

根系分泌物在水稻氮素吸收利用中的作用机制及氮肥调控研究进展

殷佳 张男 孙茹梦 汝艳 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, 225009, 江苏扬州)

摘要 氮素是植物生长发育的关键营养元素, 主要由植物根系吸收, 并在其生命活动中发挥着至关重要的生理作用。根系分泌物是植物在养分代谢过程中, 根系向生长介质中分泌或渗出的化学物质, 对水稻氮素吸收利用的过程有显著影响。本文综述了水稻根系分泌物的类型、功能及其产生途径, 深入分析了根系分泌物在水稻氮素吸收和利用中的作用, 探讨了氮肥调控对根系分泌物的影响。同时, 总结了以“分泌物”为导向的氮肥减量增效新思路, 指出目前研究中存在的问题, 并对未来的研究方向进行了展望, 旨在为制定合理的氮肥管理策略和实现水稻高产提供理论依据和实践指导。

关键词 水稻; 根系分泌物; 氮素吸收利用; 氮肥调控

氮素是植物体内蛋白质、核酸、磷脂、酶和生长激素的重要组分, 因此施用氮肥是农业生产中提高作物产量的关键措施^[1]。水稻是我国第一大口粮作物, 确保并提高其产量一直以来都是关注的焦点。合理施用氮肥可以促进水稻生长, 提高叶片光合能力, 进而促进籽粒建成, 提高产量^[2]。氮素供应不足, 水稻植株的正常生长受抑制。在水稻苗期, 低氮素胁迫会导致氨基酸合成受阻, 使植株生物量不足, 产量低^[3]; 在分蘖期缺氮影响有效分蘖的形成^[4]; 在抽穗期缺氮则影响籽粒灌浆, 单位面积穗数、穗粒数及结实率随之降低^[5]。同时, 氮肥过量除使水稻无效分蘖增多, 结实率降低, 茎和叶徒长外, 还会破坏土壤养分平衡, 造成产量和品质双受损^[6]。因此, 探索提升水稻产量、品质、生产效率并改善农田生态环境的关键氮肥管理技术及原理具有重要的理论和现实意义^[7]。

在生长发育过程中, 植物根系向生长介质中分泌或渗出的物质被称为根系分泌物, 约占植物净光合产物的 21%^[8]。作为根与生长介质间进行物质循环、能量传递和信息交流的重要媒介, 根系分泌物参与调控植物的生长和发育。国内外学者依靠分析技术从根系分泌物的成分识别及其功能研究、生态系统群落的结构与功能调控、缓解重金属污染等多个领域进行深入探讨^[9]。研究^[10]表明, 施用氮肥可

能通过影响根系分泌物, 直接或间接对根际土壤固氮微生物群落结构产生影响, 进而改变微生物的生存环境与生命活动。此外, Coskun 等^[11]认为, 植物根系分泌物可驱动土壤氮循环, 有利于减少氮素流失和温室气体排放。当前, 氮肥管理面临“用量高、效率低、污染重”的问题, 而根系分泌物的调控潜力尚未充分挖掘。本文就根系分泌物在水稻氮素吸收利用中的作用机制及氮肥调控进行概述, 以期解析氮高效利用机理和构建“分泌物”导向的氮肥高效管理策略提供理论依据。

1 水稻根系分泌物

1.1 根系分泌物的种类和组成

根系分泌物是植物在生长过程中, 根系不同部位主动或被动释放到周围介质中的有机物质的总称, 其种类繁多, 除质子和无机离子外, 根据其来源可分为渗出物、黏胶质、分泌物和裂解物质。根据其分子量大小可分为低分子量物质和高分子量物质, 其中低分子量物质主要有糖类、酚酸类、有机酸、氨基酸和脂肪酸等, 高分子量物质主要有黏胶物质和胞外酶^[12-15], 具体分类见表 1。

1.2 根系分泌物的功能

1.2.1 调节土壤环境 根系分泌物是土壤碳的主要来源之一, 发挥着调节物质循环与交换的作用。

作者简介: 殷佳, 主要从事水稻栽培生理研究, E-mail: yinjia202210@163.com

张耗为通信作者, 主要从事水稻高产生理与栽培管理研究, E-mail: haozhang@yzu.edu.cn
基金项目: 国家自然科学基金 (32272197, 32071944); 江苏高校优势学科建设工程资助项目 (PAPD)
收稿日期: 2025-05-22; 修回日期: 2025-07-10; 网络出版日期: 2025-09-19

表 1 根系分泌物的分类
Table 1 Classification of root exudates

根系分泌物种类 Types of root exudates	有机物类别 Organic compound class	有机物的组成 Composition of organic compound
低分子量有机物 Low-molecular-weight organic compound	糖类 有机酸 氨基酸 酚酸类 其他	葡萄糖、果糖、半乳糖、核糖、蔗糖等 酒石酸、草酸、乙酸、乙醇酸、延胡索酸、水杨酸等 甲硫氨酸、络氨酸、脯氨酸、组氨酸等 咖啡酸、肉桂酸、杏仁酸、水杨酸等
高分子量有机物 High-molecular-weight organic compound	酶类 黏胶类 黄酮类 生长素类	1,9-癸二醇、对羟基苯丙酸甲酯、独角金内酯类似物等 蛋白酶、RNA 酶、转化酶、磷酸酶、DNA 酶、硝酸酶等 多聚糖、酚类化合物、多聚半乳糖醛酸等 黄酮类、黄酮醇类、异黄酮类等 生物素、植物生长素、维生素、胆固醇等
衰老细胞分解物及其内含物 Senescent cell debris and its contents	—	—

“—” 表示该指标没有具体的分类。
“—” indicates that there is no specific classification for this indicator.

随着分泌物含量及种类的变化，根系分泌物中所溶解的有机物质成为根系向土壤释放有机碳的主要载体，这一过程能维持根际环境的碳、氮循环及养分平衡^[16-17]。根系分泌物不仅可附着于土壤黏粒表面形成团聚体，还可在土壤颗粒间充当结合剂，由此增加土壤结构稳定性。

1.2.2 影响养分吸收 根系分泌物（如有机酸、酚酸、氨基酸、铁载体及酶等）可以通过不同途径（酸化、还原、络合、风化和酶反应等）活化磷、铁、锰及锌等元素^[18]，有效促进活化能力弱的植物正常生长。在盐碱稻田中，有机酸类分泌物可以通过配体交换或溶解直接增加土壤磷的可用性，缓解水稻对磷的竞争^[19]。土壤中的有机质是微生物的碳氮底物，化学降解困难，能量无法激活，但根系分泌物的释放可以刺激微生物的生长，促进有机质转化，实现根际氮循环的加速运转^[20-21]。

1.2.3 与微生物的相互作用 根系分泌物与根际微生物间存在的互作关系表现为根系分泌物的种类和数量影响根际微生物的种群结构和多样性，根际微生物通过改变根际土壤特性等影响根系的分泌。植物通过光合作用固定的碳以根系分泌物的形式释放到根际，连同分泌物中的次生代谢物质一起为根际微生物提供碳、氮等养分，影响根际微生物的群落结构及多样性^[22]。同时，在作物生命周期中，根际微生物能够产生植物生长调节物质和植物抗生素，改变植物代谢过程，进而影响根系分泌物的种类和数量等^[23]。

1.3 根系分泌物的产生途径

植物根系最显著的代谢特征之一是将大量化合物分泌至根际，5%~21%固定碳以根系分泌物的形式转移到根际^[24]。根系分泌物的产生主要有代谢

途径和非代谢途径。根据运输方式，代谢途径分为主动运输和被动运输 2 种运输类型。被动运输是一种不依赖于能量的跨膜移动，主要包括简单扩散、离子通道运输和囊泡运输。简单扩散是被动运输最基本的形式，由细胞间的浓度差和极性驱动，主要释放糖、氨基酸和有机酸等低分子量物质。当扩散受影响时，位于细胞膜上的离子通道可以发挥通路功能，负责渗出碳水化合物和羧酸盐。其中，离子通道包含慢阴离子通道（S 型）和快阴离子通道（R 型），激活前者需耗用几秒钟，而激活后者仅需几毫秒。黏液、多糖和蛋白质等高分子量物质由囊泡负责运输，该过程也称为胞吐作用^[25]。主动运输由根质膜蛋白介导，是依赖能量渗出初级代谢物和次级代谢物的过程。初级代谢物是指根系受到外界胁迫时，为维持植物正常生命活动而主动释放的化学物质，与之相对，次生代谢物为响应逆境、抵御外界压力而释放，并不直接参与植物生长繁殖。非代谢途径产生的分泌物主要是指不受代谢调控的、根表皮衰老细胞分解及其细胞内含物释放的产物^[26]。

2 根系分泌物在氮素吸收利用中的作用机制

2.1 根系分泌物与土壤氮素形态的转化

2.1.1 根系分泌物对氮素固定和矿化的影响 根系分泌物对土壤氮素固定的促进作用，主要源于其含有可供微生物利用的碳源，这使根际微生物的数量得以增加，能够进行一定的氮固定过程^[27]。在关键代谢物对土壤固氮菌的影响试验中，Chen 等^[28]观察到，在低氮条件下，柠檬酸促进固氮细菌的增殖，在水稻根际易形成高效固氮环境。而不同水稻品种的优势固氮微生物属也不同，化感水稻

PI312777 根际好气性固氮菌的数量高于非化感水稻 Lemont^[29]，这可能是水稻分泌物选择性富集的结果。Yan 等^[30]通过基因编辑生成富含芹菜素的水稻植株，证明芹菜素等黄酮化合物可增加生物膜量，进而富集重氮营养细菌，增强根际生物固氮，并在有限的氮土壤条件下提高了水稻产量。根系分泌物还能为微生物活动提供能量，活化与氮矿化相关的微生物及其酶，利用激发效应加速土壤氮矿化^[31]。Liu 等^[21]通过添加碳水化合物和有机酸，发现无论总氮矿化率还是氮固定化率，有机酸处理的土壤均高于另一处理。可见，植物利用根系分泌物调节微生物群落，能有效加速氮素向无机态转化，氮素矿化速率显著提高。而根系分泌物对氮矿化的抑制作用，主要在于有机酸的释放会降低根际土壤 pH，使土壤微生物活动受阻，从而抑制了氮矿化^[32]。

2.1.2 根系分泌物对硝化作用的影响 目前普遍认为水稻是喜铵作物，但以硝态氮作氮源也能生长良好。硝态氮主要包括 NO_2^- 和 NO_3^- ，是硝化微生物利用 O_2 将还原性强的铵态氮氧化形成的，即硝化作用^[33]。此过程伴随硝酸盐浸出并产生气态 N_2O ，使植物的氮损失高达 50%。因此，抑制硝化过程是农业中减少氮损失的关键^[34]。首先，根系分泌物抑制硝化作用的机制主要有 2 种：一是抑制氨氧化过程中氨单加氧酶的活性；二是根系分泌物中的某些物质能够干扰羟胺还原酶、泛酸和辅酶 Q 之间的电子传递。其次，植物根系可以释放硝化抑制化合物，即生物硝化抑制剂（biological nitrification inhibitor, BNI）^[35]，它们可以选择性地抑制土壤中硝化细菌的活性。Tanaka 等^[36]对 36 种不同水稻基因型的根系分泌物中的 BNI 活性进行评估，证实了 BNI 能够有效降低土壤中的硝化速率。具较强硝化能力的 1,9-癸二醇是从水稻根系分泌物中分离鉴定的^[37]。值得一提的是，BNI 因其可降低氮损失并提升氮肥利用率而展现出绿色优势。氨基酸和糖类可为硝化细菌代谢提供能量和营养物质，与硝化速率呈显著正相关^[38]。乳酸等低分子有机酸因提高土壤 pH 和土壤脱氢酶活性能增加细菌数量，可有效加速硝化进程^[39]。由于强大的通气组织，水稻根系在水淹环境中还可通过泌氧维持低氧气浓度下的硝化作用^[40]。由此可见，根系分泌物促进硝化作用主要是通过影响硝化微生物的活性来实现的。

2.1.3 根系分泌物对反硝化作用的影响 反硝化作用是微生物在缺氧或者厌氧情况下将 NO_3^- 或者 NO_2^- 还原为 NO 、 N_2O 和 N_2 的过程，也是稻田氮损失的主要途径之一。根系分泌物通过提供碳源、改变土壤环境和影响微生物群落结构等多种机制影响反硝化作用。反硝化作用是厌氧过程，因此根系泌氧会抑制反硝化作用，但同时也能促进硝化作用，增加反硝化底物 NO_3^- 含量。当 NO_3^- 迁移到厌氧区时，反硝化作用又会增强， N_2O 排放增加^[41]。Langarica-Fuentes 等^[42]为研究不同根系分泌物对土壤反硝化速率的影响，模拟添加多种糖类、氨基酸和有机酸，结果表明，根系分泌物中的碳输入显著提升了土壤的反硝化速率。在高氮条件下，根系分泌物中的油酸酰胺和芥酸酰等脂肪酸酰物质，对反硝化作用的促进效果尤为显著^[43]。水稻在分蘖期和抽穗期根系分泌旺盛，乙酸和柠檬酸浓度分别达到 $50\text{ }\mu\text{mol/L}$ 和 $30\text{ }\mu\text{mol/L}$ 左右，这些低分子有机酸使氧化还原电位维持在 $-150\sim-100\text{ mV}$ ，厌氧环境稳定。而在成熟期，水稻根系分泌能力下降，根际氧化还原电位升高，厌氧环境遭破坏^[44]。这些因素都可能影响根际反硝化作用。葡萄糖和蔗糖等含碳分泌物则作为反硝化过程中的碳源，为反硝化微生物提供能量，推动反硝化作用进程^[45]。总体而言，在生产上应缓解硝化作用与反硝化作用伴随的氮损失，提高氮素利用率。

2.2 根系分泌物与氮素吸收相关的信号传导

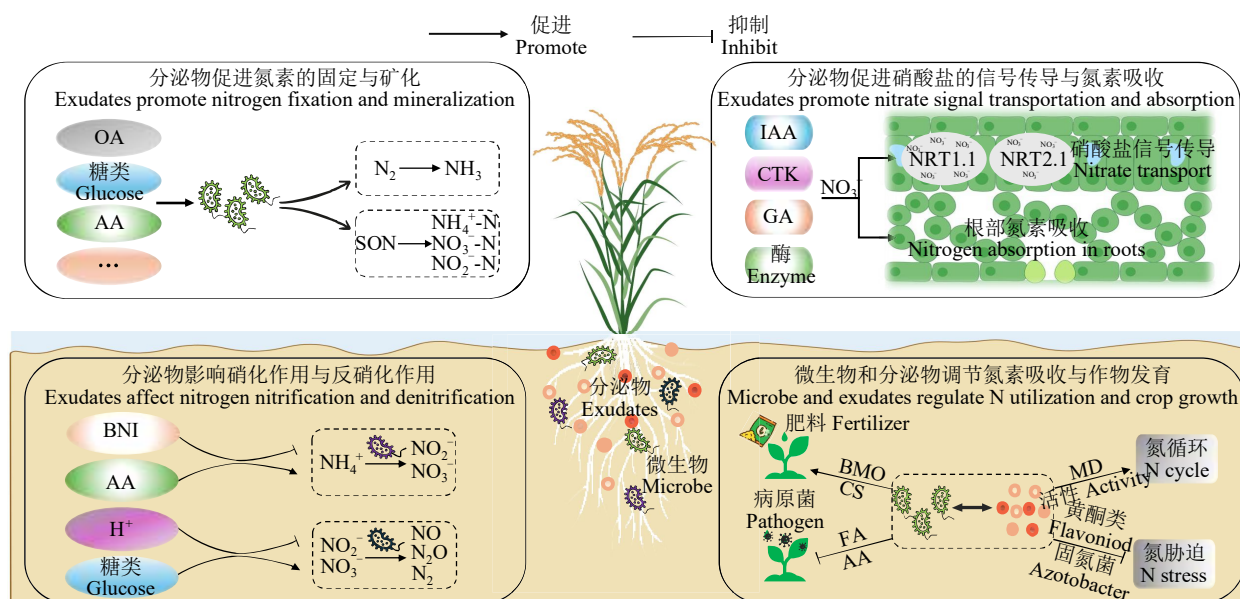
氮及其代谢产物在根际还充当信号分子，调节植物的生育过程，氮素信号传导在根系生长和氮素吸收中起着关键作用。植物将硝态氮转运到各种细胞和组织中进行吸收以促进生长。研究^[46-47]显示，在响应硝酸盐信号的过程中，NRT1.1 和 NRT2.1 是 2 种主要的硝酸盐转运蛋白，它们不仅负责硝酸盐的吸收和运输，还作为感应元件感知硝酸盐浓度的变化。其中，NRT1.1 是一种双重亲和力的 NO_3^- 转运蛋白，它对外界硝酸盐浓度的感知由 CHL1T101 位点的磷酸化直接决定。当根际环境中的硝酸盐浓度较低时，CHL1T101 位点会被磷酸化，导致 NRT1.1 的亲水性较高，从而引发低水平的初级硝酸盐反应；而当硝酸盐浓度较高时，CHL1T101 位点则被去磷酸化，NRT1.1 的亲水性降低，进而引发较高水平的初级硝酸盐反应^[48]。在外部 NO_3^- 浓度低时，NRT2.1 功能活跃，反之其表达则受抑制，这表明 NRT2.1 在低 NO_3^- 浓度时起着重要作用^[49]。

此外,当根系分泌物浓度较高,如在高蔗糖下筛选到侧根数目增加的突变体 *atnrt2.1*,说明 NRT2.1 抑制该条件下的侧根形成。根系还可通过调节激素信号来增强对氮素的吸收能力^[50]。糖信号和还原态氮信号是根吸收硝酸盐的关键信号分子。糖信号作为正向反馈,促进根系对氮素的吸收,而还原态氮信号则作为负向反馈,共同维持植物体内的氮素平衡^[51]。分泌物也可以作为激素信号分子对氮信号转运起协同作用。生长素(indole-3-acetic acid, IAA)通过扩展根系表面积促进根系的生长发育和调节 NRT1.1 的表达和功能,影响根系对硝酸盐的吸收和运输。细胞分裂素(cytokinin, CTK)和赤霉素(gibberellin, GA)等则通过延缓根系衰老维持氮代谢活性。

2.3 根系分泌物与土壤微生物互作下的氮素利用

根系分泌物与土壤微生物的互作对土壤中氮素的转化和利用有着重要影响。土壤微生物,尤其是固氮菌、硝化菌和反硝化菌,是土壤氮循环的关键参与者,根际环境中氮素的形态转化主要

由微生物驱动。因此,影响与氮形态转化相关微生物的活性及生命代谢的因素,都会直接或间接地改变根系的正常代谢,引起根际氮素的低效转化。同时,根际微生物通过调控特定分泌物的产生,对作物的生理代谢可产生间接效应。芽孢杆菌和假单胞菌生命活动产生的 GA 等激素,能诱导根系分泌酰基糖和糖基化壬二酸,导致植物代谢组和转录组变化^[52]。面临病原菌的入侵,根系会分泌长链脂肪酸和氨基酸等物质,并富集诱导植物抗性的假单胞菌到根际,从而提高植物抗性,维持氮素等养分的吸收利用^[53]。当植物面临氮胁迫时,水稻黄酮类化合物的分泌量增加 40%~60%,显著增强了根际固氮菌丰度^[54]。这些固氮细菌通过提供固定氮与水稻进行碳的交换,从而缓解水稻氮胁迫。总之,根系分泌物通过“化学调控—信号感知—微生物网络”三重机制,实现对氮素循环的精准干预,为氮肥高效利用提供多靶点调控路径。综上,根系分泌物在氮素吸收利用中的作用机制大致可用图 1 来表示。



OA: 有机酸; AA: 氨基酸; SON: 土壤有机氮; NRT: 硝酸盐转运蛋白; BMO: 有益微生物; CS: 碳源; FA: 脂肪酸; MD: 微生物驱动。

OA: organic acid; AA: amino acid; SON: soil organic nitrogen; NRT: nitrate transporter; BMO: beneficial microbe; CS: carbon source; FA: fatty acid; MD: microbial-driven.

图 1 根系分泌物在氮素吸收利用中的作用机制

Fig.1 The mechanism of root exudates in nitrogen absorption and utilization

3 氮肥调控对根系分泌物的影响

3.1 氮肥种类对根系分泌物的影响

在大田生产中,速效氮肥因其养分释放速度较快,可被植物迅速吸收利用而最为常用,主要分为

铵态氮肥和硝态氮肥。铵态氮肥指含 NH_4^+ 的氮肥。常见的主要有碳酸氢铵 (NH_4HCO_3)、硫酸铵 $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ 和氯化铵 (NH_4Cl)。研究^[55]表明,随着铵态氮肥释放肥效, NH_4^+ 被根系吸收后同化,此过程产生的 H^+ 通过质子泵排出,会增大细胞膜内

外质子浓度梯度及质子泵活性。尽管水稻可能面临酸胁迫，但仍能进一步加强根系对 NH_4^+ 的吸收利用。由于水稻根系对 NH_4^+ 浓度变化的敏感响应，根际 NH_4^+ 浓度处于低到中等水平 ($\leq 1.0 \text{ mmol/L}$) 时，能显著增强 1,9-癸二醇从水稻根系的释放^[56]。这有利于降低硝化作用导致的氮损失，提高氮肥利用率。在硝态氮处理下，根系分泌物中的有机酸总量、氨基酸含量及根系活性均明显上升，且与氮素累积量呈显著正相关^[57]。然而，硝态氮肥易在土壤中残留累积，加剧反硝化作用并降低氮素利用率，加之水稻根系偏好，故在生产中不单独施用。在局部根系水分胁迫下，两侧根系均单一供应硝态氮的水稻氮素吸收和累积量最少，而两侧根系同时供应 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的水稻氮素吸收和累积量最多，表明铵态氮与硝态氮配施可有效提高水稻氮素利用率^[58]。因此，如何精准调控硝态氮供应量，实现铵态氮与硝态氮的最佳配比，以达到水稻产量和氮素利用效率的最优平衡，仍需深入研究。

3.2 氮肥用量与根系分泌物的关系

一般来说，氮肥用量差异会影响植物根系的生长与生理代谢，进而影响根系分泌物的组成和数量。氮肥过量会导致根际环境中 NH_4^+ 浓度过高，水稻根部谷氨酰胺合成酶和谷氨酸脱氢酶活性升高，直至谷氨酰胺等含氮化合物积累到一定程度，会通过负反馈调节抑制根系细胞膜上 NH_4^+ 转运蛋白的活性，直接减少根系对 NH_4^+ 的主动吸收，氮素的吸收和利用受抑制^[59-60]。低氮胁迫会改变水稻根系中硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的活性，干扰 NO_3^- 还原成 NH_4^+ 的过程，影响植株对硝酸根离子的还原和利用效率。因此，确定适宜的氮肥施用量是优化氮肥管理、维持植物根系正常生理代谢的关键。在水稻的生育进程中，在需氮量大的分蘖期和孕穗期分 2 次施肥，可使根系在分蘖期分泌更多有机酸，在孕穗期分泌更多氨基酸，分别提升根系对土壤有机氮的矿化能力和硝态氮的快速吸收。这种分时调控不仅使水稻氮素利用率较一次性施肥提高 12%~15%，还使土壤无机氮残留量降低了 21%。

4 存在问题与研究展望

在农业生产中，根系分泌物的调控为提高氮素利用率和减少氮肥使用量提供了新的思路。首先，优化氮肥种类和施用方式是关键。研究^[61]表明，铵态氮与硝态氮的合理配施能够显著提高水稻氮素

吸收效率，建议在水稻分蘖期和孕穗期分别施用适量的铵态氮和硝态氮，以满足不同生育阶段的氮素需求。其次，精准施肥技术的应用也至关重要，如根据土壤肥力和水稻生长状况进行分时施肥，能够在关键时期精准调控根系分泌物的种类和数量，从而提高氮素吸收效率。此外，利用 BNI 和生物固氮菌等微生物资源，可以有效减少氮素损失并提高氮肥利用率。例如，通过筛选和应用富含黄酮类化合物的水稻品种，增加根际固氮菌的丰度，从而减少对化学氮肥的依赖。最后，推广生态农业模式，如稻田养鱼或稻鸭共作，能够改善根际环境，促进根系分泌物的有益调控，进一步提高氮素利用效率。

尽管目前对根系分泌物在氮素吸收利用中的作用机制已有一定研究，但仍存在不足。首先，根系分泌物的种类繁多且动态变化复杂，目前对其在不同土壤类型和环境条件下的具体调控机制尚不完全清楚。其次，现有研究多集中于实验室条件下，缺乏在大田生产中的长期监测和验证，难以直接应用于实际农业生产。此外，对于根系分泌物与土壤微生物互作的复杂网络，尤其是微生物群落结构的长期演变及其对氮素循环的长期影响，研究还不够深入。这些不足限制了根系分泌物在氮肥管理中的广泛应用。未来的研究应聚焦于以下几个方向。一是进一步深入解析根系分泌物在不同土壤类型、气候条件和氮肥管理措施下的动态变化规律，特别是其在长期田间试验中的表现，以完善理论体系并为实际应用提供更精准的指导；二是应加强根系分泌物与土壤微生物互作机制的研究，利用高通量测序和代谢组学等技术，深入解析微生物群落结构的变化及其对氮素循环的调控作用，探索微生物介导的氮素高效利用途径；三是结合基因编辑技术，筛选和培育能够优化根系分泌物组成的水稻新品种，以提高其氮素吸收利用效率；最后，开发基于根系分泌物调控的新型氮肥产品和施肥技术，如缓释肥料和生物肥料，以实现氮肥的高效利用和农业的可持续发展。

参考文献

- [1] 韩志丽, 许桂玲, 冯跃华, 等. 不同地力条件下施氮量对杂交水稻干物质积累、氮肥利用率和产量的影响. 中国稻米, 2023, 29(2): 34-39.
- [2] 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. 江苏农业科学, 2023, 51(20): 9-14.
- [3] 石承智, 王瑞, 施卫明, 等. 根系通气组织发育程度对水稻苗期生长及氮素吸收的影响. 土壤, 2023, 55(3): 528-536.
- [4] Zhang Z, Wang Y F, Wang Z M, et al. Precise delivery of nitrogen

- at tillering stage enhances grain yield and nitrogen use efficiency in double rice cropping systems of South China. *Field Crops Research*, 2022, 289: 108736.
- [5] Li L, Tian H, Zhang M H, et al. Deep placement of nitrogen fertilizer increases rice yield and nitrogen use efficiency with fewer greenhouse gas emissions in a mechanical direct-seeded cropping system. *The Crop Journal*, 2021, 9(6): 1386-1396.
- [6] Lee S. Recent advances on nitrogen use efficiency in rice. *Agronomy*, 2021, 11(4): 753.
- [7] 顾嘉怡, 吕欣平, 周宇琨, 等. 水稻根系分泌物对氮素吸收利用的影响研究进展. *杂交水稻*, 2024, 39(4): 9-15.
- [8] Chai Y N, Schachtman D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(1): 80-91.
- [9] 杨富玲, 石杨, 李斌, 等. 植物根系分泌物在污染及沙化土壤修复中的应用现状与前景. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2623-2632.
- [10] Gong X W, Feng Y, Dang K, et al. Linkages of microbial community structure and root exudates: evidence from microbial nitrogen limitation in soils of crop families. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163536.
- [11] Coskun D, Britto D T, Shi W, et al. How plant root exudates shape the nitrogen cycle. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(8): 661-673.
- [12] Doidy J, Grace E, Kühn C, et al. Sugar transporters in plants and their interactions with fungi. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(7): 413-422.
- [13] Snowden C J, Thomas B, Baxter C J, et al. A tonoplast Glu/Asp/GABA exchanger that affects tomato fruit amino acid composition. *The Plant Journal*, 2015, 81(5): 651-660.
- [14] Sharma T, Dreyer I, Kochian L, et al. The ALMT family of organic acid transporters in plants and their involvement in detoxification and nutrient security. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1488.
- [15] Bali A S, Sidhu G P S, Kumar V. Root exudates ameliorate cadmium tolerance in plants: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 2020, 18(4): 1243-1275.
- [16] Heuermann D, Döll S, Schwenker D, et al. Distinct metabolite classes in root exudates are indicative for field-or hydroponically-grown cover crops. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1122285.
- [17] Lei X, Shen Y T, Zhao J N, et al. Root exudates mediate the processes of soil organic carbon input and efflux. *Plants*, 2023, 12(3): 630.
- [18] Xue Y F, Xia H Y, Christie P, et al. Crop acquisition of phosphorus, iron and zinc from soil in cereal/legume intercropping systems: a critical review. *Annals of Botany*, 2016, 117(3): 363-377.
- [19] Ai J, Banfield C, Shao G, et al. What controls the availability of organic and inorganic P sources in top- and subsoils? A ^{33}P isotopic labeling study with root exudate addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 185: 109129.
- [20] Kemmitt S J, Lanyon C V, Waite I S, et al. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass—a new perspective. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(1): 61-73.
- [21] Liu Y, Evans S E, Friesen M L, et al. Root exudates shift how N mineralization and N fixation contribute to the plant-available N supply in low fertility soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108541.
- [22] Carla D L F C, Simonin M, King E, et al. An extended root phenotype: the rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness. *The Plant Journal*, 2020, 103(3): 951-964.
- [23] Bilyera N, Zhang X, Duddek P, et al. Maize genotype-specific exudation strategies: an adaptive mechanism to increase microbial activity in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108426.
- [24] Panchal P, Preece C, Peñuelas J, et al. Soil carbon sequestration by root exudates. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(8): 749-757.
- [25] Vives-Peris V, De Ollas C, Gómez-Cadenas A, et al. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 2020, 39(1): 3-17.
- [26] Ma W M, Tang S H, Dengzeng Z M, et al. Root exudates contribute to belowground ecosystem hotspots: a review. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 5(13): 937-940.
- [27] Sasse J, Martinoia E, Northen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1): 25-41.
- [28] Chen M Y, Feng S Z, Lv H, et al. *OsCIPK2* mediated rice root microorganisms and metabolites to improve plant nitrogen uptake. *BMC Plant Biology*, 2024, 24: 285.
- [29] 胡开辉. 化感水稻根际微生物类群及酶活性变化. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 1060-1064.
- [30] Yan D, Tajima H, Cline L C, et al. Genetic modification of flavone biosynthesis in rice enhances biofilm formation of soil diazotrophic bacteria and biological nitrogen fixation. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(11): 2135-2148.
- [31] Begum S A, Kader M A, Sleutel S, et al. Assessing the influence of rice roots and root exudates on nitrogen mineralization in soil using a novel protocol. *Proceedings of the 2016 International Nitrogen Initiative Conference, "Solutions to improve nitrogen use efficiency for the world"*. Melbourne, Australia: Australia Society of Agronomy, 2016.
- [32] 何晓茜, 刘汐霓, 黄宇潇, 等. 石灰性农田土壤-水稻系统根际与非根际土氮转化速率差异. *农业环境科学学报*, 2023, 42(2): 384-392.
- [33] Zhang Y, Cai Z C, Zhang J B, et al. The controlling factors and the role of soil heterotrophic nitrification from a global review. *Applied Soil Ecology*, 2023, 182: 104698.
- [34] Beeckman F, Motte H, Beeckman T. Nitrification in agricultural soils: impact, actors and mitigation. *Current Opinion in Biotechnology*, 2018, 50: 166-173.
- [35] Subbarao G V, Ishikawa T, Ito O, et al. A bioluminescence assay to detect nitrification inhibitors released from plant roots: a case study with *Brachiaria humidicola*. *Plant and Soil*, 2006, 288: 101-112.
- [36] Tanaka P J, Nardi P, Wissuwa M. Nitrification inhibition activity, a novel trait in root exudates of rice. *AoB Plants*, 2010, 2010: plq014.
- [37] 张晓楠, 陆玉芳, 杨婷, 等. 水稻生物硝化抑制剂 1,9-癸二醇的定量方法优化. *土壤*, 2020, 52(6): 1152-1157.
- [38] 赵春宇, 吴佳鹏, 张雨欣, 等. 氮添加对芦苇根系分泌及土壤硝化作用的影响. *中国环境科学*, 2024, 44(9): 5099-5107.
- [39] Shi S J, Richardson A E, O'Callaghan M, et al. Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 77(3): 600-610.
- [40] Xu C M, Chen L P, Chen S, et al. Rhizosphere aeration improves nitrogen transformation in soil, and nitrogen absorption and accumulation in rice plants. *Rice Science*, 2020, 27(2): 162-174.
- [41] Yuan H Z, Zhu Z K, Liu S L, et al. Microbial utilization of rice root exudates: ^{13}C labeling and PLFA composition. *Biology and*

- Fertility of Soils, 2016, 52: 615-627.
- [42] Langarica-Fuentes A, Manrubia M, Giles M E, et al. Effect of model root exudate on denitrifier community dynamics and activity at different water-filled pore space levels in a fertilised soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120: 70-79.
- [43] Yin H J, Wheeler E, Phillips R P. Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78(6): 213-221.
- [44] Li H, Yang X R, Weng B S, et al. The phenological stage of rice growth determines anaerobic ammonium oxidation activity in rhizosphere soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 59-65.
- [45] Maurer D, Malique F, Alfarraj S, et al. Interactive regulation of root exudation and rhizosphere denitrification by plant metabolite content and soil properties. *Plant and Soil*, 2021, 467: 107-127.
- [46] Lin C M, Koh S, Stacey G, et al. Cloning and functional characterization of a constitutively expressed nitrate transporter gene, *OsNRT1*, from rice. *Plant Physiology*, 2000, 122: 379-388.
- [47] Fan X R, Naz M, Fan X R, et al. Plant nitrate transporters: from gene function to application. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(10): 2463-2475.
- [48] 蒋志敏, 王威, 储成才. 植物氮高效利用研究进展和展望. *生命科学*, 2018, 30(10): 1060-1071.
- [49] Chaput V, Li J, Séré D, et al. Characterization of the signaling pathways involved in the repression of root nitrate uptake by nitrate in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(14): 4244-4258.
- [50] Lay-Pruitt K S, Takahashi H. Integrating N signals and root growth: the role of nitrate tranceptor NRT1.1 in auxin-mediated lateral root development. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(15): 4365-4368.
- [51] Wang N Q, Kong C H, Wang P, et al. Root exudate signals in plant-plant interactions. *Plant Cell and Environment*, 2021, 44(4): 1044-1058.
- [52] Korenblum E, Dong Y H, Szymanski J, et al. Rhizosphere microbiome mediates systemic root metabolite exudation by root-to-root signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(7): 3874-3883.
- [53] Wen T, Zhao M L, Yuan J, et al. Root exudates mediate plant defense against foliar pathogens by recruiting beneficial microbes. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1): 42-51.
- [54] Shah A, Smith D L. Flavonoids in agriculture: Chemistry and roles in, biotic and abiotic stress responses, and microbial associations. *Agronomy*, 2020, 10(8): 1209.
- [55] 缪其松, 曾后清, 朱毅勇, 等. 铵态氮营养下水稻根系分泌氢离子与细胞膜电位及质子泵的关系. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(5): 1044-1049.
- [56] Zhang X N, Lu Y F, Yang T, et al. Factors influencing the release of the biological nitrification inhibitor 1,9-decanediol from rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Plant and Soil*, 2019, 436: 253-265.
- [57] Novak V, Andeer P F, Bowen B P, et al. Reproducible growth of *Brachypodium* in EcoFAB 2.0 reveals that nitrogen form and starvation modulate root exudation. *Science Advances*, 2024, 10(1): 7888.
- [58] 高志红, 陈晓远, 曾越. 局部根系水分胁迫下氮素形态对水稻幼苗生理特性和根系生长的影响. *华北农学报*, 2019, 34(2): 154-161.
- [59] 冯万军, 邢国芳, 牛旭龙, 等. 植物谷氨酰胺合成酶研究进展及其应用前景. *生物工程学报*, 2015, 31(9): 1301-1312.
- [60] Konishi N, Ma J F. Three polarly localized ammonium transporter 1 members are cooperatively responsible for ammonium uptake in rice under low ammonium condition. *New Phytologist*, 2021, 232(4): 1778-1792.
- [61] 吕魏, 苏靖文, 张振华, 等. 2 种氮形态对水稻产量和光合特性影响的生理机制. *南方农业学报*, 2023, 54(6): 1780-1788.

Research Progress on the Mechanism of Root Exudates in Nitrogen Absorption and Utilization of Rice and the Regulation of Nitrogen Fertilizer

Yin Jia, Zhang Nan, Sun Rumeng, Ru Yan, Jing Wenjiang, Zhang Hao

(Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China)

Abstract Nitrogen is a key nutrient element for plant growth and development, which is mainly absorbed by plant roots and plays a vital physiological role in various life processes. Root exudates are chemical substances secreted or exuded by roots into the growth medium during nutrient metabolism. They significantly effect the process of nitrogen absorption and utilization in rice. In this paper, the types, functions and production pathways of rice root exudates were reviewed, the roles of root exudates in nitrogen absorption and utilization of rice were analyzed, and the effects of nitrogen fertilizer regulation on root exudates were discussed. Furthermore, this paper summarized the new ideas of nitrogen fertilizer reduction and efficiency improvement oriented by “secretion”, pointed out the problems existing in the current research, and looked forward to the future research direction, aiming to provide theoretical basis and practical guidance for formulating reasonable nitrogen fertilizer management strategies and realizing high yield of rice.

Key words Rice; Root exudates; Nitrogen uptake and utilization; Nitrogen fertilizer regulation