

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04252

行距和密度对高粱籽粒灌浆、淀粉及氮磷钾累积特征的影响

董二伟^{1,2} 王劲松^{1,2} 武爱莲^{1,2} 王媛^{1,2} 王立革^{1,2} 韩雄^{1,2}
郭珺^{1,2} 焦晓燕^{1,2,*}

¹ 山西农业大学资源环境学院, 山西太原 030031; ² 山西省农业科学院农业环境与资源研究所, 山西太原 030031

摘要: 行距与株距影响植株表型和农田生态, 也影响籽粒灌浆特性和产量。本试验于 2018—2019 进行, 设 30、50 和 60 cm 行距, 13.5、16.5、19.5、22.5 万株 hm^{-2} 四个密度, 研究行距及密度对辽夏梁 1 号产量及产量构成的影响。结果表明, 50 cm 行距 16.5 万株 hm^{-2} 优化产量结构, 籽粒产量最高; 与中下部比较, 上部单穗籽粒重最小, 但单粒重及单粒淀粉累积量最高、灌浆好; 50 cm 行距 16.5 万株 hm^{-2} 各部位单穗籽粒重最高, 且延长了上部籽粒的灌浆活跃天数, 提高了下部籽粒最大灌浆速率并缩短了灌浆活跃期。50 cm 和 60 cm 行距提高了上、中、下各部位单粒淀粉累积量、下部籽粒淀粉含量及其淀粉累积速率, 而行距 30 cm 延长了下部籽粒的灌浆活跃期并降低灌浆速率, 为此宽行距促进下部籽粒的灌浆提早成熟。单粒氮磷累积量随灌浆期延长而增加, 单粒钾累积量在灌浆后 30~40 d 最大然后下降, 为此籽粒成熟过程中钾会流失。上部单粒中较高的氮磷钾及淀粉累积量说明上部籽粒库容量较大, 宽行距也提高了各部位单粒氮磷钾累积量。综上, 宽行距结合适宜密度能提高高粱籽粒库容量, 促进淀粉累积, 提高下部籽粒(弱勢粒)的灌浆速率和提早熟期, 降低气候灾害(早霜)对高粱生产的影响。

关键词: 高粱; 行距; 密度; 灌浆速率; 灌浆活跃期; 淀粉累积; 养分累积

Effects of row space and plant density on characteristics of grain filling, starch and NPK accumulation of sorghum grain of different parts of panicle

DONG Er-Wei^{1,2}, WANG Jin-Song^{1,2}, WU Ai-Lian^{1,2}, WANG Yuan^{1,2}, WANG Li-Ge^{1,2}, HAN Xiong^{1,2}, GUO Jun^{1,2}, and JIAO Xiao-Yan^{1,2,*}

¹ College of Resources & Environment, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, Shanxi, China; ² Institute of Agricultural Environment and Resources, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, Shanxi, China

Abstract: Row space and plant density not only affect plant phenotype and field ecological environment but also regulate grain yield and the characteristics of grain-filling. The experiments were conducted for two years from 2018 to 2019 to investigate the effects of row space and plant density on grain yield and its composition using ‘Liaoxialiang 1’ as materials, which was bred by Liaoning Academy of Agricultural Sciences. In 2019, the effects of row space and plant density on grain filling characteristics, starch and NPK accumulation per grain of different (upper, middle, and lower) parts of panicles were explored. There were 12 treatments, including three row spaces such as 30, 50, and 60 cm and four plant densities of 135, 165, 195, and 225 thousand-plant hm^{-2} with each row space. The highest grain yield per hectare and grain yield of three parts of per panicle were produced by the 50 cm row space with 165 thousand-plant hm^{-2} density for 12 treatments. The yield of upper part per panicle was lower than those of other two parts; whereas it had relative high values of weight and starch per grain. Row space 50 cm with density of 165 thousand-plant hm^{-2} prolonged active grain-filling period of upper part of panicle. It also increased the maximum grain-filling rate and shortened active grain-filling period of lower part of panicle. Both row spaces of 50 cm and 60 cm promoted starch accumulation per grain of three parts of panicle during grain development; whereas 30 cm resulted in a prolonged active grain-filling period of lower part of panicle, which was associated with a reduced grain-filling rate. This might illustrate that relative wide row space

本研究由山西省重点研发计划项目(201803D221003-1)和国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-06-13.5A20)资助。

This study was supported by the Key Research and Development Program of Shanxi Province (201803D221003-1) and the China Agriculture Research System (CARS-06-13.5A20).

* 通信作者(Corresponding author): 焦晓燕, E-mail: xiaoyan_jiao@126.com

第一作者联系方式: E-mail: erwei_dong@163.com

Received (收稿日期): 2020-11-23; Accepted (接受日期): 2021-03-19; Published online (网络出版日期): 2021-04-16.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20210416.0856.002.html>

accelerate lower part grain maturity and refrain from the effect of early frost on yield, brought about a higher grain-filling rate. Both N and P accumulation per grain increased during grain filling process; Meanwhile K accumulation reached ceiling at 30–40 days after anthesis and declined afterwards, because of K leakage from grain during its maturation. NPK and starch accumulation per grain in upper part of panicle were relatively high than those of other two parts of panicle. It implied the grain of upper panicle had a larger seed size as well. Compared with 30 cm row space, 50 cm and 60 cm row spaces increased NPK accumulation per grain of three parts. High NPK accumulation per grain was produced by the treatment of 50 cm row space with the density of 165 thousand-plant hm^{-2} . In conclusion, wide row space can promote seed size of grain and starch accumulation. The increased grain-filling rate of lower part of panicle (inferior kernels) by wide row space can diminish the risk of natural calamity of early frost.

Keywords: sorghum; row space; density; grain-filling rate; active grain-filling period; starch accumulation; NPK accumulation

谷物产量由单位面积穗数、穗粒数和单粒重决定^[1], 灌浆持续期和灌浆速率影响籽粒单粒重。谷物籽粒的灌浆特性不仅受作物品种自身基因型的控制^[2-3], 也受外界环境和栽培管理措施等因素影响, 增密减氮提高了小麦强势粒和弱势粒的最大粒重^[4], 早播提高了夏玉米的灌浆速率^[5]; 适当低密结合化肥减量能够促进夏玉米籽粒的后期灌浆, 延长灌浆时间, 促进植株干物质向籽粒的转运^[6]; CO_2 浓度提高了水稻籽粒的最大灌浆速率, 延迟了灌浆速率峰值出现的时间^[7]; 水稻和陆稻覆膜及裸地旱种后, 提高了水稻籽粒的平均灌浆速率, 缩短灌浆活跃期^[8]。

栽培模式(行距和株距)影响农田生态环境, 优化行距能构建较好的植物冠层结构, 提高作物产量。扩行能够提高玉米下层的透光率, 延缓叶片衰老, 提高玉米产量^[9]; 错株种植改善玉米群体冠层结构, 优化群体的光照条件, 增强其光合性能及物质生产能力, 提高玉米产量^[10]; 种植模式亦可调控土壤根系生长空间而调节根系生长^[11]; 密度过高会降低高粱单穗籽粒重, 宽行距有利于叶片较好向两边伸展而提高了高粱籽粒千粒重^[12]。种植模式也会调控和影响籽粒的灌浆特性, 增加玉米种植密度导致不同熟期玉米不同穗位的籽粒灌浆速率降低和灌浆活跃期缩短, 最大灌浆速率提前, 粒重降低^[13]。

高粱是第五大谷类作物, 综合抗旱能力强, 具有低耗水、高水分利用效率特性, 是一种典型的模式抗旱作物^[14], 主要种植在干旱和半干旱的欠发达地区^[15], 为起源于热带非洲的 C_4 作物, 积温不足会影响籽粒产量^[16]。在我国吉林、内蒙古、黑龙江、山西等冷凉区域是高粱的主要种植区域^[17], 北方秋季霜冻频发造成叶片枯黄、影响光合作用和籽粒灌浆, 对产量和品质造成影响^[18]。适宜密度能够提高高粱籽粒的平均灌浆速率和最大灌浆速率, 延长灌

浆期, 提高产量^[19], 宽行距改变农田生态系统, 促进高粱植株和籽粒中氮吸收累积, 提高了千粒重、穗粒数和产量^[12,20], 但行距及密度对不同穗位籽粒灌浆特性和籽粒形成影响的研究鲜见报道, 为此十分必要明确行距、株距对高粱不同穗位籽粒灌浆特性及熟期的影响, 通过栽培模式协调高粱籽粒灌浆速率、灌浆持续时间与籽粒产量品质的关系。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

山西省朔州市山西省农业科学院试验基地 ($39^{\circ}33'\text{N}$ 、 $112^{\circ}43'\text{E}$, 海拔高 1000 m)属温带寒冷半干旱气候区, 年平均气温 6.9°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 2862°C , 无霜期 120 d, 多年平均降水量 435~438 mm, 早霜冻对当地农业生产影响较大。2018—2019 年 5 月至 9 月的气象资料如图 1 所示, 2 年生育期降水量分别为 441.2 mm 和 253.8 mm。供试土壤为褐土, 土壤质地为沙壤土; 2018 年前茬作物玉米, 0~20 cm 土壤 pH 8.58, EC $85.33 \mu\text{S cm}^{-1}$ 、有机质 11.48 g kg^{-1} 、全氮 0.81 g kg^{-1} 、有效磷 6.36 mg kg^{-1} 、速效钾 90.47 mg kg^{-1} ; 2019 年前茬作物燕麦, 0~20 cm 土壤 pH 8.60, EC $89.65 \mu\text{S cm}^{-1}$ 、有机质 14.62 g kg^{-1} 、全氮 0.69 g kg^{-1} 、有效磷 7.97 mg kg^{-1} 、速效钾 90.00 mg kg^{-1} 。

1.2 试验设计

试验设 30、50 和 60 cm 3 个行距, 每行距处理设 13.5 (13.5)、16.5 (16.5)、19.5 (19.5)、22.5 万株 hm^{-2} (22.5) 4 个密度, 共 12 个处理, 每个处理 3 个重复, 小区随机排列。小区面积 35 m^2 ($7 \text{ m} \times 5 \text{ m}$), 一半用于生育期采样, 另外一半用于收获测产。播种整地前施氮 187.5 kg hm^{-2} 、 P_2O_5 112.5 kg hm^{-2} 、 K_2O 75.0 kg hm^{-2} , 氮肥为缓效尿素, 生育期不再追肥; 2 年均播后灌溉, 灌溉量为 $600 \text{ m}^3 \text{ hm}^{-2}$, 2019 年花期灌溉 $600 \text{ m}^3 \text{ hm}^{-2}$ 。供试品种为辽宁省农业科学院高粱研究所选育的‘辽夏梁 1 号’, 生育期 100 d, 株

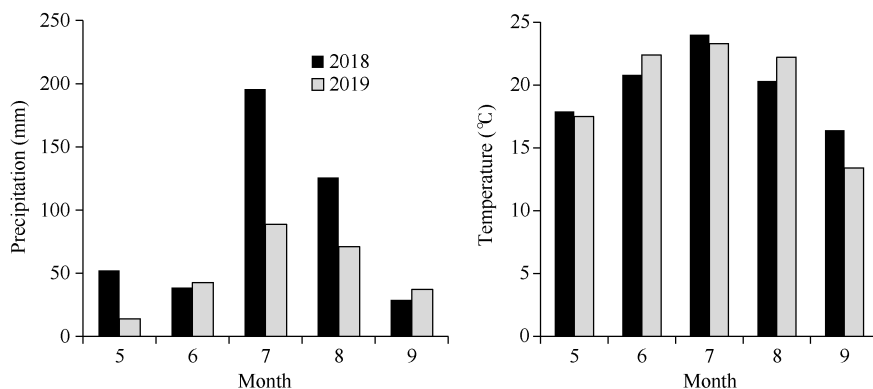


图 1 2018–2019 年高粱生育期月降雨量和月均气温

Fig. 1 Monthly precipitation and average temperature at growing stages in sorghum from 2018 to 2019

高 147 cm, 单宁含量约 0.12%, 为饲用低单宁品种。2018 年 5 月 5 日播种, 5 月 15 日出苗, 5 月 17 日定苗, 9 月 28 日收获; 2019 年 5 月 13 日播种, 5 月 21 日出苗, 5 月 24 日定苗, 10 月 4 日收获。

1.3 采样时间及方法

1.3.1 产量构成 收获时测产区去除小区 2 行边行和两端 0.5 m 后采收测产。取具有代表性的 10 穗风干考种, 测定千粒重、单穗粒重, 计算单穗粒数。

1.3.2 籽粒灌浆速率、淀粉及氮磷钾累积动态

2019 年抽穗期在采样区选择具有代表性、大小基本一致的穗子(穗顶至旗叶叶鞘 5 cm 左右)挂牌标记, 每小区标记 100 穗, 从开花后 5、10、19、29、39、50 d 分别采集标记的穗子 5 穗, 将穗轴(从穗轴顶部到穗轴基部)分上、中、下三等份, 在 105℃ 杀青 30 min 后 65℃ 烘至恒重; 去壳称重测定各部位籽粒千粒重、穗粒重, 按照朱庆森等^[21]和 Wang 等^[22]的方法用 Richards 方程对籽粒灌浆过程进行拟合; 籽粒粉碎后测定粗淀粉、氮、磷和钾含量。

1.4 测定项目及方法

按照 GB 5006-1985 (谷物籽粒粗淀粉测定法)^[23]的方法测定籽粒粗淀粉, 采用浓 H₂SO₄ 消煮凯氏定氮仪测定全氮; 浓 HClO₄ 和浓 HNO₃ (比例 1:3) 消煮钒钼黄显色紫外可见分光光度计测定全磷, 火焰分光光度计测定全钾^[24]。

1.5 数据处理与分析

相关参数采用以下公式计算:

拟合 Richards 单籽粒干重方程为:

$$W = \frac{A}{\left(1 + Be^{-kt}\right)^{\frac{1}{N}}} \quad (1)$$

计算导出相应灌浆特征参数, 灌浆速率(R)计算

为公式(1)的导数

$$R = \frac{(AkBe^{-kt})}{N \left(1 + Be^{-kt}\right)^{\frac{(N+1)}{N}}} \quad (2)$$

平均灌浆速率 G 与活跃灌浆期 T 对(2)积分得到:

$$G = \frac{1}{A} \int_{W \infty 0}^{W \infty A} \frac{dW}{dt} \cdot dt = \frac{Ak}{2(N+2)} \quad (3)$$

灌浆活跃期 T 为灌浆终值量 A 除以 G 得到:

$$T = \frac{A}{G} = \frac{2(N+2)}{k} \quad (4)$$

式中, W 为粒重, A 为最大粒重, t 为穗花后的时间(d), B 、 k 和 N 是通过回归确定的系数, G 为平均灌浆速率(mg grain⁻¹ d⁻¹), T 为灌浆活跃期(d)。对籽粒进行灌浆速率、灌浆活跃时间和籽粒平均灌浆速率、淀粉变化进行模拟计算。

灌浆期籽粒氮、磷、钾累积量(μg grain⁻¹) = 籽粒氮、磷、钾含量 × 单籽粒重^[25-27]

采用 Microsoft Excel 2010 软件分析数据和制作图表; 采用 DPS 软件进行灌浆过程方程拟合, SPSS 软件进行 two-way 方差分析, 不同处理间的差异显著性比较($P < 0.01$ 或 $P < 0.05$)采用 q 检验。

2 结果与分析

2.1 对高粱籽粒产量及产量构成的影响

由图 2 可知, 与 30 cm 行距比较, 行距 50 cm 和 60 cm 显著提高了籽粒产量($P < 0.01$), 行距 50 cm 结合密度 16.5 万株 hm⁻² 产量最高, 2 年分别为 10,813.97 kg hm⁻² 和 12,433.96 kg hm⁻², 行距 30 cm 密度 13.5 万株 hm⁻² 和 16.5 万株 hm⁻² 产量最低; 行距也显著影响籽粒千粒重($P < 0.01$), 30 cm 行距千粒重最低, 50 cm 和 60 cm 行距千粒重相当, 行距 60 cm

密度 16.5 万株 hm^{-2} 千粒重最高, 2 年分别为 27.19 g 和 28.63 g。行距对穗粒数没有显著影响, 同一行距时随密度增加穗粒数降低 ($P < 0.05$), 2018 年和 2019 年最高穗粒数分别为 3395.5 和 2764.2。

2.2 对高粱籽粒灌浆特性的影响

上中下穗部的籽粒重对产量的贡献不同, 上部籽粒产量最低, 其次为中部, 下部最高。行距、密度及行距与密度交互效应显著影响了灌浆期各部位的籽粒重 ($P < 0.01$), 与行距 30 cm 比较, 50 cm 和 60 cm 行距提高了各相应部位籽粒产量; 随密度增加各部位单穗籽粒重降低, 行距 30 cm 密度 22.5 万株 hm^{-2} 最低, 行距 50 cm 密度 16.5 万株 hm^{-2} 最

高(图 3)。

灌浆好、粒重高籽粒称为强势粒, 灌浆差、粒重低的籽粒称弱势粒。穗上部籽粒灌浆程度好于中部, 下部最差, 成熟时上部籽粒的单粒重为 24.27~30.00 mg, 中部为 22.20~28.17 mg, 下部为 18.66~26.18 mg, 上部为强势粒, 中部为中势粒, 下部为弱势粒。行距明显调控了 3 个部位灌浆期的单粒重, 50 cm 和 60 cm 行距的单粒重明显高于 30 cm 行距, 30 cm 行距 13.5 万株 hm^{-2} 密度单粒重最低, 50 cm 和 60 cm 行距密度为 16.5 万株 hm^{-2} 强势粒和中势粒的单粒重最高, 50 cm 行距密度为 13.5 万株 hm^{-2} 和 16.5 万株 hm^{-2} 的弱势粒单粒重最高(图 4)。

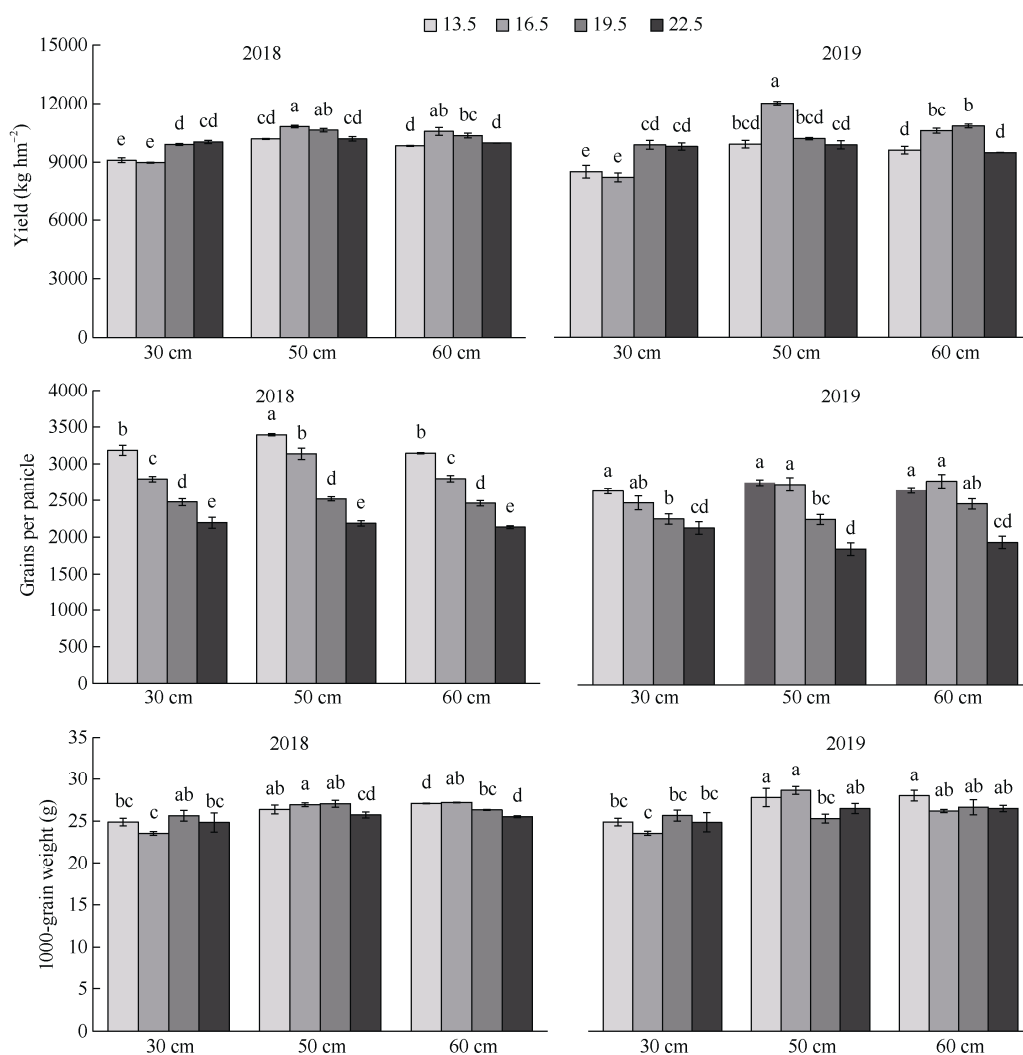


图 2 行距和密度对籽粒产量、千粒重和穗粒数的影响

Fig. 2 Effects of row space and planting densities on grain yield, 1000-grain weight, and grains per panicle

13.5: 密度 13.5 万株 hm^{-2} ; 16.5: 密度 16.5 万株 hm^{-2} ; 19.5: 密度 19.5 万株 hm^{-2} ; 22.5: 密度 22.5 万株 hm^{-2} 。不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平。

13.5: 135 thousand plants hm^{-2} ; 16.5: 165 thousand plants hm^{-2} ; 19.5: 195 thousand plants hm^{-2} ; 22.5: 225 thousand plants hm^{-2} . Values marked with different lowercase letters are significantly different among treatments at $P < 0.05$.

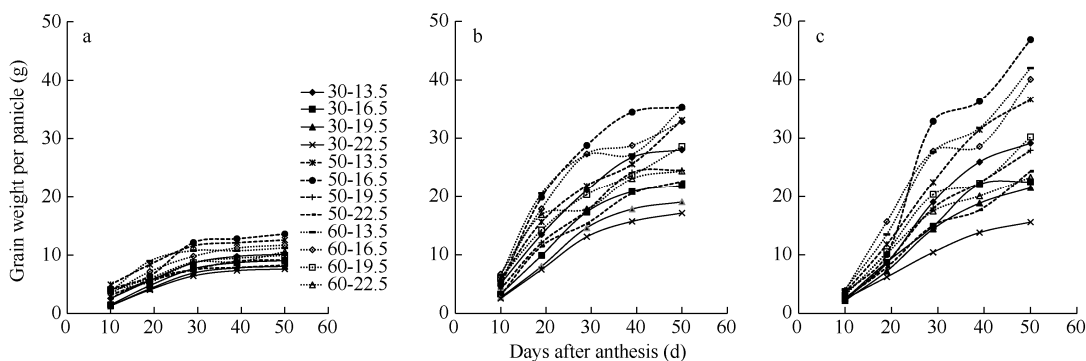


图 3 行距和密度对各单位穗粒重影响

Fig. 3 Effects of row space and planting densities on grain weight of different portions per panicle

30-13.5: 行距 30 cm, 密度 13.5 万株 hm^{-2} ; 30-16.5: 行距 30 cm, 密度 16.5 万株 hm^{-2} ; 30-19.5: 行距 30 cm, 密度 19.5 万株 hm^{-2} ; 30-22.5: 行距 30 cm, 密度 22.5 万株 hm^{-2} ; 50-13.5: 行距 50 cm, 密度 13.5 万株 hm^{-2} ; 50-16.5: 行距 50 cm, 密度 16.5 万株 hm^{-2} ; 50-19.5: 行距 50 cm, 密度 19.5 万株 hm^{-2} ; 50-22.5: 行距 50 cm, 密度 22.5 万株 hm^{-2} ; 60-13.5: 行距 60 cm, 密度 13.5 万株 hm^{-2} ; 60-16.5: 行距 60 cm, 密度 16.5 万株 hm^{-2} ; 60-19.5: 行距 60 cm, 密度 19.5 万株 hm^{-2} ; 60-22.5: 行距 60 cm, 密度 22.5 万株 hm^{-2} 。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

30-13.5: row space 30 cm, density 135 thousand plants hm^{-2} ; 30-16.5: row space 30 cm, density 165 thousand plants hm^{-2} ; 30-19.5: row space 30 cm, density 195 thousand plants hm^{-2} ; 30-22.5: row space 30 cm, density 225 thousand plants hm^{-2} ; 50-13.5: row space 50 cm, density 135 thousand plants hm^{-2} ; 50-16.5: row space 50 cm, density 165 thousand plants hm^{-2} ; 50-19.5: row space 50 cm, density 195 thousand plants hm^{-2} ; 50-22.5: row space 50 cm, density 225 thousand plants hm^{-2} ; 60-13.5: row space 60 cm, density 135 thousand plants hm^{-2} ; 60-16.5: row space 60 cm, density 165 thousand plants hm^{-2} ; 60-19.5: row space 60 cm, density 195 thousand plants hm^{-2} ; 60-22.5: row space 60 cm, density 225 thousand plants hm^{-2} 。a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

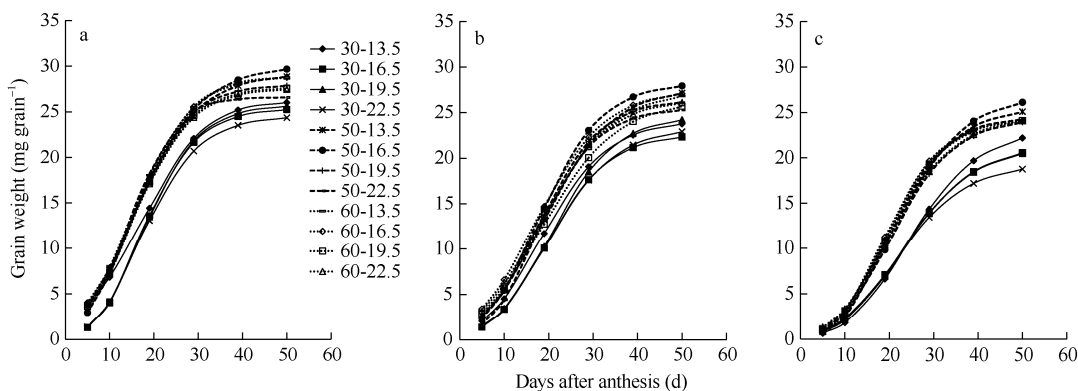


图 4 行距和密度对籽粒增重的影响

Fig. 4 Effects of row space and planting densities on grain weight of different portions of panicle at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

行距和密度显著影响了上部籽粒前期的灌浆速率($P<0.05$), 50 cm 和 60 cm 行距灌浆速率明显高于 30 cm 行距($P<0.05$), 30 cm 行距 13.5 万株 hm^{-2} 灌浆速率最低(图 5), 30、50 和 60 cm 行距在花后 16.43~18.31、14.47~15.33 和 13.77~16.27 d 达最大灌浆速率, 其分别为 0.93~1.14、1.08~1.28 和 1.15~1.20 $\text{mg grain}^{-1} \text{d}^{-1}$; 在灌浆后期, 行距 50 cm 密度 13.5 万株 hm^{-2} 和 16.5 万株 hm^{-2} 也提高了上部籽粒的灌浆速率。行距 50 cm 和 60 cm 中部和下部籽粒前期灌浆速率和最大灌浆速率显著高于行距 30 cm ($P<0.01$), 且最大灌浆速率早于 30 cm 行距(图 5); 30、50 和 60 cm 行距中部籽粒

分别在花后 18.12~20.18、17.17~18.55 和 16.99~18.13 d 达最大灌浆速率, 其分别为 0.84~0.90、0.93~1.07 和 0.82~0.94 $\text{mg grain}^{-1} \text{d}^{-1}$; 下部籽粒 3 个行距分别在花后 20.91~23.41、19.13~20.86 和 18.21~19.42 d 达最大灌浆速率, 最大灌浆速率分别为 0.67~0.76、0.93~1.06 和 0.90~1.06 $\text{mg grain}^{-1} \text{d}^{-1}$ (图 5)。由表 1 可知, 50 cm 和 60 cm 行距提高了最大灌浆速率, 行距 50 cm 密度 13.5 万株 hm^{-2} 和 16.5 万株 hm^{-2} 延长了上部籽粒灌浆活跃期, 缩短了下部籽粒灌浆活跃期; 60 cm 行距延长了中部籽粒的灌浆活跃期, 缩短了下部籽粒灌浆活跃期; 为此宽行距有利于下部籽粒灌浆。

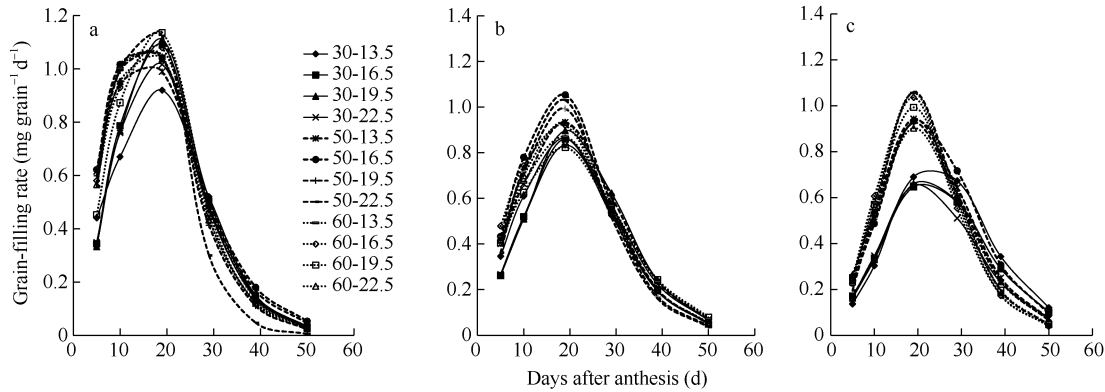


图 5 行距和密度对籽粒灌浆速率的影响
Fig. 5 Effects of row space and planting densities on grain filling rate of different portion of panicle at grain-filling stage
处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。
Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

表 1 栽培模式籽粒饲用高粱籽粒不同部位灌浆活跃天数和平均灌浆速率
Table 1 Active grain-filling period and average grain-filling rate of different parts of sorghum grain

行距 Row space (cm)	密度 Planting density ($\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$)	上部籽粒 Upper part of panicle		中部籽粒 Middle part of panicle		下部籽粒 Lower part of panicle	
		<i>T</i>	<i>G</i>	<i>T</i>	<i>G</i>	<i>T</i>	<i>G</i>
		(d)	($\text{mg grain}^{-1} \text{ d}^{-1}$)	(d)	($\text{mg grain}^{-1} \text{ d}^{-1}$)	(d)	($\text{mg grain}^{-1} \text{ d}^{-1}$)
30	13.5	19.71 b	0.61 c	40.69 cde	0.58 de	43.25 ab	0.51 e
	16.5	18.87 b	0.77 b	38.41 e	0.58 de	44.64 a	0.46 f
	19.5	18.86 b	0.78 b	40.07 de	0.61 cd	43.82 ab	0.47 f
	22.5	19.82 b	0.72 d	40.55 cde	0.57 e	41.64 bc	0.45 f
50	13.5	22.19 a	0.73 d	43.15 bc	0.63 c	39.26 d	0.64 cd
	16.5	22.84 a	0.78 b	38.66 de	0.72 a	40.65 cd	0.64 cd
	19.5	18.90 b	0.79 b	38.76 de	0.68 b	38.03 de	0.63 d
	22.5	14.88 c	0.85 a	35.46 f	0.71 ab	33.85 f	0.72 a
60	13.5	19.67 b	0.79 b	45.60 ab	0.59 de	33.82 f	0.72 a
	16.5	18.85 b	0.77 b	42.98 c	0.63 c	34.12 f	0.70 a
	19.5	18.68 b	0.81 ab	46.46 a	0.55 e	35.85 ef	0.67 bc
	22.5	19.16 b	0.77 b	41.10 cd	0.64 c	39.40 d	0.61 d
<i>F</i> 值	行距 Row space	ns	**	**	**	**	**
<i>F</i> -value	密度 Density	**	**	**	**	ns	*
行距×密度 Row space×Density		**	**	**	**	**	**

T: 籽粒灌浆活跃天数; *G*: 籽粒平均灌浆速率。同列不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。ns 表示差异性不显著, *表示在 $P < 0.05$ 水平上显著, **表示在 $P < 0.01$ 水平上显著。
T: active grain-filling days; *G*: average grain-filling rate. Values within the same column followed by different lowercase letters are significant difference at $P < 0.05$ among different treatments. ns: not significant; * and ** indicate significant difference at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

2.3 对高粱籽粒淀粉累积的影响

上部籽粒单粒淀粉累积量最高, 其次为中部籽粒, 下部籽粒淀粉累积量最低(图 6)。行距、密度及其交互显著影响各部位单粒淀粉累积量($P < 0.01$)。随密度增加单粒淀粉累积量下降; 与行距 50 cm 和 60 cm 比较, 30 cm 行距明显降低了单粒淀粉累积

量。整体来看行距 50 cm 密度 16.5 万株 hm^{-2} 3 个部位单粒淀粉累积量均较高, 收获时上、中、下单粒淀粉累积量分别为 21.59、20.85 和 19.31 mg grain^{-1} , 相应地行距 30 cm 密度 22.5 万株 hm^{-2} 单粒淀粉累积量最小, 分别为 17.89、16.90 和 14.38 mg grain^{-1} (图 6)。

行距影响籽粒淀粉累积速率, 30、50 和 60 cm 行距上部籽粒单粒淀粉最大累积活跃期分别在花后 17.98~18.59、15.98~16.32 和 14.95~16.10 d, 单粒淀粉最大增加速率分别为 0.83~0.97、0.87~0.91、0.86~0.93 mg grain⁻¹ d⁻¹。30、50 和 60 cm 行距中部单粒淀粉最大累积活跃期分别在花后 20.23~21.01、17.83~19.01 和 17.06~20.31 d, 单粒淀粉最大增加速率分别为 0.78~0.81、0.78~0.87、0.68~0.77 mg grain⁻¹ d⁻¹。行距 30、50 和 60 cm 下部单粒淀粉最大累积活跃期分别在花后 23.25~24.73、20.11~21.37 和 19.53~20.70 d, 最大增加速率分别为 0.66~0.73、0.78~0.87、0.85~0.88 mg grain⁻¹ d⁻¹。行距 30 cm 提高了灌浆中后期上部籽粒和下部籽粒淀粉累积速率(图 7)。

由图 8 可知, 50 cm 和 60 cm 行距显著提高了灌

浆前期上、中和下部穗位籽粒淀粉含量, 上部和中下部籽粒淀粉含量是行距 30 cm 的 2 倍($P<0.01$), 但在花后 30 d 行距和密度对籽粒淀粉含量没有显著影响($P>0.05$)。花后前 30 d, 50 cm 行距下部籽粒淀粉含量最高, 30 cm 行距最低; 但花后 30 d 后 30 cm 行距提高了下部籽粒淀粉含量, 收获时各处理差异不显著($P>0.05$)。

2.4 对高粱籽粒氮磷钾累积的影响

随着灌浆期的延长, 穗位上中下单粒氮和磷吸收量增加至稳定, 但单粒钾累积量在花后 40 d 左右最大然后下降; 上部单粒氮磷钾含量高于中部, 下部最低(图 9~图 11)。花后 40 d 左右上部单粒氮吸收量最大, 而中下部收获时最大, 收获时上、中和下部单粒氮累积量分别为 321.5~423.4、286.0~365.8 和 207.7~303.8 $\mu\text{g grain}^{-1}$ 。50 cm 行距单粒氮累积量最

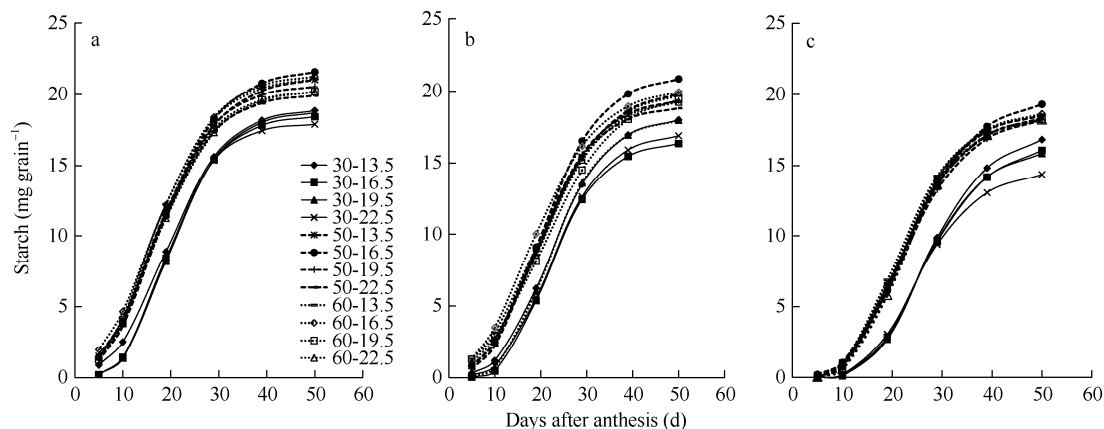


图 6 行距和密度对单粒淀粉累积的影响

Fig. 6 Effects of row space and planting densities on starch accumulation per grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

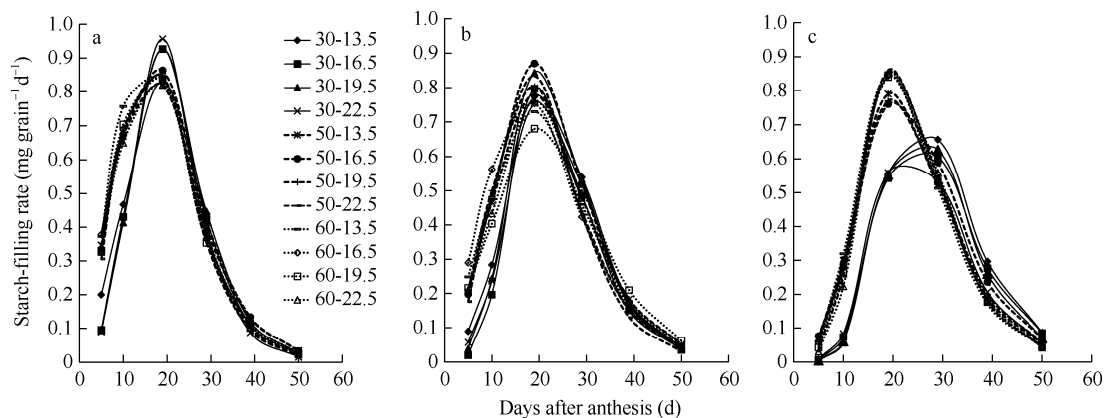


图 7 行距和密度对单粒淀粉累积速率的影响

Fig. 7 Effects of row space and planting densities on starch accumulation rate per grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

高, 其次为 60 cm 行距, 30 cm 行距最低; 相同行距时随密度增加单粒氮累积量降低, 行距 50 cm 密度 16.5 万株 hm^{-2} 上、中和下最高, 分别为 423.4、365.3 和 303.8 $\mu\text{g grain}^{-1}$, 行距 30 cm 密度 22.5 万株 hm^{-2} 上、中和下单粒氮累积量最低, 分别为 321.5、283.5 和 207.7 $\mu\text{g grain}^{-1}$ 。收获时 30 cm 行距上、中和下三部位的单粒磷累积量是行距 50 cm 和 60 cm 的 37%~50%, 约为 48.8~50.8、37.4~43.7 和 27.9~36.6 $\mu\text{g grain}^{-1}$, 而 50 cm 行距分别高达 71.1~79.9、65.2~69.0 和 51.5~57.2 $\mu\text{g grain}^{-1}$ (图 10)。30 cm 行距的单粒钾累积量也明显低于 50 cm 和 60 cm 行距, 收获时行距 50 cm 密度 16.5 万株 hm^{-2} 单粒钾累积量最高, 上、中和下各部位单粒钾累积量分别为 76.2、74.4 和 69.23 $\mu\text{g grain}^{-1}$, 而行距 30 cm 密度 16.5 万株 hm^{-2} 单粒钾累积量仅为 58.6、55.3 和 54.6 $\mu\text{g grain}^{-1}$ (图 11)。

3 讨论

行距和密度影响植株叶面积、株型、光能截获和养分吸收, 调控谷物籽粒产量^[20,28-29]。本试验连续 2 年 50 cm 和 60 cm 行距籽粒产量较高, 以 50 cm 行距 16.5 万株 hm^{-2} 密度籽粒产量和千粒重最高, 穗粒数也相对较高, 表明调控行距及密度可进一步挖掘高粱籽粒生产潜力。

单位面积的穗数、穗粒数和粒重是高粱产量的构成因子, 灌浆能力和灌浆速率是影响粒重的主要生理基础^[30]。着生在稻穗中上部为强势粒, 稻穗下部迟开花的籽粒为弱势粒^[31], 这种差异在超级稻品种上表现更突出^[32], 而玉米的强势粒在果穗下部, 小麦强势粒在穗中部^[33], 而关于高粱不同部位籽粒灌浆特性鲜有报道, 本研究所用高粱品种上部为强势粒, 这可能与高粱顶部先开花有关; 尽管上部 1/3

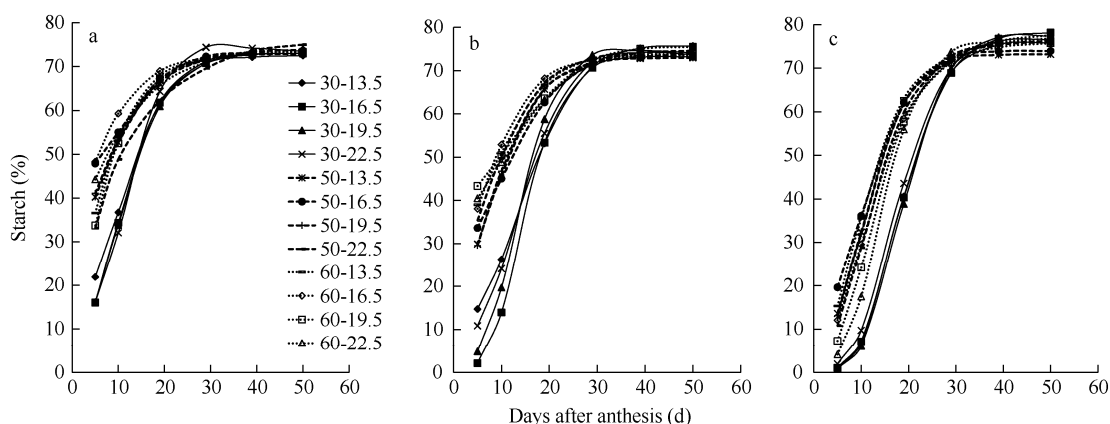


图 8 行距和密度对籽粒淀粉含量的影响

Fig. 8 Effects of row space and planting densities on starch content of grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

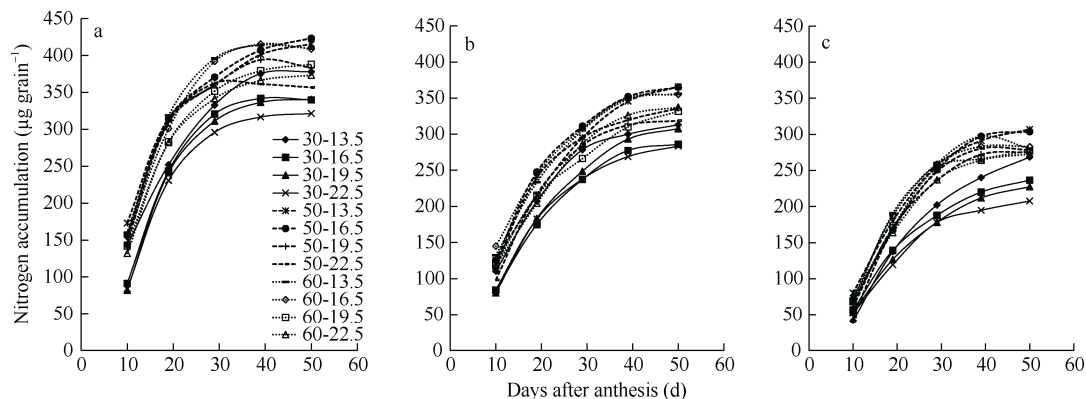


图 9 行距和密度对单粒氮累积的影响

Fig. 9 Effects of row space and planting densities on N accumulation per grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

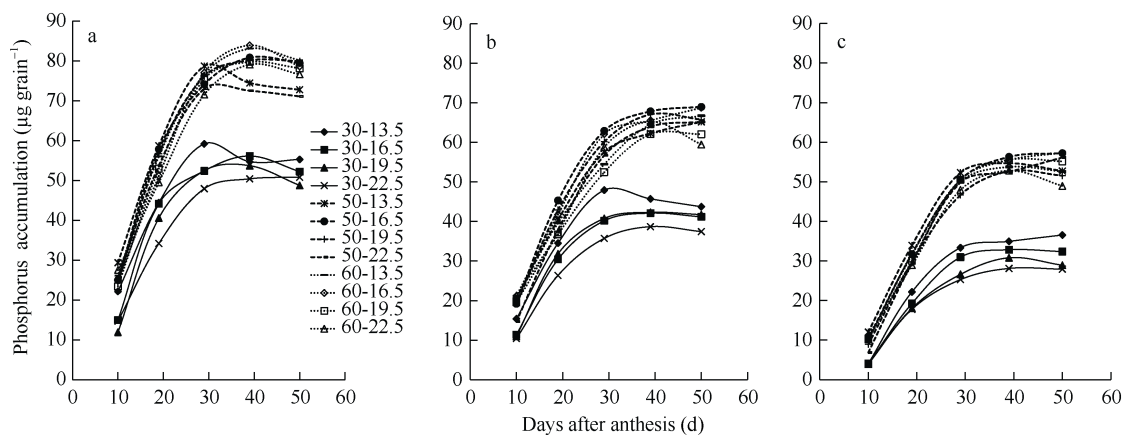


图 10 行距和密度对籽粒单粒磷累积的影响

Fig. 10 Effects of row space and planting densities on P accumulation per grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

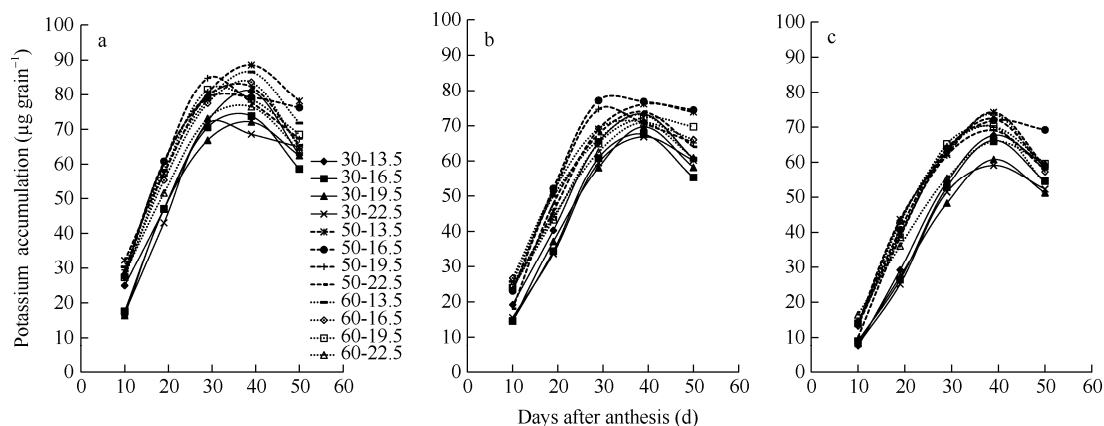


图 11 行距和密度对籽粒单粒钾累积的影响

Fig. 11 Effects of row space and planting densities on K accumulation per grain at grain-filling stage

处理同图 3。a: 上部穗位; b: 中部穗位; c: 下部穗位。

Treatments are the same as those given in Fig. 3. a: upper part of panicle; b: middle part of panicle; c: lower part of panicle.

穗位的单穗籽粒产量最小, 不及中部和下部籽粒产量的50% (图3), 但其单粒重最高, 说明每穗强势粒籽粒数较少。

适宜的行距和密度有利于单穗粒数和单穗粒重的协调发展^[28,34], 扩大库容量能够提高籽粒产量^[35]。通常随密度增加千粒重降低^[36], 本研究中随密度增加不仅千粒重降低, 穗粒数也明显降低(图2); 谷物籽粒填充过程受遗传或环境共同调控^[3,37], 已有研究发现谷物籽粒重由灌浆时间和灌浆速率共同影响, 但灌浆速率比灌浆时间影响更大^[4,38], 也有研究认为灌浆速率和灌浆时间共同决定粒重^[39], 灌浆速率和灌浆时间对谷物粒重的影响可能与环境因子有关; 尽管窄行距(30 cm)延长了中部和下部籽粒的灌浆活跃期, 但灌浆速率低(表1), 导致千粒重和单粒重低(图2和图4-a)。总的来看50 cm行距13.5万株 hm^{-2} 和

16.5万株 hm^{-2} 密度上部籽粒灌浆活跃期长且灌浆速率高, 中部和下部籽粒灌浆活跃期短但灌浆速率高; 60 cm行距也提高中部籽粒的灌浆活跃期, 缩短了下部籽粒的灌浆活跃期。谷物的灌浆速率与库的大小和活力有关^[40], 胚乳细胞数影响库的大小, 而细胞激素则调节库的活力^[41-42], 为此有必要进一步研究行距调控高粱灌浆速率的生理机制。高粱花序从始花到结束6~9 d或更长^[43], 早霜对高粱籽粒产量的影响主要是对下部籽粒灌浆的影响, 30 cm行距降低下部籽粒灌浆速率, 延长其灌浆活跃期, 因此更易受不良气候的影响。从某种程度来看, 50 cm和60 cm行距能够在确保产量前提下缩短生育期5~10 d, 为此通过栽培模式充分协调高粱熟期和籽粒灌浆特性, 对指导高粱生产品种布局、挖掘品种高产潜力和实现高产优质具有重要意义。

高淀粉含量是高粱籽粒的主要利用特征^[44], 可达70%~75%以上^[45], 籽粒灌浆实质上主要是淀粉积累的过程。尽管上部单粒重(图4)、单粒淀粉累积量(图6)和氮磷钾累积量(图9~图11)较高, 但上部和中部籽粒淀粉含量低于下部籽粒(图8), 表明上部籽粒虽具有较大容积, 但籽粒中过多矿质养分影响了淀粉的填充。

栽培模式调控作物生长和养分吸收, 宽行距有利于植物对养分吸收与累积, 及籽粒产量形成^[12,30]。籽粒中氮需求高会提高营养器官中氮向籽粒中运转, 导致营养器官的早衰而影响灌浆^[46-47], 行距对高粱营养器官和籽粒中氮含量具有相同方向的调控效应^[12,28], 本试验也未发现50 cm行距籽粒中高氮累积导致早衰而影响产量(图2)。上部籽粒中较高氮磷钾的含量可能与其灌浆时营养器官长势较好和根系活力较强有关, 有待于在营养生理机制上进一步深入研究。通常植物钾的最大累积量出现在花期^[48], 随着作物成熟营养器官中钾含量降低^[49], 本研究发现灌浆过程中籽粒的钾也会流失, 达10%左右, 30 cm窄行距和低密度流失更为明显。

4 结论

行距和密度共同影响高粱产量及其构成, 随密度增加单穗籽粒数降低, 宽行距适宜密度产量较高。每穗上部的籽粒产量低于中部和下部, 但上部单粒重、淀粉及氮磷钾累积量最高; 随灌浆进程单粒重、单粒淀粉和氮磷累积至稳定, 但在花后30~40 d 单粒钾累积量最大然后下跌; 宽行距提高了各部位的单粒重、淀粉和氮磷钾累积量, 宽行距适宜密度延长上部籽粒的灌浆活跃期, 提早下部籽粒灌浆和提高灌浆速率, 确保下部籽粒(弱势粒)完全灌浆。因此适宜行距能够调控高粱籽粒充分灌浆, 确保熟期, 避免气候灾害(早霜)对高粱生产的影响。

References

- [1] Peltonen-Sainio P, Kangas A, Salo Y, Jauhiainen L. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Res*, 2006, 100: 179–188.
- [2] 王荣焕, 徐田军, 陈传永, 王元东, 吕天放, 刘月娥, 蔡万涛, 刘秀芝, 赵久然. 不同熟期类型玉米品种籽粒灌浆和脱水特性. 作物学报, 2021, 47: 149–158.
Wang R H, Xu T J, Chen C Y, Wang Y D, Lyu T F, Liu Y E, Cai W T, Liu X Z, Zhao J R. Grain filling and dehydrating characteristics of maize hybrids with different maturity. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 149–158 (in Chinese with English abstract).
- [3] Wang T, Li F M, Turner N C, Wang B R, Wu F, Anten N P R, Du Y L. Accelerated grain-filling rate increases seed size and grain yield of recent naked oat cultivars under well-watered and water-deficit conditions. *Eur J Agron*, 2020, 116: 126047.
- [4] 丁锦峰, 游蕊, 丁永刚, 王妍, 张明伟, 朱敏, 李春燕, 朱新开, 郭文善. 基于不同栽培模式的小麦强、弱勢粒灌浆特性研究. 麦类作物学报, 2020, 40(11): 1–9.
Ding J F, You R, Ding Y G, Wang Y, Zhang M W, Zhu M, Li C Y, Zhu X K, Guo W S. Grain filling characters of superior and inferior grains in wheat based on different cultivation patterns. *J Triticeae Crops*, 2020, 40(11): 1–9 (in Chinese with English abstract).
- [5] 徐田军, 吕天放, 赵久然, 王荣焕, 张勇, 蔡万涛, 刘月娥, 刘秀芝, 陈传永, 邢锦丰, 王元东, 刘春阁. 不同播期条件下黄淮海区主推夏播玉米品种籽粒灌浆特性. 作物学报, 2021, 47: 566–574.
Xu T J, Lyu T F, Zhao J R, Wang R H, Zhang Y, Cai W T, Liu Y E, Liu X Z, Chen C Y, Xing J F, Wang Y D, Liu C G. Grain filling characteristics of summer maize varieties under different sowing dates in the Huang-Huai-Hai region. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 566–574 (in Chinese with English abstract).
- [6] 于宁宁, 赵子航, 任佰朝, 赵斌, 刘鹏, 张吉旺. 综合农艺管理促进夏玉米氮素吸收、籽粒灌浆和品质提高. 植物营养与肥料学报, 2020, 26: 797–805.
Yu N N, Zhao Z H, Ren B Z, Zhao B, Liu P, Zhang J W. Integrated agronomic management practices improve nitrogen absorption, grain filling and nutritional qualities of summer maize. *J Plant Nutr Fert*, 2020, 26: 797–805 (in Chinese with English abstract).
- [7] 胡健, 杨连新, 周娟, 王余龙, 朱建国. 开放式空气 CO₂ 浓度增高(FACE)对水稻灌浆动态的影响. 中国农业科学, 2007, 40: 2443–2451.
Hu J, Yang L X, Zhou J, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on grain filling dynamics of rice. *Sci Agric Sin*, 2007, 40: 2443–2451 (in Chinese with English abstract).
- [8] 张亚洁, 许德美, 孙斌, 刁广华, 林强森, 杨建昌. 种植方式对陆稻和水稻籽粒灌浆及垩白的影响. 中国农业科学, 2005, 39: 257–264.
Zhang Y J, Xu D M, Sun B, Diao G H, Lin Q S, Yang J C. Effects of cultivation methods on grain-filling and chalky grains of upland and paddy rice. *Sci Agric Sin*, 2005, 39: 257–264 (in Chinese with English abstract).
- [9] 何冬冬, 杨恒山, 张玉芹. 扩行距、缩株距对春玉米冠层结构和产量的影响. 中国生态农业学报, 2018, 26: 397–408.
He D D, Yang H S, Zhang Y Q. Effects of line-spacing expansion and row-spacing shrinkage on canopy structure and yield of spring corn. *Chin J Eco-Agric*, 2018, 26: 397–408 (in Chinese with English abstract).
- [10] 张春雨, 白晶, 丁相鹏, 张吉旺, 刘鹏, 任佰朝, 赵斌. 错株增密种植对夏玉米光合特性及产量的影响. 中国农业科学, 2020, 53: 3928–3941.
Zhang C Y, Bai J, Ding X P, Zhang J W, Liu P, Ren B Z, Zhao B. Effects of staggered planting with increased density on the

- photosynthetic characteristics and yield of summer maize. *Sci Agric Sin*, 2020, 53: 3928–3941 (in Chinese with English abstract).
- [11] Jia Q M, Yang L Y, An H Y, Dong S, Chang S H, Zhang C, Liu Y J, Hou F J. Nitrogen fertilization and planting models regulate maize productivity, nitrate and root distributions in semi-arid regions. *Soil Tillage Res*, 2020, 200: 104636.
- [12] 董二伟, 王劲松, 焦晓燕, 武爱莲, 南江宽, 郭琚, 王立革. 栽培模式对晋杂 34 产量及氮素吸收利用的调控效应. *华北农学报*, 2019, 34(1): 196–203.
Dong E W, Wang J S, Jiao X Y, Wu A L, Nan J K, Guo J, Wang L G. Effects of cultivation patterns on yield and nitrogen uptake and utilization of Jinza 34. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2019, 34(1): 196–203 (in Chinese with English abstract).
- [13] 朱亚利, 王晨光, 杨梅, 郑学慧, 赵成凤, 张仁和. 不同熟期玉米不同粒位籽粒灌浆和脱水特性对密度的响应. *作物学报*, 2021, 47: 507–519.
Zhu Y L, Wang C G, Yang M, Zheng X H, Zhao C F, Zhang R H. Response of grain filling and dehydration characteristics of kernels located in different ear positions in the different maturity maize hybrids to plant density. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 507–519 (in Chinese with English abstract).
- [14] 山仑, 徐炳成. 论高粱的抗旱性及在旱区农业中的地位. *中国农业科学*, 2009, 42: 2342–2348.
Shan L, Xu B C. Discussion on drought resistance of sorghum and its status in agriculture in arid and semiarid regions. *Sci Agric Sin*, 2009, 42: 2342–2348 (in Chinese with English abstract).
- [15] Subudhi P K, Nguyen H T. Linkage group alignment of sorghum RFLP maps using a RIL mapping population. *Genome*, 2000, 43: 240–249.
- [16] Singh S P. Sources of cold tolerance in grain sorghum. *Can J Plant Sci*, 1985, 65: 251–257.
- [17] 中国报告网. 2017 年全国高粱播种面积为 506.5 千公顷(附各省市数量). [2019-08-02] <http://data.chinabaogao.com/nonglinmuyu/2019/0R43PB2019.html>.
China Reports Network. In 2017, the sown area of Sorghum in China was 506.5 thousand hectares (with the number of provinces and cities attached). [2019-08-02] <http://data.chinabaogao.com/nonglinmuyu/2019/0R43PB2019.html> (in Chinese).
- [18] 李娜. 山西霜冻灾害特征及其对农作物影响的研究. 兰州大学硕士学位论文, 甘肃兰州, 2018.
Li N. Characteristics of Frost Disaster in Shanxi and Its Impact on Crops. MS Thesis of Lanzhou University. Lanzhou, Gansu, China, 2018 (in Chinese with English abstract).
- [19] 柯福来, 朱凯, 邹剑秋. 密度对高粱品种辽杂19群体子粒灌浆的效应. *作物杂志*, 2016, (5): 141–146.
Ke F L, Zhu K, Zou J Q. Effect of plants densities on population grain filling characteristic of sorghum hybrid Liaoza 19. *Crops*, 2016, (5): 141–146 (in Chinese with English abstract).
- [20] 王劲松, 董二伟, 焦晓燕, 武爱莲, 白文斌, 王立革, 郭琚, 韩雄, 柳青山. 不同种植模式对高粱晋糯 3 号产量和养分吸收的影响. *作物杂志*, 2019, (5): 166–172.
Wang J S, Dong E W, Jiao X Y, Wu A L, Bai W B, Wang L G, Guo J, Han X, Liu Q S. Effects of different planting patterns on yield and nutrient absorption of sorghum Jinnuo 3. *Crops*, 2019, (5): 166–172 (in Chinese with English abstract).
- [21] 朱庆森, 曹显祖, 骆亦其. 水稻籽粒灌浆的生长分析. *作物学报*, 1988, 3: 182–192.
Zhu Q S, Cao X Z, Luo Y Q. Growth analysis on the process of grain filling in rice. *Acta Agron Sin*, 1988, 3: 182–192 (in Chinese with English abstract).
- [22] Wang Z Q, Xu Y J, Chen T T, Zhang H, Yang J C, Zhang J H. Absciscic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling. *Planta*, 2015, 241: 1091–1107.
- [23] 中华人民共和国农业部. 谷物籽粒粗淀粉测定方法, NY/T 11-1985, 1985.
Ministry of Agriculture, The People's Republic of China. Determination of Crude Starch in Cereals Seeds, NY/T 11-1985, 1985 (in Chinese).
- [24] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999. pp 265–271.
Lu R K. Analytical Methods for Soil and Agro-chemistry. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999. pp 265–271 (in Chinese).
- [25] 黄明, 吴金芝, 李友军, 王贺正, 陈明灿, 付国占. 旱地不同产量水平小麦的产量构成及氮素吸收利用效率. *麦类作物学报*, 2019, 39(2): 163–170.
Huang M, Wu J Z, Li Y J, Wang H Z, Chen M C, Fu G Z. Differences of yield components and nitrogen uptake and utilization in winter wheat with different yield levels in drylands. *J Triticeae Crops*, 2019, 39(2): 163–170 (in Chinese with English abstract).
- [26] 吕丽华, 陶洪斌, 王璞, 刘明, 赵明, 王润正. 种植密度对夏玉米碳氮代谢和氮利用率的影响. *作物学报*, 2008, 34: 718–723.
Lyu L H, Tao H B, Wang P, Liu M, Zhao M, Wang R Z. Carbon and nitrogen metabolism and nitrogen use efficiency in summer maize under different planting densities. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 718–723 (in Chinese with English abstract).
- [27] 徐娇, 孟亚利, 睢宁, 宋为超, 周治国. 种植密度对转基因棉氮、磷、钾吸收和利用的影响. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19: 174–181.
Xu J, Meng Y L, Sui N, Song W C, Zhou Z G. Effects of planting density on uptake and utilization of N, P and K of transgenic cotton. *J Plant Nutr Fert*, 2013, 19: 174–181 (in Chinese with English abstract).
- [28] 柏延文, 杨永红, 朱亚利, 李红杰, 薛吉全, 张仁和. 种植密度对不同株型玉米冠层光能截获和产量的影响. *作物学报*, 2019, 45: 1868–1879.
Bai Y W, Yang Y H, Zhu Y L, Li H J, Xue J Q, Zhang R H. Effect of planting density on light interception within canopy and grain yield of different plant types of maize. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1868–1879 (in Chinese with English abstract).
- [29] 蒯婕, 孙盈盈, 左青松, 廖庆喜, 冷锁虎, 程雨贵, 曹石, 吴江生, 周广生. 机械收获模式下直播冬油菜密度与行距的优化. *作物学报*, 2016, 42: 898–908.
Kuai J, Sun Y Y, Zuo Q S, Liao Q X, Leng S H, Cheng Y G, Cao S, Wu J S, Zhou G S. Optimization of plant density and row spacing for mechanical harvest in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Acta Agron Sin*, 2016, 42: 898–908 (in Chinese with English abstract).

- [30] 朱凯, 张飞, 柯福来, 王艳秋, 邹剑秋. 种植密度对适宜机械化栽培高粱品种产量及生理特性的影响. 作物杂志, 2018, (1): 83–87.
Zhu K, Zhang F, Ke F L, Wang Y Q, Zou J Q. Effects of planting density on yield and physiological characteristics of sorghum hybrids suitable for mechanization. *Crops*, 2018, (1): 83–87 (in Chinese with English abstract).
- [31] 陈婷婷, 谈桂露, 褚光, 刘立军, 杨建昌. 超级稻花后强、弱勢粒灌浆相关蛋白质表达的差异. 作物学报, 2012, 38: 1471–1482.
Chen T T, Tan G L, Chu G, Liu L J, Yang J C. Differential expressions of the proteins related to grain filling between superior and inferior spikelets of super rice after anthesis. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 1471–1482 (in Chinese with English abstract).
- [32] 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*, 2007, 100: 959–966.
- [33] 徐云姬. 三种禾谷类作物强、弱勢粒灌浆差异机理及其调控技术. 兰州大学博士学位论文, 甘肃兰州, 2016.
Xu Y J. Mechanism in the Filling Difference between Superior and Inferior Caryopses of Three Cereal Crops and Its Regulation Techniques. PhD Dissertation of Lanzhou University, Lanzhou, Gansu, China, 2016 (in Chinese with English abstract).
- [34] 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. *Sci Agric Sin*, 2017, 50: 3690–3701 (in Chinese with English abstract).
- [35] 张仁和, 王博新, 杨永红, 杨晓军, 马向峰, 张兴华, 郝引川, 薛吉全. 陕西灌区高产春玉米物质生产与氮素积累特性. 中国农业科学, 2017, 50: 2238–2246.
Zhang R H, Wang B X, Yang Y H, Yang X J, Ma X F, Zhang X H, Hao Y C, Xue J Q. Characteristics of dry matter and nitrogen accumulation for high-yielding maize production under irrigated conditions of Shaanxi. *Sci Agric Sin*, 2017, 50: 2238–2246 (in Chinese with English abstract).
- [36] 徐丽娜, 闫艳, 梅沛沛, 陈士林, 王小龙. 种植密度对不同玉米品种籽粒灌浆特性的影响. 山东农业科学, 2020, 52(7): 20–23.
Xu L N, Yan Y, Mei P P, Chen S L, Wang X L. Effects of planting density on grain filling characteristics of different maize varieties. *Shandong Agric Sin*, 2020, 52(7): 20–23 (in Chinese with English abstract).
- [37] Zhang H, Li H, Yuan L, Wang Z, Yang J, Zhang J. Post-anthesis alternate wetting and moderate soil drying enhances activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in inferior spikelets of rice. *J Exp Bot*, 2012, 63: 215–227.
- [38] Liang W, Zhang Z, Wen X X, Liao Y C, Liu Y. Effect of non-structural carbohydrate accumulation in the stem pre-anthesis on grain filling of wheat inferior grain. *Field Crops Res*, 2017, 211: 66–76.
- [39] 徐莹, 王林林, 陈伟, 李红兵, 邓西平. 施氮量对旱地小麦強勢粒和弱勢粒灌浆及产量的影响. 麦类作物学报, 2013, 33: 489–494.
Xu Y, Wang L L, Chen W, Li H B, Deng X P. Effects of different nitrogen levels on grain-filling characteristics and yield of two dryland wheat cultivars for superior and inferior grain. *J Triticeae Crops*, 2013, 33: 489–494 (in Chinese with English abstract).
- [40] Fu J, Huang Z H, Wang Z Q, Yang J C, Zhang J H. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice. *Field Crops Res*, 2011, 123: 170–182.
- [41] Panda B B, Badoghar A K, Sekhar S, Shaw B P, Mohapatra P K. 1-MCP treatment enhanced expression of genes controlling endosperm cell division and starch biosynthesis for improvement of grain filling in a dense-panicle rice cultivar. *Plant Sci*, 2016, 246: 11–25.
- [42] Wang T, Du Y L, He J, Turner N C, Wang B R, Zhang C, Cui T, Li F M. Recently-released genotypes of naked oat (*Avena nuda* L.) out-yield early releases under water-limited conditions by greater reproductive allocation and desiccation tolerance. *Field Crops Res*, 2017, 204: 169–179.
- [43] 卢庆善. 高粱学. 北京: 中国农业出版社, 1999. pp 69–70.
Lu Q S. Sorghum. Beijing: China Agricultural Press, 1999. pp 69–70 (in Chinese).
- [44] Ananda N, Vadlani P V, Prasad P V V. Evaluation of drought and heat stressed grain sorghum (*Sorghum bicolor*) for ethanol production. *Ind Crops Prod*, 2011, 33: 779–782.
- [45] 王媛, 王劲松, 董二伟, 武爱莲, 焦晓燕. 长期施用不同剂量氮肥对高粱产量、氮素利用特性和土壤硝态氮含量的影响. 作物学报, 2021, 47: 342–350.
Wang Y, Wang J S, Dong E W, Wu A L, Jiao X Y. Effects of long term nitrogen fertilization with different levels on sorghum grain yield, nitrogen use characteristics and soil nitrate distribution. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 342–350 (in Chinese with English abstract).
- [46] Gaju O, Allard V, Martre P, Le Gouis J, Moreau D, Bogard M, Hubbert S, Foulke M J. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence: grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Res*, 2014, 155: 213–223.
- [47] Wei H H, Meng T Y, Li X Y, Dai Q G, Zhang H C, Yin X Y. Sink-source relationship during rice grain filling is associated with grain nitrogen concentration. *Field Crops Res*, 2018, 215: 23–38.
- [48] 杨宁, 赵护兵, 王朝辉, 张达斌, 高亚军. 豆科作物-小麦轮作方式下旱地小麦花后干物质及养分累积、转移与产量的关系. 生态学报, 2012, 32: 4827–4835.
Yang N, Zhao H B, Wang Z H, Zhang D B, Gao Y J. Accumulation and translocation of dry matter and nutrients of wheat rotated with legumes and its relation to grain yield in a dryland area. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32: 4827–4835 (in Chinese with English abstract).
- [49] 王劲松, 焦晓燕, 丁玉川, 董二伟, 白文斌, 王立革, 武爱莲. 粒用高粱养分吸收、产量及品质对氮磷钾营养的响应. 作物学报, 2015, 41: 1269–1278.
Wang J S, Jiao X Y, Ding Y C, Dong E W, Bai W B, Wang L G, Wu A L. Response of nutrient uptake, yield and quality of grain sorghum to nutrition of nitrogen, phosphorus and potassium. *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 1269–1278 (in Chinese with English abstract).