

根系发育的营养调控及其对其生境的影响^X

慕自新, 张岁岐

(中国科学院、水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学, 陕西杨陵 712100)

摘要: 根系发育对土壤中无机营养的供应和分配的变化非常敏感, 本文综述了 N、P、K 等营养影响根系的发育进程如分枝、根毛产生、直径、生长角度、结瘤作用和簇生根的形成等的机制。营养的供应对根系发育的影响既可以是直接的、是外部营养浓度改变的结果, 也可以是间接的、是植物内部营养状况变化的结果。直接途径引起暴露在营养供应中的那部分根系的发育反应; 间接途径引起系统的反应, 并且似乎依赖于来自冠部的长距离的信使。讨论了最新所了解的内外营养感受(sensing)的机制, 长距离信号的可能特征, 激素在营养形态发生反应中的作用, 根系性状的基因型差异和遗传特性, 以及植物根系在生态恢复、防止环境污染、全球气候变化和资源可持续发展中的作用。

关键词: 营养; 根系发育; 信号; 营养形态建成

中图分类号: Q945.12 文献标识码: A

Nutritional control of root development and its ecological effect

MU Zi-xin, ZHANG Sui-qi

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Root development is remarkably sensitive to variations in the supply and distribution of inorganic nutrients in the soil. Here we review examples of the ways in which nutrients such as N, P, K and Fe can affect developmental processes such as root branching, root hair production, root diameter, root growth angle, nodulation and proteoid root formation. The nutrient supply can affect root development either directly, as a result of changes in the external concentration of the nutrient, or indirectly through changes in the internal nutrient status of the plant. The direct pathway results in developmental responses that are localized to the part of the root exposed to the nutrient supply; the indirect pathway produces systemic responses and seems to depend on long distance signals arising in the shoot. The phloem carries a number of different kind of macromolecules, including peptide, proteins and RNAs(a kind of RNA that is phloem sapspecific), which are potentially capable of transmitting long distance signals within the plant. So phloem enable developmental events in the various meristems of the plant to be integrated with physiological processes in the leaves. The traditional plant hormones such as auxin, cytokinin, ABA and ethylene play an important role in the trophomorphogenic response, and there is a extensive cross-talk between nutrient signal transduction pathways and hormonal response pathways. It has been well know that the root development varied with species and genotype. For example, the species that bear cluster roots are more efficient in P and Fe uptake than the species that have not cluster roots. What is more, those root characteristics have a

X 收稿日期: 2003-06-14; 修改稿收到日期: 2003-09-02

基金项目: 国家自然科学基金项目资助(30170559)

作者简介: 慕自新(1972-), 男(汉族), 在读硕士, 主要从事植物营养生理遗传研究。E-mail: xiaopo204@sina.com

high hereditary rates, and there are many good genetic resources growing in extra-environment as well. All those make it possible for ameliorating plant through genetics. In the other respect, due to the deviation of environment, resource deficiency, population exploration, it is very necessary for plant amelioration. Root characteristics not only have productive value in agriculture, but also have ecological worth. For instance, species with cluster roots are often pioneers in primary or secondary succession, and important in soil stability and community development, and show potential in bio-remediation projects. Root exudation, including some organic acids, can activate the fossil coral limestone quarry or the uneasy mobile nutrition, such as P and Fe. What exudative burst taken involve a series of chemical reaction, which will have consequences for community structure and function. Nodulation is the pure and unlimited nitrogen resource on earth. It can eliminate environment pollution and release the fertilizer press as well. So there is the need to improve our understanding of root characteristic traits, development biology and ecosystem function. We also recognize, however, that root research has lagged behind its more glamorous bedfellow, shoot research, and technical difficulties in studying roots have often lain at the heart of this problem, but technology has advanced in many directions, allowing old challenges to be overcome. The rapid pace of recent and continuing developments in the molecular genetics of root development, the cloning and sequencing of membrane transporters, whole plant signaling, and ecological context all bear testimony to the dynamic and expanding character of root biology. In a word, in this review we mainly discuss what is currently known about the mechanisms of external and internal nutrient sensing, the possible nature of the longdistance signals, the role of hormones in the trophomorphogenic response, the genotype difference and genetic characteristic of roots trophomorphogenic response, and the role of roots characteristic in ecosystem rebuilding, environment pollution, climate change and sustained development of the natural resources.

Key words: nutrients; root development; signaling; trophomorphogenesis

众所周知,根系具有趋肥性,当土壤养分分布不均匀时,根系会趋向养分密集的地方.如有机肥小碎块里常常密布着根分枝,田间肥料带附近根系密集生长,不同土壤肥力条件下根系生物量及其在不同土层的分布明显不同^[4].还有被人们普遍所接受的干旱半干旱地区的:以肥调水措施,其实质就是营养影响了根系的生长发育,促使根系进一步向下生长,增加了土壤深层根系的数量,因而扩大了植物可利用水源的范围,吸水能力和水分利用效率均有所提高^[5].以上事实表明根系在发育上的营养可塑性,其主要作用是能够使植物克服生活中不利生境对其生长发育的抑制,开拓必需资源所需的环境^[6-7].营养和根系发育间的互作性具有两方面的含义.一方面,营养可以调控根系的形态建成;另一方面,根系的发育状况决定了植物的营养效率和整个群落生态系统中营养的消减,进而影响了群落生物量的大小.在全球面临着气候变化和人口膨胀的挑战下,怎样在不破坏生物多样性的前提下,解决逐渐增加的自然资源的压力显得越来越重要.人们已经认识到深入了解根系的功能、根系发育生物学以及其生态学意义对于解决上述问题是非常必要的.因此,本文

就这一领域国内外研究进展作一综述.

1 营养对根系形态建成的影响

1.1 根系生长和分枝

营养亏缺对植物发育的影响最容易观察到的现象是根冠比的增大,尤其是对于能够适应高肥料位点的快速生长的物种, N、P、K 的亏缺都能导致干物质分配的转变而有利于根系生长^[8-9].然而简单的测定根和地上部的相对生物量往往不能够揭示微细的根系对营养供应改变的反应.例如在大麦中, K 亏缺并不能够影响根冠比,也不影响种子根的生长或整个侧根的数目,但通过抑制侧根的生长,使根系结构发生显著的改变^[10].很早以前就有报道认为,当植物生长在浓的营养液中时,发育出短的、粗的和多分枝的根系系统;当在稀溶液或水中时,根系则长、细和很少分枝^[7].这种根系对营养的变化所作出的普遍反应此后在许多物种中作了多次报道.如:在几个双子叶作物品种中,营养亏缺(尤其是 NO₃ 亏缺)引起根尖的快速生长以及减少了根尖的分枝.在大麦中, N、P、K 的亏缺都导致了初生和次生侧根长度的减小,但种子根的长度并未受到影响^[11],相

似的反应在 P 亏缺的玉米 (*Zea mays*) 中也被观察到^[14]。Anuradha 和 Narayanan (1991) 发现, 在缺 P 条件下, 马齿苋主根长度是正常供 P 处理的 1.7 倍^[15], Mackay 和 Barber (1985) 指出, 在相同土壤水分含量时, 玉米具有根毛的根的总长度随着土壤 P 浓度的增加逐渐降低^[16]。孙海国和张福锁 (2000) 发现, 缺 P 环境诱导小麦根系生长是由于体内 P 改变了锌的分布, 地上部高浓度的锌促进了生长素的合成, 生长素的极性运输提高了根部生长素的浓度并增强了碳水化合物向根部分配力度, 生长素触发了根尖细胞周期蛋白基因的表达, 进而促进了细胞分裂并驱动了根的生长^[17]。这似乎表明植物中的一个普遍规则, 即与主根的生长相比, 次生根或各级侧根的生长对营养的效应更不敏感。但也有相反的报道, 李海波等 (2001) 对水稻根系的研究表明, 低 P 胁迫和供 N 均能诱导水稻不定根和不定根上侧根的伸长生长, 并发现在这两种情况下, 细胞周期蛋白激酶 *cdc2Os-1* 在根系的表达都增强。这种试验结论上的矛盾可能是由于所选植物种类不同、处理方式和测试时期不同造成的, 当然也更进一步说明了根系营养性状的种间和品种 (系) 间差异^[18]。

当土壤中营养的供应为区隔化时, 营养对根系分枝的积极效应显得更明显。在一块富营养 (尤其是 N 和 P) 的小块土壤上, 许多植物种的根系表现出快速生长现象以及分枝增多, 即分枝区隔化于富营养的土地^[4, 19]。这种反应通过将其根系的生长集中在对营养攫获最有利的土壤中, 使植物能够使其资源分配最适宜化, 这在相邻植物间竞争有限资源的情况下, 具有重要的生态意义^[19-21]。Drew (1973、1975) 等人最初详尽研究了单个大量元素区隔化供应对植物的影响, 结果表明: 当把 NO_3^- 、 NH_4^+ 或无机 P 施加到种子根中的一段时, 刺激了这段根上侧根的增生。这种侧根增生的增加是一级和二级侧根数目的增加, 以及在很大程度上刺激了处理区侧根延伸速率增加的共同结果^[10-13]。在这些营养试验中, 只有 K 不能引起相似的反应, 对其它植物种的研究也证实了富 K 的土壤缺乏区隔化的侧根增生^[19]。为什么 K 和其它大量元素间有这种区别其机制还不清楚。

最近对拟南芥属植物的研究证明, 区格化的 NO_3^- 的供应刺激 NO_3^- 富集区侧根增生 2~3 倍, 甚至 0.1 mmol/L NO_3^- (当根系的其它部位仅仅得到 0.01 mmol/L NO_3^-) 就产生足够明显的反应^[22, 23]。玉米中也有相似的反应。但在大麦中, 这种区隔化的

NO_3^- 的供应似乎对侧根增生没有明显的影响。不仅大量元素能够触发区隔化的根系分枝现象, 最近的一个报道表明, 当 Zn 超富集品种的分根的一半根系暴露在富 Zn 的土壤中时 (250~1 000 mg/kg 土壤), 这部分根系也出现了生物量的增加和长度的伸长^[24]。此试验表明, 体内超富集金属离子的品种具有在高浓度的金属土壤中趋向金属的能力, 而这种浓度已经抑制了非富集金属离子的同一属的植物品种。这种出乎意料地发现提出了这样的问题, 即感知重金属 (或其它微量元素) 的存在以及做出反应的能力是否普遍存在于植物中, 在非积累重金属或对重金属敏感的品种中, 这种反应只能在非常低程度的重金属范围内检测到, 原因是重金属对根系生长的毒害作用。

尽管侧根对区隔化的营养供应表现出区隔化现象, 但由于这种反应的程度也受根系的其它部位营养供应的影响, 因此这种反应非必须完全自发。例如, 当根系的其它部分在低的 NO_3^- 中时, 外施 1 mmol/L 的 NO_3^- 可以刺激大麦侧根健壮生长, 而当其余根系也在高 NO_3^- 中时, 情况正好相反^[11]。相似的是, 把受 P 胁迫的豆科植物根系置于富含 P 的土壤小块中, 相比于非 P 胁迫的根系, 根系在这块土壤中的分枝更多^[25]。显然, 根系对氮肥和磷肥都具有趋向性, 但这是一种区隔化的反应, 即当根系的其它部分处在低营养浓度下, 而只给其中一部分外加营养时才有这种现象, 这可能是整株根系的一种系统的协同反应, 是区隔化途径和系统途径两者共同作用的结果 (后面将详细阐述), 是植物在长期进化过程中适应不良生境的表现。

1.2 根系直径

通常情况下, 当土壤溶液中营养浓度高时, 根系粗且短, 总生物量大; 而营养浓度低时, 植物则发育成长且纤细的根系。许多试验中所观察到的营养 (主要是 N、P 营养) 亏缺下根冠比的增加只是根系生物量的相对增加, 即指单位地上部干重有较多的根系用于吸收营养元素, 而并非绝对增加。根系重量与植物营养吸收能力间缺乏明确的相关关系进一步说明了这一点^[6]。但毫无疑问根系直径的发育也是植物为了适应环境中可利用营养的多寡, 具有明显的可塑性。细根可使根系在将建造和维系根系的投入降到最小时有效地开拓土壤空间。粗根的生长将要花费多一点, 但具有高的运输能力, 而且由于通过土壤传播的微节肢动物的缘故, 不易受缺水、物理损伤、病原体以及放牧的伤害, 所以通常生命力比较长。许

多植物品种依照环境条件表现出根系直径的可塑性,从而具有这种特性,表现为特化长度的根系的细化和具有高度特化长度的根系(例如细根系)常常出现在营养亏缺的条件下^[12,26]。

由营养供应变化所引起的整个根系的细化有时归结为不同级别根的比例的变化,因此如果分枝的增加是由于营养供应增加的结果,那么将导致根系平均特化根长度的增加。然而,在某些情况下,营养供应对于单个根系的特化根的长度具有直接作用。例如,生长在 NO_3^- 富集土壤中的小麦其第一级侧根明显比生长在缺 NO_3^- 环境下的相同根系为粗。在大麦中也相似,高的浓度伴随着一级侧根和二级侧根直径的加倍,但是对于原始的种子根没有明显的影响。通常情况下,根直径没有茎直径的可塑性大,而且在大多数品种中,特化的根长度并不因为获得更多的营养而发生明显的改变。在比较同时生长在石灰质草地上的一个生长快的品种和一个生长慢的品种时发现,当生长在高的N或P条件下时,只有前者发育成粗根系^[26,27]。

对于特化的根长度的细胞学基础很少有人去研究,然而,Drew(1978)等观察到,区隔化 NO_3^- 处理的侧生根直径的增加是由于中柱直径、中柱细胞数以及外皮层细胞数2倍增加的结果^[12]。

1.3 根夹角

决定根系在土壤剖面分布的一个重要因子是根系生长的角度,一般用术语根构型来表示,即根系在生长介质中的三维空间分布的架构配置^[2,3]。在一个单独的根系中,不同种类根的向重力性具有本质的差异。例如,次生根离开种子根,以趋向于营养丰富的地方并向有地的开拓土壤体积的角度生长,而种子根则沿重力方向垂直向下生长^[28]。此外,最近的研究表明,一些根系显示了明显的对重力的可塑性,这是在一系列P浓度的情况下,研究几个豆科植物的种中发现的。在P的可利用性低的情况下,基根(从下胚轴侧面发出的根)的生长角度相对于供P丰富的处理变小(更加水平),这种营养反应在菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、大豆(*Glycine max*)和豌豆(*Pisum sativum*)中都观察到^[28,29]。其它矿质营养亏缺(N、K、S、Ca或Mg)对根夹角无影响。Bonser(1996)对16个不同基因型豌豆的研究表明,它们对P胁迫的反应具有明显的不同,其中6个品种具有减小的夹角,1个品种夹角增大,9个品种无反应。由于P通常在土壤的表面分布比较多,因此P胁迫下浅根系的生成对P的高效获取非常重要,与此结论

相一致的是,一种具有基根的在田间环境下能高效捕获P的菜豆基因型比P低效基因型对P更敏感^[2,28,29]。

由于根系构型十分复杂且难以定量观察和测定,一般的生物试验无法直接测定根构型的三维参数,且受环境影响太大,因而难以准确描述植物根构型与养分吸收效率的关系,因此近年来出现了计算机模型模拟植物根系生长的热点。廖红和严小龙(2000,2001)利用计算机模型模拟了直根系菜豆和须根系水稻根构型在特定水分条件下对土壤中P素吸收效率的影响,并通过控制试验进行生物验证,从而明确在水磷耦合胁迫下菜豆的理想根构型为基根变浅,主根加深,形成浅层基根吸P,深扎主根吸水的伞状构型,而水稻的理想根构型为不定根及次生侧根适当分散,均匀分布,形成多数根留在表层吸P,少数根扎到深处吸水的须状构型^[2,3]。显然这种根系在土壤中的三维空间分布也具有物种和基因型间的差异。

1.4 根毛的长度和密度

根毛在根表面成管状向外生长,它对提高根系攫取营养的能力至关重要。根毛既通过极大地增加根系表面积增加吸收能力,同时扩大了根周围营养衰竭区。后者使根接近相对不易移动的营养(如P)特别重要,对营养的高效吸收具有重要的贡献^[30-36]。根毛对大多数大量元素和微量元素都有吸收系统(包括 P_i 、 K^+ 、 NH_4^+ 、 NO_3^- 、 Cl^- 和 Zn^{2+})^[30]。众所周知,根系表面根毛的密度以及其长度对一系列环境因子高度敏感,这些环境因子包括特定的营养供应。根毛的形成高度专一于P亏缺:当油菜(rape)、菠菜(spinach)和番茄(tomato)属植物生长在 P_i 浓度 $> 100 \text{ Lmol/L}$ 的环境中时,根毛少且短,而当 P_i 浓度 $< 10 \text{ Lmol/L}$ 时根毛长且密^[33],相似的作用对生长在高或低P培养基上的拟南芥属植物上也得到了验证^[34]。

在许多植物种中,Fe亏缺也对根毛发生具有明显的刺激作用,这种反应在双子叶和非草本单子叶植物中都观察到,作为植物为动员土壤中的Fe所产生的系列生理和发育反应性的一部分(被称为策略)。草本植物Poaceae的根系利用一种不同的策略,即牵涉到植物含Fe细胞的分泌作用以及随后的对 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ ——植物含铁细胞复合物的吸收,此为策略。在拟南芥属植物中,Fe亏缺潜在的既提高了根毛的长度又增加了其密度,这种反应在将幼苗转移到缺Fe介质中的24h都能观察到

除了土壤中难移动性营养对根毛发育的正影响之外,根毛的发育也受 NO_3^- 供应的负影响. Foehse 和 Jungk (1983) 在菠菜 (spinach) 中发现, 当 NO_3^- 的浓度为 0.01 mmol/L 时, 其根毛长度比浓度为 1 mmol/L 时长 7 倍^[33], 他们未报道 NO_3^- 对根毛密度的影响, 但是另一些研究证实了对油料作物油菜 (rape)、苜蓿 (alfalfa) 和木麻黄属 (Casuarina) 作物根毛数量的负影响^[7]. 根毛对 NO_3^- 的反应比对 P 的反应更具有品种间的差异. 而另一些品种如番茄和一些草本植物在所检测的环境下, 对 NO_3^- 无任何反应^[33, 35].

根毛是由被称作毛丝体的根表皮细胞的亚型发育而来. 根毛发育的第一步是细胞功能的特化阶段, 即当一个表皮细胞变成生毛细胞, 注定产生根毛时. 一系列的拟南芥基因 (例如, TTG 和 GL2) 已经被鉴定, 它们是第一步的重要调节者. 此后的发育阶段包括根毛的起始 (当生毛细胞壁上的一个凸起开始形成时)、尖端的延伸和最后阶段的根毛的成熟. 观察到的根毛长度和密度各自独立地受营养胁迫的结论和遗传学上的证据相一致, 即根毛的起始和发育受不同的基因控制^[30, 36].

至于根毛发育的前两个阶段 (即细胞命运决定阶段和根毛形成的起始阶段) 哪一个阶段对营养的供应更敏感, 从而来说明观察到的对根毛密度的影响, 这一方面的工作还相对很少. 对于 Fe 来说, 有证据表明生毛细胞的特化在起调节作用, 在营养充足的条件下, 毛丝体优先发育超过了位于下面的相邻的皮层细胞间的垂周壁. 在 Fe 亏缺的植物中, 根毛异位的形成 (如在平周的皮层细胞壁上) 表明具有非毛丝体倾向的细胞被触发形成生毛细胞. 这与拟南芥菜属植物受水分胁迫的效果正好相反, 后者受干旱诱导后根毛的减少据报道是第二阶段 (根毛生成的起始) 阻塞的结果, 而不是生毛细胞的特化^[30, 32, 34].

根毛的长度是由顶端生长速率和生长持续期共同决定的, 在 P 亏缺的拟南芥菜属植物中, 生长的两组分都对根毛的增长有贡献: 低 P 条件下的最大延伸速率比高 P 下高 67%, 而生长持续期从 5.5 h 增加到 8.25 h^[31]. 因此, 在拟南芥菜属植物中至少有三个根毛发育的独立阶段对 P 供应的调节是敏感的. 通过基因工程的策略, 确认三个阶段具有共同的调控机制, 还是各自具有各自独立的调控机制, 这对从分子水平上揭示根毛的发育机理是很有意义的.

1.5 结瘤作用

许多豆科植物具有形成根瘤的能力, 根瘤是一类能起生物固氮 (空气中的氮) 的特化的植物器官. 根瘤的形成是由总称为根瘤菌的土壤细菌所引起的, 根瘤菌是以与生物共生的形式存在的. 在豆科植物中, 根瘤的形成开始于根冠部位细胞分裂的重新启动. 一小部分分裂细胞形成根瘤原基, 根瘤原基随后由于根瘤菌的入侵而分化成根瘤. 在此过程中, 由根瘤菌合成了一类 LCO 分子 (也叫结瘤因子或 Nod 因子). LCO 分子单独就足够诱导根冠细胞的分裂和早期根瘤原基的形成. 至于 Nod 因子怎样促进细胞分裂其机制还不太清楚, 它似乎间接地通过干扰植物体内激素的平衡而发生作用. 目前的一个研究重点是探讨生长素在根瘤形成期间的作用. 有研究认为, 生长素似乎通过刺激细胞分裂和调节细胞分化而调节根瘤的形成^[37, 38].

豆科植物根系中固氮根瘤的发育是一个高度受调控的过程. 根瘤的数目由一种被称做自动调控的机制所控制, 在此机制中先形成或正在形成的根瘤抑制更多的根瘤的形成^[38]. 分根试验已证明, 自动调控机制具有系统性, 其自动调控信号来源于冠部^[7]. 除了自动调控作用以外, 还有强加在它上面的结合态 N (尤其是 NO_3^-) 的强烈的抑制效应, 这种结合态 N 可被荚果作物利用作 N 源, 偏向于形成固氮的共生现象. 硝酸盐抑制结瘤现象是一个比较清楚和着重研究营养控制植物发育的例子, 不象其它控制结瘤的因素如 pH、温度或毒力, NO_3^- 的作用很特别, 它不干扰植物的正常生长^[39]. 然而, 结瘤对 NO_3^- 的敏感性在很大程度上依赖于植物种和基因型. 据报道, 硝酸盐在一系列不同的阶段阻塞或延迟了结瘤进程, 包括根瘤菌的感染 (通过抑制根毛卷曲和感染线的形成) 和根瘤的发育, 以及抑制已经形成的根瘤中固氮酶的活性和触发早期根瘤的衰老. 在大豆的研究中发现, 如果 NO_3^- 处理推迟到根瘤菌接种后 18 h, 则其抑制效应大大减弱, 表明在这类植物中, 结瘤作用的早期阶段最敏感^[40].

1.6 簇状根

一些植物种的根系在营养亏缺的土壤中为了生长, 能够发育出特别的由不连续的根段构成的象瓶刷状的结构, 其侧翼由短的次生根束所包裹, 把这种根叫簇状根^[41, 42]. 因为其与山龙眼科 (Proteaceae) 植物的联系, 因此也叫做 proteoid 根. 簇状根也被在其他植物中报道, 包括豆科 (Leguminosae) 植物. 簇状根与普通根的区别在于大量的细根紧紧裹在一

起, 在仅仅明显的 0.5 ~ 1 cm 长的根段发育, 并且都长到同样的长度. 细根的生长是有限的, 当它们达到最终长度时, 分生组织消失, 根毛发育到尖端. 正如正常的次生根一样, 簇状根起源于中柱鞘.

簇状根不但在额外对根系生物量投资很少的情况下极大地增加了根系表面积, 而且通过渗出高浓度的有机酸(主要是柠檬酸)到根际而帮助根系动员 P 和 Fe^[41, 42].

簇状根常常与 P 或 Fe 亏缺土壤相联系, 簇状根的数目和结构(细根长度和密度)随着营养亏缺程度的不同而不同^[43, 44]. 尽管有一种豆科植物——羽扇豆(*Lupinus cosentinii*)在 P 或 Fe 亏缺下都能形成簇状根, 但大多数情况下对 P 起反应的植物对 Fe 不起反应, 反之亦然^[40]. 有些植物种对土壤中 P 的存在不敏感, 即使在高 P 的肥沃的土壤中也会形成簇状根. 当在白色羽扇豆中检测其它营养亏缺刺激簇状根形成的能力时, 发现 Mn 亏缺有很小的刺激作用, 而 N、K 和 Fe 的亏缺无任何效果^[43, 44].

2 营养调控根系发育的机制

2.1 根系感受土壤营养信号的途径

传统的观点认为, 由库源关系以及碳水化合物在植物体内的重新分配决定发育对营养的反应, 而 Forde(2001) 等人提出的模型预见植物体内存在着对外部及植物体内营养状态的感受器、胞内和组织内的信号传导途径, 以及主调基因, 这些元件把植物对营养的反应和对其它环境因子的反应整和在一起^[7, 45]. 此模型认为, 植物体中至少存在两条明显的检测营养供应的途径: 即直接的由区隔化的土壤溶液中营养浓度的改变和非直接的植物自身内部营养状况的变化. 直接途径的优点是它可使植物对短程的营养的可获性作出反应, 并且能够有效地对根系提供关于土壤剖面中营养分配的空间信息, 使得根系能够将其发育集中在对其获取营养最有利的那部分土壤; 间接途径的优点是, 它能够使植物整合其营养信号与来自其它生理过程的信号(如光合作用). 两条信号途径如图示(图 1、图 2). 实际上两条途径是相互影响相互作用的, 任何一种发育进程对外部营养的反应都是两条途径共同调控的结果.

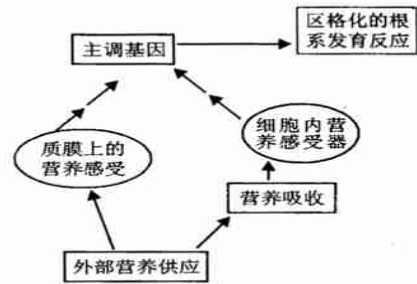


图 1 区隔化反应途径^[7, 45]

Fig. 1 Localized response pathway (or direct pathway)

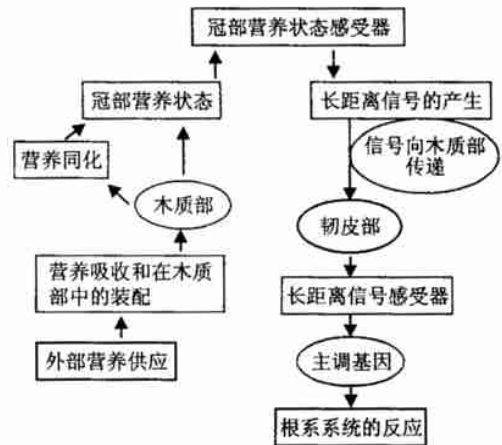


图 2 系统的反应途径^[7, 45]

Fig. 2 Systemic response pathway (or indirect pathway)

由图 1 可以看出, 在直接途径中, 区隔化的营养供应, 或者直接作用于那部分土壤中根系质膜上的营养感受器, 或者被根系吸收进入细胞内作用于细胞内的营养感受器, 然后都通过一系列的信号传导通路最后把外部营养信号传到了主调基因, 引起区隔化的根系发育反应^[46]. 近年来已经分离了调控根系区隔化反应的基因, 如编码拟南芥菜中转录因子 MADS-box 家族的基因 ANR1 和基因 AXR4, 其功能是增强了侧根的向营养富集区的生长速率^[47, 48]. 图 2 表示, 间接途径把土壤中的营养分配情况转变为植物内部的营养状态, 通过在木质部中的装配和运输, 转变为冠部的营养状态, 由冠部营养状态感受器发出信号, 经韧皮部传到主调基因, 从而引起系统的反应^[49, 50]. 显然, 这种反应和植物体内的其它代谢联系起来, 如光合作用, 这样可使植物根据自身对营养的需要而主动地调节根系的行为, 使根系的形态构型等特性向有利于或不利于营养吸收的方面发展^[7, 45, 46].

2.2 营养或其代谢物作为长距离信使

植物根系感知外部营养状况的间接途径表明,营养或其代谢物在将冠部的营养状况的信息传到根部起着直接作用. 于是便提出了这样的假设: 即冠部具有检测植物所必需元素离子或代谢物的机制, 然后调节韧皮部中可移动信使的生成, 根系在感知到来自冠部的这种信号后转变成相应的代谢和发育反应. 那么这种随韧皮部运输的信号物质是什么呢? 生长素是在冠部合成而随韧皮部向下运输, 但考虑到根系对特定营养供应的变化所作出的专一反应, 很难想象生长素自己(或其它任何传统的植物激素)能够胜任这种能力^[7, 45].

最近发现, 韧皮部中携带着大量的不同种类的生物大分子物质(如蛋白质和 RNAs 等), 这些大分子物质具有在植物体中传递长距离信号的潜力^[51, 52]. 目前对其性质了解比较清楚的随韧皮部汁液移动的多肽信号是系统素, 是一种在被感染的叶子中合成, 借助韧皮部汁液在植物周身运动的一种多肽, 它可触发植物系统的获得性的对病原体的抗性^[50]. 有证据表明, 冠部的营养和水分状况借助于蛋白质类信号分子传到根部^[53]. 也有人在西葫芦(*Cucurbita maxim*)中发现一类特殊的 mRNA 分子家族通过韧皮部在植物体中循环^[54]. Cm NACP 是这些特殊 mRNA 分子家族中的一类, 属于具有 NAC 结构域 F 的基因家族, 有选择性地分布在韧皮部中分配, 其中一些成员与控制根冠分生组织的发育有关. 因此此假设认为, 韧皮部可能充当着: 信息高速公路 F 的作用, 它以韧皮部汁液所特有的 mRNAs (或其所编码的蛋白质)的形式携带信使, 使得植物不同分生组织的发育反应和叶子部位的生理进程整合在一起^[8]. 这种发现为冠部怎样以高度特化的途径将其对营养的需求传递给根部提供了新的可能.

2.3 激素在营养形态发生反应中的作用

通常情况下, 植物的营养形态建成反应可被外施特定的植物激素所模拟, 此外, 在营养的形态发生反应中的确观察到了内源激素的作用, 这无疑表明激素在调控营养效应中起着重要的作用. 如 IAA 和 ETH 与 Fe 胁迫反应联系在一起^[34]; ABA 和 ETH 与 P 亏缺有关^[55, 56]; ETH 可能在 NO₃⁻ 抑制结瘤作用中发挥作用^[57]; 在 P 胁迫下的白羽扇豆植物中, 生长素从冠部向下运输刺激了种子根的形成^[58]. 然而也有相反的试验结果, 如在 P 亏缺下, 分析拟南芥的两种 ABA 突变体(aba1 和 aba2)的发育和生理反应时发现大多数性状都是正常的, 这表明 ABA

并非在整合缺 P 反应中扮演着重要角色^[56]. Schmidt 等(2000)在 40 种与激素相关的拟南芥突变体中观察了 Fe 亏缺所诱导的症状, 发现它们对 IAA、CTK、ABA 和 ETH 不敏感或对这些激素的作用具有抵抗性. 由于在所有突变体中根毛的形成和高铁还原酶的活性都被 Fe 胁迫所增强, 因此使得对哪种激素在此反应中承担主要作用的评估复杂化. 更进一步发现, 根毛对外加的乙烯合成前体 ACC 的反应与对 Fe 胁迫的反应具有完全质的不同^[34]. ETH 在 NO₃⁻ 抑制根瘤形成中的作用也仍在争论中, 一部分人认为, NO₃⁻ 对根瘤形成的抑制是由于促进了 ETH 的形成, 而后者拟制了根瘤的形成^[57]; 而另一部分人对大豆(soybean)的研究未发现 ETH 对根瘤形成的抑制作用, 进一步用对 ETH 不敏感的大豆突变体的研究表明, 它们与对 ETH 敏感的野生型一样, 抑制相同数目的根瘤的形成^[55, 57].

尽管存在着试验结论上的矛盾, 但不能就此否认激素的作用, 因为从植物激素 IAA、CTK、ABA 和 ETH 在植物的发育和生理功能各个方面都发挥着重要作用看, 如果它们未和营养效应相互作用将是不可思议的. 随着营养信号途径的最终阐明, 必将发现它和激素反应途径是相互交织相互作用的, 拟南芥中 NO₃⁻ 刺激侧根的生长就是很好的例证, 其中基因 AXR4 的产物既是 NO₃⁻ 也是生长素信号途径上的元件^[59, 60].

3 根系营养形态建成的基因型差异和遗传特性

大量试验证明, 不论是大量元素还是微量元素, 根系的营养形态建成反应都具有明显的种和品种(系)间差异^[2, 17, 18]. 通常情况下, N、P、K 等大量元素的营养效率是由多基因控制的, 一般表现为连续变异, 具有数量遗传的性质(由于研究方法的不同, 也有少数例外情况, 如在 K 营养效率的遗传方式上还有着争论, 在有些植物上是多基因控制, 而在另一些植物上则是单基因或主效基因控制的). 与此相对应, 对营养效率作出显著贡献的根系性状也具有数量性状的性质. 人们为了研究的方便, 将营养效率区分为密切相关的子性状并逐个进行研究^[6]. 对根系营养性状遗传研究最具代表性的工作是 Caradus (1995)^[61]对 P 效率的研究, 他将各种植物对 P 的吸收效率进一步划分为更具体的一些形态子性状并对每一子性状进行了遗传率的比较, 发现: (1) 衡量根

系大小的指标,如根干重、根系体积、根数量、根长、根表面积和根/冠比均具有较高的遗传率,而这些指标与作物的P效率有密切的关系,可用于P效率育种中,作为选择的重要评价依据;(2)菌根侵染在一些植物中有一定的遗传率,具有可被利用的遗传潜力;(3)衡量根系形态的一些指标,如根直径、根毛长度、主根长度、不定根级值、分枝级值、须根比例、一级根、侧根数、根密度、根毛长度和簇生根等,都具有较高的遗传率,可以作为P效率育种的重要选择依据。Caradus(1995)同时还总结了一些植物中根形态子性状的遗传控制方式,发现大部分性状是加性和显性效应为主的基因控制,因而有利于对这些性状的选择。至于控制微量元素效率的基因多为单基因或主效基因,因此微量元素效率的遗传改良可作为植物营养性状改良的出发点和突破口^[61]。无论是可移动的营养元素(如N、K等),还是易被土壤固定的难移动的元素(如P、Fe等)植物根系生长状况和形态学特征(即根系发育状况)对营养的吸收起着决定性的作用,尤其是在营养亏缺情况下,因此通过根系性状的改良来改良作物的营养效率是非常必要的。栽培植物中不同物种和同一物种中不同品种间具有基于根系性状差异的营养效率差异。此外,自然界中存在着丰富的营养遗传潜力,例如不同气候带中对各种养分胁迫抗性各异的丰富种质资源,在瘠薄土地上旺盛生长的许多野生植物,通过研究它们的根系营养性状及其耐营养亏缺的分子生理机制,为改良栽培作物营养效率提供了宝贵的遗传材料,因此通过根系营养性状改良植物营养效率是完全可行的^[2,6,18]。

4 根系性状的生态学效应

在土壤—根系—地上部—大气连续体中,动态的根系界面的变化时刻受到周围环境变化的调控,反之,整个群落中根系的生理生态功能又能够影响生态环境的变化。根际微生态的研究无疑是研究植物与环境相互作用的理想模式。在此模式中,根系发育的每一个方面都将对根际微环境产生深刻的影响,其中既有间接作用又有直接作用,间接作用即根系生物量的增减影响了土壤中水肥的消长,进而影响根际环境,直接途径指根系通过分泌物(主要是一些有机酸)产生直接效应^[47]。在整个农田、草地和森林生态系统中,植物根系在固氮、保水、减少水土流失和防止土壤贫瘠化中的作用更是不容低估^[42]。几乎根系发育的每一个方面都对环境产生影响,这里

主要以最具代表性的簇状根、根系分泌物和结瘤作用为例来说明。

4.1 具有簇状根的物种是极端生境的主要开拓者

簇状根主要分布在全球生物多样性比较丰富的地带,具有簇状根的物种是极端生境的主要开拓者。除了对保持土壤具有重要作用之外,簇状根在南北半球的关键植物群落中都扮演着重要角色,其活化吸收土壤P或其它营养的能力对生态系统中其它物种的生存产生直接的影响^[62-64]。有证据显示,当把小麦属植物 *T. aestivum* 与能够产生簇生根的 *L. albus* 轮作时,其体内积累Mn的浓度为 $150 \text{ Lg} \cdot \text{g}^{-1}$,而当单独种植时,其体内Mn浓度为 $90 \text{ Lg} \cdot \text{g}^{-1}$,相反 *L. albus* 体内的Mn浓度则由单作时的 $7370 \text{ Lg} \cdot \text{g}^{-1}$ 降到 $6070 \text{ Lg} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[42]。可见簇状根对营养的动员将影响群落的结构和功能,此外相邻植物间的影响将改变营养的可获得性,这无疑对营养的竞争和循环产生重要的影响。另一个例子是,具有簇生根的 *Hakea* 植物由于其簇生根主要集中在残枝落叶层,能够等比例地吸收有机氮和氨态氮,这对于避免过多的氮素化肥污染,节约资源有重要的意义。关于具簇生根植物对环境的影响的研究来自于对生长在前生境为贫瘠的化石矿物上的 *Casuarina* 的研究,发现只有能形成簇生根的 *Casuarina* 植物可在碱性土壤条件下生长和结瘤。因为这种植物的簇生根主要分布在上层比较窄的土层中,其成功的生长和相应的残枝落叶的降落,使矿石环境发生了改良,使得其它物种得以生存,从而产生了茂密的植被^[43]。可见,具有簇生根的植物不但对群落的发育具有重要的作用,而且显示了其在生态修复、生物治疗工程中的潜在价值^[42]。

4.2 根系分泌物使土壤养分得到高效利用

在养分胁迫时,植物除了通过根系形态学变化外,还可通过生理学的变化来调节自身活化和吸收养分的强度。根系分泌物就是根系适应营养亏缺的生理反应之一。大量研究表明,缺乏磷、钾、铁、锌、铜和锰等矿质营养都可能影响植物体内某些代谢过程,使低分子量的有机化合物累积并由根系分泌到根际。这些分泌物包括糖类、氨基酸、有机酸和酚类化合物等^[6]。土壤缺P是全球性的问题,已成为限制作物产量提高的主要因素。因为土壤中某一元素含量低于植物正常生长发育的需要量,则会制约对其它元素的吸收,从而降低对其它元素的利用效率。根据对黄土高原地区和黄淮海平原地区的调查,发现我国大部分地区的土壤有效P含量虽低或很低,但

全磷量较高, 微量元素亦是如此. 这说明土壤中的可利用 P 和微量元素具有很大的潜力^[65]. 那么如何把这部分难溶的无效营养转变为可被作物吸收利用的有效态, 将对缓解矿质肥料不足的矛盾, 实现农业可持续发展具有重要的意义. 营养高效基因型植物可通过根分泌物来活化和提高植物的营养利用效率. 如白羽扇豆和油菜属植物在缺 P 时根系分泌大量的柠檬酸, 显著地降低了根际 pH, 活化了土壤中的难溶性钙磷和磷矿粉中的磷. 根分泌的柠檬酸还可通过形成柠檬酸沉淀来降低根际游离 Ca^{2+} 的浓度, 从而提高 H_2PO_4^- 的浓度, 这在石灰性土壤中难溶性磷的利用和磷矿粉的直接利用方面都有重要的生态学意义^[6, 41-43]. 在白羽扇豆属植物中, 柠檬酸通常是由其簇生根区所分泌的. 这既增加了 P 吸收面积, 又提高了有效 P 的浓度^[42]. 可见这类植物是优良的营养高效型种质资源, 通过对其根系分泌物和簇状根发生发育机理的研究, 必将为营养高效型农作物育种提供外源基因.

5 结 语

总之, 根系的营养形态建成反应有两方面的意义: (1) 农业生产中的意义. 作物根系的分布特征反映着农业生产水平的高低, 在较低的土壤肥力条件下, 为了从稀薄的土壤溶液中获取养分, 根系尽可能

深入土壤的深层空间, 从而形成了窄且深的低产根系. 随着生产水平的提高, 以及大量有机肥和无机肥的投入, 作物根系则形成宽而分布浅的中产根系. 而在较高栽培技术条件下, 上层根重较多, 且根系的入土深度和深层根的比例增加, 从而形成宽且深的高产根型^[4]. (2) 生态学意义. 根系通过影响群落的营养状况和水分动态而影响群落的大小, 植被的消长, 进而影响整个生态环境^[42, 62-64]. 第一方面的研究近年来已经受到了人们的重视, 并取得了可喜的进展, 但第二方面的研究还很薄弱. 在全球面临着植被退化, 荒漠化加剧的危机下, 这方面的研究无疑具有重要的实践意义. 为此, 笔者建议在进行根系生物学研究的同时, 应着重加强根系生态学的研究. 此外, 近年来在矿质营养信号转导方面也取得了可喜的进展, 尤其是三大营养元素 N、P、K 的信号传递通路许多元件和基因已经被分离和克隆, 对于 Fe 营养的信号传导也有一定的基础. 土壤溶液中的营养状况首先由根系感知, 然后经过植物体内一系列信号传递途径再将信号反馈给根部, 使根系做出发育反应, 但关于营养调控根系的发育反应的分子基础还是一个薄弱环节, 这一方面的最终揭示将为人为通过营养调控根系的发育而达到调控植物生长、农业生产和生态环境建设都至关重要.

参考文献:

- [1] CAI K ZH (蔡昆争), SHEN H (沈 宏). Root: the mobile plat between plant and soil[J]. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 2002, 1: 139-141(in Chinese).
- [2] LIAO H (廖 红), YAN X L (严小龙). Adaptive changes and genotypic variation for root architecture of common bean in response to phosphorus deficiency[J]. Acta Botanica Sinica (植物学报), 2000, 42(2): 158- 163(in Chinese).
- [3] LIAO H (廖 红), GE ZH Y (戈振扬), YAN X L (严小龙). Ideal root architecture for phosphorus acquisition of plants under water and phosphorus coupled stresses: from simulation to application[J]. Chinese Science Bulletin (科学通报), 2001, 46(8): 641- 646(in Chinese).
- [4] MA Y X (马元喜), et al. The root of sweat[M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000(in Chinese).
- [5] SHAN L (山 仑). Study water relations and increase agricultural production in Chinese North-West Area[J]. Plant Physiology Communications (植物生理学通讯), 1983, 5: 7- 11(in Chinese).
- [6] YAN X L (严小龙), ZHANG F S (张福锁). Plant nutritional genetics[M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1997(in Chinese).
- [7] FORDE B, LORENZO H. The nutritional control of root development[J]. Plant and Soil, 2001, 232: 51- 68.
- [8] CHAPIN F S I. The mineral nutrition of wild plants[J]. Annu. Rev. Ecol. Syst., 1980, 11: 233- 260.
- [9] ERICSSON T. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability[J]. Plant Soil, 1995, 168- 169; 205- 214.
- [10] DREW M C. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot in barley[J]. New Phytol., 1975, 75: 479- 490.
- [11] DREW M C, SAKER L R, ASHLEY T W. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals[J]. J. Exp. Bot., 1973, 24: 1 189- 1 202.
- [12] DREW M C, SAKER L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. Compensatory increases in growth of lateral roots, and in phosphate uptake in response to a localized supply of phosphate[J]. J. Exp. Bot., 1978, 29: 435- 451.

- [13] DREW M C, SAKER L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. . Localized, compensatory increases in growth of lateral roots, and in phosphate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system[J]. J. Exp. Bot., 1975, 26: 79- 90.
- [14] MOLLIER A, PELLERIN S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency[J]. J. Exp. Bot., 1999, 50: 487- 497.
- [15] ANURADHA M, NARAYANAN A. Promotion of root elongation by phosphorus deficiency[J]. Plant Soil, 1991, 136: 273- 275.
- [16] MACKAY A D, BARBER S A. Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots[J]. Plant Soil, 1985, 86: 321 - 331.
- [17] SUN H G(孙海国), ZHANG F S(张福锁). Growth response of wheat roots to phosphorus deficiency[J]. Acta Botanica Sinica(植物学报), 2000, 42(9): 913- 919(in Chinese).
- [18] LI H P(李海波), XIA M(夏 铭), WU P(吴 平). Effect of phosphorus deficiency stress on rice lateral root growth and nutrient absorption[J]. Acta Botanica Sinica(植物学报), 2001, 43(11): 1 154- 1 160(in Chinese).
- [19] ROBINSON D. The response of plants to non-uniform supplies of nutrients[J]. New Phytol., 1994, 127: 635- 674.
- [20] WILLIAMSON L C, RIBRIOUX S P C P, et al. Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 2001, 126: 875- 882.
- [21] HODGE A, ROBINSON D, GRIFFITHS B S, FITTER A H. Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete[J]. Plant Cell Environ., 1999, 22: 811- 820.
- [22] ZHANG H, et al. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, 96: 6 529- 6 534.
- [23] DUBROVSKY J G, DOERNER P W, et al. Pericycle cell proliferation and lateral root initiation in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 124: 1 648- 1 657.
- [24] WHITING S N, LEAKE J R, McGRATH S P, BAKER A J M. Positive response to Zn and Cd by roots of the Zn and Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[J]. New Phytol., 2000, 145: 199- 210.
- [25] SNAPP S, KOIDE R, LYNCH J. Exploitation of localized phosphorus-patches by common bean roots[J]. Plant Soil, 1995, 177: 211- 218.
- [26] BAKER T T, III, CONNER W H, et al. Fine root productivity and dynamics on a forested floodplain in South Carolina[J]. Soil Sci. Soc. Am. J., 2001, 65: 771- 779.
- [27] RYSER P, VERDUYN B, LAMBERS H. Phosphorus allocation and utilization in three grass species with contrasting response to N and P supply[J]. New Phytol., 1997, 137: 293- 302.
- [28] BONSER A G, LYNCH J, SNAPP S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*[J]. New Phytol., 1996, 132: 281- 288.
- [29] GE Z Y, RUBIO G, LYNCH J P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: results from a geometric simulation model[J]. Plant Soil, 2000, 218: 159- 171.
- [30] GILROY S, JONES D L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake[J]. Trends Plant Sci., 2000, 5: 56- 60.
- [31] BATES T R, LYNCH J P. Stimulation of root hair elongation in Arabidopsis thaliana by low phosphorus availability[J]. Plant Cell Environ., 1996, 19: 529- 538.
- [32] SCHMIDT W, SCHIKORA A. Different pathways are involved in phosphate and iron stress-induced alterations of root epidermal cell development[J]. Plant Physiol., 2001, 125: 2 078- 2 084.
- [33] FOEHSSE D, JUNGK A. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants[J]. Plant Soil, 1983, 74: 359- 368.
- [34] SCHMIDT W, TITTEL J, SCHIKORA A. Role of hormones in the induction of iron deficiency responses in Arabidopsis roots[J]. Plant Physiol., 2000, 122: 1 109- 1 118.
- [35] WISSUWA M, AE N. Genotypic differences in the presence of hairs on roots and gynophores of peanuts (*Arachis hypogaea* L.) and their significance for phosphorus uptake[J]. J. Exp. Bot., 2001, 52: 1 703- 1 710.
- [36] WANG X, CNOPS G, VANDERHAEGHEN R, et al. AtCSLD3, a cellulose synthase-like gene important for root hair growth in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 126: 575- 586.
- [37] MATHESIUS U. Flavonoids induced in cells undergoing nodule organogenesis in white clover are regulators of auxin breakdown by peroxidase[J]. J. Exp. Bot., 2001, 52(roofs special issue): 419- 426.
- [38] SCHULTZE M, KONDOROSI A. Regulation of symbiotic root nodule development[J]. Ann. Rev. Genet., 1998, 32: 33- 57.
- [39] CARROLL B J, MATHEWS A. Nitrate inhibition of nodulation in legumes[A]. Molecular Biology of Symbiotic Nitrogen Fixation, et al.

Gresshoff PM [C]. Boca Raton, FL.: CRC Press, 159- 180.

- [40] GORDON A J, JAMES S L, MINCHIN F R. Short-term metabolic responses of soybean root nodules to nitrate[J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 423- 428.
- [41] WATT M, EVANS J R. Proteoid roots, physiology and development[J]. *Plant Physiol.*, 1999, 121: 317- 323.
- [42] SKENE K R. Cluster roots: model experimental tools for key biological problems[J]. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52 (roots special issue): 479- 485.
- [43] DIEM H G, DUHOUX E, ZAID H, ARAHOU M. Cluster roots in Casuarinaceae: role and relationship to soil nutrient factors[J]. *Annals of Botany.*, 2000, 85: 929- 936.
- [44] LIDIA S A S, RENGEL Z E D, CAIXIAN T. The effect of nitrogen nutrition on cluster root formation and proton extrusion by *Lupinus albus* [J]. *Ann. Bot.*, 2002, 89: 435- 442.
- [45] FORDE B G. The role of long-distance signaling in plant responses to nitrate and other nutrients[J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 39- 43.
- [46] TESTER M, LEIGH R A. Partitioning of nutrient transport processes in roots[J]. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52 (roots special issue): 445- 457.
- [47] ZHANG H, FORDE B G. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture[J]. *Science*, 1998, 279: 407- 409.
- [48] ORSEL M, FILLEUR S, FRAISIER V, et al. Nitrate transport in plants: which gene and which control[J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 825- 833.
- [49] RICHARD P, SUNLEY R J. Nitrogen nutrition and the role of root-shoot nitrogen signaling particularly in symbiotic systems[J]. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52 (roots special issue): 435- 443.
- [50] RYAN C A. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes[J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2000, 1477: 112 - 121.
- [51] CITOVSKY V, ZAMBRYSKI P. Systemic transport of RNA in plants[J]. *Trends. Plant Sci.*, 5: 52- 54.
- [52] THOMPSON G A, SCHULZ A. Macromolecular trafficking in the phloem[J]. *Trends. Plant Sci.*, 1999, 4: 354- 360.
- [53] LUCAS W J. Application of microinjection techniques to plant nutrition[J]. *Plant Soil*, 1997, 196: 175- 189.
- [54] RUIZE-MEDRANO R, XOCONOSTLE-CAZARES B, LUCAS W J. Phloem long-distance transport of CmNACP mRNA: implications for supracellular regulation in plants[J]. *Development*, 1999, 126: 4405- 4419.
- [55] LYNCH J, BROWN K M. Ethylene and plant response to nutritional stress[J]. *Physiol. Plant*, 1997, 100: 613- 619.
- [56] TRULL M C, et al. The response of wild-type and ABA mutant Arabidopsis thaliana plants to phosphorus starvation[J]. *Plant Cell Environ.*, 1997, 20: 85- 92.
- [57] LIGERO F, et al. Nitrate-and inoculation-enhanced ethylene biosynthesis in soybean roots as a possible mediator of nodulation control [J]. *J. Plant Physiol.*, 1999, 154: 482- 488.
- [58] GILBERT G A, KNIGHT J D, et al. Proteoid root development of phosphorous deficient lupin is mimicked by auxin and phosphonate [J]. *Ann. Bot.*, 2000, 85: 921- 928.
- [59] GENOUD T, METRAUX J P. Crosstalk in plant cell signaling: structure and function of the genetic network[J]. *Trends. Plant Sci.*, 1999, 4: 503- 507.
- [60] GUO Gang-qing, WANG Rong-chen, CRAWFORD N M. The Arabidopsis dual-affinity nitrate transporter gene AtNRT 1.1 (CHL1) is regulated by auxin in both shoots and roots[J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 835- 848.
- [61] CARADUS J R. Genetic control of phosphorus uptake and phosphorus status in plants[J]. Johansen C, Lee K K, Sharma K K, et al. Genetic manipulation of crop plants to enhance integrated nutrient management in cropping system[C]. ICRISAT. India., 1995: 55- 74.
- [62] SKENE K R. Cluster roots: some ecological considerations[J]. *Journal of Ecology.*, 1998, 86: 1060- 1064.
- [63] GOULD S F. Proteoid root mats bind surface materials in Hawkesbury Sandstone biomantles[J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1998a, 36: 1019- 1031.
- [64] GOULD S F. Proteoid root mats stabilize Hawkesbury Sandstone biomantles following fire[J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1998b, 36: 1033- 1043.
- [65] LI J Y (李继云), LIU X D (刘秀娣), ZHOU W (周伟), et al. Study on crop breeding new technology about efficiently utilizing nutrient in soil[J]. *Chinese Science (series B)(中国科学)(B辑)*, 1995, 25(1): 41- 48(in Chinese).