

冬小麦生育中后期次生根特殊根毛的发生与形态结构

张 均, 贺德先*, 段增强

(河南农业大学农学院, 郑州 450002)

摘要:大田试验条件下,研究了冬小麦次生根特殊根毛的发生规律和形态结构特征。结果表明,拔节后次生根近植株基部根体上特殊根毛普遍发生,其在次生根根体上的分布可区分为集中区、适中区和稀少区。特殊根毛集中区根毛的长度、直径、密度分别均大于适中区和稀少区,其中,长度和密度的差异达极显著水平($P < 0.01$)。随着生育期推进,特殊根毛长度、直径和密度均呈下降趋势。大多数特殊根毛呈现出不同程度的扭曲、变形,根毛细胞突起和分枝现象较为普遍,特殊根毛细胞次生壁出现加厚现象。

关键词:小麦; 次生根; 特殊根毛; 发生; 形态结构

文章编号:1000-0933(2009)10-5485-08 中图分类号:Q148, S314, S512.1 文献标识码:A

Formation, morphology, and structure of special root hairs on nodal roots of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in middle and late growing period

ZHANG Jun, HE De-Xian, DUAN Zeng-Qiang

College of Agronomy Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5485 ~ 5492.

Abstract: Under conditions of the field experiments, formation, morphology and structure of special root hairs on wheat nodal roots were studied. The results showed that special root hairs formed widespread around the basal parts of wheat nodal roots after jointing stage and that distribution of special root hairs on a nodal root could be divided into the concentrated, the moderate, and the sparse segment. Length, diameter, and density of the special root hairs on the concentrated segments were greater or more than those on the moderate or sparse segments. Among those, differences both in length and density between different nodal root segments were extremely significant ($P < 0.01$). Length, diameter, and density of the special root hairs decreased with advance in growing period. Most special root hairs were distorted and deformed to some extent, protruding or branching of root hair cells was a general phenomenon in middle and late growing period, and thickening of secondary walls of the special root hairs occurred.

Key Words: wheat; nodal root; special root hair; formation; morphology and structure

作物根毛是根表皮细胞特化而成的向外突出、顶端密闭的管状延伸,其功能主要是扩大根的有效吸收面积^[1,2],增大根所利用的土壤的体积^[3]。但土壤颗粒的挤压^[4],不同化合态氮的浓度^[5]及根瘤菌^[6,7]等因素,在一定条件下可引起根毛变形。随着电子显微技术的发展和运用,人们已认识根毛细胞的超微结构,并逐渐注意到结构和功能的内在联系^[8,9]。前人业已鉴别或克隆出不少与拟南芥属植物根表皮细胞特化^[10]、根毛细胞分化^[10,11]、根毛的初始伸长^[10]和顶端生长^[10,12]等相关的基因或基因产物,也明确了光照^[13,14]、温度^[4]、矿物质营养^[15,16]及植物生长物质^[17~19]等对根毛发育的影响。就小麦而言,初生根和次生根均可发生根毛,其密

基金项目:河南省重大科技攻关资助项目(05220010300); 国家教育部高校博士学科点专项科研基金资助项目(20060466003)

收稿日期:2008-07-01; **修订日期:**2009-05-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hedexian@hotmail.com

度约为每平方毫米数百条,1株小麦所有根毛之总长可达10 km以上^[20]。迄今,前人在小麦根毛的分化与发生^[21]、形态结构^[15]、养分吸收及其调节^[22,23]、分子遗传控制^[24]等方面已有较多报道,而尚未见大田生产条件下小麦全生育期内根毛发生与形态结构动态变化的报道。通常,根毛发生在根体成熟区段,随着生育进程推进,根成熟区段逐渐向下、向倾斜方向推进,老龄根段上的根毛逐渐脱落。然而,次生根近植株基部长约10 cm根段上的一些毛状结构在生育中、后期一直不脱落,其上粘附很多土粒,前人将之定义为特殊根毛^[25],并观察到其发生时间早,存活时间长。由于特殊根毛在全生育期内的发生密度、根毛长度都高于一般根毛,因此它在植株中后期对于耕层土壤中水分和养分的吸收等起到了至关重要的作用。但迄今尚未见到关于小麦特殊根毛发生规律和形态结构方面的专题报道^[25]。鉴于上述,研究典型高产农田冬小麦次生根特殊根毛的发生规律、形态、内部结构等,为有效调控特殊根毛的发育与功能,进而提高整株根系的生理活性,实现小麦高产优质栽培,具有重要的理论与实践意义。

1 材料与方法

试验于2006~2007年在河南农业大学科教园区进行。土壤为沙壤土,耕层土壤有机质含量为17.8 g·kg⁻¹,全氮,碱解氮,有效磷和有效钾含量分别为0.99 g·kg⁻¹,57.9 mg·kg⁻¹,44.4 mg·kg⁻¹和204.8 mg·kg⁻¹,pH值为7.9。供试品种为豫农949(国审麦2005015),子粒产量平均为8448 kg·hm⁻²。

1.1 试验设计与研究方法

1.1.1 试验设计

试验采用完全随机排列。处理为施氮量,设3个N水平:0,120 kg·hm⁻²和240 kg·hm⁻²。本研究中,形态结构观察仅限于3个氮素处理中的1个。一方面,设置不同的氮素供应水平并不是为了揭示氮肥对特殊根毛发生的影响,而是为了保证特殊根毛在发生和形态结构上更具多样性;另一方面,研究需要每7 d完成1次观察与分析,如果观察全部3个施氮水平下所有处理则工作量过大。小区面积为17.4 m²(5.8 m×3 m),行距0.25 m,重复3次。

1.1.2 主要仪器设备与试剂

OLYMPUS CH20-BM显微图像处理系统、卡氏固定液、品红染液。

1.1.3 田间取样与样品前期处理方法

分别于2007-03-10(拔节期),以及拔节期后7,14,21,28,35,42,49,56,63,72 d进行取样,直到蜡熟期(收获前)。每次取样时,选择并挖掘具有代表性的植株15株。前后2次的取样点之间留有40~50 cm的间隔,以避免前次取样所留下的空隙影响下次取样的代表性。土壤-根系样品的挖掘深度为30 cm。预浸土壤-根系样品2 h,以便冲洗时根、土容易分离,减少伤根,同时保持根系与根毛的活性。用湿纱布包裹根样,装入塑料袋内转移至实验室。根样冲洗干净后,仔细挑选15~20段具有代表性、长势均匀、长约10 cm且具特殊根毛的次生根基部根样,投入卡氏固定液中固定30 min,然后转移至70%酒精中保存,以备观察。

1.1.4 制片与观察方法

借助于解剖镜,观测不同根段上特殊根毛的着生位置、密度、长度。配制体积分数为8.9%的HCl和45%的乙酸各100 mL。取1份HCl与2份乙酸混合,配制成混合液。将根毛置于混合液中浸泡5 min,然后在室温下放置5 min。用蒸馏水反复冲洗,并用滤纸吸干根样上的水分。借助刀片和解剖针,将根毛轻轻剥离在载玻片上,用品红染色3~4 min。将制成的根毛样片置于光学显微镜下,观察其形态与结构。

1.2 田间管理

前茬田菁掩底。底施纯N 120 kg·hm⁻²,过磷酸钙 540 kg·hm⁻²,氯化钾 187.5 kg·hm⁻²,拔节期追施纯N 120 kg·hm⁻²。2006-10-14播种。三叶期间、定苗,种植密度为200 万苗·hm⁻²。其它栽培管理同一般高产田。小麦全生育期内(2006-09至2007-05)降水量分别为162,50,0,59,6,0,14,64,16,25 mm,共计396 mm。2007-11-25,2008-03-05和2008-04-15分别灌水15,30 m³和30 m³,均采取喷灌方式。

1.3 统计分析方法

运用Microsoft Excel 2000和DPS V6.55对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 次生根特殊根毛的发生规律

2.1.1 特殊根毛发生部位

大田试验条件下,冬小麦拔节后次生根近植株基部 10 cm ($\bar{x}=10.23$ cm, $s=0.59$ cm) 根体上普遍发生特殊根毛,且在不同根段上呈不均匀分布。根据不同根区段上特殊根毛着生数量的多少,可将特殊根毛发生区划分为集中区(近植株区段)、适中区(特殊根毛发生区中间区段)和稀少区(远植株区段),其长度分别为 1.4~3.7 cm ($\bar{x}=2.52$ cm),1.1~4.2 cm ($\bar{x}=2.67$ cm)和 3.0~7.2 cm ($\bar{x}=5.04$ cm)(表 1)。

集中区特殊根毛长而密集。拔节~开花(或子粒形成初期)期间,集中区根段长度为 2.5~3.7 cm ($\bar{x}=2.9$ cm);继之以后,集中区长度逐渐缩短,至蜡熟期,长度不到 2 cm ($\bar{x}=1.9$ cm),比观察期间的最大值(2007-03-21)减少了 58.9%。回归分析结果指出,拔节后特殊根毛集中区长度(y)与拔节后天数(x)间的负相关关系达极显著水平: $y=-0.0233x+3.3394, r=-0.870^{**}$ 。

根毛适中区根段长度的变化与集中区基本一致,即拔节以后随着生育期的推进而逐渐减少。与集中区长度变化所不同的是,适中区在灌浆中期以后的下降幅度更大,蜡熟时的长度比观察期间的最大值(2007-03-21)减少了 72.9%。回归分析结果指出,拔节后特殊根毛集中区长度(y)与拔节后天数(x)间的负相关关系达极显著水平: $y=-0.0302x+3.7258, r=-0.810^{**}$ 。

表 1 不同生育时期小麦次生根特殊根毛着生区段的长度(cm)

根区段 Root zone	观测时间(月-日) Observation date(month-day)										
	03-14	03-21	03-28	04-04	04-11	04-18	04-25	05-02	05-09	05-16	05-23
根毛集中区 Concentrated root hair segment	2.87 aA	3.63 aA	2.6 aA	2.5 aA	3.27 aA	2.83 aA	2.57 aA	2.63 aA	1.77 aA	1.63 aA	1.47 aA
根毛适中区 Moderate root hair segment	3.13 aA	4.17 aA	3.07abA	2.73 bA	3 abA	2.9 bB	2.9 bB	2.63 bB	1.87 bB	1.83 bB	1.13 aB
根毛稀少区 Sparse root hair segment	3.03 aA	3.03 aA	4.17 bA	4.77 bA	4.37 bA	4.87 bB	5.4 bB	5.67 bB	6.4 bB	6.5 bB	7.2 aB

特殊根毛稀少区的根段长度,在拔节后一直呈逐渐增大趋势,到蜡熟期,平均长度达观察期间的最大值 7.2 cm,是观察期间最小值 3.0 cm(2007-03-14 和 2007-03-21)的 2.4 倍。通过系统观察还发现,特殊根毛的死亡和脱落,首先从根毛稀少区(远植株端)开始。观测期间根毛稀少区长度的变化,说明随着生育进程推进,特殊根毛衰亡速度越来越快,程度越来越强。回归分析结果指出,拔节后特殊根毛集中区长度(y)与拔节后天数(x)间的正相关关系达极显著水平: $y=0.0574x+3.0258, r=0.980^{**}$ 。

2.1.2 特殊根毛密度

拔节—子粒形成期间,不同次生根区段上特殊根毛的密度变化不大,为 40~138 条 $\cdot\text{mm}^{-2}$ ($\bar{x}=90$ 条 $\cdot\text{mm}^{-2}$);而子粒灌浆和成熟期间,不同根区段上特殊根毛的密度显著降低,至蜡熟时仅为 22~83 条 $\cdot\text{mm}^{-2}$ ($\bar{x}=49$ 条 $\cdot\text{mm}^{-2}$)(图 1)。图 1 表明,在同 1 条次生根上,不论是根毛集中区、适中区还是稀少区,不同生育时期根毛密度的变化趋势一致,但同一生育时期不同根区段之间根毛密度的差异却达极显著水平($P<0.001$):拔节—子粒形成期间,集中区、适中区、稀少区的根毛密度分别

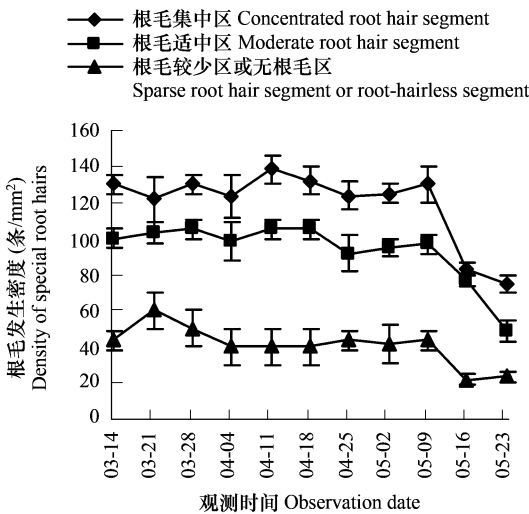


图 1 小麦不同生育时期次生根不同部位特殊根毛的发生密度
Fig. 1 Density of special root hairs on different segments of wheat nodal roots at different growing stages

为 122 ~ 138 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 128$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$), 92 ~ 105 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 100$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$), 40 ~ 60 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 45$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$); 子粒灌浆和成熟期间, 集中区、适中区、稀少区的根毛密度分别为 75 ~ 83 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 79$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$), 48 ~ 77 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 63$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$), 22 ~ 23 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ($\bar{x} = 23$ 条 $\cdot \text{mm}^{-2}$)。

回归分析结果还指出, 特殊根毛密度(y)与拔节后天数(x)呈显著或极显著的负相关: 集中区根毛密度与拔节后天数间的回归方程为: $y = -0.5714x + 139.24$ ($r = -0.650^*$); 适中区和稀少区根毛密度与拔节后天数间的回归方程分别为: $y = -0.5325x + 111.82$ ($r = -0.720^{**}$) 和 $y = -0.3463x + 52.727$ ($r = -0.750^{**}$)。

2.2 次生根特殊根毛的形态与结构

2.2.1 特殊根毛长度

拔节—子粒形成期间, 次生根不同区段上特殊根毛的长度变化不大, 集中区、适中区、稀少区的根毛长度分别为 0.85 ~ 1.09 mm ($\bar{x} = 0.96$ mm), 0.44 ~ 0.50 mm ($\bar{x} = 0.48$ mm), 0.13 ~ 0.24 mm ($\bar{x} = 0.18$ mm); 而子粒形成以后, 根毛长度逐渐缩短, 集中区、适中区、稀少区的根毛长度分别为 0.40 ~ 0.98 mm ($\bar{x} = 0.69$ mm), 0.30 ~ 0.50 mm ($\bar{x} = 0.37$ mm), 0.10 ~ 0.20 mm ($\bar{x} = 0.15$ mm) (图 2)。图 2 指出, 在同 1 条次生根上, 不同根区段上特殊根毛的长度显著不同, 表现为集中区 > 适中区 > 稀少区 ($P < 0.001$)。相比之下, 稀少区根毛的长度在不同生育时期的变化一直比较平稳, 仅在蜡熟前后才显著缩短; 而集中区和适中区根毛的长度在子粒形成以后显著下降, 且表现为越是靠近次生根近植株端的根毛, 长度越在较早时期发生更为显著的变化。

回归分析结果表明, 次生根不同根区段上特殊根毛的长度(y)与拔节后天数(x)之间的负相关关系表现并不一致: 集中区根毛长度与拔节后天数间的回归方程为 $y = -0.0052x + 1.0674$ ($r = -0.650^*$), 适中区的回归方程为 $y = -0.0022x + 0.5274$ ($r = -0.710^{**}$), 稀少区的回归方程为 $y = -0.3463x + 52.727$ ($r = -0.450$)。

2.2.2 特殊根毛直径

拔节 ~ 抽穗阶段, 次生根不同根区段上特殊根毛的直径变化幅度较小, 集中区、适中区、稀少区的根毛直径分别为 5.2 ~ 10.2 μm ($\bar{x} = 7.2$ μm), 5.2 ~ 6.8 μm ($\bar{x} = 6.1$ μm), 4.3 ~ 5.5 μm ($\bar{x} = 5.0$ μm), 抽穗以后, 特殊根毛直径显著减小, 3 个区段的根毛直径分别为 4.3 ~ 10.2 μm ($\bar{x} = 6.2$ μm), 3.7 ~ 6.7 μm ($\bar{x} = 4.8$ μm), 1.6 ~ 5.3 μm ($\bar{x} = 3.2$ μm) (图 3)。另从图 3 还可以看出, 在同 1 条次生根上, 不同区段上特殊根毛的直径显著不同, 除拔节 ~ 孕穗阶段外, 其它不同生育时期的变化趋势一致, 均表现为集中区 > 适中区 > 稀少区 ($P < 0.001$)。

回归分析结果也表明, 次生根不同根区段上特殊根毛直径(y)与拔节后天数(x)之间的负相关关系或呈显著或极显著负相关, 或其负相关关系未达显著水平: 集中区根毛直径与拔节后天数间的回归方程为 $y = -0.0316x + 7.5909$ ($r = -0.370$), 而适中区和稀少区的回归方程为 $y = -0.0316x + 6.5909$ ($r = -0.690^*$) 和 $y = -0.0512x + 5.9561$ ($r = -0.880^{**}$)。

2.2.3 特殊根毛形态

由于土粒的挤压等多种原因, 拔节以后次生根特殊根毛交错或叠压在一起, 根毛表面突兀不平, 扭曲、变形现象普遍发生, 这与苗期阶段或室内培养条件下的根毛多呈平滑长管形 (图 4) 形成鲜明对照。根毛前端常

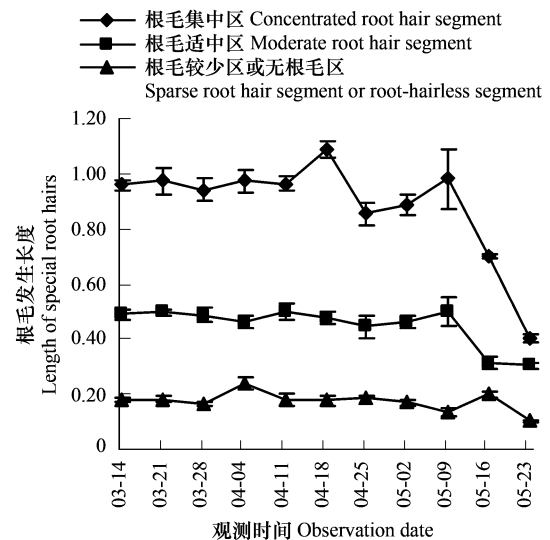


图 2 小麦不同生育时期次生根不同部位特殊根毛的长度
Fig. 2 Length of special root hairs on different segments of wheat nodal roots at different growing stages

形成具有不同形状的突起或块瘤(图5),分枝现象也较为普遍,而且分枝还可以发生次级分枝(图6,图7)。本试验条件下,大部分根毛分枝呈二歧状,个别则具3个分枝。观察结果还指出,特殊根毛分枝有基部分枝和顶部分枝两种情况。随着小麦生育期推进,特殊根毛在形态上也发生了一系列的变化:与生育中期的特殊根毛相比,后期的特殊根毛扭曲、变形现象更为严重;生育末期,特殊根毛细胞的活性几乎完全丧失,根毛细胞中空,壁较薄;由于细胞内含物的解体、消失,整条根毛着色不明显,甚至不着色。

2.2.4 特殊根毛结构

观察发现,整个特殊根毛细胞染色较浅且着色均匀,呈透明状。在某些特殊根毛细胞中,可清晰地观察到拟长方形的细胞核(图8)。随着生育期推进,细胞核逐渐移至细胞顶端,然后解体。特殊根毛细胞中还可观察到大型的液泡存在(图9)。而在另一些根毛细胞中,则观察不到细胞核和液泡。随着根毛衰老、死亡,各细胞器逐渐解体、消失。观察还发现,拔节后次生根特殊根毛的次生壁多有加厚现象,且该加厚现象只出现在某一根毛的某一区段内,而并未发现整条特殊根毛都出现加厚现象者(图10)。生育中期,特殊根毛的细胞核及部分细胞器清晰可见;生育后期,特殊根毛部分细胞器开始解体、死亡;生育末期,随着细胞器消失,特殊根毛基部还可观察到一些类似树木裂纹状的结构(图11),此结构的破裂和消失,标志着特殊根毛衰老。

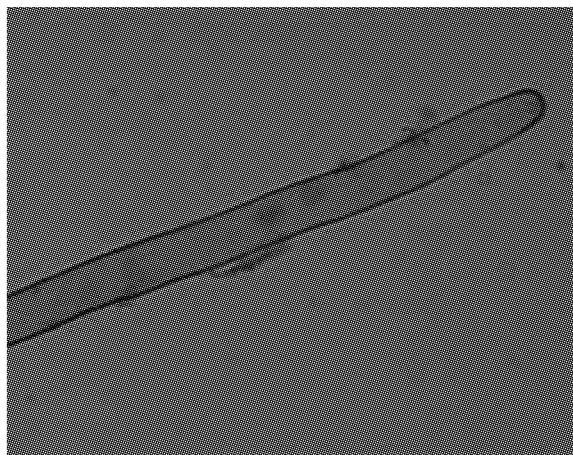


图4 小麦幼苗次生根成熟根段一般根毛的形态($\times 40$)

Fig. 4 Normal morphology of general root hairs on the maturation zone of young nodal roots of wheat seedlings ($\times 40$)



图5 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的形态(根毛突起)($\times 10$)

Fig. 5 Morphology of special root hairs on the concentrated segments of wheat nodal roots, showing protrusions of root hairs ($\times 10$)

3 结语与讨论

通常情况下,小麦初生根和次生根在根尖成熟部位发生根毛。随着根系不断生长,成熟部位以上较老根段上的根毛逐渐死亡、脱落,根毛寿命一般为15~20 d,而成熟区段则依次下移,根毛发生部位随之向下推进。河南省郑州地区典型高产麦田(本研究为沙壤土)生态条件下,拔节期根系约深入到1.0 m的土层,即是说,通常的根毛发生区已远离植株基部1 m左右。然而,在研究和生产实践中发现,拔节以后次生根根体上端,即从植株基部开始约10 cm左右的根段上,也普遍着生“根毛”。这些“根毛”在外部形态上与一般根毛没有明

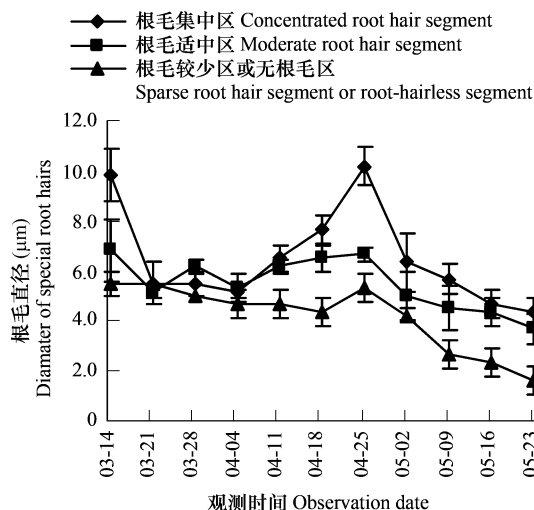


图3 小麦不同生育时期次生根不同部位特殊根毛的直径

Fig. 3 Diameter of special root hairs on different segments of wheat nodal roots at different growing stages

显的差别,前人将之称之为“特殊根毛”^[25]。然而,关于特殊根毛的形态、结构、功能等方面,还缺少深入研究。

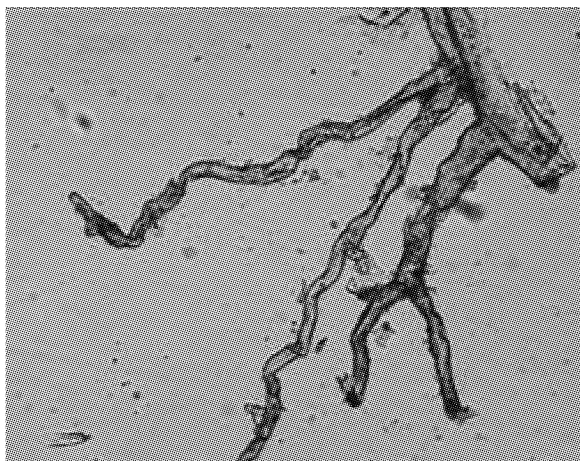


图6 小麦次生根特殊根毛稀少区根毛的形态(示根毛分枝)($\times 10$)

Fig.6 Morphology of special root hairs on the sparse segments of wheat nodal roots, showing branchings of root hairs ($\times 10$)

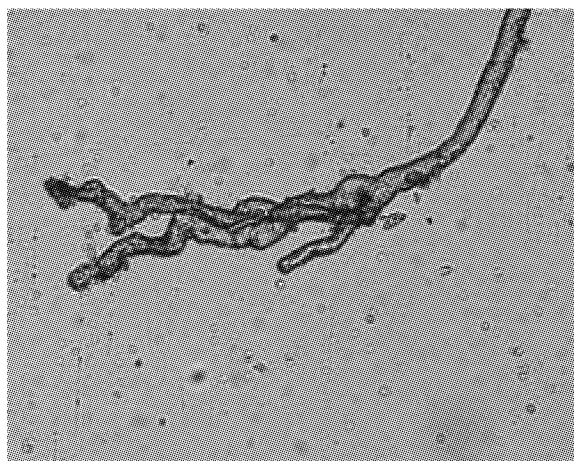


图7 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的形态(示根毛分枝和扭曲)($\times 10$)

Fig.7 Morphology of special root hairs on the moderate segments of wheat nodal roots, showing branchings and twistings of root hairs ($\times 10$)



图8 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的结构(示根毛细胞核)($\times 40$)

Fig.8 Structure of special root hairs on the concentrated segments of wheat nodal roots, showing the nucleus of the root hair ($\times 40$)



图9 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的结构(示根毛液泡)($\times 10$)

Fig.9 Structure of special root hairs on the concentrated segments of wheat nodal roots, showing vacuoles of the root hair ($\times 10$)

本试验条件下,拔节后次生根特殊根毛仅在近植株基部约 10 cm 根体上发生,而在距植株 10 cm 以后的根段上则不发生。同时,在特殊根毛发生区段上,根毛的分布并不均匀,从近植株端到远植株端,呈现出“由多到少”的变化趋势。特殊根毛发生集中区和适中区区段的长度随生育期推进而缩短,稀少区根段长度则延长,同时根毛的发生密度也随着生育期推进而逐渐变小。由此可判断出:①随着根龄变老,根的木质化程度提高,特殊根毛发生数量减少;②上述根毛发生区段和根毛密度的变化,是特殊根毛与地上部生长发育的 1 种相互适应,特别是子粒形成以后,物质运输中心变为子粒,根系(包括根毛)开始走向衰亡,即子粒灌浆过程加速了特殊根毛数量的减少。

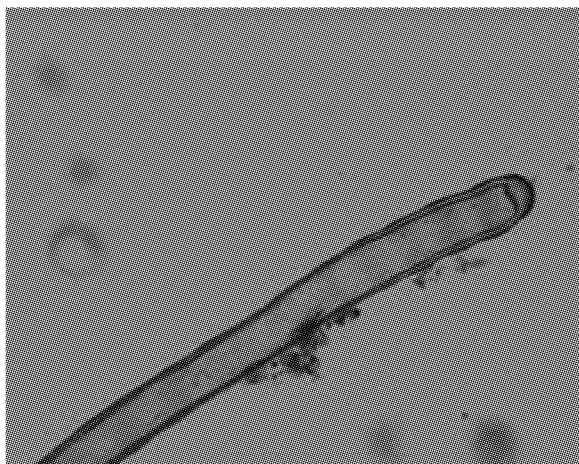


图 10 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的结构(示根毛次生壁)
($\times 40$)

Fig. 10 Structure of special root hairs on the concentrated segments of wheat nodal roots, showing secondary cell walls of the root hair ($\times 40$)

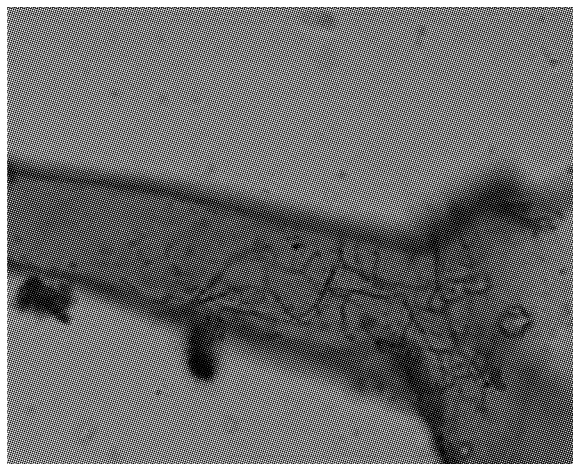


图 11 小麦次生根特殊根毛集中区根毛的结构(示根毛凋亡)($\times 40$)

Fig. 11 Structure of special root hairs on the concentrated segments of wheat nodal roots, showing apoptosis of the root hair ($\times 40$)

室内培养条件下,小麦根毛多为平滑的、顶端密闭的管状延伸^[22,23],而在大田生产条件下,由于受土壤颗粒挤压等,大多数根毛则发生不同程度的变形或扭曲^[4]。本研究观察到,特殊根毛细胞普遍具有突起和分枝,生育中、后期还有细胞次生壁加厚现象,这可能是特殊根毛防止细胞内水分流失、抵抗病害侵染等环境胁迫的一种适应或抵御机制。

观察结果还指出,特殊根毛寿命较长,有的甚至在拔节以后一直都不死亡、脱落。研究认为,特殊根毛应该与一般根毛发挥相似的生理作用。从拔节到抽穗、开花的生育阶段内,特殊根毛占有较长的根区段,具有较高的发生密度和较大的直径,其在对耕层土壤中水分和养分的吸收与利用等方面所起的作用,目前还远远没有得到相应的重视和强调。鉴于此,特殊根毛的生理和生产实践意义,也颇值得深入研究。

References:

- [1] Li Y H. Botany. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1984. 417.
- [2] Esau K. Anatomy of seed plants. 2nd edn. John Wiley & Sons Inc., New York, USA, 1977:550.
- [3] Bibikova T, Gilroy S. Root hair development. Journal of Plant Growth Regulation, 2003, 21: 383 ~ 415.
- [4] Ma Y X. Root of Wheat. Beijing: China Agricultural Press, 1999. 262.
- [5] Liu L, Zhou J C, Chen H K. The Effect of Different Compound Nitrogen Concentration on the Nodulation and Nitrogen Fixation in Soybean. Scientia Agricultura Sinica, 1998, 31(4): 87 - 89.
- [6] Wu J Z, Gan X H, Han S F. Proliferation of Root Hairs and Formation of Transfer Cells of Root Out-Layers in Albizia julibrissin Induced by Rhizobia. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(6): 179 - 181.
- [7] Wang H L, Kang Y Q, Zhang C J. Initiation, Development and structure of Rice Nodular Structure. Chinese Journal of Rice Science, 1994, 8(2): 123 - 125.
- [8] Ovečka M, Lang I, Baluška F, et al. Endocytosis and vesicle trafficking during tip growth of root hairs. Protoplasma, 2005, 226: 39 - 54.
- [9] Vassileva V N, Kouchi H, Ridge R W. Microtubule dynamics in living root hairs: Transient slowing by lipochitin oligosaccharide nodulation signals. Plant Cell, 2005, 17: 1779 - 1787.
- [10] Schiefelbein J W. Constructing a plant cell. The genetic control of root hair development. Plant Physiology, 2000, 124: 1525 - 1531.
- [11] Cho H T, Cosgrove D J. Regulation of root hair initiation and expansin gene expression in Arabidopsis. Plant Cell, 2002, 14: 3237 - 3253.
- [12] Desbrosses G, Josefsson C, Rigas S, et al. AKT1 and TRH1 are required during root hair elongation in Arabidopsis. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 781 - 788.
- [13] Takahashi H, Iwasa T, Shinkawa T, et al. Isolation and characterization of the ACC synthase genes from lettuce (*Lactuca sativa* L.), and the

- involvement in low pH-induced root hair initiation. *Plant Cell Physiology*. 2003,44: 62—69.
- [14] Simone S D, Oka Y, Nishioka N, *et al.* Evidence of phytochrome mediation in the low-pH-induced root hair formation process in lettuce (*Lactuca sativa* L. cv. Grand Rapids) seedlings. *Journal of Plant Research*, 2000,113: 45—53.
- [15] Muller M, Schmidt W. 2004. Environmentally induced plasticity of root hair development in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2000,134: 409—419.
- [16] Konno M, Ooishi M, Inoue Y. Role of manganese in low-pH-induced root hair formation in *Lactuca sativa* cv. Grand Rapids seedlings. *Journal of Plant Research*, 2003,116: 301—307.
- [17] Dobbelaere S, Vanderleyden J, Okon Y. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003,22: 107—149.
- [18] Rahman A, Hosokawa S, Oono Y, *et al.* Auxin and ethylene response interactions during Arabidopsis root hair development dissected by auxin influx modulators. *Plant Physiology*, 2002,130: 1908—1917.
- [19] Dolan L. The role of ethylene in root hair growth in Arabidopsis. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2001,164: 141—145.
- [20] Li Y H. Morphology and Anatomy of Gramineae. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1979. 510.
- [21] Liu X B, Wang G H, Stephen J H. Situation and prospects in root research. *World Agriculture*, 2001,8: 33—35.
- [22] Xing S P, Li X G, Zhang X S, *et al.* Effects of calcium on growth and development of seed root and root hair in wheat. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998,15: 41—45.
- [23] Wang L D, Liao H, Wang X R, *et al.* Root hair initiation and development and nutrient uptake in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004,21: 649—659.
- [24] Lü P, Li J H, Zhang Y, *et al.* Progresses on plant small GTPases. *Journal of Hebei Normal University (Natural Science Edition)*, 2005, 29(2): 193—216.
- [25] He D X, Zhang J, Yang Q H, *et al.* Research progress on root hairs. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2006(8): 5—8.

参考文献:

- [1] 李扬汉. 植物学. 上海: 上海科技出版社, 1984. 417.
- [4] 马元喜. 小麦的根. 北京: 中国农业出版社, 1999. 262.
- [5] 刘莉, 周俊初, 陈华癸. 不同化合态氮浓度对大豆根瘤菌结瘤和固氮作用的影响. *中国农业科学*, 1998,31(4): 87—89.
- [6] 吴均章, 甘习华, 韩素芬. 根瘤菌诱发合欢根毛的增生和根表层传递细胞的形成. *林业科学*, 2005,41(6): 179—181.
- [7] 王洪隆, 康玉庆, 张存金. 稻根瘤状结构的发生发育及结构. *中国水稻科学*, 1994,8(2): 123—125.
- [20] 李扬汉. 禾本科作物的形态与解剖. 上海: 上海科技出版社, 1979. 510.
- [21] 刘晓冰, 王光华, 森田茂纪. 根系研究的现状与展望. *世界农业*, 2001,8: 33—35.
- [22] 邢树平, 李兴国, 张宪省, 等. Ca^{2+} 对小麦种根及其根毛生长发育的影响. *植物学通报*, 1998,15: 41—45.
- [23] 王立德, 廖红, 王秀荣, 等. 植物根毛的发生、发育及养分吸收. *植物学通报*, 2004,21: 649—659.
- [24] 吕品, 李建华, 张岩, 等. 植物小 G 蛋白研究进展. *河北师范大学学报*, 2005, 29(2): 193—216.
- [25] 贺德先, 张均, 杨青华, 等. 作物根毛研究进展. *河南农业科学*, 2006(8): 5—8.