

植物根向水性研究进展

刘宇霄¹, 代世文^{1*}, 王 茜², 裴宋雨¹, 邹学校^{1**}, 远 方^{1**}

1. 湖南农业大学园艺学院, 湖南长沙 410125; 2. 浙江大学生命科学学院, 浙江杭州 310058

摘 要: 植物根尖感知水分梯度并向高水势区域弯曲生长的生物学特性称为向水性。向水性是植物响应动态水分环境的重要适应策略, 驱动根系主动趋近水源以优化水分获取。向水性调控机制涉及第二信使(活性氧与钙离子)、植物激素(脱落酸、生长素与细胞分裂素)及 MIZ1 等关键调节因子协同介导。植物通过整合水分梯度感知、信号传导及激素不对称分布等过程实现对水分胁迫的适应性响应, 但不同物种间向水性调控机制及其与向重力性、向光性、向触性等其他向性的互作关系存在显著差异。解析向水性核心调控因子及其信号网络互作模式, 可为作物水分高效利用的遗传改良及农业可持续发展提供理论依据。

关键词: 根; 向水性; 非生物胁迫; 钙信号; 活性氧; 脱落酸; 生长素; 细胞分裂素

中图分类号: S184 **文献标志码:** A

Progress in Hydrotropism of Plant Roots

LIU Yuxiao¹, DAI Shiwen^{1*}, WANG Xi², PEI Songyu¹, ZOU Xuexiao^{1**}, YUAN Fang^{1**}

1. College of Horticulture, Hunan Agriculture University, Changsha, Hunan 410125, China; 2. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China

Abstract: The biological property by which plant root tips perceive moisture gradients and bend toward regions of higher water potential is termed hydrotropism. As a critical adaptive strategy for plants to respond to dynamic water environments, hydrotropism drives roots to actively navigate toward water sources, optimizing water acquisition. The regulatory mechanism of hydrotropism involves the coordinated mediation of second messengers (reactive oxygen species and calcium ions), phytohormones (abscisic acid, auxin and cytokinin), and key regulators such as MIZ1. Plants achieve adaptive responses to water stress through integrating processes of moisture gradient perception, signal transduction, and asymmetric hormone distribution. However, significant differences exist in hydrotropic regulatory mechanisms among species, and in the interactions with other tropisms (gravitropism, phototropism, and thigmotropism). Elucidating the core regulatory factors of hydrotropism and the interaction patterns of the signaling networks would provide a theoretical basis for genetic improvement of water-use efficiency in crops and sustainable agricultural development.

Keywords: roots; hydrotropism; abiotic stress; calcium signal; reactive oxygen species; abscisic acid; auxin; cytokinin

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.08.016

作为固着生物, 植物在生长发育中必须持续应对复杂多变的生物与非生物胁迫环境。其中, 干旱胁迫作为限制作物生产力的关键环境因子, 严重威胁全球粮食安全; 而气候变化引发的干旱频发与持续时间延长, 将进一步加剧其对农业生

态系统的负面影响。控制水分的吸收与利用是植物应对干旱胁迫的重要措施。在此背景下, 阐明植物根系通过水分吸收与利用以应对干旱胁迫的分子基础, 尤其是根向水性的调控网络, 对于提升作物抗旱能力、实现农业可持续发展具有重要

收稿日期 2025-03-02; **接受日期** 2025-04-11

基金项目 “十四五”国家重点研发计划重点专项(No. 2023YFF1001200); 国家自然科学基金重大项目(No. 32494780)。

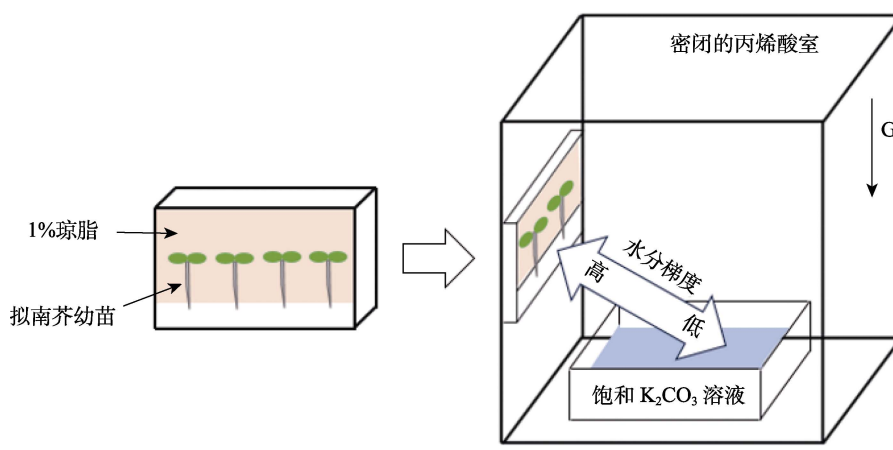
作者简介 刘宇霄(1999—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物根系抗旱; *同等贡献作者: 代世文(1994—), 男, 博士研究生, 研究方向: 植物根系抗旱。**通信作者(Corresponding author): 邹学校(ZOU Xuexiao), E-mail: zouxuexiao428@163.com; 远 方(YUAN Fang), E-mail: yuanfang800@yahoo.com。

意义^[1]。

当土壤水分呈现空间异质性分布时,植物根系通过动态调整生长方向与速率响应局部水分梯度变化^[2],优先向高水势区域定向延伸,这一适应性策略被称为向水性反应^[3]。TAKAHASHI 等^[4]建立了根向水性研究模型(图 1),如图 1 所示,拟南芥幼苗垂直放置在固定于密闭丙烯酸室内侧壁 1% (w/V) 的琼脂平板上,使每个根尖从琼脂边缘自由悬浮在周围空气中。琼脂平板与密闭丙烯酸室内放置的饱和盐溶液之间建立稳定的水分梯度。拟南芥在该系统中对水分梯度表现出明显的弯曲反应。近年研究表明,拟南芥根的向水性反应由多重因子协同调控,包括根伸长区皮层细胞中 MIZ1 (MIZU-KUSSEI 1)^[5]蛋白的功能、脱落酸(ABA)^[6]信号通路、根弯曲部位活性氧(ROS)的时空积累^[7],以及包括根冠与伸长区中柱在内

的整个根尖细胞质 Ca^{2+} 浓度的动态变化^[8]。然而,不同植物物种间向水性的调控机制存在显著差异,且其与向重力性的交互模式亦呈现物种特异性^[9](表 1)。目前,根系水势梯度感知的分子机制、向水性信号传导路径及其与向重力性等其他向性的交互作用仍亟待解析^[10-11]。此外,由于向重力性、向光性与向触性等多元向性的信号干扰,实验室条件下根系向水性的独立观测仍面临技术挑战^[12]。无向性或向性表型改变突变体的筛选与功能解析,不仅推动了向水性核心调控元件的鉴定,更揭示了该机制在物种间的演化多样性(表 1)。

本文综述了植物根感知水势梯度的关键部位,并重点讨论参与向水性调控的次级信使系统(钙离子与活性氧)、激素信号网络(脱落酸、生长素与细胞分裂素)及向水性与其他向性信号通路的交互作用。



箭头表示重力 (G) 方向。

Arrow indicates the direction of gravitational force (G).

图 1 拟南芥向水性诱导实验系统

Fig. 1 Experimental system for inducing hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*

1 根系水势梯度感知与构型可塑性的协同调控

早期研究表明,根冠在植物向水性感知中发挥核心作用。例如,玉米根冠的移除可显著抑制其向水性反应,提示根冠是水分梯度感知的关键部位^[13]。后续研究通过激光消融等现代技术进一步证实,根冠在拟南芥、玉米和豌豆等物种的水势梯度感知中具有保守功能^[14-17]。然而,物种间存在显著差异:玉米根尖虽对水势梯度最敏感,但其伸长区皮层细胞亦可独立感知水分信号^[17];而黄瓜和水稻根冠则对向水性具有抑制作用,去

除根冠后其向水反应得以恢复^[18-19]。值得注意的是,拟南芥分生组织与根冠的激光消融试验研究表明,即使缺乏根冠,其伸长区皮层细胞仍能驱动向水弯曲^[5]。由于传统根冠去除方法常伴随根系生长损伤,向水性减弱可能源于生长受限而非感知机制缺失^[20]。植物水分感知部位具有物种特异性,可能涉及根冠柱细胞、伸长区皮层细胞或二者的协同作用(表 1)。然而,不同植物感知水势梯度的差异程度及其具体的分子机制仍需深入解析。

根系构型特征是决定向水性效率的关键因素。研究表明,大豆根系在局部供水条件下通过

调整根系发育方向优先向土壤湿润区域延伸，凸显向水性对根系形态可塑性的主导作用^[21]。EAPEN 等^[22]通过田间试验发现,强向水性玉米杂交种在 3 种处理（正常灌溉、局部侧位灌溉、干旱胁迫）下表现出显著优势：其根系投影面积、中位宽度与根深骨架化程度等形态参数均优于弱响应品种，且茎粗与产量显著提升。此类构型特征通过增强深层土壤水分获取能力，赋予植物干旱适应性^[23-25]。例如，水稻深层根系通过提取深层水分缓解干旱胁迫，其根系构型改良已被证实可增强抗旱性^[26]。*DEEPER ROOTING 1 (DRO1)*

基因通过调控根生长角度与深根性显著提升干旱条件下的水稻产量^[27-29]。因此，解析根系构型对水分梯度的响应规律，可为抗旱品种选育提供理论依据。

2 向水性次级信使

2.1 钙 (Ca²⁺) 信号

Ca²⁺是植物生长发育和逆境响应的核心调控因子，也是真核生物中普遍的第二信使^[39-40]。膜渗透性 Ca²⁺螯合剂 BAPTA-AM 能够减轻拟南芥根的向水性^[8]，钙螯合剂乙二醇-双-(β-氨基乙基

表 1 植物根系向水性机制的物种特异性差异
Tab. 1 Species-specific differences in hydrotropic mechanisms of plant root

物种（科） Species (family)	感知部位 Site of perception	涉及的主要 激素 Major hormone involved	靶向蛋白/通路 Target protein/ pathway	抑制剂的抑制效果 Effects of inhibitors on hydrotropic response							参考文献 Refer- ence
				CHPAA	TIBA	PCIB	KYN	HFCA	洛伐他汀 Lovastatin		
拟南芥 （十字花科）	根冠、 伸长区	脱落酸、细胞分 裂素	ARR16 和 ARR17、 MIZ1、ECA1、 SnRK2.2	无变化 或促进	无变化 或促进	无变化	促进	未知	未知	[5, 30-33]	
豌豆 （豆科）	根冠	生长素	AUX1、PIN 转运蛋 白, IAA 生物合成， 生长素信号转导 （TIR1/AFBs）	抑制	抑制	抑制	抑制	抑制	未知	[19, 34]	
百脉根 （豆科）	未知	未知	生长素生物合成， TIR1/AFBs 独立通 路	无变化 或促进	无变化 或促进	无变化 或促进	抑制	未知	未知	[19]	
水稻 （禾本科）	过渡区或 伸长区	生长素	AUX1、PIN 转运蛋 白, IAA 生物合成， 生长素信号转导 （TIR1/AFBs）	抑制	抑制	抑制	抑制	未知	未知	[19]	
玉米 （禾本科）	根冠、伸 长区	生长素	MIZ1、Aux/IAA 转 录因子、IAA 转运 蛋白（PINOID）、 生长素转运蛋白 （big grain I）、钙 泵、细胞分裂素氧 化酶	未知	未知	未知	未知	未知	抑制	[35]	
黄瓜 （葫芦科）	过渡区或 伸长区	生长素	Aux/IAA（IAA1） 转录因子、CsPIN5 （AtPIN2）、生长素 信号转导 （TIR1/AFBs）	未知	抑制	抑制	未知	抑制	未知	[18, 36]	
番茄 （茄科）	未知	脱落酸、 乙烯	MIZ1、ABA4	未知	未知	未知	未知	未知	未知	[37-38]	

注: 3-氯-4-羟基苯乙酸(CHPAA)为生长素流入抑制剂; 2,3,5-三氯苯甲酸(TIBA)为生长素流出抑制剂; 对氯苯氧基异丁酸(PCIB)为生长素反应抑制剂; L-犬尿氨酸(KYN)为生长素生物合成抑制剂; HFCA 9-羟基-9-茚羧酸(HFCA)为生长素转运抑制剂; 洛伐他汀用于细胞分裂素生物合成。

Note: 3-chloro-4-hydroxyphenylacetic acid (CHPAA) was auxin influx (AUX1) inhibitor; 2,3,5-triiodobenzonic acid (TIBA) was auxin efflux (PIN) inhibitor; p-chlorophenoxyisobutyric acid (PCIB) was auxin response inhibitor; L-kynurenine (KYN) was auxin biosynthesis inhibitor; 9-hydroxyfluorene-9-carboxylic acid (HFCA) was auxin transport inhibitor; Lovastatin was used for cytokinin biosynthesis.

醚)-N,N,N',N'-四乙酸 (EGTA) 对豌豆根的向水性也存在抑制作用^[34]。同样, 钙通道阻滞剂镧 (LaCl_3) 抑制了无向重力性豌豆突变体 *ageotropum* 的向水性反应, 而钙离子载体 A23187 的应用显著增强了豌豆根的向水弯曲^[41], 表明质外体钙及其通过质膜的流入参与了向水性的诱导。SHKOLNIK 等^[8]发现施加在拟南芥根尖上的水势梯度会在韧皮部产生缓慢、长距离及不对称的细胞质 Ca^{2+} 信号并在伸长区达到峰值, Ca^{2+} 信号通过伸长区的微管细胞逐渐传递到外围细胞, 进而导致细胞差异生长并向更高水势弯曲。*MIZU-KUSSEI 1* (*MIZ1*) 编码一个功能未知的内质网 (ER) 膜定位蛋白^[42], *MIZ1* 蛋白是拟南芥根向水弯曲时产生缓慢、长距离 Ca^{2+} 信号所必需的^[8], *miz1* 突变体对向水刺激不敏感, 表明 *MIZ1* 蛋白在根向水性中具有重要作用。*ECA1* 是一种将胞内 Ca^{2+} 导入 ER 腔的泵^[43], 通过生化和遗传手段提高细胞质 Ca^{2+} 水平, 包括内质网 Ca^{2+} -ATP 酶亚型 *ECA1* 突变体 *ecal*, 能够增强根的向水性反应^[8]。最近研究表明, 水分胁迫下 *MIZ1* 通过直接与 *ECA1* 结合抑制其转运活性, 为向水性产生必要的钙信号, 进而导致根向高水势弯曲生长^[44]。水分胁迫后期, 由渗透胁迫感受器 *OSCA1.1*^[45] 介导的胞质 Ca^{2+} 增加^[46] 被钙依赖性蛋白激酶 (CPK4/5/6/11) 感知并对 *MIZ1* 进行磷酸化修饰, 从而减轻 *MIZ1* 对 *ECA1* 的抑制作用^[44]。这种负反馈调节导致细胞质 Ca^{2+} 流入内质网, 细胞质 Ca^{2+} 的浓度降低减弱了根的向水性^[44]。当细胞质 Ca^{2+} 的积累超过生理耐受阈值时, 细胞质 Ca^{2+} 的增加会产生促进或抑制向水反应的双重作用, 以维持营养吸收与生长平衡^[44]。目前, 尚不清楚 Ca^{2+} 信号如何从根尖传递到伸长区以促进跨根的细胞差异生长和随后的向水弯曲, 以及 Ca^{2+} 信号传导是否与激素信号通路相互作用。

2.2 活性氧 (ROS)

ROS 在植物生物学中具有双重作用。ROS 不仅介导生长发育所需的信号反应, 也会触发生理或程序性细胞死亡^[47]。植物在应对不同生物和非生物胁迫时会促使 ROS 的产生, ROS 是各种复杂信号通路的枢纽^[48]。植物 NADPH 氧化酶被称为 Rboh (respiratory burst oxidase homologue), 是动物巨噬细胞 NADPH 氧化酶主要功能亚基 gp91^{phox} 的同源物, 负责催化质外体超氧化物的产生, 超氧化物自发或通过超氧化物歧化酶转化为过氧化氢

(H_2O_2), 进一步介导 ROS 的信号传导^[49]。拟南芥根的向重力反应过程中, ROS 在根伸长区呈现短暂的不对称分布, 而在向水性中未观察到 ROS 的瞬时不对称分布, 且用氧化胁迫诱导剂甲基紫精处理拟南芥幼苗不会影响根的向水性^[50-51], ROS (推测是 H_2O_2) 可能通过促进向重力性和负向调节向水性来调节根的向性反应^[50]。使用抗氧化剂抗坏血酸或 ROS 产生抑制剂二苯基氯化碘盐 (DPI) 会降低 ROS 水平, 进而减轻根的向重力性、增强向水性, 缺乏抗坏血酸过氧化物酶 1 的拟南芥突变体 *apxl* 表现出减弱的向水弯曲^[50]。同样, 研究表明 RBOH C 的活性是负向调控向水性所必需的, 因为 *rbohC* 突变体表现出增强的向水弯曲及根尖较低水平的 H_2O_2 ^[50]。此外, NADPH 氧化酶激活产生的质外体 ROS 可以触发允许 Ca^{2+} 流入质膜的通道, 由此导致的细胞质 Ca^{2+} 增加可能通过 RBOH 激活的前馈调节被放大, 进一步触发 Ca^{2+} 内流循环并传播到相邻细胞^[52]。ROS 诱导的 Ca^{2+} 波和 Ca^{2+} 诱导的 ROS 波可能参与向性弯曲的长距离信号转导。这种信号转导机制是否涉及基于膜电位的电信号传导仍待进一步研究^[53]。

3 向水性激素信号

3.1 脱落酸 (ABA)

ABA 信号转导途径是植物渗透胁迫的核心^[54]。植物根中 ABA 的生物合成是对环境缺水的早期反应^[55]。与野生型相比, ABA 缺陷突变体 *aba1-1* 和 *abi2-1* 的向水性显著减弱 (表 2), 外源添加 ABA 完全恢复了 *aba1-1* 对水势梯度的响应, 表明 ABA 参与了向水性反应^[4]。已鉴定的 ABA 信号通路的核心成分包括 STARTT 蛋白结构域的 PYR/PYL/RCAR (Pyrabactin Resistance/Pyrabactin Resistance-Like/Regulatory Component of ABA Receptor, PYR/PYL/RCAR)、蛋白磷酸酶 2C (Type 2C protein phosphatases, PP2Cs) 和亚类 III SNF1 相关激酶 (SNF1-related kinase 2, SnRK2)^[56]。ABA 通过与 PYR/PYL/RCAR 蛋白相互作用, 阻止 PP2C 介导的 SnRK2s 去磷酸化, 导致 SnRK2 激酶的激活、ABA 反应启动子元件的磷酸化及 ABA 相关基因的表达^[57-58]。拟南芥中, ABA 超敏 *pp2c* 四重突变体和 ABA 不敏感六重 *pyr/pyl* 突变体分别表现出增强和减弱的向水性, 表明 PYR/PYL 对 PP2Cs 的 ABA 依赖性抑制在根响应向水刺激中具有重要作用^[59]。拟南芥 *snrk2.2 snrk2.3*

表 2 根向水性表现异常的不同遗传背景的拟南芥突变体

Tab. 2 *Arabidopsis thaliana* mutants with various genetic backgrounds exhibiting abnormal root hydrotropism

突变体 Mutant	基因名 Gene name	编号 Accession	功能 Function	向水性反应 Hydrotropic response	参考文献 Reference
<i>pin2 wav6</i> (双突变体)	<i>PIN2</i>	AT5G57090	生长素流出载体	增强	[4, 64]
<i>aux1-7</i>	<i>AUX1</i>	AT2G38120	生长素流入载体	增强	[4, 65]
<i>aba1-1</i>	<i>ABA1</i>	AT5G67030	脱落酸生物合成	减弱	[4]
<i>abi2-1</i>	<i>ABI2</i>	AT4G26080	脱落酸信号转导	减弱	[4]
<i>wav2-1</i>	<i>WAV2</i>	AT5G20520	脱硫酸化	减弱	[4, 66]
<i>wav3-1</i>	<i>WAV3</i>	AT5G49665	E3 泛素连接酶	减弱	[4, 67]
<i>axr1-3</i>	<i>AXR1</i>	AT1G05180	生长素响应	增强	[4]
<i>axr2-1</i>	<i>AXR2</i>	AT3G23050	生长素响应	增强	[4]
<i>wav6-52</i>	未识别	未识别	生长素运输	增强	[4]
<i>hab1-1 abi1-1 pp2ca</i> <i>labi2-2</i> (四重突变体)	<i>HAB1</i>	AT1G72770	脱落酸信号转导	增强	[60, 68]
	<i>ABI1</i>	AT4G26080			
	<i>PP2CA</i>	AT3G11410			
	<i>ABI2</i>	AT5G57050			
<i>nhr1</i>	未识别	未识别	未知	抑制	[69-70]
<i>pgm1</i>	<i>PGM1</i>	AT5G51820	磷酸葡萄糖变位酶异构体	增强	[71]
<i>miz1</i>	<i>MIZ1</i>	AT2G41660	未知	抑制	[72]
<i>pldζ2</i>	<i>PLDζ2</i>	AT3G05630	磷脂酶	减弱	[73-74]
<i>miz2 gnom^{miz2}</i> (双突变体)	<i>GNOM</i>	AT1G13980	GDP/GTP 交换因子	抑制	[75]
<i>miz2</i>	未识别	未识别	囊泡运输	无向水性	[75]
<i>ahr1</i>	未识别	未识别	未知	抑制	[76]
<i>phyA phyB</i> (双突变体)	<i>PHYA</i>	AT1G09570	光感知	抑制	[6]
	<i>PHYB</i>	AT2G18790			
<i>hy5-1</i>	<i>HY5</i>	AT5G11260	光信号转导	抑制	[6]
<i>pyr/pyl</i> (六重突变体)	<i>PYR1</i>	AT4G17870	脱落酸信号转导	减弱	[68]
	<i>PYL1</i>	AT5G46790			
	<i>PYL2</i>	AT2G26040			
	<i>PYL4</i>	AT2G38310			
	<i>PYL5</i>	AT5G05440			
	<i>PYL8</i>	AT5G53160			
<i>rbohC</i>	<i>RBOH C</i>	AT5G51060	NADPH 氧化酶	增强	[50]
<i>apx1</i>	<i>APX1</i>	AT1G07890	抗坏血酸过氧化物酶	减弱	[50]
<i>snrk2.2 snrk2.3</i> (双突变体)	<i>SNRK2.2</i>	AT3G50500	脱落酸信号转导	减弱	[5]
	<i>SNRK2.3</i>	AT5G66880			
<i>atg2</i>	<i>ATG2</i>	AT3G19190	自噬	无向水性	[7]
<i>atg8b</i>	<i>ATG8B</i>	AT3G06420	自噬	无向水性	[7]
<i>atg8i</i>	未识别	未识别	自噬	无向水性	[7]
<i>atg9</i>	<i>ATG9</i>	AT2G31260	自噬	无向水性	[7]
<i>bril5</i>	未识别	未识别	油菜素类固醇感知	减弱	[61]
<i>eca1</i>	<i>ECA1</i>	AT1G07810	内质网钙离子泵	增强	[8]
<i>ahp1 ahp2 ahp3</i> (三重突变体)	<i>AHP1</i>	AT3G21510	细胞分裂素信号转导	减弱	[32]
	<i>AHP2</i>	AT3G29350			
	<i>AHP3</i>	AT5G39340			

续表 2 根向水性表现异常的不同遗传背景的拟南芥突变体

Tab. 2 *Arabidopsis thaliana* mutants with various genetic backgrounds exhibiting abnormal root hydrotropism (continued)

突变体 Mutant	基因名 Gene name	编号 Accession	功能 Function	向水性反应 Hydrotropic response	参考文献 Reference
<i>arr16 arr17</i> (双突变体)	<i>ARR16</i> <i>ARR17</i>	AT2G40670 AT3G56380	细胞分裂素信号转导	减弱	[32]
<i>ahk2-5 cre1-2</i>	<i>AHK2</i> <i>CRE1</i>	AT5G35750 AT2G01830	细胞分裂素感知	减弱	[32]
<i>ipt1 ipt3 ipt5 ipt7</i> (四重突变体)	<i>IPT1</i> <i>IPT3</i> <i>IPT5</i> <i>IPT7</i>	AT1G68460 AT3G63110 AT5G19040 AT3G23630	细胞分裂素合成	减弱	[32]
<i>cyp735a1</i>	<i>CYP735A1</i>	AT5G38450	细胞分裂素合成	减弱	[32]
<i>log2</i>	未识别	未识别	细胞分裂素合成	减弱	[32]
<i>pcap1</i>	<i>PCaP1</i>	AT4G20260	钙离子信号转导	减弱	[77]
<i>ktn1</i>	<i>KTN1</i>	AT1G80350	微管剪切	减弱	[78]
<i>osca1.1</i>	<i>OSCA1.1</i>	AT4G04340	钙离子通道	增强	[46]
<i>miz1 pgm1</i> (双突变体)	<i>MIZ1</i> <i>PGM1</i>	AT2G41660 AT5G51820	<i>MIZ1</i> -未知 <i>PGM1</i> -磷酸葡萄糖变位酶异构体	抑制	[79]
<i>arh1-2 fei1-C fei2-C</i> (三重突变体)	未识别 未识别 未识别	未识别 未识别 未识别	细胞壁合成	增强	[80]

双突变体的向水性反应明显降低(表 2),但在 *SnRK2.2* 自身启动子或皮层特异性启动子下表达 *SnRK2.2* 基因的 *snrk2.2 snrk2.3* 双突变体中恢复,根皮层特异性表达 ABA 关键信号转导成分 *SnRK2.2* 似乎是根产生向水性反应所必需的^[5]。ABA-INSENSITIVE1 (ABI1) 是 ABA 信号转导中的关键 PP2C,其直接与拟南芥质膜 H⁺依赖性腺苷三磷酸酶 2 (AHA2) 的 C 末端相互作用并对其倒数第二个苏氨酸残基 (Thr947) 去磷酸化而负向调节 AHA2,破坏根伸长区 H⁺的不对称外流,从而抑制根的生长和向水弯曲。研究表明,低浓度 ABA 通过缓解 ABI1 介导的质膜 H⁺-ATPase 2 抑制作用来促进根的生长和向水性^[60]。此外,油菜素内酯 (BRs) 受体油菜素内酯不敏感 1 (BRI1) 与 AHA2 对 H⁺外流的高度协同在拟南芥根的向水性中具有重要作用,水势梯度下 BR 不敏感突变体 *bri1-5* 根的生长和向水弯曲受到明显抑制^[61]。最近报道,向水刺激下水势较低侧番茄根中 ABA 相关基因表达量增加,ABA 调节的根尖不对称 H⁺外排促进细胞伸长生长,进而导致向水弯曲^[37]。

拟南芥 PYR/PYL 家族成员在调节 ABA 敏感性方面存在部分功能冗余,尽管每个 PYL 可能拥有独特的生化性质和表达模式^[59]。拟南芥三重突

变系(*pyr1 pyl1 pyl4*)与四重突变系(*pyr1 pyl1 pyl2 pyl4*)才表现出明显的 ABA 不敏感性^[62]。*pyr1 pyl1 pyl2 pyl4 pyl5 pyl8* 六重突变体 (112458) 对 ABA 不敏感性至少比 *pyr1 pyl1 pyl2 pyl4* 四重突变体 (1124) 高 1 个数量级^[63]。有趣的是,PYL8 在调节根对 ABA 的敏感性方面表现非冗余性,9 个 *pyr/pyl* 突变体 (*pyr1*、*pyl1*、*pyl2*、*pyl4*、*pyl5*、*pyl6*、*pyl7*、*pyl8* 和 *pyl9*) 中只有 *pyl8* 单敲突变体对 ABA 介导的根的生长抑制敏感性降低,推测 PYL8 的表达模式相对于其他 PYR/PYL 受体具有特异性^[59]。

3.2 生长素 (auxin)

许多研究表明,生长素再分配参与植物根的向重力性^[81-83]。然而,向水性中根的生长素再分配一直存在争议^[84]。拟南芥中,无论是否存在生长素极性运输抑制剂,均未观察到根向水性反应中生长素的再分布,但非特异性生长素拮抗剂氯苯氧异丁酸 (PCIB) 可显著抑制向水性,而特异性拮抗剂反而增强该反应^[30, 33]。同样,对重力和生长素反应降低的突变体 *axr1-3* 和 *axr2-1* 表现出比野生型更强的向水性^[4](表 2),通过阻断生长素受体 TIR 依赖的生长素信号传导可加速根的向水弯曲^[33]。另一方面,向水刺激前 2 h 内未检测到拟南芥根中生长素的差异分布,但 6 h 以后发现

根尖凸侧生长素水平较高,这种晚期生长素再分布可能是根向水弯曲后受到重力刺激的结果^[33]。这些结果表明,拟南芥根的向水性可能是由不同于重力依赖性生长素再分配机制介导的,或者生长素不参与拟南芥根的向水性^[33]。微重力条件下黄瓜根对向水刺激更敏感,而生长素转运抑制剂显著降低了向水性反应,黄瓜根向水性和向重力性间的干扰或相互作用可能是由于响应湿度梯度和重力而建立的竞争性生长素动力学差异造成的^[36, 85]。此外,生长素合成、转运或反应抑制剂的施用降低了水稻、豌豆^[19]与黄瓜根^[18]的向水性,而光叶百脉根的向水性只受到生长素合成的影响,不需要生长素的运输与反应^[19](表1)。因此,生长素在根向水性中的调节机制可能不同于向重力性^[30],其参与向水性的方式因植物物种而异^[88]。

3.3 细胞分裂素 (cytokinin)

细胞分裂素是在水分胁迫条件下影响根系生长方向的关键信号分子^[32]。向水性改变突变体1 (*ahr1*) 在细胞分裂素存在的条件下,表现出与野生型相似的向水性反应^[76]。外源激动素的应用恢复了无向水性突变体1 (*nhr1*) 的向水性^[76]。相对于高水势侧,拟南芥根尖低水势侧表现出更多的细胞分裂素反应;2种细胞分裂素下游A型反应调节因子ARR16和ARR17在较低水势侧上调,导致该侧分生组织区细胞分裂增加,根向较高水势侧弯曲;各种细胞分裂素生物合成和信号转导突变体,包括*arr16 arr17*双突变体,向水反应明显降低,表明分生组织区细胞分裂素不对称分布是细胞分裂不均和随后根向水弯曲的重要因素^[32]。细胞分裂素的不对称分布依赖于功能性MIZ1,因为向水刺激下*miz1-2*突变体中ARR16和ARR17的表达仍然很低,而ARR16或ARR17的单侧表达均可有效诱导*miz1-2*根的向水弯曲^[32]。此外,MIZ1的表达模式不受向水刺激或外源细胞分裂素应用的调节^[32]。但MIZ1调控细胞分裂素的具体分子机制仍尚不清楚。MIZ1蛋白含有一个功能未知的结构域(DUF617,即MIZ结构域)。该结构域在陆生植物(如苔藓、拟南芥)中高度保守,但在藻类或动物中未发现,暗示其可能通过特定分子界面参与细胞分裂素信号通路的调控^[72, 86]。例如,MIZ结构域的缺失可能影响MIZ1与细胞分裂素响应因子(如ARR16/ARR17)的相互作用,进而破坏根尖细胞分裂素的不对称分布^[32]。

4 向水性与其它向性的交互

除了向水性调控机制外,植物根的向水性也会受到其他环境信号的影响。地球正常重力下,向重力性会干扰各种植物根系对水势梯度的响应^[87]。向水性与向重力性相互影响的程度取决于刺激阈值与物种敏感性差异,根对水势梯度的反应根据重力刺激角度而变化^[88]。豌豆失重力突变体*ageotropum*因向重力性缺陷,其根系向水性反应显著强于野生型^[34],通过回转器消除重力向量后,可恢复根的向水弯曲能力^[89]。类似现象在黄瓜、小麦和玉米中均被证实:重力信号的减弱(如双轴旋转或倾斜生长)可显著增强根系向水性^[90];小麦和玉米的根中也存在向水性和向重力性的相互作用^[91-92]。倾斜方向上,拟南芥向重力性缺陷突变体*aux1*的向水性增强,而向水性缺陷突变体*miz1*的向水性反应则被抑制,双突变体*miz1 aux1*的表型恢复表明重力阻碍了根在倾斜方向的向水响应^[93]。

光环境通过光敏色素(phyA/phyB)及下游转录因子HY5精细调节根系向水性。蓝光诱导的MIZ1表达是拟南芥向水性与向光性共享的关键节点:HY5缺失突变体*hy5*的向水性减弱可通过外源ABA处理恢复,但ABA合成抑制剂abamine SG则加剧其表型,表明光信号与ABA通路独立调控MIZ1的表达,或者MIZ1通过整合ABA与光等环境信号调节根的向水性^[6, 9]。值得注意的是,MIZ1的表达不完全依赖光或ABA信号,表明光或ABA信号传导之外可能还存在其他影响MIZ1表达与向水性的途径^[6]。

根波浪形生长(向触性)与向水性可能也存在部分共享的调控网络^[4]。拟南芥向触性缺陷突变体*wav2-1*和*wav3-1*对向水刺激的敏感性增强,而向水性突变体*nhr1*则表现出超敏的向触反应^[4, 94]。由于*wav2-1*和*wav3-1*的向水响应增强,向水性关键基因MIZ1可能参与根波浪形生长^[72]。此外,向水性缺陷突变体*miz1*和*miz2*的向光性降低、向触性反应发生改变^[72, 95],而光形态建成突变体*hy5*表现出减弱的向水性^[6]与波浪形生长^[96],提示光-触-水多向性调控存在高阶整合机制。

这些结果表明,MIZ1可能在几种向性生长机制中发挥不同的作用^[72]。MIZ1的进化保守性进一步支持其多功能性。MIZ结构域(DUF617)在陆生植物中广泛存在(包括苔藓和被子植物),但在非陆生生物中缺失,表明其可能是在植物适应

陆地环境过程中演化出的关键调控模块^[72, 97]。例如, MIZ1 不仅通过整合 ABA 和光信号调控向水性, 还可能通过与其他向性相关蛋白(如光敏色素 PHYB)互作, 协调根系对复合环境刺激的反应^[6, 9]。而不同向性反应是直接影响植物根的生长模式还是通过影响向重力性进行间接调节, 仍待进一步研究^[87]。事实上, 向水性或其他向性反应基本都涉及到 ABA、ROS 和 Ca^{2+} 胁迫信号, 其他信号包括但不限于 NO、生长素、脂质分子, 但不同向性及不同植物间胁迫信号的产生与传导机制有所差异。

植物根系通过多向性协同网络(如向地性、向水性、向光性及向触性)动态优化其空间构型, 这一特性是其应对干旱、弱光及机械胁迫等复杂环境的核心生存策略^[85-86]。其中, 向水性通过驱动根系沿水分梯度定向延伸, 显著提升深层土壤水分获取效率, 已被证实为关键抗旱机制^[85-86, 98]。因此, 解析作物向水性调控通路并开发靶向育种技术(如 CRISPR 编辑 MIZ1 或 *SnRK2.2*), 可显著增强根系在干旱胁迫下的水分勘探能力, 为气候变化背景下作物稳产提供创新解决方案。

5 结论和展望

研究植物根的向水性, 分离并鉴定不同向性突变体及其相关基因仍是重要且极具挑战性的目标。基因组关联分析与基因功能缺失技术的运用, 有助于克服传统 EMS 诱变筛选向性突变体的局限性。目前, 各类向性突变基因对根系生长方向的调控效应逐步明晰, 为揭示根响应环境信号的分子机制提供了突破口。尽管根尖感知与整合多重环境刺激的精确机制尚未完全阐明, 但对向性突变相关基因的挖掘仍能深化对根系非生物胁迫感知-响应网络的理解。鉴于向性反应对根系发育与形态建成的关键调控作用^[21], 深入探究胁迫信号、激素通路、调控因子与发育进程间的动态互作关系具有重要科学价值。同时, 应加强向水性在自然生态系统中的功能解析及其与其他向性互作机制的研究。当前多数成果源于实验室可控条件, 而自然环境中根系同时受光信号、机械障碍及化学梯度等多因素影响, 这些环境要素可能通过调控网络交叉节点参与向水性反应。例如, 玉米强向水性响应杂交种在干旱与局部侧位灌溉条件下表现出根冠生物量与籽粒产量的显著正相关^[22], 而沿海沙丘灌木幼苗在田间模拟条件下

未显现明确的向水性生态适应特征^[99], 表明物种特性与环境互作的复杂性。系统阐明不同植物中多向性协同调控根系水分胁迫响应的机制, 不仅能提升植物水分利用效率, 还可揭示向水性机制的演化多样性, 从而为作物抗逆稳产提供理论支撑。

参考文献

- [1] GARCIA-MAQUILON I, LOZANO-JUSTE J, ALREFAEI A F, RODRIGUEZ P L. Hydrotropism: analysis of the root response to a moisture gradient[J]. *Methods in Molecular Biology* (Clifton, NJ), 2022, 2494: 17-24.
- [2] UZILDAY B, TAKAHASHI K, KOBAYASHI A, UZILDAY R O, FUJII N, TAKAHASHI H, TURKAN I. Role of abscisic acid, reactive oxygen species, and Ca^{2+} signaling in hydrotropism—drought avoidance-associated response of roots[J]. *Plants*, 2024, 13(9): 1220.
- [3] KNIGHT T A. On the causes which influence the direction of the growth of roots[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1811(10): 209-219.
- [4] TAKAHASHI N, GOTO N, OKADA K, TAKAHASHI H. Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Planta*, 2002, 216(2): 203-11.
- [5] DIETRICH D, PANG L, KOBAYASHI A, FOZARD J A, BOUDOLF V, BHOSALE R, ANTONI R, NGUYEN T, HIRATSUKA S, FUJII N. Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism[J]. *Nature Plants*, 2017, 3(6): 1-8.
- [6] MORIWAKI T, MIYAZAWA Y, FUJII N, TAKAHASHI H. Light and abscisic acid signalling are integrated by MIZ1 gene expression and regulate hydrotropic response in roots of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(8): 1359-68.
- [7] JIMENEZ-NOPALA G, SALGADO-ESCOBAR A E, CEVALLOS-PORTA D, CARDENAS L, SEPULVEDA-JIMENEZ G, CASSAB G, PORTA H. Autophagy mediates hydrotropic response in *Arabidopsis thaliana* roots[J]. *Plant Science*, 2018, 272: 1-13.
- [8] SHKOLNIK D, NURIEL R, BONZA M C, COSTA A, FROMM H. MIZ1 regulates ECA1 to generate a slow, long-distance phloem-transmitted Ca^{2+} signal essential for root water tracking in *Arabidopsis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(31): 8031-8036.
- [9] MIYAZAWA Y, TAKAHASHI H. Molecular mechanisms mediating root hydrotropism: what we have observed since the rediscovery of hydrotropism[J]. *Journal of Plant Research*, 2020, 133(1): 3-14.

- [10] FROMM H. Root plasticity in the pursuit of water[J]. *Plants*, 2019, 8(7): 236.
- [11] GUL M U, PAUL A, CHEHRI A. Hydrotropism: understanding the impact of water on plant movement and adaptation[J]. *Water*, 2023, 15(3): 567.
- [12] ROY R, BASSHAM D C. Root growth movements: waving and skewing[J]. *Plant Science*, 2014(221/222): 42-47.
- [13] DARWIN C, DARWIN F E. The power of movement in plants[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1888.
- [14] MIYAZAWA Y, SAKASHITA T, FUNAYAMA T, HAMADA N, NEGISHI H, KOBAYASHI A, KANEYASU T, Ooba A, MOROHASHI K, KAKIZAKI T. Effects of locally targeted heavy-ion and laser microbeam on root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Radiation Research*, 2008, 49(4): 373-379.
- [15] TAKAHASHI H, SCOTT T. Intensity of hydrostimulation for the induction of root hydrotropism and its sensing by the root cap[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(1): 99-103.
- [16] JAFFE M, TAKAHASHI H, BIRO R. A pea mutant for the study of hydrotropism in roots[J]. *Science*, 1985, 230(4724): 445-447.
- [17] WANG Y, AFEWORKI Y, GENG S, KANCHUPATI P, GU M, MARTINS C, RUDE B, TEFERA H, KIM Y, GE X. Hydrotropism in the primary roots of maize[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(6): 1796-1808.
- [18] FUJII N, MIYABAYASHI S, SUGITA T, KOBAYASHI A, YAMAZAKI C, MIYAZAWA Y, KAMADA M, KASAHARA H, OSADA I, SHIMAZU T. Root-tip-mediated inhibition of hydrotropism is accompanied with the suppression of asymmetric expression of auxin-inducible genes in response to moisture gradients in cucumber roots[J]. *PLoS One*, 2018, 13(1): e0189827.
- [19] NAKAJIMA Y, NARA Y, KOBAYASHI A, SUGITA T, MIYAZAWA Y, FUJII N, TAKAHASHI H. Auxin transport and response requirements for root hydrotropism differ between plant species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(13): 3441-3456.
- [20] WEXLER Y, SCHROEDER J I, SHKOLNIK D. Hydrotropism mechanisms and their interplay with gravitropism[J]. *The Plant Journal*, 2024, 18(6): 1732-1746.
- [21] TSUTSUMI D, KOSUGI K I, MIZUYAMA T. Effect of hydrotropism on root system development in soybean (*Glycine max*): growth experiments and a model simulation[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2002, 21: 441-458.
- [22] EAPEN D, MARTÍNEZ-GUADARRAMA J, HERNÁNDEZ-BRUNO O, FLORES L, NIETO-SOTELO J, CASSAB G I. Synergy between root hydrotropic response and root biomass in maize (*Zea mays* L.) enhances drought avoidance[J]. *Plant Science*, 2017, 265: 87-99.
- [23] MOROKE T, SCHWARTZ R, BROWN K, JUO A. Soil water depletion and root distribution of three dryland crops[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(1): 197-205.
- [24] SCHENK H J, JACKSON R B. Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics[J]. *Geoderma*, 2005, 126(1/2): 129-140.
- [25] MORISON J, BAKER N, MULLINEAUX P, DAVIES W. Improving water use in crop production[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2008, 363(1491): 639-658.
- [26] GOWDA V R, HENRY A, YAMAUCHI A, SHASHIDHAR H, SERRAJ R. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice[J]. *Field Crops Research*, 2011, 122(1): 1-13.
- [27] UGA Y, OKUNO K, YANO M. *Dro1*, a major QTL involved in deep rooting of rice under upland field conditions[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2485-2494.
- [28] UGA Y, SUGIMOTO K, OGAWA S, RANE J, ISHITANI M, HARA N, KITOMI Y, INUKAI Y, ONO K, KANNO N. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions[J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(9): 1097-1102.
- [29] ARAI-SANO H, TAKAI T, YOSHINAGA S, NAKANO H, KOJIMA M, SAKAKIBARA H, KONDO M, UGA Y. Deep rooting conferred by *DEEPER ROOTING 1* enhances rice yield in paddy fields[J]. *Scientific Reports*, 2014, 4(1): 5563.
- [30] KANEYASU T, KOBAYASHI A, NAKAYAMA M, TUJII N, TAKAHASHI H, MIYAZAWA Y. Auxin response, but not its polar transport, plays a role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(5): 1143-1150.
- [31] YUSUKE N, YOSHITAKA N, AKIE K, TOMOKI S, YUTAKA M. Auxin transport and response requirements for root hydrotropism differ between plant species[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(13): 3441-3456.
- [32] CHANG J, LI X, FU W, WANG J, YONG Y, SHI H, DING Z, KUI H, GOU X, HE K. Asymmetric distribution of cytokinins determines root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Cell Research*, 2019, 29(12): 984-993.
- [33] SHKOLNIK D, KRIEGER G, NURIEL R, FROMM H. Hydrotropism: root bending does not require auxin redistribution[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(5): 757-759.
- [34] TAKAHASHI H, SUGE H. Root hydrotropism of an agravitropic pea mutant, *ageotropum*[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 82(1): 24-31.

- [35] WANG Y, AFEWORKI Y, GENG S, KANCHUPATI P, WU Y. Hydrotropism in the primary roots of maize[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(6): 1796-1808.
- [36] MOROHASHI K, OKAMOTO M, YAMAZAKI C, FUJII N, TAKAHASHI H. Gravitropism interferes with hydrotropism via counteracting auxin dynamics in cucumber roots: clinorotation and spaceflight experiments[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(4): 1476-1489.
- [37] LI Y, CHEN Y, JIANG S, DAI H, XU W, ZHANG Q, ZHANG J, DODD I C, YUAN W. ABA is required for differential cell wall acidification associated with root hydrotropic bending in tomato[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(1): 38-48.
- [38] WEXLER Y, KIERE Y, SOBOL G, NURIEL R, AZOULAY-PORTAL S, COHEN A, TOPORIK H, PASMANIK-CHOR M, FINKLER A, SHKOLNIK D. Modulation of root hydrotropism and recovery from drought by *MIZ1-like* genes in tomato[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 48(4): 2739-2754.
- [39] KUDLA J, BECKER D, GRILL E, HEDRICH R, HIPPLER M, KUMMER U, PARNISKE M, ROMEIS T, SCHUMACHER K. Advances and current challenges in calcium signaling[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 414-431.
- [40] BERRIDGE M J, LIPP P, BOOTMAN M D. The versatility and universality of calcium signalling[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2000, 1(1): 11-21.
- [41] TAKANO M, TAKAHASHI H, SUGE H. Calcium requirement for the induction of hydrotropism and enhancement of calcium-induced curvature by water stress in primary roots of pea, *Pisum sativum* L[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(4): 385-391.
- [42] YAMAZAKI T, MIYAZAWA Y, KOBAYASHI A, MORIWAKI T, FUJII N, TAKAHASHI H. MIZ1, an essential protein for root hydrotropism, is associated with the cytoplasmic face of the endoplasmic reticulum membrane in *Arabidopsis* root cells[J]. *FEBS Letters*, 2012, 586(4): 398-402.
- [43] LIANG F, SZE H. A high-affinity Ca^{2+} pump, ECA1, from the endoplasmic reticulum is inhibited by cyclopiazonic acid but not by thapsigargin[J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(3): 817-825.
- [44] JU C, JAVED L, FANG Y, ZHAO Y, CAO C, DENG Y, GAO Y, SUN L, WANG C. *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase 4/5/6/11 negatively regulate hydrotropism via phosphorylation of MIZU-KUSSEI1[J]. *The Plant Cell*, 2024, 37(1): koae279.
- [45] YUAN F, YANG H, XUE Y, KONG D, YE R, LI C, ZHANG J, THEPRUNGSIRIKUL L, SHRIFT T, KRICHILSKY B. OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2014, 514(7522): 367-371.
- [46] AKITA K, MIYAZAWA Y. The mechanosensitive Ca^{2+} channel, OSCA1.1, modulates root hydrotropic bending in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 197: 104825.
- [47] MITTLER R. ROS are good[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(1): 11-9.
- [48] SEWELAM N, KAZAN K, SCHENK P M. Global plant stress signaling: reactive oxygen species at the cross-road[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 187.
- [49] SAGI M, FLUHR R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 336-40.
- [50] KRIEGER G, SHKOLNIK D, MILLER G, FROMM H. Reactive oxygen species tune root tropic responses[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(2): 1209-1220.
- [51] PONCE G, CORKIDI G, EAPEN D, LLEDÍAS F, CARDENAS L, CASSAB G. Root hydrotropism and thigmotropism in *Arabidopsis thaliana* are differentially controlled by redox status[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2017, 12(4): e1305536.
- [52] GILROY S, BIALASEK M, SUZUKI N, GORECKA M, DEVIREDDY A R, KARPINSKI S, MITTLER R. ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(3): 1606-1615.
- [53] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324.
- [54] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53(1): 247-273.
- [55] SCHACHTMAN D P, GOODGER J Q. Chemical root to shoot signaling under drought[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(6): 281-287.
- [56] CUTLER S R, RODRIGUEZ P L, FINKELSTEIN R R, ABRAMS S R. Abscisic acid: emergence of a core signaling network[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61(1): 651-679.
- [57] FUJII H, CHINNUSAMY V, RODRIGUES A, RUBIO S, ANTONI R, PARK S Y, CUTLER S R, SHEEN J, RODRIGUEZ P L, ZHU J K. *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signalling pathway[J]. *Nature*, 2009, 462(7273): 660-664.
- [58] MA Y, SZOSTKIEWICZ I, KORTE A, MOES D, YANG Y, CHRISTMANN A, GRILL E. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors[J]. *Science*, 2009, 324(5930): 1064-1068.

- [59] ANTONI R, GONZALEZ-GUZMAN M, RODRIGUEZ L, PEIRATS-LLOBET M, PIZZIO G A, FERNANDEZ M A, DE WINNE N, DE JAEGER G, DIETRICH D, BENNETT M J. PYRABACTIN RESISTANCE1-LIKE8 plays an important role for the regulation of abscisic acid signaling in root[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(2): 931-941.
- [60] MIAO R, YUAN W, WANG Y, GARCIA-MAQUILON I, DANG X, LI Y, ZHANG J, ZHU Y, RODRIGUEZ P L, XU W. Low ABA concentration promotes root growth and hydrotropism through relief of ABA INSENSITIVE 1-mediated inhibition of plasma membrane H^+ -ATPase 2[J]. *Science Advances*, 2021, 7(12): eabd4113.
- [61] MIAO R, WANG M, YUAN W, REN Y, LI Y, ZHANG N, ZHANG J, KRONZUCKER H J, XU W. Comparative analysis of *Arabidopsis* ecotypes reveals a role for brassinosteroids in root hydrotropism[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(4): 2720-2736.
- [62] PARK S Y, FUNG P, NISHIMURA N, JENSEN D R, FUJII H, ZHAO Y, LUMBA S, SANTIAGO J, RODRIGUES A, CHOW T F F. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins[J]. *Science*, 2009, 324(5930): 1068-1071.
- [63] GONZALEZ-GUZMAN M, PIZZIO G A, ANTONI R, VERA-SIRERA F, MERILO E, BASSEL G W, FERNANDEZ M A, HOLDSWORTH M J, PEREZ-AMADOR M A, KOLLIST H. *Arabidopsis* PYR/PYL/RCAR receptors play a major role in quantitative regulation of stomatal aperture and transcriptional response to abscisic acid[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(6): 2483-2496.
- [64] CHEN R, HILSON P, SEDBROOK J, ROSEN E, MASSON C P H. The *Arabidopsis thaliana* *AGRAVITROPIC 1* gene encodes a component of the polar-auxin-transport efflux carrier[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(25): 15112-15117.
- [65] MARCHANT A, KARGUL J, MAY S T, MULLER P, DELBARRE A, PERROT-RECHENMANN C, BENNETT M J. AUX1 regulates root gravitropism in *Arabidopsis* by facilitating auxin uptake within root apical tissues[J]. *The EMBO Journal*, 1999, 18(8): 2066-2073.
- [66] MOCHIZUKI S. The *Arabidopsis* WAVY GROWTH 2 protein modulates root bending in response to environmental stimuli[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(2): 537-547.
- [67] SAKAI T, MOCHIZUKI S, HAGA K, UEHARA Y, SUZUKI A, HARADA A, WADA T, ISHIGURO S, OKADA K. The WAVY GROWTH 3 E3 ligase family controls the gravitropic response in *Arabidopsis* roots[J]. *Plant Journal*, 2012, 70(2): 303-314.
- [68] ANTONI R, GONZALEZ-GUZMAN M, RODRIGUEZ L, PEIRATS-LLOBET M, RODRIGUEZ P L. PYRABACTIN RESISTANCE1-LIKE8 plays an important role for the regulation of abscisic acid signaling in root[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(2): 931-941.
- [69] EAPEN D, BARROSO M L, CAMPOS M E, PONCE G, CORKIDI G, DUBROVSKY J G, CASSAB G I. A no hydrotropic response root mutant that responds positively to gravitropism in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(2): 536-546.
- [70] PONCE G, RASGADO F A, CASSAB G I. Roles of amyloplasts and water deficit in root tropisms[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(2): 205-217.
- [71] TAKAHASHI N. Hydrotropism interacts with gravitropism by degrading amyloplasts in seedling roots of *Arabidopsis* and radish[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 805-810.
- [72] KOBAYASHI A, TAKAHASHI A, KAKIMOTO Y, MIYAZAWA Y, FUJII N, HIGASHITANI A, TAKAHASHI H. A gene essential for hydrotropism in roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(11): 4724-4729.
- [73] LI G, XUE H W. *Arabidopsis* PLD $\zeta 2$ regulates vesicle trafficking and is required for auxin response[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(1): 281-295.
- [74] TANIGUCHI Y Y, TANIGUCHI M, TSUGE T, OKA A, AOYAMA T. Involvement of *Arabidopsis thaliana* phospholipase D $\zeta 2$ in root hydrotropism through the suppression of root gravitropism[J]. *Planta*, 2010, 231: 491-497.
- [75] MIYAZAWA Y, TAKAHASHI A, KOBAYASHI A, KANEYASU T, TAKAHASHI H. GNOM-mediated vesicular trafficking plays an essential role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 835-840.
- [76] SAUCEDO M, PONCE G, CAMPOS M E, EAPEN D, GARCÍA E, LUJAN R, SANCHEZ Y, CASSAB G I. An altered hydrotropic response (ahr1) mutant of *Arabidopsis* recovers root hydrotropism with cytokinin[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3587-3601.
- [77] TANAKA-TAKADA N, KOBAYASHI A, TAKAHASHI H, KAMIYA T, KINOSHITA T, MAESHIMA M. Plasma membrane-associated Ca^{2+} -binding protein PCaP1 is involved in root hydrotropism of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2019, 60(6): 1331-1341.
- [78] MIAO R, SIAO W, ZHANG N, LEI Z, LIN D, BHALERAO R P, LU C, XU W. Katanin-dependent microtubule ordering in association with ABA is important for root hydrotropism[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(7): 3846.
- [79] LIU Z, CHEN Y, LIU S, JIANG S, WANG L, HONG Y, YAO Z, HU X, LI Y. MIZ1 acts downstream of PGM1 in

- regulating root hydrotropism[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2023, 679: 175-178.
- [80] CHANG J, LI X, SHEN J, HU J, WU L, ZHANG X, LI J. Defects in the cell wall and its deposition caused by loss-of-function of three RLKs alter root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*[J]. Nature Communications, 2024, 15(1): 2648.
- [81] MCCLURE B A, GUILFOYLE T. Rapid redistribution of auxin-regulated RNAs during gravitropism[J]. Science, 1989, 243(4887): 91-93.
- [82] KLEINE-VEHN J, DING Z, JONES A R, TASAKA M, MORITA M T, FRIML J. Gravity-induced PIN transcytosis for polarization of auxin fluxes in gravity-sensing root cells[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2010, 107(51): 22344-22349.
- [83] RAHMAN A, TAKAHASHI M, SHIBASAKI K, WU S, INABA T, TSURUMI S, BASKIN T I. Gravitropism of *Arabidopsis thaliana* roots requires the polarization of PIN2 toward the root tip in meristematic cortical cells[J]. The Plant Cell, 2010, 22(6): 1762-1776.
- [84] TREWAVAS A. What remains of the Cholodny-Went theory? a summing up[J]. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(7): 793-794.
- [85] CASSAB G I, EAPEN D, CAMPOS M E. Root hydrotropism: an update[J]. American Journal of Botany, 2013, 100(1): 14-24.
- [86] MORIWAKI T, MIYAZAWA Y, KOBAYASHI A, TAKAHASHI H. Molecular mechanisms of hydrotropism in seedling roots of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae)[J]. American Journal of Botany, 2013, 100(1): 25-34.
- [87] TAKAHASHI H. Hydrotropism: the current state of our knowledge[J]. Journal of Plant Research, 1997, 110: 163-169.
- [88] TAKAHASHI H, MIYAZAWA Y, FUJII N. Hormonal interactions during root tropic growth: hydrotropism versus gravitropism[J]. Plant Molecular Biology, 2009, 69: 489-502.
- [89] TAKAHASHI H, BROWN C S, DRESCHER T W, SCOTT T K. Hydrotropism in pea roots in a porous-tube water delivery system[J]. HortScience, 1992, 27(5): 430-432.
- [90] MIZUNO H, KOBAYASHI A, FUJII N, YAMASHITA M, TAKAHASHI H. Hydrotropic response and expression pattern of auxin-inducible gene, CS-IAA1, in the primary roots of clinorotated cucumber seedlings[J]. Plant and Cell Physiology, 2002, 43(7): 793-801.
- [91] TAKAHASHI H, SCOTT T K. Hydrotropism and its interaction with gravitropism in maize roots[J]. Plant Physiology, 1991, 96(2): 558-564.
- [92] OYANAGI A, TAKAHASHI H, SUGE H. Interactions between hydrotropism and gravitropism in the primary seminal roots of *Triticum aestivum* L.[J]. Annals of Botany, 1995, 75(3): 229-235.
- [93] LI Y, YUAN W, LI L, DAI H, DANG X, MIAO R, BALUŠKA F, KRONZUCKER H J, LU C, ZHANG J. Comparative analysis reveals gravity is involved in the MIZ1-regulated root hydrotropism[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(22): 7316-7330.
- [94] SIMMONS C, SOLL D, MIGLIACCIO F. Circumnutation and gravitropism cause root waving in *Arabidopsis thaliana*[J]. Journal of Experimental Botany, 1995, 46(1): 143-150.
- [95] MIYAZAWA Y, ITO Y, MORIWAKI T, KOBAYASHI A, FUJII N, TAKAHASHI H. A molecular mechanism unique to hydrotropism in roots[J]. Plant Science, 2009, 177(4): 297-301.
- [96] OYAMA T, SHIMURA Y, OKADA K. The *Arabidopsis* HY5 gene encodes a bZIP protein that regulates stimulus-induced development of root and hypocotyl[J]. Genes & Development, 1997, 11(22): 2983-2995.
- [97] CHANG J, LI X, FU W, WANG J, LI J. Asymmetric distribution of cytokinins determines root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*[J]. Cell Research, 2019, 29(12): 984-993.
- [98] IWATA S, MIYAZAWA Y, TAKAHASHI H. MIZU-KUSSE11 plays an essential role in the hydrotropism of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*[J]. Environmental and Experimental Botany, 2012, 75: 167-172.
- [99] COLE E S, MAHALL B E. A test for hydrotropic behavior by roots of two coastal dune shrubs[J]. New Phytologist, 2006, 172(2): 358-368.