

生长素信号对植物侧根发育的调控

朱振兴* 李丹

(辽宁省农业科学院农作物分子改良实验室, 沈阳 110161)

摘要 植物根系是汲取水分、营养的重要器官, 而侧根是植物根系重要的组成部分。生长素是调控侧根生长发育的核心因子。该文综述了生长素信号在直根系模式植物拟南芥以及须根系模式作物水稻中侧根发育调控中的研究进展, 对生长素信号调控侧根起始模型、Aux/IAA介导的生长素信号对植物侧根发育调控这两个方面进行了阐述, 并对拟南芥与水稻的侧根发育进行比较, 最后对该研究领域进行了展望。

关键词 生长素; 侧根; Aux/IAA; 生长素响应因子

Progress in Study of Auxin Signaling in Plant Lateral Root Development

Zhu Zhenxing*, Li Dan

(Agricultural Crops Molecular Improving Laboratory, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China)

Abstract Roots are important to plants for uptake of water and nutrients, and lateral roots (LR) are the most important part of the root system. Auxin is a master regulator for LR growth and development. *Arabidopsis* is a tap root model plant and rice is a fibrous root model crop. This review showed progress in study of auxin signaling in these plants lateral root development. Firstly, this review described models of LR initiation. After that, we reviewed function of Aux/IAAs-mediated auxin signaling in LR growth and development, at the same time we compared LR development in *Arabidopsis* with that of rice. Finally, we provided prospective views of this field at the end of this review.

Keywords Auxin; lateral root; Aux/IAA; ARF

植物根系是维持植物生长发育的重要组织, 而数目庞大的侧根更极大地增强了根系的附着能力和对水分营养的吸收能力, 还可以响应土壤中各种环境信号而影响植物的生长发育^[1]。侧根起始于根系基部分生组织的中柱鞘细胞, 然后通过一系列横向纵向的细胞分裂形成原基逐渐突破母根系表皮, 然后伸长形成成熟的侧根^[2]。生长素是重要的信号分子, 通过生长素信号途径对植物胚胎发育、维管形成、侧根发育、顶端优势、各种向性反应等各个方面进行调控^[3-6]。近年来, 实验技术的发展和突变体

的深入研究丰富了我们生长素信号途径的认识。生长素信号途径总结起来主要由生长素信号感知、信号转导以及相关下游基因的响应, 这三个部分构成。生长素信号感知是由生长素受体TIR1/AFBs复合体与生长素分子互作完成; Aux/IAA(auxin/indole-3-acetic acid)和ARF(auxin response factor)两个家族的基因参与了生长素信号的转导, 这两个家族基因蛋白的互作对生长素响应基因的表达具有重要影响, 而泛素降解系统可以降解Aux/IAA蛋白, 解除了Aux/IAA对ARF的抑制, 从而ARF可以启动下游响应的基

收稿日期: 2015-06-25 接受日期: 2015-08-11

国家自然科学基金青年项目(编号: 31301393)资助的课题

*通讯作者。Tel: 024-31021082, E-mail: swauzxx@126.com

Received: July 25, 2015 Accepted: August 11, 2015

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31301393)

*Corresponding author. Tel: +86-24-31021082, E-mail: swauzxx@126.com

网络出版时间: 2015-11-06 18:18:31

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20151106.1818.002.html>

因^[7-8]。生长素可以促进侧根的发生发育, 现有的研究表明, 生长素介导了侧根发育的每个环节^[9-10]。拟南芥与水稻分别是重要的直根系模式植物和须根系模式作物, 本文将综述近几年拟南芥与水稻生长素信号调控侧根发育研究的主要进展。

1 生长素信号对侧根起始的调控

1.1 侧根的起始过程

在拟南芥中侧根起始于邻近原生木质部的中柱鞘细胞, 而水稻侧根起始于邻近原生韧皮部的中柱鞘细胞^[11]。拟南芥成熟根, 从内到外分别是由一层中柱鞘细胞包围着中柱, 然后一层皮层细胞, 最外面一层表皮细胞, 侧根主要是由中柱鞘细胞发育而成。而成熟的水稻根一般由表皮组织和多层基本组织包围着中柱鞘细胞, 包括一层表皮、外皮层、厚壁组织以及多层皮层以及一层内皮层, 水稻侧根则是中柱鞘细胞和内皮层共同发育的结果^[12]。在拟南芥中侧根在主根上呈现有规律的左-右依次排列结构, 而在水稻中侧根生长并不是这种有规律依次交替的结构, 这预示着水稻与拟南芥有不同的机制调节侧根的发生^[13]。在拟南芥中, 侧根的发生起始于基部分生组织(basal meristem)处木质部极间中柱鞘细胞。侧根的形成一般分为侧根的起始、侧根原基的形成与发育。按形态学可以分为八个阶段, 从起始一个中柱鞘细胞的第一次垂周分裂而形成两个短的细胞(阶段一); 而后这两个短的细胞经过一次平周分裂形成两层细胞, 分别为内层和外层(阶段二); 其后经过一系列的平周垂周分裂, 侧根原基逐渐膨胀的过程(阶段三到阶段七); 最后突破原基突出母体表皮, 继而伸长而形成成熟的侧根(阶段八)^[2,11,14-15]。水稻的侧根发生源自邻近原生韧皮部的中柱鞘细胞的分裂, 第一个可见的侧根原基大概产生在离根尖大约1.5 mm的地方, 而水稻侧根基本的发育过程比照拟南芥侧根发育也比较相似^[12-13]。首先, 两个邻近的中柱鞘细胞进行垂周分裂, 继而进行多次的垂周、平周分裂, 原基逐渐膨大, 并逐步穿过皮层, 到最终突破表皮, 而这一系列过程中水稻内皮层细胞也会垂周、平周分裂而最终形成成熟侧根的根冠。水稻的侧根还有大小侧根之分。小侧根呈现出一定的生长模式, 数量多。直径大一些的侧根也偶尔能被观察到, 这种类型大侧根生长上没有固定模式, 数量很少, 但大侧根的上部还可以再长侧根, 小侧根则不会。

拟南芥中侧根起始的标志是一部分临近原生木质部极的中柱鞘细胞一次垂周分裂, 而实际上所有临近原生木质部极的中柱鞘细胞都具有分裂的能力。在外源施用高浓度的生长素时, 每个临近原生木质部极的中柱鞘细胞都能响应生长素而分裂^[16-18]。从这个意义上说明, 一定存在重要控制侧根起始的机制, 调控侧根起始的中柱鞘细胞分裂, 调控中柱鞘细胞分裂的时间点。

1.2 生长素信号调控侧根起始模型总结

近二十年, 通过深入研究拟南芥侧根发育突变体, 而形成了生长素信号途径调控侧根原基从起始的第一次垂周分裂到原基逐渐膨大最终突破母体表皮。对于生长素这种“神奇”的信号分子, 如何将生长素信号转换成侧根的发生发育, 具体到细胞的行为上, 现在不是很清楚。可以明确的是对于侧根发育调控主要存在两个主要点, 一是位置效应, 即只有处在合适位点的中柱鞘细胞才能形成基细胞(founder cell); 二是时间效应。至今对侧根起始的时空调控大概形成了二个基本假说。(1)在基部分生组织存在节律性的生长素信号, 而侧根的发生的位置和空间上的排列是与这个节律性信号是一致的^[19-20]。当原生木质部细胞的生长素响应呈现最大时, 就激活了邻近的中柱鞘细胞; 反之就不激活, 不形成侧根原基。正是由于这个节律性信号的周而复始, 于是就形成了侧根有规则的间隔空间排列生长。如图1A所示, 代表在基部分生组织处的生长素信号, 当右侧原生木质部细胞生长素浓度最大时右侧紧邻的中柱鞘细胞就可以开始分裂, 逐步形成原基。反之, 当左侧的原生木质部细胞的生长素浓度最大时, 紧邻左侧的中柱鞘细胞就开始分裂, 于是左侧形成侧根原基。图1A中I和II图分别是这一过程横切模式图, 侧根就这样上下左右交错出现。(2)中柱鞘细胞局部的生长素信号, 决定侧根的发生发育^[21-22]。即在中柱鞘细胞中生长素的局部累积, 达到一定程度后, 就可以促使中柱鞘细胞的发生分裂, 形成侧根的原基。在成熟的根组织中, 局部累积生长素可以将中柱鞘细胞特化成“基细胞”。但是不足的地方是, 增加了不正常形态和位置发生侧根的频率, 这个假说也有待完善。还有一些研究尚不能称之为假说, 但对我们理解侧根的时空调控有重要作用。如2015年Guseman等^[23]研究表明, Aux/IAAs蛋白就像是受生长素激活的计时器, 它可以精准地调控侧根生长发育的速度,

从而可以使侧根在主根上生长呈现一定的时空规律。通过调控不同的Aux/IAAs蛋白降解,且它们存在不同的降解速度,从而可以精确调控侧根发育的速度。根据对改造的拟南芥IAA14蛋白,使得它在拟南芥体内形成不同的降解速度的转基因植株,他们的结果表明,不同IAA14蛋白降解速度可以产生不同的侧根密度。在植物体中有序地降解Aux/IAA蛋白,使不同的Aux/IAA在不同的时间点起作用,可以在植物体中产生有序的基因表达模式,从而可以精准调控侧根的发育。在水稻侧根突变体中*cyp2*、OsIAA11蛋白的降解速度是减缓的^[24],而*OsIAA11*是水稻侧根发育的关键基因^[25],这也间接表明,生长素信号有可能是通过控制IAAs蛋白的降解调控侧根的发育。

2 Aux/IAA家族基因介导的生长素信号调控植物侧根发育

2.1 拟南芥中Aux/IAA介导的生长素信号调控侧根的发育

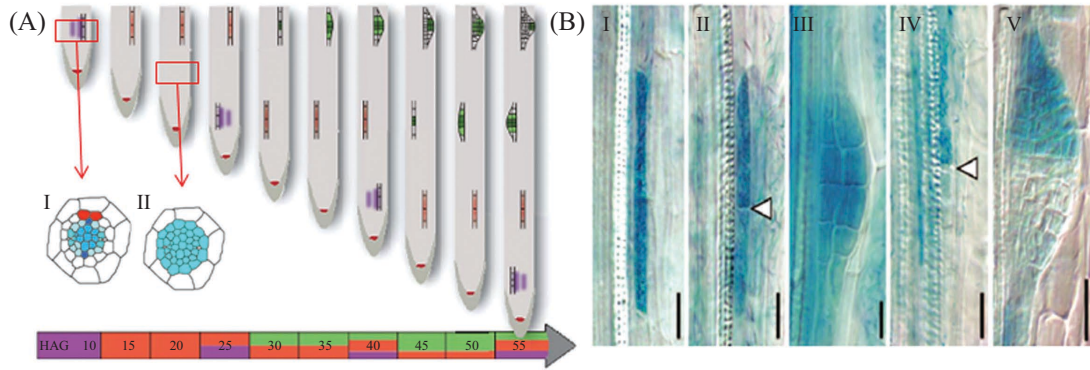
在拟南芥中Aux/IAA家族基因影响侧根发育的突变主要发生在Aux/IAA蛋白的保守第二结构域上,该突变影响了IAA蛋白在植物体内的正常降解,使得IAA蛋白无法释放ARF蛋白,从而无法启动下游基因的表达,即IAA的结构II保守氨基酸的突变阻断了生长素信号的传递^[26]。下面就对发现的几个Aux/IAA家族基因突变体进行总结,它们影响侧根从起始到原基突破母根表皮的过程。正是对这几个功能获得性*iaa*突变体的研究,形成如图2所示几个调控路径。IAA28-ARF5/6/7/8/19负责调控侧根起始,侧根起始中柱鞘细胞身份的确立,是侧根发生的最早的阶段^[27-28]。*IAA28*在基部分生组织表达,酵母双杂结果表明,它可以与5个ARF蛋白互作。而*GATA23*被认为是IAA28特异的下游基因,因为*GATA23*基因表达只有在*iaa28*背景下被强烈抑制,而在其他的*iaa*突变体背景下没有显著差异,表明IAA28对*GATA23*的调控是特异的。*GATA23*在两个临近木质部极处中柱鞘细胞中表达,在中柱鞘细胞过量表达*GATA23*,造成相邻的两个原基在同侧过高频率的出现,表明*GATA23*能促进侧根的起始,主要是调控了对着木质部极处中柱鞘细胞身份的确立。IAA14-ARF7/19调控侧根起始中两个中柱鞘细胞核的迁移以及后续的不对称分裂事件。*iaa14*突变体几乎完全不长侧

根,也没有出现第一次可见的垂周分裂,中柱鞘细胞分裂还停止在G₂到M期之前。遗传分析表明,*arf7*和*arf19*双突变体中仍能产生一定数量的侧根,说明与IAA14互作的ARF可能不止这两个。另一方面,ARF7和ARF19是通过激活LBD基因家族中*LBD16*和*LBD29*的表达调控侧根的发育^[29-30]。

IAA12-ARF5调控路径,以前认为,这条路径主要作用于胚胎发育中细胞命运决定和细胞不对称分裂。因为*iaa12*、*arf5*突变体是不长胚根的,而在*iaa12*杂合体较野生型侧根密度降低很多,即使长出的侧根也不像野生型侧根那样齐整有规律可循,且*arf5*较弱突变体也呈现出类似表型,所以这条路径也能调控侧根发育。在*iaa14*背景下在中柱鞘细胞超表达*ARF5*,可以部分回复侧根的表型,有的侧根甚至并拢长出。而在野生型的背景下,超表达*ARF5*虽然转基因植株没有长出更多的侧根,但是出现一些侧根位置靠近、排列异常的原基。所以认为,IAA14和IAA12两个路径共同作用于侧根的起始以及原基的正常发育模式^[31]。而在侧根原基突破母根表皮这一过程中是由IAA14和IAA3共同来调控。*iaa3*突变体较野生型有更多侧根起始事件的发生,但这些起始的中柱鞘细胞并不能进行后续平周分裂,而且在*shy2-101(iaa3)*突变体成熟侧根区可以发现很多早期发育阶段的侧根原基,但是这些侧根原基不能突破母根表皮,表明*IAA3*突变增加了侧根起始,但是抑制或是延迟了后续侧根原基后续发育及从母根突出。遗传分析表明,*iaa3*突变体增加侧根起始是依赖于IAA14路径的,所以认为,IAA3和IAA14路径共同调控侧根的突破母根表皮^[32]。在*iaa3*及*iaa14*突变体根部都能累积更多的生长素,表明*iaa*突变体不仅影响侧根发生发育,还能影响生长素的平衡^[31,33]。这也暗示着存在多种Aux/IAA-ARF调控单元协同调控侧根的形成。

2.2 水稻Aux/IAA介导的生长素信号调控侧根的发育

侧根发育的大部分知识主要来自拟南芥中的研究,迄今为止在水稻中克隆的调控侧根发育的Aux/IAA家族基因,主要有*OsIAA3*(现在命名为*OsIAA31*)、*OsIAA11*、*OsIAA23*、*OsIAA13*。*OsIAA3*是水稻中报道的第一个与侧根发育相关的Aux/IAA家族成员,在水稻中超表达人工突变的*Osiaa3*基因,该突变是在第二结构域核心保守基序,转基因植株

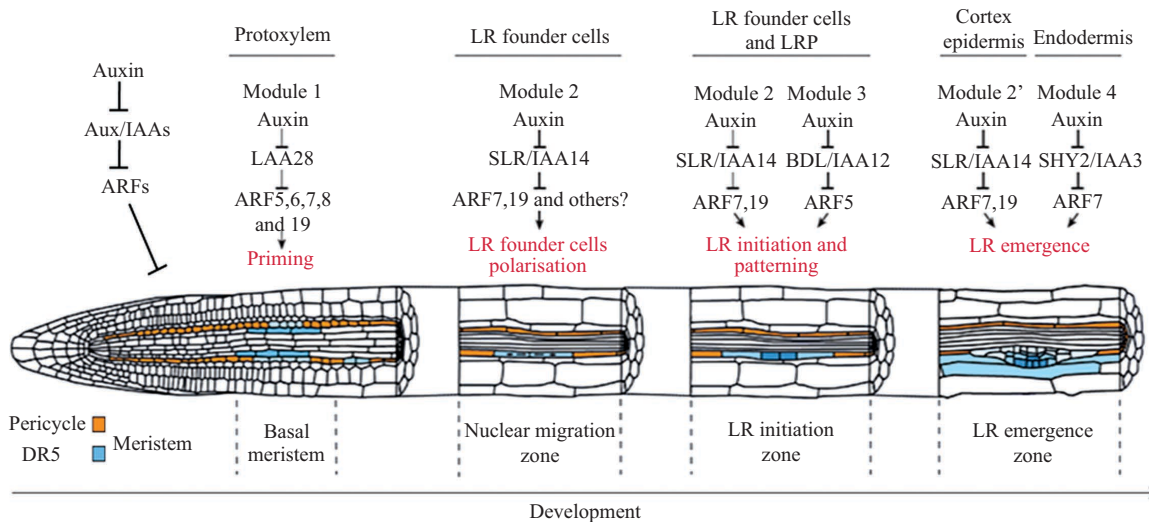


A: 拟南芥中侧根起始受基部分生组织处节律性生长素信号调控示意图。I和II分别表示根系在红色方框处横切片显微观察示意图, I和II中细胞不同程度的蓝色代表生长素在各个细胞中的分布, 红色表示要起始侧根的中柱鞘细胞。最下面横向箭头代表时间轴, 其上不同颜色与上面根系中不同发生事件颜色一一对应。B: 中柱鞘部位的局部生长素信号足够起始侧根的发生。I~III表示在一个中柱鞘细胞中产生生长素, 可以使之发育成GUS全染色的侧根原基。而IV和V表示在由同一中柱鞘细胞分裂而成两个短的中柱鞘细胞中一个细胞中产生生长素, 也可以使另一个没有产生生长素的中柱鞘细胞成为基细胞, 最终发育成侧根原基, 呈现出GUS染色一半的侧根原基。II和III中的箭头指的是两个中柱鞘之间新形成的细胞壁。

A: lateral root initiation is controlled by periodic auxin signaling which located in basal meristem. I and II show cross-sections of roots in red boxes. Blue represents auxin distribution in each cells. Red represents pericycle cells which will initiate lateral root. The horizontal arrow indicates time bar, different colors in the bar corresponding to relative events above the bar. B: local auxin signaling in pericycle cells is sufficient for lateral root initiation. I~III represent formation of a fully stained primordium by production auxin in a single xylem-adjacent pericycle cell. IV and V represent development of a half-stained primordium by activation of *iaaM* expression in only one of two abutted cells which can recruit the neighboring cell as the second founder cell and lead to staining of the progeny of only one founder cell. Arrowhead indicates the new cell wall.

图1 拟南芥中生长素信号调控侧根起始模型(根据参考文献[19-21]修改)

Fig.1 Models of auxin signaling involved in lateral root initiation (modified from references [19-21])



中柱鞘细胞以橙色表示, 而DR5报告基因在细胞中表达以蓝色代表。Aux/IAA家族基因参与从侧根起始到侧根原基突破母根表皮的过程, 都是通过抑制ARF蛋白, 从而不能激活下游基因而抑制了侧根的发育。

Orange represents pericycle cells, blue represents expressions of *DR5-GUS* reporter genes in root cells. Members of *Aux/IAA* family genes involved in lateral root development process from initiation to LR emergece. ARFs regulate the expression of down genes, IAAs represent the function of ARFs, resulting the LR failing to development.

图2 拟南芥中拟南芥中Aux/IAA家族基因参与侧根发育的总结(根据参考文献[26]修改)

Fig.2 Summary of members of *Aux/IAA* family involving in lateral root development (modified from reference [26])

表现出对生长素不敏感, 根系对重力反应迟缓, 侧根数量大量减少, 不定根的形成也受到了抑制^[34]。2011年, Ni等^[35]报道了一个水稻*Osiaa23*突变体, 该突变体对外源施用的生长素不敏感, 不仅侧根数量

急剧减少, 不定根也减少, 且根尖静止中心也存在一定缺陷。生长素报告基因*DR5-GUS*染色表明, 在突变体中静止中心处表达被抑制, 表明*OsIAA23-ARFs*参与了静止中心的生长素信号, 也意味着*OsIAA23*

调控的不仅是侧根的发育,还对不定根、静止中心的维持都有重要作用。尽管对OsIAA23与其作用的ARF有进一步的研究,但是没有一个ARF能回复*Osiaa23*侧根数量大量减少的表型^[36]。而2012年,Zhu等^[25]克隆了一个水稻控制侧根发育基因*OsIAA11*,在*Osiaa11*突变体中完全没有侧根,而且切片显微观察发现,突变体中柱鞘细胞的第一次垂周分裂事件都被抑制,表明*OsIAA11*对侧根的调控在中柱鞘细胞第一次垂周分裂之前。生长素报告基因*DR5-GUS*在突变体中根冠中表达是降低的,表明*OsIAA11*参与了根冠的生长素信号。*Osiaa11*突变体除了影响侧根发育,几乎不影响其他组织器官的发育。且*OsIAA11*是水稻中*AtIAA14*的同源基因,暗示*OsIAA11*可能是水稻中调控侧根发育最关键的*Aux/IAA*基因。同年,Kitomi等^[37]克隆了侧根发育控制基因*OsIAA13*、*Osiaa13*突变体中侧根数量大量减少,也不影响不定根的发育,*DR5-GUS*在根冠也是被抑制的,表明*OsIAA13*对侧根的调控可能较*OsIAA11*类似。*DR5-GUS*在*Osiaa11*与*Osiaa13*突变体根尖中表达都是削弱的,这与拟南芥中*iaa3*及*iaa14*突变体*DR5-GUS*的表达在根尖被上调是相反的。另一方面拟南芥中侧根调控的关键基因*IAA14*,突变体*iaa14*是显性突变,而水稻中*Osiaa11*是半显性基因,突变体*iaa14*还影响了植株的育性,而水稻中*Osiaa11*植株育性正常。水稻中*Osiaa*功能获得性突变体研究表明生长素信号调控侧根发生发育上在水稻和拟南芥中有很多相似之处,*Aux/IAA*家族成员对侧根的调控上起了很重要的作用。而突变体不同的表型差异意味着生长素信号对侧根的调控在水稻与拟南芥中是存在较大差异的。

3 结语与展望

*Aux/IAA*介导的生长素信号是调控侧根发生发育的核心因子,在拟南芥中通过对功能获得性*iaa*侧根突变体的研究,基本明确了生长素信号调控侧根发生发育的分子网络。而对于生长素信号调控侧根起始模型,局部生长素信号促使中柱鞘细胞形成侧根这个模型,能说明基细胞身份的确定,但不能解释拟南芥中侧根起始的时空特性;基部分生组织处存在节律性的生长素信号调控侧根发生这一假说能解释其时空特性,但是无法解释在原生木质部处存在的生长素信号,如何传递给起始侧根的中柱鞘细胞,

从而确定侧根起始基细胞身份。如何解决这两个基本模型的短处,而结合其各自优势,提出新的侧根起始模型,可能是未来研究工作的重要领域。现有的研究表明,*Aux/IAA*家族成员主要参与了侧根起始、侧根原基发育、原基突破母根表皮这些过程,而在侧根伸长方面并没有起重要作用。现阶段研究主要还是集中在IAA与ARF互作的研究上,而对ARF下游调控的基因以及对IAA蛋白降解调控机制所知较少,深入该领域的研究可能会有比较好的进展。

在水稻侧根的研究中,现有的报道表明生长素信号调控侧根发育机制在拟南芥中与水稻中还是比较保守的。然而因水稻与拟南芥在根系细胞结构上有较大差别,侧根起始中柱鞘细胞位置不同,尽管发育过程比较相似,侧根细胞的来源也不完全相同,表明水稻与拟南芥侧根发育上可能有较多的差异。然而水稻中侧根突变体的研究还不够深入,由于侧根观察的难度,现有的几个*iaa*功能获得性突变体的侧根发育研究,还不是很精细。新的显微观察技术的出现以及在水稻中发展更多的基因标记,如类似*cycB1;l-GUS*,可以更加清晰地显示侧根停止发育阶段。另一方面现在报道的几个水稻*iaa*突变体都几乎没有侧根,所以很可能存在其他*OsIAA*蛋白参与侧根的调控。而且与*OsIAA3*、*OsIAA11*、*OsIAA23*、*OsIAA13*蛋白互作的ARF蛋白还不清楚,如*OsIAA23*对水稻侧根、不定根、根冠发育、静止中心的维持都有重要的作用,与*OsIAA23*互作的这些ARF可能参与了不同组织器官的发育。以上这些研究的深入对理解生长素信号调控植物侧根发育有重要的意义。

参考文献 (References)

- 1 Tian H, de Smet I, Ding Z. Shaping a root system: Regulating lateral versus primary root growth. *Trends Plant Sci* 2014; 19(7): 426-31.
- 2 Malamy JE, Benfey PN. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development* 1997; 124(1): 33-44.
- 3 Benkova E, Bielach A. Lateral root organogenesis—from cell to organ. *Curr Opin Plant Biol* 2010; 13(6): 677-83.
- 4 Kazan K. Auxin and the integration of environmental signals into plant root development. *Ann Bot* 2013; 112(9): 1655-65.
- 5 Lee HW, Cho C, Kim J. LBD16 and LBD18 act downstream of the AUX1 and LAX3 auxin influx carriers to control lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* 2015; 168(4): 1792-806.
- 6 Robert HS, Grunewald W, Sauer M, Cannoot B, Soriano M,

- Swarup R, *et al.* Plant embryogenesis requires AUX/LAX-mediated auxin influx. *Development* 2015; 142(4): 702-11.
- 7 Tromas A, Perrot-Rechenmann C. Recent progress in auxin biology. *C R Biol* 2010; 333(4): 297-306.
- 8 Korasick DA, Westfall CS, Lee SG, Nanao MH, Dumas R, Hagen G, *et al.* Molecular basis for AUXIN RESPONSE FACTOR protein interaction and the control of auxin response repression. *Proc Natl Acad Sci USA* 2014; 111(14): 5427-32.
- 9 Benkova E, Hejatkó J. Hormone interactions at the root apical meristem. *Plant Mol Biol* 2009; 69(4): 383-96.
- 10 Fukaki H, Tasaka M. Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Mol Biol* 2009; 69(4): 437-49.
- 11 de Smet I, Vanneste S, Inze D, Beeckman T. Lateral root initiation or the birth of a new meristem. *Plant Mol Biol* 2006; 60(6): 871-87.
- 12 Rebouillat J, Dievart A, Verdeil J, Escoute J, Giese G, Breitler JC, *et al.* Molecular genetics of rice root development. *Rice* 2009; 2: 15-24.
- 13 Ni J, Shen YX, Zhang YY, Liu Y. Histological characterization of the lateral root primordium development in rice. *Botanical Studies* 2014; 55(1): 42.
- 14 Casimiro I, Beeckman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang H, Casero P, *et al.* Dissecting *Arabidopsis* lateral root development. *Trends Plant Sci* 2003; 8(4): 165-71.
- 15 Peret B, de Rybel B, Casimiro I, Benkova E, Swarup R, Laplaze L, *et al.* *Arabidopsis* lateral root development: An emerging story. *Trends Plant Sci* 2009; 14(7): 399-408.
- 16 Beeckman T, Burssens S, Inze D. The peri-cell-cycle in *Arabidopsis*. *J Exp Bot* 2001; 52(Spec Issue): 403-11.
- 17 Casimiro I, Marchant A, Bhalerao RP, Beeckman T, Dhooge S, Swarup R, *et al.* Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation. *Plant Cell* 2001; 13(4): 843-52.
- 18 Himanen K, Boucheron E, Vanneste S, de Almeida Engler J, Inze D, Beeckman T. Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation. *Plant Cell* 2002; 14(10): 2339-51.
- 19 de Smet I, Tetsumura T, de Rybel B, Frei dit Frey N, Laplaze L, Casimiro I, *et al.* Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. *Development* 2007; 134(4): 681-90.
- 20 Overvoorde P, Fukaki H, Beeckman T. Auxin control of root development. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2010; 2(6): a001537.
- 21 Dubrovsky JG, Sauer M, Napsucially-Mendivil S, Ivanchenko MG, Friml J, Shishkova S, *et al.* Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008; 105(25): 8790-4.
- 22 Laskowski M. Lateral root initiation is a probabilistic event whose frequency is set by fluctuating levels of auxin response. *J Exp Bot* 2013; 64(9): 2609-17.
- 23 Guseman JM, Hellmuth A, Lanctot A, Feldman TP, Moss BL, Klavins E, *et al.* Auxin-induced degradation dynamics set the pace for lateral root development. *Development* 2015; 142(5): 905-9.
- 24 Kang B, Zhang Z, Wang L, Zheng L, Mao W, Li M, *et al.* OsCYP2, a chaperone involved in degradation of auxin-responsive proteins, plays crucial roles in rice lateral root initiation. *Plant J* 2013; 74(1): 86-97.
- 25 Zhu ZX, Liu Y, Liu SJ, Mao CZ, Wu YR, Wu P. A gain-of-function mutation in OsIAA11 affects lateral root development in rice. *Mol Plant* 2012; 5(1): 154-61.
- 26 Lavenus J, Goh T, Roberts I, Guyomarc'h S, Lucas M, de Smet I, *et al.* Lateral root development in *Arabidopsis*: Fifty shades of auxin. *Trends Plant Sci* 2013; 18(8): 450-8.
- 27 de Rybel B, Vassileva V, Parizot B, Demeulenaere M, Grunewald W, Audenaert D, *et al.* A novel aux/IAA28 signaling cascade activates GATA23-dependent specification of lateral root founder cell identity. *Curr Biol* 2010; 20(19): 1697-706.
- 28 Rogg LE, Lasswell J, Bartel B. A gain-of-function mutation in IAA28 suppresses lateral root development. *Plant Cell* 2001; 13(3): 465-80.
- 29 Fukaki H, Tameda S, Masuda H, Tasaka M. Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the SOLITARY-ROOT/IAA14 gene of *Arabidopsis*. *Plant J* 2002; 29(2): 153-68.
- 30 Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, Theologis A, Tasaka M. ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of LBD/ASL genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2007; 19(1): 118-30.
- 31 de Smet I, Lau S, Voss U, Vanneste S, Benjamins R, Rademacher EH, *et al.* Bimodular auxin response controls organogenesis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010; 107(6): 2705-10.
- 32 Goh T, Kasahara H, Mimura T, Kamiya Y, Fukaki H. Multiple AUX/IAA-ARF modules regulate lateral root formation: the role of *Arabidopsis* SHY2/IAA3-mediated auxin signalling. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2012; 367(1595): 1461-8.
- 33 Vanneste S, de Rybel B, Beemster GT, Ljung K, de Smet I, van Isterdael G, *et al.* Cell cycle progression in the pericycle is not sufficient for SOLITARY ROOT/IAA14-mediated lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 2005; 17(11): 3035-50.
- 34 Nakamura A, Umemura I, Gomi K, Hasegawa Y, Kitano H, Sazuka T, *et al.* Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein. *Plant J* 2006; 46(2): 297-306.
- 35 Jun N, Gaohang W, Zhenxing Z, Huanhuan Z, Yunrong W, Ping W. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J* 2011; 68(3): 433-42.
- 36 Ni J, Zhu Z, Wang G, Shen Y, Zhang Y, Wu P. Intragenic suppressor of Osiaa23 revealed a conserved tryptophan residue crucial for protein-protein interactions. *PLoS One* 2014; 9(1): e85358.
- 37 Kitomi Y, Inahashi H, Takehisa H, Sato Y, Inukai Y. OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci* 2012; 190: 116-22.