

·专题介绍·

植物根内通气组织形成的研究进展

孔好, 王忠*, 顾蕴洁, 汪月霞

扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009

摘要 植物能否在湿地或淹涝环境中生长, 很大程度上取决于植物是否具有健全发达的通气组织。在结合形态学和分子生物学等方面研究的基础上, 概述了植物根内通气组织的形成过程, 主要涉及生理功能、诱导因子和相关酶等, 推测细胞程序性死亡是溶生性通气组织形成的机理, 乙烯在整体信号转导网络中起关键性中介作用。

关键词 通气组织, 乙烯, 细胞程序性死亡, 根

孔好, 王忠, 顾蕴洁, 汪月霞 (2008). 植物根内通气组织形成的研究进展. 植物学通报 25, 248-253.

通气组织(aerenchyma)是植物薄壁组织内一些气腔或空腔的集合。在缺氧条件下(如水淹), 植物根皮层细胞会死亡解体, 致使崩溃细胞的径向胞壁聚集在一起, 形成大的空腔。通气组织提供了一种扩散途径, 减少氧从植物地上部向渍水或缺氧根系运输的阻力, 以保证根的代谢需要, 对湿生及盐生植物的生长具有重要意义。

1 通气组织的种类

通气组织因植物种类与形成条件的不同可分为溶生性(lysigenous)与裂生性(schizogenous)2种(Schussler and Longstreth, 1996)。溶生性通气组织源于一些活细胞的程序性死亡和溶解, 成熟组织内有残余细胞壁, 由土壤水淹或缺氧逆境诱导形成, 如水稻(*Oryza sativa*)老根、受淹玉米(*Zea mays*)和小麦(*Triticum aestivum*), 甚至还存在于一些滨海盐生植物的根中。而裂生性通气组织在植物发育分化过程中形成, 细胞经过有规律的分离和分化形成空腔(樊明寿和张福锁, 2002), 无细胞壁残留, 如叶片、叶鞘和胚芽鞘中的通气组织。

2 通气组织的功能

通气组织是植物耐渍、避缺氧的特征表达, 不仅为植物

提供体内的氧气运输通路, 而且还能减少耗氧细胞的数目。利用微电极检测芦苇(*Phragmites australis*)根各部位的径向氧分压, 发现除中柱内氧水平较低, 皮层细胞氧分压几乎稳定, 根尖以上部位径向氧损失(radial O₂ loss, ROL)逐渐下降甚至为零(Armstrong et al., 2000)。这一方面由于氧扩散障碍(外皮层边缘厚壁细胞)的形成和加强减少了氧向外逸失; 另一方面由于皮层内通气组织的形成可增强氧在体内的扩散, 维持组织中适宜的氧水平, 因而有利于向根尖长距离运输氧, 以保障正常的生理功能。

在盐生植物根内也存在多个通气道, 畅通的通气结构能将植物地上部分获得的氧气迅速输送到根中, 且通气道大多位于保护组织内侧。根据通气组织发生的位置, 推测其与氧气的可得性有关(辛华等, 2002)。另外, 植物可以利用通气组织向根际释放氧, 从而缓解根际还原性物质对植物的毒害, 起到脱毒作用; 通气组织还有助于排泄一些有害的代谢废气, 如 CH₄、CO₂、N₂ 和 N₂O 等。

3 根内通气组织的形成过程

根内通气组织是根皮层组织的一种特化形式。从通气空腔所占根横切面的比例在根尖以后的较成熟区显著增

收稿日期: 2007-03-22; 接受日期: 2007-06-13

基金项目: 国家自然科学基金(No.30270795)

* 通讯作者。E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn

加的情况看, 通气组织是伴随根细胞衰亡而形成的。另外, 从根皮层组织在径向上排列成行, 细胞之间连接紧密, 而在横向上相邻细胞连接并不紧密的情况看, 中皮层细胞只要发生收缩, 细胞间隙便会连成一体, 呈现辐射状通气道。因而, 我们推测通气组织形成的实质是根皮层细胞衰亡和细胞间隙扩大相结合的结果。禾本科和莎草科植物的根通过溶源机制产生通气组织(Schussler and Longstreth, 1996; 利容千和王建波, 2002)。以水稻根为例, 通过观察可知通气组织在伸长区开始分化, 在成熟区形成, 形成过程大体如下(图1A - D): (1)皮层细胞生长

停止, 细胞间隙增大; (2)皮层细胞衰老并发生自溶, 内含物解体; (3)解体物逐渐消失, 皮层细胞开始收缩、内陷, 当细胞内含物全部消失, 相邻细胞的残留细胞壁叠合, 形成似车轮的辐条。

4 通气组织形成与调控因子

4.1 外界因子

通气组织的形成与根系生长所处的环境条件存在着密切关系。Das 和 Jat(1977)报道了淹水条件有助于根皮层

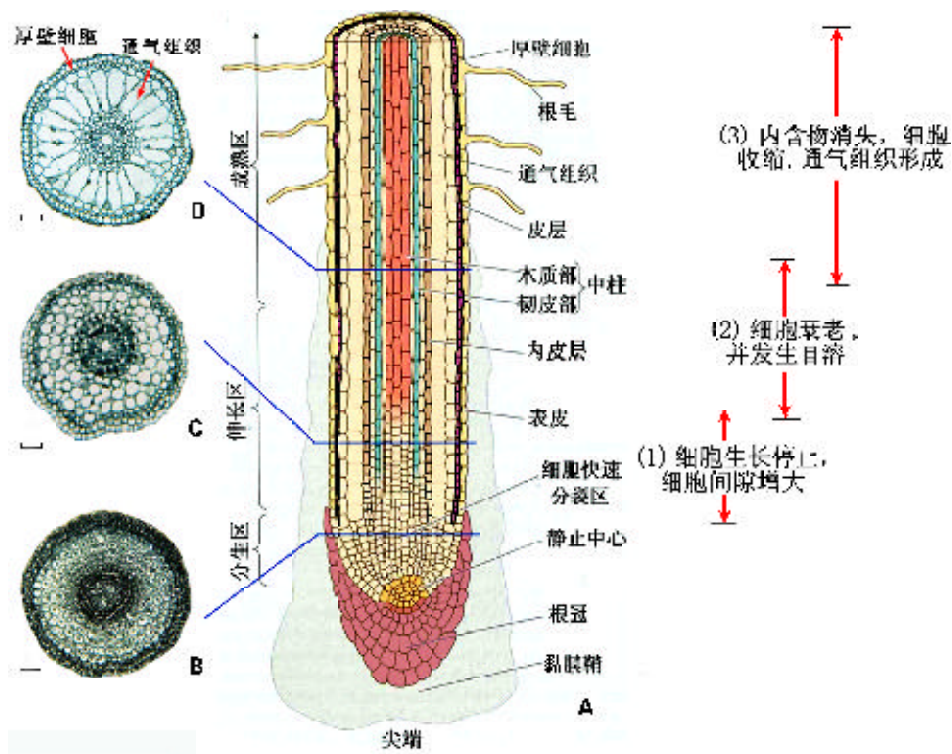


图1 水稻根形态结构及通气组织形成过程

A: 纵向结构, 皮层细胞在纵向排列上呈条状分布; B-D: 距离根尖不同长度横切面的显微照片 B: 根尖分生区横切面, 细胞较圆, 内含大量细胞质; C: 距根尖10 mm处横切面, 皮层呈明显的辐射状排列, 细胞之间形成较大的方形间隙, 皮层细胞在一定程度上发生内陷; D: 距根尖30 mm处横切面, 相邻的皮层细胞(切向)分离, 细胞崩溃, 径向胞壁叠合在一起, 形成大量通气空腔 Bar=0.05 mm

Figure 1 Morphological structure of rice roots and the formation of aerenchyma

A: Schematic diagram of longitudinal sections, the cortical cells are arranged in rows; B-D: Light microscope photography showing transverse sections of rice roots at different distance behind the root apex. B: Transverse section near the root apex, the cortical cells are relatively round and occupied with dense cytoplasm; C: Transverse section at 10 mm behind the root apex. The cortical cells are observably arranged in radial files with quadrangle lacunae between cells in adjacent files, and cells appear somewhat concave in the cortex; D: Transverse section at 30 mm behind the root apex. The cortical cells lose contact with neighboring (tangential) cells and collapse, and then the radial walls from the collapsing cells aggregate together, leaving a large gas-filled space between them. Well-developed aerenchyma are examined in the root cortex of rice. Bar=0.05 mm

通气组织的形成。Eshel 等(1996)和樊明寿等(2005)已证实, 根内溶生性通气组织的形成与植物适应低磷胁迫有关。另外, 不同的氮形态和介质 pH 值对水稻根皮层通气组织形成的影响也明显不同, 并且存在基因型差异(封克等, 2006; 司江英等, 2006)。除上述因素以外, 在氧充足的高温条件下, 由于植物呼吸消耗氧气速率急剧上升, 也会导致体内氧缺乏, 促进通气组织形成(Ober and Sharp, 1996)。

4.2 内源乙烯

通气组织的形成受乙烯调节(Schwartz et al., 1994)。大量实验证明, 乙烯是通气组织形成过程中的信号物质, 其浓度变化引起级联反应, 诱导细胞死亡(Drew et al., 1981)。厌氧胁迫 1-3 小时即可引起乙烯合成的增加(Lorbiecke and Sauter, 1999), 由于根皮层到中柱部位构成低氧到厌氧的微环境, ACC 合酶(ACC synthase, ACS)在中柱内表达水平提高, 促使 S-腺苷蛋氨酸(S-adenosyl methionine, SAM)转化为氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)(陈涛和张劲松, 2006), ACC 扩散至皮层完成乙烯的生物合成。

即使在根系氧浓度正常的条件下, 低浓度乙烯同样可诱导感受氧缺乏细胞的死亡。乙烯抑制因子, 如银离子、氨基乙氧基乙烯基甘氨酸(aminoethoxy vinyl glycine, AVG)和氨基氧乙酸(aminoxyacetic acid, AOA)等都能够明显抑制通气组织的形成(Drew et al., 2000)。就耐涝水稻而言, 有学者提出乙烯含量增加导致体内 *Sub1A* 基因编码的蛋白转录因子的积累, 可以抑制糖分解代谢和细胞伸展相关基因的表达(Fukao et al., 2006; Xu et al., 2006)。但乙烯如何与受体蛋白(ethylene response factor, ERF)结合并在细胞间传递, 进而影响基因表达, 还有待进一步研究。当然乙烯与生长素、赤霉素、茉莉酸和水杨酸等途径存在着广泛的交叉反应, 很可能共同参与通气组织发生, 如生长素能促进细胞伸长, 加速通气组织的发展(李玉昌等, 1998); 茉莉酸能快速诱导 ERF1 的表达(安丰英和郭红卫, 2006), 并参与通气组织裂缝的退化(Anders et al., 2000)。

4.3 Ca^{2+} 及其它物质

通气组织形成过程需要 Ca^{2+} 的参与。He 等(1996)证实细胞内钙流(calcium fluxes)或 Ca^{2+} 可激活厌氧基因表达, 在调节乙烯生物合成与信号转导过程中发挥关键性作用。张宗申等(2001)以辣椒(*Capsicum annuum*)叶片为材料, 采用焦锑酸钾沉淀法揭示 Ca^{2+} 分布的时空变化与导管分子细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)过程启动的关系, 从而为胞内 Ca^{2+} 水平的提高可加速细胞 PCD 提供有力的证据。魏和平等(2006)采用同样的方法发现淹涝胁迫条件下根皮层细胞也一直保持着 Ca^{2+} 分布较多的状态, 可以认为这是根皮层细胞死亡的早期症状。除此之外, 一些干扰和阻碍信号转导的试剂包括 CaM(calmodulin)拮抗剂、 Ca^{2+} 络合物 EGTA(ethylene glycol-bis (2-aminoethylether)-N, N, N', N'-tetraacetic acid)和铷红可以抑制通气组织的形成, 相反提高胞质内 Ca^{2+} 水平的化学试剂(如咖啡因)对通气组织的形成起到促进作用(Drew et al., 2000)。

另外, 淹水初期在皮层细胞解体之前植物根皮层细胞内 NO 逐渐积累(Dordas et al., 2003), 因而推测 NO 很可能是通气组织形成的又一重要调节因子, 但目前还无法对 NO 作出精确定位。

5 相关酶参与通气组织的形成

5.1 纤维素酶

纤维素酶(β -1, 4-转葡聚糖酶)是一种与细胞死亡紧密联系的酶, 细胞死亡的促进因子(如乙烯、 Ca^{2+} 和 GA)增加了纤维素酶的活性, 而细胞死亡抑制剂则降低其活性。魏和平等(2006)通过超微化学定位, 也证实玉米根皮层细胞衰亡过程中存在纤维素酶的特异合成及活性逐渐增强, 且合成过程主要发生在皮层细胞出现明显解体迹象之前。Kawase(1981)用外源乙烯喷施向日葵(*Helianthus annuus*), 发现即使在氧充足条件下向日葵茎秆内也有通气组织发生, 说明细胞的解体死亡不仅是缺氧所诱导的乙烯生物合成的结果, 而且是外源乙烯刺激纤维素酶活性提高的结果。如果皮层细胞一开始不发生退化, 细胞死亡似乎是不会发生的。因而纤维素酶

活性的增加构成了细胞发生解体反应的一部分,并在整个过程中发挥了重要作用。

5.2 木葡聚糖转葡萄糖苷酶

另一个与通气组织形成相关的酶是木葡聚糖转葡萄糖苷酶(xyloglucan endotransglycosylase, XET),它是一种细胞壁代谢关键酶,与细胞壁疏松有关。现已克隆出由洪涝条件诱导的XET基因,该基因的表达能促进胞壁解离和通气组织的形成(Saab and Sachs, 1996)。对于湿生植物根中XET基因表达与通气组织形成的关系亟待证明,目前已证实XET在芝麻(*Sesamum indicum* L.)和小麦根中受厌氧诱导表达,与根中内源乙烯增生以及通气组织形成具有同步性(王文泉等, 2004)。

6 通气组织形成与PCD过程

PCD是生物体内一种主动的、为了自身发育及抵抗不良环境而按照一定程序结束生命的过程。关于通气组织形成过程与PCD的关系曾有一些报道,但对这一过程的发生机理尚不明确。

He等(1996)发现在缺氧条件下通气组织的形成过程中有信号转导反应,且该过程是一个主动过程,推测与PCD有关。根皮层细胞在退化早期可被中性红染色,并渗入伊文思蓝(Evans blue,与活细胞质膜相斥的一种染料)(Kawai et al., 1998),说明细胞酸化是后来细胞解体的较早标志,这意味着液泡膜势必发生一定的损伤,所释放出的酸性内含物破坏了质膜的完整性。王高鸿等(2000)利用特异的PCD检测试剂盒,首次为乙烯诱导玉米根皮层通气组织形成过程中有PCD的发生提供了直接证据。通过电镜观察,发现淹水玉米根皮层细胞表现出高度液泡化,核内染色质凝聚并边缘化,液泡膜破裂并产生大型膜泡(Schussler and Longstreth, 1996; Arunika et al., 2001)。这与典型的PCD细胞学特征相符,由此推断PCD很可能是溶生性通气组织形成的真正机理。

从分子水平上看,DNA-Ladder是凋亡细胞群典型的DNA电泳图谱,与正常细胞或坏死细胞的DNA电泳图

谱显著不同。关于根皮层薄壁细胞死亡时DNA降解的信息至今未有确切的报道,因为皮层细胞死亡并不是同步发生的,降解过程通常发生在大量的正常细胞中,且干扰因素太多,无法去除根冠、侧根和中柱,所以植物根部的DNA-Ladder电泳区带不能为PCD参与通气组织形成提供充分的证据。现有采用脱氧核糖核苷酸末端转移酶介导的缺口末端标记法(terminal-deoxynucleotidyl transferase mediated nick and labeling, TUNEL)反应标记出DNA的3'-OH末端,这种方法已用于证实根冠(Wang et al., 1996; Xiong et al., 2006)和胚芽鞘细胞(Kawai and Uchimiya, 2000)的衰老死亡过程,但用此法检测根皮层细胞死亡的尝试尚未见报道。

7 结语

植物能否在湿地或淹水环境中生长,很大程度上取决于植物是否具有健全发达的通气系统。通气组织的发生是旱生植物根系在缺氧条件下的主动适应机制,是湿生植物适应水环境的基础。通气组织的发育受基因控制,且与品种的抗涝性密切相关(顿新鹏和朱旭彤, 2000),也受环境条件的影响。因而“旺根壮苗”是耐涝栽培技术的关键,通气组织形成机制的研究对指导农作物生产,尤其在耐渍性改良方面有特别重要的意义。

一些植株未遭受淹涝其根部也有大的空腔出现,说明缺氧并非是促发通气组织形成的主因,其发育过程更多是内在因素作用的结果。通气组织形成过程中的根皮层细胞死亡机制包括:促进因子(乙烯、 Ca^{2+} 、NO、生长素和茉莉酸等)、相关的潜在酶(纤维素酶、XET、蛋白激酶等的诱导合成或活化以及乙烯在整体调节网络中的关键性中介作用。通气组织形成中线粒体的降解与淹水胁迫下氧化还原动态平衡存在一定的关联,另外在中性条件下才有活性的水解酶类必须在酸性液泡裂解之前接受水解信号,因此对于氧化还原信号的转导以及水解信号的接受过程是研究的难点。

通气组织形成过程涉及根细胞对环境信号的感受和转导、基因的转录和翻译调控(樊明寿和张福锁, 2002)、“靶细胞”响应细胞分离和胞壁降解信号以

及亚细胞、细胞和组织的结构改变。根皮层薄壁组织感受缺氧逆境后,只有部分细胞选择性的发生解体死亡,而周围的表皮、外皮层、内皮层以及中柱细胞还保持完整,并且由中柱部位分化生长出的侧根经皮层细胞也不会发生崩溃解体,说明皮层细胞的解体是一个受到严格调控的代谢过程。目前关于这一调控机理还不清楚,只有寻求特有的诱导因子和特有的PCD途径才能有所突破。

参考文献

- 安丰英,郭红卫 (2006). 乙烯信号转导的分子机制. 植物学通报23, 531-542.
- 陈涛,张劲松 (2006). 乙烯的生物合成与信号传递. 植物学通报23, 519-530.
- 顿新鹏,朱旭彤 (2000). 小麦次生根皮层通气组织产生方式对小麦耐湿性的影响. 华中农业大学学报 19, 307-309.
- 樊明寿,陈刚,孙国荣 (2005). 缺磷玉米根内通气组织的发育时间及基因型差异. 作物学报 31, 1120-1124.
- 樊明寿,张福锁 (2002). 植物通气组织的形成过程和生理生态学意义. 植物生理学通讯 38, 615-618.
- 封克,司江英,汪晓丽,盛海君 (2006). 不同水分条件下水稻根解剖结构的比较分析. 植物营养与肥料学报 12, 346-351.
- 李玉昌,李阳生,李绍清 (1998). 淹涝胁迫对水稻生长发育危害与耐淹性机理研究的进展. 中国水稻科学 12 (增刊), 70-76.
- 利容千,王建波 (2002). 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社. pp. 72-73.
- 司江英,汪晓丽,封克 (2006). 介质pH与氮形态对不同水稻基因型根部通气组织形成的影响. 植物营养与肥料学报12, 195-200.
- 王高鸿,王辉,黄久常 (2000). 乙烯利诱导玉米根皮层通气组织的形成与程序化细胞死亡的关系. 华中师范大学学报(自然科学版) 34, 463-467.
- 王文泉,郑永战,梅鸿猷 (2004). 厌氧诱导木葡聚糖转葡萄糖苷酶(XET)基因在芝麻和小麦根中的表达. 农业生物技术学报 12, 258-263.
- 魏和平,利容千,王建波,吴甘霖,吴彦 (2006). 受淹玉米根内通气组织形成时纤维素酶活性超微细胞化学定位. 作物学报 32, 84-87.
- 辛华,曹玉芳,辛洪婵 (2002). 山东滨海盐生植物根结构及通气组织的比较研究. 植物学通报 19, 98-102.
- 张宗申,利容千,王建波 (2001). 导管分子程序化死亡过程中Ca²⁺的时空变化. 科学通报 46, 1098-1100.
- Anders PM, Lee PY, Biesgen C (2000). The Arabidopsis *DE-LAYED DEHISCENCE1* gene encodes an enzyme in the jasmonic acid synthesis pathway. *Plant Cell* 12, 1041-1061.
- Armstrong W, Cousins D, Armstrong J, Turner DW, Beckett PM (2000). Oxygen distribution in wetland plant roots and permeability barriers to gas-exchange with the rhizosphere: a microelectrode and modeling study with phragmites australis. *Ann Bot* 86, 687-703.
- Arunika HL, Gunawardena AN, Pearce DM, Jackson MB, Hawes CR, Evans DE (2001). Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize. *Planta* 212, 205-214.
- Das DK, Jat RL (1977). Influence of three soil water regimes on root porosity and growth of four rice varieties. *Agron J* 69, 197-210.
- Dordas C, Rivoal J, Hill RD (2003). Plant haemoglobins, nitric oxide and hypoxic stress. *Ann Bot* 91, 173-178.
- Drew MC, He C, Morgan PW (2000). Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci* 5, 123-127.
- Drew MC, Jackson MB, Giffard SC (1981). Inhibition by silver ions of gas-space(aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to exogenous ethylene or to oxygen deficiency. *Planta* 153, 217-224.
- Eshe I A, Nielsen KL, Lynch JP (1996). Screening bean genotypes for differences in phosphorus utilization efficiency Israeli. *Plant Sci* 44, 225-229.
- Fukao T, Xu KN, Ronald PC, Bailey-Serres J (2006). A variable cluster of ethylene-responsive-like factors regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell* 18, 2021-2034.
- He CJ, Morgan PW, Drew MC (1996). Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiol* 112, 463-472.
- Kawai M, Samarajeeva PK, Barrero RA, Nishiguchi M, Uchimiya H (1998). Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. *Planta* 204, 277-287.
- Kawai M, Uchimiya H (2000). Coleoptile senescence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot* 86, 405-414.
- Kawase M (1981). Effect of ethylene on aerenchyma development. *Am J Bot* 68, 651-658.
- Lorbiecke R, Sauter M (1999). Adventitious root growth and cell-cycle induction in deepwater rice. *Plant Physiol* 119, 21-29.

- Ober ES, Sharp RE** (1996). A microsensor for direct measurement of O_2 partial pressure within plant tissues. *J Exp Bot* **47**, 447-454.
- Saab IN, Sachs MM** (1996). A flooding-induced xyloglucan endotransglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiol* **112**, 385-391.
- Schussler EE, Longstreth DJ** (1996). Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separations in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia*. *Am J Bot* **83**, 1266-1271.
- Schwartz BW, Yeung EC, Meinke DW** (1994). Disruption of morphogenesis and transformation of the suspensor in abnormal suspensor mutants of *Arabidopsis*. *Development* **120**, 3235-3245.
- Wang H, Li J, Bostock RM, Gilchrist DG** (1996). Apoptosis: a functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development. *Plant Cell* **8**, 375-391.
- Xiong HY, Li YS, Li LJ** (2006). A unique form of cell death occurring in meristematic root tips of completely submerged maize seedlings. *Plant Sci* **171**, 624-631.
- Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail AM, Bailey-Serres J, Ronald PC, Mackill DJ** (2006). *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature* **442**, 705-708.

Research Progress on Aerenchyma Formation in Plant Roots

Yu Kong, Zhong Wang*, Yunjie Gu, Yuexia Wang

College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract Plants living in wetlands or waterlogged environments usually have well-developed aerenchyma. This paper reviews the research in the field, especially morphology and molecular biology, to illustrate the formation of aerenchyma, its physiological functions, inducing factors and enzymes involved in the process. In short, programmed cell death (PCD) is shown to be the mechanism involved in lysigenous aerenchyma formation by the phytohormone ethylene. Ethylene has a crucial role by activating signal transduction in the whole network.

Key words aerenchyma, ethylene, programmed cell death, root

Kong Y, Wang Z, Gu YJ, Wang YX (2008). Research progress on aerenchyma formation in plant roots. *Chin Bull Bot* **25**, 248-253.

* Author for correspondence. E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)