

郭瑾,薛永来,杜道林. 植物激素调控拟南芥根系发育的研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(5):7-10

植物激素调控拟南芥根系发育的研究进展

郭瑾¹, 薛永来^{1,2}, 杜道林^{1,2}

(1. 江苏大学环境与安全工程学院, 江苏镇江 212013; 2. 江苏大学农业工程研究院, 江苏镇江 212013)

摘要:植物激素在拟南芥的根系发育过程中起着非常重要的作用,近年来关于植物激素对拟南芥根系发育调控机理的研究越来越多,且大量研究表明,在拟南芥根系的发育过程中,激素作为重要的信号分子参与了调控。本文主要介绍了生长素、细胞分裂素、乙烯、脱落酸、赤霉素对拟南芥根系生长发育调控作用的研究进展,并对拟南芥根系发育的研究前景提出展望。

关键词:植物激素;拟南芥;根系发育

中图分类号: Q946.885 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2014)05-0007-04

植物激素(phytohormone)是在植物特定的组织内合成,而以极低的浓度在其他组织中发挥作用的活性物质,它通过与特定蛋白受体的相互作用来调节其他细胞的生理过程。主要的植物激素有五大类,分别是生长素、细胞分裂素、乙烯、脱落酸、赤霉素,它们都参与调控植物的生长发育^[1-5]。根系作为植物体的重要组成部分,其主要功能是从土壤中获取养分和水分,并合成氨基酸等含氮有机化合物、激素以及其他有机养分,同时也能起到固定植株的作用,因此根系的生长情况与活力会直接影响整个植株的生长发育和营养状况。

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)是十字花科(Cruciferae)拟南芥属(*Arabidopsis*)植物,因其具有基因组简单、突变体众多、生长发育指标全面等特点,长期以来一直被用作植物生物学研究的模式材料,在科学研究中具有重要作用。同时,关于拟南芥根系发育的激素调控机制的研究对于其他植物根系发育的研究有非常重要的借鉴意义。

1 生长素对拟南芥根系发育的影响

生长素(auxin)是植物中研究最早的促进生长的激素,主要以吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的形式存在。生长素参与调控植物主根的生长,能促进侧根、不定根及根毛的形成,并且能够诱导维管分化,对植物生长发育的各方面起着重要的作用。研究表明,外源添加较低浓度的生长素时,可以促进根的生长;但是当生长素的浓度超过一定量的时候,就会抑制主根延伸。高浓度的生长素可以刺激侧根和不定根发生,这是由于中柱鞘细胞的分裂过程需要根的维管薄

收稿日期:2013-09-12

基金项目:国家自然科学基金(编号:30970556、31170386);江苏省高校自然科学基金(编号:11KJB610001)。

作者简介:郭瑾(1988—),女,山西长治人,硕士研究生,主要从事植物生理学方面的研究。E-mail: guojin652653@163.com。

通信作者:杜道林,博士,教授,主要从事环境生态方面的研究。E-mail: ddl@ujs.edu.cn。

[70] 彭建,卢建文,王丹英,等. 冬季保护性耕作对后茬水稻产量和品质的影响[J]. 江苏农业学报,2009,25(5):952-957.

[71] 黄小洋,黄国勤,余冬晖,等. 免耕栽培对晚稻群体质量及产量的影响[J]. 江西农业学报,2004,16(3):1-4.

[72] 夏炎. 高产稻麦两熟制条件下秸秆还田效应的研究[D]. 扬州:扬州大学,2010.

[73] 丁玉川,王树楼,王笛. 免耕整秸秆半覆盖对旱地玉米生长发育及产量的影响[J]. 玉米科学,1994,2(1):28-31,63.

[74] Cornish P S, Lymbery J R. Reduced early growth of direct drilled wheat in southern New South Wales: causes and consequences[J]. Aust J Exp Agric, 1987, 27: 869-880.

[75] Oussible M, Crookston R K, Larson W E. Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat[J]. Agronomy Journal, 1992, 84: 34-38.

[76] 谭德水,金继运,黄绍文. 长期施钾与秸秆还田对西北地区不同种植制度下作物产量及土壤钾素的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(5):886-893.

[77] 王麒. 不同抗早栽培技术模式对玉米生育性状及产量的影响[J]. 黑龙江农业科学,2012(6):24-26.

[78] 赵鹏,陈阜. 豫北秸秆还田配施氮肥对冬小麦氮利用及土壤硝

态氮的短期效应[J]. 中国农业大学学报,2008,13(4):19-23.

[79] 劳秀荣,孙伟红,王真,等. 秸秆还田与化肥配合施用对土壤肥力的影响[J]. 土壤学报,2003,40(4):618-623.

[80] 周兴祥,高焕文,刘晓峰. 华北平原一年两熟保护性耕作体系试验研究[J]. 农业工程学报,2001,17(6):81-84.

[81] 李孝勇,武际,朱宏斌,等. 秸秆还田对作物产量及土壤养分的影响[J]. 安徽农业科学,2003,31(5):870-871.

[82] 刘巽浩,高旺盛,朱文珊. 秸秆还田的机理与技术模式[M]. 北京:中国农业出版社,2001:14-15.

[83] 李少昆,王克如,冯聚凯,等. 玉米秸秆还田与不同耕作方式下影响小麦出苗的因素[J]. 作物学报,2006,32(3):463-465,478.

[84] 王云超. 河北坝上农牧交错区不同下垫面土壤风蚀监测及研究[D]. 保定:河北农业大学,2006:27-28.

[85] 张保民,徐晓丽,王锋,等. 前茬小麦免耕和耕作对夏大豆田土壤含水量和产量的影响[J]. 大豆科学,2010,29(6):967-970.

[86] 贾树龙,孟春香,任图生,等. 耕作及残茬管理对作物产量及土壤性状的影响[J]. 河北农业科学,2004,12(4):37-42.

[87] 常春丽,刘丽平,张立峰,等. 保护性耕作的发展研究现状及评述[J]. 中国农学通报,2008,24(2):167-172.

壁细胞中 IAA 向顶部运输。此外,IAA 也可以促进细胞分裂和维持正在发育的侧根细胞的活力^[6]。

1.1 生长素合成途径对根系生长发育的影响

生长素的合成有依赖、不依赖色氨酸的 2 条途径,在色氨酸依赖型的生长素的合成途径中,需要许多酶参与调控作用。Chen 等研究发现,磷酸吡哆醛依赖酶在生长素的合成途径中起着重要的调控作用,如果该酶的表达发生缺陷,将导致生长素的合成受到影响,从而影响主根生长^[7]。Boerjan 等研究发现,生长素合成基因 *rtv* (*rooty*) 和 *sur* (*super root*) 的缺失能够导致过量内源 IAA 的合成,从而导致侧根大量发生^[8]。因此可以看出,改变植物体的内源生长素水平或抑制植物体内的生长素合成途径都会影响侧根发生。

研究还发现,拟南芥根毛的生长也受到生长素的调节,如 AXR2 编码一个生长素响应基因的未知转录因子 AXR2/IAA7,其突变体 *axr2* 的根毛数量减少,且根毛发生的位置比野生型更靠近细胞的基底位置^[9]。根毛缺陷突变体 *rhd6* 的表型也证实了生长素对根毛的影响^[10]。

1.2 生长素的极性运输载体参与调控根系发育

在拟南芥中有 4 种生长素输入载体:AUX1 及与其同源的 LAX1、LAX2、LAX3,其中 AUX1 专一地在根的表皮细胞、侧根根冠和中柱组织中表达^[11]。拟南芥 *aux1* 突变体无向重力性生长特征,而外源添加 NAA 可以恢复这种表型^[12],表明 AUX1 及其相关蛋白质可以作为生长素的输入载体蛋白,而生长素的运入是根向重力性生长的限制因素。LAX1、LAX2、LAX3 编码的跨膜蛋白具有高度保守性,并参与调控叶序的发育、根的向性、侧根的形成等许多发育过程^[6,13-15]。

此外,拟南芥还有以 PIN 蛋白为代表的蛋白家族组成的生长素输出载体,分别是 PIN1、PIN2、PIN3、PIN4、PIN5、PIN6、PIN7、PIN8,它们分布在不同的组织中以调节生长素的外流。其中 PIN1 主要在根的表皮和初生维管组织中表达,是生长素极性运输所必需的,对主根的伸长生长有很重要的作用^[16]。PIN2 蛋白主要表达在根尖伸长区的表皮和皮层细胞中背离根尖的一侧,*pin2* 突变体表现出向性丧失和侧根减少^[17]。PIN3 则在根的小柱细胞以及伸长区的中柱鞘细胞中表达,主要参与调节重力刺激下其他 PIN 蛋白的分布,*pin3* 突变体在向光性、向地性及顶端小钩等生长素所诱导的差异生长方面存在缺陷^[18]。PIN4 主要分布在静止中心及周围的一些细胞中,其作用主要是平衡根中其他 PIN 的整体分布,从而保证根的正常发育^[19]。PIN7 的表达部位与 PIN1、PIN3 的分布部分存在叠加,主要参与胚胎发育后期根的生长^[20]。

2 细胞分裂素对拟南芥根系发育的影响

植物细胞分裂素 (cytokinin, CTK) 是促进植物细胞分裂的因子,它具有广泛的生理功能,除了可以促进细胞分裂外,还参与许多生理和发育的调控过程,包括种子萌发、花的发育、子叶和叶片扩展、叶片衰老、叶绿体分化、顶端优势、茎间分生组织的形成及活性、芽休眠的解除、养分运输、根的分化等^[3,21-23]。

2.1 细胞分裂素对主根生长的影响

细胞分裂素对植物根系生长的影响主要表现在抑制主根伸长。研究发现,对拟南芥外源添加一定量的细胞分裂素,其

主根长度明显减小,且主根伸长减缓^[24],这可能是由于 CTK 阻断了分生区和伸长区细胞长度和数目的增加,即 CTK 未能改变细胞分裂速率,而是降低了分裂细胞的数目和分生组织的大小^[25]。同时对 CTK 调控根系分生组织活性的研究发现,STP1 作用于 CTK 信号途径的下游,其突变体 *stp1* 的根伸长速率减小,对外源 CTK 不敏感,表明 STP1 参与了 CTK 对根延伸速率的调控^[25]。而对细胞分裂素信号途径中相关基因突变体的分析结果表明,当拟南芥中细胞分裂素的 3 个受体基因全部缺失时,得到的植株对细胞分裂素不敏感,并且其根、茎顶端分生组织的细胞分裂速率明显降低^[26-27]。因此可以认为,细胞分裂素在根、茎分生组织中具有重要的调控作用。

2.2 细胞分裂素对侧根发育的调控

在侧根发育的过程中,细胞分裂素也起到一定的调控作用。研究报道,在侧根的起始部位进行分裂的中柱鞘细胞特异性地缺失 *ARR5* 基因的表达,表明在侧根起始过程中,细胞分裂素的敏感性或水平在时空上受到了调控,使得其响应受到抑制;但是当侧根原基发育成锥形以后,*ARR5* 的表达又得到了恢复,并且表达部位在锥形的基部;此外,研究者也通过转 *CKX* 基因的植株观察到了侧根明显增多的现象^[28]。Laplace 等研究发现,在细胞分裂素合成过程中的一个基因 *IPT* 可以干扰侧根的起始和侧根原基的形成,因此推测细胞分裂素可能参与了侧根的早期发育^[29]。

3 乙烯对拟南芥根系发育的影响

3.1 乙烯对主根生长的影响

作为调节植物生长发育的主要激素之一,乙烯同样在调控根系发育的信号转导通路中起着重要作用,它不仅可以通过调控细胞的纵向延伸来改变根长,而且能够调控根细胞的分化^[30-31]。植物中内源乙烯的含量在某一阈值范围内可以满足根生长的需要,但是一旦超过了这个阈值范围就会抑制主根的伸长、侧根的形成^[32]。Ortega - Martínez 等研究发现,乙烯可以诱导静止中心 (quiescent center, QC) 细胞分裂,但并没有改变它们的特性,而这一过程不依赖生长素,因此乙烯可能参与调控了 QC 细胞分裂的速率^[2]。

3.2 乙烯对侧根形成的影响

乙烯对侧根的形成也有显著的影响,当乙烯浓度极低时,可以促进侧根形成;但浓度较高时就会抑制侧根原基发生。因此也有观点认为,生长素对侧根的促进作用是由乙烯介导的。在侧根的发育过程中,用乙烯生物合成前体 ACC 处理拟南芥幼苗,可以诱导 *AtNAC2* 基因 (内外环境刺激侧根发育过程中的一个转录因子) 的高度表达从而促进侧根发育^[33]。

3.3 乙烯对根毛的正调控

CTR1 是乙烯信号途径中一个重要的负调控因子,其突变体植株只具有很少的根毛。用乙烯处理根后,在表皮中不应该形成根毛的部位也可以诱导产生根毛^[34];相反,在乙烯抑制剂 (如 AVG, Ag⁺) 存在时,幼苗的根毛形成减少。乙烯不敏感突变体也表现出同样的表型,这说明乙烯对根毛的形成起正调控的作用^[35-36]。

4 脱落酸对拟南芥根系发育的影响

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是一种重要的植物激素,它

调节植物的生长和气孔开度的变化,尤其是在植物受到环境胁迫时发挥作用。

4.1 脱落酸对主根生长的影响

分析 ABA 抑制植物根生长的反应发现,在水分缺乏的条件下,ABA 作为信号分子可以介导气孔的关闭,促进主根伸长;但是当水分充足的时候,添加外源 ABA 会抑制根的生长^[37-38]。

有研究表明, Ca^{2+} 、 H_2O_2 、ROS 作为重要的信号分子参与了 ABA 调节根生长发育的信号转导过程。用 ABA 处理拟南芥野生型,其根细胞的原生质体会产生 H_2O_2 ,进而抑制拟南芥根的伸长生长,但有一定的浓度依赖性^[4,39]。而对于 NADPH 氧化酶 2 个亚基 AtrbohD、AtrbohF 缺失的双突变体,其主根伸长则没有受到 ABA 的抑制,由此推测 ROS 在 ABA 调控拟南芥根发育信号链中发挥重要作用^[40]。在研究 ABA 抑制主根细胞的生长过程中发现,AtPERK4 参与了调控作用,并且其突变体的主根生长和发育都对 ABA 表现出不敏感性,同时突变体细胞内游离 Ca^{2+} 浓度、 Ca^{2+} 通道的活性明显低于野生型,因此可以推测,AtPERK4 通过调节细胞内 Ca^{2+} 而参与 ABA 抑制主根生长的过程^[41]。

4.2 脱落酸对侧根发育的调控

在拟南芥侧根起始过程中,ABA 与 IAA 以拮抗的方式相互作用,生长素 IAA 起促进作用^[42],而 ABA 起抑制作用,两者通过调节细胞周期抑制剂 KRPs (kip - related proteins) 的含量来调控 G1 - S 期转变过程,KRPs 的表达过量时可导致细胞周期的进行受到抑制^[43],从而影响中柱鞘细胞的分裂以及侧根原基的形成^[44]。当 ABA 存在时可以抑制侧根分生组织的分裂活性,使其在主根表面不能进一步形成突起,因此 ABA 可以抑制侧根分生组织的活化^[45]。另外,ABA 不敏感基因 ABI5 编码 bZIP (basic leucine zipper) 转录因子结合蛋白,该蛋白对侧根的分生组织的发育和维持起作用^[37],因此可以认为,在侧根发育的过程中,ABA 是侧根顶端的分生组织发育和维持所必需的。

5 赤霉素

除了以上几种激素外,赤霉素也参与了对拟南芥初生根发育的调控,赤霉素信号能降解 DELLA 蛋白从而降低 DELLA 蛋白的生长抑制效应,使得拟南芥根系细胞伸长^[46]。还有研究表明,赤霉素也能促进细胞的分裂使根系分生组织变大,但是对于干细胞的活性没有影响^[5]。在拟南芥的侧根发生过程中,赤霉素的作用不是很明显。

6 展望

随着植物根系的作用日益受到重视,目前人们对根系的研究也越来越深入,而拟南芥作为模式植物,其根系研究对其他植物具有重要的借鉴意义,可以作为研究其他植物根系生长发育机理的模式系统。在过去的几年里,人们通过分子生物学、遗传学等方法对拟南芥的根系发育进行了深入的研究,目前已经基本了解激素对拟南芥根系发育的调控机制,但是还有很多问题值得探究。首先,虽然已有研究报道了不同激素之间在调控拟南芥根系发育的相互作用,但是目前对这些过程的了解仍然是有限的,对于它们在信号转导途径中如何

共同调控拟南芥根系发育还不够清楚;其次,还可以关注并研究激素信号通路与其他调控拟南芥根系发育的通路之间的相互作用;再次,对于激素调控拟南芥根系发育的研究,仍然存在很多不足的地方,有许多观点相互矛盾,激素调控作用中是否存在其他影响因子的共同作用需要不断探索和完善;最后,还要考虑在根系发育的过程中,它与地上部分生理进程的一些相互调节机制及其之间的信号传导。为此,我们应该加强植物激素的生理功能和信号转导的分子机制的研究,从而使得激素调控拟南芥根系生长发育的分子机制和信号网络的研究取得更大的进展。

参考文献:

- [1] Casimiro I, Marchant A, Bhalarao R P, et al. Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13 (4): 843 - 852.
- [2] Ortega - Martínez O, Pernas M, Carol R J, et al. Ethylene modulates stem cell division in the *Arabidopsis thaliana* root [J]. *Science*, 2007, 317 (5837): 507 - 510.
- [3] Mok M C. Cytokinins and plant development: an overview [M] // Mok D W S, Mok M C. Cytokinins: chemistry, activity, and function. Boca Raton, Florida: CRC Press, 1994: 155 - 166.
- [4] Signora L, De Smet I, Foyer C H, et al. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2001, 28 (6): 655 - 662.
- [5] Achard P, Gusti A, Cheminant S, et al. Gibberellin signaling controls cell proliferation rate in *Arabidopsis* [J]. *Current Biology*, 2009, 19 (14): 1188 - 1193.
- [6] Marchant A, Bhalarao R, Casimiro I, et al. AUX1 promotes lateral root formation by facilitating indole - 3 - acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14 (3): 589 - 597.
- [7] Chen H, Xiong L M. The short - rooted vitamin B6 - deficient mutant *pdx1* has impaired local auxin biosynthesis [J]. *Planta*, 2009, 229 (6): 1303 - 1310.
- [8] Boerjan W, Cervera M T, Delarue M, et al. Superroot, a recessive mutation in *Arabidopsis*, confers auxin overproduction [J]. *The Plant Cell*, 1995, 7 (9): 1405 - 1419.
- [9] Nagpal P, Walker L M, Young J C, et al. AXR2 encodes a member of the Aux/IAA protein family [J]. *Plant Physiology*, 2000, 123 (2): 563 - 574.
- [10] Masucci J D, Schiefelbein J W. The *rhod6* mutation of *Arabidopsis thaliana* alters root - hair initiation through an auxin - and ethylene - associated process [J]. *Plant Physiology*, 1994, 106 (4): 1335 - 1346.
- [11] Bennett M J, Marchant A, Green H G, et al. *Arabidopsis AUX1* gene: a permease - like regulator of root gravitropism [J]. *Science*, 1996, 273 (5277): 948 - 950.
- [12] Yamamoto M, Yamamoto K T. Differential effects of 1 - naphthaleneacetic acid, indole - 3 - acetic acid and 2,4 - dichlorophenoxyacetic acid on the gravitropic response of roots in an auxin - resistant mutant of *Arabidopsis*, *aux1* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1998, 39 (6): 660 - 664.
- [13] Reinhardt D, Mandel T, Kuhlemeier C. Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs [J]. *The Plant Cell*, 2000,

- 12(4):507–518.
- [14] Swarup R, Kramer E M, Perry P, et al. Root gravitropism requires lateral root cap and epidermal cells for transport and response to a mobile auxin signal[J]. *Nature Cell Biology*, 2005, 7(11):1057–1065.
 - [15] Dubrovsky J G, Sauer M, Napsucialy – Mendivil S, et al. Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(25):8790–8794.
 - [16] Gälweiler L, Guan C, Müller A, et al. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue [J]. *Science*, 1998, 282(5397):2226–2230.
 - [17] Müller A, Guan C, Gälweiler L, et al. AtPIN2 defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control[J]. *The EMBO Journal*, 1998, 17(23):6903–6911.
 - [18] Friml J, Palme K. Polar auxin transport – old questions and new concepts? [J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 49(3/4):273–284.
 - [19] Friml J, Benková E, Blilou I, et al. AtPIN4 mediates sink – driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2002, 108(5):661–673.
 - [20] Blilou I, Xu J, Wildwater M, et al. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots [J]. *Nature*, 2005, 433(7021):39–44.
 - [21] Hutchison C E, Kieber J J. Cytokinin signaling in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(suppl 1):47–59.
 - [22] Mok D W, Mok M C. Cytokinin metabolism and action[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2001, 52(1):89–118.
 - [23] Riefler M, Novak O, Strnad M, et al. *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(1):40–54.
 - [24] Stenlid G. Cytokinins as inhibitors of root growth [J]. *Physiologia Plantarum*, 1982, 56(4):500–506.
 - [25] Beemster G T, Baskin T I. Stunted plant 1 mediates effects of cytokinin, but not of auxin, on cell division and expansion in the root of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2000, 124(4):1718–1727.
 - [26] Higuchi M, Pischke M S, Mähönen A P, et al. In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(23):8821–8826.
 - [27] Nishimura C, Ohashi Y, Sato S, et al. Histidine kinase homologs that act as cytokinin receptors possess overlapping functions in the regulation of shoot and root growth in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(6):1365–1377.
 - [28] Lohar D P, Schaff J E, Laskey J G, et al. Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, and nematode and Rhizobial symbioses [J]. *The Plant Journal*, 2004, 38(2):203–214.
 - [29] Laplaze L, Benkova E, Casimiro I, et al. Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(12):3889–3900.
 - [30] Dugardeyn J. Van Der Straeten D. Ethylene: fine – tuning plant growth and development by stimulation and inhibition of elongation [J]. *Plant Science*, 2008, 175(1):59–70.
 - [31] Li H J, Guo H W. Molecular basis of the ethylene signaling and response pathway in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2007, 26(2):106–117.
 - [32] 黄维娜, 康玉凡. 乙烯在幼苗根生长发育中调控作用的研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2013, 29(12):6–12.
 - [33] He X J, Mu R L, Cao W H, et al. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development [J]. *The Plant Journal*, 2005, 44(6):903–916.
 - [34] Dolan L. The role of ethylene in root hair growth in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2001, 164(2):141–145.
 - [35] Pitts R J, Cernac A, Estelle M. Auxin and ethylene promote root hair elongation in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 1998, 16(5):553–560.
 - [36] Cho H T, Cosgrove D J. Regulation of root hair initiation and expansion gene expression in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(12):3237–3253.
 - [37] Brocard I M, Lynch T J, Finkelstein R R. Regulation and role of the *Arabidopsis* abscisic acid – insensitive 5 gene in abscisic acid, sugar, and stress response [J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(4):1533–1543.
 - [38] Sharp R E, Lenoble M E. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(366):33–37.
 - [39] Bai L, Zhou Y, Zhang X R, et al. Hydrogen peroxide modulates abscisic acid signaling in root growth and development in *Arabidopsis* [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(8):1142–1145.
 - [40] Kwak J M, Mori I C, Pei Z M, et al. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF genes function in ROS – dependent ABA signaling in *Arabidopsis* [J]. *The EMBO Journal*, 2003, 22(11):2623–2633.
 - [41] Bai L, Zhang G Z, Zhou Y, et al. Plasma membrane – associated proline – rich extensin – like receptor kinase 4, a novel regulator of Ca signalling, is required for abscisic acid responses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2009, 60(2):314–327.
 - [42] Himanen K, Boucheron E, Vanneste S, et al. Auxin – mediated cell cycle activation during early lateral root initiation [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(10):2339–2351.
 - [43] Verkest A, Weint C, Inzé D, et al. Switching the cell cycle; Kip – related proteins in plant cell cycle control [J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(3):1099–1106.
 - [44] de Veylder L, Beeckman T, Beemster G T, et al. Functional analysis of cyclin – dependent kinase inhibitors of *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13(7):1653–1668.
 - [45] De Smet I, Signora L, Beeckman T, et al. An abscisic acid – sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2003, 33(3):543–555.
 - [46] Peng J, Carol P, Richards D E, et al. The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses [J]. *Genes & Development*, 1997, 11(23):3194–3205.