



俞施龙, 张明静, 王光华, 赵金标, 陈远杰, 陈宇琪, 黄丽芬. 高温下减氮对水稻化学计量特征和非结构性碳水化合物分配的影响[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(03): 71-84.

YU Shilong, ZHANG Mingjing, WANG Guanghua, ZHAO Jinbiao, CHEN Yuanjie, CHEN Yuqi, HUANG Lifan. Effect of nitrogen reduction under high temperature on the stoichiometric characteristics and non structural carbohydrate allocation in rice[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(03): 71-84.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2025.03.07

## 高温下减氮对水稻化学计量特征和非结构性碳水化合物分配的影响

俞施龙 张明静 王光华 赵金标 陈远杰 陈宇琪 黄丽芬\*

(扬州大学 农学院/江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州, 225009)

**摘要** 为探究减施化肥与有机肥在始穗期高温胁迫下对水稻化学计量特征和非结构性碳水化合物分配的影响,在水稻始穗期设置常温(NT)、中度高温(较常温提高2℃,MT)和极端高温(较常温提高5℃,HT)3种温度处理,以及化肥全量施肥(CF),有机肥全量施肥(OF),CF减施20%(−20%CF)和OF减施20%(−20%OF)4种施肥方式。探究不同温度和不同施肥方式互作对水稻各器官氮、磷、钾化学计量特征以及非结构性碳水化合物(NSC)分配的影响。结果表明:施肥方式和温度处理间的互作效应对水稻化学计量特征及NSC质量分数的影响达到极显著水平( $P < 0.01$ )。中度高温环境下,与CF相比,OF处理提高了水稻茎叶穗的氮质量分数;−20%OF处理提高了叶和茎中的钾质量分数,并且提高了茎叶穗的K:P;−20%CF处理提高了茎和穗的磷质量分数,同时也提高了成熟期籽粒NSC质量分数。极端高温环境下,水稻茎叶穗的N:P均 $< 14$ ,−20%OF处理水稻茎叶穗的N:P最大,−20%CF较CF处理降低了茎叶穗N:K。相关性分析表明,穗部中的N:K、茎秆中的K:P和茎鞘中NSC转运速率与产量呈显著正相关。综上所述,在极端高温下,适量施有机肥可缓解水稻氮素限制、利于NSC转运与提高产量;而中度高温下,适量施有机肥及减施化学氮肥有利于茎叶穗化学计量特征值的优化并且增加籽粒NSC质量分数。

**关键词** 高温胁迫; 化学计量特征; 非结构性碳水化合物; 源库关系

中图分类号 S365

文章编号 1007-4333(2025)03-0071-14

文献标志码 A

## Effect of nitrogen reduction under high temperature on the stoichiometric characteristics and non-structural carbohydrate allocation in rice

YU Shilong, ZHANG Mingjing, WANG Guanghua, ZHAO Jinbiao, CHEN Yuanjie, CHEN Yuqi, HUANG Lifan\*

(Agricultural College/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

**Abstract** The study aimed to investigate the effects of reducing the application of chemical fertilizers and

收稿日期: 2024-06-11

基金项目: 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项(BE2022425); 2024年江苏省研究生科研与实践创新计划项目(MX120230751)

第一作者: 俞施龙(ORCID: 0009-0005-9045-4173), 硕士研究生, E-mail: MX120220718@stu.yzu.edu.cn

通讯作者: 黄丽芬(ORCID: 0000-0002-0520-7954), 教授, 主要从事作物栽培生理生态研究, E-mail: lfhuang@yzu.edu.cn

organic fertilizers on the chemical stoichiometry and non-structural carbohydrate allocation of rice under high temperature stress during the earing stage. In the experiment, three temperature treatments were set during the heading period of rice: normal temperature (NT), moderate high temperature (2 °C higher than normal temperature, MT), and extremely high temperature (5 °C higher than normal temperature, HT). Meanwhile, four fertilization methods were studied, which were full fertilization of chemical fertilizer (CF), full fertilization of organic fertilizer (OF), reducing application by 20% compared to CF (−20%CF) and reducing application by 20% compared to OF (−20%OF). The effects of the interaction between temperature and fertilization method on the stoichiometric characteristics of nitrogen, phosphorus, and kalium in various organs of rice, as well as the allocation of non-structural carbohydrate (NSC) were analyzed. The results showed that the interaction effect between fertilization method and temperature treatment had a highly significant impact ( $P < 0.01$ ) on the stoichiometric characteristics and NSC mass fraction of rice. Under moderate high temperature condition, compared with CF, OF treatment increased the nitrogen mass fraction of rice stems, leaves, and grains. −20%OF treatment increased the kalium mass fraction in leaves and stems, and also increased the K:P ratio of stems, leaves, and grains. −20%CF treatment increased the phosphorus mass fraction of stems and grains, as well as the NSC mass fraction of mature grains. Under extreme high temperature conditions, the N:P ratio of rice stems, leaves, and grains is less than 14. Compared with CF, −20%CF, and OF treatments, the N:P ratio of rice stems, leaves, and grains is the highest in −20%OF treatment, indicating that −20%OF treatment can alleviate the N limitation faced by rice nutrient absorption process. At the same time, under extremely high temperature condition, −20%CF reduces the N:K ratio of stems, leaves, and grains compared to CF. Relevant analysis shows that N:K in the grain, K:P in the stem, and NSC transport rate in the stem sheath are significantly positively correlated with yield. In summary, under extremely high temperatures, moderate application of organic fertilizer can alleviate nitrogen limitation in rice, and facilitate NSC transport and actual yield; Under moderate high temperatures, moderate application of organic fertilizer and reduced application of chemical nitrogen fertilizer are beneficial for optimizing the stoichiometric characteristic values of stems, leaves, and grains and increasing the NSC mass fraction of grains.

**Keywords** high temperature stress; stoichiometric characteristics; non-structural carbohydrate; source-sink relationship

水稻是中国最重要的粮食作物之一,具有适应高温和短日照生态环境的特性<sup>[1]</sup>,但水稻生长发育有一定的适温范围。水稻孕穗至抽穗开花期间,出现日平均温度30 °C以上、日最高温度35 °C以上并且相对湿度低于70%的情况称为高温胁迫<sup>[2]</sup>。高温胁迫会导致水稻花粉难以飞散,柱头失去授粉能力,同时茎鞘非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)运输受阻,结实率下降,最终严重减产,甚至绝收<sup>[3]</sup>。在中国过去的50年里,长江流域发生了多起严重热害事件,其中2013年夏天的高温导致长江流域约30%水稻小穗不育,这是当年产量损失的主要原因<sup>[4]</sup>。此外,先前有研究表明,高温胁迫不利于植物生长发育,影响淀粉和蔗糖的合成及运输,最终影响源库关系<sup>[5]</sup>。因此,探索减轻水稻热害的有效措施对于保障粮食安全具有十分重要的意义。

中国的氮肥生产量和消费量居世界首位<sup>[6]</sup>,中国水稻氮肥平均用量较世界平均用量高出75%左右<sup>[7]</sup>,而氮肥利用率仅为30%~35%<sup>[8]</sup>,远远低于世界平均水平。周江明等<sup>[9]</sup>在浙江江山单季籼稻田研究表明当平均用氮量为240 kg/m<sup>2</sup>时减氮15%~25%,水稻产量比不减氮的增产27%左右。王道中等<sup>[10]</sup>发现减量施肥可以促进氮素从茎、叶、根部向谷粒的转移,可以使减量施肥下的作物在中高肥力土壤上氮素回收率提高9.99%~16.52%,中低肥力水平土壤上可以提高6.00%~12.15%。与施用化肥相比,施用有机肥更加环保,其富含大量有益菌和作物所需的微量元素,能更好地改善土壤微生物群落数量与结构,促进土壤健康<sup>[11-12]</sup>,但大规模农田施用有机肥,肥料成本高、经济效益低。目前在水稻、小麦、玉米、油菜、番茄、黄瓜和甜瓜等多种大宗作物和大宗蔬菜上已开展了大量有关减氮与有

机替代化学氮肥的研究<sup>[13-15]</sup>。然而,关于极端高温胁迫下水稻氮肥运筹的研究相对较少。

植物在生长发育阶段可获得的营养资源十分有限,必须合理配置有限的养分以增强适应能力。化学计量学是研究植物体内元素分配特征及各元素间相互作用机制的一门学科,体现了植物对养分的需求和依赖<sup>[16]</sup>。氮(N)、磷(P)、钾(K)是植物生长所需的基本元素,在养分循环、能量流动和生态系统功能的维持方面具有关键作用<sup>[17]</sup>,其化学计量特征能够反映植物对各器官营养元素的分配及相互作用关系,钾元素使植株适应外界环境的能力增强,但以往的研究往往忽略钾元素的化学计量特征<sup>[18]</sup>。非结构性碳水化合物是植物初级和次生代谢的主要底物,主要成分包括可溶性糖、淀粉、果聚糖、低聚糖、糖醇、脂类和氨基酸,其中可溶性糖和淀粉是植物NSC的主要形式<sup>[19]</sup>。当处于逆境条件下,植物体内现有的NSC不足以维持植株生长发育、呼吸代谢及防御,储存的NSC作为缓冲物质开始水解以调节植株平衡状态,体内NSC浓度降低到一定程度时植物便会死亡<sup>[20]</sup>。氮磷钾与NSC作为水稻体内的重要营养物质,他们在源库方面的分配占比是否平衡,可评价水稻整体对于逆境的适应性。

当前研究较多关注稻田土壤之间的C:N:P,对于植株本身N、P、K之间的比例特征极少涉及。同时也有很多针对水稻NSC的探索,如一些学者认为外源氮输入增加了土壤中N有效性,缓解了植物的N限制。然而,持续增加的N供应加剧了植物C、N、P比例失衡<sup>[21]</sup>,进而改变植物NSC合成与周转过程,影响植物生存、生长和适应环境的能力<sup>[22]</sup>。但将NSC与氮磷钾化学计量特征联系起来的亦很少。本研究拟以减氮为出发点,结合高温热害条件,比较化肥与有机肥、减量与全量施肥对于水稻产量、氮磷钾化学计量特征与NSC分配的差异,以期水稻对抗高温逆境进行合理施肥提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试水稻品种为‘南粳9108’,迟熟中粳稻,在江苏省农业科学院粮食作物研究所培育。全生育期为150 d左右,该品种在江苏省中部地区广泛种植。

### 1.2 水稻栽培及管理

试验采用盆栽处理,于2019年5月—2020年11月在江苏省扬州市扬州大学农学院试验田进行。该试验田为亚热带季风气候,年平均气温14.80~15.30℃,年平均降水量961~1 048 mm,年日照时数2 305.6 h左右,无霜期227 d左右。在5月24日进行水稻育秧,28 d(6月21日)后将幼苗(四叶期)移栽至盆栽中(直径为30 cm,高度为28 cm),每盆3穴,每穴3株苗(3穴呈三角分布,选取大小相近3株移栽)。盆栽中装满过筛土,移栽前加水浸透土壤。盆栽土基本肥力为pH 6.03、有机质25.5 g/kg、速效氮120.6 mg/kg、速效磷59.0 mg/kg、速效钾68.8 mg/kg。

试验设4种肥料模式:CF(化肥全量施用)、-20%CF(CF减施20%)、OF(有机肥全量施用)和-20%OF(OF减施20%)。基肥:CF施尿素2 g/盆、磷酸二氢钾1 g/盆,OF施有机肥29.96 g/盆;分蘖肥(6月28日):CF施尿素1 g/盆;促花肥(7月25日):CF施尿素1 g/盆、磷酸二氢钾1 g/盆;保花肥(8月10日):CF施尿素1 g/盆,OF施有机肥12.54 g/盆。-20%CF处理基肥、分蘖肥、促花肥、保花肥较CF均减少20%, -20%OF处理基肥、分蘖肥、促花肥、保花肥较OF均减少20%。试验使用的有机肥(有机质>45%, N+P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>+K<sub>2</sub>O>7%, 纯氮含量5.5%)来源于中国联华健康产业集团有限公司。

温度管理分为3个处理:常温(NT)、中度高温(MT,较常温高2℃)和极端高温(HT,较常温高5℃)具体方案如表1所示。当水稻生长至始穗期(10%稻穗露出剑叶叶鞘),每个处理标记每穴分蘖数和抽穗一致的水稻盆栽,各选择16盆移入人工气候实验室(面积为24 m<sup>2</sup>)内进行温度处理。气候室可模拟自然界温度变化规律,进行恒定控制和渐变控制,常温处理日均温、日最极端高温胁迫温度、日最低温的设置参考2010—2020年扬州市气象局发布的同日温度均值。每3 h自动调节至设定温度,设定湿度为(70±5)%,CO<sub>2</sub>浓度为(380±20) μmol/mol,设置光照与外界保持一致。每处理16盆,时间为14 d,处理结束后将其搬至室外,至成熟期收获。全过程进行病虫害精细化防治,保持2 cm左右的水层至成熟,成熟时悬挂防鸟网,避免产量损失,其余均按常规栽培措施进行。

表1 人工气候室温度处理  
Table 1 Artificial climate chamber temperature treatment ℃

| 处理<br>Treatment | 日期<br>Time | 2:00—<br>5:00 | 5:00—<br>8:00 | 8:00—<br>11:00 | 11:00—<br>14:00 | 14:00—<br>17:00 | 17:00—<br>20:00 | 20:00—<br>23:00 | 23:00—<br>2:00 | 均值<br>Mean<br>value |
|-----------------|------------|---------------|---------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|---------------------|
| NT              | 8月20日—31日  | 26.0          | 26.0          | 30.0           | 31.0            | 32.5            | 31.0            | 30.0            | 26.0           | 29.2                |
|                 | 9月1日—3日    | 22.0          | 22.5          | 27.0           | 29.0            | 31.5            | 29.0            | 27.0            | 24.0           | 26.5                |
| MT              | 8月20日—31日  | 28.0          | 28.0          | 32.0           | 33.0            | 34.5            | 33.0            | 32.0            | 28.0           | 31.1                |
|                 | 9月1日—3日    | 24.0          | 24.5          | 29.0           | 31.0            | 33.5            | 31.0            | 29.0            | 26.0           | 28.5                |
| HT              | 8月20日—31日  | 31.0          | 31.0          | 35.0           | 36.0            | 37.5            | 36.0            | 35.0            | 31.0           | 34.1                |
|                 | 9月1日—3日    | 27.5          | 27.5          | 32.0           | 34.0            | 36.5            | 34.0            | 32.0            | 29.0           | 31.6                |

注:NT,常温处理;MT,中度高温处理;HT,极端高温处理。下同。  
Note: NT, normal temperature treatment; MT, moderate high temperature treatment; HT, extreme high temperature treatment. The same below.

1.3 测定项目和方法

1.3.1 产量测定

在作物成熟期,从每个处理中收获8盆水稻以测产量。同时测量结实率、每穗粒数、单株穗数、千粒重、谷草比和收获指数。谷草比和收获指数<sup>[23]</sup>计算公式如下:

谷草比 =  $\frac{\text{穗重}}{\text{茎秆重} + \text{叶片重}}$  (1)

收获指数 =  $\frac{\text{穗重}}{\text{整株重}}$  (2)

1.3.2 干物质测定

在抽穗期和成熟期进行取样,每次取3穴,剪掉水稻根部,将茎秆和穗部分开放入信封袋并在烘箱中105℃下杀青30 min,然后调整烘箱温度到80℃烘72 h至恒重。分别测定并记录茎秆和穗的干物质重量。

1.3.3 水稻主要营养元素(N、P、K)质量分数的测定

取水稻抽穗期和成熟期的植株样品烘干粉碎,用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>联合消煮法消煮后,测定氮磷钾的质量分数。用半微量开氏法测定植株氮元素,用火焰光度计法测定植株钾元素,用钒钼黄比色法测定植株磷元素<sup>[24]</sup>。

1.3.4 水稻籽粒和茎鞘非结构性碳水化合物的测定

取0.1 g烘干后的样品(通过100目筛)放入

10 mL离心管中,倒入8 mL 80%乙醇,80℃水浴3 min;在25℃下以3 000 r/min离心15 min,收集上清液,重复提取2次;将上清液合并。取上清液0.4 mL,加入2 mol/L NaOH 0.2 mL,沸水浴5 min;冷却后加入30% HCl 2.8 mL和0.1%间苯二酚0.8 mL,100℃水浴10 min。冷却后在480 nm处测量吸收值。绘制蔗糖的标准曲线,计算样品的干重。采用蒽酮比色法<sup>[25]</sup>测定提取物中可溶性糖和淀粉的浓度。然后通过使用酶标仪(Nano Quant, infinite M200, Tecan, Switzerland)在620 nm处测定样品的吸光度。NSC含量为可溶性糖和淀粉含量的总和。

1.3.5 茎鞘NSC转运率计算方法

茎鞘NSC转运率计算公式如下:

茎鞘NSC转运率 =  $\frac{\text{抽穗期茎鞘NSC含量} \times \text{抽穗期茎鞘干重} - \text{成熟期茎鞘NSC含量} \times \text{成熟期茎鞘干重}}{\text{抽穗期茎鞘NSC含量} \times \text{抽穗期茎鞘干重}} \times 100\%$  (3)

1.4 数据处理

运用SPSS 23.0数据分析软件进行方差分析,采用Origin 2018和Excel 2016绘制图表。图表中数据为平均值±标准误。双因素方差分析用于测试温度与施肥方式对产量、氮磷钾质量分数、N:P、N:K、K:P以及可溶性糖、淀粉、蔗糖、NSC质量分数和转运率的影响,多重比较采用Tukey法。Pearson相关性分析用于确定N:P、N:K、K:P、

NSC与产量及其构成因素之间的相关性。

## 2 结果与分析

### 2.1 高温下减氮对水稻产量及其构成因素的影响

除施肥方式对谷草比影响不显著外,水稻产量及其构成元素均受施肥方式和温度处理的显著( $P<0.05$ )或极显著( $P<0.01$ )影响;除实际产量受施肥方式和温度处理的互作效应不显著外,其余均达显著( $P<0.05$ )或极显著( $P<0.01$ )水平。如表2所示,无论常温还是中度高温处理,均以CF处理的产量最高,但极端高温处理后,−20%OF产量最大。结实率、谷草比、收获指数和实际产量随温度的升高而下降,以结实率尤为明显。方差分析表明结实率受温度影响最大,这与王明等<sup>[26]</sup>的研究结果一致。与常温相比,极端高温处理后,有机肥施用无论全量还是减量千粒重都显著下降( $P<0.05$ )。与CF相比,每穗粒数在−20%CF方式下中度高温与极端高温处理后增幅分别为76.41%和10.43%;与OF相比,每穗粒数在−20%OF方式下在中度高温与极端高温条件下增幅分别为1.82%和22.96%。由此可见,减氮处理的水稻产量在中度高温和极端高温条件下与全量施肥相比没有显著降低的原因在于虽然结实率减少,但每穗粒数在增加。

### 2.2 高温下减氮对水稻成熟期不同器官氮磷钾质量分数和化学计量比的影响

温度处理、施肥方式和温度处理间的互作效应对成熟期水稻茎秆、叶片、穗部的氮磷钾质量分数的影响均达极显著水平( $P<0.01$ )。如图1所示,中度高温处理后,抽穗期水稻各器官氮质量分数均以OF处理的最高;极端高温条件下,水稻茎秆氮质量分数最高的为CF处理而叶片氮质量分数最高的为OF处理。表明有机肥在中度高温环境中的施用有利于水稻不同器官对氮素的积累。2种高温条件下,全量施肥叶片磷质量分数显著( $P<0.05$ )高于减量施肥;但与CF相比,中度高温环境下,−20%CF茎秆和穗部磷质量分数分别提高了2.57%和13.65%。随着温度升高,茎秆钾质量分数均表现为NT>MT>HT,且与常温相比,2种高温条件下−20%CF、OF、−20%OF处理差异显著( $P<0.05$ );中度高温处理下,−20%CF较CF茎秆含钾量提高了5.87%,−20%OF较OF茎秆含钾量提高了3.78%;常温与中度升温条件下,叶片钾质

量分数均呈现出−20%CF>CF、−20%OF>OF的趋势,表明中度高温条件下减量施用有机肥对钾元素在茎和叶的积累有促进作用。

为探究水稻生长过程中的养分限制因素以及不同施肥处理对其是否具有缓解效应,对水稻各器官氮磷钾比值进行分析(表3)。施肥方式和温度处理以及它们间的互作效应对水稻化学计量特征的影响达到极显著水平( $P<0.01$ )。水稻茎叶穗N:P总体上均<14,说明水稻生长受到N限制。在极端高温条件下,−20%OF与其它处理相比提高了水稻茎叶穗的N:P,一定程度上缓解了水稻养分吸收过程中面临的N限制。中度高温条件,CF与−20%CF处理,穗部N:K>2.1、K:P<3.4,说明其受到K限制;中度高温条件,−20%OF较OF处理降低茎叶穗N:K,降幅分别为26.67%、38.52%和17.68%;中度高温环境下,与CF相比,−20%OF处理提高了茎叶穗的K:P,增幅分别为55.83%、46.1%和108.06%。极端高温条件,−20%CF处理叶片K:P较CF、OF和−20%OF处理分别提高了76.65%、65.32%和13.92%。可见中度高温下,适量施有机肥有利于茎叶穗化学计量特征值的优化。

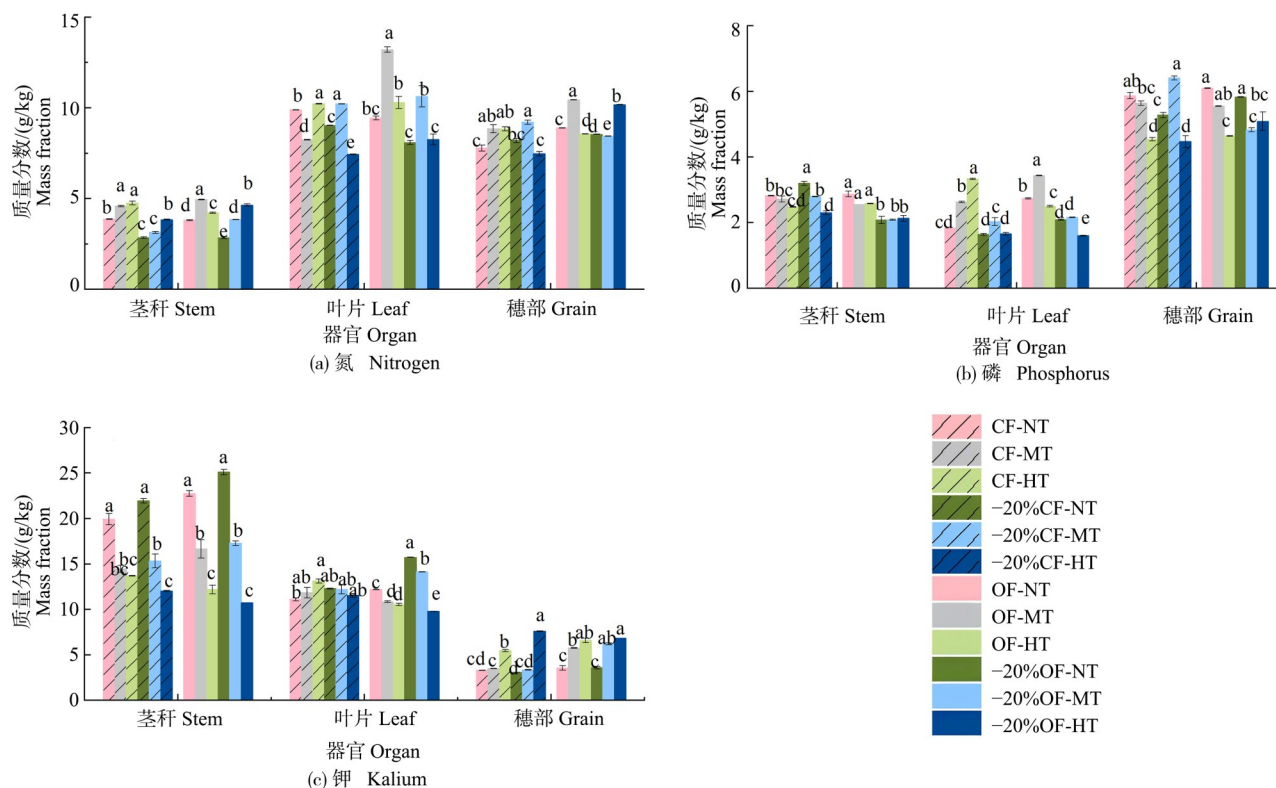
### 2.3 高温下减氮对水稻抽穗期和成熟期籽粒NSC的影响

籽粒蔗糖、可溶性糖、淀粉和NSC质量分数均受施肥方式和温度处理以及施肥方式和温度处理互作效应的极显著影响( $P<0.01$ )。如图2(a)所示,中度高温条件下,−20%OF比OF处理籽粒蔗糖质量分数在抽穗期和成熟期分别提高了16.91%、52.59%。可溶性糖是水稻的主要能量和碳源,抽穗期随着温度增加,籽粒可溶性糖质量分数持续降低;成熟期,随着温度的升高,水稻籽粒中的可溶性糖质量分数先增加后降低,且中度高温处理下尤其在成熟期−20%OF处理增加效果最明显,较CF、−20%CF、OF处理分别增加了17.59%、37.75%和11.99%(图2(b))。无论是抽穗期还是成熟期,OF与−20%OF在极端高温条件下淀粉质量分数都无显著差异(图2(c))。成熟期常温和中度高温条件下,−20%CF较CF处理籽粒NSC质量分数分别提高了12.37%和7.29%(图2(d))。表明中度高温下,−20%OF相较于OF利于成熟期籽粒蔗糖和可溶性糖积累,−20%CF相较于CF利于成熟期籽粒NSC积累。

表 2 高温下减氮对水稻产量及其构成因素的影响  
Table 2 Effects of nitrogen reduction application of fertilizer on yield of rice and its constituent under high temperatures

| 施肥处理<br>Fertilizer<br>treatment | 温度处理<br>Temperature<br>treatment | 穗数/穴<br>No. spikes per<br>hole | 每穗粒数<br>No. of grains per<br>spike | 千粒重/g<br>1 000-grain<br>weight | 结实率/%<br>Seed setting rate | 谷草比<br>Grain-to-straw<br>ratio | 收获指数<br>Harvest index | 实际产量/<br>(g/穴)<br>Actual yield |
|---------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|------------------------------------|--------------------------------|----------------------------|--------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| CF                              | NT                               | 14.50±0.50a                    | 116.00±5.00bc                      | 26.73±0.24ab                   | 74.00±3.00a                | 1.08±0.02a                     | 0.52±0.00a            | 30.94±2.98a                    |
|                                 | MT                               | 14.00±0.00a                    | 97.50±2.50c                        | 27.23±0.08ab                   | 26.50±0.50b                | 0.57±0.02b                     | 0.36±0.01b            | 13.10±2.29b                    |
|                                 | HT                               | 12.00±0.00b                    | 105.50±5.50bc                      | 24.32±1.09bc                   | 5.50±0.50c                 | 0.26±0.02cd                    | 0.20±0.01cd           | 5.65±1.52b                     |
| -20%CF                          | NT                               | 13.00±0.00ab                   | 112.00±2.00bc                      | 25.98±0.76ab                   | 66.50±4.50a                | 1.22±0.02a                     | 0.55±0.00a            | 24.88±1.88a                    |
|                                 | MT                               | 10.00±0.00c                    | 172.00±1.00a                       | 27.90±0.10a                    | 5.00±1.00c                 | 0.36±0.06c                     | 0.26±0.03c            | 9.54±1.05b                     |
|                                 | HT                               | 11.50±0.50bc                   | 116.50±0.50b                       | 21.75±0.66c                    | 2.50±0.50c                 | 0.19±0.00d                     | 0.16±0.00d            | 5.63±1.08b                     |
| OF                              | NT                               | 17.50±0.50a                    | 141.00±1.00a                       | 25.11±0.11a                    | 76.78±0.23a                | 1.43±0.08a                     | 0.59±0.01a            | 28.18±0.82a                    |
|                                 | MT                               | 15.00±1.00ab                   | 110.00±2.00bc                      | 25.91±0.07a                    | 8.63±1.36b                 | 0.27±0.00b                     | 0.21±0.00b            | 8.61±0.01b                     |
|                                 | HT                               | 17.50±0.50a                    | 98.00±5.00c                        | 5.00±5.00b                     | 0.09±0.04b                 | 0.18±0.01b                     | 0.15±0.00b            | 4.82±0.00b                     |
| -20%OF                          | NT                               | 13.50±0.50b                    | 137.50±4.50ab                      | 22.64±0.22a                    | 71.69±6.29a                | 1.17±0.20a                     | 0.53±0.04a            | 22.23±3.42a                    |
|                                 | MT                               | 15.50±0.50ab                   | 112.00±9.00bc                      | 30.03±0.74a                    | 5.75±2.59b                 | 0.25±0.03b                     | 0.20±0.02b            | 7.30±0.00b                     |
|                                 | HT                               | 13.00±1.00b                    | 120.50±4.50abc                     | 4.01±0.01b                     | 0.10±0.00b                 | 0.14±0.01b                     | 0.12±0.01b            | 5.72±0.00b                     |

注:CF,化肥全量施肥;-20%CF,CF减施化肥20%;OF,有机肥全量施肥,-20%OF,OF有机肥减施20%。数据采用Tukey法进行差异显著性检验,以平均值±标准差表示。同列数据不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ),相同字母表示差异不显著( $P>0.05$ )。下同。  
Note: CF, fertilizer is fully applied; -20%CF, reducing nitrogen fertilizer application by 20% compared to CF; OF, full fertilization of organic fertilizer; -20%OF, 20% reduction in fertilizer application compared to OF. The data was subjected to Tukey's method for significance testing, expressed as mean±standard deviation. Within the same column, different letters represent significant differences ( $P<0.05$ ), while the same letters represent no significant differences ( $P>0.05$ ). The same below.



CF-NT, 常温下化肥全量施用; CF-MT, 中度高温下化肥全量施用; CF-HT, 极端高温下化肥全量施用; -20%CF-NT, 常温下减施20%化肥; -20%CF-MT, 中度高温下减施20%化肥; -20%CF-HT, 极端高温下减施20%化肥; OF-NT, 常温下有机肥全量施用; OF-MT, 中度高温下有机肥全量施用; OF-HT, 极端高温下有机肥全量施用; -20%OF-NT, 常温下减施20%有机肥; -20%OF-MT, 中度高温下减施20%有机肥; -20%OF-HT, 极端高温下减施20%有机肥。不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 相同字母表示差异不显著 ( $P > 0.05$ )。下同。

CF-NT, fertilizer is fully applied at normal temperature; CF-MT, fertilizer is fully applied at moderate high temperature; CF-HT, fertilizer is fully applied at extreme high temperature; -20%CF-NT, reduce fertilizer application by 20% at normal temperature; -20%CF-MT, reduce fertilizer application by 20% at moderate high temperature; -20%CF-HT, reduce fertilizer application by 20% at extreme high temperatures; OF-NT, organic fertilizer is fully applied at normal temperature; OF-MT, organic fertilizer is fully applied at moderate high temperature; OF-HT, organic fertilizer is fully applied at extreme high temperature; -20%OF-NT, reduce organic fertilizer application by 20% at normal temperature; -20%OF-MT, reduce organic fertilizer application by 20% at moderate high temperature; -20%OF-HT, reduce organic fertilizer application by 20% at extreme high temperature. Different letters represent significant differences ( $P < 0.05$ ), while the same letters represent no significant differences ( $P > 0.05$ ). The same below.

图1 高温下减氮对成熟水稻各器官氮磷钾质量分数的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen reduction application of fertilizer on N, P and K mass fractions in mature rice organs under high temperatures

## 2.4 高温下减氮对水稻抽穗期和成熟期茎鞘NSC的影响

茎鞘中蔗糖、可溶性糖、淀粉和NSC质量分数均受施肥方式和温度处理的极显著影响 ( $P < 0.01$ ); 除成熟期茎鞘蔗糖质量分数受施肥方式和温度处理的交互效应不显著外, 其余均达极显著水平 ( $P < 0.01$ )。抽穗期2种高温处理与常温相比显著降低茎鞘蔗糖质量分数 ( $P < 0.05$ ), 成熟期经极端高温处理后茎鞘蔗糖和可溶性糖质量分数均表现为 -20%OF > OF (图3(a)~(b))。中度高温与极端高温条件下, 抽穗期淀粉质量分数为 CF >

-20%CF、OF > -20%OF。不同施肥方式, 抽穗期水稻茎鞘NSC质量分数表现为 NT > HT > MT, 经极端高温处理后与对经常温相比, CF、-20%CF、OF、-20%OF茎鞘NSC质量分数明显下降, 分别为下降53.51%、67.09%、54.10%和62.71% (图3(d))。

NSC转运率是指水稻茎鞘中的非结构性碳水化合物向籽粒的转运, NSC转运率受施肥方式和温度处理以及施肥方式和温度处理交互效应的显著 ( $P < 0.05$ ) 或极显著 ( $P < 0.01$ ) 影响。如图4所示, 常温条件下茎鞘NSC转运率的大小, 依次表现为 -20%OF > OF >

表3 高温下减氮对水稻成熟期各器官氮磷钾化学计量比的变化特征  
Table 3 Changes in the stoichiometric ratios of nitrogen, phosphorus, and potassium in various organs of rice during the mature stage under high temperature and nitrogen reduction

| 施肥处理<br>Fertilizer<br>treatment | 温度处理<br>Temperature<br>treatment | 穗部<br>Grain |             |            | 茎秆<br>Stem |             |             | 叶片<br>Leaf  |              |            |
|---------------------------------|----------------------------------|-------------|-------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|--------------|------------|
|                                 |                                  | N:P         | N:K         | K:P        | N:P        | N:K         | K:P         | N:P         | N:K          | K:P        |
| CF                              | NT                               | 1.33±0.05d  | 2.36±0.07b  | 0.56±0.01c | 1.37±0.00c | 0.19±0.01b  | 7.05±0.20a  | 5.38±0.00a  | 0.89±0.01a   | 6.03±0.07b |
|                                 | MT                               | 1.57±0.02bc | 2.53±0.06ab | 0.62±0.01c | 1.68±0.04b | 0.32±0.01a  | 5.32±0.03b  | 3.13±0.02c  | 0.70±0.03cd  | 4.49±0.19c |
|                                 | HT                               | 1.95±0.00a  | 1.62±0.06c  | 1.20±0.04b | 1.92±0.04a | 0.35±0.01a  | 5.52±0.03b  | 3.07±0.03c  | 0.78±0.01abc | 3.94±0.04c |
| -20%CF                          | NT                               | 1.55±0.00bc | 2.67±0.05a  | 0.58±0.01c | 0.89±0.03e | 0.13±0.00c  | 6.86±0.06a  | 5.51±0.12a  | 0.73±0.00bcd | 7.50±0.12a |
|                                 | MT                               | 1.44±0.00cd | 2.75±0.02a  | 0.52±0.00c | 1.12±0.02d | 0.21±0.01b  | 5.49±0.29b  | 5.05±0.29ab | 0.84±0.03ab  | 6.02±0.11b |
|                                 | HT                               | 1.68±0.04b  | 0.98±0.01d  | 1.71±0.06a | 1.67±0.06b | 0.32±0.00a  | 5.23±0.11b  | 4.48±0.09b  | 0.65±0.01d   | 6.96±0.29a |
| OF                              | NT                               | 1.46±0.01b  | 2.50±0.17a  | 0.59±0.04c | 1.33±0.03d | 0.17±0.00cd | 7.94±0.37b  | 3.45±0.01c  | 0.77±0.01c   | 4.45±0.02d |
|                                 | MT                               | 1.88±0.00a  | 1.81±0.01b  | 1.04±0.00b | 1.94±0.00b | 0.30±0.02b  | 6.53±0.40bc | 3.86±0.06bc | 1.22±0.02a   | 3.17±0.01f |
|                                 | HT                               | 1.84±0.00a  | 1.30±0.05c  | 1.42±0.06a | 1.63±0.01c | 0.35±0.02b  | 4.72±0.20c  | 4.11±0.17c  | 0.98±0.04b   | 4.21±0.01e |
| -20%OF                          | NT                               | 1.47±0.00b  | 2.38±0.10a  | 0.62±0.03c | 1.37±0.04d | 0.11±0.00d  | 12.08±0.5a  | 3.88±0.09c  | 0.51±0.01d   | 7.54±0.07a |
|                                 | MT                               | 1.75±0.02a  | 1.36±0.02bc | 1.29±0.01a | 1.85±0.01b | 0.22±0.00c  | 8.29±0.19b  | 4.93±0.30ab | 0.75±0.04c   | 6.56±0.04b |
|                                 | HT                               | 2.01±0.11a  | 1.49±0.00bc | 1.35±0.07a | 2.18±0.07a | 0.43±0.01a  | 5.03±0.21c  | 5.16±0.21a  | 0.84±0.03bc  | 6.11±0.03c |

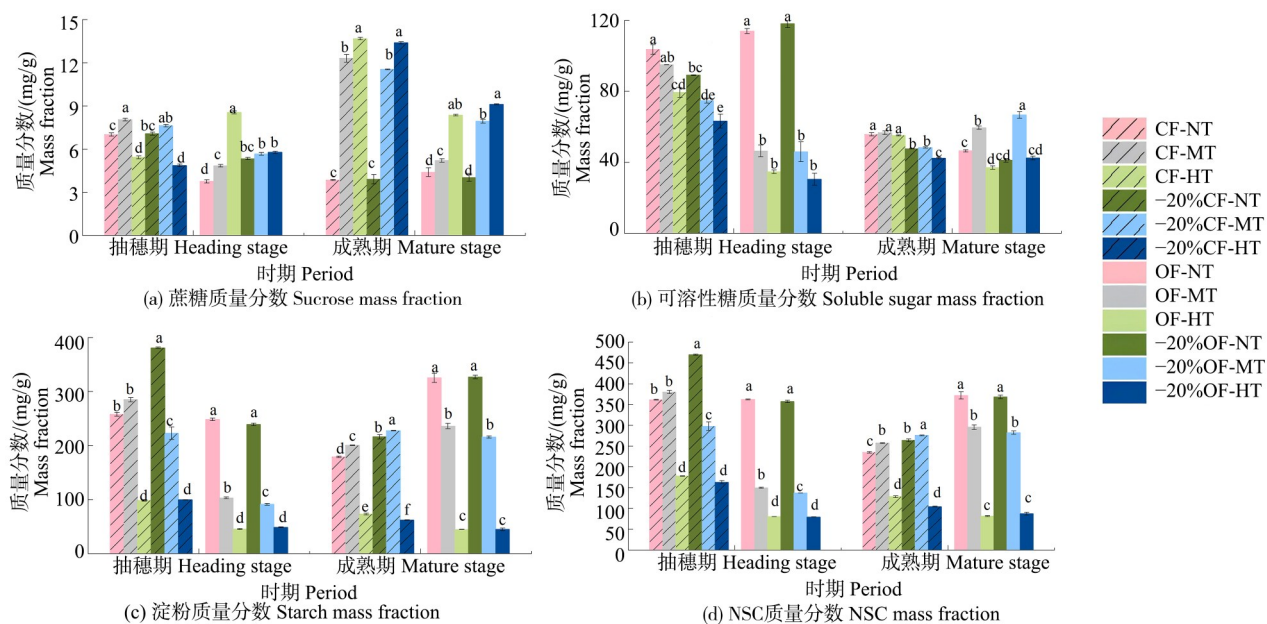


图2 高温下减氮对水稻抽穗期和成熟期籽粒NSC的影响

Fig. 2 The effect of nitrogen reduction under high temperature on NSC of rice grains during heading and maturity stages

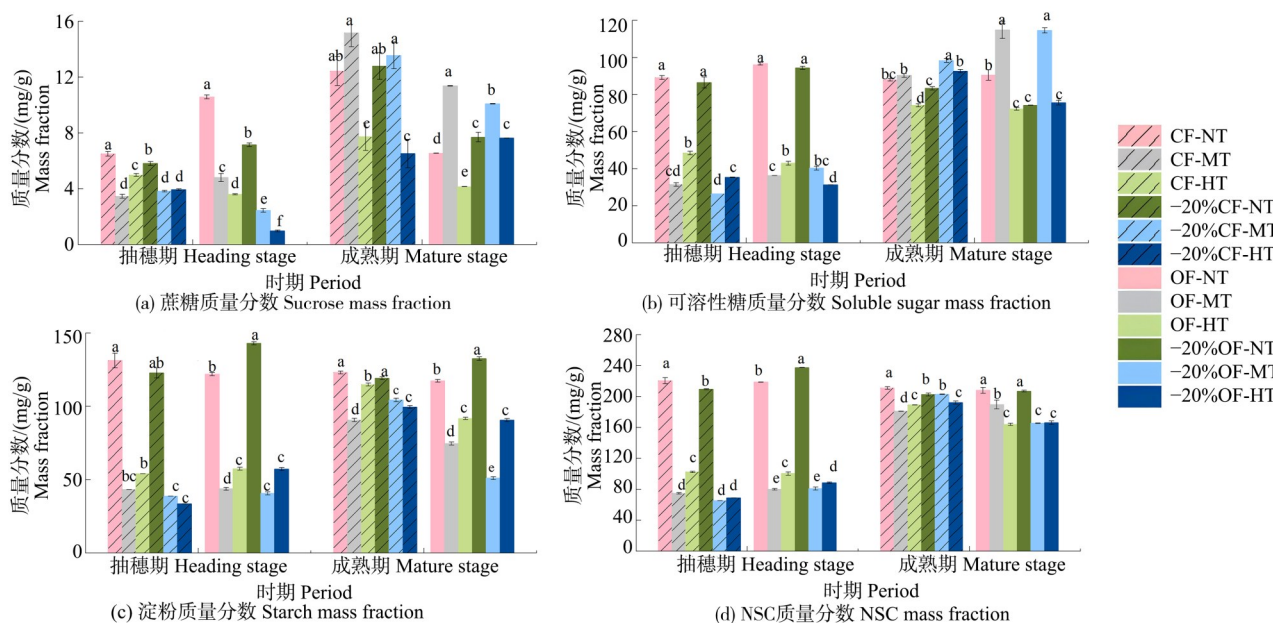


图3 高温下减氮对水稻抽穗期和成熟期茎鞘NSC的影响

Fig. 3 The effect of nitrogen reduction under high temperature on NSC of rice stem and sheath during heading and maturity stages

—20%CF>CF, 中高温与极端高温条件下表现为—20%OF>OF>CF>—20%CF, 表明—20%OF处理有利于茎鞘NSC的转运。

## 2.5 高温下减氮对水稻NSC(籽粒和茎鞘)、各器官氮磷钾比值与产量构成因素相关性分析

不同施肥处理下, 籽粒和茎鞘的NSC质量分数与产量及其构成因素的相关性如图5(a)所示。茎鞘

NSC转运率与结实率、实际产量显著正相关( $P<0.05$ ), 这与先前的研究一致<sup>[27]</sup>。同时抽穗期茎鞘NSC质量分数与结实率、产量显著正相关( $P<0.05$ ), 抽穗期籽粒NSC质量分数与结实率、千粒重、产量呈显著正相关( $P<0.05$ ), 并且成熟期茎鞘和籽粒中的NSC质量分数与产量及其构成因素呈正相关( $P<0.05$ )。

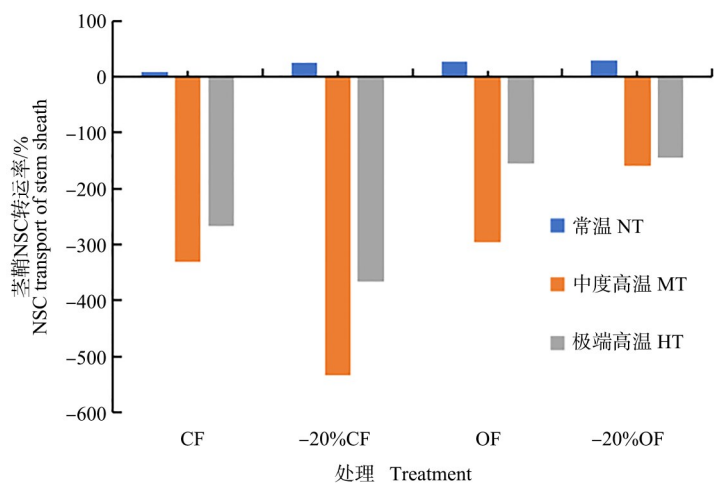


图4 高温下减氮对水稻茎鞘NSC转运率的影响

Fig. 4 Effect of nitrogen reduction application of fertilizer on NSC transport rate of rice stem sheath at high temperatures

成熟期水稻各器官氮磷钾比值与产量及其构成因素的相关性分析如图5(b)所示。产量及其构成因素与成熟期水稻穗部N:K和茎秆K:P呈显著正相关( $P<0.05$ )。但总体上产量及其构成因子与茎秆N:K、N:P、穗部N:P、K:P呈显著负相关( $P<0.05$ )。本研究结果表明,水稻各器官中氮磷钾的化学计量比不仅体现出水稻植株的营养成分的限制因素,而且能体现出与产量因素的关联。

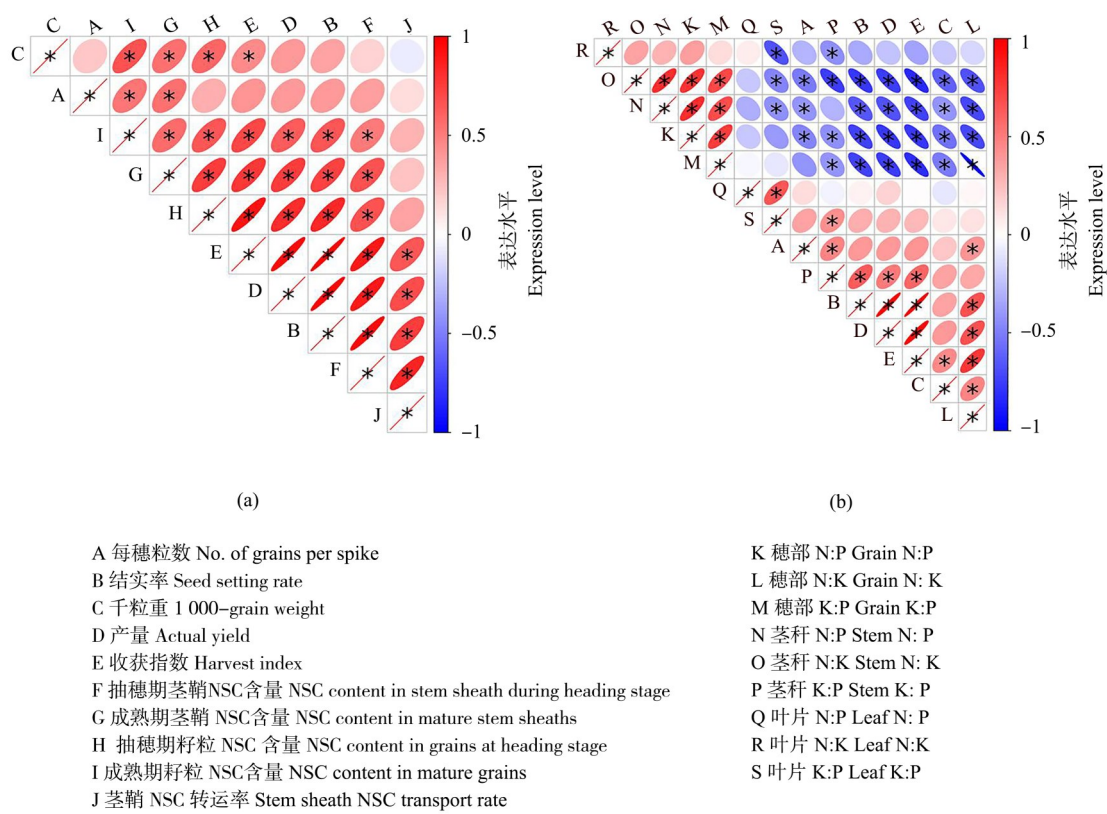


图5 水稻籽粒和茎鞘NSC(a)、各器官氮磷钾比值(b)与产量构成因素的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis between rice grain and stem sheath NSC (a), nitrogen phosphorus kalium ratios of various organs (b) and yield components

### 3 讨 论

#### 3.1 高温下减氮对水稻产量的影响

本试验是研究高温热害条件下,化肥与有机肥、减量与全量对于水稻产量的影响。本研究中,中度高温和极端高温胁迫处理下水稻实际产量较常温处理显著降低,这主要是因为高温会影响籽粒灌浆,导致花粉活力下降,结实率大幅度降低,因此谷草比和收获指数在高温处理后也显著低于常温处理。由于本试验是在始穗期才进行温度处理,因此高温处理对穗数和每穗粒数均无显著影响,不同处理间产量的差异主要是由结实率和千粒重的不同所造成的。一些学者表明适当减氮可以提高土壤养分利用率<sup>[28]</sup>,当氮肥减施比例为20%~30%时,较常规施肥显著提高水稻产量<sup>[29]</sup>。但本研究中减氮处理的水稻产量在极端高温胁迫下与全量施肥相比没有显著差异,原因在于虽然结实率减少但每穗粒数增加。

本试验相关分析表明,成熟期穗部N:K、茎秆K:P、茎鞘NSC转运率与产量呈显著正相关。中度高温下,减氮化肥处理相较于全量化肥处理提高穗部N:K;极端高温下,减氮有机肥处理相较于全量有机肥提高了茎秆K:P。基于这些结果,本研究认为水稻植株源库中存在必需营养元素的平衡比例,而这比例可直接反映水稻产量的高低。在中度高温下化肥进行减氮处理,极端高温下有机肥进行减氮处理,都是适应高温环境的有效栽培措施。

#### 3.2 高温下减氮对水稻氮磷钾质量分数与化学计量特征的影响

有研究表明,温度胁迫会造成水稻必需营养元素缺乏、营养元素可利用性失衡及营养吸收受损<sup>[30-32]</sup>。氮磷钾在植物各器官中的分布反映了它们对环境的适应策略和生理反应,而不同的施肥方式会影响养分的分布<sup>[33]</sup>。土壤中微生物会将有机肥中的蛋白质、氨基酸和其他有机物分解成无机氮供水稻吸收,所以有机肥利于水稻氮素积累<sup>[34]</sup>。本研究在中度高温环境中,全量施用有机肥利于水稻茎秆、叶片和穗部对氮元素的积累,同时中度高温条件下减量施用有机肥利于叶和茎中钾元素的积累。可能是因为气温升高阻碍钾元素向穗部转运,从而留滞在茎秆和叶片中;也可能是因为减氮导致土壤中钾和磷元素占比增加,利于水稻对于钾和磷元素

的积累。并且在中度高温条件下本研究结果表明减氮施用化肥相较于全量化肥利于茎秆和穗部磷元素的积累。可见中度高温条件下,OF利于植株氮素积累,-20%OF利于茎和叶中钾素积累,-20%CF利于茎和穗中磷素积累。

植物能主动调整体内养分元素的含量及其相对丰度,即产生养分化学计量特征的变化,来应对环境的改变<sup>[35]</sup>,这是植物适应养分环境的重要机制。当植物 $N:P < 14$ ,植物生长受N限制; $N:P > 16$ 时,生长受P限制; $14 < N:P < 16$ ,可能不受限制或共同限制<sup>[36]</sup>。本研究中,水稻茎、叶和穗的N:P均低于14,说明水稻在生长过程中主要受到N限制。这可能是因为植物组织可以通过改变自身的N:P来改变生长速率以适应周围环境,而高的生长速率通常对应低的植株N:P。本研究中减量施用有机肥与其它处理相比提高了水稻茎叶穗的N:P,一定程度上缓解了水稻吸收养分过程中面临的N限制。常温、中度高温条件下,CF与-20%CF处理穗部 $N:K > 2.1$ 、 $K:P < 3.4$ ,说明其受到K限制;而高温胁迫环境下,茎叶穗都不在限制范围内,可见施用化肥会造成钾元素源库关系的失衡。

#### 3.3 高温下减氮对水稻碳水化合物的影响

Mohammed等<sup>[37]</sup>研究发现高温有2种方式影响水稻产量,一是限制库即高温影响花器官分化、发育,二是限制源供应和流转运能力即高温会增加水稻呼吸消耗,抑制叶片光合作用<sup>[38]</sup>,阻碍茎鞘碳水化合物向穗部转运<sup>[39]</sup>,从而引起空、瘪粒率增加。碳水化合物的积累是水稻颖花形成的基础<sup>[40]</sup>,水稻籽粒的充实过程是以蔗糖分解、淀粉合成为主的生化反应过程。其中茎鞘非结构性碳水化合物在抽穗期高温胁迫环境下对籽粒产量的贡献可达30%<sup>[41]</sup>。本研究中,不同温度和施肥方式在水稻植株NSC物质中表现出显著的协同促进作用,且茎鞘中NSC转运速率与产量呈显著正相关。抽穗期,与常温处理相比,极端高温胁迫的茎鞘蔗糖、可溶性糖和淀粉的质量分数显著下降。然而本研究中茎秆NSC转运率在常温条件下呈现出 $-20\%OF > OF > -20\%CF > CF$ ,与Pan等<sup>[42]</sup>认为低氮促进花后转运结论一致。经过高温处理,成熟期籽粒蔗糖转化淀粉过程被抑制,蔗糖质量分数显著升高,高浓度蔗糖积累<sup>[43]</sup>,籽粒可溶性糖质量分数和淀粉质量分数从而下降。但本试验中成熟期籽粒NSC质

量分数在中度高温条件下表现为 $-20\%CF < CF$ ,同时极端热胁迫下减量施肥与全量施肥无显著差异,表明减氮施肥更能适应中度高温下的环境。可见减氮施肥可缓解高温对籽粒NSC的影响,有利于稳产。本研究是在盆栽中进行的,以确保精确控制温度和其他环境因素,即使对光照、湿度和其他条件进行了仔细控制,也尽量减少与周围环境的差异,但仍可能存在一些差异,如风和降水。本研究的结果需要在不久的将来在更广泛的自然条件下进行验证。

## 4 结 论

综合分析表明,在极端高温胁迫下减氮处理后水稻产量与全量施肥相比没有显著差异。中度高温条件下,减氮施用化肥在抽穗期可以降低茎叶穗N:K、促进磷素养分的吸收和籽粒NSC的积累;全量施用有机肥促进抽穗期水稻对氮素养分的吸收;减量施用有机肥在抽穗期促进钾素养分的吸收并且提高了茎叶穗的K:P。极端高温胁迫时,减量施用有机肥既能有利于茎鞘NSC的转运又利于籽粒和茎鞘可溶性糖、茎鞘蔗糖质量分数的积累同时还缓解茎叶穗氮元素的限制。

## 参考文献 References

- [1] 龚红兵,周义文,李闯,胡春明,盛生兰,刁立平,景德道,林添资,钱华飞. 高温对大面积应用杂交籼稻组合结实率的影响[J]. 江苏农业科学, 2008, 36(2): 23-25  
Gong H B, Zhou Y W, Li C, Hu C M, Sheng S L, Diao L P, Jing D D, Lin T Z, Qian H F. Effect of high temperature on seed-setting rate of hybrid indica rice combination in large cultivation area [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2008, 36(2): 23-25 (in Chinese)
- [2] Bahuguna R N, Chaturvedi A K, Pal M. Physiological traits for improving high temperature stress tolerance in rice[J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2016, 21(4): 420-427
- [3] 彭敏,苏锐,唐睿,王晓忠,唐文帮,张桂莲. 高温胁迫对卓两优141和望两优091开花习性 with 结实率的影响[J]. 杂交水稻, 2023, 38(4): 29-35  
Peng M, Su R, Tang R, Wang X Z, Tang W B, Zhang G L. Effects of high temperature stress on flowering habits and seed setting rate of zhuoliangyou 141 and wangliangyou 091[J]. *Hybrid Rice*, 2023, 38(4): 29-35 (in Chinese)
- [4] Rehmani M I A, Ding C Q, Li G H, Ata-Ul-Karim S T, Hadifa A, Bashir M A, Hashem M, Alamri S, Al-Zubair F, Ding Y F. Vulnerability of rice production to temperature extremes during rice reproductive stage in Yangtze River Valley, China[J]. *Journal of King Saud University - Science*, 2021, 33(8): 101599
- [5] Lal M K, Sharma N, Adavi S B, Sharma E, Altaf M A, Tiwari R K, Kumar R, Kumar A, Dey A, Paul V, Singh B, Singh M P. From source

- to sink: Mechanistic insight of photoassimilates synthesis and partitioning under high temperature and elevated CO<sub>2</sub>[J]. *Plant Molecular Biology*, 2022, 110(4-5): 305-324
- [6] 朱兆良,金继运. 保障我国粮食安全的肥料问题[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(2): 259-273  
Zhu Z L, Jin J Y. Fertilizer use and food security in China[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2013, 19(2): 259-273 (in Chinese)
  - [7] Zhao X, Zhou Y, Min J, Wang S Q, Shi W M, Xing G X. Nitrogen runoff dominates water nitrogen pollution from rice-wheat rotation in the Taihu Lake region of China[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2012, 156: 1-11
  - [8] 徐明岗,李菊梅,李冬初,丛日环,秦道珠,申华平,控释氮肥对双季水稻生长及氮肥利用率的影响[J]. 植物营养与肥料报, 2009, 15(5): 1010-1015  
Xu M G, Li J M, Li D C, Cong R H, Qin D Z, Shen H P. Effect of controlled-release nitrogen fertilizer on growth and fertilizer nitrogen use efficiency of double rice in Southern China[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(5): 1010-1015 (in Chinese)
  - [9] 周江明,余华波,毛建芬. 水稻减氮施肥综合效益研究[J]. 中国农学通报, 2006, 22(9): 260-263  
Zhou J M, Yu H B, Mao J F. Study on comprehensive utilization efficiency of reducing fertilizer nitrogen for rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(9): 260-263 (in Chinese)
  - [10] 王道中,张成军,郭熙盛. 减量施肥对水稻生长及氮素利用率的影响[J]. 土壤通报, 2012, 43(1): 161-165  
Wang D Z, Zhang C J, Guo X S. Effects of lower fertilizer on rice growth and nitrogen use efficiency[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2012, 43(1): 161-165 (in Chinese)
  - [11] Conacher J, Conacher A. Organic farming and the environment, with particular reference to Australia: A review[J]. *Biological Agriculture & Horticulture*, 1998, 16(2): 145-171
  - [12] Li Q J, Zhang D Q, Cheng H Y, Ren L R, Jin X, Fang W S, Yan D D, Li Y, Wang Q X, Cao A C. Organic fertilizers activate soil enzyme activities and promote the recovery of soil beneficial microorganisms after dazomet fumigation [J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 309: 114666
  - [13] 高新昊,孙明,李彦,井永苹,薄录吉,张英鹏. 减量施肥对设施黄瓜-甜瓜一年两茬栽培模式下产量及氮磷损失的影响[J]. 山东农业科学, 2020, 52(11): 95-100  
Gao X H, Sun M, Li Y, Jing Y P, Bo L J, Zhang Y P. Effects of reduced topdressing on cucumber-muskmelon yield and loss of nitrogen and phosphorous in greenhouse under cultivation mode of two crops a year [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2020, 52(11): 95-100 (in Chinese)
  - [14] Wang D Y, Guo L P, Zheng L, Zhang Y G, Yang R Q, Li M, Ma F, Zhang X Y, Li Y C. Effects of nitrogen fertilizer and water management practices on nitrogen leaching from a typical open field used for vegetable planting in Northern China[J]. *Agricultural Water Management*, 2019, 213: 913-921
  - [15] 张鑫,陈羽,叶鑫,隋世江,高云,王娜. 减氮和秸秆反应堆对设施番茄氮素利用及土壤硝态氮累积的影响[J]. 扬州大学学报:农业与生命科学版, 2023, 44(2): 116-122  
Zhang X, Chen Y, Ye X, Sui S J, Gao Y, Wang N. Effects of nitrogen reduction and straw reactor on nitrogen utilization and soil NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N accumulation in greenhouse [J]. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2023, 44(2): 116-122 (in

- Chinese)
- [16] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159-166
- Ma Y Z, Zhong Q L, Jin B J, Lu H D, Guo B Q, Zheng Y, Li M, Cheng D L. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 159-166 (in Chinese)
- [17] 盘金文, 郭其强, 孙学广, 高超. 不同林龄马尾松人工林碳、氮、磷、钾养分含量及其生态化学计量特征[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(4): 746-756
- Pan J W, Guo Q Q, Sun X G, Gao C. Contents and stoichiometric characteristics of C, N, P and K under different stand ages of *Pinus massoniana* plantations[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(4): 746-756 (in Chinese)
- [18] Cakmak I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2005, 168(4): 521-530
- [19] Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees-from what we can measure to what we want to know[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 386-403
- [20] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051-1059
- [21] Deng Q, Hui D F, Dennis S, Reddy K C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: A meta-analysis[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 713-728
- [22] 郭子武, 胡俊靖, 杨清平, 李迎春, 陈双林, 陈卫军. 林地覆盖经营对雷竹叶片非结构性碳水化合物与氮、磷关系的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1064-1070
- Guo Z W, Hu J J, Yang Q P, Li Y C, Chen S L, Chen W J. Influence of mulching management on the relationships between foliar non-structural carbohydrates and N, P concentrations in *Phyllostachys violascens* stand[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(4): 1064-1070 (in Chinese)
- [23] 张福春, 朱志辉. 中国作物的收获指数[J]. 中国农业科学, 1990, 23(2): 83-87
- Zhang F C, Zhu Z H. Harvest index for various crops in China[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1990, 23(2): 83-87 (in Chinese)
- [24] 赵振. 两种测定农作物中氮、磷、钾含量前处理方法对比分析[J]. 福建分析测试, 2023, 32(4): 45-49
- Zhao Z. Comparison and analysis of two pretreatment methods for determination of nitrogen, phosphorus and potassium in crops[J]. *Fujian Analysis & Testing*, 2023, 32(4): 45-49 (in Chinese)
- [25] 张国. 不同施氮量下水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累转运及与维管束的关系[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021
- Zhang G. Accumulation and transport of nonstructural carbohydrates in rice stems and sheaths and their relationship with vascular bundles under different nitrogen application rates[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021 (in Chinese)
- [26] 王明, 吴辉, 孙小成, 蒋小军, 雷干农, 陶卫, 柏长青, 徐敏. 孕穗期高温对水稻生理特性和产量性状影响研究[J]. 中国农学通报, 2022, 38(30): 1-5
- Wang M, Wu H, Sun X C, Jiang X J, Lei G N, Tao W, Bai C Q, Xu M. Effects of high temperature at booting stage on physiological characteristics and yield traits of rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(30): 1-5 (in Chinese)
- [27] Kashiwagi T, Ishimaru K. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(2): 676-683
- [28] 马星竹, 郝小雨, 高中超, 李一丹, 周宝库. 氮肥用量对土壤养分含量、春玉米产量及农学效率的影响[J]. 玉米科学, 2016, 24(6): 131-135
- Ma X Z, Hao X Y, Gao Z C, Li Y D, Zhou B K. Influence to the rate of nitrogen fertilizer application on soil nutrient content, spring maize yield and agronomic efficiency[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2016, 24(6): 131-135 (in Chinese)
- [29] 杜文婷, 雷肖肖, 卢慧宇, 王云凤, 徐佳星, 罗彩霞, 张树兰. 氮肥减量施用对我国三大粮食作物产量的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(24): 4863-4878
- Du W T, Lei X X, Lu H Y, Wang Y F, Xu J X, Luo C X, Zhang S L. Effects of reducing nitrogen application rate on the yields of three major cereals in China[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(24): 4863-4878 (in Chinese)
- [30] You C C, Xu P, He Y Z, Wang H Y, Ke J, He H B, Wu L Q. The application of mixed nitrogen increases photosynthetic and antioxidant capacity in rice (*Oryza sativa*) under heat stress at flowering stage[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2023, 45(8): 100
- [31] Sun T, Liu B, Hasegawa T, Liao Z Y, Tang L, Liu L L, Cao W X, Zhu Y. Sink-source unbalance leads to abnormal partitioning of biomass and nitrogen in rice under extreme heat stress: An experimental and modeling study[J]. *European Journal of Agronomy*, 2023, 142: 126678
- [32] Takai T, Fukuta Y, Shiraiwa T, Horie T. Time-related mapping of quantitative trait loci controlling grain-filling in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(418): 2107-2118
- [33] Li G H, Cheng Q, Li L, Lu D L, Lu W P. N, P and K use efficiency and maize yield responses to fertilization modes and densities[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(1): 78-86
- [34] 陈哲, 陈媛媛, 高霁, 刘汝亮, 杨正礼, 张爱平. 不同施肥措施对黄河上游灌区油葵田土壤 N<sub>2</sub>O 排放的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(1): 129-139
- Chen Z, Chen Y Y, Gao J, Liu R L, Yang Z L, Zhang A P. Effects of different fertilization measures on N<sub>2</sub>O emission in oil sunflower field in irrigation area of upper Yellow River[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(1): 129-139 (in Chinese)
- [35] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019
- Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1007-1019 (in Chinese)
- [36] 刘兴华, 公彦庆, 陈为峰, 黄保华, 朱荣生. 黄河三角洲自然保护区植被与土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(11): 1720-1729
- Liu X H, Gong Y Q, Chen W F, Huang B H, Zhu R S. C, N and P stoichiometry of typical plants and soils in the Yellow River Delta Natural Reserve[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26(11): 1720-1729 (in Chinese)
- [37] Mohammed A R, Tarpley L. Impact of high nighttime temperature on respiration, membrane stability, antioxidant capacity, and yield of rice plants[J]. *Crop Science*, 2009, 49(1): 313-322
- [38] Scafaro A P, Yamori W, Carmo-Silva A E, Salvucci M E, von Caemmerer S, Atwell B J. Rubisco activity is associated with photosynthetic thermotolerance in a wild rice (*Oryza meridionalis*) [J].

*Physiologia Plantarum*, 2012, 146(1): 99-109

- [39] Ito S, Hara T, Kawanami Y, Watanabe T, Thiraporn K, Ohtake N, Sueyoshi K, Mitsui T, Fukuyama T, Takahashi Y, Sato T, Sato A, Ohyama T. Carbon and nitrogen transport during grain filling in rice under high-temperature conditions [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2009, 195(5): 368-376

- [40] 张文地, 董明辉, 李扬, 宋云生, 顾俊荣. 施氮量对水稻非结构性碳水化合物积累分配与颖花形成的影响[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2023, 44(1): 29-39, 48  
Zhang W D, Dong M H, Li Y, Song Y S, Gu J R. Effects of nitrogen application rate on accumulation and distribution of non-structural carbohydrates and spikelets formation in rice [J]. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2023, 44(1): 29-39,

48 (in Chinese)

- [41] Morita S, Nakano H. Nonstructural carbohydrate content in the stem at full heading contributes to high performance of ripening in heat-tolerant rice cultivar nikomaru[J]. *Crop Science*, 2011, 51(2): 818-828  
[42] Pan J F, Cui K H, Wei D, Huang J L, Xiang J, Nie L X. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 141(4): 321-331  
[43] Prathap V, Ali K, Singh A, Vishwakarma C, Krishnan V, Chinnusamy V, Tyagi A. Starch accumulation in rice grains subjected to drought during grain filling stage[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142: 440-451

责任编辑: 董金波



**第一作者简介:**俞施龙,扬州大学农学院2022级硕士研究生,专业:作物栽培学与耕作学。参与江苏省碳达峰碳中和科技创新专项(BE2022425)、2024年江苏省研究生科研与实践创新计划项目(MX120230751)。2022—2024年曾获扬州大学学业二等奖学金、校级优秀共青团员、先进个人和三好学生等荣誉。



**通讯作者简介:**黄丽芬,博士、教授,主要从事生态循环农业、作物生理生态等相关研究工作。主持农业废弃物资源化利用和水稻生态系统养分高效利用主持国家重点研发一级课题、国家自然科学基金青年基金、江苏省科技厅自然科学基金面上项目、中国博士后基金、联合国全球环境基金、国家农业综合开发土地治理省级推广项目3项及其他市校和横向合作课题多项。发表学术论文30余篇,其中SCI论文10篇;获发明专利4项。