植物学报 *Chinese Bulletin of Botany* 2025, **60** (4): 551–561, www.chinbullbotany.com
doi: 10.11983/CBB24154 cstr: 32102.14.CBB24154

·研究论文·

拟南芥*AtFTCD-L*参与根系响应土壤紧实度的机制

刘雨函[1], 曹启江[1*], 张诗晗[1], 李益慧[1], 王菁[1], 谭晓萌[1], 刘筱儒[1], 王显玲[2]

[1]沈阳大学生命科学与工程学院, 辽宁省城市有害生物治理与生态安全重点实验室, 沈阳 110044
[2]沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110866

摘要 植物根系在生长发育过程中响应各种非生物胁迫, 包括干旱、重金属、盐、冷、热以及生理性缺素等, 其中土壤结构特别是土壤紧实度会影响根系的生长与形态, 进而影响作物产量。高尔基体通过囊泡分泌参与根系的生长以及响应非生物胁迫。然而, 高尔基体如何参与根系响应土壤紧实度的机制还不清楚。前期研究发现拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) AtFTCD-L定位在高尔基体反面(*trans* Golgi network, TGN)上, 参与囊泡的分选和/或分泌, 调节根冠外周细胞中的黏液成分。在前期研究的基础上, 模拟土壤高紧实度生长条件, 观察稳定表达PINs-GFP的纯合体拟南芥植株表型, 通过观察生长素相关荧光信号, 发现*AtFTCD-L*突变体根尖以及根尖细胞在纵向上短于野生型等材料, 而在横向上宽于野生型等材料, 并且细胞形态明显异常。通过对PINs相关材料进行荧光信号收集, 发现突变体植株中PIN7低表达或不表达。综上表明, *AtFTCD-L*在拟南芥植株根系中通过调节PIN7的分布或表达来响应土壤紧实度。研究结果为揭示植物根系响应土壤紧实度胁迫的适应机制提供了理论指导。

关键词 *AtFTCD-L*, 紧实度, 根尖, 拟南芥, PIN7

刘雨函, 曹启江, 张诗晗, 李益慧, 王菁, 谭晓萌, 刘筱儒, 王显玲 (2025). 拟南芥*AtFTCD-L*参与根系响应土壤紧实度的机制. 植物学报 **60**, 551–561.

根系是植物支撑、吸收、合成、分泌、运输以及直接感知环境的重要营养器官, 维持植株生长发育(Lynch and Brown, 2012; Kolb et al., 2017; Shekhar et al., 2019)。植物根系生长与土壤、水分、温度、光照以及激素等因素密切相关(Petricka, 2012)。植物细胞高尔基体参与植物根系细胞壁的合成与分泌, 而植物细胞壁的改变对于细胞不均等扩张十分必要, 进而影响植物特别是根的生长与形态建成(Baskin, 2005; Yan et al., 2021)。高尔基体相关的多糖和酶参与植物细胞壁成分的组装和修饰, 进一步通过囊泡运输分泌到细胞壁(Sampedro et al., 2012)。囊泡运输主要参与纤维素的合成、多糖的分泌与积累以及细胞壁修饰过程中蛋白的分泌与细胞板的形成等过程, 进而影响植株的根系生长(Reiter, 2008; Drakakaki et al., 2011; Gendre et al., 2011)。拟南芥AtFTCD-L定位在高尔基体反面(*trans* Golgi network, TGN)上, 参与囊泡的分选和/或分泌, 调节根冠外周细胞中的黏液成分(Cao et al., 2022)。然而, 该蛋白在土壤紧实度胁迫下如何参与根生长的机制并不清楚。

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的根是研究对环境改变做出应激反应的模式器官(Dinneny et al., 2008)。根由根尖分生组织发育而来, 植物激素对根尖分生组织维持发挥主导作用, 生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、油菜素内酯(BRs)、细胞分裂素(CTK)和乙烯(ET)等通过调节细胞分裂和伸长来控制主根生长(Blilou et al., 2005; Hu et al., 2022; Waadt et al., 2022; Ma et al., 2024)。其中, 生长素和赤霉素是促进植物根生长的主要激素。生长素的浓度梯度变化由生长素胞内运输载体AUX1/LAX与胞外运输载体PIN (PIN-FORMED)共同调节(Adamowski and Friml, 2015)。其中, 生长素转运蛋白PIN蛋白家族介导生长素的极性转运, 在植物生长发育中发挥至

收稿日期: 2024-10-13; 接受日期: 2025-01-20
基金项目: 2024年辽宁省教育厅基本科研项目(No.LJ212411035019)、2024年沈阳大学本科大学生创新创业训练计划项目-国家级(No.202411035017)
* 通讯作者。E-mail: caojiang2010@126.com

关重要的作用。植物可通过快速感知和响应生长素水平的变化调控植株生长(Luo et al., 2018)。

植物根系在生长发育过程中响应各种非生物胁迫，包括干旱、重金属、冷、热、盐以及生理性缺素等(Bakker et al., 2018; 代宇佳等, 2019; Williams and de Vries, 2020; Xiong et al., 2020; Xu et al., 2023)。为保证作物高效生产，植物根系不仅需要土壤有充足的养分，还需要土壤具有水、热、气相互协调的物理环境(Akula et al., 2024)。根系对土壤具有较强的依赖性，在土壤水分资源短缺的现状下，人们对土壤的过度开发与频繁耕作造成土壤结构性破坏，土壤有机质含量大幅减少且质地下降，土壤退化与生态环境恶化会引起根系在土壤中生长发育状况发生改变(Uchida et al., 2024)。土壤水分胁迫是引起土壤紧实度提高的重要因素之一，干旱胁迫中的土壤紧实度亦称土壤硬度或土壤穿透阻力，通过抑制根系对土壤单位养分的获取影响根系的生长和构型(Jin et al., 2013)。土壤紧实度增大对根系生长具有一定的抑制作用，导致根系生长速度减缓、下扎深度受限以及生理形态发生变化，影响植株对养分与水分的吸收，进而影响作物产量(Clark et al., 2001; Whitmore and Whalley, 2009; Bengough et al., 2011)。因此，深入理解土壤紧实度对根系生长及其细胞形态变化的影响，对于通过合理的土壤耕作有效调节和修复改良土壤的紧实程度具有重要的理论意义与实践价值，对生物育种也具有一定的参考价值。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究所使用的拟南芥Ws (*Arabidopsis thaliana* L. Wassile wskija)、拟南芥Col-0 (*Arabidopsis thaliana* L. Columbia)、大肠杆菌DH5α和TOP10、农杆菌GV3101、带有GUS报告基因的pCAMBIA1391、稳定表达载体pCAMBIA1300和pCAMBIA1300-221均由本实验室保存。

1.2 实验方法

1.2.1 高土壤紧实度培养基的配制

在1/2MS培养基中分别加入1%-2%-3% (m/v)琼脂粉，制成琼脂梯度固体培养基。在超净工作台上利用无菌手术刀片将该培养基1/4部分水平切去，剩余部分用作高紧实度固体培养基以模拟根系生长的高阻力环境。

1.2.2 *ftcd*突变体的鉴定

将从TAIR网站购买的*AtFTCD-L*基因T-DNA插入突变体*FLAG_348H02*命名为*ftcd*，利用LP、RP和BP三个引物进行PCR反应，鉴定纯合突变体。对纯合突变体株系提取RNA，采用反转录试剂盒将RNA反转录为cDNA，通过PCR扩增确定该突变体为纯合敲除突变体株系。

1.2.3 拟南芥过表达与回复突变体的遗传转化

将pCAMBIA1300-*AtFTCD-L*与pCAMBIA1300-221-*AtFTCD-L*载体分别转化农杆菌GV3101。利用农杆菌侵染拟南芥花序法分别将上述阳性农杆菌侵染野生型与突变体植株的花序，后期收获种子进行抗性筛选，将阳性苗经过2代种植获得该基因纯合过表达与回复突变体株系(Logemann et al., 2006)。

1.2.4 野生型、*ftcd*突变体与PINs-GFP植株杂交

对野生型和*ftcd*突变体等材料以及带有荧光标记的生长素转运体PINs-GFP植株材料进行有性杂交，做好标记后收获种子，筛选备用。

1.2.5 根尖表型观察与长度测量

利用灭菌的牙签将消毒处理后的拟南芥种子点播到培养基刀片切口上，并用牙签头将种子点压进入固体培养基中。将点播好种子的培养皿置于4°C低温春化处理2–3天后移入智能光照培养箱中，培养7天后进行表型观察与根长测量并计算平均值。

1.2.6 GUS染色与观察

将植株材料浸泡在GUS染液中，37°C避光染色8小时后脱色。将脱色后的材料放入70%乙醇中保存，利用体视显微镜观察植株根尖并拍照记录。

1.2.7 实时荧光定量PCR检测*AtFTCD-L*的表达量

选择生长在1/2MS培养基上与梯度琼脂培养基中的野生型拟南芥根，称取相同重量后，利用Trizol试剂提取RNA。参考反转录试剂盒使用说明书，将RNA反转录为cDNA。通过基因上下游引物进行实时荧光定

量PCR, 检测*AtFTCD-L*基因在不同阻力条件下的表达情况, 以*Actin8*为内参基因。引物序列见表1。采用Excel软件处理实验数据, 采用$2^{-\Delta\Delta CT}$法分析基因的相对表达量(Livak and Schmittgen, 2001)。

表1 qRT-PCR引物序列

Table 1 Primer sequences for qRT-PCR

Gene name	Forward primer (5′–3′)	Reverse primer (5′–3′)
AtActin 8	ATTGTGTTGGACT-CTGGTGAT	CTGCTGGAAAGTG-CTGAGGG
At2g20830 (*AtFTCD-L*)	ATGAGGCAGACC-GTTGCT	GTTGGGTCCTTCT-TGT

1.2.8 FM4-64染色与荧光观察

将生长在高阻力培养基中的拟南芥根尖轻轻取出, 放入5 μmol·L^{-1} FM4-64染液中染色10分钟。将染色后的拟南芥根放在载玻片上, 利用激光共聚焦扫描显微镜(Confocal)观察根尖以及根尖细胞生长形态并拍照记录。

1.2.9 PIN7在根尖的荧光表达分布

将稳定表达*PIN7-GFP*的野生型、突变体与回复突变体等植物材料分别点播到梯度琼脂培养基和普通1/2MS培养基上。对梯度培养基中生长7天的拟南芥根尖进行表型观察与统计, 对1/2MS培养基上生长5天的拟南芥根尖进行Confocal观察, 统计分析*PIN7*的表达分布情况。

1.2.10 统计分析

采用GraphPad Prism 8软件作图。采用Students' *t*检验法比较数据间差异的显著性, $P<0.05$表示差异显著, $P<0.01$表示差异极显著。*、**和***分别表示在0.05、0.01和0.001水平差异显著。

2 结果与分析

2.1 *AtFTCD-L*在拟南芥组织中的表达模式

为探明*AtFTCD-L*的功能, 首先对其在拟南芥各组织中的表达量进行分析。TAIR网站检索结果显示, 该基因在拟南芥的各个发育时期和多个组织器官中均有表达, 尤其在花、叶和根尖中表达量较高(图1A–E), 表明*AtFTCD-L*在拟南芥不同发育时期的不同组织器官中组成型表达。

2.2 拟南芥根尖在1/2MS与紧实度阻力培养基中生长时*AtFTCD-L*的表达量

基于组织表达模式分析, *AtFTCD-L*基因在花、叶与根尖中表达量较高(图1A–E)。为阐明该基因在根中的作用, 我们将GUS-*AtFTCD-L*种子点播在1/2MS培养基表面, 以及模拟高土壤紧实度生长环境的梯度琼脂培养基中, 对比拟南芥根尖在无阻力与梯度阻力条件下*AtFTCD-L*的表达情况。结果表明, 随着模拟根生长环境阻力的增加, 拟南芥根尖中GUS染色逐渐加深, 即*AtFTCD-L*的表达量逐渐增高(图2A); 实时荧光定量PCR检测结果显示, 根尖中*AtFTCD-L*的表达量随着生长阻力的增大亦不断升高(图2B)。以上实验结果表明, *AtFTCD-L*可能参与根响应高紧实度阻力。

2.3 拟南芥根尖响应高紧实度阻力的生长表型

为了确定*AtFTCD-L*基因在模拟阻力条件下的作用, 我们将野生型、突变体、回复突变体以及过表达材料分别点播到模拟高阻力培养基中, 观察根尖的生长情况。在琼脂浓度为1%的培养基(1%培养基)中, 突变体的根长短于野生型20%; 在2%培养基中, 突变体的根长短于野生型45%; 在3%培养基中, 突变体的根长短于野生型55% (图3A, B), 即根尖在生长阻力越大的环境中生长速度越缓慢, 尤其是突变体植株对高紧实度条件更加敏感, 表明该基因参与响应紧实度阻力。在2%培养基中, 过表达材料的根长较野生型长4%; 在3%培养基中, 过表达材料的根长较野生型增加10% (图3C, D), 表明两种过表达材料的根系均长于野生型根系。综上表明, *AtFTCD-L*通过响应高紧实度阻力参与拟南芥根的生长。

2.4 拟南芥根尖在高紧实度阻力生长条件下的细胞形态

为明确*AtFTCD-L*基因是否在细胞水平上响应土壤紧实度胁迫, 我们测量了突变体与野生型根尖横向长度与伸长区细胞纵向长度。以生长在梯度培养基中根尖最宽的部位为横向长度, 以伸长区连续5个细胞纵向的长度值除以5代表1个细胞的平均纵向长度。FM4-64染色观察发现, 高阻力环境下突变体根尖的横向直径略长于野生型植株(图4A)。统计结果显示, 在1%

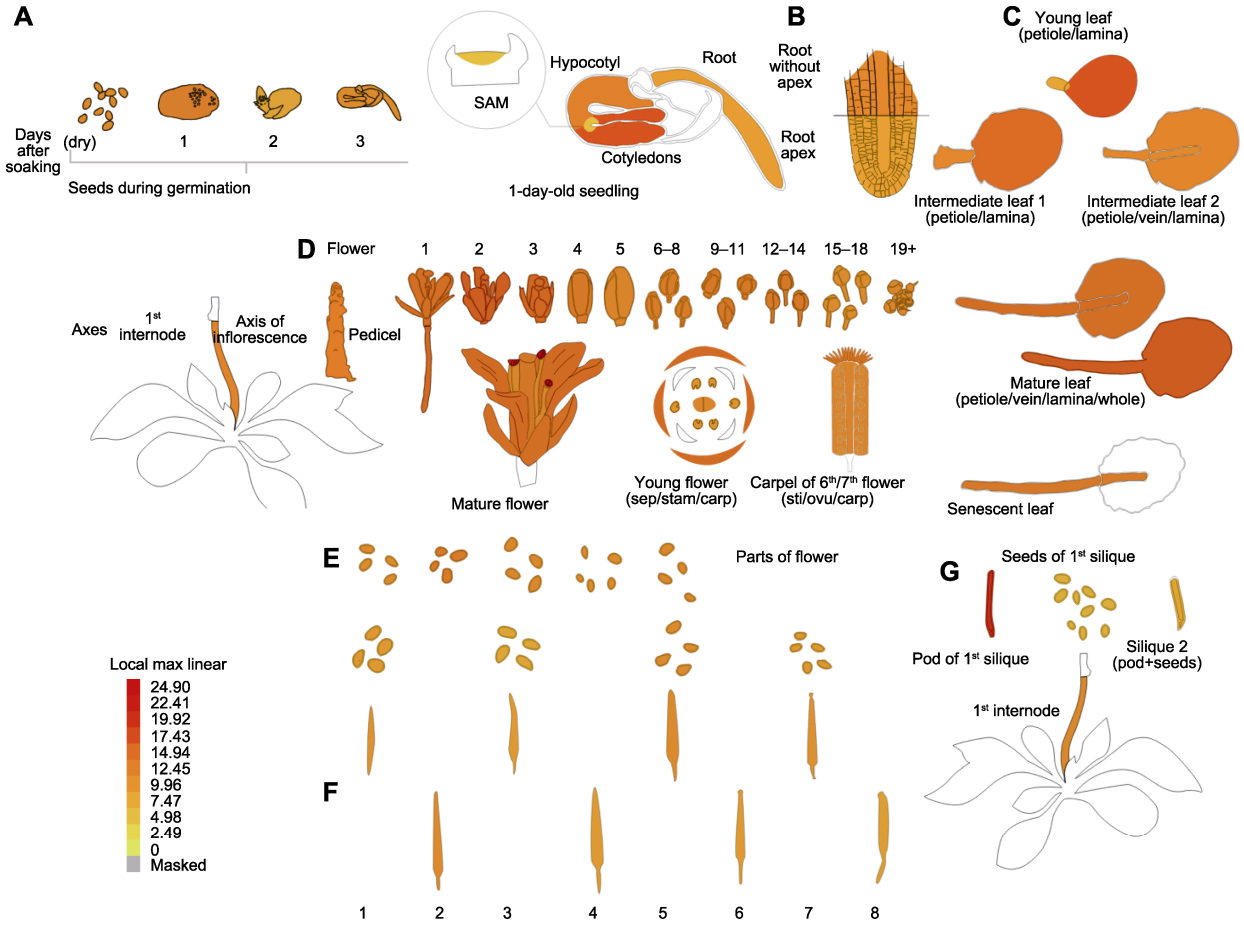


图1 *AtFTCD-L*在拟南芥中的表达模式

(A) 种子萌发; **(B)** 根; **(C)** 叶; **(D)** 花; **(E)** 种子; **(F)** 长角果; **(G)** 种子与长角果。SAM: 茎顶端分生组织。**(A)**, **(D)**, **(F)**中的数字代表不同发育时期。

Figure1 Expression patterns of *AtFTCD-L* in *Arabidopsis thaliana*

(A) Seed germination; **(B)** Root; **(C)** Leaf; **(D)** Flower; **(E)** Seed; **(F)** Silique; **(G)** Seed and silique. SAM: Shoot apical meristem. The numbers in **(A)**, **(D)**, **(F)** indicate different development stages.

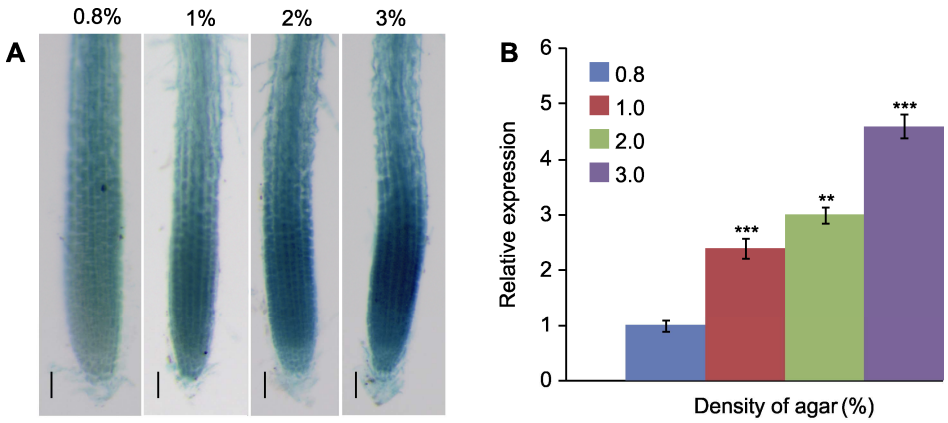


图2 在1/2MS培养基与梯度琼脂培养基中拟南芥根尖*AtFTCD-L*的表达情况

(A) 拟南芥根尖在1/2MS培养基与梯度琼脂培养基中的GUS组织化学染色; **(B)** *AtFTCD-L*在根中的表达情况。**和***分别表示在0.01和0.001水平差异显著。Bars=20 μm

Figure 2 Expression of *AtFTCD-L* in *Arabidopsis thaliana* root tip in 1/2MS media and gradient agar media

(A) GUS histological staining of the root tips of *A. thaliana* in 1/2MS media and gradient agar media; **(B)** Expression of *AtFTCD-L* in the roots of *A. thaliana.* **, and *** indicate significant differences at the 0.01, and 0.001 levels, respectively. Bars=20 μm

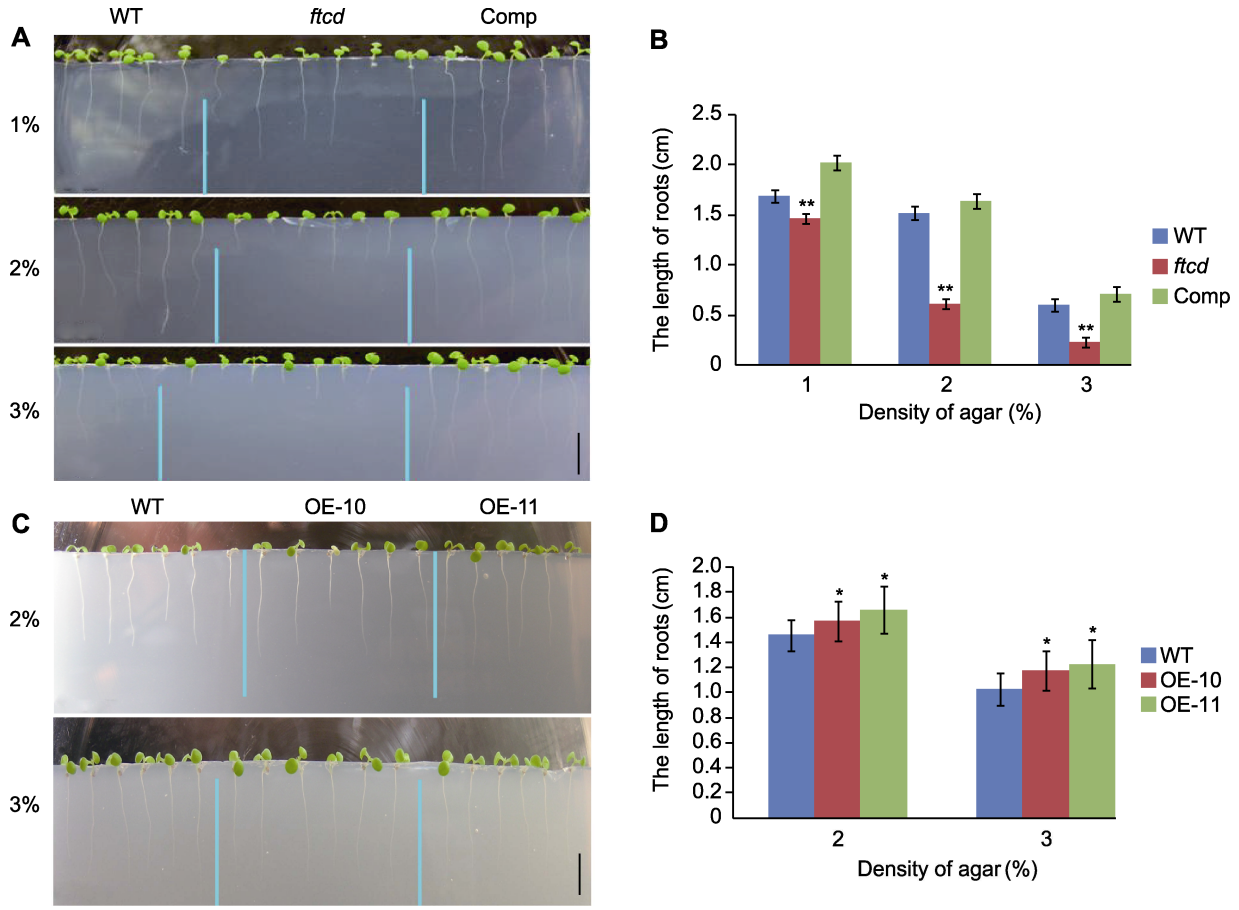


图3 拟南芥野生型(WT)、突变体、过表达(OE)及回复(Comp)植株根尖在琼脂梯度培养基中的生长表型与统计分析

(A) 野生型、突变体与回复突变体植株的根生长情况; **(B)** 图**(A)**中7天根长的统计结果; **(C)** 野生型与过表达植株的根生长情况; **(D)** 图**(C)**中7天根长的统计结果。* *P*<0.05; ** *P*<0.01。Bars=5 mm

Figure 3 Root growth phenotypes and statistical analysis of the wild type (WT), mutant, overexpression (OE) and complementary (Comp) lines of *Arabidopsis thaliana* in gradient agar media

(A) Root growth of the WT, mutant and complementary lines; **(B)** Statistical results of 7-day root length for figure **(A)**; **(C)** Root growth of the WT and OE lines; **(D)** Statistical result of 7-day root length for figure **(C)**. * *P*<0.05; ** *P*<0.01. Bars=5 mm

培养基中生长时，突变体比野生型根尖横向宽6%左右；在2%培养基中生长时，突变体比野生型根尖横向宽15%左右；在3%培养基中生长时，突变体比野生型根尖横向宽36%左右(图4B)。此外，在1%培养基中生长时，突变体比野生型根尖细胞短2%；在2%培养基中生长时，突变体比野生型根尖细胞短6%左右；在3%培养基中生长时，突变体比野生型根尖细胞短15%左右(图4D)。上述结果表明，随着模拟阻力逐渐增大，突变体根尖横向宽度不断加大而纵向长度不断变短。

进一步从细胞水平观察拟南芥根尖在模拟阻力条件下的生长情况，发现突变体植株根尖分生区以及部分伸长区细胞形态明显异常。随着琼脂浓度梯度的增加，从1%–3%模拟阻力增加的环境下，野生型根尖细胞形态未发生明显改变，但是突变体根尖细胞形态异常情况越来越严重，无论在明场还是荧光下均可观察到突变体根尖细胞形态异常(图4C)。以上结果表明，缺失*AtFTCD-L*基因的拟南芥植株根尖表现为分生区以及伸长区前部细胞形态明显异常，表明突变体植株根尖对高紧实度阻力敏感，进一步从细胞水平证实*AtFTCD-L*基因参与响应紧实度阻力。

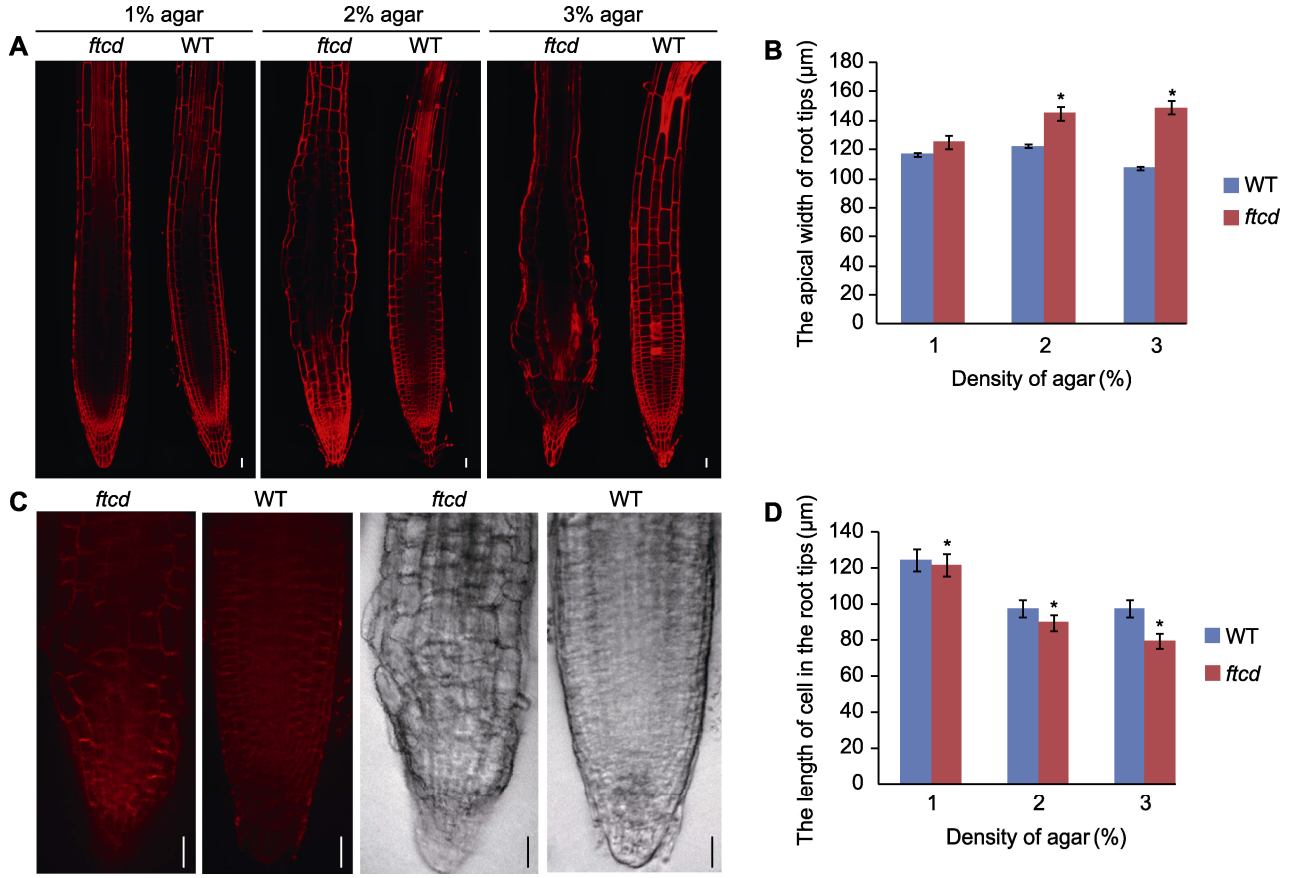


图4 突变体与野生型(WT)拟南芥植株根尖在高紧实度阻力下的细胞形态

(A) 突变体与野生型植株根在琼脂浓度梯度培养基中的生长情况; **(B)** 图**(A)**中突变体与野生型7天根尖细胞横向宽度的统计结果; **(C)** 突变体与野生型植株根尖在高紧实度(3%)培养基中的细胞形态; **(D)** 图**(A)**中突变体与野生型7天根尖细胞长度统计结果。* *P*<0.05。Bars=20 μm

Figure 4 Comparison of the cell morphology of *Arabidopsis thaliana* root tips between the mutant and wild-type (WT) plants in high-compactness resistance media

(A) Root growth of the mutant and WT lines in gradient agar media; **(B)** Statistical results of apical width of the root tip cells on the 7th day in figure **(A)**; **(C)** Cell morphology of the root tips for mutant and WT in high-compactness resistance media (3%); **(D)** Statistical results of the root tip cell length of the mutant and WT plants on the 7th day in figure **(A)**. * *P*<0.05. Bars=20 μm

2.5 PIN7-GFP与*AtFTCD-L*转基因株系杂交后的生长表型

在前期进行荧光漂白恢复实验时，发现缺失*AtFTCD-L*会影响细胞中质膜标记蛋白RLK的分泌。为了分析定位于质膜的PIN蛋白是否受*AtFTCD-L*基因缺失影响表达进而参与调节根系生长，我们用生长素转运体的内源启动子融合GFP的PIN1、PIN2、PIN3、PIN7和DR5与野生型、突变体与回复突变体种子进行杂交。收集带有GFP标签的稳定表达种子，点播到2%紧实度阻力培养基中，以PIN7为代表观察表型，发现稳定表达PIN7-GFP标签的突变体根长在模拟高紧实度阻力生长条件下同样短于野生型与回复突变体材料(图5)。

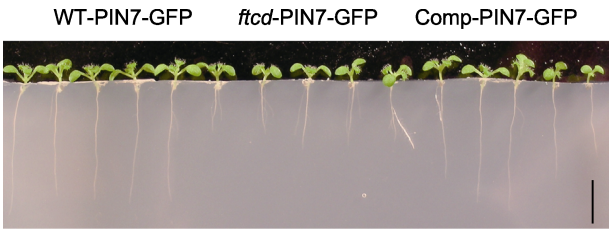


图5 带GFP标签的PIN7转基因植株与野生型(WT)、突变体、回复突变体(Comp)杂交株系在紧实度阻力培养基中的生长情况
Bar=5 mm

Figure 5 Growth of the wild type (WT), mutant, and complementary (Comp) plants crossed with the PIN7-GFP marker line in compactness resistance medium
Bar=5 mm

2.6 PIN-GFP与*AtFTCD-L*转基因株系杂交后的荧光分布

为了确定*AtFTCD-L*基因与PIN的相关性，我们将野生型与*ftcd*突变体根尖进行检测，利用Confocal观察根尖细胞荧光信号。结果发现PIN1、PIN3和DR5等的荧光信号在突变体植株中表达分布不受影响，突变体根尖的细胞形态与野生型无明显差异(图6A–C)。

2.7 紧实度阻力下PIN7的荧光分布

为进一步明确*AtFTCD-L*基因与PIN7的相关性，我们对生长在1%琼脂培养基中的突变体根尖进行检测，利用Confocal观察根尖细胞，发现突变体中PIN7-GFP的信号明显弱于野生型(图7A–D)。将在1/2MS培养基上生长5天的突变体和野生型植株用FM4-64染料染色，结果发现突变体与野生型根尖细胞形态正常，突变体中PIN7-GFP的绿色荧光信号较弱或基本检测不到(图7E, F)。上述结果表明，缺失*AtFTCD-L*影响PIN7在根冠细胞中的定位分布和/或表达以及向质膜的分泌运输。

3 讨论

本研究通过对比发现，拟南芥*ftcd*突变体与野生型根

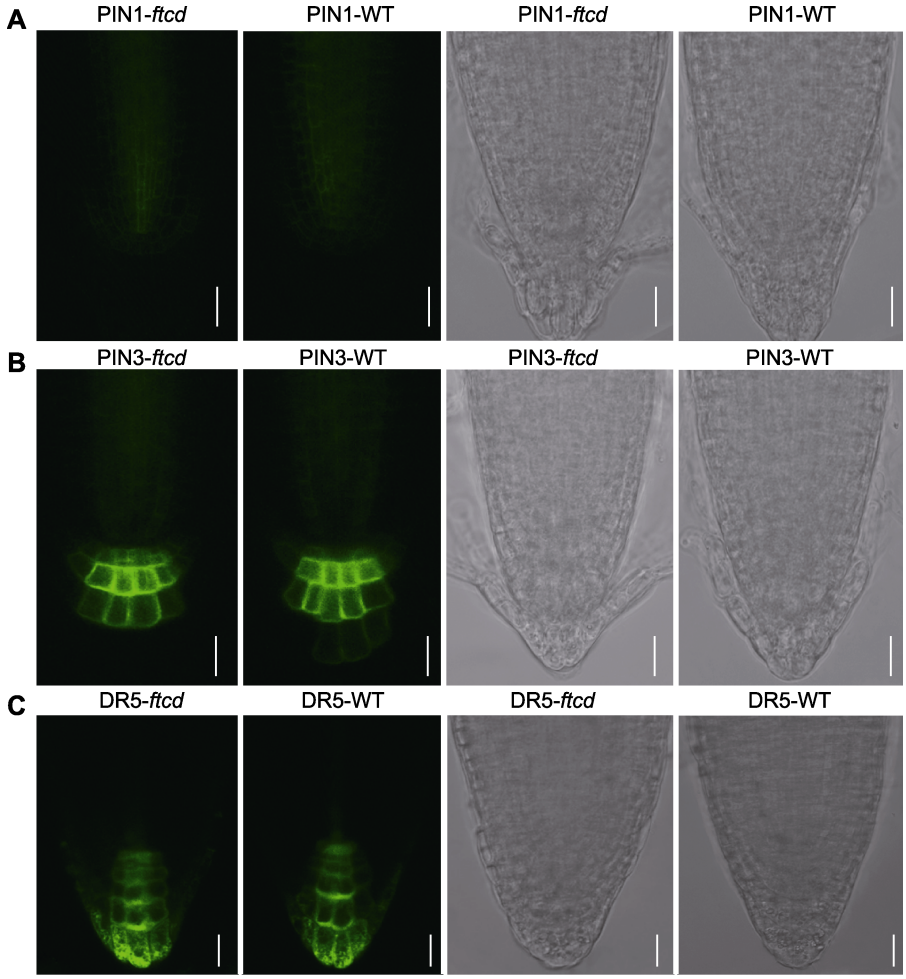


图6 带GFP标签的PIN1、PIN3和DR5转基因植株与野生型(WT)和突变体杂交株系在1/2MS培养基上的生长情况
(A) PIN1与*ftcd*突变体和野生型杂交株系在荧光与明场条件下的图片; **(B)** PIN3与*ftcd*突变体和野生型杂交株系在荧光与明场条件下的图片; **(C)** DR5与*ftcd*突变体和野生型杂交株系在荧光与明场条件下的图片。Bars=20 μm

Figure 6 Growth of the wild type (WT) and mutant plants crossed with PIN1/3- and DR5-GFP marker lines in 1/2MS medium
(A) Images of the WT and *ftcd* mutant plants crossed with PIN1 under fluorescence and bright field; **(B)** Images of the WT and *ftcd* mutant plants crossed with PIN3 under fluorescence and bright field; **(C)** Images of the WT and *ftcd* mutant plants crossed with DR5 under fluorescence and bright field. Bars=20 μm

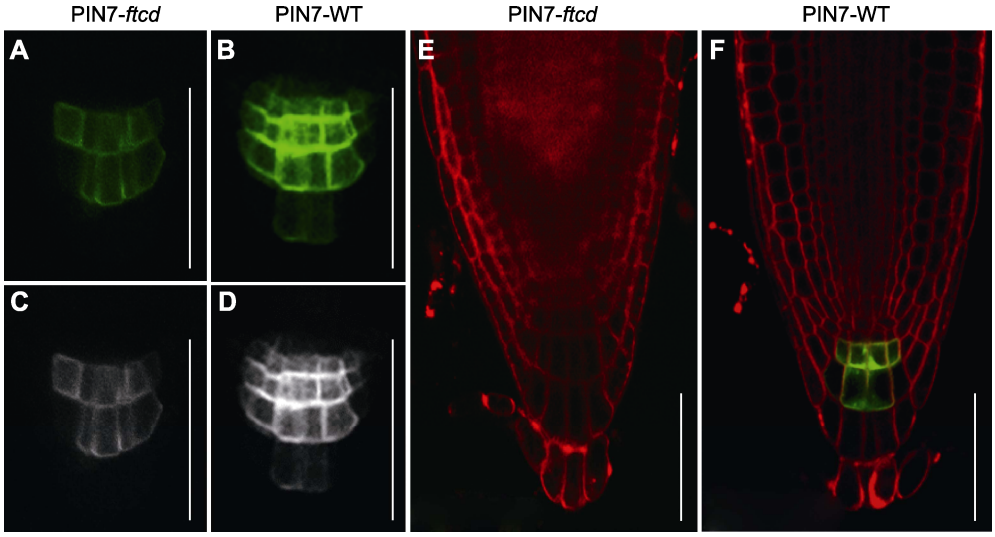


图7 带GFP标签的PIN7在突变体与野生型(WT)拟南芥根尖中的分布情况
(A)–(D) PIN7-GFP的荧光分布表达情况(A和C为突变体, B和D为野生型); **(E), (F)** FM4-64染色PIN7-GFP杂交突变体**(E)**与野生型**(F)**植株根尖。Bars=50 μm

Figure 7 Distribution of PIN7 tagged with GFP in the mutant and wild type (WT) plants
(A)–(D) Fluorescence distribution and expression of PIN7-GFP in the mutant and WT plants (A and C for mutant, B and D for WT); **(E), (F)** FM4-64 in the mutant **(E)** and WT **(F)** plants crossed with PIN7-GFP. Bars=50 μm

在1/2MS培养基上生长无明显差异，而在梯度琼脂培养基中生长时突变体根长明显短于野生型、过表达与回复突变体材料。在细胞水平上，突变体根长变短与根尖分生区变宽明显程度以及培养基琼脂浓度呈正相关。对根尖分生区与伸长区细胞的形态进行观察，以及对伸长区单个细胞长度进行测量统计，发现随着培养基中琼脂浓度的增高，突变体根尖细胞形态发生异常变形且现象严重，伸长区细胞的长度明显短于野生型而细胞宽度明显大于野生型。考虑到培养基内琼脂浓度增加，相当于增大了拟南芥根生长阻力。通过模拟土壤高紧实度阻力生长条件，确定突变体材料对该条件反应敏感，结合拟南芥根尖生长表型和细胞形态，证实*AtFTCD-L*参与根尖响应高紧实度阻力。

植物根尖能够分泌黏液形成黏液鞘，对根冠起到润滑效果，保护根克服土壤阻力生长(Hawes et al., 2016; Wang et al., 2017)。当植株生长在紧实或者缺水的土壤中时，根系分生组织会发生变化，植物体内的激素浓度也发生改变，这种生理现象是植物适应外界环境的重要适应性反应(Okamoto et al., 2008; Gerttula et al., 2015)。有研究表明，在去除根冠细胞后，根在疏松土壤中的生长不受影响，而在硬度较大的土壤中则生长受阻(Pan et al., 2004)。本研究结果与上述结论一致，即*ftcd*突变体根在正常浓度琼脂培养基上生长时与野生型无明显差异，而在模拟土壤高紧实度阻力生长条件下，突变体的根尖长度与细胞形态明显异于野生型。

生长素一方面调控细胞分裂和促进细胞伸长，另一方面通过其分布的浓度梯度调节植物个体及器官的形态建成。在拟南芥根尖中, PIN蛋白的生长素极性运输维持根尖局部生长素的积累(Marhava et al., 2018)。拟南芥PIN蛋白家族分为2个亚家族，一类是定位于质膜的PIN1–4、PIN6和PIN7，另一类是定位于内质网的PIN5和PIN8，这2个亚家族共同维持植物生长素的稳态(Su et al., 2022)。我们前期研究发现，AtFTCD-L定位在高尔基体反面上，进一步利用荧光漂白恢复技术确定该蛋白可能参与囊泡的分泌与运输(Cao et al., 2022)。而生长素和赤霉素是促进植物根生长的主要激素，其中定位于质膜的PIN蛋白是否因*AtFTCD-L*的缺失而影响其表达分布？我们通过显微镜观察发现，突变体材料中PIN7的表达较弱甚至不表达，在野生型中可以检测到PIN7的信号；而在PIN1、PIN2、PIN3和DR5等材料中，突变体与野生

型中的相关PIN蛋白表达无差异。根据以上结果，推测*AtFTCD-L*可通过调节PIN7的分布定位或分泌运输影响拟南芥根尖的生长。

综上所述，通过对比野生型、突变体、回复突变体以及过表达植株根的生长表型、细胞水平的表型以及在相关材料中PIN7的分布情况，确定AtFTCD-L作为亚胺甲基转移酶和环化脱氨酶，通过调节PIN7的定位分布或参与PIN7从TGN向质膜的囊泡分泌运输，参与拟南芥根尖响应高紧实度阻力生长。研究结果为进一步阐明植物根系响应高紧实度的生长机制提供了依据，对于通过改善土壤结构提高作物产量以及分子设计育种具有重要意义。

作者贡献声明

曹启江: 提出研究选题，设计方案，撰写论文; 刘雨函、张诗涵和李益慧: 完成实验; 王菁和谭晓萌: 采集数据、绘制图片并参与论文修改; 刘筱儒: 参与论文修改; 王显玲: 参与论文构思及实验指导。

参考文献

Adamowski M, Friml J (2015). PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *Plant Cell* **27**, 20–32.

Akula NN, Abdelhakim L, Knazovický M, Ottosen CO, Rosenqvist E (2024). Plant responses to co-occurring heat and water deficit stress: a comparative study of tolerance mechanisms in old and modern wheat genotypes. *Plant Physiol Biochem* **210**, 108595.

Bakker PAHM, Pieterse CMJ, de Jonge R, Berendsen RL (2018). The soil-borne legacy. *Cell* **172**, 1178–1180.

Baskin TI (2005). Anisotropic expansion of the plant cell wall. *Annu Rev Cell Dev Biol* **21**, 203–222.

Bengough AG, McKenzie BM, Hallett PD, Valentine TA (2011). Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *J Exp Bot* **62**, 59–68.

Blilou I, Xu J, Wildwater M, Willemsen V, Paponov I, Friml J, Heidstra R, Aida M, Palme K, Scheres B (2005). The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots. *Nature* **433**, 39–44.

Cao QJ, Zhang W, Liu XY, Li Y (2022). AtFTCD-L, a *trans*-Golgi network localized protein, modulates root growth of *Arabidopsis* in high-concentration agar culture medium. *Planta* **256**, 3.

Clark LJ, Whalley WR, Barraclough PB (2001). Partial mechanical impedance can increase the turgor of seedling pea roots. *J Exp Bot* **52**, 167–171.

Dai YJ, Luo XF, Zhou WG, Chen F, Shuai HW, Yang WY, Shu K (2019). Plant systemic signaling under biotic and abiotic stresses conditions. *Chin Bull Bot* **54**, 255–264. (in Chinese)

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.

Dinneny JR, Long TA, Wang JY, Jung JW, Mace D, Pointer S, Barron C, Brady SM, Schiefelbein J, Benfey PN (2008). Cell identity mediates the response of *Arabidopsis* roots to abiotic stress. *Science* **320**, 942–945.

Drakakaki G, Robert S, Szatmari AM, Brown MQ, Nagawa S, Van Damme D, Leonard M, Yang ZB, Girke T, Schmid SL, Russinova E, Friml J, Raikhel NV, Hicks GR (2011). Clusters of bioactive compounds target dynamic endomembrane networks *in vivo*. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**, 17850–17855.

Gendre D, Oh J, Boutté Y, Best JG, Samuels L, Nilsson R, Uemura T, Marchant A, Bennett MJ, Grebe M, Bhalerao RP (2011). Conserved *Arabidopsis* ECHIDNA protein mediates *trans*-Golgi-network trafficking and cell elongation. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**, 8048–8053.

Gerttula S, Zinkgraf M, Muday GK, Lewis DR, Ibatullin FM, Brumer H, Hart F, Mansfield SD, Filkov V, Groover A (2015). Transcriptional and hormonal regulation of gravitropism of woody stems in *Populus*. *Plant Cell* **27**, 2800–2813.

Hawes M, Allen C, Turgeon BG, Curlango-Rivera G, Minh Tran T, Huskey DA, Xiong ZG (2016). Root border cells and their role in plant defense. *Annu Rev Phytopathol* **54**, 143–161.

Hu J, Su HL, Cao H, Wei HB, Fu XK, Jiang XM, Song Q, He XH, Xu CZ, Luo KM (2022). AUXIN RESPONSE FACTOR7 integrates gibberellin and auxin signaling via interactions between DELLA and AUX/IAA proteins to regulate cambial activity in poplar. *Plant Cell* **34**, 2688–2707.

Jin K, Shen JB, Ashton RW, Dodd IC, Parry MAJ, Whalley WR (2013). How do roots elongate in a structured soil? *J Exp Bot* **64**, 4761–4777.

Kolb E, Legué V, Bogeat-Triboulot MB (2017). Physical root-soil interactions. *Phys Biol* **14**, 065004.

Livak KJ, Schmittgen TD (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the

$2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods* **25**, 402–408.

Logemann E, Birkenbihl RP, Ülker B, Somssich IE (2006). An improved method for preparing *Agrobacterium* cells that simplifies the *Arabidopsis* transformation protocol. *Plant Methods* **2**, 16.

Luo J, Zhou JJ, Zhang JZ (2018). *Aux*/*IAA* gene family in plants: molecular structure, regulation, and function. *Int J Mol Sci* **19**, 259.

Lynch JP, Brown KM (2012). New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philos Trans Roy Soc B*: *Biol Sci* **367**, 1598–1604.

Ma YR, Xu JH, Qi JH, Zhao D, Jin M, Wang T, Yang YF, Shi HJ, Guo L, Zhang H (2024). Crosstalk among plant hormone regulates the root development. *Plant Signal Behav* **19**, 2404807.

Marhava P, Bassukas AEL, Zourelidou M, Kolb M, Moret B, Fastner A, Schulze WX, Cattaneo P, Hammes UZ, Schwechheimer C, Hardtke CS (2018). A molecular rheostat adjusts auxin flux to promote root protophloem differentiation. *Nature* **558**, 297–300.

Okamoto T, Tsurumi S, Shibasaki K, Obana Y, Takaji H, Oono Y, Rahman A (2008). Genetic dissection of hormonal responses in the roots of *Arabidopsis* grown under continuous mechanical impedance. *Plant Physiol* **146**, 1651–1662.

Pan JW, Ye D, Wang LL, Hua J, Zhao GF, Pan WH, Han N, Zhu MY (2004). Root border cell development is a temperature-insensitive and Al-sensitive process in barley. *Plant Cell Physiol* **45**, 751–760.

Petricka JJ, Winter CM, Benfey PN (2012). Control of *Arabidopsis* root development. *Annu Rev Plant Biol* **63**, 563–590.

Reiter WD (2008). Biochemical genetics of nucleotide sugar interconversion reactions. *Curr Opin Plant Biol* **11**, 236–243.

Sampedro J, Gianzo C, Iglesias N, Guitián E, Revilla G, Zarra I (2012). AtBGAL10 is the main xyloglucan β-galactosidase in *Arabidopsis*, and its absence results in unusual xyloglucan subunits and growth defects. *Plant Physiol* **158**, 1146–1157.

Shekhar V, Stöckle D, Thellmann M, Vermeer JEM (2019). The role of plant root systems in evolutionary adaptation. *Curr Top Dev Biol* **131**, 55–80.

Su NN, Zhu AQ, Tao X, Ding ZJ, Chang SH, Ye F, Zhang Y, Zhao C, Chen Q, Wang JQ, Zhou CY, Guo YR, Jiao SS, Zhang SF, Wen H, Ma LX, Ye S, Zheng SJ, Yang F, Wu S, Guo JT (2022). Structures and mechanisms of the *Arabidopsis* auxin transporter PIN3. *Nature* **609**, 616–621.

Uchida K, Blumstein DT, Soga M (2024). Managing wildlife tolerance to humans for ecosystem goods and services. *Trends Ecol Evol* **39**, 248–257.

Waadt R, Seller CA, Hsu PK, Takahashi Y, Munemasa S, Schroeder JI (2022). Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nat Rev Mol Cell Biol* **23**, 680–694.

Wang PF, Chen XS, Goldbeck C, Chung E, Kang BH (2017). A distinct class of vesicles derived from the *trans*-Golgi mediates secretion of xylogalacturonan in the root border cell. *Plant J* **92**, 596–610.

Whitmore AP, Whalley WR (2009). Physical effects of soil drying on roots and crop growth. *J Exp Bot* **60**, 2845–2857.

Williams A, de Vries FT (2020). Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning. *New Phytol* **225**, 1899–1905.

Xiong YW, Li XW, Wang TT, Gong Y, Zhang CM, Xing K, Qin S (2020). Root exudates-driven rhizosphere recruitment of the plant growth-promoting rhizobacterium Bacillus flexus KLBMP 4941 and its growth-promoting effect on the coastal halophyte *Limonium sinense* under salt stress. *Ecotoxicol Environ Saf* **194**, 110374.

Xu ED, Wu MY, Liu YY, Tai YP, Zha WJ, Gong CY, Zou Y, Zhang PJ, Zhang W, Chen X (2023). The Golgi-localized transporter OsPML3 is involved in manganese homeostasis and complex N-glycan synthesis in rice. *J Exp Bot* **74**, 1853–1872.

Yan X, Wang YT, Xu M, Dahhan DA, Liu C, Zhang Y, Lin JX, Bednarek SY, Pan JW (2021). Cross-talk between clathrin-dependent post-Golgi trafficking and clathrin-mediated endocytosis in *Arabidopsis* root cells. *Plant Cell* **33**, 3057–3075.

Mechanism by which *AtFTCD-L* is Involved in the Root Response to Soil Compaction

Yuhan Liu[1], Qijiang Cao[1*], Shihan Zhang[1], Yihui Li[1], Jing Wang[1], Xiaomeng Tan[1]
Xiaoru Liu[1], Xianling Wang[2]

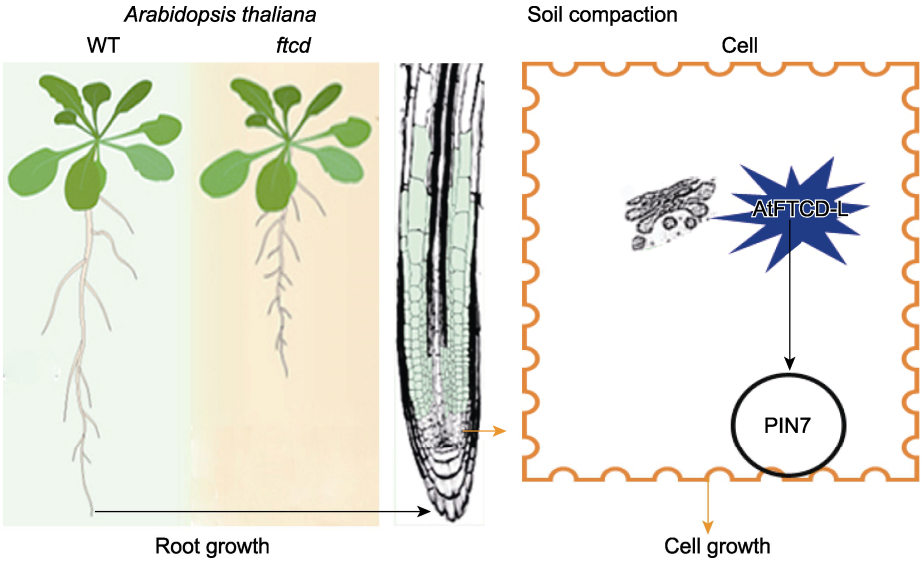
[1]Key Laboratory of Urban Pest Control and Ecological Security in Liaoning, College of Life Sciences and Engineering, Shenyang University, Shenyang 110044, China; [2]College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

INTRODUCTION: Plant roots respond to various abiotic stresses, including drought stress, heavy metal stress, salt stress, and deficiencies in essential nutrients, during their growth and development. Among these factors, soil structure, especially soil compaction, significantly affects root growth and morphology, ultimately influencing crop yield.

RATIONALE: The Golgi apparatus plays a role in root growth and responds to abiotic stress through vesicle secretion. However, the mechanisms by which the Golgi apparatus contributes to the response of the root system to soil compaction remain unclear. Previous studies have demonstrated that AtFTCD-L in *Arabidopsis* is located on the *trans*-Golgi network (TGN) opposite the Golgi apparatus, and plays a role in vesicle sorting and/or secretion regulation of mucin components in the peripheral cells of the root cap.

RESULTS: Compared with those of the wild type, the root tips and root tip cells of the *ftcd* mutant are shorter in the longitudinal direction, but wider in the transverse direction, indicating abnormal cell morphology. Analysis of fluorescent signals from PIN-GFP plants revealed that PIN7 was either not expressed or expressed at very low levels in mutants. This study provides theoretical insights into the adaptive mechanisms of plant roots in response to abiotic stress induced by soil compaction.

CONCLUSION: In summary, *AtFTCD-L* responds to soil compaction in the roots of *Arabidopsis* by regulating the distribution or expression of PIN7.



Phenotypic differences in the effects of soil compaction on *AtFTCD-L* (WT)-, and mutant (*ftcd*)-mediated PIN7 regulation of root cell growth. The growth phenotypes of the root tips of the *Arabidopsis* lines on the 7th day.

Key words *AtFTCD-L*, compaction, root tip, *Arabidopsis thaliana*, PIN7

Liu YH, Cao QJ, Zhang SH, Li YH, Wang J, Tan XM, Liu XR, Wang XL (2025). Mechanism by which *AtFTCD-L* is involved in the root response to soil compaction. *Chin Bull Bot* **60**, 551–561.

---

* Author for correspondence. E-mail: caojiang2010@126.com

(责任编辑: 朱亚娜)