

植物根负向光性反应

陈娟^{1,*}, 王忠², 孔妤², 顾蕴洁², 莫亿伟³, 蔡唱¹, 孙鉴坤¹

¹黄冈师范学院生命科学与工程学院, 湖北黄冈 438000; ²扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009; ³中国热带农业科学院亚热带作物研究所, 广东湛江 524091

Negative Phototropism of Plant Root

CHEN Juan^{1,*}, WANG Zhong², KONG Yu², GU Yun-Jie², MO Yi-Wei³, CAI Chang¹, SUN Jian-Kun¹

¹College of Life Science and Engineering, Huanggang Normal University, Huanggang, Hubei 438000, China; ²College of Biosciences and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; ³South Subtropical Crops Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Zhanjiang, Guangdong 524091, China

摘要: 本文介绍植物根的负向光性反应研究现状和进展。

关键词: 拟南芥; 水稻; 根; 负向光性; 机理

1 植物根负向光性的发现与研究概况

光是对植物调控作用最广泛、最明显的环境因子之一。光作为环境信号, 对植物的代谢、器官发生、形态建成、向性运动等方面都有影响。植物通过光信号受体来接受光强、光质和光周期等光信号, 通过信号转导途径对光信号作出响应 (Pepper 等 2001; Winslow 和 Margaret 2001; 谭云和叶庆生 2001)。如植物的茎在生长过程中当其两侧受到不同的光强或光质的照射, 就会产生向光性运动, 以获得光合作用所需的光能。

在植物的向性研究中, 通常认为茎具有向光性和屈地性, 根具有向重性, 而根对光不敏感或不具有向光性 (新免辉男 1991)。关于植物茎的向光性前人已有很多的研究, 而对根的负向光性则报道较少 (Vitha 等 2000)。直到 20 世纪 90 年代 Okada 和 Shimura (1992) 用单侧光照射培育在透明的琼脂培养基中的拟南芥时, 发现野生型拟南芥的根会向背光方向倾斜 45° 生长, 而失去向重性的拟南芥突变体的根会背光水平生长, 这时根的负向光性的存在才开始受到人们的注意。人们逐步认识到根的向地生长不但受到重力的影响, 而且在很大的程度上也受到光的刺激 (Stanislav 等 2000)。根的负向光性和向地性既各自独立, 又相互作用, 根的背光倾斜生长曲线为负向光性和向地性相互作用的矢量和, 两者之间存在着复杂的关系 (Kiss 等 2002)。然而, 这一领域的研究主要局限在拟南芥上, 其他植物有无负向光性, 与向地性的关系如何, 形成的机理如何都少有报道。

王忠 (2000) 和顾蕴洁等 (2001) 曾报道了水稻根

的负向光性, 认为多种植物的初生根、次生根及侧根都具有负向光生长特性 (Wang 等 2003)。到目前为止, 已经发现具有根负向光性的植物有稗草 (*Echinochloa crusgalli*) (王忠等 2003)、千金子 (*Leptochloa chinensis*) (王忠等 2003)、牛筋草 (*Eleusine indica*) (王忠等 2003)、大狗尾草 (*Setaria viridis*) (王忠等 2003)、鳢肠 (*Eclipta prostrata*) (王忠等 2003)、向日葵 (*Helianthus annuus*) (范玉琴等 2007)、郁金香 (*Tulipa gesneriana*) (韩鹰等 2006)、水仙 (*Narcissus tazetta*) (韩鹰等 2006)、风信子 (*Hyacinthus orientalis*) (韩鹰等 2006)、吊兰 (*Chlorophytum comosum*) 等植物。而玉米、小麦、大麦等植物根并无负向光性 (王忠等 2003)。

近年来, 对植物根负向光性的研究主要以水稻为多 (莫亿伟 2003; 钱善勤 2005; 汪月霞等 2007), 向日葵 (范玉琴等 2007) 以及郁金香、水仙、风信子也有报道 (韩鹰等 2006)。顾蕴洁等 (2001) 提出了研究植物根负向光性反应装置的设计方案, 分为简易型和研究性两种。

2 植物根负向光性发生的部位和光受体

Takahashi 等 (2001) 指出植物顶端 (茎尖或根尖) 是接受光后能向最适宜方向生长的部位。对植物根负向光性发生部位的研究表明, 水稻和向日葵的

收稿 2008-12-30 修定 2009-01-19

资助 国家自然科学基金项目 (30871467)、湖北省教育厅自然科学基金中青年基金项目 (Q200727003)、湖北省科技厅自然科学基金项目 (2007ABA364) 和黄冈师范学院博士基金 (06CD179)。

* E-mail: swchj@hgnu.edu.cn; Tel: 0713-8548036

种子根和次生根的感受光信号的部位在根冠,而发生负向光性弯曲的部位在根尖(Wang等2003; 范玉琴等 2007)。我们的研究也表明,剥除吊兰的根冠或对吊兰根冠进行遮光处理,吊兰根均不表现出负向光性生长的特性,而剥除吊兰的根冠,保留根冠的原始细胞时,吊兰根新根冠长出时会恢复负向光性;而通过吊兰根细胞结构的观察发现,发生弯曲生长的部位在根尖,是通过受光侧细胞生长量大于背光侧实现的(资料未报道)。

感受光刺激部位是根冠,而表现负向光性运动反应的是根的伸长区,表现负向光性运动反应的伸长区是最初被光照信号作用的分生区。即是那些原处在分生区中已停止分裂的细胞在接受到由根冠中传递来的某种信号物质后被诱导了不均等生长,与此同时,这些细胞就成为表现弯曲的伸长区的细胞。

有关植物光受体的研究是植物光形态建成中的一大研究热点。目前研究发现主要的光受体包括感受红光-远红光的光敏色素(phytochrome)、感受蓝光和近紫外光信号的隐花色素(cryptochrome, CRY)和向光素(phototropin, PHOT)等(Lin 2002; 刘颖等 2004)。引起植物茎的向光性弯曲的光为蓝光和紫外光,它们的光受体为蓝光/UV-A受体(Ahamd和Cashmore 1993; Lin 2000),蓝光/UV-A受体的生色团的吸收区在近紫外和蓝紫光区,有的生色团也吸收绿光(孟繁静 2000)。

Kiss等(2002)用向重性弱的拟南芥做实验,发现根的向光性运动受两种光系统调节,一种是受红光系统调节,另一种是受蓝光系统调节,前者的光受体是光敏素,后者的光受体是蓝光受体,但是受红光和远红光调节的光敏素对突变体根的正向光性要比由蓝光诱导的负向光性弱得多。王忠等(2003)用红光和远红光照射不能诱导水稻根的正向光性的产生,可能是由于水稻根中缺乏光敏素,或者是光敏素在稻根的向光性反应中不起多大作用而由于根同时也有向重性而促使根的正向光性不能表现出来的缘故。

汪月霞等(2007)研究发现,用430~480 nm单侧光照射,负向光性弯曲度最大,而大于600 nm波长的光对诱导根负向光性无效,且根冠提取物有吸收320~460 nm光的物质,在345和460 nm处各有一个吸收峰。推测诱导根负向光性生长的光受体

不是光敏素,而是蓝光受体。已报道的向光素分子量为120 kDa(汪月霞等 2007)。光照情况下蛋白分子量变大可能是向光素发生了磷酸化作用的缘故(汪月霞等 2007)。

3 影响植物根负向光性的因素

对植物根负向光性倾斜角度的研究表明,负向光性反应与根的着生部位、根的生长势等内在因素以及光质、光强、温度和一些化学物质如生长素等外界环境因素有关(Wang等 2003; 莫亿伟等 2004; 范玉琴等 2007; 韩鹰等 2005, 2006)。

水稻种子根,通常根长0.5 cm时,就能明显看到种子根朝背光一侧斜向生长。在适度光强下,种子根负向光倾斜一般在25~40°之间,少数可达45°。随着种子根的伸长、根生长势的减弱以及根本身重量的增加,根负向光倾斜度逐渐变小(Wang等 2003)。由分蘖节节位和伸长节节位上长出的不定根较种子根粗壮,生长势强,受单侧光照射后负向光倾斜度也较种子根大,一般在40~50°之间,也有超过60°的。通常高节位不定根的负向光倾斜度要大于低节位不定根的,一开始就在单侧光照射下生长的不定根倾斜角度往往要大于先在暗中形成一段根后再照光的。照光情况下,稻根的生长同时受光和重力的作用,根的负向光倾斜生长角度为负向光性和向地性相互作用的矢量和,如果稻根生长受负向光性和向地性的作用力相同,稻根的负向光倾斜角应为45°,因而从负向光倾斜角的大小可判别负向光性和向地性对稻根生长的影响程度。另外,从高节位不定根的负向光倾斜度大于低节位不定根的,更大于种子根的情况看,随着节位的升高水稻不定根生长受重力影响的程度变小(顾蕴洁等 2001; 王忠等 2003)。

不同波长的光引起植物根负向光性弯曲的角度也不一样,有研究表明,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)侧根受白光和蓝光照射时表现出负向光性,而受红光照射时则表现出正向光性(Kiss等 2002),水稻根的负向光性受近紫外光(320~400 nm)、蓝光(400~500 nm)和绿光(500~600 nm)诱导(王忠等 2003)。其中,用430~480 nm单侧光照射,负向光性弯曲度最大,而大于600 nm波长的光对水稻根的负向光性诱导无效(图1)(王忠等 2003)。

光强和温度对植物根负向光性的影响与根的生长势有关,在0~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强范围内,水

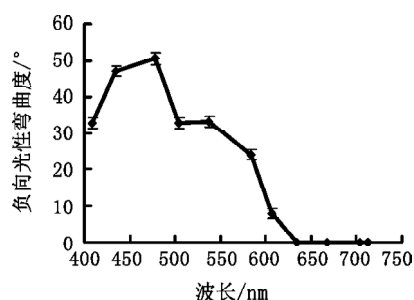


图1 光质对水稻根负向光性的影响
(王忠等 2003)

稻根的负向光性随着光强的提高而增大,而当光强过大抑制水稻根的生长时,负向光性也减弱(顾蕴洁等 2001);而在 10~30 °C 的温度条件下,水稻根的生长量和负向光性都随着温度的提高而增大,而 40 °C 的温度条件则生长量和负向光性倾斜度降低,在向日葵(范玉琴等 2007)及吊兰(资料未报道)的研究中也得到同样的结果。

化学试剂对植物根的负向光性影响表现为, 0~10 mg·L⁻¹ 的低浓度生长素能够促进根的负向光性, 10~100 mg·L⁻¹ 的高浓度生长素则抑制; 赤霉素对植物根的负向光性无直接的影响(王忠等 2003; 范玉琴等 2007); 而秋水仙素能使植物根系停止生长, 负向光性消失, 并出现根尖球状膨大生长的现象, 这可能与秋水仙素具有抑制微管形成、影响细胞分裂有关(王忠等 2003)。Kataoka (1988) 还报道陆生无隔藻负向光性弯曲对 Ca²⁺ 有特别的需求, 而其他的二价阳离子如 Mg²⁺ 和 Ba²⁺ 等没有明显的效应。

由此可见, 植物根负向光性受自身的遗传特性和外界环境等多种因素影响。

4 植物的信号转导和植物根负向光性产生的可能机制

植物在整个生命周期中常受到来自外部和内部各种生物的或非生物的刺激, 如温度、光、重力和植物激素等, 从而影响植物的发育过程。在长期的进化中, 植物形成了许多应答各种刺激的机制, 其中信号转导(signal transduction)是植物细胞应答刺激信号最为重要的方式。

植物的向光性反应是由植物体内不同蓝光受体及其信号传导系统的协同作用完成的。Whippo 和 Hangarter (2003) 在研究中发现, 在相对高光照强度(100 μmol·m⁻²·s⁻¹) 的蓝光下, 向光素和隐花色素协同作用使向光性反应减弱。而在相对低光照强

度(<1.0 μmol·m⁻²·s⁻¹) 的蓝光下, 向光素和隐花色素协同作用增强植物的向光性反应。根据这些结果, 他们认为随着蓝光照度的改变, 向光素和隐花色素会相应地改变其对胚轴生长的刺激与抑制来调节向光性反应。PHOT1 除了在胚轴向光性反应中起作用外, 也调节根系的向光性反应。胚轴无向光性的拟南芥突变体 *phot1* 在高光照强度和低光照强度的蓝光照射下, 其根系都不表现负向光性反应 (Batschauer 2005; Ogura 等 2008)。

近来, 向光素在植物的向光性中的作用有越来越多的报道(Iino 2006; Briggs 2007)。Briggs 领导的研究小组在研究玉米幼苗时发现光受体 NPH1 蛋白对向光性反应有作用, 并称 NPH1 蛋白为向光素 (Briggs 2006), 他们指出在蓝光下, 无论是活体还是体外, 向光素都可快速发生磷酸化作用。甜菜根在不同波长的光照下, 蓝光、绿光和红光对其根中的 120 kDa 蛋白磷酸化反应都有影响, 但 480 nm 的蓝光影响最大(Juan 和 Luis 2001), 表明甜菜根的质膜中的分子量为 120 kDa 的糖蛋白(glycoprotein)表现出与蓝光受体相似的特性, 受到光照时, 甜菜根发生向光性, 糖蛋白发生磷酸化, 分子量增大。Shalitin 等(2002)认为 CRY2 (隐花色素 2) 参与蓝光依赖性磷酸化作用, 且与其功能和调节有关, 即在无光时 CRY2 没有活性、不发生磷酸化作用; 而蓝光的吸收诱导 CRY2 的磷酸化作用, 启动光形态建成并最终引起光受体的降解。可见, 蓝光受体蛋白自身的磷酸化对光信号转导是至关重要的(Lin 2000; Kimura 和 Kagawa 2006)。

关于植物向光性有两种假说。一种为 Cholodny (1927) 和 Went (1928) 提出的“IAA 分布不均假说”, 这个假说认为, 植物向光性是由于光照下生长素自顶端向背光侧运输, 以致背光侧的生长素浓度高于向光侧而生长较快, 于是茎叶向光弯曲。另一种是 Bruinsum 和 Hasegawa (1990) 提出的“抑制物分布不均假说”。他们认为向光性反应并非是背光侧 IAA 含量大于向光侧所致, 而是由于向光侧的生长抑制物质多于背光侧, 向光侧的生长受到抑制的缘故。大多数学者(Taiz 和 Zeiger 2006)赞同“IAA 分布不均假说”。

Blakeslee 等(2004)在研究拟南芥突变体的向光性过程中发现 IAA 有一定作用。植物不同器官中的生长素水平与生长素的极性运输有关。生长素

的极性运输则参与植物的向性反应、伸长生长以及光形态建成等反应(Vysotskaya 等 2007)。研究表明生长素的胞间运输是由细胞中生长素输出载体和输入载体的分布决定的(Muday 和 Murphy 2002)。在拟南芥中已经鉴定出的系列 PIN 蛋白生长素极性运输的载体蛋白(Geldner 等 2001)。Frml1 等(2002)研究发现当植物受到单向刺激后,其体内的生长素载体 PIN3 蛋白发生不对称的分布和动态运动。这对生长素的侧向运输起到了较大的作用。CPT1 蛋白是水稻中 IAA 横向运输的载体,Haga 等(2005)的研究发现水稻根在蓝光照射下,CPT1 基因在水稻根负向光性中大量表达,CPT1 基因的缺失突变体水稻,胚芽鞘无向光性弯曲发生。

钙离子是广泛存在的细胞内重要的第二信使物质(White 2000; Yang 等 2004),在向光性反应信号途径中也起作用(Baum 等 1999; Babourina 等 2004)。向光素能促进胞外的钙离子进入细胞内和胞内钙库释放到细胞质,而导致细胞质钙离子浓度的增加,活化下游的调控元件(如钙调素、类钙调素、Ca²⁺ 依赖的蛋白激酶等),将信号进一步向下级联传递,引起相应的生理生化反应(Gilroy 和 Trewavas 2001; Kolukisaoglu 等 2004)。

另外,外源生长素也可以提高胞质钙离子浓度(Gehring 等 1990; Plieth 和 Trewavas 2002)。还有研究表明用生长素极性运输的抑制剂处理拟南芥根可降低重力刺激引起的细胞内钙离子浓度的增加,也影响细胞间钙离子在重力刺激下的转运能力,导致根的向重性受影响(Toyota 等 2008)。同时验证了前人提出的钙信号介导生长素极性运输的观点(Evans 1991)。

植物的向性运动一般包括3个基本步骤:(1)刺激感受(perception),即植物体中的感受器接收环境中单方向的刺激;(2)信号转导(transduction),感受细胞把环境刺激转化成物理的或化学的信号;(3)运动反应(motor response),生长器官接收信号后,发生不均等生长,表现出向性运动(钱善勤等 2004)。植物根的负向光性运动同样也具有这3个基本步骤。

根冠中光受体经过信号转导产生可在根冠和分生区之间运输的信号物质,这种信号物质可能是生长素(莫亿伟 2003)。Lino 和 Briggs (1984)以玉米的胚芽鞘为材料证实了单侧蓝光照射后会引

起 IAA 在胚芽鞘中不均匀的分布,从而引起向光性弯曲;光还可通过影响内源激素水平而调节植物的生长(Kaufman 1993);余让才和潘瑞炽(1997)用蓝光照射水稻幼苗的结果表明,蓝光能增强 IAA 氧化酶活性从而使体内的自由态 IAA 减少,于是抑制水稻幼苗生长。他们指出,蓝光诱导根发生负向光性原因可能有两个,一是蓝光促使 IAA 向背光侧极性运输,另一是蓝光促使向光侧的 IAA 氧化分解,因而向光侧的 IAA 减少,而背光侧则相应变大,由于 IAA 的不均分布而引起根的负向光性生长。

Young 等(1990)报道了 IAA 对向重性有作用,在玉米幼根中的生长素由生长点先输入根冠。若将玉米幼根平放,在重力的作用下生长素最先在根冠内不对称分布,根冠生长素浓度下侧大于上侧,不对称分布的生长素再由根冠向后运输到生长部位,引起不均等生长而导致向重性发生(Rashotte 等 2000; Dolan 1998)。植物根产生负向光性的机制可能与向重性机制类同(图2),即根冠细胞膜上的光受体接受光信号后,进一步激发下游的信号转导,通过一系列的信号转导调控生长素载体产生极性运输,于是向光侧和背光侧的 IAA 含量发生差异,即背光侧的 IAA 含量大于向光侧。

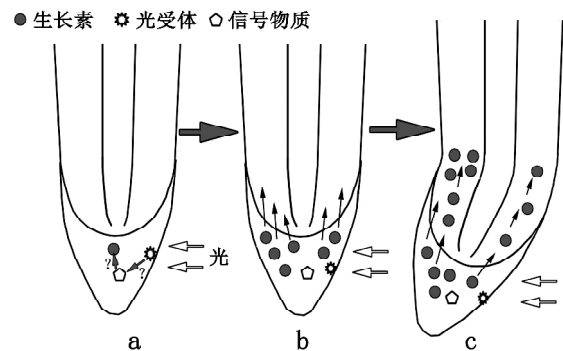


图2 负向光性产生的机制示意(莫亿伟 2003)

a. 根冠中的蓝光受体接受光信号诱发某种目前尚未清楚的信号转导; b. 引发生长素横向运输蛋白将向光侧的生长素向背光侧运转,使向光侧生长素浓度低于背光侧; c. 背光侧超量的生长素抑制背光侧根尖细胞的生长,从而产生负向光性生长。

5 结束语

植物根的负向光性反应与向重性一样,可促使根系向土中生长,是植物对环境的一种适应性。其意义有:(1)在生产实践中,植物根系负向光性生长的特性是水稻抛秧立苗的可能原因之一,水稻秧苗被抛后,多数茎和根系平躺在田面,平躺的根系

中的根尖或者新生的不定根尖一方面受重力的影响发生向地弯曲生长,另一方面受上方光照发生向下弯曲生长,二者相互作用从而加速根尖向土中生长。与此同时,茎基部负向地生长,也促使秧苗扎根而直立。(2)利用根的负向光性也可以为水培花卉植物的根系造型研究以及为传统的花卉市场上花卉植物主要以观叶为主转变为以欣赏水培赏根花卉为主或观叶赏根同时进行的理念和实践提供理论基础。例如,我们的研究发现,吊兰的根系具有负向光性生长的特性(资料未发表),可以将其生长在透明的玻璃缸内,给予单侧光照射,并不时地按照不同方向转动玻璃缸,可以得到不同造型的吊兰根系从而增加观赏价值。(3)更重要的是,随着航天事业的发展,将植物带到太空,设置一定的光源使根仍旧向着自己的方向生长,将为太空农业的发展带来巨大的贡献。

因此,研究植物根的负向光性机制不仅是研究光信号传导的重要系统;同时也可以为大面积水稻抛秧立苗提供新的理论依据和技术措施;并可能为植物的太空种植这个颇有前瞻性的问题提出新的见解和克服途径。

然而,植物根的负向光性机制还有许多问题没有解决,如光受体研究中,对光敏色素参与的光信号传导过程研究较多,而对蓝光/紫外光A受体和紫外光B受体还知之甚少,蓝光/紫外光A受体接收光后是如何进行信号传导的,又是如何引起IAA或生长抑制物不均等分布和极性运输的,这将是今后亟待研究的方向。

参考文献

- 范玉琴, 吴辉, 黄思梅(2007). 向日葵种子根的向光反应特性及其影响因素. 嘉应学院学报, 25 (3): 77~80
- 顾蕴洁, 王忠, 王维学, 陈亮, 陈刚, 熊飞(2001). 水稻根的负向光性. 植物生理学通讯, 37 (15): 396~398
- 韩鹰, 高玥, 王忠(2006). 水培球根花卉根的负向光性与根系造型. 植物生理学通讯, 42 (3): 511~514
- 韩鹰, 王忠, 朱旭东(2005). 光照对风信子根系生长的影响. 园艺学报, 32 (2): 326~326
- 刘颖, 龙程, 瞿伟菁(2004). 高等植物的向光性信号转导. 植物生理学通讯, 40 (3): 129~133
- 孟繁静(2000). 植物花发育的分子生物学. 北京: 中国农业出版社, 68~70
- 莫亿伟(2003). 水稻根的负向光性及其影响因素[硕士论文]. 扬州: 扬州大学
- 莫亿伟, 王忠, 钱善勤, 顾蕴洁(2004). 生长素在水稻根负向光性反应中的作用. 中国水稻科学, 18 (3): 245~248
- 钱善勤(2005). 关于水稻根负向光性机理的探讨[硕士论文]. 扬州: 扬州大学
- 钱善勤, 王忠, 莫亿伟, 顾蕴洁(2004). 植物向光性反应的研究进展. 植物学通报, 21 (3): 263~272
- 谭云, 叶庆生(2001). 植物向光反应研究进展. 亚热带植物科学, 30 (1): 64~68
- 汪月霞, 王忠, 陈娟, 顾蕴洁(2007). 蓝光受体下游信号传导组分研究进展. 生物学通报, 42 (2): 1~2
- 王忠(2000). 植物的生长生理. 见: 王忠主编. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 314~365
- 王忠, 莫亿伟, 钱善勤, 顾蕴洁(2003). 水稻根的负向光性及其影响因素. 中国科学(C辑), 33 (1): 9~18
- 新免辉男(1991). 现代植物生理学④环境应答. 东京: 朝仓书店, 64~83
- 余让才, 潘瑞炽(1997). 蓝光对水稻幼苗生长及内源激素水平的影响. 植物生理学报, 23: 175~180
- Ahmad M, Cashmore AR (1993). *HY4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 366: 162~166
- Babourina O, Godfrey L, Voltchanskii K (2004). Changes in ion fluxes during phototropic bending of etiolated oat coleoptiles. *Ann Bot*, 94: 187~194
- Batschauer A (2005). Plant cryptochromes: their genes, biochemistry, and physiological roles. In: Briggs WR, Spudich JL (eds). *Handbook of Photosensory Receptors*. Weinheim: Wiley-VCH, 211~246
- Baum G, Long JC, Jenkins GI, Trewavas AJ (1999). Stimulation of the blue light phototropic receptor NPH1 causes a transient increase in cytosolic Ca^{2+} . *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 13554~13559
- Blakeslee JJ, Bandyopadhyay A, Peer WA, Makam SN, Murphy AS (2004). Relocalization of the PIN1 auxin efflux facilitator plays a role in phototropic responses. *Plant Physiol*, 134: 28~31
- Briggs WR (2006). Blue/UV-A receptors: Historical overview. In: Schäfer E, Nagy F (eds). *Photomorphogenesis in Plants and Bacteria* (3rd ed). Dordrecht: Springer, 171~197
- Briggs WR (2007). The LOV domain: a chromophore module servicing multiple photoreceptors. *Biomed Sci*, 14: 499~504
- Bruinsma J, Hasegawa K (1990). A new theory of phototropism—its regulation by a light-induced gradient of auxin-inhibiting substances. *Physiol Plant*, 79: 700~704
- Cholodny N (1927). Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol Zent*, 47: 604~626
- Dolan L (1998). Pointing roots in the right direction: the role of auxin transport in response to gravity. *Genes Dev*, 12: 2091~2095
- Evans ML (1991). Gravitropism: interaction of sensitivity modulation and effector redistribution. *Plant Physiol*, 95: 1~5
- Friml J, Wisniewska J, Benkova E, Mendgen K, Palme K (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 415: 806~809
- Gehring CA, Irving HR, Parish RW (1990). Effects of auxin and abscisic acid on cytosolic calcium and pH in plant cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 9645~9649

- Geldner N, Friml J, Stierhof YD, Jürgens G, Palme K (2001). Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking. *Nature*, 413: 425~428
- Gilroy S, Trewavas A (2001). Signal processing and transduction in plant cells: the end of the beginning? *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2 (4): 307~314
- Haga K, Takano M, Neumann R, Iino M (2005). The rice *COLEOPTILE PHOTOTROPISM1* gene encoding an ortholog of *Arabidopsis* NPH3 is required for phototropism of coleoptiles and lateral translocation of auxin. *Plant Cell*, 17: 103~115
- Iino M (2006). Toward understanding the ecological functions of tropisms: interactions among and effects of light on tropisms. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (1): 89~93
- Juan CR, Luis EG (2001). Purification and characterization of a probable light receptor with kinase activity from beet root plasma membranes. *Planta*, 213: 802~810
- Kataoka H (1988). Negative phototropism in *Vaucheria terrestris* regulated by calcium I. Dependence on background blue light and external calcium concentration. *Plant Cell Physiol*, 29: 1323~1330
- Kaufman LS (1993). Transduction of blue-light signals. *Plant Physiol*, 102 (2): 333~337
- Kimura M, Kagawa T (2006). Phototropin and light-signaling in phototropism. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (5): 503~508
- Kiss JZ, Miller KM, Ogden LA, Roth KK (2002). Phototropism and gravitropism in lateral roots of *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 43 (1): 35~43
- Kolukisaoglu U, Weinl S, Blazevic D, Batistic O, Kudla J (2004). Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the *Arabidopsis* and rice CBL-CIPK signaling networks. *Plant Physiol*, 134: 43~58
- Lin C (2000). Plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 5 (8): 337~342
- Lin C (2002). Blue light receptors and signal transduction. *Plant Cell*, 14: 207~225
- Lino M, Briggs WR (1984). Growth distribution during first positive phototropic curvature of maize coleoptiles. *Plant Cell Environ*, 7: 97~104
- Muday GK, Murphy AS (2002). An emerging model of auxin transport regulation. *Plant Cell*, 14: 293~299
- Ogura Y, Komatsu A, Zikihara K, Nanjo T, Tokutomi S, Wada M, Kiyosue T (2008). Blue light diminishes interaction of PAS/LOV proteins, putative blue light receptors in *Arabidopsis thaliana*, with their interacting partners. *J Plant Res*, 121 (1): 97~105
- Okada K, Shimura Y (1992). Mutational analysis of root gravitropism and phototropism of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Aust J Plant Physiol*, 19 (4): 439~448
- Pepper AE, Seong-Kim M, Hebst SM, Ivey KN, Kwak SJ, Broyles DE (2001). *shl*, a new set of *Arabidopsis* mutants with exaggerated developmental responses of to available red, far-red, and blue light. *Plant Physiol*, 127: 295~304
- Plieth C, Trewavas AJ (2002). Reorientation of seedlings in the earth's gravitational field induces cytosolic calcium transients. *Plant Physiol*, 129: 786~796
- Rashotte AM, Brady SR, Reed RC, Ante SJ, Muday GK (2000). Basipetal auxin transport is required for gravitropism in roots of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 122: 481~490
- Shalitin D, Yang HY, Mockler TC, Maymon M, Guo H, Whitelam GC, Lin C (2002). Regulation of *Arabidopsis* cryptochrome 2 by blue-light-dependent phosphorylation. *Nature*, 417: 763~767
- Stanislav V, Liming Z, Fred DS (2000). Interaction of root gravitropism and phototropism in *Arabidopsis* wild-type and starchless. *Plant Physiol*, 122: 453~461
- Taiz L, Zeiger E (2006). *Plant Physiology* (4th ed). Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Takahashi F, Hishinuma T, Kataoka H (2001). Blue light-induced branching in *Vaucheria* requirement of nuclear accumulation in the irradiated region. *Plant Cell Physiol*, 42 (3): 274~285
- Toyota M, Furuichi T, Tatsum H, Sokabe M (2008). Cytoplasmic calcium increases in response to changes in the gravity vector in hypocotyls and petioles of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol*, 146: 505~514
- Vitha S, Zhao L, Sack FD (2000). Interaction of root gravitropism and phototropism in *Arabidopsis* wild-type and starchless mutants. *Plant Physiol*, 122: 453~462
- Vysotskaya LB, Veselov SY, Veselov DS, Filippenko VN, Ivanov EA, Ivanov II, Kudoyarova GR (2007). Immunohistological localization and quantification of IAA in studies of root growth regulation. *Russ J Plant Physiol*, 54 (6): 827~832
- Wang Z, Mo Y, Qian S, Gu Y (2003). Negative phototropism of rice root and its influencing factors. *Sci China (Ser C)*, 45: 485~496
- Went FW (1928). Wuchsstoff und Wachstum. *Recl Trav Bot Neerl*, 25: 1~116
- Whippo CW, Hangarter RP (2003). Second positive phototropism results from coordinated co-action of the phototropins and cryptochromes. *Plant Physiol*, 132: 1499~1507
- White PJ (2000). Calcium channels in higher plants. *Biochem Biophys Acta*, 1465: 171~189
- Winslow RB, Margaret AO (2001). Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date, five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one super chrome. *Plant Physiol*, 125: 85~88
- Yang T, Chaudhuri S, Yang L, Chen Y, Poovaiah BW (2004). Calcium/calmodulin up-regulates a cytoplasmic receptor-like kinase in plants. *Biol Chem*, 279: 42552~42559
- Young LM, Evans ML, Hertel R (1990). Correlations between gravitropic curvature and auxin movement across gravistimulated roots of *Zea mays*. *Plant Physiol*, 92: 792~796