

DOI: 10.5846/stxb201411202298

曹小闯, 李晓艳, 朱练峰, 张均华, 禹盛苗, 吴良欢, 金千瑜. 水分管理调控水稻氮素利用研究进展. 生态学报, 2016, 36(13): - .

Cao X C, Li X Y, Zhu L F, Zhang J H, Yu S M, Wu L H, Jin Q Y. Effects of water management on rice nitrogen utilization: A review. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(13): - .

水分管理调控水稻氮素利用研究进展

曹小闯¹, 李晓艳², 朱练峰¹, 张均华¹, 禹盛苗¹, 吴良欢², 金千瑜^{1,*}

1 中国水稻研究所, 水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310006

2 浙江大学环境与资源学院, 教育部环境修复与生态健康重点实验室, 杭州 310058

摘要: 水、氮是调控水稻生长发育的两个重要环境因子。通过“以水调氮”增加根际溶氧量(如干湿交替、好氧栽培等)能够提升土壤硝化势和氧化还原电位, 刺激土壤氮的矿化作用, 使水稻处于 NH_4^+ 与 NO_3^- 混合营养中, 并能通过诱导水稻的生理特性及改善根系的吸收功能增强其抗旱性能, 提高水稻产量及氮素利用率。光合作用是形成干物质的主要途径, 土壤氮水平、氮形态与水稻光合速率紧密相关, 提高叶片光合速率将有助于提高水稻的氮素利用率和产量。本文从稻田水分管理对土壤氮素形态特征、水稻氮吸收利用、光合速率及氮环境效应的影响等方面综述了国内外相关研究进展, 并指出进一步的研究方向。

关键词: 水分管理; 根际溶氧量; 氮代谢; 光合氮素利用率; 水稻

Effects of water management on rice nitrogen utilization: A review

CAO Xiaochuang¹, LI Xiaoyan², ZHU Lianfeng¹, ZHANG Junhua¹, YU Shengmiao¹, WU Lianghuan², JIN Qianyu^{1,*}

1 State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

2 Ministry of Education Key Laboratory of Environmental Remediation and Ecosystem Health, College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Water and nitrogen are two important environmental factors controlling rice growth. Increasing the amount of dissolved oxygen in rhizosphere via the regulation of soil water content, such as the dry-wet alternate irrigation and aerobic cultivation, can promote soil nitrification potential and oxidation-reduction potential, stimulate soil nitrogen mineralization, and provide a mixed nutrition of NH_4^+ and NO_3^- for rice. It can also increase the rice resistance to drought, rice biomass, and efficiency of nitrogen use through induction of rice physiological property and improvement of root absorption ability. Plant photosynthetic rate is the main way to increase crop yield. Nitrogen concentration and nitrogen type are closely related to the photosynthetic rate in rice, and the increase of photosynthetic rate enhances nitrogen-use efficiency and plant biomass in rice. This paper reviewed recent progress in the studies on the effects of water management on soil nitrogen morphological characteristics, rice nitrogen absorption and utilization, photosynthetic rate, and environmental effects of nitrogen, thus pointing out the problems and emphasizing the direction of further research.

Key Words: Water management; Rhizosphere dissolved oxygen; Nitrogen metabolism; Photosynthetic nitrogen-use efficiency; Rice

基金项目: 浙江省自然科学基金(LQ15C130004); 国家重点基础研究发展 973 计划(2015CB150502); 国家自然科学基金(31172032, 31172032, 30900880)

收稿日期: 2014-11-20; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinqy@mail.hz.zj.cn

水稻是我国种植面积最大、灌溉用水量最多的作物,全国种植面积达 3000 万公顷^[1]。作为一个需氧的有机体,水稻虽然有发达的通气组织以保证根系的正常需氧活动,但半水生性特点要求其生长过程中需要大量的灌溉水,因此土壤供氧状况仍是限制水稻根系生长的关键因子^[2]。长期处于淹水状态的稻田,空气很难进入到土壤中,水稻根系及微生物的呼吸作用消耗大量氧气,导致土壤中的氧浓度极低。持续的低氧环境会引起稻田还原性有毒物质的积累,根系细胞能量代谢失衡、细胞质酸化及低氧的生理生化反应,对水稻根系形态结构、根系活力和生长发育等都会产生严重影响^[3-4]。研究发现,湿润灌溉、干湿交替、好氧栽培等水分管理能通过调控根际溶氧量促进水稻生长^[5-8],诱导水稻的生理特性及改善根系的吸收功能增强其抗旱性能,达到以不牺牲光合产物积累而大幅度提高氮素利用效率的目的^[9-10]。增加根际溶氧量还能刺激土壤氮的矿化作用,且氮素形态显著影响水稻的光合速率^[11]。随着我国氮肥用量的不断增加,水稻的氮素利用率呈不断降低趋势;灌水过多、不合理的水分管理也显著增加稻田氮素损失,因此寻找提高氮肥利用率的新途径是目前急需解决的突出问题^[12]。本文通过国内外最新文献综述了稻田水分管理对水稻根际氮素形态、氮吸收利用、光合速率及其氮环境效应的影响等方面研究进展,以期为相关研究提供参考。

1 稻田水分管理对土壤和根际氮素形态的影响

氮素是生物合成氨基酸、蛋白质及其它含氮有机物的大量营养元素,在植物的生命活动中发挥极其重要的作用。 NH_4^+ 和 NO_3^- 是水稻吸收的主要氮素形态,但仅占土壤中总氮 1% 左右^[13]。稻田土壤环境与旱田不同,长期淹水决定了水稻根际氧浓度受到两方面的影响:一是水稻根茎通气组织的泌氧功能;二是土壤理化性质。水稻通气组织的发育受遗传基因和环境条件的影响^[14]。水稻根系自身的泌氧作用能将根际 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- ,但根表产生的 NO_3^- 可立即被水稻吸收,因而稻田采集的土样中通常较难测到 NO_3^- 或数量极微^[15]。Kirk 等^[16]发现在淹水的土壤条件下,实际上有高达 15%—40% 的总氮是以 NO_3^- 的形式被水稻吸收利用的。土壤的理化性质,如通气状况、土壤结构、孔隙度、含水量等,能够通过影响稻田“固、液、气”三相的比例调控根际氧浓度。研究表明,湿润灌溉、间歇灌溉、施用氧肥、超微气泡水灌溉、垄作免耕等田间水分管理能显著改善土壤通气条件,提高溶解氧含量^[5-8,17]。根际溶氧量与土壤氧化还原电位、pH 值、微生物活性及养分形态和有效性等密切相关;根际溶氧量的增加能刺激土壤提升其硝化势,提高土壤氮的矿化作用和根呼吸作用,肥料氮素和土壤有机氮矿化释放出的 NH_4^+ 更易被氧化成 NO_3^- ,使水稻处于 NH_4^+ 与 NO_3^- 混合营养中^[15,18]。这将为作物提供更多的氮源和能量,有利于水稻更完全有效地利用土壤有机氮。

增加根际溶氧量还能显著提高根际氧化还原电位及根系活力,这不仅有利于根系对营养物质的吸收,还使根际土壤磷有效性增加、还原性有害物质(Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、 H_2S 等)减少,为水稻生长、氮吸收代谢提供有利的外部环境^[19-20]。干湿交替及好氧栽培模式下土壤团聚体破碎释放出的闭蓄态有机物、微生物细胞溶解及渗透调节物质的分泌等都将提高基质的有效性及碳、氮矿化率^[21];还提高了有机质有效性并能抵制微生物进入半休眠状态,这也增加微生物生物量碳、氮^[18]。碳源是微生物生长繁殖的限制因素,高量的溶解性有机碳提升了微生物生物量和酶活性,随之土壤结构得到改善,碳氮有效性将进一步提高^[22]。

2 稻田水分管理对水稻氮吸收利用的影响调控研究

2.1 稻田水分管理对水稻氮吸收的影响

稻田土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量受到根际溶氧量的影响,且两者在根际的比例处于动态变化中。水稻对 NH_4^+ 的吸收主要通过 NH_4^+ 转运蛋白进行质膜运输,吸收一个 NH_4^+ 同时通过 H^+ -ATPcase 向外界释放一个 H^+ , NH_4^+ 也可以通过离子通道和自由扩散进入根细胞。水稻对 NO_3^- 的吸收主要通过 $2\text{H}^+/\text{INO}_3^-$ 同向转运,也可以通过离子通道运输。无机氮被水稻吸收后,需要经过一系列的同化作用才能被水稻所利用^[13]。首先,由硝酸还原酶(Nitrate reductase, NR)催化 NO_3^- 还原成 NO_2^- ,该酶是硝酸盐同化过程的关键酶,其活性受很多因素的影响,如:硝酸盐、光、碳水化合物等。研究发现,低氧环境有利于 NR 活性提高,为根系细胞提供更多的

NO_2^- ^[23];但持续低氧环境影响植物对无机态氮同化,容易造成 NO_2^- 在根部大量累积^[24]。虽然植株同化 NO_3^- 消耗的能量比同化 NH_4^+ 多,但在缺氧胁迫下水稻根系细胞线粒体能够以 NO_2^- 作为最终电子受体,氧化细胞中的还原型辅酶 I (Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADH) 和还原型辅酶 II (Triphosphopyridine nucleotide, NADPH) 合成腺苷三磷酸(Adenosine triphosphate, ATP),故而 NO_3^- 对于缓解水稻低氧胁迫具有重要作用^[25-26]。Botrel 等^[27]进一步研究发现,缺氧下 NR 活性伴随着磷酸化程度的迅速改变主要是由细胞中 pH 值改变引起,而非 ATP 及腺苷一磷酸(Adenosine monophosphate, AMP)的缺乏。除 NR 催化 NO_3^- 还原成 NO_2^- 的过程外,亚硝酸还原酶(Nitrite reductase, NiR)催化 NO_2^- 还原成 NH_4^+ 的过程在氮同化过程也扮演着重要的角色。但与 NR 不同, NiR 活性在低氧环境下受到抑制^[28]。其次,水稻体内必须将 NH_4^+ 转化为酰胺,并进一步合成氨基酸等物质才算完成无机氮到有机氮的同化过程。此过程主要通过 GS/GOGAT 循环实现,主要参与的酶有谷氨酰胺合成酶(Glutamine synthetase, GS),谷氨酸合酶(Glutamate synthase, GOGAT),这些酶的活性在不同根际氧浓度下有着不同的反映。有研究指出,增氧处理可增加水培条件下水稻根系 NO_3^- 、游离氨基酸和可溶性糖含量,且 GS、谷草转氨酶(Aspartate transaminase, GOT)和谷丙转氨酶(Alanine aminotransferase, GPT)活性均增强^[29]。朱练峰等^[7]也得出相似的结论,研究发现增氧灌溉下水稻叶片叶绿素及可溶性蛋白含量明显上升。赵峰等^[30]发现富氧环境虽然显著增强了 NR 活性,但降低了水稻叶片叶绿素的含量及 GS 活性,不利于水稻氮素及干物质的积累。目前,不同根际氧浓度下水稻对氮转运机制的变化尚不十分的清晰,有关富氧环境对稻田土壤氮素吸收的影响仍少有报道。

虽然稻田水分含量影响氮素的溶解,干湿交替及好氧栽培等却能通过降低土壤氮素挥发,调控氮素在各器官间的转移,使稻穗中的氮积累量所占比例增加,提高氮收获指数和肥料氮素利用率,且增硝营养下氮同化能力的提高使水稻获得更大的生物量和籽粒产量^[31-32]。孙永健等^[33]发现,干湿交替灌溉对水稻各生育期氮代谢关键酶活性、氮素利用特征及产量存在显著或极显著的相关性,显著提高氮素干物质生产效率及稻谷生产效率。Trought 等^[34]发现,低氧下 NO_3^- 的存在能够降低低氧环境对植物的损害,且适当增加 NO_3^- 的比例能够增加作物产量和氮素利用率^[35]。然而, Tan 等发现与连续灌溉相比,稻田进行干湿交替处理虽然能够明显降低氮肥的渗透,但增加了氮肥淋失损失量,降低肥料氮素利用率^[36]。这可能与土壤类型、施氮水平及环境等因素有关。这些成果为今后完善水稻栽培中水-氮-氧的平衡,以及因地制宜开发新型水氮集成管理模式提供了重要的实践依据。在氧气充足的条件下,如半干旱地区,施肥时添加适量的沸石分子筛以及在干湿交替下使用包衣尿素能有效提高水稻氮肥利用率^[37]。刘艳丽等^[38]发现,干湿交替过程中土壤无机氮的含量与土壤微生物量及施肥方式也密切相关。因此,增加根际溶氧量能否保障土壤供氮的有效性及持续性仍需实践的考证。

此外,稻田水分管理影响土壤氮素存在形态,且水稻不同生长期对不同形态氮的吸收也不同。研究发现,水稻在营养生长期以吸收 NH_4^+ 为主,生殖生长期对 NO_3^- 的吸收增加^[39]。Lon 等^[40]发现,水稻在生殖生长期转移至稻穗中的氮素形态以 NH_4^+ 为主。因此,明确水稻各生育期对不同形态氮素的选择性吸收及其氮营养贡献,对于优化水稻供氮营养,根据水稻氮营养同步需求开发新型氮肥和水氮集成管理技术都具有十分重要作用。

2.2 稻田水分管理对水稻氮吸收的调控机制研究

根际是植物、土壤和微生物相互作用的特殊区域,是植物、土壤、微生物进行物质和能量交换及信息传递的门户。根际缺氧或无氧环境下水稻根系细胞迅速从有氧呼吸切换为以乙醇发酵途径为主的无氧呼吸,ATP 合成量仅为正常时 3%—5%,能量严重亏缺,不利于水稻对氮的吸收^[41]。短期缺氧胁迫时,水稻根系能通过增加通气组织功能提高氧气向根尖的转运效率,减少吸收营养物质的根表面积,但提高着生在主根上的侧根数目以增加对营养物质的吸收^[42]。通过调控水分管理增加根际溶氧量可显著提高稻田氧化还原电位和硝态氮含量,这两个因素都会影响水稻的根系形态建成和氮素吸收^[43]。增加根际溶氧量对水稻氮吸收代谢有显著的促进作用,这可能是由于随着根际溶氧量增加,根系呼吸作用加强,为氮吸收提供更多的能量;也可能

受增氧条件下根系形态变化的影响,主要表现为最长根增长、孔隙度减小、侧根和不定根数减少、外皮层厚壁组织细胞疏松,根系活力增强^[6,44]。杨菲等^[45]发现干湿交替能明显提高根际氧浓度,增加水稻根系生物量、根毛数、根系表面积,并促进水稻 4 级次生侧根的发生。Jackson 等^[46]发现增氧可显著提高水稻根长及其生物量,且能显著增加深层根的比例,说明增加根际氧浓度可促进根系向下层生长,提高土壤中水分和养分的有效性。富氧环境可提高水稻总根长和下层根系所占的干物质比例,且提高了根系自根基到根尖 10—20cm、> 20cm 部分所占的生物量比例^[47]。但根际氧浓度并非越高越好,水稻对根际溶氧量需求存在一定的阈值。研究发现水分含量达到田间持水量的 70%—75% 时,最有利于水稻根系生长,在此基础上增加或降低根际溶氧量,水稻的产量及相关氮代谢均会受到显著影响^[48]。总之,根系形态结构的改变必将导致水稻对土壤氮素吸收利用能力的改变,根系生物量大、直径大、空隙高度及不定根数量高的水稻品种在氮素吸收及产量上均有明显的优势,这将为今后选育理想根系品种提供重要参考。

NH_4^+ 和 NO_3^- 在氮吸收利用途径、对水稻生长发育等方面影响不同,但两种形态氮共同影响水稻的氮吸收代谢过程^[49]。 NH_4^+ 能够刺激根系通气组织的形成, NO_3^- 能够刺激侧根的生长、增加最长根长^[49-50]。水稻作为喜铵作物,在缺氧的情况下更易于吸收 NO_3^- ,其原因是 NO_3^- 作为电子受体参与了线粒体的氧化磷酸化,为缺氧环境下根系功能的正常发挥提供能量物质^[51]。此外,养分离子间的相互作用也可能是增加根际溶氧量促进水稻氮吸收代谢的原因之一。与单一氮源相比,增氧条件下根际铵硝混合营养对水稻生长更具优势,可提高氮素积累和细胞分裂素含量^[52-53]。根际 NO_3^- 含量的增加能促进 NH_4^+ 的吸收,并提高 GS 和 NR 活性^[54-55],使吸收的 NH_4^+ 被水稻快速同化利用,增加水稻对氮素的吸收及向地上部的运输。Kronzucker 等^[51]发现, NO_3^- 的存在能增强 NH_4^+ 的细胞质膜运输、细胞质积累及代谢;而 NO_3^- 的质膜运输、细胞质积累及代谢受到 NH_4^+ 的明显抑制。增氧作用还能缓解水稻生长后期叶片叶绿素含量下降,提高剑叶超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 含量,降低丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 含量^[7],且能有效延缓叶片衰老,使齐穗后叶片光合作用对穗部干物质积累贡献增大,提高弱势粒灌浆度和结实率^[5, 56],这些也有利于水稻氮积累提高。总之,水稻在根系生长发育、氮代谢过程中存在根际溶氧量和氮形态的互作效应。因此,加强根际低氧、常规和高氧环境下不同氮素营养对水稻生物量、根系特征和氮积累的影响研究,将为不同根际氧环境下水稻高产栽培和氮肥运筹提供理论参考。

2.3 稻田水分管理对水稻光合速率的调控研究

已经证明作物产量与以下 3 个因素有关:1) 光能吸收率;2) 光能利用率;3) 收获指数。通过多年的高产育种和养分资源管理研究,水稻的收获指数、作物种植密度和栽培方式已趋于最佳化,因此很难再通过提高收获指数及光能吸收率来增加作物产量。Ainsworth 和 Long 通过 FACE (Free-air CO_2 Enrichment) 模拟大气 CO_2 升高,发现提高光合速率能显著增加作物产量^[57],且在水分胁迫下增产更为显著^[58]。高氮条件下作物的氮素利用率和光合氮素利用率 (叶片光合速率/氮含量) 呈现同时降低的趋势^[59],且提高水稻关键生育期叶片光合氮素利用率将有助于提高作物的氮素利用率和产量^[60]。稻田水分含量显著影响土壤及根际的氮素存在形态,且氮水平、氮形态也能通过影响叶片氮素含量、 CO_2 传输能力、Rubisco 酶 (1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/氧化酶) 对 CO_2 的亲合能力、光呼吸过程等影响植物的光合速率。氮素是形成叶绿素和 Rubisco 酶的重要组成部分^[61]。Rubisco 酶及叶绿素含量均与叶片氮素具有良好的相关性^[62],提高叶片氮素含量将显著增加光合速率^[61]。叶片氮素含量增加还能提高叶片气孔导度和叶肉导度,增加 CO_2 传输能力^[63]。但当氮肥供应过量时,叶片变厚,叶绿体变大, CO_2 传输能力的增加不能与 Rubisco 酶增加保持同步,造成 Rubisco 酶活性降低是水稻光合氮素利用率降低的主要原因^[64]。氮素形态也影响 Rubisco 酶对 CO_2 的亲合能力及光合速率,研究发现供铵营养叶片的光合速率比供硝营养叶片高^[11]。Guo 等^[11]通过测定 CO_2 补偿点 (Γ^*) 发现,单一供应 NH_4^+ 时 Rubisco 酶对 CO_2 的亲合能力较 NO_3^- 高。水稻叶面积较小、叶片比面重较大、叶片氮素和 Rubisco 酶含量较高、叶绿体体积较大等特征都会导致供 NH_4^+ 营养叶片光合速率比供 NO_3^- 营养高^[65-68]。此外, NO_3^- 在同化过程中所消耗的能量要高于 NH_4^+ ,这也会造成铵硝营养之间光合速率的差异^[69]。

缺氮影响叶片叶绿素的合成及氮素含量;水分亏缺影响氮素的溶解,并通过调控 Rubisco 酶对 CO_2 的亲能力影响叶片的光合速率^[70]。研究表明水分胁迫能通过诱导气孔关闭防止叶片水分的过度散失,但阻止了外界 CO_2 向叶绿体的传输^[71]。丁雷等^[72]发现,叶片水势的降低增加了叶片内 CO_2 传输的阻力,且气孔关闭导致的叶绿体内 CO_2 浓度降低是限制光合作用的最主要因素。与 NO_3^- 相比,干旱地区及温室模拟水分胁迫试验发现供 NH_4^+ 营养水稻表现出较好的生长状况和较高的光合速率及羧化效率^[68]。与非水分胁迫相比,供 NH_4^+ 营养水稻叶片能保持较高的羧化效率 (Carboxylation efficiency, CE)、气孔导度 (Stomatal conductance, G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度 (Intercellular CO_2 concentration, C_i) 及叶绿素 a、叶绿素 b 含量,这些指标都与水稻光合速率紧密相关,可能在一定程度上解释 NH_4^+ 提高水稻抗旱性能的机理^[73]。李勇研究发现,供 NH_4^+ 营养水稻根系水通道蛋白 OsPIPIS 基因表达量高于供 NO_3^- 营养,且前者水通道蛋白运输 CO_2 的能力强于后者^[74]。目前,人们对 NH_4^+ 提高水稻抗旱性能以及水氮互作提高水稻氮素利用率的光合生理调控机制仍不十分清楚。虽然氮肥的施用能够显著提高作物产量,但是作物产量并不能与肥料施用量保持同步增长。因此,通过分析光合作用和光合氮素利用率的限制因素、以及氮素形态如何影响水分胁迫对水稻光合作用的抑制作用,探索和研究提高光合作用和光合氮素利用率的有效途径,将为提高高氮营养下的水稻单产及节水栽培提供更多的理论支持。

3 稻田水分管理对氮素环境效应的影响

氮素利用率是决定氮肥增产效果的主要因素,受氮肥用量、施肥方法、水分管理等因素影响。长期淹水种植使稻田氮矿化速率极慢,还田秸秆等有机质分解不充分,导致土壤积累大量的酚醛木质素化合物,降低氮素有效性^[75],这将阻碍水稻对土壤背景氮的吸收但对肥料氮吸收没有影响,加重水稻生产对肥料的依赖。以南太湖流域淹灌稻田为例,淹灌稻田中氮挥发、径流、淋失等途径是造成氮肥利用率低的主要原因,三者氮损失量分别占施氮量的 20%—40%、1.4%—6.3% 及 1.0%—1.9%^[76]。稻田氮素损失受温度、水分、氮源、pH 值、C/N、氧化还原电位等诸多因素影响,其中土壤持水量能够很好的反映土壤溶解氧的状况,因而通过调控稻田水分含量将影响稻田氮素损失。在稻田生态系统中, CH_4 是造成全球温室效应的主要气体。Liesack 等^[77]指出,稻田产生的 CH_4 大约有高达 36%—80% 在根际微氧区域被甲烷氧化细菌消耗,因此根际生物氧化在控制稻田温室气体排放过程中具有非常重要的作用^[78]。甲烷氧化菌是一种严格的好氧菌,而产生 CH_4 、 N_2O 等温室气体的甲烷细菌、反硝化细菌大部分都属于厌氧菌^[79]。稻田持续淹水导致土壤缺氧,抑制甲烷氧化菌的活性。当频繁干湿交替及增加根际溶氧量后土壤的氧化还原电位增加,土壤微生物群落结构发生变化,甲烷氧化菌等好氧微生物活性显著增加,可抑制温室气体的产生。李香兰等^[80]发现,稻田持续淹水处理 CH_4 排放量是烤田处理的 12—20 倍。因此通过适宜的水分管理改善根系氮素、溶氧量状况,可能会降低甲烷细菌、反硝化细菌等厌氧微生物的数量和活性,减少 CH_4 、 N_2O 等温室气体的生成。

值得注意的是根际溶氧量增加造成的土壤中 NO_3^- 含量增加,也为反硝化作用提供大量的底物,目前我们对其是否易导致氮淋失和 N_2O 、 CH_4 等温室气体的排放增加还不清楚。相对于高溶氧量,Guo 等^[81]研究发现,淤泥中的低溶氧量更有利于硝化作用和反硝化作用的发生,且淤泥中氮的损失量更大。Reddy 等通过有氧—厌氧交替循环试验发现,提高交替频率能够使土壤的氧化还原电位降低到足够水平以诱导土壤中的反硝化作用,反而增大了氮素的损失^[82]。由于稻田生态系统及水稻对氮素吸收具有一定的特殊性,增加土壤溶氧量是否会引起更多氮素流失仍需我们展开相关研究。

4 问题与展望

当前我国水稻氮素生产力偏低,通过合理的水氮互作改善土壤理化性状及养分有效性,提高水稻产量和氮素利用效率,将是解决这一问题的有效途径。我们已知道水稻不同生育期对不同形态氮素的需求、吸收能力不同^[39-40],且增加根际溶氧量显著影响土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的存在形态及比例,后者对水稻的生理代谢作

用已引起人们的普遍重视。然而在实际的水稻生产过程中,人们却往往忽视了不同形态氮肥的合理配施,导致氮肥施用与水稻需求不能保持同步,大量“无效态”氮肥的施入及其损失造成巨大的资源浪费。

氮素生理利用率与光合作用紧密相关,水稻氮肥利用率的降低必然与植物光合氮素利用率的降低有关。张云桥等^[83]发现,高氮效水稻品种的叶绿素含量较低,但光合速率下降却不明显;且氮高效水稻基因型在各生育期均具有理想的株型、叶面积指数、光合势和群体生长速率来协调其氮素高效吸收利用^[84]。当前有关水稻光合同化物的形成与利用、氮素在体内运输和转运、籽粒充实等对于根际氧浓度的响应,以及相关吸收和转运蛋白的表达调控机制等方面报道较少。因此,加强这些方面的研究能够更好完善水稻氧营养代谢机制,将为高氮效水稻品种选育提供更好的参考价值。

基于以上的分析,我们认为稻田生态系统中水稻氮素利用需要从以下几方面进行深入研究:

1) 合理的水分管理能促进水稻氮素吸收,提高氮素利用率。因此,通过控制稻田水氮互作协调土壤水-肥-气的平衡,根据影响氮肥利用率和光合作用的限制因素探索 and 开发新型水氮集成管理技术,将有利于构建理想水稻根系、健康稻田环境,提高水稻产量和氮素利用效率。

2) 氮水平、氮形态能通过调控叶片光合速率影响水稻的生长发育及氮素利用率。加强水氮互作对水稻不同生育期光合速率的影响研究,明确光合氮素利用率与根际氮形态特征及溶氧量的响应关系,这将为我们全面阐述水氮互作提高水稻氮肥利用率的光合生理本质奠定基础。

3) 当前根际氧调控根系吸收特性的相关研究较少,进一步揭示不同根际氧浓度下水稻根系功能与养分利用间的内在联系是根际氧研究的发展趋势。水稻根系及植株的衰老主要受激素调控,明确根际氧与激素在延缓衰老中的互作机制,进而阐述溶氧量调控根系生长发育和生理功能的机理,提高根系机能并带动外界营养的高利用率以及光合产物的转运效率,对于水稻后期产量潜能的发挥和超高产栽培都具有重要科学意义。

参考文献 (References):

- [1] 中国统计年鉴, 2014. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2014/indexch.htm>.
- [2] Angela Hodge, Graziella Berta, Claude Doussan, Francisco Merchan, Martin Crespi. Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 153-187.
- [3] Konstantin Yu Kulichikhin, Olli Aitio, Tamara V Chirkova, Kurt V Fagerstedt. Effect of oxygen concentration on intracellular pH, glucose-6-phosphate and NTP content in rice (*Oryza sativa*) and Wheat (*Triticum aestivum*) root tips: in vivo ³¹P-NMR study. *Physiologia Plantarum*, 2007, 129(3): 507-518.
- [4] Julia Bailey-Serres, Takeshi Fukao, Daniel J Gibbs, Michael J Holdsworth, Seung Cho Lee, Francesco Licausi, Pierdomenico Perata, Laurentius A C J Voesenek, Joost T van Dongen. Making sense of low oxygen sensing. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(3): 129-138.
- [5] 赵锋, 张卫建, 章秀福, 王丹英, 徐春梅. 稻田增氧模式对水稻籽粒灌浆的影响. *中国水稻科学*, 2011, 25(6): 605-612.
- [6] Motoka Nakamura, Takatoshi Nakamura, Takayoshi Tsuchiya, Ko Noguchi. Functional linkage between N acquisition strategies and aeration capacities of hydrophytes for efficient oxygen consumption in roots. *Physiologia Plantarum*, 2013, 147(2): 135-146.
- [7] Zhu L F, Yu S M, Jin Q Y. Effects of aerated irrigation on leaf senescence at late growth stage and grain yield of rice. *Rice Science*, 2012, 19(1): 44-48.
- [8] Li Y L, Wang X X. Root-induced changes in radial oxygen loss, rhizosphere oxygen profile, and nitrification of two rice cultivars in Chinese red soil regions. *Plant and Soil*, 2013, 365(1/2): 115-126.
- [9] 潘英华, 康绍忠. 交替隔沟灌溉水分入渗规律及其对作物水分利用的影响. *农业工程学报*, 2000, 16(1): 39-43.
- [10] 周江明, 姜家彪, 姜新有, 詹雨钊. 不同肥力稻田晚稻水氮耦合效应研究. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(1): 28-35.
- [11] Guo S W, Katrin Schiemer, Burkhard Sattelmacher, Ulf-Peter Hansen. Different apparent CO₂ compensation points in nitrate- and ammonium-growth *Phaseolus vulgaris* and the relationship to non-photorespiratory CO₂ evolution. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123(3): 288-301.
- [12] 张福锁, 王激清, 张卫峰, 崔振岭, 马文奇, 陈新平, 江荣风. 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径. *土壤学报*, 2008, 45(5): 915-924.
- [13] 赵霞, 徐春梅, 王丹英, 陈松, 计成林, 陈丽萍, 章秀福. 根际溶氧量在水稻氮素利用中的作用机制研究. *中国水稻科学*, 2013, 27(6): 647-652.
- [14] 刘学, 朱练峰, 陈琛, 王会民, 欧阳由男, 禹盛苗, 金千瑜. 超微气泡增氧灌溉对水稻生育特性及产量的影响. *灌溉排水学报*, 2009, 28

- (5): 89-91.
- [15] 段英华, 张亚丽, 沈其荣. 水稻根际的硝化作用与水稻的硝态氮营养. 土壤学报, 2004, 41(5): 803-809.
- [16] Kirk G J D, Kronzucker H J. The potential for nitrification and nitrate uptake in the rhizosphere of wetland plants: A modeling study. Annals of Botany, 2005, 96(4): 639-646.
- [17] 裴鹏刚, 张均华, 朱练峰, 禹盛苗, 金千瑜. 根际氧浓度调控水稻根系形态和生理特性研究进展. 中国稻米, 2013, 19(2): 6-8.
- [18] Noah Fierer, Joshua P Schimel. Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(6): 777-787.
- [19] 赵峰, 王丹英, 徐春梅, 张卫建, 章秀福. 水稻氧营养的生理、生态机制及环境效应研究进展. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 335-341.
- [20] Revsbech N P, Pedersen O, Reichardt W, Briones A. Microsensor analysis of oxygen and pH in the rice rhizosphere under field and laboratory conditions. Biology and Fertility of Soils, 1999, 29(4): 379-385.
- [21] Butterly C R, Bünemann E K, McNeill A M, Baldock J A, Marschner P. Carbon pulses but not phosphorus pulses are related to decreases in microbial biomass during repeated drying and rewetting of soils. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(7): 1406-1416.
- [22] Maria Stenberg, Bo Stenberg, Tomas Rydberg. Effects of reduced tillage and liming on microbial activity and soil properties in a weakly-structured soil. Applied Soil Ecology, 2000, 14(2): 135-145.
- [23] Francesco Licausi. Regulation of the molecular response to oxygen limitations in plants. New Phytologist, 2011, 190(3): 550-555.
- [24] Halley C Oliveira, Luciano Freschi, Ladaslav Sodek. Nitrogen metabolism and translocation in soybean plants subjected to root oxygen deficiency. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 66: 141-149.
- [25] Maria Stoimenova, Abir U Igamberdiev, Kapuganti Jagadis Gupta, Robert D Hill. Nitrite-driven anaerobic ATP synthesis in barley and rice root mitochondria. Planta, 2007, 226(2): 465-474.
- [26] Faouzi Horchani, Samira Aschi-Smiti, Renaud Brouquisse. Involvement of nitrate reduction in the tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants to prolonged root hypoxia. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(6): 1113-1123.
- [27] Anne Botrel, Werner M Kaiser. Nitrate reductase activation state in barley roots in relation to the energy and carbohydrate status. Planta, 1997, 201(4): 496-501.
- [28] Shi K, Ding X T, Dong D K, Zhou Y H, Yu J Q. Putrescine enhancement of tolerance to root-zone hypoxia in *Cucumis sativus*: a role for increased nitrate reduction. Functional Plant Biology, 2008, 35(4): 337-345.
- [29] 徐春梅, 王丹英, 陈松, 陈丽萍, 章秀福. 增氧对水稻根系生长与氮代谢的影响. 中国水稻科学, 2012, 26(3): 320-324.
- [30] 赵锋, 张卫建, 章秀福, 王丹英, 徐春梅. 连续增氧对不同基因型水稻分蘖期生长和氮代谢酶活性的影响. 作物学报, 2012, 38(2): 344-351.
- [31] 王绍华, 曹卫星, 丁艳锋, 田永超, 姜东. 水氮互作对水稻氮吸收与利用的影响. 中国农业科学, 2004, 37(4): 497-501.
- [32] 陈新红, 刘凯, 徐国伟, 王志琴, 杨建昌. 结实期氮素营养和土壤水分对水稻光合特性、产量及品质的影响. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2004, 22(1): 48-53.
- [33] 孙永健, 孙园园, 李旭毅, 郭翔, 马均. 水氮互作下水稻氮代谢关键酶活性与氮素利用的关系. 作物学报, 2009, 35(11): 2055-2063.
- [34] Trought M C T, Drew M C. Alleviation of injury to young wheat plants in anaerobic solution cultures in relation to the supply of nitrate and other inorganic nutrients. Journal of Experimental Botany, 1981, 32(3): 509-522.
- [35] Wang X Z, Zhu J G, Gao R, Yasukazu H, Feng K. Nitrogen cycling and losses under rice-wheat rotations with coated urea and urea in the Taihu lake region. Pedosphere, 2007, 17(1): 62-69.
- [36] Tan X Z, Shao D G, Liu H H, Yang F S, Xiao C, Yang H D. Effects of alternate wetting and drying irrigation on percolation and nitrogen leaching in paddy fields. Paddy and Water Environment, 2013, 11(1/4): 381-395.
- [37] Sepaskhah A R, Barzegar M. Yield, water and nitrogen-use response of rice to zeolite and nitrogen fertilization in a semi-arid environment. Agricultural Water Management, 2010, 98(1): 38-44.
- [38] 刘艳丽, 张斌, 胡峰, 乔洁, 张卫建. 干湿交替对水稻土碳氮矿化的影响. 土壤, 2008, 40(4): 554-560.
- [39] 何文寿, 李生秀, 李辉桃. 水稻对铵态氮和硝态氮吸收特性的研究. 中国水稻科学, 1998, 12(4): 249-252.
- [40] Lon S, Chen N C, Chishaki N, Inanaga S. Behavior of N within rice plants, comparing between Japonica and Indica varieties. Ecology and Environment, 2004, 13(4): 646-650.
- [41] Almeida A M, Vriezen W H, Van Der Straeten D. Molecular and physiological mechanisms of flooding avoidance and tolerance in rice. Russian Journal of Plant Physiology, 2003, 50(6): 743-751.
- [42] Jean Armstrong, William Armstrong. Rice: Sulfide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe^{2+} and water uptake, and lateral root emergence. Annals of Botany, 2005, 96(4): 625-638.
- [43] Jampeetong Arunothai, Brix Hans. Oxygen stress in *Salvinia natans*: Interactive effects of oxygen availability and nitrogen source. Environmental

- and Experimental Botany, 2009, 66(2): 153-159.
- [44] Zhao F, Xu C M, Zhang W J, Zhang X F, Li F B, Chen J P, Wang D Y. Effects of rhizosphere dissolved oxygen content and nitrogen form on root traits and nitrogen accumulation in rice. Rice Science, 2011, 18(4): 304-310.
- [45] 杨菲, 谢小立. 稻田干湿交替过程生理生态效应研究综述. 杂交水稻, 2010, 25(2): 1-4.
- [46] Jackson M B, Colmer T D. Response and adaptation by plants to flooding stress. Annals of Botany, 2005, 96(4): 501-505.
- [47] 王丹英, 韩勃, 章秀福, 邵国胜, 徐春梅, 符冠富. 水稻根际含氧量对根系生长的影响. 作物学报, 2008, 34(5): 803-808.
- [48] 张玉屏, 李金才, 黄义德, 黄文江. 水分胁迫对水稻根系生长和部分生理特性的影响. 安徽农业科学, 2001, 29(1): 58-59.
- [49] 汪晓丽, 封克, 盛海军, 陈平. 不同水稻基因型苗期 NO_3^- 吸收动力学特征及其吸收液中 NH_4^+ 的影响. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1306-1311.
- [50] Wang X B, Wu P, Hu B, Chen Q S. Effects of nitrate on the growth of lateral root and nitrogen absorption in rice. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(6): 678-683.
- [51] Herbert J Kronzucker, M Yaeesh Siddiqi, Anthony D M Glass, Guy J D Krik. Nitrate-ammonium synergism in rice: A subcellular flux analysis. Plant Physiology, 1999, 119(3): 1041-1046.
- [52] Chen W, Luo J K, Shen Q R. Effect of NH_4^+ -N/ NO_3^- -N ratios on growth and some physiological parameters of Chinese cabbage cultivars. Pedosphere, 2005, 15(3): 310-318.
- [53] Dang C X, Shen Q R, Wang G. Tomato growth and organic acid changes in response to partial replacement of NO_3^- -N by NH_4^+ -N. Pedosphere, 2004, 14(2): 159-164.
- [54] Zhao X Q, Zhao S P, Shi W M. Enhancement of NH_4^+ uptake by NO_3^- in relation to expression of nitrate-induced genes in rice (*Oryza sativa*) roots. Pedosphere, 2008, 18(1): 86-91.
- [55] Cao Y, Fan X R, Sun S B, Xu G H, Hu J, Shen Q R. Effect of nitrate on activities and transcript levels of nitrate reductase and glutamine synthetase in rice. Pedosphere, 2008, 18(5): 664-673.
- [56] 赵锋, 王丹英, 徐春梅, 张卫建, 李凤博, 毛海军, 章秀福. 根际增氧模式的水稻形态、生理及产量响应特征. 作物学报, 2010, 36(2): 303-312.
- [57] Elizabeth A Ainsworth, Stephen P Long. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2 . New Phytologist, 2005, 165(2): 351-372.
- [58] Andrew D B Leakey, Martin Uribeharrea, Elizabeth A Ainsworth, Shawna L Naidu, Alistair Rogers, Donald R Ort, Stephen P Long. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO_2 concentration in the absence of drought. Plant Physiology, 2006, 140(2): 779-790.
- [59] Debabrata Ray, Sheshshayee M S, Mukhopadhyay K, Bindumadhava H, Prasad T G, Kumar M Udaya. High nitrogen use efficiency in rice genotypes is associated with higher net Photosynthetic rate at lower Rubisco content. Biologia Plantarum, 2003, 46(2): 251-256.
- [60] Oula Ghannoum, John R Evans, Wah Soon Chow, T John Andrews, Jann P Conroy, Susanne von Caemmerer. Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-Malic enzyme relative to NAD-Malic enzyme C_4 grasses. Plant Physiology, 2005, 137(2): 638-650.
- [61] Amane Makino, Tetsuya Sato, Hiromi Nakano, Tadahiko Mae. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. Plant, 1997, 203(3): 390-398.
- [62] Chandler J W, Dale J E. Nitrogen deficiency and fertilization effects on needle growth and Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea silchensis*). Tree Physiology, 1995, 15(12): 813-817.
- [63] Charles R Warren. The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO_2 movement is increased by nutrient supply. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(406): 2313-2321.
- [64] Li Y, Yang X X, Ren B B, Shen Q R, Guo S W. Why nitrogen use efficiency decreased under high nitrogen supply of rice seedlings (*Oryza sativa* L.)? Journal of Plant Growth Regulation, 2012, 31(1): 47-52.
- [65] Pia Walch-Liu, Günter Neumann, Fritz Bangerth, Christof Engels. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(343): 227-237.
- [66] John M Bowler, Malcolm C Press. Effects of elevated CO_2 , nitrogen form and concentration on growth and photosynthesis of a fast- and slow-growing grass. New Phytologist, 1996, 132(3): 391-401.
- [67] Guo S W, Brück H, Sattelmacher B. Effects of supplied nitrogen form on growth and water uptake of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants. Plant and Soil, 2002, 239(2): 267-275.
- [68] Guo S W, Zhou Y, Shen Q R, Zhang F S. Effect of ammonium and nitrate nutrition on some physiological processes in higher plants-growth, photosynthesis, photorespiration, and water relations. Plant Biology, 2007, 9(1): 21-29.
- [69] John A Raven. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: A cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy,

- nitrogen and water. *New Phytologist*, 1985, 101(1): 25-77.
- [70] Li Y, Gao Y X, Xu X M, Shen Q R, Guo S W. Light-saturated photosynthetic rate in high-nitrogen rice (*Oryza sativa* L.) leaves is related to chloroplastic CO₂ concentration. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(8): 2351-2360.
- [71] Fort C, Fauveau M L, Muller F, Label P, Granier A, Dreyer E. Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology*, 1997, 17(5): 281-289.
- [72] 丁雷, 李英瑞, 李勇, 沈其荣, 郭世伟. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响. *中国水稻科学*, 2014, 28(1): 65-70.
- [73] 陈贵, 周毅, 郭世伟, 沈其荣. 水分胁迫和不同形态氮素营养对苗期水稻光合特性的影响. *南京农业大学学报*, 2007, 30(4): 78-81.
- [74] 李勇. 氮素营养对水稻光合作用与光合氮素利用率的影响机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [75] Sabina Yeasmin, A K M Mominul Islam, A K M Aminul Islam. Nitrogen fractionation and its mineralization in paddy soils; A review. *Journal of Agricultural Science Technology*, 2012, 8(3): 775-793.
- [76] 曹志洪, 林先贵, 杨林章, 胡正义, 董元华, 尹睿. 论“稻田圈”在保护城乡生态环境中的功能Ⅱ. 稻田土壤氮素养分的累积、迁移及其生态环境意义. *土壤学报*, 2006, 43(2): 256-260.
- [77] Werner Liesack, Sylvia Schnell, Niels Peter Revsbech. Microbiology of flooded rice paddies. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24(5): 625-645.
- [78] Banker B C, Kludze H K, Alford D P, Delaune R D, Lindau C W. Methane sources and sinks in paddy rice soils; Relationship to emissions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1995, 53(3): 243-251.
- [79] Karin Enwall, Laurent Philippot, Sara Hallin. Activity and composition of the denitrifying bacterial community respond differently to long-term fertilization. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(12): 8335-8343.
- [80] 李香兰, 徐华, 曹金留, 蔡祖聪, 八木一行. 水分管理对水稻生长期 CH₄排放的影响. *土壤*, 2007, 39(2): 238-240.
- [81] Guo J H, Peng Y Z, Wang S Y, Zheng Y N, Huang H J, Wang Z W. Long-term effect of dissolved oxygen on partial nitrification performance and microbial community structure. *Bioresource Technology*, 2009, 100(11): 2796-2802.
- [82] Reddy K R, Patrick W H Jr. Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1975, 7(2): 87-94.
- [83] 张云桥, 吴荣生, 蒋宁, 刘桂华. 水稻的氮素利用效率与品种类型的关系. *植物生理学通讯*, 1989, 25(2): 45-47.
- [84] 魏海燕, 张洪程, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 杭杰, 马群, 张胜飞, 刘庆, 刘艳阳. 不同水稻氮利用效率基因型的物质生产与积累特性. *作物学报*, 2007, 33(11): 1802-1809.