水稻根系泌氧对土壤微生物区系及氮素矿化影响的研究进展

孙 凯 胡丽燕 张 伟 孟美瑶 戴传超*

(南京师范大学生命科学学院, 江苏省微生物与功能基因组学重点实验室, 江苏省微生物资源产业化工程技术研究中心, 南京 210023)

摘 要 根系泌氧(radial oxygen loss, ROL)是水稻在长期淹水状况下从土壤中有效获得养分的重要机制之一,对水稻的生长发育具有重要意义。近年来,研究人员发现并阐明了水稻根系泌氧对于包括厌氧菌、好氧菌及兼性厌氧菌在内的土壤微生物种群数量和种群多样性的影响;大量研究也报道了根系泌氧能促进水稻根际土壤中有机氮的矿化。土壤有机氮矿化与土壤中的微生物区系密切相关,二者之间的相互作用进一步促进水稻对氮素营养的吸收与代谢。本文就水稻根系泌氧对土壤微生物区系和有机质矿化作用的影响进行综述,系统介绍了水稻根系泌氧可能的机理、对微生物区系的影响以及对有机氮矿化的促进作用,提出了目前水稻根系泌氧研究所面临的问题,并展望了水稻根系泌氧的研究前景。

关键词 水稻; 根系泌氧; 微生物区系; 有机氮; 矿化作用

Effects of rice root radial oxygen loss on soil microflora and organic nitrogen mineralization: A review. SUN Kai, HU Li-yan, ZHANG Wei, MENG Mei-yao, DAI Chuan-chao* (*Jiangsu Engineering and Technology Research Center for Industrialization of Microbial Resources*, *Jiangsu Key Laboratory for Microbes and Functional Genomics*, *College of Life Sciences*, *Nanjing Normal University*, *Nanjing* 210023, *China*).

Abstract: Radial oxygen loss (ROL) is one of the most important mechanisms for rice to obtain nutrients from soil when living in waterlogging environment, being quite important for rice growth and development. Recently, ROL has been demonstrated to significantly affect the population and diversity of soil microbes, including anaerobic bacteria, aerobic bacteria and facultative anaerobic bacteria. Meanwhile, numerous studies have reported that rice ROL plays roles in the mineralization process of soil organic nitrogen. However, the internal interactions between the mineralization of soil organic nitrogen and soil microbial dynamics at rice rhizosphere regulated by ROL have been largely ignored. In this review, we summarized the ROL traits of rice root, as well as the effects of ROL on soil microbes and organic nitrogen mineralization. We then discussed the synergistic effects of soil organic nitrogen and soil microbial dynamics on rice nitrogen absorption and metabolism. Finally, we outlined the problems and the prospects of rice ROL for further research.

Key words: rice; root radial oxygen loss; soil microflora; organic nitrogen; mineralization.

水稻(*Oryza sativa* L.)是人类主要粮食作物之一,随着科学技术发展,人们对水稻的研究逐渐深入,这其中就包括水稻根系泌氧能力的研究,我们知道根系泌氧在水稻生长发育过程中扮演着重要角色,尤其是应对淹水缺氧环境(Armstrong, 1971; Kotula *et al.*, 2009)。在中国,水稻土壤占耕地总面积的25%,淹水条件下的氮素矿化研究是相当重要的生产性科学问题(李慧琳等, 2004),这一过程又和微生物的活动紧密联系(Bonde *et al.*, 1988)。农业

国家自然科学基金项目(31570491)和土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放项目(Y412201435)资助。
收稿日期: 2016-04-25 接受日期: 2016-09-19
* 通讯作者 E-mail: daichuanchao@njnu.edu.cn

生态系统中,作物与环境生物和非生物的相互作用是非常重要的一环。水稻根系泌氧不断影响着根际土壤微生物的活动,进而促进体系有机氮矿化过程,导致水稻对氮素的利用效率相应提高。因此,近年来关于水稻根系泌氧如何影响土壤微生物群落、如何促进有机氮矿化作用的研究已成为生物科学领域又一新颖的问题。

水稻根系泌氧会改变根际溶解氧的分布,使得根际土壤的氧浓度远高于周围土壤,进而影响微生物活性、微生物丰度和群落结构(刘志宽等,2010; Qian *et al.*,2015)。农业生态系统中,土壤微生物在有机质矿化过程发挥着重要作用(Nair *et al.*, 2012)。水稻根系泌氧可能引起一系列联动效应,形成一个有利的农业生态循环,即水稻根系泌氧-微生物区系变化-有机氮矿化率提高-促进水稻对氮素的吸收和代谢。本文着重阐述水稻根系泌氧的相关机理以及近年来有关水稻根系泌氧影响土壤微生物区系、促进根际有机氮矿化作用的研究进展,同时展望水稻根系泌氧的研究前景。

1 水稻根系泌氧机理

1.1 水稻根系泌氧的产生机制

在水生环境中由于缺氧严重,湿地植物分化出大量的通气组织,使其能够将氧运输到根部,这些氧除了满足根部有氧呼吸过程之外,还有一部分在运输过程中会通过根轴径向释放到根际土壤中,称之为径向泌氧(Armstrong *et al.*,1992;邓泓等,2007)。通气组织是具有大量细胞间隙的薄壁组织,能在正常生长过程中形成,也能响应渍水缺氧胁迫而形成,细胞间隙相互贯通,形成一个通气系统(Evans *et al.*,2004;Abiko *et al.*,2012)。湿地植物生长过程中,通气组织为其茎部和根部之间的气体运输提供了低阻的内部通道,利用这条便捷途径,O_2得以进入根系并部分释放到根际土壤中,另一部分被邻近细胞消耗。水稻的泌氧能力进一步促使其根际土壤区域形成了一个氧化态的微环境(Colmer,2003),从而缓解根际还原性物质带来的毒害作用。自然界中,这种根系泌氧能力可能会有季节性变化,并取决于种属差异(Inoue *et al.*,2008)。

根系是水稻吸收养分和水分的重要器官,也是多种物质合成、分泌的重要场所(李奕林,2012)。由于长期在淹水条件下生长,稻田土壤主要为厌氧环境,大量耗氧生物过程被强烈抑制。另一方面,由于缺氧根部氧化还原电位降低,还原性毒物不断积累,严重影响水稻的生长发育(Ejw *et al.*,2000;李奕林等,2006;Colmer *et al.*,2008;Chen *et al.*,2011)。与其他农作物不同,为了适应缺氧环境,水稻在长期进化过程中分化出结构复杂的通气组织(Nishiuchi *et al.*,2012),并衍生出根系泌氧的能力,确保了根系发育所需的氧气浓度,从而提升了竞争优势。缺氧条件可能是诱导水稻通气组织产生的诱导性因素。Colmer 等(2003)发现,渍水土壤生长的水稻相比于非淹水环境下生长的水稻会分化出更多的通气组织,这样的多孔结构更有利于氧气向根尖的运输,从而进一步说明了淹水状态会诱导水稻产生应对缺氧环境的生物学机制。

1.2 影响水稻根系泌氧能力的因素

1.2.1 水稻根系泌氧能力受到外界因素影响 植物的生理状态很容易受到外界环境的干扰,常见的像营养、温度、湿度和光照强度等,水稻根系泌氧的能力同样会受到很多环境因素的影响。有研究表明,温度对水稻根系泌氧能力有消极影响,温度升高,泌氧速率下降(Tanaka *et al.*,2007),这可能是因为温度升高后稻田储气能力降低,对泌氧造成阻碍;也有可能是高温影响通气组织形成相关基因的表达,在基因表达水平表现出对泌氧能力的抑制作用;较高温度下气体更趋活跃,更易扩散。光照强度不同引起植物经光合作用产生的氧气量不一样,从而影响水稻根系泌氧速率,产生的氧气越多,通过泌氧作用释放到根际的氧气就越多,根部的泌氧量也相应增加。另外,Tinh 等(2006)通过溶液培养实验发现淹水深度越深,水稻根系泌氧能力越弱,间接影响了水稻的生长发育和潜在生产量。有趣的是,最近有研究发现,缺磷状态会导致水稻维管组织和厚壁组织减少,某种程度上会促进水稻通气组织的形成(You *et al.*,2014)。Cheng 等(2014)通过建立微型湿地生态系统,发现光合作用强度与4种常见湿地植物种属(菖蒲属、莎草属、芦苇属、香根草属)的根系泌氧能力呈正相关,这一结论是否适用于水稻还有待进一步探索。

1.2.2 水稻根系泌氧能力存在品种间差异 中国是水稻大国,适应各种区域环境的水稻品种得到发展。调查表明,2013年我国通过的省级以上审定的水稻品种有达422个(林海等,2014),近2年也有新的水稻品种出现,其生理特征存在的差异性可想而知。大量研究证明,不同的水稻品种根系泌氧的能

力也存在差异。Bodegom 等(2005)提出不同湿地物种泌氧能力的高低主要受植株根部呼吸作用强度以及根部通气组织特性等因素影响,发育良好的根部系统是促进根系泌氧不可或缺的因素,根系生物量、根系孔隙度和根系渗透性都会显著影响水稻的根系泌氧能力(Li *et al.*,2013;Cheng *et al.*,2012),这些生理特征随着水稻品种的改变而有所不同。Mei 等(2009)用盆栽实验对 25 个水稻品种的根系泌氧能力进行测定,发现这 25 个水稻品种的根系泌氧率存在差异,每 kg 干重根的泌氧量稳定在 7.40~13.24 mmol · h^{-1}。相似的,Wang 等(2011)利用营养液(无氧条件)培养了 20 个水稻品种并研究了它们的根系泌氧能力,发现这 20 个水稻品种拥有不同的泌氧能力,并且强泌氧能力的水稻品种(Fengerzhan—'丰二占')其泌氧量可以达到弱泌氧能力水稻品种(Tianyou 2168—'天优 2168')的 2 倍之多。此外,近年有研究表明,'扬稻 6 号'比'农耕 7 号'有更发达的通气组织,籼稻品种'中旱 22'(ZH,高产品种)相比于'禾盛 10 号'(HS,低产品种)拥有更发达的根系,通气组织更为完善(杨婧等,2009;李奕林,2012)。

2　水稻根系泌氧对微生物区系的影响

土壤是各种小型生物最有利的栖息地,细菌、真菌、藻类和原生动物等(Insam *et al.*,1989),它们之间相互联系,渐渐形成了一个微生态环境。土壤微生物区系(soil microflora)指的是在某一特定的生态环境下土壤中拥有的微生物种类、数量,参与物质循环的代谢活动强度,且极易受到人类农业活动的影响(武佳蕊等,2014)。相应的,复杂的微生物群落活动也极大程度影响着农业生态系统,进而影响农作物生长发育状态(Konopka,2009)。农作物与其根际土壤微生物区系相互作用关系的研究也渐渐成为人们关注的热点。

2.1　水稻根系泌氧改善根际土壤微生物的生存环境

处于淹水条件下的稻田土壤氧化还原电势较低,还原性物质(如 Fe^{2+}、Mn^{2+}、NO_2^-、HS^-、H_2S 等)积累较多,这些还原性物质的大量积累会对植物产生毒害作用,同时也限制了土壤微生物的生存条件(Armstrong *et al.*,1992)。水稻根系泌氧会显著改变根际土壤的含氧量、氧化还原地位和 pH 值(Mei *et al.*,2012),并进一步促进铁膜形成。铁膜(Fe plaque)具有特殊的理化结构,可以通过吸附和共沉淀作用影响元素(如 As、Zn、Fe 等)在土壤中的化学行为和生物有效性,诱导水稻产生一系列有益生理效应,大大缓解了水稻根系和根际重金属污染压力(Dan *et al.*,2010;Li *et al.*,2010;Pi *et al.*,2010;刘春英等,2014),很大程度上为水稻的生长发育及根际土壤微生物的生存繁殖提供了良好条件。

水稻根系泌氧引起的根际土壤氧浓度上升会很大程度缓解根际土壤还原性物质和重金属离子的毒害作用。Bodegom 等(2001)通过建立简单模型发现,氧气进入根际土壤后迅速形成氧浓度梯度,其中很大一部分被用来进行二价铁的氧化作用,因而水稻根际土壤还原性铁离子浓度显著低于周围土壤。近年来,有研究报道称,好氧处理导致的还原电位升高会减少根际土壤溶液 Hg 的含量,并降低 Hg 的生物可利用度(Peng *et al.*,2012;Wang *et al.*,2014)。湿地植物的根系泌氧作用会降低根际土壤 pH 以及二价铁离子浓度,促进根系铁膜形成,并进一步改变根际土壤 Pb 和 Zn 2 种金属离子的流动性和化学形态,大幅度降低了这几种金属离子的生物可利用度(Yang *et al.*,2010;Yang *et al.*,2012)。此外,Mei 等(2009)发现水稻根系泌氧能减少 As 在水稻根际土壤中的积累,该发现与 Wu 等(2012)的研究结果一致。水稻根际微生物介导的 As 氧化还原价位的变化会影响植株对 As 的吸收(Jia *et al.*,2014),这可能跟水稻对不同价位离子吸收的偏好性有关。由此可见,水稻根系泌氧氧化还原性重金属,减轻重金属离子的毒害作用,一方面有利于水稻的正常生长发育,另一方面也改善根际微生物生存环境。

2.2　水稻根系泌氧影响根际土壤微生物的群落结构和数量

随着水稻田土壤氧化还原地位的降低,土壤中大量电子转移受体的供应发生改变,从而严重降低了微生物生物量,很大一部分微生物的基本生存环境受到威胁(Mclatchey *et al.*,1998)。水稻根系泌氧改变了根际土壤的氧浓度、pH 值和氧化还原电位,从而很大程度改变根际土壤微生物的区系结构。由于对氧气的不同适应特征,水稻根际土壤中各种厌氧菌、好氧菌以及兼性厌氧菌的分布相应发生改变。

不同微生物群落结构和数量会有不同的变化,厌氧菌、好氧菌以及兼性厌氧菌的结构数量变化是可想而知的,这也是水稻根际微环境中氧浓度变化对微生物群落最直观的反应。陈中云等(2001)研

究表明,稻田中含氧量是影响甲烷氧化菌(MOB)和产甲烷菌(MPB)种群数量的主要因素之一,氧气浓度较高的根际土壤区域限制了产甲烷菌的数量和活性,并促进了甲烷氧化菌的生长繁殖,形成了一种动态的变化过程。Ke 等(2015)通过定量 PCR(*q*PCR)和末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)等实验技术调查了氧气含量对水稻田中氨氧化细菌(AOB)、亚硝酸盐氧化菌(NOB)和氨氧化古菌(AOA)的种群动态变化,发现土壤氧浓度的变化会很大程度影响 AOB 和 NOB 的活性和丰度。微生物根据其自身特征对氧浓度含量变化的耐受程度不尽相同,这也就带来了水稻根际土壤微生态环境的变化。

2.3 水稻根系泌氧影响根际土壤酶活性

土壤酶是土壤行使生化功能的重要组分之一,同时参加有机质分解、养分循环和能量转化等重要生化过程(Patra *et al.*,2006;Makoi *et al.*,2008),主要来源于各种微生物活动分泌、植物根系分泌、植物残体和土壤动物区系分解(刘善江等,2011)。水稻根系泌氧对根际土壤酶活的主要贡献表现在 2 个方面:(1)提高了根际土壤氧气浓度,增加了电子受体数量;(2)缓解了根际土壤重金属压力。氧气对于大多数土壤酶活性是至关重要的,比如脲酶、酸性磷酸酶、土壤转化酶、过氧化氢酶等等(Mccarty *et al.*,1991;杜琳倩,2013);磷酸酶的分泌和活性很大程度上还受到土壤 pH 值的影响(Herbien *et al.*,1990)。大量研究表明,土壤酶活性随着重金属(Pb、Zn、Cu、Cd 等)污染程度的加剧而显著降低(Wang *et al.*,2007;滕应等,2008;Gao *et al.*,2010),当水稻根际土壤重金属污染压力降低后,酶活性相应也得到提高,便于推动土壤环境中一系列酶促反应的进行。

3 水稻根系泌氧促进有机氮矿化作用

3.1 农业生态系统中有机氮的矿化

氮素是植物的生长与发育过程中起决定性作用的基本大量元素,决定着植物的生长发育速度,同时是很多农作物产量高低的决定性因素,诸如水稻、小麦(Cassman *et al.*,1993;Yang *et al.*,2014)。农业生态系统中,仅有部分作物能通过微生物的生物固氮作用获得氮源,典型的是豆科植物和根瘤菌的相互作用关系(Sy *et al.*,2001;李正等,2014)。其他作物的氮源除了来自土壤中无机态氮以外,相当大的部分来自于土壤有机氮矿化分解释放出的氮素,因此也有人将土壤易矿化的有机氮看成是土壤矿质氮库的直接供给源(Appel *et al.*,1993)。有机氮矿化作用是在土壤微生物直接参与下进行的,这部分微生物通过自身的生命活动将其他的有机态氮矿化分解成无机态氮,供作物根系吸收(宋建国等,2001)。参与有机氮矿化的各种生化过程本质上主要依赖于土壤积累的活性酶,因此土壤有机氮的矿化可以看作是土壤全酶所引起的种种复杂酶促反应的结果(钱佩源等,1985)。

生态系统中,土壤微生物群落对有机氮素矿化的促进作用是显而易见的。在农业生产过程中,水稻对氮素营养有较高的要求,部分根际好氧微生物群落则对光合作用产物及氧气有一定的需求,即水稻通过根系提供一定量的碳水化合物和氧气,部分微生物获得利益后加速驱使有机氮矿化进程为水稻提供易于吸收的无机氮。

3.2 水稻根系泌氧促进有机氮的矿化效率

水稻根系泌氧会显著提高根际土壤氧化还原地位,并提高了土壤酶活性(Li *et al.*,2013),尤其是脲酶活性,间接提高了有机氮的矿化效率。土壤有机氮的矿化过程受外界和土壤自身各种因素的影响,从性质上主要可分为环境因素、土壤自身的理化因素、土壤生物因素和不同有机质来源等(肖巧琳等,2009),也有报道称内生真菌接种水稻会促进有机氮的矿化,并促进植物对氮素的吸收和代谢(Chen *et al.*,2013;Yang *et al.*,2014)。

很早之前人们就已经发现,土壤氧化还原地位降低会严重影响有机质 C、N、P 的矿化率(Claff *et al.*,2014);相对的,Qu 等(2012)报道了水稻田氧化还原电位的提高会很大程度影响土壤有机质的矿化作用;Cheng 等(2014)研究发现,湿地植物的根系泌氧作用与土壤氮素的流失速率紧密联系,这可能是湿地植物根系泌氧过程参与了土壤有机氮的转化过程。水稻根系泌氧促进有机氮的矿化,主要表现在土壤酶活性的提高,脲酶是土壤中最为重要的胞外酶,同时也是调节有机氮形式向无机氮形式转化的重要调节酶(Pascual *et al.*,1998;Kujur *et al.*,2014),漆酶、纤维素等酶在此过程中也发挥着不可忽视的作用。

3.3 水稻根系泌氧促进植物对氮素的吸收

植物不能直接利用有机态氮,只能吸收利用无机态氮,有机态氮经过矿化作用最终形成了可以被植物直接吸收、利用的铵态氮(王艳杰等,2005)。

此外,硝态氮作为植物的速效养分,是无机态氮的主要组分,因此硝化作用在水稻对无机氮的吸收利用过程中起着重要作用。

水稻根系泌氧对土壤硝化过程的促进作用主要表现在 2 个方面:首先,硝化作用是好氧过程,分子氧作为电子受体是自养硝化菌进行硝化作用的必要条件,根系泌氧使根际土壤氧含量上升,一系列与硝化作用相关的微生物(典型的是 AOB)的活性和丰度显著得到提高(Riley *et al.*,1995;Ke *et al.*,2015)。此外,李奕林等(2012)通过根箱土培试验研究了不同产量籼稻品种根系径向泌氧量以及根表和根际土壤硝化强度差异,发现水稻的根系泌氧能力与根际土壤硝化强度呈正比关系。其次,水稻根系泌氧造成的矿化效率提高为根际土壤硝化作用提供了充分的原材料,即氮源(主要为 NH_4^+-N),增强了硝化作用的强度。氮素吸收率高的水稻,根系的氧化还原能力也强,能快速同化吸收氮素,供机体生物合成代谢;此外,在生理生化特性上还表现为脱氢酶活力、细胞色素氧化酶活力强,这与水稻根系泌氧密切相关。硝态氮也是水稻可利用的无机态氮肥,在优越的硝化作用条件下,部分铵态氮(NH_4^+-N)被氧化成硝态氮(NO_3^--N),进而通过氮源的吸收来调节水稻的生长发育。优越的硝化作用迅速消耗了矿质氮分解产生的底物氨态氮,以生化反应的角度来看,这就反过来促进了矿化作用的进行。

3.4　水稻根系泌氧促进其他营养物质的吸收

长期处于淹水条件,稻田土壤对多种营养元素的吸附作用显著增强,自然也就降低了这些营养元素的解吸效率,磷元素就是比较典型的例子。在这种情况下,根系泌氧能力对水稻的生长发育就显得尤为重要。Kirk 等(1995)发现,水稻根部泌氧会导致根际土壤中某些金属离子的价态位变化,直接导致根际土壤 pH 值发生改变,部分营养物质更易于被机体吸收。此外,章永松等(2000)则发现,稻田的淹水条件极显著地增加土壤对磷的吸附,而模拟的水稻根系泌氧作用则可明显降低土壤对磷的吸附并相应增加根际土壤中磷的解吸,促进了水稻对磷元素的吸收利用,水稻根际溶磷微生物有很大的可能性参与了该过程,这一发现也对研究稻田土壤的磷动态变化具有深刻的意义。

4　水稻根系泌氧研究面临的问题

根系泌氧能力是水稻为了适应长期淹水缺氧环境而形成的,在水稻的生长发育过程中扮演着重要角色。近年来,已经有很多科学家就水稻的根系泌氧能力进行了研究,但是其中还面临着许多问题,限于笔者的认知深度,在这里提出现存的几个问题:(1)研究方向相对来说还比较狭隘,研究内容相对单一,大多是局限在根系泌氧的生理学层面,而对其生态环境效应不是很重视,难有突破性的进展;(2)大部分关于水稻根系泌氧的研究还停留在表观阶段,鲜有文献阐述根系泌氧能力发挥作用的具体内在机理,比如水稻根系泌氧能力缓解 Cd 污染的信号途径及分子机制还模糊不清(Wang *et al.*,2011);重金属物质在根系铁膜及水稻组织中的摄取、迁移机制还不甚清晰(Zhou *et al.*,2015);(3)研究水稻根系泌氧的过程中,实验室条件下能较容易控制水稻的生长环境,但是田间栽培实验会受到很多不确定自然因素的干扰,研究单一性因素影响水稻泌氧能力的实验会面临较大的挑战;(4)根系泌氧是水稻生态位竞争的自然优势,现有的研究大多围绕根系泌氧诱导水稻产生一些生理效应,少有研究去探索如何通过一些外在手段增强水稻根系泌氧的能力。这些问题急待解决,希望能为后来者提供更多研究信息,更加深入解析水稻的泌氧效应。

5　展　望

综观已有的研究进展和存在的问题,笔者认为今后水稻根系泌氧影响土壤微生物区系和有机氮矿化作用可以从以下几个方面进行:(1)拥有不同根系泌氧能力的水稻品种是否对相应的根际微生物区系产生不同影响,又是如何影响微生物群落结构和数量,根际微生物区系受到影响后,土壤微环境会做出相应调整,很可能会促成一种积极的农业生态响应;(2)水稻根际微生物区系的改变是否能诱导植物体内一些信号途径,调控通气组织相关基因的表达,影响通气组织的形成。这是微生物区系改变对水稻体系的一种反馈调节,存在多种可能性,是协同进化还是反馈抑制,这些都需要更深层次的研究;(3)水稻根系泌氧直接或间接影响土壤有机质矿化,是否能最终促进水稻对氮素的吸收,促进植株的生长发育,这是农业生产所关注的热点,也是研究的目的所在。

内生菌与植物互作的研究已经成为植物、微生物领域研究的热点,其中涉及多种信号途径,那在水稻体系中是否存在这样一种可能性:有益内生菌群

的变化影响根系泌氧能力并相应促植株生长。Yang 等(2015)最近发现,内生真菌枫香拟茎点霉B3(*Phomopsis liquidambari*)接种水稻能改善水稻根系相关微生物区系并促进氮素转化过程。其中,枫香拟茎点霉 B3 是否通过调控水稻根系泌氧能力来影响水稻根系相关微生物区系和氮素转化过程值得进一步研究。Soana 等(2013)研究发现,苦草为了适应孔隙水中季节性变化的化学环境会相应产生不同的根系泌氧量,相信这一研究手段能为揭示水稻泌氧能力的季节性变化提供有价值的信息。另一方面,我们认为,水稻的根系泌氧能力对还田秸秆的腐解同样发挥着重要的作用,假设是否成立还需要更多的研究去证明,希望这一科学问题能为还田秸秆降解机理的研究提供一些参考。

随着研究的逐步深入,水稻根系泌氧的研究内容将会多方向发展;水稻根系泌氧对土壤微生物区系和有机氮矿化作用影响的机理机制将会更加清晰,各种相应的信号途径也会慢慢得到解析;水稻根系泌氧的优势将会通过一系列生物技术手段得到放大,并进一步促进水稻的生长发育,提高潜在的生产量。相信在不久的将来,农业生产中水稻根系泌氧的能力会得到更好的发挥,尤其是促进氮素吸收代谢方面会得到更多重视。因此,水稻根系泌氧对土壤微生物区系和有机氮矿化作用影响具有重要的研究价值。

参考文献

陈中云, 闵 航, 陈美慈, 等. 2001. 不同水稻土甲烷氧化菌和产甲烷菌数量与甲烷排放量之间相关性的研究. 生态学报, **21**(9): 1498-1505.

邓 泓, 叶志鸿, 黄铭洪. 2007. 湿地植物根系泌氧的特征. 华东师范大学学报: 自然科学版, **30**(6): 69-76.

杜琳倩. 2013. 水淹胁迫下新型氧肥对土壤酶活性的影响(硕士学位论文). 湖南: 中南林业科技大学.

李 正, 单辉辉, 齐雅琳, 等. 2014. 甘肃酒泉等地区豆科植物根瘤菌的遗传多样性和系统发育分析. 生物技术通报, **10**(10): 188-195.

李慧琳, 韩 勇, 蔡祖聪. 2004. 上海地区水稻土氮素矿化及其模拟. 土壤学报, **41**(4): 503-510.

李奕林, 张亚丽, 胡 江. 2006. 淹水条件下籼稻与粳稻苗期根际土壤硝化作用的时空变异. 生态学报, **26**(5): 1461-1467.

李奕林. 2012. 水稻根系通气组织与根系泌氧及根际硝化作用的关系. 生态学报, **32**(7): 2066-2074.

林 海, 庞乾林, 王志刚, 等. 2014. 2013 年我国通过审定的水稻品种产量及品质性状分析. 中国稻米, (4): 33-37.

刘春英, 陈春丽, 弓晓峰, 等. 2014. 湿地植物根表铁膜研究进展. 生态学报, **34**(10): 2470-2480.

刘善江, 夏 雪, 陈桂梅, 等. 2011. 土壤酶的研究进展. 中国农学通报, **27**(21): 1-7.

刘志宽, 马青兰, 牛快快. 2010. 湿地植物根系泌氧及其在湿地处理中的应用. 海南师范大学学报: 自然科学版, **23**(1): 84-86.

钱佩源, 吴豪森. 1985. 水稻土氮素矿化的微生物学活性研究. 上海交通大学学报: 农业科学版, **3**(1): 7-13.

宋建国, 林 杉, 吴文良, 等. 2001. 土壤易矿化有机态氮和微生物态氮作为土壤氮素生物有效性指标的评价. 生态学报, **21**(2): 290-294.

滕 应, 骆永明, 李振高. 2008. 土壤重金属复合污染对脲酶、磷酸酶及脱氢酶的影响. 中国环境科学, **28**(2): 147-152.

王艳杰, 邹国元, 付 桦, 等. 2005. 土壤氮素矿化研究进展. 中国农学通报, **21**(10): 203-208.

武佳蕊, 王宏伟, 谢星光, 等. 2014. 植物内生菌影响土壤微生物区系的研究进展. 中国生态农业学报, **22**(11): 1259-1266.

肖巧琳, 罗建新. 2009. 土壤有机质及其矿化影响因子研究进展. 湖南农业科学, (2): 74-77.

杨 婧, 胡 莹, 王新军, 等. 2009. 两种通气组织不同的水稻品种根表铁膜的形成及砷吸收积累的差异. 生态毒理学报, **4**(5): 711-717.

章永松, 林咸永, 罗安程. 2000. 水稻根系泌氧对水稻土磷素化学行为的影响. 中国水稻科学, **14**(4): 208-212.

Abiko T, Kotula L, Shiono K, *et al*. 2012. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Plant, Cell and Environment*, **35**: 1618-1630.

Appel T, Mengel K. 1993. Nitrogen fractions in sandy soils in relation to plant nitrogen uptake and organic matter incorporation. *Soil Biology & Biochemistry*, **25**: 685-691.

Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM. 1992. *Phragmites australis*: Venturi and humidity-induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytologist*, **120**: 197-207.

Armstrong W. 1971. Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiologia Plantarum*, **25**: 192-197.

Bodegom PMV, Kanter MD, Aerts CBR. 2005. Radial oxygen loss, a plastic property of dune slack plant species. *Plant and Soil*, **271**: 351-364.

Bodegom PV, Goudriaan J, Leffelaar P. 2001. A mechanistic model on methane oxidation in a rice rhizosphere. *Biogeochemistry*, **55**: 145-177.

Bonde TA, Schnürer J, Rosswall T. 1998. Microbial biomass as a fraction of potentially mineralizable nitrogen in soils from long-term field experiments. *Soil Biology & Biochemistry*, **20**: 447-452.

Cassman KG, Kropf MJ, Gaunt J, *et al*. 1993. Nitrogen use effi-

ciency of rice reconsidered: What are the key constraints. *Plant and Soil*, **155**: 359-362.

Chen X, Zhang LM, Shen JP, *et al*. 2011. Abundance and community structure of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in an acid paddy soil. *Biology and Fertility of Soils*, **47**: 323-331.

Chen Y, Ren CG, Yang B, *et al*. 2013. Priming effects of the endophytic fungus *Phomopsis liquidambari* on soil mineral N transformations. *Microbial Ecology*, **65**: 161-170.

Cheng H, Tam FY, Wang Y, *et al*. 2012. Effects of copper on growth, radial oxygen loss and root permeability of seedlings of the mangroves *Bruguiera gymnorrhiza* and *Rhizophora stylosa*. *Plant and Soil*, **359**: 255-266.

Cheng XY, Wang M, Zhang CF, *et al*. 2014. Relationships between plant photosynthesis, radial oxygen loss and nutrient removal in constructed wetland microcosms. *Biochemical Systematics and Ecology*, **54**: 299-306.

Colmer TD, Pedersen O. 2008. Oxygen dynamics in submerged rice (*Oryza sativa* L.). *New Phytologist*, **178**: 326-334.

Colmer TD. 2003. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryzd sativa* L.). *Annals of Botany*, **91**: 301-309.

Colmer TD. 2003. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell & Environment*, **26**: 17-36.

Dan D, Wu SC, Wu FY, *et al*. 2010. Effects of root anatomy and Fe plaque on arsenic uptake by rice seedlings grown in solution culture. *Environmental Pollution*, **158**: 2589 -2595.

Ejw V, Cwpm CTB, Lacj V. 2000. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment*, **23**: 1237 -1245.

Evans DE. 2004. Aerenchyma formation. *New Phytologist*, **161**: 35-49.

Gao Y, Zhou P, Mao L, *et al*. 2010. Assessment of effects of heavy metals combined pollution on soil enzyme activities and microbial community structure: Modified ecological dose-response model and PCR-RAPD. *Environmental Earth Sciences*, **60**: 603-612.

Herbien SA, Neal JL. 1990. Soil pH and phosphatase activity. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **21**: 439-456.

Inoue TM, Tsuchiya T. 2008. Interspecific differences in radial oxygen loss from the roots of three *Typha* species. *Limnology*, **9**: 207-211.

Insam H, Haselwandter K. 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia*, **79**: 174-178.

Jia Y, Huang H, Chen Z, *et al*. 2014. Arsenic uptake by rice is influenced by microbe-mediated arsenic redox changes in the rhizosphere. *Environmental Science & Technology*, **48**: 1001-1007.

Ke X, Lu W, Conrad R. 2015. High oxygen concentration increases the abundance and activity of bacterial rather than archaeal nitrifiers in rice field soil. *Microbial Ecology*, **70**: 961-970.

Kirk GJD, Bajita JB. 1995. Root-induced iron oxidation, pH changes and zinc solubilization in the rhizosphere of lowland rice. *New Phytologist*, **131**: 129-137.

Konopka A. 2009. What is microbial community ecology? *ISME Journal*, **3**: 1223-1230.

Kotula L, Ranathunge K, Schreiber L, *et al*. 2009. Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oryza sativa* L.) grown in aerated or deoxygenated solution. *Journal of Experimental Botany*, **60**: 2155-2167.

Kujur M, Kumar Patel A. 2014. Kinetics of soil enzyme activities under different ecosystems: An index of soil quality. *Chilean Journal of Agricultural Research*, **74**: 96-104.

Li H, Ye ZH, Wei ZJ, *et al*. 2010. Root porosity and radial oxygen loss related to arsenic tolerance and uptake in wetland plants. *Environmental Pollution*, **159**: 30-37.

Li Y, Wang X. 2013. Root-induced changes in radial oxygen loss, rhizosphere oxygen profile, and nitrification of two rice cultivars in Chinese red soil regions. *Plant and Soil*, **365**: 115-126.

Makoi J, Ndakidemi PA. 2008. Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem. *African Journal of Biotechnology*, **7**: 181-191.

Mccarty GW, Bremner JM. 1991. Production of urease by microbial activity in soils under aerobic and anaerobic conditions. *Biology and Fertility of Soils*, **11**: 228-230.

Mclatchey GP, Reddy KR. 1998. Regulation of organic matter decomposition and nutrient release in a wetland soil. *Journal of Environmental Quality*, **27**: 1268-1274.

Mei XQ, Wong MH, Yang Y, *et al*. 2012. The effects of radial oxygen loss on arsenic tolerance and uptake in rice and on its rhizosphere. *Environmental Pollution*, **165**: 109-117.

Mei XQ, Ye ZH, Wong MH. 2009. The relationship of root porosity and radial oxygen loss on arsenic tolerance and uptake in rice grains and straw. *Environmental Pollution*, **157**: 2550-2557.

Nair A, Ngouajio M. 2012. Soil microbial biomass, functional microbial diversity, and nematode community structure as affected by cover crops and compost in an organic vegetable production system. *Applied Soil Ecology*, **58**: 45-55.

Nishiuchi S, Yamauchi T, Takahashi H, *et al*. 2012. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, **5**: 2.

Pascual JA, Hernandez T, Garcia C, *et al*. 1998. Enzymatic activities in an arid soil amended with urban organic wastes: Laboratory experiment. *Bioresource Technology*, **64**: 131-138.

Patra AK, Abbadie L, Clays-Josser A, *et al*. 2006. Effect of management regime and plant species on the enzyme activi-

ty and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology*, **8**: 1005-1016.

Peng X, Liu F, Wang WX, *et al*. 2012. Reducing total mercury and methylmercury accumulation in rice grains through water management and deliberate selection of rice cultivars. *Environmental Pollution*, **162**: 202-208.

Pi N, Tam NFY, Wong MH. 2010. Effects of wastewater discharge on formation of Fe plaque on root surface and radial oxygen loss of mangrove roots. *Environmental Pollution*, **158**: 381-387.

Qian W, Xie H, Jian Z, *et al*. 2015. Effect of plant harvesting on the performance of constructed wetlands during winter: Radial oxygen loss and microbial characteristics. *Environmental Science and Pollution Research*, **22**: 7476-7484.

Qu H, Tao H, Tao Y, *et al*. 2012. Ground cover rice production system increases yield and nitrogen recovery efficiency. *Agronomy Journal*, **104**: 1399-1407.

Riley RH, Vitousek PM. 1995. Nutrient dynamics and nitrogen trace gas flux during ecosystem development in montane rain forest. *Ecology*, **76**: 292-304.

Soana E, Bartoli M. 2013. Seasonal variation of radial oxygen loss in *Vallisneria spiralis* L.: An adaptive response to sediment redox? *Aquatic Botany*, **104**: 228-232.

Sy A, Giraud E, Jourand P, *et al*. 2001. Methylotrophic methylobacterium bacteria nodulate and fix nitrogen in symbiosis with legumes. *Journal of Bacteriology*, **183**: 214-220.

Tanaka N, Yutani K, Aye T, *et al*. 2007. Effect of broken dead culms of *Phragmites australis* on radial oxygen loss in relation to radiation and temperature. *Hydrobiologia*, **583**: 165-172.

Tinh TK, Huong HTT, Nilsson SI. 2006. Rice-soil interactions in Vietnamese acid sulphate soils: Impacts of submergence depth on soil solution chemistry and yields. *Soil Use and Management*, **17**: 67-76.

Wang MY, Chen AK, Wong MH, *et al*. 2011. Cadmium accumulation in and tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) varieties with different rates of radial oxygen loss. *Environmental Pollution*, **159**: 1730-1736.

Wang X, Ye ZH, Li B, *et al*. 2014. Growing rice aerobically markedly decreases mercury accumulation by reducing both Hg bioavailability and the production of MeHg. *Environmental Science & Technology*, **48**: 1878-1885.

Wang YP, Shi JY, Wang H, *et al*. 2007. The influence of soil heavy metals pollution on soil microbial biomass, enzyme activity, and community composition near a copper smelter. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **67**: 75-81.

Wu C, Ye Z, Li H, *et al*. 2012. Do radial oxygen loss and external aeration affect iron plaque formation and arsenic accumulation and speciation in rice? *Journal of Experimental Botany*, **63**: 2961-2970.

Yang B, Ma HY, Wang XM, *et al*. 2014. Improvement of nitrogen accumulation and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) by the endophyte *Phomopsis liquidambari*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **82**: 172-182

Yang B, Wang XM, Ma HY, *et al*. 2014. Effects of the fungal endophyte *Phomopsis liquidambari* on nitrogen uptake and metabolism in rice. *Plant Growth Regulation*, **73**: 165-179.

Yang B, Wang XM, Ma HY, *et al*. 2015. Fungal endophyte *Phomopsis liquidambari* affects nitrogen transformation processes and related microorganisms in the rice rhizosphere. *Frontiers in Microbiology*, **6**: 982.

Yang JX, Liu Y, Ye ZH. 2012. Root-Induced Changes of pH, Eh, Fe(II) and fractions of Pb and Zn in rhizosphere soils of four wetland plants with different radial oxygen losses. *Pedosphere*, **22**: 518-527.

Yang JX, Ma ZL, Ye ZH, *et al*. 2010. Heavy metal (Pb, Zn) uptake and chemical changes in rhizosphere soils of four wetland plants with different radial oxygen loss. *Journal of Environmental Sciences*, **22**: 696-702.

You QF, Xu JY, Hong S. 2014. The physiological mechanism of enhanced oxidizing capacity of rice (*Oryza sativa* L.) roots induced by phosphorus deficiency. *Acta Physiologiae Plantarum*, **36**: 179-190.

Zhou H, Zeng M, Zhou X, *et al*. 2015. Heavy metal translocation and accumulation in iron plaques and plant tissues for 32 hybrid rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant and Soil*, **386**: 317-329.

作者简介 孙 凯,男,1993年生,硕士研究生,研究方向为水稻与微生物互作及有机氮素矿化。E-mail: sunkainnu@sina.cn

责任编辑 李凤芹