

生长素信号转导研究进展

赵普庆, 童富淡, 汪俏梅*

(浙江大学园艺系, 杭州 310029)

摘要: 长素的信号转导是一个复杂的网络系统, 在信号的感知上, 除了存在 ABP1 介导的膜上感知途径外, 还有其他的感知途径。G 蛋白参与诱导生长素信号的胞内传递, 生长素信号转导的第二信使包括离子型第二信使、磷脂酶 A₂、脂活化蛋白激酶、MAPK 和 PINOIND 等。AUX/IAA 蛋白的泛素化降解在生长素反应中发挥关键性作用, ARF 和 AUX/IAA 蛋白相互作用调节生长素响应基因的转录。

关键词: 生长素; 信号转导 ABP1; 第二信使; AUX/IAA 蛋白

中图分类号: S482.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0253-9977(2004)02-113-06

生长素是最早发现的一类植物激素, 它控制植物生长发育的许多过程, 如促进侧根形成, 维管组织分化, 顶端优势以及植物的向性反应等。生长素能影响细胞的伸长、分裂和分化, 但不同的植物组织对生长素的敏感性和反应有所不同, 这是由于信号转导的复杂性引起的。近年来, 分子遗传学和生物化学研究使生长素信号转导取得了很大的进展, 在一定程度上揭示了生长素对基因表达的调控和作用机理, 本文对这方面研究进展加以综述。

1 生长素信号的感应

生长素信号转导的起始于生长素与受体结合引起信号的感知。许多证据显示生长素反应具有多样性, 表明生长素信号转导可能由多个途径构成, 因而生长素的作用是多功能的^[1]。

1.1 ABP1

近 20 年来, 生长素受体的研究主要集中在分离、鉴定与生长素结合的蛋白, 已经鉴定到一些生长素结合蛋白, 其中研究最深入的是 ABP1。ABP1 是最初在玉米胚芽鞘中分离到的一种 22kD 的糖蛋白, 它和生长素的结合具有高度的特异性和亲和性。作为受体的一个重要特性是当信号分子和受体结合后会引发相应的生理生化反应, 免疫学和转基因研究为 ABP1 发挥受体功能提供了一些证据。外源施加不能进入细胞内的 ABP1 抗体, 会干扰生长素诱导的某些反应, 如原生质体的超极化, 细胞的

扩大和分裂, 气孔的关闭等^[1]; 在过表达 ABP1 的转基因烟草植株中, 叶肉细胞增大^[2], 而反义抑制 ABP1 则能消除生长素诱导的细胞伸长和抑制细胞分裂。在一些植物激素(如 BR)中, 直接的遗传筛选是鉴定受体和其它信号转导组分的好方法, 但这种方法并没有鉴定到生长素的受体。最近反向遗传学的运用使这方面取得重要进展, Chen 等(2001)在拟南芥中分离到 ABP1 基因, 其纯合突变体 *abp1* 的表型为在胚胎发育的早期(球形胚时期)致死, 这说明 ABP1 在植物的生长发育中发挥关键性作用。因此要对 ABP1 在胚后期的功能进行研究, 需进一步鉴定一些条件型突变体来进行相关研究^[3]。ABP1 蛋白的定位和结构分析也已取得很大进展, ABP1 初级结构的 N 末端有一个进出内质网必需的信号多肽: 一段四肽的 KDEL 序列, 定位研究表明, 大部分的 ABP1 分布在内质网中, 还有一部分分布在高尔基体中, 大约只有 2% 的 ABP1 分布在质膜上, ABP1 很可能是在高尔基体上形成小泡(vesicles)后, 再分泌到质膜的外表面^[4]。目前, ABP1 脱离内质网的机制尚不清楚, 进一步研究与 ABP1 相互作用的蛋白因子将有助于揭示 ABP1 在不同细胞分室分布和定位的机理。最近, 晶体结构分析揭示了 ABP1 的三维结构和它的生长素结合位点。ABP1 能形成一个

收稿日期: 2003-07-14; 修回日期: 2003-09-10

国家自然科学基金(No.30000015)资助项目

*通讯作者, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn

疏水的连接口袋(binding pocket), 这个口袋的中央由金属离子锌和3个组氨酸、1个谷氨酸构成, 生长素的羟基部分与锌离子结合, 而它的芳香环则和C末端含有Trp151的疏水残基相连接, C末端和N末端通过二硫键相互连接^[5]。ABP1介导的生长素信号感知的机理也逐渐清晰。由于ABP1分布在质膜的外表面, 它很可能和一种跨膜的停泊蛋白(docking protein)相互作用, 共同完成生长素信号的感知^[6]。生长素的结合会引起ABP1的Trp151的变化, 导致它的C末端的 α 螺旋结构的变化, 由于二硫键的作用, 使N末端也发生结构重排, 这种结构上的变化导致生长素信号被传递给膜上的停泊蛋白, 从而完成信号的感知, 进一步鉴定与ABP1相互作用的蛋白, 以及它们之间相互作用的机制将有助于最终阐明生长素信号在膜上被感知的确切机理。

1.2 生长素的其它受体和感知途径

生长素信号的感知是复杂的, ABP1只在细胞的外表面发挥作用, 而越来越多的证据表明生长素也可以在胞内被感知, 并引发特定的信号转导途径。如拟南芥中的*AUX1*基因编码一种氨基酸通透酶蛋白, 作为生长素吸收载体发挥作用, 其突变体表现为根生长的抑制作用和向地性的减弱^[7]。*aux1*突变体的根对膜不通透性生长素(如2, 4-D)的效应表现为抗性, 而对膜通透性生长素(如NAA)反应正常, 并且外施NAA可恢复*aux1*突变体根的向地反应^[8, 9], 表明生长素的胞内信号转导在根中起到重要作用。利用光亲和标记等方法已分离到多种胞内的生长素结合蛋白, 如在水稻中鉴定到一种57kD的可溶性生长素结合蛋白, 该蛋白与质膜的质子泵ATP酶直接作用, 表明从生长素到质子泵的增强、细胞壁的酸化, 并最终导致细胞伸长之间存在一个短的生长素信号途径^[10-12]。此外, 也有人认为生长素的运输载体除了运输活动外, 还有特殊的受体功能^[13]。

2 生长素信号在细胞质的传递

生长素被膜上受体感知后, 会激活G蛋白, 进而诱导生长素胞内信号的转导, 已经鉴定到多个第二信使, 并已确定生长素在胞内的传导包括不依赖于磷脂酶A₂的途径(PLA₂-independent pathway)和依赖于磷脂酶A₂的途径(PLA₂-dependent pathway)。

2.1 G蛋白

异三聚体G蛋白定位于细胞膜的内侧, 并与质膜紧密相连, 一些证据表明, 异三聚体G蛋白参与生长素的信号转导。当生长素信号在膜上被ABP1和跨膜蛋白构成的受体复合物感知后, 会激活G蛋白, 被激活的G蛋白进而诱导生长素的胞内信号转导。G蛋白三聚体在植物体信号转导中的功能已在水稻和拟南芥的G α 突变体研究中得到证实, 对该突变体研究表明: G蛋白的 α 亚基在几个信号转导途径中发挥不同作用, 在脱落酸信号转导中起负向调节作用, 而在生长素诱导的细胞分裂中和赤霉素信号转导中起正向调节作用^[14-17]。G α 突变体一个重要特征是细胞分裂减弱, 这与生长素的作用有关, 但生长素并不是在细胞分裂中起作用的唯一元件^[18]。目前关于G蛋白在生长素信号转导中的作用还有一些问题尚待阐明, 由于和ABP1相互作用的跨膜的停泊蛋白还没有鉴定到, 因此受体激活G蛋白的机理还不清楚; 除了目前认为的异三聚体G蛋白之外, 是否还有其它种类的G蛋白(如小G蛋白)参与生长素的信号转导也有待于进一步研究。另外, 由于一些G蛋白调控的生理过程(如细胞周期的控制), 受到多因子的影响, 除了生长素外, 赤霉素、脱落酸和营养状况等都会影响这一过程。由于这些原因, 使G蛋白在生长素信号转导中的确切作用机理还不清楚, 反向遗传学研究和拟南芥的基因组学的发展可望在不久的将来在这一领域取得较大进展。

2.2 信号转导的第二信使

2.2.1 离子型第二信使 胞质中pH的调节可能是生长素信号在胞质中传导的第二信使, 胞质中pH的调节主要通过膜上的离子通道或H⁺-ATPase质子泵的作用来实现。Claussen等(1997)发现通过离子通道进入胞质的K⁺参与了生长素诱导细胞伸长的生理过程, 并且ABP1的超量表达能够增加保卫细胞内K⁺对生长素的敏感性^[19]。Gehring等(1990)报道: 生长素施作用4min导致细胞液pH值下降0.2, 并使质膜H⁺-ATPase活性增强。H⁺-ATPase抗体实验表明, ATPase活性的促进是生长素通过与受体结合而产生生理生化效应的重要证据之一^[20]。尽管还没有直接的证据表明离子通道或者H⁺-ATPase就是生长素和受体结合后传递的下游步骤, 但由于生长素作用后, 胞质内pH的变化发生在1~2min, 显然这种变化不可能是基因调节引起的。因此, 很可能生长素信号转导途径的一个分枝就是不通过基因调节反

应直接引起蛋白质(钾离子通道或H⁺-ATPas 质子泵)的活化。

2.2.2 磷脂酶 A₂ 和脂活化蛋白激酶 磷脂酶 A₂ (Phospholipase A₂, PLA₂) 在植物信号转导中的作用还没有被详尽研究, 但许多研究表明它在生长素信号转导中发挥作用, 活性生长素可增加玉米微粒体囊泡和培养的大豆细胞中 PLA₂ 的活性^[21]。在分离的囊泡系统中 PLA₂ 对生长素的反应性有以下特点: (1) 活化发生在处理后 1min 内; (2) 低浓度就能激活 PLA₂; (3) 没有活性的生长素不能激活 PLA₂; (4) 抗 ABP1 的抗体能抑制体外 PLA₂ 反应; (5) 小泡内部的 GDP 和 ADP 能抑制 PLA₂ 反应, 说明 G 蛋白也可能与生长素激活 PLA₂ 的反应有关^[21]。此外, 一些 PLA₂ 抑制剂能阻遏下游生长素反应^[22], 也进一步证实了 PLA₂ 在生长素信号转导中的作用。目前已在植物中鉴定到 10 个 PLA₂ 基因^[23,24], 它们均属于不依赖于钙的 PLA₂(i PLA₂)。拟南芥的一种 i PLA₂ 基因活化突变体显示出与生长素功能相关的表型^[24]。总的来说, 植物中 PLA₂ 的分子生物学研究还刚刚起步, 分子遗传学和基因组学研究可望揭示 PLA₂ 基因的功能及其在生长素信号转导中的作用。由于 PLA₂ 的作用能产生脂肪酸, 而在生理性生长素浓度处理下植物细胞能在 1~5min 内积累脂肪酸, 而且生长素信号转导途径涉及磷酸化过程, 人们推测在生长素信号转导途径中 PLA₂ 的下游组分可能包括脂活化蛋白激酶 (lipid-activated protein kinase), 但具体的是脂肪酸本身, 还是其代谢产物作为第二信使将信号传递给脂活化蛋白激酶还不清楚。

MAPK 和 PINOIND: 除了脂活化蛋白激酶之外, 蛋白激酶 MAPK 和 PINOIND 可能也参与了生长素的信号转导。MAPK 激酶通过三级酶联 (MAPKKK → MAPKK → MAPK) 使信号放大, 首先是 MAPKKK 被磷酸化激活, 激活的 MAPKKK 继而通过磷酸化激活 MAPKK, 随后 MAPKK 再双磷酸化激活 MAPK。生长素活化 MAPK 在 5~10min 达到峰值, 比生长素活化 PLA₂ 的速度要慢, 因此在生长素的信号转导途径中, MAPK 可能在 PLA₂ 的下游、基因调节反应的上游发挥作用^[25]。PINOIND(PID) 基因编码一种非受体色氨酸/组氨酸蛋白激酶, PID 的过量表达能减少顶端优势, 使叶子弯曲和侧根减少, 这暗示了 PID 可能负调控生长素信号转导^[26]。对突变体表型分析表明 PID 可能既参与生长素反应, 又与生长素的运输有关, 对 PID 基因的进一

步研究可望揭示生长素作用和运输之间的联系。

3 生长素对基因的调控

生长素对基因表达的调控是复杂的, 根据诱导时间的迟早, 生长素诱导的基因可以分为两大类, 原初基因(primary gene)和次级基因(secondary gene), 原初基因在生长素处理植物材料后 5~10 分钟内就能观察到转录速度的增高, 并且可能参与调节次级基因的转录。生长素诱导原初基因包括 AUX/IAA、SAUR 和 GH3 等, 其中 SAUR 和 GH3 基因是生长素诱导的原初基因的两个典型代表。两者在生长素作用 2~5min 后表达, 对其它激素或环境因子刺激均无明显反应。SAUR 和 GH3 的启动子都含有生长素反应元件, 但它们在生长素反应中的生化功能尚待阐明, 相比之下, AUX/IAA 基因家族的研究较多, 近年来对于 AUX/IAA 蛋白的泛素介导的降解机制以及 AUX/IAA 蛋白的功能方面取得较大进展。

3.1 泛素介导的蛋白降解

泛素介导的蛋白降解在真核生物的许多生理过程的调控中发挥重要功能^[27], 这一过程主要有泛素活化酶(E1), 泛素耦联酶(E2)和泛素连接酶(E3)三种酶参与, 其中 E1、E2 中存在高度保守的序列结构, 而 E3 的结构差异很大, 在特异性底物的识别方面发挥关键性作用, 包含 F-box 的 SCF 复合物是一类主要的 E3 分子, 在 E1/E2/E3 级联的泛素蛋白降解途径中发挥重要作用。最近的研究表明泛素介导的蛋白降解也在生长素反应中起作用, 其证据主要来源于对生长素反应突变体 *tir1* 的研究, 相应的 *TIR1* 基因编码一个 F-box 蛋白质^[28], 它可以和拟南芥 Skp1 蛋白类似物 ASK1 及 AtCull(Cullin1) 形成 SCF 复合物, 表明植物体内的 SCF 复合物(SCF^{TIR1}) 可能参与了生长素的信号转导^[29]。进一步研究发现 AUX/IAA 蛋白是 SCF^{TIR1} 的底物, AUX/IAA 蛋白是一类小分子的核蛋白, 主要作为转录因子介导生长素的特异反应, 一般来说, AUX/IAA 蛋白的半衰期很短, 其迅速降解对于其介导的生长素反应是非常重要的, 正是 SCF^{TIR1} 调控了其迅速降解的过程^[30]。

在拟南芥中还发现了另一个与 *tir1* 表型相似的生长素反应突变体 *axr1*, 对 AXR1 的研究发现, AXR1 与泛素活化酶(E1)的 N 端有同源性^[31], 而拟南芥中另一个蛋白 ECR1 与 E1 的 C 端有同源性, 细胞中 AXR1 与 ECR1 形成异二聚体, 但该异二聚体并不激活泛素, 而是激活与泛素类似的蛋白 RUB1, 被激活的

RUB1接着与拟南芥中相当于泛素降解途径中E2的RCE1相作用。体外实验显示,并不需要E3参与,活化的RUB1就可与底物蛋白结合^[27]。AtCull正好是RUB1的一个底物,这表明其可能与SCF途径有关。另外RUB1对AtCull的修饰可被COP9去除,COP9是在光形态建成中起作用的一类负调节因子,它很可能是生长素和光信号转导相互作用的一个连接点。AXR1与COP9相互配合,调控了SCF^{TR1}的功能,从而调控了整个生长素反应^[32]。

AXR1和TIR1基因在活性SCF复合体的组装中发挥作用,促进了生长素反应中作为转录抑制子的Aux/IAA蛋白的降解,最近,Xie等(2000, 2002)相继发现了NAC1和SINAT5,其中NAC1在TIR1的下游作用,参与生长素的信号转导^[33]。与TIR1通过蛋白降解活化生长素信号转导相反,SINAT5具有泛素连接酶(E3)的活性,能通过泛素化使NAC1降解,从而削弱生长素信号转导^[34],说明同样是泛素介导的蛋白降解在生长素信号转导中有不同的作用。

3.2 Aux/IAA 蛋白的功能

Aux/IAA是最早发现的生长素原初诱导基因之一,外源生长素或蛋白合成抑制剂处理能促进Aux/IAA基因的转录,但Aux/IAA蛋白在体内的存在期

一般较短,生长素调节的Aux/IAA蛋白的降解被认为是生长素反应的关键部分^[35],结构分析表明Aux/IAA蛋白有四个高度保守的结构域,其中结构域II与蛋白的稳定性有关,结构域I、III和IV与二聚化有关。由于Aux/IAA蛋白中没有专门的DNA连接结构域,一般认为它不是直接与生长素响应基因相连接,而是通过调节生长素反应因子(ARF)的活性来间接地发挥调节转录的功能^[36]。ARF是一种DNA连接蛋白,它也含有4个结构域,羧基端的结构域I是DNA结合区(DBD),能与生长素响应基因的启动子中含有TGTCTC序列的反应元件(AREs)发生特异性结合,结构域II与转录活化有关,结构域III和IV也与二聚化有关。由于Aux/IAA蛋白和ARF在结构域III和IV上的保守性,使它们之间既能形成同源二聚体(如Aux/IAA-Aux/IAA,或ARF-ARF),也能形成异源二聚体(Aux/IAA-ARF),Leyser等^[37]认为Aux/IAA蛋白的功能在于竞争性地和ARF结合形成异源二聚体,从而影响生长素响应基因的转录,根据这一假设,当没有生长素信号的时候,Aux/IAA蛋白是稳定的,它们能和ARF形成异源二聚体,阻遏ARF和ARE的结合,抑制生长素响应基因的转录;当生长素信号存在时,Aux/IAA蛋白在泛素介导的蛋白降解作用下丰度下降,同ARF结

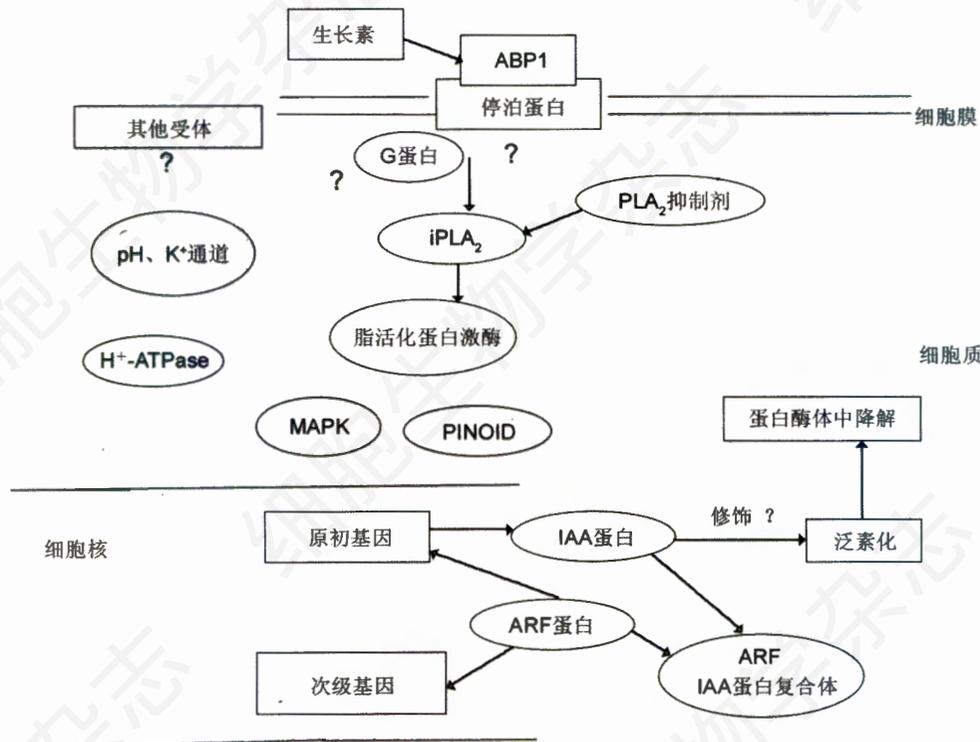


图1 生长素信号转导模型

合就减少, 所以 ARF 以形成同源二聚体为主, 能和生长素响应基因的 ARE 结合, 引起特定基因的转录。由于拟南芥基因组共编码 25 个 Aux/IAA 蛋白和 23 个 ARF 蛋白^[36], 不同的 Aux/IAA 蛋白在表达模式、半衰期、生长素诱导的降解特性和二聚化亲和性上各不相同; 而类似地, 不同的 ARF 在表达模式、对转录的影响和二聚化亲和性上也有差异, 这在一定程度上解释了生长素响应基因转录调控的复杂性和生长素反应的多重性, 表明生长素信号转导呈现复杂的网络状(图 1)。

4 结束语

近年来, 生长素信号转导研究取得较大进展, 生长素信号转导级联反应的基本轮廓已经形成, 在一定程度上揭示了生长素信号的感知、传递和调控特定基因表达的机理。但生长素信号转导的途径还不完全清楚, 在各种层次上都还有一些问题有待阐明。在信号感知上, 虽然 ABP1 的研究取得较大进展, 已确定它作为受体复合物的组成部分在信号感知中发挥重要功能, 但与其相互作用的组分(如停泊蛋白等)还有待鉴定。生长素信号的感知有多种方式, 除 ABP1 介导的膜上感知方式外, 可能存在胞内感知方式, 相应的感知途径和受体需要进一步分析研究; 关于生长素信号在胞内的传递, 虽然已鉴定到一些第二信使, 但它们的精确功能尚待阐明, 并且在已知的组分之间还有一些空白, 需要从已知组分出发寻找与之相互作用的下游元件, 以使信号转导的图象更清晰。关于生长素对基因表达的调控已取得较大进展, 已基本阐明 SCF 复合体介导的泛素化降解 Aux/IAA 蛋白的机理及其作用, 以及 ARF 和 Aux/IAA 蛋白共同作用调节生长素响应基因转录的机理。但生长素对泛素化降解的调节机制还不完全清楚, 而泛素化降解是否作用于 Aux/IAA 蛋白之外的与生长素反应有关的蛋白也有待于阐明。最后, 生长素信号和其他信号转导途径的相互作用的进一步研究将有助于最终揭示生长素在植物生长发育中的功能。

参 考 文 献

- [1] LEYSER O. Molecular genetics of auxin signaling [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, **53**: 377 — 398.
- [2] JONES A M, IM K H, SAVKA M A, WU M J. Auxin-dependent cell expansion mediated by overexpressed auxin-binding protein1[J]. *Science*, 1998, **282**: 1114 — 1117.
- [3] CHEN J G, ULLAH H, YONG J C, *et al.* ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis[J]. *Genes Dev*, 2001, **15**: 902 — 911.
- [4] TIMPTE C. Auxin binding protein: curiouser and curiouser [J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(12): 586 — 590.
- [5] WOO E J, MARSHALL J, BAULY J, *et al.* Crystal structure of auxin-binding protein1 in complex with auxin[J]. *EMBO J*, 2002, **21**(12): 2877 — 2885.
- [6] NAPIER R M, DAVID, KARINE M, *et al.* A short history of auxin-binding proteins[J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 339 — 348.
- [7] BENNETT M J, MARCHANT A, GREEN H G, *et al.* Arabidopsis AUX1 gene: A permease-like regulator of root gravitropism[J]. *Science*, 1996, **273**: 948 — 950.
- [8] MARCHANT A, KARGUL J, MAY S T, *et al.* Auxin regulates root gravitropism in Arabidopsis by facilitating auxin uptake within root apical tissues[J]. *EMBO J*, 1999, **18**:2066 — 2073.
- [9] YAMAMOTO M, YAMAMOTO K T. Differential effects of 1-naphthaleneacetic acid, indole-3-acetic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the gravitropic response of roots in an auxin-resistant mutant of *Arabidopsis*, aux1[J]. *Plant Cell Physiol*, 1998, **39**: 660 — 664.
- [10] KIM Y S, KIM D H, JUNG J. Isolation of a novel auxin receptor from soluble fractions of rice (*Oryza sativa* L.) shoots [J]. *FEBS Lett*, 1998, **438**: 241 — 244.
- [11] KIM Y S, KIM D H, JUNG J. Two isoforms of soluble auxin receptor in rice (*Oryza sativa* L.) plants; Binding property for auxin and interaction with plasma membrane H⁺-ATPase [J]. *Plant Growth Regul*, 2000, **32**: 143 — 150.
- [12] KIM Y S, MIN J K, KIM D, *et al.* A soluble auxin-binding protein, ABP57.purification with anti-bovine, serum albumin antibody and characterization of its mechanistic role in the auxin effect on plant plasma membrane H⁺-ATPase [J]. *J Biol Chem*, 2001, **276**: 10730 — 10736.
- [13] NAPIER R M, DAVID, KARINE M, *et al.* A short history of auxin-binding proteins[J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 339 — 348.
- [14] ASHIKARI M, WU J, YANO M, *et al.* Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene Dwarf encodes the alpha-subunit of GTP-binding protein [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**: 10284 — 10289.
- [15] UEGUCHI-TANAKA M, FUJISAWA Y, KOBAYASHI M, *et al.* Rice dwarf mutant d1, which is defective in the alpha subunit of the heterotrimeric G protein, affects gibberellin signal transduction [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, **97**: 11638 — 11643.
- [16] ULLAH H, CHEN J G, YOUNG J C, *et al.* Modulation of cell proliferation by G-protein alpha subunits in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2001, **292**: 2066 — 2069.
- [17] WANG X Q, ULLASH H, JONES A M, *et al.* G-protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* guard cells[J]. *Science*, 2001, **292**: 2070 — 2072.
- [18] DENBOER B G, MURRAY J A. Triggering the cell cycle in plants [J]. *Trends Cell Biol*, 2000, **10**: 245 — 250.
- [19] CLAUSSEN M, LUTHEN H, BLATT M R, *et al.* Auxin induced growth and its linkage to potassium channels[J]. *Planta*, 1997, **201**: 227 — 234.

- [20] GEHRING C A, IRIVING H R, PARISH R W. Effects of auxin and abscisic acid cytosolic and PH in plant cells[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, **87**: 9645 — 9649.
- [21] SCHERER G F E, ANDRE B. Stimulation of phospholipase A2 by auxin in microsomes from suspension-cultured soybean cells is receptor-mediated and influenced by nucleotides [J]. *Planta*, 1993, **191**: 515 — 523.
- [22] SCHERER G F E, ANDRE B. Auxin-induced growth is inhibited by phospholipase A2 inhibitors. Implications for auxin-induced signal transduction [J]. *Planta*, 1997, **202**: 462 — 469.
- [23] JUNG K M, KIM D K. Purification and characterization of an *Arabidopsis* patatin-like gene, STURDY, by activation [J]. *Plant Physiol*, 2000, **123**: 1057 — 1067.
- [24] HUANG S, CERNY R E, BHAT D S, *et al.* Cloning of an *Arabidopsis* patatin-like gene, STURDY, by activation tagging [J]. *Plant Physiol*, 2001, **125**: 573 — 584.
- [25] MOCKAITIS K, HOWELL S H. Auxin induces mitogenic activated protein kinase(MAPK) activation in roots of *Arabidopsis* seedlings [J]. *Plant J*, 2000, **24**: 785 — 796.
- [26] CHRISTENSEN S K, DAGENAIS N, CHORY J, *et al.* Regulation of auxin response by the protein kinase PINOID [J]. *Cell*, 2000, **100**: 469 — 478.
- [27] 王洪云, 黄剑, 赖钊, 薛勇彪. 植物F-box蛋白及其研究进展[J]. *科学通报*, 2002, **47**(12): 891 — 894.
- [28] RUEGGER M, DEWEY E, GRAY W M, *et al.* The TIR1 protein of *Arabidopsis* functions in auxin response and is related to human SKP2 and yeast Grrlp[J]. *Genes Dev*, 1998, **12**: 198 — 207.
- [29] GRAY W M, DEL POZO J C, WALKER L, *et al.* Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Genes Dev*, 1999, **13**: 1678 — 1691.
- [30] Gray W M, Kepinski S, Rouse D, *et al.* Auxin regulates SCF (TIR1)-dependent degradation of AUX/IAA proteins[J]. *Nature*, 2001, **414**: 271 — 276.
- [31] LEYSER H M O, LINCOLN C A, TIMPTE C S, *et al.* The auxin-resistance gene AXRI of *Arabidopsis* encodes a protein related to ubiquitin activating enzyme E1[J]. *Nature*, 1993, **364**: 161 — 164.
- [32] SCHWECHHEIMER C, SERINO G, CALLIS J, *et al.* Interactions of the COP9 signalosome with the E3 ubiquitin ligase SCFTIR1 in mediating auxin response[J]. *Science*, 2001, **292**: 1379 — 1382.
- [33] XIE Q, FRUGIS G, COLGAN D, *et al.* *Arabidopsis* NACL transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development[J]. *Genes Dev*, 2000, **14**: 3024 — 3036.
- [34] XIE Q, GUO H S, DALLMAN G, *et al.* SINAT5 promotes ubiquitin-related degradation of NAC1 to attenuate auxin signals [J]. *Nature*, 2002, **419**: 167 — 170.
- [35] ABEL S, NGUYEN, THEOLOGIS A. The PS-IAA 4/5-family of early-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Mol Biol*, 1995, **251**: 533 — 549.
- [36] REED J W. Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis*[J]. *Trends Plant Sci*, 2001, **6**: 420 — 425.
- [37] LEYSER O. Molecular genetics of auxin signaling[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, **53**: 377 — 398.

Progress in the Study of Auxin Signal Transduction

ZHAO Pu Qing, TONG Fu Dan, WANG Qiao Mei*

(Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Auxin signal transduction is a complex network system. There might exist other routes for auxin perception, besides the well-known ABP1 mediated perception pathway on the membrane. The G protein is involved in inducing the transfer of auxin signal in the cell, and the secondary messengers of auxin signaling include H⁺-ATPase, phospholipase A₂, lipid-activated protein kinase, mitogen-activated protein kinase(MAPK) and the protein kinase PINOIND. The degradation of AUX/IAA protein by ubiquitination plays essential role in auxin response, and the interaction between ARF and AUX/IAA protein regulates the transcription of auxin-response genes.

Key words: auxin; signal transduction; ABP1; secondary messengers; AUX/IAA protein

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30000015)

*Corresponding author, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn