

植物根负向光性研究回顾与展望

陈娟^{1,2}, 高胜², 王忠^{2*}, 顾蕴洁², 程水源¹, 陈鹏^{2*}

¹黄冈师范学院, 生命科学学院/经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室/大别山特色资源开发湖北省协同创新中心, 湖北黄冈438000; ²扬州大学, 江苏省作物遗传生理重点实验室/生物学博士后流动站, 江苏扬州225009

摘要: 植物根的向光性, 尤其是负向光性具有重要研究意义, 其不仅涉及到诸多研究领域和知识, 而且具有重要生态学意义和应用价值。本文回顾了植物根向光性研究的历史, 综述了近年来对植物根负向光性机理的研究; 介绍了PKS1在根负向光性与向重性中的可能作用模型。在此基础上, 对植物根负向光性研究中亟待解决的问题和未来的研究方向进行了总结和展望。

关键词: 根; 负向光性; 光受体; 回顾; 展望

早在1785年, 便有学者提出了植物的茎和叶具有向着太阳光弯曲生长的特性(DuHamel 1758), 这种现象在19世纪被称为“趋日性”(Whippo和Hangerter 2006), 随着人们对这种现象认识的不断深入, 发现蜡烛、灯泡等光源均可引起类似的反应, 因此, 引入了“向光性”这一称谓, 表明这一现象是由电磁辐射的基本单位——光子引起的生理反应(向性反应)。

19世纪80年代, Darwin (1882)开创性地介绍了利用黄化幼苗胚芽鞘作为实验材料在实验室条件下分析植物茎尖向光性的方法, 从此, 有关黑暗中生长的单子叶植物胚芽鞘的正向光性弯曲生长特性的研究报道日益增多(Briggs 1963a, 1963b, 2006; Srivastava 2002; Holland 等2009; Kutschera和Briggs 2009; Kutschera和Niklas 2009)。在此期间, 模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的引入又使双子叶植物幼苗茎和叶的正向光性反应得到了广泛研究(Laxmi等2008)。

人们早就认识到, 无论是植物的茎还是根, 其生长方向都受到重力信号的影响, 即根具有正向重性, 而茎具有负向重性。然而, 光对植物根的生长有没有影响呢? 19世纪末至20世纪初已有报道指出, 在实验室条件下, 白芥(*Sinapis alba*)幼苗的直根在单侧光源的照射下表现出背离光源方向弯曲生长的特性(Darwin 1882; Sachs 1882; Strasburger 等1911; Kutschera和Briggs 2012)。植物根负向光性的研究从此也受到了一些学者们的关注(Wang 等2002; Mo等2004; Chen等2009, 2014, 2015; Esmon等2005; Zhang等2013, 2014)。

1 负向光性的早期研究

1.1 负向光性研究的起源

对植物根负向光性的研究最早开始于白芥,

Darwin (1882)便指出, 白芥根的生长方向对单侧光照具有高度敏感性。接着, Sachs (1882)、Pfeffer (1904)和Strasburger (1911)也分别在他们所著的教科书中介绍了不同生长时期的白芥幼苗根的负向光生长特性并提出: 所有植物在单侧白光的连续照射下, 茎具有正向光性而根则表现出负向光性。

1.2 负向光性研究的发展——“白芥理论”(Sinapis-dogma)的建立与否定

然而, 首先对白芥幼苗根的向光性反应进行定量研究的是Linsbauer和Vouk (1909), 他们研究了水培白芥幼苗群体对低剂量白光和高剂量白光的弯曲响应并发现, 当用低光强的单侧光处理白芥幼苗群体时, 60%的幼苗根表现出正向光性, 30%的根具有负向光性, 另外10%则无向光性反应; 而高光强处理则100%的幼苗都会表现出负向光性。基于上述研究结果, 学术界一度认为, 所有陆生植物幼苗的根都具有负向光生长特性, 这一观点继续一度出现在上世纪大部分的植物生理学教科书上(Hubert和Funke 1937), 成为“植物生理学的中心法则(central dogma of plant physiology)”: 根总是具有负向光性而茎具有正向光性。

Linsbauer和Vouk (1909)还研究了萝卜(*Raphanus sativus*)和吊兰属(*Chlorophytum*)植物根的向光性反应, 发现萝卜根具有负向光性而吊兰属植物

收稿 2016-05-27

资助 江苏省博士后基金(1402115C)、经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室开放基金(2013000503)、黄冈师范学院2011年度产学研合作项目(2012025703)、江苏省林业三新工程重大项目(lysx201305)、湖北省教育厅科学技术研究项目(B2016208)和国家自然科学基金(31270228)。

* 通讯作者(E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn; chenpengyuzu@163.com)。

根无向光性反应, 基于这一研究, Schaefer (1911) 进行了大量的实验并在其专著中详细描述了166种植物根在单侧光下的反应。在这166种植物中, 有70种植物根具有负向光性, 8种具有正向光性, 而另外88种对单侧光照无反应。后来, Hubert和Funke (1937)也做了类似的定量研究, 发现152个物种中, 有74种具有负向光性, 5种具有正向光性, 73种无向光性反应。至此, “白芥理论” (*Sinapis-dogma*)被彻底推翻: 只有50%的植物根具有负向光性。

然而, Schaefer (1911)的研究显示, 独行菜 (*Lepidium sativum*)幼苗的根对单侧光照无反应, 而 Wiesner (1884)曾指出其具有负向光性反应并进行了描述。Hubert和Funke (1937)研究也指出独行菜根无向光性反应。而Kutschera和Briggs (2012)通过对大量独行菜幼苗的群体表现研究表明, 与黑暗中生长的根相比, 全方位光照抑制独行菜幼苗根的伸长; 而单侧光照下, 则表现出个体出差异, 在光照强度 $10\sim 50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, 只有52%~57%的植株表现负向光性反应, 而12~19%的呈正向光性, 29~32%的无向光性反应。因此, 物种内部是否还存在个体差异, 如是否与上述物种间的表现一样, 只有50%的个体具有负向光性, 亦或与光强有关, 尚未定论。

2 负向光性机理研究的起步

自发现植物根负向光性后的近一个世纪内, 除Blaauw (1918)曾报道指出, 白芥幼苗感应单侧光照并发生负向光弯曲的部位是根尖以外, 对植物根负向光性的研究主要集中在其有无之上, 而对其机理的研究很少。直到Okada和Shimura (1992)发现野生型拟南芥的根会向背光方向倾斜 45° 生长, 而失去向重性的拟南芥突变体的根会背光水平生长, 植物根负向光性的机理才开始得到较为系统的研究(Vitha等2000) (图1)。

2.1 植物根感受光照和发生负向光性的部位

Naundorf (1940)曾报道指出, 向日葵的根冠是感受光照最敏感的部位。然而, Schneider (1964)报道称将玉米根尖切除1 mm, 并不影响其根的负向光性反应。接着, Mullen等(2002)通过剥除玉米根冠和控制光束照射到根上的部位两种方法证明, 玉米感受光照产生负向光性的部位是根冠, 这一结果与Schneider (1964)的报道正好相反, 而与

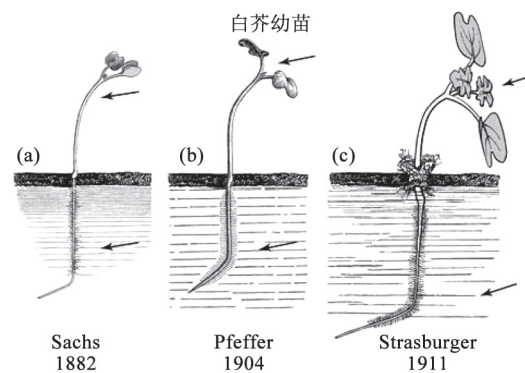


图1 水培白芥幼苗的茎和根对单侧白光的生长反应
Fig.1 Phototropic response of shoot and root to unilateral white light in seedlings of white mustard (*Sinapis alba*) grown in hydroculture

引自Kutschera和Briggs (2012)文献。本图表示茎的正向光性及根的负向光性。箭头表示光照方向。

Naundorf (1940)报道相一致。在国内, Wang等(2002)研究水稻根负向光性指出, 水稻初生根和次生根感受光照部位都是根冠, 剥除根冠后水稻根不再表现负向光性反应; 对根不同部位设置遮光板试验证明, 对根冠照光, 而对根其它部位遮光, 其效果与对整体根部照光的效果相一致; 而对根冠遮光, 对根其它部位照光, 水稻根不能发生负向光弯曲。陈娟等(2009, 2015)发现吊兰根在单侧白光和单侧蓝光照射下, 表现出负向光性反应, 负向光弯曲的角度随着光强的增加而增加, 而切除根冠后, 负向光性反应消失, 如果在切除根冠后保留部分根冠原分生组织, 则待新的根冠长出后, 吊兰根再次表现出负向光性反应(图2)。同样的结果在向日葵和吊兰中也有报道(范玉琴等2007)。

Mullen等(2002)还研究指出, 玉米发生负向光弯曲的部位是根尖伸长区, 同样的结果在水稻、向日葵和吊兰(图3)中也出现报道(Wang等2002; 范玉琴等2007; 陈娟等2009, 2015), 这些结果与Blaauw (1918)的报道相一致, 证明了Darwin (1882)关于根尖是功能调控的中心(functions as a “brain”), 能够感受重力、光照及触摸等刺激的假说(Kutschera和Briggs 2009; Kutschera和Niklas 2009)。水稻根尖伸长区弯曲部位的内外侧在细胞数目上没有多大差异, 而细胞的长度和体积比有大差异, 表明稻根负向光性反应不是由细胞不均等分裂引起的, 而是由细胞不均等生长引起的(图4)。表现负向光

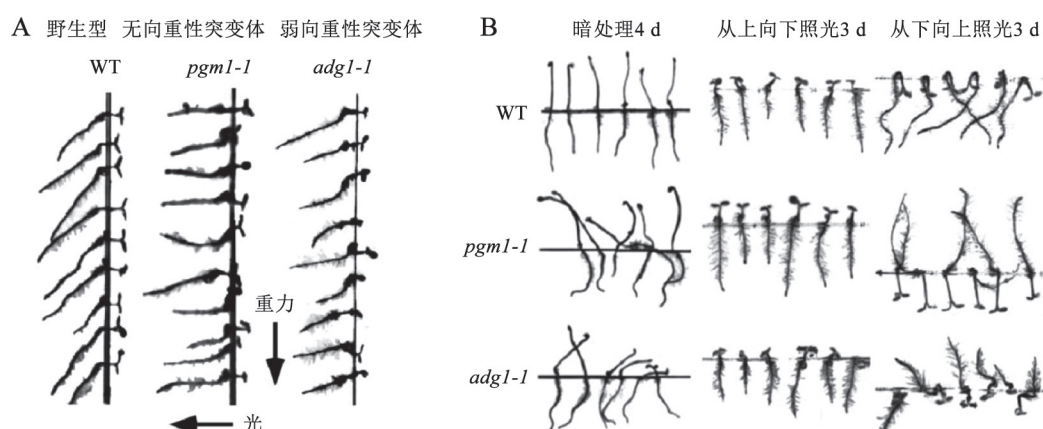


图2 拟南芥的向光性反应

Fig.2 Negative phototropism of *Arabidopsis* roots

引自Vitha等(2000)文献。A: 从左到右依次为野生型(WT)、无向重性突变体(*pgm1-1*)和弱向重性突变体(*adg1-1*)受单侧光照射后的生长情况。可见, 无向重性突变体负向光性最强, 其次是弱向重性突变体, 野生型负向光性最弱, 同时表现出更强的向重性。B: 从上到下依次为野生型(WT)、无向重性突变体(*pgm1-1*)和弱向重性突变体(*adg1-1*)受单侧光照射后的生长情况。可见, 在暗处生长时, 2个突变体的根偏离垂直方向显著大于野生型; 光从上方照射时, 3种基因型拟南芥的根均垂直向下生长; 光从下方照射时, 无向重性突变体和弱向重性突变体的根均背离光照方向向上方生长, 而野生型也偏离光照方向, 但仍向下生长。

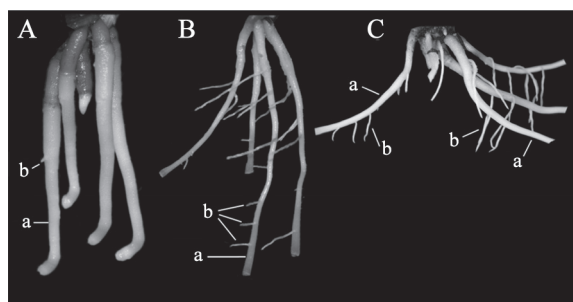


图3 吊兰根冠切除试验

Fig.3 Test of excision of *Chlorophytum comosum* root caps

引自陈娟等(2015)文献。A: 右侧单侧光照射, 剥除根冠保留根尖分生组织的不定根, 1 d后根冠再次形成时, 根尖恢复负向光性和向重性; B: 右侧单侧光照射; C: 黑暗中。a: 切除根尖后的不定根失去负向光性; b: 保留根冠的侧根具有负向光性和向重性。

性运动反应的伸长区是最初被光照信号作用的分生区, 即是那些原处在分生区中的细胞在接受到由根冠中传递来的某种信号物质后被诱导了不均等生长, 与此同时, 这些细胞就成为表现弯曲的伸长区的细胞(Wang等2002)。

2.2 光质与植物根的负向光性

最早系统研究光质与植物向光性之间的关系是Wiesner (1884), 他通过改变辐射波长研究不同植物对波长不同的单侧光的反应指出, 不同波长的光诱导植物向光性的效率不同, 波长越短效率越高, 随着波长的增加, 诱导效率逐渐降低(Wiesner

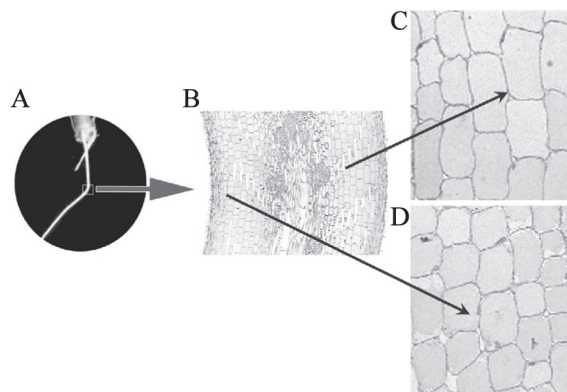


图4 稻根负向光性的弯曲部位的显微结构

Fig.4 Microstructure of the negatively phototropic bending part in rice root

引自Wang等(2002)文献。A: 取样部位; B: 弯曲部位的纵切面, 左: 向光侧, 右: 背光侧; C: 向光侧细胞($\times 300$); D: 背光侧细胞($\times 300$)。

1884; Whippe和Hangarter 2006; Kutschera和Briggs 2012), 但此时, 人们并没有意识到蓝光与向光性之间的关系, 尽管蓝光对植物生长发育的影响此时早已受到关注(Briggs 2006, 2010)。直到20世纪20年代, 燕麦(*Avena sativa*)胚芽鞘向光性的研究才使人们认识到真正引起茎尖正向光性反应的实际上是蓝光(450 nm) (Cholodny 1927; Went 1928; Iino 1991; Briggs 2006)。

接着, Naundorf (1940)最早研究了光质与根负

向光性的关系,他采用单侧蓝光、绿光、黄光以及红光等光质照射向日葵(*Helianthus annuus*)幼苗根,结果表明,蓝光是引起向日葵根负向光性弯曲最有效的光质,而红光不能引起向日葵根的向光性反应。Mohr (1972)也通过研究指出,白芥幼苗根负向光性最受蓝光诱导,而红光无效。Liscum和Briggs (1995)以及Huala等(1997)、Sakai等(2000)也相继证实拟南芥根的负向光性和茎的向光性均是由PHOT1介导的蓝光反应。接着,Mullen等(2002)研究表明玉米根负向光性弯曲度随着蓝光光强增加的幅度与随着白光光强增加的幅度相一致。同时,Wang等(2002)研究表明水稻根负向光性受蓝光、绿光和近紫外光诱导,其中蓝光最有效,而红光不能诱导水稻根负向光性发生。我们对吊兰根负向光性研究也表明诱导吊兰根负向光性的效应为蓝光>近紫外光>绿光,红光无效(陈娟等2015)。另外,也有研究表明,红光可诱导白芥、拟南芥等根的正向光性(Kohlbecker 1957; Ruppel等2001),紫外光可诱导玉米根的正向光性(Schneider 1964)。

3 植物根负向光性光受体

3.1 植物中的光受体

植物通过光信号受体(photoreceptor)和光信号传导途径来接受光信号并作出相应的反应。目前已知植物光受体有五种:(1)光敏色素(phytochrome, PHY); (2)隐花色素(cryptochrome, CRY); (3)向光素(phototropin, PHOT); (4) UVR8 (UV-B受体); (5) F-box类光受体。

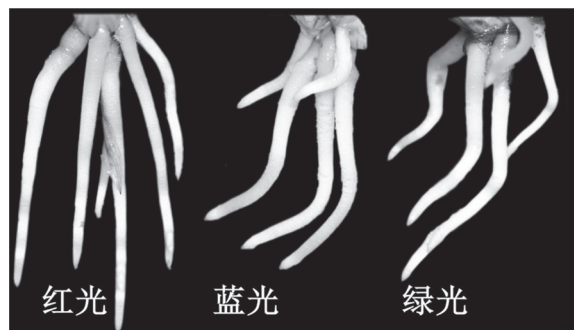


图5 光质对吊兰根负向光性的影响

Fig.5 The effect of spectral condition on the negative phototropic curvature

参考陈娟(2015)文献。

光敏色素是第一个被发现的光受体(Butler等1959),是一种可溶性的色素蛋白,其单体由大约1100个氨基酸残基组成的脱辅基蛋白与共价链接1个生色团构成,后者是4个吡咯环连接成直链。光敏色素主要负责吸收波长600~750 nm处的红光和远红光信号(Smith 2000; Srivastava 2002; Franklin和Quail 2010),以2种可以相互转变的不同形式存在的,即红光吸收型(Pr)和远红光吸收型(Pfr),两者的转变是生色团异构化的结果。从不同植物中分离出的光敏色素,分子量范围为120~127 kDa。光敏色素在植物体中各个部分均有分布,从茎尖到根冠都有光敏色素存在,其生理作用也甚为广泛,影响植物一生的形态建成,从种子萌发到开花、结果及衰老(Pratt和Coleman 1974; Schwarz和Schneider 1987; Batschauer 2003)。

隐花色素和F-box蛋白主要感知波长320~500 nm处的UV-A和蓝光信号。其中隐花色素因首先在隐花植物(苔藓、蕨类等)中发现而得名,是一种结构类似于DNA光解酶的黄素蛋白,但缺乏这种酶的活性(Batschauer 2003; Schafer和Nagy 2005)。F-box蛋白最先在1995年被发现(Kumar和Paietta 1995),但其蓝光受体的功能是2003才被发现的(Imaizumi等2003),在调控植物光周期反应和生物钟节律中发挥功能。

UVR8蛋白是拟南芥中UV-B特异的光受体,介导UV-B诱导的光形态建成。尽管UV-B (280~320 nm)对植物生长发育的影响早有研究(Tong等2008),对植物响应UV-B的机制及光受体的发现确是在最近才取得一些突破性进展。UVR8不同于具有外源生色团的其他光受体,它利用自身的色氨酸作为生色团,调控植物生长发育中一系列生理过程(Rizzini等2011)。无UV-B照射时,UVR8以二聚体的形式存在于细胞质和细胞核中。感受到UV-B信号后,细胞质中的UVR8转移到细胞核中并解聚,与E3泛素连接酶COP1相互作用,调节一系列重要的UV防御基因的表达。

向光素首先是在拟南芥下胚轴向光性缺失突变体中发现的(Christie等1998),因此最初认为向光素的作用是作为蓝光受体调控植物的向光性反应,但随着研究的不断深入,发现向光素还介导叶片扩展、气孔张开、叶绿体移动、迅速抑制黄花幼苗

茎的伸长等多种蓝光反应(Briggs和Christie 2002; Briggs 2006, 2007; Tseng等2010)。向光素由两个部分组成: N端光感受区和C端信号输出区域。C端与光敏色素分子一样, 含有一个Ser/Thr蛋白激酶区域, 能够进行自身磷酸化作用。N端光感受区包含两个由大约110个氨基酸组成的重复保守序列LOV1和LOV2。每个LOV序列结合一个具有蓝光吸收功能的黄素单核苷酸(FMN)作为其生色团组成FMN-LOV区域, 该区域吸收蓝光形成蓝光诱导的光化学反应, 即在暗中, FMN与LOV非共价结合, FMN共价结合在phot的Cys残基上, 这一反应可被暗处逆转(图6) (Kutschera 2001; Briggs 2007; Tseng等2010)。PHOT1为向光素的一种, 作为蓝光受体介导植物的向光性反应(Liscum和Briggs 1995; Briggs等2001)。

3.2 植物根负向光性光受体

Liscum和Briggs (1995)通过筛选模式植物拟南芥得到根无负向光性突变体, 证实拟南芥根的负向光性和茎的向光性均是由向光素1 (phototropin1, PHOT1)介导的。Sakamoto和Briggs (2002)进一步通过PHOT1在植物细胞中的定位研究指出, PHOT1在拟南芥茎细胞和根细胞中均有分布, 并且均有蓝光吸收活性。Briggs和Christie (2002)通过对无负向性的拟南芥突变体中光受体的分离研究进一步证实, 这种突变体中缺少PHOT1。Sakai等(2000)也报道称拟南芥根的负向光性和茎的向光性均是由PHOT1介导的。汪月霞等(2007)发现

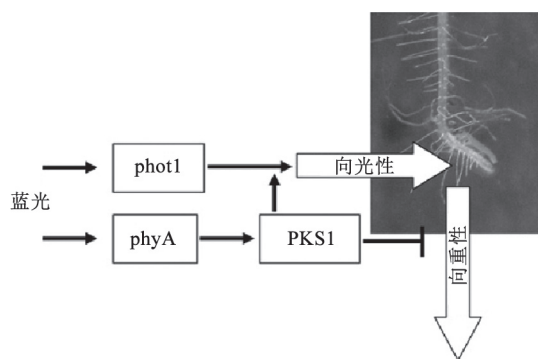


图6 PKS1在根负向光性与向重力性中的作用模型
Fig.6 Working model of PKS1 function in root phototropism and gravitropism

文献引自(Boccalandro等2008)。黑色箭头表示促进作用, 平末端表示抑制作用, 白色箭头表示向光性和向重力性方向。

单侧光照可引起水稻根冠中120 kDa的蛋白分子量变大, 推测该蛋白为向光素蛋白, 单侧光照引起其发生磷酸化作用, 因此分子量增大。Wan等(2012)研究指出, PHOT1是一种极性分布在细胞膜上的植物蓝光信号受体, PHOT1能接受蓝光信号, 并通过信号传递蛋白NPH3来调控植物根的负向光性反应。

但也有不少学者认为, 向光性反应受单侧白光诱导(波长为380~800 nm) (Schaefer 1911; Hubert和Funke 1937), 而植物根中既有光敏色素也有向光素存在, 两者光吸收范围之和为330~380 nm, 因此两者可能共同介导了植物根负向光性反应(Pratt和Coleman 1974; Schwarz和Schneider 1987; Sakamoto和Briggs 2002)。Kiss等(2003b)也指出, 与野生型相比, *phyA*和*phyAB*突变体受蓝光诱导的负向光性降低。

4 生长素与根的负向光性

Naundorf (1940)研究了单侧蓝光对生长素含量的影响, 得到单侧蓝光照射使向光侧IAA含量上升, 比照光前增加41%, 而背光侧生长素的含量没有变化的结果, 并据此认为蓝光导致向日葵根向光侧生长素含量升高, 从而使向光侧细胞的生长量增加是导致向日葵根背光生长的原因。然而, 此结果与Cholodny-Went假说相矛盾(Cholodny 1927; Went 1928; Thimann等1937), 假说认为, 植物向光性是由于光照下生长素自顶端向背光侧运输, 背光侧的生长素浓度高于向光侧, 使背侧生长较快而导致茎叶向光弯曲的缘故。Briggs等(1957)等研究单侧蓝光对玉米胚芽鞘生长素含量的影响发现, 向光侧生长素减少的量与背光侧生长素增加的量相等, 认为单侧光照并没有引起生长素总量的变化, 而是蓝光激发了生长素从向光侧向背光侧的极性运输, 从而导致胚芽鞘两侧生长不均, 此观点与Cholodny-Went假说基本一致。Iino (1991)也研究了玉米胚芽鞘向光侧和背光侧内源生长素含量, 结果也与Briggs等(1957)的结果相一致, 即支持Cholodny-Went学说。

Wang等(2002)在水培液中添加生长素发现, 外源生长素抑制水稻根的负向光性。Mo等(2003)进一步测定了受单侧光照射后的水稻根的生长素含量变化, 结果与Naundorf (1940)的报道相反, 即

向光侧生长素含量下降而背光侧生长素含量上升, 由于根对生长素比茎敏感, 因此认为, 这一结果支持Cholodny-Went学说, 即单侧光使生长素向背光侧运输的量增加, 导致背光侧细胞的生长量受到抑制, 因而稻根向着背光侧弯曲生长。陈娟等(2014, 2015)对水稻及吊兰根负向光性的研究进一步证实了上述结论。刘大同等(2014)则认为, 光照引起的生长素不均匀分布不仅源于生长素的运输, 还包括其合成、代谢以及信号互作网络的多种调控。另外, 还有学者认为, 根尖背光侧积累的IAA浓度超出促进生长的范围后一方面会抑制该侧的生长速率; 另一方面, 向光侧也会自发地通过增大生长速率来补偿, 从而实现生长和发育的一致(Briggs 2014)。

然而, 人们一直不知道, 根尖中PHOT1接受光信号后是启动生长素极性运输的, 直到Wan等(2012)指出, 不同的光照条件能调控PIN2蛋白进入2条不同的内膜运输支路, 一是指向植物液泡的蛋白质降解支路, 二是指向细胞质膜的“膜-泡”循环支路。PHOT1接受光信号后通过信号传递蛋白NPH3来调控PIN2蛋白在指向植物液泡的蛋白质降解支路和指向细胞质膜的“膜-泡”循环支路间的平衡, 从而调节生长素的极性运输来调控植物根的负向光性反应。当根尖细胞处于黑暗条件时, NPH3依赖的信号支路被关闭, 更多的PIN2被储存于液泡样区室中, 相应的生长素运输速率也随之降低。当根尖定位的phot1接收到蓝光信号后, NPH3依赖的信号支路被激活, 并促使位于液泡样区室(VLC)中的PIN2进入“膜-泡”循环支路, 于是PIN2的极性定位增强, 生长素极性运输速率也显著提高。这一研究填补了根尖负向光性机制研究的空白。然而, PIN2只能调控生长素的向基运输(Muller等1998), 而诱导根负向光性的生长素的侧向运输还需要其他生长素输出载体的参与(Zhang等2013)。Zhang等(2013, 2014)则进一步研究表明, 在蓝光诱导的根负向光性反应中, PIN3和PIN1也调控了生长素的横向运输过程, 在黑暗条件下, PIN3蛋白均匀定位在根中小柱细胞的背光侧和向光侧; 单侧蓝光处理后, PIN3蛋白在背光侧和向光侧发生了不均等分布。

丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶PINOID (PID)通过影响PIN蛋白的极性定位来调控生长素的极性运输

(Christensen等2000; Friml等2004)。Zhang等(2013)研究表明, 蓝光照射明显降低拟南芥根的PID的活性。Haga和Sakai (2015)发现, 单侧蓝光下, 拟南芥根背光侧PID含量则显著高于向光侧。拟南芥PID家族由4个成员组成[PID、PID2、WAVY ROOT GROWTH 1 (WAG1)和WAG2], Haga和Sakai (2015)进一步研究表明, 拟南芥*pid-14* (Salk_049736)、*pid2* (Salk_269_G07)、*wag1* (Salk_002056C)和*wag2* (Salk_070240)四突变体根负向光性显著增强, 而转35S::PID基因植株根负向光性则显著减弱, 即PID对拟南芥根的负向光性具有负调控作用。

5 初生根的向重力性和向光性的关系

重力作为一个重要的信号因子在植物发育过程中也起着重要的作用, 一方面根的向重力性可使根向土壤中延伸, 从而使植物可以从土壤中吸收到充足的水分和矿质营养以用于植物体的代谢和各器官的延伸; 另一方面, 茎的负向重力性使其能够充分接受光照, 进行光合同化作用和各种形态及器官建成。

对于向重力性形成的机制有许多说法, 其中较为普遍接受的是淀粉平衡石假说(starch-statolith hypothesis), 由Haberlandt和Nemeec (1990)提出, 想法来自无脊椎动物的平衡囊(statocysts)。该假说认为位于根冠中的柱状细胞及位于茎中的内皮层细胞中含有淀粉体, 为细胞中比重较大的物质, 有感受重力的作用, 被称为“平衡石”。在垂直生长的器官中, 这些平衡石沉降在细胞的底部, 当植物器官在重力场中的方向发生改变, 这些淀粉体重新沉降到新的物理学底部, 从而压迫内质网膜, 诱导内质网释放Ca²⁺, Ca²⁺与CaM结合, 活化Ca²⁺和IAA泵, 使下侧细胞积累较多的Ca²⁺和IAA, 从而造成上下两侧细胞生长速度不同, 产生向重力性反应。

众多学者认为, 向重力性和向光性是两个相互关联的过程(Kiss等2003b; Kutschera 2012), 然而, 由于在自然生长条件下, 根受重力的影响远远大于其受光照的影响(Kiss等2003b), 致使负向光性研究进展较慢, 其相互作用的方式到目前仍不清楚(Sachs 1882; Pfeffer 1904; Schaefer 1911; Hubert和Funke 1937)。Kiss等(2003b)研究发现, 与野生型相比, *phyA*和*phyAB*突变体不光抑制了受蓝光诱导的根的负向光性, 同时根的向重力性也受到了抑

制(Kiss等2003b; Correll等2003), 并指出, 光敏色素不光参与了红光反应, 还在向重性和蓝光诱导的负向光性中起着重要的作用, 三种反应之间相互作用。Boccalandro等(2008)提出与质膜相关联的蛋白光敏色素激酶底物1 (phytochrome kinase substrate 1, PKS1)同时与光敏色素和phot1相互作用调控根的向重性和负向光性(图6)。然而PKS1是如何调控负向光性的还有待进一步研究。

6 植物根负向光性的生态学意义

Sachs (1882)指出, 植物根的向光性反应是一种应激反应, 只有生长在水培环境和湿润的气培环境中才表现出来, 在正常的生长环境中并不起作用, 因此, 不是自然选择进化的结果。Schaefer (1911)也认为, 在没有光照的情况下, 植物根系的生长不会受到抑制, 根的向光性并不是植物适应水培或土培条件的反应机制。实际上, 田间表层土壤中的空隙会使部分太阳光的光线渗透进来, 因而使得生长在田间的植物的根部分暴露于太阳光之下(Mandoli等1990), 植物的茎会向着蓝光或者白光的方向弯曲使叶片光合作用得到最优化, 而根则背向光线刺激的方向生长从而避开上层土壤中受到的环境胁迫, 根的向光性有利于优化植物根系的方向性, 从而使其在光线可以渗透进入的土壤中更好地生长(Kiss等2003a)。

Galen等(2004)研究表明, 转*PHOT1*-GFP拟南芥田间适应性强于野生型, 进一步研究表明, 在干旱胁迫的土壤中, 靠近表层土壤的根系中*PHOT1*含量最高, 与*phot1*突变体相比, 转*PHOT1*-GFP拟南芥根系生长方向的随机性降低, 向土壤深处生长根系增加, 植株长势好。表明*PHOT1*介导的根的负向光性反应可以促进根系向土壤中延伸, 从而降低表层土壤干燥对根系生长的胁迫(Kutschera等2012)。

7 结论与展望

研究植物根的负向光性机制不仅是研究光信号传导的重要组成部分; 同时也可以为大面积水稻抛秧立苗提供新的理论依据和技术措施; 并可能为植物的太空种植这个颇有前瞻性的问题提出新的见解和克服途径(陈娟等2009)。然而, 尽管植物根负向光性的发现已有一个多世纪, 然而对其研究并没有像茎的向光性及根的向重力性那样引

起足够的重视, 对于其形成机理已有一些研究, 还有很多不够清楚的地方。如PIN1、PIN2和PIN3均参与了PHOT1作为光受体介导的根负向光性的过程, 三者之间是如何协调, 钙信号在负向光性形成中起了重要作用, 它又是如何参与到信号转导过程中的等, 这些问题都亟待阐明。

另外, 吊兰(陈娟等2015)、郁金香(*Tulipa gesneriana*) (韩鹰等2006)、水仙(*Narcissus tazetta*) (韩鹰等2006)、风信子(*Hyacinthus orientalis*) (韩鹰等2005, 2006)等花卉的根都具有负向光生长的特性, 且水培前景好(陈娟等2015; 韩鹰等2006), 因此, 进一步研究这些园艺植物的负向光性表现及机理, 并将其应用于调控这些植物的根系造型, 将有利于提高水培花卉根系的观赏价值, 应用前景广阔。

参考文献

- Batschauer A (2003). Photoreceptor and light signalling. Cambridge: Royal Society of Chemistry, 136–180
- Blaauw AH (1918). Licht und Wachstum III. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool Wageningen, 15: 89–204
- Boccalandro HE, De Simone SN, Bergmann HA, Schepens I, Frankhauser C, Casal JJ (2008). Phytochrome kinase substrate 1 regulates root phototropism and gravitropism. *Plant Physiol*, 146: 108–115
- Briggs WR (1963a). Mediation of phototropic responses of corn coleoptiles by lateral transport of auxin. *Plant Physiol*, 38: 237–247
- Briggs WR (1963b). The phototropic response of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 14: 311–352
- Briggs WR (2006). Blue/UV-A receptors: historical overview. In: Schäfer E, Nagy F (eds). *Photomorphogenesis in plants and bacteria: function and signal transduction mechanisms*, 3rd ed. Dordrecht: Springer, 171–197
- Briggs WR (2007). The LOV domain: a chromophore module servicing multiple photoreceptors. *J Biomed Sci*, 14: 499–507
- Briggs WR (2010). A wandering pathway in plant biology: from wildflowers to phototropins to bacterial virulence. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 1–20
- Briggs WR (2014). Phototropism: some history, some puzzles, and a look ahead. *Plant Physiol*, 164: 13–23
- Briggs WR, Beck CF, Cashmore AR, Christie JM, Hughes J, Jarillo JA, Kagawa T, Kanegae H, Liscum E, Nagatani A, et al (2001). The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 13: 993–997
- Briggs WR, Christie JM (2002). Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 7: 204–210
- Briggs WR, Tocher RD, Wilson JF (1957). Phototropic auxin redistribution in corn coleoptiles. *Science*, 126: 210–212
- Butler WL, Norris KH, Siegelmann HW, Hendricks SB (1959). De-

- tection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 45: 1703–1708
- Chen J, Kong Y, Wang Z, Cheng SY, Chen P (2015). Studies on performance and mechanism of negative phototropism of *Chlorophytum comosum* roots and its regulation. *Acta Horticult Sin*, 42 (4): 706–712 (in Chinese with English abstract) [陈娟, 孔好, 王忠, 程水源, 陈鹏(2015). 吊兰根负向光性表现与机理研究. *园艺学报*, 42 (4): 706–712]
- Chen J, Mo YW, Xu HW (2014). Calcium signaling is involved in negative phototropism of rice seminal roots. *Rice Sci*, 21 (1): 39–46
- Chen J, Wang Z, Kong Y, Gu YJ, Mo YW, Cai C, Sun JK (2009). Negative phototropism of plant root. *Plant Physiol Comm*, 45 (3): 299–304 (in Chinese with English abstract) [陈娟, 王忠, 孔好, 顾蕴洁, 莫亿伟, 蔡唱, 孙鉴坤(2009). 植物根负向光性反应. *植物生理学通讯*, 45 (3): 299–304]
- Cholodny N (1927). Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol Zent*, 47: 604–626
- Christie JM, Reymond P, Powell G, Bernasconi P, Reibekas AA, Liscum E, Briggs WR (1998). *Arabidopsis* NPH1: a flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*, 282: 1698–1701
- Correll MJ, Coveney KM, Raines SV, Mullen JL, Hangarter RP, Kiss JZ (2003). Phytochromes play a role in phototropism and gravitropism in *Arabidopsis* roots. *Adv Space Res*, 31 (10): 2203–2210
- Christensen SK, Dagenais N, Chory J, Weigel D (2000). Regulation of auxin response by the protein kinase PINOID. *Cell*, 100: 469–478
- Darwin F (1882). Über das wachstum negative heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. *Arbeiten Bot Inst Wü rzburg*, 2: 521–528
- DuHamel HL (1758). *La Physique Des Arbres*. Paris: Chez HL Guerin and LF Delatour, 29–33
- Esmon CA, Pedmale UV, Liscum E (2005) Plant tropisms: providing the power of movement to a sessile organism. *Int J Dev Biol*, 49: 665–674
- Fan YQ, Wu H, Huang SM (2007). Phototropic responsive property in seminal root of sunflower (*Helianthus annuus* L.) and its influence factors. *J Jiaying Univ*, 25 (3): 77–80 (in Chinese with English abstract) [范玉琴, 吴辉, 黄思梅(2007). 向日葵种子根的向光反应特性及其影响因素. *嘉应学院学报*, 25 (3): 77–80]
- Franklin KA, Quail PH (2010). Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J Exp Bot*, 61: 11–24
- Friml J, Yang X, Michniewicz M, Weijers D, Quint A, Tietz O, Benjamins R, Ouwerkerk PBF, Ljung K, Sandberg G, et al (2004). A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux. *Science*, 306: 862–865
- Galen C, Huddle J, Liscum E (2004). An experimental test of the adaptive evolution of phototropism: blue-light receptors controlling phototropism in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*, 58: 515–523
- Galen C, Rabenold JJ, Liscum E (2007). Functional ecology of a blue light photoreceptor: effects of phototropin-1 on root growth enhance drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 173: 91–99
- Haberlandt G (1900). Über die Perception des geotropischen Reizes. *Ber Deutsch Bot Ges*, 18: 261–272
- Haga K, Sakai T (2015). PINOID functions in root phototropism as a negative regulator. *Plant Signal Behav*, 10 (5): e998545
- Han Y, Gao Y, Wang Z (2006). The negative root phototropism in hydroponic bulb flowers and the root shaping. *Plant Physiol Comm*, 42 (3): 511–514 (in Chinese with English abstract) [韩鹰, 高玥, 王忠(2006). 水培球根花卉根的负向光性与根系造型. *植物生理学通讯*, 42 (3): 511–514]
- Han Y, Wang Z, Zhu XD (2005). The effects of light on the root growth of *Hydroponic* hyacinth. *Acta Horticult Sin*, 32 (2): 326–326 (in Chinese with English abstract) [韩鹰, 王忠, 朱旭东(2005). 光照对水培风信子根系生长的影响. *园艺学报*, 32 (2): 326–326]
- Holland JJ, Roberts D, Liscum E (2009). Understanding phototropism: from darwin to today. *J Exp Bot*, 60: 1969–1978
- Huala E, Oeller PW, Liscum E, Han IS, Larsen E, Briggs WR (1997). *Arabidopsis* NPH1: a protein kinase with a putative redox-sensing domain. *Science*, 278: 2120–2123
- Hubert B, Funke GL (1937). The phototropism of terrestrial roots. *Biol Jaarboek*, 4: 286–315
- Iino M (1991). Mediation of tropism by lateral translocation of endogenous indole-3-acetic acid in maize coleoptiles. *Plant Cell Environ*, 14: 278–286
- Imaizumi T, Tran GH, Swartz TE, Briggs WR, Kay SA (2003). FKF1 is essential for photoperiodic-specific light signalling in *Arabidopsis*. *Nature*, 426: 302–306
- Kiss JZ, Cornell MJ, Mullen JL, Hangarter RP, Edelman RE (2003b). Root phototropism: how light and gravity interact in shaping plant form. *Gravi Space Biol Bull*, 16: 55–60
- Kiss JZ, Mullen JL, Correll MJ, Hangarter RP (2003a). Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant Physiol*, 131: 1–7
- Kohlbecker R (1957). Die Abhängigkeit des Längenwachstums und der phototropischen Krümmungen von der Lichtqualität bei Keimwurzeln von *Sinapis alba*. *Zeitschrift für Botanik*, 45: 507–524
- Kumar A, Paietta JV (1995). The sulfur controller-2 negative regulatory gene of *Neurospora crassa* encodes a protein with β -transducin repeats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92 (8): 3343–3347
- Kutschera U, Briggs WR (2009). From Charles Darwin's botanical country-house studies to modern plant biology. *Plant Biol*, 11: 785–795
- Kutschera U, Niklas KJ (2009). Evolutionary plant physiology: Charles Darwin's forgotten synthesis. *Naturwissenschaften*, 96: 1339–1354
- Kutschera U, Briggs WR (2012). Root phototropism: From dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta*, 235: 443–452
- Kutschera U (2001). Gravitropism of axial organs in multicellular plants. *Adv Space Res*, 27: 851–860
- Laxmi A, Pan J, Morsy M, Chen R (2008). Light plays an essential role in intracellular distribution of auxin efflux carrier PIN2 in

- Arabidopsis thaliana*. PLoS ONE, 1: e1510
- Linsbauer K, Vouk V (1909). Zur kenntnis des heliotropismus der wurzeln. Ber Deutsch Bot Ges, 27: 151–156
- Liscum E, Briggs WR (1995). Mutations in the NPH1 locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli. Plant Cell, 7: 473–485
- Liu DT, Jing YP, Shi HX, Zhong TT, Wang Z (2014). Impact of IAA, GA₃, and ABA on negative root phototropism and root growth of rice. Acta Agron Sin, 40 (9): 1658–1666 [刘大同, 荆彦平, 史海翔, 钟婷婷, 王忠(2014). IAA、GA₃和ABA对稻根负向光性和生长的影响. 作物学报, 40 (9): 1658–1666]
- Mandoli DF, Ford GA, Waldron LJ, Nemson JA, Briggs WR (1990). Some spectral properties of several soil types: implications for photomorphogenesis. Plant Cell Environ, 13: 287–294
- Mo Y, Wang Z, Qian S, Gu Y (2004). Effects of IAA on the negative phototropism of rice root. Chin J Rice Sci, 1: 125–128
- Mohr H (1972). Lectures on photomorphogenesis. Berlin: Springer-Verlag, 48–58.
- Muller A, Guan C, Galweiler L, Tanzler P, Huijser P, Marchant A, Parry G, Bennett M, Wisman E, Palme K (1998). AtPIN2 defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control. EMBO J, 17: 6903–6911
- Mullen JL, Wolverton C, Ishikawa H, Hangarter RP, Evans ML (2002). Spatial separation of light perception and growth response in maize root phototropism. Plant Cell Environ, 25: 1191–1196
- Naundorf G (1940). Untersuchungen über den phototropismus der keimwurzeln von *Helianthus annuus*. Planta, 30: 639–663
- Okada K, Shimura Y (1992). Mutational analysis of root gravitropism and phototropism of *Arabidopsis thaliana* seedlings. Aust J Plant Physiol, 19: 439–448
- Pfeffer W (1904). Pflanzenphysiologie: Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 216–221.
- Pratt LH, Coleman RA (1974). Phytochrome distribution in etiolated grass seedlings as assayed by an indirect antibody-labeling method. Am J Bot, 61: 195–202
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, Faggionato D, O'Hara A, Kaiserli E, Baumeister R, Schafer E, Nagy F, Jenkins GI, et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8-protein. Science, 332: 103–106
- Ruppel NJ, Hangarter RP, Kiss JZ (2001). Red-light-induced positive phototropism in *Arabidopsis* roots. Planta, 212, 424–430
- Sachs J (1882). Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 833–848
- Sakai T, Wada T, Ishiguro S, Okada K (2000). RPT2: a signal transducer of the phototropic response in *Arabidopsis*. Plant Cell, 12: 225–236
- Sakamoto K, Briggs WR (2002). Cellular and subcellular localization of phototropin I. Plant Cell, 14: 1723–1735
- Schaefer R (1911). Heliotropismus der Wurzeln. Charlottenburg: Buchdruckerei Gutenberg, 655–681
- Schneider H (1964). Kritische versuche zum problem des phototropismus bei wurzeln. Zeitschrift für Botanik, 52: 451–499
- Schwarz H, Schneider HAW (1987). Immunological assay of phytochrome in small sections of roots and other organs of maize (*Zea mays* L.) seedlings. Planta, 170: 152–160
- Smith H (2000). Phytochromes and light signal perception by plants: an emerging synthesis. Nature, 407: 585–591
- Srivastava LM (2002). Plant growth and development: hormones and environment. San Diego: Academic Press, 692–721
- Strasburger E, Jost L, Schenck H, Karsten G (1911). Lehrbuch der botanik für hochschulen. Jena: Verlag Gustav Fischer, 815–826
- Thimann KV (1937). On the nature of inhibitions caused by auxin. Amer J Bot, 24 (7): 407–412
- Tong H, Leasure CD, Hou X, Yuen G, Briggs W, He ZH (2008). Role of root UV-B sensing in *Arabidopsis* early seedling development. Proc Natl Acad Sci USA, 106: 21039–21044
- Tseng TS, Frederickson MA, Briggs WR, Bogomolini RA (2010). Light-activated bacterial LOV-domain histidine kinases. Methods Enzymol, 471: 126–134
- Vitha S, Zhao L, Sack FD (2000). Interaction of root gravitropism and phototropism in *Arabidopsis* wild-type and starchless mutants. Plant Physiol, 122: 453–461
- Wan Y, Jasik J, Wang L, Hao H, Volkmann D, Menzel D, Mancuso S, Baluska F, Lin J (2012). The signal transducer NPH3 integrates the phototropin1 photosensor with PIN2-based polar auxin transport in *Arabidopsis* root phototropism. Plant Cell, 24 (2): 551–565
- Wang YX, Wang Z, Suo B, Gu YJ, Wang HH, Zhang WH, Kong Y (2007). Discussion on photoreceptor for negative phototropism in rice root. Rice Sci, 21 (2): 155–158 (in Chinese with English abstract) [汪月霞, 王忠, 索标, 顾蕴洁, 王慧慧, 张文虎, 孔好 (2007). 关于水稻根负向光性光受体的探讨. 中国水稻科学, 21 (2): 155–158]
- Wang Z, Mo Y, Qian S, Gu Y (2002). Negative phototropism of rice root and its influencing factors. Sci China: Ser C, 45: 485–496
- Went FW (1928). Wuchsstoff und wachstum. Reel Trav Bot Neerl, 25: 1–116.
- Whippo CW, Hangarter RP (2006). Phototropism: bending towards enlightenment. Plant Cell, 18: 1110–1119
- Wiesner J (1884). Untersuchungen über die wachstumsbewegungen der wurzeln. Sitzungsber Akad Wiss Wien Math Naturwiss Kl, 89: 223–302
- Zhang KX, Xu HH, Yuan TT, Zhang L, Lu YT (2013). Blue light-induced PIN3 polarization for root negative phototropic response in *Arabidopsis*. Plant J, 76 (2): 308–321
- Zhang KX, Xu HH, Gong W, Jin Y, Shi YY, Yuan TT, Li J, Lu YT (2014). Proper PIN1 distribution is needed for root negative phototropism in *Arabidopsis*. PLoS ONE, 9 (1): e85720, doi:10.1371/journal.pone.0085720

Retrospection and prospection on root negative phototropism of plant

CHEN Juan^{1,2}, GAO Sheng², WANG Zhong^{2,*}, GU Yun-Jie², CHENG Shui-Yuan¹, CHEN Peng^{2,*}

¹College of Life Science/Hubei Key Laboratory of Economic Forest Germplasm Improvement and Resources Comprehensive Utilization/ Hubei Collaborative Innovation Center for the Exploitation of Dabie Mountains Featuring Resources, Huanggang Normal University, Huanggang, Hubei 438000, China; ²Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province/Postdoctoral Research Station of Biology of Yangzhou University, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstracts: Although knowledge about plant root phototropism, especially negative phototropism is clearly of high importance, the area not only involves many research fields and knowledge, but also has important ecological significance and application value. In this review, we retrospected the history of study on root phototropism, summarized the study on mechanisms of negative phototropism. The relationships between gravi- and phototropism and ecological significance of root phototropism are also discussed. Finally, problems to be solved and future research directions in this area are prospected.

Key words: root; negative phototropism; photoreceptor; retrospection; prospection

Received 2016-05-27

This work was supported by the Postdoctoral Fund of Jiangsu Province (Grant No. 1402115C); Open Fund of Hubei Key Laboratory of Economic Forest Germplasm Improvement and Resources Comprehensive Utilization of Huanggang Normal University, China (Grant No. 2013000503); Industry University Cooperation Fund of Huanggang Normal University, China (Grant No. 2012025703); New Forestry Major Project of Jiangsu Province (Grant No. lysx201305); Scientific and Technological Research Projects of Hubei Province (Grant No. B216208); and National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270228).

*Co-corresponding author (E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn; chenpengyzu@163.com).