

乙烯调控植物根毛发育的研究进展

谢洋, 李艾凝, 丁忠杰, 郑绍建*

浙江大学生命科学学院植物生理与生物化学国家重点实验室, 杭州310058

摘要: 乙烯(ethylene)是植物最重要的激素之一, 它的生物学作用贯穿植物的整个生长周期, 如种子萌发, 幼苗光形态发生, 植株营养生长, 性别发育, 果实成熟与脱落, 花与叶片衰老等。其中, 乙烯在根系发育, 包括侧根、不定根的形成, 根干细胞微环境的建立以及根毛的发育调控中发挥着重要作用。根毛是植物根表皮中高度分化的细胞, 在植物吸收土壤水分和矿物质营养中起着关键作用。本文对近年来乙烯调控植物根毛发育的研究结果, 特别是乙烯与其他植物激素、多种环境胁迫相互作用调控根毛生长发育的研究进行了综述, 并对这方面今后的研究进行了展望。

关键词: 乙烯; 根毛; 植物激素; 胁迫; 营养

根系是陆生植物吸收水分和养分的重要器官, 而根毛区是最重要的吸收部位。根毛增加了根的面积, 如黑麦(*Secale cereale*)根部的140亿根毛使其单株根表吸收面积增加了400 m² (Dittmer 1937)。这有利于植物探索更大的土壤体积, 获取更多的水分和养分(Tanimoto等1995)。

1 根毛的发育

植物根毛发育模式可分为三类。第一类发育模式的植物, 如水稻(*Oryza sativa*), 其所有根表皮细胞都可以随机分化成根毛细胞。分化形成的根毛细胞会与非根毛细胞彼此分开, 形成一种独特的间隔模式。第二类发育模式的植物, 如禾本科的短柄草属(*Brachypodium*)植物, 其表皮细胞由于在离开分生组织前的最后一次细胞分裂具有不对称性, 导致分化成形态更小、细胞质更密集的成毛细胞(trichoblasts/hair-forming cells)和非根毛细胞(atrichoblasts/non-hair cells), 两者沿着纵向交替生长。第三类发育模式的植物, 如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 其根毛细胞的身份是由细胞的位置决定的。在这些植物中, 仅与一个皮层细胞接触(“N”位)的表皮细胞会分化为非根毛细胞, 而与两个皮层细胞接触(“H”位)的表皮细胞会分化为成毛细胞(Datta等2011)。

植物根毛细胞发育的分子机制已得到了广泛的研究, 尤其是在模式植物拟南芥中, 形成了较为完整的根毛发育调控网络(图1)。在拟南芥非根毛细

胞中, 转录因子WER (WERWOLF)、GL3 (GLABLA 3)或其同源EGL3 (ENHANCER OF GLABLA 3)会与蛋白TTG1 (TRANSPARENT TESTA GLABLA 1)形成一组蛋白复合物, 增强根毛形成的负调控子GL2 (GLABLA 2)的表达(Balcerowicz等2015)。非根毛细胞中另一个与根毛发育起始息息相关的MYB转录因子CPC (CAPRICE), 会被WER-GL3-TTG1蛋白复合物诱导转录, 然后转移到临近的成毛细胞中诱导根毛发育(Bruex等2012)。在这些成毛细胞中, CPC会与GL3或EGL3及TTG1形成新的蛋白复合物, 抑制GL2的转录, 从而影响其下游一组bHLH转录因子的功能。其中, bHLH VIII亚家族成员RHD6 (ROOT HAIR DEFECTIVE 6)在促进H位细胞发育中起主要作用(Bruex等2012), 它和同源蛋白RSL1 (RHD6-LIKE 1)共同促进RSL2/3/4和LRL3 (*Lotus japonicus* ROOTHAIRLESS-LIKE 3)等其他bHLH转录因子基因的表达, 进而促进根毛发育(Karas等2009)。而另一方面, LRL1/2与LRL3不同, 它们的表达不受CPC、RHD6和RSL1的调控, 因此可能介导了一条调控根毛发育的独立通路(Karas等2009)。此外, 番茄(*Solanum lycopersicum*)也被证明与拟南芥拥有相似的转录因子调控根毛表皮细胞的分化(Tominaga等2013)。而在禾本科

收稿 2020-08-09 修定 2020-10-09
资助 科技部重大研究计划项目(2015CB942900)和中央高校科研业务费。

* 通讯作者(sjzheng@zju.edu.cn)。

ENAP1 (EIN2 NUCLEAR ASSOCIATED PROTEIN 1), 调控组蛋白H3K14和H3K23的乙酰化, 促进EIN3与细胞核中下游靶点的结合(Zhang等2016a), 另一方面, EIN2-C转移到P小体中, 介导EBF1和EBF2的翻译抑制(Li等2015), 从而使EIN3和EIL1激活下游乙烯响应基因的表达, 进而参与调控各种生长发育过程(Li等2015)。

植物根毛的生长发育受到多种激素和环境因素的复杂调控, 研究表明: 植物生长素、乙烯、细胞分裂素、独脚金内酯、茉莉酸等植物激素均能促进根毛生长, 而脱落酸和油菜素内酯则抑制根毛生长(Vissenberg等2020)。乙烯不仅能决定根毛形成初期表皮细胞的差异分化命运, 还能在其生长后期与其他激素协同或拮抗参与调控(Pitts等1998)。另一方面, 根毛的生长发育受到土壤中养分有效性的强烈影响, 无机磷酸盐(Pi)、氮素以及金属元素对根毛发育均有不同程度的影响。同时, 真菌、昆虫等生物胁迫也影响着根毛的生长。在这些生物和非生物胁迫下的根毛发育调控中, 乙烯都担当着不可或缺的角色。

在营养充足的条件下, 乙烯是控制根毛发育不可缺少的信号, 它不仅能促进根毛的生长, 还能促进异位根毛的形成, 在根毛的发育起始和生长伸长中起着至关重要的作用(Tanimoto等1995; Pitts等1998)。在莴苣(*Lactuca sativa*)幼苗中, 乙烯介导了根表皮细胞中的皮层微管随机化的诱导和随后的根毛形成(Takahashi等2003)。在拟南芥中, 乙烯能够诱导N位的表皮细胞分化为成毛细胞, 而添加乙烯合成抑制剂AVG后, 部分H位的根毛细胞会消失(Pitts等1998)。这个过程需要根毛发育的正调控因子CPC和其同源基因TRY (TRIPTYCON)的表达, 且只有两者形成复合物参与调控, 乙烯才能发挥作用(Pitts等1998)。与异位根毛形成表型一致的是, ACC处理会诱导多个根毛发育起始相关的正调节因子基因的表达, 如RHD6、RSL2和RSL4(Zhang等2016b)。研究表明, EIN3作为乙烯信号通路中的核心转录因子, 能够结合到RSL4的启动子区域, 或者与RHD6直接互作促进RSL4在根毛细胞中的表达(Feng等2017)。同时, 乙烯信号对根毛发育起始的调控依赖RHD6和RSL1, 在*rhhd6rsll*双突

中, 乙烯不能回复其根毛缺陷表型(Vissenberg等2020)。此外, 乙烯也能诱导细胞壁伸展蛋白和修饰酶的表达, 从而促进根毛的发育(Vissenberg等2001)。

3 乙烯与不同植物激素的互作调控根毛发育

3.1 乙烯与生长素对根毛的调控

乙烯与生长素(auxin, IAA)都能正向调控植物根毛的生长(Pitts等1998), 但后者不能调控表皮细胞的差异分化(Mangano等2017)。大量研究表明, 乙烯和生长素的调控网络相互关联。在植物根毛发育的调控网络中, 两者通过RSL4, 汇合到同一根毛核心调控通路中。生长素信号的几个核心转录调控子ARFs (AUXIN SIGNALING F-BOXs), 结合RSL4的启动子直接激活其表达, 促进植物根毛伸长(Mangano等2017), 乙烯则通过EIN3与RHD6的互作调控下游的RSL4基因(Feng等2017)。两者在根表皮的转录响应非常相似, 它们的共同靶基因大部分都受到RSL4的正调控(Bruex等2012; Zhang等2016b)。乙烯还能通过激活生长素合成相关基因ASAI (ANTHRANILATE SYNTHASE ALPHA SUBUNIT 1)、ASBI (ANTHRANILATE SYNTHASE BETA SUBUNIT 1)和转运相关基因AUX1 (AUXIN-RESISTANT 1)、PIN1 (PIN-FORMED 1)、PIN2的表达, 调控根毛尖端生长和根毛细胞的平面极性(Liu等2018a)。在乙烯过量产生的突变体*eto1*背景下, AUX1的缺失会抑制*eto1*的长根毛表型(Strader等2010), 并且生长素转运突变体*aux1*和受体突变体*tir1*都表现出对乙烯的不敏感性(Zemlyanskaya等2018), 而添加生长素能够改善*ein2-1*的根毛缺陷(Strader等2010), 以上研究均说明乙烯在调控根毛生长的某些过程中需要生长素的参与。相对地, *ein3eil1rhhd6rsll*在添加生长素处理后, 仍未出现根毛生长(Feng等2017), 而生长素能够部分回复*rhhd6*的无根毛表型(Masucci和Schiefelbein 1994), 说明EIN3-RHD6在生长素调控根毛生长中具有重要作用。此外, AUX1基因启动子上有EIN3的结合位点(Zažímalová等2007), 乙烯能够回复生长素信号关键转录因子*arf7arf19*双突变体的根毛表型(Kapulnik等2011), 都证明了乙烯在生长素介

导的根毛生长调控中有着重要作用。然而, *aux1-etr1* 双突变体的根毛表型不受ACC影响, 却能被生长素抑制, 表明乙烯与生长素在根毛调控中存在着复杂的信号交流(Zemlyanskaya等2018)。在番茄中, 一氧化碳需要与生长素、乙烯和一氧化氮协同作用, 促进根毛的伸长(Kai等2009)。

3.2 乙烯与细胞分裂素对根毛的调控

乙烯和细胞分裂素(cytokinin, CTK)都能正向调控根毛伸长, 两者均能使*rh6*突变体根毛伸长(Masucci和Schiefelbein 1994; Zhang等2016b)。转录组分析发现, 它们调控一组类似的根毛特异基因的表达(Zhang等2016b)。同时, 在乙烯信号被阻断的*etr1*突变体中, 外源添加细胞分裂素能够使其根毛伸长(Zhang等2016b)。在细胞分裂素氧化酶CKX2过表达的株系中, 乙烯同样能刺激其根毛伸长(Zhang等2016b)。而两者对于根毛的调控并非完全独立。研究表明, 细胞分裂素能够增强ACC合酶的稳定性, 从而提高乙烯的产量(Hansen等2009)。锌指蛋白ZFP5 (ZINC FINGER PROTEIN 5)是植物根毛生长过程的正调控因子, 它作用于CPC上游, 能够直接靶向调控CPC, 控制根毛发育的起始(An等2012)。添加细胞分裂素和乙烯都能增加*zfp5-4*突变体的根毛密度, 但不能促进根毛的伸长, 说明两者都是通过介导ZFP5调控根毛的伸长(An等2012)。而用AVG或AgNO₃处理阻断乙烯信号时, 细胞分裂素无法增加*zfp5-4*的根毛密度(An等2012), 证明细胞分裂素在调控根毛发育中对乙烯有一定的依赖性。

3.3 乙烯与独脚金内酯对根毛的调控

独脚金内酯(strigolactone, SL)通过F-BOX蛋白MAX2 (MORE AXILLARY GROWTH 2)介导的SL信号通路促进根毛的生长(Kapulnik等2011)。独脚金内酯信号能够诱导ACC合酶ACS2 (ACC SYNTHASE 2)的基因表达, 增加乙烯产量从而影响根毛的伸长, 而乙烯又进一步与生长素相互作用调控根毛生长。对于后者, 独脚金内酯也通过未知方式调控PIN蛋白丰度, 通过影响生长素转运来调控根毛发育(Machin等2020)。*max2*对ACC敏感, 而*ein2*和*etr1*的根毛发育对人工合成的SL-GR24并无响应, 说明乙烯对植物根毛的生长调控不需要

SL信号的参与(Vissenberg等2001), 但不能排除GR24的作用与SL有所不同所致。

3.4 乙烯与茉莉酸对根毛的调控

茉莉酸(jasmonic acid, JA)能够促进根毛的生长, 且这种促进作用呈剂量依赖性。不仅如此, 茉莉酸会影响根毛的形态发生, 增加根毛的分支(Zhu等2006)。乙烯与茉莉酸协同调控根毛发育(Zhu等2006, 2011)。研究发现, 茉莉酸诱导的根毛生长会被乙烯合成抑制剂AVG和信号抑制剂Ag⁺抑制, 在乙烯不敏感突变体*etr3*中亦如此。同样地, 茉莉酸合成抑制剂布洛芬和SHAM能够抑制乙烯介导的根毛伸长(Zhu等2006)。两者的协同作用由乙烯信号通路关键转录因子EIN3/EIL1介导: 茉莉酸信号关键负调控因子JAZ直接与EIN3/EIL1互作并抑制其活性, 而茉莉酸诱导JAZ降解从而使EIN3/EIL1释放, 激活乙烯信号通路, 调控根毛生长(Zhu等2011)。

4 乙烯与不同环境胁迫的互作调控根毛发育

植物在不同的非生物胁迫, 包括干旱、盐、营养胁迫等和生物胁迫下, 根毛的发育会受到不同程度的影响, 但已有文献报道中, 将这种影响与乙烯相关联的研究主要集中在与不同营养胁迫的互作对根毛的调控上(图2)。

4.1 乙烯与磷(P)互作对根毛的调控

植物根系主要依靠根毛在土壤中吸收养分(Tanimoto等1995), 多种营养元素的缺乏都会刺激根毛的产生, 但至少在拟南芥中, 磷是众多营养元素中对根毛密度和长度影响最大的元素(Ma等2001)。提高根毛数量、增加根表面积来吸收养分, 是植物对缺磷典型的适应方式。缺磷条件下拟南芥的根毛密度增加归因于成毛细胞数量增加, 细胞长度减短和发育成根毛的成毛细胞比例增加(Ma等2001)。缺磷会提高乙烯的生物合成和敏感性, 被缺磷诱导的乙烯会促进异位根毛的形成(Song等2016)。缺磷会诱导EIN3蛋白积累, EIN3一方面直接调控RSL4的表达(Feng等2017), 另一方面也会结合到一组调节细胞壁修饰的基因的启动子上, 激活它们的转录进而促进根毛生成(Song等2016)。由于缺磷也能促进生长素信号转导(Pérez-Torres等2008), 所以到底是乙烯合成增加导致的EIN3水

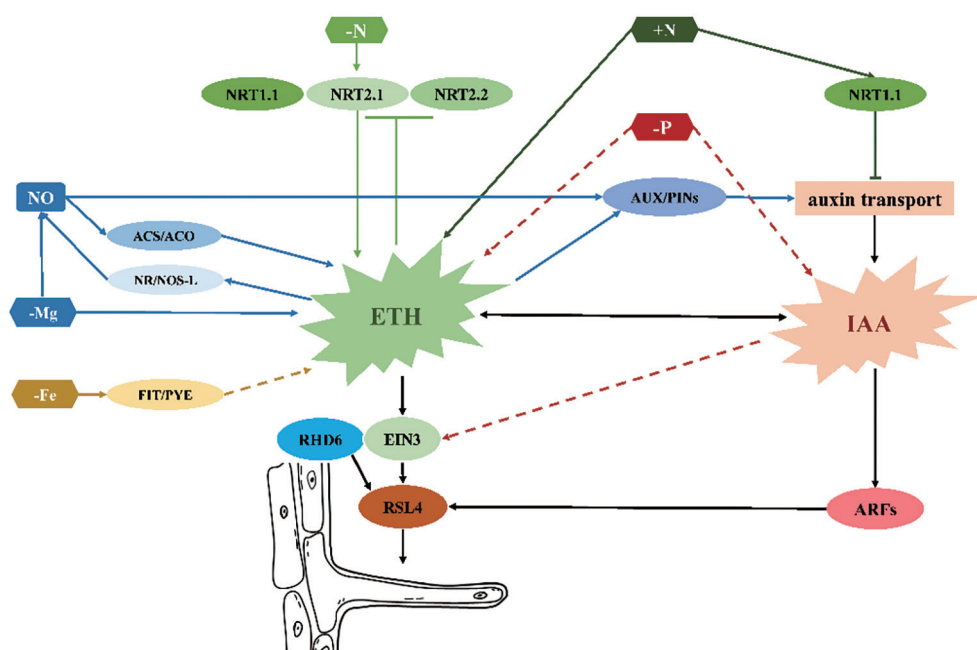


图2 乙烯与不同环境胁迫互动调控根毛生长的分子模型

Fig.2 Molecular model of ethylene regulation on root hair growth in response to different environmental stresses
实线箭头代表正调控, 止箭头代表负调控, 虚线箭头代表未确认研究成果, 不同颜色箭头分别代表参与对应颜色的环境胁迫调控路径。

平上升, 还是由于乙烯依赖的生长素信号调控了 EIN3 的丰度, 相关机制还依然未知。

4.2 乙烯与氮(N)互作对根毛的调控

氮元素对植物生长至关重要, 它在土壤中主要以铵(NH_4^+)和硝酸盐(NO_3^-)两种形式存在。氮除了作为营养元素被植物根系吸收外, 它还能作为信号分子, 调控植物生长发育。根毛对硝酸盐的吸收起着重要作用, 硝酸盐通过抑制成毛细胞的长度来增加根毛密度(Canales等2017)。在低氮环境下, NRT1.1 (NITRATE TRANSPORTER 1)、NRT2.1和NRT2.2需要同时表达维持根系生长(Ye等2019), 其中NRT2.1被剧烈上调以增加硝酸盐的吸收。NRT2.1会间接参与调控乙烯的生物合成, 增加乙烯产量, 乙烯则反过来抑制NRT2.1和NRT2.2的表达, 形成一个负反馈回路(Zheng等2013)。高硝酸盐环境下, 乙烯产量迅速增加, 乙烯会抑制根表皮细胞伸长, 使根毛密度增加。另一方面, NRT1.1会促进硝酸盐和生长素的转运, 从而使生长素局部累积, 积累的生长素会与乙烯一同影响成毛细胞的长度(Krouk等2010)。

4.3 乙烯与铁(Fe)互作对根毛的调控

铁是重要的微量元素, 是各种酶促反应的关键辅因子。然而在有氧环境和碱性pH环境下, 铁的溶解度低, 易形成缺铁环境, 使得植物铁素生物利用率低下(Ivanov等2012)。植物根系会通过诱导侧根和根毛分枝来增加铁的吸收面积, 在这个过程中, 乙烯参与诱导了部分异位根毛的形成(Thimm等2001)。在番茄植株中, 乙烯能够增强根尖区的铁还原酶活性, 诱导根毛的形成(Lucena等2015)。另外, 缺铁能够诱导乙烯的生物合成和信号转导(Lucena等2015), 转录组数据分析显示, 缺铁会导致乙烯生物合成和信号转导相关基因的差异表达, 这些基因可能是转录因子FIT (FER-LIKE IRON DEFICIENCY INDUCED TRANSCRIPTION FACTOR)和PYE (POPEYE)的靶点(Thimm等2001), 表明乙烯参与了低铁调控的根毛发育。

4.4 乙烯与镁(Mg)互作对根毛的调控

镁是许多植物生化反应的基础, 如叶绿素合成、光合碳固定、蛋白质和核酸合成等(Liu等2018b)。在酸性土壤和沙质土壤中, 镁易被过滤或

因竞争不过其他阳离子,导致植物缺镁(Liu等2018b)。镁缺乏会诱导根毛的起始和伸长,使植物根系在缺镁条件下获得更多的吸收。镁缺乏引起NO和乙烯的大量释放,进而调控根毛生长。一方面,乙烯通过激活硝酸还原酶和NOS-L (nitric oxide synthase-like)促进根系NO的生成。另一方面,NO又通过激活ACC氧化酶(ACO)和ACC合酶(ACS)促进乙烯的生物合成。这两个过程构成了一个反馈回路,阻断任一过程都会抑制镁缺乏对根毛发育的影响(Liu等2017)。同时,乙烯和NO通过激活*AUX1*、*PIN1*和*PIN2*基因在根部的表达,促进生长素的积累,从而调控Mg缺乏下的根毛形态(Liu等2018a)。

4.5 乙烯在生物胁迫中对根毛的调控

真菌、细菌、昆虫和病原体等生物因子都会影响根毛的发育。乙烯会与水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸相互作用,激活与发病机制相关的蛋白表达,提高植物的抗性(Yang等2015)。研究发现,在拟南芥的根组织中也有特定的病原/微生物相关分子模式(P/MAMPs)的响应,当用不同的P/MAMPs处理后,发现拟南芥根部的防御相关基因的表达被强烈上调,而这种调控是依赖于乙烯信号而非水杨酸、茉莉酸信号(Pecenková等2017)。另外,用丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)病原体侵染拟南芥根部,能够诱导其根毛生长,这个过程中水杨酸、茉莉酸和植物免疫相关蛋白PAD4 (PHYTOALEXIN DEFICIENT 4)不直接参与根毛调控。在*ein2*突变体中,乙烯信号的缺失导致激素条件不平衡,此时水杨酸、茉莉酸和PAD4会抑制根毛伸长,说明乙烯通过负调控三者来诱导丁香假单胞菌侵染下的根毛生长(Pecenková等2017)。

5 总结与展望

植物通过形成根毛增加根系与土壤的接触面积,这对植物吸收水分和矿质营养有着极其重要的意义。乙烯是调控根毛发育起始和伸长生长过程中不可或缺的植物激素。乙烯的化学性质、生物合成过程以及对植物的生物学效应等已得到了大量研究,乙烯信号转导途径也已得到深入解析。目前对乙烯参与调控的根毛发育研究主要来

自于模式植物拟南芥,现已在拟南芥中确认了MYB转录因子CPC参与的表皮细胞命运分化及bHLH家族RHD6和下游RSL4为中枢的根毛发育调控网络。但乙烯参与的根毛生长发育调控不能用简单的线性级联信号来描述,高度复杂的激素信号交叉互作和根际环境变化都影响着根毛的形态和发育,在此基础上,乙烯信号关键组分如何与其他激素信号和环境信号组分相互作用来调控根毛发育仍需进一步探明。同时,乙烯信号是否在不同信号层面整合其他信号也是一个有趣的问题,例如EIN2 C末端介导的表观调控。而在其他植物中,尤其是禾本科作物为代表的单子叶植物中,相关研究还处于起步阶段,但随着分子、细胞及组织化学等多领域技术的增进和新根毛突变体的不断发现,今后将不断探索破译作用于根毛发育不同阶段的新基因,进一步深入探讨乙烯及其与其他激素和环境间互作调控作物根毛发育机制,从分子水平阐明作用机理,完善作物根系发育和功能调控的理论基础,为培育拥有能适应不同环境条件的智慧根系农作物提供科学依据。

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: 474–490
- Balcerowicz D, Schoenaers S, Vissenberg K (2015). Cell fate determination and the switch from diffuse growth to planar polarity in *Arabidopsis* root epidermal cells. *Front Plant Sci*, 6: 1163
- Bruex A, Kainkaryam RM, Wieckowski Y, et al (2012). A gene regulatory network for root epidermis cell differentiation in *Arabidopsis*. *PLOS Genet*, 8: e1002446
- Canales J, Contreras-López O, Álvarez JM, et al (2017). Nitrate induction of root hair density is mediated by TGA1/TGA4 and CPC transcription factors in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 92: 305–316
- Choi J, Tanaka K, Cao Y, et al (2014). Identification of a plant receptor for extracellular ATP. *Science*, 343: 290–294
- Datta S, Kim CM, Pernas M, et al (2011). Root hairs: development, growth and evolution at the plant-soil interface. *Plant Soil*, 346: 1–14
- Dittmer HJ (1937). A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Amer J Bot*, 24: 417–420
- Feng Y, Xu P, Li B, et al (2017). Ethylene promotes root hair

- growth through coordinated EIN3/EIL1 and RHD6/RSL1 activity in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 13834–13839
- Hansen M, Chae HS, Kieber JJ (2009). Regulation of ACS protein stability by cytokinin and brassinosteroid. *Plant J*, 57: 606–614
- Hochholdinger F, Wen TJ, Zimmermann R, et al (2008). The maize (*Zea mays* L.) roothairless 3 gene encodes a putative GPI-anchored, monocot-specific, COBRA-like protein that significantly affects grain yield. *Plant J*, 54: 888–898
- Huang J, Kim CM, Xuan YH, et al (2013). *OsSNDP1*, a Sec14-nodulin domain-containing protein, plays a critical role in root hair elongation in rice. *Plant Mol Biol*, 82: 39–50
- Ivanov R, Brumbarova T, Bauer P (2012). Fitting into the harsh reality: regulation of iron-deficiency responses in dicotyledonous plants. *Mol Plant*, 5: 27–42
- Guo K, Kong WW, Yang ZM (2009). Carbon monoxide promotes root hair development in tomato. *Plant Cell Environ*, 32: 1033–1045
- Kapulnik Y, Resnick N, Mayzlish-Gati E, et al (2011). Strigolactones interact with ethylene and auxin in regulating root-hair elongation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 62: 2915–2924
- Karas B, Amyot L, Johansen C, et al (2009). Conservation of Lotus and Arabidopsis basic helix-loop-helix proteins reveals new players in root hair development. *Plant Physiol*, 151: 1175–1185
- Krouk G, Lacombe B, Bielach A, et al (2010). Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev Cell*, 18: 927–937
- Kwasniewski M, Janiak A, Mueller-Roeber B, et al (2010). Global analysis of the root hair morphogenesis transcriptome reveals new candidate genes involved in root hair formation in barley. *J Plant Physiol*, 167: 1076–1083
- Li W, Ma M, Feng Y, et al (2015). EIN2-directed translational regulation of ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Cell*, 163: 670–683
- Liu M, Liu XX, He XL, et al (2017). Ethylene and nitric oxide interact to regulate the magnesium deficiency-induced root hair development in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 213: 1242–1256
- Liu M, Zhang H, Fang X, et al (2018a). Auxin acts downstream of ethylene and nitric oxide to regulate magnesium deficiency-induced root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 59: 1452–1465
- Liu M, Bi JM, Jin CW (2018b). Developmental responses of root hairs to Mg deficiency. *Plant Signal Behav*, 13 (9): e1500068
- Lombardo MC, Lamattina L (2012). Nitric oxide is essential for vesicle formation and trafficking in *Arabidopsis* root hair growth. *J Exp Bot*, 63: 4875–4885
- Lucena C, Romera FJ, García MJ, et al (2015). Ethylene participates in the regulation of Fe deficiency responses in strategy I plants and in rice. *Front Plant Sci*, 6: 1056
- Ma Z, Bielenberg DG, Brown KM, et al (2001). Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 24: 459–467
- Machin DC, Hamon-Josse M, Bennett T (2020). Fellowship of the rings: a saga of strigolactones and other small signals. *New Phytol*, 225: 621–636
- Mangano S, Denita-Juarez SP, Choi HS, et al (2017). Molecular link between auxin and ROS-mediated polar growth. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 5289–5294
- Masucci JD, Schiefelbein JW (1994). The *rhd6* mutation of *Arabidopsis thaliana* alters root hair initiation through an auxin-and ethylene-associated process. *Plant Physiol*, 106: 1335–1346
- Nestler J, Liu S, Wen TJ, et al (2014). Rootless5, which functions in maize (*Zea mays* L.) root hair initiation and elongation encodes a monocot-specific NADPH oxidase. *Plant J*, 79: 729–740
- Pecenková T, Janda M, Ortmannová J, et al (2017). Early *Arabidopsis* root hair growth stimulation by pathogenic strains of *Pseudomonas syringae*. *Ann Bot*, 120: 437–446
- Pérez-Torres CA, López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, et al (2008). Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the tir1 auxin receptor. *Plant Cell*, 20: 3258–3272
- Pitts RJ, Cernac A, Estelle M (1998). Auxin and ethylene promote root hair elongation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 16: 553–560
- Song L, Yu H, Dong J, et al (2016). The molecular mechanism of ethylene mediated root hair development induced by phosphate starvation. *PLOS Genet*, 12 (7): e1006194
- Strader LC, Chen GL, Bartel B (2010). Ethylene directs auxin to control root cell expansion. *Plant J*, 64: 874–884
- Takahashi H, Kawahara A, Inoue Y (2003). Ethylene promotes the induction by auxin of the cortical microtubule randomization required for low-pH-induced root hair initiation in lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedlings. *Plant Cell Physiol*, 44: 932–940
- Tanimoto M, Roberts K, Dolan L (1995). Ethylene is a positive regulator of root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 8: 943–948
- Thimm O, Essigmann B, Kloska S, et al (2001). Response of *Arabidopsis* to iron deficiency stress as revealed by microarray analysis. *Plant Physiol*, 127: 1030–1043

- Tominaga WR, Nukumizu Y, Sato S, et al (2013). Control of plant trichome and root-hair development by a tomato (*Solanum lycopersicum*) R3 MYB transcription factor. *PLOS One*, 8 (1): e54019
- Vanderstraeten L, Straeten DVD (2017). Accumulation and transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in plants: Current status, considerations for future research and agronomic applications. *Front Plant Sci*, 8: 38
- Vissenberg K, Fry SC, Verbelen JP (2001). Root hair initiation is coupled to a highly localized increase of xyloglucan endotransglycosylase action in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 127: 1125–1135
- Vissenberg K, Claeijs N, Balcerowicz D, et al (2020). Hormonal regulation of root hair growth and responses to the environment in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 71 (8): 2412–2427
- Wang C, Li S, Ng S, et al (2014). Mutation in xyloglucan 6-xylosyltransferase results in abnormal root hair development in *Oryza sativa*. *J Exp Bot*, 65: 4149–4157
- 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
- Yang Y, Ahammed GJ, Wu C, et al (2015). Crosstalk among jasmonate, salicylate and ethylene signalling pathways in plant disease and immune responses. *Curr Pro Pept Sci*, 16: 450–461
- Ye JY, Tian WH, Jin CW (2019). A reevaluation of the contribution of NRT1.1 to nitrate uptake in *Arabidopsis* under low-nitrate supply. *FEBS Lett*, 593: 2051–2059
- Zažímalová E, Křeček P, Skůpa P, et al (2007). Polar transport of the plant hormone auxin-the role of PIN-FORMED (PIN) proteins. *Cell Mol Life Sci*, 64: 1621–1637
- Zemlyanskaya EV, Omelyanchuk NA, Ubogoeva EV, et al (2018). Deciphering auxin-ethylene crosstalk at a systems level. *Int J Mol Sci*, 19: 1–15
- Zhang F, Qi B, Wang L, et al (2016a). EIN2-dependent regulation of acetylation of histone H3K14 and non-canonical histone H3K23 in ethylene signalling. *Nat Commun*, 7: 13018
- Zhang S, Huang L, Yan A, et al (2016b). Multiple phytohormones promote root hair elongation by regulating a similar set of genes in the root epidermis in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67: 6363–6372
- Zhu C, Gan L, Shen Z, et al (2006). Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57: 1299–1308
- Zheng D, Han X, An YI, et al (2013). The nitrate transporter NRT2.1 functions in the ethylene response to nitrate deficiency in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 36: 1328–1337
- Zhu Z, An F, Feng Y, et al (2011). Derepression of ethylene stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 12539–12544

Current researches on the roles of ethylene in the regulation of plant root hairs

XIE Yang, LI Aining, DING Zhongjie, ZHENG Shaojian*

State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Ethylene is one of the most important phytohormone. It functions in the entire growth cycle of plants, such as seed germination, seedling photomorphogenesis, plant vegetative growth, gender development, fruit maturation and shedding, flower and leaf senescence, etc. Ethylene plays crucial roles in root development, including the formation of lateral roots and adventitious roots, the regulation of the root stem cell niche and the development of root hairs. Root hairs are the highly specialized cells found in the root epidermis, they play a key role in the uptake of water and mineral nutrients from soil. In this updated review, we summarize the recent progresses of research on ethylene regulation of plant root hair development, particularly the cross-talk of ethylene with other phytohormones and environmental stresses on root hair development.

Key words: ethylene; root hair; phytohormone; stress; nutrient

Received 2020-08-09 Accepted 2020-10-09

This work was supported by Ministry of Science and Technology of China (2015CB942900) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities.

*Corresponding author (sjzheng@zju.edu.cn).