

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.01631

## 不同种植方式对超级稻籽粒灌浆特性的影响

李 杰 张洪程\* 龚金龙 常 勇 戴其根 霍中洋 许 轲  
魏海燕 高 辉

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

**摘 要:** 为探明不同种植方式下高产水稻的籽粒灌浆特性, 以超级稻品种淮稻 9 号和 III 优 98 为材料, 应用 Richards 方程  $W=A/(1+Be^{-Kt})^{1/N}$  对旱育中苗壮秧精量手栽、小苗机插、直播 3 种植方式水稻强、弱势粒的灌浆过程进行了比较研究。结果表明: (1) 不同种植方式下, 超级稻产量差异极显著, 手栽最高, 机插次之, 直播最低。与手栽和机插相比, 直播的千粒重和结实率显著降低, 而手栽和机插之间千粒重和结实率的变化因品种类型而异。(2) 不同种植方式下超级稻强、弱势粒灌浆特征为明显的异步灌浆型。强势粒达到最大灌浆速率的时间( $T_{max}$ )早, 最大灌浆速率( $GR_{max}$ )、平均灌浆速率( $GR_{mean}$ )以及终极生长量( $A$ )和起始生长势( $R_0$ )均明显大于弱势粒, 而活跃灌浆期( $D$ )和有效灌浆时间( $T_{99}$ )明显小于弱势粒。(3) 与手栽和机插相比, 直播强势粒的  $GR_{max}$  和  $GR_{mean}$  显著降低,  $T_{max}$  明显延迟,  $D$ 、 $T_{99}$  显著增加。弱势粒的  $GR_{max}$  和  $GR_{mean}$  机插最大, 手栽略小于直播,  $T_{max}$  直播最早, 机插次之, 手栽最迟,  $D$ 、 $T_{99}$  手栽、机插、直播依次减少。(4) 籽粒灌浆阶段特征方面, 平均灌浆速率和贡献率均以中期最大, 中期的贡献率强势粒和弱势粒分别达到 60.53% 和 50.78%, 不同种植方式间前、中、后各期在灌浆持续天数、平均灌浆速率和贡献率上的差异因粒位不同而异。(5) 千粒重与强、弱势粒的  $GR_{max}$ 、 $GR_{mean}$  和  $D$  呈正相关, 且与弱势粒的灌浆速率( $GR_{max}$  和  $GR_{mean}$ )显著相关, 结实率与强、弱势粒的灌浆参数除强势粒的  $D$  外, 均不显著相关。说明不同种植方式对超级稻的籽粒灌浆特性有明显影响, 虽均为异步灌浆型, 但其强、弱势粒的最大灌浆速率及到达最大灌浆速率的时间等灌浆特征参数均差异较大, 在保持籽粒最终生长量和结实率稳定的条件下, 提高籽粒的灌浆速率, 特别是弱势粒的灌浆速率, 对提高千粒重有重要的作用。

**关键词:** 超级稻; 种植方式; 灌浆特性; 强势粒; 弱势粒

## Influence of Planting Methods on Grain-filling Properties of Super Rice

LI Jie, ZHANG Hong-Cheng\*, GONG Jin-Long, CHANG Yong, DAI Qi-Gen, HUO Zhong-Yang, XU Ke, WEI Hai-Yan, and GAO Hui

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

**Abstract:** To explore grain-filling properties of high-yielding rice under different planting methods, we studied the grain-filling processes of superior and inferior grains of two super rice cultivars (Huaidao 9 and III you 98) with Richards equation  $W=A/(1+Be^{-Kt})^{1/N}$  and three planting methods, i.e. precision artificial transplanting with dry nursery middle and strong seedlings (ATR), mechanical transplanting with small seedlings (MTR) and direct seeding (DSR). The results were as follows: (1) The super rice yields under different planting methods were significantly different, ATR was the highest, followed by the MTR, and the lowest was the DSR. Compared with ATR and MTR, the 1000-grain weight and seed-setting rate of DSR were significantly lower, but the changes between ATR and MTR were different due to different types of cultivar. (2) The grain-filling processes of superior and inferior grains of super rice under different planting methods were obviously asynchronous type. The time reaching the maximum grain-filling rate ( $T_{max}$ ) of superior grains was early, maximum grain-filling rate ( $GR_{max}$ ), mean grain-filling rate

本研究由国家“十一五”科技支撑计划重大项目(2006BAD02A03), 农业部超级稻专项(超级稻配套栽培技术开发与技术集成)和江苏省科技支撑计划重大项目(BE2008355, BE2009425)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 张洪程, E-mail: hc Zhang@yzu.edu.cn, Tel: 0514-87979220

第一作者联系方式: E-mail: lijie0558@163.com, Tel: 0514-87979220

Received(收稿日期): 2011-03-09; Accepted(接受日期): 2011-05-22; Published online(网络出版日期): 2011-06-28.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20110628.1008.012.html>

( $GR_{mean}$ ), the final weight of a kernel ( $A$ ) and initial grain-filling potential ( $R_0$ ) were significantly greater than those of inferior grains. However, the active grain-filling period ( $D$ ) and effective grain-filling time ( $T_{99}$ ) of the superior grains were significantly less than those of inferior grains. (3) Compared with ATR and MTR, the  $GR_{max}$  and  $GR_{mean}$  of superior grains of DSR were significantly lower,  $T_{max}$  was obviously delayed,  $D$  and  $T_{99}$  significantly increased. The  $GR_{max}$  and  $GR_{mean}$  of inferior grains of MTR were the highest, and ATR was slightly lower than DSR. For  $T_{max}$ , DSR was the earliest, MTR was the second, and the latest was ATR.  $D$  and  $T_{99}$  reduced in order for ATR, MTR, and DSR. (4) For grain-filling characteristics of different stages, the maximum of mean grain-filling rate and contribution rate was present at the middle stage, and the contribution rates of superior and inferior grains were up to 60.53% and 50.78%, respectively. The grain-filling days, mean grain-filling rate and contribution rate of the early, middle and late stages among different planting methods were different due to grain positions. (5) 1000-grain weight was positively correlated with maximum grain-filling rate, mean grain-filling rate and active grain-filling period of superior and inferior grains, and the correlations with maximum grain-filling rate and mean grain-filling rate of inferior grains were significant. Seed-setting rate had in a degree of positive or negative correlations with the grain-filling parameters of the superior and inferior grains, however, except the active grain-filling period of superior grains, all of the correlations were not significant. The results suggested that planting methods have significant influence on grain-filling properties of super rice. Although the grain-filling processes are all asynchronous types, the grain-filling parameters such as maximum grain-filling rate and the time reaching the maximum grain-filling rate of superior and inferior grains have great difference among different planting methods. It would play an important role in improving 1000-grain weight and grain-filling rate, especially the grain-filling rate of inferior grains under the conditions maintaining the final weight of a kernel and seed-setting rate stable.

**Keywords:** Super rice; Planting method; Grain-filling properties; Superior grains; Inferior grains

籽粒的灌浆过程影响水稻最终的粒重和产量以及稻米品质, 是水稻生产过程中的重要生理过程, 因此研究籽粒灌浆特性既有助于加深对其生理过程本质的认识, 也有助于制订灌浆过程的调控措施, 从而达到高产、优质。Nagato<sup>[1]</sup>在 1941 年就对水稻籽粒的增重过程进行了研究, 认为稻穗上不同部位籽粒灌浆存在差异, 早开的花粒重高, 迟开的花粒重低。Mohapatra 等<sup>[2]</sup>、杨建昌<sup>[3]</sup>和丁君辉等<sup>[4]</sup>也认为, 水稻籽粒存在强势粒和弱势粒之分, 一般来说着生在稻穗顶部一次枝梗上早开花的强势粒, 灌浆快, 充实好, 粒重高, 而着生在稻穗基部二次枝梗上迟开花的弱势粒, 灌浆慢, 充实差, 粒重低。这种差异在超级稻品种上表现更为突出<sup>[5]</sup>。关于强、弱势粒灌浆差异的原因, 人们从源库关系<sup>[6-8]</sup>、光合同化物供应<sup>[9-10]</sup>、激素平衡<sup>[11-13]</sup>和酶活性<sup>[14-16]</sup>等方面进行了大量的试验研究, 取得了重要的进展, 并据此提出了籽粒灌浆过程的一些调控措施<sup>[3,17]</sup>。对籽粒灌浆过程的生长分析, Jones 等<sup>[18]</sup>用三次多项式模型分析了 15 个水稻品种的籽粒增重过程及灌浆速率与产量构成因素的关系, 但模型缺乏足够的可塑性, 而且模型参数的生物学解释困难。朱庆森等<sup>[9]</sup>对水稻籽粒灌浆过程用 Richards 模型进行了拟合, 并导出一系列次级参数, 用以分析水稻品种籽粒增重过程的基本特征, 较为准确地描述了水稻籽粒的灌浆过程。这一分析方法已为众多研究者采用并成为目前比较公认和常用的籽粒增重分析法。顾世梁等<sup>[19]</sup>、王嘉宇等<sup>[20]</sup>、程旺大等<sup>[21-22]</sup>和杨建昌等<sup>[23-24]</sup>应用 Richards 模型分别对不同水稻材料、不同穗型水稻

品种、水稻和陆稻、亚种间杂交稻、旱种水稻的籽粒灌浆特性进行了研究, 明确了水稻的不同灌浆类型和灌浆特征。籽粒的灌浆特性固然受水稻品种自身基因型的控制, 但外界环境条件和栽培管理措施对其也有很大的影响<sup>[25-30]</sup>。关于栽培管理措施对水稻籽粒灌浆特性的影响, 前人从播期、水分和养分管理等方面进行了较多的研究<sup>[27-29]</sup>。张亚洁等<sup>[30]</sup>研究认为旱种(覆膜旱种和裸地旱种)可以增大陆稻和水稻籽粒的灌浆速率。水稻种植方式作为栽培管理措施的重要环节, 近年来, 随着农村经济的发展和产业结构的调整, 呈现出手栽、抛栽、机插、直播等多元化发展的趋势<sup>[31]</sup>, 而关于不同种植方式水稻籽粒灌浆特性的研究目前报道较少<sup>[32]</sup>, 更缺乏高产栽培条件下的科学比较。为此, 本研究在长江下游稻-麦两熟制条件下, 以超级稻品种淮稻 9 号和 III 优 98 为材料, 采用目前生产上应用面积比较广泛的手栽、机插和直播 3 种植方式, 设置各种种植方式与当地大面积生产有代表性的适中播栽期, 并配套各自相应的高产栽培管理技术措施, 应用 Richards 方程对不同种植方式水稻强、弱势粒的灌浆过程进行了比较研究, 以明确不同种植方式水稻籽粒灌浆特性, 从而为水稻高产优质栽培和籽粒灌浆过程中调控措施的合理应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点及供试品种

2008—2009 年在扬州大学农学院的校外试验基地江苏省兴化市钓鱼镇进行试验。该区位于江苏里

下河中部,属北亚热带湿润气候区,雨量充沛,日照充足。年平均温度 15℃左右,降水量 1 024.8 mm,日照 2 305.6 h,无霜期较长。试验地前茬为小麦(产量 6 750 kg hm<sup>-2</sup>),土壤类型为黏泥土,质地为黏性。0~20 cm 土层含有机质 28.21 g kg<sup>-1</sup>、全氮 1.85 g kg<sup>-1</sup>、速效磷 13.9 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾 162.8 mg kg<sup>-1</sup>。

供试超级稻品种为淮稻 9 号(常规粳稻)和 III 优 98(杂交粳稻)。

## 1.2 试验设计

在长江下游稻-麦两熟制条件下,根据小麦常年收获茬时间,以及水稻及时抢栽抢播的要求,和当地大面积生产有代表性的适中播栽期,分别设计能充分发挥各种种植方式水稻产量潜力的密、肥、水等高产栽培管理技术措施。

1.2.1 育秧标准与栽插规格 ①旱育中苗壮秧精量手栽于 5 月 11 日播种,6 月 15 日移栽,移栽叶龄 6.5~7.0 叶,单株平均带分蘖 2.1~2.9 个,栽插行株距为 30 cm×13 cm,淮稻 9 号二本栽插,III 优 98 单本栽插;②采用塑料软盘旱育秧小苗机插,落谷量干种子每盘 110 g,5 月 26 日播种,6 月 15 日移栽,秧龄 20 d,移栽叶龄 3.3~3.7 叶,行株距为 30 cm×13 cm,淮稻 9 号三本栽插,III 优 98 二本栽插,栽插后及时查漏补缺,确保插足基本苗数;③于 6 月 13 日旱直播,行距为 30 cm,一叶一心期进行间苗定苗,基本苗数淮稻 9 号为 90 万株 hm<sup>-2</sup>,III 优 98 为 60 万株 hm<sup>-2</sup>。

1.2.2 田间管理 总施纯氮量 270 kg hm<sup>-2</sup>,对于基肥:分蘖肥:穗肥之比,手栽为 3:2:5,分蘖肥于移栽后 7 d 一次性施用,穗肥于倒四叶期和倒二叶期分 2 次施用;机插为 2:4:4,分蘖肥于栽后 7 d 和 15 d 分 2 次施用,穗肥于倒四叶期和倒三叶期分 2 次施用;直播为 2:4:4,分蘖肥于三叶一心期施用,穗肥在叶龄余数 3.5~3.0 和 1.5~1.0 时分 2 次施用。氮:磷:钾比例为 2:1:1,磷肥一次性基施,钾肥分别于耕翻前、拔节期等量施入。

水分管理及病虫害防治等相关的栽培措施均按照各自的高产栽培要求实施。

1.2.3 小区设置 采取裂区设计,种植方式为主区,品种为裂区。不同种植方式间用塑料薄膜包埂隔离,保证可以单独肥水管理。每小区面积 25 m<sup>2</sup>,重复 3 次。

## 1.3 测定项目与方法

抽穗时选择大小基本一致的穗子(包括主茎穗

和分蘖穗,穗顶抽出剑叶鞘 5 cm 左右)挂牌标记,每小区标记 200 穗,自开花至成熟期每隔 5 d 取标记穗 10 个,分别摘下强势粒和弱势粒,剔除未受精的空粒后,烘干去壳称重。先将整穗一次枝梗平分为上、中、下 3 部分,遇到不能平分的,则上、下部取平均数的整数部分,多余的归为中部;直接着生于穗上部一次枝梗上的籽粒(顶部第 2 粒除外)为强势粒,穗下部一次枝梗上直接着生于二次枝梗上的籽粒(顶部第 1 粒除外)为弱势粒。

应用 Richards 方程按照朱庆森等<sup>[9]</sup>和顾世梁等<sup>[19]</sup>的方法对籽粒灌浆过程进行拟合,并计算导出相应的灌浆特征参数,对籽粒灌浆进行生长分析。Richards 方程为  $W=A/(1+Be^{-Kt})^{1/N}$ ,式中, $W$  为各期米粒重量(mg), $A$  为终极生长量(mg), $t$  为开花后的时间(开花当日为 0, d), $B$ 、 $K$ 、 $N$  为方程参数。

各次级参数如下, $R^2$  为决定系数( $W$  依  $t$  的回归平方和占总平方和的比率),表示方程的配合程度; $R_0$  为起始生长势,反映受精子房的生长潜势; $T_{\max}$  为达到最大灌浆速率的时间(d); $GR_{\max}$  为最大灌浆速率(mg grain<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>); $GR_{\text{mean}}$  为平均灌浆速率(mg grain<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>); $D$  为活跃灌浆期(d),表示  $W$  从  $A$  的 5% 至 95% 所经历的时间; $T_{99}$  为有效灌浆时间,表示达到 99%  $A$  的时间; $I$  为灌浆速率最大时的米粒重( $W_{\max}$ )占最终米粒重  $A$  的百分率(%)。灌浆速率曲线具有 2 个拐点,求其对  $t$  的二阶导数,并令为零,可得 2 个拐点在  $t$  坐标上的值  $t_1$  和  $t_2$ ,结合上述  $T_{99}$  的时间  $t_3$ ,确定灌浆过程的 3 个阶段,分别为前期(0~ $t_1$ )、中(盛)期( $t_1$ ~ $t_2$ )和后期( $t_2$ ~ $t_3$ )。并求出各时期灌浆持续时间( $T$ )、平均灌浆速率(MGR)和贡献率(RGC,各期灌浆物质积累的净增量占总灌浆物质的百分率)。

成熟期每小区随机普查 90 穴,计算有效穗数,取 5 穴调查每穗粒数、结实率和测定千粒重,测理论产量,并实收核产。

## 1.4 数据处理和统计分析

使用 DPS 软件进行灌浆过程方程的拟合及其他相关统计分析,Microsoft Excel 2003 软件进行数据计算、图表绘制。两年试验结果趋势一致,本文以 2009 年的数据进行整理分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同种植方式超级稻的产量及产量构成因素

由表 1 可以看出,不同种植方式超级稻产量差异极显著,手栽最高,机插次之,直播最低。与手栽

相比,机插平均减产 4.10%,直播平均减产 12.90%,杂交粳稻的减产幅度明显小于常规粳稻。从产量构成因素看,种植方式对产量构成因素的影响因品种类型不同而异。对常规粳稻,单位面积穗数手栽最少,直播最多,不同种植方式间差异达显著或极显著水平;每穗粒数手栽最多,直播最少,不同种植方式间差异达极显著水平;结实率和千粒重在手栽和机插间没有显著差异,但极显著高于直播。对杂交粳稻,单位面积穗数也是手栽最少,直播最多,但不同种植方式间没有显著差异;每穗粒数机插和直播间没有显著差异,但极显著地低于手栽;结实率和千粒重均机插最高,直播最低,且不同种植方式的千粒重差异均达到显著水平。

## 2.2 不同种植方式超级稻的籽粒灌浆特性

2.2.1 籽粒增重动态 以开花后天数为自变量,各自相应的米粒重为依变量,对不同种植方式超级稻强、弱势粒的灌浆过程用 Richards 方程拟合。得出各种种植方式强、弱势粒粒重依花后天数变化的 Richards 方程参数估计值和决定系数(表 2)。由表 2 可知,不同种植方式超级稻强、弱势粒灌浆过程方程拟合的决定系数基本都在 0.99 以上,说明不同种植方式超级稻籽粒灌浆过程均可用 Richards 方程进行描述,相应的籽粒增重的 Richards 模拟曲线见图 1。

由表 2 和图 1 可以看出,超级稻强、弱势粒的终极生长量  $A$ ,均是机插>手栽>直播的趋势,增减幅度因品种类型和不同粒位而异。就两品种平均值

而言,强势粒机插较手栽和直播分别高 0.86%和 4.38%,弱势粒机插较手栽和直播分别高 3.94%和 9.53%。而且同一品种强势粒的终极生长量明显大于弱势粒。方程的形状参数  $N$  值,强势粒均小于 1,且手栽>机插>直播,籽粒增重曲线明显左偏,而弱势粒均大于 1,且直播>机插>手栽,籽粒增重曲线明显右偏。根据朱庆森等<sup>[9]</sup>弱势粒拟合方程的  $N$  值大于 1,强、弱势粒为异步灌浆型,说明不同种植方式超级稻强、弱势粒灌浆过程均属于异步灌浆型。在图 1 上表现为强势粒粒重开花后迅速增加,在花后 25~30 d 基本达到最大值,之后趋于平缓,而弱势粒的粒重在花后 0~20 d 增加很少,基本处于停滞状态,待强势粒粒重基本达到最大后,才开始迅速增加,至花后 45~50 d 基本达到最大值。不同种植方式间,强势粒增重曲线机插处于最上方,直播处于最下方,特别是常规粳稻,直播明显低于机插和手栽;弱势粒增重曲线机插和直播几乎重叠,手栽处于最下方。

2.2.2 籽粒灌浆特征参数 根据 Richards 方程计算得出的不同种植方式超级稻强、弱势粒灌浆特征参数见表 3。起始生长势( $R_0$ )反映的是受精子房的生长潜势,与籽粒生长初期的生长速率有密切的关系。由表 3 可知,不同种植方式超级稻的  $R_0$  因品种类型和粒位不同而异。强势粒的  $R_0$  均是手栽最小(0.5576),直播次之(0.7759),机插最大(0.8303),而弱势粒的  $R_0$  相对比较稳定,不同种植方式间差异较小,手栽、机插、直播平均分别为 0.1150、0.1168、0.1148。

表 1 不同种植方式超级稻的产量及产量构成因素  
Table 1 Yield and its components of super rice under different planting methods

年份 Year	品种 Variety	种植方式 Planting method	穗数 No. of panicles ( $\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$ )	每穗粒数 No. of spikelets per panicle	结实率 Seed-setting rate (%)	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Grain yield ( $\times 10^3 \text{ kg hm}^{-2}$ )
2009	淮稻 9 号 Huaidao 9	手栽 AT	330.0 Bc	128.2 Aa	91.8 Aa	29.72 Aa	11.35 Aa
		机插 MT	348.0 Bb	115.8 Bb	90.9 Aa	29.98 Aa	10.73 Bb
		直播 DS	372.0 Aa	106.1 Cc	85.9 Bb	28.86 Bb	9.71 Cc
	III 优 98 III you 98	手栽 AT	298.5 a	157.2 Aa	94.8 Aab	25.88 Bb	11.23 Aa
		机插 MT	303.0 a	143.5 Bb	96.0 Aa	26.81 Aa	10.93 Bb
		直播 DS	309.0 a	142.1 Bb	93.8 Ab	25.47 Bc	9.98 Cc
2008	淮稻 9 号 Huaidao 9	手栽 AT	325.5 Cc	135.4 Aa	92.1 Aa	28.52 Aa	11.26 Aa
		机插 MT	349.5 Bb	118.2 Bb	91.5 Aa	28.89 Aa	10.65 Bb
		直播 DS	381.0 Aa	107.7 Cc	88.3 Bb	27.31 Bb	9.65 Cc
	III 优 98 III you 98	手栽 AT	295.5 a	163.5 Aa	93.4 Aa	25.56 Ab	11.28 Aa
		机插 MT	301.5 a	151.6 Bb	94.4 Aa	26.05 Aa	10.96 Bb
		直播 DS	307.5 a	148.3 Bb	91.6 Bb	24.68 Bc	9.96 Cc

大、小写字母分别表示在 1%和 5%水平上差异显著。

AT: artificial transplanting; MT: mechanical transplanting; DS: direct seeding. Values followed by different letters are significantly different at the 1% (capital letter) and the 5% (small letter) probability levels, respectively.

表 2 不同种植方式超级稻籽粒灌浆过程的 Richards 方程参数估计值  
Table 2 Parameters of Richards equation for grain filling of super rice under different planting methods

品种 Variety	粒位 Grain position	种植方式 Planting method	米粒终极生 长量 $A$ (mg grain <sup>-1</sup> )	初值参数 $B$	生长速率参数 $K$	形状参数 $N$	方程决定系数 $R^2$
淮稻 9 号 Huaidao 9	强势粒 SG	手栽 AT	23.4695	4.6459	0.1976	0.4067	0.9905
		机插 MT	23.5342	2.4624	0.1888	0.2725	0.9936
		直播 DS	22.0965	2.1128	0.1541	0.2365	0.9896
	弱势粒 IG	手栽 AT	21.5262	223068.3812	0.2848	2.6422	0.9979
		机插 MT	22.2303	375071.0334	0.3127	2.8562	0.9996
		直播 DS	20.4796	833639.0513	0.3403	3.0985	0.9946
III 优 98 III you 98	强势粒 SG	手栽 AT	20.6556	4.8538	0.2249	0.3576	0.9972
		机插 MT	20.9700	2.4385	0.2177	0.2249	0.9951
		直播 DS	20.5405	2.0821	0.1786	0.1984	0.9969
	弱势粒 IG	手栽 AT	19.0770	101697.8245	0.2616	2.1402	0.9974
		机插 MT	19.9742	180259.1545	0.2871	2.3126	0.9964
		直播 DS	18.0526	410134.1568	0.3121	2.6060	0.9928

SG: superior grains; IG: inferior grains; AT: artificial transplanting; MT: mechanical transplanting; DS: direct seeding; A: the final weight of a kernel; B: initial parameter; K: growth rate parameter; N: shape parameter; R<sup>2</sup>: the determination coefficient of the equation.

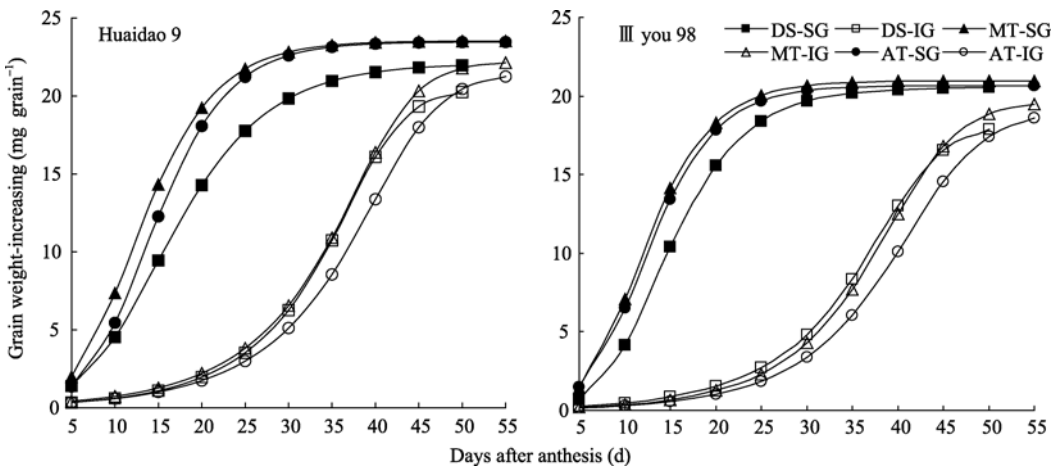


图 1 不同种植方式超级稻强、弱势粒增重的 Richards 模拟曲线

Fig. 1 Richards simulation curve of grain weight-increasing for superior and inferior grains of super rice under different planting methods

DS-SG: 直播稻强势粒; DS-IG: 直播稻弱势粒; MT-SG: 机插稻强势粒; MT-IG: 机插稻弱势粒; AT-SG: 手栽稻强势粒, AT-IG: 手栽稻弱势粒。

DS-SG: superior grains of direct seeding rice; DS-IG: inferior grains of direct seeding rice; MT-SG: superior grains of mechanical transplanting rice; MT-IG: inferior grains of mechanical transplanting rice; AT-SG: superior grains of artificial transplanting rice; AT-IG: inferior grains of artificial transplanting rice.

不同种植方式超级稻强、弱势粒灌浆速率的 Richards 模拟曲线见图 2。由表 3 和图 2 可知, 强势粒的最大灌浆速率( $GR_{max}$ )机插最大(1.4772), 手栽(1.4403)略小于机插, 直播明显最小(1.1758), 到达最大灌浆速率的时间( $T_{max}$ )机插、手栽、直播依次延迟, 平均分别为 11.31、11.96、13.69 d, 弱势粒的  $GR_{max}$  为机插(1.0775)>直播(1.0169)>手栽(0.9816), 且弱势粒的  $GR_{max}$  在不同种植方式间的差异明显小于强势粒, 而其到达最大灌浆速率的时间直播最早,

手栽最迟, 直播、机插、手栽平均依次为 37.54、38.47、40.50 d。不同种植方式超级稻强、弱势粒的平均灌浆速率( $GR_{mean}$ )的变化趋势与  $GR_{max}$  的变化一致。

不同种植方式超级稻灌浆速率最大时的米粒重 ( $W_{max}$ )及其占最终米粒重  $A$  的百分率( $I$ )、活跃灌浆期( $D$ )、有效灌浆时间( $T_{99}$ )在不同粒位间表现不一致。强势粒的  $W_{max}$ 、 $I$  手栽、机插、直播依次降低,  $W_{max}$  平均分别为 9.4633、9.1142、8.6274 mg grain<sup>-1</sup>,  $I$  平均分别为 42.87%、40.94%、40.46%,  $D$ 、 $T_{99}$  手栽和

机插基本相当, 均明显小于直播,  $D$  手栽、机插、直播平均依次为 22.66、22.26、26.83 d,  $T_{99}$  平均依次为 33.82、34.05、41.49 d。弱势粒的  $W_{\max}$  直播(12.0127)与手栽(12.1873)基本相当, 均小于机插(12.8793),  $I$  手栽、机插、直播依次增大, 平均分别为 59.95%、60.96%、62.28%,  $D$ 、 $T_{99}$  均是手栽、机插、直播依次减小,  $D$  平均分别为 32.13、30.56、29.74 d,  $T_{99}$  平均分别为 57.32、53.79、51.63 d。

由表 3 和图 2 还可看出, 同一品种强势粒启动

灌浆快, 到达最大灌浆速率的时间早, 弱势粒开始灌浆时间相对滞后, 在花后相当长的时间内灌浆速率十分缓慢, 待强势粒灌浆速率下降到十分微弱时才开始加速灌浆, 到达最大灌浆速率的时间较强势粒明显延迟, 且最大灌浆速率亦明显低于强势粒。弱势粒的  $R_0$ 、 $GR_{\text{mean}}$  也均明显小于强势粒。而弱势粒的有效灌浆时间( $T_{99}$ )、活跃灌浆期( $D$ )、灌浆速率最大时的米粒重( $W_{\max}$ )及  $W_{\max}$  占最终米粒重  $A$  的百分率( $I$ )均明显大于强势粒。

表 3 不同种植方式超级稻籽粒灌浆参数  
Table 3 Grain-filling parameters of super rice under different planting methods

品种	粒位	种植方式	$R_0$	$GR_{\max}$	$T_{\max}$	$W_{\max}$	$I$	$GR_{\text{mean}}$	$D$	$T_{99}$
Variety	Grain position	Planting method		(mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	(d)	(mg grain <sup>-1</sup> )	(%)	(mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	(d)	(d)
淮稻 9 号 Huaidao 9	强势粒 SG	手栽 AT	0.4860	1.4249	12.32	10.1415	43.21	0.9637	24.35	35.59
		机插 MT	0.6929	1.4423	11.66	9.7194	41.30	0.9778	24.07	36.01
		直播 DS	0.6515	1.1220	14.22	9.0051	40.75	0.7611	29.03	44.07
	弱势粒 IG	手栽 AT	0.1078	1.0321	39.83	13.1980	61.31	0.6604	32.60	55.93
		机插 MT	0.1095	1.1237	37.69	13.8587	62.34	0.7156	31.06	52.36
		直播 DS	0.1098	1.0786	36.74	12.9899	63.43	0.6835	29.96	50.21
III 优 98 III you 98	强势粒 SG	手栽 AT	0.6291	1.4556	11.60	8.7851	42.53	0.9854	20.96	32.04
		机插 MT	0.9677	1.5120	10.95	8.5089	40.58	1.0257	20.44	32.08
		直播 DS	0.9002	1.2296	13.16	8.2497	40.16	0.8344	24.62	38.91
	弱势粒 IG	手栽 AT	0.1222	0.9310	41.17	11.1766	58.59	0.6027	31.65	58.71
		机插 MT	0.1241	1.0312	39.24	11.8998	59.58	0.6648	30.05	55.22
		直播 DS	0.1198	0.9551	38.34	11.0355	61.13	0.6116	29.52	53.04

$R_0$ : 起始生长势;  $GR_{\max}$ : 最大灌浆速率;  $T_{\max}$ : 到达最大灌浆速率的时间;  $W_{\max}$ : 灌浆速率最大时的米粒重;  $I$ : 灌浆速率最大时的米粒重  $W_{\max}$  占最大米粒重( $A$ )的百分率;  $GR_{\text{mean}}$ : 平均灌浆速率;  $D$ : 活跃灌浆期;  $T_{99}$ : 有效灌浆时间。

$R_0$ : initial grain-filling potential;  $GR_{\max}$ : maximum grain-filling rate;  $T_{\max}$ : the time reaching the maximum grain-filling rate;  $W_{\max}$ : weight of a kernel at the time of maximum grain-filling rate;  $I$ : percentage of  $W_{\max}$  to  $A$ ;  $GR_{\text{mean}}$ : mean grain-filling rate;  $D$ : active grain-filling period;  $T_{99}$ : effective grain-filling time. Other abbreviations are the same as given in Table 2.

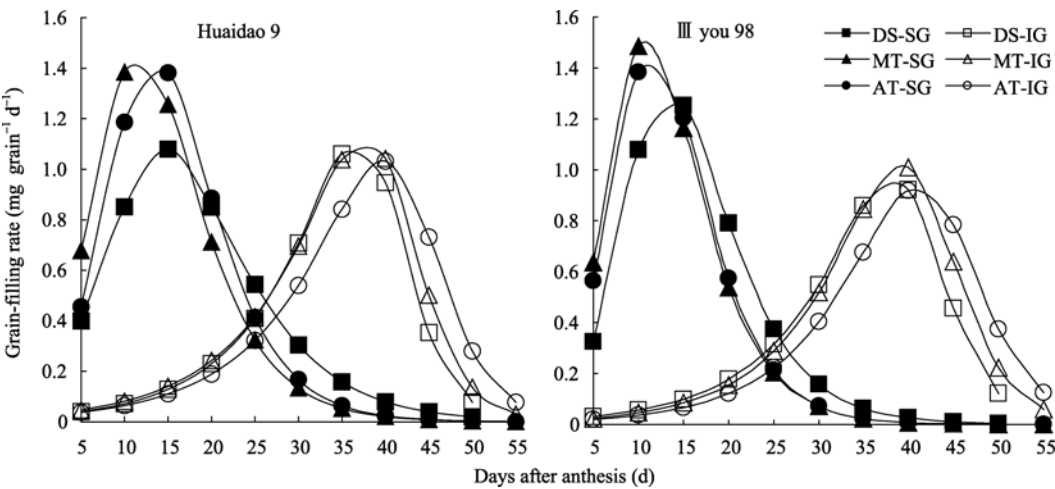


图 2 不同种植方式超级稻强、弱势粒灌浆速率的 Richards 模拟曲线  
Fig. 2 Richards simulation curve of grain-filling rate for superior and inferior grains of super rice under different planting methods  
缩写同图 1。Abbreviations are the same as given in Fig. 1.

2.2.3 籽粒灌浆阶段特征 根据灌浆速率曲线的两个拐点, 将籽粒灌浆过程划分为前期、中期(盛期)、后期 3 个阶段(表 4)。由表 4 可知, 不同种植方式强、弱势粒灌浆各阶段在持续天数、平均灌浆速率和贡献率上因粒位不同而有着较大的差异。强势粒灌浆持续天数前期机插(6.03)<手栽(6.65)<直播(7.32), 中期手栽和机插基本相当, 平均分别为 10.62、10.55 d, 均明显小于直播(12.75), 后期手栽、机插、直播依次增大, 平均分别为 25.55、27.14、27.54 d; 平均灌浆速率前、中、后期均是手栽和机插基本相当, 平均分别为 0.4391、1.2525、0.3406 和 0.4160、1.2810、0.3461, 都明显大于直播(0.3139、1.0189、0.2748); 贡献率前期手栽最大(13.21%), 机插次之(11.24%), 直播最小(10.76%), 中期各方式间基本相当, 手栽、机插、直播平均分别为 60.25%、60.63%、60.71%, 后期手栽、机插、直播依次增大, 平均分别为 25.55%、27.14%、27.54%。

弱势粒灌浆持续天数前、中、后期均是手栽最大, 机插次之, 直播最小, 前期手栽、机插、直播平均依次为 34.47、32.85、32.22 d, 中期为 12.07、11.24、10.65 d, 后期为 10.80、9.71、8.76 d; 平均灌浆速率前、中、后期均是机插最大, 直播次之, 手栽最小, 前期机插、直播、手栽平均依次为 0.2265、0.2215、0.1995, 中期为 0.9542、0.9016、0.8685, 后期为

0.2847、0.2715、0.2574; 贡献率前期手栽(33.69%)、机插(35.05%)、直播(36.84%)依次增大, 中、后期则均是手栽、机插、直播依次降低, 中期平均分别为 51.64%、50.87%、49.83%, 后期为 13.69%、13.09%、12.34%。

由表 4 还可看出, 各阶段的平均灌浆速率和贡献率强、弱势粒均是中期最大, 而前、后期的大小顺序因粒位不同而异。强势粒的平均灌浆速率前期>后期, 贡献率后期>前期, 弱势粒则正好相反, 平均灌浆速率后期>前期, 贡献率前期>后期。前、中、后期灌浆持续天数强势粒呈增加趋势, 而弱势粒呈减小趋势。同一品种强势粒灌浆持续天数前期远远小于弱势粒, 中期与弱势粒基本相当, 后期大于弱势粒; 平均灌浆速率前、中、后期均大于弱势粒; 贡献率前期远小于弱势粒, 中、后期均大于弱势粒。

### 2.3 强、弱势粒灌浆特性与千粒重和结实率的相关性

表 5 表明, 千粒重与强、弱势粒的终极生长量( $A$ )均呈极显著正相关; 与  $W_{\max}$  呈显著或极显著正相关, 强、弱势粒的相关系数分别为 0.890\*和 0.989\*\*; 与  $D$  呈一定的正相关, 但均没有达到显著水平; 与  $GR_{\max}$ 、 $GR_{\text{mean}}$  呈正相关, 且与弱势粒均达显著水平; 与  $R_0$  呈负相关, 且与弱势粒的负相关达到显著水平; 与强势粒的  $T_{\max}$  呈正相关, 与弱势粒的  $T_{\max}$  呈负相

表 4 不同种植方式超级稻籽粒灌浆前、中、后 3 个时期的特征  
Table 4 Grain-filling characteristics of early, middle and late stage for super rice under different planting methods

粒位 Grain position	种植方式 Planting method	前期 Early stage			中期 Middle stage			后期 Late stage		
		天数	平均速率	贡献率	天数	平均速率	贡献率	天数	平均速率	贡献率
		Days (d)	MGR (mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	RGC (%)	Days (d)	MGR (mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	RGC (%)	Days (d)	MGR (mg grain <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	RGC (%)
淮稻 9 号 Huaidao 9										
强势粒	手栽 AT	6.63	0.4802	13.56	11.39	1.2397	60.17	17.57	0.3375	25.27
SG	机插 MT	5.96	0.4578	11.60	11.39	1.2515	60.57	18.66	0.3385	26.83
	直播 DS	7.33	0.3333	11.05	13.78	0.9727	60.66	22.96	0.2626	27.29
弱势粒	手栽 AT	33.87	0.2257	35.51	11.92	0.9142	50.62	10.15	0.2732	12.88
IG	机插 MT	32.14	0.2554	36.92	11.11	0.9962	49.79	9.11	0.2999	12.29
	直播 DS	31.51	0.2497	38.42	10.46	0.9572	48.89	8.24	0.2904	11.69
III 优 98 III you 98										
强势粒	手栽 AT	6.67	0.3980	12.85	9.85	1.2652	60.33	15.52	0.3437	25.82
SG	机插 MT	6.09	0.3742	10.87	9.71	1.3105	60.69	16.27	0.3536	27.44
	直播 DS	7.30	0.2944	10.47	11.72	1.0650	60.75	19.89	0.2870	27.79
弱势粒	手栽 AT	35.06	0.1733	31.86	12.21	0.8228	52.66	11.44	0.2416	14.49
IG	机插 MT	33.55	0.1975	33.17	11.37	0.9121	51.94	10.30	0.2695	13.89
	直播 DS	32.93	0.1933	35.26	10.83	0.8459	50.76	9.28	0.2525	12.98

MGR: mean grain-filling rate; RGC: ratio of the grain-filling contributed to the final grain weight. Other abbreviations are the same as given in Table 2.

关,但均没有达到显著水平。结实率与强、弱势粒灌浆特征参数的关系,除强势粒的  $D$  极显著负相关外,均没有达到显著水平;其中,与强、弱势粒的  $A$ 、 $W_{\max}$  均呈负相关,与  $R_0$  均呈正相关;与  $GR_{\max}$ 、 $GR_{\text{mean}}$  和  $T_{\max}$  的关系,强势粒与弱势粒则相反,与强势粒的  $GR_{\max}$  和  $GR_{\text{mean}}$  呈正相关,与  $T_{\max}$  呈负相关,而与弱势粒的  $GR_{\max}$  和  $GR_{\text{mean}}$  呈负相关,与  $T_{\max}$  呈正相关。说明在保持籽粒终极生长量和结实率稳定的条件下,提高灌浆速率( $GR_{\max}$  和  $GR_{\text{mean}}$ ),特别是弱势粒的灌浆速率,对提高籽粒千粒重有重要的意义。

表 5 强、弱势粒灌浆特征参数与千粒重和结实率的相关系数  
Table 5 Correlations coefficient of grain-filling parameters of superior and inferior grains with 1000-grain weight and seed-setting rate

籽粒 Grain	特征参数 Parameter	千粒重 1000-grain weight	结实率 Seed-setting rate
强势粒 Superior grains	$A$	0.974**	-0.521
	$R_0$	-0.600	0.477
	$GR_{\max}$	0.014	0.719
	$T_{\max}$	0.114	-0.780
	$W_{\max}$	0.890*	-0.384
	$GR_{\text{mean}}$	0.011	0.721
	$D$	0.459	-0.938**
弱势粒 Inferior grains	$A$	0.959**	-0.436
	$R_0$	-0.905*	0.789
	$GR_{\max}$	0.864*	-0.610
	$T_{\max}$	-0.416	0.737
	$W_{\max}$	0.989**	-0.630
	$GR_{\text{mean}}$	0.857*	-0.553
	$D$	0.448	0.073

\*, \*\* 分别表示在 5% 和 1% 水平上显著。

\*, \*\* mean significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. Abbreviations are the same as given in Table 2.

### 3 讨论

#### 3.1 不同种植方式超级稻的籽粒灌浆类型

本研究表明,不同种植方式超级稻产量差异极显著,且产量构成因素中的穗数、每穗粒数、结实率和千粒重四要素在不同种植方式间也都存在着一定的差异。其中,粒重主要是由籽粒灌浆速率和灌浆时间等灌浆特征决定的。因此,研究不同种植方式水稻籽粒灌浆特性对于揭示粒重和产量的关系具有十分重要的意义。关于水稻籽粒灌浆类型,朱庆森等<sup>[9]</sup>根据籽粒灌浆的 Richards 模型的形状参数  $N$

值将灌浆划分为同步灌浆型(弱势粒的  $N < 1$ , 其灌浆曲线向左偏)和异步灌浆型(弱势粒的  $N > 1$ , 其灌浆曲线向右偏)两种,并认为这是品种特征,即同步灌浆型品种,弱势粒进入灌浆盛期早,全穗籽粒的灌浆盛期有不同程度重迭,灌浆中、后期生长速率较低,而异步灌浆型品种的弱势粒进入灌浆盛期迟,一穗各粒位的籽粒灌浆盛期相对分散,灌浆中、后期生长速率较高。顾世梁等<sup>[19]</sup>则根据强、弱势粒到达最大灌浆速率的时间间隔来划分同步灌浆型和异步灌浆型,认为时间间隔在 5~10 d 以上的为异步灌浆型,小于 5 d 的为同步灌浆型。Yang 等<sup>[33]</sup>根据强、弱势粒的灌浆速率把籽粒灌浆类型分为快速同步型(所有颖花开始灌浆早,灌浆初期的灌浆速率快)、缓慢同步型(所有颖花在灌浆初期的灌浆速率慢,到达最大灌浆速率的时间迟)和异步型(强势粒开始灌浆和达到最大灌浆速率的时间远早于弱势粒)3 种。而袁继超等<sup>[27]</sup>关于播期对水稻籽粒灌浆特性影响的研究认为,水稻强、弱势粒的同步和异步灌浆类型的划分不仅受品种自身基因型的控制,还在一定程度上受播期的影响,同一品种播期不同,籽粒灌浆的 Richards 模型的形状参数  $N$  值和强、弱势粒到达最大灌浆速率的时间间隔均表现出一定的差异,其所属的灌浆类型也是不同的。

本研究结果表明,不论是根据弱势粒灌浆的 Richards 模型的形状参数  $N$  值(手栽、机插、直播均大于 1),还是根据强、弱势粒到达最大灌浆速率的时间间隔(手栽、机插、直播均在 20 d 以上),不同种植方式超级稻籽粒灌浆类型均为明显的异步灌浆型。在籽粒增重和灌浆速率曲线上(图 1 和图 2)表现为强势粒启动灌浆快,籽粒粒重增加迅速,到达最大灌浆速率的时间早,而弱势粒开始灌浆时间相对滞后,在花后相当长的时间内籽粒粒重增加甚微,灌浆速率十分缓慢,待强势粒灌浆速率下降到十分微弱时才开始加速灌浆,到达最大灌浆速率的时间明显延迟,而且强势粒的起始生长势、最大灌浆速率和平均灌浆速率均明显大于弱势粒。说明种植方式虽然可以影响籽粒灌浆,但不能改变籽粒灌浆类型,籽粒灌浆类型与水稻自身遗传特性关系密切,这与朱庆森等<sup>[9]</sup>的观点一致。当然,这也有可能与本研究所用的品种为超级稻有关,超级稻强、弱势粒灌浆与充实的差异本来就很明显<sup>[5]</sup>。关于种植方式对常规稻籽粒灌浆类型和灌浆特征的影响,需要进一步研究。



### 3.2 栽培管理措施对水稻籽粒灌浆特征的影响

袁继超等<sup>[27]</sup>研究认为播种期对籽粒灌浆特性有显著影响,不同播期之间强、弱势粒在灌浆起始势、最大灌浆速率、平均灌浆速率以及达到最大灌浆速率的时间等籽粒灌浆特征参数上都有较大的差异。张亚洁等<sup>[30]</sup>研究旱种方式(覆膜旱种和裸地旱种)对水稻和陆稻籽粒灌浆的影响,认为陆稻旱种后强、弱势粒的相对起始生长势( $R_0/W$ )、最大灌浆速率( $G_{\max}$ )、平均灌浆速率( $G$ )和粒重均大于水种,活跃灌浆期小于水种,而水稻旱种后强、弱势粒的  $R_0/W$ 、 $T_{\max}$  和粒重与陆稻旱种的结果相反。李宗云等<sup>[29]</sup>研究认为通过养分管理的调控可以提高籽粒灌浆速率,缩短强势粒的灌浆时间,增加籽粒的重量。王贺正等<sup>[28]</sup>研究认为,水分胁迫使籽粒生长潜势、最大灌浆速率和平均灌浆速率降低,活跃灌浆期缩短,到达最大灌浆速率的时间提前。董登峰等<sup>[32]</sup>研究不同育栽方式对水稻籽粒灌浆的影响,半水育秧手栽水稻籽粒起始生长势弱,平均灌浆速率低,活跃灌浆期长,肥床旱育手栽稻籽粒起始生长势大,平均灌浆速率高,活跃灌浆期短,塑盘旱育抛栽稻籽粒灌浆介于两者之间。Zhang 等<sup>[34]</sup>研究认为,强势粒的灌浆速率和粒重在轻干湿交替灌溉、重干湿交替灌溉和常规灌溉三种灌溉模式间没有显著差异,但与常规灌溉相比,弱势粒的灌浆速率和粒重在轻干湿交替灌溉下显著增加,而在重干湿交替灌溉下则显著降低。

本研究结果表明,不同种植方式水稻籽粒灌浆特征参数存在着较大的差异,并且这种差异因粒位不同而异。与手栽和机插相比,直播的强、弱势粒终极生长量小,粒重低。强势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率直播较手栽和机插明显低,到达最大灌浆速率的时间迟,活跃灌浆期和有效灌浆时间明显长;弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率机插最大,直播次之,手栽最小,但不同种植方式间的差异幅度较小,到达最大灌浆速率的时间直播最早,机插次之,手栽最迟,活跃灌浆期和有效灌浆时间均是手栽、机插、直播依次缩短的趋势。在籽粒阶段灌浆特征方面,平均灌浆速率和贡献率均以中期最大,中期的贡献率强势粒和弱势粒分别达到 60.53% 和 50.78%,但不同种植方式间各期的灌浆持续天数、平均灌浆速率和贡献率的差异因为阶段和粒位的不同而不同。前人研究表明,水稻粒重取决于灌浆速率和灌浆持续期的长短<sup>[35]</sup>。本研究也表明,

千粒重与强、弱势粒的最大灌浆速率、平均灌浆速率和活跃灌浆期均呈正相关关系,特别是与弱势粒的灌浆速率显著相关。因此,对于不同种植方式水稻,应根据籽粒灌浆的特征采用相应的调控措施。对手栽稻在保证强势粒灌浆速率的前提下,要着重提高弱势粒的灌浆速率,对直播稻则要在保证弱势粒灌浆速率的基础上提高强势粒的灌浆速率,从而增加粒重以实现不同种植方式水稻产量潜力的发挥。

水稻籽粒的灌浆物质一部分来自叶茎鞘于抽穗前贮积而于抽穗后运转到穗部的非结构性碳水化合物,一部分直接来自抽穗后的光合产物。因此,光合产物的运转以及抽穗后叶片的光合功能对水稻籽粒灌浆充实具有重要影响。已有研究指出光合同化物向籽粒运转率低是水稻籽粒充实不良、粒重低的主要原因<sup>[35-36]</sup>。蔡永萍等<sup>[37]</sup>研究认为,旱作水稻灌浆结实期剑叶早衰,光合性能下降是导致其籽粒灌浆速率低,灌浆期短,粒重和产量下降的重要原因。根据笔者关于不同种植方式水稻光合物质生产特征的研究结果(资料另文发表),与手栽稻和机插稻相比,直播稻的最大叶面积指数小,而且抽穗后叶面积衰减速度快,这是否是直播稻强势粒灌浆速率低的原因,以及手栽稻弱势粒灌浆速率慢是否与其蜡熟期后(与弱势粒启动灌浆的时间基本同步)物质向茎秆回运最多有关需要进一步研究。

## 4 结论

不同种植方式超级稻籽粒灌浆过程均为明显的异步灌浆型。直播强势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率较手栽和机插显著降低,到达最大灌浆速率的时间明显延迟;弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率机插最大,手栽略小于直播,到达最大灌浆速率的时间直播、机插、手栽依次延迟。籽粒灌浆阶段特征方面,平均灌浆速率和贡献率均以中期最大,中期的贡献率强势粒和弱势粒分别达到 60.53% 和 50.78%,不同种植方式间前、中、后各期在灌浆持续天数、平均灌浆速率和贡献率上的差异因粒位不同而异。千粒重和结实率与强、弱势粒的主要灌浆特征参数密切相关,但结实率的相关系数基本上都没有达到显著水平,而千粒重与强、弱势粒的终极生长量以及弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率均呈显著或极显著的正相关。因此,在保持籽粒终极生长量和结实率稳定的前提下,通过栽培调控措施提高籽粒的灌浆速率,特别是弱势粒的灌浆速

率, 对提高不同种植方式水稻千粒重具有十分重要的作用。

## References

- [1] Nagato K. Differences in grain weight of spikelets located at different positions within a rice panicle. *Jpn J Crop Sci*, 1941, 13: 156–169 (in Japanese)
- [2] Mohapatra P K, Patel R, Sahu S K. Time of flowering affects grain quality and spikelet partitioning within the rice panicle. *Aust J Plant Physiol*, 1993, 20: 231–242
- [3] Yang J-C(杨建昌). Mechanism and regulation in the filling of inferior spikelets of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(12): 2011–2019 (in Chinese with English abstract)
- [4] Ding J-H(丁君辉), Wang R-Z(王若仲), Xiao L-T(萧浪涛), Yan Q-Q(严钦泉), Kuang F-C(匡逢春). Relationship of grain-filling characteristics and grain-filling degree of rice. *Hunan Agric Sci* (湖南农业科学), 2003, (4): 24–27 (in Chinese with English abstract)
- [5] Yang J C, Zhang J H. Grain filling problem in “super” rice. *J Exp Bot*, 2010, 61: 1–5
- [6] Kato T. Effect of spikelet removal on the grain filling of *Akeno-hoshi*, a rice cultivar with numerous spikelets in a panicle. *J Agric Sci*, 2004, 142: 177–181
- [7] Yuan J-C(袁继超), Ding Z-Y(丁志勇), E S-Z(俄胜哲), Yao F-J(姚凤娟), Li J-Q(李俊青), Zhu Q-S(朱庆森), Yang J-C(杨建昌). Effect of source-sink relation on grain filling properties of rice. *Southwest China J Agric Sci* (西南农业学报), 2005, 18(1): 15–19 (in Chinese with English abstract)
- [8] Ke J-G(柯建国), Jiang H-D(江海东), Lu J-F(陆建飞), Wu C(吴春), Chen S-S(陈绍尚). The characteristics of grain filling and coordination of source and sink during filling period in relation to different source-sink types of rice. *J Nanjing Agric Univ* (南京农业大学学报), 1998, 21(3): 15–20 (in Chinese with English abstract)
- [9] Zhu Q-S(朱庆森), Cao X-Z(曹显祖), Luo Y-Q(骆亦其). Growth analysis on the process of grain filling in rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1988, 14(3): 182–193 (in Chinese with English abstract)
- [10] Liang J, Zhang J, Cao X. Grain sink strength may be related to the poor grain filling of *indica-japonica* rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiol Plant*, 2001, 112: 470–477
- [11] Xie G-H(谢光辉), Yang J-C(杨建昌), Wang Z-Q(王志琴), Zhu Q-S(朱庆森). Grain filling characteristics of rice and their relationships to physiological activities of grains. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(5): 557–565 (in Chinese with English abstract)
- [12] Zhang H, Tan G L, Yang L N, Yang J C, Zhang J H, Zhao B H. Hormones in the grains and roots in relation to post-anthesis development of inferior and superior spikelets in *japonica/indica* hybrid rice. *Plant Physiol Biochem*, 2009, 47: 195–204
- [13] Yang J, Cao Y, Zhang H, Liu L, Zhang J. Involvement of polyamines in the post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice. *Planta*, 2008, 228: 137–149
- [14] Yang J-C(杨建昌), Peng S-B(彭少兵), Gu S-L(顾世梁), Visperas R M, Zhu Q-S(朱庆森). Changes in activities of three enzymes associated with starch synthesis in rice grains during grain filling. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(2): 157–164 (in Chinese with English abstract)
- [15] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Liu L. Activities of enzymes involved in source-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling. *Field Crops Res*, 2003, 81: 69–81
- [16] Jeng T L, Wang C S, Chen C L, Sung J M. Effects of grain position on the panicle on starch biosynthetic enzyme activity in developing grains of rice cultivar Tainung 67 and its  $\text{NaN}_3$ -induced mutant. *J Agric Sci*, 2003, 141: 303–311
- [17] Xu R-S(徐仁胜), Tao L-X(陶龙兴), Yu M-Y(俞美玉), Wang X(王熹). Manipulation of grain-filling characteristics of intersubspecific hybrid rice and its effect on the yield. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 1997, 11(2): 124–128 (in Chinese with English abstract)
- [18] Jones D B, Peterson M L. Association between grain filling rate and duration and yield components in rice. *Crop Sci*, 1979, 19: 641–644
- [19] Gu S-L(顾世梁), Zhu Q-S(朱庆森), Yang J-C(杨建昌), Peng S-B(彭少兵). Analysis on grain filling characteristics for different rice types. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(1): 7–14 (in Chinese with English abstract)
- [20] Wang J-Y(王嘉宇), Fan S-X(范淑秀), Xu Z-J(徐正进), Chen W-F(陈温福). Filling properties of grains on different positions in a panicle of rice with different panicle types. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(8): 1366–1371 (in Chinese with English abstract)
- [21] Cheng W-D(程旺大), Zhang G-P(张国平), Yao H-G(姚海根), Wu W(吴伟), Wang R-Y(王润屹). Studies on the grain-filling properties of compact panicle type of rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(6): 841–846 (in Chinese with English abstract)
- [22] Cheng W-D(程旺大), Zhao G-P(赵国平), Zhang G-P(张国平), Yao H-G(姚海根). Comparison on the grain-filling properties of paddy rice and upland rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(4): 335–340 (in Chinese with English abstract)
- [23] Yang J-C(杨建昌), Su B-L(苏宝林), Wang Z-Q(王志琴), Lang Y-Z(郎有忠), Zhu Q-S(朱庆森). Characteristics and physiology of grain-filling in intersubspecific hybrid rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1998, 31(1): 7–14 (in Chinese with English abstract)
- [24] Yang J-C(杨建昌), Wang G-Z(王国忠), Wang Z-Q(王志琴), Liu L-J(刘立军), Zhu Q-S(朱庆森). Grain-filling characteristics and changes of hormonal content in the grains of dry-cultivated rice during grain-filling. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(5): 615–621 (in Chinese with English abstract)
- [25] Hu J(胡健), Yang L-X(杨连新), Zhou J(周娟), Wang Y-L(王余龙), Zhu J-G(朱建国). Effect of free-air  $\text{CO}_2$  enrichment (FACE) on grain filling dynamics of rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2007, 40(11): 2443–2451 (in Chinese with English abstract)
- [26] Ding S-B(丁四兵), Zhu B-Y(朱碧岩), Wu D-Y(吴冬云), Zhang L(张磊). Effect of temperature and light on senescence of flag

- leaf and grain-filling after rice heading. *J South China Norm Univ* (Nat Sci Edi) (华南师范大学学报·自然科学版), 2004, (1): 117–121 (in Chinese with English abstract)
- [27] Yuan J-C(袁继超), Liu C-J(刘从军), Zhu Q-S(朱庆森), Li J-Q(李俊青), Yang J-C(杨建昌). Effects of sowing date on grain-filling properties of rice. *Southwest Chin J Agric Sci* (西南农业学报), 2004, 17(2): 164–168 (in Chinese with English abstract)
- [28] Wang H-Z(王贺正), Ma J(马均), Li X-Y(李旭毅), Zhang R-P(张荣萍). Effects of water stress on grain filling and activities of enzymes involved in starch synthesis in rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(5): 1550–1558 (in Chinese with English abstract)
- [29] Li Z-Y(李宗云), Liu Y-Y(刘元英), Chen L-N(陈丽楠), Peng X-L(彭显龙), Zhang M-C(张明聪), Li J(李佳). Effect of nutrient management on grain filling characters of rice. *J Northeast Agric Univ* (东北农业大学学报), 2010, 41(9): 15–20 (in Chinese with English abstract)
- [30] Zhang Y-J(张亚洁), Xu D-M(许德美), Sun B(孙斌), Diao G-H(刁广华), Lin Q-S(林强森), Yang J-C(杨建昌). Effects of cultivation methods on grain-filling and chalky grains of upland and paddy rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 39(2): 257–264 (in Chinese with English abstract)
- [31] Ling Q-H(凌启鸿). Discussion on problem of rice simplified cultivation. *China Rice* (中国稻米), 1997, (5): 3–9 (in Chinese)
- [32] Dong D-F(董登峰), Jiang L-G(江立庚), Wei S-Q(韦善清). Studies on the characters of grain filling and flag leaf senescence of rice raised and transplanted by different ways. *J South China Agric Univ* (华南农业大学学报), 2002, 23(1): 13–15 (in Chinese with English abstract)
- [33] Yang J, Peng S, Visperas R M, Sanico A L, Zhu Q, Gu S. Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul*, 2000, 30: 261–270
- [34] Zhang H, Chen T, Wang Z, Yang J, Zhang J. Involvement of cytokinins in the grain filling of rice under alternate wetting and drying irrigation. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3719–3733
- [35] Wang J-L(王建林), Xu Z-J(徐正进), Ma D-R(马殿荣). Comparison on grain filling characters between hybrid and conventional rice in northern China. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(5): 425–430 (in Chinese with English abstract)
- [36] Zhu Q-S(朱庆森), Zhang Z-J(张祖建), Yang J-C(杨建昌), Cao X-Z(曹显祖), Lang Y-Z(郎有忠), Wang Z-C(王增春). Source-sink characteristics related to the yield in intersubspecific hybrid rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1997, 30(3): 52–59 (in Chinese with English abstract)
- [37] Cai Y-P(蔡永萍), Yang Q-G(杨其光), Huang Y-D(黄义德). Effect of rice cultivated under paddy and upland condition on photosynthesis and senescence of flag leaf and activity of root system after heading. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2000, 14(4): 219–224 (in Chinese with English abstract)

## 欢迎订阅 2012 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊, 为全国中文核心期刊、中国科技核心期刊、中国农业核心期刊、全国优秀农业期刊。该刊为中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库来源期刊、中国核心期刊(遴选)数据库收录期刊、中国学术期刊综合评价数据库统计源期刊, 又被《中国生物学文摘》和中国生物学文献数据库、中文科技期刊数据库收录。据 2010 年版《中国期刊引证报告》(扩刊版)统计, 《植物遗传资源学报》2009 年的影响因子为 1.081。

《植物遗传资源学报》报道内容为大田作物、园艺作物, 观赏、药用植物, 林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新, 信息学、管理学等; 起源、演化、分类等系统学; 基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

《植物遗传资源学报》为双月刊, 大 16 开本, 每期 128 页。定价 20 元, 全年 120 元。全国各地邮局发行。邮发代号: 82-643。国内刊号: CN11-4996/S, 国际统一刊号: ISSN 1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续, 如需邮挂每期另加 3 元。

地址: 北京市中关村南大街 12 号 中国农业科学院作物科学研究所《植物遗传资源学报》编辑部

邮编: 100081 电话: 010-82105794; 010-82105796(兼传真)

网址: <http://www.zwyczy.cn> E-mail: [zwyczyxb2003@163.com](mailto:zwyczyxb2003@163.com); [zwyczyxb2003@sina.com](mailto:zwyczyxb2003@sina.com)