

## 植物糖信号与激素信号之间的联系

陈俊伟\* 谢鸣 秦巧平

浙江省农业科学院园艺研究所, 杭州 310021

## Connections of Sugar and Hormone Signaling in Plants

CHEN Jun-Wei\*, XIE Ming, QIN Qiao-Ping

Institute of Horticulture, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China

**摘要** 植物激素与糖作为信号分子, 调控植物生长发育过程中的种子萌发、幼苗生长、根和叶的分化、花芽形成、果实成熟、胚形成和衰老等。拟南芥糖信号转导突变体与激素信号转导突变体的表型、遗传、生理与分子生物学的研究表明, 糖与各种植物激素之间存在复杂的关系。文章介绍葡萄糖与ABA、乙烯、IAA、CTK、GA等激素之间的联系。

**关键词** 植物; 糖信号; 激素信号; 联系

种子萌发、幼苗生长、根和叶的分化、花芽形成、果实成熟、胚形成和衰老等植物生长发育过程均受植物体内各种激素的协同调控。最近研究表明上述植物生长发育进程也受糖的调控<sup>[1~5]</sup>。Rolland等<sup>[6]</sup>分析一些糖响应与植物激素合成或信号转导突变体之间的表型和生理生化特性的结果显示, 它们之间不仅表型相似, 而且用一定浓度的糖或激素处理后能恢复为野生型。这表明糖与激素信号转导之间内在联系是复杂的。因此, 揭示糖与植物激素信号之间的联系, 对了解植物生长和发育的调控机制很重要。本文介绍糖信号与脱落酸(ABA)、乙烯及其它激素信号转导途径之间的联系。

### 1 糖与植物激素信号之间的联系

有证据表明糖与植物激素信号之间可能存在内在的联系。首先, 一些糖响应突变体与ABA、乙烯生物合成突变体或乙烯信号转导突变体的表型较为相似。如糖不敏感突变体*gin1*(*glucose insensitive 1*)的表型类似于组成型乙烯突变体*ctrl*, 其特征均为植株矮小、叶色暗绿。*gin1*和*gin5*突变体的表型特征与ABA缺失突变体*aba*的表型相似, 均表现出种子休眠能力下降、气孔不能关闭及萌发后有枯萎的症状<sup>[7, 8]</sup>。其次, 遗传学分析也证实, 多数糖响应突变体与ABA或乙烯有关, 如*gin6/isi3/sis5/san5/sun6*是ABA不敏感突变体*abi4-1*的等位基因, *gin1/sis4/isi4/san3/srel*是ABA缺失突变体*aba2*的等位基因, *gin4*和*sis1*是*ctrl*的等位基因, *gin5/isi2/sis3*是*aba3*的等位基因<sup>[7~12]</sup>。

第三, 发现高浓度葡萄糖处理可使拟南芥幼苗发育停止, 但乙烯可使受糖抑制的幼苗重新发育。在含有过量的外源葡萄糖的基质中, 应用乙烯的前体ACC处理野生型植株, 可将其拟表型成*gin1*突变体<sup>[13]</sup>。此外, 分子克隆发现*GIN6/SUN6*即为*ABI4*, *GIN1/ISI4*即为*ABA2*。这些实验结果都说明糖与ABA之间的分子联系<sup>[7, 8, 10, 11]</sup>。

### 2 葡萄糖与ABA之间的联系

**2.1 葡萄糖与ABA合成基因的表达** 葡萄糖与ABA之间有联系的证据来自生理与表型的观察结果。几种糖响应突变体(*gin1*, *gin5*, *isi4*和*sis4*)的内源ABA分析发现, 其ABA含量低于野生型植株<sup>[7, 9, 11]</sup>, 但在这些糖不敏感突变体中加入一定浓度的ABA (100 nmol·L<sup>-1</sup>)后, 可恢复糖敏感性, 逆转成野生型。表型对比发现, ABA缺失突变体*aba1*、*aba2*和*aba3*的表型与*gin*的表型相似<sup>[7, 9, 10]</sup>。此外还发现, 在受高浓度葡萄糖刺激而停止发育的拟南芥幼苗中, 其内源ABA水平远高于正常植株<sup>[7, 8]</sup>。尽管有这些生化和表型证据, 但糖和ABA信号途径之间是否存在直接的分子联系仍未确定。

Cheng等<sup>[8]</sup>发现葡萄糖直接控制ABA生物合成基因表达。在ABA合成相关基因*ABA1*、*ABA2*、*ABA3*、*NCED3*、*AAO3*<sup>[8, 14~17]</sup>中, 有几个ABA合

收稿 2004-08-05 修定 2004-12-07

资助 国家自然科学基金(30370998)、浙江省自然科学基金(302391、302389)。

\*E-mail: chenjunwe@tom.com, Tel: 0571-86405569

成基因的转录水平因用葡萄糖处理而有所增强<sup>[8]</sup>,但这种诱导是在低浓度(2%)葡萄糖下发生的,且转录不随葡萄糖浓度的升高而增强。与GA<sup>[18]</sup>和油菜素内酯合成基因<sup>[19]</sup>中观察到的负反馈环不同,控制ABA合成的可能是正反馈环,因为ABA本身能诱导几个ABA合成基因如*ABA1*、*ABA3*、*NCED3*和*AAO3*的表达<sup>[8, 14, 15, 17]</sup>。*ABA2*是个例外,它只受葡萄糖的诱导而不受ABA诱导<sup>[8]</sup>。相反地,*NCED3*基因在其它植物中受干旱与渗透胁迫刺激而增强,但在拟南芥中*NCED3*基因对葡萄糖不敏感<sup>[8, 20~22]</sup>。

以上结果表明,植物中可能存在一个特有的葡萄糖直接调节ABA合成基因表达和ABA积累的途径。但这种调节需要葡萄糖与ABA协同作用,因为在完全对葡萄糖不敏感的*gin1*突变体中,因其内源ABA缺失而没有出现葡萄糖调节ABA基因表达与合成的效应<sup>[8]</sup>。葡萄糖调控内源ABA水平的变化不仅在发育停止的幼苗中,也存在于快速发育的植株中。这些结果支持了ABA-葡萄糖互作的观点。依赖于葡萄糖的发育停止是一个复杂的性状,葡萄糖控制ABA合成基因表达和ABA积累会导致这种表型产生。

**2.2 葡萄糖控制ABA信号转导基因的表达** 遗传学鉴定表明,*gin6*、*isi3*、*sis5*和*sun6*等几个糖响应突变体与ABA响应突变体*abi4* (*abscisic insensitive 4*)之间存在等位效应<sup>[7, 9~11, 23]</sup>。*abi4*是因其在高浓度ABA(3  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ )下有萌发能力而筛选出来的突变体(在这种浓度下野生型植株通常不能萌发)<sup>[23]</sup>。*ABI4*编码APETALA 2 (AP2)功能域家族的一个转录因子,AP2与其它2个基因座*ABI3*和*ABI5*在种子发育和萌发中起主要作用<sup>[23, 24]</sup>。人们在发现*abi4*等位基因是抗盐和抗糖的突变体后,才明确*ABI4*参与其它营养生长的功能<sup>[7, 9~11, 25]</sup>。这些结果与*ABI4*在除种子之外的营养组织中的低表达量相一致<sup>[24]</sup>。有趣的是,*ABI4*在ABA存在时,可被6%的葡萄糖激活,但其对单独ABA的响应非常有限<sup>[7, 8]</sup>。葡萄糖响应的调节序列可能位于编码区上游2 kb处,因为在此处插入T-DNA可终止葡萄糖的诱导<sup>[7]</sup>。因此认为,葡萄糖和ABA二者共同调节了ABA合成与ABA信号转导的基因表达,但控制转录因子表达则需要更高水平的葡萄糖<sup>[8]</sup>。

除了*abi4*之外,发现*abi5*突变体也表现出对葡萄糖不敏感的表型<sup>[7, 9]</sup>。这种表型没有*abi4*等位基因明显<sup>[10]</sup>。但超量表达*ABI5* (*ABA insensitive 5*)后的植株对糖超敏感<sup>[26]</sup>。*ABI5*基因编码属于一个大的碱性亮氨酸拉链(basic leucine zipper, bZIP)功能域家族的转录因子<sup>[27]</sup>。除了在胚形成后期中的作用,这个基因在种子萌发后发育停止的临界点<sup>[28]</sup>和营养生长期间的特定组织<sup>[26]</sup>中也起作用。如同*ABI4*, *ABI5*是以依赖于ABA的方式受葡萄糖激活的<sup>[8]</sup>。与*ABI4*不同,包括*ABI5*在内的这个基因家族的几个成员受ABA和甘露醇诱导而高度表达<sup>[8, 26, 28]</sup>。因此, *ABI5*在葡萄糖诱导的发育停止中的作用可能与其它bZIP因子部分重叠(overlap)<sup>[26]</sup>。最近发现这一家族的其它2个成员(*ABF3*和*ABF4*)的超量表达后会导致对葡萄糖的超敏感性,从而支持了上述假说<sup>[29]</sup>。ABA可诱导*ABI5*其它同源基因表达的结果可以解释以下现象,即在对ABA不敏感的*abi5*突变体中添加外源ABA可逆转对葡萄糖不敏感的表型<sup>[7]</sup>。但这种现象也有可能是由于受分析的*abi5*等位基因不是无效(null)突变引起的,因此,在外源ABA增加突变体的*ABI5*表达达到足够量时使突变体恢复为野生型。

与ABA合成缺失突变体相反,并不是所有的*abi*突变体均对糖表现出异常的响应。根据幼苗在有糖时的表型, *ABI1*、*ABI2*和*ABI3*似乎在糖信号转导中不起主要作用<sup>[7, 9, 10]</sup>。但*abi1*和*abi2*是显性突变体<sup>[30]</sup>。*ABI1*和*ABI2*基因分别编码丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶2Cs (serine/threonine protein phosphatase 2Cs) 家族的一个成员,由于很多蛋白磷酸酶2Cs成员有潜在的功能冗余(potential functional redundancy)<sup>[31, 32]</sup>,因此阐明*ABI1*和*ABI2*在糖信号转导中的真正作用可能还需要更多的实验。最近的研究表明, *ABI3*也以依赖于ABA的方式受6%的葡萄糖激活,虽然其表达量比*ABI4*和*ABI5*低<sup>[8]</sup>。此外,在拟南芥幼苗阶段, *ABI3*过量生产增加幼苗对葡萄糖的敏感性<sup>[16]</sup>。测定到的*abi3*突变体可能是一个弱的等位基因,因此,应该测定一个空的(null)等位基因这才可以查明*ABI3*在糖响应中的作用。突变体鉴定已证实*ABI4*、*ABI5*基因在植物糖信号响应中起作用<sup>[33]</sup>。目前的研究表明,这2个基因的转录受葡萄糖的调节方式与高

葡萄糖浓度引起的发育停止没有联系。*ABI4* 和 *ABI5* 转录对糖产生响应而积累起来。基因表达动态的研究结果指出, *ABI4*、*ABI5* 受多种信号包括葡萄糖、渗透胁迫和 ABA 的调控<sup>[33]</sup>。由这类处理所引起的差别表达模式说明每个信号有其各自不同的信号途径。

**2.3 葡萄糖与渗透胁迫信号** 植物种子萌发后, 植株是否正常生长则视其自生长的能力而定。在自养与异养的转折期间, 光合机构虽然已有光合能力, 但植物仍以异养的方式生长。这一转折阶段是植物生长的一个关键时期, 其对各种外界因子都须作出快速响应。在这一发育阶段, 过多的葡萄糖会导致拟南芥幼苗生长与发育的停止, 其部分原因可能与 ABA 合成增加及一些 ABA 信号转导基因受到激活有关。由于 ABA 是与胁迫响应有关的激素, 所以, 必须查明这种响应是否作为一种直接的糖调节, 抑或是一种间接的由于葡萄糖加入到基质中而引起渗透势增加后导致的渗透效应。

事实上, 用 2% 和 6% 的甘露醇作对比, 可以观察到表达模式不同<sup>[8]</sup>。如在 6% 的葡萄糖中, ABA 生物合成基因 *ABA1*、*ABA2* 和 *AAO3* 仍然高度表达, 而在 6% 的甘露醇中则表达下降。葡萄糖与甘露醇对 ABA 信号转导基因 *ABI4* 的响应中也有显著差异, *ABI4* 受 6% 葡萄糖强烈诱导, 但 6% 甘露醇对此没有效果。Cheng 等<sup>[8]</sup>也观察到, ABA 响应基因 *ABI3* 和 *ABI5* 分别对葡萄糖与甘露醇产生不同的响应。这表明葡萄糖与渗透胁迫的效应尽管有部分重叠, 但上述结果确是不同的。有几条证据表明, 在糖与渗透胁迫的响应中, 植株的响应与 ABA 积累的机制都不同。首先, 高浓度的葡萄糖会导致发育停止, 而甘露醇(导致渗透胁迫)却不能, 这种发育抑制常是伴随着子叶扩展和叶片转绿的停止<sup>[7, 13, 34]</sup>; 其次, 干旱与渗透胁迫可直接激活 ABA 合成限速基因 *NCED3*, 但葡萄糖则不能激活此种基因的表达<sup>[8, 20~22]</sup>; 第三, *ABA2* 是受葡萄糖激活而不是干旱与渗透胁迫<sup>[8]</sup>。另外, 葡萄糖与甘露醇调控 *ABI3*、*ABI4* 和 *ABI5* 的基因表达模式不同<sup>[8, 26]</sup>。低浓度的葡萄糖类似物——2-脱氧葡萄糖可增强 *ABI4* 和 *ABI5* 的转录, 但要看到 2-脱氧葡萄糖是糖信号分子而不是渗透刺激物<sup>[2, 4]</sup>。这些结果表明, 葡萄糖对拟南芥植株生长的调节

并非渗透胁迫所致。

**2.4 葡萄糖与ABA在生长促进与抑制中的效应** 在营养生长阶段, ABA 在适应环境变化如干旱与其它胁迫响应中发挥主要作用<sup>[35, 36]</sup>。因此, 通常认为 ABA 是一种胁迫激素和生长抑制剂。但最近的研究显示, ABA 可在促进根与枝梢生长中起作用<sup>[8, 37]</sup>, 这表明 ABA 的生理作用可能比原先认识到的要复杂得多。与糖和生长素一样, 高浓度与低浓度 ABA 对植物生长发育常起相反的效应<sup>[8, 37~39]</sup>。

人们多数认为 ABA 的功能是在胁迫条件下和在种子发育后期可以提高 ABA 水平。高浓度 ABA (如 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 通常用来抑制根系生长、基因调控研究或者用于突变体的筛选和分析。但在 *gin1* 和其它 *aba* 突变体中观察到植株不能生长, 这说明在缺少严重胁迫的情况下, 内源 ABA 是促进植物生长发育所必需的<sup>[8]</sup>。番茄的 ABA 缺失突变体中也观察到类似的结果<sup>[37]</sup>。最近有研究显示, 生长素能加强根对 ABA 的响应<sup>[40]</sup>, 胁迫激素乙烯能拮抗幼苗中 ABA 信号<sup>[8, 37, 39~41]</sup>。据此认为, 葡萄糖调节 ABA 合成与信号转导可能会影响生长素与乙烯的响应。ABA 在促进生长中的功能也仅是刚刚发现, 尚未完全弄明白。Brocard-Gifford 等<sup>[42]</sup>分离到一个新的 ABA 不敏感突变体 *abi8* (*ABA-insensitive8, abi8*)。此种突变体的表型是生长严重受抑, 气孔调节有缺陷, ABA- 响应基因表达发生改变, 开花延迟和雄性不育等。这种 *abi8* 基因座编码一个介导生长所必需的 ABA 和糖响应的新的蛋白质。这一结果初步证实 ABA 与糖有联系, 并有促进生长的功能。

**2.5 ABA与糖对相关基因表达的协同调控** 近来研究发现, 一些基因与糖及 ABA 共同存在时有增效表达的作用。*ApL3* 基因编码参与拟南芥中淀粉合成的 ADPG 焦磷酸酶的一个亚基, 此种基因表达受蔗糖激活, ABA 本身不能诱导此种基因表达, 但当蔗糖中有 ABA 存在时却明显增强 *ApL3* 基因的表达<sup>[11]</sup>。Cakir 等<sup>[43]</sup>发现一种编码葡萄糖ABA胁迫和诱导成熟 (ABA-, stress- and ripening-induced, ASR) 蛋白的基因 *VvMSA* 的表达受蔗糖诱导, 但有 ABA 存在时, 可强烈促进蔗糖对 *VvMSA* 的诱导。这些结果表明, 糖与 ABA 信号转导可能是协同调控一些植物中生长发育功能基因的表达。

### 3 葡萄糖与乙烯的联系

拟南芥糖不敏感突变体 *gin1* 和糖超敏感突变体的遗传学鉴定与表型分析结果发现, 糖与乙烯之间有相互拮抗的关系<sup>[13]</sup>。糖与乙烯信号转导途径之间的拮抗关系还从以下证据中得到证实, 即乙烯超量生产突变体 (*eto1*) 和乙烯组成型信号突变体 (*ctr1*) 对葡萄糖不敏感, 而有几个对乙烯不敏感的突变体 (*etr1*、*ein2*、*ein3* 和 *ein6*) 却表现出对葡萄糖超敏感<sup>[8, 13]</sup>。嗣后, 人们又进一步发现了 2 个糖不敏感突变体 *sis1*<sup>[12]</sup> 和 *gin4*<sup>[8]</sup> 是 *ctr1* 新的等位基因。这些结果都支持糖与乙烯之间是存在拮抗关系的<sup>[44]</sup>。尽管 *gin1* 和 *gin4* 在拟南芥种子萌发后均表现出对葡萄糖不敏感的表型, 但只有 *gin4/ctr1* 在黑暗下表现出经典的乙烯作用的组成型三重响应表型 (constitutive triple-response phenotype)<sup>[44]</sup>。最近的研究表明, 将编码 EIN2 C 端部分的基因转入拟南芥 *ein2-5* 植株中并超量表达后, 转基因植株表现出黑暗下乙烯组成型三重响应的表型<sup>[45]</sup>。Yanagisawa 等<sup>[46]</sup> 发现, 葡萄糖是通过葡萄糖传感蛋白己糖激酶促进乙烯信号转导的一个关键转录因子 EIN3 (ETHYLENE INSENSITIVE 3) 降解的, 而乙烯则是促进 EIN3 蛋白保持稳定。在拟南芥转基因植株中超量表达 EIN3 后, 植株对葡萄糖的敏感性降低<sup>[46]</sup>。因此认为, 葡萄糖信号可能是通过转录因子 EIN3 影响作用于 ETR1 和 EIN2 下游的特异乙烯信号转导途径的<sup>[8, 13, 44]</sup>。

分析糖信号突变体的结果表明, 乙烯对葡萄糖响应有拮抗作用, 而 ABA 对葡萄糖响应则起促进作用。观察双重突变体 *gin1 etr1* 和 *gin1 ein2* 的结果显示, 它们均与 *gin1/aba2* 突变体一样对葡萄糖不敏感, 这清楚地表明葡萄糖与这 2 种激素之间是有联系的<sup>[47]</sup>。根据 *ein2* 突变体中 ABA 水平升高的结果推测, 很可能是乙烯信号转导抑制了部分 ABA 的合成<sup>[8, 39]</sup>。但也有研究认为乙烯与 ABA 之间的互作是相互独立的<sup>[39, 41]</sup>。有人认为, 控制种子休眠时乙烯可降低种子对内源 ABA 的敏感性, 因此遂变为是 ABA 信号转导的负调节物<sup>[39]</sup>。在生长 30 d 的植株中测定到 ABA 水平下降和至少有一个 ABA 合成基因 (*ZEPI*) 表达的结果表明, 乙烯可降低 ABA 的合成<sup>[39]</sup>。类似的相互作用在种子萌发期间也发生。但在根生长试验中, 这 2 种胁迫

激素间的关系是很不相同的。在野生型植株中, 低浓度的外源 ABA ( $100 \text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 促进幼苗根生长, 而乙烯前体 ACC ( $0.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 和高浓度 ABA ( $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 均抑制根系生长, 但相同浓度的 ACC 和 ABA 处理乙烯不敏感突变体如 *etr1* 和 *ein2* 的根系不能抑制根系生长<sup>[39, 41]</sup>。因此认为, 这 2 种胁迫激素的互作与作用模式应视激素浓度与分析的组织类别而定。这些结果与低浓度的外源 ABA 可促进根系生长的结果相符合<sup>[8]</sup>。高浓度的外源 ABA ( $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 就如乙烯或高浓度下生长素的胁迫效应一样, 可能是代表一种胁迫信号<sup>[48]</sup>。有趣的是, 抗生长素突变体 *axr2* 对乙烯和 ABA 信号相对不敏感, 因此, 有人推测 3 种激素信号途径之间可能有一个集聚点 (convergence point)<sup>[49]</sup>。

### 4 糖与生长素、细胞分裂素、赤霉素信号之间的联系

*gin2* 突变体的各个器官中均存在细胞膨大缺失和叶片衰老延缓的现象, 表明葡萄糖信号与植物生长促进激素信号 (如生长素和细胞分裂素) 之间可能有潜在的联系<sup>[50]</sup>。Moore 等<sup>[51]</sup> 设计过一个实验, 即将拟南芥 *gin2* 突变体的下胚轴培养在含 2% 葡萄糖的 MS 培养基中, 发现生长素诱导的细胞增殖和根系形成受阻。由于培养基中加了外源 IAA, 再加上野生型和 *gin2* 突变体的下胚轴中没有检测到内源生长素水平的差异, 可见未见生长素响应可能与生长素信号转导受阻或生长素不能吸收有关。在 *gin2* 突变体的愈伤组织中加入 CTK 能促进幼苗大量诱导, 而野生型的愈伤组织则不能, 因此有人认为这种缺失不是由于缺乏葡萄糖代谢和能量供给所致<sup>[51]</sup>。CTK 可消除高葡萄糖 (6%) 诱导的幼苗发育停止。但由于 CTK 可促进乙烯生物合成, 而乙烯是拮抗葡萄糖信号转导的<sup>[13]</sup>, 因此认为, CTK 与葡萄糖信号的作用可能是间接的。测定乙烯受体突变体 (*etr1*) 与乙烯不敏感突变体 (*ein2*) 幼苗生长受阻抑的结果表明: CTK 和乙烯在葡萄糖响应中是独立起作用的。为了进一步证实 CTK 和葡萄糖信号的相互拮抗关系, Moore 等<sup>[51]</sup> 进一步测定具有组成型 CTK 信号转基因拟南芥幼苗对葡萄糖 (6%) 抗性的结果表明, 细胞分裂素组氨酸酶 (CKI1) 和响应调节子 (ARR2) 转基因植株都能克服葡萄糖的生长阻遏效应。为进一步评估葡萄

糖与生长素之间的相互作用, Moore 等<sup>[51]</sup>测定生长素抗性突变体 *axr1*、*axr2*和 *tir1*幼苗的葡萄糖响应的结果说明, 这些生长素信号缺失突变体对6%葡萄糖引起的生长阻遏效应有抗性。催化失活的HXK1突变体也能恢复生长素介导的细胞增殖和根系形成。这些现象说明植物生长发育是糖与多种激素相互作用的结果。

5 结语

分析拟南芥糖信号与激素信号转导突变体的遗传、表型、生理及分子生物学的结果表明, 糖与各种激素信号途径之间有复杂而广泛的联系(图1)。葡萄糖与乙烯之间的相互拮抗作用部分是通过ABA合成与信号转导介导的, 而通过己糖激酶(HXK)这一葡萄糖传感蛋白进行的ABA合成与信号转导受葡萄糖调节。因此可以认为, 己糖激酶是糖与激素联系的一个关键元件。揭示糖与激素信号之间的联系以及它们之间对植物生长发育的协同调控作用, 对认识植物生长发育的信号调控网络、并从信号水平上调控植物生长发育来说很重要。糖与激素信号互作可能是植物整合内外环境与营养信号进而调控植物代谢活动以适应内外环境变化的一种主要方式。以前都认为ABA和乙烯是

胁迫激素, 后来在分析*gin1*突变体时才发现乙烯促进拟南芥枝梢生长的效应。在光照条件下, 即使缺少高浓度糖, 乙烯仍能促进下胚轴的伸长, 但其在黑暗条件下则抑制下胚轴的伸长<sup>[45, 48, 49]</sup>。通过*gin1/aba2*突变体表型的鉴定, 人们对内源ABA促进生长的效应的认识也变得较为明确<sup>[8, 13]</sup>, 说明同样的信号分子在不同的条件下会使植物产生不同的响应。转录因子如ABI4和ABI5可能起整合点(integration nodes)的作用, 它能从多个信号中接受信号并使植物产生综合响应。

目前, 有关植物糖与激素响应途径之间联系的信息大多是通过鉴定拟南芥种子萌发、幼苗早期发育和马铃薯块茎形成等过程获得的。由于这些发育过程中植物体内的代谢是由一系列复杂的过程组成, 这其中的每一个过程都可能以不同的方式对糖与激素信号作出响应。如鉴定ABA和GA在种子萌发过程中的作用结果显示, 种子萌发中的一些过程受ABA调控, 有一些受GA调控, 而另有一些受二者共同调控<sup>[52]</sup>。因此, 查明糖与激素响应途径之间的相互作用或联系必须明确植物发育的每一个过程是受何种信号调控的。DNA微阵列(DNA microarrays)技术的出现为查明糖与激素

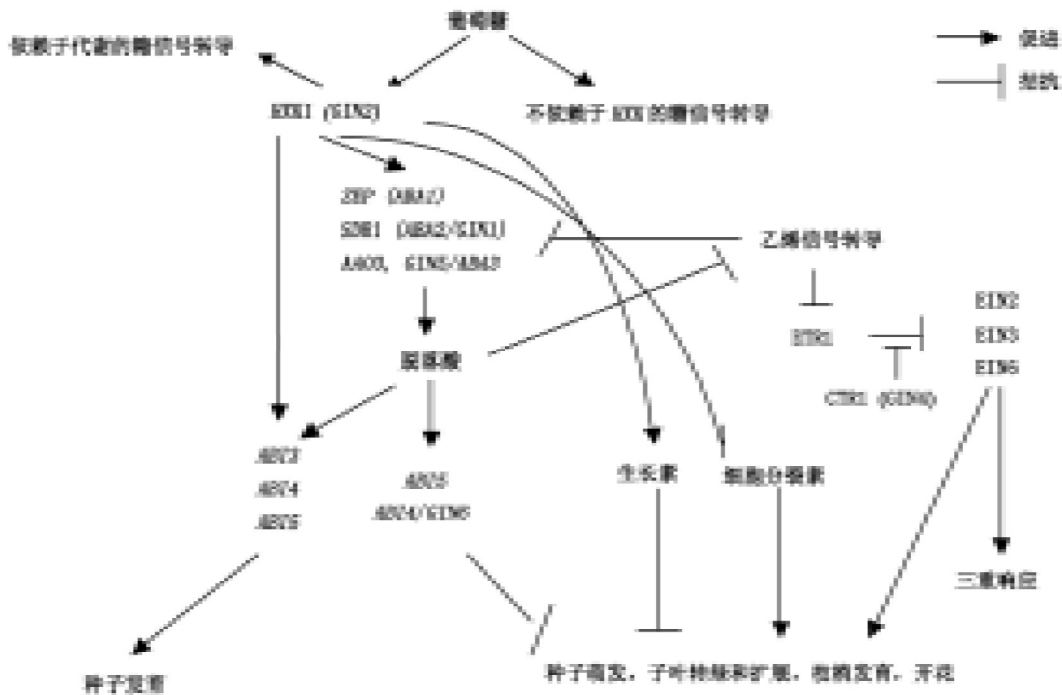


图1 拟南芥中葡萄糖与植物激素相互联系模式<sup>[8, 47]</sup>

之间的联系提供了有力而精确的手段。采用 DNA 微阵列技术, 可以筛选出大量的在稳定状态 mRNA 水平 (steady-state mRNA level) 下受不同糖与激素刺激调控的基因。从 DNA 微阵列实验获得的信息将提供越来越多精确的表型, 用于鉴定植物对不同刺激产生的响应。如 DNA 微阵列可用来鉴别只受糖、ABA 或二者调节的基因。现存的和新的突变体也可用 DNA 微阵列技术进行筛选, 以确定突变体是影响了哪些基因的表达。通过比较这些基因在不同刺激和不同突变的影响情况, 有可能提出更好的关于这些刺激之间和由突变的基因编码的因子之间相互关系的模型。从 DNA 微阵列实验获得的信息对鉴定涉及信号分子代谢的基因或者涉及此种信号分子受另一个不同的信号分子调节作出响应的基因也将十分有用。其它有前景的对鉴定各种响应途径之间的联系手段还有酵母双杂交筛选技术和共免疫沉淀实验。相信今后随着涉及糖与激素联系的基因分子探针的增多, 人们将会获得更多的糖与激素之间直接联系的分子证据。

### 参考文献

- Koch KE. Carbohydrate modulated gene expression in plants. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47:509~540
- Sheen J, Zhou L, Jang JC. Sugars as signaling molecules. *Curr Opin Plant Biol*, 1999, 2:410~418
- Wobus U, Weber H. Sugars as signal molecules in plant seed development. *Biol Chem*, 1999, 380:937~944
- Smeekens S. Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2000, 51:49~81
- Ohto M, Araki T, Furukawa Y et al. Effects of sugar on vegetative development and floral transition in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2001, 127:252~261
- Rolland F, Moore B, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell*, 2002, 14:S185~S205
- Arenas-Huertero F, Arroyo A, Zhou L et al. Analysis of *Arabidopsis* glucose insensitive mutants, *gin5* and *gin6*, reveals a central role of the plant hormone ABA in the regulation of plant vegetative development by sugar. *Genes Dev*, 2000, 14:2085~2096
- Cheng WH, Endo A, Zhou L et al. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* abscisic acid biosynthesis and glucose signaling. *Plant Cell*, 2002, 14:2723~2743
- Laby RJ, Kincaid MS, Kim D et al. The *Arabidopsis* sugar-insensitive mutants *sis4* and *sis5* are defective in abscisic acid synthesis and response. *Plant J*, 2000, 23:587~596
- Huijser C, Kortstee A, Pego J et al. The *Arabidopsis* sucrose uncoupled-6 gene is identical to *abscisic acid insensitive-4*: Involvement of abscisic acid in sugar responses. *Plant J*, 2000, 23:577~585
- Rook F, Corke F, Card R et al. Impaired sucrose-induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthetic gene expression by abscisic acid signalling. *Plant J*, 2001, 26:421~433
- Gibson SI, Laby RJ, Kim D. The *sugar-insensitive1 (sis1)* mutant of *Arabidopsis* is allelic to *ctrl1*. *Biochem Biophys Res Commun*, 2001, 280:196~203
- Zhou L, Jang JC, Jones TL et al. Glucose and ethylene signal transduction crosstalk revealed by an *Arabidopsis* glucose-insensitive mutant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95:10294~10299
- Xiong L, Ishitani M, Lee H et al. The *Arabidopsis* *LOS5/ABA3* locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression. *Plant Cell*, 2001, 13:2063~2083
- Seo M, Koshida T. The complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends Plant Sci*, 2002, 7:41~48
- Finkelstein RR, Gampala SSL, Rock CD. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 2002, 14:S15~S45
- Xiong L, Lee H, Ishitani M et al. Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the *LOS6/ABA1* locus in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2002, 277:8588~8596
- Yamaguchi S, Kamiya Y. Gibberellin biosynthesis: Its regulation by endogenous and environmental signals. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41:251~257
- Mathur J, Molnar G, Fujioka S et al. Transcription of the *Arabidopsis* *CPD* gene, encoding a steroidogenic cytochrome P450, is negatively controlled by brassinosteroids. *Plant J*, 1998, 14:593~602
- Qin X, Zeevaert JA. The 9-*cis*-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96:15354~15361
- Iuchi S, Kobayashi M, Yamaguchi-Shinozaki K et al. A stress-inducible gene for 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase involved in abscisic acid biosynthesis under water stress in drought-tolerant cowpea. *Plant Physiol*, 2000, 123:553~562
- Iuchi S, Kobayashi M, Taji T et al. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2001, 27:325~333
- Finkelstein RR. Mutations at two new *Arabidopsis* ABA response loci are similar to the *abi3* mutations. *Plant J*, 1994, 5:765~771
- Finkelstein RR, Wang ML, Lynch TJ et al. The *Arabidopsis* abscisic acid response locus *ABI4* encodes an APETALA 2 domain protein. *Plant Cell*, 1998, 10:1043~1054
- Quesada V, Ponce M, Micol J et al. Genetic analysis of salt-tolerant mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2000, 154, 421~436
- Brocard IM, Lynch TJ, Finkelstein RR. Regulation and role of the *Arabidopsis* *abscisic acid-insensitive 5* gene in abscisic acid, sugar, and stress response. *Plant Physiol*, 2002, 129:

- 1533~1543
- 27 Finkelstein, RR, Lynch, TJ. The *Arabidopsis* abscisic acid response gene *ABI5* encodes a basic leucine zipper transcription factor. *Plant Cell*, 2000, 12:599~609
- 28 Lopez-Molina L, Mongrand S, Chua NH. A postgermination developmental arrest checkpoint is mediated by abscisic acid and requires the *ABI5* transcription factor in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98:4782~4787
- 29 Kang J, Choi H, Im M et al. *Arabidopsis* basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 2002, 14:343~357
- 30 Leung J, Giraudat J. Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, 49:199~222
- 31 Sheen J. Mutational analysis of protein phosphatase 2C involved in abscisic acid signal transduction in higher plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95:975~980
- 32 Gosti F, Beaudoin N, Serizet C et al. *ABI1* protein phosphatase 2C is a negative regulator of abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 1999, 11:1897~1909
- 33 Arroyo A, Bossi F, Finkelstein RR et al. Three genes that affect sugar sensing (*abscisic acid insensitive 4*, *abscisic acid insensitive 5*, and *constitutive triple response 1*) are differentially regulated by glucose in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, 133:231~242
- 34 Martin T, Oswald O, Graham IA. *Arabidopsis* seedling growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon:nitrogen availability. *Plant Physiol*, 2002, 128:472~481
- 35 Zeevaart JAD, Creelman RA. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1988, 39:439~473
- 36 Schroeder JI, Kwak JM, Allen GJ. Guard cell abscisic acid signalling and engineering drought hardiness in plants. *Nature*, 2001, 410:327~330
- 37 Sharp RE, LeNoble ME, Else MA et al. Endogenous ABA maintains shoot growth in tomato independently of effects on plant water balance: Evidence for an interaction with ethylene. *Exp Bot*, 2000, 51:1575~1584
- 38 Garciarribio A, Legaria JP, Covarrubias AA. Abscisic acid inhibits germination of mature *Arabidopsis* seeds by limiting the availability of energy and nutrients. *Planta*, 1997, 203:182~187
- 39 Ghassemian M, Nambara E, Cutler S et al. Regulation of abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2000, 12:1117~1126
- 40 Suzuki M, Kao CY, Cocciolone S et al. Maize VP1 complements *Arabidopsis abi3* and confers a novel ABA/auxin interaction in roots. *Plant J*, 2001, 28:409~418
- 41 Beaudoin N, Serizet C, Gosti F et al. Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell*, 2000, 12:1103~1115
- 42 Brocard-Gifford I, Lynch TJ, Garcia ME et al. The *Arabidopsis thaliana abscisic acid-insensitive8* locus encodes a novel protein mediating abscisic acid and sugar responses essential for growth. *Plant Cell*, 2004, 16:406~421
- 43 Cakir B, Agasse A, Gaillard C et al. A grape ASR protein involved in sugar and abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 2003, 15:2165~2180
- 44 Wang KL-C, Li H, Ecker J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 2002, 14:S141~S151
- 45 Alonso JM, Hirayama T, Roman G et al. EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis*. *Science*, 1999, 284:2148~2152
- 46 Yanagisawa S, Yoo S-D, Sheen J. Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signaling in plants. *Nature*, 2003, 425:521~525
- 47 Leon P, Sheen J. Sugar and hormone connections. *Trend Plant Sci*, 2003, 8:110~116
- 48 Evans ML. The action of auxin on plant cell elongation. *Crit Rev Plant Sci*, 1985, 2:317~365
- 49 Wilson AK, Pickett FB, Turner JC et al. A dominant mutation in *Arabidopsis* confers resistance to auxin, ethylene and abscisic acid. *Mol Gen Genet*, 1990, 222:377~383
- 50 Gray WM, Kepinski S, Rouse D et al. Auxin regulates SCF<sup>TRIM19</sup>-dependent degradation of Aux/IAA proteins. *Nature*, 2001, 414:271~276
- 51 Moore B, Zhou L, Rolland F et al. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science*, 2003, 300:332~336
- 52 Lovegrove A, Hooley R. Gibberellin and abscisic acid signaling in aleurone. *Trend Plant Sci*, 2000, 5:102~110