汪本福,余振渊,程建平,等.氮素对水稻产量和品质形成的影响研究进展[J].华中农业大学学报,2022,41(1):76-83.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.01.007

# 氮素对水稻产量和品质形成的影响研究进展

汪本福[1],余振渊[1,2],程建平[1],李阳[1],张枝盛[1],杨晓龙[1]

1.粮食作物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室/
农业农村部华中地区作物栽培科学观测实验站,武汉 430064; 2.长江大学农学院,荆州 434100

**摘要**　氮素是水稻产量和品质形成的基础,也是水稻生长过程中需求最大的元素,而氮肥的大量使用在保障水稻产量和维护国家粮食安全的同时,也造成了资源利用率低、稻米品质下降和环境污染等问题。本文综述了水稻产量和品质形成过程中的碳氮生理基础及其对氮肥的响应机制;并提出今后要开展精确定量施肥研究以提高水稻的氮素利用率,相关研究将更注重在高产优质的基础上减小对环境的污染,以期为水稻高产、优质栽培理论提供参考。

**关键词**　水稻; 氮肥; 产量; 稻米品质; 绿色高效栽培技术; 氮肥精准高效利用

**中图分类号**　S 511.501　　**文献标识码**　A　　**文章编号**　1000-2421(2022)01-0076-08

氮素是植物生长必需的重要营养元素之一,为植物的光合作用提供重要支持,对植物的生长、产量和品质有着极为显著的影响[1]。氮还是叶绿素和许多酶的成分,叶绿素是作物进行光合作用必需的物质,而酶是作物体内各种物质转化的催化剂,核蛋白、植物碱也都含氮[2],可见,氮在作物生长发育中具有极其重要的作用。氮肥是含有氮素的化肥,主要作用是提高作物总生物量和经济产量,改善农产品的营养价值,但是氮肥施用量以及氮肥运筹方式对产量和品质的影响具有两面性。适宜的氮肥施用量和合理的氮肥运筹能提高水稻产量、改善稻米品质,过量的氮肥施用量和不合理运筹方式则会引起水稻徒长倒伏、抗性下降、产量降低、品质下降[3]。目前我国氮肥施用量占世界的 31%以上,其中水稻氮肥施用量又占全部氮肥施用量的 70%[4],水稻氮肥施用量过高不仅使得病虫害加剧、产量品质下降,而且过量的氮肥流失、挥发对环境也造成了严重污染。

氮肥作为调控水稻产量品质的关键因子,主要在产量形成关键期(幼穗分化期)和品质形成关键期(灌浆结实期)影响水稻的产量及品质[5]。氮素对水稻产量的影响主要表现为氮素能增加穗数和穗粒数,合理施用氮肥能显著改善稻米的碾米品质、营养品质。本文拟从水稻 3 个关键生育期氮肥对产量及稻米品质(加工、外观和营养品质)形成过程的影响进行综述,以期为氮肥合理施用和产量品质协同提升的氮肥运筹提供理论参考。

## 1　氮素对水稻产量形成的影响

水稻产量是由有效穗数、每穗粒数(颖花数)、结实率和千粒重 4 个产量构成因子组成,从夕汉等[6]研究不同施氮量对水稻产量结构的影响发现,增施氮肥可提高有效穗数和每穗粒数,同时也提高了千粒重和结实率,Zhang 等[7]研究认为增施氮肥可以显著增加有效穗数和每穗颖花数,但会降低结实率和千粒重,Yoshida 等[8]和 Miyawaki 等[9]在研究氮肥运筹方式时发现增加前期氮肥投入可增加有效穗数,增加中后期施氮量(穗肥)可以提高结实率和千粒重。上述结果的不同主要是不同施氮量和施氮比例造成的,比较一致的结论是施氮可以改善产量构成因子从而增加产量,但过量的氮肥投入却使产量增加率逐渐降低,甚至造成减产,其主要原因是高氮条件下穗粒数和结实率出现显著下降[10],因此,适宜的氮肥投入获得最佳的产量构成因子的协同作用是水稻高产的关键。

从产量构成因子的形成期来看,有效穗数形成

收稿日期: 2021-08-30
基金项目:国家重点研发计划项目(2018YFD0301304-03;2018YFD0301305-04;2017YFD0301404)
汪本福,E-mail:wbfben@163.com
通信作者:程建平,E-mail:chjp609@163.com

期为分蘖期，每穗颖花数为开花期，结实率和千粒重形成期为灌浆期。氮肥在水稻每个生长关键时期都起着决定性的作用，其主要通过光合物质生产和积累来调控产量构成因子的形成，进而影响水稻产量的形成。

### 1.1　氮素对水稻分蘖的影响

有效穗形成主要是在水稻分蘖期。水稻分蘖是作物适应外界环境的一种自我保护机制[11]，且分蘖生长的顺序一般由低节位向高节位发生，2～3 d 可发生 1 次分蘖；虽然分蘖发生的时间不一致，但衰老的时间却大致相同[12]，通常发生越晚的分蘖对水稻产量贡献率越低。施氮量能显著提高分蘖群体的数量，高氮水平下，早生分蘖优先获取光照和营养物质，并对晚生分蘖有一定的抑制效应[13]，在不同施氮水平下，早生分蘖对水稻的产量贡献率基本不变，晚生分蘖对群体的产量贡献率随着氮肥施用量的增加而增加[14]。研究表明水稻分蘖发生的氮素临界质量浓度为 30 mg/L，即当土壤中的铵态氮质量浓度低于 30 mg/L 时，分蘖的发生趋于停滞[15]，但是氮肥的过量施用会导致秧苗贪青徒长，有效分蘖减少而无效分蘖增多。也有研究表明茎鞘含氮量维持在 2.7%～3.3%能使水稻的分蘖正常发生，茎鞘含氮率低于 1.3%时，分蘖芽的发生就停止在三幼一基期，这个时期也是水稻分蘖分化对外界环境最敏感的时期；水稻叶片含氮率为 5%时，分蘖速度最快，当叶片含氮小于 2%时，分蘖发生显著减少[16-17]。

刘杨等[18]和莫兰婧[19]研究表明氮素能通过显著增加内源激素（细胞分裂素）的水平和碳氮代谢（提高碳氮比）2 条生理途径调控分蘖发生。目前已经有许多学者开始从分子水平探究氮素影响水稻分蘖生长发育的分子机制，Liu 等[20]研究发现，氮素调节水稻分蘖发生是通过控制 *OsIPTs* 的表达从而影响细胞分裂素的合成，最终控制水稻分蘖的生长；Ohashi 等[21]发现与氮素代谢相关的基因 *GS*1；2（cytosolic glutamine synthetase 1；2）能调控水稻分蘖的生长。氮肥影响水稻分蘖分子机制的逐步解析使得通过氮肥运筹精准调控水稻分蘖的产生变为可能，这对未来进一步提高水稻产量具有重要意义。

### 1.2　氮素对水稻颖花分化的影响

水稻的稻穗为圆锥花序，由穗轴、一次枝梗、二次枝梗、小穗梗和小穗（颖花）组成。水稻每穗粒数和每穗颖花数呈显著正相关关系，每穗颖花数不仅取决于分化的颖花数，还取决于退化的颖花数[22]。多数研究表明，适当增加穗分化期植株的氮素水平，能有效调节碳氮平衡，显著提高群体总颖花数，尤其是增加二次枝梗数[23-24]；也有研究指出，颖花分化的数量和氮素水平存在开口向下的抛物线关系，即在一定的氮素水平下，颖花分化数随着氮素水平的增加而增加，而氮肥施用过多则会降低颖花分化数[25]，吕腾飞等[22]研究发现，在幼穗分化期以前提高氮素水平会造成营养生长过旺，而在前期适当降低氮素水平能促进营养生长向生殖生长转变。研究还发现，对于部分中穗型水稻，适当提高氮素水平还会减少颖花的退化和败育[26]，但关于水稻颖花退化的机制研究还缺乏准确的解释，只是提出了不同的假说，王志敏[27]将前人的假设大致归纳为 3 个方面：资源限制、化学调节和自主组织过程。氮肥对水稻颖花发育调控机制大致可分为 2 类：(1)通过影响整个穗分化期植株的碳、氮平衡来调控颖花量[28]。增施穗肥施氮量，显著增加穗分化期非结构性碳水化合物（non-structural carbohydrates，NSC）的积累，NSC 主要在库器官中积累，且 NSC 积累量与颖花数呈显著正相关关系[29-30]。Lü 等[31]的研究验证了这一结论，即适宜的施氮量可以协调碳氮平衡，增加总颖花数。(2)氮素通过调节植株体内的细胞分蘖素（CTK）和生长素（IAA）的分布来调控颖花发育[8]。王夏雯等[32]和 Takei 等[33]的研究表明氮素穗肥通过提高细胞分裂素及其与生长素的比值来延长穗分化时间、增加每穗颖花数。丁承强[34]利用蛋白质和转录组筛选出差异表达基因后发现转录因子 PAP2 对水稻幼穗发育的调控作用与氮肥处理最为接近，*PAP*2 的表达量随着氮肥施用量的增加而下降，从而延长了枝梗分化的时间，使颖花数增多，进一步研究发现 *PAP*2 下游的 2 个基因 *OsWRKY*60 和 *OsWOX*9 与 *PAP*2 功能相似，且 *OsWRKY*60 还能直接调控开花基因的转录。

综上，水稻幼穗分化前期保证适宜的氮素投入有利于水稻颖花分化，减少退化颖花数，从而提高穗粒数增加产量，对于氮素调控颖花退化的机制可能与植株的碳氮平衡及转录因子 PAP2 有关。

### 1.3　氮素对水稻灌浆的影响

水稻灌浆期是水稻产量因素结实率与千粒重形成的关键时期，同时受到环境条件、栽培措施和相关基因的调控，而氮素是影响水稻籽粒灌浆最主要的营养成分。

灌浆物质以蔗糖的形式由蔗糖转运蛋白从源器

官中流向库器官，蔗糖通过质外体途径和共质体途径到达籽粒后首先分解为葡萄糖、果糖和尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose，UDPG)，然后在一系列酶的协同作用下生成淀粉[35]。蔗糖合成酶(sucrose synthase，SUS)和蔗糖转化酶(invertase，INV)将蔗糖降解为单糖，这些单糖经过磷酸化生成1-磷酸葡萄糖，在淀粉合成关键酶腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶AGPase作用下形成腺苷二磷酸葡萄糖(ADP-glucose pyrophosphorylase，ADPG)，最终在淀粉合成酶(starch synthases，SS)、淀粉分支酶(starch branching enzymes，SBE)和淀粉去分支酶(starch-debranching enzymes，DBE)的作用下形成直链淀粉和支链淀粉[37]。水稻籽粒中淀粉占总干质量的80%～90%[34]，也就是说籽粒灌浆的过程主要是淀粉不断积累的过程。

研究表明适量施用氮肥能增加灌浆期叶片氮含量和叶绿素含量，从而提高叶片的光合作用，增加籽粒中多糖的供应，延长灌浆时间，提高千粒重和产量[37]。并且合理施用氮肥还能提高叶片的SPAD值、气孔导度和光合速率[38]，说明氮素是叶片中叶绿素合成过程中的重要元素，且施氮可以延缓叶片衰老，增加光合强度和延长光合时间，增强源的供给能力。有研究表明，增加生育后期的氮肥比例，能显著提高SOD、POD、CAT等抗氧化酶在灌浆后期的活性，从而降低膜脂的过氧化作用[39]。合理施用氮肥还能提高淀粉合成相关酶的活性，通过调控AGPase、SUS、GBSS、SSS、SBE的活性来调控强弱势粒中的淀粉积累；有研究表明同化物供应不足可能不是弱势粒灌浆不充分的主要原因，淀粉合成相关酶活性低才是限制弱势粒灌浆的主要因素[40]。在激素方面，强势粒中的ABA和IAA含量增加，乙烯含量减少，有利于胚乳细胞分裂，增大了库容，而弱势粒除了灌浆前期ABA合成有所增强之外，其他激素并无显著变化[41]。这表明氮素通过提高叶片中抗氧化酶活性延缓叶片衰老，保证源的有效供给来提高千粒重和结实率，同时氮素对强势粒灌浆的促进作用要高于弱势粒。

## 2 氮素对水稻品质的影响因素

氮肥的施用量及施用时间是调控水稻品质的关键措施，尽管国内外对此已经做了大量的研究，但结果却不尽相同，表现在以下4个方面。

### 2.1 氮素对碾米加工品质的影响

唐健等[42]的研究表明晚稻施氮量在0～180 kg/hm$^2$时，糙米率、整精米率和精米率随施氮量增加而增加，当继续增加施氮量时加工品质均出现下降，原因可能是适宜的氮肥施用量可以增加水稻籽粒中蛋白质的含量，从而使硬度增加[43]。也有研究证明灌浆期间追施穗肥能预防早衰现象，能在灌浆期维持正常的光合作用和较好的根系活力，提高叶片光合速率，使光合产物能源源不断地运往穗部，增加籽粒的充实程度，同时体内含氮量增加，稻米硬度也随之增大，碾磨品质得到改善，最终使得加工品质得到改善[37,44]。但也有研究表明氮肥对稻米加工品质的影响不大，并且加工品质有随施氮量增加而降低的趋势[45]。关于氮肥运筹的研究，研究表明按基肥：分蘖肥：保花肥＝4：2：4的比例施用最有利于提高稻米的加工品质[46]。综上，适当增施氮肥、合理运筹氮肥能明显改善碾米加工品质，但由于品种、环境条件和土壤养分等因素的不同会导致氮素对加工品质的影响出现不同的结果。

### 2.2 氮素对外观品质的影响

有研究表明，增加氮肥用量能降低稻米的垩白率和垩白度[47]。陈梦云等[48]研究发现增施氮肥能降低垩白率5%～10%；侯均昊等[49]也认为稻米垩白率会随着氮肥施用量的增加而减少，并且选择在抽穗期追施氮肥比前期追肥效果更明显，可降低垩白0.3%～13.9%。但也有研究表明不同的水稻品种对氮素的响应不同，有些品种的垩白度也会随着氮肥施用量的增加而增加[50]。周丽慧[51]的研究发现有利于水稻灌浆的条件会使垩白增加。以上研究结果不同的原因可能主要是供试品种不同，不同品种对氮素的响应不同，各地的温光条件也不同。

### 2.3 氮素对蒸煮食味品质的影响

前人关于氮素影响蒸煮食味品质的研究结论多为增施氮肥并不能改善稻米蒸煮食味品质。宁慧峰[52]利用食味仪对不同氮素水平下的稻米进行分析得出结论，随着氮素水平的提高，稻米的食味值呈下降的趋势，口感、香气、光泽都变差。对与稻米食味相关指标的研究表明，稻米黏滞性的特征值对氮素的响应不一致，一般来说，消减值、糊化温度和回复值与施氮量呈正比，起始糊化温度、最高黏度及崩解值与施氮量呈反比[53-54]。马兆惠等[55]研究发现在不同时期追施氮肥，稻米直链淀粉含量与蛋白质含量均相反，分蘖期、幼穗分化期、减数分裂期、抽穗

期追施氮肥分别比对照降低 6.1%、26.3%、23.7%、27.2%。更有研究指出穗肥比例越高，蛋白质含量上升，营养品质更佳，淀粉含量显著降低，食味品质变差[56]。综上可知，增施氮肥不利于稻米食味品质的提升，且氮肥施用时间越迟影响程度越大，品种间影响程度有差异，氮钝感型品种稻米食味值变幅较小，而氮敏感型品种则相反[54]。

### 2.4　氮素对营养品质的影响

稻米的营养品质主要包括淀粉、蛋白质、脂肪、维生素和矿物质等，但主要以糙米的蛋白质含量作为评价稻米营养品质的标准。研究者一致认为稻米蛋白质含量与施氮量呈显著正相关关系，施氮时期后移，蛋白质含量也会增加，蛋白质含量与施氮量的关系式为 $Y=6.14+0.24X-0.1X^2$[48]。此外还能显著提高苏氨酸、缬氨酸、蛋氨酸、赖氨酸、亮氨酸、苯丙氨酸和异亮氨酸 7 种必需氨基酸含量，尤其是抽穗期追施氮肥，能显著提高赖氨酸的含量[55]。有研究表明不同生育期氮素水平对稻米蛋白质含量的影响由大到小依次为：抽穗期＞减数分蘖期＞枝梗分化期＞分蘖期，其中抽穗期追施氮肥对稻米籽粒蛋白的影响最大[57]。

稻米的矿质元素是不可忽视的营养品质，在人体内无法合成、必须从食物中摄取，是水稻生理生化反应的关键调控因子[58]。关于氮素影响水稻矿质元素的研究较少，且结论不尽相同，对江淮粳稻的研究发现，精米中除了 Mn，氮肥水平的不断提高有使其他矿质元素 P、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu 含量下降的趋势[59]；而袁继超等[60]研究发现，稻米中 Ca、Mg、Fe、Mn、Zn、Cu 含量随施氮量提高呈开口向下的二次函数关系。赵宁春等[61]在低植酸水稻品种的水培试验中发现，高氮营养液栽培会增加籽粒中 Fe、Mn 元素含量，降低了 Cu 元素含量。可见，前人虽因试验条件不同得到了不同的结论，但相同的是在适宜的施氮量下，氮素能提高稻米中 Ca、Mg、Zn、Mn 等矿质元素的含量，但氮素的使用存在一个适宜的区间值。

## 3　展　望

氮素作为调控水稻生长发育的三大营养元素之一，对水稻群体生长、产量、品质形成都具有显著的调控作用[62]。在适宜的施氮量范围内，增加施氮量可增强植株碳氮代谢水平，促进水稻生长发育，优化干物质的生产、转运与分配，协调“库”“源”关系，从而提高水稻产量，同时适宜的施氮量可以改善加工、外观和营养品质，但是过多的氮肥不仅增产不显著，甚至会造成减产，降低了氮肥利用效率的同时也增加了环境污染。

氮肥施用量及运筹是影响水稻产量与品质形成的主要农艺措施之一[63-65]。在水稻生产提质和“减肥减药”[66]等绿色高效栽培技术兴起的背景下，下一步关于氮肥精准高效利用可以开展以下几方面的研究：(1)以适宜施氮量为主，研究不同氮肥运筹方式下水稻各关键生育期的氮积累和转运以及氮代谢酶对其的调控机制；(2)控释氮肥因其分解较速效氮肥缓慢，可以减少氨挥发、淋溶和反硝化损失，因此，探讨控释肥养分释放与水稻养分吸收吻合规律及养分释放机制十分必要；(3)氮肥深施技术近年来亦作为减施氮肥、提高氮肥利用率的一项关键技术，研究氮肥深施条件下水稻根系形态生理及其对氮肥高效吸收利用的机制，阐明氮肥深施下水稻-土壤-养分三者相互关系，对提高氮肥利用率具有重要的意义；(4)稻米中 80%左右的成分为淀粉，淀粉的性状也直接影响稻米蒸煮和食味品质，从基因表达、蛋白响应及信号转导等方向研究氮素对淀粉性状的生理调控机制将是未来一个重要的研究方面，阐明氮素对淀粉性状的生理调控机制将有效促进稻米品质的改善。

## 参考文献 References


[1]　高小峰，景航，闫本帅，等.长期施氮对谷子根系内生真菌群落特征的影响[J].水土保持学报，2021，35(5)：303-311.GAO X F，JING H，YAN B S，et al.Effects of long-term nitrogen application on the community characteristics of endophytic fungi in millet roots[J].Journal of soil and water conservation，2021，35(5)：303-311(in Chinese with English abstract).

[2]　李辰彦，李祖军，田雪飞，等.抽穗扬花期低温胁迫对双季晚稻生理特性的影响[J].核农学报，2021，35(11)：2634-2644.LI C Y，LI Z J，TIAN X F，et al. Effects of low temperature stress at flowering stage on physiological characteristics of double cropping late rice[J].Journal of nuclear agricultural sciences，2021，35(11)：2634-2644(in Chinese with English abstract).

[3]　吴子帅，李虎，黄秋要，等.施氮量和栽插密度对桂育 11 号产量和稻米品质的影响[J].中国农业科技导报，2021，23(8)：154-162.WU Z S，LI H，HUANG Q Y，et al.Influences of nitrogen fertilizer application rate and planting density on the yield and rice quality of Guiyu 11[J].Journal of agricultural science and technology，2021，23(8)：154-162(in Chinese with English abstract).

[4]　李阳，杨晓龙，汪本福，等.“早籼晚粳”双季机插周年氮肥高效

运筹研究[J].华中农业大学学报,2021,40(5):9-16.LI Y,YANG X L,WANG B F,et al.Efficient operation of annual nitrogen fertilizer for the double-season mechanical transplanting of "Early *indica* and late *japonica*"[J].Journal of Huazhong Agricultural University,2021,40(5):9-16(in Chinese with English abstract).

[5] 杨罗浩.种植密度和施肥技术对晚粳产量、品质及资源利用的影响[D].武汉:华中农业大学,2019.YANG L H.Effects of planting densities and fertilization techniques on yield,quality and resource utilization of late season Japonica rice[D].Wuhan:Huazhong Agricultural University,2019(in Chinese with English abstract).

[6] 从夕汉,施伏芝,阮新民,等.施氮量对不同品种水稻氮素利用及碳氮代谢关键酶的影响[J].河南农业大学学报,2019,53(3):325-330.CONG X H,SHI F Z,RUAN X M et al.Effects of nitrogen application rate on nitrogen use efficiency and key enzymes for carbon and nitrogen metabolism in different rice varieties[J].Journal of Henan Agricultural University,2019,53(3):325-330(in Chinese with English abstract).

[7] ZHANG Z J,CHU G,LIU L J,et al.Mid-season nitrogen application strategies for rice varieties differing in panicle size[J].Field crops research,2013,150:9-18.

[8] YOSHIDA H,HORIE T,SHIRAIWA T.A model explaining genotypic and environmental variation of rice spikelet number per unit area measured by cross-locational experiments in Asia[J].Field crops research,2006,97(2/3):337-343.

[9] MIYAWAKI K,MATSUMOTO-KITANO M,KAKIMOTO T.Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*:tissue specificity and regulation by auxin,cytokinin,and nitrate[J].The plant journal,2004,37(1):128-138.

[10] 徐海波,王光明,隗溟,等.高温胁迫下水稻花粉粒性状与结实率的相关分析[J].西南农业大学学报,2001,23(3):205-207.XU H B,WANG G M,WEI M,et al.Correlation analysis of the characters of pollen grains and seed-setting of rice under high temperature stress[J].Journal of Southwest Agricultural University,2001,23(3):205-207(in Chinese with English abstract).

[11] HORVATH D P,ANDERSON J V,CHAO W S,et al.Knowing when to grow:signals regulating bud dormancy[J].Trends in plant science,2003,8(11):534-540.

[12] MOHAPATRA P,EKAMBER K.Time of emergence determines the pattern of dominance of rice tillers[J].Australian journal of crop science,2008,1(2):53-62.

[13] MAKINO A.Photosynthesis,grain yield,and nitrogen utilization in rice and wheat[J].Plant physiology,2011,155(1):125-129.

[14] 汪洋.氮素营养对水稻分蘖的产量异质性影响及调控[D].武汉:华中农业大学,2017.WANG Y.Heterogeneity and regulations of rice tillers yield by nitrogen nutrition[D].Wuhan:Huazhong Agricultural University,2017(in Chinese with English abstract).

[15] 刘杨,王强盛,丁艳锋,等.水稻分蘖发生机理的研究进展[J].中国农学通报,2011,27(3):1-5.LIU Y,WANG Q S,DING Y F,et al.Advances in mechanisms of tiller occurs in rice[J].Chinese agricultural science bulletin,2011,27(3):1-5(in Chinese with English abstract).

[16] 任万军.杂交稻高产高效施氮研究进展与展望[J].植物营养与肥料学报,2017,23(6):1505-1513.REN W J.The research progress and prospects of high yield and high efficiency nitrogen application for hybrid rice[J].Journal of plant nutrition and fertilizer,2017,23(6):1505-1513(in Chinese with English abstract).

[17] 于丰华,曹英丽,许童羽,等.基于高光谱遥感处方图的寒地分蘖期水稻无人机精准施肥[J].农业工程学报,2020,36(15):103-110.YU F H,CAO Y L,XU T Y,et al.Precision fertilization by UAV for rice at tillering stage in cold region based on hyperspectral remote sensing prescription map[J].Transactions of the CSAE,2020,36(15):103-110(in Chinese with English abstract).

[18] 刘杨,王强盛,丁艳锋,等.氮素和6-BA对水稻分蘖芽发育的影响及其生理机制[J].作物学报,2009,35(10):1893-1899.LIU Y,WANG Q S,DING Y F,et al.Effect of nitrogen and 6-BA on development of tillering bud and its physiological mechanism[J].Acta agronomica sinica,2009,35(10):1893-1899(in Chinese with English abstract).

[19] 莫兰婧.施氮量对日本晴与扬稻6号分蘖发生的影响及其分子机理[D].扬州:扬州大学,2019.MO L J.Effect of nitrogen rate on tillering of nipponbare and Yangdao 6 and its molecular mechanism[D].Yangzhou:Yangzhou University,2019(in Chinese with English abstract).

[20] LIU Y,GU D D,DING Y F,et al.The relationshaip between nitrogen,auxin and cytokinin in.the growth regulation of rice tiller buds[J].Australian journal of crop science,2011,5(8):1019-1026.

[21] OHASHI M,ISHIYAMA K,KUSANO M,et al.Lack of cytosolic glutamine synthetase1;2 in vascular tissues of axillary buds causes severe reduction in their outgrowth and disorder of metabolic balance in rice seedlings[J].The plant journal,2015,81(2):347-356.

[22] 吕腾飞,周伟,孙永健,等.不同秧龄下氮肥运筹对杂交稻枝梗和颖花分化及退化的影响[J].四川农业大学学报,2014,32(1):1-10.LÜ T F,ZHOU W,SUN Y J,et al.Effects of different transplanting seedling ages and nitrogen managements on differentiation and retrogression of branches and spikelets of hybrid rice[J].Journal of Sichuan Agricultural University,2014,32(1):1-10(in Chinese with English abstract).

[23] 乔云发,罗盛国,刘元英,等.叶龄模式氮肥调控对水稻颖花根活量的影响[J].农业系统科学与综合研究,2006,22(2):121-124.QIAO Y F,LUO S G,LIU Y Y,et al.Effects of nitrogen application by leaf age on activities root of spikele in rice[J].System sciences and comprehensive studies in agriculture,

2006,22(2):121-124(in Chinese with English abstract).

[24] 凌启鸿.作物群体质量[M].上海:上海科学技术出版社,2000. LING Q H.Crop population quality[M].Shanghai:Shanghai Scientific & Technical Publishers,2000(in Chinese).

[25] 林忠成,李土明,吴福观,等.基蘖肥与穗肥氮比例对双季稻产量和碳氮比的影响[J].植物营养与肥料学报,2011,17(2):269-275.LIN Z C,LI T M,WU F G,et al.Effects of nitrogen application on yield and C/N of double-cropping rice[J].Plant nutrition and fertilizer science,2011,17(2):269-275(in Chinese with English abstract).

[26] 张伟杨.水分和氮素对水稻颖花发育与籽粒灌浆的调控机制[D].扬州:扬州大学,2018.ZHANG W Y.Mechanism underlying water and nitrogen regulating spikelet development and grain filling of rice[D].Yangzhou:Yangzhou University,2018 (in Chinese with English abstract).

[27] 王志敏. 作物产品器官退化和败育的机理与调控[M].北京:科学出版社,2011:111-114. WANG Z M.Mechanism and regulation of organ degeneration and abortion in crop products[M]. Beijing:Science Press,2011:111-114(in Chinese).

[28] 孙羲. 作物营养与施肥[M].北京:农业出版社,1990. SUN X. Crop nutrition and fertilization[M].Beijing:Agriculture Press, 1990 (in Chinese).

[29] 李刚华,王惠芝,王绍华,等.穗肥对水稻穗分化期碳氮代谢及颖花数的影响[J].南京农业大学学报,2010,33(1):1-5.LI G H,WANG H Z,WANG S H,et al.Effect of nitrogen applied at rice panicle initiation stage on carbon and nitrogen metabolism and spikelets per panicle[J].Journal of Nanjing Agricultural University,2010,33(1):1-5(in Chinese with English abstract).

[30] DING Y F,MARUYAMA S. Proteins and carbohydrates in developing rice panicles with different numbers of spikelets[J]. Crop physiology & ecology,2004,7(1):16-21.

[31] LÜ T F ,ZHOU W ,SUN Y J,et al. Mid-season nitrogen application strategies for rice varieties differing in panicle size[J]. Field crops research,2013,150:9-18.

[32] 王夏雯,王绍华,李刚华,等.氮素穗肥对水稻幼穗细胞分裂素和生长素浓度的影响及其与颖花发育的关系[J].作物学报,2008,34(12):2184-2189.WANG X W,WANG S H,LI G H, et al.Effect of panicle nitrogen fertilizer on concentrations of cytokinin and auxin in young panicles of *japonica* rice and its relation with spikelet development[J].Acta agronomica sinica, 2008,34(12):2184-2189(in Chinese with English abstract).

[33] TAKEI K,UEDA N,AOKI K,et al.AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis*[J].Plant and cell physiology,2004,45(8):1053-1062.

[34] 丁承强.氮素穗肥调控水稻每穗颖花数的分子机制[D].南京:南京农业大学,2012.DING C Q.Molecular mechanism of nitrogen fertilizer in increasing the spikelet number per panicle of rice[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012 (in Chinese with English abstract).

[35] 刘建超.高温对水稻籽粒淀粉粒径分布以及蔗糖降解、贮藏蛋白积累代谢的影响[D].杭州:浙江大学,2017.LIU J C.Effects of high temperature on grain starch size distribution and sucrose degradation,storage protein accumulation metabolism in rice(*Oryza sativa* L.)[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2017(in Chinese with English abstract).

[36] OHDAN T,FRANCISCO P B,SAWADA T,et al.Expression profiling of genes involved in starch synthesis in sink and source organs of rice[J].Journal of experimental botany,2005, 56(422):3229-3244.

[37] 熊飞,王忠,顾蕴洁,等.施氮时期对扬稻 6 号颖果发育及稻米品质的影响[J].中国水稻科学,2007,21(6):637-642.XIONG F,WANG Z,GU Y J,et al.Effects of nitrogen application time on caryopsis development and grain quality of rice variety Yangdao 6[J].Chinese journal of rice science,2007,21(6):637-642(in Chinese with English abstract).

[38] LIANG Z J ,BAO A L,LI H X,et al. The effect of nitrogen level on rice growth,carbon-nitrogen metabolism and gene expression[J]. Biologia,2015,70(10):1340-1350.

[39] 张志兴,李忠,陈军,等.氮肥运筹对大穗型水稻品种金恢 809 灌浆期叶片蛋白质表达的影响[J].作物学报,2011,37(5):842-854. ZHANG Z X,LI Z,CHEN J,et al. Effects of nitrogen management on protein expression of flag leaves during grain · filling period in large panicle rice(*Oryza sativa* L.)[J]. Acta agronomica sinica,2011,37(5):842-854(in Chinese with English abstract).

[40] DONG M H,GU J R,ZHANG L,et al. Data in support of comparative proteomics analysis of superior and inferior spikelets in hybrid rice during grain filling and response of inferior spikelets to drought stress using isobaric tags for relative and absolute quantification[J]. Data in brief,2014,1:51-55.

[41] 张新城.氮素穗肥调控粳稻籽粒灌浆的代谢组学与转录组学研究[D].南京:南京农业大学,2017.ZHANG X C.Metabolomics and transcriptomics analysis of grain filling in *japonica* rice regulated by panicle nitrogen fertilizer[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017 (in Chinese with English abstract).

[42] 唐健,唐闯,郭保卫,等.氮肥施用量对机插优质晚稻产量和稻米品质的影响[J].作物学报,2020,46(1):117-130. TANG J, TANG C,GUO B W,et al. Effect of nitrogen application on yield and rice quality of mechanical transplanting high quality late rice[J]. Acta agronomica sinica,2020,46(1):117-130(in Chinese with English abstract).

[43] 蒋振华,徐国沾,施金裕,等.氮素施用量和施用期对稻米品质的影响[J].上海农业科技,2004(4):18-19.JIANG Z H,XU G Z,SHI J Y,et al.Effects of nitrogen application rate and application period on rice quality[J].Shanghai agricultural science and technology,2004(4):18-19(in Chinese).

[44] YANG L X,WANG Y L,DONG G C,et al.The impact of free-air $CO_2$ enrichment (FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice[J].Field crops research,2007,102(2):128-140.

[45] 袁伟,陈婉华,王子阳,等.双季稻秸秆还田与减施氮肥对水稻产量和品质的影响[J].江西农业大学学报,2021,43(4):711-720.YUAN W,CHEN W H,WANG Z Y,et al.Effects of re-

turning double-season rice straw to the field and reducing N-fertilizer on yield and quality of rice[J].Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis,2021,43(4):711-720(in Chinese with English abstract).

[46] 胡雅杰,钱海军,吴培,等.秸秆还田条件下氮磷钾用量对软米粳稻产量和品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2018,24(3):817-824.HU Y J,QIAN H J,WU P,et al.Effects of nitrogen,phosphorus and potassium fertilizer rates on yield and grain quality of soft *japonica* rice under straw returning condition[J].Journal of plant nutrition and fertilizers,2018,24(3):817-824(in Chinese with English abstract).

[47] 姜红芳,郭晓红,胡月,等.氮肥运筹对苏达盐碱地水稻品质的影响[J].西南农业学报,2019,32(6):1223-1229.JIANG H F,GUO X H,HU Y,et al.Effect of nitrogen fertilization managements on rice quality under soda-saline-alkali soil[J]. Southwest China journal of agricultural sciences.2019,32(6):1223-1229(in Chinese with English abstract).

[48] 陈梦云,李晓峰,程金秋,等.秸秆全量还田与氮肥运筹对机插优质食味水稻产量及品质的影响[J].作物学报,2017,43(12):1802-1816. CHEN M Y,LI X F,CHENG J Q,et al. Effcets of total straw returning and nitrogen application regime on grain yield and quality in mechanical transplanting japonica rice with good taste quality[J]. Acta agronomica sinica,2017,43(12):1802-1816(in Chinese with English abstract).

[49] 侯均昊,张晨晖,许轲,等.优化控释尿素施用方式提高沙质低肥力土壤水稻产量和品质[J].植物营养与肥料学报,2021,27(4):630-642. HOU J H,ZHANG C H,XU K,et al. Application regimes of controlled-release urea for high rice yield and quality in low fertility sandy soil[J].Journal of plant nutrition and fertilizers,2021,27(4):630-642(in Chinese with English abstract).

[50] 金军,徐大勇,蔡一霞,等.施氮量对水稻主要米质性状及RVA谱特征参数的影响[J].作物学报,2004,30(2):154-158. JIN J,XU D Y,CAI Y X,et al. Effect of N-fertilizer on main quality characters of rice and RVA profile parameters[J].Acta agronomica sinica,2004,30(2):154-158(in Chinese with English abstract).

[51] 周丽慧. 水稻种子蛋白质含量的变异及其遗传研究[D].扬州:扬州大学,2008. ZHOU L H. Studies of variation and inheritance of seed protein content in rice (*Oryza sativa* L.)[D]. Yangzhou:Yangzhou University,2008(in Chinese with English abstract).

[52] 宁慧峰. 氮素对稻米品质的影响及其理化基础研究[D].南京:南京农业大学,2011. NING H F. The effect of nitrogen on rice quality and its physicochemical foundation[D]. Nanjing:Nanjing Agricultural University,2011(in Chinese with English abstract).

[53] ZHU D W,ZHANG H C,GUO B W,et al.Effects of nitrogen level on structure and physicochemical properties of rice starch[J].Food hydrocolloids,2017,63:525-532.

[54] 蒋鹏,熊洪,张林,等.施氮量和氮肥运筹模式对糯稻产量及品质的影响[J].作物研究,2015,29(6):595-598. JIANG P,XING H,ZHANG L,et al. Effect of nitrogen rates and nitrogen application regimes on grain yield and rice quality of glutinous ice[J]. Crop research,2015,29(6):595-598(in Chinese with English abstract).

[55] 马兆惠,李坤,程海涛,等.表观直链淀粉和蛋白质双低型粳稻食味的关联性状分析[J].沈阳农业大学学报,2019,50(1):10-18.MA Z H,LI K,CHENG H T,et al.Correlation of low contents of apparent amylose and proteins with taste of *japonica* rice[J].Journal of Shenyang Agricultural University,2019,50(1):10-18(in Chinese with English abstract).

[56] ZHU D W,ZHANG H C,GUO B W,et al.Effect of nitrogen management on the structure and physicochemical properties of rice starch[J].Journal of agricultural and food chemistry,2016,64(42):8019-8025.

[57] 张诚信,郭保卫,唐健,等.灌浆结实期低温弱光复合胁迫对稻米品质的影响[J].作物学报,2019,45(8):1208-1220. ZHANG C X,GUO B W,TANG J,et al. Combined effects of low temperature and weak light at grain-filling stage on rice grain quality[J]. Acta agronomica sinica,2019,45(8):1208-1220(in Chinese with English abstract).

[58] 江川,李秀平,谢冬容,等. 稻米矿质营养元素的研究进展[J].福建稻麦科技,2007,25(2) :40-43. JIANG C,LI X P,XIE D R,et al. Research progress of mineral nutrition elements in rice. 2007,25(2):40-43(in Chinese).

[59] 杨世佳,韩证仿,刘美佳,等. 氮肥用量对江淮粳稻稻米品质及主要矿质元素含量的影响[J].江苏农业学报,2012,28(4):703-708. YANG S J,HANG Z F,LIU M J,et al. Impacts of nitrogen application amounts oil grain quality and mineral elements concentrations of *japonica* rice in Jianghuai River area[J]. Jiangsu journal of agricultural science,2012,28(4):703-708(in Chinese with English abstract).

[60] 袁继超,刘丛军,俄胜哲,等. 施氮量和穗粒肥比例对稻米营养品质及中微量元素含量的影响[J].植物营养与肥料学报,2006,12(2):2183-2187,2200. YUAN J C,LIU C J,E S Z,et al. Effect of nitrogen application rate and fertilizer ratio on nutrition quality and trace-elements contents of rice grain[J]. Plant nutrition and fertilizer science,2006,12(2):2183-2187,2200(in Chinese with English abstract).

[61] 赵宁春,张其芳,程方民,等. 氮、磷、锌营养对水稻籽粒植酸含量的影响及与几种矿质元素间的相关性[J]. 中国水稻科学,2007,21(2):185-190. ZHAO N C,ZHANG Q F,CHENG F M,et al. Effects of nitrogen,phosphorus and zinc supply levels on grain phytic acid content and its correlation with several mineral nutrients in rice grains[J].Chinese journal rice sciennce,2007(2):185-190(in Chinese with English abstract).

[62] 李志康,严冬,薛张逸,等. 细胞分裂素对植物生长发育的调控机理研究进展及其在水稻生产中的应用探讨[J].中国水稻科学,2018,32(4):311-324. LI Z K,YAN D,XUE Z Y,et al. Regulation of plant and development by cytokinins and their applications in rice production[J]. Chinese journal rice sci-

ennce，2018，32（4）：311-324（in Chinese with English abstract）.

[63] 周婵婵，陈海强，王术，等. 氮肥运筹和移栽密度对水稻产量和品质形成的影响[J].中国稻米，2019，25(5)：42-46. ZHOU C C，CHEN H Q，WANg S，et al. Effects of nitrogen application and transplanting density on yield and quality formation of rice [J]. China rice，2019，25(5)：42-46(in Chinese with English abstract).

[64] 何爱斌，于朋超，陈乾，等.甬优 4949 和超优 1000 在华中地区再生稻种植的氮肥运筹研究[J].中国水稻科学，2019，33(1)：47-56.HE A B，YU P C，CHEN Q，et al.Optimizing the nitrogen management for Yongyou 4949 and Chaoyou 1000 in ratoon rice system in central China[J].Chinese journal of rice science，2019，33(1)：47-56(in Chinese with English abstract).

[65] 唐利忠，石泉，王晓玉，等.氮肥用量和运筹方式对湘南早稻产量和氮素利用效率的影响[J].中国农学通报，2019，35(11)：72-81.TANG L Z，SHI Q，WANG X Y，et al.Nitrogen rate and planning mode affect yield and nitrogen utilization efficiency of early rice in southern Hunan[J].Chinese agricultural science bulletin，2019，35（11）：72-81（in Chinese with English abstract）.

[66] 张舒，赵华，吕亮，等.不同化肥农药减施组合对水稻主要病虫害发生及产量的影响[J].华中农业大学学报，2020，39(6)：1-7. ZHANG S，ZHAO H，LÜ L，et al.Effects of reduction combinations of fertilizer and pesticide on incidence of main pests and diseases and yield in rice[J].Journal of Huazhong Agricultural University，2020，39（6）：1-7（in Chinese with English abstract）.

# Research progress of effects of nitrogen on yield and quality of rice

WANG Benfu[1]，YU Zhenyuan[1,2]，CHENG Jianping[1]，LI Yang[1]，ZHANG Zhisheng[1]，YANG Xiaolong[1]

1.*Ministry of Agriculture and Rural Affairs Key Lab of Crop Cultivation，Scientific Observation and Experiment Station in Central China/Hubei Province Key Laboratory of Food Crop Germplasm and Genetic Improvement，Wuhan* 430064，*China*；

2.*School of Agriculture，Yangtze University，Jingzhou* 434100，*China*

**Abstract**　Nitrogen is the basis for the formation of rice yield and quality，and is also the most needed element during the growth process of rice. The large use of nitrogen fertilizer can guarantee rice yield and maintain national food security，but also cause problems such as low utilization rate of resources，rice quality decline and environmental pollution. In this paper，the physiological basis of carbon and nitrogen in rice yield and quality and the response mechanism of nitrogen fertilizer were reviewed，and the methods of quantitative fertilization and formula fertilization were used to improve the nitrogen use efficiency of rice and reduce the environmental pollution on the basis of high yield and good quality，in order to provide reference for the theory of high yield and good quality cultivation of rice.

**Keywords**　rice；nitrogen fertilizer；yield；rice quality；green and high efficiency cultivation techniques；nitrogen fertilizer accurate and efficient utilization

（责任编辑：张志钰）