

张勇, 管菊, 赵庆勇, 等. 优质粳稻南粳 5818 氮高效机制初探[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(9): 1586-1593.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.09.002

优质粳稻南粳 5818 氮高效机制初探

张勇^{1,2}, 管菊¹, 赵庆勇¹, 陈涛¹, 王军², 王才林¹, 张亚东¹, 赵凌¹

(1.江苏省农业科学院粮食作物研究所/国家耐盐碱水稻技术创新中心华东中心, 江苏 南京 210014; 2.江苏省农业科学院无锡分院, 江苏 无锡 214171)

摘要: 探索水稻氮肥吸收利用分子机制对选育氮素高效利用水稻品种有着重要意义。本研究选用优质粳稻品种南粳 5718 和南粳 5818 为试验材料, 设置低氮处理 (150 kg/hm²)、中氮处理 (300 kg/hm²)、高氮处理 (450 kg/hm²) 和不施氮对照, 分析两个粳稻品种氮素利用率的差异及其分子机制。结果表明, 南粳 5818 的氮肥农学利用率、氮素回收率和光合氮素利用率均高于南粳 5718。随着施氮量的增加, 南粳 5718 和南粳 5818 的氮肥农学利用率呈下降趋势。南粳 5718 和南粳 5818 的氮素利用相关基因 *OsNRT1.1B*、*OsNRT2.2*、*OsNRT2.3a* 及 *OsNRT2.4* 的相对表达量存在显著差异。在南粳 5818 中 *OsNRT2.3b* 相对表达量与 *OsNRT2.3a* 相对表达量的比值显著高于南粳 5718。本研究利用分子生物学技术探索了水稻氮素利用率的分子机制, 为选育氮素高效利用的水稻品种提供了理论依据。

关键词: 南粳 5818; 氮素利用率; 基因表达

中图分类号: S511.2⁺2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)09-1586-08

Preliminary study on the nitrogen efficiency mechanism of high quality japonica rice Nanjing 5818

ZHANG Yong^{1,2}, GUAN Ju¹, ZHAO Qingyong¹, CHEN Tao¹, WANG Jun², WANG Cailin¹, ZHANG Yadong¹, ZHAO Ling¹

(1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/East China Branch of National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Nanjing 210014, China; 2. Jiangsu Academy of Agricultural Sciences Wuxi Branch, Wuxi 214171, China)

Abstract: It is important to explore the molecular mechanism of nitrogen absorption and utilization for breeding rice varieties with high nitrogen utilization efficiency. High quality japonica rice varieties Nanjing 5718 and Nanjing 5818 were used as experimental materials in this study. Low nitrogen treatment (150 kg/hm²), medium nitrogen treatment (300 kg/hm²), high nitrogen treatment (450 kg/hm²) and no nitrogen control were set up. The difference of nitrogen use efficiency between two japonica rice varieties and the molecular mechanism were analyzed. The results showed that the agronomic nitrogen use efficiency, nitrogen recovery rate and photosynthetic nitrogen use efficiency of Nanjing 5818 were higher than those of Nanjing 5718. With the increase of nitrogen application rate, the agronomic nitrogen use efficiency of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 decreased. The relative expression levels of nitrogen use related genes *OsNRT1.1B*, *OsNRT2.2*, *OsNRT2.3a* and *OsNRT2.4* were significantly different between Nanjing 5718 and Nanjing 5818. The ratio of the relative expression of *OsNRT2.3b* to the relative expression of *OsNRT2.3a* in Nanjing 5818 was

收稿日期: 2023-12-14

基金项目: 国家水稻产业技术体系项目 (CARS-01); 江苏省种业振兴揭榜挂帅项目 [JBGS(2021)041]; 长江中下游优质高产高效粳稻新种质创制与应用项目 (2023YFD1200900); 太湖地区特色农产品种质资源评价和创新利用研究项目 (33212301)

作者简介: 张勇 (1990-), 男, 山东滨州人, 博士, 助理研究员, 主要研究方向为水稻氮素吸收与利用。(E-mail) 20210074@jaas.ac.cn

通讯作者: 赵凌, (E-mail) zhaoling@jaas.ac.cn

agronomic nitrogen use efficiency, nitrogen recovery rate and photosynthetic nitrogen use efficiency of Nanjing 5818 were higher than those of Nanjing 5718. With the increase of nitrogen application rate, the agronomic nitrogen use efficiency of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 decreased. The relative expression levels of nitrogen use related genes *OsNRT1.1B*, *OsNRT2.2*, *OsNRT2.3a* and *OsNRT2.4* were significantly different between Nanjing 5718 and Nanjing 5818. The ratio of the relative expression of *OsNRT2.3b* to the relative expression of *OsNRT2.3a* in Nanjing 5818 was

significantly higher than that in Nanjing 5718. This study explored the molecular mechanism of nitrogen use efficiency in rice by molecular biological techniques, and the results provided a theoretical basis for breeding rice varieties with high nitrogen utilization efficiency.

Key words: Nanjing 5818; nitrogen use efficiency; gene expression

水稻是全球最主要的粮食作物之一,中国有一半以上人口以稻米为主食,提高水稻产量是保证中国粮食安全的重要途径。有研究表明,水稻品种^[1-2]、氮肥用量^[3]、肥料运筹模式^[4]、栽培策略^[5]等会直接或间接影响水稻的产量和氮素利用率。中国在水稻种植期间施用过氮素,导致氮素利用率远低于发达国家^[6-8]。因此,培育高氮素利用效率的水稻品种对环境安全和粮食安全都具有重要意义^[9-10]。

在中国南方稻区,江苏省是粳稻种植面积较大的省份,同时也是中国水稻高产省份。但是江苏省氮肥投入量较高,氮素利用效率较低^[7,11]。近年来,江苏省农业科学院选育的南粳系列水稻品种种植面积占江苏省粳稻种植面积的 1/3 以上。南粳系列水稻品种氮素利用率较高,前期研究结果表明,随着氮素水平的升高,12 个南粳系列水稻品种中南粳 5818 产量增加幅度最大,并且在不同氮素水平下南粳 5818 的氮素利用率都较高。而南粳 5718 属于低氮高效型水稻品种,在低氮条件下氮素利用率较高,而在中氮和高氮条件下氮素利用率较低^[12],造成这种差异的分子机制还有待探索。

本研究在 2021 年和 2022 年对南粳 5718 和南粳 5818 进行不同施氮量处理,分析了不同施氮量处理的南粳 5718 和南粳 5818 的叶色、光合作用特性、氮素含量及氮素利用率,并且通过检测水稻氮素利用相关基因的相对表达量探究了其氮素高效利用的

分子机制,以期选育氮素高效利用水稻品种提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

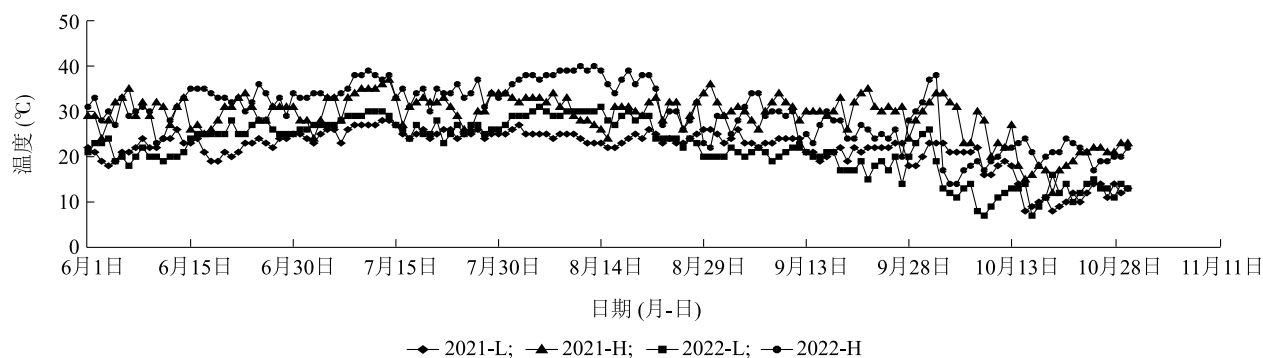
试验材料为优质粳稻南粳 5718 和南粳 5818。南粳 5718 于 2019 年通过江苏省品种审定,审定编号为苏审稻 20190004;南粳 5818 于 2023 年通过江苏省品种审定,审定编号为苏审稻 20230035。

1.2 试验设计

试验在江苏省农业科学院本部试验基地进行,土壤有机质含量 18.9 g/kg,全氮含量 1.2 g/kg,有效磷含量 26.6 mg/kg,速效钾含量 0.5 g/kg。于 5 月 10 日播种,6 月 10 日移栽,秧龄 30 d。采用双因素裂区设计,施氮量为主区,品种为副区。设置不施氮肥对照(CK),150 kg/hm²低氮处理(LN),300 kg/hm²中氮处理(MN),450 kg/hm²高氮处理(HN),每个处理设置 3 个重复。氮肥运筹模式为基肥:分蘖肥:穗肥=4:3:3。

1.3 试验时期气温变化

在中国气象数据网(<http://data.cma.cn>)分别统计南京 2021 年 6 月 1 日至 10 月 31 日的逐日最低和最高温度,2022 年 6 月 1 日至 10 月 31 日的逐日最低和最高温度(图 1)。



2021-H:2021 年 6 月 1 日至 10 月 31 日日最高温度;2021-L:2021 年 6 月 1 日至 10 月 31 日日最低温度;2022-H:2022 年 6 月 1 日至 10 月 31 日日最高温度;2022-L:2022 年 6 月 1 日至 10 月 31 日日最低温度。

图 1 2021 年和 2022 年 6 月至 10 月每日最高温度和最低温度

Fig.1 Daily maximum and minimum temperatures from June to October in 2021 and 2022

1.4 生理指标测定

SPAD 值测定:灌浆期利用 SPAD 仪测定试验材料剑叶基部、中间和上端 3 个位点的 SPAD 值,测定时避开叶脉,取平均值,每小区选 3 个单株进行测定。

光合速率测定:灌浆期利用光合仪(Li-6400XT, USA, Li-COR)测定各小区长势一致水稻的净光合速率、水分利用效率、蒸腾速率及气孔导度等光合参数,每小区选 5 个单株进行测定。

总氮积累量测定:于收获期每个小区选择长势一致的 5 个单株,齐地面割下地上部分,105 °C 烘箱中杀青 30 min。将植株分为稻穗与茎秆叶两部分,于 70 °C 烘箱中烘至恒重,分别称量其干物质的重量。利用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮法进行消煮,消煮液定容后利用流动分析仪(型号为 AA3,德国 Bran+Luebbe 公司产品)测定氮素积累量^[13]。氮肥农学利用率(ANUE)、氮收获指数(NHI)、氮素回收率(NRE)和光合氮素利用率(PNUE)参照吴昊等^[14]的方法进行计算。

1.5 基因表达检测

利用 RNA 提取试剂盒提取 2022 年灌浆期水稻叶片和根的总 RNA,用反转录试剂盒进行反转录。以 *OsACTIN* 为内参基因对水稻氮素利用相关基因进行 qRT-PCR 测定分析。测定的基因及应用的引物如表 1 所示。

表 1 水稻氮素利用相关基因及其引物序列

Table 1 Nitrogen utilization related genes in rice and their primer sequences

基因	GenBank 登录号	引物序列(5'→3')
<i>OsACTIN</i>	Os03g0718100	F:CAACACCCCTGCTATGTACG R:CATCACCAGAGTCCAACACAA
<i>OsNRT1.1B</i>	Os10g0554200	F:GTTTCATCATATTGGCTACC R:ATTCTGAGACGAAGGAAGT
<i>OsNRT2.1</i>	Os02g0112100	F:CTTGTTGCAAACGGTGATGA R:GCCTCTCCCTTATTATACCTCCG
<i>OsNRT2.2</i>	Os02g0112600	F:CGGAGCAGCCTAATTAAGAG R:CTCCATGACGACATACTCTAGATA
<i>OsNRT2.3a/b</i>	Os01g0704100	F:CGTCTGCGCCGCTCATCCG R:CCGTGCCCATGGCCAGAC
<i>OsNRT2.4</i>	Os01g0547600	F:AAAGTTCGCTGGCCGTGGTG R:CCTGGACCCGCTGAAGAAGAG
<i>OsNAR2.1</i>	Os02g0595900	F:GACCTGCACAAGGACAAGG R:CCACCACGTAGTCAACCT

1.6 统计分析

利用 Microsoft Excel 2016 进行数据统计,利用

SPSS 19 软件对数据进行相关性分析和差异显著性分析($P < 0.05$),利用 GraphPad Prism8 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同施氮量对南粳 5818 和南粳 5718 氮素积累量的影响

由图 2 可知,2021 年,MN 处理南粳 5718 地上部分氮素积累量显著低于南粳 5818 ($P < 0.05$),不施氮肥对照和 HN 处理南粳 5718 稻穗氮素积累量显著高于南粳 5818 ($P < 0.05$)。2022 年,施氮量相同时,南粳 5718 和南粳 5818 地上部分氮素积累量没有显著差异;MN 和 HN 处理南粳 5718 稻穗氮素积累量显著高于南粳 5818 ($P < 0.05$)。

2.2 不同施氮量对南粳 5818 和南粳 5718 氮素利用率的影响

由表 2 可知,2021 年,LN 处理、MN 处理、HN 处理南粳 5818 氮肥农学利用率显著高于南粳 5718 ($P < 0.05$)。2022 年,LN 处理南粳 5818 氮肥农学利用率显著高于南粳 5718 ($P < 0.05$)。2021 年,LN 处理、MN 处理南粳 5818 氮素回收率显著高于南粳 5718 ($P < 0.05$)。2022 年,LN 处理南粳 5818 氮素回收率显著高于南粳 5718 ($P < 0.05$)。2021 年和 2022 年,LN 处理、MN 处理、HN 处理南粳 5818 光合氮素利用率均显著高于南粳 5718 ($P < 0.05$)。由此可见,南粳 5818 在低氮条件下也能保持较高产量和氮肥农学利用率,为双高效型品种。并且随着施氮量的增加,南粳 5718 和南粳 5818 的氮肥农学利用率呈下降趋势。

2.3 不同施氮量对南粳 5818 和南粳 5718 SPAD 值的影响

如图 3 所示,随着施氮量增加,2021 年和 2022 年南粳 5718 和南粳 5818 剑叶 SPAD 值呈上升趋势,南粳 5718 剑叶 SPAD 值为 35.9~53.3,南粳 5818 剑叶 SPAD 值为 33.2~46.6。施氮量相同时,南粳 5718 的叶色较南粳 5818 深。2021 年和 2022 年,HN 处理南粳 5718 的 SPAD 值均显著高于南粳 5818 ($P < 0.05$)。与 2021 年相比,2022 年 LN 处理南粳 5718 剑叶 SPAD 值降低了 4.1%,2022 年 MN 处理南粳 5718 剑叶 SPAD 值降低了 10.1%,2022 年 HN 处理南粳 5718 剑叶 SPAD 值降低了 17.3%;与 2021 年相比,2022 年 LN 处理南粳 5818 剑叶 SPAD 值降低了 3.4%,2022 年 MN 处理南粳 5818

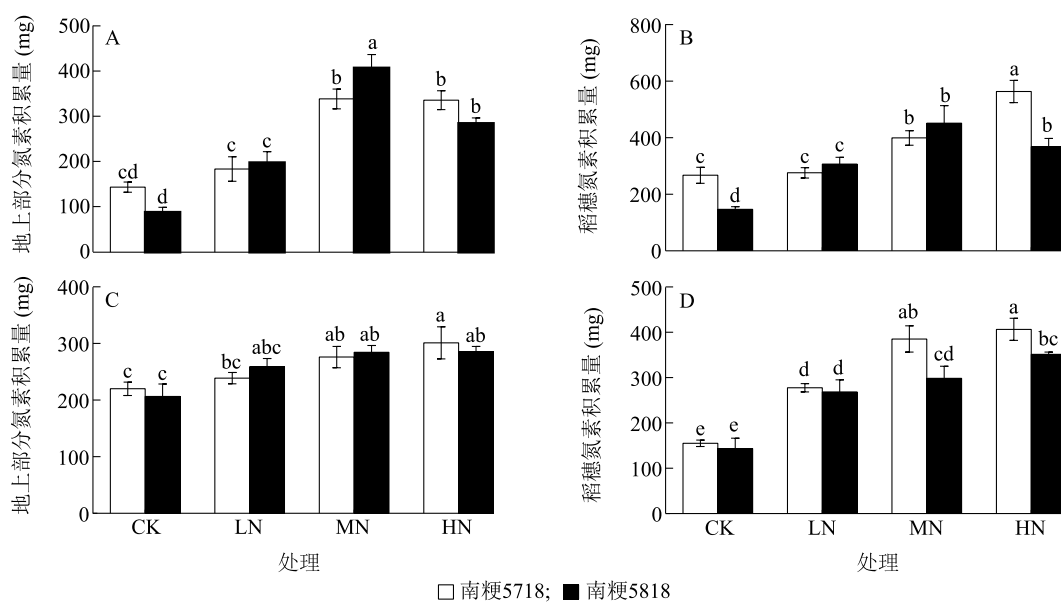


图 A 为 2021 年南粳 5718 和南粳 5818 地上部分氮素积累量;图 B 为 2021 年南粳 5718 和南粳 5818 稻穗氮素积累量;图 C 为 2022 年南粳 5718 和南粳 5818 地上部分氮素积累量;图 D 为 2022 年南粳 5718 和南粳 5818 稻穗氮素积累量。CK: 不施氮肥对照;LN: 150 kg/hm² 低氮处理;MN: 300 kg/hm² 中氮处理;HN: 450 kg/hm² 高氮处理。图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 2 不同氮素水平下南粳 5718 和南粳 5818 植株地上部分和稻穗的氮素积累量

Fig.2 Nitrogen accumulation in aboveground parts and spikes of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 under different nitrogen levels

表 2 不同氮素水平下南粳 5718 和南粳 5818 的氮素利用率

Table 2 Nitrogen use efficiency of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 under different nitrogen levels

年份	品种	处理	氮肥农学利用率 (g/g)	氮收获指数 (%)	氮素回收率 (%)	光合氮素利用率 (%)
2021	南粳 5718	CK	—	65.7±1.3a	—	—
		LN	13.6±1.7b	60.9±3.8abc	18.2±4.9b	50.1±4.3b
		MN	4.8±0.6e	54.1±1.6bc	38.8±7.0b	30.9±0.2d
		HN	3.1±0.8e	62.8±1.0abc	36.9±7.0b	25.5±3.4d
	南粳 5818	CK	—	64.2±4.6ab	—	—
		LN	19.0±0.5a	59.0±4.6abc	74.9±14.5a	59.6±1.3a
		MN	10.2±0.1c	52.2±4.3c	63.1±5.1a	46.0±2.7bc
		HN	7.6±0.4d	57.2±2.1abc	40.4±4.8b	40.6±3.3b
2022	南粳 5718	CK	—	42.5±0.8d	—	—
		LN	17.2±1.2b	53.4±1.1ab	38.8±6.0b	41.5±2.2bc
		MN	5.3±1.9cd	58.4±2.8a	40.1±5.3ab	36.2±2.9c
		HN	2.7±0.5d	59.5±3.4a	30.0±3.0b	36.7±0.6c
	南粳 5818	CK	—	45.6±2.4cd	—	—
		LN	24.1±2.6a	50.4±1.9bc	61.8±12.0a	51.0±3.2a
		MN	10.1±3.4c	56.5±0.9ab	41.4±3.8ab	47.6±2.9ab
		HN	7.6±1.1cd	55.9±0.7ab	39.8±2.4b	45.8±1.8ab

CK: 不施氮肥对照;LN: 150 kg/hm² 低氮处理;MN: 300 kg/hm² 中氮处理;HN: 450 kg/hm² 高氮处理。同一年份同一列数据后不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

剑叶 SPAD 值降低了 11.2%, 2022 年 HN 处理南粳 5818 剑叶 SPAD 值降低了 11.8%。由此可见, 南粳

5718 和南粳 5818 剑叶叶色变化对施氮量响应存在差异。

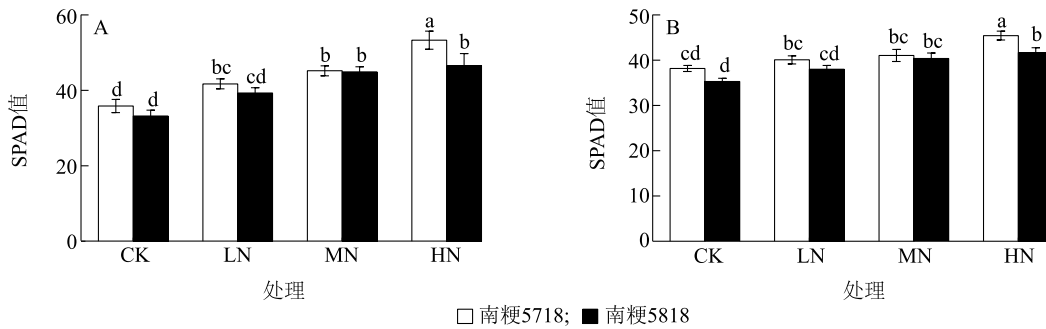


图 A 为 2021 年南粳 5718 和南粳 5818 剑叶 SPAD 值;图 B 为 2022 年南粳 5718 和南粳 5818 剑叶 SPAD 值。CK:不施氮肥对照;LN :150 kg/hm²低氮处理;MN :300 kg/hm²中氮处理;HN:450 kg/hm²高氮处理。图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

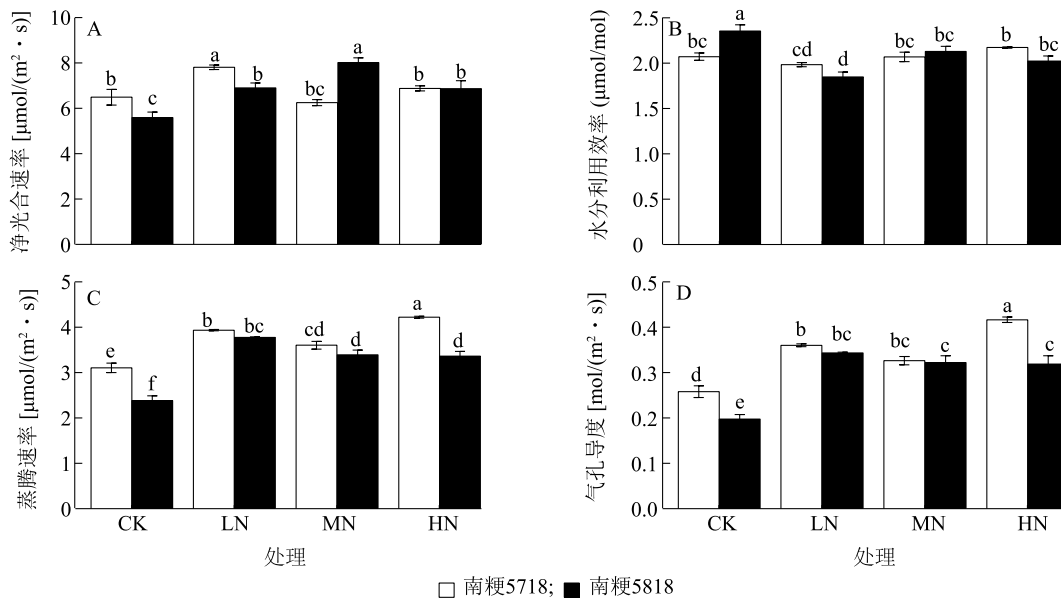
图 3 不同氮素水平下南粳 5718 和南粳 5818 的 SPAD 值

Fig.3 SPAD values of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 under different nitrogen levels

2.4 不同施氮量对南粳 5818 和南粳 5718 光合作用的影响

如图 4 所示,对 2022 年南粳 5718 和南粳 5818 的净光合速率、水分利用效率、蒸腾速率及气孔导度等光合参数进行分析。对照和 LN 处理南粳 5718 净光合速率显著高于南粳 5818 ($P<0.05$),MN 处理南粳 5718 净光合速率显著低于南粳 5818 ($P<$

0.05),HN 处理南粳 5718 和南粳 5818 的净光合速率无显著差异($P>0.05$)。对照南粳 5718 水分利用效率显著低于南粳 5818 ($P<0.05$),LN 处理、MN 处理、HN 处理南粳 5718 水分利用效率和南粳 5818 无显著差异($P>0.05$)。对照和 HN 处理南粳 5718 的蒸腾速率和气孔导度显著高于南粳 5818 ($P<0.05$)。



不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。

图 4 不同氮素水平下南粳 5718 和南粳 5818 的光合作用参数

Fig.4 Photosynthetic parameters of Nanjing 5718 and Nanjing 5818 under different nitrogen levels

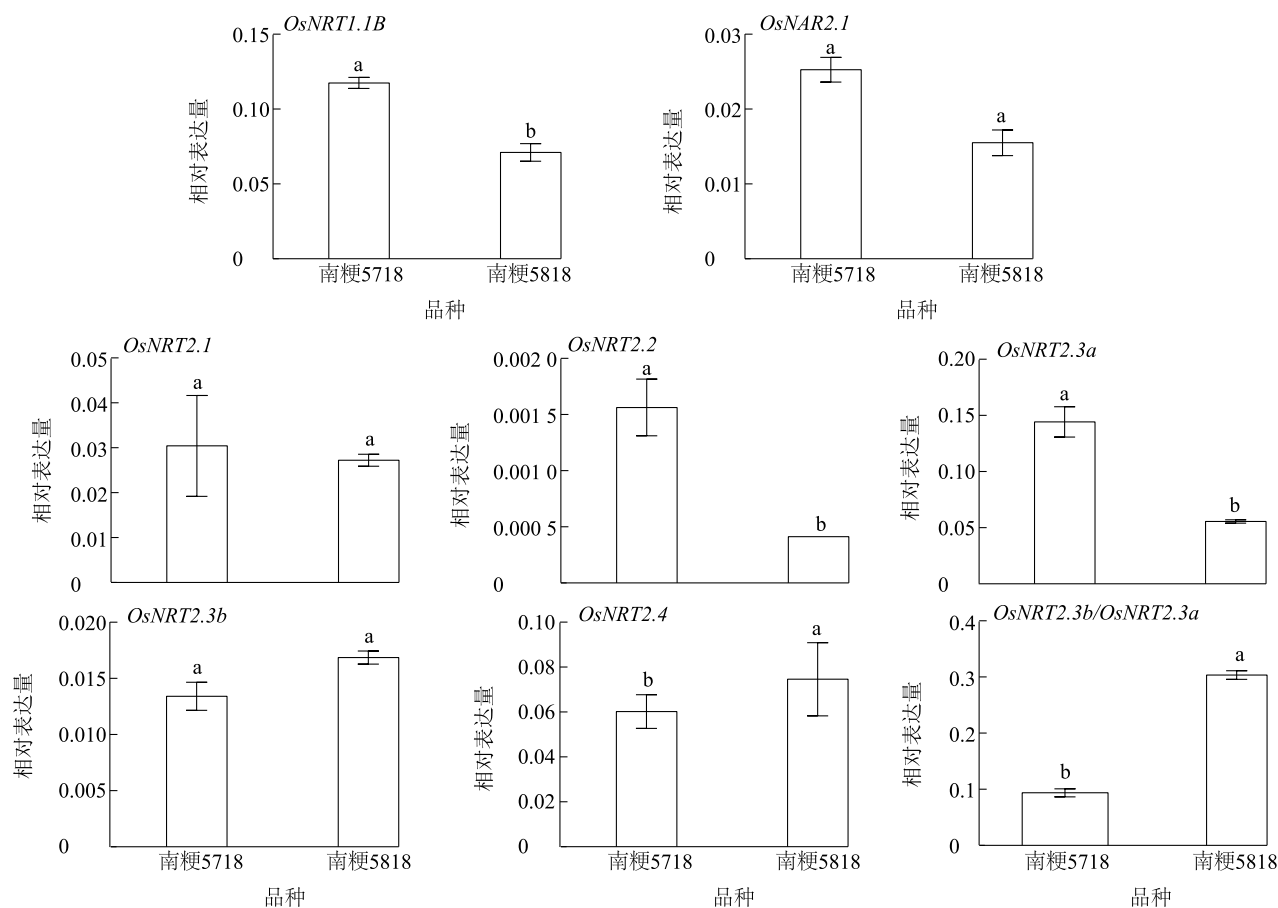
2.5 南粳 5818 和南粳 5718 氮素利用相关基因的相对表达量

水稻对氮素的吸收利用效率不仅受外界环境

影响,还与自身遗传特性有关。本研究于 2021 年检测了南粳 5718 和南粳 5818 中氮素利用相关基因 *OsNRT1.1B*、*OsNAR2.1*、*OsNRT2.1*、*OsNRT2.2*、

OsNRT2.3a、*OsNRT2.3b* 及 *OsNRT2.4* 的相对表达量。如图 5 所示,南粳 5818 的 *OsNRT1.1B*、*OsNRT2.2*、*OsNRT2.3a* 相对表达量显著低于南粳 5718 ($P<0.05$),*OsNRT2.4* 基因相对表达量显著高于南粳 5718。南粳 5718 的 *OsNRT2.3b*、*OsNAR2.1*、*OsNRT2.1* 基因相对表达量和南粳 5818

相比无显著差异 ($P>0.05$)。此外,有研究报道,水稻中 *OsNRT2.3b* 基因相对表达量与 *OsNRT2.3a* 基因相对表达量的比值提高可以促进水稻生长,提高水稻产量^[15]。本研究发现,在南粳 5818 中 *OsNRT2.3b* 相对表达量与 *OsNRT2.3a* 相对表达量的比值显著高于南粳 5718 ($P<0.05$)。



图柱上不同小写字母表示两品种间差异显著 ($P<0.05$)。

图 5 南粳 5718 和南粳 5818 氮素利用相关基因的相对表达量

Fig.5 The relative expression of nitrogen utilization related genes in Nanjing 5718 and Nanjing 5818

3 讨论

在水稻生长过程中适量施用氮肥可以保障水稻的正常生长发育^[16-21]。水稻体内的氮素吸收、转运、利用伴随着一系列能量转换和物质代谢。水稻对氮肥的吸收利用效率受到水稻品种、栽培条件、施氮量和环境条件等多方面因素的影响。

当前,中国水稻生产亟待提高氮肥利用效率,在确保高产、稳产的基础上,尽量减少氮肥施用量。不

同水稻品种对施氮量的响应存在差异^[22-23],因此明确各品种对氮肥的吸收利用机制有利于提高氮肥利用率、减少农田氮肥污染、培育高产水稻品种。研究发现,水稻产量随着施氮量的提高呈先上升后下降的趋势^[24-25]。在施氮量为 150~300 kg/hm²,南粳 5758、南粳 9108 产量呈上升趋势,当施氮量超过 300 kg/hm²,南粳 5758、南粳 9108 产量呈下降趋势^[12]。魏海燕等^[26]的研究结果表明,当施氮量超过 300 kg/hm²,早熟晚粳类型粳稻南粳 44、宁粳 1

号、宁粳3号、扬粳4038和武粳15的氮肥吸收利用率、氮肥农学利用率和光合氮素利用率随着施氮量的增加呈下降趋势。本研究发现,随着施氮量的增加,南粳5718南粳和5818的氮肥农学利用率呈下降趋势。深入了解水稻品种对氮肥的响应情况对科学施肥起着至关重要的作用,同时,也是提高水稻氮肥利用率的关键环节,从而实现良田、良种和良法配套。

全球气候变暖对农业生产造成了严重威胁^[27-29],对中国长江流域的水稻生产造成严重影响,温度变化还会改变水稻的生理特性,进而影响其氮素利用率^[30-32]。研究结果表明,在人造高温环境下,南粳9108和南粳46的SPAD值反而比低温环境下更高^[33]。但是本研究发现,与2021年相比,在2022年高温环境下南粳5718和南粳5818的SPAD值呈下降趋势。本研究结果与前人的研究结果不同,原因可能是水稻品种间差异。

高温会导致水稻产量降低^[34-38],但是部分水稻品种耐高温,在高温环境中耐高温水稻品种氮素利用率高于不耐高温品种,其分子机制有待揭示。水稻氮素利用相关基因包括 *OsNRT1.1B*、*OsNRT2.3*、*OsNAR2.1*、*OsNR2*、*OsGRF4* 和 *OsTCP19* 等,其中 *OsNRT2.3* 是影响水稻氮素吸收、利用的关键基因之一^[39-45]。水稻高亲和硝酸盐转运蛋白基因 *OsNRT2.3* 在 cDNA 库中有 2 个转录本,分别为 *OsNRT2.3a* 和 *OsNRT2.3b*。过表达 *OsNRT2.3a* 不能促进水稻对硝酸盐或氮的吸收,也不能提高氮素利用率;而过表达 *OsNRT2.3b* 可以显著提高水稻氮素利用率和产量^[41]。有研究发现,提高 *OsNRT2.3b* 表达量与 *OsNRT2.3a* 表达量的比值有助于促进水稻生长和产量提升,并且提高 *OsNRT2.3b* 的表达量可以提高水稻对高温的耐受性^[15,46]。本研究发现,在南粳5818中 *OsNRT2.3b* 相对表达量与 *OsNRT2.3a* 相对表达量的比值显著高于南粳5718 ($P < 0.05$),这可能是南粳5818氮素利用率较高的原因之一。

因此,在全球气候变暖的环境下,运用分子生物学技术探究水稻氮素利用的分子机制有助于选育氮素高效利用水稻品种,以应对高温等恶劣环境。

参考文献:

[1] 罗锡坤,李敏,张恒栋,等. 不同类型杂交稻品种在贵州兴义的高产潜力及氮肥利用特性研究[J]. 中国稻米,2023,29(5):

105-109.

- [2] 黄见良,李合松,李建辉,等. 不同杂交水稻吸氮特性与物质生产的关系[J]. 核农学报,1998,12(2):89-94.
- [3] 郭浪,肖敏,崔璨,等. 施氮量对小粒型杂交稻产量与氮素利用效率的影响[J]. 杂交水稻,2023,38(5):108-114.
- [4] 孔丽丽,尹彩侠,侯云鹏,等. 松嫩平原水稻高产高效氮肥运筹模式研究[J]. 植物营养与肥料学报,2023,29(8):1435-1448.
- [5] 张堂惠. 水稻氮素利用效率分析[J]. 南方农业,2015,9(12):63-64.
- [6] 张福锁,王激清,张卫峰,等. 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径[J]. 土壤学报,2008,45(5):915-924.
- [7] 剧成欣. 不同水稻品种对氮素响应的差异及其农艺生理性状[D]. 扬州:扬州大学,2017.
- [8] PENG S, BURESH R J, HUANG J, et al. Improving nitrogen fertilization in rice by site-specific n management[J]. Agronomy for Sustainable Development,2010,30(3):649-656.
- [9] 李姝,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):629-641.
- [10] JU C X, BURESH R J, WANG Z Q, et al. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application[J]. Field Crops Research,2015,175:47-55.
- [11] 朱盈,徐剑,范鹏,等. 2016-2020年江苏省水稻主栽品种及其产量、品质特征研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2023,44(5):12-19,30.
- [12] 赵凌,张勇,朱镇,等. 南粳系列品种氮素利用效率初探[J]. 江苏农业学报,2022,38(5):1153-1161.
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京:中国农业出版社,2000.
- [14] 吴昊,顾汉柱,王琛,等. 水稻根系与氮肥高效吸收利用关系研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(20):9-14.
- [15] ZHANG Y, IQBAL M F, WANG Y, et al. OsTBP2.1, a TATA-Binding protein, alters the ratio of *OsNRT2.3b* to *OsNRT2.3a* and improves rice grain yield[J]. International Journal of Molecular Sciences,2022,23(18):10795.
- [16] 徐富贤,熊洪,谢戎,等. 水稻氮素利用效率的研究进展及其动向[J]. 植物营养与肥料学报,2009,15(5):1215-1225.
- [17] 张蛟,陈澎军,韩继军,等. 盐逆境下施用缓释肥及其减氮处理对水稻生长、穗部性状、产量及品质的影响[J]. 江苏农业学报,2023,39(7):1483-1491.
- [18] 李圆圆,何平,茅桁. 稻田水肥管理研究进展及思考[J]. 排灌机械工程学报,2023,41(8):825-832.
- [19] 殷春渊,王书玉,刘贺梅,等. 优良食味粳稻丰产优质及氮高效协同的叶片光合生理[J]. 江苏农业科学,2023,51(17):91-97.
- [20] 陈苏春,胡静博,肖梦华,等. 农村生活再生水灌溉调控对稻田养分的影响[J]. 排灌机械工程学报,2022,40(4):411-418.
- [21] 汪帆,胡大鹏,郑玉涛,等. 减氮增钾对水稻产量品质和土壤肥力的影响[J]. 江苏农业科学,2023,51(17):86-90.
- [22] ISHIKA S, MAEKAWA M, ARITE T, et al. Suppression of tiller

- bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(1):79-86.
- [23] 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氮素吸收[J]. *土壤学报*, 2007, 44(2):266-272.
- [24] 雷荣森. 氮肥施用量对水稻产量及氮肥利用率的影响[J]. *福建农业科技*, 2023, 54(6):56-60.
- [25] 郭保卫,胡雅杰,钱海军,等. 秸秆还田下适宜施氮量提高机插稻南粳 9108 产量和群体质量[J]. *中国水稻科学*, 2015, 29(5):511-518.
- [26] 魏海燕,王亚江,孟天瑶,等. 机插超级粳稻产量品质及氮肥利用率对氮肥的响应[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(2):488-496.
- [27] PENG S, HUANG J, SHEEHY J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101:9971-9975.
- [28] PINGALI P L. Green revolution: impacts, limits, and the path ahead[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2012, 109:12302-12308.
- [29] ZHAO C, LIU B, PIAO S, et al. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2017, 114:9326-9331.
- [30] 凌霄霞,张作林,翟景秋,等. 气候变化对中国水稻生产的研究进展[J]. *作物学报*, 2019, 45(3):323-334.
- [31] WANG H, YANG Z Z, YU Y N, et al. Drought enhances nitrogen uptake and assimilation in maize roots[J]. *Agronomy Journal*, 2017, 109:39-46.
- [32] 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.
- [33] 张明静,韩 笑,胡 雪,等. 不同种植方式下温度升高对水稻产量及同化物转运的影响[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(7):1537-1552.
- [34] 黄伦霄,吴佳宏,秦鱼河,等. 穗期高温处理籼早粳 58 与周南稻杂交 $F_{2:3}$ 家系对农艺性状的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(5):103-109.
- [35] 徐 鹏,贺一哲,尤翠翠,等. 高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施研究进展[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(1):255-265.
- [36] 胡梅桦,王 明,雷干农,等. 抽穗扬花期温度对水稻产量和稻米品质的影响[J]. *湖南农业科学*, 2023(5):20-23.
- [37] 郭军伟,吴志岐,祁国梅,等. 温度升高对水稻生长及品质的影响[J]. *农业科技与信息*, 2022(6):22-25.
- [38] 张明静,韩 笑,胡 雪,等. 不同种植方式下温度升高对水稻产量及同化物转运的影响[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(7):1537-1552.
- [39] 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.
- [40] ZHANG J Y, LIU Y X, ZHANG N, et al. *NRT1.1B* is associated with root micro biotic composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37:676-684.
- [41] FAN X R, TANG Z, TAN Y W, et al. Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2016, 113(26):7118-7123.
- [42] LIU X Q, HUANG D M, TAO J Y, et al. Identification and functional assay of the interaction motifs in the partner protein OsNAR2.1 of the two-component system for high-affinity nitrate transport[J]. *New Phytologist*, 2014, 204(1):74-80.
- [43] 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, 10:5207.
- [44] LI S, TIAN Y H, WU K, et al. Modulating plant growth metabolism coordination for sustainable agriculture[J]. *Nature*, 2018, 560(7720):595-600.
- [45] LIU Y Q, WANG H R, JIANG Z M, et al. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice[J]. *Nature*, 2021, 590(7847):600-605.
- [46] ZHANG Y, TATEISHI-KARIMATA H, ENDOH T, et al. High-temperature adaptation of an *OsNRT2.3* allele is thermoregulated by small RNAs[J]. *Science Advances*, 2022, 8(47). DOI: 10.1126/sciadv.adc9785.

(责任编辑:成纾寒)