

水稻氮钾吸收的交互作用研究

燕金香¹ 李福明² 徐春梅¹ 陈松¹ 褚光¹ 章秀福¹ 王丹英^{1*}

(¹ 中国水稻研究所/水稻生物学国家重点实验室, 杭州 311400; ² 长江大学, 湖北 荆州 434025;

第一作者: yanjinxiong@163.com; * 通讯作者: wangdanying@caas.cn)

摘要: 氮和钾都是水稻生长的大量必需营养元素, 在水稻的生长发育过程中起着不可替代的作用。水稻对氮、钾的吸收存在着一定的交互作用。本文在综述水稻氮、钾吸收的机理上, 探讨了氮素对水稻钾素吸收的影响, 以及钾素对水稻氮素吸收的影响。

关键词: 水稻; 氮吸收; 钾吸收; 交互作用

中图分类号: S511.062 **文献标识码:** A **文章编号:** 1006-8082(2017)02-0001-04

在诸多影响水稻生长的环境因素中, 肥料占主要地位。氮、钾都是水稻生长的大量必需营养元素。目前关于施肥对水稻产量及肥料利用率影响的研究很多, 但大部分以研究单一肥料的效应为主^[1-4]。虽然有研究表明, 增施 K 肥可以提高大麦的 N 肥农学利用率和生理利用率^[5], N、K 肥平衡施用能显著提高谷子的产量和肥效^[6], 但却并未对肥料间的交互作用进行详细分析。为了深化水稻氮、钾肥吸收理论, 同时给水稻平衡施肥提供理论依据, 本文从氮素对水稻钾素吸收的影响以及钾素对水稻氮素吸收的影响两方面探讨氮、钾的交互作用。

1 氮的吸收转运机制

氮素是核酸、氨基酸、蛋白质等物质的重要组分, 是水稻正常生长发育过程中必不可缺的三大营养元素之一, 土壤缺氮将严重限制水稻的正常生长。虽然某些可溶性有机含氮化合物, 如氨基酸、酰胺和尿素等也能被植物吸收利用, 但植物吸收和利用的两种主要无机氮源为铵态氮 (Ammonium, $\text{NH}_4^+\text{-N}$) 和硝态氮 (Nitrate, $\text{NO}_3^-\text{-N}$)。

在透气性好的旱地土壤中, 强烈的硝化作用使大部分 NH_4^+ 迅速氧化为 NO_3^- , 游离态 NH_4^+ 浓度很低; 而在酸性或淹水的土壤中, 土壤硝化作用被强烈抑制^[7], 稻田上层土壤和溶液中以 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 为主。GaZarrini 等^[8]指出, 在 NH_4^+ 和 NO_3^- 同时存在的情况下, 一般植物根系会优先吸收 NH_4^+ 。在农业生产的土壤中, 由于采用不同的施肥、灌溉等农艺措施, 使作物吸收 N 素的环境发生变化, 如在淹水条件下稻田中的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 比 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 明显增多, 且施肥后溶解性铵的浓度变动非常大, 这些农艺措施导致田间土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的浓度发生了

一定程度的变化。因此, 高等植物在长期进化过程中形成了具有不同亲和力的根系吸收系统, 以此来适应这种变化。

1.1 铵态氮吸收与转运机制

植物根系对 NH_4^+ 的吸收可分为高亲和转运系统 (high-affinity transport systems, HATS) 和低亲和转运系统 (low-affinity transport systems, LATS)^[9], 两者都为构成型。当土壤中的 NH_4^+ 浓度较低时, 高亲和运输系统起主导作用; NH_4^+ 浓度较高时, 则低亲和运输系统起主导作用。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的转运主要由 NH_4^+ 特异转运蛋白 Ammonium transporter (AMT) 来完成。Wiren 等^[10]研究表明, 植物对 NH_4^+ 的吸收受不同铵转运蛋白家族的多个基因控制, 高亲和转运系统的动力学参数不但在不同植物间差异较大, 在同一植物中也随外界环境的变化而变化。目前, 水稻基因组中已经发现 10 个铵盐转运子 ATM 基因 (*OsAMT1.1*、*OsAMT1.2*、*OsAMT1.3*、*OsAMT2.1*、*OsAMT2.2*、*OsAMT2.3*、*OsAMT3.1*、*OsAMT3.2*、*OsAMT3.3* 和 *OsAMT4.1*)^[11]。其中, *OsAMT1.2* 在根部的特异性表达受 NH_4^+ 的诱导作用, 而 *OsAMT1.3* 在根部的表达却受到 NH_4^+ 抑制作用^[11-12]。

1.2 植物吸收和转运硝酸盐的分子机制

NO_3^- 不仅是一种重要的营养物质, 也可作为信号分子, 调控植物侧根的发育。 NO_3^- 的吸收也受高亲和转运系统 (HATS) 和低亲和转运系统 (LATS) 两个不同系统的调控, 主要由 Nitrate transporter (NRT1、NRT2) 及

收稿日期: 2016-10-29

基金项目: 国家自然科学基金面上项目“水稻根际铵离子对钾离子跨细胞膜转运的调控及其与氮利用效率的关系”(31671630)

Nuclebase-ascorbate transporter(NAT2)三类家族蛋白来承担的。相关研究发现,水稻中的 NRT1 家族蛋白直接参与低亲和转运系统,完成根对 NO_3^- 的吸收,而 NRT2 必须与 NAT2 结合,共同参与高亲和运输系统来吸收 NO_3^- ^[13]。目前,水稻中存在的硝酸盐转运基因包括 1 个 NRT1 基因 (*OsNRT1-d*)、4 个 NRT2 基因 (*OsNRT2.1*、*OsNRT2.2*、*OsNRT2.3*、*OsNRT2.4*) 及 2 个 NAT2 基因 (*OsNAR2.1*、*OsNAR2.2*)^[14-15]。当外界 NO_3^- 的浓度低于 1mM 时,HATS 起主要的调节作用,当外界 NO_3^- 的浓度大于 0.5 mM 时,LATS 被激活;HATS 分为组成型(cHATS, constructive HATS)和诱导型(iHATS, inducible HATS)^[16]。相关生理的研究发现, NO_3^- 吸收的 HATS 和 LATS 均受到跨质膜的 $2\text{H}^+/\text{NO}_3^-$ 共转运过程调控^[17]。

2 钾离子的吸收转运机制

K^+ 的细胞膜转移过程主要涉及位于细胞质膜上的两类转运蛋白系统:由钾载体蛋白(carrier protein)组成的高亲和转运系统(high-affinity K^+ transporter)和由 K^+ 通道蛋白(channel protein)组成的低亲和吸收系统(low-affinity K^+ channel)^[18-19]。植物对 K^+ 的吸收主要有两种机制:机制 I,通过 1 个或几个高亲和的 K^+ 转运子进行主动运输,即高亲和吸收机制;机制 II,通过激活低亲和的 K^+ 内流通道或非选择性阳离子通道进行被动运输,即低亲和吸收机制^[20]。

当外界 K^+ 浓度较低时(K^+ 浓度 < 0.2 mmol/L),植物吸收 K^+ 主要以机制 I 为主,高亲和系统的 K^+ 载体蛋白起作用。ATP 驱动 H^+ 泵,将 H^+ 从膜内部表面泵入膜外部,产生 1 个 pH 梯度和电位势, K^+ 沿梯度通过选择性载体向膜内运转。 K^+ 载体蛋白包括 HKT 和 KUP/HAK/KT 两大转运家族^[21]。

当外界 K^+ 浓度(K^+ 浓度 > 1 mmol/L),低亲和系统的 K^+ 通道蛋白起主要作用, K^+ 通道开启。 K^+ 通道具有离子通道的一般特性,如转运被动性、转运高效性、离子选择性、电极依赖性、吸收动力学饱和性等。

3 氮对钾吸收及利用的影响

氮素是水稻生长发育过程中需要量较多的元素,也是对产量影响最大的元素,氮肥施用量直接影响水稻对氮、磷、钾的吸收利用^[22]。

首先,田间土壤条件下,土壤对 NH_4^+ 、 K^+ 的吸附固定存在竞争。由于 NH_4^+ 的直径(0.286 nm)和 K^+ 的直径(0.266 nm)相似,且化合价相同,因此它们有类似的固

定机制,都易陷入 2:1 型粘土矿物的晶架表面孔穴内,暂时失去生物有效性,所以从理论上讲, NH_4^+ 的大量存在可减少 K^+ 的固定。但也有研究指出,在土壤状态, NH_4^+ 和 K^+ 吸收的交互作用与施氮肥和钾肥的时间顺序有关^[23]。粘土矿物晶架表面孔穴被 NH_4^+ 占据得越多,对施入 K^+ 的吸附固定就越少,反之亦然。

其次, NH_4^+ 对水稻根系 K^+ 高亲和转运系统和低亲和转运系统有影响。在 1~200 $\mu\text{mol/L}$ 的外源 K^+ 浓度下,钾高亲和系统发挥主要作用,其 K^+ 转运蛋白包括 HKT 和 KUP/HAK/KT 两大转运家族^[18,24-25];钾离子的高亲和吸收服从简单的 Michaelich-Menten 动力学方程,转运蛋白具有特异的特异性,其他阳离子(Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})难以有效的和 K^+ 进行竞争,但由于 NH_4^+ 和 K^+ 具有相似的水合半径, NH_4^+ 可以竞争性地取代 K^+ 的吸收,从而影响细胞的生长^[26]。封克等^[27]发现,在低钾浓度下, NH_4^+ 使水稻 K^+ 吸收的 V_{max} 减少了 45.6%, K_m 减少 6.0%,表明在吸收过程中, NH_4^+ 通过强烈竞争根表细胞高亲和系统的 K^+ 载体。在 1~10 mmol/L 的外源 K^+ 浓度时主要由低亲和系统承担钾的转运^[24],其通道蛋白对 K^+ 浓度敏感,但与 K^+ 的亲合力较低,同时允许 NH_4^+ 离子的通过^[28],因此存在着 NH_4^+ 对 K^+ 吸收的竞争性。在 NH_4^+ 大量吸收的同时, K^+ 的摄入量减少。此外,根系吸收过量 NH_4^+ 后,体内阳离子含量高于阴离子含量,根系需要排出 H^+ 以维持体内的阴阳离子平衡。因此,外界高 NH_4^+ 浓度会降低根际的 pH 值,造成根际的酸化环境^[29]。许多植物在根际 pH 降低后,细胞膜质子泵活性受到抑制,膜电位也无法维持在正常的状态,这又导致根系对 K^+ 等其他营养离子的吸收受到影响。

第三, NO_3^- 与 K^+ 由于具有相反的电荷,从离子补偿的角度来看,这两种离子的吸收应该是相互促进的。相关研究也证实了这一点,以 NO_3^- -N 为氮源更有利于促进植株对钾的吸收及含量的提高^[30]。

4 钾对氮吸收及利用的影响

钾素是作物需要最多的阳离子营养元素之一,它能够促进植物光合作用及其产物的运输,并参与细胞渗透调节及有机酸的代谢。相关研究表明,植物体内的钾与许多营养元素存在互作关系,钾会影响作物的氮代谢和碳代谢,加快植物体内氮化合物向蛋白质合成场所运输,以及氨基酸合成蛋白质和稳定蛋白质的结构,有利于植物体内有机质的转化及累积,提高氮和磷养分的利用率^[31-32]。

在 K 对 N 吸收的影响研究上, 水培研究表明, 因为一些铵吸收系统(如 AMT1)很少受其他单价阳离子的抑制^[33], K⁺的存在对 NH₄⁺的吸收影响很小^[25, 34]; 但供 K 充足时, 能促进硝酸还原酶诱导的合成, 增强其活性, 有利于硝酸盐的合成; K 还能加快 NO₃⁻由木质部向叶片运输, 减少 NO₃⁻在根中的还原比例^[30]。

在土壤试验中, 因 K⁺与 NH₄⁺具有相同的化合价及离子半径, 在土壤粘粒中会相互竞争吸附位点, 所以高浓度的 K⁺对 NH₄⁺的吸收会产生拮抗作用^[35-36]。K⁺离子的存在减弱了水稻对 NH₄⁺-N 的吸收。

5 研究展望

水稻的正常生长离不开氮素和钾素, 氮、钾的养分平衡及交互作用对水稻的生长发育和产量形成起着重要的调控效应。过去几十年, 为了提高作物产量, 农民大量使用氮肥, 一些地区单季稻的平均施氮量(纯 N)达到 300~350 kg/hm²。对于高肥下的氮肥增产效应递减甚至产量降低, 栽培学从表观上认为是由于水稻营养生长过盛、无效分蘖过多以及由此引发的倒伏、病虫害多发所致, 并未将高肥下水稻养分吸收的平衡和交互作用做仔细地分析与研究。因此, 虽然从氮代谢相关酶活性、N 素的积累转化、N 素利用与光合作用、物质积累与产量形成的关系等方面对品种的 N 肥利用效率差异的机理进行过众多的研究, 却始终未能合理解释为何有些品种有低肥、高肥环境下都是氮高效, 而有些品种却是低肥下氮高效、高肥下氮低效? 研究水稻氮与钾吸收的关系, 试图从 N、K 吸收互作角度解释品种间、环境间氮肥利用差异, 可为水稻氮肥利用效率的研究提供新的视角, 为水稻氮肥的施用及氮钾肥的配施提供理论依据。

参考文献

- [1] 侯云鹏, 韩立国, 孔丽丽, 等. 不同施氮水平下水稻的养分吸收、转运及土壤氮素平衡 [J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(4): 836-845.
- [2] 潘圣刚, 闻祥成, 莫钊文, 等. 施氮量和遮荫对不同基因型水稻产量及一些生理特性的影响[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(2): 141-149.
- [3] 董桂春, 陈琛, 袁秋梅, 等. 氮肥处理对氮素高效吸收水稻根系性状及氮肥利用率的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(3): 642-651.
- [4] Saito K, Linquist B, Atlin G N, et al. Response of traditional and improved upland rice cultivars to N and P fertilizer in northern Laos[J]. *Field Crop Res*, 2006, 96: 216-223.
- [5] Rutkowska A, Pikula D, Stepień W, et al. Nitrogen use efficiency of maize and spring barley under potassium fertilization in long-term

field experiment[J]. *Plant Soil Environ*, 2014, 60(12): 550-554.

- [6] 陈二影, 秦岭, 程炳文, 等. 夏谷氮、磷、钾肥的效应研究[J]. 山东农业科学, 2015, 47(1): 61-65.
- [7] 栗方亮, 李忠佩, 刘明, 等. 氮素浓度和水分对水稻土硝化作用和微生物特性的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(9): 111-113.
- [8] GaZzarrini S, Lejay L, Gojon A, et al. Three functional transporters for constitutive, diurnally regulated starvation-induced uptake of ammonium into Arabidopsis roots [J]. *Plant Cell*, 1999, 11(5): 937-947.
- [9] Chen G, Guo S W, Kronzucker H J, et al. Nitrogen use efficiency (NUE) in rice links to NH₄⁺ toxicity and futile NH₄⁺ cycling in roots [J]. *Plant Soil*, 2013, 369(2): 351-363.
- [10] von Wiren N, Lauter F R, Ninnemann O, et al. Differential regulation of three functional ammonium transporter genes by nitrogen in root hairs and by light in leaves of tomato [J]. *Plant J*, 2000, 21(2): 167-175.
- [11] Suenaga A, Moriya K. Constitutive expression and regulation of rice high-affinity nitrate transporters by nitrogen and carbon status [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62: 23-32.
- [12] Sonoda Y, Ikeda A, Saiki S, et al. Feedback regulation of the ammonium transporter gene family AMT1 by glutamine in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44(12): 1396-1402.
- [13] Miller A J, Fan X R, Orsel M, et al. Nitrate transport and signaling [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(9): 2297-2306.
- [14] 蔡超. 禾谷类作物高亲和力和 NO₃⁻吸收系统基因表达调控研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
- [15] 胡延章, 肖国生, 黄小云, 等. 水稻 OsNRT1-d 启动子的分离和功能分析[J]. 西北植物学报, 2010, 30(7): 1289-1295.
- [16] Crawford N M, Glass A D M. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants[J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(10): 389-395.
- [17] Glass A D M, Shaff J E, Kochian L V. Studies of the uptake of nitrate in barley. IV. Electrophysiology[J]. *Plant Physiol*, 1992, 99(2): 456-463.
- [18] Schachtman D P, Schroeder J I. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants[J]. *Nature*, 1994, 370(6491): 655-658.
- [19] Ko C H, Buckley A M, Baber R F. TRK2 is required for low-affinity K⁺ transport in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *Genetics*, 1990, 125: 305-312.
- [20] 廖红, 严小龙. 高级植物营养学 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 46-49, 135-137, 242-244.
- [21] Szczerba Mark W, Britto Devt T, Kronzucker Herbert J. K⁺ transport in plants: Physiology and molecular biology[J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166(5): 447-466.
- [22] 邹长明, 秦道珠, 徐明岗, 等. 水稻的氮磷钾养分吸收特性及其与产量的关系[J]. 南京农业大学学报, 2002, 25(4): 6-10.
- [23] 曾文龙. 土壤对铵、钾及磷酸离子吸附固定的研究[J]. 中国烟草科学, 2001(1): 28-32.

[24] Szczerba Mark W, Britto Devt T, Kronzucker Herbert J. K⁺ transport in plants: Physiology and molecular biology[J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166(5): 447-466.

[25] Spalding E P, Hirsch R E, Lewis D, et al. Potassium uptake supporting plant growth in the absence of AKT1 channel activity-Inhibition by ammonium and stimulation by sodium [J]. *J Gen Physiol*, 1999, 113(6): 909-918.

[26] Very AA, Sentenac H. Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2003, 54: 575-603.

[27] 封克, 孙小茗, 汪晓丽. 铵对不同作物根系钾高亲和转运系统的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(5): 877-881.

[28] Davenport R J, Tester M. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat [J]. *Plant Physiol*, 2000, 122(3): 823-834.

[29] Chaillou S, Vessey J K, Morot-Gaudry J F, et al. Expression of characteristics of ammonium nutrition as affected by pH of the root medium[J]. *J Exp Bot*, 1991, 42(235): 189-196.

[30] Blevins D G, Bamey N M, Frost W B. Role of potassium and malate in nitrate uptake and translocation by wheat seedlings [J]. *Plant Physiol*, 1978, 62(5): 784-788.

[31] Macleod L B. Effects of N, P and K and their interactions on the yield and kernel weight of barley in hydroponic culture [J]. *Agron J*, 1969, 61(1): 26-29.

[32] Hu H, Wang G H. Nature of nitrogen and phosphorus uptake by a hybrid rice under the potassium fertilizer treatment [J]. *J Soil Sci*, 2003, 34(3): 202 - 204.

[33] Ninnemann O, Jauniaux J C, Frommer W B. Identification of a high affinity NH₄⁺ transporter from plants [J]. *EMBO J*, 1994, 13 (15): 3464-3471.

[34] Feng K. Dynamics of interlayer NH₄⁺ in flooded Chinese rice soils [M]. Germany: Shaker Publish, 1996.

[35] Loue A. The interaction of potassium with other growth factors, particularly with other nutrients [A]//Proceedings of the 11th congress of the International Potash Institute, 1978: 407-433.

[36] Guo X S, Zhu H B, Wang W J, et al. Effect of different rates of nitrogen potassium on yield and quality of cabbage [J]. *J Anhui Agric*, 2004, 31(1): 62-66.

Study on Interactions between N and K Absorption in Rice

YAN Jinxiang¹, LI Fuming², XU Chunmei¹, CHEN Song¹, CHU Guang¹, ZHANG Xiufu¹, WANG Danying^{1*}
(¹ State Key Laboratory of Rice Biology/ China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ² Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025, China; 1st author: yanjinxiang@163.com; *Corresponding author: wangdanying@caas.cn)

Abstract: N and K are the most in-demand essential nutrients in rice growth. There are interactions between N and K absorption in rice. This article discussed the uptake mechanism of N and K in rice, and further discussed the interaction between N and K by analysis the effect of N on K absorption, and K on N absorption.

Key words: rice; N absorption; K absorption; interaction

·—————·
·综合信息·

江苏省 2016 年审定通过的水稻新品种

审定编号 (苏审稻)	品种名称	类型	选育单位	品种来源	全生育期 (d)	区试产量 (kg/667 m ²)	生试产量 (kg/667 m ²)	米质
201601	连梗 13 号	粳型常规稻	江苏胜田农业科技发展有限公司	连梗 6 号 /cg18	154.6	648.40	700.90	国标 3 级
201602	泗稻 15 号	粳型常规稻	江苏省农业科学院宿迁农科所	镇稻 88/05-730// 盐稻 8/ 泗稻 690	157.1	659.00	706.20	国标 2 级
201603	盐梗 16 号	粳型常规稻	江苏省盐城市盐都区农业科学研究所	盐梗 10 号 / 盐梗 220 18// 武运梗 21 号	157.7	662.30	714.10	国标 2 级
201604	宁梗 7 号	粳型常规稻	南京农业大学	武运梗 7 号 / 晚梗 9707	156.9	666.90	695.10	国标 3 级
201605	苏垦 118	粳型常规稻	江苏省农业科学院粮食作物研究所	扬梗 7 号 / 盐稻 9660	155.0	644.30	677.50	
201606	武运梗 32 号	粳型常规稻	江苏红旗种业股份有限公司、江苏(武进)水稻研究所	运 2842/ 运 4075	146.9	664.90	722.00	国标 2 级
201607	华梗 8 号	粳型常规稻	江苏省大华种业集团有限公司	410413/ 华梗 6 号 // 淮稻 11 号	147.9	650.60	724.60	国标 3 级
201608	盐梗 15 号	粳型常规稻	江苏省盐城市盐都区农业科学研究所	武 2517/ 盐梗 11 号	147.5	662.60	706.50	国标 3 级
201609	宁梗 8 号	粳型常规稻	南京农业大学农学院	W3668/ 宁梗 1 号	159.8	674.25	719.43	
201610	常农梗 10 号	粳型常规稻	江苏省常熟市农业科学研究所	镇稻 196/ 武 2105// 中晚梗 06/ 扬梗 3118	150.0	686.20	736.30	国标 2 级
201611	甬优 1140	籼梗交三系 杂交稻	浙江省宁波市种子有限公司	甬梗 6 号 A × F7540	160.4	724.30	752.60	国标 2 级

(中稻宣)