



水稻氮素吸收利用与根系特征相互关系的研究进展

齐晓丽, 刘磊, 崔克辉*

华中农业大学植物科学技术学院, 作物遗传改良全国重点实验室, 农业农村部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 武汉430070

*通信作者(cuikeshui@mail.hzau.edu.cn)

摘要: 水稻(*Oryza sativa*)根系在氮素吸收和利用过程中起重要作用。本文介绍了水稻氮素吸收和同化过程及根系特征, 综述了水稻根系特征对氮素吸收的影响和氮素供应对根系特征的调控, 从氮肥吸收利用、根系特征与氮肥互作的角度讨论了今后水稻根系研究的发展方向, 以期为提高水稻氮素吸收利用效率提供理论基础, 为氮素高效吸收利用水稻新品种选育工作提供新思路。

关键词: 水稻; 根系形态特征; 氮素吸收利用; 氮素同化

Research advance on nitrogen uptake and utilization in rice and its relationships with root characteristics

QI Xiaoli, LIU Lei, CUI Kehui*

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the Yangtze River of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

*Corresponding author (cuikeshui@mail.hzau.edu.cn)

Abstract: The rice root system plays an important role in the nitrogen uptake and utilization. In this article, we introduced the process of nitrogen uptake and assimilation and root characteristics in rice, and summarized the effect of root characteristics on nitrogen absorption and the regulation of nitrogen supply on root characteristics. The further research directions were discussed in terms of nitrogen uptake and utilization, root characteristics and nitrogen fertilizer interaction. This review may provide theoretical consideration for improving nitrogen uptake and utilization efficiency, and provide new insights for developing rice cultivars with high nitrogen efficiency.

Key words: rice; root characteristics; nitrogen uptake and utilization; nitrogen assimilation

作物根系特征与氮素和水分吸收与利用密切相关。由于根系分布在土壤中, 根系相关研究相对滞后。基于根系对植物土壤资源利用和生长发育的重要性, Lynch等(2022)指出21世纪科学家们应更多关注根系。本文介绍了水稻氮素吸收和同化过程, 综述了水稻根系特征对氮素吸收的影响和氮素供应对根系特征的调控。

1 水稻氮素吸收和同化过程

根表皮细胞的铵跨膜转运主要由铵转运蛋白(AMT)家族基因编码的铵转运蛋白所介导, 膜上钾离子通道、水通道蛋白也能介导铵转运, 但二者不

收稿 2023-11-03 修定 2024-03-01
资助 国家自然科学基金(31671598)。

是主要途径(Hao等2020)。*AMT1*编码高亲和力铵转运蛋白, *AMT2*编码低亲和力铵转运蛋白(Hao等2020)。*OsAMT1;1*贡献了25%的根系铵吸收并介导铵从根系向地上部转运(Bao等2015), 过表达*OsAMT1;1*促进铵吸收并提高水稻产量(Li等2016), 敲除*OsAMT1;1*降低铵吸收(Ranathunge等2014)。研究表明水稻根系对铵的吸收需要*OsAMT1;1*、*OsAMT1;2*和*OsAMT1;3*三个*OsAMT1*成员间的协同作用, 同时敲除这三个基因导致铵吸收减少95%(Konishi和Ma 2021)。

作物根系吸收硝酸盐涉及至少四种转运系统, 即组成型高亲和转运蛋白、硝酸盐诱导高亲和转运蛋白、组成型低亲和转运蛋白以及硝酸盐诱导低亲和转运蛋白(Wei等2018b)。目前已鉴定出*NRT1*和*NRT2*两个硝酸盐转运蛋白基因家族, *NRT2*家族编码高亲和力的硝酸盐转运蛋白, 而*NRT1*家族编码具有双亲和力或低亲和力的硝酸盐转运蛋白(You等2022)。*NRT1.1B*在籼稻和粳稻之间出现了分化, 籼稻*NRT1.1B*等位基因的变异有助于增强水稻硝酸盐吸收和向地上部运输(Hu等2015)。水稻中存在5种*NRT2* (*OsNRT2.1*、*OsNRT2.2*、*OsNRT2.3a*、*OsNRT2.3b*和*OsNRT2.4*), 这5种*NRT2*与其伴侣蛋白*NAR2.1*和*NAR2.2*共同组成了高亲和力硝态氮转运系统(Wei等2018b)。*OsNRT2.3b*过表达时水稻生长和氮素利用效率显著提高(Fan等2016)。*OsNRT2.4*在水稻根系生长、氮代谢中发挥作用, 敲除该基因的植株在低硝态氮供应下根生长受抑制(Souza等2022)。*NAR2.1*在水稻根系硝态氮响应和吸收中起关键作用, 其与两个胍水解酶*NIT2*和*NIT1*相互作用, 将吡啶乙腈水解为吡啶乙酸, 从而促进根系生长与氮吸收(Song等2020)。

Sathee等(2021)研究发现, 在盐胁迫下氮吸收效率高的水稻品种具有高的硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(glutamate synthase, GS)、谷氨酸合酶(glutamine synthetase, GOGAT)以及谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)活性和籽粒产量。Gao等(2019)发现, 籼稻中*OsNR2*等位基因的变异导致其NR活性和硝态氮同化效率比粳稻高。作物根系可直接将所吸收的 NH_4^+ 通过GS-GOGAT循环同化为有机氮(Gu和Yang 2022)。

低氮诱导水稻*OsGS1;1*表达增加, 从而提高氮利用效率和籽粒产量形成(Liu等2022b)。此外, *OsGS1;1*参与氮同化过程之外也调控水稻根系质体发育和碳代谢平衡, 而*OsGS1;2*则调控水稻植株的氨基酸平衡(Kusano等2020)。铵态氮充足条件下水稻氨基酸转运蛋白6 (ATL6)基因*OsATL6*瞬时大量表达, 过量的谷氨酰胺被暂时储存在根液泡中, 同时*OsGS1;2*和*OsNADH-GOGAT1*也大量表达, 从而促进铵同化高效进行; 铵态氮亏缺时, 储存在液泡的谷氨酰胺转移至细胞质进而通过木质部运输至地上部, 供地上部利用(Ogasawara等2021)。水稻根系氮转运与同化过程关键基因见表1, 水稻根系氮吸收和同化关键过程如图1所示。

2 根系特征及其对氮素吸收的影响

根系形态特征(如根系分布、根系大小、侧根、根直径、根中柱直径等)和根结构特征(如根系木质化和栓质化以及皮层特征等)显著影响氮素的吸收和运输过程。根系特征形成的调控基因及其功能见表2。

2.1 根形态对氮素吸收的影响

根系深扎有利于植株氮素吸收, 适当减少浅根和增加深根是育种学家改良根构型和建立理想根系的一个重要方向(Lynch等2022)。浅根水稻IR64与导入*DRO1*基因的深根近等基因系总根长没有显著差异, 但*DRO1*能调控根生长角度促进根系向深层土壤生长, 导致深根近等基因系的深层根系更多, 进而提高根系对氮素和水分的吸收(Chen等2022)。通过转录组分析发现深根系水稻品种的根系能量代谢比浅根系品种高, ATP产生速度快, 这些特点可能有利于深根的氮素吸收(Lou等2017)。Liao等(2022)调查了220个水稻品种根系特征与产量, 发现籽粒产量与深根占比呈正相关。另外, 也有研究发现增密模式下水稻植株能更有效地利用根部土壤空间, 形成根部边际效应, 提高水稻群体根干重、根表面积和根系活力, 从而提高有效穗数并增加产量(董立强等2023)。*OsRNR10*是第10号染色体上根构型响应氮素的调控因子, 与籼稻相比, 粳稻中*RNR10*高水平积累导致根系氮响应能力下降, 氮肥利用效率降低; 敲除粳稻中的*RNR10*

表1 水稻根系氮转运与同化过程关键基因及功能

Table 1 Key genes involved in nitrogen transport and assimilation in rice root and their functions

过程	基因	表达部位	功能	参考文献
NH ₄ ⁺ 转运	<i>OsAMT1;1</i>	根表皮和中柱	高表达利于铵吸收,提高氮素吸收利用率	Li等2016; Konishi和Ma 2021; Bao等2015
	<i>OsAMT1;2</i>	根伸长区、表皮、厚壁组织、内皮层和中柱		Bao等2015; Beier等2018
	<i>OsAMT1;3</i>	种子根和侧根根尖		Bao等2015
NO ₃ ⁻ 转运	<i>OsNRT1.1B</i>	根	调控水稻籼粳亚种间的氮素利用效率 高亲和力和硝酸盐转运蛋白 高亲和力和硝酸盐转运蛋白,高表达提高氮素吸收效率 氮同化作用主要基因,影响根系质体的发育和碳代谢 主要影响氨基酸代谢	Hu等2015
	<i>OsNAR2.1</i>	主根和侧根		Song等2020
	<i>OsNAR2.2</i>	初级根和侧根		Xu等2020
NH ₄ ⁺ 同化	<i>OsGS1;1</i>	根		Kusano等2020
	<i>OsGS1;2</i>	根表皮		Kusano等2020

基因可以改良粳稻的根构型,提高硝态氮吸收能力和产量(Huang等2023)。因此,合理的根系分布有利于提高水稻氮素吸收和产量。

大小合适的根系有利于氮素吸收。Chen等(2020)发现在中、低氮条件下,超级杂交稻利用大根系吸收的氮素比常规稻更多。Wei等(2018a)发现亚种间超级杂交稻具有更大的根系,其氮素吸收和利用能力比常规粳型超级稻更强。然而, Liu等(2023)发现,与氮肥敏感性品种相比,氮肥不敏感品种要获得同样的产量需要更大的根系,而开花期剪去氮肥不敏感品种1/10和1/8的根系时,氮素吸收能力和产量均未降低,这表明获取相同氮素并不需要太大的根系,根系存在冗余现象。20世纪90年代育成的玉米(*Zea mays*)品种与50到70年代品种相比,植株根系总量减少但根系深扎,植株深层土壤养分的吸收能力提高(肖万欣等2022)。小根系水稻品种在低氮下氮素利用效率高,这可能与这些小根系品种生育后期根系活力高、活跃吸收面积大有关(刘立军等2014)。因此,适当减少根系冗余、构建大小合适的根系是提高水稻氮素吸收的有效途径。

侧根起源于主根中柱鞘细胞侧根原基,侧根的生成增加了氮素吸收面积;另一方面,在侧根生成部位,主根内、外皮层木栓质层被打破,减少了氮素跨越内外皮层的阻力(Pélissier等2021)。根毛是根成熟区表皮细胞的管状突出,可增大根系吸收面积,且形成根毛所需的碳氮成本较低(张咏梅等2022)。因此,增加水稻根毛长度和密度是提高氮吸收效率的重要途径(Colombi等2022)。植物激素如油菜素内酯、乙烯等能调控侧根和根毛生长进而调控氮吸收(Li等2022a)。植物激素主要通过调控根毛相关基因的表达来调控根毛生长发育,这些基因包括*WEREWOLF*、*GLABRA2*、*Caprice*和*HAIR DEFECTIVE6* (Li等2022a)。近年来克隆了多个参与侧根和根毛发育和调控的基因,如调控侧根生长发育的基因*CRL1~5*和*LRT1~2*,调控根毛形成和生长的基因*OsRHL1*、*OsCSLD1*、*OsSRH1*和*OsSRH3*等(丁仕林等2019)。因此,可以通过基因调控等手段研究侧根和根毛特征与氮素吸收利用的关系。

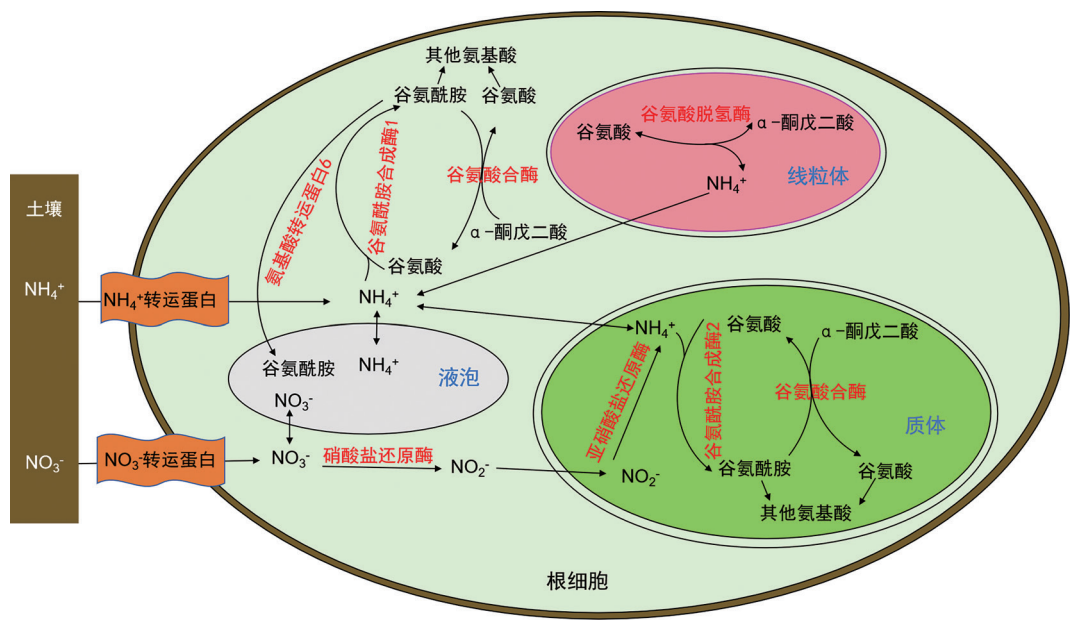


图1 水稻根系氮吸收和同化过程的主要途径

Fig. 1 The key pathways involved in nitrogen uptake and assimilation in rice root

NH₄⁺转运蛋白和NO₃⁻转运蛋白跨根表皮细胞膜吸收铵态氮和硝态氮。根细胞的细胞质中谷氨酰胺合成酶1/谷氨酸合酶快速同化铵(Funayama等2013)。硝酸盐被硝酸盐还原酶还原成亚硝酸盐,然后在质体中被亚硝酸盐还原酶还原成铵,铵通过谷氨酰胺合成酶2/谷氨酸合酶同化为氨基酸(Thomsen等2014)。线粒体中谷氨酸脱氢酶催化可逆转化谷氨酸为α-酮戊二酸和铵(Cao等2020)。

表2 根系特征调控基因及其功能

Table 2 Genes for regulating root characteristics and their functions

基因	功能	参考文献
<i>CRL1</i> ~5和 <i>LRT1</i> ~2	调控侧根生长发育	丁仕林等2019
<i>WEREWOLF</i> 、 <i>GLABRA2</i> 、 <i>Caprice</i> 和 <i>HAIR DEFECTIVE6</i>	调控根毛形成和生长	Li等2022a
<i>OsRHL1</i> 、 <i>OsCSLD1</i> 、 <i>OsSRH1</i> 和 <i>OsSRH3</i>		丁仕林等2019
<i>OsDRO1</i> 、 <i>OsDRO2</i> 和 <i>OsDRO3</i>	控制深根生长, 促进氮素吸收	Chen等2022
<i>OsMYB36a</i> 、 <i>OsMYB36b</i> 和 <i>OsMYB36c</i>	调控内皮层凯氏带形成, 影响	Wang等2022
<i>OsCASP1</i>	养分离子选择性吸收	Wang等2019b
<i>SHR/SCR</i>	调控根皮层细胞发育	Ortiz-Ramírez等2021
<i>AUX/IAA</i> 、 <i>IAA13</i> 、 <i>ARF19</i> 和 <i>LBD1-8</i>	调控通气组织形成	Yamauchi等2019, 2020

根据根直径可将水稻根分为细根(直径≤0.05 mm)、粗根(0.05 mm<直径≤0.2 mm)和不定根(直径>0.2 mm) (Liao等2022)。与氮低效型水稻品种相比, 氮高效型水稻品种在低氮和正常氮水平下粗根的总长和根表面积比例均较高, 这可能是氮高效型水稻品种快速吸收积累氮素的原因(戢林等2012)。粗根分枝能力强, 粗根占比高的水稻品种

总根数高, 利于养分吸收和增加产量(Liao等2022)。中柱直径和根直径的比值在一定程度上反映了根皮层的厚度, 比值越大, 皮层厚度占根直径的比值就越小, 氮素跨越皮层细胞到达中柱所遇到的细胞障碍就越少(Yang等2012)。因此, 一般认为较大的中柱占比和较多的木质部数量利于氮素的运输和积累(Bowsher等2016)。张韶昀等(2018)发现氮

肥深施和深松耕作均能促进根中柱和木质部导管发育,进而促进根系氮吸收和产量形成。这些研究表明粗根比例高、根直径大有利于氮素的吸收和运输。

2.2 根结构对氮素吸收的影响

根系木质化和栓质化是指木质素和软木脂沉积在内皮层细胞壁内侧,导致细胞壁加厚形成木栓质层(Kreszies等2018)。木栓质层能够阻止养分从内皮层进入中柱木质部(Naseer等2012)。然而,木栓质层对养分离子的阻碍作用并不是完全的,Melino等(2021)研究发现,低氮诱导下大麦(*Hordeum vulgare*)根系内皮层木栓质层形成加剧,但对根系硝态氮吸收没有影响。另外,内皮层木栓质层的存在阻止了水分和养分从中柱倒流,保证了养分运输的方向性和高效性(Kreszies等2018)。组成木栓质的脂质单体的化学性质和微观结构、木栓质在细胞壁上的分子排列以及精确沉积定位、离子大小以及电荷性都可能影响皮层木栓质层对养分离子的通透性,因此皮层木栓质层加厚不一定阻碍养分离子运输(Ranathunge和Schreiber 2011)。凯氏带的形成是内皮层细胞壁内侧木质素沉积的结果(Kreszies等2018)。凯氏带的存在可以保证根系离子选择性吸收,控制水稻内皮层凯氏带形成的三个关键基因(*OsMYB36a*、*OsMYB36b*和*OsMYB36c*)同时突变后,凯氏带完全缺失,抑制养分离子选择性吸收,导致植株养分吸收效率降低和生长受抑制(Wang等2022)。敲除水稻*OsCASPI*可抑制内皮层凯氏带形成,降低养分离子选择性吸收(Wang等2019b)。

根皮层细胞的发育受SHR和SCR两个转录因子调控,在中柱转录和翻译的SHR蛋白可转移到内皮层周围,诱导SCR表达促进皮层和内皮层形成,SHR缺失突变体皮层细胞显著减少(Ortiz-Ramírez等2021)。Schneider等(2017)研究认为皮层生活细胞的减少导致更多营养物质被用于根伸长,利于植株对深层土壤养分的获取;根皮层生活细胞面积和层数减少、皮层单个细胞大时,根呼吸降低,根系变长并深扎,养分吸收能力增强,地上部生物量和产量提高(Jaramillo等2013; Chimungu等2014)。根皮层生活细胞变大和皮层细胞层数减少对根系

获取土壤养分和植株生长无影响,而且由于皮层细胞被更多的低碳消耗的细胞质所填充,高碳消耗的细胞壁所占比例减少,根系总碳消耗率降低,更多能量和物质用于根系构建,根系养分吸收提高(Colombi等2022)。这些研究表明皮层生活细胞层数减少和单个皮层细胞大的根系有利于对土壤深层养分的获取。

根皮层通气组织是指根薄壁组织细胞间空隙的集合,其形成降低了根系呼吸消耗,同时可将根系部分养分运输到植株生长旺盛的部位,有利于提高作物养分吸收和养分利用效率(Lynch等2022)。Chen等(2020)发现超级杂交稻比常规稻的氮素利用率高,这与超级杂交稻发达的根系通气组织直接相关。此外,陈贵等(2020)观察到通气组织大的水稻品种根际泌氧量增加、根际氨氧化菌增多、硝化强度增强,导致根际土壤矿质氮含量增加、植株氮素吸收效率提高。然而,Yang等(2012)认为根通气组织的形成导致质外体途径加长和共质体途径减少,不利于养分运输。这些研究表明皮层通气组织通过影响根际环境、根养分运输途径和养分分配来影响作物氮素吸收利用。

3 氮素调控根系生长发育

氮素也是调控根系特征的重要信号分子,其供应状况调节着根系生长发育。表3总结了氮素调控根系特征的相关基因及其功能。

3.1 氮素对根形态的影响

水稻根系主要分布在0~20 cm土壤中,且大约80%根系分布在0~10 cm的土壤中。氮素可有效地调控根系分布,尤其是深根量(Meng等2018)。随施氮量的增加,水稻在浅层土壤中的根量分布增加,而在深层土壤中的根量分布降低(Zhang等2020)。水分和氮素管理能够影响根系分布,轻度和中度干旱、低氮均可促进深根生长,高氮则限制深层根系的生长和延伸(Wang等2019a)。这些研究表明氮素施用调控作物根系土壤分布。

氮素可有效调控根系大小。当施用单一氮源时,随着施氮量的增加,水稻根系生长受到抑制,根系变小;然而,硝态氮和铵态氮混合施用却促进根系生长,且两者施用量比为1:1时根系达到最大

表3 氮素调控根系特征相关基因及其功能

Table 3 Genes involved in regulation of nitrogen on root characteristics and their functions

基因	功能	参考文献
<i>AUXIN BINDING F-BOX PROTEIN 3</i>	氮素浓度较高且均一时, 促进侧根伸长生长	Liu等2022a
<i>ARABIDOPSIS NITRATE REGULATED 1</i>	氮素供应不均匀时, 促进侧根生长	Liu等2022a
<i>OsMADS5</i> 与 <i>OsSPL14/17</i>	铵态氮供应条件下, 通过限制根分生组织的细胞增殖来抑制根系生长	Guo等2023a
<i>OsCSLD1</i>	调控根系氮依赖性根毛伸长和 <i>OsAMT1;2</i> 表达	Rajendran和Kim 2022
<i>RHD6-LRL3</i>	低氮条件下促进根毛伸长	Jia等2023
<i>CPC</i>	硝态氮促进根毛生长	Canales等2017
<i>DWF1</i> 、 <i>DWF4</i> 、 <i>CPD</i> 和 <i>BR6OX2</i>	轻度缺氮时, 促进根系生长	Jia等2020
<i>RNR10</i>	<i>RNR10</i> 高水平积累导致粳稻根系对外界氮响应能力下降	Huang等2023
<i>R528</i>	高氮条件下, 抑制凯氏带形成	Guo等2023b

(范端阳等2023)。与常规灌溉相比, 浸润式灌溉模式下随着施氮量增加水稻总根长、根体积和根系伤流量增幅大, 根系更大(杨丞等2021)。这些研究表明氮素形式以及氮素和水分互作调控根系大小。氮素对根系大小的影响存在品种差异, 低氮胁迫下氮高效水稻品种比氮低效品种根系大, 利于氮素吸收和产量提高(Ju等2015); 另外, 与氮素反应敏感的水稻品种相比, 氮素反应不敏感的品种在低氮胁迫下根系大, 根系活性高(Liu等2023)。

氮素可调控侧根形成。土壤中氮素浓度高且均一时, 编码生长素受体的基因*AUXIN BINDING F-BOX PROTEIN 3*表达上调, 减轻了对生长素响应因子的抑制作用, 促进侧根伸长生长(Liu等2022a)。在氮素供应不均匀时, 根际土壤中形成局部高氮斑块, 转录因子*ARABIDOPSIS NITRATE REGULATED 1*促进侧根生长(Liu等2022a)。氮素形态通过改变根中生长素的分配影响侧根发育, 局部硝态氮供应促进侧根伸长, 局部铵态氮供应促进侧根密度(Meier等2020)。硝态氮和铵态氮对侧根生长的调控机理不同。铵态氮刺激水稻侧根生长主要受铵转运蛋白*AMT1;1*、*AMT1;2*和生长素调控(Wu等2022)。硝态氮促进水稻侧根生长是由于短期的信号感知和长期的营养功能(Sun等2021)。硝态氮诱导*OsNAR2.1*和*OsMADS25*参与调控水稻侧根生长, *NAR2.1*促进*MADS25*进入细胞核, 从而激活*OsMADS27*和*OsARF7*的表达, 促进侧根生长(Wu

等2023)。独脚金内酯(strigolactones, SLs)作为一个重要的激素信号也参与调控水稻侧根生长, 与供应铵态氮相比, 供应硝态氮时水稻根部SLs信号水平低, *D14*蛋白降解*D53*蛋白, 释放*SPL14/17*, 解除对*PIN1b*的转录抑制作用, 导致侧根伸长(Sun等2021)。

氮素同样调控根毛生长和发育。低氮促进根毛发育, 低氮激活生长素合成模块*TAA1-YUC8*, 增加根尖生长素累积, 启动转录调控模块*RHD6-LRL3*来促进根毛伸长(Jia等2023)。硝态氮促进根毛生长, 硝态氮信号通过*TGA1/TGA4*直接调控根毛细胞命运调控基因*CPC*, 促进根毛形成和生长(Canales等2017)。此外, 类纤维素合酶*D1*对根毛细胞扩增至至关重要, 与水稻根系氮依赖性根毛伸长密切相关; *csl1*突变体中根毛成功启动但并未伸长, 供应铵态氮时根毛未恢复伸长, 供应硝态氮时根毛正常伸长(Rajendran和Kim 2022)。

3.2 氮素对根结构的影响

氮素浓度影响根系木栓质层和凯氏带形成。低氮时水稻木质素和软木脂相关基因表达量降低, 根系木质化和栓质化程度降低; 随着供氮量增加根系木质化和栓质化程度加剧, 内皮层木栓质层和凯氏带发育进程加快(Ranathunge等2016)。与之相反, 低氮供应导致大麦根系木质化和栓质化沉积加快, 内皮层木栓质层和凯氏带发育进程加快, 内皮层木栓质层和凯氏带形成更加靠近根尖(Ar-

mand等2019)。玉米中*ZimmiR528*通过靶基因*Zm-LAC3*抑制木质素合成,高氮条件下该基因表达增加,从而抑制凯氏带形成;*ZimmiR528*的突变体在不同氮水平下都能够促进凯氏带形成(Guo等2023b)。另外,大麦中低铵态氮供应往往导致根系木质化和栓质化程度降低,低硝态氮则促进根系木质化和栓质化(Melino等2021)。这些结果表明氮肥供应影响作物根系木质化和栓质化,不同作物的响应也不同。

氮亏缺诱导作物根系通气组织形成,且亏缺程度越严重通气组织形成越多,而当氮供应充足时通气组织形成减少(Pujol和Wissuwa 2018)。水、氮对通气组织形成存在互作效应,水分充足时硝态氮和铵态氮对通气组织形成均无显著影响,但当水分亏缺时硝态氮比铵态氮更利于通气组织形成(Yang等2012)。优化施氮量可通过调节生长素和茉莉酸水平来调控根形成大小合适的通气组织,提高氮素吸收和产量(Li等2022b)。乙烯积累增加了NADPH氧化酶和呼吸爆发氧化酶同系物H的表达,促进活性氧产生并触发细胞程序性死亡,诱导通气组织形成(Yamauchi等2017)。生长素在乙烯依赖的通气组织形成过程中起重要作用,其中主要是AUX/IAA介导的生长素信号起作用,利用生长素信号抑制剂可降低乙烯生物合成基因表达,减少通气组织形成(Yamauchi等2020)。

4 展望

水稻根系特征与氮吸收利用一直是研究热点,然而根系形态结构特征与氮吸收利用的关系及其内在机理还缺乏深入系统研究。因此,可从以下几个方面重点研究。一是构建水稻氮碳资源占用少而氮高效吸收利用的理想根构型。由于水稻根系为须根系和研究方法的限制,根构型与氮吸收利用的关系还不明确。Lynch团队提出了低代谢成本且养分高效的玉米理想根系模型(Lynch等2022),因此可以借助模型模拟等研究方法和手段构建水稻氮高效根构型。二是根系特征与氮素(氮形态和供应量)间的互作,涉及到根各种组学特征的变化,以组学研究为切入点系统解析根系形态结构特征与氮吸收利用间的相互关系应是未来根系氮吸收

机理研究的重要方向。三是水稻栽培管理措施如氮肥适量减施、氮肥后移、实时实地氮肥管理、有机肥与氮肥混施、作物秸秆与氮肥配施能够增加氮吸收和优化作物根构型,这些栽培技术的内在调控机理研究应加强。四是根系微生物通过影响土壤生化过程(如硝化和反硝化作用、氨氧化、根际固氮作用)和根系特征来影响根系养分有效性和吸收利用;然而,根际土壤微生物-根系特征-根氮素吸收利用三者间的互作关系及机理研究相对薄弱,这也是未来重要的研究方向。

参考文献(References)

- Armand T, Cullen M, Boiziot F, et al (2019). Cortex cell hydraulic conductivity, endodermal apoplastic barriers and root hydraulics change in barley (*Hordeum vulgare* L.) in response to a low supply of N and P. *Ann Bot*, 124 (6): 1091–1107
- Bao AL, Liang ZJ, Zhao ZQ, et al (2015). Overexpressing of *OsAMT1;3*, a high affinity ammonium transporter gene, modifies rice growth and carbon-nitrogen metabolic status. *Int J Mol Sci*, 16 (5): 9037–9063
- Beier MP, Obara M, Tanai A, et al (2018). Lack of ACTPK 1, an STY kinase, enhances ammonium uptake and use, and promotes growth of rice seedlings under sufficient external ammonium. *Plant J*, 93 (6): 992–1006
- Bowsher AW, Mason CM, Goolsby EW, et al (2016). Fine root tradeoffs between nitrogen concentration and xylem vessel traits preclude unified whole-plant resource strategies in *Helianthus*. *Ecol Evol*, 6 (4): 1016–1031
- Canales J, Contreras-López O, Álvarez JM, et al (2017). Nitrate induction of root hair density is mediated by TGA1/TGA4 and CPC transcription factors in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 92 (2): 305–316
- Cao XC, Wu MY, Zhu CQ, et al (2020). Glutamate dehydrogenase mediated amino acid metabolism after ammonium uptake enhances rice growth under aeration condition. *Plant Cell Rep*, 39 (3): 363–379
- Chen G, Chen M, Zhu JN, et al (2020). Mechanism of high N uptake efficiency in indica-japonica hybrid rice. *Soils*, 52 (6): 1113–1119 (in Chinese with English abstract) [陈贵, 陈梅, 朱静娜等(2020). 籼粳杂交稻高效吸收氮素的相关机理研究. *土壤*, 52 (6): 1113–1119]
- Chen M, Chen G, Di DW, et al (2020). Higher nitrogen use efficiency (NUE) in hybrid “super rice” links to improved morphological and physiological traits in seedling roots. *J Plant Physiol*, 251: 153191
- Chen RZ, Deng YW, Ding YL, et al (2022). Rice functional

- genomics: decades' efforts and roads ahead. *Sci China Life Sci*, 65 (1): 33–92
- Chimungu JG, Brown KM, Lynch JP (2014). Large root cortical cell size improves drought tolerance in maize. *Plant Physiol*, 166 (4): 2166–2178
- Colombi T, Chakrawal A, Herrmann AM (2022). Carbon supply–consumption balance in plant roots: effects of carbon use efficiency and root anatomical plasticity. *New Phytol*, 233 (4): 1542–1547
- Ding SL, Liu ZL, Qin Q (2019). Research progress on genetic of rice root. *China Rice*, 25 (5): 24–29 (in Chinese with English abstract) [丁仕林, 刘朝雷, 钱前(2019). 水稻根系遗传研究进展. *中国稻米*, 25 (5): 24–29]
- Dong LQ, Yang TX, Li R, et al (2023). Effect of hill and row distance on rice yield and root morphological and physiological characteristics in super high yield field. *Chin J Rice Sci*, 37 (4): 392–404 (in Chinese with English abstract) [董立强, 杨铁鑫, 李睿等(2023). 株行距配置对超高产田水稻产量及根系形态生理特性的影响. *中国水稻科学*, 37 (4): 392–404]
- Fan DY, Yin MQ, Wen YY, et al (2023). Effects of nitrate nitrogen and ammonium nitrogen ratio on the growth and nitrogen utilization of millet seedlings. *Crops*, 39 (1): 96–102 (in Chinese with English abstract) [范端阳, 尹美强, 温银元等(2023). 硝酸氮源配比对谷子苗期生长及氮素利用的影响. *作物杂志*, 39 (1): 96–102]
- Fan XR, Tang Z, Tan YW, et al (2016). Overexpression of a pH-sensitive nitrate transporter in rice increases crop yields. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (26): 7118–7123
- Funayama K, Kojima S, Tabuchi-Kobayashi M, et al (2013). Cytosolic glutamine synthetase1;2 is responsible for the primary assimilation of ammonium in rice roots. *Plant Cell Physiol*, 54 (6): 934–943
- Gao Z, Wang Y, Chen G, et al (2019). The *indica* nitrate reductase gene *OsNR2* allele enhances rice yield potential and nitrogen use efficiency. *Nat Commun*, 10 (1): 5207
- Gu JF, Yang JC (2022). Nitrogen (N) transformation in paddy rice field: its effect on N uptake and relation to improved N management. *Crop Environ*, 1 (1): 7–14
- Guo XL, Chen YK, Hu YB, et al (2023a). OsMADS5 interacts with OsSPL14/17 to inhibit rice root elongation by restricting cell proliferation of root meristem under ammonium supply. *Plant J*, 116 (1): 87–99
- Guo Y, Wang YF, Chen H, et al (2023b). Nitrogen supply affects ion homeostasis by modifying root Casparian strip formation through the miR528-*LAC3* module in maize. *Plant Commun*, 4 (4): 100553
- Hao DL, Zhou JY, Yang SY, et al (2020). Function and regulation of ammonium transporters in plants. *Int J Mol Sci*, 21 (10): 3557
- Hu B, Wang W, Ou S, et al (2015). Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 47 (7): 834–838
- Huang YZ, Ji Z, Tao YJ, et al (2023). Improving rice nitrogen-use efficiency by modulating a novel monouniquitination machinery for optimal root plasticity response to nitrogen. *Nat Plants*, 9 (11): 1902–1914
- Jaramillo R, Nord E, Chimungu J, et al (2013). Root cortical burden influences drought tolerance in maize. *Ann Bot*, 112 (2): 429–437
- Ji L, Li TX, Zhang XZ, et al (2012). Root morphological and activity characteristics of rice genotype with high nitrogen utilization efficiency. *Sci Agric Sin*, 45 (23): 4770–4781 (in Chinese with English abstract) [戢林, 李廷轩, 张锡洲等(2012). 氮高效利用基因型水稻根系形态和活力特征. *中国农业科学*, 45 (23): 4770–4781]
- Jia ZT, Giehl RFH, Hartmann A, et al (2023). A spatially concerted epidermal auxin signaling framework steers the root hair foraging response under low nitrogen. *Curr Biol*, 33 (18): 3926–3941
- Jia ZT, Giehl RFH, von Wirén N (2020). The root foraging response under low nitrogen depends on *DWARF1*-mediated brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiol*, 183 (3): 998–1010
- Ju CX, Bureshb RJ, Wang ZQ, et al (2015). Root and shoot traits for rice varieties with higher grain yield and higher nitrogen use efficiency at lower nitrogen rates application. *Field Crop Res*, 175: 47–55
- Konishi N, Ma JF (2021). Three polarly localized ammonium transporter 1 members are cooperatively responsible for ammonium uptake in rice under low ammonium condition. *New Phytol*, 232 (4): 1778–1792
- Kreszies T, Schreiber L, Ranathunge K (2018). Suberized transport barriers in *Arabidopsis*, barley and rice roots: from the model plant to crop species. *J Plant Physiol*, 227: 75–83
- Kusano M, Fukushima A, Tabuchi-Kobayashi M, et al (2020). Cytosolic GLUTAMINE SYNTHETASE1;1 modulates metabolism and chloroplast development in roots. *Plant Physiol*, 182 (4): 1894–1909
- Li C, Tang Z, Wei J, et al (2016). The *OsAMT1.1* gene functions in ammonium uptake and ammonium–potassium homeostasis over low and high ammonium concentration ranges. *J Genet Genomics*, 43 (11): 639–649
- Li MX, Zhu YC, Li SS, et al (2022a). Regulation of phytohormones on the growth and development of plant root hair. *Front Plant Sci*, 13: 865302
- Li XL, Wang R, Zhou BY, et al (2022b). Characterization of root morphology and anatomical structure of spring maize under varying N application rates and their effects

- on yield. *Agronomy*, 12 (11): 2671
- Liao Q, Chebotarov D, Islam MS, et al (2022). Aus rice root architecture variation contributing to grain yield under drought suggests a key role of nodal root diameter class. *Plant Cell Environ*, 45 (3): 854–870
- Liu H, Liu Q, Gao XH, et al (2022a). Role of nitrogen sensing and its integrative signaling pathways in shaping root system architecture. *Front Agr Sci Eng*, 9 (3): 316–332
- Liu K, Chen Y, Li SY, et al (2023). Differing responses of root morphology and physiology to nitrogen application rates and their relationships with grain yield in rice. *Crop J*, 11 (2): 618–627
- Liu LJ, Wang KJ, Bian JL, et al (2014). Differences in yield response to nitrogen fertilizer among rice cultivars and their relationship with root morphology and physiology. *Acta Agron Sin*, 40 (11): 1999–2007 (in Chinese with English abstract) [刘立军, 王康君, 卞金龙等(2014). 水稻产量对氮肥响应的品种间差异及其与根系形态生理的关系. *作物学报*, 40 (11): 1999–2007]
- Liu XL, Tian YL, Chi WC, et al (2022b). Alternative splicing of *OsGSI;1* affects nitrogen-use efficiency, grain development, and amylose content in rice. *Plant J*, 110 (6): 1751–1762
- Lou QJ, Chen L, Mei HW, et al (2017). Root transcriptomic analysis revealing the importance of energy metabolism to the development of deep roots in rice (*Oryza sativa* L.). *Front Plant Sci*, 8: 1314
- Lynch JP, Mooney SJ, Strock CF, et al (2022). Future roots for future soils. *Plant Cell Environ*, 45 (3): 620–636
- Meier M, Liu Y, Lay-Pruitt KS, et al (2020). Auxin-mediated root branching is determined by the form of available nitrogen. *Nat Plants*, 6 (9): 1136–1145
- Melino VJ, Plett DC, Bendre P, et al (2021). Nitrogen depletion enhances endodermal suberization without restricting transporter-mediated root NO_3^- influx. *J Plant Physiol*, 257: 153334
- Meng T, Wei H, Li X, et al (2018). A better root morpho-physiology after heading contributing to yield superiority of *japonica/indica* hybrid rice. *Field Crop Res*, 228: 135–146
- Naseer S, Lee Y, Lapierre C, et al (2012). Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (25): 10101–10106
- Ogasawara S, Ezaki M, Ishida R et al (2021). Rice *amino acid transporter-like 6* (*OsATL6*) is involved in amino acid homeostasis by modulating the vacuolar storage of glutamine in roots. *Plant J*, 107 (6): 1616–1630
- Ortiz-Ramírez C, Guillotin B, Xu XS, et al (2021). Ground tissue circuitry regulates organ complexity in maize and *Setaria*. *Science*, 374 (6572): 1247–1252
- Pujol V, Wissuwa M (2018). Contrasting development of lysigenous aerenchyma in two rice genotypes under phosphorus deficiency. *BMC Res Notes*, 11 (1): 60
- Pélissier PM, Motte H, Beeckman T (2021). Lateral root formation and nutrients: nitrogen in the spotlight. *Plant Physiol*, 187 (3): 1104–1116
- Rajendran S, Kim CM (2022). *OsCSLD1* mediates NH_4^+ -dependent root hair growth suppression and *AMT1;2* expression in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants*, 11 (24): 3580
- Ranathunge K, El-kereamy A, Gidda S, et al (2014). *AMT1;1* transgenic rice plants with enhanced NH_4^+ permeability show superior growth and higher yield under optimal and suboptimal NH_4^+ conditions. *J Exp Bot*, 65 (4): 965–979
- Ranathunge K, Schreiber L (2011). Water and solute permeabilities of *Arabidopsis* roots in relation to the amount and composition of aliphatic suberin. *J Exp Bot*, 62 (6): 1961–1974
- Ranathunge K, Schreiber L, Bi YM, et al (2016). Ammonium-induced architectural and anatomical changes with altered suberin and lignin levels significantly change water and solute permeabilities of rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Planta*, 243 (1): 231–249
- Satheesh L, Jha SK, Rajput OS, et al (2021). Expression dynamics of genes encoding nitrate and ammonium assimilation enzymes in rice genotypes exposed to reproductive stage salinity stress. *Plant Physiol Bioch*, 165: 161–172
- Schneider H, Postma JA, Wojciechowski T, et al (2017). Root cortical senescence improves growth under suboptimal availability of N, P, and K. *Plant Physiol*, 174 (4): 2333–2347
- Song MQ, Fan XR, Chen JG, et al (2020). *OsNAR2.1* interaction with *OsNIT1* and *OsNIT2* functions in root-growth responses to nitrate and ammonium. *Plant Physiol*, 183 (1): 289–303
- Souza AFF, Bucher CA, Arruda LN, et al (2022). Knockdown of *OsNRT2.4* modulates root morphology and alters nitrogen metabolism in response to low nitrate availability in rice. *Mol Breed*, 42 (1): 5
- Sun HW, Guo XL, Qi XJ, et al (2021). SPL14/17 act downstream of strigolactone signalling to modulate rice root elongation in response to nitrate supply. *Plant J*, 106 (3): 649–660
- Thomsen HC, Eriksson D, Møller IS, et al (2014). Cytosolic glutamine synthetase: a target for improvement of crop nitrogen use efficiency? *Trends Plant Sci*, 19 (10): 656–663
- Wang Y, Zhang XY, Chen J, et al (2019a). Reducing basal nitrogen rate to improve maize seedling growth, water and nitrogen use efficiencies under drought stress by op-

- timizing root morphology and distribution. *Agric Water Manag*, 212: 328–337
- Wang ZG, Yamaji N, Huang S, et al (2019b). *OsCASPI* is required for Casparian strip formation at endodermal cells of rice roots for selective uptake of mineral elements. *Plant Cell*, 31 (11): 2636–2648
- Wang ZG, Zhang BL, Chen ZW, et al (2022). Three *OsMYB36* members redundantly regulate Casparian strip formation at the root endodermis. *Plant Cell*, 34 (8): 2948–2968
- Wei HY, Hu L, Zhu Y, et al (2018a). Different characteristics of nutrient absorption and utilization between inbred *ja-ponica* super rice and inter-sub-specific hybrid super rice. *Field Crop Res*, 218: 88–96
- Wei J, Zheng Y, Feng H, et al (2018b). *OsNRT2.4* encodes a dual-affinity nitrate transporter and functions in nitrate-regulated root growth and nitrate distribution in rice. *J Exp Bot*, 69 (5): 1095–1107
- Wu JY, Yang SQ, Chen NN, et al (2023). Nuclear translocation of *OsMADS25* facilitated by *OsNAR2.1* in response to nitrate signals promotes rice root growth by targeting *OsMADS27* and *OsARF7*. *Plant Commun*, 4 (6): 100642
- Wu XY, Xie XX, Yang S, et al (2022). *OsAMT1;1* and *OsAMT1;2* coordinate root morphological and physiological responses to ammonium for efficient nitrogen foraging in rice. *Plant Cell Physiol*, 63 (9): 1309–1320
- Xiao WX, Wang YB, Zhao HY, et al (2022). Evolution of morphological and physiological function traits of corn root released in different ages of China. *Liaoning Agr Sci*, (3): 45–49 (in Chinese with English abstract) [肖万欣, 王延波, 赵海岩等(2022). 中国不同年代玉米根系形态生理功能特性的演化. *辽宁农业科学*, (3): 45–49]
- Xu N, Yu B, Chen RR, et al (2020). *OsNAR2.2* plays a vital role in the root growth and development by promoting nitrate uptake and signaling in rice. *Plant Physiol Biochem*, 149: 159–169
- Yamauchi T, Tanaka A, Inahashi H, et al (2019). Fine control of aerenchyma and lateral root development through AUX/IAA- and ARF-dependent auxin signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116 (41): 20770–20775
- Yamauchi T, Tanaka A, Tsutsumi N (2020). A role for auxin in ethylene-dependent inducible aerenchyma formation in rice roots. *Plants*, 9 (5): 610
- Yamauchi T, Yoshioka M, Fukazawa A, et al (2017). An NADPH oxidase RBOH functions in rice roots during lysigenous aerenchyma formation under oxygen-deficient conditions. *Plant Cell*, 29 (4): 775–790
- Yang C, Wang Y, Zhang WY, et al (2021). Effects of interaction between irrigation mode and nitrogen application rate on the yield formation of main stem and tillers of rice. *Chin J Rice Sci*, 35 (2): 155–165 (in Chinese with English abstract) [杨丞, 汪洋, 张万洋等(2021). 灌溉模式与施氮量互作对水稻茎蘖产量形成的影响. *中国水稻科学*, 35 (2): 155–165]
- Yang XX, Li Y, Ren BB, et al (2012). Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. *Plant Cell Physiol*, 53 (3): 495–504
- You LL, Wang Y, Zhang TT, et al (2022). Genome-wide identification of nitrate transporter 2 (NRT2) gene family and functional analysis of *McNRT2.2* in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Gene*, 809: 146038
- Zhang SY, Li XL, Liu P, et al (2018). Effects of soil tillage and fertilization on root microstructure and yield in maize. *Crops*, 34 (6): 144–148 (in Chinese with English abstract) [张韶昀, 李向岭, 刘盼等(2018). 土壤耕作与施肥配合对玉米根系微观结构及产量的影响. *作物杂志*, 34 (6): 144–148]
- Zhang YJ, Xu JN, Cheng YD, et al (2020). The effects of water and nitrogen on the roots and yield of upland and paddy rice. *J Integr Agric*, 19 (5): 1363–1374
- Zhang YM, Hu HY, Bai XM, et al (2022). Effects of soil water restriction on root growth and root morphology of perennial ryegrass and pasture brome. *Chin J Eco-Agr*, 30 (11): 1784–1794 (in Chinese with English abstract) [张咏梅, 胡海英, 白小明等(2022). 多年生黑麦草、雀麦根系形态和生长对土壤干旱的适应性. *中国生态农业学报*, 30 (11): 1784–1794]