

黄腐酸对水稻幼苗根系生长的影响 及其与生长素的关系

王潇潇, 伍 宏, 陈思衡, 甘立军*

(南京农业大学 生命科学学院, 南京 210095)

摘 要: 该研究以水稻品种‘宁粳 6 号’为材料, 通过外源使用黄腐酸(FA)与生长素抑制剂共同处理水稻, 探究 FA 对水稻根系生长的影响及其与生长素之间的关系。结果表明: (1) 50 ~ 800 mg · L⁻¹ FA 处理水稻幼苗 6 d 后, 当 FA 浓度超过 100 mg · L⁻¹ 时显著促进水稻种子根的伸长生长; FA 浓度超过 400 mg · L⁻¹ 时, 与对照组相比水稻的平均侧根长和侧根密度显著增加。 (2) 与对照相比, 低浓度 FA 处理对水稻幼苗根尖生长素的含量无显著影响, 但 400 mg · L⁻¹ FA 处理后显著提高了内源生长素的含量。 (3) 3 μmol · L⁻¹ 生长素合成抑制剂 4-联苯硼酸(BBo)、4-苯氧基苯基硼酸(PPBo)或 30 μmol · L⁻¹ 生长素信号转导抑制剂 2-(对-氯苯氧)-异丁酸(PCIB)处理均可显著抑制水稻根和侧根的发生; 1 μmol · L⁻¹ 生长素极性运输抑制剂三碘苯甲酸(TIBA)可显著抑制水稻种子根的伸长生长与侧根发生, 但对侧根长度无显著作用。 (4) FA 与 BBo 或 PPBo 共同处理可显著抑制 FA 对水稻根系伸长生长与侧根发生的促进作用; TIBA 和 PCIB 分别和 FA 共同处理水稻, 可显著抑制 FA 对种子根伸长生长的促进作用, 且 PCIB 可显著抑制 FA 对侧根发生的促进作用, 但 TIBA 对此没有显著影响。研究发现, 外源 FA 可能通过调控植物内源生长素的合成、极性运输或信号转导来调控水稻根的伸长生长和侧根的发生。

关键词: 水稻; 侧根发生; 生长素; 黄腐酸

中图分类号: Q945.7

文献标志码: A

Effect of Fulvic Acid on Root Growth of Rice Seedlings and Its Relationship with Auxin

WANG Xiaoxiao, WU Hong, CHEN Siheng, GAN Lijun*

(College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In this study, we used ‘Ningjing No. 6’ as the material, treated with exogenous fulvic acid (FA) and auxin inhibitors to explore the effect of FA on root growth and its relationship with auxin. The results showed that: (1) after treatment of rice seedlings with 50~800 mg · L⁻¹ FA for 6 days, when the concentration of FA exceeded 100 mg · L⁻¹, the root elongation was significantly promoted; when the concentration of FA exceeded 400 mg · L⁻¹, the average lateral root length and lateral root density of rice in FA treatment group increased significantly compared with the control. (2) Compared with the control, low-concentration FA treatment had no significant effect on the content of auxin in the root tips of rice seedlings, but 400 mg · L⁻¹ FA treatment significantly increased the content of endogenous auxin in the root tip of rice seedlings. (3) 3 μmol · L⁻¹ auxin synthesis inhibitor 4-biphenylboronic acid (BBo), 4-phenoxyphenylboronic acid (PPBo) or 30 μmol · L⁻¹ auxin signal transduction inhibitor p-chlorophenoxy

收稿日期: 2021-10-31; 修改稿收到日期: 2022-03-30

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30300216)

作者简介: 王潇潇(1992—), 女, 硕士, 主要从事黄腐酸对水稻根系生理影响的研究。E-mail: vecallier2009@hotmail.com

* 通信作者: 甘立军, 副教授, 硕士生导师, 主要从事活性小分子物质在植物中的生理效应的研究。E-mail: ganlj@njau.edu.cn

isobutyric acid (PCIB) treatment significantly inhibited the growth of rice roots and the occurrence of lateral roots; $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ auxin polar transport inhibitor triodobenzoic acid (TIBA) treatment significantly inhibited the elongation and growth of rice roots and the occurrence of lateral roots, but has no significant effect on the lateral root length. (4) The co-treatment of FA with BBo or PPBo could significantly inhibit the promotion of FA on rice root elongation and lateral root formation. TIBA and PCIB treated rice together with FA could inhibit the promotion of FA on the growth of roots. In addition, PCIB could repress the promotion of FA on lateral root development, but TIBA has no significant effect. These results indicate that exogenous FA may regulate root elongation and the development of lateral roots by regulating the synthesis, polar transport or signal transduction of endogenous auxin.

Key words: rice; lateral root formation; auxin; fulvic acid

高等植物根系的生长发育在其生长过程中起着非常重要的作用,植物根系类型可大致分为两类:拟南芥等双子叶植物所具有的直根系和水稻等单子叶植物所具有的须根系^[1,2]。须根系主要由种子根、侧根与不定根组成。水稻萌发时形成一条种子根,随着幼苗的发育产生数目较多的不定根,主根和不定根都可以在中柱鞘上发育出侧根,以便更多地吸收水与养分^[3-6]。

黄腐酸(fulvic acid, FA)与腐殖酸(humic acid, HA)是土壤腐殖质(humus, HS)的主要成分^[7-8]。FA具有良好的水溶性,且在酸、碱条件下均可溶解^[9]。早期在拟南芥和番茄上的研究表明,FA可通过调控生长素的信号转导来促进根的伸长生长和侧根发生。Schmidt等^[10]向无菌培养基中添加FA后,野生型拟南芥的根毛数量和长度增加,而生长素相关的突变体则无此效应。Canellas等^[11]用FA处理野生型番茄后其侧根数量增加,但FA不能促进生长素响应缺陷突变体 *dgt* 的侧根发生。通过GUS染色的方法研究拟南芥侧根起始点的IAA响应也发现,外源施加FA可以引起与IAA处理相同的转录活性,且可被IAA抑制剂如2-(对-氯苯氧)-异丁酸(p-chlorophenoxy isobutyric acid, PCIB)抑制。这些证据均表明,外源FA可能通过影响生长素信号通路来调控植物的根系生长和发育。

目前关于FA对植物生长的促进作用在水稻中的研究尚少。水稻为单子叶植物,其根系形态与拟南芥等双子叶植物有很大差别,侧根发生的过程也不尽相同。过往研究中关于FA对水稻的作用,多为研究大田环境中FA对重金属离子吸收的影响^[12-16],或笼统地研究土壤中提取的HS混合物对水稻生长的影响^[17-18]。具体到FA对于水稻根系生长的作用以及相关机理研究较少。本实验研究了FA对水稻幼苗根系发育的影响,并初步探究了FA和生长素在调控水稻幼苗根系的生长和发育中的相

互关系。为生产实践中应用FA调控水稻根系生长、培育优质水稻苗提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 种子和试剂

本试验参试水稻(*Oryza sativa* L.)品种为‘宁粳6号’,种子购自苏红旗种业股份有限公司。试验所用试剂黄腐酸(FA)购自上海邦景实业有限公司,生长素合成抑制剂4-联苯硼酸(4-biphenylboronic acid, BBo)、4-苯氧基苯基硼酸(4-phenoxyphenylboronic acid, PPBo)以及生长素极性运输和信号转导抑制剂三碘苯甲酸(triodobenzoic acid, TIBA)、对氯苯氧基异丁酸(p-chlorophenoxy isobutyric acid, PCIB)均为Sigma公司产品。

1.2 种子萌发与植株培养

选取形状饱满、大小均匀且无病虫害的水稻种子,将种子浸泡于含有0.04%苯菌灵的去离子水中,30℃下浸种1d后用去离子水洗净种子。把种子置于湿润的吸水纸上,于30℃的黑暗培养箱中萌发。当大多数种子萌发至种子根长约1cm时,将根长一致的种子移栽到含有1/4 IRRI营养液的塑料水杯中处理。水杯四周和底部包裹避光。

1.3 FA和生长素抑制剂处理

1.3.1 FA处理 使用含有不同浓度(50、100、200、400和800 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)FA的营养液处理水稻幼苗。将FA溶解于营养液中并调节pH至5.0,营养液每3d更换一次,每处理3次重复。处理6d后采收植株进行数据测定。

1.3.2 IAA抑制剂处理 使用少量二甲基亚砜(dimethyl sulfoxide, DMSO)分别溶解BBo和PPBo制成母液,配置为含有3 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ BBo和3 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PPBo的1/4 IRRI营养液。使用少量DMSO溶解PCIB制成母液,配置为含有30 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PCIB和1 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ TIBA的1/4 IRRI营

养液。水稻幼苗在上述培养液中培养 6 d。

1.3.3 FA 与 IAA 抑制剂共同处理 使用少量 DMSO 溶解 BBo、PPBo、PCIB 和 TIBA,加入含 400 mg · L⁻¹ FA 的营养液中,分别配置为含有 3 μmol · L⁻¹ BBo,3 μmol · L⁻¹ PPBo,30 μmol · L⁻¹ PCIB 和 1 μmol · L⁻¹ TIBA 的 1/4 IRRI 营养液。为避免不同溶剂影响实验结果,所有处理组的营养液中 DMSO 浓度相同。水稻幼苗在上述培养液中培养 6 d。

1.4 根系形态观测

FA 处理 6 d 后,收获水稻幼苗,以去离子水洗净根系。选取长势相对一致的幼苗,使用刻度尺测量其种子根长、人工计数种子根上所有长度大于 0.5 mm 的侧根数量;以刻度尺测量侧根的长度,并计算其平均值;以种子根上所有侧根数量除以种子根长,得到幼苗的侧根密度。

1.5 根尖 IAA 含量测定

处理 6 d 后,收获水稻幼苗,用去离子水洗净根系。迅速剪下幼苗的所有根尖(距离根尖端 2 cm

长);取 0.25 g 根尖样品加入 4 ℃ 预冷的甲醇 2 mL,在液氮中冰冻研磨后加入甲醇,置于 4 ℃ 浸提 18 h;10 000 r · min⁻¹、4 ℃ 离心 20 min,取上清液过预先用 2 mL 甲醇处理过的 C-18 固相萃取柱,然后用 N₂ 吹干,-80 ℃ 冰冻保存。采用 ELISA 法检测样品中的 IAA 含量^[19]。

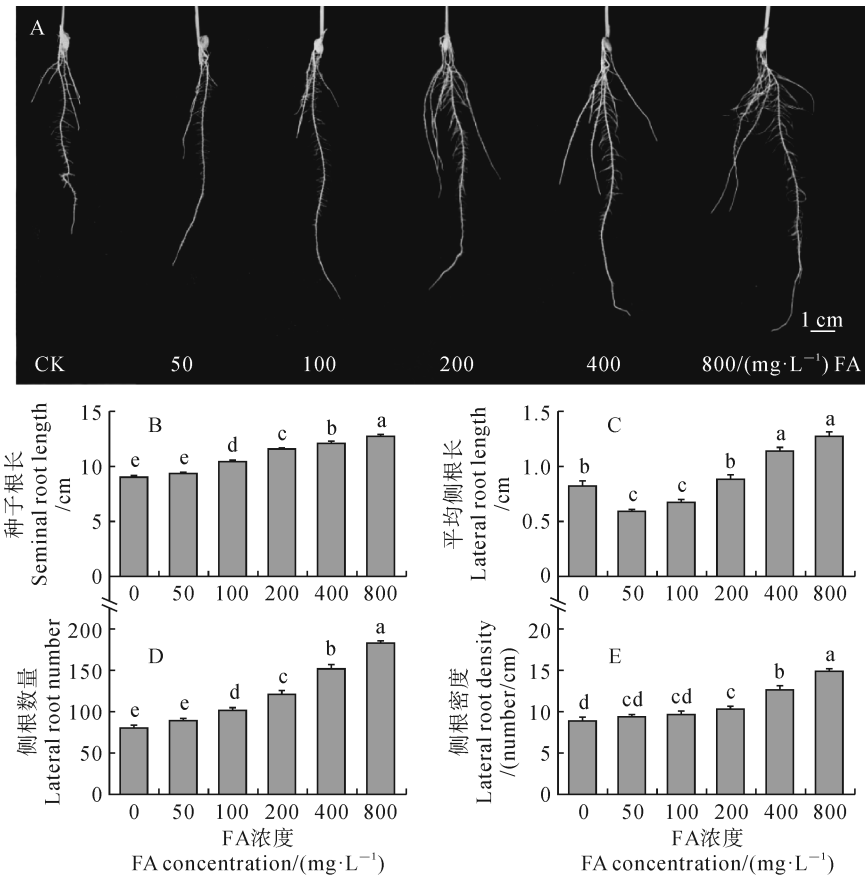
1.6 数据统计分析

采用 SPSS 软件进行单因素方差分析、双因素方差分析和多重比较,用 GraphPad 软件制作图表。

2 结果与分析

2.1 FA 浓度对水稻幼苗根长以及侧根发生的影响

在含有不同浓度的 FA 中水培 6 d 的水稻幼苗根系照片(图 1,A)显示,FA 处理促进了水稻幼苗种子根和侧根的伸长生长;100、200、400 和 800 mg · L⁻¹ FA 处理水稻种子根长分别比对照显著增加 15.72%、28.1%、34.1%和 41.02%(图 1,B),400 和 800 mg · L⁻¹ FA 处理的平均侧根长分别比对照



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P < 0.05$),下同

图 1 FA 浓度对水稻幼苗根系总体形态(A)和根系生长指标(B-E)的影响

Different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below
Fig. 1 Effect of FA concentrations on root morphology (A) and growth index (B-E) of rice seedling

显著增加了 39.1%和 56.0%(图 1,C)。同时,水稻幼苗种子根上的所有侧根的数量(长度大于 0.5 mm)随着 FA 浓度上升而逐渐增加,当 FA 浓度 $\geq 100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时与对照组均有显著差异,增幅分别达到 25.6%、50.1%、87.4%和 126.8%(图 1,D)。另外,FA 处理也增加了水稻幼苗根系的侧根密度,并有随 FA 浓度上升而增加的趋势,且在 400 和 800 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 处理下与对照差异显著,如 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 处理的侧根密度为对照的 1.67 倍。考虑到 FA 的剂量和效应,本研究选择 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 进行后续实验。

2.2 FA 浓度对水稻幼苗根尖游离 IAA 含量的影响

为了确定 FA 对水稻内源 IAA 含量的影响,选择了 25、100 和 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 处理水稻幼苗,6 d 后检测幼苗根尖的游离 IAA 含量。结果(图 2)表明,水稻幼苗根尖游离 IAA 含量在 25 和 100 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 处理下与对照无显著差异,但在 400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FA 处理下比对照组显著提高 1.81 倍。

2.3 生长素合成抑制剂对 FA 诱导的根伸长生长及侧根发生的影响

BBo 和 PPBo 可抑制拟南芥生长素合成途径中的关键酶黄素单加氧酶(YUCCA)的活性,从而抑制 IAA 的生物合成^[20]。图 3 显示,在不添加 FA 条

件下,3 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ BBo 处理可使幼苗的种子根长比对照(CK)显著增加 13.16%(图 3,A);3 $\mu\text{mol/L}$ BBo 或 PPBo 使幼苗的平均侧根长比 CK 分别显著降低 38.7%和 29%(图 3,B),但对侧根数量没有显著影响(图 3,C);由于这些 IAA 合成抑制剂促进了种子根的长度增加,因此使其侧根密度受到显著抑制(图 3,D)。

同时,在添加 FA 的条件下,研究 IAA 是否参与 FA 调控的水稻根的生长。结果发现,FA 与 BBo 或 PPBo 共同处理显著降低了 FA 对种子根伸长生长的促进作用。其中,与 FA 处理相比,FA+BBo 和 FA+PPBo 共同处理幼苗的种子根长略有下降,

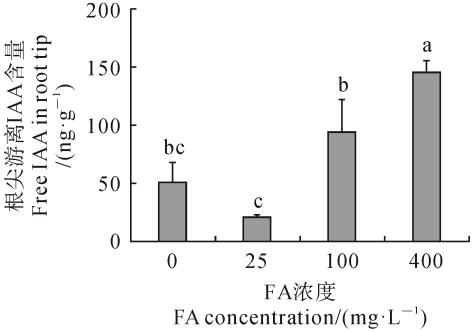
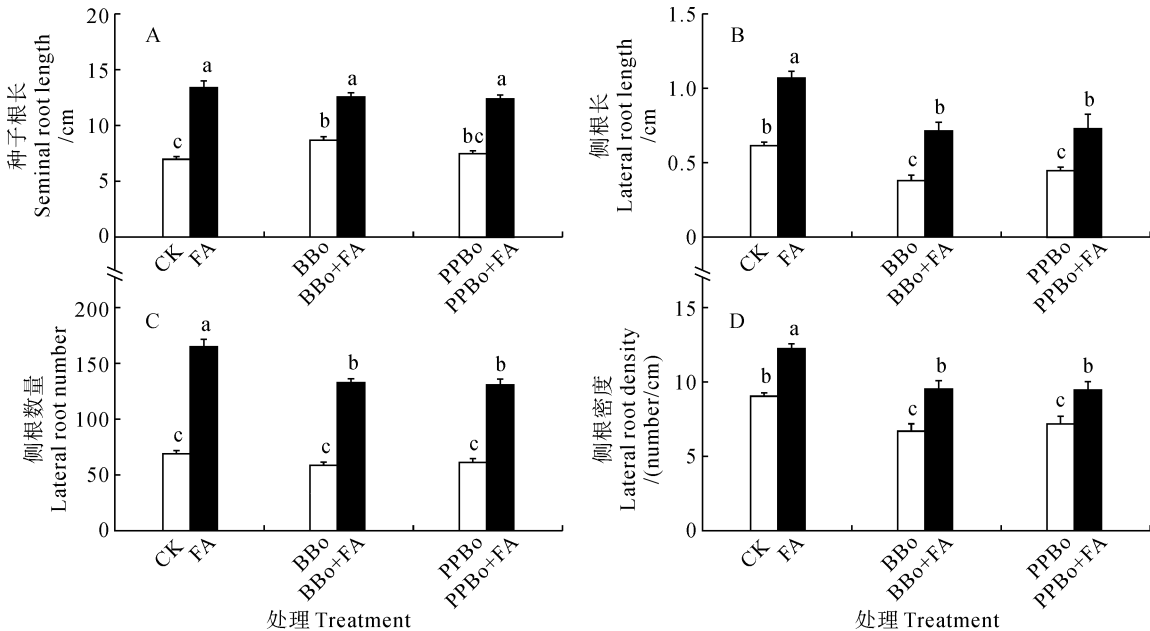


图 2 FA 浓度对水稻根尖游离 IAA 含量的影响
Fig. 2 Effect of FA concentrations on free IAA content in rice root tips



FA. 黄腐酸; BBo. 4-联苯硼酸; PPBo. 4-苯氧基苯基硼酸; TIBA. 三碘苯甲酸; PCIB. 对氯苯氧基异丁酸; 下同
图 3 IAA 合成抑制剂与 FA 相互作用对水稻种子根长、平均侧根长、侧根数量和侧根密度的影响
FA. Fulvic acid; BBo. 4-biphenylboronic acid; PPBo. 4-phenoxyphenylboronic acid; TIBA. Triiodobenzoic acid;
PCIB. p-chlorophenoxy isobutyric acid; The same as below

Fig. 3 Interaction between IAA biosynthesis inhibitors and FA on rice seminal root length, average lateral root length, lateral root number and lateral root density

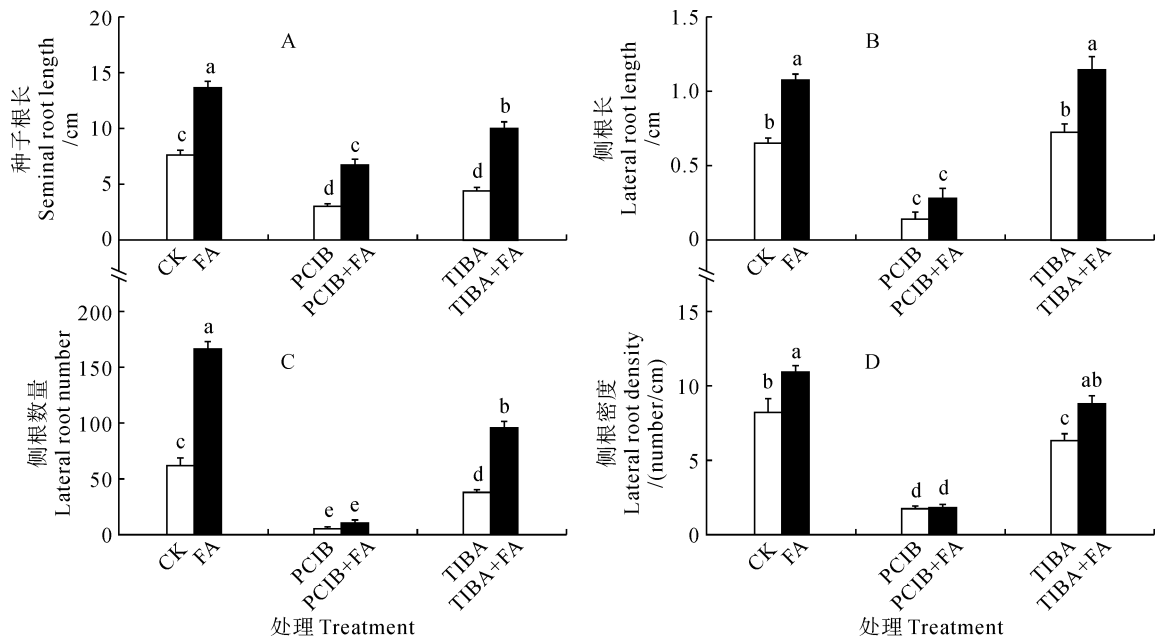


图 4 PCIB、TIBA 与 FA 相互作用对水稻水稻种子根长、平均侧根长、侧根数量和侧根密度的影响

Fig. 4 Interaction between PCIB, TIBA and FA on rice seminal root length, average lateral root length, lateral root number and lateral root density

它们的侧根长分别显著降低 66.3%和 71%(图 3,B),而其侧根数量分别显著降低 80.9%和 80%(图 3,C),IAA 合成抑制剂与 FA 共同处理也显著降低了幼苗的侧根密度(图 3,D)。另外,FA 与对照、FA + BBo 与 BBo、FA + PPBo 与 PPBo 处理相比,幼苗的根系生长指标均显著增加,进一步证明 FA 对种子根伸长生长的促进作用。

2.4 生长素极性运输和信号转导抑制剂对 FA 诱导的根伸长生长及侧根发生的影响

PCIB 和 TIBA 分别是生长素的信号转导和极性运输抑制剂。PCIB 和 TIBA 处理的水稻幼苗平均种子根长均比对照组显著下降,分别为对照的 42.0%和 27.4%(图 4,A);PCIB 处理的平均侧根长也受到极显著的抑制,仅为对照组的 37.1%,而 TIBA 处理幼苗的平均侧根长与对照组无显著差异(图 4,B);与对照相比,PCIB 和 TIBA 处理均对水稻幼苗的侧根数量有极其显著的抑制效果(图 4,C),并显著降低水稻幼苗的侧根密度(图 4,D)。

同时,PCIB 和 TIBA 与 FA 共同处理组的水稻种子根长均比 FA 处理组显著降低,分别为 FA 处理的 48.3%和 82.0%(图 4,A);与 FA 处理相比,FA+PCIB 处理幼苗的平均侧根长显著降低了 75.3%,但 FA+TIBA 处理对侧根长度没有显著的影响(图 4,B);FA+PCIB 和 FA+TIBA 处理的幼苗侧根数量均比 FA 处理显著降低,分别为 FA 处

理的 7.2%和 57.3%(图 4,C);FA+PCIB 处理幼苗的侧根密度也比 FA 处理显著降低,仅为 FA 处理的 19.1%,而 FA+TIBA 处理侧根密度与 FA 处理没有显著差异(图 4,D)。另外,与不添加 FA 各处理(control、PCIB、TIBA)相比,相应添加 FA 处理幼苗的种子根长、平均侧根长、侧根数量和侧根密度均不同程度增加,且 FA 和 TIBA+FA 处理的增幅均达到显著水平。

3 讨论

近几十年来腐殖酸的相关研究表明,包括 FA 在内的多种腐殖酸对植物的生长发育有多种促进作用,因此腐殖酸被广泛应用于农业领域。农业上 FA 主要应用于叶面肥或于复合肥中,通过添加适量 FA 提升肥料利用率,以及将 FA 作为土壤改良剂用以改良长期使用化肥而板结的土壤。

本研究在水培条件下使用 50~800 mg · L⁻¹ FA 处理水稻幼苗,发现 FA 达到一定浓度(≥ 100 mg · L⁻¹)后显著促进幼苗根系伸长生长和侧根发生。HA 与 FA 均是 HS 的有效组分之一,在 Zandonadi 等^[13]的研究中,使用从土壤中提取的 HA 处理可以显著促进玉米幼苗的侧根发生;Mora 等^[21]的研究表明 HA 处理的黄瓜根长和根系密度显著增加。在本研究中 FA 对水稻幼苗侧根发生的促进作用与上述的研究结果一致,FA 有与 HA 类似的

促进植物根系伸长生长和侧根发生的效果。

生长素类植物激素在植物根系的生长发育过程中起着非常重要的作用,其极性运输和信号转导途径被认为与根系生长尤其是侧根发生关系极为密切。生长素的极性运输可以改变植物局部组织的生长素浓度^[22]。植物根系中生长素的极性运输存在环流,即生长素沿着中柱往根尖运输,至根冠后再通过表皮和皮层细胞回流向上运输^[23-24]。生长素的极性运输主要通过 AUX 与 PIN 蛋白家族调控完成^[24-27],一些 PIN 蛋白突变体的侧根密度会产生一定变化,如 *atpin3* 突变体的侧根密度明显减少^[24],而 *atpin2* 的侧根密度增多^[28]。在生长素信号转导途径对侧根发生的调控研究中,目前有一种假说认为侧根发生的调控有两个关键点,一是处在合适位置的中柱鞘细胞才能形成侧根原基,一是基部分生组织存在的节律性生长素信号会影响中柱鞘细胞的激活,当原生木质部细胞的生长素浓度最大时,紧邻的中柱鞘细胞就可以开始分裂并逐步形成侧根原基^[29-30]。此外,中柱鞘细胞局部的生长素信号可决定侧根的发生与发育,当生长素在中柱鞘细胞中累积到一定程度后,就可以促进中柱鞘细胞分裂形成侧根原基。如果阻断生长素信号,如使用生长素信号转导抑制剂,就可抑制侧根发生^[31];如果施加外源生长素,可使整个紧邻木质部的中柱鞘细胞都被激活,则可以发育成侧根^[32]。目前的假说还有待完善,但在一定程度上解释了侧根发生与生长素信号之间的联系。

生长素的各类抑制剂对植物的根系发育也有一定影响。Kakei 等^[20]的研究表明,在含有 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ IAA 合成抑制剂 BBo 或 PPBo 的培养基上生长的拟南芥内源 IAA 含量显著下降,拟南芥根的伸长生长受到显著抑制。 $3 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ BBo 或 PPBo 处理下拟南芥的正常生长受到严重抑制,拟南芥植株表现出明显的向重力性缺失,且初生根几乎不生长。因此,本研究中选用了 $3 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 作为 BBo 和 PPBo 的工作浓度。本研究在水稻上的试验结果与拟南芥的相关结果相吻合, $3 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ BBo 或 PPBo 处理显著抑制了水稻根系的伸长生长与侧根发生。Yin 等^[33]在水培条件下使用 PCIB 处理水稻, $0.5 \sim 50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PCIB 可显著增加水稻根长,PCIB 浓度超过 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后显著抑制水稻根长。对此作者推测低浓度的 PCIB 使得水稻根系的 IAA 信号处于一个更适合根系伸长生长的强度,高浓度下则显示出对根系生长的抑制作用。本研究发现 $30 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ PCIB 处理对水稻幼苗的根系伸

长生长以及侧根发生均有显著的抑制作用。综合来看,BBo、PPBo 对水稻幼苗种子根长的影响和 PCIB 对种子根长的影响有着相似的趋势:即这些抑制剂在达到一定浓度后使根系中 IAA 信号水平显著下降,从而抑制根系的生长发育过程。

目前已在拟南芥和番茄等植物中对腐殖质促进植物根系生长的效应做了一些研究。HS 可以促进野生型番茄的侧根发生,但番茄生长素不敏感突变体 *dgt* 侧根发生被抑制且无法被 HS 恢复^[11]。Trevisan 等^[34]的研究表明,如果使用 TIBA 或 PCIB 与 HA 共同处理 AUX1-DR5::GUS 转基因拟南芥,拟南芥中 AUX1 表达与只接受外源 HA 处理组相比受到显著抑制,幼苗的侧根密度也显著下降。HA 对拟南芥和番茄幼苗侧根发生的促进作用与根系内源 IAA 含量以及 IAA 的信号转导通路有关。

在本研究中,IAA 合成抑制剂可抑制 FA 对水稻幼苗种子根伸长生长以及侧根发生的促进作用。此外,对水稻根尖内源 IAA 含量的测定显示 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ FA 显著增加水稻根尖内源 IAA 含量,可推测在水稻中 FA 可能通过增加内源 IAA 含量的方式达到促进根系伸长生长与侧根发生的效果。FA 可促进水稻根系内源 IAA 含量上升,推测可因此促使更多的中柱鞘细胞分裂并形成侧根原基,增加侧根原基的数量,从而提高侧根密度。此处需进一步的研究确认其中的具体机制。

IAA 信号转导抑制剂可显著抑制 FA 对幼苗根系伸长生长与侧根发生的促进作用。FA 对水稻幼苗侧根发生的促进作用与 HA 对拟南芥侧根发生的促进作用一致^[35],促进作用可以被 PCIB 抑制的结果也与 Mora 等关于 HA 的研究结果一致^[21]。本研究中 TIBA 可显著抑制 FA 对水稻幼苗种子根伸长以及侧根发生的促进作用,但无法抑制 FA 对水稻幼苗侧根伸长生长的促进作用,表明 FA 对水稻幼苗根系伸长生长的效应可能不存在不受 IAA 极性运输以及信号转导影响的途径,而 FA 对水稻幼苗侧根发生的促进作用受到 IAA 极性运输以及信号转导途径影响。植物体中 PCIB 可通过干扰泛素-蛋白酶体途径抑制 Aux/IAA 蛋白降解,从而抑制受 IAA 调控的基因转录和表达,显示出根系生长受阻、侧根发生受抑制和向重力性下降的表型^[36]。FA 对根系伸长生长与侧根发生的促进作用被 PCIB 抑制,当 PCIB 阻碍了水稻体内的 IAA 信号识别过程时,FA 对水稻幼苗根系生长的促进作用便受到抑制。这表明 FA 对水稻幼苗根系生长的促进作用需通过 IAA 信号转导通路实现。

参考文献:

- [1] NIBAU C, GIBBS D, COATES J C. Branching out in new directions; The control of root architecture by lateral root formation[J]. *New Phytologist*, 2008, **179**(3): 595-614.
- [2] RICH S M, WATT M. Soil conditions and cereal root system architecture; Review and considerations for linking Darwin and Weaver[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, **64**(5): 1 193-1 208.
- [3] REBOUILLAT J, DIEVART A, VERDEIL J L, *et al.* Molecular genetics of rice root development[J]. *Rice*, 2009, **2**(1): 15-34.
- [4] HOCHHOLDINGER F, ZIMMERMANN R. Conserved and diverse mechanisms in root development[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2008, **11**: 70-74.
- [5] TIAN H Y, DE SMET I, DING Z J. Shaping a root system: Regulating lateral versus primary root growth[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, **19**(7): 426-431.
- [6] NI J, SHEN Y X, ZHANG Y Y, *et al.* Histological characterization of the lateral root primordium development in rice[J]. *Botanical Studies*, 2014, **55**(1): 42.
- [7] STEVENSON F J. Organic Forms of Soil Nitrogen[M]// John Wiley ed, Humic Chemistry: Genesis, Composition, Reaction, New York, 1994: 59-95.
- [8] BLANCHET R M. The direct and indirect effect of humified, organic matter on the nutrition of vascular plants[J]. *Annales Agronomiques*, 1958, **9**: 499-532.
- [9] 石学勇, 茹铁军, 肖 艳, 等. 叶面肥专用黄腐酸类物质的应用与筛选[J]. 磷肥与复肥, 2009, **24**(2): 47-48.
- [10] SCHMIDT W, SANTI S, PINTON R, *et al.* Water-extractable humic substances alter root development and epidermal cell pattern in *Arabidopsis*[J]. *Plant Soil*, 2007, **300**(1-2): 259-267.
- [11] CANELLAS L P, DANTAS D J, AGUIAR N O, *et al.* Probing the hormonal activity of fractionated molecular humic components in tomato auxin mutants[J]. *Annals of Applied Biology*, 2011, **159**(2): 202-211.
- [12] VAUGHAN D, MACDONALD I R. Effects of humic acid on protein synthesis and ion uptake in beet discs[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1971, **22**(2): 400-410.
- [13] ZANDONADI D B, CANELLAS L P, FAÇANHA A R. Indolacetic and humic acids induce lateral root development through a concerted plasmalemma and tonoplast H^+ pumps activation[J]. *Planta*, 2007, **225**(6): 1 583-1 595.
- [14] WANG Q, LI Z, CHENG S P, *et al.* Effects of humic acids on phytoextraction of Cu and Cd from sediment by *Elodea nuttallii*[J]. *Chemosphere*, 2010, **78**(5): 604-608.
- [15] YU Y, WAN Y N, CAMARA A Y, *et al.* Effects of the addition and aging of humic acid-based amendments on the solubility of Cd in soil solution and its accumulation in rice[J]. *Chemosphere*, 2018, **196**: 303-310.
- [16] CAMERON D F, SOHN M L. Functional group content of soil and sedimentary humic acids determined by CP/MAS¹³C NMR related to conditional Zn^{2+} and Cd^{2+} formation constants[J]. *Science of the Total Environment*, 1992, **113**(1-2): 121-132.
- [17] BALDOTTO M A, MUNIZ R C, BALDOTTO L E B, *et al.* Root growth of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. treated with humic acids isolated from typical soils of Rio de Janeiro state, Brazil [J]. *Revista Ceres*, 2011, **58**(4): 504-511.
- [18] AIKEN G. Humic substances in soil, sediment and water: Geochemistry, isolation and characterization[M]. Bibliography, 1985: 1-9.
- [19] 李宗霆, 周 燮. 植物激素及其免疫检测技术[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996: 707-735.
- [20] KAKEI Y, YAMAZAKI C, SUZUKI M, *et al.* Small-molecule auxin inhibitors that target YUCCA are powerful tools for studying auxin function [J]. *The Plant Journal*, 2015, **84**(4): 827-837.
- [21] YIN C, WU Q, ZENG H L, *et al.* Endogenous auxin is required but supraoptimal for rapid growth of rice (*Oryza sativa* L.) seminal roots, and auxin inhibition of rice seminal root growth is not caused by ethylene[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2011, **30**(1): 20-29.
- [22] MORA V, BAIGORRI R, BACAICOA E, *et al.* The humic acid-induced changes in the root concentration of nitric oxide, IAA and ethylene do not explain the changes in root architecture caused by humic acid in cucumber[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, **76**: 24-32.
- [23] FRIML J, VIETEN A, SAUER M, *et al.* Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis* [J] *Nature*, 2003, **426**(6 963): 147-153.
- [24] FRIML J, WIŚNIEWSKA J, BENKOVÁ E, *et al.* Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*[J] *Nature*, 2002, **415**(6 873): 806-809.
- [25] FRIML J, BENKOVÁ E, BLILOU I, *et al.* AtPIN₄ mediates sink-driven auxin gradients and patterning in *Arabidopsis* roots. [J] *Cell*, 2002, **108**(5): 661-673.
- [26] FRIML J, YANG X, MICHNIEWICZ M, *et al.* A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux[J] *Science*, 2004, **306**(5 697): 862-865.
- [27] MÜLLER A, GUAN C, GÄLWEILER L, *et al.* AtPIN₂ defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control[J] *The EMBO Journal*, 1998, **17**(23): 6 903-6 911.
- [28] DE SMET I, TETSUMURA T, DE RYBEL B, *et al.* Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*[J] *Development* (Cambridge, England), 2007, **134**(4): 681-690.
- [29] DUBROVSKY J G, SAUER M, NAPSUCIALY-MENDIVIL S, *et al.* Auxin acts as a local morphogenetic trigger to

specify lateral root founder cells[J] *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**(25): 8 790-8 794.

[30] LASKOWSKI M. Lateral root initiation is a probabilistic event whose frequency is set by fluctuating levels of auxin response[J] *Journal of Experimental Botany*, 2013, **64**(9): 2 609-2 617.

[31] HIMANEN K, BOUCHERON E, VANNESTE S, *et al.* Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation[J] *Plant Cell*, 2002, **14**(10): 2 339-2 351.

[32] CACCO G, DELL' AGNOLA G. Plant growth regulator activity of soluble humic complexes[J] *Canadian Journal of Soil Science*, 1984, **64**(2): 225-228.

[33] MUSCOLO A, CUTRUPI S, NARDI S. IAA detection in humic substances[J] *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, **30**(8-9): 1 199-1 201.

[34] TREVISAN S, PIZZEGHELLO D, RUPERTI B, *et al.* Humic substances induce lateral root formation and expression of the early auxin-responsive IAA19 gene and DR5 synthetic element in *Arabidopsis*[J]. *Plant Biology*, 2010, **12**(4): 604-614.

[35] DOBBSS L B, MEDICI L O, PERES L E P, *et al.* Changes in root development of *Arabidopsis* promoted by organic matter from oxisols[J]. *Annals of Applied Biology*, 2007, **151**(2): 199-211.

[36] OONO Y, OOURA C, RAHMAN A, *et al.* P-chlorophenoxyisobutyric acid impairs auxin response in *Arabidopsis* root[J]. *Plant Physiology*, 2003, **133**(3): 1 135-1 147.

(编辑:裴阿卫)

《西北植物学报》2021 年审稿专家名单
(以姓氏笔画为序)

于澄宇	马雄风	马锋旺	王卫卫	王西平	王军卫	王军辉	王青锋	王晓峰	王崇英	王得祥
王慷林	王曙光	韦毅刚	尤庆敏	甘立军	叶绍明	田惠桥	巩振辉	朱仁斌	朱志红	朱相云
乔玉山	庄 静	刘 冰	刘文哲	刘占林	刘西平	刘全儒	刘志鹏	刘培亮	孙广玉	苏 旭
杜 峰	李 英	李 攀	李玉红	李忠虎	李周岐	李秧秧	李宽意	李得孝	李登科	杨 清
杨洪强	吴 卫	吴振海	邱全胜	张 岗	张飞雄	张文辉	张延龙	张宏利	张建强	张硕新
张鲁刚	张福生	陈 鹏	陈兴福	陈进明	陈坤明	陈贵林	陈素梅	林金水	林雁冰	罗 建
岳 明	金效华	周明芹	於丙军	单卫星	赵继新	胡永红	饶广远	洪棋斌	祝钦泷	袁 杰
钱 前	徐 炎	高 翔	高志奎	高锦明	郭世荣	郭其强	郭晓思	唐 明	唐 岱	黄 方
黄 康	曹建国	常朝阳	麻鹏达	康永祥	阎 侃	梁文裕	梁国华	董娟娥	韩文炎	程金凤
谢树莲	赖钟雄	蔡 霞	熊友才	黎 斌	黎星辉	薛吉全	魏安智	魏鑫丽	上官周平	

以上为《西北植物学报》2021 年的审稿专家,感谢一年来在百忙之中为本刊把好学术质量关,在此特向专家们致以最诚挚的谢意,还望在今后的岁月中继续支持学报的工作。