

磷有效性与植物侧根的发生发育

刘鹏 区伟贞 王金祥 严小龙 廖红*

华南农业大学根系生物学研究中心, 广州 510642

Phosphorus Availability and Lateral Root Initiation and Development of Plants

LIU Peng, OU Wei-Zhen, WANG Jin-Xiang, YAN Xiao-Long, LIAO Hong*

Root Biology Centre, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

提要 文章概述了植物侧根的不同发生发育阶段的形态、生理和分子生物学基础以及磷有效性在侧根发生发育过程中的调控作用, 并对这一研究领域的前景作了展望。

关键词 侧根发生发育; 原基; 生长素; 磷有效性

侧根是植物根系的重要组成部分, 对养分吸收、锚定植株以及根际共生系统的建立起关键作用(Sánchez-Calderón等2005)。侧根的发生发育除了受遗传因素控制外, 还受环境因素的影响, 尤其受生长介质中各种养分有效性的影响(López-Bucio等2003; Malamy 2005)。有研究表明, 植物能感受生长介质中氮、磷、硫和铁等养分的有效性并形成可识别的信号, 从而调节侧根的发生和发育(Zhang和Forde 1998; Kutz等2002; Linkohr等2002)。目前, 关于植物侧根发生发育的形态、生理和分子基础的研究已有大量报道, 但是关于磷有效性调控植物侧根发生发育的报道还不多。本文讨论了侧根发育的不同阶段, 即侧根起始、侧根原基发育和侧根生长的形态、生理和分子基础, 同时, 结合我们实验室的部分研究结果, 探讨磷有效性在调控侧根发生发育中的作用。

1 植物侧根的发生发育

植物根上的分枝统称为侧根, 其相应的起源根称为母根(maternal root)。主根上的分枝称为一级侧根, 一级侧根进一步分枝形成二级侧根, 二级侧根上的分枝叫做三级侧根, 依此类推; 这些侧根在结构上是基本相同的(Malamy 和 Benfey 1997)。根据发育阶段的不同, 侧根的发育过程可以分为如下3个阶段: (1) 建成细胞(founder cells)的选择, 即侧根的起始; (2) 侧根原基(lateral root primordia, LRP)的发育, 即侧根原基的形成和生长点(meristem)的活化; (3) 侧根的生长(Malamy 2005)。

1.1 侧根的起始 不同物种侧根发生的位置不同, 但

都是以内起源的方式发生, 发生部位为中柱鞘或者内皮层(Blakely等1982; Fahn 1990; Casero等1995; Laskowski等1995)。从横切面看, 在玉米和水稻中, 侧根可以从内皮层和中柱鞘两个部位发生; 在拟南芥中, 侧根起源于母根中特定的中柱鞘细胞(图1), 这些细胞称为中柱鞘建成细胞(pericycle founder cell, PFC)。PFC的命运具有位置效应, 即只有靠近木质部脊的中柱鞘细胞才可能成为PFC (Dubrovsky等2001)。目前, 这种位置效应的机制尚不清楚, 并且从纵切面上看, 侧根起始的位置尚未见明确报道。

有证据表明, 生长素在侧根起始过程中起十分重要的作用。很多生长素合成或信号转导缺陷的突变体侧根起始减少(Casimiro等2003), 并且阻断生长素从地上部向根部运输也会抑制侧根的起始(Reed等1998)。过量表达和外施生长素可导致侧根起始的增加(Boerjan等1995; Celnza等1995; King等1995; Himanen等2004)。有趣的是, 施用生长素后增加的侧根也都起源于靠近木质部脊的中柱鞘建成细胞, 说明生长素对侧根起始的影响不是通过改变其位置效应(Himanen等2004)而是通过增加中柱鞘建成细胞实现的。其它如脱落酸(abscisic acid, ABA)、油菜素类固醇(brassinosteroid, BR)和一氧化氮(nitric oxide, NO)也可以通过调控生长素的极性运输和信号转导而影响侧根

收稿 2006-01-16 修定 2006-04-17

资助 国家自然科学基金(30571111)。

*通讯作者(E-mail: hliao@scau.edu.cn, Tel: 020-85283380, Fax: 020-85281829)。

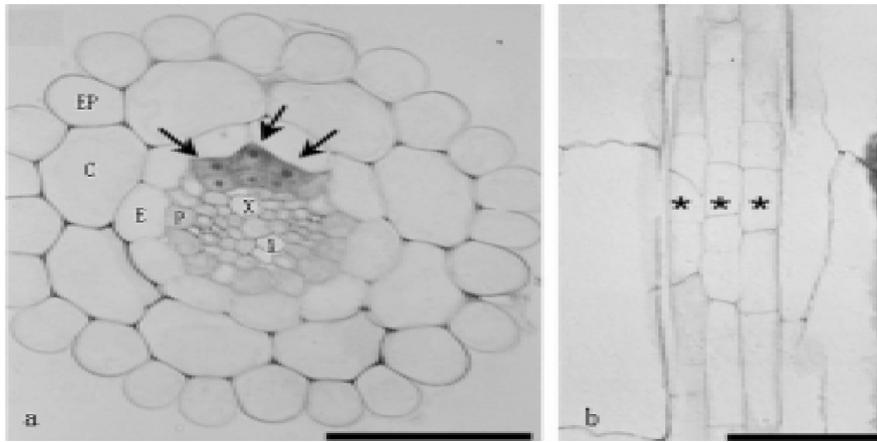


图1 侧根发生的细胞位置效应(Dubrovsky等2001)

a: 拟南芥主根的横切面。箭头指侧根原基中3个经过分裂后进入生长阶段的中柱鞘细胞。C: 皮层; E: 内皮层; EP: 表皮; P: 中柱鞘; X: 木质部。b: 拟南芥主根的纵切面。星号指的是与a中箭头指示的位置相同的相邻的3层细胞。图中线段均代表25 μm。

的起始(Brady等2003; Bao等2004; Correa-Aragunde等2004)。

据报道,一些基因突变与侧根起始有关。例如, *ALF4* 编码一种功能未知的蛋白,该基因突变体 *alf4* 表现为主根正常生长但无侧根起始,并且这种突变不能通过外施生长素来恢复(DiDonato等2004)。 *IAA28* 突变导致侧根起始的减少(Rogg等2001), *SLR/IAA14* 突变的效果更强,拟南芥 *slr* 突变体甚至没有侧根形成。细胞学研究表明, *SLR* 突变阻止侧根起始时中柱鞘的细胞分裂(Fukaki等2002),说明生长素信号通过调节侧根建成细胞的分裂而影响侧根的起始。

1.2 侧根原基的发育 根据拟南芥中的研究结果,侧根原基的基本发育过程是:首先PFC脱分化后垂周分裂,产生一系列短细胞,进入生长状态。中间的短细胞继续进行平周分裂,产生2层细胞,然后逐渐形成多层细胞。其它的短细胞也相继进行平周分裂,产生多层细胞。经过这些细胞的多次平周分裂,侧根原基逐渐形成并突破母根表皮(图2)。突破表皮后,侧根原基会形成自己的生长点,再通过生长点的分裂分化,最后逐渐发育成侧根(Malamy和Benfey 1997; Casimiro等2001)。

有证据表明,生长素在侧根原基发育过程中也是必需的。例如, *alf3* 突变体侧根原基发育受阻,但是可以通过外施生长素恢复(Celnza等1995)。另据报道,采用生长素报告基因 *DR5* 追

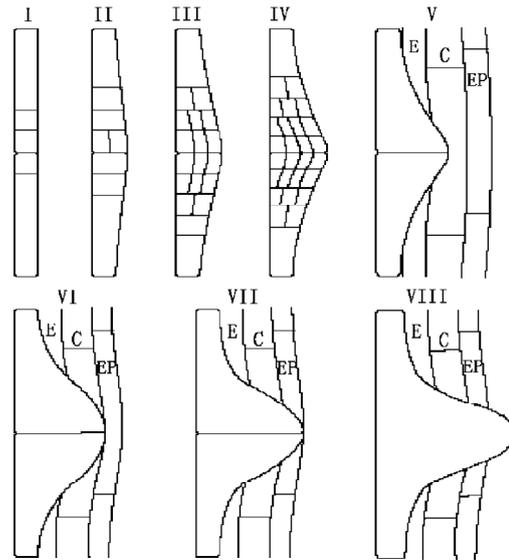


图2 拟南芥侧根原基的发育过程(Casimiro等2003)

图中表示侧根原基发育过程中各个阶段的纵切面。I: 夹在2个长细胞之间的中柱鞘建成细胞; II: 中柱鞘建成细胞经过平周分裂形成内外2层细胞; III: 外层细胞再次平周分裂形成一个3层细胞的侧根原基; IV: 内层细胞进行平周分裂使侧根原基细胞变成4层; V: 正在突破皮层的侧根原基; VIII: 突破母根表皮的侧根原基。C: 皮层; E: 内皮层; EP: 表皮。

踪生长素分布的结果表明,生长素在发育的侧根原基中呈梯度分布,少数不能发育和不能突破母根表皮的侧根原基不能形成这种梯度分布(Benkova等2003)。少于3层细胞的侧根原基在离体实验中,不能继续生长,但可以通过外施生长素恢复

生长,说明这个阶段侧根原基的发育需要来自母体的生长素(Dubrovsky等2001)。有趣的是,多于3层细胞的侧根原基在离体后仍然可以生长,说明侧根原基发育到一定阶段后可以自身合生长素,不再依赖母体供应生长素(Beeckman等2001; Casimiro等2001; Marchant等2002)。在拟南芥幼苗的地上部中生长素向根部运输对侧根原基突破母根表皮是必需的(Bhalerao等2002),表现为去除茎尖后,侧根原基突破表皮受阻(Ljung等2002);但在相对成熟的植株中根部可以合成生长素(Bhalerao等2002),说明在植株不同发育时期侧根原基所需要的生长素来源是不同的。

一些基因的突变可导致侧根原基发育异常,但大部分都伴随主根或胚根的突变(Helariutta等2000; Wysocka-Diller等2000)。少数突变体是侧根原基专一的突变,例如*rm11*和*alf3*突变体。有研究表明,编码谷胱甘肽合成过程中的一个关键酶基因*RML1*,其突变会导致侧根原基生长点不能活化,侧根原基突破母根表皮后停止发育(Vernoux等2000)。

1.3 侧根的伸长生长 侧根生长包括向地性和伸长生长两个方面。向地性控制侧根生长的方向,从而决定侧根在不同深度的分布。关于根系向地性,石江华等(2005)已作了较全面的综述,这里就不再赘述。侧根的伸长生长决定了侧根在水平方向的覆盖范围,与向地性共同决定根的构型(严小龙等2000)。侧根的伸长生长主要依靠根尖分生区的分裂活动和伸长区细胞的生长(López-Bucio等2005)。在玉米中,*SLR1*和*SLR2*基因的突变表现为主根正常生长,但侧根不能伸长(Hochholdinger等2001)。

2 磷有效性与侧根发生发育

2.1 磷有效性对侧根起始的调控 在拟南芥中,低磷对侧根起始的调控未见明确报道。我们用水稻和大豆为材料的研究结果表明,低磷显著促进水稻侧根原基的发生,表现为低磷下侧根原基的数量和密度明显多于高磷下的。我们还观察到,高磷和低磷处理下的大豆侧根原基数量在短时间内没有显著的差异,超过一定时间后,低磷处理的大豆侧根数量显著高于高磷处理的(Liu等2006待发表)。这可能是由于大豆种子中磷含量较高,植

株在短期低磷处理下,体内的磷并不缺乏。目前,我们正在研究低磷对水稻和大豆侧根起始的调控机制。

2.2 磷有效性对侧根原基发育的调控 研究表明,在拟南芥中,低磷加快侧根原基的形成,促进侧根原基突破主根表皮,具体表现为低磷下发育较成熟的侧根原基占总数的比例明显大于高磷下的(López-Bucio等2005)。但我们的研究表明,低磷对大豆侧根原基的形成以及侧根原基突破主根表皮的速度没有显著影响。

2.3 侧根进入伸长阶段后,低磷会促进拟南芥侧根不断分枝从而显著增加侧根的密度,但是低磷同时抑制侧根的伸长生长,表现为抑制分生区细胞的有丝分裂,促进其提早分化,最终导致侧根的有限生长。 Sánchez-Calderón等(2005)用报告基因*CycB1;1:uidA*的表达强度来标记侧根根尖中分生区的有丝分裂活动强度活性(图3),结果表明低磷抑制侧根根尖中分生区的有丝分裂活动,并且这种抑制效应与侧根的发育程度有关,即刚突破主根表皮的侧根(0~5 mm)根尖中分生区分裂活性与高磷下相似,但随着发育程度的增加(侧根长为15~20 mm),低磷逐渐减弱分生区的分裂活性,直至完全检测不到*CycB1;1:uidA*的表达。在白羽扇豆中,低磷也可以诱导侧根数量的增加,产生排根(cluster root);排根生长也是有限生长(Johnson等1996)。

低磷也同时诱导主根的有限生长。Sánchez-Calderón等(2005)认为,低磷同时诱导主根和侧根的有限生长,但促进侧根的分枝,可能是由于主根的有限生长导致了一级侧根数目的增加,一级侧根的有限生长导致了二级侧根数目的增加,依次类推,最终导致侧根总分枝数和密度的增加(Linkohr等2002; Sánchez-Calderón等2005)。

目前,关于低磷诱导侧根有限生长的遗传机制尚不清楚,但一些突变体的发现为这些机制的阐明提供了线索:Sánchez-Calderón等(2006,内部交流)发现了11个对低磷不敏感的突变体(*low phosphorus insensitive, lpi*),这些突变体的主根在低磷下不表现出有限生长,并且这些突变体是对磷饥饿专一的突变。与野生型相比,*lpi*突变

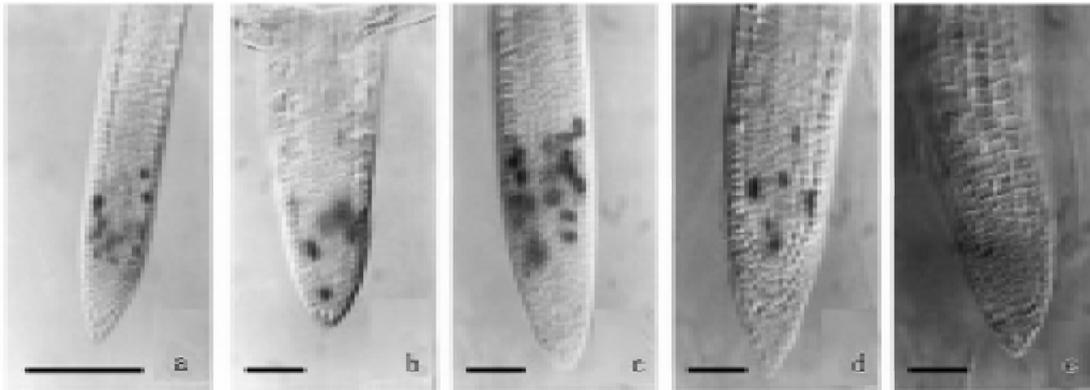


图3 磷有效性对侧根中*CycB1;1:uidA*表达量的影响(Sánchez-Calderón等2005)

a: 高磷下经GUS染色12 h的侧根根尖; b~e: 低磷下经GUS染色12 h的处于不同发育阶段的侧根根尖。

可以削弱主根发育、侧根分枝以及根冠比等性状对低磷的反应, 同时该突变可以削弱一些低磷诱导的基因的表达, 例如 *AtPAP1*、*AtPT1*、*AtACP5* 和 *AtPT2*; 但是其他一些性状不受突变的影响, 例如, 低磷诱导花色素的积累和根毛的伸长, 突变体与野生型相似。说明 *lpi* 突变可以恢复低磷下根尖生长点的活性, 所以, *LPI* 可能是根尖生长点活性相关基因的负调控因子。

3 磷信号的感受

最近一些报道表明, 环境中的磷可以作为一种信号直接调控根系的发育, 而不是通过代谢途径来实现的。例如, 亚磷酸盐(phosphite)可以恢复磷饥饿引起的代谢和发育过程的反应, 但这种物质不参与植物体内的磷代谢(Carswell等1996, 1997; Gilbert等2000; Ticconi等2001, 2004; Varadarajan等2002)。亚磷酸作为研究磷信号感受的实验工具最早是在油菜中报道的, 亚磷酸很容易被植物吸收但不能被氧化成磷酸盐, 不能参与植物体内的磷代谢(Carswell等1996, 1997)。此后, 在拟南芥等其它物种中也证实亚磷酸可作为磷信号(Gilbert等2000; Ticconi等2001, 2004; Varadarajan等2002)。

磷信号调控侧根发育的事实是在 *pdr2* 突变体中得到进一步证实。*pdr2* 突变体是一种对低磷特异反应的突变体。在高磷下, 其表型和野生型一样; 但在低磷下, 其侧根分枝数显著增加, 并且突变体主根和侧根的生长点发育到一定程度就失去活性(图4)。这种表型可以通过外施亚磷酸

恢复。分根实验的结果也表明, 这种突变表型是受外源磷信号调控的(Ticconi等2004)。在酵母突变体 *pho* 中的研究表明, 亚磷酸盐的受体很可能是一种高亲和性的磷转运子(McDonald等2001)。

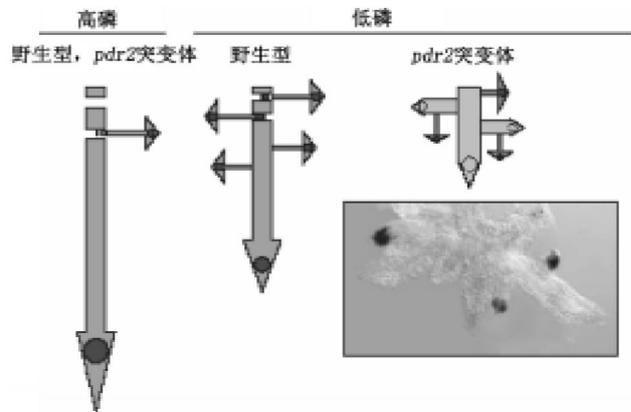


图4 *pdr2*突变体对低磷的反应(Ticconi等2004)

图中实心圆表示具有活性的生长点, 空心圆表示失去活性的生长点。

在白羽扇豆中, 地上部分磷含量可以调控排根的生长(Shane等2003), 说明植物体内的磷含量可以调控侧根的发育, 但其中的机制还不清楚。以上事实表明, 植物可以感受外界的磷信号, 并可结合体内的磷水平对侧根的发育做出调整。

4 生长素与磷有效性的交互作用对侧根发育的调控机制

植物激素是植物对外界环境信号反应过程中

重要的信号物质(Malamy 2005),其中关于生长素在磷调控侧根发育过程中的作用报道较多,其他激素相对较少。关于生长素在磷调控过程中作用的报道虽然很多,但迄今尚无定论,即使在拟南芥中,有些结论似乎也相互矛盾。例如,一些证据表明,生长素参与低磷对侧根发育的调控。外施生长素能消除高磷和低磷之间的侧根密度上的差异;低磷下,植物侧根对生长素的反应比在高磷下敏感(López-Bucio等2002)。另有研究发现,低磷可以影响生长素在主根和侧根原基之间的分布,具体表现为低磷减少生长素在主根根尖而增加在侧根原基的分布(López-Bucio等2005)。另外, *IAA28* 基因突变会削弱侧根数目对低磷的反应(López-Bucio等2002)。然而, *pdr2* 突变体不能通过外施生长素来恢复,说明 *pdr2* 突变与生长素的合成或信号转导减弱无关(Ticconi等2004)。López-Bucio等(2005)也曾报道,生长素极性运输突变体 *lpr1-1*和 *lpr1-2*的侧根对低磷的反应与野生型相似。说明植物侧根发育对低磷反应的某些方面是依赖生长素的,某些却不是。因此,生长素在磷对侧根发育调控中的作用还有待进一步研究。

5 展望

综上所述,磷有效性对侧根发育表型的调控已有一些报道,但人们对其调控的生理基础以及分子机制还没有明确的认识。例如,植物如何感受外界磷信号以及信号转导的机制尚未明确。生长素是否参与磷对侧根发育的调控尚无定论;即使在支持生长素参与磷调控的报道中,生长素如何参与调控也没有明确答案。因此我们认为,应通过对新的拟南芥专一的磷有效性反应突变体进行筛选和功能分析,从而明确哪些发育反应是依赖生长素的,哪些不是。另外,目前对磷调控侧根发育的研究多集中在拟南芥上,对其它物种,特别是作物的研究较少。因此我们认为,今后这一领域的研究应该涉及更多的物种,以便更全面地认识磷有效性对侧根发生发育的调控机制。

参考文献

石江华, 廖红, 严小龙(2005). 植物根系向地性感应的分子机理与养分吸收. 植物学通报, 22: 523~531
 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文(2000). 植物根构型特性与磷吸收效率. 植物学通报, 17: 511~519

Bao F, Shen J, Brady SR, Muday GK, Asami T, Yang Z (2004). Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 134: 1624~1631
 Beeckman T, Burssens S, Inze D (2001). The peri-cell-cycle in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 52: 403~411
 Benkova E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertova D, Jurgens G, Friml J (2003). Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell*, 115: 591~602
 Bhalerao RP, Eklof J, Ljung K, Marchant A, Bennett M, Sandberg G (2002). Shoot-derived auxin is essential for early lateral root emergence in *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 29: 325~332
 Blakely LM, Durham M, Evans TA, Blakely RM (1982). Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. I. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals. *Bot Gaz*, 143: 341~352
 Boerjan W, Cervera M, Delarue M, Beeckman T, Dewitte W, Bellini C, Caboche M, Van Onckelen H, Van Montagu M, Inzé D (1995). Super root, a recessive mutation in *Arabidopsis* confers auxin overproduction. *Plant Cell*, 7: 1405~1419
 Brady SM, Sarkar SF, Bonetta D, McCourt P (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: 67~75
 Carswell MC, Grant BR, Plaxton WC (1997). Disruption of the phosphate-starvation response of oilseed rape suspension cells by the fungicide phosphonate. *Planta*, 203: 67~74
 Carswell MC, Grant BR, Theodorou ME, Harris J, Niere JO, Plaxton WC (1996). The fungicide phosphonate disrupts the phosphate-starvation response in *Brassica nigra* seedlings. *Plant Physiol*, 110: 105~110
 Casero PJ, Casimiro I, Llore PG (1995). Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, and *Daucus carota*. *Protoplasma*, 188: 49~58
 Casimiro I, Beeckman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang H, Casero P, Sandberg G, Bennett MJ (2003). Dissecting *Arabidopsis* lateral root development. *Trends Plant Sci*, 4: 165~171
 Casimiro I, Marchant A, Bhalerao RP, Beeckman T, Dhooge S, Swarup R, Graham N, Inze D, Sandberg G, Casero PJ et al (2001). Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation. *Plant Cell*, 13: 843~852
 Celnza JL Jr, Grisafi PL, Fink GR (1995). A pathway for lateral root formation in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 9: 2131~2142
 Correa-Aragunde N, Graziano M, Lamattina L (2004). Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato. *Planta*, 218: 900~905
 DiDonato RJ, Arbuckle E, Buker S, Sheets J, Tobar J, Totong R, Grisafi P, Fink GR, Celnza JL (2004). *Arabidopsis ALF4* encodes a nuclear-localized protein required for lateral root formation. *Plant J*, 37: 340~353
 Dubrovsky JG, Rost TL, Colón-Carmona A, Doerner P (2001). Early primordium morphogenesis during lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 214: 30~36

- Fahn A (ed) (1990). Plant Botany. 4th ed. Oxford: Pergamon Press
- Fukaki H, Tameda S, Masuda H, Tasaka M (2002). Lateral root formation is blocked by gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J*, 29: 153~168
- Gilbert GA, Knight JD, Vance CP, Allan DL (2000). Proteoid root development of phosphorus-deficient lupin is mimicked by auxin and phosphonate. *Ann Bot*, 85: 921~928
- Helariutta Y, Fukaki H, Wysocka-Diller J, Nakajima K, Jung J, Sena G, Hauser MT, Benfey PN (2000). The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling. *Cell*, 101: 555~567
- Himanen K, Vuylsteke M, Vanneste S, Vercruyssen S, Boucheron E, Alard P, Chriqui D, Van Montagu M, Inzé D, Beeckman T (2004). Transcript profiling of early lateral root initiation. *Proc Natl Acad Sci*, 101: 5146~5151
- Hochholdinger F, Park WJ, Feix GH (2001). Cooperative action of SLR1 and SLR2 is required for lateral root-specific cell elongation in maize. *Plant Physiol*, 125: 1529~1539
- Johnson JF, Vance CP, Allan DL (1996). Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*. Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiol*, 112: 657~665
- King JJ, Stimart DP, Fisher RH, Bleecker AB (1995). A mutation altering auxin homeostasis and plant morphology in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 7: 2023~2037
- Kutz A, Muller A, Henning P, Kaiser WM, Piotrowsky M, Weiler EW (2002). A role for nitrilase 3 in the regulation of root morphology in sulphur-starving *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 30: 95~106
- Laskowski MJ, Williams ME, Nusbaum HC, Sussex IM (1995). Formation of lateral root meristems is a two-stage process. *Development*, 121: 3303~3310
- Linkohr BI, Williamson LC, Fitter AH, Leyser HM (2002). Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *Plant J*, 29: 751~760
- Ljung K, Hull AK, Kowalczyk M, Marchant A, Celenza J, Cohen JD, Sandberg G (2002). Biosynthesis, conjugation, catabolism and homeostasis of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 49: 249~272
- López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 280~287
- López-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, Nieto-Jacobo MF, Simpson J, Herrera-Estrella L (2002). Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiol*, 129: 244~256
- López-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, Perez-Torres A, Rampey RA, Bartel B, Herrera-Estrella L (2005). An auxin transport independent pathway is involved in phosphate stress-induced root architectural alterations in *Arabidopsis*. Identification of *BIG* as a mediator of auxin in pericycle cell activation. *Plant Physiol*, 137: 681~691
- Malamy JE (2005). Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ*, 28: 67~77
- Malamy JE, Benfey P (1997). Down and out in *Arabidopsis*: the formation of lateral roots. *Trends Plant Sci*, 2: 390~396
- Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, Eklof J, Casero PJ, Bennett M, Sandberg G (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: 589~597
- McDonald AE, Niere JO, Plaxton WC (2001). Phosphite disrupts the acclimation of *Saccharomyces cerevisiae* to phosphate starvation. *Can J Microbiol*, 47: 969~978
- Reed RC, Brady SR, Muday GK (1998). Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 118: 1369~1378
- Rogg LE, Lasswell J, Bartel B (2001). A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. *Plant Cell*, 13: 465~480
- Sánchez-Calderón L, López-Bucio J, Chacón-López A, Cruz-Ramírez A, Nieto-Jacobo F, Dubrovsky JG, Herrera-Estrella L (2005). Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 46: 174~184
- Shane MW, de Vos M, de Roock S, Lambers H (2003). Shoot phosphorus status regulates cluster-root growth and citrate exudation in *Lupinus albus* grown with a divided root system. *Plant Cell Environ*, 26: 265~273
- Ticconi CA, Delatorre CA, Abel S (2001). Attenuation of phosphate starvation responses by phosphite in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127: 963~972
- Ticconi CA, Delatorre CA, Lahner B, Salt DE, Abel S (2004). *Arabidopsis pdr2* reveals a phosphate-sensitive checkpoint in root development. *Plant J*, 37: 801~814
- Varadarajan DK, Karthikeyan AS, Matilda PD, Raghothama KG (2002). Phosphite, an analog of phosphate, suppresses the coordinated expression of genes under phosphate starvation. *Plant Physiol*, 129: 1232~1240
- Vernoux T, Wilson RC, Seeley KA, Reichheld JP, Muroy S, Brown S, Maughan SC, Cobbett CS, Van Montagu M, Inzé D et al (2000). The *ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2* gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development. *Plant Cell*, 12: 97~110
- Wysocka-Diller JW, Helariutta Y, Fukaki H, Malamy JE, Benfey PN (2000). Molecular analysis of SCARECROW function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot. *Development*, 127: 595~603
- Zhang H, Forde B (1998). An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 279: 407~409