

# 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻弱勢粒灌浆及产量的影响

朱宽宇<sup>1</sup> 展明飞<sup>1</sup> 陈静<sup>1</sup> 王志琴<sup>1</sup> 杨建昌<sup>1</sup> 赵步洪<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州, 225009; <sup>2</sup>江苏里下河地区农业科学研究所, 江苏 扬州 225009; \*通讯联系人, E-mail: zhaobuhongnks@126.com)

## Effects of Irrigation Regimes During Grain Filling Under Different Nitrogen Rates on Inferior Spikelets Grain-Filling and Grain Yield of Rice

ZHU Kuanyu<sup>1</sup>, ZHAN Mingfei<sup>1</sup>, CHEN Jing<sup>1</sup>, WANG Zhiqin<sup>1</sup>, YANG Jianchang<sup>1</sup>, ZHAO Buhong<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; <sup>2</sup>Lixiahe Region Agricultural Research Institute of Jiangsu, Yangzhou 225009, China; \*Corresponding author, E-mail: zhaobuhongnks@126.com)

**Abstract:** 【Objective】 To investigate the effects of water and nitrogen application on yield and grain filling, 【Method】 an *indica/japonica* hybrid Yongyou 2640 with large-panicle and a *japonica* inbred Huaidao 5 with mid-panicle were grown in pots. After field seedling nursing then transplanting to pots, we designed three N rates, namely 0N (0 g N/pot), medium N level(MN, 2 g N/pot), and high N level(HN, 4 g N/pot), and three irrigation regimes post-anthesis consisting of conventional irrigation (CI, soil water potential was kept at 0 kPa), alternate wetting and moderate drying irrigation (WMD, rewatered when soil water potential reached -15 kPa), and alternate wetting and severe drying irrigation (WSD, rewatered when soil water potential reached -30 kPa). 【Result】 In the CI regime, MN showed the highest grain yield; in the WMD regimes, however, there was no significant difference in grain yield between MN and HN. Furthermore, in the WSD regime, grain yield under HN was the highest. In terms of grain filling, the superior spikelets present no significant difference in grain filling rate and final grain weight compared with all water-nitrogen treatments; Inferior spikelets performs better in grain filling rate and final grain weight at 0N and MN under CI and WMD regimes. However, in the WSD regime, 0N led to the lowest while HN showed the highest grain filling and final grain weight, but not significantly different to MN. The above results showed that there was an obvious interaction between water and nitrogen. Among the varieties, grain filling rate and grain weight of inferior spikelets of *indica/japonica* hybrid Yongyou 2640 were lower than that of *japonica* inbred Huaidao 5, and the advantage of grain yield of Yongyou 2640 stemmed from higher spikelet number per panicle. Finally, in the WMD+MN treatment, there was a higher nitrogen efficiency, creating higher grain yield with less nitrogen, and achieving the purpose of water and nitrogen saving. Secondly, it also enhanced the activity of root and leaves, improving the non-structural carbohydrate(NSC) remobilization, which promoted the upground biomass development and dry matter translocation in order to strengthen the inferior spikelets filling to induce an increase in grain yield. Therefore, it turns out to be the best water-nitrogen management in this research.

**Key words:** rice; yield; superior spikelets; inferior spikelets; interaction; physiological traits

**摘要:** 【目的】旨在阐明氮肥和灌溉方式对水稻产量、籽粒灌浆及生理特性的影响。【方法】以大穗型品种甬优 2640 和中穗型品种淮稻 5 号为供试材料进行盆钵试验, 大田育秧移栽后设置 3 种氮肥水平, 即 0 N(不施氮)、MN(2 g N/盆)、HN(4 g N/盆); 抽穗至成熟期设置 3 种灌溉方式, 即 CI(保持水层灌溉)、WMD(轻干湿交替灌溉, 土壤水势 -15 kPa 时复水)、WSD(重干湿交替灌溉, 土壤水势 -30 kPa 时复水)。【结果】在 CI 下, 两个品种产量均以 MN 水平最高; WMD 处理下, 两个品种产量均以 HN 水平最高, 但与 MN 下差异不显著, WSD 处理下两个

收稿日期: 2017-05-24; 修改稿收到日期: 2017-08-23。

基金项目: 国家 863 计划资助项目(2014AA10A605-4); 国家自然科学基金资助项目(31471447, 31461143015, 31471438); 江苏省农业科技自主创新资金资助项目[CX(16)1001, CX(17)3042]; 江苏省自然科学基金资助项目(BK20131238); 2015 年江苏省水利科技项目(92)。

品种产量均以 HN 最高;而在籽粒灌浆上,两个品种强势粒的灌浆速率和最终粒重在各个水氮处理间无显著差异,弱势粒的灌浆速率和最终粒重在良好水势条件 CI 和轻度水分胁迫 WMD 下,分别在 0 N 和 MN 水平下表现较优;但在重度水分胁迫 WSD 下,0N 水平表现最低,HN 最高,但与 MN 差异不显著。以上都表明产量与弱势粒的灌浆在水氮间存在着明显的交互作用。在品种间,大穗型粳杂交稻甬优 2640 弱势粒灌浆速率及粒重都低于中穗型常规粳稻淮稻 5 号,其产量优势主要源自较高的每穗粒数。最后, WMD+MN 处理下有较高的氮肥利用率,较少的施氮量获得较高的产量,达到节水节氮增产的效果,其次也增加了根系生理活性和叶片光合性能,非结构性碳水化合物(NSC)转运率,促进了地上部的生长发育,同时也加强了物质运转,促进了灌浆中后期弱势粒籽粒的充实,最终达到产量增加的目的,成为本研究最佳水氮运筹方式。

**关键词:** 水稻;产量;强势粒;弱势粒;互作;生理特性

**中图分类号:** S143.1; S511.01

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-7216(2018)02-0155-14

水稻产量潜力是由其库容大小和籽粒灌浆的充实程度共同决定的<sup>[1-4]</sup>,所以在育种学上,一般通过增加每穗粒数形成大穗来扩增库容<sup>[5]</sup>,而籽粒灌浆充实程度主要取决于穗上的弱势粒,因此在增加每穗粒数扩库容同时也相对增加了弱势粒的数量,由于着生在穗底部开花迟的弱势粒灌浆速率慢,粒重小,结实率不稳<sup>[6]</sup>,限制了大穗型水稻品种的库容装载能力。这不仅限制了产量的发挥,同时也严重影响籽粒的品质。因弱势粒在生长过程中需要消耗大量的水分和养分,限制了水肥的高效利用<sup>[7]</sup>。

水分和氮素是影响作物产量的两个主要因子,水分是养分运输的载体,可以促进对氮素的转化和根系生长,有利于根系吸收水分,同时氮素也是土壤水分的调节剂,进而影响作物对水分的吸收利用,并且也影响根系的生理和形态结构,这是吸收水分和养分的关键。Wang 等<sup>[8]</sup>研究表明,籽粒产量、水分利用效率以及氮肥利用率不仅由灌溉水平决定,同时也与氮肥梯度间产生互作效应。张自常等<sup>[9]</sup>认为,灌溉方式和氮肥水平对产量和稻米品质具有明显的交互作用,在重干湿交替灌溉(土壤水势 -30 kPa 时复水)条件下,增施氮肥可以抵消严重水分胁迫给产量和米质带来的不利影响。有研究认为,水氮对水稻的产量、养分吸收、生理性状均没有显著的互作效应<sup>[10]</sup>。近些年,我国在粳杂交稻的选育上取得了显著成果,尤其是甬优系列,在长江中下游地区产量高达 13.5t/hm<sup>2</sup><sup>[11]</sup>。有研究表明,甬优系列粳杂交稻有 10% 以上的增产潜力,并且穗大粒多是其产量形成的优势<sup>[12]</sup>。目前有关水氮处理对粳杂交稻在弱势粒灌浆特性影响的研究较少,还是以水肥单因素影响居多,并且和常规粳稻相比,不同穗型中的弱势粒灌浆有哪些差异,报道不多。同时 Chen 等<sup>[13]</sup>研究表明,结实期进行水分控制对水稻强势粒特性均无显著影响,为此,本研究通过不同氮水平下在结实期进行水分处理来着重探究对弱势粒灌浆和产量的影响,明确水氮处理从哪些因

素对产量进行调控,以期水稻优质高产栽培理论提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与栽培状况

试验于 2015 和 2016 年在扬州大学农学院实验农场盆栽场进行。供试材料为大穗型粳/粳杂交稻品种甬优 2640 和中穗型粳稻品种淮稻 5 号。5 月 12 日进行大田育秧,6 月 12 日移栽至盆钵,每盆 3 穴,淮稻 5 号每穴 2 苗,甬优 2640 每穴 1 苗。盆钵内土壤类型为砂壤土,土壤成分含有机质 22.7 g/kg,速效氮 68.2 mg/kg,速效磷 34.3 mg/kg,速效钾 110.2 mg/kg。甬优 2640 和淮稻 5 号的抽穗期为 8 月 12 日至 17 日,于 10 月 16 至 17 日进行收割。

### 1.2 试验设计

全生育期设置 3 个施氮量处理:0 N(不施氮)、2 g/盆和 4 g/盆(以纯氮计),按  $m_{\text{基肥}} : m_{\text{分蘖肥}} : m_{\text{促花肥}} : m_{\text{保花肥}} = 4 : 2 : 2 : 2$  施用,移栽前每盆施用 0.5g 磷酸二氢钾。张伟杨等<sup>[14]</sup>以土壤干旱程度对小麦产量有无影响作为轻度和重度水分胁迫的标准,一般认为与水层灌溉相比,土壤水分胁迫对产量无影响甚至可以提高产量,这种土壤水分胁迫定义为轻度水分胁迫,反之则为重度水分胁迫。因此本研究从抽穗期至成熟期设置 3 种灌溉方式:水层灌溉(CI),土壤水势 0 kPa,一直保持水层 1~2 cm;轻度干湿交替灌溉(WMD),土壤水势自浅水层自然落干至土壤水势 -15 kPa,然后灌 1~2 cm 水层,再落干如此往复;重度干湿交替灌溉(WSD),自浅水层自然落干至土壤水势 -30 kPa,然后灌水 1~2 cm,再落干,如此往复。在轻干一湿交替灌溉处理和重干一湿交替灌溉的每个处理安装真空表式土壤负压计(中国科学院南京土壤研究所生产),监测 15~20 cm 深土壤水势,每天 12:00 记录水势,当读数达到阈值时,灌 1~2 cm 水层。两个供试品种共计

表 1 产量、籽粒灌浆及其生理特性在年度间、品种间及处理间的方差分析

Table 1. Analysis-of-variance (*F*-values) for grain yield, grain filling characteristics and physiological traits of rice among years, cultivars and treatments.

变异来源	自由度	产量	平均灌浆速率	最终粒重	NSC 转运率	根系氧化力	光合速率	蒸腾速率	根系 IAA 含量	根系 Z+ZR 含量
Source of variance	<i>df</i>	Yield	Mean of grain filling rate	Final weight	NSC remobilization rate	Root oxidation	Photosynthetic rate	Transpiration rate	IAA content of Root	Z+ZR content of Root
年度 Year(Y)	1	7.95 <sup>ns</sup>	8.58 <sup>ns</sup>	2.45 <sup>ns</sup>	3.32 <sup>ns</sup>	4.67 <sup>ns</sup>	4.77 <sup>ns</sup>	19.81 <sup>ns</sup>	16.35 <sup>ns</sup>	12.89 <sup>ns</sup>
品种 Cultivar(C)	1	63.65 <sup>**</sup>	141.36 <sup>**</sup>	71.91 <sup>**</sup>	20.99 <sup>**</sup>	25.68 <sup>**</sup>	46.93 <sup>**</sup>	98.32 <sup>**</sup>	33.66 <sup>**</sup>	34.78 <sup>**</sup>
灌溉 Irrigation(I)	2	18.98 <sup>**</sup>	148.92 <sup>**</sup>	89.15 <sup>**</sup>	28.22 <sup>**</sup>	86.82 <sup>**</sup>	48.90 <sup>**</sup>	484.03 <sup>**</sup>	14.15 <sup>**</sup>	16.52 <sup>**</sup>
氮肥 Nitrogen(N)	2	15.09 <sup>**</sup>	24.66 <sup>*</sup>	54.88 <sup>**</sup>	11.62 <sup>**</sup>	53.53 <sup>*</sup>	54.91 <sup>*</sup>	5.66 <sup>*</sup>	40.68 <sup>**</sup>	42.26 <sup>**</sup>
Y×C	1	138.98 <sup>ns</sup>	148.92 <sup>ns</sup>	89.15 <sup>ns</sup>	202.22 <sup>ns</sup>	486.82 <sup>ns</sup>	486.90 <sup>ns</sup>	484.03 <sup>ns</sup>	12.15 <sup>ns</sup>	616.52 <sup>ns</sup>
Y×I	2	8.99 <sup>ns</sup>	6.08 <sup>ns</sup>	11.43 <sup>ns</sup>	102.62 <sup>ns</sup>	68.52 <sup>ns</sup>	57.14 <sup>ns</sup>	2.87 <sup>ns</sup>	59.37 <sup>ns</sup>	51.42 <sup>ns</sup>
Y×N	2	30.90 <sup>ns</sup>	11.82 <sup>ns</sup>	96.13 <sup>ns</sup>	22.54 <sup>ns</sup>	78.65 <sup>ns</sup>	33.64 <sup>ns</sup>	49.25 <sup>ns</sup>	25.45 <sup>ns</sup>	22.06 <sup>ns</sup>
C×I	2	99.57 <sup>**</sup>	0.35 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.95 <sup>ns</sup>	1.23 <sup>ns</sup>	1.22 <sup>ns</sup>	1.22 <sup>ns</sup>	64.53 <sup>**</sup>	64.56 <sup>**</sup>
C×N	2	152.52 <sup>**</sup>	0.21 <sup>ns</sup>	3.32 <sup>*</sup>	17.55 <sup>**</sup>	140.56 <sup>*</sup>	140.58 <sup>*</sup>	139.75 <sup>**</sup>	27.71 <sup>**</sup>	27.74 <sup>**</sup>
I×N	4	97.29 <sup>**</sup>	18.00 <sup>**</sup>	66.65 <sup>**</sup>	1.29 <sup>ns</sup>	0.51 <sup>ns</sup>	0.50 <sup>ns</sup>	0.50 <sup>ns</sup>	4.21 <sup>**</sup>	4.25 <sup>**</sup>
Y×C×I	2	2.68 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	0.93 <sup>ns</sup>	0.82 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>ns</sup>	0.72 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	0.23 <sup>ns</sup>	0.21 <sup>ns</sup>
Y×C×N	2	3.62 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>	0.97 <sup>ns</sup>	6.75 <sup>ns</sup>	5.23 <sup>ns</sup>	0.43 <sup>ns</sup>	0.83 <sup>ns</sup>	0.10 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>
C×I×N	4	11.38 <sup>**</sup>	0.18 <sup>ns</sup>	2.05 <sup>ns</sup>	5.54 <sup>*</sup>	10.15 <sup>**</sup>	10.16 <sup>**</sup>	10.10 <sup>**</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>
Y×I×N	4	2.11 <sup>ns</sup>	0.03 <sup>ns</sup>	0.90 <sup>ns</sup>	5.32 <sup>ns</sup>	44.24 <sup>ns</sup>	0.81 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>
Y×C×I×N	4	3.92 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	0.92 <sup>ns</sup>	112.52 <sup>ns</sup>	68.93 <sup>ns</sup>	42.34 <sup>ns</sup>	60.52 <sup>ns</sup>	33.21 <sup>ns</sup>	8.97 <sup>ns</sup>

\*和\*\*分别代表在  $P=0.05$  和  $P=0.01$  水平上差异显著, ns 表示差异不显著( $P>0.05$ )。NSC—非结构性碳水化合物; IAA—吲哚-3-乙酸; Z—根系激素玉米素; ZR—玉米素核苷。下同。

\*,\*\*represent significance at  $P=0.05$  and  $P=0.01$  levels, respectively, and ns denotes non-significance ( $P>0.05$ ). NSC, Non-structural carbohydrate; IAA, Indole-3-acetic acid; Z, Zeatin; ZR, Zeatin riboside. The same as below.

18 个处理, 每个处理 18 盆, 共计 324 盆。用塑料大棚挡。整个生育期严格控制病虫害。

### 1.3 取样与测定

#### 1.3.1 根系氧化力、根系激素玉米素+玉米素核苷(Z+ZR)和吲哚-3-乙酸(IAA)含量测定

分别于抽穗期, 抽穗 10 d、20 d、30 d 各个处理取 2 盆, 每盆 3 穴, 共 6 穴, 用水冲净盆栽土, 剪下地上部用于测算地上部, 剩下的根用于根干质量及根系氧化力的测定( $\alpha$ -萘胺法)。激素的提取、纯化和定量分析用高效液相色谱法(HPLC)进行, 具体参照 Yang<sup>[15]</sup> 等的方法。样品回收率为 85.5%  $\pm$  2.6%, 每一个样品至少重复 3 次。

#### 1.3.2 籽粒灌浆动态的测定

在抽穗期选择穗型大小整齐的穗子挂牌, 每个处理选取 10 盆, 范围约 110~240 穗, 观察供试品种开花日期并记录在穗上。每个处理取 20 个大小一致的稻穗, 按强势粒(穗顶部一次枝梗的籽粒)和弱势粒(穗基部 2 次枝梗的籽粒)分成两组, 强势粒花后每 5 d 取一次直至花后 45 d, 弱势粒从花后 6 d 开始取样, 间隔 5 d 一次, 直至花后 60 d。将取好的籽粒在 70℃ 下烘干至恒重, 然后剥壳称重, 测定

籽粒增重动态并参照朱庆森等方法<sup>[16]</sup>用 Richards 方程对籽粒灌浆过程进行拟合, 计算灌浆速率:

$$W=A/(1+Be^{-kt})^{1/N} \quad 1);$$

对方程 1) 求导, 得到籽粒灌浆速率( $G$ ):

$$G=AkBe^{-kt}/[N(1+Be^{-kt})^{(N+1)/N}] \quad 2);$$

方程中  $W$  为粒重(mg),  $A$  为最终粒重(mg),  $t$  为花后天数。 $B$ 、 $K$ 、 $N$  为回归方程所确定的参数, 活跃灌浆期定义为  $W$  达到最终粒重  $A$  的 5% ( $t_1$ ) 和 95% ( $t_2$ ) 所经历的时间:

$$D=2(N+2)/k \quad 3);$$

这段时间内籽粒(糙米)增加的质量除以灌浆时间( $t_2 - t_1$ )为平均灌浆速率;

$$G_{\text{mean}}=Ak/[2(N+2)] \quad 4)。$$

#### 1.3.3 剑叶光合速率的测定

分别于抽穗期, 抽穗 10 d、20 d 和 30 d, 各处理随机取 5 盆, 于晴天上午 9:30—11:30, 用美国生产的 LI-6400 便携式光合仪测定净光合速率, 控制条件为  $\text{CO}_2$  浓度 400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ , 30℃, 光照强度 1200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$ , 每个处理选取 5 片叶进行测定, 部位为剑叶中部, 结果取 5 片叶平均值。

#### 1.3.4 茎鞘非结构碳水化合物 NSC 的测定

分别于抽穗和成熟期选择生长整齐一致的水

表2 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻产量及其构成因素的影响

Table 2. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on the yield components of rice.

品种 Cultivar	处理 Treatment	每盆穗数 No. of panicle per pot	每穗粒数 Spikelet number per panicle	结实率 Seed setting rate /%	千粒重 1000-grain weight /g	产量 Grain yield /g pot <sup>-1</sup>
甬优 2640 Yongyou 2640	CI+0N	11.2 c	229.5 c	90.5 c	24.5 b	57.0 g
	CI+MN	18.7 b	276.3 b	89.5 d	24.6 b	114.3 b
	CI+HN	21.2 a	289.4 a	75.9 f	23.6 c	110.2 c
	WMD+0N	11.2 c	230.1 c	93.8 a	25.5 a	61.7 f
	WMD+MN	18.6 b	276.8 b	93.2 b	25.6 a	122.7 a
	WMD+HN	21.2 a	289.2 a	80.1 e	25.4 a	124.8 a
	WSD+0N	11.4 c	231.9 c	74.7 h	22.9 e	44.7 h
	WSD+MN	18.5 b	274.9 b	75.3 g	23.4 d	91.4 e
淮稻 5 号 Huaidao 5	WSD+HN	21.1 a	288.5 a	75.5 g	23.0 d	105.7 d
	CI+0N	13.8 c	141.5 c	91.9 b	27.1 b	48.6 g
	CI+MN	23.0 b	171.6 b	91.7 b	27.2 b	97.0 b
	CI+HN	24.2 a	177.9 a	80.7 d	26.4 c	91.7 c
	WMD+0N	13.9 c	141.9 c	92.9 a	27.7 a	50.7 f
	WMD+MN	22.8 b	171.3 b	92.5 a	27.5 a	99.9 a
	WMD+HN	24.2 a	177.0 a	85.4 c	27.6 a	100.9 a
	WSD+0N	13.7 c	141.6 c	80.1 e	25.1 e	39.0 h
WSD+MN	22.6 b	169.8 b	81.9 d	25.8 d	81.1 e	
WSD+HN	24.0 a	175.6 a	82.2 d	25.9 d	89.7 d	

数字后不同字母表示在同一列内相同品种在 0.05 水平上差异显著。CI—常规灌溉; WMD—轻干湿交替灌溉; WSD—重干湿交替灌溉。0N—不施氮; MN—中氮; HN—高氮。

Values within the same column for the same cultivar followed by different letters are significantly different at the 0.05 level. CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate soil drying; WSD, Alternate wetting and severe soil drying. 0N, Zero nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

稻植株各 3 穴, 分样后在 105℃ 下杀青, 分部位烘干用于测定干物质质量, 茎鞘干样用 Yoshida<sup>[17]</sup> 蒽酮法测定可溶性总糖和淀粉含量, 按以下公式进行计算: 茎鞘 NSC 的转运率(%)=(抽穗期茎鞘 NSC—成熟期茎鞘 NSC)/抽穗期茎鞘 NSC×100, 茎鞘 NSC 对籽粒产量的贡献率(%)=(抽穗期茎鞘 NSC—成熟期茎鞘 NSC)/籽粒产量×100。

### 1.3.5 考种与计产

于成熟期, 每个处理选取 5 盆用于考种, 每盆为 1 个重复, 计算千粒重、结实率、每盆穗数以及每穗粒数, 氮肥农学利用率=(施氮区稻谷产量—不施氮区稻谷产量)/施氮区氮肥用量, 氮肥偏生产力=籽粒产量/施氮量。

### 1.4 数据处理

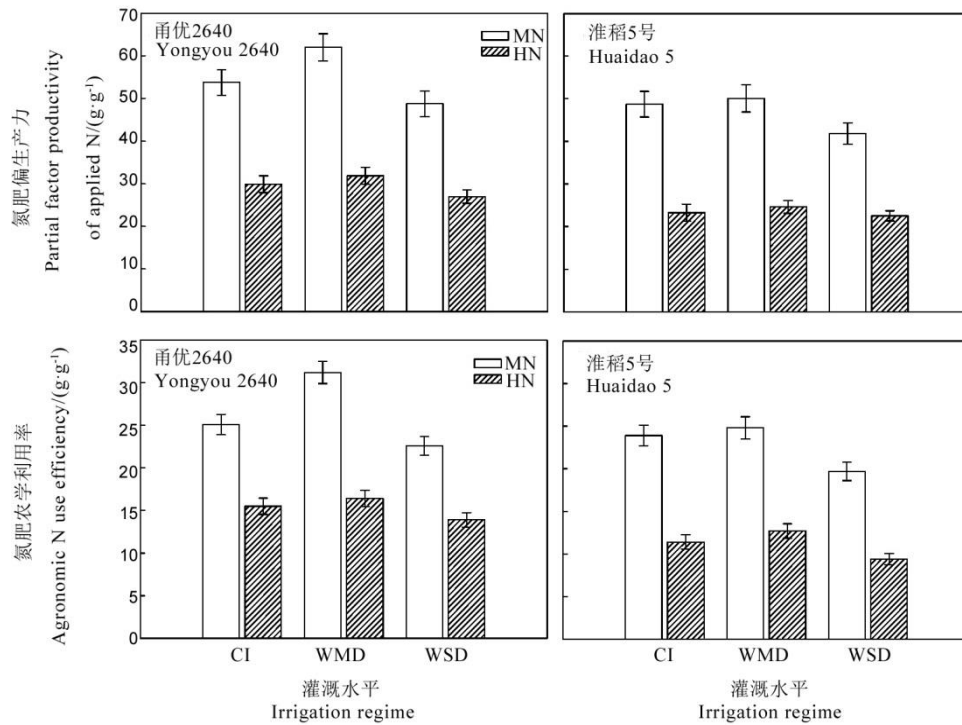
采用 Microsoft Excel 和 SPSS 22.0 统计软件分析实验数据, 用 Sigmaplot 10.0 作图。产量和灌浆参数以及生理特性的年度、品种、氮肥、灌溉处理间方差分析表明, 各指标在年度间所有组合均差异不显著, 因此灌溉方式, 氮肥处理对水稻产量、灌浆以及生理特性在年度间具有很好的重演性(表 1),

文中数据均用两年平均值表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 产量及其构成因素

两个品种在同一施氮水平下, WMD 处理下(土壤水势达 -15 kPa 时复水)结实率最高, 与对照相比差异显著, 而 WSD 处理(土壤水势达 -30 kPa 时复水)则显著降低了结实率, 与其他两种水势条件相比为最低。与此同时, 在同一水势条件下, 以 0N+WMD 结实率最高, 随着氮肥的施用量提高, 结实率呈下降趋势, 所以在良好的水势条件下, 氮肥过高对籽粒结实率不利, 但在 WSD 条件, 随氮肥梯度升高, 结实率却增加, 说明相比 0N, 施氮会在严重水分胁迫下会对结实率有补偿效应。在千粒重上, 在氮肥水平相同的情况下, 千粒重均以 WMD 处理最高, 且在 CI 条件下, 随着氮肥水平梯度升高, 千粒重在 HN 下最低, 在 WMD 件下, 三种氮肥梯度之间, 千粒重差异不显著, 而在 WSD 下, 趋势和结实率变化一致。在产量上, 在相同水



CI—常规灌溉；WMD—轻干湿交替灌溉；WSD—重干湿交替灌溉；MN—中氮；HN—高氮。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate soil drying; WSD, Alternate wetting and severe soil drying. MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

图1 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻氮肥利用率和收获指数的影响

Fig. 1. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on the nitrogen use efficiency and harvest index of rice.

势CI下，MN最高；在WMD下，HN最高，但与MN差异不显著；在WSD下，HN水平最高。在同一氮肥水平下，与CI相比，WMD处理显著提高了产量，幅度为7.4%~11.1%，WSD处理则反之(表2)。由图2可知，两个品种的氮肥偏生产力和氮肥农学利用率在各个水分条件下均以MN水平显著高于HN，在相同氮肥条件下表现为WMD>CI>WSD；两个品种间比较，甬优2640的氮肥利用效率显著高于淮稻5号(图1)。

## 2.2 籽粒灌浆特性的分析

用Richards生长方程拟合强弱势粒灌浆速率(表3)，结果表明抽穗后控水，两个供试品种的强势粒的粒重和灌浆速率在各水氮处理下均无显著差异，并且显著高于弱势粒；因此本研究着重分析对弱势粒的影响。与强势粒相比，两个品种的弱势粒达到最大灌浆速率的时间较迟，尤其是大穗型品种甬优2640。两个品种的弱势粒在最大灌浆速率、平均灌浆速率以及最终粒重上，在CI条件下表现

为0N最高，HN最低；在WMD处理下，以MN水平较高；而在重度水分胁迫WSD处理下，都表现为HN>MN>0N；其次，在相同氮肥水平下，相比CI，WMD处理提高了灌浆速率和粒重，而WSD处理则反之，两个品种九个处理间均以MN+WMD最好。而在活跃灌浆期上，在相同水势条件下，随着氮肥水平梯度上升，活跃灌浆期增长；在同一氮肥水平下，随着水分胁迫加剧，活跃灌浆期也大大缩短。

在品种间，大穗型品种甬优2640与中穗型品种淮稻5号相比，在各水氮处理条件下淮稻5号的最大灌浆速率、平均灌浆速率、最终粒重都显著高于甬优2640，而活跃灌浆期显著低于甬优2640(表3)，这说明淮稻5号的弱势粒灌浆强度显著强于甬优2640，甬优2640最终的生长量较小，与常规粳稻淮稻5号相比，籼粳杂交稻甬优2640强弱势粒之间粒重差距更大，并且淮稻5号的弱势粒花后40d逐渐趋于平缓，粒重变化不大，而甬优2640的弱

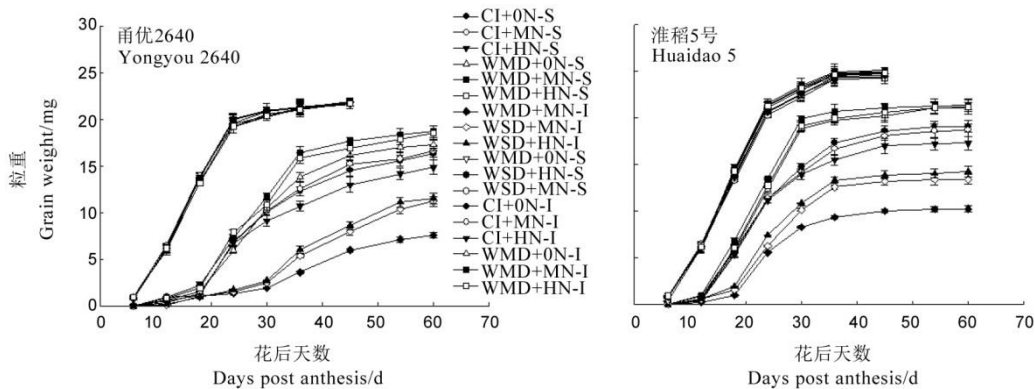
表3 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻籽粒灌浆参数的影响

Table 3. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on the grain filling characters of rice.

品种 Variety	处理 Treatment	最大灌浆速率		达最大灌浆速率时间		平均灌浆速率		活跃灌浆期		最终粒重 A		
		$G_{max}/(mg\ grain^{-1}d^{-1})$		$T_{max}/d$		$G_{mean}/(mg\ grain^{-1}d^{-1})$		Active filling period/d		/( $mg\ grain^{-1}$ )		
		S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	
甬优 2640	CI+0N	2.08 a	1.16 ab	14.37 a	33.42 f	1.49 a	0.54 b	18.43 a	30.13 d	27.46 a	16.27 c	
Yongyou 2640	CI+MN	2.10 a	1.13 ab	14.42 a	35.88 e	1.48 a	0.53 b	18.52 a	31.26 c	27.41 a	16.56 c	
	CI+HN	2.04 a	1.02 ab	14.83 b	41.86 b	1.46 a	0.46 c	18.55 a	33.63 a	27.08 a	15.46 d	
	WMD+0N	2.08 a	1.23 a	14.38 a	31.32 g	1.50 a	0.61 a	18.30 a	28.28 e	27.45 a	17.25 b	
	WMD+MN	2.10 a	1.18 ab	14.40 a	32.12 g	1.51 a	0.62 a	18.33 a	30.12 d	27.68 a	18.67 a	
	WMD+HN	2.08 a	1.15 ab	14.50 a	38.37 d	1.47 a	0.59 a	18.46 a	32.58 b	27.14 a	18.63 a	
	WSD+0N	2.05 a	0.88 c	14.95 b	37.51 d	1.47 a	0.33 e	18.35 b	22.65 g	26.97 a	7.47 f	
	WSD+MN	2.11 a	1.02 b	14.45 a	40.32 c	1.48 a	0.40 d	18.39 a	27.95 f	27.22 a	11.18 e	
淮稻 5 号	CI+0N	2.26 a	1.32 ab	15.35 a	26.56 h	1.68 a	0.80 b	17.54 a	24.26 c	29.47 a	19.40 b	
	Huaidao 5	CI+MN	2.23 a	1.27 ab	15.38 a	28.48 e	1.70 a	0.76 b	17.56 a	25.71 b	29.85 a	19.53 b
		CI+HN	2.20 b	1.2 ab	15.37 a	30.15 b	1.69 a	0.70 c	17.65 a	26.33 a	29.83 a	18.43 c
Huaidao 5	WMD+0N	2.28 a	1.43 a	15.38 a	26.09 i	1.70 a	0.89 a	17.52 a	23.16 d	29.78 a	21.32 a	
	WMD+MN	2.25 a	1.37 ab	15.40 a	27.31 g	1.69 a	0.91 a	17.58 a	24.21 c	29.71 a	22.03 a	
	WMD+HN	2.23 a	1.24 ab	15.42 a	29.12 d	1.67 a	0.87 a	17.68 a	25.32 b	29.53 a	22.02 a	
	WSD+0N	2.22 a	0.95 c	15.33 a	27.68 f	1.71 a	0.54 e	17.42 a	19.86 f	29.79 a	10.72 e	
	WSD+MN	2.24 a	1.13 b	15.41 a	29.66 c	1.70 a	0.63 d	17.54 a	22.56 e	29.82 a	14.21 d	
	WSD+HN	2.19 a	1.15 b	15.42 a	31.85 a	1.69 a	0.61 d	17.52 a	23.18 d	29.61 a	14.14 d	

数据后不同字母表示同一栏内相同品种在 0.05 水平上差异显著。CI—常规灌溉；WMD—轻干湿交替灌溉；WSD—重干湿交替灌溉；0N—不施氮；MN—中氮；HN—高氮。

Values within the same column for the same cultivar followed by different letters are significantly different at the 0.05 level. CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate wetting and moderate soil drying; WSD, Alternate wetting and severe soil drying. 0N, Zero nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

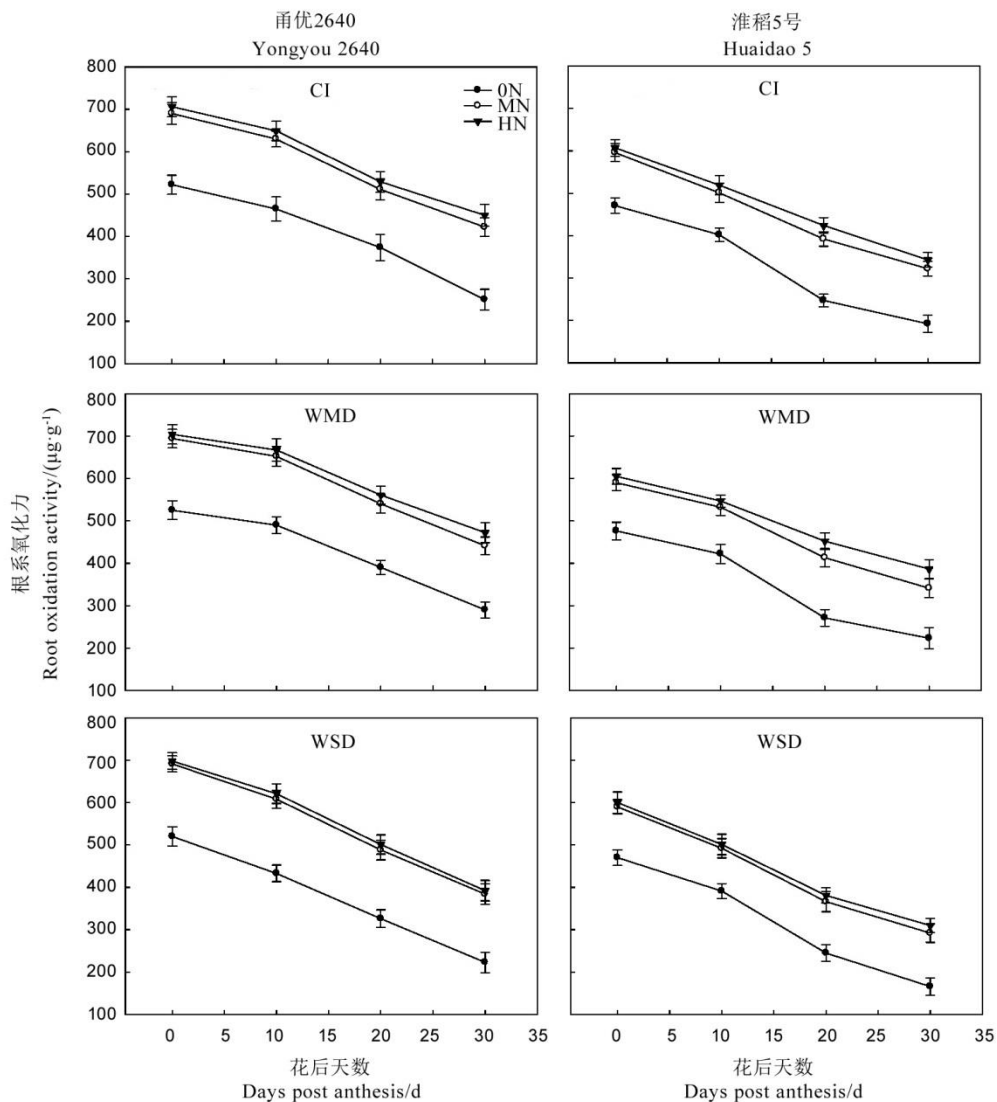


CI+0N—常规灌溉+不施氮；CI+MN—常规灌溉+中氮；CI+HN—常规灌溉+高氮；WMD+0N—轻干湿交替灌溉+不施氮；WMD+MN—轻干湿交替灌溉+中氮；WMD+HN—轻干湿交替灌溉+高氮；WSD+0N—重干湿交替灌溉+不施氮；WSD+MN—重干湿交替灌溉+中氮；WSD+HN—重干湿交替灌溉+高氮。S—强势粒；I—弱势粒。

CI+0N, Conventional irrigation+0 nitrogen fertilizer; CI+MN, Conventional irrigation+medium nitrogen level; CI+HN, Conventional irrigation+high nitrogen level; WMD+0N, Alternate wetting and moderate soil drying+0 nitrogen fertilizer; WMD+MN, Alternate wetting and moderate soil drying+medium nitrogen level; WMD+HN, Alternate wetting and moderate soil drying+medium nitrogen level; WSD+0N, Alternate wetting and severe soil drying+0 nitrogen fertilizer; WSD+MN, Alternate wetting and severe soil drying+medium nitrogen level; WSD+HN, Alternate wetting and severe soil drying+high nitrogen level. S, Superior spikelets; I, Inferior spikelets.

图2 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻强弱势粒增重状态的影响

Fig. 2. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on grain weight of rice.



CI—常规灌溉; WMD—轻干湿交替灌溉; WSD—重干湿交替灌溉; 0N—不施氮; MN—中氮; HN—高氮。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate irrigation with wetting and moderate drying; WSD, Alternate irrigation with wetting and severe drying; 0N, Zero nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

图3 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻氮根系氧化力的影响

Fig. 3. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on the root oxidation activity of rice.

势粒直至花后 60 d 依然呈现增长趋势(图 2)。

### 2.3 根系氧化力及根系激素

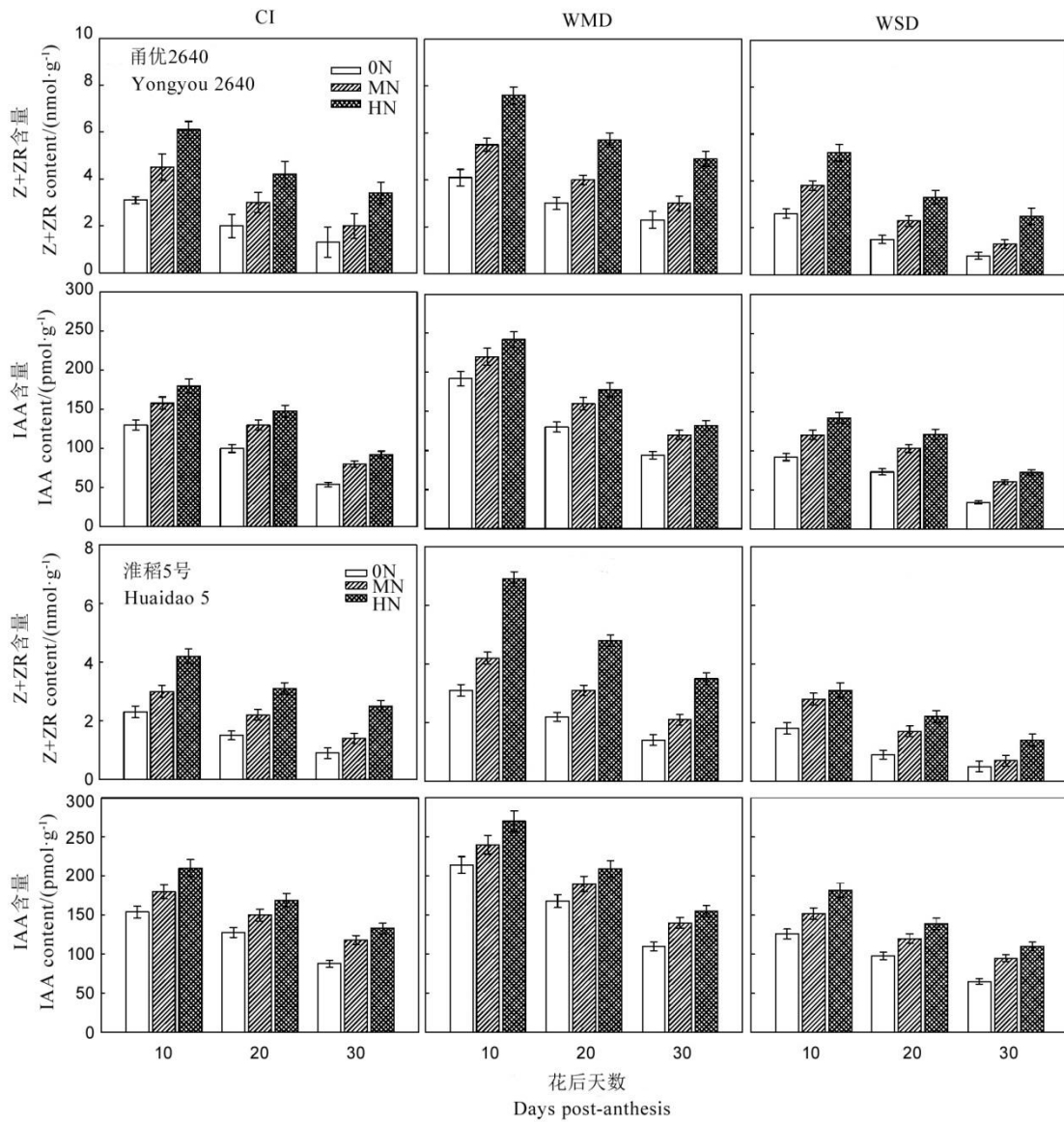
两个供试品种的根系氧化力从抽穗到成熟期, 单位根干质量根系氧化力随着抽穗进程而降低。以甬优 2640 为例(图 3), 与 CI 相比, 轻干湿交替灌溉(WMD)显著增加了单位根干质量的氧化力, 而 WSD 则相反, 即加快了根系氧化力的下降, 且在相同灌溉水分条件下, 根系氧化力都随氮肥的梯度升高而升高, 且 MN 与 HN 之间差异不显著, 两个品种的变化趋势一致。

两个供试品种根系中的 IAA 和 Z+ZR 的含量在抽穗后呈逐渐下降的趋势, 在相同水分灌溉条件下,

两种激素的含量都随着氮素水平的上升而增加, WMD 处理下的根系两种激素含量显著高于 CI 和 WSD, WSD 则显著降低了两种激素的含量, 且显著低于 CI 处理(图 4)。

### 2.4 剑叶光合速率、蒸腾速率

随着抽穗的进程, 甬优 2640(A-C)和淮稻 5 号(D-F)剑叶的净光合速率均呈下降的趋势(图 5)。在相同灌溉水分条件下, 光合速率和蒸腾速率均随氮肥梯度增加而升高。与 CI 相比, 各个氮肥处理下, 轻干湿交替灌溉(WMD)显著增加了剑叶的净光合速率, WSD 则相反。在蒸腾速率上甬优 2640(G-I)和淮稻 5 号(J-L)呈逐渐下降趋势, 相同灌溉方式下,



CI—常规灌溉; WMD—轻干湿交替灌溉; WSD—重干湿交替灌溉; 0N—不施氮; MN—中氮; HN—高氮。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate irrigation with wetting and moderate drying; WSD, Alternate irrigation with wetting and severe drying; 0N, 0 nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

图4 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻氮根系激素的影响

Fig. 4. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on the root hormone of rice.

随氮肥用量梯度上升而增加; 抽穗期(0 d)相同氮肥水平下各水分处理间差异不显著, 在抽穗后 10-30 d 之间, 常规灌溉 CI 显著高于其他两种灌溉模式, WMD 和 WSD 之间差异不显著(图 5)。

### 2.5 水稻茎鞘 NSC

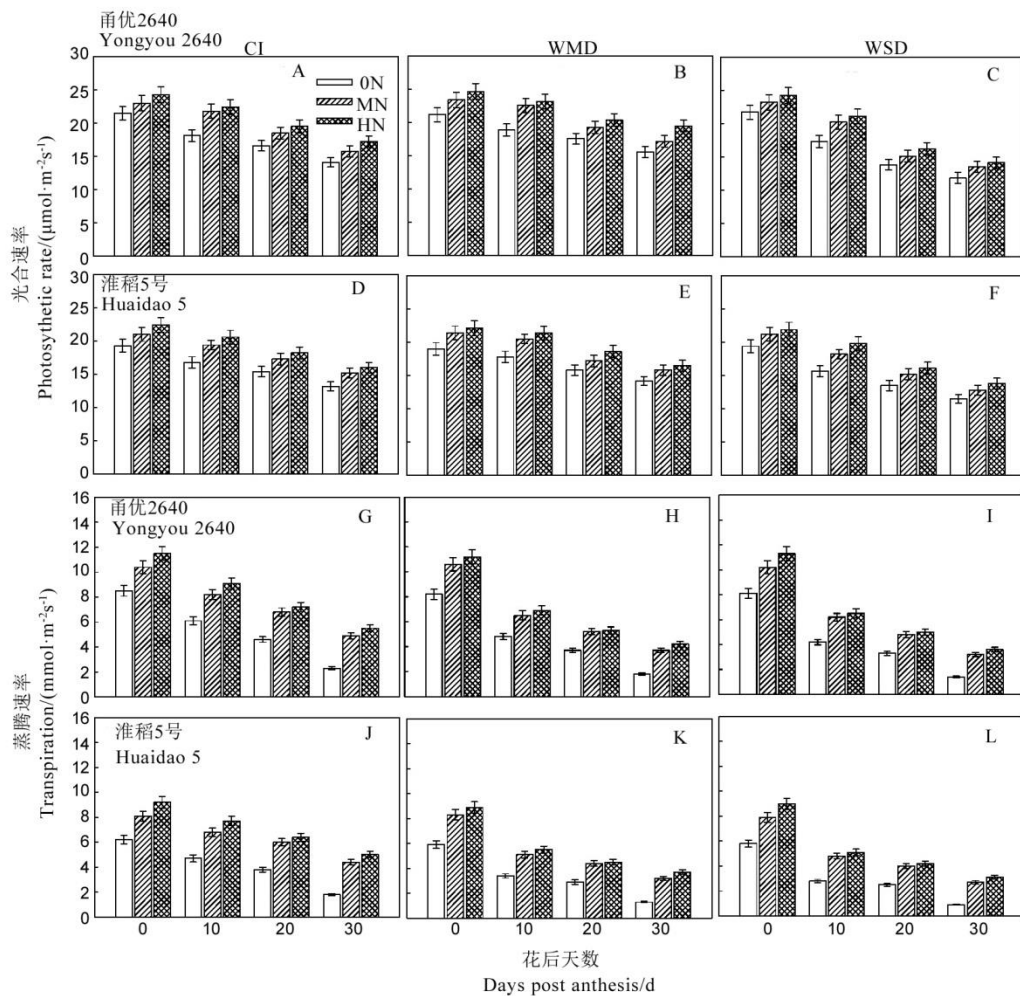
在抽穗期两个供试品种 NSC 含量随氮肥梯度升高而增加, 在相同氮肥条件下, 三种灌溉方式之间无显著差异(A, E), 而在成熟期三种水势条件下的 NSC 含量为 WMD<CI<WSD, 在相同水势条

件下, HN>MN>0N, 这可能是 HN 条件下, 有较低的结实率, 从而“滞留”了 NSC 往籽粒运输, 相同氮肥水平下, 均以 WMD 处理最低(B, F)。在 NSC 转运率上, 三种灌溉方式为 WMD>CI>WSD, 且在相同水势条件下, 转运率为 0N>MN>HN, NSC 对籽粒产量的贡献率与转运率变化趋势一致(图 6)。

### 2.6 产量构成因素及生理性状对产量的贡献

途径分析表明, 产量各构成因素中, 每穗粒数(0.647)对产量的直接贡献最大, 在抽穗后水氮耦合





CI—常规灌溉; WMD—轻干湿交替灌溉; WSD—重干湿交替灌溉; 0N—不施氮; MN—中氮; HN—高氮。

CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate irrigation with wetting and moderate drying; WSD, Alternate irrigation with wetting and severe drying; 0N, 0 nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

图 5 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻叶片光合速率(A-F)和蒸腾速率(G-L)的影响

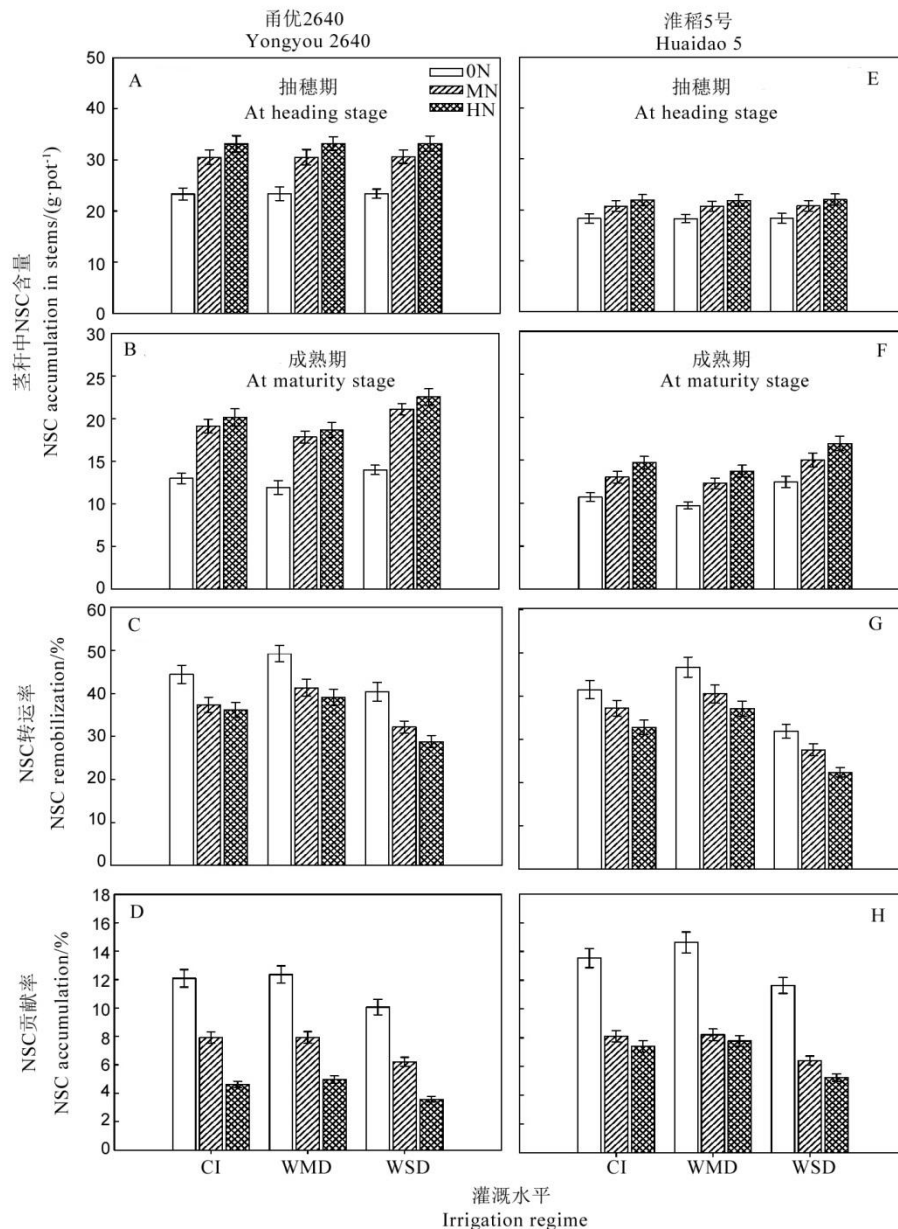
**Fig. 5. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on leaf photosynthesis(A-F) and transpiration(G-L) of rice.**

对产量的直接影响, 结实率(0.214)贡献最大, 而千粒重贡献为负值(-0.036); 其次, 结实率通过对 NSC 转运量的间接作用(0.084)对产量影响最大; 而在各生理指标中, 根系氧化力(0.543)对产量的直接贡献最大, 其次是光合速率(0.225), 而根系激素和光合速率通过根系氧化力(0.376)的间接作用对产量影响最大(表 4)。

### 3 讨论

水分灌溉和氮肥是水稻栽培上的两个重要因素<sup>[18-20]</sup>, 有研究表明<sup>[8]</sup>, 相比水层灌溉, 轻干湿交替灌溉可以调节地上部冠层结构, 能控制不必要的营养生长, 从而增源扩库达到产量增加的目的, 重

干湿交替灌溉虽然也可以调节冠层结构, 但却严重影响了地上部生长发育从而导致产量降低; 同时不同施氮量及分施氮肥对水稻产量和氮肥利用率的提升有很好的效果<sup>[21-25]</sup>, 但是水肥结合的栽培方式对水稻产量、籽粒灌浆的影响目前研究较少, 且结论不一。王绍华等<sup>[26]</sup>研究认为, 合理的施氮量与轻度水分胁迫相结合, 可以提高水稻氮肥利用率, 增加产量的同时可以减少稻田氮损失; 陈新红等<sup>[27]</sup>研究表明水氮对水稻产量有明显互作效应。本研究表明, 产量在 CI 处理下, 与 MN 水平相比, 两个品种在 HN 水平下都呈显著降低趋势, 但在 WSD 处理下 HN 水平却显著提高, 由此可见产量不仅由灌溉水平决定, 同时也与氮肥之间发生了交互作用。虽然氮肥农学利用率和氮肥偏生产力在各个灌溉



CI—常规灌溉; WMD—轻干湿交替灌溉; WSD—重干湿交替灌溉; 0N—不施氮; MN—中氮; HN—高氮。  
 CI, Conventional irrigation; WMD, Alternate irrigation with wetting and moderate drying; WSD, Alternate irrigation with wetting and severe drying; 0N, 0 nitrogen fertilizer; MN, Medium nitrogen level; HN, High nitrogen level.

图6 不同氮肥水平下结实期灌溉方式对水稻茎秆中非结构性碳水化合物 NSC 含量(A~F)、转运率(C, G)、贡献率(D, H)的影响

Fig. 6. Effects of irrigation regimes during grain filling under different nitrogen rates on non-structural carbohydrate(NSC) content(A-F), remobilization (C, G), accumulation(D, H) of stem in rice.

水平下随氮肥梯度升高而降低,但在 WMD 处理下,产量在 MN 与 HN 下差异不显著,因此 WMD 处理与 MN 产生了协同互作效应,这与 Wang 等<sup>[8]</sup>研究一致,并且 MN 的氮肥利用率和偏生产力都显著高于 HN,因此 WMD+MN 处理对产量的形成为最佳组合。本研究还发现在抽穗后,在产量构成因素上,水氮耦合对结实率的调控作用最大;在生理方面,水氮耦合对根系氧化物的影响最大,两者具体表现

在各自对产量的直接贡献上(表 4)。

本研究表明,灌浆速率越大表明灌浆强度越强,相应的活跃灌浆期就越短,由于抽穗后进行水分处理,而稻穗顶部一次枝梗的强势粒在氮肥间影响差异较小,所以在一定程度上排除了强势粒对水稻稻穗最终生长量的影响,因此我们可以定性认为稻穗基部的弱势粒灌浆优劣,就会对最终的结实率以及粒重有较大的影响,进而影响产量。陈婷婷等<sup>[28]</sup>

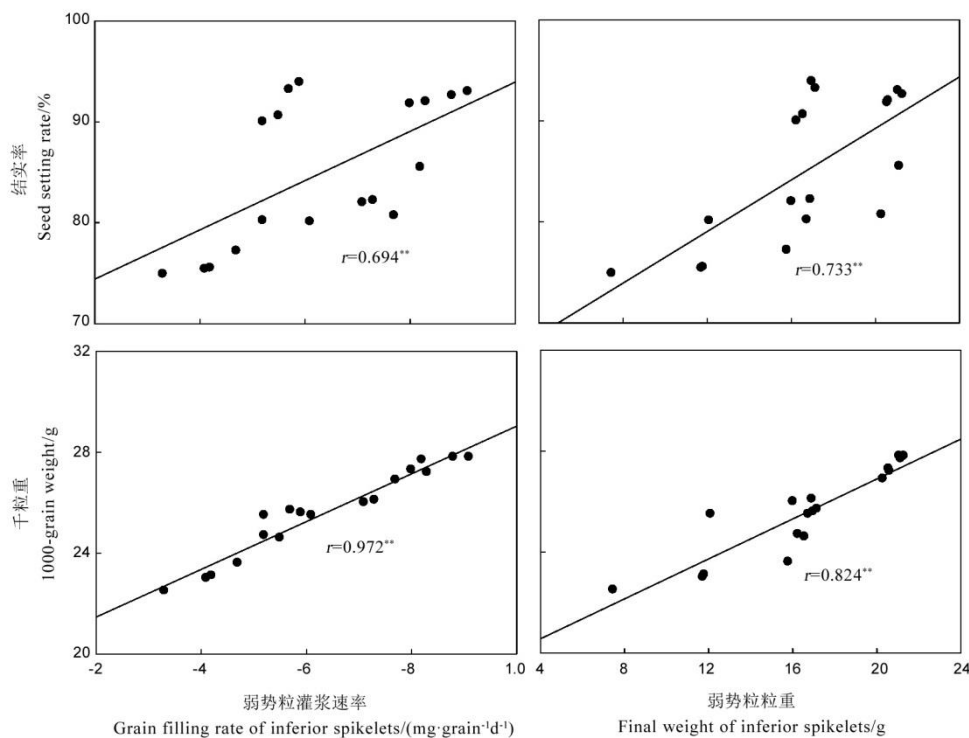
表 4 产量构成因素及生理特性对产量的贡献

Table 4. Contributions of yield components and physiological traits to grain yield.

产量构成及生理指标 Yield components and physiological traits	直接作用 Direct contribution	间接作用 Indirect contribution							
		$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_4$	$x_5$	$x_6$	$x_7$	$x_8$
$x_1$	0.079		0.645	-0.083	-0.002	-0.045	-0.005	-0.027	-0.049
$x_2$	0.647	0.078		-0.081	-0.001	-0.036	-0.003	-0.019	-0.045
$x_3$	0.214	-0.031	-0.243		0.029	-0.040	0.030	0.017	0.084
$x_4$	-0.036	-0.004	-0.031	0.174		-0.002	-0.002	-0.013	0.021
$x_5$	0.543	-0.007	-0.043	-0.072	-0.001		0.026	0.156	-0.018
$x_6$	0.038	-0.009	-0.056	0.016	-0.002	0.376		0.225	0.032
$x_7$	0.225	-0.009	-0.056	0.016	-0.002	0.376	0.226		0.032
$x_8$	0.172	-0.022	-0.171	0.106	0.005	-0.288	0.007	0.042	

$x_1$ —每盆穗数;  $x_2$ —每穗粒数;  $x_3$ —结实率;  $x_4$ —千粒重;  $x_5$ —根系氧化力;  $x_6$ —根系激素含量;  $x_7$ —光合速率;  $x_8$ —NSC 转运量。

$x_1$ , Panicle number per pot;  $x_2$ , Spikelet number per panicle;  $x_3$ , Seed setting rate;  $x_4$ , 1000-grain weight;  $x_5$ , Root oxidation activity;  $x_6$ , Hormone content of root;  $x_7$ , Photosynthetic rate;  $x_8$ , NSC remobilization rate.



\*\*表示在 0.01 水平上显著。

\*\* Significant at 0.01 level.

图 7 弱势粒灌浆速率和粒重与结实率和千粒重的相关性

Fig. 7. Correlations between grain filling rate, final weight of inferior spikelets and seed setting rate, 1000-grain weight.

研究表明, 与 CI 相比, WMD 和 WSD 对强势粒的灌浆速率和粒重无显著影响; WMD 显著增加了弱势粒的灌浆速率和粒重, WSD 则显著降低了弱势粒的灌浆速率和粒重; 也有研究表明<sup>[29]</sup>, 在低肥处理下, 弱势粒的籽粒充实度和粒重最高, 并且显著高于高氮处理。本研究表明, 在 CI 条件下, 灌浆速率和最终粒重在 HN 水平下呈下降趋势, 这是因为在水分充足的条件下, 氮肥施用量越高越不利于

物质的运转, 其生理机制需要进一步研究。但在 WSD 条件下随氮肥梯度增加而上升, 因此, 我们观察到对于 0 N 处理来说, 在严重水分胁迫下, MN 和 HN 水平对灌浆速率和粒重具有“补偿”效应。相关性分析表明, 弱势粒的灌浆速率和最终粒重与结实率和千粒重之间呈极显著正相关 ( $r=0.694^{**}\sim 0.972^{**}$ ), 所以进一步说明弱势粒的灌浆对产量有很重要的影响(图 7)。在两个水稻品种各

自处理当中弱势粒灌浆均以 WMD+MN 水平最优,因为在 WMD+MN 组合下,首先在减少氮肥施用的情况下在灌浆中后期依然维持较高的根系氧化力,促进了对水肥的吸收,进而促进地上部发育增加光合同化物<sup>[30-32]</sup>,然后根系中有较高的 IAA 和 Z+ZR 含量以及叶片光合性能,可以在延缓植株衰老的同时<sup>[33-37]</sup>,增加光合同化物以及茎秆中 NSC 向籽粒中运输,为灌浆中后期以弱势粒灌浆为主的阶段奠定了良好的生理基础,进而提高了弱势粒的灌浆水平和粒重。

大穗型籼粳杂交稻甬优 2640 与中穗型常规粳稻淮稻 5 号相比,其弱势粒籽粒灌浆速率和粒重显著低于淮稻 5 号,我们推测是因为甬优 2640 的颖花量多,库容大,所以相对而言其弱势粒的基数大,从而单个弱势粒的灌浆相对较慢以及生长量小。韦还和等<sup>[38]</sup>研究发现,大穗型籼粳杂交稻甬优 538 常规粳稻及籼稻相比,穗基部籽粒灌浆速率和终极生长量都最低,有效灌浆时间更长,这与本研究基本一致。

本研究为钵钵栽培,虽然可以在施肥和控水处理上进行精确控制,但是实际生长状况还是与大田不同(例如光照,土壤水肥的保持力等),部分结果仍需大田进一步验证。

#### 4 结论

施氮量和灌溉方式对水稻产量和籽粒灌浆的影响有明显的互作效应。中等施氮量与轻干湿交替灌溉相结合(MN+WMD),可以促进弱势粒灌浆,提高弱势粒粒重,进而提高产量和氮肥利用效率。本研究在中等施氮量与轻干湿交替灌溉(MN+WMD)最优栽培模式下,根系激素含量的增加和叶片光合速率的提高以及花后茎中 NSC 向籽粒转运的促进是提高弱势粒灌浆和粒重、增加产量和氮肥利用效率的重要生理原因;而大穗型品种籼粳杂交稻甬优 2640 与中穗型常规粳稻淮稻 5 号相比,虽然弱势粒灌浆速率和粒重低,但是具有更大优势的库容量,从而产量最终较高。

#### 参考文献:

[1] Kato T, Takeda K. Associations among characters related to yield sink capacity in space-planted rice. *Crop Sci*, 1996, 36: 1135-1139.

- [2] Kato T, Shinmura D, Taniguchi A. Activities of enzymes for sucrose-starch conversion in developing endosperm of rice and their association with grain filling in extra-heavy panicle types. *Plant Prod Sci*, 2007, 10: 442-450.
- [3] Peng S, Cassman K G, Virmani S S, Sheehy J, Khush G S. Yield potential trends of tropical since the release of IR8 and its challenge of increasing rice yield potential. *Crop Sci*, 1999, 39: 1552-1559.
- [4] Cheng S, Zhuang J, Fan Y, Du J, Cao L. Progress in research and development on hybrid rice: A super-domesticated in China. *Ann Bot-London*, 2007, 100: 959-966.
- [5] Peng S, Khush G S, Virk P, Tang Q, Zou Y. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. *Field Crop Res*, 2008, 108: 32-38.
- [6] 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.
- [7] Yang J C, Zhang J H. Grain-filling problem in 'super' rice. *J Exp Bot*, 2010, 61(1):1.
- [8] Wang Z, Zhang W, Beebout S S, Zhang H, Liu L, Yang J, Zhang J. Grain yield, water and nitrogen use efficiencies of rice as influenced by irrigation regimes and their interaction with nitrogen rates. *Field Crop Res*, 2016, 193: 54-69.
- [9] 张自常, 李鸿伟, 曹转勤, 王志琴, 杨建昌. 施氮量和灌溉方式的交互作用对水稻产量和品质的影响. *作物学报*, 2013, 39(1): 84-92.
- Zhang Z C, Li H W, Cao Z Q, Wang Z Q, Yang J C. Effect of interaction between nitrogen rate and irrigation regime on grain yield and quality of rice. *Acta Agron Sin*, 2013, 39(1): 84-92.(in Chinese with English abstract)
- [10] Cabangon R J, Tuong T P, Castillo E G. Effect of irrigation method and N-fertilizer management on rice yield, water productivity and nutrient-use efficiencies in typical lowland rice conditions in China. *Paddy & Water Environ*, 2004, 2: 195-206.
- [11] 王晓燕, 韦还和, 张洪程, 孙健, 张建民, 李超, 陆惠斌, 杨筠文, 马荣荣, 许久夫, 王珏, 许跃进, 孙玉海. 水稻甬优 12 产量 13.5 t hm<sup>-2</sup> 以上超高产群体的生育特征. *作物学报*, 2014, 40(12): 2149-2159.
- Wang X Y, Wei H H, Zhang H C, Sun J, Zhang J M, Li C, Lu H B, Yang J W, Ma R R, Xu J F, Wang J, Xu Y J, Sun Y H. Population characteristics for super-high yielding hybrid rice Yongyou 12 (>13.5 t ha<sup>-1</sup>). *Acta Agron Sin*, 2014, 40(12): 2149-2159. (in Chinese with English abstract)
- [12] 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. *中国水稻科学*, 2014, 28(6): 621-631.
- Jiang Y H, Zhang H C, Zhao K, Xu J W, Wei H H, Long

- H Y, Wang W T, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Wei H Y, Guo B W. Difference in yield and its components characteristics of different type rice cultivars in the lower reaches of the Yangtze River. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(6): 621-631. (in Chinese with English abstract)
- [13] Chen T, Xu Y, Wang J, Wang Z, Yang J, Zhang J. Polyamines and ethylene interact in rice grains in response to soil drying during grain filling. *J Exp Bot*, 2013, 64(8): 2523.
- [14] 张伟杨, 徐云姬, 钱希昉, 李银银, 王志琴, 杨建昌. 小麦籽粒游离多胺对土壤干旱的响应及其与籽粒灌浆的关系. *作物学报*, 2016, 42(6):860-872.
- Zhang W Y, Xu Y J, Qian X Y, Li Y Y, Wang Z Q, Yanng J C. Free Polyamines in Grains in Response to Soil Drought and Their Relationship with Grain Filling of Wheat. *Acta Agron Sin*, 2016, 42(6):860-872.(in Chinese with English abstract)
- [15] Yang J C, Zhang J H, Huang Z, Wang Z Q, Zhu Q S, Liu L J. Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Ann Bot-London*, 2002, 90: 369-377.
- [16] Kato T. Change of sucrose synthase activity in developing endosperm of rice cultivars. *Crop Sci*, 1995, 35: 827-831.
- [17] Yoshida S, Forno D, Cock J, Gomez K. Determination of sugar and starch in plant tissue//Yoshida S. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. Philippines: The International Rice Research Institute, 1976: 46-49.
- [18] 王成瑗, 王伯伦, 张文香, 赵磊, 赵秀哲, 高连文. 土壤水分胁迫对水稻产量和品质的影响. *作物学报*, 2006, 32(1): 131-137.
- Wang C Y, Wang B L, Zhang W X, Zhao L, Zhao X S, Gao L W. Effects of Water Stress of Soil on Rice Yield and Quality. *Acta Agron Sin*, 2006, 32(1): 131-137. (in Chinese with English abstract)
- [19] Tuong T P, Bouman B A M, Mortimer M. More rice, less water-integrated approaches for increasing water productivity in irrigated rice-based systems in Asia. *Plant Prod Sci*, 2005, 8: 231-241.
- [20] Yang J C, Liu K, Wang Z Q, Du Y, Zhang J H. Water-saving and high-yielding irrigation for lowland rice by controlling limiting values of soil water potential. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49: 1445-1454.
- [21] 蔡一霞, 王维, 朱智伟, 张祖建, 郎有忠, 朱庆森. 结实期水分胁迫对不同氮肥水平下水稻产量及其品质的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1201-1206.
- Cai Y X, Wang W, Zhu Z W, Zhang Z J, Lang Y Z, Zhu Q S. Effects of water stress during grain-filling period on rice grain yield and its quality under different nitrogen levels. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(7): 1201-1206. (in Chinese with English abstract)
- [22] 魏海燕, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许柯, 杭杰, 马群, 张胜飞, 张庆, 刘艳阳. 不同水稻氮利用效率基因型的物质生产与积累特性. *作物学报*, 2007(11): 1802-1809.
- Wei H Y, Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Hang J, Ma Q, Zhang S F, Zhang Q, Liu Y Y. Characteristics of Matter Production and Accumulation in Rice Genotypes with Different N Use Efficiency. *Acta Agron Sin*, 2007(11): 1802 -1809. (in Chinese with English abstract)
- [23] Jiao Z H, Hou A, Shi Y, Huang G H, Wang Y H, Chen X . Water management influencing methane and nitrous oxide emissions from rice field in relation to soil redox and microbial community. *Commun Sci Plant*, 2006, 37(13-14): 1889-1903.
- [24] Xue Y, Duan H, Liu L, Wang Z, Yang J, Zhang J. An improved crop management increases grain yield and nitrogen and water use efficiency in rice. *Crop Sci*, 2013, 53: 271-284.
- [25] 薛亚光, 陈婷婷, 杨成, 王志琴, 刘立军, 杨建昌. 中粳稻不同栽培模式对产量及其生理特性的影响. *作物学报*, 2010, 36(3): 466-476.
- Xue Y G, Chen T T, Yang C, Wang Z Q, Liu L J, Yang J C. Effects of Different Cultivation Patterns on the Yield and Physiological Characteristics in Mid-Season Japonica Rice. *Acta Agron Sin*, 2010, 36(3): 466-476. (in Chinese with English abstract)
- [26] 王绍华, 曹卫星, 丁艳锋, 田永超, 姜东. 水氮互作对水稻氮吸收与利用的影响. *中国农业科学*, 2004, 37(4): 497-501.
- Wang S H, Cao W X, Ding Y F, Tian Y C, Jiang D. Interactions of Water Management and Nitrogen Fertilizer on Nitrogen Absorption and Utilization in Rice. *Sci Agric Sin*, 2004, 37(4): 497-501. (in Chinese with English abstract)
- [27] 陈新红, 刘凯, 王志琴, 杨建昌. 水稻水氮互作效应与产量模型研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2006, 34(9): 141-148.
- Chen X H, Liu K, Wang Z Q, Yang J C. Studies on interactions between soil moisture and nitrogen and yield models in rice. *J Northwest A&F Univ*, 2006, 34(9): 141-148. (in Chinese with English abstract)
- [28] 陈婷婷, 许更文, 钱希昉, 王志琴, 张耗, 杨建昌. 花后轻干-湿交替灌溉提高水稻籽粒淀粉合成相关基因的表达. *中国农业科学*, 2015, 48(7): 1288-1299.
- Chen T T, Xu G W, Qian X Y, Wang Z Q, Zhang H, Yang J C. Post-anthesis alternate wetting and moderate soil drying irrigation enhance gene expressions of enzymes involved in starch synthesis in rice grains. *Sci Agric Sin*, 2015, 48(7): 1288-1299. (in Chinese with English abstract)
- [29] 徐云姬, 张伟杨, 钱希昉, 李银银, 张耗, 杨建昌. 施氮量对小麦籽粒灌浆的影响及其生理机制. *麦类作物学报*, 2015, 35(8): 1119-1126.

- Xu Y G, Zhang W Y, Qian X Y, Li Y Y, Zhang H, Yang J C. Effect of nitrogen on grain filling of wheat and its physiological mechanism. *J Trit Crops*, 2015, 35(8): 1119-1126. (in Chinese with English abstract)
- [30] Kato T, Sakurai N, Kuraishi S. The changes of endogenous abscisic acid in developing, grains of two rice cultivars with different grain size. *Jpn J Crop Sci*, 1993, 62: 456-461.
- [31] 刘立军, 吴长付, 张耗, 杨建昌, 赵步洪. 实地氮肥管理对稻米品质的影响. *中国水稻科学*, 2007, 21(6): 625-630.  
Liu L J, Wu C F, Zhang H, Yang J C, Zhao B H. Effect of site-specific nitrogen management on rice quality. *Chin J Rice Sci*, 2007, 21(6): 625-630. (in Chinese with English abstract)
- [32] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, Liu K, Wang P. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene. *J Exp Bot*, 2006, 57: 149-160.
- [33] Yang J, Zhang J, Liu K, Wang Z, Liu L. Abscisic acid and ethylene interact in wheat grains in response to soil drying during grain filling. *New Phytol*, 2006, 271: 293-303.
- [34] Javid M G, Sorooshzadeh A, Sanavy. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. *Plant Growth Regul*, 2011, 65(2): 305-313.
- [35] Saini H S, Westgate M E. Reproductive development in grain crops during drought. *Adv Agron*, 2000, 68: 59-96.
- [36] Inthapan P, Fukai S. Growth and yield of rice cultivars under sprinkler irrigation in south-eastern Queensland: 2. Comparison with maize and grain sorghum under wet and dry conditions. *Austr J Exp Agric*, 1988, 28:243-248.
- [37] Tao H, Brueck H, Ditten K, Kreye C, Lin S, Sattelmacher, B. Growth and yield formation of rice (*Oryza sativa* L.) in the water-saving ground cover rice production system (GCRPS). *Field Crop Res*, 2006, 95(1): 1-12.
- [38] 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. 粳交超级稻甬优 538 的穗部特征及籽粒灌浆特性. *作物学报*, 2015, 41(12): 1858-1869.  
Wei H H, Meng T Y, Li C, Zhang H C, Shi T Y, Ma R R, Wang X Y, Yang J W, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Wei H Y, Guo B W. Panicle Traits and Grain-filling Characteristics of Japonica/Indica Hybrid Super Rice Yongyou 538. *Acta Agron Sin*, 2015, 41(12): 1858-1869. (in Chinese with English abstract)