植物营养与肥料学报 2014,20(4):796 -810
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2014.0402

籼、粳超级稻氮素吸收利用与转运差异研究

龚金龙,邢志鹏,胡雅杰,张洪程*,戴其根,
霍中洋,许 轲,魏海燕,高 辉
(扬州大学农业部长江流域稻作技术创新中心/江苏省作物遗传生理重点实验室,江苏扬州 225009)

摘要:【目的】目前我国选育和认定的超级稻品种很多,但如何发挥其高产潜力至关重要。氮素是影响水稻生长发育、产量和品质形成的最活跃因素之一,因此,深入分析籼、粳超级稻氮素吸收、利用与转运特征及其与产量形成的关系,从氮素营养层面上阐明超级粳稻高产形成机理,以期为超级稻品种的合理利用以及增产潜力的挖掘提供参考。**【方法】**2011 ~ 2012 年在江苏苏中地区,以主体且具有代表性的 5 个超级杂交籼稻组合和 5 个常规粳型超级稻品种为试验材料,对稻 - 麦两熟制条件下籼、粳超级稻主要生育期植株含氮率和氮素积累量、氮素阶段吸收速率和阶段吸收量、氮素利用效率,以及抽穗至成熟期叶、茎、鞘氮素转运量、表观转运率和转运贡献率等进行了系统的比较研究。**【结果】**1)粳稻平均实收产量、氮素吸收总量和百公斤籽粒吸氮量分别达 10.89 t/hm^2、224.50 kg/hm^2 和 2.79 kg,分别较籼稻高 13.21%、32.74% 和 17.45%,差异极显著。2)移栽~有效分蘖临界叶龄期、拔节~抽穗期和抽穗~成熟期,粳稻氮素积累量显著或极显著高于籼稻,而有效分蘖临界叶龄期~拔节期粳稻极显著低于籼稻。氮素阶段吸收速率表现的趋势与氮素阶段吸收量一致。3)抽穗期和成熟期粳稻植株各器官以及整个生育期整株的含氮率均显著或极显著高于籼稻。4)粳稻氮素吸收利用率和农学利用率略高于籼稻,但氮素生理利用率、籽粒生产效率、干物质生产效率和氮肥偏生产力,除氮素生理利用率外,均显著或极显著低于籼稻。5)成熟期,粳稻叶、茎、鞘含氮量所占比例均极显著地高于籼稻,但穗中含氮量所占比例极显著低于籼稻,因此,籼稻氮素收获指数极显著高于粳稻。6)抽穗~成熟期,粳稻叶、茎、鞘氮素转运量、表观转运率和转运贡献率均小于籼稻,除鞘的氮素转运贡献率外其他指标均达显著或极显著水平。7)籼稻籽粒氮主要依靠抽穗前源器官中贮积的氮素的输出与转运,粳稻主要依靠生育中后期(拔节~成熟期)氮素的高速吸收。**【结论】**在稳定生育前期(移栽~拔节期)氮素吸收的基础上,大幅提高生育中期和后期(拔节~成熟期)氮素吸收速率和氮素积累量,是稳定形成较高的氮素吸收总量及粳稻高产形成的关键。

关键词: 超级稻; 籼稻; 粳稻; 氮素; 吸收; 利用; 转运
中图分类号: S511.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2014)04-0796-15

Differences of nitrogen uptake, utilization and translocation between indica and japonica super rice

GONG Jin-long, XING Zhi-peng, HU Ya-jie, ZHANG Hong-cheng*, DAI Qi-gen, HUO Zhong-yang, XU Ke, WEI Hai-yan, GAO Hui
(*Innovation Center of Rice Cultivation Technology in the Yangtze Valley, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China*)

Abstract:【Objectives】Currently, a large amount of super rice varieties are bred in China to excavate the high yield potential in rice production. Nitrogen is one of the most active factors for rice growth, yield formation and grain quality. The characteristics in N uptake, utilization and translocation of both indica and japonica cultivars and their relationship with yield formation, and the yield formation mechanisms of japonica super rice related with N nutrition are fully discussed in this paper. **【Methods】**Five representative super hybrid indica rice and five conventional japonica super rice cultivars are used as materials in Suzhong region with rice-wheat cropping rotation

收稿日期: 2013-08-06 **接受日期:** 2013-10-22
基金项目: 国家粮食丰产科技工程资助项目(2011BAD16B03);超级稻配套栽培技术开发与技术集成(农业部专项);江苏省普通高校研究生科研创新计划项目(CXZZ12_0903)资助。
作者简介: 龚金龙(1987—),男,江西临川人,博士研究生,研究方向为超级稻超高产栽培。E-mail: gongjinlong0729@126.com
* 通信作者 Tel: 0514 - 87979220, E-mail: hczhang@yzu.edu.cn

in 2011 – 2012. N content and N accumulation at the main growth stages, periodic N uptake rate and accumulation, N using efficiency, and N translocation amount, apparent N translocation rate and N translocation conversion rate in stem-sheath and leaf from heading to maturity are analyzed systematically. 【**Results**】1) The average grain yield, total N accumulation and N uptake per 100 kg of grain of japonica rice are 10.89 t/ha, 224.50 kg/ha and 2.79 kg, which are 13.21%, 32.74% and 17.45% significantly higher than those of indica rice. 2) N accumulation of japonica rice is higher than that of indica rice significantly from transplanting-critical leaf-age for productive tillers stage, jointing-heading stage and heading-maturity stage, while it shows an opposite tendency from critical leaf-age for productive tillers-jointing stage. The periodic N uptake rate follows the same trend as N accumulation. 3) The N contents in leaves, stems, sheaths, panicles at both the heading and maturity stages and the entire rice plants throughout the growth stage of japonica rice are higher than those of indica rice significantly. 4) The N recovery efficiency and agronomic efficiency of japonica rice are slightly higher than those of indica rice, while the N physiological efficiency, N using efficiencies for grain and biomass production, the partial factor productivity of applied N are opposite accordingly, reaching an significant level, except for the N physiological efficiency. 5) At the maturity stage, the ratios of N accumulation in stem-sheath and leaves are significantly higher than those of indica rice, but lower N accumulation in panicles of japonica rice leading to the significantly lower N harvest index in japonica rice than in indica rice. 6) The N translocation amount, apparent N translocation rate and N translocation conversion rate in stem-sheath and leaves from the heading to the maturity of japonica rice are all significantly lower than those of indica rice, but no significant difference for N translocation conversion rate of sheaths. 7) For the indica rice, the principal grain N is transferred from the N stored in the source organs at the heading stage, while for the japonica rice, the grain N is heavily dependent on the N rapid absorption from the jointing to the maturity stage. 【**Conclusions**】The proper N management for japonica rice is to control N uptake at transplanting-jointing stage, promote periodic N uptake and accumulation at the jointing-maturity stage to satisfy the need of rapid N accumulation and high grain yield.

Key words: super rice; indica rice; japonica rice; nitrogen; uptake; utilization; translocation

水稻是我国重要的粮食作物,全国 2/3 以上人口以稻米为主食,因此我国的粮食安全问题,在某种意义上说就是稻米生产的安全问题[1-3]。为保障国家粮食安全生产和促进社会经济的科学发展,我国稻作学家于 1996 年提出并开始实施了“超级稻”选育计划及配套栽培技术开发与集成研究。通过全国各地水稻科研、教学与推广单位的近二十年的共同努力,超级稻也已进入了大面积推广应用阶段,取得了令人瞩目的进展[4-6]。在我国,目前超级稻研究已基本形成了南方籼稻(长江下游粳稻)和北方粳稻的格局,至 2013 年我国认定的超级稻品种已达 101 个之多[7]。其中,籼型超级稻以杂交稻为主,除桂农占、玉香油占、中嘉早 17、合美占、中早 35、金农丝苗、中早 39 等 7 个常规籼型超级早、晚稻外,其他均为超级杂交籼稻组合;粳型超级稻则全部为常规稻。在江淮下游稻区,大面积推广种植的籼型超级稻有两优培九、Ⅱ优 084、新两优 6380、扬两优 6 号等,全部为超级杂交稻组合;选育的粳型超级稻品种数量达 12 个之多,分别是武粳 15、宁粳 1 号、淮稻 9 号、扬粳 4038、宁粳 3 号、南粳 44、武运粳 24 号、南粳 45、连粳 7 号、镇稻 11 号、扬粳 4227、宁粳 4 号。因此,系统比较研究高产栽培条件下常规粳型超级稻与超级杂交籼稻综合生产力的差异及其形成的生态生理特征,具有重要的理论意义与生产实践价值。

氮素是影响水稻生长发育、产量和品质形成的最活跃因素,也一直是水稻营养吸收与利用研究中的热点和重点[8-10]。在生产中,氮肥投入是保障水稻稳定高产的重要措施之一,但水稻产量与氮肥施用量呈开口向下的抛物线型关系;过多地施用氮肥,不仅增加水稻生产成本,降低氮肥利用效率,造成水稻倒伏、后期贪青晚熟、病虫害加重、稻米品质劣化等,还直接或间接地破坏生态环境、威胁人们的健康[11-13]。目前,提高水稻氮素利用效率的途径有选用水稻高产氮高效品种,采用高效的肥料种类(如缓释肥、液体肥等)及施肥管理方式(如深层施肥法、前氮后移、实地氮肥管理等),减少稻田土壤中氮素的损失(如聚丙烯酰胺类保肥剂等)[14-16],

等等。其中,培育和选用水稻高产氮高效品种历来备受稻作学家的重视,并从水稻氮效率基因型差异、氮素阶段积累规律、氮素吸收利用特性、氮素转移与分配特征等方面进行了大量研究并取得了诸多有价值的成果[17]。但前人的研究材料[18-20]均以单个亚种为主,或主要以非超级稻为研究对象,亦或籼、粳稻2种类型品种仅用作试验重复,关于高产条件下常规粳型超级稻与超级杂交籼稻两种类型品种的氮素吸收利用与转运特征的差异研究报道较少。为此,本研究立足于江苏里下河稻区,选用稻麦两熟制条件下能安全齐穗成熟和充分利用当地温光资源的偏迟熟高产当家籼、粳超级稻品种(中熟中籼和早熟晚粳)[21]为试验材料,并配套各自高产栽培管理措施,以充分发挥其产量水平。在此基础上,深入分析籼、粳超级稻氮素吸收、利用与转运特征及其与产量形成的关系,从氮素营养层面上阐明粳稻高产形成机理,以期为超级稻品种的高效育种和合理利用以及氮肥精确施用提供理论依据和技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验地点及供试材料

试验于2011～2012年在扬州大学农学院校外试验基地——江苏省兴化市钓鱼镇科研基地(119°57′E,33°05′N)进行。该区位于江淮之间,江苏里下河腹部,地势低洼,平均地面海拔仅2.4 m,境内湖泊众多,河流纵横,属水网圩区,属北亚热带湿润气候区,年平均温度15℃左右,年降水量1024.8 mm,全年日照时数2305.6 h,无霜期227 d。试验地前茬均为小麦(实收产量6.1 t/hm^2)。土壤肥力中等,勤泥土,质地粘性,有机质含量22.3 g/kg、全氮1.54 g/kg、速效磷14.5 mg/kg、速效钾111.9 mg/kg、pH 7.2,0—20 cm耕作层土壤容重1.29 g/cm^3。

供试籼型超级杂交稻组合为中熟中籼稻"扬两优6号"、"两优培九"、"新两优6380"、"Ⅱ优084"、"丰两优1号";常规粳型超级稻品种为早熟晚粳稻"南粳44"、"宁粳3号"、"扬粳4038"、"镇稻11号"、"武运粳24号"。所有品种主茎总叶片数(N)均为18叶,伸长节间数(n)为6个,其主要生育期见表1。

表1 籼、粳超级稻主要生育期的达到日期(m-d)

Table 1 Date for arriving the main growth stages of indica and japonica super rice

品种 Cultivar	播种期 Sowing	移栽期 Transplanting	有效分蘖临界叶龄期 Critical leaf-age for productive tillers	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
南粳44 Nanjing44	5-15	6-15	7-15	8-2	9-2	10-25
宁粳3号 Ningjing3	5-15	6-15	7-16	8-3	9-3	10-24
扬粳4038 Yangjing4038	5-15	6-15	7-16	8-2	9-2	10-25
镇稻11号 Zhendao11	5-15	6-15	7-15	8-2	9-1	10-26
武运粳24号 Wuyunjing24	5-15	6-15	7-15	8-1	9-1	10-27
扬两优6号 Yangliangyou6	5-15	6-15	7-13	7-31	8-29	10-11
两优培九 Liangyoupeijiu	5-15	6-15	7-13	7-29	8-28	10-12
新两优6380 Xinliangyou6380	5-15	6-15	7-12	7-29	8-27	10-8
丰两优1号 Fengliangyou1	5-15	6-15	7-12	7-28	8-26	10-8
Ⅱ优084 Ⅱyou084	5-15	6-15	7-13	7-30	8-28	10-7

1.2 试验设计和栽培管理

在长江下游稻—麦两熟制条件下,根据籼、粳稻高产特征和要求,分别设置能充分发挥两种类型水稻品种产量潜力的密、肥、水等高产栽培管理措施。应用精确定量栽培原理设计,5月15日将催好芽的稻种用旱育保姆拌种后均匀撒播,旱育壮秧,6月15日移栽,栽插密度25.1万穴/hm^2(13.3 ×30 cm),常规粳稻每穴2苗,杂交籼稻每穴1苗。杂交籼稻总施氮量225 kg/hm^2,常规粳稻300 kg/hm^2[19],氮肥基蘖肥和穗肥各一半,基肥:分蘖肥=6:4,N:P_2O_5:K_2O施肥比例为1:0.5:1。分蘖肥于移栽后1个叶龄一次性施入,穗肥于倒4叶和倒

3 叶分两次施用，磷肥全部作基肥，钾肥分基肥和拔节肥 2 次等量施用。在有效分蘖临界叶龄的前一个叶龄，当茎蘖数达到预期穗数的 80% 时，开始排水搁田，坚持轻搁、多次搁的原则；拔节至成熟期实行湿润灌溉，干干湿湿。其他栽培管理措施均按照高产栽培要求实施。试验同时设置无氮空白区，除不施氮肥外其他栽培管理措施均同于该类型品种施氮区。

试验重复 3 次，共 30 个小区，随机区组排布，每个小区 33.3 m^2。不同类型和品种间作埂隔离，并用塑料薄膜覆盖埂体，各处理间设有间隔沟约 0.5 m，试验区四周设有排灌沟约 1 m，保证各小区单独排灌。

1.3　测定内容与方法

1.3.1 叶龄进程与生育期记载　定点定时跟踪观察叶龄进程和茎蘖动态，并观测记载各供试水稻品种拔节、抽穗、成熟等主要生育时期对应的准确日期。每个小区随机选定 1 个观察点，每个观察点定点 10 穴，拔节前每 5 d 观测 1 次，拔节后每 7 d 观测 1 次。

1.3.2 植株全氮的测定　分别于移栽期、有效分蘖临界叶龄期（N－n）、拔节期、抽穗期和成熟期等关键生育时期，按每小区茎蘖（穗）数的平均值取代表性植株 5 穴，每样品分叶、鞘、茎和穗（抽穗后），105℃下杀青 30 min，80℃下烘干至恒重，测定干物质重。之后粉碎，采用 H_2SO_4 － H_2O_2 消化，以半微量凯氏定氮法测定植株各器官全氮含量[22]。

1.3.3 割方测产　成熟期每小区收割 100 穴，测定水分，去除杂质，折算实产。

1.4　数据计算与统计方法

1.4.1 数据计算

氮素吸收总量（kg/hm^2）＝成熟期地上部干物重×含氮率（茎、鞘、叶、穗加权平均）；

氮素积累量（kg/hm^2）＝该时期地上部干物重×含氮率；

氮素阶段积累量（kg/hm^2）＝本期氮素积累量－前期氮素积累量；

氮素阶段吸收速率［kg/（hm^2·d）］＝氮素阶段积累量/两生育期间隔天数；

氮素吸收利用率（%）＝（施氮区植株总吸氮量－无氮区植株总吸氮量）/氮肥施用量×100；

氮素农学利用率（kg/kg）＝（施氮区水稻产量－无氮区水稻产量）/氮肥施用量；

氮素生理利用率（kg/kg）＝（施氮区籽粒产量－无氮区籽粒产量）/（施氮区植株总吸氮量－无氮区植株总吸氮量）；

氮素籽粒生产效率（kg/kg）＝稻谷产量/氮素吸收总量；

氮素干物质生产效率（kg/kg）＝生物产量/氮素吸收总量；

氮肥偏生产力（kg/kg）＝稻谷产量/氮肥施用量；

百公斤籽粒吸氮量（kg）＝氮素吸收总量/稻谷产量×100；

氮素收获指数＝成熟期籽粒含氮量/氮素吸收总量；

叶片（茎、鞘）氮素转运量（mg/stem）＝抽穗期叶片（茎、鞘）氮素积累量－成熟期叶片（茎、鞘）氮素积累量；

叶片（茎、鞘）氮素表观转运率（%）＝叶片（茎、鞘）氮素转运量/抽穗期叶片（茎、鞘）氮素积累量×100；

叶片（茎、鞘）氮素转运贡献率（%）＝叶片（茎、鞘）氮素转运量/成熟期穗部氮素积累量×100；

抽穗后的氮素净积累贡献率（%）＝抽穗后氮素净积累量/成熟期穗部氮素积累量×100。

1.4.2 数据分析　运用 SPSS 数据处理系统进行统计分析，数据间的多重比较采用 LSD 法。2 年试验结果趋势一致，本文主要以 2012 年数据进行分析。

2　结果与分析

2.1　籼、粳超级稻主要生育期群体干物重、植株含氮率和氮素积累量的差异

表 2 可见，粳稻整个生育期植株含氮率均高于籼稻，移栽期、有效分蘖临界叶龄期、拔节期、抽穗期和成熟期粳稻平均植株含氮率分别为 3.33%、2.40%、1.99%、1.60%、1.19%，分别较籼稻高 11.99%、6.60%、6.69%、23.09%、16.62%。其中粳、籼稻抽穗期植株含氮率间差异达到极显著水平，成熟期植株含氮率达到显著水平，说明粳稻叶绿素含量更高、叶片更绿，这可能也是引起粳稻病虫害发生更重、制约粳稻进一步高产的重要原因之一。表 2 表明，各供试水稻品种群体氮素积累量均随生育进程的推进而不断增加，成熟期最大。粳稻移栽期、有效分蘖临界叶龄期、拔节期、抽穗期和成熟期平均吸氮量分别为 2.06、71.31、88.27、181.11、224.50 kg/hm^2，其中移栽期、有效分蘖临

界叶龄期、抽穗期和成熟期粳稻氮素积累量分别较籼稻高40.36%、10.61%、18.46%、32.74%，而拔节期粳稻氮素积累量较籼稻低10.75%，差异显著或极显著，表现为移栽到拔节期粳稻较籼稻的增减幅度不断减小、拔节至成熟期则不断增大，最终粳稻氮素吸收总量高出籼稻55.38 kg/hm^2。这可能与籼稻小分蘖发生多、无效生长量大、拔节期群体干物质积累量较高（表2）有关，籼稻拔节期平均群体干物重为5.30（5.00～5.42）t/hm^2，较粳稻高16.47%，差异极显著；此外，这还可能与粳稻生育中后期（拔节～成熟期）氮素积累量大、吸氮优势明显有关。至于两者差异何时最大以及氮素动态变化特征还不能确定，本文测定的仅为几个关键叶龄期的指标。再从品种间主要生育期群体干物重、植株含氮率和氮素积累量的变异系数来看（表2），移栽期、有效分蘖临界叶龄期、拔节期、抽穗期和成熟期粳稻群体干物重、含氮率、吸氮量的变异系数均小于籼稻，说明粳稻氮素积累稳定，易获得较高的氮素吸收总量。由此可见，较高的含氮率、有效吸氮量以及稳定且极显著增加的氮素吸收总量是粳稻氮素吸收的重要特征之一。

2.2 籼、粳超级稻氮素阶段吸收量和阶段吸收速率的差异

将水稻的大田生长期划分为移栽～有效分蘖临界叶龄期、有效分蘖临界叶龄～拔节期、拔节～抽穗期和抽穗～成熟期4个生育阶段，对各生育阶段群体氮素积累量及其占成熟期氮素吸收总量的比例和氮素阶段吸收速率进行比较分析（表3）。结果表明，粳稻移栽～有效分蘖临界叶龄期、有效分蘖临界叶龄～拔节期、拔节～抽穗期和抽穗～成熟期平均氮素积累量分别为69.25、16.96、92.85、43.38 kg/hm^2，其中移栽～有效分蘖临界叶龄期、拔节～抽穗期和抽穗～成熟期粳稻氮素积累量分别较籼稻高9.91%、71.99%、167.20%，而有效分蘖临界叶龄～拔节期粳稻氮素积累量较籼稻低50.75%，差异显著或极显著。可见粳稻有效分蘖期氮素积累多、无效分蘖期氮素积累少，且拔节后，随着生育进程的推进，粳稻氮素积累优势越来越明显，这与粳稻主要生育期氮素积累量的变化特征（表2）是相一致的。进一步的通径分析表明（表3），粳稻移栽～有效分蘖临界叶龄期、有效分蘖临界叶龄～拔节期、拔节～抽穗期和抽穗～成熟期氮素阶段积累量对氮素吸收总量的通径系数（Pi）分别为0.190、0.167、0.929、1.028，而籼稻移栽～有效分蘖临界叶龄期、有效分蘖临界叶龄～拔节期、拔节～抽穗期和抽穗～成熟期氮素阶段积累量对氮素吸收总量的通径系数（Pi）分别为0.213、0.131、0.727、0.193，说明拔节至抽穗期是水稻吸氮旺盛阶段，且粳稻抽穗后仍保持较高的吸氮速率。因此，实施“前氮后移”、适当增加穗肥施用量，以满足高产水稻中期氮素吸收，有效提高氮素吸收利用效率和产量，具有重要的生产应用意义，而籼稻则应适当控制氮肥后移比例。

就水稻在各个生育阶段的氮素积累比例而言（表3），粳稻移栽～有效分蘖临界叶龄期为29.86%～32.51%，有效分蘖临界叶龄～拔节期为6.66%～8.38%，拔节～抽穗期为39.43%～46.14%，抽穗～成熟期为15.96%～21.77%，拔节～抽穗期 > 移栽～有效分蘖临界叶龄期 > 抽穗～成熟期 > 有效分蘖临界叶龄～拔节期；籼稻移栽～有效分蘖临界叶龄期为36.08%～41.38%，有效分蘖临界叶龄～拔节期为15.08%～23.72%，拔节～抽穗期为26.55%～39.18%，抽穗～成熟期为7.54%～11.49%，移栽～有效分蘖临界叶龄期 > 拔节～抽穗期 > 有效分蘖临界叶龄～拔节期 > 抽穗～成熟期；移栽～拔节期粳稻极显著低于籼稻，拔节～成熟期粳稻极显著高于籼稻，这可能与粳稻具有较高的氮素吸收总量有关。氮素阶段吸收速率表现的趋势与之一致（表3），但移栽～有效分蘖临界叶龄期两者差异不显著，这可能与粳稻移栽～有效分蘖临界叶龄期生育阶段天数长于籼稻有关。由此可见，生育中后期（拔节～成熟期）较高的氮素吸收速率和氮素积累量是粳稻氮素阶段吸收的重要特征之一。

2.3 籼、粳超级稻氮素利用效率的差异

由表4可知，粳稻平均实收产量达10.89（10.60～11.31）t/hm^2，极显著高于籼稻，增产幅度达13.21%。进一步分析产量与氮素吸收利用的关系（表4），结果表明，粳稻平均百公斤籽粒吸氮量达2.06（1.99～2.15）kg，较籼稻高17.45%，差异显著，说明粳稻吸氮量大，这与粳稻氮素吸收总量较大（表2）是相一致的。氮素利用效率方面，粳稻平均氮素吸收利用率和氮素农学利用率分别为40.23%、15.69 kg/kg，分别较籼稻高12.01%、8.28%，差异不显著，这可能是因为与籼稻相比，粳稻氮素吸收总量和实收产量的增长幅度大于氮肥施用量。粳稻平均氮素生理利用率、氮素籽粒生产效率、氮素干物质生产效率和氮肥偏生产力分别为39.01、48.55、84.23、36.31 kg/kg，分别较籼稻低4.59%、15.51%、14.78%、15.09%，其中氮素籽

表 2　籼、粳超级稻主要生育期群体干物重、含氮率和吸氮量的差异

Table 2　Differences of dry matter weight, N content and N accumulation at the main growth stages of indica and japonica super rice

类型 Type	品种 Cultivar	群体干物重 Dry matter weight(t/hm²)					含氮率 N content(%)					吸氮量 N uptake(kg/hm²)				
		移栽期 Transplanting	N-n	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity	移栽期 Transplanting	N-n	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity	移栽期 Transplanting	N-n	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	成熟期 Maturity
粳稻 Japonica rice	南粳 44 Nanjing 44	0.06	2.97	4.34	11.31	18.78	3.41	2.35	1.96	1.67	1.19	1.90	70.03	84.95	188.41	224.19
	宁粳 3 号 Ningjing 3	0.06	2.96	4.42	11.22	18.89	3.52	2.44	2.03	1.61	1.22	2.23	72.19	89.64	180.73	231.02
	扬粳 4038 Yangjing 4038	0.06	2.93	4.36	11.08	18.24	3.26	2.40	2.00	1.59	1.20	2.07	70.36	87.04	176.24	218.20
	镇稻 11 号 Zhendao 11	0.06	2.99	4.49	11.47	18.90	3.26	2.44	2.03	1.56	1.15	2.01	72.85	91.11	179.07	217.92
	武运粳 24 号 Wuyunjing 24	0.07	3.02	4.52	11.63	19.72	3.19	2.36	1.96	1.56	1.17	2.12	71.13	88.59	181.11	231.15
	平均值 Mean	0.06	2.97	4.43	11.34	18.91	3.33	2.40	1.99	1.60	1.19	2.06	71.31	88.27	181.11	224.50
	变异系数 *CV*(%)	6.31	1.12	1.82	1.89	2.79	3.97	1.74	1.76	2.79	2.24	5.95	1.68	2.69	2.49	2.90
籼稻 Indica rice	扬两优 6 号 Yangliangyou 6	0.05	2.84	5.35	11.99	16.88	3.13	2.28	1.89	1.26	0.98	1.57	64.74	101.29	150.52	164.63
	两优培九 Liangyoupeijiu	0.05	2.91	5.00	12.35	17.73	3.29	2.43	2.02	1.45	1.13	1.81	70.82	101.02	179.53	200.36
	新两优 6380 Xinliangyou 6380	0.05	2.88	5.42	11.33	16.06	2.35	2.10	1.74	1.17	0.89	1.16	60.39	94.35	132.36	143.16
	丰两优 1 号 Fengliangyou 1	0.05	2.86	5.31	11.83	16.33	3.10	2.33	1.94	1.31	1.08	1.43	66.65	103.00	155.48	175.66
	Ⅱ优 084 Ⅱyou 084	0.05	2.83	5.41	11.31	15.87	2.98	2.11	1.75	1.30	1.02	1.39	59.76	94.84	146.53	161.79
	平均值 Mean	0.05	2.86	5.30	11.76	16.57	2.97	2.25	1.87	1.30	1.02	1.47	64.47	98.90	152.88	169.12
	变异系数 *CV*(%)	7.11	1.17	3.28	3.80	4.53	12.26	6.38	6.47	7.99	9.00	16.21	7.10	4.05	11.25	12.43
两者差异 Difference	±	0.01	0.11	−0.87	−0.42	2.34	0.36	0.15	0.12	0.30	0.17	0.59	6.84	−10.63	28.23	55.38
	%	25.68**	3.80*	−16.47**	−3.56	14.07**	11.99	6.60	6.69	23.09**	16.62*	40.36**	10.61*	−10.75**	18.46*	32.74**

注(Note)：N-n—有效分蘖临界叶龄期 Critical leaf-age for productive tillers；*，**—分别表示在 5% 和 1% 水平上粳稻和籼稻间差异显著 Significant differences at the 0.05 and 0.01 levels between japonica and indica super rice, respectively.

表3 籼、粳超级稻氮素阶段积累量和阶段吸收速率的差异

Table 3 Differences of periodic N accumulation and periodic N uptake rate of indica and japonica super rice

类型 Type	品种 Cultivar	氮素积累量 N accumulation(kg/hm²)				比例 Ratio to total(%)				氮素吸收速率 N uptake rate[kg/(hm²·d)]			
		移栽～N-n T-N-n	N-n～拔节 N-n-J	拔节～抽穗 J-H	抽穗～成熟 H-M	移栽～N-n T-N-n	N-n～拔节 N-n-J	拔节～抽穗 J-H	抽穗～成熟 H-M	移栽～N-n T-N-n	N-n～拔节 N-n-J	拔节～抽穗 J-H	抽穗～成熟 H-M
粳稻 Japonica rice	南粳44 Nanjing 44	68.13	14.93	103.45	35.79	30.39	6.66	46.14	15.96	2.27	0.83	3.34	0.68
	宁粳3号 Ningjing 3	69.96	17.45	91.09	50.29	30.28	7.55	39.43	21.77	2.26	0.97	2.94	0.99
	扬粳4038 Yangjing 4038	68.29	16.68	89.20	41.96	31.30	7.65	40.88	19.23	2.20	0.98	2.88	0.79
	镇稻11号 Zhendao 11	70.84	18.26	87.97	38.84	32.51	8.38	40.37	17.82	2.36	1.01	2.93	0.71
	武运粳24号 Wuyunjing 24	69.01	17.46	92.52	50.04	29.86	7.56	40.03	21.65	2.30	1.03	2.98	0.89
	平均值 Mean	69.25	16.96	92.85	43.38	30.87	7.56	41.37	19.29	2.28	0.96	3.01	0.81
	变异系数 *CV*(%)	1.65	7.45	6.66	15.13	3.42	8.08	6.58	12.94	2.55	8.20	6.13	16.00
籼稻 Indica rice	扬两优6号 Yangliangyou 6	63.18	36.55	49.23	14.10	38.37	22.20	29.90	8.57	2.26	2.03	1.70	0.33
	两优培九 Liangyoupeijiu	69.01	30.20	78.51	20.83	34.44	15.08	39.18	10.40	2.46	1.89	2.62	0.46
	新两优6380 Xinliangyou 6380	59.23	33.95	38.02	10.80	41.38	23.72	26.55	7.54	2.19	2.00	1.31	0.26
	丰两优1号 Fengliangyou 1	65.22	36.35	52.48	20.18	37.13	20.69	29.87	11.49	2.42	2.27	1.81	0.47
	Ⅱ优084 Ⅱyou 084	58.37	35.08	51.69	15.27	36.08	21.68	31.95	9.44	2.08	2.06	1.78	0.38
	平均值 Mean	63.00	34.43	53.98	16.24	37.48	20.67	31.49	9.49	2.28	2.05	1.84	0.38
	变异系数 *CV*(%)	6.95	7.50	27.58	26.09	6.97	16.04	14.97	16.22	6.87	6.85	25.84	23.80
两者差异 Difference	±	6.25	-17.47	38.86	27.15	-6.61	-13.12	9.88	9.80	0.00	-1.09	1.17	0.43
	%	9.91*	-50.75**	71.99**	167.20**	-17.65**	-63.44**	31.36*	103.31**	-0.20	-52.97**	63.50**	113.42**

注(Note): T—移栽 Transplanting; N-n—有效分蘖临界叶龄期 Critical leaf-age for productive tillers; J—拔节 Jointing; H—抽穗 Heading; M—成熟 Maturity. *, **—分别表示在5%和1%水平上粳稻和籼稻间差异显著 Significant differences at the 0.05 and 0.01 levels between japonica and indica super rice, respectively.

表 4　籼、粳超级稻氮素利用效率差异

Table 4　Differences in N using efficiencies of indica and japonica super rice cultivars

类型 Type	品种 Cultivar	实收产量 Grain yield (t/hm^2)	百公斤籽粒吸氮量 N uptake per 100 kg of grain (kg)	氮素吸收利用率 N recovery efficiency (%)	氮素农学利用率 N agronomic efficiency (kg/kg)	氮素生理利用率 N physiological efficiency (kg/kg)	氮素籽粒生产效率 N using efficiency for grain production (kg/kg)	氮素干物质生产效率 N using efficiency for biomass production (kg/kg)	氮肥偏生产力 Partial factor productivity of applied N (kg/kg)
粳稻 Japonica rice	南粳 44 Nanjing 44	10.89	2.06	40.04	15.59	38.94	48.55	83.76	36.28
	宁粳 3 号 Ningjing 3	10.74	2.15	41.97	15.52	36.98	46.48	81.76	35.80
	扬粳 4038 Yangjing 4038	10.60	2.06	38.60	14.83	38.43	48.58	83.60	35.33
	镇稻 11 号 Zhendao 11	10.94	1.99	38.88	15.89	40.85	50.21	86.75	36.47
	武运粳 24 号 Wuyunjing 24	11.31	2.04	41.66	16.60	39.85	48.91	85.30	37.69
	平均值 Mean	10.89	2.06	40.23	15.69	39.01	48.55	84.23	36.31
	变异系数 *CV*(%)	2.44	2.79	3.84	4.08	3.75	2.75	2.24	2.44
籼稻 Indica rice	扬两优 6 号 Yangliangyou 6	9.86	1.67	34.75	15.36	44.21	59.86	102.52	43.80
	两优培九 Liangyoupeijiu	10.05	1.99	44.05	15.27	34.68	50.14	88.51	44.65
	新两优 6380 Xinliangyou 6380	9.41	1.52	29.16	13.81	47.37	65.72	112.15	41.81
	丰两优 1 号 Fengliangyou 1	9.54	1.84	37.62	14.55	38.68	54.28	92.96	42.38
	Ⅱ优 084 Ⅱyou 084	9.27	1.75	34.01	13.43	39.48	57.29	98.09	41.20
	平均值 Mean	9.62	1.75	35.92	14.49	40.89	57.46	98.85	42.77
	变异系数 *CV*(%)	3.34	10.13	15.23	5.95	12.14	10.21	9.23	3.34
两者差异 Difference	±	1.27	0.31	4.31	1.20	−1.88	−8.91	−14.61	−6.45
	%	13.21**	17.45*	12.01	8.28	−4.59	−15.51*	−14.78*	−15.09**

注(Note)：*，**—分别表示在 5% 和 1% 水平上粳稻与籼稻间差异显著 Significant differences at the 0.05 and 0.01 levels between japonica and indica super rice, respectively.

粒生产效率和氮素干物质生产效率达到显著水平、氮肥偏生产力达到极显著水平,说明粳稻氮素利用效率不及籼稻,这也是目前及未来常规粳型超级稻育种与改良的重要方向之一。进一步分析氮素吸收总量和氮素籽粒生产效率的相对作用,氮素吸收总量与实收产量呈极显著的正相关($r=0.933^{**}$),氮素籽粒生产效率与实收产量呈极显著的负相关($r=0.788^{**}$),氮素吸收总量和氮素籽粒生产效率对实收产量的直接通径系数(Pi)分别为1.970、1.088,说明提高氮素籽粒生产效率对产量的促进作用不及提高氮素吸收总量的作用。因此,在稳定植株内单位氮素生产力的基础上,大幅提高氮素吸收积累量是粳稻高产形成的重要途径与特征之一。

2.4 籼、粳超级稻氮素转移特征的差异

表5为籼、粳超级稻茎、鞘、叶、穗含氮率及各部分含氮量所占比例在抽穗期和成熟期的差异比较。粳稻抽穗期叶、茎、鞘、穗平均含氮率分别为2.49%、1.00%、1.28%、1.34%,分别较籼稻高27.93%、20.02%、27.99%、19.46%,差异显著或极显著,这与抽穗期粳稻各部分含氮率加权平均值即整株含氮率极显著高于籼稻(表2)是相一致的;成熟期,粳稻叶、茎、鞘、穗平均含氮率分别为1.49%、0.66%、0.74%、1.38%,其中粳稻叶、茎、鞘含氮率分别较籼稻高249.93%、139.62%、149.63%,而粳稻穗的含氮率较籼稻低10.22%,差异显著或极显著。对各部分含氮量占整株总含氮量的比例及其变化情况进行分析发现(表5),各供试水稻品种抽穗期各部分含氮量所占比例大小为叶>鞘>茎>穗,成熟期则为穗>叶>茎>鞘,但各部分含氮量所占比例在籼、粳稻之间却存在着较大的差异。粳稻抽穗期叶、茎、鞘、穗含氮量所占比例的平均值分别为48.66%、15.02%、26.25%、10.07%,粳稻叶中含氮量所占比例低籼稻3.87%、茎中含氮量所占比例高籼稻0.96%、鞘中含氮量所占比例高籼稻16.08%、穗中含氮量所占比例低籼稻15.31%,其中抽穗期穗的含氮量所占比例达到显著水平;成熟期,粳稻叶、茎、鞘、穗含氮量所占比例的平均值分别为18.46%、9.11%、9.02%、63.41%,其中粳稻叶、茎、鞘含氮量所占比例分别较籼稻高233.77%、92.02%、157.53%,而粳稻穗中含氮量所占比例较籼稻低26.46%,差异极显著,说明粳稻氮素更多保存在源器官中、籼稻氮素则更多贮存于籽粒库中,这可能也是粳稻仍保存有较多的结构物质,进而茎秆坚韧、抗倒性强于籼稻的重要原因之一。

从某一特定器官氮素转运特征来看(表6),粳稻抽穗至成熟期叶、茎、鞘的平均氮素转运量分别为13.43、1.75、7.91 mg/stem,分别较籼稻低47.34%、67.04%、26.12%,差异显著或极显著。氮素表观转运率表现趋势与氮素转运量一致(表6),说明籼稻抽穗后源器官中的氮素输出多、转运量大,这在氮素转运贡献率上亦有较好的反映。粳稻叶、茎、鞘的平均氮素转运贡献率分别为30.05%、3.96%、17.72%,分别较籼稻低30.42%、56.18%、1.79%,其中叶的氮素转运贡献率达到极显著水平、茎的氮素转运贡献率达到显著水平;而粳稻抽穗后的氮素净积累贡献率则极显著高于籼稻,增长幅度达98.71%,进一步证明籼稻高氮籽粒主要依靠抽穗前源器官中贮积的氮素的输出、粳稻较高的氮素吸收总量则主要依靠生育中后期(拔节至成熟期)氮素的高速吸收。这在氮素收获指数上亦有同样的表现(表6),粳稻平均氮素收获指数仅63.41(59.11~68.36),籼稻则达86.22(83.08~88.97),籼稻高出粳稻26.46,差异极显著。由此可见,叶茎鞘中的氮素的高输出、高转运、高贡献是籼稻较高的氮素收获指数的重要原因和特征之一。

3 讨论

3.1 籼、粳超级稻氮素阶段吸收积累特性的差异

水稻籽粒中的氮素一部分来自抽穗前贮积于叶茎鞘中的氮素的转移,另一部分来自于抽穗后的氮素吸收。针对水稻产量与氮素积累量的研究已有大量报道[23-25],一般认为(超)高产群体吸氮量大,即单位面积产量与成熟期氮素积累量呈显著或极显著的正相关,随着品种产量水平的提高,氮素需求量也不断增加;且高产品种氮素在穗部的分配比例明显大于低产品种。关于不同类型水稻品种间氮素吸收积累能力及氮素在器官分配比例上的差异亦有研究。单玉华等[26]研究表明,籼稻植株的含氮率明显高于粳稻及广亲和品种,杂交籼稻的含氮率高于常规籼稻,而杂交粳稻的含氮率与常规粳稻无显著差异;籼稻植株总吸氮量平均比粳稻高14.1%;与常规籼稻及常规粳稻相比,杂交籼稻及杂交粳稻的总吸氮量分别高22.8%和16.4%。殷春渊等[27]报道,植株氮素阶段吸收量,拔节、抽穗和成熟期籼稻平均分别比粳稻高24.26%、3.14%和6.45%;植株氮素阶段吸收速率,移栽至拔节、拔节至抽穗和

表 5　籼、粳超级稻抽穗期和成熟期叶、茎、鞘、穗各部分的含氮比例和含氮率及其变化的差异

Table 5　Differences of N contents and ratios of N accumulation of leaves, stems, sheaths, panicles and their variations at the heading and maturity of indica and japonica super rice

类型 Type	品种 Cultivar	含氮率 N content(%)								含氮量所占比例 Ratio of N accumulation(%)							
		抽穗期 Heading				成熟期 Maturity				抽穗期 Heading				成熟期 Maturity			
		叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	穗 Panicle	叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	穗 Panicle	叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	穗 Panicle	叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	穗 Panicle
粳稻 Japonica rice	南粳 44 Nanjing 44	2.55	1.13	1.33	1.34	1.41	0.61	0.75	1.43	48.25	16.58	25.56	9.61	18.09	8.03	9.38	64.51
	宁粳 3 号 Ningjing 3	2.42	1.02	1.35	1.40	1.58	0.72	0.78	1.38	46.83	15.06	26.77	11.34	17.90	9.33	8.65	64.11
	扬粳 4038 Yangjing 4038	2.52	0.94	1.29	1.36	1.61	0.67	0.76	1.38	48.96	14.96	27.33	8.75	21.57	10.01	9.31	59.11
	镇稻 11 号 Zhendao 11	2.59	0.97	1.17	1.30	1.44	0.66	0.71	1.35	49.74	15.41	24.81	10.04	20.12	9.18	9.76	60.95
	武运粳 24 号 Wuyunjing 24	2.39	0.91	1.27	1.32	1.38	0.64	0.70	1.39	49.50	13.09	26.79	10.62	14.61	9.01	8.02	68.36
	平均值 Mean	2.49	1.00	1.28	1.34	1.49	0.66	0.74	1.38	48.66	15.02	26.25	10.07	18.46	9.11	9.02	63.41
	变异系数 *CV*(%)	3.38	8.71	5.48	2.71	6.96	6.27	4.62	1.97	2.41	8.37	3.94	9.78	14.27	7.85	7.61	5.62
籼稻 Indica rice	扬两优 6 号 Yangliangyou 6	1.92	0.78	0.89	0.99	0.46	0.26	0.26	1.55	56.13	13.23	21.21	9.44	7.89	4.34	3.82	83.95
	两优培九 Liangyoupeijiu	2.28	0.93	1.10	1.17	0.58	0.39	0.41	1.63	51.03	14.84	23.39	10.75	6.36	6.13	4.43	83.08
	新两优 6380 Xinliangyou 6380	1.78	0.74	0.89	1.10	0.32	0.21	0.22	1.42	49.27	16.05	21.24	13.44	5.48	4.12	2.91	87.49
	丰两优 1 号 Fengliangyou 1	1.88	0.83	1.12	1.17	0.44	0.29	0.31	1.56	47.84	14.63	23.88	13.65	4.41	4.53	3.45	87.62
	Ⅱ优 084 Ⅱyou 084	1.89	0.87	1.01	1.20	0.33	0.24	0.27	1.55	48.80	15.65	23.36	12.19	3.51	4.61	2.91	88.97
	平均值 Mean	1.95	0.83	1.00	1.12	0.42	0.28	0.30	1.54	50.61	14.88	22.62	11.89	5.53	4.75	3.50	86.22
	变异系数 *CV*(%)	9.89	8.92	11.19	7.36	24.98	25.31	24.66	4.98	6.50	7.33	5.69	15.09	30.78	16.72	18.44	2.96
两者差异 Difference	±	0.54	0.17	0.28	0.22	1.06	0.39	0.44	−0.16	−1.96	0.14	3.64	−1.82	12.93	4.37	5.52	−22.81
	%	27.93**	20.02*	27.99*	19.46**	249.93**	139.62**	149.63**	−10.22*	−3.87	0.96	16.08*	−15.31	233.77**	92.02**	157.53**	−26.46**

注(Note)：*，**—分别表示在 5% 和 1% 水平上粳稻与籼稻间差异显著 Significant differences at the 0.05 and 0.01 levels between japonica and indica super rice, respectively.

表6 籼、粳超级稻抽穗至成熟期植株各器官氮素转运特征的差异

Table 6 Differences of N translocation characteristics in stem-sheath and leaves from the heading to the maturity of indica and japonica super rice

类型 Type	品种 Cultivar	氮素转运量 (mg/stem) N translocation amount			氮素表观转运率 (%) Apparent N translocation rate			氮素转运贡献率 (%) N translocation conversion rate			抽穗后的氮素净积累贡献率 (%) Net N absorbed conversion rate after heading	氮素收获指数 N harvest index
		叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath	叶 Leaf	茎 Stem	鞘 Sheath		
粳稻 Japonica rice	南粳44 Nanjing 44	14.94	3.83	8.06	53.48	39.89	54.47	32.23	8.26	17.39	30.12	0.64
	宁粳3号 Ningjing 3	11.99	1.35	7.96	48.86	17.10	56.75	26.68	3.00	17.71	39.38	0.63
	扬粳4038 Yangjing 4038	11.54	1.08	8.40	42.75	13.04	55.76	27.25	2.54	19.85	38.96	0.59
	镇稻11号 Zhendao 11	12.44	1.92	6.39	48.48	24.14	49.93	31.06	4.79	15.96	35.25	0.60
	武运粳24号 Wuyunjing 24	16.24	0.59	8.71	60.71	8.32	60.14	33.01	1.20	17.70	36.42	0.68
	平均值 Mean	13.43	1.75	7.91	50.86	20.50	55.41	30.05	3.96	17.72	36.03	0.63
	变异系数 *CV*(%)	15.27	71.69	11.34	13.17	59.98	6.71	9.67	68.90	7.85	10.34	5.62
籼稻 Indica rice	扬两优6号 Yangliangyou 6	24.98	4.34	8.92	83.56	61.58	78.93	47.75	8.29	17.04	17.30	0.83
	两优培九 Liangyoupeijiu	29.76	5.14	12.39	85.05	50.50	77.29	43.57	7.52	18.15	19.96	0.82
	新两优6380 Xinliangyou 6380	23.72	6.21	9.87	87.02	70.00	84.00	41.97	11.00	17.47	16.41	0.87
	丰两优1号 Fengliangyou 1	24.19	5.21	11.22	88.86	62.57	82.56	40.14	8.64	18.62	19.71	0.87
	Ⅱ优084 Ⅱyou 084	24.87	5.68	11.10	91.50	65.20	85.29	42.48	9.70	18.95	17.26	0.88
	平均值 Mean	25.50	5.32	10.70	87.20	61.97	81.61	43.18	9.03	18.05	18.13	0.85
	变异系数 *CV*(%)	9.54	13.10	12.51	3.59	11.61	4.15	6.57	14.95	4.38	8.83	2.96
两者差异 Difference	±	−12.07	−3.56	−2.79	−36.34	−41.47	−26.20	−13.14	−5.07	−0.32	17.90	−0.23
	%	−47.34**	−67.04*	−26.12*	−41.68**	−66.93**	−32.10**	−30.42**	−56.18*	−1.79	98.71**	−26.46**

注(Note): *, **—分别表示在5%和1%水平上粳稻与籼稻间差异显著 Significant differences at the 0.05 and 0.01 levels between japonica and indica super rice, respectively.

抽穗至成熟阶段籼稻平均分别比粳稻高 38.07%、16.05%和 23.22%。本研究结果表明,粳稻抽穗期和成熟期植株各器官以及整个生育期整株的含氮率均高于籼稻,移栽期、有效分蘖临界叶龄期、抽穗期和成熟期粳稻群体氮素积累量显著或极显著高于籼稻,而粳稻拔节期群体氮素积累量极显著低于籼稻;粳稻极显著高于籼稻的氮素吸收总量,不仅与粳稻较高的实收产量有关,还得益于粳稻具有较高的百公斤籽粒吸氮量,说明粳稻吸氮量大。这可能与粳稻稻具有良好的根系形态和较强的根系活力有关,籼稻较粳稻对氮肥反应更敏感[28]。李敏等[29]的研究证实了氮高效型水稻品种的根干重、体积、吸收表面积、伤流量和根系活力均显著或极显著大于氮低效型品种,且这些性状与氮素利用效率呈显著或极显著的正相关。本研究还发现,氮素阶段积累中,粳稻移栽~有效分蘖临界叶龄期、拔节~抽穗期和抽穗~成熟期氮素积累量显著或极显著高于籼稻,而有效分蘖临界叶龄~拔节期粳稻氮素积累量极显著低于籼稻,说明粳稻有效高效氮素吸收积累优势明显。氮素阶段吸收速率表现趋势与氮素阶段积累量相一致。

3.2　籼、粳超级稻氮素转运特征的差异

水稻各器官的氮素积累及转运,不仅受生育进程的影响,还与品种特性、生态环境、栽培措施等因素密切相关。晏娟等[30]研究表明,增加施氮量降低了^{15}N 在水稻籽粒中的分配比例,但提高了茎叶中^{15}N 的分配比例,而^{15}N 在根中的分配比例不受施氮量和品种的影响。Ntanos 和 Koutroubas[31]在地中海地区对籼稻和粳稻的研究认为,干物质转运率在 8.5% ~ 39.3% 之间,氮素转运率在 44.7% ~ 66.7%之间,且这种转运率间的差异主要是由品种间的农学性状决定的。纵观以往的研究发现,绝大多数研究都是以整个植株为对象,关于营养器官和生殖器官间的氮素分配与转移特征鲜有报道[8-20]。霍中洋等[32]研究在氮肥群体最高生产力条件下水稻品种各器官干物质和氮素的积累与转运特征时发现,大于 10.5 t/hm^2 的水稻品种,抽穗~成熟阶段茎鞘和叶片的干物质和氮素的转运贡献率均比其他 3 个水稻品种低,而穗部干物质和氮素增加量却比其他 3 个水稻品种高;产量大于 10.5 t/hm^2 的水稻品种的产量形成与抽穗后穗部较高的干物质、氮素积累量,以及叶片干物质和氮素积累与转运表现出明显的优势相关。本研究表明,粳稻氮素更多保存在源器官中、籼稻氮素则更多贮存于籽粒库中,这与籼稻氮素收获指数极显著高于粳稻是相一致的;抽穗~成熟期,粳稻叶、茎、鞘氮素转运量、表观转运率和转运贡献率均小于籼稻,除鞘的氮素转运贡献率外其他指标均达显著或极显著水平;粳稻抽穗前贮存于营养器官的氮素输出少、抽穗后氮素吸收积累多,这不仅有效保障了氮素供应,还稳定了茎鞘结构物质及组成、提高植株抗倒伏能力。

3.3　籼、粳超级稻氮素利用特征的差异

氮素利用效率是氮素吸收、同化、运转、再利用等多个生理过程综合作用的结果,通用表征指标有氮素吸收利用率、农学利用率、生理利用率、籽粒生产效率、干物质生产效率、偏生产力和收获指数等,这些指标从不同侧面描述了作物对氮素的利用情况。其中,提高氮素籽粒生产效率被认为是遗传改良的重点和高产氮高效协同的最佳指标[17],而氮素农学利用率是生产上最常用来衡量氮素利用效率的指标[33]。江立庚等[34]研究发现,杂交稻氮素的生产效率、农艺效率、回收效率和收获指数较常规稻高,但二系杂交稻并没有比三系杂交稻明显提高。程建峰等[35]在常规氮素管理下,以氮素吸收效率(NAE)、利用效率(NUE)和收获指数(NHI)为衡量指标,分析了国内外 607 份不同类型水稻种质氮素营养效率的变异状况,结果表明,不同类型水稻间的 NAE、NUE 和 NHI 均未达显著差异,但籼型杂交稻 NAE、NUE 和 NHI 的变异小于常规籼稻和常规粳稻;籼型杂交稻的 NAE、NUE 和 NHI 差异小而分布较集中,常规粳稻最分散,常规籼稻居中。单玉华等[27]从氮的利用效率角度,认为粳稻及广亲和品种氮的干物质生产效率高于籼稻,而氮的籽粒生产效率低于籼稻;氮收获指数以广亲和品种最低,其他类型间差异未达显著水平。Park 等[36]研究报道,水稻品种的氮素需求量和利用率在籼稻与粳稻间有较大差异,籼稻相对于粳稻具有较高的氮素利用效率,这可能主要是由于籼稻的氮素收获指数(NHI)较高[37]。本研究结果显示,粳稻氮素吸收利用率和农学利用率高于籼稻,但差异不显著;而粳稻氮素生理利用率、籽粒生产效率、干物质生产效率和氮肥偏生产力均低于籼稻,除氮素生理利用率外其他指标均达到显著或极显著水平,说明粳稻氮素利用效率并不高,还有待于进一步攻关与提高。如能在氮素利用效率和氮素生产力上取得新的突破,粳稻生产潜力将更大。

3.4　关于籼、粳超级稻高产栽培的精确施氮差异

水稻精确定量栽培[38]是扬州大学、南京农业

大学等单位在水稻叶龄模式与群体质量调控两大成果基础上,科学地把水稻生长发育、高产形成动态诊断和调控技术精确定量化,以生育进程、群体动态指标、栽培技术措施"三定量"和作业次数、调控时期、投入数量"三适宜"为核心的一个能使水稻生育全过程和各项调控技术指标精确化的具有中国特色的水稻数字化生产技术体系,使水稻生产管理"生育依模式,诊断看指标,调控按规范,措施能定量",促进了水稻栽培技术由定性为主向精确定量的跨越,利于达到"高产、优质、高效、生态、安全"协调的综合目标。其中,精确施肥是水稻精确定量栽培技术的核心内容之一,而精确施氮更是重中之重,并依据斯坦福方程[40]精确计算总施氮量。本研究结果表明,粳稻平均百公斤籽粒吸氮量较籼稻高17.45%,差异显著,说明粳稻需氮量大,在(超)高产(示范)方设计时应适当增加施氮量。本研究还发现,粳稻各个生育阶段的氮素积累比例,拔节~抽穗期>移栽~有效分蘖临界叶龄期>抽穗~成熟期>有效分蘖临界叶龄~拔节期;籼稻则为移栽~有效分蘖临界叶龄期>拔节~抽穗期>有效分蘖临界叶龄~拔节期>抽穗~成熟期。通径分析表明,在粳稻氮素吸收总量的形成中,Pi(抽穗~成熟期)>Pi(拔节~抽穗期)>Pi(移栽~有效分蘖临界叶龄期)>Pi(有效分蘖临界叶龄~拔节期),籼稻则为Pi(拔节~抽穗期)>Pi(移栽~有效分蘖临界叶龄期)>Pi(抽穗~成熟期)>Pi(有效分蘖临界叶龄~拔节期),说明粳稻拔节后吸氮速率快、氮素吸收量大。因此,务必实施"前氮后移"、适当提高穗肥施用比例,以满足高产水稻生育中后期氮素吸收,进而提高水稻产量和氮素吸收利用效率;而籼稻则应适当控制氮肥后移比例,以统筹协调水稻生育前、中、后期吸收。本研究为了试验方便,氮肥运筹比例统一设计为基蘖肥:穗肥=5:5,基肥:分蘖肥=6:4,针对某个类型及品种未必最佳,品种氮肥群体最高生产力还有可能没有完全挖掘出来,有待于进一步研究证实。

4 结论

1)在稳定生育前期(移栽~拔节期)氮素吸收的基础上,大幅提高生育中期和后期(拔节~成熟期)氮素吸收速率和氮素积累量,是稳定形成较高的氮素吸收总量及粳稻高产形成的重要特征和途径之一。

2)粳稻氮素更多保存在源器官中,籼稻氮素则更多贮存于籽粒库,籼稻氮素收获指数极显著高于粳稻。籼稻高氮籽粒主要依靠抽穗前源器官中贮积的氮素的输出与转运。

参 考 文 献:

[1] Sun J, Liu D, Wang J Y *et al*. The contribution of intersubspecific hybridization to the breeding of super-high-yielding japonica rice in northeast China[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(6): 1149-1157.

[2] Yu Y Q, Huang Y, Zhang W. Changes in rice yields in China since 1980 associated with cultivar improvement, climate and crop management[J]. Field Crops Research, 2012, 136: 65-75.

[3] Zhang T Y, Zhu J, Yang X G, Zhang X Y. Correlation changes between rice yields in north and northwest China and ENSO from 1960 to 2004[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148: 1021-1033.

[4] Cheng S H, Cao L Y, Zhuang J Y *et al*. Super hybrid rice breeding in China: achievements and prospects[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(6): 805-810.

[5] Zhang Q F. Strategies for developing green super rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(42): 16402-16409.

[6] Yang J C, Zhang J H. Grain-filling problem in 'super' rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(1): 1-5.

[7] 龚金龙, 张洪程, 李杰, 等. 超级稻生态育种及超高产栽培特征与途径的研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2011, 13(1): 25-33.
Gong J L, Zhang H C, Li J *et al*. Research progress on ecological breeding and cultivation characteristics of super rice and approaches of super high yield[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2011, 13(1): 25-33.

[8] Wei D, Cui K H, Pan J F *et al*. Genetic dissection of grain nitrogen use efficiency and grain yield and their relationship in rice[J]. Field Crops Research, 2011, 124(3): 340-346.

[9] Roberts T L, Ross W J, Norman R J *et al*. Predicting nitrogen fertilizer needs for rice in Arkansas using alkaline hydrolyzable-nitrogen[J]. Soil Science Society of America Journal, 2011, 75(3): 1161-1171.

[10] Liang X Q, Li H, Wang S X *et al*. Nitrogen management to reduce yield-scaled global warming potential in rice[J]. Field Crops Research, 2013, 146: 66-74.

[11] Tian Y H, Yin B, Yang L Z *et al*. Nitrogen runoff and leaching losses during rice-wheat rotations in Taihu Lake region, China[J]. Pedosphere, 2007, 17(4): 445-456.

[12] Zhao X, Zhou Y, Min J *et al*. Nitrogen runoff dominates water nitrogen pollution from rice-wheat rotation in the Taihu Lake region of China[J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2012, 156: 1-11.

[13] Jing Q, Bouman B A M, Hengsdijk H *et al*. Exploring options to combine high yield with high nitrogen use efficiencies in irrigated rice in China[J]. European Journal of Agronomy, 2007, 26

(2)：166-177.

[14] 张小翠，戴其根，胡星星，等. 不同质地土壤下缓释尿素与常规尿素配施对水稻产量及其生长发育的影响[J]. 作物学报，2012，38(8)：1494-1503.
Zhang X C, Dai Q G, Hu X X *et al*. Effects of slow-release urea combined with conventional urea on rice output and growth in soils of different textures[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(8): 1494-1503.

[15] 张洪程，吴桂成，戴其根，等. 水稻氮肥精确后移及其机制[J]. 作物学报，2011，37(10)：1837-1851.
Zhang H C, Wu G C, Dai Q G *et al*. Precise postponing nitrogen application and its mechanism in rice [J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(10): 1837-1851.

[16] Peng S B, Buresh R J, Huang J L *et al*. Improving nitrogen fertilization in rice by site-specific N management [J]. Sustainable Agriculture, 2011, 2: 943-952.

[17] 李敏，张洪程，李国业，等. 水稻氮效率基因型差异及其机理研究进展[J]. 核农学报，2011，25(5)：1057-1063.
Li M, Zhang H C, Li G Y *et al*. Genotypic difference of nitrogen use efficiency in rice and its morphological and physiological mechanisms [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2011, 25(5): 1057-1063.

[18] 黄见良，邹应斌，彭少兵，Buresh R J. 水稻对氮素的吸收、分配及其在组织中的挥发损失[J]. 植物营养与肥料学报，2004，10(6)：579-583.
Huang J L, Zou Y B, Peng S B, Buresh R J. Nitrogen uptake, distribution by rice and its losses from plant tissues during[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10(6): 579-583.

[19] 吴文革，张洪程，陈烨，等. 超级中籼杂交水稻氮素积累利用特性与物质生产[J]. 作物学报，2008，34(6)：1060-1068.
Wu W G, Zhang H C, Chen Y *et al*. Dry-matter accumulation and nitrogen absorption and utilization in middle-season indica super hybrid rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(6): 1060-1068.

[20] 霍中洋，顾海永，马群，等. 不同氮肥群体最高生产力水稻品种的氮素吸收利用差异[J]. 作物学报，2012，38(11)：2061-2068.
Huo Z Y, Gu H Y, Ma Q *et al*. Differences of nitrogen absorption and utilization in rice varieties with different productivity levels [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(11): 2061-2068.

[21] 张洪程，戴其根，霍中洋，等. 偏迟熟水稻北移及配套高产栽培技术的研究[J]. 江苏农学院学报，1996，17(3)：51-56.
Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y *et al*. Studies on the techniques for northtoward acclimatization and high yielding of rice with rather late maturation in Jiangsu [J]. Journal of Jiangsu Agricultural College, 1996, 17(3): 51-56.

[22] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京：中国农业出版社，2000：264-268.
Bao S D. Soil agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2000: 264-268.

[23] 殷春渊，张庆，魏海燕，等. 不同产量类型水稻基因型氮素吸收、利用效率的差异[J]. 中国农业科学，2010，43(1)：39-50.
Yin C Y, Zhang Q, Wei H Y *et al*. Differences in nitrogen absorption and use efficiency in rice genotypes with different yield performance[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(1): 39-50.

[24] 凌启鸿，张洪程，戴其根，等. 水稻精确定量施氮研究[J]. 中国农业科学，2005，38(12)：2457-2467.
Ling Q H, Zhang H C, Dai Q G *et al*. Study on precise and quantitative N application in rice [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(12): 2457-2467.

[25] Ying J F, Peng S B, Yang G Q *et al*. Comparison of high-yield rice in tropical and subtropical environments. II. Nitrogen accumulation and utilization efficiency [J]. Field Crops Research, 1998, 57(1): 85-93.

[26] 单玉华，王余龙，山本由德，等. 不同类型水稻在氮素吸收及利用上的差异[J]. 扬州大学学报(自然科学版)，2001，4(3)：42-45，50.
Shan Y H, Wang Y L, Yamamoto Y *et al*. Study on the differences of nitrogen uptake and use efficiency in different types of rice[J]. Journal of Yangzhou University (Natural Science Edition), 2001, 4(3): 42-45, 50.

[27] 殷春渊，魏海燕，张庆，等. 不同氮肥水平下中熟籼稻和粳稻产量、氮素吸收利用差异及相互关系[J]. 作物学报，2009，35(2)：348-355.
Yin C Y, Wei H Y, Zhang Q *et al*. Differences and correlations in grain yield, N uptake and utilization between medium-maturing indica and japonica rice under different N fertilizer levels[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(2): 348-355.

[28] 单玉华. 不同类型水稻品种氮素吸收利用的差异及控制[D]. 江苏扬州：扬州大学博士论文，2002.
Shan Y H. Study on genotype differences and control approaches of nitrogen uptake and utilization efficiency in different types of rice (*Oryza sativa* L.) [D]. Yangzhou, Jiangsu: PhD dissertation, Yangzhou University, 2002.

[29] 李敏，张洪程，杨雄，等. 水稻高产氮高效型品种的根系形态生理特征[J]. 作物学报，2012，38(4)：648-656.
Li M, Zhang H C, Yang X *et al*. Root morphological and physiological characteristics of rice cultivars with high yield and high nitrogen use efficiency[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(4): 648-656.

[30] 晏娟，尹斌，张绍林，等. 不同施氮量对水稻氮素吸收与分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2008，14(5)：835-839.
Yan J, Yin B, Zhang S L *et al*. Effect of nitrogen application rate on nitrogen uptake and distribution in rice[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(5): 835-839.

[31] Ntanos D A, Koutroubas S D. Dry matter and N accumulation and translocation for indica and japonica rice under Mediterranean conditions[J]. Field Crops Research, 2002, 74

(1): 93-101.

[32] 霍中洋, 杨雄, 张洪程, 等. 不同氮肥群体最高生产力水稻品种各器官的干物质和氮素的积累与转运[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(5): 1035-1045.
Huo Z Y, Yang X, Zhang H C *et al*. Accumulation and translocation of dry matter and nitrogen nutrition in organs of rice cultivars with different productivity levels[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2012, 18(5): 1035-1045.

[33] 霍中洋, 李杰, 张洪程, 等. 不同种植方式下水稻氮素吸收利用的特性[J]. 作物学报, 2012, 38(10): 1908-1919.
Huo Z Y, Li J, Zhang H C *et al*. Characterization of nitrogen uptake and utilization in rice under different planting methods [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(10): 1908-1919.

[34] 江立庚, 戴廷波, 韦善清, 等. 南方水稻氮素吸收与利用效率的基因型差异及评价[J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 466-471.
Jiang L G, Dai T B, Wei S Q *et al*. Genotypic differences and valuation in nitrogen uptake and utilization efficiency in rice[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2003, 27(4): 466-471.

[35] 程建峰, 戴廷波, 曹卫星, 等. 不同类型水稻种质氮素营养效率的变异分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(2): 175-183.
Cheng J F, Dai T B, Cao W X *et al*. Variations of nitrogen nutrition efficiency in different rice germplasm types[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2007, 13(2): 175-183.

[36] Park H, Mok S K, Seok S J. Efficiency of soil and fertilizer nitrogen in relation to rice variety and application time, using N labeled fertilizer. V. ^{15}N point application in fields[J]. Journal of Korean Agricultural Chemistry, 1982, 25: 30-34.

[37] Koutroubasa S D, Ntanos D A. Genotypic differences for grain yield and nitrogen utilization in indica and japonica rice under Mediterranean conditions[J]. Field Crops Research, 2003, 83 (3): 251-260.

[38] 凌启鸿, 张洪程, 丁艳锋, 等. 水稻精确定量栽培理论与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
Ling Q H, Zhang H C, Ding Y F *et al*. Theory and technology of precise and quantitative cultivation in rice[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007.

[39] Stanford, G.. Rationale for optimum nitrogen fertilization in corn production[J]. Journal of Environmental Quality, 1979, 2: 159-165.