

生长素、乙烯和温度对大豆不定根形成的影响

刘凤丽,王万鹏,李文滨,刘珊珊,姜振峰

(东北农业大学 大豆研究所/大豆生物学教育部重点实验室/农业部东北大豆生物学与遗传育种重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:以主茎型大豆材料 DN594 和分枝型大豆材料 CHARLESTON 的下胚轴插条为研究对象,配制不同浓度 IAA、乙烯利(乙烯释放剂)、IAA 和乙烯利的混合溶液,采用浸泡的方法处理下胚轴插条,分析最佳处理浓度,然后利用荧光定量 PCR 的方法分析最佳浓度外源激素条件下温度对大豆不定根形成的生长素及乙烯调控相关基因表达变化的影响,为明确不同基因型大豆品种响应 IAA 和乙烯调控的表型及基因表达机制提供理论基础。结果表明:IAA 和乙烯浓度梯度对大豆插条不定根形成呈现低浓度促进、高浓度抑制的规律,且不同基因型间处理效果差异明显;IAA 和乙烯混合处理与单一激素处理差异明显,两个基因型间对 IAA 和乙烯两种激素混合处理敏感性不同;大豆不定根形成过程基因表达水平有差异,受温度影响;乙烯对 IAA 基因表达有明显的调控作用。

关键词:大豆;不定根;IAA;乙烯利;温度

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.04.0547

Coordinated Effects of IAA and Ethylene and Temperature on Adventitious Root Organogenesis in Soybean Hypocotyl Cuttings

LIU Feng-li, WANG Wan-peng, LI Wen-bin, LIU Shan-shan, JIANG Zhen-feng

(Soybean Institute of Northeast Agricultural University/Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education/Key Laboratory of Soybean Biology and Breeding/Genetics of Chinese Agricultural Ministry, Harbin 150030, China)

Abstract: In present study, hypocotyl cuttings from soybean variety DN594 with few branch and CHARLESTON with a few branches were observed in the solutions of different concentrations of IAA, ethylene (ethylene releasing agent), mixture of both IAA and ethephon. Optimal concentrations of different solutions were determined, and then fluorescence quantitative PCR was used to measure the genic expression of genes related to IAA and ethane with high and low temperature. The results could provide more genetic evidences about gene expression of exogenous hormones during the formation of soybean adventitious root under different temperature. The results were as follows: Low concentration of phytohormones promoted the formation of soybean adventitious root, while high concentration inhibited the process. Different phenotypes were observed between vary soybean genotypes, the phenotypes treated with mixture of IAA and ethylene were different with that of single hormone. Gene expression also varied between two genotypes and could be influenced by temperature. Genes related to ethylene could regulate the expression of genes associated to IAA.

Keywords: Soybean; Adventitious root; IAA; Ethylene; Temperature

激素是植物生长发育的重要调控物质,能够调节不定根生长发育^[1-3]。国内外的研究表明,生长素在不定根形成中起关键的作用,乙烯、细胞分裂素、脱落酸及赤霉素等植物激素也在不定根形成中起较复杂的作用^[4]。而生长素相关研究较早^[5-7],已有研究表明,IAA 参与了植物不定根形成的诱导、起始和发育过程的各个环节^[8-9]。乙烯对植物不定根形成的作用的研究结果差异明显,甚至有相反结论^[10-15],内在原因有待于深入研究。不同激素在植物不定根形成过程中存在互作。Steffens 等^[16]研究表明,乙烯在水稻根系形成发育过程和细胞分裂素、ABA 等存在互作。Druege 等^[17]利用转录组分

析方法,也在基因水平证明乙烯和生长素在矮牵牛根的形成过程中有协调作用。综合分析表明,植物激素可以单独调控不定根形成过程,但是不同种类激素间协调控制不定根形成是最主要的调控方式。

国外研究表明温度是不定根形成的影响因素^[18-19],外源生长素添加与否对不定根形成有显著影响^[20]。国内有关温度对植物根系形成影响的研究主要集中在营养物质利用效率和植物体生长等方面^[21-23],和不定根形成有关的研究只有关于马尾松组培单芽生根能力的 1 篇文章^[24],其影响机制有理论和实践应用价值,值得深入研究。

大豆在生物及非生物胁迫过程中产生的不定

收稿日期:2017-02-07

基金项目:国家自然科学基金(31571693);国家现代农业产业技术体系(CARS-04-PS04);黑龙江省博士后科研启动金项目(LBH-Q14021);黑龙江省教育厅科学研究项目(12521008)。

第一作者简介:刘凤丽(1993-),女,硕士,主要从事大豆遗传育种及分子辅助育种研究。E-mail:1099219893@qq.com。

通讯作者:姜振峰(1976-),男,博士,副教授,主要从事大豆遗传育种及分子辅助育种研究。E-mail:jzhi@neau.edu.cn;

刘珊珊(1972-),女,博士,教授,主要从事大豆品质分子生物学研究。E-mail:ars336699@yahoo.com.cn。

根受温度影响,而激素调控是大豆不定根形成的关键因素,但已有研究对二者共同影响大豆不定根形成缺乏明确结论,需要深入进行分析。为明确生长素和乙烯对大豆不定根形成作用,本研究以大豆下胚轴插条为试验材料,探讨 IAA、乙烯利(乙烯供体)、IAA 和乙烯利的混合溶液对不定根形成的影响,同时分析生长素响应因子基因和乙烯响应因子基因在最佳浓度和不同温度条件下的基因表达情况,试图从生理和基因表达水平明确大豆响应外源生长素和乙烯的机理,为深入研究激素对大豆不定根生长发育和产量形成机制提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料大豆品种 DN594(主茎型)和

表 2 IAA 和乙烯利混合溶液处理浓度

Table 2 Concentration of IAA mixed ethylene solution

激素 Phytohormone		浓度 Concentration/(μmol · L ⁻¹)							
IAA	10	10	10	50	50	50	100	100	100
乙烯利 Ethylene	10	50	100	10	50	100	10	50	100

1.2.2 大豆下胚轴插条的获得 参照王金祥等^[25]的方法,用清水冲洗后,再用 0.1% NaClO 消毒 30 min,将主茎型大豆材料 DN594 和分枝型大豆材料 CHARLESTON 的种子种在蛭石里,在 25℃ 和 RH80% 的温室中暗培养 6 d,在子叶节位置下方 6 cm 处切取大小和长势一致的 6 d 大豆幼苗,获得大豆下胚轴插条。每个插条包括完整顶芽、两片幼叶和上胚轴 3 部分。

1.2.3 激素处理 将大豆的下胚轴插条浸在含有激素 IAA、乙烯利及 IAA 和乙烯利混合溶液的 3 cm 高液面烧杯中处理 24 h;然后用蒸馏水冲洗下胚轴,

表 3 荧光定量 PCR 引物

Table 3 Fluorescent real-time PCR primers

GenBank 登录号 GenBank accession number	扩增片段大小 Amplicon size/bp	引物序列(5'→3') Oligonucleotide sequence (5'→3')
Glyma. 19g163900	87	F: AGGAAACAGGACTTGGAGGAA
		R: CCGCCGATGTGCTAAGAAG
Glyma. 19g161100	234	F: CTGGACTGCCTGGAACG
		R: AACCCACCACCTGCGTCTT
Actin4 (AF049106)	214	F: GTGTCAGCCATACTGTCCCCATT
		R: GTTTCAGCTCTTGCTCGTAATCA

CHARLESTON(分枝型)由东北农业大学大豆研究所提供。

1.2 方法

1.2.1 不同激素溶液梯度的设置 采用 IAA(购自北京博奥拓达科技有限公司)作为外源生长素供体,乙烯利(购自北京索莱宝科技有限公司)作为外源乙烯供体处理大豆下胚轴插条。不同激素溶液梯度设置见表 1 和表 2。

表 1 IAA 和乙烯利处理大豆下胚轴浓度

Table 1 Concentration of IAA and ethylene solution

激素		浓度			
Phytohormone		Concentration/(μmol·L ⁻¹)			
IAA	300	200	100	50	10
乙烯利 Ethylene	300	200	100	50	10

换用 1/2 的 Hoagland 营养液培养 8 d 后统计根的数量(超过 1 mm 的计算为根),用于后续统计分析。

1.2.4 温度处理和实时定量 PCR 分析 通过单一和混合激素试验获得不同激素处理不定根的最佳浓度,然后在 20℃ 和 30℃ 温室条件下重新处理两份材料的下胚轴,在统计根数的同时,采集 CHARLESTON 和 DN594 的激素处理插条幼苗和对照的根幼嫩组织,立即放置于液氮中,然后提取 RNA,根据赵琳等^[26]的基因定量方法进行实时定量 PCR,分析生长素响应因子基因和乙烯响应因子基因在不同组织的表达情况。荧光定量 PCR 的引物见表 3。

1.3 数据分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 进行数据统计和方差分析。

2 结果与分析

2.1 单一激素对大豆下胚轴插条不定根形成的影响

2.1.1 IAA 在 1/2 的 Hoagland 营养液中培养 3 d 后,大豆下胚轴插条在 IAA 处理后开始膨大和开裂。随着 IAA 浓度的增加,DN594 和 CHARLESTON 形成不定根的数量均先增加后减少,在 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$

浓度条件下,2 份材料绝大多数插条脱水死亡;在浓度为 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,形成不定根的数量最多,在浓度为 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,形成不定根的最长,而最长的品种是 DN594,长达 1 cm。在 DN594 和 CHARLESTON 两个品种之间,在相同的浓度下 DN594 形成的不定根都比 CHARLESTON 形成的不定根多,在浓度为 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,DN594 的不定根显著多于 CHARLESTON(表 4)。表明 IAA 浓度梯度对大豆插条不定根形成呈现低浓度促进高浓度抑制的规律,而且不同基因型间处理效果差异明显。

表 4 IAA 处理大豆下胚轴插条对不定根数量的影响
Table 4 Effect of IAA on adventitious root quantity of soybean hypocotyl cuttings

品种 Variety	浓度 Concentration/($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 \pm 标准差 Mean \pm Std
DN594	300	7.00	27.50	17.25 \pm 4.50
	100	24.50	32.50	28.50 \pm 5.66
	50	29.00	35.00	32.00 \pm 4.24
	10	15.00	27.00	21.00 \pm 8.49
	0	10.30	13.70	12.00 \pm 1.39
CHARLESTON	300	8.00	15.50	11.75 \pm 5.31
	100	13.00	24.00	18.50 \pm 7.78
	50	29.00	32.50	30.75 \pm 2.48
	10	8.00	15.50	11.75 \pm 5.31
	0	11.50	14.80	13.15 \pm 3.41

2.1.2 乙烯利 和生长素试验结果类似(表 5),大豆下胚轴插条在乙烯利处理后开始膨大和开裂。随着乙烯利浓度的增加,DN594 和 CHARLESTON 形成不定根的数量也呈现先增加后减少趋势,在浓度为 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,形成不定根的数量最多,在 DN594 和 CHARLESTON 两个品种之间,在相同的

浓度下,DN594 形成不定根的数量比 CHARLESTON 多,在浓度为 200 和 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,DN594 形成不定根的数量显著多于 CHARLESTON。表明乙烯利浓度梯度也影响大豆插条不定根形成,基因型间也存在明显差异。

表 5 乙烯处理大豆下胚轴插条对不定根数量的影响
Table 5 Effect of ethylene on adventitious root quantity of soybean hypocotyl cuttings

品种 Variety	浓度 Concentration/($\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 \pm 标准差 Mean \pm Std
DN594	300	3.50	9.00	6.25 \pm 3.89
	200	9.00	15.00	12.00 \pm 4.24
	100	14.50	15.50	15.00 \pm 0.71
	50	5.50	9.00	7.25 \pm 2.48
	10	9.00	12.50	10.75 \pm 2.48
	0	10.30	13.70	12.00 \pm 1.39
CHARLESTON	300	0.00	2.50	1.25 \pm 1.77
	200	3.00	6.00	4.50 \pm 2.13
	100	4.10	8.50	6.30 \pm 1.77
	50	5.50	11.50	8.50 \pm 4.25
	10	7.95	11.50	8.73 \pm 3.16
	0	11.50	14.80	13.15 \pm 3.41

2.2 IAA 和乙烯利的混合溶液对大豆下胚轴插条形成不定根的影响

为分析 IAA 和乙烯协调大豆不定根形成机制,本试验利用不同浓度 IAA 和乙烯利混合处理大豆下胚轴插条(表 6)。和单独 IAA 或乙烯利处理结果类似,处理 3 d 后,大豆下胚轴插条开始膨大和开裂,当生长素浓度为 10 μmol·L⁻¹时,不定根的数量随乙烯利的浓度增加呈现先增加后减少趋势。在生长素浓度为 50 μmol·L⁻¹时,不定根的数量随乙烯利浓度增加呈现先减少后增加趋势。当生长素

浓度为 100 μmol·L⁻¹时,不定根数量随乙烯利浓度增加呈现逐渐减少的趋势;当乙烯利浓度为 10 μmol·L⁻¹时,不定根数量随生长素浓度增加而增加。当 IAA 和乙烯利浓度分别为 100 和 10 μmol·L⁻¹时,CHARLESTON 形成的不定根的数量和长度均最大。而 DN594 则在 IAA 和乙烯利浓度分别为 100 和 50 μmol·L⁻¹时达到最大值;DN594 形成不定根的数量比 CHARLESTON 形成不定根的数量多,说明两个基因型间对 IAA 和乙烯利两种激素混合处理敏感性不同。

表 6 乙烯处理大豆下胚轴插条对不定根的影响

Table 6 Effect of ethylene on adventitious root growth of soybean hypocotyl cuttings

品种 Variety	浓度 Concentration (IAA + Ethylene) /(μmol·L ⁻¹)	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 ± 标准差 Mean ± Std
CHARLESTON	10 + 10	7.50	10.50	9.00 ± 2.13
	10 + 50	14.00	19.00	16.50 ± 3.54
	10 + 100	12.50	15.00	13.75 ± 1.77
	50 + 10	18.50	24.50	21.50 ± 4.25
	50 + 50	5.50	13.50	9.50 ± 5.66
	50 + 100	17.50	22.50	20.00 ± 3.54
	100 + 10	13.50	32.00	22.75 ± 13.08
	100 + 50	13.00	30.50	21.75 ± 12.38
	100 + 100	9.00	21.00	15.00 ± 8.49
DN594	10 + 10	14.00	24.50	19.25 ± 7.43
	10 + 50	12.00	20.00	16.00 ± 5.66
	10 + 100	13.00	18.00	15.50 ± 3.54
	50 + 10	24.00	32.00	28.00 ± 5.66
	50 + 50	17.50	21.50	19.50 ± 2.83
	50 + 100	27.50	30.50	29.00 ± 2.12
	100 + 10	30.00	40.00	35.00 ± 7.07
	100 + 50	31.50	41.00	36.25 ± 6.72
	100 + 100	18.00	33.50	25.75 ± 10.96

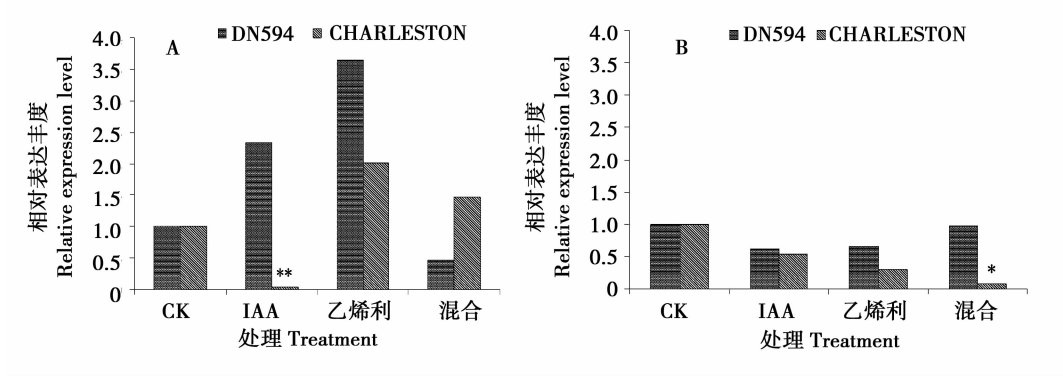
2.3 不同温度下生长素和乙烯响应因子基因表达的实时定量 PCR 分析

在 不定根表型分析基础上,本研究在低温(20℃)和高温(30℃)条件下分析了 1 个生长素响应因子基因 Glyma. 19g161100 和 1 个乙烯响应因子基因 Glyma. 19g163900 在根系中表达情况。基因定量 PCR 结果也证实了大豆不定根形成过程中存在基因表达差异。生长素响应因子基因 Glyma. 19g161100 在两种基因型根系中均表达。但是在低温条件下除 IAA 处理的 CHARLESTON 和混合处理的 DN594 外,其它处理条件下该基因表达均明显高于对照,说明低温(20℃)条件下,生长素响应因子基因表达受到促进;高温处理条件下,各个处

理该基因表达水平均低于对照,该基因表达可能受到抑制,以 CHARLESTON 更为明显。基因型间分析表明,CHARLESTON 在低温 IAA 诱导条件下和高温混合激素处理条件下基因表达显著低于 DN594,说明基因型间基因响应 IAA 激素处理存在差异。在低温的 IAA 和乙烯利混合处理条件下,该基因表达量明显低于乙烯利单独处理,但是高于 IAA 单独处理;在高温条件下,该基因的表达量明显低于 IAA 和乙烯利单独处理,表明乙烯添加抑制了 AUX 响应因子基因的表达,说明乙烯处理对生长素基因表达存在明显的调控效应(图 1);乙烯响应因子基因 Glyma. 19g163900 的表达量在高低温处理条件下也表现不同规律,高温条件下该基因表达明显高于对

照,说明温度对该基因影响较大。基因型对该基因响应也存在明显差异,低温处理条件下,CHARLESTON 的基因表达水平明显低于 DN594,在乙烯利处理中达到极显著水平,在混合处理中达到显著水平,说明基因型间对该基因响应存在明显差异。混

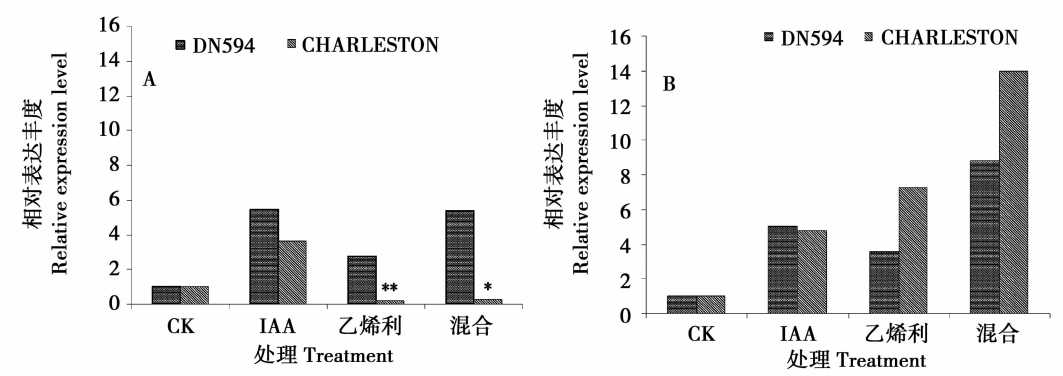
合激素处理对该基因表达也存在明显影响,在高低温条件下,混合处理的基因表达水平与单独激素处理均有明显差异,说明,乙烯和 IAA 协同对乙烯响应因子基因表达进行调控(图 2)。



A:20℃ ; B:30℃.
* 表示在 0.05 水平品种间差异显著; ** 表示在 0.01 水平品种间差异显著。
* and ** showed significant difference at 0.05 and 0.01 level between the two varieties, respectively.

图 1 激素诱导 AUX 响应因子基因表达量变化

Fig. 1 Change of expression quantity of AUX related gene induced by IAA, ethylene and IAA mixed ethylene



A:20℃ ; B:30℃.
* 表示在 0.05 水平品种间差异显著; ** 表示在 0.01 水平品种间差异显著。
* and ** showed significant difference at 0.05 and 0.01 level between the two varieties, respectively.

图 2 激素诱导乙烯响应因子基因表达量变化

Fig. 2 Change of expression quantity of ethylene response gene induced by IAA, ethylene and IAA mixed ethylene

3 结论与讨论

不定根的形成是植物发育生物学备受关注的问题。近年来,随着对不定根形成研究的深入,其形成机制逐步明确。研究发现植物不定根在植株生长发育的形态建成及进化等方面有特殊性,是研究植物器官发育模式的理想模板。不定根的形成与很多内外因素有关,尤其是植物激素,如生长素、乙烯、细胞分裂素等。

本研究结果表明生长素和乙烯能够促进大豆

不定根的形成,而且二者间具有协调作用。该结论能够从国内外的相关研究得到证实。已有大量的研究证明生长素是促进不定根形成的主要激素,参与不定根发生的建成细胞选择、不定根原基发育和不定根分生组织的激活等阶段^[28],是调控不定根发育的核心环节并形成特定的遗传网络^[29-30]。外源生长素添加试验证明外源生长素能增加不定根数目,促进不定根形成^[31],与本研究结果相符合。已有研究结果表明乙烯也参与植物不定根发育过程。Zimmerman 早在 1935 年就报道了乙烯能促进不定

根原基发生。但后续研究表明乙烯在植物不定根形成过程中有促进和抑制两种相反的调控能力^[32-36]。深入研究表明,生长素和乙烯不是独立调控植物不定根生长发育,二者之间存在互作调控^[37],已有试验证明生长素和乙烯能够使控制不定根发生发育的基因上调表达^[38],充分说明生长素和乙烯协调控制不定根的发生发育^[17]。本研究的生长素和乙烯相关基因定量 PCR 结果也证明乙烯对 IAA 基因表达有明显的调控作用。

大豆在逆境(淹水、干旱等)条件下会有大量不定根形成^[20]。这些不定根对植株的机械支持能力和抗倒伏能力起着至关重要的作用,而且对植株的形态建成和最终的产量有显著影响。但是对大豆不定根形成机制方面研究很少,亟需加强。本研究从单一因素 IAA、乙烯和混合激素处理大豆下胚轴插条方面着手,在不定根形成及高低温条件下相关基因表达方面进行了分析,为两种激素诱导不定根形成提供了表型和基因表达调控方面的理论依据。研究表明不定根的形成是一个复杂的过程,激素间存在相互作用。本研究还证明 IAA 和乙烯利的混合溶液对不定根的形成促进作用比单一激素的促进作用效果更好,说明 IAA 和乙烯利的混合溶液对不定根的形成起到协同作用。

温度对植物不定根形成有重要影响^[18-20]。该结果对于大豆受到低温逆境后的生长发育调控具有重要意义。本文分析不同温度条件下大豆不定根形成,结果表明高温能够促进不定根形成,IAA 和乙烯响应因子基因表达水平也发生明显改变,大豆不定根形成在基因表达层面存在基因表达差异。具体机制有待于深入研究。研究不定根发生发育规律,进而明确激素调控植物不定根发生发育的分子机制及信号网络是今后研究的重点。

参考文献

[1] Dolan L. The role of ethylene in root hair growth in *Arabidopsis* [J]. Journal of Plant Nutrition & Soil Science, 2001, 64: 141-145.

[2] Michael G. The control of root hair formation: Suggested mechanisms[J]. Journal of Plant Nutrition & Soil Science, 2001, 164: 111-119.

[3] Schiefelbein J W. Cell-fate specification in the epidermis: A common patterning mechanism in the root and shoot[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6:74-78.

[4] Zhu C H, Gan L, Shen Z G, et al. Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(6): 1299-1308.

[5] Kevers C, Hausman J F, Faivre-Rampant O, et al. Hormonal

control of adventitious rooting: Progress and questions. Angewandte Botanik[J]. Angewandte Botanik, 1997, 71:71-79.

[6] Li S W, Xue L, Xu S, et al. Mediators, genes and signaling in adventitious rooting[J]. The Botanical Review, 2009, 75(2): 230-247.

[7] Pop T I, Pamfil D, Bellini C. Auxin control in the formation of adventitious roots[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2011, 39(1):307-316.

[8] 王立德, 廖红, 王秀荣, 等. 植物根毛的发生、发育及养分吸收[J]. 植物学通报, 2004, 21(6):649-659. (Wang L D, Liao H, Wang X R, et al. Root hair initiation and development and nutrient uptake in plants[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2004, 21(6):649-659.)

[9] 朱振兴, 李丹. 生长素信号对植物侧根发育的调控[J]. 中国细胞生物学学报, 2015 (11):1566-1571. (Zhu Z X, Li D. Progress in study of auxin signaling in plant lateral root development[J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2015 (11):1566-1571.)

[10] Krishnamoorthy H N. Promotion of rooting in mung bean hypocotyl cuttings with ethrel, an ethylene releasing compound[J]. Plant & Cell Physiology, 1970, 11(6):979-982.

[11] Robbins J A, Kays S J, Dirr M A. Enhanced rooting of wounded mung bean cuttings by wounding and ethephon (*Vigna radiata*) [J]. Journal - American Society for Horticultural Science (USA), 1983,108:325-329.

[12] Riov J, Yang S F. Ethylene and auxin-ethylene interaction in adventitious root formation in mung bean (*Vigna radiata*) cuttings [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 1989, 8:131-141.

[13] Jusaitis M. Rooting response of mung bean cuttings to 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and inhibitors of ethylene biosynthesis[J]. Scientia Horticulturae, 1986, 29:77-85.

[14] Geneve R L, Heuser C W. The relationship between ethephon and auxin on adventitious root initiation in cuttings of *Vigna radiata* (L.) R. Wilcz (Plant propagation, mung bean)[J]. Journal American Society for Horticultural Science, 1983, 204(1): 98-104.

[15] Mudge K W, Swanson B T. Effect of ethephon, indole butyric acid and treatment solution pH on rooting and ethylene levels within mung bean cuttings[J]. Plant Physiology, 1978, 61:271-273.

[16] Steffens B, Sauter M. Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice [J]. Planta, 2006, 223(3): 604-612.

[17] Druge U, Franken P, Lischewski S, et al. Transcriptomic analysis reveals ethylene as stimulator and auxin as regulator of adventitious root formation in petunia cuttings[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 26(5):494.

[18] Konishi M, Sugiyama M. Genetic analysis of adventitious root formation with a novel series of temperature-sensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*[J]. Development, 1991, 130(23):5637.

[19] Briske D D, Wilson A M. Moisture and temperature requirements adventitious root development in blue grama seedlings[J]. Journal of Range Management, 1978, 31(3):174-178.

[20] Corrêa L D R, Fett-Neto A G. Effects of temperature on adventitious root development in microcuttings of *Eucalyptus saligna*

Smith and *Eucalyptus globulus* Labill[J]. Journal of Thermal Biology, 2004, 29(29):315-324.

[21] 薛鹤, 段增强, 董金龙, 等. 根区温度对黄瓜生长、产量及氮肥利用率的影响[J]. 土壤, 2015, 47(5):842-846. (Xue H, Duan Z Q, Dong J L, et al. Effect of root zone temperature on cucumber growth, yield and nitrogen use efficiency[J]. Soils, 2015, 47(5):842-846.)

[22] 闫秋艳, 段增强, 李汛, 等. 根区温度对黄瓜生长和土壤养分利用的影响[J]. 土壤学报, 2013, 50(4):752-760. (Yan Q Y, Duan Z Q, Li X, et al. Effect of root zone temperature on growth of cucumber and nutrient utilization in soils[J]. Acta Pedologica Sinica, 2013, 50(4):752-760.)

[23] Mart J M, 范芳强. 光照和土壤温度对春小麦和春大麦根间长度的影响[J]. 麦类作物学报, 1989, 9(2):24-27. (Mart J M, Fan F Q. Effect of daylength and soil temperature on root length of spring wheat and barley[J]. Journal of Triticeae Crops, 1989, 9(2):24-27.)

[24] 姚瑞玲, 王胤. 温度对马尾松组培单芽不定根发生的影响[J]. 广西植物, 2016, 36(11):1282-1287. (Yao R L, Wang Y. Effects of temperature on adventitious root formation of tissue-cultured shoots in *Pinus massoniana* [J]. Guihaia, 2016, 36(11):1282-1287.)

[25] 王金祥, 蔡小杰, 廖红, 等. 生长素和乙烯对大豆下胚轴插条不定根形成的影响[J]. 西南农业学报, 2004, 17(S):196-200. (Wang J X, Cai X J, Liao H, et al. Effects of auxin and ethylene on adventitious root organogenesis in soybean hypocotyl cuttings[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2004, 17(S):196-200.)

[26] 赵琳, 卢清瑶, 张彦威, 等. 大豆 *GmRAV* 基因与暗形态建成相关[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(3):253-256. (Zhao L, Lu Q Y, Zhang Y W, et al. Effect of soybean *GmRAV* gene on skotomorphogenesis[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2013, 35(3):253-256.)

[27] Bacanamwo M, Purcell L C. Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding[J]. Crop Science, 1999, 39:143-149.

[28] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture[J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28:67-77.

[29] Dubrovsky J G, Napsucially-Mendivil S, Duclercq J, et al. Auxin minimum defines a developmental window for lateral root initiation [J]. New Phytologist, 2011, 191(4):970-983.

[30] Ivanchenko M G, Napsucially-Mendivil S, Dubrovsky J G. Auxin-induced inhibition of lateral root initiation contributes to root system shaping in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 2010, 64:740-752.

[31] Yadav S, David A, Bhatla S C. Nitric oxide accumulation and actin distribution during auxin induced adventitious root development in sunflower [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(1):159-166.

[32] Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, et al. AUX1 promotes lateral formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling [J]. Plant Cell, 2002, 14(3):589-597.

[33] Negi S, Ivanchenko M G, Muday G K. Ethylene regulates lateral root formation and auxin transport in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 2008, 55:175-187.

[34] Ivanchenko M G, Muday G K, Dubrovsky J G. Ethylene-auxin interactions regulate lateral root initiation and emergence in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 2008, 55:335-347.

[35] Masucci J D, Schiefelbein J W. The *rh6* mutation of *Arabidopsis thaliana* alters root-hair initiation through an auxin and ethylene-associated process [J]. Plant Physiology, 1994, 106(4):1335-1346.

[36] Tanimoto M, Roberts K, Dolan L. Ethylene is a positive regulator of root hair development in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 1995, 8:943-948.

[37] Rahman A, Hosokawa S, Oono Y, et al. Auxin and ethylene response interactions during *Arabidopsis* root hair development dissected by auxin influx modulators [J]. Plant Physiology, 2002, 130(4):1908-1917.

[38] Bruex A, Kainkaryam R M, Wieckowski Y, et al. A gene regulatory network for root epidermis cell differentiation in *Arabidopsis* [J]. PLoS Genetics, 2012, 8(1):e1002446.