

油菜素内酯、赤霉素与光共同调控拟南芥的 细胞伸长和光形态建成*

商建秀 张胜伟 孙 颖**

(河北师范大学生命科学学院河北省分子细胞生物学重点实验室, 石家庄 050024)

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2012.00552

植物需要协调内源激素水平与外界环境信号之间的关系来调节整个生长发育过程。目前在植物中几大类激素之间的交叉互作以及外界环境信号协调整植物生长的报道较少^[1]。Bai 等^[2]和 Oh 等^[3]最近发表在 *Nature Cell Biology* 的两篇文章, 阐述了植物激素油菜素内酯(brassinosteroid, BR)、赤霉素(gibberellin, GA)与光共同协调整植物生长发育的分子机制。

BR 和 GA 是两大类促进植物生长的激素, 在很多生长发育过程中都发挥着相似的功能。BR 缺失或不敏感突变体与 GA 缺失或不敏感突变体均表现出种子萌发率降低、植株矮小、开花延迟以及暗环境下表现光形态建成等很多相似的表型^[4-6]。经过科研工作者的努力, 对 BR 和 GA 的生物合成以及信号转导途径有了较为深入的了解。BR 结合到细胞膜受体激酶 BRI1 上, 通过一系列的磷酸化和去磷酸化反应来激活下游细胞核内的转录因子 BZR1/BZR2, BZR1/BZR2 进入细胞核结合到 DNA 上调 BR 响应基因的表达^[7]。GA 结合受体 GID1 后, 诱使 GID1 与 DELLA 结合并被 E3 泛素连接酶 SLY 识别, DELLA 被降解, 从而解除 DELLA 的抑制作用, 促进植物生长^[8]。DELLA 本身不能结合 DNA, 主要通过与其他转录因子互作并抑制转录因子的活性进而抑制生长^[9]。

Bai 等^[2]报道, 在野生型拟南芥中 GA 能促进下胚轴伸长, 但在 BR 缺失和不敏感突变体中 GA 不能促进下胚轴伸长, BR 缺失突变体和不敏感突变体对 GA 表现出不敏感的表型。bzl1-1D (BZR1

功能获得性突变体)在暗环境下能抑制这种不敏感的表型, 表明 BR 和有活性的 BZR1 是 GA 促进生长所必需的。DELLA 功能获得性突变体对 BR 敏感性降低, 而 DELLA 蛋白缺失突变体对 BR 敏感性增强。这些生理实验表明 DELLA 抑制 BR 信号通路, GA 诱导 DELLA 的降解, 解除这种抑制作用。DELLA 主要通过抑制其他转录因子来执行功能, 我们的体内和体外实验证实 DELLA 能够与 BZR1 相互作用并抑制 BZR1 的 DNA 结合活性和转录活性(图 1)。RNA-seq 分析找到了依赖于 BR 和 BZR1 的 GA 调控基因转录谱, 这在转录组水平上阐述了 BR 突变体对 GA 不敏感的机制。

bzl1-1D 在暗环境下能抑制 BR 缺失和不敏感突变体对 GA 不敏感的表型, 但在光照下 bzl1-1D 不能抑制这种不敏感性^[2], 说明植物对 GA 的响应除了需要 BZR1, 还需要一个受光负调节的蛋白质。植物通过光敏色素 Phy 来感知光。在红光下, 光敏色素 Phy 从红光吸收型(Pr 型)变为远红光吸收型(Pfr 型)(Pr 是生理失活型, Pfr 是生理激活型), 这使 Phy 从胞质进入细胞核, 进入细胞核的 Pfr 促使转录因子 PIFs 降解来抑制植物的生长^[9]。在暗环境下, Phy 主要处于非活化形式(Pr)并定位在胞质中, 在这种情况下, PIFs 蛋白在细胞核积累并促进

* 国家自然科学基金资助项目(31170264)。

** 通讯联系人。

Tel: 0311-80787540, E-mail: yingsun@mail.hebtu.edu.cn

收稿日期: 2012-11-12, 接受日期:

植物下胚轴的伸长. PIF1、PIF3、PIF4 和 PIF5 缺失的四突变体(*pifq*)在暗环境下表现出光形态建成, 如子叶张开、下胚轴短小, 并表达光合作用相关的基因, 说明 PIFs 是光形态建成的关键因子. Oh 等^[9]报道 BR 激活的转录因子 BZR1 与光负调节的转录因子 PIF4 有直接的相互作用(图 1), 两者相互协调彼此依赖来调控光形态建成. ChIP-seq 找到 PIF4

调控的靶基因, 其中 51.7%也是 BZR1 的靶基因. 这些共同的靶基因在含有 G-Box (CACGTG) 的 DNA 中明显富集. Oh 等进一步利用顺序染色体免疫共沉淀(ChIP-reChIP), 证实在植物体内 BZR1 和 PIF4 两者共同结合到靶基因上. 两者形成异源二聚体来调控基因的表达促进细胞伸长.

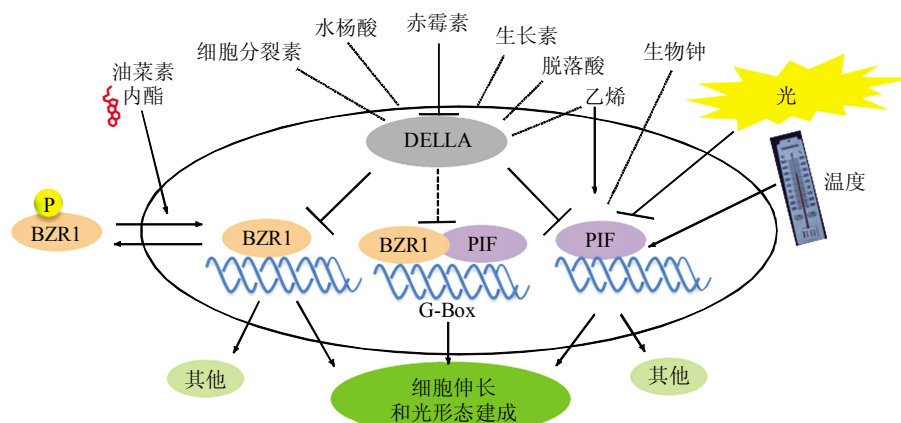


Fig. 1 A model for brassinosteroid (BR), gibberellin (GA), and light crosstalk in regulation of cell elongation and photomorphogenesis

图 1 BR、GA 和光共同调控细胞伸长和光形态建成的模式图

文献报道, DELLA 与 PIF3/4 相互作用并抑制它们的转录活性^[10-11], 而 DELLA 与 BZR1 相互作用也抑制了它的转录活性^[2], BZR1 与 PIF4 协调行使功能^[3], 这暗示着 DELLA 可能作用于 PIF4、BZR1 或 BZR1/PIF4 异源二聚体的上游来调控细胞的伸长. Bai 等^[2]发现, 在光照下只有 BZR1 与 PIF4 同时存在, 才能抑制 BR 不敏感突变体对 GA 的不敏感性, 说明 GA 促进细胞伸长需要 BZR1 和 PIF4 同时存在. 分析比较 BZR1、PIF 和 GA 调控的基因发现, BZR1 和 PIF4 倾向于形成异源二聚体来调控 GA 响应的基因. 这些结果表明 BZR1 与 PIF4 相互协调彼此依赖调控 GA 响应基因的表达水平(图 1).

在这些 BZR1 和 PIF4 共同结合并受 GA 调控表达的基因中存在一类编码 HLH 蛋白的 PREs 基因家族. 利用 Artificial microRNA 降低 PREs (*PRE1*, 2, 5, 6)表达的转基因植株矮小、叶片深绿、育性降低, 并对 BR 和 GA 都不敏感^[2-3]. 而 *PRE1* 过表达则表现出对 BR 和 GA 合成抑制剂不敏感的

表型, 并且过表达 *PRE1* 能抑制 PIFs 缺失突变体矮化的表型^[2-3]. 这些实验结果说明 PREs 处于 BZR1-PIF-DELLA 这一调控复合体的下游来调控细胞伸长, 是植物生长发育所必需的转录因子(图 1).

BZR1-PIF-DELLA 这一调控复合体不仅整合了 BR、GA 和光的信号转导, 还介导了其他的信号来共同调控植物生长发育. PIF4 表达除了受光调节, 还受到温度和生物钟的调节^[9], PIF3 的表达受乙烯的诱导^[12]. DELLA 的蛋白质水平除了受光和 GA 的调控, 其他的植物激素和环境信号, 如生长素、细胞分裂素、脱落酸、乙烯、茉莉酸和环境胁迫, 都能影响 DELLA 的蛋白质水平^[8, 13]. 因此 BZR1-PIF-DELLA 这一调控复合体可能通过协调植物激素与环境的变化来调控植物生长, 这一分子机制为提高农作物产量提供了理论基础. BZR1-PIF-DELLA 这一调控复合体除了参与细胞伸长和光形态建成, 是否也参与了其他植物生长发育的过程, 比如根的生长和植物开花, 有待于进一步的研究. 同时这一调节模式对于研究其他信号转导

通路之间的交互作用(crosstalk)与整合也具有重要的借鉴意义。现在对 BZR1-PIF-DELLA 这一调控复合体的研究主要在模式植物拟南芥中,在其他植物中,这一调控复合体是否发挥着相同的功能需要进一步深入的研究。

致谢 感谢长耐基研究所植物学部的白明义博士后对本文撰写给予的宝贵意见!

参 考 文 献

- [1] Jaillais Y, Chory J. Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration. *Nat Struct Mol Biol*, 2010, **17**(6): 642–645
- [2] Bai M Y, Shang J X, Oh E, *et al.* Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 2012, **14**(8): 810–817
- [3] Oh E, Zhu J Y, Wang Z Y. Interaction between Bzr1 and Pif4 integrates brassinosteroid and environmental responses. *Nat Cell Biol*, 2012, **14**(8): 802–809
- [4] Li J, Nagpal P, Vitart V, *et al.* A role for brassinosteroids in light-dependent development of *Arabidopsis*. *Science*, 1996, **272**(5260): 398–401
- [5] Steber C M, McCourt P. A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2001, **125**(2): 763–769
- [6] Alabadi D, Gil J, Blazquez M A, *et al.* Gibberellins repress photomorphogenesis in darkness. *Plant Physiol*, 2004, **134** (3): 1050–1057
- [7] Kim T W, Wang Z Y. Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, **61**: 681–704
- [8] Sun T P. Gibberellin-Gid1-Della: A pivotal regulatory module for plant growth and development. *Plant Physiol*, 2010, **154**(2): 567–570
- [9] Leivar P, Quail P H. Pifs: Pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci*, 2011, **16**(1): 19–28
- [10] Feng S, Martinez C, Gusmaroli G, *et al.* Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 2008, **451**(7177): 475–479
- [11] de Lucas M, Daviere J M, Rodriguez-Falcon M, *et al.* A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature*, 2008, **451**(7177): 480–484
- [12] Zhong S, Shi H, Xue C, *et al.* A molecular framework of light-controlled phytohormone action in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2012, **22**(16): 1530–1535
- [13] Yang D L, Yao J, Mei C S, *et al.* Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, **109**(19): E1192–1200