

# 吊兰根负向光性表现与机理研究

陈娟<sup>1,2</sup>, 孔好<sup>3</sup>, 王忠<sup>2,\*</sup>, 程水源<sup>1</sup>, 陈鹏<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>黄冈师范学院生命科学学院, 经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室, 大别山特色资源开发湖北省协同创新中心, 湖北黄冈 438000; <sup>2</sup>扬州大学, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 生物学博士后流动站, 江苏扬州 225009; <sup>3</sup>中国科学院上海生命科学研究院, 上海 200031)

**摘要:** 以吊兰气生根经水培后长出的不定根和侧根为试材, 研究其在单侧光照射下的负向光性表现及其机理与调控。结果表明: (1) 所有吊兰不定根和侧根均具有负向光生长的特性, 最大弯曲角度可达 88.5°。(2) 负向光性发生受蓝紫光诱导而红光无效, 接受光刺激的部位为根冠, 在一定光强范围内, 根弯曲角度随着光强的增加而增大。(3) 外源  $\text{CaCl}_2$  促进吊兰根负向光性弯曲, 而外源  $\text{LaCl}_3$  (钙通道阻断剂) 抑制负向光性形成,  $\text{CaCl}_2$  可缓解  $\text{LaCl}_3$  的抑制效应。(4) 单侧光诱导吊兰根向光侧 IAA 向背光侧横向运输, 而外源  $\text{Ca}^{2+}$  促进这种单侧光诱导的生长素横向运输, 外源  $\text{LaCl}_3$  则抑制这种效应。推测吊兰根负向光性的形成过程大致为根冠细胞受到单侧光刺激后导致 IAA 从向光侧向背光侧运输, 抑制背光侧细胞的生长, 从而使两侧细胞生长不均等, 而  $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使介导了这一过程的发生。

**关键词:** 吊兰; 根; 水培; 负向光性; 机理; 调控

**中图分类号:** S 682.31

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2015) 04-0706-07

## Studies on Performance and Mechanism of Negative Phototropism of *Chlorophytum comosum* Roots and Its Regulation

CHEN Juan<sup>1,2</sup>, KONG Yu<sup>3</sup>, WANG Zhong<sup>2,\*</sup>, CHENG Shui-yuan<sup>1</sup>, and CHEN Peng<sup>2,\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Life Science, Huanggang Normal University, Hubei Key Laboratory of Economic Forest Germplasm Improvement and Resources Comprehensive Utilization, Hubei Collaborative Innovation Center for the Exploitation of Dabie Mountains Featuring Resources, Huanggang, Hubei 438000, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Postdoctoral Research Station of Biology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; <sup>3</sup>Shanghai Institutes for Biological Sciences, the Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200031, China)

**Abstract:** The aerial roots of *Chlorophytum comosum* were planted in water to grow hydroponic roots to study the negative phototropism performance and mechanism and its regulation. (1) All the adventitious roots and their branch roots bent away from light, the maximum curvature maybe 88.5°. (2) Photo perception site was root cap. The curvature was increasing when light intensity ranged from 0 to 110  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Blue-violet light induced the negative phototropism prominently while red light had no effect. (3) The negative phototropism curvature could be promoted by exogenous  $\text{CaCl}_2$ , but inhibited by exogenous  $\text{LaCl}_3$ , meanwhile, exogenous  $\text{CaCl}_2$  could relieve the inhibiting effect of  $\text{LaCl}_3$ .

**收稿日期:** 2014-11-26; **修回日期:** 2015-04-09

**基金项目:** 江苏省博士后基金项目 (1402115C); 经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室开放基金项目 (2013000503); 黄冈师范学院 2011 年度产学研合作项目; 江苏省林业三新工程重大项目 (lysx201305); 国家自然科学基金项目 (31270228)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wangzhong@yzu.edu.cn; chenpengyzu@163.com)

(4) Unilateral light induced horizontal transport of IAA from the irradiated side to the shaded side which resulting in the unequal distribution of IAA in the both sides that led to the formation of negative phototropism. The horizontal transporting of IAA was promoted exogenous  $\text{Ca}^{2+}$  but inhibited by exogenous  $\text{La}^{3+}$ .

**Key words:** *Chlorophytum comosum*; root; hydroponics; negative phototropism; mechanism; regulation

早在 1758 年, 法国植物学家 Henri-Louis DuRoi de Halley 就曾指出植物的茎和叶具有向着太阳光生长的特性 (DuRoi de Halley, 1758), 19 世纪人们将这种现象称为“趋日性” (Whippo & Hangarter, 2006)。后来人们逐渐发现, 人工光源也可引起植物茎和叶的这种正向性反应, 于是便将这种现象改称为向光性, 意为引起这种生理反应的诱发因素是电磁辐射的基本单位——光子 (Kutschera & Briggs, 2012)。Darwin (1880) 最早在实验室条件下利用黄化幼苗胚芽鞘研究了植物茎的向光性。从此, 有关植物地上部分的正向光性机理得到了广泛研究 (Briggs, 1963a, 1963b, 2001; Srivastava, 2002; Holland et al., 2009; Kutschera & Briggs, 2009; Kutschera & Niklas, 2009; Koller, 2011)。虽然早有学者指出, 植物的主根具有负向光性生长特性 (Darwin, 1882; Sachs, 1882; Pfeffer, 1904; Strasburger et al., 1911), 但其反应机理却一直没有得到重视和研究 (Wang et al., 2002)。一直以来, 对植物根的研究主要集中在其对重力信号的反应上。近年来的一些研究发现, 许多植物的初生根、次生根以及侧根都具有负向光生长的特性 (Okada & Shimura, 1992; Vatha et al., 2000; Briggs et al., 2001; Wang et al., 2002; Mo et al., 2004)。研究发现水稻根负向光性受蓝光诱导, 红光无效 (Wang et al., 2002), 发生负向光性弯曲的根向光侧和背光侧生长素含量有差异 (Mo et al., 2004), 认为植物根负向光性的形成是单侧光导致生长素从向光侧向背光侧横向运输引起的。

吊兰 [*Chlorophytum comosum* (Thunb.) Baker] 为百合科吊兰属植物, 它能吸收空气中多种有害气体, 是家居美化装饰的优良花卉品种 (沃建香 等, 2012), 吊兰易于繁殖和盆栽, 且根系具有耐淹能力, 无需经过水生诱导即可形成适应厌氧环境的水生根, 具有良好的水培前景 (孔好, 2009)。水培吊兰的根与水稻一样, 具有负向光生长特性, 本试验中对其机理进行了研究。

## 1 材料与方法

### 1.1 吊兰材料和培养条件

试验于 2012 年和 2013 年在黄冈师范学院经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室及扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室进行。采集宽叶吊兰 [*C. comosum* (Thunb.) Baker] 匍匐茎上生长的具有 2~3 mm 气生根的幼苗, 用铁丝固定后插入泡沫板悬浮培养在盛满水的透明玻璃缸内, 使根部浸没在水中, 叶片露出水面以上。玻璃缸四周用黑色塑料膜包裹。培养过程在人工培养箱中进行, 培养温度为 30 ℃, 相对湿度 75%。培养 2 d 后吊兰气生根伸长, 向下竖直生长出 4 mm 左右的白色根。

### 1.2 处理的设置和负向光性角度的测量

负向光性的诱导采用 Wang 等 (2002) 的方法进行。待吊兰长出白色根后, 从玻璃缸一面用 60 W 聚光灯照射其根尖部分, 另外三面遮光。采用改变光源照射距离的方法研究光强对负向光性的影

响, 采用插入滤光片的办法研究光质的影响, 用不透光的锡箔纸包裹根尖或在显微镜下剥除根冠来研究感受光照的部位 (Wang et al., 2002), 向溶液中添加不同浓度的  $\text{CaCl}_2$  或  $\text{LaCl}_3$  来研究其对负向光性的影响 (Chen et al., 2014)。负向光性弯曲的角度用量角器量取。

### 1.3 根尖 IAA 含量的测定

参照 Mo 等 (2004) 的方法, 在低温和弱光条件下, 在吊兰根弯曲部位取 4 mm 截段, 用刀片将其均匀纵切成向光侧和背光侧两部分, 并各取 0.5 g 分别用 ELISA 法测定其 IAA 含量。

## 2 结果与分析

### 2.1 吊兰水培气生不定根和侧根的负向光性表现

试验用的吊兰植株为同一母株的匍匐茎上生长一致的幼苗, 没有主根, 有数量不等的绿色气生不定根, 水培后不定根上会产生侧根。黑暗条件下, 不定根伸长部分以及侧根均为白色 (图 1)。

试验结果表明, 在黑暗中的吊兰根向着重力方向竖直生长 (图 1, A, a), 单侧光照射 2 h 后便产生负向光弯曲, 此时, 如果将吊兰植株沿水平方向逆时针旋转  $90^\circ$ , 吊兰根仍然呈负向光弯曲生长并与旋转前的根段在水平方向上呈  $90^\circ$  夹角 (图 1, B, 2)。同时, 在不定根上有一些新产生的侧根 (图 1, B, b; 图 1, C, b), 侧根同样呈负向光弯曲生长, 角度与不定根相近。

由于吊兰根受到重力的影响, 根的弯曲角度为负向光性和向重性的矢量和。

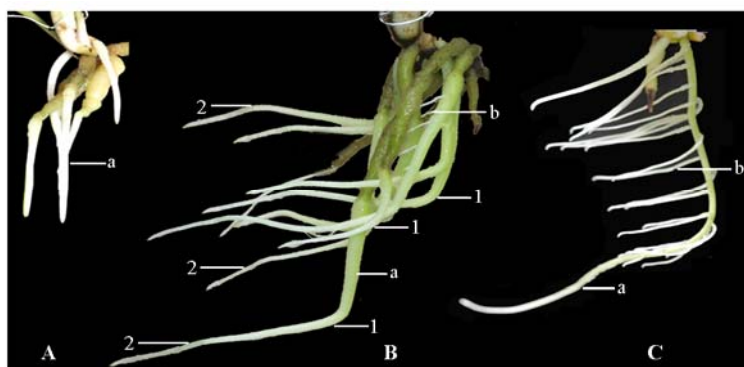


图 1 吊兰水培气生不定根 (a) 和侧根 (b) 的负向光性

A: 黑暗中; B 和 C: 右侧单侧光照射。1: 弯曲部位, 2: 植株水平旋转  $90^\circ$  继续单侧光照射后再次弯曲部位。

Fig. 1 Negative phototropism of adventitious roots (a) and branch roots (b) of *C. comosum*

A: In dark; B and C: Unilaterally irradiated from right. 1: Bending point;

2: Bending point of continuous irradiance after plant was rotated  $90^\circ$  counterclockwise on the horizontal plane.

### 2.2 吊兰根负向光性的感受部位

根尖遮光或剥除根冠的吊兰不定根都不表现负向光性 (图 2, B, a), 而恢复照光或待新的根冠长出后的不定根又重新表现出负向光性 (图 2, A, a), 根尖未遮光也未去除根冠的侧根则表现出负向光性 (图 2, B, b)。去除根冠的吊兰不定根在失去负向光性的同时, 还失去了向重性 (图 2, C, a), 而其上产生的侧根在暗处培养时则在重力的影响下竖直生长 (图 2, C, b)。

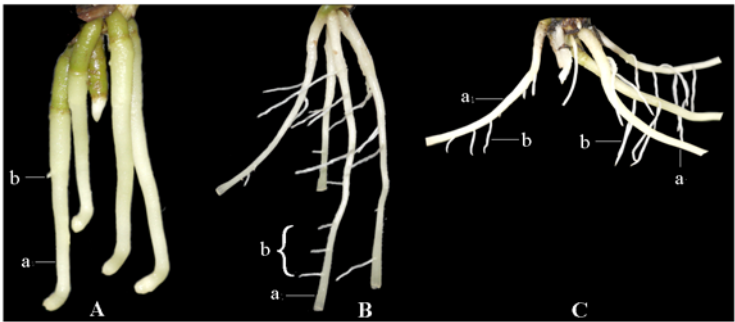


图2 吊兰根尖切除后在单侧光下的生长特性

A: 右侧单侧光照射, 剥除根冠保留根尖分生组织的不定根, 1 d 后根冠再次形成时, 根尖恢复负向光性和向重性;  
B: 右侧单侧光照射; C: 黑暗中。a: 切除根尖后的不定根失去负向光性; b: 保留根冠的侧根具有负向光性和向重性。

Fig. 2 Growth direction of *C. comosum* roots whose tips were cut

A: Adventitious roots whose tips were cut with some promeristem cell reserved under unilateral irradiance from right. The roots restored negative phototropism and gravitropism one day later when the new root caps grew out again. B: Unilaterally irradiated from right.  
C: In dark. a: Adventitious roots whose tips were cut failed to show negative phototropism characteristic.  
b: Branch roots with root cap reserved showed negative phototropism and gravitropism characteristic.

2.3 光质对吊兰根负向光性的影响

吊兰根负向光性受到光质的影响, 红光 (600 ~ 800 nm) 不能诱导负向光性产生, 蓝光 (450 ~ 490 nm)、绿光 (490 ~ 580 nm) 等均可诱导负向光性产生 (图 3)。光强一致的情况下, 蓝光诱导效果最好 (图 3)。



图3 光质对吊兰根负向光性的影响

Fig. 3 The effect of spectral condition on the negative phototropic curvature

2.4 光强对吊兰根负向光性的影响

试验结果 (图 4) 表明, 在光强为 0 ~ 110  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内, 随着光强的增加, 负向光性弯曲角度增大, 最大角度达 88.5°; 在光强为 0 ~ 20  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  低光强范围内, 弯曲角度随光强增加迅速; 光强继续增加, 负向光性弯曲度增加幅度逐渐减小, 光强超过 110  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  后, 负向光性弯曲度不再增加。

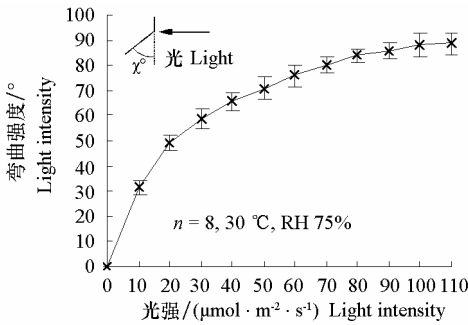


图4 光照强度对吊兰根负向光性弯曲度的影响

Fig. 4 The effect of light intensity on the negative phototropic curvature of *C. comosum* roots

2.5 光强对吊兰根尖向光侧和背光侧 IAA 含量的影响

以玻璃缸四面包裹黑色塑料膜为对照组，三面包裹黑色塑料膜为试验组，置于单侧光下，试验组以未遮黑膜的一面向着光源。照光 24 h 后，对照组吊兰根向光侧与背光侧 IAA 含量无显著差异，而试验组背光侧 IAA 含量显著提高，向光侧显著下降；随着光强的增加，这种变化呈增加的趋势（表 1）。

表 1 光强对吊兰根尖向光侧和背光侧 IAA 含量的影响

Table 1 Effects of light intensity on the IAA content in theirradiated side and shaded side of *C. comosum* root tips ng · g<sup>-1</sup> FW

光强/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> ) Light intensity	向光侧 Irradiated side	背光侧 Shaded side
0 (对照 Control)	299.54 ± 23.13	302.63 ± 22.25
50	178.62 ± 49.74	416.29 ± 42.27**
100	132.84 ± 52.17	449.63 ± 38.24**

注：所有值均在照光 24 h 后测定。 \*\* *P* < 0.01。  
Note: All the values are measured 24 h after unilateral illumination. \*\* *P* < 0.01.

2.6 钙信号试剂 CaCl<sub>2</sub> 和 LaCl<sub>3</sub> 对吊兰根负向光性弯曲度及向光侧与背光侧 IAA 含量的影响

采用 0.2、0.4、0.6 mmol · L<sup>-1</sup> 的 CaCl<sub>2</sub> 处理吊兰根系，均可促进其负向光性弯曲，0.4 mmol · L<sup>-1</sup> 处理后弯曲度最大（表 2）。而用钙通道的无机阻断剂 LaCl<sub>3</sub> 处理吊兰根系则抑制其负向光性弯曲，抑制效应随着 LaCl<sub>3</sub> 浓度的增加而提高，当 LaCl<sub>3</sub> 浓度增加至 40 μmol · L<sup>-1</sup> 时，吊兰根停止生长并失去负向光性。向 LaCl<sub>3</sub> 溶液中添加一定浓度的 CaCl<sub>2</sub>，吊兰根负向光性又得到部分恢复（表 2）。

表 2 钙信号试剂对吊兰根负向光性弯曲度和向光侧与背光侧 IAA 含量的影响

Table 2 Effects of different calcium signaling reagent on the negative phototropism and the IAA content in the irradiated side and the shaded side of *C. comosum* roots

CaCl <sub>2</sub> / (mmol · L <sup>-1</sup> )	LaCl <sub>3</sub> / (μmol · L <sup>-1</sup> )	负向光性弯曲度/° Negative phototropism curvature	IAA/ (ng · g <sup>-1</sup> FW)	
			向光侧 Irradiated side	背光侧 Shaded side
0	0	71.33 ± 2.64	178.62 ± 49.74	416.29 ± 42.27
0.2	0	82.44 ± 3.33	143.28 ± 63.33	444.38 ± 66.66**
0.4	0	88.39 ± 3.21	131.66 ± 65.16	451.52 ± 72.18**
0.6	0	76.83 ± 2.52	154.93 ± 56.39	436.49 ± 59.78**
	10	46.92 ± 2.22		
	20	25.71 ± 2.63	238.64 ± 71.55	349.52 ± 61.48**
	30	10.26 ± 1.34		
	40	0	276.62 ± 29.19	276.62 ± 29.19**
0.4	20	44.36 ± 3.46	202.35 ± 54.73	385.16 ± 61.81**

注：所有值均在照光 24 h 后测定，光强为 50 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>。  
Note: All the values are measured 24 h after unilateral illumination with light intensity of 50 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>.

测定根系向光侧和背光侧的 IAA 含量表明，在光强一致的条件下，在 CaCl<sub>2</sub> 浓度为 0 ~ 0.4 mmol · L<sup>-1</sup> 范围内，随着 CaCl<sub>2</sub> 浓度的升高背光侧 IAA 含量升高，而向光侧则降低（表 2）。LaCl<sub>3</sub> 作用效应与 CaCl<sub>2</sub> 相反，在浓度 0 ~ 40 μmol · L<sup>-1</sup> 范围内，随着 LaCl<sub>3</sub> 浓度的增加向光侧与背光侧 IAA 含量差异降低，当 LaCl<sub>3</sub> 浓度达到 40 μmol · L<sup>-1</sup> 时，差异消失。这与 CaCl<sub>2</sub> 促进根负向光弯曲而 LaCl<sub>3</sub> 抑制负向光弯曲的结果相一致。向 LaCl<sub>3</sub> 溶液中添加 CaCl<sub>2</sub> 又再次促进两侧 IAA 含量差异增加，即

向光侧 IAA 含量再次降低而背光侧再次上升, 这也与负向光性弯曲的结果相一致。

### 3 讨论

Okada 和 Shimura (1992) 发现, 给予生长在透明琼脂中的野生型拟南芥以单侧光源照射, 其根背光呈 45° 生长, 而淀粉粒缺失突变体则背离光源呈 90° 生长, Wang 等 (2002) 发现, 水稻根也具有负向光生长的特性, 且负向光性弯曲是由于向光侧细胞的伸长量大于背光侧造成的。

植物发生向性运动需要经历信号感知、信号传导和运动响应等 3 个步骤。Takahashi 等 (2001) 指出, 植物的顶端 (茎尖或根尖) 可感受光信号并向着最适宜的方向生长。众多研究还表明, 感受光信号导致向性运动的光受体为蓝光受体, 蓝光受体的生色团吸收蓝光、近紫外光及少量绿光 (John, 2002), 生长素的极性运输参与了向性运动的信号转导过程。还有研究者也指出水稻根冠感受光信号导致负向光性生长, 蓝紫光可诱导水稻根的负向光性, 而红光及远红光无效, 蓝光诱导生长素从向光侧向背光侧运输, 导致背光侧积累较高浓度的生长素, 从而抑制背光侧细胞的伸长生长, 进而导致根向背光侧弯曲 (Wang et al., 2002; Mo et al., 2004)。本试验结果表明, 与水稻一样, 吊兰根受单侧光照射 2 h 便开始背光弯曲生长, 而根冠被切除或者被锡箔纸遮光, 则会失去负向光生长特性, 新的根冠再次长出或者将遮光的锡箔纸移开, 负向光性又恢复; 在单侧蓝光或绿光的照射下, 吊兰根发生负向光性弯曲, 而红光不能诱导吊兰根的负向光生长; 在遮光条件下, 向光侧与背光侧 IAA 含量无差异, 而在单侧光照射下向光侧 IAA 含量下降而背光侧增加, 并且在一定范围内随着光强的增加以及负向光性弯曲度增加, 向光侧与背光侧 IAA 含量差异也增加。所以推测吊兰根负向光性生长是吊兰根冠中的蓝光受体感受单侧光信号, 诱导了生长素从向光侧向背光侧横向运输抑制背光侧生长导致的, 光受体对光量子的吸收及生长素的横向运输以及最后的负向光弯曲生长之间具有正剂量效应。

$\text{Ca}^{2+}$  在维持细胞正常生理功能中具有重要作用, 不同的生物细胞感受不同刺激, 最初反应几乎都是引发胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的变化, 用胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度作为第二信使来介导生物学反应, 包括生长、发育、抗逆等各方面 (Cheung, 1980; Clapham, 1995; Rudd & Franklin-Tong, 1999)。本试验表明, 适当浓度的  $\text{CaCl}_2$  促进单侧光诱导的 IAA 的横向运输, 使背光侧积累更多的 IAA, 从而进一步抑制背光侧细胞的生长, 导致负向光弯曲角度进一步增大, 表现出  $\text{CaCl}_2$  促进吊兰根负向光性的效应; 而钙通道的抑制剂  $\text{LaCl}_3$  则正好相反, 它抑制了单侧光诱导的 IAA 的横向运输, 使向光侧向背光侧运输的 IAA 减少, 从而导致负向光弯曲角度也变小, 表现出  $\text{LaCl}_3$  抑制吊兰根负向光性的效应; 且  $\text{CaCl}_2$  能缓解  $\text{LaCl}_3$  抑制效应。这些结果都说明,  $\text{Ca}^{2+}$  作为第二信使物质与 IAA 相互作用参与了吊兰根负向光性的形成。这一结果与 Chen 等 (2014) 在水稻根负向光性上的研究结果相一致。

然而, 生长素的极性运输属于一种主动运输, 需要能量和载体蛋白, 单侧光照诱导了吊兰根中何种基因的表达, 以及是何种蛋白引起吊兰根生长素横向运输的,  $\text{Ca}^{2+}$  信号与 IAA 之间是如何相互作用的, 信号转导物质如 CaM、 $\text{IP}_3$  等在吊兰根负向光性中有何作用等, 都有待进一步研究。

### References

- Briggs W R. 1963a. Mediation of phototropic responses of corn coleoptiles by lateral transport of auxin. *Plant Physiol*, 38: 237 – 247.
- Briggs W R. 1963b. The phototropic response of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 14: 311 – 352.
- Briggs W R, Beck C F, Cashmore A R, Christie J M, Hughes J, Jarillo J A, Kagawa T, Kanegae H, Liscum E, Nagatani A, Okada K, Salomon M, Rüdiger W, Sakai T, Takano M, Wada M, Watson J C. 2001. The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 13: 993 – 997.

- Chen Juan, Mo Yi-wei, Xu Hua-wei. 2014. Calcium signaling is involved in negative phototropism of rice seminal roots. *Rice Science*, 21 (1): 39 – 46.
- Cheung W Y. 1980. Calmodulin plays a pivotal role in cellular regulation. *Science*, 207: 19 – 27.
- Clapham D E. 1995. Calcium signaling. *Cell*, 80: 259 – 268.
- Darwin C. 1880. The power of movement in plants. London: John Murray.
- Darwin F. 1882. Über das wachstum negative heliotropischer Wurzeln im Licht und im Finstern. *Arbeiten Bot Inst Würzburg*, 2: 521 – 528.
- DuHamel H L. 1758. La physique des arbres. Paris: Chez H L Guerin & L F Delatour.
- Holland J J, Roberts D, Liscum E. 2009. Understanding phototropism: From Darwin to today. *J Exp Bot*, 60: 1969 – 1978.
- John Z K, Kelley M M, Lisa A O, Kelly K R. 2002. Phototropism and gravitropism in lateral roots of *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 43 (1): 35 – 43.
- Koller D. 2011. The restless plant. Cambridge: Harvard University Press.
- Kong Yu, Wang Zhong, Gu Yun-jie, Xiong Fei, Chen Juan, Zhang Chun-liang. 2009. Observations on the structure of *Chlorophytum comosum* roots under soil and water culture. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (4): 533 – 538. (in Chinese)
- 孔 好, 王 忠, 顾蕴洁, 熊 飞, 陈 娟, 张春良. 2009. 土培和水培吊兰根系结构的观察. *园艺学报*, 36 (4): 533 – 538.
- Kutschera U, Briggs W R. 2009. From Charles Darwin's botanical country-house studies to modern plant biology. *Plant Biol*, 11: 785 – 795.
- Kutschera U, Briggs W R. 2012. Root phototropism: From dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta*, 235: 443 – 452.
- Kutschera U, Niklas K J. 2009. Evolutionary plant physiology: Charles Darwin's forgotten synthesis. *Naturwissenschaften*, 96: 1339 – 1354.
- Mo Y, Wang Z, Qian S, Gu Y. 2004. Effects of IAA on the negative phototropism of rice root. *Chin J Rice Sci*, 11: 125 – 128.
- Okada K, Shimura Y. 1992. Mutational analysis of root gravitropism and phototropism of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Aust J Plant Physiol*, 19: 439 – 448.
- Pfeffer W. 1904. Pflanzenphysiologie: Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Rudd J J, Franklin-Tong V E. 1999. Calcium signaling in plants. *Cell Mol Life Sci*, 55: 214 – 232.
- Sachs J. 1882. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Srivastava L M. 2002. Plant growth and development: Hormones and environment. San Diego: Academic Press.
- Strasburger E, Jost L, Schenck H, Karsten G. 1911. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena: Verlag Gustav Fischer.
- 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: 274 – 285.
- Vatha S, Zhao L, Sack F D. 2000. Interaction of root gravitropism and phototropism in *Arabidopsis* wild-type and starchless mutants. *Plant Physiol*, 122: 453 – 461.
- Wang Z, Mo Y, Qian S, Gu Y. 2002. Negative phototropism of rice root and its influencing factors. *Sci China: Ser C*, 45: 485 – 496.
- Whippo C W, Hangarter R P. 2006. Phototropism: Bending towards enlightenment. *Plant Cell*, 18: 1110 – 1119.
- Wo Jian-xiang, Luan Hui-fang, Wang Guo-fu. 2012. Research on the hydroponic induction technology of bracket plants roots. *Journal of Anhui Agri Sci*, 40 (10): 5746 – 5747. (in Chinese)
- 沃建香, 栾惠芳, 王国夫. 2012. 吊兰水培根诱导技术研究. *安徽农业科学*, 40 (10): 5746 – 5747.