



厦门大学学报(自然科学版)

Journal of Xiamen University(Natural Science)

ISSN 0438-0479,CN 35-1070/N

《厦门大学学报(自然科学版)》网络首发论文

题目: 对氨基苯甲酸在拟南芥根生长发育中对生长素运输的调控
作者: 胡鑫, 陶懿, 宋思扬
收稿日期: 2019-04-26
网络首发日期: 2019-07-23
引用格式: 胡鑫, 陶懿, 宋思扬. 对氨基苯甲酸在拟南芥根生长发育中对生长素运输的调控. 厦门大学学报(自然科学版).
<http://kns.cnki.net/kcms/detail/35.1070.N.20190723.1020.002.html>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

对氨基苯甲酸在拟南芥根生长发育中对生长素运输的调控

胡鑫, 陶懿, 宋思扬✉

(厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361102)

✉通信作者 sysong@xmu.edu.cn

摘要 为探究对氨基苯甲酸(PABA)影响拟南芥根部生长发育的作用机制,通过以野生型拟南芥和 *DR5::GUS* 转基因拟南芥为实验材料,研究了 PABA 外源处理对根系形态结构和生长素的运输和分布的影响。结果表明:200 $\mu\text{mol/L}$ PABA 可以明显抑制拟南芥幼苗主根生长,并促进侧根和根毛的发育。PABA 可增强生长素类似物 2,4-D 对幼苗主根生长抑制的影响,促进根毛伸长;相反,PABA 可在一定程度上恢复生长素运输抑制剂 NPA 对幼苗主根和根毛生长发育的抑制作用。此外,PABA 可以诱导拟南芥根尖生长素的积累,并影响生长素极性运输相关基因 *PIN1*、*PIN3* 和 *AUX1* 的表达。综上所述,PABA 可调节根部生长素运输和分布,在拟南芥根生长发育过程中起重要作用。

关键词 对氨基苯甲酸;根;生长素;拟南芥

中图分类号 Q 945.4

文献标志码 A

DOI: 10.6043/j.issn.0438-0479.201904035

Para-amino benzoic acid modulates auxin transport on *Arabidopsis* root growth and development

HU Xin, TAO Yi, SONG Siyang✉

(School of Life Science, Xiamen University, Xiamen 361102, China)

Abstract In order to research the mechanism of para-amino benzoic acid (PABA) affecting the root growth and development of *Arabidopsis thaliana*, this study investigated the effects of PABA on the morphological structure and auxin transport in the roots of wild-type *Arabidopsis* and *DR5::GUS* transgenic *Arabidopsis*. The results showed that 200 $\mu\text{mol/L}$ PABA could inhibit the growth of primary root and promote the development of lateral root and root hair. The presences of PABA would further reduce primary root growth and promote root hair growth compared with 2,4-D treatment alone, while PABA antagonized auxin transport inhibitor NPA-induced root growth inhibition. PABA can partly affect the accumulation of auxin in *Arabidopsis* root tips, and induce the expression of auxin polar transport related genes *PIN1*, *PIN3* and *AUX1*. In conclusion, PABA regulates the transport and distribution of auxin, and plays an important role in the growth and development of *Arabidopsis* roots.

Key words para-amino benzoic acid; root; auxin; *Arabidopsis*

植物体内苯甲酸及其衍生物大都起源于莽草酸代谢途径,是众多的次生代谢产物重要组成结构,特别是植物激素,水杨酸,类黄酮等。这类化合物通常具有特殊的生物活性,参与植物的各种生理过程^[1]。对氨基苯甲酸(para-amino benzoic acid, PABA)是苯甲酸(benzoic acid, BA)苯环上的对位(4-位)被氨基取代后形成的化合物,主要是由酵母、一些细菌和植物合成的,有时也被称为细菌维生素 H1 或 Bx。PABA 具有重要的生物学特性,它是合成叶酸的前体,叶酸是几乎所有的生物体内一碳单位的重要受体和供体,参与嘌呤、嘧啶以及氨基酸代谢过程,可以促进 DNA、RNA 及各种蛋白质合成,在细胞生长、分化、修复和宿主抵御等方面起着尤为重要的作用^[2]。Crisan 等^[3]的报道显示 PABA 可以抑制拟南芥初生根的生长,但是具体的作用机制尚不清楚。

收稿日期: 2019-04-26

基金项目: 国家自然科学基金(30571259)

网络首发时间: 2019-07-23 10:24:49 网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/35.1070.N.20190723.1020.002.html>

植物根的生长调控机理是一个既重要又复杂的科学问题,一直受到人们的重视。这一过程受到许多内外因素的调节,其中生长素对植物根生长发育有着至关重要的影响^[4]。生长素通过调控细胞的分裂和伸长,从而影响根的生长发育^[5]。生长素浓度梯度决定了根部组织的发育命运,生长素浓度梯度由生长素的极性运输来维持^[6, 7]。研究表明在锰^[8]、磷^[9]、UV-B^[10]等众多非生物胁迫条件下,植物会调控生长素的合成和运输来调节根的生长发育。PABA 影响根生长发育的作用机制与生长素是否存在关联,目前还没有相关报道。本研究通过分析 PABA 影响拟南芥根部生长发育的表型特征及其与生长素运输与分布之间的关系,以期初步揭示对氨基苯甲酸在拟南芥根部生长发育中的作用机制。

1 材料和方法

1.1 植物材料和培养条件

哥伦比亚野生型拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh] Col-1 由陶懿实验室提供; DR5::*GUS* (其中 *GUS* 表示 β -葡萄糖苷酸酶基因) 转基因拟南芥含有一个生长素响应元件 AuxREs 重复序列 DR5 与 β -葡萄糖苷酶基因重组而成的报告基因,常用做标记植物内源生长素的含量及分布,由胡向阳实验室提供。将要种植的拟南芥种子放入无菌的离心管中,加入含有 0.05% (体积分数) Triton X-100 的 70% 乙醇溶液处理 5~10 min,吸出该溶液;在超净台 (SW-CJ, 苏净安泰) 内加入 70% 乙醇处理 5~10 min,吸去 70% 乙醇,加入无菌 0.1% (质量分数) 琼脂 (BBI) 溶液,悬浮种子。将通过上述方法灭菌处理的种子转移到含有不同浓度 PABA 或者不同化合物组合的 1/2 MS 培养基 [配方为 0.22% (质量分数) MS 基础培养基 (Duchefa), 3% (质量分数) 蔗糖, 0.8% (质量分数) 琼脂, pH 5.8] 中,培养基表面风干后用透气胶布封好培养皿,置于 4 °C 冰箱中春化处理 2~3 d,最后将培养皿垂直放入 16/8 h (22/18 °C) 白天/黑夜循环光照培养箱 (GZP-360N, 上海森信) 中。

1.2 拟南芥根部结构的测量和分析

将生长了 10 d 的拟南芥幼苗置于扫描仪 (MFC-1813, Borthor) 下扫描,使用 Scion image 4.03 软件对扫描的图像进行主根长度测量;同时使用体式显微镜 (M205A, Leica) 观察拟南芥根系结构并拍照,然后使用 Scion image 4.03 软件对图片中侧根和根毛长度进行测量。每次实验最少选择 20 棵幼苗进行测量,并计算相对根伸长抑制率,其公式为:根伸长抑制率 = (处理组根长/对照组根长) \times 100%。

1.3 DR5::*GUS* 拟南芥幼苗培养及 GUS 染色

将在 1/2 MS 培养基上生长了 5 d 的 DR5::*GUS* 拟南芥幼苗转移到含有不同浓度和类型激素的 1/2 MS 培养基上培养 6 h。取下幼苗放入含 1 mL 90% (体积分数) 丙酮的离心管中,置摇床 (THZ-110X, 万科公司) 上室温固定 20 min,然后吸去丙酮。用不含 5-溴-4-氯-3-吡啶葡萄糖苷 (x-gluc, 索莱宝公司) 的 GUS 染色液 (200 μ L 10% Triton X-100, 2.5 mL 0.2 mol/L 磷酸缓冲液 pH7.2, 200 μ L 100 mol/L $K_4[Fe(CN)_6] \cdot 3H_2O$, 200 μ L 100 mmol/L $K_3[Fe(CN)_6]$, 6.5 mL ddH₂O, 现用现配) 浸洗一次。加入含有 x-gluc 的 GUS 染色液 (x-gluc 浓度为 50 mmol/L) 于 37 °C 静止孵育 3 h。染色完成后吸去 GUS 染色液,加入 50% 乙醇在室温下放置摇床上脱色 30 min。吸去 50% 乙醇,加入 75% 乙醇继续脱色,直至脱去叶绿素颜色。脱色后用 50% 乙醇水化 30 min,再移置 25% 乙醇水化 30 min。吸去乙醇溶液,加入 30% (体积分数) 丙三醇水溶液置于室温保存或直接拍照。

1.4 拟南芥总蛋白的提取

将生长在 1/2 MS 培养基上的拟南芥分为地上 (shoot) 和地下 (root) 两部分分别放入 EP 管中,液氮速冻,然后用研磨棒充分研磨研成粉末。及时加入适量的蛋白提取缓冲液 (50 mmol/L 磷酸钠 pH7.0, 10 mmol/L EDTA, 0.1% Triton X-100, 0.1% Sarcosyl, 10 mmol/L β -巯基乙醇),振荡混匀,在冰上放置 30 min 左右。4 °C 离心, 10000 g, 10 min,取上清,采用 Bradford 法^[11]测定蛋白浓度。

1.5 GUS 活性的检测和分析

采用分光光度法检测 GUS 活性^[12]。以对硝基苯基- β -D-葡萄糖醛酸苷 (4-Nitrophenyl- β -D-glucuronide) 为底物, GUS 催化其水解, 生成对硝基苯酚(4-Nitrophenol), 在 pH7.0 时, 酶反应产物吸收波长为 415 nm, 溶液呈黄色, 而且随着产物生成增多, 显色增强。分别取总蛋白 100 μ L 加到 1500 μ L 的 GUS 反应缓冲液 (50 mmol/L 磷酸钠 pH7.0, 1 mmol/L EDTA, 0.1% Triton X-100, 10 mmol/L β -巯基乙醇, 1 mmol/L 对硝基苯基- β -D-葡萄糖醛酸苷) 中。设定 4 个反应时间, 分别为 0, 1.5, 3 和 6 h。准时吸取 200 μ L 加到提前加有 100 μ L GUS 反应终止液 (0.2 mmol/L Na₂CO₃) 的离心管中。通过紫外分光光度计 (UV-2450, 岛津公司) 测定不同反应时间的样品在 415 nm 的吸光值, 根据对硝基苯酚标准曲线计算其含量。酶活力单位定义为每 min 水解对硝基苯基- β -D-葡萄糖醛酸苷生成 1 mg 对硝基苯酚的酶量为一个单位, 根据定义计算出各样品中的 GUS 活力。

1.6 实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 检测生长素运输相关基因的表达

使用 RNAprep Pure 植物总 RNA 提取试剂盒 (天根公司) 从约 100 mg 拟南芥根部中提取总 RNA。经过 DNA 酶消化后逆转录 RNA 合成第一链 cDNA, 用超纯水将其稀释 25 倍作为 qRT-PCR 模板使用。采用看家基因 18S RNA 为内参基因, 目的基因为生长素极性运输载体基因 *PIN1*(At1g73590), *PIN3*(At1g70940), *AUX1*(AT2G38120), 所用特异性引物见表 1。采用 Talent 荧光定量检测试剂盒 (SYBR Green, 天根公司) 建立 qRT-PCR 反应体系如下: 10 μ L 2 \times Talent qPCR PreMix, 0.6 μ L primer-F(10 μ mol/L), 0.6 μ L primer-R(10 μ mol/L), 1 μ L cDNA 模板, 0.4 μ L 50 \times ROX Reference Dye, 7.4 μ L RNase-Free ddH₂O。使用荧光定量 PCR 仪 (ABI 7500, 美国应用生物公司) 设定 PCR 程序为: 预变性 95 $^{\circ}$ C 3 min; 变性 95 $^{\circ}$ C 5 s, 退火/延伸 60 $^{\circ}$ C 15 s, 共 40 个循环; 程序最后加溶解曲线分析。

表1 qRT-PCR所采用的引物
Tab. 1 Primers used for qRT-PCR

Gene	Forward primer	Reverse primer
<i>PIN1</i>	TACTCCGAGACCTTCCAACACTACG	TCCACCGCCACCACTTCC
<i>PIN3</i>	GCGTCAATAAAAACCCGAAA	GGCGTCTTTTGGTCTCTCTG
<i>AUX1</i>	CCGAGCTGGACGGCGATGTACG	CATGTGCGGCGGCTGCAGCT
<i>18s RNA</i>	TGCAACAAACCCCGACTTATG	CCC GCGTCGACCTTTTATC

1.7 数据处理

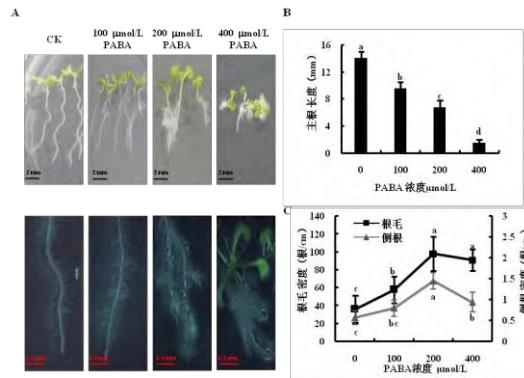
本研究数据采用 Microsoft Excel 2008 软件处理。实验重复三次, 用 SPSS 16.0 软件采用 Duncan's multiple range test 分析样本数据 ($P < 0.05$), 同一组内不同的字母表示它们之间有显著性差异。

2 结果和分析

2.1 PABA 影响拟南芥根系生长发育

将拟南芥种子点在含有不同浓度 PABA 的 1/2 MS 培养基上, 通过观察拟南芥根部生长情况来分析 PABA 对拟南芥根系发育的作用。结果表明 (图 1A, 1B): 和对照组相比, 生长在含有 100 μ mol/L PABA 的 1/2 MS 培养基上的拟南芥幼苗主根明显缩短, 呈现出一定程度的生长抑制现象; 生长在含有 200 μ mol/L PABA 的 1/2 MS 培养基上的拟南芥幼苗主根长度进一步变短, 其伸长抑制率为 48.2%; 生长在含有 400 μ mol/L PABA 的 1/2 MS 培养基上的拟南芥幼苗主根生长基本停滞。本实验说明外源施加 PABA 可以抑制拟南芥主根的生长, 且在一定范围内呈现浓度依赖效应, 随着 PABA 浓度的提高, 主根生长的抑制作用也更加严重。

与此同时, 观察 PABA 处理后拟南芥侧根和根毛的生长发育情况, 结果表明(图 1A, 1C): 在 0, 100 μ mol/L 和 200 μ mol/L PABA 浓度生长条件下, 拟南芥侧根和根毛密度随 PABA 浓度升高而逐渐变大。侧根密度在 200 μ mol/L 和 400 μ mol/L PABA 浓度生长条件下较对照明显增大。在 200 μ mol/L PABA 处理后幼苗的侧根和根毛密度最大, 分别达到对照组的 2.54 倍和 2.72 倍。上述结果表明 PABA 在抑制主根生长的同时, 还在一定浓度范围内促进侧根和根毛的生长发育。



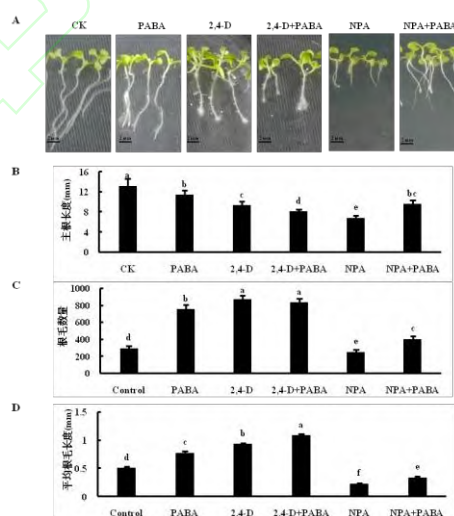
PABA 对拟南芥幼苗根系结构形态 (A)、主根长度 (B)、根毛和侧根密度 (C) 的影响

图 1 PABA 对拟南芥幼苗根系生长发育的影响
Fig.1 Effects of PABA on root growth of *Arabidopsis* seedlings

2.2 PABA 和生长素相互作用对根生长的影响

众所周知, 生长素是调控植物根发育的重要植物激素, 而 PABA 处理和生长素处理对拟南芥根的生长有相似的表型变化。为了研究拟南芥根生长发育过程中 PABA 和生长素的关系, 分析 PABA 结合生长素类似物 2,4-D 和生长素运输抑制剂 1-naphthylphthalamic acid (NPA) 对拟南芥根生长的影响。我们选择 PABA 处理浓度为 100 μmol/L, 2,4-D 处理浓度为 0.05 μmol/L, NPA 处理浓度为 2.5 μmol/L, 拟南芥幼苗在该浓度下可以生长并且根部呈现出明显的表型变化。如图 2A 和 2B 所示, 在 100 μmol/L PABA、0.05 μmol/L 2,4-D 以及 2.5 μmol/L NPA 单独处理下, 拟南芥幼苗主根生长均受到一定程度的抑制。同时添加 PABA 和 2,4-D 会导致主根长度进一步缩短; 但是 NPA 和 PABA 共同处理幼苗后, PABA 并没有进一步增强 NPA 对主根生长抑制作用, 反而会一定程度上降低 NPA 抑制主根生长的影响。

与此同时, 统计分析不同处理后拟南芥根毛的生长发育情况, 结果表明 (图 2C 和 2D): 和对照比较, 在 PABA 和 2,4-D 处理下根毛数量显著增多, 平均根毛长度增长; 相反, NPA 处理则减少了根毛数量, 平均根毛长度也变短。2,4-D 单独处理组的根毛数量与 2,4-D+PABA 共同处理组的根毛数量没有显著差异, 但是前者平均根毛长度要显著小于后者。与 NPA 处理组相比, NPA+PABA 处理组的根毛数量明显增多, 平均根毛长度也显著增长。



不同处理下拟南芥幼苗根系结构形态 (A)、主根长度 (B)、根毛数量 (C) 和平均根毛长度 (D) 分析

图 2 PABA 结合 2,4-D 和生长素运输抑制剂对拟南芥幼苗根生长发育的影响
Fig.2 Co-treatment with PABA, 2,4-D and auxin transport inhibitor on the root growth of *Arabidopsis* seedlings

在根毛长度分布上(图 3), 对照组、PABA 处理组、2,4-D 处理组以及 2,4-D+PABA 共同处理组都以平均值为中心呈典型的正态分布, 其根毛长度的主要分布区间分别为 0.30~0.70 mm、0.40~1.10 mm、0.50~1.30 mm 和 0.60~1.45 mm; NPA 处理组根毛长度更倾向于分布在低于平均值的一侧(0.05~0.25 mm), 而 NPA+PABA 处理组的根毛长度主要呈均匀分布于 0.05~0.60 mm 区间。该结果表明了 PABA 类似于 2,4-D 可以促进根毛的生长发育, 并可以部分恢复 NPA 对根毛生长的抑制作用。

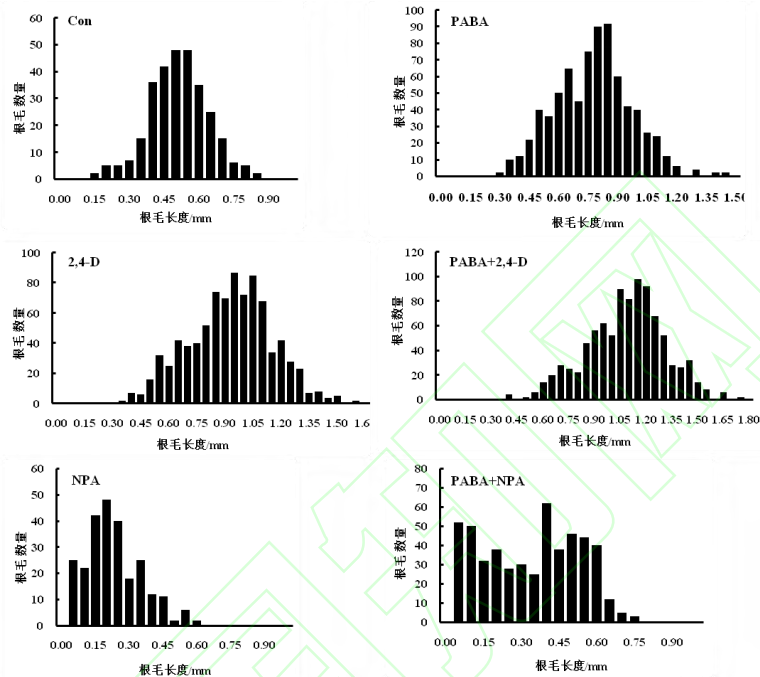
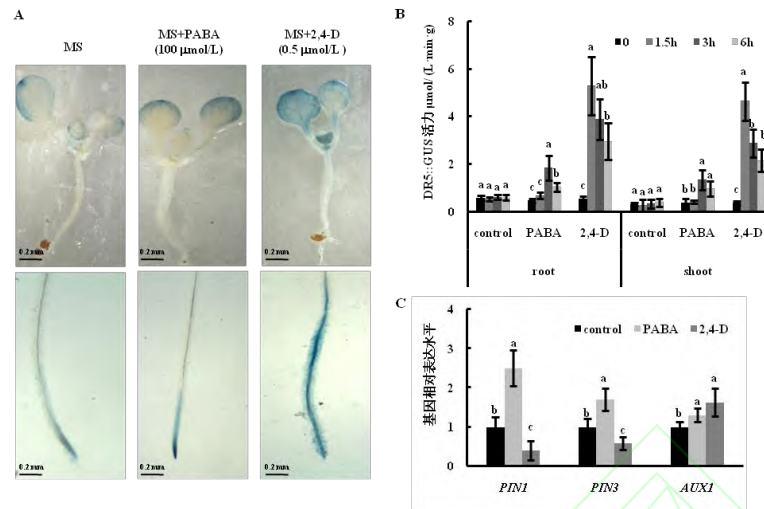


图 3 不同处理下拟南芥幼苗根毛长度分布
Fig. 3 Distributions of root hair lengths in *Arabidopsis* seedlings grown on different supplemented media

2.3 PABA 诱导拟南芥根尖生长素的积累

进一步研究 PABA 处理后 *DR5::GUS* 转基因拟南芥中报告基因 *GUS* 的表达情况, 首先比较了 PABA 处理和对照条件下 *DR5::GUS* 在拟南芥幼苗地上部分的表达。*GUS* 染色结果表明(图 4A), 在正常生长的幼苗叶缘部位和叶柄均显示出清晰的 *GUS* 染色信号, 在叶尖和叶柄基部显色明显, 说明在这些部位有生长素的分布, 颜色越深则代表生长素浓度越高。与此对比, 100 $\mu\text{mol/L}$ PABA 处理后, 拟南芥幼苗地上部分 *GUS* 表达分布模式与对照组差异不大; 而 0.5 $\mu\text{mol/L}$ 2,4-D 处理会显著提高拟南芥幼苗地上 *DR5::GUS* 的表达, 整个叶片基本都显现出蓝色。在拟南芥幼苗地下部分, 对照组幼苗根尖生长素主要分布在根冠和根尖维管束部位; 而在 100 $\mu\text{mol/L}$ PABA 处理组, 生长素在根尖部位浓度明显增加, 在根部维管束分布范围的长度也明显增长; 在 2,4-D 处理组拟南芥根部则全部染成深蓝色。进一步检测了不同处理时间下 *GUS* 活性的变化情况, 如图 4B 所示: 在幼苗地上部分和根部, PABA 处理 3 h 后 *GUS* 活性才显著提高, 之后则有所下降; 而在 0.5 $\mu\text{mol/L}$ 2,4-D 处理组中, 幼苗地上部分和根部的 *GUS* 酶活性在处理 1 h 后就达到最大值。上述实验表明 PABA 可以诱导拟南芥 *DR5::GUS* 的表达, 尤其是在根尖。

通过 qRT-PCR 方法进一步分析 PABA 和 2,4-D 处理 3 h 的幼苗根中生长素运输相关基因表达的变化。结果如图 4C 所示: 和对照组相比, 经过 PABA 处理后, *PIN1*、*PIN3* 和 *AUX1* 的表达量均显著提高; 而经过 2,4-D 处理后, *PIN1* 和 *PIN3* 表达量降低, *AUX1* 表达量上升。该实验表明 PABA 在一定程度上诱导了生长素运输基因 *PIN1*、*PIN3* 和 *AUX1* 的表达, 这些基因响应 PABA 胁迫和 2,4-D 胁迫后表达模式不一致。



(A) PABA 处理 *DR5::GUS* 转基因拟南芥后 GUS 染色分析; (B) 不同处理时间下 GUS 活性分析; (C) PABA 处理后生长素极性运输载体基因 *PIN1*、*PIN3* 和 *AUX1* 的表达分析。

图 4 PABA 处理对拟南芥幼苗生长素分布和运输的影响
Fig.4 Effects of PABA treatment on auxin distribution and transport in *Arabidopsis* seedlings

3 讨论

拟南芥中 PABA 有着重要生理作用,它是合成叶酸的重要前体,敲除 PABA 合酶基因会导致拟南芥胚乳发育缺陷,无法得到纯合突变体植株^[13],所以该基因突变对植株生长发育的影响仍不清楚。2014 年 Crisan 等首先报道了 PABA 可以抑制拟南芥初生根的生长^[3],本研究中 PABA 对初生根生长的抑制作用与之类似,此外还发现 PABA 可以促进拟南芥幼苗侧根和根毛生长发育。之前的研究表明生长素在促进拟南芥根毛生长过程中起着重要的作用,auxin 应答相关基因 (*aux1*, *axr1*, *axr2* 等)突变都影响根毛的生长发育,通过 2,4-D 处理拟南芥幼苗也有显著影响根毛的生长^[14, 15]。本研究中发现 PABA 影响拟南芥幼苗根毛发育表型和 2,4-D 类似,同时施加 PABA 和 2,4-D 进一步促进了根毛伸长,说明两者以一种相互协同的方式调控根毛发育。

根系生长素的浓度梯度在促进根毛生长发育过程中起着关键的作用,在根尖分生区积累高浓度的生长素会抑制主根的伸长,而伸长区生长素浓度提高则有利于根毛的生长^[16]。例如生长素内向运输载体 *aux1* 基因突变体具有很高地抗 2,4-D 能力,其根毛比野生型幼苗更短^[17]。本研究中 PABA 会一定程度上恢复 NPA 抑制幼苗生长的表型,这可能暗示 PABA 调节根的生长发育过程与生长素的运输有关联。*DR5::GUS* 染色分析和 qRT-PCR 表达分析进一步表明了 PABA 会影响根部生长素的转运和生长素运输载体基因的表达,这证实了我们的猜想。因此,推测 PABA 通过改变生长素极性运输基因 *PIN1*, *PIN3* 和 *AUX1* 的表达,影响了根部生长素的运输和分布,进而调控拟南芥根的生长发育。但 PABA 是如何调节生长素极性运输基因的表达尚不清楚。进一步在分子水平上研究根尖细胞对 PABA 的响应机制将有助于阐明其在植物根生长发育中的作用。

参考文献:

- [1] LIM E K, DOUCET C J, LI Y, et al. The activity of *Arabidopsis* glycosyltransferases toward salicylic acid, 4-hydroxybenzoic acid, and other benzoates[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(1): 586.
- [2] BASSET G J C, RAVANEL S, QUINLIVAN E P, et al. Folate synthesis in plants: the last step of the p-aminobenzoate branch is catalyzed by a plastidial aminodeoxychorismate lyase[J]. *Plant Journal*, 2010, 40(4): 453-461.
- [3] CRISAN M E, BOUROSH P, MAFFEI M E, et al. Synthesis, crystal structure and biological activity of 2-hydroxyethylammonium salt of p-aminobenzoic acid[J]. *PLoS One*, 2014, 9(7): e101892.
- [4] LIU J, MOORE S, CHEN C, et al. Crosstalk complexities between auxin, cytokinin, and ethylene in *Arabidopsis* root development: from experiments to systems modeling, and back again[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(12): 1480-1496.
- [5] PALME K, HESSE T, MOORE I, et al. Hormonal modulation of plant growth: the role of auxin perception[J]. *Mechanisms of Development*, 1991, 33(2): 97.
- [6] SONG Y, ZHOU L, YANG S, et al. Dose-dependent sensitivity of *Arabidopsis thaliana* seedling root to copper is regulated by auxin

- homeostasis[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2017, 139:23-30.
- [7] DI MAMBRO R, DE RUVO M, PACIFICI E, et al. Auxin minimum triggers the developmental switch from cell division to cell differentiation in the *Arabidopsis* root[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(36): E7641.
- [8] ZHAO J, WANG W, ZHOU H, et al. Manganese toxicity inhibited root growth by disrupting auxin biosynthesis and transport in *Arabidopsis*[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 272.
- [9] BOUAIN N, SHAHZAD Z, ROUACHED A, et al. Phosphate and zinc transport and signalling in plants: toward a better understanding of their homeostasis interaction[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 65(20): 5725.
- [10] WAN J, ZHANG P, WANG R, et al. UV-B radiation induces root bending through the flavonoid-mediated auxin pathway in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 618.
- [11] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(1): 248-254.
- [12] JEFFERSON R A, KAVANAGH T A, BEVAN M W. GUS fusions: *beta-glucuronidase* as a sensitive and versatile gene fusion marker in higher plants.[J]. *The EMBO Journal*, 1987, 6(13): 3901-3907.
- [13] MEINKE D W, MEINKE L K, SHOWALTER T C, et al. A sequence-based map of *Arabidopsis* genes with mutant phenotypes[J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(2): 409-418.
- [14] PITTS R, CERNAC A, ESTELLE M. Auxin and ethylene promote root hair elongation in *Arabidopsis*[J]. 1998,16(5): 553-560.
- [15] GIRI J, BHOSALE R, HUANG G, et al. Rice auxin influx carrier *OsAUX1* facilitates root hair elongation in response to low external phosphate[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1408.
- [16] DU Y, SCHERES B. Lateral root formation and the multiple roles of auxin.[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 69(2):155-167.
- [17] DINDAS J, SCHERZER S, ROELFSEMA M R G, et al. *AUX1*-mediated root hair auxin influx governs SCF TIR1/AFB₁-type Ca²⁺ signaling[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 1174.