

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.02070

研究简报

强再生力水稻品种碳氮营养与激素生理特征研究

黄素华¹ 林席跃² 雷正平² 丁在松^{1,*} 赵明¹

¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 农业农村部作物生理生态与栽培重点开放实验室, 北京 100081; ² 江西省崇义县农业技术推广站, 江西崇义 341300

摘要: 明确强再生力品种腋芽萌发的生理基础与激素调控特点对于再生稻品种筛选和栽培技术调控具有重要意义。本研究利用在江西崇义县建立的再生稻品种筛选平台, 分析了2019年筛选的13个品种头季收获时不同部位的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)及全氮含量, 并对促进和抑制腋芽萌发的主要激素油菜素内酯和独脚金内酯的合成和信号转导关键基因的表达进行了研究。结果表明, 13个品种的再生力存在较大的差异, 变化范围为1.26~2.38; 不同品种之间, 不同节位之间的叶片、叶鞘和茎秆的可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物含量均存在极显著的差异(P 值均小于0.001); 而全氮含量除了上下节位茎秆的差异不显著外, 其余的也均存在极显著的差异; 与再生力的相关性分析表明仅有下部节位茎秆的可溶性糖、淀粉和NSC含量与再生力相关性达到显著或极显著水平(R^2 分别为0.4442*、0.9000**和0.8303**), 而其他均无显著相关性。强再生力品种谷优676中BR合成和信号途径中促进分蘖的基因 *CYP90A*、*CYP852A*、*D2*、*BRI*、*BSK* 和 *CYCD3* 表达水平增高, 而抑制分蘖的基因 *CYP734A1*、*BZR* 和 *BKI* 表达水平较低。可见, 可以利用下部节位茎秆的淀粉含量作为强再生力品种的筛选指标, 同时以BR途径相关基因表达水平作为辅助指标。

关键词: 再生稻; 再生率; 淀粉含量; 油菜素内酯; 基因表达

Physiological characters of carbon, nitrogen, and hormones in ratooning rice cultivars with strong regeneration ability

HUANG Su-Hua¹, LIN Xi-Yue², LEI Zheng-Ping², DING Zai-Song^{1,*}, and ZHAO Ming¹

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China; ² Agricultural Technology Extension Station, Chongyi 341300, Jiangxi, China

Abstract: It is of great significance to clarify the physiological basis and hormone regulation characteristics of axillary bud germination for the selection of ratoon rice cultivars with strong ratooning ability and the regulation of cultivation techniques. In this study, the content of non-structural carbohydrate (NSC) and total nitrogen in different parts of 13 cultivars selected in 2019 were analyzed at the first harvest stage using the screening platform established in Chongyi County, Jiangxi Province. The biosynthesis and signal transduction genes of brassinolides and strigolactones, which promoted and inhibited axillary bud germination, were also studied. The results showed that there were significant differences in the regeneration rate of 13 cultivars, ranging from 1.26 to 2.38. The contents of soluble sugar, starch and non-structural carbohydrate in leaves, leaf sheaths, and stems were significantly different among different cultivars at different node positions (P -values were all less than 0.001). The total nitrogen content was also significant difference among them except for the upper and lower node stems. The correlation analysis showed that the contents of the soluble sugar, starch and NSC of the stem at the lower node had significant or extremely significant correlation with the regeneration rates ($R^2 = 0.4442^*$, 0.9000^{**} , and 0.8303^{**} , respectively), while there was no significant correlation in others. The relative expression levels of tillering promoting genes (*CYP90A*, *CYP852A*, *D2*, *BRI*, *BSK*, and *CYCD3*) in BR synthesis and signal pathway were higher, while the inhibited tillering genes (*CYP734A1*, *BZR*, and *BKI*) were lower in Guyou 676 with higher regeneration rates. In conclusion, the starch content in the stem at the lower node could be used as the screening index of strong regeneration ability cultivar, and also the relative expression levels of BR pathway related genes could be used as supplementary indexes.

Keywords: ratoon rice; regeneration rate; starch content; brassinosteroid; gene expression

本研究由国家重点研发计划项目(2017YFD0301602)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0301602).

* 通信作者(Corresponding author): 丁在松, E-mail: dingzaisong@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: hsuhua@163.com

Received (收稿日期): 2020-10-23; Accepted (接受日期): 2021-04-27; Published online (网络出版日期): 2021-05-20.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20210520.1412.006.html>

再生稻是利用头季收割后留桩的腋芽萌发成穗，进行二季收获的水稻种植方式^[1]，具有一种两收，轻简化和资源高效利用的特点。近年来，随着社会发展和城镇化，农村劳动力向城市转移，农业劳力短缺，南方稻作区出现“双改单”甚或抛荒的现象；再生稻成为了一种南方稻区缓解劳动力紧张、提高种粮效益的重要稻作制度^[2]。然而，由于缺乏专门的再生稻品种，导致再生季产量低且不稳定^[3]。其主要原因在于品种生态适应性不强导致结实率低和较低的再生力所导致的亩穗数不足。因此，培育和筛选强再生力的水稻品种是提高再生稻再生季产量、发挥再生稻作用的关键技术之一。

早期的研究表明，强再生力品种头季稻的农艺性状主要表现为分蘖力强、有效穗多、穗粒数偏少、齐穗期叶粒比大的特征^[4-5]。任天举等^[6]对 229 个水稻杂交组合再生力与农艺性状的通径分析指出成熟期单茎的茎鞘干重对再生力的直接效应最大或接近最大，可将茎鞘干重作为衡量品种再生力的重要指标^[7-8]。进一步的研究发现头季稻收获后稻桩的干物质量与再生力和再生季产量具有显著的相关性^[9]。通过去除部分叶片和/或小穗对头季稻进行源库调节的研究也表明其对再生季再生力的影响也与稻桩的干物质及非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)含量的改变有关^[10]。栽培技术调控的研究表明适时施用促芽肥是提高再生稻再生力的有效技术措施^[11-12]，头季收获后使用促苗肥并进行土壤干湿交替的水分管理可以通过促进再生季根系生长和腋芽萌发提高再生力^[13]。徐富贤等^[1]认为其机制在于齐穗后施用氮肥延缓了叶片衰老，提高了叶片光合物质生产，从而增加了母茎茎鞘的干物质积累。可见，茎鞘干物质很可能是其中储藏的养分物质对再生芽的发育起着重要作用。然而，对再生稻头季收获时的碳、氮养分及其在不同器官(叶、

茎和鞘)，不同节位的分布特征尚缺乏深入分析。另外，近年来研究表明油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)和独脚金内酯(strigolactones, SLs)两种激素信号分别在促进和抑制水稻分蘖发生中起着重要作用^[14-15]，而在强再生力水稻品种再生芽的萌发过程中，这 2 种激素的合成和信号转导途径是否也参与调控还未见报道。

本研究利用江西崇义县建立的适于全程机械化的再生稻品种筛选平台，分析不同再生率水稻品种头季收获时不同节位(高、低)、不同器官(叶、茎和鞘)的 NSC 和氮素含量特点，再生腋芽中 BR 和 SL 合成和信号通路关键基因的表达特点，为揭示再生稻再生腋芽萌发的生理及分子机制奠定基础，并为再生稻品种选育和高产栽培调控技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2019 年 3 月至 11 月在江西省崇义县全程机械化再生稻品种筛选平台(25°27'32.46"N, 114°20'12.92"E)进行，试验基地属中亚热带季风气候，地形为典型低山丘陵，年均气温 19.1℃，≥10℃积温 6480℃，年均降雨量 1645 mm，无霜期约为 289 d，年日照数 1551 h。试验地为沙壤土，土壤 pH 5.23，有机质 27.07 g kg⁻¹，全氮 1.56 g kg⁻¹，全磷 0.66 g kg⁻¹，全钾 19.21 g kg⁻¹，碱解氮 134.35 mg kg⁻¹，速效磷 17.02 mg kg⁻¹，速效钾 75.50 mg kg⁻¹。

1.2 供试品种与田间管理

试验材料为进入筛选平台的可用于江西南部水稻生产的品种 13 个(表 1)。试验采用随机区组设计，小区面积为 15.0 m²，3 次重复。头季于 4 月 1 日播种，4 月 18 日移栽，8 月 8 日至 23 日收割，留桩 25 cm。再生季于 10 月 25 日至 11 月 4 日收割。头季稻每公顷施纯 N 195 kg、

表 1 试验材料名称、类型及产量特性

Table 1 Names, types, and yield characteristics of experimental materials

品种类型 Cultivar type	品种名称 Cultivar name	品种来源 Variety source
籼型三系杂交稻 Three-line <i>indica</i> hybrid rice	谷优 676 Guyou 676 (GY676)	谷丰 A×福恢 676 Gufeng A×Fuhui 676
	赣优 7076 Ganyou 7076 (GY7076)	赣香 A×福恢 7076 Ganxiang A×Fuhui 7076
	泸优明占 Luyoumingzhan (LYMZ)	泸香 078A×华占 Luxiang 078A×Huazhan
籼型两系杂交稻 Two-line <i>indica</i> hybrid rice	晶两优 534 Jingliangyou 534 (JLY534)	晶 4155S×R534 Jing 4155S×R534
	晶两优华占 Jingliangyouhuazhan (JLYHZ)	晶 4155S×华占 Jing 4155S×Huazhan
	智两优 5336 Zhiliangyou 5336 (ZLY5336)	智农 S×闽恢 5336 Zhinong S×Minhui 5336
	晶两优粤农丝苗 Jingliangyouyuenongsimiao (JLYSM)	4155S×R1212
	隆两优华占 Longliangyouhuazhan (LLYHZ)	隆科 638S×华占 Longke 638S×Huazhan
	隆两优 3463 Longliangyou 3463 (LLY3463)	隆科 638S×R3463 Longke 638S×R3463
	晶两优 1377 Jingliangyou 1377 (JLY1377)	晶 4155S×R1377 Jing 4155S×R1377
	徽两优丝苗 Huiliangyousimiao (HLYSM)	1892S×五山丝苗 1892S×Wushansimiao
	深两优 7011 Shenliangyou 7011 (SLY7011)	深 08S×福恢 7011 Shen 08S×Fuhui 7011
籼粳三系杂交稻 Three-line <i>indica-japonica</i> hybrid rice	甬优 4949 Yongyou 4949 (YY4949)	甬粳 49A×F9249 Yongjing 49A×F9249

P₂O₅ 156 kg、K₂O 195 kg, 氮肥作为基肥、分蘖肥(分蘖中期)和穗肥(孕穗初期)分 3 次平均分配, 磷肥一次性作为基肥施入, 钾肥分基肥和穗肥 2 次平均施用; 再生季每公顷施纯氮 195 kg、P₂O₅ 45 kg、K₂O 120 kg, 1/2 的氮和全部磷、钾肥在头季稻开花后 15~20 d 施用, 另外 50% 的氮在头季稻收获后 3 d 施用。田间水分管理遵循“两次晒田, 湿润管理”原则, 重点防控纹枯病、稻瘟病、稻飞虱、螟虫等病虫害。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 取样 于头季稻收割前 2 d 取样, 选取有效穗数与群体平均数一样或相近的 6 穴稻株, 从每穴稻株中各选取 3 个生长状态一致的单茎合并为 1 个样本。再生季萌发的腋芽一般位于倒 2 节以下节位, 因此将样品分为上部 2 节位和下部节位 2 个部分。将样品分解为上部 2 节位叶片、上部 2 节位茎秆、上部 2 节位叶鞘、下部节位叶片、下部节位茎秆和下部节位叶鞘 6 个部分, 105℃杀青 1 h 后, 80℃继续烘干至恒重, 粉碎后过 40 目筛子, 用于可溶性糖、淀粉和全氮含量测定。另取剑叶, 下部节位腋芽液氮速冻, -80℃保存, 用于 RNA 提取和基因表达分析。

1.3.2 产量和再生力 头季稻和再生季收获时, 每个小区取 2 m², 调查有效穗数, 粒重、含水量, 并换算成每公顷产量(按含水量 13%计)。再生力为再生季和头季的有效穗数比值。

1.3.3 NSC 含量测定 取 1.3.1 准备的烘干样品约 200 mg, 加入 8 mL 80% 的乙醇, 60℃水浴 20 min, 离心后上清倒入 50 mL 容量瓶, 重复 3 次, 定容后用于可溶性糖的测定。剩余的残渣加入 10 mL 3 mol L⁻¹ 盐酸, 沸水浴 40 min 后, 冷却加入 10 mL 3 mol L⁻¹ 的 NaOH 中和, 冷却后定容至 50 mL, 取部分离心, 上清用于淀粉含量的测定。可溶性糖和淀粉样品稀释合适的倍数后, 用蒽酮比色法在 620 nm 测试吸光度(Evolution 201 紫外/可见分光光度计, Thermo), 以葡萄糖作标准曲线计算样品中可溶性糖含量, 淀粉的含量计算时乘以 0.9 的转换系数。

1.3.4 全氮含量测定 利用 VELP-UDK169 型凯氏定氮仪测定样品的氮素含量。

1.3.5 基因表达水平检测 选用 BR 和 SL 生物合成、代谢和信号转导途径上的关键基因 19 个, 其功能和所用的引物序列见表 2, 内参使用 *GAPDH* 基因, 所有引物均由北京华大基因研究中心合成, 引物设计来自 qPCR 引物数据库^[16]。采用 TRIzol 法提取头季稻收获前 2 d 下部节位腋芽和叶片样品的总 RNA, 按照 RevertAid RT Kit (Thermo Scientific)进行 cDNA 单链合成, 稀释 10 倍后作为 qRT-PCR 模板; 采用 ABI Quant Studio 6 荧光定量 PCR 仪(美国)进行 qRT-PCR 检测, 并按照 KOD SYBR qPCR Mix (Toyobo)方法配置反应体系, 采用 2^{-ΔΔCt} 法计算基因相对表达量。

表 2 基因表达分析的引物

Table 2 Primers for qRT-PCR

基因功能 Gene function	基因 Gene	基因座位 Locus	上游引物 Forward primer (5'-3')	下游引物 Reverse primer (5'-3')
内参 References	<i>GAPDH</i>	Os02g0601300	CATGTTCAAGTATGACACCGTC	CACCAGTAGACTCAACAACGTA
BR 合成 BR synthesis	<i>CYP90B</i>	Os03g0227700	GAAGATCCTGCCGGTGTTAG	TACTCTTCATCTCCAGGGATT
	<i>CYP90A</i>	Os12g0139300	AGCCTCATCAATCTCACTCATT	GTCTTGACGCCGAGATGAG
	<i>D2</i>	Os01g0197100	CCAACTGGAAGAGGAGAACATA	ACATGTAGTCTGTCCATTGCAA
	<i>CYP85A2</i>	Os03g0602300	TGGAGAAGAACATGGAATCACA	GGAATGTTGCAATTTCTACGGT
	<i>CYP734A1-1</i>	Os06g0600400	GCTAGCTAGGAAAAGACAGGAA	GTACCACTAGTCTGTTAGCGAG
	<i>CYP 734A1-2</i>	Os01g0388000	ACCACCACTGGAAGAAAATCTA	CGTCTGTGTTCTTGTTGTTGTT
BR 信号转导 BR signal transduction	<i>BRI</i>	Os01g0718300	GATGGCAATGTTCAAGGAGATC	GAATGACTGTTGTTTCTACGGG
	<i>BSK</i>	Os10g0571300	CTTTTGAGTGGGAAGCACATAC	TTAGCATACTGCCCTTCTAAGG
	<i>BKI</i>	Os08g0474500	GTCGTCCTTGTTCCAATAATCG	CCGAGATGATGAACGAGTG
	<i>BZR</i>	Os07g0580500	ATTTGGGCGATTTCATTCTAGC	CGTGAATAAAATCAGCCGTGAT
	<i>CYCD3</i>	Os09g0111100	AGGGTTCAGTCCAAGAAAAAGA	GACAAAACAGCTTCTTCCTCAC
SLs 合成 SLs synthesis	<i>D10</i>	Os04g0550600	TGCAAAGAAGATAGGGACAGAG	GGAATCCCATTGGAAAAGTGAG
	<i>D17</i>	Os01g0746400	CTGTACAAGTTCGAGTGGCA	GTTGATGAAGTGGAAACGTCAC
	<i>D27</i>	Os11g0587000	AGAAGCTTCTGGGCTAAAGAAT	ACCTTGATCATTTGTGAGGATGT
SLs 信号转导 SLs signal transduction	<i>D3</i>	Os06g0154200	ATCTTTCACTATGGGAGCGATT	CATGGATGAAAAGCTTCCTGAG
	<i>D14</i>	Os03g0203200	AGAAAAGAGAGAGAAGAAGCGAG	CGCGCTCCCTTTTATATACTA
	<i>D53</i>	Os11g0104300	CTTCCTCTCCAAATTCCTT	AGAGAAGAGAAAAGGCTTGACC
	<i>SPL14</i>	Os08g0509600	GATGGATTGGTCTCTGTAGAGG	TTGAACACAAAATAAGGGCAGG
	<i>TBI</i>	Os03g0706500	CAATCTTGTTGAGCACC GAATTG	GTGTGTGGATGGATGATCACAT

1.4 数据处理分析

用 Microsoft Excel 2013 软件进行数据整理、计算并进行方差分析和差异显著性分析, 用 SigmaPlot 10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同水稻品种的再生率

13 个水稻品种的再生力存在着较大的差异(表 3),

其变化范围为 1.26~2.38。其中谷优 676 最高, 泸优明占再生力最低。13 个品种头季产量变化范围为 7.65~10.13 t hm⁻², 再生季产量范围为 4.05~6.57 t hm⁻², 品种间头季、再生季和周年产量均存在显著差异(表 3)。然而, 13 个品种的再生力与再生季、头季及周年产量之间均无显著的相关性, 决定系数 R^2 分别仅为 0.0383、0.0131 和 0.0364 (图 1)。

表 3 不同品种的生育期、产量和再生力

Table 3 Life duration, yield, and regeneration rate of different rice cultivars

品种 Cultivar	头季生育期 Main crop duration (d)	再生季生育期 Ratoon crop duration (d)	总生育期 Whole crop duration (d)	头季产量 Main yield (t hm ⁻²)	再生季产量 Ratoon yield (t hm ⁻²)	年产量 Annual yield (t hm ⁻²)	再生力 Regeneration rate
谷优 676 GY676	136	71	207	9.42 b	5.25 c	14.37 cd	2.38 a
晶两优 534 JLY534	145	72	217	9.48 b	6.17 b	15.65 a	1.99 b
晶两优华占 JLYHZ	140	72	212	8.98 c	5.03 c	14.01 cd	1.97 b
智两优 5336 ZLY5336	145	72	217	7.65 e	4.45 d	12.10 f	1.94 b
晶两优粤农丝苗 JLYSM	145	72	217	8.80 c	4.58 d	13.38 e	1.86 b
隆两优华占 LLYHZ	142	72	214	10.13 a	4.53 d	14.66 b	1.85 b
隆两优 3463 LLY3463	145	72	217	9.90 a	4.68 d	14.60 b	1.71 c
晶两优 1377 JLY1377	147	74	221	9.83 a	5.10 c	14.93 b	1.68 c
深两优 7011 SLY7011	147	74	221	8.40 d	4.58 d	12.98 e	1.60 c
甬优 4949 YY4949	134	77	210	9.08 c	6.57 a	15.65 a	1.57 d
徽两优丝苗 HLYSM	145	72	217	8.18 d	4.05 e	12.23 f	1.55 d
赣优 7076 GY7076	136	71	207	8.94 c	4.73 d	13.67 c	1.43 d
泸优明占 LYMZ	135	71	206	9.20 bc	4.65 d	13.85 c	1.26 e

同一类型同一列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著。缩略词同表 1。

Within a column for the same variety type, values followed by different lowercase letters are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

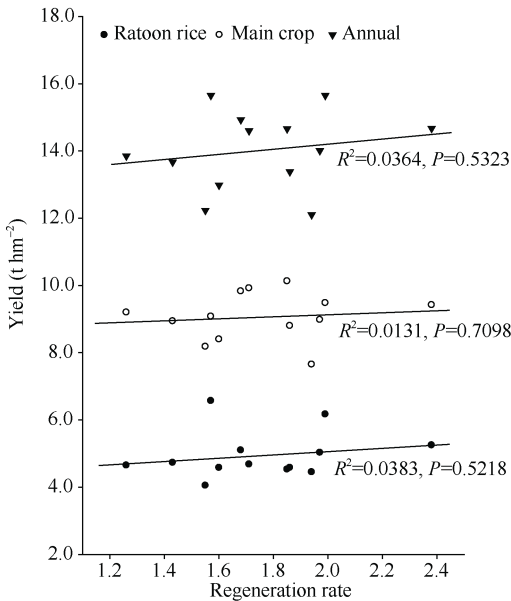
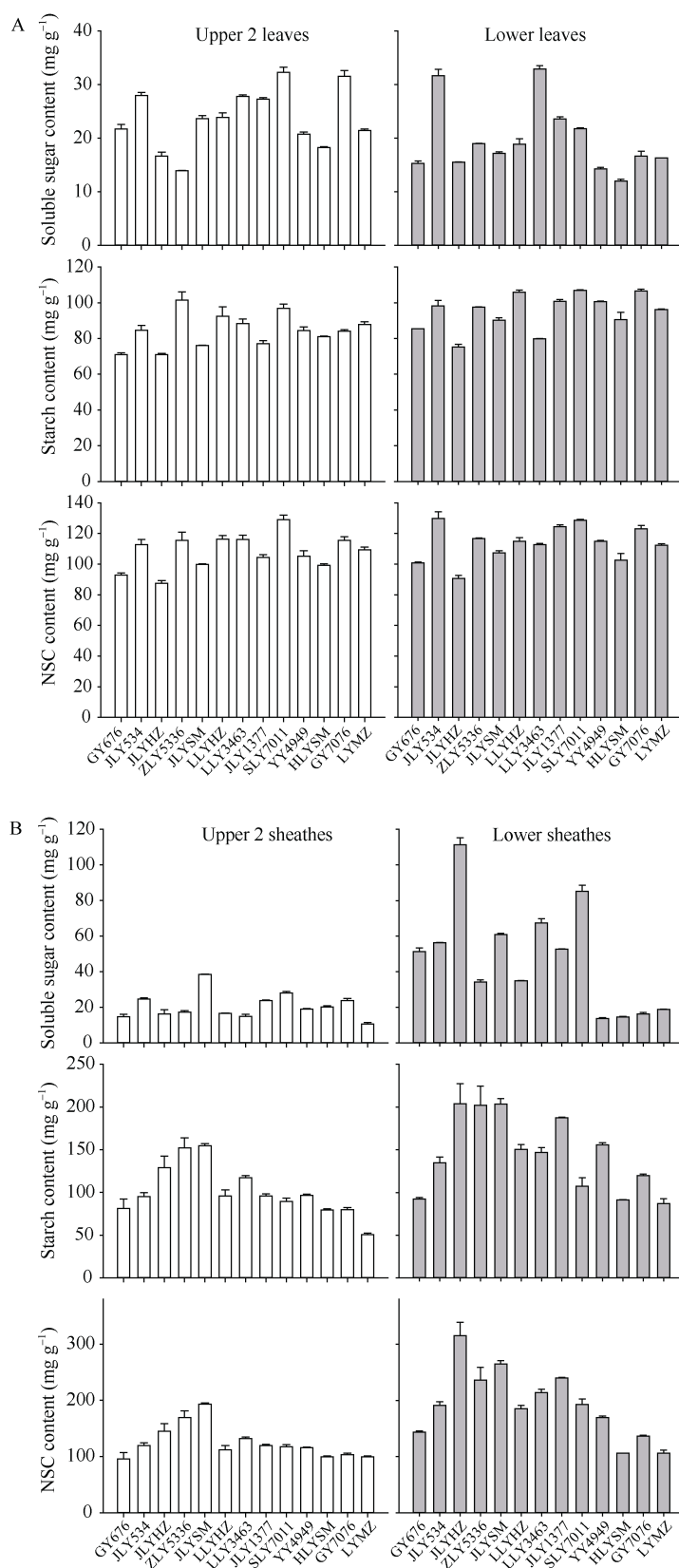


图 1 13 个杂交稻品种再生力与再生季、头季及周年产量的相关性
Fig. 1 Relationships between regeneration rate and ratoon season, main season, and annual yields for 13 hybrid rice cultivars

2.2 头季稻收获前不同节位叶片、叶鞘和茎秆的 NSC 含量

图 2 显示了 13 个水稻品种头季收获前植株上、下不同节位叶片、叶鞘和茎秆的可溶性糖(soluble sugar, SS), 淀粉和 NSC 含量。叶片中 SS 的变化范围分别为 13.9~32.3 mg g⁻¹ 和 12.0~32.9 mg g⁻¹, 淀粉含量的变化范围分别为 70.9~101.5 mg g⁻¹ 和 75.3~106.8 mg g⁻¹, NSC 含量变化范围为 87.6~129.1 mg g⁻¹ 和 90.8~129.9 mg g⁻¹; 叶鞘中 SS 含量变化范围分别为 10.6~38.5 mg g⁻¹ 和 13.8~111.4 mg g⁻¹, 淀粉含量的变化范围分别为 50.7~154.7 mg g⁻¹ 和 87.1~203.8 mg g⁻¹, NSC 含量变化范围为 95.8~193.2 mg g⁻¹ 和 105.9~315.2 mg g⁻¹; 茎秆中 SS 含量变化范围分别为 54.8~168.6 mg g⁻¹ 和 41.4~213.0 mg g⁻¹, 淀粉含量的变化范围分别为 75.9~173.5 mg g⁻¹ 和 79.3~394.2 mg g⁻¹, NSC 含量变化范围为 109.5~304.7 mg g⁻¹ 和 125.3~565.9 mg g⁻¹。方差分析表明品种间以及上下节位间的 SS、淀粉和 NSC 含量均存在极显著的差异(表 4)。各个组分在上、下部位节位叶片之间的差异明显小于叶鞘和茎秆。



(图 2)

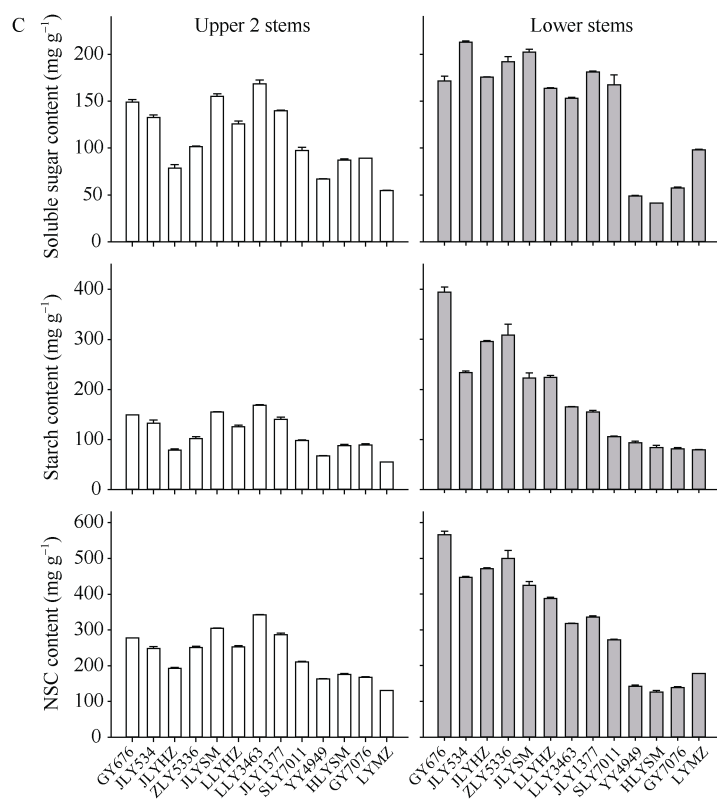


图 2 头季收获前水稻植株上部与下部节位叶片(A)、叶鞘(B)和茎秆(C)的可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物含量
Fig. 2 Soluble sugar, starch, and NSC content of the upper and lower leaves (A), sheaths (B), and stems (C) before main crop harvest in rice
缩略词同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1.

表 4 不同水稻品种不同节位间可溶性糖、淀粉和 NSC 含量方差分析
Table 4 ANOVA of soluble sugar, starch, and NSC contents of leaf, sheath, and stem in different rice varieties

器官 Organ	差异源 Source of variation	自由度 df	可溶性糖 SS		淀粉 Starch		非结构性碳水化合物 NSC	
			F	P	F	P	F	P
叶片 Leaf	节位 Node site	1	2113.78	8.66E-44	1727.37	1.44E-41	594.95	3.92E-30
	品种 Cultivar	12	854.64	3.12E-55	387.53	2.20E-46	497.91	3.51E-49
叶鞘 Sheath	节位 Node site	1	12,932.43	5.13E-64	832.86	1.13E-33	2473.73	1.59E-45
	品种 Cultivar	12	1391.03	1.05E-60	173.85	1.63E-37	308.29	7.72E-44
茎秆 Stem	节位 Node site	1	3384.81	5.26E-49	1396.50	3.03E-39	3923.92	1.19E-50
	品种 Cultivar	12	2564.40	1.35E-67	1476.25	2.24E-61	3189.50	4.71E-70

SS: soluble sugar; NSC: non-structural carbohydrate.

图 3-A、B 和 C 分别显示了 13 个品种上部和下部节位的叶片、叶鞘和茎秆中 SS、淀粉和 NSC 含量的分布特征。可见上部和下部节位叶片可溶性糖、淀粉和 NSC 含量在 13 个品种间变异幅度比较一致, 没有出现较大的偏离值。而在叶鞘和茎秆中, 下部节位的箱体高度明显高于上部节位, 且出现较大的偏离值。表明一些品种在下部节位的叶鞘和茎秆中积累了更多的 NSC。

进一步将不同节位不同器官的 NSC 含量分别与品种的再生率进行相关性分析表明, 下部茎秆的 NSC 含量与再生率高度相关(表 5)。特别是下部节位茎秆的淀粉含量和 NSC 含量与品种的再生率决定系数分别达到 0.9000 和 0.8303, 统计显著性 P 值远小于 0.001。试验表明水稻下部节位茎秆的储藏物质淀粉对于腋芽的萌发可能具有极为重要的作用。

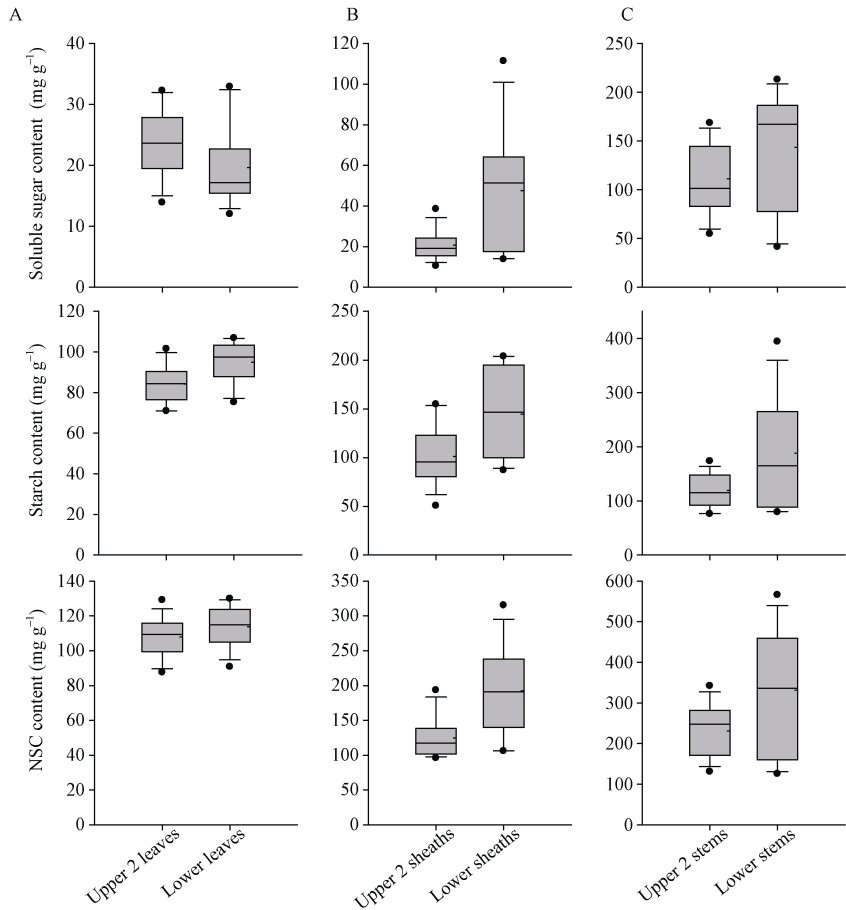


图 3 头季收获前水稻植株上部与下部节位叶片(A)、叶鞘(B)和茎秆(C)的可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物含量的统计特征
Fig. 3 Descriptive statistics of soluble sugar, starch, and NSC content of the upper and lower leaves (A), sheaths (B), and stems (C) before main crop harvest in rice

箱图内的实线和虚线分别表示中位值和平均值;箱图的上下边表示所有数据的上、下四分位数,底部和顶部条形表示第 5 和第 95 个百分位,底部和顶部圆点分别表示异常值。

The solid and dashed lines within the boxes indicate medians and means, respectively; the upper and lower box edges of the boxes represent the 25th and 75th percentiles of all the data, the bottom and top bars represent the 5th and 95th percentiles, and the bottom and top dots represent the outliers, respectively.

表 5 再生力与不同部位叶片、叶鞘和茎秆的 SS、淀粉和 NSC 含量的相关性

器官		可溶性糖 SS			淀粉 Starch			非结构性碳水化合物 NSC		
Organ	Site	R^2	F	P	R^2	F	P	R^2	F	P
叶片 Leaf	上部 Upper	0.0684	0.8077	0.3881	0.1077	1.3276	0.2737	0.1593	2.0851	0.1766
	下部 Lower	0.0150	0.1678	0.6900	0.1692	2.2408	0.1625	0.1029	1.2623	0.2851
叶鞘 Sheath	上部 Upper	0.0002	0.0026	0.9603	0.1917	2.6093	0.1345	0.0706	0.8362	0.3801
	下部 Lower	0.2005	2.7586	0.1249	0.0784	0.9356	0.3542	0.1709	2.2681	0.1602
茎秆 Stem	上部 Upper	0.3241	5.2743	0.0423	0.2771	4.2160	0.0646	0.3317	5.4589	0.0394
	下部 Lower	0.4442*	8.7913	0.0129	0.9000**	98.9956	0.0000	0.8303**	53.8256	0.0000

加粗的数据是为了突出其相关性达到了极显著水平。

Data in bold are to highlight that the correlations have reached an extremely significant level. SS: soluble sugar; NSC: non-structural carbohydrate.

2.3 头季稻收获前不同节位的叶片、叶鞘和茎秆的全氮含量

图 4 显示了 13 个水稻品种头季收获前植株上、下不同节位叶片、叶鞘和茎秆的全氮含量。品种间以及上下节

位间的全氮含量除了上下部茎秆之间差异不显著 ($P=0.257$)外, 均存在极显著的差异(P 值均远小于 0.001)。上、下部节位叶片, 叶鞘和茎秆中全氮的变化范围分别为 1.842%~3.508%和 11.171%~2.757%, 0.601%~1.051%和

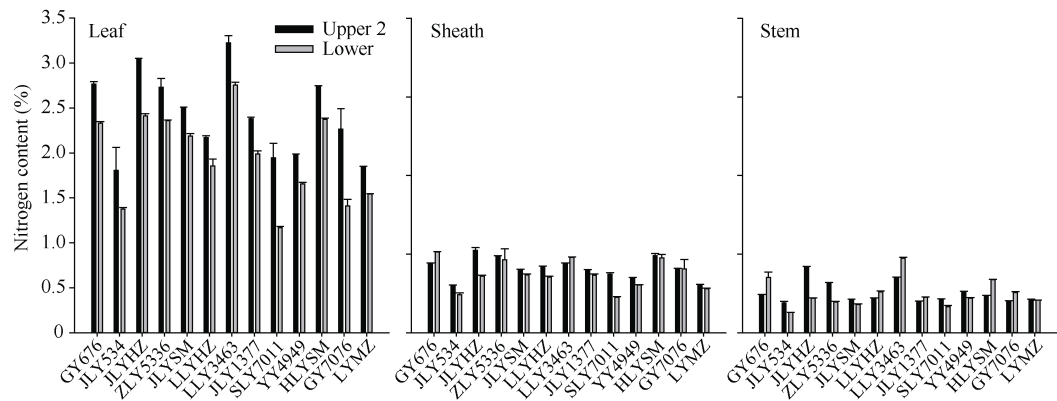


图 4 头季收获前水稻植株上部与下部节位叶片(左)、叶鞘(中)和茎秆(右)的全氮含量
Fig. 4 Total nitrogen content of the upper and lower leaves (left), sheaths (mid), and stems (right) before main crop harvest in rice
缩略词同表 1。Abbreviations are the same as those given in Table 1.

0.452%~1.028%，以及 0.379%~0.830%和 0.260%~0.947%。13 个品种上部叶片的氮素含量均显著大于下部叶片的氮素含量，而在叶鞘和茎秆中，则有部分品种表现出植株下部组织的氮素含量更高。例如，再生率最高的品种谷优 676 茎秆和叶鞘中全氮含量植株下部比上部分别高 17.22%和 47.18%。相关性分析表明各部位氮素含量与再生率的相关性均不显著(R^2 范围为 0.0056~0.1864)。

2.4 BR 合成及信号途径关键基因在头季稻收获前再生腋芽中的表达

选择 3 个再生率高的品种谷优 676、晶两优 534 及智

两优 5336 和 1 个再生率较低但再生季产量高的品种甬优 4949，对其腋芽中 BR 合成、代谢及信号转导途径的关键基因表达进行了 qRT-PCR 分析。如图 5 所示，BR 合成上游基因 *CYP90B* 在再生率高的 3 个品种中表达量相对低于甬优 4949，而在 BR 合成中、下游的 *CYP90A*、*D2*、*CYP85A2* 等基因的表达量则显著高于甬优 4949；参与 BR 羟基化代谢的 *CYP734A1* 基因则是再生力强的品种普遍低于甬优 4949。可见强再生力品种具有较强的 BR 合成能力，而且 BR 代谢的速率也慢，这样可能维持细胞内较高的 BR 含量。

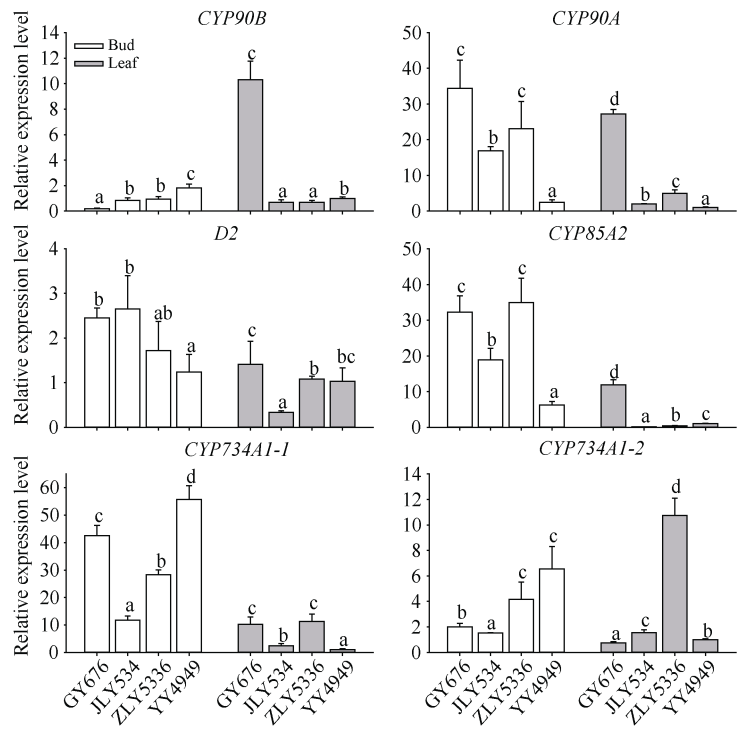


图 5 头季收获前水稻腋芽和叶片 BR 合成与代谢关键基因的相对表达量
Fig. 5 Relative expression levels of key genes in BR synthesis and metabolism in rice buds and leaves before main crop harvest
缩略词同表 1。同一类型柱图上方不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著。
Abbreviations are the same as those given in Table 1. Bars superscripted by different lowercase letters are significantly different at the 0.05 probability level.

对于 BR 信号转导过程中的关键基因表达分析发现(图 6), 3 个高再生率品种腋芽中 BR 受体 *BRI* 基因的表达量均显著高于甬优 4949; 同样, 信号通路中的 BSK 表达也具有相同的特征。而抑制 BR 与受体 *BRI* 结合的 *BKI* 基因的表达情况则正好相反, 反馈抑制 BR 合成途径基因 *BZR* 基因在甬优 4949 中表达量也显著高

于其他 3 个高再生率品种。BR 信号通路末端调控细胞分裂的转录因子 *CYCD3* 的表达量在 3 个高再生率品种中也显著高于甬优 4949。

叶片中, BR 合成、代谢和信号转导途径的基因表达量一般都低于腋芽中。而且其表达量与再生率没有相关性。

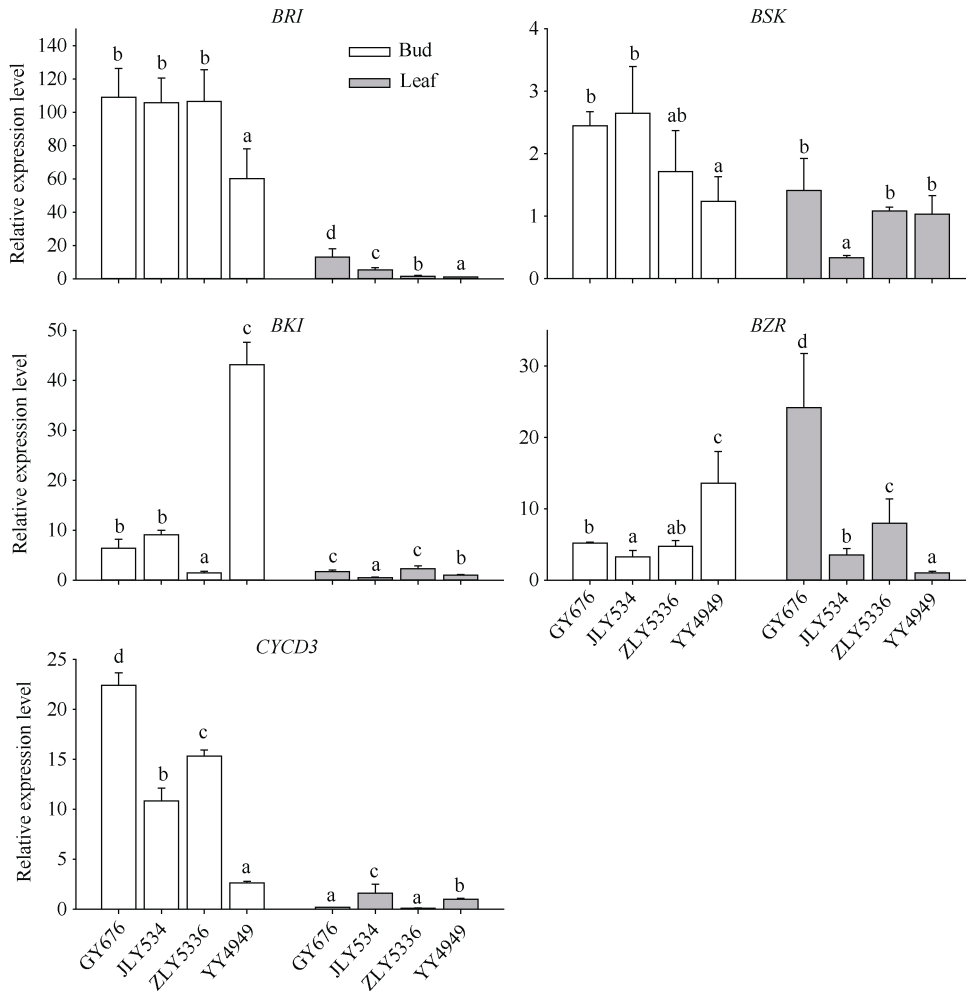


图 6 头季收获前水稻腋芽和叶片 BRs 信号转导途径关键基因的相对表达量

Fig. 6 Relative expression levels of key genes in BR signalling pathway in rice buds and leaves before main crop harvest

缩略词同表 1。同一类型柱图上方不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Table 1. Bars superscripted by different lowercase letters are significantly different at the 0.05 probability level.

2.5 SL 合成及信号转导途径关键基因在头季稻收获前再生腋芽中的表达

如图 7 所示, 水稻中参与 SL 合成的 *D27*、*D17* 和 *D10* 中, 合成途径上游的基因 *D27* 在甬优 4949 腋芽中具有极高的表达量, 是其他 3 个高再生率品种中表达量的 30 倍以上, 而合成途径中间和下游的 *D17* 和 *D10* 的表达量与再生率没有明显的相关特征。SL 信号转导途径中的 *D3*、*D14*、*D53*、*SPL14* 和 *TB1* 基因, 除 *D14* 在 4 个品种中的表达特征比较特异外, 其他 4 个基因在晶两优 534 腋芽中的表达明显高于另外 3 个品种。而在叶片中, *TB1* 和 *SPL14*

表达量极低, 几乎检测不到; *D3*、*D14* 和 *D53* 的表达在再生率高的 3 个品种中高于甬优 4949。

3 讨论

再生季产量不高和不稳定, 制约着再生稻大面积推广和应用, 增大再生季亩穗数是提高和稳定再生季产量的主导栽培措施。再生力与再生季产量存在显著的相关性^[17], 再生力是再生稻品种选育和筛选的关键指标之一^[1-2,18]。而本研究中, 13 个品种的再生力与再生季及全年产量均无显著的相关性。再生季产量不仅取决于穗数,

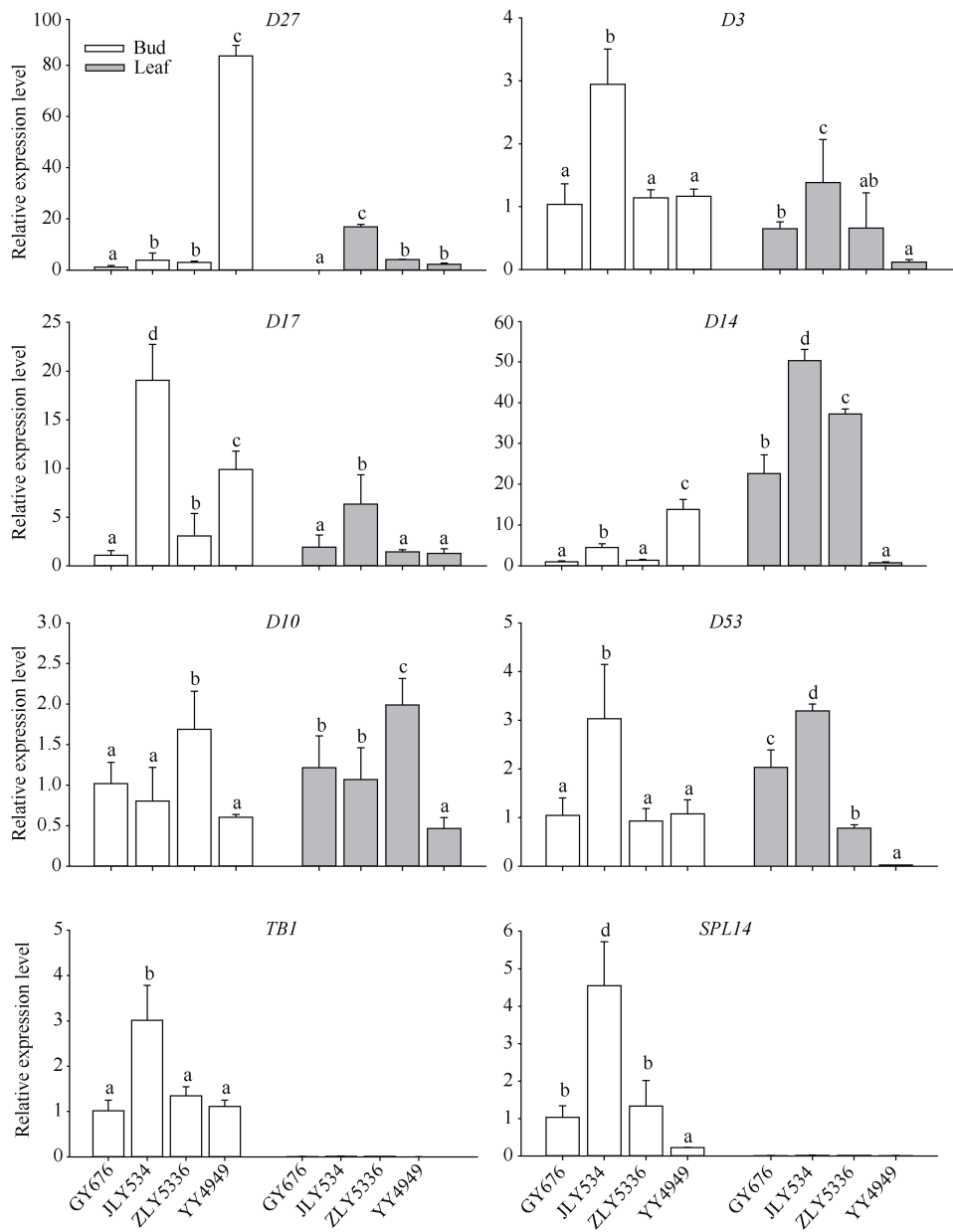


图 7 头季收获前水稻腋芽和叶片 SL 合成和信号转导途径关键基因的相对表达量
Fig. 7 Relative expression levels of key genes in SL synthesis and signalling pathway in rice buds and leaves before main crop harvest
缩略词同表 1。同一类型柱图上方不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Table 1. Bars superscripted by different lowercase letters are significantly different at the 0.05 probability level.

还决定于穗粒数。如图 1 所示, 本研究中两个偏离直线回归较大的品种为晶两优 534 和甬优 4949, 它们的再生季产量为所测试品种中最大, 均超过 6 t hm^{-2} , 而它们的再生力则相差极大, 分别为 1.99 和 1.57; 穗粒数分别为 92.6 和 123.3, 甬优 4949 再生季较多的穗粒数弥补了其再生率的不足。何爱斌等^[19]的研究中也表明籼粳杂交稻甬优 4949 的再生率为 1.45, 再生季穗粒数为 120 粒, 其穗粒数远高于另一籼型杂交稻两优 6326。可见, 大穗型和多穗型品种类型的差异会对再生率和再生季产量相关性分析产生影响, 将再生力作为关键筛选指标可能仅适用于多穗

型的品种。
早期的再生稻生产注重高留桩, 以快速建立再生季高产群体, 保障再生季能安全齐穗; 所选择的品种高位腋芽萌发快^[19-20]; 然而, 在当前的机械化生产过程中, 高位腋芽容易受到碾压而难以恢复, 导致再生季产量受到影响。因此, 低位节腋芽萌发快的品种成为机械化再生稻生产的关键之一。本研究利用的江西南部再生稻筛选平台, 也是通过低留桩进行品种再生力测试。采用低留桩方式, 基部节位萌发的芽比例增加, 低节位芽发育时期长于高位芽, 穗粒数明细增多, 这也可能是导致所测试品种的

再生力与再生季产量相关性较弱的原因。

研究表明强再生力品种头季具有更高的茎鞘的干物重^[7], 近年来进一步研究证明收获后稻桩的干物重^[9]以及稻桩的 NSC^[10]含量均与再生力显著相关。本试验对 13 个品种的上部 2 节位和下部其他节位的叶片、叶鞘和茎秆的 NSC 及氮素含量进行了详细地分析, 结果表明水稻下部节位茎秆的淀粉和 NSC 含量与再生力具有极显著的相关性, 而与上部节位茎秆的淀粉和 NSC 含量没有显著的相关性, 而且茎秆主要储藏物质淀粉含量与再生率相关性最大。同时, 上下不同节位的叶鞘及叶片中的淀粉和 NSC 含量也与再生力没有相关性。可见, 直接为腋芽萌发提供物质和能量的下部节位的茎秆对水稻腋芽生长具有重要意义, 可以将水稻下部节位茎秆的淀粉含量作为强再生力品种筛选的关键指标。再生力强的品种在下部节位茎秆淀粉含量高, 而上部节位茎秆含量并不突出, 反而一些再生力居中的品种如隆两优 3446 上部节位茎秆的含量较多(图 2-C), 暗示其可能高位节腋芽萌发快。下一步需要细化研究下部不同节位在抽穗后不同阶段的淀粉含量与再生芽萌发的关系, 为量化茎秆中淀粉含量作为再生率的筛选指标提供依据。本研究不同器官的氮素含量与再生力均无相关性, 然而头季齐穗后 10~20 d 增施氮肥是再生季高产的重要调控措施^[11-12,21], 表明氮素本身不直接促进再生芽的萌发, 它可能通过延缓叶片衰老, 维持头季稻花后光合物质生产能力^[1], 促进多余的光合产物以淀粉形式储存在茎秆中。

BR 和 SL 参与植株分枝的调控^[22-23]。在水稻中, 也陆续鉴定到一批参与分蘖形成的基因, 相当一部分属于 BR 和 SL 生物合成和信号转导途径中的关键基因^[24-29]。本研究对 3 个强再生力品种和一个再生力一般的品种的相关基因表达进行了分析, 也证明了这些基因同样能调控水稻再生腋芽的发育。再生力强的 3 个品种中, 促进分蘖的激素 BR 的合成和信号转导基因表达量显著高于再生力低的品种甬优 4949, 而抑制分蘖的激素 SL 的合成和信号途径的基因则表达量低。Xu 等^[30]对汕优 63 腋芽萌发不同阶段的蛋白质组分析也发现了参与 BR 合成的 4 个蛋白含量在腋芽萌发过程中含量逐渐增加。我们在头季收获前 15 d 对晶两优 534 喷施芸薹素, 发现收割后 4 d 稻桩茎秆的可溶性糖和淀粉含量比对照均增加 50%以上, 其再生率和再生季产量也显著提高(未发表结果), 表明激素信号可能调控头季稻的碳水化合物代谢及其流向。本研究中再生力强的品种中 BR 合成和信号转导基因表达水平高, 下部节位茎秆淀粉积累量也高, 两者之间是否存在相互调控关系尚需要进一步的深入研究。同样, 不同节位的萌发腋芽 BR 和 SL 合成和信号转导相关基因的表达水平是否存在差异也需要作进一步研究。

近些年, 谷优 676 在福建尤溪屡破年最高产量, 最高年次产量已达 19.5 t hm^{-2} , 它具有穗大粒多, 再生力强的

特点^[31]。本研究发现谷优 676 的下部节位茎秆的淀粉和 NSC 含量显著高于其他品种, 同时, 促进腋芽发育的 BR 合成和信号转导途径基因表达量高, 而抑制腋芽萌发的 SL 合成和信号转导途径基因表达量低。这为我们利用该品种解析再生芽萌发机制提供了良好的材料基础。

References

- [1] 徐富贤, 熊洪, 张林, 朱永川, 蒋鹏, 郭晓艺, 刘茂. 再生稻产量形成特点与关键调控技术研究进展. 中国农业科学, 2015, 48: 1702–1717.
Xu F X, Xiong H, Zhang L, Zhu Y C, Jiang P, Guo X Y, Liu M. Progress in research of yield formation of ratooning rice and its high-yielding key regulation technologies. *Sci Agric Sin*, 2015, 48: 1702–1717 (in Chinese with English abstract).
- [2] 林文雄, 陈鸿飞, 张志兴, 徐倩华, 屠乃美, 方长旬, 任万军. 再生稻产量形成的生理生态特性与关键栽培技术的研究与展望. 中国生态农业学报, 2015, 23: 392–401 (in Chinese with English abstract).
Lin W X, Chen H F, Zhang Z X, Xu Q H, Tu N M, Fang C X, Ren W J. Research and prospect on physio-ecological properties of ratoon rice yield formation and its key cultivation technology. *Chin J Eco-Agric*, 2015, 23: 392–401.
- [3] Lin W. Developmental status and problems of rice ratooning. *J Integr Agric*, 2019, 18: 246–247.
- [4] 徐富贤, 熊洪. 杂交中稻粒叶比与再生力的关系. 中国水稻科学, 2000, 14: 249–252.
Xu F X, Xiong H. Relationship between ratio of grain to leaf area and ratooning ability in middle season hybrid rice. *Chin J Rice Sci*, 2000, 14: 249–252 (in Chinese with English abstract).
- [5] 徐富贤, 熊洪, 赵甘霖, 洪松. 杂交中稻强再生力品种的冠层特征研究. 作物学报, 2002, 28: 426–430.
Xu F X, Xiong H, Zhao G L, Hong S. A study on the canopy characters of mid-season hybrid rice in relation to their ratooning ability. *Acta Agron Sin*, 2002, 28: 426–430 (in Chinese with English abstract).
- [6] 任天誉, 张晓春, 王培华, 李经勇. 杂交中稻、再生稻两季高产组合的主要特征特性及配合力效应. 西南农业学报, 2005, 18: 382–386.
Ren T J, Zhang X C, Wang P H, Li J Y. Analysis of combining ability effect and the dominant characteristics of crosses with high yields in twice of hybrid mid-season and ratooning rice. *Southwest Chin J Agric Sci*, 2005, 18: 382–386 (in Chinese with English abstract).
- [7] 任天誉, 蒋志成, 王培华, 李经勇, 张晓春, 鲁远源, 刘贤双. 杂交中稻再生力与头季稻农艺性状的相关性研究. 作物学报, 2006, 32: 613–617.
Ren T J, Jiang Z C, Wang P H, Li J Y, Zhang X C, Lu Y Y, Liu X S. Correlation of ratooning ability with its main crop agronomic traits in midseason hybrid rice. *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 613–617 (in Chinese with English abstract).
- [8] 徐富贤, 熊洪, 洪松. 杂交中稻抽穗后再生芽生长与头季稻茎鞘物质积累的关系. 中国水稻科学, 1997, 11: 160–164.
Xu F X, Xiong H, Hong S. Relation between axillary bud growth and matter accumulation of stem-sheath after heading of main crop in hybrid rice. *Chin J Rice Sci*, 1997, 11: 160–164 (in Chi-

- nese with English abstract).
- [9] Chen Q, He A B, Wang W Q, Peng S B, Huang J L, Cui K H, Nie L X. Comparisons of regeneration rate and yields performance between inbred and hybrid rice cultivars in a direct seeding rice-ratoon rice system in central China. *Field Crops Res*, 2018, 223: 164–170.
 - [10] He A B, Wang W Q, Jiang G L, Sun H J, Jiang M, Man J G, Cui K H, Huang J L, Peng S B, Nie L X. Source-sink regulation and its effects on the regeneration ability of ratoon rice. *Field Crops Res*, 2019, 236: 155–164.
 - [11] 凌后鸿, 苏祖芳, 侯康平, 郭宏文. 水稻潜伏芽生长和穗分化形成规律及其应用的研究. *中国农业科学*, 1989, 22(1): 35–43. Ling Q H, Su Z F, Hou K P, Guo H W. Studies on the growth and panicle differentiation of resting bud and its application in rice plants. *Sci Agric Sin*, 1989, 22(1): 35–43 (in Chinese with English abstract).
 - [12] Wang Y C, Zheng C, Xiao S, Sun Y T, Huang J L, Peng S B. Agronomic responses of ratoon rice to nitrogen management in central China. *Field Crops Res*, 2019, 236: 107569.
 - [13] 陈鸿飞, 庞晓敏, 张仁, 张志兴, 徐倩华, 方长句, 李经勇, 林文雄. 不同水肥运筹对再生季稻根际土壤酶活性及微生物功能多样性的影响. *作物学报*, 2017, 43: 1507–1517. Chen H F, Pang X M, Zhang R, Zhang Z X, Xu Q H, Fang C X, Li J Y, Lin W X. Effects of different irrigation and fertilizer application regimes on soil enzyme activities and microbial functional diversity in rhizosphere of ratooning rice. *Acta Agron Sin*, 2017, 43: 1507–1517 (in Chinese with English abstract).
 - [14] Zhang C, Bai M Y, Chong K. Brassinosteroid-mediated regulation of agronomic traits in rice. *Plant Cell Rep*, 2014, 33: 683–696.
 - [15] Liang J, Liu X, Xiong G S, Liu H H, Chen F L, Wang L, Meng X B, Liu G F, Yu H, Yuan Y D, Yi W, Zhao L H, Ma H L, He Y Z, Wu Z S, Melcher K, Qian Q, Xu H E, Wang Y H, Li J Y. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 2013, 504: 401–405.
 - [16] Lu K, Li T, He J, Chang W, Zhang R, Liu M, Yu M N, Fan Y H, Ma J Q, Sun W, Qu C M, Liu L Z, Li N N, Liang Y, Wang R, Qian W, Tang Z L, Xu X F, Lei B, Zhang K, Li J N. qPrimerDB: a thermodynamics-based gene-specific qPCR primer database for 147 organisms. *Nucleic Acids Res*, 2018, 46: D1229–D1236.
 - [17] 唐浩, 陈立云, 杨益善, 肖应辉, 李军民. 水稻的再生率及其与产量性状的关系. *杂交水稻*, 2003, 18(3): 55–58. Tang H, Chen L Y, Yang Y S, Xiao Y H, Li J M. Correlation of ratoon rate of rice to yield characters. *Hybrid Rice*, 2003, 18(3): 55–58 (in Chinese with English abstract).
 - [18] 胡志华, 李大明, 徐小林, 黄庆海, 柳开楼, 胡惠文, 叶会财, 周利军, 余喜初. 再生稻轻简化种植技术研究进展. *中国稻米*, 2017, 23(3): 13–17. Hu Z H, Li D M, Xu X L, Huang Q H, Liu K L, Hu H W, Ye H C, Zhou L J, Yu C X. Research progress of simplified cultivation technology of ratoon rice. *China Rice*, 2017, 23(3): 13–17 (in Chinese with English abstract).
 - [19] 刘怀珍, 黄庆, 陆秀明, 李康活, 李惠芬, 张彬. 一季中晚稻-再生稻高产栽培技术研究. *广东农业科学*, 2012, 39(20): 1–3. Liu H Z, Huang Q, Lu X M, Li K H, Li H F, Zhang B. Study on high-yielding cultivation techniques in the ratoon rice of single-middle-late season rice. *Guangdong Agric Sci*, 2012, 39(20): 1–3 (in Chinese with English abstract).
 - [20] 李义珍. 南方再生稻超高产理论与技术模式研究及应用. 福州: 福建科学技术出版社, 2008. Li Y Z. Research and Application of Super High Yield Theory and Technical Model of Ratoon Rice in Southern China. Fuzhou: Fujian Science and Technology Press, 2008 (in Chinese).
 - [21] 何爱斌, 于朋超, 陈乾, 姜广磊, 王慰亲, 聂立孝. 甬优 4949 和超优 1000 在华中地区再生稻种植的氮肥运筹研究. *中国水稻科学*, 2019, 33: 47–56. He A B, Yu P C, Chen Q, Jiang G L, Wang W Q, Nie L X. Optimizing the nitrogen management for Yongyou 4949 and Chaoyou 1000 in ratoon rice system in central China. *Chin J Rice Sci*, 2019, 33: 47–56.
 - [22] Wang Y H, Li J Y. The plant architecture of rice (*Oryza sativa*). *Plant Mol Biol*, 2005, 59: 75–84.
 - [23] Binne Z, Pospisil T, Zeljkovic S A. Strigolactones: new plant hormones in action. *Planta*, 2016, 243: 1311–1326.
 - [24] Hong Z, Ueguchi-Tanaka M, Umemura K, Uozu S, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Ashikari M, Kitano H, Matsuoka M. A rice brassinosteroid-deficient mutant, ebisu dwarf (d2), is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450. *Plant Cell*, 2003, 15: 2900–2910.
 - [25] Tong H N, Liu L C, Jin Y, Du L, Yin Y H, Qian Q, Zhu L H, Chu C C. DWARF AND LOWTILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice. *Plant Cell*, 2012, 24: 2562–2577.
 - [26] Bai M Y, Zhang L Y, Gampala S S, Zhu S W, Chong K, Wang Z Y. Functions of OsBZR1 and 14-3-3 proteins in brassinosteroid signaling in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 13839–13844.
 - [27] Jiang L, Liu X, Xiong G S, Liu H H, Chen F L, Wang L, Meng Xi B, Liu G F, Yu H, Yuan Y D, Yi W, Zhao L H, Ma H L, He Y Z, Wu Z S, Melcher K, Qian Q, Xu H E, Wang Y H, Li J Y. DWARF53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 2013, 504: 401–405.
 - [28] Lin H, Wang R, Qian Q, Yan, M X, Meng X B, Fu Z M, Yan C Y, Jiang B, Su Z, Li J Y, Wang Y H. DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *Plant Cell*, 2009, 21: 1512–1525.
 - [29] Zhou F, Lin Q B, Zhu L H, Ren Y L, Zhou K N, Shabek N, Wu F Q, Mao H B, Dong W, Gan L, Ma W W, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan J J, Zhang X, Guo X P, Wang J L, Jiang L, Liu X, Chen W Q, Chu J F, Yan C Y, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng Z J, Wang J, Lei C L, Zhai H Q, Wu C Y, Wang H Y, Zheng N, Wan J M. D14-SCF D3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signaling. *Nature*, 2013, 504: 406–410.
 - [30] Xu H B, Lian L, Wang F X, Jiang J H, Lin Q, Xie H G, Luo X, Zhu Y S, Zhuo C Y, Wang J L, Xie H A, Jiang Z W, Zhang J F. Brassinosteroid signaling may regulate the germination of axillary buds in ratoon rice. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 76.
 - [31] 张荟, 郑轶, 涂诗航, 周鹏, 卓传营, 张上守. 杂交稻新品种高留桩再生力筛选试验. *福建稻麦科技*, 2015, 33(3): 11–14. Zhang H, Zheng Y, Tu S H, Zhou P, Zhuo C Y, Zhang S S. Screening of ratooning ability with high stubble for new hybrid rice combinations. *Fujian Sci Technol Rice Wheat*, 2015, 33(3): 11–14 (in Chinese with English abstract).