

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2020.03002

## 四甲基戊二酸对夏玉米光合生产特征的调控效应

马正波 董学瑞 唐会会 闫鹏 卢霖 王庆燕 房孟颖  
王琦 董志强\*

中国农业科学院作物科学研究所 / 农业农村部作物生态与栽培重点开发实验室, 北京 100081

**摘要:** 为研究四甲基戊二酸(TGA)对夏玉米光合特征和产量的调控效应, 2018、2019 年在中国农业科学院新乡试验基地开展大田试验, 以中单 909 (ZD909) 和京农科 728 (JNK728)为试验材料, 设置 5 个 TGA 施用梯度(0、75、150、225 和 300 g hm<sup>-2</sup>)。结果表明, 适宜剂量的 TGA 处理可提高玉米产量、延缓玉米生育期内功能叶的衰老速率, 增强灌浆期的净光合速率, 试验条件下 TGA 的最佳施用量为 150 g hm<sup>-2</sup>。在 TGA 最佳施用量下, ZD909 和 JNK728 的产量相比对照 2 年平均分别增加 8.7%和 11.7%。2 个品种玉米生育期内叶绿素含量、可溶性蛋白含量和光合势相比对照平均分别增加 14.3%和 19.7%、18.7%和 22.7%、10.9%和 16.9%; 而叶片衰老速率相比对照平均降低了 55.9%和 56.5%; 灌浆期的净光合速率相比对照平均分别增加 44.0%和 58.4%。相关性分析表明, 玉米产量与生育期内叶片衰老速率呈显著负相关, 而与灌浆期净光合速率呈显著正相关。综上, TGA 处理能够提高叶片叶绿素和可溶性蛋白含量, 延缓玉米叶片衰老速率, 并提高了灌浆期净光合速率, 进而实现玉米增产。

**关键词:** 四甲基戊二酸; 夏玉米; 光合特性; 叶片衰老速率; 产量

## Effect of tetramethyl glutaric acid on summer maize photosynthesis characteristics

MA Zheng-Bo, DONG Xue-Rui, TANG Hui-Hui, YAN Peng, LU Lin, WANG Qing-Yan, FANG Meng-Ying, WANG Qi, and DONG Zhi-Qiang\*

Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China

**Abstract:** In this study, we explore the effect of tetramethyl glutaric acid (TGA) photosynthesis characteristics and yield in summer maize. Field experiments were conducted in Xinxiang experimental station of Chinese Academy of Agricultural Sciences in 2018 and 2019. Two widely planted maize cultivars were planted, and five TGA application gradients (0, 75, 150, 225, and 300 g hm<sup>-2</sup>) were carried out. The results showed that the appropriate TGA treatment could increase maize yield, delay functional leaf senescence rate during the whole growth stage, and enhanced net rate during the grain-filling stage, respectively. The optimal TGA dosage was 150 g hm<sup>-2</sup>, the yield of Zhongdan 909 (ZD909) and Jingnongke (JNK728) respectively increased by 8.7% and 11.7% compared to the control treatment in two experimental years under the optimal TGA treatment. Furthermore, chlorophyll content, soluble protein content and leaf area duration of ZD909 and JNK728 increased by 14.3% and 19.7%, 18.7% and 22.7%, 10.9% and 16.9%, respectively, in contrast, leaf senescence rate decreased by 55.9% and 56.5%, respectively during the experimental years. In addition, net photosynthetic increase by 44.0% and 58.4%, respectively, during the grain-filling stage. Correlation analysis indicated maize yield was significantly negatively correlated with leaf senescence rate during the whole growth period, and significantly positively correlated with net photosynthetic rate during grain-filling stage. In conclusion, suitable TGA treatment could delay leaf senescence rate by increasing leaf chlorophyll and soluble protein content, and improve ear leaf net photosynthetic rate during the reproductive growth stage, and ultimately increased maize yield.

**Keywords:** tetramethyl glutaric acid; summer maize; photo synthetic production characteristics; leaf senescence rate; yield

本研究由国家重点研发计划项目(2018YFD0200608)资助。

The study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0200608).

\* 通信作者(Corresponding author): 董志强, E-mail: dongzhiqiang@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: m2942989968@163.com

Received (收稿日期): 2020-01-16; Accepted (接受日期): 2020-06-05; Published online (网络出版日期): 2020-06-22.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200622.1120.006.html>

作物生物产量约有 95% 来自光合作用, 光合产物量即干物质积累是作物生长发育的重要指标<sup>[1-2]</sup>, 也是形成经济产量的物质基础。提高生育期内光能利用效率是发挥玉米高产潜力的重要途径。有学者认为, 花后玉米净光合速率与生物产量和籽粒产量呈显著正相关, 群体光合同化量直接决定玉米产量<sup>[3]</sup>。然而花后玉米叶片开始衰老, 导致光合能力下降, 严重制约着同化物的积累<sup>[4-5]</sup>。合理密植能够有效提高玉米单位面积生物量 and 经济产量, 但是种植密度的提高会加剧植株间的遮阴作用, 导致光合速率降低, 中后期甚至引起叶片早衰<sup>[6-7]</sup>。因此, 在玉米灌浆期, 通过延缓叶片衰老、延长光合速率高值持续期, 是提高灌浆期光能利用率、发挥玉米高产潜力的有效措施<sup>[8]</sup>。

应用作物化学调控技术可以调节作物自身的内源激素平衡, 调控作物对水分、养分的吸收、同化、运转, 改善作物自身对环境的适应能力, 最终影响作物的产量形成<sup>[9-11]</sup>。通过叶面喷施 5-氨基乙酐丙酸(5-ALA)、胺鲜酯(DA-6)、6-苄基腺嘌呤(6-BA)等植物生长调节剂能够有效提高作物叶片光合羧化酶活性以及保护酶活性, 最终提高叶片光合速率<sup>[12-14]</sup>, 但是, 这些调节剂针对大田作物的调控效果并不理想, 如 5-ALA 存在见光易分解的问题, DA-6 对喷施时期和剂量均有严格要求, 在生产上进

行推广有较大难度。近年来, 通过将植物生长调节剂与种子包衣剂或肥料相结合的化控技术逐渐成为研究热点。四甲基戊二酸(tetramethyl glutaric acid, TGA)普遍存在于植物体内, 具有调控蛋白质代谢的作用; 外源 TGA 能够被植物快速吸收, 并促进植物生长发育, 提高保护酶活性, 增强植物抗逆性<sup>[15]</sup>。目前, TGA 在园艺作物上应用广泛, 主要用于打破种子休眠、减少落花落果等, 而针对大田作物, 以拌肥方式围绕 TGA 延缓叶片衰老、提高功能叶光合性能等方面的研究尚未见报道。因此, 本研究通过设置 TGA 施用梯度(与等量肥料混合基施)处理, 以中单 909 和京农科 728 为材料, 研究 TGA 对夏玉米光合特性和产量的影响, 以期建立华北地区夏玉米高产高效栽培技术提供一定的理论依据和技术支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2018—2019 年在中国农业科学院作物科学研究所新乡试验站(35°18'N, 113°54'E)进行, 试验地土壤为黏壤两合土, 土壤有机质含量 12.5 g kg<sup>-1</sup>, 全氮含量 1.1 g kg<sup>-1</sup>, 速效磷含量 16.1 mg kg<sup>-1</sup>, 速效钾含量 109.9 mg kg<sup>-1</sup>, pH 8.1。2 年玉米生长季降雨量和温度见图 1。

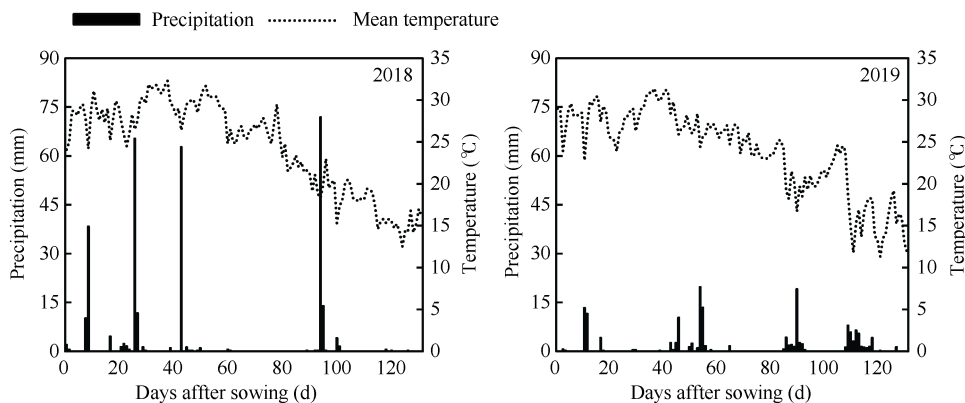


图 1 2018—2019 年玉米生长季内日降雨量、日平均温度

Fig. 1 Daily precipitation and mean temperature (line) during maize growing season from 2018 to 2019

### 1.2 试验材料与设计

试验以玉米(*Zea mays* L.)杂交种京农科 728 (JNK728)和中单 909 (ZD909)为材料, 试验采用随机区组设计, 4 次重复, 小区长 7.2 m, 宽 10 m, 株距 24.5 cm, 60 cm 等行距播种, 种植密度为 67,500 株 hm<sup>-2</sup>。全生育期施肥量 N、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>、K<sub>2</sub>O 按 125 : 75 : 35 (kg hm<sup>-2</sup>)的比例基施, 设置 TGA 处理 0、

75、150、225 和 300 g hm<sup>-2</sup> (分别表示为 CK、TGA1、TGA2、TGA3 和 TGA4) 5 个 TGA 施用量, TGA 用 50 mL 蒸馏水溶解后与肥料搅拌均匀后自然晾干, 在玉米播种前一次性基施。田间除草、植保等管理同当地大田生产。2018 年试验于 6 月 18 日播种, 10 月 11 日收获; 2019 年试验于 6 月 18 日播种, 10 月 18 日收获。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 叶绿素和可溶性蛋白含量** 在玉米拔节期(V7)、大口期(V13)、开花吐丝期(VT)、乳熟期(R2)、蜡熟期(R4)和收获期(R6), 随机选取 4~5 株长势均匀一致的植株穗位叶(吐丝期之前的取最新的展开叶), 去除叶尖、叶基部、叶脉。参照 Lichtenthaler 等<sup>[16]</sup>的方法测定叶绿素含量(叶绿素 a, 叶绿素 b), 称取叶片 0.15 g, 用 10 mL 95%乙醇避光浸提 48 h, 中间震荡摇匀 6 次, 保证充分提取, 用双通道紫外-可见分光光度计测量 665 nm、649 nm 的吸光值。参照邹琦<sup>[17]</sup>的方法测定可溶性蛋白含量: 将相同位置的玉米穗位叶或新展开叶剪碎, 称取 0.15 g 样品, 加入 1.5 mL Tris-HCl 提取缓冲液(内含 2 mmol L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>, 2 mmol L<sup>-1</sup> DTT, 0.4 mol L<sup>-1</sup> 蔗糖)在 4 ℃ 冰浴下研磨至匀浆, 匀浆液于 4 ℃ 15,000×g 离心 20 min, 取 12 μL 粗酶液, 加 1.8 mL 考马斯亮蓝充分反应 2 min 后在 595 nm 波长下测定吸光值。可溶性蛋白含量(mg g<sup>-1</sup> FW) = (C×V/V<sub>a</sub>)/m, 式中 C 为查标准曲线所得每管蛋白质含量(mg), V 为提取液总体积(mL), V<sub>a</sub> 为测定所取提取液体积(mL), m 为取样量(g)。

**1.3.2 净同化速率、光合势和叶片衰老速率** 分别在玉米拔节期(V7)、大口期(V13)、开花吐丝期(VT)、乳熟期(R2)、蜡熟期(R4)和收获期(R6), 选取有代表性植株 3 株, 测量每株叶片长度和宽度, 叶面积(LA) = L×W×0.75 (0.5), 式中 L 表示叶片最大长度, W 表示叶片最大宽度, 展开叶和未展开叶校正系数分别为 0.75 和 0.5。叶面积测量完毕后, 于 105 ℃ 杀青 30 min 后 85 ℃ 烘干称重。玉米净同化速率(NAR)、光合势(LAD)测定及计算参照王方瑞<sup>[18]</sup>的方法, 叶片衰老速率计算方法参照 Gao 等<sup>[19]</sup>的方法, NAR、LAD 和叶片衰老速率分别按照公式(1)、公式(2)和公式(3)计算:

$$\text{净同化速率 (NAR)} = \frac{(w_b - w_a)(\lg LA_b - \lg LA_a)}{(T_b - T_a)(LA_b - LA_a)} \quad (1)$$

$$\text{光合势 (LAD)} = \frac{(LA_a + LA_b)(T_b - T_a)}{2} \quad (2)$$

$$\text{叶片衰老速率} = \frac{(LA_a - LA_b)}{(T_b - T_a)} \quad (3)$$

式中, W<sub>a</sub>、W<sub>b</sub> 分别表示前后 2 个测定时期的植株总干重, LA<sub>a</sub>、LA<sub>b</sub> 分别表示前后 2 个测定时期的叶面积, T<sub>a</sub>、T<sub>b</sub> 分别表示前后 2 次测定时期的时间。净同化速率和光合势从 V13~R6 期进行计算, 叶片衰老速率从 R2~R6 期进行计算。

**1.3.3 光合速率的测定** 使用 Li-6400 型便携式光合系统测定仪, 在吐丝期和蜡熟期测定 2 次, 选择晴朗无风的天气于上午 9:00—11:30 在各处理小区中间位置随机选取 5 株玉米, 测定玉米穗位叶净光合速率, 测定时避开叶脉位置。

**1.3.4 籽粒灌浆特性** 在玉米吐丝开始后的第 7 天开始取样, 取样时从上述标记的玉米植株中取 3 个玉米雌穗, 取样频率为每周 1 次至玉米籽粒黑层出现。田间取样后, 将雌穗放入冰盒取回实验室测定, 测定时每穗取中部籽粒 100 粒放入纸袋, 并在 60 ℃ 的烘箱中烘干至恒重, 用精确度为 0.0001 g 天平称重记录。灌浆特征参数通过 Richards 方程进行模拟计算:  $y = a/(1 + e^{(b-cx)})^{1/d}$ , 得到 Richards 方程参数 a、b、c (其中 a 为终极生长量, b 为初值参数, c 为生长速率参数, 灌浆速率最大时的生长量  $W_{\max} = a/2$ , 达到最大灌浆速率的天数  $T_{\max} = (\ln b)/c$ , 最大灌浆速率  $G_{\max} = (c \times W_{\max})/2$ , 活跃灌浆天数  $P = 6/c$ )<sup>[20]</sup>。

**1.3.5 产量与产量构成因素** 玉米成熟后, 在小区中部选取 3 行 10 m<sup>2</sup> 测产称重, 并记录有效株数、收获有效穗数(单穗籽粒 ≥ 30 粒), 用称重法在每个小区选取 10 个平均穗, 用于调查雌穗穗部性状(穗长、秃尖长、穗粗、穗粒数和千粒重), 并测定出籽率和含水率, 折算产量(按 14% 含水量计)。

### 1.4 试验数据处理

采用 Microsoft Excel 2013 进行数据整理计算及作图, 用 SPSS 19.0 进行统计分析, 以 LSD 法 ( $P < 0.05$ ) 检验处理间差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 TGA 对玉米产量及产量构成因素的影响

表 1 所示, 四甲基戊二酸(TGA)处理均提高了 2 个品种玉米产量。2018 年, JNK728 和 ZD909 相对 CK 分别增产 0.1%~8.1% 和 2.6%~8.2%, 其中, TGA2 (150 g hm<sup>-2</sup>) 增产效果最优, JNK728 和 ZD909 产量相比 CK 分别增产 8.1% 和 8.2%; 2019 年, JNK728 和 ZD909 相对 CK 分别增产 7.0%~15.3% 和 6.1%~9.2%, 其中, TGA2 (150 g hm<sup>-2</sup>) 增产效果最优, JNK728 和 ZD909 产量相比 CK 分别增产 15.3% 和 9.2%。

TGA 处理下, 2 个品种玉米平均穗长、千粒重、穗粒数均高于 CK, 而秃尖长低于 CK。2 年试验中, TGA 处理提高了 JNK728 穗长、穗粒数和千粒重, 尤其是 2019 年在 TGA2 处理下, JNK728 穗长比 CK 显著增长 5.2%, 穗粒数显著增加 6.0%, 千粒重显著提

表 1 2018–2019 年 TGA 对 2 个品种玉米产量构成因素的影响

Table 1 Effects of TGA treatments on two variety of maize yield components in 2018 and 2019

| 品种<br>Variety | 处理<br>Treatment | 穗长<br>Ear length<br>(cm) | 秃尖长<br>Blade length<br>(cm) | 穗数<br>Ear number<br>(m <sup>-2</sup> ) | 穗粒数<br>Kernel number<br>(ear <sup>-1</sup> ) | 千粒重<br>Kernel weight<br>(g) | 产量<br>Yield<br>(kg hm <sup>-2</sup> ) |
|---------------|-----------------|--------------------------|-----------------------------|----------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|
| 2018          |                 |                          |                             |                                        |                                              |                             |                                       |
| 京农科 728       | CK              | 15.5±0.7 a               | 2.3±0.4 a                   | 68889 b                                | 340.9±37.5 a                                 | 335.1±7.4 b                 | 9159±264 b                            |
| JNK728        | TGA1            | 15.6±0.9 a               | 2.2±0.4 ab                  | 68518 b                                | 345.6±29.8 a                                 | 326.4±5.3 b                 | 9173±326 b                            |
|               | TGA2            | 15.9±0.7 a               | 1.8±0.8 c                   | 71481 a                                | 352.5±40.9 a                                 | 332.7±0.8 b                 | 9899±171 a                            |
|               | TGA3            | 16.0±1.1 a               | 2.4±0.6 a                   | 68889 b                                | 338.8±36.5 a                                 | 346.3±4.6 a                 | 9609±354 ab                           |
|               | TGA4            | 15.8±0.8 a               | 2.0±0.6 bc                  | 71111 ab                               | 358.6±26.8 a                                 | 333.7±1.9 b                 | 9698±168 ab                           |
| 中单 909        | CK              | 17.2±0.9 ab              | 0.8±0.7 a                   | 69629 a                                | 443.6±38.6 b                                 | 278.2±8.1 a                 | 9715±172 b                            |
| ZD909         | TGA1            | 17.5±1.1 ab              | 0.5±0.5 a                   | 69629 a                                | 469.0±52.8 a                                 | 283.0±11.1 a                | 10,268±65 ab                          |
|               | TGA2            | 17.8±1.0 a               | 0.5±0.5 a                   | 69259 a                                | 468.5±24.9 a                                 | 287.7±3.7 a                 | 10,508±541 a                          |
|               | TGA3            | 17.2±0.8 ab              | 0.8±0.8 a                   | 68148 a                                | 439.2±37.3 b                                 | 290.6±8.0 a                 | 9969±345 ab                           |
|               | TGA4            | 17.1±0.8 b               | 0.8±0.5 a                   | 68889 a                                | 428.3±37.4 b                                 | 291.7±3.7 a                 | 9691±133 b                            |
| 2019          |                 |                          |                             |                                        |                                              |                             |                                       |
| 京农科 728       | CK              | 17.8±1.3 b               | 2.6±0.7 a                   | 67340 a                                | 446.4±51.2 b                                 | 318.2±11.7 b                | 11,145±1493 b                         |
| JNK728        | TGA1            | 17.7±1.3 b               | 2.4±0.8 a                   | 68080 a                                | 448.8±51.3 b                                 | 340.9±7.0 a                 | 11,921±336 ab                         |
|               | TGA2            | 18.7±0.8 a               | 1.7±0.7 b                   | 68450 a                                | 481.1±46.2 a                                 | 337.5±4.8 a                 | 12,852±193 a                          |
|               | TGA3            | 18.3±1.1 ab              | 2.3±0.9 a                   | 69190 a                                | 465.8±50.0 ab                                | 334.4±13.4 ab               | 12,274±318 ab                         |
|               | TGA4            | 17.9±0.9 b               | 2.4±0.8 a                   | 69930 a                                | 445.6±46.2 b                                 | 338.5±9.2 a                 | 11,968±404 ab                         |
| 中单 909        | CK              | 18.8±0.8 ab              | 2.0±0.5 a                   | 68080 a                                | 496.9±38.3 b                                 | 314.0±0.5 c                 | 11,434±200 b                          |
| ZD909         | TGA1            | 18.6±1.0 b               | 1.7±0.6 a                   | 65860 a                                | 503.5±38.2 a                                 | 330.1±1.3 a                 | 12,330±345 a                          |
|               | TGA2            | 19.2±0.7 a               | 1.9±0.4 a                   | 67340 a                                | 526.2±31.4 a                                 | 324.4±3.0 ab                | 12,488±187 a                          |
|               | TGA3            | 18.6±1.0 b               | 1.8±0.7 a                   | 67710 a                                | 510.5±56.1 a                                 | 320.4±9.9 bc                | 12,134±446 a                          |
|               | TGA4            | 19.0±0.7 ab              | 1.9±0.5 a                   | 67340 a                                | 502.5±43.2 a                                 | 318.0±2.7 bc                | 12,284±538 a                          |

JNK728: 京农科 728; ZD909: 中单 909; CK: 对照; TGA1、TGA2、TGA3、TGA4 分别代表 TGA 施用量为 75、150、225、300 g hm<sup>-2</sup>。同一列不同小写字母表示不同处理间在  $P < 0.05$  水平下差异显著。

JNK728: Jingnongke 728; ZD909: Zhongdan 909; CK: control; TGA1, TGA2, TGA3, TGA4 denote the TGA application rate of 75, 150, 225, and 300 g hm<sup>-2</sup>, respectively. Values followed by different letters within a column are significantly different at the 0.05 probability level among different treatments.

高 7.8%; 与之相似, TGA2 处理下, ZD909 穗粒数和千粒重显著大于 CK, 较 CK 增加 5.9%和 3.3%; 2018 年, ZD909 在 TGA2 处理下穗粒数显著高于 CK, 较 CK 提高 5.5%, 千粒重无显著差异, JNK728 在 TGA2 处理下穗长和穗粒数较 CK 增加 2.6%和 3.4%。2 年试验中, 在 TGA2 处理下, JNK728 秃尖长分别比 CK 减小 21.9%和 34.1%, 且差异达显著水平; 与之不同的是, TGA 处理对 ZD909 秃尖长均无显著性差异。

## 2.2 TGA 对玉米光合生产特性的影响

2.2.1 净同化速率(NAR) 图 2 所示, TGA 处理提高了玉米的净同化速率(NAR)。JNK728 在 TGA 处理下, 整个生育期的平均 NAR 较 CK 提高了 12.5%~31.6%, 其中, TGA2 下增幅最大, 相比 CK 提

高 31.6%, 在 V13 和 R4 期, TGA2 处理显著大于 CK; ZD909 在 TGA 处理下, 整个生育期的平均 NAR 较 CK 提高了 8.7%~54.1%, 在 TGA2 下增幅最大, 相比 CK 提高 54.1%, 在 V13、VT、R2 期, TGA2 处理显著大于 CK。2 个品种玉米 NAR 均在 TGA2 处理下平均增幅最大, 整个生育期中 R6 期增幅最大, 较 CK 增加了 64.0%和 149.2%。

2.2.2 光合势(LAD) 图 3 所示, TGA 处理提高了玉米光合势(LAD)。在 VT~R6 期, JNK728 和 ZD909 在 TGA 处理下, LAD 较 CK 分别平均增加了 5.8%~16.9%和 0.6%~10.9%, 其中, TGA2 下增幅最大, JNK728 和 ZD909 相比 CK 分别增加 16.9%和 10.9%。2 个品种玉米均在 R6 期光合势增幅最大, 显著大于 CK, 较 CK 增加 36.7%和 16.6%。

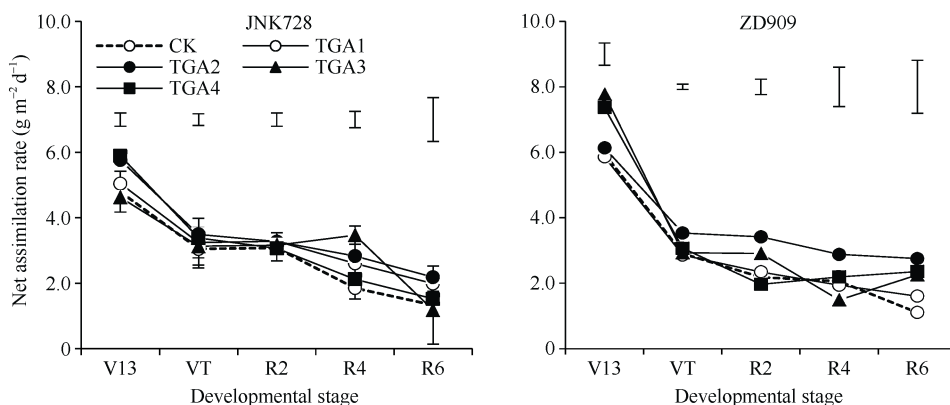


图 2 2019 年 TGA 对 2 个品种玉米净同化速率的影响

Fig. 2 Effects of different TGA treatment on NAR of two varieties of maize in 2019

CK: 对照; TGA1、TGA2、TGA3、TGA4 分别代表 TGA 施用量为 75、150、225 和 300 g hm<sup>-2</sup>, 图中竖线表示处理间 LSD<sub>0.05</sub> 值; V13、VT、R2、R4 和 R6 分别表示玉米的大口期、开花吐丝期、乳熟期、蜡熟期和收获期。

CK: control; TGA1, TGA2, TGA3, TGA4 denote the TGA application rate of 75, 150, 225, and 300 g hm<sup>-2</sup>, respectively. Vertical bars represent the LSD<sub>0.05</sub> value; V13, VT, R2, R4, and R6 denote the maize of trumpeting, silking stage, milk stage, dough stage, and maturity stage, respectively.

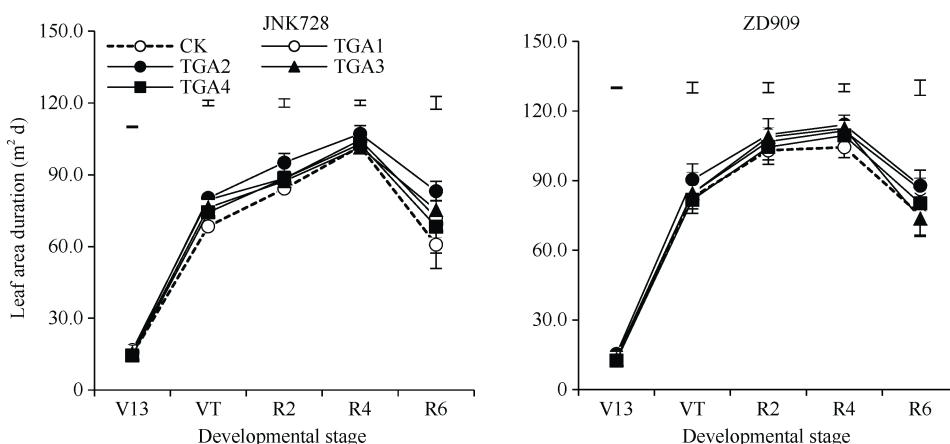


图 3 2019 年 TGA 对 2 个品种玉米群体光合势的影响

Fig. 3 Effects of different TGA treatment on LAD of two varieties of maize in 2019

缩写和处理同图 2。Abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 2.

**2.2.3 穗位叶净光合速率( $P_n$ )** 表 2 所示, 在 TGA 处理下, 2 个品种玉米在花期和蜡熟期的净光合速率( $P_n$ )均大于 CK。花期期, JNK728 在 TGA 处理下较 CK 增加 15.4%~32.4%, 其中, TGA2 处理下增幅最大, 相比 CK 增加 32.4%; ZD909 在 TGA1、TGA2、TGA3 处理下较 CK 增加 19.1%~30.5%, 在 TGA4 处理下降低 6.2%, TGA2 处理下较 CK 增加 30.5%, 增幅最大; 蜡熟期, JNK728 在 TGA1~TGA4 处理下较 CK 增加 29.6%~77.8%, 在 TGA2 处理下增幅最大, 相比 CK 增加 77.8%; ZD909 在 TGA1~TGA3 处理下较 CK 增加 8.0%~57.5%, 在 TGA4 处理下却降低 8.5%, TGA2 处理下较 CK 增加 57.5%, 增幅达最大。

## 2.3 TGA 对玉米叶片叶绿素和可溶性蛋白含量的影响

**2.3.1 叶绿素含量** 图 4 所示, 2 个品种玉米在 TGA 处理后, 叶片叶绿素含量均高于 CK。整个生育期, JNK728 在 TGA 处理下较 CK 平均增加 8.5%~19.7%, 其中, TGA2 下增幅最大, 相比 CK 增加 19.7%, 在 V7~R6 期叶绿素含量均显著大于 CK; ZD909 在各 TGA 处理下分别平均增加 7.1%~14.3%, TGA2 下增幅最大, 相比 CK 增加 14.3%, TGA2 处理下, ZD909 在各个时期均显著大于 CK。

**2.3.2 可溶性蛋白含量** 图 5 所示, 整个生育期, JNK728 在 TGA 处理下较 CK 平均增加 11.8%~22.7%, 其中 TGA2 处理下增幅最大, 相比 CK 增加 22.7%, 在

V7、V13、VT、R4 和 R6 期, TGA2 处理可溶性蛋白含量显著大于 CK; ZD909 在 TGA 处理下较 CK 平均增加 8.8%~18.7%, TGA2 下增幅最大, 相比 CK 增加 18.7%, 在 V7、V13、R2、R6 期, TGA2 处理显著大于 CK。

表 2 2019 年 TGA 对 2 个品种玉米穗位叶净光合速率的影响  
Table 2 Effects of TGA treatments on  $P_n$  of ear leaf of two varieties of maize in 2019

| 品种      | 处理        | 花粒期           | 增幅               | 蜡熟期         | 增幅               |
|---------|-----------|---------------|------------------|-------------|------------------|
| Variety | Treatment | Silking stage | Growing rate (%) | Dough stage | Growing rate (%) |
| 京农科 728 | CK        | 24.9±4.7 b    | —                | 12.9±2.7 b  | —                |
|         | JNK728    | 28.7±5.0 ab   | 15.3             | 16.7±2.0 ab | 29.5             |
|         | TGA2      | 33.0±0.3 a    | 32.5             | 23.0±1.3 a  | 78.3             |
|         | TGA3      | 31.7±0.3 ab   | 27.3             | 18.7±0.3 ab | 45.0             |
|         | TGA4      | 28.8±4.4 ab   | 15.6             | 16.8±1.4 ab | 30.2             |
| 中单 909  | CK        | 23.6±5.8 b    | —                | 18.6±4.3 b  | —                |
|         | ZD909     | 28.6±3.4 ab   | 21.2             | 20.1±8.1 b  | 8.1              |
|         | TGA1      | 30.8±4.2 a    | 30.5             | 29.3±4.0 a  | 57.5             |
|         | TGA2      | 28.2±0.8 ab   | 19.5             | 22.7±3.6 ab | 22.0             |
|         | TGA4      | 22.2±1.7 b    | -5.9             | 17.0±4.0 b  | -8.6             |

缩写和处理同表 1。同一列不同小写字母表示不同处理间在  $P < 0.05$  水平下差异达显著水平。  
Abbreviations and treatments are the same as those given in Table 1. Values within a column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level among different treatments.

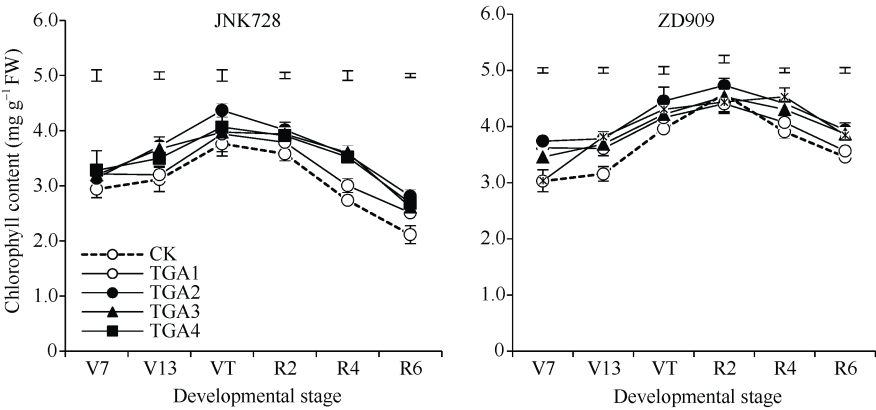


图 4 2019 年 TGA 处理对 2 个品种玉米叶片叶绿素含量的影响  
Fig. 4 Effects of different TGA treatment on the concentration of chlorophyll of two varieties of maize leaves in 2019  
V7: 拔节期。缩写和处理同图 2。V7: jointing stage. Abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 2.

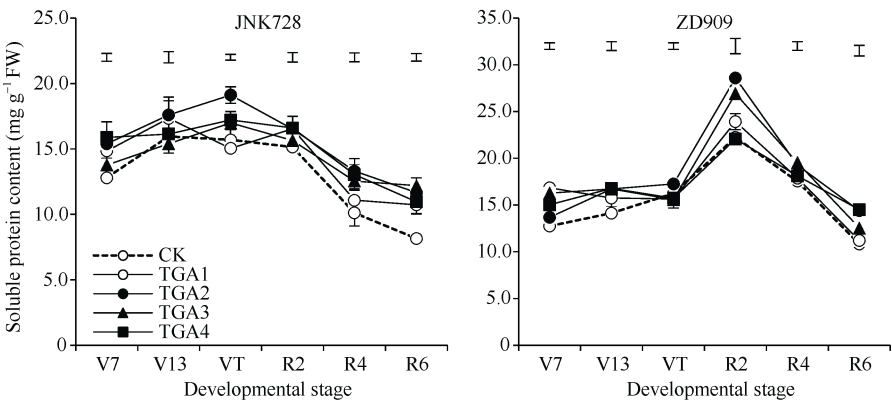


图 5 2019 年 TGA 处理对 2 个品种玉米叶片可溶性蛋白含量的影响  
Fig. 5 Effects of different TGA treatment on the concentration of soluble protein of two varieties of maize leaves in 2019  
V7: 拔节期。缩写和处理同图 2。V7: jointing stage. Abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 2.

2.3.3 叶片衰老速率 图 6 所示, TGA 处理下, 2 个品种玉米叶片衰老速率显著降低, 在 R2~R6 期, JNK728 和 ZD909 较 CK 分别平均降低了 0.01%~56.5%和 31.7%~55.9%, 2 个品种玉米均在

TGA2 下叶片衰老速率最低, 较 CK 平均降低 56.5%和 55.9%, 在 R6 期, JNK728 在 TGA2 处理下显著低于 CK, 而 ZD909 则在 R4 和 R6 期, TGA2 处理下均显著低于 CK。

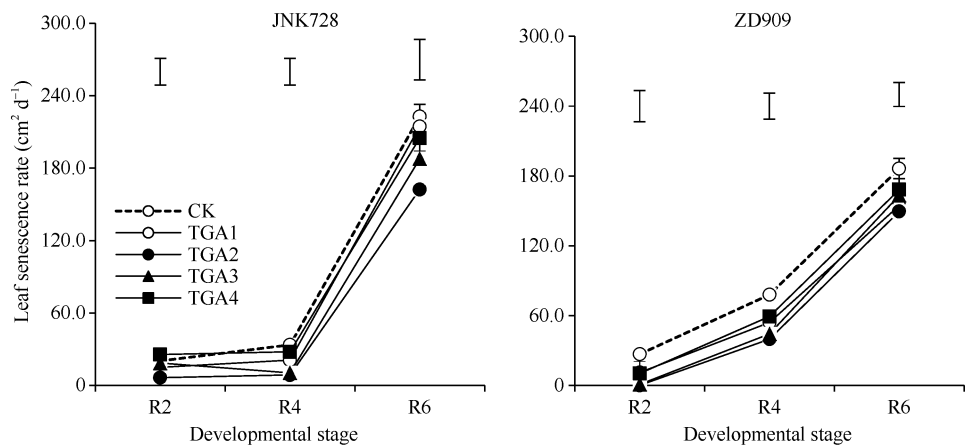


图 6 2019 年 TGA 处理对 2 个品种玉米叶片衰老速率的影响  
Fig. 6 Effects of different TGA treatment on the leaf senescence rate of two varieties of maize in 2019  
缩写和处理同图 2。Abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 2.

2.4 TGA 对玉米籽粒灌浆特性的影响

表 3 所示, 相比 CK, TGA 处理提高了籽粒最大灌浆速率( $V_{max}$ )和最大灌浆率下的籽粒干重( $W_{max}$ ), 其中 JNK728 的  $V_{max}$  和  $W_{max}$  较 CK 平均分别增加 4.0%~5.2%和 4.5%~16.4%; 相比之下, ZD909 的  $V_{max}$  较 CK 平均增加 2.6%~10.0%,  $W_{max}$  在 TGA1 和 TGA2 处理下较 CK 增加 2.8%~6.8%, 而在 TGA3 和 TGA4 处理下低于 CK。在 TGA 处理下, 2 个品种玉米达到最大灌浆速率需要的天数

( $T_{max}$ )均高于 CK, 但 JNK728 的有效灌浆天数( $D$ )低于 CK 处理, 而 ZD909  $D$  值除 TGA1 处理外均高于 CK 处理。

2.5 TGA 处理下玉米主要指标间的相关性分析

表 4 所示, 在 TGA 处理下, 玉米产量与净同化速率(0.73<sup>\*</sup>)呈显著正相关, 与净光合速率(0.79<sup>\*\*</sup>)呈极显著正相关, 与叶片衰老速率呈极显著负相关(-0.91<sup>\*\*</sup>), 表明 TGA 通过调控玉米生育期内光合生产特性指标来影响产量, 净光合速率提高, 而叶片衰老速率明显

表 3 2019 年 TGA 处理对 2 个品种玉米籽粒灌浆特征参数的影响  
Table 3 Effects of different TGA treatment on parameters of grain filling characteristics of two varieties of maize in 2019

| 品种<br>Variety     | 处理<br>Treatment | 灌浆速率最大时<br>籽粒干重<br>$W_{max}$ (mg) | 达到最大灌浆速率<br>需要的天数<br>$T_{max}$ (d) | 最大灌浆速率<br>$V_{max}$ (mg kernel <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ) | 有效灌浆天数<br>$D$ (d) |
|-------------------|-----------------|-----------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------------------------|-------------------|
| 京农科 728<br>JNK728 | CK              | 167.5                             | 22.1                               | 11.0                                                           | 46.8              |
|                   | TGA1            | 174.4                             | 24.1                               | 11.5                                                           | 45.3              |
|                   | TGA2            | 176.1                             | 24.0                               | 12.1                                                           | 43.6              |
|                   | TGA3            | 175.1                             | 23.3                               | 12.6                                                           | 41.7              |
|                   | TGA4            | 174.2                             | 22.8                               | 12.8                                                           | 40.7              |
| 中单 909<br>ZD909   | CK              | 145.4                             | 24.0                               | 10.3                                                           | 43.5              |
|                   | TGA1            | 149.2                             | 24.1                               | 11.0                                                           | 40.8              |
|                   | TGA2            | 154.8                             | 25.1                               | 10.6                                                           | 43.7              |
|                   | TGA3            | 160.0                             | 26.0                               | 9.8                                                            | 48.8              |
|                   | TGA4            | 157.3                             | 26.3                               | 9.4                                                            | 50.0              |

缩写和处理同表 1。Abbreviations and treatments are the same as those given in Table 1.

降低,促进光合产物的合成,为后期光合产物向籽粒中转移及粒重的增加奠定基础。由于叶绿素含量与可溶性蛋白含量(0.98\*\*)呈极显著正相关,表明叶绿素的合成与可溶性蛋白含量密切相关,同时叶片衰老速率与叶绿素含量(-0.63\*)呈显著负相关,表明叶绿素含量和可溶性蛋白含量的提高抑制了叶片的衰老,而叶片衰老速率与净光合速率(-0.91\*\*)呈极显著负相关,与净同化速率(-0.76\*)呈显著负相关。

表 4 TGA 处理下产量和其他参数的相关性分析  
Table 4 TGA treatment of Pearson correlation between yield and other characteristics

| 指标<br>Item                     | 产量<br>Yield | 叶绿素含量<br>Chlorophyll content | 可溶性蛋白<br>Soluble protein | 净同化速率<br>Net assimilation rate | 光合势<br>Leaf area duration | 叶片衰老速率<br>Leaf senescence rate | 净光合速率<br>$P_n$ | 灌浆速率<br>Grain filling rate |
|--------------------------------|-------------|------------------------------|--------------------------|--------------------------------|---------------------------|--------------------------------|----------------|----------------------------|
| 产量<br>Yield                    | 1.00        |                              |                          |                                |                           |                                |                |                            |
| 叶绿素含量<br>Chlorophyll content   | 0.58        | 1.00                         |                          |                                |                           |                                |                |                            |
| 可溶性蛋白<br>Soluble protein       | 0.56        | 0.98**                       | 1.00                     |                                |                           |                                |                |                            |
| 净同化速率<br>NAR                   | 0.73*       | 0.58                         | 0.63*                    | 1.00                           |                           |                                |                |                            |
| 光合势<br>LAD                     | 0.62        | 0.93**                       | 0.93**                   | 0.56                           | 1.00                      |                                |                |                            |
| 叶片衰老速率<br>Leaf senescence rate | 0.91**      | -0.63*                       | -0.55                    | -0.76*                         | -0.59                     | 1.00                           |                |                            |
| 净光合速率<br>$P_n$                 | 0.79**      | 0.64*                        | 0.49                     | 0.73*                          | 0.64                      | -0.91**                        | 1.00           |                            |
| 灌浆速率<br>Grain filling rate     | 0.15        | -0.55                        | -0.58                    | -0.12                          | -0.51                     | -0.087                         | 0.27           | 1.00                       |

\*, \*\* 分别表示在  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  水平下显著相关。  
\*, \*\* indicate significant correlation at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$ , respectively.

3 讨论

3.1 TGA 对玉米产量的调控效应

植物生长调节剂作为植物外源生长物质的一种,通过调控植物内源激素含量影响植物整体生长发育的各种生理代谢指标,从而提高植株抗逆性及产量<sup>[21]</sup>。植物生长调节剂能够明显提高玉米功能叶叶绿素含量和光合速率,延长叶片功能期,促进功能叶光合产物的合成与积累,从而利于玉米籽粒产量和品种的提高<sup>[22-28]</sup>。高浓度的冠菌素、脱落酸等植物生长调节剂对作物的生长有抑制作用,而低浓度则表现为促进效应<sup>[20,29-30]</sup>。本研究发现, TGA 处理对 2 个品种玉米产量的影响具有与其他植物生长调节剂相同的剂量效应,随 TGA 施用量的增加,产量呈先增加后减小的趋势,表明适宜施用量的 TGA 处理显著降低玉米果穗秃尖长度,增加穗粒数和千粒重,从而提高产量。玉米籽粒灌浆速率与灌浆持续期长短决定了最终籽粒产量,在玉米灌浆的中后期,调控籽粒灌浆特

性是实现玉米高产的重要途径。灌浆速率和灌浆过程持续天数均与粒重显著相关<sup>[31-32]</sup>。在本研究中,由于灌浆中期是籽粒建成的关键时期, TGA 处理提高了 2 个品种玉米在灌浆中期的灌浆速率,虽然 ZD909 有效灌浆天数低于 CK,但 2 个品种玉米的最大灌浆速率和最大灌浆速率持续时间均大于 CK,从而提高了后期籽粒干重。同一品种产量在 2 年试验中差异较大,但各处理间产量变化趋势一致,综合气象数据分析发现,可能是因为 2018 年花粒期(VT 期)到灌浆初期(R2 期)的高温少雨天气,2018 年播种后 45 d 到播种后 60 d 期间日平均温度均高于 2019 年,影响部分雌穗小花分化和授粉情况,从而影响穗粒数、千粒重和产量,总体产量明显较 2019 年降低。

3.2 TGA 对玉米光合生产特性的调控效应

玉米生长后期是玉米产量形成的关键时期,叶片作为光合产物的主要合成器官,为籽粒源源不断的输送同化物,叶片衰老导致光合能力下降,严重制约玉米有机物的积累,对玉米产量影响很大<sup>[18]</sup>。

叶片叶绿素含量是衡量叶片衰老和光合功能的重要指标, 叶绿素含量的高低决定了叶片光合速率的大小<sup>[33]</sup>。本研究 TGA 处理下 2 个品种玉米叶片叶绿素含量明显大于对照处理(CK), 尤其是在玉米灌浆后期, 功能叶叶绿素含量的下降幅度远低于 CK。植物细胞中大部分蛋白质都位于叶绿体中, 叶绿体中的 Rubisco 有 30% 都是可溶性蛋白, 同时也是光合作用中的关键酶, 与蛋白质降解和叶绿素含量降低有着直接联系<sup>[34-35]</sup>。叶衰老过程中 Rubisco 含量的下降是叶片衰老的主要特征<sup>[36]</sup>, TGA 处理下, 玉米叶片可溶性蛋白含量较 CK 上升, 叶片可溶性蛋白含量和叶绿素含量的降解速率较 CK 减缓, 从而防止玉米叶片后期的衰老。相关性分析表明, 可溶性蛋白含量和叶绿素含量均与叶片衰老速率呈显著负相关, TGA 提高了叶片叶绿素含量和可溶性蛋白含量, 抑制单株玉米叶片的衰老, 使玉米在花期之后, 黄叶面积减少, 衰老速率降低。

叶片是玉米的主要光合器官, 灌浆期内保持较高的光合速率是获得高产的必备条件<sup>[37-38]</sup>。在 TGA 处理下, 2 个品种玉米穗位叶净光合速率在花期和蜡熟期均大于 CK, 只有 ZD909 在 TGA4 施用量下略低于 CK, 表明较高施用量下会降低叶片净光合速率, 而在 TGA2 施用量下均显著高于其他 TGA 处理, JNK728 和 ZD909 平均分别较 CK 增加 28.0% 和 29.8%。光合势(LAD)是量作物群体光合特性的重要指标, 在一定范围内, LAD 越大, 群体光能利用率越高, 积累干物质也越多<sup>[39]</sup>, 而净同化速率(NAR)是植物在一定时期内通过光合作用所积累的干物质量, 是衡量光合能力的重要指标之一<sup>[40]</sup>。相关性分析表明, 玉米净光合速率与 LAD、NAR 呈显著正相关, LAD 和 NAR 与生物产量有显著正相关关系, 这与王方瑞的研究结果一致<sup>[18]</sup>。同时, 玉米产量又与叶片衰老速率呈极显著负相关, 与 NAR 呈显著正相关, 与净光合速率呈极显著正相关, 说明 TGA 通过调控玉米生育期内光合生产特性指标来影响产量, 可能是因为 TGA 处理提高了叶片叶绿素含量和可溶性蛋白含量, 叶片衰老速率降低, 相比 CK 促进了光合作用, 单株叶片净光合速率提高, 有效光合时间延长, LAD 提高, 促进光合产物的合成, 净同化速率显著增大, 为后期光合产物向籽粒中转移及粒重的增加奠定基础。

## 4 结论

四甲基戊二酸(TGA)对玉米产量及光合生产特

征的调控具有明显的剂量效应, 适宜 TGA 施用量 (150 g hm<sup>-2</sup>) 提高玉米群体光合势和净光合速率, 显著增加穗粒数、千粒重和玉米单产。其主要的作用机制是适宜剂量的 TGA 提高了玉米生育期叶绿素含量和可溶性蛋白含量, 抑制生育后期叶片衰老, 使生育后期光合生产能力增强, 促进了灌浆期光合同化物的积累, 保证了叶片源器官光合产物的供应。因此, TGA 适宜作为华北地区夏玉米提质增效的化控技术进行推广应用。

## References

- [1] 张胜, 贾振业, 高炳德. 公顷产量 13.7 t~15.9 t 春玉米干物质生产分配规律及其指标的研究. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2000, (S1): 46-54.  
Zhang S, Jia Z Y, Gao B D. Studies on the regularity of dry matter accumulation and distribution and its indexes of spring maize of 13.7-15.9 t ha<sup>-1</sup> yield. *J Inner Mongolia Agric Univ* (Nat Sci Edn), 2000, (S1): 46-51 (in Chinese with English abstract).
- [2] Dordas C A, Sioulas C. Laboratory dry matter and nitrogen accumulation, partitioning, and retrans location in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) as affected by nitrogen fertilization. *Field Crops Res*, 2009, 110: 35-43.
- [3] 邵扬, 曾建兵, 郭延平, 郭青范, 王同朝, 卫丽. 高密度条件下种植方式对夏玉米叶绿素、荧光特性及其产量的影响. 干旱地区农业研究, 2016, 34(5): 85-90.  
Shao Y, Zeng J B, Guo Y P, Guo Q F, Wang T C, Wei L. Effects of planting patterns with high density on chlorophyll, fluorescence and yield of summer maize. *Agric Res Arid Areas*, 2016, 34(5): 85-90 (in Chinese with English abstract).
- [4] Tollenar M, Daynard T B. Leaf senescence in short-season maize hybrids. *Can J Plant Sci*, 1978, 58: 869-874.
- [5] Wolfe D W, Henderson D W, Hsiao T C, Alvino A. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize: II. Photosynthetic decline and longevity of individual leaves. *Agron J*, 1988, 80: 859-864.
- [6] 李涛, 刘玉军, 白红彤, 石雷, 姜闯道. 栽培密度对薄荷生长策略和光合特性的影响. 植物生理学报, 2012, 48: 895-900.  
Li T, Liu Y J, Bai H T, Shi L, Jiang C D. Effects of planting density on growth strategies and photosynthetic characteristics of *Mentha haplocalyx* Briq. *Plant Physiol J*, 2012, 48: 895-900 (in Chinese with English abstract).
- [7] Li T, Liu Y J, Shi L, Jiang C D. Systemic regulation of photosynthetic function in field-grown sorghum. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 94: 86-94.
- [8] 肖万欣, 刘晶, 史磊, 赵海岩, 王延波. 氮密互作对不同株型玉米形态、光合性能及产量的影响. 中国农业科学, 2017, 50: 3690-3701.  
Xiao W X, Liu J, Shi L, Zhao H Y, Wang Y B. Effect of nitrogen and density interaction on morphological traits, photosynthetic property and yield of maize hybrid of different types. *Sci Agric Sin*, 2017, 50: 3690-3701 (in Chinese with English abstract).

- English abstract).
- [9] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling. *Nature*, 2009, 459: 1071–1078.
  - [10] 高娇, 董志强, 徐田军, 陈传晓, 焦浏, 卢霖, 董学瑞. 聚糖萘水剂对不同积温带玉米花后叶片氮同化的影响. *生态学报*, 2014, 34: 2938–2947.  
Gao J, Dong Z Q, Xu T J, Chen C X, Jiao L, Lu L, Dong X R. Effects of PASP-KT-NAA on maize leaf nitrogen assimilation after florescence over different temperature gradients. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34: 2938–2947 (in Chinese with English abstract).
  - [11] 张佳蕾, 王媛媛, 孙莲强, 魏彤彤, 顾学花, 高芳, 李向东. 多效唑对不同品质类型花生产量、品质及相关酶活性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24: 2850–2856.  
Zhang J L, Wang Y Y, Sun L Q, Wei T T, Gu X H, Gao F, Li X D. Effects of paclobutrazol on the yield, quality, and related enzyme activities of different quality type peanut cultivars. *Chin J Appl Ecol*, 2013, 24: 2850–2856 (in Chinese with English abstract).
  - [12] 唐会会, 许艳丽, 王庆燕, 马正波, 李光彦, 董会, 董志强. 叶面喷施 5-氨基乙酰丙酸对不同密度春玉米生长特性和产量的影响. *作物杂志*, 2019, (2): 136–141.  
Tang H H, Xu Y L, Wang Q Y, Ma Z B, Li G Y, Dong H, Dong Z Q. Effects of foliar spraying 5-aminolevulinic acid on spring maize growth and yield under different planting densities. *Crops*, 2019, (2): 136–141 (in Chinese with English abstract).
  - [13] 聂乐兴, 姜兴印, 吴淑华, 王燕, 李俊虎, 戈大庆, 张吉旺, 刘鹏. 胺鲜酯对高产玉米的调控作用研究. *玉米科学*, 2010, 18(6): 33–37.  
Nie L X, Jiang X Y, Wu S H, Wang Y, Li J H, Ge D Q, Zhang J W, Liu P. Regulation of DA-6 on new species of high yield maize. *J Maize Sci*, 2010, 18(6): 33–37 (in Chinese with English abstract).
  - [14] 江力, 孔小卫, 张荣铎. 6-苄基腺嘌呤和脱落酸对烟草光合功能衰退的影响. *南京农业大学学报*, 2006, 29(4): 127–130.  
Jiang L, Kong X W, Zhang R X. Effects of 6-benzyladenine and abscisic acid on the photosynthetic function decline in tobacco. *J Nanjing Agric Univ*, 2006, 29(4): 127–130 (in Chinese with English abstract).
  - [15] 房海珍. 植物生长调节剂对蛹虫草生长发育的影响. 西北农林科技大学硕士学位论文, 陕西杨凌, 2014.  
Fang H Z. The Effect of Different Plant Growth Regulators on the Growth and Development of *Cordyceps Militaris*. MS Thesis of Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China, 2014 (in Chinese with English abstract).
  - [16] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Analysis*, 1983, 11: 591–592.
  - [17] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000. pp 56–59, 125–126.  
Zou Q. Plant Physiology Experiment Guide. Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 56–59, 125–126 (in Chinese).
  - [18] 王方瑞. 密度对不同年代小麦品种产量的影响及其生理基础. 南京农业大学硕士学位论文, 江苏南京, 2012.  
Wang F R. Effects of Seeding Rate on Yield in Wheat Cultivars from Different Ears and Its Physiological Basis. MS Thesis of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2012 (in Chinese with English abstract).
  - [19] Gao Z, Liang X G, Zhang L, Lin S, Zhao X, Zhou L L, Shen S, Zhou S L. Spraying exogenous 6-benzyladenine and brassinolide at tasseling increases maize yield by enhancing source and sink capacity. *Field Crops Res*, 2017, 211: 1–9.
  - [20] 鱼海跃, 韩紫璇, 张钰石, 段留生, 张明才, 李召虎. 冠菌素对玉米籽粒灌浆特性与淀粉合成的调控效应. *作物学报*, 2019, 45: 1535–1543.  
Yu H Y, Han Z X, Zhang Y S, Duan L S, Zhang M C, Li Z H. Regulation of coronatine on the grain filling characteristics and starch synthesis in maize kernels. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1535–1543 (in Chinese with English abstract).
  - [21] 姜颖, 赵越, 孙全军, 李振伟. 植物生长调节剂在植物生长发育中的应用. *黑龙江科学*, 2018, 9(24): 4–7.  
Jiang Y, Zhao Y, Sun Q J, Li Z W. Application of plant growth regulators on plant growth and development. *Heilongjiang Sci*, 2018, 9(24): 4–7 (in Chinese with English abstract).
  - [22] 谢桂先. 新型植物生长调节剂对玉米氮代谢和光合特性的影响. 湖南农业大学硕士学位论文, 湖南长沙, 2003.  
Xie G X. Effects of New Plant Growth Regulators on Nitrogen Metabolism and Photosynthesis Characters of Maize. MS Thesis of Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan, China, 2003 (in Chinese with English abstract).
  - [23] 于方明. 新型植物生长调节剂不同配方与浓度对玉米光合特性及氮代谢的影响研究. 湖南农业大学硕士学位论文, 湖南长沙, 2004.  
Yu F M. Effects of Various Formulas and Concentrations of New Plant Regulators on Nitrogen Metabolism and Photosynthesis Character of Maize. MS Thesis of Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan, China, 2004 (in Chinese with English abstract).
  - [24] 蒋迁, 李磊, 吴瑞娟, 张凤路. 植物生长调节剂对夏玉米茎秆冗余调控及产量形成的影响. *华北农学报*, 2016, 31(S1): 276–281.  
Jiang Q, Li L, Wu R J, Zhang F L. Effects of plant growth regulators on stalk redundancy and yield formation of summer maize. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2016, 31(S1): 276–281 (in Chinese with English abstract).
  - [25] 王广明. 植物生长调节剂对不同密度下玉米生长发育及产量的影响. 黑龙江八一农垦大学硕士学位论文, 黑龙江大庆, 2016.  
Wang G M. Effects of Plant Growth Regulators on Maize Growth and Development and Yield under Different Densities. MS Thesis of Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
  - [26] 王洪悦. 喷施组合型生长调节剂对苗期小麦和玉米生理代谢及生长的影响. 西北农林科技大学硕士学位论文, 陕西杨凌, 2015.  
Wang H Y. Effects of Spraying Combined Plant Growth Regulator on Wheat and Maize. MS Thesis of Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China, 2015 (in Chinese with English abstract).
  - [27] 解振兴, 董志强, 薛金涛. 聚糖萘合剂对玉米叶片衰老及产量的影响. *玉米科学*, 2010, 18(1): 82–86.

- Xie Z X, Dong Z Q, Xue J T. Effects of PASP-KT-NAA on maize leaf senescence and yield. *J Maize Sci*, 2010, 18(1): 82–86 (in Chinese with English abstract).
- [28] 刘永红, 杨勤, 何文铸, 柯国华. 花期干旱和灌溉条件下植物生长调节剂对玉米茎流和光合生理的影响. *西南农业学报*, 2009, 22: 1305–1309.
- Liu Y H, Yang Q, He W Z, Ke G H. Effect of plant growth regulators on maize stem sap and photosynthesis under drought stress and irrigation at flowering stage. *Southwest China J Agric Sci*, 2009, 22: 1305–1309 (in Chinese with English abstract).
- [29] Ai L, Li Z H, Xie Z X, Tian X L, Eneji A E, Duan L S. Coronatine alleviates polyethylene glycol-induced water stress in two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *J Agron Crop Sci*, 2008, 194: 360–368.
- [30] 张莉, 赵雪, 曲令华, 王佳慧, 吕新月, 林珊, 周顺利. 外源 ABA 处理对离体玉米子粒灌浆特性的影响. *玉米科学*, 2017, 25(4): 67–74.
- Zhang L, Zhao X, Qu L H, Wang J H, Lyu X Y, Lin S, Zhou S L. Effects of ABA application on maize grain-filling properties *in vitro* culture. *J Maize Sci*, 2017, 25(4): 67–74 (in Chinese with English abstract).
- [31] 马冲, 邹仁峰, 苏波, 张健, 陈举林. 不同熟期玉米籽粒灌浆特性的研究. *作物研究*, 2000, (4): 17–19.
- Ma C, Zou R F, Su B, Zhang J, Chen J L. Studies on grain filling characteristics of hybrid corn with different growth durations. *Crop Res*, 2000, (4): 17–19 (in Chinese with English abstract).
- [32] 杨青华, 黄勇, 马二培, 刘媛媛, 李潮海. 不同质地土壤对高油玉米子粒灌浆特性及产量的影响. *玉米科学*, 2007, 15(3): 71–74.
- Yang Q H, Huang Y, Ma E P, Liu Y Y, Li C H. Effects of different soil texture on characteristics of grain filling and yield of high-oil corn. *J Maize Sci*, 2007, 15(3): 71–74 (in Chinese with English abstract).
- [33] Sheehy J E, Dionora M J A, Mitchel P L. Spikelet numbers, sink size and potential yield in rice. *Field Crops Res*, 2001, 71: 77–85.
- [34] 张鹏. 黄瓜叶片衰老过程中内肽酶变化及其生化特性的研究. 南京农业大学博士学位论文, 江苏南京, 2006.
- Zhang P. Endopeptidase and Biochemistry Characters of *Cucumis Sativus* during Leaf Senescence. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu, China, 2006 (in Chinese with English abstract).
- [35] Noodén L D, Guimét J, John I. Senescence mechanisms. *Plant Physiol*, 1997, 101: 746–753.
- [36] Sheehy J E, Peng S, Dobermann A, Mitchell P L, Ferrer A, Yang J C, Zou Y B, Zhong X H, Huang J L. Fantastic yields in the system of rice intensification: fact or fallacy? *Field Crops Res*, 2004, 88: 1–8.
- [37] Matthieu B, Matthieu J, Vincent A, Pierre M, Marie R P, Catherine R, Emmanuel H, Simon O, John S, Simon G, Oorbessy G, John F, Jacques L G. Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs. *J Exp Bot*, 2011, 62: 3621–3636.
- [38] 沈秀瑛, 戴俊英, 胡安畅, 顾慰连, 郑波. 玉米群体冠层特征与光截获及产量关系的研究. *作物学报*, 1993, 19: 246–252.
- Shen X Y, Dai J Y, Hu A C, Gu W L, Zheng B. Study on the relationship between canopy characteristics, light interception and yield of maize population. *Acta Agron Sin*, 1993, 19: 246–252 (in Chinese with English abstract).
- [39] 郭天财, 彭文博, 王向阳, 赵会杰, 陈长海, 崔金梅, 朱云集. 小麦灌浆后期青枯骤死原因分析及控制. *作物学报*, 1997, 23: 474–481.
- Guo T C, Peng W B, Wang X Y, Zhao H J, Chen C H, Cui J M, Zhu Y J. Analysis and control of sudden death of wheat blight during late grain filling. *Acta Agron Sin*, 1997, 23: 474–481 (in Chinese with English abstract).
- [40] 张晓艳, 杜吉到, 郑殿峰, 宋春艳, 陆旺, 宋丽萍. 密度对大豆群体叶面积指数及干物质积累分配的影响. *大豆科学*, 2011, 30: 96–100.
- Zhang X Y, Du J D, Zheng D F, Song C Y, Lu W, Song L P. Effect of density on leaf area index, dry matter accumulation and distribution in soybean population. *Soybean Sci*, 2011, 30: 96–100 (in Chinese with English abstract).