

# R Regulación genética y fisiológica del desarrollo de los pelos radiculares

*César Nahúm Maldonado-Cortés, Elda Beltrán-Peña,  
José López-Bucio y Lourdes Iveth Macías-Rodríguez*

Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas, UMSNH

## Resumen

Los pelos radiculares son extensiones largas y tubulares de células epidérmicas que juegan un papel importante en la captación de agua y nutrientes, en la secreción de compuestos orgánicos y en las interacciones con los microorganismos del suelo. Estas estructuras se diferencian por señales que surgen de las células subyacentes del córtex, seguido por una fase de elongación celular. En este proceso participan procesos genéticos y fisiológicos, que pueden estar fuertemente influenciados por señales externas. En particular, la disponibilidad de nutrientes y la presencia de microorganismos en el suelo, modifican la estructura del pelo radicular implicando distintos mecanismos de señalización en la planta. Hasta ahora, existe escasa información sobre las redes de regulación que subyacen en estos programas de organogénesis. En esta revisión se presentan los avances recientes sobre los procesos genéticos y fisiológicos que regulan el desarrollo del pelo radicular, destacando como las señales externas impactan en su morfogénesis.

**Palabras clave:** Organogénesis, células epidérmicas, auxinas, etileno.

## Abstract

Root hairs are long tubular extensions of epidermal cells that play an important role in the uptake of water and nutrients, secretion of organic compounds and in the interactions with soil microorganisms. Root hair differentiation occurs from signaling emitted from underlying cortex cells, followed by cell elongation. Several studies have demonstrated that this development pattern involves different genetic and physiological processes, which can be strongly influenced by external signals. In particular, the availability of nutrients and the presence of microorganisms in the soil, modify the root hair structure involving different signaling mechanisms in the plant. So far, there is limited information on regulatory networks that underline the root hair organogenesis program. In this review, we present the recent progress on the genetic and physiological processes that regulate root hair development, highlighting how external signals impact in its morphogenesis.

**Key words:** Organogenesis, epidermal cells, auxin, ethylene.

## Introducción

Los pelos radiculares son proyecciones de las células epidérmicas de la raíz y su función biológica es incrementar la superficie para facilitar la toma de agua y nutrientes del suelo. Los pelos radiculares también permiten el intercambio de señales con el medio circundante y son el sitio de una interacción inicial con los microorganismos del suelo. La diferenciación del pelo radicular sigue un patrón preestablecido en cada especie. En *Arabidopsis*, las células epidérmicas que forman pelos radiculares (tricoblastos o células H) se encuentran intercaladas con células que no forman pelos radiculares (atricoblastos o células N), y esto depende de la posición de las células epidérmicas respecto a las células subyacentes del córtex (Grierson et al., 2014). Este proceso de especificación celular es regulado por diversos factores de transcripción, incluyendo a GLABRA 2 (GL2) y la proteína tipo MYB denominada WEREWOLF (WER) que controlan de manera negativa la formación del pelo radicular (Di Cristina et al., 1996, Lee y Schiefelbein, 1999). De manera contraria, el factor de transcripción CAPRICE (CPC) promueve la formación del pelo radicular (Wada et al., 2002). Una vez establecido el patrón de diferenciación, comienza la elongación celular que es controlada por varios genes que actúan cascada abajo de GL2. El factor de transcripción ROOT HAIR DEFECTIVE 6 (RHD6) está involucrado directamente

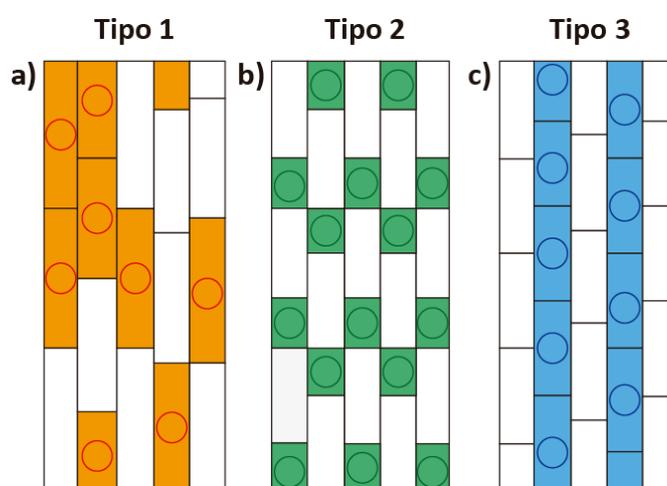
en la selección del sitio de iniciación (Masucci y Schiefelbein, 1994). Este proceso es también regulado por las vías de señalización de las auxinas y el etileno (Cho y Cosgrove, 2002). Después de la iniciación, el tricoblasto forma una protuberancia que comienza a crecer por una expansión polarizada en la punta que involucra múltiples procesos genéticos y movimientos intracelulares. Adicionalmente, las auxinas y el etileno pueden actuar de manera sinérgica regulando la elongación del pelo radicular, esto fue demostrado en plantas tratadas con el ácido 1-amino ciclopropano carboxílico (ACC, precursor de la síntesis de etileno) y auxinas, donde se observó una mayor elongación del pelo radicular, mientras que las mutantes insensibles a etileno y auxinas (*axr2*, *axr3* y *aux1*), mostraron pelos más cortos (Muday et al., 2012).

Los programas de desarrollo del pelo radicular obedecen entonces a factores internos propios de la planta pero la presencia de una señal externa de tipo biótico o abiótico puede impactar en los factores internos modulando estos procesos morfogénicos. En particular, la disponibilidad de nutrientes y la interacción con los microorganismos del suelo pueden modificar la arquitectura del pelo radicular, incrementar la tolerancia al estrés y mejorar la producción de biomasa en la planta (López-Bucio et al., 2003, Sukumar et al., 2013). Hasta ahora, herramientas genéticas y moleculares han ayudado a esclarecer la participación de elementos involucrados en estas redes de señalización que modulan la morfogénesis del pelo radicular, así como los factores ambientales que pueden alterar estos procesos de desarrollo normal en la planta. Además, estos avances han utilizado al pelo radicular como modelo para el descubrimiento de los elementos que regulan la expansión celular en las plantas. Esta revisión presenta los estudios más relevantes sobre los elementos genéticos y fisiológicos que modulan la morfogénesis del pelo radicular, así como la participación de los estímulos ambientales y su efecto en el desarrollo de estas estructuras.

## **Especificación de la célula epidérmica para la formación del pelo radicular**

La primera etapa en la formación del pelo radicular consiste en la especificación de las células epidérmicas para diferenciarse en tricoblastos o atricoblastos. Dependiendo de la especie, las células del pelo radicular son especificadas por diferentes mecanismos: al azar (tipo 1); por división asimétrica (tipo 2) o dependiente de la posición (tipo 3) (Clowes, 2000), lo que da como resultado un

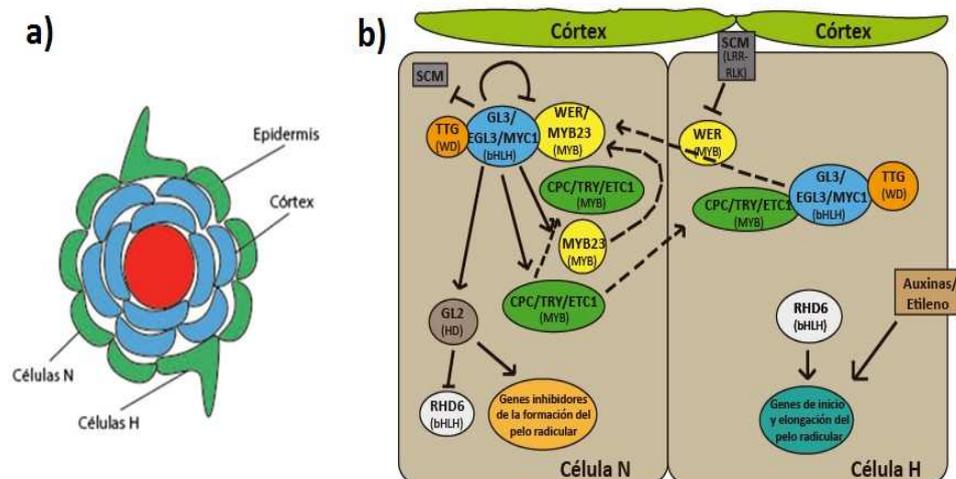
patrón espacial característico para cada tipo de célula (Dolan y Costa, 2001). En el primero, las células epidérmicas de raíz pueden dar origen al pelo en cualquier posición (Fig. 1a). En el segundo, las células del pelo pueden alternarse a lo largo de las líneas longitudinales de las células epidérmicas (Fig. 1b); o bien en el tipo 3, los pelos suelen desarrollarse en líneas longitudinales separadas (Fig.1c) (Datta et al., 2011).



**Figura 1.** Modelo de los distintos tipos de diferenciación celular en la epidermis de la raíz. **a)** En el patrón tipo 1 cualquier célula de la epidermis puede desarrollar o no un pelo radicular, **b)** En el tipo 2, las células del pelo pueden alternarse a lo largo de las líneas longitudinales y **c)** En el tipo 3, las células del pelo pueden desarrollarse en líneas longitudinales separadas (Modificado de Datta et al., 2011).

En *Arabidopsis* y otras especies del género *Brassicaceae*, los pelos radiculares se originan en un patrón dependiente de la posición. Los tricoblastos o células H, se localizan sobre la intersección de dos células subyacentes del córtex, mientras que los atricoblastos o células N, están sobre una sola célula del córtex (Fig. 2a) (Grierson et al., 2014) y debido a que la raíz primaria de *Arabidopsis* posee ocho filas de células corticales, existen ocho filas de células H y de 10 a 14 filas de células N (Dolan et al., 1994); de tal manera que la identidad del pelo radicular está bajo el control de un intercambio de señales entre las células vecinas de la epidermis y el córtex (Libault et al., 2010). Hasta ahora se han identificado diversas proteínas involucradas durante este proceso de diferenciación: el factor de transcripción GL2, la proteína WD40 TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1), los factores de transcripción bHLHGLABRA3 (GL3) y

ENHANCER OF GLABRA3 (EGL), y la proteína WER que regula la especificación de las células N (Di Cristina et al., 1996, Schiefelbein, 2003); y por otra parte, las proteínas MYB como CPC, TRIPTYCHON (TRY) y ENHANCER OF CPC (ETC) que regulan el destino de las células H (Fig. 2b) (Wada et al., 2002, Schiefelbein, 2003). De acuerdo al modelo propuesto para la especificación de las células epidérmicas en *Arabidopsis* (Fig. 2b), los factores de transcripción TTG1/GL3/EGL3/WER forman un complejo que activa la transcripción de *GL2*, el cual a su vez actúa como represor de la formación del pelo radicular. Este complejo activa también la transcripción del complejo inhibitor CPC/TRY/ETC, el cual se mueve a la célula vecina que dará origen al pelo radicular (Fig.3) (Benítez et al., 2011). Este movimiento de moléculas célula a célula es un proceso fundamental en el desarrollo de la planta, ya que determina si una célula en particular dará origen al pelo radicular.

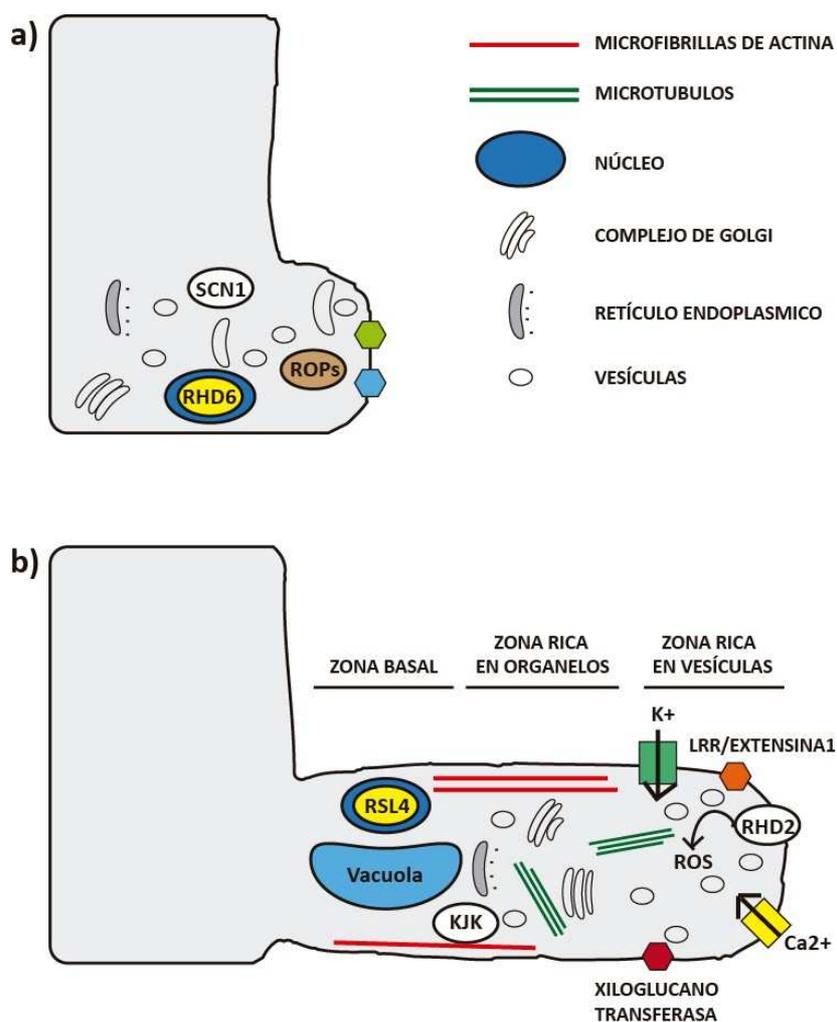


**Figura 2.** Modelo para la especificación de las células epidérmicas en *Arabidopsis*. **a)** Sección transversal de la raíz, mostrando el patrón dependiente de las células N y H. **b)** Las vías de señalización propuestas se muestran dentro de la célula epidérmica de la raíz destinadas a ser pelo radicular (células H), o que no forman pelo radicular (células N). Las flechas indican la regulación positiva, líneas sin punta la regulación negativa, y las líneas discontinuas indican el movimiento intracelular o intercelular de proteínas SCM: SCRAMBLED, WER: WEREWOLF, GL3: GLABRA3, CPC: CAPRICE, GL2: GLABRA2, EGL3: ENHANCER OF GLABRA3, TTG: TRANSPARENT TESTA GLABRA, TRY: TRIPTYCHON, ETC1: ENHANCER OF CPC 1, MYB23: MYB DOMAIN PROTEIN 23, RHD6: ROOT HAIR DEFECTIVE 6 (Modificado de Grierson et al., 2014).

## Formación del pelo radicular

Una vez establecido el patrón de diferenciación, comienza la formación del pelo radicular con la aparición de un bulbo en la superficie de la célula epidérmica. En *Arabidopsis*, este evento de iniciación está regulado por una gran variedad de genes que actúan cascada abajo del factor de transcripción GL2, proteínas Rop y por reguladores del crecimiento vegetal como las auxinas y el etileno (Grierson et al., 2014). Los genes requeridos para el proceso de iniciación como *ROOT HAIR DEFECTIVE6 (RHD6)*, *ROOT HAIR DEFECTIVE1 (RHD1)*, *TIPGROWTH DEFECTIVE1 (TIP1)*, *CENTIPEDE3 (CEN3)*, han sido identificados utilizando mutantes con fenotipo alterado en el desarrollo del pelo radicular. Un elemento de gran importancia en esta cascada de señalización es la proteína RHD6, la cual actúa cascada abajo de TTG y GL2, siendo uno de los primeros factores de transcripción involucrados en el proceso de iniciación y la repuesta a la polaridad en la célula del pelo radicular (Fig. 2b) (Masucci y Shiefelbein, 1994). Además, RHD6 regula la expresión de otros genes que codifican para factores de transcripción tipo bHLH (RSLs), que controlan eventos posteriores a la iniciación y elongación de la punta (Yi et al., 2010). Otra proteína requerida en los primeros estados de desarrollo del pelo es RHD1, cuando la función de RHD1 es alterada, una gran cantidad de células de la epidermis, dan lugar a pelos radiculares con bases bulbosas (Schiefelbein y Somerville, 1990). *SUPER CENTIPEDE1 (SCN1)*, que codifica para una Rho GTPasa inhibidora de la disociación GDP (RhoGDI), también es requerido para la regulación espacial del crecimiento en la diferenciación del pelo radicular (Carol et al., 2005). La formación de la protuberancia al inicio de la elongación del pelo es complementada por cambios fisiológicos en la célula del pelo (Fig. 3a). Existen estudios que sugieren que las propiedades de la pared celular son alteradas en el curso de iniciación del pelo radicular y estos cambios son esenciales para que este proceso se lleve a cabo (Bibikova y Gilroy, 2003). Uno de dichos cambios es la disminución del pH, que provoca una acidificación de la pared celular que persiste durante todo el proceso de iniciación (Monshausen et al., 2007). Estos cambios en el pH pueden activar proteínas de la pared tales como las expansinas, las cuales interfieren con las interacciones entre los polisacáridos de la pared celular. Se han identificado dos genes *EXPANSINA7 (AtEXP7)* y *EXPANSINA18 (AtEXP18)*, cuya expresión es inducida en las células del pelo antes de la formación de la protuberancia (Cho y Cosgrove, 2002).

Posterior al proceso de iniciación, los pelos radiculares deben organizar la maquinaria para el crecimiento apical en el extremo del bulbo, y así llevar a cabo una fase de elongación hasta adquirir su forma madura.



**Figura 3.** Representación esquemática de algunos factores involucrados en el desarrollo de los pelos radiculares. **a)** Proceso de iniciación y **b)** de elongación del pelo radical. RHD6: ROOT HAIR DEFECTIVE 6, SCN1: SUPERCENTPEDE1, RSL4: ROOT HAIR DEFECTIVE 6-LIKE 4, KJK: KOJAK, RHD2: ROOT HAIR DEFECTIVE 2, ROP: Rho GTPasa (Modificado de Datta et al., 2011).

## Organización intracelular en la elongación del pelo radicular

Una vez que la protuberancia ha sido formada, el pelo radicular comienza a crecer mediante un proceso de elongación, conocido también como crecimiento desde la punta. Este depende de una expansión celular polarizada que involucra múltiples eventos genéticos y movimientos intracelulares que implican la secreción celular, tráfico vesicular, organización del citoesqueleto y modificaciones de la pared celular (Fig. 3b). A su vez, nuevo material de la membrana plasmática y la pared celular comienzan a acumularse en la zona de expansión (Bibikova y Gilroy, 2003) y el núcleo se mueve hacia la base del pelo radicular donde se mantiene a una distancia constante de la punta que se encuentra en continuo crecimiento (Datta et al., 2011). El crecimiento de la punta continúa por exocitosis de vesículas en el ápice del pelo radicular. Estas vesículas producidas por el retículo endoplasmático rugoso y liso y el complejo de Golgi contienen moléculas como polisacáridos y glicoproteínas de la pared celular, las cuales son incorporadas en la nueva pared formada. Además, proteínas integrales de membrana tales como sintasas y proteínas transportadoras son acarreadas a la membrana plasmática donde funcionan en la expansión de la punta de la estructura en crecimiento (Grierson et al., 2014). Durante la elongación del pelo radicular, se establece una alta concentración de calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) en la punta comparada al resto de la célula. Cuando los pelos radiculares crecen en *Arabidopsis thaliana*, la concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  incrementa de 200 nM a aproximadamente 1  $\mu\text{M}$  y así permanece durante el crecimiento del pelo. Este gradiente de calcio en la punta del pelo es uno de los mecanismos que controla la dirección del crecimiento, facilitando la fusión de las vesículas a la membrana plasmática del ápice y la posterior modificación de la pared celular (Pei et al., 2012). Foreman et al. (2003), mostraron que la mutante de *Arabidopsis rhd2* está afectada en la captación de  $\text{Ca}^{2+}$  y posteriormente en la expansión celular. *ROOT HAIR DEFECTIVE2 (RHD2)* codifica para una NADPH oxidasa que produce superóxido  $\text{O}_2^{\cdot-}$ , una de las especies reactivas de oxígeno (ERO) durante el crecimiento del pelo radicular. Esto indica que la NADPH oxidasa controla también el desarrollo del pelo produciendo  $\text{O}_2^{\cdot-}$ , que regula la expansión celular a través de la activación de canales de calcio. El  $\text{O}_2^{\cdot-}$  es convertido a  $\text{H}_2\text{O}_2$  por la superóxido dismutasa, para que este último sea transformado a radicales hidroxilo  $\text{OH}^{\cdot}$  en presencia de  $\text{Cu}^{2+}$  y  $\text{Fe}^{2+}$ . Finalmente, el  $\text{OH}^{\cdot}$  interactúa con otras moléculas causando un elevación en el contenido de  $\text{Ca}^{2+}$  en la punta del pelo

radicular. El mantenimiento del gradiente de calcio durante la fase de crecimiento también depende del reordenamiento de los microfilamentos del citoesqueleto. Se ha demostrado que las proteínas blanco de RHO-RELATED PROTEIN FROM PLANTS1 (ROP1); ROP-INTERACTIVE CRIB MOTIF-CONTAINING PROTEIN3 (RIC3) y ROP-INTERACTIVE CRIB MOTIF-CONTAINING PROTEIN4 (RIC4) están involucradas en dos cascadas antagónicas que regulan el ensamblaje de los filamentos durante el crecimiento en punta. RIC4 promueve el ensamble de F-actina, mientras que RIC3 activa la señalización de  $Ca^{2+}$  que lleva a su desensamble (Gu et al., 2005). También se ha determinado que el citoesqueleto juega un papel importante en el transporte de vesículas y la dirección del crecimiento en la punta del pelo radicular. Mutantes afectadas en CYCLASE ASSOCIATED PROTEIN 1(CAP1), una proteína encargada de regular la unión de los monómeros de actina, desarrollaron pelos radiculares cortos, bulbosos y ocasionalmente ramificados (Deeks et al., 2007). La alteración del gen *ACTIN2* (*ACT2*) que codifica para una proteína de la familia de las actinas, también presentó un fenotipo alterado en el crecimiento en la punta del pelo radicular (Nishimura et al., 2003). Al igual que otras células de la planta, en los pelos radiculares también se ha observado una reorganización de los microtúbulos; cuando el citoplasma comienza a acumularse, una gran cantidad de microtúbulos se acumulan en un área subapical con citoplasma denso. Aunque, en ocasiones los microtúbulos alcanzan el extremo de la punta, generalmente están ausentes en esta zona. Esto se debe a que los microtúbulos son sensibles al  $Ca^{2+}$  y por lo tanto, un incremento de éste, evita su polimerización en la punta (Grierson et al., 2014). Utilizando la línea reportera *GFP-MBD* (MICROTUBULE-ASSOCIATED PROTEIN 4) MAP4 fusionada con la proteína verde fluorescente GFP se logró observar de manera más eficiente, donde se localizan los microtúbulos durante el desarrollo del pelo radicular (Van Bruaene et al., 2004). Esta organización de los microtúbulos puede ser interrumpida por alteraciones en un gen que codifica para una cinasa denominada *MORPHOGENESIS OF ROOT HAIR2* (*MRH2*). La mutante *mrh2* mostró un crecimiento ondulado de los pelos, sugiriendo que MRH2 regula el ensamblaje de los microtúbulos y posteriormente la dirección del crecimiento (Jones et al., 2006). Como se mencionó anteriormente, la pared celular sufre diversos cambios durante el desarrollo del pelo radicular; por ejemplo, la síntesis de celulosa es requerida para llevar a cabo un crecimiento adecuado. Algunas investigaciones se han enfocado sobre las funciones de proteínas que pertenecen a la familia de las sintasas de celulosa

en *Arabidopsis* como CELLULOSE SYNTHASE-LIKE D1 (CSLD1), CSLD2, CSLD3 and CSLD4 y se ha observado que CSLD2 y CSLD3 son requeridas para un crecimiento normal del pelo radicular, puesto que mutantes afectadas en *CSLD2* producen pelos radiculares con diversas anormalidades (Bernal et al., 2008). Otro gen asociado a la síntesis de la pared celular, cuyas mutantes están afectadas en el crecimiento apical es *KJK* o *KOJAC*. El fenotipo de *kjk* sugiere que este gen actúa de manera temprana en procesos de elongación celular (Favery et al., 2001). Una vez que el pelo alcanza su estado maduro, el crecimiento cesa, el citoplasma se dispersa y la vacuola se posiciona en la punta (Grierson et al., 2014).

### **Las auxinas y el etileno actúan como reguladores del desarrollo del pelo radicular**

Las fitohormonas son moléculas endógenas que juegan un papel importante en la fisiología y el desarrollo de la planta. Hasta ahora, se han caracterizado varias fitohormonas, tales como las auxinas, citocininas, ácido abscísico, etileno, giberelinas, ácido salicílico, ácido jasmónico, estrigolactonas y brasinoesteroides (Sauer et al., 2013). Las auxinas son una de las hormonas más importantes en muchos de los procesos fisiológicos esenciales en la planta. Algunas de sus funciones es promover y mantener la polaridad, la dominancia apical y la respuesta trópica a la luz y la gravedad. A nivel celular, controla la división y la elongación de las células modificando la plasticidad de la pared celular (Sauer et al., 2013). Otra de las hormonas clave en la regulación de programas de desarrollo en la planta es el etileno. Esta hormona actúa en la germinación y dispersión de la semilla, la elongación celular, la fertilización y la maduración del fruto, así como en la respuesta contra patógenos y varios factores de estrés (Alonso y Stepanova, 2004). Sin embargo, diversos estudios han revelado que la plasticidad vegetal ocurre por redes de señalización en las que distintas vías comparten elementos que sirven como puntos de integración de información donde las hormonas vegetales cumplen un papel esencial, bien como transductores de señales ambientales o como monitores endógenos de estadios de crecimiento (Yoo et al., 2009). Por ejemplo, se ha demostrado que las auxinas y el etileno actúan de manera sinérgica durante la iniciación y la elongación del pelo radicular (Fig. 3), aunque la intersección entre ambas hormonas vegetales hace difícil entender la función de cada una (Rahman et al., 2002). Masucci y Schiefelbein (1994), observaron que la aplicación del ACC o del ácido indolacético (AIA) en la mutante

*rhd6*, restaura el proceso de iniciación del pelo radicular. Adicionalmente, mutantes insensibles a auxinas y etileno, tales como *aux1* (Pickett et al., 1990), *axr2* (Wilson et al., 1990) y *axr3* (Leyser et al., 1996), mostraron una reducción en la iniciación del pelo radicular. Estos resultados indicaron que las auxinas y el etileno actúan después de la especificación celular estimulando el proceso de iniciación. Si a la mutante insensible a etileno *ein2-1*, que no está afectada en la iniciación de los pelos radiculares, se le adicionan inhibidores del flujo de auxinas como cromosaponina 1 (CSI) y ácido 1-naftoxiacético (1-NOA), puede presentar una fuerte disminución en el proceso formativo. De igual forma, si a la doble mutante *aux1-7 ein2*, se le adicionan estos inhibidores, se observa una mayor reducción en la iniciación del pelo radicular que las mutantes sencillas. Esto sugiere que la iniciación del pelo radicular está regulada de manera directa por la cantidad y el transporte de auxinas y por etileno (Rahman et al., 2002). Una vez establecido el proceso de iniciación, los pelos radiculares comienzan a crecer por elongación, proceso que también es regulado por la interacción auxinas-etileno. Plantas tratadas con etileno o ACC promueven la elongación del pelo radicular. En contraste, mutantes insensibles a etileno o tratadas con inhibidores muestran pelos más cortos. Por otra parte, la elongación del pelo radicular es estimulada por las auxinas y también se presenta en mutantes que tienen una síntesis elevada de esta hormona (Muday et al., 2012). La interacción de *eto1* (sobreproductora de etileno) con mutantes afectadas en el transporte de auxinas promueve la elongación de los pelos radiculares, la cual es reprimida por el bloqueo en el flujo de auxinas (Strader et al., 2010). Adicionalmente, compuestos análogos al AIA como el ácido 1-naftalenacético (ANA) pueden restaurar parcialmente la elongación del pelo radicular en la mutante *ein2-1* (Rahman et al., 2002). Estos resultados indican que la respuesta a ambas hormonas es requerida para maximizar la elongación del pelo radicular y además que las auxinas y el etileno, actúan coordinadamente en este proceso. Swarup et al., (2007), reportaron que la elongación del pelo radicular por tratamientos con ACC es incrementada en presencia de auxinas, sugiriendo que el etileno media su efecto regulando la síntesis de auxinas. Además de controlar la iniciación y la elongación, las auxinas y el etileno pueden regular el posicionamiento de los pelos radiculares. Por ejemplo, la aplicación de ACC revierte parcialmente la posición del pelo radicular en la mutante *rhd6*, donde los pelos se forman más apicalmente en el tricoblasto (Masucci y Schiefelbein, 1994). En contraste, una reducción en la respuesta a auxinas en la mutante *axr2-1* o una reducción en la percepción de etileno en *etr1-*

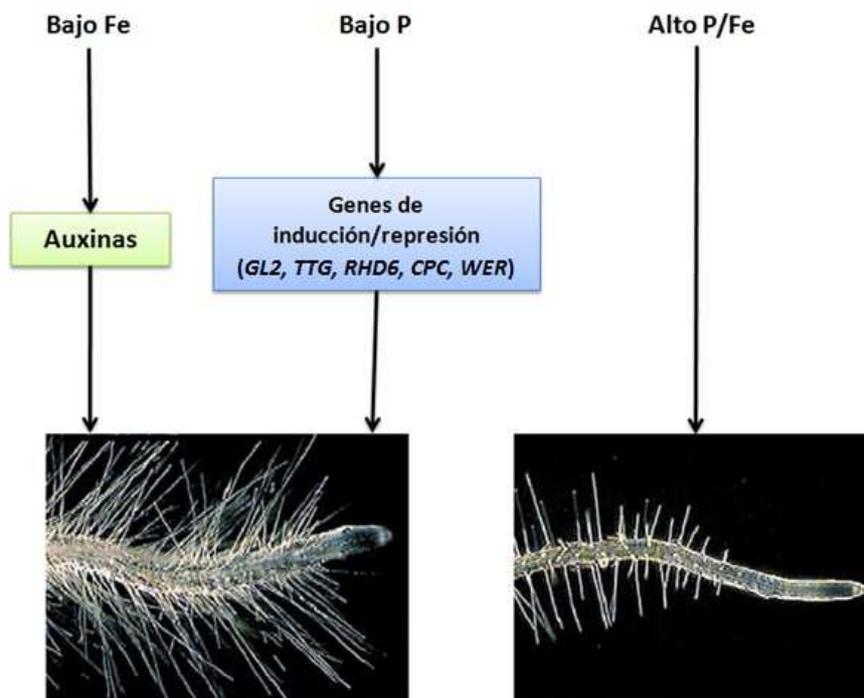
1, causa un cambio en la posición apical y la formación de más de un pelo por tricoblasto (Fischer et al., 2006). Debido a que se ha reportado que las auxinas y el etileno afectan la producción de pelos radiculares, se sugirió que ambos fitoreguladores podrían estar participando durante el proceso de diferenciación celular, interactuando con algunos factores de transcripción involucrados en este proceso (Masucci y Schiefelbein, 1996). Para clarificar la relación entre estas hormonas y los factores de determinación celular TTG1 y GL2, se realizaron ensayos con genes reporteros, mostrando que ni auxinas ni etileno regulan la expresión de estos factores de transcripción. Así mismo, la mutante *axr2*, la cual está afectada en la iniciación y la elongación del pelo radicular, mantiene un patrón de expresión de GL2 normal, es decir, más alto en las células N que en las H. Estos resultados indican que ambos fitoreguladores actúan en etapas posteriores a la diferenciación celular para promover la formación del pelo radicular (Masucci y Schiefelbein, 1996). Además de las auxinas y etileno, otras hormonas también pueden modular el desarrollo del pelo radicular. La aplicación de ácido jasmónico promueve el crecimiento del pelo en una manera dosis dependiente, posiblemente a través de la interacción con las vías auxinas-etileno (Zhu et al., 2006). GR24, una estrigolactona sintética incrementa la longitud del pelo radicular, interfiriendo con la expansión celular regulada por auxinas (Kapulnik et al., 2011). Finalmente, la adición de brasinoesteroides (BR) en la mutante insensible a BR, *bri1*, causan cambios opuestos en la expresión de los reguladores de la diferenciación celular y en el patrón del pelo radicular, indicando la participación de los BR en la morfogénesis del pelo radicular (Kuppusamy et al., 2009). En conjunto, estos resultados indican que las hormonas principalmente las auxinas y el etileno, juegan un papel importante durante el desarrollo del pelo radicular y además, pueden estar actuando de manera sinérgica e independiente en los procesos de iniciación, elongación y posicionamiento.

## **Factores ambientales que impactan en la morfogénesis del pelo radicular**

Como se mencionó anteriormente, los pelos radiculares son importantes para la adquisición de agua y nutrientes, por lo que uno de los efectos sobre el desarrollo del pelo radicular más estudiado implica la respuesta a la concentración de nutrientes. El desarrollo del pelo radicular es controlado por nutrientes, que incluyen fósforo (P) (López-Bucio et al., 2003), hierro (Fe) (Schmidt et al., 2000),

magnesio (Mg) y zinc (Zn) (Ma et al., 2001). Cambios en la estructura del pelo radicular pueden mediar la adaptación de las plantas a suelos con disponibilidad de nutrientes limitada. Uno de los efectos a la deficiencia de nutrientes es la inducción de células epidérmicas para formar pelos radiculares. La densidad de los pelos radiculares en *Arabidopsis* se incrementa a bajas condiciones de P, debido a un aumento en el número de células epidérmicas que se diferencian en tricoblastos (Ma et al., 2001). Por otra parte, la elongación de los pelos radiculares también es regulada por la disponibilidad de P, a través de un efecto dosis- dependiente sobre la velocidad en la elongación del pelo (Bates y Lynch, 1996). El crecimiento y la adquisición de P en *Arabidopsis* se comparó en las mutantes *rhd6* y *rhd2* bajo diferentes concentraciones del nutriente. En bajas condiciones de P, la planta silvestre mostró un incremento en el desarrollo de pelos radiculares, producción de biomasa y absorción de P en comparación con las mutantes, lo que demostró la importancia de los pelos radiculares en la adquisición de fósforo (Bates y Lynch, 2000). Debido a la participación de la vía auxínica durante la morfogénesis de los pelos radiculares, es que se han realizado diversos estudios para elucidar como es que se lleva a cabo la modulación morfogenética de estas estructuras en deficiencia de nutrientes. Lo que se ha observado es que las auxinas y la disponibilidad de P, modulan la extensión del pelo radicular, regulando la transcripción de *RSL4*, un gen que codifica para un factor de transcripción tipo bHLH llamado ROOT HAIR DEFECTIVE 6-LIKE4 (RSL4) (Yi et al., 2010). Al igual que el P, la disponibilidad de Fe induce cambios en la morfología del pelo radicular que lleva a un incremento en el área de absorción. Cuando el Fe es limitante, la formación y longitud de los pelos radiculares incrementa, además de crecer en posiciones ocupadas por células N bajo condiciones normales (Fig.4) (Schmidt y Schikora, 2001). Esto indica que diferentes nutrientes controlan el desarrollo de los pelos radiculares por varios mecanismos, ya que por ejemplo, la señalización de auxinas está involucrada en repuesta a hierro pero no a fósforo (Fig. 5) (Schmidt y Schikora, 2001). Por otro lado, cambios en la localización de EROs en plantas silvestres de *Arabidopsis* y mutantes *rhd6* y *rhd2*, sugieren que los pelos radiculares son importantes para la respuesta a nitrógeno (N) y potasio ( $K^+$ ). La NADPH oxidasa ATRBOHC juega un papel importante en la expresión de genes inducidos por ausencia de  $K^+$  en *rhd2* mediante la producción de EROs; además de inducir el transporte de  $K^+$  en raíces crecidas bajo condiciones suficientes de  $K^+$  (Shin y Schatchman, 2004). En ausencia de nitrógeno, EROs continúan

produciéndose en la mutante *rhd2*, pero se reduce en la mutante *rhd6*, lo que sugiere que algún otro componente genera EROs en respuesta a la ausencia de nitrógeno (Shin et al., 2005).



**Figura 4.** Cambios en la diferenciación celular epidérmica en respuesta a la disponibilidad de P y Fe en *Arabidopsis*. La deficiencia de ambos elementos induce la formación y elongación de los pelos radiculares. Los cambios inducidos por Fe son regulados a través de la vía de señalización auxínica, mientras que la respuesta a P puede alterar directamente la expresión de los genes que controlan la formación del pelo radicular (Modificado de López-Bucio et al., 2003).

## Modulación del pelo radicular durante la interacción planta-microorganismo

Debido a que los pelos radiculares abarcan aproximadamente el 77% de la superficie radicular, proveen el mayor punto de contacto entre la planta y la rizósfera, donde las raíces interactúan con diversos microorganismos. En algunos casos los microorganismos entran a la raíz a través de los pelos radiculares para modificar el desarrollo de la raíz, incrementan la absorción de agua y nutrientes, la tolerancia al estrés y mejorar la biomasa de la planta (Prieto et al., 2011). Una de

las interacciones más estudiadas es la que se lleva a cabo entre bacterias del género *Rhizobium* con distintas especies de leguminosas. Esta interacción, permite la formación de estructuras llamadas nódulos las cuales se utilizan para la fijación de nitrógeno (Libault et al., 2010). La ramificación, hinchazón y rizado de los pelos radiculares son cambios que marcan pasos iniciales en la relación de estos organismos. Dichos cambios, son importantes para mejorar el proceso de infección debido a que las bacterias están atrapadas dentro de pelo radicular (Libault et al., 2010). Adicionalmente, el aumento de calcio, la producción de EROs y la endocitosis regulada por el fosfatidilinositol son procesos fisiológicos que ocurren en los pelos radiculares en respuesta a los factores Nod (factores de nodulación), producidos por las rizobacterias (Imaizumi-Anraku et al., 2005). Diferentes bacterias promotoras del crecimiento vegetal pueden alterar el desarrollo de los pelos radiculares, por ejemplo, *Bacillus megaterium* promueve la formación y elongación de los pelos radiculares (López-Bucio et al., 2007), rizobacterias del género *Pseudomonas* estimulan el crecimiento de la planta y modifican la arquitectura de los pelos radiculares en *Arabidopsis* (Zamioudis et al., 2013); además, los pelos radiculares fueron esenciales para la colonización interna de la planta (Prieto et al., 2011). Otro ejemplo es el de *Azospirillum brasilense*, que inhibe la longitud de la raíz y estimula la formación de pelos radiculares en *Triticum aestivum* en una manera dosis dependiente (Dobbelaere et al., 1999). Por su parte, en varias especies de micorrizas arbusculares, los pelos radiculares responden a la presencia del hongo con movimientos del núcleo, aunque la penetración a menudo ocurre a través de los atricoblastos y ocasionalmente, en la base de los tricoblastos. El análisis del contacto de las células epidérmicas de *Tilia platyphyllos* con las hifas de *Tuberborchii*, reveló cambios en la morfología del hongo durante la interacción; la hifa se ramificó, incrementó su diámetro y por consiguiente el contacto con las células del huésped (Sisti et al., 2003).

Por otra parte, una amplia variedad de microorganismos del suelo producen reguladores del crecimiento vegetal, tales como auxinas y sus precursores que conllevan a cambios en el desarrollo radicular, o bien pueden liberar moléculas que afectan las vías de señalización hormonal en la planta huésped (Sukumar et al., 2013). Por ejemplo, *Pseudomonas aeruginosa* produce pequeñas moléculas conocidas como dicetopiperazinas (DCPs), que modulan la arquitectura de la raíz y la formación de los pelos radiculares mediante una vía de señalización dependiente de las auxinas que involucra al receptor nuclear de auxinas F-box

TIR1 y los factores de transcripción ARF7 y ARF19 (Ortiz-Castro et al., 2011). El efecto de *Pseudomonas spp.* sobre el incremento en el número de pelos radiculares en *Arabidopsis*, requiere la maquinaria de percepción de auxinas F-box TIR1 y el programa genético regulado por AUXIN RESISTANT 2 (AXR2), mientras que el efecto sobre la elongación del pelo involucra una participación sinérgica de las vías de señalización de auxinas y etileno (Zamioudis et al., 2013). En otro estudio realizado en *Arabidopsis*, *Tuber spp.* promovió el crecimiento de la raíz primaria y de las raíces laterales, mimetizando el efecto de bajas dosis de AIA, mientras que para la estimulación de la elongación del pelo radicular fue necesaria una dosis combinada de AIA y el precursor de etileno ACC (Splivallo et al., 2009). Por otra parte, las N-acylhomoserina lactonas C10-HL y C12-HL, compuestos que participan en el *Quorum Sensing* (QS) en bacterias, alteraron el desarrollo de los pelos radiculares en *Arabidopsis* a través de un mecanismo independiente de la vía auxínica (Ortiz-Castro et al., 2008). En el caso de *Pisolithus tinctorius* y *Eucalyptus globulus*, el hongo, libera auxinas y un alcaloide tipo indol conocido como hiperforina que desencadenan cambios morfológicos en el sistema radicular, inhibiendo o estimulando el crecimiento de los pelos radiculares respectivamente (Béguiristain y Lapeyrie, 1997). Estos datos sugieren la participación de distintas vías de señalización en la planta, incluyendo fitoreguladores, metabolitos y otras biomoléculas que aseguren un desarrollo adecuado de los pelos radiculares durante la interacción planta-microorganismo.

## Conclusión

La formación del pelo radicular es un proceso dinámico que involucra la participación de factores genéticos, fisiológicos y ambientales. Debido a que los pelos radiculares juegan un papel relevante, al incrementar la superficie de absorción en la raíz, mejorar la disponibilidad de agua y nutrientes y permitir la interacción con los diversos microorganismos presentes en el suelo, es fundamental conocer los procesos involucrados sobre el desarrollo de estas estructuras para llevar a cabo una adecuada funcionalidad en la planta. La mayoría de los estudios mencionados en esta revisión muestran que la principal regulación en este programa de desarrollo se efectúa a través de la interacción entre factores transcripcionales y fitoreguladores del crecimiento, en el que las auxinas y el etileno juegan un papel fundamental. Así mismo, el hecho de que ambas hormonas actúan en respuesta a diversos estímulos externos, sugiere la

posibilidad de ser un punto de convergencia en la integración de señales ambientales y endógenas, que conducen a una respuesta coordinada en la morfogénesis del pelo radicular. Además de estas hormonas; cabe destacar la participación de otras moléculas y reguladores del crecimiento, como las EROs, el AJ y los BR sugiriendo una interacción más compleja en estas redes de señalización que regulan el crecimiento y desarrollo adecuado del pelo radicular. En nuestro grupo de trabajo, estamos investigando las respuestas que modifican la arquitectura del pelo radicular al interactuar con diferentes microorganismos. Para clarificar dicha interacción se ensayarán mutantes de *Arabidopsis* (*ein2*, *etr1*, *ein3*, *slr1*, *tir1afb2afb3*, *pin2*, *aux1-7*, *gl2*, *cpc*, *rhd6*, *rhd2*, entre otras) afectadas en algunos componentes que regulan las vías de señalización de las auxinas y el etileno, así como la formación del pelo radicular. Esto con el fin de identificar que moléculas de los programas de organogénesis en la planta están involucradas en la respuesta a la presencia de bacterias y microorganismos afectados en la respuesta de QS.

## **Bibliografía**

- Alonso J.M. y A.N. Stepanova. 2004. The ethylene signaling pathway. *Science* 306: 1513-1515.
- Bates T.R. y J.P. Lynch. 1996. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. *Plant Cell Environment* 19: 529-538.
- Bates T.R. y J.P. Lynch. 2000. Plant growth and phosphorus accumulation of wild type and two root hair mutants of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal Botany* 87: 958-963.
- Béguiristain T. y F. Lapeyrie. 1997. Host plant stimulates hypaphorine accumulation in *Pisolithus tinctorius* hyphae during ectomycorrhizal infection while excreted fungal hypaphorine controls root hair development. *New Phytologist* 136: 525-532.
- Benítez M., N.A. Monky E.R. Alvarez-Buylla. 2011. Epidermal patterning in *Arabidopsis*: models make a difference. *Journal of Experimental Zoology (Molecular Developmental Evolution)* 316: 241-53.
- Bernal A.J., C.M. Yoo, M. Mutwil, J.K. Jensen, G. Hou, C. Blaukopf, I. Sorensen, E.B. Blancaflor, H.V. Scheller y W.G. Willats. 2008. Functional analysis of the cellulose synthase-like genes *CSLD1*, *CSLD2*, and *CSLD4* in tip-growing *Arabidopsis* cells. *Plant Physiology* 148: 1238-1253.

- Bibikova T. y S. Gilroy. 2003. Root hair development. *Journal Plant Growth Regulation* 21: 383-415.
- Carol R.J., S. Takeda, P. Linstead, M.C. Durrant, H. Kakesova, P. Derbyshire, S. Drea, V. Zarsky y L. Dolan. 2005. A RhoGDP dissociation inhibitor spatially regulates growth in root hair cells. *Nature* 438: 1013-1016.
- Cho H.T. y D.J. Cosgrove. 2002. Regulation of root hair initiation and expansin gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 14: 3237-3253.
- Clowes F.A.L. 2000. Pattern in root meristem development in angiosperms. *New Phytologist* 146: 83-94.
- Datta S., C.M. Kim, M. Pernas, N.D. Pires, H. Proust, T. Tam, P. Vijayakumar y L. Dolan. 2011. Root hairs: development, growth and evolution at the plant-soil interface. *Plant Soil* 346: 1-14.
- Deeks M.J., C. Rodrigues, S. Dimmock, T. Ketelaar, S.K. Maciver, R. Malhó y P.J. Hussey. 2007. *Arabidopsis* CAP1 a key regulator of actin organisation and development. *Journal Cell Science* 120: 2609-2618.
- Di Cristina M., G. Sessa, L. Dolan, P. Linstead, S. Baima, I. Ruberti y G. Morelli. 1996. The *Arabidopsis* Athb-10 (GLABRA2) is an HD-Zip protein required for regulation of root hair development. *Plant Journal* 10:393-402.
- Dobbelaere S., A. Croonenborghs, A. Thys, B.A. Vandey J. Vanderleyden. 1999. Phytostimulatory effect of *Azospirillum brasilense* wild type and mutant strains altered in IAA production on wheat. *Plant Soil* 212: 155-164.
- Dolan L., C. Duckett, C. Grierson, P. Linstead, K. Schneider, E. Lawson, C. Dean, R.S. Poethig y K. Roberts. 1994. Clonal relations and patterning in the root epidermis of *Arabidopsis*. *Development* 120: 2465-2474.
- Dolan L. y S. Costa. 2001. Evolution and genetics of root hair stripes in the root epidermis. *Journal Experimental Botany* 52: 413-417.
- Favery B., E. Ryan, J. Foreman, P. Linstead, K. Boudonck, M. Steer, P. Shaw y L. Dolan. 2001. *KOJAK* encodes a cellulose synthase-like protein required for root hair cell morphogenesis in *Arabidopsis*. *Genes Development* 15: 79-89.
- Fischer U., Y. Ikeda, K. Ljung, O. Serralbo, M. Singh, R. Heidstra, K. Palme, B. Scheres y M. Grebe. 2006. Vectorial information for *Arabidopsis* planar polarity is mediated by combined *AUX1*, *EIN2*, and *GNOM* activity. *Current Biology* 16: 2143-2149.
- Foreman J., V. Demidchik, J.H.F. Bothwell, P. Mylona, H. Miedema, M.A. Torres, P. Linstead, S. Costa, C. Brownlee, J.D.G. Jonesk, J.M. Davies y L.

- Dolan. 2003. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature* 422: 442-446.
- Grierson C., E. Nielsen, T. Ketelaar y J. Schiefelbein. 2014. Root hairs. P. 1-25. En: *The Arabidopsis Book*. (Torii K. Ed.) American Society of Plant Biologists.
- Gu Y., Y. Fu, P. Dowd, Li S., V. Vernoud, S. Gilroy y Z. Yang. 2005. A Rho family GTPase controls actin dynamics and tip growth via two counteracting downstream pathways in pollen tubes. *Journal Cell Biology* 169: 127-138.
- Imaizumi-Anraku H., N. Takeda, M. Charpentier, J. Perry, H. Miwa, Y. Umehara, H. Kouchi, Y. Murakami, L. Mulder, K. Vickers, J. Pike, J.A. Downie, T. Wang, S. Sato, E. Asamizu, S. Tabata, M. Yoshikawa, Y. Murooka, G.J. Wu, M. Kawaguchi, S. Kawasaki, M. Parniske y M. Hayashi. 2005. Plastid proteins crucial for symbiotic fungal and bacterial entry into plant roots. *Nature* 433: 27- 531.
- Jones M.A., M.J. Raymond y N. Smirnov. 2006. Analysis of the root-hair morphogenesis transcriptome reveals the molecular identity of six genes with roles in root-hair development in *Arabidopsis*. *Plant Journal* 45: 83-100.
- Kapulnik Y., P.M. Delaux, N. Resnick, E. Mayzlish-Gati, S. Winger, C. Bhattacharya, N. Sejalón-Delmas, J.P. Combier, G. Bécard, E. Belausov, T. Beeckman, E. Dor, J. Hershenhorn y H. Koltai. 2011. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis*. *Planta* 233: 209- 216.
- Kuppusamy K.T., A.Y. Chen y J.L. Nemhauser. 2009. Steroids are required for epidermal cell fate establishment in *Arabidopsis* roots. *Proceedings National Academy Sciences* 106: 8073-8076.
- Lee M.M. y J. Schiefelbein. 1999. WEREWOLF, a MYB-related protein in *Arabidopsis*, is a position-dependent regulator of epidermal cell patterning. *Cell* 99: 473-483.
- Leyser H.M.O., F.B. Pickett, S. Dharmasiri y M. Estelle. 1996. Mutations in the *AXR3* gene of *Arabidopsis* result in altered auxin response including ectopic expression from the *SAUR-AC1* promoter. *Plant Journal* 10: 403-413.
- Libault M., L. Brechenmacher, J. Cheng, D. Xu y G. Stacey. 2010. Root hair systems biology. *Trends Plant Science* 15: 641-650.
- López-Bucio J., A. Cruz-Ramírez y L. Herrera-Estrella. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion Plant Biology* 6: 280- 287.

- López-Bucio J., J.C. Campos-Cuevas, E. Hernández-Calderón, C. Velásquez-Becerra, R. Farías-Rodríguez, L.I. Macías-Rodríguez y E. Valencia-Cantero. 2007. *Bacillus megaterium* rhizobacteria promote growth and alter root-system architecture through an auxin- and ethylene-independent signaling mechanism in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant Microbe Interactions* 20: 207-217.
- Ma Z., D.G. Bielenberg, K.M. Brown y J.P. Lynch. 2001. Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environment* 24: 459-467.
- Masucci J.D., y J.W. Schiefelbein. 1994. The *rhd6* mutation of *Arabidopsis thaliana* alters root-hair initiation through an auxin and ethylene-associated process. *Plant Physiology* 106: 1335-1346.
- Masucci J.D. y J.W. Schiefelbein. 1996. Hormones act downstream of *TTG* and *GL2* to promote root hair outgrowth during epidermis development in the *Arabidopsis* root. *Plant Cell* 8: 1505-1517.
- Monshausen G.B., T.N. Bibikova, M.A. Messerli, C. Shi y S. Gilroy. 2007. Oscillations in extracellular pH and reactive oxygen species modulate tip growth of *Arabidopsis* root hairs. *Proceedings National Academy Science* 104: 20996-21001.
- Muday G.K., A. Rahman y B. M. Binder. 2012. Auxin and ethylene: collaborators or competitors. *Trends Plant Science* 17: 181-195.
- Nishimura T., E. Yokota, T. Wada, T. Shimmen y K. Okada. 2003. An *Arabidopsis* *ACT2* dominant-negative mutation, which disturbs F-actin polymerization, reveals its distinctive function in root development. *Plant Cell Physiology* 44: 1131-1140.
- Ortíz-Castro R., M. Martínez-Trujillo y J. López-Bucio. 2008. *N*-acyl-L-homoserine lactones: a class of bacterial quorum-sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environment* 31: 1497-1509.
- Ortiz-Castro R., C. Díaz-Pérez, M. Martínez-Trujillo, R.E. del Río, J. Campos-García y J. López-Bucio. 2011. Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants. *Proceedings National Academy Science* 108: 7253-7258.
- Pei W., F. Du, Y. Zhang, T. He y H. Ren. 2012. Control of the actin cytoskeleton in root hair development. *Plant Science* 187:10-18.

- Pickett F.B., A.K. Wilson y M. Estelle. 1990. The *aux1* mutation of *Arabidopsis* confers both auxin and ethylene resistance. *Plant Physiology* 94: 1462-1466.
- Prieto P., E. Schiliró, Maldonado M.M., González, R. Valderrama, J.B. Barroso-Albarracín y J. Mercado-Blanco. 2011. Root hairs play a key role in the endophytic colonization of Olive roots by *Pseudomonas spp.* with biocontrol activity. *Microbiol Ecology* 62: 435-445.
- Rahman A., S. Hosokawa, Y. Oono, T. Amakawa, N. Gotoy S. Tsurumi. 2002. Auxin and ethylene response interactions during *Arabidopsis* root hair development dissected by auxin influx modulators. *Plant Physiology* 130: 1908-1917.
- Sauer M., S. Robert y J. Kleine-Vehn. 2013. Auxin: simply complicated. *Journal of Experimental Botany*. 64: 2565-2577.
- Schiefelbein J. 2003. Cell-fate specification in the epidermis: a common patterning mechanism in the root and shoot. *Current Opinion Plant Biology* 6: 74-78.
- Schiefelbein J.W. y Somerville C. 1990. Genetic control of root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 2: 235-243.
- Schmidt W., J. Tittel y A. Schikora. 2000. Role of hormones in the induction of iron deficiency responses in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiology* 122: 1109-1118.
- Schmidt W. y A. Schikora. 2001. Different pathways are involved in phosphate and iron stress-induced alterations of root epidermal cell development. *Plant Physiology* 125: 2078-2084.
- Shin R. y D.P. Schachtman. 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. *Proceedings National Academy Science* 101: 8827-8832.
- Shin R., R.H. Berg y D.P. Schachtman. 2005. Reactive oxygen species and root hairs in *Arabidopsis* root response to nitrogen, phosphorus and potassium deficiency. *Plant Cell Physiology* 46: 1350-1357.
- Sisti D., G. Giomaro, M. Cecchini, A. Faccio, M. Novero y P. Bonfante. 2003. Two genetically related strains of *Tuber borchii* produce *Tilia* mycorrhizas with different morphological traits. *Mycorrhiza* 13: 107-115.
- Splivallo R., U. Fischer, C. Gobel, I. Feussner y P. Karlovsky. 2009. Truffles regulate plant root morphogenesis via the production of auxin and ethylene. *Plant Physiology* 150: 2018-2029.
- Strader L.C., G.L. Chen y B. Bartel. 2010. Ethylene directs auxin to control root cell expansion. *Plant Journal* 64: 874-884.

- Sukumar P., V. Legué, A. Vayssieres, F. Martin, G.A. Tuskan y U.C. Kalluri. 2013. Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant–microorganism interactions. *Plant Cell Environment* 36: 909-919.
- Swarup R., P. Perry, D. Hagenbeek, D. Van Der Straeten, G.T. Beemster, G. Sandberg, R. Bhalerao, K. Ljung y M.J. Bennett. 2007. Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell* 19: 2186-2196.
- Van Bruaene N., G. Joss, y P. Van Oostveldt. 2004. Reorganization and in vivo dynamics of microtubules during *Arabidopsis* root hair development. *Plant Physiology* 136: 3905-3919.
- Wada T., T. Kurata, R. Tominaga, Y. Koshino-Kimura, T. Tachibana, K. Goto, M.D. Marks, Y. Shimura y K. Okada. 2002. Role of a positive regulator of root hair development, *CAPRICE*, in *Arabidopsis* root epidermal cell differentiation. *Development* 129: 5409-5419.
- Wilson A., F.B. Pickett, J.C. Turner y M. Estelle. 1990. A dominant mutation in *Arabidopsis* confers resistance to auxin, ethylene and abscisic acid. *Molecular General Genetics* 222: 377-383.
- Yi K., B. Menand, E. Bell y L. Dolan. 2010. A basic helix-loop-helix transcription factor controls cell growth and size in root hairs. *Nature Genetics* 42: 264-267.
- Yoo S.D., Y. Cho y J. Sheen. 2009. Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends Plant Science* 14: 270-279.
- Zamioudis C., P. Mastranesti, P. Dhonukshe, I. Blilou y M.J. Pietersen. 2013. Unraveling root developmental programs initiated by beneficial *Pseudomonas spp.* bacteria. *Plant Physiology* 162: 304-318.
- Zhu C., L. Gan, Z. Shen y K. Xia. 2006. Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*. *Journal Experimental Botany* 57: 1299-1308.