

作物根构型相关基因研究进展及其在马铃薯抗旱种质创新中的应用展望

许德蓉^{1,2}, 孙超^{1,2}, 毕真真^{1,2}, 秦天元^{1,2}, 王一好^{1,2}, 王小东^{1,2}, 梁文君^{1,2}, 李鹏程^{1,2},
张俊莲^{1,3}, 白江平^{1,2,*}

¹甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 兰州730070

²甘肃农业大学农学院, 兰州730070

³甘肃农业大学园艺学院, 兰州730070

*通信作者(baijp@gsau.edu.cn)

摘要: 根构型决定了植物根系在土壤中的分布情况, 影响着根系吸收土壤水分和养分的能力, 对提高作物产量具有重要意义。本文整理并分析了近年来已经公开发表的233个调控植物根构型的基因, 首先根据根构型的五大要素(主根、侧根、不定根、冠根和根毛)进行了划分和整理, 然后通过聚类分析归为11类转录因子和5类功能基因并详述了其基因功能, 旨在进一步挖掘出通过调控根构型进而提高作物抗旱性的基因, 以期在马铃薯中研究其具体的抗旱作用机理, 为马铃薯抗旱种质创新提供理论基础。

关键词: 根构型; 转录因子; 功能基因; 马铃薯; 抗旱

Research progress of crop root architecture genes and their application prospects in drought-tolerant potato breeding

XU Derong^{1,2}, SUN Chao^{1,2}, BI Zhenzhen^{1,2}, QIN Tianyuan^{1,2}, WANG Yihao^{1,2},
WANG Xiaodong^{1,2}, LIANG Wenjun^{1,2}, LI Pengcheng^{1,2}, ZHANG Junlian^{1,3}, BAI Jiangping^{1,2,*}

¹Gansu Key Lab of Crop Improvement & Germplasm Enhancement / Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, Lanzhou 730070, China

²College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

³College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

*Corresponding author (baijp@gsau.edu.cn)

Abstract: The root architecture determines the distribution of plant roots in the soil, affects the ability of the roots to uptake water and nutrients from the soil, and plays an important role in improving crop yield. This paper summarizes and analyzes 233 genes regulating plant root architecture that have been published in recent years. First, these genes were divided into five major elements of root architecture (primary root, lateral root, adventitious root, crown root, and root hair) according to their function. Then through cluster analysis, these genes were classified into 11 types of transcription factors and 5 types of functional genes and their gene functions were described in detail. The aim of this paper is to further discover genes

收稿 2020-08-22 修定 2021-03-23

资助 国家自然科学基金(32060502)、甘肃省创新能力提升项目(2019B-073)、国家马铃薯产业技术体系(CARS-09-P14)、甘肃省马铃薯产业技术体系(GARS-03-P1)、甘肃省科技计划项目(19ZD2WA002-02)、兰州市人才项目(2017-RC-39)、甘肃农业大学创新基金(GAU-XKJS-2018-085)和甘肃农业大学人才专项(2017RCZX-44)。

that can improve the drought resistance of crops by optimizing the root architecture, and study the specific drought resistance mechanism of these genes in potato in the future, which can provide a theoretical basis for drought-tolerant potato breeding.

Key words: root architecture; transcription factors; functional genes; potato; drought resistance

根系作为植物的重要功能器官,对于水分和养分的吸收、运输以及维持植物在土壤中的稳定性都是必不可少的。它们对水分吸收的调节是应对干旱等逆境的重要机制,这使根构型成为农业改良的重要目标之一(Mansoorkhani等2015)。在干旱胁迫条件下,一些根系性状与作物生产力密切相关,如根长、根直径、侧根数量、根毛密度和根的分支角度等,这些具有关键功能意义的根系性状决定了其与土壤接触面积中的大小,决定了作物对土壤中水分及氮、磷和钾等元素的吸收利用能力,从而影响干旱环境下的作物产量,是耐旱作物育种评鉴与筛选的重要指标(Lynch 2015)。马铃薯(*Solanum tuberosum*)是一种干旱敏感型作物,根系一般较浅,在紧实土壤中的穿透力较弱,因此干旱胁迫会影响马铃薯的产量和商品质量(王晓斌等2017)。受干旱条件的制约,我国有大量气温适宜的区域因为降水不足而不适宜马铃薯种植。目前,我国60%左右的马铃薯种植于干旱和半干旱地区,这些地区间歇性的恶劣气候以及严重的水资源缺乏是制约马铃薯产量的重要因素。因此,改良根构型对于扩大我国马铃薯种植面积和提高干旱环境下马铃薯的产量和品质都具有重要意义。

本文整理了已经公开发表的233个作物根构型相关基因,分析了这些基因的进化关系与作用机理,进一步挖掘通过调控根构型进而提高作物抗旱性的基因,以期将这些基因应用到马铃薯抗旱育种中,为马铃薯根构型研究和抗旱育种改良提供重要理论依据。

1 作物根构型研究现状

高等植物的根系种类多且差异大,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和大豆(*Glycine max*)等双子叶植物大多为直根系,由一个明显且发达的主根和各级侧根组成,而水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)等单子叶植物基

本为须根系,主根不发达,由茎基部分蘖节上产生的大量不定根组成(Hochholdinger等2004; Osmont等2007)。植物根系功能的有效发挥受到土壤养分、水分和根构型等多种因素的影响。其中,根构型指根系结构及其在土壤中的空间分布情况。根构型的变化由多个参数介导,包括单个主根的生长速度和长度、侧根和不定根的数量以及这些根的伸长方向和角度等(毛齐正等2008)。这些植物根构型的形成要素受多种环境因素的影响和基因的调控。

1.1 作物根构型对环境的适应性

作物根系在土壤环境条件的影响下具有较大的可塑性,根构型可随土壤水分和养分的变化而改变。当土壤中水分、养分分布不均匀时,植物会向生长在资源丰富区域的根系分配更多的同化产物,促进这部分根的生长,以最大化吸收利用该区域的资源来积极应对环境胁迫对植物生长发育造成的影响(毛齐正等2008)。在干旱、高盐和养分匮乏等胁迫环境下,根系可以通过调节气孔导度,影响叶片的形态和光合作用速率来降低逆境胁迫对作物的形态损伤和产量损失,增强作物在逆境下的生存能力(Wu和Cheng 2014)。研究发现,棉花(*Gossypium hirsutum*)受到土壤水分胁迫时,根系表现出明显的不对称分布,偏向土壤水分高的地方生长,且主根分叉数增加,侧根变粗(高超等2018);低磷胁迫下大豆的总根长、根表面积和根体积显著增加(王树起等2010)。这种根构型的变化不仅反映了根系对环境胁迫的适应性,还反映了环境条件对作物根构型的影响。因此,培育根构型良好、吸水能力强的优良品种是抗旱育种与节水耕作的关键措施之一。

1.2 作物根构型相关基因概述

目前,通过遗传学方法已经鉴定出了一些调控植物根构型的基因(表1),但这些研究主要集中在模式植物拟南芥和禾本科作物水稻中,关于马铃薯根系的研究还相对较少。拟南芥中发现的157

表1 233个参与调控植物根系形态构型的基因

Table 1 233 genes involved in the regulation of plant root architecture

根系类型	植物种类	基因
主根	大麦(<i>Hordeum vulgare</i>)	<i>WAK1</i>
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>ABA2</i> 、 <i>AFB3</i> 、 <i>AGL12/14</i> 、 <i>ARF2</i> 、 <i>CKX7</i> 、 <i>DWF4</i> 、 <i>EIN3</i> 、 <i>ERF1</i> 、 <i>GNOM</i> 、 <i>HAP3b</i> 、 <i>HYD1</i> 、 <i>IQM3</i> 、 <i>MAIL1</i> 、 <i>MED12/13</i> 、 <i>MRP5</i> 、 <i>PERK4/8/9/10</i> 、 <i>PIN1/2</i> 、 <i>PLC5</i> 、 <i>RML1/2</i> 、 <i>SHR</i> 、 <i>WOX9/14</i> 、 <i>UPB1</i>
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>AGAP</i> 、 <i>AKT1</i> 、 <i>ARF12</i> 、 <i>CML16</i> 、 <i>CRL2</i> 、 <i>DGL1</i> 、 <i>EXPA8</i> 、 <i>GLR3.1</i> 、 <i>GNA1</i> 、 <i>MADS25</i> 、 <i>MOGS</i> 、 <i>RAA1</i> 、 <i>RCc3</i> 、 <i>RRL1/2</i>
侧根	大豆(<i>Glycine max</i>)	<i>EXP1</i> 、 <i>EXPB2</i>
	小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	<i>WRKY51</i>
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>ABI3/4</i> 、 <i>AFB2/3</i> 、 <i>AGL21/44</i> 、 <i>ALF1/3/4</i> 、 <i>ARF7/8/19</i> 、 <i>ASA1</i> 、 <i>AUX1</i> 、 <i>AXR1/4</i> 、 <i>BARK1</i> 、 <i>CEG</i> 、 <i>CRF2/3</i> 、 <i>DFL1</i> 、 <i>DRO1</i> 、 <i>E2FA</i> 、 <i>EIR1</i> 、 <i>ETR1</i> 、 <i>EXPA14/17</i> 、 <i>FUS3</i> 、 <i>GATA23</i> 、 <i>GNOM</i> 、 <i>IAA1/3/8/14/18/19/28</i> 、 <i>IQM3</i> 、 <i>KNAT1/3/4/5/6</i> 、 <i>KRP1/2</i> 、 <i>LAX3</i> 、 <i>LAZY1</i> 、 <i>LBD13/14/16/18/29/33</i> 、 <i>LEC2</i> 、 <i>MDR1</i> 、 <i>MIZ1</i> 、 <i>MKK6</i> 、 <i>MPK13</i> 、 <i>MUL</i> 、 <i>MUS</i> 、 <i>MYB44/73/77</i> 、 <i>NAC1/2</i> 、 <i>PGP1/4</i> 、 <i>PHB</i> 、 <i>PHV</i> 、 <i>PIN3/7</i> 、 <i>PLC5</i> 、 <i>PRE3</i> 、 <i>PUCHI</i> 、 <i>PYL8/9</i> 、 <i>REV</i> 、 <i>RML2</i> 、 <i>SGT1B</i> 、 <i>SHR</i> 、 <i>SOS3</i> 、 <i>SWP1</i> 、 <i>TIR1</i> 、 <i>WOX7/9/11/13</i> 、 <i>WRKY46/75</i> 、 <i>XBAT32</i> 、 <i>YUCCA4</i>
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>AUX1</i> 、 <i>CML16</i> 、 <i>CYP2</i> 、 <i>DRO1</i> 、 <i>EXPA8</i> 、 <i>GRXC12</i> 、 <i>IAA3/11/13</i> 、 <i>MADS25</i> 、 <i>MT2b</i> 、 <i>NAR2.1</i> 、 <i>ORC3</i> 、 <i>RCc3</i> 、 <i>WRKY28/31</i>
	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	<i>ARF2</i> 、 <i>DGT</i> 、 <i>MBP9</i>
	玉米(<i>Zea mays</i>)	<i>IRT1</i> 、 <i>NAC1</i> 、 <i>SLR1/2</i>
	大豆(<i>Glycine max</i>)	<i>EXPB2</i> 、 <i>LBD12</i> 、 <i>WNK1</i> 、 <i>WRKY13</i>
	马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>NAC262</i>
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>ARF7/17/19</i> 、 <i>MDR1</i> 、 <i>SHR</i> 、 <i>SOS3</i> 、 <i>WOX5/12</i>
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>AGAP</i> 、 <i>GNOM1</i> 、 <i>MT2b</i> 、 <i>NAL1</i> 、 <i>PIN1/2</i> 、 <i>PIN3t</i> 、 <i>RAA1</i> 、 <i>RCc3</i>
	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	<i>CCD8</i>
冠根	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>CAND1</i> 、 <i>CKX4</i> 、 <i>CRL1/4/5</i> 、 <i>IAA3</i> 、 <i>TIR1</i> 、 <i>WOX11</i>
	玉米(<i>Zea mays</i>)	<i>RTCS</i>
根毛	大麦(<i>Hordeum vulgare</i>)	<i>EXPB1/7</i>
	小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	<i>RSL2/4</i>
	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>AKT1</i> 、 <i>AXR2</i> 、 <i>COW1</i> 、 <i>CPC</i> 、 <i>CPL3</i> 、 <i>ETC1/2</i> 、 <i>EXPA7/18</i> 、 <i>FH8</i> 、 <i>GL1/2/3</i> 、 <i>GLV4/8</i> 、 <i>HDG11/12</i> 、 <i>IAA17</i> 、 <i>KOJAK</i> 、 <i>LRX1/2</i> 、 <i>MED12/13</i> 、 <i>MRH1/2/3/4/5/6</i> 、 <i>PERK13</i> 、 <i>PGP4</i> 、 <i>PLC5</i> 、 <i>PRP3</i> 、 <i>RHD1/2/3/4/6</i> 、 <i>ROP2</i> 、 <i>SOS4</i> 、 <i>TIP1</i> 、 <i>TRH1</i> 、 <i>TTG</i> 、 <i>WRKY75</i> 、 <i>ZFP5</i>
	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	<i>CSLD1</i> 、 <i>EXPA8/17/30</i> 、 <i>EXPB5</i> 、 <i>FH1</i> 、 <i>NOX3</i> 、 <i>RHL1</i> 、 <i>SRH3</i> 、 <i>XXT1</i>
	番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	<i>LKT1</i>
	玉米(<i>Zea mays</i>)	<i>RTH1/2/3/5/6</i>
	大豆(<i>Glycine max</i>)	<i>EXPB2</i>
	马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>SKT1</i>

个调控根构型的基因主要包括MYB、HD-ZIP和AP2/ERF等11类转录因子以及参与生长素(auxin, IAA)合成、运输和信号转导的相关基因, 这些基

因主要参与拟南芥初生根、侧根、不定根和根毛的调控, 尤其以调控侧根和根毛形成的居多。Singh等(2012)研究发现*AtSWP1/LDL1* (SWIRM domain

PAO protein/LSD-like1)通过直接或间接转录抑制侧根促进因子(如IAA响应因子ARFs和GATA23)表达来负调控拟南芥侧根的起始和伸长。水稻中已经被证实的48个根构型基因在主根和侧根调控方面分布较多,包含MADS-Box、WOX和WRKY等7类转录因子,其余主要为IAA类基因和细胞壁成分合成及形态修饰相关基因。Li等(2018)研究发现,水稻*OsRCc3*基因受渗透胁迫和热胁迫诱导,其过表达系植株通过IAA的局部生物合成和极性运输增加了根系中的IAA积累,从而产生了改善根构型的多效表型,苗期初生根的长度、不定根和侧根的长度及密度均显著增加。玉米中发现的10个根构型相关基因在侧根、冠根和根毛调控方面都有分布。Li等(2016)研究发现玉米*ZmRTH6* (*roothairless 6*)编码位于质膜上的D型纤维素合酶,其突变体*rth6*的根毛在初生根、种子根和冠根中的平均长度仅为野生型根毛长度的4%~5%,且*ZmRTH6*基因的表达除在*rth6*突变体的幼根中显著下调外,在*rth3*和*rth5*突变体中的表达也显著下调,而在*rth2*突变体中表达上调,表明这些基因在细胞壁的生物合成中存在相互作用。大豆中已经报道的根构型基因有5个,主要参与调控主根的长度和侧根的数量。番茄(*Solanum lycopersicum*)中发现的*SIDGT* (*DIAGEOTROPICA*)基因通过影响IAA外排载体(PIN)的表达水平和质膜定位来调节侧根形成中的IAA运输;相较于其他作物,马铃薯中发现的根构型基因仅有*StNAC262*、*StRFP2*和*StSKT1* (Hartje等2000; Ivanchenko等2015; Qi等2020; Zhang等2018b)。

2 作物根构型基因的分类与作用机理

作物根构型基因按其功能可分为调控基因和功能基因,其中调控基因主要通过直接结合或间接作用于功能基因的启动子区域来调控其表达,主要包括NAC、MADS-Box、ARF、MYB、AP2/ERF、锌指、LBD、bHLH、WOX、WRKY和HD-ZIP等转录因子;功能基因则通过编码蛋白质直接参与调控根构型的形成,主要包括植物激素信号、重力信号、离子转运和细胞壁修饰过程中的功能基因。本文以下就调控基因和功能基因两个模块分别进行了聚类分析和综述。

2.1 调控基因

2.1.1 聚类分析

通过对已经报道的63个作物根系调控基因进行聚类分析(图1),可将其分为4类(沿顺时针方向);第I类从*AtLBD29*到*AtGATA23*,包括LBD转录因子、MADS-Box转录因子和ARF类转录因子,这类基因大多参与IAA介导的根构型调控;第II类从*AtCRF2*到*AtUPB1*,包括锌指转录因子、AP2/ERF转录因子、bHLH转录因子、MYB转录因子和WRKY转录因子;第III类从*AtWOX5*到*AtPHV*,包括WOX转录因子和HD-ZIP转录因子,在植物的生物和非生物胁迫中发挥着重要作用;第IV类从*AtNAC1*到*ZmNAC1*,全部为NAC转录因子,主要参与植物侧根数量的调控。

2.1.2 NAC转录因子

NAC类蛋白构成了植物最大的特异性转录激活因子家族之一,该家族成员广泛分布于拟南芥、水稻、玉米和大麦等植物中,参与种子萌发、细胞分裂、细胞次生壁合成和开花等多个植物生长发育过程(彭辉等2010)。拟南芥*AtNAC1*由IAA诱导,在膨大的子叶、发育中的叶原基、根尖和侧根起始点中均有表达,在根尖(分生组织和伸长区)和侧根起始点的表达水平最高,且*AtNAC1*高表达植株的侧根密度和长度均优于对照(Xie等2000)。*AtNAC2*转录因子位于乙烯(ethylene, ET)和IAA信号通路下游,能将环境和内源刺激整合到植物侧根发育过程中,过表达*AtNAC2*可以维持盐胁迫下转基因株系的侧根数量(He等2005)。在玉米中,*ZmNAC1*受成熟MicroRNA164负调控,表达水平与侧根密度呈显著正相关(Li等2012)。

2.1.3 MADS-box转录因子

MADS-box家族基因含有一个高度保守的MADS-box结构域。根据序列关系和结构特征,这些转录因子被分为2种类型: I型和II型。目前在植物中研究较多的是II型MADS-box基因,该类型基因包含4个结构域——M、I、K和C,所以也被称为MIKC型转录因子。MIKC转录因子主要参与植物开花时间、种子和果实发育的调控,其中一些转录因子在其他营养组织中也有表达,如保卫细胞、毛状

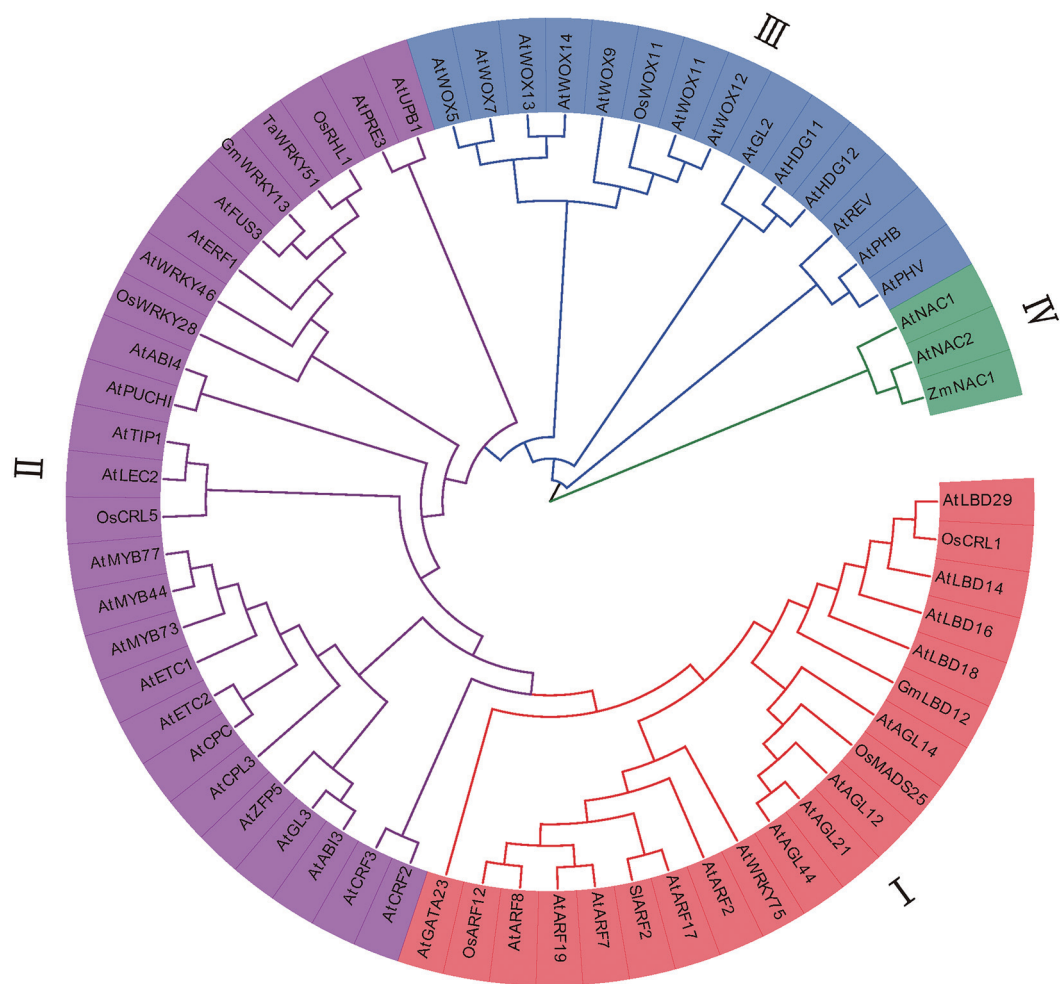


图1 植物根构型相关调控基因的聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of plant root architecture related regulatory genes

体和根。拟南芥*AtAGL12*、*AtAGL14*、*AtAGL21*和*AtAGL44*属于II型MADS-box基因, 其中*AtAGL14*、*AtAGL21*和*AtAGL44*受缺氮诱导表达, *AtAGL12*除外(Gan等2005)。*AtAGL12/XAL1* (*XAANTAL1*)的表达由IAA诱导, 其突变体具有短根表型, 分生组织较小, 根尖分生组织结构异常(Tapia-López等2008)。*AtAGL14/XAL2* (*XAANTAL2*)既受IAA的正调控, 也通过直接调控*PIN1*和*PIN4*基因的转录来控制IAA在根中的运输和浓度, 因此在IAA和*AtAGL14*之间形成了一个正反馈回路, 这对于根系增大很重要(Garay-Arroyo等2013)。*AtAGL21*对IAA、茉莉酸甲酯、脱落酸(abscisic acid, ABA)在内的多种激素以及氮和硫缺乏等环境营养胁迫都有响应, 过表

达转基因植株侧根多且长(Yu等2014)。水稻*OsMADS25*是*AtAGL44*的同源基因, 受NO₃⁻诱导上调, 对水稻主根长度和侧根密度有促进作用(Zhang等2018a)。

2.1.4 ARF类转录因子

IAA响应因子(auxin response factor, ARF)可以与早期IAA应答基因启动子中的TGTCTC生长素响应元件特异性结合, 调节IAA介导的转录激活或抑制(Wang等2007)。模式植物拟南芥中目前研究最多的ARF转录因子是*AtARF7*和*AtARF19*; *arf7 arf19*双突变体叶片较小, 侧根或不定根极少(Wilmoth等2005)。*AtARF2*是一种转录抑制因子, 其突变体*arf2*的幼苗在连续红光或远红光条件下都表现出

更长的根和下胚轴(Okushima等2005)。*AtARF8*通过调节*GH3*基因的表达,以负反馈的方式调控游离IAA水平,其过表达对侧根形成有抑制作用(Tian等2004)。研究发现*AtARF17*以一种光依赖的方式扰乱IAA的动态平衡,负调控不定根的形成(Sorin等2005)。*OsARF12*是IAA响应基因的转录激活因子,能促进水稻初生根的伸长和铁的积累(Qi等2012)。*SlARF2*在番茄幼苗中的积累受IAA和赤霉素(gibberellins, GAs)正调控,受ET负调控,在所有番茄组织中均有表达,但在花中的积累量相对较高;*SlARF2*通过调节*SlIAA3*、*SlIAA7*和*SlERF1*等IAA和ET响应基因的表达以调控番茄侧根形成和花器官衰老(Ren等2017)。

2.1.5 MYB类转录因子

MYB (myeloblastosis)转录因子家族成员广泛存在于高等植物中,根据其所携带的MYB结构域的种类和数量分为4个亚家族:1R-MYB、R2R3-MYB、3R-MYB和4R-MYB (Dubos等2010)。拟南芥*AtCPC* (*CAPRICE*)属于R3型MYB基因,是根毛发育的正调控因子,通过与bHLH蛋白的N端相互作用,抑制根毛发育负调控因子*GL2*的表达(Wada等2002)。另外几个*AtCPC*同源基因*ETC1* (Try和CPC1的增强子)、*ETC2* (Try和CPC2的增强子)和*CPL3*在根毛和毛状体的发育中与*AtCPC*功能冗余,协同调节根表皮细胞的分化(Tominaga等2008)。Zhao等(2014)研究发现ABA受体PYL8通过增强*AtMYB77*及其同源基因*AtMYB44*和*AtMYB73*的活性来增强IAA信号水平,以独立于ABA-SnRK2信号通路的方式促进拟南芥侧根生长。

2.1.6 AP2/ERF转录因子

AP2/ERF转录因子家族成员通过与下游基因调节区中的GCCGCC序列(GCC-box)特异性结合,参与植物的多个生理和发育过程,该超家族包括3个亚家族:AP2、RAV和ERF (Nakano等2006)。

AP2亚家族蛋白含有2个重复的AP2/ERF结构域(Nakano等2006)。水稻*OsCRL5* (*CROWN ROOT-LESS5*)基因属于AP2亚家族,受IAA诱导表达,通过正向调节*OsRR1*来抑制细胞分裂素(cytokinin, CTK)信号转导,从而促进冠根的起始(Kitomi等2011)。

RAV亚家族蛋白含有一个AP2/ERF结构域和

一个B3结构域(Nakano等2006)。*AtABI3* (*ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3*)是ABA信号转导的中枢调节因子,作用于*ERF1*的下游,参与拟南芥的IAA信号转导和侧根发育(Brady等2003)。与*AtABI3*相比,*AtABI4* (*ABSCISIC ACID INSENSITIVE 4*)转录因子作用于*ERF1*的上游,在根中的表达受ABA和CTK的促进,受IAA的抑制;*AtABI4*过表达抑制拟南芥侧根形成(Shkolnik-Inbar和Bar-Zvi 2010)。RAV亚家族的同源转录因子*AtFUS3* (*FUSCA3*)和*AtLEC2* (*LEAFY COTYLEDON2*)通过结合IAA生物合成基因*YUCCA4*来协同激活它们在侧根形成过程中的表达,正向调节拟南芥侧根形成(Tang等2017)。

ERF亚家族蛋白只有一个AP2/ERF结构域,可以分为CBF/DREB和ERF两个亚组(Nakano等2006)。研究发现*AtCRF2* (*CYTOKININ RESPONSE FACTOR 2*)和*AtCRF3*在冷胁迫下促进侧根起始和发育,介导拟南芥根系生长以适应低温胁迫(Jeon等2016)。ET响应因子*AtERF1* (*ETHYLENE RESPONSE FACTOR1*)通过与*ASAI*启动子结合并激活*ASAI*来促进IAA的生物合成,导致IAA积累增加,从而抑制拟南芥初生根的生长(Mao等2016)。*AtPUCHI*在植物IAA信号转导的下游发挥作用,通过影响侧根原基发育早期的细胞分裂模式而促进侧根的形态发生(Hirota等2007)。

2.1.7 锌指转录因子

锌指转录因子指具有指状结构域且肽链中氨基酸残基的特征基团能与Zn²⁺结合的蛋白质分子,在植物响应盐、冷、干旱、氧和强光等逆境胁迫中发挥着重要作用(田路明等2005)。拟南芥*AtZFP5* (*ZINC FINGER PROTEIN 5*)通过直接促进*AtZCPC* (*CAPRICE*)基因的表达而影响根毛的起始和伸长,且介导了CTK和ET等多种参与根毛发育的植物激素信号途径(An等2012)。Schiefelbein等(1993)研究发现*AtTIP1*基因的突变体*tip1*在根毛和花粉管生长方面都表现出缺陷,可能由于*AtTIP1*编码一种与植物细胞顶端生长有关的产物。

2.1.8 LBD转录因子

LBD转录因子家族成员*AtLBD13*、*AtLBD14*、*AtLBD16*、*AtLBD18*、*AtLBD29*和*AtLBD33*已经被证明在整合植物激素以控制拟南芥侧根发育方面起

着关键作用(Cho等2019; Jeon等2017; Lee等2013; Okushima等2007)。*AtLBD13*是一种转录激活因子,在侧根起始和发育中发挥作用(Cho等2019)。*AtLBD14*的RNA干扰系增强了ABA对侧根形成的抑制,而*AtLBD14*过表达不改变ABA介导的侧根形成抑制,表明*AtLBD14*有助于调节拟南芥根系对ABA的响应(Jeon等2017)。拟南芥根中的*AtLBD16*、*AtLBD29*和*AtLBD33*受*ARF7*和*ARF19*的激活,在IAA信号下游调节拟南芥侧根发育(Okushima等2007)。*AtLBD18*作为转录激活因子直接与*EXPANSIN14*启动子结合促进拟南芥侧根起始(Lee等2013)。*OsCRL1* (*crown rootless1*) 编码带有LOB结构域的蛋白,它的表达受IAA信号通路中的ARF类转录因子激活,参与调控水稻冠根和不定根的形成(Inukai等2005; Liu等2005)。Yang等(2017)研究发现干旱、盐、低温、吲哚乙酸、ABA和水杨酸处理均能诱导大豆侧根调控基因*GmLBD12*的表达。

2.1.9 bHLH类转录因子

bHLH (basic/helix-loop-helix)转录因子具有碱性/螺旋-环-螺旋结构,广泛存在于真核生物中,参与植物形态建成、抗逆和次生代谢等多个生物途径(张全琪等2011)。GUS染色显示,在新的侧根形成过程中,根的形成层区有*AtPRE3*信号,IAA和*AtPRE3*、*AtWOX11*转录因子参与了一些维管形成层起始细胞从木质部/韧皮部母细胞的产生到新的侧根原基细胞形成的转变(Baesso等2018)。*AtUPBI* (*UPBEAT1*)可以通过直接调节过氧化物酶的表达来维持活性氧的平衡,*AtUPBI*失活改变了活性氧平衡,导致细胞分化延迟,最终使得拟南芥主根伸长受阻(Tsukagoshi等2010)。低温电子显微镜扫描图像显示水稻*Osrl1-1*突变体的根毛长度显著短于野生型,但根毛直径无明显差异,表明*OsRHL1*可能控制水稻根毛的伸长和表皮细胞的构型(Ding等2009)。

2.1.10 WOX转录因子

WOX转录因子含有一个由65个氨基酸残基组成的同源异型结构域,参与植物干细胞、胚胎、根和花等的发育,该家族转录因子根据亲缘关系划分为3个分支:远古分支、中间分支和WUS分支(王俞程等2015)。

远古分支:拟南芥*AtWOX13*在花和根器官中都有表达,突变体侧根数量减少,角果发育异常;而*AtWOX14*目前仅在十字花科物种中观察到,其功能缺失突变体表现出主根生长延迟和花药提前成熟(Deveaux等2008)。

中间分支: *AtWOX9*在根尖分生组织中表达,能够促进根部细胞的增殖(Wu等2005)。*AtWOX11*和*AtWOX12*的表达在根形成过程中被强烈诱导,具有促进不定根和愈伤组织形成的作用(Liu等2014)。还有研究发现*AtWOX11/12*蛋白作用于*AtWOX5/7*的上游,通过直接与*AtWOX5/7*的启动子结合,激活其转录,这对于新生根器官发生过程中根原基的启动至关重要(Hu和Xu 2016)。

WUS分支: 拟南芥*AtWOX5*和*AtWOX7*属于WUS分支,*wox5-1*单突变体的不定根数量降低,*wox5-1 wox7-1*双突变体的不定根数量进一步降低,而*AtWOX7*除了调节不定根的发育,还以糖依赖的方式抑制侧根发育(Hu和Xu 2016; Kong等2016)。

2.1.11 WRKY转录因子

WRKY转录因子都有1个或两个WRKY结构域,已被证明参与植物生物和非生物胁迫响应。*AtWRKY46*是拟南芥侧根发育的正调控因子,其表达受ABA信号的下调,而受渗透/盐胁迫诱导的非ABA依赖信号的上调(Ding等2015)。*AtWRKY75*是WRKY转录因子家族中第一个被报道参与调节低磷胁迫和根系发育的成员,当*AtWRKY75*表达被抑制时,侧根的长度和数量以及根毛数量都显著增加(Devaiah等2007)。*OsWRKY28*功能缺失突变体的侧根数量和总根长度均低于野生型,这一表型可能是由于植株体内茉莉酸或其他植物激素的平衡遭到破坏所致(Wang等2018a)。*OsWRKY31*过表达株系的侧根形成和伸长受阻(Zhang等2008)。小麦*TaWRKY51*通过负调控ET生物合成促进小麦侧根形成(Hu等2018)。大豆*GmWRKY13*过表达植株的侧根数量增加的同时,对盐和甘露醇胁迫的敏感性也增强,但对ABA的敏感性降低,表明*GmWRKY13*基因可能同时在侧根发育和非生物胁迫响应中发挥作用(Zhou等2008)。

2.1.12 HD-Zip转录因子

HD-Zip蛋白是植物特有的转录因子大家族,

AtHDG11 高表达植株根和叶的生物量显著增加, ABA和脯氨酸含量也显著高于野生型植株; 单个 *hdg11* 突变体的毛状体分支增加, 这一表型在 *hdg11 hdg12* 双突变体中增强(Nakamura等2006)。

2.2.1 聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis of plant root architecture related function genes

激酶和细胞壁成分合成及修饰类基因; 第III类从*AtPYL8*到*StSKT1*, 主要包括钾离子载体、钾离子通道和ABA相关类基因; 第IV类从*AtDRO1*到*OsCSLD1*, 主要包括植物根系重力信号和IAA类基因。

2.2.2 植物激素合成、运输和信号转导相关基因

为了响应各种环境信号, 植物通过感知和将外部信号整合到植物激素[IAA、GAs、CTK、ABA、ET和油菜素内酯(brassinolide, BR)]信号转导途径中来调节其生长和发育。

IAA几乎在植物生长发育的各个方面都起着至关重要的作用, 包括胚的形成、维管分化、花的发育、根和茎的生长以及器官的衰老等。近年来, 人们对IAA信号通路调控植物根系发育的研究取得了巨大的进展。AUX/IAA蛋白家族成员*AtIAA1*、3、8、14、17、18、19和28都参与IAA介导的拟南芥根构型的改变(Fukaki等2002; Knox等2003; Rogg等2001; Tatematsu等2004; Tian和Reed 1999; Uehara等2008; Yang等2004)。*AtIAA3/SHY2*是根系生长的关键负调控因子, 功能获得性突变侧根数量显著减少(Tian和Reed 1999)。*AtIAA8*通过与细胞核中的TIR1生长素受体和ARF转录因子相互作用来负调控侧根的形成(Arase等2012)。水稻功能获得突变体*Osiaa13*在OsIAA13蛋白降解所需的核心序列中有单一氨基酸被替换, 表出典型的IAA相关表型: 侧根数量显著减少和根系向重反应有缺陷(Kitomi等2012)。*OsCYP2*在AUX/IAA蛋白的降解中起作用, 通过与辅助伴侣分子*OsSGT1*相互作用来介导IAA信号转导, *cyp2*突变体侧根数量减少(Kang等2013)。

植物体内的少数IAA以自由扩散的方式从细胞壁进入细胞质, 而其余大部分IAA通常借助内流载体或外排载体以独特的极性运输方式在细胞间移动(Friml和Palme 2002)。IAA内流载体*AtAUX1*和*AtLAX3*通过调节IAA在拟南芥幼苗组织间的分配来促进侧根形成(Marchant等2002; Swarup等2008)。PIN家族基因是典型的IAA外排载体, 参与IAA在植物体内的极性运输。ET合成前体1-氨基环丙烷-1-羧酸处理增加了*AtPIN3*和*AtPIN7*的表达, 导致IAA运输增加, 从而阻止了驱动侧根形成所需的IAA的局部积累(Lewis等2011)。Xu等(2005)研

究发现, *OsPIN1*在维管组织和根原基中的表达方式与*AtPIN1*相似, 其RNA干扰转基因植株的不定根发育受到显著抑制, 这与IAA运输抑制剂萘基邻氨基苯甲酸处理的野生型植株的表型相似。*OsPIN2*过表达不但增加了IAA从地上部到根冠交界处的运输, 还抑制了水稻向重力性相关基因*OsLAZY1*的表达(Chen等2012)。

CTK控制着植物根中与生长、结构和功能相关的几个方面。CTK的降解是由细胞分裂素氧化酶/脱氢酶(cytokinin oxidase/dehydrogenase, CKX)催化的。拟南芥*AtCKX7*过表达幼苗中CTK含量的降低导致了幼苗形态和发育的异常变化, 包括顶端分生组织较小、初生根短和提前终止生长(Köllmer等2014)。研究表明, *OsCKX4*是IAA反应因子*OsARF25*以及CTK反应调节因子*OsRR2*和*OsRR3*的直接结合靶点; 在根系特异启动子RCc3的控制下, 含有*OsCKX4*的转基因水稻植株在不影响其地上部的情况下促进了冠根的发育(Gao等2014)。

植物激素ABA除了参与种子发育、休眠和抗逆等以外, 也是植物根系发育的重要调节因子。Lin等(2007)研究发现ABA缺陷突变体*aba2*的初生根较短, 外源ABA可以恢复根系的正常生长, 而过量表达*AtABA2 (ABSCISIC ACID 2)*的转基因植株表现出正常的根系生长, 说明ABA对于维持正常的初生根伸长是必不可少的。ABA受体PYR1/PYL/RCAR家族成员*AtPYL8*和*AtPYL9*都通过与转录因子的相互作用解除ABA对侧根发育的抑制(Xing等2016; Zhao等2014)。

BR是一种新型植物激素, 通过与其他激素的复杂相互作用来调节植物的生长发育。如BR生物合成关键酶基因*AtDWF4 (DWARF4)*的表达受IAA诱导, 其转录水平与拟南芥根的伸长密切相关(Yoshimitsu等2011)。

2.2.3 蛋白激酶

蛋白激酶(protein kinases, PK)能将磷酸转移到其他蛋白质上, 进而催化蛋白质磷酸化过程, 通常充当蛋白质活性的开关, 在植物的生长发育的许多过程中起着关键的作用, 包括激素信号转导、逆境响应和免疫反应等(Gish和Clark 2011)。

类受体蛋白激酶(receptor-like protein kinase,

RLK)属于蛋白激酶的一个亚家族,是植物基因组中最大的一类蛋白激酶,在植物逆境胁迫响应中扮演着重要角色。*AtBARK1* (BAK1-associating receptor-like kinase 1)和*AtMRH1*属于富含亮氨酸重复序列型类受体蛋白激酶家族(leucine-rich repeat receptor-like kinases, LRR-RLKs)成员。*AtBARK1*基因在大多数植物组织中均有表达,在初生根和侧根的木质部以及成熟花粉中表达最强,参与BR介导的拟南芥侧根发育;*AtMRH1*是根毛正常伸长所必需的,其突变体植株的根毛明显短于野生型(Jones等2006; Kim等2013)。Xun等(2020)研究发现富含亮氨酸重复序列-类受体蛋白激酶*MUS* (*MUSTACHES*)和*MUL* (*MUSTACHES-LIKE*)在侧根原基中表达,双突变体*mus-3 mul-1*和*mus-4 mul-2*侧根减少,许多细胞壁相关基因在*mus-3 mul-1*突变体中下调,表明*MUS*和*MUL*可能通过调节细胞壁合成和重塑来控制侧根原基的早期发育。

富含脯氨酸的延伸素类受体蛋白激酶(proline-rich extensin-like receptor kinases, PERKs)家族成员可以调控植物细胞的伸长。*AtPERK4*在ABA信号转导的早期起作用,通过扰乱 Ca^{2+} 的稳态来抑制根细胞伸长(Bai等2009)。拟南芥*perk8-1*、*perk9-1*和*perk10-1*突变体的初生根长度均显著长于野生型,表明*AtPERK8*、*AtPERK9*和*AtPERK10*对植株根系生长的负调控作用是相同的(Humphrey等2015)。*AtPERK13/RHS10*通过调节活性氧积累,负调控拟南芥根毛生长(Hwang等2016)。

组氨酸蛋白激酶(Histidine protein kinases, HPKs)是一个磷酸化组氨酸保守残基的信号转导酶家族。Inukai等(2001)研究发现,水稻*crl2*突变体根的成熟皮层细胞长度、顶端分生组织大小和细胞通量均明显高于野生型,根长度是野生型的1.14倍。

植物丝氨酸/苏氨酸类蛋白激酶家族成员数量和种类众多,在细胞信号转导方面发挥着重要作用。Zeng等(2011)研究发现丝裂原活化蛋白激酶家族成员*AtMKK6*或*AtMPK13*的表达被部分抑制后,转基因株系的侧根数量显著减少,表明*AtMKK6*和*AtMPK13*正向调控拟南芥侧根形成。*AtSOS4* (*salt overly sensitive 4*)基因编码一种参与5-磷酸吡哆醛合成的吡哆醛激酶,在根毛等毛状结构中表达,在

ET和IAA信号的上游调控根毛的启动和根毛尖端的生长发育(Shi和Zhu 2002)。Wang等(2010b)在大豆中鉴定出的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶家族成员*GmWNK1*在与侧根形成相关的根细胞中高表达,且与大豆ABA分解代谢酶*GmCYP707A1*相互作用,从而介导ABA和渗透胁迫信号对大豆根构型的调节。

2.2.4 离子吸收与运输相关基因

钾载体与钾离子通道是植物吸收正常生长发育和代谢所需钾离子的重要途径。拟南芥*AtTRH1*是根毛伸长所需的钾载体*AtKT/AtKUP/AtHAK*家族成员,而*AtAKT1*是一种内向整流钾通道基因,二者都介导根中 K^+ 的转运,缺乏*AtTRH1*和*AtAKT1*活性的植株表现出中等的根毛长度表型(Desbrosses等2003)。编码新型内向整流钾通道的*SILKT1*是从番茄根毛特异性cDNA文库中克隆出的,与马铃薯*StSKT1*和拟南芥*AtAKT1*的氨基酸序列一致性高达97%和73%,可能参与根毛细胞中 K^+ 的吸收(Hartje等2000)。水稻*OsAKT1*主要在根中表达,参与植株盐胁迫下 K^+ 的吸收(Golldack等2003)。

钙离子在植物对环境条件的适应中起着核心信号转导和调节作用。*AtRHD2*编码一种能将电子从NADPH转移到电子受体从而产生活性氧(ROS)的NADPH氧化酶,而ROS能激活 Ca^{2+} 通道来调节植物细胞的伸长;拟南芥*rhd2*突变体对 Ca^{2+} 的吸收存在缺陷,从而影响了细胞的增殖,其突变体的根毛较短,这表明*AtRHD2*、活性氧和 Ca^{2+} 在根毛细胞伸长方面存在正反馈机制(Foreman等2003)。*OsCML16*编码一种钙调素蛋白,是钙离子浓度的传感器,其启动子能与*OsERF48*结合(Jung等2017)。

2.2.5 根系重力信号相关基因

植物根系受重力信号的刺激所引起的向重力性运动是其充分吸收土壤水分和养分的重要途径之一。目前关于植物根系对重力信号的感知最常见的解释是淀粉-平衡石假说,该假说认为植物根冠柱状细胞中的淀粉粒沿重力方向沉淀,导致不对称生长信号的产生(Sato等2015)。Arai-Sanoh等(2014)研究发现*OsDRO1* (*DEEPER ROOTING 1*)基因受IAA负向调控,影响根尖部位的细胞伸长,从而导致根系的不对称生长和对重力响应的向下弯

曲; *OsDRO1* 基因的过表达能够改变根构型, 包括增加根系深度, 减小根系的垂直角度, 使其生长方向更为竖直, 从深层土壤中吸收更多的水分, 显著提高了干旱条件下水稻的产量。拟南芥 *AtDRO1* 基因突变导致侧根水平角度增大, 而 *AtDRO1* 过表达则导致侧根角度变陡、叶片向上卷曲和角果变短, 表明 *DRO1* 基因在改变根构型以避免干旱方面发挥着重要作用(Guseman等2017)。

2.2.6 细胞壁合成和修饰相关基因

植物根系中纤维素、半纤维素和果胶等细胞壁成分的生物合成受许多功能基因的调控。位于内质网上的 *AtKOJAK/AtCSLD3* 编码拟南芥根毛细胞形态建成所需的纤维素合成酶类蛋白, 其突变体的根毛在萌发后不久断裂(Favery等2001)。水稻 *OsCSLD1* (*cellulose synthase-like D1*) 可能是 *AtKOJAK/AtCSLD3* 的功能同源基因, 编码纤维素合成酶, 其功能缺失突变体 *csld1* 在种子根上发育的根毛密度和数量与野生型植株相同, 而伸长后的根毛较短且沿伸长方向扭结, 可见, *OsCSLD1* 是根毛伸长而非启动所必需的(Kim等2007)。

EXP (expansin) 作为一种非水解性细胞壁松弛蛋白参与了许多植物发育过程中的细胞壁修饰(金漫等2010)。拟南芥 *AtEXP7* 和 *AtEXP18* 的表达与根毛的形成密切相关, *AtEXP7* 的RNA干扰系根毛尖端的生长比对照植株停止得更早, 根毛长度比对照植株短25%~48%, 证明根毛的生长需要细胞壁松弛蛋白介导的尖端区域的动态细胞壁修饰(Cho和Cosgrove 2002; Lin等2011)。*AtEXP14* 和 *AtEXP17* 是 *AtLBD18* 的靶基因, 可以促进拟南芥侧根的形成(Lee和Kim 2013; Lee等2013)。大量研究表明 *HvEXPB1*、*HvEXPB7*、*OsEXPA8*、*OsEXPA17*、*OsEXPA30*、*OsEXPB5*、*GmEXP1* 和 *GmEXPB2* 等膨胀素基因都参与了植株根系形态建成(Guo等2011; He等2015; Lee等2003; Ma等2013; Won等2010; Yu等2011)。*AtLRX1* 和 *AtLRX2* 是LRR-Extensin蛋白家族成员, 在根毛形成过程中具有重叠的作用, 通过控制细胞壁组装和形成来调节根毛的发育, *lrx1 lrx2* 双突变的根毛在形成后不久就频繁断裂(Baumberger等2003)。

3 作物根构型相关基因在马铃薯抗旱种质创新中的应用前景

近年来, 对块茎块根类作物根系的研究发现根系形态结构的优化与该类作物产量形成高度相关(Villordo等2014)。马铃薯作为典型的浅根系块茎类作物, 其根系在紧实土壤中的穿透力较弱, 出苗至成熟的各个时期的水分胁迫都会降低块茎的产量和品质(Porter等1999)。若马铃薯根系有较快的生长速度、较小的根系垂直角度和更多的根毛数量, 可使其在干旱胁迫造成损失之前就有足够多的根系进入深层湿润土壤汲取水分; 再通过调节气孔密度以及气孔导度等地上部分性状来降低蒸腾率, 减少水分的消耗, 从而缓解干旱造成的损伤来达到稳产的目的(Hepworth等2015)。以往关于马铃薯耐旱性的研究主要注重于对其地上部分性状的分析, 对其根系的研究相对较少, 而目前关于马铃薯以及块茎块根类作物的根系相关性状与耐旱性的研究仅限于对根长、根数和干鲜重等传统性状的分析。由于对此类作物根系形成以及耐旱相关根系性状的分子调控机制的研究相对缺乏, 严重限制了对马铃薯耐旱机理的解读以及耐旱种质创新应用。

已有研究表明, 在马铃薯中转化根构型基因可促进其根系遗传改良, 从而提高马铃薯的抗旱性。Zhang等(2018b)研究发现 *StNAC262* 基因在马铃薯栽培种‘克新3号’中的过表达增加了其侧根数量, 并增强了马铃薯对渗透胁迫(PEG)的响应。马铃薯 *StRFP2* 过表达植株的株高、茎粗、根长、鲜重和根冠比均显著高于野生型, 且过表达植株中的游离脯氨酸含量和过氧化氢酶活性均高于野生型, 而丙二醛低于野生型, 表明 *StRFP2* 基因的过表达可促进植物根系的生长发育和抗旱性的提高(Qi等2020)。研究发现, 水稻和拟南芥中的 *DRO1* (*DEEPER ROOTING 1*) 可通过增加根系深度, 减小根系垂直角度, 从而增强植株的耐旱性(Arai-Sanoh等2014; Guseman等2017)。本课题组前期的研究结果表明马铃薯基因组中有与水稻深根抗旱基因 *DRO1* 高度同源的保守序列(NCBI: gi|565391246: 116-963, 课题组将其命名为 *StDRO1*), 并且能够转

录表达;后期通过*StDRO1*在模式植物拟南芥的表达遗传转化实验表明,*StDRO1*参与调控根系角度、侧根数和根尖数等重要的根系性状,并可以提高植物的抗旱性,这与水稻和拟南芥的*DRO1*基因的功能相似(梁文君2020)。但相较于其他作物,目前马铃薯中关于根构型调控相关基因的挖掘和利用还鲜有报道。而本文所整理的其他促进作物根系发育的基因,可通过同源基因转化马铃薯的方法,在马铃薯根系改良和抗旱遗传育种中进行深入研究和应用,使马铃薯更加合理有效地利用有限的土壤水分和养分,最终提高产量及品质。

参考文献(References)

- An L, Zhou Z, Sun L, et al (2012). A zinc finger protein gene *ZFP5* integrates phytohormone signaling to control root hair development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 72 (3): 474–490
- Arai-Sanoh Y, Takai T, Yoshinaga S, et al (2014). Deep rooting conferred by *DEEPER ROOTING 1* enhances rice yield in paddy fields. *Sci Rep*, 4: 55–63
- Arase F, Nishitani H, Egusa M, et al (2012). IAA8 involved in lateral root formation interacts with the TIR1 auxin receptor and ARF transcription factors in *Arabidopsis*. *PLOS One*, 7 (8): e43414
- Ariel FD, Manavella PA, Dezar CA, et al (2007). The true story of the HD-Zip family. *Trends Plant Sci*, 12 (9): 419–426
- Baesso B, Chiatante D, Terzaghi M, et al (2018). Transcription factors PRE3 and WOX11 are involved in the formation of new lateral roots from secondary growth taproot in *A. thaliana*. *Plant Biol*, 20 (3): 426–432
- Bai L, Zhang GZ, Zhou Y, et al (2009). Plasma membrane-associated proline-rich extension-like receptor kinase 4, a novel regulator of Ca^{2+} signalling, is required for abscisic acid responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 60 (2): 314–327
- Baumberger N, Steiner M, Ryser U, et al (2003). Synergistic interaction of the two paralogous *Arabidopsis* genes *LRX1* and *LRX2* in cell wall formation during root hair development. *Plant J*, 35 (1): 71–81
- Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D, et al (2003). The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (ABI3)* gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 34 (1): 67–75
- Chen Y, Fan X, Song W, et al (2012). Over-expression of *OsPIN2* leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnol J*, 10 (2): 139–149
- Cho C, Jeon E, Pandey SK, et al (2019). *LBD13* positively regulates lateral root formation in *Arabidopsis*. *Planta*, 249 (4): 1251–1258
- Cho HT, Cosgrove DJ (2002). Regulation of root hair initiation and expansin gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14 (12): 3237–3253
- Desbrosses G, Josefsson C, Rigas S, et al (2003). *AKT1* and *TRH1* are required during root hair elongation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 54 (383): 781–788
- Devaiah BN, Karthikeyan AS, Raghothama KG (2007). WRKY75 transcription factor is a modulator of phosphate acquisition and root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143 (4): 1789–1801
- Deveaux Y, Toffano-Nioche C, Claisse G, et al (2008). Genes of the most conserved WOX clade in plants affect root and flower development in *Arabidopsis*. *BMC Evol Biol*, 8: 291
- Ding W, Yu Z, Tong Y, et al (2009). A transcription factor with a bHLH domain regulates root hair development in rice. *Cell Res*, 19 (11): 1309–1311
- Ding ZJ, Yan JY, Li CX (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): 56–69
- Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al (2010). MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 15 (10): 573–581
- Favery B, Ryan E, Foreman J, et al (2001). *KOJAK* encodes a cellulose synthase-like protein required for root hair cell morphogenesis in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 15 (1): 79–89
- Foreman J, Demidchik V, Bothwell JHF, et al (2003). Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature*, 422 (6930): 442–446
- Friml J, Palme K (2002). Polar auxin transport-old questions and new concepts? *Plant Mol Biol*, 49: 273–284
- Fukaki H, Tameda S, Masuda H, et al (2002). Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J*, 29 (2): 153–168
- Gan Y, Filleur S, Rahman A, et al (2005). Nutritional regulation of *ANR1* and other root-expressed MADS-box genes in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 222 (4): 730–742
- Gao C, Li MS, Lan MJ (2018). Effect of spatial soil moisture stress on cotton root architecture. *Cotton Sci*, 30 (2): 180–187 (in Chinese with English abstract) [高超, 李明思, 蓝明菊(2018). 土壤水分空间胁迫对棉花根系构型的影响. *棉花学报*, 30 (2): 180–187]
- Gao S, Fang J, Xu F, et al (2014). *CYTOKININ OXIDASE/DEHYDROGENASE4* integrates cytokinin and auxin signaling to control rice crown root formation. *Plant Physiol*,

- 165 (3): 1035–1046
- Garay-Arroyo A, Ortiz-Moreno E, de la Paz Sánchez M, et al (2013). The MADS transcription factor XAL2/AGL14 modulates auxin transport during *Arabidopsis* root development by regulating PIN expression. *EMBO J*, 32 (21): 2884–2895
- Gish LA, Clark SE (2011). The RLK/Pelle family of kinases. *Plant J*, 66 (1): 117–127
- Golldack D, Quigley F, Michalowski CB, et al (2003). Salinity stress-tolerant and -sensitive rice (*Oryza sativa* L.) regulate AKT1-type potassium channel transcripts differently. *Plant Mol Biol*, 51 (1): 71–81
- Guo W, Zhao J, Li X, et al (2011). A soybean β -expansin gene *GmEXPB2* intrinsically involved in root system architecture responses to abiotic stresses. *Plant J*, 66 (3): 541–552
- Guseman JM, Webb K, Srinivasan C, et al (2017). *DRO1* influences root system architecture in *Arabidopsis* and *Prunus* species. *Plant J*, 89 (6): 1093–1105
- Hartje S, Zimmermann S, Klonus D, et al (2000). Functional characterisation of LKT1, a K^+ uptake channel from tomato root hairs, and comparison with the closely related potato inwardly rectifying K^+ channel SKT1 after expression in *Xenopus* oocytes. *Planta*, 210 (5): 723–731
- Hawker NP, Bowman JL (2004). Roles for Class III HD-Zip and KANADI genes in *Arabidopsis* root development. *Plant Physiol*, 135 (4): 2261–2270
- He X, Zeng J, Cao F, et al (2015). *HvEXPB7*, a novel β -expansin gene revealed by the root hair transcriptome of Tibetan wild barley, improves root hair growth under drought stress. *J Exp Bot*, 66 (22): 7405–7419
- He XJ, Mu RL, Cao WH, et al (2005). AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. *Plant J*, 44 (6): 903–916
- Hepworth C, Doheny-Adams T, Hunt L, et al (2015). Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake. *New Phytol*, 208 (2): 336–341
- Hirota A, Kato T, Fukaki H, et al (2007). The auxin-regulated AP2/EREBP gene PUCHI is required for morphogenesis in the early lateral root primordium of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (7): 2156–2168
- Hochholdinger F, Park WJ, Sauer M, et al (2004). From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends Plant Sci*, 9: 42–48
- Hu X, Xu L (2016). Transcription factors WOX11/12 directly activate WOX5/7 to promote root primordia initiation and organogenesis. *Plant Physiol*, 172 (4): 2363–2373
- Hu Z, Wang R, Zheng M, et al (2018). TaWRKY51 promotes lateral root formation through negative regulation of ethylene biosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant J*, 96 (2): 372–388
- Humphrey TV, Haasen KE, Aldea-Brydges MG, et al (2015). PERK-KIPK-KCBP signalling negatively regulates root growth in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 66 (1): 71–83
- Hwang Y, Lee H, Lee YS, et al (2016). Cell wall-associated ROOT HAIR SPECIFIC 10, a proline-rich receptor-like kinase, is a negative modulator of *Arabidopsis* root hair growth. *J Exp Bot*, 67 (6): 2007–2022
- Inukai Y, Miwa M, Nagato Y, et al (2001). *RRL1*, *RRL2* and *CRL2* loci regulating root elongation in rice. *Breeding Sci*, 51: 231–239
- Inukai Y, Sakamoto T, Ueguchi-Tanaka M, et al (2005). *Crown rootless1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell*, 17 (5): 1387–1396
- Ivanchenko MG, Zhu J, Wang B, et al (2015). The cyclophilin A DIAGEOTROPICA gene affects auxin transport in both root and shoot to control lateral root formation. *Development*, 142 (4): 712–721
- Jeon E, Kang Kang N, Cho C, et al (2017). *LBD14/ASL17* positively regulates lateral root formation and is involved in ABA response for root architecture in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 58 (12): 2190–2201
- Jeon J, Cho C, Lee MR, et al (2016). *CYTOKININ RESPONSE FACTOR2 (CRF2)* and *CRF3* regulate lateral root development in response to cold stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 28 (8): 1828–1843
- Jin M, Wang H, Yan YM (2010). Plant cell wall loosening protein-expansin. *Biotechnol Bull*, (8): 7–11 (in Chinese with English abstract) [金漫, 王轲, 晏月明(2010). 植物细胞壁松弛蛋白: 膨胀素. 生物技术通报, (8): 7–11]
- Jones MA, Raymond MJ, Smirnov N (2006). Analysis of the root-hair morphogenesis transcriptome reveals the molecular identity of six genes with roles in root-hair development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 45: 83–100
- Jung H, Chung PJ, Park SH, et al (2017). Overexpression of *OsERF48* causes regulation of *OsCML16*, a calmodulin-like protein gene that enhances root growth and drought tolerance. *Plant Biotechnol J*, 15: 1295–1308
- Kang B, Zhang Z, Wang L, et al (2013). *OsCYP2*, a chaperone involved in degradation of auxin-responsive proteins, plays crucial roles in rice lateral root initiation. *Plant J*, 74: 86–97
- Kim CM, Park SH, Je BI, et al (2007). *OsCSLD1*, a cellulose synthase-like D1 gene, is required for root hair morphogenesis in rice. *Plant Physiol*, 143 (3): 1220–1230
- Kim MH, Kim Y, Kim JW, et al (2013). Identification of *Arabidopsis* BAK1-associating receptor-like kinase 1 (BARK1) and characterization of its gene expression and

- brassinosteroid-regulated root phenotypes. *Plant Cell Physiol*, 54 (10): 1620–1634
- Kitomi Y, Inahashi H, Takehisa H, et al (2012). OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci*, 190: 116–122
- Kitomi Y, Ito H, Hobo T, et al (2011). The auxin responsive AP2/ERF transcription factor *CROWN ROOTLESS5* is involved in crown root initiation in rice through the induction of OsRR1, a type-A response regulator of cytokinin signaling. *Plant J*, 67 (3): 472–484
- Knox K, Grierson CS, Leyser O (2003). *AXR3* and *SHY2* interact to regulate root hair development. *Development*, 130 (23): 5769–5777
- Köllmer I, Novak O, Strnad M, et al (2014). Overexpression of the cytosolic cytokinin oxidase/dehydrogenase (CKX7) from *Arabidopsis* causes specific changes in root growth and xylem differentiation. *Plant J*, 78 (3): 359–371
- Kong D, Hao Y, Cui H (2016). The WUSCHEL related homeobox protein WOX7 regulates the sugar response of lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 9 (2): 261–270
- Lee DK, Ahn JH, Song SK, et al (2003). Expression of an expansin gene is correlated with root elongation in soybean. *Plant Physiol*, 131 (3): 985–997
- Lee HW, Kim J (2013). *EXPANSIN17* up-regulated by LBD18/ASL20 promotes lateral root formation during the auxin response. *Plant Cell Physiol*, 54 (10): 1600–1611
- Lee HW, Kim MJ, Kim NY, et al (2013). LBD18 acts as a transcriptional activator that directly binds to the *EXPANSIN14* promoter in promoting lateral root emergence of *Arabidopsis*. *Plant J*, 73 (2): 212–224
- Lewis DR, Negi S, Sukumar P, et al (2011). Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138 (16): 3485–3495
- Li J, Guo G, Guo W, et al (2012). miRNA164-directed cleavage of *ZmNAC1* confers lateral root development in maize (*Zea mays* L.). *BMC Plant Biol*, 12: 220
- Li L, Hey S, Liu S, et al (2016). Characterization of maize roothairless6 which encodes a D-type cellulose synthase and controls the switch from bulge formation to tip growth. *Sci Rep*, 6: 34395
- Li X, Chen R, Chu Y, et al (2018). Overexpression of *RCc3* improves root system architecture and enhances salt tolerance in rice. *Plant Physiol Biochem*, 130: 566–576
- Liang WJ (2020). Functional verification of potato *StDRO1* gene (dissertation). Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese with English abstract) [梁文君(2020). 马铃薯*StDRO1*基因的功能验证(学位论文). 兰州: 甘肃农业大学]
- Lin CF, Choi HS, Cho HT (2011). Root hair-specific EXPANSIN7 is required for root hair elongation in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 31 (4): 393–397
- Lin PC, Hwang SG, Endo A, et al (2007). Ectopic expression of *ABSCISIC ACID 2/GLUCOSE INSENSITIVE 1* in *Arabidopsis* promotes seed dormancy and stress tolerance. *Plant Physiol*, 143 (2): 745–758
- Liu HJ, Wang SF, Yu XB, et al (2005). ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J*, 43: 47–56
- Liu JC, Sheng LH, Xu YQ, et al (2014). *WOX11* and *12* are involved in the first-step cell fate transition during de novo root organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (3): 1081–1093
- Lynch JP (2015). Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant Cell Environ*, 38 (9): 1775–1784
- Ma NN, Wang Y, Qiu SC, et al (2013). Overexpression of *OsEXP48*, a root-specific gene, improves rice growth and root system architecture by facilitating cell extension. *PLOS One*, 8 (10): e75997
- Mansoorkhani FM, Seymour GB, Swarup R, et al (2015). Environmental, developmental, and genetic factors controlling root system architecture. *Biotechnol Genet Eng Rev*, 30: 95–112
- Mao JL, Miao ZQ, Wang Z, et al (2016). *Arabidopsis* ERF1 mediates cross-talk between ethylene and auxin biosynthesis during primary root elongation by regulating *ASAI* expression. *PLOS Genet*, 12: e1005760
- Mao QZ, Yang XT, Miao L (2008). The ecological roles and influencing factors of plant root architecture. *Henan Sci*, 26: 172–176 (in Chinese with English abstract) [毛齐正, 杨喜田, 苗蕾(2008). 植物根系构型的生态功能及其影响因素. 河南科学, 26: 172–176]
- Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, et al (2002). AUX1 promotes lateral root formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling. *Plant Cell*, 14 (3): 589–597
- Nakamura M, Katsumata H, Abe M, et al (2006). Characterization of the class IV homeodomain-leucine Zipper gene family in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 141 (4): 1363–1375
- Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al (2006). Genome-wide analysis of the ERF gene family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiol*, 140 (2): 411–432
- Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, et al (2007). ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of *LBD/ASL* genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 118–130
- Okushima Y, Mitina I, Quach HL, et al (2005). AUXIN RESPONSE FACTOR 2 (ARF2): a pleiotropic developmental regulator. *Plant J*, 43: 29–46

- Osmont KS, Sibout R, Hardtke CS (2007). Hidden branches: developments in root system architecture. *Ann Rev Plant Biol*, 58: 93–113
- Peng H, Yu XW, Cheng HY, et al (2010). A survey of functional studies of the plant-specific NAC transcription factor family. *Chin Bull Bot*, 45: 236–248 (in Chinese with English abstract) [彭辉, 于兴旺, 成慧颖等(2010). 植物NAC转录因子家族研究概况. *植物学报*, 45: 236–248]
- Porter GA, Bradbury WB, Sisson JA, et al (1999). Soil management and supplemental irrigation effects on potato: I. Soil properties, tuber yield, and quality. *Agron J*, 91: 416–425
- Qi X, Tang X, Liu W, et al (2020). A potato RING-finger protein gene *StRFP2* is involved in drought tolerance. *Plant Physiol Biochem*, 146: 438–446
- Qi Y, Wang S, Shen C, et al (2012). OsARF12, a transcription activator on auxin response gene, regulates root elongation and affects iron accumulation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 193: 109–120
- Ren Z, Liu R, Gu W, et al (2017). The *Solanum lycopersicum* auxin response factor *SLARF2* participates in regulating lateral root formation and flower organ senescence. *Plant Sci*, 256: 103–111
- Rogg LE, Lasswell J, Bartel B (2001). A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. *Plant Cell*, 13 (3): 465–480
- Sato EM, Hijazi H, Bennett MJ, et al (2015). New insights into root gravitropic signalling. *J Exp Bot*, 66 (8): 2155–2165
- Schiefelbein J, Galway M, Masucci J, et al (1993). Pollen tube and root-hair tip growth is disrupted in a mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 103 (3): 979–985
- Shi HZ, Zhu JK (2002). *SOS4*, a pyridoxal kinase gene, is required for root hair development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 129 (2): 585–593
- 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
- Singh S, Singh A, Roy S, et al (2012). *SWP1* negatively regulates lateral root initiation and elongation in *Arabidopsis*. *Plant Signal Behav*, 7 (12): 1522–1525
- Sorin C, Bussell JD, Camus I, et al (2005). Auxin and light control of adventitious rooting in *Arabidopsis* require ARGONAUTE1. *Plant Cell*, 17 (5): 1343–1359
- Swarup K, Benková E, Swarup R, et al (2008). The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nat Cell Biol*, 10 (8): 946–954
- Tang LP, Zhou C, Wang SS, et al (2017). FUSCA3 interacting with LEAFY COTYLEDON2 controls lateral root formation through regulating *YUCCA4* gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 213 (4): 1740–1754
- Tapia-López R, García-Ponce B, Dubrovsky JG, et al (2008). An *AGAMOUS*-related MADS-box gene, *XALI* (*AGL12*), regulates root meristem cell proliferation and flowering transition in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 146 (3): 1182–1192
- Tatematsu K, Kumagai S, Muto H, et al (2004). *MASSUGU2* encodes Aux/IAA19, an auxin-regulated protein that functions together with the transcriptional activator NPH4/ARF7 to regulate differential growth responses of hypocotyl and formation of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 16 (2): 379–393
- Tian CE, Muto H, Higuchi K, et al (2004). Disruption and overexpression of *auxin response factor 8* gene of *Arabidopsis* affect hypocotyl elongation and root growth habit, indicating its possible involvement in auxin homeostasis in light condition. *Plant J*, 40 (3): 333–343
- Tian LM, Huang CL, Zhang XH, et al (2005). Advances of plant zinc finger proteins involved in abiotic stress. *Biotechnol Bull*, (6): 12–16 (in Chinese with English abstract) [田路明, 黄丛林, 张秀海等(2005). 逆境相关植物锌指蛋白的研究进展. *生物技术通报*, (6): 12–16]
- Tian Q, Reed JW (1999). Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* *SHY2/IAA3* gene. *Development*, 126 (4): 711–721
- Tominaga R, Iwata M, Sano R, et al (2008). *Arabidopsis* *CAPRICE-LIKE MYB 3* (*CPL3*) controls endoreduplication and flowering development in addition to trichome and root hair formation. *Development*, 135 (7): 1335–1345
- Tsukagoshi H, Busch W, Benfey PN (2010). Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root. *Cell*, 143 (4): 606–616
- Uehara T, Okushima Y, Mimura T, et al (2008). Domain II mutations in CRANE/IAA18 suppress lateral root formation and affect shoot development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (7): 1025–1038
- Villordon AQ, Ginzberg I, Firon N (2014). Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trends Plant Sci*, 19 (7): 419–425
- Wada T, Kurata T, Tominaga R, et al (2002). Role of a positive regulator of root hair development, *CAPRICE*, in *Arabidopsis* root epidermal cell differentiation. *Development*, 129 (23): 5409–5419
- Wang DK, Pei KM, Fu YP, et al (2007). Genome-wide analysis of the *auxin response factors* (ARF) gene family in rice (*Oryza sativa*). *Gene*, 394: 13–24
- Wang P, Xu X, Tang Z, et al (2018a). *OsWRKY28* regulates phosphate and arsenate accumulation, root system architecture and fertility in rice. *Front Plant Sci*, 9: 1330

- Wang SC, Barron C, Schiefelbein J, et al (2010a). Distinct relationships between GLABRA2 and single-repeat R3 MYB transcription factors in the regulation of trichome and root hair patterning in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 185 (2): 387–400
- Wang SQ, Han XZ, Yan J, et al (2010). Impact of phosphorus deficiency stress on root morphology, nitrogen concentration and phosphorus accumulation of soybean (*Glycine max* L.). *Chin J Soil Sci*, 41: 644–650 (in Chinese with English abstract) [王树起, 韩晓增, 严君等(2010). 缺磷胁迫对大豆根系形态和氮磷吸收积累的影响. *土壤通报*, 41: 644–650]
- Wang XB, Hu KM, Fan AQ, et al (2017). Advances in research on drought resistance genes in crops and their application in potato drought resistance germplasm innovation. *Agric Res Arid Land*, 35: 248–257 (in Chinese with English abstract) [王晓斌, 胡开明, 范阿琪等(2017). 作物抗旱基因研究进展及在马铃薯抗旱种质创新中的应用. *干旱地区农业研究*, 35: 248–257]
- Wang YC, He RP, Peng XJ, et al (2015). The research progress of WOX transcription factor family. *Pratacult Sci*, 32: 760–769 (in Chinese with English abstract) [王俞程, 何瑞萍, 彭献军等(2015). WOX转录因子家族研究进展. *草业科学*, 32: 760–769]
- Wang YX, Suo HC, Zhen Y, et al (2010b). The soybean root-specific protein kinase GmWNK1 regulates stress-responsive ABA signaling on the root system architecture. *Plant J*, 64 (2): 230–242
- Wilmoth JC, Wang S, Tiwari SB, et al (2005). NPH4/ARF7 and ARF19 promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation. *Plant J*, 43: 118–130
- Won SK, Choi SB, Kumari S, et al (2010). Root hair-specific *EXPANSIN B* genes have been selected for Gramineae root hairs. *Mol Cells*, 30: 369–376
- Wu WM, Cheng SH (2014). Root genetic research, an opportunity and challenge to rice improvement. *Field Crops Res*, 165: 111–124
- Wu X, Dabi T, Weigel D (2005). Requirement of homeobox gene STIMPY/WOX9 for *Arabidopsis* meristem growth and maintenance. *Curr Biol*, 15 (5): 436–440
- Xie Q, Frugis G, Colgan D, et al (2000). *Arabidopsis* NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development. *Genes Dev*, 14 (23): 3024–3036
- Xing L, Zhao Y, Gao JH, et al (2016). The ABA receptor PYL9 together with PYL8 plays an important role in regulating lateral root growth. *Sci Rep*, 6: 27177
- Xu M, Zhu L, Shou HX, et al (2005). A PIN1 family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiol*, 46 (10): 1674–1681
- Xun QQ, Wu YZ, Li H, et al (2020). Two receptor-like protein kinases, MUSTACHES and MUSTACHES-LIKE, regulate lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 227 (4): 1157–1173
- Yang H, Shi GX, Du HY, et al (2017). Genome-wide analysis of soybean *LATERAL ORGAN BOUNDARIES* domain-containing genes: a functional investigation of *GmLBD12*. *Plant Genome*, 10: 1–19
- Yang X, Lee S, So JH, et al (2004). The IAA1 protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCFTIR1. *Plant J*, 40 (5): 772–782
- Yoshimitsu Y, Tanaka K, Fukuda W, et al (2011). Transcription of *DWARF4* plays a crucial role in auxin-regulated root elongation in addition to brassinosteroid homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS One*, 6 (8): e23851
- Yu LH, Miao ZQ, Qi GF, et al (2014). MADS-box transcription factor AGL21 regulates lateral root development and responds to multiple external and physiological signals. *Mol Plant*, 7 (11): 1653–1669
- Yu ZM, Kang B, He XW, et al (2011). Root hair-specific expansins modulate root hair elongation in rice. *Plant J*, 66 (5): 725–734
- Zeng Q, Sritubtim S, Ellis BE (2011). *AtMKK6* and *AtMPK13* are required for lateral root formation in *Arabidopsis*. *Plant Signal Behav*, 6 (10): 1436–1439
- Zhang GP, Xu N, Chen HL, et al (2018a). *OsMADS25* regulates root system development via auxin signalling in rice. *Plant J*, 95 (6): 1004–1022
- Zhang J, Peng YL, Guo ZJ (2008). Constitutive expression of pathogen-inducible *OsWRKY31* enhances disease resistance and affects root growth and auxin response in transgenic rice plants. *Cell Res*, 18 (4): 508–521
- Zhang L, Yao L, Zhang N, et al (2018b). Lateral root development in potato is mediated by Stu-mi164 regulation of NAC transcription factor. *Front Plant Sci*, 9: 383
- Zhang QQ, Zhu JH, Ni YM, et al (2011). The structure and function of plant bHLH transcription factors. *J Trop Subtrop Bot*, (1): 84–90 (in Chinese with English abstract) [张全琪, 朱家红, 倪燕妹等(2011). 植物bHLH转录因子的结构特点及其生物学功能. *热带亚热带植物学报*, (1): 84–90]
- Zhao Y, Xing L, Wang XG, et al (2014). The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci Signal*, 7 (328): ra53
- Zhou QY, Tian AG, Zou HF (2008). Soybean WRKY-type transcription factor genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, confer differential tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnol J*, 6 (5): 486–503