 274: 320-31
- [61] 剧成欣. 不同水稻品种对氮素响应的差异及其农艺生理性状[D]. 扬州: 扬州大学, 2017
- [62] Yang JC, Zhang JH, Huang ZL, et al. Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Ann Bot*, 2002, 90: 369-77
- [63] Jameson PE, Song J. Cytokinin: a key driver of seed yield. *J Exp Bot*, 2015, 67: 593-606
- [64] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741-5
- [65] Sakakibara H, Takei K, Hirose N. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends Plant Sci*, 2006, 11: 440-8
- [66] Boonman A, Prinsen E, Gilmer F, et al. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients. *Plant Physiol*, 2007, 143: 1841-52
- [67] Zubo YO, Yamburenko MV, Selivankina SY, et al. Cytokinin stimulates chloroplast transcription in detached barley leaves. *Plant Physiol*, 2008, 148: 1082-93
- [68] Chernyad'ev II. The protective action of cytokinins on the photosynthetic machinery and productivity of plants under stress. *Appl Biochem Microbiol*, 2009, 45: 351-62
- [69] Cortleven A, Nitschke S, Klaumünzer M, et al. A novel protective function for cytokinin in the light stress response is mediated by the *Arabidopsis* histidine kinase2 and *Arabidopsis* histidine kinase3 receptors. *Plant Physiol*, 2014, 164: 1470-83
- [70] Talla SK, Panigrahy M, Kappara S, et al. Cytokinin delays dark-induced senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. *J Exp Bot*, 2016, 67: 1839-51
- [71] Fitter AH. Roots as dynamic systems: the developmental ecology of roots and root systems [M]// Press MC, Scholes JD, Barker MG, eds. *Plant physiological ecology*. London: Blackwell Scientific, 1999: 115-31
- [72] Fitter AH. Characteristics and functions of root systems[M]// Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, eds. *Plant roots. the hidden half*. New York: Marcel Dekker, Inc, 2002:15-32
- [73] Zhang H, Xue YG, Wang ZQ, et al. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with shoot growth in "super" rice. *Field Crops Res*, 2009, 113: 31-40
- [74] Wei HY, Hu L, Zhu Y, et al. Different characteristics of nutrient absorption and utilization between inbred japonica super rice and inter-sub-specific hybrid super rice. *Field Crops Res*, 2018, 218: 88-96

- [75] 樊剑波, 沈其荣, 谭炯技, 等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异. 生态学报, 2009, 29: 3052-8
- [76] 杨肖娥, 孙义. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究. 土壤学报, 1992, 29: 73-9
- [77] Shi WM, Xu WF, Li SM, et al. Responses of two rice cultivars differing in seedling-stage nitrogen use efficiency to growth under low-nitrogen conditions. *Plant Soil*, 2010, 326: 291-302
- [78] Sharp RE. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 211-22
- [79] Spollen WG, Noble ME, Samuels TD, et al. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiol*, 2000, 122: 967-76
- [80] Xu WF, Jia LG, Shi WM, et al. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol*, 2013, 197: 139-50
- [81] Tsugeki R, Fedoroff NV. Genetic ablation of root cap cells in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 12941-6
- [82] Sievers A, Braun M, Monshausen GB. The root cap: structure and function [M]// Waisel Y, Eshel A., Kafkafi U, eds. *Plant roots. the hidden half*. New York: Marcel Dekker, Inc, 2002: 33-47
- [83] Olsen GM, Mirza JI, Maher EP. Ultrastructure and movements cell organelles in the root cap of agravitropic mutants and normal seedlings of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 1984, 60: 523-31
- [84] HaWes MC, Gunawardena U, Miyasaka S. The role of root broder cells in plant defense. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 128-33
- [85] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系. 中国农业科学, 2011, 44: 36-46
- [86] Yang JC, Zhang H, Zhang JH. Root morphology and physiology in relation to the yield formation of rice. *J Integr Agric*, 2012, 11: 920-6
- [87] 张耗, 杨建昌, 张建华. 水稻根系形态生理与产量形成的关系及其栽培调控技术[M]. 北京: 知识产权出版社, 2015
- [88] Bahrn A, Jensen CR, Asch F, et al. Drought-induced changes in xylem pH, ionic composition, and ABA concentration act as early signals in field-grown maize. *J Exp Bot*, 2002, 53: 251-63
- [89] Zhu JK. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Ann Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247-73
- [90] Jackson MB. Long-distance signaling from roots to shoots assessed: The flooding story. *J Exp Bot*, 2002, 53: 175-81
- [91] 常二华. 根系化学讯号与稻米品质的关系及其调控技术[D]. 扬州: 扬州大学, 2008
- [92] Lynch JM, Whipps JM. Substrate flow in the rhizosphere. *Plant soil*, 1990, 129: 1-10
- [93] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2000
- [94] Li HW, Liu LJ, Wang ZQ, et al. Agronomic and physiological performance of high-yielding wheat and rice in the lower reaches of Yangtze River of China. *Field Crops Res*, 2012, 133: 119-29
- [95] Yang JC. Approaches to achieve high yield and high resource use efficiency in rice. *Front Agr Sci Eng*, 2015, 2: 115-23
- [96] Yang JC, Zhang JH. Crop management techniques to enhance harvest index in rice. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3177-89
- [97] Chu G, Wang ZQ, Zhang H, et al. Agronomic and physiological performance of rice under integrative crop management. *Agron J*, 2016, 108: 117-28
- [98] Gu J, Chen Y, Zhang H, et al. Canopy light and nitrogen distributions are related to grain yield and nitrogen use efficiency in rice. *Field Crops Res*, 2017, 206: 74-85
- [99] Wang ZQ, Zhang WY, Beebout SS, et al. Grain yield, water and nitrogen use efficiencies of rice as influenced by irrigation regimes and their interaction with nitrogen rates. *Field Crops Res*, 2016, 193: 54-69
- [100] 山田登. 多收获水稻の营养特征. 农业および園藝. 1971, 46: 145-50
- [101] 凌启鸿, 杨建昌. 水稻群体“粒叶比”与高产栽培途径研究. 中国农业科学, 1986, 19: 1-8
- [102] 杨建昌. 水稻粒叶比与产量的关系. 江苏农学院学报, 1993, 14: 11-4
- [103] Fu J, Huang ZH, Wang ZQ, et al. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 2011, 123: 170-82
- [104] Yang JC, Peng SB, Zhang ZJ, et al. Grain and dry matter yields and partitioning of assimilates in japonica/indica hybrid rice. *Crop Sci*, 2002, 42: 766-72
- [105] Bouman BAM. A conceptual framework for the improvement of crop water productivity at different spatial scales. *Agric Syst*, 2007, 93: 43-60