

## *N*-酰基高丝氨酸内酯调控植物生长发育的研究进展

赵芊, 宋水山\*

河北省科学院生物研究所, 石家庄 050051

**摘要:** 植物与细菌之间存在着复杂的相互作用关系。*N*-酰基高丝氨酸内酯(AHLs)是革兰氏阴性细菌进行胞间通讯的信号分子,也是介导植物与细菌互作的重要信号分子,在调控植物生长发育方面起着重要作用。本文对近年来的相关研究进展作一综述,这将有助于全面了解植物与细菌间的信息交流机制,并对实际农业生产具有指导意义。

**关键词:** *N*-酰基高丝氨酸内酯; 生长发育; 形态建成; 植物

## Advances in the Regulation of Plant Growth and Development by *N*-Acyl-Homoserine Lactones

ZHAO Qian, SONG Shui-Shan\*

Biology Institute, Hebei Academy of Sciences, Shijiazhuang 050051, China

**Abstract:** There is a complex interaction between plant and bacteria. Bacterial quorum sensing signals, *N*-acyl-homoserine lactones (AHLs), are also important signals mediating plant and bacterial interaction. AHLs play an important role on plant growth and development. In this review, we would discuss recent findings in the regulation of plant growth and development by AHLs. It would be benefit for us to understand plant communication mechanism with bacteria completely, and to guide on promoting plant growth and enhancing crops production in practice.

**Key words:** *N*-acyl-homoserine lactone; growth and development; morphogenesis; plant

植物与其根际菌落之间存在着复杂的相互作用关系,这对植物进行营养吸收、生长发育和激活防御反应机制至关重要。植物与细菌的相互作用是通过一系列信号分子介导的。在革兰氏阴性细菌中,*N*-酰基高丝氨酸内酯(*N*-acyl-homoserine lactones, AHLs)是最常见的胞间通讯信号分子,它由一个高丝氨酸内酯环和一个酰基侧链组成,其特异性由酰基链的长度(4~18个碳原子)、C<sub>3</sub>位的取代基(羰基和羟基)和酰基链的饱和水平来决定(Vannini等2002; Raffa等2004)。AHLs通过群体感应系统(quorum sensing, QS)调控细菌多种生理过程,包括毒性因子的产生、生物发光、孢子形成、运动性、生物膜形成、铁载体的产生、抗生素合成和质粒接合转移等(Pearson等1994; Parsek等1999)。同时,AHLs可以被植物感知,进而调控植物的生理行为,是细菌与真核生物之间信息交流的介导分子(宋水山等2005; 宋水山2010)。AHLs作为植物与细菌互作的重要信号分子,早期的功能研究主要集中在其诱导植物系统抗病性方面。随着对AHLs调控植物生理行为研究的深入,发现

AHLs对植物的作用是多方面的,并且其在调控植物生长发育方面的作用越加凸显出来。本文将着重从AHLs调控植物生长发育方面综述近年来的相关研究进展。

### 1 植物感知细菌 AHLs 信号分子

植物对AHLs和细菌行为模式的感知,以及随后的信号转导级联反应和它们在与其它效应器的复杂的交互作用网络中的作用尚不清楚。近年来,蛋白质组学、转录组学和代谢组学的方法被用来研究致病系统和共生体系中植物与细菌的相互作用关系。多篇文献从生理学到分子生物学水平上报导了植物对多种AHLs的响应情况。

Mathesius等(2003)首次报道了植物对AHLs的感知。采用蛋白质组学的方法研究发现用3OC<sub>12</sub>-

收稿 2010-06-25 修定 2010-07-13

资助 国家重点基础研究发展计划(2009CB126000)、河北省自然科学基金(C2006000707)和河北省重点基础研究计划项目(08965506D)。

\* 通讯作者(E-mail: shuishans@hotmail.com; Tel: 0311-83999012)。

HSL和 $3OC_{16:1}$ -HSL两种信号分子处理苜蓿(*Medicago truncatula* A17)后, 有150多种蛋白质的积累发生了显著变化, 包括参与植物防卫反应、胁迫响应、能量和代谢活性、转录加工、细胞骨架活性、激素响应等功能调控蛋白质。

Schuhegger等(2006)研究发现在西红柿(*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Micro-Tom)根际定殖产 AHLs 的菌 *Serratia liquefaciens* MG1 可增加西红柿对叶原真菌 *Alternaria alternata* 的系统抗性, 而不产 AHLs 的突变株 MG44 则不能产生这种效应; 基因芯片和 Northern 杂交的研究表明 AHLs 可以诱导水杨酸和乙烯通路的防卫基因的表达。在 *Pseudomonas fluorescens* 2P24 中, 敲除 AHLs 合成酶基因 *PCOI*, 可使该突变菌株丧失了生物膜形成和在小麦(*Triticum aestivum* L.)根际定殖和生物防治小麦全蚀病的能力, 而回补 *PCOI* 基因则可使其生物防治能力恢复到野生型水平(Wei 和 Zhang 2006)。

Von Rad 等(2008)利用基因芯片研究发现  $C_6$ -HSL 可以引起拟南芥根及叶中转录组水平的变化, 这些基因可分为14个功能大类, 分别调控能量、代谢、转录翻译及加工、脂类、蛋白及核酸的结合、防卫反应、胁迫响应、离子转运、信号转导、细胞壁形成及细胞生长、激素响应等, 并且 AHLs 引起的与植物生长相关基因和生长激素调控相关基因变化占了很大比例。

## 2 AHLs 对植物形态建成的影响

植物的生长发育需要整合各种环境因子以及内源信号的影响, 并通过一整套严谨的基因表达系统调控其细胞的分裂、增殖和分化, 进而影响其形态建成和寿命。研究表明, AHLs 不仅能够通过诱导植物系统抗性、抑制有害微生物的侵袭而间接影响植物生长和作物产量, 而且能够直接参与植物的形态建成, 调控植物细胞的生长(Ortiz-Castro 等 2009)。

AHLs 对植物形态建成的影响与其酰基链的长度有关。用短链 AHLs 处理拟南芥, 可显著增加拟南芥的根长; 而用长链 AHLs 处理拟南芥, 则对拟南芥的根长没有促进作用, 尤其是  $C_{10}$ -HSL 对拟南芥的根长还有明显的抑制作用; FTICR 质谱分析结果显示拟南芥中短链的  $C_6$ -HSL 能够由根运输至叶中, 而长链的  $C_{10}$ -HSL 则不能运输至叶中而在根中

积累下来, 也许这种过量积累对根产生毒性效应而抑制了根的伸长(Von Rad 等 2008)。在豆薯(*Pachyrrhizus erosus*)中, 只有  $C_6$ -HSL 能运输至叶中, 在大麦(*Hordeum vulgare*)中只有  $C_6$ -HSL 和  $3OC_6$ -HSL 能被运输至叶中, 而长链 AHLs 无法运输至植物叶片中(Götz 等 2007)。结合植物对不同碳链长度的 AHLs 吸收转运的研究发现, 长链 AHLs 没有促进植物根的生长可能是由于长链 AHLs 的疏水性造成的(Von Rad 等 2008)。

AHLs 对植物生长的调控作用还与 AHLs 的浓度有关。研究表明  $C_4$ -HSL 在  $1\text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}\sim 10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  浓度都对拟南芥根长有明显促进作用,  $C_6$ -HSL 只有在达到  $10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  时才表现出此效应(Von Rad 等 2008)。应用浓度为  $12\sim 192\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  的 AHLs 处理拟南芥, 发现高浓度的短链 AHLs 不能显著影响主根的生长, 长链 AHLs 尤其是  $C_{10}$ -HSL 显示出对主根的浓度依赖性抑制(Ortiz-Castro 等 2008)。

研究表明  $C_{10}$ -HSL 可以使拟南芥主根变短、诱导侧根形成及靠近根尖区根毛的增殖, 从而显著影响拟南芥根系形态建成; 对植物分生区细胞分裂标志基因的分析发现  $C_{10}$ -HSL 抑制主根生长可能是由于其改变了主根分生区的细胞分裂, 并且该种改变可能发生在细胞循环周期的  $G_2$ -M 转换期或更早的时期, 同时还伴随着细胞的分化包括靠近根尖部根毛的形成(Ortiz-Castro 等 2008)。侧根的增多和根毛的增殖, 使得植物根系表面积增大, 这将有利于植物对水分和营养物质的吸收(Ortiz-Castro 等 2008, 2009), 这也可能是根际产 AHLs 的细菌促进植物生长发育的原因之一。此外, 用土壤细菌分解 AHLs 的产物高丝氨酸内酯处理大豆(*Glycine max*)根部, 可促进植物气孔开放和蒸腾作用, 这最终也有利于增强植物对矿物营养的吸收(Joseph 和 Phillips 2003)。

本实验室对  $C_3$  位带羰基的 AHLs 对植物生长发育的影响进行了研究, 发现  $3OC_6$ -HSL 和  $3OC_8$ -HSL 均可以显著促进拟南芥主根和莲座叶的生长, 并且能够显著提高拟南芥在盐胁迫条件下的耐受性和存活率(待发表), 表明带羰基的 AHLs 也可以显著影响拟南芥的形态建成, 促进植物生长。

此外, AHLs 对植物形态建成的影响在不同的植物组织中可能存在不同的效应。Klein 等(2009)

报道了用C<sub>6</sub>-HSL处理后, 大麦植株尤其是叶片的生长受到显著的促进, 而不同于拟南芥, 其根冠结构与长度均不受C<sub>6</sub>-HSL影响。因此, 植物对AHLs反应的不同可能是由于不同植物对不同种类AHLs的敏感程度不同(Mathesius等2003), 植物对AHLs的反应可能依赖于不同植物与AHLs结合的特异性。

### 3 AHLs与植物生长相关激素的关系

AHLs可以引起植物生长素和细胞分裂素相关基因和蛋白质的表达变化(Mathesius等2003; Von Rad等2008)。生长素与细胞分裂素的比例平衡是植物器官发生的关键调控因素(Ortiz-Castro等2009)。研究发现C<sub>6</sub>-HSL引起植物激素浓度向着低细胞分裂素和高生长素的方向变化, 而单独的生长素水平变化不能引起根增长的效应, 因此短链AHLs促进拟南芥根的生长可能是由于AHLs引起生长素与细胞分裂素的比例发生了变化(Von Rad等2008)。某些根际细菌如*Pseudomonas pudita* 1290能够利用生长素作为碳源进行生长(Gao等2003), 这样它们定殖在植物根际并利用AHLs来调控植物生长以适应土壤微生态环境。长链AHLs可以引起受生长素诱导表达的蛋白质表达量发生显著变化, 用生长素诱导型GH<sub>3</sub>启动子在植物体内启动GUS报告基因的表达, 发现OC<sub>12</sub>-HSL处理的根中所有类型的细胞中GUS表达量均上调(Mathesius等2003)。芯片的结果也表明C<sub>6</sub>-HSL引起的生长素变化是非种属特异性的(Von Rad等2008)。

基于C<sub>10</sub>-HSL对植物根系形态建成的效应类似于生长素的效应, 人们不禁猜想C<sub>10</sub>-HSL是否是通过介导生长素信号来起作用的呢? Ortiz-Castro等(2008)对此作了详细研究, 用C<sub>10</sub>-HSL处理DR5:*uidA*转基因拟南芥, 发现C<sub>10</sub>-HSL并不诱导生长素响应基因的表达; 用C<sub>10</sub>-HSL处理生长素相关基因突变体*aux1-7*和*axr2*, 发现突变体在主侧根生长发育方面表现出和野生型一样的变化, 说明生长素并不参与拟南芥对C<sub>10</sub>-HSL的响应; 进一步用不产根毛的*rhd6*突变体研究C<sub>10</sub>-HSL的作用机制, 发现*rhd6*的突变表型可以被IAA恢复, 却不能被C<sub>10</sub>-HSL所恢复, 说明C<sub>10</sub>-HSL的作用机制是独立于生长素信号系统的。

### 4 植物AHLs类似物

植物可以产生多种AHLs类似物, 在苜蓿根的

分泌物中通过质谱至少可以检测到10种能够影响细菌QS反应的活性物质(Teplitski等2000; Gao等2003), 其中一些物质属于N-酰基乙醇胺(NAEs)类物质和氨基醇类物质, 它们的结构类似于AHLs(Ortiz-Castro等2009), 对这类物质的作用机制的研究将有助于了解AHLs在植物中的信号转导过程。对拟南芥施加外源NAEs和氨基醇类物质, 可引起植株浓度依赖性的根系形态和整体植株生长发育的改变, 暗示这些脂类小分子信号在植物形态建成中发挥着重要作用(López-Bucio等2007; Campos-Cuevas等2008)。Morquecho-Contreras等(2010)用氨基醇类物质N-异丁基癸酰胺处理拟南芥可抑制主根的伸长并促进侧根的形成。这一功能与其结构类似物C<sub>10</sub>-HSL极其相似。对N-异丁基癸酰胺的拟南芥抗性突变体*drr1*进行细胞发育学和遗传学的研究发现*drr1*对C<sub>10</sub>-HSL的作用不敏感, DRR1在N-异丁基癸酰胺和C<sub>10</sub>-HSL激活中柱鞘细胞以形成侧根原基的早期阶段是必需的, 并且这种造成根系形态建成变化的作用机制也是独立于生长素信号系统的(Morquecho-Contreras等2010)。

在哈氏弧菌(*Vibrio harveyi*)中存在一种种属特异性AHLs信号分子AI-1, 它通过激活双组分信号系统来起群体感应作用(Freeman和Bassler1999)。在植物中也存在类似的双组分信号系统, 如细胞分裂素和乙烯在调控植物生长发育过程中也通过类似的双组分系统发挥功能(Mizuno2005)。最近的研究揭示了氨基醇类物质与细胞分裂素信号系统之间的相互作用关系。用N-异丁基癸酰胺分别处理细胞分裂素受体CRE1、AHK2和AHK3的拟南芥单突、双突及三突变体, 发现N-异丁基癸酰胺激发叶片愈伤组织和侧根形成的增殖生长活性有所减弱甚至完全消失, 尤其是三突变体对高浓度的N-异丁基癸酰胺极不敏感, 暗示N-异丁基癸酰胺需要或至少是部分需要通过细胞分裂素信号系统来参与调节植物分生组织活性和细胞分化过程(López-Bucio等2007)。虽然这类脂类小分子物质是否是细胞分裂素受体的配基还有待进一步的研究, 但这一结果提示我们AHLs也可能通过类似的植物双组分系统来调控植物的生长发育。

### 5 展望

AHLs通过多种作用机制来调控植物的生长发

育,其直接的作用机制包括诱导植物生长相关激素如生长素、细胞分裂素的产生和调控植物的形态建成,间接的作用机制包括诱导系统抗病性、产生抗生素以抑制根际有害微生物菌群和激发对非生物胁迫的诱导性系统耐受性(induced systemic tolerance, IST) (Yang 等 2009)。然而,植物与细菌之间的交流是复杂的,还有许多其他因素会影响植物对 AHLs 的反应。目前的研究还集中在单一的 AHL 处理对植物的影响,而植物对不同的 AHLs 的反应存在特异性。在自然系统中,定殖在植物根际的菌是多种多样的,产生的 AHLs 也是多种类型,在互作中哪个信号占主导地位是复杂的,植物暴露于多种 AHLs 时做何反应还不清楚,并且在与植物互作过程中不同种类的 AHLs 是起协同作用还是竞争效应也不清楚。AHLs 对植物的生长促进作用应该是多因素共同作用的结果。

AHLs 介导的植物与细菌间跨种群的信号转导研究只是刚刚开始揭示出其在植物中的多样性作用,而 AHLs 是如何被植物感知以及 AHLs 信号是通过何种途径向下游效应器级联传递还很不清楚。动物研究结果显示 AHLs 在真核细胞中存在受体,并猜测其候选受体有两类,一类为核激素受体,一类为膜受体(Rumbaugh 2007; Jahoor 等 2008)。基于植物的 AHLs 类似物与细胞分裂素受体的关系,猜测植物中可能也存在类似的双组分系统来感应 AHLs。Charkowski (2009) 研究推测植物寄主可能依赖植物膜组织来感应由软腐菌产生的 AHLs。基于异三聚体 G 蛋白在植物生长发育及跨膜信号转导过程中的重要作用,本实验室研究发现 AHLs 可以诱导 G 蛋白  $\alpha$  亚基 *GPAI* 基因的表达、促进 *GPAI* 过表达拟南芥 *wG $\alpha$*  的根长,而 *GPAI* 基因突变体 *gpa1-1* 和 *gpa1-2* 以及 G 蛋白偶联受体的突变体 *gcr1-1* 对 AHLs 响应不敏感(待发表),由此对 G 蛋白偶联受体是植物中 AHLs 受体的可能性进行了猜测。如果能够找到与 AHLs 产生强烈反应的基因,能够使我们建立一套筛选拟南芥突变体的机制,这将为我们在今后研究植物响应 AHLs 的特性方面提供有价值的工具。通过大规模基因表达分析和蛋白质组学研究策略来研究缺失信号感知与转导功能的突变体,进一步探讨互作机制,将有助于增进我们对植物与有益微生物菌群之间信息交流机制的了

解,并对实际生产中促进植物生长、提高作物产量具有指导意义。

## 参考文献

- 宋水山(2010). N-酰基高丝氨酸内酯介导的细菌与真核寄主之间的信息交流. 中国细胞生物学学报, 32: 331~335
- 宋水山, 贾振华, 邢志华, 马宏, 高振贤, 张霞(2005). 植物对细菌群体感应系统的反应. 细胞生物学杂志, 27: 427~430
- Campos-Cuevas JC, Pelagio-Flores R, Raya-González J, Meindez-Bravo A, Ortiz-Castro R, Loipez-Bucio J (2008). Tissue culture of *Arabidopsis thaliana* explants reveals a stimulatory effect of alkamides on adventitious root formation and nitric oxide accumulation. *Plant Sci*, 174: 165~173
- Charkowski AO (2009). Decaying signals: will understanding bacterial-plant communications lead to control of soft rot? *Curr Opin Biotechnol*, 20: 1~7
- Freeman JA, Bassler BL (1999). A genetic analysis of the function of LuxO, a two-component response regulator involved in quorum sensing in *Vibrio harveyi*. *Mol Microbiol*, 31: 665~677
- Gao M, Teplitski JB, Robinson JB, Bauer WD (2003). Production of substances by *Medicago truncatula* that affect bacterial quorum sensing. *Mol Plant-Microbe Interact*, 16: 827~834
- Götz C, Fekete A, Gebefuegi I, Forczek ST, Fuksová K, Li X, Englmann M, Gryndler M, Hartmann A, Matucha M et al (2007). Uptake, degradation and chiral discrimination of N-acyl-D/L-homoserine lactones by barley (*Hordeum vulgare*) and yam bean (*Pachyrhizus erosus*) plants. *Anal Bioanal Chem*, 389: 1447~1457
- Jahoor A, Pashila P, Bryan A, Do C, Krier J, Watters C, Wahli W, Li G, Williams SC, Rumbaugh KP (2008). Peroxisome proliferator-activated receptors mediate host cell proinflammatory responses to *Pseudomonas aeruginosa* autoinducer. *J Bacteriol*, 190: 4408~4415
- Joseph CM, Phillips DA (2003). Metabolites from soil bacteria affect plant water relations. *Plant Physiol Biochem*, 41: 189~192
- Klein I, Von Rad U, Durner J (2009). Homoserine lactones—Do plants really listen to bacterial talk? *Plant Signal Behav*, 4: 50~51
- Leveau JH, Lindow SE (2005). Utilization of the plant hormone indole-3-acetic acid for growth by *Pseudomonas putida* strain 1290. *Appl Environ Microbiol*, 71: 2365~2371
- López-Bucio J, Millán-Godínez M, Méndez-Bravo A, Morquecho-Contreras A, Ramírez-Chávez E, Molina-Torres J, Pérez-Torres A, Higuchi M, Kakimoto T, Herrera-Estrella L (2007). Cytokinin receptors are involved in alkamide regulation of root and shoot development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 145: 1703~1713
- Mathesius U, Mulders S, Gao MS, Teplitski M, Caetano-Anollés G, Rolfe BG, Bauer WD (2003). Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum-sensing signals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 1444~1449
- Mizuno T (2005). Two-component phosphorelay signal transduc-

- tion systems in plants: from hormone responses to circadian rhythms. *Biosci Biotechnol Biochem*, 69: 2263~2276
- Morquecho-Contreras A, Méndez-Bravo A, Pelagio-Flores R, Raya-González J, Ortíz-Castro R, López-Bucio J (2010). Characterization of *drv1*, an alkamide-resistant mutant of *Arabidopsis*, reveals an important role for small lipid amides in lateral root development and plant senescence. *Plant Physiol*, 152: 1659~1673
- Ortíz-Castro R, Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, López-Bucio J (2009). The role of microbial signals in plant growth and development. *Plant Signal Behav*, 4: 701~712
- Ortíz-Castro R, Martínez-Trujillo M, López-Bucio J (2008). *N*-acyl-L-homoserine lactones: a class of bacterial quorum-sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 31: 1497~1509
- Parsek MR, Val DL, Hanzelka BL, Cronan JE, Greenberg EP (1999). Acyl homoserine-lactone quorum-sensing signal generation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 4360~4365
- Pearson JP, Gray KM, Passador L, Tucker KD, Eberhard A, Iglewski BH, Greenberg EP (1994). Structure of the autoinducer required for expression of *Pseudomonas aeruginosa* virulence genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 197~201
- Raffa RB, Iannuzzo JR, Levine DR, Saeid KK, Schwartz RC, Susic NT, Terleckyj OD, Young JM (2004). Bacterial communication ("Quorum sensing") via ligands and receptors: a novel pharmacologic target for the design of antibiotic drugs. *J Pharmacol Exp Ther*, 312: 417~423
- Rumbaugh KP (2007). Convergence of hormones and autoinducers at the host/pathogen interface. *Anal Bioanal Chem*, 387: 425~435
- Schuhegger R, Ihring A, Gantner S, Bahnweg G, Knappe C, Vogt G, Hutzler P, Schmid M, Breusegem FV, Eberl L et al (2006). Induction of systemic resistance in tomato by *N*-acyl-L-homoserine lactone-producing rhizosphere bacteria. *Plant Cell Environ*, 29: 909~918
- Teplitski M, Robinson JB, Bauer WD (2000). Plants secrete substances that mimic bacterial *N*-acyl homoserine lactone signal activities and affect population density-dependent behaviors in associated bacteria. *Mol Plant-Microbe Interact*, 13: 637~648
- Vannini A, Volpari C, Gargioli C, Muraglia E, Cortese R, De Francesco R, Neddermann P, Marco SD (2002). The crystal structure of the quorum sensing protein TraR bound to its autoinducer and target DNA. *EMBO J*, 21: 4393~4401
- Von Rad U, Klein I, Dobrev PI, Kottova J, Zazimalova E, Fekete A, Hartmann A, Schmitt-Kopplin P, Durner J (2008). Response of *Arabidopsis thaliana* to *N*-hexanoyl-DL-homoserine lactone, a bacterial quorum sensing molecule produced in the rhizosphere. *Planta*, 229: 73~85
- Wei HL, Zhang LQ (2006). Quorum-sensing system influences root colonization and biological control ability in *Pseudomonas fluorescens* 2P24. *Antonie van Leeuwenhoek*, 89: 267~280
- Yang J, Kloepper JW, Ryu CM (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci*, 14: 1~4