

SHR调控植物根系发育研究进展

姜颖茹¹, 李祖亮³, 董寰^{1,2,3,*}

¹河南农业大学生命科学学院, 郑州450002

²中国科学院植物研究所, 植物分子生理学重点实验室, 北京100093

³河南大学生命科学学院, 棉花生物学国家重点实验室, 植物逆境生物学重点实验室, 河南开封475004

*通信作者(donghuan8626@163.com)

摘要: 根系作为植物体重要器官之一, 具有高度发育可塑性, 植物体可以通过根形态和生理改变对环境胁迫或外源植物生长调节剂作出响应。转录因子SHORT-ROOT (SHR)在根的辐射模式和根顶端分生组织的形成过程中发挥重要作用。本文从SHR参与的信号转导通路以及SHR与植物激素共同调控根系发育过程等方面进行综述, 有助于理解植物细胞发育和命运决定这一重大理论问题, 并将为运用基因工程技术改善作物的根系构型, 增强植物环境适应能力提供理论基础。

关键词: SHORT-ROOT; 信号转导; 根系发育; 环境胁迫

Advances in SHORT-ROOT regulation of plant root development

JIANG Yingyu¹, LI Zuliang³, DONG Huan^{1,2,3,*}

¹College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

²Key Laboratory of Plant Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

³State Key Laboratory of Cotton Biology, Key Laboratory of Plant Stress Biology, College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng, Henan 475004, China

*Corresponding author (donghuan8626@163.com)

Abstract: The root system, as one of the essential organs of plants, has a high degree of developmental plasticity. Plants can respond to environmental stress or exogenous plant growth regulators through changes in the root morphology and physiological. The transcription factor SHORT-ROOT (SHR) plays an important role in the radiation pattern of roots and the formation of root apical meristems. This article reviews the SHR-regulated root development through SHR signal transduction network and hormonal pathways, which is helpful for understanding the major theoretical issue of plant cell development and fate determination, and provides a theoretical basis for using genetic engineering technology to improve the root system architecture of crops and enhance the environmental adaptability of plants.

Key words: SHORT-ROOT; signal transduction; root development; environmental stress

植物生长的可塑性很大程度上归因于复杂的根系结构, 它是植物吸收养分和水分的主要器官, 也可以帮助植物附着于土壤(Tian等2014)。辐射形态是拟南芥根系的一个重要的解剖学形态, 能够使植物根系充分摄取土壤中的水分和营养物质, 适应外界的各种环境胁迫。破坏根的辐射形态会

导致拟南芥根部停止生长。拟南芥的根由一系列呈辐射状分布的细胞组成, 从外到内分别是表皮(epidermis)、皮层(cortex)、内皮层(endodermis)和

收稿 2020-04-07 修定 2020-10-08

资助 国家自然科学基金青年科学基金(31900241)和中国博士后科学基金(2019M652521)。

中柱鞘(Kobayashi等2017), 其中中柱鞘细胞是侧根起始的部位, 中柱鞘、韧皮部、木质部和原形成层(procambial)共同组成中柱(Parizot等2008)。GRAS家族转录因子SHORF ROOT (SHR)在中柱细胞亚群中表达, 除了韧皮部细胞和与韧皮部相邻的中柱鞘细胞外, 其他细胞都有表达, 然后转移到邻近的细胞, 包括韧皮部、内皮层、皮层/内皮层初生细胞(cortex/endodermis initials, CEI)和静止中心(quiescent center, QC) (Gallagher等2004)。SHR对根的辐射模式和根顶端分生组织的形成至关重要(Hao和Cui 2012)。早在1993年, Benfey等(1993)科学家通过对基因SHR以及SCARECROW (SCR)的突变体*shr*和*scr*的研究发现, 这两个突变体主根长度都比野生型短。1996年DiLaurenzio等(1996)通过组织切片观察到*shr*和*scr*的内皮层的特征消失, 根尖分生组织干细胞的活性也丧失。Scheres等(1995)进行的木质栓染色的实验结果显示突变体中凯氏带的结构消失, 随后又有研究发现凯氏带消失的地方出现了单层有皮层特征的细胞(Nakajima和Benfey 2002; Sabatini等2003)。Hao等在2012年发现在*shr*突变体中, microRNA165A (miR165A)和microRNA166B (miR165B)表达缺失导致原生木质部缺失(Hao和Cui 2012)。以上研究显示, SHR可能在基本组织(ground tissue)的细胞分裂与分化中发挥着重要的作用。随后更多的研究表明, SHR信号途径对拟南芥根的辐射形态和下胚轴的结构起着重要作用(Levesque等2006; Solé等2008), SHR还可作为叶片细胞增殖的调节因子影响叶片的生长(Dhondt等2010)。

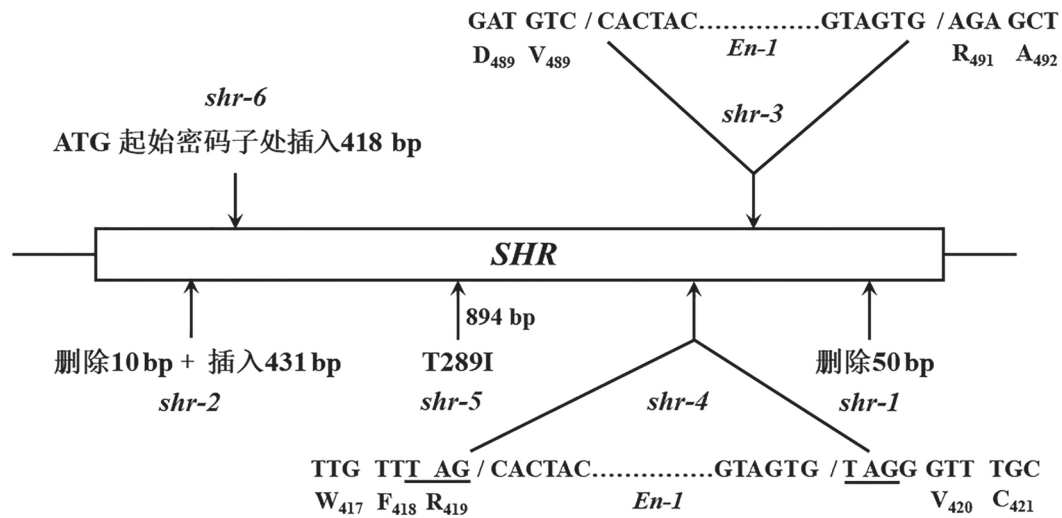
1 SHR信号转导通路

1.1 SHR信号转导通路调控根的径向结构

GRAS是植物体中的一个转录因子家族, 目前预测拟南芥基因组中有33个GRAS家族基因(Lee等2008), 该家族基因编码的蛋白具有典型的保守羧基结构: 7个亮氨酸重复区I (LHRI)、LXXLL、VHIID、7个亮氨酸重复区II (LHRII)、NLS、SAW和PFYRE (Pysh等1999)。SHR与其它已知功能的GRAS蛋白的序列相似性较小, 只有PFYRE基序和VHIID基序(Pysh等1999; Helariutta等2000), 故其在

功能上可能与其它成员不同, 是系统进化树上一个单独的分支(Czikkel和Maxwell 2007)。SHR基因总长度为2 173 bp, 目前为止已经报道了6个SHR基因的等位突变体, 突变体的突变位点和突变类型如图1所示(Gallagher等2004; Benfey等1993; Helariutta等2000; Scheres等1995; Yu等2010)。SHR信号通路主要包含8个候选基因, 其中4个基因编码转录因子, 分别是SCARECROW (SCR)、SCARECROW-like3 (SCL3) [GRAS家族中的一员, 在内皮层中表达(Pysh等1999)]、编码与C2H2锌指蛋白相关转录因子的基因MAGPIE (MGP)和NUTCRACKER (NUC); 2个基因编码代谢酶, 一种是调节莨菪烷生物碱(tropane alkaloid)的合成托品酮还原酶的tropinone reductase I (TRI) (Facchini等2004), 另一种是调节油菜素类固醇(brassinosteroid, BR)生物合成的BR-6ox2/Cyp85A2 cytochrome P450 (BR6ox2) (Shimada等2003); 候选基因AT5G67280编码类受体激酶(receptor-like kinase, RLK), 属于RLKs的LRRIII亚家族(Shiu和Bleecker 2001); 编码F-box蛋白的SNEEZY/SLEEPY 2 (SNE), 在赤霉素信号中起作用(Strader等2004; Fu等2004)。Levesque等(2006)研究发现SHR直接调控SCR、MGP和NUC的表达, 而TRI、SCL3、SNE、RLK和Br6Ox2是否受到SHR的直接调控仍有待进一步验证。

SCR在CEI细胞和内皮层细胞系中表达, 在调节根辐射形态过程中也起到重要作用(DiLaurenzio等1996)。研究表明, 缺乏SCR会导致静止中心细胞失去活性, 阻碍根的生长(Dhondt等2010)。Cui等(2007)研究发现SCR与SHR转录因子在功能上具有依赖性, 建立了SCR/SHR复合体正反馈调节的SCR模型, 即SCR与SHR通过VHIID基序形成复合物后启动下游基因转录, 与此同时也激活SCR自身的转录。基本组织由皮层和内皮层组成, CEI及其子细胞(CEI-daughter, CEID)经过不对称的细胞分裂产生基本组织(Berg等1997)。Pauluzzi等(2012)在基本组织蛋白互作网络研究中指出, 在CEID中, SHR激活SCR, SCR通过激活自身转录来维持高水平表达, 随后SHR和SCR直接激活CYCD6;1的转录并间接激活其他细胞周期蛋白, 诱导CEI和CEID的初始细胞分裂(图2)。SCR与SHR都定位在细胞核

图1 *shr*等位基因的突变位点Fig. 1 Mutation sites in *shr* alleles

*shr-4*的En插入位点有一个重复的核苷酸三联体TAG; *shr-3*中的En插入并没有导致序列改变; *shr-5*为894 bp处碱基的错义突变,导致编码蛋白的289位由苏氨酸替换为异亮氨酸(T289I)。本图引自Helariutta等(2000)和Yu等(2010)文献,部分修改。

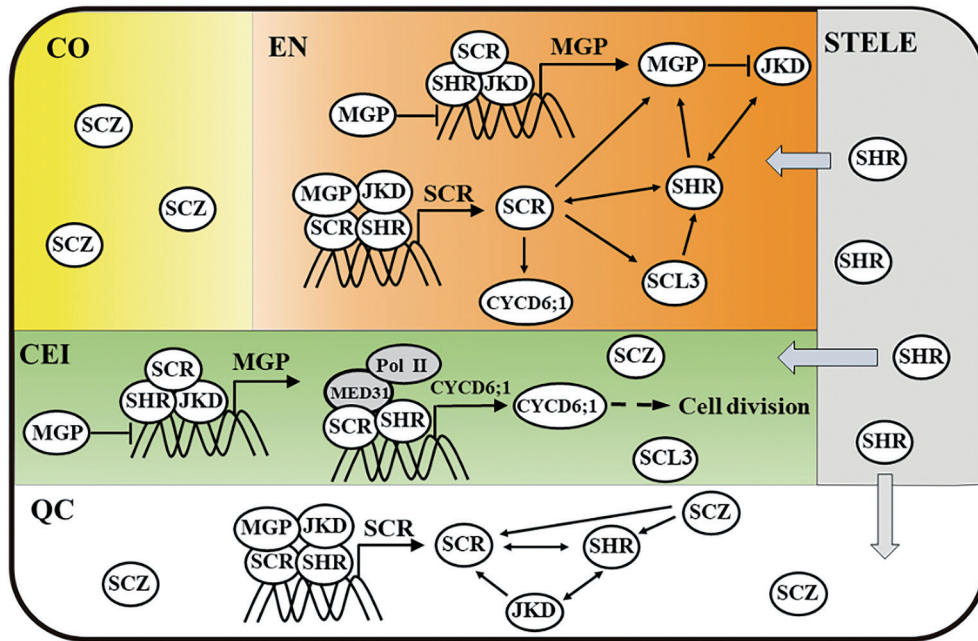


图2 SHR调控根发育信号网络模式图

Fig. 2 Diagram illustrating of the SHR signal network in root development regulation

SHR在中柱中转录后移动到EN、CEI和QC中,与SCR等蛋白相互作用并促进细胞分裂。在EN中,SHR作用于SCR和MGP上游,与JKD等一同促进SCR与MGP的转录,但MGP会抑制MGP的转录,同时SCL3受到SCR和SHR的正向调控。在CEI中,MED31与SCR相互作用,影响CEI和CEID细胞分裂。在QC中,SCZ与JKD共同促进SCR、SHR的转录(Pauluzzi等2012)。CO: 皮层; EN: 内皮层; CEI: 表皮/内皮层初生细胞; QC: 静止中心; STELE: 中柱; Cell division: 细胞分裂。

中, SCR可以阻止SHR向内皮层后方移动(Pauluzzi等2012)。SHR与SCR能够以复合体的形式调控下游基因的转录, 但二者能否单独调控下游基因的转录还有待于深入研究。

此外, 可移动的转录因子SHR和SCR是皮层和内皮层细胞形成所必需的。SCR的表达对于中皮层的发育不是必须的, 但它可以延缓CYCD6;1的表达和内皮层细胞平周分裂的起始(Paquette和Benfey 2005; Koizumi等2012); 但是中皮层需要SHR, 植物体缺乏SHR会使内皮层和中皮层的CYCD6;1表达缺失(Hirano等2017)。然而, SCR是SHR运动的一个关键因素, SCR可以增强SHR INTERACTING EMBRYONIC LETHAL (SIEL)的表达, 促进SHR从中柱转移到内皮层和周围的CEI细胞(Hirano等2017)。SHR在SCR上游起作用(Helariutta等2000), 也可以强化SHR信号, 并通过在内皮层维持高水平的SHR, 来抑制基本组织的平周分裂(Koizumi等2012)。然而, 即使前期研究已经发现SCR和SHR单独存在时不能激活SCR启动子(Kobayashi等2017), 目前还没有直接的证据阐明SCR与SHR复合体是否直接作用于SCR的启动子, 还是通过INDETERMINATE DOMAIN (IDD)蛋白间接作用于SCR启动子。

进一步的研究发现, SHR-SCR复合体上调BIRD/IDD家族锌指蛋白(zinc finger, ZF)转录因子表达, 包括JACKDAW (JKD)和MAGPIE (MGP)的表达(Cui等2007; Levesque等2006; Colasanti等2006)。在根的生长发育过程中, JKD和MGP与SHR-SCR复合体在转录水平和蛋白水平相互作用来调控基本组织的生长模式(Welch等2007; Long等2015; Moreno-Risueno等2015)。JKD能与SCR和MGP的启动子结合, 激活SCR和MGP的转录(图2), 且当SHR、SCR和JKD同时存在时, MGP的转录活性比仅有SCR和JKD时增强(Ogasawara等2011)。此外, 研究发现加入JKD会使MGP从MGP-SHR-SCR三元复合体中分离(Hirano等2017), 说明JKD与MGP的结合具有排他性, 可能是由于JKD与MGP的结合位点存在重叠。

1.2 SHR通过CYCD6;1调控根部皮层生长

在平周分裂开始时, D型细胞周期蛋白CYCD6;1

能与SHR直接结合(Sozzani等2010)。CYCD6;1的活化是通过SHR和SCR的双稳态调节和细胞分化因子RETINOBLASTOMA-RELATED, 以及MED31-SCR-SHR动态三元复合体进行调控的(Chen等2012; Zhang等2018)。MED31是植物共激活复合物中的一个亚基, 是转录机制中SHR、SCR和RNA聚合酶II之间交流的桥梁, MED31和SHR的相对蛋白丰度决定了MED31/SCR/SHR三元复合物的动态形成。如图2所示, 当SHR与MED31的相对蛋白丰度足够高时, 会阻止MED31和SCR相互作用, CYCD6;1表达关闭, 内皮层细胞的平周分裂受到抑制; 当SHR与MED31的相对蛋白丰度足够低时, MED31与SCR相互作用, CYCD6;1开始表达, 从而促进CEI和CEID细胞分裂(Zhang等2018)。综上所述, MED31/SCR/SHR三元复合物可以通过调控CYCD6;1的表达来控制皮层生长。

1.3 SHR对根的其他结构的影响

*SCHIZORIZA (SCZ)*是建立根部组织辐射模式过程中另一个必需的基因。根毛通常只在野生型植物的表皮细胞上形成, 而在*scz*突变体中, 表皮下层的基本组织中产生了根毛; 此外, 在*scz*根中还发生了额外的平周分裂(在根表面形成了新的平行细胞层), 进而在基本组织中形成了额外细胞层(My-lona等2002)。研究表明, 在基本组织的发育过程中, SCZ有两个不同的角色, 一是起着促进基本组织中皮层生长的作用; 二是通过下调基本组织中SHR/SCR的表达来抑制内皮层生长(Hove等2010)。目前关于SHR与SCZ之间作用的分子机制还知之甚少, 特别是SHR与SCZ的拮抗关系仍然缺乏实验证据。

SHR对静止中心也有一定影响, 它可以通过调节根中PHABULOSA (PHB)的表达水平来调控QC附近的短暂扩充细胞(transit-amplifying, TA), 从而维持根的生长。在根顶端分生组织中, QC与周围干细胞形成干细胞巢(stem cell niche), 干细胞产生的子细胞移动到TA细胞区域, TA细胞不断分裂为根分生组织提供细胞(Sebastian等2015)。SHR和SCR转录后通过miRNA165/166调节PHB在中柱中的表达, 促进细胞分裂素生物合成。一方面, PHB促进细胞分裂素合成后, 适当浓度的细胞分裂素可以增强type B Arabidopsis response regulator (B-ARR)

活性;另一方面,实验结果表明PHB可以抑制B-ARR的活性,高的细胞分裂素水平能增强PHB的抑制活性,这可能与B-ARR磷酸化状态的变化有关(Sebastian等2015)。有研究表明HAWAIIAN SKIRT (HWS)在开始分化的中柱鞘和根冠中表达,SHR可以调节根分生组织中HWS的转录水平,HWS同样可以通过PHB相关通路来控制TA细胞的数量(Kim等2016)。细胞分裂素在SHR调节静止中心附近TA细胞增殖的重要作用表明,SHR可以间接调节植物激素的表达。

凯氏带(Casparian Strip)可以在根的内皮层维管组织和外层基本组织之间形成一个屏障,以加强对水分和营养物质的选择性吸收,SHR能激活凯氏带形成的分级级联反应,其中木质素聚合由以MYB36为中心的途径调控,而亚细胞定位由以SCR为中心的途径调控(Li等2018)。SHR可以激活MYB36,启动木质素聚合所需基因包括casparian strip membrane domain proteins (CASP6s)、peroxidase 64 (PER64)和ESB-like基因的表达,同时,SCR指导凯氏带的亚细胞定位(Li等2018)。SGN1和SGN3激酶是调节凯氏带形成所必须的酶类,由SHR诱导,但需要SCR正确定位(Li等2018)。由此可见转录因子SHR作为一个主调节器,通过MYB36诱导凯氏带酶的表达,通过SCR引导凯氏带的亚细胞定位,进而促进凯氏带的形成。

1.4 SHR对下胚轴的影响

1995年,Scheres等(1995)发现在*shr*突变体中,拟南芥下胚轴的辐射模式受到影响。随后Solé等(2008)在分析辐射松(*Pinus radiata*)中拟南芥SHR的同源基因*PrSHR*的表达模式时发现,*PrSHR*在下胚轴中的表达量仅次于根中的表达量,预示*PrSHR*基因在下胚轴中起着重要作用。Ricci等(2008)也发现*PrSCL1*和*PrSHR*参与下胚轴不定根的诱导。在拟南芥不定根(adventitious root, AR)的形成和木质部发生过程中,*SHR*、*SCR*和*AUX1*在下胚轴中的表达是必需的(Rovere等2015)。LAX3使不定根尖端生长素达到最大值,AUX1则起到平衡木质部发育和不定根形成的作用,SHR和SCR在拟南芥下胚轴和茎干细胞层中通过调控生长素AUX1和LAX3参与下胚轴不定根的形成和木质部生成(Rovere等

2015)。此外,SHR-SCR-SCL23调控网络对下胚轴中造粉体的沉淀和茎的向重力性起关键作用,突变体*scr*和*shr*在下胚轴和花序轴都表现出发育缺陷,导致不能对重力变化做出反应(Fukaki等1998; Morita等2007)。SHR通过与SCL23和SCR相互作用来调控下胚轴结构的形成和伸长生长过程。在下胚轴中,SHR可直接激活SCL23和SCR的表达,SCR也可以激活SCL23的表达,当SHR过表达时,SCL23负调控SHR的转录,从而抑制下胚轴辐射模式结构中SHR的细胞间运动(Yoon等2016)。拟南芥花序茎向重力性突变体*sgr2*的下胚轴也表现出非正常的向重力性,造粉体的沉淀异常,而SGR2蛋白在SCR启动子控制下可以使*sgr2*的向重力性和造粉体的沉淀恢复正常(Morita等2002)。

1.5 SHR对叶片生长的影响

SHR可以作为叶片细胞增殖的调节因子。*shr*和*scr*突变体的莲座生长受到抑制,研究发现缺乏SHR会抑制细胞分裂并扰乱细胞核内复制过程,导致细胞增殖过程提前停止,但不会影响细胞的大小(Dhondt等2010)。此外,在拟南芥叶片中*Arabidopsis thaliana* HOMEBOX8 (ATHB8)的表达决定了维管组织的命运,Gardiner等(2011)发现SHR的表达与ATHB8的表达同时激活,激活后形成原形成层细胞,预示着叶脉形成,同时生长素转运能抑制叶片中SHR和ATHB8的表达。以上研究表明,根和叶中调控细胞增殖的因素存在很大差异,SHR和SCR通路在叶片中调控细胞周期的过程还有待进一步研究。

2 SHR转录和细胞间运动的影响因素

2.1 SHR的转录过程受延伸体调控

延伸体(elongator)能维持根部干细胞巢的生长,由6个亚基ELP1~6组成,可以通过调节SHR的转录来调节根的发育。其中ELP3与SHR的pre-mRNA结合调节SHR转录,ELP4亚基与RNA聚合酶II的C-末端结构域(carboxyl-terminal domain, CTD)直接作用,在延伸体转录延长过程中起到重要作用(Qi等2019)。此外,延伸体与转录延伸因子SUPPRESSOR OF Ty4/5 (SPT4/5)相互作用调控根的发育。在SHR的转录过程中,SPT4/SPT5与包含SHR基因位点、

RNA聚合酶II亚基和延伸体的染色体区密切接触;延伸体直接与RNA聚合酶II亚基和新生的SHR mRNA相互作用,并与SPT4/5相互作用,以维持SHR的转录(Qi等2019)。在植物体中,延伸体在环境和发育刺激的交互影响中发挥作用,灵活地控制SHR转录,调节整个生命周期中根的生长和发育。

2.2 多种因素影响SHR细胞间移动

SHR的移动是一个需要多种细胞因子,包括内膜系统、完整的微管和SIEL蛋白共同调控的过程。如图3所示,SHR的mRNA仅在中柱细胞中转录,随后SHR蛋白转移到中柱邻近的细胞中,包括韧皮部、内皮层、CEI和QC (Hao和Cui 2012)。VHIID和PFYRE基序是SHR活动所必须的,VHIID基序中单个氨基酸的替换会抑制SHR的移动(Gallagher等2004)。

KINESING (KinG)是一种植物特有的驱动蛋白,定位于微管和肌动蛋白,可以与SIEL和微管相互作用,调节SHR细胞内和细胞间的运动,可能在SIEL、SHR和植物细胞骨架之间起连接作用,值得注意的是,移动中的YFP-SHR遇到TagRFP-KinG时,SHR运动暂停,往往几秒钟到几分钟后才恢复

运动(Spiegelman等2018)。因此相关研究人员设计了一个假设模型,SIEL与SHR结合并定位于内含体,这些内含体沿着肌动蛋白链移动,随后内含体通过SIEL和KinG的相互作用到达肌动蛋白与微管的连接处,并在该连接处暂停(Mylona等2002)。此时与内含体结合的SHR和SIEL停在KinG上促进蛋白复合物的组装和翻译后修饰,从而促进SHR通过胞间连丝进行的细胞间移动(Qi等2019)。研究表明,SHR相关的内含体和KinG均定位于内质网(endoplasmic reticulum, ER),SHR相关的内含体的移动发生在ER上,ER结构的缺失会导致SHR的细胞间移动的减少(Spiegelman等2019),这说明ER在SHR运动过程中起到重要作用。

3 SHR与植物激素在根系发育中的相互作用

3.1 SHR调节生长素的转运和分布

生长素(auxin)调控植物生长和发育的许多过程,可通过影响SHR的形成过程来调控拟南芥根系的发育。PLETHORA和PIN-FORMED (PIN)蛋白是生长素的运输载体,PLETHORA和PIN蛋白共同作用使生长素在根尖的积累(Galinha等2007)。转录

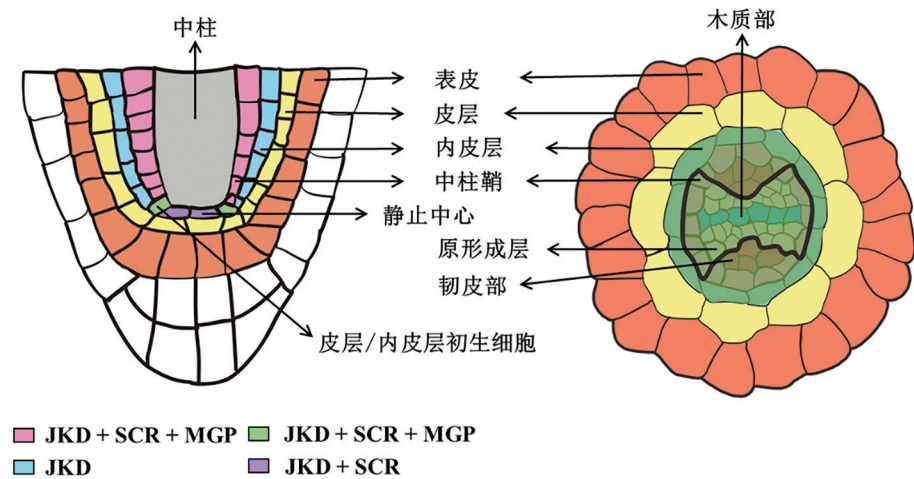


图3 SHR、SCR、JKD和MGP转录前RNA定位及SHR细胞间移动图解

Fig. 3 RNA localization of SHR, SCR, JKD and MGP and schematic of SHR movement in Arabidopsis roots

左: 拟南芥根纵切面图, 包含SCR、JKD、MGP在拟南芥根中RNA的定位(Ogasawara等2011); 右: 拟南芥根横切面图, SHR在中柱中转录, 黑色粗线内区域为SHR的合成部位, 除韧皮部和韧皮部相邻的中柱鞘细胞外, 其他中柱细胞都有SHR转录; 转录后SHR从合成部位转移到相邻细胞, 绿色阴影为SHR移动后的分布区域, 包括韧皮部、内皮层、皮层/内皮层初生细胞和静止中心。

因子SHR和SCR可以促进PIN膜蛋白的表达和极性位置, 调控根尖生长素转运(Xu等2006)。此外, SCR在中柱鞘中表达后衍生出不定根(adventitious roots)细胞, 并使干细胞层的不定根分生组织形成细胞团(Galinha等2007)。AUXIN RESISTANT1 (AUX1)和LIKE AUXIN RESISTANT3 (LAX3)参与不定根和木质部的形成, 不定根的形成和木质化是两个负相关的发育过程, 这一过程受到SHR、SCR和AUX1蛋白的调控, SHR调控LAX3的表达, 使不定根尖端生长素达到最大值(Galinha等2007), AUX1起到平衡木质部发育和不定根形成的作用(图4)(Rovere等2015)。由此可见, SHR在根尖生长素的转运及不定根和木质部生长素形成过程中都发挥着一定作用。

生长素响应因子(auxin response factors, ARFs)在拟南芥主根的发育中也有着十分重要的作用。基本组织中的ARF5/MONOPTEROS在SHR上游

起作用, 调控SHR从维管组织向基本组织移动(Möller等2017), 同时它可以促进植物生长素从胚芽向胚根运输, 从而为胚根提供生长素的位置信号(Weijers等2006)。此外, 在侧根原基形成过程中, 在SHR启动子或者SCR启动子介导下的mIAA14-glucocorticoid receptor (mIAA14-GR)的表达均抑制侧根的形成, 原因是mIAA14-GR影响了侧根原基中的生长素信号, 使ARF7/ARF19的功能异常, 从而导致侧根的发育紊乱(Fukaki等2005)。

3.2 SHR与细胞分裂素调控维管模式的形成

SHR通过调节细胞分裂素(cytokinin, CK)的稳态来控制维管模式, 细胞分裂素水平升高是shr维管模式缺陷的原因之一(Cui等2011)。cytokinin oxidase 3 (CKX3)在木质部表达, 可以使细胞分裂素失活, SHR通过调控CKX3的转录维持木质部低水平的细胞分裂素, 从而控制维管模式形成(Mähönen等2000)。

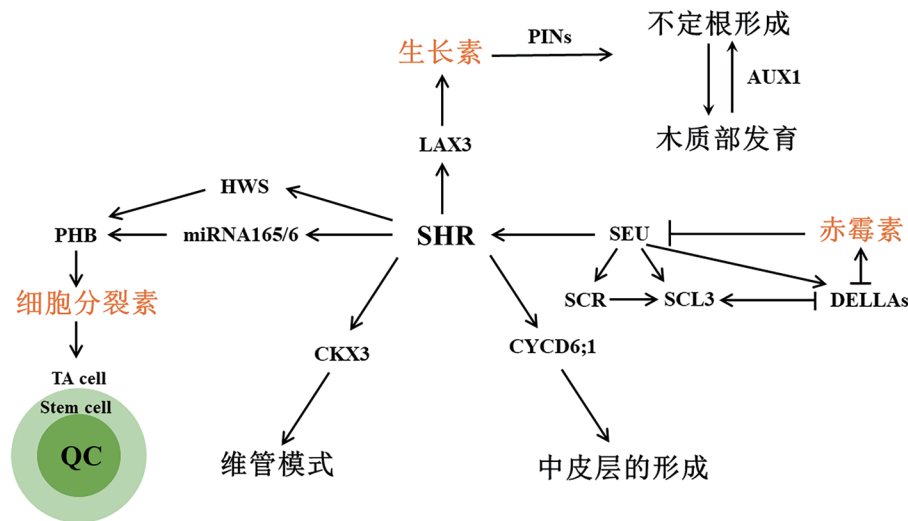


图4 拟南芥根发育中的SHR与植物激素信号通路

Fig. 4 SHR and plant hormone signaling in *Arabidopsis* root development

SHR主要与生长素、细胞分裂素和赤霉素信号通路相关。生长素相关通路: SHR调控LAX3的表达, 使生长素的含量升高, PIN_s起到转运生长素的作用, 不定根和木质部的形成是两个负相关的发育过程, AUX1起到平衡这两个发育过程的作用。赤霉素相关通路: DELLAs是SCL3上游的调控因子, 可诱导早期赤霉素合成, SEU可以激活SHR、SCR、SCL3和DELLAs的转录, 低蛋白丰度的SHR诱导CYCD6;1的转录, 从而促进中皮层的形成。细胞分裂素相关通路: SHR通过CKX3维持低水平的细胞分裂素来控制维管模式; SHR转录后通过miRNA 165/6调节PHB在中柱中的表达; 中柱中的PHB促进细胞分裂素生物合成, 从而促进QC细胞附近TA细胞的增殖; SHR也可以调节根分生组织中HWS的转录水平, HWS同样可以通过PHB通路来控制TA细胞的数量。stem cell: 干细胞; QC: 静止中心; TA cell: 短暂扩充细胞。

3.3 SHR与赤霉素协同调控中皮层的形成

生长7 d左右的拟南芥在内皮层中产生一个额外的中皮层(middle cortex, MC) (Baum等2002; Paquette和Benfey 2005)。研究表明, *SEUSS* (*SEU*)基因通过赤霉素(gibberellic acid, GA)信号调节*SCL3*, GA信号与SHR-SCR-*SCL3*共同调控拟南芥根MC的形成, *SEU*是*SHR*、*SCR*、*SCL3*和*DELLAs*的转录激活因子, 可以作用于*SHR*、*SCR*、*SCL3*启动子(Gong等2016)。如图4所示, 高丰度的SHR (抑制*CYCD6;1*的转录)、*SCR*以及自身转录受到抑制的*SCL3* (位于*SEU*的上游)可以抑制MC的形成; 而*DELLAs*是*SCL3*上游的调控因子, 诱导早期GA合成基因的表达, 它和低丰度的SHR (诱导*CYCD6;1*的转录)都可以促进MC的形成(Gong等2016)。因此, 可以说*SEU*对SHR转录调节有积极作用, 但在MC形成方面有消极作用。

4 研究展望

以上研究综述了SHR通过复杂的转录调节网络和与激素相关的信号通路调控拟南芥主根的辐射形态及根的生长, 但仍有很多未知的问题亟需解决。首先, 已经证明SHR与众多蛋白相互作用, 尤其是SHR与SCR之间存在密切联系, 但SHR是否直接作用于SCR的启动子, 以及与SHR相关的转录调节通路之间是否存在关联, 仍然是人们今后需要研究的重点。其次, 发现SHR对生长素、赤霉素以及细胞分裂素相关的信号通路都有一定影响, 但是对于其中的遗传学机制和信号转导过程仍然知之甚少, 其他植物激素以及非生物胁迫与SHR的关系还不清楚。随着单细胞转录组测序持续发展, 对植物在发育和环境响应的研究中产生了重大影响(Shulze等2019), 利用该技术对根细胞不同细胞类型间表达差异的研究, 也必将有助于揭示SHR信号途径转录因子在根细胞发育和命运决定中的作用机制。此外, 也有研究表明SHR在叶片细胞增殖方面也有一定影响, 具体的作用机理和SHR对叶片其他方面的影响仍需要实验证实。总之, 对SHR基因功能的研究将完善SHR信号传导网络, 丰富人们对根生长发育调控的了解, 有助于理解植物细胞发育和命运决定这一重大理论问题, 并将为运用

基因工程技术增强植物养分吸收和提高植物水分利用效率开辟新途径。

参考文献(References)

- Baum S, Dubrovsky J, Rost T (2002). Apical organization and maturation of the cortex and vascular cylinder in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) roots. *Am J Bot*, 89 (6): 908–920
- Benfey PN, Linstead PJ, Roberts K, et al (1993). Root development in *Arabidopsis*: four mutants with dramatically altered root morphogenesis. *Development*, 119 (1): 57–70
- Berg CVD, Willemsen V, Hendriks G, et al (1997). Short-range control of cell differentiation in the *Arabidopsis* root meristem. *Nature*, 390 (6657): 287–289
- Chen R, Jiang H, Li L, et al (2012). The *Arabidopsis* mediator subunit MED25 differentially regulates jasmonate and abscisic acid signaling through interacting with the MYC2 and ABI5 transcription factors. *Plant Cell*, 24 (7): 2898–2916
- Colasanti J, Tremblay R, Wong AYM, et al (2006). The maize INDETERMINATE1 flowering time regulator defines a highly conserved zinc finger protein family in higher plants. *BMC Genomics*, 7: 158
- Cui HC, Hao Y, Kovtun M, et al (2011). Genome-wide direct target analysis reveals a role for SHORT-ROOT in root vascular patterning through cytokinin homeostasis. *Plant Physiol*, 157 (3): 1221–1231
- Cui HC, Levesque MP, Vernoux T, et al (2007). An evolutionarily conserved mechanism delimiting SHR movement defines a single layer of endodermis in plants. *Science*, 316 (5823): 421–425
- Czikkel BE, Maxwell DP (2007). NtGRAS1, a novel stress-induced member of the GRAS family in tobacco, localizes to the nucleus. *J Plant Physiol*, 164 (9): 1220–1230
- Dhondt S, Coppens F, Winter FD, et al (2010). SHORT-ROOT and SCARECROW regulate leaf growth in *Arabidopsis* by stimulating S-Phase progression of the cell cycle. *Plant Physiol*, 154 (3): 1183–1195
- DiLaurenzio L, Wysocka-Diller J, Malamy JE, et al (1996). The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root. *Cell*, 86 (3): 423–433
- Facchini PJ, Bird DA, St-Pierre B (2004). Can *Arabidopsis* make complex alkaloids? *Trends Plant Sci*, 9 (3): 116–122
- Fu X, Richards DE, Fleck B, et al (2004). The *Arabidopsis* mutant sleepy1^{gar2-1} protein promotes plant growth by increasing the affinity of the SCF^{SLY1} E3 ubiquitin ligase for DELLA protein substrates. *Plant Cell*, 16 (6): 1406–1418

- Fukaki H, Nakao Y, Okushima Y, et al (2005). Tissue-specific expression of stabilized SOLITARY-ROOT/IAA14 alters lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 44 (3): 382–395
- Fukaki H, Wysocka-Diller J, Kato T, et al (1998). Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 14: 425–430
- Galinha C, Hofhuis H, Luijten M, et al (2007). PLETHORA proteins as dose-dependent master regulators of *Arabidopsis* root development. *Nature*, 449 (7165): 1053–1057
- Gallagher KL, Paquette AJ, Nakajima K, et al (2004). Mechanisms regulating SHORT-ROOT intercellular movement. *Curr Biol*, 14 (20): 1847–1851
- Gardiner J, Donner TJ, Scarpella E (2011). Simultaneous activation of SHR and ATHB8 expression defines switch to preprocambial cell state in *Arabidopsis* leaf development. *Dev Dyn*, 240 (1): 261–270
- Gong X, Flores-Vergara MA, Hong JH, et al (2016). SEUSS integrates gibberellin signaling with transcriptional inputs from the SHR-SCR-SCL3 module to regulate middle cortex formation in the *Arabidopsis* root. *Plant Physiol*, 170 (3): 1675–1683
- Hao Y, Cui HC (2012). SHORT-ROOT regulates vascular patterning, but not apical meristematic activity in the *Arabidopsis* root through cytokinin homeostasis. *Plant Signal Behav*, 7 (3): 1–4
- Helariutta Y, Fukaki H, Wysocka-Diller J, et al (2000). The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling. *Cell*, 101 (5): 555–567
- Hirano Y, Nakagawa M, Suyama T, et al (2017). Structure of the SHR-SCR heterodimer bound to the BIRD/IDD transcriptional factor JKD. *Nat Plants*, 3: 17010
- Hove CAT, Willemsen V, Vries WJD, et al (2010). SCHIZORIZA encodes a nuclear factor regulating asymmetry of stem cell divisions in the *Arabidopsis* root. *Curr Biol*, 20 (5): 452–457
- Kim ES, Choe G, Sebastian J, et al (2016). HAWAIIAN SKIRT regulates the quiescent center-independent meristem activity in *Arabidopsis* roots. *Physiol Plant*, 157 (2): 221–233
- Kobayashi A, Miura S, Kozaki A, et al (2017). INDETERMINATE DOMAIN PROTEIN binding sequences in the 5'-untranslated region and promoter of the *SCARECROW* gene play crucial and distinct roles in regulating SCARECROW expression in roots and leaves. *Plant Mol Biol*, 94 (1-2): 1–13
- Koizumi K, Hayashi T, Gallagher KL, et al (2012). SCARECROW reinforces SHORT-ROOT signaling and inhibits periclinal cell divisions in the ground tissue by maintaining SHR at high levels in the endodermis. *Plant Signal Behav*, 7 (12): 1573–1577
- Lee MH, Kim B, Song SK, et al (2008). Large-scale analysis of the *GRAS* gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 67 (6): 659–670
- Levesque MP, Vernoux T, Busch W, et al (2006). Whole-genome analysis of the SHORT-ROOT developmental pathway in *Arabidopsis*. *PLOS Biol*, 4 (5): e143
- Li P, Yu Q, Gu X, et al (2018). Construction of a functional casparian strip in nonendodermal lineages is orchestrated by two parallel signaling systems in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Biol*, 28 (17): 2777–2786
- Long Y, Smet W, Cruz-Ramírez A, et al (2015). *Arabidopsis* BIRD zinc finger proteins jointly stabilize tissue boundaries by confining the cell fate regulator SHORT-ROOT and contributing to fate specification. *Plant Cell*, 27 (4): 1185–1199
- Mähönen AP, Bonke M, Kauppinen L, et al (2000). A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Genes Dev*, 14 (23): 2938–2943
- Möller BK, Hove CAT, Xiang D, et al (2017). Auxin response cell-autonomously controls ground tissue initiation in the early *Arabidopsis* embryo. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114 (12): 2533–2539
- Moreno-Risueno MA, Sozzani R, Yardımcı GG, et al (2015). Transcriptional control of tissue formation throughout root development. *Science*, 350 (6259): 426–430
- Morita MT, Kato T, Nagafusa K, et al (2002). Involvement of the vacuoles of the endodermis in the early process of shoot gravitropism in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 47–56
- Morita MT, Saito C, Nakano A, et al (2007). *Endodermal-amyloplast less 1* is a novel allele of *SHORT-ROOT*. *Adv Space Res*, 39: 1127–1133
- Mylona P, Linstead P, Martienssen R, et al (2002). SCHIZORIZA controls an asymmetric cell division and restricts epidermal identity in the *Arabidopsis* root. *Development*, 129 (18): 4327–4334
- Nakajima K, Benfey PN (2002). Signaling in and out: control of cell division and differentiation in the shoot and root. *Plant Cell*, 14: 265–276
- Ogasawara H, Kaimi R, Colasanti J, et al (2011). Activity of transcription factor JACKDAW is essential for SHR/SCR-dependent activation of SCARECROW and MAGPIE and is modulated by reciprocal interactions with MAGPIE, SCARECROW and SHORT ROOT. *Plant Mol Biol*, 77 (4-5): 489–499
- Paquette AJ, Benfey PN (2005). Maturation of the ground tissue of the root is regulated by gibberellin and SCARECROW and requires SHORT-ROOT. *Plant Physiol*, 138

- (2): 636–640
- Parizot B, Laplaze L, Ricaud L, 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 (1): 140–148
- Pauluzzi G, Divol F, Puig J, et al (2012). Surfing along the root ground tissue gene network. *Dev Biol*, 365: 14–22
- Pysh LD, Wysocka-Diller JW, Camilleri C, et al (1999). The *GRAS* gene family in *Arabidopsis*: sequence characterization and basic expression analysis of the SCARECROW-LIKE genes. *Plant J*, 18 (1): 111–119
- Qi L, Zhang XY, Zhai HW, et al (2019). Elongator is required for root stem cell maintenance by regulating SHORT-ROOT transcription. *Plant Physiol*, 179 (1): 220–232
- Ricci A, Ricci E, Rolli L, et al (2008). N,N'-bis-(2,3-Methylenedioxyphenyl) urea and N,N'-bis-(3,4-methylenedioxyphenyl) urea enhance adventitious rooting in *Pinus radiata* and affect expression of genes induced during adventitious rooting in the presence of exogenous auxin. *Plant Sci*, 175: 356–363
- Rovere FD, Fattorini L, Angeli SD, et al (2015). *Arabidopsis* SHR and SCR transcription factors and AUX1 auxin influx carrier control the switch between adventitious rooting and xylogenesis in planta and in *in vitro* cultured thin cell layers. *Ann Bot*, 115 (4): 617–628
- Sabatini S, Heidetra R, Wldwater M, et al (2003). SCARECROW is involved in positioning the stem cell niche in the *Arabidopsis* root meristem. *Genes Dev*, 17 (3): 354–358
- Scheres B, di Laurenzlo L, WilleMSen V, et al (1995). Mutations affecting the radial organization of the *Arabidopsis* root display specific defects throughout the embryonic axis. *Development*, 121: 53–62
- Sebastian J, Ryu KH, Zhou J, et al (2015). PHABULOSA controls the quiescent center- independent root meristem activities in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Genet*, 11 (3): e1004973
- Shimada Y, Goda H, Nakamura A, et al (2003). Organ-specific expression of brassinosteroid-biosynthetic genes and distribution of endogenous brassinosteroids in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 131 (1): 287–297
- Shiu SH, Bleecker AB (2001). Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (19): 10763–10768
- Shulse CN, Cole BJ, Ciobanu D, et al (2019). High-throughput single-cell transcriptome profiling of plant cell types. *Cell Rep*, 27 (7): 2241–2247
- Solé A, Sánchez C, Vielba JM, et al (2008). Characterization and expression of a *Pinus radiata* putative ortholog to the *Arabidopsis* *SHORT-ROOT* gene. *Tree Physiol*, 28: 1629–1639
- Sozzani R, Cui H, Moreno-Risueno MA, et al (2010). Spatiotemporal regulation of cell-cycle genes by SHORTROOT links patterning and growth. *Nature*, 466 (7302): 128–132
- Spiegelman Z, Lee CM, Gallagher KL (2018). KinG is a plant-specific kinesin that regulates both intra- and inter-cellular movement of SHORT-ROOT. *Plant Physiol*, 176 (1): 392–405
- Spiegelman Z, Wu S, Gallagher KL (2019). A role for the endoplasmic reticulum in the cell-to-cell movement of SHORT-ROOT. *Protoplasma*, 256 (5): 1455–1459
- Strader LC, Ritchie S, Soule JD (2004). Recessive interfering mutations in the gibberellin signaling gene *SLEEPY1* are rescued by overexpression of its homologue, *SNEEZY*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (34): 12771–12776
- Tian H, Jia Y, Niu T, et al (2012). The key players of the primary root growth and development also function in lateral roots in *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 33 (5): 745–753
- Weijers D, Schlereth A, Ehrismann JS, et al (2006). Auxin triggers transient local signaling for cell specification in *Arabidopsis* embryogenesis. *Dev Cell*, 10 (2): 265–270
- Welch D, Hassan H, Blilou I, et al (2007). *Arabidopsis* JACKDAW and MAGPIE zinc finger proteins delimit asymmetric cell division and stabilize tissue boundaries by restricting SHORT-ROOT action. *Genes Dev*, 21 (17): 2196–2204
- Xu J, Hofhuis H, Heidstra R, et al (2006). A molecular framework for plant regeneration. *Science*, 311 (5759): 385–388
- Yoon EK, Dhar S, Lee MH, et al (2016). Conservation and diversification of the SHR-SCR-SCL23 regulatory network in the development of the functional endodermis in *Arabidopsis* shoots. *Mol Plant*, 9: 1197–1209
- Yu NI, Lee SA, Lee MH, et al (2010). Characterization of SHORT-ROOT function in the *Arabidopsis* root vascular system. *Mol Cells*, 30 (2): 113–119
- Zhang X, Zhou W, Chen Q, et al (2018). Mediator subunit MED31 is required for radial patterning of *Arabidopsis* roots. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115 (24): 5624–5633