

植物生长素响应冷胁迫反应的研究进展

陈丹^{1*}, 王卫安¹, 岳全奇¹, 赵琴²

¹西安电子科技大学生命科学技术学院, 西安710126; ²咸阳师范学院化学与化工学院, 陕西咸阳712000

摘要: 生长素作为最早被人们发现的植物激素, 在植物生长发育的各个环节都起着重要作用。然而, 因为无法自由选择生活环境, 植物个体往往在生长过程中不可避免地遇到各种生物的和非生物的胁迫, 加之全球气候的恶化, 非生物胁迫对植物生长的影响越来越显著。了解植物激素, 尤其是生长素在植物体应对非生物胁迫时的作用有助于人们更好地找到应对胁迫, 保障农作物和经济作物产量的措施。非生物胁迫中, 冷胁迫是限制植物生长发育和作物产量的一个主要胁迫因子, 本文综述了生长素在冷胁迫下植物应答反应中的研究进展, 同时对以生长素为中心的植物激素网络调控与胁迫的关系也作了阐述。

关键词: 生长素; 激素调控网络; 冷胁迫

植物的生长和发育受内源性因素和外源性因素的共同调节, 植物激素作为重要的内源性因子在转录水平和翻译水平的调控网络中起着不可或缺的作用(Chandler 2009)。第一个被人们认识并加以研究的植物激素是生长素——吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA), 它几乎参与了植物体从胚胎发育到个体衰老的全部发育过程。此外, 生长素也在影响植物发育各个阶段的激素调控网络中起到重要作用(Swarup等2002; Chandler 2009; Depuydt和Hardtke 2011)。

作为无法自由选择其生活环境的植物个体, 往往在生长过程中不可避免地遇到各种生物和非生物的胁迫, 为了应对各种环境胁迫, 植物在漫长的进化过程中逐渐形成了复杂的信号接收和响应机制。尽管如此, 非生物胁迫每年仍然给全球农业生产造成价值数亿美元的损失(Mahajan和Tuteja 2005)。在众多非生物胁迫因子中, 低温无疑是限制农作物生产的一个主要胁迫因素。例如, 2009年日本经历了一场全国范围内的低温灾害, 直接造成的农业经济损失超过1 500亿日元(http://www.maff.go.jp/j/tokei/sokuhou/higai09_78910/index.html)。此外, 早期和晚期的霜冻也会降低蔬菜和水果的产量。越来越多的研究证实植物激素参与冷胁迫, 并发挥重要作用, 包括脱落酸、茉莉酸、水杨酸、赤霉素、油菜素内酯、细胞分裂素和乙烯等, 其中脱落酸(abscisic acid, ABA)的作用尤为重要。低温条件下, 植物体内不少ABA合成和信号通路相关基因表达水平发生改变, 一些抗冷胁迫反应的基因也可在ABA诱导下大量表达(Ding等2015; Knight等2004; Peng等2016; Zhang等2016;

Lee和Seo 2015)。作为植物激素中发现最早的生长素参与植物冷胁迫调控过程的研究也取得了不少进展。本文对相关研究成果进行概述, 同时也综述了生长素在植物激素网络调控中的作用, 以期更好地理解生长素在植物应答冷胁迫反应中可能扮演的角色。

1 生长素运输和极性分布与植物生长发育

植物生长的可塑性在其应对环境变化过程中起着重要作用。众多研究指出, 植物生长素无论在细胞水平还是分子水平都参与植物生长可塑性的调节, 从而使植物可以适应环境的变化。在适当的生长条件下, 生长素在植物体中的极性分布与许多生长发育过程相关, 包括胚胎模式建成、器官发生、分生组织的模式建成和极性建立。生长素是唯一一类既可长距离运输也可短距离运输的植物激素(Rahman 2013)。长距离运输速度较快, 负责将幼嫩组织中合成的生长素通过韧皮部向植物体其他部分运输; 而短距离运输速度较慢, 是发生在细胞与细胞之间的一种运输方式, 并且受特定的输入、输出蛋白的调节(Marchant等2002; Rahman 2013)。此外, 短距离运输是定向的, 植物组织细胞膜上输出载体的极性分布导致生长素呈极性分布。AUX/LAX (AUXIN RESISTANT/LIKE AUX1)和PIN (PIN-FORMED)蛋白家族在生长素细胞间运输中起重要作用, 其中AUX/LAX家族负责生长素的输

收稿 2016-04-02 修定 2016-06-11

资助 国家自然科学基金(31300268)、西安电子科技大学本科教育质量提升计划项目(5050261401)和咸阳师范学院专项科研基金项目(13XSYK019)。

* 通讯作者(E-mail: dchen@xidian.edu.cn)。

入, PIN家族主要负责生长素的输出。ABP1 (auxin binding protein1)也参与生长素穿过质膜的运输过程, 并且ABP1对质膜上PIN蛋白的活性有抑制作用(Covanová等2013)。此外, 在植物和异位表达系统中, ABCB糖蛋白转运家族(ATP binding cassette subfamily B/P-glycoprotein, ABCB/PGP)也可能介导生长素的运输(Peer等2011)。ABCB糖蛋白隶属于ABC转运蛋白家族, 它们是一大类含有核苷酸结合域的重要跨膜运输蛋白。与PIN蛋白家族不同, ABCB家族蛋白结构和功能多样, 研究显示参与生长素或生长素衍生物运输的成员主要有5个, 其中ABCB1、ABCB4和ABCB19的研究比较深入(Cho和Cho 2013)。例如, 研究者们发现拟南芥中有两套不同的极性运输系统负责细胞间生长素的运输。从茎尖到根尖这种朝向根的生长素运输是由PIN1和ABCB19蛋白调节的; 而在根部生长素的运输要复杂得多, 它有两个截然相反的运输方向。朝向根尖的运输中, 将由AUX1、ABCB19、PIN1、PIN3以及PIN7蛋白介导IAA经过中柱细胞, 一旦到达根尖, IAA的运输方向就会发生改变; AUX1、PIN2、ABCB1和ABCB4将介导生长素由根外层细胞向着茎端的运输(Cho和Cho 2013; Geldner等2001; Muday等2012; Peer等2011)。因此, 生长素在根部具有双向运输的特点。

除了细胞间生长素运输的调节, 人们还在拟南芥和水稻中发现一类负责调节细胞内生长素运输和积累的蛋白家族。该蛋白家族被称为PILS (PIN-LIKES)家族, 与PIN蛋白有10%~18%的同源性, 但亚细胞定位和功能差异较大。PINs主要定位于质膜和内质网膜, 而PILS主要定位在内质网膜和液泡膜上, 并且可能通过调节胞内生长素水平, 尤其是生长素在内质网中的积累来参与核生长素信号的调控(Barbez等2012; Mohanta等2015)。

众多研究学者认为植物器官发生和模式建成都始于生长素在特定组织和细胞中的积累与极性分布, 这种生长素的极性分布直接引起重要的生长决定事件, 例如顶-基轴向的确定以及根和子叶的建成(Friml 2003)。植物叶片、花器官和侧根的发生以及向性生长也与生长素的极性分布有关。生长素极性的分布在很大程度上依赖于细胞膜PIN蛋白的极性分布, 而PIN蛋白的极性分布是由细胞

膜和胞内活动引起的(Geldner等2001)。有研究表明网格蛋白(clathrin)依赖的胞吞作用和ARF-GEF (ADP-ribosylation factor, ARF; guanine-nucleotide exchange factor, GEF)依赖的胞吐作用参与维持PIN蛋白在细胞膜上的极性分布(Dhonukshe等2007; Geldner等2001)。此外, PID (the Ser/Thr protein kinase PINOID)激酶与蛋白磷酸酶PP2A (protein phosphatase 2A)可以通过磷酸化与去磷酸化PIN蛋白从而调节其活性, 间接调节PIN的极性分布和生长素的输出(Dai等2012; Michniewicz等2007; Rahman等2010; Sukumar等2009)。

2 以生长素为中心的激素网络调控

众所周知, 植物生长和发育的调节依赖于激素相互作用的复杂调控网络。有趣的是, 生长素是大多数激素调控网络中的共同因子。例如生长素和细胞分裂素(cytokinin, CK)的拮抗作用可以协调植物地上部分和根系的生长, 并且生长素和CK的组合调控网络可能参与植物对病原体的免疫应答反应(Naseem等2013)。另一组经典的可以产生协同作用或拮抗作用的植物激素是生长素和乙烯, 它们对植物生长发育共同作用的结果可以影响各种发育过程, 如根和茎的伸长、根和茎的向地性、侧根发育、根毛起始和延伸、下胚轴向光性和叶片脱落等等。赤霉素(gibberellin, GA)和生长素已被证明在豌豆茎的伸长和单性结实(Swarup等2002)、杨树侧根发育(Gou等2010)、拟南芥花序和根发育(Silverstone等1997; Willige等2011)、马铃薯块茎的诱导和发生(Roumeliotis等2012)等方面具有协同作用。此外, Beneventi等(2013)发现在线虫入侵大豆引起的抗性反应中赤霉素和生长素的交叉调控参与活性氧水平的调节。油菜素内酯(brassinolide, BR)与生长素的相互作用可调节根和茎向性反应中细胞的伸长(Hardtke等2007)。茉莉酸(jasmonic acid, JA)与生长素在调节根的生长、侧根的发育和开花等方面具有协同作用, 但在调节胚芽鞘的伸长、不定根的发生方面有拮抗作用(Chandler 2009; Gutierrez等2012)。生长素和ABA之间也存在相互作用, 它们相互拮抗作用于植物生长发育的诸多方面(Choi等2013), 包括调节侧根发育(Shkolnik-Inbar和Bar-Zvi 2010)和幼苗顶基轴向的形成(Belin等2009)。Du等(2013)报道发现,

ABA和IAA在生物合成水平上也存在交叉的网络调控,并且共同参与水稻抗寒性和抗旱性的调节。

生长素不只可以和其他某种激素发生交叉的网络调控反应,还可以和多种激素同时存在复杂的交叉调控网络。Agullo-Anton等(2014)的研究显示,生长素、细胞分裂素和水杨酸(salicylic acid, SA)可能参与康乃馨早期不定根的形成。在植物抵抗病原体时,SA、ABA和生长素的信号转导途径之间也存在复杂的相互作用(Denancé等2013)。有研究指出,包括生长素在内的植物激素间的交叉调控网络也参与气孔调节(Daszkowska-Golec和Szarejko 2013)。

这些生长素与其他激素相互作用的交叉调控网络有的是在生物合成水平上的,如生长素-乙烯的相互作用或生长素-GA的相互作用;有的是在信号转导水平上的,如生长素-BR的相互作用或生长素-CK的相互作用。虽然与生长素相互作用的方式各异,交叉网络调控最终往往都通过生长素极性运输和分布的改变达到调节植物生长发育的目的。例如,乙烯通过促进生长素载体蛋白AUX1和PIN2的表达来增强根伸长区生长素的运输,导致细胞伸长和根生长的缓慢(Ruzicka等2007); *aux1* (*auxin resistant 1*)和*eir1/pin2* (*pin-formed 2*)突变体可以抵抗乙烯诱导的根生长抑制效应(Rahman等2001)。另一方面,在根的成熟区,乙烯既抑制AUX1蛋白的表达,又促进PIN3和PIN7蛋白的表达,导致无法形成侧根发育所必需的生长素极性分布(Lewis等2011)。此外,众多研究表明在幼苗的地上部分,乙烯可以通过促进局部区域PIN3和AUX1蛋白的表达,改变生长素积累方式并最终导致顶端区域弯曲程度的增加(Muday等2012)。在根的伸长区和分生区,细胞分裂素对生长素极性分布的调节可通过抑制PIN1、PIN2和PIN3蛋白的表达以及促进PIN7蛋白的表达来实现(Ruzicka等2009)。在拟南芥下胚轴外植体和培养的烟草细胞中,细胞分裂素对生长素的输出也起着负调控作用(Pernisova等2009)。生长素的极性运输也受到GA的调控。在侧根发育的相关研究中,人们发现GA可以刺激生长素的运输,促进PIN9蛋白的表达(Bjorklund等2007; Gou等2010)。在拟南芥GA信号转导通路的突变体*gid1ac* (*GID1 receptor*)和*gai-1*

(*gibberellic acid insensitive*)以及GA合成突变体*gal* (*GA requiring 1*)中,Willige等(2011)发现PIN1和PIN2蛋白的表达量降低,而且通过液泡降解的PIN2蛋白增加,推测由此导致生长素分布异常以及幼苗子叶分化和根向地性生长的异常。在拟南芥BR相关的突变体中PIN蛋白编码基因的表达情况也会发生变化。例如BR合成突变体*dim1* (*diminuto 1*)和*det2* (*de-etiolated 2*)以及BR信号转导异常的突变体*bri1* (*BR-insensitive 1*)的地上部分中PIN1、PIN3和PIN7基因的表达量减少,*dim1*和*det2*突变体的根中PIN2、PIN3和PIN4基因的表达量减少(Li等2005)。此外,外源BR的作用还可以改变根中PIN2蛋白的定位(Li等2005)。近年来有研究显示一些BR信号通路的组分作为多功能蛋白通过参与其他信号网络来调节多种生理过程,如光的形态建成、细胞程序性死亡、气孔发育、开花、植物免疫应答和胁迫代谢响应,而其中部分生理过程是由包括生长素在内的其他植物激素与BR信号网络的交叉反应调节的(Gruszka 2013)。对拟南芥*jdll/asa1-1* (*jasmonate-induced defective lateral root 1/anthranilate synthase a1*)突变体的研究发现JA既可以诱导生长素的合成,还可以通过影响生长素输出载体PIN1和PIN2的表达水平来改变生长素的极性运输(Sun等2009);进一步的研究发现茉莉酸甲酯可以通过影响PIN2蛋白的内吞作用改变其亚细胞分布(Sun等2011)。ABA也可能参与了生长素运输的调节。一方面生长素运输载体异常的突变体*aux1*和*pin2*中,ABA抑制胚轴和胚根伸长的效应消失(Belin等2009);另一方面,ABA不敏感的突变体根中PIN1蛋白的表达改变,这也暗示ABA作用与生长素运输之间有关联(Shkolnik-Inbar和Bar-Zvi 2010)。有研究发现,RIC1 (*ROP-interactive CRIB motif-containing protein 1*)是参与生长素和ABA交叉信号网络调节的一个元件,它会增强生长素并削弱ABA对根生长和侧根形成的影响(Choi等2013)。此外,水稻中参与生长素代谢的生长素酰胺合成酶GH3-2 (*auxin-responsive gretchen hagen 3-2*)可以通过调节内源游离态IAA和ABA的平衡来影响水稻抗旱和耐寒性(Du等2012)。总的来说,这些结果表明生长素极性运输和分布在调控生长素和其他激素信号网络以及协调植物的生

长发育中起重要作用。在正常温度条件下,生长素极性分布对激素信号网络和植物发育的影响暗示其在冷胁迫条件下植物抗逆性生长中可能发挥的核心作用。

3 冷胁迫响应

植物冷胁迫反应包括冷感知、信号传导和基因转录水平的变化。质膜已被公认为主要的冷感应部位,低温会改变细胞膜上不饱和脂肪酸和脂蛋白的结构,并最终导致细胞膜流动性降低(Wang等2006)。即使在非冷胁迫的条件下,通过突变或外源处理使膜僵化也会诱导冷胁迫基因在室温环境下表达(Örvar等2000; Sangwan等2002; Inaba等2003)。因此膜的僵化在冷感知中可能起重要作用。此外,有一些膜蛋白是公认的冷感应元件。例如,可渗透钙通道、组氨酸激酶、受体激酶、磷脂酶和光合系统可能在冷信号传导中发挥主要作用。冷胁迫信号传导模型认为,冷信号在细胞内的传导会经过一系列有PP2A (protein phosphatase 2A)、MAPK (mitogen-activated protein kinase)和胞浆钙离子参与的磷酸化级联反应(Solanke和Sharma 2008)。有几个转录因子已经被确定为冷胁迫转录调节的诱导基因。ICE1 (inducer of CBF expression 1)就是其中一种受冷胁迫刺激活化的MYC-like转录因子,它位于转录级联反应的初始阶段,参与植物冷胁迫应答并受到多方面的调控(Xiong等2002; Zhu等2007; Li等2013; Ma等2013)。一方面,低温时一种含锌指结构域的E3泛素连接酶HOS1 (high expression of osmotically responsive gene 1)通过泛素化降解途径负调节ICE1 (Dong等2006a)。最新的研究显示,水稻OsHOS1可能参与蛋白酶体复合物的形成并介导OsICE1的降解,而拟南芥AtHOS1在冷胁迫信号中可能具有相似的作用(Lourenco等2013)。另一方面,低温时SUMO化修饰的E3连接酶SIZ1 (small ubiquitin-related modifier E3 ligase)可以通过抑制泛素化的方式稳定ICE1 (Miura等2007)。综上所述,磷酸化、SIZ1介导的ICE1稳定、HOS1参与的ICE1降解等是调节ICE1是否被激活并结合靶基因的关键过程。ICE1活化后可与CBF (*C-repeat binding factor*)启动子上的E-box顺式元件结合并激活目的基因的表达;而CBF基因的低温诱导和过表达植株抗寒性的

增强表明,CBF在植物的冷胁迫信号转导途径中可能起着重要作用(Chinnusamy等2003; Vogel等2005)。实验显示,BR处理可以增强水稻及烟草等植物的抗寒性;最新的研究证实BR不仅可以激活茶树CsICE1的表达,还可能通过诱导线粒体交替氧化酶活性的增加保护烟草光合系统免受冷胁迫下异常积累的活性氧分子的伤害(Deng等2015; Ding等2015)。ABA同样被发现可以激活茶树CsICE1的表达,并且一些抗冷胁迫反应基因如*LEA (late embryogenesis abundant)*和CBF也可以在ABA诱导下大量表达(Ding等2015; Knight等2004; Xiong等2002)。有研究显示,冷胁迫条件下水稻幼苗中内源ABA含量升高,作为ABA合成途径当中重要的加氧酶NCED (9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase)其家族成员的编码基因*OsNCED1*和*OsNCED3*表达显著上调,位于ABA下游的抗冷胁迫反应基因*LEA*表达也上调;与之相反的,幼苗中内源CK含量下降,CK合成途径中反式羟化酶编码基因*CYP735As (cytochrome P450 735A)*的表达明显下调,由CK诱导表达的标志基因*OsRR1 (sativa response regulator1)*和*OsRR2*表达也下调(Maruyama等2014)。此外,拟南芥来源的R2R3型转录因子AtMYB15以及香蕉来源的具有螺旋-环-螺旋结构(bHLH)的转录因子MaMYC2也参与冷胁迫,并与ICE1具有相互作用(Agarwal等2006; Zhao等2013)。MaMYC2可以被非经典植物激素茉莉酸甲酯激活并随后刺激大量MaICE1-CBF下游冷胁迫信号通路中响应基因的表达(Zhao等2013)。众多研究证明激素在植物应对非生物胁迫的调控途径中发挥着重要的作用,但是它们是如何在冷胁迫响应中发挥作用的,不同激素之间有没有相互关联,其信号通路中有哪些重要环节和关键因子,仍还有许多未解之处。

4 生长素和冷胁迫

生长素在植物生长发育中起着至关重要的作用,但我们对其冷胁迫响应的了解不多,早期的研究显示温度会影响多种植物顶芽中外源生长素的运输速率,更多的研究成果显示低温影响生长素运输和植物的向性生长,暗示低温会改变植物体内生长素的分布,导致植物生长异常(Morris 1979; Fukaki等1996; Wyatt等2002; Nadella等2006; Shiba-saki等2009)。1996年,Fukaki等在拟南芥花序轴的

向性研究中发现4°C下将花序水平放置3 h, 其生长方向没有任何改变, 随后将拟南芥转移到23°C正常培养, 花序却很快发生弯曲, 直到1 h后才开始渐渐恢复正常的垂直生长状态。这说明低温可能不影响植物对重力的感知, 而影响生长素调控的弯曲生长反应。拟南芥这种低温平放, 再回复室温并正常放置的处理方法也被称为GPS (gravity persistent signal)。随后, Wyatt等(2002)通过GPS处理筛选出拟南芥*gps*突变体, 这些突变体只在低温处理并回复室温后出现花序生长的异常, 包括回温后无延迟弯曲现象、反方向弯曲以及过度弯曲三种类型。进一步的研究显示野生型拟南芥花序在低温环境下生长素的重定位受到抑制, 只有回到室温后才得以恢复; 而*gps*中花序无法正常弯曲生长是因为重力刺激后这些突变体内生长素极性运输发生变化, 在花序中不能建立合适的生长素浓度梯度(Nadella等2006)。

不仅生长素调控的地上部分的向重力性反应受到低温影响, 地下部分的向重力性反应同样受到低温的影响。Shibasaki等(2009)发现对拟南芥野生型以及生长素信号通路中重要响应基因的突变体*air1* (*auxin-resistance gene1*)和*tir1* (*transport inhibitor response 1*)进行低温处理, 这些植株都会出现根生长缓慢和向重力反应异常的现象。进一步的研究显示低温对生长素向根部的运输有显著的抑制作用, 而对拟南芥根中生长素信号转导没有明显作用。究其原因, 低温选择性地影响了拟南芥根中部分蛋白质在细胞内的运输或定位, 尤其是生长素输出载体PIN2的运输和PIN3的重定位。在此之前, 已有研究显示重力刺激可引起根皮层细胞中PIN3蛋白在质膜的重定位, 并且可能通过肌动蛋白依赖的蛋白质囊泡运输进行调节(Friml等2002; Harrison和Masson 2008)。对于PIN2蛋白的分子和细胞学研究也认为其功能的发挥依赖于膜上的定位和通过胞内体在细胞内的运输(Paciorek等2005; Sukumar等2009)。总的来说, 以上结果暗示冷胁迫通过抑制细胞内蛋白质的运输或定位影响了PINs的功能, 进而影响生长素极性运输并导致根中生长素水平异常, 最终造成根系生长缓慢和向重力性异常。不过, 冷胁迫可能只是选择性的抑制细胞内部分蛋白质的运输。例如

膜定位的LTI6b (low-temperature-induced protein 6b) 蛋白在正常温度下显示出与PINs相似的定位, 在冷胁迫条件下也能保持正常的运输和定位(Rahman 2013; Kurup等2005)。通过膜染料FM 4-64对冷胁迫下的内吞作用进行监测的结果也表明, 冷胁迫并没有限制所有蛋白质的运输通路(Shibasaki等2009)。除了能改变细胞内部分蛋白质的膜泡运输, 改变膜结构, 导致膜僵化也是冷胁迫对植物的主要影响之一。二甲基亚砜(DMSO)被认为可以广泛影响人造生物膜刚性强度(Lyman等1976; Orvar等2000), 甚至模拟冷胁迫对膜流动性的影响。Shibasaki等(2009)使用DMSO进行实验, 发现根的重力反应和PIN2的运输都没有明显受到膜僵化的影响。总的来说, 这些实验现象显示冷胁迫期间PINs的重定位不是因为细胞总体运输效率或膜结构的改变, 而是细胞有选择性地调节某些特定蛋白质活性的结果, 这一推论为深入理解冷胁迫下生长素如何参与植物生长提供了基础。

除此之外, 研究发现低温处理会显著降低苹果幼苗中DR5:GUS指示的内源生长素水平, 同时生长素酰胺合成酶的编码基因*GH3*表达量也明显升高(Yuan等2013)。GH3蛋白具有吡啶乙酸氨基化功能, 可以通过减少游离生长素水平来调节体内生长素平衡。但Du等(2013)在水稻中的研究显示冷处理使水稻幼苗内游离生长素含量增加, 而且基因芯片和实时定量表达结果显示多个生长素合成途径中的酶类的编码基因表达上调, 与之相对的*GH3*基因家族多个成员表达下调。进一步的研究发现生长素信号通路中大部分基因表达下调, 但也有少数基因包括生长素反应因子*OsARF13*、生长素早期响应基因*OsSAUR19* (*small auxin-up RNA gene 19*)和*OsIAA39*、另一类生长素响应基因*OsIAA20*和*OsIAA28*等表现出明显的上调趋势。

尽管上述研究显示出生长素可能与冷胁迫反应元件有密切关系, 但生长素如何参与各种冷胁迫反应的通路仍是未解之谜。例如, 我们提到过一个重要的冷胁迫反应调控元件SIZ1。有研究指出它不仅可以通过抑制转录因子ICE1的泛素化降解来保持ICE1在冷胁迫早期反应中的激活作用(Miura等2007); 还可以通过调节生长素分布参与磷饥饿下根系重构的负调节作用(Miura等2011)。

此外,有研究发现拟南芥中AtNUP160(人类核孔蛋白NUP160的同源体)可作为冷胁迫反应的下游元件,在冷胁迫条件下mRNAs的核质运输中起着决定性作用(Dong等2006b);同年Parry等(2006)通过*sar*(*suppressor of auxin-resistance gene*)和*axr1*(*auxin-resistant1*)双突变体研究揭示AtNUP160/SAR1蛋白参与生长素信号反应通路下游基因的转录调节。拟南芥*axr*突变体因为生长素抑制因子AUX/IAA无法正常被降解而在细胞核内积累,并大量抑制生长素诱导基因的表达;但当AtNUP160/SAR1对mRNA核输出的控制也出现异常时,*sar*和*axr*双突变体中生长素诱导基因的表达又恢复正常。那么SIZ1和AtNUP160是否也参与冷胁迫条件下与生长素相关的植物生长反应呢,还有待深入研究。

5 问题与展望

目前的研究结果将细胞内受到极性运输机制调节的生长素反应与冷胁迫下植物生长的调节联系起来。细胞内运输不仅是保持膜蛋白水平的重要调节途径,也控制多种信号传递,激素反应以及动植物生长和发育过程。不仅如此,它也将生长素反应与冷胁迫联系起来。冷胁迫下细胞内蛋白质运输系统的变化引起生长素载体定位的改变,进一步影响体内生长素分布并导致植物生长过程的变化。此外,低温也会影响生长素代谢水平和生长素信号通路。尽管这些发现使我们认识到一些生长素在冷胁迫条件下参与植物生长发育的调节方式,但仍有许多问题未能回答。例如,哪些蛋白质参与生长素载体胞内运输的调节,并在冷胁迫条件下植物生长的抑制作用中起主要作用?蛋白质运输途径是否能全面地调节植物对胁迫的响应?冷胁迫下生长素信号通路和其他激素间存在怎样的联系?如何协调并帮助植物对抗冷刺激?哪些元件将激素响应和下游信号因子联系起来?如果能在今后的研究中解决这些问题,将帮助我们更好地了解冷胁迫响应机制并应对农业生产中冷胁迫对农作物的不利影响。

参考文献

- Agarwal M, Hao Y, Kapoor A, Dong CH, Fujii H, Zheng X, Zhu JK (2006). A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance. *J Biol Chem*, 281: 37636–37645
- Agulló-Antón MA, Ferrández-Ayela A, Fernández-García N, Nicolás C, Albacete A, Pérez-Alfocea F, Sánchez-Bravo J, Pérez-Pérez JM, Acosta M (2014). Early steps of adventitious rooting: morphology, hormonal profiling and carbohydrate turnover in carnation stem cuttings. *Physiol Plant*, 150: 446–462
- Barbez E, Kubeš M, Rolčík J, Béziat C, Pěnčík A, Wang B, Rosquete MR, Zhu J, Dobrev PI, Lee Y, et al (2012). A novel putative auxin carrier family regulates intracellular auxin homeostasis in plants. *Nature*, 485 (7396): 119–122
- Belin C, Megies C, Hauserová E, Lopez-Molina L (2009). Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 21: 2253–2268
- Beneventi MA, da Silva OB Jr, de Sá ME, Firmino AA, de Amorim RM, Albuquerque EV, da Silva MC, da Silva JP, Campos Mde A, Lopes MJ, et al (2013). Transcription profile of soybean-root-knot nematode interaction reveals a key role of phytohormones in the resistance reaction. *BMC Genomics*, 14: 322
- Björklund S, Antti H, Uddestrand I, Moritz T, Sundberg B (2007). Cross-talk between gibberellin and auxin in development of *Populus* wood: gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin. *Plant J*, 52: 499–511
- Chandler JW (2009). Auxin as compère in plant hormone crosstalk. *Planta*, 231: 1–12
- Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, Lee BH, Hong X, Agarwal M, Zhu JK (2003). ICE1: a regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 17: 1043–1054
- Cho M, Cho HT (2013). The function of ABCB transporters in auxin transport. *Plant Signal Behav*, 8 (2): e22990
- Choi Y, Lee Y, Kim SY, Lee Y, Hwang JU (2013). *Arabidopsis* ROP-interactive CRIB motif-containing protein 1 (RIC1) positively regulates auxin signalling and negatively regulates abscisic acid (ABA) signalling during root development. *Plant Cell Environ*, 36: 945–955
- Čovanová M, Sauer M, Rychtář J, Friml J, Petrášek J, Zažímalová E (2013). Overexpression of the auxin binding PROTEIN1 modulates PIN-dependent auxin transport in tobacco cells. *PLoS ONE*, 8 (7): e70050
- Dai M, Zhang C, Kania U, Chen F, Xue Q, McCray T, Li G, Qin G, Wakeley M, Terzaghi W, et al (2012). A PP6-type phosphatase holoenzyme directly regulates PIN phosphorylation and auxin efflux in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 2497–2514
- Daszkowska-Golec A, Szarejko I (2013). Open or close the gate—stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Front Plant Sci*, 4: 138
- Denancé N, Sánchez-Vallet A, Goffner D, Molina A (2013). Disease resistance or growth: the role of plant hormones in balancing immune responses and fitness costs. *Front Plant Sci*, 4: 155
- Deng XG, Zhu T, Zhang DW, Lin HH (2015). The alternative respiratory pathway is involved in brassinosteroid-induced environmental stress tolerance in *Nicotiana benthamiana*. *J Exp Bot*, 66: 6219–6232
- Depuydt S, Hardtke CS (2011). Hormone signalling crosstalk in plant
- Agarwal M, Hao Y, Kapoor A, Dong CH, Fujii H, Zheng X, Zhu JK (2006). A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance.

- growth regulation. *Curr Biol*, 21: R365–R373
- Dhonukshe P, Aniento F, Hwang I, Robinson DG, Mravec J, Stierhof YD, Friml J (2007). Clathrin-mediated constitutive endocytosis of PIN auxin efflux carriers in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 17: 520–527
- Ding ZT, Li C, Shi H, Wang H, Wang Y (2015). Pattern of *CsICE1* expression under cold or drought treatment and functional verification through analysis of transgenic *Arabidopsis*. *Genet Mol Res*, 14 (3): 11259–11270
- Dong CH, Agarwal M, Zhang Y, Xie Q, Zhu JK (2006a). The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 8281–8286
- Dong CH, Hu X, Tang W, Zheng X, Kim YS, Lee BH, Zhu JK (2006b). A putative *Arabidopsis* nucleoporin, AtNUP160, is critical for RNA export and required for plant tolerance to cold stress. *Mol Cell Biol*, 26: 9533–9543
- Du H, Liu H, Xiong L (2013). Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. *Front Plant Sci*, 4: 397
- Du H, Wu N, Fu J, Wang S, Li X, Xiao J, Xiong L (2012). A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *J Exp Bot*, 63: 6467–6480
- Friml J (2003). Auxin transport—shaping the plant. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 7–12
- Friml J, Wiśniewska J, Benková E, Mendgen K, Palme K (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 415: 806–809
- Fukaki H, Fujisawa H, Tasaka M (1996). Gravitropic response of inflorescence stems in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 110: 933–943
- Geldner N, Friml J, Stierhof YD, Jürgens G, Palme K (2001). Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking. *Nature*, 413: 425–428
- Gou J, Strauss SH, Tsai CJ, Fang K, Chen Y, Jiang X, Busov VB (2010). Gibberellins regulate lateral root formation in *Populus* through interactions with auxin and other hormones. *Plant Cell*, 22: 623–639
- Gruszka D (2013). The brassinosteroid signaling pathway—new key players and interconnections with other signaling networks crucial for plant development and stress tolerance. *Int J Mol Sci*, 14: 8740–8774
- Gutierrez L, Mongelard G, Floková K, Păcurar DI, Novák O, Staswick P, Kowalczyk M, Păcurar M, Demailly H, Geiss G, et al (2012). Auxin controls *Arabidopsis* adventitious root initiation by regulating jasmonic acid homeostasis. *Plant Cell*, 24: 2515–2527
- Hardtke CS, Dorcey E, Osmont KS, Sibout R (2007). Phytohormone collaboration: zooming in on auxin-brassinosteroid interactions. *Trends Cell Biol*, 17: 485–492
- Harrison BR, Masson PH (2008). ARL2, ARG1 and PIN3 define a gravity signal transduction pathway in root statocytes. *Plant J*, 53: 380–392
- Inaba M, Suzuki I, Szalontai B, Kanesaki Y, Los DA, Hayashi H, Murata N (2003). Gene-engineered rigidification of membrane lipids enhances the cold inducibility of gene expression in *Synechocystis*. *J Biol Chem*, 278: 12191–12198
- Knight H, Zarka DG, Okamoto H, Thomashow MF, Knight MR (2004). Abscisic acid induces *CBF* gene transcription and subsequent induction of cold-regulated genes via the CRT promoter element. *Plant Physiol*, 135: 1710–1717
- Kurup S, Runions J, Köhler U, Laplaze L, Hodge S, Haseloff J (2005). Marking cell lineages in living tissues. *Plant J*, 42: 444–453
- Lee HG, Seo PJ (2015). The MYB96-HHP module integrates cold and abscisic acid signaling to activate the CBF-COR pathway in *Arabidopsis*. *Plant J*, 82 (6): 962–977
- Lewis DR, Negi S, Sukumar P, Muday GK (2011). Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138: 3485–3495
- Li JT, Wang N, Xin H, Li S (2013). Overexpression of *VaCBF4*, a transcription factor from *Vitis amurensis*, improves cold tolerance accompanying increased resistance to drought and salinity in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol Rep*, 31: 1518–1528
- Li L, Xu J, Xu ZH, Xue HW (2005). Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in *Brassica* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17: 2738–2753
- Lourenço T, Sapeta H, Figueiredo DD, Rodrigues M, Cordeiro A, Abreu IA, Saibo NJ, Oliveira MM (2013). Isolation and characterization of rice (*Oryza sativa* L.) E3-ubiquitin ligase *OsHOS1* gene in the modulation of cold stress response. *Plant Mol Biol*, 83: 351–363
- Lyman GH, Preisler HD, Papahadjopoulos D (1976). Membrane action of DMSO and other chemical inducers of Friend leukaemic cell differentiation. *Nature*, 262: 360–363
- Ma NN, Zuo YQ, Liang XQ, Yin B, Wang GD, Meng QW (2013). The multiple stress-responsive transcription factor *SINAC1* improves the chilling tolerance of tomato. *Physiol Plant*, 149: 474–486
- Mahajan S, Tuteja N (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch Biochem Biophys*, 444: 139–158
- Marchant A, Bhalerao R, Casimiro I, Eklöf J, Casero PJ, Bennett M, Sandberg G (2002). AUX1 promotes lateral root formation by facilitating indole-3-acetic acid distribution between sink and source tissues in the *Arabidopsis* seedling. *Plant Cell*, 14: 589–597
- Maruyama K, Urano K, Yoshiwara K, Morishita Y, Sakurai N, Suzuki H, Kojima M, Sakakibara H, Shibata D, Saito K, et al (2014). Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiol*, 164: 1759–1771
- Michniewicz M, Zago MK, Abas L, Weijers D, Schweighofer A, Meskiene I, Heisler MG, Ohno C, Zhang J, Huang F, et al (2007). Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*, 130: 1044–1056
- Miura K, Jin JB, Lee J, Yoo CY, Stirn V, Miura T, Ashworth EN, Bressan RA, Yun DJ, Hasegawa PM (2007). SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls *CBF3/DREB1A* expression and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19: 1403–1414

- Miura K, Lee J, Gong Q, Ma S, Jin JB, Yoo CY, Miura T, Sato A, Bohnert HJ, Hasegawa PM (2011). *SIZ1* regulation of phosphate starvation-induced root architecture remodeling involves the control of auxin accumulation. *Plant Physiol*, 155 (2): 1000–1012
- Mohanta TK, Mohanta N, Bae H (2015). Identification and expression analysis of PIN-like (PILS) gene family of rice treated with auxin and cytokinin. *Genes*, 6 (3): 622–640
- Morris DA (1979). The effect of temperature on the velocity of exogenous auxin transport in intact chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Planta*, 146: 603–605
- Muday GK, Rahman A, Binder B (2012). Auxin and ethylene: collaborators or competitors? *Trends Plant Sci*, 17: 181–195
- Nadella V, Shipp MJ, Muday GK, Wyatt SE (2006). Evidence for altered polar and lateral auxin transport in the *gravity persistent signal (gps)* mutants of *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 29: 682–690
- Naseem M, Kunz M, Ahmed N, Dandekar T (2013). Integration of boolean models on hormonal interactions and prospects of cytokinin-auxin crosstalk in plant immunity. *Plant Signal Behav*, 8: e23890
- Örvar BL, Sangwan V, Omann F, Dhindsa RS (2000). Early steps in cold sensing by plant cells: the role of actin cytoskeleton and membrane fluidity. *Plant J*, 23: 785–794
- Paciorek T, Zažímalová E, Ruthardt N, Petrášek J, Stierhof YD, Kleine-Vehn J, Morris DA, Emans N, Jürgens G, Geldner N, et al (2005). Auxin inhibits endocytosis and promotes its own efflux from cells. *Nature*, 435: 1251–1256
- Parry G, Ward S, Cernac A, Dharmasiri S, Estelle M (2006). The *Arabidopsis* SUPPRESSOR OF AUXIN RESISTANCE proteins are nucleoporins with an important role in hormone signaling and development. *Plant Cell*, 18: 1590–1603
- Peer WA, Blakeslee JJ, Yang H, Murphy AS (2011). Seven things we think we know about auxin transport. *Mol Plant*, 4: 487–504
- Peng X, Liu H, Wang D, Shen S (2016). Genome-wide identification of the *Jatropha curcas* MYB family and functional analysis of the abiotic stress responsive gene *JcMYB2*. *BMC Genomics*, 17 (1): 251
- Pernisová M, Klima P, Horák J, Válková M, Malbeck J, Souček P, Reichman P, Hoyerova K, Dubová J, Friml J, et al (2009). Cytokinin modulate auxin-induced organogenesis in plants via regulation of the auxin efflux. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 3609–3614
- Rahman A (2013). Auxin: a regulator of cold stress response. *Physiol Plant*, 147: 28–35
- Rahman A, Amakawa T, Goto N, Tsurumi S (2001). Auxin is a positive regulator for ethylene-mediated response in the growth of *Arabidopsis* roots. *Plant Cell Physiol*, 42: 301–307
- Rahman A, Takahashi M, Shibusaki K, Wu S, Inaba T, Tsurumi S, Baskin TI (2010). Gravitropism of *Arabidopsis thaliana* roots requires the polarization of PIN2 toward the root tip in meristematic cortical cells. *Plant Cell*, 22: 1762–1776
- Roumeliotis E, Visser RGF, Bachem CWB (2012). A crosstalk of auxin and GA during tuber development. *Plant Signal Behav*, 7: 1360–1363
- Růžicka K, Ljung K, Vanneste S, Podhorská R, Beeckman T, Friml J, Benková E (2007). Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell*, 19: 2197–2212
- Růžicka K, Šimášková M, Duclercq J, Petrášek J, Zažímalová E, Simon S, Friml J, Van Montagu MCE, Benková E (2009). Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 4284–4289
- Sangwan V, Örvar BL, Beyerly J, Hirt H, Dhindsa RS (2002). Opposite changes in membrane fluidity mimic cold and heat stress activation of distinct plant MAP kinase pathways. *Plant J*, 31: 629–638
- Shibusaki K, Uemura M, Tsurumi S, Rahman A (2009). Auxin response in *Arabidopsis* under cold stress: underlying molecular mechanisms. *Plant Cell*, 21: 3823–3838
- Shkolnik-Inbar D, Bar-Zvi D (2010). *ABI4* mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22: 3560–3573
- Silverstone AL, Chang CW, Krol E, Sun TP (1997). Developmental regulation of the gibberellin biosynthetic gene *GAI* in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 12: 9–19
- Solanke AU, Sharma AK (2008). Signal transduction during cold stress in plants. *Physiol Mol Biol Plants*, 14: 69–79
- Sukumar P, Edwards KS, Rahman A, DeLong A, Muday GK (2009). PINOID kinase regulates root gravitropism through modulation of PIN2-dependent basipetal auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 150: 722–735
- Sun J, Chen Q, Qi L, Jiang H, Li S, Xu Y, Liu F, Zhou W, Pan J, Li X, Palme K, Li C (2011). Jasmonate modulates endocytosis and plasma membrane accumulation of the *Arabidopsis* PIN2 protein. *New Phytol*, 191: 360–375
- Sun J, Xu Y, Ye S, Jiang H, Chen Q, Liu F, Zhou W, Chen R, Li X, Tietz O, et al (2009). *Arabidopsis ASA1* is important for jasmonate-mediated regulation of auxin biosynthesis and transport during lateral root formation. *Plant Cell*, 21: 1495–1511
- Swarup R, Parry G, Graham N, Allen T, Bennett M (2002). Auxin cross-talk: integration of signalling pathways to control plant development. *Plant Mol Biol*, 49: 411–426
- Vogel JT, Zarka DG, Van Buskirk HA, Fowler SG, Thomashow MF (2005). Roles of the CBF2 and ZAT12 transcription factors in configuring the low temperature transcriptome of *Arabidopsis*. *Plant J*, 41: 195–211
- Wang X, Li W, Li M, Welti R (2006). Profiling lipid changes in plant response to low temperatures. *Physiol Plant*, 126: 90–96
- Willige BC, Isono E, Richter R, Zourelidou M, Schwechheimer C (2011). Gibberellin regulates PIN-FORMED abundance and is required for auxin transport-dependent growth and development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 23: 2184–2195
- Wyatt SE, Rashotte AM, Shipp MJ, Robertson D, Muday GK (2002). Mutations in the gravity persistence signal loci in *Arabidopsis* disrupt the perception and/or signal transduction of gravitropic stimuli. *Plant Physiol*, 130: 1426–1435
- Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold,

- drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14 (suppl): S165–S183
- Yuan H, Zhao K, Lei H, Shen X, Liu Y, Liao X, Li T (2013). Genome-wide analysis of the GH3 family in apple (*Malus domestica*). *BMC Genomics*, 14: 297
- Zhang Y, Lan H, Shao Q, Wang R, Chen H, Tang H, Zhang H, Huang J (2016). An A20/AN1-type zinc finger protein modulates gibberellins and abscisic acid contents and increases sensitivity to abiotic stress in rice (*Oryza sativa*). *J Exp Bot*, 67 (1): 315–26
- Zhao ML, Wang JN, Shan W, Fan JG, Kuang JF, Wu KQ, Li XP, Chen WX, He FY, Chen JY, et al (2013). Induction of jasmonate signalling regulators MaMYC2s and their physical interactions with MaICE1 in methyl jasmonate-induced chilling tolerance in banana fruit. *Plant Cell Environ*, 36: 30–51
- Zhu J, Dong CH, Zhu JK (2007). Interplay between cold-responsive gene regulation, metabolism and RNA processing during plant cold acclimation. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 290–295

Research progress of plant auxin as a regulator of cold stress response

CHEN Dan^{1,*}, WANG Wei-An¹, YUE Quan-Qi¹, ZHAO Qin²

¹School of Life Sciences and Technology, Xidian University, Xi'an 710126, China; ²College of Chemistry and Chemical Engineering, Xianyang Normal University, Xianyang, Shaanxi 712000, China

Abstract: As the first discovered plant hormone, auxin plays important roles in plant growth and development. It will help to cope with stress and to ensure the yield of crops and economic crops, if we could understand the function of auxin in response to biotic and abiotic stresses. Among various abiotic stresses, cold stress is a main factor which limited plant growth and development. Here, the research progress of auxin as a regulator of cold stress response is reviewed. At the same time, the relationship between stress response and the complex regulatory network of hormones which centered on auxin is also discussed.

Key words: auxin; regulatory network of hormones; cold stress

Received 2016-04-02 Accepted 2016-06-11

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31300268), the Undergraduate Education Quality Promotion Program of Xidian University (Grant No. 5050261401), and the Specialized Research Fund of Xianyang Normal University (Grant No. 13XSYK019).

*Corresponding author (E-mail: dchen@xidian.edu.cn).