

我国土壤氮素研究 工作的现状与展望

中国土壤学会土壤氮素工作会议论文集

中国土壤学会 土壤农业化学专业委员会 编
土壤生物和生物化学专业委员会

科学出版社

53

我国土壤氮素研究工作的 现状与展望

中国土壤学会土壤氮素工作会议论文集

中国土壤学会 土壤农业化学专业委员会 土壤生物和生物化学专业委员会 编

科学出版社

1986

内 容 简 介

本书包括 22 篇有关土壤氮素的综述性专题论文,按内容可分为:水稻的氮素营养,土壤氮素的矿化和供应,土壤粘土矿物固定态铵,氮素损失的途径,氮素损失与环境保护,有机肥与化学氮肥配合下氮素的转化和供应,农田的氮素管理,农业中固氮作用的利用,氮素循环等 8 个方面。全书较系统地总结了我国土壤氮素研究方面迄今取得的成果,可供土壤、农业、植物生理和环境科学工作者参考。

我国土壤氮素研究工作的 现状与展望

中国土壤学会土壤氮素工作会议论文集

中国土壤学会 土壤农业化学专业委员会 编
土壤生物和生物化学专业委员会

责任编辑 洪庆文

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1986 年 9 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1986 年 9 月第一次印刷 印张:14 1/2

印数:0001—1,750

字数:338,000

统一书号:13031·3288

本社书号:4867·13-12

定价:3.40 元

前 言

土壤氮素是土壤学中研究历史较久而又十分活跃的一个领域。近二十年来,随着生产的发展和研究技术的进步,土壤氮素方面的研究工作日益深入,涉及的问题也有所扩大。我国关于土壤氮素方面的研究,在近十年来也有了迅速的发展,并取得了一些研究成果,当前又面临着氮肥生产和施用水平迅速提高的新形势,由此提出了一些需要进行研究的新课题。有鉴于此,中国土壤学会土壤农业化学专业委员会和生物及生物化学专业委员会,于1984年12月14日至19日在福建省厦门市联合召开了土壤氮素工作会议。会议的目的是,回顾和总结我国在土壤氮素方面的研究工作,交换关于今后工作的意见。

根据这一目的,会议筹备组按照土壤氮素研究的学科内容,结合国内研究工作的具体情况,拟定了一些专题,约请有关同志,以国内研究工作为主,结合国际动态,撰写综述性论文,作为会上进行讨论的基础。这些专题是:作物的氮素营养,土壤氮素的矿化和供应,土壤粘土矿物固定态铵,土壤中氮素损失,氮素损失与环境保护,有机肥料与化学氮肥配合下氮素的转化和供应,农业中的氮素管理,农业中固氮作用的利用,氮素循环等。会议结束以后,各位作者又根据会上讨论的意见,对原稿作了修改和补充。在此基础上编辑成书,定名为“我国土壤氮素研究的现状与展望”。书末附印了这次会议提出的关于今后我国土壤氮素研究工作的一些建议。总的来看,本书较系统地总结了我国土壤氮素研究工作,基本上反映了我国在这一方面的主要研究工作和所取得的主要成果。但在文献的搜集方面还有一些遗漏,而且还有一些重要研究方面没有包括在内。例如,化学氮肥研究方面缺乏一篇专题性论述,等等。我们希望本书将对土壤氮素以及植物营养、肥料、生物固氮和环境科学等有关的研究者有所裨益。

在各位作者、与会代表和各位审稿同志的共同努力下,并得到科学出版社的积极支持,本论文集得以在较短时间内与读者见面。会议的召开,更得到了福建省和厦门市有关方面的大力支持。没有他们的支持,本书也是不可能出版的。编者在此对各方面的合作表示衷心的感谢。

编 者

1985年10月

目 录

前言	(ii)
水稻的氮素营养	孙 羲 (1)
土壤氮素的矿化和供应	朱兆良 (14)
土壤中铵离子的粘土矿物固定与释放	郭鹏程 朱宝钧 韩晓日 (28)
土壤中的固定态铵	文启孝 张晓华 (34)
旱地土壤中氨的挥发损失	赵振达 张金盛 任顺荣 (46)
淹水种稻条件下氮肥的氨挥发损失	蔡贵信 (55)
我国土壤硝化-反硝化作用研究概况与展望	李良漠 (68)
土壤-植物系统中氮的损失与环境保护	高拯民 (82)
有机肥无机肥对提高土壤氮素肥力的作用及其配合施用	黄东迈 (92)
有机肥和化学氮肥配合施用时代氮素的供应和转化	程励励 文启孝 施书莲 (104)
我国有机肥料氮和无机肥料氮的状况及配合施用的效果	金继续 (116)
东北平原农田氮素管理问题的探讨	金安世 (126)
河北省土壤氮素和氮肥施用问题的研究	刘宗衡 (136)
江苏省的氮肥资源及其合理利用	万传斌 (144)
上海郊区水稻的氮肥有效施用	汪寅虎 (157)
稻田多熟制中的氮素管理问题	李实焯 王家玉 竺修乔 (165)
四川农业生产中的氮肥效应的研究	廖思樟 何才富 官玉良 (173)
高产水稻氮素调控技术研究结果综述	黄继茂 (185)
红萍固氮及其利用	刘中柱 郑伟文 (195)
影响生物固氮作用的土壤因素和农业技术措施	李阜棣 (203)
共生固氮和土壤肥力	樊庆笙 (212)
农田生态系统中氮素循环的简析	奚振邦 (217)
关于氮素研究工作的几点建议	(228)

水稻的氮素营养

孙 羲

(浙江农业大学)

氮是所有植物生长发育必不可少的营养元素。水稻正常生长发育需要适量氮的供应,如亩产稻谷和稻草各千斤,对氮的吸收量约为 15—23 斤^[25]。氮素供应不足或过量时,必将影响水稻的生长发育,从而影响产量的提高。因为氮素对水稻地上部分的生长和根系的发育都有很大的影响,根系与地上部分的生长又是相互联系、相互依存的。现分述如下。

一、氮素与器官生长

水稻各种器官的发生和生长都要一定的含氮水平,在一般情况下,根内含氮量须在 1.5% (干重) 以上,新根才能不断发生。叶片含氮量高于 2.5% (干重) 时新叶才能伸长。叶鞘长出后,叶片内叶绿体蛋白不断合成,含氮量不断提高。叶绿体正常结构的维持与叶绿素的更新依赖于氮素的不断供应。叶绿体含氮量约占叶片总氮量的 40%,按干重计算,其中约有一半是由各种蛋白质组成的,包括各种酶在内,而以 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶含量为最高。它的作用是催化 CO_2 的固定,故可促进光合作用。氮还能促进水稻分蘖,稻苗含氮量在 2.5% 以下,分蘖生长停止。含氮量超过 3.0—3.5% 时,分蘖才能迅速进行。但不同品种差异很大,据浙江农业大学^[5]的试验,农垦 58 在分蘖期功能叶片含氮量由 3% 增至 4% 时,分蘖速率增加 50%,而广场矮 6 号在同样条件下分蘖速率仅增加 25%。分蘖期是水稻一生中氮素含量最高的一个时期。如果这时施氮过多,则叶片生长过于繁茂,下层叶光照不足,甚至处在补偿点以下,反而影响水稻生长,所以氮肥用量要适当。水稻在拔节后,吸收的氮素首先供茎部生长,如有多余,则供分蘖利用。这个时期氮的供应是先茎后蘖。如大量施用氮肥,茎秆中氮素过高,生长过快,就会引起后期倒伏。据南京土壤研究所试验^[25],在黄熟期,水稻品种南特号的秸秆含氮量在 2.08% 时,植株全部倒伏;在成熟期测定品种 412 号秸秆含氮量在 2.14% 时,植株也全部倒伏。

颖花分化需足够的氮素。在颖花分化后期,水稻地上部的含氮量与颖花分化数目有密切的正相关。因为氮肥促进稻株中各种氨基酸和酰胺的形成,有利于核糖核酸 (RNA) 和蛋白质的合成^[37]。而 RNA 又能促进颖花分化,所以氮肥能增加颖花的数目。正是由于颖花分化正常,可加大颖花壳容量,故可提高稻谷的千粒重。但是氮素促进水稻生长要以体内碳水化合物充足为前提。葡萄糖在根部通过呼吸作用可产生各种酮酸如 α -酮戊二酸、草酰乙酸、丙酮酸等,它们都是氨的受体,可形成相应的氨基酸,如谷氨酸、天门冬氨酸等。谷氨酸还能进一步与氨化合,形成谷氨酰胺。水稻根部乙醇酸代谢途径可产生甲酸、 CO_2 和乙醛酸,后者经转氨作用形成甘氨酸^[28]。它们都是嘌呤碱的组成成分,也是

RNA 的组成成分。此外,蛋白质和 RNA 的合成要消耗大量 ATP,它来源于光合磷酸化和氧化磷酸化作用。光照不足或气温过低,将影响光合作用和 ATP 的形成。能量供应不足,则将增加颖花的不育率,所以氮肥的施用,还要考虑气候条件。

从上述可知,氮肥的施用要符合水稻个体发育过程中器官形成的需要,而养分的分配是随着生长中心的转移而转移^[24]。所以氮肥的合理施用首先要考虑到水稻品种各生育期的营养特性和各器官形成对氮素的需要,还要根据气候条件和土壤肥力,这样才能获得高产优质。

二、氮素与水稻根系活力

氮能促进水稻根系生长,还能提高根系活力。据中国科学院植物研究所报告,于灌浆期测定根系伤流量,不施氮肥的为 411mg/12hr·株,每亩施 15 斤氮素的为 467mg/12hr·株^[25]。伤流量增多表示根系活力强。浙江农业大学关于氮肥对于晚稻(农虎 6 号)根系活力的影响(试验土壤为小粉土)的研究结果表明,施用穗肥(折合每亩施用硫酸 10 斤)能提高根系 α -萘胺的氧化力(表 1)。

表 1 穗肥对于晚稻根系 α -萘胺氧化力的影响^[7]

处 理*	每克鲜根 α -萘胺氧化力 ($\mu\text{g/hr}$)	每丛鲜根 α -萘胺氧化力 ($\mu\text{g/hr}$)
N ₁ { 不施穗肥 施穗肥	68.2	284.4
	88.6	403.0
N ₂ { 不施穗肥 施穗肥	70.6	297.8
	86.4	443.1

* N₁——硫酸 30 斤/亩; N₂——硫酸 60 斤/亩

日本松岛省三^[9]很强调在齐穗期施用粒肥(指单季稻)以提高全株根系的 α -萘胺氧化力。

水稻根系氧化力的来源过去认为是氧通过水稻通气组织扩散到根外。但是水稻根分泌的氧大大超过扩散作用所释放的氧,因此认为氧是根部代谢的产物。汤佩松^[9]很早(1965)就提出了高等植物呼吸代谢“多条路线”的论点,以后经过一系列研究,证明水稻幼苗中存在 EMP(糖酵解),HMP(磷酸己糖支路)、TCA(三羧酸)、DCA(二羧酸)和 GCA(乙醛酸)途径。TCA、DCA 和 GCA 是同时运行着的,其比例大约为 10:2:1^[22,27],这就说明水稻幼苗的丙酮酸氧化以 TCA 为主。与此同时三井进午^[24]发现水稻根部存在乙醇酸氧化途径,即由乙酰辅酶 A 转变为乙酸,再转变为乙醇酸,接着氧化形成乙醛酸等过程。每一氧化阶段都是在乙醇酸氧化酶的促进下生成过氧化氢,以后在过氧化氢酶的作用下放出 O₂,产生氧化力。乙醇酸氧化酶是这条途径特有的酶,它在根的尖端活性最强。

水稻根部呼吸代谢的多条途径是相互联系的,其中以三羧酸循环为主要途径,二羧酸和乙醛酸循环是以有机酸补充三羧酸循环,促使顺利进行。同时根中乙醇酸氧化途径可

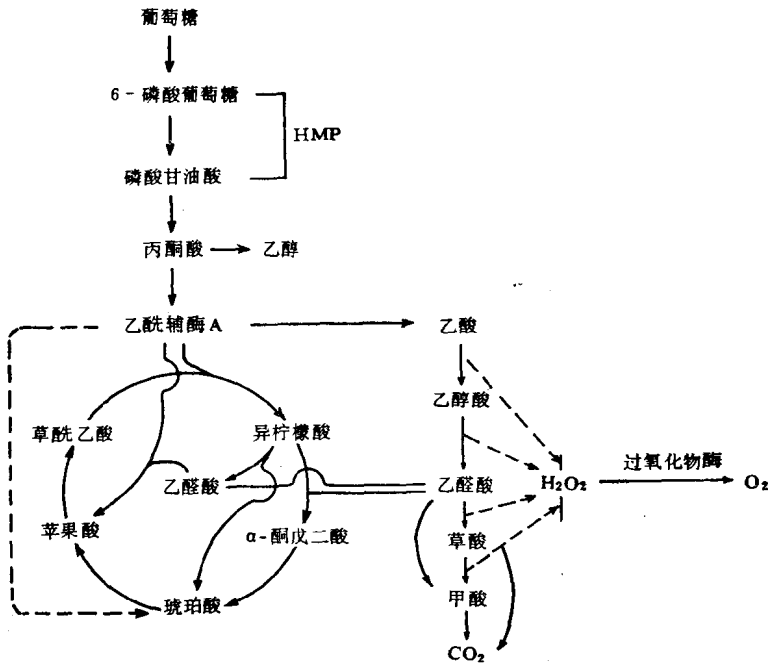


图1 水稻幼苗根部呼吸过程的“多条路线”

产生氧化力,氧化稻田中有害的还原物质如大量的 Fe^{2+} 离子、有机酸和硫化氢等,保证水稻根系的正常代谢。图1是水稻根系中呼吸过程的“多条路线”简要图解。

由于水稻根部呼吸代谢各条途径是相互联系的,所以水稻根系呼吸率与根系的氧化力密切相关。当根系氧化力较强时,其呼吸作用也较旺盛,且吸收养分也较多。浙江农业大学等于1974年选用南方12个晚稻品种于各生育期测定根系 α -萘胺氧化力^[20,21],结果指出,根系氧化力苗期为最高,每克鲜根每小时为165微克;抽穗期最低,为117微克;分蘖盛期和幼穗分化期居中,分别为137微克和145微克。以每丛鲜根计算,每小时 α -萘胺氧化力分蘖期为614微克,幼穗分化期为641微克,抽穗期为436微克。

水稻的分蘖与颖花分化都与植株含氮量有关,而根系活力与养分吸收有关。水稻根的生长从三叶期以后,是从下位节向上位节按一定规律不断发生的。水稻分蘖力与上位根的 α -萘胺氧化力有关,凡上位根较强的品种,分蘖也较强,所以多穗型的水稻品种其上位根占总根的比重较大。每株穗重与每穗实粒数则与下位根重以及下位根的 α -萘胺氧化力有关,所以大穗型的水稻品种,下位根的 α -萘胺氧化力是起主导作用的。据钦绳武等^[19]最近研究,水稻上节位的新生分枝根对氮吸收的能力较下节位种子根为强,所以水稻上位根际土壤中氮素亏缺范围的影响较下位根大。国内外的资料指出,合理施用氮肥能增加根重和根的 α -萘胺氧化力。氮肥如浅施在表层土壤,能增强上位根活力(指 α -萘胺的氧化力),因此分蘖较多;但下位根活力较弱,抽穗后下位根活力迅速下降,因此有效分蘖和每穗颖花数均减少。如果把大量氮肥全部深施,固然下位根重及其活力增加,每穗颖花数也较多,由于分蘖期氮素不足,稻穗较少,也要影响产量。所以氮肥施用要深浅结合,才能保证上位根和下位根活力,有利于水稻整个生长发育。一般地讲,水稻根系活力影响

产量还是在生长后期。根据资料报道^[34]，水稻产量(指单季稻)与每丛鲜根的 α -萘胺氧化力从幼穗形成期到抽穗期的变化幅度有关，凡是变幅较小，亦即根系活力衰退缓慢的品种，每穗实粒数较多，产量也较高，否则较低。关于根系活力与产量的关系，浙江农业大学等^[21]选用了浙江省7个早稻品种和我国南方稻区12个晚稻品种进行根系活力诊断试验，结果表明，无论早、晚稻，在抽穗期或齐穗期，凡是每丛鲜根 α -萘胺氧化力较高的品种，产量多较高，两者呈正相关，相关系数早稻为+0.928，晚稻为+0.624，分别达到1%和5%的显著性。在晚稻试验中，还统计了每穗实粒数与抽穗期每丛鲜根 α -萘胺氧化力的相关性，相关系数为+0.799，超过1%显著水平^[21]。

水稻生长后期，特别是在幼穗分化期到抽穗至齐穗期，根逐渐衰老，表现为根的 α -萘胺氧化力减弱，过氧化物酶活性增强。因为根组织中过氧化物酶活性能反映木质化的强弱^[32,33]，所以组织中该酶的活性可反映根的老化。凡是根中过氧化物酶活性强的水稻品种，产量多较低，否则反之；两者成负相关，相关系数为-0.596，达到5%显著性^[21]。为了保持根系活性，应在组织老化以前施用氮肥，以提高根系氧化力。在这方面硝态氮的效果又较铵态氮显著^[29,30]。

在水稻生长后期，生长出浮根，又称表层根。分布在表土层，是一群根体较小，支根发达，水平伸长，形同网状的根体。浮根属上位根，吸收养分和水分能力较强，这时施用适量氮肥，特别是硝态氮肥，可提高根系的氧化力，有利于延长叶片功能，促进 CO_2 的同化，提高产量。

如土壤排水不良，还原性强，钾素含量不足，铵态氮肥用量较多时，不仅影响根系发育，在生长后期常出现黑根、狮尾根、虎尾根^[6]，影响养分的吸收，还要影响产量。施用 $\text{NO}_3\text{-N}$ 可提高土壤的氧化还原电位和根系氧化力，有利于水稻的生长。水稻籽粒中淀粉约有三分之二以上是在出穗后叶片进行光合作用所生成的糖分输送到穗部合成的，其余三分之一是出穗前贮存在叶鞘及茎的基部，以后经转化运输到穗部再合成的。凡是根的氧化力较强的品种，吸收养分、水分均较多，可使叶片中叶绿素含量保持在一定水平，继续进行碳的同化作用，所以产量常较高。

三、水稻不同形态氮素的营养

水稻可以吸收 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、酰胺态氮和其他有机态氮。各种形态的氮素，其营养作用并不完全相同，现分别叙述之。

(一) 铵态氮与硝态氮

水稻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 均能吸收利用。根据载体假说方程：按米凯利斯-曼腾(Michaelis-Menten)方程：

$$V = \frac{V(S)}{K_m + (S)}$$

于人工气候室内采用溶液流动培养，研究水稻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的最大吸收率(V)和米氏常数 K_m 值^[42]。用4周龄稻苗进行比较，并按根干重计算。稻苗对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收，

$V = 61 \mu\text{mol}/\text{kg} \cdot \text{sec}$, $K_m = 75 \mu\text{mol}$; 对 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 的吸收, $V = 44 \mu\text{mol}/\text{kg} \cdot \text{sec}$. K_m 也是 $75 \mu\text{mol}$. 即根部吸收部位对这两种形态氮的亲和力相同, 但水稻吸收 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 的最大速率低于 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$, 表明水稻吸收 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 较 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 快. 如供给 NH_4NO_3 , 则硝酸根的吸收受到铵离子的严重抑制, V 值降低到 $15 \mu\text{mol}/\text{kg} \cdot \text{sec}$. 但 K_m 仅降至 $68 \mu\text{mol}$, 这说明 NH_4^+ 对 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 吸收部位的亲和力影响不大^[42]. 可能是铵离子抑制了硝酸还原酶的活性, 从而影响硝酸盐的同化.

水稻对 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 吸收和同化方式是不相同的. 对 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 的吸收速率很快, 数倍于对 K^+ 的吸收. 由于吸收迅速, 氨必须快速转化为酰胺, 才能避免氨的积累而产生氨毒. 氨转变为酰胺需要供给 ATP. 所以施用铵态氮肥, 根内氨、谷氨酰胺和天冬酰胺含量常较高. 硝态氮吸收后在根内或运至茎、叶后均可通过硝酸还原酶的作用, 还原为亚硝酸盐, 然后通过亚硝酸还原酶, 转变为氨, 最后形成各种氨基酸. 硝态氮的吸收属主动吸收, 要消耗能量. 硝酸根转变为氨也要消耗能量. 所以水稻对 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 的吸收和同化所消耗的能量较 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 多, 但体内铵的积累很少, 酰胺含量也比较低, 不会发生氨毒.

水稻对 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 的吸收、同化还与根的代谢作用有关, 特别是与根的呼吸作用关系密切. 水稻根部呼吸作用中的末端氧化酶有细胞色素氧化酶、多酚氧化酶、黄酶等. 据报道^[43,44], 水稻根呼吸作用中末端氧化酶在营养生长期是以细胞色素氧化酶为主, 这时吸收 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 较多, 效果也较好; 随着时间的推移, 到生殖生长期, 黄酶逐渐占优势, $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 效果较好. 因为细胞色素氧化酶对氧的亲和力高, 氧的含量只要 3% 即达饱和, 而黄酶对氧的亲和力很低, 即使氧的浓度达到 50% 仍未饱和. 在抽穗期, 根的 α -萘胺氧化力是水稻一生中最低的时期^[21], 在抽穗扬花期, 根系还原力增强, 这时 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 比较适合^[29,30]. 大田试验结果证明, 于减数分裂期追施硝态氮肥, 根系活力和植株中细胞分裂素的含量均较追施铵态氮肥的为高(表 2).

表 2 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 对水稻根伤流量和植株中细胞分裂素含量的影响^[30]

处 理	伤流量 (ml/10茎)	自由态玉米素	核糖苷态玉米素	束缚态玉米素	玉米素总量
根中细胞分裂素含量 ($\mu\text{g}/300\text{ml}$ 伤流)					
不施肥 (CK)	15.3	1.01	0.07	0.05	1.13
$\text{NH}_4^+ \text{-N}$	28.7	1.67	0.67	0.65	2.95
$\text{NO}_3^- \text{-N}$	31.5	3.01	0.52	0.78	4.30
叶片中细胞分裂素含量 ($\mu\text{g}/100\text{g}$ 鲜叶)					
不施肥 (CK)	—	108	25.1	31.4	165
$\text{NH}_4^+ \text{-N}$	—	180	37.5	55.0	272
$\text{NO}_3^- \text{-N}$	—	205	42.5	62.5	310

注: 施肥后 12 天测定

凡是细胞分裂素含量较高的叶片, 其中叶绿体蛋白降解较缓, 光合强度较高. 如果水稻在营养生长期氮肥用量不高, 可在生殖生长期施用少量硝态氮肥, 供水稻浮根和上位根

吸收,延长叶片功能,有利于水稻抽穗结实。多余的确态氮易随水流失,不致引起氮素过剩。

硝态氮在土中不易保存,进入还原层通过反硝化作用,造成脱氮损失。所以水稻的氮肥还是以铵态氮为主。铵态氮肥如碳铵、氨水易于挥发,就是硫酸铵、氯化铵,若施在石灰性或碱性土壤中也要引起氨的挥发。当日照不足或气温过低时,稻体内碳水化合物含量不足,氨的受体少,此时如过多追施铵态氮肥,则吸入体内的氨不能迅速转化而积累,易产生氨毒。据罗质超等^[48]试验结果, NH_3 浓度在 $5\mu\text{g}/\text{cm}^3$ 时,出芽水稻根就受到明显伤害,超过 $10\mu\text{g}$ 则难以恢复。根尖和根毛受害特别严重,没有根毛生长,根尖呈棕褐色。根对 NH_3 的反应比芽要敏感得多。水稻中氨毒后,稻苗体内 K^+ 离子和氨基酸外溢, NH_3 浓度愈高,外溢愈多。在石灰性土壤,施用铵态氮肥或尿素,当土壤 pH 值为 8 时,土壤溶液中 NH_4^+ 离子浓度如超过 35ppm,根据化学平衡方程式计算, NH_3 占溶液中 NH_4^+ 浓度的 14.3%, NH_3 就达到 5ppm,这时足以使稻根受害。所以铵态氮肥或尿素要施得均匀,不可过量。作种肥更要注意。在生产上肥料要与种子隔开,施后盖土,还可与其他酸性肥料混施。

关于氨毒的原因,国内外都有一些研究。氨不仅对植物根有伤害作用,对叶片也有伤害。在叶部主要是抑制植物光合磷酸化的作用,在根部影响有氧呼吸,认为是抑制氧化磷酸化作用。关于植物磷酸化偶联作用,早在 1962 年沈允钢等^[10]将不含 ADP 与无机磷的

表 3 不同光照时间下 NH_4Cl 对 Z^* 和 PSP 的影响
(Pyocyanine 系统)

光照时间 (sec)	$\frac{1}{8}$		$\frac{1}{4}$		$\frac{1}{2}$		1	
	Z^*	PSP	Z^*	PSP	Z^*	PSP	Z^*	PSP
0	4.5	6.7	5.6	8.4	9.1	13.7	15.8	31.2
10^{-4}	1.9	4.8	2.7	6.5	4.9	12.4	11.9	24.1
10^{-2}	0	1.4	0.1	1.9	0.1	3.2	0	7.1

注: (1) Z^* 表示高能态物质, PSP 代表光合磷酸化作用, Z^* 与 PSP 均以 nmol/mg 叶绿素·hr 表示
(2) 测定 Z^* 时, NH_4Cl 于叶绿体预照光时加入

表 4 NH_4Cl 对高能态和光合磷酸化的影响

处 理	Z^*	Z^{-32}P ($\text{nmol ATP}/\text{mg}$ 叶绿素)	PSP ($\mu\text{mol ATP}/\text{mg}$ 叶绿素·hr)
CK	46.8	71.6	125.7
$\text{NH}_4\text{Cl}(10^{-2}\text{mol/L})$	0	24.0	82.9

注: (1) Z^{-32}P 为叶绿体照光时加入无载体 $^{32}\text{P}_i$, 暗中加入 ADP 与 P_i
(2) Z^* 为叶绿体照光后在暗中加入 ADP、 $^{32}\text{P}_i$ 和无载体 ^{32}P
(3) 照光时间 15 秒,辅助因子为 Pyocyanine
(4) 测 Z^* 或 Z^{-32}P 时, NH_4Cl 于叶绿体预照光时加入

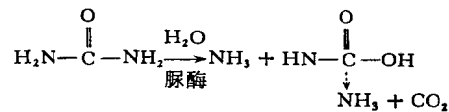
小麦离体叶绿体悬浮液照光,发现有电子传递,产生高能中间产物(Z^*),然后将此悬浮液置于黑暗处,加入ADP与无机磷,即可进行磷酸化作用,形成ATP。以后李有则等^[11]应用菠菜叶绿体进行氯化铵对于光合磷酸化作用的影响试验,结果列于表3、4中。

当叶绿体预照光时加入无载体 ^{32}P 后,可大大减少 Z^* 的光暗衰变,即提高了它的稳定性。

从表3、表4可以看出铵可抑制叶绿体中高能态物质的形成,对光合磷酸化作用也有不同程度的抑制作用。由于能量不足,影响 CO_2 的同化和蔗糖的形成。还会影响蛋白质的合成,叶片失绿枯萎。所以铵态氮肥宜深施,以减少氨的挥发,避免氨在植物体内积累的危害。

(二) 尿 素

尿素属酰胺态氮,是中性肥料,分子体积小,容易透过细胞膜而进入细胞。在尿素的诱导下,水稻体内可适应形成脲酶,它催化尿素水解为氨:



由于氨对脲酶的活性有抑制效应,随着体内氨的积累,脲酶的活性逐渐减弱。尿素易于透入细胞,用作根外追肥效果较好,但浓度不宜过高,一般用1.5—2.0%。如气温高,蒸发快,还要稀释。

尿素可作基肥和追肥,基肥与铵态氮肥一样,以深施为宜。追肥用量要适当,分布要均匀。因为土壤中有大量微生物能分泌脲酶,将尿素分解为氨,这时土壤pH值会增高,对作物容易造成氨毒。据试验^[12],在石灰性轻壤土上,用尿素作早稻返青肥,当浓度为200ppmN时,水稻出现了严重的受害症状,根发黑,无新根,叶片呈现褐斑,严重的死苗。而在酸性(红壤性)水稻土上则生长正常。很显然这是氨的为害。所以在石灰性土壤上,尿素不宜作种肥。除非与酸性肥料混施,而且施后盖土再播种,这样可减轻甚至避免 NH_3 对根系的毒害。

(三) 氨 基 酸

水稻除能吸收 NH_4^+-N 、 $NO_3^- -N$ 、尿素外,还能吸收各种氨基酸。我们采用国际水稻研究所培养液,含氮量采用4ppm,用氨基酸中的氮代替无机氮,以硫酸、尿素和无氮处理为对照。用半灭菌培养(因为要经常更换培养液),培养20天后称重,并以稻苗干重作为指标,得出氨基酸的营养效果如下¹⁾:

(1) 超过硫酸: L-组氨酸,甘氨酸。

(2) 不及硫酸,但超过尿素: L-丝氨酸, L-谷氨酸, L-精氨酸, DL-丙氨酸, L-亮氨酸, DL-天冬氨酸, L-脯氨酸; L-胱氨酸, L-酪氨酸, L-赖氨酸, DL-苏氨酸 L-异亮氨酸, DL-苯丙氨酸。

(3) 抑制作用: L-蛋氨酸。

1) 孙羲、章永松、应启肇、唐才贤。有机肥料对于提高土壤肥力和作物产量的研究(未发表资料)。

在这个试验中,由于蛋氨酸抑制天冬氨酸激酶的活性而产生反馈抑制。另外由于所用尿素浓度低,影响根中脲酶的适应形成,所以尿素处理的稻苗生长都较差。这项试验结果与 Shimoda、张夫道等^[41,43]的资料稍有差别。这是由于所用氨基酸的构型不同的缘故。因为构型不同其生理作用也不同。此外,我们还测定了各种畜粪中氨基酸的含量^[8,12],其中蛋氨酸含量甚微,甚至鉴定不出,不足以影响稻苗生长。有机肥料如人粪尿、绿肥、厩肥等均含有各种氨基酸。固氮蓝藻在生长过程中会分泌各种氨基酸。水稻根际还有联合固氮生物,它们分解时也会释放出各种氨基酸供水稻吸收。由于土壤中氨基酸含量甚微,还必须施用无机氮肥,才能满足水稻生长的需要。

四、水稻品种与氮素营养

不同水稻品种,对养分的要求是不相同的。一般而言,粳稻比籼稻需要养分较多,杂交水稻又比常规水稻多。无论哪种品种,凡是耐肥性强的品种总比耐肥性弱的品种需要养分多。同为粳稻、籼稻或杂交稻,品种之间还是有差别的。

不同耐肥性的品种,其单位叶面积光合生产率和叶片氮的同化率都有差别,根系活力和有效吸附面也有所不同。据浙江农业大学1963年在校农场小粉土上的试验^[9],耐肥性强的品种矮脚南特根系有效吸附面和阳离子代换量均较大,叶片含氮量较高,其功能叶片对氮的同化率也较强,因此叶片中蛋白质-N和叶绿素含量均较高。耐肥性弱的品种503无论根系有效吸附面积和阳离子代换量以及叶片中蛋白质-N和叶绿素含量均较低。耐肥性中等的陆财号则介乎二者之间。至于植株中碳水化合物含量也是耐肥性强的品种高。因为耐肥性强的品种叶片含氮量和叶绿素含量均较高,CO₂同化率较强,所以在施用等量氮肥的条件下,矮脚南特茎和叶鞘中的总碳水化合物和淀粉含量均较陆财号高^[9]。这三个品种的耐肥性不同,矮脚南特以亩施硫酸铵80斤时获得的产量最高,陆财号以亩施40斤产量较高;503以亩施20斤硫酸铵产量较高,在高氮水平,由于倒伏,反而减产。

近年来对杂交水稻的氮素营养有一些研究。杂交水稻根系发达,吸收养分能力较强,所以吸收氮量比常规品种多,氮素生产效率比常规品种高。在施等量氮肥的条件下,杂交水稻产量较常规品种高(表5)。

表5 杂交水稻与常规稻对氮素的吸收和氮素的生产效率的比较^[1]

品 种	氮素吸收强度		氮素生产效率	
	($\mu\text{g}/\text{株}\cdot\text{天}$)	%	(mg 干重/ mg 氮素)	%
汕优6号(杂交)	216	100	39.2	100
早金凤(常规)	181	83.9	34.4	87.8
农虎6号(常规)	199	92.1	33.8	86.1

杂交水稻高产原因可归纳为如下两个方面。

1) 孙羲主编。1976。植物营养与肥料。下册第三章,第三节,水稻品种特性(交流讲义)。

1. 根系活力强

浙江农业大学于1983—1984年连续两年在校农场小粉土上研究连晚杂交水稻汕优6号、威优6号与常规稻早金凤5号、浙粳6号和农虎6号根系营养特性与产量的关系,试验结果指出¹⁾,杂交水稻每丛鲜根的脱氢酶活性、ATP含量和 α -萘胺氧化力都显著高于常规品种。杂交水稻浮根十分发达,其 α -萘胺氧化力较强,汕优6号浮根的 α -萘胺氧化力较常规品种高3—5.5倍,威优6号较常规品种高4—7.5倍,从而保证了杂交水稻吸收水分和养分的能力,所以每亩产量均在千斤以上(汕优6号为1121斤,威优6号为1178斤),而常规稻品种浙粳6号、农虎6号和早金凤5号产量分别为913、850和728斤/亩。由于根系发达,活力强,能量代谢旺盛,所以增产效果非常显著。

根据大量试验报道^[14,15,16],杂交水稻根系活力均超过其亲本三系或推广良种,但在孕穗期以后逐渐下降,甚至下降幅度较大,植株表现早衰。试验证明^[14,17],籼型水稻抽穗期的伤流强度与产量呈极显著正相关;孕穗期和抽穗期的伤流强度与单位面积颖花数、结实粒、千粒重呈显著正相关。因此在生长后期“养根保叶”,维持根系活力,延长叶片功能,是提高杂交水稻产量的一个重要措施。据颜振德研究^[26],杂交水稻亩产千斤以上田块,叶片含氮量在大田生育期间呈现有节奏的变化,在生育后期通过合理施肥,使叶片仍维持较高的含氮水平。根据测定,南优3号1451斤高产田块,前期叶片含氮量达4%,通过中控褪色,至穗分化期叶片含氮量下降至2.87%,以后施适量穗肥,至抽穗期维持在3%,腊熟期还有2.5%,叶片没有早衰。而一般田块,前中期叶片含氮量维持在较高水平,至灌浆末期,叶片含氮量明显下降,出现早衰,产量未获得预期水平。

2. 光合强度高

根据湖南农学院化学教研组^[23]测定,杂交水稻南优2号光合强度,在幼穗分化期以前,总的来讲,比亲本三系高,而且光合高峰期来得早,维持较高水平直到孕穗期。叶片含氮量和叶绿素含量也比亲本三系高(表6)。

表6 南优2号及亲本三系在不同生育期的光合强度
(mg 干重/dm²·hr)

生育期	南优2号	恢复系	保持系	不育系
分蘖盛期	16.8	9.3	7.7	5.3
幼穗分化期	10.2	12.9	9.2	5.7
孕穗期	9.9	10.9	9.0	13.8
乳熟期	5.6	5.9	10.5	8.0

杂交水稻吸收养分能力强,吸收氮素比常规稻或它的亲本三系多。根据王永锐等^[2]的试验结果,杂交水稻(V20A/IR54)第一代各个生育期剑叶光合强度与叶片含氮量均比恢复系和保持系高,而且各生育期光合强度与叶片含氮量成正相关。试验结果列于表

1) 杨肖娥、孙羲。1984。连晚杂交稻与常规稻根系营养特性的研究(未发表资料)。

表7 V20A/IR54 杂交第一代与恢复系、保持系的叶片含氮量及光合强度
(CO₂mg/dm²/hr)

生育期	分析内容	V20A/IR54(F ₁)	IR54 (恢复系)	V20B (保持系)
播种后5周	N(%)	5.75±0.107	4.94±0.306	5.01±0.318
	光合强度	34.58±3.01	31.01±2.80	28.78±1.16
开花期	N(%)	3.81±0.283	3.22±0.108	3.86±0.145
	光合强度	27.10±2.92	23.32±2.40	23.76±4.91
谷粒黄熟期	N(%)	2.55±0.476	2.06±0.264	2.32±0.222
	光合强度	12.73±1.80	10.05±1.36	9.49±3.38

在生产上我们要考虑群体叶片的光合强度。叶片含氮量虽然能提高叶片的光合强度,但是氮素过多,叶片生长过于繁茂,下层叶片光照不足,反而影响光合作用。生产上常用烤田断氮,增强植株碳的代谢作用,提高鞘、叶中糖分含量,促使机械组织发达,叶片增厚,保持挺而不披,以提高叶片光合强度。为了避免孕穗期以后根系活力衰退,可施用穗、粒肥,提高叶片含氮量,增加叶片光合强度,这有利于提高水稻产量。

杂交水稻产量高还由于它的光呼吸强度低,表现为叶片中乙醇酸氧化酶活性低。现将“南优2号”与当地晚稻良种“广余-73”各生育期剑叶中乙醇酸氧化酶的活性测定结果列于表8:

表8 “南优2号”与“广余-73”剑叶中乙醇酸氧化酶活性 (μl O₂/g 鲜重/ hr)^[23]

品 种	孕 穗 期	齐 穗 期	乳 熟 期
南优2号	1012	2919	577
广余-73	1817	2943	1140

以上两种晚稻品种剑叶中乙醇酸氧化酶活性除在齐穗期较为接近外,在孕穗期和乳熟期“南优2号”比“广余-73”都显著的低,孕穗期低44.3%,乳熟期低49.4%。这对于减少光合产物消耗,增加谷粒产量是十分有利的。

从上所述,可见杂交水稻根系发达,活力强,吸收养分多,叶片含氮量高,光合强度大而光呼吸强度弱,这些都有利于干物质的生产,它是杂交水稻能够获得高产稳产的营养生理的基础。当然杂交水稻的营养生理很复杂,还有待进一步研究。

五、水稻氮素营养研究的进展和展望

水稻氮素营养的研究,长期以来都着重于无机氮的营养,对于有机氮的营养研究较少。据 Nishizaura^[40] 的试验证明,水稻能吸收大分子化合物如血红蛋白等化合物。当稻根在分化和伸长期,于电子显微镜下观察,通过胞内容入(endocytosis),包括胞饮作用(pinocytosis)和吞噬作用(phagocytosis),而进入根部。用牛血清蛋白进行的水培试验证明,

它也能被水稻根部吸收。在水培溶液中加入少量呼吸抑制剂,如2,4-二硝基酚(5×10^{-4} mol/L)或 KCN (10^{-4} mol/L),水稻吸收牛血清蛋白则受到抑制。这些试验指出,水稻能吸收蛋白质这类大分子化合物,属主动吸收。

关于氨基酸和酰胺的营养作用, Shimoda^[41]很早就证明水稻能吸收各种氨基酸和酰胺,其中甘氨酸、L-天冬酰胺、DL-丙氨酸、DL-丝氨酸和 L-组氨酸对水稻的营养作用都超过硫酸铵。浙江农业大学的试验指出,甘氨酸和 L-组氨酸效果最好。由于氨基酸的构型不同,其生理作用也不相同。一般而论, L-型氨基酸对作物的营养作用都比 D-型氨基酸效果好^[41]。最近 Manabe 等^[35,36]用 D-和 L-丙氨酸饲喂水稻细胞悬液,发现 D-丙氨酸培养水稻细胞,生长常受到抑制;在 L-丙氨酸培养下,非但没有抑制,而且生长良好。水稻细胞内 D-丙氨酸可通过代谢作用转变为其他化合物,减弱甚至消除其抑制作用。好在自然界蛋白质中的氨基酸均属 L-氨基酸,所以土壤或有机肥料中氨基酸除蛋氨酸等少数氨基酸外,一般都能为水稻吸收利用。

水稻土中有各种固氮微生物,特别是水稻根际存在着多种固氮细菌。丘元盛等^[3,4]从广东的水稻土中分离出两株固氮细菌,即粪产碱菌(*Alcaligenes faecalis*) A-15 与阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*) E-26。它们在水稻根中比较常见,乙炔还原活性较强,具有明显的固氮性能,用 ¹⁵N 示踪证明其固氮产物能够迅速地被水稻直接吸收利用。栽培水稻,接种这些根际联合固氮细菌,能提供有效氮素,有利于水稻的增产,还能节约化肥,值得推广。

从上面几方面内容可以看出,水稻氮素营养还有很多问题有待我们去探讨和研究。有机肥料和无机氮肥配合施用已了解具有提高有机氮的肥效,延长无机氮的作用,保持氮素对作物的均衡供应的效果。从水稻氮素营养来讲,配合施用能同时供给有机肥料中氨基酸和无机肥料中 NH_4^+ -N 或 NO_3^- -N,其营养作用与单施无机氮肥可能有所不同。Mori^[38,39]以大麦进行溶液培养试验,氮源有硝态氮,精氨酸、组氨酸、谷氨酰胺,还有硝态氮与精氨酸配合试验,培养 50 天,结果指出,凡使用有机氮或有机氮与硝态氮配合的,大麦根系和地上部分生长均较单纯硝态氮好。在有机氮中,又以谷氨酰胺营养效果最好。水稻这方面研究资料不多,有待进一步研究。

关于水稻根际固氮细菌的研究,我们认为可根据水稻品种,在不同气候条件下和土壤类型上进行广泛地分离筛选,选出适合我国各个地区的水稻根际固氮细菌,利用自然界的氮素为农业生产服务,很有广阔前途。

杂交水稻我国在 1965 年开始研究,到 1973 年实现三系配套,在世界上首先育成优势籼杂交稻。这项研究在国际上产生重大影响。目前杂交水稻栽培面积广,产量高,在我国粮食中占重要地位。但是杂交水稻的营养特性、对土壤肥力的要求以及如何合理施肥等都还有很多问题有待研究。例如如何提高氮肥的利用率以及在水稻生长后期如何提高 NO_3^- -N 的利用率。目前在生产过程中,杂交水稻出现前中期生长繁茂,而后期结实粒不足的现象,即有营养生长优势,缺少结实优势。生产中施用穗粒肥虽然能避免生长后期早衰,取得一定的效果,但是杂交水稻生产中营养生理问题还很复杂,我们认为,应该把基础理论与生产实践结合起来进行研究,才能逐步解决,以取得更好的成果。

参 考 文 献

- [1] 王国峰。1981。汕优 6 号的需肥特性和高产施肥技术的探讨。浙江农业科学, 1: 13—20。
- [2] 王永锐。1984。杂交水稻及其优势的研究。植物生理生化进展, (3): 22—39。
- [3] 丘元盛、周淑萍、莫小真、王大稻、洪俊华。1981。稻根联合固氮细菌的研究, I. 菌种的分离和鉴定。微生物学报, 21(4): 468—472。
- [4] 丘元盛、周淑萍、莫小真、叶松广、蔡小伟、马陈隆、毛长安、陈云华、何淑英、邓荣凤。1981。稻根联合固氮细菌的研究, II. 粪产碱菌 A-15 和阴沟肠杆菌 E-26 的固氮特性。微生物学报, 21(4): 473—476。
- [5] 孙 羲、王岳定。1964。水稻耐肥性与氮肥施用量的研究。土壤学报, 12(4): 373—379。
- [6] 孙 羲、马国瑞、林荣新、尹仙香。1981。水稻缺钾的生化诊断与土壤肥力。浙江农业大学学报, (7): 9—14。
- [7] 孙 羲、林荣新、马国瑞。1981。水稻氮素营养及其诊断。浙江农业大学学报, (7): 41—50。
- [8] 孙 羲、章永松、应启肇。1984。合理施肥理论的研究。浙江农业大学庆祝建国三十五周年科学论文摘要集, 18—19。
- [9] 汤佩松。1979。高等植物呼吸代谢途径的调节控制和代谢与生理功能间的相互制约。植物学报, (21): 93—104。
- [10] 沈允钢、沈巩懋。1962。光合磷酸化的研究 II. 光合磷酸化的“光强效应”及中间产物。生物化学与生物物理学报, (2): 58。
- [11] 李有则、卫瑾、汪秀芳、郭保杰。1978。光合磷酸化偶联机制的研究——高能态与光合磷酸化的关系。植物生理学报, (4): 51—57。
- [12] 张夫道、孙 羲。1983。有机肥料中游离氨基酸测定方法的研究。土壤通报, (1): 42—43。
- [13] 张夫道、孙 羲。1984。氨基酸对水稻营养作用的研究。中国农业科学, (5): 61—66。
- [14] 陆定志、邱鸿步、王斌斌。1982。连晚杂交稻汕优 6 号伤流强度的研究。浙江农业科学, (4): 194—196。
- [15] 陆定志、邱鸿步、潘裕才、林宗达、王斌斌。1981。杂交水稻汕优 6 号根系生理的研究(摘要)。第九次全国杂交水稻会议资料。
- [16] 何芳禄、何之常、龚景武、程本旭。1980。早籼杂交水稻根系生理特性的研究。植物生理通讯, (5): 17—21。
- [17] 邱鸿步、潘裕才、王斌斌、陆定志。1981。籼型水稻的叶片老化与植株伤流强度及产量关系的研究。浙江农业科学, (4): 175—176。
- [18] 罗质超、唐永良、刘芷芋。1985。尿素水解中 NH_3 对根系的抑制作用。土壤学报, 22(1): 56—63。
- [19] 钦绳武、刘芷芋。1984。土壤—根系微区养分状况的研究 III. 水稻根际氮素的变化。土壤学报, 21(3): 238—246。
- [20] 浙江农业大学农业化学教研组。1976。水稻根系活力诊断及其在农业上的应用。分析化学, 4(4): 252—257。
- [21] 浙江农业大学。1977。水稻根系活力诊断与产量。土壤, (6): 270—275。
- [22] 阎龙飞、王友珠、管康林、汤佩松。1963。植物呼吸及代谢的研究 VI. 乙酸在水稻幼苗中的作用。植物学报, 11(4): 370—378。
- [23] 湖南农学院化学教研组。1977。杂交水稻“南优 2 号”生理生化特点的初步研究。植物学报, 19: 226—236。
- [24] 鲍文奎。1956。肥料对作物生长和发育的影响 II. 水稻生长中心的转移和养分的分配。农业学报, (7): 125—142。
- [25] 潘瑞炽主编。1979。水稻生理。88—89, 91—92, 147 页。科学出版社。
- [26] 颜振德。1978。杂交水稻在麦稻两熟区的高产栽培技术。中国农业科学, (2): 26—33。
- [27] 戴云玲。1963。植物呼吸代谢的研究 V. 水稻幼苗亚颗粒的氧化途径。植物学报, 11(4): 359—369。
- [28] 三井進午、熊沢喜久雄。1961。作物の養分吸収に関する動的研究, (第 36 報), 水稻根中の有機酸代謝経路について。日本土壤肥料學雜誌, (32): 433—439。
- [29] 三井進午、天正清。1952。作物の養分吸収に関する動的研究, (第 3 報), 亞硝酸の生成より見たる作物根の還元力と生育期。日本土壤肥料學雜誌, 22(4): 301—307。
- [30] 葭田隆治、折谷隆志。1974。作物の窒素代謝に関する研究, 第 13 報, 水稻溢泌液のサイトカイニン含量におよぼす窒素追肥の効果。日本作物學會紀事, (43): 47—51。
- [31] 松島省三。1973。稻作の改善と技術, 养贤堂。
- [32] Freuderberg, K. 1965. Lignin: Its constitution and formation from p-hydroxycinnamyl alcohols, (148): 595—600.
- [33] Heien, A. Stafford, 1974. The metabolism of aromatic compounds, Ann. Rev. Plant Physiol. (25): 459—486.
- [34] Lee, J. H., 1972. The role of root system of rice plant in relation to the physiological and morphological characteristics of aerial parts. VI. Characteristic of aerial parts and root under different seasonal cultivations, Proc. Crop Sci Soc. Japan 4(1): 1—14.
- [35] Manabe, H. and K. Ohira, 1981. Effects of D- and L-alanine on the growth of suspension-cultured rice, soybean and tobacco cells, Soil Sci. Plant Nutr., 27(3): 383—386.
- [36] Manabe, H. and K. Ohira, 1981. Studies on the D- and L-alanine-feeding ability of suspension-