doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2025.10.062

不同水稻品种氮素利用差异对产量的影响

齐智娟[1,2]　李思睿[1,2]　杜思澄[1,2]　管　升[1,2]　徐　丹[2,3]　张广斌[4]
马　静[4]　颜晓元[4]

(1.东北农业大学水利与土木工程学院,哈尔滨 150030;
2.东北农业大学农业农村部农业水资源高效利用重点实验室,哈尔滨 150030;
3.东北农业大学文理学院,哈尔滨 150030;4.中国科学院南京土壤研究所,南京 211135)

摘要:为探究不同水稻品种间氮素利用差异对水稻产量的影响,本研究对当地 5 个主栽品种开展连续 2 年田间定位试验。试验结果表明:龙粳 31 为产量最高品种,平均产量达 9.67 t/hm^2,依次为绥粳 18(9.10 t/hm^2)、龙庆 32(9.06 t/hm^2)、龙庆 31(8.34 t/hm^2)、龙庆 20(7.20 t/hm^2)。通过相关性分析和通径分析可知,共 7 个指标与产量的相关关系达到极显著水平($p<0.01$),其中穗粒数对产量的直接作用最大,直接通径系数达 0.467,其次为氮素转运量、分蘖数峰值、抽穗期叶片氮素积累量、抽穗期叶面积指数、有效穗数、结实率。抽穗期叶片氮素积累量对产量的间接通径系数最高,达 0.979,以龙粳 20 为对照,其余 4 个品种抽穗期叶片氮素积累量比龙粳 20 显著高 19.45% ~ 40.36%。氮素转运量与穗粒数共同作用对产量的决定系数最高,达 0.221,以龙粳 20 为对照,其余 4 个品种氮素转运量比龙粳 20 显著高 21.21% ~94.05%。因此,通过提高抽穗期叶片氮素积累量与氮素转运量是促进产量提升的关键因素。研究结果可为黑土区通过水稻品种优选从而提升氮肥利用效率提供理论支撑。

关键词:水稻品种;叶面积指数;氮肥利用效率;通径分析;产量构成
中图分类号:S511　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1000-1298(2025)10-0684-09　　**OSID**:

Effects of Nitrogen Utilization Differences among Rice Varieties on Yield

QI Zhijuan[1,2]　LI Sirui[1,2]　DU Sicheng[1,2]　GUAN Sheng[1,2]　XU Dan[2,3]　ZHANG Guangbin[4]
MA Jing[4]　YAN Xiaoyuan[4]

(1. *School of Water Conservancy and Civil Engineering*, *Northeast Agricultural University*, *Harbin* 150030, *China*
2. *Key Laboratory of Efficient Use of Agricultural Water Resources*, *Ministry of Agriculture and Rural Affairs*, *Northeast Agricultural University*, *Harbin* 150030, *China*
3. *School of Arts and Sciences*, *Northeast Agricultural University*, *Harbin* 150030, *China*
4. *Institute of Soil Science*, *Chinese Academy of Sciences*, *Nanjing* 211135, *China*)

Abstract: Aiming to investigate the effects of varietal differences in NUE on rice yield, a two-year fixed-location field experiment was conducted on five major local cultivars. The results demonstrated that Longjing 31 achieved the highest average yield of 9.67 t/hm^2, followed by Suijing 18 (9.10 t/hm^2), Longqing 32 (9.06 t/hm^2), Longqing 31 (8.34 t/hm^2), and Longjing 20 (7.20 t/hm^2). Correlation and path analysis indicated that seven indicators showed a highly significant correlation with yield ($p<0.01$). Grains per panicle exerted the strongest direct effect (path coefficient was 0.467), followed by nitrogen transport amount, maximum tillering stage peak, nitrogen accumulation in flag leaves at the heading stage, leaf area index (LAI) at the heading stage, effective panicle number, and seed-setting rate. Path analysis further revealed that nitrogen accumulation in flag leaves at the heading stage demonstrated the highest total indirect effects on grain yield, with a cumulative path coefficient of 0.979. Compared with the control cultivar Longjing 20, the nitrogen accumulation in flag leaves during the heading stage of the other four cultivars was significantly increased by 19.45% to 40.36% ($p<0.05$). The combined effect of nitrogen transport amount and number of grains per panicle yielded the highest

收稿日期:2025-04-01　修回日期:2025-05-20
基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFD2300301)
作者简介:齐智娟(1987—),女,副教授,博士生导师,主要从事土壤水热运移和节水灌溉理论与技术研究,E-mail:zhijuanqi@neau.edu.cn
通信作者:徐丹(1979—),女,讲师,主要从事环境水利研究,E-mail:xd_neau@126.com

coefficient of determination for grain yield (R^2 was 0.221). Moreover, the nitrogen transport amount in the other four cultivars was significantly higher ($p < 0.05$) than that in Longjing 20, with an increase ranging from 21.21% to 94.05%. In conclusion, enhancing nitrogen accumulation and transport efficiency in flag leaves during the heading stage was pivotal for improving grain yield. The research findings can provide a theoretical foundation for improving NUE through targeted optimization of varietal selection in mollisol areas.

Key words: rice varieties; leaf area index; nitrogen use efficiency; path analysis; yield components

0　引言

氮素在水稻生长发育中承担着蛋白质合成、叶绿素形成以及能量代谢等关键生理功能，其有效供给是保障水稻产量提升的重要基础[1]。但氮肥利用率低是当前我国水稻生产的重要难题，较低的氮肥利用率不仅影响水稻产量[2]，造成氮素浪费，也随之引发了一系列环境问题[3]。针对提高氮肥利用率的问题，有学者已从水稻品种类型[4]、施肥时期[5]、施肥方式[6]以及氮肥管理模式[7]等角度展开了一系列研究。其中种植氮肥高利用率水稻品种是提升氮肥利用率的重要手段之一[8]，但截至目前不同水稻品种氮肥利用率的提升机制尚不明晰[9]。阐明不同水稻品种对氮素吸收利用效应的差异来源至关重要。

目前国内外学者在评价水稻氮素利用效率时，采用多指标进行综合评价[10]。不同的氮素利用效率指标从不同角度反映氮素在水稻生长中吸收、转运和分配的生理过程[11]。孟天瑶等[12]在长江中下游的一项水稻品种优化研究中发现，同一生育阶段中高产品种与低产品种的氮素积累规律不同，且高产品种氮素积累能力高于低产品种[13]。可见不同水稻品种对于氮素的吸收利用存在差异。

叶片作为储存氮素的“库”[14]，其形态特征被认为是影响氮素利用差异的关键因素之一[15]。抽穗期剑叶完全展开，较大叶面积指数和较高叶片光合速率提升了地上部氮素和生物量积累[16]。另一方面，分蘖数对于水稻氮素吸收和分配会产生显著影响[17]。据 ZHANG 等[18]报道，水稻植株分蘖时需要大量氮素支撑细胞分裂和叶绿体生成，分蘖时较高的氮素需求驱动氮素从根系吸收向叶片中主动分配。因此探明水稻品种间氮素吸收和利用的差异，还需考虑分蘖动态和叶面积指数与氮素积累和转运间的关系。

东北平原作为我国的重要粮食储备地，其水稻产量达到全国的 20%[19]，该地区土壤肥沃，同时氮肥利用率低的现象较为普遍[20]。在东北黑土稻区针对不同水稻品种氮肥利用率提升机制的研究报道较少，基于此，本研究于 2023 年和 2024 年开展连续 2 年的田间定位试验，探究不同水稻品种对氮素吸收利用效应机制，以期为东北黑土区氮高效水稻品种选育提供理论支撑。

1　材料与方法

1.1　试验区概况

试验于 2023 年和 2024 年在黑龙江省绥化市庆安国家灌溉试验重点站（46°57′28″N，127°40′45″E）进行，当地气候为冷温带大陆性季风气候，海拔 188 m，年平均日照时数 2 599 h，平均气温 2 ~ 3℃，无霜期 128 d 左右，年降雨量 350 ~ 650 mm，年蒸发量 1 200 ~ 1 600 mm。在试验区 0 ~ 20 cm 土层进行 5 点对角取样，将样品混合后进行分析得到土壤主要理化性质：pH 值为 6.4，有机质含量（质量比）为 40.9 g/kg，速效磷含量为 35.2 mg/kg，速效钾含量为 125.13 mg/kg，总孔隙度为 61.8%。生育期内日气温和日降水量如图 1 所示。

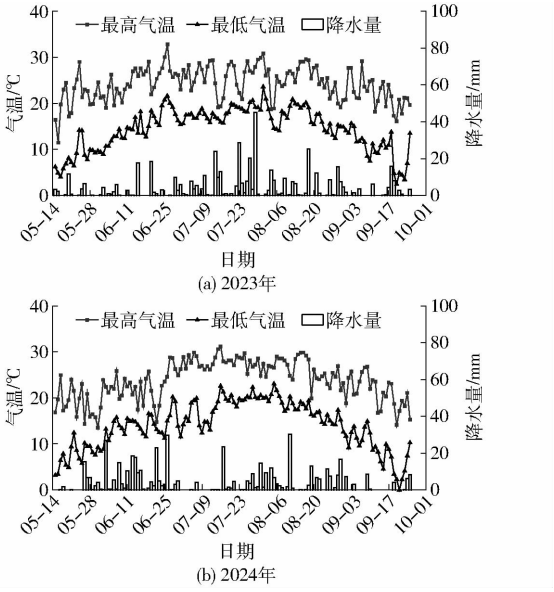


图 1　水稻生育期内日气温和降水量

Fig. 1　Daily temperature and precipitation during rice growing season

1.2　试验设计

试验选择当地主栽品种龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31、龙庆 32 和龙粳 20，2023 年 5 月 22 日移栽，9 月 24 日收获；2024 年 5 月 24 日移栽，9 月 15 日收获。试验遵循随机小区设计，设置 3 次重复，每个小区设

置 15 穴×20 行,株距要求 30 cm×13.3 cm,采用人工育苗和插秧,每穴 3 株,种植密度 24 穴/m^2。移栽幼苗大小相同,为 1 个主茎 2 个分蘖。和当地一致统一水肥管理,灌水模式为常规淹灌,返青期保持 0~30 mm 水层,分蘖末期晒田,黄熟期自然落干,剩余生育期保持 10~50 mm 水层。氮肥选用尿素(含 N 46%),施加量为 110 kg/hm^2,按基肥、蘖肥、穗肥比例为 4.5∶2∶3.5 施加,基肥在插秧前 1 d 施加,蘖肥在插秧后 15 d 施加,穗肥在插秧后 45 d 施加。磷肥为过磷酸钙(含 P_2O_5 12%),施入量为 45 kg/hm^2,一次性施入。钾肥为硫酸钾(含 K_2O 60%),施入量为 80 kg/hm^2,按基肥(50%)和 8.5 叶龄(50%)分施。

1.3 测定项目及方法

每个小区人工选取 30 穴,每隔 7 d 观测 1 次分蘖动态。在抽穗期末,选取 5 穴长势相似的植株采用精度为毫米的钢尺进行人工测定,采用面积法计算叶面积指数,系数取 0.75。干物质量和氮素含量选取抽穗期和成熟期 2 个生育期,生育期末在各小区内随机选取 5 穴具有代表性的水稻植株取样,测定干物质量。并采用凯氏定氮法,测定植株全氮含量。

1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 和 IBM SPSS Statistics 26 处理和分析数据,使用 IBM SPSS Statistics 26 进行通径分析并计算通径系数,处理间差异通过 LSD 检验来确定($p<0.05$)。图形采用 Origin 2024 软件生成。

2 结果与分析

2.1 不同水稻品种生长表型差异

2.1.1 不同水稻品种分蘖动态

不同水稻品种有效分蘖数如图 2 所示,随着生育期推进均呈先增加、后减少,最后趋于稳定的趋势。在 2 年研究中有效分蘖数均在 6 月 25 日达到峰值,在 7 月中旬后趋于稳定。不同品种有效分蘖数峰值由高到低依次为龙粳 31、龙庆 32、龙庆 31、绥粳 18、龙粳 20。龙粳 31 有效分蘖数平均峰值为 21.1 个/穴,比其他 4 个品种分别高 22.74%、28.35%、10.50%、39.87%。

2.1.2 不同水稻品种抽穗期叶面积指数

如图 3(图中不同小写字母表示同一时期处理间差异显著($p<0.05$))所示,2 年试验中龙粳 31 抽穗期叶面积指数在各品种间表现均为最高,平均达 4.31,分别比龙庆 31、龙庆 32 和龙粳 20 显著高 3.32%、2.17%、13.12%($p<0.05$),与绥粳 18 间差异未达显著水平($p>0.05$)。

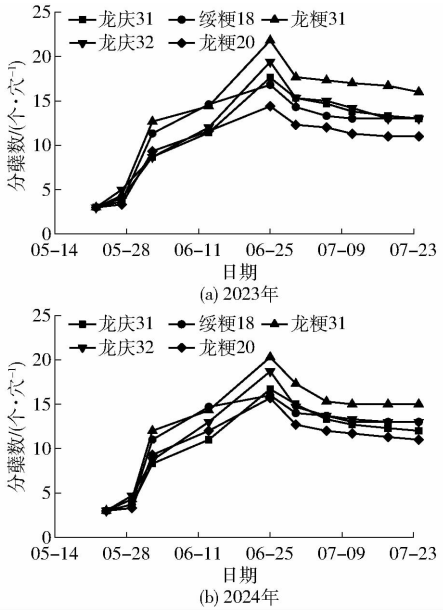


图 2 不同水稻品种有效分蘖数变化曲线

Fig. 2 Numbers of tillers of different rice varieties

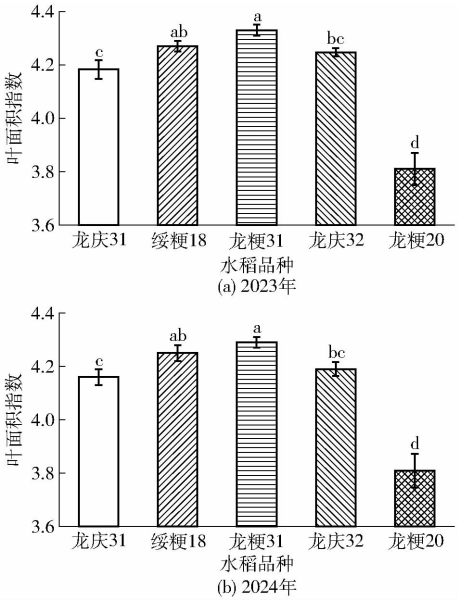


图 3 不同水稻品种叶面积指数

Fig. 3 Leaf area index of different rice varieties

2.2 不同水稻品种干物质量与产量

2.2.1 不同水稻品种地上部干物质积累量

不同水稻品种地上部干物质积累量从抽穗期到成熟期均增加。由表 1 可知,龙粳 20 在抽穗期和成熟期平均干物质积累量分别为 6.92 t/hm^2 和 10.75 t/hm^2。其余 4 个产量更高的品种龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 在抽穗期和成熟期干物质积累量显著高于龙粳 20($p<0.05$),分别平均高 17.43%~36.15% 和 19.68%~36.20%。龙粳 31 平均表观转运量为 1.09 t/hm^2,比其他 4 个品种高 0.46%、2.34%、2.83%、12.37%。

表 1　不同品种水稻地上部干物质积累量

Tab. 1　Accumulation of aboveground dry matter in different rice varieties　t/hm^2

年份	品种	地上部干物质积累量		表观转运量
		抽穗期	成熟期	
2023	龙庆 31	8.39^{b}	12.58^{b}	1.12^{a}
	绥粳 18	8.49^{b}	13.70^{ab}	1.02^{b}
	龙粳 31	9.41^{a}	14.66^{a}	1.03^{ab}
	龙庆 32	8.83^{ab}	13.58^{ab}	1.02^{b}
	龙粳 20	7.65^{c}	10.60^{c}	0.99^{b}
2024	龙庆 31	7.85^{c}	13.14^{a}	1.05^{ab}
	绥粳 18	8.33^{b}	13.67^{b}	1.11^{a}
	龙粳 31	9.42^{a}	14.61^{a}	1.15^{a}
	龙庆 32	8.11^{b}	13.35^{bc}	1.10^{a}
	龙粳 20	6.18^{d}	10.89^{d}	0.95^{b}

注：同列不同小写字母表示同一年内差异显著（$p<0.05$），下同。

2.2.2　不同水稻品种产量及构成因素

由表 2 可知，不同水稻品种间产量在 2 年研究中表现一致，由大到小依次为龙粳 31、绥粳 18、龙庆 32、龙庆 31、龙粳 20。龙粳 31 平均产量达 9.67 t/hm^2，相比于其他 4 个品种分别高 15.89%、6.27%、6.74%、34.24%，差异均达显著水平（$p<0.05$）。

从产量构成因素来看，与龙粳 20 相比，其他 4 个品种产量更高主要得益于较高的有效穗数、结实率和每穗粒数。龙粳 20 平均有效穗数为 3.86 × 10^{6}穗/hm^2，其他 4 个品种有效穗数相比龙粳 20 分别高 2.41%、5.05%、6.09%、6.21%，差异显著（$p<0.05$）。龙庆 32 平均结实率为 86.16%，分别比其他 4 个品种高 2.71%、2.09%、0.85%、5.87%，其中与龙粳 20 差异达显著水平（$p<0.05$）。龙粳 31 平均每穗粒数为 114.33，比其他 4 个品种分别高 13.78%、9.26%、15.63%、24.55%，除绥粳 18 外，其余均达显著水平（$p<0.05$）。龙庆 32 平均收获指数为 0.56，显著高于龙庆 31 和龙粳 20（$p<0.05$），分别高 5.71% 和 7.77%。

表 2　不同品种水稻产量及构成因素

Tab. 2　Rice yield and composition factors of different varieties

年份	品种	千粒质量/g	有效穗数/(穗·hm^{-2})	结实率/%	每穗粒数	产量/(t·hm^{-2})	收获指数
2023	龙庆 31	25.23^{ab}	4.03 × 10^{6a}	82.66^{bc}	102.84^{bc}	8.65^{c}	0.54^{bc}
	绥粳 18	25.67^{a}	4.07 × 10^{6a}	84.57^{ab}	109.04^{b}	9.63^{b}	0.55^{abc}
	龙粳 31	23.81^{b}	4.14 × 10^{6a}	84.69^{ab}	123.33^{a}	10.19^{a}	0.56^{ab}
	龙庆 32	26.26^{a}	4.11 × 10^{6a}	86.74^{a}	102.34^{bc}	9.58^{b}	0.58^{a}
	龙粳 20	25.14^{ab}	3.87 × 10^{6b}	80.43^{c}	93.37^{c}	7.55^{d}	0.53^{c}
2024	龙庆 31	24.90^{ab}	3.87 × 10^{6b}	85.12^{ab}	98.13^{b}	8.03^{c}	0.51^{bc}
	绥粳 18	25.11^{ab}	4.05 × 10^{6ab}	84.23^{ab}	100.24^{ab}	8.56^{b}	0.52^{ab}
	龙粳 31	24.83^{ab}	4.07 × 10^{6ab}	86.17^{a}	105.33^{a}	9.14^{a}	0.51^{bc}
	龙庆 32	25.60^{a}	4.11 × 10^{6a}	85.58^{ab}	95.41^{bc}	8.53^{bc}	0.53^{a}
	龙粳 20	24.10^{b}	3.84 × 10^{6b}	82.33^{c}	90.22^{c}	6.85^{d}	0.50^{c}

2.3　不同水稻品种氮素利用效率

2.3.1　不同水稻品种各部分氮素积累量

由表 3 可知，与龙粳 20 相比，产量更高的 4 个品种具有较强的氮素积累能力。龙粳 20 在抽穗期茎、叶和穗中平均氮素积累量分别为 11.31、6.17、5.02 kg/hm^2，龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 茎和叶中氮素积累量均显著高于龙粳 20（$p<0.05$），分别平均高 41.25% ~ 70.95% 和 19.45% ~ 40.36%。穗中氮素积累量还处于上升阶段，除龙庆 31 外，绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 穗中氮素积累量均高于龙粳 20，高 0.50% ~136.95%。

抽穗期至成熟期生长过程中，随着叶片衰老，各水稻品种茎、叶氮素积累量均有所减小，逐渐向穗部转移。成熟期产量最低的龙粳 20 茎中氮素积累量与产量较高的绥粳 18 和龙粳 31 间未表现出显著差异（$p>0.05$），但叶与穗氮素积累量上，龙粳 20 分

表 3　不同品种水稻地上部氮素积累量

Tab. 3　Aboveground nitrogen accumulation of different rice varieties　kg/hm^2

年份	品种	抽穗期			成熟期		
		茎	叶	穗	茎	叶	穗
2023	龙庆 31	15.43^{c}	7.71^{bc}	4.74^{d}	7.88^{a}	4.57^{a}	31.72^{c}
	绥粳 18	19.22^{a}	7.35^{c}	7.17^{b}	6.57^{b}	4.51^{a}	35.43^{b}
	龙粳 31	19.56^{a}	8.61^{a}	11.51^{a}	6.81^{b}	4.06^{b}	41.92^{a}
	龙庆 32	16.16^{b}	7.94^{b}	5.72^{c}	8.24^{a}	4.65^{a}	31.12^{c}
	龙粳 20	11.53^{d}	6.03^{d}	5.99^{c}	5.96^{b}	2.24^{c}	25.79^{d}
2024	龙庆 31	16.52^{b}	7.76^{ab}	4.17^{c}	8.23^{a}	4.74^{a}	31.77^{c}
	绥粳 18	17.85^{ab}	7.39^{bc}	7.25^{b}	6.78^{bc}	4.38^{a}	35.42^{b}
	龙粳 31	19.11^{a}	8.71^{a}	12.28^{a}	6.13^{c}	3.78^{b}	44.65^{a}
	龙庆 32	17.51^{b}	7.87^{ab}	4.37^{c}	7.74^{ab}	4.57^{a}	31.04^{c}
	龙粳 20	11.09^{c}	6.31^{c}	4.05^{c}	6.01^{c}	2.61^{c}	27.52^{d}

别平均达 2.43、26.67 kg/hm^2,龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 均显著高于龙粳 20 ($p<0.05$),分别平均高 61.65% ~91.96% 和 16.60% ~62.39%。

2.3.2 不同水稻品种氮素转运量

由表 4 可知,抽穗期至成熟期不同品种地上部氮素积累量均上升,龙粳 20 在抽穗期与成熟期地上部平均氮素积累量分别为 22.51、35.07 kg/hm^2,龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 在抽穗期和成熟期地上部氮素积累量显著高于龙粳 20 ($p<0.05$),分别平均高 25.09% ~ 77.19% 和 23.48% ~ 53.07%。而在这一阶段不同品种对氮素利用情况不同,龙粳 20 平均氮素转运量达 9.08 kg/hm^2,龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 氮素转运量比龙粳 20 平均高 21.21% ~94.05%。龙庆 31 氮素转运量在 5 个品种中位居第 4,但从抽穗期至成熟期这一阶段氮素积累量最高,表现出在抽穗后对氮素具有较强的吸收能力,龙庆 31 抽穗期至成熟期这一阶段,平均阶段氮素积累量为 16.29 kg/hm^2,显著高于其他 4 个品种 ($p<0.05$),分别高 21.29%、18.13%、20.49%、29.80%。其中,产量最高的龙粳 31 平均氮素转运量和氮素转运率分别为 17.61 kg/hm^{2}和 62.88%,均显著高于其他品种 ($p<0.05$),分别高 19.11% ~94.05% 和 10.16% ~35.55%。

表 4 不同品种水稻氮素转运量

Tab.4 Nitrogen transport of rice varieties

年份	品种	抽穗期氮素积累量/(kg·hm^{-2})	成熟期氮素积累量/(kg·hm^{-2})	抽穗期至成熟期阶段氮素积累量/(kg·hm^{-2})	氮素转运量/(kg·hm^{-2})	氮素转运率/%
2023	龙庆 31	27.88^{d}	44.17^{b}	16.29^{a}	10.69^{cd}	46.22^{c}
	绥粳 18	33.73^{b}	46.51^{b}	12.77^{ab}	15.49^{b}	58.31^{ab}
	龙粳 31	39.68^{a}	52.79^{a}	13.11^{ab}	17.31^{a}	61.43^{a}
	龙庆 32	29.82^{c}	43.25^{b}	13.43^{ab}	11.95^{c}	49.59^{c}
	龙粳 20	23.57^{e}	33.98^{c}	10.41^{b}	9.38^{d}	50.91^{bc}
2024	龙庆 31	28.44^{c}	44.73^{bc}	16.29^{a}	11.31^{c}	46.56^{d}
	绥粳 18	32.49^{b}	46.58^{b}	14.09^{b}	14.08^{b}	55.85^{b}
	龙粳 31	40.09^{a}	54.56^{a}	14.47^{b}	17.91^{a}	64.33^{a}
	龙庆 32	29.74^{c}	43.35^{c}	13.61^{b}	13.06^{b}	51.48^{c}
	龙粳 20	21.45^{d}	36.15^{d}	14.69^{b}	8.77^{d}	50.36^{cd}

2.3.3 不同水稻品种氮素利用效率

不同氮素利用效率指标从不同角度反映水稻对氮素的利用情况。由表 5 可知,龙粳 31 平均氮素收获指数显著高于其他品种($p<0.05$),达 80.61%,分别平均高 12.87%、5.89%、12.29% 和 13.46%。可见产量最高的品种穗中氮素积累量在地上部整体中占比较大。绥粳 18 平均氮素转运对籽粒贡献率为 41.77%,比其他 4 个品种分别高 20.39%、2.55%、3.75%、22.42%,其中,与龙粳 31 和龙庆 32 未表现出显著差异 ($p>0.05$)。龙庆 32 平均氮素干物质生产效率为 31.12%,比其他 4 个品种分别高 7.40%、7.37%、13.97%、1.45%。

表 5 不同品种水稻氮素利用效率

Tab.5 Nitrogen use efficiency of different rice varieties

%

年份	品种	氮素收获指数	氮素转运对籽粒氮的贡献率	氮素干物质生产效率
2023	龙庆 31	71.83^{c}	33.77^{c}	28.51^{b}
	绥粳 18	76.17^{b}	43.77^{a}	29.06^{b}
	龙粳 31	79.39^{a}	41.38^{ab}	27.83^{b}
	龙庆 32	71.96^{c}	38.46^{abc}	31.44^{a}
	龙粳 20	71.97^{c}	36.38^{bc}	31.22^{a}
2024	龙庆 31	71.01^{c}	35.61^{b}	29.44^{b}
	绥粳 18	76.07^{b}	39.76^{a}	28.91^{b}
	龙粳 31	81.83^{a}	40.07^{a}	26.78^{c}
	龙庆 32	71.62^{c}	42.05^{a}	30.80^{a}
	龙粳 20	70.12^{c}	31.85^{c}	30.13^{ab}

2.4 相关性分析与通径分析

选择 9 个自变量(氮素转运量(X_1)、表观转运量(X_2)、抽穗期叶片氮素积累量(X_3)、抽穗期叶面积指数(X_4)、分蘖数峰值(X_5)、千粒质量(X_6)、结实率(X_7)、穗粒数(X_8)及有效穗数(X_9)),对因变量产量进行相关性分析(图 4,图中 * 表示 $p<0.05$,** 表示$p<0.01$,Y 表示产量),判断剔除值的标准为 $p>0.01$,剔除对产量没有极显著效应的影响因素,最终确定 X_1、X_3、X_4、X_5、X_7、X_8、X_9共 7 个因素为进行通径分析的变量。

根据确定的 7 个自变量进行通径分析,所用统计指标包括指标间相关系数、直接通径系数、间接通径系数(表 6)以及决定系数(表 7)。

除表观转运量与千粒质量外,其余因素均与产量表现出极显著正相关,在剩余因素中对产量的直接通径系数由大到小依次为穗粒数、氮素转运量、分蘖数峰值、抽穗期叶片氮素积累量、抽穗期叶面积指

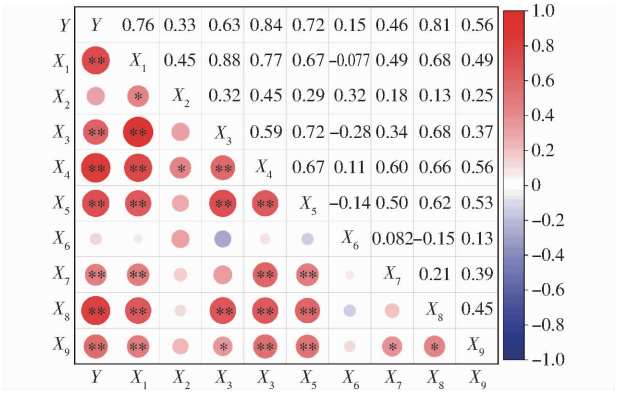


图 4　水稻相关指标对产量的影响

Fig. 4　Influence of rice-related indicators on yield

数、结实率、有效穗数。穗粒数对产量的直接通径系数最高，达 0.467，可见产量构成因素中，穗粒数对产量的决定程度高于结实率与有效穗数。抽穗期叶片氮素积累量对产量间接通径系数最高，达 0.979，这表明抽穗期叶片中充足氮素在籽粒灌浆过程中提供了必要的氮素来源，进而达到提升产量作用。

由表 7 可知，不同因素对产量的决定系数存在较大差距。氮素转运量与穗粒数共同作用对产量的决定系数最大，达 0.221，高于穗粒数单因素对产量的决定系数 0.218，这表明氮素转运量在穗粒数形成和产量的提升中发挥了重要作用。单因素作用下，分蘖数峰值与抽穗期叶面积指数对产量的决定系数均较低，分别为 0.063 和 0.079，在与氮素转运量和抽穗期叶片氮素积累量共同作用下，对产量的决定系数均得到提升，说明分蘖数和叶面积指数通过影响氮素的积累和分配从而影响产量，在注重氮素积累的同时，还应注意水稻群体的生长状态，保持较高的有效分蘖数和叶面积指数有助于获得更高产量。

表 6　各因素对水稻产量直接作用和间接作用

Tab. 6　Direct and indirect effects of various factors on rice yield

自变量	相关系数	直接通径系数	间接通径系数							
			X_1-Y	X_3-Y	X_4-Y	X_5-Y	X_7-Y	X_8-Y	X_9-Y	总计
X_1	0.760	0.350		0.238	0.194	0.189	0.001	0.316	0.009	0.948
X_3	0.626	0.270	0.308		0.149	0.203		0.318		0.979
X_4	0.844	0.251	0.271	0.161		0.189	0.001	0.310	0.011	0.942
X_5	0.722	0.281	0.236	0.196	0.168		0.001	0.289	0.010	0.899
X_7	0.464	0.001	0.171		0.151	0.139				0.461
X_8	0.814	0.467	0.237	0.184	0.167	0.173				0.762
X_9	0.561	0.019	0.170		0.139	0.149				0.460

表 7　各因素对水稻产量决定系数

Tab. 7　Coefficient of determination of rice yield by various factors

	X_1	X_3	X_4	X_5	X_7	X_8	X_9
X_1	0.123	0.167	0.136	0.132	0.001	0.221	0.006
X_3		0.073	0.080	0.109		0.172	
X_4			0.063	0.095	0.001	0.156	0.006
X_5				0.079	0.001	0.162	0.006
X_7					0.001		
X_8						0.218	
X_9							0.001

3　讨论

3.1　水稻分蘖动态和叶片氮素利用对产量的影响机理

水稻产量形成是一个连续过程，生育前期分蘖数的有效调控不仅决定着群体穗数的分化基础，同时通过“库-源”关系影响生育后期穗粒数形成和籽粒充实度[21]。与龙粳 20 相比，产量更高的龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 在分蘖期表现出分蘖数快速增长且有效分蘖数高的特点。有效分蘖数高这一特点为成熟期的有效穗数提供了保障。董桂春等[22]研究表明，“发大蘖，争足穗”是水稻增产稳产的重要条件，这与本研究中观测到的高产水稻群体分蘖动态一致。此外，观测到龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 抽穗期叶片氮素积累量和叶面积指数均高于龙粳 20，抽穗期叶片充足的氮素积累量维持水稻体内碳氮代谢平衡，这是减少分蘖退化的关键[23]。除更多单株分蘖数增加了叶片数量以及品种自身基因调控叶片生长因素外[24]，更多的氮素分配在叶片中，用来驱动叶片生长和叶片扩展，也有效地促进叶面积指数增加[25]。随着叶面积指数增加，提高了群体对光能的截获能力从而提升群体光合作用效率，促进地上部氮素、生物量和产量同步提升。

此外值得关注的是，充足养分供应及良好光照条件可能降低了幼穗与茎鞘间的养分竞争，增加了颖花分化，从而增加了每穗粒数形成[26]。本研究发现每穗粒数提高是提升产量最有效的途径，因此，仍需深入探究不同水稻品种颖花分化和退化机理，以期为增加每穗粒数提供理论依据。

3.2　氮素利用差异对产量的影响

氮素积累和转运为水稻产量的基础。据孙永健

等[27]报道,抽穗期至成熟期是水稻产量形成的关键阶段,这一阶段氮素积累和转运直接影响水稻最终产量。本试验中发现,氮素转运量与抽穗期叶片氮素积累量是对产量间接通径系数总和最高的 2 个因素,以龙粳 20 为对照,龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 具有更高的氮素转运量。可能是由于叶片中充足的氮素使籽粒从叶片中征调氮素时会减少叶片自身氮素缺乏程度,减缓活性氧防御酶活力的下降速度,防止膜脂过氧化物含量提高[28]。从而使剑叶衰老进程相对缓慢,延长了光合作用时间,同时叶片中充足的氮素增强了光合酶活性[29],提高了光合效率。并且在这一过程中,观测到龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 在抽穗期具备更高的干物质积累量。充足的碳水化合物为这一阶段氮素再利用提供了碳骨架和能量供应[30],二者共同增加了氮素向籽粒的转运量,使籽粒更加饱满,是产量提升的另一重要原因。

通过选取的氮素利用效率指标可以看出不同品种对氮素利用情况存在显著差异。龙粳 31 氮素收获指数显著高于其他品种,与 LI 等[31]得出结果一致,氮素更多地向籽粒分配是提升产量的有效途径。尽管龙粳 31 氮素转运量与氮素转运率均显著高于其他 4 个品种,但转运的氮素对籽粒的贡献率低于绥粳 18。由此表明,龙粳 31 不仅在灌浆前积累了大量的氮素以便向籽粒运输,同时在灌浆时籽粒所需氮素仍有一部分依靠自身较强的氮素吸收能力来供给,无需从叶片中强行征调氮素[32],确保叶片功能稳定和籽粒充实。

此外,DENG 等[33]研究表明,高产水稻品种营养器官可使氮素积累与干物质积累相互促进,进而共同提高氮素干物质生产效率。然而,在本研究中未能得到相同结论,龙粳 31 与绥粳 18 氮素干物质生产效率均处于较低水平,原因可能为龙粳 31 与绥粳 18 品种虽延缓了剑叶衰老速率,但上层叶面积指数过大,使下层叶片处在弱光环境中,加速了下层叶片衰老。衰老叶片中蛋白质发生降解,氮素以氨基酸形式再次进入新叶和籽粒中[34],氮素得到再次利用,干物质积累反而受到负面影响。亦或是较高的每穗粒数对氮素需求更大[35],调动大量氮素优先分配给籽粒中进行灌浆以提升结实率,降低了营养器官持续生长潜力,造成茎和叶干物质积累量相对降低。本研究龙粳 31 与绥粳 18、龙庆 32 成熟期地上部干物质积累量间未表现出显著差异,可见龙粳 31 与绥粳 18 通过减少部分氮素转化为干物质来保障产量提高。

4 结束语

不同水稻品种产量构成因素中,每穗粒数差异是影响产量的最关键因素。不同水稻品种间因氮素利用差异对产量造成显著影响,这种差异主要体现在抽穗期叶片氮素积累量和氮素转运量上,二者增加对产量提升起到了关键作用。龙庆 31、绥粳 18、龙粳 31 和龙庆 32 抽穗期叶片氮素积累量和氮素转运量比龙粳 20 分别平均高 19.45% ~40.36% 和 21.21% ~94.05%。高分蘖有助于氮素向叶片分配,叶片中充足的氮素驱动了叶面积增长,氮素等物质向籽粒的转运量也随之增加。氮素向籽粒转运过程中,高产品种减少了氮素转化为干物质来保障更多氮素向籽粒转运。在氮素高转运的同时,高产品种在抽穗后自身依然具有较强的氮素吸收能力,既保障了籽粒营养需求,又维持了叶片中氮素含量和叶片功能。

参 考 文 献

[1] 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.
YE Liting, SONG Wenjing, LÜ Huajun, et al. Accumulation and translocation of nitrogen at late-growth stagein rices different in cultivar nitrogen use efficiency[J]. Acta Pedologica Sinica, 2010, 47(2): 303 - 310. (in Chinese)

[2] DU S C, ZHANG Z X, LI T C, et al. Response of rice harvest index to different water and nitrogen management modes in the black soil region of Northeast China[J]. Agriculture, 2022, 12(1): 115.

[3] PRATIKSHYA B, ESHAN S, AMARJOT K, et al. Analysis of drought-responsive signalling network in two contrasting rice cultivars using transcriptome-based approach[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1 - 4): 42131.

[4] 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.
CHEN Tianxiang, YANG Shunying, WANG Shuwei, et al. Genotypic differences and regulatory strategies of nitrogen use efficiency in rice[J]. Soils, 2022, 54(5): 873 - 881. (in Chinese)

[5] 张忠学,陈鹏,陈帅宏,等. ^{15}N 示踪分析节水灌溉下水稻对不同时期氮肥的吸收分配[J]. 农业机械学报,2018,49(6):309 - 317,346.
ZHANG Zhongxue, CHEN Peng, CHEN Shuaihong, et al. ^{15}N tracer-based analysis of water and nitrogen management differences in uptake and partitioning of N applied at different growth stages in transplanted rice[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2018, 49(6): 309 - 317, 346. (in Chinese)

[6] 郑雨,姬景红,刘双全,等. 缓控释氮肥对寒地水稻产量、氮肥利用率及氮在黑土中分布的影响[J]. 中国土壤与肥料,

2023(4):130 – 136,177.
ZHENG Yu, JI Jinghong, LIU Shuangquan, et al. Effects of slow and controlled release nitrogen fertilizer on rice yield, nitrogen use efficiency and nitrogen distribution in black soil in cold region[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2023(4):130 – 136,177. (in Chinese)

[7] 王玉雯,郭九信,孔亚丽,等.氮肥优化管理协同实现水稻高产和氮肥高效[J].植物营养与肥料学报,2016,22(5):1157 – 1166.
WANG Yuwen, GUO Jiuxin, KONG Yali, et al. Nitrogen optimize management achieves high grain yield and enhances nitrogen use efficiency of rice[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2016, 22(5):1157 – 1166. (in Chinese)

[8] 陈琛,于小凤,高英博,等.不同库容量类型遗传群体水稻氮素吸收利用性状的差异[J].西南农业学报,2020,33(12):2707 – 2713.
CHEN Chen, YU Xiaofeng, GAO Yingbo, et al. Differential nitrogen uptake and utilization in rice genetic populations with contrasting sink capacity[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2020, 33(12):2707 – 2713. (in Chinese)

[9] 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 Chunyuan, ZHANG Qing, WEI Haiyan, 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. (in Chinese)

[10] LI M, ZHANG H, 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.

[11] 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.
PENG Shaobing, HUANG Jianliang, ZHONG Xuhua, et al. Research strategy in improving fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated rice in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(9):1095 – 1103. (in Chinese)

[12] 孟天瑶,许俊伟,邵子彬,等.甬优系列籼粳杂交稻氮肥群体最高生产力的优势及形成特征[J].作物学报,2015,41(11):1711 – 1725.
MENG Tianyao, XU Junwei, SHAO Zibin, et al. Advantages and their formation characteristics of the high estpopulation productivity of nitrogen fertilization in japonica/indica hybrid rice of Yongyou series[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(11):1711 – 1725. (in Chinese)

[13] 张洪程,吴桂成,李德剑,等.杂交粳稻 13.5 t hm^{-2}超高产群体动态特征及形成机制的探讨[J].作物学报,2010,36(9):1547 – 1558.
ZHANG Hongcheng, WU Guicheng, LI Dejian, et al. Population characteristics and formation mechanism for super-high-yielding hybrid *Japonica* rice (13.5 t ha^{-1})[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(9):1547 – 1558. (in Chinese)

[14] 张作合,周利军,李浩宇,等.节水灌溉减氮配施生物炭对水稻光合特性与水氮利用的影响[J].农业机械学报,2024,55(7):386 – 395,438.
ZHANG Zuohe, ZHOU Lijun, LI Haoyu, et al. Effect of water-saving irrigation and nitrogen reduction combined with biochar application on photosynthetic characteristics and water and nitrogen utilization of rice[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2024, 55(7):386 – 395,438. (in Chinese)

[15] 李敏,张洪程,杨雄,等.水稻高产氮高效型品种的物质积累与转运特性[J].作物学报,2013,39(1):101 – 109.
LI Min, ZHANG Hongcheng, YANG Xiong, et al. Characteristics of dry matter accumulation and translocationin rice cultivars with high yield and high nitrogen use efficiency[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(1):101 – 109. (in Chinese)

[16] 何迷,李小波,黄静,等.水稻叶面积指数与产量关系研究进展[J].农学学报,2022,12(8):1 – 5.
HE Mi, LI Xiaobo, HUANG Jing, et al. The relationship between leaf area index and yield of rice research progress[J]. Journal of Agriculture, 2022, 12(8):1 – 5. (in Chinese)

[17] CHEN S, YUAN H, ZHANG X, et al. Photosynthetic characteristics and assimilate distribution in super hybrid rice Liangyoupeijiu at late growth stage[J]. Acta Agron. Sin., 2022, 28:777 – 782.

[18] ZHANG Y, FAN J, WANG D, et al. Genotypic differences in grain yield and physiological nitrogen use efficiency among rice cultivars[J]. Pedosphere, 2009, 19(6):681 – 691.

[19] 尹映华,彭晓宗,翟丽梅,等.东北黑土水稻主产区氮肥减施潜力研究[J].地理学报,2022,77(7):1650 – 1661.
YIN Yinghua, PENG Xiaozong, ZHAI Limei, et al. Nitrogen fertilizer reduction potential in the main rice producing region of black soil in Northeast China[J]. Acta Geographica Sinica, 2022, 77(7):1650 – 1661. (in Chinese)

[20] 秦子元,张忠学,孙迪,等.水氮耦合对黑土稻作产量与氮素吸收利用的影响[J].农业机械学报,2021,52(12):324 – 335,357.
QIN Ziyuan, ZHANG Zhongxue, SUN Di, et al. Effect of water and nitrogen coupling on rice yield and nitrogen absorption and utilization in black soil[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2021, 52(12):324 – 335,357. (in Chinese)

[21] 王胜昭,钱壮壮,庄舜尧,等.绿肥配施生物炭基肥对水稻产量和氮素利用的影响[J].江苏农业科学,2023,51(5):122 – 129.
WANG Shengzhao, QIAN Zhuangzhuang, ZHUANG Shunyao, et al. Influences of green manure combined with biochar-based fertilizer on rice yield and nitrogen utilization[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(5):122 – 129. (in Chinese)

[22] 董桂春,王余龙,周娟,等.不同氮素籽粒生产效率类型籼稻品种氮素分配与运转的差异[J].作物学报,2009,35(1):149 – 155.

DONG Guichun, WANG Yulong, ZHOU Juan, et al, Difference of nitrogen accumulation and translocationin conventional indica rice cultivars with different nitrogen use efficiency for grain output[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 149 – 155. (in Chinese)

[23] WEN R, ZHU M, YU J, et al. Photosynthesis regulates tillering bud elongation and nitrogen-use efficiency via sugar-induced in rice[J]. New Phytologist, 2024, 243(4): 1440 – 1454.

[24] 李木英,郑伟,石庆华,等. 不同杂交稻灌浆期叶片衰老特性及其对水分亏缺的响应[J]. 中国农学通报, 2011, 27(3): 44 – 55.
LI Muying, ZHENG Wei, SHI Qinghua, et al. Leaves senescence characteristics and responses of water shortage of different hybrid rice during grain filling stage[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(3): 44 – 55. (in Chinese)

[25] 王旭军,徐庆国,杨知建. 水稻叶片衰老生理的研究进展[J]. 中国农学通报, 2005, 21(3): 187 – 190, 210.
WANG Xujun, XU Qingguo, YANG Zhijian. Advances of research on rice leaf senescence physiology[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(3): 187 – 190, 210. (in Chinese)

[26] 刘立军,周沈,刘昆,等. 水稻大穗形成及其调控的研究进展[J]. 作物学报, 2023, 49(3): 585 – 596.
LIU Lijun, ZHOU Shen, LIU Kun, et al. Research progress on the formation of large panicles in rice andits regulation[J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(3): 585 – 596. (in Chinese)

[27] 孙永健,孙园园,徐徽,等. 水氮管理模式对不同氮效率水稻氮素利用特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(9): 1639 – 1649.
SUN Yongjian, SUN Yuanyuan, XU Hui, et al. Effects of water-nitrogen management patterns on nitrogen utilization characteristics and yield in rice cultivars with different nitrogen use efficiencies[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(9): 1639 – 1649. (in Chinese)

[28] 魏海燕,张洪程,马群,等. 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型叶片衰老特性[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 645 – 654.
WEI Haiyan, ZHANG Hongcheng, MA Qun, et al. Characteristics of leaf senescence in rice genotypes with different nitrogen use efficiencies[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 645 – 654. (in Chinese)

[29] ALI A M, THIND H S, SHARMA S, et al. Site-specific nitrogen management in dry direct-seeded rice using chlorophyll meter and leaf colour chart[J]. Pedosphere, 2015, 25(1): 72 – 81.

[30] JI P, XU F, ZHANG L, et al. Grain yield and N use efficiency of direct-seeded rice under different N management practices aimed to reduce N input[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2021, 67(11): 1578 – 1590.

[31] LI C, WEI H, XU J, et al. Characteristics of nitrogen uptake, utilization and translocation in the indica-japonica hybrid rice of Yongyou series[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertitizer, 2016, 22(5): 1177 – 1186.

[32] ZHAO C, ZHANG Y, LIU Q, et al. Research advance on molecular regulation mechanism of leaf senescence in rice[J]. Molecular Plant Breeding, 2015, 13(3): 680 – 688.

[33] DENG F, LI W, WANG L, et al. Effect of controlled-release fertilizers on leaf characteristics, grain yield, and nitrogen use efficiency of machine-transplanted rice in southwest China[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2020, 67(13): 1739 – 1753.

[34] 胡书婷,王青. 植物氮代谢与氮素利用遗传基础研究进展[J]. 山西农业科学, 2024, 52(6): 1 – 11.
HU Shuting, WANG Qing. Research progress on nitrogen metabolism and genetic basis of nitrogen utilization in plant[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2024, 52(6): 1 – 11. (in Chinese)

[35] WANG L, DENG F, REN W J. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period[J]. Field Crops Research, 2015, 180: 54 – 62.