缓控释肥对水稻产量及灌浆期叶片碳氮代谢的影响

江峥嵘[1] 陈秋丽[2] 曾娜娜[1] 刘 松[1] 林最昌[1] 杨 扬[1] 丁艳锋[1] 李刚华[1]

（[1]南京农业大学农学院/农业农村部作物生理生态与生产管理重点实验室，210095，江苏南京；
[2]江苏徐淮地区徐州农业科学研究所，221131，江苏徐州）

摘 要 水稻灌浆期叶片碳氮代谢是调控产量形成的关键生理过程。为探究不同类型缓控释肥能否通过调控灌浆期叶片碳氮代谢进而影响水稻产量，于2020-2021年水稻生长季，以宁粳8号为供试材料，设置传统分次施肥（CK）及4种缓控释肥处理（速效缓释型肥料UF和SCU，控释型肥料PCU和BBF），开展田间试验。结果表明，UF和SCU处理的产量显著低于CK，2020年分别降低17.65%和5.88%，2021年分别降低13.40%和23.21%；而PCU和BBF处理的产量与CK相当，主要归因于其总颖花量和粒重均维持在CK水平。UF和SCU处理因水稻生育后期氮素供应不足，叶片光合能力下降，蔗糖与淀粉利用效率降低，碳氮代谢关键酶活性较低；PCU处理养分在生育后期大量释放，灌浆期氮素供应充足，促进了叶片碳代谢物的吸收利用，并增强了氮代谢物含量及相关酶活性；双峰释放模式的BBF处理在生育后期维持了适度的氮素供应，叶片光合能力较高，碳氮代谢水平趋于适中，从而使产量达到CK水平。综上，合理选择在水稻生育后期能够适量供应氮素的缓控释肥，有助于维持水稻高产。

关键词 水稻；缓控释肥；产量；叶片；碳氮代谢；灌浆期

长期以来，我国水稻生产中普遍存在施氮量多、施肥次数多、施肥方式落后等问题，进而引发稻田氮肥损失量大、氮肥利用率低、资源浪费、农业面源污染、劳动力浪费等一系列弊端，导致常规高产分次施肥在水稻生产上的运用有很大的局限性[1-2]。缓控释肥（slow-controlled release fertilizer）作为一种能够满足作物全生育期养分需求的新型肥料，不仅有助于减少施肥次数，还能有效提高作物产量和氮素利用效率[3]。当前，缓控释肥在水稻种植过程中的应用日益增多，然而其调控水稻产量形成过程的内在机理尚不明确，仍存在较大研究空白。

籽粒灌浆是水稻产量形成的关键过程。在此过程中，叶片既可作为光合器官合成碳水化合物，又是氮素等营养物质的主要“储存库”和“功能载体”，为水稻灌浆提供物质基础[4]。灌浆期叶片碳氮代谢的协调程度是决定水稻产量形成的关键[5]。碳氮代谢是水稻体内最基本的代谢途径，其相关酶活性与代谢产物之间既相互协调，又相互制约[6]。这种动态平衡关系的变化，直接影响碳、氮化合物在水稻体内的合成、转运与分配，最终决定水稻的产量与品质[7]。在水稻生产中，通过施用氮肥来调控植株体内的碳氮代谢过程，是改善水稻产量与品质的有效手段，且效果十分显著[8-9]。选用氮高效品种并配合氮肥后移，可以在花后促进氮素积累，提高碳氮代谢关键酶活性，促进营养器官中光合同化物的积累及转运[10]。有学者[11]发现，在灌浆过程中氮对叶片中的氮代谢产物氨基酸的积累有显著的正向影响。施氮量过高或者氮肥后移有利于植株氮吸收，消耗水稻植株碳水化合物，为蛋白质合成提供碳源[12]；反之，减少氮肥施用有利于提高水稻叶片蔗糖合成酶活性和基因表达，促进植株碳同化物的合成与积累[13]。然而，与传统速效氮肥的多次施用或氮肥后移相比，缓控释肥能否在简化栽培管理的同时，维持灌浆期叶片较高的碳氮代谢活性以提高产量，有待进一步研究。

目前，关于缓控释肥在水稻生产上减少施氮量、减少施肥次数、降低氮肥损失量、提高氮肥利用率、提高水稻产量以及环保等方面的研究较多[14-15]，也有研究[16]报道在缓控释肥处理下，土壤中的氮素有效性显著提高，叶片中的氮代谢酶活性提高，水稻

作者简介：江峥嵘，主要从事水稻生理生态研究，E-mail：jzr@njau.edu.cn；陈秋丽为共同第一作者，主要从事水稻生理生态研究，E-mail：chen1842765@163.com
李刚华为通信作者，主要从事作物生理与栽培研究，E-mail：lgh@njau.edu.cn
基金项目：国家自然科学基金青年科学基金项目（C类）（32502029）；江苏省自然科学青年基金（BK20241545）；中国博士后科学基金面上项目（2024M761439）
收稿日期：2026-04-15；修回日期：2026-06-03；网络出版日期：2026-08-10

的生长条件得到改善，进而提高产量。叶片作为水稻植株最重要的源端营养器官，其在灌浆期的碳氮代谢生理过程中尤为重要。因此，本研究以控氮控肥能力强、氮素利用效率高的宁粳 8 号为试验材料，选用氮素释放特性差异显著的缓控释肥，系统比较不同类型缓控释肥对水稻灌浆期叶片碳氮代谢过程中代谢产物、酶活性及基因表达量的影响，旨在筛选出能够保障水稻高产且省工节本、增产高效的缓控释肥种类，为水稻绿色高效生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与试验材料

试验于 2020−2021 年在江苏省镇江市丹阳市延陵镇宝林村南京农业大学丹阳试验站（31°56′39″ N，118°59′13″ E，海拔 80 m）进行。试验地位于长江三角洲水稻主产区和高产区，属于湿润的亚热带气候，是长江流域典型气候之一。土壤为黄粘土，水稻田 0~20 cm 耕层土壤的基本理化性质为 pH 6.4、全氮 1.3 g/kg、速效氮 7.9 mg/kg、速效磷 16.9 mg/kg、速效钾 139.6 mg/kg、有机质 18.3 g/kg。供试品种为当地高产品种宁粳 8 号。

1.2 试验设计

试验采用随机区组设计。以传统分次施肥（CK）为对照，分 4 次施用尿素氮肥，基肥、分蘖肥、促花肥和保花肥的比例为 3∶2∶3∶2。试验设置 4 个缓控释肥施肥处理（图 1），分别为硫包膜型缓释肥（SCU）、树脂包膜型缓控释肥（PCU）、脲甲醛（UF）和缓释复混肥（BBF），每个处理 3 次重复。各缓控释肥均由汉枫农业科技（泰州）有限公司（中国江苏）提供。其中 UF 和 SCU 属于速效缓释型肥，呈现出爆发性释放模式，在水稻生育前期释放较快，中、后期释放有限。PCU 和 BBF 则属于控释型肥料。其中，PCU 作为 SCU 的升级产品，具有在水稻生育前期少量释放，后期持续快速释放的特征。BBF 是由多种缓释肥和控释肥混合而成的水稻专用缓混肥，由南京农业大学水稻栽培课题组研发，适用于水稻机插。BBF 的养分释放特征居于 SCU 和 PCU 之间，表现为双峰释放模式，即生育前期释放量较大，后期释放量较小，确保养分供应与水稻生长需求协调匹配[17]。

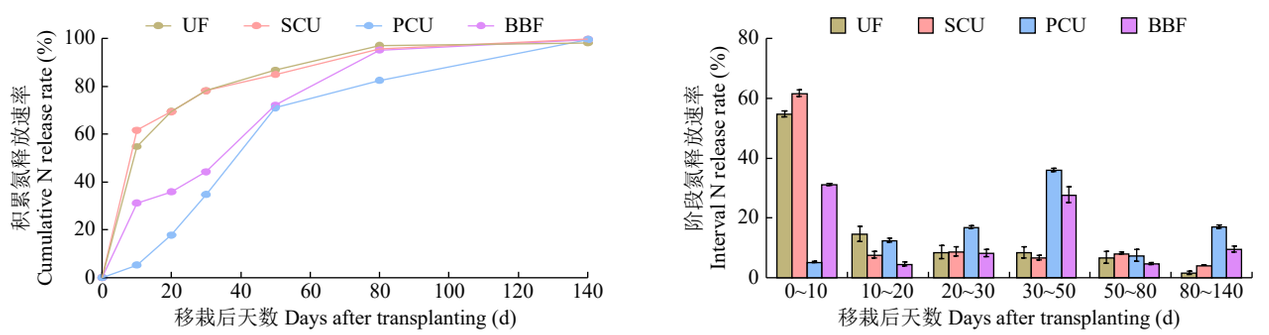


图 1 不同类型缓控释肥的积累氮及阶段氮释放速率

Fig.1 Cumulative N and interval N release rate of slow-controlled release fertilizer

试验施氮量均为 210 kg N/hm^2，缓控释肥及磷钾肥均为一次性基施，其中 P_2O_5 73.5 kg/hm^2、K_2O 81.9 kg/hm^2，其余栽培管理措施按当地高产要求进行。各小区均于每年 5 月中下旬播种，6 月中下旬机械移栽，机插密度为 30.0 cm×12.1 cm，11 月上旬收获测产。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 *产量及其构成因素* 于水稻成熟期，每小区普查 60 穴水稻的有效穗数，并计算平均值，按平均有效穗数取代表穴 10 穴考种，测定穗粒数、结实率和粒重，并计算产量。各小区水稻全部收获并晒干后测定产量。

1.3.2 *叶色及光合参数* 于水稻花后 7、21 和 35 d 用叶绿素仪 SPAD-502（Minolta，日本）测定挂牌标记剑叶的相对叶绿素含量（SPAD 值）。同时，于晴朗上午 9:00−11:00，利用 LI-6400 便携式光合作用测定仪（Li-COR，美国）测定各小区长势一致剑叶的净光合速率（P_n）、气孔导度（G_s）和蒸腾速率（T_r）。各小区测定 10 片叶片，3 次重复。

1.3.3 *碳氮代谢产物* 于水稻花后 0、7、14、21、28、35 和 42 d，在每个施肥处理下，分别从 3 个重复小区中各取 30 片剑叶，经 105 ℃杀青、80 ℃烘干后，粉碎过 100 目筛，用于测定碳氮代谢产物。参考 Hendrix[18]的方法并加以修改测定蔗糖含量。采用蒽酮比色法[19]测定叶片中的淀粉含量。用 NCH 分析仪（Sumika Chemical Analysis Service，

Tokyo，日本）的 Dumas 燃烧法[20]测定氮含量。采用考马斯亮蓝法[21]测定可溶性蛋白含量。用磺基水杨酸提取，上清液用 0.22 mm 过滤头过滤，采用日立 L-8900 氨基酸自动分析仪（Hitachi Corp，日本）测定游离氨基酸含量。

1.3.4　碳氮代谢关键酶活性　于水稻花后 0、7、14、21、28、35、42 d，在每个施肥处理下，分别从 3 个重复小区中各取 30 片剑叶，保存至−80 ℃超低温冰箱，测定酶活性。采用 Okamura 等[22]的方法并加以改进测定蔗糖磷酸合成酶（SPS）活性。采用 Nakamura 等[23]的方法并加以改进测定腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶（AGP）活性。按李合生[24]的离体法测定硝酸还原酶（NR）活性。参照 Umemoto 等[25]的方法测定谷氨酰胺合成酶（GS）和谷氨酸合成酶（GOGAT）活性。

1.3.5　基因表达　于水稻花后 7、21 和 35 d，在每个施肥处理下，分别从 3 个重复小区中各取 30 片新鲜剑叶，进行蔗糖转运蛋白和碳氮同化关键基因表达的测定。叶片中的总 RNA 由 RNeasy Plant Mini Kit（QIAGEN 公司，中国）提取纯化，根据试剂盒方法合成 cDNA 第 1 链，稀释后用于荧光定量 PCR，其中 PCR 引物由北京擎科生物科技股份有限公司合成，引物信息详见表 1。

1.4　数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 计算试验数据平均值和标准误差，采用 Graphpad prism 7 软件作图，采用 SPSS 25.0 统计软件对数据进行单因素方差分析（ANOVA）和 Duncan 法多重比较。

表 1　基因引物信息

Table 1　The primer information of genes

基因 Gene	正向引物 Forward primer (5’-3’)	反向引物 Reverse primer (3’-5’)
OsActin	CAATCGTGAGAAGATGACCC	GTCCATCAGGAAGCTCGTAGC
OsSUT2	TCTTTTATCGGTGGGCTGGT	TTGCAAAGAATGGCCGACAA
OsSUT4	CTCGTGCCCTTTTAGCTGAC	AACGTTTCCAACAGCCATCC
OsGS2	TGGGTTGGAGGAACTGGAATT	ACGTTTGTTAGTAGGGATGGG
OsDOF11	CAATGCCCATCATGCCAGCA	GCTCTGCAGCCTTGGACTAT

2　结果与分析

2.1　缓控释肥对水稻产量及其构成因素的影响

相较于传统分次施肥（CK），不同种类缓控释肥（UF、SCU、PCU 和 BBF）对水稻产量的影响存在明显差异（表 2）。在 2020 与 2021 年的水稻生长季，UF 和 SCU 处理的水稻产量显著低于 CK 处理，其中 UF 处理产量分别减少 17.65%和 13.40%，SCU 处理产量分别降低 5.88%和 23.21%；而 PCU 和 BBF 处理的产量与 CK 处理差异不显著。

表 2　2020−2021 年不同类型缓控释肥对水稻产量及其构成因素的影响

Table 2　Effects of different types of slow-controlled release fertilizer on rice yield and its components in 2020 and 2021

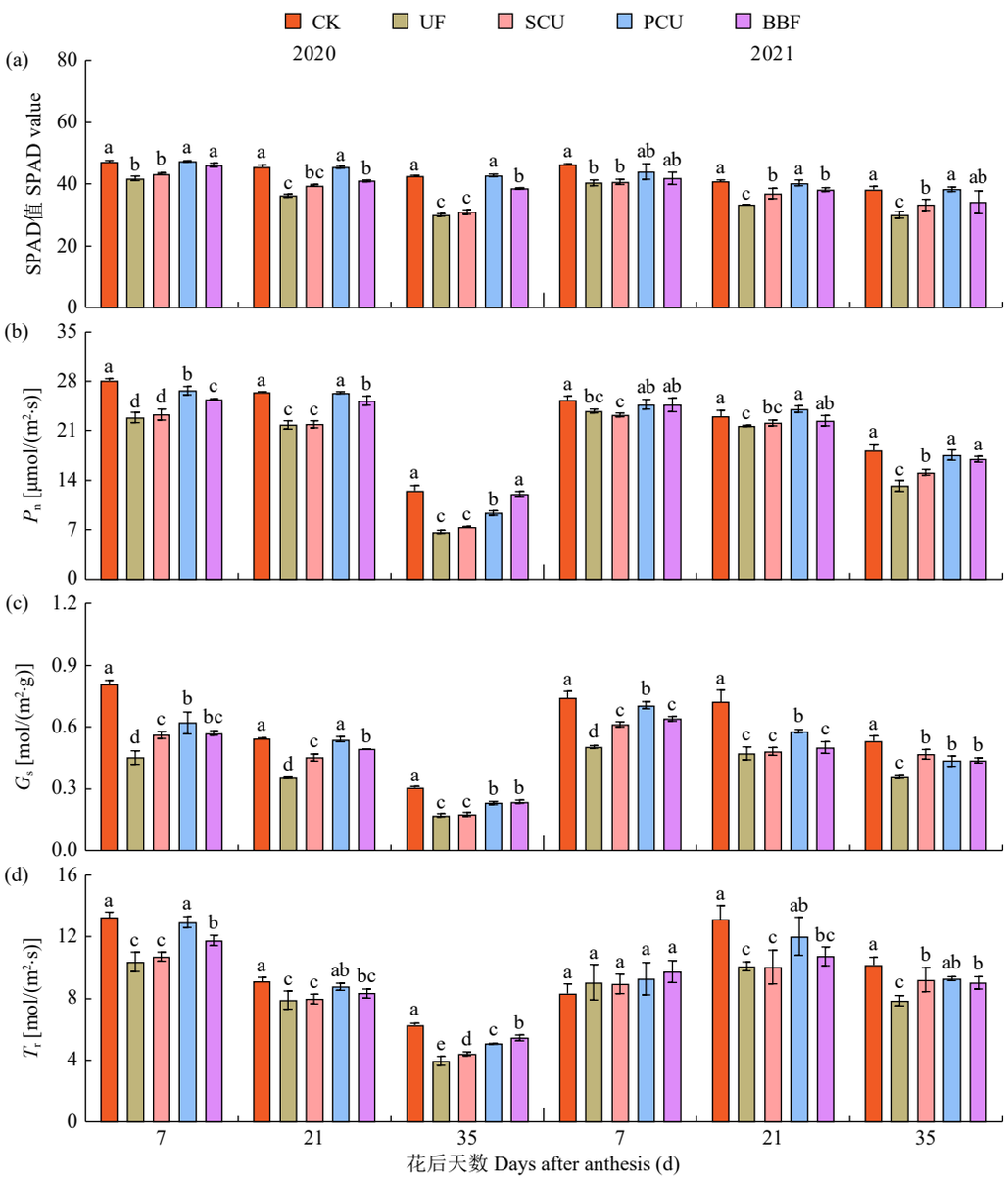
年份 Year	肥料类型 Fertilizer type	产量 Yield (t/hm^2)	有效穗数 Effective panicle number (/m^2)	每穗粒数 Grain number per panicle	总颖花量 Total number of spikelets (/hm^2)	结实率 Seed-setting rate (%)	粒重 Grain weight (mg)
2020	CK	10.2ab	314.4ab	129.0a	4.1a	93.9a	26.9c
	UF	8.4c	286.2c	112.3b	3.2c	94.9a	27.6ab
	SCU	9.6b	305.5abc	117.5b	3.6bc	95.4a	28.0a
	PCU	10.2ab	293.3bc	131.8a	3.9ab	94.9a	27.8a
	BBF	10.8a	325.3a	131.2a	4.3a	93.6a	27.2bc
2021	CK	11.2a	323.0a	137.9a	4.4a	96.8a	26.1c
	UF	9.7b	335.7a	110.5c	3.7b	93.6a	28.3a
	SCU	8.6b	343.3a	94.2c	3.2c	94.9a	28.1ab
	PCU	11.1a	368.3a	116.0abc	4.3a	96.3a	27.2b
	BBF	11.0a	355.7a	117.3ab	4.2a	95.6a	27.5ab
F-value	处理（T）	**	ns	**	**	ns	**
	年份（Y）	**	**	*	*	ns	ns
	T×Y	**	ns	ns	**	ns	*

不同小写字母表示各处理间差异显著（$P < 0.05$）；“**”和“*”分别表示在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平上差异显著，ns 表示无显著差异。Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$); “**” and “*” indicate significant differences at $P < 0.01$ and $P < 0.05$ levels, respectively, ns means no significant difference.

这主要归因于 UF 和 SCU 处理的每穗粒数及总颖花量显著低于 CK 处理，而 PCU 和 BBF 处理与 CK 处理无明显差异。此外，所有缓控释肥处理均能使结实率维持在与 CK 相当的水平，同时显著提高水稻粒重。年份与处理互作分析结果显示，不同缓控释肥处理在产量、总颖花量和粒重方面均存在显著差异，表明 PCU 和 BBF 处理主要通过提升总颖花量和粒重，进而实现与 CK 相当的产量水平。

2.2 缓控释肥对水稻灌浆期剑叶光合作用的影响

随着灌浆进程的推进（花后 0~42 d），剑叶的 SPAD 值、P_n、G_s 及 T_r 均呈逐渐下降趋势（图 2）。在 SPAD 值方面，PCU 和 BBF 处理在整个灌浆期表现良好，其 SPAD 值与 CK 处理无显著差异；而 UF 和 SCU 处理的 SPAD 值在灌浆中、后期显著低于 CK 处理，叶色褪绿较快。同时，PCU 和 BBF 处理的光合能力整体优于 UF 和 SCU 处理。值得注意的是，在 2021 年，PCU 和 BBF 处理的 P_n 在灌浆期可达到与 CK 处理相当的水平。相比之下，UF 和 SCU 处理的 P_n 在 2 年中均明显低于 CK 处理，尤其在灌浆后期下降更为显著。此外，各施肥处理



不同小写字母表示各处理间差异显著（$P < 0.05$），下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$), the same below.

图 2 2020−2021 年不同类型缓控释肥对水稻灌浆期剑叶 SPAD 值及光合参数的影响

Fig.2 Effects of different types of slow-controlled release fertilizer on SPAD value and photosynthetic parameters of flag leaves during grain-filling stage of rice in 2020 and 2021

G_s 的变化趋势与 P_n 基本一致，PCU 和 BBF 处理的 G_s 整体高于 UF 和 SCU 处理，但均低于 CK 处理。因此，PCU 和 BBF 处理在维持灌浆期剑叶光合功能方面表现优于 UF 和 SCU 处理，可达到或接近 CK 处理的水平。

2.3　缓控释肥对水稻灌浆期叶片中碳代谢物含量及其关键酶活性的影响

灌浆期剑叶中蔗糖含量呈先降低后升高的趋势（图 3）。与 CK 处理相比，BBF 处理的剑叶蔗糖含量在整个灌浆期均显著升高，而 SCU 和 PCU 处理大多未表现出显著差异。此外，UF 处理剑叶蔗糖含量仅在花后 0、35 和 42 d 显著高于 CK 处理。就淀粉含量而言，各处理间差异显著。值得注意的是，PCU 处理剑叶淀粉含量在整个灌浆期间大多显著低于 CK 处理，或与 CK 处理无显著差异；而 UF 与 SCU 处理在花后 28~42 d 均显著高于 CK 处理；BBF 处理则处于各处理组的中等水平。剑叶中碳代谢关键酶 SPS 和 AGP 的活性随灌浆进程呈逐渐下降趋势。与 CK 相比，UF 和 SCU 处理的碳代谢酶活性多显著降低，而 PCU 和 BBF 处理则维持在接近 CK 的水平。然而，PCU 处理的剑叶淀粉含量显著低于 CK，表明其叶片光合固定的碳并未滞留积累于叶片，而是被高效转运至籽粒用于灌浆。相比之下，BBF 处理酶活性稳定，淀粉含量中等，呈现相对平衡的碳分配。

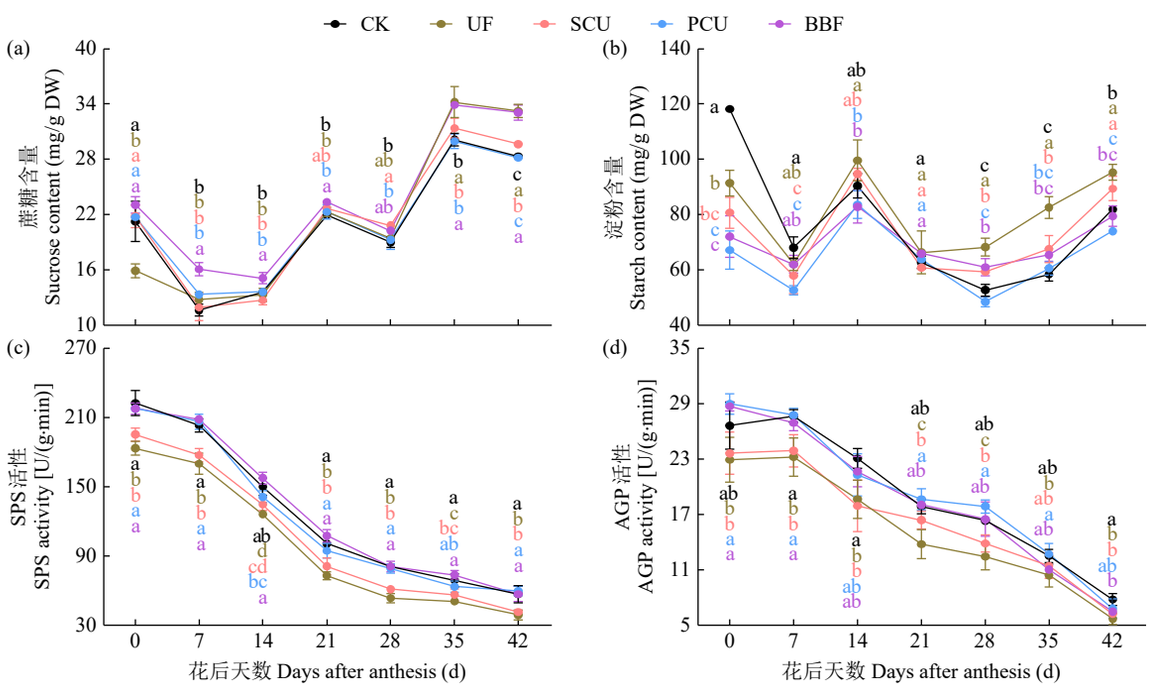


图 3　不同类型缓控释肥对水稻灌浆期剑叶中碳代谢物含量及其关键酶活性的影响

Fig.3　Effects of different types of slow-controlled release fertilizer on the change of carbon metabolite contents and key enzyme activities in flag leaves of rice

2.4　缓控释肥对水稻灌浆期叶片氮代谢物含量及其关键酶活性的影响

灌浆期，剑叶中氮代谢物含量及其关键酶活性多呈逐渐下降的趋势（图 4）。就氮代谢物而言，PCU 处理下剑叶氮含量、总游离氨基酸含量及可溶性蛋白含量均维持在接近 CK 处理的水平；而 UF 和 SCU 处理下，这些氮代谢物含量多显著低于 CK 处理。氮代谢关键酶（NR、GS 和 GOGAT）活性的变化趋势与氮代谢物含量基本一致。其中，BBF 处理下剑叶氮代谢物含量及关键酶活性均处于各处理组中的适中水平，表明其对氮代谢的调控作用较为平衡。

2.5　水稻产量构成因素与剑叶碳氮代谢关键酶活性的相关性

进一步分析产量构成因素与灌浆期剑叶碳氮代谢关键酶活性的相关性分析（图 5）可知，不同缓控释肥处理下，水稻产量及总颖花数多与灌浆期剑叶碳氮代谢关键酶活性呈显著正相关，其中与 SPS、GS 和 GOGAT 的活性关系最为密切。值得注意的是，灌浆期各处理下粒重与上述剑叶酶活性多呈负相关。这可能是由于灌浆期叶片逐渐衰老导致

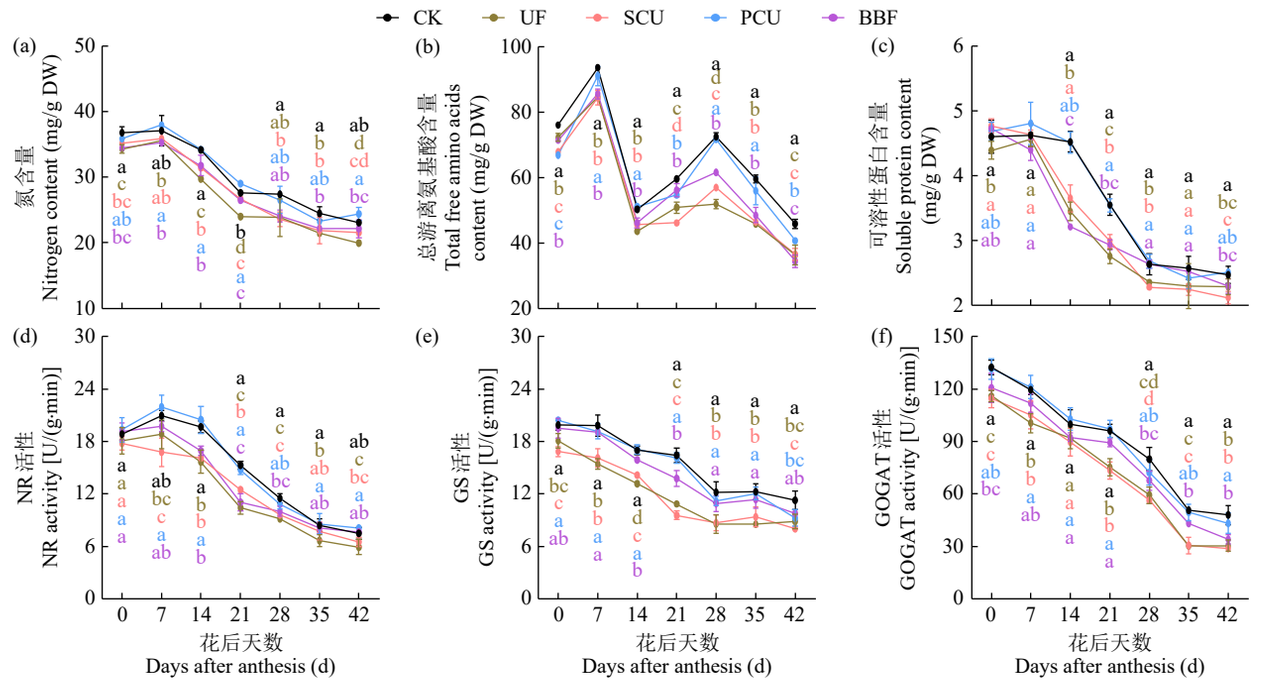
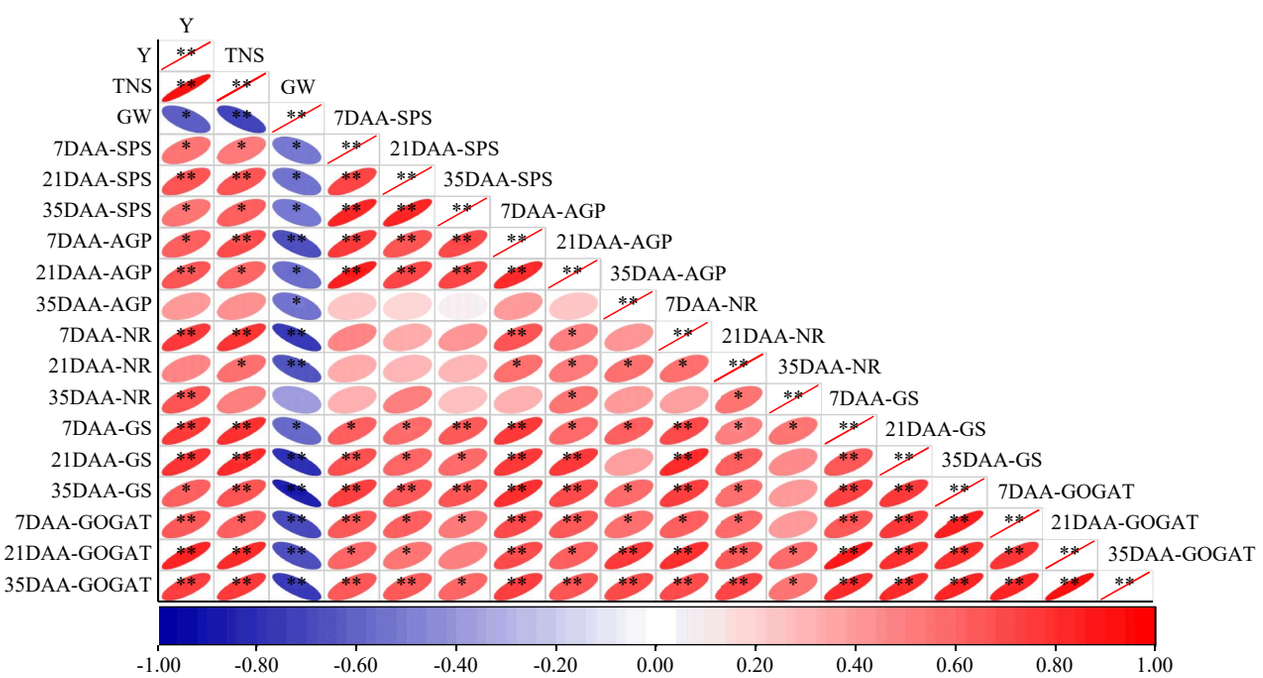


图 4 不同类型缓控释肥对水稻灌浆期剑叶中氮代谢物含量及其关键酶活性的影响

Fig.4 Effects of different types of slow-controlled release fertilizer on the change of nitrogen metabolite contents and key enzyme activities in flag leaves of rice



Y：产量，TNS：总颖花量，GW：粒重。7DAA、21DAA、35DAA 分别表示花后 7 d（灌浆前期）、21 d（灌浆中期）和 35 d（灌浆后期）。

Y; yield, TNS: total number of spikelets, GW: grain weight. 7DAA, 21DAA, and 35DAA represent 7 (early grain filling), 21 (mid-grain filling), and 35 (late grain filling) days after anthesis, respectively. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$.

图 5 缓控释肥处理下水稻产量构成因素与剑叶碳氮代谢关键酶活的相关性分析

Fig.5 Correlation analysis between yield components and key enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism in flag leaves of rice

碳氮代谢酶活性下降，而此时籽粒灌浆仍在进行，并且粒重的最终积累多依赖于灌浆前期叶片光合产物的储备与转运效率。其中，AGP 主要在灌浆前期和中期与产量构成参数呈显著正相关，表明其在灌浆前期和中期淀粉转化过程中发挥关键作用；NR 在灌浆前期和后期与产量呈显著正相关，在灌

浆前期和中期与总颖花数和粒重存在相关性，反映出氮同化过程在水稻奠定颖花数和维持叶片功能、促进氮素再转运的双重贡献。

2.6　缓控释肥对水稻灌浆期叶片碳氮同化关键基因表达的影响

不同类型缓控释肥处理对叶片碳氮同化关键基因的表达具有差异化调控作用（图 6）。其中，蔗糖装载关键基因（*OsSUT2*，*OsSUT4*）、氮同化关键基因（*OsGS2*）以及协同调控碳氮同化的关键转录因子（*OsDOF11*）在不同处理下的表达水平存在明显差异。在灌浆期，PCU 处理下这些基因的表达量均显著上调，尤其在灌浆前期和中期最为明显。相比之下，UF 和 SCU 处理下各基因的表达水平多与 CK 无显著差异，部分基因表达量甚至低于 CK 处理水平。BBF 处理对剑叶碳氮同化关键基因表达的调控作用较为适中，多数基因呈显著上调或维持在与 CK 相当的水平，但整体上调幅度未超过 PCU 处理。因此，PCU 处理可增强灌浆前、中期碳氮协同代谢关键基因的表达，而 BBF 处理则表现出较为适中的调控模式。

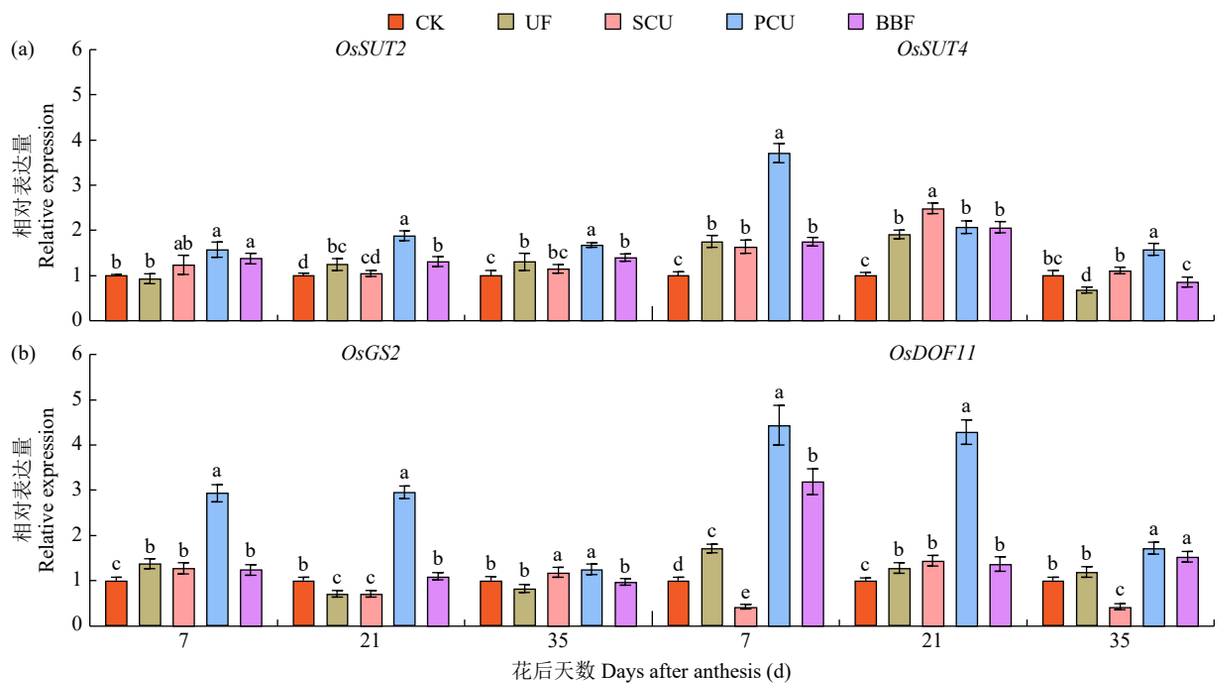


图 6　不同类型缓控释肥对水稻灌浆期剑叶中碳氮同化关键基因表达的影响

Fig.6　Effects of different types of slow-controlled release fertilizer on the key genes expression of carbon and nitrogen assimilate in flag leaves of rice

3　讨论

缓控释肥是一种利用效率高、省时省工的新型肥料，可满足作物养分的供需平衡[26]。其中，速效缓释型肥料 UF 和 SCU 在水稻生育前期氮素释放较快，生育中、后期释放有限；而控释型肥料 PCU 和 BBF 可在全生育期释放氮素，并且 BBF 肥料呈现双峰释放模式。本研究中，UF 和 SCU 处理的水稻产量明显低于 CK 处理，而 PCU 和 BBF 处理使产量维持在与 CK 相当的水平。缓控释肥的多级释放机制可满足作物全生育期的生长需求，对水稻产量和品质具有一定的提升作用[27]。这说明，在水稻生长阶段持续提高营养物质的 PCU 和 BBF 肥料可充分提供水稻生长发育所需养分，在保证产量的基础上实现省工省力。其中，PCU 和 BBF 处理的总颖花量和粒重显著高于其他缓控释肥处理，并且与 CK 处理无明显差异，这可归因于 PCU 和 BBF 在孕穗期及灌浆期均可持续性释放，为水稻的孕穗和灌浆过程充分提供养分。

水稻籽粒灌浆期间，叶片提供了所需碳同化物的 60%~80%，其中剑叶扮演着至关重要的角色[28]。本研究发现，PCU 和 BBF 处理下剑叶的 SPAD 值及光合参数均可达到 CK 的水平，而 UF 和 SCU 处理则明显低于 CK。已有研究[29]表明，氮肥后移对禾本科作物剑叶的光合能力具有显著的促进作用。这说明在灌浆期能够持续释放养分的 PCU 和 BBF

肥料，可使水稻的光合能力维持在与 CK 处理相当的水平。灌浆期，水稻叶片在光照期间通过光合作用合成蔗糖，既可通过碳代谢关键酶 SPS 和 AGP 等将蔗糖转化成淀粉临时储存在叶片中，也可通过叶片蔗糖装载的模式立即转运至籽粒[30]。本研究中，UF 和 BBF 处理下蔗糖含量略高于 CK 处理，其余处理与 CK 无差异。同时，UF 和 SCU 处理灌浆中、后期淀粉含量显著高于 CK，PCU 处理则在整个灌浆期显著低于 CK，呈低淀粉滞留特征。从碳代谢关键酶活性来看，UF 和 SCU 处理的 SPS 和 AGP 活性多显著低于 CK 处理，而 PCU 和 BBF 处理的酶活性则接近 CK 处理。在碳代谢物转运关键基因表达方面，蔗糖转运子 *OsSUT2* 和 *OsSUT4* 可以以质外体方式，将叶片中的蔗糖装载入筛管伴胞细胞并运输至未成熟的籽粒中，供其生长发育[31]。PCU 处理下剑叶 *OsSUT2* 和 *OsSUT4* 的表达量均明显高于 CK 处理，表明 PCU 肥料可显著增强叶片的碳同化物转运能力。相比之下，BBF 处理下剑叶碳代谢物含量及碳同化关键基因表达水平均处于各缓控释肥处理的适中水平。因此，PCU 和 BBF 均可通过促进叶片碳同化物积累和转运能力以改善水稻籽粒灌浆。其中，PCU 表现为高效转运和低淀粉滞留的特征，而双峰释放模式的 BBF 则在碳分配与积累之间表现出更好的平衡性。

氮素营养对叶片中的游离氨基酸和蛋白质有正向影响[9]。可溶性蛋白作为植物体中最活跃的蛋白质之一，参与植物生理代谢中多种酶类的调节[32]。在缓控释肥施用下，PCU 处理在灌浆期剑叶中的氮含量、游离氨基酸及可溶性蛋白含量均可达到 CK 的水平，而 UF 和 SCU 处理则显著低于 CK，BBF 处理居中。随着施氮量的提高，氮代谢酶活性增强，可促进氨基酸的合成与积累。叶片中 NR、GS、GOGAT 是 3 种最主要的氮代谢酶[33]。本研究中，各缓控释肥处理下这些酶活性的变化趋势与氮代谢物含量基本一致：UF 和 SCU 处理较低，PCU 和 CK 处理较高，BBF 处理居中。已有研究[34]表明，氮肥后移或增加施氮量，可提高氮素营养，进而提高叶片中的可溶性蛋白含量，延缓叶片衰老。因此，全生育期持续释放养分的 PCU 和 BBF 肥料，在灌浆期仍能释放氮素，通过提高氮代谢关键酶（NR、GS、GOGAT）活性促进叶片中氮代谢物的合成与积累；而生育前期爆发性释放的 UF 和 SCU 肥料，因灌浆期供氮不足，导致氮代谢酶活性下降、氮代谢物含量降低，无法维持叶片正常的氮素营养水平。

不同缓控释肥处理下碳氮代谢关键酶活性与水稻的总颖花数、粒重和产量显著相关。生育后期大量释放营养的 PCU 肥料明显可加强叶片中的碳转运能力和氮代谢能力，使得叶片中淀粉积累较少，且氮代谢物含量较高。碳氮同化关键基因 *OsGS2* 与 *OsDOF11* 均为调控水稻产量形成与籽粒灌浆过程的重要转录因子。其中，*OsGS2* 是氮同化过程中 GS/GOGAT 循环的关键调控基因，核心功能在于调控籽粒大小与产量[35]；*OsDOF11* 属于 DOF 转录因子家族，主要通过调控糖分运输，并间接影响氮素吸收与同化能力，从而维持水稻的碳氮平衡[36]。生育期双峰释放模式的 BBF 肥料在灌浆期适量释放营养，导致叶片中碳氮代谢关键酶活及 *OsSUT2/4*、*OsGS2* 和 *OsDOF11* 的表达模式趋于适中，使得叶片具有较好的碳氮代谢平衡能力。因此，全生育期持续释放养分的缓控释肥（如 PCU 和 BBF 肥料），有助于维持叶片的碳氮代谢能力，从而提高水稻产量。然而，在灌浆期适量释放养分的 BBF 肥料，则更有利于维持叶片的碳氮代谢平衡。

4 结论

不同类型缓控释肥对水稻灌浆期剑叶光合特性、碳氮代谢及产量具有显著的差异化调控作用。其中，生育后期快速释放型肥料（PCU）处理下，剑叶碳氮代谢物含量、关键酶活性（SPS、AGP、NR、GS 和 GOGAT）及相关基因表达水平均可达到甚至超过 CK 水平，同时剑叶 SPAD 值、P_n 和 G_s 维持在较高水平，为籽粒灌浆提供了充足的光合同化物，进而提升了总颖花量和粒重。生育期双峰释放型肥料（BBF）则表现出适中的碳氮代谢调控模式，有利于维持碳氮平衡，同样实现了与 CK 相当的产量。相比之下，生育期速效释放型肥料（UF、SCU）处理下，多数碳氮代谢指标及光合性能均低于 CK。因此，合理选择以 BBF 为代表的缓控释肥，可在简化施肥方式的同时维持水稻叶片碳氮代谢平衡，实现与 CK 处理相当的产量水平。

参考文献

[1] Sun Z，Li X. Technical efficiency of chemical fertilizer use and its influencing factors in China’s rice production. Sustainability，2021，13(3)：1155.

[2] Peng S B，Tang Q Y，Zou Y B. Current status and challenges of rice production in China. Plant Production Science，2009，12(1)：

3-8.
[3] Li X H， Li Z H. Global trends and current advances in slow/controlled-release fertilizers： a bibliometric analysis from 1990 to 2023. Agriculture，2024，14(9)：1502-1525.
[4] Sanchez-Bragado R， Molero G， Reynolds M P， et al. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation. Journal of Experimental Botany，2016，67(9)：2787-2798.
[5] 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. Field Crops Research，2008，107(2)：137-146.
[6] 丁怡梦，陈慕琪，丁文锐，等. 谷类作物碳氮代谢互作机制的研究进展. 植物生理学报，2024，60(5)：753-761.
[7] Deng J F，Ye J，Liu K，et al. Optimizing agronomy improves super hybrid rice yield and nitrogen use efficiency through enhanced post-heading carbon and nitrogen metabolism. Agronomy-Basel，2023，13(1)：1-17.
[8] Kusano M， Fukushima A， Redestig H， et al. Metabolomic approaches toward understanding nitrogen metabolism in plants. Journal of Experimental Botany，2011，62(4)：1439-1453.
[9] Xin W J，Zhang L，Zhang W，et al. An integrated analysis of the rice transcriptome and metabolome reveals differential regulation of carbon and nitrogen metabolism in response to nitrogen availability. International Journal of Molecular Sciences，2019，20(9)：1-17.
[10] 彭玉，孙永健，蒋明金，等. 不同水分条件下缓/控释氮肥对水稻干物质量和氮素吸收、运转及分配的影响. 作物学报，2014，40(5)：859-870.
[11] Zhao Y L，Xi M，Zhang X，et al. Nitrogen effect on amino acid composition in leaf and grain of japonica rice during grain filling stage. Journal of Cereal Science，2015，64：29-33.
[12] Matsue Y， Odahara K， Hiramatsu M. Differences in amylose content, amylographic characteristics and storage proteins of grains on primary and secondary rachis branches in rice. Japanese Journal of Crop Science，1995，64(3)：601-606.
[13] 李国辉，崔克辉. 氮对水稻叶蔗糖磷酸合成酶的影响及其与同化物积累和产量的关系. 植物生理学报，2018，54(7)：1195-1204.
[14] Ke J， He R Z， Hou P F， et al. Combined controlled-released nitrogen fertilizers and deep placement effects of N leaching, rice yield and N recovery in machine-transplanted rice. Agriculture Ecosystems & Environment，2018，265：402-412.
[15] Tang X N，Lu B，Jiang X Y，et al. Optimizing nitrogen release patterns for direct-seeded rice: a life cycle assessment. European Journal of Agronomy，2026，117：128094.
[16] Yang Y C，Zhang M，Li Y C，et al. Controlled release urea improved nitrogen use efficiency, activities of leaf enzymes, and rice yield. Soil Science Society of America Journal，2012，76(6)：2307-2317.
[17] Wu Q，Wang Y，Ding Y F，et al. Effects of different types of slow- and controlled-release fertilizers on rice yield. Journal of Integrative Agriculture，2021，20(6)：1503-1514.
[18] Hendrix D L. Rapid extraction and analysis of nonstructural carbohydrates in plant-tissues. Crop Science，1993，33(6)：1306-1311.
[19] 翁霞，辛广，李云霞. 蒽酮比色法测定马铃薯淀粉总糖的条件研究. 食品研究与开发，2013，34(17)：86-88.
[20] Tsukaguchi T，Taniguchi Y，Ito R. The effects of nitrogen uptake before and after heading on grain protein content and the occurrence of basal- and back-white grains in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Production Science，2016，19(4)：508-517.
[21] 熊庆娥. 植物生理学实验教程. 成都: 四川科学技术出版社，2003：85-86.
[22] Okamura M，Aoki N，Hirose T，et al. Tissue specificity and diurnal change in gene expression of the sucrose phosphate synthase gene family in rice. Plant Science，2011，181(2)：159-166.
[23] Nakamura Y，Yuki K，Park S，et al. Carbohydrate-metabolism in the developing endosperm of rice grains. Plant and Cell Physiology，1989，30(6)：833-839.
[24] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京：高等教育出版社，2000：125-127.
[25] Umemoto T，Nakamura Y，Ishikura N. Effect of grain location on the panicle on activities involved in starch synthesis in rice endosperm. Phytochemistry，1994，36(4)：843-847.
[26] Govil S，Van Duc Long N，Escribà-Gelonch M，et al. Controlled-release fertiliser: recent developments and perspectives. Industrial Crops and Products，2024，219：119160.
[27] Liu C X，Sun Y J，Wu G，et al. Amendment with controlled release urea increases leaf morpho-physiological traits, grain yield and NUE in a double-cropping rice system in southern China. Journal of the Science of Food and Agriculture，2023，103(4)：1692-1703.
[28] Aminpanah H， Firouzi S. Fertilizer management using plant growth-promoting rhizobacteria in rice fields. International Journal of Agricultural Management and Development，2019，9(1)：67-76.
[29] Xu K，Chai Q，Hu F L，et al. N-fertilizer postponing application improves dry matter translocation and increases system productivity of wheat/maize intercropping. Scientific Reports，2021，11(1)：22825.
[30] Jiang Z W，Yang H Y，Zhu M C，et al. The inferior grain filling initiation promotes the source strength of rice leaves. Rice，2023，16(1)：41-56.
[31] Li G H，Zhou C Y，Yang Z J，et al. Low nitrogen enhances apoplastic phloem loading and improves the translocation of photoassimilates in rice leaves and stems. Plant and Cell Physiology，2022，63(7)：991-1007.
[32] Song Y S， Dong M H， Hu Y J， et al. Effects of nitrogen fertilization on nitrogen metabolism and grain protein in premium-tasty japonica rice. Cereal Research Communications，2024，52(4)：1831-1842.
[33] Liao G X，Yang Y H，Xiao W M，et al. Nitrogen modulates grain yield，nitrogen metabolism, and antioxidant response in different rice genotypes. Journal of Plant Growth Regulation，2023，42(4)：2103-2114.
[34] Zhang Y F，Wang N，He C G，et al. Comparative transcriptome analysis reveals major genes, transcription factors and biosynthetic pathways associated with leaf senescence in rice under different nitrogen application. BMC Plant Biology，2024，24(1)：419.
[35] Wang W S，Wang W P，Pan Y L，et al. A new gain-of-function *OsGS2*/*GRF4* allele generated by CRISPR/Cas9 genome editing increases rice grain size and yield. The Crop Journal，2022，10(4)：1207-1212.
[36] Huang X L，Zhang Y Y，Wang L L，et al. *OsDOF11* affects nitrogen metabolism by sucrose transport signaling in rice (*Oryza sativa* L.). Frontiers in Plant Science，2021，12：703034.

Effects of Slow- and Controlled-Release Fertilizers on Grain Yield and Leaf Carbon and Nitrogen Metabolism during the Grain-Filling Stage in Rice

Jiang Zhengrong[1], Chen Qiuli[2], Zeng Nana[1], Liu Song[1],
Lin Zuichang[1], Yang Yang[1], Ding Yanfeng[1], Li Ganghua[1]

([1]College of Agriculture, Nanjing Agricultural University / Key Laboratory of Crop Physiology Ecology and Production Management, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing 210095, Jiangsu, China; [2]Xuzhou Institute of Agricultural Sciences in Jiangsu Xuhuai District, Xuzhou 221131, Jiangsu, China)

Abstract Carbon and nitrogen metabolism in rice leaves during the grain-filling stage is a key physiological process regulating yield formation. To investigate whether different types of slow- and controlled-release fertilizers influence rice yield by modulating leaf carbon and nitrogen metabolism during the grain-filling stage, a field experiment was conducted using the rice variety Ningjing 8 during the 2020-2021 growing seasons. The treatments comprised conventional split fertilization (CK) and four slow- and controlled-release fertilizers: the fast-acting slow-release fertilizers (UF and SCU), and the controlled-release fertilizers (PCU and BBF). The results showed that yields under UF and SCU were significantly lower than those under CK, with reductions of 17.65% and 5.88% in 2020, and 13.40% and 23.21% in 2021, respectively. By contrast, yields under PCU and BBF were comparable to CK, primarily due to their total spikelet number and grain weight being sustained at CK levels. The UF and SCU treatments resulted in insufficient nitrogen supply during the grain-filling stage, leading to reduced leaf photosynthetic capacity, lower sucrose and starch utilization efficiency, and diminished activities of key carbon and nitrogen metabolism enzymes. The PCU treatment, characterized by concentrated nutrient release during the grain-filling period, ensured adequate nitrogen supply throughout grain filling, thereby promoting the absorption and utilization of carbon metabolites in leaves while enhancing nitrogen metabolite content and associated enzyme activities. The BBF treatment, featuring a bimodal release pattern, provided a moderate nitrogen supply during the grain-filling stage, which supported relatively high leaf photosynthetic capacity and balanced carbon and nitrogen metabolic activity, ultimately achieving yields comparable to CK. In conclusion, selecting slow- and controlled-release fertilizers that ensure an adequate nitrogen supply during grain-filling stage of rice is an effective strategy to sustain high grain yield.

Key words Rice; Slow-controlled release fertilizer; Yield; Leaves; Carbon and nitrogen metabolism; Grain-filling stage