

专论与综述 Reviews

生长素反应因子

吴蓓¹ 吴建勇² 蔡刘体¹ 李运合¹ 黄学林^{1,*}¹中山大学生命科学学院基因工程教育部重点实验室, 广州 510275; ²香港理工大学应用生物及化学科学技术系, 香港九龙

Auxin Response Factor

WU Bei¹, WU Jiang-Yong², CAI Liu-Ti¹, LI Yun-He¹, HUANG Xue-Lin^{1,*}¹The Key Laboratory of Gene Engineering of Ministry of Education, School of Life Science, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China; ²Department of Applied Biology and Chemical Technology, The Hong Kong Polytechnic University, Kowloon, Hong Kong, China

提要 生长素反应因子(ARF)是1997年发现的新一类转录因子家族, 它们与生长素早期反应基因启动子中的生长素反应元件(AuxRE)TGTCTC 特异性地结合, 调节这类基因的转录活性。文章阐述生长素反应因子和其结构的特点、作用模式的设想的研究进展。

关键词 生长素反应因子(ARF); 生长素反应元件(AuxRE); 生长素反应基因

生长素在植物生长发育的各个阶段都起作用。在生理水平上, 它可以调节或影响植物不同的生理反应, 如根的发生、向性运动和顶端优势等; 在细胞水平上, 它可以起促进细胞的延伸、分裂和分化的作用; 近几十年的研究已证明它在分子水平上对基因的表达起特异性的调控作用^[1,2]。近年来, 有关生长素信号反应途径的研究已取得巨大进展, 许多实验室都致力于生长素调节的基因表达机制的研究, 其中研究得最多的是生长素早期或原初的反应基因。这些基因的启动子通常包括最小的生长素反应元件(auxin response element, AuxRE)TGTCTC 序列。生长素反应因子(auxin response factor, ARF)与这类生长素反应元件特异性地结合后调节着生长素反应基因的表达。本文介绍 ARF 的结构特点、作用模式的设想的研究进展。

1 生长素早期/原初反应基因

生长素早期反应基因是指在几分钟内就会被有活性的生长素特异性诱导的基因^[3]。它们分成3个类型: *Aux/IAA*、*SAUR* 和 *GH3*。这些基因大多数是采用示差杂交筛选法, 从用生长素处理过的大豆或豌豆等植物的胚轴中分离鉴定出来的。通常, 以拟南芥突变体为材料, 来研究这些基因的蛋白质在生长素反应中的作用。

1.1 *Aux/IAA* 基因 大豆中 *GmAUX22*、*GmAUX28*、*GHI* 和豌豆中 *PS-IAA4/5* 和 *PS-IAA6* 是最早记录的 *Aux/IAA* 类的生长素反应基因。这些基因在黄化幼苗的下胚轴或上胚轴的伸长区中有中度水平的表达。当这一段胚轴切下来并在无生长素的培养基中培养时, 上述 *AUX/IAA* 的 mRNA 水平迅速降低; 若外加生长素又可迅速将它们诱导出来, 这种诱导作用是生长素特异性的。蛋白质合成抑制剂——环己亚胺也可诱导 *AUX/IAA* 转录物的累积^[4]。*AUX/IAA* 基因是以多基因家族的形式存在于大豆^[5]、豌豆^[6]、绿豆^[7]、烟草^[8]和番茄^[9]中。在拟南芥中已分离出 29 个 *AUX/IAA* 基因^[10], 它们大多数能为生长素所诱导, 但 *IAA28* 不为生长素所诱导^[11]。*Aux/IAA* 基因也已在单子叶和裸子植物中发现, 但在非植物的生物中却未发现。*AUX/IAA* 蛋白质的分子量一般在 20~30 kD, 它们都位于核内, 半衰期较短^[12,13], 含保守的区域(常称为 I、II、III 和 IV 区)^[14]。其中, II 区在 *AUX/IAA* 蛋白质降解中起作用, 可能是泛素蛋白

收稿 2004-08-31 修定 2005-01-19

资助 国家自然科学基金 (30470110)。

*通讯作者(E-mail: ls17@zsu.edu.cn, Tel: 020-84110797)。

质的作用位点^[15~17]。此蛋白最显著的结构特点体现在区域III, 它与一种存在于 Arc 和 MetJ 抑制蛋白中的两亲性的 $\beta\alpha\alpha$ 折叠蛋白的一部分基序相类似^[12], 此种 $\beta\alpha\alpha$ 折叠蛋白是 β - 带状多聚化位点和 DNA 结合区。区域III在 Aux/IAA 蛋白自身的二聚体化和多聚化以及 Aux/IAA 蛋白和 ARF 蛋白形成异二聚体的过程中起作用^[17~20]; 但是, 它与 DNA 结合的作用还未得到证实。Aux/IAA 蛋白的区域 I 和 IV 的功能还不明了, 但已有的实验暗示区域 I 可能在 Aux/IAA 蛋白的同源二聚体化中起作用^[17]。在一些 AUX/IAA 蛋白的区域 II 和区域 IV 中可以发现核定位信号^[14]。这说明所有的 4 个保守区对 AUX/IAA 蛋白的功能都起作用。

1.2 SAUR 基因 SAUR 基因最早是由 McClure 和 Guilfoyle^[21]用示差杂交筛选法, 从经生长素处理过的大豆胚轴区分离出来的。3 种大豆 SAUR cDNA 和基因的序列分析表明, 该基因不包含内含子^[22]; 拟南芥 70 种 SAUR 基因中, 除了 *AtSAUR11* 外, 其他所有的基因也都缺乏内含子。SAUR 基因编码的 mRNA 很不稳定, SAUR 蛋白的分子量大约为 9~10 kD, 丰度也比较低, SAUR 蛋白的半衰期可能非常短。有资料显示, 预期的 SAUR 蛋白结构与其它许多已发表的氨基酸序列的同源性不高。与 AUX/IAA 蛋白不同的是, SAUR 蛋白的氨基端区并不是高度保守的, 其氨基端已推测出的碱性 α - 两亲性螺旋区可能为蛋白质提供了钙调素结合位点^[23]。

SAUR 蛋白在大豆胚轴的细胞延长区有中等的丰度, 而表达最强的是在表皮和皮层的细胞中。在这些相同类型的细胞中, 生长素可诱导其转录本的提高^[24]。活性生长素于 2~5 min 内, 可在转录水平上特异性地诱导 SAUR 基因表达^[21, 22]。蛋白合成抑制剂——放线菌酮处理不能抑制或促进大豆 SAUR 生长素诱导的转录活性, 但是会导致 SAUR 转录产物丰度的提高^[21]。说明虽然蛋白质合成抑制剂不是在转录水平上起调节作用, 但可在其转录产物的稳定性方面起作用^[25]。但拟南芥的 SAUR-ACI 可在转录水平上被放线菌酮以及细胞分裂素诱导表达^[26, 27]。生长素诱导的 SAUR 还在绿豆^[7]、豌豆^[28]、萝卜^[29]和玉米^[30]中发现。目前, 对 SAUR 蛋白的功能还不清楚, 它们可能在涉及

钙和钙调蛋白的生长素信号转导途径中起作用^[30]。

1.3 GH3 基因 GH3 基因最早是由 Hagen 等^[31]用示差杂交筛选法从生长素处理过的黄化的大豆苗中分离出的受生长素诱导表达的基因之一。GH3 基因编码的蛋白质分子量大约在 65~70 kD。与 AUX/IAA 蛋白结构不同的是, GH3 类蛋白质除了在 AtGH3-11/FIN219 蛋白的氨基和羧基区域发现有推定的卷曲螺旋区域外, 没有其它特别的结构^[32]。

大豆 GH3 在无外源生长素的条件下, 恒稳态的 mRNA 水平比较低, 并且在很大程度上和维管系统有关; 在大豆植物所有主要的器官和组织类型中, 外源有活性的生长素可以在 5 min 内特异性地诱导 GH3 的转录^[23]。不同于上述两种生长素反应基因的是, 大豆 GH3 mRNA 水平不受蛋白质合成抑制剂处理的影响^[25, 33], 但烟草 GH3 基因的转录本可被放线菌酮所诱导^[34]。

2 生长素反应基因的启动子和启动子元件

迄今, 已有许多实验证明, 生长素反应基因中的启动子元件是其转录因子 ARF 结合的目标序列。有人已经对生长素反应基因——大豆 GH3、大豆 SAUR15A 和豌豆 PS-IAA4/5 等的启动子通过各种方法(例如: 缺失分析、接头扫描、定点突变和功能分析放大)作过详细的分析^[4]。鉴定为最小的 AuxRE 是一个六碱基对序列(TGTCTC)^[19, 35], 这个元件(即 TGTCTC 元件)在复合的和单一的 AuxRE 中都起作用。复合型的 AuxRE(图 1 所示的 GH3 启动子片段 D1 和 D4, 即片段中不仅含有 TGTCTC 元件, 还含有其他元件), TGTCTC 元件只有和一个偶联的或组成性的元件(coupling or constitutive element)结合后才有功能。而单一型的



图1 复合和单一的 AuxRE

箭头表示 TGTCTC 元件及其反向序列 GAGACA, 下划线表示 D1 和 D4 启动子片段中偶联或组成型的元件^[4, 36]。

AuxRE (可能是由天然存在的 AuxRE 异化而来), 即某一片段中只含有 TGTCTC 元件及其反向元件 GAGACA, 在 TGTCTC 元件呈现同向重复或回文结构 (该重复常常被一些序列所间隔) 时起作用, 在缺乏偶联元件时也可能起作用^[4,36]。这些单一型的人工合成的 AuxRE (如: ER7^[35]), 对生长素的反应往往是天然存在的 AuxRE 的 5~10 倍^[4]。已证明这种人工合成的生长素元件在各种器官组织和细胞中对生长素处理有响应, 它与报告基因融合的结构已广泛应用于研究生长素反应突变体的遗传筛选^[37,38]。

3 ARF

ARF 是能和上述 AuxRE 结合, 从而调节生长素反应基因表达的蛋白质。Ulmasov 等^[35]于 1997 年以人工合成的 AuxRE P3 (4X) 作为分子诱饵, 利用酵母单杂交筛选拟南芥 cDNA 表达文库, 鉴定了出了第 1 个 ARF 基因, 即 *ARF1*。它可以特异性地和 TGTCTC AuxREs 结合。到目前为止, 在拟南芥中已经发现了 23 个 *ARF* 类基因。其中, *ARF23* 基因可能是一个假基因, 因为它在 DNA 结合区内包含一个终止密码子, 缺乏 DNA 结合区的羧基端序列, 目前还没有证据证明 *ARF23* 可以表达。最近, 分别从水稻的胚芽鞘^[39]、番茄果实^[40]和马铃薯块茎的顶芽中^[41]鉴定出 *OsARF1*、*DR12* 和 *ARF6* 三个 *ARF* 类基因, 我们采用抑制性扣除杂交法也从芒果子叶中分离到 *MiARF1* 和 *MiARF2* 两个 *ARF* 类基因^[42]。ARFs 在其他的双子叶植物、单子叶植物、裸子植物和蕨类植物中也有发现, 但是在植物以外的生物中则未发现, 因此可以说, ARFs 是植物特异性的蛋白。

3.1 ARF 基因的表达特点 分析拟南芥 *ARF1*~*ARF10* 的表达结果表明, 它们可在拟南芥的大多数器官以及悬浮培养的细胞中广泛表达, 目前还不清楚的是, 它们的表达是否具有组织特异性。Northern 杂交法分析表明, *ARF1* mRNA (大约 2.4 kb) 在已检测的所有器官中是一个低丰度的转录本, 不受外源生长素诱导^[35]。

马铃薯的 *ARF6* 基因在萌发早期的顶芽, 尤其是顶端分生组织周围, 可观察到相对较高水平的特异转录本, 它还在原形成层和早期维管组织中有表达。该基因的表达模式是在块茎形成过程

中就已经决定了的, 随着块茎的形成, 其在顶端分生组织中的表达可以 10 倍的速度下降。但是, 在休眠的芽中没有发现 *ARF6* 的表达, 当分生组织的活性重新开始且顶芽的休眠解除时, *ARF6* 的表达被强烈诱导。这些说明 *ARF6* 的表达对顶端分生组织的活化过程、维管束的发育以及解除顶端休眠有一定的作用^[41]。分析番茄 *DR12* 基因的时空表达时发现, 该基因的 mRNA 水平的提高贯穿于番茄果实成熟的整个过程, 在果实成熟中呈现红色的早期达到最高水平; *DR12* 的转录本主要富集于叶片和胚轴中, 在根和生殖器官的组织 (如花、种子和果皮) 中未发现其转录本。有趣的是, 外源乙烯的处理可对叶片和成熟的绿色果实中的 *DR12* 转录本进行负调控^[40]。

和拟南芥 *ARF* 相似, 外源生长素的处理不会影响马铃薯 *ARF6* 和番茄 *DR12* 的转录水平。但外源生长素可以在 15~30 min 内提高水稻 *OsARF1* mRNA 的稳定态水平, 这种上调过程是不依赖蛋白质的重新合成的。*OsARF1* 的表达水平还和生长素依赖的差示生长有关: 如向地性刺激可提高水稻胚芽鞘位置较低、生长较快侧的 *OsARF1* 转录本的丰度, 而降低较上侧的转录本丰度。因此, 从水稻的胚芽鞘中分离到的 *OsARF1* 基因是目前发现的 ARF 类基因中唯一受生长素调节的早期生长素反应基因^[39]。

我们用 Virtual Northern 杂交分析芒果子叶中克隆到的 ARF 类基因时发现, *MiARF2* 在生根的组织中表达水平高, 但在非生根的组织中几乎无表达; 而 *MiARF1* 则在非生根组织和生根组织中均有表达^[42]。

3.2 ARF 的结构特点及其功能 ARF 蛋白的分子量在 70~130 kD 之间, 通常可通过 N 端 DNA 结合区 (DBD 区) 对其进行鉴定。分析拟南芥 ARF 的结构的结果表明, 除了 ARF3 和 ARF17 缺少下述的区域 III 和区域 IV 外, 所有的 ARF 都有如图 2-a 所示的结构特点, 在大多数 ARF 的 DBD 区或中央区 (middle region, MR) 中可以发现推定的核定位信号 (NLS)。

图 2 中 ARF 的氨末端有一个 DBD 区, 它可特异性地和 ARF 启动子中的 TGTCTC AuxRE 结合。凝胶迁移变动分析发现, 前 4 个核苷酸 (即

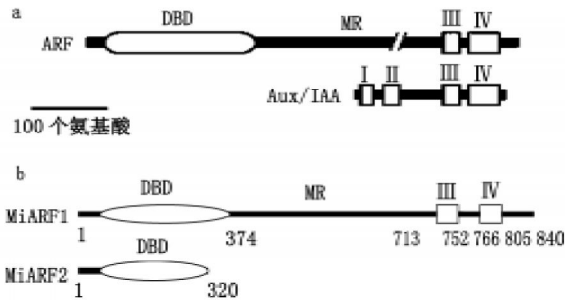


图2 典型的ARF和AUX/IAA区域结构(a)^[43]以及*MiARF1*和*MiARF2*推导的氨基酸序列区域结构(b)

*MiARF1*和*MiARF2*的大小以下面标示的氨基酸数目表示。典型的ARF包括DNA结合区(DBD区)、中央区(MR)以及区域III和区域IV, AUX/IAA包括区域I、II、III和IV, 并且它们的区域III和IV是同源的。

+1~+4位置TGTC)对于ARF的结合是必需的, +5位置并不重要, 但+6位置对结合的重要性对不同的基因或植物有所不同。拟南芥ARF1的氨末端DBD区和玉米的反式激活蛋白Viviparous-1^[44]的羧基端区域有一定的同源性。ARF的羧末端都包含寡聚化位点(即区域III和IV, 因它和Aux/IAA蛋白中发现的区域III和区域IV同源而得名), 可使ARF之间形成同源二聚体以及ARF和Aux/IAA之间形成异源二聚体。在DBD与区域III之间存在一个不同长度的非保守的MR可起转录活化或抑制的功能, 这取决于ARF的MR区中的氨基酸的组成: 它富含谷氨酰胺时(如ARF5、ARF6、ARF7和ARF8^[45]), 即起激活转录的作用; 如果该区富含其他氨基酸(如脯氨酸和丝氨酸), 就起抑制转录的作用(如ARF1和ARF2)^[35, 45]。

有关ARF生物学功能的主要资料最早来自拟南芥ARF基因功能缺失突变体表型的研究, 迄今已获得了许多非常有意义的表型。目前比较清楚的是拟南芥ARF3、ARF5和ARF7的功能^[46~48]: 缺失ARF3会导致蕊基部及顶端发育不良, 这说明ARF3可能和调节花器官的发育有关; 缺失ARF5后叶维管大大减少。影响胚轴的形成, ARF5很可能作为生长素反应的转录激活因子, 在维管组织形成和发育中起作用; 缺失ARF7的上胚轴向光性和下胚轴的向地性消失, Harper等^[48]的实验认为这是由于某一特定的组织中, ARF7/NPH4对生长素浓度梯度有反应, 从而可调节局部的细胞延伸过程。这3个不同的ARF基因突变体有很大

的表型差异, 说明它们分别调控着各自的植物形态和发育过程, 很少有功能上的重复; 用反义基因筛选到的其他ARF基因的突变体并没有如此显著的表型, 这说明其他的ARF可能相互之间有多余的功能, 或者不起关键作用^[10]。

除了用筛选突变体的方法分析拟南芥ARF功能外, 最近还用原位杂交、Northern杂交分析法、半定量RT-PCR法和GFP融合基因法分析了其他被子植物中ARF的功能: 如发现马铃薯中的ARF6基因表达与解除顶端休眠以及顶端分生组织连接的维管束发育有关^[41]。水稻中的*OsARF1*基因也是目前发现的ARF类基因中唯一的受生长素调节的早期生长素反应基因, 它的表达与胚芽鞘的向性有关^[39]。番茄的*DR12*基因编码的蛋白质在种子发育、幼苗的成长和果实细胞分裂过程中起作用^[40]。采用GFP融合基因法已经证明*OsARF1*和*DR12*基因编码的蛋白质定位于细胞核内。我们也从芒果中分离到2个基因——*MiARF1*和*MiARF2*^[42], 它们的功能与不定根的形成相关, 但具体的功能还有待研究。

3.3 ARF和Aux/IAA蛋白调节生长素反应基因表达的可能机制 10多年来, 已有许多实验证明, *arf*和*aux/iaa*的突变体对外源生长素不敏感, 这说明ARF和Aux/IAA蛋白可能是“感受”生长素浓度梯度的中心, 并且将这一信息转换成基因表达水平高低的信号, 从而引起形态学和发育模式上的变化^[43]。迄今为止, 已有大量的遗传学和分子生物学实验初步证明, ARF和Aux/IAA蛋白作为生长素早期反应基因的转录调控因子, 在ARF之间, 以及ARF和Aux/IAA之间可能存在特异的相互作用。根据目前所掌握的资料, Hagen和Guilfoyle^[23]提出一个ARF和Aux/IAA蛋白调控早期生长素反应基因表达的模式。该模式认为, 当生长素浓度低时, 无论ARF蛋白是否已经与其靶序列TGTCTC元件结合, AUX/IAA作为阻抑蛋白质都会与ARF蛋白通过它们保守的羧末端形成二聚体而结合, 这样就可能阻止作为反式激活蛋白的ARF和它的目标位点(即生长素反应基因)的结合, 造成生长素反应基因的表达受抑制; 生长素浓度提高后(在生长素处理之后的2~5 min), 由于光敏素使抑制性的Aux/IAA蛋白磷酸化, 进而使它们

从和 ARF 的结合体中分离出来, 且 Aux/IAA 蛋白随之通过泛在蛋白(ubiquitin)/蛋白酶体(proteasome)途径而降解, 这样早期生长素反应基因的去抑制或激活就会发生。在该模式中, 包含 TGTCTC AuxREs 的 *Aux/IAA* 基因会受生长素激活, 导致 mRNA 和蛋白质水平的提高, Aux/IAA 蛋白可能在某一点上对其自身的基因起下调作用。但是这个抑制的反馈回路很可能只有在生长素浓度低时才发生, 这是因为在持续高浓度生长素存在时, 生长素早期反应基因的活性至少可维持数小时。但该模式并不完善, 未考虑到所有已发表的实验细节。例如, 它没有解释什么是 ARF 转录抑制因子的作用, 如 ARF1 和 ARF2; 并且, 生长素反应基因的调控可能包含更高级的 ARF 和 Aux/IAA 蛋白多聚体, 这一结论已为 Morgan 实验所证实。这一模式的正确与否, 还有许多问题待解决。

4 展望

ARF 是近年来才发现的新一类转录因子, 它们通常都具备转录因子所有的结构: 如 DNA 结合区、转录激活区、寡聚化位点以及推定的核定位信号, 并且在 *OsARF1* 和 *DR12* 的研究中已证明它们翻译的蛋白质是定位于细胞核的。目前的许多研究表明, 尽管不同的 ARF 表达部位和功能千差万别, 但其功能较多地和维管束发育有关(如拟南芥 ARF3、ARF5, 马铃薯 ARF6)。除了水稻中的 *OsARF1* 基因表达受外源生长素调节, 其本身也是生长素反应基因以外, 其他所有已有报道的 ARF 基因的表达都不受生长素浓度的影响。

目前, ARF 这类转录因子的研究主要是从不同的植物中发现、鉴定新的成员以及进行原位杂交、Northern 杂交、半定量 RT-PCR 法以及 GFP 融合基因等方法去了解它们的结构特征(如 DNA 结合域和转录调控特性等)以及一些时空表达情况的, 而对其所调节的下游基因的研究几乎还未涉及。在高等植物中已发现的 ARF 并不多, 目前仅有 28 个, 相信随着更多这类因子的发现, 将更有助于其结构特点、作用机制以及功能分析的研究, 并且由于它们很可能是生长素反应基因的转录因子, 因此对完善生长素信号途径的研究也将有很大的帮助。

参考文献

- 1 Key JL. Hormones and nucleic acid metabolism. *Annu Rev Plant Physiol*, 1969, 20: 449~474
- 2 Theologis A. Rapid gene regulation by auxin. *Annu Rev Plant Physiol*, 1986, 37: 407~438
- 3 Gil P, Green PJ. Regulatory activity exerted by the *SAUR-ACI* promoter region in transgenic plants. *Plant Mol Biol*, 1997, 34: 803~808
- 4 Guilfoyle TJ. Auxin-regulated genes and promoters. In: Hooykaas PJJ, Hall M, Libbenga KL (eds). *Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones*. Netherlands: Elsevier, Leiden, 1999. 423~459
- 5 Ainley WM, Walker JC, Nagao RT et al. Sequence and characterization of two auxin-regulated genes from soybean. *J Biol Chem*, 1988, 263: 10658~10666
- 6 Oeller PW, Keller JA, Parks JE et al. Structural characterization of the early indoleacetic acid-inducible genes, *PS-IAA4/5* and *PS-IAA6*, of pea (*Pisum sativum* L). *J Mol Biol*, 1993, 233: 789~798
- 7 Yamamoto KT, Mori H, Imaseki H. cDNA cloning of indole-3-acetic acid-regulated genes: *Aux22* and *SAUR* from mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyl tissue. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33: 93~97
- 8 Dargeviciute A, Roux C, Decreux A et al. Molecular cloning and expression of the early auxin-responsive Aux/IAA gene family in *Nicotiana tabacum*. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39: 993~1002
- 9 Nebenfuhr A, White TJ, Lomax TL et al. The *diageotropica* mutation alters auxin induction of a subset of the Aux/IAA gene family in tomato. *Plant Mol Biol*, 2000, 44: 73~84
- 10 Liscum E, Reed JW. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol Biol*, 2002, 49: 387~400
- 11 Rogg LE, Lasswell J, Bartel B. A gain-of-function mutation in *iaa28* suppresses lateral root development. *Plant Cell*, 2001, 13: 465~480
- 12 Abel S, Oeller PW, Theologis A. Early auxin-induced genes encode short-lived nuclear proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 326~330
- 13 Abel S, Theologis A. A polymorphic bipartite motif signals nuclear targeting of early auxin-inducible proteins related to PS-IAA4 from pea (*Pisum sativum*). *Plant J*, 1995, 8: 87~96
- 14 Abel S, Nguyen MD, Theologis A. The PS-IAA4/5-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *J Mol Biol*, 1995, 251: 533~549
- 15 Worley CK, Zenser N, Ramos J et al. Degradation of Aux/IAA proteins is essential for normal auxin signalling. *Plant J*, 2000, 21: 553~562
- 16 Colon-Carmona A, Chen DL et al. Aux/IAA proteins are phosphorylated by phytochrome *in vitro*. *Plant Physiol*, 2000, 124: 1728~1738
- 17 Ouellet F, Overvoorde PJ, Theologis A. IAA17/AXR3:

- Biochemical insight into an auxin mutant phenotype. *Plant Cell*, 2001, 13: 829~842
- 18 Kim J, Harter K, Theologis A. Protein-protein interactions among the Aux/IAA proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 11786~11791
- 19 Ulmasov T, Murfett J, Hagen G et al. Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell*, 1997, 9: 1963~1971
- 20 Morgan KE, Zarembinski TI, Theologis A et al. Biochemical characterization of recombinant polypeptides corresponding to the predicted *baa* fold in Aux IAA proteins. *FEBS Lett*, 1999, 454: 283~287
- 21 McClure BA, Guilfoyle T. Characterization of a class of small auxin-inducible soybean polyadenylated RNAs. *Plant Mol Biol*, 1987, 9: 611~623
- 22 McClure BA, Guilfoyle TJ. Rapid redistribution of auxin-regulated RNAs during gravitropism. *Science*, 1989, 243: 91~93
- 23 Hagen G, Guilfoyle T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol*, 2002, 49: 373~385
- 24 Gee MA, Hagen G, Guilfoyle TJ. Tissue-specific and organ-specific expression of the auxin-responsive transcripts, SAURs and GH3, in soybean. *Plant Cell*, 1991, 3: 419~430
- 25 Franco A, Gee MA, Guilfoyle TJ. Induction and superinduction of auxin-responsive genes with auxin and protein synthesis inhibitors. *J Biol Chem*, 1990, 265: 15845~15849
- 26 Gil P, Liu Y, Orbovic V. Characterization of the auxin-inducible *SAUR-AC1* gene for use as a genetic tool in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1994, 104: 777~784
- 27 Timpte C, Lincoln C, Pickett FB. The *AXR1* and *AUX1* genes of *Arabidopsis* function in separate auxin-response pathways. *Plant J*, 1995, 8: 561~569
- 28 Guilfoyle TJ, Hagen G, Li Y et al. Auxin-regulated transcription. *Aust J Plant Physiol*, 1993, 20: 489~502
- 29 Anai, T, Kono N, Kosemura S et al. Isolation and characterization of an auxin-inducible *SAUR* gene from radish. *DNA Seq*, 1998, 9: 329~333
- 30 Yang T, Poovaiah BW. Molecular and biochemical evidence for the involvement of calcium/calmodulin in auxin action. *J Biol Chem*, 2000, 275: 3137~3143
- 31 Hagen G, Kleinschmidt AJ, Guilfoyle TJ. Auxin-regulated gene expression in intact soybean hypocotyl and excised hypocotyls sections. *Planta*, 1984, 16: 147~153
- 32 Hsieh HL, Okamoto H, Wang M et al. *FIN219*, an auxin-regulated gene, defines a link between phytochrome A and the downstream regulator COP1 in light control of *Arabidopsis* development. *Genes Dev*, 2000, 14: 1958~1970
- 33 Hagen G, Guilfoyle TJ. Rapid induction of selective transcription by auxin. *Mol Cell Biol*, 1985, 5: 1197~1203
- 34 Roux C, Perrot-Rechenmann C. Isolation by differential display and characterization of a tobacco auxin-responsive cDNA *Nt-gh3*, related to *GH3*. *FEBS Lett*, 1997, 419: 131~136
- 35 Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ. ARF1, a transcription factor that binds to auxin response elements. *Science*, 1997, 276: 1865~1868
- 36 Guilfoyle TJ, Ulmasov T, Hagen G. The ARF family of transcription factors and their role in plant hormone responsive transcription. *Cell Mol Life Sci*, 1998, 54: 619~627
- 37 Murfett J, Wang XJ, Hagen G et al. Identification of *Arabidopsis* histone deacetylase HDA6 mutants that affect transgene expression. *Plant Cell*, 2001, 13: 1047~1061
- 38 Oono Y, Chen QG, Overvoorde PJ et al. *Age* mutants of *Arabidopsis* exhibit altered auxin-regulated gene expression. *Plant J*, 1998, 10: 1649~1662
- 39 Walker F, Furuya M, Nick P. *OsARF1*, an auxin response factor from rice is auxin-regulated and classifies as a primary auxin responsive gene. *Plant Mol Biol*, 2002, 50: 415~425
- 40 Jones B, Frasse P, Olmos E et al. Down-regulation of DR12, an auxin-response-factor homolog, in the tomato results in a pleiotropic phenotype including dark green and blotchy ripening fruit. *Plant J*, 2002, 32, (4): 603~613
- 41 Faiver-Rampant O, Cardle L, Marshall D et al. Changes in gene expression during meristem activation processes in *Solanum tuberosum* with a focus on the regulation of an auxin response factors gene. *J Exp Bot*, 2004, 55(397): 613~622
- 42 肖结凝, 黄学林, 黄霞等. 芒果生长素反应因子类蛋白cDNA克隆和表达. *生物工程学报*, 2004, 20(1): 59~62
- 43 Liscum E, Reed JW. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol Biol*, 2002, 49: 387~400
- 44 McCarty DR, Hattori T, Carson CB et al. The *Viviparous-1* developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. *Cell*, 1991, 66, 895~905
- 45 Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ. Activation and repression of transcription by auxin-response factors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 5844~5849
- 46 Sessions RA. *Arabidopsis* (Brassicaceae) flower development and gynoecium patterning in wild-type and *ettin* mutants. *Am J Bot*, 1997, 84: 1179~1191
- 47 Hardtke CS, Berleth T. The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development. *EMBO J*, 1998, 17: 1405~1411
- 48 Harper RM, Stowe-Evans EL, Luesse DR et al. The *NPHA* locus encodes the auxin response factor ARF7, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. *Plant Cell*, 2000, 12: 757~770