

不同供氮模式对水稻根系形态及生理特征的影响

胡香玉 郭九信 田广丽 高丽敏 沈其荣 郭世伟*

(南京农业大学 资源与环境科学学院, 南京 210095; * 通讯联系人, E-mail: sguo@njau.edu.cn)

Effects of Different Nitrogen Supply Patterns on Root Morphological and Physiological Characteristics of Rice

HU Xiangyu, GUO Jiuxin, TIAN Guangli, GAO Limin, SHEN Qirong, GUO Shiwei*

(College of Resource and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; * Corresponding author, E-mail: sguo@njau.edu.cn)

Abstract: 【Objective】The objectives were to study the effects of optimized N managements (OPTs, including HE and HYHE) on root growth, root morphological and physiological characteristics, and their relationships with N accumulation and yield formation. 【Method】Hydroponic experiments using Zhendao 11 as material were conducted in a greenhouse with three N supply patterns: farmers' fertilizer practices (FFP, T1), nitrogen (N) application of high efficiency (HE, T2), and N application of high yield and high efficiency (HEHY, T3). 【Result】Higher spikelet number per panicle, filled grain rate and 1000-grain weight were achieved in HE and HYHE treatments compared to FFP, which led to grain yield increase of 5.7% and 16.0% in HE and HEHY (OPTs), respectively. Rice roots in OPTs had higher root dry matter weight, total root surface area, root volume, and adventitious roots number per tiller and longer root length throughout the growth season. OPTs resulted in higher xylem flow sap rate, root N assimilation activity, and leaf photosynthesis speed anthesis stage and middle grain filling stage. The root dry matter weight, length, total surface area, volume, and adventitious roots number per tiller, xylem flow sap rate, and root N assimilation activity had significantly positive relationship with total N accumulation and grain yield. 【Conclusion】OPTs could improve root growth, optimize root morphology, and maintain higher root physiological activities, thus achieving the improvement in N accumulation and grain yield.

Key words: optimized nitrogen managements; root morphological characteristics; root xylem sap; nitrogen accumulation; grain yield

摘 要: 【目的】为明确氮素优化管理模式(OPTs)下水稻根系形态和生理特征及其与氮素吸收和产量形成的关系。【方法】以镇稻 11 为材料,采用营养液培养,通过三种氮素供应模式分别模拟农民习惯施肥(FFP)、高效施肥(HE)及高产高效施肥(HEHY),研究了不同供氮模式对水稻主要生育期生物量和氮素累积、根系形态和生理特征以及产量形成的影响。【结果】与 FFP 相比,HE 和 HEHY(OPTs)通过提高每穗粒数、结实率和千粒重而使水稻籽粒产量分别增加 5.7% 和 16.0%。与 FFP 相比,OPTs 增加了生育期内水稻根系生物量、根系长度、根系总表面积、根系体积以及单个分蘖不定根数目,并提高了灌浆期根系活力、根系氮素同化能力以及叶片光合速率。相关分析表明,开花期根系生物量、总表面积、根体积、单个分蘖平均不定根数目、伤流液流速和谷氨酰胺合成酶活性均与总氮素累积量及产量显著正相关。【结论】因此,OPTs 通过养分调控,可促进水稻根系的生长、优化根系形态结构,并能维持水稻生育后期较高的根系活力,从而促进了水稻对氮素的累积以及产量的形成。

关键词: 氮素优化管理; 根系形态特征; 木质部伤流液; 氮素累积; 产量

中图分类号: S143.1; S511.062

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2017)01-0072-09

施用氮肥是提高水稻产量最有效的方式之一^[1],然而单纯地追求水稻高产,农民往往投入过量的氮肥,且氮肥施用时期不合理,大部分氮肥投入在

水稻生育前期,极少注重生育中后期穗粒肥的追施^[2]。这种不合理的氮肥施用方式不仅降低了氮肥利用效率,对环境带来了严重的负面影响,而且水稻

收稿日期: 2016-03-25; 修改稿收到日期: 2016-07-17。

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(2009CB118600)。

产量并没有得到相应的提高^[2,3]。针对这一问题,许多农业工作者做了大量的研究并探索出几种较为成熟的氮肥施用技术,其中,以“总量控制、分期调控、前氮后移”为主旨的氮素优化管理模式,能够在稳产增产的同时大幅度提高氮肥利用率并减少氮素损失^[4-6]。但目前有关氮素优化管理模式的研究大多侧重于技术建成及其在田间水平对水稻地上部干物质生产、产量和氮肥利用效率的影响^[4,5],而有关氮素优化管理模式下水稻根系生长、形态特征和根系活力的响应及其与产量形成和养分吸收的关系报道较少。

水稻根系形态生理特征在养分吸收和产量形成中起着极为重要的作用^[7,8],并受氮肥管理的影响。前人研究表明,轻度缺氮会促进根系生长,利于根系深扎^[9];适量供氮可促进根系密度、质量和数目的增加,但过量的氮素供应则抑制根系生长^[10]。刘宝玉等^[11]研究指出增加氮肥用量有利于根系伤流强度和根系氧化力的提高,可有效延缓根系衰老。因此,研究水稻根系形态及生理特征对阐明氮素优化管理如何实现水稻高产高效有着重要的意义。然而,由于田间条件下水稻根系在土壤中密集成网,对水稻根系形态和生理特征的观测存在较大困难,尤其是在水稻生育后期。因此,本研究采用水培种植方式,以江苏省常规早熟粳稻镇稻 11 为材料,设置三种不同氮素供应模式,分别模拟田间农民习惯施肥及高效施肥和高产高效施肥两种氮素优化管理模式,比较了不同氮素供应模式下生育期内水稻根系生长、形态和生理特征的响应及其对氮素吸收和产量形成的影响,以期进一步认识氮素优化管理模式下水稻获得高产高效的机理,为田间氮肥的合理施用提供

理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本研究采用营养液培养方式在南京农业大学牌楼实验基地温室内进行。白天室内温度为 28~30℃,光合有效辐射为 1000~1500 μmol/(m²·s)。供试品种为江苏省常规早熟粳稻镇稻 11。水稻种子消毒后在温室内育苗,待长至 2 叶 1 心时,选取长势一致的幼苗移栽至不透光的塑料桶中(容积为 20 L,32 cm×31 cm×37 cm),每桶共移栽 6 穴,每穴 2 株。先用 1/4 营养液预培养 7d 后进行不同供氮模式处理,每个处理各 25 桶。试验共设置 3 种不同供氮模式处理:1) T₁ 供氮模式,模拟农民习惯施肥(farmers' fertilizer practices, FFP); 2) T₂ 供氮模式,模拟高效施肥(high efficiency, HE); 3) T₃ 供氮模式,模拟高产高效施肥(high yield and high efficiency, HEHY)。其中, T₁ 供氮模式下水稻总供氮量为 485 mg/plant,在穗始分化期前供应最高浓度的氮素(5.71 mmol/L),而在穗粒分化期至开花期供应 0.36 mmol/L 的氮素作为农民习惯施肥处理; T₂ 供氮模式下水稻总供氮量为 375 mg/plant,在穗始分化期前供应最低浓度的氮素(1.42 mmol/L); T₃ 供氮模式下水稻总供氮量为 305 mg/plant,在穗始分化期前供应中等水平的氮素(2.86 mmol/L)。T₂ 和 T₃ 供氮模式在穗粒分化期至开花期供应 1.42 mmol/L 氮素作为氮肥优化模式下增施粒肥。各供氮模式在其余水稻生育阶段的供氮水平相同,具体氮素供应见表 1。营养液采用国际水稻研究所(IRRI)的常规营养液配方,并略加改

表 1 不同供氮模式下氮素供应量

Table 1. Nitrogen supply rate for different nitrogen supply patterns.

处理 Treatment	供氮浓度 N supply rate/(mmol·L ⁻¹)				总供氮量 Total N rate /(mg·plant ⁻¹)
	移栽后 7 天-穗始分化期 穗始分化-穗粒分化期		穗粒分化-开花期	开花-成熟期	
	7DAT-PIS	PIS-SDS	SDS-AS	AS-MS	
T ₁	5.71	2.86	0.36	0.36	485
T ₂	1.42	2.86	1.42	0.36	305
T ₃	2.86	2.86	1.42	0.36	375

7DAT—移栽后 7 d; PIS—穗始分化期; SDS—穗粒分化期; AS—开花期; MS—成熟期。T₁—模拟农民习惯施肥; T₂—模拟高效施肥; T₃—模拟高产高效施肥。下同。

7DAT, Seven days after transplanting; PIS, Panicle initiation stage; SDS, Spikelet differentiation stage; AS, Anthesis stage; MS, Maturity stage. T₁, Simulated N application of farmers' fertilizer practices; T₂, Simulated N application of high efficiency; T₃, Simulated N application of high yield and high efficiency. The same as below.

进。此外,添加 Na_2SiO_3 以保持营养液中的 Si^{4+} 浓度为 2.8 mg/L。氮素供应形态为 1 : 1 铵硝混合营养。营养液每周更换一次,每天调节 pH 至 5.50 ± 0.05 。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 干物质及氮素含量测定

分别于穗始分化期、孕穗期、开花期、灌浆中期及成熟期取长势一致的水稻植株,分为根、茎、叶及穗(抽穗后)四部分,用去离子水清洗干净后置于烘箱中在 105℃ 下杀青 30min,然后在 75℃ 下烘干至恒重并称取其干质量。后将各部分样品粉碎并过 0.2 mm 孔径筛,经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮后,用全自动连续流动分析仪(AA3, Bran+Luebbe, Germany)测定其氮素含量。整株氮素累积量为各器官生物量与氮素含量乘积之和,氮素阶段累积量为相邻两个生育期整株氮素累积量的差值。

1.2.2 根系形态参数测定

分别于水稻穗始分化期、孕穗期、开花期及灌浆中期取长势一致的水稻植株,用于根系形态参数的测定。测量并记录各生育时期水稻根系的最长根长。准确记录每穴总不定根数目及对应的地上部分蘖数,计算单株总不定根数目及单个分蘖平均不定根数。将根系平铺在根系专用放置盘中,加水并使水层保持在 4~5 mm,用牙签将每条不定根单独分开,用 LA1600 Epson Expression 10000XL 扫描仪扫描成像后,通过 WinRHizo2003b 根系分析软件统计分析得到总根长、总表面积与根系体积。

1.2.3 根系生理参数测定

1.2.3.1 木质部伤流液的收集

参照 Guan 等^[12]的方法,从 19:00 至次日 7:00 于开花期和灌浆中期收集根系伤流液。距水稻根部 2 cm 处割去地上部分,用套有自封袋的脱脂棉包裹茎基部,准确收集 8 h,收集前后脱脂棉质量的差值

即为伤流量,以此计算单位时间单位根系干质量的木质部伤流液流速;用将收集得到的伤流液于 -20℃ 保存,并依据李合生^[13]的方法测定伤流液中总游离氨基酸的含量。

1.2.3.2 谷氨酰胺合成酶活性的测定

分别于开花期和灌浆中期上午 10:00 选取长势一致的水稻根系,用去离子水洗净擦干,立即放入液氮中,-80℃ 下保存。参照 Hayakawa 的方法^[14]测定根系谷氨酰胺合成酶(GS)的活性。

1.2.4 叶片光合速率测定

采用 Li-Cor 6400 便携式光合仪测定开花期和籽粒灌浆中期水稻剑叶的净光合速率(P_n)。测定时间为天气晴朗的上午 9:00—11:00,CO₂ 浓度为 $(385 \pm 5) \mu\text{mol/mol}$,测定光强为 $1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,叶片温度为 $(25.5 \pm 2)^\circ\text{C}$,空气相对湿度维持在 45% 左右。

1.2.5 考种与测产

于成熟期每处理随机取 10 穴(20 株)以调查每株穗数,并选取具有代表性的 3 穴植株用于测定每穗粒数、结实率及千粒重。在各处理中选取 3 桶用于实际产量的测定。

1.3 数据处理与分析

试验采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 16.0 软件进行数据处理和分析。

2 结果与分析

2.1 不同供氮模式对水稻根系生长及根系形态特征的影响

2.1.1 不同供氮模式下水稻根系生物量和根冠比

由表 2 可知,各供氮模式下水稻单株根系生物量均随生育进程呈增加的趋势,而根冠比则呈降低的趋势。水稻生育期内不同供氮模式间单株根系生物量均表现为 $T_2 > T_3 > T_1$ 。其中,在穗始分化期

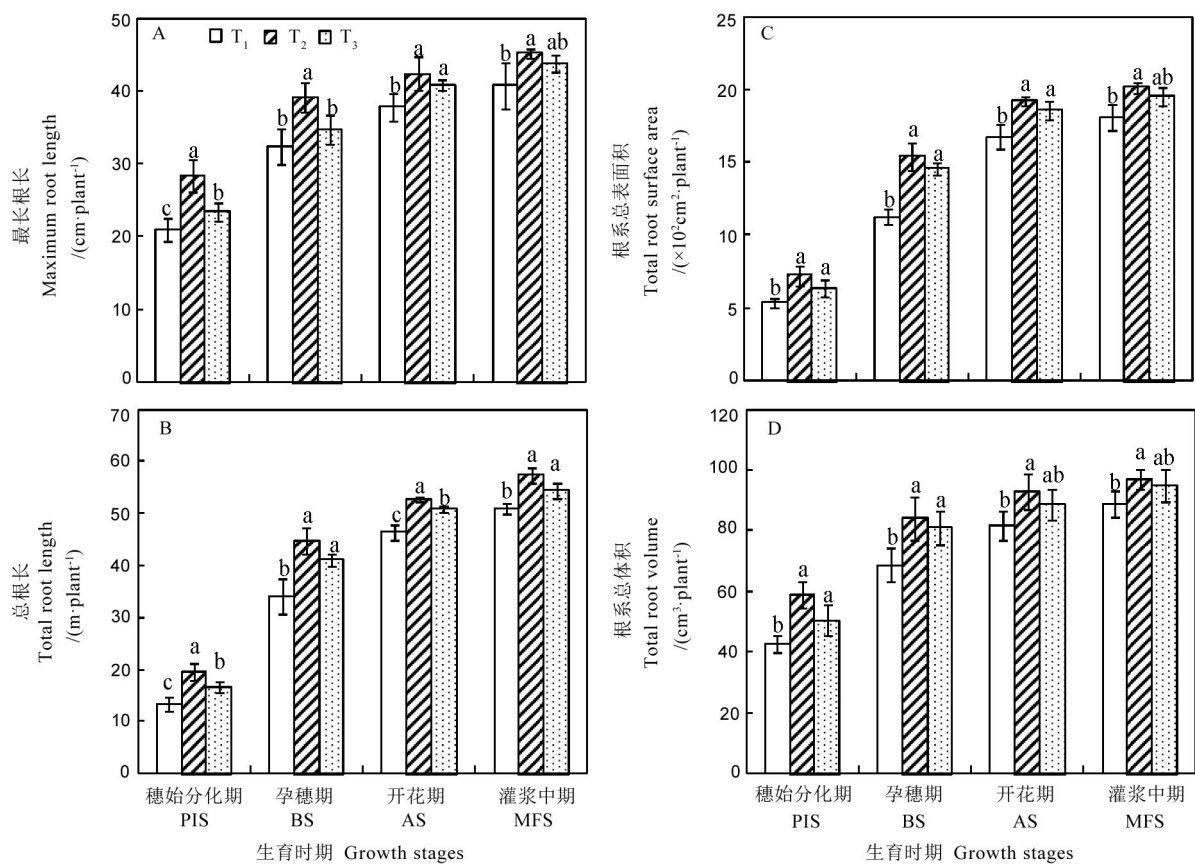
表 2 不同供氮模式下水稻主要生育期的单株根系生物量和根冠比

Table 2. Root dry matter weight per plant and root/shoot ratio at various growth stages of rice subjected to different nitrogen supply patterns.

处理 Treatment	根生物量 Root dry matter /($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$)				根冠比 Root/shoot ratio			
	穗始分化期	孕穗期	开花期	成熟期	穗始分化期	孕穗期	开花期	成熟期
	PIS	BS	AS	MS	PIS	BS	AS	MS
T ₁	0.49±0.04 c	1.25±0.05 b	1.50±0.08 b	1.58±0.06 b	0.10±0.01 c	0.09±0.01 b	0.06±0.01 b	0.04±0.00 a
T ₂	0.68±0.02 a	1.43±0.09 a	1.66±0.07 a	1.70±0.05 a	0.19±0.01 a	0.11±0.02 a	0.07±0.01 a	0.05±0.01 a
T ₃	0.60±0.04 b	1.38±0.02 ab	1.61±0.11 ab	1.66±0.14 ab	0.13±0.01 b	0.10±0.01 a	0.07±0.01 ab	0.05±0.01 a

同一列中,数据后标注相同小写字母表示差异未达 0.05 显著水平。下同。

The values followed by common letters indicate no significant differences at the 0.05 level within a column. BS, Booting stage. The same as follows.



柱上标相同小写字母者表示处理间差异未达 0.05 显著水平。下同。
Common lowercase letters above the bars indicate no significant difference at the 0.05 level. The same as below. MFS, Middle filling stage.

图 1 不同供氮模式下水稻主要生育期根系最长根长、总根长、总表面积及体积的动态变化

Fig.1. Dynamics of maximum root length, total root length, total root surface area and root volume at various growth stages of rice subjected to different nitrogen supply patterns.

各供氮模式间都表现出显著的差异，而在后三个生育时期，单株根生物量只在 T₁ 与 T₂ 间表现出显著差异。穗始分化期各供氮模式根冠比与根系生物量表现出相同的趋势。在孕穗期，T₁ 根冠比仍显著低于 T₂ 与 T₃。开花期 T₁ 根冠比显著低于 T₂ 供氮模式，而 T₂ 和 T₃ 间及 T₁ 和 T₃ 间根冠比没有显著差异。成熟期各供氮模式间根冠比均无显著差异。

2.1.2 不同供氮模式下水稻根系形态特征

从图 1 可见，各供氮模式下水稻单株根系总根长、最长根长、总表面积及总体积均随着生育进程呈现增加的趋势。由图 1-A 可知，T₂ 处理水稻最长根长在四个生育期均显著高于 T₁；T₃ 较 T₁ 显著提高了穗始分化期和开花期的最长根长；除穗始分化期和孕穗期外，T₂ 与 T₃ 间最长根长无显著差异。与 T₁ 相比，T₂ 与 T₃ 显著提高了水稻各生育期的单株

总根长(图 1-B)。由图 1-C 可知，与 T₁ 相比，T₂ 显著提高了水稻各生育期的单株根系总表面积，T₃ 显著提高了穗始分化期、孕穗期和开花期的单株根系总表面积；T₂ 与 T₃ 间单株根系总表面积在各生育期均无显著差异。除开花期 T₁ 与 T₃ 间单株根系总体积没有显著差异外，其余生育期各供氮模式间单株根系总体积与根系总表面积具有相似的规律(图 1-D)。由图 2-A 可知，各供氮模式水稻单株总不定根数从穗始分化期到开花期明显增加，开花后趋于稳定。在穗始分化期和孕穗期，T₁ 与 T₃ 单株总不定根数目显著高于 T₂；而在开花期和灌浆中期，各供氮模式间单株总不定根数未表现出显著差异。在水稻各个生育期，各供氮模式间单个分蘖平均不定根数目均表现为 T₂ > T₃ > T₁，且 T₁ 与 T₂ 间差异达到显著水平(图 2-B)。T₁ 与 T₃ 间单个分

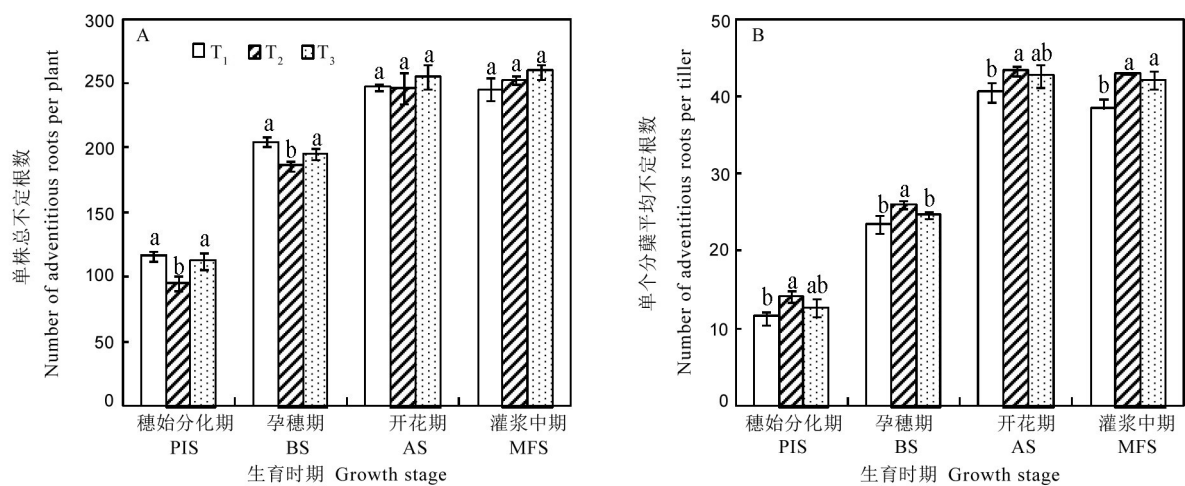


图 2 不同供氮模式下水稻主要生育期根系单株不定根数及单个分蘖平均不定根数的动态变化
Fig. 2. Dynamics of adventitious root number per plant and average adventitious root number per tiller of rice at various growth stage subjected to different nitrogen supply patterns.

蘖平均不定根数的差异在灌浆中期达到显著水平。
2.2 不同供氮模式对水稻生育后期植株生理特征的影响

由图 3 可见,从开花期到灌浆中期,各供氮模式水稻根系谷氨酰胺合成酶活性、木质部伤流液流速、木质部伤流液中总游离氨基酸的含量及剑叶净光合速率都有所降低。在开花和灌浆中期,T₂ 和 T₃ 水稻根系谷氨酰胺合成酶活性均高于 T₁,其中,在开花期差异达到显著水平(图 3-A);与 T₁ 相比,T₂ 和 T₃ 均显著提高了开花和灌浆中期水稻根系木质部伤流液流速(图 3-B),同时也提高了木质部伤流液中总游离氨基酸的含量(图 3-C)。在开花期,T₂ 和 T₃ 剑叶净光合速率较 T₁ 分别提高了 7.9% 和 10.9%;在灌浆中期,T₂ 和 T₃ 剑叶净光合速率均显著高于 T₁(图 3-D)。

2.3 不同供氮模式对水稻氮素累积的影响

由表 3 可知,不同的供氮模式影响了水稻对氮

素的阶段累积量。T₁ 水稻单株氮素累积量在移栽至穗始分化阶段最高,而在随后的生育期内逐渐降低。T₂ 和 T₃ 水稻单株氮素累积量则均在穗始分化至孕穗期最高。从移栽至穗始分化期,各供氮模式间单株氮素累积量表现为 T₁ > T₂ > T₃,且差异达到显著水平。在穗始分化至孕穗期、孕穗至开花期、开花至成熟期这三个生育阶段,T₂ 和 T₃ 水稻单株氮素累积量显著高于 T₁。在水稻成熟期,与 T₁ 相比,T₂ 和 T₃ 单株总氮素累积量分别提高了 7.3% 和 16.8%。

2.4 不同供氮模式对水稻产量及产量构成因素的影响

不同的氮素供应模式影响了水稻产量及产量构成因素(表 4)。T₂ 和 T₃ 水稻产量较 T₁ 分别提高了 5.7% 和 16.0%。从水稻产量构成因素来看,与 T₁ 和 T₃ 相比,T₂ 显著降低了每株有效穗数,但增加了每穗粒数、结实率和粒重,而且与 T₁ 间差异达

表 3 不同供氮模式下水稻单株氮素累积量

Table 3. N accumulation per plant of rice subjected to different N supply patterns. mg

处理 Treatment	氮素阶段累积量 N accumulation at each growth stage				总氮素累积量 Total N accumulation
	移栽-穗始分化期	穗始分化-孕穗期	孕穗-开花期	开花-成熟期	
	TRA-PIS	PIS-BS	BS-AS	AS-MS	
T ₁	153.0±16.4 a	119.9±8.0 b	78.0±14.2 b	25.9±6.7 b	398.7±35 b
T ₂	86.1±16.6 c	143.5±12.6 a	116.9±11.6 a	61.1±9.1 a	428.0±43 ab
T ₃	131.8±22.0 b	137.6±8.7 a	102.1±21.7 a	74.6±0.4 a	465.6±19 a

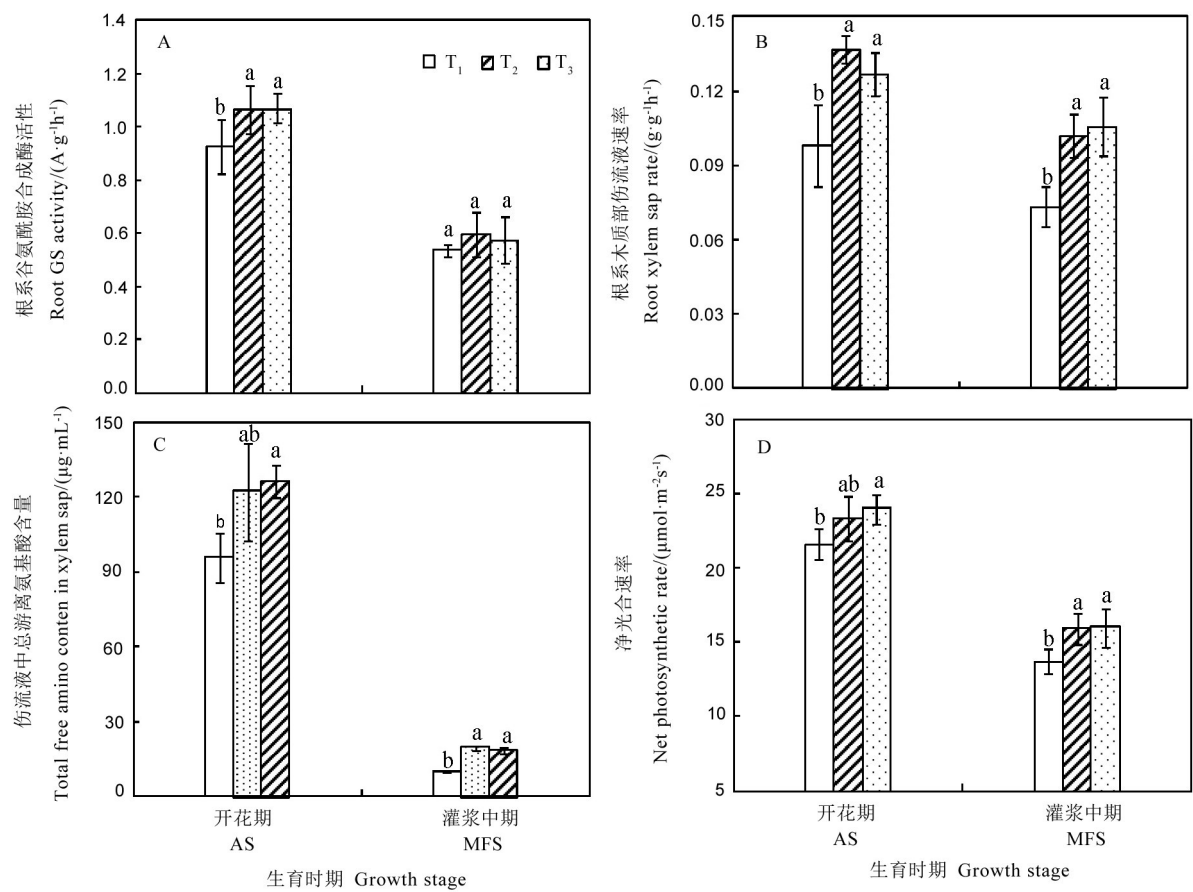


图 3 不同供氮模式对水稻根系谷氨酰胺合成酶(GS)活性、木质部伤流液流速、木质部伤流液中总游离氨基酸含量及剑叶光合速率的影响

Fig. 3. Effects of different N supply patterns on root GS activity, root xylem sap rate, total free amino acids content and photosynthetic rate in flag leaf of rice.

到显著水平。每株有效穗数和每穗粒数在 T_1 与 T_3 间没有显著差异,但与 T_1 相比,在 T_3 处理下,结实率及千粒重显著增加,从而获得了最高的籽粒产量。

2.5 根系形态及生理特征与氮素累积及产量的关系

表 5 结果表明,除单株总不定根数外,开花期根系生物量、总根长、总表面积、根体积、单个分蘖平均

不定根数目、伤流液流速和谷氨酰胺合成酶活性均与孕穗期至开花期和花后植株氮素累积量均呈正相关;除总根长和单株总不定根数外,其余根系形态和生理特征指标均与成熟期植株总氮累积量显著正相关。

由表 6 可知,开花期各根系形态及生理特征参数与每株穗数均无显著相关;而除单株总不定根数

表 4 不同供氮模式下水稻产量及产量构成因素

Table 4. Grain yield and yield components of rice subjected to different nitrogen supply patterns.

处理 Treatment	每株穗数 No. of panicles per plant	穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Seed setting rate/%	千粒重 1000-grain weight/g	籽粒产量 Grain yield / ($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$)
T_1	5.6 ± 0.9 a	94.4 ± 5.2 b	83.5 ± 1.2 b	26.5 ± 0.4 b	10.6 ± 0.3 b
T_2	5.0 ± 0.5 b	107.0 ± 4.1 a	87.8 ± 2.7 a	27.8 ± 0.9 a	11.2 ± 0.5 ab
T_3	5.8 ± 0.9 a	103.4 ± 7.2 ab	86.7 ± 2.0 a	27.5 ± 0.5 a	12.3 ± 0.8 a

表 5 开花期根系形态及生理参数与氮素累积量的相关系数(*r*)

Table 5. Correlation coefficients(*r*) between root morphological and physiological characteristics and nitrogen accumulation at each growth stage of rice.

根系相关参数 Root system parameter	氮素累积量 Nitrogen accumulation		
	孕穗-开花期	开花-成熟期	总累积量
	BS-AS	AS-MS	Total N accumulation
根生物量 RDM	0.96**	0.83*	0.70*
总根长 TRL	0.89**	0.78*	0.57
总表面积 TRSA	0.90**	0.76*	0.73*
根体积 TRV	0.98**	0.88**	0.78*
单株总不定根数 NARP	0.11	0.51	0.50
单个分蘖平均不定根数 NART	0.96**	0.87**	0.77*
伤流液流速 RXSR	0.87**	0.88**	0.71*
谷氨酰胺合成酶活性 RGSA	0.86**	0.92**	0.74*

*,** 分别表示显著或极显著相关。下同。
*,** denote significant or extremely significant correlation, respectively.

RDM, Root biomass; TRL, Total root length; TRSA, Total root surface area; TRV, Total root volume; NARP, Number of total adventitious roots per plant; NART, Number of average adventitious roots per tiller; RXSR, Root xylem sap rate; RGSA, Root GS activity. The same as follows.

表 6 开花期根系形态及生理参数与产量及产量构成因素的相关系数(*r*)

Table 6. Correlation coefficients between root morphological and physiological characteristics and grain yield.

根系相关参数 Root system parameter	每株穗数 No. of panicles per plant	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Seed setting rate	千粒重 1000-grain weight	产量 Grain yield
根生物量 RDM	−0.56	0.99**	0.99**	0.91**	0.75*
总根长 TRL	−0.60	0.99**	0.98**	0.93**	0.71*
总表面积 TRSA	−0.52	0.98**	0.98**	0.97**	0.76*
根体积 TRV	−0.52	0.99**	0.97**	0.90**	0.69*
单株总不定根数 NARP	0.34	0.22	0.26	0.29	0.41
单个分蘖平均不定根数 NART	−0.51	0.89**	0.91**	0.92**	0.82*
伤流液流速 RXSR	−0.49	0.88*	0.92**	0.97**	0.76*
谷氨酰胺合成酶活性 RGSA	−0.63	0.93**	0.79*	0.91**	0.72*

外,其余根系形态及生理特征指标均与每穗粒数、结实率、千粒重和产量呈现显著或者极显著的正相关关系。

3 讨论

本研究采用水培种植方式分别模拟了农民习惯施肥和氮肥优化管理。结果表明,与农民习惯施肥相比,氮肥优化管理提高了水稻产量和氮素总累积量,这与田间研究结果一致^[4,6]。在此基础上,本研究主要分析了模拟农民习惯施肥和氮肥优化管理下水稻生育期内根系形态生理特征的动态变化,并探讨了根系形态生理特征与氮肥优化管理实现水稻高产高效的关系。

3.1 不同供氮模式下水稻根系形态生理特征差异

董桂春等^[10]研究表明每株不定根数随供氮浓

度的提高而增加;每条不定根长和不定根质量随供氮浓度的提高而显著下降;每株根干质量和不定根总长度在一定的供氮范围内随供氮浓度的提高而增加,但随供氮浓度进一步增加其增幅变小。Forde等^[9]研究指出低氮条件下植物根系体积扩大,高氮则往往会抑制植物根系的生长。本研究结果表明,农民习惯施肥由于生育前期投入过多的氮肥,水稻根系生物量、根冠比、总根长、最长根长、总表面积及根系体积均低于氮肥优化管理,根系生长受到抑制;而氮肥优化管理则促进水稻根系的生长和深扎,扩大了根系摄取养分的范围,且在生育中后期仍然保持较优的根系形态指标。本研究还发现,农民习惯施肥水稻每株总不定根数与高产高效施肥没有显著差异,可见过多的氮素施用量并不会持续增加不定根数目,反而会降低其他根系形态参数,最终抑制根系的生长。相似的结果也出现在 Ju 等^[15]的研究

中。然而农民习惯施肥单个分蘖下的平均不定根数在水稻生育期内始终是最少的,这可能是由于其过多的分蘖导致的^[16]。

氮素供应对根系活力有着重要的影响。赵全志等^[17]研究发现,增加氮肥用量有利于根系伤流强度的提高、增加根系活力。本研究结果表明,相比于农民习惯施肥,氮素优化管理水稻开花期和灌浆中期具有更高的根系木质部伤流液流速。可见,增施粒肥有利于根系维持生育后期较高的根系活力。根系吸收的氮素必须经氮代谢酶同化为其他有机物质才能被植物所利用,GS 是水稻根系同化铵离子的关键酶^[1]。增加氮素供应可有效提高根系 GS 活性^[17]。因此,氮素优化管理由于增施粒肥,同样较农民习惯施肥显著提高了根系 GS 活性,这也与氮素优化管理水稻木质部伤流液中较高的总游离氨基酸含量相符。可见,通过调控养分供应,不仅可以调控根系的生长发育,构建一个良好的根系形态,还可维持水稻生育中后期较高的根系活力。

3.2 水稻根系形态生理特征与氮素吸收及产量形成的关系

大多研究表明,高产及氮素高效水稻根系分布广且扎根深^[19]。陈琛等^[20]和严奉君等^[21]均指出水稻主要生育时期根干质量、根冠比、不定根总根长、根体积及最长根长与氮素的吸收利用存在显著的正相关。彭玉等^[22]研究发现,水稻产量与抽穗后 15 天的根干质量、总根长、根系表面积显著正相关。本研究结果表明,开花期根系生物量、总根长、总表面积、根系体积均与水稻孕穗至开花期、花后氮素累积量、总氮素累积量、每穗粒数、结实率、千粒重及产量呈正相关关系。因此,氮素优化管理水稻根系形态参数和生物量的提高有利于水稻根系对养分的吸收累积与产量的提高。根系的发达健壮程度与水稻倒伏也紧密相关。根系发育不良,分布较浅,对地上部的支持力差,容易造成根倒伏,降低水稻产量^[23]。水稻根系发育不良也很可能是农民习惯施肥水稻生育后期倒伏减产的原因之一^[2]。

较高的根系活力是根系在土壤中具有较强养分吸收能力的保证。魏海燕等^[24]研究表明根系活力高的水稻品种对氮素的吸收能力较强。本研究发现,开花期根系木质部伤流液流速及 GS 活性均与孕穗至开花期及花后氮素累积量、总氮素累积量呈正相关关系,这同前人研究结果一致。水稻灌浆期较高的根系活力是提高结实率和粒重的重要保

证^[8]。林贤青等^[25]研究表明,较高的根系活力可以促进根系代谢和养分吸收,增强叶片生理功能,提高干物质积累,并最终提高水稻产量。本研究结果同样表明,开花期木质部伤流液流速及 GS 活性与每穗粒数、结实率、千粒重及产量均显著正相关,进一步证实了保持较高的根系活力是获得高产的途径。肖金川等^[26]研究发现水稻伤流液强度与叶片光合速率显著正相关,本研究同样发现氮素优化管理水稻生育后期剑叶片光合速率高于农民习惯施肥。水稻籽粒灌浆物质有 80%~90% 来自于花后光合物质^[27],氮肥优化管理在灌浆期可提供更多的光合产物用于灌浆,利于籽粒的充实。伤流液中游离氨基酸是根系生理优势的内在物质基础之一,氮肥优化管理下,可向地上部提供更多的营养物质,从而有利于产量的提高。然而氮肥优化管理通过维持生育后期较高的根系活力来提高产量的机理还不清楚,需要做进一步的探索研究。

综上所述,与农民习惯施肥相比,氮素优化管理在水稻生育前期由于降低氮肥施用量,促进了根系生长,能够使水稻获得更为庞大的根系;而在穗粒分化至开花期由于增加了氮素的供应,则使水稻植株在灌浆期能够保持高的根系活力、氮素同化能力以及叶片光合生产能力,促进了水稻生育中后期氮素的累积,提高了每穗粒数、结实率和粒重,最终提高了水稻籽粒产量。

参考文献:

- [1] Cassman K G, Dobermann A, Wallers D T, Yang H. Meeting cereal demand while protecting natural resources and improving environmental quality. *Soc Sci Electr Pub*, 2011, 28(4): 315-358.
- [2] 马立珩, 张莹, 隋标, 刘彩玲, 王萍, 顾瑛娣, 沈其荣, 徐茂, 郭世伟. 江苏省水稻过量施肥的影响因素分析. *扬州大学学报*, 2011, 32(2): 48-52.
Ma L H, Zhang Y, Sui B, Liu C L, Wang P, Gu S D, Shen Q R, Xu M, Guo S W. The impact factors of excessive fertilization in Jiangsu Province. *J Yangzhou Univ*, 2011, 32(2): 48-52. (in Chinese with English abstract)
- [3] Chen X, Cui Z, Fan M, Vitousek P, Zhao M, Ma W Q, Wang Z L, Zhang W J, Yan X Y, Yang J C, Deng X P, Gao Q, Zhang Q, Guo S W, Ren J, Li S Q, Ye Y L, Wang Z H, Huang J L, Tang Q Y, Sun Y X, Peng X L, Zhang J W, He M K, Zhu Y J, Xue J Q, Wang G L, Wu L, An N, Wu L Q, Ma L, Zhang W F, Zhang F S. Producing more grain with lower environmental costs. *Nature*, 2014, 514(7523): 486-489.
- [4] Sui B, Feng X, Tian G, Hu X Y, Shen Q R, Guo S W. Optimizing nitrogen supply increases rice yield and nitrogen use efficiency by regulating yield formation factors. *Field Crops Res*, 2013, 150: 99-107.
- [5] 刘彩玲, 杨松楠, 隋标, 马立珩, 张莹, 王萍, 顾瑛娣, 徐茂, 沈其荣, 郭世伟. 太湖流域水稻最佳养分管理研究. *南京农业*

- 大学学报, 2011, 34(4): 71-76.
- Liu C L, Yang S N, Sui B, Ma L H, Zhang Y, Wang P, Gu S D, Xu M, Shen Q R, Guo S W. Studies on the best nutrient management of rice in Taihu Lake basin. *J Nanjing Agric Univ*, 2011, 34(4): 71-76. (in Chinese with English abstract)
- [6] Deng F, Wang L, Ren W J, Mei X F, Li S X. Optimized nitrogen managements and polyaspartic acid urea improved dry matter production and yield of indica hybrid rice. *Soil Till Res*, 2015, 145: 1-9.
- [7] Fan J B, Zhang Y L, Turner D, Duan Y H, Wang D S, Shen Q R. Root physiological and morphological characteristics of two rice cultivars with different nitrogen-use efficiency. *Pedosphere*, 2010, 20(4): 446-455.
- [8] Zhang H, Xue Y, Wang Z, Yang J C, Zhang J H. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with shoot growth in "super" rice. *Field Crops Res*, 2009, 113(1): 31-40.
- [9] Forde B G, Lorenzo H. The nutritional control of root development. *Plant Soil*, 2001, 232(1): 51-68.
- [10] 董桂春, 王余龙, 吴华, 王坚刚, 蔡惠荣, 张传胜, 蔡建中. 供氮浓度对水稻根系生长的影响. 江苏农业研究, 2001, 22(4): 9-13.
- Dong G C, Wang Y L, Wu H, Wang J G, Cai H R, Zhang C S, Cai J Z. Effect of nitrogen supplying levels on the development of roots in rice (*Oryza sativa* L.). *Jiangsu Agric Res*, 2001, 22(4): 9-13. (in Chinese with English abstract)
- [11] 王余龙, 姚友礼, 刘宝玉, 吕贞龙, 黄建晔, 徐家宽, 蔡建中. 不同生育时期氮素供应水平对杂交水稻根系生长及其活力的影响. 作物学报, 1997(6): 699-706.
- Wang Y L, Yao Y L, Liu B Y, LV Z L, Huang J Y, Xu J K, Cai J Z. Effect of nitrogen supplying levels and timings on the development of roots in hybrid indica rice. *Acta Agron Sin*, 1997(6): 699-706. (in Chinese with English abstract)
- [12] Guan D, Al-Kaisi M M, Zhang Y, Duan L S, Tan W M, Zhang M C, Li Z H. Tillage practices affect biomass and grain yield through regulating root growth, root-bleeding sap and nutrients uptake in summer maize. *Field Crops Res*, 2014, 157: 89-97.
- [13] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000: 199-201.
- Li H S. Experimental Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemis. Beijing: Higher Education Press, 2000: 199-201.
- [14] Hayakawa T, Yamaya T, Mae T, Ojima K. Changes in the content of two glutamate synthase proteins in spikelets of rice (*Oryza sativa*) plants during ripening. *Plant Physiol*, 1993, 101: 1257-1262.
- [15] Forde B G, Lorenzo H. The nutritional control of root development. *Plant Soil*, 2001, 232: 51-68.
- [16] 隋标. 江苏省稻麦轮作体系养分优化管理技术研究. 南京: 南京农业大学, 2013.
- Sui B. Studies on the optimizing nutrient management practice for rice-wheat cropping system in Jiangsu Province. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013. (in Chinese with English abstract)
- [17] 赵全志, 高尔明, 黄丕生, 凌启鸿. 水稻穗颈节与基部节间伤流的比较及其氮素调控研究. 作物学报, 2001, 27(1): 103-109.
- Zhao Q Z, Gao E M, Huang P S, Ling Q H. The comparison and nitrogen nutrition regulations of bleeding in neck-panicle node and basal internode of rice. *Acta Agron Sin*, 2001, 27(1): 103-109. (in Chinese with English abstract)
- [18] Kichey T, Heumez E, Pocholle D, Pageau K, Vanacken H, Dubois F, Le Guois J, Hirel B. Combined agronomic and physiological aspects of nitrogen management in wheat high-light a central role for glutamine synthetase. *New Phytol*, 2006, 169(2): 265-278.
- [19] 李香玲, 冯跃华. 水稻根系生长特性及其与地上部分关系的研究进展. 中国农学通报, 2015, 31(6): 1-6.
- Li X L, Feng Y H. Research advance on relation of aerial part and root traits of rice. *Chin Agric Sci Bull*, 2015, 31(6): 1-6. (in Chinese with English abstract)
- [20] 陈琛, 羊彬, 朱正康, 曹文雅, 罗刚, 周娟, 王祥菊, 于小凤, 袁秋梅, 仲军, 王熠, 黄建晔, 王余龙, 董桂春. 影响水稻遗传群体株系氮素高效吸收的主要根系性状. 中国水稻科学, 2015, 29(4): 390-398.
- Chen C, Yang B, Zhu Z K, Cao W Y, Luo G, Zhou J, Wang X J, Yu X F, Yuan Q M, Zhong J, Wang Y, Huang J Y, Wang Y L, Dong G C. Root traits affecting nitrogen efficient absorption in rice genetic populations. *Chin J Rice Sci*, 2015, 29(4): 390-398. (in Chinese with English abstract)
- [21] 严奉君, 孙永健, 马均, 徐徽, 李玥, 杨志远, 蒋明金, 吕腾飞. 秸秆覆盖与氮肥运筹对杂交稻根系生长及氮素利用的影响. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(1): 23-55.
- Yan F J, Sun Y J, Ma J, Xu H, Li Y, Yang Z Y, Jiang M J, Lu T F. Effects of wheat straw mulching and nitrogen management on grain yield, rice quality and nitrogen utilization in hybrid rice under different soil fertility conditions. *Plant Nutr Fert Sci*, 2015, 21(1): 23-55. (in Chinese with English abstract)
- [22] 彭玉, 马均, 蒋明金, 严奉君, 孙永健, 杨志远. 缓/控释肥对杂交水稻根系形态, 生理特性和产量的影响. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(5): 1048-1057.
- Peng Y, Ma J, Jiang M, Yan F J, Sun Y J, Yang Z Y. Effects of slow /controlled release fertilizers on root morphological and physiological characteristics of rice. *Plant Nutr Fert Sci*, 2013, 19(5): 1048-1057. (in Chinese with English abstract)
- [23] 邓文, 青先国, 马国辉, 艾治勇. 水稻抗倒伏研究进展. 杂交水稻, 2006, 21(6): 6-10.
- Deng W, Qing X G, Ma G H, Ai Z Y. Progress of research on lodging resistance in rice. *Hybrid Rice*, 2006, 21(6): 6-10. (in Chinese with English abstract)
- [24] 魏海燕, 张洪程, 张胜飞, 杭杰, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 马群, 张庆, 刘艳阳. 不同氮利用效率水稻基因型的根系形态与生理指标的研究. 作物学报, 2008, 34(3): 429-436.
- Wei H Y, Zhang H C, Zhang S F, Hang J, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K, Ma Q, Zhang Q, Liu Y Y. Root morphological and physiological characteristics in rice genotypes with different N use efficiencies. *Acta Agron Sin*, 2008, 34(3): 429-436. (in Chinese with English abstract)
- [25] 林贤青, 朱德峰, 李春寿, 阮关海, 张玉屏, 陈惠哲. 水稻不同灌溉方式下的高产生理特性. 中国水稻科学, 2005, 19(4): 328-332.
- Lin X Q, Zhu D F, Li C S, Ruan G H, Zhang Y P, Chen H Z. Physiological characteristics of high-yielding rice under different irrigation methods. *Chin J Rice Sci*, 2005, 19(4): 328-332. (in Chinese with English abstract)
- [26] 肖金川, 武志海, 徐克章, 凌风楼, 崔菁菁, 李鑫. 吉林省47年育成的水稻品种根系伤流液重量变化及其与剑叶光合速率的关系. 植物生理学报, 2012, 48(5): 499-504.
- Xiao J C, Wu Z H, Xu K Z, Ling F L, Cui J J, Li X. Changes of root bleeding sap weight and its correlation with flag leaf net photosynthetic rate in rice cultivars released 47 years in Jilin Province of China. *Plant Physiol Commu*, 2012, 48(5): 499-504. (in Chinese with English abstract)
- [27] Takai T, Fukuta Y, Shiraiwa T, Horie T. Time-related mapping of quantitative trait loci controlling grain-filling in rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot*, 2005, 56(418): 2107-2118.