

DOI:10.11686/cyxb2021274

http://cyxb.magtech.com.cn

李佳林, 姜升林, 李云霞, 等. 禾本科草本植物根状茎发育调控机理研究进展. 草业学报, 2022, 31(8): 211—220.

LI Jia-lin, JIANG Sheng-lin, LI Yun-xia, *et al.* Research progress on regulation mechanism of rhizome development in herbaceous plants of the *Poaceae*. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(8): 211—220.

禾本科草本植物根状茎发育调控机理研究进展

李佳林¹, 姜升林^{2*}, 李云霞², 全晓艳¹, 王文波¹, 单秋丽¹, 解纯娟¹, 尹宁¹, 秦余香¹, 张立华¹, 李洪梅¹, 何文兴^{1*}

(1. 济南大学生物科学与技术学院, 山东 济南 250022; 2. 莱州市莱玉化工有限公司, 山东 莱州 261400)

摘要:根状茎是匍匐的地下茎, 为多年生草本和其他单子叶植物通过无性繁殖进行克隆生长的营养器官。根状茎的持续分化和横向延伸生长, 赋予了根状茎类禾草很强的水平拓展迁移能力和抗扰动能力, 无论在天然草原群落构成还是在改善退化草原、荒漠、沙丘等脆弱生态系统中均发挥了重要作用。根状茎的分化和生长发育是一个复杂的过程, 受内在因素和外在刺激的协同调控。通过梳理近年来禾本科草本植物根状茎分化和发育的研究文献, 从生境异质性、植物激素及关联基因等方面初步综述了根状茎生长发育调控和响应因素, 为深入开展根状茎发育研究以及揭示根状茎型禾草空间分株放置的思维和生态适应的逻辑提供了理论借鉴。

关键词:禾本科草本; 根状茎; 植物激素; 基因调控

Research progress on regulation mechanism of rhizome development in herbaceous plants of the *Poaceae*

LI Jia-lin¹, JIANG Sheng-lin^{2*}, LI Yun-xia², QUAN Xiao-yan¹, WANG Wen-bo¹, SHAN Qiu-li¹, XIE Chun-juan¹, YIN Ning¹, QIN Yu-xiang¹, ZHANG Li-hua¹, LI Hong-mei¹, HE Wen-xing^{1*}

1. School of Biological Science and Technology, University of Jinan, Jinan 250022, China; 2. Laizhou City Laiyu Chemical Co., LTD, Laizhou 261400, China

Abstract: Rhizomes are creeping underground stems that serve as vegetative organs for clonal growth of perennial grasses and other monocots. The continuous differentiation and lateral extension of rhizomes endow rhizomatous grasses with strong abilities of horizontal expansion, migration and resistance to disturbance, which play important roles in both the formation of natural grassland species associations and the improvement of fragile ecosystems such as degraded grasslands, deserts, sand dunes. The differentiation and development of rhizomes is a complicated process co-regulated by internal factors and external stimuli. In this review, the recent research literature on the rhizomatous growth and development of grasses was systematically summarized. The regulation and response factors of rhizomatous growth and development were identified from the perspectives of habitat heterogeneity, plant hormone factors and related genes. This provides a theoretical framework for further research on the development of rhizomes and thus guides thinking on spatial expansion of rhizomatous grasses and the logic of ecological adaptation.

Key words: Poaceous grasses; rhizomes; plant hormones; gene regulation

收稿日期: 2021-07-20; 改回日期: 2021-09-14

基金项目: 国家自然科学基金(31872415)和济南市“高校 20 条”项目(2019GXRC052)资助。

作者简介: 李佳林(1991-), 女, 河北邢台人, 讲师, 博士。E-mail: bio_ljl@ujn.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: 163.hwx@163.com, jsl@laiyu.com

根状茎(rhizomes),也称根茎,地下变态茎(modified subterranean stems)之一。大多数为横向生长,有节和节间,节间距不等,节上有退化的鳞片,顶端为顶芽,并常生有不定根。根状茎变态发育可形成以下3种类型:1)根状茎,一种像根一样在地下横向生长,节与节间粗细均匀,如赖草(*Leymus secalinus*)、冰草(*Agropyron*)等禾本科草类植物,繁殖能力强;另外一种节特别细,节间粗大,如莲科中的藕(*Nelumbo nucifera*)等。2)块茎,节间缩短的横生茎,形态不一,贮藏丰富的营养物质,如茄科中的马铃薯(*Solanum tuberosum*)等。3)鳞茎,变态茎形成鳞片,含有大量营养物质,如百合科中的洋葱(*Allium cepa*)等。根状茎在植物中分布广泛,形态不一,其作用和功能也不同,但通常都含有较丰富的营养物质,发挥营养储存、生理整合等作用,是植物在长期的生态环境适应与进化选择下共同作用的结果,同时,根状茎还行使克隆生长和无性繁殖的作用。

含有根状茎的禾本科草本植物,统称为根状茎禾草,如赖草属、偃麦草属、雀麦属、早熟禾属、苔草属等都是优良的根状茎禾草植物^[1]。偃麦草(*Elymus repens*)、赖草等植物的根状茎通常是与地面呈平行,地下水平延伸生长为主,也可转向突出地面发育为克隆分株,是草本植物的主要能量储存器官,并具有无性繁殖能力,在多年生植物中常能观察到根状茎。根状茎既是营养器官,也是进行克隆生长的繁殖器官;既可垂直生长,无性繁殖形成新的克隆分株,也可水平延伸生长,通过不断分化出次级根状茎和地上分株扩张领土,具有类似于动物的“觅食”行为。此外,根状茎在多年生草本种群繁殖、生境拓展以及维持其持久性生长等方面也发挥着重要作用^[2],即根状茎类禾草除能以种子进行繁殖外,还能以营养繁殖的方式进行个体数量的补充和增殖,其营养繁殖体位于地下,能纵向生长产生分蘖进行克隆生殖,根状茎节上生成芽,芽进行生长发育长成新植株^[3]。众多的根状茎和不定根的持续分化和横向延伸生长使其形成了纵横交错的网络结构,赋予了根状茎类禾草很强的水平拓展迁移能力和抗扰动能力,有利于固结土壤以防止水土流失。同时,大多数禾本科牧草被牛羊喜食,地下生长的根状茎将营养物质储存于地下,使植物具有耐寒、耐踩、耐啃食、抗风等能力。当生长条件不适宜时,根状茎可在地下呈休眠状;而当生长条件适宜时,芽可迅速萌发,使其在退化草原、荒漠以及沙丘等脆弱生态系统中发挥重要作用,被列为世界重要经济植物^[4]。

目前,根状茎独特的生长发育机制受控于哪些内、外调控因子、如何与环境变化协调与互动以及其作用机制尚未被揭示^[5]。此外,解析禾本科草类根状茎的生长发育、内外调控因子及机理和生态环境适应机制,对根状茎发育、畜牧生产、防风固沙、防止土壤沙化和水土流失等方面具有重要的理论价值和实践意义。因此,本研究对近年来有关外部刺激和内部因素对根状茎生长发育的影响进行综述,旨在为禾本科草本植物的根状茎生长发育机理及生产调控提供理论基础和技术参考。

1 生境异质对根状茎发育的影响

1.1 气候条件对根状茎发育的影响

播种时期的差异会使植物因受到不同温度、光照等条件的影响造成光合作用及营养物质的储备和分配产生差异,进而影响其生长发育^[6]。庞敏娜等^[7]研究发现,播种时期会对根状茎冰草(*Agropyron michnoi*)的根状茎分化及生长产生不同影响,5月之后播种,当年产生新根状茎的数量会减少,间隔子(即相邻分株间距离)增长;单位根状茎长度内,茎节的数量下降,根状茎总长度减短,进而造成根状茎重量在根系中的比例下降。光照也会影响根状茎分化,在爬行软天鹅绒草(*Zoysia pacifica*)、中国狗牙根(*Cynodon dactylon*)等的研究中发现,强高光下根状茎分枝数会增多^[8]。国振杰等^[9]发现羊草(*Leymus chinensis*)根状茎总长度、平均根状茎节长随着海拔的升高呈递增趋势。狗牙根的根状茎直径、密度随着纬度的升高而增加,即随着温度的降低,根状茎的体积增大、数量增多,便于储存更多的营养物质,有利于保护种质^[10]。

1.2 土壤因子对根状茎发育的影响

土壤是植物生长和繁育的基础,良好的土壤条件能供给植物丰富的营养物质及充足的水分。不同土壤条件对根状茎生长有不同的影响,根状茎重量在潮湿环境下有所增加,间隔子随着湿度的增加而缩短,而砂质含量越

多越有利于根状茎的分化和伸长生长^[11]。不同土壤质地对根状茎草本克隆分株数、根状茎数、根状茎总长、叶片数及叶面积均有显著影响($P < 0.05$),而对根状茎生物量影响不显著($P > 0.05$)。刘琳等^[12]研究发现,与黏土相比,混合土透气性高,有利于大米草(*Spartina anglica*)根状茎的生长,高养分黏土下的根生物量高于混合土。

根状茎的生长同时受到土壤水分的影响,在根状茎类植物的芽分化和根状茎生长发育中,水的内部竞争也可能起着分化导向支配的作用。Mcintyre^[13]研究表明,平卧根状茎和直立主茎对水分的竞争是显著的;在根状茎顶端,母枝的切除也诱导根状茎向芽的分化,当根状茎优势解除时,侧芽发育为芽而不是根状茎,且C:N可能是控制芽和根状茎发育过程的重要因素;这些发育过程与根状茎先端和侧芽干重的减少及在干重基础上根状茎先端总氮、氨态氮和硝酸盐含量的增加有关,因为根细胞分裂素水平随着硝酸盐的增加而升高,可能协调了芽和根发育的长距离信号。田间条件下,水分可能是限制偃麦草根状茎芽活力的主要因素^[14]。郑祥^[15]发现土壤水分含量低于10%或高于40%时会影响根状茎的萌发,过高或过低的水分含量均可抑制其萌发,且干旱胁迫对其影响更大。

1.3 营养物质对根状茎发育的影响

根状茎生长发育离不开营养物质,例如糖,在根状茎发育转变等方面发挥重要作用。糖通常被认为是参与根状茎重力响应的调控信号^[16]。Besshouehara等^[17]发现糖在根状茎中的积累随着其自身的生长发育动态改变。糖作为信号分子,尤其是蔗糖具有最强的抑制根状茎向上弯曲生长的作用,能特异性地抑制野生稻(*Oryza sativa*)根状茎的发育转变和负向重力作用^[17]。在蔗糖胁迫下,根状茎弯曲部分的赤霉素和生长素含量较低,蔗糖通过直接或间接地抑制赤霉素的合成、生长素的运输和细胞壁的合成,抑制根状茎向气生茎的发育过渡^[17]。此外,可溶性糖在牧草春季发芽过程中同样发挥重要作用^[18],黄顶等^[19]研究发现根系中可溶性糖是根状茎类禾草生长的物质基础,从萌动到返青,牧草幼芽中的糖含量逐渐上升,而根系中糖含量在初期逐渐下降,在4月底含量最低,而后逐渐回升,趋于稳定。另外,有研究表明,越冬根状茎中可溶性糖含量与羊草的密度、高度和生物量存在显著正相关关系^[20]。

2 植物激素对根状茎发育的调控

植物生长发育过程及其物质能量的变化均受到植物激素的调控^[21]。研究发现:赤霉素类(gibberellin, GA)、细胞分裂素类(cytokinin, CTK)、生长素类(auxin)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯(ethylene, Eth)等植物激素参与调控植物组织(或器官)的萌发、生长、分化、成熟、衰亡与休眠等整个生长周期,几乎在植物体每个生命过程中都发挥着不可替代的作用^[22]。其主要功能是调节植物对外界刺激(如温度、损伤、水分等)的响应并产生应激反应,同时在植物体对抗外界胁迫过程中也起到重要作用^[22]。研究发现,赤霉素、细胞分裂素以及生长素在根状茎的生长发育中同样发挥着重要作用。

2.1 生长素、细胞分裂素和赤霉素在根状茎发育过程中的功能

生长素是促进无性繁殖体生根成活及生长发育的一类重要生长调节物质^[23]。生长素是其他植物激素的调控中心^[24]。生长素信号依赖于生长素应答因子(auxin response factors, ARF)的转录激活因子,而ARF的转录激活因子受生长素吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)诱导蛋白的抑制^[25]。韩桂军等^[26]发现,生长素吲哚-3-乙酸和生长素吲哚-3-丁酸(indole-3-butyric acid, IBA)对香根鸢尾(*Iris pallida*)分株苗根状茎鲜重增长有明显调控作用,生长素质量浓度与根状茎鲜重增加量显著正相关。

细胞分裂素是植物生长发育的重要调控因子,调控植物的细胞分裂、腋窝起始和分化^[27]。细胞分裂素最明显的生理作用是促进细胞分裂和调控其分化。在组织培养中,细胞分裂素和生长素的比例影响着植物器官分化,通常比例高时,有利于芽的分化;比例低时,有利于根的分化。植物体内天然的细胞分裂素主要在根尖合成,通过木质部运转到地上部。天然细胞分裂素有玉米素(zeatin, ZT)、二氢玉米素、异戊烯腺嘌呤、玉米素核苷、异戊烯腺苷等^[28]。人工合成的细胞分裂素除了激动素(kinetin, KT)外,还有6-苄基氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-

BA)等。

赤霉素是另一种重要的植物激素,其主要功能是调节细胞伸长,刺激植物器官的伸长。赤霉素的生物合成需要多种酶,其中古巴焦磷酸合酶、内根—贝壳杉合成酶、GA-20氧化酶和GA-3 β 羟化酶作为关键酶参与赤霉素的生物合成^[29]。另外,赤霉素能够诱导扩张素和木葡聚糖内转葡糖苷酶水解酶(xyloglucan endotransglycosylase, XET)基因家族参与细胞扩张、细胞分离和细胞壁解体等生物学过程^[30]。

2.2 不同植物激素介导的调控网络对根状茎发育的作用

植物激素对植物生长发育的调控方式错综复杂,既相互联系,又独立作用,各种激素处于激素相对平衡状态^[31]。CTK和GA₃分别通过激活代谢途径来促进根状体的形成和生长,其在高羊茅(*Festuca elata*)的根状体起始和伸长过程中为细胞分裂和扩展提供能量和氨基酸。高羊茅根状茎中的赤霉素对根状茎伸长的刺激主要是通过呼吸和氨基酸代谢的激活来实现的^[32]。施加不同外源激素,根状茎发育有不同响应,根据近年来的报道显示:外源施用GA₃不仅可以显著促进早熟禾(*Poa annua*)和高羊茅的根状茎伸长^[33],且能够维持冰草亲本植株根状茎优势和根状茎的形态特征和生长习性^[34],同时GA₃能够显著增加羊草生长季末的根状茎顶芽、根状茎节芽和根状茎顶苗的数量^[35]。此外,长雄蕊野生稻施用赤霉素增加了其根状茎的负向重力,促进了根状茎弯曲。除外源GA₃外,外源施加IAA也增加了根状茎顶苗和根状茎节苗数目,减少了分蘖节芽数^[35]。Roy等^[36]在对地宝兰(*Geodorum densiflorum*)根状茎体外诱导时发现,施加 α -萘乙酸(α -naphthalene acetic acid, NAA)和6-BA可明显提高根状茎的形成率,而单独施加NAA,根状茎呈正向地性且有利于根状茎的生长和分枝,而高浓度的6-BA则使根状茎呈现负向地性。另外,CTK可促进高羊茅根状茎形成^[33]。

3 不同关联基因调控网络对根状茎发育的影响

根状茎中高表达基因主要参与初级代谢、激素信号调节和应激反应过程,目前,禾本科草类根状茎发育的分子调控机制尚不明确。许多研究表明,激素通过基因表达调控发挥作用^[37]。Shani等^[38]发现激素并不是调节顶端分生组织发育的唯一因子,且需要包括转录因子在内的其他因子协同发挥作用。转录因子(transcription factor, TF)对细胞代谢调控基因表达具有重要调控作用。通过对不同组织转录因子分析发现,大多数TFs在所有组织中均表现出相对广泛的表达模式,而有些则表现出独特的组织特异性表达模式。Hu等^[39]通过差异表达基因与激素信号转导通路的图谱在芒草(*Miscanthus lutarioriparius*)不同组织的表达分析发现,19个TFs和16个激素信号转导相关基因在根状茎芽中优先表达,其中有175个基因参与ABA、IAA、Eth、油菜素类固醇(brassinosteroids, BR)、茉莉酸(jasmonic acids, JA)、CTK、GA和水杨酸(salicylic acid, SA)等激素的生物合成代谢过程,并且构建了一个基于基因共表达模式的推测性调控网络,显示TFs和激素信号相关基因在根状茎芽中优先表达,暗示其共同参与根状茎分化和发育调控。

3.1 细胞分裂素关联基因调控根状茎发育

CTK和GA调控根状体的形成及伸长的分子机制较为复杂,涉及多个代谢过程,包括细胞分裂素和赤霉素代谢途径以及信号转导通路。细胞分裂相关基因,如LONELY GUY (LOG)编码一种新的细胞分裂素激活酶,作用于细胞分裂素合成的最后一步,其表达受赤霉素的影响^[40]。外源施用CK可以显著上调细胞周期蛋白D2 (CYCD)、组蛋白H4 (His4)、增殖细胞核抗原(PCNA)和细胞周期蛋白依赖性激酶B (CDKB)等相关基因的表达水平。6-BA(一种合成的细胞分裂素)可促进根状茎形成,其能够使根状茎节细胞分裂相关调控基因表达上调,这表明CTK可以诱导细胞分裂相关基因的表达,反之细胞分裂相关基因的上调可以提高CTK的合成,从而调控茎尖分生组织和腋生分生组织的发育^[41]。另外,CTK对高羊茅根状茎发育的调控既有直接作用,也有间接作用,可通过诱导细胞分裂和周期调控响应基因表达水平,进而增加高羊茅根状茎的数量。通过转录组分析发现,GA信号通路相关的基因在根状茎中富集^[42],GA₃处理可提高根状茎的长度,这可能与调节根状茎延伸生长相关基因表达密切相关^[37]。

3.2 生长素关联基因调控根状茎发育

生长素的极性运输参与了植物许多重要生长过程,其中包括植物的分枝、向性生长和根系发育等。*AUX/IAA* 基因家族对根状茎的发育有重要的调控作用,研究发现,大多数 *AUX/IAA* 突变对植物分生组织的向重力性或向光性均有直接响应^[43]。此外, *AUX/IAA* 与 *ARF* 基因家族编码的特定蛋白相互作用进而调控根状茎的向重力性和向光性过程^[44]。在植物激素信号转导和控制侧分生组织活性方面发挥重要作用的 *ARF8* 和 *PIN3* 基因在根状茎尖中的表达被显著下调^[45],表明生长素在根状茎发育过程中起着负调控作用。Xu 等^[46]在水稻中发现了 *OsPIN1* 基因,该基因编码生长素输出载体,在维管组织和根中特异表达,进一步研究发现,过量或抑制表达 *OsPIN1* 将直接导致分蘖数和根状茎比发生变化,表明 *OsPIN1* 在调控不定根的产生和分蘖中起关键作用。过量或抑制表达 *MdPIN3* 和 *MdPIN10* 使苹果 (*Malus domestica*) 自根砧不定根的向重力性定点角变小^[47]。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) *AtFLP* 和 *AtARF7* 调控次生根的向重力性^[48-49]。此外,Chen 等^[50]发现过量表达 *OsPIN2* 可以使水稻分蘖角度增大两倍,并导致分蘖数目增多和株高变矮。Dash 等^[51]对水稻 *IAA10* 基因在茎尖、茎间、根状茎尖端和根状茎间的表达量进行比较研究发现, *IAA10* 基因在多年生水稻根状茎顶端表达相对较高,进一步佐证了生长素相关基因与根状茎分化密切相关^[42]。

3.3 数量性状位点调控根状茎发育

在次生代谢、激素代谢、非生物刺激和发育通路研究中,发现了大量根状茎富集表达的基因 (quantitative trait locus, QTLs)。以长雄蕊野生稻为例,发现了 3 个数量性状位点 (QTLs) 控制根状茎长度,分别是 QR11、QR16 和 QR17 区域。同时,鉴定出了 9 个根状茎尖 (rhizome tip, RT) 特异性差异调节基因,包括一个类组织学转录因子 (*Os07g41580*) 和一个同源域亮氨酸拉链蛋白 (*Os07g39320*)。许多已知的 QTLs 影响了长雄蕊野生稻根状茎的丰度,它们与高粱 (*Sorghum propinquum*) 中控制根状茎的 QTLs 位置一致^[52-53]。水稻中 *Rhz3* QTL 对根状茎数、根状茎分枝度、根状茎分枝数、根状茎长度、根状茎节间数和根状茎生物量等根状茎性状均有调控作用;另外有研究发现,高粱 *Rhz3* QTL 对分蘖数、地下根长和春季再生有显著影响,但对根展距离无影响^[54]。QTLs 的研究对根状茎生长相关基因和途径的深入研究以及根状茎遗传和外源调控提供了理论支持,并为进一步解析根状茎调控的分子进化奠定了基础。

3.4 多基因联合调控根状茎发育

根状茎和子株分蘖均由腋生分生组织发育而来^[55],控制分蘖的基因与根状茎生长发育相关的基因可能存在交叉重叠。除了 *AUX/IAA* 基因家族外,其他基因如功能保守的 *TAC1* 基因和向地性 *LAZY1* 基因家族也存在于包括水稻和玉米 (*Zea mays*) 在内的多种植物中^[56]。此外,分蘖也受 MYB 转录因子^[57]、非编码单链 RNA 分子 (microRNAs)^[58] 和其他基因的调控。*MONOCULM1* (*MOC1*) 是水稻中第一个被克隆到的腋芽萌发和分蘖生长调控上游基因^[59]。*Rhz2* 和 *Rhz3* 基因也是禾本科植物根状茎发育的重要调控因子^[53]。*OsTB1* 作为负调控因子调控水稻分蘖的生长^[60]。此外, *LAX* 和 *SPA* 被认为是水稻腋生分生组织形成的主要调控因子^[61],其中, *LAX1* 在水稻营养生长和生殖生长阶段对所有类型的腋生分生组织均具有重要的调节作用^[62]。另外, *DWARF* 基因也被报道参与分蘖芽的生长过程^[63]。

顶端分生组织差异表达基因也为根状茎分化及生长研究提供了一些重要信息。顶端分生组织由多能性细胞组成,也是根状茎发育最重要的组织,研究发现,在根状茎尖 (RT) 和茎尖 (stem tip, ST) 中存在诸多特异表达和差异表达的基因,在长雄蕊野生稻中的研究显示,这些差异表达基因中,162 个基因在 RT 中表达上调,261 个基因在 ST 中表达下调,许多光合作用相关的基因在 RT 中被显著下调,从而造成了参与转录调控和转运的基因被抑制^[42,64]。另外,3 种生长素应答相关基因在 RT 中较 ST 也显著下调。与其他组织不同的是,有些基因在 RT 中相对富集,其中包括在器官形态发生过程中起着植物主调控作用的 *OSH1* 家族的 3 个同源基因^[65];在植物侧部器官的发育中起作用的特异性转录因子家族 TCP 和 YABBY 蛋白也参与分蘖的起始和延伸生产^[66];根发育中起重要

作用的 *AGL12* 基因在初生根分生组织中优先表达^[67]; 由 GA 诱导, 参与细胞伸长的 *OsEXP10* 基因同样在根状茎发育中起重要作用^[68]。

研究表明, 无顶端分生组织 (no apical meristem, NAM) 蛋白参与了茎尖分生组织和侧枝的形成^[69], 长雄蕊野生稻中 NAM 转录因子在 RT 中抑制表达, 揭示了其在根状茎发育起负调控作用。MAP3K 在 RT 中活性增强可能对根状茎的形成和根状茎顶端分生组织细胞增殖有重要作用^[70]。QRn3 区域的扩张蛋白 S1 通过介导细胞壁的疏松来促进生长, 因此 RT 中大量的扩张蛋白 S1 蛋白可能是导致根状茎伸长的主要原因^[71]。与 QRn2 相关的 *MAP3K* 基因参与调节激素和光的信号转导过程, 是调节细胞极性和运动性的关键调控因子^[70]。*LTPs* 在细胞膜之间的脂质转移以及植物发育中起着多种作用。*LTP1* 被鉴定为编码钙调蛋白结合蛋白的基因^[72], RT 中 *LTP1* 转录富集揭示其参与根状茎发育中的信号转导过程。此外, 具有细胞伸长和细胞周期调控功能的几个关键基因, 如 *CEN2* 和 *CEN3* 在 RT 中也高度富集表达。综上所述, 禾本科草类植物根状茎的生长发育受多重复杂的基因网络调控。

4 研究展望

根状茎类禾本科植物有别于非根状茎类的显著特点是其可以通过根状茎不断分化产生次级子代分株, 完成株系繁育和更新。同时, 根状茎赋予了根状茎类禾草独特的环境适应机制和策略, 是禾草长期与环境的互作中不断适应和进化的结果。根状茎生物量的增加可提高禾本科植物的生存繁衍能力和环境适应能力^[73], 而根状茎的分化和生长是一个复杂的过程, 不仅受到外界环境因子的刺激, 也受到内在因素的影响。根状茎禾草所处的土壤条件、水分供应情况对其生长产生不同的影响, 疏松的土壤为根状茎快速生长提供有利条件, 充足的水分避免了根状茎与地上组织的水分竞争。根状茎在地下主要向上、向下或向一侧生长。目前, 关于根状茎生长方向的调控机理研究较少。研究发现, 拟南芥根系的生长方向及分枝角度受植物激素和重力信号协同调控^[74-75]。在禾本科植物中, 外源施加赤霉素除了能够促进根状茎伸长之外, 也会增加其负重力作用, 造成根状茎弯曲。细胞分裂素则促使根状茎数量增加, 而细胞分裂素和赤霉素调控根状茎的形成和伸长的潜在机制有待于进一步研究。此外, 禾本科草本根状茎的生长发育不仅受激素的调控, 而且包括重力在内的外部环境信号同样发挥重要作用。当根状茎接受刺激后, 内部调控网络通常会做出最有利反应。因此, 本研究对影响根状茎生长发育的内外调控因子进行了基于研究文献的阶段性总结, 以期为进一步解析根状茎发育分子调控奠定基础, 可为防治顽固的根状茎型农田杂草和防控外来入侵种提供新的思路。

参考文献 References:

- [1] Xu Z. Grass genera of China. Hohhot: Inner Mongolia People's Publishing House, 1997.
徐柱. 中国禾草属志. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1997.
- [2] Paterson A H, Schertz K F, Lin Y, *et al.* The weediness of wild plants: Molecular analysis of genes influencing dispersal and persistence of johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) Pers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(13): 6127-6131.
- [3] Liu Y, Yu M L, Zhang R, *et al.* The relationship between endogenous hormone content and apomixes rate of wild Kentucky bluegrass in Gansu Province. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(7): 99-111.
刘燕, 于美玲, 张然, 等. 甘肃野生草地早熟禾内源激素含量的变化与无融合生殖率的关系研究. 草业学报, 2020, 29(7): 99-111.
- [4] Yi J, Li Q F, Gu A L, *et al.* Advances on biology characteristics the rhizomatous grasses. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2001(S1): 1-16.
易津, 李青丰, 谷安琳, 等. 根茎类禾草生物学特性研究进展. 干旱区资源与环境, 2001(S1): 1-16.
- [5] Yang M, Zhu L P, Pan C, *et al.* Transcriptomic analysis of the regulation of rhizome formation in temperate and tropical lotus (*Nelumbo nucifera*). Scientific Reports, 2015, 5: <https://doi.org/10.1038/srep13059>.

- [6] Pan Y N. Study on yield and utilization of fresh ryegrass in different sowing and harvest periods. *Pratacultural Science*, 1994, 11(4): 21–23.
潘永年. 不同播期、收割期黑麦草鲜草产量及其利用的研究. *草业科学*, 1994, 11(4): 21–23.
- [7] Pang M N, Zhang Z, Pan Y G, *et al.* Effect of different sowing date on growth of new strain of *Agropyron michnoi* Roshev. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2012, 33(3): 120–124.
庞敏娜, 张众, 潘永刚, 等. 不同播期对根茎冰草新品系生长发育的影响. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2012, 33(3): 120–124.
- [8] Li L M, Zhong Y F, Song X Q, *et al.* Effect of light and coconut juice on the rhizome and shoot development of *Geodimeter dendriform* (Lam.) Schlater. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2012, 39(19): 45–47.
李霖明, 钟云芳, 宋希强, 等. 光照环境和天然椰汁对地宝兰根状茎生长与分化的影响. *广东农业科学*, 2012, 39(19): 45–47.
- [9] Guo Z J, Yi J, Zhang L J, *et al.* Effect of different altitude on biomass and rhizomatous morphological plasticity of *Leymus chinensis*. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2008, 22(4): 175–180.
国振杰, 易津, 张力君, 等. 海拔高度对羊草生物量和根茎形态可塑性的影响. *干旱区资源与环境*, 2008, 22(4): 175–180.
- [10] Zhen Y H, Liu J X, Chen S Y. Studies on rhizome characteristics of germplasm resources of cynodon dactylon in China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(2): 76–81.
郑玉红, 刘建秀, 陈树元. 我国狗牙根种质资源根状茎特征的研究. *草业学报*, 2003, 12(2): 76–81.
- [11] Zhang Z, Wang W. Effect of habitats to development of *Agropyron michnoi*. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2018, 39(2): 53–57.
张众, 王伟. 不同生境条件对根茎冰草生长发育的影响. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2018, 39(2): 53–57.
- [12] Liu L, An S Q. Effects of different sediment type and burial depth on growth traits and biomass accumulation of *Spartina anglica*. *Biodiversity Science*, 2016, 24(11): 1279–1287.
刘琳, 安树青. 不同土壤质地和淤积深度对大米草生长繁殖的影响. *生物多样性*, 2016, 24(11): 1279–1287.
- [13] McIntyre G I. Apical dominance in the rhizome of *Agropyron repens*: The influence of water stress on bud activity. *Botany*, 1976, 54(23): 2747–2754.
- [14] McIntyre G I, Cessna A J. Studies on the growth and development of the rhizome and lateral rhizome buds in *Elytrigia repens*: Some effects of parent shoot excision. *Botany*, 1998, 76(5): 769–776.
- [15] Zheng X. Effects of soil water content on rhizomatic germination, seeding growth and physiology of *Triarrhena lutarioriparia* L. Nanchang: Jiangxi Normal University, 2018.
郑祥. 土壤水分含量对南荻根状茎萌发、幼苗生长及其生理的影响. 南昌: 江西师范大学, 2018.
- [16] Sack F D. Plastids and gravitropic sensing. *Planta*, 1997, 203(1): 63–68.
- [17] Besshouehara K, Nugroho J E, Kondo H, *et al.* Sucrose affects the developmental transition of rhizomes in *Oryza longistaminata*. *Journal of Plant Research*, 2018, 131(4): 693–707.
- [18] Donaghy D J, Fulkerson W J. Priority for allocation of water soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science*, 1998, 53(3): 211–218.
- [19] Huang D, Wang K. Dynamics of soluble sugar and endogenous hormone contents in several steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(2): 210–214.
黄顶, 王堃. 典型草原常见牧草春季萌动期可溶性糖及内源激素动态研究. *应用生态学报*, 2006, 17(2): 210–214.
- [20] Shi L X, Hu Y J, Gong L, *et al.* Study on the soluble carbohydrate and soluble protein of *Leymus chinensis* wintering rhizome in different saline-alkaline grassland. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 2008, 40(2): 88–92.
石连旋, 胡勇军, 宫亮, 等. 不同盐碱化草甸羊草越冬根茎中可溶性糖和蛋白研究. *东北师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 40(2): 88–92.
- [21] Li Z J. Plant hormones and their applications. Guangzhou: Sun Yat-Sen University Press, 1993: 10–56.
李卓杰. 植物激素及其应用. 广州: 中山大学出版社, 1993: 10–56.
- [22] Nemhauser J L, Hong F, Chory J. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell*, 2006, 126(3): 467–475.
- [23] Li J T, Yang Y N, Chai M M, *et al.* Research of ethylene modulated auxin biosynthesis and transport in rice root. *Journal of*

- Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2020, 33(3): 377–384.
- 李金涛, 杨玉娜, 柴梦梦, 等. 乙烯调控水稻根系生长素合成及运输研究. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2020, 33(3): 377–384.
- [24] Pacifici E, Polverari L, Sabatini S. Plant hormone cross-talk: The pivot of root growth. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(4): 1113–1121.
- [25] Hagen G, Guilfoyle T. Auxin-responsive gene expression: Genes, promoters, and regulatory factors. *Plant Molecular Biology*, 2002, 49(3/4): 373–385.
- [26] Han G J, Li S F, Li B, *et al.* Effect of auxin on the individual grow seedlings of *Iris pallida*. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, 22(9): 167–170.
- 韩桂军, 李思锋, 黎斌, 等. 生长素对香根鸢尾分株苗生长的影响. 西北农业学报, 2013, 22(9): 167–170.
- [27] Choi J, Hwang I. Cytokinin: Perception, signal transduction, and role in plant growth and development. *Journal of Plant Biology*, 2007, 50(2): 98–108.
- [28] Wu W W. *CKXs integrate auxin and ethylene signal to regulate root growth and development in Arabidopsis*. Jinan: Shandong University, 2017.
- 吴文文. 细胞分裂素氧化相关基因 *CKXs* 介导生长素和乙烯信号调控植物根生长发育的作用和机理研究. 济南: 山东大学, 2017.
- [29] Tan X, Ma X R. Advance in research of gibberellin biosynthesis pathway. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2008, 14(4): 571–577.
- 谈心, 马欣荣. 赤霉素生物合成途径及其相关研究进展. 应用与环境生物学报, 2008, 14(4): 571–577.
- [30] Claeys H, De Bodt S, Inze D, *et al.* Gibberellins and DELLAs: Central nodes in growth regulatory networks. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(4): 231–239.
- [31] Zhang L. The effect of endogenous hormones on the branch angle of poplar. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2016.
- 张莉. 植物内源激素对杨树枝条分枝角度的影响. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [32] Ma X, Xu Q. Hormone regulation of rhizome development in tall fescue (*Festuca arundinacea*) associated with proteomic changes controlling respiratory and amino acid metabolism. *Annals of Botany*, 2016, 118(3): 481–494.
- [33] Ma X Q, Huang B R. Gibberellin-stimulation of rhizome elongation and differential GA-responsive proteomic changes in two grass species. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 905.
- [34] Rogan P G, Smith D L. Experimental control of bud inhibition in rhizomes of *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1976, 78(2): 113–121.
- [35] Li X Y, Mu C S. Effects of salt and alkali stresses, and exogenous plant hormones on growth and development of wheat and *Leymus chinensis*. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(2): 257–260.
- 李晓宇, 穆春生. 盐碱胁迫及外源植物激素对小麦和羊草生长发育的影响. 草地学报, 2017, 25(2): 257–260.
- [36] Roy J, Banerjee N. Rhizome and shoot development during *in vitro* propagation of *Geodorum densiflorum* (Lam.) Schltr. *Scientia Horticulturae*, 2002, 94: 181–192.
- [37] Li X Y. Effects of low temperature and exogenous ABA on the expressions of *ZmASR1* gene in maize seedling. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.
- 李馨园. 低温及外源ABA对玉米幼苗 *ZmASR1* 基因表达的影响. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- [38] Shani E, Yanai O, Ori N. The role of hormones in shoot apical meristem function. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(5): 484–489.
- [39] Hu R, Yu C, Wang X, *et al.* *De novo* transcriptome analysis of *Miscanthus lutarioriparius* identifies candidate genes in rhizome development. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 492.
- [40] Kurakawa T, Ueda N, Maekawa M, *et al.* Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. *Nature*, 2007, 445: 652–655.
- [41] Muller D, Leyser O. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Annals of Botany*, 2011, 107(7): 1203–1212.
- [42] Hu F, Wang D, Zhao X, *et al.* Identification of rhizome-specific genes by genome-wide differential expression analysis in *Oryza longistaminata*. *BMC Plant Biology*, 2011, 11: 11–18.
- [43] Liscum E, Reed J W. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Molecular Biology*, 2002,

- 49(3): 387–400.
- [44] Auer M, Robert S, Kleinevehn J, *et al.* Auxin: Simply complicated. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(9): 2565–2577.
- [45] Friml J, Wiśniewska J, Benkova E, *et al.* Lateral relocation of auxin efflux regulator *PIN3* mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 2002, 415: 806–809.
- [46] Xu M, Zhu L, Shou H, *et al.* A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46(10): 1674–1681.
- [47] Wang Z H, Li J L, Mao Y F, *et al.* Transcriptional regulation of *MdPIN3* and *MdPIN10* by MdFLP during apple self-rooted stock adventitious root gravitropism. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 229.
- [48] Wang H Z, Yang K Z, Zou J J, *et al.* Transcriptional regulation of *PIN* genes by FOUR LIPS and MYB88 during *Arabidopsis* root gravitropism. *Nature Communications*, 2015, 6: 8822.
- [49] Chen Q, Liu Y, Maere S, *et al.* A coherent transcriptional feed-forward motif model for mediating auxin-sensitive *PIN3* expression during lateral root development. *Nature Communications*, 2015, 6: 8821.
- [50] Chen Y, Fan X, Song W, *et al.* Over-expression of *OsPIN2* leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(2): 139–149.
- [51] Dash S, Van Hemert J L, Hong L, *et al.* PLEXdb: Gene expression resources for plants and plant pathogens. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40: 1194–1201.
- [52] Hu F Y, Tao D Y, Sacks E, *et al.* Convergent evolution of perenniality in rice and sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(7): 4050–4054.
- [53] Jang C S, Kamps T L, Skinner D N, *et al.* Functional classification, genomic organization, putatively cis-acting regulatory elements, and relationship to quantitative trait loci, of sorghum genes with rhizome-enriched expression. *Plant Physiology*, 2006, 142(3): 1148–1159.
- [54] Paterson A H, Schertz K F, Lin Y, *et al.* The weediness of wild plants: Molecular analysis of genes influencing dispersal and persistence of johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92(13): 6127–6131.
- [55] Gizmawy I, Kigel J, Koller D, *et al.* Initiation, orientation and early development of primary rhizomes in *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Annals of Botany*, 1985, 55: 343–350.
- [56] Yoshihara T, Spalding E P, Iino M, *et al.* AtLAZY1 is a signaling component required for gravitropism of the *Arabidopsis thaliana* inflorescence. *The Plant Journal*, 2013, 74(2): 267–279.
- [57] Schmitz G, Tillmann E, Carriero F, *et al.* The tomato *Blind* gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(2): 1064–1069.
- [58] Chuck G, Cigan A M, Saetum K, *et al.* The heterochronic maize mutant corngrass1 results from overexpression of a tandem microRNA. *Nature Genetics*, 2007, 39(4): 544–549.
- [59] Li X, Qian Q, Fu Z, *et al.* Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422: 618–621.
- [60] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, *et al.* The *OsTB1* gene negatively regulates lateral branching in rice. *The Plant Journal*, 2003, 33(3): 513–520.
- [61] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, *et al.* LAX and SPA: Major regulators of shoot branching in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(20): 11765–11770.
- [62] Oikawa T, Kyojuka J. Two-step regulation of LAX PANICLE1 protein accumulation in axillary meristem formation in rice. *The Plant Cell*, 2009, 21(4): 1095–1108.
- [63] Lin H, Wang R, Qian Q, *et al.* DWARF27, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth. *The Plant Cell*, 2009, 21(5): 1512–1525.
- [64] Yoshida A, Kyojuka J. Analysis of rhizome development in *Oryza longistaminata*, a wild rice species. *Plant and Cell Physiology*, 2016, 57(10): 2213–2220.
- [65] Kusaba S, Kanomurakami Y, Matsuoka M, *et al.* Alteration of hormone levels in transgenic tobacco plants overexpressing the rice homeobox gene *OSH1*. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 471–476.

- [66] Hoi D, Kim J H, Kende H, *et al.* Whole genome analysis of the *OsGRF* gene family encoding plant-specific putative transcription activators in rice (*Oryza sativa* L.). Plant and Cell Physiology, 2004, 45(7): 897—904.
- [67] Burgeff C, Liljegren S J, Tapia-López R, *et al.* Alvarez-Buylla ER: *MADS-box* gene expression in lateral primordia, meristems and differentiated tissues of *Arabidopsis thaliana* roots. Planta, 2002, 214(3): 365—372.
- [68] Lee Y, Kende H. Expression of α -expansin and expansin-like genes in deepwater rice. Plant Physiology, 2002, 130(3): 1396—1405.
- [69] Fang Y, You J, Xie K, *et al.* Systematic sequence analysis and identification of tissue-specific or stress-responsive genes of NAC transcription factor family in rice. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 280(6): 547—563.
- [70] Sun B, Firtel R A. A regulator of G protein signaling-containing kinase is important for chemotaxis and multicellular development in *Dictyostelium*. Molecular Biology of the Cell, 2003, 14(4): 1727—1743.
- [71] Choi D, Lee Y, Cho H, *et al.* Regulation of expansin gene expression affects growth and development in transgenic rice plants. The Plant Cell, 2003, 15(6): 1386—1398.
- [72] Wang Z, Xie W, Chi F, *et al.* Identification of non-specific lipid transfer protein-1 as a calmodulin-binding protein in *Arabidopsis*. FEBS Letters, 2005, 579(7): 1683—1687.
- [73] Kong W Q, Changsoo K, Valorie H, *et al.* Genetic analysis of rhizomatousness and its relationship with vegetative branching of recombinant inbred lines of *Sorghum bicolor*×*S. propinquum*. American Journal of Botany, 2015, 102(5): 718—724.
- [74] Kim S H, Bahk S, An J, *et al.* A gain-of-gunction mutant of IAA15 inhibits lateral root development by transcriptional repression of *LBD* genes in *Arabidopsis*. Front Plant Science, 2020, 11: 1239.
- [75] Zhang F, Tao W, Sun R, *et al.* *PRH1* mediates ARF7-LBD dependent auxin signaling to regulate lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. PLoS Genetics, 2020, 16(2): e1008044.