

文章编号 :1004-0374(2010)01-0029-07

脱落酸被土壤“掩盖”了的功能：调节根系构型 形态建成

白玲, 宋纯鹏*

(河南省植物逆境生物学重点实验室 河南大学生命科学学院, 开封 475004)

摘要: 植物根系发育是一个重要的农艺性状。由于根系具有结构和生长模式简单、信号感受灵敏等, 有可能成为研究植物发育可塑性的良好材料。通过分析脱落酸在根的生长, 侧根和根毛的发生和生长中及根构型形成的可能信号转导过程中的作用, 并由此提出未来的研究应关注的科学问题。对根系分子机制的探讨不仅有利于阐明如何调控根发育可塑性这一复杂和困难的生物学问题, 而且对农业生产也极为重要。

关键词: ABA; 根系构型; 拟南芥

中图分类号: Q946.885; Q945.3 **文献标识码:** A

The ABA role covered by soil: control of root system architecture formation

BAI Ling, SONG Chun-peng*

(Henan Key Laboratory of Plant Stress Biology, Department of Biology, Henan University, Kaifeng 475004, China)

Abstract: Root is one of the agronomical important aspects of plant. The relative simplicity of the growth patterning and the sensitivity to environmental conditions make the root system architecture a useful model for the study of plant developmental plasticity in particular. Abscisic acid (ABA) has a central role in this developmental plasticity. The role of ABA in the possible signal transduction pathways for modulating root growth, lateral root and root hair development and root system architecture formation are analyzed, future research need to be studied are also proposed. Elucidation of the molecular mechanism will be helpful for understanding the rule controlling root system development, and will be very important for agricultural production.

Key words: ABA; root system architecture; *Arabidopsis*

植物激素脱落酸(abscisic acid, ABA)信号转导过程一直是植物生物学领域的研究热点之一。ABA不仅作为应激激素参与植物的生物及非生物胁迫反应, 而且也作为植物内源信号在包括种子的成熟和休眠、根的生长以及植物的衰老等生长发育过程发挥作用。以往很多研究是以气孔和种子萌发作为研究的模式系统, 对ABA的信号转导机制做了大量深入的研究, 揭示了复杂调控网络体系中的许多成分及其之间的相互关系^[1, 2], 但是对ABA调节植物生长和发育的信号转导过程和分子机制所知甚少^[3]。

植物根系作为重要的营养器官, 不仅将植物固着于土壤中, 决定植物生长的位置, 同时还负责从

土壤中吸收水和营养成分, 植物根系的发育直接影响到作物的产量, 是一个重要的农艺性状。此外, 固定生长的植物由于无法进行类似于动物的逃避反应, 在面对环境胁迫以及外界刺激时, 根系还必须做出复杂的形态和生理变化, 以应答环境条件变化和胁迫刺激过程, 从而调控植物的生长发育。早在30年前, 就已知道外源ABA是一种生长抑制剂, 能够影响根系的生长和发育^[4, 5], 同时, 最近的报道也表明ABA在根的可塑性发育过程中具有重要的调节

收稿日期: 2009-07-09

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(90817106)

* 通讯作者: E-mail: songcp@henu.edu.cn

作用,但直到现在,对其中的分子遗传学过程仍然缺乏了解。也许根生长在土壤内影响了人们对于ABA调控根系形态建成的遗传学机制和信号转导过程的了解,人们的视线还没有透过土壤,清楚勾画出其调控的基本框架。因此,本文试图总结ABA调节植物根系构型的最新进展,并在此基础上讨论如何以根细胞为研究对象,发展新实验模式系统,揭示ABA在植物地下部分调节功能的分子机制,对未来研究中应该关注的可能研究方向进行了分析讨论,有助于对ABA功能的新认识。

1 根系有可能成为研究植物细胞信号转导新的模式系统

在进化过程中,植物形成了高度精密的发育可塑性(developmental plasticity),以“无限”生长的模式,通过持续不断地形成和发育的新器官,使植株更加接近养分或光线等,以最大限度地获取资源,从而适应外界胁迫刺激和环境变化。已知,根系形态的改变是植物应答环境刺激的一种重要的方式,植物能够形成合适的根构型(architecture)(即根系在生长介质中的空间造型和分布)以有效地适应特定的环境变化。

相对于其他营养和生殖器官,根的结构相对简单,但是根的构型却极其复杂。侧根的数目、分布、生长速率或者定向都会引起根构型的变化^[6],根系结构的这种高度变异性是植物发育可塑性的最充分的体现。应该说植物的这种发育可塑性使植物在适应环境胁迫刺激时处于有利的位置,它使植物能够整合从环境获得的信号和信息,适应性地决定细胞的命运、发育方向和生长,克服植物自身不能移动的缺陷,使不同的器官处于最佳的位置,最大限度地获得水、养分和光,以适应外界环境的变化。目前,对这种调节发育分子遗传学过程已经积累了一些证据,但是仍缺乏系统的了解。

尽管根系埋在土壤内,但由于根既能充分体现植物发育可塑性,又有许多独特的优点,因此是研究植物发育调节机制的良好材料^[6],其优点主要体现在:(1)根的生长模式始终如一,根器官伸长和定向仅组织的延伸和重复即可完成,而且根系比枝条的结构更简单,由于它没有茎、叶、花等器官分化与转换,更易于分离鉴定根构型发生相关的突变体。(2)根细胞还具有非常灵敏的感受外界信号变化的能力,如在干旱条件下,根会长出许多额外的侧根,直到干旱缓解才会停止生长,这种现象就

是农业上典型的“早长根”现象^[7]。因此,植物对外界的感应应该从根细胞的反应开始,环境因子的轻微的变化都能强烈地影响根系的构型。正是因为根细胞的这种特性,许多离子运输机制的研究也是主要通过借助根细胞为研究对象揭示的^[8-10]。(3)同时,根系还是研究信号整合与转导的良好模式体系,多种环境和发育信号,如营养元素、土壤的类型、水分、激素的变化都能在根细胞中引起相应的反应^[11-13],并通过复杂的转导途径将这些信号加以整合,传递到细胞核中,调控相应基因的表达,从而转变为发育调控信息,引起根系构型的变化,使植物处在最优化的条件下生长和生存。

ABA研究中较多使用气孔模式,当植物受到胁迫如干旱时,ABA含量升高,保卫细胞离子外流,膨压降低,使气孔关闭。通过对这一模式的研究表明,大量的基因和信号成分参与了ABA对保卫细胞的调节,信号分子 H_2O_2 、 Ca^{2+} 、NO在其中具有重要的作用^[14,15]。

气孔的模式展示了ABA反应的一部分,区别于以往ABA研究的模式,基于根系形态建成体系的研究将会为探求ABA调控植物生长发育的机制提供一个新的良好的模式。ABA已经被证实在根系的发生和形态构成中具有十分重要的调节作用。例如在正常条件下,ABA缺失突变体 $aba2$ 根的生长受到了严重的抑制^[16]。在干旱条件下,根尖(根毛区至根冠)合成大量的ABA,这些ABA可以作为传递至地上部分的信号控制气孔关闭,同时还作为发育信号,刺激主根的伸长,调控根的生长发育,促进根系发达^[17]。而根的生长依赖于对发育可塑性的调节,在植物整个生活史,发育可塑性的基础是胚胎形成时期胚性组织,即芽、根尖、茎尖顶端分生组织脱分化形成次生分生组织^[18,19]。植物通过根的形态和生理改变,保持根系发育可塑性,并对环境胁迫或外源植物生长调节剂做出响应,这种发育的可塑性对植物的生长至关重要^[20,21]。根系结构因其具有很强的可塑性并易受环境条件影响的特性,以根系构型形态建成作为研究模式则可以从一个方面解答这些问题。

2 ABA参与调控根构型形成的生理和分子机制

2.1 ABA和植物根的生长

Went有句很有名的格言:没有生长素就没有生长。这句话包含了一个概念:植物生长是与许多生长促进物质的供应有关。很明显,这种表述忽略

了生长抑制剂的作用,在学术界引起了很大的争议。正是这种争议迫使许多科学家去寻找对植物生长有抑制作用的生长物质。研究发现,即使在幼嫩的组织中也发现了ABA的存在。ABA可以作为抑制剂抑制植物顶端的生长^[4,5]。尽管一定浓度外源ABA作为植物体内的最重要的胁迫激素和生长抑制剂,可以抑制植物生长的生理现象已经发现30多年,但是对其作用的分子机制认识却是一个漫长的过程,至今仍然所知甚少,尤其是信号转导的起始过程。

长期以来,人们用不同的方法分析ABA抑制植物生长的反应。首先,用ABA的类似物处理植物发现:植物结构的微小变化就可以影响ABA的生物活性^[22],说明对ABA的感应是一个专一的过程。在胁迫和外源ABA存在下,ABA可以抑制核酸和蛋白质的生物合成,抑制种子的发芽和植株的生长。外源ABA在3 μmol/L时就可以抑制拟南芥种子的萌发,这时种子中内源ABA的作用还不清楚。实际上抑制种子的萌发需要合成新的ABA,研究表明,在种子发育过程中,拟南芥基因*AtNCED6*和*AtNCED9*在胚乳和胚中表达,合成的ABA控制了种子的休眠,抑制了萌发^[23]。有些物种成熟的种子含有较高的内源ABA,提高萌发率必须要清除这些高的内源ABA,低浓度的糖就可以消除外源ABA抑制的幼根形成。其次,一些细胞周期调节子、细胞壁的修饰酶和转录因子可能都参与了ABA对生长的抑制,人们一直认为ABA限制了细胞的延展性,并通过诱导细胞周期依赖蛋白激酶抑制子的合成,减少Cdc2-类似组蛋白H1激酶活性来抑制细胞的分裂^[1];但是对于ABA抑制生长包括抑制根生长的机制了解得并不多。Chen等^[24]在对ABA抑制水稻根生长研究中发现,这种抑制生长的现象依赖于新合成蛋白的参与,并且在水稻中是一个Ca²⁺依赖的过程。拟南芥中对于ABA可以抑制侧根形成和生长的机制已有研究报道^[25,26],但是对于ABA如何抑制根的生长仍知之甚少,其中的转导机制还有待确立。

Sharp实验室在水势低的情况下,系统分析了根的伸长机制^[27]。在伸长区测定了细胞扩大的空间和时间模式,利用生理学到功能基因组学手段的综合分析表明:在根尖不同区域水分和ABA的缺失呈现不同的生长反应。水分充足时,外源的ABA处理会抑制根的生长;但是在水分缺乏的条件下,外施ABA却是保持根尖生长所必需的。由此说明ABA对根生长影响的复杂性。这种差异可能和ABA促进抗氧化系统的活性,保持非伤害的活性氧水平有

关^[27]。对不同区域的拟南芥和玉米的根尖Microarray和SAGE分析的数据表明,不同根尖生长区参与调节根的生长基因有很大的区别。因此,在水分缺乏的条件下植物根生长的调节机制是非常复杂的。

ABA合成突变体即使生长在良好的环境下仍表现出形态矮小,这种生长的延迟性也进一步证明了内源ABA可以促进植物的叶、茎等生长发育^[28,29,16,11]。拟南芥单突变体*aba2/gin1*和互补的转基因*ABA2/GINI*的研究表明,内源ABA对于拟南芥子叶、真叶、根、茎和荚的发育非常重要^[16]。在对*ABA1*基因的9种突变体的研究中发现,它们的叶、花序和花的形态变小,莲座叶的湿重和干重也远少于野生型的,而外源低浓度的ABA可以增加突变体的湿重和干重^[30],表明ABA在器官形成中具有重要的作用。

2.2 ABA和侧根的发生和生长

最近许多证据表明,ABA在侧根的发生和发育中有重要的作用。例如,在拟南芥侧根起始中,ABA与生长素相互作用,ABA可以抑制侧根的起始^[17]。蛋白Kip有关的蛋白质(KRPs)水平调节和细胞周期有关^[31],KRPs超表达导致细胞周期进程的抑制^[32,33]。有趣的是,生长素和ABA似乎以拮抗的方式起作用:生长素下调KRP水平,而ABA促进上调它们的表达^[34]。

最近,基于侧根诱导系统和没有侧根的突变体设计了一个精巧的实验策略,在全基因组转录水平上分析了侧根起始过程^[35]。这个策略可以区分施用生长素后伴随侧根的起始特异基因(侧根启动基因)的转录变化和基因表达更通常的变化,这些侧根启动基因,甚至前期第一个分裂呈现出显著的基因表达水平变化。

一些研究结果已经提示了发育特异的ABA感受和信号转导途径的存在,并初步揭示了其中的一些细节。例如相对于种子萌发,ABA通过不同的机制来抑制侧根的发育^[25],外源ABA可以模拟高浓度的硝酸盐引起侧根抑制过程,ABA缺失突变体对高浓度硝酸盐诱导侧根生长抑制更加不敏感,这一现象与两个ABA不敏感突变体*abi4*和*abi5*表现一致^[26]。渗透胁迫抑制的侧根生长也涉及ABA,因为ABA两种缺失突变体(*aba2*和*aba3*)大大降低了这种抑制作用^[36]。ABA诱导侧根生长的抑制信号途径不依赖于生长素,无论是使用外源生长素,或是提高生长素的合成都无法阻止这种抑制,形态学分析表明,ABA的抑制作用发生在侧根分生组织激活之前的一个特定的发育阶段,受ABA抑制的侧根具有侧根原

基激活前典型细胞学特征^[25]。外源ABA通过生长素不依赖途径抑制早期侧根的发育,而侧根形成是胚胎发生后期非常重要的过程。通过控制植物株型,调控植物发育的可塑性,提高植物抗逆性也是逆境适应的一种有效途径^[37]。

2.3 ABA和根毛的发生和生长

根毛在维持根的功能中起到了重要的作用。根毛能增加根的表面积,帮助植物获取营养,固定植物并与微生物之间发生反应。根毛是根表皮细胞向外突出的、顶端密闭的管状结构,在这些细胞中生长被限制在细胞的一个极端,所以这种细胞生长叫顶端生长。植物中研究最多的顶端生长体系是根毛和花粉管的生长。通常根毛是直的而无分支,表明这种顶端生长的极性是由一个严格的调节机制控制的。通过对根毛形态建成的研究揭示了维持植物顶端生长的一系列重要的成分和基因。根毛作为高度极性生长的结构,它的形态建成过程可大致分为3个主要步骤:凸起的形成(根毛的起始)、向顶端生长的转变以及顶端生长^[38]。根毛的顶端生长需要细胞壁和膜成分发生高度的极性运输到达生长的顶点。

根毛的形态建成受到多种细胞过程的控制,包括细胞骨架的向顶端运输,顶点高的胞质钙浓度和膜泡运输;而这些过程又受到严格调控, Ca^{2+} 信号、小G蛋白、活性氧(reactive oxygen species, ROS)、MAPK和磷酸肌醇都在根毛的形态建成中起到了重要的作用^[39, 40]。例如根毛形态发生的第一步是在根毛生长的位置形成一个凸起,在这个过程中表皮生毛细胞通过弥散生长使根毛细胞在三维空间扩展。一些Rop(Rho-related GTPases of plants)家族的小GTP结合蛋白出现在生长位点,并定位在根毛细胞壁直到发生膨胀;同时根毛发生位点细胞的胞内和胞壁pH下降,活化了伸展蛋白从而催化使细胞壁疏松^[41]。另外,根毛的伸长生长也伴随着生长顶点处的酸化^[42]。

根毛生长顶点处的高钙浓度梯度确保了细胞骨架重组和膜泡运输向根毛顶点处的极性运输^[43, 44, 39]。而这种钙浓度梯度的确立在某种情况下依赖于主要由NADPH氧化酶C形成的ROS在顶点生长处的积聚^[45, 46, 42],但是另有研究又表明,它并不是根毛形成中最重要的活性氧的产生者^[47]。因此,什么样的信号途径决定了ROS的产生,ROS信号又是如何影响到钙的极性定位仍然是一个未解决的问题。

ABA调控了分生区表皮细胞特异的基因的表达,可以破坏非毛细胞中优先表达的GL2(GLABRA)

基因的表达模式,但是却不能影响成熟的表皮细胞上的根毛的形成,这就表明应该还存在其他的与ABA相互影响的发育调控事件^[48]。Bai等^[49]的研究表明,ROS在外源ABA导致的根形态改变中具有一定的作用。根毛的形态建成和信号转导积累的知识也给我们很多启示。例如,ROS和 Ca^{2+} 都在根毛的伸长过程中发挥重要作用,而ROS的产生和 Ca^{2+} 通道活性调节都和ABA有直接的关系^[50, 51],因此,ABA通过什么样的信号途径调控了根毛的发生及生长,信号分子 Ca^{2+} 是否在其中发挥作用,其他的调控模式与ABA之间通过什么样的关系而决定了根的表皮细胞的命运,这一切都有待进一步的研究。

2.4 ABA的信号转导和根构型形态建成

ABA作为一种重要的逆境信号可以调控根系的形态建成,但是ABA通过什么样的信号转导途径,即信号如何被感知,并又通过什么样的中间成分,最终在根系的生长发育中发挥作用,这些研究内容已成为揭示ABA调节根构型形态建成的重点。

由于基因组学的发展,人们开始用一种崭新的手段来探讨ABA对植物生长的影响。通过反向和正向遗传学得到了ABA相关的突变体。根据目前得到的相关突变体已经克隆了一些ABA信号转导中非常重要的基因。在根系形态建成中,通过突变体的分析已经发现一些基因参与到了ABA调控的拟南芥根的生长发育中,这些基因编码包括受体蛋白激酶1(RPK1)^[52]、SNF1-相关蛋白激酶2.2(SnRK2.2)和2.3(SnRK2.3)^[53]、RNA结合蛋白HYL1(hyponastic leaves 1)^[54]、G蛋白耦联的受体蛋白GCR1^[55]、Rho GTPases的ROP10^[56]。它们在ABA抑制的根生长发育中功能并不一致,RPK1缺失突变体的主根生长受ABA抑制程度明显下降^[52];SnRK2.2和SnRK2.3双突变体的根生长表现出显著的ABA不敏感^[53];而缺失突变体*hyl1*、*gcr1*和*rop10*对ABA抑制的根生长表现出敏感性增强的特性^[54-56]。

前已述及,与ABA抑制植物生长相矛盾的是在一些ABA合成缺失突变体(如*aba2/gin2*、*aba3/los5*)也表现出生长抑制的现象,也就是说内源的ABA对于促进叶和茎的生长是必需的^[16, 57, 58],其原因可能是在ABA缺失突变体中影响和生长有关的其他激素如IAA或乙烯的产量^[59, 60, 61]。这些研究结果表明,ABA对根系生长发育的调控并不是一个简单的生物学过程,应该存在一个有众多基因参与协调控制的复杂网络系统。

拟南芥一个富含脯氨酸的伸展素类似的受体蛋

白激酶(PERK)家族共有15个成员。根据同类基因 *Brassica napus* PERK1的研究结果和生物信息学的分析,拟南芥中的这类家族的蛋白都应该具有三个区段:N-末端含脯氨酸的膜外区、疏水的跨膜区和胞内的激酶区,它们和定位于细胞膜的细胞壁相关蛋白WAKs具有一定氨基酸序列相似性。细胞壁不仅可维持细胞形态,而且在抵御病虫害、感知外界的信号和调节植物的生长发育中起到了重要的作用。Nakhamchik等^[62]推测拟南芥AtPERK家族的成员应该与WAK一样具有应答胁迫的功能,通过定位在膜上对外界各种信号作出相应的反应,从而调节植物的生长发育。最近,Bai等^[63]利用分子遗传学和生物化学的方法分析表明了AtPERK4在ABA抑制根细胞的伸长信号转导中具有重要的作用。

与野生型拟南芥比较,AtPERK4的T-DNA插入纯合突变体 $perk4-1$ 幼苗的根生长和发育都对一定浓度的ABA表现出不敏感性。根部形态分析发现,ABA处理的突变体的根部细胞明显长于野生型的。突变体胞内游离的 Ca^{2+} 浓度($[Ca^{2+}]_{cyt}$)和 Ca^{2+} 通道的活性明显低于野生型。GFP的表达定位表明AtPERK4被定位在细胞膜上。通过酵母表达蛋白,证明AtPERK4蛋白可以自身磷酸化,也可催化底物磷酸化。且体外试验表明,ABA处理后激酶活性明显升高。基因转录分析表明,AtPERK4表达受ABA的诱导。GUS组织化学分析发现,其主要在根、花和幼叶表达。因此,AtPERK4在ABA抑制的主根早期生长中,通过调节胞内 Ca^{2+} 在抑制根细胞的伸长生长中发挥了重要的作用,但是,AtPERK4是否有ABA受体的功能仍然需要我们进一步进行探讨。

随着研究的深入,以根系作为模式体系的研究将会揭示出更多的基因,它们在ABA调控的根系形态建成中的功能及相应信号分子的最终揭示将会不断完善ABA调控的根系形态建成的分子机制。

3 未来研究方向

根系的生长和发育是一个重要的农艺性状,根形态建成和发育的可塑性对于研究植物的生长发育调控的信号转导过程和分子遗传学机制有着十分重要的意义,同时也涉及植物如何适应环境变化这一重要的科学命题。综上所述,利用根系这个独特模式系统,研究ABA调控根系发育的可塑性,特定根系构型的形成,可以帮助回答植物根生长调控有关的许多基本的生物学问题。例如,ABA信号是如何被感知的,基因表达如何被调控及其分子机制,

基因的产物如何整合到发育的阶梯上?ABA在什么条件下抑制根的生长,这种抑制作用和其他的植物生长物质以及活性氧的关系如何?ABA抑制根的生长信号转导过程是如何起始的,其特异分子遗传学的基础是什么?这些感受了的信号如何进一步传递到下游的靶细胞,并引起细胞的伸长生长?ABA和其他植物激素,如生长素、乙烯、茉莉酸甲酯等信号如何相互交叉(cross-talk)形成复杂的网络等。

ABA参与的生理过程复杂多样,其功能的多效性也提示植物体中存在着受体的多样性。在各种实验系统中,ABA最适浓度差异很大,对于不同组织其产生的效应甚至相反,对ABA结构类似物的研究表明,在ABA不同的反应中对ABA立体化学结构的要求有所不同,预示着高等植物体内存在着多种类型的ABA受体^[64,65]。从已有的其他动植物受体研究的结果来看,非常可能的是植物体中存在着由冗余基因控制的ABA受体或者由突变致死基因编码的ABA受体,可能存在种内外差异和时空表达的特异性,及表现出组织和发育进程上的特异性,如植物是否含有ABA调节生长反应相应的感受体。在起始过程当中也许参与调节不同过程的受体基因类型也存在一定差异,例如受体类型的激酶或者是RNA结合蛋白。也许这种感受过程是受多种因子调控的。长期以来人们从鉴定ABA作用位点、ABA结合蛋白和ABA反应的突变体以及代谢组学等入手,进行了大量艰苦的工作,进展缓慢,但是目前有些报道显示这种艰苦的耕耘正在开花结果^[66-69]。

因此,综合利用分子遗传学、细胞生物学、分子生理学和基因组学等多学科的研究技术,对根系构型形成、逆境胁迫适应以及发育可塑性调节过程中ABA的感受、转录调控机制等ABA信号转导过程中的一些细节问题进行分析,在ABA调控根系构型的分子遗传机制方面取得重要的进展,为进一步阐明激素调控植物重要器官形成的分子基础以及激素调控植物对环境适应性的分子机制等重要理论命题的研究提供重要的补充。

[参 考 文 献]

- [1] Finkelstein RR, Gampala SSL, Rock CD. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 2002, 14: S15-45
- [2] Li S, Assmann SM, Albert R. Predicting essential components of signal transduction networks: a dynamic model of guard cell abscisic acid signaling. *PLoS Biol*, 2006, 4: e312
- [3] Sobehi WY, Dodd IC, Bacon MA, et al. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in

- tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. *J Exp Bot*, 2004, 55: 2353-63
- [4] Tucker DJ, Mansfield TA. Apical dominance in *Xanthium strumarium*. A discussion in relation to current hypotheses of correlative inhibition. *J Exp Bot*, 1973, 24: 731-40
- [5] Bellandi DM, Dörffling K. Effect of abscisic acid and other plant hormones on growth of apical and lateral buds of seedlings. *Physiol Plant*, 1974, 32: 369-72
- [6] Malamy JE. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 67-77
- [7] Vartanian N, Marcotte L, Giraudat J. Drought rhizogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1994, 104: 761-7
- [8] Demidchik V, Tester M. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 2002, 128: 379-87
- [9] Demidchik V, Bowen HC, Maathuis FJ, et al. *Arabidopsis thaliana* root non-selective cation channels mediate calcium uptake and are involved in growth. *Plant J*, 2002, 32: 799-808
- [10] Maathuis FJ, Sanders D. Sodium uptake in *Arabidopsis* roots is regulated by cyclic nucleotides. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1617-25
- [11] Fitter AH. Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia*, 1991, 47: 350-5
- [12] Kramer PJ, Boyer JS. Water relation of plant and soil[M]. Orlando: Academic Press, 1995: 167-9
- [13] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 280-7
- [14] Schroeder JI, Allen GJ, Hugouvieux V, et al. Guard cell signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52: 627-58
- [15] Wang P, Song CP. Guard-cell signalling for hydrogen peroxide and abscisic acid. *New Phytol*, 2008, 178: 703-18
- [16] Cheng WH, Endo A, Zhou L, et al. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions. *Plant Cell*, 2002, 14: 2723-43
- [17] Smet ID, Zhang H, Inze D, et al. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends Plant Sci*, 2006, 1: 434-9
- [18] Paquette AJ, Benfey PN. Axis formation and polarity in plants. *Curr Opin Genet Dev*, 2001, 11: 405-9
- [19] Veit B. Determination of cell fate in apical meristems. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 57-64
- [20] Lynch J. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*, 1995, 109: 7-13
- [21] Malamy JE, Benfey PN. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 1997, 124: 33-44
- [22] Walker-Simmons MK, Reaney MJT, Quarrie SA, et al. Monoclonal antibody recognition of abscisic acid analogues. *Plant Physiol*, 1991, 95: 46-51
- [23] Lefebvre V, North H, Frey A, et al. Functional analysis of *Arabidopsis NCED6* and *NCED9* genes indicates that ABA synthesized in the endosperm is involved in the induction of seed dormancy. *Plant J*, 2006, 45: 309-19
- [24] Chen CW, Yang YW, Lur HS, et al. A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1-13
- [25] Smet ID, Signora L, Beeckman T, et al. An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2003, 33: 543-55
- [26] Signora L, Smet ID, Foyer CH, et al. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2001, 28: 655-62
- [27] Sharp RE, Poroyko V, Hejlek LG, et al. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J Exp Bot*, 2004, 55:2343-51
- [28] Koornneef M, Reuling G, Karssen C. The isolation and characterization of abscisic acid-insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 1984, 61: 377-83
- [29] Rock CD, Zeevaart JA. The ABA mutant of *Arabidopsis thaliana* is impaired in epoxy-carotenoid biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 7496-9
- [30] Barrero JM, Piqueras P, Gonzalez-Guzman M, et al. A mutational analysis of the *ABA1* gene of *Arabidopsis thaliana* highlights the involvement of ABA in vegetative development. *J Exp Bot*, 2005, 56: 2071-83
- [31] Verkest A, Weinel C, Inzé D, et al. Switching the cell cycle kip-related proteins in plant cell cycle control. *Plant Physiol*, 2005, 139: 1099-106
- [32] Wang H, Zhou Y, Gilmer S, et al. Expression of the plant cyclin-dependent kinase inhibitor ICK1 affects cell division, plant growth and morphology. *Plant J*, 2000, 24: 613-23
- [33] De Veylder L, Beeckman T, Beeckman GTS, et al. Functional analysis of cyclin-dependent kinase inhibitors of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2001, 13: 1653-67
- [34] Wang H, Qi Q, Schorr P, et al. ICK1, a cyclin-dependent protein kinase inhibitor from *Arabidopsis thaliana* interacts with both Cdc2a and CycD3, and its expression is induced by abscisic acid. *Plant J*, 1998, 15: 501-10
- [35] Vanneste S, De Rybel B, Beeckman GTS, et al. Cell cycle progression in the pericycle is not sufficient for SOLITARY ROOT/IAA14-mediated lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2005, 17: 3035-50
- [36] Deak KI, Malamy J. Osmotic regulation of root system architecture. *Plant J*, 2005, 43: 17-28
- [37] Zhu JK. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247-73
- [38] Dolan L, Duckett CM, Grierson C, et al. Clonal relationships and cell patterning in the root epidermis of *Arabidopsis*. *Development*, 1994, 120: 2465-74
- [39] Cole RA, Fowler JE. Polarized growth: maintaining focus on the tip. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9: 579-88
- [40] Campanoni P, Blatt MR. Membrane trafficking and polar growth in root hairs and pollen tubes. *J Exp Bot*, 2007, 58: 65-74
- [41] Bibikova TN, Jacob T, Dahse I, et al. Localized changes in apoplastic and cytoplasmic pH are associated with hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 1998, 125: 2925-34

- [42] Knight MR. New ideas on root hair growth appear from the flanks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 20649-50
- [43] Hepler PK, Vidali L, Cheung AY. Polarized cell growth in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2001, 17: 159-87
- [44] Smith LG, Oppenheimer DG. Spatial control of cell expansion by the plant cytoskeleton. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2005, 21: 271-95
- [45] Foreman J, Demidchik V, Bothwell JHF, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature*, 2003, 422: 442-6
- [46] Carol RJ, Dolan L. The role of reactive oxygen species in cell growth: lessons from root hairs. *J Exp Bot*, 2006, 57: 1829-34
- [47] Lee Y, Bak G, Choi Y, et al. Roles of phosphatidylinositol 3-kinase in root hair growth. *Plant Physiol*, 2008, 147: 624-35
- [48] van Hengel AJ, Barber C, Roberts K. The expression patterns of arabinogalactan-protein AtAGP30 and GLABRA2 reveal a role for abscisic acid in the early stages of root epidermal patterning. *Plant J*, 2004, 39:70-83
- [49] Bai L, Zhou Y, Zhang XR, et al. Hydrogen peroxide modulates abscisic acid signaling in root growth and development in *Arabidopsis*. *Chn Sci Bull*, 2007, 52: 1142-5
- [50] Zhang X, Zhang L, Dong F, et al. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiol*, 2001, 126: 1438-48
- [51] Pei ZM, Murata Y, Benning G, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells. *Nature*, 2000, 406: 731-4
- [52] Osakabe Y, Maruyama K, Seki M, et al. Leucine-rich repeat receptor-like kinase1 is a key membrane-bound regulator of abscisic acid early signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 1105-19
- [53] Fujii H, Verslues PE, Zhu JK. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19: 485-94
- [54] Lu C, Fedoroff N. A mutation in the *Arabidopsis HYL1* gene encoding a dsRNA binding protein affects responses to abscisic acid, auxin, and cytokinin. *Plant Cell*, 2000, 12: 2351-65
- [55] Pandey S, Assmann SM. The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCR1 interacts with the G protein α subunit GPA1 and regulates abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 2004, 16: 1616-32
- [56] Zheng ZL, Nafisi M, Tam A, et al. Plasma membrane-associated ROP10 small GTPase is a specific negative regulator of abscisic acid responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14: 2787-97
- [57] Nambara E, Kawaide H, Kamiya Y, et al. Characterization of an *Arabidopsis thaliana* mutant that has a defect in ABA accumulation: ABA-dependent and ABA-independent accumulation of free amino acids during dehydration. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39: 853-8
- [58] Xiong L, Ishitani M, Lee H, et al. The *Arabidopsis LOS5/ABA3* locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression. *Plant Cell*, 2001, 13: 2063-83
- [59] Sharp RE, LeNoble ME, Else MA, et al. Endogenous ABA maintains shoot growth in tomato independently of effects on plant water balance: evidence for an interaction with ethylene. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1575-84
- [60] LeNoble ME, Spollen WG, Sharp RE. Maintenance of shoot growth by endogenous ABA: genetic assessment of the involvement of ethylene suppression. *JEB*, 2004, 55: 237-45
- [61] Rock CD, Sun X. Crosstalk between ABA and auxin signaling pathways in roots of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta*, 2005, 222: 98-106
- [62] Nakhmchik A, Zhao ZY, Provart NJ, et al. A comprehensive expression analysis of the *Arabidopsis* proline-rich extensin-like receptor kinase gene family using bioinformatic and experimental approaches. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 1875-81
- [63] Bai L, Zhang G, Zhou Y, et al. Plasma membrane-associated proline-rich extensin-like receptor kinase 4, a novel regulator of Ca^{2+} signalling, is required for abscisic acid responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2009, D60(2): 314-27
- [64] Walker-Simmons MK, Holappa LD, Abrams GD, et al. ABA metabolites induce group 3 LEA mRNA and inhibit germination in wheat. *Plant Physiol*, 1997, 100: 474-80
- [65] Kim BT, Min YK, Asami T, et al. 2-Fluoroabscisic acid analogs: their synthesis and biological activities. *J Agric Food Chem*, 1999, 47: 313-7
- [66] Shen YY, Wang XF, Wu FQ, et al. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 443: 823-6
- [67] Pandey S, Nelson DC, Assmann SM. Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis*. *Cell*, 2009, 136: 136-48
- [68] Wu FQ, Xin Q, Cao Z, et al. The Mg-chelatase H subunit binds abscisic acid and functions in abscisic acid signaling: new evidence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 150(4): 1940-54
- [69] Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, et al. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 2009, 324: 1064-8