

植物激素信号之间的相互作用

袁晶 汪俏梅* 张海峰

(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 植物激素间的相互作用对植物的正常发育来说非常重要。不同植物激素之间存在相互协同、对抗和因果等关系, 以精细调控植物的发育和对环境的反应等, 植物激素信号之间的相互作用已成为植物细胞中不同信号间相互作用机制研究的模式系统。现对不同植物激素在生物合成、代谢、运输和信号转导途径等层次上的相互作用进行综述, 并对这一领域的研究进行了总结和展望。

关键词 植物激素; 信号转导; 相互作用

植物细胞存在复杂的信号转导网络系统(signal transduction networks), 不同信号转导途径之间的相互作用研究已成为细胞生物学领域的研究热点。近年来植物激素的生物合成与信号转导研究取得较大进展, 已经发现它们之间存在错综复杂的相互作用, 以精细调控植物的发育和对环境的反应等, 植物激素信号之间的相互作用已成为植物细胞中不同信号间相互作用机制研究的模式系统^[1]。植物激素的细胞学和生物化学研究表明, 植物激素发挥特定生理功能的机制是非常复杂的, 从植物激素信号的产生, 包括激素的合成、活性与水平的调节及运输, 到与膜受体结合, 引起信号的感知和传递, 最终诱导激素响应基因的表达和特定的生理反应, 是一个连续和相互影响的过程, 其中每一个环节都受到多种内外因子在多个层次上的调节; 植物激素信号间的相互作用也可能发生在不同的层次和环节上, 以调节植物特定部位在特定时期的生理功能。

1 植物激素在生物合成上的相互作用

植物激素在生物合成上的相关性通常表现为一种植物激素对另一种植物激素生物合成的直接调节作用, 或者对其生物合成酶的调节作用。生长素对乙烯生物合成的调节作用已经研究得比较透彻。生长素通过调节乙烯生物合成关键酶——ACC合成酶的表达来诱导乙烯的生物合成^[2,3], 拟南芥的ACC合成酶基因*ACS4*受生长素的上调, *ACS4*基因的启动子部分包含几个生长素响应元件^[2]。在豌豆顶端休眠中, 应用细胞分裂素(CTKs)可直接诱导IAA的合成和输出的增加, 使腋芽生长^[4]。Mussig等^[5]报道指

出, 12-氧植物二烯酸还原酶(OPR3)是一种与茉莉酸生物合成相关的同工酶, 而*OPR3* mRNA的水平受到油菜素甾醇类——表油菜素内酯(24-*epi*-BL)的上调, 而在BR缺失突变体*cbb1*中, 洗涤剂处理引起的膜损伤所诱导的*OPR3*基因的表达受到削弱^[6]。表明BR对JA的生物合成有调节作用。

生长素和赤霉素(gibberellins, GA)均能促进豌豆茎的伸长, 它们之间的相互作用一直是人们所关注的, 最近的研究表明, 在豌豆茎的伸长过程中, 需要有正常水平的IAA来维持活性GA(GA1)的水平。IAA从促进合成与抑制降解两个方面维持茎中GA1的水平^[7,8]。催化GA20生成GA1的酶由*LE*基因编码, 而IAA能促进*LE* mRNA的生成, 从而促进GA1的合成; 催化GA20向GA29、GA1向GA8转化的这两步失活途径的酶是由*PsGA2ox1*基因编码的, 而IAA可以使*PsGA2ox1*基因的mRNA水平降低, 抑制GA1的降解(图1)。此外, 在月桂花芽的分化诱导中施加外源GA, 可抑制IAA氧化酶(IAAo)的活性, 使IAA的水平提高^[8]。由此可知, GA和IAA可各自正向调节对方的生物合成和水平, 但相比之下GA的缺失对IAA含量的影响相对较小, 如*le-1*突变体的GA1水平比野生型低10倍, 但其IAA水平仅比野生型降低30%^[9]。

2 植物激素在代谢与运输上的相互作用

植物激素之间的相互作用还可以体现在对各自

收稿日期: 2004-09-08 接受日期: 2005-02-08

国家自然科学基金资助(No.30000015)

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

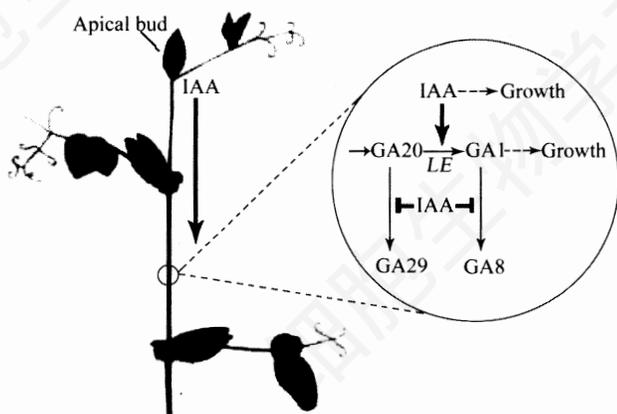


Fig.1 Model showing the effect of auxin on gibberellin (GA) biosynthesis in pea stems^[8]

代谢和活性水平的调节上。胚轴组织中 CTK 可能通过抑制结合态生长素(IAA-Asp)的形成而提高活性生长素的水平,生长素则通过促进氧化降解和糖苷化两条途径来降低细胞分裂素(cytokinin, CTK)的水平,一方面生长素能直接增强 CTK 氧化酶的活性,促进 CTK 的氧化降解;而另一方面 IAA 或结合态 IAA 能抑制 β -葡萄糖苷酶的活性, β -葡萄糖苷酶的功能是使结合态 CTK 分解以释放出活性 CTK^[10]。油菜中的一种磺基转移酶在体外能催化表油菜素内酯(epi-BL)生物合成中的中间物质——24-epicathasterone 在 22 位上发生磺基化,并使其失去生物活性,同时磺基转移酶的表达又受到水杨酸的诱导^[11]。这表明了 BR 和水杨酸信号转导的相互作用可能发生在激素失活的层次上。

最近, Bao 等^[12]的实验表明油菜素甾醇类(brassinosteroids, BRs)通过促进生长素的向顶运输来促进侧根原基的形成,为 BRs 和生长素的相互作用提供了新的证据。

3 不同植物激素在信号转导途径上的相互作用

植物细胞内存在复杂的信号转导网络体系,随着植物激素信号转导途径研究的进展,不同激素信号转导途径之间的相互作用研究也不断深入。

属于 DELLA 蛋白家族的 RGA/GAI 在植物体内发挥抑制伸长的作用,但它们的抑制作用可被 GA 所抵消, RGA/GAI 是 GA 信号转导途径中的负调节因子。GA 通过诱导 DELLA 蛋白的降解而促进伸长^[13]。Fu 等^[14]的研究发现,当生长素运输或信号转导减弱

时, GA 所诱导的根细胞核中的 RGA 蛋白降解速度变慢。表明生长素参与调控 GA 介导的 DELLA 蛋白降解失活过程,由于生长素是在植物茎尖合成的,所以植物茎尖通过生长素遥控根器官的伸长。

拟南芥中编码防御素(defensin)的 *PDF1.2* 基因是茉莉酸诱导的防卫反应的主要标记, Brown 等^[12]发现 *PDF1.2* 启动子中的 GCC-box 在茉莉酸反应中发挥关键性作用,而乙烯反应因子(*AtERF2*)可能通过与 GCC-box 的相互作用,在茉莉酸反应的基因表达中发挥重要作用。Coenen 等^[15]报道在番茄中细胞分裂素(cytokinin, CTK)可以抑制部分生长素原初反应,如抑制与乙烯合成相关的 *Le-ACS3* 基因的表达和 H^+ 的分泌,从而抑制胚轴中生长素的快速反应——促进伸长和乙烯合成,但 CTK 并不影响生长素早期基因 *LeSAUR* 和 *Le-ACS5* 的表达。

GA 和脱落酸(abscisic acid, ABA)的拮抗效应是调节从胚胎发育到种子萌发的发育转变的重要因子,在糊粉层细胞中, α -淀粉酶等水解酶的表达受到 GA 的诱导和 ABA 的抑制,因此禾谷类的糊粉层细胞是研究 GA 和 ABA 信号转导途径的相互作用的模式试验系统。GA 诱导 α -淀粉酶表达的信号转导途径主要包括 SLN 和 GAMyb 这两个关键组分,其中 SLN 是拟南芥中 GA 信号转导的负向调节因子 GAI/RGA 的功能性同源物,在 GA 信号转导中起抑制作用,而 GAMyb 则起激活子的作用。大麦 *sln1* 突变体糊粉层细胞中 α -淀粉酶表达受 ABA 抑制^[17],但 GA 所激活的 *SINI* 的降解不受 ABA 的抑制表明 ABA 信号转导在 *SINI* 的下游起作用^[18]。ABA 还能阻止 GA 诱导的 *GAMyb* 转录水平的提高^[19]。目前糊粉层细胞中 GA 和 ABA 在调节 α -淀粉酶表达的信号转导途径中的相互作用已经比较清楚,ABA 诱导的蛋白激酶 PKABA1 在 SLN 和 GAMyb 之间与 GA 信号转导途径发生相互作用,抑制 GAMyb 的表达和 α -淀粉酶的合成^[19],但除了 PKABA1 之外,还有一个未知的激酶因子(X)也可以诱导 α -淀粉酶的表达。ABA 在糊粉层细胞中还可以通过合成转录因子 *AB15* 诱导与逆境耐受性相关的信号转导途径(图 2)。

此外,在种子萌发中 BR 和 ABA 相互拮抗。BR 的生物合成和响应突变体无论在种子萌发还是根反应中都对 ABA 的敏感性增强,而隐性的 ABA 过敏突变体 *eral* 对 BR 的反应减弱^[19]。Friedrichsen 等^[20]提出了一个 BR 和 ABA 通过调节 BR 早期反应基因——*BEE1*、*BEE2* 和 *BEE3* 的表达发挥拮抗作用

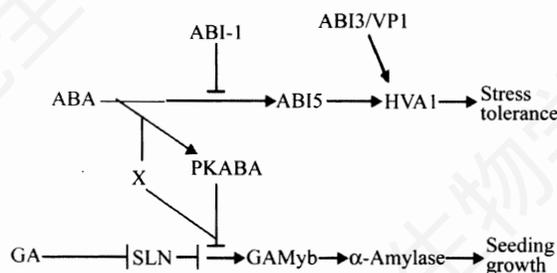


Fig.2 Important steps involved in the GA /ABA crosstalk in regulating α -amylases expression and related events in cereal aleurone cells [19]

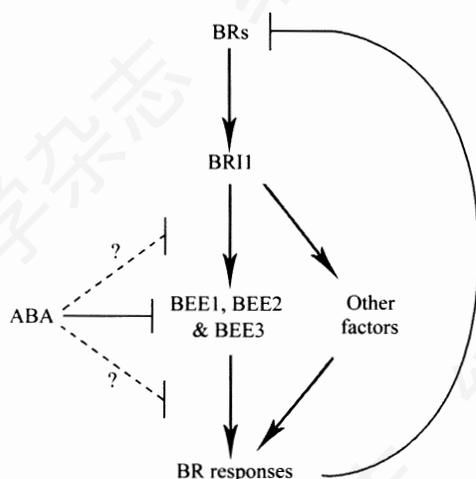


Fig.3 BR and ABA regulation of BR early response genes—*BEE1*, *BEE2* and *BEE3* [20]

的可能机制(图 3), 这是不同激素相互作用中调节水平发生在信号转导的中间产物层次上的一个新例子。

4 小结

植物激素间的相互作用对植物的正常发育来说非常重要, 经典的植物生理学研究发现, 不同植物激素存在功能上的相关性, 以协同调节植物的生长发育及对逆境的适应等。近年来, 随着植物激素的生物合成与信号转导研究的进展, 使人们对植物激素间相互作用的分子机制的认识不断深入。植物激素的信号转导途径不是孤立的, 而是存在着复杂的相互联系, 不同植物激素信号转导途径之间存在相互协同、对抗和因果等关系。这些相互作用表面上看似乎是增加了植物调节作用的复杂性, 但事实并非如此, 不同激素信号间享用共同的信号元件意味着

仅需较少的部件来转导所有激素信号, 分离与鉴定其中的关键基因, 如 *EIN2*, 就可以有效地探查多种信号转导途径; 并且激素间的相互作用现象也解释了一种激素在不同器官中有不同的反应是由于这一种激素在不同器官中分别与其他不同的激素相互作用所引起的。

阐明植物激素间相互作用的分子机制, 一方面依赖于不同植物激素生物合成、代谢、运输和信号转导研究上的进展, 特别是激素生物合成的调节以及激素信号转导途径的新元件的鉴定, 以进一步比较不同激素信号转导途径是否有相同的元件, 并研究它们在不同层次上的相互作用, 此外, 筛选激素的多重突变体, 利用这些突变体进行分子遗传学研究, 以及对不同植物激素共同诱导的基因的启动子区域进行分析也将有助于揭示不同激素间相互作用的分子机制。激素间相互作用的分子机制的阐明, 不仅可以极大地加深人们对植物细胞信号网络系统及其作用机制的认识, 而且在作物改良上有广阔的应用前景。由于不同植物激素协同调节作物的生长发育和抗逆性, 不久的将来, 有可能通过对激素信号转导途径中重要相关基因的遗传操作, 调控作物体内的激素平衡和激素反应, 以调节作物产品器官的形成和发育, 提高作物的抗逆性。

参考文献 (References)

- [1] Chory J et al. *Plant Physiol*, 2001, **125**: 77
- [2] Abel S et al. *J Biol Chem*, 1995, **270**: 19093
- [3] Abel S et al. *Plant J*, 1995, **8**: 87
- [4] Li C et al. *J Plant Physiol*, 2003, **160**: 1059
- [5] Mussig C et al. *J Plant Physiol*, 2000, **157**: 143
- [6] Xie DX et al. *Science*, 1998, **280**: 1091
- [7] Ross JJ et al. *Plant J*, 2000, **21**: 547
- [8] Ross J. *Trends Plant Sci*, 2001, **6**: 2
- [9] Li X et al. *Plant Sci*, 2003, **164**: 549
- [10] Swarup R et al. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 411
- [11] Rouleau M et al. *J Biol Chem*, 1999, **274**: 20925
- [12] Bao F et al. *Plant Physiol*, 2004, **134**: 1624
- [13] Brown RL et al. *Plant Physiol*, 2003, **132**: 1020
- [14] Fu XD et al. *Nature*, 2003, **421**: 740
- [15] Coenen C et al. *Plant Physiol*, 2003, **131**: 1692
- [16] Gomez-Cadenas A et al. *Plant Cell*, 2001, **13**: 667
- [17] Steber CM et al. *Plant Physiol*, 2001, **125**: 763
- [18] Gubler F et al. *Plant Physiol*, 2002, **129**: 191
- [19] Gomez-Cadenas A et al. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, **96**: 1767
- [20] Friedrichsen DM et al. *Genetics*, 2002, **162**: 1445

Interactions between Phytohormone Signals

Jing Yuan, Qiao-Mei Wang*, Hai-Feng Zhang

(*Department of Horticulture, the State Agriculture Ministry Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development & Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China*)

Abstract The interactions between phytohormones are essential for normal plant development. There are numerous examples of synergy, antagonism, and casual relationships among the plant hormone signaling pathways, which are related to the regulation of plant development and the response to environmental cues. The interactions between phytohormone signals have become a model system for studying the action mechanism of complex signaling network in plant cells. The interactions between phytohormones at the level of biosynthesis, metabolism, transportation and signal transduction pathway were reviewed in this paper.

Key words phytohormones; signal transduction; interaction

Received: September 8, 2004 Accepted: February 8, 2005

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