空间诱变水稻苗期氮高效突变体的筛选鉴定

张书涛[1,2]，周丹华[1,3]，陈诗怡[1,3]，黄翠红[1,3]，李浩楠[1,3]，郭涛[1,3,4*]，陈淳[1,3,4*]

（1 华南农业大学 国家植物航天育种工程技术研究中心， 广东 广州 510642；
2 广东华农大种业有限公司，广东 广州 510642；
3 华南农业大学农学院，广东广州 510642；
4 广东兆华航天育种创新研究院，广东河源，517003）

摘要：研究通过氯酸盐处理对经“嫦娥五号”搭载处理的‘航聚香丝苗’苗期的影响，筛选氯酸盐敏感的水稻突变体，为氮高效利用水稻新品种的创制与培育提供优异的种质资源。以野生型“航聚香丝苗”为研究材料，设置不同浓度的$KClO_3$溶液进行氯酸盐胁迫处理，确定苗期氮高效突变体筛选的适宜浓度；对2500份“航聚香丝苗”空间诱变后代材料进行氯酸盐敏感性筛选，并在SP_3代验证；对突变体及野生型进行低氮和正常施氮处理，温室种植成熟后考察农艺性状和氮利用效率鉴定。结果表明，突变体筛选的适宜$KClO_3$的营养液浓度为2 mmol/L；筛选获得8份氯酸盐极端敏感材料（即氮高效突变体），其中2份强氮高效突变体苗期氯酸盐抑制率介于30.00%-40.00%，均显著高于野生型。突变体在缺氮环境下氮素利用效率高于野生型；除K2449与K2422外，突变体籽粒的氮及蛋白质含量均显著高于野生型。本研究筛选获得8份氮高效突变体，为水稻氮高效利用的品种选育提供有价值的种质资源。

关键词：水稻；空间诱变；氮高效突变体；氯酸盐

[1]

[1]收稿日期：

基金项目: 2024年粤东粤西粤北地区人才发展帮扶计划

最终录用

Screening and Identification of Nitrogen-Efficient Mutants at Seedling Stage in Rice Induced by Space-Induced Mutagenesis

ZHANG Shutao[1，2*],ZHOU Danhua[1,3*],CHEN Shiyi[1,3],HUANG Cuihong[1,3],LI Hannan[1,3]，GUO Tao[1,3,4*],CHEN Chun[1,3,4*]

(1 National Engineering Research Center of Plant Space Breeding Technology, South China Agricultural University,Guangzhou 510642, China

2Guangdong Huanongda Seed Co., Ltd,Guangzhou 510642, China

3 College of Agriculture, South China Agricultural University, Guangzhou,510642, China

4 Guangdong Zhaohua Aerospace Breeding Innovation Research Institute，Heyuan,517003, China)

Abstract: Study on the effect of chlorate treatment on "Hangju Xiangsi Miao" at the seedling stage after being carried by Chang'e-5 , screening chlorate-sensitive rice mutants, and providing excellent germplasm for the rice breeding with high nitrogen use efficiency.The wild-type "Hangjuxiangsimiao" was used to screen optimal Screening Level Concentration trogen-efficient mutant seedlings. Chlorate sensitivity screening was conducted on 2,500 "Huangju Xiangsimiao" space-mutagenized progeny materials and verified in the SP_3 generation. Low-nitrogen and normal-nitrogen treatments were applied to the mutants and wild-type, and agronomic traits and nitrogen content were investigated after greenhouse cultivation to maturity.The appropriate $KClO_3$ concentration for screening nitrogen-efficient mutants at the seedlings stage was 2 mmol/L.Eight chlorate-extremely sensitive materials (i.e., nitrogen-efficient nitrogen mutants) were obtained, among which two strong nitrogen-efficient mutants had chlorate inhibition rates ranging from 30.00% to 40.00%, all significantly higher than the wild type. The nitrogen absorption efficiency of the mutants was superior to that of the wild type under low-nitrogen conditions. Except for K2449 and K2422, The nitrogen use efficiency of the mutant is higher than that of the wild type under nitrogen-deficient conditions. Eight high nitrogen-efficient mutants were screened at the seedling stage,providing valuable germplasm resources for the breeding of nitrogen use-efficient rice varieties.

Key words: rice; Space mutagenesis;High nitrogen-efficient mutants;chlorate

最新录用

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上最重要粮食作物之一，是我国60%以上人口的主粮[1]。氮素是水稻产量形成的重要限制因素之一[2]，通过施用氮肥保障水稻持续增产和稳产，在解决粮食安全问题中发挥了巨大作用。然而，自上世纪90年代初以来，氮肥过量投入与利用效率低等问题已经在我国农作物生产上表现出来[3]，尤其是在水稻生产中持续追求高产的背景下，氮肥农学效率低，氮肥利用率仅为30%[4, 5]，并造成肥料流失、环境污染问题。因此，筛选耐低氮、氮高效种质资源，培育高氮利用效率的水稻新品种,是提高氮肥利用效率的有效途径，对保障粮食安全具有重大意义，是实现农业可持续发展的有效方法[6, 7]。

氮素利用效率（Nitrogen Use Efficiency，NUE）作为评价氮肥生产效益的重要指标，包括氮吸收、同化和再转运,是水稻生长与产量的关键因素。提高氮素利用效率，使水稻能有效吸收、转运和同化氮素是水稻育种的主要目标之一[8]。现有研究发现，不同基因型的水稻NUE有显著差异[9]，籼稻的氮素吸收量普遍高于粳稻，杂交稻的氮素吸收效率显著高于其亲本（常规稻），地方品种（如野生稻）的氮素吸收量通常高于改良品种（栽培稻）[10, 11]。近年来，研究者在水稻NUE评价及筛选方面已有不少研究，并筛选出一批氮高效利用水稻品种资源[12, 13]。其中与传统^{15}N标记法相比，氯酸盐处理是筛选耐低氮和氮高效种质的新有效手段之一，氯酸盐处理可以在苗期进行大批量筛选，如叶片损伤程度等指标肉眼可见。对氯酸盐抗性的程度已被作为衡量硝酸盐相对同化效率的一个有价值的替代指标，并作为NUE筛选与评价方法，已经在水稻[14, 15]、玉米[16, 17]、小麦[18]、大麦[19]等作物中得到应用。

诱变可创造大量的遗传变异，航天育种又称航天诱变育种或空间诱变育种，是指航天器（如返回式卫星、高空气球、宇宙飞船、航天飞机等）将农作物种子带到其所能到达的空间环境，诱导作物种子发生突变和变异，再在地面选育新种质、新材料，培育新品种的作物育种新方法[20]。空间诱变技术是创造新种质、创建新基因和培育新品种的有效技术途径[21-23]。本研究以“航聚香丝苗”空间诱变群体为材料，利用氯酸盐敏感性差异筛选技术，进行氮高效水稻变体筛选，并对候选突变体的氮利用效率进行验证，为氮高效利用水稻品种的选育提供种质资源。

最新录用

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验以课题组选育的优质香型抗病水稻品系“航聚香丝苗”为材料。该品系由抗病优质的空间诱变恢复系“航恢 1508”与空间诱变超级稻品种“华航 31 号”经多代杂交选育而成。该品系株型紧凑；稻米品质优良且具有香味；抗病性强，表现出良好的稳定性。

1.2 诱变处理

“航聚香丝苗”干种子于 2020 年搭载“嫦娥五号”月球探测器于 2020 年 11 月 24 日 4 时 30 分在中国文昌航天发射场发射，同年 12 月 17 日返回地面，飞行时间 22 d21 h29 min。嫦娥五号探测器进入近地点 200.00 km、远地点约 4.10×105.00 km 的地月转移轨道。整个飞行过程累计辐射剂量为 59.85 毫戈瑞。飞行期间种子的平均环境温度为 5-8 ℃，相对湿度低于 50%[24]。部分航聚香丝苗种子留在地面，作为非诱变原种对照。经空间诱变回收的水稻种子为诱变一代（SP_1），单株种植，成熟后收获 SP_1 单株主穗得到诱变二代（SP_2）种子，共 2500 份，逐一编号保存。所有材料均种植于华南农业大学增城教学科研基地，田间水肥管理同常规大田。

1.3 氯酸盐浓度筛选

挑选饱满健康的水稻种子用无菌水清洗种子表面以去除灰尘，随后用 NaClO 溶液进行消毒，用蒸馏水清洗多次再将种子使用 75%酒精清洗，再用无菌水将表面酒精清洗干净。处理完毕后，将种子用无菌水浸泡，置于 37℃温室中催芽，将露白的种子均匀播入底部带孔的 PCR 板中，先用无菌水培养 2 d 后更换为改良的霍格兰营养液（配方标准剂量：1.678 g/L；元素含量：NH_4^+-N 0 mM；NO_3^- 0 mM；P 1 mM；K 6 mM；Ca 4 mMl；Mg 2 mM；S 4.5mM；Cl 8 mM），并在其中加入 2 mM KNO_3 作为唯一氮源。材料在含 2 mM KNO_3 的改良霍格兰营养液中培养 4d 后，更换为含不同浓度梯度（1 mmol/L、2 mmol/L 和 3 mmol/L）$KClO_3$ 的改良霍格兰营养液，继续培养 4d，每个处理浓度设置三次重复。同时设置 2 mmol/L KNO_3 作为对照。培养期间，光照期间温度设置为 28℃，相对湿度为 70%，光照强度为 260 μmol·m^{-2}·s^{-1}；黑暗期间温度为 23℃，相对湿度为 50%。光照周期为 14 小时光照：10 小时黑暗。

培养结束后，使用扫描仪及 Canon MP Navigator 软件对整株幼苗进行扫描，记录表型特征。利用 Image-Pro Plus 软件测量幼苗苗长，计算“航聚香丝苗”野生型幼

最新录用

苗对氯酸盐的敏感程度[15]，从而筛选出氮利用效率高的突变体。

氯酸盐敏感性的计算公式为：氯酸盐对植株生长的抑制率（%）=（（对照处理下苗长-氯酸盐处理下苗长）/对照处理下苗长）×100%

1.4 苗期氮高效种质资源的筛选

采用适宜的筛选浓度对 2500 份“航聚香丝苗”SP_2代诱变材料进行苗期氯酸盐敏感性筛选，筛选方法参照 1.3 所述，筛选出对氯酸盐表现敏感的株系，得到的 SP_2 代突变体种植于华南农业大学增城教学实验基地，收获 SP_3 代用于后续研究。

1.5 测定指标及测定方法

1.5.1 表型性状测定

对筛选的突变体，选取长势一致的幼苗 6 株，分别进行苗长、茎鲜重和根鲜重；随后将水稻茎叶和根系分别用铝箔纸包好放入烘箱中，先用 105℃杀青 30 分钟，再在 50℃下烘干至恒重，测定茎干重和根干重。每个处理均设置三次重复，取其平均值。

基于测定结果，计算各指标的氯酸盐抑制率，公式为：

氯酸盐抑制率（%）=（（对照组均值-氯酸盐处理组均值）/对照组均值）×100%

1.5.2 叶绿素测定

叶绿素测定采用乙醇提取比色法，步骤为：称取约 0.1 g 叶片样品于 10 mL 离心管，加 7.5 mL 95%乙醇，避光震荡摇匀后，黑暗条件下放置 24 h，然后 5000 r/min 离心 5 min，取上清液在 665 nm，649 nm 和 470 nm 处记录吸光度，利用吸光度计算叶片叶绿素含量。

氯酸盐敏感性的计算公式为：

氯酸盐对植株生长的抑制率（%）=（（对照处理下叶绿素含量-氯酸盐处理下叶绿素含量）/对照处理下叶绿素含量）×100%

1.5.3 全生育期氮高效验证

采用生农农业水稻育秧基质，装入(50×80×30) cm 的塑料置物框中，土层厚度为 20 cm。实验设置两种施肥处理：① N0 处理，施用缺氮的霍格兰标准配方营养液；② N1 处理，施用全素的霍格兰标准配方营养液。每个处理重复 3 次。供试材料为筛选获得的 SP_2 代氮高效突变体。在恒温光照培养室中用全素营养液将材料培育至三叶一心期，随后移栽至温网室，按照常规方法进行病虫草害防治及水分管理。

在成熟期，分别对两种氮素水平下的野生型（WT）及氮高效突变体材料进行农

最新录用

艺性状的考察，主要测定穗长、有效穗数、单株重量、十粒长宽及千粒重。同时用凯氏定氮法测定稻米米粉的含氮量及蛋白质含量。

同时利用 N0/N1 相对值来衡量突变体与野生型间氮高效利用效率的差异。

N0/N1 相对值的公式为：相对值=低氮处理性状值/正常氮处理性状值

1.6 数据处理

本研究采用 Excel、SPSS 进行数据整合分析，通过多维度统计检验和可视化呈现，为实验结果提供了可靠的数据支撑和科学解释。

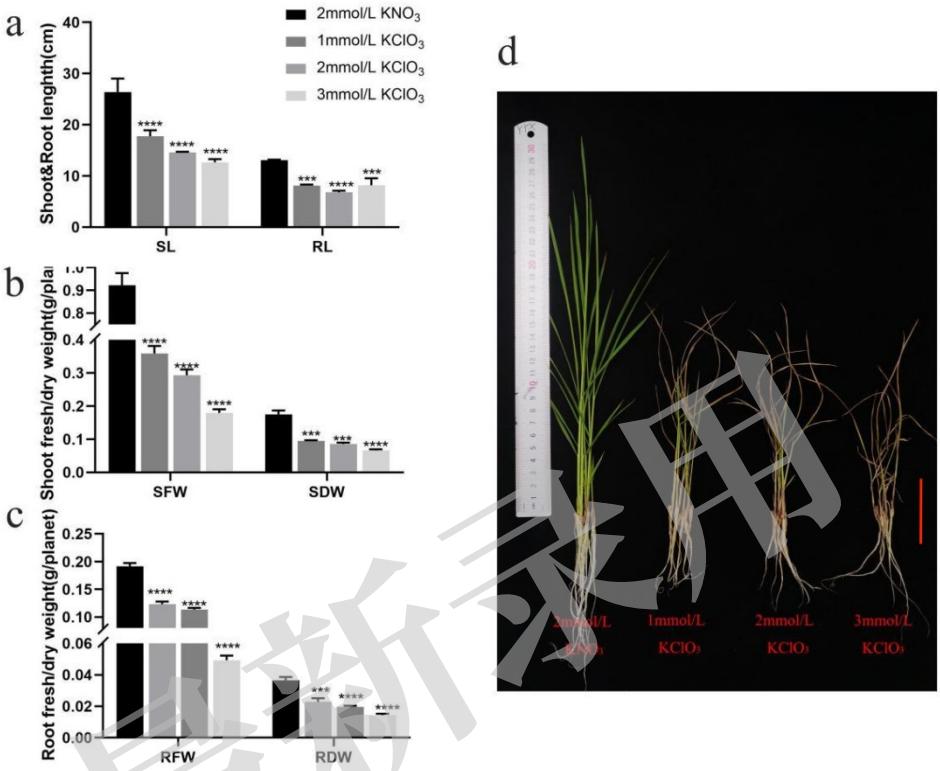
2 结果分析

2.1 突变体筛选的适宜浓度

本研究使用 3 种不同浓度的 $KClO_3$ 溶液（分别为 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/L）对野生型“航聚香丝苗”开展氯酸钾敏感性梯度筛选试验，以确定适宜的筛选浓度，并以 2 mmol/L KNO_3 处理组作为对照。如注：a-c：在 2 mmol/L KNO3 与 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/L KClO3 浓度下，航聚香丝苗水稻幼苗的根长与茎叶长（a）、茎叶鲜重与茎叶干重（b）、根鲜重与根干重（c）；d：在 2 mmol/LKNO3 与 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/LKClO3 浓度下，航聚香丝苗水稻幼苗的表型对比，标尺=5cm；在数据分析中，*、**、*** 和 **** 分别表示野生型在相同硝态氮供应条件下，达到 $p < 0.05$、$p < 0.01$、$p < 0.001$ 或 $p < 0.0001$ 的显著性水平，表明其差异显著或极显著。所有数据均以平均值±标准差的形式呈现，且每组实验重复 n=3 次。所示，氯酸钾可以抑制水稻幼苗的正常生长。与对照组相比，含有 $KClO_3$ 的培养液处理过的水稻幼苗都呈现根长与茎叶长变短，叶片枯黄卷曲，出现萎蔫甚至死亡。统计结果分析表明（图 1）茎叶鲜重、根鲜重、茎叶干重和根干重均有明显下降，均呈显著差异。但在不同浓度的 $KClO_3$ 处理下，野生型水稻幼苗的表型也有不同。$KClO_3$ 浓度越高，抑制效果越明显。以茎叶干重受到的抑制效果为例，1 mmol/L $KClO_3$ 处理下，茎叶干重降幅为 48.78%，幼苗死亡率低；在 2 mmol/L $KClO_3$ 处理下，茎叶干重降幅为 51.04%，与 1 mmol/L $KClO_3$ 处理差异不显著，幼苗生长表现不佳但

最新录用

恢复培养后生理状况良好；3 mmol/L $KClO_3$ 处理下，茎叶干重降幅为 62.20%，幼苗受害严重，表现为全株枯死，甚至开始腐烂，与前二者处理有显著差异，这表明含 3 mmol/L $KClO_3$ 对水稻幼苗处理效果过强。因此，本研究将 $KClO_3$ 浓度 2 mmol/L 作为氮高效水稻突变体筛选浓度。



最新录用

注：a-c：在 2 mmol/L KNO_3 与 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/L $KClO_3$ 浓度下，航聚香丝苗水稻幼苗的根长与茎叶长（a）、茎叶鲜重与茎叶干重（b）、根鲜重与根干重（c）；d：在 2 mmol/LKNO_3 与 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/L$KClO_3$ 浓度下，航聚香丝苗水稻幼苗的表型对比，标尺=5cm；在数据分析中，*、、*** 和 **** 分别表示野生型在相同硝态氮供应条件下，达到 $p < 0.05$、$p < 0.01$、$p < 0.001$ 或 $p < 0.0001$ 的显著性水平，表明其差异显著或极显著。所有数据均以平均值±标准差的形式呈现，且每组实验重复 n=3 次。**

Note: a-c: Root length and shoot length (a), fresh weight and dry weight of shoots (b), and fresh weight and dry weight of roots (c) of rice seedlings of Hangjuxiangsimiaounder concentrations of 2 mmol/L $KNO_3$with 1 mmol/L, 2 mmol/L, and 3 mmol/L $KClO_3$, respectively; d: Phenotypic comparison of rice seedlings of Hangjuxiangsimiao under concentrations of 2 mmol/L KNO_3 with 1 mmol/L, 2 mmol/L, and 3 mmol/L $KClO_3$, scale bar = 5 cm. In data analysis, *, **, and* indicate that the wild type, under the same nitrate nitrogen supply conditions, achieves significance levels of p< 0.05, p< 0.01, p< 0.001, or p< 0.0001, respectively, indicating significant or highly**

significant differences. All data are presented as mean±standard deviation, with n=3 replicates per experimental group

图 1 不同浓度下的 $KClO_3$ 处理下“航聚香丝苗”表型

Fig.1 The phenotype of the wild type under treatment with 1 mmol/L、2 mmol/L、3 mmol/L$KClO_3$at specific concentrations

2.2 苗期氮高效突变体的筛选

以 2 mmol/L 氯酸钾浓度对“航聚香丝苗”空间诱变获得 2500 份的 SP_2 代种子进行氮高效利用的筛选。按照 1.3 方法进行 2 mmol/L 氯酸钾浓度筛选。结果发现，SP_2 代种子对氯酸盐处理的响应强度的差异较大（图 2），最大值 69.29%，最小值-46.74%，均值为 24.18%，变异系数为 74.00%。与野生型相比，诱变种质氯酸盐敏感性在 50.00%以上时，处理组与对照组的苗长差异显著，根部与茎叶长度显著缩短，伴随明显的失绿症状。因此，初步将氮高效材料的氯酸盐敏感性标准定为＞50.00%。对所有的筛选结果进行统计（图 2），共筛选到 88 份对氯酸钾敏感的种质。

将初步筛选出来的 88 份氯酸钾敏感种质，在 2 mmol/L 氯酸钾处理下进行重复验证。根据水稻苗期在氯酸盐处理下的生长情况，氯酸盐敏感材料苗期生长受到明显抑制，根部与茎叶长度明显缩短，伴随失绿症状，与野生型及大部分突变体株系存在明显的氯酸盐敏感性差异。结果如图 3 所示，复筛筛选得到 10 份对氯酸盐敏感且存在明显差异的突变体
K176、K179、K185、K895、K1861、K1889、K2008、K2422、K2449、K2450。10 份突变体氯酸盐敏感性均显著高于野生型，分布范围为 33.36%~52.00%，均值为 41.62%，其中 K1861、K1889、K2450 三个突变体氯酸钾敏感性均超过 40.00%。

最新录用

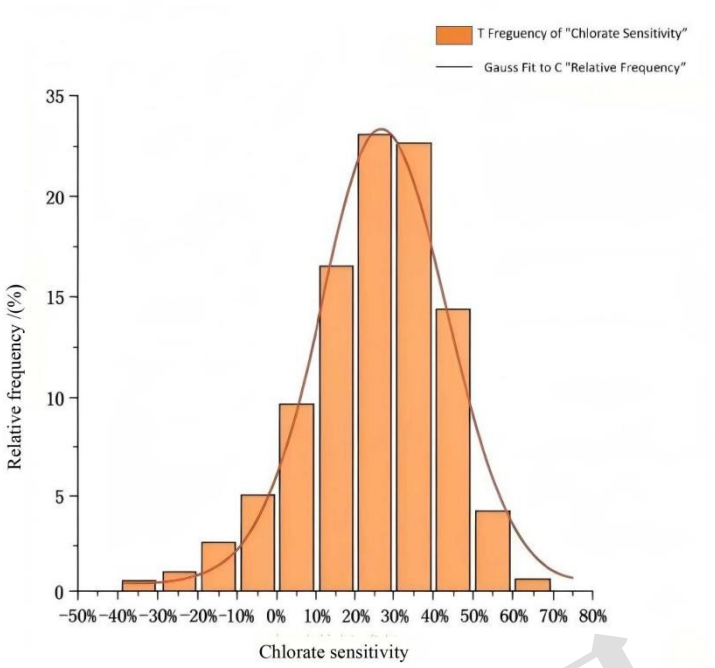
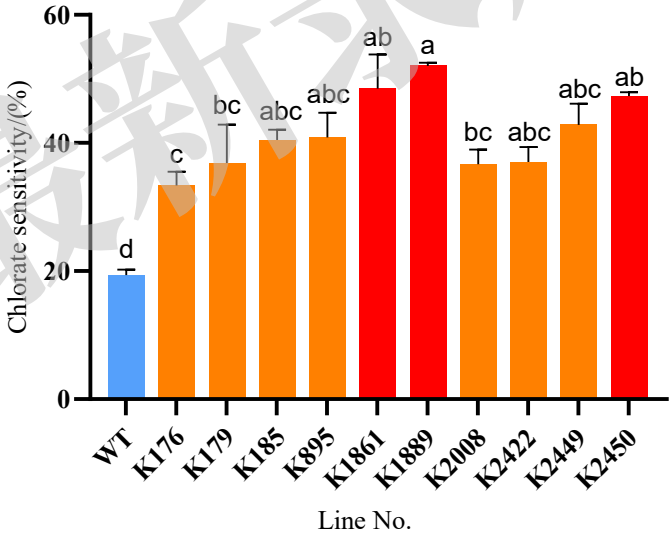


图 2 氯酸盐敏感性的频次分布图

Fig.2 Frequency distribution of chlorate sensitivity



注：图表中柱状图展示的数据通过不同小写字母标注，用于表示各处理组之间的统计学显著性差异（基于 Duncan's 多重比较法，显著性水平设定为 $p < 0.05$）。

Note:Different lowercase letters above the bars indicate statistically significant differences among the treatment groups based on Duncan's multiple range test at the significance level of $p < 0.05$.

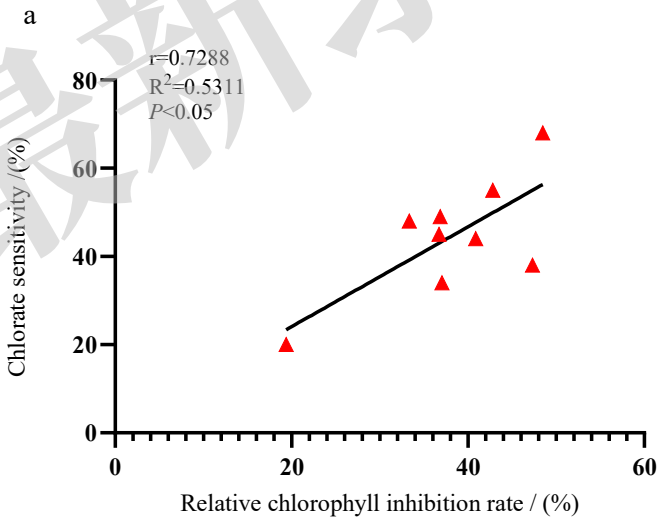
图3 突变体氯酸盐敏感性情况

Fig.3. Mutant chlorate sensitivity

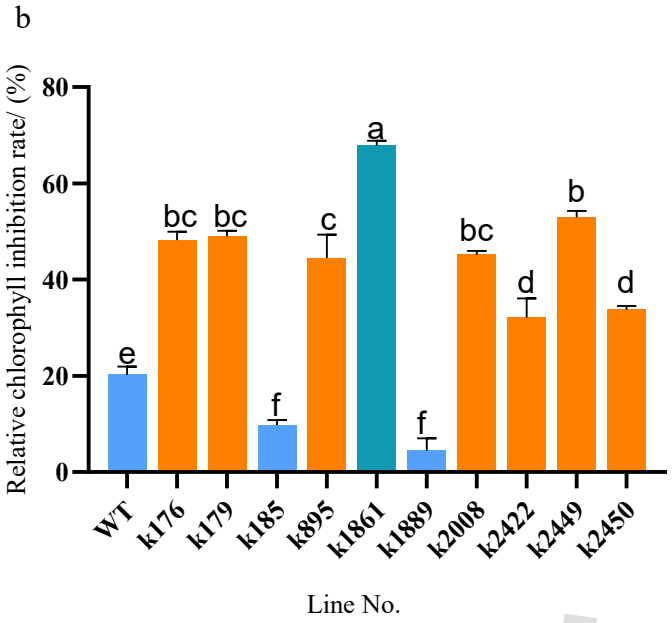
最新录用

2.3 氯酸盐处理下对氮高效突变体幼苗中叶绿素指标的影响

叶绿素含量可作为预测水稻品种氮素利用效率的次级指标。叶绿素抑制率越高，叶片受损程度也越显著，叶片枯黄，失绿明显。由注：a 为氯酸盐敏感性与叶绿素相对抑制率相关性图，b 为突变体氯酸盐处理下叶绿素的相对抑制率。4 可知，有 8 个突变体的叶绿素含量的相对抑制率显著高于野生型，其中 K1861 叶绿素相对抑制率最高，为 67.80%，表明其对氯酸盐高度敏感。K176、K179、K895、K2008、K2449 的叶绿素相对抑制率在 40.00%~60.00%间，而 K2422 与 K2450 的叶绿素抑制率在 20.00%~40.00%间。而 K185 与 K1889 叶绿素含量的相对抑制率显著低于野生型，表明其对氯酸盐的敏感性较低，叶片失绿现象不明显。由图 4a 可知，氯酸盐敏感性与叶绿素相对抑制率存在正向关联，结合氯酸钾敏感性和叶绿素相对抑制率的综合分析，最终筛选出 8 个氮高效突变体 K176、K179、K895、K1889、K2008、K2422、K2449、K2450（图 4b）。



最新录用



注：a 为氯酸盐敏感性与叶绿素相对抑制率相关性图，b 为突变体氯酸盐处理下叶绿素的相对抑制率。图表中柱状图展示的数据通过不同小写字母标注，用于表示各处理组之间的统计学显著性差异（基于 Duncan's 多重比较法，显著性水平设定为 $p < 0.05$）。

Note:a:Correlation between Chlorate Sensitivity and Relative Chlorophyll Inhibition Rate; b:Relative inhibition rate of chlorophyll in mutants under chlorate treatment.Different lowercase letters above the bars indicate statistically significant differences among the treatment groups based on Duncan's multiple range test at the significance level of $p< 0.05$.

图 4 突变体氯酸盐处理下叶绿素的相对抑制率表现

Fig. 4. Relative inhibition rate of chlorophyll in mutants under chlorate treatment

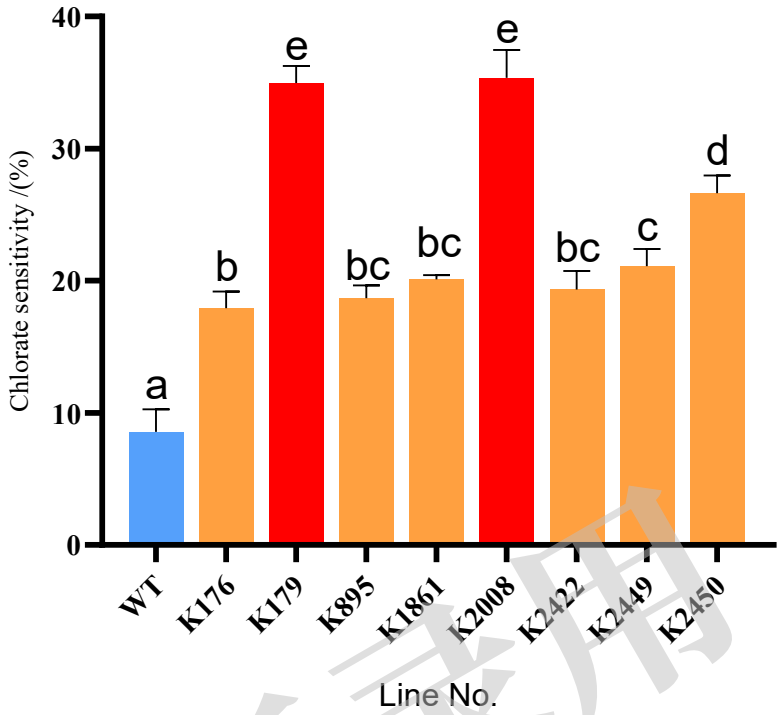
2.4 突变体性状验证

2.4.1 SP_3 代突变体的氯酸盐敏感性表型验证

为进一步验证筛选出的 8 个突变体株系对氯酸盐的敏感性，对突变体材料在 SP_3 代再次进行氯酸盐敏感性验证。2 mmol/L $KClO_3$ 处理下，8 个突变体材料苗长抑制率均显著高于野生型材料（注：图表中柱状图展示的数据通过不同小写字母标注，用于表示各处理组之间的统计学显著性差异（基于 Duncan's 多重比较法，显著性水平设定为 $p<0.05$）。），与初筛时结果趋势相同，表明其突变性状较为稳定。突变体在苗期氯酸盐敏感性高于野生型，其中 K179 与 K2008 表现出较强的氯酸盐敏感性，苗长抑制率达到 30.00%以上，剩余 6 个突变体为中度氮高效突变，苗长抑制率介于

最新录用

17.00%~30.00%之间。



注：图表中柱状图展示的数据通过不同小写字母标注，用于表示各处理组之间的统计学显著性差异（基于Duncan's 多重比较法，显著性水平设定为p<0.05）。

Note: Different lowercase letters above the bars indicate statistically significant differences among treatment groups based on Duncan's multiple range test at p < 0.05.

图 5 SP_3代突变体氯酸盐处理下苗期苗长抑制率表型

Fig. 5. Phenotype of seedling length inhibition rate in SP3 generation mutants under chlorate treatment

2.4.2 氯酸盐处理对水稻苗期性状的影响

对 8 份突变体株系及其野生型进行氯酸盐处理得到的苗期表型进行分析，结果表明，与对照相比，氯酸盐处理下野生型与突变体水稻幼苗的苗长显著降低，叶片呈现枯萎黄化和卷曲的表型。突变体植株相较于野生型表现出更明显的萎蔫现象，部分植株甚至出现死亡表型。由此可见氯酸盐处理对突变体幼苗的生长和生理状态产生显著的负面影响，在苗长和叶片形态方面更为突出。

在 $KN0_3$处理下，突变体与野生型的地上部干重、地上部鲜重、根鲜重以及根干重均未表现出显著差异。而氯酸盐处理后，野生型与突变体水稻幼苗的地上部干重、地上部鲜重、根鲜重、根干重都有明显下降，其中突变体的下降程度显著高于野生型，突变体的地上部鲜重、地上部干重、根鲜重、根部干重显著低于同处理下野生

最新录用

型的表型。表明相比野生型，突变体对氯酸盐更敏感（图 7）。

计算氯酸盐处理下各指标的抑制率（地上部鲜重抑制率、地上部干重抑制率、根部鲜重抑制率、根部干重抑制率），8 个突变体相比野生型有更高的抑制率，达显著差异水平，其中 K179 的四项指标的抑制率均为最高。



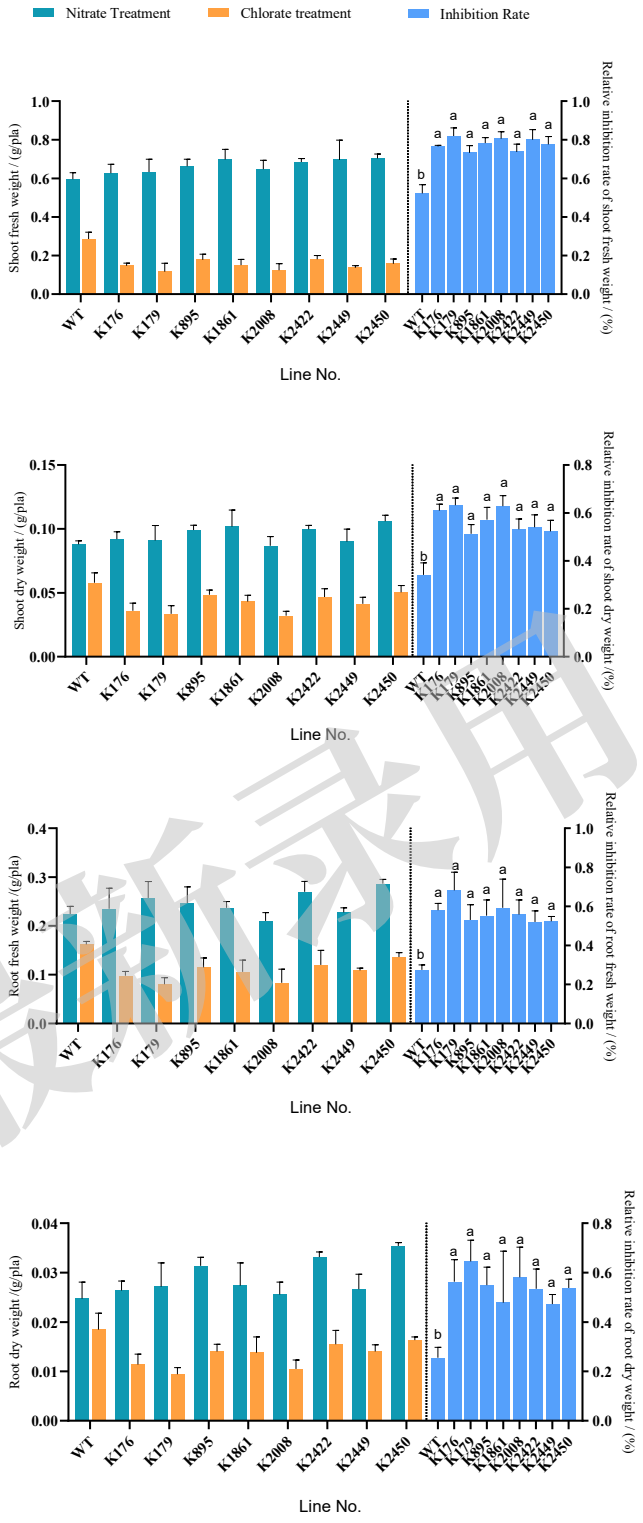
注：标尺=10 cm

Note: Scale bar = 10 cm

图 6 氯酸盐处理下野生型与氮高效突变体的苗期表型

Fig. 6. Seedling phenotypes of wild-type and nitrogen-efficient mutants under chlorate treatment

最新录用



注：图表中柱状图展示的数据通过不同小写字母标注，用于表示各处理组之间的统计学显著性差异（基于 Duncan's 多重比较法，显著性水平设定为 $p < 0.05$）。

Note: Different lowercase letters above the bars indicate statistically significant differences among treatment groups based on Duncan's multiple range test at the significance level of $p < 0.05$.

图 7 SP_3代突变体氯酸盐处理下苗期表型

Fig. 7. Phenotypes of SP_3 generation mutants at the seedling stage under chlorate treatment

2.4.3 不同氮供应下突变体在成熟期的农艺性状分析

为更准确的评价所筛选出的氯酸盐敏感突变体株系的氮高效利用能力，本研究比较突变体及野生型在低氮（N0）和正常氮（N1）处理下产量性状指标的不同（图8）。从图中可知，在所有农艺性状中，株高、穗长、有效穗数、千粒重在不同氮水平下变化不明显，单株产量、穗粒数 2 个性状在正常氮处理下明显优于低氮处理下，但 K176（单株产量）、K2008（穗粒数）在两个氮水平下基本没有变化，二者可能是氮高效利用的种质资源。

在正常氮供应下突变体的表型存在差异，为更准确的评价 8 个突变体株系的氮高效利用能力，本研究将低氮（N0）/正常氮（N1）的性状相对值来评估突变体的氮利用效率。从图 8 可以看出，除 K1861 的 N0/N1 株高相对值低于野生型，其余材料均高于野生型（8a）；8 个突变体有效穗数的 N0/N1 相对值均高于野生型（8d）；而 K176、K179、K895、K2422、K2450 的 N0/N1 穗长相对值高于野生型（8e）；单株产量方面，K176、K179、K895、K2422 的 N0/N1 相对值均高于野生型（8f）；8 个突变体的穗粒数 N0/N1 相对值均高于野生型（8h），其中 K179、K2008 与 K2450 的相对值分别为 98.07%、93.45%、93.99%，与野生型有显著差异；K176、K179、K1861、K2008、K2449 在千粒重方面的 N0/N1 相对值均高于野生型。

综上所述，突变体各农艺性状的 N0/N1 相对值多数高于野生型，表明突变体材料在低氮环境下的氮素利用效率高于野生型，是氮高效利用的优异材料。

最新录用

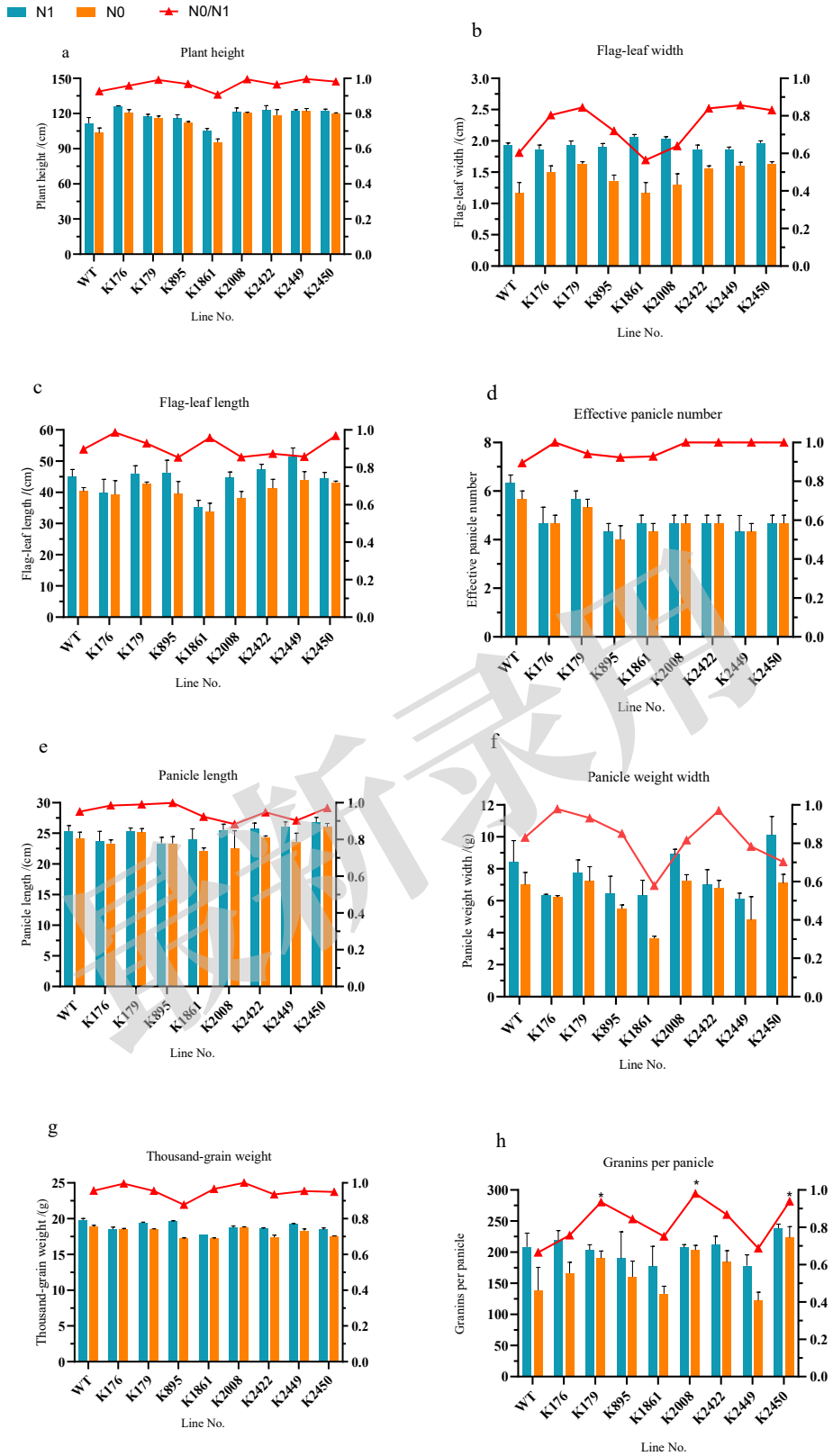


图 8 低氮（N0）和正常氮（N1）处理后氮高效突变体的农艺性状和 N0/N1 相对值

Fig. 8. Agronomic Traits and N0/N1 Ratios of Nitrogen-Efficient Mutants under Low (N0) and

Normal (N1) Nitrogen Conditions

2.4.4 突变体在成熟期稻米蛋白质含量分析

为进一步评价突变体对氮素的吸收与利用能力，本研究测定了低氮施肥处理后稻米籽粒氮含量、蛋白质含量以及直链淀粉含量。如 Error: Reference source not found 显示，在低氮条件下，除 K2449 与 K2422 外，突变体籽粒的氮含量与蛋白质含量均显著高于野生型，氮含量分布范围为 1.74±0.003%~1.93±0.009%，蛋白质含量分布范围为 10.84±0.007%~12.05±0.050%，K179 表现出最高的氮含量（1.93±0.009%）和蛋白质含量（12.05±0.050），表明其在低氮条件下对氮素的吸收和利用效率显著优于野生型，突变体可能通过增强氮吸收或同化来提高籽粒氮及蛋白质含量。但与野生型相比，氮高效突变体整体上直链淀粉含量有上升趋势，其中 K1861、K2422 较野生型直链淀粉含量上升显著，推测可能与碳氮代谢调控有关。

表 1 低氮处理后对氮高效突变体水稻直链淀粉和蛋白质含量影响

Table 1. Effect of low nitrogen treatment on protein content in nitrogen-efficient rice mutants

株系	N（%）	PRO（%）	直链淀粉含量（%）
WT	1.66±0.003f	10.43±0.017f	11.04±0.125a
K176	1.82±0.003c	11.38±0.013c	12.61±0.155a
K179	1.93±0.009a	12.05±0.050a	12.54±0.356ab
K895	1.81±0.003c	11.31±0.019c	10.91±1.065ab
K1861	1.90±0.009b	11.85±0.043b	12.07±0.402c
K2008	1.74±0.003e	10.84±0.007e	8.270±0.338ab
K2422	1.61±0.003g	10.03±0.013g	11.37±0.268bc
K2449	1.67±0.003f	10.46±0.019f	10.13±1.076a
K2450	1.76±0.006d	10.96±0.015d	12.38±0.542ab

最新录用

3 结论与讨论

现有研究表明，空间诱变不同搭载方式下其诱变效应具有显著差异，飞船与返回式卫星搭载诱变率高于高空气球[25, 26]，且多数性状的诱变效率则高于辐照处理[27, 28]，诱发变异的频率与高剂量重离子辐射相近[22]。深空诱变是近年来开展的空间诱变研究，梁欣等[29]利用嫦娥 5 号和长征 5 号搭载水稻品种航聚香丝苗，结果表明嫦娥 5 号搭载诱变 2 代的变异系数更大，变异频率更高。本研究利用经“嫦娥五号”搭载处理的‘航聚香丝苗’干种子，采用对氯酸盐敏感差异的筛选方法，在 2500 份 SP_2 代材料中筛选出 8 份氮高效突变体，且突变性状在 SP_3 代进行了验证，与前人研究结果一致，表明空间诱变引起的水稻某些性状变化可遗传给后代[30]。可见深空诱变能获得有益突变体，为水稻提供有价值的种质资源。

随着我国航天工程的稳步推进，未来空间诱变育种可从以下几方面深入研究：（1）开展空间极端环境暴露深空搭载任务，利用更长期的太空暴露、更复杂的空间环境，创造更多的变异类型，丰富种质资源；（2）结合现代分子生物技术，进一步深化全基因组选择技术、利用自动化表型平台、高通量表型鉴定技术、基因编辑技术等解析诱变群体的变异规律，实现精准育种；（3）利用大数据技术平台，开展多组学数据整合，开发人工智能育种平台，实现智能化设计育种。通过三者深度结合，突破“变异随机性、筛选低效性、机制模糊性”三大瓶颈，最终实现“高效、精准、智能”的下一代空间诱变育种。

筛选氮高效种质是研究水稻氮高效性状的关键，但传统方法如 15^N 标记法存在步骤繁琐和成本高昂的问题。研究发现，具有高氮利用效率（NUE）的基因型对氯酸盐表现出敏感表型，而低氮利用效率（NUE）基因型则对氯酸盐具有较高的抗性[31]。因此，氯酸盐抗性可作为替代指标，间接反映植物的氮素吸收和利用效率。通过检测水稻对氯酸盐的敏感性，可快速筛选出氮高效材料。这一方法操作简便、成本低，为植物氮素利用效率研究提供了新思路。刘石锋等[32]利用 EMS 诱变水稻品种 9311 构建了包含 2361 份 M_2 代材料的突变体库，并在水培条件下利用氯酸盐对诱变材料进行筛选，最终获得 40 份与野生型存在敏感差异的突变体。Teng 等[15]通过基于苗高的氯酸盐敏感度对籼粳稻杂交构建的 DH 群体进行了氮素利用效率的鉴定，发现‘ZYQ8’（籼稻）氯酸盐敏感性

最新录用

显著高于‘JX17’（粳稻）。Karunarathne 等[19]利用包含 180 个株系的大麦 RIL 验证了氯酸钾作为 NUE 快速筛选的方法，并表明氯酸盐毒性引起的叶片黄化是与低氮耐受性有关的关键参数。本研究基于氯酸盐筛选法，对包含 2500 份“航聚香丝苗”空间诱变后代材料的突变体库进行氮高效突变体系统筛选，最终获得 8 份氮高效材料，并通过 SP_3 代验证，8 份突变体材料的苗长抑制率、叶绿素含量抑制率等均显著高于野生型，表明其氮高效性稳定，也进一步证实了突变体对氯酸盐更敏感。

关于氯酸盐用于筛选作物苗期氮高效、耐低氮评价指标的选用研究不一，有研究者直接通过肉眼观察幼苗外部形态的差异判断其对氯酸盐的敏感性[33]；徐波等[34]采用苗期氯酸钾筛选与田间农艺性状综合评价相结合的方法，认为可精准鉴定氮高效吸收种质；多数研究者通过计算苗长和根长的相对抑制率[14, 35, 36]来反映水稻幼苗对氯酸钾的敏感程度；魏杰等[17]认为 SPAD 值的变化可用于筛选氯酸盐耐性的指标。本研究通过观察苗期氯酸盐处理下的生长抑制情况以及苗长相对抑制率，并以叶绿素含量相对抑制率为次级指标，结果发现氯酸盐敏感的材料其根部与茎叶长度明显缩短，伴随失绿症状，叶绿素含量的相对抑制率显著高于野生型，共得到了 8 份突变体材料，为氮高效新品种的选育奠定基础。

本研究通过盆栽试验对突变体和野生型在缺氮和正常供氮条件下各性状指标的相对性状值，探讨其对氮素的利用效率，结果显示，除了 K179、K2008、K2450 的相对穗粒数显著高于野生型，其余指标与野生型相比未达显著水平。推测可能与源-库平衡有关。研究指出单纯的 NUE 提升并不总能带来产量的同步增长，产量可能受到“库容”（如穗大小和小穗数）的限制，而库容受氮素与激素信号的复杂调控[37, 38]。傅向东等[39]指出，氮利用效率的提升需与调控源-库平衡的性状相整合，才能实现实质性的产量突破。而本研究测定了低氮施肥处理后稻米籽粒氮含量、蛋白质含量以及直链淀粉含量，结果显示突变体籽粒的氮含量与蛋白质含量均显著高于野生型，直链淀粉含量整体上较野生型有上升趋势，这表明突变导致了氮利用的时空解偶联，而非单纯的整体氮利用效率提升。氯酸盐敏感性主要反映的是营养生长期的硝酸盐吸收/硝酸还原酶（NR）活性，因此，突变体可能将更多的氮流通量重新定向至籽粒库，

最新录用

却没有按比例扩大光合碳源，从而改变了在灌浆期碳氮的分配平衡[40]。本研究存在样本量较小的局限性，后续需要进一步开展大田试验进行验证。

本研究基于氯酸盐敏感性的差异，以 2 mmol/L$KClO_3$溶液浓度对经空间诱变“航聚香丝苗”SP_2代 2500 份突变体株系苗期进行筛选，并经过 SP_3代验证，共获得 8 份氯酸盐极端敏感材料
K176、K179、K895、K1889、K2008、K2422、K2449、K2450。对 8 份突变体进行低氮和正常施氮处理，温室种植成熟后考察农艺性状 N0/N1 相对值并测定其氮含量及蛋白质含量，结果表明除 K2449 和 K2422 外，突变体籽粒的氮含量与蛋白质含量均显著高于野生型；而 K179 与 K2008 苗期氯酸盐抑制率为 30.00%-40.00%，且不同氮水平下分别在单株产量、穗粒数方面基本没有变化，为强氮高效突变体。综上，突变体全生育期均表现出氮高效利用特性。本研究结果为氮高效水稻新种质的培育与创制提供优异的种质资源。

最新录用

参考文献：

[1] TAKEDA S, MATSUOKA M. Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population changes[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2008, **9**(6): 444-457. DOI: 10.1038/nrg2342

[2]LU Jingling. Plant Nutrition (Volume I)[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture University Press, 2002: 23-35 (陆景陵. 植物营养学(上册)[M]. 2 版. 北京: 中国农业大学出版社, 2002)

(查阅网上资料，未找到本条文献英文信息，请确认)

[3]JU X T, XING G X, CHEN X P, *et al*. Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**(9): 3041-3046. DOI: 10.1073/pnas.0813417106

[4] ZHU Zhaoliang. Loss of fertilizer N from plants-soil system and the strategies and techniques for its reduction[J]. *Soil and Environment Sciences*, 2000, **9**(1): 1-6. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2000.01.001 (朱兆良. 农田中氮肥的损失与对策[J]. 土壤与环境, 2000, **9**(1): 1-6. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2000.01.001)

[5] ZHANG Junguo, ZHANG Sanyuan, YANG Chungang, *et al*. A preliminary study on selection

of high-nitrogen utilizable variety resources II. Differences among varieties in Rice yield character under different N application[J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2009, **34**(4): 27-30. DOI: 10.16423/j.cnki.1003-8701.2009.04.014 (张俊国, 张三元, 杨春刚, 等. 水稻氮高效品种资源筛选的初步研究Ⅱ. 不同施氮水平下水稻产量性状的品种间差异[J]. 吉林农业科学, 2009, **34**(4): 27-30. DOI: 10.16423/j.cnki.1003-8701.2009.04.014)

[6] MA Hanyun. Study on Response and Identification, Screening of Nitrogen Utilization in Rice Genotype[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009 (马汉云. 水稻氮素利用基因型鉴定筛选及其响应研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009)

[7]YANG Desheng, HUANG Guanjun, LI Yong, *et al*. Progress on cultivation technologies, variety improvements and physiological mechanisms of rice with high nitrogen utilization efficiency[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2022, **41**(1): 62-75. DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.01.006 (杨德生, 黄冠军, 李勇, 等. 水稻氮高效栽培技术、品种改良和生理机制研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2022, **41**(1): 62-75. DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.01.006)

[8] CHO Y I, JIANG W Z, CHIN J H, *et al*. Identification of QTLs associated with physiological nitrogen use efficiency in rice[J]. *Molecules and Cells*, 2007, **23**(1): 72-79. DOI: 10.1016/S1016-8478(23)07391-0

[9] BROADBENT F E, DE DATTA S K, LAURELES E V. Measurement of nitrogen utilization efficiency in rice genotypes[1][J]. *Agronomy Journal*, 1987, **79**(5): 786-791. DOI: 10.2134/agronj1987.00021962007900050006x

[10] SHAN Yuhua, WANG Yulong, YAMAMOTO Y, *et al*. Study on the differences of nitrogen uptake and use efficiency in different types of rice[J]. J*ournal of Yangzhou University (Natural Science Edition)*, 2001, **4**(3): 42-45, 50. DOI: 10.19411/j.007-824x.2001.03.013 (单玉华, 王余龙, 山本由德, 等. 不同类型水稻在氮素吸收及利用上的差异[J]. 扬州大学学报(自然科学版), 2001, **4**(3): 42-45, 50. DOI: 10.19411/j.1007-824x.2001.03.013)

[11] YE Quanbao. Study on Differences in Response of Rice Genotypes to Nitrogen Fertilization and Nitrogen Use Efficiency[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2005 (叶全宝. 不同水稻基因型对氮肥反应的差异及氮素利用效率的研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2005)

[12] JIANG Ligeng, DAI Tingbo, WEI Shanqing, *et al*. Genotypic differences and valuation in nitrogen uptake and utilization efficiency in rice[J]. *Acta Phytoecologica Sinica,* 2003, **27**(4): 466-

最新录用

471. DOI: 10.17521/cjpe.2003.0067 (江立庚, 戴廷波, 韦善清, 等. 南方水稻氮素吸收与利用效率的基因型差异及评价[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(4): 466-471. DOI: 10.17521/cjpe.2003.0067)

[13] ZHANG Yuping, JIANG Qinlin, ZHU Defeng, *et al*. Screening of early rice with high nitrogen use efficiency[J]. *China Rice, 2*019, **25**(4): 44-46. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2019.04.011 (张玉屏, 姜蕨琳, 朱德峰, 等. 早稻氮高效利用主栽品种的筛选[J]. 中国稻米, 2019, **25**(4): 44-46. DOI: 10.3969/j.issn.1006-8082.2019.04.011)

[14] HU B, WANG W, OU S J, *et al*. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. *Nature Genetics*, 2015, **47**(7): 834-838. DOI: 10.1038/ng.3337

[15] TENG S, TIAN C G, CHEN M S, *et al*. QTLs and candidate genes for chlorate resistance in rice (*Oryzasativa* L.)[J]. *Euphytica*, 2006, **152**(2): 141-148. DOI: 10.1007/s10681-006-9189-1

[16]MCCLURE P R, OMHOLT T E, PACE G M. Anion uptake in maize roots: interactions between chlorate and nitrate[J]. *Physiologia Plantarum*, 1986, **68**(1): 107-112.

[17] WEI Jie, ZHU Xinjie, WANG Houmiao, *et al*. Effect of chlorate treatment on traits related to different genotypes of maize at the seedling stage[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2020, **43**(3): 423-430. DOI: 10.7685/jnau.201907052 (魏杰, 朱新杰, 王后苗, 等. 氯酸盐处理对不同基因型玉米苗期性状的影响[J]. 南京农业大学学报, 2020, **43**(3): 423-430. DOI: 10.7685/jnau.201907052)

[18] YAN Huishu. Using Genome-Wide Association Analysis and Transcriptome Sequencing to Mine Nitrogen Efficient Gene Loci in Wheat[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2022 (闫慧姝. 利用全基因组关联分析及转录组测序挖掘小麦氮高效相关基因位点[D]. 太谷: 山西农业大学, 2022)

[19] KARUNARATHNE S D, HAN Y, ZHANG X Q, *et al*. Using chlorate as an analogue to nitrate to identify candidate genes for nitrogen use efficiency in barley[J]. *Molecular Breeding*, 2021, **41**(7): 47. DOI: 10.1007/s11032-021-01239-8

[20] WANG Nanyan. Some proposals on the research of plant breeding by spaceflight in China[J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2002, **16**(5): 257-260 (王乃彦. 开展航天育种的科学研究工作, 为我国农业科学技术的发展做贡献[J]. 核农学报, 2002, **16**(5): 257-260)

[21]CHEN Zhiqiang, ZHOU Danhua, GUO Tao, *et al*. Research progress of rice space mutation bio-breeding[J]. *Journal of South China Agricultural University,* 2019, **40**(5): 195-202. DOI:

最新录用

10.7671/j.issn.1001-411X.201905073 (陈志强, 周丹华, 郭涛, 等. 水稻航天生物育种研究进展[J]. 华南农业大学学报, 2019, **40**(5): 195-202. DOI: 10.7671/j.ssn.1001-411X.201905073)

[22] CHEN Chun, YAN Xianchen, LUO Wenlong, *et al*. Biological effect and targeted mutation screening of space-induced mutagenesis and heavy ion radiation in rice[J]. *Journal of South China Agricultural University,* 2021, **42**(1): 49-60. DOI: 10.7671/j.issn.1001-411X.202004012 (陈淳, 严贤诚, 罗文龙, 等. 水稻空间诱变与重离子诱变生物学效应及突变体定向筛选[J]. 华南农业大学学报, 2021, **42**(1): 49-60. DOI: 10.7671/j.issn.1001-411X.2020040120)

[23] LIU Luxiang, GUO Huijun, ZHAO Linshu, *et al*. Achievements in the past twenty years and perspective outlook of crop space breeding in China[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences,* 2007, **21**(6): 589-592, 601 (刘录祥, 郭会君, 赵林姝, 等. 我国作物航天育种 20 年的基本成就与展望[J]. 核农学报, 2007, **21**(6): 589-592, 601)

[24] DU X H, HANG Y, ZHANG M, *et al*. Variations in DNA methylation and the role of regulatory factors in rice (*Oryza sativa*) response to lunar orbit stressors[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, **15**: 1427578. DOI: 10.3389/fpls.2024.1427578

[25]MA Liangyong, JI Zhijuan, ZENG Yuxiang, *et al*. Mutagenic effect comparison of different spacecrafts on aboarded *Indica* rice seeds[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences,* 2011, **25**(1): 1-5 (马良勇, 季芝娟, 曾宇翔, 等. 不同航天器搭载对籼稻诱变效果的比较[J]. 核农学报, 2011, **25**(1): 1-5)

[26]XU Jianlong, LIN Yizi, XI Yongan, et al. Study on space mutation breeding of rice[J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica,* 1997, 11(4): 9-14 (徐建龙, 林贻滋, 奚永安, 等. 水稻空间诱变育种的研究[J]. 核农学报, 1997, 11(4): 9-14)

[27]WEI Lijun, WANG Junmin, YANG Qian, *et al*. A comparative study on mutagenic effects of space flight and γ-rays irradiation in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica,* 2006, **39**(7): 1306-1312 (魏力军, 王俊敏, 杨谦, 等. 水稻空间搭载与地面γ辐照诱变效应的比较研究[J]. 中国农业科学, 2006, **39**(7): 1306-1312)

[28]HUANG Yongxiang, GUO Tao, CAI Jinyang, *et al*. Mutagenic effect of space environment and ^{60}Co-γ ray on rice quality[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences,* 2013, **27**(6): 709-714 (黄永相, 郭涛, 蔡金洋, 等. 空间环境和 ^{60}Co-γ 辐照对水稻稻米品质的诱变效应[J]. 核农学报, 2013, **27**(6): 709-714)

最新录用

[29] LIANG Xin, LI Yangyang, ZHOU Danhua, *et al*. Differential analysis of DNA methylation and screening of grain shape mutants in rice progenies induced by deep space flight[J]. *Crop research,* 2025, **39**(6): 546-555 (梁欣, 李烊烊, 周丹华, 等. 水稻深空搭载诱变后代 DNA 甲基化差异分析及粒型突变体筛选[J]. 作物研究, 2025, **39**(6): 546-555)

[30]YU X, WU H, WEI L J, *et al*. Characteristics of phenotype and genetic mutations in rice after spaceflight[J]. *Advances in Space Research*, 2007, **40**(4): 528-534

[31] ZHANG B, ZHAO N, PENG K K, *et al*. A combination of genome-wide association study screening and SNaPshot for detecting sex-related SNPs and genes in *Cynoglossus semilaevis*[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2020, **35**: 100711. DOI: 10.1016/j.cbd.2020.100711

[32] LIU Shifeng, CHEN Qian, HONG Guangcheng, *et al*. Screening and analysis for rice "9311" mutant library by chlorate[J]. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science),* 2019, **36**(2): 109-113, 145. DOI: 10.11721/cqnuj20190212 (刘石锋, 陈倩, 洪广成, 等. 水稻“9311”突变体库的氯酸盐毒性筛选与分析[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2019, **36**(2): 109-113, 145. DOI: 10.11721/cqnuj20190212)

[33] HAN M L, LV Q Y, ZHANG J, *et al*. Decreasing nitrogen assimilation under drought stress by suppressing DST-mediated activation of Nitrate Reductase 1.2 in rice[J]. *Molecular Plant*, 2022, **15**(1): 167-178. DOI: 10.1016/j.molp.2021.09.005

[34]XU Bo, LIN Xianyi, AN Tongxin, *et al*. Evaluation and screening of nitrogen absorption capacity of wheat germplasm resources[J]. *Molecular Plant Breeding,* 2025, **23**(10): 3329-3338 (徐波, 林先意, 安瞳昕, 等. 小麦种质资源氮素吸收力评价与筛选[J]. 分子植物育种, 2025, **23**(10): 3329-3338)

[35] KABANGE N R, PARK S Y, SHIN D, *et al*. Identification of a novel QTL for chlorate resistance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Agriculture,* 2020, **10**(8): 360. DOI: 10.3390/agriculture10080360

[36] SUN P, LIU F X, TAN L B, *et al*. Quantitative trait loci (QTLs) for potassium chlorate resistance and low temperature tolerance in seedling stage in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. The *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding,* 2012, **72**(4): 405-414

[37] ZHANG S Y, ZHU L M, SHEN C B, *et* al. Natural allelic variation in a modulator of auxin homeostasis improves grain yield and nitrogen use efficiency in rice[J]. *The Plant Cell,* 2021,

最新录用

33(3): 566-580. DOI: 10.1093/plcell/koaa037

[38] LIU Y L, ZHANG S Y, QIAN H Y, *et al*. Variation in a single allele drives divergent yield responses to elevated CO_2 between rice subspecies[J]. *Nature Communications*, 2025, **16**(1): 376. DOI: 10.1038/s41467-024-55809-3

[39] LIU H, GAO X H, FAN W S, *et al*. Optimizing carbon and nitrogen metabolism in plants: From fundamental principles to practical applications[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, **67**(6): 1447-1466. DOI: 10.1111/jipb.13919

[40]CHEN Xinyi, ZHU Ying, MA Zhongtao, *et al*. Effects of light intensity and nitrogen fertilizer interaction on carbon and nitrogen metabolism at grain-filling stage and its relationship with yield and quality of southern soft japonica rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, **49**(11): 3042-3062. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.22054 (陈心怡, 朱盈, 马中涛, 等. 光强和氮肥互作对南方软米粳稻灌浆结实期碳氮代谢影响及其与产量品质间关系[J]. 作物学报, 2023, **49**(11): 3042-3062. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.22054)

最新录用

作者简介:



张书涛，男，1980 年 1 月出生于河南省原阳县，现就职于广东华农大种业有限公司，硕士，主要从事水稻育种研究。
E-mail:Shutaz@163.com



周丹华（共同第一）女，1984 年 9 月出生于广东省汕头市，现为华南农业大学国家植物航育工程技术中心助理研究员，主要从事水稻遗传育种研究。
E-mail:danhua99@126.com



郭涛（共同通信）男，1978 年 10 月出生于河南省汝南，现为华南农业大学研究员，博士生导师，主要从事植物航天育种研究。

E-mail:guoguot@scau.edu.cn



陈 淳（通信作者）女，1978 年 1 月出生于广东潮州，现为华南农业大学高级农艺师，硕士生导师，主要从事水稻育种及品种推广示范研究。
E-mail:chchun@scau.edu.cn

最新录用