



根系发育和微生物组研究现状及未来发展趋势

丁兆军^{1,2*}, 白洋^{3,4*}

1. 山东大学生命科学院, 植物发育与环境适应教育部重点实验室, 青岛 266237;
2. 山东大学, 微生物工程国家重点实验室, 青岛 266237;
3. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101;
4. 中国科学院-英国约翰英纳斯中心植物和微生物科学联合研究中心, 北京 100101

* 联系人, E-mail: dingzhaojun@sdu.edu.cn; ybai@genetics.ac.cn

收稿日期: 2021-06-02; 接受日期: 2021-08-12; 网络版发表日期: 2021-10-18

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)、国家自然科学基金项目(批准号: 32061143005)和中国科学院战略性先导科技专项(A类)(批准号: Y92C990101)资助

摘要 根系是高等植物的重要营养器官, 不仅起着固着植物于土壤的作用, 而且也是植物水分和养分吸收的主要器官。植物的很多活动, 如养分的吸收利用, 逆境胁迫的耐性以及植物免疫等, 在不同程度上都会依赖其相关根系微生物的密切协助。因此, 根系及根系微生物组无论对植物基本的生长发育, 还是对植物响应外界环境变化的可塑性生长发育都发挥至关重要的作用。“理想根型”和“健康的根系微生物组”是作物在正常条件下高产稳产的基础, 更是作物在恶劣条件下持续稳产和高产的重要保障。植物根系相关的基础理论突破及其与作物育种的结合已迫在眉睫。将根系构型和根系微生物组改良纳入分子育种设计战略, 符合我国“少投入、多产出、保护环境、持续发展”的育种方向。深入研究作物根系发育的分子调控机制和植物与根系微生物的互作机制, 将“理想根型”的筛选纳入未来作物育种体系, 实现“理想株型”和“理想根型”深度融合, 是我国实现绿色农业可持续发展的重要机遇和挑战。

关键词 根系发育, 根系微生物组, 未来作物育种

根系是固着植物于土壤中的重要营养器官, 也是植物吸收水分和养分的主要器官。植物的很多活动, 如养分的吸收利用, 逆境胁迫的耐性以及植物免疫等, 在不同程度上都会依赖其根系微生物的密切协助。因此, 根系及根系微生物组无论对植物基本的生长发育, 还是对植物响应外界环境变化的可塑性生长发育都发挥至关重要的作用。深入研究作物根系发育的遗传调控机制及适应不同生长环境的可塑性生长发育的分子机理, 阐明作物与根系微生物的互作机制, 不仅具有重

要的科学意义, 也为将来作物分子设计育种提供重要的理论基础和遗传资源。

1 国内外研究现状

1.1 作物的根发育研究进展

植物的根系构型可以大体分为直根系和须根系两类。直根系由主根和侧根及上面着生的根毛组成, 多数双子叶作物, 如大豆的根系为直根系。须根系作物的主

引用格式: 丁兆军, 白洋. 根系发育和微生物组研究现状及未来发展趋势. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1447–1456

Ding Z J, Bai Y. The current and future studies on plant root development and root microbiota (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1447–1456, doi: 10.1360/SSV-2021-0179

根胚后发育早期即停止生长, 后期的根系主要由不定根(adventitious root)、侧根及上面着生的根毛组成, 禾谷类作物, 如水稻、小麦、玉米的根系均为须根系, 不定根和侧根是它们生长后期营养和水分吸收的主要器官^[1,2], 所以不定根及侧根的研究对于作物的营养吸收和品种改良具有重要意义。但是, 由于研究手段及遗传材料的限制, 多年来人们对植物根生长发育分子调控机理的认识, 大部分是从模式植物拟南芥研究获得的^[3]。近年来, 随着基因组学等多组学技术的发展和运用, 尤其随着基于重测序技术进行的突变体鉴定技术的成熟和基因编辑技术的发展和运用, 水稻、玉米和小麦等作物(作为我国最重要的粮食作物)根系方面的研究取得了较大进展。

(1) 主根研究进展。主根及其上面着生的侧根和根毛是作物幼苗阶段主要的固着和吸收器官, 其伸长主要是由主根顶端分生组织所驱动, 生长素在维持主根分生组织活性及主根伸长方面发挥重要作用。水稻生长素信号响应因子, 如*OsARF12*的功能缺失突变体及负调控因子*OsIAA3*, *OsIAA13*和*OsIAA11*等基因的功能获得性突变体都表现出主根变短的表型^[4-7]。生长素极性运输突变体*osaux1*呈现主根分生组织活性增强及主根长度增加的表型^[8]。通过分析一系列水稻乙烯反应突变体(*mhz*), 以及鉴定水稻乙烯信号转导途径保守组分如乙烯受体、膜蛋白MHZ7/*OsEIN2*和转录因子MHZ6/*OsEIL1*及新组分, 研究人员也揭示了乙烯在水稻主根生长过程中发挥重要调控作用^[9,10]。进一步研究也显示, 乙烯通过E3泛素连接酶MHZ2、ABA合成相关因子MHZ4和类胡萝卜素异构酶MHZ5、磷脂酶GY1分别与生长素、ABA和JA通过信号互作调控主根的生长^[11-14]。此外, 水杨酸是另外一种调控水稻主根伸长的植物激素, 其合成相关的基因*OsAIM1*能通过调控水杨酸的合成及ROS稳态, 调控主根分生组织的维持及主根的伸长^[15]。

(2) 侧根研究进展。侧根是起源于胚根或胚后根特定细胞类型的高度分枝的根。双子叶植物, 如拟南芥的侧根起始于中柱鞘细胞, 而单子叶植物, 如水稻和玉米等禾本科植物侧根的起始是由中柱鞘和内皮层协同完成的。目前鉴定到的玉米和水稻中侧根形成缺陷突变体, 大多是由于生长素信号转导或生长素极性运输发生缺陷导致的。参与侧根调控的玉米*RUM1*^[16]和水稻*OsIAA3*^[6], *OsIAA11*^[7], *OsIAA13*^[5], *OsIAA23*^[17]基因都编

码生长素/吲哚-3-乙酸(auxin/indole-3-acetic acid, Aux/IAA)蛋白。在水稻中, *CYCLOPHILIN*基因*OsCYP2*通过调控Aux/IAA蛋白的降解实现对侧根起始时中柱鞘细胞不对称垂周分裂的调控, 而且*OsCYP2*及其直系同源基因对生长素信号的调控在双子叶和单子叶之间高度保守^[18]。LATERAL ORGAN BOUNDARIES(LOB)转录因子是生长素信号响应因子(auxin response factors, ARFs)的下游靶基因编码蛋白。对水稻等位基因突变体*crown rootless 1(crl1)*和*adventitious rootless 1(arl1)*的研究表明, 这种LOB结构域蛋白在水稻侧根形成中起着关键作用^[19,20]。除了侧根形成缺陷外, 这些突变体在水稻的冠根起始方面也存在缺陷^[19,20]。同样, *OsCRL1/OsARL1*在玉米中的同源性基因*RTCS*不但调控侧根的发生, 而且也参与种子根和冠根的起始^[21,22]。此外, 由于生长素极性运输的缺陷, 水稻突变体*Osaux1*表现出侧根数量减少和根毛长度减少的表型^[8]。玉米和水稻侧根形成缺陷突变体同时表现出其他类型根系的异常发育, 充分说明禾谷类植物根系结构调控的复杂性。

(3) 不定根研究进展。不定根是指从植物的非根部组织起始并发育成的根, 在单子叶和双子叶植物中普遍存在。从单子叶植物茎节处产生的不定根又称节根(nodal roots), 其分为两类: 位于地下的节根, 又称冠根(crown roots)和位于地上的节根, 又称支持根(brace roots)。不定根通常发生在维管组织周围, 包括下胚轴的中柱鞘、木质部和韧皮部的薄壁组织细胞、维管形成层细胞、原形成层和维管薄壁细胞^[23-25], 其产生受到光、温度、营养或水分供应情况等环境因子的调控^[25]。生长素和细胞分裂素是不定根发生过程中最重要的激素。研究发现, 水稻中过表达生长素合成基因*YUCCA*可以诱导更多的不定根^[26]。*OsPIN1* RNAi株系的不定根原基数量不变, 但长出的不定根数目较少, 表明*OsPIN1*及其介导的生长素极性运输参与了水稻不定根的萌发而非诱导^[27]。*OsCRL4/OsGNOM1*也通过调控*OsPIN2*, *OsPIN5b*和*OsPIN9*介导的生长素极性运输来调节不定根的发生^[28]。玉米中*RUM1*编码一个缩短的ZmIAA10序列, 通过与ZmARF25和ZmARF34互作模块介导的生长素信号, 调控种子根的起始^[29]。*OsWOX11*通过直接抑制细胞分裂素响应调节因子*OsRR2*的表达, 调控水稻冠根的起始^[30-32]。细胞分裂素氧化酶/脱氢酶*OsCKX4*能整合细胞分裂素和生长素信号, 以调控水稻冠根的形成^[33]。NAC转录因子*OsNAC2*

可以直接与*OsCKX4*和生长素稳态调控相关基因*GH3.6/GH3.8*的启动子结合,通过影响细胞分裂素和生长素的水平调控不定根的产生^[34]。*OsCRL5(CROWN ROOTLESS 5)*基因编码AP2/ERF转录因子家族蛋白,缺失后不定根数量明显减少^[34]。生长素诱导*OsCRL5*后通过正向调控细胞分裂素响应调节因子*OsRR1*的表达来抑制细胞分裂素信号转导,继而促进不定根的发生^[35]。LBD类转录因子*ROOTLESS1(OsARL1)/CROWN ROOTLESS1(OsCRL1)*则以生长素依赖性方式,通过调控细胞分裂参与水稻不定根原基的起始^[20]。在玉米中,生长素通过*ZmARF34*直接调控LBD类转录因子编码基因*RTCS*和*RTCL(RTCS-LIKE)*的转录,进而调控不定根的发生^[21]。

1.2 环境因子对作物根系的影响

影响作物根系的因素包括内在遗传因子和外界环境因子。作为作物生长发育后期起支撑作用及吸收营养和水分的主要器官,侧根和不定根对不断变化的外界环境的反应能力决定了作物是否能更好地适应生长环境,最大限度地开发和利用有限的土壤资源^[36]。

在水稻中,独脚金内酯合成基因*D10*和*D27*调控磷酸盐和硝酸盐缺乏时的侧根形成^[37]。独脚金内酯信号中的D3成分通过调节水稻*PIN*家族成员的表达来调节生长素从茎到根的运输,抑制次级侧根的发育^[38]。水稻*NRT2*家族的高亲和硝酸盐转运蛋白通过与*NAR2*蛋白相互作用来调控*PIN*家族的转录和硝酸盐依赖的侧根形成^[39]。在小麦中,磷酸盐缺乏也会影响*PIN*蛋白介导的生长素极性运输和侧根发生。磷酸盐和硝酸盐缺乏导致的小麦侧根形成则是由*NFYA(核因子YA)-B1*转录因子通过上调生长素合成基因控制的^[40]。水稻中生长素信号响应因子*ARF16*和玉米中生长素诱导的*LBD17*转录因子也参与了磷酸盐依赖的侧根形成的调控^[41]。这些研究结果表明,植物生长素信号转导、生物合成和极性运输对于硝酸盐和磷酸盐依赖的谷物侧根形成至关重要。此外,水稻磷缺乏耐受性蛋白激酶*PSTOL1*可能参与了*ARL1/CRL1*和*RR2*的不定根调控途径。在低磷和低钾的培养条件下,表达*PSTOL1*的水稻株系根系比野生型更发达,对养分的吸收得到改善,从而提高了产量^[42]。

除了介导低养分土壤适应性,植物也可以通过根系构型的改变来适应干旱胁迫和盐碱胁迫。例如,水

稻*DEEPER ROOTING 1(OsDRO1)*基因可以通过改变根系结构提高避旱性。*DRO1*受到生长素的负调控,可能通过调节根的重力反应来增加根与水平轴之间的夹角,让根扎得更深^[43]。通过回交将*DRO1*导入浅根水稻品种,可以显著提高其根系在深层土壤的分布,增强其抗旱和氮高效吸收能力^[43]。

1.3 根系微生物对作物生长和健康的影响

根系微生物通过多种途径直接或者间接影响作物生长和健康状况,包括促进养分吸收利用,提高宿主免疫系统及对非生物逆境的适应等^[44]。微生物对植物的促生可以是直接的,如通过固氮和溶磷机制将不可利用的养分转化为有效形式供植物吸收利用;通过合成ACC脱氨酶等途径来缓解植物的逆境胁迫表型;或者通过资源竞争,合成抗生素或者溶解病原菌结构等抑制病原菌的致病能力,与此同时,根系微生物也可以通过间接激活或者加强宿主植物的免疫抵抗力而影响植物的生长和健康^[45]。

根系微生物促进养分吸收和利用的途径和类型也存在个体差异。丛枝菌根真菌和固氮菌通过宿主和微生物间精准的信号识别而形成稳定的共生体结构,分别通过扩大根表面吸收面积或者以共生固氮的形式促进植物对磷和氮的吸收利用^[46]。非共生植物促生菌亦或通过矿化和溶解使营养元素从惰性有机态/不可用无机态转化为可溶性可利用的无机态,或者通过合成激素影响根的形态结构进而影响其对养分或者水分的吸收利用。根系微生物促进宿主植物抗病性的途径可分为:对病原菌生长的直接抑制作用以及间接激活宿主植物的免疫响应^[46]。作为植物抵抗土壤病原菌最外层的屏障,根际微生物可以通过与病原菌竞争资源或者产生抗生素/挥发性化合物等抑制病原菌的丰度或者活力使其无法成功感染植物根^[47]。当病原菌成功感染植物根后,内生菌同样可以通过合成某些酶或者次生代谢产物抑制病原菌的正常生理活动。微生物基因组的功能性研究结果也表明,大量的根系微生物编码一些特殊的次生代谢产物(如萜类化合物),帮助植物提高其抵御病原菌的能力,甚至能进而提高植物对食草昆虫以及病原菌的化学抵御能力。

1.4 根系微生物群落构成、特征及影响因素

根系微生物对于植物吸收利用土壤养分和抵抗土

壤病原菌等起着关键促进作用, 因此可以直接影响作物的产量及农业可持续发展的多个方面^[48]。目前, 对于根系微生物的研究已经成为植物微生物互作研究领域的热点之一^[48]。根系微生物根据其受根系影响和调控的程度被细分为根际微生物(根周围大约2 mm范围内)、根表微生物以及根内微生物。相比土壤本体微生物群落组成而言, 几个高丰度的细菌门(其中包括变形菌门、放线菌门和厚壁菌门)往往被选择性募集到根际或者根内。除了物种组成上的趋同募集, 根系微生物能显著富集某些基因, 如3型分泌系统和6型分泌系统相关基因, 碳代谢及其转运相关基因, 芳香化合物的降解相关基因, 化感相关基因, 以及铁载体、鞭毛和生物膜合成等相关基因等。

大量研究发现, 根系微生物的群落构建受土壤类型、植物宿主基因型、生长环境变化以及微生物-微生物相互作用等的影响, 其中土壤类型对根系微生物的募集有决定性影响^[49]。土壤结构及其理化性质可以通过影响植物的生理活动进而间接调控微生物的选择性募集^[49]。不同植物品种及基因型在对根系微生物的募集上也表现出显著的宿主特异性, 宿主植物在进化上的距离越大, 其对应的微生物群落组成差异也越大^[50]。即使是同一株植物在不同的生长发育阶段, 其根系微生物的组成和结构也呈现出有规律的动态变化, 并且这种发育的动态变化规律对于生长在不同地理位置的植物来讲也是趋同的^[51]。微生物-微生物间的复杂相互作用是介导微生物群落结构动态变化的又一重要因素。植物微生物的基因组中编码种内或种间抑制化合物的基因, 可以通过调控微生物间的竞争进而影响群落中微生物的丰度和多样性分布。

2 未来发展趋势

2.1 根系构型的精确描述

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, 从而适应其周围多变的环境。近年来, 随着植物功能基因组学的发展和作物分子辅助育种研究的深入, 人们对基于作物地上的表型组学研究进展明显加快。然而由于获取作物根系表型与根际全局信息十分困难, 加之作物根系表型数据量大, 人们对于生长在复杂多变的土壤中的根系表型组学的研究进展相对缓慢。因此, 突破技术、方法和手段的限制,

系统追踪并深入研究不同作物在不同自然条件下全生育期根系构型的特点和规律, 是未来推动作物根系研究取得重大突破的重要途径。近年来, 3D成像系统的发展和运用为作物根系高分辨率原位可视化提供了新机会, 例如通过磁共振成像(magnetic resonance imaging, MRI)实时监测根系发育和水分运输, 实现作物根系原位形态构型观察。此外, 基于荧光或冷光信号的可视化系统的运用, 包括特定生长容器的设计、报告基因的构建、成像系统和图像分析软件的研发, 使得无损根系研究成为可能, 例如在自然条件下实时监测各种环境胁迫对根系构型和基因表达的影响。

2.2 根系发育的遗传机制

近年来, 水稻和玉米中一系列根系发育突变体的鉴定及研究, 大大加深了人们对作物根系生长发育分子机理的认识。但是相对于模式植物拟南芥根系的相关研究而言, 由于作物根系生长发育的复杂性及现有作物根系研究技术、手段的局限性, 人们对作物根系发育分子机制的认识还处在初级阶段, 仍有许多重要的研究问题悬而未解。例如, 究竟是哪些基因调控作物侧根或不定根的位置和及其空间分布? 中柱鞘和内皮层细胞如何协同调控侧根的产生? 下胚轴的中柱鞘、木质部和韧皮部的薄壁组织细胞、维管形成层细胞、原形成层和维管薄壁细胞等都可以响应内在发育信号和外在环境信号产生不定根, 其调控机理有何不同? 不同类型不定根产生的侧根, 其发育调控过程是否有差异? 外在的环境信号如何整合内在的发育信号调控侧根及不定根发生? 这些信号如何调节侧根及不定根形成过程中细胞分裂和分化之间的局部平衡? 因此, 深入系统地研究植物激素对作物侧根和不定根发育的调控机理, 发现和鉴定更多的调控禾谷类作物侧根和不定根发育的重要调控因子, 是未来解析作物根系发育分子调控机理的重要环节。结合自然变异群体构建遗传连锁分析图谱, 结合全基因组关联分析鉴定作物侧根和不定根发育的主效QTL基因, 进而分离重要的根发育基因, 解析其遗传调控网络, 开展优异等位基因型的发掘和定向整合研究是未来的重点。特别是要鉴定出更多作物在驯化过程中及不同生态条件下产生变异的重要基因, 这对于揭示以根发育适应逆境为基础的作物分子设计育种具有重要意义。

2.3 根系干细胞与可塑性

植物根系发育的可塑性主要取决于根干细胞(尤其是侧根和不定根)发生和重建的可塑性. 在逆境条件下, 如水分、盐、养分(侧重于氮磷营养)和离子(侧重于铝毒害)胁迫, 根际病原微生物侵染, 植物体内逆境相关激素, 如脱落酸、茉莉酸和乙烯等含量迅速升高, 并与生长素信号通路整合, 共同协调根干细胞对环境因子的可塑性响应.

单细胞RNA测序(single cell RNA-seq, scRNA-seq)技术可以产生高分辨率的细胞类型特异性表达特征, 在单细胞水平上揭示细胞异质性和发育轨迹, 而且能发现并鉴定新的细胞类型. 利用scRNA-seq, 我国科学家通过对粳稻和籼稻根组织中的原生质体进行高通量单细胞转录组测序, 绘制了首个水稻根组织单细胞分辨率转录组图谱^[52]. 随着测序技术的快速发展, 绘制作物侧根和不定根不同发育阶段的单细胞分辨率的转录组、蛋白质组、代谢组和磷酸化组学图谱必将成为可能, 这些根系多组学高精度图谱将为研究和阐明重要作物根组织的(干)细胞类型、功能和进化提供前所未有的机遇. 此外, 在拟南芥、水稻、玉米和番茄等植物中的研究表明, 三维基因组结构在干细胞的维持和分化过程中起着重要的作用. 因此, 将scRNA-seq与单细胞ATAC技术相结合, 有助于进一步解析作物须根系干细胞发育及其对环境因子的可塑性响应的分子机理.

2.4 根系微生物组与植物的互作关系

虽然过去20年中人们对根系微生物的组成特征及相关微生物的促生特性有了长足的认识, 但是如何通过改变植物基因促进其对有益微生物的选择性募集进而提高植物水分、养分利用效率, 其病原菌抵抗力及其对逆境的耐性等, 需要继续查找和确定参与微生物选择性募集的主要调控基因, 以及发挥关键促生作用的细菌在群落水平上的促生效果. 针对微生物菌剂的设计, 还需要从微生物生态的角度理解微生物群落的动态构建机理进而指导设计出长期稳定有效的微生物菌剂, 以期最大程度上减少现代农业对化肥和农药依赖, 同时提高作物的产量和品质. 在不同的生物和非生物生境下, 植物根系微生物组实际上是动态变化的. 植物通过什么通路感受外界条件的变化, 进而启动相

应的机制去调控其对微生物的选择性募集, 而微生物又是如何响应并介导相关的促生途径等, 需要从植物-微生物-土壤的系统角度对不同土壤生境下多物种和多基因型进行多维比较分析, 以得到比较全面和准确的作用机制模型.

3 我国面临的瓶颈与对策

3.1 具有自主知识产权并且有育种潜力的作物根发育相关研究重要成果偏少, 亟需加强该领域的原创性研究

我国在水稻、小麦和玉米等作物的基础研究中已取得了系列成果和新的突破, 为推动未来的分子设计育种奠定了良好的基础. 特别是近年来, 我国科学家克隆了一批与作物根系发育和氮、磷、钾、铁等元素吸收相关的基因, 解析了其生物学功能和相互间的调控关系, 并在部分作物上初步实现了养分高效吸收的遗传改良. 但总体而言, 对水稻、小麦和玉米等作物根系发育分子机理的认识还处在一个相对初级的阶段. 目前针对作物根系发育机理的研究成果还不足以支撑未来的作物分子设计育种. 因此, 需要进一步强化对作物根系尤其是作物侧根及不定根在不同生长环境下生长发育的机理研究, 解析不同环境下作物根系构型和环境适应尤其是逆境适应的关系. 同时, 根干细胞调控机理的研究可以从根本上阐明植物发育可塑性的机制, 是当前国际生命科学的前沿和热点研究领域. 因此, 为了支撑基于“理想根型”的未来作物分子设计育种, 有必要组织力量进行攻关, 获得一批具有自主知识产权的作物根系发育和根干细胞发育相关的重要成果.

3.2 针对作物根系复杂和研究技术及手段的局限性, 开发新的根系研究方法和技术平台是未来助推作物根系基础研究和作物根型分子设计育种的重要保障

由于土壤阻隔, 地下部植物表型监测不易被穿透, 因此该方面发展较为缓慢. 目前使用最广泛的根系高通量表型监测方法是使用凝胶或营养液代替土壤栽培植物后, 利用RGB相机或平板扫描仪对根系进行监测, 但其与真实的土壤往往相差较大, 无法反映植物根系在真实环境下的实际表型. 在真实土壤中, 利用一些

穿透能力较强的射线,如X射线计算机断层成像(X-ray computed tomography, XCT)技术使用的X射线, MRI技术使用的射频电磁波, 探地雷达使用的高频电磁波, 均可以深入地下检测根部特征信息, 原位获取根部三维结构信息, 因此已经成为根系结构研究中的主流。尽管这些技术成功实现了根部原位、三维、高通量地下部表型检测, 但由于土壤阻隔, 监测结果易受土壤环境影响, 同样也面临着难以进行真值验证, 难以多时段、多样点比较的问题。此外, XCT和MRI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, 开发新的根系监测方法、合理应用现有数据仍将是未来根系表型监测的重点。高通量的表型监测平台是获取表型数据的重要手段, 已受到越来越多的重视, 技术推广力度也越来越大。目前, 国际上已出现了一些较为成熟、商业化的表型监测系统, 而我国作物表型监测技术起步略晚, 相关技术研究从整体上而言进展较慢, 许多科研机构仍处于引进、推广国外先进平台的层面。因此, 迫切需要研发处于技术领先水平的、自主知识产权的表型检测平台。

4 面向2035年的战略布局

第一次农业“绿色革命”助推的一系列作物新品种培育, 大大提高了作物产量及人类社会对于日益增长的粮食需求的应对能力。但无论是传统的杂交育种还是近年来的分子设计育种, 都着重于作物地上部分的“矮化抗倒伏”“适宜密植及机械化管理”“多分蘖”等优良性状的“理想株型”的筛选。根系不仅是正常生长条件下作物生长发育与水分、养分吸收的重要器官, 也是在极端生长条件下作物实现高产和稳产的重要保障。2015年, Lynch和Wojciechowski^[53]研究发现, 侧根分枝密度的降低可以减少根系的代谢成本, 促进轴向根伸长, 增加生根深度, 以便从深层土壤中获得更多的水分, 进而提高玉米的耐旱性。相反, 浅层和短侧根密度的增加更有利于玉米从缺磷的土壤中获取更多的磷。因此, 如何根据不同的土壤条件培育具有“地域特色”及“特定根型结构”的作物新品种, 通过平衡作物对水分和养分吸收挖掘不同土地的最大生产力, 是未来作物分子设计育种过程中面临的重要研究课题(图1)。深入研究作物根系发育的分子调控机制和植物与根系微生物的互作机制, 将“理想根型”的筛选纳入未来作

物育种体系, 是实现我国农业可持续发展的迫切需求和重要保障, 必将助推我国未来作物育种和粮食安全大局。

4.1 作物根系可塑性生长发育机理解析及未来作物抗逆与养分高效分子设计育种

过去的十几年来, 我国在植物根系发育领域培育了一批优秀研究团队, 并获得了一系列高水平原创性成果, 受到了国际同行的高度关注和肯定。然而, 目前对作物根系的研究, 还远远满足不了未来基于“理想根型”的作物育种的需要。鉴于“理想株型”和“理想根型”深度融合对未来作物育种战略的重要意义, 根据我国及国际作物根系发育研究现状与未来农业生产所面临的问题, 至2035年, 我国应重点布局以下几个作物根系前沿领域与育种目标, 强调理论创新与育种应用的重大产出, 在作物根系发育、根系可塑性调控基因发掘与育种应用, 尤其是抗逆育种和养分高效利用育种等方面引领国际前沿。

(1) 深入研究作物根干细胞维持和分化的分子机制。根干细胞的维持和分化不仅是植物发育生物学研究领域的的一个最基本且最重大的科学问题, 也是生命科学前沿领域的重要科学问题。深入研究作物根干细胞维持和分化的分子调控机制, 是阐明作物根系发育尤其是基于不同土壤条件下可塑性生长发育的重要前提。

(2) 研究作物根系不同根型发育的分子调控机制并解析其共性和差异。一方面, 解析禾谷类作物不定根及侧根发育的调控机制。不定根及侧根是禾谷类作物生长后期水分和养分吸收的主要器官, 深入研究其分子调控机理对于指导基于“理想根型”的作物育种至关重要。另一方面, 阐明禾谷类作物生长后期主根退化的机制。主根在生长后期退化是禾谷类作物根发育的典型特征, 该过程伴随着侧根及各种不定根的产生, 研究其调控机理是解析作物根系发育的重要基础。

(3) 阐明作物根系可塑性生长发育的分子机制。植物根系的可塑性生长发育是指同一基因型植物在不同环境条件下根系构型发生变化, 这种变化有利于植物在各种逆境下获取更多的水分和养分, 是植物适应不同生长环境尤其是逆境的一种重要手段。因此, 系统研究作物在不同土壤环境下根型结构变化和环境适应的关系, 不仅具有重要的科学意义, 也是未来指导基于特定地域作物品种培育的重要保障。

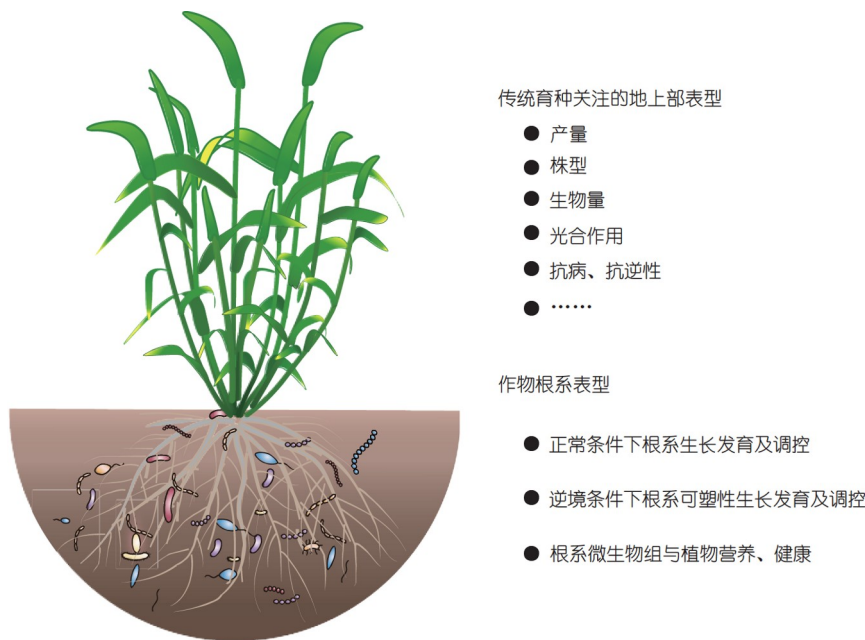


图 1 基于根系表型的未来作物精准设计育种

Figure 1 Precise design and breeding of crops based on root phenotype in the future

4.2 根系微生物组与植物互作机制解析及未来作物协同改良

根系微生物组对植物生长发育的影响及其与植物的互作机制是国际前沿研究领域和重点研究方向。我国在该领域已经培养出一批具有国际影响力的优秀团队。然而，根系微生物组与作物育种的结合仍然不足。揭示作物基因型与根系微生物组的匹配关系，将根系微生物组改良纳入分子育种设计战略，将全面提升作物精准育种体系，符合我国“少投入、多产出、保护环境”的农业发展策略。至2035年，我国应重点布局以下几个方面，引领该领域在国际上的发展。

(1) 抗病和水分、养分高效根系微生物群落的物种组成特征。针对关键作物根系微生物的系统性分析是深入研究植物-微生物相互作用机理的前提。系统比较不同抗病程度和水分、养分利用效率的作物品种在不同的土壤水肥和病原菌压力条件下，其相关微生物的物种组成特征的差异性将会引导人们分离关键/核心差异相应微生物。

(2) 根系微生物在群落水平的功能及其促生作用机制。虽然植物促生菌的研究可以追溯到公元前300年，生物菌剂也以生物肥料的形式得以广泛应用，但是其对植物的促生效果因作物品种或土壤环境差异而参差不齐。其主要原因还是目前缺乏对微生物群落动态构建及其在群落水平上的功能性的认识。未来微生物比较基因组学研究可能帮助人们以前所未有的规模系统地认识根系微生物的功能组成特性，阐明微生物-微生物的互作机制对根系微生物群落构建及其群落功能的影响。

(3) 植物对根系微生物群落构建的调控机制。现有的研究表明，植物对某些微生物的选择性募集受到宿主免疫和养分相关信号通路的协同调控。研究不同作物的根系如何影响并构建特定的根系微生物群落，选育有益根系微生物高效定殖的作物品种，使作物具有优良性状的同时，富集促进作物生长的根系微生物，实现作物与环境微生物高效适应的跨界驯化改良。

致谢 感谢荷兰拉德堡德大学须健教授，中国科学院遗传与发育生物学研究所李传友研究员和西北农林科技大学崔洪昌教授的指导和建议。

参考文献

- 1 Hochholdinger F, Zimmermann R. Conserved and diverse mechanisms in root development. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11: 70–74
- 2 Meng F, Xiang D, Zhu J, et al. Molecular mechanisms of root development in rice. *Rice*, 2019, 12: 1
- 3 Motte H, Vanneste S, Beeckman T. Molecular and environmental regulation of root development. *Annu Rev Plant Biol*, 2019, 70: 465–488
- 4 Qi Y H, Wang S K, Shen C J, et al. OsARF12, a transcription activator on auxin response gene, regulates root elongation and affects iron accumulation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2012, 193: 109–120
- 5 Kitomi Y, Inahashi H, Takehisa H, et al. OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci*, 2012, 190: 116–122
- 6 Nakamura A, Umemura I, Gomi K, et al. Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein. *Plant J*, 2006, 46: 297–306
- 7 Zhu Z X, Liu Y, Liu S J, et al. A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Mol Plant*, 2012, 5: 154–161
- 8 Yu C L, Sun C D, Shen C, et al. The auxin transporter, OsAUX1, is involved in primary root and root hair elongation and in Cd stress responses in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant J*, 2015, 83: 818–830
- 9 Ma B, He S J, Duan K X, et al. Identification of rice ethylene-response mutants and characterization of *MHZ7/OsEIN2* in distinct ethylene response and yield trait regulation. *Mol Plant*, 2013, 6: 1830–1848
- 10 Yang C, Ma B, He S J, et al. *MAOHUZI6/ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1* and *ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE2* regulate ethylene response of roots and coleoptiles and negatively affect salt tolerance in rice. *Plant Physiol*, 2015, 169: 148–165
- 11 Chen H, Ma B, Zhou Y, et al. E3 ubiquitin ligase SOR1 regulates ethylene response in rice root by modulating stability of Aux/IAA protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 4513–4518
- 12 Ma B, Yin C C, He S J, et al. Ethylene-induced inhibition of root growth requires abscisic acid function in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004701
- 13 Yin C C, Ma B, Collinge D P, et al. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway. *Plant Cell*, 2015, 27: 1061–1081
- 14 Zhao H, Duan K X, Ma B, et al. Histidine kinase MHZ1/OsHK1 interacts with ethylene receptors to regulate root growth in rice. *Nat Commun*, 2020, 11: 518
- 15 Xu L, Zhao H, Ruan W, et al. ABNORMAL INFLORESCENCE MERISTEM1 functions in salicylic acid biosynthesis to maintain proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice. *Plant Cell*, 2017, 29: 560–574
- 16 Zhang Y, Paschold A, Marcon C, et al. The *Aux/IAA* gene *rum1* involved in seminal and lateral root formation controls vascular patterning in maize (*Zea mays* L.) primary roots. *J Exp Bot*, 2014, 65: 4919–4930
- 17 Jun N, Gao H W, Zhenxing Z, et al. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J*, 2011, 68: 433–442
- 18 Wang X F, He F F, Ma X X, et al. OsCAND1 is required for crown root emergence in rice. *Mol Plant*, 2011, 4: 289–299
- 19 Liu H, Wang S, Yu X, et al. ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J*, 2005, 43: 47–56
- 20 Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi-Tanaka M, et al. *Crown rootless1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell*, 2005, 17: 1387–1396
- 21 Xu C, Tai H, Saleem M, et al. Cooperative action of the paralogous maize lateral organ boundaries (LOB) domain proteins RTCS and RTCL in shoot-borne root formation. *New Phytol*, 2015, 207: 1123–1133
- 22 Taramino G, Sauer M, Stauffer Jr J L, et al. The maize (*Zea mays* L.) *RTCS* gene encodes a LOB domain protein that is a key regulator of embryonic seminal and post-embryonic shoot-borne root initiation. *Plant J*, 2007, 50: 649–659
- 23 Verstraeten I, Schotte S, Geelen D. Hypocotyl adventitious root organogenesis differs from lateral root development. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 495
- 24 Bellini C, Pacurar D I, Perrone I. Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 639–666
- 25 Pacurar D I, Perrone I, Bellini C. Auxin is a central player in the hormone cross-talks that control adventitious rooting. *Physiol Plant*, 2014, 151: 83–96
- 26 Yamamoto Y, Kamiya N, Morinaka Y, et al. Auxin biosynthesis by the *YUCCA* genes in rice. *Plant Physiol*, 2007, 143: 1362–1371

- 27 Xu M, Zhu L, Shou H, et al. A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 1674–1681
- 28 Liu S, Wang J, Wang L, et al. Adventitious root formation in rice requires *OsGNOM1* and is mediated by the *OsPINs* family. *Cell Res*, 2009, 19: 1110–1119
- 29 Woll K, Borsuk L A, Stransky H, et al. Isolation, characterization, and pericycle-specific transcriptome analyses of the novel maize lateral and seminal root initiation mutant *rum1*. *Plant Physiol*, 2005, 139: 1255–1267
- 30 Zhao Y, Hu Y, Dai M, et al. The WUSCHEL-related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice. *Plant Cell*, 2009, 21: 736–748
- 31 Zhao Y, Cheng S, Song Y, et al. The interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 2015, 27: 2469–2483
- 32 Zhou S, Jiang W, Long F, et al. Rice homeodomain protein WOX11 recruits a histone acetyltransferase complex to establish programs of cell proliferation of crown root meristem. *Plant Cell*, 2017, 29: 1088–1104
- 33 Gao S, Fang J, Xu F, et al. *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE4* integrates cytokinin and auxin signaling to control rice crown root formation. *Plant Physiol*, 2014, 165: 1035–1046
- 34 Mao C, He J, Liu L, et al. *OsNAC2* integrates auxin and cytokinin pathways to modulate rice root development. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 429–442
- 35 Kitomi Y, Ito H, Hobo T, et al. The auxin responsive AP2/ERF transcription factor *CROWN ROOTLESS5* is involved in crown root initiation in rice through the induction of *OsRR1*, a type-A response regulator of cytokinin signaling. *Plant J*, 2011, 67: 472–484
- 36 Kong X, Zhang M, De Smet I, et al. Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition. *Trends Biotechnol*, 2014, 32: 597–598
- 37 Sun H, Tao J, Liu S, et al. Strigolactones are involved in phosphate- and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice. *J Exp Bot*, 2014, 65: 6735–6746
- 38 Sun H, Xu F, Guo X, et al. A strigolactone signal inhibits secondary lateral root development in rice. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1527
- 39 Chen J, Liu X, Liu S, et al. Co-overexpression of *OsNAR2.1* and *OsNRT2.3a* increased agronomic nitrogen use efficiency in transgenic rice plants. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1245
- 40 Qu B, He X, Wang J, et al. A wheat CCAAT box-binding transcription factor increases the grain yield of wheat with less fertilizer input. *Plant Physiol*, 2015, 167: 411–423
- 41 Shen C, Wang S, Zhang S, et al. OsARF16, a transcription factor, is required for auxin and phosphate starvation response in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Environ*, 2013, 36: 607–620
- 42 Gamuyao R, Chin J H, Pariasca-Tanaka J, et al. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*, 2012, 488: 535–539
- 43 Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat Genet*, 2013, 45: 1097–1102
- 44 Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci*, 2012, 17: 478–486
- 45 Lugtenberg B, Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu Rev Microbiol*, 2009, 63: 541–556
- 46 Müller D B, Vogel C, Bai Y, et al. The plant microbiota: systems-level insights and perspectives. *Annu Rev Genet*, 2016, 50: 211–234
- 47 Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 2011, 332: 1097–1100
- 48 Finkel O M, Castrillo G, Herrera Paredes S, et al. Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 38: 155–163
- 49 Carrión V J, Perez-Jaramillo J, Cordovez V, et al. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome. *Science*, 2019, 366: 606–612
- 50 Fitzpatrick C R, Copeland J, Wang P W, et al. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: E1157–E1165
- 51 Edwards J A, Santos-Medellín C M, Liechty Z S, et al. Compositional shifts in root-associated bacterial and archaeal microbiota track the plant life cycle in field-grown rice. *PLoS Biol*, 2018, 16: e2003862
- 52 Liu Q, Liang Z, Feng D, et al. Transcriptional landscape of rice roots at the single-cell resolution. *Mol Plant*, 2021, 14: 384–394

The current and future studies on plant root development and root microbiota

DING ZhaoJun^{1,2} & BAI Yang^{3,4}

1 The Key Laboratory of Plant Development and Environmental Adaptation Biology, Ministry of Education, College of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237, China;

2 State Key Laboratory of Microbial Technology, Shandong University, Qingdao 266237, China;

3 State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

4 CAS-JIC Centre of Excellence for Plant and Microbial Sciences, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Root is one of the most important vegetable organs in higher plants, playing pivotal roles in plant anchoring in soil and uptake of water and nutrients. Plant roots interact with soil microbes named microbiota, which are related to many plant activities. Roots and root microbiota are essential for plant growth and plasticity in response to environmental stresses. Ideal root architecture and healthy root microbiota ensure stable crop yields under normal and stress conditions. It is urgent to incorporate theoretical breakthroughs of root research into crop breeding, which will promote the absorption and utilization of water and nutrients and help to fit the breeding goal of sustainable agriculture in our country. Subsequent work should focus on molecular mechanisms of crop root development and the interaction between plants and root microbiota, and the incorporation of ideal root architecture selection into crop breeding, which would be very important opportunities and challenges to achieve the green sustainable agriculture in China.

root development, root microbiota, future crop breeding

doi: [10.1360/SSV-2021-0179](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0179)