

杨德生, 黄冠军, 李勇, 等. 水稻氮高效栽培技术、品种改良和生理机制研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 62-75.

DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.01.006

水稻氮高效栽培技术、品种改良和生理机制研究进展

杨德生, 黄冠军, 李勇, 黄见良, 王飞

作物遗传改良国家重点实验室/华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070

摘要 氮肥施用对保障我国粮食安全具有重要意义, 但是过量施用氮肥不仅降低了氮素利用效率, 还带来了一系列环境污染问题。协同提高产量与氮素利用效率是 21 世纪以来我国水稻生产面临的一项重要挑战, 同时也是当前水稻栽培、生理与育种研究的热点。本文介绍了国内外典型氮肥管理策略的基本原理与施肥技术; 总结了氮高效水稻品种尤其是绿色超级稻的氮高效相关农艺性状; 综述了水稻高效吸收利用氮素的生理和分子机制, 尤其是氮素对叶片结构及光合生理的影响和近期发现的重要氮高效基因。

关键词 水稻; 氮素高效利用; 氮肥管理模式; 品种改良; 光合作用; 氮高效品种; 绿色超级稻

中图分类号 S 511.06 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2022)01-0062-14

现阶段我国农业生产正面临转型时期新的挑战和机遇, 如何将粮食高产、资源高效和环境安全并重, 创建高产、优质、高效、生态和安全的作物生产体系, 是我国作物栽培学科未来长期的研究方向^[1-3]。水稻品种矮秆化、杂种优势利用和理想株型建立大幅提高了水稻品种的产量潜力, 而配套栽培措施的优化与推广则保证了品种的产量潜力在生产中转变为实际产量。一般认为, 品种改良和栽培管理技术提高各占以往水稻增产贡献的一半。然而, 当前水稻育种已经发展到了较高水平, 新品种的产量潜力优势并不明显。因此, 实现水稻产量和资源利用效率的协同提高, 减少水稻生产对环境的负面影响将主要依靠栽培管理技术的优化^[4]。

氮素是作物生产中需求量最大的矿质元素, 全球粮食增产的 40%~60% 可归因于化肥施用, 可见氮肥对于全球粮食安全至关重要^[5]。“绿色革命”通过引入水稻和小麦的半矮秆基因 *sd1* (semi-dwarf 1) 和 *Rht-1* (reduced height-1) 培育了矮秆、抗倒和耐肥的高产品种, 大幅提高了收获指数和籽粒产量, 但也同时降低了作物的氮素响应和氮素利用效率 (nitrogen use efficiency, NUE)^[6]。在我国, 受“高投入等于高产出”等观念驱使, 农民不合理和盲目过量施肥现象相当普遍^[7]。我国氮肥消费量居全球首

位, 约占全球氮肥消费总量的 30%, 而农田 NUE 仅为 40%^[6]。虽然我国主要粮食作物 (水稻、玉米和小麦) 的单产呈逐年增长趋势, 保证了我国的粮食安全, 但肥料尤其是氮肥投入量的年增幅更为明显 (图 1)。我国水稻生产消耗了近 1/4 的氮肥资源, 但稻田 NUE 仅为 30%~35%。我国一季水稻的平均氮肥施用量为 180 kg/hm², 高出全球稻田平均用量 75% 以上, 而在江苏省可高达 300 kg/hm²^[7]。合理的氮肥施用有利于水稻高产, 但施肥过量会造成水稻倒伏、贪青晚熟、病虫害压力增加和稻米品质降低。稻田 NUE 低的另一原因是氮素损失, 包括氨挥发、硝化和反硝化作用, 而氮素损失与氮肥的施用时期和施用方法、氮肥种类、管理措施如水分管理以及环境因素如土壤性质等有关。NUE 低和氮素损失带来了一系列环境问题, 如土壤酸化、水体污染和温室气体排放等^[1, 7]。从 2013 年开始, 我国政府部门开始重视控肥减肥, 推进农业绿色发展^[8]。因此, 我国用于农业生产的肥料投入量, 尤其是氮肥投入量开始呈逐年下降趋势 (图 1B)。

农学家们关于提高水稻 NUE 进行了长期不懈的努力, 早期的研究主要以最大限度地减少氮素损失为主, 包括研制脲酶抑制剂和硝化抑制剂以及改变氮肥形态等方式; 之后开展了优化施肥时期和施

收稿日期: 2021-11-29

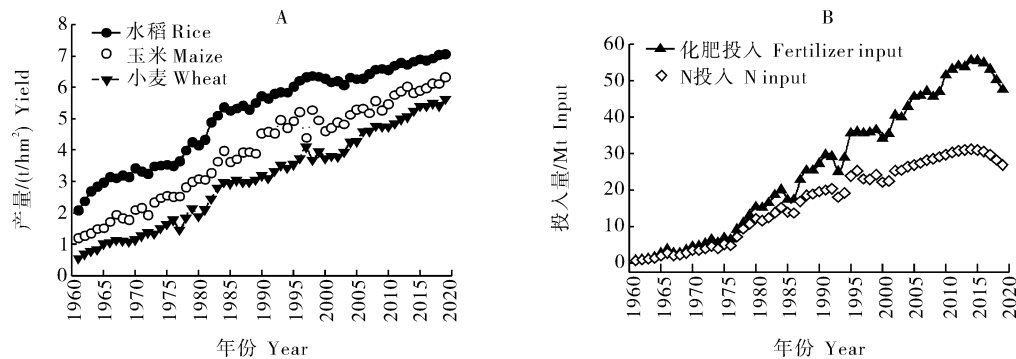
基金项目: 国家自然科学基金项目 (32071948)

杨德生, E-mail: dyang@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 王飞, E-mail: fwang@mail.hzau.edu.cn

肥量的大量研究,以促进作物对氮肥的高效吸收;关于氮高效品种的选育也取得了较大进展。大量研究表明通过优化氮肥管理可以协同提高作物产量和 NUE^[9-10],而基于实时实地氮肥管理的基本原理,国内形成了多项氮肥高效施肥模式^[11-15]。此外,多项研究发现水稻 NUE 存在显著的基因型差异,并在水稻氮高效生理和分子机制方面也取得了重要进

展^[16]。本文介绍了国内外典型氮肥管理策略的基本原理与施肥技术;总结了氮高效水稻品种尤其是绿色超级稻的氮高效相关农艺性状;综述了水稻高效利用氮素的生理和分子机制,尤其是氮素对叶片结构及光合生理的影响和近期发现的重要氮高效基因,并对未来水稻高效利用氮素的研究方向进行了展望。



数据来源:FAO (<http://apps.fao.org>)。Data source:FAO (<http://apps.fao.org>)。

图 1 1960—2020 年间我国水稻、玉米和小麦的年平均产量(A)、化肥和氮肥年投入量(B)

Fig.1 The average annual yield of rice,maize and wheat (A),and annual input of total fertilizer and N (B) from 1960 to 2020 in China

1 高产高效氮肥运筹模式

提高水稻 NUE 是 21 世纪以来中国水稻栽培研究的重要课题。早在 21 世纪初,彭少兵教授已经指出了中国水稻生产中氮肥施用量过高和 NUE 低的问题,详细介绍了国内外提高 NUE 的研究进展,并分析了我国水稻生产中 NUE 低的原因^[7]。为了减少氮肥用量,增加水稻生产的 NUE,科学家们开发了一系列优化的作物施肥管理模式,如实时氮肥管理^[11]、实地氮肥管理^[17]、“三定”栽培技术^[12]、“三控”施肥技术^[13]、测土配方施肥技术^[14]和土壤-作物系统综合管理^[15]。这些氮肥管理模式在我国水稻主产区得到广泛应用,在增产增效上取得了显著成效。

1.1 实时实地氮肥管理模式

水稻实时实地氮肥管理技术是一项精确变量施肥技术,其核心是“按需施肥”,基本原理包括以下内容:首先,根据品种特性和气候条件确定品种的产量潜力,并以产量潜力的 85% 作为目标产量;其次,根据不施氮肥处理(空白区)的产量来确定土壤背景氮情况;根据空白区产量与目标产量确定氮肥增产量(N response);最后根据氮肥增产量与氮肥农学利

用效率(agronomy N use efficiency, AE_N)计算氮肥施用量^[18]。利用叶绿素仪(SPAD)快速无损测定叶片氮素含量,从而对植株氮素营养状况进行诊断^[19]。实时氮肥管理模式(real-time nitrogen management, RTNM)的技术要点是在水稻开花前每周测定最上片完全展开叶的 SPAD 值,当其低于设定的阈值时追施氮肥 30~45 kg/hm²^[20]。Dobermann 等^[17]提出了只在水稻重要生长期用 SPAD 仪诊断植株氮素需求,综合考虑土壤、作物和气候因素决定施肥量的实地施肥管理模式(site-specific nutrient management, SSNM)。许多研究表明,采用实时实地氮肥管理技术能显著提高水稻产量和 NUE^[17-18,21-23]。国际水稻研究所(IRRI)联合浙江大学、扬州大学、湖南农业大学和广东省农科院等国内多家单位开展联合试验,比较研究了 SSNM 与当地习惯施肥法对 NUE 及水稻产量的影响,并将该技术在 6 个省份进行示范推广。通过调研 6 个省份 107 户农民田块的数据发现,SSNM 模式降低氮肥用量 38%,增加产量 5%,提高 AE_N 61%^[11,24]。

1.2 “三定”栽培技术

湖南农业大学农学院邹应斌教授团队为规范不同稻作生态区的高产栽培方法,通过开展多年多点

试验,提出了超级稻“三定”栽培技术,即“因地定产、依产定苗和测苗定氮”^[12]。其中区域尺度的实际氮肥用量根据区域平均法则确定,即通过确定种植区域的目标产量、基础地力产量和 AE_N 来计算区域氮肥施用量。一般基肥占施氮总量的 50%,分蘖肥占 15%~25%,穗肥占 25%~35%。通常在追肥前 1 d,用叶色卡(LCC)测定水稻倒 2 叶叶色,根据水稻长势确定田间尺度的分蘖肥和穗肥用量。试验证明相比于传统栽培方式,双季超级稻生产采用“三定”栽培技术平均增产 9.6%,氮肥偏生产力(partial factor productivity of fertilizer N, $PPFN$)、氮素吸收利用率(N recovery efficiency, RE_N)和 AE_N 分别提高 29.0%、88.9%和 46.7%^[25-26]。超级稻“三定”栽培技术于 2009 年通过了湖南省技术成果鉴定,并于 2011—2016 年连续多年被列为农业(农村)部水稻生产主推技术。

1.3 “三控”施肥技术

广东省农业科学院水稻研究所结合我国水稻生产氮肥投入过多、基肥比重过大的问题,与国际水稻所合作研发了水稻“三控”施肥技术,即“控肥、控苗和控病虫害”^[13,27]。其主要生物学基础在于控制总施氮量和基肥施氮量,控制最高苗数和提高成穗率,优化群体结构和控制病虫害发生^[13]。总施氮量根据目标产量、基础地力产量、氮素养分消耗量和氮肥利用率计算得到。确定总施氮量后,按照基肥 35%~40%、分蘖肥 20%左右、穗肥 35%~40%和粒肥 5%~10%的比例确定各阶段施用量,具体追肥量可通过 LCC 进行氮素营养诊断之后确定^[27]。水稻“三控”施肥技术已于 2007 年通过了广东省科技成果鉴定,随后入选了农业农村部及广东、海南、江西等省份的水稻生产主推技术。胡香玉等^[28]通过汇总 2008 年以来广东、广西、江西、浙江、江苏、福建等省区公开发表的 47 篇水稻“三控”施肥技术的试验示范论文数据,综合分析其应用效果,发现与农民习惯栽培方式相比,水稻“三控”施肥技术的氮肥用量平均减少 16.0%,氮磷钾总施肥量平均减少 11.6%,水稻产量平均提高 8.8%, $PPFN$ 平均提高 27.3%。

1.4 测土配方施肥技术

测土配方施肥技术的核心是根据土壤养分含量测试和田间肥料试验结果,实现作物需肥和土壤供肥之间的平衡,从而提高肥料利用率^[29]。我国的测

土施肥体系始于 20 世纪 80 年代,其工作可分为“土壤测定”和“建议施肥量”两部分^[30]。周鸣铮^[30]总结了我国早期的测土施肥工作及效益,第一阶段工作在于确定不同土壤类型适用的氮磷钾速效养分提取方法,根据提取值和相对产量将测定土壤的地力划分为“高、中、低和极低”4 级;第二阶段工作重点为确定适宜施肥量,并进行多点示范试验。结果表明测土施肥技术的增产和经济效益明显,对于施肥较多的地区,平均省肥 14%,增产 17%。1995 年前后,全国建立起了涵盖 20 余种土壤类型、分布于 16 省 70 余县的土壤肥料监测点 4 000 余个^[31]。2005 年起,我国开展了全国范围的测土配方施肥工作,为建立推荐施肥指标体系,全国农业技术推广中心推行“3414”试验作为主要田间试验方案。“3414”分别指氮磷钾 3 个因素、4 个施肥水平和 14 个施肥处理,陈新平等^[14]详细介绍了“3414”试验的实施步骤和注意事项。至 2015 年,通过测土配方施肥技术使我国主要粮食作物氮磷钾肥的利用率分别提高至 33%、24%和 42%^[29]。孙洪仁等^[32]系统总结了我国开展的水稻、玉米、小麦和马铃薯等主要作物的土壤碱解氮、有效磷和速效钾的丰缺指标和适宜施肥量,以水稻土壤为例,结果显示 30 年来水稻土壤有效磷丰缺指标呈上升趋势,但碱解氮和速效钾丰缺指标出现下降趋势,且不同区域差异较大。当氮磷钾的当季利用率分别为 40%、20%和 50%,目标产量为 4.5~15.0 t/hm²时,氮磷钾的适宜施用量范围分别为 0~450、0~405 和 0~432 kg/hm²^[32-33]。

1.5 土壤-作物系统综合管理

中国农业大学资源与环境学院张福锁教授团队围绕作物生产力和养分利用效率的协同提高开展了多年研究,建立了涵盖养分、土壤、作物和环境等因素的土壤-作物系统综合管理(integrated soil-crop system management, ISSM)技术^[15,34]。该技术的关键在于综合考虑各种可能的土壤改良措施,充分利用光温和养分资源,结合作物高产栽培管理技术,使土壤养分供应与作物需求相匹配^[15]。在 ISSM 中,氮、磷和钾肥用量根据测定根层土壤的养分含量来确定。其中,根层土壤氮素实时监控技术是根据作物的氮素吸收规律将作物生育期划分为不同阶段,在不同阶段内根据作物氮素需求和土壤无机氮含量确定施肥量^[34]。另外通过长期定位的肥料试验结果给出磷、钾肥建议施用量。Chen 等^[35]在全国

153 个试验点的结果表明,在不增加氮肥用量的前提下,ISSM 技术将水稻、小麦和玉米的平均产量分别提高了 1.3、1.7 和 3.7 t/hm², PFP_N 分别提高了 13、16 和 16 kg/kg。

ISSM 模式技术环节的研究在 2010 年已基本完成,而 2010—2020 年的研究重点转变为如何将 ISSM 模式推广到千千万万的农户中去^[36],即“科技小院”模式的创建与推广。该模式使得玉米、水稻和小麦三大粮食作物的氮肥用量降低了 14.7%~18.1%,产量增加了 10.8%~11.5%,大幅度减少了土壤肥料氮残留和温室气体排放^[37]。“科技小院”提高了当地农民获取高产高效技术的能力,同时促进了多方资源的整合利用^[38]。与邻近或对照村庄相比,“科技小院”所在村农民的农事管理水平明显提高(例如能/不能计算作物养分需求量的农民比例,35% vs 11%),接受和学习新技术的能力明显增强(例如新技术的采用率,54% vs 31%),最终产量提高 5.5%~8.5%,养分和水分利用效率提高 12.5%~47.0%,经济收入提高 2.9%~47.0%^[37]。目前,全国已在 21 个省市建立了 81 个科技小院,但要满足我国广大农民的需求,还需政府、企业、科研机构等多方努力以推动“科技小院”的发展,并进一步完善其功能^[38]。

2 影响水稻 NUE 的其他农艺措施

在影响水稻生长的诸多因素中,灌溉方式和种植密度是决定水稻产量形成且易于人为调控的重要因素。前人通过调控灌溉方式和种植密度在提高水稻产量和 NUE 上进行了大量研究,并形成了配套的高产高效栽培模式,本节对其进行简要介绍。

2.1 灌溉方式

水分是决定作物产量的重要因素。然而,我国的淡水资源十分紧缺,人均拥有量仅为全球平均水平的 1/4^[39]。农业用水占到全国总耗水量的 70%,而水稻作为耗水最多的主粮作物,其耗水量约占我国农业用水的 65%^[40]。与美国相比,我国稻田灌溉水量高 30%~40%,但灌溉水利用效率低 40%~50%^[41]。为节约淡水资源和提高水分利用效率(water use efficiency, WUE),国内外学者根据水稻需水规律,创建了多种节水灌溉技术,如中期晒田、干湿交替灌溉(alternate wetting and drying, AWD)、间歇湿润灌溉和畦沟灌溉等^[42],并大力发展节水抗旱水稻品种^[43]。在众多节水技术中,AWD 的研究与

应用更为广泛^[42]。扬州大学农学院杨建昌教授团队通过系统研究,认为轻干湿交替灌溉(落干复水时的土壤水势不低於 -15 kPa)不仅能大幅提高水稻 WUE,还能显著提高产量和改善米质^[44-46]。

在作物生长发育过程中,水分和氮素之间具有耦合效应,共同影响作物的产量和品质形成^[47]。一般认为,在土壤轻度干旱时,增施氮肥可以达到“以肥调水”的作用,而水分则能影响肥效的发挥以及土壤氮循环过程。因此,在一定范围内,氮肥和水分对作物产量和品质具有协同促进作用^[42,48]。近年来,相关研究主要集中在不同灌溉和施肥模式对水稻产量和品质的互作效应上。邵士梅等^[48]总结了水氮互作对水稻产量形成的影响,研究者一致认为在 AWD 和适宜施氮量下,水稻氮磷钾积累量、叶片光合速率、根系活性和叶片氮代谢酶活性均有显著提高,从而达到增产目的。孙永健等^[49]通过设置不同灌溉方式和施氮量处理,发现在前期湿润灌溉+孕穗期浅水灌溉+灌浆期干湿交替灌溉的水分制度下,施肥量为 180 kg/hm² 时的水稻产量和 NUE 最高。Liu 等^[50]比较了 4 种灌溉和施肥组合模式,发现相比于传统淹灌+农民习惯施肥模式,轻干湿交替灌溉+实地氮肥管理模式下的水稻产量、PFP_N 和 WUE 分别提高了 12.4%~14.5%、26.5%~30.7% 和 22.8%~26.7%。AWD 通过改变土壤水气环境,提高土壤养分有效性,促进水稻根系的生长和对养分的吸收,不仅能影响地上部养分同化和转运,提高叶片光合活性,还能影响植物激素变化,而关于 AWD 如何影响光合作用及植物激素如何调控 NUE 等生理机制值得深入探究^[51]。

2.2 种植密度

合理密植是水稻高产的基础。最初,随着杂交水稻品种的推广应用和化肥施用量的增加,研究人员开始提倡稀播少本移栽^[52];随后,超级稻品种的选育要求进一步降低基本苗数,以发挥其大穗优势^[53];近年来随着农村劳动力的流失和种植成本的提高,稀植现象更为普遍,而为了维持高产,农民在稀植的同时往往会投入更多氮肥,这也导致了 NUE 降低^[54]。然而,Huang 等^[54]以 2 个杂交稻品种作为试验材料,通过设置不同种植密度和施氮量组合,发现降低种植密度造成的穗数和产量的降低不一定能通过增施氮肥弥补。谢小兵等^[55]认为超级稻品种采用低氮密植栽培方式,即 100~150 kg/hm² 施

氮量和 40 穴/m² 种植密度条件下能同时获得高产和高 NUE。在施肥量较少的情况下,通过增加种植密度可以获得更高的产量和 NUE^[56]。

当前,随着水稻种植方式的转变,机直播和机插秧面积逐渐增加,这为提高播种或移栽密度提供了契机。对于直播稻,吴培等^[57]以南粳 9108 为试验材料,认为 225 kg/hm² 的施氮量+180 粒/m² 的播种量组合可作为高产组合推广。罗亢等^[58]以柴两优 2012 与美香占 2 号为试验材料,发现机直播早、晚稻的施氮量和播种量组合分别为 150 kg/hm² 和 143 粒/m²、165 kg/hm² 和 114 粒/m² 时可同时实现高产和氮高效。对于机插稻,陈佳娜等^[59]和 Huang 等^[60]均认为提高栽插密度,能够弥补施氮量降低给产量带来的负面影响,并建议将低氮密植作为长江流域机插双季稻高产高效栽培的关键技术。

3 水稻 NUE 的基因型差异和氮高效相关农艺性状

水稻 NUE 在籼粳稻亚种间、常规稻与杂交稻间、相同类型不同基因型间均存在显著差异^[61]。在中低氮水平下,籼稻品种的 NUE 明显高于粳稻品种^[62],而杂交稻品种明显高于常规稻品种^[63]。一般将中低氮条件下产量较高的水稻品种称为氮高效品种,将在低氮条件下产量较低的品种称为氮低效品种。种植氮高效品种是减少氮肥施用的有效途径,有研究发现在同一氮水平下,氮高效品种的 NUE 分别比氮低效和中效品种高 37.7% 和 10.3%^[64]。Broadbent 等^[65]发现不同水稻品种间的氮素籽粒生产效率(N utilization efficiency for grain production, NUE_g)存在显著差异。Singh 等^[66]以 10 个长生育期和 10 个中等生育期品种为材料分析了 NUE 的基因型差异,结果表明基因型间产量、总生物量、总氮吸收量、收获指数、氮素生理利用效率(physiological N use efficiency, PE_N)、PFP_N 和氮素生产力指数(N productivity index, NPI)等指标存在显著差异。Koutroubass 等^[67]以 5 个农艺性状差异显著的品种为材料分析了地中海地区水稻 NUE 的差异,结果发现 NUE_g 和氮素干物质生产效率(N utilization efficiency for biomass production, NUE_b)在品种间存在显著差异,而且籼稻品种较粳稻品种有更高的 NUE_g。Inthapanya 等^[68]发现雨养条件下水稻的 NUE_g 存在显著的基

因型差异,但是品种和地点互作效应不显著。Samonte 等^[69]发现 15 个品种的 NUE_g 存在显著差异,且在 25~64 kg/kg。Haefele 等^[70]分析了 19 个品种在不同的水分管理模式和氮肥处理下的 NUE,结果发现,RE_N、PE_N 和 AE_N 都存在显著基因型差异,但是这 3 种 NUE 都不受水分处理的影响。总之,早期研究确定了不同基因型 NUE 的差异以及反映 NUE 差异的相关农艺性状,如 WP/TN(穗干质量/总氮吸收量)和 NPI(N productivity index, 未施氮处理下籽粒产量与 NUE_g 的乘积)等。

Zhang^[71]提出培育绿色超级稻的构想,旨在培育“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的水稻品种,其绿色性状主要包括抗病、抗虫、抗逆、营养高效、高产和优质等。截至 2018 年,已培育并通过国家或省级审定的绿色超级稻新品种 75 个,而通过大面积示范试验证明,绿色超级稻平均产量为 11.5 t/hm²,相比当地高产栽培方式增产 17%,氮肥施用减少 10%,PFP_N 提高 30%^[72]。许阳东等^[73]探究了绿色超级稻的农艺与生理性状表现,发现与超级稻和非超级稻品种相比,绿色超级稻品种的产量和 NUE_g 均较高,并认为高茎蘖成穗率和粒叶比,抽穗期高糖花比,灌浆期高作物生长速率、净同化率和根系氧化力可以作为培育绿色超级稻品种的参考指标。在国家高技术研究发展计划(“863”计划)“绿色超级稻新品种选育”项目的支持下,华中农业大学植物科学技术学院彭少兵教授团队评价了大量绿色超级稻候选品种的 NUE,并鉴定了一批氮高效水稻品种^[74-76]。这些研究还为选育氮高效水稻品种提供了可供利用的植株性状,例如与抽穗前作物生长速率相关的植株性状可以用来提高成熟期的总氮素吸收量,而生物量积累和大穗是提高 NUE_g 的关键。NUE_g 与成熟期茎秆和叶片中氮素含量显著负相关,而进一步提高 NUE_g 依赖于灌浆期增加茎秆中氮素的转运以延缓叶片衰老,从而维持叶片的光合能力^[74]。对于大库容品种,花后良好的冠层结构可通过提高光照和氮素在冠层内分布的一致性来提高光能利用效率和干物质生产,从而提高 NUE_g 和产量^[75]。

4 水稻高效利用氮素的生理和分子机制

水稻高效利用氮素的表现可分为两种:一是吸收氮素能力强,即在有限的养分供应下能吸收更多

的氮素,常用氮素吸收效率表示,二是氮素转化效率高,即利用已吸收的氮素能生产更多的干物质,常用氮素利用效率表示^[77]。目前相关的 NUE 评价指标较多,计算方法和侧重点也有所差异(表 1),差减法

计算 NUE 是通过设置不施氮肥的空白对照,进而计算得到施肥后增加的产量和氮吸收量,在大田试验中应用最为广泛。本节主要对水稻氮吸收的生理和分子机制进行概述。

表 1 NUE 指标及相关性状

Table 1 NUE index and NUE-related traits

	NUE 指标 NUE index	简写 Abbreviation	计算公式 Calculating formula	单位 Unit
N 素吸收效率 N recovery efficiency				
1	N 肥表观回收利用率 Apparent recovery efficiency of fertilizer N	RE _N	ΔN 吸收/肥料 N 投入 $\times 100$ N uptake from fertilizer N/Fertilizer N input $\times 100$	%
N 素利用效率 N use efficiency				
2	N 肥生理利用效率 Physiological N use Efficiency	PE _N	Δ 籽粒产量/ ΔN 吸收 Grain yield increase/N uptake from fertilizer N	kg/kg
3	N 肥农学利用效率 Agronomic N use efficiency	AE _N	Δ 籽粒产量/肥料 N 投入 Grain yield increase/Fertilizer N input	kg/kg
4	N 素籽粒生产效率 N utilization efficiency for grain production	NUE _g	籽粒产量/总 N 吸收 Grain yield/Total N uptake	kg/kg
5	N 素干物质生产效率 N utilization efficiency for biomass production	NUE _b	总干物质质量/总 N 吸收 Total dry matter/Total N uptake	kg/kg
6	N 肥偏生产力 Partial factor productivity of fertilizer N	PPFN	籽粒产量/肥料 N 投入 Grain yield/Fertilizer N input	kg/kg
7	光合 N 素利用效率 Photosynthetic N use efficiency	PNUE	净光合速率/叶片 N 浓度 Photosynthetic rate/Leaf N concentration	$\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{s})$
NUE 相关性状 NUE-related traits				
8	N 收获指数 N harvest index	NHI	籽粒 N 含量/总 N 吸收 $\times 100$ Grain N content/Total N uptake $\times 100$	%
9	N 素转运率 N translocation ratio	NTR	籽粒 N 含量/齐穗期 N 吸收量 $\times 100$ Grain N content/Plant N content at flowering $\times 100$	%
10	N 素生产力指数 N productivity index	NPI	0N 处理产量 \times NUE _g Grain yield at zero N \times NUE _g	

注: Δ 表示该指标在施肥处理下与不施肥处理下数值的差值。Notes: Δ indicates the difference of specific index values between fertilization treatment and non-fertilization treatment.

4.1 生理机制

水稻生育期、形态特征和氮代谢过程等直接影响植株对氮素的吸收和利用。短生育期水稻品种的氮素吸收量通常低于长生育期品种,而被吸收的氮素能否被植株高效利用转化为籽粒产量则直接影响 NUE 的高低^[78]。张亚丽等^[79]研究发现氮吸收量和 PE_N 对产量的贡献率首先受到水稻生育期的影响,对于短生育期品种无论氮水平高低均为 PE_N 起决定作用;而对于长生育期品种,PE_N 在低氮水平下起主要作用,氮吸收量在高氮水平下起主要作用。氮高效品种定义为在不同氮水平下均有较高 NUE 和产量,这也说明氮高效品种需具有较高的氮吸收能力和 PE_N。

根系是水稻植株吸收氮素的主要器官,也是吸

收营养元素和参与形成某些激素、有机酸和氨基酸等物质的主要场所,其形态和生理特征与地上部的生长发育有着密切联系。前人研究提出氮高效水稻品种的根系发达,具体表现为根长较长、根干质量和根系吸收表面积较大、根长密度和根系活力较高以及对 NH₄⁺ 较强的亲和力等^[80-82]。尤其是在低氮条件下,良好的根系形态和活性可以用作选育氮高效水稻品种的标准^[83]。水稻灌浆中后期较高的根系活性能够延缓叶片衰老,增加花后干物质积累^[84]。李娜等^[85]研究发现水稻抽穗期根系形态与产量关系最为密切,可以通过调控灌溉和施肥方式优化根系形态,并将促进抽穗期粗分枝根伸长作为氮高效品种根系形态优化的首要目标。董桂春等^[64]也有相似结论。另外,根尖细胞超微结构与根系生理活

性具有密切关系,根尖细胞中的线粒体、核糖体和高尔基体数量越多,养分吸收利用率越高^[86]。

水稻地上部生长发育受根系氮素吸收的影响,同时也会通过反馈作用影响根系对氮素的吸收,因此,根系和地上部的协调生长是植株高效吸收利用氮素的基础^[80]。水稻分蘖成穗率是诊断水稻群体质量的有效指标,过多的无效分蘖会降低 NUE 和产量,近年来国内外培育的超级稻品种多为少蘖大穗,充分说明减少无效分蘖是提高水稻产量和 NUE 的重要途径。氮高效品种的茎秆特性优于氮低效品种,从而提高了茎秆综合抗折力^[87]。地上部生物量和库容量也决定着氮素需求量,Huang 等^[88]认为花后更高的物质生产和氮素积累是大库容品种获得高产和高 NUE_g的主要原因。叶片本身需要较高的氮素水平以维持光合作用,同时又作为新叶和籽粒的氮素来源,说明氮素的合理分配与干物质生产和 NUE 有密切关系。陈琛等^[89]认为在不同施氮量下,氮高效水稻品种的源库指标均优于其他品种类型,进而提高了产量和 NUE。

高光合氮素利用效率(photosynthetic N use efficiency, PNUE)是氮高效水稻品种的重要生理性状。光合作用主要受气孔导度(g_s , CO₂从叶片表面传输到气孔下腔的能力)、叶肉导度(g_m , CO₂从气孔下腔传输到叶绿体内 Rubisco 酶羧化位点的能力)以及叶片生化能力的调控^[90-91]。大量研究表明,水稻光合作用会随着叶片氮含量的增加而增加,主要是因为氮肥能够显著提高叶绿体面向细胞间隙的面积以及叶片 Rubisco 酶含量,从而提高 g_m 和叶片生化能力^[92-93]。然而,尽管叶片光合作用随着氮含量的增加而增加,PNUE 却随着氮含量的增加而下降^[94-95]。前人研究表明,随着施氮量的增加, g_m 增加的幅度要小于叶片生化能力增加的幅度,最终导致叶绿体内 CO₂ 供应相对不足,Rubisco 酶活性下降,从而降低水稻 PNUE^[96-97]。此外,叶片结构也能显著调控水稻 PNUE。Ye 等^[98]发现在 121 个水稻品种间,比叶重越大,PNUE 越低。也有研究表明,增施氮肥后水稻 PNUE 的下降幅度与比叶重的变化幅度密切相关,比叶重增幅越大,水稻 PNUE 下降的幅度也就越大^[99-100]。因此,随着氮肥施用量的增加,提高水稻 CO₂ 传输能力以及降低比叶重是未来提高水稻 PNUE 的可行途径。

4.2 分子机制

铵转运蛋白(ammonium transporters, AMTs)和硝酸盐转运蛋白(nitrate transporters, NRTs)分别控制着水稻对铵态氮和硝态氮的吸收和转运过程。铵是淹水稻田环境中氮的主要存在形式,是水稻主要的吸收氮源。目前已发现了多个水稻 AMTs,分为 OsAMT1 ~ OsAMT5 等 5 个亚家族^[101]。OsAMT1 家族成员属于高亲和力铵转运体,其中 OsAMT1;1 在根系和地上部组成型表达,能显著提高水稻的铵吸收能力,其表达水平与根部谷氨酰胺含量成正比^[102-103]。有研究表明 OsAMT1;1 在栽培稻驯化过程中受到较强的人工选择,其核苷酸多态性仅为野生稻的 2.3%^[104]。OsAMT1;2 仅在根部表达,可能在铵盐长距离运输上起作用^[105]。王威等^[101]对水稻 AMTs 有详细的介绍,本节不再赘述。为避免高浓度铵的毒害作用,根系从土壤中吸收的大部分铵在根部同化,之后以谷氨酸和谷氨酰胺的形式向上运输。谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)是水稻铵同化的主要酶系。铵同化效率高的品种,GS 和 GOGAT 的活性更高^[106]。

在厌氧环境下,水稻根际氧能将铵态氮氧化为硝态氮,从而以硝态氮的形式被水稻吸收,而在排水或旱作条件下水稻吸收硝态氮的比例会更多。水稻中的 NRTs 功能研究相对较少,大致可以分为低亲和力转运体 OsNRT1 和高亲和力转运体 OsNRT2 两个亚家族,但不包括 OsNPF6.5 (NRT1.1B) 和 OsNPF6.1^[6]。Lin 等^[107]早期克隆、分离到 OsNRT1,但未阐明其功能特性。随后 OsPTR9、NRT1.1B (OsNPF6.5)、OsNR2 和 OsNRT2.3b 等陆续被证明显著影响水稻对硝态氮的吸收。Fang 等^[108]研究发现 PTR/NRT1(peptide transporter/nitrate transporter 1)基因家族中的 OsPTR9 高表达转基因水稻植株表现出了更强的铵吸收能力。Hu 等^[109]发现硝酸盐转运蛋白基因 NRT1.1B 在籼稻和粳稻之间存在差异,并通过田间试验证实携带 NRT1.1B 籼型等位基因的粳稻品种在正常施肥条件下增产 15%,NUE 提高 10%,这进一步揭示了籼稻具有比粳稻更高硝酸盐吸收能力的分子机制。硝酸还原酶(NR)是水稻同化硝态氮的诱导酶,同时也是限速酶,其活性影响硝态氮吸收。而近期的研究发现 1 个编码 NR 的基

因OsNR2同样是造成籼稻和粳稻硝酸盐利用能力差异的一个重要原因^[110]。水稻中OsNRT2.3b的高表达增强了植株的pH缓冲能力,增加了对氮、铁和磷的吸收,田间试验表明增加OsNRT2.3b的表达相比对照可提高籽粒产量和NUE约40%^[111]。

此外,其他类型基因也会影响植株氮代谢过程,如控制水稻株型的关键基因DEP1(dense and erect panicles 1),研究发现携带有dep1-1等位变异的水稻吸收利用氮素的能力增强,从而提高了收获指数和产量^[112]。Wang等^[113]发现1个编码叶绿体定位蛋白的基因ARE1,其功能缺失突变体能延缓衰老,提高水稻在低氮条件下的NUE和产量。Wu等^[114]发现NGR5通过赤霉素信号途径影响水稻产量和NUE,在9311中同时过表达GRF4和NGR5可协同提高水稻产量和NUE。

5 展 望

针对稻田氮肥施用过量和水稻生产氮素利用效率低的问题,近20年我国科学家从优化氮肥管理模式、氮高效水稻品种培育、氮素高效利用的生理和分子机制等各方面开展了系统研究。基于实时实地氮肥管理的基本原理发展建立了“三定”栽培技术和“三控”施肥技术,并综合考虑土壤营养状况发展了测土配方施肥技术和土壤-作物系统综合管理技术等,氮高效模式的推广创新形成了以“科技小院”为代表的体系。通过调控灌溉制度和种植密度等农艺措施,进一步协同提高产量和NUE,推动水稻绿色发展。“绿色超级稻”理念的提出与发展促进了氮高效水稻品种的选育,培育了一批在中低氮肥条件下高产高效的水稻品种。近期关于水稻氮素高效利用的生理和分子机制的研究进展,例如氮素光合生理和氮素高效利用相关基因等,将进一步促进水稻氮高效栽培与育种的进步。未来水稻NUE相关研究应重点关注以下内容:

1)21世纪以来,我国不同省份均因地制宜建立起了水稻氮高效栽培技术,然而这些技术如何进行有效推广并得到农民广泛应用,解决“最后一公里”的问题应受到科学家、政府、农技推广部门及相关企业的重视。此外,我国农业生产正向机械化和信息化快速转型,这些技术如何适应未来的农业生产值得进一步系统研究。

2)尽管绿色超级稻研究团队近期认定了一批养分高效利用的水稻品种^[115],但是国家审定品种中仍没有这一品种类型,且当前所培育的品种中氮高效品种比例较低。因此,未来应加强氮高效水稻品种的选育以及相关品种认定的政策支撑。

3)以往的研究表明大穗是协同高产高效的关键性状,然而关于在水稻生长发育过程中如何协调物质分配以形成大穗和合理的冠层结构,氮高效品种如甬优4949花前高效形成大穗的生理机制,以及氮高效与高光效之间的关系等应深入系统研究。

参考文献 References

- [1] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考[J]. 中国科学:生命科学,2014,44(8):845-850. PENG S B. Reflection on China's rice production strategies during the transition period[J]. Scientia sinica(Vitae),2014,44(8):845-850(in Chinese with English abstract).
- [2] 李少昆,赵久然,董树亭,等. 中国玉米栽培研究进展与展望[J]. 中国农业科学,2017,50(11):1941-1959. LI S K,ZHAO J R,DONG S T,et al. Advances and prospects of maize cultivation in China[J]. Scientia agricultura sinica,2017,50(11):1941-1959(in Chinese with English abstract).
- [3] 陈阜,赵明. 作物栽培与耕作学科发展[J]. 农学学报,2018,8(1):50-54. CHEN F,ZHAO M. Developments of the crop cultivation and farming system in China[J]. Journal of agriculture,2018,8(1):50-54(in Chinese with English abstract).
- [4] 彭少兵. 论新时期作物栽培管理在全球水稻增产中的作用[J]. 作物研究,2008,22(4):207-208. PENG S B. The importance of improved crop management to world rice production[J]. Crop research,2008,22(4):207-208(in Chinese with English abstract).
- [5] STEWART W M,ROBERTS T L. Food security and the role of fertilizer in supporting it[J]. Procedia engineering,2012,46:76-82.
- [6] 李姗,黄允智,刘学英,等. 作物氮肥利用效率遗传改良研究进展[J]. 遗传,2021,43(7):629-640. LI S,HUANG Y Z,LIU X Y,et al. Genetic improvement of nitrogen use efficiency in crops[J]. Hereditas,2021,43(7):629-640(in Chinese with English abstract).
- [7] 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 S B,HUANG J L,ZHONG X H,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 with English abstract).

- [8] 王飞,彭少兵. 水稻绿色高产栽培技术研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2018, 30(10): 1129-1136. WANG F, PENG S B. Research progress in rice green and high-yield management practices[J]. *Scientia sinica (Vitae)*, 2018, 30(10): 1129-1136 (in Chinese with English abstract).
- [9] CASSMAN K G, PENG S B, OLK D C, et al. Opportunities for increased nitrogen-use efficiency from improved resource management in irrigated rice systems[J]. *Field crops research*, 1998, 56: 7-39.
- [10] ZHU Z L. Efficient management of nitrogen fertilizer for flooded rice in relation to nitrogen transformations in flooded soils[J]. *Pedosphere*, 1992, 2(2): 97-114.
- [11] PENG S B, BURESH R J, HUANG J L, et al. Strategies for overcoming low agronomic nitrogen use efficiency in irrigated rice systems in China[J]. *Field crops research*, 2006, 96: 37-47.
- [12] 邹应斌, 敖和军, 王淑红, 等. 超级稻“三定”栽培法研究 I 概念与理论依据[J]. 中国农学通报, 2006(5): 158-162. ZOU Y B, AO H J, WANG S H, et al. Studies on “San-Ding” cultivation method for super rice[J]. *Chinese agricultural science bulletin*, 2006(5): 158-162 (in Chinese with English abstract).
- [13] 钟旭华, 黄农荣, 郑海波. 水稻“三控”施肥技术的生物学基础[J]. 广东农业科学, 2007(5): 19-22. ZHONG X H, HUANG N R, ZHENG H B. Some principles for the “Three Controls” nutrient management technology for irrigated rice[J]. *Guangdong agricultural sciences*, 2007(5): 19-22 (in Chinese with English abstract).
- [14] 陈新平, 张福锁. 通过“3414”试验建立测土配方施肥技术指标体系[J]. 中国农技推广, 2006, 22(4): 36-39. CHEN X P, ZHANG F S. Establishment of technical index system for soil testing and formula fertilization through “3414” test[J]. *China agricultural technology extension*, 2006, 22(4): 36-39 (in Chinese).
- [15] ZHANG F S, CUI Z L, FAN M S, et al. Integrated soil-crop system management: reducing environmental risk while increasing crop productivity and improving nutrient use efficiency in China[J]. *Journal of environmental quality*, 2011, 40: 1051-1057.
- [16] WANG F, PENG S B. Yield potential and nitrogen use efficiency of China's Super Rice[J]. *Journal of integrative agriculture*, 2017, 16(5): 1000-1008.
- [17] DOBERMANN A, WITT C, DAWE D, et al. Site-specific nutrient management for intensive rice cropping systems in Asia[J]. *Field crops research*, 2002, 74(1): 37-66.
- [18] 贺帆, 黄见良, 崔克辉, 等. 实时实地氮肥管理对水稻产量和稻米品质的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1): 123-132. HE F, HUANG J L, CUI K H, et al. Effect of real-time and site-specific nitrogen management on rice yield and quality[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2007, 40(1): 123-132 (in Chinese with English abstract).
- [19] PENG S B, LAZA M R C, GARCIA F V, et al. Chlorophyll meter estimates leaf area-based nitrogen concentration of rice[J]. *Communications in soil science and plant analysis*, 1995, 26(5/6): 927-935.
- [20] PENG S B, GARCIA F V, LAZA M R C, et al. Increased N-use efficiency using a chlorophyll meter on high-yielding irrigated rice[J]. *Field crops research*, 1996, 47: 243-252.
- [21] WANG G H, DOBERMANN A, WITT C, et al. Performance of site-specific nutrient management for irrigated rice in southeast China[J]. *Agronomy journal*, 2001, 93: 869-878.
- [22] 刘立军, 桑大志, 刘翠莲, 等. 实时实地氮肥管理对水稻产量和氮素利用率的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(12): 1456-1461. LIU L J, SANG D Z, LIU C L, et al. Effects of real-time and site-specific nitrogen managements on rice yield and nitrogen use efficiency[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2003, 36(12): 1456-1461 (in Chinese with English abstract).
- [23] 贺帆, 黄见良, 崔克辉, 等. 实时实地氮肥管理对不同杂交水稻氮肥利用率的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(2): 470-479. HE F, HUANG J L, CUI K H, et al. Effect of real-time and site-specific nitrogen management on various hybrid rice[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2008, 41(2): 470-479 (in Chinese with English abstract).
- [24] PENG S B, BURESH R J, HUANG J L, et al. Improving nitrogen fertilization in rice by site-specific N management: a review[J]. *Agronomy for sustainable development*, 2011, 30: 649-656.
- [25] 蒋鹏, 黄敏, Md. Ibrahim, 等. “三定”栽培对双季超级稻产量形成及生理特性的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(5): 855-867. JIANG P, HUANG M, IBRAHIM M, et al. Effects of “San-Ding” cultivation method on yield formation and physiological characteristics of double cropping super rice[J]. *Acta agronomica sinica*, 2011, 37(5): 855-867 (in Chinese with English abstract).
- [26] 蒋鹏, 黄敏, Md. Ibrahim, 等. “三定”栽培对双季超级稻养分吸收积累及氮肥利用率的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(12): 2194-2207. JIANG P, HUANG M, IBRAHIM M, et al. Effects of “San-Ding” cultivation method on nutrient uptake and nitrogen use efficiency in double cropping Super Rice[J]. *Acta agronomica sinica*, 2011, 37(12): 2194-2207 (in Chinese with English abstract).
- [27] 钟旭华, 黄农荣, 郑海波, 等. 水稻“三控”施肥技术规程[J]. 广东农业科学, 2007(5): 13-15, 43. ZHONG X H, HUANG N R, ZHENG H B, et al. Specification for the “Three Controls” nutrient management technology for irrigated rice[J]. *Guangdong agricultural sciences*, 2007(5): 13-15, 43 (in Chinese with English abstract).
- [28] 胡香玉, 钟旭华, 林绿, 等. 水稻“三控”施肥技术在南方稻区的推广应用[J]. 广东农业科学, 2021, 48(10): 100-110. HU X Y, ZHONG X H, LIN L, et al. Promotion and application of the

- “Three Controls” technology for rice in southern China[J]. *Guangdong agricultural sciences*, 2021, 48(10): 100-110 (in Chinese with English abstract).
- [29] 唐汉,王金武,徐常塑,等. 化肥减施增效关键技术研究进展分析[J]. *农业机械学报*, 2019, 50(4): 1-19. TANG H, WANG J W, XU C S, et al. Research progress analysis on key technology of chemical fertilizer reduction and efficiency increase [J]. *Transactions of CSAM*, 2019, 50(4): 1-19 (in Chinese with English abstract).
- [30] 周鸣铮. 中国的测土施肥[J]. *土壤通报*, 1987(1): 7-13. ZHOU M Z. The soil testing and fertilizer recommendation in China [J]. *Chinese journal of soil science*, 1987(1): 7-13 (in Chinese).
- [31] 黄德明. 十年来我国测土施肥的进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9(4): 495-499. HUANG D M. Soil testing and fertilizer recommendations in China during the past decade [J]. *Plant nutrition and fertilizer science*, 2003, 9(4): 495-499 (in Chinese with English abstract).
- [32] 孙洪仁,张吉萍,江丽华,等. 中国水稻土壤氮素丰缺指标与适宜施氮量[J]. *中国农学通报*, 2019, 35(11): 82-87. SUN H R, ZHANG J P, JIANG L H, et al. Abundance-deficiency indices of soil N and appropriate nitrogen application rates for rice in China [J]. *Chinese agricultural science bulletin*, 2019, 35(11): 82-87 (in Chinese with English abstract).
- [33] 孙洪仁,张吉萍,江丽华,等. 我国水稻土壤有效磷和速效钾丰缺指标与适宜磷钾施用量研究[J]. *中国稻米*, 2018, 24(5): 1-10. SUN H R, ZHANG J P, JIANG L H, et al. Study on the abundance-deficiency index of soil available P and K and appropriate nutrient application rates of P and K for rice in China [J]. *China rice*, 2018, 24(5): 1-10 (in Chinese with English abstract).
- [34] 刘瑞丽. 华北平原小麦-玉米体系不同养分管理模式产量与养分效率评价[D]. 北京: 中国农业大学, 2017. LIU R L. Evaluation of yield and nutrient use efficiency of different nutrient management strategies on wheat-maize cropping system in the north China plain [D]. Beijing: China Agricultural University, 2017 (in Chinese with English abstract).
- [35] CHEN X P, CUI Z L, FAN M S, et al. Producing more grain with lower environmental costs [J]. *Nature*, 2014, 514(7523): 486-489.
- [36] CHEN X P, CUI Z L, VITOUSEK P M, et al. Integrated soil-crop system management for food security [J]. *PNAS*, 2011, 108(16): 6399-6404.
- [37] ZHANG W F, CAO G X, LI X L, et al. Closing yield gaps in China by empowering smallholder farmers [J]. *Nature*, 2016, 537: 671-674.
- [38] 杨建昌. 科技小院让中国农民实现增产增效[J]. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(12): 1451-1452. YANG J C. Science and technology backyard improves farmers' productivity [J]. *Scientia sinica (Vita)*, 2016, 46(12): 1451-1452 (in Chinese).
- [39] 张耗,杨建昌. 三种主要粮食作物的节水灌溉技术及其对产量和水分利用率的影响[J]. *作物杂志*, 2016(5): 67-74. ZHANG H, YANG J C. Water-saving irrigation techniques of three major food crops and their effects on grain yield and water use efficiency [J]. *Crops*, 2016(5): 67-74 (in Chinese with English abstract).
- [40] 张荣萍,马均,王贺正,等. 不同灌水方式对水稻结实期一些生理性状和产量的影响[J]. *作物学报*, 2008, 34(3): 486-495. ZHANG R P, MA J, WANG H Z, et al. Effects of different irrigation regimes on some physiology characteristics and grain yield in paddy rice during grain filling [J]. *Acta agronomica sinica* 2008, 34(3): 486-495 (in Chinese with English abstract).
- [41] 郑捷,李光永,韩振中. 中美主要农作物灌溉水分生产率分析[J]. *农业工程学报*, 2008, 24(11): 46-50. ZHENG J, LI Y G, HAN Z Z. Sino-US irrigation water use efficiencies of main crops [J]. *Transactions of CSAE*, 2008, 24(11): 46-50 (in Chinese with English abstract).
- [42] 李俊峰,杨建昌. 水分与氮素及其互作对水稻产量和水肥利用效率的影响研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(3): 327-334. LI J F, YANG J C. Research advances in the effects of water, nitrogen and their interaction on the yield, water and nitrogen use efficiencies of rice [J]. *Chinese journal of rice science*, 2017, 31(3): 327-334 (in Chinese with English abstract).
- [43] 罗利军,梅捍卫,余新桥,等. 节水抗旱稻及其发展策略[J]. *科学通报*, 2011, 56(11): 804-811. LUO L J, MEI H W, YU X Q, et al. Water-saving and drought-resistance rice and its development strategy [J]. *Chinese science bulletin*, 2011, 56(11): 804-811 (in Chinese with English abstract).
- [44] YANG J C, LIU K, WANG Z Q, et al. Water-saving and high-yielding irrigation for lowland rice by controlling limiting values of soil water potential [J]. *Journal of integrative plant biology*, 2007, 49(10): 1445-1454.
- [45] 刘立军,薛亚光,孙小淋,等. 水分管理方式对水稻产量和氮肥利用率的影响[J]. *中国水稻科学*, 2009, 23(3): 282-288. LIU L J, XUE Y G, SUN X L, et al. Effects of water management methods on grain yield and fertilizer-nitrogen use efficiency in rice [J]. *Chinese journal of rice science*, 2009, 23(3): 282-288 (in Chinese with English abstract).
- [46] 褚光,展明飞,朱宽宇,等. 干湿交替灌溉对水稻产量与水分利用效率的影响[J]. *作物学报*, 2016, 42(7): 1026-1036. CHU G, ZHAN M F, ZHU K Y, et al. Effects of alternate wetting and drying irrigation on yield and water use efficiency of rice [J]. *Acta agronomica sinica*, 2016, 42(7): 1026-1036 (in Chinese with English abstract).
- [47] 杨建昌,王志琴,朱庆森. 不同土壤水分状况下氮素营养对水稻产量的影响及其生理机制的研究[J]. *中国农业科学*, 1996, 29(4): 59-67. YANG J C, WANG Z Q, ZHU Q Z. Effect of nitrogen nutrition on rice yield and its physiological mechanism under different status of soil moisture [J]. *Scientia agricultura*

- sinica, 1996, 29(4):59-67(in Chinese with English abstract)
- [48] 邵士梅, 马丙菊, 常雨晴, 等. 水氮互作对水稻产量形成的影响研究进展[J]. 中国稻米, 2019, 25(3):21-25. SHAO S M, MA B J, CHANG Y Q, et al. Research progress on effects of interactions between water and nitrogen on yield formation in rice [J]. China rice, 2019, 25(3):21-25(in Chinese with English abstract).
- [49] 孙永健, 孙园园, 李旭毅, 等. 水氮互作对水稻氮磷钾吸收、转运及分配的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(4):655-664. SUN Y J, SUN Y Y, LI X Y, et al. Effects of water-nitrogen interaction on absorption, translocation and distribution of nitrogen, phosphorus, and potassium in rice[J]. Acta agronomica sinica, 2010, 36(4):655-664(in Chinese with English abstract).
- [50] LIU L J, CHEN T T, WANG Z Q, et al. Combination of site-specific nitrogen management and alternate wetting and drying irrigation increases grain yield and nitrogen and water use efficiency in super rice[J]. Field crops research, 2013, 154:226-235.
- [51] 钟楚, 曹小闯, 朱练峰, 等. 稻田干湿交替对水稻氮素利用率的影响与调控研究进展[J]. 农业工程学报, 2016, 32(19):139-147. ZHONG C, CAO X C, ZHU L F, et al. A review on effects and regulation of paddy alternate wetting and drying on rice nitrogen use efficiency[J]. Transactions of CSAE, 2016, 32(19):139-147(in Chinese with English abstract).
- [52] 蒋彭炎, 姚长溪, 任正龙. 水稻稀播少本插高产技术的研究[J]. 作物学报, 1981(4):241-248. JIANG P Y, YAO C X, REN Z L. A study on high-yield technique of thinner sowing and planting with fewer seedlings in rice[J]. Acta agronomica sinica, 1981(4):241-248(in Chinese with English abstract).
- [53] 马均, 陶诗顺. 杂交中稻超多蘖壮秧超稀高产栽培技术的研究[J]. 中国农业科学, 2002(1):42-48. MA J, TAO S S. Study on the practice and high-yielding mechanism of super-sparse-cultivation associated with maximum-tiller seedling of hybrid rice [J]. Scientia agricultura sinica, 2002(1):42-48 (in Chinese with English abstract).
- [54] HUANG M, YANG C L, JI Q M, et al. Tillering responses of rice to plant density and nitrogen rate in a subtropical environment of southern China[J]. Field crops research, 2013, 149:187-192.
- [55] 谢小兵, 周雪峰, 蒋鹏, 等. 低氮密植栽培对超级稻产量和氮素利用率的影响[J]. 作物学报, 2015, 41(10):1591-1602. XIE X B, ZHOU X F, JIANG P, et al. Effect of low nitrogen rate combined with high plant density on grain yield and nitrogen use efficiency in super rice[J]. Acta agronomica sinica, 2015, 41(10):1591-1602(in Chinese with English abstract).
- [56] 陈海飞, 冯洋, 蔡红梅, 等. 氮肥与移栽密度互作对低产田水稻群体结构及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(6):1319-1328. CHEN H F, FENG Y, CAI H M, et al. Effect of the interaction of nitrogen and transplanting density on the rice population structure and grain yield in low-yield paddy fields[J]. Journal of plant nutrition and fertilizer, 2014, 20(6):1319-1328(in Chinese with English abstract).
- [57] 吴培, 陈天晔, 袁嘉琦, 等. 施氮量和直播密度互作对水稻产量形成特征的影响[J]. 中国水稻科学, 2019, 33(3):269-281. WU P, CHEN T Y, YUAN J Q, et al. Effects of interaction between nitrogen application rate and direct-sowing density on yield formation characteristics of rice[J]. Chinese journal of rice science, 2019, 33(3):269-281(in Chinese with English abstract).
- [58] 罗亢, 曾勇军, 石庆华, 等. 施氮量和密度对机插直播双季稻产量与氮素利用率的影响研究[J]. 核农学报, 2021, 35(12):2850-2859. LUO K, ZENG Y J, SHI Q H, et al. Effects of nitrogen application rate and density on yield and nitrogen use efficiency of double cropping rice under mechanized direct-seeding [J]. Journal of nuclear agricultural sciences, 2021, 35(12):2850-2859(in Chinese with English abstract).
- [59] 陈佳娜, 谢小兵, 伍丹丹, 等. 机插密度与氮肥运筹对中嘉早 17 产量形成及氮肥利用率的影响[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(6):628-636. CHEN J N, XIE X B, WU D D, et al. Effects of nitrogen application and mechanical transplanting density on yield formation and nitrogen use efficiency of conventional rice Zhongjiazao 17 [J]. Chinese journal of rice science, 2015, 29(6):628-636(in Chinese with English abstract).
- [60] HUANG M, CHEN J N, CAO F B, et al. Increased hill density can compensate for yield loss from reduced nitrogen input in machine-transplanted double-cropped rice[J]. Field crops research, 2018, 221:333-338.
- [61] 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 its morphological and physiological mechanisms [J]. Journal of nuclear agricultural sciences, 2011, 25(5):1057-1063(in Chinese with English abstract).
- [62] 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、N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 (in Chinese with English abstract).
- [63] 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.
- [64] 董桂春, 陈琛, 袁秋梅, 等. 氮肥处理对氮素高效吸收水稻根系性状及氮肥利用率的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(3):642-651. DONG G C, CHEN C, YUAN Q M, et al. The effect of nitrogen fertilizer treatments on root traits and nitrogen use ef-

- efficiency in indica rice varieties with high nitrogen absorption efficiency[J]. *Acta ecologica sinica*, 2016, 36(3): 642-651 (in Chinese with English abstract).
- [65] BROADBENT F E, DEDATTA S K, LAURELES E V. Measurement of nitrogen utilization efficiency in rice genotypes[J]. *Agronomy journal*, 1987, 79(5): 786-791.
- [66] SINGH U, LADHA J K, CASTILLO E G, et al. Genotypic variation in nitrogen use efficiency in medium- and long-duration rice[J]. *Field crop research*, 1998, 58(1): 35-53.
- [67] KOUTROUBAS 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.
- [68] INTHAPANYA P, SIPASEUTH, SIHAVONG P, et al. Genotype differences in nutrient uptake and utilization for grain yield production of rainfed lowland rice under fertilized and nonfertilized conditions[J]. *Field crops research*, 2000, 65(1): 57-68.
- [69] SAMONTE S O P, WILSON L T, MEDLEY J C, et al. Nitrogen utilization efficiency: relationships with grain yield, grain protein, and yield-related traits in rice[J]. *Agronomy journal*, 2006, 98(1): 168-176.
- [70] 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.
- [71] ZHANG Q F. Strategies for developing Green Super Rice[J]. *PNAS*, 2007, 104(42): 16402-16409.
- [72] 张超普, 余四斌, 张启发. 绿色超级稻新品种选育研究进展[J]. *生命科学*, 2018, 30(10): 1083-1089. ZHANG C P, YU S B, ZHANG Q F. Recent advances in green super rice development [J]. *Chinese bulletin of life sciences*, 2018, 30(10): 1083-1089 (in Chinese with English abstract).
- [73] 许阳东, 朱宽宇, 章星传, 等. 绿色超级稻品种的农艺与生理性状分析[J]. *作物学报*, 2019, 45(1): 70-80. XU Y D, ZHU K Y, ZHANG X C, et al. Analysis in agronomic and physiological traits of green super rice[J]. *Acta agronomica sinica*, 2019, 45(1): 70-80 (in Chinese with English abstract).
- [74] WU L L, YUAN S, HUANG L Y, et al. Physiological mechanisms underlying the high-grain yield and high-nitrogen use efficiency of elite rice varieties under a low rate of nitrogen application in China [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2016, 7: 1024 [2021-11-29]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01024>.
- [75] HUANG L Y, SUN F, YUAN S, et al. Responses of candidate green super rice and super hybrid rice varieties to simplified and reduced input practice[J]. *Field crops research*, 2018, 218: 78-87.
- [76] LI X X, HUANG L Y, PENG S B, et al. Inter-annual climate variability constrains rice genetic improvement in China [J/OL]. *Food and energy security*, 2021, 10: e299 [2021-11-29]. <https://doi.org/10.1002/fes3.299>.
- [77] 杨肖娥, 孙羲. 不同水稻品种对低氮反应的差异及其机制的研究[J]. *土壤学报*, 1992, 21(1): 73-79. YANG X E, SUN X. Varietal difference of rice plants in response to N and its mechanisms[J]. *Acta pedologica sinica*, 1992, 21(1): 73-79 (in Chinese with English abstract).
- [78] 殷春渊, 张庆, 魏海燕, 等. 不同产量类型水稻基因型 N 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 (in Chinese with English abstract).
- [79] 张亚丽, 樊剑波, 段英华, 等. 不同基因型水稻氮利用效率的差异及评价[J]. *土壤学报*, 2008(2): 267-273. ZHANG Y L, FAN J B, DUAN Y H, et al. Variation of nitrogen use efficiency of rice different in genotype and its evaluation[J]. *Acta pedologica sinica*, 2008(2): 267-273 (in Chinese with English abstract).
- [80] 魏海燕, 张洪程, 张胜飞, 等. 不同氮利用效率水稻基因型的根系形态与生理指标的研究[J]. *作物学报*, 2008, 34(3): 429-436. WEI H Y, ZHANG H C, ZHANG S F, et al. Root morphological and physiological characteristics in rice genotypes with different N use efficiencies[J]. *Acta agronomica sinica*, 2008, 34(3): 429-436 (in Chinese with English abstract).
- [81] 樊剑波, 沈其荣, 谭炯技, 等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J]. *生态学报*, 2009, 29(6): 3052-3058. FAN J B, SHEN Q R, TAN J Z, et al. Difference of root physiological and ecological indices in rice cultivars with different N use efficiency[J]. *Acta ecologica sinica*, 2009, 29(6): 3052-3058 (in Chinese with English abstract).
- [82] 张晓果, 王丹英, 计成林, 等. 水稻氮素吸收利用研究进展[J]. *中国稻米*, 2015, 21(5): 13-19. ZHANG X G, WANG D Y, JI C L, et al. Nitrogen absorption and utilization on rice[J]. *China rice*, 2015, 21(5): 13-19 (in Chinese with English abstract).
- [83] 戴林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(23): 4770-4781. JI L, LI T X, ZHANG X Z, et al. Root morphological and activity characteristics of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2012, 45(23): 4770-4781 (in Chinese with English abstract).
- [84] 王东升, 樊剑波, 叶利庭, 等. 不同氮效率水稻品种的群体发育特征[J]. *南京农业大学学报*, 2010, 33(5): 101-106. WANG D S, FAN J B, YE L T, et al. Canopy growth characteristics of rice cultivars with different nitrogen use efficiency[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2010, 33(5): 101-106 (in Chinese with English abstract).
- [85] 李娜, 杨志远, 代邹, 等. 不同氮效率水稻根系形态和氮素吸收利用与产量的关系[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(14): 2683-

2695. LI N, YANG Z Y, DAI Z, et al. The relationships between root morphology, N absorption and utilization and grain yield in rice with different N use efficiencies[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2017, 50(14): 2683-2695 (in Chinese with English abstract).
- [86] 杨建昌. 水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(1): 36-46. YANG J C. Relationships of rice root morphology and physiology with the formation of grain yield and quality and the nutrient absorption and utilization[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2011, 44(1): 36-46 (in Chinese with English abstract).
- [87] 李敏, 张洪程, 杨雄, 等. 不同氮利用效率基因型水稻茎秆特性比较[J]. *作物学报*, 2012, 38(7): 1277-1285. LI M, ZHANG H C, YANG X, et al. Comparison of culm characteristics with different nitrogen use efficiencies for rice cultivars[J]. *Acta agronomica sinica*, 2012, 38(7): 1277-1285 (in Chinese with English abstract).
- [88] HUANG L Y, YANG D S, LI X X, et al. Coordination of high grain yield and high nitrogen use efficiency through large sink size and high post-heading source capacity in rice[J]. *Field crops research*, 2019, 233: 49-58.
- [89] 陈琛, 张家星, 李万元, 等. 氮高效水稻主要源库性状的基本特点及其调控[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(2): 185-194. CHEN C, ZHANG J X, LI W Y, et al. Fundamental features of source-sink characters and their regulation in high nitrogen efficiency rice lines[J]. *Chinese journal of rice science*, 2017, 31(2): 185-194 (in Chinese with English abstract).
- [90] FARQUHAR G D, VON CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. *Planta*, 1980, 149: 78-90.
- [91] FLEXAS J. Genetic improvement of leaf photosynthesis and intrinsic water use efficiency in C₃ plants: why so much little success? [J] *Plant science*, 2016, 251: 155-161.
- [92] LI Y, GAO Y X, XU X M, et al. Light-saturated photosynthetic rate in high-nitrogen rice (*Oryza sativa* L.) leaves is related to chloroplastic CO₂ concentration[J]. *Journal of experimental botany*, 2009, 60(8): 2351-2360.
- [93] XIONG D L, LIU X, LIU L M, et al. Rapid responses of mesophyll conductance to changes of CO₂ concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice[J]. *Plant cell environment*, 2015, 38: 2541-2550.
- [94] EVANS J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant physiology*, 1983, 72(2): 297-302.
- [95] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [96] LI Y, YANG X X, REN B B, et al. Why nitrogen use efficiency decreases under high nitrogen supply in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings? [J]. *Journal of plant growth regulation*, 2012, 31(1): 47-52.
- [97] LI Y, REN B B, DING L, et al. Does chloroplast size influence photosynthetic nitrogen use efficiency? [J/OL]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e62036 [2012-11-29]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062036>.
- [98] YE M, PENG S B, LI Y. Intraspecific variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency is positively related to photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa* L.) plants[J]. *Photosynthetica*, 2019, 57: 311-319.
- [99] LIU X, LI Y. Varietal difference in the correlation between leaf nitrogen content and photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) plants is related to specific leaf weight[J]. *Journal of integrative agriculture*, 2016, 15(9): 2002-2011.
- [100] XIONG D L, WANG D, LIU X, et al. Leaf density explains variation in leaf mass per area in rice between cultivars and nitrogen treatments[J]. *Annals of botany*, 2016, 117: 963-971.
- [101] 王威, 张联合, 李华, 等. 水稻营养吸收和转运的分子机制研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(6): 569-590. WANG W, ZHANG L H, LI H, et al. Recent progress in molecular dissection of nutrient uptake and translocation in rice[J]. *Scientia sinica (Vita)*, 2015, 45(6): 569-590 (in Chinese with English abstract).
- [102] 赵首萍, 赵学强, 施卫明. 不同铵硝比例对水稻铵吸收代谢基因表达的影响[J]. *土壤学报*, 2006, 43(3): 436-442. ZHAO S P, ZHAO X Q, SHI W M. Influence of ammonium/nitrate ratio in treatment on expression of nitrogen absorbing and metabolizing genes of rice[J]. *Acta pedologica sinica*, 2006, 43(3): 436-442 (in Chinese with English abstract).
- [103] KUMAR A, SILIM S N, OKAMOTO M, et al. Differential expression of three members of the *AMT1* gene family encoding putative high-affinity NH₄⁺ transporters in roots of *Oryza sativa* subspecies *indica* [J]. *Plant cell and environment*, 2003, 26(6): 907-914.
- [104] DING Z, WANG C, CHEN S, et al. Diversity and selective sweep in the *OsAMT1;1* genomic region of rice[J/OL]. *BMC evolutionary biology*, 2011, 11: 61 [2012-11-29]. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-61>.
- [105] SONODA Y, IKEDA A, SAIKI S, et al. Distinct expression and function of three ammonium transporter genes (*OsAMT1;1-1;3*) in rice[J]. *Plant cell physiology*, 2003, 44: 726-734.
- [106] 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 N 素吸收[J]. *土壤学报*, 2007, 44(2): 266-272. CHENG J F, DAI T B, JING Q, et al. Root morphological and physiological characteristics in relation to nitrogen absorption efficiency in different rice genotypes[J]. *Acta pedologica sinica*, 2007, 44(2): 266-272 (in Chinese with English abstract).
- [107] LIN C M, KOH S, STACEY G, et al. Cloning and functional characterization of a constitutively expressed nitrate transporter gene, *OsNRT1*, from rice[J]. *Plant physiology*, 2000,

- 122(2):379-388.
- [108] FANG Z M, XIA K F, YANG X, et al. Altered expression of the *PTR/NRT1* homologue *OsPTR9* affects nitrogen utilization efficiency, growth and grain yield in rice[J]. *Plant biotechnology journal*, 2013, 11(4): 446-458.
- [109] HU B, WANG W, OU S J, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies[J]. *Nature genetics*, 2015, 47(7): 834-838.
- [110] GAO Z Y, WANG Y F, CHEN G, et al. The *INDICA* nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency[J]. *Nature communications*, 2019, 10(1): 1-10.
- [111] FAN X R, TANG Z, TAN Y W, et al. Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields [J]. *PNAS*, 2016, 113: 7118-7123.
- [112] SUN H Y, QIAN Q, WU K, et al. Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice[J]. *Nature genetics*, 2014, 46: 652-657.
- [113] WANG Q, NIAN J, XIE X, et al. Genetic variations in *ARE1* mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice [J]. *Nature communications*, 2018, 9(1): 1-10.
- [114] WU K, WANG S S, SONG W Z, et al. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice[J/OL]. *Science*, 2020, 367: 6478 [2021-11-29]. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aaz2046>.
- [115] YU S B, ALI J, ZHOU S C, et al. From Green Super Rice to green agriculture: reaping the promise of functional genomics research[J]. *Molecular plant*, 2022, 15(1): 9-26.

Progress on cultivation technologies, variety improvements and physiological mechanisms of rice with high nitrogen utilization efficiency

YANG Desheng, HUANG Guanjun, LI Yong, HUANG Jianliang, WANG Fei

*National Key Laboratory of Crop Improvement/College of Plant Science and Technology,
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract Nitrogen fertilizer application plays an important role in ensuring food security in China, but excessive application of nitrogen fertilizer not only reduces the nitrogen utilization efficiency (NUE), but also results in a series of environmental pollution problems. Synergistic increase of yield and NUE is an important challenge in rice production in China since the 21st century, and it is currently a hot spot in studying the cultivation, physiology and breeding of rice as well. This article introduced the basic principles and fertilization techniques of typical nitrogen fertilizer management strategies at home and abroad. The agronomic traits related to nitrogen efficiency of rice varieties with high NUE, especially the green super rice, were summarized. The physiological and molecular mechanisms of high-efficiency absorption and utilization of nitrogen by rice, especially the effects of nitrogen on leaf structure/photosynthetic physiology and the important genes regulating NUE discovered recently were reviewed.

Keywords rice; nitrogen efficient utilization; nitrogen management practices; variety improvement; photosynthesis; variety with high nitrogen use efficiency; Green Super Rice

(责任编辑:张志钰)