

不同基因型小麦侧根生长对硝态氮的响应差异

高翔, 陈磊, 云鹏, 刘荣乐, 汪洪*

(农业部作物营养与施肥重点开放实验室, 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘要: 以 4 个小麦品种石麦 15、衡观 35、H10 和 L14 为供试作物, 进行营养液培养试验, 研究不同浓度硝态氮供应对小麦侧根发育的影响。结果表明: 0.05~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d, 小麦生物量及侧根形态尚未受到明显影响; 硝态氮处理 22 d 后, 植株地上部生物量和氮含量明显增加, 石麦 15、H10 和衡观 35 增加幅度较大, L14 增幅较小; 0.05 mmol/L 低浓度硝态氮处理下, 4 个小麦品种的侧根平均长度较长。进一步研究发现, 小麦侧根发育对不同浓度硝态氮供应的反应存在明显的基因型差异: 0.05 mmol/L 硝态氮处理下, 石麦 15 的侧根长度和总根长增加, 侧根密度无明显变化; H10 的侧根总长度增加, 侧根密度减少; 衡观 35 的侧根密度减少, 侧根总长度变化不大, 而 L14 的侧根总长度和侧根密度均无明显改变。硝态氮处理浓度在 2.5~20.0 mmol/L 范围内, 小麦侧根数量和长度均没有受到明显影响, 在均匀供应硝态氮条件下, 高浓度的硝态氮处理未影响小麦的侧根长度和数量。

关键词: 硝态氮; 小麦; 侧根

中图分类号: S512.1.01

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2010)04-1013-07

Genotypic differences in response of wheat lateral root growth to nitrate supply

GAO Xiang, CHEN Lei, YUN Peng, LIU Rong-le, WANG Hong*

(Ministry of Agriculture Key Laboratory of Crop Nutrition and Fertilization/ Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstracts: Nutrient solution culture experiment was conducted to study effects of nitrate supply on lateral root development and nitrogen uptake of wheat. Four wheat cultivars, Shimai 15 (SM15), Hengguan 35 (HG35), H10 and L14 were selected as the tested crops. The results showed that biomass and nitrogen content in shoots, and lateral root development were not significantly affected under the 0–25.0 mmol/L nitrate treatments for 13 days. After 22 days of nitrate applications, the biomass and the nitrogen content in shoots increased significantly, and the increased rates of SM 15, H10 and HG 35 were higher than those of L14. With nitrate treatments at the concentration range of 0.25–20.0 mmol/L, lateral root elongation and lateral root numbers of four genotypes of wheat were not significantly affected. However, when supplied with low nitrate (0.05 mmol/L), there were notable increases in the average lengths of lateral roots of the four genotypes. Without nitrate supply or under 0.05 mmol/L of nitrate supply, lateral root length and total root length of SM 15 increased and lateral root density did not change, total length of lateral roots of H10 increased and lateral root density decreased, lateral root density of HG 35 decreased, while there were no significant changes in the total length of lateral roots and lateral root density of L14. These results suggest lateral root growths of wheat with different genotypes are different under nitrate supply.

Key words: lateral root; nitrate; winter wheat

收稿日期: 2009-12-02

接受日期: 2010-02-26

基金项目: 国家重点基础研究发展计划课题(2007CB109302); 国家高技术研究发展计划“863”课题(2008AA06Z307)资助。

作者简介: 高翔(1984—), 男, 山西静乐人, 硕士研究生, 主要从事养分资源高效利用与作物根系生物学研究方面的工作。

* 通讯作者 Tel: 010-82108662, E-mail: wanghong@caas.ac.cn

旱地土壤上硝态氮是作物吸收和利用的主要无机氮形态^[1]。在自然生态系统中,土壤溶液中硝态氮浓度一般很低,而在农田生态系统中,由于氮肥的投入,土壤溶液中硝态氮浓度可达 20 mmol/L^[1-2]。研究表明,硝态氮供应会对植物侧根的生长发育产生明显的影响。局部适量增加硝态氮浓度,可以促进侧根生长,使侧根长度增加^[3-7]。早期研究认为,局部供应的 NO_3^- 可能增加被供应部位根系的氮代谢,从而增加碳向该部位的运输,促进侧根的生长^[8,9]。进一步研究发现, NO_3^- 对拟南芥侧根生长的刺激效应是由 NO_3^- 自身作为信号引起的,*ANR1* *MADS box* 转录因子是信号传导通路的成分^[10]。反义或协同抑制降低 *ANR1* 的表达,植物对局部供应硝态氮的刺激缺乏响应或响应的敏感性降低。硝态氮转运蛋白 *AtNRT1.1* 可能作用于 *ANR1* 的上游,调节 *ANR1* 的转录^[4,10]。拟南芥 *AtNRT1.1* 缺失突变体使侧根生长对局部硝态氮供应的响应降低,同时伴随 *ANR1* 表达的减少^[11]。

除了对侧根生长的刺激效应外,硝态氮对拟南芥侧根的发育也有抑制效应^[3,11-12]。这种抑制效应随着硝态氮供应的增加而增加,当外界硝态氮浓度在 10 mmol/L 以上时最明显。高浓度硝态氮对侧根的抑制发生在侧根原基自主根出现后、侧根分裂组织活动前的特定阶段,形成短小的侧根^[3,12],但这种抑制是可逆的,当幼苗转移到低浓度硝态氮介质中,可在 24 小时内解除抑制。抑制发生在特定阶段和其可逆性对植物有利,通过根系的快速优化,植物能适应环境中不断变化的营养供应^[3-4,11-12]。郭亚芬等^[13-14]采用琼脂培养方法,比较了两个玉米自交系 478 和 Wu312 侧根生长对局部供应不同浓度硝态氮的反应,结果表明,在均匀供应含有低浓度硝态氮(0.01 mmol/L)的基本营养液的基础上,局部供应 0.02~1.0 mmol/L 的硝态氮,促进相应区域两个基因型侧根伸长,但对侧根数量无影响。局部供应硝态氮对 478 的促进效果显著高于 Wu312,局部供应 1.0 mmol/L 硝态氮是促进侧根生长的最适浓度。继续提高局部硝态氮浓度,则对侧根生长的促进效果减弱,高浓度硝态氮对 478 侧根发生的抑制作用弱于对 Wu312。当局部供应硝态氮达到 7.5 mmol/L 时,对 Wu312 的侧根促进效果消失,在 15 mmol/L 时,侧根伸长完全被抑制;而 478 在供应 25 mmol/L 的硝态氮时,仍可观察到对侧根生长的促进作用。

小麦是须根系植物,根系由胚根(初生根)、节根(次生根)及侧根组成。侧根从胚根和节根上生

长出来,占到根系总长度和总表面积的大部分。不同浓度硝态氮供应对小麦侧根生长发育有何影响?在不同小麦品种之间是否表现出响应差异?还缺少研究。本研究选择 4 个小麦品种,石麦 15、衡观 35、H10 和 L14,采用营养液培养的方法,研究不同浓度硝态氮供应对小麦侧根生长的影响,探讨不同基因型小麦根系生长对硝态氮的响应及其机理,为小麦氮营养管理和科学施肥提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

供试 4 个小麦品种为:石麦 15(SM15)、衡观 35(HG35)(为目前华北平原地区重点推广的抗旱节水高产品种),H10、L14(为 20 世纪 90 年代初黄淮冬麦区小麦品种)。

小麦种子经 4% (V/V) 的 H_2O_2 表面消毒 15 min 后,无菌水洗净,平铺于有滤纸的培养皿中,加少许无菌水,30℃ 下催芽,露白 2 d 后,种子萌发出 3 条初生根,长约 1 cm 左右,挑选生长一致的幼苗,清洗干净,播入孔径 2 mm 的纱窗网上,每孔播 2~3 株幼苗。纱网钉在有孔泡沫板上,泡沫板漂浮在培养盒内。培养盒长 40 cm,宽 30 cm,培养盒外侧用黑色塑料布包裹避光。移苗 3 d 后间苗,每孔留长势一致幼苗 1 株。小麦幼苗先用去离子水培养,一周后换成营养液培养,以后每隔 3 d 更换 1 次营养液,用电动气泵连续通气。

基本营养液的组成(mol/L)为: K_2SO_4 7.5×10^{-4} 、 KH_2PO_4 2.5×10^{-4} 、 CaCl_2 2.0×10^{-3} 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 6.0×10^{-4} 、 $\text{EDTA} - \text{Fe}(\text{II})$ 4.0×10^{-5} 、 H_3BO_3 1.0×10^{-6} 、 $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-6} 、 $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-6} 、 $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 1.0×10^{-7} 、 $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_7 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 5.0×10^{-9} 。

培养试验在室内进行,营养液 pH 用 0.1 mol/L NaOH 和 0.1 mol/L HCl 调节至 6.5。温室条件:光照与黑暗时间分别为 14 h 和 10 h,光照强度 500~600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,昼夜温度 26℃/22℃,相对湿度 70% 左右。

1.2 试验设置

试验 1 设置 4 个硝态氮浓度处理:0、0.05、2.50、25.0 mmol/L,小麦幼苗在不同浓度硝态氮溶液中培养 13 d 后收获,不施氮和低氮处理植株均未出现缺氮症状。

试验 2 设置 6 个硝态氮浓度处理:0、0.05、0.25、2.50、10.0、20.0 mmol/L,小麦幼苗在不同浓

度硝态氮溶液中培养 22 d 后收获,此时不施氮和低氮处理植株出现了明显的缺氮症状。

硝态氮以 KNO_3 形式供应,不同处理中 K^+ 浓度用 KCl 补充,以上试验每个处理 4 次重复。

1.3 根系测定及分析

收获根系放入 FAA 液(38% 甲醛 5 mL:冰醋酸 5 mL:70% 酒精 90 mL)中保存。将根系放在盛有清水的有机玻璃盘内,用尺子测定初生根和节根长度,定义为主根长。计初生根和节根数目,定义为主根数。对主根上侧根数量进行计数,单位 cm 长主根上的侧根总数为侧根密度。

对根系样品进行扫描获取数字化图像,用基于 Scion Image 软件开发出的根系分析程序对图像进行分析,获得总根长。侧根总长度 = 扫描得到的总根长 - 主根长; 平均侧根长度 = 侧根总长度/侧根数。扫描完后,将地上部和根系在 70°C 烘干至恒重,称取干重。地上部采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮,开氏定氮法测定氮浓度。

1.4 数据处理

用 SPSS 和 Microsoft Office Excel 软件进行统计和方差分析(ANOVA),多重比较采用 Duncan 新复极差方法进行检验($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 生物量

0~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d 后,小麦地上部干重差异不显著;在 0.05~20.0 mmol/L 硝态氮处理 22 d 后,地上部干重显著增加。2.50 mmol/L 硝态氮处理与不加硝态氮处理相比,石麦 15 地上部生物量增加了 2.4 倍,H10 和衡观 35 均增大了 2.2 倍,L14 增大了 1.5 倍,增幅最小。与低浓度硝态氮(0.05 mmol/L)处理相比,0.25~20.0 mmol/L 硝态氮处理 H10、衡观 35、石麦 15 地上部干重明显增加,而 L14 差异不显著;当硝态氮浓度 ≥ 0.25 mmol/L,随硝态氮浓度的增加,各品种地上部干重没有明显变化(图 1)。

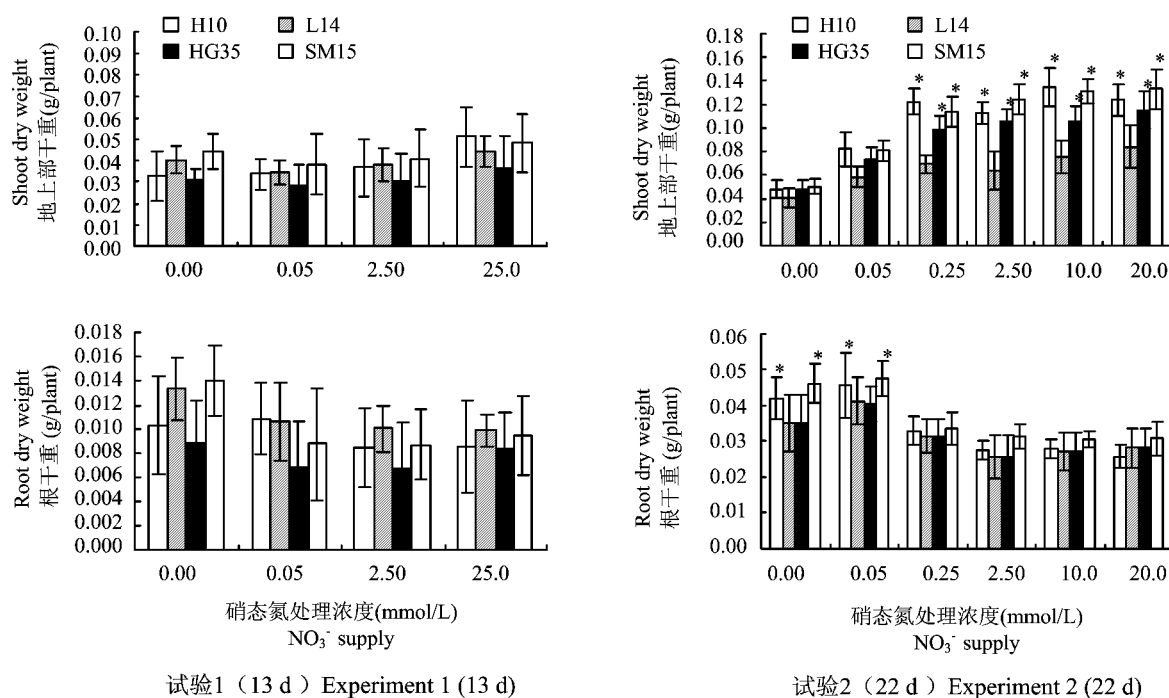


图 1 不同浓度硝态氮供应条件下小麦植株地上部干重和根干重的变化

Fig. 1 Shoot and root biomass of four wheat genotypes under different concentrations of NO_3^- supply

[注(Notes): *表示同一品种处理间差异达到 5% 显著水平 Means significantly different among nitrate treatments($P < 0.05$).]

在试验 1,即硝态氮处理 13 d 的试验中,不同浓度硝态氮处理对根系干重影响尚不明显,但处理 22 d 的(试验 2)的结果表明:0.25~20.0 mmol/L 硝态氮处理与不加硝态氮和 0.05 mmol/L 硝态氮处理相比,H10 和石麦 15 根干重明显下降。L14 和衡观

35 根干重在不同浓度硝态氮处理之间差异不明显。

2.2 植株地上部氮浓度

0~2.5 mmol/L 硝态氮处理 13 d,对小麦 H10 和 L14 地上部氮浓度影响不大。 ≥ 2.5 mmol/L 硝态氮处理 13 d,衡观 35 和石麦 15 地上部氮浓度

提高。

0.25~20.0 mmol/L 硝态氮处理 22 d, 小麦植株中氮较不加硝态氮和 0.05 mmol/L 硝态氮处理有所增加, 以 H10 和石麦 15 增加幅度较大, L14 增幅较小。在 0.25~20.0 mmol/L 硝态氮处理范围内,

同一品种植株氮浓度没有明显差异(图 2)。

与不加硝态氮处理相比, 0.25 mmol/L 硝态氮处理下, 衡观 35、H10 和石麦 15 地上部氮浓度分别增加了 1.14 倍、1.10 倍和 1.04 倍, L14 增加了 0.92 倍。

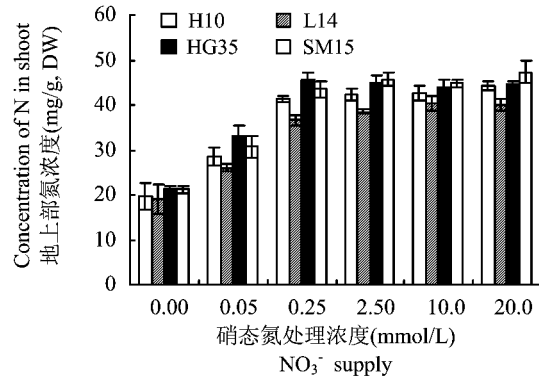
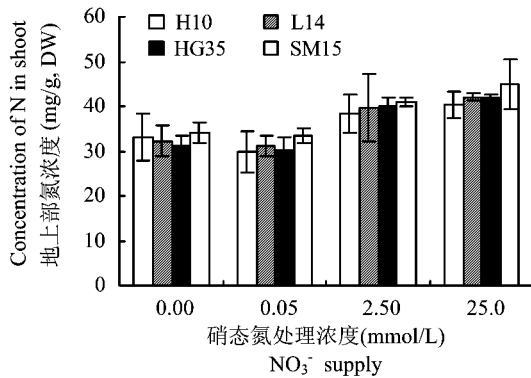


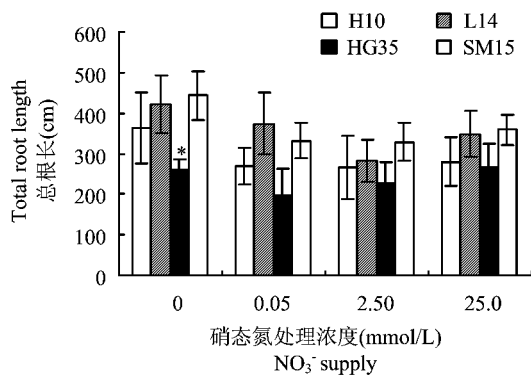
图 2 不同浓度硝态氮供应条件下小麦地上部氮浓度的变化

Fig. 2 Nitrogen content in shoots of wheat plants grown under different NO_3^- supply

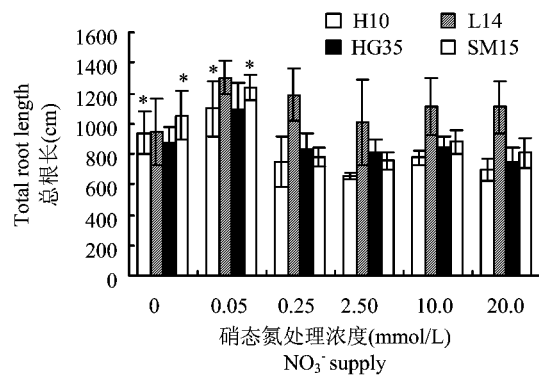
2.3 总根长

在 0~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d 的条件下, 小麦总根长变化不明显, 品种之间比较, 不施硝态氮处理下衡观 35 总根长最小。在 0~20.0

mmol/L 硝态氮处理 22 d, 对 L14 和衡观 35 总根长影响不显著。不加氮和 0.05 mmol/L 硝态氮处理下, H10 和石麦 15 总根长大于 2.50~20.0 mmol/L 硝态氮处理下的总根长(图 3)。



试验 1 (13 d) Experiment 1 (13 d)



试验 2 (22 d) Experiment 2 (22 d)

图 3 硝态氮浓度对小麦总根长的影响

Fig. 3 Effects of NO_3^- concentration on total root length of wheat plants

[注(Notes): 试验 1 中 * 表示同一品种处理间差异达到 5% 显著水平 Means significantly different among wheat genotypes in Exp. 1 ($P < 0.05$)

试验 2 中 * 表示同一品种处理间差异达到 5% 显著水平 Means significantly different among nitrate treatments in Exp. 2 ($P < 0.05$)]

2.4 侧根生长

2.4.1 侧根总长度 0~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d, 小麦侧根总长度尚未受到明显影响。0~0.05 mmol/L 硝态氮处理下衡观 35 侧根长度小于其他 3 个品种。不施和 0.05 mmol/L 硝态氮处理 22 d 的石麦 15 侧根总长度大于其他浓度硝态氮处理, 0.05 mmol/L 硝态氮处理下 H10 侧根也较长, 但硝态氮

浓度处理 22 d 对 L14 和衡观 35 的侧根总长度影响不明显(图 4)。

2.4.2 侧根密度 4 个品种小麦侧根密度在 0~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d 时没有显著变化。不加硝态氮和 0.05 mmol/L 硝态氮处理下, L14 侧根密度高于其他 3 个品种。22 d 的处理试验表明, 不加硝态氮和 0.05 mmol/L 硝态氮供应下, H10 和衡观 35

侧根密度较少。L14 和石麦 15 侧根密度在不同浓度硝态氮处理下没有明显差异(图 4)。

2.4.3 平均侧根长度 0~25.0 mmol/L 硝态氮处理 13 d,4 个小麦品种的平均侧根长度无明显差异。但处理 22 d 的试验结果表明,不施氮条件下,L14、石麦 15 和衡观 35 平均侧根长度较短,而低浓度硝态氮

(0.05 mmol/L)处理下,4 个小麦品种的平均侧根长度明显较长,0.25 mmol/L 硝态氮处理下,L14 和衡观 35 的平均侧根长度也较长。各品种之间比较,0.05、2.50、10 和 20.0 mmol/L 硝态氮处理下 H10 和 L14 平均侧根长度大于石麦 15 和衡观 35。不加硝态氮处理下 H10 平均侧根长度最长(图 4)。

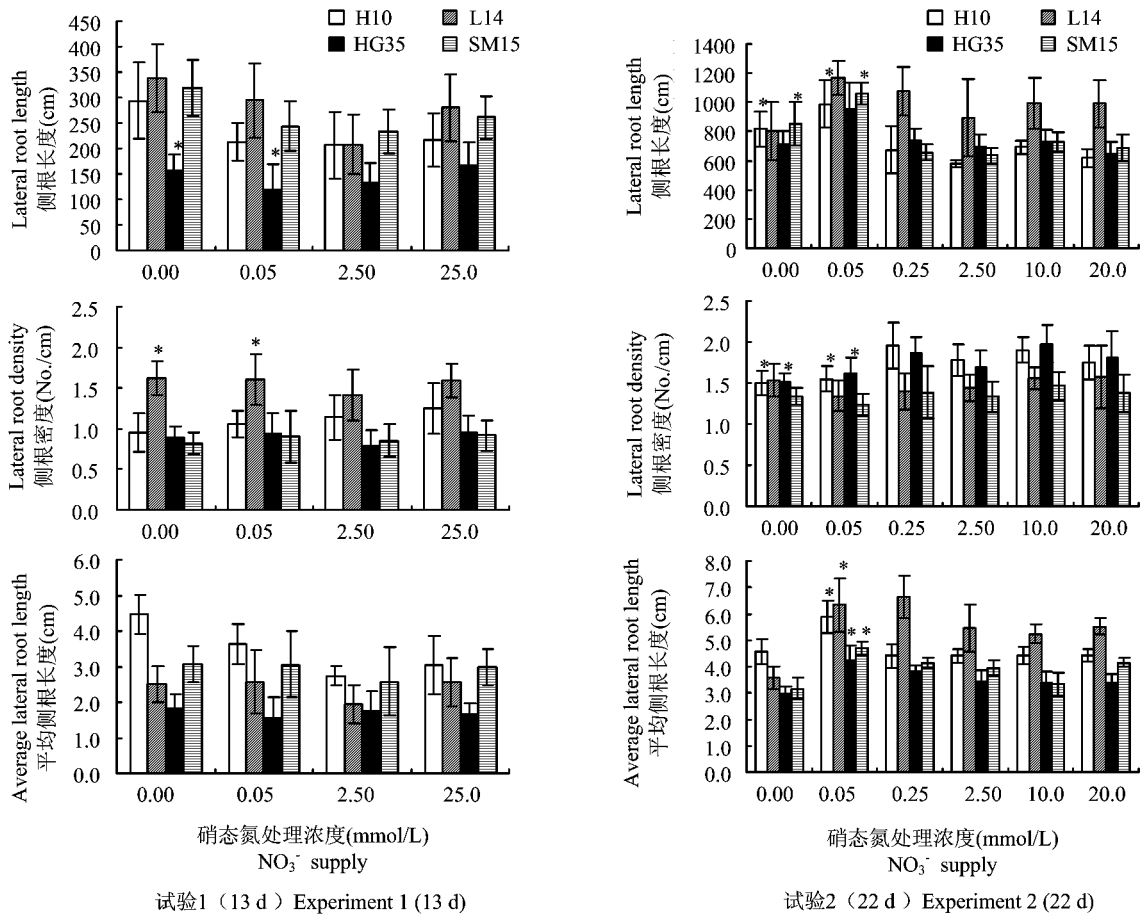


图 4 硝态氮对小麦侧根总长度,侧根密度和平均侧根长度的影响

Fig.4 Effects of NO_3^- on total lateral root length, lateral root density and average lateral root length of wheat plants

[注(Notes): 试验 1 中 * 表示同一品种处理间差异达到 5% 显著水平 Means significantly different among wheat genotypes in Exp. 1 ($P < 0.05$)
试验 2 中 * 表示同一品种处理间差异达到 5% 显著水平 Means significantly different among nitrate treatments in Exp. 2 ($P < 0.05$)]

2.5 侧根生长与地上部氮浓度之间的回归分析

小麦侧根长度与地上部氮浓度之间呈二次曲线关系。随着地上部氮浓度的增加到一定值,侧根长度下降(图 5),但侧根密度与地上部氮浓度之间呈正的线性相关关系,随地上部氮浓度的增加,侧根密度呈现增加趋势。

3 讨论

植物侧根生长发育受植物自身遗传特性与外界环境因子的共同影响,具有高度可塑性^[15-17]。为了适应硝态氮的供应,植物存在复杂而精密的调节机

制,植物侧根对不同浓度硝态氮有不同的响应:低浓度硝态氮供应能促进侧根伸长,而高浓度硝态氮供应会抑制侧根发育^[3-4,10]。Drew 等^[18]的土培试验研究发现,局部增加供应硝态氮,该层土壤中大麦侧根的长度和侧根的数量明显增加。Zhang 等^[10]试验发现局部供应适量硝态氮,拟南芥的侧根长度增加。本研究结果表明,不同浓度硝态氮培养植株 22 d 后,与硝态氮浓度 ≥ 2.5 mmol/L 的处理相比,0.05 mmol/L 硝态氮处理下 4 个品种小麦的平均侧根长度明显增加。不同品种之间,石麦 15 侧根长度和总根长增加,侧根密度无明显变化;H10 侧根总

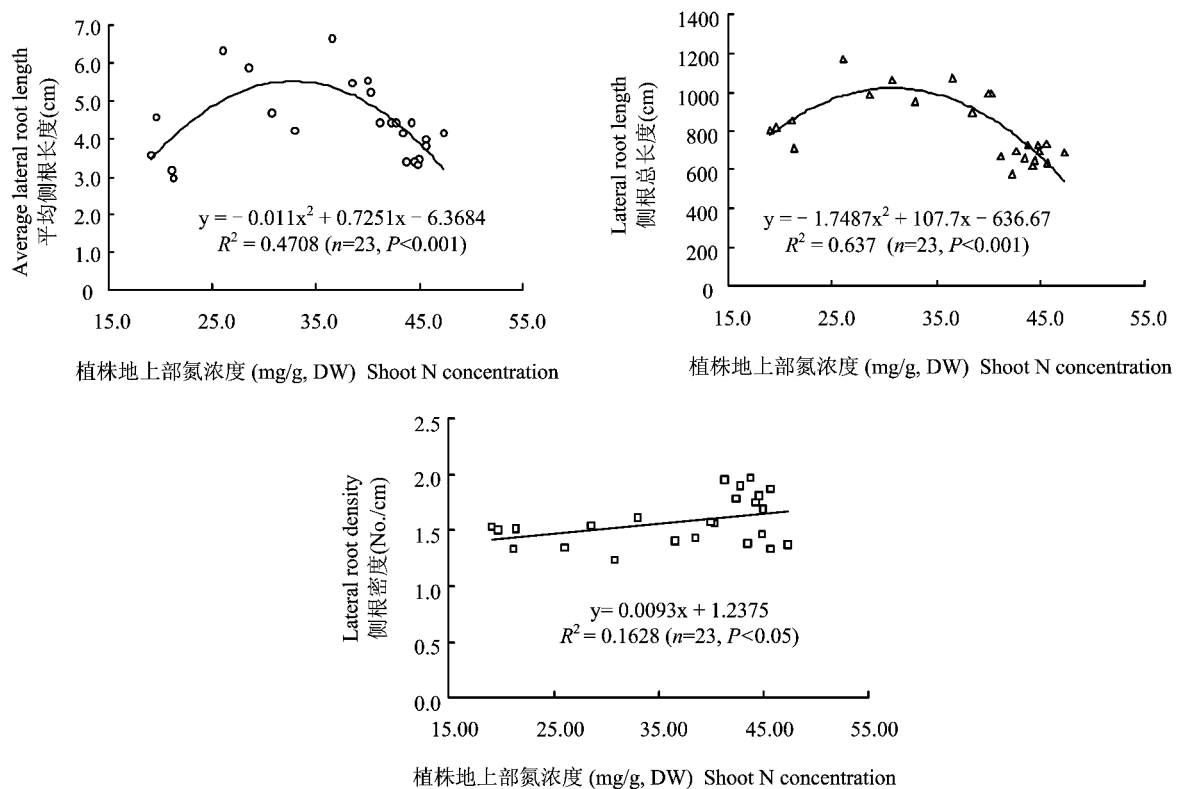


图5 侧根总长度、平均侧根长度、侧根密度与小麦植株地上部氮浓度之间的回归分析

Fig. 5 The relationships between total lateral root length, average lateral root length and lateral root density and shoot N concentration

长度增加,侧根密度减少;衡观35侧根密度减少,侧根总长度没有多大变化;而L14侧根总长度和侧根密度均无明显改变,表明不同基因型小麦侧根生长对低浓度硝态氮的反应存在明显的响应差异。

Malamy 和 Ryan^[19]等发现,在均匀供氮体系中,高浓度氮的供应可以促进拟南芥侧根原基的分化,但抑制侧根的伸长。Zhang 等^[12]研究表明,高浓度硝态氮只抑制侧根长度,且在侧根刚刚出现时期起作用,而且高浓度硝态氮对成熟侧根没有影响。郭亚芳等^[14]研究指出,玉米侧根生长要求外界硝态氮最适浓度在 1.0 mmol/L 左右,在此浓度以下,硝态氮浓度增高促进侧根生长,而在 1.0 mmol/L 以上,侧根的长度开始下降。超过 5.0 mmol/L 后,侧根的发生也受抑制。高浓度硝态氮对拟南芥侧根发育的抑制效应随着硝态氮供应的增加而增加,当外界硝态氮浓度在 10 mmol/L 以上时最明显^[3-4,10]。但本研究中发现小麦在外界硝态氮浓度高于 2.5 mmol/L,即使高达 20 mmol/L,侧根生长发育尚未受到明显抑制,看来旱地作物小麦对硝态氮浓度适应性较强,这与玉米和拟南芥等作物上研究有所不同。

硝态氮对拟南芥侧根生长的刺激效应不是它的

下游代谢物引起的,而是由 NO_3^- 自身作为信号引起的,ANR1 MADS box 转录因子是信号传导通路的一个成分^[4,7,10]。在信号 ANR1 的上游可能有硝酸盐转运蛋白 AtNRT1.1 发挥作用,AtNRT1.1 与 ANR1 的转录调节有关^[4,10]。侧根生长对硝态氮供应的反应与植株体内氮素营养状况也有关系。地上部的营养状况被认为可能作为一个长距离信号,被植物感受来调节侧根发育。郭亚芬等^[13]研究认为,硝态氮调控玉米侧根发育与玉米地上部硝态氮含量有关,当玉米地上部硝态氮含量达到 0.10~0.16 mol/kg 时,侧根生长即受到抑制,表现为侧根长度和侧根数量开始下降。在拟南芥上的研究表明,硝酸还原酶缺失的突变体 *nia 1* 和 *nia 2* 的侧根发育在高浓度硝态氮供应下受到抑制作用更明显,暗示了硝态氮本身在植株中的累积对于这种抑制作用起重要作用^[10,12]。本研究表明,小麦侧根长度与地上部氮含量之间呈二次曲线关系。随着地上部氮含量增加到一定值,侧根长度下降,侧根密度与地上部氮含量之间呈线性正相关关系。硝态氮调节小麦侧根发育的生理机制以及不同基因型小麦侧根生长对硝态氮的反应存在差异的原因,需要深入研究。

参 考 文 献:

- [1] Stevenson F J. Nitrogen in agricultural soils[M]. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1982.
- [2] Reed A J, Hageman R H. Relationship between nitrate uptake, flux, and reduction and the accumulation of reduced nitrogen in maize (*Zea mays* L.) II. Effect of nutrient nitrate concentration [J]. Plant Physiol., 1980, 66(6): 1184–1189.
- [3] Zhang H, Jennings A J, Forde B G. Regulation of Arabidopsis root development by nitrate availability[J]. J. Exp. Bot., 2000, 51(342): 51–59.
- [4] Zhang H, Rong H, Pilbeam D. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in Arabidopsis thaliana[J]. J. Exp. Bot., 2007, 58(9): 2329–2338.
- [5] Desnos T. Root branching responses to phosphate and nitrate[J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2008, 11(1): 82–87.
- [6] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, Leyser H M. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of Arabidopsis [J]. Plant J., 2002, 29(6): 751–760.
- [7] Walch-Liu P, Ivanov II, Filleur S *et al.* Nitrogen regulation of root branching[J]. Ann. Bot., 2006, 97(5): 875–881.
- [8] Granato T C, Raper Jr C D. Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate[J]. J. Exp. Bot., 1989, 40(211): 263–275.
- [9] Sattelmacher B, Gerendas J, Thoms K *et al.* Interaction between root growth and mineral nutrition[J]. Environ. Exp. Bot., 1993, 33(1): 63–73.
- [10] Zhang H, Forde B G. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture[J]. Science, 1998, 279(5349): 407–409.
- [11] Remans T, Nacry P, Pervent M *et al.* The Arabidopsis NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2006, 103(50): 19206–19211.
- [12] Zhang H, Jennings A, Barlow P W, Forde B G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, 96(11): 6529–6534.
- [13] 郭亚芬, 米国华, 陈范骏, 张福锁. 硝态氮供应对玉米侧根生长的影响[J]. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(1): 90–96.
- Guo Y F, Mi G H, Chen F J, Zhang F S. Effect of NO_3^- supply on lateral root growth in maize plants[J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2005, 31(1): 90–96.
- [14] 郭亚芬, 米国华, 陈范骏, 张福锁. 局部供应硝酸盐诱导玉米侧根生长的基因型差异[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2): 155–159.
- Guo Y F, Mi G H, Chen F J, Zhang F S. Genotypic difference of maize lateral roots in response to local nitrate supply[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2005, 11(2): 155–159.
- [15] Garnett T, Conn V, Kaiser B N. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants[J]. Plant Cell Environ., 2009, 32(9): 1272–1283.
- [16] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture[J]. Plant Cell Environ., 2005, 28(1): 67–77.
- [17] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture [J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2003, 6(3): 280–287.
- [18] Drew M C, Saker L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley II. Localized, compensatory changes in lateral root growth and the rates of nitrate uptake when nitrate is restricted to only one Part of the system[J]. J. Exp. Bot., 1975, 26(90): 79–90.
- [19] Malamy J E, Ryan K S. Environmental regulation of lateral root initiation in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 2001, 127(3): 899–909.