

水稻根际的硝化作用与水稻的硝态氮营养*

段英华 张亚丽 沈其荣[†]

(南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

摘要 由于淹水条件下土壤硝化作用被强烈抑制, 人们对水稻氮素(N)营养的研究主要侧重在铵(NH_4^+)营养而忽略了对硝(NO_3^-)营养的研究。但值得注意的是, 水稻根系能分泌氧气(O_2), 这些 O_2 能被硝化微生物利用, 从而将 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- , 在根表形成的 NO_3^- 立即被水稻吸收。但通常情况下从水稻土中采集的土样中较难测到 NO_3^- 或数量极微。事实上, 即便是完全淹水, 水稻根系也是处于铵、硝混合营养中。本文首先论述了水稻根际通过硝化作用产生 NO_3^- 的过程, 然后从吸收速率和根系生物量两方面提出了 NO_3^- 对水稻 NH_4^+ 吸收和同化的促进机理, 并比较了 NO_3^- 对侧根生长发育的局部刺激作用和系统抑制作用, 其中对于 NO_3^- 对侧根生长发育的局部刺激作用是由于 NO_3^- 的营养作用(NO_3^- 对植物体内糖类、氨基酸和内源激素的影响)还是信号物质作用进行了详细阐述, 最后提出了今后在水稻硝酸盐营养方面的研究方向。

关键词 水稻; 根际; 硝化作用; NO_3^-

中图分类号 S501 文献标识码 A

N 对植物的生长发育、产量形成与品质好坏起着极为重要的作用。从营养学意义上讲, NH_4^+ 和 NO_3^- 是植物生长过程中主要的两种矿质氮源。淹水条件下硝化作用被强烈抑制, 使土壤中的 NH_4^+ 浓度大大增加, NH_4^+ 成为水稻田土壤 N 的主要存在形态^[1,2], 因此前人对水稻 N 营养的研究主要侧重在 NH_4^+ 营养而忽略了对 NO_3^- 营养的研究。但值得注意的是, 水稻根系能分泌 O_2 , 这些 O_2 能被土壤硝化微生物利用, 从而将 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- , 在根表形成的 NO_3^- 立即被水稻吸收, 因而通常从水稻土壤中采集的土样中较难测到 NO_3^- 或数量极微, 但实际情况下, 即便是完全淹水, 水稻根系也是处于铵、硝混合营养中。Kirk^[3] 通过建立模型来评价水稻吸收根际硝化作用生成的 NO_3^- 的数量, 由该模型可知, 在淹水条件下水稻吸收的 NO_3^- 可达到吸 N 总量的 30%。而且我国目前逐渐兴起的水稻节水栽培技术使水稻根系的通气条件有了很大的改善, 在较好的通气条件下, 肥料 N 和土壤有机 N 矿化释放出的 NH_4^+ 易被氧化成 NO_3^- , 在这种情况下, 水稻则完全以硝营养为主。越来越多的研究证明, 水稻对两种

形态的 N 都可吸收和利用^[4-6]。与单一的铵营养相比, 在增硝营养下水稻能获得更大的生物产量和经济产量, 且 N 利用率有所提高^[7]。研究水稻根系的泌氧能力、根际的硝化强度及其影响因素和 NO_3^- 对水稻生长的作用机理, 对合理调控土壤中 NH_4^+ 、 NO_3^- 比例, 提高氮肥利用率, 具有十分重要的意义。

1 水稻根际的硝化作用

根际土壤是植物根周围的土壤微域环境, 是物理、化学、生物特性上不同于原土体的特殊区域。根际微域内的无机 N 可直接被水稻吸收利用。因此, 研究根际微域环境内 N 的存在形态及其转化规律, 可以明确直接被水稻吸收的 N 的形态和数量, 从而达到调控作物生长的目的。通常情况下水稻土壤中的无机 N 主要为 NH_4^+ , 所以一般认为水稻是喜铵作物。但 Revsbech 等^[8] 运用微型氧气感应器对稻田根际进行监测发现, 水稻移栽 3 周后根系周围氧气浓度可达到空气中氧气饱和度的 20%, 而这些 O_2 能够满足根际好氧微生物的生活需要, 所以根际存

* 国家自然科学基金项目(30390080, 30270790)

[†] 通讯作者, E-mail: qshen@njau.edu.cn

作者简介: 段英华(1982~), 女, 河北省任县人, 主要从事植物营养研究。Tel: 025-84395212

收稿日期: 2003-11-24; 收到修改稿日期: 2004-03-22

在的部分无机 N 是硝化微生物进行硝化作用形成的 NO_3^- 。

硝化作用是好氧条件下 NH_4^+ 被氧化成为 NO_2^- 和 NO_3^- 的过程, 包括 NH_4^+ 被氧化为 NO_2^- 和 NO_2^- 被氧化为 NO_3^- 两个步骤, 分别由氨氧化菌和亚硝酸氧化菌二类化能自养菌完成。至今还没有发现能够直接将 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- 的细菌。 NH_4^+ 和 NO_2^- 依次是氨氧化菌和亚硝酸氧化菌进行自养生长的唯一能源。

NH_4^+ 和 O_2 是微生物硝化作用的主要影响因子^[9]。 NH_4^+ 是土壤硝化作用的第一底物, 土壤中的 NH_4^+ 浓度直接影响土壤硝化作用的强度。很多研究表明, 在铵营养条件下氨氧化菌会大量繁殖, 在施加 NH_4^+ 96h 后, 有的水稻品种根系周围硝化细菌数量甚至会增加 77%, 其中氨氧化菌增加了 56%^[10]。氨氧化菌是严格的好氧细菌, 通过氧化 NH_4^+ 生成 NO_2^- 获得能量。Katyal 等^[11] 研究淹水层中 NH_4^+ 浓度分别为 N 0、7.5、15、30 mg L^{-1} 的 4 种土壤, 发现土壤中硝化作用的强度与淹水层中 NH_4^+ 的浓度呈正相关。Jensen 等^[12] 的试验也证实了这一结论。

土壤硝化细菌是严格的好氧自养型细菌, O_2 是 NH_4^+ 被氧化过程中产生 ATP 所必需的。淹水土壤中硝化细菌能否存活和繁殖、土壤硝化作用存在与否都取决于土壤的氧分压。当淹水土壤中 NH_4^+ 浓度不限制硝化细菌的活性时, 土壤中硝化作用的强度随淹水层 O_2 浓度的增加而显著增强^[12]。Kirk^[3] 试验结果也表明, 离水稻根际越远的土壤中硝化作用越弱, 这可能是由于一方面水稻根系在生长过程中向根区释放大量的有机物, 从而导致距根际越近, 硝化细菌的数量越多、活性越强; 另一方面距根际越近, 根系分泌的 O_2 浓度越高, 则硝化作用也越强。Aurelio 等^[10] 利用荧光原位杂交观测到, 根系周围的硝化细菌形成了断断续续的生物膜包被在水稻根表。这层生物膜上的硝化细菌密度为 10^7 个细胞/ cm^3 根, 比水稻田中非根际土壤中的硝化细菌密度大 100~1 000 倍。根系周围的大量活性硝化细菌说明水稻吸收的很大一部分 N 是由硝化细菌形成的 NO_3^- , 细菌的硝化作用对于调节根际的 NH_4^+ 、 NO_3^- 水平起着举足轻重的作用。¹⁵N 追踪试验表明, 大多数水稻品种可以吸收相当量的 NO_3^- , 甚至由于根际硝化作用较强, 水稻吸收的 NO_3^- -N 量超过 NH_4^+ -N。可见, 水稻根系的泌氧特性可使土壤硝

化细菌将大量 NH_4^+ 氧化成为 NO_3^- , 进而通过 NO_3^- 作用来调控水稻的生长发育。

2 NO_3^- 对水稻 NH_4^+ 吸收、同化的影响

用 ¹³N 标记法对常规稻 (IR72) 的研究表明, NO_3^- 的存在可促进水稻对 NH_4^+ 的吸收(根系质膜运输)、胞内 NH_4^+ 积累及 NH_4^+ 代谢, 而 NH_4^+ 的存在却会抑制 NO_3^- 的吸收(根系质膜运输)、胞质内 NO_3^- 积累及 NO_3^- 代谢^[13]。Kirk^[3] 的研究结果与此相同。那么, NO_3^- 是如何影响水稻对 NH_4^+ 的吸收的呢? 其原因之一是植株地上部对 NO_3^- 的吸收同化促进了地下部对 NH_4^+ 的吸收利用。Kronzucker 等^[13] 对水稻 NH_4^+ 、 NO_3^- 吸收特性进行分子水平的研究发现, 在增硝营养下, 细胞中 NH_4^+ 的内流量比单一铵营养下增加了 25%, 同时 NH_4^+ 外流量减少了一倍, 也就是说细胞对 NH_4^+ 的净吸收量增加了 50%, 但是细胞质内的 NH_4^+ 含量并无显著变化。他们认为, 只有在 NO_3^- 存在的条件下, 水稻根系前质体的谷氨酰胺合成酶/谷氨酸合酶系统(GS-GOGAT) 工作活跃, 从而使吸收的 NH_4^+ 被植株快速同化利用, 进而增加了水稻对 N 素的吸收以及向地上部的运输。

增硝营养促进水稻对 NH_4^+ 的吸收的另一原因是 NO_3^- 的存在促进了根系的生长。张亚丽等^[14] 发现, 在增硝营养下, 水稻(八叶一心) 根系的干重比同期纯 NH_4^+ 营养下高 20%~40%, 主要表现在有更多的侧根发生。由于增硝营养下, 水稻对 NH_4^+ 吸收速率增加且根系生物量增加, 所以根系对 N 的总吸收量增加。对于水稻来说, 谷粒中 70% 以上的 N 以及新建光合作用叶片中 50% 以上的 N 都来源于原植株地上部组织中的 N 的再利用^[13], 增硝营养能够大大扩大植株 N 素累积的容量, 这是作物增产的潜能之一。目前对 NO_3^- 刺激作物侧根生长的研究成为热门, 主要集中在下列几个方面。

3 NO_3^- 对侧根生长发育的局部刺激作用

水稻秧苗旱育总比水育使水稻更能获得高产, 其公认的原因就是旱育水稻秧苗比水育有更多、更发达的根系。Wang 等^[15] 的分根实验结果表明, 生长在 NO_3^- 营养下的水稻侧根较缺 NO_3^- 营养下水稻

侧根生长的好。对玉米、大麦、小麦、拟南芥的研究也表明,局部供应 NO_3^- 比局部供应 NH_4^+ 或其他有机氮源更能促进侧根伸长^[16~19],虽然就水稻而言,还没有有关 NO_3^- 刺激侧根生长机理研究的报道,但在其他作物上的有关报道对今后在水稻研究方面有重要的借鉴意义,现分述如下。

3.1 NO_3^- 的营养作用

早期有人认为 NO_3^- 是作为一种营养物质来调控植株生长的,认为 NO_3^- 是通过增加 N 素营养来刺激侧根生长^[20]。但在拟南芥的分根实验中,向部分根系供应 NO_3^- 能够促进侧根的生长,供应等量的 NH_4^+ 或谷氨酸盐等其他 N 源却不能促进侧根的生长^[21],说明其他 N 源并不能代替 NO_3^- 来刺激侧根生长, NO_3^- 对根系的刺激作用不是 N 的直接营养作用。后来人们认为 NO_3^- 对根系的刺激作用是由于它的间接营养作用,即由于 NO_3^- 富集区域中 NO_3^- 同化速率的加快,导致植株新陈代谢能力的增强,从而促进了碳水化合物和内源激素向根部的运输^[22, 23],刺激了植株侧根的生长。

3.2 NO_3^- 与植物体内糖类、氨基酸

众所周知,糖类是调控植物代谢和发育的重要信号物质^[24]。不论是通过外部施用还是通过韧皮部施用,糖类都能刺激侧根的发育^[25, 26]。早期研究认为, NH_4^+ 对植株生长的抑制是由于碳水平的限制,但 Walchr Liu 等^[27] 对番茄的研究结果显示,在 NH_4^+ 营养条件下地上部和地下部的碳水化合物都有所增加,这与 Chaillou^[28]、Kandlbinder^[29] 等的研究结果相同,所以他认为在供应不同 N 形态的条件下,碳水化合物并不是生长的限制因子。然而 Scheible 等^[30] 对烟草的研究发现,叶中高浓度的 NO_3^- 会抑制根系生长,降低根冠比,而与此相应的是地上部中淀粉的合成和运转受阻,根系中糖类含量降低,如果增加生长介质蔗糖浓度就会减轻 NO_3^- 对根系的抑制作用,这就表明,碳水化合物在根冠间的运转会影响根系的生长。植株缺 NO_3^- 时,地上部中的糖类含量会显著增加,根冠比会降低。所以, NO_3^- 可能通过调节碳水化合物在根冠间的运转来影响侧根的生长。

氨基酸对植株的生长发育起着必不可少的作用。早期研究认为,地上部与地下部之间的氨基酸循环对于地上部氮水平的变化起着重要的信息传递作用,但有人发现缺 N 地下氨基酸循环反而有所增加^[31],而且对蓖麻和芸苔的分根实验也进一步表明

NO_3^- 的吸收速率虽然与地上部氮含量呈显著相关关系,但与根部氨基酸含量无关,也与韧皮部氨基酸的含量和种类无关^[32, 33]。

3.3 NO_3^- 与植株内源激素(CTK, IAA)

细胞分裂素(CTK)和生长素(IAA)是植物体内两种重要的内源激素,它们对植物的生长起着调节控制作用。CTK 主要由根系产生,经由木质部运输到植物的地上部,能够促进细胞的分裂和扩大。IAA 主要在植株幼嫩部位合成,能够促进细胞伸长。

大麦和玉米植株体内 CTK 的积累与其体内 N 水平有密切的关系,CTK 的新陈代谢与运输分配都会受到 N 营养水平的调节^[34, 35],对缺氮植株供应氮营养时,CTK 含量明显增加。向植株供应 NH_4^+ 而不供应 NO_3^- 时,从根系向上运输的 CTK 减少,从而很快会抑制大麦和玉米地上部的生长^[34~36]。这表明根系 CTK 的合成及其向地上部的运输需要在 NO_3^- 存在的环境中进行。Walchr Liu 等^[27] 发现只要对烟草的部分根系供应 NO_3^- 就不会抑制地上部的生长,因为生长在 NO_3^- 条件下的根系中 CTK 浓度会有所增加并向地上部运输以维持作物生长。施用 NO_3^- 不仅能刺激 CTK 的生物合成和向地上部的运输,而且还可以增强 CTK 的活性。如 Z-O 配糖物(ZOG)是一种活性很低的 CTK,在有 NO_3^- 存在的环境中 ZOG 被激活成活性很高的一种 CTK^[37]。不仅如此,CTK 还是一个信号调节物质^[37],它能伴随 NO_3^- 从根部运输到地上部并调节各种基因的表达。ZmRR1 是一种在玉米中能对 CTK 做出响应的基因,当对玉米供应氮营养时,ZmRR1 会在木质部中积累,而对玉米施用 CTK 抑制剂后,氮营养的变化不再影响 ZmRR1,说明了根系中合成的 CTK 也是一种传导氮素有效性的信号物质。有些作物地上部的部分基因只有通过根系供应 NO_3^- 才能表达^[38, 39],而对这些基因施用 CTK 就可以诱导其表达。众所周知,CTK 可以调节植株的生长和细胞的分裂,而根系缺乏 NO_3^- 后,叶片扩展速率的降低可能就与 CTK 的变化有关,CTK 诱导的 ARR/ZRR 基因表达可能就是根系产生调节叶片扩展速率的 NO_3^- 信号传导途径的过程之一^[40]。

植株的主根和侧根的伸长都对 IAA 很敏感,而 IAA 刺激还是抑制根系的伸长则取决于 IAA 的浓度^[41],施用过量的 IAA 或者 IAA 抑制剂都会改变侧根的构型。由于地上部产生的 IAA 对侧根发育有调节促进作用,于是 Forde 提出拟南芥地上部高浓

度 IAA 的积累可能会通过抑制 IAA 的合成和向根部的运输来抑制根系生长^[42]。研究拟南芥的三种 IAA 抑制突变体发现^[19], 当局部供应 NO_3^- 时, 其中一种突变体 AXR4 的侧根伸长速率没有增加, 而另外两种突变体 aux1 和 aux2 的侧根受到刺激, 伸长速率加快, 也就是说由于抑制 IAA 的基因(AXR4)的存在, IAA 不能发挥调节作用从而使侧根伸长不再对 NO_3^- 刺激产生响应, 说明 IAA 和 NO_3^- 对根系生长的调控作用途径有部分相同的。

3.4 NO_3^- 本身是一种信号物质

早期有人认为 NO_3^- 是作为一种营养物质来调控植株生长的, 但近期许多研究表明, NO_3^- 在浓度极微量条件下可能是作为一种信号物质而非营养物质来刺激侧根生长的。 NO_3^- 在植物体内需经硝酸还原酶(NR)的同化才能被植株所利用, 发挥其营养作用, 但对硝酸还原酶(NR)活性被完全抑制的拟南芥突变体局部供应 NO_3^- 却仍能刺激其侧根的生长^[43], 说明侧根对 NO_3^- 的反应与植株同化 NO_3^- 的能力无关。从此, NO_3^- 作为环境信号物质得到了广泛认同。

NO_3^- 本身是刺激硝酸盐同化及其相关基因表达的信号物质^[37], 同时, NO_3^- 和其他 N 也会部分调节与光合作用、细胞代谢相关的一些基因的表达。那么, NO_3^- 是通过调控什么基因来传递信号物质从而刺激侧根分生组织的活动的呢? 近期一些研究已经在植物细胞内发现了一些 NO_3^- 调控基因的表达片段。例如, 在拟南芥中编码为 ANR1 的基因已经被确定为 NO_3^- 刺激侧根生长所必需的基因。另外, 拟南芥中的 AXR4 基因可能也与 NO_3^- 对侧根刺激信号的传递有关^[43]。

4 NO_3^- 对侧根生长发育的系统抑制作用

NO_3^- 不仅能刺激植株侧根的伸长, 高浓度的 NO_3^- 还会抑制植株的生长发育。Zhang 等^[43] 研究发现, 局部供应 $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ 的 NO_3^- , 拟南芥的侧根伸长就能够受到刺激, 但如果 NO_3^- 的浓度超过 10 mmol L^{-1} , 侧根的生长就会受到抑制。尽管在 1 mmol L^{-1} 和 50 mmol L^{-1} 条件下生长的主根和侧根数量差异较小, 但生长在 $1 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 条件下的侧根平均根长为 $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 下的侧根平均根长的 15 倍^[21]。说明高浓度 NO_3^- 并不影响侧根发

生的数量, 也不影响主根的生长, 但它抑制侧根的伸长。那么高浓度 NO_3^- 对植株生长的抑制机理是什么呢?

高浓度 NO_3^- 会对植株整体产生抑制作用, 而不是只抑制部分生长在高浓度 NO_3^- 条件下的根系。在分根实验中, 对拟南芥的部分根系供应 $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$, 整个根系伸长都受到抑制, 说明抑制信号来源于地上部, 对整个植株产生抑制作用^[44]。根系的生理变化过程是由植株地上部的氮水平来调节的^[20, 45], 拟南芥地上部积累的高浓度 NO_3^- 会通过阻碍侧根分裂组织的活动来抑制侧根伸长, 这种抑制作用与植株氮水平和地上部产生的抑制信号有关^[44]。

NO_3^- 对根系生长的抑制程度主要取决于植株体内的 NO_3^- 浓度, 而不只是与外界 NO_3^- 浓度有关。对拟南芥的 NR 抑制突变体 nia1nia 2 研究发现, NR 抑制突变体对高浓度 NO_3^- 的抑制作用比常规拟南芥更为敏感^[21], 表明对抑制起关键作用的是植株体内的 NO_3^- 浓度, 而不是氮同化产物。

高浓度 NO_3^- 只在特定时期产生抑制作用, 其抑制作用只发生于刚刚从主根上发出的尚未成熟的侧根上。例如对拟南芥来说, 生长在 1 mmol L^{-1} 和 50 mmol L^{-1} 下的侧根数量相同, 但由于高浓度 NO_3^- 的抑制作用, $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 条件下的侧根生长到 $0.2 \sim 0.5 \text{ mm}$ 时就被钝化, 几乎停止生长。但是如果将长度超过 0.5 mm 的在 $1 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 条件下生长的侧根放入 $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NO}_3^-$ 条件下培养, 它并没有被钝化, 生长速度几乎没有受到影响。这就表明, 高浓度 NO_3^- 的抑制作用只发生在拟南芥的侧根长度为 $0.2 \sim 0.5 \text{ mm}$ 时期, 也就是侧根分裂组织活化之前或者活化过程中^[44]。

值得一提的是这种高浓度的抑制作用, 是否与溶液中的高渗透压有关, 但先前报道的这些结果中均没有重视这个问题, 这方面的研究有待深入进行。

5 今后应该研究的问题

5.1 水稻根际的硝化作用有待进一步深入研究

目前对水稻根际的硝化作用已有一些研究报道, 但所有这些报道均是从宏观角度研究证实了根际硝化作用的存在以及硝化作用的空间分布等, 而未从微观角度研究水稻根系的泌氧能力、硝化细菌的数量及其硝化强度。因此, 利用根际分室法、切片分层法和电生理法等现代分析方法, 并将聚合酶链

式反应(PCR)、变性梯度凝胶电泳(DGGE)和荧光原位杂交技术(FISH)相结合来研究水稻根际土壤硝化细菌数量与分布、水稻根表 NO_3^- 与 NH_4^+ 比例、活体根系细胞的液泡中硝酸盐和铵盐的含量,可揭示水稻根际的硝化能力以及对 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收实际比例的差异性。

5.2 NO_3^- 与水稻体内的营养物质、激素的关系尚不明确

国内外对水稻 NO_3^- 营养与植株体内营养物质代谢的关系研究报道为数不多,此类研究在国外主要集中在拟南芥、玉米和大麦等作物上。许多研究表明 NO_3^- 能够刺激水稻的侧根生长,但 NO_3^- 刺激水稻的侧根生长的机理至今都不清楚。如果 NO_3^- 对水稻侧根生长的刺激作用不是由于它的直接营养作用,那么是不是 NO_3^- 营养引起了水稻体内其他营养物质(如糖类、氨基酸、内源激素)的变化从而刺激了侧根的生长,研究这些问题都是十分有意义的工作。

5.3 对 NO_3^- 诱导的信号物质的产生及传导途径的研究甚少

尽管近期研究表明 NO_3^- 能够作为一种信号物质来影响侧根生长,但在水稻体内究竟产生刺激信号和抑制信号的 NO_3^- 浓度是多少,信号物质如何产生以及它的传导途径至今尚未见报道。另外,由于 axr4 基因的具体作用尚不太清楚,IAA的信号传导途径与 NO_3^- 信号传导途径是如何交互的,IAA是通过响应 NO_3^- 来影响侧根生长的,还是 NO_3^- 刺激侧根伸长的结果,都需要进一步研究探明。

解决这些问题是有一定困难的。一方面要引入现代生物技术研究手段,了解水稻根际硝化细菌的数量和分布及其硝化强度;另一方面要利用现有的生物培养和化学分析技术手段深入研究硝酸盐与环境中的养分及植株体内营养物质的关系。这些问题都需要相关学科加强合作,将土壤微生物学、植物营养学和分子生物学结合起来进行研究,探明淹水条件下 NO_3^- 对水稻氮素营养的贡献和 NO_3^- 对水稻生长的特殊作用机理。

参考文献

- [1] Arth I, Frenzel P, Conrad R. Denitrification coupled to nitrification in the rhizosphere of rice Soil. *Biology and Biochemistry*, 1998, 30: 509~ 515
- [2] Kronzucker H J, Kirk G J D, Siddiqi M Y, *et al.* Effects of hypoxia on $^{15}\text{NH}_4^+$ flux in rice roots: Kinetics and compartmental analysis. *Plant Physiol.*, 1998, 116: 581~ 587
- [3] Kirk G J D. Plant-mediated processes to acquire nutrients: Nitrogen uptake by rice plants. *Plant and Soil*, 2001, 232: 129~ 134
- [4] Sasakawa H, Yamamoto Y. Comparison of the uptake of nitrate and ammonium by rice seedlings. *Plant Physiol.*, 1978, 62: 665~ 669
- [5] Fried M, Zsoldos F, Vose P B. Characterizing the NO_3^- and NH_4^+ uptake process of rice roots by use of N^{15} labelled NO_3^- and NH_4^+ . *Plant Physiol.*, 1965, 18: 313~ 320
- [6] Ta T C, Ohira K. Effects of various environmental and medium conditions on the response of Indica and Japonica rice plants to ammonium and nitrate nitrogen. *Soil Sci. Plant Nutri.*, 1981, 27(3): 347~ 355
- [7] Kaem A Q M R, Iamris J V. Comparative study of the effect of ammonium and nitrate nitrogen in the nutrition of rice. *Plant and Soil*, 1962, 16: 32~ 41
- [8] Revsbech N P, Pedersen O, Reichardt W, *et al.* Microsensor analysis of oxygen and pH in the rice rhizosphere under field and laboratory conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 24(4): 379~ 385
- [9] 李振高, 俞慎, 潘映华等. 水稻根际硝化-反硝化作用生态因子的水平空间变异. *土壤学报*, 1999, 36(1): 111~ 116. Li Z G, Yu S, Pan Y H, *et al.* Horizontal spatial variations of ecological factors of nitrification denitrification in soil of rice rhizosphere (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 1999, 36(1): 111~ 116
- [10] Aurelio M, Briones Jr, Satoshi Okabe, *et al.* Ammonia oxidizing bacteria on root biofilms and their possible contribution to N use efficiency of different rice cultivars. *Plant and Soil*, 2003, 250: 335~ 348
- [11] Katyal J C, Xarter M F, Vlek P L G. Nitrification activity in submerged soils and its relation to denitrification loss. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 7: 16~ 22
- [12] Jensen K, Revsbech N P, Nielsen L P N. Microscale distribution of nitrification activity in sediment determined with a shielded microsensor for nitrate. *Applied Environmental Microbiology*, 1993, 59: 287~ 296
- [13] Kronzucker H J, Siddiqi M Y, Glass A D M, *et al.* Nitrate ammonium synergism in rice: A subcellular flux analysis. *Plant Physiol.*, 1999, 119: 1 041~ 1 045
- [14] 张亚丽, 段英华, 沈其荣. 水稻对硝态氮敏感性的生理指标筛选. *土壤学报*, 2004, 41(4): 571~ 576 Zhang Y L, Duan Y H, Shen Q R. Screening of physiological indices for response of rice to nitrate (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41(4): 571~ 576
- [15] Wang X B, Wu P, Hu B, *et al.* Effect of nitrate on the growth of lateral root and nitrogen absorption in rice. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(6): 678~ 683
- [16] 何文寿, 李生秀, 李辉桃等. 六种作物不同生育期吸收铵、硝态氮的特性. *作物学报*, 1999, 25(2): 221~ 226. He W S, Li S X, Li H T, *et al.* Characteristics of absorbing ammonium and nitrate nitrogen of six crops at different growth stages (In Chinese). *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(2): 221~ 226
- [17] Sattelmacher B, Thoms K. Morphology and physiology of the seminal system of young maize (*Zea mays* L.) as influenced by local nitrate

- supply. *Z. Pflanzenemahr. Bodenkd.*, 1995, 158: 493~ 497
- [18] Drew M C. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.*, 1975, 75: 479~ 493
- [19] Cramer M D, Lewis O A M. The influence of NO_3^- and NH_4^+ nutrition on the carbon and nitrogen partitioning characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) maize (*Zea mays* L.) plants. *Plant and Soil*, 1993, 154: 289~ 300
- [20] Hackett C. A method of applying nutrients locally to roots under controlled conditions, and some morphological effects of locally applied nitrate on the branching of wheat roots. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1972, 25: 1 169~ 1 180
- [21] Zhang H, Jennings A, Peter W B, *et al.* Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Plant Biology*, 1999, 96: 6 529~ 6 534
- [22] Drew M C. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *Journal of Experimental Botany*, 1973, 24: 1 189~ 1 202
- [23] Granato T C, Raper C D. Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40: 263~ 275
- [24] Smeekens S. Sugar induced signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2000, 51: 49~ 81
- [25] Bingham I J, Blackwood J M, Stevenson E A. Relationship between tissue sugar content, phloem import and lateral root initiation in wheat. *Physiologia Plantarum*, 1998, 103: 107~ 113
- [26] Crookshanks M, Taylor G, Dolan L. A model system to study the effects of elevated CO_2 on the developmental physiology of roots: The use of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 593~ 597
- [27] Walchr Liu P, Neumann G, Bangerth F, *et al.* Response of shoot and root growth to supply of different nitrogen forms is not related to carbohydrate and nitrogen status of tobacco plants. *Journal of Plant Nutrition Soil Science*, 2001, 164: 97~ 103
- [28] Chaillou S, Morot Gaudry J F, Salsac L, *et al.* Compared effects of NO_3^- and NH_4^+ on growth and metabolism of fresh bean. *Physiol. Veg.*, 1986, 24: 679~ 687
- [29] Kandlbinder A, Cruz C, Kaiser W M. Response of primary plant metabolism to the N source. *Z. Pflanzenemahr. Bodenkd.*, 1997, 160: 269~ 274
- [30] Scheible W R, Gonzalez F A, Lauerer M, *et al.* Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. *Plant Cell*, 1997, 9: 783~ 798
- [31] Schiefelbein J W, Benfey P N. The development of plant roots: New approaches to underground problems. *Plant Cell*, 1991, 3: 1 147~ 1 154
- [32] Laine P, Oury A, Boucaud J. Shoot control of nitrate uptake rates by roots of *Brassica napus* L. Effects of localized nitrate supply. *Planta*, 1995, 196: 77~ 83
- [33] Tillard P, Passama L, Gojon A. Are phloem amino acids involved in the shoot to root control of NO_3^- uptake in *Ricinus communis* plants? *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 1 371~ 1 379
- [34] Samuelson M E, Larsson C M. Nitrate regulation of zeatin riboside levels in barley roots: Effects of inhibitors of N assimilation and comparison with ammonium. *Plant Science*, 1993, 93: 77~ 84
- [35] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, *et al.* Nitrogen dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42: 85~ 93
- [36] Walchr Liu P, Neumann G, Bangerth F, *et al.* Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 227~ 237
- [37] Takei K, Takahashi T, Sugiyama T, *et al.* Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: A signal transduction pathway mediated by cytokinin. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(370): 971~ 977
- [38] Taniguchi M, Kiba T, Sakakibara H, *et al.* Expression of *Arabidopsis* response regulator homologs is induced by cytokinins and nitrate. *FEBS Letters*, 1998, 429: 259~ 262
- [39] Kiba T, Taniguchi M, Imamura A, *et al.* Differential expression of genes for response regulators in response to cytokinins and nitrate in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 1999, 40: 767~ 771
- [40] Forde B G. The role of long distance signaling in plant responses to nitrate and other nutrients. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53 (366): 39~ 43
- [41] Evans M L, Ishikawa H, Estelle M A. Responses of *Arabidopsis* roots to auxin studied with high temporal resolution: Comparison of wild type and auxin responses mutants. *Planta*, 1994, 194: 215~ 222
- [42] Forde B G. Local and long range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2002, 53: 203~ 224
- [43] Zhang H, Forde B G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient induced changes in root architecture. *Science*, 1998, 279: 407~ 409
- [44] Zhang H, Forde B G. Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(342): 51~ 59
- [45] Hutchings M J, Kroon H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.*, 1994, 25: 159~ 238

NITRIFICATION IN RICE RHIZOSPHERE AND THE NITRATE NUTRITION OF RICE

Duan Yinghua Zhang Yali Shen Qirong

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract Due to the inhibited nitrification in the bulk soil of lowland rice field, researches on nitrogen nutrition of rice mainly focus more on ammonium than nitrate. In fact, the roots of rice can excrete O_2 to surrounding soil and this can convert NH_4^+ to NO_3^- in the process of nitrification at root surface or in rhizosphere. Rice roots are actually always exposed in a mixture of NH_4^+ and NO_3^- although the predominant species of mineral nitrogen in the soil collected from the lowland rice field is ammonium. This paper reviews the nitrification process in the rhizosphere of rice, and discussed the stimulation of nitrate on the absorption and utilization of ammonium by rice from both the uptake rate and root growth. The pathways involved in the local and systemic responses to NO_3^- supply were also discussed. In terms of the local stimulation by NO_3^- on the lateral roots, the nutritional function and signal function of NO_3^- were clarified in details from its effect on carbohydrate, amino acid, phytohormones. Finally some issues on nitrate nutrition of rice are proposed to be studied further.

Key words Rice; Rhizosphere; Nitrification; Nitrate nutrition