

油菜素甾醇类与生长素的相互作用

於维维 赵普庆 汪俏梅*

(浙江大学园艺系, 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310029)

摘要 油菜素甾醇类(brassinosteroid, BR)和生长素是两类重要的植物激素, 二者在许多生理功能上存在相关性。近年来的研究表明, BR与生长素能协同调节基因表达, 二者在代谢、运输和信号转导途径等不同层次上存在相互作用, 并且这两种信号与其他信号转导途径, 如激素信号转导途径和光信号转导途径之间也存在信号对话。现对BR与生长素之间这种复杂的相互作用进行评述。

关键词 油菜素甾醇类; 生长素; 相互作用

生长素是最早发现的一种植物激素, 而油菜素甾醇类(brassinosteroid, BR)是一类新型植物激素, 在BR发现之初, 人们就观察到它和生长素在很多生理过程中存在功能上的互作, 如二者在促进豌豆上胚轴的细胞伸长和诱导矮化水稻叶片的弯曲等均存在互作。近年来, BR和生长素生物合成、运输与信号转导等研究的进展^[1-3], 推动了两之间相互作用的研究不断深入。已经发现这种相互作用发生在不同层次上, 并且它们还能共同与其他信号发生相互作用, 形成复杂的信号转导网络, 以精细调节植物的生长发育。

1 协同调节基因表达

近年来随着基因芯片技术的应用, 推动了BR调节基因表达的研究。Mussig等^[4]利用基因芯片技术, 比较BR处理和对照植株, 以及BR缺失型突变体和野生型植株的基因表达, 发现BR对一些生长素反应基因也有调节作用, BR能快速诱导生长素早期基因IAA3和IAA19的表达, 并且这种诱导不依赖于生长素的水平。ARF1是与生长素反应元件结合的转录因子, ARF1结合蛋白(ARF1 PB)的功能很可能是调节ARF1的活性。在BR处理的拟南芥植株中ARF1 PB表达较少, 这表明BR通过调控ARF1 PB基因与生长素协同调节生长素响应基因的表达^[5]。而生长素也能增强BR响应基因TCH4的表达^[6]。

最近, Goda等^[7]用基因芯片技术研究了IAA和油菜素内酯(brassinolide, BL)处理后24 h内随时间变化的基因表达情况, 为研究BR和生长素相互作用

的分子机制提供了有用的信息。研究发现, BL和IAA共同调节的基因有48种, 这些基因大部分为IAA上位调节基因, 它们能很快被IAA诱导, 但对BL的响应却较缓慢。BL和IAA共同调节的基因包含一些编码钙结合蛋白的基因, 因此Ca和钙调素是研究BR和生长素信号互作的重要目标。

此外, 生长素原初诱导基因AUX/IAA、SAUR和GH基因家族也是两种激素共同调节的主要基因。在大豆和番茄中, SAUR和GH3基因在生长素作用2~5 min后表达, 而用BR诱导后表达较为缓慢, 甚至在细胞伸长以后才能表达, 这表明生长素调节快速的生理反应如向性反应等, 而BL调节的生理反应较慢, 如器官的形成和对环境的反应^[7]。在这三族基因中, SAUR基因对BL处理有较强的反应[signal log ratio (SLR)>3], 而AUX/IAA和GH3对IAA反应较强, 这种诱导力的互补可能和两种激素的互作有关。拟南芥的生长素早期诱导基因SAUR-AC1独立于生长素的水平受到BL的调节, 并在BR介导的伸长中发挥重要作用。生长素不敏感型突变体axr1对BL诱导的伸长和SAUR-AC1基因的表达敏感性下降, 由于AXR1参与泛素化蛋白质降解, 表明BR诱导的伸长涉及泛素化作用^[8]。

生长素响应元件(auxin response element, AuxRE)含有TGTCTC序列, 令人惊奇的是, TGTCTC元件在IAA与BL共同上位调节的基因中的频率最高, 甚至高于IAA特定诱导的基因^[7]。结合

收稿日期: 2004-07-01 接受日期: 2004-12-13

国家自然科学基金资助项目(No. 30000015)

* 通讯作者。Tel: 0571-85909333, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn

在一些实验中观察到 IAA3、GH3-2/BRU6、SAUR-AC1^[8]、IAA5 和 IAA19^[9] 等生长素早期基因能被生长素短暂而快速地诱导，而被 BR 缓慢而逐渐地诱导的现象，推测很可能在 BL 和 IAA 共同上位调节的基因中含有一个共同的含 TGTCTC 序列的顺式调节元件。有趣的是，TGTCTC 元件的反向元件 (CGCACA) 在 IAA 与 BL 共同上位调节的基因中频率很低，却在 IAA 与 BL 共同下位调节的基因中较丰富。这些发现为进一步研究 TGTCTC 元件及其反向元件在 BR 与 IAA 调节的基因表达中的作用，以及鉴定新的特异性参与 BR 或 IAA 调节的顺式调节元件打下了基础。

2 BR和生长素之间不同层次上的相互作用

BR 和生长素之间的相互作用发生在不同层次，首先二者能调节各自的代谢及具活性的自由态激素水平。IAR3 基因编码一种可使结合态生长素水解的酶，与贮藏态去活化形式的生长素的释放有关，基因芯片研究表明，BR 处理后 1 h 内即能使 IAR3 的表达受抑制，通过抑制 IAR3 基因的表达来调节结合态生长素的水解和细胞中游离态生长素的水平^[4,10]，BAS1 能通过 C26-羟基化作用使 BR 失活，以调节 BR 水平和光反应^[11]，而 IAA 处理能增强 BAS1/CYP72B1 的表达，从而达到调节 BR 的活性水平的作用^[7]。

BR 不敏感型突变体 *bril* 的侧根大量减少，表明 BR 在侧根形成中发挥作用。在缺乏 BL 的情况下，低浓度的 IAA (≤ 20 nmol/L) 对侧根形成没有显著影响，当 IAA 浓度逐渐提高后，BL 和 IAA 相互作用影响侧根的形成，但当 IAA 浓度提高到 50 nmol/L 时，IAA 单独作用即能促进侧根的形成。最近，Bao 等^[12] 对 BR 和生长素在促进侧根发育上的这种协同作用的机制进行了研究，发现 BR 通过促进生长素的向顶运输来促进侧根原基的形成，表明 BR 和生长素的相互作用还可以发生在运输这一层次上。

近年来，由于 BR 和生长素信号转导研究取得较大进展，两者在信号转导途径之间的相互作用研究也取得一些进展。BRI1 是 BR 受体复合体的关键成分^[13]，拟南芥中编码 BRI1 类似蛋白的基因有 3 个，即 *BRL1*、*BRL2* 和 *BRL3*，其中 *BRL3* 能被 IAA 上位调节。BIN2 是 BR 信号转导中的一个负向调节因子，在 BRI1 的下游作用^[14]，最近的研究表明，IAA 能诱导 *BIN2* 基因的同源基因 *At2g30040* 基因的

表达^[7]。此外，另一种 BR 信号转导组分突变体 *bes1-D* 在受到 BL 诱导时能超表达一些 BL 诱导基因，其中就包括 5 种生长素快速诱导基因，也说明在 BR 信号和生长素信号之间存在相互作用^[14]。*det3* 突变体的下胚轴在黑暗条件下正常生长时，对外源 BL 不发生反应而能伸长，但当它在负向地性刺激下则能对 BL 发生反应，一般来说向地性反应通常是受到生长素信号调控的，从这个意义而言，BR 和生长素信号转导之间存在相互作用，*det3* 突变体是研究这两种信号间的相互作用的有效工具^[2,15]。IAA 诱导 BR 反应基因 *TCH4* 基因的表达在 *bril-2* 突变体中比野生型中弱，表明 IAA 以和 BR 协同的方式调节 *TCH4* 基因的表达^[2,16]。

3 BR和生长素与其他植物激素的相互作用

除了 BR 和生长素之间存在相互作用外，它们还会共同与其他植物激素相互作用，以调节植物的生长发育。在拟南芥中，BL 能诱导 GA20 氧化酶基因 (*GA20ox*) 的表达^[17]，在豌豆中，生长素能抑制该基因 (*PsGA20ox1*) 的表达^[18]，最近，生长素调节该基因 (*AtGA20ox1*) 的表达在拟南芥中也得到证实^[7]。由于 GA20 氧化酶的作用是使 GA20 和 GA1 等活性形式的赤霉素去活化，因此通过对 *GA20ox* 基因的诱导，BL 和生长素协同调节赤霉素不同种类之间的转换及其活性水平。IAA 处理能诱导 ACC 合成酶基因 (*ACS*) 的表达^[19]，在绿豆和拟南芥中，BL 都能诱导 *ACS* 基因家族成员^[20, 7]，ACC 合成酶是乙烯生物合成的关键酶，BL 和生长素通过协同调节 *ACS* 基因家族来调控乙烯的生物合成与乙烯的水平。

4 BR和生长素与光的相互作用

Reed^[21] 研究发现 BR 和生长素共同调节 AUX/IAA 蛋白和 GH3 蛋白，同时还可能调节植物的光反应。在酵母双杂交中，光敏色素 A (PHYA) 能与 AUX/IAA 蛋白相互作用，如燕麦中的 PHYA 在体外能磷酸化 IAA1、SHY2/IAA3、IAA9、AXR3/IAA17 和豌豆中的 IAA4 等 AUX/IAA 蛋白。这些实验证据从分子水平揭示了 BR 和生长素与光信号之间的相互作用^[22]。AUX/IAA 蛋白有 4 个保守的功能域，即功能域 I、II、III 和 IV，其中功能域 II 对各种 AUX/IAA 蛋白功能的发挥至关重要，很可能是生长素及其他信号对 AUX/IAA 蛋白发生调节作用的靶目标。功能域 II 的作用可能涉及 AUX/IAA 蛋白的泛素化降解，功能域 II 发生突变的突变体 (如 *axr2*) 表现为在

黑暗中生长时也出现部分光诱导的形态特征, 如短的下胚轴和长叶等。在这里光与生长素及其他激素的相互作用很有可能是通过对 AUX/IAA 蛋白功能域 II 的调节而实现^[23~25]; 当 BR 和生长素共同调节的 1 个 GH3 基因发生突变时, 植株对 PHYA 的响应减弱^[26]。此外, BR 和生长素也可能通过光敏色素 B (PHYB) 与光发生相互作用^[27]。Goda 等^[7]的研究表明在拟南芥中有 6 个 AUX/IAA 和 GH3 基因被 BL 和 IAA 共同调节, 由于这些基因发生突变的突变体既对两种激素不敏感、光信号转导与光形态发生也受损害, 再次表明这两族基因是 BR 和生长素与光或其他信号发生相互作用的连结点。

5 小结

BR 和生长素协同调节植物细胞的分裂、伸长、维管组织分化、根的生长和衰老等发育过程, 尽管近年来 BR 和生长素信号转导研究已取得很大进展, 但这两种激素相互作用的分子机制尚待阐明。近 10 年来, 模式植物拟南芥的分子遗传学研究使植物激素的相互作用的研究取得较大进展。在一些试图分离生长素信号转导组分突变体的遗传筛选中, 鉴定到不少对几种激素有响应的突变体材料, 其中有些突变体表现出多重信号转导途径缺失, 这些突变体为研究生长素和其他激素信号转导途径的相互作用提供了良好材料。今后, 随着人们对 BR 和生长素在生物合成与调控以及信号转导途径认识的深入, 可望从分子水平揭示这两种激素相互作用的机制。目前植物激素的信号转导研究发展很快, 相信

随着一些新的遗传筛选方法(如基于报道基因的筛选、活化标记等)的运用与相应的分子遗传学研究, 将极大推动 BR 和生长素的信号转导及其相互作用的研究。另外, 一些研究蛋白质相互作用的技术, 如酵母双杂交和高通量的蛋白质芯片技术的应用, 也将有助于发现一些新的信号转导组分, 并推动 BR 和生长素的相互作用研究。

参考文献 (References)

- [1] Wang ZY *et al.* *Trends Plant Sci.* 2004, **9**: 91
- [2] Wang QM *et al.* *Chinese Science Bulletin*, 2003, **48**: 1906
- [3] Leyser O. *Annu Rev Plant Biol.*, 2002, **53**: 377
- [4] Mussig C *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **129**: 1241
- [5] Goda H *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **130**: 1319
- [6] Xu W *et al.* *Plant Cell*, 1995, **7**: 1555
- [7] Goda H *et al.* *Plant Physiol*, 2004, **134**: 1555
- [8] Nakamura *et al.* *FEBS Lett*, 2003, **553**: 28
- [9] Nakamura A *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **133**: 1843
- [10] Davies RT *et al.* *Plant Cell*, 1999, **11**: 365
- [11] Neff MM *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**: 15316
- [12] Bao F *et al.* *Plant Physiol*, 2004, **134**: 1624
- [13] Wang ZY *et al.* *Nature*, 2001, **410**: 380
- [14] He JX *et al.* *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**: 10185
- [15] Schumacher K *et al.* *Genes Dev*, 1999, **13**: 3259
- [16] Iliev EA *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **130**: 770
- [17] Bouquin T *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **127**: 450
- [18] O'Neill DP *et al.* *Plant Physiol*, 2002, **130**: 1974
- [19] Abel S *et al.* *J Mol Biol*, 1995, **251**: 533
- [20] Yi HC *et al.* *Plant Mol Biol*, 1999, **41**: 443
- [21] Reed JW. *Trends Plant Sci*, 2001, **6**: 420
- [22] Colon-Carmona A *et al.* *Plant Physiol*, 2000, **124**: 1728
- [23] Nagpal P *et al.* *Plant Physiol*, 2000, **123**: 563
- [24] Kim BC *et al.* *Plant J*, 1996, **9**: 441
- [25] Kim BC *et al.* *Plant J*, 1998, **15**: 61
- [26] Hsieh HT *et al.* *Genes Dev*, 2000, **14**: 1958
- [27] Reed JW *et al.* *Genetics*, 1998, **148**: 1295

The Interaction between Brassinosteroid and Auxin

Wei -Wei Yu, Pu-Qing Zhao, Qiao-Mei Wang*

(The State Agriculture Ministry Laboratory of Horticultural Plant Growth,
Development & Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract Brassinosteroid (BR) and auxin are two important phytohormones while their functional interactions exist in many physiological processes. Recent studies indicated that BR and auxin regulate gene expression synergistically, the interaction between BR and auxin occurred at the levels of metabolism, transportation and signal transduction pathway, and there also existed interaction of BR and auxin with other signal transduction pathways, such as signal transduction pathways of phytohormones and light signal transduction pathway. We review the complex interactions between BR and auxin in this paper.

Key words brassinosteroid; auxin; interaction

Received: July 10, 2004 Accepted: December 26, 2004

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

*Corresponding author. Tel: 86-571-85909333, E-mail: qiaomeiw@zju.edu.cn