

激素调控植物侧根发生的研究进展

郝 西, 杨铁钢*

(河南省农业科学院 经济作物研究所, 河南 郑州 450002)

摘要: 系统论述了五大类植物激素在植物侧根发生中的调控作用及其互作, 并就激素调控侧根发生的研究进行了展望。

关键词: 激素; 植物; 侧根发生

中图分类号: Q946. 885 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2009)09-0090-04

侧根的发生是高等植物中激素和环境共同调控的一个发育过程。利用拟南芥和其他物种进行生理和遗传研究揭示了几种植物激素在侧根形成中的作用, 尤其是对生长素(auxin)在侧根起始和原基发育中的作用研究最多。然而, 对侧根发育过程中激素互作研究的很少。最近的研究表明, 细胞分裂素(cytokinin)和脱落酸(ABA)负调控侧根形成, 而油菜素内酯(BR)正调控侧根形成。另一方面, 乙烯(ethylene)在侧根形成过程中有正负 2 种调控作用。以下综述了近年来激素调控侧根发育的研究成果, 同时讨论了植物激素在这个过程中可能的互作。

1 侧根的发育过程

在开花植物和裸子植物中, 侧根发生于主根的中柱鞘。拟南芥和绝大多数双子叶植物, 侧根都发生于对着原生木质部的中柱鞘细胞; 在其他物种中, 如玉米、水稻和小麦中, 侧根发生于对着韧皮部的中柱鞘细胞, 还有些发生于内皮层部位^[1]。侧根的形成包含 4 个关键的步骤: (1)建成细胞的选择, 这些特定的中柱鞘细胞与其他部位细胞的不同之处在于细胞长度明显变短^[2, 3], 且处于细胞分裂的 G₂ 期, 细胞内含有复制的染色体^[3, 4]。尽管这些中柱鞘细胞在结构上都是相似的, 但并非所有这些中柱鞘细胞都参与侧根的形成, 只有少数能够行使此功能, 它们被称为建成细胞^[5]; (2)细胞周期的重新开始和细胞的不对称分裂产生侧根原基(lateral root primordium, LRP); (3)LRP 通过分裂分化扩展而突出主根表皮; (4)侧根分生组织的激活进而形成成熟侧根。

2 植物激素在侧根发育中的调控作用

2.1 生长素在侧根形成中的调控作用

研究表明, 生长素至少在侧根发育的 3 个阶段都发挥重要作用, 原基的起始, 侧根原基的形成和侧根顶端分生组织的激活^[6, 7]。外源添加生长素增加侧根数目, 然而抑制生长素运输减少侧根数目, 表明生长素对侧根形成具有促进作用^[8]。

2.1.1 侧根起始过程中生长素介导的细胞循环激活 在细胞水平上, 外源生长素促进拟南芥中柱鞘细胞分裂, 然而生长素运输抑制剂阻断侧根起始过程的中柱鞘细胞分裂, 表明生长素正调控中柱鞘细胞分裂^[5]。*KRP1* 和 *KRP2* 编码细胞周期蛋白激酶(CDK)抑制剂, 可以抑制细胞周期 G₁/S 转变, 生长素 NAA 处理抑制这 2 个基因的表达^[9]。超表达 *KRP2* 减少侧根数目, 表明 *KRP2* 在中柱鞘重新激活的过程中负调控细胞周期进展。这些结果表明, G₁/S 转变是生长素介导的侧根起始的下游调控因子^[10, 11]。

2.1.2 生长素运输在侧根起始和侧根原基发育中的作用 在根中, 生长素通过维管组织向根尖运输, 即向顶式运输(acropetal transport), 然后到达根尖的生长素通过外层细胞向根基部运输即向基式运输(basipetal transport)^[12]。利用生长素运输抑制剂进行的生理研究表明, 向顶式运输和向基式运输对于侧根形成都是重要的^[5, 13]。此外, 利用拟南芥突变体进行的遗传研究表明, 生长素的输入和输出运输对于侧根起始和原基发育都是必须的。输入载体

收稿日期: 2009-06-10

作者简介: 郝 西(1979-), 男, 河南平顶山人, 博士, 主要从事棉花栽培和分子生理学研究。

通讯作者: 杨铁钢(1967-), 男, 河南长垣人, 研究员, 博士, 主要从事棉花栽培生理和发育调控研究。

AUX1(auxin resistant 1)和 LAX(Like AUX1)介导生长素从胞外向胞内的运输,输出载体 PIN 蛋白介导生长素从胞内向胞外的运输^[5, 14, 15]。生长素输入载体突变体 *aux1* 和 *lax3* 的侧根数目都减少^[16, 17]。生长素输出载体是受 PIN 基因调控的,对侧根形成是很关键的^[14]。许多 *pin* 突变引起了根系表型的明显缺陷,包括侧根原基发育异常^[18]。一些影响 PIN 蛋白细胞定位的元件发生突变后侧根数目减少或产生反常的侧根原基^[19, 20]。

2.2 细胞分裂素在侧根形成中的调控作用

细胞分裂素在控制细胞的分裂、分化以及在植株的整个发育过程中都发挥重要功能。在侧根的发育方面,利用细胞分裂素响应基因启动子融合 *GUS* 的转基因材料(*ARR5::GUS*)研究发现,在侧根发育早期阶段,正在分裂的起始细胞内检测不到 *ARR5* 基因的表达;而后期,在侧根原基的基部会有较强的表达^[21]。增强表达细胞分裂素氧化酶基因,如 *AtCKX1*、*AtCKX2*、*AtCKX3* 和 *AtCKX4*,都会增加植株侧根的发生^[22]。因而细胞分裂素在侧根的发育过程中起抑制作用。已有证据表明,细胞分裂素抑制侧根的发生是抑制了起始细胞的第一次垂周分裂造成的^[23]。细胞分裂素对侧根起始的抑制作用是依赖于细胞分裂素信号元件的,包括细胞分裂素受体 CRE1/AHK4^[23] 和 AHPs^[24]。生长素可以上调 PIN 基因的表达,而外源细胞分裂素可以抑制这种上调,并且阻止侧根起始过程中生长素浓度梯度的建立,这些结果表明,位于原生木质部中柱鞘的内源细胞分裂素可以阻断依赖于 PIN 基因的生长素浓度梯度的建立,从而抑制侧根起始的不对称细胞分裂^[25]。这一结果揭示了侧根形成过程中细胞分裂素和生长素的互作。

对水稻的研究表明,细胞分裂素对侧根原基的起始起抑制作用,对侧根的伸长发挥促进作用^[26]。并且,细胞分裂素对侧根伸长的促进作用是通过增加细胞长度实现的,是一种依赖生长素的信号路径。

2.3 脱落酸在侧根形成中的调控作用

在侧根发育过程中,脱落酸抑制了侧根顶端分生组织的激活。侧根原基与侧根的总数目在脱落酸处理及对照条件下没有显著差异^[27],但是脱落酸处理条件下会引起可见侧根数目的大大减少。ABA 是侧根出现的负调控因子,并且这种抑制作用发生在侧根分生组织激活之前^[16]。通过外加生长素不能回复 ABA 抑制侧根的表型, *alf3* 突变体的侧根发生也依然受到 ABA 的抑制, *DR5::GUS* 转基因

材料经 ABA 处理后,侧根原基检测不到 *GUS* 表达,这些结果表明,ABA 的这一抑制过程是一种不依靠生长素的信号路径^[27],并且负调控生长素对侧根原基的响应。

生长素可以促进侧根的发生,突变体 *ab3* 较之野生型需要较高的生长素浓度才能促进侧根的发生;相反生长素转运抑制剂 NPA 会抑制侧根的发生, *abi3* 对 NPA 抑制侧根的敏感性也相应减弱。生长素以及 ABA 都可以增强 *ABI3::GUS* 在根中的表达^[28]。增强表达 *ABI3* 和玉米中的 *VPI* 基因(*VIVIPAROUS1*, *ABI3* 的同源基因)都会增强 ABA 对侧根发育的抑制^[29, 30],并且会抑制生长素诱导的侧根发生^[16]。生长素诱导侧根发生在 *35S-VPI* 转基因材料中会被 ABA 完全抑制,这一抑制阶段是发生在侧根的起始阶段;而在野生型中则影响很小^[30]。这些结果表明, *ABI3* 是生长素与 ABA 2 种信号互作的一个重要因子,此外, *ABI3* 蛋白的 B3 结合结构域在 ARF(auxin response factor)基因内也高度保守, *ABI3* 转录因子可能是通过与 ARF 或 IAA 蛋白互作来调控生长素信号^[19]。

2.4 油菜素内酯(BR)在侧根形成中的调控作用

油菜素内酯(BR)和生长素调控路径上的互作已经得到一些试验的证明^[31, 32]。Bao 等提出,油菜素内酯和生长素在侧根形成中的作用是增效的^[33]。*bril* 是一个拟南芥 BR 受体类突变体,表现为对 BR 不敏感,侧根减少。同时 *bril* 突变减少了根尖生长素响应的 *DR5::GUS* 的表达,而外源加入 BR 促进了 *DR5::GUS* 在野生型根尖的表达。BR 促进生长素在根中的向顶式运输,因此我们可以提出一个假设,BR 可能是通过增加生长素的向顶式运输来促进侧根起始的^[34]。研究 BR 是如何促进生长素的向顶式运输尤其是否影响生长素运输载体的细胞定位是很有必要的。

2.5 乙烯在侧根形成中的调控作用

乙烯可以促进许多植物不定根的形成^[35],但是乙烯对侧根发生的作用直到最近才有比较详细的研究。Negi 等发现,乙烯通过改变生长素运输负调控拟南芥侧根形成^[36]。过量产生乙烯增强生长素向顶式和向基式运输,但是这种增强的生长素运输在乙烯不敏感突变体 *etr1* 和 *ein2* 中并不存在,表明乙烯正调控生长素的向顶式和向基式运输。乙烯增强生长素运输导致原生木质部中柱鞘内生长素积累的减少从而影响侧根起始。Ivanchenko 等分析了乙烯和生长素互作在侧根起始和侧根原基发育中的作

用^[37]。高浓度的外源 ACC 强烈抑制新原基的起始,但是促进已经存在的侧根原基的出现。低浓度的外源 ACC 通过增加乙烯的合成可以促进侧根起始。利用生长素信号或乙烯诱导生长素合成相关突变体研究表明,乙烯对侧根起始的影响是通过调控生长素合成和信号实现的^[38]。这些结果表明,生长素和乙烯在侧根起始和原基发育上的互作是复杂的,但是可以利用相关突变体进行深入研究。

3 展望

生长素是侧根形成的主要调控因子,但是其他激素在不同的阶段也发挥正调控或负调控作用。这些正负调控作用表明生长素和其他激素或多种激素之间互作的复杂性。例如,生长素和乙烯之间的互作影响根中 *AUX1* 依赖的生长素运输,而油菜素内酯可能参与了这个过程,因为生长素和油菜素内酯之间的互作调控生长素的向顶式运输。此外,一种激素也可能影响其他激素的合成、代谢、运输或者信号路径。例如,生长素和细胞分裂素互作影响细胞分裂素的合成;生长素负调控细胞分裂素的合成^[38],生长素通过直接转录激活 *ARR7/15* 从而在转录水平上抑制细胞分裂素信号^[39];生长素和乙烯之间的互作,乙烯诱导生长素合成^[40];油菜素内酯正调控生长素诱导基因的表达^[31]。侧根形成很可能被植物激素间的一条互作网络而不是任何一种或两种激素调控,这个调控网络由于对环境因子的敏感性而变得更加复杂。

下一步研究需要关注的是激素间的互作和环境信号如何共同调控侧根起始,侧根原基发育和侧根出现,而所有这些过程使得植物建立一种适合生长的土壤、养分和湿度状况的根系结构。利用具有明显侧根表型的激素相关突变体和新的实验技术来研究侧根形成过程中的发育变化。例如,目标细胞或组织内特异基因活性的改变,对于揭示侧根形成中激素互作是非常有帮助的。侧根形成过程中激素互作的研究也有助于我们理解植物根和茎侧部器官形成中的普遍和特殊机制。

参考文献:

- [1] Hochholdinger F, Zimmermann R. Conserved and diverse mechanisms in root development[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11: 70—74.
- [2] Lloret P G, Casero P J, Pulgarin A, *et al.* The behaviour of two cell populations in the pericycle of *Allium*

cepa, *Pisum sativum*, *Daucus carota* during early lateral root development[J]. *Ann Bot*, 1989, 63: 465—475.

- [3] Beeckman T, Burssens S, Inzé D. The pericycle cycle in *Arabidopsis*[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52: 403—411.
- [4] Blakely L M, Evans T A. Cell dynamics studies on the pericycle of radish seedling root[J]. *Plant Sci Lett*, 1979, 14: 79—83.
- [5] Casimiro I, Marchant A, Bhalerao R P, *et al.* Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation[J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 843—852.
- [6] Laskowski M J, Williams M E, Nusbaum H C, *et al.* Formation of lateral root meristems is a two-stage process[J]. *Development*, 1995, 121: 3303—3310.
- [7] Fukaki H, Okushima Y, Tasaka M, *et al.* Auxin-mediated lateral root formation in higher plants[J]. *Int Rev Cytol*, 2007, 256: 111—137.
- [8] Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, *et al.* *AUX1* promotes lateral root formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 589—597.
- [9] Himanen K, Boucheron E, Vanneste S, *et al.* Auxin-mediated Cell Cycle activation during early lateral root initiation[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 2339—2351.
- [10] Himanen K, Vuylsteke M, Vanneste S, *et al.* Transcript profiling of early lateral root initiation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 5146—5151.
- [11] Vanneste S, De Rybel B, Beemster G T, *et al.* Cell cycle progression in the pericycle is not sufficient for SOLITARY ROOT/IAA14-mediated lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 3035—3050.
- [12] Morris D A, Friml J, Zazimalova E. The transport of auxin[C] // Davies P J. *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004: 437—470.
- [13] Reed R C, Brady S R, Muday G R, *et al.* Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 1998, 118: 1369—1378.
- [14] Benkova E, Michniewicz M, Sauer M. Local efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation[J]. *Cell*, 2003, 115: 591—602.
- [15] Smet I, Vanneste S, Inzé D, *et al.* Lateral root initiation or the birth of a new meristem[J]. *Plant Mol Biol*, 2006, 60(6): 871—887.
- [16] Smet I, Tetsumura T, Rybel B, *et al.* Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*[J]. *Development*, 2007, 134

- (4): 681—690.
- [17] Swarup K, Benkova E, Swarup R, *et al.* The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence[J]. *Nat Cell Biol*, 2008, 10: 946—954.
 - [18] Blilou I, Xu J, Wildwater M, *et al.* The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots[J]. *Nature*, 2005, 433: 39—44.
 - [19] Ruegger M, Dewey E, Hobbie L. Reduced naphthylphthalamic acid binding in the *tir3* mutant of *Arabidopsis* is associated with a reduction in polar auxin transport and diverse morphological defects[J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 745—757.
 - [20] Jaillais Y, Santambrogio M, Rozier F, *et al.* The retromer protein VPS29 links cell polarity and organ initiation in plants[J]. *Cell*, 2007, 130: 1057—1070.
 - [21] Lohar D P, Schaff J E, Laskey J G, *et al.* Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, nematode and Rhizobial symbioses[J]. *Plant J*, 2004, 38: 203—214.
 - [22] Werner T, Motyka V, Laucou V, *et al.* Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2532—2550.
 - [23] Li X, Mo X, Shou H. Cytokinin-mediated cell cycling arrest of pericycle founder cells in lateral root initiation of *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1112—1123.
 - [24] Hutchison C E, Li J, Argueso C, *et al.* The *Arabidopsis* histidine phosphotransfer proteins are redundant positive regulators of cytokinin signaling[J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 3073—3087.
 - [25] Laplace L, Benkova E, Casimiro I, *et al.* Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation[J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 3889—3900.
 - [26] Rani B, Taketa S, Ichii M, *et al.* Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa*) [J]. *J Plant Physiol*, 2005, 162(5): 507—515.
 - [27] Smet I, Signora L, Beeckman T, *et al.* An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2003, 33(3): 543—55.
 - [28] Brady S M, Sarkar S F, Bonetta D, *et al.* The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3* (*ABI3*) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2003, 34: 67—75.
 - [29] Parcy F, Valon C, Raynal M, *et al.* Regulation of gene expression programs during *Arabidopsis* seed development: roles of the ABI locus and of endogenous abscisic acid[J]. *Plant Cell*, 1994, 6: 1567—1582.
 - [30] Suzuki M, Kao C Y, Cocciolone S, *et al.* Maize VP1 complements *Arabidopsis* *abi3* and confers a novel ABA/auxin interaction in roots[J]. *Plant J*, 2001, 28(4): 409—418.
 - [31] Nakamura A, Higuchi K, Goda H, *et al.* Brassinolide induces IAA5, IAA19, and DR5, a synthetic auxin response element in *Arabidopsis*, implying a cross talk point of brassinosteroid and auxin signaling[J]. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1843—1853.
 - [32] Nakamoto D, Ikeura A, Asami T, *et al.* Inhibition of brassinosteroid biosynthesis by either a *dwarf4* mutation or a brassinosteroid biosynthesis inhibitor rescues defects in tropic responses of hypocotyls in the *Arabidopsis* mutant nonphototropic hypocotyl 4[J]. *Plant Physiol*, 2006, 141: 456—464.
 - [33] Bao F, Shen J, Brady S R, *et al.* Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 1624—1631.
 - [34] Fukaki, Tasaka. Hormone interactions during lateral root formation[J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 69(4): 437—49.
 - [35] Clark D G, Gubrium E K, Barrett J E, *et al.* Root formation in ethylene-insensitive plants[J]. *Plant Physiol*, 1999, 121: 53—60.
 - [36] Negi S, Ivanchenko M G, Muday G K, *et al.* Ethylene regulates lateral root formation and auxin transport in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant J*, 2008, 55(2): 175—187.
 - [37] Ivanchenko M G, Muday G K, Dubrovsky J G, *et al.* Ethylene-auxin interactions regulate lateral root initiation and emergence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2008, 55: 335—347.
 - [38] Nordström A, Tarkowski P, Tarkowska D, *et al.* Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*; a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 8039—8044.
 - [39] Muller B, Sheen J. Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis[J]. *Nature*, 2008, 453: 1094—1097.
 - [40] Stepanova A N, Yun J, Likhacheva A V, *et al.* Multi-level interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots[J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 2169—2185.