综 述 Reviews

植物地下部与地上部远端相互调控研究进展

满欣雨[1], 郭亚蓉[1], 葛红娟[2], 沙广利[2], 张世忠[1,*]

[1]山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

[2]青岛市农业科学研究院, 山东青岛266100

摘要: 植物作为一个有机整体, 已进化出复杂的机制来协调地下部与地上部的生长与发育, 以应对环境的变化。本文从地下部与地上部之间远端调控的物质交换、信号传导、应用调控三方面综述了近年来的最新进展, 以期对地下部与地上部远端相互调控机制有深入的了解, 为植物生产过程的调控提供思路。

关键词: 植物; 地下部; 地上部; 调控

植物体由多种组织器官构成, 在整个生长发育过程中, 各部分既有精细的分工又有密切的联系, 既相互协调又相互制约, 形成统一的有机整体。地下部作为植物体重要组成部分, 是植物吸收水分和矿质元素的主要器官, 还是植物体内多种激素、有机酸和氨基酸合成的重要场所, 同时地上部为地下部提供光合产物以确保根系功能的正常运行(Gartner 1995)。地下部与地上部之间的相互调控能够满足远端器官的即时需求, 以优化其资源供应, 同时避免资源的过度分配。植物体内有专门的维管束组织——木质部和韧皮部, 用来运输水、矿质营养、激素以及各种信号分子, 以介导地下部与地上部远端相互调控通路, 从而有效调控植物生长发育, 响应环境胁迫(Hermans等2006), 如图1所示。目前, 在地下部与地上部关系方面前人已做了大量研究, 菊花(*Chrysanthemum morifolium*) (吴盼婷等2017)、甘蔗(*Saccharum officinarum*) (赵丽萍等2015)、水稻(*Oryza sativa*) (梁永书等2011)等植物的根系性状, 部分和地上部形态指标之间呈显著正相关, 与叶片化学成分、生理指标之间也呈现一定的相关关系。一般认为, 地下部和地上部生长是通过地上部合成的光合产物与地下部吸收的水以及矿质营养的分配来调节的, 即一个器官物质的相对增加受另一器官的供给控制(Hermans等2006), 被称作“功能平衡模型”(Poorter等2012)。

植物的生长和生产力在很大程度上取决于土壤中水分、矿质营养以及光合产物的有效性。长距离信号传导对植物正常生长发育及响应环境胁迫是至关重要的。根冠比(root-shoot ratio, *R*/*S*)通常用于描述地下部分和地上部分之间的生物量分配, 确定影响*R*/*S*的关键因素并解释*R*/*S*与环境因素之间的关系对于生物学及生态学研究十分重要。此外, 根域限制通过将果树的根系限制在一定容积内, 控制根系生长, 进而对地上部的营养生长以及生殖生长过程进行有效调控, 现已成为果树栽培领域一项应用前景广阔的新技术。本文对地下部与地上部之间的物质交换、信号传导两方面进行总结, 还对两者远端相互调控的实际应用进行了介绍, 通过对地下部与地上部远端相互调控机制的了解, 有效利用各种资源对植物进行管理, 合理调控植物生长发育, 响应环境胁迫, 以达到高产稳产优质的生产目的。

1 地下部与地上部之间的物质交换

资源(水分、矿质营养以及光合产物)由于在空间及时间上的不均匀分布, 对植物的生长发育造成了一定的影响。植物通过地下部与地上部远端相互调控来感知资源变化, 以优化植物生长及生物量分配。

1.1 水分

在植物体内, 地下部压力与蒸腾流量作为正压力, 迫使水分沿木质部向地上部方向流动。植物的生长发育、生产力受地下部水分供应的控制, 其改变可能会引起地上部蛋白质组发生重大变化

收稿 2018-03-26 **修定** 2018-06-02

资助 国家自然科学基金(31772254和31401822)。

* 通讯作者(shizhong@sdau.edu.cn)。

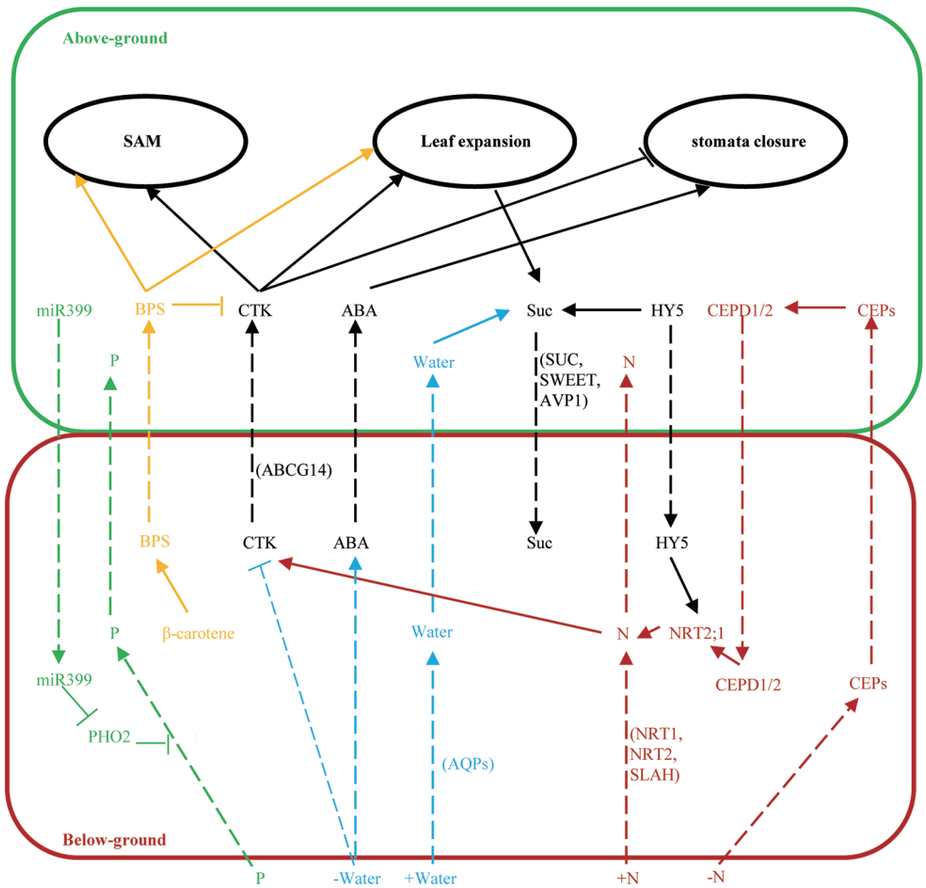

图1 植物地下部与地上部远端相互调控网络局部示意图

Fig.1 Local map of distal control network between below- and above-ground of plants

箭头代表网络中一种元素对另一种元素的正调控作用, T形线代表网络中一种元素对另一种元素的负调控作用, 虚线部分代表元素从一个部分转移至另一个部分。涉及细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)、蔗糖(Suc)以及ELONGATED HYPOCOTYL 5 (HY5)信号分子的远端相互调控通路, 用黑色表示; bypass1 (bps)信号通路用橙色表示; 水分(water)、氮元素(N)、磷元素(P)运输途径分别用蓝色、红色、绿色表示。SAM: 顶端分生组织; Leaf expansion: 展叶; Stomata closure: 气孔闭合; miR399: MicroRNA399; PHO2: phosphate deficient 2; β-carotene: β-胡萝卜素; ABCG14: *Arabidopsis* ATP-binding cassette transporter subfamily G14; AQPs: 水通道蛋白; SUC: 蔗糖转运蛋白; SWEET: Sugars Will Eventually be Exported Transporters; AVP1: 质子泵焦磷酸酶; NPT: 硝酸转运蛋白; SLAH: 慢阴离子通道蛋白; CEP: C-TERMINALLY ENCODED PEPTIDE; CEPD: CEP DOWNSTREAM。

(Mirzaei等2014), 而蒸腾作用、CO_2和O_2的气体交换主要通过地上部叶表皮保卫细胞形成的气孔孔径来调节(Hetherington和Woodward 2003)。水沿具有阻力(R)的水力回路在根、茎和冠层水平上的水流运动称为土壤-植物-大气连续体(soil-plant-atmosphere continuum, SPAC) (Suku等2014)。水力传导率(L_{pr})量化了植物地下部到地上部水分运输的效率, 给定一个水势梯度($\Delta\Psi$), 水流量增减(J_v)反映出水力沿着液压回路传导的变化(L_o)。在这个模型中, 植物根据地上部对水分的需求, 来调整地下部的水分供应, 以满足蒸腾和固碳作用; 除此之外, 植物还必须确保当地上部受到损害时, 过量的水分不会被地下部吸收(Meng等2016)。目前越来越多的研究表明水通道蛋白(aquaporin, AQP)参与调控地下部水力传导过程, 进而对地上部植株耐受性、导水率以及恢复能力进行调节(Chaumontn和Tyerma 2014)。

在植物体内, 水通道蛋白参与维持从地下部到地上部的水分运输以及细胞内稳态, 其中质膜内禀蛋白(plasma membrane intrinsic protein, PIP)

以及液泡内禀蛋白(tonoplast intrinsic proteins, TIP)的功能最为显著(Olaetxea等2015)。Sakurai-Ishikawa等(2011)研究表明, 当水稻生长环境相对湿度由90%骤降至45%时, 地下部*OsPIP2;4*和*OsPIP2;5*基因表达水平迅速提高。AQPs表达量的增加与地上部蒸腾速率以及地下部吸水量的增加同时发生。而除去地上部导致地下部所有*PIP1*和部分*PIP2*的表达迅速下降, 木质部张力在这一过程中起着一定的作用(Vandeleur等2014)。AQP活性的这种快速变化可能是由于水孔通道转录后修饰所致, 从而改变细胞膜的通透性(Maurel等2008)。此外, PIP1水通道蛋白能够与PIP2结合形成异源四聚体, 以增强水分转运活性(Zelazny等2007)。有些研究认为, 水通道蛋白介导的根系水力学修饰在调节水分流动方面起着重要作用, 但在干旱胁迫中的作用较小, 可能是由于脱落酸(abscisic acid, ABA)等其他信号控制了水分流动(Perrone等2012), 这也意味着, 不同的研究对AQPs过度表达的反应不同, 即植物品种、基因型和功能群之间的耐旱性机制不同。

1.2 矿质营养

植物在生长发育过程中, 通过长距离输送地下部吸收的矿质营养来满足地上部营养需求的能力是至关重要的。氮(N)作为植物正常生命活动的必需元素之一, 也是作物产量的主要限制因素(Vidal和Gutiérrez 2008)。高等植物中氮素通常来源于硝酸盐或者铵盐, 再将其同化成氨基酸, 然而硝酸盐在土壤中的分布相当不均(Robertson和Vitousek 2009)。*R*/*S*因土壤中无机氮的有效性以及植物氮素状况而异(Ågren和Franklin 2003), 因此, 植物进化出复杂的信号传导与运输过程, 以适应环境变化是必不可少的(Ruffel等2011)。在硝酸盐供给地下部20 min后, 地上部约300个基因表达发生改变, 表明硝酸盐信号发生于地下部硝酸盐同化之前(Castaings等2011)。此外, 韧皮部硝酸盐的运输确保了硝酸盐迁移至地上部库组织(Krapp等2014)。因而, 无论是硝酸盐还是其代谢物, 都可以作为长距离的系统信号, 指示并调节地下部的反应。

现阶段, 植物已形成复杂的策略, 能够有效调控硝酸盐运输, 以应对外界硝酸盐供应的波动。其中, 质膜定位转运蛋白(plasma membrane-localized transport proteins)在调节地下部氮素吸收、地下部-地上部转运等方面都起着极其重要的作用(Fan等2017)。对于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)来说, 硝酸盐的吸收、转运及分配由4组蛋白质家族来完成(Krapp等2014), 其中NPF (nitrate transporter1/peptide transporter, NRT1/PTR)家族所包含基因成员最多。NRT1.1、NRT2.1转运蛋白对于硝酸盐吸收是必需的(Leblanc等2013), 其中NRT1.1在拟南芥地下部-地上部硝酸盐转运中起到双向转运的作用(Léran等2013)。最近在拟南芥中的研究表明, 地上部硝酸盐木质部-韧皮部的转移由NPF1.2/NRT1.11和NPF1.1/NRT1.12介导, 当硝酸盐水平较高时, 转运蛋白促进地上部生长(Hsu和Tsay 2013)。在盐胁迫条件下, NPF2.3于根中柱鞘细胞内表达, 用以维持硝酸盐的转运(Taochy等2015)。在拟南芥中, ammonium transporters 2;1 (AMT2;1)也作用于铵盐的地下部-地上部转运, 主要取决于响应植物营养状态以及局部铵盐浓度的细胞特异性表达(Giehl等2017); 除此之外, 慢阴离子通道蛋白(slow anion channels, SLAC/SLAH)在硝酸盐转运过程中也起着十分关键的作用, 其中, SLAC1和SLAH3介导保卫细胞中氯离子以及硝酸盐的转运, 而SLAH1、SLAH2和SLAH3参与地下部硝酸盐、氯化物的吸收, 阴离子向地上部转运等过程(Hedrich和Geiger 2017)。而豆科植物通过与根瘤菌建立共生关系来获取大气中的无机氮, 最终形成尿囊素和尿囊酸, 它们也是氮从根瘤到地上部的主要远距离运输形式(Smith和Atkins 2002)。根瘤氮转运过程是提高大气固氮和根瘤功能、改善豆科植物地上部营养和种子发育的关键步骤(Carter和Tegeder 2016), 抑制根瘤中ureide permease 1-1 (UPS1-1)与ureide permease 1-2 (UPS1-2)转运蛋白的表达导致脲类化合物的积累, 减少了对地上部和地下部的氮分配(Collier和Tegeder 2012)。

对于其他矿质元素来说, 参与植物远端相互调控的策略与N相类似, 比如nodulin 26-like intrinsic proteins 3;1 (NIP3;1)参与拟南芥对亚砷酸盐的吸收和根冠转运, 可能是一种被动的双向亚砷酸盐转运体(Xu等2015); 在锌(Zn)缺乏条件下, 大麦(*Hordeum vulgare*)中的ZRT/IRT-like protein (ZIP)表达增强, 促使Zn吸收及根冠间易位速度加快(Tiong等2015); 无论施钾(K)水平如何, 水稻中

high-affinity K^+ transporters 1 (HAK1)的敲除都降低了K的转运率, 降低了K从根到芽的易位率(Chen等2015); 在天蓝遏蓝菜(*Noccaea caerulescens*)中, natural resistance-associated macrophage proteins 1 (Nramp1)参与镉(Cd)流入内胚层质膜的过程, 在Cd进入中柱以及地下部-地上部转运中起着关键作用(Milner等2014)。

1.3 光合产物

蔗糖作为高等植物中主要的光合产物, 通过韧皮部从地上部向地下部进行长距离转运, 促进了地下部细胞生长及资源储存, 是植物生长的主要决定因素之一。在生长环境发生改变的情况下, 地下部对碳源的需求量也随之变化, 光合产物重新分配, 形成新的源-汇平衡, 该过程受膜糖转运蛋白特异性活性的调控(Lemoine等2013)。一些Sugars Will Eventually be Exported Transporters (SWEET)蛋白, 对应单糖及二糖促进剂, 被认为是参与蔗糖向质外体流出的转运体, 比如AWEET11、AWEET12 (Chen等2012; Patil等2015); 随后, 蔗糖在质子动力驱动下通过蔗糖转运蛋白(sucrose transporter或sucrose carrier, SUT或SUC)进入筛管-伴胞复合体(sieve element–companion cell complex, SE-CC) (Lalonde等2004)。可以说, 蔗糖转运蛋白在韧皮部的装载, 韧皮部转运过程中蔗糖的回收、吸收, 以及细胞胞内转运等过程中都起着必不可少的作用(Kühn和Grof 2010; Lemoine等2013)。在水分亏缺期间, 植物通过向根系分配相对较多的碳来保持根系的活性, 响应生长限制, 部分SUC转运体在其中起关键作用(Durand等2016)。目前许多蔗糖转运蛋白基因的表达已在拟南芥根部被检测, 如*SUC2* (Stadler和Sauer 2015)、*SUC1* (Sivitz等2008)、*SUC4* (Schneider等2012)。伴胞中*SUT*基因的过量表达, 增加了碳在地下部的分配, 被认为是一种提高植物生产力的策略(Braun等2014)。而质子泵焦磷酸酶(*Arabidopsis* Type I Proton-Pumping Pyrophosphatase, AVP1)定位于SE-CC复合体的质膜上, 其活性对于维持韧皮部功能所需的焦磷酸稳态至关重要, 对生物量积累、韧皮部装载以及长距离运输等过程都有一定的影响(Khadilkar等2016)。除SWEET蛋白、蔗糖转运蛋白以外, 光合产物由地上部至地下部的长距离运输还涉及许多复杂的机制, 比如14-3-3蛋白General Regulatory Factors 9 (GRF9)将更多的碳从地上部转运至地下部, 促进根系生长区的质子分泌, 对轻度水分胁迫作出响应(He等2015); 水稻中*QUASIMODO2* (*QUA2*)基因促使韧皮部细胞壁果胶多糖高度甲酯化, 确保茎秆中蔗糖的长距离运输过程正常运行(Xu等2017)。

2 地下部与地上部之间的信号传导

信号传递机制对所有生物都是必不可少的。在植物中, 地下部与地上部远端相互调控信号通路能够对其生长发育进行调控, 还能协调各种生理响应。各种信号分子将有关环境和内源变化的信息传递给远距离组织, 确保植物能够整合在整个植物水平上的反应, 以优化生长和发育, 实现生物平衡。

2.1 激素

环境信号通过改变激素浓度来调节植物对生长条件的反应, 从而调控地上部与地下部之间的同化物分配(Hartig和Beck 2006)。激素变化不仅影响植物适应性响应, 还影响植物的正常生长, 从而影响生产力。可以说, 植物激素是控制地下部与地上部远端相互调控的主要组成部分。

一般来说, ABA在植物响应干旱胁迫的地下部与地上部远端相互调控信号通路中发挥着重要作用(Jiang和Hartung 2008)。ABA作为叶片气孔导度的主要调节因子, 在水分胁迫下, 地下部ABA含量增加, 通过木质部运输至地上部, 调节气孔关闭, 参与调节水分胁迫的适应性反应(de Ollas和Dodd 2016; Schachtman和Goodger 2008)。地上部pH梯度对ABA信号强度的调控可能起一定的作用(Li等2011)。此外, 地上部生成的ABA在水分充足的条件下也可以输送至地下部, 对地下部ABA水平具有重大影响(McAdam等2016)。但对一些木本植物的研究表明, ABA在地下部与地上部远端相互调控信号通路中可能不起关键作用(Heilmeier等2007; Jia和Zhang 2008)。除ABA外, 其他激素也在地下部与地上部远端相互调控信号通路中起着非常重要的作用。涉及地下部-地上部信息交流基因(*Root-to-Shoot responsive*, *RtS*)与茉莉酸(jasmonic acid, JA)、乙烯(ethylene, ET)的生成有关(Hasegawa等2011)。此外, ET前体1-氨基环丙烷-1-羧酸酯(1-aminocy-

clopropane-1-carboxylate, ACC)、赤霉素(gibberellin, GA)也参与了干旱胁迫下的地下部与地上部之间的信号传递, 能够调节气孔导度(Bailey-Serres和Voesenek 2008)。内源性GA水平还对*R*/*S*造成一定的影响(Tanimoto 2012)。地下部独脚金内酯(strigolactone, SL)合成的减少可能作为一个系统信号, 与ABA转运无关, 使植物更好地适应干旱胁迫(Visentin等2016)。在生物胁迫下, 地下部JA能够对地上部JA以及ABA水平进行局部调节, 而地上部JA可以影响两者之间的碳分配(Fragoso等2014; Meldau等2015)。地下部细胞分裂素(cytokinin, CTK)的合成改变了地上部的激素和离子状态(Ghanem等2011), 其中, *Arabidopsis ATP-binding cassette transporter subfamily G14* (*ABCG14*)对CTK地下部-地上部转运是必需的(Ko等2014)。CLE-ROOT SIGNAL 1-HYPERNODULATION ABERRANT ROOT FORMATION 1 (CLE-RS1/2-HAR1)信号能够激活地上部CTK的产生, 进而抑制地下部根瘤的发育, *isopentenyl transferase 3* (*IPT3*)参与其中, 其以一种HAR1依赖的方式被激活(Sasaki等2014)。CTK似乎能够将各种环境信号整合到一起, 从而对地上部生长进行调控(Schaz等2014)。地上部*CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1* (*COP1*)通过控制生长素(auxin, IAA)流出载体基因*PIN-FORMED1* (*PIN1*)的转录来调控地上部-地下部IAA转运(Sassi等2012)。

植物激素除了自身具有调节作用外, 还能够有效调控水分及矿质营养的运输。在水稻中, 水杨酸(salicylic acid, SA)通过减少砷(As)从地下部至地上部的运输来控制其毒性(Singh等2015); ET正调节果胶含量以及*phosphate transporters 2* (*PT2*)的表达, 通过促进细胞壁上磷(P)的增溶及其向地上部的转运来减少地下部P含量(Zhu等2016)。IAA参与地上部-地下部铁(Fe)胁迫生理响应表达的调控反应(Bacaicoa等2011)。此外, ABA能够通过促进地下部Fe的再利用以及地下部-地上部转运来缓解缺铁现象(Lei等2014)。植物激素还与水通道蛋白的调节有关, 在控制导水率的远距离信号中起着关键作用。在拟南芥中, 外源施加IAA可以抑制水通道蛋白的活性还有根系、细胞的导水率(Péret等2012)。在小麦(*Triticum aestivum*)中ABA从韧皮部转运至地下部, 再通过水通道蛋白来提高根系导水率, 以满足蒸腾需求(Kudoyarova等2011)。

2.2 其他信号分子

信号分子对于地下部与地上部远端相互调控信号通路也是必不可少的。ELONGATED HYPOCOTYL 5 (HY5)作为地上部-地下部移动信号, 通过激活*NRT2;1*促进地下部氮素吸收, 同时在地上部参与碳同化与转运, 在不同的光通量下起到维持地上部光合碳固定与地下部无机氮吸收之间的平衡(Chen等2016), 除此之外, HY5还将多种植物激素与环境信号输入整合在一起, 进而控制植物的生长和发育(Catalá等2011; Xu等2014)。活性氧(reactive oxygen species, ROS)依赖的盐胁迫信号对控制地下部到地上部Na^+的传递是不可或缺的, 水稻转录因子SALT-RESPONSIVE ERF1 (SERF1)在短期盐胁迫下影响ROS相关代谢物和转录物的积累, 与ABA无关(Schmidt等2014)。目前一种地下部与地上部远端相互调控信号传导中起作用的新途径于拟南芥*bypass1* (*bps1*)突变体中被发现, *bps1*突变体在萌发后不久, 在地下部合成的某种化合物转运至地上部, 使地上部生长停滞, 我们称之为*bps*信号(Kang等2008)。遗传分析显示, *bps*信号的合成跨越地下部多种细胞类型, 还需要完整的类胡萝卜素生物合成途径以及活跃的根系(Van Norman等2011; Van Norman和Sieburth 2007)。*bps*基因家族成员都具有阻止相同*bps*信号异位合成的作用, *bps1*突变体表现出越来越严重的发育缺陷(Lee和Sieburth 2012)。*bps*信号通路具有远距离调节CTK信号以及改变基因表达的潜力, 独立于IAA信号途径(Lee和Sieburth 2012; Lee等2016)。Cyclophilin1 (SlCyp1)蛋白通过韧皮部从地上部到地下部的长距离转运, 引起木质部形态、侧根发育、*R*/*S*的变化(Spiegelman等2015)。除此之外, SlCyp1蛋白的部分沉默还导致光合速率以及蒸腾速率的降低, 而这些过程主要是通过激活IAA介导的发育程序来实现的(Spiegelman等2015)。

此外, 一些多肽在地下部与地上部远端相互调控通路中也起着关键的作用。在拟南芥中, C-TERMINALLY ENCODED PEPTIDE (CEP)作为一类长距离信号分子, 将由N饥饿引起的信号从地下部传递至地上部(Okamoto等2016; Tabata等2014), 诱导合成韧皮部特异性多肽CEP DOWN-

STREAM 1 (CEPD1)和CEPD2转运至地下部, 上调硝酸盐转运基因*NRT2.1*的表达, 以满足植物生长需求(Ohkubo等2017)。Nakaminami等(2018)研究还表明小肽C-terminal peptide fragment (AtPep3)在植物盐胁迫耐受以及免疫响应中起到了十分重要的作用。在植物中, 根瘤、侧根等侧生器官的发育受地下部与地上部远端相互调控通路的影响。当豆科植物被根瘤菌侵染后, 通过CLAVATA3/EMBRYO SURROUNDING REGION (CLE)肽与富含亮氨酸重复受体蛋白激酶(leucine-rich repeat receptor-like kinase, LRR-RLK)的相互作用实现结瘤的自动调节过程(autoregulation of nodulation, AON), 抑制过多结节的形成(Okamoto等2013)。除此之外, 最近的研究表明CLAVATA3/EMBRYO-SURROUNDING REGION-RELATED 25 (CLE25)肽通过维管组织将缺水信号由地下部传递至地上部, 与BARELY ANY MERISTEM (BAM)受体结合, 进而调控ABA的生物合成, 诱导气孔闭合, 以响应植物干旱胁迫(Takahashi等2018)。

目前许多研究表明, 地上部-地下部长距离移动的小干扰RNA (small interfering RNA, siRNA)影响受体组织DNA甲基化, 这种现象称为“RNA介导的DNA甲基化作用(RNA-directed DNA methylation, RdDM)” (Furuta等2012; Molnar等2010)。24 nt siRNAs在地上部生成后, 可进入根分生组织, 在根部诱导RdDM转基因产生(Melnyk等2011)。从地上部到地下部移动的23和24 nt小RNA(small RNAs, sRNAs)调控根中数千个甲基化位点(Lewsey等2016), 通过嫁接重组在个体基因组位点对sRNA和DNA丰度的特异性组合确定了6类互作的基因组位点(Lewsey等2016), 这些直接或间接地受地上部-地下部siRNA靶向的基因组位点被不同的组蛋白修饰(Tamiru等2018)。微小RNA (microRNAs, miRNAs)是一类由20~25个核苷酸组成的内源性小RNA, 经非编码双链RNA前体加工获得(Voinnet 2009)。miRNAs几乎参与了植物体内所有的生理过程, 不仅能够调控植物正常生长发育, 还对各种生物和非生物胁迫作出响应(Chiou 2007)。microRNA399作为一种长距离信号分子, 从地上部转运至地下部, 抑制根中*PHOSPHATE 2* (*PHO2*)的表达, 以维持植物中P元素的稳态(Hsieh等2009)。miR395通过靶向两类基因*ATP sulfurylases* (*APS*)以及*sulfate transporter 2;1* (*SULTR2;1*)来调节硫酸盐的积累与分配(Kawashima等2009; Liang等2010)。此外, miRNA还参与地下部维管束的形成(Muraro等2014)。

3 地下部与地上部之间的应用调控

地下部、地上部的生物量以及*R*/*S*是估算陆地碳储量和生物量分配机制的核心参数(Mokany等2006)。准确评估*R*/*S*对于了解植物对人类活动强度的适应能力和生存策略具有重要意义。地上部与地下部之间生物量的分配不仅影响单株植物的生长发育, 而且影响植被结构与功能, 从而影响生态系统和生物地球化学循环的总体功能(Litton等2007)。增加地上部生物量可能意味着对光更激烈的竞争, 而较高比例的*R*/*S*则意味着对土壤养分的竞争加剧(Kiær和Weiner 2013; Zhou等2014)。植物干物质在地上、地下部分的分配过程十分复杂, 它受到植物种类、年龄以及气候条件等诸多因素的调控(耿浩林等2008)。因而, 目前植物生物量分配策略仍存在着巨大争议, 主要由最优分配和等距分配假说来解释。最优分配假说是指植物通过在不同器官间分配生物量来获取水、养分和光, 从而最大限度地提高其生长速度, 对外界环境变化作出反应(McCarthy和Enquist 2007; Forsyth等2013), 目前的研究表明单株植物的*R*/*S*也受环境因素的影响(Ledo等2017); 而等距分配假说是在不考虑植物种类或群落类型差异的情况下, 用等距的方法预测地上部与地下部的净初级生产力之比(Eshel和Grünzweig 2013; Peng和Yang 2016)。在农业生产中, 不同农艺措施对*R*/*S*均有不同程度的影响。羊草(*Leymus chinensis*)的*R*/*S*受N、P添加的共同影响, N、P添加促进了羊草生物量向地上部分的分配, 其中N添加主要影响草的地上生物量以及总生物量, 羊草的地上生物量明显提高, 相比地上性状, 羊草的地下性状受P添加的影响更多, P添加促使羊草的地下生物量显著降低(詹书侠等2016)。同样地, 对南瓜(*Cucurbita moschata*)施用氮肥后, 南瓜幼苗地上部分生物量明显增多, 而地下部生物量较对照而言却显著降低, 导致*R*/*S*下降(杨鹏鸣和周修任2010)。水氮通过调控地上地下干物质分

配进而影响作物产量和水分利用效率, 在水分胁迫下, 增施氮肥会降低*R*/*S*, 更有利于地上干物质积累以及经济产量形成。田间试验和桶栽试验均表明, 冬小麦*R*/*S*与水分利用效率呈负相关, *R*/*S*大不利于地上部分干物质的积累及作物产量的形成, 致使水分利用效率降低(Ma等2010; 王艳哲等2013)。

传统果树栽培学秉持“根深树大” “深耕多肥”的观念, 但这种传统的栽培技术为了培养高大强壮的树体, 往往过分强求树形的重修剪, 最终会导致幼树徒长、成花少、产量低、品质差, 并且根系分布过于广, 施肥具有一定的盲目性, 还会出现“生长冗余”现象(王世平等2002), 此外还有研究表明根系过大可能会抑制地上部的生长(Landi等2007; 冯国忠2016)。近年来, 根域限制成为果树栽培技术领域一项应用前景广阔的新技术, 具有提高肥水利用率、增加果实品质和产量、便于调控树体生长、规避不良环境因素等优点(王志国2015)。作为一种物理压力, 人为地将根系限定在一定的空间或介质中, 通过限制地下部的生长来对地上部的营养生长以及生殖生长过程进行调控, 从而对果树的生长发育产生一定的影响(王世平等2002)。根域限制是一个复杂的过程, 限根作用直接限制了根系对水分和养分的吸收, 改变了根系构型, 还间接通过改变生理生化过程来影响果树的生长发育(Wang等2012)。目前已有的研究表明根域限制主要通过影响内源激素的调节以及碳氮代谢途径来控制果树的生长发育(Soto等2013; Yu等2012)。迄今为止, 根域限制技术仅仅在葡萄(*Vitis vinifera*)上研究较详细, 有具体系统的栽培模式并投入实际应用中(李燕和崔国忠2013; 王世平2015)。

4 结论与展望

植物作为一个有机的整体, 各部分既有精细的分工又有密切的联系, 既相互协调又相互制约, 现已进化出复杂的机制来协调地下部与地上部两个不同系统的生长和发展, 以应对环境的波动。本文对地下部与地上部远端相互调控机制进行总结, 包括物质交换与信号传导两部分, 还介绍了*R*/*S*的调节、限根栽培等实际应用。

植物根据地下部与地上部的相互调控来感知资源(水、矿质营养以及光合产物)的变化, 以优化植物生长及生物量分配; 长距离信号传导通路对于协调植物发育和环境响应至关重要, 激素、多肽、*bps*、小分子RNA等信号分子在其中起着十分重要的作用; *R*/*S*是估算陆地碳储量和生物量分配机制的核心参数, 准确评估*R*/*S*的影响因素及其与环境因素之间的关系对于生物学及生态学研究具有重要意义; 果树限根栽培通过控制根系的生长来调节地上部的营养生长和生殖生长过程, 是近年来果树栽培技术领域一项打破传统栽培观念、发展前景广阔的前瞻性新技术。

现阶段, 可一方面在理论研究上, 利用现有的生物信息学以及分子生物学技术, 深入探究植物地下部与地上部远端相互调控机制; 另一方面, 在应用上, 基于已有的研究成果, 有效地利用各种资源对植物进行管理, 合理调控生长发育, 为非生物胁迫条件下提高作物产量与品质提供新的策略, 以实现高产稳产优质的栽培目的。

参考文献(References)

Ågren GI, Franklin O (2003). Root: shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. Ann Bot, 92 (6): 795–800

Bacaicoa E, Mora V, Zamarreño AM, et al (2011). Auxin: a major player in the shoot-to-root regulation of root Fe-stress physiological responses to Fe deficiency in cucumber plants. Plant Physiol Bioch, 49 (5): 545–556

Bailey-Serres J, Voesenek LACJ (2008). Flooding stress: acclimations and genetic diversity. Annu Rev Plant Biol, 59: 313–339

Braun DM, Wang L, Ruan YL (2014). Understanding and manipulating sucrose phloem loading, unloading, metabolism, and signalling to enhance crop yield and food security. J Exp Bot, 65 (7): 1713–1735

Carter AM, Tegeder M (2016). Increasing nitrogen fixation and seed development in soybean requires complex adjustments of nodule nitrogen metabolism and partitioning processes. Curr Biol, 26 (15): 2044–2051

Castaings L, Marchive C, Meyer C, et al (2011). Nitrogen signalling in *Arabidopsis*: how to obtain insights into a complex signalling network. J Exp Bot, 62 (4): 1391–1397

Catalá R, Medina J, Salinas J (2011). Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 108 (39): 16475–16480

Chaumont F, Tyerman SD (2014). Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. Plant Physiol, 164 (4): 1600–1618

Chen G, Hu Q, Luo L, et al (2015). Rice potassium transporter

OsHAK1 is essential for maintaining potassium-mediated growth and functions in salt tolerance over low and high potassium concentration ranges. Plant Cell Environ, 38 (12): 2747–2765

Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, et al (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. Science, 335 (6065): 207

Chen X, Yao Q, Gao X, et al (2016). Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition. Curr Biol, 26 (5): 640–646

Chiou TJ (2007). The role of microRNAs in sensing nutrient stress. Plant Cell Environ, 30 (3): 323–332

Collier R, Tegeder M (2012). Soybean ureide transporters play a critical role in nodule development, function and nitrogen export. Plant J, 72 (3): 355–367

de Ollas C, Dodd IC (2016). Physiological impacts of ABA–JA interactions under water-limitation. Plant Mol Biol, 91 (6): 641–650

Durand M, Porcheron B, Hennion N, et al (2016). Water deficit enhances C export to the roots in *A. thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. Plant Physiol, 170 (3): 1460–1479

Eshel A, Grünzweig JM (2013). Root–shoot allometry of tropical forest trees determined in a large-scale aeroponic system. Ann Bot, 112 (2): 291–296

Fan X, Naz M, Fan X, et al (2017). Plant nitrate transporters: from gene function to application. J Exp Bot, 68 (10): 2463–2476

Feng G (2016). Regulatory effect of nitrogen on shoot and root growth of maize in three soils (dissertation). Changchun: Jilin Agricultural University (in Chinese with English abstract) [冯国忠(2016). 三种土壤类型上氮素对玉米地上部和根系生长的调控作用(学位论文). 长春: 吉林农业大学]

Fragoso V, Rothe E, Baldwin IT, et al (2014). Root jasmonic acid synthesis and perception regulate folivore-induced shoot metabolites and increase *Nicotiana attenuata* resistance. New Phytol, 202 (4): 1335–1345

Furuta K, Lichtenberger R, Helariutta Y (2012). The role of mobile small RNA species during root growth and development. Curr Opin Cell Biol, 24 (2): 211–216

Gartner BL (1995). Plant Stems: Physiology and Functional Morphology. Cambridge, Massachusetts: Academic Press

Geng HL, Wang YH, Wang FY, et al (2008). The dynamics of root-shoot ratio and its environmental effective factors of recovering *Leymus chinensis* steppe vegetation in Inner Mongolia. Acta Ecol Sin, 28 (10): 4629–4634 (in Chinese with English abstract) [耿浩林, 王玉辉, 王风玉等(2008). 恢复状态下羊草(*Leymus chinensis*)草原植被根冠比动态及影响因子. 生态学报, 28 (10): 4629–4634]

Ghanem ME, Albacete A, Smigocki AC, et al (2011). Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. J Exp Bot, 62 (1): 125–140

Giehl RFH, Laginha AM, Duan F, et al (2017). A critical role of AMT2;1 in root-to-shoot translocation of ammonium in *Arabidopsis*. Mol Plant, 10 (11): 1449–1460

Hartig K, Beck E (2006). Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugars in the plant cell cycle. Plant Biol, 8 (3): 389–396

Hasegawa S, Sogabe Y, Asano T, et al (2011). Gene expression analysis of wounding-induced root-to-shoot communication in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Environ, 34 (5): 705–716

He Y, Wu J, Lv B, et al (2015). Involvement of 14-3-3 protein GRF9 in root growth and response under polyethylene glycol-induced water stress. J Exp Bot, 66 (8): 2271–2281

Hedrich R, Geiger D (2017). Biology of SLAC1-type anion channels – from nutrient uptake to stomatal closure. New Phytol, 216 (1): 46–61

Heilmeier H, Schulze ED, Fan J, et al (2007). General relations of stomatal responses to xylem sap abscisic acid under stress in the rooting zone – a global perspective. Flora, 202 (8): 624–636

Hermans C, Hammond JP, White PJ, et al (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? Trends Plant Sci, 11 (12): 610–617

Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 424 (6951): 901–908

Hsieh LC, Lin SI, Shih ACC, et al (2009). Uncovering small RNA-mediated responses to phosphate deficiency in *Arabidopsis* by deep sequencing. Plant Physiol, 151 (4): 2120–2132

Hsu PK, Tsay YF (2013). Two phloem nitrate transporters, NRT1.11 and NRT1.12, are important for redistributing xylem-borne nitrate to enhance plant growth. Plant Physiol, 163 (2): 844–856

Jia W, Zhang J (2008). Stomatal movements and long-distance signaling in plants. Plant Signal Behav, 3 (10): 772–777

Jiang F, Hartung W (2008). Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. J Exp Bot, 59 (1): 37–43

Kang YW, Kim RN, Cho HS, et al (2008). Silencing of a *BYPASS1* homolog results in root-independent pleiotrophic developmental defects in *Nicotiana benthamiana*. Plant Mol Biol, 68 (4–5): 423–437

Kawashima CG, Yoshimoto N, Maruyama-Nakashita A, et al (2009). Sulphur starvation induces the expression of microRNA-395 and one of its target genes but in different cell types. Plant J, 57 (2): 313–321

Khadilkar AS, Yadav UP, Salazar C, et al (2016). Constitutive and companion cell-specific overexpression of *AVP1*,

encoding a proton-pumping pyrophosphatase, enhances biomass accumulation, phloem loading, and long-distance transport. Plant Physiol, 170: 401–414

Kiær LP, Weiner J (2013). Root and shoot competition: a meta-analysis. J Ecol, 101 (5): 1298–1312

Ko D, Kang J, Kiba T, et al (2014). *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (19): 7150–7155

Krapp A, David LC, Chardin C, et al (2014). Nitrate transport and signalling in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 65 (3): 789–798

Kühn C, Grof CPL (2010). Sucrose transporters of higher plants. Curr Opin Plant Biol, 13 (3): 288–298

Lalonde S, Wipf D, Frommer WB (2004). Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. Annu Rev Plant Biol, 55: 341–372

Landi P, Sanguineti MC, Liu C, et al (2007). *Root-ABA1* QTL affects root lodging, grain yield, and other agronomic traits in maize grown under well-watered and water-stressed conditions. J Exp Bot, 58 (2): 319–326

Leblanc A, Segura R, Deleu C, et al (2013). In low transpiring conditions, uncoupling the *BnNrt2.1* and *BnNrt1.1* NO_3^- transporters by glutamate treatment reveals the essential role of *BnNRT2.1* for nitrate uptake and the nitrate-signaling cascade during growth. Plant Signal Behav, 8 (2): e22904

Ledo A, Paul KI, Burslem DFRP, et al (2017). Tree size and climatic water deficit control root to shoot ratio in individual trees globally. New Phytol, 217 (1): 8–11

Lee DK, Parrott DL, Adhikari E, et al (2016). The mobile *bypass* signal arrests shoot growth by disrupting shoot apical meristem maintenance, cytokinin signaling, and *WUS* transcription factor expression. Plant Physiol, 171 (3): 2178–2190

Lee DK, Sieburth LE (2012). The bps signal. Plant Signal Behav, 7 (6): 698–700

Lei GJ, Zhu XF, Wang ZW, et al (2014). Abscisic acid alleviates iron deficiency by promoting root iron reutilization and transport from root to shoot in *Arabidopsis*. Plant Cell Environ, 37 (4): 852–863

Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, et al (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. Front Plant Sci, 4 (272): 272

Léran S, Muños S, Brachet C, et al (2013). *Arabidopsis* NRT1.1 is a bidirectional transporter involved in root-to-shoot nitrate translocation. Mol Plant, 6 (6): 1984–1987

Lewsey MG, Hardcastle TJ, Melnyk CW, et al (2016). Mobile small RNAs regulate genome-wide DNA methylation. Proc Natl Acad Sci USA, 113 (6): 801–810

Li B, Feng Z, Xie M, et al (2011). Modulation of the root-sourced ABA signal along its way to the shoot in *Vitis riparia×Vitis labrusca* under water deficit. J Exp Bot, 62 (6): 1731–1741

Li Y, Cui G (2013). Application effect of limited cultivation technique in root region of grape. Deciduous Fruits, 45 (4): 8–10 (in Chinese) [李燕, 崔国忠(2013). 葡萄根域限制栽培技术的应用效果. 落叶果树, 45 (4): 8–10]

Liang G, Yang F, Yu D (2010). MicroRNA395 mediates regulation of sulfate accumulation and allocation in *Arabidopsis thaliana*. Plant J, 62 (6): 1046–1057

Liang YS, Zhan XD, Gao ZQ, et al (2011). Phenotypic relationship between roots and important shoot agronomic traits using a RIL and two derived backcross populations of super rice Xieyou 9308. Acta Agron Sin, 37 (10): 1711–1723 (in Chinese with English abstract) [梁永书, 占小登, 高志强等(2011). 超级稻协优9308衍生群体根系与地上部重要农艺性状的相关性. 作物学报, 37 (10): 1711–1723]

Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. Glob Change Biol, 13: 2089–2109

Ma SC, Li FM, Xu BC, et al (2010). Effect of lowering the root/shoot ratio by pruning roots on water use efficiency and grain yield of winter wheat. Field Crop Res, 115 (2): 158–164

Maurel C, Verdoucq L, Luu DT, et al (2008). Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. Annu Rev Plant Biol, 59: 595–624

McAdam SAM, Brodribb TJ, Ross JJ (2016). Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. Plant Cell Environ, 39 (3): 652–659

McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. Funct Ecol, 21 (4): 713–720

Meldau S, Woldemariam MG, Fatangare A, et al (2015). Using 2-deoxy-2-[^{18}F]fluoro-D-glucose ([^{18}F]FDG) to study carbon allocation in plants after herbivore attack. BMC Res Notes, 8: 45

Melnyk CW, Molnar A, Bassett A, et al (2011). Mobile 24 nt small RNAs direct transcriptional gene silencing in the root meristems of *Arabidopsis thaliana*. Curr Biol, 21 (19): 1678–1683

Milner MJ, Mitani-Ueno N, Yamaji N, et al (2014). Root and shoot transcriptome analysis of two ecotypes of *Noccaea caerulescens* uncovers the role of *NcNramp1* in Cd hyperaccumulation. Plant J, 78 (3): 398–410

Mirzaei M, Soltani N, Sarhadi E, et al (2014). Manipulating root water supply elicits major shifts in the shoot proteome. J Proteome Res, 13 (2): 517–526

Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS (2006). Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. Global Change Biol, 12 (1): 84–96

Molnar A, Melnyk CW, Bassett A, et al (2010). Small silencing RNAs in plants are mobile and direct epigenetic modification in recipient cells. Science, 328 (5980): 872–875

Muraro D, Mellor N, Pound MP, et al (2014). Integration of hormonal signaling networks and mobile microRNAs is required for vascular patterning in *Arabidopsis* roots. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (2): 857–862

Nakaminami K, Okamoto M, Higuchi-Takeuchi M, et al (2018). AtPep3 is a hormone-like peptide that plays a role in the salinity stress tolerance of plants. Proc Natl Acad Sci USA, 115 (22): 5810–5815

Ohkubo Y, Tanaka M, Tabata R, et al (2017). Shoot-to-root mobile polypeptides involved in systemic regulation of nitrogen acquisition. Nat Plants, 3: 17029

Okamoto S, Shinohara H, Mori T, et al (2013). Root-derived CLE glycopeptides control nodulation by direct binding to HAR1 receptor kinase. Nat Commun, 4: 2191

Okamoto S, Tabata R, Matsubayashi Y (2016). Long-distance peptide signaling essential for nutrient homeostasis in plants. Curr Opin Plant Biol, 34: 35–40

Olaetxea M, Mora V, Bacaicoa E, et al (2015). Abscisic acid regulation of root hydraulic conductivity and aquaporin gene expression is crucial to the plant shoot growth enhancement caused by rhizosphere humic acids. Plant physiol, 169 (4): 2587–2596

Patil G, Valliyodan B, Deshmukh R, et al (2015). Soybean (*Glycine max*) SWEET gene family: insights through comparative genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequence analysis. BMC Genomics, 16: 520

Peng Y, Yang Y (2016). Allometric biomass partitioning under nitrogen enrichment: evidence from manipulative experiments around the world. Sci Rep, 6: 28918

Péret B, Li G, Zhao J, et al (2012). Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence. Nat Cell Biol, 14 (10): 991–998

Perrone I, Gambino G, Chitarra W, et al (2012). The grapevine root-specific aquaporin *VvPIP2;4N* controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. Plant Physiol, 160 (2): 965–977

Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, et al (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytol, 193: 30–50

Robertson GP, Vitousek PM (2009). Nitrogen in agriculture: balancing the cost of an essential resource. Annu Rev Environ Resour, 34: 97–125

Ruffel S, Krouk G, Ristova D, et al (2011). Nitrogen economics of root foraging: transitive closure of the nitrate–cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand. Proc Natl Acad Sci USA, 108 (45): 18524–18529

Sakurai-Ishikawa J, Murai-Hatano M, Hayashi H, et al (2011). Transpiration from shoots triggers diurnal changes in root aquaporin expression. Plant Cell Environ, 34 (7): 1150–1163

Sasaki T, Suzaki T, Soyano T, et al (2014). Shoot-derived cytokinins systemically regulate root nodulation. Nat Commun, 5: 4983

Sassi M, Lu Y, Zhang Y, et al (2012). COP1 mediates the coordination of root and shoot growth by light through modulation of PIN1- and PIN2-dependent auxin transport in *Arabidopsis*. Development, 139 (18): 3402–3412

Schachtman DP, Goodger JQD (2008). Chemical root to shoot signaling under drought. Trends Plant Sci, 13 (6): 281–287

Schaz U, Düll B, Reinbothe C, et al (2014). Influence of root-bed size on the response of tobacco to elevated CO2 as mediated by cytokinins. AOB Plants, 6 (3): 490–552

Schmidt R, Caldana C, Mueller-Roeber B, et al (2014). The contribution of SERF1 to root-to-shoot signaling during salinity stress in rice. Plant Signal Behav, 9: e27540

Schneider S, Hulpke S, Schulz A, et al (2012). Vacuoles release sucrose *via* tonoplast-localised SUC4-type transporters. Plant Biol, 14 (2): 325–336

Singh AP, Dixit G, Mishra S, et al (2015). Salicylic acid modulates arsenic toxicity by reducing its root to shoot translocation in rice (*Oryza sativa* L.). Front Plant Sci, 6: 340

Sivitz AB, Reinders A, Ward JM (2008). *Arabidopsis* sucrose transporter AtSUC1 is important for pollen germination and sucrose-induced anthocyanin accumulation. Plant Physiol, 147 (1): 92–100

Smith PMC, Atkins CA (2002). Purine biosynthesis. Big in cell division, even bigger in nitrogen assimilation. Plant Physiol, 128 (3): 793–802

Soto A, Ruiz KB, Ravaglia D, et al (2013). ABA may promote or delay peach fruit ripening through modulation of ripening- and hormone-related gene expression depending on the developmental stage. Plant Physiol Biochem, 64 (5): 11–24

Spiegelman Z, Ham BK, Zhang Z, et al (2015). A tomato phloem-mobile protein regulates the shoot-to-root ratio by mediating the auxin response in distant organs. Plant J, 83 (5): 853–863

Stadler R, Sauer N (2015). The *Arabidopsis thaliana AtSUC2* gene is specifically expressed in companion cells. Plant Biol, 109 (4): 299–306

Suku S, Knipfer T, Fricke W (2014). Do root hydraulic properties change during the early vegetative stage of plant development in barley (*Hordeum vulgare*)? Ann Bot, 113 (3): 385–402

Tabata R, Sumida K, Yoshii T, et al (2014). Perception of root-derived peptides by shoot LRR-RKs mediates systemic N-demand signaling. Science, 346 (6207): 343–346

Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, et al (2018). A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. Nature, 556 (7700): 235–238

Tamiru M, Hardcastle TJ, Lewsey MG (2018). Regulation of

genome-wide DNA methylation by mobile small RNAs. New Phytol, 217 (2): 540–546

Tanimoto E (2012). Tall or short? Slender or thick? A plant strategy for regulating elongation growth of roots by low concentrations of gibberellin. Ann Bot, 110: 373–381

Taochy C, Gaillard I, Ipotesi E, et al (2015). The *Arabidopsis* root stele transporter NPF2.3 contributes to nitrate translocation to shoots under salt stress. Plant J, 83 (3): 466–479

Tiong J, McDonald G, Genc Y, et al (2015). Increased expression of six *ZIP* family genes by zinc (Zn) deficiency is associated with enhanced uptake and root-to-shoot translocation of Zn in barley (*Hordeum vulgare*). New Phytol, 207 (4): 1097–1109

Van JN, Sieburth LE (2007). Dissecting the biosynthetic pathway for the *bypass1* root-derived signal. Plant J, 49 (4): 619–628

Van Norman JM, Murphy C, Sieburth LE (2011). BYPASS1: synthesis of the mobile root-derived signal requires active root growth and arrests early leaf development. BMC Plant Biol, 11: 28

Vandeleur RK, Sullivan W, Athman A, et al (2014). Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conductance via aquaporins. Plant Cell Environ, 37 (2): 520–538

Vidal EA, Gutiérrez RA (2008). A systems view of nitrogen nutrient and metabolite responses in *Arabidopsis*. Curr Opin Plant Biol, 11 (5): 521

Visentin I, Vitali M, Ferrero M, et al (2016). Low levels of strigolactones in roots as a component of the systemic signal of drought stress in tomato. New Phytol, 212 (4): 954–963

Voinnet O (2009). Origin, biogenesis, and activity of plant microRNAs. Cell, 136 (4): 669–687

Wang B, He J, Duan C, et al (2012). Root restriction affects anthocyanin accumulation and composition in berry skin of 'Kyoho' grape (*Vitis vinifera* L. × *Vitis labrusca* L.) during ripening. Sci Hortic, 137 (1): 20–28

Wang S (2015).Application and superiority of limited cultivation technique in root region of grape. Sino-Overseas Grapevine Wine, (4): 74 (in Chinese) [王世平(2015). 葡萄根域限制栽培技术的应用及优势. 中外葡萄与葡萄酒, (4): 74]

Wang S, Zhang C, Luo J, et al (2002). Advances in research of rooting-zone restricted fruit growing. J Fruit Sci, 19 (5): 298–301 (in Chinese with English abstract) [王世平, 张才喜, 罗菊花等(2002). 果树根域限制栽培研究进展. 果树学报, 19 (5): 298–301]

Wang YZ, Liu XW, Sun HY, et al (2013). Effects of water and nitrogen on root/shoot ratio and water use efficiency of winter wheat. Chin J Eco-Agr, 21 (3): 282–289 (in Chinese with English abstract) [王艳哲, 刘秀位, 孙宏勇等(2013). 水氮调控对冬小麦根冠比和水分利用效率的影响研究. 中国生态农业学报, 21 (3): 282–289]

Wang ZG (2015). Root restriction of horticultural plant and its application. Xiandai Hortic, (20): 119 (in Chinese) [王志国(2015). 园艺植物的根系限制及其应用. 现代园艺, (20): 119]

Wu J, Hong J, Wang X (2013). Biomass partitioning and its relationship with the environmental factors at the Alpine Steppe in Northern Tibet. PLoS ONE, 8 (12): e81986

Wu P, Wang J, Shen J, et al (2017). Analyses on related indexes of root, above-ground part and leaf of different cultivars of *Chrysanthemum morifolium* and stress resistance evaluation. J Plant Resour Environ, 26 (2): 46–54 (in Chinese with English abstract) [吴盼婷, 王江民, 沈佳逾等(2017). 不同菊花品种根系、地上部和叶片相关指标分析及抗逆性评价. 植物资源与环境学报, 26 (2): 46–54]

Xu D, Li J, Gangappa SN, et al (2014). Convergence of light and ABA signaling on the *ABI5* promoter. PLoS Genet, 10 (2): e1004197

Xu W, Dai W, Yan H, et al (2015). *Arabidopsis* NIP3;1 plays an important role in arsenic uptake and root-to-shoot translocation under arsenite stress conditions. Mol Plant, 8 (5): 722–733

Xu Y, Sechet J, Wu Y, et al (2017). Rice sucrose partitioning mediated by a putative pectin methyltransferase and homogalacturonan methylesterification. Plant Physiol, 174 (3): 1595–1608

Yang PM, Zhou XR (2010). Effect of different fertilizer application standard on pumpkin root shoot ratio and healthy index. Southwest China J Agr Sci, 23 (1): 115–118 (in Chinese with English abstract) [杨鹏鸣, 周修任(2010). 不同施肥水平对南瓜根冠比和壮苗指标的影响. 西南农业学报, 23 (1): 115–118]

Yu X, Wang B, Zhang C, et al (2012). Effect of root restriction on nitrogen levels and glutamine synthetase activity in 'Kyoho' grapevines. Sci Hortic, 137 (1): 156–163

Zelazny E, Borst JW, Muylaert M, et al (2007). FRET imaging in living maize cells reveals that plasma membrane aquaporins interact to regulate their subcellular localization. Proc Natl Acad Sci USA, 104 (30): 12359–12364

Zhan SX, Zheng SX, Wang Y, et al (2016). Response and correlation of above- and below-ground functional traits of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions. Chin J Plant Ecol, 40 (1): 36–47 (in Chinese with English abstract) [詹书侠, 郑淑霞, 王扬等(2016). 羊草的地上-地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. 植物生态学报, 40 (1): 36–47]

Zhao LP, Liu JY, Zhao PF, et al (2015). Characteristics of root and aerial part of sugarcane seedlings. Southwest China J Agr Sci, 28 (3): 1009–1003 (in Chinese with English abstract) [赵丽萍, 刘家勇, 赵培方等(2015). 甘蔗家系苗期根系性状与地上部性状研究. 西南农业学报, 28 (3):

1009–1013]
Zhou X, Zhang Y, Niklas KJ (2014). Sensitivity of growth and biomass allocation patterns to increasing nitrogen: a comparison between ephemerals and annuals in the Gurbantunggut Desert, north-western China. Ann Bot, 113 (3): 501–511
Zhu XF, Zhu CQ, Zhao XS, et al (2016). Ethylene is involved in root phosphorus remobilization in rice (*Oryza sativa*) by regulating cell-wall pectin and enhancing phosphate translocation to shoots. Ann Bot, 118 (4): 645–653

Advances in mutual regulation mechanisms between below- and above-ground of plants

MAN Xin-Yu[1], GUO Ya-Rong[1], GE Hong-Juan[2], SHA Guang-Li[2], ZHANG Shi-Zhong[1,*]

[1]*State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China*
[2]*Qingdao Agriculture Academy, Qingdao, Shandong 266100, China*

Abstract: As an organic whole, plants have evolved sophisticated mechanisms to coordinate the growth and development of the below-ground and the above-ground, in response to environmental fluctuations. Here we introduce the latest research progress on mutual regulation between below-ground and above-ground parts of plants in three aspects: material exchange, signal transduction and applied regulation, in order to have a deep understanding of mutual regulation mechanisms between below-ground and above-ground parts to provide a new strategy for regulation of plant production process.

Key words: plant; below-ground; above-ground; regulation

Received 2018-03-26 Accepted 2018-06-02
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31772254 and 31401822).
*Corresponding author (shizhong@sdau.edu.cn).