

OsDGL1 介导的细胞壁鼠李糖代谢参与调控水稻对缺氮诱导的初生根伸长响应

袁陈¹, 张燕莉², 赵明辉¹, 马殿荣^{3*}

(1.沈阳农业大学 水稻研究所, 沈阳 110161; 2.杭州师范大学 生命与环境科学学院, 杭州 311121; 3.辽宁省农业科学院 种业创新研究院, 沈阳 110161)

摘要: [目的] 植物在缺氮条件下可通过促进初生根生长增强对氮源的吸收, 但其分子机制尚未明晰。本研究旨在揭示水稻响应氮缺乏时根系形态适应的内在机理, 以阐明初生根生长调控与氮素吸收效率之间的关联。[方法] 以水稻野生型与 *Osdgl1* 突变体为试验材料, 设置正常供氮与缺氮处理, 观察并测定初生根生长表型, 同时分析根系细胞壁主要成分 (包括鼠李糖、木糖和纤维素) 的含量变化。[结果] 缺氮处理显著促进水稻初生根伸长, 并部分恢复 *Osdgl1* 突变体的短根表型。遗传证据表明 *OsDGL1* 在缺氮诱导的根系生长过程中发挥关键作用。进一步分析发现, 根系长度变化主要与细胞壁中鼠李糖与木糖的含量相关, 而与纤维素无关, 表明鼠李糖生物合成可能在该过程中起重要作用。[结论] *OsDGL1* 可能通过调控鼠李糖的生物合成途径, 介导缺氮条件下水稻初生根的生长响应。为解析氮素缺乏调控水稻根系发育的分子机制提供了新的线索与研究方向。

关键词: 缺氮; *OsDGL1*; 初生根

中图分类号: S511

文献标志码: A

文章编号: 1000-1700 (2026) 03-0000-00

Response of Primary Root Elongation induced by nitrogen deficiency to Regulation Involving OsDGL1-Mediated Cell Wall Rhamnose Metabolism

YUAN Chen¹, ZHANG Yanli², ZHAO Minghui¹, MA Dianrong^{3*}

(1. Rice Research Institute, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; 2. College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 311121, China; 3. Seed Industry Innovation Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China)

Abstract: [Objective] Under nitrogen-deficient conditions, plants can enhance nitrogen uptake by promoting primary root growth; yet the molecular mechanisms underlying this adaptive response remain poorly understood. This study aimed to elucidate the intrinsic regulatory mechanisms of root morphological adaptation in rice in response to nitrogen deficiency, with a specific focus on clarifying the relationship between primary root growth regulation and nitrogen uptake efficiency. [Methods] Wild-type rice and the *Osdgl1* mutant were used as experimental materials. Plants were subjected to either normal nitrogen supply or nitrogen-deficient conditions. Primary root growth phenotypes were systematically observed and measured. Concurrently, changes in the content of root cell wall components—including rhamnose, xylose, and cellulose, were analyzed. [Results] Nitrogen-deficient treatment significantly promoted primary root elongation of rice and partially restored

收稿日期(Received): 2026-01-26 修回日期(Revised): 2026-03-20 接受日期(Accepted): 2026-04-06

基金项目: 辽宁省科技重大专项项目 (2024JH1/11700006-3); 国家重点研发计划项目 (2024YFD1501505)

第一作者: 袁陈 (1994-), 女, 博士研究生, 从事水稻遗传育种研究, E-mail: Rachel94yc@163.com

通信作者: 马殿荣 (1974-), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 从事北方粳稻种质资源创新利用、遗传育种及栽培生理生态研究, E-mail: madianrong@163.com

the short-root phenotype of the *Osdgl1* mutant. Genetic evidence indicated that *OsDGL1* plays a crucial role in nitrogen deficiency-induced root growth. Further analysis revealed that changes in root length were primarily correlated with the content of rhamnose and xylose in the cell wall, but not with cellulose content. These findings suggest that rhamnose biosynthesis may serve an important function in this adaptive process. **[Conclusion]** *OsDGL1* likely mediates the growth response of rice primary roots under nitrogen-deficient conditions by regulating the rhamnose biosynthesis pathway. This study provides novel insights and identifies future research directions for unraveling the molecular mechanisms through which nitrogen deficiency modulates root development in rice.

Keywords: nitrogen deficiency; *OsDGL1*; primary root

植物生长受内外因素共同调控^[1-4]。生长过程中的多种非生物胁迫也参与生长调控^[5-6]。植物生长所需养分在根际呈现不均匀分布特征，且易与土壤颗粒形成复合物，这一特性导致植物难以有效获取此类养分^[7]。在众多必需营养物质中，氮素缺乏或植物可利用性低是农业生产中普遍存在的问题^[8]。硝态氮（ NO_3^- ）与铵态氮（ NH_4^+ ）是植物吸收利用的两种主要氮素形态，但其在环境中扩散速度较快，易导致根际微环境中 NO_3^- 与 NH_4^+ 的比例失衡，进而形成缺氮环境^[9]。为应对氮素缺乏胁迫，植物根系会发生一系列适应性形态改变，例如增加初生根与侧根的长度，以扩大根际探索范围，提升氮素获取能力，这类根系结构的适应性变化被称为“氮觅食反应”。近年来，为满足作物对氮素的需求，农业生产中大量施用化学氮肥，却引发了包括水体富营养化在内的严重环境问题^[10]。因此，通过调控根系性状以提高植物氮素利用效率，已成为减少化肥施用、推动农业绿色发展的重要策略。

水稻（*Oryza sativa* L.）作为全球最重要的粮食作物之一，过去 50 年间其产量的稳步提升，部分得益于氮肥施用量的增加。然而，当前田间条件下氮肥利用效率仍处于较低水平，高氮投入与低利用效率的矛盾不仅增加了作物生产成本，还引发了严重的环境污染问题^[11-12]。基于此，减少氮肥施用、提升氮素利用效率，已成为未来可持续农业发展的核心目标之一。以往研究表明，减少施氮量会导致植物处于缺氮状态，进而影响初生根生长，但关于缺氮调控初生根生长的具体机制，目前尚未明确。

近年来，作物对缺氮胁迫的响应研究多聚焦于根系系统^[13]，这是因为根系是作物从土壤中获取养分的主要器官^[14]，在不利环境条件下，作物可通过调整根系构型以适应胁迫。例如，在深层土壤环境中，较长的根系能更高效地吸收土壤中的氮素^[15]。作物根系的生长发育受外部环境与内部调控因子的共同影响，其中氮素有效性是关键调控因素之一^[16-17]。通常情况下，充足的氮素供应会抑制根系生长，根系体积减小进一步导致氮素吸收能力下降^[18-19]；相反，缺氮胁迫会促进根系生长，根系规模的扩大可显著提升氮素吸收能力^[15, 20]。

OsDGL1 是拟南芥 *AtDGL1* 的同源基因，编码多酰基-二磷酸低聚糖-蛋白糖基转移酶的 48kDa 亚基前体^[21]。已有研究发现，*Osdgl1-1* 突变体表现出明显的短根表型。*Osdgl1* 突变体植株根系的 N-糖基化过程存在缺陷，导致细胞壁基质多糖组成发生改变，但纤维素含量未受影响。这一结果表明，水稻中 *OsDGL1* 的功能与拟南芥中其同源物 *AtDGL1* 相似，*OsDGL1* 基因突变引发的 N-糖基化缺陷，是导致细胞壁基质多糖合成异常的重要原因^[22]。

氮素是影响植物生长发育的关键营养元素。缺氮条件下，水稻通过促进初生根伸长来增强对氮素的吸收能力，但该适应性反应的分子调控机制尚不明确。本研究发现，缺氮处理显著促进水稻初生根生长，并能够部分恢复 *Osdgl1* 突变体的短根表型，提示 *OsDGL1* 可能参与缺氮诱导的根系生长调控。通过分析缺氮条件下初生根生长表型及细胞壁主要组分的变化，揭示 *OsDGL1* 介导缺氮诱导根系生长的分子基础。研究表明，缺氮处理下 *Osdgl1* 突变体初生根生长的恢复，可能与根中鼠李糖及木糖含量的变化有关，而与纤维素含量变化无关。本研究结果为深入解析氮素缺乏调控水稻根系长度变化的分子机制提供了新的研究方向与理

论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料和生长条件

本研究所用短根突变体 *Osdgl1* 源自籼稻(*O. indica*, *Kasalath*)品种^[18]。种子萌发与培养流程：首先将饱满种子置于 30 °C 恒温培养箱中避光浸种，3~4 d 后挑选萌发一致的种子转移至人工气候生长室进行培养。生长室环境参数设定为：昼夜温度 30 °C/22 °C，相对湿度 60%~70%，光照周期 12 h/12 h（光照/黑暗），光照强度约 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ （光合有效辐射）。

1.2 营养液配制

采用前人^[23]改良配方配制水稻营养液，设置两个氮素处理组：对照组（CK）含氮浓度为 2.28 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ；缺氮组（-N）不含氮素（氮浓度为 0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ），其余矿质元素组成与对照组一致。

营养液 pH 值调节至 5.5~5.8，培养过程中每 3d 更换 1 次营养液，以维持稳定的营养环境。

1.3 地上部与初生根的长度的量化

待幼苗生长至设定时间（10 d 或 30 d）后，取样并轻轻冲洗根系表面残留的营养液，相机拍摄。采用 ImageJ 软件（Version 1.8.0，美国）对幼苗地上部（茎）长度及初生根长度进行量化分析，每个处理组至少测定 3 次生物学重复，每次重复包含 15~20 株幼苗，结果以“平均值 \pm 标准差（Mean \pm SD）”表示。

1.4 根系单糖与纤维素含量测定

根系细胞壁单糖成分及纤维素含量的测定参照前人方法^[22]并稍作优化，具体步骤如下。

样品预处理与细胞壁提取：取新鲜水稻根系约 100 mg，置于液氮中快速研磨至细粉；加入 70%（v/v）乙醇溶液（1.5 mL），65 °C 水浴 30 min 以灭活酶活性；随后加入氯仿-甲醇混合液（1:1, v/v, 1.5 mL），振荡 10 min 后离心（8 000 \times g, 10 min, 4 °C），弃上清以去除脂质与可溶性蛋白质；沉淀用蒸馏水洗涤 3 次后，加入含淀粉酶（10 $\text{U}\cdot\text{mL}^{-1}$ ）、普鲁兰酶（5 $\text{U}\cdot\text{mL}^{-1}$ ）及 0.02%（w/v）叠氮化钠的混合溶液（pH 5.0），37 °C 水浴孵育 12 h 以去除淀粉；孵育后依次用蒸馏水、丙酮各洗涤 3 次，最后将沉淀在通风橱中晾干，即为纯化的根系细胞壁样品。

单糖成分分析：取约 20 mg 细胞壁样品，加入 2 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 三氟乙酸（TFA）溶液 1 mL，121 °C 高压水解 2 h；水解后离心（12 000 \times g, 15 min, 4 °C），上清液即为 TFA 可溶性单糖组分。将上清液在 60 °C 下旋转蒸发至干，残渣用超纯水（Milli-Q, Millipore）溶解并定容至 10 mL，过 0.22 μm 有机相滤膜后待测。采用高效阴离子交换色谱-脉冲安培检测法（HPAEC-PAD）分析单糖组成，色谱柱为 Dionex PA20 柱（3 \times 150 mm, Thermo Fisher Scientific），流动相为 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaOH 溶液，流速 0.5 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ ，柱温 30 °C，检测波长 210 nm，外标法（阿拉伯糖、鼠李糖、木糖、葡萄糖等标准品）定量各单糖含量。

纤维素含量测定：TFA 水解后的沉淀（TFA 不溶性组分）即为含纤维素的组分。向沉淀中加入 Updegraff 试剂（冰醋酸：浓硝酸：超纯水 = 8:1:2, v/v/v）5 mL，100 °C 水浴加热 30 min，期间每隔 5 min 振荡一次；冷却后离心（8 000 \times g, 10 min, 室温），弃上清，沉淀用超纯水洗涤至中性，即为纯化的结晶纤维素。向纤维素沉淀中加入 72%（w/w）浓硫酸 1 mL，室温静置 30 min 使其完全水解为葡萄糖；取水解液 100 μL ，加入新鲜配制的蒽酮-硫酸试剂（2 mg 蒽酮溶解于 1 mL 浓硫酸）900 μL ，沸水浴 10 min 后冷却至室温；采用 TECAN Infinite M200 Pro 型多功能微量滴度板阅读器，在 625 nm 波长下测定吸光度值，以葡萄糖标准曲线（0~100 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ ）计算纤维素含量。

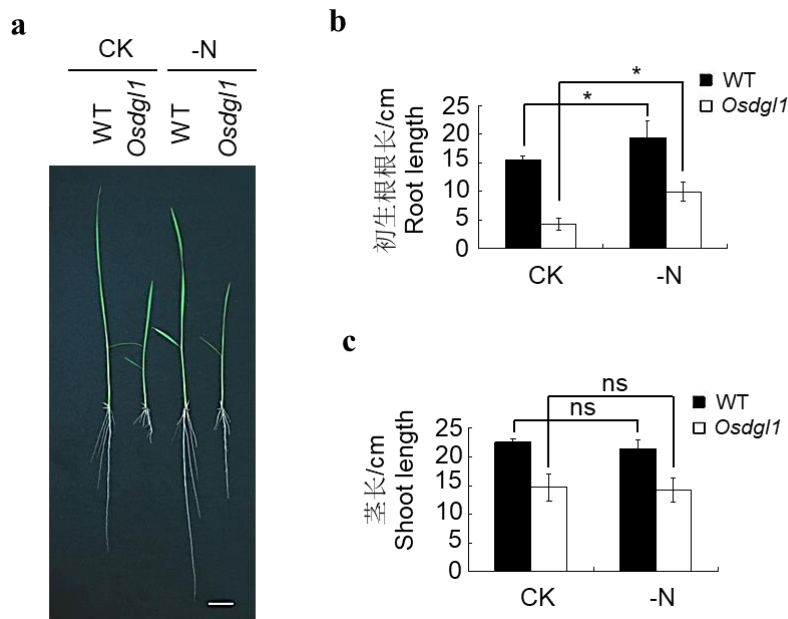
1.5 数据统计与分析

所有实验数据均为至少 3 次生物学重复的结果, 采用 SPSS 12.0 软件 (IBM Corp., 美国) 进行统计学分析。组间差异显著性检验采用双尾非配对 Student's t 检验, 以 $P < 0.05$ 为差异具有统计学意义。

2 结果与分析

2.1 缺氮培养可部分恢复 *Osdgl1* 突变体的短根表型

为探究缺氮对水稻初生根生长的影响, 本研究在对照 (CK, 含 $2.28 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ N}$) 与缺氮 (-N, 含 $0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ N}$) 条件下, 分别对野生型 (WT) 水稻与 *Osdgl1* 突变体进行培养。由图 1a 和图 1b 可知, 培养 10 d 后, 缺氮处理可显著促进 WT 幼苗初生根伸长, 与前人的研究结论一致^[24]; 与对照条件相比, 缺氮处理使 WT 初生根长度增加 25%。缺氮处理同样能促进 *Osdgl1* 突变体初生根的伸长, 且其促进效应更为显著: 缺氮条件下生长的 *Osdgl1* 突变体, 初生根长度较对照条件下增加约 133%。值得注意的是, 无论是 WT 还是 *Osdgl1* 突变体, 在 CK 与 -N 条件下的茎长均无显著差异 (图 1c)。上述结果表明, 缺氮可促进水稻初生根生长, 且 *Osdgl1* 突变体对该促进效应的响应更强烈, 即缺氮能部分恢复 *Osdgl1* 突变体的短根表型。



a.野生型(WT)(左)和 *Osdgl1* 突变体(右)10 d 幼苗在对照(CK)和缺氮(-N)条件下的根系生长情况。误差 2 cm;b.10 d WT 和 *Osdgl1* 突变体幼苗的根长;c.WT 和 *Osdgl1* 突变体 10d 幼苗茎长。每个基因型至少有 10 个植株。误差条表示 SDs, *表示 $P < 0.05$ 。下同

a. Root growth of 10 d seedlings of wild type (WT) (left) and *Osdgl1* mutant (right) under control (CK) and nitrogen deficiency (-N) conditions. Bar=2 cm; b.Root length of 10d WT and *Osdgl1* mutant seedlings; c. Shoot length of 10 d seedlings of WT and *Osdgl1* mutant. Values were scored from at least 10 plants per genotype. Error bars indicate SDs, * indicates $P < 0.05$. The same below

图 1 缺氮使 *Osdgl1* 突变体短根表型部分恢复

Figure 1 Partial restoration of short root phenotype of *Osdgl1* mutant induced by nitrogen deficiency

由图 2a 和图 2b 可知, 当培养时间延长至 30 d 后, WT 与 *Osdgl1* 突变体幼苗的初生根长度在 CK 与 -N 处理间无显著差异; 但缺氮处理会导致两种基因型水稻幼苗的茎长均显著缩短 (图 2c)。

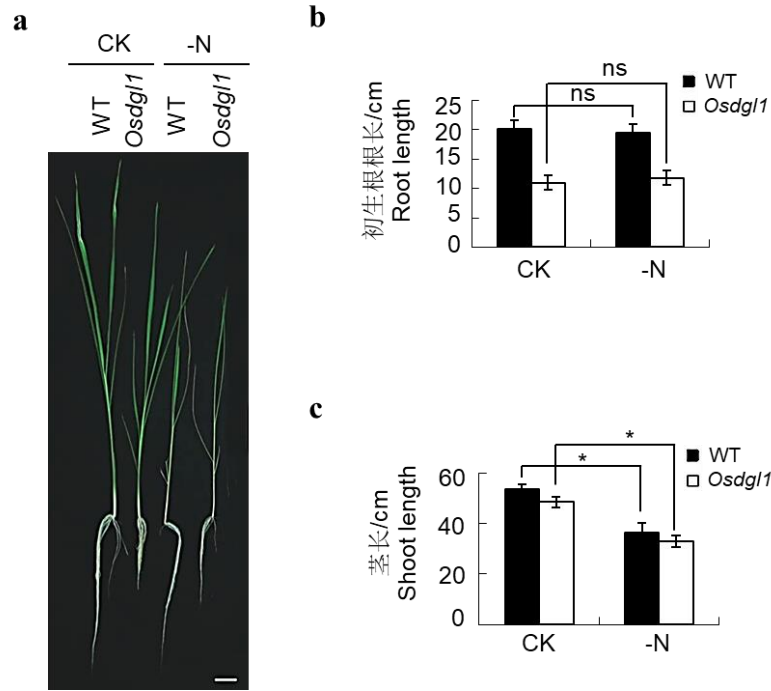
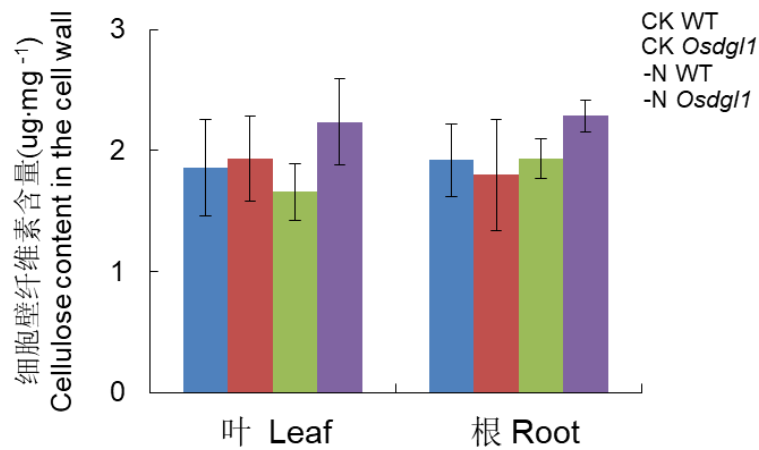


图2 野生型(WT)和 *Osdgl1* 突变体 30d 幼苗的表型

Figure 2 The phenotype of 30d seedlings of the wild type (WT) and *Osdgl1* mutant

2.2 细胞壁纤维素含量不受缺氮处理影响

鉴于缺氮可部分恢复 *Osdgl1* 突变体的短根表型 (图 1a、图 1b)，纤维素作为细胞壁的关键结构成分，其含量变化可能与根系生长调控相关。然而结果显示：一方面，*Osdgl1* 突变体幼苗的纤维素含量与 WT 无显著差异^[22]；另一方面，缺氮处理并未改变 WT 与 *Osdgl1* 突变体幼苗的纤维素含量 (图 3)。这表明，纤维素的生物合成过程与缺氮诱导的水稻初生根伸长无直接关联。



误差线表示标准偏差 ($n = 3$)。下同

Error bars indicate SDs ($n = 3$). The same below

图3 对照(CK)和缺氮(-N)条件下 10d 野生型及 *Osdgl1* 突变体幼苗细胞壁纤维素含量

Figure 3 Cellulose content in the cell wall of 10d WT and *Osdgl1* mutant seedlings under control (CK) and nitrogen deficiency (-N) conditions

2.3 缺氮可调控 *Osdgl1* 突变体根系的基质多糖组成

由图 4 可知,在茎部,两种基因型水稻在不同氮素条件下的糖组成无显著差异;在根部,WT 与 *Osdgl1* 突变体的多数糖组分含量无显著差异,但 *Osdgl1* 突变体根部的半乳糖和鼠李糖含量显著高于 WT,葡萄糖与木糖含量则显著低于野生型,这与前人的研究结果一致^[22]。经缺氮处理后, *Osdgl1* 突变体根部的葡萄糖含量仍与野生型存在差异,但鼠李糖和木糖含量已恢复至与野生型相当的水平。上述结果表明,缺氮条件下 *Osdgl1* 突变体初生根生长的恢复,可能与根系中鼠李糖和木糖含量的恢复直接相关。

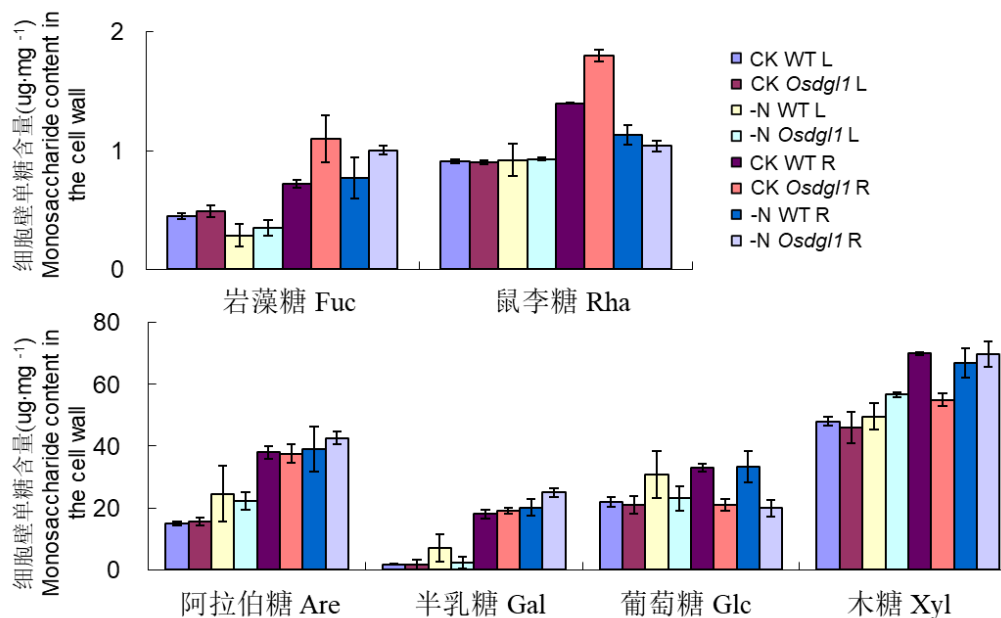


图 4 对照(CK)和缺氮(-N)条件下 10d WT 和 *Osdgl1* 突变体幼苗细胞壁单糖含量

Figure 4 Monosaccharide content in the cell wall of 10-day-old WT and *Osdgl1* mutant seedlings under control (CK) and nitrogen deficiency (-N) conditions

3 讨论与结论

氮作为植物生长发育不可或缺的大量元素,不仅是构成蛋白质、核酸等生物大分子的核心成分,更在光合作用、呼吸作用等关键生理活动及能量代谢过程中发挥调控作用。土壤中的氮素主要以硝态氮(NO_3^-)和铵态氮(NH_4^+)两种形态被植物根系吸收利用^[11],其有效性直接决定植物的生长状态与资源分配策略。

已有大量研究证实,缺氮胁迫会诱导植物启动适应性响应,通过促进初生根伸长以扩大根际探索范围,从而提升氮素获取效率。本研究结果进一步验证了这一适应性机制,且发现缺氮对水稻初生根生长的促进作用具有阶段性特征:培养 10 d 后,缺氮处理显著促进野生型(WT)幼苗初生根伸长;但培养 30 d 后,对照(CK)与缺氮处理下野生型初生根长度无显著差异。这一现象可能与植物的资源分配策略动态调整有关——生长早期缺氮信号优先诱导根系生长以“觅食”氮源,而随着胁迫时间延长,植株可能因整体营养匮乏进入生长抑制状态,导致根系伸长的促进效应被抵消。与此同时,培养 30 d 两种处理下水稻幼苗的茎长均因缺氮受到显著抑制,这进一步表明缺氮条件下植物会优先将有限的营养资源分配给根系,以保障关键的养分吸收功能,而非地上部的营养生长。

本研究最关键的发现是:缺氮可部分“挽救”*Osdgl1* 突变体的短根表型。这一结果暗示 *OsDGL1* 基因可能参与缺氮调控水稻初生根生长的分子通路,其功能缺失对根系生长的抑制作用,可通过缺氮信号的激活被部分缓解。已有研究证实, *Osdgl1* 突变体幼苗根系的基

质多糖组成发生显著改变,且根系细胞壁中基质多糖合成的异常,可能是导致 *Osdgll* 突变体短根表型的重要原因^[22]。为明确这一调控的作用机理,本研究重点分析了根系细胞壁中纤维素与基质多糖的含量变化:一方面,无论是否缺氮,*Osdgll* 突变体与野生型的纤维素含量均无显著差异,且缺氮处理未改变两者的纤维素合成水平,说明纤维素生物合成与缺氮诱导的初生根伸长及 *Osdgll* 突变体表型恢复无直接关联;另一方面,基质多糖的组成分析显示,*Osdgll* 突变体根系中鼠李糖和木糖的合成过程存在显著异常,而缺氮处理可特异性恢复这两种糖的含量至接近野生型的水平。由此可推断,缺氮对 *Osdgll* 突变体短根表型的恢复效应,可能主要通过调控根系细胞壁基质多糖中鼠李糖和木糖的合成来实现,这也揭示了 *OsDGL1* 基因可能通过影响基质多糖代谢参与根系生长调控。

进一步对比不同基因型在缺氮条件下的糖组成差异发现:与野生型相比,*Osdgll* 突变体根系中鼠李糖含量显著升高、木糖含量显著降低;而缺氮处理后,野生型根系中鼠李糖含量显著下降,木糖含量却无明显变化。这一细节差异提示,在缺氮促进水稻初生根生长的过程中,鼠李糖的代谢动态可能比木糖更具调控优先级,鼠李糖含量的适应性调整可能直接关联细胞壁的延展性或结构稳定性,进而影响根系的伸长能力。不过,目前关于缺氮信号如何具体调控鼠李糖生物合成的分子机制仍不明确,未来需结合转录组学、代谢组学及分子生物学手段,进一步挖掘缺氮-鼠李糖合成-根系生长之间的调控通路,以更全面地解析 *OsDGL1* 基因与缺氮协同调控水稻根系生长的分子网络。

参考文献:

- [1] 贺白雪,李浩,吴沁聪,等. γ -氨基丁酸与芽孢杆菌 HN90 协同促进水稻幼苗生长的作用初探[J/OL].南京农业大学学报,1-13[2026-04-08].<https://link.cnki.net/urlid/32.1148.s.20251119.1903.008>.
HE F X, LI H, WU Q C, et al. Preliminary study on the effect of synergistic promotion of rice seedling growth by γ -aminobutyric acid and Bacillus HN90[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 1-13[2026-04-08]. <https://link.cnki.net/urlid/32.1148.s.20251119.1903.008>.
- [2] 张迎,王志刚,徐伟慧,等.谷氨酸废液生物转化浆液发酵条件优化及促生作用[J].微生物学杂志,2025,45(2):32-42.
ZHANG Y, WANG Z G, XU W H, et al. Optimization of fermentation conditions and growth promotion of glutamate biotransformation slurry[J]. Journal of Microbiology, 2025, 45(2): 32-42.
- [3] GUAN P Z. Dancing with hormones: A current perspective of nitrate signaling and regulation in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1697.
- [4] PANDEY A, DEVI L L, SINGH A P. Review: Emerging roles of brassinosteroid in nutrient foraging[J]. Plant Science, 2020, 296: 110474.
- [5] 吴秀菊,张新颖,许敏,等.MYB 转录因子在水稻胁迫响应中的研究进展[J].东北农业大学学报,2024,55(3):83-96.
WU X J, ZHANG X Y, XU M, et al. Research advances on MYB transcription factor in rice stress response[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2024, 55(3): 83-96.
- [6] 赵贺,冀亚亮,梁潇,等.水稻 *LEA* 基因家族的全基因组鉴定及综合分析[J].沈阳农业大学学报, 2025, 56(5):14-25.
ZHAO H, JI Y L, LIANG X, et al. Genome-wide identification and comprehensive analysis of *LEA* gene family in rice[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2025, 56(5): 14-25.
- [7] LÓPEZ-BUCIO J, CRUZ-RAMÍREZ A, HERRERA-ESTRELLA L. The role of nutrient availability in regulating root architecture[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(3): 280-287.
- [8] VIDAL E A, ALVAREZ J M, ARAUS V, et al. Nitrate in 2020: Thirty years from transport to signaling networks[J]. The Plant Cell, 2020, 32(7): 2094-2119.

- [9] HACHIYA T, SAKAKIBARA H. Interactions between nitrate and ammonium in their uptake, allocation, assimilation, and signaling in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(10):2501-2512.
- [10] GAUDINIER A, RODRIGUEZ-MEDINA J, ZHANG L F, et al. Transcriptional regulation of nitrogen-associated metabolism and growth[J]. *Nature*, 2018, 563(7730):259-264.
- [11] JU X T, XING G X, CHEN X P, et al. Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(9):3041-3046.
- [12] GOOD A G, BEATTY P H. Fertilizing nature: A tragedy of excess in the commons[J]. *PLoS Biology*, 2011, 9(8):e1001124.
- [13] SUN H W, TAO J Y, LIU S J, et al. Strigolactones are involved in phosphate- and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(22):6735-6746.
- [14] FORDE B G. Nitrogen signalling pathways shaping root system architecture: An update[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 21:30-36.
- [15] TRACHSEL S, KAEPLER S M, BROWN K M, et al. Maize root growth angles become steeper under low N conditions[J]. *Field Crops Research*, 2013, 140:18-31.
- [16] SAKAKIBARA H. Nitrate-specific and cytokinin-mediated nitrogen signaling pathways in plants[J]. *Journal of Plant Research*, 2003, 116(3):253-257.
- [17] PETRICKA J J, WINTER C M, BENFEY P N. Control of *Arabidopsis* root development[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63:563-590.
- [18] YU P, LI X X, WHITE P J, et al. A large and deep root system underlies high nitrogen-use efficiency in maize production[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5):e0126293.
- [19] LESKOVAR D, OTHMAN Y. Low nitrogen fertigation promotes root development and transplant quality in globe artichoke[J]. *HortScience*, 2016, 51(5):567-572.
- [20] MU X H, CHEN F J, WU Q P, et al. Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake[J]. *European Journal of Agronomy*, 2015, 63:55-61.
- [21] LEROUXEL O, MOUILLE G, ANDÈME-ONZIGHI C, et al. Mutants in DEFECTIVE GLYCOSYLATION, an *Arabidopsis* homolog of an oligosaccharyltransferase complex subunit, show protein underglycosylation and defects in cell differentiation and growth[J]. *The Plant Journal*, 2005, 42(4):455-468.
- [22] QIN C, LI Y Y, GAN J, et al. OsDGL1, a homolog of an oligosaccharyltransferase complex subunit, is involved in N-glycosylation and root development in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(1):129-137.
- [23] 吉田 昌, FORNO D A, COCK J. *Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice*[M]. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute, 1971.
- [24] JIA Z T, GIEHL R F H, MEYER R C, et al. Natural variation of BSK3 tunes brassinosteroid signaling to regulate root foraging under low nitrogen[J]. *Nature Communications*, 2019, 10:2378.