

植物根向地生长调控的复杂性

周熠家

(中山大学生命科学学院 2014 级 生物科学专业 广州 510275)

摘要：关于植物根保持向地生长的机制的研究从数世纪前就开始了，通过监测重力实现向地生长的大致机制和执行具体功能的分化细胞均已被找到。但近些年的研究发现其它一些机制，如对机械应力的感受甚至感光等均会在根的向地性中发挥作用，且个别蛋白缺失即可导致根的向性逆转。这些研究结果说明我们对根的向地生长的机制的认识还很不成熟。

关键词：根的向地性；重力感应；机械应力感受；光敏色素；根的负向地性反应蛋白

前言 植物生长过程中根系能够向着重力方向定向生长，这种生长反应是保证植物根系深入土壤的必须过程。自从十九世纪达尔文父子在《植物的运动能力》一书中系统地描述了植物根尖向地性弯曲的运动过程开始，多年以来的研究多集中于重力感受导致生长素极性运输的机制(Rosen et al., 1999)，但较近期的研究发现导致向地性的机制可能比想象中要复杂得多，对本体机械应力和光的感受均有可能在根的向地生长中发挥作用，甚至有可能通过是对地上部分向光性（向上生长）的逆转实现的。

1. 早期研究：对重力的感应及生长素极性运输

早在本世纪前，根冠中的蒴轴细胞(columella cells)淀粉粒堆积产生初始信号，随后由 ARG1 & AUX1 等基因介导生长素极性运输(Rosen et al., 1999)，导致两侧初级生长差异从而使跟向地弯曲(Blancaflor and Masson, 2003)的机制就已被基本阐明，但关于信号在整个信号通路中如何转导始终未被彻底研究清楚。

2 本体机械应力感受

在自然界中，植物会受到飓风、季风降雨和食草动物攻击的挑战等许多其他可能威胁生存的严酷机械扰动。因此，在多年的进化中，植物已经产生出了非常敏感的机制，通过它们可以感知和响应细微的机械应力刺激，如触摸(Chehab et al., 2008)。一些研究显示重力本身导致的植物的弯曲会通过作为本体机械应力被检测并会对之后的向地生长产生一定影响，如通过改变微管的组织等，但这些研究并不能严格的区分直接的重力感受和本体机械应力感受(Lopez et al., 2014)。对这两种应力感受做出明显的区分可能可以通过未来在太空中微重力条件下进行的实验得出(Ruyters and Braun, 2014)。

3 对光的感受与向地性

虽然植物的根大多生长在地下，基本没有直接感受到光的可能性，但一些研究显示光敏色素对根的伸长、向地和对一些植物激素的敏感性均有重要影响。进行了根局部的植物色素缺乏或根特异性植物色素耗竭处理的拟南芥在相同的光照等条件下，根伸长速度和对茉莉酸信号的敏感度均出现明显下降(Costigan et al., 2011)。许多物种的根只有在光照下才向地生长，这种光调节根向性是依赖于植物色素，并由钙调蛋白介导(Lu and Feldman, 1997)。然而拟南芥即使在黑暗中，初生根也向下生长，但缺失了 phyA, phyB 等感光色素的拟南芥突变体在光照下向地弯曲发生的速率也会较野生型有所降低(Correll and Kiss, 2005)。

最近有研究发现植物的茎像光纤一样将光向下传导给根部的光敏色素，触发 HY5 蛋白的合成以促进健康根系的生长。当植物光敏素基因发生突变，HY5 蛋白的合成就会减少；而当 HY5 蛋白基因发生突变，植物的根便会发育不良且生长角度异常(Lee et al., 2016)。为了验证光是通过茎直接传送到根部而不是激活可转移至根部的化学信号，研究者让光纤与植物茎秆接触，作为光源；在安装在根末端的地下接收器，确认是光直接传送到根部。此外，他们在黑暗条件下用植物化学信号（例如蔗糖）对拟南芥样本进行处理，发现根系没有明显地生长。因此研究者认为，这样的化学物质并不能驱使植物的生长。但这项研究也发现光从发出到激活植物根部的光敏素需两个小时，比预计的光直接传导可能所需的时间长，且仅仅使用了少量在光、茎和根之间可作为移动介质的化学信号进行处理以排除是通过化学信号传导的，不能排除移动介质在这一过程中发挥作用的可能性。

4 个别蛋白缺失即可导致根的向性逆转

如前所述，根的向地生长是一个非常复杂的过程，但仅仅一个或几个（功能冗余）蛋白的突变即可将其逆转。近期研究发现植物根的向地性依赖于一种新发现的蛋白质，被命名为根的负向地性反应蛋白(NEGATIVE GRAVITROPIC RESPONSE OF ROOTS, NGR)。在蒺藜苜蓿和拟南芥等植物中的研究均表明，NGR 的缺失会逆转根的向地性的方向，从而使根系向上生长(Ge and Chen, 2016)。

5 总结与讨论

如正文中所述，根的向地性所包含的调控方式包括对重力、光、本体机械应力等的感受，与地上部分向光（向上）生长依赖的信号重合度相当高，且突变个别蛋白即可逆转其生长向性，较传统观念中对其的认识要复杂得多。且由前述事实很容易得出推测，即植物根的向地生长与地上部分背地生长所依赖的导向系统很可能有非常高的重叠，依靠个别蛋白对其信号进行逆转从而将背地导向转为向地导向。对两套系统进行整体性比较也许能得到一些有趣的结果。

参考文献

- Blancaflor EB, Masson PH** (2003) Plant gravitropism. Unraveling the ups and downs of a complex process. *Plant Physiol* **133**: 1677–90
- Chehab EW, Eich E, Braam J** (2008) Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation. *J Exp Bot* **60**: 43–56
- Correll MJ, Kiss JZ** (2005) The roles of phytochromes in elongation and gravitropism of roots. *Plant Cell Physiol* **46**: 317–23
- Costigan SE, Warnasooriya SN, Humphries BA, Montgomery BL** (2011) Root-localized phytochrome chromophore synthesis is required for photoregulation of root elongation and impacts root sensitivity to jasmonic acid in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **157**: 1138–50
- Ge L, Chen R** (2016) Negative gravitropism in plant roots. *Nat Plants* **2**: 16155
- Lee H-J, Ha J-H, Kim S-G, Choi H-K, Kim ZH, Han Y-J, Kim J-I, Oh Y, Fragoso V, Shin K, et al** (2016) Stem-piped light activates phytochrome B to trigger light responses in *Arabidopsis thaliana* roots. *Sci. Signal.* **9**:
- Lopez D, Tocquard K, Venisse J-S, Legué V, Roeckel-Drevet P** (2014) Gravity sensing, a largely misunderstood trigger of plant orientated growth. *Front Plant Sci* **5**: 610
- Lu YT, Feldman LJ** (1997) Light-regulated root gravitropism: a role for, and characterization of, a calcium/calmodulin-dependent protein kinase homolog. *Planta* **203 Suppl**: S91-7
- Rosen E, Chen R, Masson PH, Blancaflor EB, Fasano JM, Gilroy S, Poff KL, Martin HV, Dolan L, al. et, et al** (1999) Root gravitropism: a complex response to a simple stimulus? *Trends Plant Sci* **4**: 407–12
- Ruyters G, Braun M** (2014) Plant biology in space: recent accomplishments and recommendations for future research. *Plant Biol* **16**: 4–11