

汝 艳,张 男,袁之茜,等. 低氮条件下生长素调控水稻根系构型的生理与分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2026,54(11):32-38.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.11.005

低氮条件下生长素调控水稻根系构型的生理与分子机制研究进展

汝 艳,张 男,袁之茜,孟庆好,孙茹梦,张 璞,张 耗

(扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009)

摘要:氮素是影响水稻生长发育的核心营养元素,其有效性对根系构型和氮素利用效率具有决定性作用。本文系统探讨了低氮条件下生长素对水稻根系构型的调控机制,概述了氮素对水稻根系生长的影响,包括低氮对根系形态和生理变化的作用;详细讨论了生长素在水稻根系发育中的作用,涵盖生长素的合成与代谢、运输机制以及信号转导途径;还分析了生长素合成与运输的调控、生长素与氮素信号的互作,以及生长素与其他激素的协同作用;总结了当前研究进展,并提出了未来研究方向,旨在为培育氮高效水稻品种提供理论支持和科学指导。

关键词:氮素;生长素;水稻;根系生长;根系构型;信号转导;调控机制;研究进展

中图分类号:S511.04 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)11-0032-06

氮素作为植物生长发育的核心营养元素,其吸收、同化与再分配过程深刻影响着水稻的产量形成与抗逆能力。作为构成蛋白质、核酸及光合系统的关键组分,氮素参与能量代谢、酶活调控及信号转导等生理过程。全球约 40% 水稻产区面临土壤氮素不足问题,导致减产 15% ~ 30%,解析水稻氮素响应机制对粮食安全至关重要^[1]。水稻根系作为感知土壤氮素异质性的“前端哨兵”,其构型可塑性(包括主根伸长、侧根增生、根毛密度提升等表型重塑)是作物适应氮素波动环境的关键策略^[2]。然而,土壤氮素有效性呈现显著的时空异质性:当土壤有效氮浓度低于临界阈值(0.1%)时,水稻遭遇低氮胁迫(low-nitrogen stress),表现为净光合速率下降、根系活力衰退及生物量积累受阻;而在适度低氮条件(moderate low-nitrogen condition)下(0.1% ~ 0.15%),水稻则启动“觅氮(nitrogen foraging)”程序,通过增加侧根密度和延长根毛等表型重塑提升氮素捕获效率^[3]。这种“胁迫”与“适应性响应”的二元性,说明水稻氮素感知与根系重塑机制的复杂性,也成为当前植物营养生物研究的焦点。根系

构型可塑性受多重激素信号网络调控,其中生长素(Auxin/IAA)因其对细胞分裂、伸长与分化的核心调控作用而备受关注^[4]。生长素驱动根系构型调整,使水稻能够精准响应土壤氮素梯度变化;在低氮胁迫下优先维持主根延伸以拓展养分搜索范围,而在适度低氮条件下则通过侧根增生提升氮素吸收表面积。因此,本文深入阐明低氮条件下生长素合成、运输及信号转导在水稻根系发育中的调控机制,提出当前研究的局限性与未来研究方向,为作物氮素高效利用提供理论依据,将有助力农业生产的绿色可持续发展。

1 低氮对水稻根系生长的影响

1.1 根系形态

水稻根系是吸收氮素的关键器官,其形态特征直接影响氮素利用效率。氮素的多少直接影响根系的生长、结构建成及其在土壤中的分布模式^[5]。适度低氮(0.1% ~ 0.15%)可诱导觅氮机制,使水稻根系优化氮素吸收策略。水稻根系在这个过程中出现根毛增生现象,提高土壤中氮素的吸收能力。同时,侧根增殖增加根系的氮素吸收面积;根系趋向高氮区,增强对局部氮源的利用^[6]。但当水稻遭遇低氮胁迫时,植株生长受阻,主根和侧根的生长均受到抑制,根系活力明显下降^[7]。这一变化与水稻根系碳分配模式的调整有关,适度低氮环境下,更多碳水化合物被分配至根部,以支持根系的伸长和生长^[8]。氮低效利用品种在低氮环境下的

收稿日期:2025-05-11

基金项目:国家自然科学基金(编号:32071944,32272197);江苏高校优势学科建设工程资助项目(编号:PAPD)。

作者简介:汝 艳(2001—),女,安徽亳州人,硕士研究生,主要从事水稻栽培生理研究。E-mail:15962274128@163.com。

通信作者:张 耗,博士,教授,主要从事水稻高产生理与栽培管理研究。E-mail:haozhang@yzu.edu.cn。

根系表面积相对较小,根毛密度增加幅度较小,表明其对氮素缺乏的响应能力较弱,这可能限制其氮素吸收能力,导致生长受限^[9]。

1.2 根系生理

低氮胁迫显著影响水稻根系的生理代谢。其中,氮代谢相关酶活性的变化是根系适应低氮环境的重要机制。研究表明,不同水稻基因型在低氮条件下对氮素的吸收与代谢存在差异,氮高效基因型通常展现出更强的根系氮素吸收能力及更高的代谢活性^[9]。在氮同化过程中,关键酶如硝酸还原酶(NR)、亚硝酸还原酶(NiR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)及谷氨酸脱氢酶(GDH)受低氮环境调控^[10]。其中,NR活性受环境因素影响呈下降趋势,与适度低氮条件相比低氮胁迫下NR活性下降得更多;而GDH活性通常上调,以增强氨基酸的合成和氮素的再利用效率;此外SOD、POD活性及MDA含量随着低氮胁迫愈发严重提升的幅度愈大^[11]。低氮胁迫不仅影响生长素的合成和代谢,还改变其空间分布,使其在根系中的运输模式发生改变。研究表明,适度低氮条件下,生长素的分布模式发生调整,使根部生长素浓度在主根和侧根发生区富集,有助于根系扩展;而低氮胁迫下,生长素极性运输受阻,导致根系生长素分布不均,影响正常发育^[12]。这种动态调控机制不仅优化了水稻根系的构型,也增强了水稻在低氮环境下的适应能力。

2 生长素在水稻根系发育中的作用

2.1 生长素的合成与代谢

生长素(IAA)是植物生长发育的核心激素之一,在促进根系构型塑性调控中起关键作用。IAA不仅通过促进主根伸长和侧根发生来优化水稻的氮素吸收能力,还能够不同的氮素供应环境下调节根系生长模式。IAA的作用依赖于其在植物体内的动态平衡,即合成、运输和信号转导,这些过程共同决定了根系的生长模式和对外界环境的适应性。其合成以色氨酸(trp)为前体,并经历2个主要催化步骤:首先,氨基转移酶(TAA)家族将色氨酸转化为吲哚-3-丙酮酸(IPA);随后,IPA在黄素单加氧酶(YUCCA)家族的催化作用下被氧化生成IAA^[13]。其中,YUCCA基因家族编码的黄素单加氧酶被认为是IAA生物合成的限速因子,在IAA生成及空间分布调控中发挥关键作用^[14]。在水稻基因组

中,共鉴定出14个YUCCA同源基因(*OsYUCCA1*~*OsYUCCA14*),其成员在根系发育中的功能有所不同。其中,*OsYUCCA1*、*OsYUCCA6*等基因在根系发育中发挥重要作用。IAA在水稻根系发育过程中发挥核心调控作用,特别是在细胞命运决定和侧根起始方面。在侧根发育过程中,IAA在母根特定细胞区域局部积累,并通过极性运输形成高浓度梯度,从而诱导侧根始发细胞的分裂和分化^[15]。

2.2 生长素的运输机制

生长素的极性运输是其区别于其他植物激素的关键特性,该过程依赖于生长素输入和输出载体在细胞膜上的非对称分布,从而形成IAA浓度梯度,实现生长素的定向运输^[16]。生长素的跨细胞运输主要由AUX1/LAX家族、PIN家族以及ABCB/PGP家族介导。其中,AUX1/LAX介导IAA进入细胞,PIN负责IAA外排,而ABCB/PGP兼具输入和输出功能^[17]。AUX1/LAX作为生长素输入载体,通过逆浓度梯度促进IAA进入细胞,防止生长素扩散至邻近细胞,以维持组织内适宜的IAA浓度^[18]。研究发现,*OsAUX1*在根尖和侧根原基中高表达,其突变会导致侧根数减少、根系生长受阻。相较于AUX1/LAX家族,PIN家族则通过跨膜蛋白的极性定位调控生长素的定向输出。不同PIN成员在根系不同部位的表达模式,决定了生长素的空间分布及其在根组织中的流动方式。在水稻根系中,*OsPIN1b*在主根尖极性定位,负责生长素向根部输送,促进主根生长;*OsPIN2*在根部伸长区富集,调控生长素的横向运输,从而影响侧根发育^[19]。生长素的极性运输在水稻根系构型塑造中具有重要影响。IAA主要沿着形态学上端向下运输,从而调控根系生长模式。这一过程不仅影响主根伸长,还对侧根的起始和发育至关重要。当生长素的运输途径受到干扰时,根系构型发生显著改变,导致侧根数量减少或根系生长异常^[20]。

2.3 生长素信号转导途径

生长素信号转导影响细胞分裂、分化及根的形态建成。该信号通路主要涉及生长素受体TIR1/AFB、转录抑制因子Aux/IAA及生长素响应因子ARF,三者相互作用,精确调控生长素下游基因的表达。生长素受体TIR1/AFB家族属于F-box蛋白家族,是泛素-蛋白酶体途径的核心组分之一^[21]。在生长素浓度较低的情况下,Aux/IAA蛋白可与ARF形成异源二聚体,从而抑制ARF介导的转录。

当生长素水平升高时, IAA 可以促进 TIR1/AFB 受体与 Aux/IAA 的结合, 使其被 SCF 复合体介导的泛素化系统降解, 进而释放 ARF, 使其结合到生长素响应基因启动子的 AuxRE (TGTCTC 序列) 上, 从而启动或抑制下游基因的表达^[22]。TIR1 作为 SCF 复合体的重要组成部分, 其 C 端富含亮氨酸重复序列 (LRRs), 能够介导 Aux/IAA 蛋白的特异性识别。ARF 是生长素信号通路中的关键转录因子, 能够特异性结合 AuxRE 元件, 调控生长素响应基因的表达^[22]。

3 低氮条件下生长素对水稻根系构型的调控机制

3.1 生长素合成与运输的调控

在低氮条件下, 水稻通过调节根系构型以增强对土壤中有限氮素的获取能力, 而生长素作为根系发育的重要激素, 其合成和运输过程在氮胁迫响应中发挥关键作用。研究表明, 适度低氮通过激活 TAA1 - TAR2 途径提升 IPA 的生物合成水平, 再经过 YUCCA 家族 (如 *OsYUCCA1*、*OsYUCCA4*、*OsYUCCA6* 等) 氧化酶催化生成 IAA, 促进主根延伸及侧根发育。而在低氮胁迫下, YUCCA 类基因的表达通常受到抑制, 导致 IAA 合成减少, 使根系生长能力下降, 表现为主根变短、侧根数目减少^[23]。生长素的极性运输同样受氮素水平的显著调控。氮素有效性通过调控转运蛋白的时空表达模式重塑生长素空间分布。生长素响应基因如 *OsLAX1* 和 *OsPIN2* 被发现对低氮条件高度敏感, 影响其表达水平和功能可能是水稻根系对低氮感知与应答的关键调控点^[24]。低氮条件下, PIN 类生长素外排载体 (如 *OsPIN1a*、*OsPIN1b*、*OsPIN2*、*OsPIN5a*、*OsPIN9*) 的表达整体下调, 尤其在主根和侧根分生区中表达显著降低, 从而削弱了 IAA 在根尖的极性分布, 导致生长素在根部的富集能力下降, 抑制根尖细胞的分裂与分化^[25]。在适度低氮时, *OsPIN1b* 在维管束区域高表达, 有助于主根向深层土壤生长以探寻氮源; 但在低氮胁迫下, 其表达下降, 导致主根生长受限^[26]。适度低氮增强 *OsPIN1/OsAUX1* 的表达, 而低氮胁迫则可能降低生长素的运输效率, 抑制根系发育。除转录水平调控外, 磷酸化修饰可动态调节 PIN 蛋白的膜定位极性, 例如蛋白激酶 PID 介导的磷酸化状态改变影响 PIN1 的运输方向, 这为解释氮信号调控生长素极性运输提供了新视角。此外, *OsAUX1* 等生长素内流载体也受到调控, 低氮可上调其表达,

以维持 IAA 吸收和运输^[27]。AUX/LAX 与 PIN 家族的功能耦合机制在低氮条件下显著增强, 二者在维管组织与根尖分生区的协同表达维持了生长素运输通量的稳定性^[28]。低氮胁迫下, *OsARF* 类基因如 *OsARF12* 和 *OsARF16* 在根部表达上调, 这些因子作为生长素信号通路中的关键转录调控子, 直接参与根的细胞分裂与分化过程^[29]。

3.2 生长素与氮素信号的互作

形态和浓度氮素不仅是营养来源, 还参与调控根系生长信号网络。植物对硝酸盐 (NO_3^-) 和铵盐 (NH_4^+) 的吸收利用与生长素空间分布存在密切关系, 这种化学信号 - 激素信号的耦合机制是根系可塑性调控的核心环节。研究发现, NO_3^- 在浓度极微量条件下可能是主要作为一种信号物质来刺激根系生长的, 但是当浓度较高时, NO_3^- 作为营养物质的作用远远大于信号功能, 从而高浓度的 NO_3^- 抑制根系生长^[30]。研究表明, *AtNRT1.1* 作为双功能蛋白, 不仅介导硝酸盐的吸收转运, 还通过其生长素运输活性 (auxin transport activity) 调控生长素极性运输的动态平衡^[31]。在富硝酸盐环境中, *AtNRT1.1* 通过磷酸化修饰增强其生长素外排活性, 促进根尖生长素向中柱组织迁移, 从而维持主根伸长生长; 在水稻中, *OsNRT1.1b* 与该过程功能类似, 在适度低氮条件下, 其转运活性受到抑制, 导致根尖生长素局部积累, 进而激活侧根原基形成^[32]。这种氮素浓度依赖的功能转换机制, 体现了植物通过整合养分信号与激素分布从而实现资源捕获效率最大化的适应性策略。相对而言, NH_4^+ 对根系构型的影响更为复杂。研究表明, 高浓度 NH_4^+ 可抑制 *PIN1* 和 *AUX1* 的转录活性, 干扰 IAA 从根尖到根基部的极性运输, 进而阻碍细胞分裂与侧根发育。同时, NH_4^+ 诱导的 ROS 积累可使 PIN2 蛋白氧化, 改变其膜稳定性, 最终造成侧根发育缺陷^[33]。低浓度 NH_4^+ 可能激活乙烯信号通路, 促进 *OsYUCCA* 介导的局部生长素合成, 增强侧根发生^[34]。低浓度硝酸盐可通过诱导生长素合成相关基因如 *OsTAR2* 和 *OsYUCCA1* 的表达, 促进侧根发育, 而铵盐则可能抑制生长素的极性运输, 从而抑制主根生长, 导致根系更加侧根化^[35]。

在低氮条件下, miRNA 与生长素信号通路之间的互作在水稻根系构型的调控中发挥重要作用。有研究发现, miR393 是氮素信号响应过程中最为关键的 miRNA 之一, 其在适度低氮环境下表达上调,

并通过靶向降解生长素受体 TIR1/AFB 家族成员,影响生长素信号的感知和传导^[36]。当 miR393 在适度低氮条件下表达增强时,TIR1/AFB 的翻译受到抑制,导致 Aux/IAA 蛋白降解减少,进而降低 ARF 介导的生长素应答^[37]。这一机制表明,miR393 通过调控生长素受体 TIR1/AFB 的表达,在适度低氮条件下对根系生长进行负调控。此外,miR167 也在低氮条件下介导生长素信号的调控。研究发现,miR167 通过靶向 ARF8 影响根系对氮素供应的响应,从而调节侧根的形成^[38]。

3.3 生长素与其他激素的协同作用

植物激素互作网络通过多层调控机制协调根系发育可塑性,其中生长素与油菜素内酯(BR)、脱落酸(ABA)的交叉作用尤为关键。在低氮环境下,水稻根系通过调整激素平衡响应胁迫,这种调节不仅限于生长素,也涉及油菜素内酯、脱落酸、独脚金内酯等多种植物激素。研究表明,IAA 可上调 BR 生物合成关键酶基因如 *DWF4* 和 *CPD* 的表达水平,进而增强 BR 的合成能力^[39]。同时,适度低氮增强 BR 信号能够促进 PIN 家族蛋白的定位调整,增强 IAA 的极性运输。BR 与生长素相互作用还能促进侧根的发育^[40]。ABA 与 IAA 的互作同样发挥着重要作用。ABA 在低氮胁迫下上调,并抑制 PIN1、PIN2 表达,降低生长素极性运输。ABA 信号可能通过拮抗 IAA 途径,限制根系生长。低氮会诱导生长素在根尖的积累,同时抑制细胞分裂素的合成与运输,从而增强根尖生长的方向性和分枝性^[41]。ABA 通过 *OsYUC8* 介导的 IAA 生物合成增强抑制初生根伸长,该过程依赖于 *OsSAPK10* ~ *OsABIL2* 信号级联对分生区细胞增殖的抑制作用^[42]。分子机制研究表明,ABI4 通过直接结合 PIN1 启动子抑制其表达,而 ABI3 则通过 B3 结构域与 ARF 蛋白互作调控生长素信号输出^[41]。这种调控网络的生物学效应在突变体系统中得到验证:*AUX1/PIN2* 双突变体表现出 ABA 敏感性降低,而 *ARF2* 突变体则增强 ABA 对根伸长的抑制,证实生长素转运与信号通路的完整性是 ABA 发挥功能的前提。2 种激素的互作存在时空特异性。此外,低氮还可能通过增强 ABA 信号,提高根的耐旱性和氧化胁迫应答能力,从而间接维持根系结构稳定。独脚金内酯(strigolactones, SL)是一类由类胡萝卜素衍生的倍半萜内酯类植物激素,在调控植物生长发育及环境适应性方面发挥重要作用。近年来研究表明,SL 在根系构型塑造方

面具有显著影响,促进初生根和根毛的伸长,同时抑制侧根和不定根的发生^[43]。在适度低氮下,水稻中的 SL 合成显著增强,其关键合成基因 *D10*、*D17* 和 *D27* 的表达水平上调,从而增强对生长素极性运输的调控,促进水稻侧根和冠根的发育。施用 SL 类似物 GR24 可恢复野生型及 *d10* 和 *d27* 突变体的种子根长度及侧根密度,但对 *d3* 突变体无效,表明 SL 依赖 *D3* 介导的信号传导途径来调控水稻根系的低氮适应性^[44]。在低氮胁迫条件下,水稻根系塑性调控不仅依赖于生长素信号,还与 SL 密切互作,协同调节根系构型以提高氮素获取效率。SL 在低氮胁迫下上调,可能抑制侧根形成。SL 通过与生长素信号互作,限制 IAA 在侧根原基的富集,从而抑制侧根发育^[45]。与此同时,生长素能够正调控 SLs 合成基因表达,形成一种双向反馈机制,这在低氮信号诱导下更加显著。综上所述,低氮条件下生长素调控水稻根系构型的生理与分子机制如图 1 所示。

4 研究进展与展望

近年来,植物在低氮条件下的生长素调控机制研究取得了重要进展,揭示了生长素在根系形态建成和氮素利用效率优化中的关键作用。研究表明,低氮胁迫可通过调控生长素的合成、极性运输和信号转导,促进根系对氮素的吸收能力,从而适应氮素缺乏的环境^[46]。适度低氮条件下,*TAA1* 和 *YUC* 家族基因表达上调,促进 IAA 的合成,提高根系生长能力。与此同时,生长素运输系统也受到调节,适度低氮可上调 PIN 和 *AUX1/LAX* 等转运蛋白的表达,优化 IAA 在根系中的分布,从而增强侧根发生和主根伸长能力。越来越多研究尝试通过调控生长素相关基因的表达来提升水稻在低氮环境下的表现。例如,过表达 *OsYUCCA1* 基因可显著提高 IAA 积累水平,促进主根延伸和侧根形成,使水稻在低氮胁迫下仍表现出较高的氮素吸收能力和生物量积累^[47]。此外,利用 CRISPR/Cas9 系统 Z 敲除 *OsPIN5c* 基因可增强侧根发育并提高氮素利用效率,田间表现为更高的产量和更强的低氮适应能力^[48]。这些结果表明,基于生长素合成与运输路径的遗传调控在低氮耐性育种中具有重要潜力。尽管在此方面已经取得了重要进展,但仍存在诸多局限性。其中,关键基因的功能解析尚不完善,限制了我们生长素信号在氮素适应性调控中的全面理解。一方面,在低氮条件下 *TAA1*、*TAR2* 和 *YUC* 等

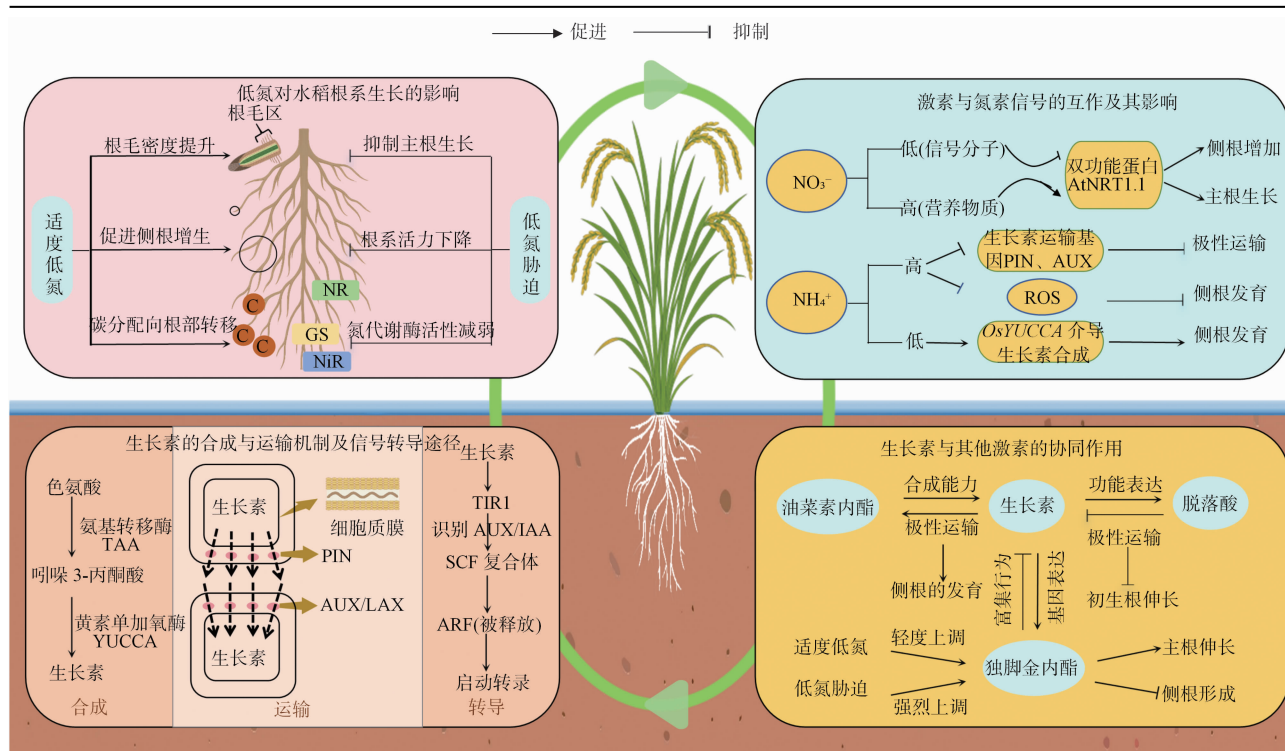


图1 低氮条件下生长素调控水稻根系构型的生理与分子机制

合成基因,以及 *AUX1/LAX*、*PIN* 和 *ABCB* 等生长素运输基因的表达调控机制仍不清晰。另一方面,生长素信号转导途径的复杂性增加了研究难度。尽管 *TIR1/AFB - Aux/IAA - ARF* 途径在水稻氮响应中的作用已被报道,但 *Aux/IAA* 家族成员的功能存在冗余,使单基因突变体的表型可能并不能完全揭示其生物学功能。此外,生长素信号如何与氮素传感器以及其他激素协调调控根系发育,仍缺乏系统性的研究。

随着高通量测序、代谢组学和蛋白质组学技术的发展,整合转录组、蛋白组、代谢组的多组学研究有助于全面解析低氮条件下生长素信号的动态变化及其下游响应网络。例如,利用单细胞转录组技术可精确解析根系不同细胞类型中生长素相关基因的表达模式,而蛋白互作组学可揭示 *ARF*、*Aux/IAA* 等信号因子之间的互作网络。在自然环境中,氮素供应变化通常伴随其他环境胁迫(如干旱、盐胁迫)的影响。因此,未来研究应关注生长素与其他环境信号的整合机制,特别是生长素与独脚金内酯、脱落酸、乙烯等信号的互作^[49]。此外,生长素与脱落酸在根系适应胁迫环境中的作用往往是相互拮抗的,因此,未来需要通过遗传学和分子生物学手段研究生长素信号如何与其他胁迫信号共同塑造水稻根系构型。氮肥施用不当不仅降低水稻产

量,还会影响农业可持续发展。因此,培育高氮利用效率水稻品种是未来研究的重要方向。已有研究表明,通过调控生长素相关基因(如 *OsPIN1*、*OsYUCCA1*)可提高水稻对低氮胁迫的适应能力。未来研究可以利用基因编辑技术(CRISPR/Cas9)精确调控生长素信号相关基因,同时结合分子设计育种策略,通过 RNA 定向进化、全基因组关联分析和基因组选择,筛选和培育氮高效水稻新品种。此外,通过合成生物学手段优化生长素合成和信号传导途径,有望提高水稻根系对氮素的高效吸收,并减少氮肥依赖,为可持续农业提供解决方案。

参考文献:

- [1] 李娜. 水稻氮效率基因型差异及其对不同水氮管理措施的影响[D]. 雅安:四川农业大学,2017,9-25.
- [2] 肖梅娟,费涵,卜韦程,等. 水稻根系形态生理应答盐胁迫与氮肥调控的生理机制研究进展[J]. 安徽农业科学,2024,52(23): 7-10.
- [3] Gruber B D, Giehl R F H, Friedel S, et al. Plasticity of the *Arabidopsis* root system under nutrient deficiencies [J]. Plant Physiology, 2013, 163(1): 161-179.
- [4] 喻梓轩,刘新勇,张健,等. 生长素调控水稻生长发育的研究进展[J]. 中国稻米,2024,30(1): 1-9, 25.
- [5] 樊剑波,沈其荣,谭炯壮,等. 不同氮效率水稻品种根系生理生态指标的差异[J]. 生态学报,2009,29(6): 3052-3058.
- [6] Giehl R F H, von Wirén N. Root nutrient foraging [J]. Plant

- Physiology, 2014, 166(2): 509–517.
- [7] 史正军, 樊小林, Klaus D, 等. 根系局部供氮对水稻根系形态的影响及其机理[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(2): 147–152.
- [8] Huang W T, Zheng Z C, Hua D, et al. Adaptive responses of carbon and nitrogen metabolisms to nitrogen – deficiency in *Citrus sinensis* seedlings[J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 370.
- [9] Biswas J C, Ladha J K, Dazzo F B. Rhizobia inoculation improves nutrient uptake and growth of lowland rice[J]. Soil Science Society of America Journal, 2000, 64(5): 1644–1650.
- [10] 罗 凤, 卢永恩, 杨 猛, 等. 氮胁迫对水稻营养生长期氮代谢及相关基因表达量的影响[J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(1): 16–22.
- [11] 张 楚, 张永清, 路之娟, 等. 低氮胁迫对不同苦荞品种苗期生长和根系生理特征的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1331–1339.
- [12] Gho Y S, Song M Y, Bae D Y, et al. Rice PIN auxin efflux carriers modulate the nitrogen response in a changing nitrogen growth environment[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 3243.
- [13] 李金涛, 杨玉娜, 柴梦梦, 等. 乙烯调控水稻根系生长素合成及运输研究[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2020, 33(3): 377–384.
- [14] Zhang Y, Mao Q, Ma R, et al. Genome – wide identification and expression analysis of the *PpYUCCA* gene family in weeping peach trees(*Prunus persica* ‘Pendula’) [J]. Horticulturae, 2022, 8(10): 878.
- [15] Du Y, Scheres B. Lateral root formation and the multiple roles of auxin[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(2): 155–167.
- [16] 俞晨良. OsAUX/LAX 家族表达模式及 *OsAUX1* 在水稻根系发育中的功能研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2015, 3–14.
- [17] 贾璐琦. 生长素输入载体编码基因 *OsAUX1* 在水稻分蘖发育中的作用机理研究[D]. 重庆: 西南大学, 2023, 10–12.
- [18] Schaller G E, Bishopp A, Kieber J J. The yin – yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development [J]. The Plant Cell, 2015, 27(1): 44–63.
- [19] 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(5697): 862–865.
- [20] Sauer M, Robert S, Kleine – Vehn J. Auxin: simply complicated [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(9): 2565–2577.
- [21] 胡应红, 李正国, 宋红丽, 等. 植物生长素受体[J]. 植物生理学通讯, 2007, 1: 168–172.
- [22] 逯佰艳. TIR1/AFB2 氧化修饰调控生长素信号转导的机制研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2023: 1–35.
- [23] Ma W, Li J, Qu B, et al. Auxin biosynthetic gene *TAR2* is involved in low nitrogen – mediated reprogramming of root architecture in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2014, 78(1): 70–79.
- [24] Anis G, Zhang Y, Xu X, et al. QTL analysis for rice seedlings under nitrogen deficiency using chromosomal segment substitution lines [J]. Pakistan Journal of Botany, 2018, 50(2): 537–544.
- [25] 孙虎威, 王文亮, 刘尚俊, 等. 低氮胁迫下水稻根系的发生及生长素的响应[J]. 土壤学报, 2014, 51(05): 1096–1102.
- [26] Friml J, Vieten A, Sauer M, et al. Efflux – dependent auxin gradients establish the apical – basal axis of *Arabidopsis* [J]. Nature, 2003, 426(6963): 147–153.
- [27] 王 超, 项 超, 曲丽君, 等. 水稻氮吸收转运利用生理机制及耐低氮遗传基础研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, 30(3): 1–9.
- [28] Carrier D J, Bakar N T A, Swarup R, et al. The binding of auxin to the *Arabidopsis* auxin influx transporter AUX1 [J]. Plant Physiology, 2008, 148(1): 529–535.
- [29] Zhao Y, Hu Y, Dai M, et al. The WUSCHEL – related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot – borne crown root development in rice[J]. The Plant Cell, 2009, 21(3): 736–748.
- [30] 王晓甜, 王 威, 陈嘉俊, 等. 植物氮磷营养的长距离信号转导[J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(6): 78–86.
- [31] 赵学强, 施卫明. 水稻根系生长对不同氮形态响应的动态变化[J]. 土壤, 2007(5): 766–771.
- [32] Bouguyon É, Brun F, Meynard D, et al. Multiple mechanisms of nitrate sensing by *Arabidopsis* nitrate transceptor NRT1. 1 [J]. Nature Plants, 2015, 1(3): 1–8.
- [33] Britto D T, Kronzucker H J. NH_4^+ toxicity in higher plants; a critical review [J]. Journal of Plant Physiology, 2002, 159(6): 567–584.
- [34] Zhang S Y, Zhu L M, Shen C B, et al. Natural allelic variation in a modulator of auxin homeostasis improves grain yield and nitrogen use efficiency in rice[J]. The Plant Cell, 2021, 33(3): 566–580.
- [35] Song X Y, Xiong Y L, Kong X Z, et al. Roles of auxin response factors in rice development and stress responses [J]. Plant, Cell & Environment, 2023, 46(4): 1075–1086.
- [36] Luo P, Di D W, Wu L, et al. MicroRNAs are involved in regulating plant development and stress response through fine – tuning of TIR1/AFB – dependent auxin signaling [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(1): 510.
- [37] Jiang J J, Zhu H J, Li N, et al. The miR393 – target module regulates plant development and responses to biotic and abiotic stresses [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(16): 9477.
- [38] Gifford M L, Dean A, Gutierrez R A, et al. Cell – specific nitrogen responses mediate developmental plasticity [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 105(2): 803–808.
- [39] 吴志勇, 顾 红, 程大伟, 等. 油菜素内酯调控植物根系发育机制研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2022, 24(2): 68–76.
- [40] 陈慧泽, 刁丽曼, 周佳佳, 等. 油菜素内酯与其他植物激素互作调控植物生长发育及胁迫响应的研究进展[J]. 植物研究, 2024, 44(6): 812–821.
- [41] Shkolnik – Inbar D, Bar – Zvi D. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2010, 22(11): 3560–3573.
- [42] 黄莹莹. 脱落酸调控水稻生长素生物合成抑制初生根生长的研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021: 2–5.

王培育, 罗维鸿, 李尊文, 等. 铁皮石斛耐光氧化性及花青素合成基因家族鉴定[J]. 江苏农业科学, 2026, 54(11): 38–47.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.11.006

铁皮石斛耐光氧化性及花青素合成基因家族鉴定

王培育¹, 罗维鸿², 李尊文¹, 颜沛沛¹, 江金兰¹, 黄裕忠³, 叶 炜¹

[1. 福建省三明市农业科学研究院/福建省(山区)作物遗传改良与创新利用重点实验室, 福建沙县 365051;

2. 福建农林大学园艺植物生物工程研究所, 福建福州 350002; 3. 福建省三明市沙县区农田建设与土肥技术推广站, 福建三明 365050]

摘要:为探究花青素在铁皮石斛抗光氧化过程中是否发挥作用, 以及光照如何通过调控花青素合成途径相关基因的表达进而影响其花青素积累。以九仙斛-5、T45-1、1-8#为研究对象, 通过高光胁迫处理, 测定反映光胁迫程度的主要指标, 包括叶绿素荧光参数、膜脂过氧化水平、活性氧积累量及抗氧化酶活性。同时, 通过比较不同石斛品种花青素的含量差异, 结合转录组测序与 qPCR 技术, 解析光照对铁皮石斛花青素合成的分子机制。结果表明, 在高光胁迫下, 3 种铁皮石斛的 PS II 最大量子产量、实际光化学量子产量 $Y(II)$ 以及光损伤指标 $Y(NO)$ 的变化趋势基本一致; 同时, 其抗氧化酶活性及超氧化物的累积趋势也基本一致, 表明高光胁迫处理已使铁皮石斛出现光抑制现象。其中, 九仙斛-5 在高光胁迫下表现出更强的抗性。进一步测定 3 个铁皮石斛种质的三大植物色素含量后发现, 九仙斛-5 中的花青素含量明显高于其他种质, 且其主要的色素物质为总花青素。转录组测序与 qPCR 验证结果表明, 大量花青素合成结构基因在九仙斛-5 中高度表达。本研究为探讨光照对铁皮石斛花青素合成的影响提供了生理及分子生物学依据, 旨在为今后铁皮石斛的抗光氧化性机制研究及抗光氧化性种质资源的开发利用提供理论参考。同时, 也为提高崖壁铁皮石斛耐光性, 降低崖壁栽培成本, 提升种苗移栽成活率打下产业基础。

关键词:铁皮石斛; 光照度; 花青素; 合成途径; 基因家族; 抗光氧化性

中图分类号:S188 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)11-0038-10

光是植物生长发育重要的环境因素之一。然而, 当植物遭受过强或过弱的光照时, 会产生光胁迫;

光胁迫可抑制植物生理代谢过程, 进而影响其农艺性状。在光合作用机制中, 光系统 II 及其反应中心对光胁迫特别敏感, 其生理生化特性均可作为光胁迫的主要指标^[1-2]。高光胁迫通常会导致活性氧(ROS)、丙二醛(MDA)等有害物质的积累, 引起抗氧化酶活性上升, 并对光合结构产生有害影响, 从而影响植物生长。

花青素属于生物类黄酮物质, 其生物合成途径是类黄酮化合物代谢途径的重要分支, 也是植物次

收稿日期: 2025-04-28

基金项目: 福建省科技计划项目(编号: 2023S0018, 2023N0047、2024N5008); 福建省省级财政林业专项资金(编号: 闽财资环指[2020]10号); 三明市科技计划项目(编号: 2023-N-6, 2023-N-19)。

作者简介: 王培育(1990—), 男, 福建晋江人, 硕士, 助理研究员, 研究方向为药用植物育种及栽培。E-mail: 404761990@qq.com。

通信作者: 叶 炜, 博士, 研究员, 研究方向为药用植物种质资源收集及育种。E-mail: clin131914@foxmail.com。

[43] 邢路, 和爽, 牛昱婷, 等. 独脚金内酯在植物应对非生物胁迫中的作用及其在药用植物中的应用展望[J]. 中草药, 2025, 23(2): 468–477.

[44] Song X G, Lu Z F, Yu H, et al. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice[J]. Cell Research, 2017, 27(9): 1128–1141.

[45] Ruyter-Spira C, Kohlen W, Charnikhova T, et al. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*: another belowground role for strigolactones? [J]. Plant Physiology, 2011, 155(2): 721–734.

[46] Kurepa J, Smalle J A. Auxin/cytokinin antagonistic control of the shoot/root growth ratio and its relevance for adaptation to drought

and nutrient deficiency stresses [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(4): 1933.

[47] Yamamoto Y, Kamiya N, Morinaka Y, et al. Auxin biosynthesis by the YUCCA genes in rice [J]. Plant physiology, 2007, 143(3): 1362–1371.

[48] Fu X Y, Chen G, Ruan X Y, et al. Overexpression of OsPIN5b alters plant architecture and impairs cold tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plants, 2025, 14(7): 1026.

[49] Parwez R, Aftab T, Gill S S, et al. Abscissic acid signaling and crosstalk with phytohormones in regulation of environmental stress responses [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 199(6): 104885.