

# 基于 Richards 模型分析干物质积累及内源激素对裸燕麦产量形成的影响

赵雅萱<sup>1</sup> 崔雪梅<sup>1</sup> 王千军<sup>2</sup> 郑成忠<sup>2</sup> 王凤梧<sup>2</sup> 梅雪<sup>2</sup> 赵宝平<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>内蒙古农业大学农学院/全国农业科研杰出人才及其创新团队, 010018, 内蒙古呼和浩特;

<sup>2</sup>乌兰察布市农林科学研究院, 012000, 内蒙古乌兰察布)

**摘要** 为探究不同产量水平燕麦品种的干物质积累 (DMA) 特征及内源激素对产量的影响, 以高产品种坝菥 1 号 (Ba 1) 和低产品种定菥 8 号 (Ding 8) 为材料, 采用单因素随机区组设计, 运用 Richards 生长曲线拟合 DMA 过程, 并对 DMA 动态特征与产量效应进行定量分析, 同时通过相关性分析与通径分析明确影响高产的主要性状指标。结果表明, Ba 1 籽粒产量较 Ding 8 显著提高 22.64%; 除苗期及拔节期外, Ba 1 各生育时期 DMA 均高于 Ding 8, 增幅为 7.52%~30.43%。两品种 Richards 模型决定系数分别为 0.987 (Ba 1) 和 0.953 (Ding 8)。相关性分析显示, DMA 最大积累速率 ( $V_{\max}$ ) 和平均积累速率 ( $V_{\text{avg}}$ ) 与籽粒产量呈极显著正相关, 且  $V_{\max}$  对籽粒产量有直接促进作用; Ba 1 的  $V_{\max}$  和  $V_{\text{avg}}$  较 Ding 8 分别显著提高 30.77% 和 50.00%。快增期开始时间越晚对产量促进作用越强, Ba 1 较 Ding 8 延迟 4.52 d 进入该时期。此外, 灌浆期 Ba 1 的生长素和赤霉素 (GA) 含量较 Ding 8 分别显著提高 55.56% 和 5.26%, 玉米素及玉米素核苷 (ZR) 含量分别显著提高 8.69% 和 21.74%; 籽粒产量与 GA 含量呈极显著正相关, ZR 通过间接作用促进籽粒产量形成。综上, 高产品种在  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$  等 DMA 关键参数及内源激素含量方面具有明显优势, 选育高产燕麦品种应重点关注 DMA 动态变化规律与内源激素调控机制。

**关键词** 燕麦; 干物质积累; Richards 模型; 玉米素; 玉米素核苷

燕麦 (*Avena nuda* L.) 是重要的一年生禾本科作物, 其抗逆性强、易栽培且适应性广, 在干旱和半干旱地区广泛种植, 种植面积居世界栽培作物的第 6 位<sup>[1]</sup>。我国作为世界最大的裸燕麦生产国, 燕麦集中种植于华北和西北地区, 其中内蒙古栽培面积居全国首位<sup>[2-3]</sup>。燕麦籽粒富含  $\beta$ -葡聚糖<sup>[4]</sup>、淀粉<sup>[5]</sup>、蛋白质<sup>[6]</sup>、膳食纤维<sup>[7]</sup>、多酚及维生素、矿物质等生物活性成分<sup>[1]</sup>, 兼具营养保健与食用价值, 市场对优质燕麦的需求持续攀升<sup>[8]</sup>。但当前燕麦生产普遍存在产量低和稳定性差等问题, 严重制约其产业发展。

作物产量形成取决于干物质积累 (dry matter accumulation, DMA)、分配与转运效率<sup>[9]</sup>。当花后 DMA 增加时, 可有效提高作物产量<sup>[10]</sup>。其中, 灌浆期作为 DMA 速率最快的生理阶段, 直接影响籽粒充实度与最终产量<sup>[11]</sup>。常用于分析 DMA 的模型有 Logistic 模型<sup>[12]</sup>和 Richards 模型<sup>[13]</sup>。Logistic 模型最早在研究作物 DMA 过程与气象条件的关系时被引入<sup>[14-15]</sup>, 之后在分析作物的 DMA 动态增长

过程时也逐渐有了更多的应用<sup>[16-17]</sup>。但相比较于 Logistic 模型, Richards 模型更适用于描述作物 DMA 的动态过程, 这是由于 Richards 模型相较于 Logistic 模型多了 1 个参数, 而且该模型的可塑性更强。近年来, 越来越多的学者<sup>[18-19]</sup>开始用 Richards 模型模拟并分析作物的生长过程。本研究运用 Richards 模型模拟 DMA 和出苗后天数 (即生育时期) 的关系, 对 DMA 的生长参数进行定量分析, 探究 2 个燕麦品种 DMA 过程的调控及其对产量的影响, 以确定 DMA 的内在原因和产量形成的差异。

研究<sup>[20]</sup>表明, 内源激素通过调控灌浆进程中的物质代谢与转运速率, 在产量形成中发挥关键作用。细胞分裂素属于生长促进剂, 细胞分裂素的合成会使籽粒 DMA 显著提高<sup>[21]</sup>。玉米素 (Z) 和玉米素核苷 (ZR) 是高等植物中细胞分裂素的主要运输形式<sup>[22]</sup>。Z+ZR 主要在籽粒灌浆初期调控 DMA, 且 Z+ZR 不足会引起 DMA 速率极显著降低<sup>[23]</sup>。此外, 生长素 (IAA) 和赤霉素 (GA) 的含量升高,

作者简介: 赵雅萱, 主要从事耕作制度与农业生态系统研究, E-mail: 2901487273@emails.imau.edu.cn

赵宝平为通信作者, 主要从事作物栽培学与耕作学研究, E-mail: zhaobaoping82@163.com

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32360531); 内蒙古自治区研究生科研创新项目 (KC2024046B); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-07)

收稿日期: 2025-06-20; 修回日期: 2025-07-31; 网络出版日期: 2025-12-04

也会提高作物 DMA 及产量<sup>[24]</sup>。然而，针对燕麦灌浆期 DMA 动态特征及其激素调控机制的系统研究仍相对薄弱。本研究聚焦于燕麦灌浆期的 DMA 积累规律，解析内源激素对灌浆速率的影响机制，以期揭示产量限制因素和优化栽培策略提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2020 年 5 月在内蒙古乌兰察布市察右前旗乌兰察布市农林科学研究院（40°55' N，113°07' E）进行，该区为典型的半干旱农业区，位于阴山南麓，风多雨少，昼夜温差较大，属中温带大陆性季风气候，年均降水量约 370 mm，降水多集中在 7-8 月，无霜期约 130 d。试验地土壤类型为栗钙土，土壤质地为砂壤土，土壤基础理化性质为有机质 11.7 g/kg、全氮 1.3 g/kg、碱解氮 74.8 mg/kg、速效磷 14.1 mg/kg、速效钾 110.5 mg/kg，pH 7.8。

### 1.2 试验材料

供试材料为坝蓂 1 号（Ba 1）和定蓂 8 号（Ding 8），其主要特征如表 1 所示。

| 表 1 供试 2 个燕麦品种的主要特性                                           |                         |                             |                       |                           |                          |              |
|---------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------------|--------------|
| Table 1 Main characteristics of two oat varieties in the test |                         |                             |                       |                           |                          |              |
| 品种<br>Variety                                                 | 皮/裸<br>Hulled/<br>naked | 生育期<br>Growth<br>period (d) | 穗型<br>Panicle<br>type | 小穗数<br>Spikelet<br>number | 熟期<br>Maturity<br>period | 来源<br>Origin |
| Ba 1                                                          | 裸                       | 86~95                       | 周散                    | 21                        | 中熟                       | 张家口市农业科学院    |
| Ding 8                                                        | 裸                       | 86~90                       | 周散                    | 24                        | 中熟                       | 定西市农业科学研究院   |

### 1.3 试验设计

采用单因素随机区组设计，2 个燕麦品种各重复 4 次，共 8 个小区，小区面积为 15 m<sup>2</sup>（3 m×5 m）。于 2020 年 5 月 16 日进行播种，8 月 15 日收获。播种量为 150 kg/hm<sup>2</sup>，播种前一次性施用 150 kg/hm<sup>2</sup> 复合肥（N:P:K=15:15:15）作为基肥，行距 25 cm，其余管理和当地田间管理一致。

### 1.4 测定项目与方法

1.4.1 DMA 分别于苗期、分蘖期、拔节期、抽穗开花期、灌浆期和成熟期取样。每个小区分别选取长势基本一致的 10 株植株，套纸袋，在烘箱中 150 °C 杀青 30 min，80 °C 烘干至恒重，使用电子天平测量单株 DMA。

1.4.2 籽粒产量 于成熟期，每小区选取 1 m<sup>2</sup> 风干后脱粒，测定籽粒产量。

1.4.3 Richards 模型及特征参数 Richards 模型是非线性方程，包含  $A$ 、 $b$ 、 $c$  和  $N$  4 个参数，呈“S”型曲线。以 DMA 为因变量  $Y$ ，燕麦植株出苗后天数  $x$  为自变量，公式如下：

$$Y = \frac{A}{(1 + e^{b-cx})^{\frac{1}{N}}} \quad (1)$$

式中， $A$  为 DMA 上限值，即终极生长量； $b$  为初值参数（反映燕麦植株初始生长状态与终极生长量的比例关系）； $c$  为生长速率参数； $N$  为形状参数（反映燕麦植株生长过程中资源分配或环境限制对生长速率的调节，当  $N$  为 1 时为 Logistic 模型）。

对方程（1）求一阶导数得 DMA 速率（即单位时间内地上部的干物质积累量），求导公式如下：

$$V_{DMA} = \frac{dY}{dx} = \frac{Ace^{b-cx}}{N(e^{b-cx} + 1)^{\frac{N+1}{N}}} \quad (2)$$

对方程（2）求导得到二阶导数，即  $V_{DMA}$  随出苗后天数  $x$  的变化而变化的速率方程，求导公式如下：

$$V_{V_{DMA}} = \frac{Ac^2e^{2b-2cx}(\frac{1}{N} + 1)}{N(e^{b-cx} + 1)^{\frac{1}{N}+2}} - \frac{Ac^2e^{b-cx}}{N(e^{b-cx} + 1)^{\frac{1}{N+1}}} \quad (3)$$

令  $Y$  二阶导数等于 0 时可以求得 DMA 最大速率时的  $x_{max}$ ：

$$x_{max} = \frac{b - \ln N}{c} \quad (4)$$

将（4）式代入（3）式可求得 DMA 的最大速率：

$$V_{max} = Ac(N+1)^{1+\frac{1}{N}} \quad (5)$$

将（4）式代入（2）式可得在生长速率为  $V_{max}$  时的 DMA  $Y_{V_{max}}$ ，及  $Y_{V_{max}}$  所占 DMA 终值  $A$  的百分比  $I$ ：

$$Y_{V_{max}} = \frac{A}{(N+1)^{\frac{1}{N}}} \quad (6)$$

$$I = \frac{Y_{V_{max}}}{A} \times 100 \quad (7)$$

对公式（3）在 0 到  $A$  上积分再平均可得 DMA 的平均生长速率  $V_{avg}$ ：

$$V_{avg} = \frac{1}{A} \int_{Y=0}^{Y=A} \frac{dY}{dx} dx = \frac{Ac}{2(N+2)} \quad (8)$$

DMA 速率的变化率方程  $V_{DMA}$  有 2 个拐点, 可将 DMA 过程划分为前、中、后期, 对方程 (4) 求三阶导数并令其等于 0, 可分别得到 2 个拐点在横坐标上的坐标值  $x_1$ 、 $x_2$ :

$$x_1 = \frac{-\ln(\frac{N^2+3N+N\sqrt{N^2+6N+5}}{2e^b})}{c} \quad (9)$$

$$x_2 = \frac{-\ln(\frac{N^2+3N-N\sqrt{N^2+6N+5}}{2e^b})}{c} \quad (10)$$

DMA 在  $[0, x_1]$  为渐增期, 在  $[x_1, x_2]$  为快增期, 在  $[x_2, x_3]$  为缓增期。令  $x_2$  与  $x_1$  相减得到快增期的总天数  $\Delta x$ , 公式为:

$$\Delta x = x_2 - x_1 \quad (11)$$

将  $x_1$  代入 (1) 式可得渐增期干物质积累量  $y_1$ , 将  $x_2$  和  $x_1$  分别代入 (1) 式并令其相减得到快增期干物质积累量  $y_2$ , 将  $x_3$  和  $x_2$  分别代入 (1) 式并令其相减得到缓增期干物质积累量  $y_3$ , 公式为:

$$y_1 = \frac{A}{(1+e^{b-cx_1})^{\frac{1}{N}}} \quad (12)$$

$$y_2 = \frac{A}{(1+e^{b-cx_2})^{\frac{1}{N}}} - \frac{A}{(1+e^{b-cx_1})^{\frac{1}{N}}} \quad (13)$$

$$y_3 = \frac{A}{(1+e^{b-cx_3})^{\frac{1}{N}}} - \frac{A}{(1+e^{b-cx_2})^{\frac{1}{N}}} \quad (14)$$

$$Y(\%) = \frac{y_2}{y_1 + y_2 + y_3} \times 100 \quad (15)$$

#### 1.4.4 Richards 模型有效性检验 用决定系数

(coefficient of determination,  $R^2$ )、标准化的均方根误差 (normalized RMSE,  $nRMSE$ ) 和平均绝对误差 (average absolute error,  $AAE$ ) 对方程的拟合效果进行评估, 计算公式为:

$$R^2 = \left\{ \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{S})(S_i - \bar{S})}{[\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2]^{0.5} [\sum_{i=1}^n (S_i - \bar{S})^2]^{0.5}} \right\}^2 \quad (16)$$

$$nRMSE = \frac{[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (S_i - O_i)^2]^{0.5}}{\bar{O}} \times 100 \quad (17)$$

$$AAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |O_i - S_i| \quad (18)$$

式中,  $n$  为样本容量,  $S_i$  为模拟值,  $O_i$  为观测值;  $\bar{S}$  为  $S_i$  的平均值 ( $i=1, 2, \dots, n$ ),  $\bar{O}$  为  $O_i$  的平均值 ( $i=1, 2, \dots, n$ )。  $R^2$  越接近 1,  $AAE$  越小, 方程拟合效果越好;  $nRMSE < 10\%$ 、 $10\% \sim 20\%$ 、 $20\% \sim 30\%$  和  $> 30\%$  分别表示模拟效果优秀、良好、合理和较差。

#### 1.5 数据处理

采用 Curve Expert 软件对 DMA 和出苗后天数的关系进行拟合并求解其特征参数, 采用 Matlab 2019 软件对 Richards 方程进行求导, 采用 IBM SPSS Statistics 27 进行方差分析, 采用 Origin 软件制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 燕麦品种的产量及其构成因素

如表 2 所示, Ding 8 的穗长显著高于 Ba 1, 增幅 52.37%。在产量构成因素方面, Ba 1 表现出显

表 2 2 个燕麦品种的产量及其构成因素  
Table 2 Yield and its components of two oat varieties

| 品种<br>Variety | 穗长<br>Spike length (cm) | 小穗数<br>Spikelet number | 穗粒数<br>Grains per spike | 籽粒产量<br>Grain yield (kg/hm <sup>2</sup> ) | 千粒重<br>1000-grain weight (g) |
|---------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Ba 1          | 13.90±1.19b             | 26.75±3.40a            | 56.25±4.11a             | 2465.75±110.51a                           | 22.59±0.96a                  |
| Ding 8        | 21.18±1.62a             | 21.50±2.65a            | 38.75±5.44b             | 2010.53±69.47b                            | 20.70±0.77a                  |

不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ). The same below.

著优势, 其穗粒数显著增加 45.16%, 籽粒产量显著提高 22.64%。虽然 Ba 1 的小穗数较 Ding 8 增加 24.41%, 千粒重提高 9.13%, 但差异均未达到显著水平。

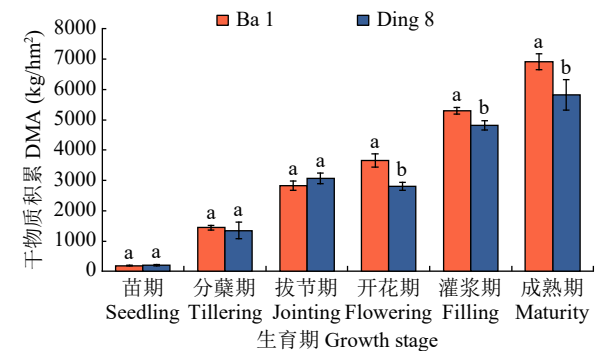
### 2.2 燕麦品种不同生育时期的 DMA

由图 1 可知, 参试 2 个品种的 DMA 由苗期至成熟期逐渐增大, Ba 1 的 DMA 在 182.54~

6917.78 kg/hm<sup>2</sup>, Ding 8 的 DMA 在 198.72~5818.40 kg/hm<sup>2</sup>。除去苗期及拔节期外, 其余生育时期 Ba 1 的 DMA 均高于 Ding 8, 增幅在 7.52%~30.43%, 其中开花期、灌浆期和成熟期分别显著提高了 30.43%、10.29%和 18.89%。

### 2.3 2 个燕麦品种 DMA 动态过程

利用 Richards 模型拟合 Ba 1 和 Ding 8 在相同



不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。  
Different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 1 不同生育阶段 2 个燕麦品种的干物质积累量  
Fig.1 DMA in two oat varieties at different growth periods

田间条件下的 DMA 动态积累过程，方程拟合的情况见图 2，方程各参数及  $R^2$  见表 3。Ba 1 的拟合方程为  $y=3.025/(1+e^{-0.423-0.039x})^{1/0.141}$ ， $R^2=0.987$ ；Ding 8

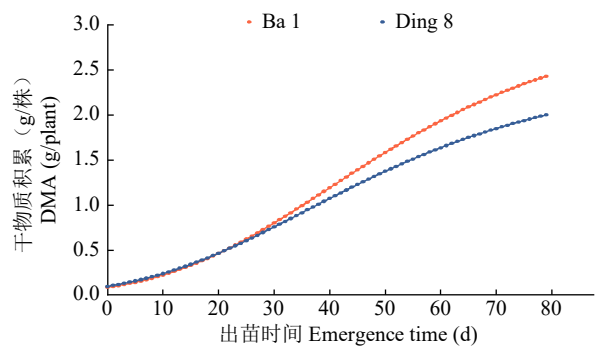


图 2 燕麦品种 Richards 模型拟合  
Fig.2 Fitting of Richards model for oat varieties

表 3 2 个燕麦品种 DMA 动态变化过程的 Richards 模型曲线参数

| 品种<br>Variety | 曲线参数 Curve parameters |        |       |       | $R^2$ |
|---------------|-----------------------|--------|-------|-------|-------|
|               | $A$                   | $b$    | $c$   | $N$   |       |
| Ba 1          | 3.025                 | -0.423 | 0.039 | 0.141 | 0.987 |
| Ding 8        | 2.449                 | -1.134 | 0.037 | 0.086 | 0.953 |

的拟合方程为  $y=2.449/(1+e^{-1.134-0.037x})^{1/0.086}$ ， $R^2=0.953$ 。说明 Richards 模型可以很好地表达 2 个燕麦品种 DMA 随生育时间的动态变化。

2 个燕麦品种 DMA 动态积累过程及速率动态变化的特征参数见表 4。Ding 8 比 Ba 1 提前 4 d 进入 DMA 最大速率的时期，但 Ba 1 的 DMA 最大速率较 Ding 8 显著提高了 30.77%，所以当 DMA 的  $V=V_{\max}$  时，Ba 1 DMA 较 Ding 8 显著提高了 25.00%，并且 Ba 1 在这个时期的 DMA 占全部 DMA 的百分比比较 Ding 8 显著提高了 2.52%。Ba 1 的 DMA 平均增长速率 ( $V_{\text{avg}}$ ) 较 Ding 8 显著提高了 50.00%。Ding 8 较 Ba 1 提前 4.52 d 进入 DMA 快增期，并且提前 7.24 d 结束，即表明 Ba 1 虽进入快增期较晚，但是持续时间较 Ding 8 长 2.73 d。渐增期、快增期 Ba 1 的 DMA 较 Ding 8 分别显著提高了 36.36%和 30.99%，缓增期 Ba 1 的 DMA 较 Ding 8 降低了 21.62%。在快增期，Ba 1 的 DMA 占全部 DMA 的百分比比较 Ding 8 提高了 7.51%。

表 4 2 个燕麦品种 DMA 特征参数  
Table 4 DMA characteristic parameters of two oat varieties

| 品种<br>Variety | $x_{\max}$ (d) | $V_{\max}$ [g/(株·天)]<br>$V_{\max}$ [g/(plant·day)] | $Y_{V\max}$ (g/株)<br>$Y_{V\max}$ (g/plant) | $I$ (%)     | $V_{\text{avg}}$ [g/(株·天)]<br>$V_{\text{avg}}$ [g/(plant·day)] | $x_1$ (d)   |
|---------------|----------------|----------------------------------------------------|--------------------------------------------|-------------|----------------------------------------------------------------|-------------|
| Ba 1          | 40.22±2.25a    | 0.34±0.01a                                         | 1.20±0.09a                                 | 39.40±0.28a | 0.03±0.001a                                                    | 13.51±0.85a |
| Ding 8        | 36.22±4.68a    | 0.26±0.01b                                         | 0.96±0.17b                                 | 38.43±0.44b | 0.02±0.001b                                                    | 8.99±1.29b  |

| 品种<br>Variety | $x_2$ (d)   | $\Delta x$ (d) | $y_1$ (g/株)<br>$y_1$ (g/plant) | $y_2$ (g/株)<br>$y_2$ (g/plant) | $y_3$ (g/株)<br>$y_3$ (g/plant) | $z$ (%)     |
|---------------|-------------|----------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------|
| Ba 1          | 66.94±4.07a | 53.44±3.87a    | 0.30±0.02a                     | 1.86±0.13a                     | 0.29±0.09a                     | 76.01±3.02a |
| Ding 8        | 59.70±6.17a | 50.71±5.74a    | 0.22±0.05b                     | 1.42±0.18b                     | 0.37±0.10a                     | 70.70±5.18a |

$z$ : 快增期 DMA 占总积累量的百分比。  
 $z$ : the percentage of DMA during the rapid growth phase relative to the total accumulation.

2.4 燕麦品种的内源激素含量

由图 3 可知，灌浆期燕麦叶片的 IAA 含量为 0.09~0.14  $\mu\text{mol/g}$ ，Ba 1 比 Ding 8 显著提高了 55.56%。GA 的含量为 1.71~1.80  $\text{nmol/g}$ ，Ba 1 比 Ding 8 显著提高了 5.26%。Z 含量为 55.20~59.99  $\text{ng}\cdot\text{FW/g}$ ，Ba 1 比 Ding 8 显著提高了 8.69%。ZR 为 54.52~66.37  $\text{ng}\cdot\text{FW/g}$ ，Ba 1 比 Ding 8 显著提

高了 21.74%。

2.5 燕麦干物质积累、内源激素与产量指标的关联性

2.5.1 相关性分析 计算 12 个 DMA 特征值、内源激素和产量指标之间的相关系数，得到相关系数矩阵（图 4）。

在产量方面，除  $y_3$  外，其他 DMA 特征值均与

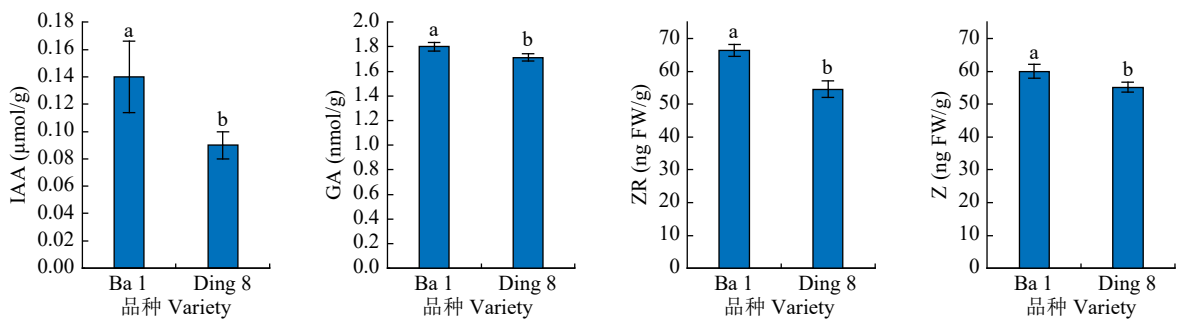
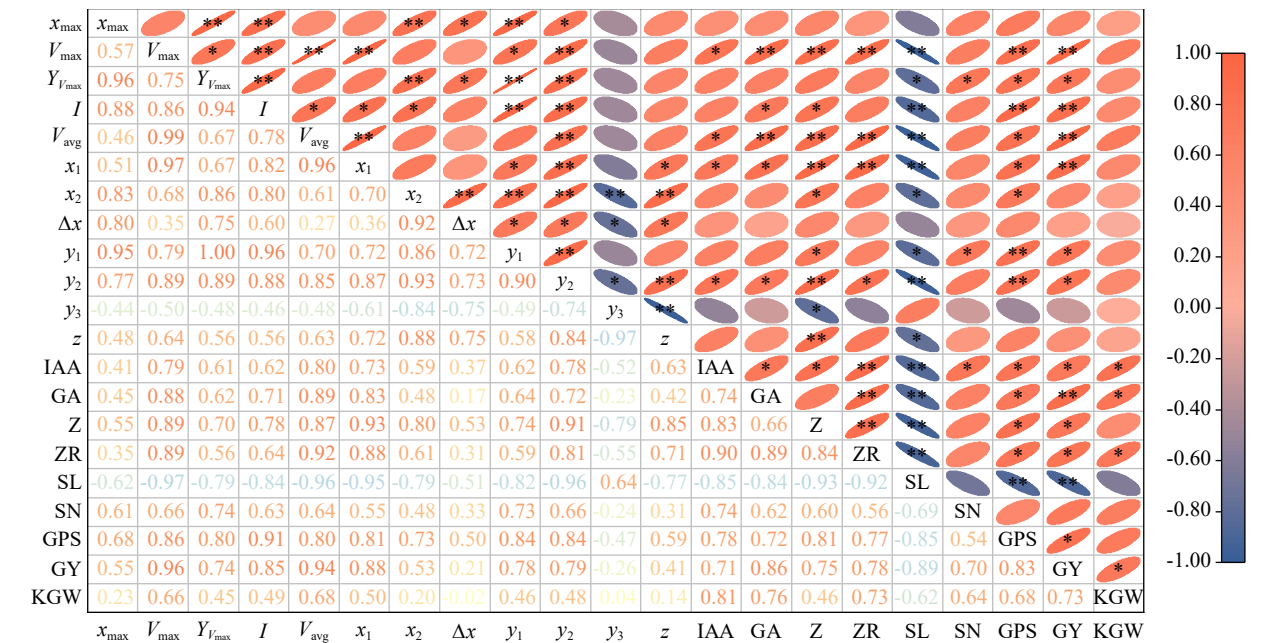


图 3 2 个燕麦品种的内源激素含量

Fig.3 The contents of endogenous hormones in two oat varieties



“\*”表示相关性显著 ( $P < 0.05$ ), “\*\*”表示相关性极显著 ( $P < 0.01$ )。SL: 穗长; SN: 小穗数; GPS: 穗粒数; GY: 籽粒产量; KGW: 千粒重。z: 快增期 DMA 占总积累量的百分比。

“\*” indicates significant correlation ( $P < 0.05$ ), “\*\*” indicates extremely significant correlation ( $P < 0.01$ ). SL: spike length; SN: spikelets number; GPS: grains per spike; GY: grain yield; KGW: 1000-grain weight. z: the percentage of DMA during the rapid growth phase relative to the total accumulation.

图 4 干物质积累、内源激素与燕麦产量相关性分析

Fig.4 Analysis of the correlation among dry matter accumulation, endogenous hormones, and yield of oats

籽粒产量呈正相关。其中,  $V_{\max}$ 、 $z$ 、 $V_{\text{avg}}$  和  $x_1$  与籽粒产量呈极显著正相关;  $Y_{\text{max}}$ 、 $y_1$  和  $y_2$  与籽粒产量呈显著正相关。除穗长外, 其他农艺性状均与籽粒产量正相关, 但仅穗粒数达到显著水平。

籽粒产量与 GA 呈极显著正相关, 并且与 IAA、Z、ZR 呈显著正相关。除  $y_3$  以外, 其余各 DMA 特征值均与内源激素的含量呈正相关。其中 IAA 与  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$ 、 $x_1$ 、 $y_2$  呈显著正相关, 并且与小穗数、穗粒数及千粒重呈显著正相关。GA 与  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$  呈极显著正相关, 并与穗粒数、千粒重呈显著正相关。Z 与  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$ 、 $x_1$ 、 $y_2$ 、 $z$  呈极显著正相关, 与  $x_2$ 、 $I$ 、 $y_1$  呈显著正相关。此外, ZR 与  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$ 、 $x_1$  呈极显著正相关, 与  $y_2$  呈显著正相关。除穗长

外, 其余农艺性状均与 Z 和 ZR 的含量呈正相关, 其中穗粒数和 Z 与 ZR 呈显著正相关, 并且千粒重也与 ZR 呈显著正相关。

2.5.2 多元线性回归分析 为确定每个 DMA 特征值、内源激素含量以及农艺性状对产量的效应及综合效应, 以便聚焦 DMA 特征的核心指标, 构建产量动态响应调控体系。对上述各因子进行多元回归分析, 得到线性回归方程  $y=371.78+11415.09X_1-75.63X_5-11.97X_{11}$ ,  $R=0.9907$ ,  $F=70.41$ ,  $V_{\max}$  ( $X_1$ )、 $x_1$  ( $X_5$ )、ZR ( $X_{11}$ ) 与产量 ( $y$ ) 呈极显著相关关系。

2.5.3 通径分析 最优多元线性回归方程中的偏回归系数表示燕麦干物质积累与转运特征值、Z、ZR 以及农艺性状对产量的具体效应, 但实践中还

需评定这些特征值的相对重要性，以利于抓住关键因素，达到调整和控制产量响应量的目的。因此进一步进行途径分析，分析结果见表 5， $V_{\max}$  ( $X_1$ )、 $x_1$  ( $X_5$ ) 和 ZR ( $X_{11}$ ) 决定了产量变异的 98.14%，说明此方程中影响因子较为充分地解释了燕麦产量的变异。直接途径系数大小依次为  $V_{\max}$  ( $X_1$ ) >  $x_1$  ( $X_5$ ) > ZR ( $X_{11}$ )。其中， $V_{\max}$  ( $X_1$ ) 具有直接

促进作用，直接途径系数为 1.9888； $x_1$  ( $X_5$ ) 和 ZR ( $X_9$ ) 的直接途径系数分别为 -0.7672 和 -0.3221，表明具有抑制作用。3 个因子中，只有  $V_{\max}$  ( $X_1$ ) 的直接途径系数大于间接途径系数之和，说明  $V_{\max}$  ( $X_1$ ) 对燕麦产量的影响主要表现在直接作用上。然而， $x_1$  ( $X_5$ ) 和 ZR ( $X_9$ ) 的间接途径系数之和大于直接途径系数，说明这 2 个因子对燕麦产量的影

表 5 干物质积累、内源激素与燕麦产量的途径分析  
Table 5 Pathway analysis of dry matter accumulation, endogenous hormones and oat yield

| 自变量<br>Independent variable | 直接途径系数<br>Direct path coefficient | 间接途径系数 Indirect path coefficient |         |         |          | 剩余途径系数<br>Residual path coefficient |
|-----------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|---------|---------|----------|-------------------------------------|
|                             |                                   | $X_1$                            | $X_5$   | $X_9$   | 合计 Total |                                     |
| $V_{\max}, X_1$             | 1.9888                            |                                  | -0.7430 | -0.2881 | -1.0311  | 0.1363                              |
| $x_1, X_5$                  | -0.7672                           | 1.9260                           |         |         | 1.6424   |                                     |
| ZR, $X_9$                   | -0.3221                           | 1.7791                           | -0.6755 | -0.2836 | 1.1216   |                                     |

响主要体现在间接作用上，而非直接作用。

### 3 讨论

#### 3.1 燕麦 DMA 对产量的影响

作物 DMA 是产量形成的主要物质基础，DMA 越大往往会使产量增加，植株生长前期（苗期至开花期）DMA 较慢，从开花期后 DMA 及其速率开始逐渐增大，这种前期少后期多的现象反映了产量的形成过程<sup>[25]</sup>。品种间 DMA 存在遗传差异，前人<sup>[26]</sup>研究表明高产品种不仅 DMA 速率更快，而且干物质的转移量和转运速率也会更快。本研究发现，Ba 1 在除拔节期以外的生长前期 DMA 均大于 Ding 8，并且在生长中后期 DMA 依然保持着高于 Ding 8 的水平，甚至在保证籽粒质量和产量的灌浆期仍有显著差异，这是最终导致 2 个燕麦品种在籽粒产量上表现出极显著差异的主要原因，与前人<sup>[27-28]</sup>研究一致。然而，拔节期 Ba 1 的 DMA 却不及 Ding 8，可能因为拔节期是燕麦茎秆快速伸长和构建植株结构的重要阶段，Ba 1 在此阶段通常需要更健壮的茎秆以支撑更大的穗粒，进而拥有更高的产量潜力。因此 Ba 1 在拔节期会更倾向于将资源优先分配给茎秆发育以及根系扩展，而非直接进行 DMA。

#### 3.2 DMA 的 Richards 模型拟合分析

前人<sup>[16]</sup>研究表明，通过将生长相关函数拟合，可以得出 DMA 的动态增长过程，再对参数进行分析，便能得知干物质增加的内在原因。利用 Richards 模型比 Logistic 模型更适合描述作物的“S”型生长曲线。在籽粒的灌浆过程中，快增期持续时间与

千粒重呈显著正相关，快增期越长则千粒重越大<sup>[29]</sup>。本试验通过 Richards 模型对 DMA 动态进行分析，结果表明，快增期 Ba 1 的 DMA 较 Ding 8 有显著提高，且快增期 DMA 占全生育期总 DMA 的比例亦显著提升，这是导致 Ba 1 产量显著高于 Ding 8 的重要生理机制之一。通过进一步分析 Richards 方程的数据得出，Ba 1 的 DMA 平均速率和最高速率均较 Ding 8 有显著提高。尽管 Ba 1 进入 DMA 的快增期较 Ding 8 晚，但其持续时间与 Ding 8 接近。这一结果表明，导致 Ba 1 快增期 DMA 高于 Ding 8 的主要因素是速率，而不是快增期持续时间的延长，与前人<sup>[30]</sup>研究结果一致。

提高 DMA 的  $V_{\max}$  和  $V_{\text{avg}}$  会使地上部的 DMA 增加，进而提高产量<sup>[31]</sup>。本试验发现，籽粒产量与  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$  和  $x_1$  呈极显著正相关。途径分析显示， $V_{\max}$  的直接途径系数为 1.9888，表明  $V_{\max}$  极小的波动就会导致产量大幅度变动，即  $V_{\max}$  对产量的直接作用极强，几乎无其他中间变量的干扰。虽然  $x_1$  的直接途径系数为负值，但综合间接效应后，其对产量有促进作用，说明在其他 DMA 特征值不变的前提下越晚进入 DMA 快增期，越有利于增产。这与前人<sup>[32]</sup>的研究有所区别，可能是由于燕麦在快增期前主要以营养生长为主。快增期推迟可能表明营养生长期更长，可以形成更多的光合产物，从而使植株在生殖生长期的光合产物向籽粒转运量增加，最终提升产量。然而，DMA 实际生理过程的步骤较为复杂，该过程受各种环境生态因素的制约，如光照、温度、水分、养分供应以及生物互作等，且本研究为单年单点试验，不同年份气候波动对

DMA 可能存在影响,有待进一步的研究。

### 3.3 内源激素对产量的影响

内源激素是调控作物生长发育和产量形成的关键信号物质,直接影响同化物转运和分配<sup>[33-34]</sup>。研究<sup>[35]</sup>表明,内源激素水平显著影响籽粒灌浆过程从而影响产量。本研究发现,高产品种 Ba 1 的 IAA、GA、Z 以及 ZR 含量均显著高于低产品种 Ding 8。相关性分析显示,GA、Z 和 ZR 含量与 DMA 相关参数  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$  呈极显著正相关,表明这 3 种激素主要通过提高 DMA 速率促进同化物积累,而非延长积累时间。并且 Z 和 ZR 与  $x_1$  呈极显著正相关,表明 Z 和 ZR 可能调控快增期的启动。这与李秀菊等<sup>[36]</sup>发现 ZR 含量最大值出现的早晚与小麦籽粒灌浆峰值出现时间存在相关性的结果相似。此外,Z 与  $y_2$  呈极显著相关,ZR 和 IAA 与  $y_2$  呈显著相关,表明 Z、ZR 和 IAA 也会调控快增期的 DMA。Z+ZR 含量的增加可以使穗型增大,进而提高产量<sup>[37]</sup>。且 ZR 含量与穗粒数呈显著正相关,保持较高的 ZR 含量,会增加籽粒产量<sup>[38]</sup>。本研究同样发现,Z 和 ZR 含量与穗粒数呈显著正相关,表明二者可能通过促进穗发育增加穗粒数,从而提高产量。通径分析表明,ZR 主要通过间接作用促进产量。然而本研究仅测定灌浆期叶片中的内源激素,缺乏其他器官及不同灌浆时期的动态分析,未来需要通过多器官和多时点的激素检测,明确激素的时空分布以及协同机制。

## 4 结论

高产品种 Ba 1 的 DMA 和籽粒产量均显著高于低产品种 Ding 8,表明 DMA 对燕麦产量形成具有重要调控作用。相关分析表明,DMA 的  $V_{\max}$  和  $V_{\text{avg}}$  与籽粒产量呈显著正相关。Ba 1 的  $V_{\max}$  和  $V_{\text{avg}}$  较 Ding 8 分别显著提高了 30.77% 和 50.00%。DMA 快增期的起始时间 ( $x_1$ ) 对产量存在间接影响,表现为该时期出现的时间越晚,对产量的正向效应越显著。Ba 1 较 Ding 8 晚 4.52 d 进入 DMA 快增期。籽粒产量与 GA 呈极显著正相关,与 IAA、Z 和 ZR 呈显著正相关。灌浆期 Ba 1 的 GA 和 IAA 分别比 Ding 8 显著提高了 5.26% 和 55.56%,Z 和 ZR 含量分别比 Ding 8 显著提高了 8.69% 和 21.74%。燕麦内源激素含量和产量存在明显的基因型差异,高产燕麦品种在  $V_{\max}$ 、 $V_{\text{avg}}$  和  $x_1$  等 DMA 特征参数以及内源激素含量上均表现出明显优势。

### 参考文献

- [1] 任长忠,闫金婷,董锐,等.燕麦营养成分、功能特性及其产品的研究进展.食品工业科技,2022,43(12):438-446.
- [2] 郑殿升,张宗文.大粒裸燕麦(莜麦)(*Avena nuda* L.)起源及分类问题的探讨.植物遗传资源学报,2011,12(5):667-670.
- [3] 张曼.内蒙古燕麦品质特性及指纹特征研究.呼和浩特:内蒙古农业大学,2014.
- [4] 孟彦彤,张东杰,薛勇,等.燕麦 $\beta$ -葡聚糖的功效研究进展.中国粮油学报,2024,39(2):196-205.
- [5] Zheng K, Jiang Q T, Wei L, et al. Characterization of starch morphology, composition, physicochemical properties and gene expressions in oat. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(1): 20-28.
- [6] Spaen J, Silva J V C. Oat proteins: Review of extraction methods and techno-functionality for liquid and semi-solid applications. LWT-Food Science and Technology, 2021, 147: 111478.
- [7] 秦琳,李曦,赵珊,等.裸燕麦膳食纤维组成含量研究及优异资源筛选.麦类作物学报,2023,43(6):729-737.
- [8] 任长忠,崔林,何峰,等.我国燕麦产业技术体系建设与发展.吉林农业大学学报,2018,40(4):524-532.
- [9] 魏廷邦,柴强,王伟民,等.水氮耦合及种植密度对绿洲灌区玉米光合作用和干物质积累特征的调控效应.中国农业科学,2019,52(3):428-444.
- [10] 郝倩倩,兰会杰,董文楠,等.施氮量和种植密度对强筋小麦冠层光截获特性和籽粒产量的影响.麦类作物学报,2025,45(4):482-491.
- [11] 赵刚,张建军,党翼,等.黄土旱塬区秸秆覆盖量对不同降雨年型土壤水温效应和冬小麦产量的影响.作物学报,2025,51(6):1643-1653.
- [12] 王信理.在作物干物质积累的动态模拟中如何合理运用 Logistic 方程.农业气象,1986,7(1):14-19.
- [13] Richards F J. A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany, 1959, 10(2): 290-301.
- [14] 韩湘玲,孔扬庄,陈流.气候与玉米生产力初步分析.农业气象,1984,5(2):15-20.
- [15] 沈能展,梁荣欣.大豆群体生产力与太阳辐射气温及降水关系的试验研究.农业气象,1984,5(1):12-16.
- [16] 苏李君,刘云鹤,王全九.基于有效积温的中国水稻生长模型的构建.农业工程学报,2020,36(1):162-174.
- [17] 蔡甲冰,常宏芳,陈鹤,等.基于不同有效积温的玉米干物质积累量模拟.农业机械学报,2020,51(5):263-271.
- [18] 吴胜,段玉,张婷婷,等.基于 Richards 模型研究不同水氮水平对向日葵干物质积累与产量的影响.灌溉排水学报,2023,42(7):34-44.
- [19] 文廷刚,贾艳艳,杜小凤,等.基于 Richards 方程的水稻强、弱势籽粒灌浆特征对外源植物生长调节剂的调控响应.南京农业大学学报,2022,45(6):1107-1116.
- [20] 柳妍娣,赵宝平,张宇,等.不同基因型燕麦内源激素与灌浆期生理特性之间的关系.中国农业大学学报,2023,28(6):124-134.
- [21] Peleg Z, Reguera M, Tumimbang E, et al. Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. Plant Biotechnology Journal, 2011, 9(7): 747-758.
- [22] 段娜,贾玉奎,徐军,等.植物内源激素研究进展.中国农学通报,2015,31(2):159-165.
- [23] 骆兵,刘凤珍,万勇善,等.不同花生品种(系)荚果和子仁内源激素含量变化与干物质积累特征分析.作物学报,2013,39(11):2083-2093.

- [24] 于宁宁, 张吉旺, 任佰朝, 等. 综合农艺管理对夏玉米叶片生长发育及内源激素含量的影响. 作物学报, 2020, 46(6): 960-967.
- [25] 郑成岩, 于振文, 马兴华, 等. 高产小麦耗水特性及干物质的积累与分配. 作物学报, 2008, 34(8): 1450-1458.
- [26] 李瑞珂, 汪洋, 安志超, 等. 不同产量类型小麦品种的干物质和氮素积累转运特征. 麦类作物学报, 2018, 38(11): 1359-1364.
- [27] 姜丽娜, 张雅雯, 朱娅林, 等. 不同小麦品种籽粒灌浆特性及产量研究. 华北农学报, 2019, 34(3): 96-101.
- [28] 全锦, 孙敏, 任爱霞, 等. 高产小麦品种植株干物质积累运转、土壤耗水与产量的关系. 中国农业科学, 2020, 53(17): 3467-3478.
- [29] 孟祥宇, 刁邓超, 刘雅睿, 等. 小麦新品种西农 877 高产稳产的遗传特性解析. 作物学报, 2025, 51(5): 1261-1276.
- [30] 蔡庆生, 吴兆苏. 小麦籽粒生长各阶段干物质积累量与粒重的关系. 南京农业大学学报, 1993, 16(1): 27-32.
- [31] 尚永盼, 于爱忠, 王玉珑, 等. 绿洲灌区绿肥还田利用方式对玉米干物质积累、分配及产量的影响. 作物学报, 2024, 50(3): 686-694.
- [32] 赵姣, 郑志芳, 方艳茹, 等. 基于动态模拟模型分析冬小麦干物质积累特征对产量的影响. 作物学报, 2013, 39(2): 300-308.
- [33] 杨永岗, 张化生, 李亚莉, 等. 高原夏季胡萝卜肉质根膨大与内源激素含量的关系. 中国生态农业学报, 2011, 19(2): 342-346.
- [34] Liu Y E, Liu P, Dong S T, et al. Hormonal changes caused by the xenia effect during grain filling of normal corn and high-oil corn crosses. Crop Science, 2010, 50(1): 215-221.
- [35] 柳妍娣. 不同基因型燕麦穗粒败育生理机制研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023.
- [36] 李秀菊, 职明星, 鲁玉贞. 不同粒型小麦籽粒发育过程中细胞分裂素含量的变化. 麦类作物学报, 2005, 25(2): 42-45.
- [37] 刘昆, 黄健, 周沈琪, 等. 穗肥施氮量对不同穗型超级稻品种产量的影响及其机制. 作物学报, 2022, 48(8): 2028-2040.
- [38] 柳妍娣, 赵宝平, 张宇, 等. 不同基因型燕麦产量差异与叶片生理特性的关系. 作物学报, 2022, 48(11): 2953-2964.

## Effects of Dry Matter Accumulation and Endogenous Hormones on Yield Formation in Naked Oats Based on the Richards Model

Zhao Yaxuan<sup>1</sup>, Cui Xuemei<sup>1</sup>, Wang Qianjun<sup>2</sup>, Zheng Chengzhong<sup>2</sup>,  
Wang Fengwu<sup>2</sup>, Mei Xue<sup>2</sup>, Zhao Baoping<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University / National Outstanding Talents in Agricultural Research and Its Innovation Team, Huhhot 010018, Inner Mongolia, China; <sup>2</sup>Ulanqab Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Ulanqab 012000, Inner Mongolia, China)

**Abstract** To investigate the dry matter accumulation (DMA) characteristics and the effects of endogenous hormones on yield in oat varieties with different yield levels, this study used a high-yield variety (Ba 1) and a low-yield variety (Ding 8) as materials. A single-factor randomized block design was employed. The Richards growth curve was used to fit the DMA process, and the dynamic characteristics of DMA and yield effects were quantitatively analyzed. Correlation and path analyses were conducted to identify the main traits affecting high yield. The results showed that the grain yield of Ba 1 was significantly higher than that of Ding 8 by 22.64%. Except for the seedling and jointing stages, the DMA of Ba 1 was higher than that of Ding 8 across all growth stages, with an increase ranging from 7.52% to 30.43%. The coefficients of determination for the Richards model of the two varieties were 0.987 (Ba 1) and 0.953 (Ding 8), respectively. Correlation analysis revealed that the maximum accumulation rate ( $V_{\max}$ ) and average accumulation rate ( $V_{\text{avg}}$ ) of DMA were extremely significantly positively correlated with grain yield, and  $V_{\max}$  had a direct promoting effect on grain yield.  $V_{\max}$  and  $V_{\text{avg}}$  of Ba 1 were significantly higher than those of Ding 8 by 30.77% and 50.00%, respectively. The later the start time of the rapid growth period, the stronger the promoting effect on yield, with Ba 1 entering this period 4.52 days later than Ding 8. Furthermore, during the grain-filling stage, the contents of auxin and gibberellin (GA) in Ba 1 were significantly higher than those in Ding 8 by 55.56% and 5.26%, respectively, while the contents of zeatin and zeatin riboside (ZR) were significantly higher than those in Ding 8 by 8.69% and 21.74%, respectively. Grain yield was extremely significantly positively correlated with GA content, and ZR promoted grain yield formation through indirect effects. In conclusion, high-yield varieties exhibited significant advantages in key DMA parameters such as  $V_{\max}$  and  $V_{\text{avg}}$ , as well as in endogenous hormone contents. Therefore, breeding high-yield oat varieties should focus on the dynamic changes in DMA and the regulatory mechanisms of endogenous hormones.

**Key words** Oat; Dry matter accumulation; Richards model; Zeatin; Zeatin riboside