

水稻籽粒灌浆的影响因素及相关基因和蛋白研究进展

丁一¹ 韩娟英² 傅吉¹ 张宁^{1*} 舒小丽¹ 吴殿星¹

(¹ 浙江大学 原子核农业科学研究所, 杭州 310029; ² 余姚市种子管理站, 浙江 余姚 315400; 第一作者: 3110100088@zju.edu.cn;

* 通讯作者: 11216028@zju.edu.cn)

摘要:籽粒灌浆是决定水稻产量和品质的关键步骤, 直接关系着水稻的结实率和千粒重。水稻籽粒灌浆受到多种因素影响, 包括品种自身特性、植物激素以及环境因子等。在分子水平上, 水稻灌浆也受淀粉合成与运输相关酶及基因的调控。本文综述了水稻籽粒灌浆的影响因素及其相关基因和蛋白的研究进展。

关键词:水稻; 籽粒灌浆; 影响因素

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-8082(2018)03-0001-06

水稻是世界上最主要的粮食作物之一, 我国有50%左右的人口以大米为主食^[1]。从抽穗到成熟是水稻生育的最后阶段, 被称为结实成熟期, 包括抽穗、开花受精、灌浆(乳熟、蜡熟)和成熟(黄熟)等阶段^[2]。其中, 灌浆是决定水稻产量和品质的关键环节, 直接关系结实率高低和千粒重大小。水稻灌浆过程主要是指蔗糖转化为淀粉、光合产物向籽粒运输的过程。研究水稻灌浆对提高产量和改良品质具有重要意义。

1928年Manson与Maskill首先提出光合生产中的源与库概念, 之后被Evans等^[3]进一步发展。“源”指的是合成有机物的器官, 主要包括光合作用部位及可吸收营养的根部; “库”指的是储藏有机物的器官, 可分为使用库(分生组织中的根与叶等器官)和贮存库(种子)。在结实成熟期, 水稻籽粒是主要的库; “流”指的是有机物从“源”到“库”的转运过程。“源”是构成“库”的物质基础, “流”是“源”与“库”的桥梁, “库”最终影响水稻产量与品质。三者相互调节、相互制约, 共同决定着水稻最终产量。水稻灌浆就是有机物从“源”经“流”到“库”的生理过程, 源足、库大和流畅是保证水稻产量的基础。

1 水稻品种自身特性对籽粒灌浆的影响

根据籽粒灌浆特性, 水稻可分为异步灌浆型和同步灌浆型两种。异步灌浆型主要是大穗型品种, 尤其是杂交稻; 同步灌浆型主要是多穗型品种, 多为常规稻^[4]。前者是指在灌浆过程中, 强势粒先启动灌浆过程, 并在一定程度上抑制同时期弱势粒的灌浆, 直至强势粒过了灌浆高峰后, 弱势粒才达到灌浆高峰的类型; 后者则无明显差别。

水稻籽粒灌浆过程受品种自身特性的影响, 不同品种和不同位置的小穗存在显著差异。从“源”的角度, 有光合同化物供应限制假说, 即认为光合同化物总是优先供应强势粒, 当光合产物供应不足时, 部分弱势粒的灌浆速度降低, 甚至完全不能灌浆; 从“库”的角度, 有“库”限制假说, 即认为同化物供应不足并不是限制强弱势籽粒灌浆差异的主要原因, 而是库容大小限制引起的; 从“流”的角度, 有“流”不畅假说, 即认为水稻籽粒灌浆期光合同化物向籽粒转运效率不同是造成强弱势籽粒灌浆差异的主要原因^[5]。

水稻籽粒灌浆品种间差异很大。在整体灌浆速率上, 半直立穗型品种明显高于弯穗型品种, 抽穗期弯穗型品种地上部茎秆物质的输出对籽粒增重的贡献比半直立穗型品种大, 反之, 抽穗后叶片光合功能对半直立穗型品种的籽粒产量形成的贡献率比弯穗型品种高。半直立穗型品种的源库增量比大于弯穗型品种, 进一步证明了半直立穗型品种的叶片光合作用与籽粒灌浆之间的关系更平衡合理^[6]。半直立穗型品种上、中、下部籽粒收获质量相差无几, 分布均匀, 灌浆速率高, 灌浆物质充足, 弱势粒充实较好; 直立穗型品种, 中部籽粒质量较小, 弱势粒灌浆不足; 大散穗型超高产品种上、中、下部籽粒灌浆速率达最大值的时间相差较大, 下部籽粒收获时籽粒质量不到上部的1/2, 灌浆动态最不合理^[7]。

YANG等^[8]研究发现, 水稻籽粒充实的优劣和粒重

收稿日期: 2017-12-27

基金项目: 转基因专项(2016ZX08001006); 浙江省育种专项(2016C02052-6)

高低与颖花在穗上的着生部位密切相关。一般来说,着生在稻穗上部早开花的强势粒,籽粒灌浆快,充实好,粒质量高;着生在稻穗下部迟开花的弱势粒,灌浆慢,充实差,粒质量低。林文雄等^[9]研究发现,开花较早的强势籽粒灌浆起步较早,籽粒充实较快,并且具有显著的遗传稳定性;而穗下部的弱势籽粒灌浆起步晚,充实度差,且容易受环境影响。You 等^[10]发现,通过移除顶端小穗,可以增加结实率、千粒重、蔗糖含量以及激素水平,进而提高低端小穗的灌浆水平,同时还会提高由蔗糖合成淀粉过程中一些关键酶的活性及表达水平。Tang 等^[11]研究发现,在灌浆早期,上部籽粒中的蔗糖合成酶活性要高于下部籽粒,这与灌浆速率及淀粉积累度结果相符合,脱落酸含量也有类似的规律。这表明蔗糖合成酶和脱落酸介导的灌浆过程大部分是取决于淀粉合成酶的活性及其蛋白的表达量。

2 植物内源激素对水稻灌浆的影响

内源激素具有调控植物生长发育的作用。植物激素很多,经典的主要有生长素(IAA)、细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、乙烯(ETH);新型的主要有多胺(PA 或 PAs)、油菜素类固醇(BR 或 BRs)等^[12]。

IAA 是水稻籽粒灌浆生理过程中起推动作用的主要活性物质,并且一定浓度的 IAA 是水稻籽粒灌浆启动并得以维持的基础条件。付景等^[13]研究发现,IAA 在籽粒灌浆初期作用明显,主要通过调控 SUS、AGPase 等酶活性来影响库强及库活性。陶龙兴等^[14]研究表明,IAA 的含量与水稻籽粒灌浆速率呈正相关,其含量与强弱势籽粒灌浆同步,即 IAA 在强势粒灌浆初期含量较高,到灌浆后期开始逐渐下降,而弱势粒则是灌浆初期较低,后期却逐渐增加。王丰等^[15]研究发现,IAA 能有效提高水稻籽粒灌浆相关代谢酶的活性和源器官内同化物的合成速率,从而促进同化物进行转运,同时也能提高水稻库容活性,从而提高籽粒灌浆充实度。Zhang 等^[16]通过研究大、小粒突变体发现,它们在灌浆上无显著差异,但外源 ABA、IAA 以及 PAs 浓度与灌浆速率间存在显著正相关。

叶苑等^[17]研究发现,CTK 主要在灌浆前期促进籽粒灌浆速率和粒质量的增加,而在灌浆后期主要延长籽粒灌浆的时间以延缓籽粒的衰老。Zhang 等^[18]研究发现,水稻低端小穗灌浆率及粒质量与其中的 CTK 含量密切相关,通过增加人工的 CTK,可以显著提高低端小

穗的灌浆速率和粒质量,并且在中度湿润的土壤中增效最明显。周爱军等^[19]研究发现,水稻根与籽粒中的 CTK 均对籽粒灌浆具有重要的调控作用,灌浆期籽粒中的 CTK 主要是由根部合成的 CTK 经过极性运输而获得。因此,在水稻灌浆前期提高水稻根系活性和 CTK 含量可有效地提高籽粒的灌浆效率。

ABA 在调控籽粒灌浆过程中具有双重作用,其促进或抑制籽粒灌浆与作用时间和作用浓度密切相关^[17]。Zhang 等^[20]研究发现,花后中等湿润土壤中,谷粒中 ABA 的增加和 ETH 的减少可以增加抗氧化酶的活性,减少谷粒中的自由基,进而增加水稻的灌浆速率。除此之外,ABA 可以通过调节籽粒灌浆中蔗糖转化为淀粉过程中涉及的关键酶活性和基因表达来缓解土壤干旱对籽粒灌浆的影响。并且,水稻对逆境的多重耐受性与其体内 ABA 含量有关^[21]。杨建昌等^[12]研究发现,提高籽粒中 ABA 含量和 ABA 与 GA 的比值,有促进水稻籽粒灌浆的作用。适宜浓度的 ABA 对水稻灌浆具有促进作用,主要表现在 ABA 对植物库容表现促进作用,这种促进作用与 ABA 能促进同化物从韧皮部卸出、库对同化物的吸收以及同化物在库中的代谢转化有关^[21]。

GA 对水稻灌浆具有多种调节方式。叶苑等^[17]研究发现,GA 处理能提高籽粒的充实度,原因可能是 GA 增加了籽粒灌浆的时间,影响了胚乳细胞的数目及大小。王熹等^[22]在研究水稻籽粒灌浆期植物内源激素间相关性时发现,通过外源施加 GA₃ 可有效改变水稻强弱势籽粒中生长素的含量及其含量高峰期出现的时间,由此推测 GA₃ 主要是通过影响 IAA 调控水稻籽粒灌浆。

ETH 主要参与调控果实成熟,促进器官的衰老与脱落。ETH 在水稻籽粒灌浆过程中的主要作用则是促使籽粒终止灌浆活动。Chen 等^[23]研究发现,在水稻籽粒中 PA 与 ETH 可能通过互作的方式共同参与调节水稻籽粒灌浆过程。当 PA 与 ETH 的比值高时,ETH 可提高籽粒的平均灌浆速率,并且较高含量的 ETH 不利于水稻籽粒的灌浆充实。结实成熟期土壤轻度落干或适度干旱处理可以抑制水稻体内 ETH 的产生,促进籽粒灌浆,PA 和 ETH 的生物合成对土壤干旱存在一种潜在的代谢间互作且可以调节水稻弱势粒灌浆^[12]。

BR 是油菜素甾醇类植物激素中的一种,也被称为第 6 大激素,在种子萌发、植株生长和籽粒发育等方面均具有促进作用,且 BR 还可以促进蔗糖向籽粒运输,并最终提高产量。Tong 等^[24]对 BR 不敏感突变体研究

发现,突变体的株高、穗部及籽粒表型均明显改变,产量下降,说明 BR 在籽粒灌浆过程中具有重要作用。Wu 等^[25]通过构建表达编码控制油菜素内酯 BR 水平基因的转基因植株,发现转基因植株比其野生型在分蘖数、粒质量上有所增加,尤其是穗底部的粒质量增加明显。结果表明,BR 可以在灌浆过程中促进同化物从源到库的流。王吉生等^[26]研究发现,BR 处理显著促进了水稻淀粉和干物质的积累,进而提高产量,并且显著提高了水稻籽粒蔗糖合成酶活力及蔗糖酶(亦称转化酶)的酶活力。

3 外界环境对水稻灌浆的影响

增加施氮量和提高氮肥利用率可以延长叶片光合功能期,增强光合作用和光合产物积累。杨建昌等^[12]研究发现,氮肥后移有利于籽粒充实,提高抽穗期糖花比,促进弱势粒灌浆。Jiang 等^[27]发现,最大灌浆速率出现的时间在不同品种间有差异,总体上氮处理使不同品种的水稻在灌浆中期都出现了粒质量增加的现象,缩短了灌浆的前期和后期阶段,延长了灌浆速率最高的中期。Tizon-Salazar 等^[28]研究发现,在缺水条件下,氮肥可以通过延缓达到最大灌浆速率的时间进而增加灌浆时长,最多可达 5 d,进而达到增产的目的。有研究发现,适量的增施氮肥有利于提高强、弱势粒灌浆速率,插秧密度和氮肥对单位面积有效穗数的影响较大^[29]。王成瑗等^[30]研究发现,产量随栽培密度的增加而升高,但超过适宜密度后下降。

水稻灌浆结实期需要有适宜的温度,温度过高和过低均会对水稻生长造成不良影响。Yoshida 等^[31]发现,当温度控制在 16℃~28℃范围内时,温度越高,籽粒灌浆越快,且低光强度会造成水稻整个灌浆期延迟,并且对水稻籽粒灌浆充实产生影响。Lee 等^[32]发现,灌浆时间在不同温度下没有显著差异,但最大粒质量随着温度的增加有降低的趋势。Yamakawa 等^[33]通过半定量反转录 PCR 法发现在高温条件下一些与淀粉合成相关的基因 *GBSSI*、*BE II b* 及胞浆丙酮酸磷酸双激酶基因都被下调, α -淀粉酶和热击蛋白被上调;同时高温会诱发垩白的出现及粒质量的降低。有研究结果显示,花后不同时段低温对籽粒灌浆的影响表现为前期>中期>后期,花后不同温度处理下供试品种内源激素含量变化存在一定差异,其变化与品种灌浆动态保持一致^[34]。

水稻是喜阳作物,灌浆期光照强度不足会直接影响水稻的产量和品质。Wang 等^[35]通过研究发现,荫蔽

会导致水稻灌浆速率的急剧下降,进而导致穗数及粒质量的显著降低。Tang 等^[36]的研究结果表明,在光胁迫下,自交系比之杂交系有更好的发芽率、灌浆速率和粒质量。

水稻进入灌浆结实期后,水分的严重缺乏会影响同化物向籽粒的转运。不同控水处理中,抽穗后 1~10 d 控水处理显著降低了总千粒重及优、劣势粒千粒重,抽穗后 11~20 d 和 20~30 d 控水对千粒重影响不大,甚至有增加趋势^[37]。控水使优势粒和劣势粒最大灌浆速率和平均灌浆速率降低,粒质量增量减少,但持续控水延长了籽粒有效灌浆时间,因而千粒重并未显著降低^[38]。不同灌溉方式对寒地水稻茎蘖数、成穗率、干物质积累量、抽穗后茎鞘干物质转运、籽粒灌浆、产量及其构成的影响均存在显著差异,从增产角度看,目前轻干湿交替灌溉方式更适合在寒地水稻高产高效栽培中应用,而重干湿交替和浅水灌溉不利于寒地水稻产量的增加^[39]。

1,2,4-三氯苯(TCB)对 2 种基因型水稻产量和灌浆期生理特性的影响有显著差异^[40]。总体而言,低浓度 TCB 对扬辐梗 8 号的产量和灌浆期的株高、干物质质量、叶绿素含量、叶片蛋白质含量和抗氧化酶活性有一定的促进作用;中高浓度 TCB 对宁梗 1 号的抑制作用显著大于扬辐梗 8 号;扬辐梗 8 号在不同浓度的 TCB 处理下比宁梗 1 号表现出更强的耐胁迫性和适应性。

不同播期的恢复系数差异显著,随着播期的推迟糙米率有降低趋势;籽粒产量、灌浆期、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度在不同播期处理间无显著差异;杂交稻灌浆期碾米品质和外观品质受播期的影响比恢复系数大;杂交稻成熟后不及时收获会导致稻米加工品质和外观品质变差^[41]。

Panda 等^[42]研究发现,对盐敏感水稻品种施以 0.75% 的盐溶液会导致 20% 以上的产量损失,实粒数所占百分比急剧下降,并且对基部穗的影响大于顶部。深入研究发现,蔗糖合成酶的转录水平经盐处理后降低,但其他异构体会相应增加作为补充。此外,乙烯受体及其信号蛋白的表达量也有所增加。因而认为,盐介导的灌浆受阻现象是由乙烯介导的。

张自常等^[43-44]研究发现,稗草会影响水稻灌浆,稗草表型对水稻产量的影响由大到小的顺序依次为生物量、株高、生育期和分蘖数,推测稗草较大的生物量造成水稻剑叶光合速率、硝酸还原酶活性、根系氧化力、氮积累量和干物质积累量降低,影响了水稻的生长发

育,造成水稻减产。

陈展等^[45]研究发现,随着臭氧浓度的升高,水稻的株高、穗长、分支、穗粒数及水稻生物量和产量等指标均有下降的趋势,且产量对灌浆期的高臭氧浓度更为敏感。范桂枝等^[46]研究发现,在整个灌浆期,籼稻 IR24 茎鞘中的非结构性碳水化合物(NSC)的积累在 FACE (CO₂ 浓度增加条件)处理下均高于对照,而运转率表现不一致。

4 水稻籽粒灌浆涉及的相关基因和蛋白

水稻灌浆主要涉及的是淀粉的积累,研究发现,有 33 种重要酶参与该过程,其中扮演重要角色的有 5 种:蔗糖合成酶(SuSase, EC 2.4.1.13)、转化酶(β -fructofuranosidase, EC3.2.2.26)、二磷酸腺苷葡萄糖焦磷酸酶(AGPase, EC 2.7.7.27)、淀粉合成酶(StSase, EC2.4.1.21)以及淀粉分支酶(SBE, EC2.4.1.18)^[47]。杨建昌等^[48]研究发现,在水稻活跃灌浆期,强势粒中 AGP、StS 和 SBE 的活性显著高于弱势粒,表明籽粒中一些关键酶对籽粒灌浆起调控作用。Xu 等^[49]发现了 1 个在水稻籽粒背侧糊粉层特异表达的转录因子 OsNF-YB1。敲除和表达干扰实验发现,该基因直接调控水稻的灌浆和淀粉累积,该基因被敲除后的突变体籽粒中的蔗糖、葡萄糖和果糖含量均大幅度下降。进一步生化分析发现,OsNF-YB1 通过直接结合于 3 个蔗糖转运蛋白 OsSUT1、OsSUT3 和 OsSUT4 的基因表达调控区来调控蔗糖直接进入胚乳。Zhu 等^[50]研究发现,1 个已知的编码种子贮藏蛋白基因的启动子元件 AACA,在 269 个不同水稻灌浆中上调的基因中显著过表达,一系列与之互作的转录因子也被阐明。

水稻灌浆是复杂的数量性状,受多基因影响,控制水稻灌浆的相关基因和分子机制目前尚不清晰。WANG 等^[51]研究分离和解释了编码在灌浆早期碳分配过程中所需的细胞壁转化酶基因 *GIF1*,野生型水稻中该基因的表达会促进灌浆过程中谷粒重量的降低。杜康兮等^[52]筛选到 1 个能稳定遗传的籽粒灌浆延长突变体 *gef1*,该突变体灌浆速率下降,灌浆延长约 30 d,且籽粒变大,结实率下降。采用图位克隆法将 *gef1* 基因定位于水稻第 3 染色体短臂标记 InDel3-1 与 InDel3-2 之间 198 kb 的范围内。朱立楠等^[53]研究发现,在整个灌浆过程中 *ISA1* 基因和 *ISA3* 基因的表达量显著高于 *ISA2* 基因,是主要表达的基因。

Ishimaru 等^[54]研究了 2 个细胞壁转化酶基因 *Os-*

CIN4 和 *INV1*,通过比较顶端颖果和底部颖果与糖代谢相关的这 2 个基因的表达量和时间,可以发现不同基因在库的增强上扮演着不同的角色。3 个细胞壁转移酶基因 *OsCIN1*、*OsSIN2* 以及 *OsSIN3* 在水稻灌浆过程中同化物的吸收和卸载上起协同作用。液泡转化酶 *INV3*、籽粒中蔗糖合成酶 *RSus3* 以及 *AGPase* 在灌浆中早期在上部小穗中表达量更丰富^[47]。

Takai 等^[55]通过研究密阳 23 与 Akihikari 杂交得到的重组自交系,发现了位于第 8 和第 12 染色体与每穗每粒填充率增加相关的 2 个 QTL,这些 QTL 与控制穗数相关基因不关联。位于第 8 染色体上的 QTL 直接与非结构碳水化合物从茎和叶鞘运输到花序有关。

Liu 等^[56]通过对包括 58 个本地品种及 37 个来自核心种质共 95 个水稻品种进行分析,结果在第 1、2、3、4、5、6、8、9、11 和 12 染色体上找到与水稻灌浆速率关联的 31 个标记,这些标记在开花后 4 d、14 d、21 d、28 d 和 35 d 均关联。

5 展望

灌浆是水稻整个生育过程与最终产量和品质最直接相关的关键环节,十分必要进行透彻的研究,以指导实际生产。但水稻灌浆是一个多器官和多组织参与的复杂过程,目前虽已从各角度开展了相关研究并有了-定结果,但总的过程仍不是很清楚,还有待深入研究。从本质上讲,水稻灌浆主要涉及淀粉的合成、运输与分配,不仅受基因、酶、激素的多元调控,而且也受环境因子的影响。目前,对淀粉生物合成过程的研究较为清晰,但对运输和分配过程涉及的基因和蛋白层面的系统研究较少,该过程与环境的互作效应明显。由于整个过程受环境影响较大,因此采取适当的田间管理措施,在一定程度上可以实现优化生产的目的。

对水稻籽粒灌浆过程的研究,既可以调节和优化实际生产中的环境因素,又可以从基因层面上进行品种改良,使水稻品种本身在灌浆期具有更好的适应性和耐受力。对整个灌浆调控机制的研究,不但有助于深化水稻基础理论,也可以指导未来的水稻生产。

参考文献

- [1] Wu W, Nie L, Liao Y, et al. Toward yield improvement of early-season rice: other options under double rice-cropping system in central China[J]. *Eur J Agron*, 2013, 45(1): 75-86.
- [2] 王镇沂. 水稻灌浆期的管理[J]. 农村新技术, 2009(17): 4-5.
- [3] 周竹青,周广生. 作物库、源、流生理机理研究进展[J]. 中国农学

- 通报, 2001, 17(6):45-48.
- [4] 朱庆森, 张祖建. 亚种间杂交稻产量源库特征[J]. 中国农业科学, 1997, 30(S):52-59.
- [5] 杨建昌. 水稻弱勢粒灌浆机理与调控途径[J]. 作物学报, 2010, 36(12):2 011-2 019.
- [6] 刘民. 两种穗型水稻源库关系及籽粒灌浆特性的研究[J]. 北方水稻, 2016, 46(3):6-8.
- [7] 张强, 李自超, 傅秀林, 等. 不同株穗型水稻超高产品种叶绿素含量变化规律及籽粒灌浆动态研究 [J]. 作物学报, 2005, 31(9):1 198-1 206.
- [8] Yang J, Peng S, Visperas R M, et al. Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants[J]. *Plant Growth Regu*, 2000, 30(3): 261-270.
- [9] 林文雄, 李忠, 陈军, 等. 水稻籽粒灌浆的发育遗传与分子生态特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(6):1 237-1 242.
- [10] You C, Zhu H, Xu B, et al. Effect of removing superior spikelets on grain filling of inferior spikelets in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1 161.
- [11] Tang T, Xie H, Wang Y, et al. The effect of sucrose and abscisic acid interaction on sucrose synthase and its relationship to grain filling of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *J Exp Bot*, 2008, 60(9): 2 641.
- [12] 李银银, 陈静, 周群, 等. 水稻籽粒灌浆的研究进展与展望[J]. 中国稻米, 2015, 21(4):20-24.
- [13] 付景, 徐云姬, 陈露, 等. 超级稻花后强、弱勢粒淀粉合成相关酶活性和激素含量变化及其与籽粒灌浆的关系[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(3):302-310.
- [14] 陶龙兴, 王熹, 黄效林. 内源 IAA 对杂交稻强、弱勢粒灌浆增重的影响[J]. 中国水稻科学, 2003, 17(2): 149-155.
- [15] 王丰, 程方民. 生长素对水稻同化物分配的调节[J]. 现代化农业, 2003(11):13-15.
- [16] Zhang W, Cao Z, Zhou Q, et al. Grain filling characteristics and their relations with endogenous hormones in large and small grain mutants of rice[J]. *Plos One*, 2016, 11(10): 0165321.
- [17] 叶茱, 齐智伟, 李晓静, 等. 各种植物激素对水稻籽粒灌浆的影响及其机制[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(1):9-11.
- [18] Hao Z, Chen T, Wang Z, et al. Involvement of cytokinins in the grain filling of rice under alternate wetting and drying irrigation [J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(13): 3 719-3 733.
- [19] 周爱军. 水稻结实期根系与籽粒中细胞分裂素浓度的变化与籽粒充实的关系及其调控的研究[D]. 扬州:扬州大学, 2002.
- [20] Zhang H, Liu K, Wang Z, et al. Abscisic acid, ethylene and antioxidative systems in rice grains in relation with grain filling subjected to postanthesis soil-drying [J]. *Plant Growth Regu*, 2015, 76(2): 135-146.
- [21] 杨建昌, 仇明, 王志琴, 等. 水稻发育胚乳中细胞增殖与细胞分裂素含量的关系[J]. 作物学报, 2004, 30(1):11-17.
- [22] 王熹, 陶龙兴, 俞美玉, 等. GA₃ 对杂交稻“粒间顶端优势”及灌浆期间籽粒内源 IAA 的影响[J]. 植物生理学报, 2000, 26(3):247-251.
- [23] Chen T, Xu Y, Wang J, et al. Polyamines and ethylene interact in rice grains in response to soil drying during grain filling [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(8): 2 523.
- [24] Tong H, Liu L, Jin Y, et al. DWARF AND LOW-TILLERING acts as a direct downstream target of a GSK3/SHAGGY-like kinase to mediate brassinosteroid responses in rice[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(6): 2 562-2 577.
- [25] Wu C Y, Pennell R I. Brassinosteroids regulate grain filling in rice. [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(8): 2 130.
- [26] 王吉生. 孕穗期施用 2,4-表油菜素内酯对水稻籽粒灌浆及产量的影响[D]. 成都:四川农业大学, 2010.
- [27] Jiang Q, Du Y, Tian X, et al. Effect of panicle nitrogen on grain filling characteristics of high-yielding rice cultivars [J]. *Eur J Agron*, 2016, 74: 185-192.
- [28] Tizon-Salazar B U, Cruz P C S, Salazar B M, et al. Grain-filling process in lowland rice (*Oryza sativa* L. 'PSB Rc18') under water deficit is enhanced by nitrogen fertilization [J]. *Asia Life Sci*, 2015, 24(2): 715-725.
- [29] 姚辰, 赵宏伟, 邹德堂, 等. 插秧密度和施氮量对不同穗型水稻灌浆特性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(11):24-29.
- [30] 王成媛, 王伯伦, 张文香, 等. 栽培密度对水稻产量及品质的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2004, 35(4):318-322.
- [31] Yoshida S, Tetsuo Hara. Effects of air temperature and light on grain filling of an indica and a japonica rice (*Oryza sativa* L.) under controlled environmental conditions [J]. *J Soil Sci Plant Nut*, 1977, 23(1): 93-107.
- [32] Lee K J, Kim D I, Choi D H, et al. Rice grain-filling characteristics under elevated air temperature in a temperate region[J]. *JCSB*, 2015, 18(4): 231-236.
- [33] Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray[J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 258-277.
- [34] 曾研华, 张玉屏, 潘晓华, 等. 花后低温对水稻籽粒灌浆与内源激素含量的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(10):1 551-1 559.
- [35] Wang L, Deng F, Ren W J. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period[J]. *Field Crop Res*, 2015, 180: 54-62.
- [36] Tang Q Y, Bashari I B. Effect of low light stress at different phases of grain filling on rice seed germination and seed vigour [J]. *J Biol, Agr Healthc*, 2016, 6(11): 72-82.
- [37] 薛菁芳, 陈书强. 不同控水时期和控水强度对水稻籽粒灌浆特性影响[J]. 华北农学报, 2015, 30(s1):112-119.
- [38] 薛菁芳, 陈书强, 张献国, 等. 灌浆结实期持续高强度控水对水稻籽粒灌浆的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2015(4):13-18.
- [39] 赵黎明, 李明, 郑殿峰, 等. 灌溉方式对寒地水稻产量及籽粒灌浆的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(22):4 493-4 506.
- [40] 李玉, 丁焕新, 丁秀文, 等. 1,2,4-三氯苯胁迫对不同基因型水稻灌浆期生理特性及产量的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(5): 1 471-1 479.

