

植物根系对氮胁迫的形态学响应

胡廷章^{1,2}, 陈国平^{1,*}, 胡宗利¹, 屈霄霄¹

(1. 重庆大学生物工程学院, 重庆 400044; 2. 重庆三峡学院生物系, 重庆 404000)

摘要: NO_3^- 不仅是植物营养的主要 N 源, 而且也是调节植物新陈代谢和生长发育的信号。植物根系对 N 供给的形态学适应表现在 4 个方面: (1) 植物侧根 (LR) 响应体外硝酸盐的局部刺激而伸长, AtNRT1.1 在侧根响应体外硝酸盐的局部刺激中, 作用于 ANR1 MADS box 基因上游; (2) 植物 LR 分裂组织活动受到组织中高浓度的硝酸盐抑制, RNA 结合蛋白 FCA 是高硝酸盐/ABA 诱导侧根发育抑制的信号传输途径成分; (3) 植物侧根的发生受到体外高 C:N 比抑制, AtNRT2.1 参与高 C:N 比抑制侧根发生; (4) 植物根响应体外 L-谷氨酸盐的刺激而分枝, 初生根的生长受到体外 L-谷氨酸盐抑制, 植物根系对 L-谷氨酸盐的响应可能与一种同源于哺乳动物离子型谷氨酸盐受体的植物蛋白的感知作用有关。植物根形态对 N 供给的响应具有重要生理和生态意义。

关键词: 植物根系; 氮; 氮供给; 硝酸盐; L-谷氨酸盐; 形态学响应

The morphological responses of the root system to the nitrogen stress

HU Tingzhang^{1,2}, CHEN Guoping^{1,*}, HU Zongli¹, QU Xiaoxiao¹

1 Bioengineering College of Chongqing University, Chongqing 400044, China

2 Department of Biology, Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404000, China

Abstract: Nitrogen (N), one of the most important nutrients for plants, is an important signal regulating plant growth and development. Four main morphological adaptations of the root system in response to the N supply have been reviewed: (1) A localized stimulatory effect of external nitrate on lateral root elongation. The AtNRT1.1 (CHL1) dual-affinity nitrate transporter acts upstream of the ANR1 MADS box gene to mediate this stimulatory effect. (2) A systemic inhibitory effect of high tissue nitrate concentrations on the activation of lateral root meristems. The RNA-binding protein, FCA, could be a component of a signaling transduction pathway involved in the high nitrate/ABA induced inhibition. (3) A suppression of lateral root initiation by high C:N ratios. The AtNRT2.1 high-affinity nitrate transporter seems to be involved in this repression. (4) An inhibition of primary root growth and a stimulation of root branching by external L-glutamate. This morphological response of the root system probably involves sensing by plant homologues of mammalian ionotropic glutamate receptors (iGluRs). The root morphological responses to the N supply have important physiological and ecological significance.

Key Words: root system; nitrogen; N supply; nitrate; L-glutamate; morphological response

植物在生长发育过程中, 为了适应环境条件的变化, 其形态呈现出相当大的可塑性。植物形态发育的可塑性是植物克服自身不能运动、使其摄取资源的器官与维系生命活动所必须的资源紧密接触的一种策略。在植物界, 形态学响应是一种普遍的适应现象^[1]。与其它形式的适应性响应一样, 形态学变化需要植物经常感知不断变化的环境信号, 并把这些信号转化成适当的行动。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30771464); 国家教育部“春晖计划”资助项目 (Z2007-1-63006); 中国博士后科学基金资助项目 (20070420717)

收稿日期: 2008-09-07; **修订日期:** 2009-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenguoping@cqu.edu.cn

氮(N)是植物最重要的营养要素之一,植物 N 状况的系统信号控制 NO_3^- 和 NH_4^+ 的摄入、 N_2 的固定^[2]。尽管土壤中有丰富的 N 存在,但由于受矿化速度的限制,土壤中 N 的有效性成为植物生长的主要限制因素^[3]。为了提高获取 N 营养的效率,植物演化出不同的机制。近年来,在对植物的研究中,不断揭示植物根生长对 N 供给变化的形态学响应。这些形态学响应的研究已经对植物怎样感知 N 信号和 N 信号怎样影响植物的发育进程提供了有价值的见解。这里综述了植物根系对 N 供给变化的响应和这些响应的信号传输机制的最近进展。

大量的研究表明植物根生长和发育对 N 供给的形态学响应主要表现在 4 个方面:(1)植物侧根(LR)响应体外硝酸盐的局部刺激而伸长^[4-7];(2)植物 LR 分裂组织的活动受到组织中高浓度的硝酸盐抑制^[5-6,8];(3)植物侧根的发生受到体外高 C:N 比抑制^[9];(4)植物根响应体外 L-谷氨酸盐的刺激而分枝,而初生根的生长受到体外 L-谷氨酸盐抑制^[10]。

1 LR 生长对体外硝酸盐局部刺激的响应

植物优先增殖营养富裕区的 LR,LR 响应体外硝酸盐的局部刺激而伸长,但这种响应的信号传输机制还不清楚。Zhang 和 Forde 的研究表明拟南芥根系对局部硝酸盐的响应是优先增殖硝酸盐富裕区的 LR^[4]。这与大麦中观察到的结果相似^[11-14]。然而,拟南芥和大麦根系在对局部硝酸盐的响应中,存在两个明显的不同之处,第一,大麦对硝酸盐的响应包括 LR 数量和长度的增加,而拟南芥的响应主要是 LR 长度增加^[4,7];第二,在大麦中,LR 的增殖也受局部供应铵的刺激^[11-12],而在拟南芥中没有发现这种响应^[4-5]。由于拟南芥实验是在无菌条件下进行的,而大麦实验并不是在无菌条件下进行,因此,在大麦实验中,有可能铵本身不是引起生长刺激的直接原因,也许是一些铵被硝化细菌转化成硝酸盐后引起的。硝酸还原酶缺失突变型与野生型对 NO_3^- 供给有相同响应,而对谷氨酸盐或 NH_4^+ 等 N 源没有相似的响应^[4],说明 NO_3^- 对拟南芥 LR 生长的刺激效应不是它的下游代谢物引起的,而是由 NO_3^- 自身的信号传输特性引起的。

ANR1 MADS box 转录因子是信号传输通路的成分,该转录因子的鉴定,是研究 NO_3^- 局部刺激效应的信号传输机制的突破^[4]。反义或协同抑制降低 ANR1 的表达,是植物对局部硝酸盐的刺激缺乏响应或响应的敏感性大大降低^[4]。理解信号传输通路的另一重大突破是硝酸盐转运蛋白 AtNRT1.1(也称为 CHL1)在局部刺激响应中,可能作用于 ANR1 的上游^[8]。AtNRT1.1 是双亲和转运蛋白,在低硝酸盐和高硝酸盐浓度存在的情况下,都具有硝酸盐吸收活性^[15-17]。AtNRT1.1 缺失突变体对局部硝酸盐供给的响应大大降低,其表型与 ANR1 表达降低的株系相似^[8]。由于突变体的硝酸盐吸收活性并没有降低,因此,对局部硝酸盐供给响应的降低不是硝酸盐吸收的降低引起的;由于在硝酸盐富裕区补充其它的 N 源也不能克服对局部硝酸盐供给的敏感性的降低,因此,响应的降低也不是因为 N 代谢物的减少。突变体对局部刺激效应的响应的减少伴随 ANR1 表达的减少,表明 AtNRT1.1 可能作用于 ANR1 的上游,与 ANR1 的转录调节有关^[8]。在根尖,AtNRT1.1 在信号传输通路中可能作为硝酸盐感应元件或在促进硝酸盐接近硝酸盐感应元件中起作用^[8]。支持 AtNRT1.1 在 N 信号传输中的作用的证据也来自于对 AtNRT1.1 缺失突变体的 AtNRT2.1 基因调节的研究。AtNRT2.1 通常被硝酸盐诱导,被 N 代谢物抑制,但在 AtNRT1.1 缺失突变体中,AtNRT2.1 的表达抑制被解除,AtNRT2.1 表达抑制的解除是因为 NRT1.1 缺乏生物活性^[18]。

转运蛋白也能作为营养感应元件^[19]。在大麦中,低容量、组成型吸收系统也能作为土壤硝酸盐感应元件^[20]。在酵母中,几个葡萄糖感应元件和葡萄糖转运蛋白有高度的序列同源性^[21]。相似的同源性也发现在氨基酸感应元件和氨基酸转运蛋白之间^[22-23]。一些双功能蛋白——转运蛋白/感应元件与植物的形态学响应有关。例如,在限制的铵情况下,二倍体酵母分化成为细丝状的假菌丝^[24],这种形态学适应需要双功能铵转运蛋白/感应元件 MEP2^[25]。

2 LR 分裂组织的活动受到组织中高浓度的硝酸盐抑制

LR 的生长除了对体外硝酸盐局部刺激的响应外,LR 的发育也受到组织中高浓度硝酸盐的抑制^[4-6]。这种抑制效应随着硝酸盐供给的增加而增加,当外界硝酸盐浓度在 10 mmol/L 以上时最明显。对同一营养的两

种相反的反应表明植物适应硝酸盐供给的复杂而精密的调节机制,低硝酸盐供给有利于刺激效应从而促进根增殖,而高硝酸盐供给有利于抑制效应而抑制根的生长。高硝酸盐对 LR 抑制发生在 LR 原基从主根出现后、在 LR 分裂组织活动前的特定阶段,形成短小的 LR^[5-6];这种抑制是可逆的,当幼苗转移到低硝酸盐供给的介质中,抑制在 24h 内可解除。抑制发生的特定阶段和可逆性非常好的满足植物的需要,植物通过快速优化根系达到快速适应环境中不断变化的硝酸盐供给。

缺失两种硝酸盐还原酶的拟南芥 *nia1 nia2* 突变体,对高硝酸盐诱导的抑制更敏感^[5],说明 LR 发育受高浓度硝酸盐抑制的信号是植物组织内部的硝酸盐积聚,而不是外部硝酸盐或植物组织中 N 代谢物的积聚。假定硝酸盐信号在枝条中被感知,抑制可能涉及信号在根和枝间的长距离传递^[5,26]。Walch-Liu 等研究长距离信号传输中植物生长素的可能作用,发现高硝酸盐可能抑制生长素的生物合成或限制生长素从枝向根的转移,这种现象在植物中普遍存在^[27]。根的生长受高硝酸盐的抑制可能与根中生长素浓度的降低有关^[28]。

脱落酸 (ABA) 在介导高硝酸盐对根的抑制中起着重要作用。在 ABA-缺失突变体 (*aba1-1*、*aba2-3*、*aba2-4* 和 *aba3-2*) 和一些 ABA-响应突变体 (*abi4-1*、*abi4-2* 和 *abi5-1*) 中,高硝酸盐对根的抑制减弱^[29]。生长在稳定条件下的分根大麦,ABA 浓度与硝酸盐供给的速度无关;但在硝酸盐供给发生变化后,ABA 浓度会发生快速而短暂的变化^[30]。根感知硝酸盐供给的增加,导致整个植物 ABA 水平的变化。外源 ABA 供给类似高硝酸盐诱导的抑制效应,ABA 和高硝酸盐抑制都发生在 LR 的同一发育阶段^[31]。ABA 在 LR 发育过程中的作用与促进种子和芽休眠的作用非常一致,引起“侧根休眠”^[32]。然而,ABA 促进 LR 休眠的机制与促进种子休眠的机制不同,因为调节种子休眠的关键基因如 *ABI1*、*ABI2*、*ABI3* 的突变并不引起 ABA 对侧根抑制效应的缺失^[29]。ABA 和高硝酸盐对 LR 抑制的信号传输机制相同,突变体 *labi* 在 0.5 $\mu\text{mol/L}$ ABA 和高硝酸盐中都能长出可见的 LR。所有 *labi* 突变体的初生根较短,说明 LR 发育的调节可能与初生根生长存在内在联系。事实上,初生根分裂组织的存在是高硝酸盐和 ABA 诱导的抑制所必须的,除去初生根尖可以解除这种抑制^[33]。RNA 结合蛋白 FAC 是拟南芥开花的关键调节物^[34-35],FAC 缺失突变会延迟开花。*fac* 突变体降低了 ABA 对 LR 的抑制效应,说明 FCA 是高硝酸盐/ABA 诱导抑制的信号传输途径的成分^[36]。

LR 受高浓度硝酸盐的抑制可能是由于高硝酸钾的渗透作用^[37],高渗透势抑制 LR 发育^[38]。与高硝酸盐抑制效应相似,渗透抑制也与 ABA 有关,因为在两个 ABA 突变体 *aba2* 和 *aba3* 中,渗透抑制大大降低。然而,纯渗透势引起的抑制与高硝酸盐/ABA 诱导的抑制之间存在明显的差异,因为生长素能解除渗透势抑制,而高硝酸盐或 ABA 抑制与生长素无关^[29,31],说明虽然两种形式抑制的形态学相似,但抑制的机制不同。高硝酸盐很可能是通过渗透抑制(能被生长素解除)和与渗透无关的硝酸盐/ABA 特异抑制(不被生长素解除)两种途径影响 LR 发育。由于渗透抑制和生长素间的对抗,且 LR 原基的出现是生长素依赖的,渗透抑制可能发生在 LR 发育的开始阶段^[39]。

土壤细菌也影响高硝酸盐对 LR 发育的抑制,根际细菌 (PGPR) *Phyllobacterium* 株系 STM196 可以解除抑制效应^[40]。虽然不清楚根际细菌怎样影响硝酸盐信号传输,但在 LR 调节中,存在的硝酸盐和根际细菌间的这种串扰,说明根系的形态学适应需要整合各种生物和非生物信号^[33]。

3 LR 的发生受到体外高 C:N 比抑制

生长在高糖:氮比 (132 mmol/L 蔗糖、0.01 mmol/L NH_4NO_3) 培养基中的拟南芥,侧根的发生受到抑制^[9]。通过减少蔗糖浓度保持低氮浓度或通过保持高蔗糖浓度增加 N 浓度来降低 C:N 比,可以恢复侧根的发生,因此,抑制信号可能是高 C:N 比率。然而,抑制信号也可能是低 N (NO_3^- 或 NH_4^+),因为高水平的蔗糖供给能加速 N 损耗速率,从而促进 N 的短缺^[33]。

LR 发生受到抑制的原因可能是生长素由枝向根的转运受到阻碍,因为抑制伴随着子叶下轴生长素积聚的增加^[9]。在高蔗糖:氮比的培养基中,突变体 *lin1* 能形成大量的侧根,说明抑制侧根发生的原因不是因为缺乏充足营养满足细胞分化,而是 LR 发生程序负调节的信号传输过程,LIN1 是这个信号传输途径的重要成分^[9]。后来的研究发现 LIN1 编码高亲和硝酸盐转运蛋白 AtNRT2.1^[41]。一个包含 AtNRT2.1 错义突变的突

变体和一个 NRT2.1 基因完全删除的等位基因突变体,与 *lin1* 突变体的表型相似。在外源硝酸盐浓度低时,*lin1* 突变体吸收硝酸盐能力降低,表明 NRT2.1 是 LR 发生的阻遏物。在抑制 LR 发生的过程中,AtNRT2.1 更可能是调节作用。从 AtNRT2.1 的硝酸盐结合特性推测 AtNRT2.1 是硝酸盐感应元件^[41]。最初分析认为 LR 抑制信号可能是高 C:N 比率,然而,由于 LIN1 是高亲和硝酸盐转运蛋白,硝酸盐缺乏可能是抑制信号。提出的一种假说是在高蔗糖和低 N 条件下,由于高糖驱动的代谢活动,硝酸盐快速减少,可能由于 AtNRT2.1 感知硝酸盐的减少,依次引起 LR 发生的抑制。该假说能解释为什么减少糖浓度和增加硝酸盐浓度都能减少抑制。但目前几乎还没有直接的实验证据支持上面的假说。有可能是 C 和 N 信号都与 LR 发生抑制有关。例如 AtNRT2.1 在转录水平受 C 和 N 信号调节^[42-43],AtNRT2.1 在调节 LR 发生阶段,通过自身的转录调节,担当这两个信号的集成器^[41]。

以上假说是基于 AtNRT2.1 抑制 LR 发生。然而,在不同的生理条件下,AtNRT2.1 在 LR 发育过程中起不同的作用,在 N 限制条件下,AtNRT2.1 突变导致 LR 原基的减少^[44],这与 Little 等的观察是相反的^[41]。还不清楚在同一发育阶段,为什么同一蛋白起着完全相反的作用。一种可能的解释是用于这两次研究的植物的 N 缺失水平不同,AtNRT2.1 在 LR 发生中的作用可能依赖于 N 供给的短缺程度。由于 Little 等使用的植物一直生长在高蔗糖:低 N 比率的培养基中,而 Remans 等使用的植物在转入低 NO_3^- 前,在 10 mmol/L NO_3^- 培养了 6 天,Little 等使用的植物比 Remans 等使用的植物经历更高层次的 N 缺失^[41,44]。N 缺失的不同程度可能决定低 NO_3^- 对 LR 发生的影响,也决定 AtNRT2.1 在这个过程中的作用。低 NO_3^- 对根分枝的不同效应依赖于 NO_3^- 的处理,曾经在高 NO_3^- 中培养的拟南芥植物,低 NO_3^- 刺激 LR 在初生根带出现,而未在高 NO_3^- 中培养的拟南芥植物,低 NO_3^- 抑制 LR 在初生根带中出现^[44]。AtNRT2.1 在 LR 发生中的不同作用也可能与培养基中糖的不同水平有关。

4 植物根对体外 L-谷氨酸盐的形态学响应

以上讨论根系的 3 种形态学适应都与 N 营养的一种形式——硝酸盐有关。已有的研究证明根形态学适应也与一种有机 N——谷氨酸盐有关^[10,45-46]。植物根响应体外 L-谷氨酸盐的刺激而分枝,形成短而分枝多的根系,而初生根的生长受到体外 L-谷氨酸盐抑制^[10,47]。

植物根对体外 L-谷氨酸盐的形态学响应的机制还不清楚,可能涉及植物中存在的一种与哺乳动物离子型谷氨酸盐受体 (iGluRs) 同源的蛋白的感知作用^[27,45]。谷氨酸盐抑制根的生长伴随着快速细胞学变化,如皮层微管的解聚作用和膜去极化^[45],iGluR 对抗剂 AP-5 能抑制这些细胞学变化,说明 GluRs 的活力是谷氨酸盐诱导的细胞学变化所必需。植物 GluR 相关基因大家族的存在与这种解释一致^[48-49],但目前还没有直接的实验证据将 GluR 与根系统对谷氨酸盐的形态学适应联系起来。

5 植物根形态对 N 供给响应的生理和生态意义

由于硝酸盐溶于水,在土壤中可以通过集流转运到根的表面。土壤硝酸盐在 7 mmol/L 以上,集流可以转移足够的硝酸盐供给植物生长,植物吸收硝酸盐的速度完全依赖硝酸盐穿越根表面的速度^[50]。在较低浓度时,扩散的速度依赖于土壤和根之间的硝酸盐浓度差异、土壤水含量和根表面积,扩散速度限制吸收速度。在 20% 水的土壤中、硝酸盐在 0.4 mmol/L 以下会限制植物生长^[50]。在低硝酸盐浓度时,根长密度、根发密度、根发长度和根直径对硝酸盐转运到根表面和根吸收硝酸盐都很重要^[1,50-52]。

在自然栖息地,N 的供给是不均一分布的,根增殖似乎是提高植物竞争优势的关键因素^[53]。为什么高硝酸盐诱导 LR 生长抑制是植物的优势?可能的答案是在高浓度的土壤中,有充足的 N 供给植物,过度的生根不会提高氮的获得能力,所以,其资源用于枝条生长。此外,由于在高硝酸盐区域的水势较低,水吸收进入生长在该区域的根实际上更困难。

根响应谷氨酸盐供给的形态学适应的生理和生态意义还不清楚,虽然土壤中存在氨基酸^[54-55],但由于土壤微生物的竞争,直到最近,氨基酸才被确定为植物的重要 N 源。不同种类的植物都存在氨基酸吸收系统,植物能直接从土壤中吸收氨基酸^[54,56],植物直接从有机 N 库获得大部分的 N^[55]。此外,植物也通过菌根真菌

获得有机 N^[57]。由于土壤 N 循环的瓶颈就是微生物矿化产生无机 N,所以,直接获得有机 N 对植物是利,因为植物可以不依赖微生物矿化产生的无机 N^[58]。在富含有机氮区域,氨基酸浓度高,植物和微生物竞争这些 N 源,在这个区域,根对谷氨酸盐的形态学响应是增加根密度,从而增加植物竞争有机 N 的能力^[10,27]。

6 结语

植物根系对 N 供给适应的生理和生态意义还在研究中,它们作为研究 N 信号传递机制模式的价值越来越明显。硝酸盐转运蛋白参与的根系对 N 供给的两种适应方式:即硝酸盐局部刺激的 LR 生长和高 C:N 比抑制 LR 发生。在根的形态学响应中,关于 AtNRT1.1-ANR1 信号传输通路的作用,仍有许多未解决的问题。如硝酸盐信号怎样从 AtNRT1.1 传递给 ANR1? ANR1 在硝酸盐信号传输中的具体作用? 硝酸盐信号怎样转变为生长反应? 另外,植物怎样感知 C:N 比率信号和怎样抑制 LR 的机制还不清楚。进一步对硝酸盐转运蛋白功能的研究可以确定硝酸盐转运蛋白是否是硝酸盐感应元件,也可以揭示下游信号的传输成分。

ABA 在植物适应高硝酸盐供给中的重要作用和 FCA 是高硝酸盐/ABA 诱导抑制的信号传输途径的成分的确定,连同对高硝酸盐/ABA 引起的 LR 抑制不敏感突变体的发现,使人们有机会利用形态学适应研究 ABA 和硝酸盐信号传输的互作、营养/激素的串扰。此外,谷氨酸盐怎样影响根生长的机制还不清楚,根对谷氨酸盐的形态学响应为研究植物谷氨酸盐的信号传输、阐明谷氨酸盐受体的作用提供了有价值的实验系统。

References:

- [1] Robinson D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist*, 1994, 127(4): 635-674.
- [2] Ruffel S, Freixes S, Balzergue S, Tillard P, Jeudy C, Martin-Magniette M L, van der Merwe M J, Kakar K, Gouzy J, Fernie A R, Udvardi M, Salon C, Gojon A, Lepetit M. Systemic signaling of the plant nitrogen status triggers specific transcriptome responses depending on the nitrogen source in *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 2008, 146(4): 2020-2035.
- [3] Gorska A, Ye Q, Holbrook N M, Zwieniecki M A. Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response. *Plant Physiology*, 2008, 148(2): 1159-1167.
- [4] Zhang H, Forde B G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998, 279(5349): 407-409.
- [5] Zhang H, Jennings A, Barlow P W, Forde B G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1999, 96(11): 6529-6534.
- [6] Zhang H, Jennings A J, Forde B G. Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(342): 51-59.
- [7] Linkohr B, Williamson L, Fitter A, Leyser O. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2002, 29(6): 751-760.
- [8] Remans T, Nacry P, Pervert M, Filleur S, Diatloff E, Mounier E, Tillard P, Forde B G, Gojon A. The *Arabidopsis* NRT1.1 transporter participates in the signaling pathway triggering root colonization of nitrate-rich patches. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2006, 103(50): 19206-19211.
- [9] Malamy J, Ryan K. Environmental regulation of lateral root initiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2001, 127(3): 899-909.
- [10] Walch-Liu P, Liu L H, Remans T, Tester M, Forde B G. Evidence that L-glutamate can act as an exogenous signal to modulate root growth and branching in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 2006, 47(8): 1045-1057.
- [11] 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. *New Phytologist*, 1975, 75(3): 479-490.
- [12] 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. *Journal of Experimental Botany*, 1975, 26(1): 79-90.
- [13] Drew M C, Saker L R. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. *Journal of Experimental Botany*, 1978, 29(2): 435-451.
- [14] Drew M C, Saker L R, Ashley T W. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. *Journal of Experimental Botany*, 1973, 24(6): 1189-1202.
- [15] 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. *Cell*, 1993, 72(5): 705-713.
- [16] Wang R, Liu D, Crawford N M. The *Arabidopsis* CHL1 protein plays a major role in high-affinity nitrate uptake. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1998, 95(25): 15134-15139.
- [17] 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. *The Plant Cell*, 1999, 11(5): 865-874.
- [18] Munos S, Cazettes C, Fizames C, Gaymard F, Tillard P, Lepetit M, Lejay L, Gojon A. Transcript profiling in the chl1-5 mutant of *Arabidopsis* reveals a role of the nitrate transporter NRT1.1 in the regulation of another nitrate transporter, NRT2.1. *The Plant Cell*, 2004, 16(9): 2433-2447.
- [19] Lalonde S, Boles E, Hellmann H, Barker L, Patrick J W, Frommer W B, Ward J M. The dual function of sugar carriers. Transport and sugar sensing. *The Plant Cell*, 1999, 11(4): 707-726.
- [20] Behl R, Tischner R, Raschke K. Induction of a high-capacity nitrate-uptake mechanism in barley roots prompted by nitrate uptake through a constitutive low-capacity mechanism. *Planta*, 1988, 176(2): 235-240.
- [21] Özcan S, Dover J, Rosenwald A G, Woelfl S, Johnston M. Two glucose transporters in *S. cerevisiae* are glucose sensors that generate a signal for induction of gene expression. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 1996, 93(22): 12428-12432.
- [22] Didion T, Regenber B, Jorgensen M U, Kielland-Brandt M C, Andersen H A. The permease homologue Ssy1p controls the expression of amino acid and peptide transporter genes in *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular Microbiology*, 1998, 27(3): 643-650.
- [23] Iraqui I, Vissers S, Bernard F, De Craene J O, Boles E, Urrestarazu A, André B. Amino acid signaling in *Saccharomyces cerevisiae*: a permease-like sensor of external amino acids and the F-box protein Grr1p are required for transcriptional induction of the *ACP1* gene encoding a broad-specificity amino acid permease. *Molecular and Cellular Biology*, 1999, 19(2): 989-1001.
- [24] Marini A M, Soussi-Boudekou S, Vissers S, André B. A family of ammonium transporters in *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular and Cellular Biology*, 1997, 17(8): 4282-4293.
- [25] Lorenz M C, Heitman J. Regulators of pseudohyphal differentiation in *Saccharomyces cerevisiae* identified through multicopy suppressor analysis in ammonium permease mutant strains. *Genetics*, 1998, 150(4): 1443-1457.
- [26] Forde B G. Local and long-range signalling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53: 203-224.
- [27] Walch-Liu P, Ivanov I I, Filleur S, Gan Y, Remans T, Forde B G. Nitrogen regulation of root branching. *Annals of Botany*, 2006, 97(5): 875-881.
- [28] Tian Q, Chen F, Liu J, Zhang F, Mi G. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(9): 942-951.
- [29] 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*. *The Plant Journal*, 2001, 28(6): 655-662.
- [30] Brewitz E, Larsson C M, Larsson M. Influence of nitrogen supply on concentrations and translocation of abscisic acid in barley (*Hordeum vulgare*). *Physiologia Plantarum*, 1995, 95(4): 499-506.
- [31] De Smet I, Signora L, Beeckman T, Inzé D, Foyer C H, Zhang H. An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2003, 33(3): 543-555.
- [32] De Smet I, Zhang H, Inzé D, Beeckman T. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends in Plant Sciences*, 2006, 11(9): 434-439.
- [33] Zhang H, Rong H, Pilbeam D. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(9): 2329-2338.
- [34] Macknight R, Bancroft I, Page T, Lister C, Schmidt R, Love K, Westphal L, Murphy G, Sherson S, Cobbett C, Dean C. FCA, a gene controlling flowering time in *Arabidopsis*, encodes a protein containing RNA-binding domains. *Cell*, 1997, 89(5): 737-745.
- [35] Simpson G G, Dijkwel P P, Quesada V, Henderson I, Dean C. FY is an RNA 3' end-processing factor that interacts with FCA to control the *Arabidopsis* floral transition. *Cell*, 2003, 113(6): 777-787.
- [36] Razem F A, El-Kereamy A, Abrams S R, Hill R D. The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 439(7074): 290-294.
- [37] Malamy J E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(1): 67-77.
- [38] Deak K I, Malamy J. Osmotic regulation of root system architecture. *The Plant Journal*, 2005, 43(1): 17-28.
- [39] Bhalerao R P, Eklof J, Ljung K, Marchant A, Bennett M, Sandberg G. Shoot-derived auxin is essential for early lateral root emergence in *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Journal*, 2002, 29(3): 325-332.

- [40] Mantelin S, Desbrosses G, Larcher M, Tranbarger T J, Cleyet-Marel J C, Touraine B. Nitrate-dependent control of root architecture and N nutrition are altered by a plant growthpromoting *Phyllobacterium* sp. *Planta*, 2006, 223(3): 591-603.
- [41] Little Y D, Rao H, Oliva S, Daniel-Vedel F, Krapp A, Malamy J E. The putative high-affinity nitrate transporter NRT2.1 represses lateral root initiation in response to nutritional cues. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 2005, 102(38): 13693-13698.
- [42] Orsel M, Krapp A, Daniel-Vedele F. Analysis of the NRT2 nitrate transporter family in *Arabidopsis*. structure and gene expression. *Plant Physiology*, 2002, 129(2): 886-896.
- [43] Lejay L, Tillard P, Lepetit M, Olive F, Filleur S, Daniel-Vedele F, Gojon A. Molecular and functional regulation of two NO_3^- uptake systems by N- and C-status of *Arabidopsis* plants. *The Plant Journal*, 1999, 18(5): 509-519.
- [44] Remans T, Nacry P, Pervent M, Girin T, Tillard P, Lepetit M, Gojon A. A central role for the nitrate transporter NRT2.1 in the integrated morphological and physiological responses of the root system to nitrogen limitation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2006, 140(3): 909-921.
- [45] Sivaguru M, Pike S, Gassmann W, Baskin T I. Aluminum rapidly depolymerizes cortical microtubules and depolarizes the plasma membrane: evidence that these responses are mediated by a glutamate receptor. *Plant Cell Physiology*, 2003, 44(7): 67-75.
- [46] Filleur S, Walch-Liu P, Gan Y, Forde B G. Nitrate and glutamate sensing by plant roots. *Biochemical Society Transactions*, 2005, 33(Pt 1): 283-286.
- [47] Williamson L C, Ribrioux S, Fitter A H, Leyser H M O. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2001, 126(2): 875-882.
- [48] Lacombe B, Becker D, Hedrich R, DeSalle R, Hollmann M, Kwak J M, Schroeder J I, Le Novère N, Nam H G, Spalding E P, Tester M, Turano F J, Chiu J, Coruzzi G. The identity of plant glutamate receptors. *Science*, 2001, 292(5521): 1486-1487.
- [49] Chiu J C, Brenner E D, DeSalle R, Nitabach M N, Holmes T C, Coruzzi G M. Phylogenic and expression analysis of the glutamate-receptor-like gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology and Evolution*, 2002, 19(7): 1066-1082.
- [50] Engels C, Marschner H. Plant uptake and utilization of nitrogen//Bacon P E, ed. *Nitrogen fertilization in the environment*. New York: Marcel Dekker, 1995: 41-81.
- [51] Robinson D. Resource capture by localized root proliferation: why do plants bother? *Annals of Botany*, 1996, 77(2): 179-185.
- [52] Robinson D. Root proliferation, nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant and Soil*, 2001, 232(1-2): 41-50.
- [53] 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. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(7): 811-820.
- [54] Lipson D, Nasholm T. The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems. *Oecologia*, 2001, 128(3): 305-316.
- [55] Jones D L, Healey J R, Willett V B, Farrar J F, Hodge A. Dissolved organic nitrogen uptake by plants: an important N uptake pathway?. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(33): 413-423.
- [56] Fischer W N, André B, Rentsch D, Krolkiewicz S, Tegeder M, Breitzkreuz K, Frommer W B. Amino acid transport in plants. *Trends in Plant Sciences*, 1998, 3(5): 188-195.
- [57] Tibbett M, Sanders F E, Minto S J, Dowell M, Cairney J W G. Utilization of organic nitrogen by ectomycorrhizal fungi (*Hebeloma* spp.) of arctic and temperate origins. *Mycological Research*, 1998, 102(12): 1525-1532.
- [58] Neff J C, Chapin F S, Vitousek P M. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(4): 205-211.