

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2023.05.004

陈天祥, 杨顺瑛, 苏彦华. 基于高氮投入和基因型差异的水稻氮素营养特征. 土壤, 2023, 55(5): 954–963.

## 基于高氮投入和基因型差异的水稻氮素营养特征<sup>①</sup>

陈天祥<sup>1,2</sup>, 杨顺瑛<sup>1</sup>, 苏彦华<sup>1,2\*</sup>

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 采用氮素低效品种武育梗 3(WY3)、氮素吸收高效品种连梗 7(LJ7)和氮素吸收利用双高效品种南梗 9108(NJ9), 开展了包括不施氮肥(LN)、适宜或减量氮肥投入(MN, 200 kg/hm<sup>2</sup>)和过量施氮(HN, 350 kg/hm<sup>2</sup>)三个条件的田间试验, 探究了不同基因型差异的水稻植株整体和关键功能叶含氮量对施氮水平的响应, 及其导致的光合特征的变化对氮素利用效率的作用特征。结果表明: 在生育后期, 氮高效品种的干物质和氮素积累强于氮低效品种。在 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 在齐穗期至完熟期干物质积累量相比 WY3 分别高 46.44% 和 29.12%, 氮素积累量分别高 26.28% 和 32.31%; 在该条件下, 施用穗肥后 27 d 的时间段内(灌浆阶段), WY3 的剑叶氮含量降低 21.86%, LJ7 和 NJ9 的剑叶氮含量分别降低 26.3% 和 34.74%, 降幅次序为 NJ9>LJ7>WY3, LJ7 和 NJ9 的剑叶干重、光合速率、气孔导度、单穗重和产量显著高于 WY3, 氮高效品种的氮素利用效率指标优于 WY3。在 HN 条件下, LJ7 和 NJ9 在灌浆阶段的干物质和氮素积累量仍高于 WY3, 剑叶干重、气孔导度和单穗重显著优于 WY3, 剑叶氮含量的降低幅度依次为 NJ9>WY3>LJ7, LJ7 的剑叶光合速率、穗数和产量低于 NJ9 和 WY3, 各品种氮素收获指数(NHI)不存在明显差异; LJ7 作为氮高效吸收品种, 其较高的氮肥吸收效率(RE<sub>N</sub>)导致其对高氮投入较为敏感, 氮素生理效率(PE<sub>N</sub>)和氮肥农学效率(AE<sub>N</sub>)低于 WY3 和 NJ9。可见, 在适宜或减施氮的条件下, 氮高效品种光合同化物转运能力强, 产量和氮素利用效率最优; 但高量氮投入时, 氮高效吸收品种对氮素施用量耐性较弱, 光合同化物转运减弱导致产量显著降低, 氮肥利用效率相比其他品种降低更明显。

**关键词:** 水稻; 过量施氮; 氮素利用效率; 光合速率

**中图分类号:** S511.2; Q945.1 **文献标志码:** A

## Characteristics of Nitrogen Nutrition in Rice Based on High Nitrogen Input and Genotype Differences

CHEN Tianxiang<sup>1,2</sup>, YANG Shunying<sup>1</sup>, SU Yanhua<sup>1,2\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** A field experiment with a low nitrogen efficiency rice variety (Wuyujing3, WY3), a high nitrogen absorption efficiency rice variety (Lianjing7, LJ7) and a high nitrogen absorption and utilization efficiency rice variety (Nanjing 9108, NJ9), was conducted under three conditions including no nitrogen (LN), moderate or reduced nitrogen fertilizer input (MN, 200 kg/hm<sup>2</sup>) and excessive nitrogen application (HN, 350 kg/hm<sup>2</sup>). The response of nitrogen contents in the whole rice plant and key function leaf to nitrogen application and the effect of this change to photosynthetic characteristics and nitrogen use efficiency were explored. The results showed that the dry matter and nitrogen accumulation of nitrogen efficient varieties were stronger than that of nitrogen inefficient varieties at the late growth stage. Under MN condition, dry matter accumulation of LJ7 and NJ9 from full heading stage to mature stage increased by 46.44% and 29.12% respectively while nitrogen accumulation increased by 26.28% and 32.31% respectively compared with that of WY3 during the same stage. Meanwhile, under the MN condition, nitrogen concentration decreased by 21.86% in WY3 flag leaves during 27 days after applied the heading stage top-dressing (grain filling stage), and decreased by 26.3% and 34.74% respectively in LJ7 and NJ9 flag leaves, the order of decreasing range was NJ9>LJ7>WY3. Dry weight, photosynthetic efficiency ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of the flag leaves, weight per panicle and yield of LJ7 and NJ9 were significant Cy increased compared with these of WY3, and the nitrogen use efficiency of nitrogen

①基金项目: 中国科学院战略性科技先导专项(A类)(XDA24010201)资助。

\* 通讯作者(yhsu@issas.ac.cn)

作者简介: 陈天祥(1991—), 男, 甘肃天水人, 博士研究生, 主要从事植物营养生理方面的研究。E-mail: 18795270435@163.com

efficient varieties was higher than that of WY3. Under HN condition, dry matter and nitrogen accumulation of LJ7 and NJ9 were still higher than that of WY3 during the grain filling stage, dry weight and  $G_s$  of the flag leaves, weight per panicle were higher than these of WY3. Meanwhile, under the same condition, the decreasing range of nitrogen concentration in flag leaves was  $NJ9 > WY3 > LJ7$ .  $P_n$ , panicle number and yield of LJ7 were lower than these of NJ9 and WY3. There was no significant difference about nitrogen harvest index (NHI) among different varieties. As a nitrogen strong absorption variety, high recovery nitrogen use efficiency ( $RE_N$ ) of LJ7 led to its sensitivity to high nitrogen input, its physiological nitrogen use efficiency ( $PE_N$ ) and agronomic nitrogen use efficiency ( $AE_N$ ) were lower than these of WY3 and NJ9. Therefore, under the moderate or reduced nitrogen application conditions, nitrogen efficient varieties have strong capacity of photosynthate transportation, and the yield and nitrogen use efficiency are optimal. Under the condition of excessive nitrogen application, high nitrogen absorption efficiency variety has a weak tolerance to nitrogen application rate, photosynthate transportation and nitrogen use efficiency are lower than other varieties in this test.

**Key words:** Rice; Excessive nitrogen application; Nitrogen use efficiency; Photosynthetic efficiency( $P_n$ )

氮肥的施用是调控水稻产量形成的重要栽培管理措施,合理氮肥供应水平有利于水稻生长发育进程,提高和促进产量潜力的发挥<sup>[1]</sup>。适当增加氮肥用量可提高干物质积累量、氮积累量和产量,过高的氮肥投入将影响产量和氮素生产效益<sup>[2-5]</sup>。水稻不同品种对氮素的吸收利用存在显著差异<sup>[6-7]</sup>,氮高效水稻基因型在较低氮肥水平下可以获得较高产量和氮肥利用率,筛选氮素高效基因型种质资源是改善氮素管理的重要措施<sup>[8-9]</sup>。建立绿色稻种指标体系和发展资源节约型绿色品种的提出,有利于构建资源节约型和环境友好型生产体系。近年来,水稻品种改良对其产量提升贡献显著,新培育的高产水稻品种在生产中对氮肥的需求量也越来越大<sup>[10-11]</sup>。太湖流域作为水稻主要产区,稻田氮肥平均投入量普遍超过 300 kg/hm<sup>2</sup>的水平<sup>[12-13]</sup>。高量的氮投入不仅增加了各方面的生产成本,而且造成了严重的资源消耗和环境问题<sup>[14]</sup>。当前主栽水稻品种的产量增加主要得益于品种改良过程中库容的增加。随超级杂交稻等高产品种的推广,氮肥对水稻产量的影响愈来愈大<sup>[15]</sup>。新育成的高产品种如要获得理想的产量仍然与施入大量的氮肥密不可分<sup>[16-17]</sup>。当前多数研究选择较高的施氮水平作为试验条件,对明确高氮条件下水稻品种间氮素营养特征的差异起到了至关重要的作用。而对关键生育期,不同氮效率品种植株整体和关键功能叶含氮量对施氮水平的响应,及其导致光合特征的变化对氮素利用效率的影响却鲜见报道。因此,本研究通过氮素利用特征差异较大的水稻品种开展适宜供氮(减氮)和高量供氮条件下的田间试验,目的在于明确灌浆阶段功能叶氮素水平的变化与其光合效率的关系,及其对植株氮素利用效率的影响,以期为促进水稻产量形成和氮素利用效率的进一步改善提供支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于 2019—2020 年两个稻作季在中国科学院常熟农田生态系统国家野外科学观测研究站(31°15'15" N, 120°57'43" E)进行。供试田块土壤类型为潜育型水稻土,基础土壤(0~20 cm 土层)理化性质为: pH 7.36, 有机质 46.06 g/kg, 有效氮( $NH_4^+-N+NO_3^- -N$ ) 30.93 mg/kg, 有效磷 12.82 mg/kg, 速效钾 63.8 mg/kg。

### 1.2 供试材料

本试验选用的供试水稻品种生育期在 152 d 左右,产量和氮素利用效率差异较大,均为粳稻品种,包括武育粳 3(WY3)、连粳 7(LJ7)和南粳 9108(NJ9)。其中, WY3 属迟熟中粳类型,株高 88 cm 左右,株型紧凑,叶片短挺,分蘖性较强,该品种在产量最高时的氮肥农学效率为 12.83 kg/kg<sup>[18]</sup>; LJ7 为中熟中粳,株高 95 cm 左右,分蘖中等,该品种在产量最高时的氮肥农学效率为 15.11 kg/kg<sup>[19-20]</sup>; NJ9 为迟熟中粳,株高 96.4 cm 左右,株型紧凑,长势较旺,分蘖力较强,该品种在产量最高时的氮肥农学效率为 19.6 kg/kg<sup>[21-24]</sup>。与 LJ7 和 NJ9 相比, WY3 籽粒生产特征对氮肥的响应和增产效应较弱。另外,在一般氮肥投入时, LJ7<sup>[19,25]</sup>和 NJ9<sup>[22,24]</sup>有较强的氮素吸收能力,而 WY3 的氮素吸收能力与之相比较弱<sup>[26-27]</sup>。另外,根据国家水稻数据中心的说明(<https://www.ricedata.cn/>), LJ7 和 NJ9 为超级稻,表明此二品种有较高的生产优势。根据各基因型对氮肥的利用特性和效果表现,本研究以 WY3 为氮素低效品种, LJ7 为氮素高效吸收品种, NJ9 为氮素吸收利用双高效品种。

### 1.3 试验设计和田间管理

田间试验采用裂区设计,其中以 LN(对照,不施氮)、MN(施 N 200 kg/hm<sup>2</sup>)和 HN(施 N 350 kg/hm<sup>2</sup>) 3 个氮肥处理水平为主区,重复 4 次,各个副区里的栽培品种随机排列。主区间做埂隔离,并用塑料薄膜覆盖埂体,保证单独排灌。水稻移栽株距和行距为 20 cm×20 cm。氮肥施用按照基肥:蘖肥:穗肥=5:2:3 的比例施用,基肥插秧前施入,分蘖肥在 7 月中旬施入,穗肥在 8 月中下旬施入。磷肥和钾肥以过磷酸钙和氯化钾为肥源,过磷酸钙施用量为 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 90 kg/hm<sup>2</sup>,氯化钾施用量为 K<sub>2</sub>O 120 kg/hm<sup>2</sup>,各个氮水平条件的磷肥和钾肥施用方式一致,均作为基肥一次性施入。其他管理措施统一按常规栽培要求实施。

### 1.4 测定内容

试验分别于分蘖期、齐穗期、灌浆期和完熟期采集水稻植株样品。各处理采取有代表性的植株 4 穴,用以分析生物量的差异和含氮量的变化。样品带回室内先获取鲜重,然后在 105 °C 杀青 30 min,再在 60 °C 条件下烘干至恒重,称量干重,粉碎后测定植株的含氮量。

灌浆期采集剑叶,分别在施用穗肥后 4、13 和 27 d,从每个氮处理随机选择 WY3、LJ7 和 NJ9 的均匀植株分蘖,采集 3 份叶片作为生物学重复,做好标记带回室内先称取鲜重,再烘干至恒重后称量干重,后测定其含氮量。剑叶光合参数的测定:于灌浆期在田间进行测定。以齐穗期作为基准(收获前 4 周),每个小区选择长势基本一致的植株,于灌浆盛期采用 Li-6400 XT 便携式光合测定系统(Li-Cor, Lincoln, USA)测定每株主茎剑叶的光合特征,测定时间为晴天的上午 8:30—11:30。正式测定净光合速率前,开机预热 20 min,设置光强为 1 000 μmol/(m<sup>2</sup>·s),CO<sub>2</sub> 浓度为 400 μmol/mol,流速 500 μmol/s。

植株样品采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮,消化液中的含氮量使用化学分析仪(Smartchem 200, Westco Co., Italy)进行测定。

完熟期,各试验小区随机收获 1 m<sup>2</sup> 水稻,脱粒,自然风干后进行产量测定。另外,各处理不同株系水稻收获长势均匀的植株,标记后装入尼龙网袋带回室内,用于后期的考种。分样前先统计每份样品的有效穗数、穗粒数和单穗重等指标,然后将稻穗进行手工脱粒并收集所有实粒,测定籽粒千粒重。

### 1.5 相关指标计算

本研究氮素利用效率的计算和评价指标分别采用氮素收获指数、氮素生理效率、氮肥吸收效率和氮

肥农学效率<sup>[28-29]</sup>。

氮素收获指数(NHI, %)=籽粒含氮量/植株吸氮量×100

氮素生理效率(PE<sub>N</sub>, kg/kg)=(施氮区稻谷产量-空白区稻谷产量)/(施氮区植株氮积累量-空白区植株氮积累量)

氮肥吸收效率(RE<sub>N</sub>, %)=(施氮区植株氮积累量-空白区植株氮积累量)/施氮量×100

氮肥农学效率(AE<sub>N</sub>, kg/kg)=(施氮区稻谷产量-空白区稻谷产量)/施氮量

齐穗期至完熟期的干物质积累量(t/hm<sup>2</sup>)=完熟期的干物质量-齐穗期的干物质量

齐穗期至完熟期的氮素积累量(kg/hm<sup>2</sup>)=完熟期的氮素积累量-齐穗期的氮素积累量

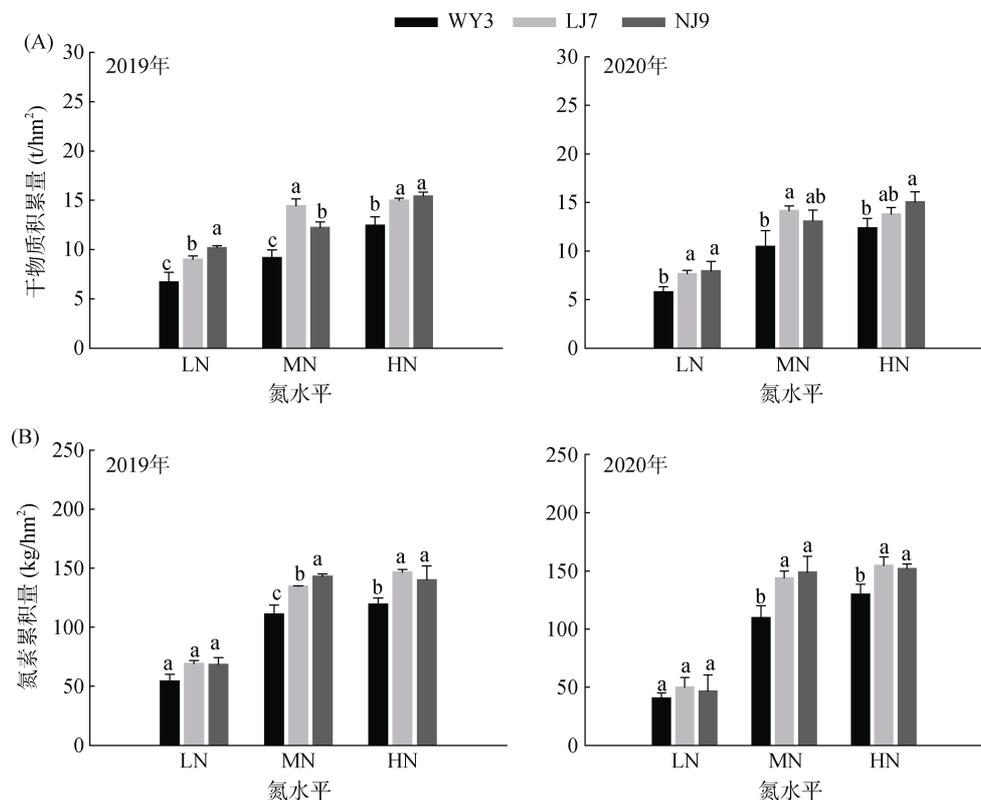
### 1.6 数据统计

试验数据采用 Microsoft Excel 2019 软件进行处理,利用 SPSS 13.0 软件进行统计和方差分析,并基于邓肯新复极差法进行显著性检验,采用 Sigmaplot 12.5 软件进行制图,图表中数据表示方式为:平均值 ± 标准误,显著性水平为 P<0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 齐穗期至完熟期不同水稻品种植株氮素和干物质积累的差异

由图 1 分析得出,增施氮肥条件下,两个氮高效品种在齐穗期至完熟期的干物质积累量和氮素积累量呈现比较明显的升高趋势,其中,在 LN 条件下,氮高效吸收品种(LJ7)和氮吸收利用双高效品种(NJ9)的干物质积累量显著高于氮低效品种(WY3),氮素积累量也有一定优势。在 MN 条件下,从 2019 年数据看, LJ7 和 NJ9 的干物质积累量分别比 WY3 高 57.45% 和 33.36%,氮素积累量分别比 WY3 高 21.28% 和 28.92%;从 2020 年数据看, LJ7 和 NJ9 的干物质积累量分别比 WY3 高 35.43% 和 24.87%,氮素积累量分别比 WY3 高 31.27% 和 35.69%; LJ7 和 NJ9 干物质积累量比 WY3 两年平均高 46.44% 和 29.12%,氮素积累量分别比 WY3 两年平均高 26.28% 和 32.31%。在 HN 条件下,从 2019 年数据看, LJ7 和 NJ9 的干物质积累量分别比 WY3 高 20.45% 和 23.82%,氮素积累量分别比 WY3 高 22.84% 和 17.38%;从 2020 年数据看, LJ7 和 NJ9 的干物质积累量分别比 WY3 高 11.35% 和 21.71%,氮素积累量分别比 WY3 高 19.24% 和 17.04%。LJ7 和 NJ9 干物质积累量分别比 WY3 两年平均高 56.81% 和



(柱图上方不同小写字母表示同一施氮水平下不同水稻品种间差异在  $P < 0.05$  水平下显著；下同)

图 1 不同施氮水平对各水稻品种齐穗期至成熟期生物量和氮素积累量的影响

Fig. 1 Effects of different nitrogen application levels on biomass and nitrogen accumulation of different varieties from heading stage to mature stage

74.34%，氮素积累量分别比 WY3 两年平均高 32.92% 和 27.98%。可见，随氮肥施用量增加，氮高效品种的干物质积累量和氮素积累量均显著高于氮低效品种，氮素积累量相比氮低效品种也存在明显优势。

## 2.2 灌浆期不同水稻品种植株生长发育特征

由图 2 看出，氮肥的施用能明显提升各水稻品种的单株生物量和氮素含量。氮高效品种 LJ7 和 NJ9 在灌浆期的单株生物量相比氮低效品种 WY3 优势明显，在 LN 和 MN 条件下，NJ9 的单株生物量显著高于 WY3；在 HN 条件下，各品种生物量无显著差异。仅在 MN 条件下，NJ9 和 LJ7 在灌浆期的植株含氮量均显著高于 WY3，其他氮水平条件下无显著差异。从两季的数据整体来看，在 LN 条件下，LJ7 和 NJ9 的单株生物量较 WY3 分别平均高 25.51% 和 36.67%，而植株含氮量各品种间不存在显著差异。在 MN 条件下，LJ7 和 NJ9 的单株生物量较 WY3 分别平均高 23.78% 和 37.75%，二者植株含氮量也均显著高于 WY3。表明 LJ7 和 NJ9 在灌浆期有较强的氮素吸收能力和向地上部的转运能力，从而促进了植株的物质生产。在过量施氮条件下(HN)，LJ7 和 NJ9

的单株生物量较 WY3 略有优势，植株含氮量无显著差异。表明各植株在过量施氮条件下仍然有较强的氮素获取能力，但是物质生产能力趋于稳定。可见，施用氮肥能较好促进灌浆期各品种单株生物量的增加，随施氮量的增加，各个品种间的单株生物量变化的趋势并不一致。在 LN 和 MN 条件下，NJ9 单株生物量均明显高于 WY3，LJ7 与 WY3 在灌浆期的单株生物量相比的差异不尽相同。仅在 MN 条件下，氮高效品种植株氮含量显著高于氮低效品种，在低氮和过量施氮时无明显不同。

## 2.3 灌浆期不同水稻品种植株剑叶氮素动态特征

如图 3 所示，剑叶作为植株进行物质生产和输出的主要功能叶片，各个氮效率基因型剑叶氮素含量在穗肥施用后表现出不同程度的变化。在施用穗肥后 4 ~ 13 d 期间，氮低效品种 WY3 在 LN 条件下剑叶含氮量有所增加，在 MN 和 HN 条件下呈现降低的趋势；在施用穗肥后 13 ~ 27 d，WY3 剑叶含氮量均表现出不同程度降低的趋势。整个灌浆期，不同施氮水平下，WY3 剑叶氮素含量表现出消耗的趋势，两年平均降低幅度分别为 20.92%、21.86% 和 29.1%。对

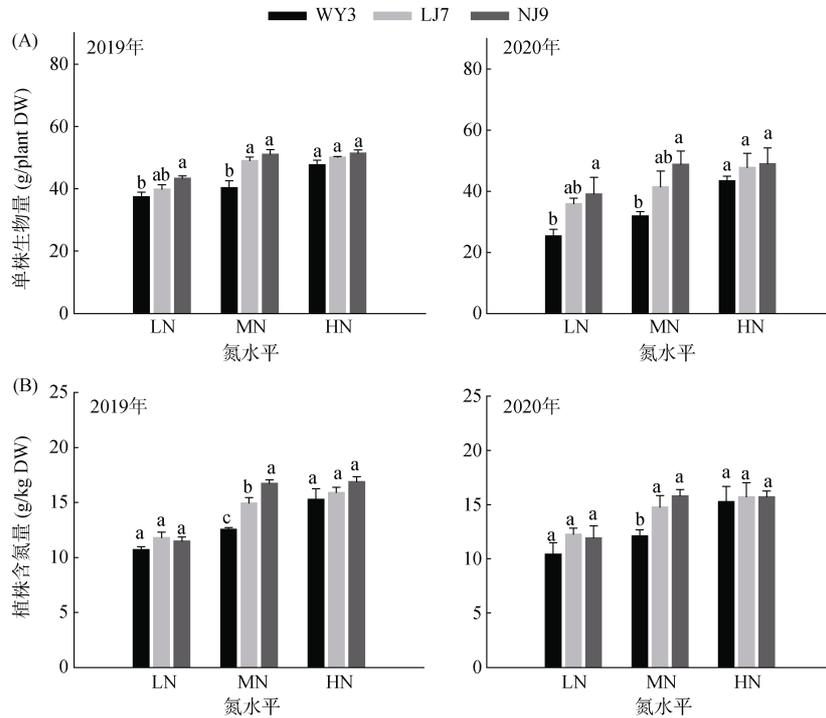


图 2 不同施氮水平对各水稻品种灌浆期植株生长发育的影响

Fig. 2 Effects of different nitrogen application levels on plant growth and development in grain filling stage

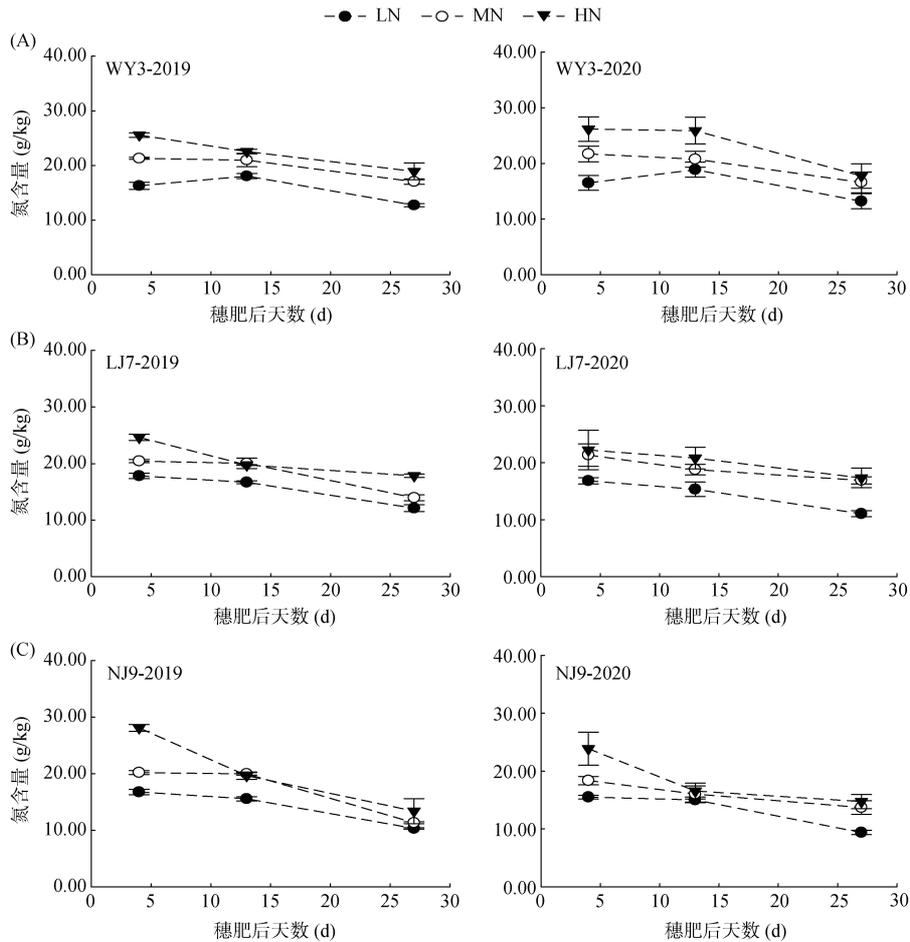


图 3 不同水稻品种灌浆期剑叶含氮量动态变化

Fig. 3 Dynamic changes of nitrogen content in flag leaves of different varieties during grain filling stage

氮高效吸收品种 LJ7 剑叶含氮量的分析发现,在施用穗肥 4~13 d 和穗肥后 13~27 d 两个时间段,随氮肥水平的增加,剑叶含氮量呈现不同程度的降低趋势。整个灌浆期,不同施氮水平下,LJ7 剑叶含氮量随之降低,平均降低幅度分别为 33.16%、26.3% 和 24.81%。对氮素吸收利用双高效品种 NJ9 剑叶含氮量的分析发现,在施用穗肥 4~13 d 和穗肥后 13~27 d 两个时间段,随氮肥水平的增加,NJ9 剑叶含氮量呈现降低的趋势。整个灌浆期,不同施氮水平下,其剑叶含氮量随之降低,两年平均降低幅度分别为 38.96%、34.74% 和 45.37%。可见,在 MN 条件下,氮高效品种剑叶的含氮同化物输出能力强于氮低效品种,氮含量的变化表明具有较高同化利用能力的水稻品种更具有氮素或含氮物质的输出优势。在 HN 条件下,WY3 的氮含量降低幅度高于 LJ7,可能是该品种剑叶生物量较小导致剑叶氮含量变化比较明显所致。

## 2.4 灌浆期不同水稻品种剑叶光合特征

通过对两个稻季不同水稻品种剑叶生物量(图 4)分析表明,LN 条件下,氮高效品种 LJ7 和 NJ9 剑叶生物量显著高于氮低效品种 WY3,分别平均高 60.21% 和 36.53%;MN 条件下,分别平均高 48.57% 和 27.24%;HN 条件下,分别平均高 72.98% 和 50.61%。对于叶片净光合速率( $P_n$ ),LN 条件下,LJ7 和 NJ9 剑叶  $P_n$  显著高于 WY3,分别平均高 10.64% 和 13.53%;MN 条件下,分别平均高 14.03% 和 28.14%;HN 条件下,品种间差异不尽相同,LJ7 的  $P_n$  显著低于同处理下的其他品种。对于气孔导度( $G_s$ ),LN 条件下,LJ7 和 NJ9 剑叶  $G_s$  显著高于 WY3,分别平均高 21.73% 和 32.12%;MN 条件下,分别平均高 61.49% 和 41.91%;HN 条件下,分别平均高 31.63% 和 24.46%,氮高效品种的气孔导度仍有显著优势。增施氮肥能够有效促进叶片生物量增加,LJ7

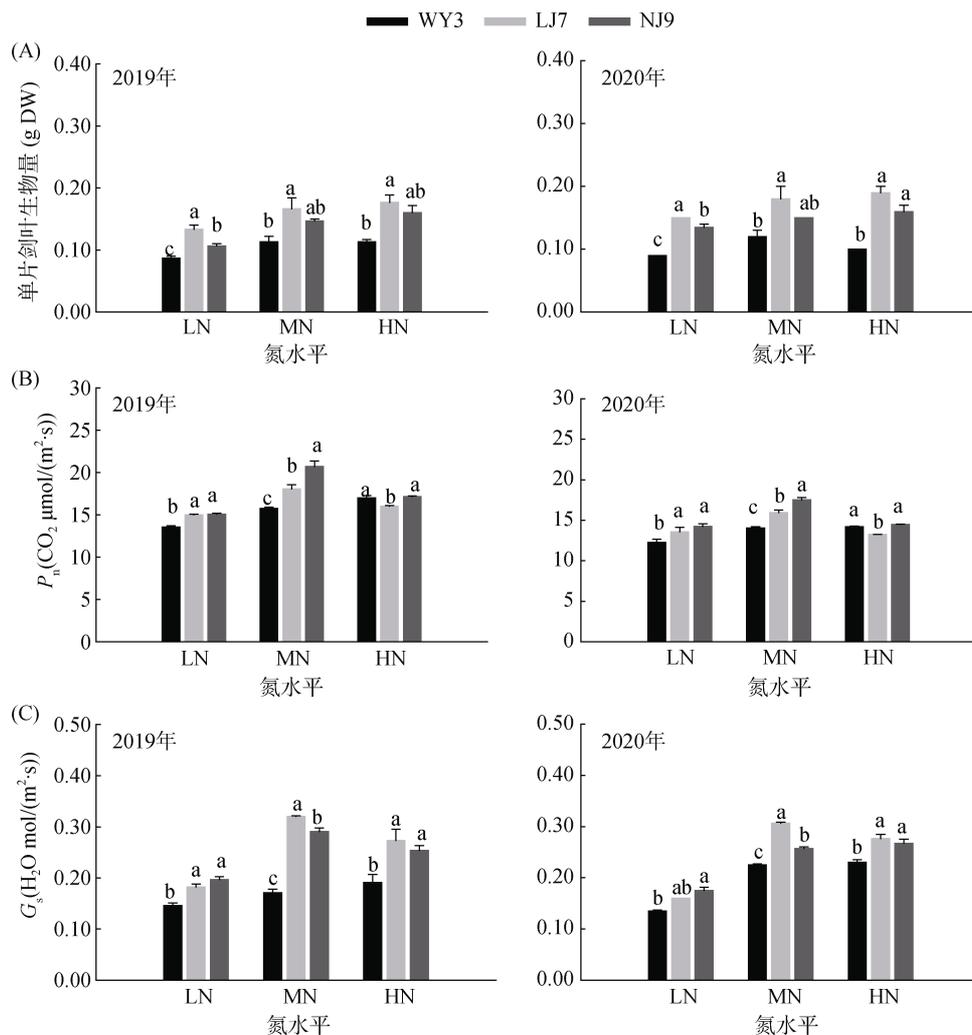


图 4 不同氮效率水稻在灌浆中期剑叶生物量和光合特性的差异

Fig. 4 Flag leaves biomass and photosynthetic characteristics of different varieties at middle filling stage

的剑叶生物量相比 WY3 和 NJ9 更高。从光合特征可以看出,氮高效品种在减氮(MN)条件下  $P_n$  最高, WY3 的  $P_n$  和  $G_s$  均为各品种中最低, 其中  $P_n$  表现为  $NJ9 > LJ7 > WY3$ , 而  $G_s$  表现为  $LJ7 > NJ9 > WY3$ 。通过上述分析可以发现, LJ7 作为氮素高效吸收品种, 光合速率虽然较高, 但同化物输出能力较弱, 且容易受施氮量影响; 在适宜施氮条件下, NJ9 相比 WY3 和 LJ7, 不仅同化能力占优, 且同化物输出能力更强。

## 2.5 不同水稻品种产量特征

由表 1 看出,氮高效品种的穗粒数均显著高于氮低效品种, 且氮素吸收利用双高效品种(NJ9)相比氮素吸收高效品种(LJ7)和氮低效品种(WY3)更有优势。各水稻品种千粒重随施氮水平的提高表现出先增加后降低的趋势。在 LN 和 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 千粒重显著低于 WY3, 而在 HN 条件下, LJ7 千粒重

显著低于 WY3 和 NJ9, 这一差异也最终体现在各品种间产量的变化上。单穗重也是评价品种间籽粒产量形成差异的重要指标。随施氮水平的增加, 各品种单穗重表现出先升高后趋于稳定的变化趋势, 而 LJ7 和 NJ9 相比 WY3 存在显著优势, 这也表明 NJ9 在籽粒生产方面存在较大的库容优势。产量测定结果表明, 在 HN 条件下, LJ7 显著低于 NJ9 和 WY3, 相比 MN 条件下的产量变异最显著; 而在 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 产量均显著高于 WY3, 平均分别高 12.58% 和 26.04%。可见, 增加施氮量对各品种有效穗数和产量特征有积极作用, 但不同品种产量构成要素对不同施氮量的响应存在明显差异, 最终影响产量高低。在 MN 和 HN 条件下, 氮素吸收利用双高效品种 NJ9 产量趋于稳定, 而氮素吸收高效品种 LJ7 在 MN 条件下产量水平最高。

表 1 不同施氮水平下各水稻品种的产量构成特征  
Table 1 Yield characteristics of different varieties under different nitrogen application levels

年份	处理	品种	有效穗数( $10^5$ No./ $hm^2$ )	穗粒数(No./panicle)	千粒重(g)	单穗重(g)	产量( $t/hm^2$ )
2019	LN	WY3	31.5 ± 0.6 b	75.0 ± 3.4 c	28.65 ± 0.02 a	1.44 ± 0.17 b	5.87 ± 0.04 c
		LJ7	34.0 ± 0.6 a	91.4 ± 4.2 b	27.66 ± 0.10 b	1.83 ± 0.13 ab	5.95 ± 0.23 b
		NJ9	35.5 ± 2.0 a	108.5 ± 2.3 a	26.06 ± 0.06 c	2.32 ± 0.22 a	6.80 ± 0.06 a
	MN	WY3	49.5 ± 1.2 ab	82.9 ± 2.2 c	33.61 ± 0.03 a	2.14 ± 0.10 b	7.93 ± 0.13 b
		LJ7	46.5 ± 0.7 b	114.0 ± 7.6 b	31.48 ± 0.01 b	2.83 ± 0.29 a	8.74 ± 0.42 a
		NJ9	52.5 ± 1.3 a	116.1 ± 4.7 a	31.00 ± 0.03 c	3.28 ± 0.04 a	9.92 ± 0.17 a
	HN	WY3	60.2 ± 1.7 a	103.9 ± 4.0 b	28.63 ± 0.07 a	2.22 ± 0.05 c	8.86 ± 0.46 b
		LJ7	54.2 ± 0.8 b	106.3 ± 6.8 b	22.57 ± 0.06 b	2.70 ± 0.08 b	8.05 ± 0.32 b
		NJ9	60.8 ± 2.2 a	124.9 ± 4.1 a	28.69 ± 0.03 a	3.25 ± 0.12 a	10.03 ± 0.13 a
2020	LN	WY3	33.7 ± 0.6 a	68.3 ± 3.5 c	29.49 ± 0.03 a	1.03 ± 0.02 c	5.36 ± 0.12 b
		LJ7	35.5 ± 1.2 a	90.8 ± 1.7 b	28.46 ± 0.06 b	1.48 ± 0.11 b	5.83 ± 0.17 b
		NJ9	33.5 ± 1.9 a	103.1 ± 2.1 a	27.23 ± 0.05 c	2.07 ± 0.07 a	6.42 ± 0.22 a
	MN	WY3	45.8 ± 1.5 b	72.5 ± 1.2 b	33.40 ± 0.03 a	1.95 ± 0.07 b	7.49 ± 0.09 b
		LJ7	41.4 ± 1.1 c	103.5 ± 5.3 a	32.31 ± 0.03 b	2.27 ± 0.06 a	8.61 ± 0.46 a
		NJ9	50.8 ± 1.1 a	112.1 ± 7.6 a	32.11 ± 0.01 c	3.22 ± 0.35 a	9.51 ± 0.27 a
	HN	WY3	48.5 ± 2.3 ab	84.8 ± 3.6 b	28.37 ± 0.04 a	1.84 ± 0.14 b	8.28 ± 0.23 b
		LJ7	40.4 ± 1.8 b	111.4 ± 9.0 a	25.35 ± 0.07 b	2.15 ± 0.10 b	8.13 ± 0.15 b
		NJ9	50.0 ± 1.4 a	117.9 ± 3.0 a	28.23 ± 0.05 a	3.06 ± 0.05 a	9.77 ± 0.11 a

注: 表中同列不同小写字母表示同一施氮水平下不同水稻品种间差异在  $P < 0.05$  水平下显著,  $n=3 \sim 5$ 。

## 2.6 不同水稻品种氮素利用效率

由图 5 可知,氮肥过量施用对各水稻品种氮素利用效率的影响程度不同。2019 年稻季数据表明, 在减氮(MN)条件下, LJ7 和 NJ9 的氮素收获指数(NHI)分别比 WY3 平均高 42.58% 和 45.21%, 且差异达到显著水平; 而在过量施氮(HN)条件下, LJ7 和 NJ9 分别比 WY3 平均高 14.21% 和 15.39%。对于氮素生理效率( $PE_N$ ), 在 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 分别比 WY3

平均高 23.28% 和 32.99%; 在 HN 条件下, 氮高效品种  $PE_N$  表现出明显降低的趋势, LJ7 的变化最明显。对于氮肥吸收效率( $RE_N$ ), 在 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 分别比 WY3 平均高 16.14% 和 24.74%, 差异达到显著水平; 在 HN 条件下, 各基因型水稻间不存在显著差异, 但 LJ7 相比其他品种更有优势。对于氮肥农学效率( $AE_N$ ), 在 MN 条件下, LJ7 和 NJ9 分别比 WY3 平均高 32.96% 和 48.27%; 在 HN 条件下, 氮高效品

种表现出降低的趋势，LJ7 的变化最明显。可见，适宜施氮水平下，氮高效品种的 NHI 和  $PE_N$  均显著高于低效品种，氮高效品种的植株对体内氮素有较强的同化和分配能力。而氮高效水稻品种的  $RE_N$  和  $AE_N$  均高于氮低效品种，表明其具有较强的物质生产和产量形成能力。

在过量施氮时，氮高效品种的 NHI (氮素向籽粒的分配能力) 强于氮低效品种，但不存在显著差异；氮素高效吸收品种的氮素吸收能力表现更加明显，但各品种间差异并不显著；与适宜施氮水平相比，氮高效吸收品种的  $PE_N$  和  $AE_N$  表现出更加明显降低的变化趋势。

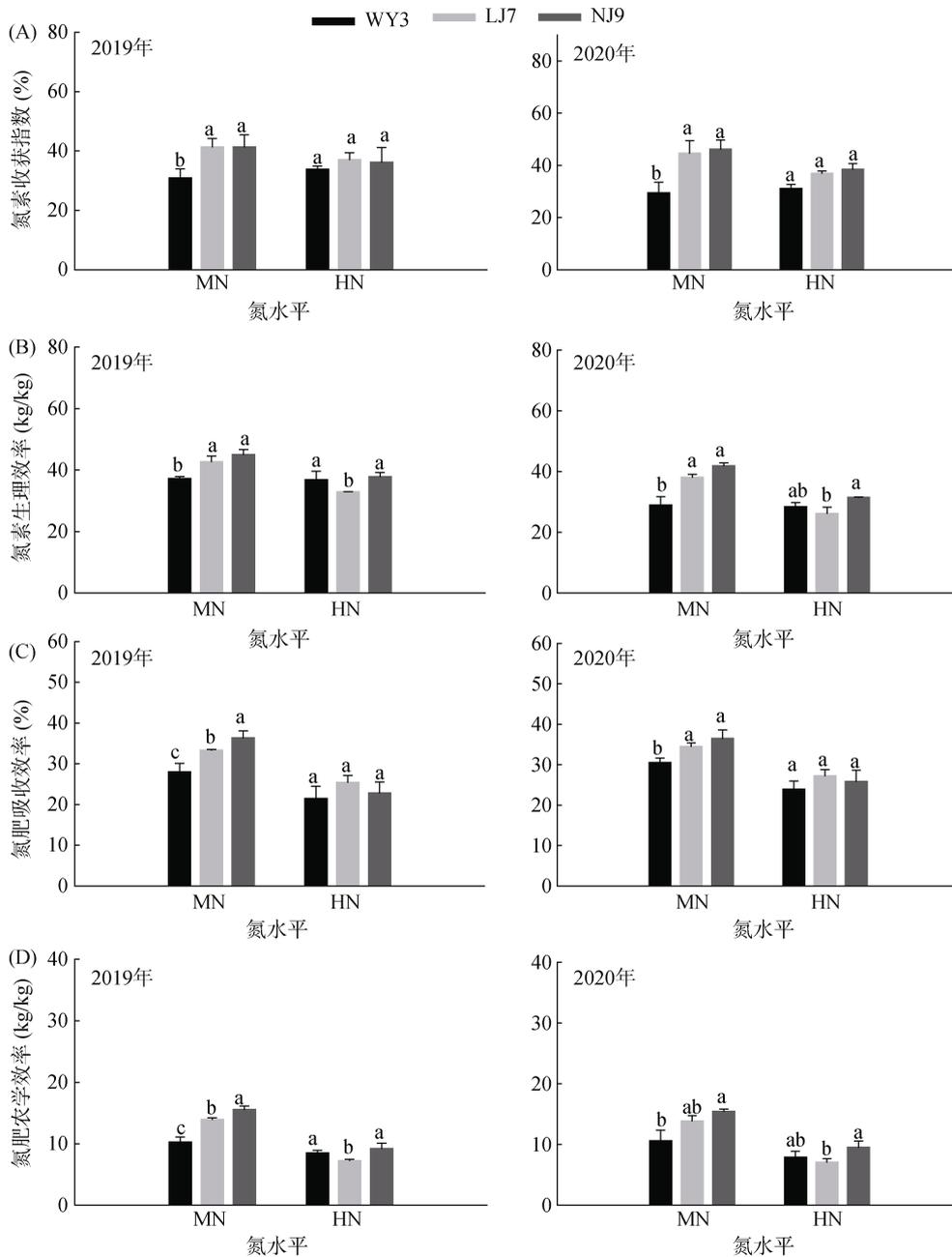


图 5 过量施氮对不同水稻品种氮素利用效率的影响

Fig. 5 Effects of excessive nitrogen application on nitrogen use efficiencies of different varieties

### 3 讨论

本研究结果表明，减氮(MN)条件下，氮高效品种在灌浆期具有显著强于氮低效品种的光合速率和

氮素吸收获取能力。在该阶段，较高的植株氮素水平和叶片光合速率对植株干物质积累和籽粒灌浆比较有利。有研究认为，地上部物质生产与根系对营养元素吸收之间的相互配合是植物生长发育的根本和基

础<sup>[30]</sup>, 植株生长发育良好可以保证充足的营养物质向根部输送, 活跃的根系性能又可以反哺地上部的生长<sup>[31]</sup>。相比之下, 氮高效品种较强的同化能力和氮素吸收获取能力对促进其生长至关重要, 氮高效品种关键功能叶生物量和气孔导度相比氮低效品种均存在优势, 这也是其增产稳产的基础。减氮条件下, 各品种关键功能叶在不同施氮水平下灌浆阶段的含氮量均表现降低趋势, 但是变化的过程受植株本身对氮素吸收能力的影响表现不同的差异。总体上, 氮高效品种剑叶的含氮同化物输出能力强于氮低效品种, 具有更强的氮素或含氮物质的输出优势。过量施氮(HN)条件下, 氮高效吸收品种剑叶氮素含量变化较小, 可能是由于该品种较高的氮素吸收能力促进了叶片氮分配, 其光合同化物输出能力减弱和氮素利用不及时所致。

不同水稻品种植株在成熟期的氮素含量差异较大<sup>[32]</sup>。本研究的结果表明, 在灌浆阶段, 氮高效品种的氮素积累量较氮低效品种有明显优势, 这种变化可能与氮高效品种较强的氮素周转能力和自身对氮素的需求有关。由于氮高效品种往往具有较大的库容, 物质生产过程需要匹配较高的氮素需求, 进而导致灌浆阶段大量的干物质和氮素积累。本研究中的减氮条件下, 氮素吸收利用双高效品种含氮量显著高于氮低效品种, 而氮素吸收高效品种相比低效品种也存在优势。另外, 施氮能够显著增加有效穗的形成, 过量施氮时, 由于氮素在植株体内的快速积累, 其同化能力有限而不能及时完成籽粒灌浆, 进而导致了结实率和千粒重的下降<sup>[33]</sup>。也有报道指出, 施氮后叶面积迅速增大, 延长了绿叶持续期和碳水化合物的转运进程<sup>[34]</sup>, 这些变化均与不同品种自身的生长特征有关。本研究中, 在减氮条件下, 氮高效吸收品种的有效穗数低于其他品种; 在过量施氮时, 氮高效吸收品种的变异最显著, 穗粒数和单穗粒重相比低效品种有优势, 千粒重和穗数低于氮低效品种和氮素吸收利用双高效品种。由此可见, 不同氮效率水稻品种的氮素利用能力和产量变化不仅与自生的氮素接纳和同化能力关系密切, 并在实际生产中受氮素施用水平的深刻影响。

籽粒是水稻生育后期主要的物质接纳器官, 而叶片和茎秆是主要的物质供应器官, 其中抽穗前积累的光合同化物和抽穗后光合作用合成的碳水化合物是籽粒灌浆的主要物质来源<sup>[35]</sup>。在本研究中, 氮高效吸收品种千粒重随施氮量的增加变异明显, 适宜供氮条件下, 产量构成特征和最终产量表明氮高效基因型

品种在籽粒生产方面存在较大的库容量, 吸收利用协同高效的品种体现更加明显, 而氮素吸收高效的品种受高氮施用量的影响较大。在减氮条件下, 氮高效品种灌浆期干物质向产量器官的运转效率要强于氮低效品种, 能够在生育后期从植株整体水平上促进氮素向籽粒的分配和转移。地上部干物质积累与地下部的生长发育关系密切, 两部分生长的良好互动是氮高效品种物质生产能力较高的重要条件<sup>[36]</sup>, 这种关系也是氮高效品种和氮低效品种生产能力相互区别的重要因素。过量施氮导致氮高效品种氮素农学效率降低的原因, 可能是根系对氮素吸收转化特征的变化所导致。因此, 提高水稻光合产物的积累, 在灌浆阶段促进其向籽粒转运是促进水稻籽粒生产、提升高量氮施用时期水稻产量和氮肥利用效率的重要途径。

## 4 结论

氮高效品种在生育后期的生物量和氮素积累量高于氮低效品种; 在灌浆阶段, 较高的植株生物量和含氮量为植株的干物质生产提供了基础; 增加施氮量可以增强关键功能叶片的光合能力和氮素同化利用能力; 尤其在减氮条件下, 氮高效品种相比氮低效品种有更高效的光合同化能力, 关键功能叶同化物输出能力更强, 氮高效品种的产量和氮素利用效率也显著高于氮低效品种。在过量供氮时, 氮高效吸收品种仍保持较高的氮素吸收效率, 由于其对氮素施用量敏感, 致使过量施氮时光合组织含氮量过高而影响物质生产能力, 氮素生理效率和氮肥农学效率均受到显著抑制, 光合同化物转运减弱, 产量显著降低且低于同水平下的其他基因型, 氮肥利用效率受损。

## 参考文献:

- [1] 于飞, 施卫明. 近 10 年中国大陆主要粮食作物氮肥利用率分析[J]. 土壤学报, 2015, 52(6): 1311-1324.
- [2] 江立庚, 曹卫星, 甘秀芹, 等. 不同施氮水平对南方早稻氮素吸收利用及其产量和品质的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(4): 490-496.
- [3] 张福锁, 王激清, 张卫峰, 等. 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径[J]. 土壤学报, 2008, 45(5): 915-924.
- [4] Haefele S M, Jabbar S M A, Siopongco J D L C, et al. Nitrogen use efficiency in selected rice (*Oryza sativa* L.) genotypes under different water regimes and nitrogen levels[J]. Field Crops Research, 2008, 107(2): 137-146.
- [5] 叶利庭, 宋文静, 吕华军, 等. 不同氮效率水稻生育后期氮素积累转运特征[J]. 土壤学报, 2010, 47(2): 303-310.

- [6] Ishikawa S, Maekawa M, Arite T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(1): 79–86.
- [7] 程建峰, 戴廷波, 荆奇, 等. 不同水稻基因型的根系形态生理特性与高效氮素吸收[J]. *土壤学报*, 2007, 44(2): 266–272.
- [8] 陈天祥, 杨顺瑛, 王书伟, 等. 水稻氮素利用效率的基因型差异与调控途径[J]. *土壤*, 2022, 54(5): 873–881.
- [9] Li M, Zhang H C, Yang X, et al. Accumulation and utilization of nitrogen, phosphorus and potassium of irrigated rice cultivars with high productivities and high N use efficiencies [J]. *Field Crops Research*, 2014, 161: 55–63.
- [10] Ju X T, Xing G X, Chen X P, et al. Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(9): 3041–3046.
- [11] Miao Y X, Stewart B A, Zhang F S. Long-term experiments for sustainable nutrient management in China. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2011, 31(2): 397–414.
- [12] Sui B, Feng X M, Tian G L, et al. Optimizing nitrogen supply increases rice yield and nitrogen use efficiency by regulating yield formation factors[J]. *Field Crops Research*, 2013, 150: 99–107.
- [13] 郭俊杰, 柴以潇, 李玲, 等. 江苏省水稻减肥增产的潜力与机制分析[J]. *中国农业科学*, 2019, 52(5): 849–859.
- [14] 张敏, 姚元林, 田玉华, 等. 不同施肥措施对稻田氮损失和氮肥利用的影响[J]. *土壤*, 2022, 54(5): 890–895.
- [15] Peng S B, Huang J L, Zhong X H, et al. Challenge and opportunity in improving fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated rice in China[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1(7): 776–785.
- [16] 彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 等. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(9): 1095–1103.
- [17] Tabien R E, Samonte S O P, McClung A M. Forty-eight years of rice improvement in texas since the release of cultivar bluebonnet in 1944[J]. *Crop Science*, 2008, 48(6): 2097–2106.
- [18] 李斌, 何高, 孙长锋, 等. 武育粳 3 号高产精确施氮量的验证与氮素利用率的研究[J]. *中国农学通报*, 2004, 20(2): 126–128.
- [19] Ju C X, Buresh R J, Wang Z Q, et al. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application[J]. *Field Crops Research*, 2015, 175: 47–55.
- [20] Ju C X, Liu T, Sun C M. Panicle nitrogen strategies for nitrogen-efficient rice varieties at a moderate nitrogen application rate in the lower reaches of the Yangtze River, China[J]. *Agronomy*, 2021, 11(2): 192.
- [21] 环加余, 汤荣林, 朱从海, 等. 不同施氮量对机插水稻南粳 9108 应用效果初探[J]. *农技服务*, 2015, 32(3): 77, 76.
- [22] 叶迎, 赵考诚, 马军, 等. 播期和施氮量组合对水稻南粳 9108 产量和氮素利用的影响[J]. *浙江农业学报*, 2022, 34(5): 879–886.
- [23] 朱镇, 赵庆勇, 张亚东, 等. 播期、施氮量和密度对南粳 9108 产量及其构成因素的影响[J]. *西南农业学报*, 2016, 29(3): 590–594.
- [24] 李润卿, 申勇, 朱宽宇, 等. 施氮量对超级稻南粳 9108 产量、淀粉 RVA 谱特征值和理化特性的影响[J]. *作物杂志*, 2022(1): 205–212.
- [25] 申勇, 谢昊, 潘竹栋, 等. 不同氮效率粳稻品种的冠层特征[J]. *作物杂志*, 2021(1): 90–97.
- [26] Chen G, Chen Y, Zhao G H, et al. Do high nitrogen use efficiency rice cultivars reduce nitrogen losses from paddy fields?[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 209: 26–33.
- [27] Chen G, Zhao G H, Cheng W D, et al. Rice nitrogen use efficiency does not link to ammonia volatilization in paddy fields[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 741: 140433.
- [28] Huang L Y, Sun F, Yuan S, et al. Different mechanisms underlying the yield advantage of ordinary hybrid and super hybrid rice over inbred rice under low and moderate N input conditions[J]. *Field Crops Research*, 2018, 216: 150–157.
- [29] Rathke G W, Behrens T, Diepenbrock W. Integrated nitrogen management strategies to improve seed yield, oil content and nitrogen efficiency of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): A review[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2006, 117(2/3): 80–108.
- [30] 崔世友, 缪亚梅, 史传怀, 等. 氮高效水稻育种研究及展望[J]. *中国农业科技导报*, 2006, 8(6): 47–51.
- [31] Wu W M, Cheng S H. Root genetic research, an opportunity and challenge to rice improvement[J]. *Field Crops Research*, 2014, 165: 111–124.
- [32] 胡香玉, 郭九信, 田广丽, 等. 不同供氮模式对水稻根系形态及生理特征的影响[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(1): 72–80.
- [33] Sun Y J, Ma J, Sun Y Y, et al. The effects of different water and nitrogen managements on yield and nitrogen use efficiency in hybrid rice of China[J]. *Field Crops Research*, 2012, 127: 85–98.
- [34] Qiao J, Yang L Z, Yan T M, et al. Rice dry matter and nitrogen accumulation, soil mineral N around root and N leaching, with increasing application rates of fertilizer[J]. *European Journal of Agronomy*, 2013, 49: 93–103.
- [35] Pan J F, Cui K H, Wei D, et al. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 141(4): 321–331.
- [36] Fu J, Huang Z H, Wang Z Q, et al. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice[J]. *Field Crops Research*, 2011, 123(2): 170–182.