

赤霉素对拟南芥主根分生区和伸长区的调控

石英¹, 韩毅强², 郑殿峰^{1*}, 冯乃杰¹, 刘涛¹

黑龙江八一农垦大学¹农学院, ²生命科学技术学院, 黑龙江大庆163319

摘要: 赤霉素是一类重要的植物激素, 在植物整个生长发育的调控过程中起重要作用。近年来, 人们发现赤霉素对拟南芥主根生长存在促进作用。本文从根系的解剖结构、赤霉素的源靶部位、促进作用的机理、赤霉素信号转导途径以及与其他激素的关系等方面, 综述了赤霉素对拟南芥主根分生区和伸长区的影响。

关键词: 赤霉素; 拟南芥; 根系; 信号转导

The Regulation of Gibberellins in the Meristem and Elongation Zone of the Primary Root in *Arabidopsis thaliana*

SHI Ying¹, HAN Yi-Qiang², ZHENG Dian-Feng^{1*}, FENG Nai-Jie¹, LIU Tao¹

¹ College of Agronomy, ² College of Life Science and Technology, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China

Abstract: Gibberellins (GAs) are a class of important phytohormone, which play significant roles in regulating the plant growth and development during the whole life. Recently, it has been discovered that GA could promote the primary root growth in *Arabidopsis thaliana*. In this paper, the roles of GA in the meristem and elongation zone of the root have been reviewed from the following aspects: the anatomical structure of root, the derived and targeted site of GA, the mechanism of this facilitation, the GA signal transduction and the relationships with other hormones.

Key words: gibberellins (GAs); *Arabidopsis thaliana*; root; signal transduction

拟南芥作为重要的模式植物之一, 其根系解剖结构简单且易于获得突变体, 因此成为根系研究的主要试验材料。植物的生长是由许多外界环境和内源激素以及遗传物质所共同决定的(Achard等2009), 而在细胞水平则受细胞增殖、分裂、伸长等过程共同调控(González-García等2011; Fridman等2014)。在根系不同的区域中, 由于细胞增殖和伸长的阶段不同, 在顶端-基部间形成了一个发育梯度, 最终决定根系的长度(Petricka等2012)。主根分生区细胞以分裂为主, 因而分生区长度与细胞增殖率呈正相关; 伸长区细胞逐渐停止分裂, 因而伸长区长度与细胞扩张率呈正比。因此, 分生区细胞的分化数量和伸长区细胞尺寸决定着根长(Beemster和Baskin 1998)。

赤霉素(gibberellins, GAs)是植物生长发育过程中重要的植物内源激素之一, 它是一类四环二萜的大家族(Jiang和Fu 2007), 广泛存在于植物、细菌、真菌中(Peter和Stephen 2012), 在植物整个生长发育的调控过程中起重要作用, 包括种子寿

命(Bueso等2014)、种子萌发(屈燕等2014)、延缓衰老、下胚轴伸长、叶片发育、生殖器官发育(Sun和Gubler 2004; Fleet和Sun 2005)、非生物胁迫等(Colebrook等2014)。许多研究发现赤霉素影响植物根系的生长发育, 例如拟南芥赤霉素合成突变体(*gal-3*和*ga3ox1/ga3ox2*)的根系分生区的尺寸和细胞产率较野生型均降低, 外施赤霉素后抑制作用得到解除(Ubeda-Tomás等2009); Gou等(2010)发现赤霉素不敏感型(35S:*PcGA2ox1*)和赤霉素缺陷型(35S:*rgl1*)的转基因杨树的侧根增殖和伸长均呈增加趋势; 过表达赤霉素合成或信号转导基因(35S:*AtGA20ox1*、35S:*PttGID1.1*、35S:*PttGID1.3*)的杂交白杨和拟南芥的不定根均降低(Mauriat等2014)等。其中一些研究发现拟南芥的赤霉素缺陷性植株的主根长度较野生型变短, 外

收稿 2014-12-02 修定 2014-12-25

资助 国家自然科学基金项目(31271652和31301708)和黑龙江八一农垦大学研究生创新科研项目(YJSCX2014-Y07)。

* 通讯作者(E-mail: zdfnj@263.net; Tel: 0459-6819181)。

施赤霉素后主根变长, 而外施赤霉素抑制剂时主根生长受阻而变短(Fu和Harberd 2003; Griffiths等2006; Ueguchi-Tanaka等2007), 从而得出赤霉素可以促进主根生长的论断。Tanimoto (2012)发现 $1 \text{ nmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ GA}_3$ 便能促进莴苣主根伸长, 而 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ GA}_3$ 才能促进茎的伸长, 因此根系对 GA_3 具有高度敏感性。利用这一特点, 会促使植物在低浓度的赤霉素条件下产生矮茎长根, 有利于提高根冠比, 这对于农业生产具有积极作用。

本文从拟南芥根系的解剖结构、赤霉素在主根中的源靶部位、促进作用的机理、赤霉素信号转导途径以及与其他激素的协同调控关系等方面出发, 解析赤霉素对主根分生区和伸长区的促进作用。

1 拟南芥主根的解剖结构及赤霉素突变体

拟南芥的根系是直根系, 包括主根和侧根, 其侧根与主根的结构几乎相同(严小龙等2007)。其主根结构简单, 在横切面上由外向内分别是外皮层、皮层、内皮层、中柱鞘、维管束; 在纵切面上划分为根冠、分生区、伸长区、成熟区等四个区(Band和Bennett 2013) (图1-A)。根细胞从根尖的干细胞开始快速分裂形成分生区, 多次分裂之后进入伸长区停止分裂并进行快速的伸长和分化, 最后停止生长并进入成熟区(Hacham等2011)。

突变体是植物生长发育的分子基础研究的重要材料, 通过对赤霉素相关的矮化突变体的研究, 已经发现了许多与赤霉素调节生长相关的基因。根据矮化突变体对赤霉素的反应, 可将其分为赤霉素缺陷型和不敏感型两类。赤霉素缺陷型矮化突变体是赤霉素的生物合成途径被抑制或阻断, 使得植物体内源赤霉素缺乏, 外施赤霉素后, 可恢复至野生型表型(武涛等2005)。例如拟南芥赤霉素合成突变体 $gal-3$ 和 $ga3ox1/ga3ox2$ (Ubeda-Tomás等2009), 赤霉素不敏感型矮化突变体的内源赤霉素水平变化不大, 这类突变体在外施赤霉素后不能恢复到野生型表型。例如赤霉素信号转导途径的突变株 $gai-t6$ 、 $rga-24$ 、 $rgll-1$ 等(Achard等2009)。

2 赤霉素在拟南芥根系中的源靶部位

赤霉素主要是在植物体内分裂旺盛的组织中合成, 因而赤霉素是在根系的分生组织中合成, 汇集至内皮层中, 随后运输到伸长区。研究发现赤

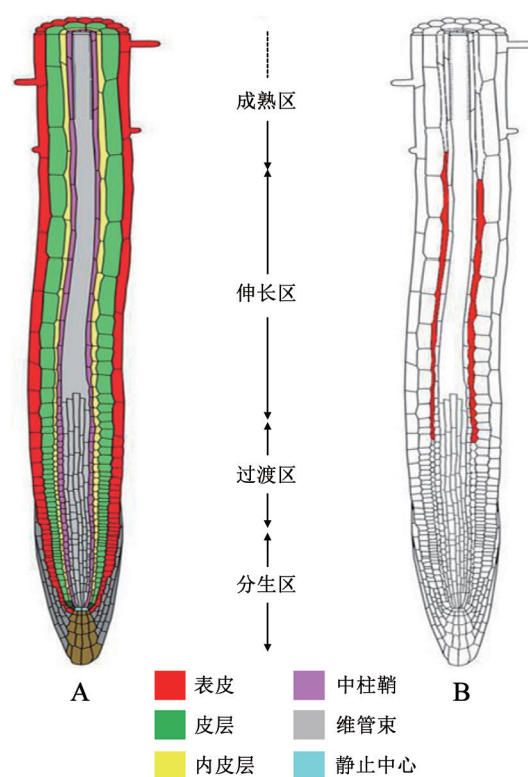


图1 拟南芥主根的组织结构、区域划分的图解(A)和赤霉素在细胞间的分布(B)

Fig.1 Schematic illustrations of the tissue organization and zones within the *Arabidopsis* primary root (A) and the cellular distribution of the hormone signal GA (B)

A: 外皮层、皮层、内皮层、中柱鞘、维管柱组成的同心圆分别由不同颜色标记; B: 赤霉素的分布用红色表示。参考Band和Bennett (2013)文献有所修改。

霉素合成基因在根系分生区细胞中表达旺盛, 而在其他组织细胞中则表达甚少(Birnbaum等2003; Mitchum等2006), Shani等(2013)发现荧光素标记的赤霉素主要在伸长区的内皮层中积累(图1-B), 因此认为伸长区积累的赤霉素是在分生组织中合成或者从伸长区的表皮或者皮层运输而来。

为了确定赤霉素调控根系生长的作用位置, Ubeda-Tomás等(2008)利用不能降解DELLA蛋白的突变体 gai , gai 基因表达的组织其赤霉素响应会中断。结果发现, 在伸长区, gai 基因只要在内皮层表达, 根系生长便显著下降; 而在其他任意组织中表达都不会引起根系生长的变化。正是由于GA在内皮层中起作用, 才会使得伸长区的各组织以相同速率伸长。

内皮层是调解根系生长的激素信号转导途径的集散地(Miyashima和Nakajima 2011), 包括生长素、脱落酸(abscisic acid, ABA)、独脚金内酯等(Dinneny 2014)。生长素通过其运输蛋白PIN蛋白的极性运输, 在根系内皮层中形成生长素浓度梯度, 生长素在根尖处积累, 促进分生区细胞分裂。在侧根形成的刚开始的垂周分裂时, PIN3蛋白被严格限定在内皮层细胞靠近中柱鞘一侧, 从而促进侧根的起始。Duan等(2013)认为存在于内皮层中ABA与GA的信号转导途径相互作用, 影响着盐胁迫下的根系的发育。独脚金内酯的信号转导存在于内皮层, 通过对根尖生长素流的调节, 参与调控分生组织的尺寸和侧根的形成(Koren等2013)。Heo等(2011)报道了一个新的GRAS蛋白——SCARECROW-LIKE 3 (SCL3), 它是内皮层特有的转录因子。SCL3转录受SHR/SCR (SHORT-ROOT/SCARECROW)转录复合物的调控, 在内皮层中SCL3还能衰减赤霉素调控的DELLA蛋白对细胞伸长的抑制作用。因此, 赤霉素在根中的主要作用部位是内皮层(Geldner 2013)。

3 赤霉素参与拟南芥主根伸长区细胞伸长

拟南芥主根伸长区细胞已基本停止分裂, 以伸长为主, 体积也在不断扩大, 根的纵向生长主要就是伸长区的延伸。DELLA蛋白能抑制植物细胞伸长, 赤霉素则通过降解DELLA蛋白从而刺激细胞伸长和分裂。研究发现GA合成或者信号转导途径的组分突变时, 缺陷性植株主根与野生型相比显著变短(Fu和Harberd 2003), 是由于赤霉素能够促进伸长区细胞的伸长(Ubeda-Tomás等2008)和根系分生组织的细胞增殖(Achard等2009; Ubeda-Tomás等2009)所引起的。

Ubeda-Tomás等(2009)利用不能被赤霉素降解的GAI蛋白的突变体*gai*, 使其在根系中不同组织中表达, 发现仅在内皮层表达的*gai*的根系明显比野生型短, 并且能引起相邻的皮层和表皮层严重膨胀变形。因此认为*gai*突变株的根系生长变化源于内皮层赤霉素信号转导途径的破坏。由于根系各个组织细胞间以细胞壁相连, 根细胞的相异性伸长与最慢的组织伸长速度一样缓慢。野生型植株的根系纵向向异性伸长速度大于横向伸长, *gai*突变株的根系纵向向异性伸长受阻, 其横向伸长

加速, 从而出现皮层和外表皮膨胀的现象。只有*gai*在内皮层表达时才会产生径向膨胀的现象, 因此仅在内皮层中存在的受赤霉素调控的DELLA蛋白的降解会促进向异性伸长。无论是从内皮层特异表达*gai*的突变体在根系生长的变化, 还是对细胞向异性生长的影响, 都能得出根系伸长区的内皮层在赤霉素调控的细胞伸长作用中起关键作用这一结论, 也正是这一简单的结构布局, 使得分生区各组织的细胞在赤霉素存在的情况下以相同速率伸长。

Band等(2012)等利用数学测量方法计算了伸长区细胞的伸长速率, 结果发现其伸长速率近似是恒定的, 但发育到成熟区时突然降为0。根系解剖区的转录组数据证实在伸长区赤霉素存在一个由高到低的浓度梯度, 相反DELLA存在由低到高的梯度, 因而伸长区末端的细胞伸长变短。细胞伸长引起赤霉素稀释, 赤霉素的稀释又导致DELLA的升高, 从而抑制细胞的伸长, 因此细胞伸长与赤霉素稀释相互作用、相互影响。

4 赤霉素参与拟南芥主根分生区细胞分裂

拟南芥的根尖分生区主要以细胞分裂为主, 根系生长取决于根尖的细胞增殖, 细胞增殖决定着根尖分生组织的尺寸(Okushima等2014)。人们认为生长素和细胞分裂素决定着分生组织的尺寸(Dello Ioio等2007; Moubayidin等2010), 而Achard等(2009)发现赤霉素缺陷或不敏感突变体的根系分生组织的尺寸变短, 外施多效唑(paclitrazol)后分生组织尺寸和成熟细胞长度都降低。应用*gai*基因在静止中心或近端分生组织的特异表达, 发现赤霉素的调控部分是近端分生组织细胞而非静止中心。

Ubeda-Tomás等(2009)等利用新发现的细胞壁标记物KNOLLE量化细胞有丝分裂活性, 结果发现赤霉素合成突变体植株的根系的细胞板(代表细胞分裂活性)数量减少。真核生物的细胞分裂受一系列的细胞周期蛋白/依赖细胞周期蛋白激酶(CYC/CDK)复合体调控, 这两种酶主要负责调节细胞周期中G1/S和G2/M转换。植物特有的保守的CDK抑制物(CKIs)主要是Kip-related蛋白(KRP)和SIAMESE (SIM) (Scofield等2014)。Achard等(2009)发现在赤霉素缺陷性突变(*gal-3*)的拟南芥

根系分生区, CKIs的转录水平升高, CKIs通过结合并抑制CYC/CDK复合体来负调控细胞周期。通过对KRP2的表达水平和SIM基因家族的成员调控, 赤霉素信号转导才能控制细胞增殖速率。因此, DELLA蛋白之所以能抑制细胞循环的活性, 是通过增强CKIs的积累, 尤其是增加植物专属的SIM基因家族的成员的表达(Komaki和Sugimoto 2012)。因此, 赤霉素通过依赖DELLA蛋白的途径来促进有丝分裂活性, 从而控制根系分生组织尺寸。

由于受与其共享细胞壁的相邻组织的限制, 分生区的内皮层细胞在分裂前必须进行细胞加倍伸长, 才能保证正在分裂的内皮层细胞带动分生区其他组织细胞以相同速率增殖(图2)。因此赤霉素对分生区细胞的作用包括两个方面: 一方面, 赤霉素通过促进细胞有丝分裂活性来加速细胞增殖; 另一方面, 赤霉素通过促进分生区细胞伸长, 确保分生区各组织细胞的共同增殖。

5 赤霉素在拟南芥根系中的信号转导途径

植物通过调控其自身生长来应答外界环境变化, 因而能存活于不利环境条件下。赤霉素在这些适应性响应中起重要作用, 这一作用主要依赖刺激生长抑制性的DELLA蛋白的降解实现。人们先后发现拟南芥的细胞核内存在5种DELLA蛋白:

GA insensitive (GAI)、REPRESSOR of *gal-3* (RGA)、RGA-LIKE1 (RGL1)、RGL2和RGL3 (Peng等1997; Silverstone等2001; Lee等2002), DELLA蛋白通过限制细胞的增殖和伸长来控制植物的生长发育 (Peng等1997)。Fu和Harberd (2003)发现赤霉素能够调控拟南芥根系生长, 并且GAI和RGA作为赤霉素的功能抑制剂共同调控主根生长, Ubeda-Tomás等(2008, 2009)也认为内皮层中的赤霉素信号转导调控主根生长。2005年, 赤霉素受体GID1首次在水稻中被发现(Ueguchi-Tanaka等2005), Nakajima等(2006)随后克隆出拟南芥的赤霉素受体: GID1a、GID1b、GID1c。在拟南芥茎中赤霉素与受体GID1结合, 与DELLA蛋白的N端相互作用, 形成GA-GID1-DELLA复合体(Murase等2008)。F-box蛋白SLY1/GID2能够使DELLA蛋白与SCF_{SLY1}E3连接酶复合体结合, 从而促使DELLA蛋白泛素化, 进而被26S蛋白酶体降解(Dill等2004; Sun 2011)。目前已经明确了植物体内的赤霉素信号转导的基本路径——GA-GID1-DELLA信号通路(岳川等2012)。当赤霉素水平下降时, DELLA蛋白积累; 相反的, 当活性赤霉素水平升高时, DELLA蛋白的降解加速。因此, GA促进DELLA抑制蛋白的降解和GA介导的生长响应(Heo等2011), 赤霉素信号转

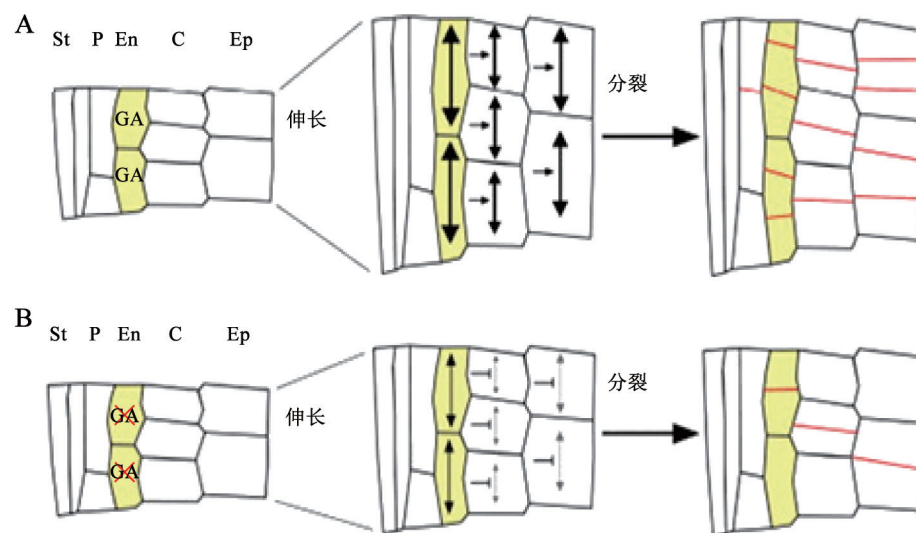


图2 赤霉素调控根系分生组织尺寸的模式

Fig.2 Model for GA regulating root meristem size

A: 分裂次数的增加将产生更长的分生组织。B: 在内皮层中减少的GA水平或GA响应条件下, 细胞将减少伸长和分裂次数, 导致分生区变短。黑色箭头分生组织的细胞伸长过程, 黑条代表抑制细胞伸长, 红线代表与分裂一致的细胞板。图中不同的组织分别是中柱(St)、中柱鞘(P)、内皮层(En)、皮层(C)、外表皮(Ep)。参考Ubeda-Tomás等(2009)文献, 有所修改。

导途径被认为是一种解除抑制的调控模式(Gao等2011)。

DELLA蛋白被广泛认为具有转录因子的作用, 尽管它们没有结合DNA的区域(Claeys等2014; Yoshida等2014)。DELLA蛋白C端具有一些序列(LHRI-VHIID-LHRII-PFYRE-SAW), 能够参与同其他蛋白的作用和聚合(Gallego-Bartolomé等2012; Bai等2012)。在DELLA的功能中, 蛋白与蛋白的相互作用发挥重要作用。它们能与其他转录因子形成引物相关联的复合物影响转录, 例如BOS1 INTERACTOR (BOI)蛋白(Park等2013)。它们还能衰减其他转录因子, 影响其DNA的结合, 例如PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR4 (PIF4) (Locascio等2013; Hong等2012)、BRASSINAZOLE RESISTANT1 (BZR1) (Yoshida等2014; Gallego-Bartolomé等2012)、SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE (SPL) (Yu等2012) 和 ALCATRAZ (ALC) (Arnaud等2010)等。DELLA蛋白与JAZ (jasmonate ZIM-domain)蛋白(Yang等2012; Hou等2010, 2013)、SCL蛋白(Zhang等2011)相互竞争, 阻止DELLA蛋白连接或抑制PIFs。除此之外, DELLAs与SWI/SNF (SWItch/Sucrose NonFermentable)染色体重组复合物SWI3C亚基相互作用,

在GA信号转导中起作用并且与GA调控引物相关(Archacki等2013; Sarnowska等2013)。通过这些相互作用, DELLA蛋白阻止DNA与转录因子(如PIF4)连接, 或者抑制转录调控物质(JAZ蛋白)的活性。也有研究发现DELLA蛋白也可以通过非转录途径发挥作用(Yu等2012)。

6 赤霉素在调控拟南芥主根生长时与其他激素的关系

在根尖分生组织形成、细胞增殖调控中, 生长素和细胞分裂素分别起促进细胞分裂和分化的作用, 而赤霉素则参与调解生长素/细胞分裂素的拮抗作用(Vanstraelen和Benková 2012)。SHY2 (SHORT HYPOCOTYL 2)基因是分生组织的重要调控者, 既是生长素信号转导途径的重要抑制剂, 又受细胞分裂素的正调控。在种子萌发初期, 根尖生长素浓度高, 生长素能调节SHY2蛋白的降解, 维持PIN基因的活性, 只有ARR12转录SHY2, 因而导致细胞分裂大于细胞分化, 形成分生区; 随后, ARR1和ARR2共同转录SHY2, 抑制了生长素的转导和PIN表达, 促使细胞分化和细胞分裂的平衡, 形成分生区与伸长区的过渡区, 最终决定了分生区的尺寸(图3) (Moubayidin等2010)。因此在分生组织的发育过程中, 生长素和细胞分裂素之间存

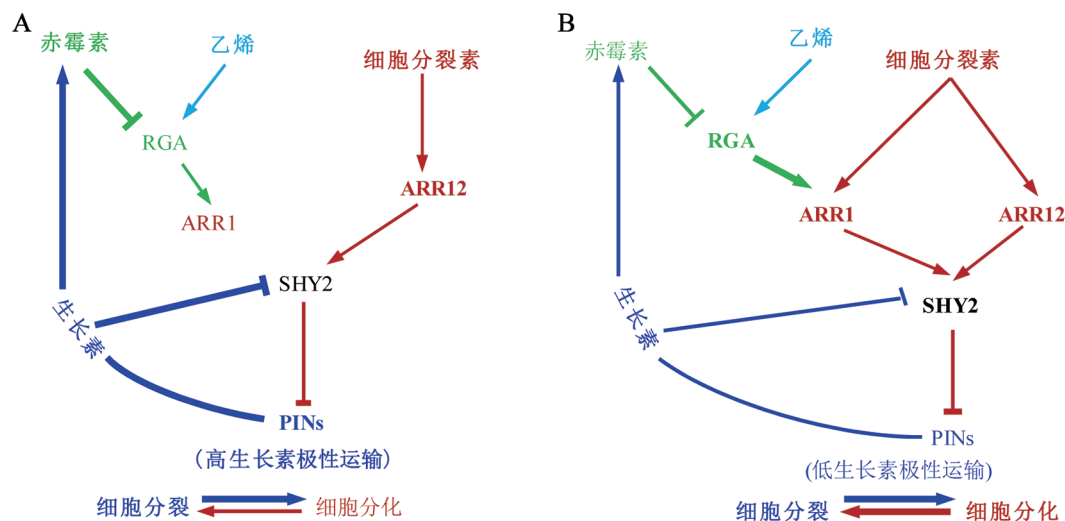


图3 根尖分生组织形成过程中赤霉素参与生长素和细胞分裂素的拮抗作用的模型

Fig.3 Model for gibberellin participating in auxin-cytokinin interaction during root meristem growth

A: 萌发后3 d, 生长素促进赤霉素降解RGA来抑制ARR1的表达, 维持生长素的极性运输, 以细胞分裂为主, 形成分生区。B: 萌发后5 d, 赤霉素合成下降, 促使ARR1和ARR12共同转录SHY2基因, 生长素极性运输和赤霉素合成均下降, 细胞分裂和分化平衡, 进入过渡区。参考Moubayidin等(2010)文献, 有所修改。

在拮抗作用。生长素能促进赤霉素降解DELLA蛋白, DELLA蛋白(RGA)通过ARR1来促进SHY2蛋白的表达, 因此赤霉素参与调解生长素/细胞分裂素的拮抗作用(Perilli等2012; Garay-Arroyo等2012)。

在主根伸长区, 生长素和赤霉素协同调节细胞的伸长和分化, 生长素通过增强赤霉素对RGA蛋白(DELLA蛋白之一)的降解作用来促进主根的伸长。乙烯通过稳固RGA蛋白来抑制拟南芥主根生长, 并且能增强DELLA蛋白对赤霉素降解作用的抵抗力(Achard等2003)。因此, 在拟南芥主根伸长方面, 生长素和赤霉素促进主根伸长; 相反的, 乙烯则抑制主根伸长, 并且生长素、赤霉素和乙烯具有交叉作用, 交叉位点是DELLA蛋白。说明植物激素通过彼此相互作用调节主根生长(邢国芳和马建华2012)。Hacham等(2011)发现存在于表皮层中的油菜素内酯信号转导途径调控着主根分生区的尺寸, Zhang等(2010)发现通过促进静止中心的静止和抑制干细胞和子细胞的分化, 脱落酸能够促进拟南芥主根分生区干细胞的维持。目前未发现油菜素内酯、脱落酸与赤霉素在主根分生区发育方面存在联系。

7 展望

赤霉素在根系的分生组织中合成, 随后运输到伸长区, 但其运输途径尚不清楚。赤霉素的作用部位位于内皮层细胞中, 主要通过抑制DELLA蛋白来实现其促进作用, 虽然拟南芥茎中的赤霉素信号转导途径已经明确, 但根系中的信号转导途径仍有待探索。近年人们开始用数学和计算机的模型(Middleton等2012; Band等2012)来研究激素调控植物生长发育的机理, Band等(2012)通过建立根系生长的动力学模型, 并结合赤霉素浓度和DELLA蛋白的mRNA的变化, 认为分生区细胞向基部逐渐变短主要是由于赤霉素浓度的稀释而非DELLA蛋白的降解产生的, 这为研究赤霉素调控提供了新的思路(Voß等2014)。过去, 对激素调控根系生长发育的研究大多集中于部分器官或器官的部分部位, 并且已经建立了不同层面的根系调控模型, 人们逐渐将这些模型集成化, 建立了功能结构模型。目前, 在根系成像系统、现行的基因分型技术和测序平台的辅助下, 根系表型研究将

与全基因组研究关联, 从而加速根系发育相关的基因和信号通路的研究(Jung和McCouch 2013)。未来, 将基因网络、信号转导、空间相互作用与生理过程结合起来, 才能不断完善根系功能结构模型, 加深对根系生长发育的了解。

参考文献

- 屈燕, 区智, 尤小婷, 王盖, 王朝(2014). 赤霉素对总状绿绒蒿三个居群种子萌发特性的影响. 植物生理学报, 50 (9): 1374~1378
- 武涛, 曹家树, 虞慧芳(2005). 赤霉素合成基因的克隆以及其相关矮化突变体. 细胞生物学杂志, 27 (2): 157~164
- 邢国芳, 马建华(2012). 植物根系发育及其激素调控机理. 北京: 中国农业科学技术出版社, 60~61
- 严小龙, 廖红, 年海(2007). 根系生物学. 北京: 科学出版社, 43
- 岳川, 曾建明, 曹红利, 王新超, 章志芳(2012). 高等植物赤霉素代谢及其信号转导通路. 植物生理学报, 48 (2): 118~128
- Achard P, Gusti A, Cheminant S, Alioua M, Dhondt S, Coppens F, Beemster GTS, Genschik P (2009). Gibberellin signaling controls cell proliferation rate in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 19 (14): 1188~1193
- Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D, Harberd NP (2003). Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell*, 15 (12): 2816~2825
- Archacki R, Buszewicz D, Sarnowski TJ, Sarnowska E, Rolicka AT, Tohge T, Fernie AR, Jikumaru Y, Kotlinski M, Iwanicka-Nowicka R et al (2013). BRAHMA ATPase of the SWI/SNF chromatin remodeling complex acts as a positive regulator of gibberellin-mediated responses in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 8 (3): e58588
- Arnaud N, Girin T, Sorefan K, Fuentes S, Wood TA, Lawrenson T, Sablowski R, Østergaard L (2010). Gibberellins control fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Gene Dev*, 24 (19): 2127~2132
- Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun T, Wang Z (2012). Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 14 (8): 810~817
- Band LR, Bennett MJ (2013). Mapping the site of action of the Green Revolution hormone gibberellin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (12): 4443~4444
- Band LR, Úbeda-Tomás S, Dyson RJ, Middleton AM, Hodgman TC, Owen MR, Jensen OE, Bennett MJ, King JR (2012). Growth-induced hormone dilution can explain the dynamics of plant root cell elongation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (19): 7577~7582
- Beemster GTS, Baskin TI (1998). Analysis of cell division and elongation underlying the developmental acceleration of root growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 116 (4): 1515~1526
- Birnbaum K, Shasha DE, Wang JY, Jung JW, Lambert GM, Galbraith DW, Benfey PN (2003). A gene expression map of the *Arabidopsis* root. *Science*, 302 (5652): 1956~1960
- Bueso E, Muñoz-Bertomeu J, Campos F, Brunaud V, Martínez L, Sayas E, Ballester P, Yenush L, Serrano R (2014). *ARABIDOPSIS THALIANA HOMEBOX25* uncovers a role for gibberellins

- in seed longevity. *Plant Physiol*, 164 (2): 999~1010
- Claeys H, De Bodt S, Inzé D (2014). Gibberellins and DELLAs: central nodes in growth regulatory networks. *Trends Plant Sci*, 19 (4): 231~239
- Colebrook EH, Thomas SG, Phillips AL, Hedden P (2014). The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J Exp Bot*, 217 (1): 67~75
- Dello Ioio R, Linhares FS, Scacchi E, Casamitjana-Martinez E, Heidstra R, Costantino P, Sabatini S (2007). Cytokinins determine *Arabidopsis* root meristem size by controlling cell differentiation. *Curr Biol*, 17 (8): 678~682
- Dill A, Thomas SG, Hu J, Steber CM, Sun TP (2004). The *Arabidopsis* F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation. *Plant Cell*, 16 (6): 1392~1405
- Dinneny JR (2014). A gateway with a guard: How the endodermis regulates growth through hormone signaling. *Plant Sci*, 214: 14~19
- Duan L, Dietrich D, Ng CH, Chan PMY, Bhalerao R, Bennett MJ, Dinneny JR (2013). Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell*, 25 (1): 324~341
- Fleet CM, Sun T (2005). A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (1): 77~85
- Fridman Y, Elkouby L, Holland N, Vragović K, Elbaum R, Savaldi-Goldstein S (2014). Root growth is modulated by differential hormonal sensitivity in neighboring cells. *Gene Dev*, 28 (8): 912~920
- Fu X, Harberd NP (2003). Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 421 (6924): 740~743
- Gallego-Bartolomé J, Minguet EG, Grau-Enguix F, Abbas M, Locascio A, Thomas SG, Alabadi D, Blázquez MA (2012). Molecular mechanism for the interaction between gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (33): 13446~13451
- Gao XH, Xiao SL, Yao QF, Wang YJ, Fu XD (2011). An updated GA signaling 'relief of repression' regulatory model. *Mol Plant*, 4 (4): 601~606
- Garay-Arroyo A, De La Paz Sánchez M, García-Ponce B, Azpeitia E, Álvarez-Buylla E (2012). Hormone symphony during root growth and development. *Dev Dynam*, 241 (12): 1867~1885
- Geldner N (2013). The endodermis. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 531~558
- González-García MP, Vilarasa-Blasi J, Zhiponova M, Divol F, Mora-García S, Russinova E, Caño-Delgado AI (2011). Brassinosteroids control meristem size by promoting cell cycle progression in *Arabidopsis* roots. *Development*, 138 (5): 849~859
- Gou J, Strauss SH, Tsai CJ, Fang K, Chen Y, Jiang X, Busov VB (2010). Gibberellins regulate lateral root formation in *Populus* through interactions with auxin and other hormones. *Plant Cell*, 22 (3): 623~639
- Griffiths J, Murase K, Rieu I, Zentella R, Zhang Z, Powers SJ, Gong F, Phillips AL, Hedden P, Sun T et al (2006). Genetic characterization and functional analysis of the GID1 gibberellin receptors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18 (12): 3399~3414
- Hacham Y, Holland N, Butterfield C, Ubeda-Tomás S, Bennett MJ, Chory J, Savaldi-Goldstein S (2011). Brassinosteroid perception in the epidermis controls root meristem size. *Development*, 138 (5): 839~848
- Heo JO, Chang KS, Kim IA, Lee MH, Lee SA, Song SK, Lee MM, Lim J (2011). Funneling of gibberellin signaling by the GRAS transcription regulator scarecrow-like 3 in the *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108(5): 2166~2171
- Hong GJ, Xue XY, Mao YB, Wang LJ, Chen XY (2012). *Arabidopsis* MYC2 interacts with DELLA proteins in regulating sesquiterpene synthase gene expression. *Plant Cell*, 24 (6): 2635~2648
- Hou X, Ding L, Yu H (2013). Crosstalk between GA and JA signaling mediates plant growth and defense. *Plant Cell Rep*, 32 (7): 1067~1074
- Hou X, Lee LYC, Xia K, Yan Y, Yu H (2010). DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell*, 19 (6): 884~894
- Jiang C, Fu X (2007). GA action: turning on de-DELLA repressing signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 10 (5): 461~465
- Jung JKH, McCouch S (2013). Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture. *Front Plant Sci*, 4: 186
- Komaki S, Sugimoto K (2012). Control of the plant cell cycle by developmental and environmental cues. *Plant Cell Physiol*, 53 (6): 953~964
- Koren D, Resnick N, Gati EM, Belausov E, Weininger S, Kapulnik Y, Koltai H (2013). Strigolactone signaling in the endodermis is sufficient to restore root responses and involves SHORT HYPOCO-TYL 2 (SHY2) activity. *New Phytol*, 198 (3): 866~874
- Lee S, Cheng H, King KE, Wang W, He Y, Hussain A, Lo J, Harberd NP, Peng J (2002). Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via *RGL2*, a *GAI/RGA*-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes Dev*, 16 (5): 646~658
- Locascio A, Blázquez MA, Alabadi D (2013). Genomic analysis of DELLA protein activity. *Plant Cell Physiol*, 54 (8): 1229~1237
- Mauriat M, Petterle A, Bellini C, Moritz T (2014). Gibberellins inhibit adventitious rooting in hybrid aspen and *Arabidopsis* by affecting auxin transport. *Plant J*, 78 (3): 372~384
- Middleton AM, Ubeda-Tomás S, Griffiths J, Holman T, Hedden P, Thomas SG, Phillips AL, Holdsworth MJ, Bennett MJ, King JR et al (2012). Mathematical modeling elucidates the role of transcriptional feedback in gibberellin signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (19): 7571~7576
- Mitchum MG, Yamaguchi S, Hanada A, Kuwahara A, Yoshioka Y, Kato T, Tabata S, Kamiya Y, Sun T (2006). Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in *Arabidopsis* development. *Plant J*, 45 (5): 804~818
- Miyashima S, Nakajima K (2011). The root endodermis: A hub of developmental signals and nutrient flow. *Plant Signal Behav*, 6 (12): 1954~1958
- Moubayidin L, Perilli S, Dello Ioio R, Di Mambro R, Costantino P, Sabatini S (2010). The rate of cell differentiation controls the *Arabidopsis* root meristem growth phase. *Curr Biol*, 20 (12):

- 1138~1143
- Murase K, Hirano Y, Sun TP, Hakoshima T (2008). Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. *Nature*, 456 (7221): 459~463
- Nakajima M, Shimada A, Takashi Y, Kim YC, Park SH, Ueguchi-Tanaka M, Suzuki H, Katoh E, Luchi S, Kobayashi M et al (2006). Identification and characterization of *Arabidopsis* gibberellin receptors. *Plant J*, 46 (5): 880~889
- Okushima Y, Shimizu K, Ishida T, Sugimoto K, Umeda M (2014). Differential regulation of B2-type CDK accumulation in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell Rep*, 33 (7): 1033~1040
- Park J, Nguyen KT, Park E, Jeon JS, Choi G (2013). DELLA proteins and their interacting RING Finger proteins repress gibberellin responses by binding to the promoters of a subset of gibberellin-responsive genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (3): 927~943
- Peng J, Carol P, Richards DE, King KE, Cowling RJ, Murphy GP, Harberd NP (1997). The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Gene Dev*, 11 (23): 3194~3205
- Perilli S, Di Mambro R, Sabatini S (2012). Growth and development of the root apical meristem. *Curr Opin Plant Biol*, 15 (1): 17~23
- Peter H, Stephen GT (2012). Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem J*, 444 (1): 11~25
- Petricka JJ, Winter CM, Benfey PN (2012). Control of *Arabidopsis* root development. *Annu Rev Plant Biol*, 63: 563~590
- Sarnowska EA, Rolicka AT, Bucior E, Cwiek P, Tohge T, Fernie AR, Jikumaru Y, Kamiya Y, Franzen R, Schmelzer E et al (2013). DELLA-interacting SWI3C core subunit of switch/sucrose non-fermenting chromatin remodeling complex modulates gibberellin responses and hormonal cross talk in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (1): 305~317
- Scofield S, Jones A, Murray JAH (2014). The plant cell cycle in context. *J Exp Bot*, 65 (10): 2557~2562
- Shani E, Weinstain R, Zhang Y, Castillejo C, Kaiserli E, Chory J, Tsien RY, Estelle M (2013). Gibberellins accumulate in the elongating endodermal cells of *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (12): 4834~4839
- Silverstone AL, Jung HS, Dill A, Kawaide H, Kamiya Y, Sun, TP (2001). Repressing a repressor gibberellin-induced rapid reduction of the RGA protein in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 13 (7): 1555~1566
- Sun T (2011). The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants. *Curr Biol*, 21 (9): R338~R345
- Sun T, Gubler F (2004). Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 197~223
- Tanimoto E (2012). Tall or short? Slender or thick? A plant strategy for regulating elongation growth of roots by low concentrations of gibberellin. *Ann Bot*, 110 (2): 373~381
- Ubeda-Tomás S, Federici F, Casimiro I, Beemster GTS, Bhalerao R, Swarup R, Doerner P, Haseloff J, Bennett MJ (2009). Gibberellin signaling in the endodermis controls *Arabidopsis* root meristem size. *Curr Biol*, 19 (14): 1194~1199
- Ubeda-Tomás S, Swarup R, Coates J, Swarup K, Laplaze L, Beemster GTS, Hedden P, Bhalerao R, Bennett MJ (2008). Root growth in *Arabidopsis* requires gibberellin/DELLA signalling in the endodermis. *Nat Cell Biol*, 10 (5): 625~628
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, Chow T, Hsing YC, Kitano H, Yamaguchi I et al (2005). *GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 437 (7059): 693~698
- Ueguchi-Tanaka M, Nakajima M, Katoh E, Ohmiya H, Asano K, Saji S, Xiang H, Ashikari M, Kitano H, Yamaguchi I et al (2007). Molecular interactions of a soluble gibberellin receptor, GID1, with a rice DELLA protein, SLR1, and gibberellin. *Plant Cell*, 19 (7): 2140~2155
- Vanstraelen M, Benková E (2012). Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annu Rev Cell Dev Bi*, 28: 463~487
- Voß U, Bishopp A, Farcot E, Bennett MJ (2014). Modelling hormonal response and development. *Trends Plant Sci*, 19 (5): 311~319
- Yang DL, Yao J, Mei CS, Tong XH, Zeng LJ, Li Q, Xiao LT, Sun TP, Li JG, Deng XW et al (2012). Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (19): E1192~E1200
- Yoshida H, Hirano K, Sato T, Mitsuda N, Nomoto M, Maeo K, Koketsu E, Mitani R, Kawamura M, Ishiguro S et al (2014). DELLA protein functions as a transcriptional activator through the DNA binding of the INDETERMINATE DOMAIN family proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (21): 7861~7866
- Yu S, Galvão VC, Zhang YC, Horrer D, Zhang TQ, Hao YH, Feng YQ, Wang S, Schmid M, Wang JW (2012). Gibberellin regulates the *Arabidopsis* floral transition through miR156-targeted SQUAMOSA PROMOTER BINDING-LIKE transcription factors. *Plant Cell*, 24 (8): 3320~3332
- Zhang H, Han W, De Smet I, Talboys P, Loya R, Hassan A, Rong H, Jurgens G, Knox JP, Wang MH (2010). ABA promotes quiescence of the quiescent centre and suppresses stem cell differentiation in the *Arabidopsis* primary root meristem. *Plant J*, 64 (5): 764~774
- Zhang ZL, Ogawa M, Fleet CM, Zentella R, Hu JH, Heo JK, Lim J, Kamiya Y, Yamaguchi S, Sun T (2011). Scarecrow-like 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (5): 2160~2165