

## 植物激素调控侧根发育的生理机制

邢国芳, 冯万军, 牛旭龙, 张春来, 马金虎, 郭平毅\*

山西农业大学农学院, 山西太谷030801

**摘要:** 植物激素是调控植物生长发育的重要物质。侧根是植物根系的重要组成部分, 侧根的发生对于植物吸收水分和养分以及适应土壤环境发挥着重要作用。多种激素协同作用通过影响植物的遗传程序调控侧根的起始及发育。本文对生长素、细胞分裂素、独角金内酯等植物激素在侧根发生及发育过程中的调控作用及其分子机制做了综述, 为研究操纵侧根发育提供参考。

**关键词:** 植物激素; 侧根发生; 基因调控; 激素互作

## Physiological Mechanisms in Phytohormone Regulation of Plant Lateral Root Development

XING Guo-Fang, FENG Wan-Jun, NIU Xu-Long, ZHANG Chun-Lai, MA Jin-Hu, GUO Ping-Yi\*

College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China

**Abstract:** Phytohormones are endogenous substances playing vital roles in plant growth and development. Lateral root, as an important component of root system, is very important for absorbing water and nutrients and for adapting to soil environments. The initiation and development of lateral roots are affected by the combined actions of endogenous phytohormones. In order to provide references for manipulation of lateral root development, we summarized the regulation and molecular mechanisms of phytohormones such as auxin, cytokinin and strigolactone in the process of lateral root occurrence and development in recent years.

**Key words:** phytohormone; lateral root initiation; gene regulation; hormone interaction

植物激素是植物体内天然存在的一系列有机化合物, 植物体内基因的表达、个体的生长发育、器官的分化乃至植物体对环境胁迫的应答均受到植物激素的调控。目前, 公认的植物激素包括生长素(auxin)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)、赤霉素(gibberellin)、乙烯(ethylene)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、油菜素内酯(brassinosteroids, BR)、独角金内酯(strigolactone)等。所有这些植物激素都是小分子物质, 在细胞内含量极低, 为 $10^{-9}$ ~ $10^{-7}$  g·g<sup>-1</sup> (FW), 极易穿透细胞壁, 通过调控细胞的生长和分化的方向和进度, 对植物发育产生重要影响。

根系是负责植物对土壤信号感知以及有机养分、水分和矿质元素吸收的主要器官。其中, 由胚根细胞的分裂和伸长所形成的向下垂直生长的根是植物体上最早出现的根, 称为主根, 有时也称直根或初生根。主根生长达到一定长度, 在一定部位上侧向地从内部生出许多支根, 称为侧根, 侧根的多少与根系的整体活力及水分和养分的利用率等有关。在拟南芥和多数双子叶植物中, 侧根

发生于木质部的极性中柱鞘细胞(Parizot等2008), 而在多数单子叶植物如水稻、小麦和玉米中, 侧根则特异地发生于韧皮部的极性中柱鞘细胞(Hochholdinger和Zimmermann 2008; De Smet等2006)。侧根的形态建成包含几个关键性过程。首先, 必须在母根的适当位置启动侧根原基(lateral root primordia, LRP)的发生, 侧根原基发生启动后, 细胞分裂分化形成侧根原基; 然后, 侧根原基继续发育并最终突破外层覆盖的表皮形成侧根(Vilches-Barro和Maizel 2015)。

刘大同等(2013)综合前人的研究成果, 将侧根的发生概括为3个关键阶段: (1)选择建成细胞(founder cells), 即侧根发生的起始阶段。建成细胞位于中柱鞘细胞中, 比一般的中柱鞘细胞长度要

收稿 2015-10-08 修定 2015-12-08

资助 国家自然科学基金(31200914)、中国博士后科学基金(2012M520600)和山西省高等学校科技创新基金(2015145)。

\* 通讯作者(E-mail: pyguo@sxau.edu.cn; Tel: 0354-6286938)。

短,能够启动侧根形成(Casimiro等2001),在细胞分裂周期中处于G<sub>2</sub>期(Beeckman等2001)。最新的研究发现这类细胞起源于分生区(Yadav等2010),并可通过与根顶端过渡区细胞的不断转化进入根伸长区,随着分裂使侧根原基进入根尖成熟区(Perilli等2012)。一般情况下,受一些调控机制的影响,只有少部分中柱鞘细胞能够形成侧根原基。目前认为机械损伤和生长素梯度信号是诱发侧根原基起始的主要因素(Vermeer和Geldner 2015; Vilches-Barro和Maizel 2015; Nibau等2008),而在此过程中DR5启动子的活性和AUX1基因的表达常被作为建成细胞形成的2个早期的标志(Marchant等2002)。(2)中柱鞘细胞的极性不对称分裂形成侧根原基,即侧根原基的建成阶段。接收到起始信号后,建成细胞就开始分裂分化。据报道拟南芥的侧根原基起始于1个或1对建成细胞进行垂周分裂形成10个细胞以内的单层细胞原基后,进入平周分裂形成圆顶状的侧根原基。(3)侧根原基细胞膨大,定向突破表皮生长形成侧根。在拟南芥中侧根原基突破表皮要由内到外穿越内皮层、皮层和表皮细胞组织,而在水稻中则要通过内皮层、厚壁组织、外皮层和表皮组成的多达15层的细胞结构(Peret等2009)。

在侧根形成及发育过程中,植物激素起着重要的调控作用,例如:生长素促进侧根原基细胞分化,调控侧根形态建成;CTK和ABA抑制侧根形成;乙烯、BR以及独脚金内酯与生长素互作影响拟南芥侧根形成(Koltai 2015; Stepanova等2007; Bao等2004)。本文将概述植物激素调控侧根生长方面的研究进展。

### 1 生长素与植物侧根的发育

生长素可以调控上述侧根形成过程的每个阶段(Casimiro等2003)。外源施加生长素可以激活整个中柱鞘形成侧根原基。首先,拟南芥侧根发生的位置决定于基础分生组织区域(根分生区和伸长区之间的过渡区域)中生长素的周期性变化,该过程依靠生长素流入载体AUX1的参与。并且特定中柱鞘细胞中生长素浓度需要达到一定的阈值才能促使侧根形成,而且在这一过程中还需要有重力刺激(Lucas等2007)(图1)。

在侧根发育过程中,首先由AUX1将生长素运

送到中柱鞘细胞,然后由PIN家族不同成员输出生长素使得在中柱鞘细胞中形成不同浓度的生长素梯度。此时,生长素直接结合并活化受体TIR1,导致Aux/IAA蛋白IAA14等被泛素-蛋白酶体降解途径所降解(Gray等2001)。Aux/IAA蛋白的降解使得与之结合的生长素响应因子(auxin responsive factor, ARF) ARF7和ARF19等活化,从而促进了受它调控的下游基因LBD16 (LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN)和LBD29等基因的表达(刘瑞娥等2011),启动侧根形成途径下游基因的表达,使得侧根发生(Okushima等2007)(图2)。

拟南芥中影响侧根生成的最重要的Aux/IAA蛋白之一是SLR1/IAA14。由于IAA14的稳定性,其功能获得性突变体*slr1*不能形成侧根(Fukaki等2002)。在野生型中,生长素引发IAA14降解,从而使ARF7和ARF19能激活LBDs基因的转录(Okushima等2007; Fukaki等2005);反之,LBD蛋白激活控制细胞增殖和分布模式的基因的转录(Okushima等2007)。LBD基因编码一类生长素响应的包含LOB (lateral organ boundaries)结构域的转录因子,在拟南芥中,LBD16、LBD18和LBD29基因受到ARF基因的调控,并通过激活下游EXPANSIN基因的表达来控制侧根的形成(Okushima等2007; Lee等2009, 2013)。另外一个Aux/IAA家族成员IAA28对于侧根发生的起始也至关重要。其获得功能性突变体对于生长素不敏感,植株体内侧根原基建成细胞失活,降低侧根形成(De Rybel等2010; Rogg等2001)。此外,生长素的极性运输受到抑制或者改变生长素在侧根发生区域的分布时,也会引起侧根的起始受阻(Dubrovsky等2011)。

### 2 CTK对侧根发育的调控

CTK通常被认为是侧根形成的一个负调节器,CTK含量降低的植物侧根数目明显增加(Werner等2003)。外源CTK通过阻断生长素的极性运输,打断生长素的分布模式和生长素信号转导途径来阻止中柱鞘细胞再进入分裂周期,从而抑制侧根的生成(Laplaze等2007; Li等2006)。Bielach等(2012)发现外源施加或内源合成的高水平CTK信号对于侧根形成的早期阶段非常重要。侧根原基细胞在分裂前期阶段对于CTK的敏感性更高。在此阶段,由于生长素水平较低,异常的CTK水平对于早期

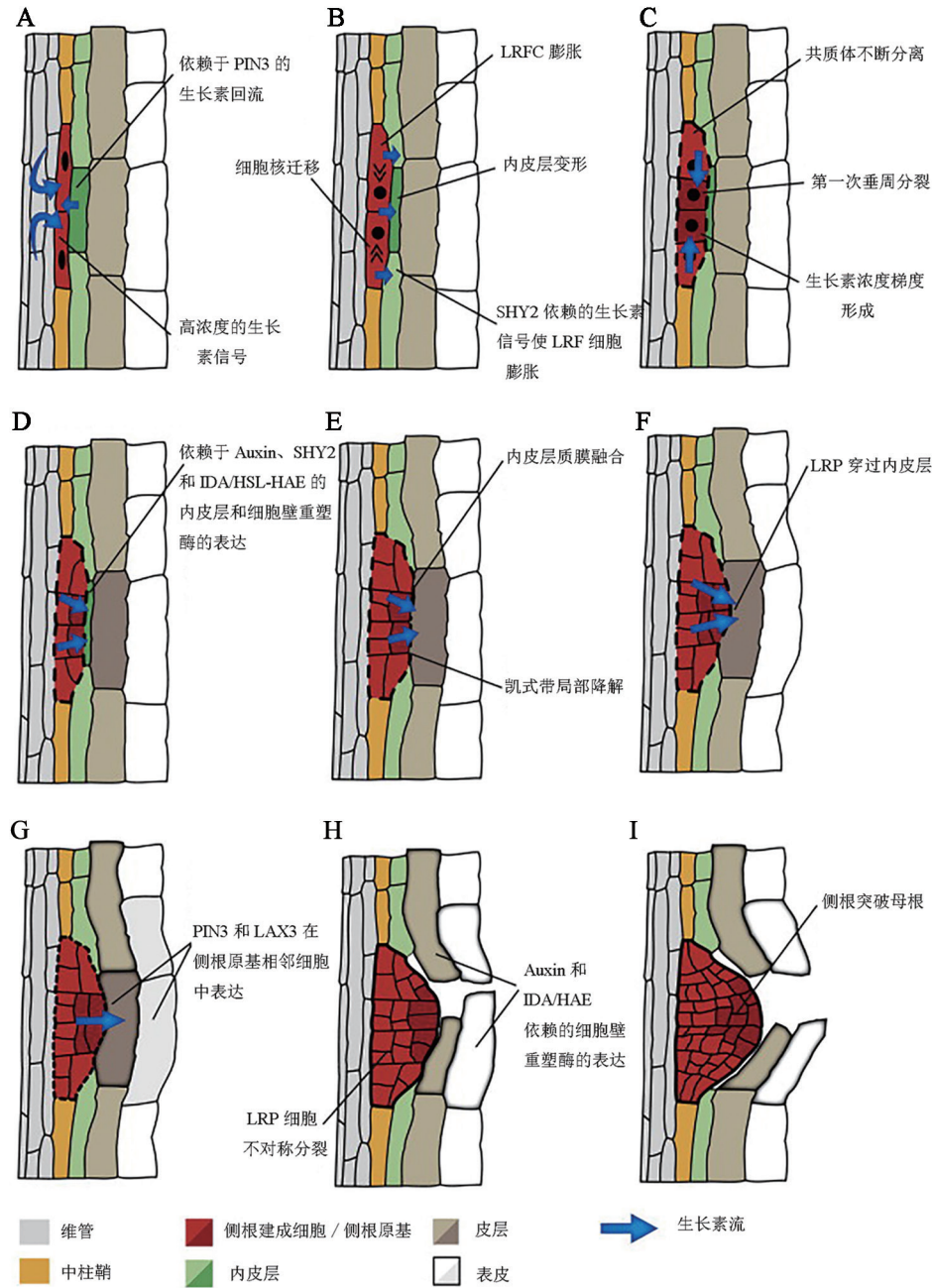


图1 拟南芥侧根发生的主要过程

Fig.1 Phases and main events of lateral root formation in *Arabidopsis*

参照Vilches-Barro和Maizel (2015), 略有修改。A~C: 侧根原基的起始过程; D~F: 侧根原基穿过内皮层; G~I: 侧根原基穿过皮层和表皮。LRFC: 侧根建成细胞; LRP: 侧根原基; IDA/HAE: 与细胞壁活性有关的信号肽和它的受体激酶。

阶段的侧根原基的形成更具有破坏性, 而随着侧根原基的发达, 生长素水平不断提高, 就会降低CTK的抑制效应(Bielach等2012)。另外, 外源CTK处理还能导致生长素流出载体PIN的表达降低和PIN蛋白质的解离(Laplaze等2007)。

Li等(2006)对CTK与拟南芥根系发育进行了

系统研究, 发现: (1)外源施加CTK抑制拟南芥主根的伸长和侧根的起始, 促进侧根的延伸和根毛的发生发育; (2)外源CTK抑制侧根的起始, 是通过阻断细胞周期循环的G<sub>2</sub>到M期的过渡, 使其不能进入正常的细胞分裂周期; (3)CTK对拟南芥侧根起始的抑制和生长素对侧根起始的促进可能是通过2

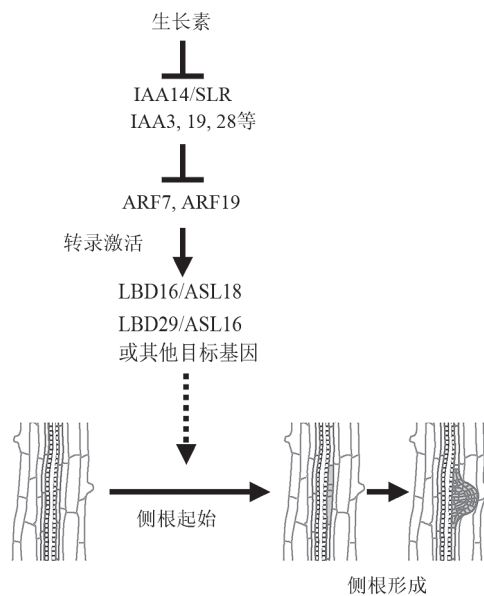


图2 生长素调控拟南芥侧根形成过程

Fig.2 Model of auxin signaling cascade during lateral root formation in *Arabidopsis*

参照Okushima等(2007), 略有改动。IAA14/SLR: Aux/IAA蛋白14; ARF: 生长素响应因子; LBD: 拥有侧生器官结合域的一类转录因子。

条不同的调控途径介导的, 这与Laplaze等(2007)的报道相印证; (4)CTK对侧根起始的抑制信号是通过CTK的双元信号系统传导的, 并且仅通过受体CRE1介导。Nibau等(2008)发表了CTK调控侧根发育的综述, 提出CTK在植物侧根形成的3个关键阶段, 即中柱鞘形成细胞的刺激和脱分化、侧根原基产生和侧根原基细胞膨大和生长的过程中都起着重要作用(图3)。

### 3 乙烯对侧根发生的影响

与生长素的作用相反, 外源施加乙烯或1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)可以降低拟南芥侧根的起始(Negi等2008)。拟南芥乙烯受体 $ctr1$ 和 $eto1$ 突变体表现出侧根形成降低的表型(Negi等2008; Strader等2010)。与此相反, 乙烯不敏感突变体 $ein2$ 和 $gr$ 的侧根数目增多(Negi等2008), 且在外源施加生长素后, 这种效应更明显(Ivanchenko等2010)。乙烯通过一条生长素依赖途径影响拟南芥的侧根形成(Bao等2004)。高浓度的生长素可以诱导乙烯的排放而低浓度的生长素则激活乙烯的合成。Aloni等(2006)认为乙烯、生长素和CTK互作调控侧根起

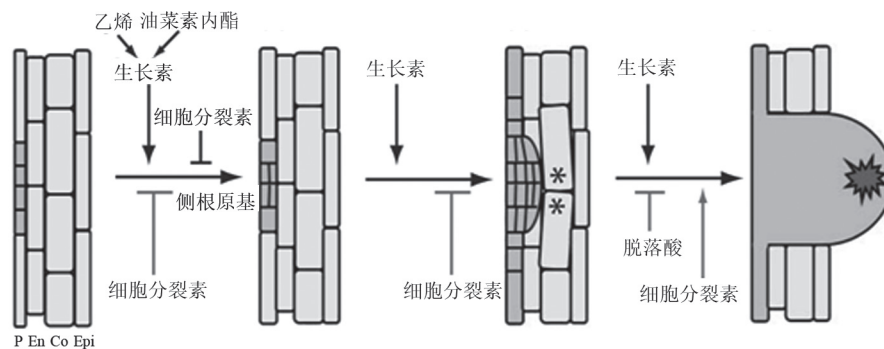


图3 植物激素调控拟南芥侧根的形成过程

Fig.3 Interaction of phytohormones on regulation of lateral root development in *Arabidopsis*

参照Nibau等(2008), 略有改动。P: 中柱鞘; En: 内皮层; Co: 皮层; Epi: 表皮。

始。原生木质部导管中产生的低浓度的乙烯和生长素互作可以激发木质部中柱鞘细胞中侧根的发生。低浓度的乙烯促使原生木质部导管中的侧根起始位点的产生, 之后乙烯由分化的原生木质部导管中释放出来, 扩散到相邻的组织中, 并向基部扩散, 这将阻止相邻中柱鞘细胞中生长素的极性运输, 最后导致阻塞点生长素浓度的迅速升高, 从而诱导中柱鞘细胞的分化和侧根的起始(Aloni

2013) (图 4)。Lewis等(2011)通过生长素运输蛋白AUX1、LAX3、PIN3和PIN7的单突变或双突变体分析, 证明了根系中乙烯含量升高的区域对于生长素转运蛋白的需求也相应增加, 而侧根的形成则减少。

### 4 ABA对侧根发育的影响

与生长素的作用相反, ABA抑制侧根的起始。ABA信号途径是由PYR1/PYL/RCAR受体蛋

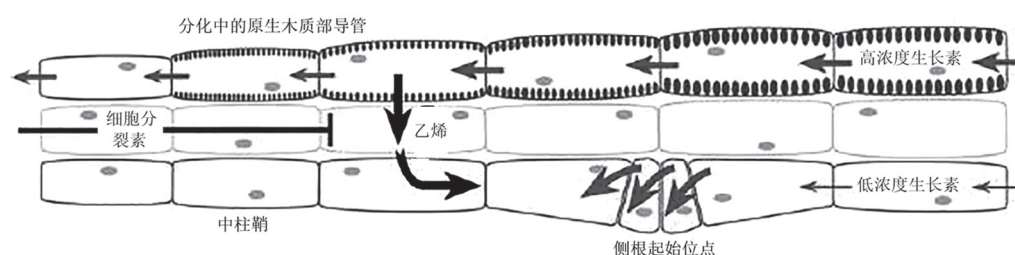


图4 乙烯与生长素和CTK互作调控侧根的形成

Fig.4 Lateral root is induced by ethylene and auxin and inhibited by cytokinin

参照Aloni (2013), 略有改动。

白介导的, 通过激活SnRK2蛋白激酶来抑制侧根的发育。Zhao等(2014)发现一个ABA受体PYL8通过与转录因子MYB77、MYB44和MYB73互作来恢复ABA胁迫下侧根的生长。最近, 来自Dinneny实验室的两篇报道揭示了ABA信号途径与其他植物激素互作调控盐碱胁迫环境下侧根的发育(Duan等2013; Geng等2013)。Duan等发现, 主根和侧根对于盐胁迫有不同的应对机制, 侧根受到的抑制要超过主根; 通过测量ABA信号途径的各种突变体对于盐胁迫的响应, 发现ABA合成和信号转导途径以及ABA调控的下游基因的突变体显著降低盐胁迫对于侧根生长的抑制, 从而证实了盐胁迫条件下根系形态建成的变化是由ABA介导的。Geng等(2013)也证实了内皮层的ABA信号通过激活相关基因的时空表达而调节盐胁迫下侧根的发育。ABA对渗透胁迫下侧根形成的抑制可以通过外源施加生长素来得到缓解, 表明ABA与生长素的拮抗作用决定了侧根原基细胞的命运(Zhao等2014)。综上所述, ABA通过2种不同的途径调控侧根的生长发育, 一方面ABA信号抑制处于生长静止期的侧根的生长, 另一方面促进非生物胁迫后恢复萌发的侧根生长(Zhao等2014)。

### 5 赤霉素代谢调控与侧根发育

越来越多的证据表明赤霉素在侧根的发生和发育过程中也起到重要的调控作用。赤霉素信号通路由受体、转录激活子、转录抑制子等作用因子组成(Sun和Gubler 2004)。DELLA蛋白在赤霉素应答响应过程中以及赤霉素与其他激素相互作用过程中起到重要的作用(Nemhauser等2006)。Gou等(2010)对赤霉素合成缺陷型(35S:PcGA2ox1)和赤霉素不敏感型(35S:rgl1)转基因株系分析后发

现, 转基因株系与野生型相比主根长度变短, 侧根密度增加。但是, 外源施加赤霉素则抑制转基因株系侧根的形成。此外, 使赤霉素信号通路上的DELLA蛋白GAI和RGL1基因功能缺失后可以促使侧根数目增多。以上结果说明: 赤霉素在侧根形成和发育过程中起到重要的作用, 在生产上可以利用赤霉素合成抑制剂(多效唑)来促进番茄(*Solanum lycopersicum*)、胡椒(*Capsicum chinense*)和林木等侧根的形成和发育。

### 6 独脚金内酯对侧根发育的影响

独脚金内酯作为一种新型的植物激素, 因其能够抑制侧芽的发生而进入人们的视线。它可以促进次生茎的生长, 负调控不定根的形成, 促进初生根分生组织细胞数目的增加, 调控侧根的形成, 促进根毛的伸长(Koren等2013; Kapulnik等2011; Agusti等2011; Rasmussen等2012)。独脚金内酯反应是通过一个包括 $\alpha/\beta$ 水解酶折叠超级家族(D14-like)/F-box蛋白(MAX2-like)/SCF复合体介导的(Koltai 2014), 该复合体感知到独脚金内酯信号后, 促使受体降解, 从而调控下游基因的表达(Chevalier等2014)。这一信号通路将导致质膜中肌动蛋白的束缚, 细胞运输以及PIN蛋白的定位发生改变, 从而使得生长素在茎或根中的流出发生变化(Koltai 2014)。另外, 独脚金内酯也参与了根系对磷胁迫的响应, 在磷缺乏的情况下, 植物主动响应低磷环境使根系形态发生改变。据报道, 植株在缺磷环境下, 根毛密度的增加是依赖于独脚金内酯信号途径来实现的, 通过消耗质膜上的PIN2来抑制生长素运输, 并且诱导生长素受体TIR1转录本的积累来增加对生长素信号的感知(Mayzlish-Gati等2012)。在这些情况下, 独脚金内酯还可能和别的

激素一起调控生长素信号通路,影响生长素的运输、反应或者两者兼有(Koltai 2015)。

### 7 激素互作影响侧根发育

侧根形成的内因是激素互作的结果。早在1957年, Skoog和Miller就提出了CTK与生长素比值高低调节植物器官形成,即高浓度的CTK和低浓度的生长素有利于茎的分化和形成,低浓度的CTK和高浓度的生长素有利于不定根的分化和形成(Skoog和Miller 1957)。在侧根起始过程中,CTK能够拮抗生长素对于侧根起始的正向效应,改变CTK的浓度,或者使其受体突变,抑制其信号转导途径,从而使得侧根发生受阻(Bishopp等2011; Laplaze等2007; Werner等2003)。乙烯和生长素互作调控拟南芥侧根的起始和发生(Muday等2012; Lewis等2011; Negi等2008)。Fukaki和Tasaka (2009)对侧根形成过程中激素互作进行了综述,提出生长素在侧根的形成过程中起关键作用,而CTK和ABA负调控侧根的形成;BR通过促进生长素在根系的向顶(从根基部到根尖)运输促进侧根的发育(Bao等2004);与BR作用相反,乙烯通过促进生长素的流出,降低原生木质部中柱鞘中生长素的浓度,从而导致侧根原基的起始受阻。在侧根的起始过程中,ABA除了扮演生长素对立者角色,还介导生长素与CTK的平衡,从而间接调控侧根的形成(Fukaki和Tasaka 2009; Guo等2009; De Smet等2003)。其他激素如赤霉素和独脚金内酯等,通过影响生长素的运输和敏感性来调控侧根的形成(Kapulnik等2011; Koltai等2010)。

### 8 展望

根系特别是侧根的发生和发育对于植物吸收利用具有重要的作用,而目前的研究则主要集中于模式植物拟南芥中,对单子叶植物的研究较少。因此,未来借鉴双子叶植物的经验,解析单子叶植物侧根发育的过程和机理,对于与国民生活息息相关的禾本科粮食作物的株型选育来说至关重要。

作为一种小分子调节物质,各种植物激素的调控网络,激素之间复杂的互作,激素对于环境信号的动态响应等在侧根发生和发育过程中起着至关重要的作用。随着后基因组时代的到来以及代谢组学技术手段的发展,植物激素特别是生长素

信号途径相关的转录因子、受体蛋白以及下游基因和代谢产物的解析,对深刻理解植物侧根形成的机理至关重要。

### 参考文献

- 刘大同, 荆彦平, 李栋梁, 余徐润, 王忠(2013). 植物侧根发育的研究进展. 植物生理学报, 49 (11): 1127~1137
- 刘瑞娥, 胡长贵, 孙玉强(2011). 植物生长素反应因子研究进展. 植物生理学报, 47 (7): 669~679
- Agusti J, Herold S, Schwarz M, Sanchez P, Ljung K, Dun EA, Brewer PB, Beveridge CA, Sieberer T, Sehr EM et al (2011). Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. Proc Natl Acad Sci, 108 (50): 20242~20247
- Aloni R (2013). Role of hormones in controlling vascular differentiation and the mechanism of lateral root initiation. Planta, 238 (5): 819~830
- Aloni R, Aloni E, Langhans M, Ullrich CI (2006). Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. Ann Bot, 97 (5): 883~893
- Bao F, Shen J, Brady SR, Muday GK, Asami T, Yang Z (2004). Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 134: 1624~1631
- Beeckman T, Burssens S, Inzé D (2013). The peri-cell-cycle in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 52: 403~411
- Bielach A, Podlešáková K, Marhavý P, Duclercq J, Cuesta C, Müller B, Grunewald W, Tarkowski P, Benková E (2012). Spatiotemporal regulation of lateral root organogenesis in *Arabidopsis* by cytokinin. Plant Cell, 24 (10): 3967~3981
- Bishopp A, Benková E, Helariutta Y (2011). Sending mixed messages: auxin-cytokinin crosstalk in roots. Curr Opin Plant Biol, 14: 10~16
- Casimiro I, Beeckman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang H, Casero P, Sandberg G, Bennett MJ (2003). Dissecting *Arabidopsis* lateral root development. Trends Plant Sci, 8: 165~171
- Casimiro I, Marchant A, Bhalerao RP, Beeckman T, Dhooge S, Swarup R, Graham N, Inzé D, Sandberg G, Casero PJ et al (2001). Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation. Plant Cell, 13: 843~852
- Chevalier F, Nieminen K, Sánchez-Ferrero JC, Rodríguez ML, Chagoyen M, Hardtke CS, Cubas P (2014). Strigolactone promotes degradation of DWARF14, an  $\alpha/\beta$  hydrolase essential for strigolactone signaling in *Arabidopsis*. Plant Cell, 26: 1134~1150
- De Rybel B, Vassileva V, Parizot B, Demeulenaere M, Grunewald W, Audenaert D, Van Campenhout J, Overvoorde P, Jansen L, Vanneste S et al (2010). A novel Aux/IAA28 signaling cascade activates GATA23-dependent specification of lateral root founder cell identity. Curr Opin Plant Biol, 20 (19): 1697~1706
- De Smet I, Signora L, Beeckman T, Inzé D, Foyer CH, Zhang H (2003). An abscisic acid-sensitive check point in lateral root development of *Arabidopsis*. Plant J, 33: 543~555
- De Smet I, Zhang H, Inzé D, Beeckman T (2006). A novel role for

- abscisic acid emerges from underground. *Tren Plant Sci*, 11: 434-439
- 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: 324-341
- Dubrovsky JG, Napsucially-Mendivil S, Duclercq J, Cheng Y, Shishkova S, Ivanchenko MG, Friml J, Murphy AS, Benková E (2011). Auxin minimum defines a developmental window for lateral root initiation. *New Phytol*, 191 (4): 970-983
- Fukaki H, Nakao Y, Okushima Y, Theologis A, Tasaka M (2005). Tissue-specific expression of stabilized SOLITARY-ROOT/IAA14 alters lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 44: 382-395
- Fukaki H, Tameda S, Masuda H, Tasaka M (2002). Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J*, 29: 153-168
- Fukaki H, Tasaka M (2009). Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Mol Biol*, 69: 437-449
- Geng Y, Wu R, Wee CW, Xie F, Wei X, Chan PMY, Tham C, Duan L, Dinneny JR (2013). A spatio-temporal understanding of growth regulation during the salt stress response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 2132-2154
- Gou J, Strauss SH, Tsai CJ, Fang K, Chen Y, Jiang X, Busov VB (2010). Gibberellin regulate lateral root formation in *Populus* through interactions with auxin and other hormones. *Plant Cell*, 22 (3): 623-639
- Gray WM, Kepinski S, Rouse D, Leyser O, Estelle M (2001). Auxin regulates SCF<sup>TIR1</sup>-dependent degradation of AUX/IAA proteins. *Nature*, 414: 271-276
- Guo D, Liang J, Li L (2009). Abscisic acid (ABA) inhibition of lateral root formation involves endogenous ABA biosynthesis in *Arachis hypogaea* L. *Plant Growth Regul*, 58: 173-179
- Hochholdinger F, Zimmermann R (2008). Conserved and diverse mechanisms in root development. *Curr Opin Plant Biol*, 11: 70-74
- Ivanchenko MG, Napsucially-Mendivil S, Dubrovsky JG (2010). Auxin-induced inhibition of lateral root initiation contributes to root system shaping in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 64: 740-752
- Kapulnik Y, Delaux PM, Resnick N, Mayzlish-Gati E, Winer S, Bhattacharya C, Séjalon-Delmas N, Combier JP, Bécard G, Belausov E et al (2011). Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta*, 233: 209-216
- Koltai H (2014). Receptors, repressors, PINs: a playground for strigolactone signaling. *Trends Plant Sci*, 19: 727-733
- Koltai H (2015). Cellular events of strigolactone signaling and their crosstalk with auxin in roots. *J Exp Bot*, doi: 10.1093/jxb/erv178
- Koltai H, Dor E, Hershenhorn J, Joel DM, Weininger S, Lekalla S, Shealtiel H, Bhattacharya C, Eliaha D, Resnick N et al (2010). Strigolactones' effect on root growth and root-hair elongation may be mediated by auxin-efflux carriers. *Plant Growth Regul*, 29: 129-136
- 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 HYPOCOTYL 2 (SHY2) activity. *New Phytol*, 198: 866-874
- Laplaze L, Benkova E, Casimiro I, Maes L, Vanneste S, Swarup R, Weijers D, Calvo V, Parizot B, Herrera-Rodriguez MB et al (2007). Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation. *Plant Cell*, 19: 3889-3900
- Lee HW, Kim MJ, Kim NY, Lee SH, Kim J (2013). LBD18 acts as a transcriptional activator that directly binds to the *EXPANSIN14* promoter in promoting lateral root emergence of *Arabidopsis*. *Plant J*, 73: 212-224
- Lee HW, Kim NY, Lee DJ, Kim J (2009). *LBD18/ASL20* regulates lateral root formation in combination with *LBD16/ASL18* downstream of *ARF7* and *ARF19* in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 151: 1377-1389
- Lewis DR, Negi S, Sukumar P, Muday GK (2011). Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138: 3485-3495
- Li X, Mo X, Shou H, Wu P (2006). Cytokinin-mediated cell cycling arrest of pericycle founder cells in lateral root initiation of *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 47 (8): 1112-1123
- Lucas M, Godin C, Jay-Allemand C, Laplaze L (2007). Auxin fluxes in the root apex co-regulate gravitropism and lateral root initiation. *J Exp Bot*, 59 (1): 56-66
- Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, Eklöf J, Casero PJ, Bennett M, Sandberg G (2002). AUX1 promotes lateral formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling. *Plant Cell*, 14 (3): 589-597
- Mayzlish-Gati E, De-Cuyper C, Goormachtig S, Beeckman T, Vuylsteke M, Brewer PB, Beveridge CA, Yermiyahu U, Kaplan Y, Enzer Y et al (2012). Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 160: 1329-1341
- Muday GK, Rahman A, Binder BM (2012). Auxin and ethylene: collaborators or competitors? *Trends Plant Sci*, 17: 181-195
- Negi S, Ivanchenko MG, Muday GK (2008). Ethylene regulates lateral root formation and auxin transport in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 55: 175-187
- Nemhauser JL, Hong F, Chory J (2006). Different plant hormones regulate similar processes through largely non overlapping transcriptional responses. *Cell*, 126: 467-475
- Nibau C, Gibbs DJ, Coates JC (2008). Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation. *New Phytol*, 179: 595-614
- Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, Theologis A, Tasaka M (2007). *ARF7* and *ARF19* regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 118-130
- Parizot B, Laplaze L, Ricaud L, Boucheron-Dubuisson E, Bayle V, Bonke M, De Smet I, Poethig SR, Helariutta Y, Haseloff J et al (2008). Diarch symmetry of the vascular bundle in *Arabidopsis* root encompasses the pericycle and is reflected in distich lateral root initiation. *Plant Physiol*, 146: 140-148
- Péret B, Larrieu A, Bennett MJ (2009). Lateral root emergence: a dif-

- ficult birth. *J Exp Bot*, 60 (13): 3637~3643
- Perilli S, Di Mambro R, Sabatini S (2012). Growth and development of the root apical meristem. *Curr Opin Plant Biol*, 15: 17~23
- Rasmussen A, Mason MG, De Cuyper C, Brewer PB, Herold S, Agusti J, Geelen D, Greb T, Goormachtig S, Beeckman T et al (2012). Strigolactones suppress adventitious rooting in *Arabidopsis* and pea. *Plant Physiol*, 158: 1976~1987
- Rogg LE, Lasswell J, Bartel B (2001). A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. *Plant Cell*, 13: 465~480
- Skoog F, Miller CO (1957). Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro. *Symp Soc Exp Biol*, 11: 118~130
- Stepanova AN, Yun J, Likhacheva AV, Alonso JM (2007). Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell*, 19: 2169~2185
- Strader LC, Chen GL, Bartel B (2010). Ethylene directs auxin to control root cell expansion. *Plant J*, 64 (5): 874~884
- Sun TP, Gubler F (2004). Molecular mechanism of gibberellins signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 197~223
- Vermeer JEM, Geldner N (2015). Lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*: a force awakens. *F1000 Prime Rep*, 7: 32
- Vilches-Barro A, Maizel A (2015). Talking through walls: mechanisms of lateral root emergence in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Opin Plant Biol*, 23: 31~38
- Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Van Onckelen H, Schmülling T (2003). Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell*, 15: 2532~2550
- Yadav SR, Bishopp A, Helariutta Y (2010). Plant development: early events in lateral root initiation. *Curr Biol*, 20 (19): R843~R845
- Zhao Y, Xing L, Wang X, Hou YJ, Gao J, Wang P, Duan CG, Zhu X, Zhu JK (2014). The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci Signal*, 7 (328): ra53