

不同植物生长调节剂对水稻灌浆进程及产量形成的影响

解林*, 黄鸿波*, 孙莉, 朱潘婷, 崔明舜, 杨博, 黄茂, 戴海芳#, 武辉#

宜宾学院农林与食品工程学部, 四川 宜宾

收稿日期: 2022年4月5日; 录用日期: 2022年5月2日; 发布日期: 2022年5月10日

摘要

通过植物生长调节剂处理调控水稻灌浆进程和产量形成过程, 可为进一步阐明水稻灌浆特征、合理调控灌浆进程、充分发挥高产潜力和抗逆生理研究提供理论依据。本研究以籼型杂交稻为试验材料, 采用Richards方程拟合, 比较海藻糖、黄腐酸、复硝酚钠处理对稻穗各部位籽粒灌浆特征及产量的影响差异。结果表明: 1) 植物生长调节剂处理下, 各部位籽粒灌浆起始势(R_0)、最大灌浆速率(GR_{max})、平均灌浆速率(GR_{mean})、最终粒重(A)均显著提高, 活跃灌浆期(D)和有效灌浆期(t_{99})则明显延长。2) 植物生长调节剂对水稻单株穗数、千粒重、结实率影响并不显著, 但显著提升了每穗粒数, 进而导致单株颖花量和库容量均显著提高($P < 0.05$), 进而提高粒重和产量。3) 外源喷施复硝酚钠处理对产量增长效果影响最为显著, 其次为黄腐酸, 再次为海藻糖。

关键词

植物生长调节剂, 籼型杂交稻, 灌浆特征, 产量

Effects of Different Plant Growth Regulators on Rice Grain Filling Process and Yield Formation

Lin Xie*, Hongbo Huang*, Li Sun, Panting Zhu, Mingshun Cui, Bo Yang, Mao Huang, Haifang Dai#, Hui Wu#

Faculty of Agriculture, Forestry and Food Engineering, Yibin University, Yibin Sichuan

Received: Apr. 5th, 2022; accepted: May 2nd, 2022; published: May 10th, 2022

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 解林, 黄鸿波, 孙莉, 朱潘婷, 崔明舜, 杨博, 黄茂, 戴海芳, 武辉. 不同植物生长调节剂对水稻灌浆进程及产量形成的影响[J]. 农业科学, 2022, 12(5): 314-322. DOI: 10.12677/hjas.2022.125047

Abstract

Regulating rice filling process and yield formation process through plant growth regulator treatment can provide a theoretical basis for further elucidating rice filling characteristics, rationally regulating the filling process, giving full play to high yield potential and stress resistance physiological research. In this study, *indica* hybrid rice was used as the test material, and the Richards equation was used to compare the effects of trehalose, fulvic acid, and sodium nitrophenolate treatments on the grain filling characteristics and yield of rice panicles. The results showed that: 1) Under the treatment of plant growth regulators, the initial grain-filling potential (R_0), maximum grain-filling rate (GR_{max}), mean grain-filling rate (GR_{mean}), the final grain weight (A) in each part were significantly increased, and active grain-filling period (D) and effective grain-filling period (t_{99}) were obviously prolonged. 2) Plant growth regulators have no significant effect on the number of ears per plant, thousand-grain weight, and seed setting rate, but they significantly increase the number of grains per panicle, which in turn leads to a significant increase in the amount of spikelets per plant and the storage capacity ($P < 0.05$), thereby increasing the grain weight and yield. 3) Exogenous spraying of sodium nitrophenolate has the most significant effect on yield increase, followed by fulvic acid and trehalose again.

Keywords

Plant Growth Regulator, *Indica* Hybrid Rice, Grain Filling Characteristics, Yield

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水稻籽粒灌浆实际上是植株积累物质向籽粒转运的过程,栽培环境及措施如水肥管理[1][2]、耕作方式[3][4]等均影响水稻籽粒灌浆过程。植物外源调节剂可通过调节水稻叶片光合功能和植株干物质的转运等,进一步影响水稻产量和品质的形成[5]。研究表明,外源施加海藻糖可提高植物在干旱、高温、高盐等逆境条件下抗性[6][7]。黄腐酸能有效促进作物生长发育,提升作物对土壤养分吸收和水分利用效率,同时在一定程度上影响作物吸收 Cd [8],而且可以显著延缓因干旱胁迫加剧导致的株高、叶面积和干重的降低[9]。复硝酚钠则作为一种强力细胞赋能剂,可快速深入植物细胞,促进原生质流动,加快植物生长速度,改善产品品质,提高产量,提高作物的抗病能力[10]。水稻抽穗期喷施复配化学调节剂可显著改善强势粒的外观品质和碾磨品质,籽粒中蔗糖-淀粉代谢关键酶基因的表达均得到了显著提高[11];叶面喷施一定浓度的植物生长调节剂可提高水稻叶片的保护酶活性及水稻产量[12];不同的植物生长调节剂对水稻氮代谢和光合特性具有不同的调控效果[13]。这意味着水稻灌浆期叶片光合功能、干物质积累和分配、籽粒灌浆和产量形成的调控可以通过外源调节剂来实现。

目前广泛采用 Richards 方程[14][15][16]对强、弱勢粒等单籽粒水平[1]进行灌浆动态拟合,有学者还将稻穗细分为上、中、下部的一次、二次枝梗共 6 部分进行籽粒增重动态拟合,以此比较不同类型品种的穗部特征和籽粒灌浆特性[17]。姜元华等通过 Logistic 模型比较籼粳杂交稻、杂交粳稻、常规粳稻和杂交籼稻挂牌穗上混合籽粒灌浆特征[18]发现,籼粳杂交稻籽粒终极生长量和灌浆速率最低,有效灌浆时间最长。Yang 等则采用 Richards 模型对单位面积上水稻籽粒灌浆特征进行分析[16]。然而,外源植物生

长调节剂是如何通过调控稻穗不同部位籽粒灌浆, 进而影响水稻产量形成的报道还较少。因此, 本研究对比不同植物生长调节剂处理对水稻产量形成的差异, 并通过 Richards 方程拟合, 深入分析调节剂对稻穗不同部位籽粒灌浆积累的影响机理, 以期为深入了解灌浆生理、合理调控灌浆进程、进一步发挥水稻超高产潜力提供科学依据, 也为水稻抗逆栽培、水稻品质人工调控提供研究基础。

2. 材料与方法

2.1. 试验地点与供试材料

试验于 2021 年 3 月~8 月在四川省宜宾市宜宾学院实验农场进行。盆栽土壤理化性质: pH 5.98, 含有机质 $60.61 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全氮 0.25% , 碱解氮 $88.01 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有效磷 $35.61 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效钾 $99.16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。选用籼型三系杂交稻代表性品种冈优 900 和富优 1 号作为试验材料。采用 162 穴大钵盘育秧, 水稻育秧基质育秧, 催芽种 2 粒/穴, 移栽秧龄 23~24 d, 叶龄 3.1~3.5。盆栽种植, 盆选用 $24 \times 22 \times 23 \text{ cm}$ (长 × 宽 × 高), 每盆栽插两穴, 每穴 2~3 苗。水、肥、病虫害管理按常规高产栽培要求。主要生育期情况见表 1。2021 年气象条件见图 1。

Table 1. Development stage and growth period of the tested varieties

表 1. 参试品种主要生育期以及生育阶段天数

品种 Variety	播种期 Sowing (month/day)	移栽期 Transplanting (month/day)	抽穗期 Heading (month/day)	成熟期 Maturity (month/day)	抽穗 - 成熟期 Duration from heading to maturity (d)	全生育期天数 Growth period (d)
冈优 900	3/30	4/24	7/17	8/22	37	145
富优 1 号	3/30	4/24	7/26	8/31	37	154

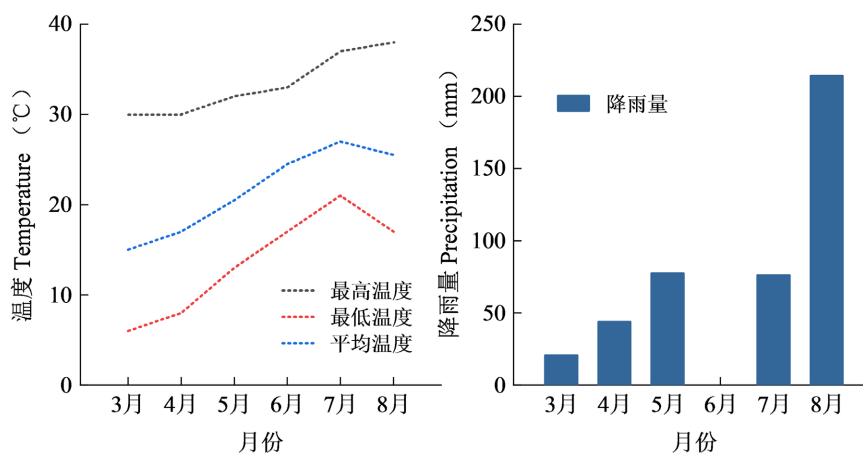


Figure 1. Precipitation and air temperature during rice growing season in 2021

图 1. 水稻生长期降雨量及气温

2.2. 试验设计

盆栽试验采取随机区组设计。7 月开始, 每天观察水稻发育情况, 当 10% 水稻剑叶超出叶枕 10 cm 左右, 或破口 1~2 cm 时, 立即开展外源植物生长调节剂处理。以喷施清水作为对照(CK), 并设置海藻糖、黄腐酸、复硝酚钠喷施方式, 共 4 个处理, 喷施浓度均为 40 mg/L, 25 ml/株。每品种每处理各 20 盆,

共计 160 盆。

2.3. 测定项目与方法

1) 产量各处理于成熟期取相邻 6 株调查有效穗数、每穗粒数、结实率和测定千粒重, 并计算单株群体颖花数、单株库容量和产量。

2) 单穗灌浆动态当 10% 水稻剑叶超出叶枕 10 cm 左右, 或破口 1~2 cm 时, 选大小基本一致的单茎穗(包括主茎穗和分蘖穗, 穗顶抽出剑叶鞘 < 2 cm)挂牌标记, 每个处理 100 茎穗, 分别于挂牌后 3、8、13、18、23、33 d 取挂牌单茎, 每次取 6 个挂牌单茎, 随机分为 6 个组, 按上、中、下部位枝梗, 剥离籽粒, 分别装袋。各组籽粒均于 120℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘至恒重, 测定各组稻穗的籽粒干物质质量, 并计算求得单籽粒重(mg·grain⁻¹)。

2.4. 数据计算与统计分析

数据处理采用 Excel 2016, 制图采用 OriginPro 2021, 采用 LSD 法进行方差分析。通过 Richards 方程对稻穗灌浆过程进行拟合[19] [20]:

$$W = A / (1 + B e^{-Kt})^{1/N} \quad (1)$$

式(1)中, W 为粒重, t 为花后天数(d), A 为单穗或群穗的最终粒重(mg·grain⁻¹), B 、 K 、 N 为 Richards 方程参数估计值, 并用决定系数 R^2 表示其拟合精确度。

依据 Richards 方程导出起始生长势(R_0)、最大灌浆速率(GR_{max} , mg·grain⁻¹·d⁻¹)、平均灌浆速率(GR_{mean} , mg·grain⁻¹·d⁻¹)、达到最大灌浆速率的时间(T_{max-G} , d)、活跃灌浆期(D , d)、有效灌浆期(t_{99} , d)等次级参数。

对(1)求一阶导数得灌浆速率 G 依 t 的变化方程:

$$G = (KW/N) [1 - (W/A)^N] \quad (2)$$

灌浆速率方程(公式 2)具有 2 个拐点, 求其对 t 的二阶导数, 并令为零, 可得两个拐点在 t 坐标上的值 t_1 、 t_2 , 结合上述 t_{99} , 可将整个灌浆过程划分为前期(0~ t_1)、中期(t_1 ~ t_2)、后期(t_2 ~ t_{99})共 3 个阶段, 并求各阶段的灌浆持续时间占有效灌浆期(t_{99})的比率(RGD, %)和贡献率(RGC, %)。

3. 结果与分析

3.1. 产量及其构成因素

由表 2 可知, 参试品种产量及其构成因素在不同植物生长调节剂处理间存在显著差异。与 CK 相比, 冈优 900 和富优 1 号在各处理下的产量分别较 CK 增长 9.84%~43.70% 和 9.68%~46.52%, 处理间差异达显著水平($P < 0.05$)。从产量构成因素分析, 植物生长调节剂处理对两品种单株穗数、千粒重、结实率影响均未达显著水平, 但导致每穗粒数较 CK 增长 7.06%~34.71% (冈优 900) 和 11.96%~39.70% (富优 1 号), 进而导致单株颖花量和库容量均显著提高($P < 0.05$), 形成明显产量优势。总体上, 复硝酚钠喷施处理对产量增长效果最为显著; 其次为黄腐酸, 两者间差异不显著; 再次为海藻糖, 其增幅效果显著低于其它两种处理。

3.2. 各部位籽粒灌浆动态比较

水稻抽穗扬花和灌浆同步进行, 且稻穗不同部位籽粒灌浆进程不同, 在灌浆表现上形成了强、弱勢籽粒。因此, 有必要对不同植物生长调节剂对各部位籽粒灌浆的调控差异进一步研究。

在本试验中, 参试品种不同部位的籽粒灌浆动态趋势基本一致, 且均符合典型的“S”曲线(图 2~4)。通过 Richards 方程拟合籽粒增重动态, 各曲线拟合精确度均在 0.991 以上(表 3), 拟合结果接近实际, 可对各品种不同部位籽粒灌浆特征作进一步分析。

Table 2. Grain yield and its components of the tested variety

表 2. 产量及其构成因素

品种 Variety	处理 Treatment	单株穗数 Panicles per plant	千粒重 1000-grain Weight (g)	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Seed-setting rate (%)	群体颖花量 Total spikelet number (103 plant ⁻¹)	库容量 Sink capacity (g·plant ⁻¹)	产量 Yield per plant (g)
冈优 900	CK	8.3a	26.9b	1280.8b	86.4a	10.67c	287.0b	247.9c
	海藻糖	8.5a	27.4ab	1371.2b	85.4a	11.66b	319.0b	272.3b
	黄腐酸	8.3a	26.6ab	1787.4a	85.3a	14.89a	395.6a	337.3a
	复硝酚钠	8.5a	28.4a	1725.3a	85.5a	14.66a	416.5a	356.3a
富优 1 号	CK	10.4a	25.7a	1025.3c	90.0a	10.66c	273.6b	246.3b
	海藻糖	10.3a	25.2a	1147.9b	90.3a	11.86b	299.3b	270.2b
	黄腐酸	10.4a	26.2a	1385.6a	91.3a	14.41a	377.1a	344.5a
	复硝酚钠	10.5a	25.8a	1432.4a	92.8a	15.04a	388.7a	360.9a

同一列不同小写字母表示在 5% 水平上差异显著。

Table 3. Richards fitting parameters of plant growth regulators on grain filling dynamics in different parts

表 3. 植物生长调节剂对不同部位籽粒灌浆动态的 Richards 拟合参数

籽粒部位 Grain parts	处理 Treatment	冈优 900					富优 1 号				
		A	B	K	N	R ²	A	B	K	N	R ²
上部 Upper	CK	23.0	1686.9	0.4	2.6	0.996	21.36	58673.3	0.6	3.8	0.997
	海藻糖	23.2	385.3	0.3	2.1	0.996	22.94	373.2	0.4	2.1	0.997
	黄腐酸	25.8	585.7	0.3	2.2	0.991	23.69	196.5	0.3	1.8	0.997
	复硝酚钠	27.2	298.6	0.3	2.1	0.994	24.50	67.4	0.3	1.5	0.995
中部 Middle	CK	22.6	106.1	0.2	1.7	0.992	21.40	68.2	0.2	1.3	0.995
	海藻糖	22.0	394.2	0.3	2.1	0.996	23.25	60.5	0.2	1.5	0.994
	黄腐酸	24.6	44.8	0.2	1.3	0.991	23.76	76.3	0.2	1.5	0.995
	复硝酚钠	25.1	259.5	0.3	2.1	0.993	25.25	11.7	0.2	0.9	0.994
下部 Lower	CK	21.0	4050.9	0.3	3.0	0.994	22.90	123.5	0.2	1.6	0.997
	海藻糖	22.9	1453.7	0.3	2.8	0.998	22.99	9846.9	0.4	3.3	0.997
	黄腐酸	26.0	76.0	0.2	1.4	0.993	24.61	96782.9	0.5	4.0	0.998
	复硝酚钠	24.9	478.4	0.3	2.1	0.994	24.85	59132.5	0.4	3.9	0.996

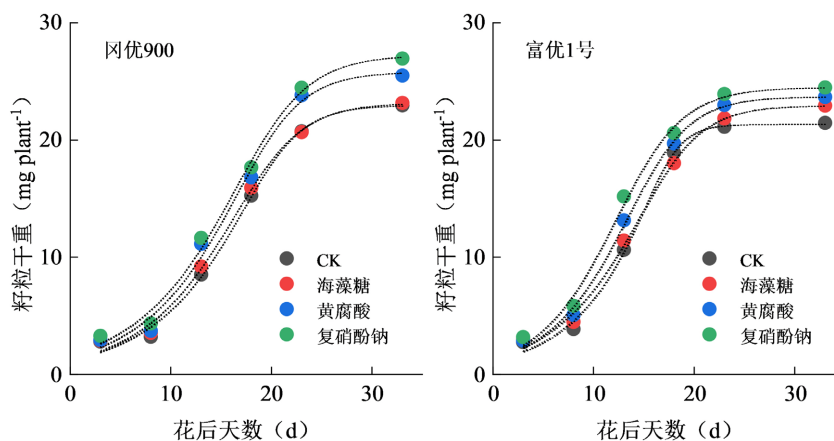


Figure 2. Dynamics of plant growth regulator regulating upper grain weight increase and Richards simulation curve

图 2. 植物生长调节剂调控上部籽粒增重动态及 Richards 模拟

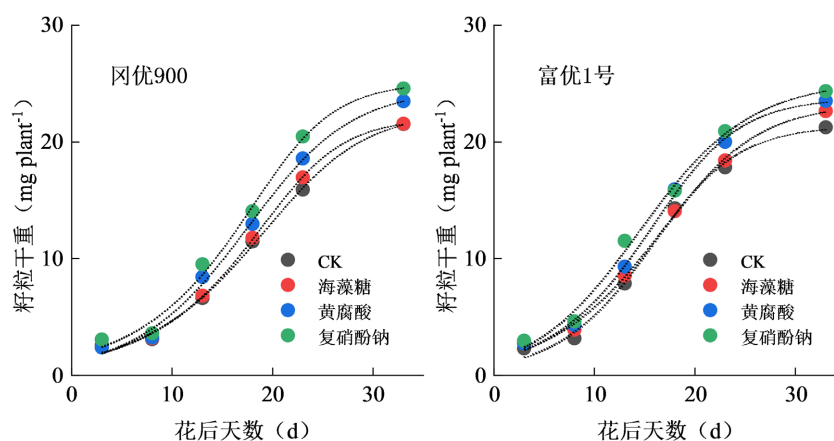


Figure 3. Dynamics of plant growth regulator regulating middle grain weight increase and Richards simulation curve

图 3. 植物生长调节剂调控中部籽粒增重动态及 Richards 模拟

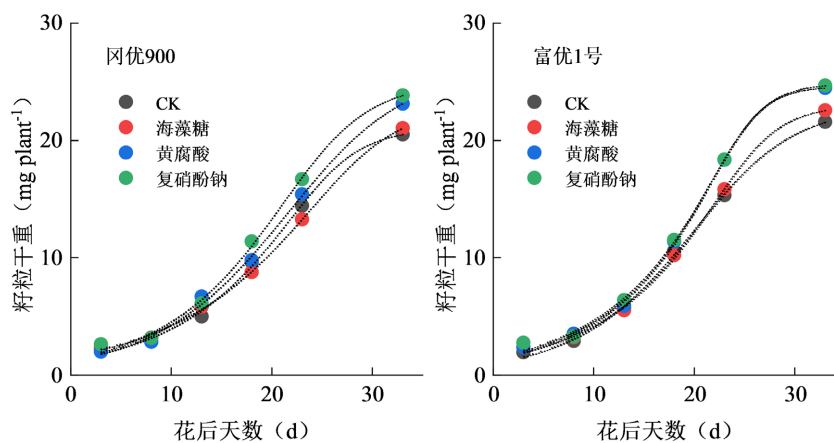


Figure 4. Dynamics of plant growth regulator regulating lower grain weight increase and Richards simulation curve

图 4. 植物生长调节剂调控下部籽粒增重动态及 Richards 模拟

由表 3 和图 2~4 可以看出, 参试品种稻穗上、中、下部位籽粒最终粒重(A)排序为上部 > 中部 > 下部; 各处理间比较发现, 复硝酚钠和黄腐酸处理的最终粒重均显著高于 CK ($P < 0.05$), 海藻糖增产效果相对较小。进一步分析发现, 两处理下冈优 900 和富优 1 号上部籽粒分别较 CK 增长 12.31%~18.55%和 10.95%~14.70%, 中部籽粒分别增长 8.60%~10.77%和 11.05%~18.01%, 下部籽粒分别增长 18.68%~23.94%和 7.46%~8.49%。由此可见, 尽管各处理均对上部籽粒粒重增长具有显著提升效果, 但复硝酚钠和黄腐酸处理对冈优 900 下部籽粒增幅更为明显, 对富优 1 号中部籽粒增长则更具优势。

3.3. 各部位籽粒灌浆特征参数

灌浆起始势 R_o 反映了籽粒子房的生长潜势, 数值大则胚乳细胞分裂周期短、分裂快、籽粒灌浆启动早。由表 4 可以看出, 各处理对各部位籽粒 R_o 均有显著促进作用, 特别是复硝酚钠和黄腐酸处理下, R_o 较 CK 增幅最大可达 38.24%。同时, 各籽粒最大灌浆速率(GR_{max})和平均灌浆速率(GR_{mean})均表现为复硝酚钠 > 黄腐酸 > 海藻糖 > CK。

活跃灌浆期(D)和有效灌浆期(t_{99})表征灌浆持续天数, 一定程度上反映了水稻灌浆积累能力。由表 4 可知, 两品种各部位籽粒的灌浆持续天数经不同植物生长调节剂处理后, 均呈现大幅延长趋势, 总体上各部位籽粒灌浆持续天数增幅表现为下部 > 中部 > 上部, 复硝酚钠 > 黄腐酸 > 海藻糖。

籽粒灌浆达到最大灌浆速率的时间(T_{max-G})越早, 意味着能更早达到高峰灌浆速率, 促进籽粒物质积累。经比较, 植物生长调节剂处理均导致 T_{max-G} 降低, 且对上部籽粒的提升效果明显大于中部和下部籽粒。

Table 4. Grain-filling parameters under the treatment of plant growth regulators

表 4. 植物生长调节剂调控籽粒灌浆特征参数

籽粒部位 Grain parts	处理 Treatment	冈优 900						富优 1 号					
		R_o	T_{max-G}	G_{max}	GR_{mean}	D	t_{99}	R_o	T_{max-G}	G_{max}	GR_{mean}	D	t_{99}
上部 Upper	CK	0.148	17.18	1.49	0.95	24.13	29.33	0.168	15.06	1.51	0.98	18.18	22.21
	海藻糖	0.155	16.33	1.41	0.91	25.36	30.66	0.165	14.61	1.88	1.08	21.89	27.60
	黄腐酸	0.175	15.53	1.58	1.02	25.24	30.16	0.192	13.41	1.66	1.11	21.99	26.55
	复硝酚钠	0.176	14.14	1.61	1.12	26.91	32.61	0.216	12.23	1.69	1.17	23.41	26.87
中部 Middle	CK	0.130	19.37	1.01	0.66	30.09	35.82	0.147	15.91	1.19	0.79	27.16	34.54
	海藻糖	0.129	19.07	1.13	0.73	32.46	35.15	0.161	16.90	1.11	0.73	31.84	37.85
	黄腐酸	0.159	17.68	1.14	0.76	30.24	40.48	0.183	15.90	1.26	0.83	28.73	34.58
	复硝酚钠	0.130	17.04	1.28	0.83	34.06	40.76	0.203	14.43	1.37	0.85	32.17	40.08
下部 Lower	CK	0.097	21.81	0.98	0.69	30.35	35.69	0.110	20.18	1.06	0.69	25.87	31.57
	海藻糖	0.104	23.94	1.09	0.62	32.46	38.99	0.110	22.09	1.25	0.79	26.85	32.10
	黄腐酸	0.127	21.76	1.05	0.69	36.63	41.49	0.116	21.72	1.53	0.95	29.22	34.74
	复硝酚钠	0.130	21.09	1.19	0.80	37.67	46.94	0.137	21.74	1.58	0.93	33.05	41.42

R_o 为灌浆起始势, T_{max-G} 为达到最大灌浆速率的时间, GR_{max} 为最大灌浆速率, GR_{mean} 为平均灌浆速率, D 为活跃灌浆期, t_{99} 为有效灌浆时间。

4. 讨论

水稻灌浆由灌浆持续期及灌浆速率决定。一般而言, 强势粒灌浆快, 充实度好, 基本在花后 20 d 内完成灌浆[21], 籼型杂交稻弱势粒灌浆则需 38.2~45.3 d [22] [23], 强、弱势粒灌浆差异显著, 这与本研究结果基本一致。同时, 经植物生长调节剂处理后, 稻穗各部位籽粒最终粒重(A)均显著提高, 且灌浆起始势 R_0 、最大灌浆速率(GR_{max})和平均灌浆速率(GR_{mean})均大幅增长, 活跃灌浆期(D)和有效灌浆期(t_{99})明显延长, 这意味着, 植物生长调节剂处理延长籽粒灌浆天数的同时, 也大幅提高了籽粒灌浆速率, 进而促使各部位籽粒最终粒重明显提高。

植物生长调节剂对不同部位籽粒灌浆的调控效应也存在明显差异。稻穗上部籽粒灌浆启动早、快, 灌浆速率高, 能用更短时间达到最大灌浆速率(T_{max-G})和最终粒重, 下部籽粒则相反。经植物生长调节剂处理, 下部籽粒灌浆速率和灌浆持续天数提升幅度显著高于上部, 且各处理间比较, 复硝酚钠和黄腐酸的提升效果要明显高于其它处理, 海藻糖也有一定促进效果, 但要远小于前两者。

研究表明, 不断扩大库容量是实现高产、超高产的前提[17], 较高的日产量以及较长的灌浆结实期天数是水稻高产的重要特征[24]。在产量构成因素中, 喷施植物生长调节剂对水稻单株穗数、千粒重、结实率影响并不显著, 但显著提升了每穗粒数, 进而导致单株颖花量和库容量均显著提高($P < 0.05$), 结合大幅延长的灌浆天数, 足以形成明显的产量优势, 这与他人研究结果类似[18] [25]。按产量增幅效果比较, 复硝酚钠喷施处理对产量增长效果最为显著; 其次为黄腐酸, 两者间差异不显著; 再次为海藻糖, 其增幅效果显著低于其它两种处理。

5. 结论

植物生长调节剂可显著提高各部位籽粒灌浆起始势(R_0)、最大灌浆速率(GR_{max})、平均灌浆速率(GR_{mean})及最终粒重(A), 明显延长活跃灌浆期(D)和有效灌浆期(t_{99}); 植物生长调节剂对水稻单株穗数、千粒重、结实率影响并不显著, 但显著提升了每穗粒数, 进而导致单株颖花量和库容量均显著提高, 进而提高粒重和产量; 外源喷施复硝酚钠处理对产量增长效果最为显著, 其次为黄腐酸, 再次为海藻糖。

基金项目

宜宾学院科研启动项目“川南生态区酿酒专用粮稻米酿酒品质形成机制及提质增效技术研究(2019QD17)”。

参考文献

- [1] Zhang, G., Sakai, H., Usui, Y., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Fukuoka, M., Kobayashi, K. and Hasegawa, T. (2015) Grain Growth of Different Rice Cultivars under Elevated CO_2 Concentrations Affects Yield and Quality. *Field Crops Research*, **179**, 72-80. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.04.006>
- [2] 殷春渊, 王书玉, 刘贺梅, 薛应征, 张栩, 王和乐, 孙建权, 胡秀明, 李习军. 氮肥施用量对超级粳稻新稻 18 号强、弱势籽粒灌浆和稻米品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(5): 503-510.
- [3] Qin, J., Impa, S.M., Tang, Q., Yang, S., Yang, J., Tao, Y. and Jagadish, K.S.V. (2013) Integrated Nutrient, Water and other Agronomic Options to Enhance Rice Grain Yield and N Use Efficiency in Double-Season Rice Crop. *Field Crops Research*, **148**, 15-23. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.04.004>
- [4] Murchie, E.H., Yang, J.C., Hubbart, S.P. and Peng, S.B. (2002) Are There Associations between Grain-Filling Rate and Photosynthesis in the Flag Leaves of Field-Grown Rice? *Journal of Experimental Botany*, **53**, 2217-2224. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf064>
- [5] 徐宝才, 张铭铎, 王贤裕, 骆荣挺, 吴关庭, 徐伟亮, 等. 复合型生长调节剂益穗素对水稻生物学效应研究[J]. 浙江农业科学, 1993(4): 173-175.
- [6] 姜锡瑞, 霍兴云, 黄继红, 孙中涛. 生物发酵产业技术[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2016: 326-327.

- [7] 邹德堂, 王烁, 孙健, 李嘉明, 尹天娇, 王敬国, 刘化龙, 郑洪亮, 杨洛淼. 外源海藻糖对碱胁迫下不同品种水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2020, 51(6): 1-9. <https://doi.org/10.19720/j.cnki.issn.1005-9369.2020.06.001>
- [8] 刘波, 黄道友, 周建利, 朱奇宏, 龙世方, 许超, 王帅. 硒与黄腐酸组配对水稻镉吸收的影响[J]. 水土保持学报, 2019, 33(2): 350-355+362. <https://doi.org/10.13870/j.cnki.stbcxb.2019.02.053>
- [9] 周海涛, 张艳阳, 赵孟圆, 张新军, 李天亮, 曹丽霞, 袁卉馥. S-诱抗素和黄腐酸对干旱胁迫下皮燕麦抗旱生理特性的影响[J]. 农学学报, 2020, 10(4): 7-13.
- [10] 郑先福. 植物生长调节剂应用技术[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2013: 22
- [11] 彭廷, 万建伟, 王琳琳, 杜彦修, 张静, 李俊周, 等. 复配化学调节剂对水稻子粒灌浆充实和蔗糖-淀粉代谢关键基因表达的影响[J]. 河南农业大学学报, 2015, 49(5): 602-607+615.
- [12] 闻祥成, 田华, 潘圣刚, 莫钊文, 李妹娟, 唐湘如. 叶面喷施植物生长调节剂对水稻产量及叶片保护酶活性的影响[J]. 西南农业学报, 2015, 28(2): 550-555.
- [13] 陈静彬. 几种新型植物生长调节剂对水稻氮代谢和光合特性影响的比较研究[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 湖南农业大学, 2002.
- [14] Zhang, H., Tan, G., Yang, L., Yang, J., Zhang, J. and Zhao, B. (2009) Hormones in the Grains and Roots in Relation to Post-Anthesis Development of Inferior and Superior spikelets in *Japonica/Indica* Hybrid Rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, **47**, 195-204. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.11.012>
- [15] Fu, J., Xu, Y.J., Chen, L., Yuan, L.M., Wang, Z.Q. and Yang, J.C. (2013) Changes in Enzyme Activities Involved in Starch Synthesis and Hormone Concentrations in Superior and Inferior Spikelets and Their Association with Grain Filling of Super Rice. *Rice Science*, **20**, 120-128. [https://doi.org/10.1016/S1672-6308\(13\)60116-X](https://doi.org/10.1016/S1672-6308(13)60116-X)
- [16] Yang, W., Peng, S., Dionisio-Sese, M.L., Laza, R.C. and Visperas, R.M. (2008) Grain Filling Duration, a Crucial Determinant of Genotypic Variation of Grain Yield in Field-Grown Tropical Irrigated Rice. *Field Crops Research*, **105**, 221-227. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.006>
- [17] 韦还和, 孟天瑶, 李超, 张洪程, 史天宇, 马荣荣, 王晓燕, 杨筠文, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕, 郭保卫. 籼粳交超级稻甬优 538 的穗部特征及籽粒灌浆特性[J]. 作物学报, 2015(12): 1858-1869.
- [18] 姜元华, 张洪程, 赵可, 许俊伟, 韦还和, 龙厚元, 王文婷, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕, 郭保卫. 长江下游地区不同类型水稻品种产量及其构成因素特征的研究[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(6): 621-631.
- [19] 顾世梁, 朱庆森, 杨建昌, 彭少兵. 不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 7-14.
- [20] Zhang, H., Gao, R. and Dong, S. (2011) Anatomical and Physiological Characteristics Associated with Corn Endosperm Texture. *Agronomy Journal*, **103**, 1258-1264. <https://doi.org/10.2134/agronj2010.0212>
- [21] Jiang, Q., Du, Y., Tian, X., Wang, Q., Xiong, R., Xu, G., Yan, C. and Ding, Y. (2016) Effect of Panicle Nitrogen on Grain Filling Characteristics of High-Yielding Rice Cultivars. *European Journal of Agronomy*, **74**, 185-192. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.11.006>
- [22] 李旭毅, 池志忠, 姜心禄, 郑家国. 成都平原两熟区籼粳稻品种籽粒灌浆特性[J]. 中国农业科学, 2012, 45(16): 3256-3264.
- [23] 龚金龙, 邢志鹏, 胡雅杰, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 魏海燕, 高辉. 籼、粳超级稻产量构成特征的差异研究[J]. 核农学报, 2014, 28(3): 500-511.
- [24] 孟天瑶, 许俊伟, 邵子彬, 葛梦婕, 张洪程, 魏海燕, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 郭保卫, 荆培培. 甬优系列籼粳杂交稻氮肥群体最高生产力的优势及形成特征[J]. 作物学报, 2015(11): 1711-1725.
- [25] Sheehy, J.E., Dionora, M.J.A. and Mitchell, P.L. (2001) Spikelet Numbers, Sink Size and Potential Yield in Rice. *Field Crops Research*, **71**, 77-85. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00145-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00145-9)