

专论与综述 Reviews

不定根形成与植物激素的关系

王金祥^{1,2} 严小龙^{1,*} 潘瑞炽^{2,*}¹华南农业大学根系生物研究中心, 广州510642; ²华南师范大学生命科学学院, 广州510631

Relationship Between Adventitious Root Formation and Plant Hormones

WANG Jin-Xiang^{1,2}, YAN Xiao-Long^{1,*}, PAN Rui-Chi^{2,*}¹Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642; ²College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631

提要 不定根形成的关键是其原基的形成, 是一个受激素调控的复杂过程, 生长素起关键的调节作用。该文介绍生长素、乙烯、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸和其它植物生长调节物质在不定根形成中的作用, 并讨论了它们之间的相互关系。

关键词 植物激素; 不定根

不定根(adventitious root)的形成在植物发育生物学中是一个重要的问题。随着现代植物和农业科学的发展, 不定根形成及其功能的研究越来越引起人们的重视。

不定根形成的一个关键是其原基(primordium)的形成, 步骤大致如下: 薄壁细胞或维管束间细胞经过脱分化, 形成潜在的根起始点, 通过刺激细胞开始分裂, 细胞增大, 形成形成层, 进一步形成根原基, 根原基形成维管束并连接起来, 生长, 不定根露出表皮^[1]。

不定根的形成与许多内外因素有关, 尤其是植物激素。生长素(auxin)在不定根形成中起关键的作用, 乙烯(ethylene, ETH)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(gibberellin, GA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)等在不定根形成中也起作用^[2~9]。现介绍如下。

1 生长素与不定根形成

1.1 生长素是促进不定根形成的主要激素 早在19世纪末, 有人发现芽产生的一种有活力的物质可促进生根, 因为芽和根之间的维管系统被切断之后, 根的形成受抑制^[10]。1934年, Kögl等发现从尿中分离到的植物生长素吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)可以刺激菜豆产生不定根^[10]。自此以后, 生长素与不定根形成的研究遂蓬勃开展起来, 大量实验证实生长素是促进不定根形成的主要激素。

插条嫩叶和活动芽形成的 IAA 向下运输到生根区, 促进生根。如果用阻止 IAA 运输的三碘苯甲酸(2,3,5-triiodobenzoic acid, TIBA)或促进 IAA 侧链氧化的一元苯酚化合物处理插条, 插条基部 IAA 则减少, 生根率下降^[1,11]。吲哚丁酸(indole butyric acid, IBA)是一种由 IAA 转变而来的内源生长素, 能刺激 IAA 向基部运输, 外施 IBA 能转运到插条基部组织进一步转变为 IAA^[12]。油茶插枝发根难, 彭幼芬^[13]用 $670 \text{ }^{\circ}\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 萘乙酸(naphthalene acetic acid, NAA)溶液浸油茶插条24 h, 生根数增加1倍以上, 成活率也高出50%。

1.2 生长素的作用与处理时间有关 用 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 5,6-二氯吲哚乙酸甲酯(5,6-dichloroindole-acetic acid methyl ester, 5,6-Cl₂-IAA-Me)处理绿豆下胚轴插条, 其效果因处理的持续时间而异: 在 0~24 h 内, 插条生根为 92; 在 24~48 h 内, 插条生根数为 36; 在 48~72 h 内, 处理的插条生根数与未处理的相近。可见, 0~24 h 是其促进生根的最佳时间^[14]。黄化的绿豆插条浸于 IBA 或 IAA 溶液中 16 h, 可产生大量的不定根; 而 IBA 处理 M₉ 苹

收稿 2004-02-23 修定 2004-12-20

资助 广东省自然科学基金项目(04300588)、国家自然科学基金(30230220)。

*共同通讯作者(E-mail: xlyan@scau.edu.cn, Tel: 020-85283380; E-mail: panrch@scnu.edu.cn, Tel: 020-85211378)。

果离体芽48 h, 产生的根数目最多^[15]。

1.3 不定根形成过程中的IAA含量变化 在没有激素的培养基上, 葡萄插条的IAA水平在培养后12 h明显上升, 36 h又降到最低点, 然后稍有回复^[16]。不同品种葡萄, 易生根品种比难生根品种含更多IAA^[17]。Maldiney等^[18]发现番茄下胚轴插条切下后72 h出现IAA峰, 96 h可看到不定根原基突出表皮, 因此他们认为IAA含量升高与不定根原基诱导几乎同时发生。Label等^[19]报道, 欧州甜樱桃(*Prunus avium*)外植体根原基生长时期, IAA含量下降。不同季节的洋槐茎插条生根能力与其生长素含量的变化有关, 春季生根能力强, 夏秋季差, 春季的IAA水平高于夏秋季的^[15]。

徐继忠和陈四维^[20]报道, 在桃硬枝插条愈伤组织和根原基形成过程中, 内源IAA含量下降, 不定根突出表皮前, 内源IAA含量上升到高峰, 根突出后又下降; 生根期间, ABA含量持续下降。李颖章和韩碧文^[21]测定薄层培养的菊苣不定根分化中内源IAA变化的结果表明: 在不定根形成前后IAA含量变化不明显。银杏插穗扦插后第1周, 由于IAA氧化酶的活性增强, IAA含量下降; 第2周IAA氧化酶活性继续增强, 但IAA含量却大量上升; 其后随着不定根的形成, IAA氧化酶活性降低, IAA含量上升^[22]。Pan和Tian^[9]发现, 用IBA和3-[苯(b)硒基]乙酸[3-(benzo[b]selenyl) acetic acid, BSAA]处理的绿豆插条下胚轴生根区, 内源IAA在12 h有一高峰, 然后慢慢下降; 经IBA和IAA处理的插条中, 内源IAA峰值比未经处理的高, 而BSAA处理的比IBA的高, 生根数也是BSAA处理的多。

1.4 生长素促进生根与其种类和施用浓度有关 不同种类、浓度的生长素, 对生根的效应不同。近年发现, IBA是比IAA生根作用更强的一类生长素, 原因是IBA比IAA稳定。IBA碱溶液在室温黑暗中比IAA稳定; IBA在植物体内与葡糖酯结合较慢, 高温下比较稳定, 释放出游离IBA较慢, 而IAA与天冬氨酸结合较快, 释放游离IAA也快; IAA易受氧化酶氧化, 而IBA不受此酶氧化^[7]。氯化吲哚生长素(chloroindole auxins)活性比IAA大, 促进生根的效果比IAA强许多^[9, 24, 25], 是一类非常有前途的生根剂。片山正人和二谷文夫^[24]

系统研究人工合成氯化IAA作用的结果表明: 5, 6-Cl₂-IAA在3种生物试验方法(燕麦胚芽鞘伸长、白菜下胚轴伸长抑制和绿豆下胚轴膨大)中都表现出极高的生理活性, 是10种氯化IAA中活性最强的一种, 无论是切口浸渍或茎叶涂抹, 都显著增加菊花不定根的数目和重量, 比IBA单独处理强得多。他们认为5, 6-Cl₂-IAA之所以促进生根的能力强, 除了它本身活性高外, 还可能与它在植物体内不易形成结合态、不易被酶促降解、具有酯溶性有关。用10⁻³ mol·L⁻¹ 4-Cl-IAA处理豌豆切段, 其生根数比同浓度的IAA增加60%^[25]。Pan和Tian^[9]报道: 5, 6-Cl₂-IAA-Me和BSAA促进绿豆下胚轴生根的效果好过IBA的, 且5, 6-Cl₂-IAA-Me促进生根作用比BSAA强。IAA与苯化合物结合, 如苯-IAA、苯-IBA、苯酰胺-IBA和苯硫酯-IBA, 对菜豆、北美短叶松和红花槭木的插条的生根效果比IAA或IBA单独使用的效果更好^[26]。

1.5 其它物质通过影响IAA的代谢或信号转导而影响生根 过氧化物酶(peroxidase, POD)参与生长素的代谢、呼吸、细胞壁的合成和伤害反应, 碱性POD有IAA氧化酶的活性, 然而需要氧、Mn²⁺和一元酚作为辅基^[27], 并且只有在受到伤害的细胞中POD的反应才能有效地进行。由于这些反应物能聚在一起, 因而IAA含量减少激发伤害反应的邻近细胞产生生理反应, 从而诱导根的形成^[28]。Gaspar等^[29]认为伤害或逆境反应时, 首先是碱性POD被激活, 影响生长素的代谢, 诱导生根, 接下来是酸性POD激活, 在根生长起始和发育过程中促进木质化和细胞壁的合成。Al Barazi和Schwabe^[30]提出多酚氧化酶的活性大小与阿月浑子(*Pistacia vera*)的生根能力呈正相关。Bassuk等^[31]发现酚氧化的产物促进苹果插条生根。黄酮类化合物也参与不定根的形成, Curir和他的同事们^[32]认为黄酮类化合物是IAA氧化酶的抑制剂, 可提高内源IAA含量, 进而促进生根。由于不定根形成中发生细胞分裂, 所以也就不难理解蛋白质和核酸必然是参与不定根的形成。如拟南芥CDC2基因的蛋白激酶产物是G₁-S期转变进入细胞分裂的一个关键成分, CDC2基因的表达是形成层活动的一个早期事件, 它在根中柱鞘和中柱鞘薄壁细胞中强烈表达^[33]。Jarvis和Ali^[34]报道, 外施多

胺能促进绿豆插条生根, 根原基发育过程中的有丝分裂时腐胺含量增加。

1.6 生长素促进不定根形成的分子机制 Pagnussat等^[35]报道, IAA 促进黄瓜下胚轴插条不定根形成的过程受内源一氧化氮(nitric oxide, NO)调控。IAA 可提高NO水平, NO 能促进鸟苷酸环化酶(guanylate cyclase, GC)的活性, 因而环化鸟苷酸(cyclic GMP, cGMP)含量上升, cGMP 的类似物8-Br-cGMP 促进黄瓜下胚轴不定根的形成, 而GC抑制剂6-苯胺-5, 8-喹啉二酮(6-anilino-5, 8-quilinedione, LY83583)则抑制不定根形成。NO 和 cGMP 是生长素促进不定根形成的信号分子, 是生长素诱导黄瓜不定根形成的信号转导下游成员。解剖学证据表明, IAA 或NO 处理的黄瓜下胚轴插条离体后第3天形成不定根原基, 但未经处理的材料既没有细胞分裂也没有细胞分化。NO 处理黄瓜插条后第1~3天都可以检测到蛋白激酶(protein kinase, PK)的活性, 而未经处理的直到第4天才能检测到PK活性; IAA 处理的也能检测到PK活性。另一方面, PK活性受有丝分裂原激活的蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)抑制剂——PD098059的抑制, 并且PD098059处理的不定根突出表皮时间延滞^[36]。这些证据充分表明, MAPK 参与生长素或NO 诱导的黄瓜下胚轴插条不定根形成过程^[36]。这些结果为今后研究生长素影响不定根形成作用机制指出了新的方向。

Chen 等^[37]以绿豆下胚轴、上胚轴、两片真叶和未扩展的二叶的芽为材料, 用500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA 处理3 h后用差异筛选的方法得到2个cDNA克隆(MII-3和MII-4), Southern分析表明2个cDNA克隆是不同的。MII-3和MII-4在IAA处理的下胚轴高度表达, 而MII-4在IAA处理的上胚轴也表达; 未经处理的则否。随着IAA浓度的增加(100~1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$), 不定根数目和MII-3和MII-4的表达都增加。在加IAA的条件下, 环己亚酰胺抑制绿豆下胚轴生根和MII-3在下胚轴的表达, 表明IAA对绿豆下胚轴生根的促进作用与MII-3的活动有关。

烟草 *rac* 突变体在任何生长素浓度处理下都不能诱导生根, 但韧皮部薄壁细胞和内皮层薄壁细胞的细胞分裂受生长素诱导; *rac*突变体质膜与

生长素的结合能力降低, 削弱其对生长素的敏感性, 说明根诱导需要较高的生长素量, 细胞分裂和根诱导是两类不同生长素受体反应的结果^[38]。Lund等^[39]进一步研究发现, *HRGP-nt3*、*iaa4/5*和*gh3*基因在烟草茎不定根原基中表达, 而*iaa4/5*和*gh3*在对生长素反应各类细胞中都能表达, *HRGP-nt3*则专一地在不定根诱导期表达, 其它两种基因的启动子能被生长素激活, 而突变体的*HRGP-nt3*启动子则否。说明这一基因的表达与*rac*突变体根器官潜能的发生丧失有关。

Goldfarb等^[40]研究火炬松下胚轴生根诱导中生长素诱导的早期基因(early auxin-induced genes)家族中5个基因, 即*LPEA1-5*的表达时观察到, NAA处理后10 min, *LPEA2*和*LPEA3*迅速表达, *LPEA1*和*LPEA4*在1 h后表达, 而*LPEA5*在处理5 h表达, 24 h后均达到高峰, 且这些基因表达活性长达5 d。脯氨酸丰富蛋白(proline-rich protein, PRP)基因的局部表达与常春藤生根潜能有关, 幼年期叶柄能诱导不定根, 半成年期叶柄有的形成不定根, 有的形成愈伤组织, 成年期仅形成愈伤组织; 不定根形成的潜能和PRP mRNA水平呈负相关, 这一基因的表达与细胞分裂无关^[41]。将查尔酮合酶基因(*chs*)反义RNA转入胡桃后, 有6个转基因系的不定根形成能力增强, 转基因植株对外源IAA更敏感^[42]。说明生根组织对IAA敏感性对生根来说很关键。Butler和Gallagher^[43]报道, 依赖2-oxoacid的双氧酶基因在苹果砧木Jork9不定根形成中起正调节作用。*LRPI*基因是根的特异表达基因, 编码含321个氨基酸的蛋白, 此蛋白富含甘氨酸和丝氨酸。它在拟南芥不定根原基发生的早期源自中柱鞘的细胞中表达, 在邻近的细胞中不表达, 在根突破表皮前关闭^[44]。可见, *LRPI*是研究不定根原基发生的早期分子标记, 但它是否受IAA诱导尚待研究。此外, *AXR3/IAA17*突变也可促进不定根的形成^[45]。拟南芥*AUX1*编码生长素的运输载体AUX1能加强生长素在韧皮部运输, 促进生长素从拟南芥叶转运到根, 从而促进侧根的起始形成并突出表皮^[46]。在早期拟南芥侧根起始—原基形成过程中, 生长素能促进细胞周期基因*CYCA2;1*、*CYCB1;1*和*CYCD1;1*的表达^[47]。这也可能是生长素促进不定根形成的原因

之一。*SLR* 基因编码 IAA14 蛋白, 它属于 Aux/IAA 蛋白家族。*SLR*/IAA14 可能是生长素诱导基因的转录抑制因子, 可降低组织对生长素的敏感性, 影响生长素调节的生长发育反应, 特别是侧根的形成^[48]。最近, Takase 等^[49]报道, *YDK1* 基因是 *GH3* 基因家族一员, *ydk1-D* 突变体是显性突变体, 表现出主根短、顶端优势降低、下胚轴缩短和侧根数目减少的性状。*YDK1* 基因是早期的生长素响应基因, 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NAA 和 IAA 强烈促进其表达。这说明 *GH3* 参与侧根的形成。拟南芥 *MSG2* 基因编码 IAA19, IAA19 属于 AUX/IAA 蛋白家族, 该基因受生长素 IAA 的快速诱导, 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA 处理后 60 min, 表达达到最高水平; IAA 诱导 *MSG2*/*IAA19* 表达依赖 NPH4/ARF7, *msg2* 显性突变体对生长素不敏感, 侧根形成减少^[50]。表明生长素促进侧根形成是依赖 IAA1 和 ARF7 蛋白的。

深入研究生根过程中生长素结合蛋白和生长素响应基因及其转录调控因子行为将有利于理解不定根发生的分子机制。但需指出的是, 根形成的起始不仅只受生长素的调控。*ALF4* 基因是植物特有基因, 在拟南芥的茎、根尖、中柱和侧根原基中均能表达; 这一基因不受 IAA 调控, 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 生长素处理对其表达部位和表达量没有影响; 拟南芥 *alf4-1* 突变体的侧根数目减少, 由于 *ALF4* 对保持靠近维管束的中柱鞘细胞恢复分裂能力非常关键, 它会影响侧根的形成, 外源生长素并不能恢复 *alf4-1* 侧根数目少的表型。说明 *ALF4* 对其侧根发育的影响可能是不依赖于生长素信号转导的^[51]。

由于不定根和侧根有相似的发生机制, 所以不能排除上述相关基因也参与不定根的形成。

生长素促进生根的机制一直是人们关注的焦点。但直到今天, 尚无圆满的答案。人们倾向于认为, 生长素与不定根原基的发生密切相关, 与新的形成层位点诱导和第1次细胞分裂的启动有关^[1, 52]。需要指出的是, IAA 是启动不定根形成的重要因子, 但不是唯一的因子。有报道指出, 切去向日葵子叶会抑制不定根形成, 外施 IAA 不能克服或不能完全克服这种抑制效应^[53]。Lorbiecke 和 Sauter^[54]报道, IAA 对深水水稻 (deep water rice) 第3节不定根形成几乎不起作用, 解剖学研究表明

在水稻第3节早就存在不定根原基; 看来 IAA 主要与不定根原基的启动有关, 如果实验材料已存在不定根原基, 则外施生长素作用不明显。

2 乙烯与不定根形成

自从 Zimmerman 和 Hitchcock^[55] 发现乙烯对不定根形成有促进作用以来, 乙烯与不定根形成的研究工作逐渐增多。现在看来, 乙烯在不定根形成中作用复杂, 有促进^[56~64]、抑制^[65~67] 和不起作用^[68] 3 种情况。

(1) 乙烯促进不定根形成。1 000 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 IBA 促进玫瑰 (*Rosa hybrida* L.) 插条 (即去根苗, 下同) 不定根形成, IBA 处理的内源乙烯释放量几乎是未作 IBA 处理的 7 倍^[56]。IBA 处理的绿豆下胚轴插条上部在生根的绝大多数时期, 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)、N-丙二酰-ACC (N-malonyl-ACC, MACC) 和乙烯含量都保持较高水平; 用 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ AVG (2-aminoethoxyvinylglycine) 处理绿豆插条 6 h 的生根数和根的生长都受抑制^[57]。0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 乙烯利处理挪威云杉 (*Picea abies*) 下胚轴插条 28 d 后, 插条生根数为 64, 未作处理的为 22; 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ CoCl_2 处理插条同样时间, 生根数为 2, 未作处理的为 22, 内源乙烯含量变化与以上结果呈正相关^[58]。10 $\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯促进矮牵牛的叶外植体形成不定根, 而低浓度 (0.01~1 $\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}$) 乙烯对生根不起作用^[59]。释放乙烯的化合物促进去根的向日葵实生苗生根, 而乙烯生物合成和作用的抑制剂则抑制其生根^[60]。5~10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ AVG 严重抑制番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 组培苗生根; 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 水杨酸 (抑制乙烯合成) 也严重抑制熏衣草插条的生根^[61]。用 2.5 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯处理四周龄的酸模 (*Rumex palustris* Sm) 7 d 后, 每个插条的生根数为 25 (未作处理的为 4); 5 $\text{mL}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯处理五周龄的酸模 7 d 后, 插条生根数为 44 (未作处理的为 8)^[62]。以组织培养的桃和扁桃的杂交品种 GF67 为外植体时, 用橡皮塞封口会增加乙烯浓度, 生根时间缩短, 生根率提高; 用棉塞的则反之^[63]。刁俊明等^[64]发现, 外施乙烯利能促进绿豆下胚轴的生根, 在 0~12、12~24、24~36 和 36~48 h 外施 10^{-5} $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯利均促进生根 (包括生根数和生根范围), 特别是 0~12 和 36~48 h 两个时间段, 每

个插条生根数为16和16.49(未作处理的为11.19)。深水水稻节的不定根生长明显受乙烯的诱导和促进^[54]。

(2) 乙烯抑制不定根形成。在 $5 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IBA存在的情况下, 分别用25、50和 $250 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC处理欧洲甜樱桃芽外植体, 其生根率分别为58%、30%和0, 而对照为78%^[65]。头4 d用 $0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC处理豌豆插条, 13 d后每个插条生根数为6, 未作处理的为21; 若用 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC处理, 则每个插条生根率为8^[66]。乙烯也抑制葡萄插条的生根^[67]。

(3) 乙烯对不定根形成不起作用。Batten和Mullins^[68]发现, 单独施用乙烯对去顶的绿豆插条的不定根形成没有促进作用。

乙烯促进生根的原因可能有4个: (1) 插条对乙烯的敏感性是不定根形成的一个必要条件^[69]; (2) 乙烯通过增强生根组织对生长素的敏感性而不是通过改变内源生长素的含量而促进生根^[70]; (3) 乙烯促进细胞周期蛋白基因的表达而促进不定根生长^[54]; (4) 乙烯促进细胞分裂素类物质分解而促进生根^[58]。乙烯抑制生根则可能是其能促进生长素分解、延缓生长素的合成或抑制生长素的极性运输而抑制生根^[71]。外源乙烯对生根不起作用可能是由于植物组织中内源乙烯含量已足以满足其生根的需要所致^[72]。

3 细胞分裂素与不定根形成

激动素(KT)抑制矮化豌豆下胚轴插条的生根^[73]。Bollmark和Eliasson^[2]报道, 光下生长的豌豆, 在根形成起始的早期, 其茎基部的细胞分裂素水平低, 根原基一旦形成, 含量即增加, 这可能是活跃的细胞分裂的需要; 插条生根溶液中加极低浓度的细胞分裂素即阻止根原基的形成, 如停止供应细胞分裂素, 则不定根形成。用 $10^{-6} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的6-苄基腺嘌呤(6-BA)处理豌豆插条11 d, 则不生根。如在第1天用 $3\times 10^{-9} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的6-BA处理豌豆的下胚轴, 根的数目略微增加。若连续处理2、4和11 d, 生根数均为0。用玉米素(zeatin, ZT)处理也有类似的结果。显微观察发现, 在根原基形成的早期阶段, 6-BA抑制其形成, 已形成的根原基下胚轴插条对6-BA的作用不敏感。

难生根的杨树插条内源CTK含量比易生根的

插条多^[74]。Bollmark和Eliasson^[58]用免疫亲和层析方法提取到高光照度下生长的挪威云杉(*Picea abies*)插条内的一种CTK类物质, 此物质能被磷酸酶和糖苷酶作用, 他们认为可能是一种iP型的细胞分裂素物质, 能抑制生根, 其含量在生根的第1个星期减少, 乙烯能加快挪威云杉细胞分裂素的分解而促进生根。

在凤仙花(*Impatiens wallerana*)根发育过程中, 玉米素单磷酸和玉米素糖苷含量高峰出现在根原基的起始和尔后的发育阶段; ZT、玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)和异戊烯基腺嘌呤含量波动较大, 在根伸出表皮并开始伸长时其含量增加; 根形成过程中, 生根能力不同的幼嫩植物和成熟植物的细胞分裂素含量大不相同^[75]。在薄层培养的莴苣不定根分化时, 内源细胞分裂素ZT+ZR对不定根不起作用; 二氢玉米素(dihydrozeatin, DHZ)和二氢玉米素核苷(dihydrozeatin riboside, DHZR)的作用小; 而异戊烯基腺苷(isopentenyl adenosine, iPA)对不定根的形成则有明显的促进作用, 其含量高峰出现在根原基形成之后, 可能是此时根原基自身能合成iPA。根原基形成前, IAA/CTK比值高; 根原基出现后, IAA/CTK比值低^[21]。说明各种细胞分裂素可能在不定根发生过程中起不同的作用。

4 赤霉素与不定根形成

大多数实验支持赤霉素(GA_3)抑制插条不定根的形成, 即使是低浓度($10^{-8} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的 GA_3 也抑制不定根形成^[76]。较多的实验证实植物生长延缓剂促进插条不定根的形成。用多效唑处理绿豆插条, 在 $0\sim 10^{-3} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度范围内, 随浓度的增加, 插条生根数增加; $10^{-5}\sim 10^{-3} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ B_9 略微促进绿豆插条生根, $10^{-2} \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ B_9 效果更明显^[1]。Pan和Zhao^[6]证实 PP_{333} 和粉锈宁促进绿豆插条的生根。植物生长延缓剂与生长素, 如IAA、IBA、BSAA和5, 6- Cl_2 -IAA-Me结合处理的效果更佳, 两者表现出协同效应^[9, 77]。植物生长延缓剂是抑制植物茎部近顶端分生组织的化合物, 它主要抑制赤霉素合成关键的酶[如古巴基焦磷酸合酶(copatyldiphosphate synthase, CPS)、内根-贝壳杉烯合酶(*ent-kaurene synthase*, KS)和内根-贝壳杉烯氧化酶(*ent-kaurene oxidase*)]的活性^[78], 从而减少

植物体内的赤霉素含量而促进插条生根。但GA₃对不定根形成的效应常因其施用时期而异:插条切下后48 h施用GA₃会抑制不定根形成,后期施用的影响不大或稍许促进生根;辐射松插条离体后4~6 d施用10⁻⁵ mol·L⁻¹ GA₃,可促进不定根形成,较早施用则抑制生根^[7]。

5 脱落酸与不定根形成

低浓度的ABA促进杨树切段生根,高浓度的则抑制^[79]。3.8×10⁻⁸ mol·L⁻¹ ABA使MS培养基上的三日龄黄化黄瓜子叶切块发根百分率增加11倍,每切块的平均生根数增加18倍^[80]。绿豆种子浸在17 μmol·L⁻¹的多效唑(paclobutrazol, PB)溶液中24 h,以萌发后三周龄的苗作为实验材料,如果用5 μmol·L⁻¹ ABA或4 μmol·L⁻¹乙烯利喷于叶面, PB处理的插条的生根率增加;ABA的作用可以为10 μmol·L⁻¹的CoCl₂和ACC氧化酶的抑制剂所逆转。据此看来,ABA可能是通过增加乙烯的产生而促进生根的^[81]。

ABI3是一种转录因子,参与ABA诱导的生理反应。生长素能诱导ABI3基因在拟南芥侧根原基表达,ABI3缺失突变体*abi3*对外源IAA或NPA的反应降低。这些事实说明ABI3基因影响生长素的作用^[82]。不定根发育过程中是否存在这种机制尚待研究。

6 其它植物激素类似物与不定根形成

李海航以0~10⁻⁶ mol·L⁻¹的油菜素内酯(brassinolide, BR)溶液处理绿豆下胚轴,观察到随着BR浓度的增加,生根率降低^[23]。酪蛋白激酶(casein kinase, CKI)基因*OsCKI1*在水稻各种组织中表达时,受BR和ABA正调控。反义RNA技术研究发现,*OsCKI1*与水稻侧根和不定根发育有关,转反义*OsCKI1*基因水稻侧根和不定根数目减少,主根比未作处理的短,原因是细胞伸长受抑制;外源IAA能恢复转基因水稻的根正常发育。据此他们推测,*OsCKI1*可能参与生长素代谢或影响生长素含量^[83]。BR能诱导早期生长素响应基因*IAA5*和*IAA19*表达,但和IAA的诱导动力学特点不同^[84]。Nakamura等^[84]进一步的工作发现,BR诱导IAA响应基因的表达是通过激活生长素响应因子进行的。这暗示BR和生长素在不定根发育中可能存在相互作用。

李海航^[23]将绿豆下胚轴插条基部浸在不同浓度茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)溶液中24 h,发现10⁻⁵~10⁻³ mol·L⁻¹ MeJA处理的不定根数目显著增加,10⁻⁵ mol·L⁻¹以下的稀溶液对不定根形成无作用。Wang等^[85]发现0.016~50 μmol·L⁻¹茉莉酸(jasmonic acid, JA)还可以增加水稻侧根数,并认为其作用与生长素无关。

Kling和Meyer^[86]发现水杨酸(salicylic acid, SA)可促进绿豆去根芽的不定根形成,且与IAA有协同效应。江玲等^[87]证实,10⁻⁶ mol·L⁻¹ SA处理莴苣幼苗初生根36 h,可促进侧根原基形成,与生长素配合处理时有加成效应。李玲^[88]报道,10~100 mg·L⁻¹ SA抑制绿豆插条不定根形成,抑制程度随其处理浓度的加大而增加。SA和JA在植物体内有拮抗和协同效应,研究两者在不定根发生中的相互作用是有意义的。

结合我们多年对绿豆插条生根的研究,将植物激素对不定根形成的作用归结为图1。

综上所述,可以看出各种植物激素间的相互作用非常复杂。近来发现,细胞分裂素ATP/ADP异合酶基因的表达就受生长素的调控,拟南芥*AtIPT5*基因在根原基和根冠中表达,*AtIPT7*在根延长区的内皮层表达,生长素促进*AtIPT5*和*AtIPT7*基因在根中的表达,说明生长素促进植物某些组织中细胞分裂素的合成^[89]。生理和分子生物学的研究表明,乙烯促进黄化拟南芥顶端弯钩(apical hook)的形成,乙烯的这种作用依赖赤霉素;另一方面,ACC通过抑制GA的信号转导而抑制顶端弯钩的细胞伸长^[90]。*AXR1-24*是*AXR1-3*的等位基因,*axr1-24*突变体除了对MeJA和IAA敏感性降低外,对ACC、6-BA、表油菜素内酯(epi-brassinolide)和ABA的敏感性也降低。这些暗示生长素和JA在某些信号转导途径中的共同成员是*AXR1*^[91]。这些事实说明植物激素间的相互作用是它们能调控相同的信号转导成员的活动,这样的情况在不定根发育方面是否存在,尚需深入研究。

7 展望

不定根与侧根的发生过程有相似的分子变化,两者都经过根原基细胞的诱导、细胞分裂、原基形成和根的生长发育等阶段,且两者都受生长

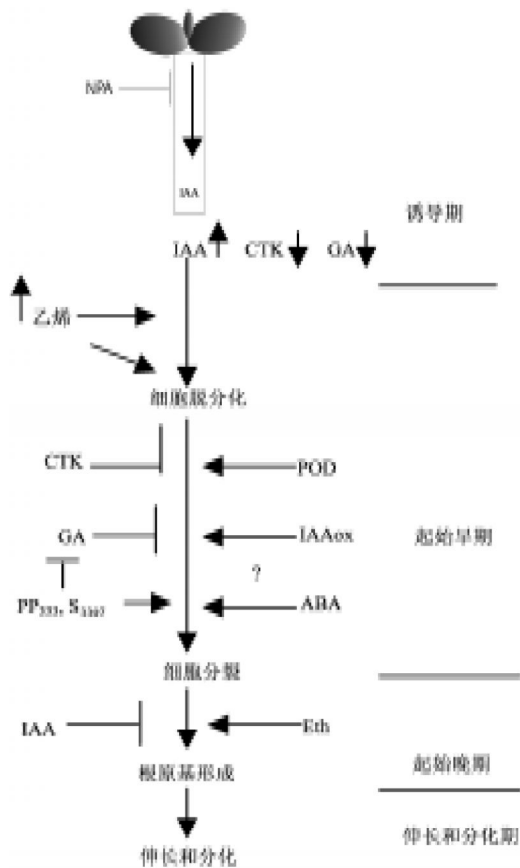


图1 植物激素和一些生长调节物质与不定根形成的作用

IAAox 为吲哚乙酸氧化酶, POD 为过氧化酶。PP₃₃₃ (多效唑) 和 S₃₃₀₇ (优效唑) 均为 GA 合成的抑制剂。

素的诱导, 诱导的原始细胞都位于中柱鞘^[91]。但是一般来说, 侧根是在主根或种子根上形成的, 而不定根一般在茎上形成, 发生部位的不同决定了两者的发育肯定存在差异。如 *rm11* 和 *rm12* 突变体不定根和侧根原基形成受阻, 说明不定根和侧根的发生在某些生化遗传途径上是相同的。但是两者的发生过程也有差异, 如拟南芥 *alf4* 突变体和玉米 *rtcs* 突变体仅缺失侧根。侧根原基在形成 3~5 层细胞前受生长素诱导, 此后可在无激素的培养基上自主发育成根; 而不定根原基的诱导和局部 IAA 水平的升高同时发生, 早期细胞分裂和根原基的形成则伴随 IAA 水平的下降。表明生长素在促进侧根和不定根发生过程中存在不同作用^[92]。

近年来, 在揭示植物激素调节根发育研究方面有很大进展^[93~95]。如研究生长素和乙烯对 GA 信号转导成员 DELLA 蛋白降解效应, 发现生长素和乙

烯对拟南芥根发育的影响部分是通过影响 DELLA 蛋白的降解实现的^[93, 94]。BR 和 IAA 都能诱导 *IAA5* 和 *IAA19* 的表达, 但 BR 诱导 *IAA5* 和 *IAA19* 表达慢而持久^[84]。这就证实不同激素间的确存在共同的信号转导成员。因此, 不定根发生过程中, 共同的激素信号转导成员的时空表达行为值得研究。

不定根的形成是一个复杂的过程, 有多种植物激素参与。迄今, 对上述植物激素在诱导不定根形成中的相互作用研究还很少, 且较多还停留在传统的植物生理学水平上。从某种意义上来说, 不定根是特殊的侧根。因此, 借助侧根或不定根发育的突变体, 特别是激素信号转导和激素合成的突变体, 合理地运用分子生物学和遗传学手段, 再结合合适的模式植物来研究不定根的发育, 将会极大地促进激素调控不定根发育的分子机制和信号网络的研究。

参考文献

- 1 潘瑞炽, 李玲. 植物生长发育的化学调控. 第2版. 广州: 广东高等教育出版社, 1998. 47
- 2 Bollmark M, Eliasson L. Effects of exogenous cytokinins on root formation in pea cuttings. *Physiol Plant*, 1986, 68: 662~666
- 3 Bollmark M, Kubat B, Eliasson E. Variation in endogenous cytokinin content during adventitious root formation in pea cuttings. *J Plant Physiol*, 1988, 132: 262~265
- 4 麦泳谊, 潘瑞炽. IAA 和 PP₃₃₃ 对绿豆下胚轴插条生根的影响. 华南师范大学学报(自然科学版), 1988, 生物学专辑, 12~15
- 5 Blakesley D, Weston GD, Elliott MC. Endogenous levels of indole-3-acetic acid and abscisic acid during the rooting of *Cornus cogygia* cuttings taken at different times of the year. *Plant Growth Regul*, 1991, 10: 1~12
- 6 Pan RC, Zhao ZJ. Synergistic effects of plant growth retardant and IBA on the formation of adventitious roots in hypocotyls cuttings of mung bean. *Plant Growth Regul*, 1994, 14: 15~19
- 7 潘瑞炽. 植物生长调节剂与插条生根. 植物学通报(植物生长调节剂专集), 1995, 4~14
- 8 何建辉, 田兴山, 潘瑞炽. S-3307对绿豆下胚轴插条生根的促进作用. 华南师范大学学报(自然科学版), 1997, (3): 92~95
- 9 Pan RC, Tian XS. Comparative effect of IBA, BSAA and 5,6-Cl₂-IAA-Me on the rooting of hypocotyl in mung bean. *Plant Growth Regul*, 1999, 27:

- 91~98
- 10 Davis TD, Haissig BE (eds). *Biology of Adventitious Root Formation*. New York: Plenum Press, 1994. 275~280
- 11 Liu JH, Reid DM. Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedling. IV: The role of changes in endogenous free and conjugated indole-3-acetic acid. *Physiol Plant*, 1992, 86:285~292
- 12 Van der Kriecken WM, Breteler H, Visser M et al. The role of the conversion of IBA into IAA on root regeneration in apple: Introduction of test system. *Plant Cell Rep*, 1993, 12: 203~206
- 13 彭幼芬. 类似生长素药剂对油茶插枝生根的影响. *植物生理学通讯*, 1959, (4) 28~31
- 14 田兴山. 绿豆下胚轴生根的激素调控[博士论文]. 广州: 华南师范大学, 1997
- 15 江玲, 管晓春. 植物激素与不定根的形成. *生物学通报*, 2000, 35(11):17~19
- 16 Gaspar T, Moncousin C, Greppin H. The place and role of exogenous and endogenous auxin in adventitious root formation. In: Miller B, Greppin H (eds). *Intracellular Communications in Plants*. Paris: INRA, 1990
- 17 Kracke H, Cristoferi G, Marangoni B. Hormonal changes during the rooting of hardwood cuttings of grapevine rootstocks. *Am J Enol Vitic*, 1981, 32:135~137
- 18 Maldiney R, Pelese F, Pilate B et al. Endogenous levels of abscisic acid, indole-3-acid, zeatin and zeatin-riboside during course of adventitious root formation in cuttings of *Craigella*. *Physiol Plant*, 1986, 68:426~430
- 19 Label PH, Sotta B, Miginiac E. Endogenous levels of abscisic acid and indole acetic acid during *in vitro* rooting of wild cherry explants produced by micropropagation. *Plant Growth Regul*, 1989, 8:325~333
- 20 徐继忠, 陈四维. 桃硬枝插条内源激素 (IAA, ABA) 含量变化对生根的影响. *园艺学报*, 1989, 16(4):275~278
- 21 李颖章, 韩碧文. 薄层培养的菊苣不定根分化中内源 IAA 和细胞分裂素的动态变化. *植物生理学通讯*, 1995, 31(2):97~99
- 22 程水源, 王燕. 银杏插穗生根与酶及内源激素的关系. *园艺学报*, 1996, 23(4):407~408
- 23 李海航. 绿豆下胚轴插条生根的激素控制[硕士论文]. 广州: 华南师范大学, 1987
- 24 片山正人, 二谷文夫. 氯化吡啶乙酸类生长素和抗生长素的合成及它们的活性. *植物细胞工学*, 1990, 2(4):487~502
- 25 Ahmad A, Andersen AS, Engvild K. Rooting, growth and ethylene evolution of pea cuttings in response to chloroindole auxins. *Physiol Plant*, 1987, 69: 137~140
- 26 Haissig BE. *N*-phenyl indole-3-butryamide and phenyl indole-3-thiolobutyrate enhance adventitious root primordium development. *Physiol Plant*, 1983, 57:435~440
- 27 Ros Barcelo A, Pedreno MA, Ferrer MA et al. Indole-3-methanol is the main product of the oxidation of indole-3-acetic acid catalyzed by two cytosolic basic isoperoxidases from *Lupinus*. *Planta*, 1990, 181:448~454
- 28 Pressey R. Anions activate the oxidation of indoleacetic acid by peroxidases from tomato and other sources. *Plant Physiol*, 1990, 93:798~804
- 29 Gaspar T, Penel C, Castillo FJ et al. A two-step control of basic and acidic peroxidases and its significance for growth and development. *Physiol Plant*, 1985, 64:418~423
- 30 Al Barazi Z, Schwabe WW. The possible involvement of polyphenol-oxidase and the auxin-oxidase system in root formation and development in cuttings of *Pistacia vera*. *J Hort Sci*, 1984, 59:453~461
- 31 Bassuk NL, Hunter LD, Howard BH. The apparent involvement of polyphenol oxidase and phloridzin in the production of apple rooting cofactors. *J Hort Sci*, 1981, 56: 313~315
- 32 Curir P, van Sumere CF, Termini A et al. Flavonoid accumulation is correlated with adventitious roots formation in *Eucalyptus gunnii* Hook micropropagated through axillary bud stimulation. *Plant Physiol*, 1990, 92:1148~1153
- 33 Carmen MM, Jorgensen JE, Lawton MA et al. Spatial patterns of *cdc2* expression in relation to meristem activity and cell proliferation during plant development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89:7360~7365
- 34 Jarvis BC, Ali AHN. Irradiance and adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. *New Phytol*, 1983, 32: 31~36
- 35 Pagnussat GC, Lanteri ML, Lamattina L. Nitric oxide and cyclic GMP are messengers in the indole acetic acid-induced adventitious rooting process. *Plant Physiol*, 2003, 132: 1241~1248
- 36 Pagnussat GC, Lanteri ML, Lombardo MC et al. Nitric oxide mediates the indole acetic acid induction activation of a mitogen-activated protein kinase cascade involved in adventitious root development. *Plant Physiol*, 2004, 135: 279~286
- 37 Chen J, Wu DR, Witham FH et al. Molecular cloning and characterization of auxin-regulated genes from mung bean hypocotyls during adventitious root formation. *J Am Hort Sci*, 1996, 121(3): 393~398
- 38 Lund ST, Smith AG, Hackett WP. Cuttings of tobacco mutant, *rac*, undergo cell divisions but do not initiate adventitious roots in response to exogenous auxin. *Physiol Plant*, 1996, 97(2): 372~380
- 39 Lund ST, Smith AG, Hackett WP. Differential

- gene expression in response to auxin treatment in the wild type and *rac*, an adventitious rooting-incompetent mutant of tobacco. *Plant Physiol*, 1997, 114: 1197~1206
- 40 Goldfarb B, Lian ZG, Lanz-Garcia C et al. Auxin induced gene expression during rooting of loblolly pine stem cuttings. In: Altman A, Waisel Y(eds). *Biology of Root Formation and Development*. New York: Plenum Press, 1997. 191~222
- 41 Sanchez MC, Smith AG, Hackett WP et al. Localized expression of a proline-rich protein gene in juvenile and mature ivy petioles in relation to rooting competence. *Physiol Plant*, 1995, 93(2): 207~216
- 42 El Euch C, Jay-Allemand C, Pastuglia M et al. Expression of antisense chalcone synthase RNA in transgenic hybrid walnut microcuttings. Effect on flavonoid content and rooting ability. *Plant Mol Biol*, 1998, 38(3): 467~479
- 43 Butler E, Gallaghere T. Isolation and characterization of a cDNA encoding a novel 2-oxoacid-dependent dioxygenase which is up-regulated during adventitious root formation in apple (*Malus domestica* 'Jork 9') stem discs. *J Exp Bot*, 1999, 50: 551~552
- 44 Smith DL, Fedoroff NV. *LRPI*, a gene expressed in lateral and adventitious root primordia of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1995, 7: 735~745
- 45 Kim J, Harter K, Theologides A. Protein-protein interactions among the Aux/IAA proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 11786~11791
- 46 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. *Plant Cell*, 2002, 14: 589~597
- 47 Himanen K, Boucheron E, Vanneste S et al. Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation. *Plant Cell*, 2002, 14: 2339~2351
- 48 Fukaki H, Tameda S, Masuda H et al. Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2002, 29(2): 153~168
- 49 Takase T, Nakazawa M, Ishikawa A et al. *ydk1-D*, an auxin-responsive *GH3* mutant that is involved in hypocotyl and root elongation. *Plant J*, 2004, 37: 471~483
- 50 Tatematsu K, Kumagai S, Muto H et al. *MASSUGU2* encodes Aux/IAA19, an auxin-regulated protein that functions together with the transcriptional activator NPH/ARF7 to regulate differential growth responses of hypocotyls and formation of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2004, 16: 379~393
- 51 DiDonato RJ, Arbuckle E, Bucker et al. *Arabidopsis ALF4* encodes a nuclear-localized protein required for lateral root formation. *Plant J*, 2004, 37: 340~353
- 52 Blakesley D, Chaldecott MA. The role of endogenous auxin in root initiation. II. Sensitivity and evidence from studies on transgenic plant tissues. *Plant Growth Regul*, 1993, 13: 77~84
- 53 Fabijan D, Taylor JS, Reid DM. Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings. II. Action of gibberellins, cytokinins, auxins and ethylene. *Physiol Plant*, 1981, 53: 589~597
- 54 Lobiecke R, Sauter M. Adventitious root growth and cell-cycle induction of deep water rice. *Plant Physiol*, 1999, 119: 21~29
- 55 Zimmerman PW, Hitchcock AE. Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. *Contr Boyce Thom Inst*, 1933, 5: 351~369
- 56 Sun WQ, Bassuk N. Auxin-induced ethylene synthesis during rooting and inhibition of budbreak of 'Royalty' rose cuttings. *J Am Soc Hortic Sci*, 1993, 118: 638~643
- 57 Riou J, Yang SF. Ethylene and auxin-ethylene interaction in adventitious root formation in mung bean (*Vigna radiata*) cuttings. *J Plant Growth Regul*, 1989, 8: 131~141
- 58 Bollmark M, Eliasson L. Ethylene accelerates the breakdown of cytokinins and thereby stimulates rooting in Norway spruce hypocotyl cuttings. *Physiol Plant*, 1990, 80: 534~540
- 59 Dimasi-Theriou K, Esonomou SA, Sfakiotakis EM. Promotion of petunia (*Petunia hybrida* L.) regeneration *in vitro* by ethylene. *Plant Cell Tiss Org Cul*, 1993, 32: 219~225
- 60 Liu JH, Mukherjee I, Reid DM. Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings. III. The role of ethylene. *Physiol Plant*, 1990, 78: 268~276
- 61 Mensuali-Sodi A, Panizza M, Tognoni F. Endogenous ethylene requirement for adventitious root induction and growth in tomato cotyledons and lavender microcuttings *in vitro*. *Plant Growth Regul*, 1995, 17: 205~212
- 62 Visser EJW, Blom CWPM, Voeseek LACJ. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective. *Acta Bot Neerl*, 1996, 45(1): 17~28
- 63 Marino G. The influence of ethylene *in vitro* rooting of GF677 (*Prunus persica* × *Prunus amygdalus*) hybrid peach rootstock. *In Vitro Cell Dev Biol Plant*, 1997, 33: 26~29
- 64 刁俊明, 文芳德, 潘瑞焱. 乙烯利对绿豆下胚轴插条形成的促进作用. *华南师范大学学报(自然科学版)*, 1999, (1): 102~105
- 65 Biondi S, Diaz T, Iglesias I et al. Polyamines and ethylene in relation to adventitious root formation in *Prunus avium*

- shoot cultures. *Physiol Plant*, 1990, 78: 474~483
- 66 Zacarias L, Reid MS. Inhibition of ethylene action prevents root penetration through compressed media in tomato (*Lycopersicon esculentum*) seedling. *Physiol Plant*, 1992, 86: 301~307
- 67 Soulie O. Ethylene inhibits the morphogenesis of *Vitis vinifera* cutting cultured *in vitro*. In: Pech JC, Latche A, Balague C (eds). Cellular and Molecular Aspects of the Plant Hormone Ethylene. Dordrecht: Kluwer Acad Pub, 1993. 367~368
- 68 Batten DJ, Mullins MG. Ethylene and adventitious root formation in hypocotyl segments of etiolated mung bean (*Vigna radiata*) seedlings. *Planta*, 1978, 138: 193~197
- 69 David GC, Erika KG, James EB et al. Root formation in ethylene-insensitive plants. *Plant Physiol*, 1999, 121: 53~59
- 70 Liu JH, Reid DM. Auxin and ethylene-stimulated adventitious rooting in relation to tissue sensitivity to auxin and ethylene production in sunflower hypocotyls. *J Exp Bot*, 1992, 43(254): 1191~1198
- 71 Sutter JC. Effect of ethylene treatment on polar IAA transport, net IAA uptake and specific binding of *N*-1-naphthylphtalamic acid in tissue and microsomes in isolated. *Plant Physiol*, 1988, 88: 795~799
- 72 Jusaitis M. Rooting response of mung bean cuttings to 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and inhibitors of ethylene biosynthesis. *Sci Hortic*, 1986, 29: 77~85
- 73 Humphries EC. Inhibition of root development on petioles and hypocotyls of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) by kinetin. *Physiol Plant*, 1960, 13: 659~667
- 74 Okoro OO, Grace J. The physiology of rooting *Populus* cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. *Physiol Plant*, 1978, 44: 167~170
- 75 Taylor JLS, Staden JV. Variation in the level and type of cytokinin with the stage of root development in *Impatiens walleriana* HOOK. f. stem cuttings. *Plant Growth Regul*, 1997, 22: 175~180
- 76 Li HH, Pan RC. Hormone control of adventitious rooting in mung bean stem cuttings. XV International Botanical Congress, 1993, Japan Pacifico Yokohama. 6183
- 77 Pan RC, Gui HY. Physiological basis of the synergistic effects of IBA and triadimefon on rooting of mung bean hypocotyls. *Plant Growth Regul*, 1997, 22: 7~11
- 78 王金祥, 潘瑞焱, 李玲. 高等植物中赤霉素的生物合成及其调控. *植物生理学通讯*, 2002, 38(1): 1~8
- 79 Black TJ. The physiological role of abscisic acid in the rooting of poplars and aspen stem sprouts. *Physiol Plant*, 1986, 67: 638~643
- 80 陆玲, 周燮. ABA与GA₃对黄瓜离体子叶和石刁柏茎生根的影响. *植物生理学报*, 1992, 18(2): 173~178
- 81 Tari I, Nagy M. Abscisic acid and ethrel abolish the inhibition of adventitious root formation of paclobutrazol-treatment bean primary leaf cuttings. *Biol Plant*, 1996, 38(3): 369~375
- 82 Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D et al. The abscisic acid insensitive (*ABI3*) gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2003, 24: 67~75
- 83 Liu W, Xu ZY, Luo D et al. Roles of OsCKI1, a rice casein kinase I, in root development and plant hormone sensitivity. *Plant J*, 2003, 36: 189~202
- 84 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. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1843~1853
- 85 Wang SC, Ichii M, Taketa S et al. Lateral root formation in rice (*Oryza sativa* L.) seedling: promotion effect of jasmonic acid. *J Plant Physiol*, 2002, 159: 827~832
- 86 Kling GJ, Meyer MM. Effect of phenolic compounds and indole acetic acid on adventitious root initiation in cutting of *Phaseolus aureus*, *Acer saccharinum* and *Acer griseum*. *Hortic Sci*, 1983, 18(3): 352~354
- 87 江玲, 周燮, 管晓春. 水杨酸对莴苣初生根侧根原基的形成和根内激素含量的影响. *植物生理学通讯*, 2000, 36(5): 401~403
- 88 李玲. 间苯二酚、水杨酸对绿豆下胚轴不定根形成的作用. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 67~71
- 89 Miyawaki K, Matsumoto-Kitano M, Kakimoto T. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant J*, 2004, 37: 128~138
- 90 Vriezen W, Achard P, Harberd NP et al. Ethylene-mediated enhancement of apical hook formation in etiolated *Arabidopsis thaliana* seedlings is gibberellin dependent. *Plant J*, 2004, 37: 505~516
- 91 Tiryki I, Staswick P. An *Arabidopsis* mutant defective in jasmonate response is allelic to the auxin-signaling mutant *axr1*. *Plant Physiol*, 2002, 130: 887~894
- 92 李小芳, 汤章城, 何玉科. 不定根的形态发生与调节机制. *细胞生物学杂志*, 2001, 23(3): 130~136
- 93 Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D et al. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell*, 2003, 15: 2816~2825
- 94 Fu X, Harberd NP. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 2003, 421: 740~743