

硝态氮供应下植物侧根生长发育的响应机制

汪洪¹, 高翔^{1,2}, 陈磊^{1,2}, 王盛锋^{1,2}, 刘荣乐²

(1 农业部作物营养与施肥重点开放实验室, 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081

2 中国农业科学院研究生院, 北京 100081)

摘要: 旱地土壤上硝态氮是作物吸收和利用的主要无机氮形态。硝态氮不仅是植物营养的主要氮源, 而且还可以作为信号物质调节植物根系生长发育。为适应土壤中硝态氮非均衡供应, 植物侧根发育往往呈现出可塑性反应。本文综述了植物侧根生长发育对硝态氮供应的响应机制。在拟南芥、玉米、大麦等植物上研究表明, 硝态氮对植物侧根发育具有双向调节途径, 即: 1) 局部供应硝态氮, 硝态氮自身作为信号物质通过信号传导通路发生作用, 对侧根具有伸长的刺激效应, 硝态氮转运蛋白 AtNRT1.1 作用于转录因子 ANR1 的上游, ANR1 的转录调节侧根发育; 2) 植物组织中高浓度的硝态氮对侧根分裂组织活动具有抑制效应, 植物激素如生长素和脱落酸可能参与其中的信号传导过程。近些年来研究发现小 RNA 也参与调控硝态氮供应下植物侧根发育。

关键词: 侧根; 硝态氮; 响应机制

中图分类号: Q945.12

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2011)04-1005-07

The mechanisms underlying plant lateral root development in response to nitrate

WANG Hong¹, GAO Xiang^{1,2}, CHEN Lei^{1,2}, WANG Sheng-feng^{1,2}, LIU Rong-le²

(1 Ministry of Agriculture Key Laboratory of Crop Nutrition and Fertilization/Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

2 The Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Nitrate (NO_3^-) is the main source of inorganic nitrogen for plants in aerobic soil conditions. Adequate supply of nitrate is necessary for good plant growth. Plant lateral root (LR) development can show morphological plasticity in response to the heterogeneous supply of soil nitrate. In barley, *Arabidopsis thaliana* and maize, the effects of the nitrate supply on root growth and development have been identified. These are a localized stimulatory effect of external nitrate on LR elongation and a systemic inhibitory effect of high tissue nitrate concentrations on LR growth. A review is given on the study progress of the mechanisms underlying plant LR development under different concentrations of nitrate. Several sensing and signaling pathways are involved in root nitrate responses in *Arabidopsis thaliana*. The MADS-box transcription factor ARABIDOPSIS NITRATE-REGULATED1 (ANR1) is associated with external nitrate abundance. Nitrate transporters such as NRT1.1 and NRT2.1 may also be components of signaling pathways. Systemic inhibition of LR development has been linked to abscisic acid. Long-distance signals mediating the shoot response to nitrate perception in roots may also involve auxin signalings. MicroRNAs have also been shown to modulate LR emergence in response to nitrate.

Key words: lateral root; nitrate; mechanisms underlying

收稿日期: 2010-06-23

接受日期: 2010-08-18

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助课题(2007CB109302); 北京市自然科学基金项目(6112021); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2010-8)资助。

作者简介: 汪洪(1970—), 男, 安徽桐城人, 研究员, 从事植物根系发育与养分资源高效利用、植物微量元素营养与叶面肥料等方面的研究。

Tel: 010-82108662, E-mail: wanghong@caas.ac.cn

植物根系主要功能是固定植株、从土壤中吸收水分和养分。除此之外,还可以储存光合同化产物、合成植物激素等^[1-3]。植物的根系一般分直根系和须根系两种。大豆、油菜等双子叶植物的根系为直根系。小麦、水稻、玉米等单子叶植物的根系为须根系。直根系由主根和侧根组成,主根明显,发育强盛,粗而长,向地性强烈,深扎能力强。从主根上生出一级侧根进而生成二级、三级侧根等,侧根相对短而细,沿一个角度围绕主根生长,表型为“伞状”。须根系表现为整个根系呈须状,分布较浅且范围较大。种子萌发后,产生的种子根起着重要作用,随后由茎基部长出不定根,从种子根和不定根上可分支出大量侧根^[4-5]。

侧根的发育包括建成细胞的选择、侧根的起始、侧根原基的形成和发育、侧根的生长等关键过程^[6-7]。侧根的发生主要起源于母根上特定的中柱鞘细胞,称之为中柱鞘建成细胞。这类细胞长度短,处于细胞分裂的G₂期(DNA合成后期),能够感受刺激而激活、脱分化,重新开始细胞分裂,形成侧根原基。侧根原基经过分裂、生长,逐渐分化成侧根生长点和根冠,最后生长点的细胞继续分裂、增大和分化,逐渐深入母根皮层,此时侧根根尖细胞分泌含酶物质,将母根部分皮层和表皮细胞溶解,使得侧根突破母根表皮,伸到外界环境之中,这样复杂有序的过程会反复出现在随后二级、三级侧根发育中^[8-11]。

植物侧根系生长发育受到内外两方面因素影响。内在因素有自身基因调控和内源激素调节等;外在因素包括光照、水分和外源养分等,其通过影响内在因素对侧根发育产生调节作用^[5,7,11-14]。

旱地土壤上硝态氮是作物吸收和利用的主要无机氮形态。在自然生态系统中,土壤溶液中的硝态氮浓度一般很低,而在农田生态系统中,由于氮肥的投入,土壤溶液中的硝态氮浓度较高。土壤溶液中硝态氮可以通过质流或扩散的形式迁移至根表,被植物吸收利用^[15]。研究表明,硝态氮不仅是植物营养的主要氮源,而且可以作为信号物质调节植物根系生长发育^[6-19]。在拟南芥等植物上研究表明硝态氮对侧根发育具有双向调节途径^[20-22],即:1)局部供应硝态氮对侧根具有伸长的刺激效应^[21,23-25];2)植物组织中高浓度的硝态氮对侧根分裂组织活动具有抑制效应^[21,24,26]。

1 局部供应硝态氮对侧根伸长的刺激效应及其机制

早在70年代初,Drew研究小组就以大麦为材

料研究表明,局部供应硝态氮能显著增加一级侧根和二级侧根的数量和伸长速率。植物侧根在局部供应硝态氮的区段明显增加^[27-30]。Wang等^[31]通过琼脂分层培养与蛭石分根培养研究表明,局部硝态氮供应对水稻侧根的生长也有明显的刺激作用,供应硝态氮一侧水稻侧根平均长度明显大于无氮一侧。郭亚芬等^[32]采用琼脂培养方法,比较研究两个玉米自交系478和Wu312侧根生长对局部供应不同浓度硝态氮的反应。结果表明,在均匀供应含有低浓度硝态氮(0.01 mmol/L)的基本营养液的基础上,局部供应0.02~1.0 mmol/L硝态氮,可以促进相应部位的玉米侧根长度,但对侧根数量没有影响。局部供应硝态氮对植物侧根发育的影响程度还与玉米品种有关,对478的促进效果显著高于Wu312。

局部供应硝态氮对拟南芥侧根伸长的刺激效应不是由于硝态氮下游代谢产物引起的,而是硝态氮自身作为信号物质通过信号传导通路来发生作用^[22,33-34]。Zhang等^[23]研究发现,MADS转录因子AtANR1(NITRATE-REGULATED1)是信号传导通路中一个重要因素。硝态氮供应下,拟南芥根系中ANR1基因表达迅速增强,反义或协同抑制ANR1的表达,植物根系对局部硝态氮刺激就会缺乏响应。ANR1表达受到负调控的植株不表现出硝态氮诱导的促进效应,却表现出硝态氮抑制效应。Gan等^[35]研究发现,MADS box转录因子家族中,其他成员如AGL16、AGL21、AGL14、AGL19、SOC1、AGL26和AGL56对硝态氮的反应也与ANR1类似。

1993年克隆出第1个编码植物硝态氮转运蛋白基因AtNRT1.1(也称为CHL1),该基因编码是一个由590个氨基酸组成的多肽。AtNRT1.1是个双亲和转运蛋白,在低浓度或高浓度硝态氮存在的情况下,都具有NO₃⁻吸收转运活性^[36-37]。AtNRT1.1的两种亲和力和特性的转换与其第101个氨基酸-苏氨酸是否被磷酸化有关。当这个苏氨酸被磷酸化时,表现出高亲和力特性;当这个苏氨酸被去磷酸化,表现出低亲和力特性。这样精确的调控机制使植物很快地在高亲和力和低亲和力系统间转换,适应土壤中不同浓度的硝态氮供应水平,有利于植物竞争有限的氮素养分资源^[38]。AtNRT1.1不仅能吸收转运硝态氮,而且能参与硝态氮诱导侧根发育的信号传递链中^[22,26]。AtNRT1.1缺失突变体atnrt1.1在局部硝态氮供应下,侧根生长状况与转录因子ANR1表达低的拟南芥株系非常相似,侧根伸长受到抑制,而且这一抑制作用无法用植株氮素吸

收不足来解释。因为突变体对硝态氮的吸收活性并没有降低,补充其他形态氮源,增加植株体内氮素水平,也不能增强植株对局部供应硝态氮的敏感性。*AtNRT1.1* 缺失的拟南芥突变体中,*AtANR1* 基因表达明显降低。由此说明,硝态氮转运蛋白 *AtNRT1.1* 可能作用于转录因子 ANR1 的上游,与 ANR1 的转录调节有关^[7,12,22,26]。Krouk 等^[39] 发现,拟南芥体内生长素运输和 NRT1.1 蛋白有关,当硝态氮浓度较低时,NRT1.1 会使生长素从侧根尖部转移至基部,从而抑制侧根生长;而在硝态氮浓度较高时,依赖于 NRT1.1 的生长素运输被抑制,生长素在根尖部分积累,从而促进侧根生长。

近来研究发现,L-谷氨酸抑制拟南芥初生根生长而刺激侧根分枝^[18,40]。0.05 ~ 0.5 mmol/L 低浓度的 L-谷氨酸处理,初生根生长降低,侧根发生增多,侧根伸长增加,整个植柱根系短而分枝多^[39]。但谷氨酸影响根生长的机制还不清楚。

2 高浓度硝态氮对侧根生长发育的系统抑制及其机理

局部供应低浓度硝态氮能够刺激拟南芥侧根生长,但高浓度硝态氮供应却能抑制侧根发育^[21-24]。Zhang 等^[21] 的实验中拟南芥根系整体置于高浓度硝态氮条件下,植株侧根数量明显减少,对侧根起始数目和初生根的生长速率却没有抑制效果。而 Linkohr 等^[25] 利用拟南芥所做的实验发现,随着硝态氮有效性的增加,初生根的长度却降低。

高浓度硝态氮对拟南芥侧根生长的抑制作用是系统抑制,即整体根系统在受到高浓度硝态氮处理时,侧根生长才出现抑制,随着外界硝态氮浓度的增加,抑制效应增强。当外源硝态氮浓度超过 10 mmol/L 时,抑制效果最为明显。高浓度外源硝态氮处理 1 d 之内,把高浓度硝态氮下培养的植株材料换到低浓度硝态氮条件下进行培养,这种抑制效应可被解除。研究进一步发现,高浓度硝态氮对侧根的抑制发生只在侧根发育的特定阶段,即:侧根原基刚出现,而侧根分裂组织尚未活动之前。因此高浓度硝态氮,只抑制拟南芥侧根总长度,不影响侧根发生。将初生根上侧根发育过程划分成 4 个时期,即:A 时期,只包括 3 个细胞层次;B 时期,大于 3 个细胞层次但未伸出表皮;C 时期,侧根出现,但长度 < 0.5 mm;D 时期,侧根的长度 ≥ 0.5 mm。高浓度的硝态氮抑制侧根效应只发生在 C 和 D 两个时期,即侧根已经出现的时期^[21]。侧根原基和分生组

织的结构在侧根出现之前就已经形成,但只有被激活,继续生长才能形成成熟侧根。因此 Zhang 等^[21] 研究表明,侧根分生组织的分化到其被激活这段时间是侧根发育对高浓度硝态氮系统抑制信号最敏感的时期。高浓度硝态氮尽管没有影响侧根原基的分化,但抑制了侧根原基进一步分裂、生长,侧根出现受抑,致使侧根数目和总长度降低^[6,21,24]。

郭亚芬等^[32] 研究表明,局部供应 1.0 mmol/L 硝态氮是促进侧根生长的最适浓度。当局部硝态氮供应达到 7.5 mmol/L 时,对玉米自交系 Wu312 的侧根促进效果消失,高于 15 mmol/L 时,侧根伸长完全被抑制;而玉米自交系 478 在 25 mmol/L 硝态氮时,仍可观察到对侧根生长的促进作用。

植物可能通过感受地上部的氮素营养状况,感受来自地上部的长距离信号来调节侧根发育过程。高浓度硝态氮对侧根生长的抑制作用是系统抑制,影响整个根系统,与植株体内吸收积累硝态氮多少有关。Scheible 等^[41] 通过检测烟草硝酸还原酶缺失突变体的组织中硝态氮水平,也发现地上部及根系的相对生长速率受到植株体内氮素营养状况有关信号的调节。抑制根系生长的原因是由于植株地上部硝态氮积累造成的,并非受到根部供应的硝态氮的影响。缺失硝酸还原酶的两种拟南芥突变体 *nia1*、*nia2*,体内硝酸盐同化过程受抑,植株硝酸盐含量高;在外界高浓度硝态氮处理下,侧根生长受到抑制作用更明显,对硝态氮供应更敏感,说明植物组织内部的硝态氮积累可能是高硝态氮抑制侧根发育的一个影响因素^[21]。

以拟南芥为模式植物,大量研究表明,生长素是调控侧根发生发育的重要激素物质,它影响到侧根发生过程的各个时期^[9,11,42-46]。主要证据有:1) 对生长素刺激缺乏敏感性的突变体如 *aux1*、*alf4*、*axr1*、*axr4*、*axr6*、*pxa1*、*iaa28* 等均表现为侧根数量减少,相反内源生长素水平高的突变体 *alf1* 和 *sur1* 侧根数量则显著增加;2) 外源施加生长素,刺激中柱鞘细胞的分裂,促进侧根的发育;3) 生长素从地上部向根部的极性运输影响拟南芥侧根的生长发育。外源施用抑制生长素极性运输的化学物质萘基邻氨基甲酸苯甲酸(NPA)明显抑制侧根的形成。对 NPA 有抗性的突变体 *tir1* 和 *tir4* 侧根数量明显增加^[11,44]。生长素的信号转导途径主要包括:生长素受体(F-box 蛋白 TIR1/AFB1/2/3)、Aux/IAA 蛋白、生长素响应因子 ARFs 和泛素连接酶复合物 SCF^{TIR1/AFB1/2/3}。生长素通过与生长素受体结合,促进 SCF^{TIR1/AFB1/2/3} 对

Aux/IAA 泛素化, Aux/IAA 蛋白被 26S 蛋白酶降解, 激活生长素响应因子 ARFs, 调节下游侧根发育形成的目标基因转录, 促进侧根发生^[46-47]。

Zhang 等^[21]发现, 在拟南芥中, 对生长素刺激缺乏敏感性拟南芥突变体 *axr4* 对硝态氮的诱导作用不敏感, 说明硝态氮和生长素的信号转导途径可能存在局部重叠。高浓度硝态氮抑制侧根生长可能与植株体内生长素含量有关^[16,22]。外界高浓度硝态氮供应下, 生长素的生物合成减少, 或者生长素从地上部向根部转运受到限制, 导致根系中生长素的浓度明显降低^[16,48-49]。但也有试验表明, 外源施用生长素, 不能克服高浓度硝态氮对侧根生长的抑制效应^[22]。

近年来, 植物激素脱落酸 ABA 作为信号物质参与调节植物侧根的发育生长过程开始备受关注^[11,50], 进行的试验研究材料有拟南芥^[51-54] 和水稻^[55]。De Smet 等^[53]研究表明, 外源 ABA 抑制了拟南芥侧根发育, 并只在侧根原基形成后和侧根分生组织形成前, ABA 才有此效应。而 Chen 等^[55]的研究表明, 外源施用 10 $\mu\text{mol/L}$ ABA, 水稻侧根原基的数目却明显增多。甘露醇模拟渗透胁迫, 抑制了拟南芥侧根发育, 添加生长素可以克制甘露醇胁迫这一效应, 但拟南芥 ABA 缺失突变体却无此反应^[53]。生长素响应基因 *AXR2/IAA7* 显性突变体 *axr1* 和 *axr2* 根生长对 ABA 反应不敏感。对 ABA 高度不敏感的突变体 *abi3*, 其侧根生长对生长素极性运输抑制剂 NPA 施加无显著反应^[11,56-57]。因此 Malamy^[11]推测生长素和 ABA 是两不同的信号系统, 它们之间的平衡可能影响拟南芥侧根发育生长。

ABA 参与介导高浓度硝态氮对侧根的抑制效应。主要表现在: 1) 在高硝态氮条件下, 各种 ABA 缺乏突变体 (*aba1-1*、*aba2-3*、*aba2-4* 和 *aba3-2*) 侧根伸长受到抑制的程度下降^[50]; 2) ABA 缺失突变体和对 ABA 反应不敏感突变体 (*abi4-1*、*abi4-2* 和 *abi5-1*) 对高浓度硝态氮供应也不敏感^[51]; 3) 外源施用 ABA 和供应高浓度硝态氮, 拟南芥植株侧根分生组织活化均受到抑制。外源 ABA 抑制效应也是在侧根发生的某个特殊阶段起作用, 这与高浓度硝态氮抑制效应相吻合^[50]。高浓度硝态氮和 ABA 抑制侧根效应需要初生根分裂组织, 除去初生根尖, 抑制效应就会被解除, 说明侧根发育的调节可能与初生根生长存在内在联系。筛选到一个拟南芥突变体 *labi* (*Lateral root ABA insensitive*), 在 0.5 mmol/L ABA 和高浓度硝态氮处理时, 均可长出可见的侧根, 但 *labi* 突变体的初生根较短^[22]。

近年来研究报道的 ABA 信号受体有多种, 包括细胞表面受体和细胞内受体, 但其具体功能尚有所争议^[58-59]。2006 年, 加拿大科学家 Razem 等提出第一个 ABA 受体 FCA, 这是一种参与调控植物开花时间和根发育的 RNA 结合蛋白。研究发现, 蛋白 FCA 在高浓度硝态氮/ABA 抑制信号传导途径中起着重要作用: 拟南芥 *fac* 突变体能够降低 ABA 对侧根的抑制效应^[22,60]。张大鹏科研小组等提出第二种 ABA 受体 Mg^{2+} 螯合酶 H 亚基 (ABAR/CHLH), 是一种细胞内叶绿体中的 ABA 受体^[61]。2007 年, 北京生命科学研究所以马力耕研究员等在拟南芥中发现第三种 ABA 受体 GCR2, 一种参与传递脱落酸信号并调控下游众多反应的 G 蛋白偶联受体^[62]。但是 FCA 和 GCR2 备受质疑, 主要是因为实验结果无法重复, 而且 GCR2 三维结构模型中推不出有七次跨膜螺旋, 则被怀疑不可能是 G 蛋白偶联受体。2009 年 4 月, Science 发表两个独立研究组的最新成果, 发现一类被命名为 PYR/PYL 或是 RCAR 的蛋白为 ABA 受体。这类蛋白可以在体内外结合 ABA, 之后会结合下游的蛋白磷酸酶 PP2C 并抑制其磷酸酶活性^[63-64]。硝态氮影响植物侧根发育的信号途径与 ABA 信号传递之间相互作用, 还缺少深入研究。

植物根系吸收氮素需要消费碳源来维持^[65]。随施氮量增加, 植株体内淀粉和可溶性糖含量减小, 氮含量增加^[31]。外源 C:N 高可以明显抑制拟南芥侧根的发生。减少蔗糖浓度或增加氮浓度, 外源生长介质中 C:N 比降低, 可以恢复侧根的发生。Malamy 和 Ryan^[6]研究表明, 突变体 *lin1* (*Lateral root initiation1*) 能打破高 C:N 营养条件下侧根发生的抑制作用。Little 等^[66]发现, *LIN1* 基因编码高亲和硝态氮转运蛋白 AtNRT2.1。突变体 *lin1* 由于缺失 *NRT2.1* 基因的表达, 在高 C:N 培养基上培养, 植株根系分支发达, 形成大量侧根。由此说明, 侧根发生的信号传导受到负调控, AtNRT2.1 是这个信号传导途径中的重要组成^[66-67]。

3 MicroRNA 参与调控硝态氮供应下的植物侧根发育

MicroRNAs (miRNAs) 是一类调控基因表达的小分子 RNA, 核苷酸大小在 21 ~ 22 个左右, 可作为基因表达的负调控因子, 在转录后水平调节靶基因的表达。研究发现 miRNAs 参与调控拟南芥侧根生长发育^[68-70]。miR164 的靶基因之一是拟南芥 NAM/ATAF/CUC (NAC) 基因家族的 *NAC1*。NAC1

的作用是传递生长素信号,促进拟南芥侧根生长; miR164 引起 *NAC1* mRNA 裂解,削弱生长素信号,抑制其侧根生长。*NAC1* mRNA 中与 miR164 配对的碱基发生突变(编码的蛋白序列未改变)或 miR164 表达受阻遏都会导致拟南芥侧根增生^[67]。生长素响应因子 ARF8 (AUXIN RESPONSE FACTOR8) 和小 RNA miR167 调节侧根从母根表皮地伸出过程^[71]: ARF8 和 miR167 均在维管束鞘细胞中表达,但 ARF8 受硝态氮诱导,而 miR167 则受硝态氮抑制。Gifford 等^[71]的研究发现,在 5 mmol/L 高浓度硝态氮供应条件下,氮代谢产物谷氨酰胺诱导 ARF8 表达,进而抑制侧根原基从表皮伸出,以致侧根原基地伸出率下降。突变体 *arf8* 中,侧根原基地伸出率不受硝态氮的调节。miR167 通过降解 ARF8 参与调节侧根原基地伸出。miR167 超表达后,硝态氮对侧根原基的伸出作用也消失。Vidal 等^[72]研究发现,5 mmol/L 硝态氮供应下,生长素受体 *AFB3* (Auxin signaling F-Box proteins 3) 基因和 *miR393* 在根尖和维管束鞘中表达,miR393 可以负调控 *AFB3* 的 mRNAs 表达,当生长素与 AFB3 蛋白结合,可以帮助 E3 泛素连接酶复合体与 AUX/IAA 家族的转录抑制因子相互作用,并使其通过 26S 蛋白酶体途径降解,下调生长素应答基因的表达,从而促进拟南芥侧根发育。

4 植物侧根发育适应土壤中硝态氮非均衡供应的意义

土壤中硝态氮养分资源在空间上分布不均匀,在植物不同发育阶段上的供应水平也不一致,呈现明显的时空变异和动态变化特征。植物根系为了适应时空变异的养分非均匀供应条件,往往表现出极强的可塑性反应^[73-77]: 当硝态氮供应量低时,植物侧根伸长受到促进,当外界硝态氮供应量高时,侧根发育受到抑制。这种侧根形态上表现出的可塑性反应可以使植物在不同环境中调整自己,一方面可以增强硝态氮限制条件下植物摄取能力,而在高浓度硝态氮供应的土壤中,减少过度的根系生长,节约光合同化物,有利于将光合产物用于地上部生长,增强了自身的繁衍生存能力,提高植物竞争优势,可塑性强的个体在有限养分资源胁迫或者过量养分供应条件下可以维持必要的较强的生长能力和生理功能,比可塑性小的个体具有更强的适应性和生存能力,可塑性对于植物适应硝态氮养分资源胁迫和养分高效利用具有十分重要作用^[22,78-80]。

参 考 文 献:

- [1] Fitter A H. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems [J]. *New Phytol.*, 1987, 106(1): 61-77.
- [2] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiol.*, 1995, 109(1): 7-13.
- [3] Hodge A, Berta G, Doussan C *et al.* Plant root growth, architecture and function [J]. *Plant Soil*, 2009, 321(1-2): 153-187.
- [4] 严小龙. 根系生物学-原理与应用 [M]. 北京: 科学出版社, 2007. 7-13.
Yan X L. *Root biology: Principle and practice* [M]. Beijing: Science Press, 2007. 7-13.
- [5] Osmont K S, Sibout R, Hardtke C S. Hidden branches: Developments in root system architecture [J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2007, 58: 93-113.
- [6] Malamy J E, Ryan K S. Environmental regulation of lateral root initiation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol.*, 2001, 127(3): 899-909.
- [7] Nibau C, Gibbs D J, Coates J C. Branching out in new directions: The control of root architecture by lateral root formation [J]. *New Phytol.*, 2008, 179(3): 595-614.
- [8] 王树才,徐朗莱,夏凯,周燮. 侧根的发生及其激素调控 [J]. *植物学通报*, 2003, 20(2): 129-136.
Wang S C, Xu L L, Xia K, Zhou X. Lateral root formation and its regulation by phytohormones [J]. *Bull. Bot.*, 2003, 20(2): 129-136.
- [9] Malamy J E, Benfey P N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Devel.*, 1997, 124(1): 33-44.
- [10] Casimiro I, Marchant A, Bhalerao R P *et al.* Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation [J]. *Plant Cell*, 2001, 13(4): 843-852.
- [11] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture [J]. *Plant, Cell Environ.*, 2005, 28(1): 67-77.
- [12] Desnos T. Root branching responses to phosphate and nitrate [J]. *Cur. Opin. Plant Biol.*, 2008, 11(1): 82-87.
- [13] yer-Pascuzzi A, Simpson J, Herrera-Estrella L, Benfey P N. Functional genomics of root growth and development in *Arabidopsis* [J]. *Cur. Opin. Plant Biol.*, 2009, 12(2): 165-171.
- [14] Péret B, De Rybel B, Casimiro I *et al.* *Arabidopsis* lateral root development: an emerging story [J]. *Trends Plant Sci.*, 2009, 114(7): 399-408.
- [15] Marschner H. *Mineral nutrition of higher plants* (2nd ed.) [M]. London: Academic Press. 1995.
- [16] Walch-Liu P, Ivanov I I, Filleur S *et al.* Nitrogen regulation of root branching [J]. *Ann. Bot.*, 2006 a, 97(5): 875-881.
- [17] Wang R, Xing X, Crawford N. Nitrite acts as transcriptome signal at micromolar concentrations in *Arabidopsis* roots [J]. *Plant Physiol.*, 2007, 145(4): 1735-1745.
- [18] Forde B G, Walch-Liu P. Nitrate and glutamate as environmental cues for behavioural responses in plant roots [J]. *Plant, Cell Environ.*, 2009, 32(6): 682-693.
- [19] Gojon A, Nacry P, Davidian J C. Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants [J]. *Cur. Opin. Plant*

- Biol. , 2009, 12(3) : 328–338.
- [20] Liu J X, Han L L, Chen F J *et al.* Microarray analysis reveals early responsive genes possibly involved in localized nitrate stimulation of lateral root development in maize (*Zea mays L.*) [J]. Plant Sci. , 2008, 175(3) : 272–282.
- [21] Zhang H, Jennings A, Barlow P W, Forde B G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, 96(11) : 6529–6534.
- [22] Zhang H, Rong H, Pilbeam D. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana* [J]. J. Exp. Bot. , 2007, 58(9) : 2329–2338.
- [23] Zhang H, Forde B G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture [J]. Sci. , 1998, 279(5349) : 407–409.
- [24] Zhang H, Forde B G. Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability [J]. J. Exp. Bot. , 2000, 51(342) : 51–59.
- [25] Linkohr B I, Williamson L C, Fitter A H, Leyser H M O. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis* [J]. Plant J. , 2002, 29(6) : 751–760.
- [26] Remans T, Nacry P, Pervent M *et al.* The *Arabidopsis* NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2006, 103(50) : 19206–19211.
- [27] Drew M C. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley [J]. New Phytol. , 1975, 75(3) : 479–490.
- [28] Drew M C, Saker L R, Ashley T W. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley; I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals [J]. J. Exp. Bot. , 1973, 24(6) : 1189–1202.
- [29] Drew M C, Saker L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system of barley II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system [J]. J. Exp. Bot. , 1975, 26(1) : 79–90.
- [30] Drew M C, Saker L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley III. Compensator increases in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake, in response to a localized supply of phosphate [J]. J. Exp. Bot. , 1978, 29(2) : 435–451.
- [31] Wang X B, Wu P, Hu B, Chen Q S. Effects of nitrate on the growth of lateral root and nitrogen absorption in rice [J]. Acta Bot. Sin. , 2002, 44(6) : 678–683.
- [32] 郭亚芬,米国华,陈范骏,张福锁. 局部供应硝酸盐诱导玉米侧根生长的基因型差异 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(2) : 155–159.
- Guo Y F, Mi G H, Chen F J, Zhang F S. Genotypic difference of maize lateral roots in response to local nitrate supply [J]. Plant Nutr. Fert. Sci. , 2005, 11(2) : 155–159.
- [33] 张林. 硝酸盐供应对拟南芥侧根发展的影响 [J]. 浙江农业科学, 2007, (1) : 12–15.
- Zhang L. Effects of NO₃⁻ supply on lateral root development in *Arabidopsis thaliana* [J]. J. Zhejiang Agric. Sci. , 2007, (1) : 12–15.
- [34] Walch-Liu P, Forde B G. Nitrate signalling mediated by the NRT1.1 nitrate transporter antagonises L-glutamate-induced changes in root architecture [J]. Plant J. , 2008, 54(5) : 820–828.
- [35] Gan Y, Filleur S, Rahman A *et al.* Nutritional regulation of ANR1 and other root-expressed MADSbox genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. Planta, 2005, 222(4) : 730–742.
- [36] Huang N C, Chiang C S, Crawford N M, Tsay Y F. CHL1 encodes a component of the low-affinity nitrate uptake system in *Arabidopsis* and shows cell type-specific expression in roots [J]. Plant Cell, 1996, 8(12) : 2183–2191.
- [37] Liu K H, Huang C Y, Tsay Y F. CHL1 is a dual-affinity nitrate transporter of *Arabidopsis* involved in multiple phases of nitrate uptake [J]. Plant Cell, 1999, 11(5) : 865–874.
- [38] Tsay Y F, Schroeder J I, Feldmann K A, Crawford N M. The herbicide sensitivity gene *CHL1* of *Arabidopsis* encodes a nitrate-inducible nitrate transporter [J]. Cell, 1993, 72(5) : 705–713.
- [39] Krouk G, Lacombe B, Bielach A *et al.* Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants [J]. Develop. Cell, 2010, 18(6) : 927–937.
- [40] Walch-Liu P, Liu L H, Remans T *et al.* Evidence that L-glutamate can act as an exogenous signal to modulate root growth and branching in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Physiol. , 2006, 47(8) : 1045–1057.
- [41] Scheible W R, Gonzalez-Fontes A, Lauerer M *et al.* Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco [J]. Plant Cell, 1997, 9(5) : 783–798.
- [42] 鲍娟,刘金鑫,陈范骏,等. 植物激素在氮磷养分调控根形态建成中的作用 [J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(7) : 706–709.
- Bao J, Liu J X, Chen F J *et al.* Roles of phytohormones in nitrogen-and phosphorus-regulated root morphogenesis [J]. Plant Physiol. Commun. , 2009, 45(7) : 706–709.
- [43] Casimiro I, Beeckman T, Graham N *et al.* Dissecting *Arabidopsis* lateral root development [J]. Trends Plant Sci. , 2003, 8(4) : 165–171.
- [44] Woodward A W, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction [J]. Ann. Bot. , 2005, 95(5) : 707–735.
- [45] Benjamins R, Scheres B. Auxin: The looping star in plant development [J]. Ann. Rev. Plant Biol. , 2008, 59 : 443–465.
- [46] Fukaki H, Tasaka M. Hormone interactions during lateral root formation [J]. Plant Mol. Biol. , 2009, 69(4) : 437–449.
- [47] Fukaki H, Okushima Y, Tasaka M. Auxin-mediated lateral root formation in higher plants [J]. Intern. Rev. Cytol. , 2007, 256 : 111–137.
- [48] Guo Y F, Chen F J, Zhang F S, Mi G H. Auxin transport from shoot to root is involved in the response of lateral root growth to localized supply of nitrate in maize [J]. Plant Sci. , 2005, 169(5) : 894–900.
- [49] Tian Q, Chen F, Liu J *et al.* Inhibition of maize root growth by

- high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots [J]. *J. Plant Physiol.*, 2008, 165(9): 942–951.
- [50] De Smet I, Zhang H, Inze' D, Beeckman T. A novel role for abscisic acid emerges from underground [J]. *Trends Plant Sci.*, 2006, 11(9): 434–439.
- [51] Signora L, De Smet I, Foyer C H, Zhang H. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 2001, 28(6): 655–662.
- [52] Brady S M, Sarkar S F, Bonetta D, McCourt P. The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (ABI3)* gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 2003, 34(1): 67–75.
- [53] De Smet I, Signora L, Beeckman T *et al.* An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 2003, 33(3): 543–555.
- [54] Deak K I, Malamy J. Osmotic regulation of root system architecture [J]. *Plant J.*, 2005, 43(1): 17–28.
- [55] Chen C W, Yang Y W, Lur H S *et al.* A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2006, 47(1): 1–13.
- [56] Timpte C, Wilson A K, Estelle M. The *axr2-1* mutation of *Arabidopsis thaliana* is a gain-of-function mutation that disrupts an early step in auxin response [J]. *Genetics Soc. Am.*, 1994, 138(4): 1239–1249.
- [57] Nagpal P, Walker L M, Young J C *et al.* *AXR2* encodes a member of the Aux/IAA protein family [J]. *Plant Physiol.*, 2000, 123(2): 563–573.
- [58] McCourt P, Creelman R. The ABA receptors—we report you decide [J]. *Cur. Opin. Plant Biol.*, 2008, 11(5): 474–478.
- [59] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, Abrams S R. Abscisic acid: emergence of a core signaling network [J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2010, 61: 651–679.
- [60] Razem F A, EL-Kereamy A, Abrams S R, Hill R D. The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor [J]. *Nature*, 2006, 439(7074): 290–294.
- [61] Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q *et al.* The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor [J]. *Nature*, 2006, 443(7113): 823–826.
- [62] Liu X, Yue Y, Li B *et al.* AG protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid [J]. *Science*, 2007, 315(5819): 1712–1716.
- [63] Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A *et al.* Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors [J]. *Science*, 2009, 324(5930): 1064–1068.
- [64] Park S Y, Fung P, Nishimura N *et al.* Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. *Science*, 2009, 324: 1068–1071.
- [65] Wang H, Inukai Y, Yamauchi A. Root development and nutrient uptake [J]. *Critical Rev. Plant Sci.*, 2006, 25(1): 279–301.
- [66] Little Y D, Rao H, Oliva S *et al.* The putative high-affinity nitrate transporter NRT2. 1 represses lateral root initiation in response to nutritional cues [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2005, 102(38): 13693–13698.
- [67] Miller A J, Fan X, Orsel M *et al.* Nitrate transport and signaling [J]. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58(9): 2297–2306.
- [68] Guo H S, Xie Q, Fei J F, Chua N H. microRNA directs mRNA cleavage of the transcription factor *NAC1* to desensitize auxin signals for *Arabidopsis* lateral root development [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1376–1386.
- [69] Marin E, Jouannet V, Herz A *et al.* miR390, *Arabidopsis* TAS3 tasiRNAs, and their *AUXIN RESPONSE FACTOR* targets define an autoregulatory network quantitatively regulating lateral root growth [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1104–1117.
- [70] Meng Y J, Ma X X, Chen D J *et al.* MicroRNA-mediated signaling involved in plant root development [J]. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2010, 393(3): 345–349.
- [71] Gifford M L, Dean A, Gutiérrez G A *et al.* Cell-specific nitrogen responses mediate developmental plasticity [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008, 105(2): 803–808.
- [72] Vidal E A, Araus V, Lu C *et al.* Nitrate-responsive miR393/AFB3 regulatory module controls root system architecture in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2010, 107(9): 4477–4482.
- [73] Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients [J]. *New Phytol.*, 1994, 127(4): 635–674.
- [74] Hodge A, Robinson D, Griffiths B S, Fitter A H. Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete [J]. *Plant, Cell Environ.*, 1999, 22(7): 811–820.
- [75] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients [J]. *New Phytol.*, 2004, 162(1): 9–24.
- [76] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture [J]. *Cur. Opin. Plant Biol.*, 2003, 6(3): 280–287.
- [77] Huang B, Eissensta D M. Root plasticity in exploiting water and nutrient heterogeneity [A]. Wilkinson R E. (ed.). *Plant-Environment Interactions (2nd ed.)* [M]. USA: CRC Press, 2000. 111–132.
- [78] 胡廷章, 胡宗利, 屈霄霄, 陈国平. 氮素供应对植物根系生长发育的影响 [J]. *生命的化学*, 2009, 29(3): 391–394.
Hu T Z, Hu Z L, Qu X X, Chen G P. The effects of N supply on root growth and development [J]. *Chem. Life*, 2009, 29(3): 391–394.
- [79] Hirel B, Le Gouis J, Ney B, Gallais A. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches [J]. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58(9): 2369–2387.
- [80] Gamett T, Conn V, Kaiser B N. Root based approaches to improving nitrogen use efficiency in plants [J]. *Plant, Cell Environ.*, 2009, 32(9): 1272–1283.