

植物激素调控豆科植物根瘤发育的研究进展

白 宇

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年4月1日; 录用日期: 2024年4月29日; 发布日期: 2024年5月10日

摘 要

豆科植物与固氮微生物形成的共生固氮体系使植物可以利用大气中的氮元素, 从而降低了植物对土壤中氮含量的需求。合理利用共生固氮可以减少农业生产中氮肥的施用量, 对农业可持续发展具有重要意义。共生固氮体系的形成以及建立过程受多个信号的调控, 其中植物激素是一类关键的影响因子, 在共生固氮体系建立的整个过程中发挥着重要的作用。本文整理了植物激素对豆科植物根瘤形成和发育过程的影响, 为后续的相关研究提供参考。

关键词

豆科植物, 共生固氮, 根瘤, 植物激素, 生长素

Research Progress of Plant Hormones Regulating Nodule Development of Leguminous Plants

Yu Bai

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 1st, 2024; accepted: Apr. 29th, 2024; published: May 10th, 2024

Abstract

The symbiotic nitrogen fixation system formed by leguminous plants and nitrogen-fixing micro-organisms enables plants to use nitrogen in the atmosphere, thus reducing the demand of plants for nitrogen content in the soil. Rational use of symbiotic nitrogen fixation can reduce the amount of nitrogen fertilizer used in agricultural production, which is of great significance to the sustainable development of agriculture. The formation and establishment of symbiotic nitrogen fixation system are regulated by multiple signals, among which plant hormones are a key influencing fac-

tor and play an important role in the whole process of symbiotic nitrogen fixation system establishment. In this paper, the effects of plant hormones on the formation and development of leguminous plant nodules were summarized, which provided reference for subsequent related research.

Keywords

Leguminous Plants, Symbiotic Nitrogen Fixation, Nodules, Plant Hormones, Auxin

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

氮元素是植物生长必不可少的元素之一，植物缺氮会出现叶片失绿变黄、植株矮小、果实和种子发育不良等现象，严重影响植物的生长发育和繁殖。

植物获取氮元素的主要方式是通过根系吸收土壤中的铵态氮和硝态氮。随着全球人口的增长，人类对农作物的需求也不断增加。为了提高作物产量，保证植物有充足的氮元素来源，越来越多的化肥被投入使用。但是过量的化肥生产与施用造成了严重的环境污染，如水体富营养化、土壤盐碱化等[1]。除了可以吸收土壤中的化合态氮外，部分植物如豆科植物还可以与固氮微生物-根瘤菌共生形成特殊的器官-根瘤。位于根瘤中的根瘤菌可以将大气中的气态氮固定为化合态氮供植物利用，宿主植物则为根瘤菌提供生长所需的环境与营养[2]。

植物激素是一类小分子有机化合物，可以影响植物细胞的分裂分化、形态建成、花和果实发育等过程，不同的植物激素通过促进或抑制部分生理活动调控植物的生长过程。研究表明根瘤的形成与发育也受多种植物激素的调控。如生长素可以促进根瘤菌的侵染与根瘤形成；乙烯可以抑制根瘤菌的侵染与根瘤的形成；赤霉素可以双重调控根瘤发育；细胞分裂素会抑制根瘤菌侵染，促进根瘤形成。本文对不同植物激素对根瘤发育的影响进行综述，对植物激素调控根瘤发育的机理提供了参考。

2. 根瘤的形成

根瘤的形成主要包括固氮微生物与宿主植物的相互识别、固氮微生物侵入宿主植物、根瘤原基的形成、根瘤的发育与成熟。

宿主植物的根系在土壤的低氮环境信号诱导下会合成并分泌一种类黄酮物质[3]，这种物质会吸引游离在土壤各处的根瘤菌，使其大量聚集在宿主植物的根毛附近[4]。汇聚于根毛的根瘤菌会产生并分泌一种具有各自独特结构的脂壳寡糖[5]，这类脂壳寡糖又被称为结瘤因子。结瘤因子可以与宿主植物中对应的受体结合，将结瘤信号传递给宿主植物。在识别根瘤菌的结瘤信号之后，宿主植物内会发生一系列反应来促进根瘤的形成与发育[6]。

首先根瘤菌附着的根毛细胞的细胞骨架会重新排列，使根毛发生卷曲从而形成一个侵染室，附着的根瘤菌被包裹在侵染室之中。之后会诱导共生信号产生钙震荡。钙震荡进一步引起钙和钙调素依赖性蛋白激酶对结瘤基因的磷酸化作用，使侵染室中的根毛细胞的细胞壁与细胞膜发生内陷，形成一种特殊的管状结构，又被称为侵染线。侵染线具有极性生长的特性，从根毛表皮细胞开始，依次经过外皮层、中皮层、内皮层。位于侵染线终点的皮层细胞在共生信号诱导下会脱分化并进一步形成根瘤原基。聚集在

侵染室内的根瘤菌会随着侵染线的延伸同步进行移动，最终进入皮层的根瘤原基之中。移动至根瘤原基中的根瘤菌会在植物细胞的内吞作用下被转移至细胞之中[7]。进入根瘤原基中的根瘤菌会在短时间内利用植物内的营养物质迅速进行分裂繁殖活动，同时根瘤原基中受根瘤菌感染的皮层细胞会在根瘤菌共生信号诱导下同步进行分裂增殖活动[8]。一系列的细胞增值过程最初在外皮层细胞之中进行，随后在中柱鞘、内皮层之中进行。经过这一细胞分裂过程，大量新的根瘤菌与皮层细胞在根瘤原基处形成，从而使受根瘤菌感染的部位出现局部的膨胀外凸，形成一种瘤状结构也就是根瘤[9]。

在根瘤形成、发育的过程之中，包裹着根瘤菌的皮层细胞的细胞壁和细胞核会逐渐分解消失，细胞膜逐步发育成为一种共生体膜，根瘤菌生活在共生体膜之内，并通过共生体膜完成与植物之间的物质交换[10]。同时被包裹在皮层细胞之内的根瘤菌会逐步分化成为类菌体，类菌体与土壤中游离的根瘤菌在生理结构，代谢活动等方面都有较大差异，这种差异性使根瘤菌适应共生，发挥固氮功能的关键因素之一[11]。发育完全的根瘤之中的类菌体具有将大气中的气态氮固定为化合态氮的功能，被转化后的化合态氮会被提供给植物利用[12]。

3. 植物激素对根瘤发育的影响

植物激素是植物在不同环境条件下产生的一类具有调节植物生理生化活动的小分子物质，主要包括生长素、脱落酸、赤霉素、乙烯、细胞分裂素等。植物激素可以通过影响细胞的分裂活动等参与植物的萌发、生长、开花、结实、衰老等过程，在豆科植物中，植物激素也具有调控根瘤菌与植物共生过程的作用。

3.1. 生长素对根瘤发育的影响

生长素参与根瘤菌的侵染、根瘤原基的形成以及根瘤的发育等过程。在百脉根中，抑制生长素的合成后根瘤菌侵染形成的侵染线数量明显降低；根瘤菌的侵染会提高百脉根对生长素信号的响应并且结瘤因子是响应生长素信号的关键因子，结瘤因子接受生长素信号后，通过调节钙和钙调素依赖性蛋白激酶的磷酸化作用影响根瘤菌的侵染过程[13]。在大豆中，改变生长素含量也可以明显改变发生卷曲的根毛数量以及形成的根瘤数量[14]。生长素转运蛋白在也会影响根瘤的形成[15]。这些研究结果表明生长素可以影响根瘤菌的侵染过程，生长素的运输也会影响根瘤菌对宿主植物的侵染。除了影响根瘤菌侵染外，生长素也会影响根瘤的形成和发育过程，并且是必不可少的因素之一[16]。在根瘤中处于分化阶段的皮层细胞以及维管组织细胞中，生长素的积累有明显提高[17]。改变生长素受体蛋白 GmAFB3 含量后根瘤形成有明显变化[18]。根瘤菌侵染会减少地上部位向根部运输的生长素，同时降低根部生长素的含量[19]。这些结果都证明生长素在根瘤菌侵染、细胞分裂等根瘤发育的多个时期中具有关键作用。

3.2. 乙烯对根瘤发育的影响

乙烯可以抑制根瘤菌的侵染过程以及根瘤的形成。研究表明宿主植物在接受根瘤菌共生信号后，根中乙烯的合成量会明显提高，高浓度的乙烯会抑制侵染线的形成。在百脉根乙烯不敏感突变体中，根瘤菌的固氮能力有明显降低[20]，但乙烯含量变化对已经发育成熟的根瘤的固氮能力没有影响。这可能是因为乙烯对根瘤未成熟前的发育过程影响。乙烯含量的升高可以提高宿主植物的免疫能力，抑制这种免疫过程可以减弱根瘤固氮能力降低的水平[21]。以上结果说明乙烯负调控根瘤形成，既影响根瘤形成初期的侵染过程，也影响根瘤成熟前的发育过程。但具体的调节过程与涉及的信号通路还有待进一步研究。

3.3. 赤霉素对根瘤发育的影响

根瘤菌的共生信号会影响宿主植物的赤霉素合成基因与降解基因的表达，从而改变赤霉素的浓度，调节根瘤的发育。高浓度的赤霉素会抑制根瘤形成，在根瘤菌侵染过程中，赤霉素可以促进赤霉素受体

DELLA 蛋白的降解, 从而减弱下游共生相关基因的表达抑制根瘤形成[22]。但也有研究表明赤霉素含量降低后根瘤的数量也相应降低[23]。这说明赤霉素对根瘤发育的影响具有双重性, 需要进一步探究。在根瘤发育过程中, 宿主植物的赤霉素合成基因与分解基因表达量均有提高[24], 说明赤霉素含量处于动态变化过程, 具有复杂的调控信号。此外研究发现结瘤关键基因 *NIN* 的启动子上含有赤霉素响应元件, 说明赤霉素可能通过调节 *NIN* 基因的表达情况影响根瘤的发育[25]。

3.4. 细胞分裂素对根瘤发育的影响

细胞分裂素会抑制根瘤菌的侵染, 但会促进侵染后根瘤的形成发育。细胞分裂素降解酶基因突变后根瘤菌的侵染数量明显减少[26], 表明细胞分裂素负调节根瘤菌的侵染过程。宿主植物在接受结瘤信号后, 在细胞分裂之前就可以检测到细胞分裂素含量明显增加; 并且表皮的细胞分裂素会移动至其它部位, 以此来调节细胞分裂素浓度促进根瘤菌的侵染过程与根瘤的发育[27]。以上结果表明细胞分裂素会抑制侵染过程。在未受根瘤菌侵染的条件下, 通过增加细胞分裂素合成量或外源施加细胞分裂素都能引起植物的结瘤[28]。说明细胞分裂素可以促进结瘤过程。根瘤菌侵染后, 细胞分裂素合成基因会在中柱鞘中特异性表达, 说明细胞分裂素的合成具有组织特异性。对细胞分裂素影响根瘤发育的途径研究后发现细胞分裂素主要通过提高 *NIN* 基因表达量促进结瘤或降低 *NIN* 表达量抑制结瘤[29]。

4. 总结与展望

豆科植物与根瘤菌的共生固氮体系是全球氮循环中的重要组成部分之一, 研究和利用共生固氮对农业可持续发展具有重要意义。研究发现多种植物激素如生长素、赤霉素、细胞分裂素等在根瘤菌与宿主植物共生信号的识别、根瘤原基形成、根瘤发育等过程中具有重要作用, 影响着根瘤的形成与发育。已有的研究证明生长素、乙烯、赤霉素、细胞分裂素等植物激素在根瘤发育的不同时期发挥作用, 促进或抑制根瘤的形成, 对根瘤形成和发育过程具有非常重要的影响。其中生长素是对根瘤发育具有最重要作用激素, 参与了几乎根瘤发育的全过程; 乙烯可以抑制根瘤菌的侵染与根瘤的发育; 赤霉素可以双重调节根瘤的发育, 不同浓度的赤霉素具有不同的调节作用; 细胞分裂素可以抑制根瘤菌的侵染, 但会促进根瘤的形成。

目前的研究已经对不同植物激素在共生固氮体系建立过程中的功能有了一定了解, 构建了初步的调控网络。但对植物激素发挥作用的具体机制尚不明确; 对不同植物激素如何协同作用尚不清楚; 并且植物激素对根瘤发育的更多调节功能有待进一步研究。探究这些问题有助于进一步揭示共生固氮的形成机理与植物激素在共生固氮体系建立中的作用, 为相关研究提供理论参考。

参考文献

- [1] Abdiev, A., Khaitov, B., Toderich, K.N., *et al.* (2019) Growth, Nutrient Uptake and Yield Parameters of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Enhance by Rhizobium and Azotobacter Inoculations in Saline Soil. *Journal of Plant Nutrition*, **42**, 2703-2714. <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1655038>
- [2] Xu, P., Han, L., He, J.Z., *et al.* (2017) Research Advance on Molecular Ecology of Asymbiotic Nitrogen Fixation Microbes. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **28**, 3440-3450.
- [3] Lillo, C., Lea, U.S. and Ruoff, P. (2008) Nutrient Depletion as a Key Factor for Manipulating Gene Expression and Product Formation in Different Branches of the Flavonoid Pathway. *Plant, Cell & Environment*, **31**, 587-601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01748.x>
- [4] Gage, D.J. (2004) Infection and Invasion of Roots by Symbiotic, Nitrogen-Fixing Rhizobia during Nodulation of Temperate Legumes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **68**, 280-300. <https://doi.org/10.1128/MMBR.68.2.280-300.2004>
- [5] Jones, K.M., Kobayashi, H., Davies, B.W., *et al.* (2007) How Rhizobial Symbionts Invade Plants: The Sinorhizobium-Medicago Model. *Nature Reviews Microbiology*, **5**, 619-633. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1705>

- [6] Haag, A.F., Arnold, M.F., Myka, K.K., *et al.* (2013) Molecular Insights into Bacteroid Development during Rhizobium-Legume Symbiosis. *FEMS Microbiology Reviews*, **37**, 364-383. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12003>
- [7] Oldroyd, G.E.D. (2013) Speak, Friend, and Enter: Signalling Systems That Promote Beneficial Symbiotic Associations in Plants. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 252-263. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2990>
- [8] Calvert, H.E., Pence, M.K., Pierce, M.L., *et al.* (1984) Anatomical Analysis of the Development and Distribution of Rhizobium Infections in Soybean Roots. *Canadian Journal of Botany*, **62**, 2375-2384. <https://doi.org/10.1139/b84-324>
- [9] Kereszt, A., Mergaert, P., Kondorosi, E. (2011) Bacteroid Development in Legume Nodules: Evolution of Mutual Benefit or of Sacrificial Victims? *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **24**, 1300-1309. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-11-0152>
- [10] Garg, N., Singla, R. and Geetanjali (2004) Nitrogen Fixation and Carbon Metabolism in Legume Nodules. *Indian Journal of Experimental Biology*, **42**, 138-142.
- [11] Ferguson, B.J., Indrasumunar, A., Hayashi, S., *et al.* (2010) Molecular Analysis of Legume Nodule Development and Autoregulation. *Journal of Integrative Plant Biology*, **52**, 61-76. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00899.x>
- [12] Oldroyd, G.E. and Downie, J.A. (2008) Coordinating Nodule Morphogenesis with Rhizobial Infection in Legumes. *Annual Review of Plant Biology*, **59**, 519-546. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092839>
- [13] Nadzieja, M., Kelly, S., Stougaard, J. and Reid, D. (2018) Epidermal Auxin Biosynthesis Facilitates Rhizobial Infection in Lotus Japonicus. *The Plant Journal*, **95**, 101-111. <https://doi.org/10.1111/tpj.13934>
- [14] Wang, Y., Yang, W., Zuo, Y., *et al.* (2019) GmYUC2a Mediates Auxin Biosynthesis during Root Development and Nodulation in Soybean. *Journal of Experimental Botany*, **70**, 3165-3176. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz144>
- [15] Roy, S., Robson, F., Lilley, J., *et al.* (2017) MtLAX2, a Functional Homologue of the Arabidopsis Auxin Influx Transporter AUX1, Is Required for Nodule Organogenesis. *Plant Physiology*, **174**, 326-338. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01473>
- [16] Velandia, K., Reid, J.B. and Foo, E. (2022) Right Time, Right Place: The Dynamic Role of Hormones in Rhizobial Infection and Nodulation of Legumes. *Plant Communications*, **3**, Article ID: 100327. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100327>
- [17] Shrestha, A., Zhong, S., Therrien, J., *et al.* (2021) Lotus Japonicus Nuclear Factor YA1, a Nodule Emergence Stage-Specific Regulator of Auxin Signalling. *New Phytologist*, **229**, 1535-1552. <https://doi.org/10.1111/nph.16950>
- [18] Cai, Z., Wang, Y., Zhu, L., *et al.* (2017) GmTIR1/GmAFB3-Based Auxin Perception Regulated by MiR393 Modulates Soybean Nodulation. *New Phytologist*, **215**, 672-686. <https://doi.org/10.1111/nph.14632>
- [19] Gao, Z., Chen, Z., Cui, Y., *et al.* (2021) GmPIN-Dependent Polar Auxin Transport Is Involved in Soybean Nodule Development. *Plant Cell*, **33**, 2981-3003. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab183>
- [20] Reid, D., Liu, H., Kelly, S., *et al.* (2018) Dynamics of Ethylene Production in Response to Compatible Nod Factor. *Plant Physiology*, **176**, 1764-1772. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01371>
- [21] Berrabah, F., Balliau, T., Aït-Salem, E.H., *et al.* (2018) Control of the Ethylene Signaling Pathway Prevents Plant Defenses during Intracellular Accommodation of the Rhizobia. *New Phytologist*, **219**, 310-323. <https://doi.org/10.1111/nph.15142>
- [22] Mcadam, E.L., Reid, J.B. and Foo, E. (2018) Gibberellins Promote Nodule Organogenesis But Inhibit the Infection Stages of Nodulation. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 2117-2130. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery046>
- [23] Chu, X., Su, H., Hayashi, S., *et al.* (2022) Spatiotemporal Changes in Gibberellin Content Are Required for Soybean Nodulation. *New Phytologist*, **234**, 479-493. <https://doi.org/10.1111/nph.17902>
- [24] Kim, G.B., Son, S.U., Yu, H.J. and Mun, J.H. (2019) MtGA2ox10 Encoding C20-GA2-Oxidase Regulates Rhizobial Infection and Nodule Development in *Medicago truncatula*. *Scientific Reports*, **9**, Article No. 5952. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42407-3>
- [25] Akamatsu, A., Nagae, M., Nishimura, Y., *et al.* (2021) Endogenous Gibberellins Affect Root Nodule Symbiosis via Transcriptional Regulation of Nodule Inception in Lotus Japonicus. *The Plant Journal*, **105**, 1507-1520. <https://doi.org/10.1111/tpj.15128>
- [26] Reid, D., Nadzieja, M., Novák, O., *et al.* (2017) Cytokinin Biosynthesis Promotes Cortical Cell Responses during Nodule Development. *Plant Physiology*, **175**, 361-375. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00832>
- [27] Jarzyniak, K., Banasiak, J., Jamruszka, T., *et al.* (2021) Early Stages of Legume-Rhizobia Symbiosis Are Controlled by ABCG-Mediated Transport of Active Cytokinins. *Nature Plants*, **7**, 428-436. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00873-6>
- [28] Gauthier-Coles, C., White, R.G. and Mathesius, U. (2018) Nodulating Legumes Are Distinguished by a Sensitivity to Cytokinin in the Root Cortex Leading to Pseudonodule Development. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 1901. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01901>
- [29] Chen, J., Wang, Z., Wang, L., *et al.* (2022) The B-Type Response Regulator GmRR11d Mediates Systemic Inhibition of Symbiotic Nodulation. *Nature Communications*, **13**, Article No. 7661. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35360-9>