不同硝响应型水稻品种苗期根系生长对增硝营养的响应*

宋文静 金晶晶 哈丽哈什 图尔迪 沈其荣 张亚丽 [1†]

（南京农业大学资源与环境科学学院，南京 210095）

摘 要 利用控制条件下的水培试验方法，研究了两种铵硝配比（NH_4^+/NO_3^-为 100/0 和 75/25)营养条件对 4 种不同硝响应型水稻品种苗期根系生长的影响。结果表明，在增硝营养（NH_4^+/NO_3^-为 75/25）条件下，不同水稻品种 NO_3^-的反应差异明显。与全 NH_4^+营养条件相比，增硝营养条件下对 NO_3^-强响应的水稻品种南光的根系干重和氮积累量显著增加，增幅达 50%和 79%；同时南光的根系总根长、总不定根长和总侧根长增幅均达到显著水平；不定根数、新根数和侧根数亦显著增加；平均不定根长和平均侧根长差异不显著；对硝弱响应型的水稻品种上海 97、辽粳和 Elio 在增硝营养培养下的根系不定根、新根和侧根的长度和数量差异均不显著。这表明增 NO_3^-营养仅仅促进了对 NO_3^-强响应型水稻南光根系的不定根和侧根的发生，进而促进根系对氮素的吸收，并没有促进不定根和侧根的伸长。从本试验的结果可推论，水稻根系对硝态氮的响应度强弱可能是水稻品种氮素效率差异性的因子之一。

关键词 水稻；增硝营养；根系

中图分类号 S511.2+2 **文献标识码** A

水稻是我国重要的粮食作物，其种植面积和产量是世界水稻种植面积和产量的 23%和 37%，同时稻谷产量占中国粮食总产的 44%[1]。传统条件下水稻在淹水条件下生长，水稻用水约占我国农业用水的 70%,我国农业用水占总用水量的 80%。水资源短缺已成当今全球面临的危机,推广水稻的节水灌溉（亦称为间歇淹水）是缓解我国水资源紧缺的重要途径之一。从完全淹水改为间歇淹水水稻的营养条件随之发生变化。淹水条件下硝化作用被抑制，使土壤中的铵态氮（NH_4^+-N）浓度大大增加，NH_4^+成为水稻田土壤氮（N）的主要存在形态[2-3]。间歇淹水条件下水稻根系通气条件改善[4]，肥料氮和土壤有机氮矿化释放出的 NH_4^+易被氧化成 NO_3^-，在这种情况下，水稻根系处于 NH_4^+、NO_3^-混合营养中。而且值得注意的是，即使在完全淹水条件下，水稻根系能分泌 O_2，这些 O_2能被土壤硝化微生物利用，从而将 NH_4^+氧化成 NO_3^-，在根表形成的 NO_3^-能立即被水稻吸收，因而通常从水稻田采集的土壤测到 NO_3^-数量极少[5]，但实际情况下，即便是完全淹水，水稻根系也是处于 NH_4^+、NO_3^-混合营养（亦称为增 NO_3^-营养）中。

与单一的 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养条件下水稻能获得更大的生物产量和经济产量，且氮利用率有所提高。水稻秧苗旱育总较水育更能获得高产，其公认的原因就是旱育水稻秧苗较水育有

* 国家自然科学基金项目（30771290）和国家大学生创新性实验计划（091030725）资助

† 通讯作者，E-mail: ylzhang@njau.edu.cn

作者简介：宋文静（1983-），男，甘肃人，博士研究生，主要研究方向为水稻氮素营养高效吸收。E-mail: 2009203032@njau.edu.cn

收稿日期：2010-03-17；收到修改稿日期：2010-06-17

更多、更发达的根系。根系的空间构型取决于侧根的数量和位置，因此侧根的发生和发育好坏直接影响着植物的生长状况。植物侧根的生长发育这一研究领域是国际上一个热点。有关 NO_3^-调控作物侧根生长机理的报道国内外主要集中在拟南芥、大麦和玉米等旱地作物上，这些研究结果[6-8]对进一步研究增 NO_3^-营养调控水稻侧根生长机理有重要的借鉴意义。王东升等[9]在增 NO_3^-营养（总氮浓度为 2.86 mmol L^{-1}，NH_4^+/ NO_3^-为 75/25）的条件下利用两室分根盒研究了不同氮效率和不同 NO_3^-响应度的水稻根系生长的响应特征。结果表明，与全 NH_4^+营养相比，氮高效- NO_3^-营养响应强的水稻品种南光在增 NO_3^-营养条件下的根系干重显著增加，增幅则高达 28%，根系形态随之发生变化，根系体积增加了 24%，且侧根数增幅达到显著水平；而氮低效- NO_3^-营养响应弱的水稻其根系对 NO_3^-营养的响应弱。但 NO_3^-营养对水稻根系形态变化的原因主要是由不定根还是侧根引起的，是促进了不定根和侧根发生还是伸长还不是很清楚。本文主要研究了不同氮形态（总氮浓度为 2.86 mmol L^{-1}）下 4 种不同 NO_3^-响应型水稻品种根系生长的形态特征，旨在阐明在不同氮形态下水稻根系的形态变化是由不定根、侧根的发生亦或伸长引起，也为进一步研究其对 NO_3^-响应生理机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 品种选择

根据 2003~2004 年 4 个试验点的大田试验结果筛选出对 NO_3^-响应强的水稻品种南光和 3 个响应弱的水稻品种（上海 97、辽粳和 Elio）(*Oryza sativa* L.), 其基本性状见表 1。

表 1 供试粳稻品种的主要特性

Table 1 Characteristics of the rice cultivars used in the experiments (N=180 kg hm^{-2})

品种 Cultivar	产地 Origin place	生育期 Growth duration (d)	单株分蘖数 Tillers per plant (No.)	株高 Plant height (cm)
南光 Nanguang	日本 Japan	163	7.3	108
上海 97 Shanghai 97	上海 Shanghai	161	5.8	102
辽粳 Liaojing	辽宁 Liaoning	158	6.5	98
Elio	意大利 Italy	157	3.4	96

1.2 植株培养

种子经 30%H_2O_2 消毒 30 min，催芽，然后播于盛有蛭石的育苗盘中生长。长至二叶一心时，选择地上部及根系大小形态均一致的幼苗，去种子后清水培养 1 d，然后移栽至 pH5.5 的国际水稻所（IRRI）修正营养液中，总氮浓度为 2.86 mmol L^{-1}，其中 NH_4^+/NO_3^-比例分别为 100/0 和 75/25。营养液中 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Na^+的浓度保持不变。其中 Fe 用 Fe(EDTA-Na_2)代替，加入硅酸钠以保持营养液中的 SiO_2 浓度为 120 mg kg^{-1}，加入浓度为 5.89 g kg^{-1} 的二氰胺作为硝化抑制剂。试验时每天换一次营养液，开始 2 d 用 1/2 浓度的营养液培养，然后用全浓度营养液培养。试验采用 500 ml 的塑料杯培养，每个塑料杯中定植 1 株秧苗，每个处理重复 3 次。

1.3 项目与测定

1.3.1 根系形态动态测定　在水稻长至 35 d 时采样，分别采用德国产的根系分析仪（Mac/WinRHIZO^{TM}s）测定总根系长和根体积，用尺子测出总不定根长，测定单位不定根长（1 cm）上的侧根数（≥0.5 mm）和不定根数，并计算出总侧根长(总侧根长=总根系长-总不定根长)。

1.3.2 干重及含氮量测定　当水稻在 3 个不同氮形态的营养液中生长至 35 d 时，分别采集地上部和根系，烘干至恒重后测定干重。样品粉碎磨细后经 H_2SO_4-H_2O_2 消化，用流动分析仪（型号 AA3）

测定氮浓度并计算氮积累量。

1.4 数据分析

数据采用 SPSS13.0 软件进行 ANVOA 方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 增 NO_3^-营养对不同水稻品种生物量和氮积累量的影响

由表 2 可看出，不同 NO_3^-响应型水稻品种的生物量对 NO_3^-反应差异显著。与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养（NH_4^+/NO_3^-为 75/25）条件下，对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的地上部和地下部生物量显著增加，增幅分别为 63%和 50%；与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养条件下，对 NO_3^-弱响应型水稻品种 Elio、上海 97 和辽粳的地上部和地下部生物量略有增加，但差异不显著。可见，与全 NH_4^+营养相比，增 NO_3^-营养对 NO_3^-响应强的水稻品种南光的生长有显著的促进作用，而对 NO_3^-响应弱的水稻品种上海 97、辽粳和 Elio 根系生物量没有显著促进作用。

从表 2 可看出,不同 NO_3^-响应型水稻品种的氮积累量对 NO_3^-反应差异显著。与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养条件下，对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系和地上部氮积累量均显著增加,增幅分别高达 79%和 102%,均呈极显著水平；与全 NH_4^+营养相比，在 NH_4^+/ NO_3^-为 75/25 的营养条件下，对 NO_3^-弱响应型水稻品种 Elio、上海 97 和辽粳根系和地上部氮累积量均无显著差异。

品种 Cultivar	NH_4^+/NO_3^-	生物量 Biomass production (g pot^{-1})		氮积累量 Nitrogen accumulation (mg pot^{-1})	
		地上部 Shoot	根系 Root	地上部 Shoot	根系 Root
南光	100/0	1.34±0.05b	0.26±0.02b	38.67±0.82b	4.95±0.19b
Nanguang	75/25	2.18±0.31a	0.39±0.05a	78.18±3.02a	8.86±0.32a
上海 97	100/0	1.77±0.14a	0.34±0.05a	62.36±4.44a	6.08±0.99a
Shanghai 97	75/25	1.83±0.50a	0.35±0.02a	63.02±11.33a	6.82±0.69a
辽粳	100/0	2.94±0.38a	0.38±0.05a	92.96±9.23b	7.51±0.38a
Liaojing	75/25	3.30±0.34a	0.45±0.07a	125.7±16.20a	7.99±0.33 a
Elio	100/0	5.72±0.33a	0.93±0.09a	182.4±4.40a	16.37±1.30a
	75/25	5.90±0.46a	0.95±0.03a	185.3±7.20a	17.74±0.10a

表 2 增 NO_3^-营养对不同水稻品种生物量的影响

Table 2 Effect of enhanced NO_3^- supply on biomass production of four different rice cultivars

注：表中数据为 3 个重复的平均值，不同小写字母表示同一品种在不同处理间在 0.05 水平上差异显著 Note: Each value was the average of three replicates; Different letters in same rice cultivar mean significant among treatments at 5% level

2.2 增 NO_3^-营养对不同水稻品种根系形态的影响

2.2.1 根系体积　从图 1 可见，与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养下，对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系体积极显著增加，增幅为 89%；而对 NO_3^-弱响应型水稻品种 Elio、上海 97 和辽粳的根系体积略有增加，但差异未达显著水平。可见由于根系体积的增大，可能会增加根系吸收养分的面积，进而促进生物量和氮积累量的增加。

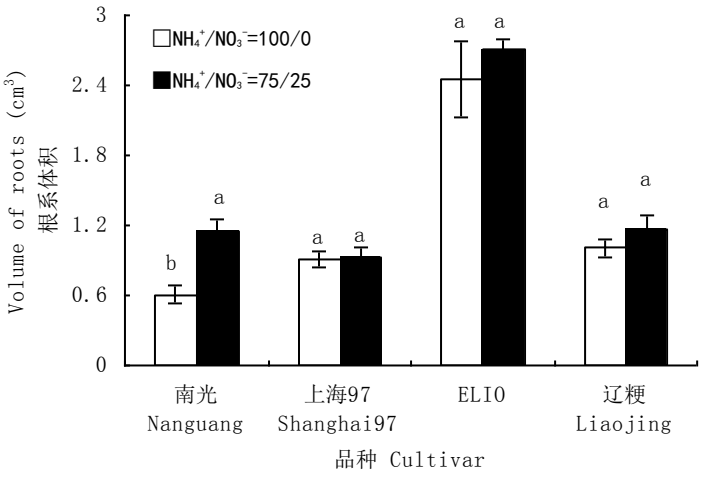

图 1 增 NO_3^-营养对不同水稻品种根系体积的影响

Fig. 1 Effect of enhanced NO_3^- nutrient supply on volume of rice roots of different rice varieties

2.2.2 根系长度　　从图 2 可以看出, 由于供氮形态的不同, 对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系总根长、总不定根长和总侧根长差异显著。与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养下，对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的总根长、总不定根长和总侧根长显著增加，增幅分别高达 32%、40%和 23%。对 NO_3^-弱响应型水稻品种上海 97 的总根长和总不定根长显著增加，增幅分别为 15%和 28%。表明增 NO_3^-营养促进了对 NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系中总不定根和总侧根长度的显著增加，从而促进了总根长的显著增加；增 NO_3^-营养促进了对 NO_3^-弱响应型水稻品种上海 97 总不定根长度的显著增加，从而促进了总根长的显著增加。与全 NH_4^+营养相比，在增 NO_3^-营养条件下，对 NO_3^-弱响应型水稻品种 Elio 和辽粳的根系总根长、总不定根长和总侧根长也有所增加, 但差异均不显著。由此可见，增 NO_3^-营养促进南光的根系总不定根和总侧根的伸长，进而促进总根长的增加。

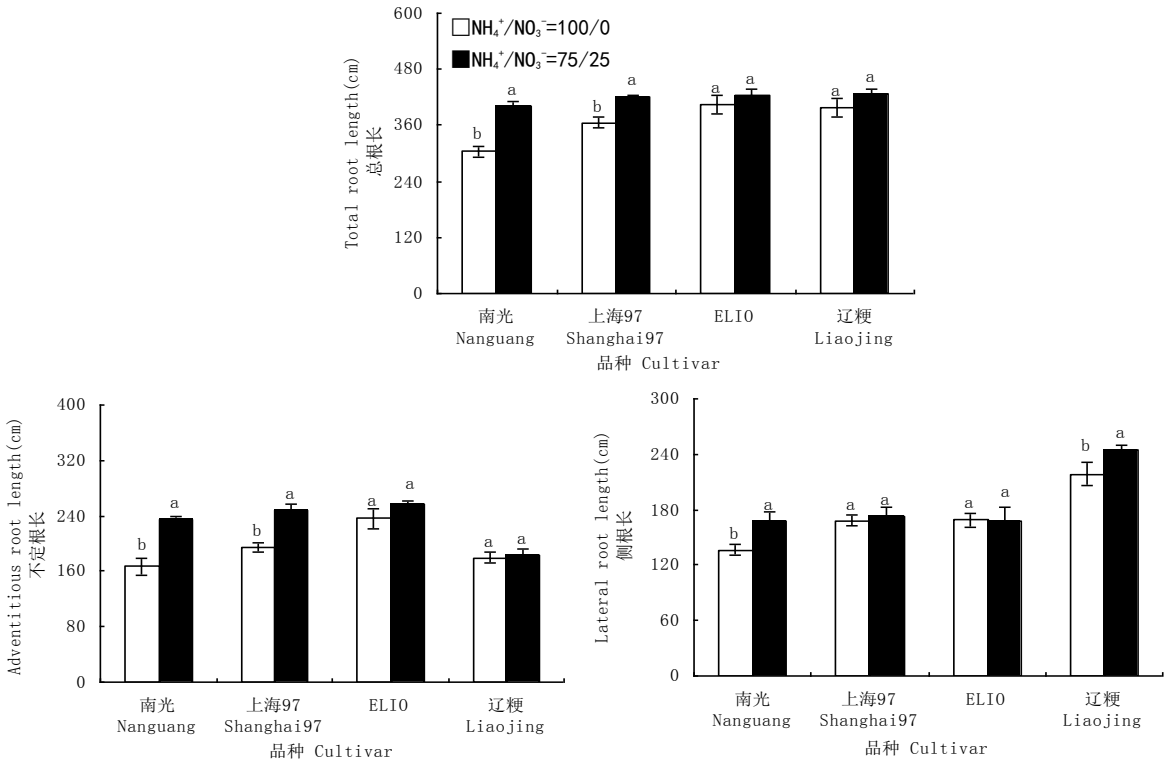

图 2 增 NO_3^-营养对不同水稻品种根系总根长、总不定根长和总侧根长的影响

Fig. 2 Effect of enhanced NO_3^- supply on total lengths of the roots, adventitious roots and lateral roots of different rice varieties

2.2.3 侧根和不定根发育　　从图3可看出，由于供氮形态的不同，对NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系不定根数、新根数差异显著。与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养条件下对NO_3^-强响应型水稻品种南光的根系不定根数、新根数显著增加，增幅分别高达29%和47%。表明增NO_3^-营养促进了不定根的发生。对NO_3^-弱响应型水稻品种Elio、上海97和辽粳的根系不定根数和新根数也略有所增加,但差异未达到显著水平。从图3还可看出，不同NO_3^-响应型水稻品种的侧根数对增NO_3^-营养的响应差异明显。与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养条件下，对NO_3^-强响应型水稻品种南光根系单位不定根长（1 cm）上的侧根数显著增加，增幅高达46％；与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养条件下对NO_3^-弱响应型水稻品种Elio、上海97和辽粳的侧根数略有增加，但差异并不明显。从图4可以看出，与全NH_4^+营养相比，在增NO_3^-营养条件下，不同NO_3^-响应型水稻品种南光和Elio的根系平均侧根长和平均不定根长均略有所增加，但未达到差异显著水平。由此可见，与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养促进了水稻南光根系侧根和不定根的发生，从而增加了总根长和根体积。

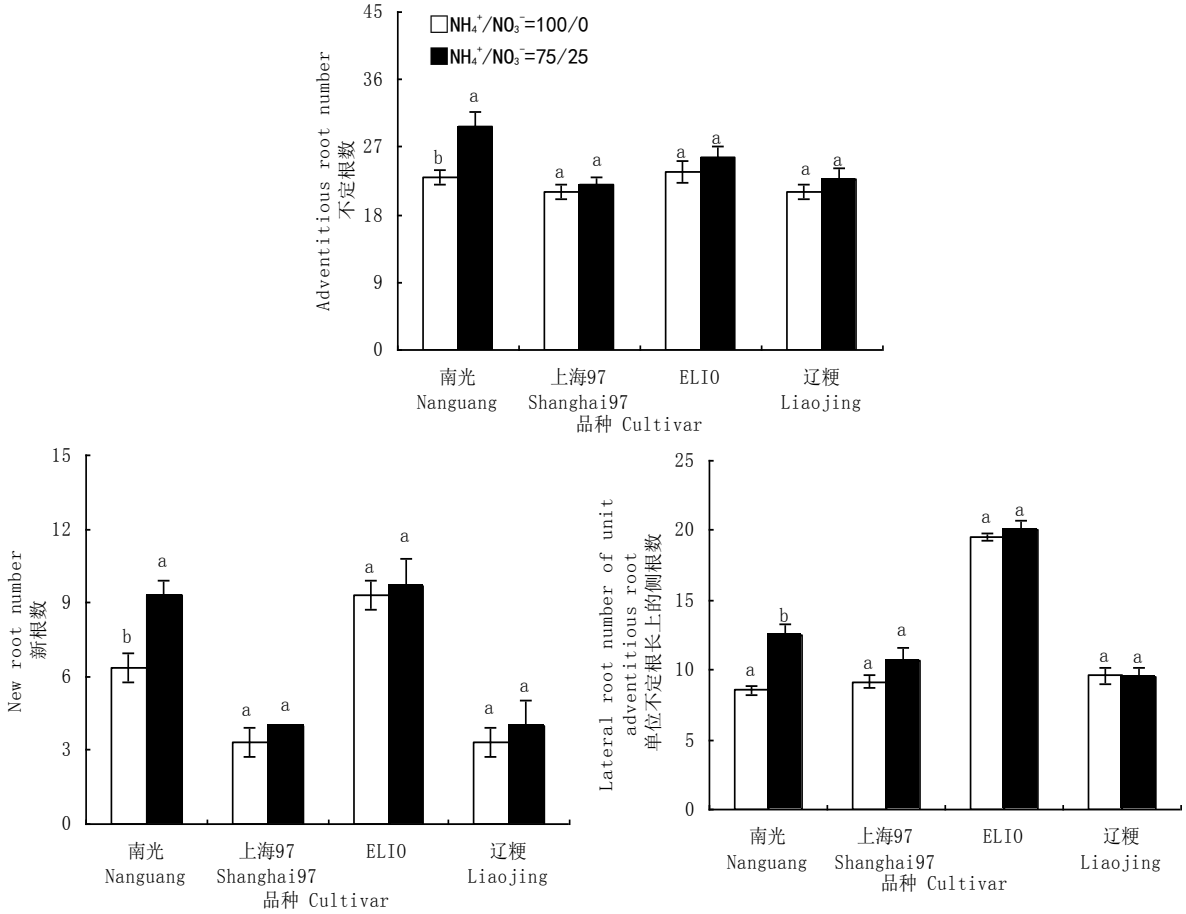

图3 增NO_3^-营养对不同水稻品种根系侧根数、新根数和不定根数的影响

Fig. 3 Effect of enhanced NO_3^- supply on number of lateral roots, adventitious roots and new roots of rice of different varieties

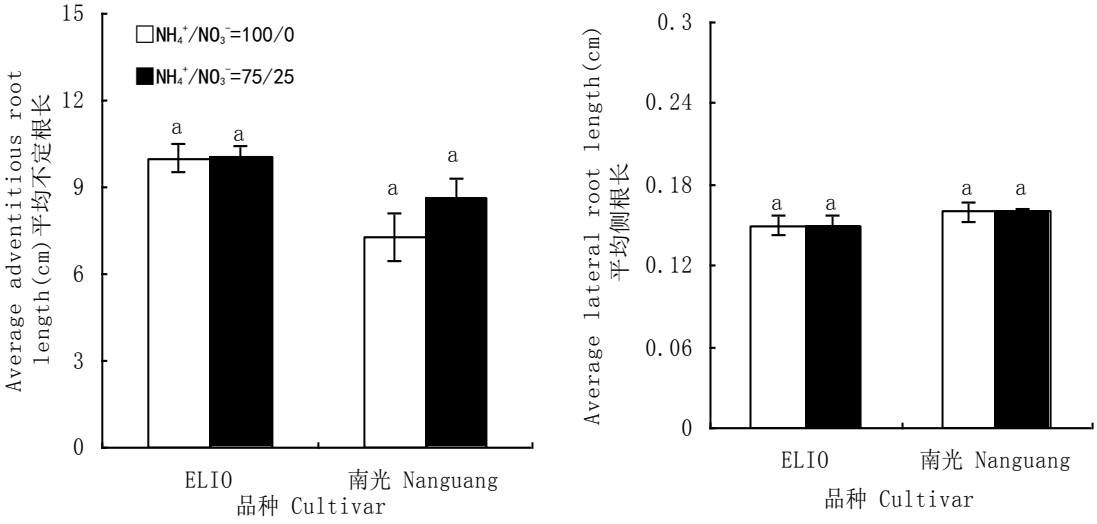

图 4 增 NO_3^-营养对不同水稻品种平均不定根长和平均侧根长的影响

Fig. 4 Effect of enhanced NO_3^- supply on average length of lateral roots and adventitious roots of rice of different varieties

3 讨 论

早在二十世纪六、七十年代，人们就发现水稻对NO_3^-的吸收和利用与对NH_4^+一样容易[10-11]。与单一的NH_4^+营养相比，在增NO_3^-营养下水稻能获得更大的生物产量和经济产量，且氮利用率有所提高[16-18]。段英华等[12]研究了不同NH_4^+/NO_3^-配比（NH_4^+/NO_3^-分别为100/0、75/25、50/50和25/75）营养条件下对8种不同氮素利用效率水稻苗期生长的影响。结果表明: 不同水稻品种对 NO_3^-的反应不同。与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养（NH_4^+/NO_3^-为75/25）促进水稻对氮的吸收，使其在苗期、分蘖盛期、齐穗期和成熟期对氮的吸收量平均增加了36％，进而显著促进水稻的生长。张亚丽等[1]研究了在不同NH_4^+/NO_3^-配比条件下（总氮浓度为2.86 mmol L^{-1}）40个水稻品种对NH_4^+、NO_3^-的响应，结果表明：不同基因型水稻根系的生长对增NO_3^-营养的反应存在较大的差异。根据不同水稻品种对增NO_3^-营养的响应程度将水稻分为NO_3^-强响应型、NO_3^-中度响应型和NO_3^-弱响应型[14]。在本试验条件下，从表2可看出，对NO_3^-强响应型水稻品种南光的植株干重和氮积累量均在增NO_3^-营养下明显增加，说明增NO_3^-营养较全NH_4^+营养更能促进氮的吸收和植株生长，而对NO_3^-弱响应型水稻品种上海97、辽粳和Elio的生长无显著影响。表明对NO_3^-的响应度较强的水稻在增NO_3^-营养下促进了氮吸收。

氮对根系形态、生长及其在介质中分布的影响是所有矿质营养中最大的[15]。增NO_3^-营养可以促进作物根系的生长[9]。张亚丽等[1]发现，在增NO_3^-营养下，水稻(五叶一心)根系干重较全NH_4^+营养下高20%~40%，主要表现在有更多的侧根发生。Wang等[9]的分根实验结果也表明，生长在NO_3^-营养下的水稻侧根较缺NO_3^-营养下水稻侧根生长的好。从图1和图2可看出，与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养促进了对NO_3^-响应强的水稻品种南光的根系体积和总根长。水稻根系总根长等于总侧根长和总不定根长之和。从图2还可看出，与全NH_4^+营养相比，在增NO_3^-营养下，对NO_3^-强响应型水稻品种南光的不定根长和侧根长显著增加，这表明增NO_3^-营养促进了南光不定根和侧根总长度的增加，从而促进了总根长的增加。从图3和图4可看出，对NO_3^-强响应型水稻品种南光在不同处理下的不定根长和侧根长的差异主要来源于不定根数目和平均不定根长上的侧根数目的差异。综上所述，与全NH_4^+营养相比，增NO_3^-营养促进了水稻品种南光根系侧根和不定根的发生，从而增加其根体积和总根长。

参 考 文 献

[1] 张亚丽, 段英华, 沈其荣. 水稻对硝态氮响应的生理指标筛选. 土壤学报, 2004, 41(4): 571-576. Zhang Y L, Duan Y H, Shen Q R. Screning of physiological indices for response of rice to nitrate (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2004, 41(4):78-82

[2] Arth I, Frenzel P, Conrad R. Denitrification coupled to nitrification in the rhizosphere of rice soil. Biology and Biochemistry, 1998,30: 509-515

[3] Kronzucker H J, Kirk G J D, Siddiqi M Y, et al. Effects of hypoxia on NH_4^+ flux in rice roots: Kinetics and compartmental analysis. Plant Physiology, 1998, 116: 581-587

[4] 崔国贤, 沈其荣, 崔国清, 等. 水稻旱作及对旱作环境的适应性研究进展. 作物研究, 2001(3): 70-73. Cui G X, Shen Q R , Cui G Q, et al. Upland rice and upland adaptability research(In Chinese). Crop Research, 2001(3): 70-73

[5] Wiesler F, Horst W J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field condition. Plant and Soil, 1994, 163(6):267-277

[6] Duan Y H, Zhang Y L, Shen Q R, et al. Growth, nitrogen absorption, and assimilation with rice using nitrate at different growth stages . Pedosphere, 2006, 16(6): 707-717

[7] Wang X B, Wu P, Hu B, et al. Effect of nitrate on the growth of lateral root and nitrogen absorption in rice. Acta Bot Sin, 2002, 44(6): 678-683

[8] 毛达如. 植物营养研究方法. 北京:北京农业大学出版社,1994.Mao D R. The methods of plant nutrition research (In Chinese). Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1994

[9] 王东升, 张亚丽，段英华. 不同氮效率水稻品种增硝营养下根系生长的响应特征. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(4):585-590. Wang D S, Zhang Y L, Duan Y H. Response of growth of rice genotypes with different N use efficiency to enhanced nitrate nutrition(In Chinese). Plant Nutrition and Fertilizer Science，2007,13(4):585-590

[10] Yamasaki T, Seino K. Use of nitrate fertilizer for the cultivation of paddy rice. Part Ⅰ. About the physiological character of rice seedlings supplied with nitrate as sources of nitrogen. J Sci Soil Manure Jpn, 1965, 36: 153-158

[11] Fried M, Zsoldos F, Vose P B. Characterizing the $NO_3^-$and NH_4^+uptake process of rice roots by use of N^{15} labelled NO_3^- and NH_4^+. Plant Physiol, 1965, 18: 313-320

[12] 段英华, 张亚丽, 王松伟. 铵硝比(NH_4^+/NO_3^-)对不同氮素利用效率水稻的生理效应. 南京农业大学学报, 2007, 30(3): 73-77. Duan Y H, Zhang Y L, Wang S W. Effect of NH_4^+ to NO_3^- ratio (NH_4^+/NO_3^-) on biological characteristics of rice with different nitrogen use efficiency(In Chinese). Journal of Nanjing Agricultural University, 2007, 30(3): 73-77

[13] 张亚丽. 水稻氮效率基因型差异评价与氮高效机理研究. 南京：南京农业大学资源与环境科学学院, 2006.Zhang Y L. Genotypic differences in grain yields and nitrogen use efficiency in rice cultivars(In Chinese). Nanjing: College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, 2006

[14] Sattelmacher B, Thoms K. Morphology and physiology of the seminal root system of young maize (*Zea mays* L.) as influenced by a locally restricted nitrate supply. Zeitschrift für Pflanzenrnahrung und Bodenkunde, 1995, 158(5): 493-497

[15] Scheible W R, Gonzalez F A, Lauerer M, et al. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. Plant Cell, 1997, 9: 783-798

[16] Lea P L. Alternative route for nitrogen in higher plants. Nature,1974, 251: 614-616

[17] Lea P L. Nitrogen metabolism of plant. New York: Oxford University Press, 1992: 153-186

[18] Granato T C, Raper C D. Proliferation of maize roots in response to localized supply of nitrate. J Exper Bot, 1989, 40: 263-275

Response of rice plants different in response to nitrate to enhanced nitrate supply in root growth at the seedling stage

Song Wenjing Jin Jingjing Ha Lihashe Tu Erdi Shen Qirong Zhang Yali[1†]

(*College of Resources and Environmental Sciences*, *Nanjing Agricultural University*, *Nanjing* 210095, *China*)

Abstract Nitrogen is one of the most important nutrients affecting production of cereal crops. Evidence available shows that although nitrate (NO_3^-) enhances growth of rice, the crop prefers ammonium (NH_4^+) to NO_3^-. A hydroponic experiment was carried out to study effects of two NH_4^+/NO_3^- ratio (100/0 and 75/25) on response of rice different in responsivility to nitrate in root growth at the seedling stage. Four rice genotypes were tested, i.e. Nanguang, Elio (low in NO_3^- responsivity), Shanghai-97 (low in nitrate responsivity) and Liaojing (low in nitrate responsivity). Compared to supply of sole NH_4^+, enhanced NO_3^- supply increased root biomass and nitrogen accumulation of Nanguang (high in NO_3^- responsivity) by 50% and 79%,respectively, and the total length and number of roots, adventitious roots and lateral roots of the plant increased significantly, however, the mean length of adventitious and lateral roots did not vary much. No such significant effects were observed on other three genotypes of rice. It is clearly indicated that enhanced NO_3^- nutrient stimulates emergence of adventitious and lateral roots only, but does not promote their elongation. From the findings it is inferred that responsivity of rice to NO_3^- in root development differs with the genotype and is one of the factors that affect nitrogen use efficiency by rice.

Key words Rice; Enhanced NO_3^- nutrient; Root