

苹果根系构型及其调控研究进展

杨洪强*, 范伟国

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘 要: 根系是果树栽培管理的基础和中心。重点介绍了苹果根系研究试材的选择、苹果根系构型的类型以及环境营养、土壤条件、栽培容器和生长调节剂等对苹果根系形态构型的影响和调控等方面的研究进展, 并提出了进一步研究的内容。

关键词: 苹果; 平邑甜茶; 根系构型; 环境营养; 土壤条件; 植物生长调节剂

中图分类号: S 661.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 09-1673-06

Advances in Research of Apple Root System Architecture and It's Regulation

YANG Hong-qiang* and FAN Wei-guo

(State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: Root is the core of orchard-floor management and the foundation of the pomiculture. It was reviewed that advances in the research of the choice of material in apple root study, the types of apple root system architecture, and the effect of environment nutrition, soil condition, planting container and growth regulator on the shape and architecture of apple roots. It was pointed out that further research content in apple root system architecture.

Key words: apple; *Malus hupehensis* Rehd.; root system architecture; environment nutrition; soil condition; plant growth regulator

根系是植物的“根本”, 也是果树栽培的基础, 果园改土、施肥、灌水等基本栽培措施都要通过影响根系而发挥作用。随着地上部研究的进一步完善和根系研究手段的发展, 以及人们对根系重要性的认识, 根系研究已成为农林科学和植物科学研究中深受关注的领域之一(严小龙, 2007; 杨洪强和束怀瑞, 2007; 陈丽华 等, 2008)。

20 世纪 50 年代以来, 我国果树科技工作者广泛开展了果树根系研究方法和根系生物学研究, 建立了观察果树根系活动的根窖法和随机取样法(沈隽, 1956; 黄海 等, 1986), 摸清了不同土壤以及深翻和等高撩壕等条件下, 苹果根系的分布、生长量、发育动态(罗新书, 1960; 沈隽和魏振东, 1963)以及根系生长与地上部生长发育的相互关系等(曲泽洲和韩其谦, 1983), 系统总结了果树根系分类、结构、根系寿命、根系更新周期以及不同果树树种根系的区别等(山东农学院果树栽

收稿日期: 2012-06-20; 修回日期: 2012-08-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(31171923); 高校博士学科点专项科研基金项目(20103702110003)

* E-mail: hqyang@sdaa.edu.cn; labft@sdaa.edu.cn

培教研组, 1959), 近年还探讨了果树根系生物学的生理生态基础等, 形成了比较完整的果树根系生物学知识体系(杨洪强和束怀瑞, 2007; 吕德国和秦嗣军, 2011)。

根系构型是根系生物学的重要研究内容。目前人们以拟南芥、大豆、玉米等一年生植物为材料, 从养分供给、激素调控、环境胁迫、信号转导、遗传控制等多方面对根系构型进行了研究(Osmont et al., 2007; Galvan-Ampudia & Testerink, 2011), 国内也以苹果等果树为材料开展了这方面的研究(杨洪强和束怀瑞, 2007)。但遗憾的是, 果树根系构型似乎并没有引起国外同行重视, 在互联网和各类科研数据库中, 难以查到相关研究报道。

苹果是大宗水果, 本文中就苹果根系研究试材选择、苹果根系构型特点以及苹果根系形态构型的调控等方面的研究进展进行简要介绍。

1 苹果根系研究材料

良好的试验材料是获得可靠结果的重要前提之一。基础生物学研究通常选择“拟南芥”、“果蝇”等模式生物为试验材料。

苹果根系研究为应用基础研究, 试验材料直接来自生产, 但生产中应用的材料往往不是最佳的研究试材; 而且根系隐藏在地下, 很难保证根系材料的一致性; 同时, 苹果根系由砧木种子发育而来, 而常用苹果砧木种子多数高度杂合, 实生后代“疯狂分离”, 个体间的基因差别令人难以把握, 如果选材不当, 处理效应会被基因差异所掩盖。因此, 在研究中, 为了便于找出处理间的差别, 需要保证所选试验材料的内在因素和表观长势等方面尽可能一致。

大量调查和多种处理表明, 平邑甜茶在常用苹果砧木中个体差异最小, 一致性最好, 而且平邑甜茶根系对土壤环境变化反应最敏感, 植株地上部变异与根系变异存在显著相关关系, 利用这种相关性可以通过地上部的表型差异性判断根系的差异性, 从而能够确认不同个体间的根系生长状况是否一致; 同时, 由于具有高度无融合生殖的能力, 平邑甜茶的表现型和基因型是统一的, 以平邑甜茶根系为研究材料, 可避免处理效应被基因差异所掩盖的风险, 因此, 平邑甜茶是优异的苹果根系研究材料(杨洪强和接玉玲, 1997)。

此外, 平邑甜茶的无融合生殖特性可以遗传, 一旦引入外源基因, 将可通过无融合生殖方式稳定地遗传, 因此, 平邑甜茶也是一种良好的外源基因受体材料; 而且平邑甜茶耐涝能力强, 易于进行溶液培养, 有利于通过水培控制试验条件(Yang et al., 2008)。

2 苹果根系构型的含义及其类型

植株正常发育与果树高产优质不仅需要理想的树形(株形), 也需要适宜的根系构型。根系构型指根系的结构及其空间造型, 类似果树的树形。

通过整形修剪等措施塑造适宜的树形或株形能够有效利用光能、提高果树产量和质量, 而通过一定的措施塑造适宜的根系构型, 对于有效利用土壤营养、促进水分和养分吸收也有重要意义(范伟国和杨洪强, 2006)。

根据主根和侧根的关系, 苹果幼树根系构型至少可以分为 5 种类型, 即“浅层多分枝根型”、“均匀分枝根型”、“深远探索根型”、“分层营养根型”、“线性团状根型”(范伟国, 2006)。幼苗根系构型是成年大树根系构型建造的基础, 根据侧根的有无及侧根在主根上的分布特点, 实生幼苗根构型可分为无侧根、侧根集中分布在主根上部、侧根集中分布在主根中部、侧根集中分布在主根下部、

侧根集中分布在主根两端、侧根在主根上均匀分布等类型（范伟国 等，2007）。

3 环境营养对苹果根系形态构型的调控

植物根系构型明显受环境营养状况的影响（Osmont et al., 2007），对拟南芥、豆类和玉米等植物的研究表明，低磷胁迫会通过促进侧根的大量形成而改变根系构型（Sato & Miura, 2011），局部供应高浓度硝酸盐则通过改变水分供应而使拟南芥根系构型发生显著变化（Chapman et al., 2011）。

苹果根系构型同样受到环境营养状况的影响。在完全营养液中，苹果砧木（平邑甜茶）实生苗根构型以“侧根集中分布在主根中上部”的为主；营养不足会使根系构型发生显著改变，例如，培养液缺磷时，“侧根集中分布在主根两端”的根构型增加，“侧根集中分布在主根中部”的根构型减少，根构型类型呈现多样化；缺氮时，根构型类型也呈现多样化等；缺钾时，“无侧根”的植株增加，根构型类型简单（Fan & Yang, 2007；范伟国 等，2007）。在缺氮或缺铁的营养环境中，幼苗细根比例增大，根系直径变小，一级侧根与主根的夹角整体上增大，大夹角植株数量普遍增多，根系趋向于水平分布，根系分形维数降低；其中缺氮使幼苗根系总长度、根系总表面积、根系总体积以及二级侧根数量显著增加，但根系活力显著下降；缺铁使根尖数和主根长度显著增加，根系活力和根系总表面积均下降（乔海涛 等，2009）。缺锌使平邑甜茶和小金海棠根系长度下降和根尖膨大等（王金花 等，2012）。

4 土壤和栽培容器对苹果根系形态构型的调控

土壤类型和土壤颗粒大小等都可改变苹果根系的形态构型和根系吸收特性。研究表明，生长在羊粪基质中的平邑甜茶幼树侧根多，主根和侧根粗长，对磷、钙及铁的吸收能力较低；生长在沙土中的平邑甜茶幼树侧根细而少，并多呈“浅层多分枝根型”，对磷、钾、钙、铁及锌等元素的吸收能力强；在沙土中施羊粪后，平邑甜茶幼树主根增粗，增长，侧根增多且粗长，但对磷、钾、钙、铁和锌等营养元素的吸收能力下降。生长在粘土中的平邑甜茶根系特征介于羊粪和沙土处理之间，而在粘土中增施羊粪后，主根粗度及长度降低，二级侧根增多、增粗，对钾的吸收能力提高。当土壤颗粒较大时，幼树根“侧根多而长”；在土壤颗粒较小时，“侧根少而短”（Fan & Yang, 2008b；范伟国和杨洪强，2009a；Fan & Yang, 2011）。

此外，土壤紧实度增加会降低根系长度、侧根数量以及延长根和黄褐色须根的质量，降低根系活力等（生利霞 等，2009）。土壤不良因子对根构型也有明显影响，比如，分形维数是描述根构型的参数，在氯化镉胁迫下，平邑甜茶根系分形维数降低，根系空间构型趋向简单化（乔海涛 等，2010）。

不同类型的栽培容器也能够改变平邑甜茶幼苗根构型及根系营养吸收特性，如生长在“深窄盆”中的幼苗主根粗，侧根多且短，毛细根丰富，对钙及锌的吸收能力较强，但根系活力及根系对磷、铁的吸收能力较弱；在“等高等径盆”中幼苗根冠比接近 1，主根细短、一级侧根少且粗长，对钾的吸收能力较强；在“浅宽盆”中幼苗根冠比最大，一级侧根数量、长度和粗度居中，二级侧根粗长，根系活力及根系对磷、铁的吸收能力较强，但对钾、钙及锌的吸收能力弱（范伟国和杨洪强，2009b）。

5 生长调节剂对苹果根系形态构型的影响

植物生长调节剂对根系形态构型影响明显, 是一类调控苹果根系构型的有效物质。IBA (吲哚丁酸)、NAA (萘乙酸)、2,4-D (2,4 - 二氯苯氧乙酸) 是 3 种结构不同的生长素类物质, 三者均显著增加苹果幼树的新根数量, 但三者对根系形态特征的作用并不一样。IBA 主要表现为促进根的伸长生长, 顶端优势被强化, 根系显得细长; NAA 处理后根的顶端优势受到削弱, 主要在断口发新根, 并有大量愈伤组织出现; 2,4-D 可使粗根纵裂, 并从裂缝中钻出大量纵行排列的锥形根 (杨洪强 等, 1995)。赤霉素使侧根少而短, 多效唑处理后一级侧根增多并在主根上均匀分布; 吲哚丁酸使“侧根集中分布在主根上部”, 三碘苯甲酸使“无侧根”的幼苗增多 (Fan & Yang, 2008a)。

一氧化氮 (NO) 作为一种信使分子, 是番茄等植物侧根发生所必需的 (Correa-Aragunde et al., 2004), 同时, NO 对于苹果根系形态构型也有显著影响, 比如, NO 供体硝普钠能够促进平邑甜茶实生苗侧根的形成, 增加根系分枝与长度, 并有明显的剂量效应 (高华君 等, 2008; Gao & Yang, 2011); NO 还明显促进平邑甜茶组培苗生根, 而且同样条件下, NO 供体对生根不同于常用生长素 IBA 和 NAA, 用硝普钠处理后, 平邑甜茶组培苗生根快、侧根分布均匀, 基部无愈伤组织, 而且所生根直接着生在茎基部, 更便于移栽 (Han et al., 2009)。

6 展望

根系构型与根系的吸收、感知和合成等生理功能、根系的固地性、根系对地上部的支撑以及根系固土保土能力等有密切关系。“理想的根系构型”有利于根系功能的充分发挥、植株的正常生长发育和果园水土资源的固定和保持。

苹果根系构型研究还只是初步工作, 在拟南芥等模式植物上, 目前人们已经从信号转导、细胞周期和遗传变异等方面, 探讨了根系构型的形成机理以及外界养分和内源激素等对根系构型的作用机制 (Osmont et al., 2007; Pacheco-Villalobos & Hardtke, 2012)。今后应借鉴模式植物的研究思路和研究策略, 结合苹果根系特点, 加强果树根系构型研究方法、苹果根型描述与根型分类等基础研究, 开展苹果根系构型特征和发育动态的数学和计算机模拟, 揭示根系构型与根系功能的关系, 分析根系构型在根系固土保土中的作用, 探讨根型构建和形成的生理和分子机制。

此外, 在进行苹果幼苗和幼树根系构型研究的基础上, 开展苹果成年大树的根系构型研究, 监控根系构型的形成动态及其与土壤环境的关系, 并结合地上部生长发育以及产量和品质形成特点, 对不同砧木和不同土壤条件下的苹果根系构型进行系统分析和科学评价, 为寻找、设计和塑造“理想的根系构型”进而促进果树生长发育提供科学依据。

References

- Chapman N, Whalley W R, Lindsey K, Miller A J. 2011. Water supply and not nitrate concentration determines primary root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 34 (10): 1630 - 1638.
- Chen Li-hua, Yu Xin-xiao, Song Wei-feng, Liu Xiu-ping. 2008. Mechanisms of soil-reinforcement by forest roots. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 陈丽华, 余新晓, 宋维峰, 刘秀萍. 2008. 林木根系固土力学机制. 北京: 科学出版社.
- Correa-Aragunde N, Graziano M, Lamattina L. 2004. Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato. *Planta*, 218: 900 - 905.

- Fan Wei-guo. 2006. Study on classification, uptake-characteristics and regulation of root architecture in apple stock [Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 范伟国. 2006. 苹果砧木根构型的分类、吸收特性及其调控研究 [博士学位]. 泰安: 山东农业大学.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2006. Root system architecture and the relations to nutritional status and plant growth hormone in fruit trees. *Journal of Fruit Science*, 23 (4): 322 - 325. (in Chinese)
- 范伟国, 杨洪强. 2006. 果树根构型及其与营养和激素的关系. *果树学报*, 23 (4): 587 - 592.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2007. Nutrient deficiency affects root architecture of young seedlings of *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. under conditions of artificial medium cultivation. *Agricultural Sciences in China*, 6 (3): 296 - 303.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2008a. Bioregulator effects on the root architecture of *Malus hupehensis* under different phosphate conditions. *Acta Horticulturae*, 774: 195 - 202.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2008b. Root architecture of apple trees under different soil conditions. *Acta Horticulturae*, 767: 417 - 422.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2009a. Effects of different medium on growth, root morphology and nutrients uptake of *Malus hupehensis*. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 15 (4): 936 - 941.
- 范伟国, 杨洪强. 2009a. 不同基质对平邑甜茶幼树生长、根系形态及营养吸收的影响. *植物营养与肥料学报*, 15 (4): 936 - 941.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang. 2009b. Regulation of container types on growth, root architecture and nutrients uptake of seedling in *Malus hupehensis* (Pamp) Rehd. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (4): 559 - 564. (in Chinese)
- 范伟国, 杨洪强. 2009b. 平邑甜茶幼苗生长、根构型及吸收特性的容器调控. *园艺学报*, 36 (4): 559 - 564.
- Fan W, Yang H. 2011. Effect of soil type on root architecture and nutrient uptake by roots of young apple rootstocks. *Acta Horticulturae*, 903: 885 - 888.
- Fan Wei-guo, Yang Hong-qiang, Han Xiao-jiao. 2007. Changes of root architecture and phosphorus uptake by roots of *Malus hupehensis* Rehd. under the condition of phosphorus-deficiency. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (6): 1341 - 1346. (in Chinese)
- 范伟国, 杨洪强, 韩小娇. 2007. 低磷胁迫下平邑甜茶根构型与磷吸收特性的变化. *园艺学报*, 34 (6): 1341 - 1346.
- Galvan-Ampudia C S, Testerink C. 2011. Salt stress signals shape the plant root. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (3): 296 - 302.
- Gao H J, Yang H Q. 2011. Nitric oxide effect on root architecture development in *Malus* seedlings. *Plant Soil Environ*, 57 (9): 418 - 422.
- Gao Hua-jun, Yang Hong-qiang, Zhang Wei. 2008. Effects of nitric oxide on lateral root formation induced by IBA in *Malus hupehensis* Rehd. seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (2): 157 - 162. (in Chinese)
- 高华君, 杨洪强, 张伟. 2008. 一氧化氮在吲哚丁酸诱导平邑甜茶幼苗侧根形成中的作用. *园艺学报*, 35 (2): 157 - 162.
- Han X J, Yang H Q, Duan K X, Zhang X R, Zhao H Z, You S Z, Jiang Q Q. 2009. Sodium nitroprusside promotes multiplication and regeneration of *Malus hupehensis* in vitro plantlets. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 96: 29 - 34.
- Henry A, Kleinman P, Lynch J. 2009. Phosphorus runoff from a phosphorus deficient soil under common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and soybean (*Glycine max* L.) genotypes with contrasting root architecture. *Plant and Soil*, 317: 1 - 16.
- Huang Hai, Lin Yan, Xue Guang-rong. 1986. Studies of root vault method and random sample method on observation of fruit root activities. *Journal of Fruit Science*, 2: 27 - 30. (in Chinese)
- 黄海, 林衍, 薛光荣. 1986. 关于观察果树根系活动的根窖法和随机取样法的研究. *果树科学*, 2: 27 - 30.
- Luo Xin-shu. 1960. The effects of deep turning up tree holes on root system and top growth of young apple trees. *China Fruits*, 1: 25 - 30. (in Chinese)
- 罗新书. 1960. 深翻树穴对苹果幼树根系和地上部生长的影响. *中国果树*, 1: 25 - 30.
- Lü De-gui, Qin Si-jun. 2011. Biology of cherry roots. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 吕德国, 秦嗣军. 2011. 樱桃根系生物学. 北京: 科学出版社.
- Osmont K S, Sibout R, Hardtke C S. 2007. Hidden branches: Developments in root system architecture. *Annual Review of Plant Biology*, 58: 93 - 113.
- Pacheco-Villalobos D, Hardtke C S. 2012. Natural genetic variation of root system architecture from *Arabidopsis* to *Brachypodium*: Towards adaptive value. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 367 (1595): 1552 - 1558.
- Qiao Hai-tao, Yang Hong-qiang, Shen Wei-bao, Jiang Qian-qian, You Shu-zhen, Zhang Long, Ran Kun. 2010. Responses of root morphology and

- architecture in *Malus hupehensis* seedlings to cadmium chloride. *Scientia Silvae Sinicae*, 46 (1): 56 – 60. (in Chinese)
- 乔海涛, 杨洪强, 申为宝, 姜倩倩, 由淑贞, 张 龙, 冉 昆. 2010. 平邑甜茶根系形态构型对氯化镉处理的响应. *林业科学*, 46 (1): 56 – 60.
- Qiao Hai-tao, Yang Hong-qiang, Shen Wei-bao, Jiang Qian-qian, You Shu-zhen, Zhang Long, Ran Kun, Zhang Xin-rong. 2009. Effect of nitrogen-deficient and iron-deficient on root architecture of young seedlings of *Malus hupehensis* Rehd. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (3): 321 – 326. (in Chinese)
- 乔海涛, 杨洪强, 申为宝, 姜倩倩, 由淑贞, 张 龙, 冉 昆, 张鑫荣. 2009. 缺氮和缺铁对平邑甜茶幼苗根系构型的影响. *园艺学报*, 36 (3): 321 – 326.
- Qu Zhe-zhou, Han Qi-qian. 1983. Studies on the relationship between root and top growth of apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 10 (1): 25 – 32. (in Chinese)
- 曲泽洲, 韩其谦. 1983. 苹果根系生长与地上部生长的相互关系. *园艺学报*, 10 (1): 25 – 32.
- Sato A, Miura K. 2011. Root architecture remodeling induced by phosphate starvation. *Plant Signal Behav*, 6 (8): 1122 – 1126.
- Shen Jun. 1956. Roots and its research methods on fruit trees. *Journal of Beijing Agricultural University*, 2 (2): 1 – 14. (in Chinese)
- 沈 隽. 1956. 果树植物的根系及其研究方法. *北京农业大学学报*, 2 (2): 1 – 14.
- Shen Jun, Wei Zhen-dong. 1963. Root development of young apple trees planted on contour ridges. *Acta Horticulturae Sinica*, 2 (3): 237 – 250. (in Chinese)
- 沈 隽, 魏振东. 1963. 在等高撩壕条件下幼年苹果树根系的分布. *园艺学报*, 2 (3): 237 – 250.
- Shen Li-xia, Feng Li-guo, Shu Huai-rui. 2009. Effect of soil compaction on root characters and nitrogen metabolism of potted seedlings of Pingyitiancha (*Malus hupehensis*). *Journal of Fruit Science*, 26 (5): 593 – 596. (in Chinese)
- 生利霞, 冯立国, 束怀瑞. 2009. 不同土壤紧实度对平邑甜茶根系特征及氮代谢的影响. *果树学报*, 26 (5): 593 – 596.
- Teaching and Research Group of Fruit-culture of Shandong Agricultural College. 1959. Studies on fruit roots. *Journal of Shandong Agricultural College*, 33 – 44. (in Chinese)
- 山东农学院果树栽培教研组. 1959. 果树根系研究. *山东农学院学报*, 33 – 44.
- Wang Jin-hua, Liu Fei, Fu Chun-xia, Zhang Hong-yi, Wang Yan-an. 2012. Effects of zinc deficiency stress on the root architecture and zinc accumulation of the different apple rootstocks. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (4): 613 – 620. (in Chinese)
- 王金花, 刘 飞, 付春霞, 张洪毅, 王衍安. 2012. 缺锌胁迫对苹果砧木幼苗形态及其锌积累的影响. *园艺学报*, 39 (4): 613 – 620.
- Yan Xiao-long. 2007. *Biology of roots: Theory and application*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 严小龙. 2007. 根系生物学: 原理与应用. 北京: 科学出版社.
- Yang H Q, Duan K X, Zhang W. 2008. Biology and physiology of *Malus hupehensis* for the apogamic plant resource. *Acta Horticulturae*, 769: 441 – 447.
- Yang Hong-qiang, Huang Tian-dong, Shu Huai-rui. 1995. Effects of 2,4-D on root formation and submicrostructure of new roots of apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 22 (1): 88 – 91. (in Chinese)
- 杨洪强, 黄天栋, 束怀瑞. 1995. 2,4-D 对苹果新根发生及其超微结构的影响. *园艺学报*, 22 (1): 88 – 91.
- Yang Hong-qiang, Jie Yu-ling. 1997. Studies of individual difference in seedlings of apple rootstock. *Journal of Shandong Agricultural University*, 28 (4): 487 – 491. (in Chinese)
- 杨洪强, 接玉玲. 1997. 苹果砧木实生苗根系个体差异研究. *山东农业大学学报*, 28 (4): 487 – 491.
- Yang Hong-qiang, Shu Huai-rui. 2007. *Studies on apple roots*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 杨洪强, 束怀瑞. 2007. 苹果根系研究. 北京: 科学出版社.