

植物根源逆境信使及其产生和传输^①

¹ 杨洪强 ¹ 接玉玲 ² 李 军

¹(山东农业大学园艺系 泰安 271018) ²(山东平邑植物育种中心 山东平邑 273300)

摘要 植物不仅仅是恶劣环境的被动受害者,而且它也具有对环境变化快速感知和主动适应的能力,逆境信息传递就是其适应不良环境的重要策略。本文主要介绍了环境胁迫下,调控植物地上部的根源信使、信使的产生和传输以及气孔运动对根源信使的响应机制等方面的研究进展。

关键词 信息传递, 环境胁迫, 根信号, 气孔运动

The Stresses Messenger from Roots and Its Production and Transport in Plant

¹YANG Hong-Qiang ¹JIE Yu-ling ²LI Jun

¹(Department of Horticulture, Shandong Agricultural University, Taian 271018)

²(Center of Plant Breeding in Shandong Pingyi, Pingyi 273300)

Abstract Plant is not only the passive victim of adversity but also has the ability of perceiving and adapting to the change of environment. The transfer of stress signal is an important strategy of plant adapting to bad environment. This article gives a review on the research of plant stress messenger from the root and its production and transport, and the mechanism of the stomatal responses to the root messenger.

Key words Signal transduction, Environment stress, Root signal, Stomatal movement

植物不象人类和动物那样能够通过躲藏、逃避、防护、抵抗甚至对环境进行改造等方式来适应不良环境,因此植物一般被视为不良环境的被动受害者,传统的植物逆境生物学研究也主要强调逆境对植物生理、生化、形态和解剖等造成的影响或伤害。近年来随着现代生物技术和理论的发展,人们逐渐认识到植物并非被动的受害者,而是具有对环境变化快速感知和主动适应的能力,这种快速感知和主动适应的策略就是植物的逆境信息传递。这一过程涉及植物对逆境刺激的感受与识别、逆境信使的产生和传输以及反应部位对逆境信使的识别与转导等 3 个环节,它对于植物适应不良环境具有非常重要的意义(Davies and Zhang, 1991; Shinozaki *et al.*, 1997)。由于近年来干旱频繁发生,水的问题日益突出,植物对水分胁迫的适应与反应机制也格外引人注目,下面主要以水分逆境(干旱)为中心,介绍植物逆境信息传递的中间环节,即根源逆境信使的产生及其传输等方面的研究进展。

1 根源逆境信使的揭示

面对土壤干旱,通过促进根系吸水,减小气孔开度,防止过度蒸腾失水,可以充分利用

① 国家自然科学基金项目(39600102)。www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-121-016

作者简介 杨洪强(1965 -),男,副教授,博士。主要从事果树生理研究。获省部级科研奖励 4 项,发表论文 40 余篇。

收稿日期 2001-02-19

接受日期 2001-06-19

责任编辑 姜联合

有限的水资源维持植物的生长。由于土壤干旱时,叶片水势常下降,据此曾认为叶片是感应土壤干旱的器官。但是在大田或缓慢干旱条件下,常常发现地上部生理过程的变化先于叶片水势的下降,往往叶片水势还未下降,气孔已逐渐关闭。Passioura 等(1988)利用压力室给生长在干旱土壤中的小麦根系加压,通过增加土壤周围的气压来补偿由于土壤水势下降而引起的叶水势的下降,使叶片水势恢复到原来的水平,结果气孔导度和叶片生长仍然受到抑制。Blackman 等(1985)和 Gowing 等(1993)通过分根干旱处理,即同一株树一部分根系施以干旱,另一部分正常供水,结果地上部叶片水势没有明显变化,但气孔导度和叶片生长均下降,重新浇水或将受干旱的根系切除,则叶片生长恢复正常。这意味着根系受到干旱时能够合成并输出某些物质,这些物质通过木质部蒸腾流输送到地上部,从而调节叶片的生理变化。这究竟是些什么物质呢?

2 根源逆境信使的性质

研究证明这些物质是些信号物质(根源逆境信使),一般认为根源信使需要满足下列条件:(1)信使强度(浓度)的变化能对根系周围土壤环境变化作出即时响应,并且能定量反应土壤环境的变化;(2)信使浓度的变化能在数量和时间上解释由其所引发的地上部生理过程的变化;(3)地上部生理过程的改变只对信使的浓度而不是通量(flux,浓度与蒸腾流速的乘积)响应;(4)地上部叶片具有快速代谢该物质的能力,从而可避免由于信使的积累而影响响应的灵敏度;(5)向根或其它器官饲喂外源该信使所引起的生理变化,与根系所受逆境胁迫时引起的生理变化相类似(梁建生和张建华,1998)。根据胁迫下逆境信使含量的增加或减少,可分为正的或负的信号物质,ABA 和乙烯等为正的信号物质,乙酰胆碱和细胞分裂素等为负的信号物质。

2.1 脱落酸

有大量证据表明,多种逆境,包括干旱、寒冷、酷热、盐渍、水涝、缺氧、缺素、铵中毒、病原物侵染和寄生植物的寄生等均不同程度地刺激 ABA 的合成(Leung and Giraudat,1998),根系合成的 ABA 是最有可能作为根源逆境信使的化合物,尤其在根系受到干旱胁迫时,ABA 符合上述条件。

首先根系受到胁迫时能迅速合成 ABA,其含量在水分胁迫下呈几倍甚至几十倍地增加。通过环割切断地上部 ABA 的供应,或者通过分根处理使叶片保持完全膨压状态下,胁迫处理照样使根系大量积累 ABA,其浓度照样随着土壤含水量的降低而升高(Liang *et al*,1997)。土壤干旱条件下,根系 ABA 合成能力升高的同时,叶片气孔导度和生长速度也下降,而用外源 ABA 处理呈同样效果。将玉米植株种植在 1 m 长的 PVC 管内,缓慢干旱 3 个星期,土壤纵向层次间形成了水势梯度,这时测定根系 ABA 含量,结果表明随着水分亏缺向土壤深层发展,根系 ABA 含量逐渐升高,而且受干旱的土壤复水后,ABA 含量迅速恢复至对照水平,这些均表明根系 ABA 含量能够测量根系周围土壤的水分状况(梁建生和张建华,1998)。Ali 等(1998)在大田小麦上亦看到,木质部 ABA 浓度随着土壤水势的下降而升高。根系合成的 ABA 能够通过木质部运到地上部,Liang 等(1997)观察到,木质部 ABA 浓度与根系 ABA 含量间存在近线性关系,表明木质部 ABA 浓度可以定量反应根源 ABA 的变化。

根系除能够合成 ABA 外,也能够代谢降解 ABA,但其代谢能力远低于叶片,经干旱处理后代谢能力更低(梁建生和张建华,1998)。而叶片具有很强的代谢 ABA 的能力,Gowing 等(1993)将³H-ABA 饲喂樱桃叶片,发现代谢喂入量的 50%所需的时间仅为 36.2 min。如此高的代谢活性足以防止 ABA 在作用部位积累,从而维持气孔对木质部 ABA 浓度的灵敏度。Jia 等(1996)在玉米和鸭跖草叶片上的研究结果也证明了这一点。

2.2 乙酰胆碱和细胞分裂素

乙酰胆碱是动物的神经递质,在植物中也广泛存在,它同样能够以‘神经递质’的身份出现在丝瓜卷须受刺激而发出的电化学波中,近日证实它参与调节气孔的运动。气孔开放需要根系输送的生理活性物质,断根后气孔导度减小,蒸腾下降,但如果去根后加入乙酰胆碱,则气孔孔径增大并恢复到断根前的水平。内源含量测定表明,蚕豆叶片下表皮(气孔密布处)乙酰胆碱含量变化和蒸腾作用密切相关。进一步研究证实,蚕豆根能够合成乙酰胆碱,半根渗透胁迫时(可保持叶片水势不变),经木质部运输的乙酰胆碱减少,叶片下表皮乙酰胆碱含量也明显下降,气孔导度减小,这足以证明乙酰胆碱可以作为根源负信号物质调控气孔运动(姜成后和花宝光,2000;张蜀秋和姜成后,2000)。

细胞分裂素也被认为是一种根源负信号物质,它能够在根系合成,并且能够通过木质部运到叶片诱导气孔开放,但在胁迫条件下根系细胞分裂素合成受到抑制,含量下降,运到地上部的量减少,气孔导度也下降。也有人对逆境下细胞分裂素的作用提出质疑,认为胁迫下其含量的下降对气孔的运动影响并不明确(Davies and Zhang,1991;张蜀秋和姜成后,2000)。

2.3 其它信号形式

木质部汁液 pH 值的升高也能够象 ABA 一样作为一种信号形式,从根部输送到叶片调节气孔开度(Wilkinson and Davies,1998)。Gollan 等(1992)报道土壤干旱过程中向日葵木质部汁液 pH 值升高。木质部汁液 pH 值的升高可使叶片质外体 pH 值升高,而质外体 pH 值的升高会快速诱导 ABA 向保卫细胞分布进而引起气孔关闭(Daeter and Hartung,1995)。在番茄上和鸭跖草也发现增大木质部汁液 pH 值能够降低叶片的失水率(Thompson *et al*,1997;Davies and Zhang,1991)。这说明木质部汁液 pH 值的变化可以传递根源信号。

电化学波、伤素和水力信号(hydraulic signal)等在根源逆境信号的传输中也起作用。对植株进行局部灼伤,可检测到伤口处会释放出伤素并出现变异电波,该电波能以较快的速度沿主脉传递到叶片,随后则依靠变异电波释放的伤素以较慢的速度跨叶肉组织送达表皮,促使气孔关闭,蒸腾下降。将柳条插枝成活的小株中的导管切断,管内水液从伤口急剧流出,通过以导管为中心的连续水系统由近及远的各部位依次受到牵动,这样形成所谓的水力信号,其迅速传递甚至使叶片失水变薄,气孔被动拉开后随即关闭(姜成后和花宝光,2000)。

3 气孔运动对根源信使的响应机制

<https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-016>

3.1 脱落酸由根向地上部分的传输

逆境胁迫信号在植物的感受部位诱导了胞间逆境信使产生,而逆境信使必须经过传

输并到达受体细胞的作用位点,才会被‘靶’器官(对逆境刺激作出最终反应的器官,如叶片)识别。要实现其胞间信使功能,ABA 在根系合成后必须能迅速地运到木质部,并且能够沿木质部通过蒸腾流迅速到达地上部,是否真的如此呢?

研究证明根系合成的 ABA 可迅速向木质部输送。植物细胞质膜对质子化的 ABA (ABA^H)有很高的透性,但对离子态 ABA (ABA⁻)的透性很低,这使得 ABA 极易向碱性区域移动,而水分胁迫可导致木质部汁液 pH 升高,使木质部发生碱化(Gollan *et al*,1992),结果造成 ABA 由共质体向质外体释放,使 ABA 迅速流向木质部。胶体金免疫电镜定位表明,水分胁迫不仅使蚕豆根尖分生组织和伸长区 ABA 增加,更重要的是使根系维管组织质外体中 ABA 含量剧增,说明水分胁迫下根增加的 ABA 能较快地进入由根向地上部的运输渠道(张蜀秋等,1996)。Liang 等(1997)报道木质部 ABA 浓度与根系 ABA 含量呈线性相关,表明根系 ABA 向木质部的输送不是限制步骤。进入木质部的 ABA 也可以很快运到地上部,贾文锁等(1996)的研究表明,蚕豆根装载的³H-ABA 能够以 5.6 cm/min 以上的速率向冠部运输,5 min 即可到达叶片下表皮的保卫细胞和表皮细胞,而抑制蒸腾可降低 ABA 向叶片的运输积累。水分胁迫引起的木质部汁液 pH 升高同样会加速 ABA 在木质部的运输,Zhang 等(1997)给玉米和银合欢饲喂 ABA 溶液时,看到木质部输送的 ABA 量,随 pH 的升高(由 5 到 8)而增加。

3.2 气孔运动与木质部 ABA

水分胁迫下木质部 ABA 浓度升高,叶片气孔导度下降,用人工合成的 ABA 饲喂整株植物,也发现叶片气孔导度随着所用 ABA 浓度的提高而下降(Davies and Zhang,1991)。Zhang 等(1997)证实干旱引起的木质部 ABA 浓度升高与地上部诸多生理过程有密切关系,它可以定量解释胁迫植株地上部的变化。Jia 和 Zhang(1999)认为决定胁迫下气孔导度的因素是木质部 ABA 的浓度而不是它在叶片中的积累量。木质部 ABA 浓度决定于根系 ABA 的合成能力和木质部蒸腾流速,ABA 浓度与蒸腾流速的乘积构成了 ABA 的通量。Gowing 等(1993)通过给樱桃离体叶柄饲喂 ABA 的研究表明,ABA 浓度和通量对气孔导度都有显著的抑制作用,但气孔导度主要取决于饲喂期间进入叶片的 ABA 绝对量。而 Jackson 等(1995)报道,针叶树气孔导度与木质部 ABA 浓度成指数相关关系,与 ABA 通量或细胞膨压无关。Jia 等(1996)在玉米上的实验也表明,气孔导度受 ABA 浓度调节,而与 ABA 通量无关。

3.3 气孔对 ABA 的敏感性

胁迫下 ABA 由根系运到地上部,通常会诱导气孔关闭及抑制叶片生长等,但在某些情况下(Tardieu and Davies, 1992),尽管木质部汁液及叶片中 ABA 浓度很高,但气孔导度并没有变化,而且胁迫解除后,即使 ABA 浓度恢复到对照水平,而气孔依然不能开放,这些矛盾的结果使人们逐渐联想到植物对 ABA 的敏感性问题。植物对 ABA 的敏感性可以从以下 4 个方面考虑:(1)作用位点 ABA 量;(2)ABA 受体的数量;(3)ABA 与其受体的亲和力;(4)ABA 与其受体发生识别反应后,后面各级信息传递体的活化状态等。作用位点 ABA 量的多少,是决定到达叶片的根源信使能否实现其信使功能的第一步。据报道 ABA 调控气孔关闭的作用位点在保卫细胞质膜外侧(Gilroy and Trewavas,1994),所以根源 ABA 实现其功能必须能够到达保卫细胞并在那里积累。而研究表明,蚕豆根部饲喂的³H-

ABA 能够在短时间内运到叶片并在气孔密布的下表皮积累,放射自显影技术显示 ABA 主要分布于保卫细胞和表皮细胞质外体,这意味着根源 ABA 可直接影响气孔的运动(贾文锁等,1996)。

此外,水分胁迫时叶片本身也能够合成大量脱落酸,而且水分胁迫还会引起脱落酸在叶片中的再分配,这些均会影响气孔对根源 ABA 的灵敏性。Slovik 等(1992)推测引起 ABA 向保卫细胞细胞壁积聚,进而作用于质膜外侧引起气孔关闭的途径可能有 3 种:(1)干旱导致表皮细胞和叶肉细胞胞间连丝对 ABA 透性降低,使表皮细胞胞质中的 ABA 不能通过共质体回流到叶肉细胞胞质中,结果 ABA 在表皮细胞质外体及保卫细胞细胞壁积累;(2)干旱使表皮细胞质膜对 ABA 的透性降低,减慢了质外体 ABA 向表皮细胞中的扩散,使 ABA 在保卫细胞细胞壁积累;(3)干旱使位于质膜上的 H^+ -ATPase 受到抑制或向胞质内的 H^+ 共运输过程得以促进,引起各区隔部分 pH 值的变化,但由于质外体缓冲力最小而使质外体 pH 值变动(升高)幅度最大,结果导致 ABA 在保卫细胞细胞壁快速大量积累。王学臣等(1995)利用胶体金免疫电镜技术直接观察到水分胁迫可导致蚕豆表皮细胞质外体和保卫细胞细胞壁 ABA 大量增加,即引起作用位点 ABA 量升高。

4 根源逆境信使的产生

脱落酸能够充当根源逆境信使,但逆境胁迫下 ABA 是怎样合成的?由于水分胁迫下,叶水势很快下降,所以起初认为脱落酸合成的启动依赖水势阈值,后来认为膨压是控制脱落酸合成的关键,即当膨压接近零时脱落酸才大量合成,但这无法解释淹水条件下的脱落酸合成,因此有人认为细胞体积及质壁关系的变化对于脱落酸合成更重要(Zeevaart and Greelman,1988)。Lahr 等(1988)发现分离的叶肉细胞原生质体在渗透胁迫下不能合成脱落酸,因为它没有细胞壁,而 Weiller 等(1982)发现无壁的保卫细胞原生质体在渗透胁迫下照样积累脱落酸,Bianco 等(1998)则发现尽管原生质体的来源不同,但它们在渗透胁迫下均能积累 ABA,只是有的 ABA 含量在短瞬间增加,有的缓慢而持续地增加。Roger 等(1996)在测定拟南芥膨压变化时也没有发现所谓的“膨压感受器”。因此,关于脱落酸合成的启动,尚有许多疑问,也许细胞中有一种浓度敏感物质,当细胞溶剂(水)量稍有变化时,该物质的结构或状态或性质就有可能发生很大变化,进而触发一系列的后续反应。

近来研究表明,蛋白激酶抑制剂明显抑制水分胁迫对脱落酸合成的诱导(杨洪强等,2000),磷酸化蛋白的实测发现蛋白磷酸化过程与胁迫下 ABA 的生物合成密切相关(杨洪强等,2001)此外,Jia 和 Zhang(2000)报道一些还原性试剂和巯基修饰剂明显抑制水分胁迫下 ABA 的积累,这些因素可能与植物对胁迫的识别有关。

胁迫诱导 ABA 产生,最终必然涉及到 ABA 生物合成。研究发现,蛋白质转录和翻译抑制剂放线菌素-D 和环己亚胺能抑制逆境下脱落酸的合成,说明胁迫诱导脱落酸合成需要基因表达和新蛋白合成(Zeevaart and Greelman,1988)。曾认为高等植物可能存在两条 ABA 生物合成途径:(1)直接途径,即三个异戊烯单位聚合成 C_{15} 前体——法呢基焦磷酸(FPP),由 FPP 经环化和氧化直接形成 15 碳的 ABA;(2)间接途径,即先由甲羟戊酸(MVA)聚合成 C_{40} 前体——类胡萝卜素,再由类胡萝卜素裂解成 C_{15} 的化合物,如黄质醛(XAN),最后由 XAN 转变成 ABA (Zeevaart and Greelman,1988)。随着多种 ABA 生物合成缺陷型突

变体的发现,以及同位素示踪技术和分子生物学技术的应用,人们越来越清楚地认识到,高等植物主要以间接途径合成 ABA,大致过程为:甲羟戊酸→法呢基焦磷酸→玉米黄质→环氧玉米黄质→紫黄质→新黄质→黄质醛→ABA 醛→ABA,其中类胡萝卜素裂解和 XAN 向 ABA 转变的过程明显受水分胁迫促进(Merlot and Giraudat,1997)。

5 结束语

完整的植物逆境信息传递,至少须经过两次细胞对外界刺激的识别与转导,和一次胞间信使由感受部位(根系)到反应部位(叶片)的传递。细胞第一次识别与转导的信号是环境胁迫(原初信号),第二次是对次生信号(原初刺激诱导产生的胞间信使,如 ABA)的识别与转导。后者实际是激素的细胞信号转导,这方面的研究比较多,并越来越深入(Leung and Giraudat,1998)。前者属于植物对环境刺激的原初反应,它对于植株快速感知和主动适应环境变化具有更重要的意义,然而人们对此了解的却很少。中间的信使传递过程已经比较明朗,并能勾画出植物逆境信息传递的大体轮廓,但其中许多环节还只是设想和推测,尚需进一步研究证实。这一领域有待揭示的关键问题主要是:(1)环境胁迫下产生的根源物质中,还有哪些能够充当逆境信使?它们如何运达作用位点?(2)环境胁迫信号如何转化为逆境信使的,即胁迫如何导致 ABA 大量合成的;(3)胁迫是“刺激”、逆境信使的产生(ABA 积累)是“反应”、“刺激——反应”的偶联机制与细胞信号转导是怎样的关系;(4)植物细胞如何感知逆境胁迫这一刺激的?感知后又如何引起 ABA 合成?这一过程是直接的还是间接的;(5)逆境(水分)胁迫诱导 ABA 合成需要基因表达,而水分胁迫本身能诱导基因表达,但哪些基因产物与 ABA 合成有关?这些基因产物又如何导致 ABA 合成的?另外,水分胁迫诱导基因表达也是一个完整的细胞信号转导过程,其中也有许多问题有待研究。

参 考 文 献

- 贾文锁, 王学臣, 张蜀秋, 姜成后, 1996. 水分胁迫下 ABA 由蚕豆根向地上部的运输及其在叶片组织中的分布. 植物生理学报, 22(4): 363 ~ 367
- 梁建生, 张建华, 1998. 根系逆境信号 ABA 的产生和运输及其生理作用. 植物生理学通讯, 34(5): 329 ~ 338
- 姜成后, 花宝光, 2000. 植物信号系统——它在功能整合与适应环境中的作用. 生命科学, 12(2): 49 ~ 51
- 王学臣, 贾文锁, 1995. 水分胁迫下蚕豆气孔关闭与叶片细胞中 ABA 区隔化与再分配的关系. 植物生理学报, 21(4): 324 ~ 328
- 杨洪强, 贾文锁, 张大鹏, 2000. 失水对苹果新根 ABA 含量和蛋白激酶活性的影响. 园艺学报, 27(2): 79 ~ 84
- 杨洪强, 贾文锁, 张大鹏, 2001. 蛋白磷酸化参与湖北海棠根系中水分胁迫诱导的 ABA 积累. 科学通报, 46(1): 50 ~ 53
- 张蜀秋, 贾文锁, 王学臣, 姜成后, 1996. 用胶体金免疫电镜技术研究水分胁迫对蚕豆根中 ABA 分布与含量的影响. 植物学报, 38(11): 857 ~ 860
- 张蜀秋, 姜成后, 2000. 气孔蒸腾中保卫细胞原生质的调控作用. 生命科学, 12(3): 97 ~ 99
- Ali M, Jensen C R, Mogensen V O, 1998. Early signal in field growth wheat in response to shallow soil drying. *Aust J Plant Physiol*, 25: 871 ~ 882
- Bianco-Trinchant J, Le Page, Degivry M T, 1998. ABA synthesis in protoplasts of different origin in response to osmotic stress. *Plant Growth Regul*, 25 (2): 135 ~ 141
- Blackman P G, Davies W J, 1985. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *J Exp Bot*, 36: 236 ~ 239
- Daeter W, Hartung W, 1995. Stress-dependent redistribution of abscisic acid in *Hordem vulgare* L. leaves: the role of epidermal ABA metabolism, tonoplastic transport and the cuticle. *Plant Cell Environ*, 181: 367 ~ 1376
- Davies W J, Zhang J, 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 42: 55-76

- Gilroy S, Trewavas T, 1994. A decade of plant signals. *BioEssays*, **16**:677-681
- Gollan T, Schurr U, Schulze E D, 1992. Stomatal responses to soil drying in relation to changes in xylem sap composition of *Helianthus annuus*, I. The concentration of cations, anions, amino acids in and pH of the xylem sap. *Plant Cell Environ*, **15**:551 ~ 560
- Gowing D J G, Jones H C, Davies W J, 1993. Xylem-transported abscisic acid: the relative importance of its mass and its concentration in the control of stomatal aperture. *Plant Cell Environ*, **16**:453 ~ 459
- Jackson G E, Irvine J, Grace J, 1995. Abscisic acid concentrations and fluxes in drought conifer samplings. *Plant Cell Environ*, **18**:103 ~ 117
- Jia W, Zhang J, Zhang D P, 1996. Metabolism of xylem-delivered ABA in relation to ABA flux and concentration in leaves of maize and *Commelina communis*. *Journal of Experimental Botany*, **47**:1085 ~ 1091
- Jia W, Zhang J, 1999. Stomatal closure is induced rather by prevailing xylem abscisic acid than by accumulated amount of xylem-derived abscisic acid. *Physiol Plant*, **106**:268 ~ 275
- Jia W, Zhang J, 2000. Water stress-induced abscisic acid accumulation in relation to reducing agents and sulfhydryl modifiers in maize plant. *Plant Cell Environ*, **23**(12):1389 ~ 1395
- Lahr W, Raschke K, 1988. Abscisic acid contents and concentrations in protoplasts from guard cells and mesophyll cells of *Vicia faba* L. *Planta*, **173**:528 ~ 531
- Leung J, Giraudat J, 1998. Abscisic acid signals transduction. *Annu Rev Physiol Plant Mol Biol*, **49**:199 ~ 222
- Liang J, Zhang J, Wong M H, 1997. How do roots control xylem sap ABA concentration in responses to soil drying? *Plant Cell Physiol*, **38**:10 ~ 16
- Merlot S, Giraudat J, 1997. Genetic analysis of abscisic acid signal transduction. *Plant Physiol*, **114**:751 ~ 757
- Munns R, Passioura J B, Milborrow B V, 1993. Stored xylem sap from wheat and barley in drying soil contains a transpiration inhibitor with a large molecular size. *Plant Cell Environ*, **16**:863 ~ 872
- Passioura J B, 1988. Root signals control leaf expansion in wheat seedling growing in drying soil. *Aust J Plant Physiol*, **15**:687 ~ 693
- Roger R L, 1996. Pressure regulation of the electrical properties of growing *Arabidopsis thaliana* root hairs. *Plant Physiol*, **112**:1089-1100
- Shinozaki K, Shinozaki K Y, 1997. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol*, **115**:327-334
- Slovik S, Hartung W, 1992. Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves. *Planta*, **187**:14 ~ 47
- Tardieu F, Davies W J, 1992. Stomatal responses to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol*, **98**:540 ~ 545
- Thompson D S, Wilkinson S, Baccon M A, 1997. Multiple signal and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behaviour during water deficit. *Physiol Plant*, **100**:303 ~ 313
- Weiler E W, Schnabl H, Hornberg C, 1982. Stress-related levels of abscisic acid in guard cell protoplast of *Vicia faba* L. *Planta*, **154**:24 ~ 28
- Wilkinson S, Davies W J, 1998. Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiol*, **113**:559 ~ 573
- Zeevaert J A D, Creelman R A, 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, **39**:439 ~ 413
- Zhang J, Jia W, Zhang D P, 1997. Effect of water status and xylem sap pH on metabolism of xylem transported abscisic acid. *Plant Growth Regulation*, **21**:51 ~ 58