

综述

植物根系向地性感应的分子机理与养分吸收^①

石江华 廖 红 严小龙^②

(华南农业大学植物营养生理与遗传研究室, 根系生物学研究中心 广州 510642)

摘要 植物根系向地性是决定根系空间生长趋势的主要因素之一, 对于养分吸收具有重要影响。认识根系向地性感应的分子机理及其与养分吸收的关系, 可为遗传改良根系性状、提高植物养分吸收效率提供理论依据。本文从重力感应、信号转导和生长素非对称分布等方面总结了植物根系向地性感应的分子机理, 探讨了根系在养分胁迫下(特别是磷胁迫下)向地性变化的生理基础及其与养分吸收(特别是磷吸收)的关系, 最后对根系向地性研究的若干问题进行了展望。

关键词 根向地性, 重力感应, 信号转导, 生长素, 养分吸收

Molecular Mechanisms of Root Gravitropic Responses and Nutrient Uptake

SHI Jiang-Hua LIAO Hong YAN Xiao-Long^②

(Plant Nutritional Genetics Lab & Root Biology Center, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract Gravitropism of plant roots is one of the important factors determining the spatial pattern of root growth and thus may have a great effect on nutrient uptake. An understanding of the molecular mechanisms of root gravitropic response and subsequent root growth changes related to nutrient uptake would facilitate the genetic improvement of nutrient efficiency in plants. This review summarizes the molecular mechanisms of root gravitropic responses in terms of root gravity sensing, signal transduction and auxin asymmetrical distribution. It discusses the physiological basis of root gravitropic responses to nutrient stresses, especially phosphorus deficiency, and its relation to uptake of nutrients, especially phosphorus. Included are problems and perspectives for future research.

Key words Root gravitropism, Gravity sensing, Signal transduction, Auxin, Nutrient uptake

植物根构型(即根系在生长介质中的空间分布)对土壤养分吸收十分重要, 另一方面介质养分状况对植物根构型也具有一定的调控作用(Lynch and Beebe, 1995; 严小龙等, 2000)。

根系向地性(root gravitropism)和侧根分支(lateral root branching)是决定植物根构型的两个主要方面(严小龙等, 2000; López-Bucio *et al.*, 2003)。目前, 关于侧根生长发育、分支

①国家自然科学基金(30230220, 30370844)和 McKnight 国际合作作物研究基金项目资助。

②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: xlyan@scau.edu.cn

收稿日期: 2004-08-20 接受日期: 2005-02-02 责任编辑: 孙冬花

形成及其与养分的关系已有一些报道,例如植物能感受生长介质中氮、磷、硫和铁等养分的有效性并形成可识别的信号,从而调节植物细胞分裂和分化,影响根毛形成、主根生长和侧根发育,最终导致根构型变化(López-Bucio *et al.*, 2002; López-Bucio *et al.*, 2003)。但是,关于根系向地性的形成机理以及养分对根系向地性影响的研究却较少。本文将从重力感应、信号转导和生长素侧向分布等方面来总结植物根系向地性感应的分子机理方面的研究进展,并探讨根系在养分胁迫下向地性变化的生理基础及其与养分吸收的关系。

1 根系向地性的定义

根系向地性是指根系相对于重力矢量以一定角度生长的趋势,通常以重力调定角(gravity set-point angle),即根尖与重力矢量所形成的角度,来定量描述根系向地性的大小。根系各组分重力调定角的总和决定了根系向地性,最终决定了整个根系分布的深浅(Rubio *et al.*, 2001)。

2 植物根系向地性感应的分子机理

植物生长具有向地性(包括地上部负向地生长和根系向地生长两方面)。这一现象早在19世纪就引起了生物学家们的注意。Cholodny和Went在1920年就分别独立地提出了同一个模型来解释植物向地性——Cholodny-Went模型(Went and Thimann, 1937)。他们认为植物向地性是由植物体内生长素不对称分布决定的。当植物竖直生长,生长素由地上部顶端合成部位向基部运输,生长素在植物器官两侧均匀分布,一旦受到重力刺激,生长素由顶端侧向分布,形成侧向的生长素浓度梯度,这种梯度被运输到伸长区,导致根和茎两侧的差异生长,形成弯曲(Firn *et al.*, 2000)。这一模型的提出主导了随后植物向地性的研究。自Cholodny-Went模型提出以来,生物

学家们对向地性机理的研究作了积极的探索,但总的说来,发展较慢,许多方面的机制至今还很不清楚。一般认为,植物根系向地性包括重力感受、信号转导、生长素非对称分布及弯曲生长反应等几个步骤(Fasano *et al.*, 2001)。

2.1 重力感受

目前已证实植物根系感受重力的组织是根冠,包括柱细胞、根尖细胞和外周根冠细胞,其中柱细胞是根冠感受重力的主要细胞,被称为重力感受细胞(Chen *et al.*, 1999)。柱细胞是一种高度极性的细胞,细胞核分布在细胞的中部或顶部,通过细胞骨架与细胞膜和细胞壁相联系,外周由管状和节状内质网构成。由于柱细胞内含致密的淀粉体和高度动态的微纤丝网络,并且在重力调控下,这些淀粉体在细胞内的位置可以移动,因而被认为是感受重力的主要细胞(Chen *et al.*, 1999)(图1)。激光显微摘除根尖实验也证明,根冠,特别是根冠中的柱细胞是根系向地性所必需的,对重力感受有重大贡献(Chen *et al.*, 2002)。Vitha等(2000)利用拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)淀粉合成缺失突变体*pgm1-1*(葡萄糖磷酸变位酶缺失)和*adg1-1*(ADPG焦磷酸酶缺失)实验发现,两种突变体的根系向地性失常,进一步从分子水平上证实了植物根系向地性与根冠柱细胞中淀粉体的沉淀有关。目前,虽然现有的大部分研究认为淀粉体的沉淀是高等植物重力感受的最初机制,但是相应的重力感受体却一直未发现。有人建议与质膜牵张相关的 Ca^{2+} 通道可能是重力感受体,但是缺乏相关的证据(Chen *et al.*, 2002)。

一些间接事实说明植物体内还可能还存在其他替代的重力感受机制。Fasano等(2001)发现在重力刺激下,根冠质外体2分钟迅速酸化,远端伸长区上部细胞壁pH值10分钟内迅速下降,中央伸长区上部细胞壁pH值在20分钟内迅速下降。拟南芥突变体*pgm1-1*远端

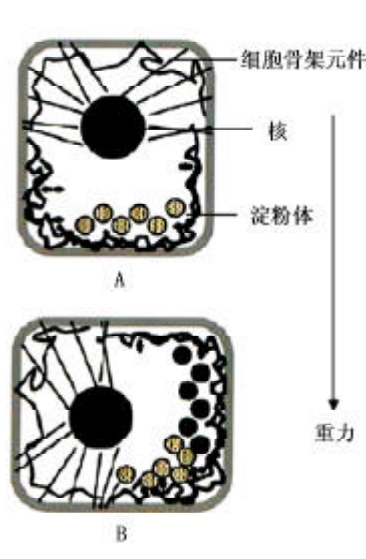


图1 柱细胞淀粉粒感受重力刺激后移位的示意图
A. 柱细胞的结构; B. 根系旋转90°后淀粉粒的移位
Fig.1 Schematic representation of amyloplast displacement after gravistimulation in the columella cell
A. The structure of columella cell; B. Amyloplast displacement after 90° gravistimulation to roots (Chen *et al.*, 1999)

伸长区上部细胞壁pH值在重力刺激下也类似于野生型迅速下降, 但时间稍微滞后; 其中央伸长区的上部细胞壁pH值虽然相对于野生型下降程度降低, 时间也延长到60分钟, 但同样也有下降的现象; 说明除淀粉体外, 细胞壁pH值变化也可能是植物感受重力的机制之一。此外, 去除根冠、淀粉体缺失的突变体也有部分向地性响应等现象, 表明植物重力感受可能还存在着另一机制(Chen *et al.*, 2002)。

2.2 重力信号转导

植物根系在接受重力信号刺激后, 在根冠发生的淀粉体沉淀与伸长区侧向生长素浓度梯度的建立, 直至最后弯曲生长导致向地性变化, 显然存在时间和空间上的不连续, 应该存在一些信号物质将这些不连续的过程联系起来。但是由于柱细胞内重力受体的不确定, 人们对向地性响应的信号转导过程还没有清

晰的认识。

Scott和Allen (1999)发现, 在重力刺激下拟南芥柱细胞胞质pH值快速变化, 其第2层柱细胞最先开始碱化, 100秒内下层柱细胞比上层柱细胞碱化速度快, 瞬间形成一个pH梯度; 同时, 第3层柱细胞却开始酸化, 并且上下层细胞酸化速度没有显著差异。这一报道立即引起了人们的关注, 因为第2层柱细胞形成的瞬时pH梯度可能为生长素侧向极性运输提供证据, 使人们从新的角度去考虑信号转导。然而遗憾的是, 稍后Fasano等(2001)的实验并不能重复这一结果。但是引起柱细胞胞质pH值变化的任何干扰都影响根系向地性, 表明根冠pH值变化确实参与了根系重力识别或信号转导的早期过程。此外 Ca^{2+} 、细胞骨架(cytoskeleton)和肌醇三磷酸(IP_3)也被证明在重力信号转导中扮演重要角色(Scott and Allen, 1999; Fasano *et al.*, 2001)。

一些突变体研究也发现 *ALTERED RESPONSES TO GRAVITY* (ARG编码DnaJ类似蛋白, 参与蛋白质折叠、蛋白质分拣、信号转导及靶蛋白降解等一系列过程)、蛋白激酶(protein kinases)和磷酸酶(phosphatases)也与重力信号转导相关。*arg1*突变体(*ARG1*缺失突变体)导致根和下胚轴向地性缺失, 但不影响下胚轴向光性弯曲、根对于激素及激素抑制剂的生长反应以及柱细胞中淀粉体的累积等, 因此ARG被认为参与了向地性信号转导过程(Sedbrook *et al.*, 1999)。Guan等(2003)发现, *ARL2*等位基因突变体也导致根和下胚轴向地性的缺失, 说明*ARL2*也参与了向地性信号转导过程。并且*arl2-1arg1-2*双突变体表现出与*arl2*单突变体类似的根向地性缺失, 而*arl2-1pgm1*双突变体比*arl2*单突变体有更明显的根向地性缺失, 表明*ARL2*和*ARG1*可能遵循与*PGM1*不同的信号转导途径。此外, *Sgr2*(编码磷脂酶A1类似蛋白)和*zig*(编码AtVTI11蛋白, 参与囊泡运输到液泡的过程)突

变体的花序茎和下胚轴显示出不正常的向地性,但是根系向地性却表现正常,并且两种突变体淀粉体定位异常,可见*Sgr2*和*zig*参与地上部向地性感应,但与根部向地性无关,说明根和地上部器官可能遵循不同的向地性反映机制(Morita *et al.*, 2002; Kato *et al.*, 2002)。此外, Wyatt等(2002)设计了用冷处理来延迟花序茎向地反应的实验来研究重力信号转导, 4 °C处理3小时,拟南芥花序茎对重力刺激没有反应。然而先在 4 °C进行重力刺激,再转回到室温垂直生长,花序茎对先前的重力刺激作出反应,由此认为重力刺激产生了重力持续性信号GPS(gravity persistence signal)。在 4 °C进行重力刺激,再转回到室温垂直生长,根据花序茎反应的异常筛选*gps*突变体。在 4 °C野生型和*gps*突变体淀粉体沉淀反应正常,但生长素运输被抑制。这些结果与*gps*位点影响重力识别和信号转导相一致,发生在淀粉体沉淀之后,生长素运输之前。然而根部没有*gps*基因,还未见报道。

此外,根系向地性也涉及活性氧自由基(reactive oxygen species, ROS)的变化,重力刺激或在垂直生长根的单侧施加生长素均会导致细胞内ROS浓度升高;并且在生长素抑制剂预处理过的垂直生长根单侧施加ROS会导致根弯曲生长,但用ROS淬灭剂处理却能抑制根弯曲,可见ROS对根系向地性的影响不依赖于生长素的重新分布,说明ROS可能是生长素调节信号途径的下游元件(Joo *et al.*, 2001)。长期以来,乙烯对于向地性的影响说法不一, Madlung等(1999)报道番茄(*Lycopersicon esculentum*)突变体*nr*和*epi*显示向地反应能力,但较野生型延迟,其中*nr*为乙烯不敏感型突变体,*epi*为乙烯过度表达突变体,这两个突变体轻微减弱的向地反应表明乙烯在向地反应中不起本质的和初始的作用,然而乙烯抑制剂会减少野生型茎的向地反应,且低剂量的乙烯浓度能将生长素抗性突变体*dgt*减弱的向地

反应恢复到正常野生型水平,表明乙烯在向地反应中起着必要的调节功能,有可能作用于生长素信号途径的下游。确切地说,乙烯对于根的向地性的影响还了解甚少。

2.3 生长素非对称分布的建立

Cholodny-Went模型解释了重力刺激下植物器官向地性弯曲的原因,虽然这个模型广为流传,但生长素向基运输和侧向运输的分子机理却一直不甚清楚。Ottenschläger等(2003)用*DR5-GFP*来检测生长素浓度,发现在正常情况下,GFP信号出现在静止中心、原始柱细胞和柱细胞,而一旦受到重力刺激,信号逐渐出现在根尖下部远端的侧向根冠、中央侧向根冠、近端的侧向根冠。生长素这一从柱细胞到侧向根冠细胞的侧向运输差异被认为是经典Cholodny-Went模型最有力的证据(Yamamoto, 2003)。

近年来的研究认为生长素的极性运输及其造成的生长素侧向浓度梯度是向地性所必需的,生长素输入载体和输出载体参与了生长素的极性运输,*AUX1*(生长素输入载体基因之一)和*PIN1*(生长素输出载体基因之一)突变体均表现出异常的向地性反应(Chen *et al.*, 1998; Luschnig *et al.*, 1998; Müller *et al.*, 1998; Marchant *et al.*, 1999; Swarup *et al.*, 2001)。生长素在地上部合成后,由茎顶端沿维管组织向基部运输。生长素在到达根部后首先沿维管组织向根尖运输(向顶运输, acropetal transport),到达根尖后再重新运到伸长区(向基运输, basipetal transport)。因此,生长素在根部的运输路径像一把倒置的伞,其中向基运输在正常情况下的运输模式为对称喷泉式,而在重力刺激下变得不对称,造成生长素侧向不对称分布,从而引起向地性反应(图2)。细胞与细胞间的极性运输遵循化学渗透模型,生长素输入载体*AUX1*位于细胞形态学上端,输出载体*PIN*位于下端。生长素以IAA形式经输入载体进入细胞,然后以离子形式经输出载

体运出细胞(Jones, 1998; Muday and Murphy, 2002)(图2)。虽然目前对生长素的运输途径已有一些了解,但生长素极性运输的本质还需进一步研究。Geldner等(2001)报道PIN1分布于茎和下胚轴,极性定位于细胞的基底膜。PIN1的极性定位是由一个肌动蛋白依赖性的囊泡循环过程决定的,PIN1在质膜和一些内体小室间以肌动蛋白依赖的方式循环。PIN1的极性定位被认为在生长素极性运输过程中起关键作用,生长素抑制剂抑制囊泡循环过程,抑制PIN1的循环,但并不影响已定位于基底膜的PIN1蛋白,表明PIN1的囊泡循环过程对于生长素的极性运输相当重要。Noh等(2003)发现拟南芥 *mdr* 突变体下胚轴比野生型具有更快且更大的向地反应。由于MDR基因突变导

致PIN1蛋白的随机分布从而抑制了生长素的极性运输,而生长素抑制剂也同样具有抑制PIN1蛋白极性定位的功能,因此MDR被推测为生长素抑制剂可能的结合位点。

在根部,生长素输入载体为AUX1基因的产物,输出载体为PIN2基因的产物,PIN2的等位基因还有AGR1、EIR1和WAV6等(Chen *et al.*, 1998; Luschnig *et al.*, 1998; Müller *et al.*, 1998; Marchant *et al.*, 1999; Swarup *et al.*, 2001)。输出载体EIR1是根部向地反应的关键调节因子,对于生长素的不对称分布和向地弯曲至关重要,但是具体的调节过程还不很清楚。Sieberer等(2000)通过分别构建翻译和转录水平上2个报告基因来研究EIR1的调节机理,发现在生长素浓度的变化过程中,翻译水平上报告基因产物不稳定,且易被放线菌酮降解,而转录水平上报告基因产物很稳定;另外翻译水平上报告基因产物在生长素抗性基因 *axr1-3* 突变体中稳定,表明EIR1是在转录后水平调控的。此外,Rashotte等(2001)发现在拟南芥编码蛋白磷酸化酶2A(PP2A)一个调节亚单位的RCN1基因突变后,生长素的极性运输及根系向地反应发生了变化,RCN1突变导致PP2A活性降低,突变体根中生长素的向基运输增加,但向顶运输正常。说明蛋白质磷酸化也调节了生长素极性运输。

根尖侧向生长素浓度梯度的建立一直被认为是向地反应的重要内容,关于在重力刺激下,诱导这一梯度的机制及其分子方面的研究近年来已有较多的报道。生长素输出蛋白PIN3主要存在于重力感受细胞中的质膜和依赖于肌动蛋白循环的囊泡上。PIN3在柱细胞膜上对称性分布,但在重力刺激下,PIN3快速重新侧向不对称分布。PIN3蛋白依赖于肌动蛋白循环的性质和在重力刺激下快速的重新分布,使得PIN3极有可能是侧向生长素运输系统中的一个重要分子(Firml *et al.*, 2002)。这一发现极大地支持了经典的

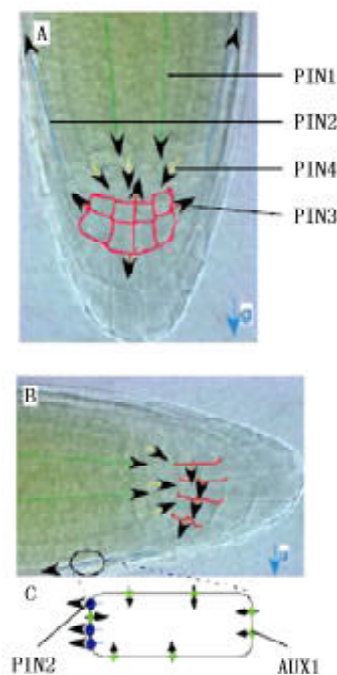


图2 根部生长素运输模型

A. 生长素的喷泉模型; B. 重力刺激下,生长素的侧向运输; C. 生长素运输载体的极性分布

Fig.2 Model of root auxin transportation

A. Fountain model of auxin basipetal transportation;
B. Lateral transportation of auxin after gravistimulation;
C. Polar distribution of auxin carriers (Jones, 1998)

Cholodny-Went 模型。

除生长素输出载体外,输入载体也是形成生长素侧向浓度梯度所必需的。Ottenschläger等(2003)分别用生长素输出载体的抑制剂NPA(1-萘氨甲酰苯甲酸)、输入载体抑制剂1-NOA(1-萘氧乙酸)处理根,在NPA处理条件下,重力刺激不能诱导不对称生长素信号产生,根系向地性被抑制;而在1-NOA处理条件下,重力刺激在侧向根冠诱导不对称信号产生,但信号局限在远端侧向根冠,在近端侧向根冠和伸长区没有出现,根系向地性同样被抑制。可见从柱细胞到侧向根冠的生长素侧向运输依赖输出载体,而由侧向根冠到伸长区的向基运输同时依赖于输出载体和输入载体。

2.4 弯曲生长

根弯曲生长是根系向地性反应的最终表现。根弯曲部位在伸长区,包括远端伸长区(DEZ)和中央伸长区(CEZ)。Fasano等(2001)和Chen等(2002)指出,在重力刺激下,拟南芥野生型和 $pgm1-1$ 突变体的DEZ上侧质外体在10分钟内迅速酸化,这种反应比由柱细胞产生并传递的生长素浓度梯度所导致的pH值变化快得多。因此,他们认为DEZ的向地反应不依赖于生长素,DEZ接受的可能是来自柱细胞的其他信号。而CEZ的弯曲生长是依赖于生长素的,生长素正确的重新分布、运输和反应是完成这一过程所必需的。同样在重力刺激下,CEZ上侧质外体也出现酸化,并且相对于DEZ酸化出现更快,酸化持续性相对较低。因此,CEZ的弯曲生长可能包括细胞壁酸化和生长素反应两个方面。

3 根系向地性与养分吸收的关系

根系向地性决定了整个根系分布的深浅,而根系分布的深浅对于养分吸收具有重要影响(严小龙等, 2000; Vance *et al.*, 2003)。植物根系一般由主根、侧根和不定根等组成,其中位于下胚轴基部的侧根(简称基根)和不定根

的向地性变化对养分吸收有重要影响。

Liao等(2001a)报道在水、磷协同胁迫条件下,主根向地性增强,基根向地性变弱,从而形成主根深扎、基根变浅的“伞状”构型,有利于对土壤中水和磷的吸收,是一种理想的根构型。菜豆(*Phaseolus vulgaris*)根系在根长和根表面积等形态参数均相等的情况下,浅根型品种对耕作土壤(上层土壤含磷量较高,下层土含磷较低)中磷的吸收高出深根品种50%或以上(图3)。Liao等(2004)利用 F_{10} 代重组自交系试验,发现菜豆基根生长角度(即基根向地性)是由数量遗传性状(QTLs)控制的,并且一些控制基根向地性的QTLs还与控制菜豆磷吸收效率的QTLs连锁,进一步说明根系向地性与磷吸收具有十分密切的关系。有报道认为,根系向地性的变化将直接影响相邻植株对地下有限养分资源的竞争。Rubio等(2001)通过田间试验和计算机模拟研究发现,两个深根型的菜豆品种种植在一起,对土壤养分(以磷为例)的竞争比深、浅型品种的组合要强一倍。因此,从养分竞争及有效利用资源的角度来说,根系向地性对介质养分吸收十分重要。

不仅植物根系向地性对养分吸收十分重要,而且介质中养分的有效性对根系向地性也具有重要的调节作用。He等(2003)通过分层土壤和分根试验发现,水稻(*Oryza sativa*)根系向地性受土壤中磷有效性的调控,低磷使水稻根系向地敏感性降低,根系变浅。而廖红和严小龙(2000)报道,菜豆根系向地性不仅受介质磷有效性调控,并且这种调控还存在基因型差异。虽然López-Bucio等(2002)报道养分有效性可以改变根构型以及根系对于生长素的敏感性。但是,目前关于根系向地性和养分胁迫反应之间的关系还没有定论,养分有效性影响植物根系向地敏感性的生理和分子机制还知之甚少。关于养分如何改变生长素的运输和极性分布,养分途径和生长素途径是各自独立的,还是存在交叉应答,还有待进一步的

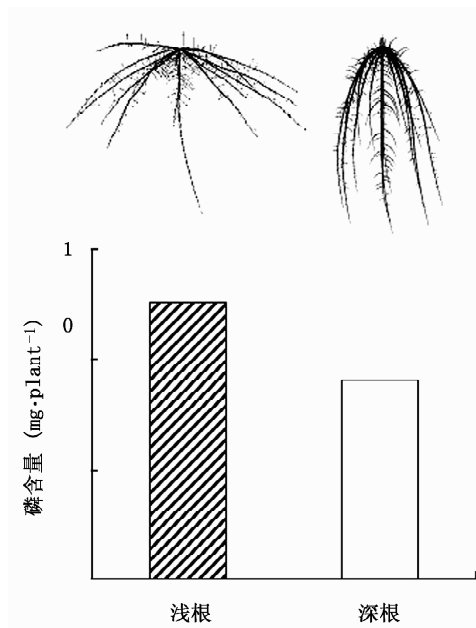


图3 菜豆不同根构型品种根系向地性变化与磷吸收效率的计算机模拟结果

Fig.3 Computer simulation of root gravitropic changes and plant P acquisition efficiency for common bean (*Phaseolus vulgaris*) plants with different root architectures (Liao et al., 2001b)

研究。例如,植物根系是通过什么途径来感受养分胁迫的?并且养分胁迫与根系向

地性反应的级联关系是怎样的?养分有效性是在根系向地性感应的哪一步对向地性进行调控的?等等。这些问题还有待于科学家们去解答。

4 展望

虽然近年来的一些研究,如 *PIN3* 基因的克隆和功能分析、根部生长素侧向运输和向基运输的提出,有力地支持了 Cholodny-Went 模型,但是我们对于向地反应的机制还是知之甚少。重力感受机制中的重力受体还不清楚,具体的机制更是不了解。信号转导过程中,虽然发现了众多的信号物质和一些与该过程相关的突变体,但是由于重力受体还不清楚,这些信号物质的顺序和具体的路径还无从确定。相信随着大量与向地反应各个方面相关的新突变体的筛选及基因功能的进一步鉴定,向地反应机制的研究将会获得较大进展。此外了解在不同养分条件下生长素运输和分布及向地反应中的一些本质事件,阐明养分吸收代谢途径和生长素运输代谢途径之间的一些可能的联系及其生理和分子机理,可为遗传改良植物根系性状及提高作物产量提供依据。

参 考 文 献

- 廖红, 严小龙 (2000) 菜豆根构型对低磷胁迫的适应性变化及基因型差异. *植物学报*, **42**: 158-163
- 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文 (2000) 植物根构型特性与磷吸收效率. *植物学通报*, **17**: 511-519
- Chen RJ, Hilson P, Sedbrook J, Rosen E, Caspar T, Masson PH (1998) The *Arabidopsis thaliana* *AGRAVITROPIC1* gene encodes a component of the polar auxin-transport efflux carrier. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **95**: 15112-15117
- Chen RJ, Guan CH, Boonsirichai K, Masson PH (2002) Complex physiological and molecular processes underlying root gravitropism. *Plant Molecular Biology*, **49**: 305-317
- Chen RJ, Rosen E, Masson PK (1999) Gravitropism in higher plants. *Plant Physiology*, **120**: 343-350
- Fasano JM, Swanson SJ, Blancaflor EB, Dowd PE, Kao TH, Gilroy S (2001) Changes in root cap pH are required for the gravity response of the *Arabidopsis* root. *The Plant Cell*, **13**: 907-921
- Friml J, Wisniewska J, Benková E, Mendgen K, Palme K (2002) Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, **415**: 806-809
- Firn RD, Wagstaff C, Digby J (2000) The use of mutants to probe models of gravitropism. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 1323-1340
- Geldner N, Friml J, Stierhof YD, Jurgens G, Palme K

- (2001) Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking. *Nature*, **413**: 425-428
- Guan CG, Roen ES, Boonsirichai K, Poff KL, Masson PH (2003) The *ARG1-LIKE2* gene of *Arabidopsis* functions in a gravity signal transduction pathway that is genetically distinct from the *PGM* pathway. *Plant Physiology*, **133**: 100-112
- He Y, Liao H, Yan X (2003) Localized supply of phosphorus induces root morphological and architectural changes of rice in split and stratified soil cultures. *Plant and Soil*, **248**: 247-256
- Jones AM (1998) Auxin transport: down and out and up again. *Science*, **282**: 2201-2202
- Joo JH, Bae YS, Lee JS (2001) Role of auxin-induced reactive oxygen species in root gravitropism. *Plant Physiology*, **126**: 1055-1060
- Kato T, Morita MT, Fukaki H, Yamauchi Y, Uehara M, Niihama M, Tasaka M (2002) SGR2, a phospholipase-like protein, and ZIG/SGR4, a SNARE, are involved in the shoot gravitropism of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **14**: 33-46
- Liao H, Ge ZY, Yan X (2001a) Ideal root architecture for phosphorus acquisition of plants under water and phosphorus coupled stress: from simulation to application. *Chinese Science Bulletin*, **46**: 1346-1351
- Liao H, Rubio G, Yan X, Cao AQ, Brown KM, Lynch JP (2001b) Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean. *Plant and Soil*, **232**: 69-79
- Liao H, Yan X, Rubio G, Beebe S, Blair MW, Lynch JP (2004) Basal root gravitropism and phosphorus acquisition efficiency in common bean. *Functional Plant Biology*, **31**: 959-970
- López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L (2003) The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**: 280-287
- López-Bucio J, Hernández-Abreu E, Sánchez-Calderón L, Nieto-Jacobo MF, Simpson J, Herrera-Estrella L (2002) Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiology*, **129**: 244-256
- Luschnig C, Gaxiola RA, Grisafi P, Fink GR (1998) EIR1, a root-specific protein involved in auxin transport, is required for gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Gene and Development*, **12**: 2175-2187
- Lynch JP, Beebe S (1995) Adaptation of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to low phosphorus availability. *HortScience*, **30**: 1165-1171
- Madlung A, Behringer FJ, Lomax TL (1999) Ethylene plays multiple nonprimary roles in modulating the gravitropic response in tomato. *Plant Physiology*, **120**: 897-906
- Marchant A, Kargul J, May S, Muller P, Delbarre A, Rechenmann CP, Bennett M (1999) AUX1 regulates root gravitropism in *Arabidopsis* by facilitating auxin uptake within root apical tissues. *The EMBO Journal*, **8**: 2066-2073
- Morita MT, Kato T, Nagafusa K, Saito C, Ueda T, Nakano A, Tasaka M (2002) Involvement of the vacuoles of the endodermis in the early process of shoot gravitropism in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **14**: 47-56
- Muday GK, Murphy AS (2002) An emerging model of auxin transport regulation. *The Plant Cell*, **14**: 293-299
- Müller A, Guan CH, Galweiler L, Tanzler P, Huijser P, Marchant A, Parry G, Bennett M, Wisman E, Palme K (1998) *AtPIN2* defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control. *The EMBO Journal*, **17**: 6903-6911
- Noh B, Bandyopadhyay A, Peer WA, Spalding EP, Murphy AS (2003) Enhanced gravi- and phototropism in plant *mdr* mutants mislocalizing the auxin efflux protein PIN1. *Nature*, **423**: 999-1002
- Ottenschläger I, Wolff P, Wolverton C, Bhalerao RP, Sandberg G, Ishikawa H, Evans M, Palme K (2003) Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **100**: 2987-2991
- Rashotte A, Delong A, Muday G (2001) Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activ-

- ity alter auxin transport, gravity response, and lateral root growth. *The Plant Cell*, **13**: 1683-1697
- Rubio G, Walk T, Ge ZY, Yan X, Liao H, Lynch JP (2001) Root gravitropism and below-grown competition among neighbouring plants: a modeling approach. *Annals of Botany*, **88**: 929-940
- Scott AC, Allen NS (1999) Changes in cytosolic pH within *Arabidopsis* root columella cells play a key role in the early signaling pathway of root gravitropism. *Plant Physiology*, **121**: 1291-1298
- Sedbrook JC, Chen RJ, Masson PH (1999) *ARG1* (Altered Response to Gravity) encodes a DnaJ-like protein that potentially interacts with the cytoskeleton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **96**: 1140-1145
- Sieberer T, Seifert G, Hauser MT, Grisafi P, Fink G, Luschnig C (2000) Post-transcriptional control of the *Arabidopsis* auxin efflux carrier EIR1 requires AXR1. *Current Biology*, **10**: 1595-1598
- Swarup R, Friml J, Marchant A, Ljung K, Sandberg K, Palme K, Bennett M (2001) Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Gene and Development*, **15**: 2648-2653
- Vance CP, Stone CU, Allan DL (2003) Phosphorus acquisition and use : critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, **157**: 423-447
- Vitha S, Zhao LM, Sack FD (2000) Interaction of root gravitropism and phototropism in *Arabidopsis* wild-type and strcless mutants. *Plant Physiology*, **122**: 453-461
- Went FW, Thimann KV (1937) *Phytohormones*. Macmillan, New York, pp. 155-156
- Wyatt SE, Rashotte AM, Shipp MJ, Robertson D, Muday GK (2002) Mutations in the gravity persistence signal loci in *Arabidopsis* disrupt the perception and /or signal transduction of gravitropic stimuli. *Plant Physiology*, **130**: 1426-1435
- Yamamoto KT (2003) Happy end in sight after 70 years of controversy. *Trends in Plant Science*, **8**: 359-360