文章编号:1000-7601(2019)02-0001-09 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.02.01

优化作物根系构型,发展生态农业
——2017 年作物根系与根际互作国际研讨会综述

段海霞,罗崇亮,Minha Naseer,熊友才

(兰州大学生命科学学院,草地农业生态系统国家重点实验室,甘肃 兰州 730000)

摘 要:2017 年 10 月在西北农林科技大学举行了“作物根系与根际互作国际研讨会”,会议主要讨论了作物根系与根际互作研究的理论、方法与应用。本文系统地总结了此次会议 6 个专题的研究进展:(1)作物根系对逆境胁迫的响应;(2)作物根系构型与功能;(3)根系营养元素的吸收与利用;(4)根际互作及其分子机制;(5)根际微生物;(6)根系研究方法及模型。会议涉及的主要成果有:改良的根系构型(小根系)是提高干旱地区作物产量的重要因素;旱地作物进化(人工选育)原则;提出作物根系可以利用根、土壤和微生物之间的相互作用提高营养物质利用效率;为盆栽植物根系研究开发了半水培表型系统(Semi-Hydroponic Phenotyping System);在作物抗逆胁迫的分子机制方面取得了进展,找到了一些调节根系构型、耐旱和抗洪性的关键基因,如 *GmPT* 家族基因可以调控根系构型和根瘤数目;探索有关研究作物根系构型的方法,改进了三维数字化方法并利用数据建立模型进行作物根系的三维可视化建模,进而监测作物营养条件。目前对作物根系和根际互作的研究主要侧重于优化根系构型,获得高产、高效和可持续的生态农业发展,其中应用型和多学科交叉研究比重较高,未来作物根系研究将朝着“多学科交叉的应用型研究”方向发展。

关键词:作物根系;营养元素;逆境胁迫;根际微生物;分子机制;会议综述

中图分类号:S-01 **文献标志码**:A

Optimization of crop roots architecture and eco-agriculture development: a review on the international symposium on crop roots and rhizosphere interactions, 2017.

DUAN Hai-xia, LUO Chong-liang, MINHA Naseer, XIONG You-cai

(*School of Life Sciences*, *State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems*, *Lanzhou University*, *Lanzhou*, *Gansu* 730000, *China*)

Abstract: This paper summarized the research presentations of the International Symposium on Crop Roots and Rhizosphere Interactions in Yangling, Shaanxi in October 2017. Scientists and scholars gathered to communicate the outcomes and developments of researches on crop roots and rhizosphere interactions. The talks at the symposium covered 6 aspects: (1) root response to stresses; (2) root system architecture and functions; (3) nutrient absorption and utilization; (4) rhizosphere and molecular mechanisms; (5) rhizosphere microorganism; and (6) modeling of rhizosphere. It was emphasized that improved crop root architecture (small root system) plays important role in improving dryland crop yields. The principle of evolution (artificial breeding) of dryland crops was expounded. It was suggested that the interactions among roots, soil, and microorganisms could be used to improve the efficiency of nutrient utilization. The development of Semi-hydroponic Phenotyping System for pot-grown plants was highlighted, and advances in understanding the molecular basis of plant responses and resistance to stress were recognized, e.g. the *GmPT* family gene could regulate root system architecture and nodule number. Additionally, the new methods for exploring root architecture were explored and the 3-D modeling and visualization of crop root system were carried out, so as to monitor crop nutrition conditions. It was impied from the presentations that dele-

收稿日期:2018-07-18 **修回日期**:2019-01-22

基金项目:国家科技支撑计划项目(2015BAD22B04);国家自然科学基金(31570415)

作者简介:段海霞(1989-),女,山西榆社人,博士研究生,研究方向为旱地小麦生理生态。E-mail:duanhx14@163.com

通信作者:熊友才(1971-),男,湖北武汉人,教授,主要从事旱地小麦生理生态研究。E-mail:xiongyc@Lzu.edu.cn

gates doing research in the field of root and rhizosphere interactions focused on optimizing the root architecture, accessing to high yield, high efficiency, and sustainable development of eco-agriculture. The presentations demonstrated that scientists prefer to work with multi-disciplinary intersection and applied research rather than fundamental studies. The future development direction of crop root research seems to be "applied research based on multi-disciplinary intersection". This conference was aimed to explore new ways of sustainable ecological agricultural development, which provides an important channel for experts and scholars to cooperate and establish platforms to demonstrate the achievements in the field. In conclusion, this international symposium provided new ideas for the research of related fields.

Keywords: crop root; nutrients; adversity stress; rhizosphere microbes; molecular mechanisms; conference summary

1 会议背景

上世纪 60 年代至今,世界人口迅速增加,全球对食物、饲料、生物燃料和原料等农产品的需求随着人口的增加不断增加[1-2],同时自然资源的消耗和环境的恶化使当今农业生产比以前更复杂[3-4]。传统的"高投入、高产出"生产方式导致了化肥、农药、机械等资源过度使用,给农业生产造成重大损失并破坏环境,严重威胁可持续农业的发展[5]。提高作物自身生产潜力,培育高产、高效和安全的"Smart Crop",即能够有效利用水分与营养物质的作物,已经刻不容缓[6]。发掘作物根系或根际调动和获取土壤养分的生物潜力,将是未来农业发展的重大方向,进而可实现用"低投入、高产出"的现代农业生产模式替代传统的"高投入、高产出"模式。

根系是植物的重要组成部分,在吸收并利用水分和养分的过程中起着重要作用,其生长发育受到自身遗传因素和外部环境的共同影响。根系构型决定作物产量,并且与植物的抗性、生长情况密切相关[5,7]。根系不仅可以感知土壤环境变化信息从而调节自身形态特征适应环境,也能够根据来自冠部的信号相应地调节自身生长发育、对水分的吸收和运输,并通过根系分泌物调节根际生物学过程[8-9]。根际生物学过程不仅决定作物的养分利用效率也调控微生物活性,根系对作物适应外界环境变化以及生产和可持续发展有着深远的影响[8]。因此,根系研究对于农业可持续发展具有重要意义,已成为农业科学领域的一个研究热点。但是由于根系的观测十分复杂和困难,目前对根系的研究显著落后于对植物其它器官的研究。

为了促进我国作物根系研究发展及国内外相关领域专家、学者的交流与合作,2017 年 10 月 9 日至 13 日,由西北农林科技大学、西澳大学和中国土壤学会与植物营养专业委员会联合主办的"作物根系与根际互作国际研讨会"(International Symposium on Crop Roots and Rhizosphere Interactions)在西北农林科技大学(陕西杨凌)举行,会议主要讨论了有关作物根系与根际互作研究领域的理论、方法与应用,探究了今后在优化作物根系及发展生态农业等方面的努力方向。

2 会议概况

来自中国、澳大利亚、美国、德国、法国、日本、荷兰、摩洛哥、巴基斯坦和塞尔维亚等国家的 200 名专家、学者齐聚杨凌,就"作物根系与根际互作"这一大会主题进行了讨论和交流。西澳大学 Hans Lambers 教授、Neil Turner 教授和 Jairo Palta 博士,密苏里大学 Henry Nguyen 教授,兰州大学李凤民教授,中国农业大学申建波教授,福建农林大学廖红教授等受邀参加此次研讨会并分别从作物根系构型与适应非生物胁迫、旱作作物的根系特点、选育高产小麦(*Triticum aestivum* L.)过程中根系特点与氮素(N)摄取能力、自然变异与遗传对大豆(*Glycine max*(Linn.)Merr.)根系构型的影响、人工选育耐旱高产小麦进程、调控根与根际互作提高营养物质利用效率和优化根系构型发展可持续农业等方面作了精彩的报告。

此次大会共设立作物根系对逆境胁迫的响应、作物根系构型与功能、根系营养元素的吸收与利用、根际互作及其分子机制、根际微生物和根系研究方法及模型 6 个专题,其中特邀专家报告 20 场、大会交流报告 13 场、青年学者专场报告 14 场,共计 47 场学术报告,同时参会学术墙报 51 个。我国参会人员大多来自西北、华北、东北、华中和华东地区。大会报告内容涵盖了根系研究的前沿科学问题,讨论了当前作物根系研究领域的一部分新理论、新观点和新方法。有些学术报告应用了经济学、数学、化学、物理学甚至是社会学的知识、方法

和手段,多学科交叉的研究特点明显,这类报告往往都带有鲜明的地域特色,旨在解决当地的生产实践问题。很多专家、学者关注食品安全和农业可持续发展等问题,致力于朝着“生态农业”的方向发展,培育高产、高效和安全的农作物。

3　会议报告主要内容

国内外作物根系研究知名专家、学者共同交流与讨论近几年在作物根系与根际互作方面的研究成果与进展,探讨根系对逆境胁迫的应答机理、根系结构特点与功能、根系营养元素的吸收与利用、根际互作关系及分子机制,同时分享根系研究方法与模型模拟技术等方面的研究进展。

3.1　作物根系对逆境胁迫的响应

随着全球经济发展,世界人口不断快速增长,农业系统在为人类提供充足食物方面承受着越来越大的压力[10]。全球 40%以上的土地为旱地,其中 30%属于干旱地区,44%是半干旱地区,这些地区常年降雨量少且随着气候条件的变化,水短缺和土壤退化等问题使其干旱情况不断加剧[11]。农业是一个国家发展的基础,粮食安全关系到国计民生[12]。尽管研究作物根系存在许多困难,但是作物根系对其适应环境胁迫具有关键作用,根系构型可以通过促进植物随土壤养分和水分的有效吸收来影响植物的适应性和作物产量[13]。因此,更多地关注作物根系对干旱胁迫的响应、优化作物根系构型、提高养分利用效率和提高作物产量等问题对农业可持续发展至关重要[14]。

Kadambot Siddique 在报告中总结了作物根系构型研究进展、研究方法和生产应用,指出根系研究沿着发现、评价、验证和应用这 4 个步骤发展,与传统的基础性研究相比,现在根系研究多偏向于应用型。Siddique[15]介绍了其团队在作物抵抗非生物胁迫方面的研究结论,发现深根系、底层土壤根密度大、根毛长度和密度较大的作物有利于水分和养分的吸收;通过根系表型、生理与分子等手段的研究,结果表明作物根系在提高非生物胁迫与农作物产量中具有决定作用。Neil Turner 提出:耐旱作物不仅指在干旱条件下可以存活,还应强调其产量不受较大影响。在报告中 Turner 介绍了耐旱作物在根系特点上存在的争议,通过盆栽控水试验分析干旱条件下作物根长、根活力和生理响应,总结干旱条件下作物通过根系的渗透调节作用确保植株可以将根扎到深层土壤层中吸取水分,保障其正常生长[3],该结果为旱作农业的发展提供理论依据。塞尔维亚大田蔬菜与作物研究所 Ivica Djalovic[16]研究了酸性土壤中铝离子和干旱互作对作物产量的影响。以塞尔维亚的试验为例,Djalovic 阐明了提高作物抗铝毒害的生理和基因策略,为培育抵抗非生物胁迫的作物提供新的方法和思路。Djalovic 指出在酸性土壤条件下的育种研究要考虑铝离子毒害和水分胁迫的影响,该结果为全球土壤污染胁迫下如何提高作物产量提供理论依据。美国堪萨斯州立大学 Vara Prasad 基于不同基因型小麦水分控制试验,得出作物耐旱性与根系特点、作物生理特性及冠层温度相关。通过比较冬小麦和春小麦对干旱胁迫的不同响应,其团队得出冬小麦耐旱机制与深根系有关,而春小麦则是广根系耐旱的结论,以上研究结果对培育耐旱作物有重要意义。西北农林科技大学陈应龙教授介绍了其团队的半水培试验,他们收集来自不同地域的 270 种基因型鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)并分析其根系特征,该研究表明不同基因型作物可以适应不同的环境和土壤,可以通过人为的水土管理来提高作物耐旱性和产量,例如改变作物根系构型可以调节作物适应贫瘠的土壤条件[17],该研究为提高作物抗逆性、增加产量等提供了重要的技术支撑。摩洛哥干旱地区国际农业研究中心的 Michel Edmond Ghanem 围绕在干旱地区如何提高小麦产量这一问题进行报告,通过分析小麦在驯化过程中地上部分与根系的节水特性,介绍了人工选择对硬质小麦根系的影响,指出野生小麦在地上部分和地下部分之间存在很强的水力学相互作用,该作用决定其耐旱性。

3.2　作物根系构型与功能

该主题主要讨论根系构型在增强作物抗逆能力和提高产量等方面的作用。根系作为一种强大的土壤管理工具,可以改变土壤结构和土壤空间。在世界范围内已有学者利用紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)的根在深层土壤中创造“生物孔”来改善土壤条件及土壤表面结构[18],同时通过调整根系构型可以改善根际互作,提高根系对水分和营养物质利用效率,有利于生态农业发展[19-20]。

植物为了应对不同环境条件在根生长和发育方面有很高的可塑性[21]。传统观点认为“根系越庞大,作物获得的水分就越多,因而产量就越高”[22],而兰州大学李凤民教授[23]在此次报告中提出“小根系可以获得高产量”的观点,并围绕提高旱地作物产量的目标提出 4 个假说:(1)人工选择弱化作物的竞争力;(2)农作物更早更多地将干物质分配到地上繁殖部分;(3)农作物在资源利用方面采取资

源保守策略;(4)根源信号调节根和地上部分物质积累。李凤民教授通过试验证明了以上假说,表明旱地作物进化(人工选育)原则为:作物筛选将倾向于小根系(根长、密度和根生物量小等)、向籽粒分配更多生物量、高产、高水分利用效率、气孔行为敏感、竞争力弱和具有资源保守策略的个体,同时指出自然选择倾向于个体选择,即竞争能力强的个体被选择下来,而人工选择的方向是强化群体优势,具有高产量潜力的个体被选择下来,并强调小麦在进化过程中两种选择作用的权衡(trade-off)关系一直存在,这种关系反映在作物的形态学和生理特征上,最终影响其种群属性和产量,该研究结果与张大勇等[24-25]的研究结果一致。密苏里大学 Henry Nguyen 教授作了关于大豆根系构型自然变异与遗传调控的报告。他在报告中指出培育耐旱大豆品系对食品安全和农业发展十分重要,根系构型在农作物适应水分胁迫和作物产量中起着至关重要的作用。为了提高大豆吸水能力和水分利用效率,也为了明确该过程的生理和分子调节机制,Nguyen 及其团队[26]利用完整的遗传学和基因组学的方法基于大豆基因组系统研究了植株在不同环境下的表型,最终找到大豆中调节根系构型、耐旱和抗虫的关键基因,并强调有利的根特性和根系构型对提高大豆的非生物胁迫和产量至关重要。兰州大学熊友才教授在本次大会中围绕根系的空间结构可以影响旱地小麦根系生长发育和水分利用效率这一假设进行介绍,通过 3 个盆栽试验分别得出平衡的根际土壤对根系生长发育、水分利用效率和产量更有利;水分充足的条件下,切根抑制小麦产量,对水分利用效率无影响,而在干旱条件下,切根不会影响产量和水分利用效率;根系大小与籽粒产量和耗水有正相关关系等结论,他强调作物根系构型对其产量形成和水分利用效率至关重要,根系大小和空间分布显著影响作物的生殖分配和水分利用效率。以上研究为旱区培育高产、高效和安全的作物提供了理论依据。有研究表明深根系具有较多通气组织,对于植物获取土壤资源具有重要作用,该根系构型特征可能对获取深层水分也具有作用[27]。但是,植物可用磷(P)大部分存在于表层土壤,浅根系植株更利于吸收和利用 P[21]。因此,在探索理想株型根系构型的高效作物研究中需首先探明不同环境条件下,不同作物对于不同营养元素吸收和利用的特性。

3.3 根系营养元素的吸收与利用

根系是作物营养元素吸收和利用的重要器官,根和根际可以有效地动员、获取和利用土壤养分[3],根系形态学和结构特点对作物吸收磷元素至关重要,如特定的根长可以促进植物吸收 P。根系生长和根际过程会影响作物对土壤养分转换和营养元素的利用效率,根际过程是高度依赖于固有土壤肥力和土壤养分供应的状态,当土壤中可用营养元素不足时会抑制根系生长和发展,施加该营养元素,根际生物过程则相应增强[5]。系统研究作物根系不同生育时期吸收水分和养分的能力以及不同营养条件下根系的变化,对认识和调控作物生产具有十分重要的意义。

为了保障食品安全和改善环境条件,培育高氮素利用效率作物迫在眉睫,在中国农业集约型可持续生产中,研究作物根系构型、根际互作及管理策略是一种有效提高养分利用效率和作物产量的方法。根与根际管理策略强调在集约型农业发展中,使根际生物过程最大化不仅仅依靠过量的化肥投入,而更应该提高营养元素的利用效率,根际管理策略目的在于提高营养元素利用效率同时提高作物产量。目前,作物根与根际管理的主要策略为:(1)在根系形态和生理特征方面进行操纵;(2)通过酸化和羧酸盐分泌强化根际过程;(3)通过作物系统集成管理提高作物根区养分[8,28]。

菌根是植物根和真菌的共生体,有助于植物吸收磷元素,此次大会据西澳大学 Hans Lambers[29]介绍,在澳大利亚极度缺 P 地区生长着大量的无菌根山龙眼科(*Proteaceae Juss*)植物,为了探明无菌根山龙眼科植物可以在极度缺乏 P 地区生长的原因,其团队通过研究该植物对营养元素的吸收、分配与利用特征探明:山龙眼科植物通过集群根产生的羧化物调动土壤中几乎不可用的 P 和微量元素(如 Mn、Fe),从而在极度缺 P 的土壤中正常生长。Lambers 指出,在极度缺乏 P 的条件下植物根系在生长发育与抵御病毒之间权衡[30],植物叶片 Mn 含量与根际羧化物之间存在显著的线性关系,因此推测在缺 P 地区可以根据叶片 Mn 含量选择作物品种进行栽种。中国农业大学申建波教授提出:作物根系可以利用根、土壤和微生物之间的相互作用提高营养物质利用效率,即优化根区营养物质供应、调整根形态特征和生理特性以及调控根与根际互作过程[31],该根系管理办法对于降低化肥投入、提高作物产量、提高营养元素利用效率及发展可持续农业具有重要作用。中国农业大学袁力行教授在会议中提出:环境(气候和土壤)、基因和管理(施肥、灌溉和调整根系特点)共同决定作物氮素利用效率,他通

过利用数量定位分析手段,研究培育对营养元素高效利用的玉米(*Zea mays* L.)杂交品种,分析表明可以利用基因手段通过调节根系构型提高作物对营养元素的利用效率,并指出玉米自然变异可以提高基于根系构型的氮素利用效率[32-33]。Jairo Palta[34]通过研究小麦根系的基因变异探明作物对氮素的摄取能力并不一定与根系的生长、增殖和根尖数有关,在选育高产小麦的过程中提高了小麦的氮素摄取能力并不是因为增加了它的根长和根长密度,而是因为提高了根系的氮吸收效率。传统研究认为随着 N 投入的减少,轴向的根系数目减少,侧根在轻度缺氮情况下反而会有一定的增加,但严重缺氮情况会抑制其生长[35]。而中国农业大学米国华教授在报告中表明低 N 会增加根的尺寸,低 N 条件下根的尺寸和氮素利用效率相关,低 N 条件下根伸长是由作物的基因型决定的,根的可塑性由基因调控[14]。尽管关于基因调控根系对 N 供给可塑性机理的研究尚未完全清楚,但快速高通量根表型分析系统的不断发展将会加快这一研究进程。

3.4　根际互作及其分子机制

根际互作过程反映了根、土壤与植物之间生物和化学的动态变化,是植物控制养分转化的基础[5]。植物种间相互作用(竞争或互惠)的效应和机制是进行农作物间、混、套作系统建立的理论基础[36]。间、混、套作体系植物种间根系可以形成互补从而高效地利用土地资源、阳光和土壤中的养分,对提高作物养分利用效率和总产量有关键作用[37],也提高了作物种间相互作用和作物多样性[38]。例如玉米与花生(*Arachis hypogaea* L.)间作,两种作物根际之间的相互作用使根际可利用的磷、铁和锌增多,可以改善花生铁营养,也可以明显增强固氮酶活性,增加花生根瘤氨基酸含量,进而提高花生的固氮效率[39];杏(*Prunus armeniaca* Lam.)、花生和谷子(*Panicum italicum* L.)混作时,通过根际相互作用可以提高谷子的水分利用效率和产量[40];栗子(*Castanea mollissima* Blume)和茶(*Camellia sinensis* L.)间作后,土壤有机质、氮、磷、钾含量以及土壤酶活性均增加,同时茶叶产量和质量都有所提高,表明在农业发展中间作可以提高作物的产量和品质[41]。众所周知,作物根际分泌物可提高根际土壤养分的有效性,对植物产生深远的影响[8],如调节根际微生物的数量和活动,促进作物生根发芽等,合理的根际管理策略可提高根际互作效率,促进养分获取与吸收,从而促进作物高产高效发展。研究根际相互作用与其作用机理对提高作物抗性、产量和营养元素利用效率具有重要意义,同时对探索根际管理策略具有指导作用。

尽管植物根系分子生物学相关研究起步较晚,但发展迅速,学者构建了大量的根系相关突变体,对不少基因进行了定位、克隆和功能研究:马孝霞等筛选得到一个在 30℃恒温培养条件下前期光根、独根,后期发生极少侧根、不定根的水稻突变体,该突变体可使根系的发生发育状态回复到野生型水平,并将该突变体命名为 Osrga[42];近年来,已鉴定出调控基因 *RSL4* 与控制植物根毛生长有关,该基因的打开与关闭可以控制根毛的生长与停止[43];叶思诚等[44]研究发现油茶(*Camellia oleifera* Abel.)根系中 *CoALMT* 基因的表达受到低磷诱导,*CoALMT* 基因参与油茶对低磷的响应,可能会影响油茶的磷吸收与利用效率。另外学者还鉴定出多个基因在调控根系发育、伸长等方面起着重要作用,如生长素转运蛋白基因 *OsPIN*2 超表达不仅能够影响水稻的株型(株高、分蘖角度、分蘖数目等)和根系的生长发育,还能够调节水稻磷素营养的吸收转运和分配[45]。

廖红[46]在报告中提出:根系研究在营养物质利用效率方面十分重要,根系构型对 P 和 N 的利用效率都起着重要作用,磷肥的施用可以提高大豆根瘤的数量。她根据豆类植物 P 饥饿条件下筛选出根系中与 P 利用相关的基因 *GmEXPB*2,超表达的 *GmEXPB*2 基因促进大豆根瘤数目的增加、生长以及 N 和 P 的利用效率。*GmPT*5 为 Pi(无机磷酸盐)载体,它控制 Pi 从根转移到根瘤,*GmPT* 家族基因在 P 丰富情况下表达,明确了 Pi 进入根瘤的表达过程,表明 *GmPT* 家族基因可以调控根系构型和根瘤数目[47]。廖红还介绍了茶豆套作友好模式,表明控制根际互作利于生态型农业发展。日本名古屋大学 Mikio Nakazono 教授[48]根据全球气候变化情况预测未来亚洲降雨量会增多,日本的玉米、小麦和大豆遭遇洪水危害的风险将增大,于是在报告中介绍了培育抗洪作物的研究进展,他研究发现水稻中一种很长的脂肪酸链和活性氧(ROS)可以使水稻形成通气组织。Mikio Nakazono 教授[49]研究表明,在植物内部茎和根之间创造一个连续的气体空间作为通气组织对于植物在洪涝时期的生存十分重要,乙烯可促使一种野生玉米根系在根皮质细胞中通过程序性细胞死亡形成通气组织,从而应对长时间的水涝情况下的缺氧胁迫,他通过杂交、回交和自交等方法结合分子标记的手段寻找该野生玉米中控制根系泌氧屏障形成的基因,虽然中柱细胞和皮层

细胞均可感知乙烯并产生反应,但在皮质细胞与细胞壁修饰和蛋白水解有关的基因大量表达。因此,他确定出皮质特异性乙烯感知下游的因子通过控制皮质细胞中后续基因的表达来控制通气组织的形成,该研究为以后的育种和进一步的机理研究奠定基础。中国农业大学李隆教授在报告中指出:作物种间和种内根际互作可以促进产量增加,根系分泌物起着关键作用,通过探究玉米和蚕豆(*Vicia faba* L.)根系分泌物之间的联系,发现玉米根系分泌物黄酮类和促黄酮类形成物可促使蚕豆根系激素信号活跃,促进根瘤形成,在基因表达水平和生理水平促进根系 N_2 固定;玉米根的行为和形态变化是由于邻近作物小麦根分泌物引起的;小麦根系分泌物中的信号物质是 6-甲氧基-2-苯并唑啉酮(MBOA)[39]。

3.5 根际微生物

根际通常包括微生物、土壤和昆虫等,其中细菌种类最丰富,其次是真菌、线虫和昆虫[50]。土壤微生物多样性对维持农业生产体系的可持续性至关重要[51]。根际生物的丰富度和多样性取决于植物的种植环境、植物种类、根系类型、根系年龄以及其分泌的化学物质[52],根际微生物对自然群落的组成和生产力具有直接或间接的影响[53],共生微生物有利于宿主植物改良根系结构并提高吸收水分与营养物质的功能。很多生物过程,如植物垃圾分解、气体排放、土壤肥力转化和作物营养吸附都需要土壤微生物参与[54]。根际可以从根的内部沿着菌丝向外延伸,根际分泌物可以支持根际微生物活动,作物与菌根真菌的共生关系对宿主的生长发育产生积极作用,菌根真菌主要包括两大类:丛枝菌根真菌(AMF)和外生菌根真菌(ECMF)[30,55],其中 AMF 是一种较为常见的共生真菌,可与 80%的陆地植物共生,在干旱条件下 AMF 有助于宿主从贫瘠的土壤中吸收磷、锌和水分等,促进作物生长[56]。根际微生物在植物和土壤之间的协同作用中也扮演着重要的角色[57]。例如,由于植物利用不同策略(细菌活性菌根共生)使邻近植物增强对养分的吸收,可能有助于植物在极其贫瘠的土壤中共存[58]。因此更深入地研究植物地下与地上部分的相互作用可能会帮助我们预测与应对气候变化、全球变暖等环境变化对植物带来的影响[59]。

近年来,根际微生物研究迅速发展。Mousa Walaa 等[60]利用共聚焦成像系统,描述了龙爪稷(*Eleusine coracana*)根毛内生细菌(肠杆菌 M6)堆积可以诱捕和杀死禾谷镰刀菌真菌病原体。Koltai Hinant[61]研究表明 AMF 形成的关键步骤是受到植物根系分泌物——信号分子诱导而形成外生菌丝,并导致 AMF 与植物共生,这些信号分子是植物激素。最近的一些研究针对植物内生菌和植物修复处理,如内生菌洋葱伯克霍尔德氏菌转化质粒编码降解甲苯,将它接种到黄色羽扇豆(*Lupinus luteus* L.),与对照组相比接种后的黄色羽扇豆在极高浓度(1 000 $mg \cdot L^{-1}$)的甲苯环境中也没有表现出植物药害现象[62]。有研究报道大量的生物或非生物因素都会影响土壤根际微生物群落的结构和功能的多样性[63]。

青岛农业大学刘润进教授[64]在报告中主要介绍了植物根系系统不同类型的共生微生物:菌根真菌、植物内生真菌、共生细菌和共生放线菌等,其中菌根真菌对植物非生物胁迫与生物胁迫抗性具有一定影响,菌根真菌与其他生物或非生物因子联合可提高植物抗逆性[64]。刘润进认为根系共生微生物对根系构型和形态具有调节作用,也利于植物吸收更多矿物质、水和有机质,可以改善土壤理化性质、提高土壤肥力、修复污染与退化生境以及增强宿主抵抗力等,在根系研究中不能忽视共生微生物的作用。河北大学李夏在报告中介绍了其团队在荒漠植物中发现深色有隔内生真菌(DSE),目前已发现的 DSE 有 600 多种,它们分布在不同的环境中,尤其在极端和贫瘠的环境中,并通过调查中国西北地区 DSE 的多样性和生态异质性,探明了 DSE 在荒漠植物中的作用,其团队研究结果表明,采样地点和土壤深度显著影响 DSE 的形态、分布和感染率,证实在干旱条件下 DSE 对荒漠植物的生长有促进作用,一些 DSE 与宿主之间存在共生关系有助于宿主适应干旱环境。

3.6 根系研究方法及模型

近几十年来,为了弄清植物根系在土壤中生长与分布情况,人们探索出了多种根系的研究方法,这些方法大致分为:(1)直接观察法,如微根管观测法[66];(2)间接观测方法,如土壤水含量的变化法、染色技术法、同位素测定法等[67];(3)田间直接取样方法,如剖面法[67]、土钻法[68]等。

纵观根系研究方法的发展历史,有以下几个重要时期:1937 年 Bates[69]提出微根管法观测微根系生长,具体方法是在植物土壤中钻若干个孔,在孔中插入玻璃管,再在玻璃管中压入绑有镜子和灯泡的杆,通过反光镜实现根系观测。1978 年,Sanders[70]使用光学照相机在微根管中进行植物根系观测。Upchurch 等[71]在 1983 年使用黑白摄像仪在微根管

中观测植物根系生长发育状态。2000 年,吴长高等[72]将计算机视觉技术应用于根系形态分析,建立了根系形态参数测定及根构型分析系统,实现了根系形态参数的快速准确测量与分析。2003 年,胡秀娟等[73]在植物根部埋设透明管,以 CCD 摄像系统为图像采集系统,通过透明视窗拍摄植物根部图像,并由此了解根部动态变化。2004 年,罗锡文等[74]采用计算机断层 XCT(X-Ray Computed Tomography)成像技术对植物根系进行原位形态构型的定性观察和定量测量。2006 年,向子云等[75]利用多层螺旋 CT 机对植物根系进行扫描和三维成像。2013 年,Schulz 等[76]利用核磁共振成像法(MRI)在不破坏作物根系生长环境的基础上,对根系构型进行监测与数据获取。XCT 和 MRI 是目前最方便、准确、快捷的作物根系构型原位测量方法,但仅能获取较小范围土块中的立体几何构型参数,且所用仪器较昂贵,不能广泛应用,因此三维数字化方法是目前较为实用的一种获取根系全局三维信息的方法[77]。

本次会议中学者对作物根系研究方法进行了大量研究与探索,基于前人研究开发出一系列新的根系研究系统并对三维数字化方法进行了丰富与改进。其中德国尤里希研究中心的 Johannes Postma 和 Tobias Wojciechowski 专家改进了三维数字化方法,他们利用 MRI 监测作物根系构型,然后利用数据建立模型进行作物根系的三维可视化建模,进而展示作物营养条件,试图解决作物的解剖学和形态学特征是否影响根系营养物质吸收的问题,寻找替代化肥促进作物营养物质吸收进而提高产量的物质。他们报道了目前在植物非侵略性表型研究中,可以收集和得到大量数据集来完善模型,表明该模型的研究将有助于智能作物的培育。Siddique 教授在报告中介绍了其团队研发的一种便宜、节省空间和高产的根系构型研究系统——半水培表型系统,利用该系统不仅可以方便快捷地了解根系构型特点,也可以采集数据构建根系 3 D 模型[28],该方法也属于三维数字化方法。陈应龙教授使用 Semi-Hydroponic Phenotyping System 开展盆栽试验,根据收集到的数据建立 ROOTMAP 和 SimRoot 模型,充分展示了作物根系特征,监控作物根系生长情况[17],该方法的应用对于根系构型研究有着深远意义。青年学者牟思维在报告中讨论了植物根系监测系统,该系统能够在不损害植物的情况下实时测定根系生长情况,即利用有机玻璃土壤柱连接电脑监测系统提供有关根系形成、生长以及蒸腾作用的动态数据。该系统对于减少单次实验产生的误差具有一定作用,有利于根系功能的深入研究。刘成良博士在大会报告中介绍了利用高速扫描仪(Expression 10000 XL)对作物根区、土壤水分和土壤温度进行监测并利用 WinRHZO 软件在图像分析中采用半自动或完全手动的方式进行根系识别,通过序列图像进行根系空间分析和三维重构,实现了植物苗期根系表型的高通量信息获取,从而建立地下水监测控制系统,对土壤表层和深层水分进行监测。

4　结语与展望

植物通过根系形态构型的改变来增加吸水、获取营养元素的能力从而适应逆境需要较长的时间。因此,为了全面理解根系对逆境胁迫的响应机制,在研究植物根系对逆境胁迫的响应机制时应综合考虑多方面适应性特征和调控方式。随着植物功能基因组学和作物分子育种研究的深入,加快了作物根系研究进程,植物表型组学相关研究由此迅速发展[78]。但是由于自然条件下土壤环境复杂多变,而且植物根系表型数据量大,获取根系与根际全局信息十分困难,使得如何高效地实现田间作物根系原位、便捷检测仍是目前根系表型指标提取和鉴定面临的巨大难题。因此,突破技术手段的限制,探究多种自然条件下作物全生育期根系构型的特点,依然是未来的研究重点与方向。

对根际微生物的合理利用显然是减少使用农用化学品的有效方法,且可以提高土壤和作物的质量与生产力。如 AMF 可与大多数植物根系形成共生体帮助宿主吸收养分,如磷和锌[56],AMF 也被认为通过外部菌丝和多糖球囊霉素改善土壤结构[79]、增加植物可用水量和抑制疾病[80]。但是,专家、学者的研究结果主要是在实验室获得,自然状态的根际研究较少,可见探索自然条件下微生物对作物根系的影响以及根际微生物的利用将是未来作物根系研究的一个重点。根系分泌物是地下“植物-微生物”互作的关键介质,由于对根系分泌物没有一个系统且全面的研究与认识,导致我们对“植物-微生物”互作的理解存在很多困难。因此,在“植物-微生物”互作中继续探索根系分泌物的作用也将是未来的发展趋势。

从本次论坛报告内容来看,目前国内根系研究有以下两种特点:(1)很大一部分研究偏向实践应用,这预示着根系研究的发展将逐渐从纯理论研究转向重应用、具可操作性的基础应用或应用型研究,最终达到环境和人类可持续发展的目标;(2)具有很强的地域特色。报告内容一定程度上反映了

我国作物根系研究发展的特点、发展方向和分布格局。

本次大会是作物根系研究领域的一次高层次、高水平的大型国际学术会议,专家、学者的学术报告,不仅有农业科学前沿理论研究也有实践与应用。研究者对根系和根际互作研究主要侧重于优化根系生理过程,实现高产、高效和可持续的生态农业发展模式,同时作物根系与根际互作研究正朝向多学科交叉和应用型的方向发展。作物根系与根际互作国际研讨会的成功召开,一方面可以展示中国团队的科研成果,另一方面也可以了解国际最前沿的行业发展动态,为中国根系与根际互作研究领域各类成果搭建了展示平台,为我国与国际作物根系及根际互作研究及其相关领域的交流合作提供方便,促进了各国作物根系及根际互作专家、学者的交流,对于我国作物根系优化研究、实现农业可持续发展、保障食品安全、培育优质和高产的作物具有深远意义。

参 考 文 献:

[1] Godfray H C J, Beddington J R, Crute I R, et al. Food security: the challenge of feeding 9 billion people[J]. Science, 2010, 327(5967):812.

[2] Massawe F, Mayes S, Cheng A. Crop Diversity: An unexploited treasure trove for food security[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(5):365-368.

[3] Turner N C, Li F M, Xiong Y C, et al. Agricultural ecosystem management in dry areas: challenges and solutions[J]. Plant & Soil, 2011, 347(1-2):1-6.

[4] Turner N C, Blum A, Cakir M, et al. Strategies to increase the yield and yield stability of crops under drought - are we making progress? [J]. Functional Plant Biology, 2014, 41(11):1199-1206.

[5] Shen J B, Li C J, Mi G H, et al. Maximizing root/rhizosphere efficiency to improve crop productivity and nutrient use efficiency in intensive agriculture of China[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(5):1181-1192.

[6] Chen L, Liao H. Engineering crop nutrient efficiency for sustainable agriculture[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59(10): 710-735.

[7] Kashiwagi J, Krishnamurthy L, Purushothaman R, et al. Scope for improvement of yield under drought through the root traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.)[J]. Field Crops Research, 2015, 170:47-54.

[8] Zhang F S, Shen J B, Zhang J L, et al. Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity: implications for China[J]. Advances in Agronomy, 2010, 107(6):1-32.

[9] Marschner P, Marhan S, Kandeler E. Microscale distribution and function of soil microorganisms in the interface between rhizosphere and detritusphere[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49(6): 174-183.

[10] Dodd I C, Jaime P, Katrin H, et al. The importance of soil drying and re-wetting in crop phytohormonal and nutritional responses to deficitirrigation[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(8):2239.

[11] Turner N C, Meyer R, Yadav S S, et al. Synthesis of regional impacts and global agricultural adjustments[M]. New Jersey, USA: Wiley-Blackwell, 2011:156-165.

[12] Kang S, Hao X, Du T, et al. Improving agricultural water productivity to ensure food security in China under changing environment: from research to practice[J]. Agricultural Water Management, 2016, 179:5-7.

[13] Rogers E D, Monaenkova D, Mijar M, et al. X-ray computed tomography reveals the response of root system architecture to soil texture[J]. Plant Physiology, 2016, 171(3):2028-2040.

[14] Feng G, Zhang Y, Chen Y, et al. Effects of nitrogen application on root length and grain yield of rain-fed maize under different soil types[J]. Agronomy Journal, 2016, 108(4):1656-1665.

[15] Siddique K H M, Chen Y L, Rengel Z. Efficient root system for abiotic stress tolerance in crops[J]. Procedia Environmental Sciences, 2015, 29:295-295.

[16] Seremesic S, Milosev D, Djalovic I, et al. Management of soil organic carbon in maintaining soil productivity and yield stability of winter wheat[J]. Plant Soil & Environment, 2011, 57(5):201-206.

[17] Chen Y L, Ghanem M E, Siddique K H. Characterising root trait variability in chickpea (*Cicer arietinum* L.) germplasm[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(8):1987-1999.

[18] Watt M, Kirkegaard J A, Passioura J B. Rhizosphere biology and crop productivity-a review[J]. Soil Research, 2006, 44(4): 299-317.

[19] Kano M, Inukai Y, Kitano H, et al.Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice[J]. Plant Soil, 2011, 342(1/2):117-128.

[20] Rengel Z, Marschner P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences[J]. New Phytologist, 2005, 168(2):305-312.

[21] Lynch J P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: Tools for future crops[J]. Plant Physiology, 2011, 156(3):1041-1049.

[22] O'toole J C, Bland W L.Genotypic variation in crop plant root systems[J]. Advances in Agronomy, 1987, 41:91-145.

[23] 杨通.根系分区灌溉对春小麦根源信号的诱导及对产量形成的调控研究[D].兰州:兰州大学,2015.

[24] 张大勇,姜新华,赵松岭,等.半干旱区作物根系生长冗余的生态学分析[J].西北植物学报,1995,15(5):110-114.

[25] Zhang D Y, Wang G. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life-history evolution and sex allocation[J]. American Naturalist, 1994, 144(1):65-75.

[26] Jiao Y, Vuong T D, Liu Y, et al. Identification of quantitative trait loci underlying resistance to southern root-knot and reniform nematodes in soybean accession PI 567516C[J]. Molecular Breeding, 2015, 35(6):131-141.

[27] Hund A, Ruta N, Liedgens M. Rooting depth and water use effi-

ciency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance [J]. Plant and Soil,2009,318(1-2):311-325.

[28] Chen Y L, Dunbabin V M, Diggle A J, et al. Development of a novel semi-hydroponic phenotyping system for studying root architecture[J]. Functional Plant Biology,2011,38(38):355-363.

[29] Lambers H, Finnegan P M, Jost R, et al. Phosphorus nutrition in Proteaceae and beyond[J]. Nature Plants,2015,1(8):15109.

[30] Laliberté, E, Lambers H, Burgess T I, et al. Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands[J]. New Phytologist, 2015, 206(2):507-521.

[31] Wen Z, Li H G, Shen J B, et al. Maize responds to low shoot P concentration by altering root morphology rather than increasing root exudation[J]. Plant and Soil,2017,416(1-2):377-389.

[32] Li P, Chen F, Cai H, et al. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits inmaize as revealed by QTL analysis[J]. Journal of Experimental Botany,2015,66(11): 3175-3188.

[33] Liu Z, Gao K, Shan S, et al. Comparative analysis of root traits and the associated QTLs for maize seedlings grown in paper roll, hydroponics and vermiculite culture system[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:1-13.

[34] Palta J A, Yang J.Crop root system behaviour and yield[J]. Field Crops Research,2014,165:1-4.

[35] 王启现,王璞,杨相勇,等.不同施氮时期对玉米根系分布及其活性的影响[J].中国农业科学,2003,36(12):1469-1475.

[36] Hauggaard-Nielsen H, Andersen M K, Jornsgaard B, et al. Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea-barley intercrops [J]. Field Crops Research,2006,95(2-3):256-267.

[37] Liu L, Wang Y, Yan X, et al. Biochar amendments increase the yield advantage of legume-based intercropping systems over monoculture[J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2017, 237: 16-23.

[38] Li L, Tilman D, Lambers H, et al. Plant diversity and overyielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture[J]. New Phytologist,2014,203(1):63-69.

[39] Xue Y, Xia H, Christie P, et al. Crop acquisition of phosphorus, iron and zinc from soil in cereal/legume intercropping systems: a critical review[J]. Annals of Botany,2016,117(3):363-377.

[40] Bai W, Sun Z, Zheng J, et al. Mixing trees and crops increases land and water use efficiencies in a semi-arid area[J]. Agricultural Water Management,2016,178:281-290.

[41] Ma Y H, Fu S L, Zhang X P, et al. Intercropping improves soil nutrient availability, soil enzyme activity and tea quantity and quality[J]. Applied Soil Ecology,2017,119:171-178.

[42] 马孝霞.水稻根系发育调控基因 OsRGA 的克隆及功能研究[D].杭州:浙江大学,2010.

[43] Yi K, Menand B, Bell E, et al. A basic helix-loop-helix transcription factor controls cell growth and size in root hairs[J]. Nature Genetics,2010,42(3):264-267.

[44] 叶思诚,姚小华,卓仁英,等.油茶 ALMT 基因的克隆及低磷胁迫下的表达分析[J].分子植物育种,2016,14(6):1352-1360.

[45] 陈赢男.生长素转运蛋白 OsPIN2 对水稻株型、根系生长和磷素营养的调控作用[D].南京:南京农业大学,2012.

[46] Li X, Zhao J, Tan Z, et al. GmEXPB2, a cell wall β-expansin, affects soybean nodulation through modifying root architecture and promoting nodule formation and development [J]. Plant Physiology,2015,169(4):2640-2653.

[47] Yang Y, Zhao Q, Li X, et al. Characterization of genetic basis on synergistic interactions between root architecture and biological nitrogen fixation in soybean[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8: 1-13.

[48] Yamauchi T, Yoshioka M, Fukazawa A, et al. An NADPH oxidase RBOH functions in rice roots during lysigenous aerenchyma formation under oxygen-deficient conditions[J]. Plant Cell, 2017, 29 (4):775-790.

[49] Takahashi H, Yamauchi T, Rajhi I, et al. Transcript profiles in cortical cells of maize primary root during ethylene-induced lysigenous aerenchyma formation under aerobic conditions[J]. Annals of Botany,2015,115(6):1-16.

[50] Watt M, Silk W K, Passioura J B. Rates of root and organism growth, soil conditions, and temporal and spatial development of the rhizosphere[J]. Annals of Botany,2006,97(5):839-855.

[51] Bending G D, Turner M K, Rayns F, et al. Microbial and biochemical soil quality indicators and their potential for differentiating areas under contrasting agricultural management regimes [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36 (11): 1785-1792.

[52] Gregory P J. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes [J]. New Phytologist,2005,168(2):293-303.

[53] Hinsinger P, Marschner P. Rhizosphere-perspectives and challenges-a tribute to lorenz hiltner 12-17 september 2004-Munich, Germany[J]. Plant and Soil,2006,283(1-2):7-8.

[54] Zhang X, Zhang R, Gao J, et al. Thirty-one years of rice-rice-green manure rotations shape the rhizosphere microbial community and enrich beneficial bacteria[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017,104:208-217.

[55] 刘润进.菌根真菌是唱响生物共生交响曲的主角——菌根真菌专辑序言[J].菌物学报,2017,36(7):791-799.

[56] Zhu Y, Lv G C, Chen Y L, et al. Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi with plastic mulching in rainfed wheat: A promising farming strategy[J]. Field Crops Research,2017,204:229-241.

[57] Zemunik G, Turner B L, Lambers H, et al. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development[J]. Nature,2015,1(5):1-4.

[58] Bonfante P, Anca I A. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions[J]. Annual Review of Microbiology,2009, 63(63):363-383.

[59] Morgan J A, Bending G D, White P J. Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere [J]. Journal of Experimental Botany,2005,56(417):1729-1739.

(下转第 51 页)