

## 拟南芥开花基因 *FT* 对根毛生长的影响研究

刘选明<sup>1,2†</sup>, 刘泽田<sup>1,2</sup>, 汪龙<sup>1,2</sup>, 赵小英<sup>1,2</sup>, 于峰<sup>1,2</sup>

(1. 湖南大学 生物学院, 湖南 长沙, 410082;

2. 湖南大学 植物功能基因组学与发育调控湖南省重点实验室, 湖南 长沙, 410082)

**摘要:**为进一步研究成花素(*FLOWERING LOCUS T, FT*)基因对植物营养生长的影响, 通过结合 qRT-PCR 和生理学实验的方式对 *FT* 过表达及突变体植株进行比对分析. 研究发现, *FT* 过表达植株与野生型相比, 其根毛短且稀疏, 且具有分叉型、膨大型、波浪型等极性生长缺陷表型; 相反, 突变体 *ft-10* 的根毛相对长且密集, 略优于野生型, 无极性生长缺陷表型. 通过实时定量 PCR 分析与根毛起始伸长过程相关基因 *KOAJK*、*SCN1*、*RHD2*、*LRL3*、*RSL4*、*RHD6* 的表达量, *FT* 过表达植株显著低于野生型, 而突变体 *ft-10* 略高于野生型. 结果表明, *FT* 基因在根毛起始伸长过程中起负调控作用, 影响根毛的极性生长及数量分布. 本研究增加了对 *FT* 基因在营养生长过程中功能的认识, 同时也为深入研究根系发育的分子机理奠定了基础.

**关键词:**拟南芥; *FT*; 根毛; 基因表达; 营养生长

**中图分类号:** Q94

**文献标志码:** A

## Study on Effect of *FT* Gene on Root Hair Development in *Arabidopsis*

LIU Xuanming<sup>1,2†</sup>, LIU Zetian<sup>1,2</sup>, WANG Long<sup>1,2</sup>, ZHAO Xiaoying<sup>1,2</sup>, YU Feng<sup>1,2</sup>

(1. College of Biology, Hunan University, Changsha 410082, China;

2. Hunan Province Key Laboratory of Plant Function Genomics  
and Developmental Regulation, Hunan University, Changsha 410082, China)

**Abstract:** The *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) overexpression and mutant plants were analyzed by quantitative PCR and physiological assays to further study the effect of *FT* gene on the plant vegetative growth. The results showed that the *FT* overexpression lines had shorter and sparser root hairs with abnormal phenotypes such as branch, ballooned and wavy types when compared with the wild type. On the contrary, *ft-10* had longer and denser root hairs with normal phenotypes when compared with wild type. Quantitative analysis of the gene expression including *KOAJK*、*SCN1*、*RHD2*、*LRL3*、*RSL4*、*RHD6* related to root hair initiation elongation showed that the *FT* overexpression lines were significantly lower than those of the wild type, while *ft-10* were slightly higher than those of the wild type. The results indicate that the *FT* gene plays a negative role in the initial elongation of root hairs and affects the polar growth and quantitative distribution of root hairs. This study promotes the understanding of the *FT* function in the vegetative growth process, and also lay the foundation in research of the root development mechanism.

**Key words:** *Arabidopsis*; *FT*; root hair; gene expression; vegetative growth

\* 收稿日期: 2018-11-13

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30770200), National Natural Science Foundation of China(30770200)

作者简介: 刘选明(1963—), 男, 湖南邵阳人, 湖南大学教授, 博士生导师

† 通讯联系人, E-mail: xml05@hnu.edu.cn

*FT* (*FLOWERING LOCUS T*) 属于 PEBP 家族中 FT-like 亚家族成员, 在植物中都具有高度的保守性<sup>[1]</sup>. PEBP 家族基因具有单一、高度保守的 PEBP 结构域, 占据了编码区的 80%<sup>[2]</sup>. 在拟南芥中 PEBP 家族成员个数为 6 个, 其中 TFL1-like、MFT-like、FT-like 亚家族基因的数量比例为 3 : 1 : 2<sup>[3]</sup>. *TFL1-like* 基因在草本和木本植物中广泛存在, 主要功能为: 维持植物的营养生长, 延迟植物的开花, 影响花序的形态. 而近年来研究表明 *FT* 基因可以促进植物从营养生长到生殖生长的转变<sup>[4]</sup>, 是促进开花的信号整合因子. 在诱导拟南芥开花的长日条件下, 子叶和叶片的韧皮部伴胞中 *CO* (*CONSTANS*) 特异激活 *FT* 表达, *FT* 蛋白移动到顶端组织并与一个带碱性亮氨酸拉链蛋白结构域的转录因子蛋白 FD (*FLOWERING LOCUS D*) 在茎端分生组织 SAM (shoot apical meristem) 相互作用形成复合体, 共同促进下游成花基因 *API* (*APETALA1*) 的表达, 从而促进开花<sup>[5]</sup>. *FT* 基因不光是光周期途径开花时间决定的关键基因<sup>[6]</sup>, 还部分受春化和自主途径的影响<sup>[7-8]</sup>, 在促进植物开花中起到重要作用, 是植物成花发育研究的热点<sup>[9-13]</sup>. 除研究较为深入透彻的控制开花的功能外, 近年来又有新研究报道, *FT* 基因参与调控种子休眠, 并且与控制开花时间模式是相反的<sup>[14]</sup>. 拟南芥以这样一种反馈调节控制相同基因来调节植物开花时间和种子休眠以响应季节和温度的变化. *FT* 基因可以通过调节种皮发育和种子激素水平来调节种子休眠. 在种子休眠中, *FT* 通过激活 *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*) 的反义 RNA-COOLAIR 来抑制 *FLC* 基因表达和调节染色质状态以达到抑制种子休眠的目的<sup>[15]</sup>. *FT* 基因在种子和根部等其他组织中也有表达<sup>[16]</sup>, 这暗示 *FT* 基因不仅仅只是参与开花调控过程, 有可能还参与到其他生物学过程中.

根毛是根系特异表皮细胞外伸形成的管状突出物<sup>[17]</sup>, 含有参与营养吸收的酶类和养分转运体, 是植物吸收水分、养分等营养物质的重要器官<sup>[18]</sup>. 根毛的存在使根的表面显著增加, 有助于根在土壤中的稳定性、根与微生物的互作以及根对土壤营养的获取<sup>[19]</sup>. 本研究通过突变体和过表达表型鉴定, 以及实时荧光定量 PCR 等方法相结合<sup>[20-21]</sup>, 发现 *FT* 基因参与拟南芥根毛起始和伸长的调控, 不仅影响到根毛生长的长度和密度, 还影响了根毛的正常形态, 过表达后呈现出分叉、膨大、弯曲<sup>[22]</sup>等极性生长缺陷表型. 本研究揭示了植物调控开花的转录因子 *FT*

基因在营养生长过程的功能, 进一步完善了植物根毛生长的分子调控机制, 同时也为深入研究根系发育的分子机理奠定了基础.

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

拟南芥野生型 Col-0 (WT), 突变体植株 *ft-10* (*GABI\_290E08*) 购自拟南芥资源中心, 过表达植株 35S::*FT-GFP-1* 和 35S::*FT-GFP-2* 由实验室通过浸花法转化得到. 菌株 *E.coli* TOP 10, 农杆菌 Ag10, 载体质粒 pCAMBIA2300-GFP 由本实验室保存.

### 1.2 突变体鉴定

将拟南芥新鲜幼苗叶片置于液氮中研磨, 按照 Easy PurePlant Genomic DNA Kit 操作步骤提取叶片基因组 DNA. 以野生型 Col-0 和突变体 *ft-10* 基因组 DNA 为模板, 以 LPRP 和 GABIFT/RP 为组合引物进行 PCR 扩增, 体系为: ddH<sub>2</sub>O 8 μL、2 × PCR Master Mix 10 μL、模板 1 μL、正反向引物各 0.5 μL. PCR 反应条件为: 94 °C 预变性 5 min, 94 °C 变性 30 s, 57 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1 min 20 s, 共 32 个循环, 72 °C 后延伸 5 min, 22 °C ∞. PCR 产物在 1.0% 的琼脂糖凝胶电泳上检测有无目的条带.

### 1.3 过表达植株获得及筛选

利用 Primer 5.0 软件设计特异性引物(表 1), 以野生型拟南芥 cDNA 为模板, 进行 PCR 克隆扩增, 获得目的基因片段, 通过 In-Fusion 连接方法构建 pCAMBIA2300-FT-GFP 融合表达载体. 测序正确后转入农杆菌 Ag10, 将重组质粒通过农杆菌介导法浸花蕾转入拟南芥, 约 3~4 周收取成熟的种子进行筛选. 将种子消毒灭菌后均匀地点在含有浓度为 50 μg/mL 卡那霉素的 1/2 MS 培养基上, 水平放置在 22 °C 长日照恒温培养箱内, 不含有转基因的幼苗将会变黄死去, 绿色的转基因阳性幼苗 T<sub>0</sub> 代则移栽到培养土里. 重复筛选最终获得 T<sub>3</sub> 代纯合转基因过表达植株.

### 1.4 根毛表型分析

将消毒好的种子置于 4 °C 冰箱, 春化 3 d 后, 均匀点种在 1/2 MS 固体培养基上, 垂直放置 s 在 22 °C 长日照恒温培养箱中 4 d 后观察根毛表型. 用 Image J software 软件测量根毛长度, 每次根毛长度和密度统计每种株系植株不少于 20 株, 每次实验保持环境一致且独立重复 3 次.

表 1 引物序列

Tab.1 Primer sequences used in this study

引物名称	序列 (5'-3')
FT-GFP F	GGGTACCCGGGATCCATGCTATAAAATATAAGAG
FT-GFP R	CTCCTCCTCCTCTAGAAAGTCTTCTTCTCCGGAGCCAC
LP	CAGGTTCAAAAACAAGCCAAGA
RP	TAAGCTCAATGATATTCGCCGTACA
GABIFT	CCCATTGACGTGAATGTAGACAC
GFP R	GTGCCCATTAACATCACCATC
ACTIN QF	GCATGAAGATCAAGGTGGTTCAC
ACTIN QR	ATGGACCTGACTCATCGTACTCACT
FT Q2F	CAACCCTCACCTCCGAGAATAT
FT Q2R	TTGCCAAAGGTTGTCCAGTT
SCN1 QF	CCCACGACGATGCTCT
SCN1 QR	TGGCGAGGCTATCAATCC
AKT1 QF	TTGGACGCCGAGGGAT
AKT1 QR	CAGGACGGATGTTGGGTT
RHD2 QF	AGGTTGGGTCGTGTGTCC
RHD2 QR	ATGCCAGTAGCTCTTTGGTTG
LRL3 QF	TCAGTTGGTCCACGCCTCA
LRL3 QR	CATCAGTTTCGCCACTCTTTTGT
RSL4 QF	GGACAGCCACTGATCCTCAA
RSL4 QR	CACGTAATGGACCGCTTCT
RHD6 QF	GGCGGCTTCTCCTTCT
RHD6 QR	GTTTGTTCAGCGGATTTAG
KOJAK QF	GATGAGCAGACCGTGGAGAC
KOJAK QR	TAGCCAAGATAAGCGGAACC
ROP2 QF	GGATTGTGGATACTGCTGGTC
ROP2 QR	CCAACAAGGATAATGGGAACA

### 1.5 实时荧光定量 PCR

采用 RNAiso Plus (TakaRa, Japan) 提取植物总 RNA, 按照 PrimeScript RT reagent Kit With gDNA Eraser (TakaRa, Japan) 试剂盒说明逆转录为 cDNA. cDNA 模板稀释 10~20 倍, 按照 SYBR Premix Ex Taq™ (Perfect Real time) (TakaRa) 试剂盒的说明, 在实时荧光定量 PCR 仪 (CFX96TOUCH) 上进行 PCR 实验. 反应体系为 2 × Taq SYBRGreen qPCR Premix 5 μL、模板 4 μL、正反向引物各 0.5 μL. PCR 反应程序为 94 °C 预变性 10 min, 94 °C 变性 30 s, 57 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 共 45 个循环. 每个实验

独立重复 3 次, 用于定量 PCR 的引物序列见表 1, 以 ACTIN 作为内参做校正比较内标.

### 1.6 蛋白质免疫印迹实验

提取野生型 Col-0 和 *FT-GFP-I* 植物总蛋白进行 SDS-PAGE 电泳, 将 2 张硝酸纤维素膜 (NC 膜)、4 张滤纸放入转膜缓冲液中浸泡 5 min 后用 110 mA 转膜 1 h. 将膜用 5% 牛奶液封闭 1 h 后, 按照 1:5 000 比例分别加入一抗 GFP 和  $\beta$ -actin 4 °C 孵育过夜. 再用 TBS/T 洗膜 3 次, 按照 1:10 000 比例加入鼠二抗孵育 2 h. TBS/T 洗膜 3 次后, 进行显影观察.

### 1.7 根毛荧光观察

取在固体培养基中生长 4 d 的 35S::*FT-GFP-I* 植株幼苗进行制片, 在 Nikon 共聚焦双分子显微镜下用 20 倍物镜进行观察, 用 NIS-Elements Viewer 4.20 软件进行分析.

### 1.8 数据统计

所有实验结果均为 3 次重复的平均值 ± 标准误差, 采用 Microsoft Excel 2007 软件对实验数据进行整理和方差分析, 并且采用 SPSS V24.0 软件进行差异显著性检验.

## 2 结果

### 2.1 T-DNA 插入纯合突变体的鉴定

根据 TAIR (<http://www.arabidopsis.org/>) 以及 (<http://www.gabi-kat.de/>) 提供的信息, 如图 1(a) 所示, 其中黑色实体方框代表外显子, 黑色实线为内含子. *ft-10* (*GABI\_290E08*) 的 T-DNA 的插入位点是在基因转录起始位点 844 bp 的内含子内. 提取拟南芥野生型 WT 和 *ft-10* 植株的 DNA 作为模版, 用 T-DNA 插入位点两侧的正向引物 LP 和反向引物 RP 以及 T-DNA 边界引物 GABIFT 进行 PCR 鉴定 (图 1 (b)). 若植株无 T-DNA 插入即为野生型, 用 LP/RP 引物可扩出约 1 392 bp 的特异性条带; 若植株为插入纯合体, 插入的 T-DNA 片段太大, 超出了 PCR 的扩增范围, 那么用 LP/RP 引物进行 PCR 则无扩增条带, 用 T-DNA 边界引物 GABIFT 和 RP 组合, 可扩出约 926 bp 的特异性条带. 由图 1(b) 结果表明, *ft-10* 植株为纯合突变体. 与此同时, 还以野生型植株和 *ft-10* 植株提 RNA 做逆转录实验所得的 cDNA 作为模版, 以拟南芥 *ACTIN* 为内参基因 (表 1), 用 FT Q2F/R 引物进行 qRT-PCR 实验分析 (图 1

(c)), 结果显示 T-DNA 的插入显著减低了 *FT* 基因的表达, 野生型植株内 *FT* 基因的表达量是突变体 *ft-10* 表达量的 8.6 倍, 表明获得了 *FT* 基因的敲低突变体植株。

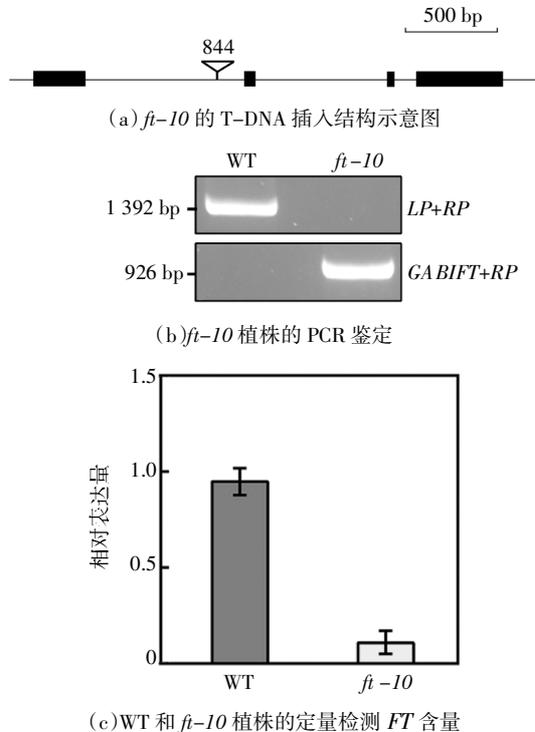


图 1 *FT* 基因的突变体株系鉴定  
Fig.1 Identification of mutant lines of *FT* gene

## 2.2 *FT-GFP* 阳性植株的筛选

为进一步验证转基因植株  $35S::FT-GFP-1$  (后文简写 *FT-GFP-1*) 和  $35S::FT-GFP-2$  (后文简写为 *FT-GFP-2*) 的真实性, 分别在 DNA 水平, RNA 水平和蛋白水平上进行验证. 提取 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 植物的 DNA 作为模板, 用 FT-GFPF 正向引物和载体上通用反向引物 GFPR 对载体进行 PCR 鉴定(图 2(a)), 成功扩增出约 624 bp 大小的片段, 说明 FT DNA 片段成功转入植物基因组中; 提取以上植物的 RNA 进行逆转录得到其 cDNA 作为模板, 拟南芥 *ACTIN* 作为内参基因(表 1), 用 FT Q2F/R 引物进行 qRT-PCR 实验(图 2(b)), 结果显示 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 植物 *FT* 基因的表达量约为野生型的 30 倍; 提取 *FT-GFP-1* 植物的总蛋白进行蛋白质免疫印迹实验(Western Blot), 抗体检测到约 45 kD 大小的蛋白条带, 在蛋白水平上说明 FT-GFP 已经在植株中成功表达(图 2(c)), 综上数据表明已成功获得 *FT* 基因的过表达植株。

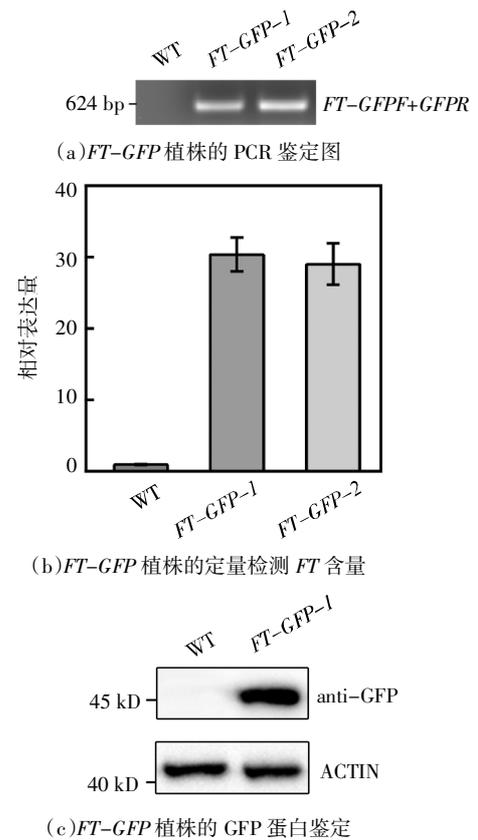
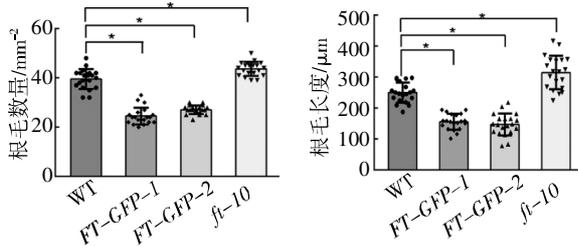


图 2 *FT* 基因的过表达株系鉴定  
Fig.2 Identification of overexpressing lines of *FT* gene

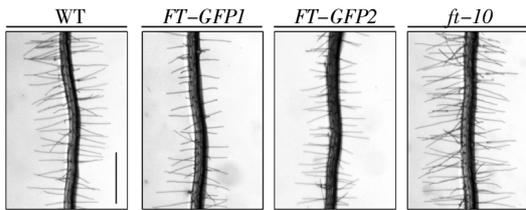
## 2.3 突变体、过表达植株根毛表型分析

将拟南芥野生型 WT, 突变体 *ft-10*, 过表达植株 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 种子进行消毒, 置于 4 °C 冰箱春化 3 d 后, 点种在 1/2 MS 固体培养基上, 垂直放置在 22 °C 长日照培养箱中 4 d 后, 用倒置相差显微镜进行根毛表型观察. 同时利用 Image J software 和 SPSS V24.0 软件进行根毛密度和根毛长度统计比较分析, 每平方毫米内过表达植株 *FT-GFP-1* 根毛平均数量比野生型少 15 根, 过表达植株 *FT-GFP-2* 根毛平均数量比野生型少 12 根, 而突变体 *ft-10* 根毛平均数量比野生型多 4 根, 统计分析具有显著性差异(图 3(a)); 过表达植株 *FT-GFP-1* 根毛平均长度比野生型短 95  $\mu\text{m}$ , 过表达植株 *FT-GFP-2* 根毛平均长度比野生型短 104  $\mu\text{m}$ , 突变体 *ft-10* 根毛平均长度比野生型长 64  $\mu\text{m}$ , 统计分析同样具有显著性差异(图 3(b)). 与野生型相比, 过表达植株 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 受到显著抑制, 其根毛短且稀疏; 而突变体 *ft-10* 的根毛相对略长且密集, 略优于野生型(图 3(c)). 这些数据表明, *FT* 基因在拟南芥根毛起始和顶端伸长过程中起负调控作用. 除此之外, 根毛表型观察实验中还发现 *FT*

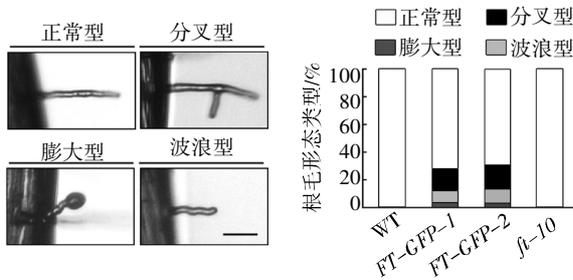
过表达植株根毛生长呈现生长缺陷表型,推测根毛起始过程中极性受到影响,野生型和突变体植株都是正常的根毛直立向外生长延伸形态(图 3(d)). 其中过表达植株 *FT-GFP-1* 根毛中, 顶端分叉型占 16%, 膨大球状型占 9%, 弯曲波浪型占 3%; 过表达植株 *FT-GFP-2* 根毛中, 顶端分叉型占 18%, 膨大球状型占 11%, 弯曲波浪型占 2%(图 3(e)). 这些实验结果进一步表明, *FT* 基因参与调控拟南芥根毛起始、顶端伸长过程, *FT* 基因过表达引起根毛出现分叉、膨大、弯曲等极性生长缺陷表型.



(a) 根毛数量统计图, SPSS 数据分析  $P < 0.05$ , \* 为显著性差异  
(b) 根毛长度统计图, SPSS 数据分析  $P < 0.05$ , \* 为显著性差异



(c) 根毛表型图, 标尺为 500 μm

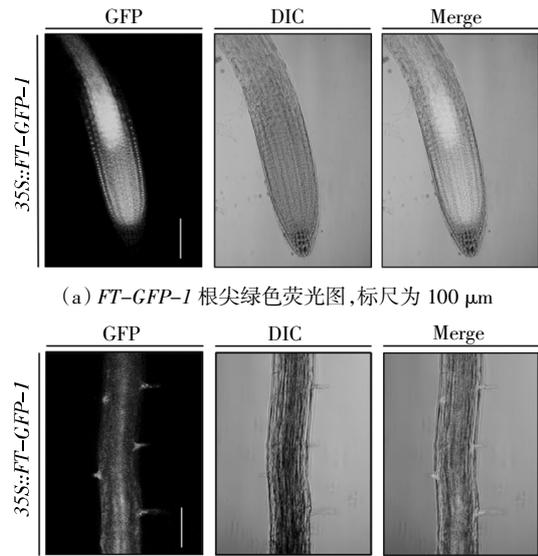


(d) 根毛极性生长缺陷表型图, 标尺为 50 μm  
(e) 根毛极性生长缺陷表型比例图

图 3 *FT* 基因的突变体、过表达植株根毛表型对比分析  
Fig.3 Comparative analysis of root hair phenotypes of mutant and overexpressed plants of *FT* gene

### 2.4 *FT* 在根毛中的表达分析

将 *FT-GFP* 幼苗在 Nikon 共聚焦双分子显微镜下进行制片观察, 结果表明在根尖部分 *FT* 基因在细胞的细胞核和细胞质中有表达(图 4(a)), 进一步发现 *FT-GFP-1* 在根毛的早期阶段也有表达(图 4(b)), 这和我们观察到的 *FT* 基因可能在根毛早期阶段起作用结果一致. 推测 *FT* 基因可能参与并调控了根毛的生长发育.



(a) *FT-GFP-1* 根尖绿色荧光图, 标尺为 100 μm

(b) *FT-GFP-1* 根毛绿色荧光图, 标尺为 100 μm

图 4 *FT* 过表达株系的荧光观察

Fig.4 Fluorescence microscope observation of overexpressing lines of *FT* gene

### 2.5 根毛起始延伸调控基因表达分析

为进一步从分子水平上探究 *FT* 基因在拟南芥根毛起始、顶端伸长过程中的作用, 以及对根毛极性生长和形态的影响. 采用实时定量 PCR 检测拟南芥野生型, 突变体 *ft-10*, 过表达植株 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 中根毛起始过程极性生长相关的关键基因 *ROP2*<sup>[23-24]</sup> 以及根毛顶端伸长过程关键基因 *KOAJK*、*AKT1*、*SCN1*、*RHD2*、*LRL3*、*RSL4*、*RHD6* 的表达<sup>[25-27]</sup>. 图 5 为 *FT* 基因的突变体、过表达植株的根毛起始延伸调控基因的转录水平分析, 结果显示 *KOAJK*、*AKT1*、*SCN1*、*RHD2*、*RHD6* 基因在过表达植株 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 中表达量显著低于野生型的 1/2, *LRL3*、*RSL4* 基因表达量低于野生型的 1/10(图 5(b)~(h)), 说明 *FT* 基因过表达后会显著影响根毛生长相关基因的表达; 而在突变体 *ft-10* 中, 除 *AKT1* 无明显上升, *RSL4* 等其余根毛伸长相关表达量都略高于野生型(图 5(b)~(h)), 这与之前观察的根毛表型也相符合(图 3). *ROP2* 基因在过表达植株 *FT-GFP-1* 和 *FT-GFP-2* 的表达量约为野生型表达量的 3 倍, 有显著性差异, 而在突变体 *ft-10* 中的表达量与野生型无太大差异(图 5(a)), 进一步说明 *FT* 基因过表达植株中根毛极性发生改变, 从而出现根毛顶端分叉、球状和弯曲波浪的极性生长缺陷表型; 而在突变体 *ft-10* 未看到极性生长缺陷表型, 这与之前观察的植物根毛形态表型相符合(图 3). 这些实验数据说明 *FT* 基因作为一个转录因

子,影响了这些根毛相关基因的表达,最后影响到根毛的极性生长和根毛生长伸长。

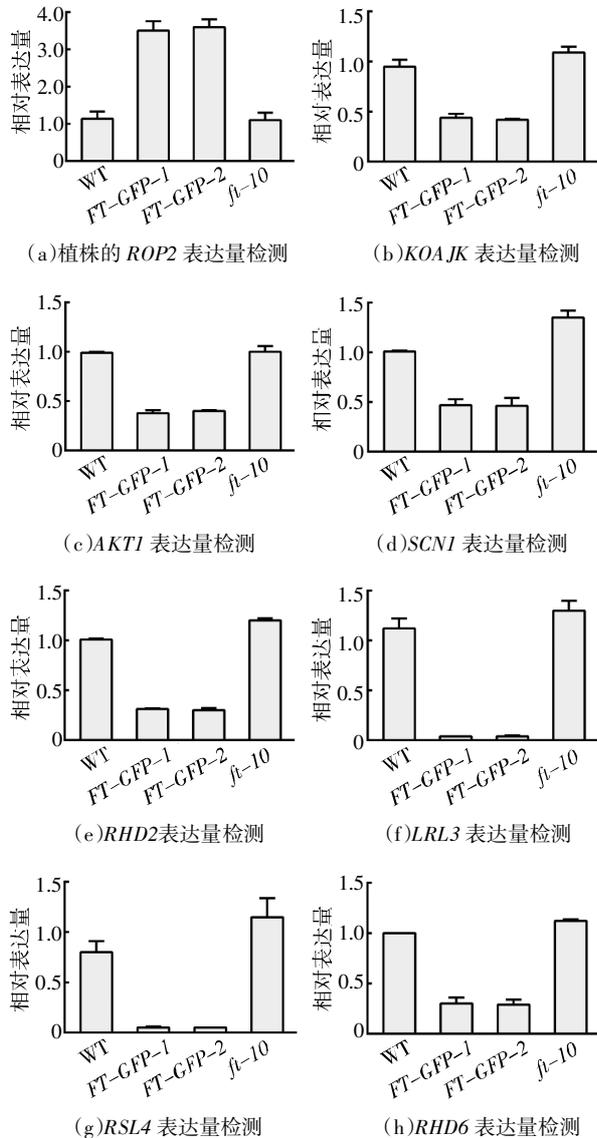


图5 *FT* 基因的突变体、过表达植株的根毛起始延伸调控基因的转录水平分析

Fig.5 Transcriptional level analysis of the root elongation regulatory genes of mutant and overexpressing lines of *FT* gene

### 3 讨论

根毛是植物吸收水分、养分以及固定植株的重要器官<sup>[17]</sup>,在植物的生长发育中起着重要作用。根毛的生长发育不仅扩大了根系吸收表面积<sup>[18]</sup>,还有助于提高植物根在土壤中的稳定性,加强与土壤中微生物的互作程度<sup>[19]</sup>。根毛可以促进营养和水分的吸收,直接参与植物的营养生长,后续影响植物的开花时间,参与其生殖生长过程。本研究发现 *FT* 基因在拟

南芥根毛起始和伸长阶段起负调控作用,不仅影响到根毛生长的长度和密度,还影响了根毛的正常形态。*FT* 过表达后极性发生改变,呈现出分叉、膨大、弯曲<sup>[22]</sup>等极性生长缺陷表型。进一步证明了植物调控开花的转录因子 *FT* 基因不仅调控植物的开花转换,而且也调控植物的根毛生长,暗示 *FT* 基因可能整合了植物通过根毛调控的营养吸收过程及开花转化过程,从而协调植物生殖生长过程中的转换和维持对高营养物质的需求。

通过定量 PCR,发现 *FT* 基因会影响到根毛极性生长相关基因的表达。*FT* 是一个转录因子,可以直接结合特定基因调控表达,而关于 *FT* 是否直接绑定根毛相关基因的启动子从而调控基因表达,还需要进一步的研究。本研究初步分析了 *FT* 基因在根毛生长过程中的功能,进一步完善了植物根毛生长的分子调控机制,为深入研究根系发育的分子机理奠定了初步基础。但是,*FT* 基因具体是如何调控根的生长发育,直接还是间接参与根系的起始和延伸阶段,在拟南芥根系的生长发育信号通路中承担怎样的角色还尚不清楚。今后,我们将通过寻找上下游基因,验证它们之间的互作关系,进一步探讨和完善相关分子机制。

### 参考文献

- [1] KSIAZKIEWICZ M, RYCHEL S, NELSON M N, *et al.* Expansion of the phosphatidylethanolamine binding protein family in legumes: a case study of *Lupinus angustifolius* L. Flowering Locus T homologs, LanFTc1 and LanFTc2 [J]. *Bmc Genomics*, 2016, 17 (1): 802—841.
- [2] 孙洪波, 贾贞, 韩天富. PEBP 家族基因在植物发育调控中的作用[J]. *植物生理学报*, 2009, 45(8): 739—747.  
SUN H B, JIA Z, HAN T F. Roles of PEBP family genes in the development of plants [J]. *Plant Physiology Journal*, 2009, 45(8): 739—747. (In Chinese)
- [3] DANILEVSKAYA O N, MENG X, HOU Z, *et al.* A genomic and expression compendium of the expanded PEBP gene family from maize [J]. *Plant Physiology*, 2007, 146(1): 250—264.
- [4] HEMMING M N, PEACOCK W J, DENNIS E S, *et al.* Low-temperature and daylength cues are integrated to regulate Flowering Locus T in barley [J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1): 355—366.
- [5] ABE M, KOBAYASHI Y, YAMAMOTO S, *et al.* FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex [J]. *Science*, 2005, 309(5737): 1052—1056.

- [6] SAMACH A, ONOUCHI H, GOLD S E, *et al.* Distinct roles of CONSTANS target genes in reproductive development of Arabidopsis[J]. *Science*, 2000, 288(5471):1613—1616.
- [7] YANOVSKY M J, KAY S A. Molecular basis of seasonal time measurement in Arabidopsis [J]. *Nature*, 2002, 419(6904):308—312.
- [8] TEPERBAMNOLKER P, SAMACH A. The flowering integrator FT regulates SEPALLATA3 and FRUITFULL accumulation in Arabidopsis leaves[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(10):2661—2675.
- [9] PIN P A, NILSSON O. The multifaceted roles of Flowering Locus T in plant development[J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(10):1742—1755.
- [10] HO W W, WEIGEL D. Structural features determining flower-promoting activity of Arabidopsis Flowering Locus T [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(2):552—564.
- [11] NAKAMURA Y, ANDRÉS F, KANEHARA K, *et al.* Arabidopsis florigen FT binds to diurnally oscillating phospholipids that accelerate flowering [J]. *Nature Communications*, 2014, 5(5):3553—3559.
- [12] KANG M J, JIN H S, NOH Y S, *et al.* Repression of flowering under a noninductive photoperiod by the HDA9-AGL19-FT module in Arabidopsis[J]. *New Phytologist*, 2015, 206(1):281—294.
- [13] SOO-CHEUL Y, CHENG C, MARIA R, *et al.* Phloem long-distance delivery of Flowering Locus T (FT) to the apex[J]. *Plant Journal*, 2013, 75(3):456—468.
- [14] CHEN M, MACGREGOR D R, DAVE A, *et al.* Maternal temperature history activates Flowering Locus T in fruits to control progeny dormancy according to time of year [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(52):18787—18792.
- [15] CHEN M, PENFIELD S. Feedback regulation of COOLAIR expression controls seed dormancy and flowering time[J]. *Science*, 2018, 360(6392):1014—1017.
- [16] 贾贞, 赵菲佚, 吴存祥. FT及其同源基因在植物发育调控中的多功能效应[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(12):2558—2564.  
JIA Z, ZHAO F Y, WU C X. Pleiotropic effects of FT and its orthologues on plant development [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(12):2558—2564. (In Chinese)
- [17] GILROY S, JONES D L. Through form to function: root hair development and nutrient uptake [J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(2):56—60.
- [18] GAHOONIA T S, NIELSEN N E. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field [J]. *Plant & Soil*, 2004, 262(1/2):55—62.
- [19] CHO H T, COSGROVE D J. Regulation of root hair initiation and expansin gene expression in Arabidopsis [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(12):3237—3253.
- [20] 刘选明, 孙孟思, 李新梅, 等. F-box 基因 FOF2 在拟南芥盐和冷胁迫响应中的功能分析 [J]. *湖南大学学报(自然科学版)*, 2018, 45(6):120—127.  
LIU X M, SUN M S, LI X M, *et al.* Function study on F-box gene FOF2 response to salt stress and cold stress in Arabidopsis [J]. *Journal of Hunan University (Natural Sciences)*, 2018, 45(6):120—127. (In Chinese)
- [21] 刘选明, 王文文, 杨远柱, 等. 水稻基因 OsDHHHC13 参与氧化胁迫响应的初步研究[J]. *湖南大学学报(自然科学版)*, 2016, 43(12):110—116.  
LIU X M, WANG W W, YANG Y Z, *et al.* Preliminary study on a rice OsDHHHC13 gene involving in the response to oxidative stress [J]. *Journal of Hunan University (Natural Sciences)*, 2016, 43(12):110—116. (In Chinese)
- [22] 丁沃娜, 童艳丽, 吴晶, 等. 一个水稻短根毛突变体的鉴定和基因定位[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(21):4333—4339.  
DING W N, TONG Y L, WU J, *et al.* Identification and gene mapping of a novel short root hair mutant in rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(21):4333—4339. (In Chinese)
- [23] DATTA S, KIM C M, PERNAS M, *et al.* Root hairs: development, growth and evolution at the plant-soil interface [J]. *Plant & Soil*, 2011, 346(1/2):1—14.
- [24] FU Y, GU Y, ZHENG Z, *et al.* Arabidopsis interdigitating cell growth requires two antagonistic pathways with opposing action on cell morphogenesis [J]. *Cell*, 2005, 120(5):687—700.
- [25] NAKAMURA M, CLAES A R, GREBE T, *et al.* Auxin and ROP GTPase signaling of polar nuclear migration in root epidermal hair cells[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(1):378—391.
- [26] SIEBERER B J, KETELAAR T, ESSELING J J, *et al.* Microtubules guide root hair tip growth [J]. *New Phytologist*, 2005, 167(3):711—719.
- [27] WEI Z, LI J. Receptor-like protein kinases: key regulators controlling root hair development in Arabidopsis thaliana [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(9):841—850.