

综述 Reviews

脱落酸调控植物根系生长发育的研究进展

朱晓琛, 张汉马, 南文斌*

重庆师范大学生命科学学院, 重庆市植物环境适应分子生物学重点实验室, 重庆401331

摘要: 植物激素脱落酸(ABA)参与诱导种子休眠、叶片脱落、气孔关闭以及抑制细胞生长等生理过程, 在调控植物根系发育中也具有重要作用。本文综述了近年来ABA在植物主根、侧根、不定根和根毛中的调节作用, 以及与其他信号的相互作用关系的研究进展。

关键词: 脱落酸; 根系; 激素互作

脱落酸(abscisic acid, ABA)是一种具有倍半萜结构的植物激素, 对种子休眠、根生长发育和植株生长等过程具有重要意义。植物根系不仅起着固定植株和吸收水分及营养的作用, 还具有合成植物激素和必需物质的功能(刘大同等2013)。ABA可以通过调控主根和侧根的生长发育使植物适应各种环境。近年来, 对ABA信号转导及其受体的研究不断深入, 目前认为ABA信号转导组分包括PYR (pyrabactin resistance 1)/PYL (pyrabactin resistance 1-like protein)/RCAR (regulatory component of ABA receptor)受体家族、蛋白磷酸酶2C (protein phosphatase 2C, PP2C)、SnRK2 (SNF1-related protein kinase 2)和AREB (ABA responsive element binding protein)/ABF (ABRE binding factor), 这些成员直接或间接地参与植物根系的生长发育和形态建成(Guo等2011)。此外, 拟南芥G蛋白偶联受体(G protein-coupled receptor, GPCR)能够结合ABA (Guo等2011), 研究人员通过定量蛋白质组学分析表明一类新的GPCR型G蛋白(GPCR-type G proteins, GTGs)也参与了ABA调控的拟南芥根生长发育过程(Alvarez等2013)。ABA不敏感基因*ABI1*和*ABI2*通过去磷酸化的方式影响ABA信号转导过程, *ABI3*、*ABI4*和*ABI5*作为转录因子也在ABA信号转导过程中有着重要作用(Guo等2011)。此外, bHLH转录因子也参与了ABA信号转导调控(Tian等2015)。不仅如此, ABA调节根的生长发育和形态建成的过程还与其他激素的相互作用密不可分, 如生长素、赤霉素、乙烯等。

本文将按照主根、侧根和不定根与根毛三个方面总结ABA对根的调控作用, 综述ABA与其他

信号相互作用调控根的生长发育过程, 为ABA影响根的调控作用机制的研究提供参考。

1 ABA对主根的调节作用

拟南芥主根起始于胚胎发育过程中胚柄细胞的特定区域, 称为胚根原; 上胚柄细胞形成静止中心, 随后细胞不对称分裂产生初生根分生组织进而形成主根, 研究发现ABA可以促进主根尖静止中心的静止, 同时抑制根尖柱干细胞分化(Zhang等2010)。此外, 利用遗传筛选方法在拟南芥中得到了一些与ABA调控根生长发育有关的基因, 如ABA生物合成基因*ABA2/GIN1*在拟南芥中编码短链脱氢还原酶, 其缺失突变体*aba2*具有更短的主根, 可以通过添加外源ABA ($20\sim 500\text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$)恢复正常根系的生长, 而过表达*ABA2*的转基因株系根生长正常, 这说明基础水平的ABA对维持主根生长是必不可少的(Lin等2015)。

通过对PYR/PYL/RCAR受体家族的研究发现, 单突变体*pyl8*的主根表现出对ABA抑制的不敏感性, 是因为缺乏对PYL8介导的A类PP2Cs结合的ABAR, 使SnRK2s的活性降低, 从而减弱了ABA信号转导(Antoni等2013)。此外研究发现*snrk2.2 snrk2.3*双突变体、ABA信号受体GTGs (GPCR-type G proteins)双突变体*gtg1 gtg2*、编码DNA聚合酶 ϵ 亚基的*ABO4/POL2a/TIL1*基因突变体*abo4-1*以及细胞膜上富含亮氨酸的受体激酶RPK1的突变体

收稿 2016-12-12 修定 2017-04-12

资助 国家重点研发计划(2016YFD0100706)、国家自然科学基金(31501190)、重庆市教委科学技术研究项目(KJ1600303)和重庆师范大学引进人才启动基金(12XLR36)。

* 通讯作者(E-mail: nanwenbin513@163.com)。

*rpk1*对ABA抑制的主根生长不敏感(Osakabe等2005; Fujii等2007; Yin等2009; Guo等2011)。还有研究报道SUMO (small ubiquitin-related modifier)修饰的*ABI5*和转录抑制因子*bHLH129*负调控ABA调节主根的生长,并且主根对ABA的敏感性降低(Kenji等2009; Tian等2015)。四突变体*abi-2 abi2-2 hab1-1 pp2ca-1*和过表达G蛋白调节蛋白*RGS1*基因的植株表现出主根生长对ABA超敏(Chen等2006; Antoni等2013)。此外,有研究发现*TTL1* (tetratricopeptide-repeat thioredoxin like 1)基因编码有关硫氧还蛋白的同源性区域, *tll1*突变体表现出根分生组织的紊乱和短根表型,基因表达分析发现*TTL1*不参与ABA的生物合成和代谢调控,但是ABA信号响应必需的(Rosado等2006)。

生长素是调控植物根生长发育最主要的激素。研究发现ABA调控的植物主根生长发育与生长素有密不可分的关系,如生长素相关基因*AUX1*、*AXR1*、*IBR5*和*TIR1*的突变体对生长素或生长素转运抑制剂具有抗性,同时也具有ABA抗性(Thole等2014)。ABA抑制拟南芥下胚轴伸长通过增强其伸长区生长素信号,生长素极性运输载体*AUX1*和*PIN2*

基因的突变体对ABA抑制拟南芥幼苗下胚轴和胚根伸长的作用不敏感(Belin等2009)。此外,生长素响应因子*ARF2*能够抑制*HB33*基因的表达,同样ABA也能抑制其表达(Wang等2011),其他*ARF*基因如*ARF10*和*ARF16*可以使*ABI3*的表达增强进而加强ABA信号(Liu等2013)。

ABA不敏感突变体*abi5-1*对葡萄糖不敏感,而葡萄糖可以诱导*ABI5*的表达, *ABI5*在糖抑制根分生组织中的作用是通过抑制PIN1蛋白的积累,进而导致根中的生长素水平降低来实现的(Yuan等2013)。

已知第二信使过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)可以抑制拟南芥野生型主根的生长,这与ABA对根的作用相似(Bai等2007)。通过激光共聚焦和实时定量PCR分析表明,ABA通过诱导根细胞内产生更多的 H_2O_2 来抑制根的伸长生长(Bai等2007)。最近研究发现,缺乏*AtrbohD*和*AtrbohF*的双突变体*AtrbohD1/F1*以及*AtrbohD2/F2*的根部细胞伸长对ABA不敏感,活性氧(reactive oxygen species, ROS)激活 Ca^{2+} 信号转导并降低根对生长素的敏感性,从而正调节ABA抑制的主根生长(Jiao等2013)(图1)。此外,AP2类转录因子*PLT1* (*PLETHORAI*)

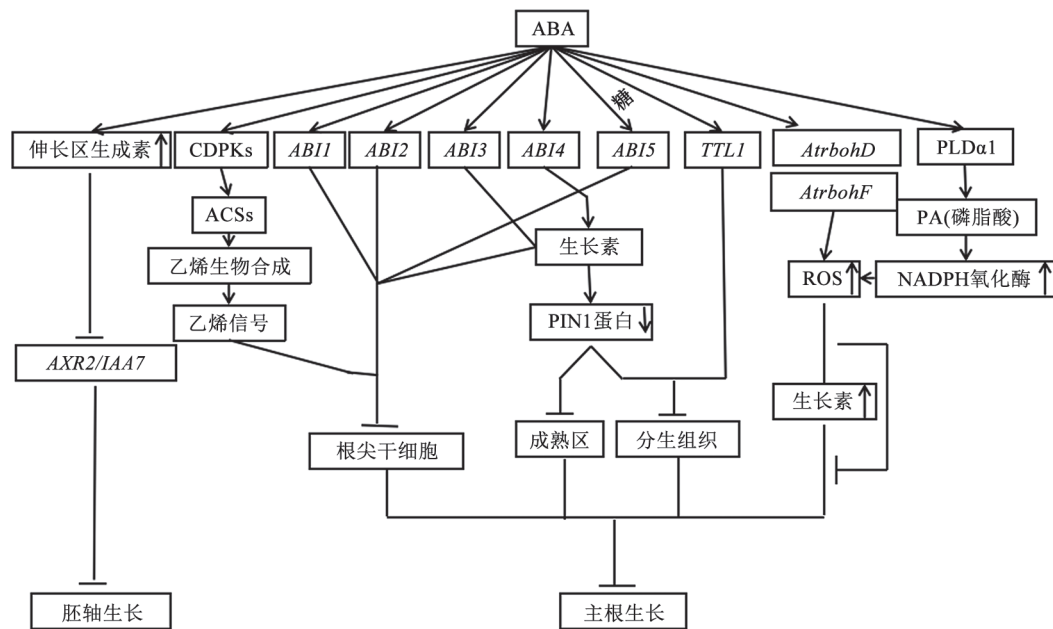


图1 ABA调控主根生长的模式图

Fig.1 Model of ABA regulating primary root growth

*AXR2/LAA7*编码生长素相关蛋白, PIN1蛋白是生长素输出载体; CDPKs是植物中的钙依赖蛋白激酶, ACSs是乙烯合成途径的限速酶; *ABI1*、*ABI2*、*ABI3*、*ABI4*、*ABI5*是ABA不敏感基因; *TTL1*基因编码有关硫氧还蛋白的同源性区域,参与ABA信号响应过程; ROS是氧化酶, *AtrbohD* *AtrbohF*双突变体是NADPH氧化酶基因突变体; PLD α 1是磷脂酶。

和*PLT2* (*PLETHORA2*)在根尖干细胞维持中具有重要的调控作用, ABA可以抑制*PLT1*和*PLT2*的表达, 并且在突变体*plt1*和*plt2*中根的生长对ABA更敏感, 在ABA超敏感突变体*abo8-1*中*PLT1*和*PLT2*的表达显著降低, 根尖中累积更多的ROS, 说明在根尖和侧根原基中高表达的ABO8蛋白参与ABA调控的分生组织活性(Yang等2014)。还有研究发现磷脂酶*PLD α 1*参与了ABA调控拟南芥主根的生长, 与野生型相比*PLD α 1*基因突变体*plda1*的主根伸长抑制作用较小, 在外源ABA处理条件下, 其活性升高产生的磷脂酸可以使NADPH氧化酶促进ROS含量的增加, 进而引起下游信号响应, 抑制拟南芥主根的伸长(李婧和章文华 2009) (图1)。

一定阈值的乙烯含量能够满足植物根生长的基本需求, 超过这个阈值则乙烯表现出对主根的抑制作用(王金祥等2005)。ABA与乙烯是协同和拮抗同时存在的相互作用。最近的研究表明乙烯合成抑制剂氨基乙氧基乙烯甘氨酸(aminoethoxyvinylglycine, AVG)和其信号转导抑制剂 Ag^+ 都可以降低ABA对主根生长的抑制作用, 但是外源ABA通过调控乙烯合成途径限速酶1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶(ACC synthase, ACS)诱导乙烯的合成从而抑制拟南芥主根的生长; *ACS*基因多突变体的根生长相比野生型具有更强的ABA耐受性, 说明ABA通过抑制乙烯的生物合成来抑制根生长(Luo等2014)。为进一步研究生长素、乙烯和ABA信号通路的交互调节, 学者研究了乙烯突变体*eto1-1*和*ein2-1*与具有生长素抗性的突变体*ibr5-1*、*tir1-1*、*aux1-3*、*aux1-7*等的双突变体, 发现乙烯生产过剩不能使ABA通过降低生长素响应调节根伸长, 表明生长素和乙烯可能共同作用于一个线性通路来影响ABA对根伸长抑制的响应(Thole等2014)。

在盐胁迫中, NaCl浓度在100 mmol·L⁻¹时, 主根中ABA信号的阻断主要受侧根特异性影响; 在NaCl浓度达到140 mmol·L⁻¹时, 主根中的ABA信号被激活, 因此在不同阈值浓度的盐和不同长度的时间下, 无论是主根还是侧根都可以激活ABA信号(Geng等2013)。在拟南芥和小麦(*Triticum aestivum*)中, ABA介导顶端分生组织的过早分化过程来应对水分胁迫(Ji和Li 2014)。水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥通过ABA的积累调节生长素在根尖的运

输进而维持或促进适度水分胁迫下的主根伸长(Xu等2013)。

研究报道, 硝酸转运蛋白MtNPF6.8/MtN-RT1.3的沉默导致硝酸盐抑制主根伸长以及抵消对根皮层细胞伸长的抑制作用, ABA激活MtNPF6.8的表达, 说明ABA信号位于MtNPF6.8硝酸信号的下游(Pellizzaro等2014)。研究发现稀土元素镧(La)和ABA能相互作用调节拟南芥种子萌发和根系生长, 当La³⁺浓度在10 μ mol·L⁻¹时可以缓解ABA对拟南芥主根伸长生长的抑制(Wang等2014)。

2 ABA对侧根的调节作用

拟南芥侧根的形成是由建成细胞垂周分裂形成侧根原基, 侧根原基逐渐突破表皮最后形成成熟的侧根, 侧根原基的发生起始于细胞的G₁-S期, ABA对*AIR12*和*IAA19*等侧根起始基因表达起抑制作用(De Veylder等2001), 并且对侧根原基分生组织也起抑制作用(De Smet等2003)。*NCED*是ABA生物合成途径的关键酶, *NCED*基因分布在侧根建成细胞周围的中柱鞘细胞中, ABA通过抑制建成细胞周围细胞的增殖使其发育成边缘细胞(Tan等2003)。ABA和生长素通过对细胞周期抑制家族KRP的抑制调控G₁-S期的转变过程, *KRPs*基因表达抑制中柱鞘细胞分裂, 从而使侧根原基数目明显减少(De Veylder等2001) (图2)。在侧根原基在母根中出现之后到侧根分生组织激活之前的可逆过程中施加外源ABA, 由于ABA抑制侧根顶端分生组织的激活, 使侧根的发育受到抑制, 侧根数目急剧减少(De Smet等2003)。在蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中ABA主要作用在侧根萌发前的阶段, 可以促进侧根原基的形成和发育, 这与模式植物拟南芥中的调控是不同的(Gonzalez等2015), 说明在不同物种之间可能存在不同的ABA调控机制, 探索不同植物之间的关键影响因子并且寻找同源部分能够更好地理解ABA的调控机制。

ABA受体PYR1/PYL/RCAR家族中的*PYL8*基因是ABA抑制的侧根恢复所必需的(Zhao等2014)。*PYL8*直接与转录因子*MYB77*、*MYB44*、*MYB73*相互作用, 突变体*pyl8*和*myb77*的幼苗侧根生长对ABA超敏, *pyl8*能通过提高*myb77*及其同源基因*myb44*和*myb73*的表达增强生长素信号转导, 从而促进侧根生长(Zhao等2014)。此外, ABA信号下游

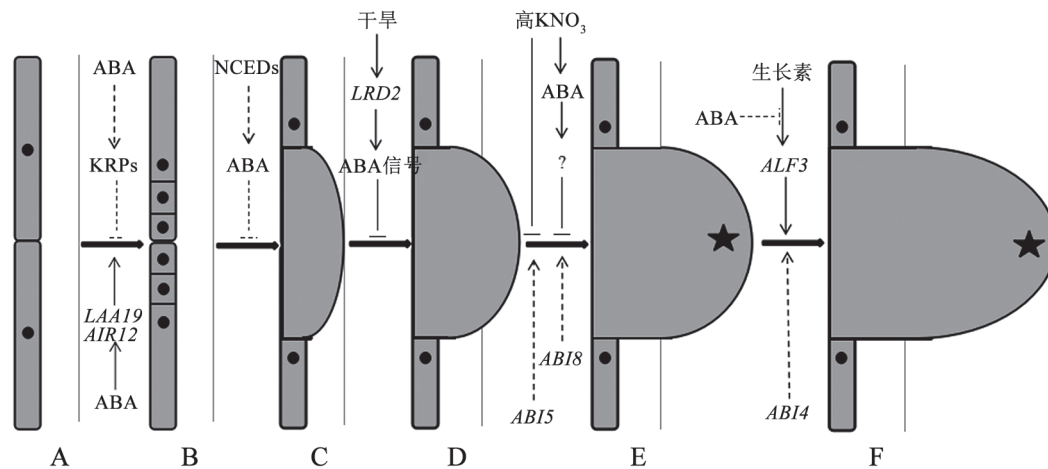


图2 ABA影响侧根发生的模式图

Fig.2 Model of ABA regulating lateral root growth

A: 侧根原基的起始; B: 侧根原基的形成; C: 侧根原基将要突破表皮; D: 侧根原基突破表皮; E: 侧根顶端分生组织的激活; F: 侧根分生组织的维持。KRPs是细胞周期抑制家族, IAA19是生长素响应蛋白, AIR12编码糖基磷脂酰肌醇锚定蛋白尾端, 参与生长素诱导根生长过程; NCED是ABA生物合成途径的关键酶; *LRD2*是在胁迫中对ABA不敏感的基因; *ABI4*、*ABI5*、*ABI8*是ABA不敏感基因; *ALF3*是编码生长素依赖性调控通路的重要组成部分。

的转录因子*WRKY75*的表达受到抑制时, 会出现更长更多的侧根; *WRKY46*通过ABA信号转导和生长素来调节渗透/盐胁迫下的侧根发育(Ding等2015)。

与ABA抑制侧根生长不同, 生长素刺激侧根原基的形成, 并且侧根的发生与伸长都依赖于生长素直接或间接的调控作用(Kazan 2013)。研究表明*ABI3*参与生长素调控侧根的发育, 其突变体*abi3*侧根生长受到影响(Brady等2003), 是生长素运输与ABA信号通路交叉的作用点。*ABI4*基因是编码ABA调控的AP2结构域的转录因子, 其突变体中生长素运输载体*PIN1*基因表达增高, 而过表达*ABI4*使*PIN1*基因表达降低, 表明ABA通过*ABI4*调控*PIN1*基因表达, 从而抑制生长素在根部的极性运输, 然后进一步抑制侧根发育(Shkolnik-Inbar和Bar-Zvi 2010)。ABA和细胞分裂素可以提高*ABI4*的表达, 而生长素则起抑制作用(Shkolnik-Inbar和Bar-Zvi 2010)。这些研究表明ABA可能抑制内源生长素的积累并且在根形态建成过程中作为内源信号负调控生长素对根的促进作用。在侧根突破表皮阶段, 基因*ALF3*是编码生长素依赖性调控通路的重要组成部分, 其突变导致这个阶段的侧根顶端分生组织活性受到抑制(De Smet等2003)。此外, *ABI5*维持侧根分生组织的发育(Brocard等2002)。另有研究发现*LRD2*基因通过生长素的促进作用和

ABA的抑制作用相互平衡来控制侧根的发育(Deak和Malamy 2005)。研究发现NADPH氧化酶缺失的双突变体*atrbohD/F*和单突变体*atrbohF*根的生长对ABA敏感(Kwak等2003), *atrbohD*和*atrbohF*通过依赖于生长素来负调控拟南芥的侧根发育(Li等2015)。在芸薹属植物埃塞俄比亚芥(*Brassica carinata*)中分离出*CIL1*基因, 减少其表达抑制侧根生长, 同时对ABA的敏感性也降低; 随着H₂O₂浓度的增加, NADPH氧化酶、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶的活性降低, 绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)标记的*CIL1*可能在质膜和胞外体积聚, 由这些表明*CIL1*可能是一种细胞外蛋白, 参与ROS介导的生长素和ABA信号的循环(Gibson等2012)。

在侧根发育的信号转导通路调控中, 糖信号和乙烯作为调节植物生长发育的主要因子与ABA存在相互调控作用。研究发现单突变体*aba2*和*gin1*具有更少更短的侧根, 双突变体*gin1 ein2*侧根表型与*ein2*突变体的相似而不是*gin1*, 说明根系发育中ABA和乙烯存在拮抗作用, 并且*ABA2*和*GIN2*基因和糖诱导的ABA生物合成和信号转导基因参与了葡萄糖拮抗乙烯的过程(Cheng等2002)。

当植株受到环境胁迫时, ABA通过调节侧根分生组织抑制其生长; 当环境恢复正常后, 这种抑制被解除, 侧根恢复生长, 因此ABA对侧根分生组

组织的发育和维持是必需的(Vartanian等1994)。*ABA2*基因编码拟南芥中短链脱氢酶/还原酶SDR1, 研究发现*ABA2*主要在侧根的分支点和成熟的根中表达(Cheng等2002)。在正常条件下, 拟南芥突变体*aba2-1*和*aba3-1*与侧根原基发育突变体*lrd2*相似, 都拥有较长的侧根, 当受到渗透胁迫时, 由于*lrd2*对ABA响应不敏感, 可以比野生型形成更多的侧根(Deak和Malamy 2005)。盐胁迫时, 突变体*abi1-1*中ABA信号受到抑制, 使其侧根生长恢复(Duan等2013)。

硝酸盐对植物侧根发育既有正调控也有负调控作用, 低浓度($<1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)的 NO_3^- 能通过局部刺激促进侧根生长; 高浓度($>10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) NO_3^- 能抑制侧根原基突破表皮从而抑制侧根的生长(Zhang等1999)。研究发现 NO_3^- 能缓解外源ABA抑制的侧根分生组织生长(Zhang和Forde 2000)。此外, ABA不敏感突变体*abi4-1*、*abi4-2*和*abi5-1*对高浓度硝酸盐抑制侧根生长的作用不敏感, 说明硝酸盐对侧根抑制作用可能依赖于*ABI4*和*ABI5* (Signora等2001)。

3 ABA对不定根与根毛的调节作用

不定根在幼苗和成熟植株中都可以形成, 其形成是由环境因素和植物激素共同调节的, 其中起关键作用的是生长素, ABA和乙烯在根发育中也有一定作用(王金祥等2005)。研究发现外源ABA显著提高了绿豆(*Vigna radiata*)不定根的数量和鲜重(Li等2014)。在番茄(*Solanum lycopersicum*)和水稻中, 乙烯诱导不定根的发生, 其中乙烯的活性是由赤霉素的刺激和ABA的抑制共同调控的(Steffens等2006)。

ABA能够促进根毛的发育(Bai等2007)。研究发现, NADPH氧化酶缺失突变体*atrbohF*和*atrbohC*对ABA不敏感, 当施加外源 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ H}_2\text{O}_2$ 后突变体的根毛明显增多, 这表明 H_2O_2 参与了ABA促进根尖根毛形成的过程(Bai等2007)。此外还有研究报告, La^{3+} 不仅抑制ABA促进根毛的生长, 还抑制ABA诱导根细胞产生 H_2O_2 (Wang等2014)。

4 展望

植物根的生长发育是不同激素调控的复杂发育过程, ABA作为调控植物根发育的重要激素, 已取得重要突破和进展, 现已鉴定出许多与ABA调控根发育有关的突变体, 并对ABA在根中的信号

转导过程进行了大量的研究, 但对ABA抑制侧根响应机制整体网络尚不清楚。最近研究发现受ABA和赤霉素共同调控的基因*GAZ* (*GA- and ABA-RESPONSIVE ZINC FINGER*), 其超表达的幼苗*GAZ-OX*在内皮层和中间皮层形成过程中对ABA和赤霉素敏感, *GAZ-SRDX*和*RNAi*表现出相反的表现型(Lee等2016), 因此今后的研究不仅需要深入到ABA对单个组织的作用, 还可以更具体到对单个细胞或几个细胞的作用机制, 进而从根本上了解ABA对根的调控机制。此外可以利用CRISPR/*Cas9*基因编辑工具设计合成的植物优化密码子*Cas9*基因, 构建出一种强大的CRISPR/*Cas9*载体系统, 在单子叶植物和双子叶植物中实现方便高效的多重基因组编辑, 为探究ABA与其他上下游基因功能、ABA调控根生长发育的多基因家族功能以及实现遗传改良提供一个通用工具箱(Ma等2015)。随着越来越多的分子遗传技术的出现, 一方面, 需要发现更多参与ABA调控植物根发育的基因, 从各个不同层面和结构寻找已知基因与ABA信号转导途径各个成分的联系, 探索参与ABA调控根生长发育的各基因之间的联系; 另一方面, 在干旱等胁迫反应中有依赖于ABA的响应途径, 与其他激素例如生长素共同作用于根的生长发育, 但是对于这些反应途径中ABA所起的关键作用以及各个不同激素之间ABA所扮演的角色尚不清楚, 因此需要寻找互作的关键基因, 建立起ABA对根调控网络。

参考文献

- Alvarez S, Roy Choudhury S, Hicks LM, Pandey S (2013). Quantitative proteomics-based analysis supports a significant role of GTG proteins in regulation of ABA response in *Arabidopsis* roots. *J Proteome Res*, 12 (3): 1487–1501
- Antoni R, Gonzalez-Guzman M, Rodriguez L, Peirats-Llobet M, Pizzio GA, Fernandez MA, De Winne N, De Jaeger G, Dietrich D, Bennett MJ, et al (2013). PYRABACTIN RESISTANCE1-LIKE8 plays an important role for the regulation of abscisic acid signaling in root. *Plant Physiol*, 161 (2): 931–941
- Bai L, Zhou Y, Zhang XR, Song CP, Gao MQ (2007). Hydrogen peroxide modulates abscisic acid signaling in root growth and development in *Arabidopsis*. *Chin Sci Bull*, 52 (8): 1142–1145
- Belin C, Megies C, Hauserová E, Lopez-Molina L (2009). Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 21 (8): 2253–2268
- Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D, McCourt P (2003). The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3* (*ABI3*) gene is modulated by farnesyl-

- tion and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 34 (1): 67–75
- Chen Y, Ji F, Xie H, Liang J (2006). Overexpression of the regulator of G-protein signalling protein enhances ABA-mediated inhibition of root elongation and drought tolerance in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57 (9): 2101–2110
- Cheng WH, Endo A, Zhou L, Penney J, Chen HC, Arroyo A, Leon P, Nambara E, Asami T, Seo M, et al (2002). A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions. *Plant Cell*, 14 (11): 2723–2743
- De Smet I, Signora L, Beeckman T, Inzé D, Foyer CH, Zhang H (2003). An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J*, 33 (3): 543–555
- De Veylder L, Beeckman T, Beeckman GT, Krols L, Terras F, Landrieu I, Van Der Schueren E, Maes S, Naudts M, Inzé D (2001). Functional analysis of cyclin-dependent kinase inhibitors of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 13 (7): 1653–1668
- Deak KI, Malamy J (2005). Osmotic regulation of root system architecture. *Plant J*, 43 (1): 17–28
- Ding ZJ, Yan JY, Li CX, Li GX, Wu YR, Zheng SJ (2015). Transcription factor WRKY46 modulates the development of *Arabidopsis* lateral roots in osmotic/salt stress conditions via regulation of ABA signaling and auxin homeostasis. *Plant J*, 84 (1): 56–59
- 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
- Fujii H, Verslues RE, Zhu JK (2007). Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (2): 485–494
- 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 (6): 2132–2154
- Gibson SW, Conway AJ, Zheng Z, Uchacz TM, Taylor JL, Todd CD (2012). *Brassica carinata* CIL1 mediates extracellular ROS production during auxin- and ABA-regulated lateral root development. *J Plant Biol*, 55 (5): 361–372
- Gonzalez AA, Agbénévou K, Herrbach V, Gough C, Bensmihen S (2015). Abscisic acid promotes pre-emergence stages of lateral root development in *Medicago truncatula*. *Plant Signal Behav*, 10 (1): e977741
- Guo J, Yang X, Weston DJ, Chen JG (2011). Abscisic acid receptors: past, present and future. *J Integr Plant Biol*, 53 (6): 469–479
- Ji H, Li X (2014). ABA mediates PEG-mediated premature differentiation of root apical meristem in plants. *Plant Signal Behav*, 9 (11): e977720
- Jiao Y, Sun L, Song Y, Wang L, Liu L, Zhang L, Liu B, Li N, Miao C, Hao F (2013). *AtrbohD* and *AtrbohF* positively regulate abscisic acid-inhibited primary root growth by affecting Ca²⁺ signalling and auxin response of roots in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 64 (14): 4183–4192
- Kazan K (2013). Auxin and the integration of environmental signals into plant root development. *Ann Bot*, 112 (9): 1655–1665
- Kenji M, Jiyoung L, Bo JJ, Yul YC, Tomoko M, Hasegawa PM (2009). Sumoylation of ABI5 by the *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 negatively regulates abscisic acid signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (13): 5418–5423
- Kwak JM, Mori IC, Pei ZM, Nathalie L, Miguel AT, Dangl JL, Bloom RE, Sara B, Jonathan JDG, Schroeder JI (2003). NADPH oxidase *AtrbohD* and *AtrbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 22 (11): 2623–2633
- Lee SA, Jang S, Yoon EK, Heo JO, Chang KS, Choi JW, Dhar S, Kim G, Choe JE, Heo JB, et al (2016). Interplay between ABA and GA modulates the timing of asymmetric cell divisions in the *Arabidopsis* root ground tissue. *Mol Plant*, 9 (6): 870–884
- Li J, Zhang WH (2009). PLDα1 modulated ABA-mediated main root elongation and regulated tip growth of root hair in *Arabidopsis*. *Acta Bot Yunnan*, 31 (4): 309–316 (in Chinese with English abstract) [李婧, 章文华(2009). PLDα1介导ABA调控的拟南芥主根伸长并参与根毛生长. 云南植物研究, 31(4): 309–316]
- Li N, Sun L, Zhang L, Song Y, Hu P, Li C, Hao FS (2015). *AtrbohD* and *AtrbohF* negatively regulate lateral root development by changing the localized accumulation of superoxide in primary roots of *Arabidopsis*. *Planta*, 241(3): 591–602
- Li SW, Leng Y, Feng L, Zeng XY (2014). Involvement of abscisic acid in regulating antioxidative defense systems and IAA-oxidase activity and improving adventitious rooting in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] seedlings under cadmium stress. *Environ Sci Pollut Res*, 21 (1): 525–537
- Lin PC, Hwang SG, Endo A, Okamoto M, Koshiba T, Cheng WH (2015). Ectopic expression of *ABSCISIC ACID 2/GLUCOSE INSENSITIVE 1* in *Arabidopsis* promotes seed dormancy and stress tolerance. *Plant Physiol*, 143 (2): 745–758
- Liu DT, Jing YP, Li DL, Yu XR, Wang Z (2013). Research advances in plant lateral root development. *Plant Physiol J*, 49 (11): 1127–1137 (in Chinese with English abstract) [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]
- Liu X, Zhang H, Zhao Y, Feng Z, Li Q, Yang HQ, Luan S, Li J, He ZH (2013). Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated *ABI3* activation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (38): 15485–15490
- Luo XJ, Chen Z, Gao J, Gong Z (2014). Abscisic acid inhibits root growth in *Arabidopsis* through ethylene biosynthesis. *Plant J*, 79 (1): 44–55
- Ma X, Zhang Q, Zhu Q, Liu W, Chen Y, Qiu R, Wang B, Yang Z, Li H, Lin Y, et al (2015). A robust CRISPR/Cas9 system for convenient, high-efficiency multiplex genome editing in monocot and dicot plants. *Mol Plant*, 8 (8): 1274–1284
- Osakabe Y, Maruyama K, Seki M, Satou M, Ryoungozaki K, Yamaguchi-Ryoungozaki K (2005). Leucine-rich repeat receptor-like kinase1 is a key membrane-bound regulator of abscisic acid early signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17 (4): 1105–1119
- Pellizzaro A, Clochard T, Cukier C, Bourdin C, Juchaux M, Montrich-

- ard F, Thany S, Raymond V, Planchet E, Limami AM, et al (2014). The nitrate transporter MtNPF6.8 (MtNRT1.3) transports abscisic acid and mediates nitrate regulation of primary root growth in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 166 (4): 2152–2165
- Rosado A, Schapire AL, Bressan RA, Harfouche AL, Hasegawa PM, Valpuesta V, Botella MA (2006). The *Arabidopsis* tetratricopeptide repeat-containing protein TTL1 is required for osmotic stress responses and abscisic acid sensitivity. *Plant Physiol*, 142 (3): 1113–1126
- Shkolnik-Inbar D, Bar-Zvi D (2010). *ABI4* mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22 (11): 3560–3573
- Signora L, De Smet I, Foyer CH, Zhang H (2001). ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis*. *Plant J*, 28 (6): 655–662
- Steffens B, Wang J, Sauter M (2006). Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice. *Planta*, 223 (3): 604–612
- Tan BC, Joseph LM, Deng WT, Liu L, Li QB, Cline K, McCarty DR (2003). Molecular characterization of the *Arabidopsis* 9-*cis* epoxycarotenoid dioxygenase gene family. *Plant J*, 35 (1): 44–56
- Thole JM, Beisner ER, Liu J, Venkova SV, Strader LC (2014). Abscisic acid regulates root elongation through the activities of auxin and ethylene in *Arabidopsis thaliana*. *G3*, 4 (7): 1259–1274
- Tian H, Guo H, Dai X, Cheng Y, Zheng K, Wang X, Wang S (2015). An ABA down-regulated bHLH transcription repressor gene, *bHLH129* regulates root elongation and ABA response when overexpressed in *Arabidopsis*. *Sci Rep*, 5: 17587
- Vartanian N, Marcotte L, Giraudat J (1994). Drought rhizogenesis in *Arabidopsis thaliana*. Differential responses of hormonal mutants. *Plant Physiol*, 104 (2): 761–767
- Wang J, Wang L, Hu T, Li W, Xue S (2014). Effects of lanthanum on abscisic acid regulation of root growth in *Arabidopsis*. *J Rare Earths*, 32 (1): 78–82
- Wang JX, Yan XL, Pan RC (2005). Relationship between adventitious root formation and plant hormones. *Plant Physiol Commun*, 41 (2): 133–142 (in Chinese with English abstract) [王金祥, 严小龙, 潘瑞焜 (2005). 不定根形成与植物激素的关系. *植物生理学通讯*, 41 (2): 133–142]
- Wang L, Hua D, He J, Duan Y, Chen Z, Hong X, Gong Z (2011). *Auxin Response Factor2 (ARF2)* and its regulated homeodomain gene *HB33* mediate abscisic acid response in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 7 (7): e1002172
- Xu W, Jia L, Shi W, Liang J, Zhou F, Li Q, Zhang J (2013). Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol*, 197 (1): 139–150
- Yang L, Zhang J, He J, Qin Y, Hua D, Duan Y, Chen Z, Gong Z (2014). ABA-mediated ROS in mitochondria regulate root meristem activity by controlling *PLETHORA* expression in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 10 (12): e1004791
- Yin H, Zhang X, Liu J, Wang Y, He J, Yang T, Hong X, Yang Q, Gong Z (2009). Epigenetic regulation, somatic homologous recombination, and abscisic acid signaling are influenced by DNA polymerase ϵ mutation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (2): 386–402
- Yuan TT, Xu HH, Zhang KX, Guo TT, Lu YT (2013). Glucose inhibits root meristem growth via *ABA INSENSITIVE 5*, which represses PIN1 accumulation and auxin activity in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 37 (6): 1338–1350
- Zhang H, Forde BG (2000). Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability. *J Exp Bot*, 51 (342): 51–59
- 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 H, Jennings A, Barlow PW, Forde BG (1999). Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96 (11): 6529–6534
- 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): 6302–6308

Research progress on regulation of ABA in plant root development

ZHU Xiao-Chen, ZHANG Han-Ma, NAN Wen-Bin*

Chongqing Key Laboratory of Molecular Adaptations of Plants, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

Abstract: Plant hormone abscisic acid (ABA) can induce seed dormancy, leaf abscission and stomatal closure, inhibit cell growth and regulate other physiological processes. It also plays an important role in the regulation of plant root development. Here we summarize some recent progresses on the roles of ABA in regulating the development of the primary root, lateral root, adventitious root and root hair, and the interaction between ABA and other signals in such regulations.

Key words: abscisic acid; roots; hormone interaction

Received 2016-12-12 Accepted 2017-04-12

This work was supported by the National Key Research and Development Program (Grant No. 2016YFD0100706), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31501190), the Science and Technology Research Project of Chongqing Education Committee (Grant No. KJ1600303), and Start-Up Fund from Chongqing Normal University (Grant No. 12XLR36).

*Corresponding author (E-mail: nanwenbin513@163.com).