



水稻根分泌激素调节生长速度

俞启璐, 赵江哲, 朱晓仙, 张可伟*

浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

摘要 植物激素是植物体内合成的一类重要小分子物质, 其含量可因外界条件变化而改变, 并作为信号物质调控植物生长发育和适应环境。水培所用介质体积过小会造成植物生长受限、植株矮小, 通常认为是小体积生长介质中营养成分不足所致。研究表明, 在不同体积且不含任何营养物质的纯水中培养的水稻(*Oryza sativa*)亦表现出不同的生长速度, 幼苗在小体积水中生长缓慢而在大体积水中则生长快速且健壮。用液相色谱-质谱(LC-MS)测定培养液和水稻幼苗的激素含量, 发现相比于大体积培养条件, 小体积培养液中的植物体内积累了较多的ABA、SA和JA-Ile等胁迫相关激素, 最终导致幼苗生长缓慢和生物量积累减少。结果表明植物可能通过感知根际激素浓度来预测外界水量限制, 并据此调节生长速度, 以最大限度地适应外界环境。研究结果对揭示根分泌激素的生理功能以及优化植物工厂的水培条件具有借鉴意义。

关键词 培养液体积, 植物激素, 根系分泌物, 生长发育, 水稻

俞启璐, 赵江哲, 朱晓仙, 张可伟 (2021). 水稻根分泌激素调节生长速度. 植物学报 56, 175–182.

植物激素是植物体内合成的一类重要次生代谢物质, 广泛参与植物生长发育调控, 并且可使植物感受外界环境信号进而影响其抗病和抗逆反应。例如, 当受到干旱胁迫时, 植物根部合成的脱落酸(abscisic acid, ABA)通过木质部转运至地上组织, 调控气孔关闭并影响茎秆生长, 使地上组织的生长状态适应干旱环境(Takahashi et al., 2018); 同时过量的ABA使植物根部积累大量的脯氨酸来提高渗透压进而增强根部吸水能力, 起到抵抗干旱的作用(Bhaskara et al., 2012; Bandurska et al., 2017)。酚类植物激素水杨酸(salicylic acid, SA)可以调节植物的生长发育, 并在应对生物和非生物胁迫过程中起重要作用(Vlot et al., 2009)。茉莉酸(jasmonic acid, JA)则参与植物生长发育的调控以及逆境响应和防御反应(Valenzuela et al., 2016), JA-Ile为其活性形式(Ruan et al., 2019)。以上3种植物激素通常会协同作用并负调控植物的生长发育以提高植物体对逆境的适应性(Verma et al., 2016)。而生长素(auxin)和细胞分裂素类(cytokinins, CKs)则是促进植物生长的重要物质(Luo et al., 2018; Wybouw and De Rybel, 2019), 它们在植物体内与

ABA、SA和JA等胁迫相关激素通过复杂的信号网络共同调控植物的生长发育和抗逆反应(Bielach et al., 2017; Cortleven et al., 2019; 代宇佳等, 2019)。

根系分泌物包括植物在生长时向生长介质中释放的各种有机化合物、黏胶物质、无机离子或组织细胞脱落物等, 可以通过改变植物根系周围的物理、化学或生物条件而反作用于植物自身生长(Gargallo-Garriga et al., 2018)。例如, 甘林等(2020)研究表明, 根系分泌物中含有抑制枯萎病菌(*Fusarium oxysporum*)和枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)生长成分的香蕉(*Musa nana*)品种抗病性更强, 而含有促进病菌生长物质的香蕉品种更容易感病。张奇等(2020)研究显示, 水稻(*Oryza sativa*)通过增加稻壳酮的合成量和分泌量来响应周边稗草(*Echinochloa crusgalli*)根系分泌物, 从而发挥抑制稗草生长的作用。罗晓蔓等(2019)发现草莓(*Fragaria x ananassa*)根部分泌的苯甲酸在土壤中积累后会使得连栽的草莓根部腐烂, 造成营养不良。Vives-Peris等(2017)揭示了根部分泌物中ABA、SA和JA等多种激素的次生代谢物在植物耐盐和耐热中发挥重要作用。但目前植物根系分泌激素感

收稿日期: 2020-07-26; 接受日期: 2020-12-07

基金项目: 国家自然科学基金(No.31670277, No.31470370)

* 通讯作者。E-mail: kwzhang@zjnu.edu.cn

知外界环境变化并反作用于自身生长的相关研究报道较少。

干旱是常见的非生物胁迫之一,水分缺失使植物体内积累大量活性氧并导致光合作用减弱、生长发育受抑制(任伟等, 2020)。植物的生长发育和繁殖需要充足的水分,但气候变化经常使植物面临缺水的威胁,因此植物需要通过多种适应机制和响应途径对干旱胁迫做出应答以维持自身的生存和生长(Huang et al., 2018)。通常认为,植物通过提高自身的抗旱性、耐旱性、避旱性或旱后恢复能力来应对干旱(Fang and Xiong, 2015)。适应干旱的方法包括关闭气孔、增厚叶蜡和卷曲叶片等方式来减少水分散失,并通过促进根部生长、增加根部细胞渗透压和增大根冠比等来增加水分吸收以保持自身的水分平衡(Mohammadian et al., 2007; Seki et al., 2007; Tardieu, 2013; Hu and Xiong, 2014)。同时,植物还通过多种分子机制感知、传导外界干旱刺激并启动适应性反应机制。例如,通过ABA等多种信号分子调节下游抗旱相关基因的表达和功能蛋白质的合成(Xiong et al., 2002; Zou et al., 2010)。但目前关于植物抗旱的研究通常集中于干旱条件下的植物抗旱应答,而对于植物预判干旱并提前为此做出准备的研究还未见报道。

本研究通过不同体积、不含任何营养物质的纯水培养水稻幼苗,发现在供水量足够的条件下水培幼苗也出现一定程度的胁迫表型,同时培养液中与植物体内的激素水平均发生显著变化。由此推测植物可以通过感受根部分泌激素浓度的方式预判未来可能出现的干旱并提前调整自身的生长发育速度以便更好地适应环境。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选用水稻品种日本晴(*Oryza sativa* L. subsp. *Japonica* cv. 'Nipponbare', NIP)作为实验材料。为避免水中营养物质总量对水稻幼苗生长的影响,采用不含任何营养物质的纯水培养水稻幼苗。

1.2 幼苗的培养与处理

将水稻种子在纯水中浸泡2天后用湿毛巾包裹放入35℃培养箱萌发催芽1天,选取生长状态较为一致的露白种子用于后续实验。取0.45 L容器2个,分别加入

0.1和0.4 L纯水; 1.25 L容器1个,加入1 L纯水; 7 L容器2个,分别加入2和4 L纯水;均做好相应标记。将长势一致的萌发稻种用镊子夹入96孔板中,一穴一粒、间排种植。每个条件进行3组平行处理。随后将种有萌发稻种的96孔板分别置于不同体积的培养水中,使96孔板漂浮于水面上。培养期间不更换培养用水,每日观察并补充纯水至水位刻度线,12天后进行后续实验。

1.3 株高及生物量测算

(1) 株高: 每处理随机取水稻幼苗10株,测量地上部绿色部分株高并记录,取3组数据平均值绘制图表。

(2) 生物量: 每处理随机取水稻幼苗10株,对地上部绿色部分称重并记录,取3组数据平均值绘制图表。

1.4 植物激素样品的取材

(1) 培养液样品: 以0.1和4 L纯水2个条件的培养液作为植物激素测定对象。用1 mL注射器吸取培养液,用0.22 μm 滤膜过滤后注入有相应标记的质谱样品瓶中待测。以未经培养的纯水作为空白对照。

(2) 水稻幼苗样品: 以0.1和4 L纯水2个条件培养的幼苗作为植物激素测定对象,每2株水稻幼苗合并为1个生物学重复,每处理含4个生物学重复。将水稻幼苗从96孔板中取出并迅速擦干根部水分,将其地上组织和地下组织分别剪下放入2 mL离心管中,称量净重,加入1颗钢珠并盖上盖子放到液氮中。所有材料取材完毕后,将离心管放入全自动样品快速研磨仪(Tissuelyser-48, China)中以30 Hz的频率研磨30秒,再放入液氮中冷冻,防止样品升温使植物激素含量变化。同样条件重复研磨1次使样品充分破碎,再次放回液氮中。

1.5 植物激素的提取

向已称重并充分破碎的水稻样品粉末中加入1 mL 80%色谱纯甲醇,并加入相应内标(40 μL 1 $\text{ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ CKs; 4 μL 100 $\text{ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ H-ABA; 4 μL 100 $\text{ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ H-IAA; 2 μL 10 $\text{ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ D-SA),于4℃混匀3小时,4℃、20 627 $\times g$ 离心10分钟(后续离心条件相同)。取上清液转入新的1.5 mL离心管中,置于氮吹仪上吹干,向剩余沉淀中重新加入1 mL 80%色谱纯甲醇,于4℃混匀3小时,然后离心取上清,合并入第1次的

1.5 mL离心管中, 置于氮吹仪上吹干。将所有上清液吹干后向离心管中加入300 μL 30%色谱纯甲醇, 于4°C混匀3小时, 使植物激素充分溶解。然后离心取上清, 并用0.22 μm 滤膜过滤, 将所得植物激素样品放入相应标记的样品瓶中。

1.6 植物激素含量的测定

植物激素含量测定参照Zhao等(2019)的方法。

(1) 植物激素的分离: 使用带Acquity UPLC BEH C18色谱柱(2.1 \times 100 mm, 粒径1.7 μm)的高效液相色谱Exion LC (AB SCIEX), 采用多步线性洗脱法对各种植物激素进行分离。色谱柱柱温为40°C, 流动相流速为0.3 mL \cdot min⁻¹。tZ、cZ、iP、tZR、cZR及iPR等细胞分裂素类激素的流动相为超纯水(A)和甲醇(B)溶液: 0–2.5分钟, 5% B; 2.5–3分钟, 5%–20% B; 3–12.5分钟, 20%–50% B; 12.5–13分钟, 50%–100% B; 13–15分钟, 100% B; 15–15.2分钟, 100%–5% B; 15.2–18分钟, 5% B。ABA、SA、IAA、JA及JA-Ile等激素的流动相为含1%甲酸的超纯水(A)和含1%甲酸的甲醇(B): 0–1分钟, 20% B; 1–7分钟, 20%–100% B; 7–9分钟, 100% B; 9–9.3分钟, 100%–20% B; 9.3–12分钟, 20% B。

(2) 植物激素含量的测定: 使用AB SCIEX超高效液相色谱串联三重四级杆质谱联用仪(Qtrap 5500, 美国)对各植物激素的含量进行测定。ABA和CKs测定参数设置为: 气帘气(curtain gas), 275.79 kPa; 阳离子喷雾电压为5 000 V, 阴离子喷雾电压为4 500 V; 涡轮加热器温度为600°C; 雾化气(nebulizing gas, Gas 1), 413.69 kPa; 热化气(heated gas, Gas 2), 413.69 kPa。IAA和JA-Ile的测定参数为: 气帘气(curtain gas), 275.79 kPa; 阳离子喷雾电压为5 500 V; 涡轮加热器温度为600°C; 雾化气(nebulizing gas, Gas 1), 413.69 kPa; 热化气(heated gas, Gas 2), 413.69 kPa。

1.7 数据处理

用Analyst软件(version1.6.3, AB SCIEX)对植物激素测定结果进行数据处理, 并用MultiQuant软件(version3.0.2, AB SCIEX)进行分析。用Microsoft Excel对最终结果进行换算、差异显著性分析及作图。

2 结果与讨论

2.1 水培体积对幼苗生长的影响

用0.1、0.4、1、2和4 L纯水分别培养萌发种子, 12天后观察水稻幼苗表型。结果表明, 随着培养用纯水体积的增大, 水稻幼苗依次表现得更加健壮, 0.1 L小体积水和4 L大体积水培养下的水稻幼苗表型有明显差异(图1A)。以上表型变化与不同水分条件下培养的小麦(*Triticum aestivum*)表型一致(梁银丽等, 1999)。测量不同体积纯水培养的水稻幼苗株高及生物量, 表明随着培养液体积的增大幼苗株高逐渐增高, 4 L水培幼苗的平均株高为0.1 L水培幼苗的1.59倍(图1B); 幼苗生物量也逐渐增大, 4 L水培幼苗的10株幼苗鲜重为0.1 L水培幼苗的1.46倍, 均与形态学表型相符(图1C)。虽然在0.1、0.4与2 L纯水培养条件下水深较浅, 根部伸长均受限, 但0.4和2 L水培条件下水稻幼苗的生长情况明显优于0.1 L水培条件, 说明导致不同体积水培条件下水稻幼苗生长情况不同的主要原因是外界水量限制而非根的长度或形状, 1与4 L水培幼苗根部和地上部组织表型同样可以验证该结论(图1A)。以0.1与4 L培养条件下幼苗表型差异最为显著(图1D), 故选用这2个条件培养的水稻幼苗进行后续的激素测定实验。

2.2 水培体积对幼苗地上部组织激素含量的影响

为探究水稻幼苗生长速度不同的原因, 我们测定了水稻幼苗地上部组织各种激素的含量(图2)。结果表明, 0.1 L小体积水培条件下水稻幼苗地上部组织ABA、SA及JA-Ile的含量较高, 分别为4 L大体积水的2.11、1.57和2.47倍(图2A–C), 且IAA浓度显著低于大体积水培养下的水稻幼苗(图2D), 与水稻幼苗地上部组织生长延缓的表型一致(图1D)。地上部组织tZ、cZ和iP等活性形式的细胞分裂素含量与4 L大体积水培幼苗相比差异不显著(图2E, G, I), 但非活性形式的tZR、cZR和iPR含量显著低于大体积水培养的水稻幼苗(图2F, H, J)。

2.3 水培体积对幼苗根部激素含量的影响

我们测定了水稻幼苗根部激素的浓度(图3), 结果表明, 0.1 L水培条件下的根部ABA浓度为4 L水培下的

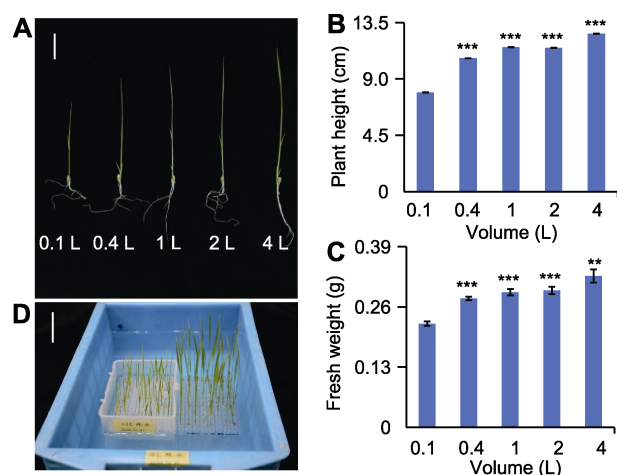


图1 不同体积水培养12天的水稻幼苗表型

(A) 不同体积纯水培养12天后水稻幼苗表型(bar=3 cm); (B) 不同体积纯水培养12天后水稻幼苗株高($n=30$); (C) 不同体积纯水培养12天后水稻幼苗鲜重($n=30$); (D) 0.1 L与4 L培养容器及幼苗表型(bar=3 cm)。** 差异显著($P<0.01$), *** 差异极显著($P<0.001$)。

Figure 1 The phenotype of 12-day rice seedlings grown in different water culture systems

(A) Phenotypes of rice seedlings grown in different water culture systems for 12 days (bar=3 cm); (B) Plant height of rice seedlings grown in different water culture systems for 12 days ($n=30$); (C) Fresh weight of rice seedlings grown in different water culture systems for 12 days ($n=30$); (D) 0.1 and 4 L containers used in this experiment and the phenotypes of rice seedlings grown in them, respectively (bar=3 cm). ** significant difference at $P<0.01$; *** significant differences at $P<0.001$.

2.88倍(图3A), 这与人研究中受到干旱胁迫时根部ABA含量升高的结果一致(Bhaskara et al., 2018); 胁迫相关激素SA和JA-Ile的含量分别为4 L水培下的3.35和2.62倍(图3B, C), 与地下组织生长受抑制的表型一致(图1A)。同时, IAA和tZ、cZ、iP等活性形式的细胞分裂素含量也显著增加(图3D, E, G, I), 推测是由于根部生长受限, 导致根部细胞分裂素向上运输减少, 从而造成活性CKs在根部大量积累。而与地上部组织不同(图2F, H, J), 根部各类非活性形式的细胞分裂素含量无显著差异(图3F, H, J)。

2.4 水培体积对幼苗根际激素浓度的影响

植物根部会向生长介质中释放一些有机小分子类物质, 起到改变生长介质物理、化学或生物状态以利于自身生长的作用(Gargallo-Garriga et al., 2018)。培

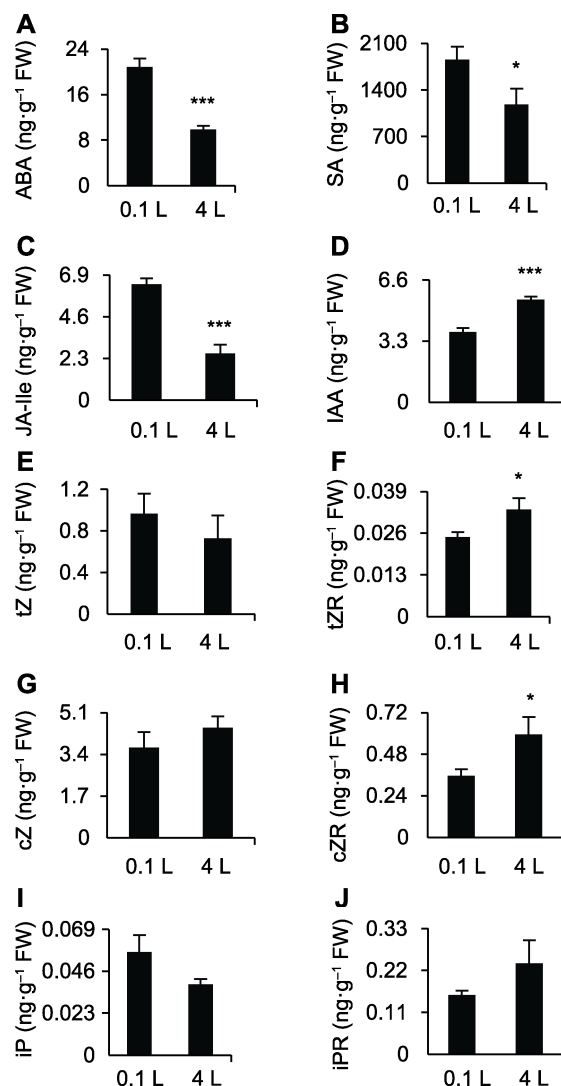


图2 不同体积水培条件下水稻幼苗地上部组织激素含量

(A)–(J) 0.1和4 L纯水培养12天后水稻幼苗地上部组织ABA、SA、JA-Ile、IAA、tZ、tZR、cZ、cZR、iP和iPR的含量。* 差异显著($P<0.05$); *** 差异极显著($P<0.001$)。

Figure 2 Hormone profiling of shoot of rice seedlings grown in different water culture systems

(A)–(J) The ABA, SA, JA-Ile, IAA, tZ, tZR, cZ, cZR, iP, and iPR contents in shoot of rice seedlings after planting in 0.1 and 4 L water culture systems for 12 days, respectively. * significant differences at $P<0.05$; *** significant differences at $P<0.001$.

养12天后我们测定了水稻幼苗从根部向水中分泌的激素含量, 结果显示, 0.1 L水培水中ABA浓度为4 L大体积水的24.39倍(图4A), SA和JA-Ile等胁迫相关激素浓度分别为4 L水培水的1.54和88.11倍(图4B, C)。因此推测很有可能是胁迫相关激素浓度的升高反作

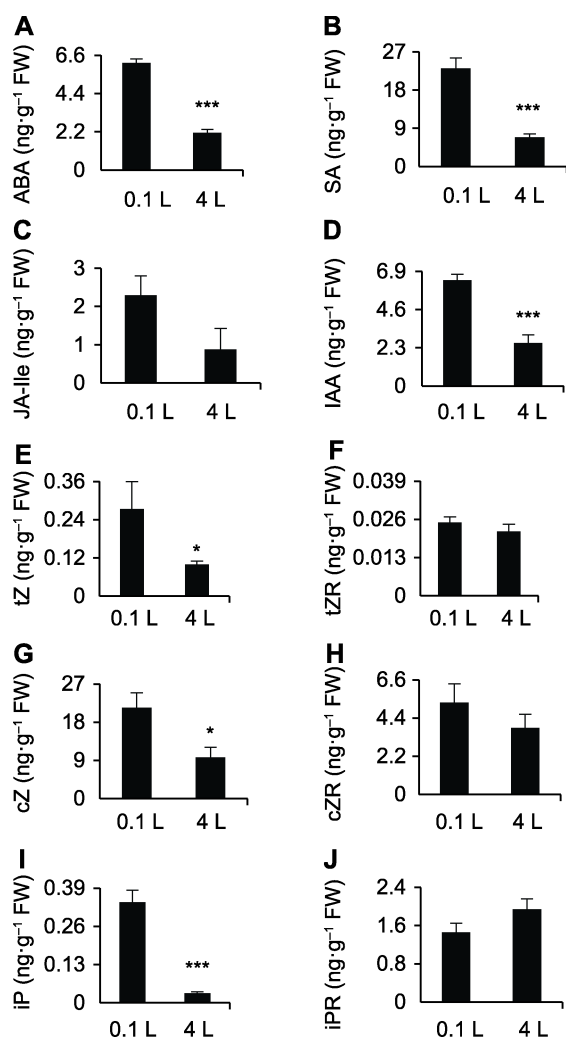


图3 不同体积水培条件下水稻幼苗根部激素含量

(A)–(J) 0.1和4 L纯水培养12天后水稻幼苗根部ABA、SA、JA-Ile、IAA、tZ、tZR、cZ、cZR、iP和iPR的含量。* 差异显著($P<0.05$); *** 差异极显著($P<0.001$)。

Figure 3 Profiling of phytohormones in the root of rice after planting in different water culture systems

(A)–(J) The ABA, SA, JA-Ile, IAA, tZ, tZR, cZ, cZR, iP, and iPR contents in the root of rice after planting in 0.1 and 4 L water culture systems, respectively. * significant differences at $P<0.05$; *** significant differences at $P<0.001$.

用于水稻幼苗根部, 进而引起水稻一系列内源激素的变化并最终导致0.1 L小体积水中幼苗生长迟缓、株高较矮及生物量较低的表型(图1A–D)。而不同体积水中IAA浓度无显著差异(图4D)。此外, 我们还检测了水中细胞分裂素类激素的含量, 但未检测到tZ与tZR, cZR、iPR有显著不同, 而cZ和iP的含量在不同体积水培条件下差异不大(图4E–H)。

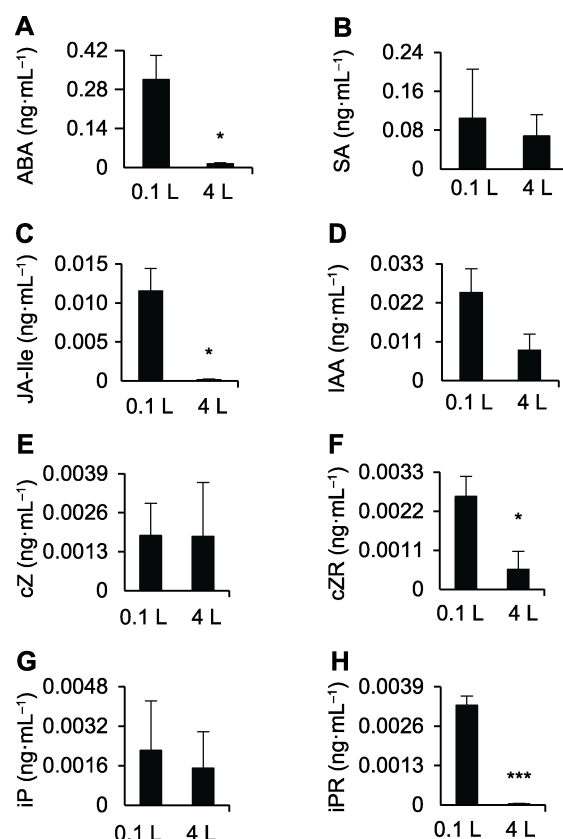


图4 不同体积水培后水中激素含量

(A)–(H) 0.1和4 L纯水培养水稻幼苗12天后水中ABA、SA、JA-Ile、IAA、cZ、cZR、iP和iPR的含量。* 差异显著($P<0.05$); *** 差异极显著($P<0.001$)。

Figure 4 Phytohormone profiling of the different hydroculture systems

(A)–(H) The ABA, SA, JA-Ile, IAA, cZ, cZR, iP, and iPR contents in 0.1 and 4 L water culture systems after being planted with rice seedlings for 12 days, respectively. * significant differences at $P<0.05$; *** significant differences at $P<0.001$.

2.5 讨论

植物感知外界条件的变化并调控自身的生长发育进程以更好地适应环境。当外界条件对生长造成胁迫时, 植物通常采取削弱自身生长的方式来增强抗逆性(Albrecht and Albrecht, 2017)。干旱是植物生长过程中最常见的非生物胁迫之一(Fang and Xiong, 2015)。Kramer (1983)认为, 植物通过减少根部吸水使叶片水分亏缺进而导致气孔关闭的被动方式适应干旱环境。North和Nobel (1992)观察受干旱胁迫的根系, 发现干旱使根系所受的阻力增大, 根部变细、表皮栓化, 推测这一系列的变化向植物传达了干旱信

息。Shinozaki和Yamaguchi-Shinozaki (1997)认为外界水分缺少会引起细胞膨压改变,造成跨膜渗透势的改变进而使植物做出对干旱胁迫的应答。但以上干旱感知现象都是在干旱已经发生后才出现的。而植物在生长前期需水量较少,后期因叶面积逐渐增大、蒸腾作用逐渐加强以及生殖生长阶段的到来,对水分的需求量增大(岳杨等, 2010)。如果植物不能提前判断环境中的水量能否满足后期生长的需要,那么前期过快生长将会导致后期因供水不能满足自身消耗而死亡。本研究表明, 0.1 L小体积水培时虽然水量能够满足水稻幼苗生长需求,但与4 L大体积水培幼苗相比仍然表现出生长较慢、植株较矮和生物量增长慢等胁迫表型(图1A–C)。因此推测植物可能通过感知根际激素浓度的方式对未来可能出现的干旱进行预判并提前做出响应。

植物在生长过程中通过根部向生长介质中释放多种无机离子和有机小分子物质,以改变植物根系周围物理、化学或生物条件进而利于自身生长(Gargallo-Garriga et al., 2018)。关于根系分泌物的研究通常集中在其对营养物质吸收的竞争与调节、促进或抑制根系菌群生长以及根系间交互作用等方面(洪常青和聂艳丽, 2003),较少关注根部向外分泌激素对植物生长的影响。Vives-Peris等(2017)发现根部分泌物中包括SA、JA和ABA等多种植物激素在内的次生代谢物在植物耐盐和耐热中发挥重要作用。本研究表明植物亦可通过感知根际激素的浓度来预判外界供水量是否能满足其长期生长的需要,进而调节自身的生长发育和提高抗逆性以适应生存环境。

为排除营养物质绝对含量和相对浓度对水稻幼苗生长的影响,本研究用不同体积的纯水培养萌发水稻。水稻幼苗生长时通过根部向水中分泌一系列小分子物质,其中包括ABA、JA-Ile和SA等重要的胁迫相关激素。在4 L大体积水中,这些激素浓度较低,不会影响水稻幼苗的正常生长发育;而在0.1 L小体积水中这些激素浓度升高(图4A–C)。高浓度ABA、JA-Ile和SA等抑制性激素反作用于水稻根部,造成水稻根部ABA、JA-Ile和SA浓度升高(图3A–C),进而导致水稻地上部组织相应激素浓度升高(图2A–C)。水稻地上部组织IAA和tZR、cZR、iPR等非活性形式的细胞分裂素降低(图2D, F, H, J),并使根部积累大量的IAA和tZ、cZ、iP等活性形式的细胞分裂素,以调控根部生

长和向水性(图3D, E, G, I),并促进水分和营养物质的吸收。由此,ABA、SA、JA-Ile与生长素和各类活性形式的细胞分裂素在植物体内发生复杂的相互作用,使水稻幼苗维持合适的生长速度并最大限度地适应环境。

在植物工厂水培植物时,通常关注的是培养液的营养成分、营养液浓度和营养液的更换频次(程立超和曾令鑫, 2020; 孙珂等, 2020; 张瑜等, 2020)。而本研究通过增大培养液体积,降低SA、ABA和JA等激素浓度,提高IAA和CK类激素含量来促进水培水稻幼苗的生长。在实验室研究药品处理对植物生长的影响时,通常采取小体积药品溶液处理的方式来节约成本,但在此过程中也需要注意培养液体积大小对植物生长的影响,选取适当的培养容器和条件对实验材料进行水培以满足其正常生长的需要,避免因培养水体积过小而使植物体内激素含量偏离正常生理状态,进而对实验结果造成较大的偏差和影响。

综上,本研究表明植物除了被动接受外界环境刺激外,还能够主动向外界释放物质,收集环境信号并反馈于自身以调节生长发育。在水量能满足当下需求但总量有限的条件下,根部向外分泌胁迫相关激素(ABA、SA和JA-Ile等),通过浓度信号反作用于根部,并与地上部组织分泌的促进生长型植物激素(IAA和CKs)发生互相作用,共同调节水稻幼苗的生长,以使其感知外界供水量并为之后的生长发育做好准备。感知根外分泌激素浓度可能是植物预知环境变化并提前做出响应的一种方式,这对根部分泌激素的生理功能研究具有重要启示,对科研和生产实践均具有重要意义。

参考文献

- 程立超, 曾令鑫 (2020). 不同水培条件绿萝生长状况研究. 中国林副特产 (1), 24–26, 30.
- 代宇佳, 罗晓峰, 周文冠, 陈锋, 帅海威, 杨文钰, 舒凯 (2019). 生物和非生物逆境胁迫下的植物系统信号. 植物学报 54, 255–264.
- 甘林, 代玉立, 杨秀娟, 杜宜新, 石妞妞, 阮宏椿, 陈福如 (2020). 香蕉抗(感)病品种根系分泌物对枯萎病菌和枯草芽孢杆菌的生物效应. 应用生态学报 31, 2279–2286.
- 洪常青, 聂艳丽 (2003). 根系分泌物及其在植物营养中的作用. 生态环境 12, 508–511.

- 梁银丽, 康绍忠, 张成娥 (1999). 不同水分条件下小麦生长特性及氮磷营养的调节作用. *干旱地区农业研究* **17**(4), 58–64.
- 罗晓蔓, 周书宇, 杨雪 (2019). 植物根系分泌物的分类和作用. *安徽农业科学* **47**(4), 37–39, 45.
- 任伟, 高慧娟, 王润娟, 吕昕培, 何傲蕾, 邵坤仲, 汪永平, 张金林 (2020). 高等植物适应干旱生境研究进展. *草学* (3), 4–15.
- 孙珂, 周亚峰, 黄雅敏, 李会松, 孔倩倩 (2020). 果菜类蔬菜水培研究进展. *农业科技通讯* (3), 25–27.
- 岳杨, 曹世文, 王颖 (2010). 辽河下游平原区淹灌条件下水稻的需水规律. *东北水利水电* (2), 58–59.
- 张奇, 张清旭, 庞晓敏, 叶江华, 王海斌, 贾小丽, 何海斌 (2020). 稗草根分泌物对水稻种子萌发和苗期生长的影响. *亚热带农业研究* **16**, 8–15.
- 张瑜, 刘玉红, 扎西顿珠, 杨亚辉, 代安国 (2020). 不同营养液浓度对水培生菜生长的影响. *西藏农业科技* **42**, 54–56.
- Albrecht T, Argueso CT (2017). Should I fight or should I grow now? The role of cytokinins in plant growth and immunity and in the growth-defence trade-off. *Ann Bot* **119**, 725–735.
- Bandurska H, Niedziela J, Pietrowska-Borek M, Nuc K, Chadzinikolau T, Radzikowska D (2017). Regulation of proline biosynthesis and resistance to drought stress in two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes of different origin. *Plant Physiol Biochem* **118**, 427–437.
- Bhaskara GB, Nguyen TT, Verslues PE (2012). Unique drought resistance functions of the *highly ABA-induced* clade A protein phosphatase 2Cs. *Plant Physiol* **160**, 379–395.
- Bielach A, Hrtyan M, Tognetti VB (2017). Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin. *Int J Mol Sci* **18**, 1427.
- Cortleven A, Leuendorf JE, Frank M, Pezzetta D, Bolt S, Schmülling T (2019). Cytokinin action in response to abiotic and biotic stresses in plants. *Plant Cell Environ* **42**, 998–1018.
- Fang YJ, Xiong LZ (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cell Mol Life Sci* **72**, 673–689.
- Gargallo-Garriga A, Preece C, Sardans J, Oravec M, Urban O, Peñuelas J (2018). Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery. *Sci Rep* **8**, 12696.
- Hu HH, Xiong LZ (2014). Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu Rev Plant Biol* **65**, 715–741.
- Huang JL, Zhai JQ, Jiang T, Wang YJ, Li XC, Wang R, Xiong M, Su BD, Thomas F (2018). Analysis of future drought characteristics in China using the regional climate model CCLM. *Climate Dyn* **50**, 507–525.
- Kramer PJ (1983). *Water Relation of Plant*. New York: Academic Press. pp. 168–191.
- Luo J, Zhou JJ, Zhang JZ (2018). *Aux/IAA* gene family in plants: molecular structure, regulation, and function. *Int J Mol Sci* **19**, 259.
- Mohammadian MA, Watling JR, Hill RS (2007). The impact of epicuticular wax on gas-exchange and photoinhibition in *Leucadendron lanigerum* (Proteaceae). *Acta Oecol* **31**, 93–101.
- North GB, Nobel PS (1992). Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*. *New Phytol* **120**, 9–19.
- Ruan JJ, Zhou YX, Zhou ML, Yan J, Khurshid M, Weng WF, Cheng JP, Zhang KX (2019). Jasmonic acid signaling pathway in plants. *Int J Mol Sci* **20**, 2479.
- Seki M, Umezawa T, Urano K, Shinozaki K (2007). Regulatory metabolic networks in drought stress responses. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 296–302.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (1997). Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol* **115**, 327–334.
- Takahashi F, Kuromori T, Sato H, Shinozaki K (2018). Regulatory gene networks in drought stress responses and resistance in plants. *Adv Exp Med Biol* **1081**, 189–214.
- Tardieu F (2013). Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Front Physiol* **4**, 17.
- Valenzuela CE, Acevedo-Acevedo O, Miranda GS, Vergara-Barros P, Holuigue L, Figueroa CR, Figueroa PM (2016). Salt stress response triggers activation of the jasmonate signaling pathway leading to inhibition of cell elongation in *Arabidopsis* primary root. *J Exp Bot* **67**, 4209–4220.
- Verma V, Ravindran P, Kumar PP (2016). Plant hormone-mediated regulation of stress responses. *BMC Plant Biol* **16**, 86.
- Vives-Peris V, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente RM (2017). *Citrus* plants exude proline and phytohormones under abiotic stress conditions. *Plant Cell Rep* **36**, 1971–1984.
- Vlot AC, Dempsey DMA, Klessig DF (2009). Salicylic acid,

- a multifaceted hormone to combat disease. *Annu Rev Phytopathol* **47**, 177–206.
- Wybouw B, De Rybel B (2019). Cytokinin—a developing story. *Trends Plant Sci* **24**, 177–185.
- Xiong LM, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell* **14**, S165–S183.
- Zhao JZ, Yu NN, Ju M, Fan B, Zhang YJ, Zhu EG, Zhang MY, Zhang KW (2019). ABC transporter OsABCG18 controls the shootward transport of cytokinins and grain yield in rice. *J Exp Bot* **70**, 6277–6291.
- Zou JJ, Wei FJ, Wang C, Wu JJ, Ratnasekera D, Liu WX, Wu WH (2010). *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase CPK10 functions in abscisic acid- and Ca^{2+} -mediated stomatal regulation in response to drought stress. *Plant Physiol* **154**, 1232–1243.

Regulation of Rice Growth by Root-secreted Phytohormones

Qilu Yu, Jiangzhe Zhao, Xiaoxian Zhu, Kewei Zhang*

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Abstract The phytohormones are important small molecules synthesized in plants, and their contents change as the external and internal conditions vary. Small volume of growth media used in the hydroculture will restrict the growth of plants, which is generally thought to be caused by the shortage of nutrients. In this study, we found that rice seedlings grew faster in the large volume of water culture system than that in the small volume of water culture system. We measured the contents of different plant hormones in culture medium and rice seedlings using liquid chromatography-mass spectrum (LC-MS). It was found that there were more stress-response related phytohormones such as ABA, SA and JA-Ile accumulated in the plants growing in the small volume water system than that in the large volume water system, and finally resulted in a low growth rate and a biomass decline. Therefore, we speculate that plants can sense the water resource through actively sensing the concentration of root-secreted phytohormones, and adjust growth and development to better adapt to the environment. The study will help to understand the physiological functions of root-secreted phytohormones and optimize the hydroculture conditions in the area of plant factory.

Key words culture volume, phytohormones, root exudate, growth and development, rice

Yu QL, Zhao JZ, Zhu XX, Zhang KW (2021). Regulation of rice growth by root-secreted phytohormones. *Chin Bull Bot* **56**, 175–182.

* Author for correspondence. E-mail: kwzhang@zjnu.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)