

吴昊,顾汉柱,王琛,等. 水稻根系与氮肥高效吸收利用关系研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(20):9-14.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.20.002

水稻根系与氮肥高效吸收利用关系研究进展

吴昊,顾汉柱,王琛,张琰,肖治林,景文疆,张耗

(扬州大学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:氮素是关系水稻生长发育及产量品质形成的重要因素,过度施用氮肥不仅不会使水稻增产,还会造成环境问题。因此,实现氮肥的高效利用是农业绿色发展的必由之路。植物根系是养分吸收的重要器官,在氮素吸收利用方面发挥着重要作用,因此充分挖掘根系的生物学潜力是提高植物氮素吸收与利用的重要途径。本文主要概述了水稻氮肥利用效率等评价指标,并根据前人研究结果梳理了能够高效吸收利用氮肥的水稻根系形态特征(根长、根系表面积、根体积、根尖超微结构)和生理特征(根系氧化力、根系伤流液、根系分泌物、根系酶活性和根系激素),针对不同氮肥类型、施用时期与比例、施肥方式等,总结了不同氮肥运筹模式对水稻氮肥高效吸收利用的影响,最后提出目前存在的问题及今后研究的重点,旨在为实现水稻优质高效高产目标提供参考和指导。

关键词:水稻;氮肥利用效率;根系特性;氮肥运筹

中图分类号:S511.06 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)20-0009-06

氮是植物必需的营养元素,是氨基酸、叶绿素和蛋白质的重要组成成分,存在于植物的各个器官中,对植物各个器官的生长发育及光合作用、呼吸作用等一系列代谢过程都具有重要影响。研究发现,水稻产量随着施氮量不断增加呈现先增后减的趋势,即当施氮量超过一定范围时,产量会相对减少,且过量氮肥流失还会造成环境问题^[1]。此外,稻米品质的形成也与氮素密切相关,在适宜的氮肥水平下,稻米具有较好的营养和加工品质,但是过量施肥却会适得其反,会提高稻米的垩白度,从而降低其蒸煮食味品质^[2]。因此,在提高稻米产量、改善米质的同时实现氮肥的高效利用是农业绿色发展的必由之路。

水稻体内的氮素主要由根系从土壤中吸收,根系承担着吸收水肥的重要功能,水稻各部位的生长发育及其一系列生理活动都离不开根系的支持,并且根系对水稻产量的形成也至关重要^[3]。同样的,

不同的根系形态生理特性在地上部形态、产量等方面均有所体现。如果供氮不足,会导致根系生长缓慢、养分吸收能力下降,而如果供氮过高,又会抑制根系生长。前人围绕水稻根系与氮肥高效吸收利用的关系,通过研究不同栽培措施下根系对水稻氮肥吸收利用的影响发现,无论是根系形态特征还是生理特征的改变,都会对氮肥利用效率产生影响,因此在实际农业生产中要因地制宜选择合适的栽培策略来调整根系特征,以实现水稻氮肥利用效率和产量的同步提高。本文在分析前人研究结果的基础上,对水稻根系与氮肥高效吸收利用之间的关系进行了概述。

1 氮肥利用率评价指标

一直以来,人们对氮肥利用效率评价指标的界定各有不同,目前我国还没有形成统一的评价标准,同一个公式常有不同的称法,容易产生混淆。氮肥利用率(NUE)指标常常定义为作物吸氮量与施氮量的比值^[4-6]。然而,水稻吸收的氮素不仅包含施入土壤的氮素,还有土壤中原本储存的氮素,因此根据是否减去土壤中原有氮素,大致可以将氮肥利用率的研究方法分为三大类:

(1)用水稻吸氮量表示氮素的利用效率。此方法未考虑土壤原有氮素的影响,即水稻吸收的氮素并不是完全来源于所施氮肥,因而称为氮素利用率。其中包括氮素干物质利用率,表示水稻某一时

收稿日期:2023-01-13

基金项目:国家自然科学基金(编号:32071944);国家重点研发计划(编号:2022YFD2300304);江苏省六大人才高峰高层次人才项目(编号:SWYY-151);江苏高校优势学科建设工程(PAPD);扬州大学交叉学科高层次青年支持项目(2021)。

作者简介:吴昊(1999—),男,湖北黄冈人,硕士研究生,主要从事水稻栽培生理研究。E-mail:w18205253197@163.com。

通信作者:张耗,教授,主要从事水稻高产生理与栽培管理研究。E-mail:haozhang@yzu.edu.cn。

期产生的干物质质量所消耗的氮素,用于提供水稻正常生命活动所需的物质和能量。此外还有氮素产谷利用率,基于吸收的氮素主要用于灌浆期产量的形成,即水稻吸收的氮素所能产生的稻谷的量。

(2)设立不施氮素的氮空白区,避免土壤原有氮素的影响。此类指标大致有以下 3 种:氮肥吸收利用率(RE),表示被植株吸收的氮占施氮量的比例。施入土壤的氮肥往往会因为挥发、径流或淋溶等方式散失,氮肥吸收利用率越高,表明氮肥流失

越少。氮肥生理利用率(PE)是吸收的单位肥料中的氮所获得的籽粒产量增加量,即投入氮肥带来的产量效益。氮肥农学利用率(AE)指单位施氮量所增加的籽粒产量,受外部环境条件影响较大。

(3)氮肥偏生产力(PFP)。偏向于农业生产,是仅以水稻产量与施氮量的比值来衡量氮肥利用率的指标,土壤原有氮素的影响忽略不计。将上述水稻氮肥利用率的指标概括于表 1。

表 1 水稻氮肥利用率的指标

指标	计算公式	特点
氮素干物质利用率	氮素干物质利用率 = 某一时期水稻生物产量/水稻吸氮量 × 100%	未考虑土壤原有氮素的影响,无法准确反映施入土壤的氮肥利用效率
氮素产谷利用率	氮素产谷利用率 = 水稻产量/水稻吸氮量 × 100%	未考虑土壤原有氮素的影响,无法准确反映施入土壤的氮肥利用效率
氮肥吸收利用率(RE)	$RE = (\text{施氮区作物吸氮量} - \text{氮空白区作物吸氮量}) / \text{作物施氮量} \times 100\%$	施入土壤的氮肥会较快流失,因此 RE 一般相对较低
氮肥生理利用率(PE)	$PE = (\text{施氮区水稻产量} - \text{氮空白区水稻产量}) / (\text{施氮区植株吸氮量} - \text{空白区植株吸氮量})$	受到水稻品种、气候、栽培管理方式及病虫害等内外部环境条件的制约
氮肥农学利用率(AE)	$AE = (\text{施氮区水稻产量} - \text{氮空白区水稻产量}) / \text{施氮量}$	水分和杂草管理以及适时施用氮肥可显著提高氮肥利用率
氮肥偏生产力(PFP)	$PFP = \text{水稻产量} / \text{施氮量}$	在施氮量较高时才能得到更客观反映

2 高效吸收利用氮肥的水稻根系形态特征

水稻根系形态学特征包括根干质量、根长、根系表面积、根体积、根冠比和根尖超微结构等,这些特征与养分吸收利用效率有密切关系。根系形态受到多种因素影响,如施氮量、温度和土壤机械阻抗等。对根系形态特征中的各种参数进行比较,探究氮肥高效吸收品种的根系形态特点,可以有目的地指导和控制农业生产。

2.1 根长、根系表面积和根体积

根的生长是一个动态过程,根的结构可能会随着周围环境的改变而改变。以前的研究发现,水分和营养条件与水稻根系结构、形态密切相关,从而影响产量^[7-8]。大量报道已经提供了证据,表明根系性状与水稻植株的抗旱性、养分吸收能力直接相关,特别是与氮的吸收能力相关性较高^[9-10]。在所需的矿质养分中,氮的供应对根系生长、形态和分布的影响最大。

研究发现,在同一正常施氮水平下,氮高效利用水稻品种在各生育期均有较好的根长、根表面积和根体积,通过发育较好的根系形态能尽可能多地

吸收土壤中的氮素,减少施入土壤中的氮肥流失,提高氮素积累量^[11]。同时也发现,根系各形态指标(根干质量、根冠比、根长、根直径等)也与氮素积累量呈显著相关,因此具有良好根系形态特征的水稻品种的氮肥利用效率也相对较高^[12-13]。上述指标均可作为评价水稻苗期氮高效利用品种的重要指标。

2.2 根尖超微结构

根尖是根系中代谢活性最旺盛的部位,由于其具有接受和响应外界信号、吸收养分、与外界环境进行物质交换及合成植株生长代谢所需的各种物质等重要功能,因此根尖细胞超微结构的变化也能很好地反映根系活性强度。根尖细胞超微结构主要包括线粒体、内质网、核糖体、液泡、高尔基体、质膜 ATPase 和微体等。国内外学者通过研究氮肥对根尖细胞超微结构和根系特征影响,发现当土壤氮肥条件改变时,根尖最先感受到外界环境的变化,通过改变根尖细胞中细胞器(高尔基体、线粒体、内质网、核糖体等)的数目来调整根系特征^[14-17]。在相同处理条件下,氮高效利用水稻品种根尖细胞的细胞器数量相对较多,活性较强^[18]。

上述参数对氮素营养均有重要影响,均能在一定程度上提高氮素的吸收利用效果,可以此作为筛选氮高效品种的重要指标。氮高效利用基因型水稻品种根的分枝较多,根系吸收表面积也相对较大,更有助于根系吸收土壤中的氮肥,有利于根系氮素的积累,从而为水稻产量提高提供物质基础。然而,根系并不是越大越好,根系越大,根系对地上光合产物、养分的需求越大,多余的根系会消耗不必要的物质和能量,不利于提高氮肥利用效率。

3 高效吸收利用氮肥的水稻根系生理特征

3.1 根系氧化力

根系氧化力通常被认为是衡量根系生理活性的重要指标之一,根系正常生长发育、离子吸收和物质运输等都需要较高的根系氧化力。根系氧化还原能力能反映根的代谢活动,根系氧化力越高表明代谢越快,与根际环境的能量、物质交换越旺盛,与植物吸收养分的能力密切相关。目前多用 α -萘胺氧化法测量根系氧化力。在正常施氮、低氮处理下,氮高效利用水稻品种具有更大的根系总吸收表面积、活跃吸收表面积,而且在低氮处理下,其根系活跃吸收表面积占比更高,表明根系活跃吸收表面积越大,其对 α -萘胺的氧化能力越强,即根系氧化力越高^[19-20]。在灌浆期的每个测量期间,相较于常规水稻品种,同一氮素水平处理下的氮高效利用水稻品种的根系氧化力显著较高,有利于对氮素的吸收,从而为籽粒提供更多养分,实现产量提升^[21-22]。因此,在低氮条件下可通过提高根系氧化力实现高产。

3.2 根系伤流液

由于根系伤流液中含有许多物质,如矿质元素、糖、氨基酸以及脱落酸、细胞分裂素等,因此植株生长过程中所需的许多营养物质都由根系提供。目前,衡量根系活力的主要指标是根系 α -萘胺氧化力、根系三苯基四氮唑(TTC)还原力和根系伤流液。前2个指标主要集中反映个体根活力,难以反映群体根系总活力。在田间条件下,根系伤流液更简单、准确。研究发现,水稻抽穗期、成熟期根系伤流量与千粒质量、结实率呈显著正相关^[23],表明在这一时期,根系在源源不断向地上部输送大量物质、能量,以此满足籽粒灌浆所需。施氮量不同,植物根中合成的氨基酸、根系伤流液中的氨基酸含量存在显著差异^[24-25]。而且在孕穗期、灌浆期,氮高

效利用水稻品种根系伤流液中的氨基酸含量相对较高,说明其根系生理活性较高^[26]。

根系生理活性是水稻生理特性的重要组成部分,在调控植株地上部生长、决定籽粒产量方面起着重要作用^[27]。多数研究发现,氮高效利用水稻品种都具有较高的根系活力,即根系伤流液量较多,且生育后期根系活力的下降速度慢^[28]。较高的根系生理活性对延缓叶片衰老、延长籽粒灌浆期、充实籽粒也有显著作用。

3.3 根系分泌物

水稻根系分泌物大多由蛋白质、黏液等高分子量化合物组成,而低分子量化合物则更加多样化,主要包括氨基酸、糖、羧酸盐、有机酸等。根系分泌物中的各种物质可在不同角度影响植物在胁迫条件下的性能^[29]。例如,根系分泌物中的羧酸盐是螯合剂,可溶解磷以供植物吸收^[30]。此外,根系分泌物在促进根系与有益微生物的相互作用及抑制病原体方面也起着至关重要的作用^[31]。氮是叶绿素、核酸和蛋白质的重要成分,氮胁迫能够影响植物的许多基本过程,如氨基酸生物合成、光合作用和三羧酸循环^[32]。因此,氮胁迫下植物的根系分泌物中氨基酸、羧酸盐和糖含量均显著减少^[33-34]。然而在同一氮素水平条件下,不同品种水稻的根系分泌物含量也大不同。有机酸是碳氮转化的重要中间枢纽,氨基酸是氮同化的初级产物,因此有机酸、氨基酸作为根系分泌物中的重要物质,其含量是影响植物体内氮素吸收利用的主要指标之一。相关性分析发现,水稻氮素利用率与有机酸、氨基酸分泌总量、有机酸组分中的草酸和氨基酸组分中的天冬氨酸均呈显著或极显著负相关^[35-36]。通过降低根系分泌物中有机酸、氨基酸含量是提高氮肥利用效率关键步骤,尤其是降低草酸、丙氨酸含量。

3.4 根系酶活性

土壤中的氮主要以2种无机形式(硝酸盐和铵盐)被植物吸收。氧气可以通过水稻通气组织运输至根部,达到根际环境中的有氧条件后,根际土壤便会被氧化至一定状态,其土壤细菌的硝化作用将得到增强,使铵盐转化为硝酸盐,并将15%~40%氮转化为硝酸盐^[18]。国内外大量试验结果表明,与单一铵态氮供应相比,部分硝态氮能显著促进水稻对氮素的吸收和利用^[37-38]。由此可见,硝酸盐的吸收和同化是影响水稻氮肥利用效率的重要因素。

硝酸盐、铵盐可通过水稻根系特定的通道蛋白

进入植株体内。被植物吸收后,硝酸盐在细胞质中被还原成亚硝酸盐,并被运输到质体中进一步还原成铵盐^[39-40]。上述 2 步还原过程中的关键限速酶是硝酸还原酶(NR)、亚硝酸还原酶(NiR),其中硝酸还原酶活性受硝酸盐、光等外界因素调控,NR 或 NiR 的过量表达通常会促进氮素吸收。而铵的过量吸收或较慢吸收都会导致铵中毒,且毒性会对植物生长造成一定损害,因此植物的氮同化过程对于氮素利用非常重要。氮同化的主要途径是谷氨酰胺合酶(GS) - 谷氨酸合成酶(GOGAT)途径,铵是水稻的主要氮源,先被谷氨酰胺合酶同化为谷氨酰胺、谷氨酸,这 2 种物质又是其他氨基酸生物合成的基本氮源。GS 有 2 种异构体,其中细胞质 GS1、质体 GS2 在氮同化中具有不同的功能,GS1 亚型主要参与氮的再吸收和再利用,GS2 主要参与初级氮同化作用^[41-42]。在水稻中,GS1/GS2 基因的过度表达可增加水稻苗期对氮素缺乏的耐受性,可通过调节 GS 基因表达来改善氮肥利用效率。谷氨酰胺合酶、谷氨酸合成酶也被认为是衡量植物体内氮素利用效率的一项重要生理指标。

3.5 根系激素

目前已知的植物激素主要有生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)和乙烯(ETH)。此外,茉莉酸(JA)、油菜素内酯(BR)、多胺(PA)、独脚金内酯(SL)、褪黑素、水杨酸等也具有植物激素特性。随着分子生物学的发展,植物激素的生物合成、代谢途径及激素在植物生长、作物产量形成中的作用研究取得了重要进展。ABA 在几乎所有含有叶绿体和其他质体的植物细胞中都能合成。有研究发现,由根系主要合成的 ABA、CTK 经韧皮部导管输送到地上部分来调节植物的生长发育^[43]。

Wei 等研究发现,在各施氮条件下,各品种水稻根系的 CTK 含量均从分蘖期到成熟期呈上升趋势,氮高效吸收品种的 CTK 含量明显较高^[22]。在不同施氮条件下,氮高效吸收水稻品种的 ABA 含量从分蘖期到成熟期也相对较高,表明随着氮素吸收能力的提高,水稻根系生理活性也随之提高,进一步说明激素含量差异是氮高效吸收品种的生理基础。前人研究发现,CTK 是根系生理的重要指标,与根系活力性状、灌浆期灌浆速率密切相关^[44-45]。水稻根系及地上部分的生长和离子吸收的重要条件之一是较高的根系活力。根系氧化活性和根源 ABA、

CTK 含量在灌浆期与高氮条件下的结实率显著相关^[22],这意味着在灌浆期提高水稻根系 ABA、CTK 含量可提高根系活力,从而提高水稻产量潜力。上述研究结果表明,植物激素含量与根系生理特征密切相关,是不同生育期调节根系形态生理特征及维持正常生长的重要因素。尤其是在生育中后期,ABA 和 CTK 含量、根系氧化活性及根系活跃吸收面积较高的氮高效吸收品种表现尤为明显,从而提高了氮肥吸收效率,提高了结实率。

根系对氮的吸收能力是由形态、生理特征决定的,较大的根系和较活跃的生理特性都有利于提高氮素吸收量。为了协调促进水稻对氮的吸收和利用,应尽可能改善根系生理特性,同时保持根系的最佳大小,这样才能在同样氮肥条件下实现氮肥的高效吸收利用。

4 氮肥运筹对水稻氮肥吸收利用的影响

水稻产量的提高大部分得益于化学肥料的施用,其中氮肥效果最明显,因此合理的氮肥运筹模式在实际农业生产中至关重要。不同的氮肥类型、施肥配比、施肥方式、施肥时期等对水稻不同生育期的影响也不同。其中氮肥类型主要包括铵态氮肥(硫酸铵、氯化铵、碳酸氢铵、氨水和液氨)、硝态氮肥(硝酸钾、硝酸钙)、铵态硝态氮肥(硝酸铵、硝酸铵钙)、酰胺态氮肥(主要指尿素)。有机肥、无机肥及缓释氮肥等肥料配合施用不仅能够提高肥料利用率和土壤供氮特性,而且能在单施化肥的基础上提高植株吸收养分的能力,有机肥和无机肥配施使土壤养分丰富的同时,也有利于水稻植株、叶片的生长^[46-47]。缓释肥因其缓慢释放营养元素减缓肥效淋失的特性,能够避免单次施肥过量且能实现水稻不同生育时期对营养物质的不同需求量,更有利于水稻根系的生长、产量的形成。缓释肥与无机肥配施能够减少 20% 氮肥用量,并且能显著促进根系生长,更有利于植株吸收土壤养分,最终实现高产。

水稻不同生育期氮肥配比也能在一定程度上影响氮肥利用率。赵锋等研究发现,当采用氮肥后移的氮肥配比,能促进主根扎根更深,有利于根系伤流量的提高,在此氮肥运筹模式下,水稻具有较强的根系活力,能在灌浆期为籽粒提供充足的营养和物质支持,促进籽粒灌浆,提高产量^[48]。研究发现,平衡施肥(氮肥按 5:3:2 比例施用基肥、分蘖肥和穗肥)处理能够满足水稻苗期、分蘖拔节期、孕

穗开花期对氮素的不同需求,减少因过量施肥造成的氮素损失,提高氮肥吸收效率^[49-50]。

氮肥吸收效率也会受施肥方式的影响。侧深施氮即在水稻生育前期将氮肥直接施用于水稻根部土壤,减少氮肥因挥发、径流或淋溶等方式造成的损失,有利于水稻分支根的增多和主根生长,增大根系表面积和体积,良好的根系特征也能在一定程度上减少因恶劣环境条件对水稻植株造成的不可逆损伤以致减产^[51]。赵红玉等研究发现,在氮肥深施后,氮素的损失明显减弱,水稻的氮素利用效率显著增加^[52]。

综上所述,不同施肥方式和氮肥配施等方式均能在一定程度上通过改变根系生理形态特征来提高水稻氮素利用效率,减少氮肥损失,避免造成资源浪费和环境破坏。尽管目前在水稻各生育时期氮肥施用比例不尽相同,但大致符合氮肥后移的规律,合理的氮肥运筹对于水稻氮肥吸收利用效率也至关重要,有助于实现高产优质高效的目标。

5 存在的问题与展望

氮素利用效率的提高过程包括氮素吸收、氮素从根到地上部的运输、氮素同化和氮素再分配,每个步骤都是氮素利用效率提高所必需的,这一系列过程研究目前还不够系统和深入。此外,在追求高产优质的过程中,如何充分挖掘水稻氮素吸收利用的遗传潜力来提高氮素利用率,仍然是国内国际关注的关键科学问题。建议今后从以下几个方面深入系统研究:(1)根据氮素吸收利用过程从整株水平研究氮素高效吸收利用的生理机制。(2)深入研究水稻氮素代谢过程与根系激素信号转导之间的关系。(3)研究不同环境条件和栽培措施下对不同水稻品种氮素吸收利用的影响,降低过量施肥带来的影响,充分挖掘品种高产潜力,助力绿色农业的可持续发展。

参考文献:

[1] Ren D Y, Li Y F, He G H, et al. Multifloret spikelet improves rice yield[J]. *New Phytologist*, 2020, 225(6): 2301-2306.

[2] Li S X, Pu S L, Deng F, et al. Influence of optimized nitrogen management on the quality of medium hybrid rice under different ecological conditions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2019, 27(7): 1042-1052.

[3] 陈晨, 龚海青, 金梦灿, 等. 不同供氮形态下水稻苗期磷吸收累积与根系形态的关系[J]. *中国水稻科学*, 2019, 33(2): 167-175.

[4] Hirose T. Nitrogen use efficiency revisited[J]. *Oecologia*, 2011, 166(4): 863-867.

[5] Afshar R K, Mohammed Y A, Chen C C. Enhanced efficiency nitrogen fertilizer effect on camelina production under conventional and conservation tillage practices[J]. *Industrial Crops and Products*, 2016, 94: 783-789.

[6] Xiao J, Wang Q, Ge X D, et al. Defining the ecological efficiency of nitrogen use in the context of nitrogen cycling[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 107: 105493.

[7] Wang H, Siopongco J, Wade L J, et al. Fractal analysis on root systems of rice plants in response to drought stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(2/3): 338-344.

[8] Wang X Z, Christensen S, Svendsgaard J, et al. The effects of cultivar, nitrogen supply and soil type on radiation use efficiency and harvest index in spring wheat[J]. *Agronomy*, 2020, 10(9): 1391.

[9] Comas L H, Becker S R, Cruz V M V, et al. Root traits contributing to plant productivity under drought[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 442.

[10] Wang P, Chen N L, Zou X H, et al. Research progress on adaptive responses of anatomical structure of plant roots to stress[J]. *Chin J Ecol*, 2015, 34(2): 550-556.

[11] 戴林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(23): 4770-4781.

[12] 樊剑波. 不同氮效率基因型水稻氮素吸收和根系特征研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 56-58.

[13] 陈晨, 龚海青, 张敬智, 等. 水稻根系形态与氮素吸收累积的相关性分析[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2): 333-341.

[14] Grijalbo L, Fernandez-Pascual M, Garcia-Seco D, et al. Spent metal working fluids produced alterations on photosynthetic parameters and cell-ultrastructure of leaves and roots of maize plants[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2013, 260: 220-230.

[15] 王秀娟, 袁兴福, 娄春荣, 等. 不同氮钾用量对番茄生长和叶片超微结构的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2014(3): 44-48.

[16] 张金政, 刘岳路, 李晓东, 等. 过量施氮对嵌合体‘金旗’玉簪叶色、氮代谢关键酶活性及叶绿体超微结构的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(5): 93-101.

[17] Yang J C, Zhang H, Zhang J H. Root morphology and physiology in relation to the yield formation of rice[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2012, 11(6): 920-926.

[18] Li Y L, Fan X R, Shen Q R. The relationship between rhizosphere nitrification and nitrogen-use efficiency in rice plants[J]. *Plant Cell and Environment*, 2008, 31(1): 73-85.

[19] Zhang H, Xue Y G, Wang Z Q, et al. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with shoot growth in “super” rice[J]. *Field Crops Research*, 2009, 113(1): 31-40.

[20] Xu G W, Lu D K, Wang H Z, et al. Morphological and physiological traits of rice roots and their relationships to yield and nitrogen utilization as influenced by irrigation regime and nitrogen rate[J]. *Agricultural Water Management*, 2018, 203: 385-394.

- [21] Chu G, Xu R, Chen S, et al. Root morphological – physiological traits for japonica/indica hybrid rice with better yield performance under low N conditions[J]. *Food and Energy Security*, 2022, 11(2): e355.
- [22] Xin W, Liu H L, Zhao H W, et al. The response of grain yield and root morphological and physiological traits to nitrogen levels in paddy rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 713814.
- [23] 许凤英, 马均, 王贺正, 等. 强化栽培条件下水稻的根系特征及其与产量形成的关系[J]. *杂交水稻*, 2003, 18(4): 61–65.
- [24] 刘磊, 许京菊, 张耗. 水稻根际环境与氮素利用的关系研究进展[J]. *中国稻米*, 2021, 27(5): 33–37.
- [25] 宋海星, 李生秀. 水、氮供应对玉米伤流及其养分含量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(6): 574–578.
- [26] Fan J B, Zhang Y L, Turner D, et al. Root physiological and morphological characteristics of two rice cultivars with different nitrogen – use efficiency[J]. *Pedosphere*, 2010, 20(4): 446–455.
- [27] 时向东, 刘艳芳, 文志强, 等. 植物根系伤流研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2006(10): 2043–2045.
- [28] Zheng B C, Zhang X N, Chen P, et al. Improving maize's N uptake and N use efficiency by strengthening roots' absorption capacity when intercropped with legumes[J]. *Peer J*, 2021, 9: e11658.
- [29] Bais H P, Weir T L, Perry L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(1): 233–266.
- [30] Liu Y H, Feng L, Hu H Q, et al. Phosphorus release from low – grade rock phosphates by low molecular weight organic acids[J]. *Journal of food Agriculture & Environment*, 2012, 10(1): 1001–1007.
- [31] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8): 478–486.
- [32] Fataftah N, Mohr C, Hajirezaei M R, et al. Changes in nitrogen availability lead to a reprogramming of pyruvate metabolism[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 1–15.
- [33] Carvalhais L C, Dennis P G, Fedoseyenko D, et al. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2011, 174(1): 3–11.
- [34] Zhu S S, Vivanco J M, Manter D K. Nitrogen fertilizer rate affects root exudation, the rhizosphere microbiome and nitrogen – use – efficiency of maize[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 107: 324–333.
- [35] 常二华, 张耗, 张慎凤, 等. 结实期氮磷营养水平对水稻根系分泌物的影响及其与稻米品质的关系[J]. *作物学报*, 2007, 33(12): 1949–1959.
- [36] 戴林, 李廷轩, 张锡洲, 等. 水稻氮高效基因型根系分泌物中有机酸和氨基酸的变化特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2012, 18(5): 1046–1055.
- [37] Fan X, Tang Z, Tan Y, et al. Overexpression of a pH – sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(26): 7118–7123.
- [38] Wang W, Hu B, Yuan D Y, et al. Expression of the nitrate transporter gene *OsNRT1. 1A/OsNPF6. 3* confers high yield and early maturation in rice[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(3): 638–651.
- [39] Xu G H, Fan X R, Miller A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 153–182.
- [40] Liu Q, Chen X B, Wu K, et al. Nitrogen signaling and use efficiency in plants: what's new? [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 27: 192–198.
- [41] Mifflin B J, Habash D Z. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(370): 979–987.
- [42] Chardon F, Noël V, Masclaux – Daubresse C. Exploring NUE in crops and in *Arabidopsis* ideotypes to improve yield and seed quality [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9): 3401–3412.
- [43] Kende H, Zeevaert J. The five “classical” plant hormones [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(7): 1197.
- [44] 刘昆, 黄健, 周沈琪, 等. 穗肥施氮量对不同穗型超级稻品种产量的影响及其机制 [J]. *作物学报*, 2022, 48(8): 2028–2040.
- [45] Ju C X, Buresh R J, Wang Z Q, et al. Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application [J]. *Field Crops Research*, 2015, 175: 47–55.
- [46] Guan W L, Shao X H, Li Y Y. Effects of irrigation and nitrogen management on the growth and nitrogen concentration of paddy soil and rice plants [J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2020, 29(6): 4053–4063.
- [47] 王娟娟, 胡珈玮, 狄霖, 等. 秸秆还田与氮肥运筹对水稻不同生育期土壤细菌群落结构的影响 [J]. *江苏农业学报*, 2021, 37(6): 1460–1470.
- [48] 赵锋, 程建平, 汪本福, 等. 氮肥运筹对机械栽植早稻两优287根系特征和产量的影响 [J]. *湖北农业科学*, 2013, 52(7): 1505–1509.
- [49] 张岳芳, 王余龙, 张传胜, 等. 籼稻品种的氮素累积量与根系性状的关系 [J]. *作物学报*, 2006, 32(8): 1121–1129.
- [50] 张玉, 秦华东, 黄敏, 等. 氮肥运筹对免耕水稻根系生长、根际土壤特性及产量的影响 [J]. *广西植物*, 2014, 34(5): 681–685, 621.
- [51] 叶世超, 林忠成, 戴其根, 等. 施氮量对稻季氨挥发特点与氮素利用的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2011, 25(1): 71–78.
- [52] 赵红玉, 徐寿军, 杨成林, 等. 侧深施肥技术对寒地水稻生长及产量形成的影响 [J]. *内蒙古民族大学学报(自然科学版)*, 2017, 32(4): 347–352.