

# 甘蓝型油菜根系突变体 *lrn1*、*prl1* 和野生型根系显微结构的差异

李东霞<sup>1,3</sup>, 石桃雄<sup>1</sup>, 袁盼<sup>1</sup>, 冯燕妮<sup>2\*</sup>, 石磊<sup>1</sup>

(1. 农业部长江中下游耕地保育重点实验室/华中农业大学微量元素研究中心, 武汉 430070; 2. 华中农业大学生命科学技术学院, 武汉 430070; 3. 中国热带农业科学院椰子研究所/海南省热带油料作物生物学重点实验室, 海南文昌 571339)

**摘要:** 油菜外源细胞分裂素不敏感突变体 *lrn1* 和 *prl1* 表现为磷高效。营养液培养 0.2  $\mu\text{mol/L}$  细胞分裂素 (6-BA) 处理, 与甘蓝型油菜野生型‘宁油 7 号’ (WT) 相比, 突变体 *lrn1* 侧根较多, *prl1* 主根较长。本研究利用体式显微技术、非切片压片法以及石蜡切片等技术, 对 3 个基因型在  $\text{ddH}_2\text{O}$  和 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理下的根毛、根表皮细胞分化及根尖解剖结构的差异进行了观察, 结果表明:  $\text{ddH}_2\text{O}$  处理, 种子发芽后第 1、3、6、9 d, *lrn1*、*prl1* 和 WT 根尖成熟区根毛较少。0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理, 种子发芽后第 3 d, *lrn1*、*prl1* 和 WT 根尖形成大量根毛, 其中 WT 根毛最多、密度最大; *prl1* 根毛最少, 密度也最小; *lrn1* 处于两者之间。种子发芽后第 6 d, *lrn1*、*prl1* 和 WT 分生区和伸长区明显缩短, *lrn1* 和 *prl1* 分生区面积无显著差异, 但两者均显著大于 WT; *lrn1* 和 *prl1* 根冠细胞结构较正常, 而 WT 根冠细胞结构畸形; *lrn1* 皮层原细胞之间排列较 WT 和 *prl1* 紧密。种子发芽后第 9 d, *lrn1* 已有 4 条侧根, 但 *prl1* 与 WT 无侧根形成。6-BA 处理, *prl1* 主根较长, 与其根尖分生区面积较大密切相关; *lrn1* 侧根较多, 可能与中柱原细胞排列密度较高密切相关。

**关键词:** 甘蓝型油菜; *lrn1*; *prl1*; 根毛; 根尖分生区

中图分类号: S565.4; Q945.15

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2014)04-0406-07

## Differences in Root Microscopic Structure of Root Mutants *lrn1*, *prl1* and Wild Type in Oilseed Rape (*Brassica napus* L.)

LI Dong-Xia<sup>1,3</sup>, SHI Tao-Xiong<sup>1</sup>, YUAN Pan<sup>1</sup>, FENG Yan-Ni<sup>2\*</sup>, SHI Lei<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Cultivated Land Conservation, Ministry of Agriculture / Microelement Research Centre, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 2. College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 3. Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / Hainan Key Biological Laboratory of Tropical Oil Crops, Wenchang, Hainan 571339, China)

**Abstract:** Both *lrn1* and *prl1*, two *Brassica napus* root mutants insensitive to exogenous cytokinin, show phosphorus efficiency. Compared with ‘Ningyou 7’ (WT) plants, *lrn1* produces more lateral roots and *prl1* has longer primary roots under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  cytokinins (6-BA) treatment by hydroponics. In this study, differences in root hair, differentiation of epidermal cells and anatomical structure of the root tip of all three genotypes under  $\text{ddH}_2\text{O}$  and 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA were studied with stereomicroscopy, non-sliced squash method and paraffin sectioning. Results showed that the root hair number at the zone of maturation in *lrn1*, *prl1* and WT at  $\text{ddH}_2\text{O}$  was significantly less than that under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA treatment. Under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA treatment, the root hair length and density of WT was the longest and highest, while that of *prl1* was the shortest and lowest, and that of *lrn1* was between WT and

收稿日期: 2014-05-19, 退修日期: 2014-06-04。

基金项目: 教育部新世纪优秀人才项目 (NCET-13-0809); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目 (2014PY020)。

作者简介: 李东霞 (1987-), 女, 硕士, 研究实习员, 从事植物营养遗传研究 (E-mail: lixia.311@163.com)。

\* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: feng@mail.hzau.edu.cn)。

*prl1* 3 days after germination (DAG3). The zone of cell division and cell elongation of *lnr1*, *prl1* and WT were shortened under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA DAG6. The meristem areas of *lnr1* and *prl1* were greater than that of WT, and there were no differences between these two mutants. Moreover, cell structure of the root cap of *lnr1* and *prl1* were normal, whereas, that of WT was abnormal. Periblem cell arrangements of *lnr1* were closer than that of WT and *prl1*. Under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA DAG9, *lnr1* had four lateral roots, whereas *prl1* and WT had no lateral roots. Longer primary root length of *prl1* was closely related to its larger meristem area; and more lateral roots in *lnr1* under 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA treatment were due to higher cell density in the plerome in the zone of cell division.

**Key words:** *Brassica napus* L.; *lnr1*; *prl1*; Root hair; Meristem area of root tip

细胞分裂素是一类较活跃的具有腺嘌呤环结构的植物激素,它具有促进细胞分裂分化、消除顶端优势、促进侧芽生长、延缓叶片衰老以及加速营养物质运输等功能<sup>[1]</sup>。根据腺嘌呤环第6位取代物化学结构的差异,可将天然的细胞分裂素分为两大类:一类为类异戊二烯族形式细胞分裂素,如玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)、异戊烯基腺苷(isopentenyl adenosine, iPA)等;另一类为芳香族形式细胞分裂素,如6-苄基腺嘌呤(6-benzyl adenine, BA, 6-BA)等。与生长素和乙烯促进侧根的形成相反,细胞分裂素抑制侧根的形成。外源细胞分裂素的施用能够抑制主根的伸长和侧根的形成,导致根系生物量降低<sup>[2-7]</sup>。与主根伸长受抑制相比,侧根的起始和发育对细胞分裂素更敏感<sup>[3,8,9]</sup>。Lohar等<sup>[9]</sup>研究表明,细胞分裂素不仅能够抑制侧根形成过程中的细胞分裂启动,而且还可以抑制整个根系的生长。

在植物低磷反应调控体系中,植物激素参与了根系形态的改变,包括抑制主根伸长和侧根发生等过程<sup>[3,4]</sup>。低磷会降低植物根系中内源细胞分裂素的水平<sup>[3]</sup>, Salama等<sup>[10]</sup>研究发现,磷供应不足时,向日葵幼苗根系的细胞分裂素含量降至对照的44.5%,而叶片内细胞分裂素含量降至对照的38.1%。低磷胁迫下,大麦根部和地上部细胞分裂素(iPA)的含量下降,根长及根冠比增加<sup>[11]</sup>。缺磷胁迫下,长豇豆幼苗根系细胞分裂素(ZRs)含量降低,因此促进了根系的生长;而地上部ZRs含量降低抑制了其生长,使缺磷胁迫下根冠比提高<sup>[11]</sup>。

甘蓝型油菜是我国主要的油料作物之一,对缺

磷敏感,其主产区又多为缺磷地区。磷在土壤中的扩散能力较弱,土壤中的磷易被固定,植株只能吸收其根系周围的有效磷,因此筛选和培育磷高效品种是解决油菜需磷和土壤供磷矛盾的重要途径之一。‘宁油7号’是我国半冬性油菜品种,利用该品种与欧洲冬性油菜品种‘Tapidor’杂交构建的油菜TN DH遗传群体,已经定位了很多重要农艺性状的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL),并且基于该群体构建的甘蓝型油菜遗传连锁图谱已成为国际油菜参考图谱。Shi等<sup>[12]</sup>通过‘宁油7号’6-BA不同浓度处理的梯度试验,确定0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA为甘蓝型油菜根系突变体筛选的临界浓度,并且在该浓度下,‘宁油7号’主根伸长和侧根发生均受到明显抑制。从4200个‘宁油7号’甲基磺酸乙酯(ethylmethane sulfonate, EMS)突变单株( $M_2$ )中筛选获得六类外源6-BA不敏感根系突变体,其中包括侧根突变体 *lnr1* 和主根突变体 *prl1*。低磷处理下, *lnr1* 和 *prl1* 根干重均显著高于野生型,且 *lnr1* 的增幅大于 *prl1*; *lnr1* 不仅能从介质中吸收较多的磷,还能将吸收到的磷有效地用于地上部生长及籽粒的生产,而 *prl1* 仅表现出较高的磷利用效率。本研究拟对甘蓝型油菜根系突变体 *lnr1*、*prl1* 和野生型(‘宁油7号’, WT)在ddH<sub>2</sub>O和0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA处理下根系显微结构的差异进行比较,以探讨突变体 *lnr1* 侧根较多、*prl1* 主根较长的原因。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

研究材料为甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)

‘宁油 7 号’(WT)、侧根突变体 *lrn1* ( $M_6$ 代)和主根突变体 *prl1* ( $M_6$ 代)。其中‘宁油 7 号’是 EMS 突变体的原始材料。

1.2 实验方法

1.2.1 植株培养

挑选‘宁油 7 号’(WT)、突变体 *prl1* 和 *lrn1* 自交套袋的  $M_6$ 代种子各 100 粒，分别装入 10 mL 离心管中，用超纯水清洗 3 遍，然后在离心管中加入 2/3 的超纯水，倾斜置于 4℃冰箱中浸种 8 h；种子浸种后播于固定在一次性培养杯上的纱布上，根系避光培养；每杯播种 12 粒，发芽后每杯保留 6 株。实验设 ddH<sub>2</sub>O 和 0.2 μmol/L 6-BA (pH 5.6)2 个处理，其中 ddH<sub>2</sub>O 处理为对照。

1.2.2 根系形态和根系表皮细胞分化的观察

分别取种子发芽后第 1、3、6、9 d 的植株，放在盛有 ddH<sub>2</sub>O 的培养皿中，用体式显微镜(Olympus SZX16)观察根系形态；取发芽后第 3 d 的植株，将其根尖(长约 1~1.5 cm)制成临时装片，用正置显微镜(Olympus BX53)观察根系表面细胞分化。

1.2.3 根系显微结构观察

采用石蜡制片法观察甘蓝型油菜根系突变体 *lrn1*、*prl1* 及野生型的根系显微结构。种子发芽后第 6 d，取根尖长度为 5~8 mm 的初生根，保存在卡诺固定液中，24 h 后抽气；经爱氏苏木精整染<sup>[13]</sup>、脱水、石蜡包埋等过程，用 Leica RM2235

切片机切片。切片分初生根尖纵切、根尖分生区横切，切片厚度 8 μm。经切片、展片、粘片、KEDEE KD-H 烘干后，用二甲苯脱蜡、透明，加拿大树胶封片，置 36℃恒温干燥箱内烘干，用正置显微镜(Olympus BX53)观察。

2 结果与分析

2.1 根系形态和根毛

ddH<sub>2</sub>O 处理，种子发芽后第 1 d (DAG1)、3 d (DAG3)、6 d (DAG6)、9 d (DAG9)，*lrn1*、*prl1* 和 WT 根尖成熟区根毛较少(图 1: A, B, C, D)。0.2 μmol/L 6-BA 处理，*lrn1*、*prl1* 和 WT 根尖及根系形态随着生长时间延长逐渐表现出显著差异(图 1)。DAG1，*lrn1* 和 *prl1* 根尖成熟区根毛少，而 WT 根毛较丰富(图 1: E)；DAG3、DAG6 和 DAG9，*lrn1* 和 *prl1* 的根毛长度和密度有增加趋势，但分别显著短和小于 WT，并且 *lrn1* 的根毛长度显著长于 *prl1*(图 1: F, G, H)；DAG6，*lrn1* 已有侧根生出，而 *prl1* 与 WT 无可见侧根(图 1: G)；DAG9，*lrn1* 已有 4 条侧根，而 *prl1* 与 WT 无侧根形成(图 1: H)。

为了进一步了解 *lrn1*、*prl1* 和 WT 根毛发生的差异，采用非切片压片法在显微镜下对 3 种基因型 DAG3 根尖根毛进行了观察，结果表明，*lrn1*、*prl1* 和 WT ddH<sub>2</sub>O 处理植株根尖根毛较少，各基

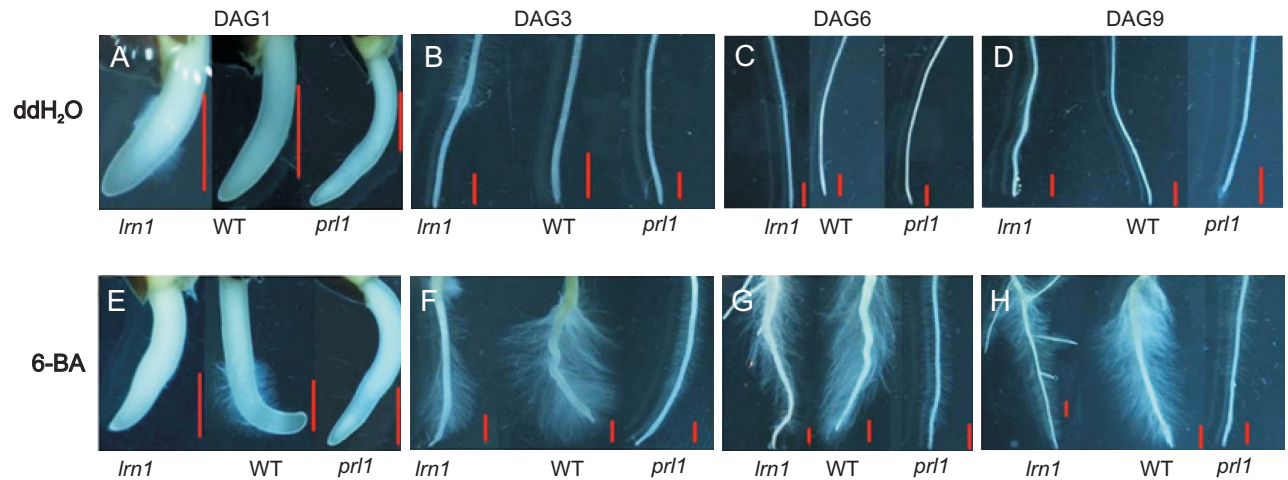


图 1 ddH<sub>2</sub>O 和 0.2 μmol/L 6-BA 处理下根系突变体 *lrn1*、*prl1* 和 WT 根尖根毛和根系形态 (DAG 为发芽后天数；标尺 = 1 mm)

Fig. 1 Root hairs at root tip and root morphology of root mutants *prl1*, *lrn1* and WT at 0.2 μmol/L 6-BA and ddH<sub>2</sub>O (DAG: Day after germination; Bar = 1 mm)

因型间无显著差异(图 2: A, B, C); 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理, *ltn1*、*prl1* 和 WT 根尖形成大量根毛, 其中 WT 根毛最多、密度最大; *prl1* 根毛最少, 密度最小; *ltn1* 处于两者之间(图 2: D, E, F)。

2.2 根尖纵切

ddH<sub>2</sub>O 处理种子发芽后第 6 d, WT 根冠细胞结构较为清晰, 具有 3 层边缘细胞, 分生区和伸长区较长(图 3: B); *ltn1* 根冠 3 层边缘细胞清晰可见, 分生区和伸长区较长(图 3: A); *prl1* 没有观察到根冠细胞, 其根系直径小于野生型(图 3: C)。而 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理, WT 分生区和伸长区明显缩短, 根冠细胞结构畸形(图 3: E); *ltn1* 和 *prl1* 根尖分生区和伸长区也明显缩短, 根冠细胞结构较正常(图 3: D, F)。0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理, *ltn1* 和 *prl1* 分生区面积无显著差异, 但两者均显著大于 WT(图 3: D, E, F)。

2.3 根尖分生区横切结构

ddH<sub>2</sub>O 和 6-BA 处理种子发芽后第 6 d, *ltn1*、*prl1* 和 WT 的表皮原(D)都由一层细胞所组成, 其衍生细胞将会分化为表皮; 表皮细胞内侧为皮层原(PE), 由 4~5 层薄壁细胞组成, 其衍生细胞将分化为皮层; 中间为中柱原(PL), 其衍生细胞将会分化为中柱, 中柱原细胞较皮层原细胞小, 且排列

较为紧密, 形成一个群(图 4)。ddH<sub>2</sub>O 处理, WT 中柱原群中观察到的细胞核数目多于 6-BA 处理。6-BA 处理, WT 中柱原细胞堆积比 *ltn1* 和 *prl1* 紧密, 三者中 *prl1* 中柱原细胞堆积最为松散(图 4: b, e); *ltn1* 皮层原细胞之间排列较 WT 和 *prl1* 紧密(图 4: d, e, f)。

3 讨论

本研究 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理, WT、*ltn1* 和 *prl1* 的根毛长度和根毛密度显著大于 ddH<sub>2</sub>O 处理(图 2); 并且 WT 根毛最多、密度最大; *prl1* 根毛最少, 密度最低; *ltn1* 处于两者之间(图 1, 图 2)。根毛增加可以增大根系吸收表面积<sup>[14]</sup>, 提高植物水分和矿质养分的吸收能力。缺磷时植物主根伸长受到显著抑制, 根毛长度和密度显著增加<sup>[3]</sup>, 本研究 6-BA 处理植物的根系形态与之相似。细胞分裂素可能参与了植物响应低磷胁迫的信号转导<sup>[15]</sup>。

0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA 处理种子发芽后第 9 d, WT 和主根突变体 *prl1* 均无侧根发生, 而侧根突变体 *ltn1* 已有 4 条侧根(图 1)。外源添加细胞分裂素会抑制侧根形成<sup>[9,16]</sup>。低浓度(小于 0.01  $\mu\text{mol/L}$ ) 6-BA 对 WT 主根的伸长和侧根的形成无显著影响,

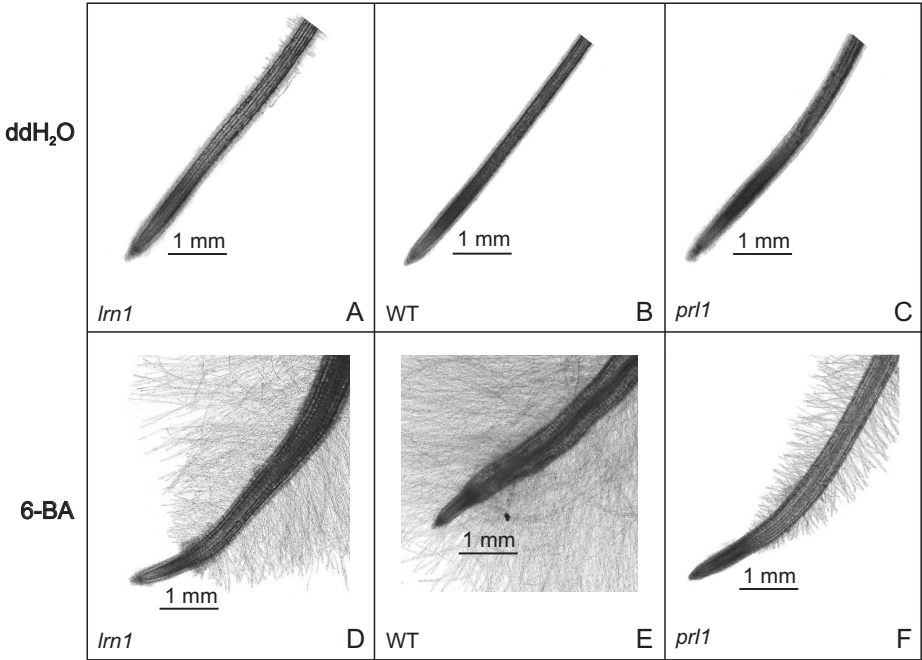


图 2 ddH<sub>2</sub>O 和 6-BA 处理下突变体 *ltn1*、*prl1* 和 WT 种子发芽后第 3 天(DAG3)根尖根毛

Fig. 2 Root hairs at the root tip of root mutants *ltn1*, *prl1* and WT at ddH<sub>2</sub>O and 0.2  $\mu\text{mol/L}$  6-BA at DAG3



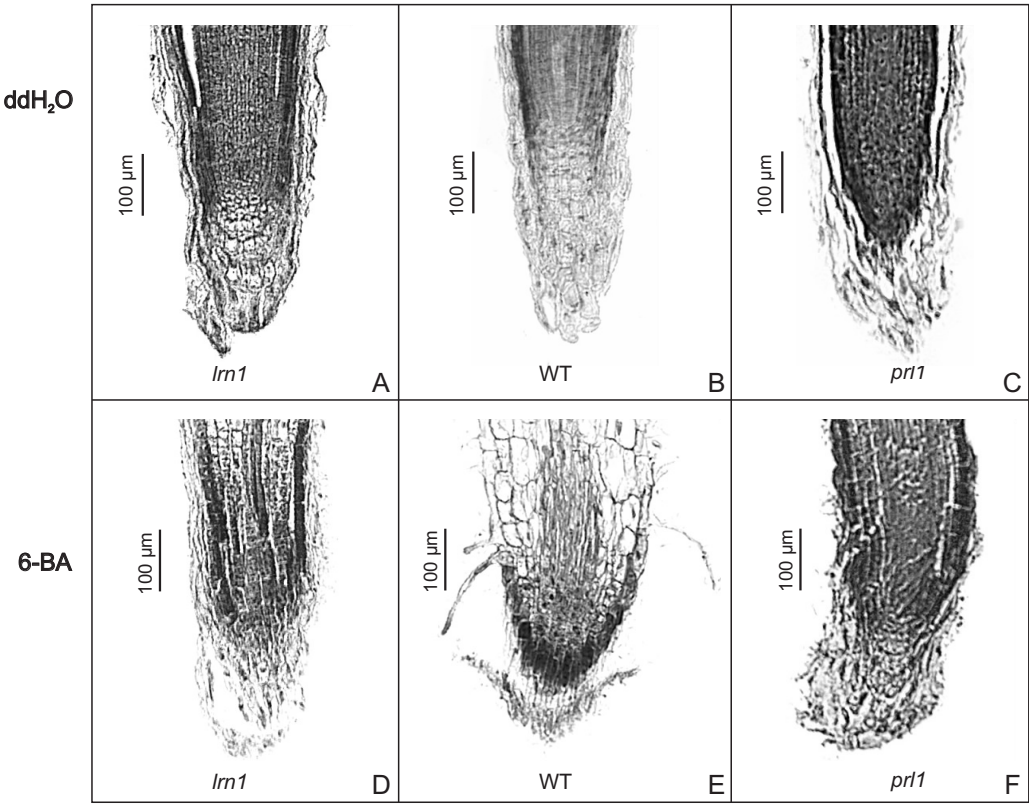


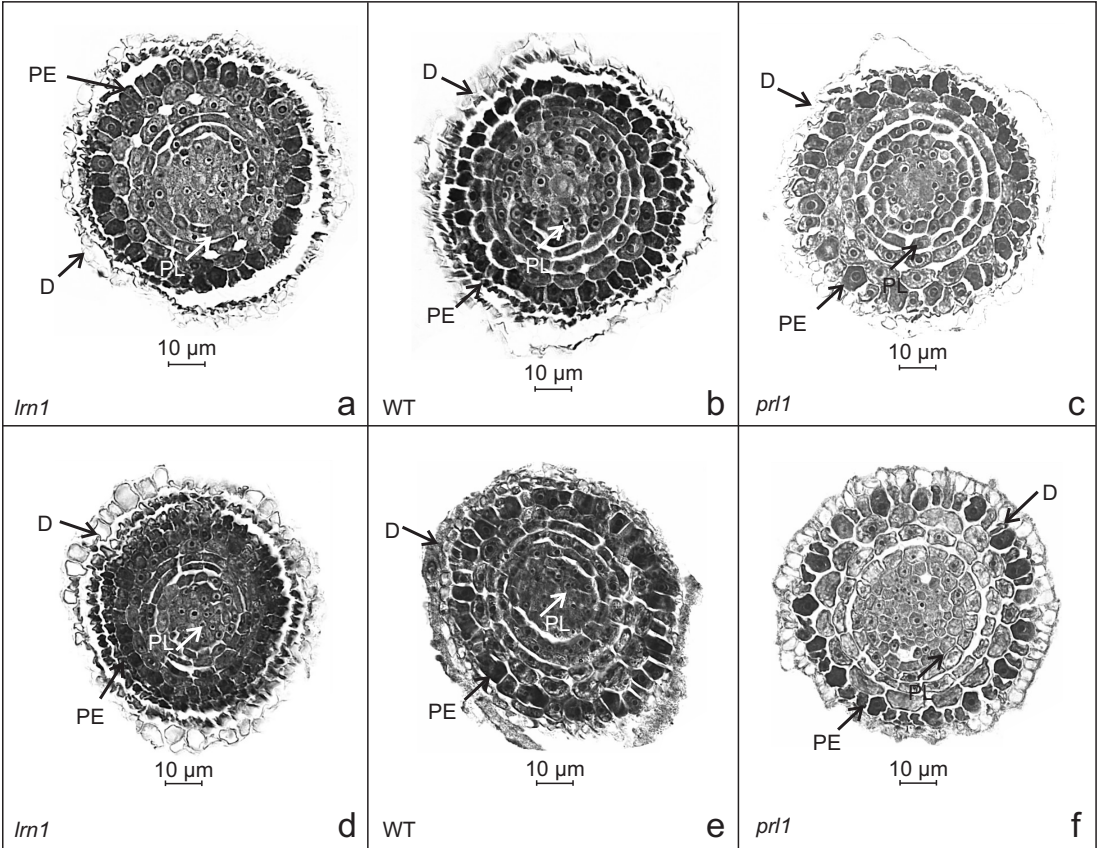
图 3 ddH<sub>2</sub>O 和 0.2 μmol/L 6-BA 处理下根系突变体 *lrn1*、*prl1* 和 WT 种子发芽后第 6 天 (DAG6) 根尖纵切结构

Fig. 3 Anatomical structure of root tips of root mutants *prl1*, *lrn1* and WT at ddH<sub>2</sub>O and 0.2 μmol/L 6-BA at DAG6

只有当 6-BA 的浓度高于 0.02 μmol/L 时，主根的伸长和侧根的形成才会受到明显抑制<sup>[12]</sup>。相对于 WT 和 *prl1*，*lrn1* 能够在 0.2 μmol/L 6-BA 处理下形成更多侧根，可能是由于其根系内源细胞分裂素的浓度较低。有研究表明，细胞分裂素缺乏的拟南芥植株不仅能够形成较大的根尖顶端分生组织，并且其植株的根系生长也较快<sup>[5]</sup>。此外，Laplaze 等对拟南芥乙烯不敏感突变体 *etr1* 施加外源细胞分裂素，发现突变体主根的伸长并没有受到抑制，但是侧根密度却急剧下降，也就是说细胞分裂素对主根伸长和侧根形成的抑制机制是不一样的<sup>[8]</sup>。

在 0.2 μmol/L 6-BA 处理下，*lrn1*、*prl1* 和 WT 的分生区明显缩短，显著小于 ddH<sub>2</sub>O 处理(图 3)，这可能是由于 6-BA 抑制了分生区细胞的分化速率，导致分生区面积减小；并且 *lrn1* 和 *prl1* 受到抑制的程度小于 WT，因此两者分生区面积显著大于 WT(图 3: D, E, F)。细胞分裂素是控制分生

组织活性的关键信号分子<sup>[17]</sup>，它通过控制分生区细胞分化速率来控制植物根尖分生区的大小<sup>[18,19]</sup>，它对植物根系的抑制作用是通过控制分生区面积大小实现的<sup>[20]</sup>。分生区面积变小，分生细胞数目减少，分化为侧根和伸长区细胞的频率降低，从而侧根的形成和主根的伸长受到抑制。ddH<sub>2</sub>O 处理，WT 中柱原群中观察到的细胞核数目多于 6-BA 处理，并且 6-BA 处理中柱原细胞堆积较为紧密(图 4: b, e)。此外，6-BA 处理，*lrn1* 皮层原细胞之间排列也较 WT 和 *prl1* 紧密(图 4: d, e, f)。根尖中柱原细胞的堆积程度可能与后期中柱鞘木质部细胞的密度有关，进而影响侧根的多少。侧根原基的形成具有位置效应，绝大多数植物侧根发育起源于韧皮部之间的中柱鞘细胞<sup>[21]</sup>。Matsumoto 等<sup>[22]</sup>的研究证明，细胞分裂素调控植物形成层的活动。细胞分裂素可能通过抑制中柱鞘木质部细胞的第一次分裂而抑制侧根的形成，但是侧根原基的进一步发育并不受细胞分裂素的影响<sup>[8]</sup>。



D: 表皮原; PE: 皮层原; PL: 中柱原。  
D: Dermatogen; PE: Periblem; PL: Plerome.

图 4 ddH<sub>2</sub>O 和 0.2 μmol/L 6-BA 处理下根系突变体 *lm1*、*prl1* 和 WT 种子发芽后第 6 天 (DAG 6) 根尖分生区横切面显微结构  
Fig. 4 Transverse section of root meristematic zone of root mutants *lm1*, *prl1* and WT at 0.2 μmol/L 6-BA and ddH<sub>2</sub>O at DAG 6

综上所述，6-BA 处理下，*prl1* 主根较长，与其根尖分生区面积较大密切相关；*lm1* 侧根较多，可能与中柱原细胞排列密度较高密切相关。

参考文献：

[ 1 ] Rubio V, Bustos R, Irigoyen ML, Cardona-López XC, Rojas-Triana M, Paz-Ares J. Plant hormones and nutrient signaling [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, 69: 361–373.  
[ 2 ] Gonzalez-Rizzo S, Crespi M, Frugier F. The *Medicago truncatula* CRE1 cytokinin receptor regulates lateral root development and early symbiotic interaction with *Sinorhizobium meliloti* [J]. *Plant Cell*, 2009, 18: 2680–2693.  
[ 3 ] López-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sánchez-Calderón L, Nieto-Jacobo MF, Simpson J, Her-

rera-Estrella L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system [J]. *Plant Physiol*, 2002, 129: 244–256.  
[ 4 ] López-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sánchez-Calderon L, Pérez-Torres A, Rampey RA, Bartel B, Herrera-Estrella L. 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 [J]. *Plant Physiol*, 2005, 137: 681–691.  
[ 5 ] Riefler M, Novak O, Strnad M, Schmülling T. *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokin-

- in metabolism[J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 40–54.
- [ 6 ] Werner T, Motyka V, Strnad M, Schmülling T, Affiliations A. Regulation of plant growth by cytokinin [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 10487–10492.
- [ 7 ] Werner T, Schmülling T. Cytokinin action in plant development[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 527–538.
- [ 8 ] Laplace L, Benkova E, Casimiro I, Maes L, Van Neste S, Swaruo R, Weijers D, Calvo V, Parizot B, Herrera-Rodriguez MB, Offringa R, Graham N, Doumas P, Friml J, Bogusz D, Beeckman T, Bennett M. Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation [J]. *Plant Cell*, 2007, 19: 3889–3900.
- [ 9 ] Lohar DP, Schaff JE, Laskey JG, Kieber JJ, Bilyeu KD, Bird DM. Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, and nematode and rhizobial symbioses[J]. *Plant J*, 2004, 38: 203–214.
- [ 10 ] Salama AM, Wareing PF. Effects of mineral nutrition on endogenous cytokinins in plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.)[J]. *J Exp Bot*, 1979, 30: 971–981.
- [ 11 ] Liu HC, Kuang YH, Chen RY. Changes of IAA contents in different asparagus bean cultivars under phosphorus-deficiency stress [J]. *Plant Physiol Commun*, 2003, 39: 125–127.
- [ 12 ] Shi TX, Zhao DY, Li DX, Wang N, Meng JL, Xu FS, Shi L. *Brassica napus* root mutants insensitive to exogenous 6-BA show phosphorus efficiency [J]. *Plant Soil*, 2012, 358: 61–74.
- [ 13 ] 李和平, 龙鸿. 植物显微技术[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 9–41.
- [ 14 ] Leitner D, Klepseh S, Ptashnyk M, Marchant A, Krik GJD, Schnepf A, Roose T. A dynamic model of nutrient uptake by root hairs[J]. *New Phytologist*, 2010, 185 (3): 792–802.
- [ 15 ] Schachtman DP, Shin R. Nutrient sensing and signaling: NPKS[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58: 47–69.
- [ 16 ] To JPC, Haberer G, Ferreira FJ, Deruère J, Mason MG, Schaller GE, Alonso JM, Ecker JR, Kieber JJ. Type-A *Arabidopsis* response regulators are partially redundant negative regulators of cytokinin signaling [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 658–671.
- [ 17 ] Higuchi M, Pischke M, Mähönen AP, Miyawaki K, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Shinozaki K, Kato T, Tabata S, Helariutta Y, Sussman MR, Kakimoto T. In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 8821–8826.
- [ 18 ] Dello IR, Linhares FS, Scacchi E, Casamitjana-Martinez E, Heidstra R, Costantino P, Sabatini S. Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation[J]. *Curr Biol*, 2007, 17: 678–682.
- [ 19 ] Perilli S, Moubayidin L, Sabatini S. The molecular basis of cytokinin function [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 6–21.
- [ 20 ] Werner T, Motyka V, Laucou V, Smets R, Onckelen HV, Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2532–2550.
- [ 21 ] Casimiro I, Beeckman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang H, Casero P, Sandberg G, Bennett MJ. Dissecting *Arabidopsis* lateral root development [J]. *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 165–171.
- [ 22 ] Matsumoto KM, Kusumoto T, Tarkowski P, Kinoshita-Tsujimura K, Václavíková K, Miyawaki K, Kakimoto T, Affiliations A. Cytokinins are central regulators of cambial activity[J]. *PNAS*, 2008, 105: 20027–20031.