

DOI: 10. 11766/trxb201401290057

低氮胁迫下水稻根系的发生及生长素的响应^{*}

孙虎威¹ 王文亮² 刘尚俊¹ 侯蒙蒙¹ 谢天宁¹ 梁志浩¹ 樊亚男¹ 张亚丽^{1†}

(1 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

(2 河南农业大学资源与环境学院, 郑州 450002)

摘要 采用水培实验,研究了 5 个氮(N)浓度下(0.01 ~ 5 mmol L⁻¹)水稻的生物量、体内氮浓度、根系发育、体内生长素浓度以及生长素外流蛋白 *OsPIN* 家族基因的表达情况。结果表明,与正常供氮水平(2.5 mmol L⁻¹)相比,低氮(0.01 mmol L⁻¹)胁迫下水稻根冠比增加 28%,地上部全氮浓度降低约 20%,根系全氮浓度降低约 33%,种子根长度增加 25%,种子根上的侧根密度降低 26%,倒一叶中的生长素含量增加 140%,而根茎结合处和根系的生长素浓度分别下降 22% 和 60%;RT-PCR 的结果表明,低氮(0.01 mmol L⁻¹)胁迫下水稻根系中 *OsPIN1a-b*、*OsPIN2*、*OsPIN5a-b* 和 *OsPIN9* 基因表达显著下调;而外源生长素 α -萘乙酸(NAA)和生长素极性运输抑制剂 1-萘氨甲酰苯甲酸(NPA)的施加均能影响到水稻种子根长和种子根上的侧根密度。由此推论,低氮胁迫下水稻体内生长素从倒一叶到根系极性运输减少是水稻根系对低氮胁迫响应的生理机制之一。

关键词 水稻;氮胁迫;根系;生长素

中图分类号 S511.2*2 **文献标识码** A

植物的生长发育需要多种营养元素,而氮素(N)尤为重要,一般植物的含氮量约占植物干重的 0.3%~5%^[1]。由于植物生长发育对氮需求量较大,因此氮缺乏是限制植物生长的主要因素之一。氮供应缺乏可以导致植物根冠比增加,但其对植物根系形态的影响远较对根系生物量的影响要复杂。根系作为植物吸收氮的主要器官,其形态和生理特性的适应性变化是植物高效利用氮的重要物质基础^[2]。氮胁迫下,植物通过改变根系形态和结构来适应外界环境。Tian 等^[3]的研究表明,在氮供应水平低的条件下,玉米的主胚根和轴根的伸长受到促进,根长度显著增加,这一特性有利于扩展整体根系所占据的空间,从而提高土壤中氮的空间有效性。

植物根系的生长不但受到外界养分供应的影响,同时还受到体内激素水平的影响。研究表明,生长素在植物根系生长发育过程中有着极其重要的作用^[4],生长素的合成和极性运输对于植物主根

的伸长和侧根的发生均有重要的调节作用^[5]。提高内源生长素含量的突变体可以促进主根和侧根的数量,生长素抗性突变体如 *axr1*、*aux1* 以及 *axr4* 的侧根数量将减少。植物根系的发生对低氮胁迫的响应与体内生长素水平的变化密切相关^[6]。而生长素主要在地上部合成,通过极性运输到根系,从而调节根系的发生,生长素的极性运输主要是由外流运输蛋白 *PIN* 家族的不对称分布决定的^[7]。

如上所述,氮对植物根系生长和形态有着非常重要的作用。目前研究氮对根系的影响主要集中在旱地植物如拟南芥、玉米和大麦等,而在水稻中的研究则相对较少,且氮胁迫对水稻根系的发生和伸长以及对根系中生长素浓度的影响也不清楚。本试验首先对 5 个氮浓度处理下水稻根系的响应进行研究,然后分析了 0.01 mmol L⁻¹ 和 2.5 mmol L⁻¹ 氮浓度下水稻植株生长素的浓度以及生长素外流蛋白 *OsPIN* 家族基因的表达,旨在揭示水稻根系发生对低氮胁迫的响应机制。

* 国家自然科学基金项目(31071846,31172022)、江苏省研究生科研创新计划项目(CXLX13_280)和 SRT 项目(1313A04)资助

† 通讯作者,E-mail: ylzhang@njau.edu.cn

作者简介:孙虎威(1986—),男,河南郑州人,博士研究生,主要研究方向为水稻氮素营养高效吸收。E-mail: 2010103166@njau.edu.cn

收稿日期:2014-01-29;收到修改稿日期:2014-05-11

1 材料与方 法

1.1 试验设计

供试水稻品种为日本晴。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。设置 5 个氮浓度处理 (0.01、0.2、1、2.5 和 5 $mmol L^{-1}$), 每个处理 3 个重复, 每个重复采集 5 株水稻。其中 Fe^{2+} 用 $Fe(EDTA-Na_2)$ 代替, 加入 Na_2SiO_4 以保持营养液中的 SiO_2 浓度为 $120 mg kg^{-1}$, 试验时每天换一次营养液, 培养 3 周后收获植株。

外源生长素 α -萘乙酸 (NAA) 和生长素运输抑制剂 1-萘基甲酰苯甲酸 (NPA) 的处理: 水稻移栽后, 分别在营养液中施加外源生长素 NAA ($10 nmol L^{-1}$), 在根茎结合处施加生长素极性运输抑制剂 NPA ($5 \mu mol L^{-1}$ NPA 用二甲基亚砷溶解后加入 1% 琼脂溶液, 吸取 1 ml 琼脂溶液直接涂于水稻的根茎结合处), 培养 3 周后观察根系形态变化。

1.2 样品采集与分析

氮浓度测定: 采集水稻的地上部和根系, 烘干后磨碎样品, $H_2SO_4 - H_2O_2$ 法消煮后用流动分析仪 (型号为 AA3) 测定氮浓度。

根形态分析: 用刻度尺测量种子根长度, 肉眼数出种子根上的侧根数 ($\geq 0.5 mm$), 计算出种子根上的侧根密度 (侧根密度 = 侧根数/种子根长)。

生长素测定: 采集根、根茎结合处和倒一叶在液氮下快速研磨至粉末, 加入 80% 甲醇浸提过夜, 离心转移上清液, 真空旋转蒸发后用等体积石油醚萃取, 收集在小瓶中, 调节 pH 至 8.5, 加 0.2 g 聚乙烯吡咯烷酮 (PVP), 振荡 30 min, 然后用 0.45 μm 滤膜过滤。调节 pH 至 3.0, 乙酸乙酯萃取后真空旋转蒸发浓缩, 纯化的样品再用反相色谱柱分析生长素含量^[8]。

OsPIN 家族基因表达: 低氮 ($0.01 mmol L^{-1}$) 和正常供氮 ($2.5 mmol L^{-1}$) 处理另取样品冻存于液氮中, 保存在 $-80^\circ C$ 冰箱, 用于 RNA 的提取。采用 Trizol 法提取 RNA, cDNA 合成采用 Fermentas 公司的反转录试剂盒, 以反转录模板直接进行 *PIN* 家族基因表达^[8]。各基因的相对表达水平是通过 BandScan

软件灰度值扫描计算出来的。*OsPIN* 家族基因引物序列见表 1。

表 1 *OsPIN* 家族基因的 RT-PCR 引物序列
Table 1 RT-PCR Primer sequence of *OsPIN* family gene

基因 Gene	引物序列 Primer sequence (5' - 3')
<i>OsPIN1a</i>	F: TCATCTGGTCGCTCGTCTGC R: CGAACGTCGCCACCTTGTTTC
<i>OsPIN1b</i>	F: TGCACCCTAGCATTCTCAGCA R: CCTCCTCCCAAATTCTACTT
<i>OsPIN1c</i>	F: TCGCACGGGACGCAGTCA R: CCCGTCCTTCTCGTTCTTGTTTC
<i>OsPIN2</i>	F: CAACACCTACTCCAGCCTC R: TGGACCACTCAAGAACCTC
<i>OsPIN5a</i>	F: TGGCGGATCTTCACGAGG R: CCGACGACAAGCGAGTTG
<i>OsPIN5b</i>	F: GGGCAGCAGGAGAGGGTGATAG R: GAATCGGCAGAGATCAATGT
<i>OsPIN9</i>	F: GATACAAGATAGCGTCTCTCTC R: ATGATGTCTGCGTGGACCT
<i>OsActin</i>	F: CAACACCCCTGCTATGTACG R: CATCACCAGAGTCCAACACAAA

1.3 数据处理

数据采用 SPSS10 软件进行 ANVOA 方差分析和多重比较, 文中的数据表示为平均值 \pm 标准差。

2 结 果

2.1 不同氮浓度处理下水稻地上部和根系的生物量和根冠比

从表 2 可看出, 当供氮浓度从 $5 mmol L^{-1}$ 降低至 $0.2 mmol L^{-1}$ 时, 水稻地上部生物量并未显著降低, 当供氮浓度降低至 $0.01 mmol L^{-1}$ 时, 水稻地上部生物量显著降低; 与 $2.5 mmol L^{-1}$ 氮处理 (正常供氮) 相比, $0.01 mmol L^{-1}$ 氮 (低氮) 处理下水稻地上部生物量降幅约为 29%。而根系干物质重随着供氮浓度的降低降幅并不明显。从图 1 还可看出, 随着供氮浓度的降低, 水稻植株的根冠比随之发生变化, 与正常供氮处理相比, 低氮处理下水稻根冠比增加了约 28%, 差异达到显著水平。

表 2 不同氮浓度下水稻地上部、根系的干量及根冠比

Table 2 Dry weight of the shoot and root and the ratio of root /shoot in rice plant relative to different N concentrations

氮浓度 N concentration (mmol L ⁻¹)	地上部干重 Shoot dry weight (mg plant ⁻¹)	根系干重 Root dry weight (mg plant ⁻¹)	根冠比 Root / Shoot ratio
0.01	170 + 30b	44 + 7a	0.262 + 0.003a
0.2	230 + 30a	52 + 7a	0.228 + 0.003b
1	231 + 27a	51 + 7a	0.221 + 0.006b
2.5	236 + 33a	47 + 4a	0.204 + 0.028b
5	220 + 25a	44 + 8a	0.198 + 0.019b

注:同一列中不同字母表示处理间在 5% 水平上差异显著。下同 Note: Different letters indicate significant difference at 5% level between treatments. The same below

2.2 不同氮浓度处理下水稻地上部和根系的全氮浓度

从图 1 可看出,当供氮浓度从 5 mmol L⁻¹降至 0.2 mmol L⁻¹时,水稻地上部全氮浓度并未显著降低,当供氮浓度降低至 0.01 mmol L⁻¹时,水稻地上部全氮浓度显著降低;与正常供氮处理(2.5 mmol L⁻¹)相比,低氮(0.01 mmol L⁻¹)处理下水稻地上部全氮浓度降幅约为 20%。而根系全氮浓度随着供氮浓度的降低而降低。与正常供氮处理(2.5 mmol L⁻¹)相比,0.2 mmol L⁻¹和 0.01 mmol L⁻¹氮处理下水稻根系全氮浓度降幅分别为 15% 和 33%,差异达到显著水平。

2.3 不同氮浓度处理对水稻种子根长和种子根上的侧根密度的影响

从图 2 可看出,随着供氮浓度的降低,水稻种子根长随之增加。与正常供氮处理相比,低氮处理下水稻种子根长的增幅为 25%,差异达到显著水平。从图 2 还可看出,随着氮浓度的降低,水稻种子根上

侧根密度呈现出先增加后降低的趋势,在氮浓度为 1 mmol L⁻¹和 2.5 mmol L⁻¹时,种子根上的侧根密度达到最大。与正常供氮(2.5 mmol L⁻¹)处理相比,低氮(0.01 mmol L⁻¹)处理下水稻种子根上的侧根密度减少了 26%,差异均达到显著水平。

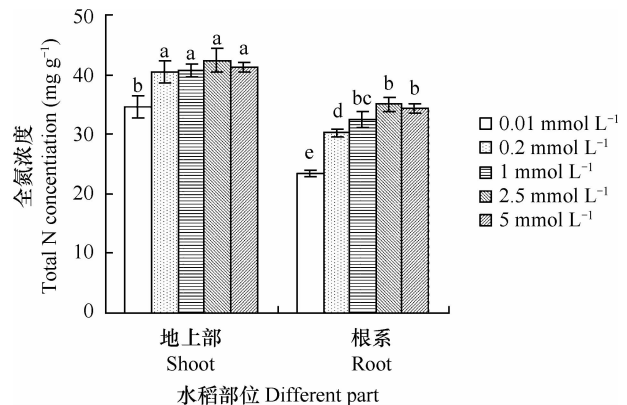


图 1 不同氮浓度处理下水稻地上部、根系的全氮浓度
Fig. 1 Total N concentration in the shoot and the root of rice relative to different N concentrations

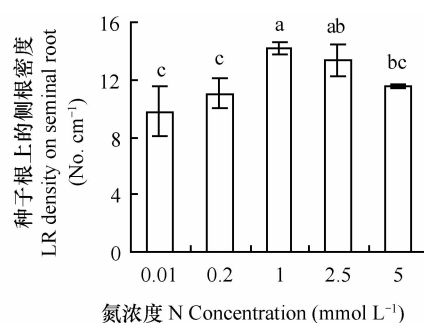
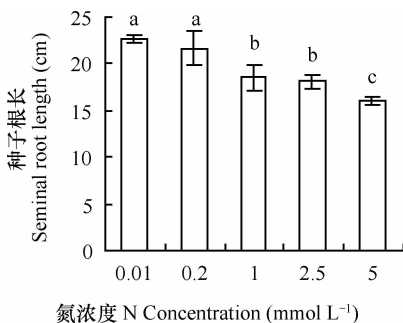


图 2 不同氮浓度下水稻种子根长和种子根上的侧根密度

Fig. 2 Seminal root length and lateral root density on seminal root of the rice plant relative to different N concentrations

2.4 两个氮浓度处理下生长素浓度及其生长素外流蛋白 OsPIN 家族基因的表达

从图 3 可看出,随着供氮浓度的降低,水稻体内

的生长素浓度发生显著变化。与正常供氮(2.5 mmol L⁻¹)处理相比,低氮(0.01 mmol L⁻¹)处理下水稻植株倒一叶的生长素浓度显著增加,增幅为

140%, 差异达显著水平; 与正常供氮 (2.5 mmol L^{-1}) 处理相比, 低氮 (0.01 mmol L^{-1}) 处理下水稻植株根茎结合处和根系中的生长素浓度则随着供氮浓度的降低而降低, 降幅分别为 22% 和 60%, 差异均达到显著水平。这表明低氮胁迫可能抑制了水稻体内生长素从倒一叶向根系的极性运输。

为了揭示低氮胁迫下水稻根系中生长素浓度

降低的分子机制, 通过 RT-PCR 研究了两个氮浓度处理下水稻根系中生长素外流蛋白 *OsPIN* 家族基因的表达。从图 4 可看出, 不同氮浓度处理下水稻生长素外流蛋白 *OsPIN* 家族基因的表达差异明显。与正常供氮处理相比, 在低氮处理下, 除 *OsPIN1c* 的表达上调外, *OsPIN1a-b*、*OsPIN2*、*OsPIN5a-b* 和 *OsPIN9* 的基因表达均下调, 且差异均到显著水平。

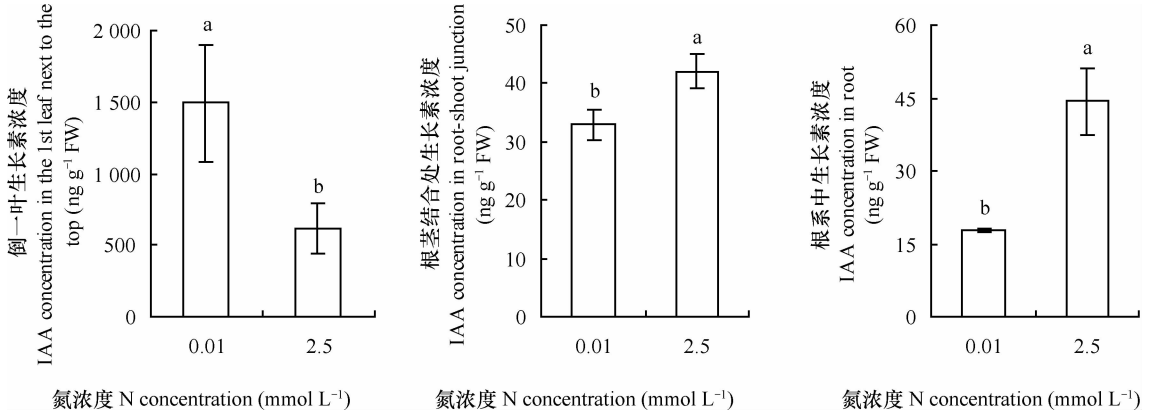


图 3 两个氮浓度处理下水稻的根、根茎结合处和倒一叶的生长素浓度

Fig. 3 IAA concentrations in the root, root-shoot junction and the 1st leaf next to the top in the rice plant under two N concentrations

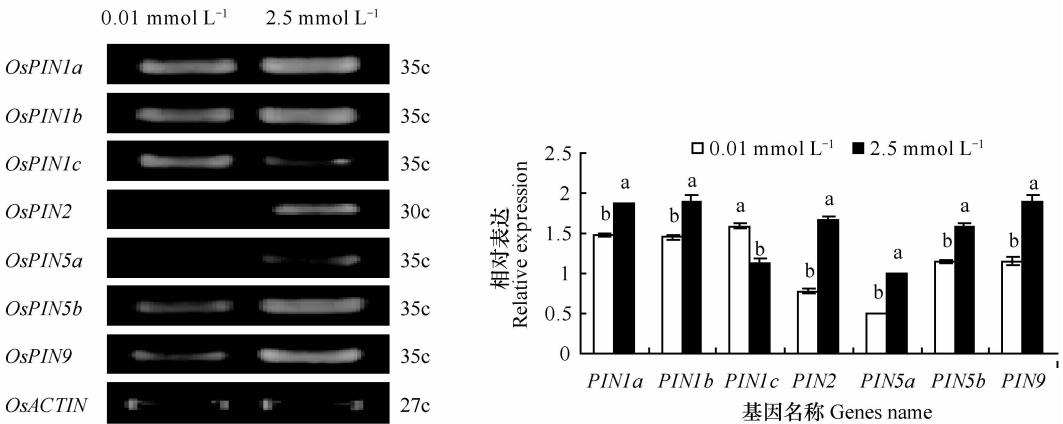


图 4 水稻根系中生长素外流蛋白 *OsPIN* 家族基因的表达

Fig. 4 Relative expression of *OsPIN* family gene in the auxin outflowing protein in rice root

2.5 施加外源生长素 NAA 和生长素极性运输抑制剂 NPA 对水稻根系的影响

从图 5 可看出, 与不施加外源生长素 NAA 相比, 在低氮处理下施加外源生长素 NAA 可以降低水稻种子根长度, 同时可以增加种子根上的侧根密度, 差异均达到显著水平; 而在正常供氮条件下施加外源生长素 NAA 后水稻的种子根长和种子根上的侧根密度并未发生明显的变化。与不施加生长素运输抑制剂 NPA 相比, 在正常供氮处理下施加生长素运输抑制剂 NPA 可以增加水稻种子根长度, 同

时降低种子根上的侧根密度, 差异达到显著水平, 而低氮处理下施加生长素运输抑制剂 NPA 后水稻的种子根长没有发生明显的变化, 而种子根上的侧根密度有所下降。

3 讨论

根系是植物吸收养分的主要器官, 其形态在很大程度上决定植物从土壤中吸收养分的能力。低氮胁迫下, 植物体内蛋白合成受阻, 导致蛋白合酶的

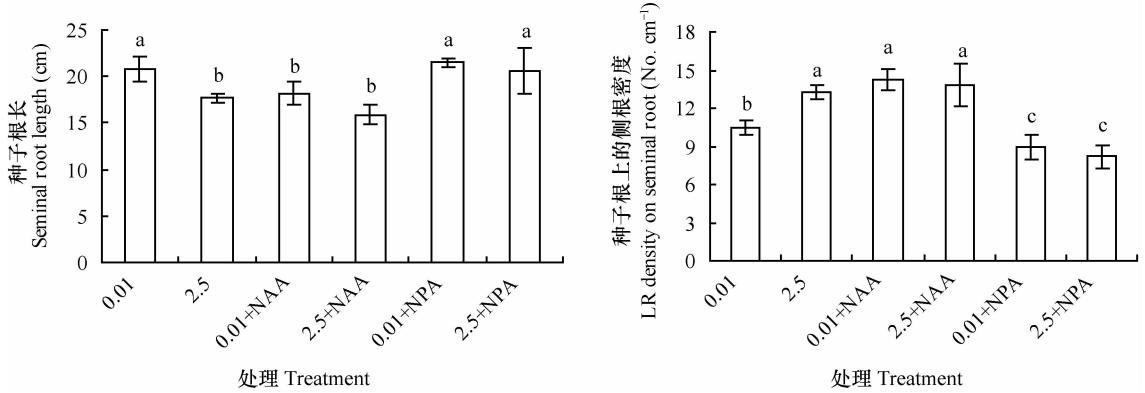


图5 两个氮浓度处理下施加 NAA 和 NPA 对水稻种子根长度和种子根上侧根密度的影响

Fig. 5 Effects of application of NAA and NPA on growth of seminal root and lateral root of rice under two N concentrations (mmol L^{-1})

数量下降,同时叶绿体的结构遭到破坏,导致叶片黄化,由于细胞分裂减慢,导致地上部生长受阻而显得矮小^[1]。低氮胁迫下,植物地上部合成的碳水化合物以糖和淀粉的形式在叶片中积累,同时加强向韧皮部的装载和向根系的运输,最终导致根系中累积大量的淀粉^[9],这可能是植物在低氮胁迫下植物根冠比变大的主要原因。在本研究条件下,随着供氮浓度降低,水稻地上部干质量在低氮(0.01 mmol L^{-1})胁迫下明显下降,而根系干质量则没有明显变化,正是由于地上部干质量降低显著而导致水稻的根冠比增加,Cai等^[9]的结果表明,低氮胁迫下水稻体内的淀粉和蔗糖含量增加,这与拟南芥等双子叶植物的研究结果一致。但低氮胁迫下不同植物种类根系的生长发育差异较大。在拟南芥中的研究表明,低氮胁迫下主根不变^[10]或者变短^[11-12],侧根密度增加,侧根变长。而水稻的根系形态变化与拟南芥明显不同,赵学强和施卫明^[13]的结果表明,在对水稻供应硝酸铵作为氮源时,随着氮浓度的降低,水稻的总根长、总根表面积、总根体积明显增加。在本试验中,随着供氮浓度的降低,低氮胁迫下水稻的种子根长度明显长于正常供氮处理,同时水稻的侧根密度小于正常供氮处理。

生长素主要在植株幼嫩部位合成,能够影响细胞的伸长。大量试验证明,不同氮浓度的供应能够影响到植物体内生长素从地上部往根系的运输。Liu等^[14]同位素的结果表明,低氮胁迫促进了玉米体内生长素从地上部向根系的运输。在本试验条件下,与正常供氮处理相比,低氮胁迫下水稻倒一叶中生长素浓度显著增高,而根茎结合处和根系中的生长素浓度则显著下降,说明低氮胁迫下水稻减少了生长素从倒一叶向根茎结合处和根系中的极

性运输。生长素外流运输蛋白 *PIN* 的不对称分布决定了生长素的极性运输^[7]。在本试验中,与正常供氮处理相比,低氮处理下根系中 *OsPIN1a-b*、*OsPIN2*、*OsPIN5a-b* 和 *OsPIN9* 的表达显著下调,这可能是低氮胁迫下水稻根系中生长素浓度减小的原因,而水稻和玉米在低氮条件下生长素运输情况相反,这可能是由于不同物种对低氮胁迫的响应机制不同导致的。

植株的主根和侧根的发生和伸长均对生长素很敏感,而生长素是刺激还是抑制根系的生长主要取决于生长素的浓度^[15]。研究表明,随着外源生长素 IAA 和 IBA 施加量的增加,水稻种子根的长度逐渐变短^[16-17]。同时,外源生长素的施加还能够促进侧根的发生^[18],Reed等^[19]研究发现,在根茎结合处加入生长素运输剂 NPA 后,拟南芥的侧根数量和密度下降;而在低于使用 NPA 的部位再施用 IAA 又能恢复侧根生长。研究表明,在不同养分条件下,植物根系发育与生长素的变化密切相关^[20]。在本试验中,与正常供氮施加外源生长素 NAA 相比,低氮处理对外源生长素 NAA 的敏感性较强,而正常供氮在施加外源生长素 NAA 后水稻的种子根长和种子根上的侧根密度并未发生明显的变化,说明由于正常供氮条件下根系的生长素浓度较高,从而减小了对外源生长素 NAA 的敏感性。与低氮处理施加生长素运输抑制剂 NPA 相比,正常供氮处理对施加生长素运输抑制剂 NPA 的响应较强,而低氮处理在施加生长素运输抑制剂 NPA 后水稻的种子根长未发生显著变化,种子根上的侧根密度变化较小,说明低氮条件下由于根系中生长素浓度较低,从而减小了对生长素运输抑制剂 NPA 的响应。

4 结 论

低氮胁迫下,水稻地上部和根系的全氮浓度降低,根冠比增加;水稻种子根长度增加,种子根上的侧根密度降低;低氮胁迫下生长素由地上部向根系的运输显著降低,施加外源生长素和极性运输抑制剂的研究结果表明生长素参与了水稻根系对低氮胁迫的响应。

参 考 文 献

- [1] 陆景陵. 植物营养学:上册. 第2版. 北京:北京农业大学出版社, 2003: 23—34. Lu J L. Plant nutrition: 1st volume (In Chinese). 2nd ed. Beijing: China Agricultural University Press, 2003: 23—34
- [2] Lynch J. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology*, 1995, 109 (1): 7—13
- [3] Tian Q Y, Chen F J, Zhang F S, et al. Possible involvement of cytokinin in nitrate-mediated root growth in maize. *Plant and Soil*, 2005, 277(1/2): 185—196
- [4] Muraro D, Byrne H, King J, et al. The role of auxin and cytokinin signalling in specifying the root architecture of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Theoretical Biology*, 2013, 317: 71—86
- [5] Aloni R, Aloni E, Langhans M, et al. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: Regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of Botany*, 2006, 97(5): 883—893
- [6] Tian Q Y, Chen F J, Liu J X, et al. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165 (9): 942—951
- [7] Dharmasiri S, Swarup R, Mockaitis K, et al. AXR4 is required for localization of the auxin influx facilitator AUX1. *Science*, 2006, 312(5777): 1218—1220
- [8] Song W J, Sun H W, Li J, et al. Auxin distribution is differentially affected by nitrate in roots of two rice cultivars differing in responsiveness to nitrogen nutrients. *Annals of Botany*, 2013, 112 (7): 1383—1393
- [9] Cai J, Chen L, Qu H Y, et al. Alteration of nutrient allocation and transporter genes expression in rice under N, P, K, and Mg deficiencies. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(3): 939—946
- [10] Zhang H M, Forde B G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998, 279(5349): 407—409
- [11] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, et al. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2002, 29(6): 751—760
- [12] Benjamin D G, Ricardo F H G, Swetlana F, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies. *Plant Physiology*, 2013, 163(1): 161—179
- [13] 赵学强, 施卫明. 水稻根系生长对不同氮形态响应的动态变化. *土壤*, 2007, 39(5): 766—771. Zhao X Q, Shi W M. Dynamic responses of rice in root growth to different NH_4^+ and NO_3^- supply (In Chinese). *Soils*, 2007, 39(5): 766—771
- [14] Liu J X, An X, Cheng L, et al. Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. *Annals of Botany*, 2010, 106(6): 1019—1026
- [15] Evans M L, Ishikawa H, Estelle M A. Responses of *Arabidopsis* roots to auxin studied with high temporal resolution: Comparison of wild type and auxin-response mutants. *Planta*, 1994, 194 (2): 215—222
- [16] Chen Y H, Kao C H. Calcium is involved in nitric oxide- and auxin-induced lateral root formation in rice. *Protoplasma*, 2012, 249(1): 187—195
- [17] Shen C J, Wang S K, Zhang S N, et al. OsARF16, a transcription factor, is required for auxin and phosphate starvation response in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(3): 607—620
- [18] Bao J, Chen F J, Gu R L, et al. Lateral root development of two *Arabidopsis* auxin transport mutants, *aux1-7* and *eir1-1*, in response to nitrate supplies. *Plant Science*, 2007, 173(4): 417—425
- [19] Reed R C, Brady S R, Muday G K. Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1369—1378
- [20] Rubio V, Bustos R, Irigoyen M L, et al. Plant hormones and nutrient signalling. *Plant Molecular Biology*, 2009, 69(4): 361—373

FORMATION OF RICE ROOT REGULATED BY NITROGEN DEFICIENCY

Sun Huwei¹ Wang Wenliang² Liu Shangjun¹ Hou Mengmeng¹ Xie Tianning¹
Liang Zhihao¹ Fan Yanan¹ Zhang Yali^{1†}

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

(2 College of Resources and Environmental Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract The ability of plants to sense available nutrients in the soil and to respond accordingly is of fundamental importance for their adaptation to the environment. The plasticity of root in development in response to nitrogen (N) deficiency is vital, as N is a major nutrient essential for plant growth and development. Changes in root morphology under the stress of N deficiency are complex and vary with experimental conditions and plant species. Little attention has been paid to root growth under the stress of N deficiency, possibly because of the inconsistent response of primary root in length to N deprivation depending on plant age and N concentration supplied. Thus root morphology in rice under the stress of N deficiency has not yet been characterized in detail. Root formation is regulated by both environmental conditions and intrinsic factors. Auxins play a key role in rice plants establishing and developing root morphology. Few studies have evaluated the role of auxins in regulating root growth under low N conditions. To what extent, if any, auxin transport in rice roots is regulated by N deficiency remains unclear. In this paper, a hydroponic media experiment was carried out on N concentration regulating auxin transport and relationship between root formation and transport and distribution of auxins in rice.

In this study, biomass, N concentration, seminal root length and lateral root density (LR density) of rice plants and auxin concentration in the plant and relative expression of *OsPIN family genes* of auxin outflowing protein were investigated relative to N concentration (0.01, 0.2, 1, 2.5 and 5 mmol L⁻¹) in hydroponic media. Comparison of the plants under two N concentrations (0.01 and 2.5 mmol L⁻¹) reveals that the ratio of root to shoot increased significantly with decreasing N concentration, partly resulting from decline of the plant root in biomass relative to shoot. However, compared with the plants under normal N concentration (2.5 mmol L⁻¹), the plants under low N concentration (0.01 mmol L⁻¹) were 33% lower in root N concentration, 25% longer in length of seminal root and 26% lower in lateral roots density. Besides, the latter were 140% higher in auxin concentration in the 1st leaf from the top but 22% and 60% lower, respectively, in the root-shoot junction and the root, indicating that N deficiency probably resulted in inhibition of auxin polar transport from the shoot to root. RT-PCR analysis shows that the relative expression of *OsPIN1a-b*, *OsPIN2*, *OsPIN5a-b* and *OsPIN9* markedly decreased in rice root of the plants under the stress of low N concentration as compared with their respective one in the plants under normal N concentration. Application of exogenous 1-Naphthaleneacetic acid (NAA), to plants under the stress of low N concentration inhibited growth of their seminal root in length, but stimulated growth of their lateral roots on seminal root in density to form a root system structure similar to that of the plants under normal N concentration, while application of N-1-naphthylphthalamic acid (NPA), a kind of auxin transport inhibitor to plants under normal N concentration stimulated growth of their seminal in length, but inhibited growth of their lateral root density on seminal root to form a root system structure similar to that of the plants under the stress of low N concentration. It could, therefore, be concluded that the inhibition of polar transport of auxin from the first leaf next to the top down to root in the plant by N deficiency was one of the physiological mechanisms of the response of rice roots to the stress of N deficiency.

Key words Rice; Nitrogen stress; Root; Auxin

(责任编辑:卢萍)