

水肥(氮)对水稻根构型参数的影响及其基因型差异*

樊小林¹, 史正军¹, 吴平²

(1 华南农业大学 资源环境学院肥料与平衡施肥研究室, 广东 广州 510642; 2 浙江大学 生物学院生物系, 浙江 杭州 310029)

[摘 要] 采用分根干旱胁迫(PEG)营养液培养系统, 研究干旱胁迫和部分根系供应硝态氮对水稻根长、根表面积、分根数等根系构型参数的影响及其基因型差异。结果表明: 水肥(氮)对水稻根系发育有明显的影响。全根培养无干旱胁迫下缺氮诱导总根长(RL)增加7%~13%、分根数(RT)增加7%~20%, 根系表面积(RS)无显著变化; 而干旱胁迫下供氮诱导总根长、根表面积和分根数分别增加16%~34%, 4%~35%和12%~36%。分根培养无干旱胁迫下, 供氮诱导RL, RS和RT分别增加80%~110%, 60%~230%和70%~260%; 干旱胁迫下分别增加50%~140%, 60%~110%和70%~260%。水肥对根系形态发育存在明显的基因型差异和水肥交互效应, 这种作用不仅与根系的水肥营养有关, 而且还与是否全部根系受到胁迫有关。IR1552, Tesanai和A zucena基因型RL, RS和RT分根供氮的效应分别是全根的3.3, 14.0, 1.3, 3.8, 15.0, 9.8, 3.0, 7.3, 2.4倍。可以认为, 干旱和部分根系缺氮共同作用下, 缺氮可明显限制根系的发生发育。全部根系在受到适当干旱胁迫, 并供应一定氮素的情况下, 能诱导根系的发生发育。

[关键词] 水稻; 水肥效应; 根构型参数; 水肥交互作用; 基因型差异

[中图分类号] Q948.113; S511.062

[文献标识码] A

[文章编号] 1000-2782(2002)02-0001-05

如何提高土壤水分与氮素养分利用率, 是农业、生态、环境等各界共同关注的热点。利用遗传育种途径选育抗逆性强, 对水分、氮素高效利用的优良品种, 是目前解决资源日趋缺乏、环境急剧恶化的有效方法之一^[1]。充分挖掘植物根系的吸收能力, 是当前利用植物资源的研究热点之一。因为根系与植物养分和水分吸收利用效率有着密切的关系, 植物吸收土壤养分和水分的能力依赖于植物根系, 特别是根系的构型^[1~3]。由于根系生长发育受基因控制 and 环境因素的影响^[4,5], 所以可从植物根系入手, 研究植物的营养特性及其遗传变异。虽然目前国内外对氮素与根系的关系做了一些初步的研究, 但有关水氮互作对根构型影响的报道甚少。鉴于植物吸收利用土壤水分与养分有密切的协同作用^[6], 植物根系形态又是植物根构型的重要内容^[1], 本研究选用3个基因型水稻, 采用分根水培和PEG模拟干旱效应的方法, 研究水分胁迫、部分供氮及其交互作用对水稻根系形态、根构型参数的影响以及基因型差异, 以期选育优势根构型水稻, 提高养分水分利用效率提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试水稻为 IR1552(籼稻)、Tesanai-2(籼稻)、A zucena(粳稻)等3个基因型, 前两者为水稻品种, 后者为陆稻品种, 其根系形态不同。试验材料由浙江大学生物学院生物系提供。

1.2 全根和分根水培试验

1.2.1 试验方案 试验包括全根对照和分根处理。两者均采用裂区设计, 设干旱胁迫(以下用“d”表示)和正常(用“n”表示)两个主处理和低氮(N 40 mg/L, 用“+N”表示)、无氮(N 0 mg/L, 用“-N”表示)两个副处理。

1.2.2 供试材料与培养方法 营养液采用国际水稻所水稻水培营养液配方, 并略加修改, 以硝态氮为氮源。试验前配制成全氮营养液(N 40 mg/L)和无氮营养液(N 0 mg/L); 营养液中分别加入质量分数5% PEG-6000(polyethylene glycol 聚乙二醇)(相当于-105 Pa水势, 以模拟轻度干旱胁迫), 制成+N干旱胁迫营养液和-N干旱胁迫营养液。

* [收稿日期] 2001-11-07

[基金项目] 国家重点基础研究发展规划项目子专题(G199901170); 国家自然科学基金资助项目(39970420, 39870433); 中德国际合作项目; 广东省科技厅国际合作项目(C50208)

[作者简介] 樊小林(1958-), 男, 陕西三原人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事植物营养与肥料的研究。E-mail: xlfan@scau.edu.cn

供试根箱规格为 30 cm × 30 cm × 30 cm。根箱为中分左右两室分根根箱,两边为不同氮营养液处理。整个水培过程在昼、夜各 12 h,昼夜温度分别为 32, 22 ,相对湿度 80% 的培养室进行。水稻移栽前采用砂基育苗,待水稻抽出第一片真叶,长出 4~ 6 条侧根时,将水稻移栽于水培根箱中。把侧根平均分配在 N 0 mg/L 和 N 40 mg/L 营养液两侧。培养期间每天测定培养液酸度,2 d 调 1 次培养液酸度,使其 pH 保持在 4.8~ 5.0,第 7 天更换营养液;连续培养 14 d,即稻苗长出第 3 片真叶时分别收获各处理中的根系、地上部,并进行测试。全根培养者将整个根系培养于各氮素、干旱胁迫处理的营养液,同一条件下培养。

1.3 结果测定与数据分析

用蒸馏水小心冲洗根系,再用干净纱布和吸水纸吸干,分别称量每株根、苗鲜重。然后将根系放在质量分数 0.16% 中性红染色液中,浸泡 30 min 进行染色。然后用 SNAPSCAN 310 扫描仪和 W urzel 根系图像处理软件(德国 Kiel 大学研制的商业软件)定量测定各处理根长(RL)、表面积(RS)、分根数(RT)。同时取样测定地上部和根系干重。所得结果用 Microsoft Excel 和 SAS 进行方差分析、多重比较及相关分析等。

因素效应的计算公式如下^[7]:

供氮效应(+ N response)= [(d+ N - d- N)+ (n+ N - n- N)]/2

干旱效应(Drought response)= [(d+ N - n+ N)+ (d- N - n- N)]/2

交互效应(Interaction)= [(d+ N - n- N)- (n+ N - d- N)- (d- N - n- N)]/2

2 结果与分析

2.1 全根培养条件下水肥对水稻根系发育的效应

表 1 结果表明,水分和氮素胁迫对水稻根系发育有明显的影响。在正常条件下,无氮胁迫可诱导根系侧根发育,供试 3 个基因型的总根长增加了 7%~ 13%,分根数增加 7%~ 20%,但是根系表面积没有显著的变化。然而在干旱胁迫下,+ N 营养却诱导水稻根系侧根发育,3 个基因型的总根长增加了 16%~ 34%、根系表面积增加 4%~ 35%、分根数增加 12%~ 36%。另外,水氮交互处理明显影响水稻根冠比。首先,有无干旱胁迫,氮素营养抑制根系发育而有利于地上部发育,无氮诱导根系发育。其次,相比之下干旱胁迫加无氮诱导的作用更显著,表现在根冠比增加幅度大(27%~ 105%),而正常条件无氮下根冠比增加幅度较小(40%~ 82%) (图 1)。

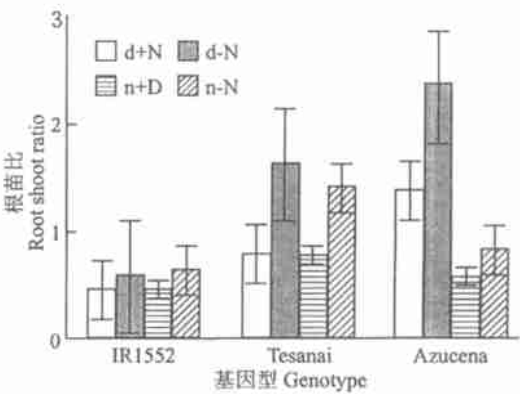


图 1 全根水培生物量根冠比
Fig 1 Root/shoot ratio of biomass in whole root aqua-cultivation system

表 1 全根培养条件下低氮诱导对根构型参数的影响

Table 1 Effect of N stress on root architecture indexes (RAI) in whole root cultivation system										
主处理 Treatment (T)	副处理 Sub T	总根长 RL			根表面积 RS			分根数 RT		
		IR1552	Tesanai	Azucena	IR1552	Tesanai	Azucena	IR1552	Tesanai	Azucena
无干旱胁迫 Normal(n)	N 40	5.43 b	7.09 b	5.44 b	3.7 a	5.7 a	4.2 a	4.377 b	5.256 b	3.663 b
	N 0	6.01 a	8.03 a	5.83 a	4.2 a	5.5 a	4.1 a	4.712 a	6.347 a	4.317 a
干旱胁迫 Drought(d)	N 40	5.38(a)	8.90(a)	10.62(a)	3.8(a)	6.2(a)	8.3(a)	3.425(a)	5.403(a)	5.910(a)
	N 0	4.03(b)	7.64(b)	7.97(b)	2.8(b)	5.9(b)	8.0(b)	2.527(b)	4.786(b)	4.570(b)

注: 数据为 5 个重复的平均值。同列小写字母不同表示无干旱胁迫下的差异显著; 同列括弧小写字母不同表示干旱胁迫下的差异显著。
Note: Each date in the table is the average of five duplicates. Different small letters and small letters in bracket in same column indicate significant differences under normal and drought stress respectively (Duncan test, P< 0.05).

2.2 分根培养条件下水肥对水稻根系发育的效应

表 2 结果显示,无论是在正常还是干旱胁迫条件下,部分根系供氮均诱导水稻侧根的发育。由表 2 可以看出,正常条件下,供氮侧根长增加 80%~

110%,表面积增加 60%~ 230%,分根数增加 70%~ 260%;干旱胁迫时,供氮侧根长则增加 50%~ 140%,表面积增加 60%~ 110%,分根数增加 70%~ 260%。与全根培养不同的是分根培养条件下,均

是氮素营养诱导根系的发育, 根构型参数, 即总根长、根系表面积、分根数在氮素的诱导下都明显增加, 而且增加的幅度和干旱胁迫、基因型有关。

表 2 分根培养条件下低氮诱导对根构型参数的影响

Table 2 Effect of N nutrition on root architecture indexes (RA I) in splitting-root cultivation system										
主处理 Treatment(T)	副处理 Sub T	总根长 RL			根表面积 RS			分根数 RT		
		IR 1552	Tesanai	A zucena	IR 1552	Tesanai	A zucena	IR 1552	Tesanai	A zucena
无干旱胁迫 Normal (n)	N 40 侧	2 52 a	4 94 a	3 26 a	1 9 a	6 9 a	3 9 a	1 792 6 a	3 599 0 a	2 281 6 a
	N 0 侧	1 31 b	2 36 b	1 80 b	1 1 b	2 1 b	1 5 b	881 8 b	994 8 b	1 325 6 b
干旱胁迫 Drought (d)	N 40 侧	2 54(a)	5 17(a)	2 96(a)	2 7(a)	5 8(a)	2 9(a)	1 286 2(a)	2 444 6(a)	1 475 2(a)
	N 0 侧	1 19(b)	3 27(b)	1 47(b)	1 6(b)	3 1(b)	1 4(b)	495 4(b)	1 593 2(b)	751 8(b)

注: 数据为 5 个重复的平均值。同列小写字母不同表示无干旱胁迫下的差异显著; 同列括弧中小写字母不同表示干旱胁迫下的差异显著。
Note: Each date in the table is the average of five duplicates Different small letters and small letters in bracket in same column indicate significant differences under normal and drought stress respectively (Duncan test, $P < 0.05$).

2 3 根系发育和根构型诱导的水、肥交互效应

根据表 1 和表 2 结果, 可以计算干旱、供氮两因子的效应^[7]。结果(表 3)表明, 在全根和分根试验下, 供氮和干旱胁迫的效应各不相同, 干旱胁迫的效应除少数外都为负效应, 而供氮除 Tesanai 的 RT 外均能明显增加根长、根表面积和分根数。特别是部分根系(分根)供氮, 更能显示氮肥的增效作用。分根试验 IR 1552、Tesanai 和 A zucena 各基因型根长(RL)、根表面积(RS)和分根数(RT)供氮的效应分别是全根的 3 3, 14 0, 1 3; 3 8, 15 0, 9 8; 3 0,

7. 3, 2 4 倍。可见部分根系供氮明显诱导根系的发生发育。
然而水肥(氮)诱导水稻根构型参数变化的交互作用结果(表 3)表明, 全根培养条件下干旱和供氮对供试水稻各基因型的根长(RL)、根表面积(RS)和分根数(RT)的交互效应均为正值, 即全部根系在受到适当干旱胁迫并供应一定氮素的情况下, 能诱导根系的发生发育。但是在部分根系供氮下, 水肥的交互效应为负, 即干旱和缺氮(另一部分根系)可限制根系的发生发育。

表 3 干旱胁迫和氮素营养对根长、根表面积和分根数的交互效应

Table 3 Interaction of drought stress and nitrogen supply on root length (RL), root surface area (RS) and root tips development (RT) under whole root culture (WRC) and splitting root culture (SRC) conditions							
观测项目 Items	基因型 Genotype	全根试验 Response under WRC			分根试验 Response under SRC		
		供氮 + N	干旱 Drought	交互效应 Interaction	供氮 + N	干旱 Drought	交互效应 Interaction
根长 RL	IR 1552	0 39	- 1 02	0 97	1 30	- 0 07	0 09
	Tesanai	0 16	0 71	1 10	2 24	0 57	- 0 34
	A zucena	1 13	3 66	1 52	1 48	- 0 32	0 02
根表面积 RS	IR 1552	0 25	- 0 65	0 75	0 95	0 65	0 15
	Tesanai	0 25	0 45	0 05	3 75	- 0 05	- 1 05
	A zucena	0 20	4 00	0 10	1 95	- 0 55	- 0 45
分根数 RT	IR 1552	281 5	- 1 568 5	616 5	850 8	- 446 4	- 60 0
	Tesanai	- 237 0	- 707 0	854 0	1 727 8	- 278 0	- 876 4
	A zucena	343 0	1 250 0	997 0	839 7	- 690 1	- 116 3

注: 数据为 5 个重复的平均值。 Note: Data listed are the average of five duplicates

2 4 水肥诱导根构型参数的基因型差异

表 1~ 3 的结果均说明, 各基因型水稻根系构型参数存在着一定的差异。表 4 是将每一基因型各处理的同一根构型参数求平均的统计结果, 表明 Tesanai 和 A zucena 之间的总根长、表面积和分根数差异未达到统计上的显著水平, 但这两个基因型根构型参数与 IR 1552 的均有明显差异。反映出 IR 1552 与 Tesanai 和 A zucena 在水分和养分的吸

收利用方面可能具有不同的遗传基因特性, 而后两者可能有某些相同的遗传基因特性。
对各基因型根系参数之间进行相关性分析(表 5)表明, 根系侧根总长度、根系总表面积和分根数两两之间均显示出极显著的正相关。同时, 这 3 项参数与根系生物量也都有极显著的正相关, 说明不同生长条件下水稻根系发育仍然受遗传特性控制。

表 4 水培条件下水稻根构型的基因型差异

Table 4 Effect of genotype on root morphology in aquaculture

基因型 Genotype	总根长/m RL	根表面积/ $\times 10^{-3} \text{m}^2$ RS	分根数 RT
IR1552	5.22 b	3.63 b	3760.42 c
Tesanai	7.91 a	5.80 a	5448.00 a
Azucena	7.47 a	6.17 a	4615.17 ab

注:表中数据为5个重复的平均值。同列不同小写字母表示差异显著。
Note: Data listed are the average of five duplicates; different letters indicate significant differences within each column (Duncan test, $P < 0.05$).

表 5 根系参数之间的相关性分析

Table 5 Correlation analysis between parameters of root

项目 Items	总根长 RL		根表面积 RS		分根数 RT		生物量 Biomass	
	d	n	d	n	d	n	d	n
总根长 RL	1	1	0.9872***	0.9933***	0.9763***	0.8587*	0.9883***	0.9961***
根表面积 RS	0.9750***	0.9933***	1	1	0.9790***	0.8897*	0.9972***	0.9691***
分根数 RT	0.9763***	0.8587*	0.9790***	0.8897*	1	1	0.9755***	0.8929*
生物量 Biomass	0.9883***	0.9961***	0.9972***	0.9691***	0.9755***	0.8929*	1	1

注(Note): * $0.01 < P < 0.05$, ** $0.01 < P < 0.001$, *** $0.001 < P < 0.0001$.

3 讨 论

根系生长对环境条件如干旱、养分亏缺或养分诱导等因素有着敏感的适应性变化,本试验着重研究干旱胁迫和氮素对不同基因型水稻根系形态学的诱导效应。结果发现,局部供应硝态氮可明显地诱导水稻侧根系发生发育,这与前人^[8,9]以拟南芥、玉米、大麦、小麦等作为供试材料得出的结果是一致的^[8~11],进一步证明了硝态氮对作物根系的诱导效应。但是其诱导效应和干旱胁迫与否及根系全部还是部分受诱导和胁迫密切相关(表1~3)。由试验结果可以肯定,全部根系受到适当干旱胁迫(5% PEG-6000, -105 Pa),并供应一定氮素的情况下,能诱导根系的发生发育。但是部分根系供氮下,不能同时进行干旱和缺氮(另一部分根系)处理,否则可明显限制根系的发生发育。这就是说,在生产中,如遇干旱胁迫,适当施用氮肥,有利于促进根系发育和吸收利用深层养分和水分,从而缓解干旱胁迫,这也就是水肥耦合的机理所在。

近年来,对于干旱胁迫诱导根系形态变化的机理,已经开展了较为深入的研究。目前认为,干旱胁迫对植物形态影响的本质在于降低了细胞的膨压,使细胞生长受到抑制,因此植株生长受到影响。但是干旱胁迫促进了根系的伸长,以便更多地吸收土壤中深层的水分,这可能是植物对于干旱胁迫的适应性反应^[8]。而本研究结果却表明,在干旱和氮素的共

同作用下,干旱的作用较小或为负值,而此时主要是氮素营养对根长、根表面积和分根数的发生发育起作用(表3)。研究结果肯定了水肥耦合效应研究中,水肥(氮素)两因子中肥起主导作用^[6]的结论。

关于 NO_3^- 对植物根系的影响,有关学者从解剖学、生理学和分子生物学方面进行了探讨^[9,12,13],研究的重点多在侧根的发育上。侧根的生长和发育包括表皮侧根原基的出现和活化,从而使得成熟的侧根继续地生长^[14]。有人发现,局部供 NO_3^- 能够使侧根的数目和根长增加,使得在养分富集的区域根系聚集,因而能够高效地利用养分^[9~11,15]。已有报道认为在侧根原基出现后的这一阶段中,侧根被高浓度的 NO_3^- 所抑制,而只有过了这一阶段 NO_3^- 才能够刺激侧根伸长^[8]。目前对硝态氮诱导根系发育的机理尚未明确,但是归纳起来有以下两种观点,Zhang^[13,16]认为,硝态氮本身作为一种信号而不是作为营养物质直接诱导了根系的发育;Sattelmacher^[17]认为,硝酸盐在根部同化,促使了根的发育。笔者认为,可能是硝酸盐诱导的饥饿信号导致碳水化合物定向运输和分配,但尚需进一步的试验验证。

水分、养分供应对根系发育随基因型不同有特别敏感的变化,但是对其机理还了解很少^[4]。本研究发现,Tesanai与IR1552、Azucena在水肥胁迫下根系发育有着明显的基因型差异,这种差异是来自于干旱胁迫效应还是由于供试水稻的根系构型并非同一类型所引起,对其机理尚待进一步研究和探讨。

[参考文献]

[1] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol, 1995, 109: 7- 13
© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

- [2] Eghball B, M aranville J W. Root development and nitrogen influx of corn genotype grown under combined drought and nitrogen stress [J]. *Agronomy Journal*, 1993, 85: 147- 152
- [3] Wiesler F, Horst W J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions[J]. *Plant and Soil*, 1994, 163: 267- 277.
- [4] Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients[J]. *New Phytol*, 1994, 127: 635- 674
- [5] Schiefelbein J W, Benfey P N. The development of plant root: new approaches to underground problem [J]. *Plant Cell*, 1994, 3: 1147- 1154
- [6] 汪德水, 和宪图, 张美荣, 等. 旱地土壤中的肥水激励机制[A]. 汪德水. 旱地农业肥水关系原理与调控技术[C]. 北京: 农业出版社, 1995 195- 203
- [7] 毛达如. 植物营养研究法[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1994 48- 49
- [8] Zhang Hanna, Andrea Jennings, Peter W B, et al Dual pathways for regulation of root branching by nitrate[J]. *Plant Biology*, 1999, 96: 6529- 6534
- [9] Granato T C, Rapper C D. Proliferation of maize roots in response to localized supply of nitrate[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1989, 40: 263- 275
- [10] Drew M C, Saker L R, Ashley T W. Nutrient supply and the growth of the seminal roots system in barley[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1973, 24: 1189- 2002
- [11] Hackett C. A method of applying nutrients locally to roots under controlled conditions and some morphological effect of locally applied nitrate on the branching of wheat roots[J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1972, 25: 1169- 1180
- [12] Laine P, Ourry J, Boucaud J, et al Effects of a localized supply of nitrate on NO_3^- uptake rate and growth of roots in *Lolium multiflorum* Lam. [J]. *Plant and Soil*, 1998, 202: 61- 67.
- [13] Zhang Hanna, Brian G F. An arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture[A]. Volume 279, number 5349 issue of 16 Jan 1998, 407- 409 The American Association for the Advancement of Science
- [14] Cheng J C, Seeley K A, Sung Z R. RML 1 and RML 2, arabidopsis genes required for cell proliferation at the root tip[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107: 365- 376
- [15] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant-root system. II. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant-species[J]. *New Phytologist*, 1991, 118(3): 383- 389
- [16] Zhang Hanna, Forde Brian G. Regulation of arabidopsis root development by nitrate availability[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(342): 51- 59
- [17] Sattelmacher B, Gerendas J, Thom s K, et al Interaction between root growth and mineral nutrition[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1993, 33: 63- 73

Effects of nitrogen fertilizer on parameters of rice (*Oryza sativa* L.) root architecture and their genotypic difference

FAN Xiao-lin¹, SHI Zheng-jun¹, WU Ping²

(1 Fertilizer and Balanced Fertilization Laboratory, College of Natural Resources and Environment Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2 College of Biology Science, Zhejiang University, Zhejiang, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Splitting root system and aquaculture was conducted to study the effects of drought stress and localized nitrogen (nitrate) supply on parameters of root architecture within three rice genotypes under drought stress (DS) simulated with 5% (w/w) of polyethylene glycol-6000 (PEG). Results showed that rice root morphology made an adaptive change responding to nitrogen supply and/or DS. In whole plant root culture, the parameters or morphological features such as total root length (RL), root and root tips (RT) were increased by 7% to 13% and 7% to 20% respectively induced by nitrogen deficiency under normal water condition. However, RL, total root surface area (RS) and RT induced by nitrogen under DS was increased by 16%~34%, 4%~35% and 12%~36% separately. In splitting root culture, RL, RS and RT of N supplying side was increased by 80%~110%, 60%~230% and 70%~260% under normal water circumstance, and by 50%~140%, 60%~110% and 70%~260% under DS. There was significant genotypic difference about the effect of N and DS on those parameters and interaction between N supply and drought stress. The effectiveness of N on RL, RS and RT for IR 1552, Tesanai and Azucena in splitting culture were 3.3, 14.0, 1.3, 3.8, 15.0, 9.8, 3.0, 7.3, 2.4 times of those in whole root culture respectively. Results showed that both DS and N deficiency affected root developing and growth.

Key words: rice (*Oryza sativa* L.); effect of water and nitrogen; parameters of root architecture; interaction between water and nitrogen; genotypic difference