

氮素穗肥运筹对两个杂交中籼稻叶片形态、光合生产及产量的影响

秦俭^{1,2} 杨志远² 孙永健² 徐徽² 吕腾飞² 代邹² 郑家奎¹ 蒋开锋¹ 马均^{2,*}

(¹四川省农业科学院 水稻高粱研究所/农业部西南水稻生物学与遗传育种重点实验室, 四川 德阳 618000; ²四川农业大学 水稻研究所, 成都 611130;

*通讯联系人, E-mail: majump2002@163.com)

Effects of Nitrogen Topdressing for Panicle Initiation on Leaf Morphology, Photosynthetic Production and Grain Yield of Two Middle-season Hybrid Rice

QIN Jian^{1,2}, YANG Zhiyuan², SUN Yongjian², XU Hui², LÜ Tengfei², DAI Zou², ZHENG Jiakui¹,
JIANG Kaifeng¹, MA Jun^{2,*}

(¹Institute of Rice and Sorghum, Sichuan Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Southwest Rice Biology and Genetic Breeding, Ministry of Agriculture, Deyang 618000, China; ²Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; *Corresponding author, E-mail: majump2002@163.com)

Abstract: 【Objective】 Nitrogen fertilization has a great influence on rice leaf growth, morphology, photosynthetic production and grain yield, especially the management of spikelet-promoting and spikelet-developing nitrogen. The objectives of this study are to elucidate the effect of spikelet-promoting and spikelet-developing nitrogen application ratios on middle-season hybrid rice. 【Method】 Two middle-season rice combinations (Dexiang 4103 and Yixiang 3724, which differ greatly in leaf morphology and grain yield) were used. The total nitrogen application rate is 180 kg/hm², 40% of which is topdressed for panicle initiation. Four kinds of spikelet-promoting and spikelet-developing nitrogen ratios(1 : 3, 2 : 2, 3 : 1, 4 : 0) were designed. Leaf morphology (including leaf length, width, angle, leaf area index, and group light transmittance), net photosynthetic rate, dry matter accumulation and grain yield were measured at full heading and harvest stage. 【Result】 Lower ratio(1:3) of spikelet-promoting nitrogen fertilizer can achieve a higher grain yield both in the two combinations, and erect leaf morphology, good leaf posture for light, high net photosynthetic rate and large dry matter accumulation were observed simultaneously. On the contrary, relatively low grain yields of both rice combinations were observed under the treatment of high ratio of spikelet-promoting and nitrogen fertilizer. This might be mainly attributed to the much increased leaf area, angle and dropping degree under the higher ratio, which further caused a poor population quality and a decline in seed-setting rate and 1000-grain weight. As for the two different rice combinations, Dexiang 4103 had a higher grain yield. In fact, Dexiang 4103 possessed a larger total number of spikelets, while a smaller leaf area and angle variation for all fresh leaves under different nitrogen application ratios, which allowed Dexiang 4103 to maintain a good population quality and good posture to capture more light. As a result, Dexiang 4103 produced a higher dry matter accumulation and yield. 【Conclusion】 Based on these results, in order to increase the dry matter accumulation after heading and yield, we suggest that the application of panicle nitrogen fertilizer should shape a good leaf morphology and high quality population. Finally, the leaf breeding of hybrid rice was discussed.

Key words: rice; nitrogen; spikelet-promoting nitrogen application ratio; leaf morphology; yield

摘要: 【目的】为探究氮素穗肥不同促花肥和保花肥比例对水稻光合生产和产量的影响,并为水稻氮素穗肥管理提供依据,【方法】以株型和产量均存在较大差异的2个杂交中稻品种(德香4103和宜香3724)为材料,在常规施氮量(180 kg/hm²)下,研究了占总氮40%的穗肥不同促花肥和保花肥运筹比例(1:3, 2:2, 3:1, 4:0)对水稻叶片生长、形态、光合生产及产量的影响。【结果】2个水稻品种均在低促花肥、高保花肥时(1:3)表现出叶片直立、受光形态好,净光合速率高和群体干物质积累量大的特点,并最终获得较高产量;而在高促花肥、低保花肥下,2个水稻品种的剑叶、倒2叶叶面积和叶角增大,披垂度增加,群体质量变差,结实率和粒重下降,产量降低。

德香 4103 因其颖花量较大, 上 3 叶叶面积和总叶面积相对适宜, 粒叶比高, 且在不同穗肥运筹下叶面积和叶角变幅较小, 因而受光姿态和群体质量更优, 干物质积累量更大, 产量更高。【结论】水稻氮素穗肥运筹应塑造良好叶片形态和群体质量, 并增加花后物质积累量才能有助于产量提高; 并对水稻株叶型选育进行了探讨。

关键词: 水稻; 氮肥; 促花肥/保花肥; 叶片形态; 产量

中图分类号: S143.1; S511.062

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2017)04-0391-09

水稻拔节孕穗阶段是其一生中吸收氮素效率最高的时期^[1-2], 在此阶段合理施用氮素穗肥可提高水稻产量^[3-6]。前人在氮素穗肥施用量、施用时期及穗肥与基肥的比例关系等方面进行了大量研究^[7-10], 提出了氮肥后移和精确定氮的理论和方法^[11-12]。这些研究对提升水稻产量、提高稻田氮肥利用率起到了重要指导和推动作用, 但不同地区、不同生产条件水平下的氮肥施用策略不尽相同, 如何合理施用穗肥仍然是水稻生产上氮肥管理的难点。

此外, 近年较多的研究表明水稻品种间存在氮素吸收利用的基因型差异^[13-16], 前人针对不同生育期、不同库容量类型、不同穗型品种进行了研究, 提出或探讨了不同类型水稻的氮肥运筹策略, 但对不同株叶型品种氮肥施用及氮素利用的研究较少。而水稻品种间本身存在显著的株叶形态差异, 穗肥施用又正值水稻株叶型的建成阶段, 其如何对穗肥氮素进行响应, 以及这些响应如何影响最终的产量形成等, 均值得深入研究。

本研究以 2 个产量差异较大、株叶型不同的杂交中稻品种为材料, 在前期高产氮肥施用量和基肥穗肥施用比例研究的基础上, 进一步研究不同促花肥和保花肥运筹比例对其叶片形态、光合特性及产量的影响, 以期水稻穗肥精确施用和氮肥高产高效品种选育提供依据和参考。

1 材料与方法

1.1 供试品种

供试品种德香 4103 和宜香 3724 均为四川审定的三系中籼迟熟杂交水稻, 全生育期 150 d 左右, 四川 4 月初播种, 主茎叶数为 17。德香 4103 在 2012 年被农业部确认为超级稻。

1.2 试验设计与田间管理

试验于 2013 年在四川省成都市温江区四川农

业大学水稻研究所试验农场进行, 土壤基础肥力见表 1。试验采用两因素裂区设计, 以品种为主区, 选用德香 4103 和宜香 3724, 分别记 C₁ 和 C₂; 在课题组以往研究的高产高效水氮管理模式基础上(总施氮量为 180 kg/hm², 氮肥基肥、基肥、穗肥之比为 3:3:4)^[17-18], 以占总施氮量 40% 的穗肥不同促/保花肥比例为副区, 设置 4 个水平, 分别为 $m_{促花肥}$ (倒 4 叶施用): $m_{保花肥}$ (倒 2 叶施用)=1:3、2:2、3:1、4:0 (分别记为 N₁、N₂、N₃、N₄)。

播种时间为 4 月 5 日, 采用早育秧, 秧龄 31 d。人工单本栽插, 规格为 33.3 cm×16.7 cm。氮、磷、钾肥分别采用尿素、过磷酸钙和氯化钾, $m_N:m_{P_{2O_5}}:m_{K_{2O}}=2:1:2$, 磷、钾肥全作基肥, 于移栽前 1 d 施用, 分蘖肥于移栽后 7 d 施用, 穗肥按试验设计进行施用。利用叶龄标记结合剥叶(叶龄余数)判断穗肥施用时期, 由于 N₁、N₂、N₃ 处理生育期变化较小, N₄ 处理生育期虽有所延长(约 1~2d), 但无保花肥施用, 因此 N₁、N₂、N₃ 处理保花肥在同一天施用。

小区面积 15 m² (5 m×3 m), 3 次重复, 小区间均筑埂并包膜以防止水肥互串。水分管理按照分蘖期湿润灌溉, 够苗后晒田, 倒 4 叶龄后浅水灌溉孕穗, 结实期干湿交替灌溉进行, 病虫草害按照当地一季中稻进行常规管理。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 叶片形态

于齐穗后, 在田间选取长势中等、有代表性的水稻植株 5 穴, 每穴选取 3 个有代表性的单茎(共计 15 个单茎), 自然状态下用量角器测定上部 3 张叶片的基角和开张角, 用差减法计算披垂角, 披垂角=开张角-基角。

1.3.2 光合速率

于齐穗后, 选择晴天上午, 在 9:00—11:00 用 Li-6400 便携式光合仪测定水稻植株上 3 叶的净光

表 1 试验田土壤基础肥力

Table 1. Basic soil fertility of the experimental field.

全氮 Total N content/(g·kg ⁻¹)	有机质 Organic matter/(g·kg ⁻¹)	碱解氮 Available N content/(g·kg ⁻¹)	速效磷 Available P content/(g·kg ⁻¹)	速效钾 Available K content/(g·kg ⁻¹)
1.76	29.15	157.54	39.81	80.65

合速率, 控制条件为光照强度 $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 CO_2 浓度 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 、温度 30°C , 每小区测定 5 个具有代表性的单茎。

1.3.3 叶面积

于齐穗期选取有代表性的水稻植株 3 穴, 按剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶和其余叶进行分样, 首先使用直尺测定剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶的叶长和叶宽, 随后用 CI-203 激光叶面积仪分别测定上 3 叶和其余叶的实际叶面积; 于成熟期选取有代表性的水稻植株 3 穴测定绿叶面积。叶面积衰减率($\%$)=(齐穗期 LAI - 成熟期 LAI)/齐穗期 LAI $\times 100\%$ 。

1.3.4 群体透光率

于齐穗期选择晴天中午, 每小区选取有代表性的 3 点, 用 Li-190S 线性光量子仪测定水稻冠层顶部和基部光照强度, 计算群体透光率。透光率($\%$)=基部光照强度/上部光照强度 $\times 100\%$ 。

1.3.5 干物质积累与转运

于抽穗期和成熟期每小区按平均茎蘖数取样 3 穴, 分为茎鞘、叶片和穗, 于烘箱中 105°C 下杀青 30 min, 80°C 下烘干至恒重后称量, 用抽穗期茎叶干物质质量减去成熟期茎叶干物质质量计算物质转运量。计算公式如下: 茎(叶)物质输出量(kg/hm^2)=抽穗期单位面积茎鞘(叶片)干物质 - 成熟期单位面积茎鞘(叶片)干物质;

茎(叶)干物质输出率($\%$)=茎(叶)干物质输出量/抽穗期茎(叶)干物质质量 $\times 100\%$;

茎(叶)干物质贡献率($\%$)=茎(叶)干物质输出量/成熟期籽粒干物质质量 $\times 100\%$ 。

1.3.6 考种与测产

于成熟期每小区调查有效穗(40 穴), 并按有效穗平均数取样 5 穴, 自然风干后用于考查每穗实粒数、空秕粒数和千粒重, 计算结实率; 小区剩余水稻单收单晒, 去除缺、杂穴数和取样穴数, 按实收穴数计产。

1.4 数据处理与统计分析

采用 Microsoft Excel 2007 和 DPS 7.05 进行数据作图和统计分析, 用 LSD 法进行处理间多重比较和差异显著性检验($P=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 氮素穗肥运筹对上 3 叶长宽及面积的影响

由表 2 可见, 氮素穗肥运筹对 2 个水稻品种上 3 叶叶长、宽及单叶叶面积均有显著影响。具体而言, 氮素穗肥运筹对水稻叶长的影响大于叶宽, 剑叶 > 倒 2 叶 > 倒 3 叶; 随着促花肥施用比例的增加, 2 水稻品种上 3 叶均表现出叶长、叶宽及单叶叶面积逐渐增大, 其中以剑叶增幅最为明显。

表 2 氮素穗肥运筹对上 3 叶叶长、叶宽及面积的影响

Table 2. Effects of nitrogen topdressing for panicle initiation on leaf length, width and area of the uppermost three leaves in rice.

品种 Cultivar	穗肥处理 Nitrogen application for panicle initiation	剑叶 Flag leaf			倒 2 叶 2nd leaf from top			倒 3 叶 3rd leaf from top		
		长 Length/cm	宽 Width/cm	面积 Area/cm ²	长 Length/cm	宽 Width/cm	面积 Area/cm ²	长 Length/cm	宽 Width/cm	面积 Area/cm ²
C ₁	N ₁	35.0 b	2.5 a	61.3 d	44.4 a	2.3 a	71.5 b	48.6 a	2.0 a	67.9 b
	N ₂	35.3 b	2.6 a	64.2 c	44.6 a	2.3 a	71.8 b	48.4 a	2.0 a	67.8 b
	N ₃	38.9 a	2.6 a	70.8 b	45.4 a	2.3 a	73.1 ab	48.4 a	2.0 a	67.8 b
	N ₄	39.4 a	2.7 a	74.5 a	45.4 a	2.4 a	76.3 a	48.4 a	2.1 a	71.1 a
	平均值 Average	37.1	2.6	67.7	44.5	2.3	73.2	48.4	2.0	68.7
C ₂	N ₁	36.8 c	2.4 a	61.8 c	51.5 b	2.2 a	79.3 c	55.1 a	2.0 a	77.1 a
	N ₂	40.5 b	2.5 a	70.9 b	51.9 b	2.3 a	83.6 b	55.9 a	2.0 a	78.3 a
	N ₃	40.5 b	2.5 a	70.9 b	52.2 ab	2.3 a	84.0 b	55.8 a	2.0 a	78.1 a
	N ₄	45.1 a	2.6 a	82.1 a	54.3 a	2.3 a	87.4 a	57.0 a	2.1 a	83.8 a
	平均值 Average	40.7	2.5	71.4	52.5	2.3	83.6	56.0	2.0	79.3
F 值 F-value	品种 C	159.5**	1.84	32.92**	244.4**	0.66	220.8**	301.4**	0.52	209.8**
	穗肥 N	90.52**	1.55	81.53**	2.92	2.15	14.52**	0.75	0.23	9.93*
	C \times N	15.25**	0.02	6.52*	0.95	1.51	1.61	0.81	0.67	0.71

标相同字母者表示在 5% 水平差异不显著 ($n=3$, LSD); C、N 分别代表不同水稻品种和穗肥运筹, C₁ 为德香 4103, C₂ 为宜香 3724; N₁、N₂、N₃、N₄ 分别为促花肥: 保花肥=1:3、2:2、3:1、4:0; * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著; 下同。

Values within a column followed by the same letter are not significantly different at $P<0.05$ ($n=3$, LSD). C and N represent different rice cultivars and nitrogen application for panicle initiation. C₁, Dexiang 4103; C₂, Yixiang 3724; N₁, N₂, N₃, N₄ refer to different nitrogen management patterns with the application rate of 1:3, 2:2, 3:1 and 4:0, respectively. * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as follows.

表3 氮素穗肥运筹对叶片叶角和群体透光的影响

Table 3. Effects of nitrogen application for panicle initiation on leaf angle and light transmittance ratio.

品种 Cultivar	穗肥处理 Nitrogen application For panicle initiation	基角 Basic angle/°			开张角 Stretch angle/°			披垂角 Droop angle/°			透光率 LTR/%
		剑叶 Flag leaf	倒2叶 2nd leaf from top	倒3叶 3rd leaf from top	剑叶 Flag leaf	倒2叶 2nd leaf from top	倒3叶 3rd leaf from top	剑叶 Flag leaf	倒2叶 2nd leaf from top	倒3叶 3rd leaf from top	
C ₁	N ₁	14.5	20.8	26.0	19.1	26.1	29.6	4.6	5.3	3.6	3.24
	N ₂	16.4	22.5	28.0	30.2	30.4	31.1	13.8	7.9	3.1	2.78
	N ₃	15.1	21.7	27.7	47.6	34.4	30.7	32.5	12.7	3.0	2.19
	N ₄	16.2	19.7	26.2	50.5	34.6	29.3	34.3	14.9	3.1	1.58
	平均值 Average	15.6	21.2	27.0	36.9	31.4	30.2	21.3	10.2	3.2	2.45
C ₂	N ₁	10.8	17.5	23.3	12.5	25.6	30.7	1.7	8.1	7.4	3.55
	N ₂	16.1	18.8	25.4	25.8	26.9	33.5	9.7	8.1	8.1	2.59
	N ₃	20.5	25.1	27.2	60.5	42.7	39.2	40.0	17.6	12.0	1.50
	N ₄	21.6	24.1	29.3	63.3	43.2	43.5	41.7	19.1	14.2	1.12
	平均值 Average	17.3	21.4	26.3	40.5	34.6	36.7	23.3	13.2	10.4	2.19

叶角为齐穗后7 d取15个中等单茎测定的平均值。LTR为群体透光率。

Values in the table are average of 15 medium single stems. LTR, Light transmittance ratio.

不同品种间, 德香 4103 除剑叶较宜香 3724 略宽外, 各氮肥处理下上 3 叶各叶长和单叶面积均小于宜香 3724, 且随着穗肥促花肥施用比例增加, 宜香 3724 叶面积增幅较德香 4103 更为显著。如德香 4103 N₁~N₄ 处理, 剑叶单叶面积从 61.3 cm² 增加到 74.5 cm², 而宜香 3724 则从 61.8 cm² 增加到 82.1 cm²。

2.2 氮素穗肥运筹对上 3 叶叶角的影响

表 3 显示, 在不同穗肥运筹下, 上 3 叶叶角及群体透光率随氮肥运筹的变化明显。在叶基角上, 2 个水稻品种在 4 种穗肥运筹下均表现为剑叶基角 < 倒 2 叶 < 倒 3 叶, 且随着促花肥施用比例增加叶基角有增大趋势; 与叶基角的变化明显不同, 叶开张角在较低促花肥施用比例时(N₁、N₂), 剑叶 < 倒 2 叶 < 倒 3 叶, 而在较高促花肥比例(N₃、N₄)下, 剑叶 > 倒 2 叶 > 倒 3 叶; 此外, 2 个水稻品种开张角均随促花肥比例增大逐渐增大(德香 4103 倒 3 叶除外), 与倒 3 叶相比, 剑叶、倒 2 叶开张角的增幅更为明显; 对披垂角而言, 在 N₁ 处理时, 上 3 叶各叶披垂角均较小, 而随着促花肥比例提高, 剑叶和倒 2 叶披垂角显著增大, 剑叶 > 倒 2 叶 > 倒 3 叶, 表现为剑叶明显披垂。德香 4103 叶基角随穗肥运筹变化不明显, 宜香 3724 在低促花肥比例下基角小于德香 4103, 但随促花肥比例增加其基角显著增加, 且在 N₃、N₄ 处理时, 宜香 3724 的叶基角明显超过德香 4103; 在开张角和披垂角上, 2 个水稻品种也表现出了类似规律, 即无论叶基角、开张角还是披垂角, 随促花肥施用比例增加宜香 3724 的变幅都较德香 4103 更为明显。

穗肥运筹对群体透光率也有显著影响, 随着促花肥比例增加, 2 个水稻品种的群体透光率均逐渐下降, 以 N₁ 处理透光最好; 德香 4103 透光率整体高于宜香 3724。

2.3 氮素穗肥运筹对上 3 叶光合速率的影响

由图 1 可见, 不同穗肥运筹对 2 个水稻品种齐穗后剑叶净光合速率(P_n)影响较小, 但对倒 2 叶、倒 3 叶 P_n 影响较大。随着促花肥比例增加和保花肥比例降低, 2 个水稻品种倒 2 叶、倒 3 叶 P_n 均逐渐下降, 且以 N₃、N₄ 氮素运筹下下降最为明显。

在不同品种间, 不同穗肥运筹下剑叶 P_n 差异不大; 宜香 3724 倒 2 叶 P_n 在 N₁、N₂ 处理时略高于德香 4103, 但 N₃、N₄ 处理下, 德香 4103 则高于宜香 3724; 倒 3 叶 P_n 以德香 4103 N₁ 处理略高。

2.4 氮素穗肥运筹对群体叶面积的影响

由表 4 可见, 在齐穗期, 穗肥运筹对上 3 叶叶面积、总叶面积及二者之比均有较显著影响。随促花肥比例增加, 上 3 叶叶面积指数(LAI₁)迅速增加, 上 3 叶占总叶面积指数的比例(LAI₁/LAI_T)也逐渐增大, 总叶面积指数(LAI_T)也显著增加, 其中以 N₄ 处理增加最为明显, 2 个水稻品种齐穗期 LAI_T 分别达 9.97 和 10.16。与齐穗期相比, 成熟期叶面积指数(LAI₂)则相反, 具体表现为, N₁、N₂ 较高, 而 N₃、N₄ 较低, 因而绿叶面积衰减率表现为逐渐增大。

在不同品种间, 德香 4103 齐穗期上 3 叶面积和总叶面积均显著小于宜香 3724, 上 3 叶占总叶面积的比例也小于后者。在成熟期绿叶面积上, 德香 4103 与宜香 3724 差异不显著, 除 N₃ 处理外, 德香

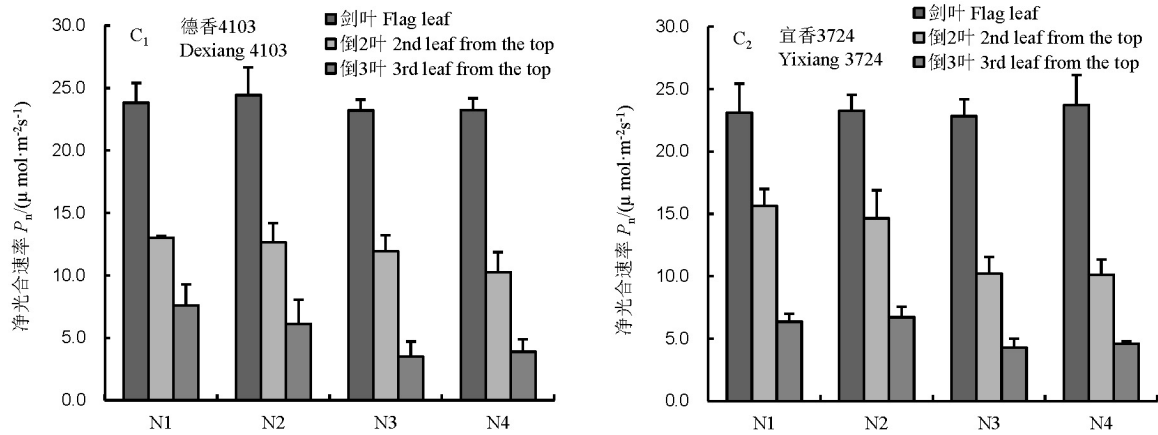
图 1 氮素穗肥运筹对齐穗后7 d上3叶净光合速率(P_n)的影响

Fig. 1. Effects of nitrogen application for panicle initiation on photosynthetic rate of uppermost three leaves at the seventh day after heading.

表4 氮素穗肥运筹对叶面积的影响

Table 4. Effects of nitrogen application for panicle initiation on of leaf area.

品种 Cultivar	穗肥处理 Nitrogen application for panicle initiation	齐穗期 Heading stage			成熟期叶面积指数 LAI ₂	叶面积衰减率 LDR/%
		上三叶面积指数 LAI ₁	总叶面积指数 LAI _t	LAI ₁ /LAI _t (%)		
C ₁	N ₁	5.10 c	8.00 c	63.7 b	5.31 a	33.6 c
	N ₂	5.16 c	8.03 c	64.3 b	5.15 a	35.9 c
	N ₃	5.47 b	8.52 b	64.3 b	4.21 b	50.6 b
	N ₄	6.51 a	9.97 a	65.3 a	4.01 b	59.8 a
	平均值 Average	5.48	8.63	64.4	4.67	45.0
C ₂	N ₁	5.09 c	8.00 c	63.7 b	5.11 a	36.1 c
	N ₂	5.75 b	8.79 b	65.4 a	5.34 a	39.2 c
	N ₃	5.82 b	8.90 b	65.4 a	4.64 b	47.8 b
	N ₄	6.71 a	10.16 a	66.0 a	3.85 c	62.1 a
	平均值 Average	5.79	8.96	65.1	4.74	46.3
F 值 F-value	C	55.93*	10.60*	3.84	0.66	1.49
	N	127.6**	77.35**	12.12**	18.45**	51.21**
	C×N	6.72**	2.60	1.28	1.02	0.70

LAI₁ 表示齐穗期上 3 叶的叶面积指数, LAI_t 表示齐穗期所有叶的叶面积指数, LAI₂ 表示成熟期叶面积指数, LDR 为叶面积衰减率。

LAI₁, The uppermost three leaves area index at heading stage; LAI_t, Total leaves area index at heading stage; LAI₂, Total leaves area index at harvest; LDR, Decreasing rate of leaf area from heading to harvest.

4103 绿叶面积衰减率均低于宜香 3724。

2.5 氮素穗肥运筹对群体干物质积累、转运和分配的影响

表 5 表明, 氮素穗肥运筹对成熟期干物质积累总量影响较小, 但对抽穗期前后阶段的干物质积累量影响显著, 2 个水稻品种均表现为随促花肥比例增加, 花前(抽穗期)干物质积累逐渐增加, 而花后(抽穗-成熟期)干物质的积累降低。在物质转运方面, 2 水稻品种茎叶干物质输出量、输出率及其对籽粒的贡献率均表现为随促花肥比例增加而显著增大, N₄ 处理下茎叶干物质输出最多, N₁ 则最少, 与花

前干物质积累规律表现相同。而干物质分配比例上, N₁ 处理收获指数(HI)最高, 且随着促花肥比例增加各处理 HI 逐渐下降。

德香 4103 花前干物质积累量、干物质积累总量、茎叶物质输出量、输出率和贡献率均显著高于宜香 3724, 在最终的干物质分配上, 德香 4103 也具有显著优势, HI 极显著高于宜香 3724。

2.6 氮素穗肥运筹对产量的影响

由表 6 可见, 穗肥运筹对每穗粒数、总颖花量、结实率、千粒重和最终产量均有显著影响, 对有效穗数的影响则不明显。2 个水稻品种均以 N₁ 处理下

表5 氮素穗肥运筹对干物质积累与同化物转运的影响

Table 5. Effects of nitrogen application for panicle initiation on dry matter accumulation(DA) and transformation of assimilative products.

品种 Cultivar	穗肥运筹 Nitrogen application for panicle initiation	干物质积累 DA/(kg·hm ⁻²)			茎叶干物 质输出量 ESL/kg·hm ⁻²	茎叶干物 质输出率 EPSL/%	茎叶干物 质贡献率 CPSL/%	收获指数 HI
		抽穗期 Heading	成熟期 Mature	抽穗-成熟 Heading to mature				
C ₁	N ₁	11 112.0 b	18 234.5 a	7 122.5 a	1 499.4 c	16.37 c	14.19 c	0.527 a
	N ₂	11 559.0 ab	18 130.8 a	6 571.0 ab	1 807.8 b	18.80 b	17.55 b	0.514 b
	N ₃	11 806.2 a	18 119.4 a	6 313.2 b	2 090.4 a	20.91 a	20.47 a	0.505 c
	N ₄	12 045.3 a	18 085.6 a	5 863.6 b	2 252.4 a	21.97 a	22.29 a	0.501 c
	平均值 Average	11 630.6	18 138.8	6 467.6	1 912.5	19.51	18.63	0.512
C ₂	N ₁	10 638.0 b	17 363.9 a	6 726.0 a	976.8 b	10.89 b	10.47 b	0.487 a
	N ₂	11 036.6 ab	17 177.2 a	6 140.7 ab	1 287.0 a	14.70 a	15.03 a	0.479 a
	N ₃	11 474.4 a	17 457.7 a	5 983.3 b	1 380.0 a	13.21 a	14.28 a	0.465 b
	N ₄	11 570.1 a	17 398.5 a	5 828.4 b	1 449.1 a	14.53 a	16.34 a	0.462 b
	平均值 Average	11 179.7	17 349.4	6 169.6	1 273.2	13.33	14.03	0.473
F 值 F-value	C	25.8*	19.94*	14.44	141.8**	125.0**	75.95*	267.0**
	N	5.30*	0.04	5.45*	22.24**	11.85**	26.73**	28.57**
	C×N	0.05	0.06	0.06	3.10	2.22	2.44	0.45

DA—干物质积累; ESL—茎叶干物质输出量; EPSL—茎叶干物质输出率; CPSL—茎叶干物质贡献率。

DA, Dry matter accumulation; ESL, Export of stem and leaves after heading; EPSL, Export percentage of stem and leaves; CPSL, Contribution percentage of stem and leaves.

表6 氮素穗肥运筹对产量及其构成因子的影响

Table 6. Effects of nitrogen application for panicle initiation on grain yield and its component.

品种 Cultivar	穗肥运筹 Nitrogen application for panicle initiation	有效穗数 Effective panicle number/(×10 ⁴ ·hm ⁻²)	每穗粒数 No. of spikelets per panicle	总颖花量 Total spikelets /(×10 ⁴ ·hm ⁻²)	结实率 Seed-setting rate /%	千粒重 1000-grain weight/g	实际产量 Grain yield /(kg·hm ⁻²)
	N ₂	228.6 b	159.3 a	36 529 a	86.4 a	30.88 b	9 295.3 b
	N ₃	240.6 a	151.8 b	36 371 a	84.9 b	30.56 bc	9 109.9 b
	N ₄	231.0 b	158.8 a	36 609 a	84.8 b	30.01 c	9 068.0 b
	平均值 Average	232.1	158.2	36 634	85.9	30.69	9 281.5
C ₂	N ₁	220.8 a	143.5 a	31 583 ab	80.9 a	34.39 a	8 450.8 a
	N ₂	220.2 a	143.2 a	31 525 b	80.8 a	34.14 a	8 221.5 ab
	N ₃	224.4 a	136.3 b	30 283 c	80.1 ab	34.13 a	8 128.7 b
	N ₄	223.8 a	144.4 a	32 360 a	79.2 b	33.15 b	8 032.6 b
	平均值 Average	222.3	141.8	31 437	80.3	33.95	8 208.4
F 值 F-value	C	31.70*	48.48*	533.2**	33.00*	21596.1**	95.97*
	N	3.43	5.86*	4.79*	8.76**	41.30**	7.52**
	C×N	2.07	0.12	3.17	1.27	1.74	0.43

产量最高,且随促花肥比例增大产量逐渐下降;结实率和千粒重与产量变化趋势一致,即随促花肥比例增大呈下降趋势;每穗粒数和总颖花量则在促花肥占比最高的N₄处理下略有增加。

德香 4103 产量显著高于宜香 3724,虽然德香 4103 在千粒重上不及宜香 3724,但在有效穗数、每穗粒数、总颖花量和结实率的表现均显著优于宜

香 3724。

3 讨论

3.1 氮素穗肥运筹对水稻上 3 叶生长的影响

水稻上部 3 叶被称为高效叶片,对水稻的光合作用和物质生产至关重要,而穗肥施用正好伴随水

稻上 3 叶的生长发育。陈惠哲等研究^[19]表明, 穗分化期施氮对水稻上 3 叶生长有显著影响, 随着施氮量的增加, 水稻剑叶、倒 2 叶长宽和面积相应增加, 且施氮对叶片长度的影响大于叶宽。本研究结果显示, 即使在相同穗肥用量条件下, 不同促花肥与保花肥运筹比例也会对水稻上 3 叶, 尤其是剑叶和倒 2 叶的生长产生显著影响, 并表现为随促花肥比例增大, 叶长、宽和单叶面积显著增加, 这表明穗肥促花肥用量对上 3 叶生长的影响更大。事实上, 根据叶片发育的同伸关系, 促花肥施用(倒 4 叶龄), 剑叶、倒 2 叶正处于叶原基分化形成阶段, 因而受到的促花肥的影响更为明显, 本研究中剑叶、倒 2 叶、倒 3 叶叶面积对氮素穗肥的响应依次减弱也能说明这一点。

3.2 氮素穗肥运筹对群体质量的影响

叶面积指数、叶片受光形态和结实期光合生产积累量是群体质量的重要指标^[20-21]。前人研究表明氮素穗肥用量对叶片形态、叶片光合速率及群体质量影响显著^[22-24]。本研究发现促、保花肥比例的不同也对水稻抽穗后的群体质量产生显著影响。较低促花肥比例下(N₁、N₂)上 3 叶叶面积较小, 群体叶面积相对适宜, 叶片披垂角度小, 且基角和开张角在表现为倒 3 叶 > 倒 2 叶 > 剑叶, 倒 2、倒 3 叶因此能获得更多光照以进行光合作用, 最后花后群体光合生产积累量较高; 而 N₃、N₄ 处理由于剑叶面积大且披垂, 造成了明显的遮阴现象, 倒 2、倒 3 叶光合速率显著下降, 群体质量变差。因此, 氮素穗肥运筹通过叶面积和叶角变化进而对群体质量产生影响。

此外, 本研究还发现不同穗肥氮运筹下群体透光率也表现出明显差异, 且抽穗后绿叶面积衰减率与群体透光率变化表现出相关性。N₁ 处理群体透光率高, 绿叶面积衰减较慢, 而 N₃、N₄ 群体透光率较低, 绿叶面积衰减则较快。分析其原因, N₃、N₄ 抽穗后叶面积指数过高、群体荫蔽可能与其绿叶面积衰减快有重要关系。李艳大等^[25]研究认为水稻群体叶面积的垂直分布影响水稻的冠层光能截获, 维持一定的透光率利于水稻产量增加。本研究中 N₁ 处理产量较高可能与其群体透光率较好也有一定关系。

3.3 氮素穗肥运筹对干物质生产及产量的影响

林启鸿^[20]认为水稻产量主要取决于结实期的群体干物质积累量。本研究中, 相同穗肥用量下促花肥比例较低时(N₁)水稻产量最高, 随着促花肥比例增加产量逐渐降低。分析其干物质生产特性发现,

不同穗肥氮运筹间成熟期干物质积累总量差异不大, 但花前花后物质积累比例和收获指数差异明显, 产量最高的 N₁ 处理在花后物质积累量和收获指数上均显著高于其他氮肥处理; 在物质转运上, N₁ 处理茎叶物质表观输出量、输出率和贡献率不占优势, 这说明 N₁ 产量和收获指数较高的根本原因在于其花后物质积累量大。相关分析也表明籽粒产量与花后物质积累量呈极显著正相关关系(两品种相关系数分别为 0.951^{**}和 0.987^{**}, *n* 均为 12)。进一步分析发现, 不同穗肥氮处理间在产量构成上总颖花量差异不明显(C₂N₃ 除外), 但结实率和千粒重上差异显著, 产量较高的 N₁ 处理结实率和千粒重最高, 这进一步说明 N₁ 处理下花后物质积累量的增加主要通过提高结实率和千粒重从而提高产量。

3.4 品种间差异及对水稻株叶型选育的探讨

水稻株叶型改良是杂交水稻育种的方向之一, 高产水稻往往具有良好的株叶形态^[26-27]。本研究中, 德香 4103 产量显著高于宜香 3724, 二者在株叶型和对穗肥氮素的响应上也表现明显不同。德香 4103 在产量构成因子上表现出颖花量较大(有效穗数和每穗粒数均较多), 结实率较高的特点; 在叶型上, 德香 4103 上 3 叶叶面积和总叶面积显著小于宜香 3724, 剑叶叶长较短, 披垂角度小, 且叶面积和叶角在不同穗肥运筹下变幅显著小于宜香 3724。凌启鸿^[20]认为, 进一步提高水稻产量的有效途径是在适宜的叶面积指数基础上增加颖花量。本研究中的 2 个水稻品种齐穗期叶面积指数均较高(LAI 分别达到 8.63 和 8.96), 颖花量较大的德香 4103 因而产量表现更高。此外, 孟天瑶等^[28]对籼粳杂交高产品种的株型研究表明, 剑叶和倒 2 叶基角和披垂角较小是高产品种的显著特性。德香 4103 因其叶型相对直立, 叶片受光姿态好, 且叶面积和叶角在不同穗肥氮运筹下变幅较小, 这可能是其产量较高的株型原因。

因此, 在杂交品种选育工作中, 应在考虑叶片功能的前提下注意选择叶面积适宜、上 3 叶短且直立的材料或组合, 并通过在不同供氮水平下观测其变化幅度进一步进行选择 and 鉴定, 从而选育出进一步增产和对氮肥高效利用的水稻新品种。

4 结论

在施总氮量为 180 kg/hm² 条件下, 不同氮素促花肥和保花肥运筹比例(穗肥氮占总氮 40%)对水稻上 3 叶生长、叶片形态、光合生产特性和产量影响

显著。在较低的促花肥施用比例下,水稻叶面积大小适宜,上3叶受光形态好,净光合速率高,结实期绿叶衰老慢,抽穗后群体干物质积累多,收获指数高,最终产量表现最好。因此,水稻穗肥氮运筹应以增大保花肥比例为宜,可塑造良好叶片形态和群体质量,并增加花后物质积累量,从而有助于产量提高。

不同品种间,超级稻德香4103总颖花量较大,叶面积适宜,叶片相对直立(叶片短、叶角小),叶型更好,且叶片形态在不同穗肥氮素运筹下变幅较小,因而受光姿态更好,花后光合生产能力更强,群体干物质积累量更大,最终产量更高,能对穗肥氮素实现更好利用。

参考文献:

- [1] Cassman K G, Peng S, Olk D C, Ladha J K, Reichardt W, Dobermann A, Singh U. Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved resource management in irrigated rice systems. *Field Crops Res*, 1998, 56(1):7-39.
- [2] 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. *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. *Plant Nutr Fert Sci*, 2004, 10(6):579-583. (in Chinese with English abstract)
- [3] 丁艳锋, 赵长华, 王强盛. 穗肥施用时期对水稻氮素利用及产量的影响. *南京农业大学学报*, 2003, 26(4):5-8.
Ding Y F, Zhao B H, Wang Q S. Effect of application stage of panicle fertilizer on rice grain yield and the utilization of nitrogen. *J Nanjing Agric Univ*, 2003, 26(4):5-8. (in Chinese with English abstract)
- [4] Kamiji Y, Yoshida H, Palta J A, Sakuratani T, Shiraiwa T. N applications that increase plant N during panicle development are highly effective in increasing spikelet number in rice. *Field Crops Res*, 2011, 122(122):242-247.
- [5] Jiang Q, Du Y, Tian X, Wang Q, Xiong R, Xu G, Yan C. Effect of panicle nitrogen on grain filling characteristics of high-yielding rice cultivars. *Eur J Agron*, 2015, 74:185-192.
- [6] 李木英, 石庆华, 黄才立, 曾蕾, 潘晓华, 谭雪明. 穗肥运筹对超级杂交稻淦鑫688源库特征和氮肥效益的影响. *杂交水稻*, 2010, 25(2):63-72.
Li M Y, Shi Q H, Huang C L, Zeng L, Pan X H, Tan X M. Effects of nitrogen application of panicle fertilizer on source-sink characteristics and nitrogen fertilizer use efficiency of super hybrid rice ganxin 688. *Hybird Rice*, 2010, 25(2):63-72. (in Chinese with English abstract)
- [7] 张镇铭, 姚金富, 邵达孚, 高莲英. 不同群体条件下穗肥施用量对水稻分蘖成穗的影响. *西南农业学报*, 1998(S3):149-152.
Zhang Z M, Yao J F, Shao D F, Gao L Y. Effect of application rates of ear manure on percentages of productive tiller at different rice population densities. *Southwest China J Agric Sci*, 1998(S3):149-152. (in Chinese with English abstract)
- [8] 凌启鸿, 张洪程, 蔡建中, 苏祖芳. 水稻不同叶龄期施用穗肥的研究. *扬州大学学报: 农业与生命科学版*, 1985, 6(3):11-19.
Ling Q H, Zhang H C, Cai J Z, Su Z F. Study on using ear-fertilizer at different leaf-age-period in rice. *J Yangzhou Univ: Agric. & Life Sci*, 1985, 6(3):11-19. (in Chinese with English abstract)
- [9] 林忠成, 李土明, 吴福观, 张洪程, 戴其根, 叶世超, 郭宏文. 基肥与穗肥氮比例对双季稻产量和碳氮比的影响. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(2):269-275.
Lin Z C, Li T M, Wu F G, Zhang H C, Dai Q G, Ye S C, Guo H W. Effects of nitrogen application on yield and C/N of double-cropping rice. *Plant Nutr Fert Sci*, 2011, 17(2):269-275. (in Chinese with English abstract)
- [10] 付立东, 王宇, 隋鑫, 任海, 李旭, 李宝军. 氮素基肥穗肥不同施入比例对超级稻生育及产量的影响. *作物杂志*, 2010, (5):34-38.
Fu L D, Wang Y, Sui X, Ren H, Li X, Li B J. Effects of the different rate of nitrogen base-tiller and panicle fertilizer on development and yield of super rice. *Crop Sci*, 2010(5):34-38.
- [11] 凌启鸿, 张洪程, 戴其根, 丁艳锋, 凌励, 苏祖芳, 徐茂, 阙金华, 王绍华. 水稻精确定量施氮研究. *中国农业科学*, 2005, 38(12):2457-2467.
Ling Q H, Zhang H C, Dai Q G, Ding Y F, Ling L, Su Z F, Xu M, Que J H, Wang S H. Study on precise and quantitative N application in rice. *Sci Agric Sin*, 2005, 38(12):2457-2467. (in Chinese with English abstract)
- [12] 张洪程, 吴桂成, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 高辉, 魏海燕, 吕修涛, 万靓军, 黄银忠. 水稻氮肥精确后移及其机制. *作物学报*, 2011, 37(10):1837-1851.
Zhang H C, Wu G C, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Gao H, Wei H Y, Lv X T, Wan L J, Huang Y Z. Precise postponing nitrogen application and its mechanism in rice. *Acta Agron Sin*, 2011, 37(10):1837-1851. (in Chinese with English abstract)
- [13] 朴钟泽, 韩龙植, 高熙宗. 水稻不同基因型氮素利用效率差异. *中国水稻科学*, 2003, 17(3):233-238.
Piao Z Z, Han L Z, Koh H J. Variations of nitrogen use efficiency by rice genotype. *Chin J Rice Sci*, 2003, 17(3):233-238. (in Chinese with English abstract)
- [14] 殷春渊, 张庆, 魏海燕, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 马群, 杭杰, 张胜飞. 不同产量类型水稻基因型氮素吸收、利用效率的差异. *中国农业科学*, 2010, 43(1):39-50.
Yin C Y, Zhang Q, Wei H Y, Zhang H C, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Ma Q, Hang J, Zhang S F. Differences in nitrogen absorption and use efficiency in rice genotypes with different yield performance. *Sci Agric Sin*, 2010,

- 43(1):39-50. (in Chinese with English abstract)
- [15] 董桂春, 王熠, 于小凤, 周娟, 彭斌, 李进前, 田昊, 张燕, 袁秋梅, 王余龙. 不同生育期水稻品种氮素吸收利用的差异. 中国农业科学, 2011, 44(22):4570-4582.
Dong G C, Wang Y, Yu X F, Zhou J, Peng B, Li J Q, Tian H, Zhang Y, Yuan Q M, Wang Y L. Differences of nitrogen uptake and utilization of conventional rice varieties with different growth duration. *Sci Agric Sin*, 2011, 44(22):4570-4582. (in Chinese with English abstract)
- [16] 秦俭, 杨志远, 孙永健, 徐徽, 马均. 不同穗型杂交籼稻物质积累、氮素吸收利用和产量的差异比较. 中国水稻科学, 2014, 28(5):514-522.
Qin J, Yang Z Y, Sun Y J, Xu H, Ma J. Differential comparison of assimilation products accumulation, nitrogen uptake and utilization and grain yield of hybrid *indica* rice cultivars with different panicle type. *Chin J Rice Sci*, 2014, 28(5):514-522. (in Chinese with English abstract)
- [17] 孙永健, 孙园园, 刘树金, 杨志远, 程洪彪, 贾现文, 马均. 水分管理和氮肥运筹对水稻养分吸收、转运及分配的影响. 作物学报, 2011, 37(12):2221-2232.
Sun Y J, Sun Y Y, Liu S J, Yang Z Y, Cheng H B, Jia X W, Ma J. Effects of water management and nitrogen application strategies on nutrient absorption, transfer, and distribution in rice. *Acta Agron Sin*, 2011, 37(12):2221-2232. (in Chinese with English abstract)
- [18] 孙永健, 孙园园, 徐徽, 李玥, 严奉君, 蒋明金, 马均. 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. 作物学报, 2014, 40(9):1639-1649.
Sun Y J, Sun Y Y, Xu H, Li Y, Yan F J, Jiang M J, Ma J. Effects of water-nitrogen management patterns on nitrogen utilization characteristics and yield in rice cultivars with different nitrogen use efficiencies. *Acta Agron Sin*, 2014, 40(9):1639-1649. (in Chinese with English abstract)
- [19] 陈惠哲, 朱德峰, 林贤青, 张玉屏. 穗肥施氮量对水稻剑叶生长及披垂的影响. 西南农业学报, 2007, 20(6):1246-1249.
Chen H Z, Zhu D F, Lin X Q, Zhang Y P. Effect of amount of spike nitrogen application on growth and droop of flag leave in rice. *Southwest China J Agric Sci*, 2007, 20(6):1246-1249. (in Chinese with English abstract)
- [20] 凌启鸿. 水稻精确定量栽培理论与技术. 北京: 中国农业出版社, 2007.
Ling Q H. *Theory and technology of rice precise and quantitative cultivation*. Beijing: China Agriculture Press, 2007. (in Chinese)
- [21] 许乃霞, 杨益花, 苏祖芳. 抽穗后水稻株型与高光效群体形成关系的研究. 耕作与栽培, 2009(5):17-19.
Xu N X, Yang Y H, Su Z F. Study on the relationship between rice plant type after heading stage and high photosynthetic efficiency population formation. *Cult Plant*, 2009(5):17-19. (in Chinese)
- [22] 陈惠哲, 朱德峰, 林贤青, 张玉屏, 张卫星. 促花肥施氮对超级杂交稻冠层叶片生长及光合速率的影响. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2007, 33(5):617-621.
Chen H Z, Zhu D F, Lin X Q, Zhang Y P, Zhang W X. Effect of nitrogen application for spikelet promotion on growth and photosynthetic rate of canopy leaves in super hybrid rice. *J Hunan Agric Univ: Nat Sci*, 2007, 33(5):617-621. (in Chinese with English abstract)
- [23] 闫川, 丁艳峰, 王强盛, 李刚华, 刘正辉, 缪小建, 郑永美, 魏广彬, 王绍华. 穗肥施量对水稻植株形态、群体生态及穗叶温度的影响. 作物学报, 2008, 34(12):2176-2183.
Yan C, Ding Y F, Wang Q S, Li G H, Liu Z H, Miu X J, Zheng Y M, Wei G B, Wang S H. Effect of panicle fertilizer application rate on morphological, ecological characteristics, and organ temperature of rice. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(12): 2176-2183. (in Chinese with English abstract)
- [24] 吕腾飞, 周伟, 孙永健, 朱懿, 严奉君, 杨志远, 马均. 不同秧龄和氮肥运筹对杂交籼稻株型的影响. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2015, 41(2):169-178.
Lv T F, Zhou W, Sun Y J, Zhu Y, Yan F J, Yang Z Y, Ma J. Effects of different transplanting seedling ages and nitrogen managements on plant type of *indica* hybrid rice. *J Zhejiang Univ :Agric & Life Sci*, 2015, 41(2): 169-178. (in Chinese with English abstract)
- [25] 李艳大, 汤亮, 张玉屏, 朱相成, 曹卫星, 朱艳. 水稻冠层光截获与叶面积和产量的关系. 中国农业科学, 2010, 43(16):3296-3305.
Li Y D, Tang L, Zhang Y P, Zhu X C, Cao W X, Zhu Y. Relationship of PAR interception of canopy to leaf area and yield in rice. *Sci Agric Sin*, 2010, 43(16): 3296-3305. (in Chinese with English abstract)
- [26] 吕川根, 邹江石. 两个超级杂交稻与汕优63光合株型的比较分析. 中国农业科学, 2003, 36(6):633-639.
Lv C G, Zou J S. Comparative analysis on plant type of two super hybrid rice and shanyou 63. *Sci Agric Sin*, 2003, 36(6):633-639. (in Chinese with English abstract)
- [27] 任亮, 郑家奎, 蒋强. 长江上游地区高产杂交水稻品种部分株型因子及生理特征研究. 西南农业学报, 2008, 21(6):1551-1554.
Ren L, Zhen J K, Jiang Q. Studies on some plant type components and physiological characteristics of high-yielding hybrid rice in upstream of Yangtze river. *Southwest China J Agric Sci*, 2008, 21(6):1551-1554. (in Chinese with English abstract)
- [28] 孟天瑶, 李晓芸, 李超, 韦还和, 史天宇, 马荣荣, 王晓燕, 杨筠文, 戴其根, 张洪程. 甬优系列籼粳杂交稻中熟高产品系的株型特征. 中国水稻科学, 2016, 30(2):170-180.
Meng T Y, Li X Y, Li C, Wei H H, Shi T Y, Ma R R, Wang X Y, Yang J W, Dai Q G, Zhang H C. Plant-type characteristics of high-yielding Lines of yongyou *japonica/indica* hybrid rice with medium maturity. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(2):170-180. (in Chinese with English abstract)