

doi:10.11937/bfyy.20202408

植物不定根诱导生成机制研究进展

陈佳宝, 闫道良, 郑炳松

(浙江农林大学 林业与生物技术学院, 亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 310000)

摘要:不定根诱导发生是研究植物发育和形态建成的一个重要理论课题,也是优良林木无性繁殖、成功实现转基因材料植株再生以及加速林业产品原料植物规模化栽培的关键问题。植物不定根的发生是一个十分复杂且多因素影响的过程,是植物体内的内源因素和体外的外源因子共同作用的过程。该研究通过归纳国内外关于不定根发生的形态解剖、生理生化、植物分子方面的研究进展,分析不定根发生过程中存在的不同影响因素及其影响效果,以期为植物不定根诱导研究提供有力的理论依据,并为实践中植物无性繁殖诱导不定根提供参考依据。

关键词:不定根;激素;根诱导;生根机制

中图分类号:Q 813.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2021)06-0129-09

根据来源和发生位置的不同,植物的根分为定根和不定根。其中,不定根是由于植物器官受伤或激素、病原微生物等外界因素的刺激诱导产生,不按正常时序发生,且出现在非正常的位置,通常在茎、叶和下胚轴位置产生。

不定根的发生机制始于形态学研究,之后又发现生长素在植物不定根发生过程中起着重要的调控作用。众多研究表明,不定根的发生是内部遗传因子和外部环境信号共同作用的结果。与草本植物相比,木本植物的生长期长且生根慢,甚至存在难以生根的情况,如何提高木本植物外植体的生根率仍然是当前一大研究聚焦点。该研究归纳总结了不定根发生的生理生化、分子等方面的研究进展,分析植物激素间影响不定根诱导的相互作用关系和外源因素对不定根生成的影响,以期为

更好地构建木本植物的无性繁殖体系,促进优良无性系林业发展提供参考依据。

1 不定根发生的组织学研究

植物不定根的发生方式可分为两大类,一类是直接发生,直接从外植体上生成不定根;另一类是,间接发生,先产生愈伤组织,再通过愈伤组织形成拟分生组织最终形成不定根原基^[1]。愈伤组织生根型多为难生根树种,如美国山核桃(*Carya illinoensis*)、榉树(*Zelkova serrata*)等树种^[2];皮部生根型是通过髓射线、维管形成层等薄壁细胞直接发育而成,属于直接发生方式,该类植物不定根容易形成且生长期较短,生根成活率也较高,如杨树(*Populus sp.*)、柳树(*Salix babylonica*)等;混合生根型是通过皮部生根和愈伤组织生根2种生根类型共同作用下形成的,是植物自然条件下的主要生根方式。

目前,已知不定根的形成是以薄壁细胞或维管束间细胞的分化为起点,形成潜在的根起始点,之后细胞受到刺激开始分裂、扩大形成形成层,形成层细胞分化形成根原基,最后分化为不定根^[3]。早在20世纪80年代,人们就发现由于不同植物其不定根的发生时间有所差异,植物的根原基可

第一作者简介:陈佳宝(1997-),女,硕士研究生,研究方向为林业资源开发利用。E-mail:769024304@qq.com.

责任作者:郑炳松(1972-),男,博士,教授,现主要从事经济林培育与利用、植物生理生化等研究工作。E-mail:bszheng@zafu.edu.cn.

基金项目:国家林业和草原局林业科技发展资助项目(KJZXSA2019034)。

收稿日期:2020-06-10

分为诱生根原基和潜生根原基 2 种。维管形成层、皮射线、髓射线等结构是诱生根原基易发生的组织部位,而维管束系统内的薄壁组织、形成层或髓射线则是潜生根原基易发生的组织部位。在对茶树叶芽不定根研究中再次证实了根原基确实是起始于维管形成层和次生韧皮薄壁细胞中^[4]。董宁光^[5]在研究杨树嫩茎的生根机理过程中也谈到了二者的具体区别:潜生根原基是于离体培养之前就已经存在,经过相对应条件的刺激就能发生;诱生根原基则是从不定根的诱导阶段开始发生形成。已知不同植物类型其不定根的发生部位有所不同、同种植物的不同器官部位其不定根的生根率也有所不同,因此在进行植物不定根诱导研究之前,应优先了解研究对象其根原基类型和不定根发生的位置,从而使研究更具有针对性和成效性。

EDWARDS 等^[6]研究认为,韧皮部厚壁组织分布情况在一定程度上决定了扦插生根的难易程度,这与对栎属(*Quercus*)植物的不定根诱导生成研究结果相一致;但对桤木(*Alnus cremastogyne*)插穗诱导不定根研究中发现,厚壁组织状态与扦插生根难易程度没有很大关系^[7]。这也说明了不同植物的内部组织结构差异不同,是影响生根机制的一大因素。

2 不定根诱导因素研究

植物生长发育受内、外源因子共同影响,在诱导植物不定根研究中,植物激素类作为内源影响因子中的一大关键要素,对植物不定根的发生起着重要作用。从分子层面看,调控植物不定根生长的基因有很多,多基因相互协同作用形成稳定的植物分子调控网络。从基因的表达区域看,存在于植物根尖分生组织、根原基等根系部位的基因对于植物不定根形成影响最为直接。另外,生长素信号的调节也是影响植物不定根发育的一大关键,介导于植物生长素信号的基因因子也显得尤为重要。

2.1 植物激素类对不定根发生的影响

2.1.1 吲哚乙酸(IAA)

韩碧文等^[8]研究表明,植物组织不定根的发生大多都要经过 IAA 的生长调节处理。在对桃芽诱导不定根中发现,无论是一年生桃芽还是二年生桃芽,生长素 IAA 的添加显著影响了生根

率,并且与生长素浓度密切相关^[9]。在黄瓜离体茎段嫁接体不定根诱中,同样证实了不定根发生与 IAA 浓度间表现明显的正比例关系^[10]。这些研究结果说明 IAA 是普遍调节不定根生根的关键要素。针对于 IAA 是如何调节不定根发生过程的这一问题,通过研究发现,AUX/IAA 家族基因广泛地参与了不定根生成的早期信号转导过程,并且大部分基因呈现出了上调趋势^[11]。IAA 能够直接影响植物细胞分裂,在生长素代谢途径中发现,AUX/IAA-ARF 这一信号传导过程调控与细胞周期分裂的一些相关基因的表达量,从而使侧根不能正常发生^[12]。此外,吲哚乙酸羧甲基转移酶 IAMT1 可以抑制植物不定根,它能够在体外将 IAA 转化为 MeIAA,从而降低植物体内 IAA 浓度^[13]。同时,生长素响应因子 *GH3* 对于 IAA 有直接的抑制作用,它能够抑制 IAA 的合成量,使得植物在 *GH3* 基因过表达的情况下表现出植株矮小的性状^[14]。

总之,不同的植物,其体内的 IAA 含量受调控程度不尽相同,但可以明确的是,IAA 在植物不定根发生过程中,起着重要的促进作用。

2.1.2 脱落酸(ABA)

ABA 被认为是外植体生根的重要辅助因子,其对生根的影响有 3 种效应:促进效应、抑制效应和没有明显效应。这可能与植物种类、诱导生根时间长短以及母本生长的环境条件有关。对离体材料杜鹃(*Rhododendron simsii*)诱导生根发现,内源 ABA 含量会随着年份季节不同而发生变化,外植体诱导生根率最高的同时,其中 ABA 浓度含量也最高^[15],说明 ABA 在杜鹃生根过程中有着显著的正向调控作用,这是由于 ABA 抑制了顶芽生长,从而降低顶芽对同化产物的竞争力,有利于更多营养物质向植物材料基部运输与积累,促进不定根形成。

在植物体内,ABA 往往与其它激素间表现出不同程度的协同或是拮抗作用。研究表明,ABA 与 GA 二者信号通路之间会产生对抗关系^[16]。GA 能够促进细胞伸长,ABA 则能够抑制细胞分裂,因此在调控植物不定根生长时,二者之间通常表现为相互抑制的作用。另外还发现类胡萝卜素异构酶 MHZ5 对不定根起抑制作用,这是因为 MHZ5 能通过 ABA 途径作用于乙烯信号途径的

下游,对于乙烯信号起到促进作用,从而导致植物不定根生根率明显降低。但是,在植物的胚芽鞘中,MHZ5 则是抑制了乙烯信号的传递来正向促进胚芽鞘的生长,这是由于 MHZ5 介导的 ABA 途径作用于乙烯信号途径的上游^[17]。由此可知,ABA 与不同激素之间的相互作用关系受植物类型以及植物的部位器官不同而异。

2.1.3 乙烯

乙烯诱导不定根发生是乙烯的一个重要生理作用。它通常对主根发育起到调控作用,其原理是诱导主根的生长素合成并向基部运输,导致生长素的含量在根局部区域增加,从而达到依赖于生长素介导抑制细胞伸长的目的。乙烯虽然对不定根发育起积极作用,但用乙烯处理不同植株诱导生根的结果却不尽相同。例如,乙烯处理可以促进番茄不定根的生长,而乙烯的前躯体 ACC 含量的增加导致乙烯合成量增加,则抑制了拟南芥不定根的形成。同时,乙烯处理同一插穗也存在既可以表现出抑制,又可以表现出促进,有时则不起任何作用的情况^[18]。

2.1.4 赤霉素(GA)

赤霉素是一类植物生长发育的重要调节激素。早期发现 GA 能够促进小麦种子萌发并且抑制根系生长。目前,已经鉴定出 130 多种赤霉素,其中 GA₁、GA₃、GA₄、GA₇ 为赤霉素中生物活性最高的几类。

赤霉素与其它植物激素一样,过高或过低对于植物的生长发育都有不同的影响。研究发现,加入赤霉素 GA₃ 能够抑制毛白杨及其亲缘种插穗不定根根原基的形成^[19]。但在“黑林 1 号”杨树组培中发现,低含量的 GA₃ 可以促进叶片不定根生成。由此说明,赤霉素浓度的高低与不定根诱导生成有着密切的关系。赤霉素如何调控植物生根,一般是通过添加与赤霉素有相互作用的激素来揭示赤霉素对不定根诱导的作用,其中油菜素甾醇与赤霉素间就存在着相互拮抗作用。油菜素甾醇能够通过抑制水稻 miR159D 来激活其靶基因 *GAMYBL2*, 达到抑制赤霉素合成的效果^[20]。此外还发现,在一定范围内,浓度较低的油菜素甾醇可以显著诱导赤霉素生物合成基因 *GA3ox2* 的表达量,进而促进赤霉素 GA₁ 合成,高浓度则会促进赤霉素的代谢失活,从而减少赤

霉素的含量^[21]。研究表明,乙烯和脱落酸对于赤霉素的合成也起着一定的调控作用,对月季的研究表明,脱落酸和乙烯可以诱导 *RhHBI* 表达, *HBI* 则抑制了 *GA20ox1* 的表达,从而抑制了赤霉素的合成^[22]。

研究发现,赤霉素的抑制子 DELLA 蛋白可以直接调控赤霉素的浓度。当赤霉素浓度较低时,DELLA 蛋白会与下游的关键调控因子结合,进而抑制赤霉素的信号转导。当 DELLA 蛋白与拟南芥转录因子 BZR1 互作时,DELLA 蛋白可以抑制其转录活性从而调控拟南芥根的生长。同样,赤霉素也可以引发 DELLA 蛋白降解^[23]。拟南芥试验表明,DELLA 蛋白能够与烟草转录因子 MYB12 结合,提高黄酮醇合成基因的转录量,合成的赤霉素能通过加速 DELLA 降解来抑制根内黄酮醇的合成,从而促进根的发生^[24]。

2.1.5 细胞分裂素(CTK)

研究表明,添加 CTK 可以明显抑制根的生长。难生根的杨树插穗与易生根的相比,前者内源 CTK 含量明显多于后者^[25]。CTK 处理后的蓝桉外植体生根率远低于未处理的^[26]。但也有研究者认为,在不定根发生的诱导阶段则需要高水平的生长素和低水平的细胞分裂素共同作用。唐玉林等^[27]对烟草叶的外植体在诱导根分化之前进行测定表明,叶块中含有较高的 IAA 含量和较低的 CTK 含量,并认为少量的 CTK 浓度是根原基形成的必要条件;与之相反,一旦 CTK 浓度过高则会对不定根发生有强烈的抑制作用。孙贝贝^[28]对拟南芥的野生型和细胞分裂素受体突变外植体进行对照研究发现,细胞分裂素突变体的不定根再生速度明显要快,由此断定细胞分裂素影响不定根再生过程中的细胞分裂速度,促进细胞的伸长,进而影响了不定根的发生,由此可见,CTK 并不是完全抑制根的生长。

在分子层面,发现在拟南芥中超表达细胞分裂素响应因子均能促使其根的生长;ZOU 等^[29]采用 CTK 合成抑制剂 Lovastatin 处理水稻,发现随着 Lovastatin 抑制剂含量的增加,水稻生根率呈现显著降低趋势。由此说明 CTK 对于水稻不定根生成有着积极的正向调控作用。因此,对于 CTK 在生根中的作用,会因不同的植物而表现不同的效果。

2.1.6 茉莉酸(JA)

茉莉素是茉莉酸及其衍生物的统称,其中茉莉酸(JA)和茉莉酸甲酯(MeJA)是植物激素中重要的脂质激素。茉莉素通常作为抗性激素,在植物抵抗生物及非生物胁迫方面有显著的效应。然而,茉莉素在诱导植物生根方面主要起到信号调节作用。STASWICK等^[30]研究发现外源的MeJA对于拟南芥根的生长起到抑制作用,对水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、牵牛花(*Pharbitis nil*)的研究均有同样的发现。FATTORINI等^[31]通过烟草发现低浓度的MeJA能够促进烟草薄层不定根的分化形成,但高浓度下则会显著抑制不定根甚至导致植物叶片枯黄衰老,这表明了适宜的JA浓度能够诱导不定根的发生。另外,JA与其它激素间的耦合作用对不定根发生的影响也是目前研究者不断探究的课题。研究表明,JA与ABA、乙烯等植物激素间有着密切的互作关系。外源激素MeJA处理葡萄(*Vitis vinifera*)外植体后,乙烯基因*VvACS2*和*VvACO2*在根系中大量表达,组培苗的根、茎、叶中ABA含量均随着MeJA的增加而增加,这些研究结果表明MeJA对于乙烯和ABA的合成起到显著地促进作用,由此说明MeJA对于植物不定根生长有着显著的抑制作用^[32]。研究发现,经过茉莉酸处理的植物生根表型与通过生长素途径*PLT*基因突变后形成的根表型十分相似。由此猜测茉莉素在植物生根机制方面所起的作用和生长素类一致。进一步的试验表明,JA通过MYC2直接结合在*PLT1*和*PLT2*的启动子上,抑制其表达,从而达到对主根生长的抑制作用,最终实现了调控侧根生成的目的^[33]。REN等^[34]研究发现油菜素甾醇(BR)信号通路在COI1下游对JA起到负面调控作用,从而抑制根的生长。这些研究结果表明,不同的植物激素间存在着互作关系,这对全面理解不定根诱导发生过程有重要意义。

2.1.7 水杨酸(SA)

水杨酸作为一种酚类植物激素,与茉莉酸有较多的相似之处二者都是应对生物、非生物胁迫的重要抗性因子。水稻中乙烯响应因子表达量的上调与JA、SA介导的抗性相关,表明乙烯与SA、JA之间也存在着潜在关系^[35]。同样,SA对于植物生根发育也有着重要的作用。植物根的生长形

态取决于植物分生组织的活性,分生组织活性越高,生根能力则越强。XU等^[36]研究发现水稻中促进根系发育的基因*AIM1*对于SA有调控其合成的能力,而SA与活性氧ROS的积累有着紧密联系,由此利用调控植物体内SA含量来达到理想生根条件。另外,SA还存在诱导植物叶片衰老的作用,目前鉴定到的对植物叶片衰老起正面调控作用的基因是*WRKY75*,该基因与SA相作用能够促进植物衰老^[37]。但对于植物不定根发生的调控作用仍有待研究。

2.2 外源因子对不定根发生的影响

2.2.1 光

光是调控生根的重要因素之一。曝光时长、光质、光强等方面均对不定根诱导起着一定的作用。不同植物对于生根最适的曝光时长也有所不同,一般情况下草本植物较木本植物不定根诱导所需的光照时长要短,选择最有利于生根的光照时长往往是植物组培试验所关注的,但也有些植物的生根率受光照影响并不明显。另外,植物生根培养对光质的不同处理其生根率也有着显著的不同,例如在贯叶连翘的不定根诱导中发现,采用红光、蓝光、荧光以及暗培养4种不同光质培养条件发现,暗培养和红光对于植物不定根有着显著的诱导作用,5周的蓝光处理对植物不定根及其次生代谢物有抑制作用,但在1周的蓝光处理下则有促进生根的作用。试验结果发现植物生根最佳条件是在暗培养4周后再进行1周蓝光处理^[38]。由此可以看出,不同光质对于植物不定根发生有不同的影响,多种光质结合处理对于不定根生根可能会有更大的效益。此外光照强度、光周期等因素也是诱导不定根发生所值得探究的一个重要方面。

2.2.2 碳源浓度与氮源形式

碳是植物光合作用必需底物,也是植物形态建成构成物质。常用的碳源包括糖类、小分子醇、油脂、有机酸及有机酸酯类。在植物离体培养中,添加适量的碳源是诱导生根的关键。它不仅可以为不定根诱导提供能量,还调节着培养基渗透势,因此碳源的添加量是不定根诱导发生的重要因素。在植物离体培养中通常用蔗糖、果糖、葡萄糖3类糖。黄韬等^[39]研究发现 $40\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的蔗糖最有益于人参不定根的生长,当蔗糖浓度比较低时,不定根的生长状态较差,而高浓度的蔗糖对不定

根生长有一定的抑制作用。BAQUE等^[40]对兰属植物不定根生长进行研究,发现蔗糖浓度在 $15\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 最有利于不定根的生长。研究表明,不同植物的最适生根糖源浓度并不一致。一般情况下,低浓度的蔗糖不足以满足植物生长的需要,而高浓度的蔗糖则使细胞内渗透压过高,抑制了不定根的生长。另外,研究还发现在氮源中,硝态氮比铵态氮更利于不定根的生长^[41-42]。LEE等^[43]对朝鲜淫羊藿不定根诱导中添加不同类型的氮源,试验结果表明,高铵态氮抑制了不定根生长和次级代谢产物的积累。

2.2.3 无机盐及金属离子

无机盐对于植物生长过程中的影响也是十分显著的。在自然界中,植物土壤中存在的大量无机盐是促使植物根系更好生长的重要原因。在植物不定根诱导层面,培养体系中配入适当的无机盐是不可或缺的,如采用不同浓度的MS粉(1/2MS、3/4MS、MS、3/2MS和2MS)于培养基中,研究不定根的生成情况。目前,寻找合适的各元素含量并加以调控也是植物诱导不定根中不可缺少的一环。

2.2.4 微量元素

微量元素对组织培养物的生长和次生产物的合成也有显著影响。有研究通过优化MS培养基中微量元素含量来提高丹参植物不定根生长和次生产物的合成,并发现在加入适量的铁(Fe^{2+})和锰(Mn^{2+})离子含量情况下即可满足不定根生长。另外,较高含量的铜(Cu^{2+})和镁(Mg^{2+})离子对于不定根生长有较为明显的促进作用。而锌(Zn^{2+})离子对丹参不定根生长影响并不明显^[44]。

尽管因植物不同其不定根受金属离子调控的程度也有所不同,但可以证明的是,某种植物不定根的诱导必定与无机盐中存有的金属离子有关联。以构建更利于不定根诱导的培养体系为目的,不该局限于单因素离子含量调控,应当通过试验摸索各金属离子含量的最适添加浓度并加以综合,多因素、多水平考虑会更有利于促进不定根的生成。

2.2.5 外植体

外植体在不定根诱导过程中,植物材料及其外植体的选择起着关键的作用,一般情况下根、叶等外植体诱导不定根的能力较强,而茎通常多用来诱导愈伤组织,这可能与外植体的异质性有关。究其原因与植物外植体对于不同来源的不定根

次生产物积累能力存在明显差异这一普遍性质有直接关系。不同外植体其不定根诱导能力不同,袁媛等^[45]在苍术不定根培养中分别考察了根、叶片、叶柄、子叶4种材料对不定根诱导的影响,发现以叶片为外植体不定根诱导率最高,根次之。

此外,植物外植体的选择也与外植体的再生能力紧密相关,在以冬青(*Ilex chinensis*)的腋芽、叶片、叶柄、根为外植体进行离体培养研究发现,冬青的腋芽分化能力最强,叶片次之,根最弱^[46]。由于不定根大多发生于植物的茎、叶,具有相对多向性生长的特点,当以诱导植物不定根为试验目的时,首先应了解该种植物外植体再生能力最强的部位,以茎、叶为优先诱导部位。若茎、叶再生能力薄弱,也可以在保证不定根培养体系条件良好的前提下选择生根能力更强的部位加以培养。

2.3 影响不定根生长形成的相关基因

2.3.1 WOX 家族基因

WOX基因作为植物特有的一类转录因子,属于Homeobox(HB)超家族,其参与干细胞维持、侧生器官发育和不定根再生等过程。根据先前拟南芥中对于WOX同源家族基因研究发现,WOX的部分分支对于植物不定根生长有显著的影响。其中 $AtWOX5$ 与 $AtWOX11$ 在植物根尖分生组织有明显的表达,并在相关的研究中证明二者对于体外根发育及愈伤诱导有显著的作用^[47]。这一作用在木本植物中也有所体现,作为木本模式植物,杨树及其不定根的发生形成也受WOX基因的调控影响,LI等^[48]通过WUS-CHL相关的同源盒5a($PtoWOX5a$)参与杨树不定根生长影响研究中发现,该转录因子在功能上与静态中心(QC)细胞中的 $AtWOX5$ 互补,该基因过表达对于植物不定根的增加有显著的作用,这进一步证实了WOX5基因对不定根生长有调节作用。在对杨树 $PeWOX11a$ 和 $PeWOX11b$ 的不定根形成研究中发现2种基因的过表达不仅增加了插条上不定根的数量,而且还诱导了转基因杨树空中部分的异位根^[49]。另外,WOX11和WOX12被证明能够通过触发WOX5和WOX7(WOX5/7),以达到控制从根祖细胞到根原基的转化这一目的,进而形成不定根分生组织^[50]。可以确定的是,WOX家族内部分基因对于植物不定根生长形成具有直接显著的调控作用。

2.3.2 PIN 家族基因

PIN 作为生长素的运输载体被人们所了解^[51],最早通常是用于植物突变体研究中,后发现 PIN 突变体中的生长素运输往往出现异常,经试验研究证明 PIN 蛋白基因参与影响生长素的极性运输进而直接影响植物不定根分生组织区域的生长发育。如拟南芥中,过表达的 *AtPIN2* 会出现阻碍根毛根尖组织的生长后,MARKUS 等^[52]研究找到其原因:*AtPIN2* 通过调节控制胞内生长素水平,将其控制在根毛生长的临界水平之下,达到抑制植物生根的作用。*PIN4* 主要作用于根尖分生组织,对于根尖静止中心区的生长素浓度起调控作用^[53]。*PIN3* 定位于植物中柱鞘细胞之中,与 *PIN1*、*PIN2* 有相同的极性植物生长素运输作用。另外在拟南芥蓝光诱导试验中发现 *PIN3* 在蓝光诱导下其表达量显著增加,并对植物不定根产生抑制作用^[54]。可以推断 PIN 基因的表达量可能受光照诱导的影响而改变,这不乏是一种新的基因调控思路。

2.3.3 LBD 转录因子家族

LBD 转录因子家族又称 ASL 基因家族,以往研究已证实其主要参与植物侧生器官的生长发育过程,对于植物根系生长具有一定的影响。在 WOX 转录因子对拟南芥根原基启动实验中发现,*LBD16* 转录因子经过 *WOX11* 转录因子的激活作用,参与了植物根中原形成层细胞向根原基原始细胞的转化,而植物的侧根与主根形成区别主要归于植物根原基初期形成转化机制差异^[50]:可以说明 LBD 转录因子对于植物根系及不定根形成有显著的参与调控作用。在植物维管组织介导因子研究中发现,*LBD4* 参与 *WOX14*、*TMO6* 等其它多项转录因子的调控作用,证明了 LBD 转录因子在调控网络中对信号传输有相对显著且广泛的作用^[55]。LBD 转录因子凭借其在分子调控网络中的信号介导、传输特性,对植物体维管组织的形成有直接参与作用,进一步调控植物体不定根的生长发育。在 LBD 基因家族的分子代谢研究中发现,在植物的根、茎、叶、花各个器官中,LBD 基因都有普遍的参与性,并在各个器官中与其它调控基因相互协调作用,达到植物生长的一个稳定状态。这也印证了 LBD 基因在植物根系分子代谢网络中具有重要意义^[56]。

2.3.4 ARFs 家族基因

ARFs 作为生长素响应因子,在植物体中以其特有的形式存在。在植物的不定根生长过程中,ARFs 作为转录因子对植物生长素信号的介导有重要的参与作用。在拟南芥中发现,ARF 转录因子中 *ARF6*、*ARF8*、*ARF17* 参与了下胚轴不定根的生长发育,并对于 AR 的生根具有一定程度的调控作用,其中 *ARF6*、*ARF8* 对于不定根起到正向调控作用,*ARF17* 作为 microRNA 160 的靶基因,对于 AR 的生长起到相反的负向调控作用^[57]。另外 ARF 蛋白还与 AUX/IAA 蛋白家族呈互作关系,这也是诱导调控植物不定根生长的内在解释^[58]。可以确定,ARFs 基因与 PIN 基因一样,在植物的不定根生长诱导阶段也同样以生长素信号介导的形式参与调控。

3 问题与展望

植物细胞全能性理论表明,生活细胞具有再生完整植株的潜在能力。其中,不定根诱导发生是植株再生体系中关键的一环。目前对不定根发生的研究已经从解剖结构、发根过程的生理生化、外部诱导因子逐渐深入到相关基因和组织蛋白水平。然而,不定根发生的分子机制仍然存在诸多疑问,如不定根起源细胞是如何感知细胞内外刺激信号,信号传导途径如何,在信号传导过程中会发生哪些生理生化的变化,外源激素是如何调节内源激素变化的,激素间存在怎样的互作关系,这些问题将会伴随着代谢组学、蛋白组学和分子生物学技术的向前发展,从而促进不定根发生分子机制和网络信号的完善,为植物不定根的诱导发生在分子及代谢水平角度提供更可靠的理论依据。此外,研究结果也将为植物不定根的高效诱导,特别是珍稀较难生根的木本植物发根提供新的思路。

参考文献

- [1] BLAKESLEY D. Auxin metabolism and adventitious root initiation[J]. *Biology of Adventitious Root Formation*, 1994, 62: 143-154.
- [2] 黄有军,王正加,郑炳松,等. 植物生长调节剂对薄壳山核桃硬枝扦插生根的影响[J]. *西南林学院学报*, 2006, 26(5): 42-44.
- [3] SHAMON L A, PEZZUTO J M, GRAVES J M, et al. Evaluation of the mutagenic, cytotoxic, and antitumor potential of

- Triptolide, a highly oxygenated diterpene isolated from *Tripterygium wilfordii*[J]. *Cancer Letter*, 1997, 112(1): 113-117.
- [4] KOYUNCU F, BALTA F. Adventitious root formation in leaf-bud cuttings of tea (*Camellia sinensis*). *Pakistan Journal of Botany*, 2004, 36(4): 763-768.
- [5] 董宁光. 杨树嫩茎生根机理及调控激素的组织细胞原位分析[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- [6] EDWARDS R A, THOMAS M B. Observations on physical barriers to root formation in cuttings[J]. *Plant Propagator*, 1980(5): 6-8.
- [7] 吕梅, 方炎明, 尹增芳. 柃木插穗不定根发生与发育的解剖学观察[J]. *西北植物学报*, 2007(5): 19-25.
- [8] 韩碧文, 李颖章. 植物组织培养中器官建成的生理生化基础[J]. *植物学通报*, 1993, 10(2): 1-6.
- [9] PARK S H, ELHITI M, WANG H, et al. Adventitious root formation of in vitro peach shoots is regulated by auxin and ethylene[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 226: 250-260.
- [10] 卢善发. 离体茎段嫁接体内 IAA 的免疫组织化学定位[J]. *科学通报*, 2000(8): 856-860.
- [11] DHARMASIRI N. Auxin signaling and regulated protein degradation[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(6): 302-308.
- [12] STEFFEN V, IVE D S, LIES M. Auxin regulation of cell cycle and its role during lateral root initiation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123(2): 139-146.
- [13] QIN G, GU H, ZHAO Y, et al. An indole-3-acetic acid carboxyl methyltransferase regulates *Arabidopsis* leaf development[J]. *The Plant Cell Online* 2005, 17(10): 2693-2704.
- [14] DING X, CAO Y, HUANG L, et al. Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase *GH3-8* suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice[J]. *The Plant Cell Online*, 2008, 20(1): 228-240.
- [15] WU F T, BARNES M F. Hormone levels in stem cuttings of difficult-to-root and easy-to-root rhododendrons 1[J]. *Biohemie Und Physiologie Der Pflanzen*, 1981, 176(1): 13-22.
- [16] LIN Q, WU F, SHENG P, et al. The SnRK2-APC/CTE regulatory module mediates the antagonistic action of gibberellic acid and abscisic acid pathways[J]. *Nature Communications*, 2015(6): 7981.
- [17] 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[J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(4): 1061-1081.
- [18] 李晓冰. 生长素、乙烯利对大豆生根及茎伸长的调控作用[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
- [19] 迟彦, 侯义龙, 于亚军, 等. 芽变毛白杨及其亲缘种扦插生根过程中内源激素含量的动态变化[J]. *安徽农业科学*, 2007(27): 8438-8439.
- [20] JING G, HONG C, HUIFANG Y, et al. A brassinosteroid responsive miRNA-target module regulates gibberellin biosynthesis and plant development[J]. *New Phytologist*, 2018(1): 220.
- [21] TONG H, XIAO Y, LIU D, et al. Brassinosteroid regulates cell elongation by modulating gibberellin metabolism in rice[J]. *The Plant Cell Online*, 2014, 26(11): 4376-4393.
- [22] LYU P T, ZHANG C, LIU J, et al. *RhHBI* mediates the antagonism of gibberellins to ABA and ethylene during rose (*Rosa hybrida*) petal senescence[J]. *Plant Journal*, 2014, 78(4): 578-590.
- [23] HU Y, ZHOU L, HUANG M, et al. Gibberellins play an essential role in late embryogenesis of *Arabidopsis*[J]. *Nature Plants*, 2018, 4(5): 289-298.
- [24] TAN H, MAN C, XIE Y, et al. A crucial role of GA-regulated flavonol biosynthesis in root growth of *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(4): 521-537.
- [25] OKORO O O, GRACE J. The Physiology of rooting populus cuttings, 2; Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings[J]. *Physiologia Plantarum*, 1978, 44(3): 167-170.
- [26] PELOSI A, CHOW E K F, LEE M C S, et al. Effects of phytohormones on lateral root differentiation in *Eucalyptus globulus* and transgenic *Nicotiana tabacum* seedlings[C]. *New York: Current Issues in Plant Molecular and Cellular Biology*, 1995.
- [27] 唐玉林, 陈婉芬. 烟草叶块分化根和芽过程中内源激素水平的变化[J]. *南京农业大学学报*, 1996, 19(2): 12-16.
- [28] 孙贝贝. 生长素和细胞分裂素的内源合成控制根从头发生的机制研究[D]. 上海: 上海师范大学, 2017.
- [29] ZOU X, SHAO J, WANG Q, et al. Supraoptimal cytokinin content inhibits rice seminal root growth by reducing root meristem size and cell length via increased ethylene content[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(12): 1-16.
- [30] STASWICK P E, SU W, HOWELL S H. Methyl jasmonate inhibition of root growth and induction of a leaf protein are decreased in an *Arabidopsis thaliana* mutant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1992, 89(15): 6837-6840.
- [31] FATTORINI L, FALASCA G, KEVERS C, et al. Adventitious rooting is enhanced by methyl jasmonate in tobacco thin cell layers[J]. *Planta*, 2009, 231(1): 155-168.
- [32] 张培安, 左倩倩, 董天宇, 等. 茉莉酸甲酯对葡萄植株不定根发育的影响[J]. *园艺学报*, 2018, 45(12): 60-75.
- [33] CHEN Q, SUN J, ZHAI Q, et al. The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses PLETHORA expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(9): 3335-3352.
- [34] REN C, HAN C, PENG W, et al. A leaky mutation in DWARF4 reveals an antagonistic role of brassinosteroid in the inhibition of root growth by jasmonate in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2009, 151(3): 1412-1420.
- [35] LU J, JU H, ZHOU G, et al. An EAR-motif-containing ERF transcription factor affects herbivore-induced signaling, defense and resistance in rice[J]. *Plant Journal*, 2011, 68(4): 583-596.
- [36] XU L, ZHAO H, RUAN W, et al. Abnormal inflorescence meristemi 1 functions in salicylic acid biosynthesis to maintain

- proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(3): 560-574.
- [37] GUO P, LI Z, HUANG P, et al. A tripartite amplification loop involving the transcription factor WRKY75, salicylic acid, and reactive oxygen species accelerates leaf senescence[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(11): 2854-2870.
- [38] NAJAFABADI A S, KHANAHMADI M, EBRAHIMI M, et al. Effect of different quality of light on growth and production of secondary metabolites in adventitious root cultivation of *Hypericum perforatum*[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14(9): 1-9.
- [39] 黄滔, 高文远, 王娟, 等. 离体培养条件对人参不定根生长及其活性成分合成的影响[J]. *中国中药杂志*, 2010(1): 15-19.
- [40] BAQUE M A, SHIN Y K, ELSHMARI T, et al. Effect of light quality, sucrose and coconut water concentration on the microporogation of *Calanthe* hybrids ('Bukduseong' × 'Hyesung' and 'Chunkwang' × 'Hyesung')[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(10): 1247-1254.
- [41] CUI X H, MURTHY H N, WU C H, et al. Adventitious root suspension cultures of *Hypericum perforatum*: Effect of nitrogen source on production of biomass and secondary metabolites[J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology Plant*, 2010, 46(5): 437-444.
- [42] HUANG T, GAO W Y, WANG J, et al. Cultivation and quality assessment of tissue cultures in *Panax ginseng* C. A. Meyer[J]. *Minerva Biotechnologica*, 2010, 22(2): 39-45.
- [43] LEE E J, PAK K Y. Effect of nitrogen source on biomass and bioactive compound production in submerged cultures of *Eleutherococcus koreanum* nakai adventitious roots[J]. *Biotechnology Progress*, 2012, 28(2): 508-514.
- [44] 尹双双, 高文远, 王娟, 等. 药用植物不定根培养的影响因素[J]. *中国中药杂志*, 2012(24): 20-23.
- [45] 袁媛, 吕冬梅, 黄璐琦, 等. 苍术不定根诱导培养的研究[J]. *中国中药杂志*, 2007, 32(1): 65.
- [46] 陈家龙, 王广东, 郝日明. 冬青的组织培养与快速繁殖技术[J]. *温州农业科技*, 2007(4): 37-40.
- [47] GRAAFF E V D, LAUX T, RENSING S A. The WUS homeobox-containing (WOX) protein family[J]. *Genome Biology*, 2009, 10(12): 248.
- [48] LI J, ZHANG J, JIA H, et al. The WUSCHEL-related homeobox 5a (*PtoWOX5a*) is involved in adventitious root development in poplar[J]. *Tree Physiology*, 2018, 38(1): 139-153.
- [49] XU M, XIE W, HUANG M. Two WUSCHEL-related HOMEBOX genes, *PeWOX11a* and *PeWOX11b*, are involved in adventitious root formation of poplar[J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 155(4): 446.
- [50] HU X, XU L. Transcription factors *WOX11/12* directly activate *WOX5/7* to promote root primordia initiation and organogenesis[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(4): 2363.
- [51] GALWEILER L, GUAN C, MULLER A, et al. Regulation of polar auxin transport by *AtPIN1* in *Arabidopsis* vascular tissue[J]. *Science*, 1998, 282, 5397: 2226-2230.
- [52] MARKUS S, OLGA S, DOREEN S, et al. D'orenone blocks polarized tip growth of root hairs by interfering with the PIN2-mediated auxin transport network in the root apex[J]. *The Plant Journal*, 2008, 55(4): 709-717.
- [53] SMITH RS, GUYOMARCH S, MANDEL T, et al. A plausible model of the floral phyllotaxis of sunflower[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 103(5): 1301-1306.
- [54] 王芳芳. 蓝光通过影响 PIN3 介导的生长素运输调控植物不定根产生的机理研究[D]. 武汉: 武汉大学, 2018.
- [55] SHAUNI M. Investigating a feed-forward loop of transcription factors that acts in plant vascular development[D]. Durham: Durham University (master's thesis), 2018.
- [56] 石玉, 沈诗雅, 张倩茹, 等. LBD 基因家族研究进展[J]. *中国细胞生物学学报*, 2019, 41(4): 738-745.
- [57] GUTIERREZ L, BUSSELL J D, PACURAR D I, et al. Phenotypic plasticity of adventitious rooting in *Arabidopsis* is controlled by complex regulation of auxin response factor transcripts and Micro RNA abundance[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(10): 3119-3132.
- [58] GUILFOYLE G, HAGEN G G. Auxin response factors[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007(10): 453-460.

Research Progress of the Mechanism on Adventitious Root Induction in Plant

CHEN Jiabao, YAN Daoliang, ZHENG Bingsong

(College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University/State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Hangzhou, Zhejiang 310000)

Abstract: Rooting induction is an important theoretical subject in the study of plant development and morphogenesis. It is also a key issue in the asexual propagation of fine trees, the successful regeneration of transgenic plants and the acceleration of large-scale cultivation of forestry products. The occurrence of adventitious roots in plants is a complicated and complex process with multiple factors. Inducing plant adventitious roots has important practical significance in the asexual

doi:10.11937/bfyy.20201076

植物在盐处理下的研究进展

张晓婷^{1,2}, 王雪松³, 贾文飞^{1,2}, 徐振彪^{4,5}, 王颖^{1,2}, 吴林^{1,5}

(1. 吉林农业大学 园艺学院, 吉林 长春 130118; 2. 吉林省蓝莓研究中心, 吉林 长春 130021;
3. 吉林省农业科学院 果树研究所, 吉林 公主岭 136100; 4. 山东理工大学 生命科学学院, 山东 淄博 255049;
5. 淄博普蓝农业科技有限公司, 山东 淄博 256300)

摘要:探索盐处理对植物的影响,不仅可以提高作物产量,还能更加合理有效地利用受到盐胁迫影响的有限耕地,具有重要的研究意义和应用价值。该研究论述了盐处理对植物生长指标、生理生化指标、光合指标以及植物组织培养的影响,并分析相关试验,筛选出关键的抗盐性指标,为以后品种的耐盐性鉴定提供参考依据。

关键词:盐处理;抗盐性指标;鉴定

中图分类号:S 567.23⁺9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2021)06-0137-07

20 世纪初,土壤盐分胁迫已成为危害农业植物的主要非生物胁迫^[1],土壤盐渍化是我国乃至世界主要的环境问题之一^[2-4]。土壤盐渍化以土壤溶液含 Na^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 及 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 、

Cl^- 和 SO_4^{2-} 浓度高为主要特征,尤其是 Na^+ 和 Cl^- 含量高^[5]。我国存在大量盐碱地,耕地中盐渍化面积达到 920.9 万 hm^2 ,约占全国土地面积的 1/10^[6],其中占全国耕地面积约 6.62%^[7],主要分布在西北、华北、东北和沿海地区^[8],其中含盐量达 0.4%(质量分数)以上,最高可达 1.5%,且各地区土壤盐分差异较大^[9],严重影响作物生长发育,导致植物生长受阻。同时,不合理的农作物栽培管理方式也会造成 Na^+ 或 Cl^- 积累,从而形成盐害^[10],限制其经济的发展和栽培区域的扩大,其抗盐性研究可为解决植物在盐渍环境中大面积推广提供参考依据。

第一作者简介:张晓婷(1993-),女,硕士研究生,研究方向为果树生理生态及栽培技术。E-mail:937571500@qq.com.

责任作者:吴林(1970-),男,硕士,教授,现主要从事蓝莓等小浆果品种选育、栽培生理与产业经济全产业链技术等研究工作。E-mail:310710966@qq.com.

基金项目:吉林省教育科学“十三五”规划资助项目(GH170250);淄博市科学技术发展计划资助项目(2017kj080008);淄博市校城融合发展计划资助项目(2018ZBXC040)。

收稿日期:2020-03-19

1 盐处理对植物生长指标的影响

植物受到盐处理可表现为:胁迫作用和促进

reproduction of plants. How to well induce the adventitious roots of a certain plant and establish its stable root-rooting mechanism is the direction of the problem that researchers have been searching for. This study dealt with the mechanism of the adventitious root, summarized the research progress in the physiology and molecular science of adventitious roots in domestic and abroad. The different factors influencing the mechanism of adventitious roots and their effects on the rooting of adventitious roots were analyzed in order to provide a strong theoretical basis and practical reference for the research on the induction of adventitious roots.

Keywords: adventitious root; hormone; root induction; rooting mechanism