

禾本科作物根毛发育机制研究进展

黄琳丽^{1,2}, 高润红^{1,2}, 郭桂梅^{1,2}, 陈志伟^{1,2}, 李颖波^{1,2}, 宗营杰^{1,2}, 张述伟^{1,2}, 陆瑞菊^{1,2,*}, 刘成洪^{1,2,*}

¹上海市农业科学院生物技术研究所, 上海201106

²上海市农业遗传育种重点实验室, 上海201106

*共同通信作者: 刘成洪(liuchenghong@saas.sh.cn)、陆瑞菊(luruiju62@163.com)

摘要: 根毛是植物从土壤中吸收水分和养分的重要器官, 研究其发育过程、应对根际生物与非生物胁迫的适应性对提高作物抗逆性具有重要意义。根毛发育的分子机制研究主要集中在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 近年来在禾本科作物上也取得了一定的进展。本文介绍了根毛的发生模式、发育规律及影响其发育的遗传因素与环境因素, 以及水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)和大麦(*Hordeum vulgare*)等重要禾本科作物根毛发育机制的研究进展, 并对作物根毛发育的机制研究与育种应用前景进行了展望。

关键词: 禾本科作物; 根毛; 发育; 抗逆性; 育种

Research progress of root hair development mechanism in gramineous crops

HUANG Linli^{1,2}, GAO Runhong^{1,2}, GUO Guimei^{1,2}, CHEN Zhiwei^{1,2}, LI Yingbo^{1,2}, ZONG Yingjie^{1,2}, ZHANG Shuwei^{1,2}, LU Ruiju^{1,2,*}, LIU Chenghong^{1,2,*}

¹Biotechnology Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201106, China

²Shanghai Key Laboratory of Agricultural Genetics and Breeding, Shanghai 201106, China

*Co-corresponding authors: Liu CH (liuchenghong@saas.sh.cn), Lu RJ (luruiju62@163.com)

Abstract: Root hair is an important organ for plants to absorb water and nutrients from the soil. The research of root hair development process and adaptability to biotic and abiotic stresses in the rhizosphere is significant for improving crop stress resistance. The molecular mechanism of root hair development is mainly concentrated in *Arabidopsis*. In recent years, some progress has been made in Gramineae crops. In this paper, we introduce the occurrence pattern and development rule of root hair. More than that genetic and environmental factors affecting the development of root hairs are discussed. Furthermore, the development mechanism of root hairs in rice (*Oryza sativa*), maize (*Zea mays*) and barley (*Hordeum vulgare*) are reviewed. In addition, we prospect the research on mechanism of root hair development and the breeding application.

Key words: gramineous crop; root hair; developmen; stress resistance; breeding

根毛是植物根表皮细胞中高度特化的细胞, 由根表皮细胞分化而成的向外突出、顶端密闭的管状结构器官(Ishida等2008)。根毛主要位于根尖的成熟区, 形成根毛区。根毛细胞壁很薄, 细胞质

紧贴细胞壁, 中央是大液泡, 细胞核随根毛的生长

收稿 2020-08-15 修定 2021-03-10

资助 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-05-01A-02)。

而逐渐移动到它的末端。根毛的数量庞大,在湿润环境中,每平方毫米表皮上,玉米约有420条,而豌豆(*Pisum sativum*)约有230条。成熟根毛的长度介于0.5~10 mm之间,直径为5~17 μ m。

根毛是植物根系的重要组成部分,由于其细胞壁薄软而胶黏,易与土粒紧贴在一起,在植物生长中起固着作用。根毛能够极大地增加根的吸收面积,伸长的根毛在细胞生长和吸收水分和养分方面起重要作用,这些水分和养分被输送到根内皮层细胞,再输送到地上部分(Marzec等2015; Tanaka等2014)。不仅如此,根毛还能通过自身的适应性反应和其根系分泌物,来提高植物的抗逆性(Tanaka等2014)。根毛能够与根际微生物形成有益的共生作用,如固氮细菌共生体,利用大豆(*Glycine max*)和苜蓿(*Medicago sativa*)的根毛建立了豆类根瘤菌相互作用的主要模型(Breakspear等2014)。

根毛是重要的单细胞模型,为探索细胞分化决定、细胞发育、细胞凋亡及极性生长等机理提供了很好的生长发育模型。根毛发育相关分子机制的研究绝大多数来自双子叶植物,尤其是在拟南芥中,其分子作用机理已研究得较为透彻。但是在禾本科作物中,关于根毛的研究报道相对较少,主要集中在水稻(*Oryza sativa*) (Yu等2015)、玉米(Nestler等2015)和大麦(Szarejko等2005)。水稻、小麦(*Triticum aestivum*)、玉米和大麦都是重要的谷类粮食作物,因此,深入研究禾本科作物根毛发育的分子机制,对于实施以根毛为对象的精准育种具有理论指导作用。禾本科作物根毛发育机制与模式植物拟南芥作既存在一定的保守性,又具有一定的差异。本文拟对根毛的发育过程及影响因素、主要禾本科作物中根毛发育机制研究进展、根毛与根鞘形成之间的关系等方面进行综述,为开展作物根毛发育机制研究和育种应用研究提供参考。

1 根毛的发育过程

1.1 根毛的发生模式

在植物中,根表皮细胞的发育模式有3种。在单子叶植物和双子叶植物中,其根毛发育模式并不相同。在双子叶植物中,根毛的发生由根表皮细

胞和皮层细胞的相对位置决定的。与2个皮层细胞相邻的表皮细胞为H细胞(hair cell),能够发育成根毛,而与一个皮层细胞相邻的表皮细胞为N细胞(non-hair cell),不能够发育形成根毛(Schiefelbein等2009) (图1-A),如模式植物拟南芥和十字花科植物。在单子叶植物中,根毛发育模式也存在区别。一种,根毛是随机发育的,其形成根毛的比例是可变的,而且会随着环境的改变而改变(图1-B),如水稻。另一种,根毛起源于不对称分裂,随后较大的细胞变成非根毛细胞,而较小的细胞能够形成稠密的细胞质,随后发育成根毛,如短柄草类。Marzec等(2014)基于观察表皮细胞的最终分裂,提出了更精确的细胞分化模型。在这个模型中,Type I细胞最后一次分裂是对称分裂,在Type IA细胞中,2个子细胞没有任何形态差异,均可形成根毛,而有毛细胞和无毛细胞只能通过有无根毛突起(root hair tube)来区分;而Type IB细胞首先对称分裂,随后不对称扩张,只有较短的细胞才能分化产生根毛,如水稻和大麦(Marzec等2014)。Type II细胞最后一次分裂是不对称分裂,较短的细胞可能位于茎的方向(Type IIA),也可能位于根的方向(Type IIB) (图2)。

在禾本科根表皮模型中起重要作用的基因尚且未知,但是对大麦、二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)和水稻根表皮的组织研究发现特有的物种差异。在二穗短柄草中,外在因素在最后一个细胞分裂之前被激活,且能够控制子细胞的类型(Kim和Dolan 2011)。这意味着,想要尝试阐明根毛发育早期阶段的分子机制要集中在影响细胞不对称分裂和扩张的因素上(Marzec和Kurczynska 2014)。

1.2 根毛的起始

尽管根表皮细胞的发育模型因植物种类的不同而有所差异,但是根毛的分化、突起的形成和根毛的伸长是普遍存在的。在拟南芥中,根表皮细胞命运决定受一个激活复合物负调控。该激活复合物由R2R3型MYB转录因子WEREWOLF (WER)、bHLH转录因子GLABRA3 (GL3)或者ENHANCER OF GLABRA3 (EGL3)和WD40重复蛋白TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1)组成。这个复合物能够促进GL2的表达,最终抑制根毛的形成。在H细胞中,皮层中的位置信号能够诱导JACK-

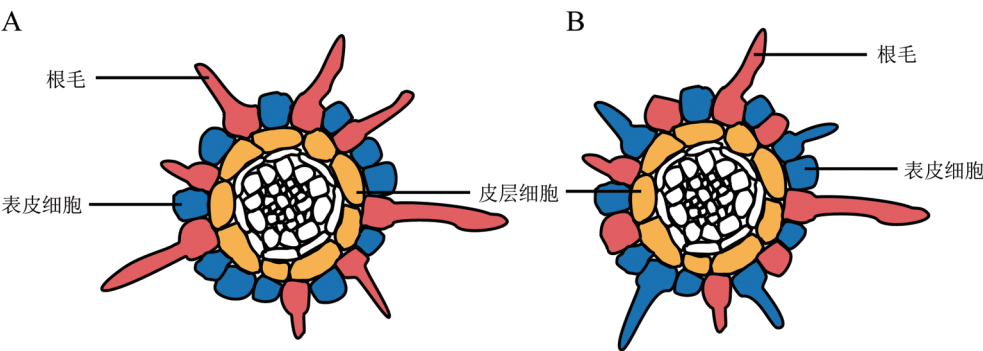


图1 根毛发育模式图

Fig. 1 The development pattern of root hair

A: 根毛发育由表皮细胞和皮层细胞的位置效应决定; B: 根毛随机发育。黄色表示皮层细胞, 红色表示与两个皮层细胞相邻的表皮细胞, 蓝色表示与一个皮层细胞相邻的表皮细胞。

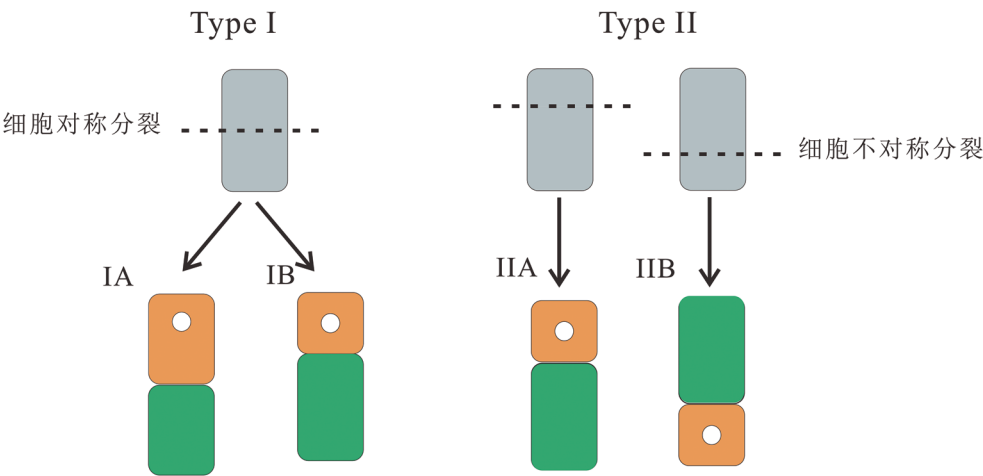


图2 单子叶植物根毛不对称发育模式图

Fig. 2 The asymmetric development pattern of root hair in monocotyledons

本图引自Marzec等(2015)一文。

DAW (*JKD*)的表达, 从而降低*WER*的表达, 使其被R3类MYB转录因子CAPRICE (*CPC*)取代, 形成新的复合物*CPC-GL3/EGL3-TTG1*。该复合物不能诱导*GL2*的表达, 因此形成根毛细胞(Ishida等2008)。对多毛突变体*wer*、*myb23*、*gl3egl3*、*ttg*和无毛突变体*cpctry*进行根表皮细胞的转录组分析, 从中挖掘出208个关键根表皮基因, 这些基因在多毛突变体和无毛突变体中表现出显著不同的表达水平, 其中有154个基因在多毛突变体中高度表达, 为根毛发育的调控网络提供了基础(Bruex等2012)。采

用互补策略, 比较多毛突变体*myb23*、无毛突变体*cpctry*和野生型的根毛细胞和非根毛细胞的蛋白质表达谱。在根毛细胞中鉴定出2 447种蛋白质, 其中33种蛋白在根毛中特异表达, 另外38种在根毛中的丰度明显高于非根毛细胞, 这些蛋白质主要与能量代谢和转运有关(Lan等2013)。

在禾本科作物中, 只有少数根毛发育相关的突变体被研究。在玉米中, 发现突变体*rth3*表现为真正的突起形成缺陷(Hochholdinger等2008)。在幼嫩的初生根中*RTH3*表达上调, 这与有毛细胞中

的定位以及COBRA-like蛋白参与根毛分化是一致的,但是其作用机制尚不明确。根据*rth3*突变体和野生型根毛表型差异,可以推测RTH3蛋白有助于细胞壁的形成和细胞扩张,且是少数根毛特异性基因的调控因子(Hochholdinger等2008)。通过大麦‘Karat’和*rhll.a*突变体的转录组分析,发现可能参与大麦根毛发育的其他十个基因。其中三个编码过氧化物酶,两个编码木糖内转糖基酶,一个编码阿拉伯半乳聚糖蛋白,一个编码扩张蛋白,一个编码富含亮氨酸的重复蛋白,一个编码磷脂酰肌醇磷脂酰胆碱转移蛋白,一个编码RhoGTP酶GDP解离抑制剂(Kwasniewski等2013)。这十个基因的转录丰度在*rhll.a*突变体中均低于野生型,然而在野生型和产生根毛突起的突变体*rphl.b*之间,并没有转录差异。这些基因编码的蛋白与细胞壁和质膜相关,在形成根毛突起过程中,这些基因的修饰可能起重要作用(Kwasniewski等2013)。以大麦突变体*rhll.a*和*rphl.b*为材料,进行蛋白质组学研究,鉴定出13种在突变体中差异累积的蛋白质。其中包括两个ATP合成酶、两个能运输ATP的ABC转运蛋白、一个参与囊泡转运的SAR1家族的小GTPase,一个PDI样蛋白和一个参与细胞氧化还原稳态的单脱氢抗坏血酸还原酶。此外,还鉴定了参与信号转导、葡萄糖分解代谢过程的蛋白质。所有这些过程都与根毛的形态发生有关(Janiak等2012)。

1.3 根毛的伸长

在根毛起始后,根毛通过尖端生长而伸长,直到形成成熟根毛。在根毛起始后不久,细胞核从细胞体中移动到根毛中,并与生长的尖端保持恒定的距离。在拟南芥中,一些特异性转录因子正向调控根毛伸长。例如,bHLH转录因子ROOT HAIR DEFECTIVE6-LIKE4 (RSL4)是根毛生长所必须的关键基因,且RSL4通过控制参与许多细胞生长过程的基因表达来调控根毛伸长(Yi等2010)。各转录组研究揭示大量根毛富集基因,在不同的研究中数量差异很大,但可以得到一些共同的特征。许多根毛特异性基因编码细胞壁相关蛋白,如扩张蛋白、阿拉伯半乳聚糖蛋白(arabino galactan protein, AGPs)、木葡糖聚糖内转糖苷酶/水解酶(xyloglucan transglucosidase hydrolase, XTH)和果胶酯酶

在拟南芥、大豆、大麦和玉米中都是保守的(Wang等2016)。

在禾本科作物中,最早报道一个编码纤维素合成酶类D1蛋白的水稻基因*OsCSLD1*参与根毛的伸长(Kim等2007)。该基因在整个植物包括有毛细胞、无毛细胞和根皮层细胞中均有表达,突变体表现为根毛长度显著减少,但是根毛的密度和分布并没有差异。过量表达株系*OsCSLD1*的根毛长度是野生型根毛长度的2倍(Kim等2007)。水稻中一个编码木葡聚糖-6-氧化转移酶基因*OsXXT1*的突变能够导致根毛伸长出现异常。*OsXXT1*的产物参与纤维素-木葡聚糖网络的建立,表明该网络对于根毛伸长过程中细胞壁形成至关重要(Wang等2014)。根毛伸长所需的细胞壁组分通过囊泡运输和胞外分泌作用由细胞外基质转运至顶端生长区域(Lombardo和Lamattina 2012)。在禾本科作物中鉴定出与胞外分泌相关的唯一一个根毛基因是*RTH1*,它编码玉米*SEC3*亚基同源基因。该基因突变能够导致根毛长度显著缩短,但是对花粉管的伸长并没有影响,表明*RTH1*对根毛伸长具有特异性(Wen等2005)。

与尖端生长相关的第二大类蛋白是扩张蛋白,其作用是在细胞伸长过程中使细胞壁松弛(Gu和Nielsen 2013)。由*HvEXPB1*、*OsEXPB5*和*OsEXPPI7*编码的3个扩张蛋白已经被证实参与根毛的起始和伸长(Yu等2011)。大麦中,*HvEXPB1*在野生型根中特异性表达,在胚芽鞘、叶、分蘖和穗中均不表达,且在无根毛突变体*brb*的根部不表达,表明*HvEXPB1*基因在大麦根毛形成过程中起作用。水稻中,*OsEXPPI7*在根毛中特异性表达,其突变体株系根毛长度与野生型相比缩短70%,且其启动子区域包含根毛特异性顺式作用元件(Yu等2011)。

磷酸肌醇是根毛伸长的所需的重要信号分子。代谢紊乱可能导致根毛发育的缺陷,包括根毛的缩短和/或产生分支(Yoo等2012)。在禾本科作物中只发现一个编码磷脂酰肌醇转移蛋白的水稻基因*OsSNDPI*参与根毛发育(Huang等2018)。*Ossndp1*突变体表现为根毛较野生型短,且形成较多的分支,而过量表达*OsSNDPI*对根毛长度并没有影响,表明其可能不直接参与根毛伸长,但是与细胞生

长方向有关(Huang等2018)。

另外, 与禾本科作物根毛发育相关的蛋白是formin蛋白, 这些蛋白参与细胞分裂、器官扩张和顶端生长(Yang等2011), 在细胞骨架组织中起重要作用。研究表明, *OsFHI*对根毛生长的影响取决于生长条件, 在溶液中生长时, 突变体表现为根毛缺陷, 而在空气中生长, 产生正常根毛。

2 根毛发育的影响因素

近年来, 研究表明根毛的形态发生途径不仅由内在发育程序决定, 还受到环境条件的强烈影响, 这种调节被认为是植物环境适应的重要机制之一(Shibata和Sugimoto 2019)。内在因素和环境因素以复杂的方式结合在一起, 共同调控根毛的发育(Salazar-Henao等2016)。研究遗传因素和系统信号如何整合, 对于全面了解根毛发育机制至关重要。

2.1 基因型

不同品种的根毛发育存在一定的差异。对于冬大麦而言, ‘Hamu’的根毛长度(1.1 ± 0.3) mm显著高于‘Angora’(0.52 ± 0.18) mm, 根毛密度差异不大。而春大麦中, ‘Canut’的根毛长度(1.0 ± 0.24) mm显著高于‘Alexis’(0.64 ± 0.19) mm, 根毛密度差异不明显。不仅如此, 各品种间根毛直径没有显著差异。说明在不同大麦品种间, 只有根毛长度存在显著差异(Gahoonia等1997)。在拟南芥中, 并没有报道显示3种不同的生态型Col、Ler和Ws之间根毛表型存在差异。

多倍化是自然界普遍存在的一种生物学现象, 不同倍性的小麦根毛长度也存在差异。研究表明异源四倍体小麦根毛长度具有一定的优势, 异源四倍体小麦根毛长度显著高于其二倍体亲本, 而异源六倍体小麦根毛长度没有增加。

2.2 水分

植物根毛发育对环境湿度的变化非常敏感。在湿润环境中, 根毛的数目繁多, 增加了根的吸收面积; 在淹水条件下, 形成较少的根毛; 在适度水分条件下, 根毛正常生长。当土壤干旱或植物体内严重缺水时, 根毛不再发育, 而已经发育的根毛会萎蔫枯死, 从而影响水分的吸收。在此恶性循环下, 植物缺水更加严重, 导致产量下降。在西藏地区野

生耐旱大麦XZ5中, 根毛发育相关基因 β -扩张蛋白HvEXPB7主要在根中表达, 基因沉默HvEXPB7导致对照和干旱条件下根毛生长受到抑制。结果证实了HvEXPB7在干旱胁迫下XZ5根毛生长中的作用(He等2015)。水稻中, *WOX11*启动子在表皮细胞层的活性最强, 进一步分析根毛表型发现 $wox11$ 突变体的根毛非常短且数量少, 而过量表达株系根毛长度和数量显著增加, 表明*WOX11*能够控制根毛发育并增强水稻抗旱性(Cheng等2016)。玉米中, *ZmTIP1*编码一种功能性S-酰基转移酶, 过量表达*ZmTIP1*能够增加拟南芥和玉米的根毛长度, 以及植株对水分亏缺的耐性。表明*ZmTIP1*在调节玉米根毛长度和耐旱性方面发挥了积极作用(Zhang等2020a)。

2.3 激素

植物激素是调控根毛发育的关键因子, 在拟南芥中, 生长素、乙烯、细胞分裂素、茉莉酸和独脚金内酯能够促进根毛生长, 而油菜素内酯抑制根毛的生长发育。在这些植物激素中, 生长素和乙烯协同调节根毛生长。独脚金内酯和茉莉酸介导的信号通路最终与生长素或乙烯介导的通路相结合, 从而协调根毛的生长(Hentrich等2013)。禾本科作物中, 主要集中在植物激素对水稻根毛发育的研究。研究显示, *OsPIN1a*在根毛形成和伸长过程中起关键作用。生长素吲哚乙酸处理能够显著诱导水稻根毛的形成, 同时显著提高*OsPIN1a*的表达量, 且*OsPIN1a*-GFP在根毛中的含量增加(莫亿伟等2015)。另外, 水稻生长素 $osaux1$ 突变体在水培条件下根毛长度比野生型短, 表明*OsAUX1*正向调控水稻根毛伸长。与拟南芥中不同的是, *AtAUX1*主要在非根毛细胞中表达, 而*OsAUX1*只能在水稻根毛细胞中表达, 这也说明了*OsAUX1*介导的根毛发育机制与拟南芥中不同(Yu等2015)。水稻中, 关于乙烯调控根毛发育的相关研究相对较少, 水稻内吲哚乙酸的大量积累会产生过量的乙烯, 抑制水稻根毛的伸长(李斌等2020)。脱落酸在植物根毛伸长中起着重要作用, 外源施加脱落酸能够促进水稻根毛伸长。对有无脱落酸处理的水稻根毛区进行RNA-Seq分析, 发现脱落酸通过生长素生物合成和运输来调控根毛伸长, 从而调控植物的发

育(Wang等2017)。细胞分裂素与生长素相互调控,控制水稻根毛的发育,外源施加6-BA抑制水稻根毛的发育(刘昉2016)。油菜素内酯对水稻根毛的发育存在剂量效应,在一定的浓度范围内促进根毛的发育,尤其在低浓度时,促进作用明显(王凤茹等2010)。

2.4 营养元素

根毛能够响应环境信号,来确保植物能够最大限度获取土壤中的资源,而根毛的生长受到土壤中可有效供给养分的影响。在大多数土壤系统中,流动性有限的矿物质营养元素,如无机磷酸盐(Pi)、钾(K)、锰(Mn)、铁(Fe)、镁(Mg)和锌(Zn)能够影响拟南芥根毛的形态发生(Müller和Schmidt 2004; Yang等2008)。多种激素信号参与环境因子调控根毛生长(Lee和Cho 2013)。在拟南芥中,磷的有效性能影响根毛的生长,*PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1 (PHR1)*及其功能冗余的同源物*PHR1-LIKE1 (PHL1)*对根毛的生长起正向调控作用。生长素响应因子AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF7)和ARF19能够促进根中*PHR1*的表达,表明*PHR1*可能在生长素信号下游起作用(Huang等2018)。另外,磷饥饿能够增加乙烯信号通路中EIN3蛋白水平,从而导致异位根毛的形成,影响根毛细胞的命运(Song等2016)。在水稻中,*OsAUX1*能够促进根毛伸长以应对低磷环境和土壤中镉胁迫(Giri等2018; Yu等2015)。利用大麦无毛突变体*brb*来量化根毛对土壤磷吸收,在低磷土壤溶液中,*brb*在30 d后没有存活,而野生型('Pallas')继续生长,表明根毛在磷缺陷条件下对植物生长的重要性。在高磷土壤溶液中,*brb*和野生型均能够正常生长。通过根系对磷吸收率进行分析,表明低磷环境下,根毛对磷的获取和植物的存活具有重要意义,但是在高磷条件下,根毛的作用可有可无(Gahoonia等1997)。不仅如此,根毛在根系应对铁胁迫下发挥重要作用,比较野生型大麦和无毛突变体*brb*对营养液中铁胁迫的反应能力,发现根毛能够响应低铁,并且导致根系几何结构发生重大改变(Zuchi等2011)。

3 禾本科作物根毛发育研究进展

在拟南芥中,已经鉴定出一系列参与根毛细

胞和非根毛细胞的形成,以及在根毛尖端生长中起重要作用的基因,但是目前在禾本科作物中所鉴定出来的数量非常有限。

3.1 水稻

在水稻中,已经鉴定出一些与根毛发育相关的基因。*OsRHL1*编码一个bHLH转录因子,其突变体*Osrl1*根毛能够正常起始,但是其顶端生长受到抑制,是促进水稻根毛伸长的重要调控因子(Ding等2009)。*OsCSLD1*编码一个纤维素合成酶基因,不仅能够影响根毛的伸长,而且其突变体根毛形态会发生变化,如根毛扭曲、底端肿胀(Kim等2007)。*OsAPY*编码一个水解NTPs的三磷酸双磷酸酶,其突变体只能形成很短的突起(Takahisa等2009)。*OsSNDP1*编码一种磷脂酰肌醇转移蛋白,其突变体表现为短根毛,并且出现许多根毛分支,呈不规则形状,是水稻根毛伸长的关键因子(Huang等2018)。*OsNOX3*编码NADPH氧化酶,其突变体根毛密度和长度显著低于野生型,表明*OsNOX3*在调控水稻根毛起始和伸长方面起关键作用(Wang等2018)。

3.2 玉米

在玉米中,只有少数在根毛形成方面有缺陷的突变体被分离出来。2个多效性突变体*dil1*和*dil2*除了其他发育存在缺陷外,还表现出较少的根毛和异常的根毛形态(Lid等2004)。根毛突变体*rth1*、*rth2*和*rth3*根毛伸长受到影响,但根毛能够正常起始(Wen等2005)。*RTH5*编码单子叶特异性NADPH氧化酶,在根毛中优先表达,其突变体*rth5*在根毛起始和伸长方面存在缺陷,表现为根毛密度和长度减少(Nestler等2015)。

3.3 大麦

目前已分离出多个大麦根毛突变体,其中一个突变体*brb*在春大麦'Pallas'野生型群体中自发形成,表现为根毛缺失(Gahoonia等2001)。其余都是由*N*-甲基-*N*-亚硝脲(*N*-methyl-*N*-nitrosourea, MNU)或MNU和叠氮化钠(NaN_3)对春大麦进行处理后获得的。突变体*rh11.a*、*rh11.b*和*rh11.c*表现为完全无根毛。突变体*rhpl.a*、*rhpl.b*、*rhpl.c*和*rhpl.d*仅发育根毛原基,根毛生长在最初的膨大形成阶段或向顶端生长过渡的早期阶段受阻。突变体*rhi1.a*、*rhi2.a*、

rhi2.b、*rhi2.c*、*rhi2.d* (*rhi3.a*)和*rhi3.b*根毛数量较亲本品种少, 根毛长度不同, 且根毛形状不规则。突变体*rhs1.a*、*rhs2.a*、*rhs3.a*和*rhs4.a*具有明显短的根毛, 其长度仅为亲本品种根毛长度的5% (Chmielewska等2014; Nawrot等2005)。

4 禾本科作物根毛和根鞘形成的关系和作用

根鞘(rhizosheath)是指由土壤颗粒通过根系和微生物分泌的黏液物质组成的紧密鞘状结构(任美霖等2017)。由于根毛在土壤颗粒间的渗透, 以及根或微生物分泌的黏液将这些颗粒结合在一起, 从而牢固地附着在根表面, 为土壤微生物的富集和根系的生长提供了良好的环境(Zhang等2020b)。根鞘主要在干燥土壤中形成, 通过保持根与土壤之间的直接接触来提高水分和养分的吸收, 提高植物的抗旱性(Brown等2017; Liu等2019)。另外, 根鞘能够增加对非生物胁迫的抵抗能力, 如土壤强度、土壤酸度和养分缺陷相关的胁迫。根鞘的形成受多种因素的影响, 包括根毛、根和微生物黏液、土壤特性、反复的干湿循环和基因型等(Haling等2010; George等2014)。

根毛是形成禾本科作物根鞘的重要器官, 根毛对于土壤与根的黏附是必不可少的。在禾本科植物玉米中, 有根毛时, 玉米的根鞘延伸到整个根的长度; 无根毛时, 玉米的根尖则没有形成根鞘(Haling等2010)。在大麦中, 少根毛突变体形成较少或基本不形成根鞘, 且无根毛突变体*brb*没有形成根鞘(Haling等2010; George等2014)。酸性土壤条件下, 小麦根鞘大小与根毛长度呈正相关(Delhaize等2012)。在水稻中, 通过对水稻几乎无毛突变体*rh11-1*、短根毛突变体*expa17*和野生型根鞘的比较, 发现每厘米根长的根鞘大小排序为野生型>*expa17*>*rh11-1*, 表明根毛长度对根鞘重量的影响较大(Zhang等2020b)。

植物通过产生和分泌多种代谢物, 来驱动根相关微生物群的定植, 根毛参与植物与微生物的相互作用(Hu等2018)。细菌、放线菌和真菌是构成土壤微生物的主要类群。根和根毛分泌的羧酸类物质和糖类物质等为土壤微生物的生长提供了特殊环境, 促进根鞘内微生物的大量繁殖。因此,

植物根鞘土壤中的微生物数量及多样性远高于松散沙土。对根鞘内微生物进行研究, 发现存在丰富的固氮菌, 能够提高土壤的全氮含量。与其他微生物群相比, 某些细菌群在作物根鞘形成中可能发挥更重要的作用。通过对根鞘细菌的组成成分分析, 发现干旱条件下能够增加促进植物生长的肠杆菌科根细菌富集。许多肠杆菌科细菌表现出高的1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)脱氨酶活性。用肠杆菌接种干燥土壤, 会导致野生型植株根鞘形成的增加, 而ACC脱氨酶缺陷突变体根鞘形成没有变化。由此表明, ACC脱氨酶活性对于干旱胁迫下根鞘的形成起着至关重要的作用(Zhang等2020c)。干旱胁迫产生的乙烯信号促进根毛的发育和根鞘的形成, 但同时也会抑制初生根的生长。根鞘形成后, 根鞘定植菌的ACC脱氨酶活性促进乙烯损伤的根的生长, 恢复植株正常生长(Zhang等2020c)。

5 展望

近年来, 有关禾本科作物根毛分化的分子机制研究取得了一定的进展, 但是与模式植物拟南芥相比, 仍然存在较大的差距。单子叶植物和双子叶植物之间已经建立了一些共同点, 然而在根毛发育模式上却存在着很大差异。此外, 一些与拟南芥同源的基因在不同作物中其功能可能会有所不同。因此, 研究禾本科作物中根表皮细胞形成模式的分子机制成为禾本科作物根毛基础研究的重要内容。由于根毛模式突变体比其他根毛缺陷突变体更为罕见, 需要进行大规模的基因筛选来鉴定这些罕见的突变基因。通过建立根毛突变体库, 同时结合分子生物学、细胞学、组织化学以及各种组学等多种研究手段, 将有可能对根毛细胞命运、细胞形状和细胞分化提出精确的模型, 揭示禾本科作物中根毛发育的分子机制。

利用现代生物育种技术手段, 从品种源头改良作物根系对土壤中水分、养分的吸收与利用能力, 是增强作物抗逆性、提升粮食增产潜能的重要策略之一, 对当前可持续农业发展具有重要意义。禾本科植物形成根鞘是一种普遍现象, 在许多非生物胁迫中发挥着重要的作用。根毛对于根鞘的形

成起一定的作用,同时,研究根毛与微生物之间的相互关系可能是促进植物根鞘形成的关键。在作物中进行根鞘形成的优化,可以促进农业的可持续发展。根毛作为根系的重要组成部分,对其发育分子机制和根际微环境适应性的研究,将会为育种家开展作物品种改良提供更多的育种策略选择。

参考文献(References)

- Breakspear A, Liu C, Roy S, et al (2014). The root hair “infectome” of *Medicago truncatula* uncovers changes in cell cycle genes and reveals a requirement for auxin signaling in rhizobial infection. *Plant Cell*, 26: 4680–4701
- Brown L, George T, Neugebauer K, et al (2017). The rhizosheath - a potential trait for future agricultural sustainability occurs in orders throughout the angiosperms. *Plant Soil*, 418: 115–128
- Bruex A, Kainkaryam R, Wieckowski Y, et al (2012). A gene regulatory network for root epidermis cell differentiation in *Arabidopsis*. *PLOS Genet*, 8: e1002446
- Cheng S, Zhou D, Zhao Y (2016). *WUSCHEL*-related homeobox gene *WOX11* increases rice drought resistance by controlling root hair formation and root system development. *Plant Signal Behav*, 11: e1130198
- Chmielewska B, Janiak A, Karcz J, et al (2014). Morphological, genetic and molecular characteristics of barley root hair mutants. *J Appl Genet*, 55: 433–447
- Delhaize E, James R, Ryan P (2012). Aluminium tolerance of root hairs underlies genotypic differences in rhizosheath size of wheat (*Triticum aestivum*) grown on acid soil. *New Phytol*, 195: 609–619
- Ding W, Yu Z, Tong Y, et al (2009). A transcription factor with a bHLH domain regulates root hair development in rice. *Cell Res*, 19: 1309–1311
- Gahoonia T, Care D, Nielsen N (1997). Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant Soil*, 191: 181–188
- Gahoonia T, Nielsen N, Joshi P, et al (2001). A root hairless barley mutant for elucidating genetic of root hairs and phosphorus uptake. *Plant Soil*, 235: 211–219
- George T, Brown L, Ramsay L, et al (2014). Understanding the genetic control and physiological traits associated with rhizosheath production by barley (*Hordeum vulgare*). *New Phytol*, 203: 195–205
- Giri J, Bhosale R, Huang G, et al (2018). Rice auxin influx carrier *OsAUX1* facilitates root hair elongation in response to low external phosphate. *Nat Commun*, 9: 1801
- Gu F, Nielsen E (2013). Targeting and regulation of cell wall synthesis during tip growth in plants. *J Integr Plant Biol*, 55: 835–846
- Haling R, Simpson R, Delhaize E, et al (2010). Effect of lime on root growth, morphology and the rhizosheath of cereal seedlings growing in an acid soil. *Plant Soil*, 327: 199–212
- He X, Zeng J, Cao F, et al (2015). *HvEXPB7*, a novel beta-expansin gene revealed by the root hair transcriptome of Tibetan wild barley, improves root hair growth under drought stress. *J Exp Bot*, 66: 7405–7419
- Hentrich M, Bottcher C, Duchting P, et al (2013). The jasmonic acid signaling pathway is linked to auxin homeostasis through the modulation of *YUCCA8* and *YUCCA9* gene expression. *Plant J*, 74: 626–637
- Hochholdinger F, Wen T, Zimmermann R, et al (2008). The maize (*Zea mays* L.) *roothairless3* gene encodes a putative GPI-anchored, monocot-specific, COBRA-like protein that significantly affects grain yield. *Plant J*, 54: 888–898
- Hu L, Robert C, Cadot S, et al (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nat Commun*, 9: 2738
- Huang K, Ma G, Zhang M, et al (2018). The ARF7 and ARF19 transcription factors positively regulate *PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 1* in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 178: 413–427
- Ishida T, Kurata T, Okada K, et al (2008). A genetic regulatory network in the development of trichomes and root hairs. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 365–386
- Janiak A, Piorko S, Matros A, et al (2012). A comparative analysis of proteins that accumulate during the initial stage of root hair development in barley root hair mutants and their parent varieties. *J Appl Genet*, 53: 363–376
- Kim C, Dolan L (2011). Root hair development involves asymmetric cell division in *Brachypodium distachyon* and symmetric division in *Oryza sativa*. *New Phytol*, 192: 601–610
- Kim C, Park S, Je B, et al (2007). *OsCSLD1*, a cellulose synthase-like D1 gene, is required for root hair morphogenesis in rice. *Plant Physiol*, 143: 1220–1230
- Kwasniewski M, Chwialkowska K, Kwasniewska J, et al (2013). Accumulation of peroxidase-related reactive oxygen species in trichoblasts correlates with root hair initiation in barley. *J Plant Physiol*, 170: 185–195
- Lan P, Li W, Lin W, et al (2013). Mapping gene activity of *Arabidopsis* root hairs. *Genome Biol*, 14: R67
- Lee R, Cho H (2013). Auxin, the organizer of the hormonal/environmental signals for root hair growth. *Front Plant Sci*, 4: 448
- Li B, Huang J, Wang L, et al (2020). A review on how plant

- hormones and environmental factors are involved in rice root hair development. *Chin J Rice Sci*, 34: 287–299 (in Chinese with English abstract) [李斌, 黄进, 王丽等 (2020). 环境胁迫及相关植物激素在水稻根毛发育过程中的作用. *中国水稻科学*, 34: 287–299]
- Lid S, Al R, Krekling T, et al (2004). The maize *disorganized aleurone layer 1* and 2 (*dil1*, *dil2*) mutants lack control of the mitotic division plane in the aleurone layer of developing endosperm. *Planta*, 218: 370–378
- Liu F (2016). Effects of cytokinin on the *OsAUX1* regulating root development of rice (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [刘昉 (2016). 细胞分裂素对*OsAUX1*调控水稻根系发育的影响(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Liu T, Ye N, Song T, et al (2019). Rhizosheath formation and involvement in foxtail millet (*Setaria italica*) root growth under drought stress. *J Integr Plant Biol*, 61: 449–462
- Lombardo M, Lamattina L (2012). Nitric oxide is essential for vesicle formation and trafficking in *Arabidopsis* root hair growth. *J Exp Bot*, 63: 4875–4885
- Marzec M, Kurczynska E (2014). Importance of symplasmic communication in cell differentiation. *Plant Signal Behav*, 9: e27931
- Marzec M, Melzer M, Szarejko I (2014). The evolutionary context of root epidermis cell patterning in grasses (Poaceae). *Plant Signal Behav*, 9: e27972
- Marzec M, Melzer M, Szarejko I (2015). Root hair development in the grasses: what we already know and what we still need to know? *Plant Physiol*, 168: 407–414
- Müller M, Schmidt W (2004). Environmentally induced plasticity of root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 134: 409–419
- Mo YW, Li XJ, Wang H, et al (2015). Effect of auxin treatment on root hair formation and aquaporins genes expression in root hair of rice. *Sci Agric Sin*, 97: 107–117 (in Chinese with English abstract) [莫亿伟, 李夏杰, 王海等 (2015). IAA对水稻根毛形成与水通道蛋白基因表达关系的研究. *中国农业科学*, 97: 107–117]
- Nawrot M, Szarejko I, Maluszynski M (2005). Barley mutants with short roots. *Barley Genet News*, 35: 3–8
- Nestler J, Liu S, Wen T, et al (2015). *Roothairless5*, which functions in maize (*Zea mays* L.) root hair initiation and elongation encodes a monocot-specific NADPH oxidase. *Plant J*, 79: 729–740
- Ren ML, Wang SL, Zhang X, et al (2017) Rhizosheath soil microbial functional diversity of two typical Gramineae plants in the southern margin of the Junggar basin. *Acta Ecol Sin*, 37: 5630–5639 (in Chinese with English abstract) [任美霖, 王绍明, 张霞等(2017). 准噶尔盆地南缘两种典型禾本科植物根鞘土壤微生物群落功能多样性. *生态学报*, 37: 5630–5639]
- Salazar-Henao J, Vélez-Bermúdez I, Schmidt W (2016). The regulation and plasticity of root hair patterning and morphogenesis. *Development*, 143: 1848–1858
- Schiefelbein J, Kwak S, Wieckowski Y, et al (2009). The gene regulatory network for root epidermal cell-type pattern formation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 60: 1515–1521
- Shibata M, Sugimoto K (2019). A gene regulatory network for root hair development. *J Plant Res*, 132: 301–309
- Song L, Yu H, Dong J, et al (2016). The molecular mechanism of ethylene-mediated root hair development induced by phosphate starvation. *PLOS Genet*, 12: e1006194
- Szarejko I, Janiak A, Chmielewska B, et al (2005). Genetic analysis of several root hair mutants of barley. *Barley Genet News*, 35: 36–38
- Takahisa Y, Masanori T, Masahiko I, et al (2009). Molecular cloning of a root hairless gene *rth1* in rice. *Breeding Sci*, 59: 13–20
- Tanaka N, Kato M, Tomioka R, et al (2014). Characteristics of a root hair-less line of *Arabidopsis thaliana* under physiological stresses. *J Exp Bot*, 65: 1497–1512
- Wang C, Li S, Ng S, et al (2014). Mutation in xyloglucan 6-xylosyltransferase results in abnormal root hair development in *Oryza sativa*. *J Exp Bot*, 65: 4149–4157
- Wang FR, Shi CP, Dong JG (2010). The response of root hair on brassinosteroids in *Arabidopsis* and rice. *J Agric Univ Hebei*, 33: 105–109 (in Chinese with English abstract) [王凤茹, 时萃平, 董金皋(2010). 油菜素内酯对拟南芥和水稻根毛发育的影响. *河北农业大学学报*, 33: 105–109]
- Wang H, Lan P, Shen R (2016). Integration of transcriptomic and proteomic analysis towards understanding the systems biology on root hairs. *Proteomics*, 16: 877–893
- Wang S, Zhu X, Lin J, et al (2018). *OsNOX3*, encoding a NADPH oxidase, regulates root hair initiation and elongation in rice. *Biol Plantarum*, 62: 1–9
- Wang T, Li C, Wu Z, et al (2017). Abscissic acid regulates auxin homeostasis in rice root tips to promote root hair elongation. *Front Plant Sci*, 8: 1–18
- Wen T, Hochholdinger F, Sauer M, et al (2005). The *roothairless1* gene of maize encodes a homolog of *sec3*, which is involved in polar exocytosis. *Plant Physiol*, 138: 1637–1643
- Yang T, Perry P, Ciani S, et al (2008). Manganese deficiency alters the patterning and development of root hairs in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 59: 3453–3464
- Yang W, Ren S, Zhang X, et al (2011). *BENT UPPERMOST INTERNODE1* encodes the class II formin FH5 crucial for actin organization and rice development. *Plant Cell*, 23: 661–680

- Yi K, Menand B, Bell E, et al (2010). A basic helix-loop-helix transcription factor controls cell growth and size in root hairs. *Nat Genet*, 42: 108–264
- Yoo C, Quan L, Cannon A, et al (2012). *AGD1*, a class 1 ARF-GAP, acts in common signaling pathways with phosphoinositide metabolism and the actin cytoskeleton in controlling *Arabidopsis* root hair polarity. *Plant J*, 69: 1064–1076
- Yu C, Sun C, Shen C, et al (2015). 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*, 83: 818–830
- Yu Z, Bo K, He X, et al (2011). Root hair-specific expansins modulate root hair elongation in rice. *Plant J*, 66: 725–734
- Zhang X, Mi Y, Mao H, et al (2020a). Genetic variation in *ZmTIP1* contributes to root hair elongation and drought tolerance in maize. *Plant Biotechnol J*, 18: 1271–1283
- Zhang Y, Du H, Gui Y, et al (2020b). Moderate water stress in rice induces rhizosheath formation associated with abscisic acid and auxin responses. *J Exp Bot*, 71: 2740–2751
- Zhang Y, Du H, Xu F, et al (2020c). Root-bacterial association boot rhizosheath formation in moderately dry soil through ethylene responses. *Plant Physiol*, 183: 780–792
- Zuchi S, Cesco S, Gottardi S, et al (2011). The root-hairless barley mutant *brb* used as model for assessment of role of root hairs in iron accumulation. *Plant Physiol Biochem*, 49: 506–512