



小麦根系特征对干旱胁迫的响应

苗青霞^{1,2,3}, 方燕^{1,2*}, 陈应龙^{1,2,4*}

¹西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100; ²中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100; ³西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100; ⁴西澳大学农业研究所, 农业与环境学院, 珀斯 6009

摘要 干旱胁迫时, 小麦(*Triticum aestivum*)根系率先产生应激响应, 同时向地上部发出信号, 诱导地上部发生生理反应, 从而提高植株抗旱能力。根系构型包括平面几何性状和立体几何结构(即拓扑构型), 具有遗传稳定性和可塑性。干旱胁迫影响根系理化特性, 如根源化学信号、根系细胞酶类和根系渗透作用的响应。根系通过调整其解剖学结构和水分吸收动力等来适应干旱胁迫。该文从根系构型、理化特性和解剖学结构3个方面, 系统阐述了小麦根系特征对干旱胁迫的响应, 并探讨了其与干旱胁迫的关系和当前研究中存在的问题, 以期为相关研究提供参考。

关键词 小麦, 根系构型, 根系理化特性, 根系解剖学特征

苗青霞, 方燕, 陈应龙 (2019). 小麦根系特征对干旱胁迫的响应. *植物学报* 54, 652–661.

干旱是制约小麦(*Triticum aestivum*)生产的主要逆境因子, 探究小麦对干旱的响应规律和适应性一直是逆境生物学的热点(梁新华等, 2001)。长期以来, 人们更加关注地上部特征对干旱胁迫的响应, 而对地下根系的响应研究较少。根系作为小麦最重要的器官之一, 不仅承担吸收水分的功能, 而且能感知根部周围环境的变化, 产生逆境根源信号。小麦主要通过改变根系构型、理化特性和解剖结构抵御干旱胁迫, 其根系发育程度与抵抗干旱胁迫能力强弱密切相关。干旱胁迫程度和品种间的差异, 以及小麦不同生育期, 均会使小麦根系对干旱胁迫表现出不同的适应性(魏云霞等, 2016)。因此, 研究干旱胁迫下小麦根系特征的变化, 有助于揭示小麦对干旱胁迫的适应性及提高产量。

1 根系构型对干旱胁迫的响应

根系构型指根系在生长介质中的空间构造及分布(Lynch, 1995), 包括平面几何构型(同一根系的各种根沿根轴二维平面的分布)和立体几何构型(在介质中的三维分布)(廖红和严小龙, 2000; 梁泉等, 2007)。

鉴于土壤中的根系具有不可见性和复杂性, 目前尚未有较为全面且准确的根系构型研究方法。现阶段对根系构型的研究主要集中在平面几何构型方面, 对根系立体几何构型的描述多通过拓扑结构展现。

1.1 根系平面几何构型与抗旱性

根系平面几何构型主要包括根长、根数、根系表面积、生物量、根长密度及其数量和长度等(表1)。干旱胁迫下, 小麦根系通过维持较高的根系生物量和增加根长及根密度来增强对水分的吸收(Siopongco et al., 2005; 马富举等, 2012), 但也有根系生长受阻的情况出现, 此时根数和根系表面积减少(Vandoorne et al., 2012), 这可能与小麦品种和干旱程度有关。从土壤分层看, 干旱胁迫下表层土壤的小麦根数减少, 而深层土壤根数、根系生物量和根长密度增加。土壤深层储水可在播种前测量, 故比季节性降雨量更具预测性, 增加深层根系密度有利于充分利用深土层储水(Gowda et al., 2011; Becker et al., 2016; Fang et al., 2017)。旱地小麦根虽然可伸长到160 cm以下, 但深层土壤中根系相对较少, 140–160 cm土层的根长密度小于 $0.1 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-3}$, 而表层(0–20 cm)土壤根长密

收稿日期: 2019-05-14; 接受日期: 2019-07-26

基金项目: 国家自然科学基金(No.31471946, No.41807516)、中科院百人计划(No.A315021449)、中国博士后科学基金(No.2018M631199, No.2018M643750)和陕西省博士后基金(No.2018BSHEDZZ142)

* 通讯作者。E-mail: fangyan@nwfufu.edu.cn; yinglong.chen@uwa.edu.au

度可达5–9 cm·cm⁻³, 通过增加80 cm深度以下的根系可以降低干旱带来的减产风险(Barraclough et al., 1989)。小麦深层根系主要由初生根发育而来, 因此控制小麦早期初生根的生长发育对旱地小麦抗旱增产具有重要意义(吴永成等, 2004)。深层储水利用率较低主要是由于根-土界面的阻力较大, 增加深层根系中根毛的数量和长度可扩大植物根与土壤的接触面积, 从而减小阻力(Passioura, 1991)。White和Kirkegaard (2010)观察并量化了澳大利亚田间深层小麦根的位置和根-土界面, 发现根系在土壤中不是均匀生长, 而是利用土壤空隙和通道生长, 并通过根毛接触土壤。在根和土壤间存在间隙的情况下, 主要由根毛负责根与土壤间的水分运输。根系平面几何构型对干旱胁迫的响应因小麦种类、干旱时间及强度而异(Kano et al., 2011)。因此, 探索不同小麦品种间根系平面几何构型与水分利用相关机制, 对筛选耐旱品种、维持和提高干旱胁迫条件下作物产量具有重要意义(Uga et al., 2013)。

1.2 根系立体几何构型与抗旱性

根系立体构型决定了根系的空分布、对土壤的固着及吸收土壤中的水分和养分作用(表1) (Berntson, 1997)。根系拓扑构型可以反映根系的立体几何构型, 包括两种极端模式(图1), 即鱼尾形分支和叉状分支(Fitter, 1987)。干旱胁迫下, 根系拓扑结构从叉状分枝逐渐向鱼尾形分枝模式发展(单立山等, 2012)。谈峰

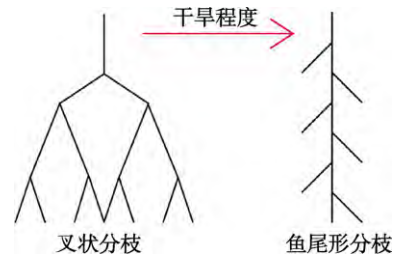


图1 根系拓扑结构示意图

Figure 1 The schematic diagram of topological structure of root system

等(2011)测定了不同水分处理下小麦根系的三维形态参数, 发现土壤干旱时, 小麦扎根较深, 根系主要为鱼尾形分枝模式, 而渍水条件下扎根较浅, 根系为叉状分枝模式。

2 根系解剖学特征对干旱胁迫的响应

2.1 根系的解剖结构对干旱胁迫的响应

根系内部解剖结构可反映根系的表型特征, 且与根系理化特性密切相关(Macfall et al., 1991)。根系解剖结构对干旱胁迫的响应主要通过输导组织、木质化程度及其表皮的附属结构实现。响应方式分为两种: (1) 表皮细胞栓化以保护其内部细胞(谭冬梅等, 2007); (2) 根系细胞程序性死亡(孔好等, 2008)。在轻度干旱胁迫下小麦皮层细胞排列紧密, 无气腔出现且呈侧斜状

表1 根系构型对干旱胁迫的响应

Table 1 Responses of root system architecture to drought stress

| 根系构型指标 | 干旱胁迫下的响应 | 原因 | 参考文献 |
|--------|------------------|-------------------------------|---|
| 二维 | | | |
| 根长 | 轻度干旱下增加, 重度干旱下减少 | 轻度干旱下根系伸长利用深层水, 重度干旱下根系生长受到抑制 | Barraclough et al., 1989; Siopongco et al., 2005 |
| 根数 | 减少 | 受到干旱胁迫抑制 | 马富举等, 2012; Vandoorne et al., 2012 |
| 根系表面积 | 减少 | 受到干旱胁迫抑制 | 马富举等, 2012; Vandoorne et al., 2012 |
| 根系生物量 | 轻度干旱下增加, 重度干旱下减少 | 轻度干旱下增加有利于维持根系吸水能力 | Kano et al., 2011; 马富举等, 2012 |
| 根长密度 | 表层减少, 深层增加 | 增加对深层储蓄水的利用 | Barraclough et al., 1989; Uga et al., 2011; Wasson et al., 2012; Becker et al., 2016; Fang et al., 2017 |
| 根毛 | 增加 | 增加根系与土壤接触面积, 减少水分吸收阻力 | Passioura, 1991; Segal et al., 2008; White and Kirkegaard, 2010 |
| 三维 | | | |
| 根系拓扑构型 | 由叉状向鱼尾形发展 | 鱼尾形结构根系下扎较深, 分支结构可有效利用水分 | 谈峰等, 2011; 单立山等, 2012 |

(肖玲和赵先贵, 1995)。但经历了冬、春两季干旱危害的小麦根系解剖结构中, 上层根系不仅表皮细胞皱缩剥落, 皮层细胞也受到一定的损害; 输导组织被保护在表皮和皮层以内, 故无损伤但直径较小, 利于抵御干旱(王敏等, 2002)。

2.2 根系水分吸收动力学对干旱胁迫的响应

根系对土壤水分吸收的阻力有两种(图2): (1) 径向阻力, 即水从土壤依次经由根表皮、皮层、内皮层、中柱到达根木质部的阻力; (2) 轴向阻力, 即水分通过木质部导管系统从根部到芽的阻力(Steudle and Peterson, 1998)。径向阻力主要决定根系对土壤中水分的吸收能力, 轴向阻力由木质部导管直径决定(吴永成等, 2004)。对小麦抗旱性的研究表明, 抗旱性强的品种根系有以下特点: 导管直径变小(增加轴向阻力, 减少了根系水分向其它部位流失)、皮层厚度减少(减小径向阻力, 增加根系对水分的吸收)和内皮层厚度增加(保护内部输导组织并防止水分回流)(张岁岐等, 2001; 王敏等, 2002; 王燕和王洪峰, 2013; 唐玉婧等, 2014)。这些结构变化增强了根系对土壤中水分的吸收, 减少了根系的水分流失, 有利于抵御干旱

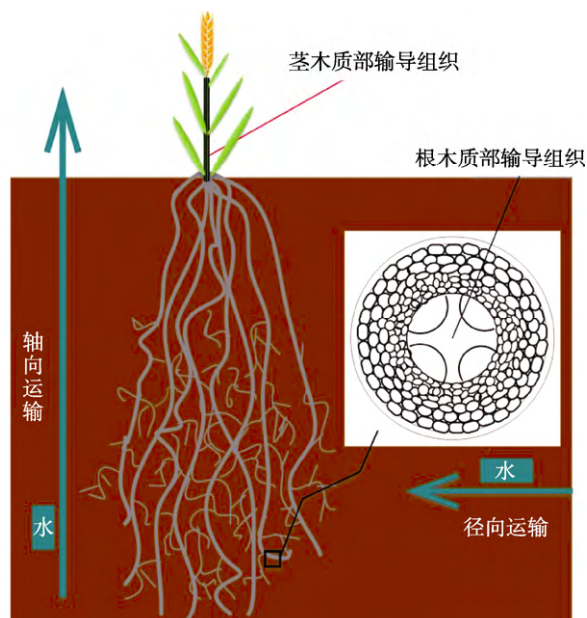


图2 小麦根系解剖结构及其水分运输途径示意图(改编自 Wasson et al., 2012)

Figure 2 Schematic diagram of wheat root anatomy and its water transport pathway (modified from Wasson et al., 2012)

胁迫。

Richards和Passioura (1989)发现初生根木质部导管直径较低的小麦品种, 在其生长早期根系到地上部吸水的轴向阻力增强, 土壤水分吸收的阻力减小, 从而将更多的水分保留到生长后期, 有助于灌浆期土壤水分的充分利用, 提高收获指数。小麦初生根性状与其产量密切相关, 探明小麦根系形态解剖结构对旱地小麦节水和高产研究等均具有重要指导意义, 故应深入探究这些内在规律, 为选育旱地小麦品种提供理论指导。

3 根系理化特性对干旱胁迫的响应

3.1 根系理化特性对根系构型的影响

根系构型的可塑性是对逆境适应性的一种体现(陈伟立等, 2016)。影响根系构型可塑性的生理因子包括内部激素和根际环境因子(图3)。内部激素影响以生长素(IAA)含量及其运输为主(Band et al., 2014), 主要表现在以下3方面: (1) 参与主根的生长; (2) 参与侧根的形成与伸长; (3) 调控根系发育使其适应胁迫环境(Nibau et al., 2008; Krome et al., 2010)。干旱胁迫下, 小麦根系IAA的含量增加(王玮等, 2000), 侧根增多(Ivanov, 2009)。其它激素(如油菜素内酯(Fang et al., 2004)、茉莉酸(Chen et al., 2011)和脱落酸(ABA)(Zhang et al., 2010; Wang et al., 2011))大部分通过与生长素互作调控根系构型。例如, 油菜素内酯可通过调控IAA的极性运输细微地调节植物的生长发育过程(Bao et al., 2004)。外源施加茉莉酸可增强小麦抗旱性并显著增加根系的内源IAA含量(马超等, 2017); ABA通过影响IAA在根系中的含量和极性运输, 进而抑制根尖分生区细胞分裂(袁冰剑等, 2014); 细胞分裂素与IAA的拮抗作用促进小麦分蘖(王振林, 1989), 抑制小麦侧根发育(Laplaze et al., 2007)。此外, 乙烯(He et al., 2005)、赤霉素(Gao et al., 2010)、水杨酸(Echevarría-Machado et al., 2007)和多胺(Wu et al., 2012)也均通过与生长素互作来调节根系的生长发育。

根际环境因子(水分除外)包括氮、磷和钾等矿质元素及各种根际微生物(李淑钰和李传友, 2016)。矿质元素的吸收对根系构型可塑性有显著影响: 低氮或低磷诱导侧根伸长(Linkohr et al., 2002); 而低钾胁

迫抑制侧根生长(Armengaud et al., 2004)。根际微生物(丛枝菌根真菌、根瘤菌和根际促生菌等)主要从以下3方面调控根系构型: (1) 影响植物激素的水平和平衡; (2) 调节植株对矿质元素的吸收; (3) 影响碳水化合物化合物的合成和运输(陈伟立等, 2016)。水分胁迫下侧根原基受到抑制从而改变根系构型(Deak and Malamy, 2005), 根系构型改变后又反过来影响作物对水分的吸收(Osmont et al., 2007)。根系构型的可塑性对作物生长发育及抗旱性至关重要, 因此研究根系理化特性对根系构型可塑性的影响是探究小麦抗旱性的基础。

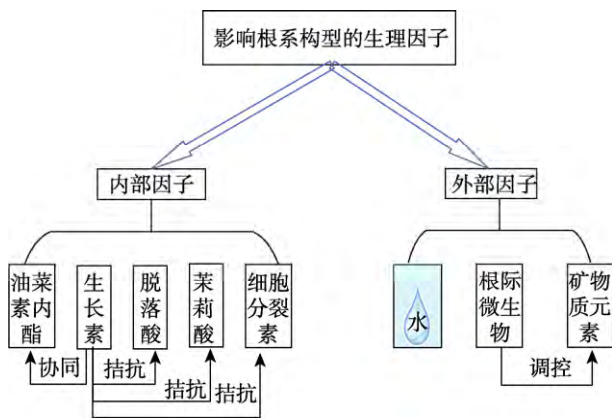


图3 根系构型影响因子及其相互关系

Figure 3 The factors influencing root structure and their relationship

3.2 根源化学信号对干旱胁迫的响应

根源化学信号是指在干旱胁迫初期, 地上器官水分状况尚未发生显著变化之前, 根系感知干旱信号并合成化学物质传输到地上部, 控制气孔开合、减少水分蒸发的根冠通讯行为(李冀南等, 2011)。根源化学信号又称非水力信号, 是植物应对干旱胁迫产生的早期预警响应。随着土壤干旱程度的加剧, 地上部器官水分状况显著下降, 水分变化作为一种信号控制气孔开合从而降低水分散失, 这种信号称为水力信号。根源化学信号发生早于水力信号, 它们共同控制气孔运动, 其中, 根源化学信号在轻度或中度水分胁迫下起主导作用(表2) (Schachtman and Goodger, 2008)。

根源化学信号主要包括脱落酸、细胞分裂素(CTK)、生长素、木质部pH值和钙离子(Ca^{2+})等。干

旱胁迫下, 小麦根系产生根源信号ABA并运输到地上部, 使叶片中ABA含量显著升高, ABA通过控制气孔开合减弱蒸腾作用, 提高土壤水分的可用性, 减轻干旱胁迫带来的损伤(Tardieu et al., 1992; Saradadevi et al., 2015; 马超等, 2017)。此外, 外源喷施ABA也可降低干旱胁迫对小麦产量的抑制影响(谢静静等, 2018)。然而, 目前对ABA的研究仍有一定的分歧, Hartung等(2002)认为表层干燥土壤的根组织中ABA含量增加是导致气孔关闭的主要原因, 而Saradadevi等(2015)在干旱胁迫下并未检测到表层干燥土壤中根组织的ABA浓度增加。目前, 大部分学者认为ABA是干旱胁迫下最主要的根源化学信号物质。由于ABA与其它激素具联合作用, 故也受其它激素的影响。例如, IAA与ABA表现出相互拮抗。IAA主要在茎尖分生组织中合成, 通过韧皮部从地上部转移到根部(Ljung et al., 2001), 以促进根分枝和形成不定根(Quint et al., 2009), 并可控制离子的进出和细胞质的pH值, 从而调节保卫细胞的膨压(Eckert and Kaldenhoff, 2000)。CTK和IAA共同调节侧根形成以响应干旱胁迫。干旱胁迫下, CTK含量下降(Dodd, 2003)。目前关于CTK的研究主要以玉米素和玉米素核苷为对象, 这些物质由根冠分生组织产生, 影响分生组织细胞的分化速率, 对根系顶端分裂组织大小和根长起负调控作用, 但对地上部生长起促进作用(Ioio et al., 2007; Kudoyarova et al., 2007)。水分亏缺条件下, IAA和CTK浓度及其比值(IAA/CTK)均显著降低, 复水后又增加(Han et al., 2015)。然而, Mahouachi等(2007)研究表明, 干旱并未改变根组织中的IAA水平, 中度干旱胁迫反而增加了根尖的IAA运输(Xu et al., 2013)。因此, 不同程度干旱胁迫下, 调节根系构型的IAA和CTK浓度不同, 具体机制尚不清楚。干旱条件下木质部pH值升高, 其与ABA共同引起气孔关闭(Gollan et al., 1992)。 Ca^{2+} 是干旱胁迫下ABA诱导气孔关闭的第二信使(Bothwell and Ng, 2005; Case et al., 2007), 其主要与蛋白受体互作传递信号到下游。钙调素(CaM)是目前了解最清楚的 Ca^{2+} 受体, 其结合 Ca^{2+} 后激活并调节靶蛋白的活性, 从而引起干旱胁迫下的一系列生理反应(Parcy and Giraudat, 1997; Snedden and Fromm, 2001)。根源化学信号是重要的抗旱指标之一, 探明根源化学信号对旱地小麦研究具有重要意义。但目前此方面的研究尚不成熟,

表2 干旱胁迫下根源化学信号的响应**Table 2** Responses of root-source chemical signals to drought stress

| 根源化学信号 | 干旱胁迫下响应 | 参考文献 |
|-------------------|--------------------------------|---|
| 脱落酸 | 干旱条件下增加, 传递根源信号和控制气孔导度, 减弱蒸腾作用 | Tardieu et al., 1992; Saradadevi et al., 2015; 马超等, 2017; 谢静静等, 2018 |
| 生长素 | 干旱条件下降低, IAA/CTK降低, 与脱落酸呈拮抗作用 | Eckert and Kaldenhoff, 2000; Xu et al., 2013; Han et al., 2015 |
| 细胞分裂素(玉米素, 玉米素核苷) | 干旱条件下降低, 与生长素呈拮抗作用 | Dodd, 2003; Kudoyarova et al., 2007; Han et al., 2015 |
| 木质部pH值 | 干旱条件下增加, 与脱落酸共同作用引起气孔关闭 | Gollan et al., 1992 |
| 钙离子 | 干旱胁迫下脱落酸诱导气孔关闭过程中的第二信使 | Parcy and Giraudat, 1997; Snedden and Fromm, 2001; Bothwell and Ng, 2005; Case et al., 2007 |

其中交互和耦合作用的关键物质及形成的网络还有待揭示。

3.3 根系细胞酶类对干旱胁迫的适应性

干旱胁迫下, 光合速率和电子传递效率降低导致光能过剩, 植株体内积累大量的活性氧。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和丙二醛(MDA)能清除活性氧自由基, 防止膜质过氧化, 从而防止细胞膜受到干旱胁迫的伤害, 这些酶被称为保护酶系统(de Carvalho, 2008; Anjum et al., 2011)。干旱胁迫下保护酶系统通过彼此间的互作来响应干旱胁迫, 使植物体内形成一个稳定的环境(李明和王根轩, 2002)。此外, 根系通过增加各种保护酶活性和降低可溶性蛋白含量来应对干旱胁迫带来的危害(王俊刚等, 2002)。轻度干旱以CAT调节为主, 中度干旱以POD调节为主, 重度干旱则主要以SOD调节为主来降低干旱胁迫带来的危害, 但是重度干旱胁迫下SOD活性会随着干旱胁迫时间的延长逐渐降低(张旭东等, 2016)。SOD对干旱胁迫的响应比POD和CAT敏感。与抗旱性弱的小麦品种相比, 抗旱性强的品种SOD活性整体更高, 且在干旱胁迫下其SOD活性下降程度更低(张正斌, 2003)。MDA是膜脂过氧化产物之一, SOD和POD可降低MDA的积累, 从而减少干旱胁迫对植物造成的损伤。抗氧化酶活性与小麦的抗

旱性显著相关(Sharma and Dubey, 2005; Türkan et al., 2005), 可作为评价小麦品种抗旱性的生理指标。

3.4 根系的渗透调节

渗透调节指细胞内溶质主动积累, 导致细胞内水势降低从而达到吸水效果, 是小麦应对干旱胁迫的一种生理机制。轻度 and 中度干旱胁迫下根系的渗透调节能力增强; 重度干旱胁迫下根系的渗透调节能力降低(李春香等, 2001; 蔡昆争等, 2008)。渗透调节物质可分为两大类: 一类是通过外界进入细胞的无机离子, 如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 Cl^- ; 另一类是细胞内部合成物质, 如可溶性糖、脯氨酸和甜菜碱。

无机离子通过主动吸收作用进入植物细胞。Liu等(2006)认为 K^+ 是植物调节膜电势和细胞膨压所必需的; 卢少云等(1999)发现, 用 Ca^{2+} 处理水稻(*Oryza sativa*)能提高作物的抗旱性。无机离子主要通过3种途径积累: (1) 根部储存; (2) 吸收增加(或外渗减少); (3) 运输加强。根系对无机离子的吸收易被干旱胁迫抑制, 但根部储存的无机离子不受影响, 增加根部储存离子向地上部的输送能力可增强小麦对干旱胁迫的适应性(李德全等, 1992)。此外, 对小麦的研究发现, 细胞内ATP酶的活性显著影响无机离子的积累和吸收, 无机离子从土壤进入根系细胞后向上运输, 大部分会在液泡中累积并成为液泡中的重要渗透物质。干旱胁迫下, 抗旱小麦会有选择地增加无机离子的含量, 这些离子不仅参与渗透调节还与其生理作用密切相关。

干旱胁迫下, 小麦可溶性糖含量增加(王川等, 2011), 特别是在乳熟期显著升高(杨书运等, 2007)。可溶性糖是维持原生质黏度和细胞液浓度的重要物质, 其含量增加可使原生质胶体束缚水量增加, 为各类水解酶提供一个稳定的环境, 有利于植物吸收和维持水分(张正斌, 2003)。但在小麦开花期和灌浆期, 根系可溶性糖含量降低, 原因是干旱胁迫下根部合成的可溶性糖被运输至穗部灌浆, 弥补了干旱造成的光合产物不足(左文博等, 2010)。

脯氨酸和甜菜碱也是响应干旱胁迫的重要物质, 干旱胁迫下脯氨酸含量增加并且积累甜菜碱(Reddy et al., 2004; 李迎春等, 2008)。脯氨酸在逆境中发挥3个重要作用: (1) 通过渗透调节保持原生质与环境的渗透平衡; (2) 参与形成类似亲水胶体类物质, 维

持胞内水分的平衡; (3) 保持细胞膜结构的完整性 (Turner, 1986)。冬小麦在开花期脯氨酸含量显著高于正常水平, 由此推测脯氨酸可能是保障小麦正常开花的重要活性物质(杨书运等, 2007)。甜菜碱主要存在于植物的细胞质中, 正常条件下甜菜碱含量显著高于脯氨酸, 但干旱胁迫24小时后甜菜碱才显著增加, 而脯氨酸在干旱胁迫10分钟后就开始积累, 且脯氨酸积累速度快于甜菜碱。干旱胁迫解除后脯氨酸的降解速度也快于甜菜碱(Ludlow and Muchow, 1990)。玉米(*Zea mays*)中甜菜碱不仅能提高叶绿素和可溶性蛋白质含量及抗氧化酶活性, 还可降低丙二醛含量, 有效抵御干旱胁迫。小麦中是否如此, 尚需进一步验证(梁峥等, 1994; 张立新和李生秀, 2005; 黄义春等, 2011)。

4 小结与展望

小麦根系对干旱胁迫的响应主要通过根系构型、理化特性和解剖学特征的变化实现。根系构型决定了小麦根系在土壤中的立体结构; 根系生理特性不仅能直接对干旱胁迫做出响应, 还可通过影响根系构型来应对干旱胁迫; 根系解剖学特征是根系表型特征的内在反映, 其对干旱胁迫的响应既包括皮层细胞和输导组织等解剖结构对干旱胁迫的适应性改变, 也包括水分吸收动力学对干旱胁迫的响应。为提高小麦根系的抗旱性, 可对小麦种质资源开展根系性状遗传多样性研究, 鉴定和筛选与抗旱性密切相关的根系特征, 优化根系性状与功能。另外, 还可采取以下3方面措施, 诱导小麦根系对干旱胁迫的适应性: (1) 通过改善土壤状况和水分分布来改变根系构型; (2) 添加相关外源激素和矿质营养来刺激小麦根系产生生理反应; (3) 通过早期抗旱锻炼调整小麦根系解剖学特征来适应干旱环境。

开展小麦根系对干旱胁迫响应的系统研究, 对指导旱地节水农业具有重要意义, 但目前对小麦根系的研究尚存在一些问题: (1) 欠缺有效的小麦根系构型研究方法。由于根系的不可见性, 简单的挖土取根方式易破坏根系的形态特征, 而水培与自然生长状况下的根系形态特征又有差异。现代医学仪器和计算机技术的发展, 为根系原位观测及三维根系构型构建带来了曙光。(2) 根系理化特性中, 尚缺乏对根源化学信

号复杂的互作关系及其所形成网络和关键物质的系统研究, 根系保护酶系统中各种酶的相互协调作用也有待深入探究。此外, 根系产生的小肽也会调控气孔运动, 增强抗旱性, 但有关小肽与干旱的研究目前较少, 有待进一步加强。(3) 根系解剖结构中, 研究表皮细胞栓化或根系细胞程序性死亡对干旱胁迫的响应意义重大。导管直径对根系水分运输具有显著影响, 如何控制导管直径和选育适宜的初生根导管直径品种也需要深入探究; (4) 小麦根系构型、生理学特征和解剖结构对干旱胁迫的响应非常复杂, 各性状对干旱胁迫的敏感度及互作也有待深入解析; (5) 根系产生的物质不仅可运输到植物其它组织, 也会分泌到土壤中, 改变土壤理化性质和根系微生物, 从而影响植物的抗旱性, 目前尚待深入研究。

综上所述, 随着根系研究方法的不断改进, 开展小麦根系特征的原位观测和系统研究, 对探明小麦根系特征与抗旱性的关系及培育耐旱高产小麦品种均具有重要意义; 同时, 在研究中整合多种根系特征的抗旱响应, 深入揭示其内在机理和调控方式, 可为小麦根系抗旱研究提供理论指导。

参考文献

- 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明 (2008). 不同生育期水分胁迫对水稻根叶渗透调节物质变化的影响. 植物生态学报 **32**, 491-500.
- 陈伟立, 李娟, 朱红慧, 陈杰忠, 姚青 (2016). 根际微生物调控植物根系构型研究进展. 生态学报 **36**, 5285-5297.
- 黄义春, 李建民, 段留生, 李召虎 (2011). 甜菜碱对玉米幼苗抗旱性的诱导效应. 玉米科学 **19**, 95-100.
- 孔好, 王忠, 熊飞, 顾蕴洁, 邓亚萍 (2008). PEG胁迫下水稻根外皮层厚壁细胞的解剖学研究. 扬州大学学报(农业与生命科学版) **29**, 61-65.
- 李春香, 王玮, 李德全 (2001). 长期水分胁迫对小麦生育中后期根叶渗透调节能力、渗透调节物质的影响. 西北植物学报 **21**, 924-930.
- 李德全, 邹琦, 程炳嵩 (1992). 土壤干旱下不同抗旱性小麦品种的渗透调节和渗透调节物质. 植物生理学报 **18**, 37-44.
- 李冀南, 李朴芳, 孔海燕, 熊俊兰, 王绍明, 熊友才 (2011). 干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展. 生态学报 **31**, 2610-2620.
- 李明, 王根轩 (2002). 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 生态学报 **22**, 503-507.

- 李淑钰, 李传友 (2016). 植物根系可塑性发育的研究进展与展望. 中国基础科学 18(2), 14–21.
- 李迎春, 张超英, 庞启华, 任茂琼 (2008). 干旱胁迫下小麦在不同生育时期的耐旱性研究. 西南农业学报 21, 621–624.
- 梁泉, 廖红, 严小龙 (2007). 植物根构型的定量分析. 植物学通报 24, 695–702.
- 梁新华, 徐兆楨, 许兴, 马宏玮 (2001). 小麦抗旱生理研究现状与思考. 甘肃农业科技 (2), 24–27.
- 梁峥, 赵原, 汤岚, 骆爱玲 (1994). 甜菜碱对呼吸酶的保护效应. 植物学报 36, 947–951.
- 廖红, 严小龙 (2000). 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异. 植物学报 42, 158–163.
- 卢少云, 黎用朝, 郭振飞, 李宝盛, 李明启 (1999). 钙提高水稻幼苗抗旱性的研究. 中国水稻科学 13, 161–164.
- 马超, 冯雅岚, 张均, 王贺正, 原佳乐, 李友军 (2017). 外源茉莉酸甲酯对干旱胁迫下小麦花后内源激素含量及产量形成的影响. 植物生理学报 53, 1051–1058.
- 马富举, 李丹丹, 蔡剑, 姜东, 曹卫星, 戴廷波 (2012). 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响. 应用生态学报 23, 724–730.
- 单立山, 李毅, 董秋莲, 耿东梅 (2012). 红砂根系构型对干旱的生态适应. 中国沙漠 32, 1283–1290.
- 谭冬梅, 许雪峰, 李天忠, 王忆, 韩振海 (2007). 干旱胁迫诱导新疆野苹果细胞程序性死亡的细胞形态学研究. 华北农学报 22, 50–55.
- 谈峰, 汤亮, 胡军成, 姜海燕, 曹卫星, 朱艳 (2011). 小麦根系三维形态建模及可视化. 应用生态学报 22, 137–143.
- 唐玉婧, 马猛, 邓西平, 唐春强, 邓荣, 杨淑慎 (2014). 干旱胁迫下小麦抗旱能力与其根系特征间的关系. 西北农林科技大学学报(自然科学版) 42(4), 48–54, 60.
- 王川, 谢惠民, 王娜, 王宏礼 (2011). 小麦品种可溶性糖和保护性酶与抗旱性关系研究. 干旱地区农业研究 29(5), 94–99.
- 王俊刚, 陈国仓, 张承烈 (2002). 水分胁迫对2种生态型芦苇 (*Phragmites communis*)的可溶性蛋白含量、SOD、POD、CAT活性的影响. 西北植物学报 22, 561–565.
- 王敏, 姚维传, 张从宇, 吴晓亮 (2002). 小麦抗旱性的形态性状及初生根解剖结构研究. 种子 (6), 14–18.
- 王玮, 李德全, 杨兴洪, 邹琦, 周燮, 杨军 (2000). 水分胁迫对不同抗旱性小麦品种芽根生长过程中IAA、ABA含量的影响. 作物学报 26, 738–742.
- 王燕, 王洪峰 (2013). 细根皮层的研究进展. 吉林林业科技 42(2), 6–11.
- 王振林 (1989). 麦类作物产量形成与激素的关系. 麦类作物学报 (6), 35–38.
- 魏云霞, 王晓庆, 黄洁 (2016). PEG胁迫对木薯叶片形态、生理及根系解剖结构的影响. 热带作物学报 37, 292–297.
- 吴永成, 周顺利, 王志敏 (2004). 小麦与抗旱性有关的根系遗传改良研究进展. 麦类作物学报 24(3), 101–104.
- 肖玲, 赵贵贵 (1995). 干旱条件下小麦根系的形态解剖学研究. 西北植物学报 15(2), 117–119.
- 谢静静, 王笑, 蔡剑, 周琴, 戴廷波, 姜东 (2018). 苗期外源脱落酸和茉莉酸减缓小麦花后干旱胁迫的效应及其生理机制. 麦类作物学报 38, 221–229.
- 杨书运, 严平, 梅雪英 (2007). 水分胁迫对冬小麦抗性物质可溶性糖与脯氨酸的影响. 中国农学通报 23, 229–233.
- 袁冰剑, 张森磊, 曹萌萌, 王志娟, 李霞 (2014). 脱落酸通过影响生长素合成及分布抑制拟南芥主根伸长. 中国生态农业学报 22, 1341–1347.
- 张立新, 李生秀 (2005). 氮、钾、甜菜碱对减缓夏玉米水分胁迫的效果. 中国农业科学 38, 1401–1407.
- 张岁岐, 李金虎, 山仑 (2001). 干旱下植物气孔运动的调控. 西北植物学报 21, 1263–1270.
- 张旭东, 王智威, 韩清芳, 王子煜, 闵安成, 贾志宽, 聂俊峰 (2016). 玉米早期根系构型及其生理特性对土壤水分的响应. 生态学报 36, 2969–2977.
- 张正斌 (2003). 作物抗旱节水的生理遗传育种基础. 北京: 科学出版社. pp. 23–23.
- 左文博, 吴静利, 杨奇, 张嘉楠, 刘桂茹 (2010). 干旱胁迫对小麦根系活力和可溶性糖含量的影响. 华北农学报 25(6), 191–193.
- Anjum SA, Xie XY, Wang LC, Saleem MF, Man C, Lei W (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr J Agric Res* 6, 2026–2032.
- Armengaud P, Breitling R, Amtmann A (2004). The potassium-dependent transcriptome of *Arabidopsis* reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling. *Plant Physiol* 136, 2556–2576.
- Band LR, Wells DM, Fozard JA, Ghetiu T, French AP, Pound MP, Wilson MH, Yu L, Li WD, Hijazi HI, Oh J, Pearce SP, Perez-Amador MA, Yun J, Kramer E, Alonso JM, Godin C, Vernoux T, Hodgman TC, Pridmore TP, Swarup R, King JR, Bennett MJ (2014). Systems analysis of auxin transport in the *Arabidopsis* root apex. *Plant Cell* 26, 862–875.
- Bao F, Shen JJ, Brady SR, Muday GK, Asami T, Yang ZB

- (2004). Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **134**, 1624–1631.
- Barraclough PB, Kuhlmann H, Weir AH** (1989). The effects of prolonged drought and nitrogen fertilizer on root and shoot growth and water uptake by winter wheat. *J Agron Crop Sci* **163**, 352–360.
- Becker SR, Byrne PF, Reid SD, Bauerle WL, McKay JK, Haley SD** (2016). Root traits contributing to drought tolerance of synthetic hexaploid wheat in a greenhouse study. *Euphytica* **207**, 213–224.
- Berntson GM** (1997). Topological scaling and plant root system architecture: developmental and functional hierarchies. *New Phytol* **135**, 621–634.
- Bothwell JHF, Ng CKY** (2005). The evolution of Ca²⁺ signaling in photosynthetic eukaryotes. *New Phytol* **166**, 21–38.
- Case RM, Eisner D, Gurney A, Jones O, Muallem S, Verkhatsky A** (2007). Evolution of calcium homeostasis: from birth of the first cell to an omnipresent signaling system. *Cell Calcium* **42**, 345–350.
- Chen Q, Sun JQ, Zhai QZ, Zhou WK, Qi LL, Xu L, Wang B, Chen R, Jiang HL, Qi J, Li XG, Palme K, Li CY** (2011). The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses *PLETHORA* expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **23**, 3335–3352.
- de Carvalho MHC** (2008). Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant Signal Behav* **3**, 156–165.
- Deak KI, Malamy J** (2005). Osmotic regulation of root system architecture. *Plant J* **43**, 17–28.
- Dodd IC** (2003). Hormonal interactions and stomatal responses. *J Plant Growth Regul* **22**, 32–46.
- Echevarría-Machado I, Escobedo-GM RM, Larqué-Saavedra A** (2007). Responses of transformed *Catharanthus roseus* roots to femtomolar concentrations of salicylic acid. *Plant Physiol Biochem* **45**, 501–507.
- Eckert M, Kaldenhoff R** (2000). Light-induced stomatal movement of selected *Arabidopsis thaliana* mutants. *J Exp Bot* **51**, 1435–1442.
- Fang B, Shen JJ, Brady SR, Muday GK, Tadao A, Yang ZB** (2004). Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **134**, 1624–1631.
- Fang Y, Du YL, Wang J, Wu AJ, Qiao S, Xu BC, Zhang SQ, Siddique KHM, Chen YL** (2017). Moderate drought stress affected root growth and grain yield in old, modern and newly released cultivars of winter wheat. *Front Plant Sci* **8**, 672.
- Fitter AH** (1987). An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol* **106**, 61–77.
- Gao JQ, Strauss SH, Tsai CJ, Fang K, Chen YR, Jiang XN, Busov VB** (2010). Gibberellins regulate lateral root formation in *Populus* through interactions with auxin and other hormones. *Plant Cell* **22**, 623–639.
- Gollan T, Schurr U, Schulze ED** (1992). Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant Cell Environ* **15**, 551–559.
- Gowda VRP, Henry A, Yamauchi A, Shashidhar HE, Serraj R** (2011). Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. *Field Crops Res* **122**, 1–13.
- Han HM, Tian ZW, Fan YH, Cui YK, Cai J, Jiang D, Cao WX, Dai TB** (2015). Water-deficit treatment followed by re-watering stimulates seminal root growth associated with hormone balance and photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Plant Growth Regul* **77**, 201–210.
- Hartung W, Sauter A, Hose E** (2002). Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *J Exp Bot* **53**, 27–32.
- He XJ, Mu RL, Cao WH, Zhang ZG, Zhang JS, Chen SY** (2005). AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. *Plant J* **44**, 903–916.
- Ioio RD, Linhares FS, Scacchi E, Casamitjana-Martinez E, Heidstra R, Costantino P, Sabatini S** (2007). Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation. *Curr Biol* **17**, 678–682.
- Ivanov II** (2009). Endogenous auxins and branching of wheat roots gaining nutrients from isolated compartments. *Russ J Plant Physiol* **56**, 219–223.
- Kano M, Inukai Y, Kitano H, Yamauchi A** (2011). Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice. *Plant Soil* **342**, 117–128.
- Krome K, Rosenberg K, Dickler C, Kreuzer K, Ludwig-Müller J, Ullrich-Eberius C, Scheu S, Bonkowski M** (2010). Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant Soil* **328**, 191–201.
- Kudoyarova GR, Vysotskaya LB, Cherkozyanova A,**

- Dodd IC** (2007). Effect of partial rootzone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves. *J Exp Bot* **58**, 161–168.
- Laplaze L, Benkova E, Casimiro I, Maes L, Vanneste S, Swarup R, Weijers D, Calvo V, Parizot B, Herrera-Rodriguez MB, Offringa R, Graham N, Doumas P, Friml J, Bogusz D, Beeckman T, Bennett M** (2007). Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation. *Plant Cell* **19**, 3889–3900.
- Linkohr BI, Williamson LC, Fitter AH, Leyser HMO** (2002). Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *Plant J* **29**, 751–760.
- Liu HY, Sun WN, Su WA, Tang ZC** (2006). Co-regulation of water channels and potassium channels in rice. *Physiol Plant* **128**, 58–69.
- Ljung K, Bhalerao RP, Sandberg G** (2001). Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *Plant J* **28**, 465–474.
- Ludlow MM, Muchow RC** (1990). A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv Agron* **43**, 107–153.
- Lynch J** (1995). Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol* **109**, 7–13.
- Macfall JS, Johnson GA, Kramer PJ** (1991). Comparative water uptake by roots of different ages in seedlings of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *New Phytol* **119**, 551–560.
- Mahouachi J, Arbona V, Gómez-Cadenas A** (2007). Hormonal changes in papaya seedlings subjected to progressive water stress and re-watering. *Plant Growth Regul* **53**, 43–51.
- Nibau C, Gibbs DJ, Coates JC** (2008). Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. *New Phytol* **179**, 595–614.
- Osmont KS, Sibout R, Hardtke CS** (2007). Hidden branches: developments in root system architecture. *Annu Rev Plant Biol* **58**, 93–113.
- Parcy F, Giraudat J** (1997). Interactions between the *ABI1* and the ectopically expressed *ABI3* genes in controlling abscisic acid responses in *Arabidopsis* vegetative tissues. *Plant J* **11**, 693–702.
- Passioura JB** (1991). Soil structure and plant growth. *Aust J Soil Res* **29**, 717–728.
- Quint M, Barkawi LS, Fan KT, Cohen JD, Gray WM** (2009). *Arabidopsis IAR4* modulates auxin response by regulating auxin homeostasis. *Plant Physiol* **150**, 748–758.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Jutur PP, Sumithra K** (2004). Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Environ Exp Bot* **52**, 33–42.
- Richards RA, Passioura JB** (1989). A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments. *Aust J Agric Res* **40**, 943–950.
- Saradadevi R, Bramley H, Palta JA, Edwards E, Siddique KHM** (2015). Root biomass in the upper layer of the soil profile is related to the stomatal response of wheat as the soil dries. *Funct Plant Biol* **43**, 62–74.
- Schachtman DP, Goodger JQD** (2008). Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends Plant Sci* **13**, 281–287.
- Segal E, Kushnir T, Mualem Y, Shani U** (2008). Water uptake and hydraulics of the root hair rhizosphere. *Vadose Zone J* **7**, 1027–1034.
- Sharma P, Dubey RS** (2005). Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant Growth Regul* **46**, 209–221.
- Siopongco JDLC, Yamauchi A, Salekdeh H, Bennett J, Wade LJ** (2005). Root growth and water extraction response of doubled-haploid rice lines to drought and re-watering during the vegetative stage. *Plant Prod Sci* **8**, 497–508.
- Snedden WA, Fromm H** (2001). Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants. *New Phytol* **151**, 35–66.
- Steudle E, Peterson CA** (1998). How does water get through roots? *J Exp Bot* **49**, 775–788.
- Tardieu F, Zhang J, Davies WJ** (1992). What information is conveyed by an ABA signal from maize roots in drying field soil? *Plant Cell Environ* **15**, 185–191.
- Türkan T, Bor M, Özdemir F, Koca H** (2005). Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Sci* **168**, 223–231.
- Turner NC** (1986). Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Funct Plant Biol* **13**, 175–190.
- Uga Y, Okuno K, Yano M** (2011). *Dro1*, a major QTL involved in deep rooting of rice under upland field conditions. *J Exp Bot* **62**, 2485–2494.
- Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, Rane J, Ishitani M, Hara N, Kitomi Y, Inukai Y, Ono K, Kanno N, Inoue H, Takehisa H, Motoyama R, Nagamura Y, Wu JZ, Matsumoto T,**

- Takai T, Okuno K, Yano M** (2013). Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. *Nat Genet* **45**, 1097–1102.
- Vandoorne B, Mathieu AS, van den Ende W, Vergauwen R, Périlleux C, Javaux M, Lutts S** (2012). Water stress drastically reduces root growth and inulin yield in *Cichorium intybus* (var. *sativum*) independently of photosynthesis. *J Exp Bot* **63**, 4359–4373.
- Wang L, Hua DP, He JN, Duan Y, Chen ZZ, Hong XH, Gong ZZ** (2011). *Auxin Response Factor2 (ARF2)* and its regulated homeodomain gene *HB33* mediate abscisic acid response in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* **7**, e1002172.
- Wasson AP, Richards RA, Chatrath R, Misra SC, Prasad SVS, Rebetzke GJ, Kirkegaard JA, Christopher J, Watt M** (2012). Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *J Exp Bot* **63**, 3485–3498.
- White RG, Kirkegaard JA** (2010). The distribution and abundance of wheat roots in a dense, structured subsoil-implications for water uptake. *Plant Cell Environ* **33**, 133–148.
- Wu QS, He XH, Zou YN, Liu CY, Xiao J, Li Y** (2012). Arbuscular mycorrhizas alter root system architecture of *Citrus tangerine* through regulating metabolism of endogenous polyamines. *Plant Growth Regul* **68**, 27–35.
- Xu WF, Jia LG, Shi WM, Liang JS, Zhou F, Li QF, Zhang JH** (2013). Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol* **197**, 139–150.
- Zhang HM, Han W, De Smet I, Talboys P, Loya R, Hassan A, Rong H, Jürgens G, Paul KJ, Wang MH** (2010). ABA promotes quiescence of the quiescent centre and suppresses stem cell differentiation in the *Arabidopsis* primary root meristem. *Plant J* **64**, 764–774.

Studies in the Responses of Wheat Root Traits to Drought Stress

Qingxia Miao^{1, 2, 3}, Yan Fang^{1, 2*}, Yinglong Chen^{1, 2, 4*}

¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ²Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China; ³College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ⁴School of Agriculture and Environment, The UWA Institute of Agriculture, the University of Western Australia, Perth 6009, Australia

Abstract Drought stress induces the response of wheat roots, which simultaneously send signals to the aboveground parts stimulating physiological reactions in the aboveground parts, and thus improving drought tolerance of plants. Root architecture traits include morphological traits and three-dimensional geometric structures (i.e., topological structures). The root system architecture not only has genetic stability, but also shows plasticity. The root physiological and biochemical responses to drought stress primarily involve in induced production and changes of root-sourced chemical signals, root cell enzymes, and root osmosis. Under drought stress, plants also alter root anatomical traits and water-uptake kinetics. In this paper, current advances in the studies on root responses to drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) were reviewed with a focus on root system architecture traits, root physiological properties and root anatomical characteristics. The relationship between wheat root properties and drought stress, and the current research constrains were discussed. This review would provide a guidance for future studies on wheat root traits in response to drought stress.

Key words wheat, root architecture traits, root physiological-biochemical traits, root anatomical traits

Miao Q, Fang Y, Chen Y (2019). Studies in the responses of wheat root traits to drought stress. *Chin Bull Bot* **54**, 652–661.

* Authors for correspondence. E-mail: fangyan@nwafu.edu.cn; yinglong.chen@uwa.edu.au