

拟南芥PRC1蛋白功能研究进展

丰景¹, 卢江^{1,2,*}

¹广西农业科学院, 广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室, 南宁530007

²上海交通大学农业与生物学院, 上海200024

摘要: 多梳家族蛋白(PcG)是一类高度保守的表观调控因子, 在动植物中普遍存在, 发挥着重要的生物学功能。PcG蛋白形成多个蛋白复合物, 如Polycomb repressive complex 1 (PRC1)和PRC2, 其作用是抑制基因的表达。PRC2组分在植物中保守并且已经在拟南芥中被广泛研究。相比之下, PRC1的组成和功能在动植物之间存在较大差异。本文对拟南芥PRC1蛋白的特异性和保守性进行了综述, 并强调了拟南芥PRC1组分在种子胚发育、种子萌发、茎尖干细胞命运确定和花发育中的关键作用。

关键词: 表观调控; Polycomb group; H3K27me3; PRC2; PRC1

在真核生物中, 多梳家族蛋白(Polycomb group, PcG)作为表观调控因子的重要成员, 主要在转录水平调控基因表达, 参与许多重要的细胞活动和发育过程(Molitor和Shen 2013)。PcG蛋白最初是在果蝇(*Drosophila melanogaster*)中发现的, 主要以Polycomb repressive complex 1 (PRC1)和PRC2两组复合物的形式存在。其中PRC2研究得比较广泛, 它包含4个核心亚基, 其中, enhancer of zeste (E[z])是H3K27甲基化所需的催化成分, suppressor of zeste 12 (Su[z]12)是PRC2与核小体结合必需的锌指, extra sex combs (ESC)是含有WD40基序的蛋白, multicopy suppressor of IRA1 (MSI1)是核小体重塑因子(Schwartz和Pirrotta 2013)。PRC2具有催化组蛋白H3的27位赖氨酸三甲基化(H3K27me3)的活性, 而H3K27me3是常染色质基因沉默的标志, 因此PRC2复合体能够通过染色质组蛋白修饰抑制靶基因转录。PRC1的核心组分包含: dRING/sex combs extra (Sce: 组蛋白泛素连接酶的水解亚基)、posterior sex combs (Psc: 具有RING结构域的蛋白, 作用是加强Ring蛋白的E3活性)、polyhomeotic (Ph: 维持蛋白质间相互作用所必需)、Polycomb (Pc: 参与染色质复合物的招募)以及sex comb on midleg (Scm: 对PcG介导的沉默作用的传播至关重要)(Schwartz和Pirrotta 2013)。基于它们的生化功能可以分为两类: 第一类具有组蛋白H2A单泛素化活性(Psc和dRING, 被称为writer group), 第二类可以识别某些组蛋白修饰标记(Pc, 被称为reader group)。先前的研究表明PRC1识别H3K27me3, 并结合到H3K27me3的染色质上, 随后催化组蛋白H2A发生单泛素

化(monoubiquitination), 维持转录抑制(Schwartz和Pirrotta 2013; Yang等2017)。然而, 近些年的研究表明, PRC1催化组蛋白H2A发生单泛素化活动也能发生在PRC2催化H3K27me3之前(Yang等2013; del Prete等2015)。但是, 目前这两种模型的分子机理尚不清楚。

随着研究的展开, 对植物中尤其是拟南芥中PcG复合体的认知也在逐渐深入, 拟南芥中首次被报道的PcG复合体成员是CURLY LEAF (CLF)和MEDEA (MEA), 加上后来发现的SWINGER (SWN)是PRC2组分E[z]的同源物。现在已经确定了拟南芥中有12个果蝇PRC2的同源物, 其中: EMBRYONIC FLOWER 2 (EMF2)、FERTILISATION INDEPENDENT SEED 2 (FIS2)和VERNALIZATION 2 (VNR2)是PRC2组分Su[z]12的同源物, FERTILISATION INDEPENDENT ENDOSPERM (FIE)是PRC2组分Esc的同源物, MSI1-5是PRC2组分P55的同源物。这些蛋白可以组装成3个不同的复合物: VRN-PRC2、EMF-PRC2和FIS-PRC2, 调控植物的一些重要发育过程, 诸如种子发育、营养体生长、开花、花器官生成、配子体发育以及受精等过程(Mozgova和Henning 2015)。现在PRC2成员已经被证实在植物中同样是高度保守的, 至少在一定程度上, 从单细胞绿藻到高等植物

收稿 2018-03-12 修定 2018-04-23

资助 广西自然科学基金(2016GXNSFCA380020)、中国博士后科学基金(2017M613268XB)和广西农业科学院博士后基金(桂农科博2016025)。

* 通讯作者(jiang.lu@sytu.edu.cn)。

的成分与催化活性是一致的(Shaver等2010)。相比之下,在植物中最初并未发现与动物中的PRC1存在同源性的PRC1蛋白,因此认为植物中可能不存在PRC1。而近年的研究发现:在拟南芥中存在类似动物PRC1的成员。本文就目前PRC1组成和功能研究,特别是PRC1核心组分在植物发育过程中的作用进行综述。

1 拟南芥PRC1复合体的组成

目前的研究表明植物PRC1含有5个亚基,最早被发现的是LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1 (LHP1),也称为TERMINAL FLOWER 2 (TFL2),是植物特有的。基于序列相似性和早期的生化分析,发现LHP1是HETEROCHROMATIN PROTEIN 1 (HP1)的同系物。与HP1相似,LHP1的N-端有一个chromo结构域,它是LHP1正确定位及结合到靶基因所必需的;C-端有一个chromoshadow结构域,它是LHP1形成二聚体所必需的。与HP1不同的是,LHP1通常定位于常染色质(Libault等2005),且其功能与动物中PRC1核心成分Pc相近,即能够识别H3K27me₃,且其识别功能依赖于chromo结构域,抑制位于常染色质中某些基因的表达,而HP1能够识别H3K9甲基化,抑制异染色质中基因表达(Nakahigashi等2005)。体内实验发现LHP1在基因组上的定位与H3K27me₃修饰位点重叠,体外实验发现LHP1具有识别H3K9me₃/H3K27me₃的功能(Turck等2007)。

随着研究的深入,植物PRC1组分中最保守的RING-finger蛋白结构被发现了,其N-端含有RING结构域,C-端含有类泛素(ubiquitin-like)结构域,即RAWUL(Xu和Shen 2008)。研究表明它们都具有E3连接酶活性,可以催化组蛋白H2K119Ub1(Bratzel等2010; Li等2011; Yang等2013),依据进化关系可以分为两类:第一类AtRING包含AtRING1a和AtRING1b这两个蛋白,与dRING为同源蛋白;第二类AtBMI1在拟南芥中有3个同源基因,分别是AtBMI1a、AtBMI1b、AtBMI1c,它们所编码的蛋白与PSC同源(Bratzel等2010; Chen等2010; Li等2011)。AtBMI1、AtRING和LHP1形成蛋白质复合物(Xu和Shen 2008; Chen等2010),构成了拟南芥中PRC1的主要组分。一般而言,E3泛素连接酶通过26S蛋白酶体具有降解蛋白的作用。与典型的E3泛素连

接酶不同的是,dRING和PSC催化组蛋白H2A单泛素化,导致染色质浓缩和转录抑制(Wang等2004),此外,PSC还可以不依赖组蛋白H2A单泛素化作用介导染色质浓缩(Francis等2004)。

EMBRYONIC FLOWER 1 (EMF1)和VEDUCED VERNALIZATION RESPONSE 1 (VRN1)是植物特有的DNA结合蛋白。体外实验证明EMF1可以与AtRING1a/1b和AtBMI1a/1b蛋白相互作用(Bratzel等2010),体外生化分析表明EMF1结合到DNA上可以阻止染色质重塑,EMF1蛋白与果蝇PSC同源(Beh等2012; Calonje等2008)。染色质免疫沉淀(chromatin immunoprecipitation, ChIP)分析结果表明EMF1富集在H3K27me₃位点(Kim等2012)。因此,EMF1作为PRC1的组分,可能通过H3K27me₃与PRC2协同作用。但是目前还没有发现EMF1与哪个已知功能的结构域有相似的序列,所以EMF1在拟南芥中的调控机制尚不清楚。VRN1含有植物特有的B3-DNA结合结构域,拟南芥VRN1是筛选春化突变体而被发现的。在春化过程中,VRN1是稳定抑制开花抑制基因FLOWERING LOCUS C (FLC)的必要条件。在vrn1突变体中,春化过程中组蛋白抑制标记H3K9me₂不能积累在FLC染色质上,但是H3K27me₃可以富集在FLC染色质上,表明在FLC位点VRN1与组蛋白H3K9甲基化相关(Bastow等2004)。VRN1与DNA结合不需要特异性序列,VRN1如何特异性地参与抑制开花抑制基因FLC的机制尚不清楚。到目前为止,还没有发现植物中存在Ph的同源物。

2 拟南芥PRC1复合体的功能

果蝇和哺乳动物中的全基因组ChIP分析结果表明,PRC1倾向于结合基因编码转录因子,参与发育模式、形态建成、器官发生和干细胞维持(Schwartz等2006)。动植物之间的对比分析显示,PcG介导的转录调节发育途径是进化保守的,因此,很有可能PRC1复合物的主要功能和组成也是保守的。这里我们集中讨论PRC1核心组分在种子胚发育、茎端干细胞命运的确定和开花调控方面的功能。

2.1 PRC1核心组分在种子胚发育中的作用

从胚的发育到自养生长是一个不可逆的过程,它需要在整个营养生长过程中严格沉默胚发育基

因的表达。在幼苗阶段,大量胚发育相关基因和种子储存蛋白基因的表达受到PRC2的抑制。在野生型幼苗中,这些基因的染色质富集了H3K27me₃,而在各种*prc2*突变体幼苗中,发现这些基因异位表达,导致在形态水平上,形成了愈伤组织样结构(Bouyer等2011)。有意思的是,在*prc1*突变体*Atringla Atringlb*、*Atbmi1a Atbmi1b*和*emf1*中也发现了相似的表型(Bratzel等2010; Chen等2010; Kim等2012)。研究发现胚性愈伤组织广泛地存在于突变体的子叶、叶、茎端和根部。用生长素抑制剂处理突变体*Atringla Atringlb*,发现可以阻止胚性愈伤组织的形成,表明在突变体*Atringla Atringlb*中,正常的生长素浓度对于体细胞胚的形成是必不可少的(Chen等2010)。研究发现在突变体*Atringla Atringlb*和*Atbmi1a Atbmi1b*中,许多关键的胚发育调控基因的表达增强了,如*ABI3* (*ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3*)、*AGL15* (*AGAMOUS LIKE 15*)、*BBM* (*BABYBOOM*)、*FUS3* (*FUSCA 3*)、*LEC1* (*LEAFY COTYLEDON 1*)和*LEC2* (Bratzel等2010; Chen等2010),很可能是在突变体*Atringla Atringlb*和*Atbmi1a Atbmi1b*的体细胞组织中,这些胚发育调控基因和*KNOTTED1-like homeobox* (*KNOX*)基因的表达被抑制,导致了分生组织的异位表达和胚性愈伤组织的形成。*VAL* (*VP1/ABI3-LIKE*)转录因子可以与AtBMI1蛋白发生物理相互作用,并且*vall val2*突变体呈现与*Atbmi1a Atbmi1b*突变体相似的表型,表明在营养生长阶段,*VAL*和AtBMI1蛋白可能形成复合体抑制胚细胞调控基因的表达(Yang等2013)。

2.2 PRC1核心组分在种子萌发中的作用

种子萌发是植物生活史中的一个关键起始阶段,指种子从吸胀作用开始,接着种皮破裂,最后胚根突出的一系列有序的生理过程和形态发生过程。有研究表明,AtBMI1a/1b参与种子萌发,在渗透胁迫下,*Atbmi1a Atbmi1b*双突变体延迟了种子萌发时间(Bratzel等2010)。最近的研究表明,在拟南芥中,植物同源结构域(plant homeodomain, PHD结构域) H3K4me₃-binding AL (ALFIN1-like)蛋白与AtBMI1和AtRING1蛋白相互作用,形成AL PHD-PRC1复合物,在种子萌发过程中调节染色质从活化状态(H3K4me₃-associated active)到抑制状态(H3K27me₃-associated repressive)的过渡。AL6、AL7以及AtBMI1a和AtBMI1b的缺失阻碍了种子

萌发并导致转录失活,在种子发育基因*ABI3*和*DELAY OF GERMINATION 1 (DOG1)*位点处,延迟染色质从H3K4me₃活化状态向H3K27me₃抑制状态过渡。*AL6*和*AL7*在种子中的表达量很高。在渗透胁迫下,*al6 al7*双突变体也表现出种子萌发推迟,*al6 al7 Atbmi1a Atbmi1b*四突变体的萌发延迟表型更为明显(Molitor等2014),表明AL PHD-PRC1复合物可能参与调节种子萌发以响应环境信号。

2.3 PRC1核心组分在茎端干细胞命运确定中的作用

植物的生长和发育很大程度上取决于茎尖分生组织(shoot apical meristem, SAM)和根尖分生组织(root apical meristem, RAM)中的干细胞。植物SAM由一群多能干细胞组成,一旦侧生器官起始,干细胞维持程序必须被稳定抑制,以保证合适的器官分化。在分子水平,许多的转录因子参与了平衡干细胞维持和侧生器官诱导的过程。*KNOX*基因,如*SHOOTMERISTEMLESS (STM)*参与分生组织的诱导与维持,在产生叶器官时,必须被稳定抑制。第一个被发现生物学作用的拟南芥PRC1 RING-finger蛋白能够调节SAM活性(Xu和Shen 2008)。单突变体*Atringla*和*Atringlb*表型正常,而双突变体*Atringla Atringlb*表现出SAM区域扩大以及子叶和叶片上异位表达分生组织,这表明AtRING1a和AtRING1b在稳定抑制干细胞活性以保证合适的侧器官分化的过程中的作用是冗余的。在双突变体*Atringla Atringlb*中,许多的*KNOX*基因,如*STM*、*BP* (*BREVIPEDICELLUS*)/*KNAT1*、*KNAT2*和*KNAT6*表达量上调(Xu和Shen 2008)。在*Atbmi1a Atbmi1b*和*emf1*突变体中,也发现了维持干细胞活性的基因去阻遏现象以及异位表达干细胞活性的表型(Bratzel等2010; Chen等2010; Kim等2012)。但是突变体*Atringla Atringlb*和*Atbmi1a Atbmi1b*中,*KNOX*基因位点的H3K27me₃水平并没有改变,这点支持了经典模型中PRC1在PRC2作用的下游(Bratzel等2010; Xu和Shen 2008)。EMF1结合*KNOX*染色质(Kim等2012),能够与AtRING1a、AtRING1b、AtBMI1a和AtBMI1b发生物理相互作用(Bratzel等2010),推测在SAM区域,PRC1 RING结构域蛋白可能主要通过EMF1形成复合物来抑制*KNOX*基因,从而促进侧生器官的形成。

2.4 PRC1核心组分在花发育中的作用

PcG调节花发育的不同方面,例如开花时间、

花器官形成和发育(He 2012; Holec和Berger 2012)。植物开花由多条内外信号途径诱导, 包括光周期途径(photoperiod pathway)、春化途径(vernalization pathway)、环境温度途径(ambient temperature pathway)、赤霉素途径(gibberellin pathway)、自主途径(autonomous pathway)、年龄途径(age pathway)等(Amasino 2010; Andrés和Coupland 2012; Srikanth和Schmid 2011; Yuan等2016), 同时还受植物生长素、细胞分裂素、化学物质、生物和非生物胁迫、植物外界营养和内部代谢物等内外因子的诱导(乔龙飞和于延冲2017; 沈卫平等2015; 翟世博等2016), 这些信号途径既彼此独立又相互交联, 形成一个复杂的激活与抑制、正反馈与负反馈共存的调控网络。*FLC*是开花调控网络的一个核心抑制因子, 它直接抑制开花途径整合子*FLOWERING LOCUS T (FT)*和*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*的表达(Li等2008)。突变体*Atringla*呈现出晚花的表型, 这是由于*FLC*的同源物*MADS AFFECTING FLOWERING 4 (MAF4)*和*MAF5*的去阻遏以及由此导致的*FT*和*SOC1*下调的结果(Shen等2014)。过量表达*AtBMI1c*导致早花的表型, 这是由于降低了*FLC*的表达量(Li等2011)。*Atringla Atringlb*和*Atbmi1a Atbmi1b*双突变体均为晚花, 研究发现其*FLC*、*MAF4*和*MAF5*的表达量明显升高(Picó等2015)。此外发现*emf1-2*突变体中*FLC*、*MAF4*和*MAF5*的表达量也明显升高(Picó等2015), 这些结果表明PRC1复合体的组分AtRING1、AtBMI1和EMF1共同作用抑制*FLC*、*MAF4*和*MAF5*基因的表达。LHP1的缺失也会造成植物开花时间的改变, 突变体*lhp1*表现为早花表型, 但是LHP1调控开花是不依赖于光周期的, LHP1可以识别并结合到H3K27me3, 直接抑制*FT*的表达(Turck等2007)。

PRC1在花器官发育方面也有非常重要的作用。突变体*lhp1*和*emf1*中, 同源异型基因(homeotic genes)如*AGAMOUS (AG)*、*PISTILATA (PI)*和*APETALA3 (AP3)*的表达呈现去阻遏现象(Calonje等2008)。在强*emf1*突变体中, 包括子叶在内的所有侧生器官都可以分化成心皮。突变体*lhp1*花器官数量和结构的变化虽然较少, 但会产生终端花序(Exner等2009)。*Atringla Atringlb*双突变体虽然没有检测到*AG*和*AP3*表达水平的变化, 但是产生

不正常的花器官, 如*Atringla Atringlb*双突变体的萼片是野生型的2倍以上, 花瓣是野生型的3倍以上, 心皮是野生型的1.6倍以上; 强*Atringla Atringlb*突变体中, 产生高度融合的花; 在突变花上还观察到了同源异型转换, 在萼片的边缘观察到柱头(雌蕊的典型特征), 在花瓣上发现花药形状结构(Xu和Shen 2008)。进一步分析发现, 多种基因调控途径受到干扰, 综合造成*Atringla Atringlb*双突变体的表型(Molitor和Shen 2013)。最近的研究表明, 拟南芥PRC1核心组分AtRING1主要通过抑制I类*KNOX*基因来调控干细胞决定心皮发育(Chen等2016)。

2.5 PRC1核心组分在其他过程中的作用

AtBMI1a和AtBMI1b也被称为DREB2A-INTERACTING PROTEIN 1 (DRIP1)和DRIP2, 首先被报道作为E3连接酶, 参与DEHYDRATION-RESPONSIVE ELEMENT BINDING PROTEIN 2A (DREB2A, 一种控制缺水诱导型基因表达的转录因子)的泛素化(Qin等2008)。*drip1 drip2*突变体增强了缺水诱导基因的表达和对干旱的耐受性(Qin等2008)。最近的研究表明, AtBMI1在整个发育期间促进发育从一个阶段向下一个阶段的转变, 并且在器官生长和发育过程中进一步控制细胞增殖(Merini等2017)。拟南芥*lhp1*突变体生长素合成速率低, 生长素水平低, 研究表明与生长素合成途径中的一些*YUCCA*基因表达下调密切相关。在拟南芥中, LHP1靶向一大批*YUCCA*基因, 提示该基因对生长素代谢具有重要调控作用(Rizzardi等2011)。在拟南芥中, 植物特异性GRAS家族的转录因子SCARECROW (SCR)是根中第一个细胞分裂所必需的。*lhp1*突变体具有早熟的中皮层表型, 与*scr*突变体类似。用LHP1和SCR进行ChIP-PCR, 结果表明LHP1和SCR共同作用抑制早熟的中皮层形成(Cui和Benfey 2009)。以前的研究表明, 赤霉素(gibberellin, GA)在中皮层形成中起关键作用, 并且在*scr*突变体中, GA抑制早期中皮层表型, 而GA生物合成抑制剂多效唑(paclobutrazol, Pac)增强了早熟的中皮层表型(Paquette和Benfey 2005)。用GA或Pac处理*lhp1*突变体和野生型根, 结果表明在*lhp1*突变体中GA处理完全抑制了中皮层形成, Pac处理形成中间皮层, 但野生型根中没有观察到类似的结果(Cui和Benfey 2009)。这些结果表明LHP1和SCR通过类似的机制抑制早熟的中皮层形

成, 其中GA具有主导作用。LHP1可以与不同细胞类型中的不同蛋白质相互作用执行不同的功能, 迄今为止, 在拟南芥中已经鉴定出多种蛋白与LHP1相互作用, 如LHP1可与CYCLOPHILIN71 (CYP71)在物理学上相互作用而调控植物发育(Li和Luan 2011)。LHP1还能与ASYMMETRIC LEAVES 1 (AS1)/AS2 (Li等2016)、EARLY IN SHORT DAYS 7 (ESD7) (del Olmo等2010)、BASIC PENTACYSSTEINE6 (BPC6) (Hecke等2015)和LHP1-INTERACTING FACTOR2 (LIF2) (Latrasse等2011; Molitor等2016)存在相互作用。

一般来说, PcG蛋白已被认为是转录阻遏物。然而, 最近的研究发现在*lhp1*突变体中, 三分之一以上的LHP1靶基因被下调, 表明LHP1也可以作为转录活化子(Veluchamy等 2016)。Rizzardì等(2011)的研究显示, LHP1在*YUCCA*基因的转录激活中发挥了正向调节作用。LHP1与GmPHD6相互作用, 形成转录激活复合物, 正向调控耐盐基因的表达(Wei等2017)。

3 总结与展望

在组成和功能方面, PRC1复合体的初始定义基于果蝇中的创始成员Pc。由于植物和后生动物中多细胞进化是独立的, 在参与调节细胞命运的复合体中发生谱系依赖性结构和功能变异并不奇怪, 因此, 拟南芥PRC1复合物在组成上和功能上仅存在一定程度的保守性。在植物中, 就蛋白序列和生物功能而言, RING1和BMI1亚基是PRC1复合物中最保守的部分。LHP1是植物PRC1复合物中最有争议的组成。尽管LHP1类似于Pc, 具有识别H3K27me3的作用已经很明确了, 但是LHP1仅调节部分H3K27me3基因的表达, 并且与许多其他PcG功能缺失突变体相比, *lhp1*突变体具有相对温和的表型, 这些表明在拟南芥中存在另外的H3K27me3识别蛋白。在PRC1介导的基因抑制中, 与LHP1相互作用的蛋白功能尚未完全清楚, 并且还不清楚在什么情况下它们被募集到特定的基因中发挥其功能。此外, 被鉴定与LHP1相互作用蛋白的数量非常有限。因此, 需要进一步深入研究以鉴定更多的LHP1结合蛋白及透彻解析其功能。基于蛋白质序列而言, EMF1是植物特异的, 但是

EMF1也能实现Psc-like功能并调节大量基因。EMF1作为PRC1复合物的成员之一, 其具体的作用目前尚不清楚, 需要进行更深入的研究。最近的研究提出植物中可以形成3种PRC1复合体: AtRING1/AtBMI1-PRC1、EMF1-PRC1和PRC2-H3K4 demethylase-PRC1 (Wang等2014)。AtRING1/AtBMI1-PRC1抑制种子发育相关基因的表达, EMF1-PRC1沉默种子发育相关基因的表达并在种子萌发之后沉默开花基因的表达, PRC2-H3K4 demethylase-PRC1在植物微管组织中调控开花时间(Wang等2014)。但是目前对拟南芥中这些复合体的具体组成及功能了解得非常少。PRC1不同突变体产生不同的表型以及不同的PRC1基因缺失干扰不同的基因表达, 表明在拟南芥中存在多种PRC1复合物/亚复合物。发现和了解新的PRC1组分将有助于更好地了解植物中的PcG沉默机制。

参考文献(References)

- Amasino R (2010). Seasonal and developmental timing of flowering. *Plant J*, 61 (6): 1001–1013
- Andrés F, Coupland G (2012). The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet*, 13 (9): 627–639
- Bastow R, Mylne JS, Lister C, et al (2004). Vernalization requires epigenetic silencing of *FLC* by histone methylation. *Nature*, 427 (6970): 164–167
- Beh LY, Colwell LJ, Francis NJ (2012). A core subunit of Polycomb repressive complex 1 is broadly conserved in function but not primary sequence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (18): 1063–1071
- Bouyer D, Roudier F, Heese M, et al (2011). Polycomb repressive complex 2 controls the embryo-to-seedling phase transition. *PLoS Genet*, 7 (3): e1002014
- Bratzel F, López-Torrejón G, Koch M, et al (2010). Keeping cell identity in *Arabidopsis* requires PRC1 RING-finger homologs that catalyze H2A monoubiquitination. *Curr Biol*, 20: 1853–1859
- Calonje M, Sanchez R, Chen L, et al (2008). EMBRYONIC FLOWER1 participates in Polycomb group-mediated *AG* gene silencing in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20 (2): 277–291
- Chen D, Molitor A, Liu C, et al (2010). The *Arabidopsis* PRC1-like ring-finger proteins are necessary for repression of embryonic traits during vegetative growth. *Cell Res*, 20 (12): 1332–1344
- Chen D, Molitor AM, Xu L, et al (2016). *Arabidopsis* PRC1 core component AtRING1 regulates stem cell-determining carpel development mainly through repression of class I *KNOX* genes. *BMC Biol*, 14: 112

- Cui H, Benfey PN (2009). Interplay between SCARECROW, GA and LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1 in ground tissue patterning in the *Arabidopsis* root. *Plant J*, 58 (6): 1016–1027
- del Olmo I, López-González L, Martín-Trillo MM, et al (2010). *EARLY IN SHORT DAYS 7 (ESD7)* encodes the catalytic subunit of DNA polymerase epsilon and is required for flowering repression through a mechanism involving epigenetic gene silencing. *Plant J*, 61 (4): 623–636
- del Prete S, Mikulski P, Schubert D, et al (2015). One, two, three: Polycomb proteins hit all dimensions of gene regulation. *Genes*, 6 (3): 520–542
- Exner V, Aichinger E, Shu H, et al (2009). The chromodomain of LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1 is essential for H3K27me3 binding and function during *Arabidopsis* development. *PLoS ONE*, 4 (4): e5335
- Francis NJ, Kingston RE, Woodcock CL (2004). Chromatin compaction by a Polycomb group protein complex. *Science*, 306 (5701): 1574–1577
- He Y (2012). Chromatin regulation of flowering. *Trends Plant Sci*, 17 (9): 556–562
- Hecker A, Brand LH, Peter S, et al (2015). The *Arabidopsis* GAGA-binding factor BASIC PENTACYSSTEINE6 recruits the POLYCOMB-REPRESSIVE COMPLEX1 component LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN1 to GAGA DNA motifs. *Plant Physiol*, 168 (3): 1013–1024
- Holec S, Berger F (2012). Polycomb group complexes mediate developmental transitions in plants. *Plant Physiol*, 158 (1): 35–43
- Kim SY, Lee J, Eshed-Williams L, et al (2012). EMF1 and PRC2 cooperate to repress key regulators of *Arabidopsis* development. *PLoS Genet*, 8 (3): e1002512
- Latrasse D, Germann S, Houba-Hérin N, et al (2011). Control of flowering and cell fate by LIF2, an RNA binding partner of the Polycomb complex component LHP1. *PLoS ONE*, 6 (1): e16592
- Li D, Liu C, Shen L, et al (2008). A repressor complex governs the integration of flowering signals in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 15 (1): 110–120
- Li H, Luan S (2011). The cyclophilin AtCYP71 interacts with CAF-1 and LHP1 and functions in multiple chromatin remodeling processes. *Mol Plant*, 4 (4): 748–758
- Li W, Wang Z, Li J, et al (2011). Overexpression of *AtBMI1C*, a Polycomb group protein gene, accelerates flowering in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 6 (6): e21364
- Li Z, Li B, Liu J, et al (2016). Transcription factors AS1 and AS2 interact with LHP1 to repress *KNOX* genes in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 58 (12): 959–970
- Libault M, Tessadori F, Germann S, et al (2005). The *Arabidopsis* LHP1 protein is a component of euchromatin. *Planta*, 222 (5): 910–925
- Merini W, Romero-Campero FJ, Gomez-Zambrano A, et al (2017). The *Arabidopsis* Polycomb repressive complex 1 (PRC1) components AtBMI1A, B, and C impact gene networks throughout all stages of plant development. *Plant Physiol*, 173: 627–641
- Molitor A, Shen WH (2013). The Polycomb complex PRC1: composition and function in plants. *J Genet Genomics*, 40 (5): 231–238
- Molitor AM, Bu Z, Yu Y, et al (2014). *Arabidopsis* AL PHD-PRC1 complexes promote seed germination through H3K4me3-to-H3K27me3 chromatin state switch in repression of seed developmental genes. *PLoS Genet*, 10 (1): e1004091
- Molitor AM, Latrasse D, Zytnecki M, et al (2016). The *Arabidopsis* hnRNP-Q protein LIF2 and the PRC1 subunit LHP1 function in concert to regulate the transcription of stress-responsive genes. *Plant Cell*, 28 (9): 2197–2211
- Mozgova I, Henning L (2015). The polycomb group protein regulatory network. *Annu Rev Plant Biol*, 66: 269–296
- Nakahigashi K, Jasencakova Z, Schubert I, et al (2005). The *Arabidopsis* HETEROCHROMATIN PROTEIN1 homolog (TERMINAL FLOWER2) silences genes within the euchromatic region but not genes positioned in heterochromatin. *Plant Cell Physiol*, 46 (11): 1747–1756
- Paquette AJ, Benfey PN (2005). Maturation of the ground tissue of the root is regulated by gibberellin and *SCARECROW* and requires *SHORT-ROOT*. *Plant Physiol*, 138 (2): 636–640
- Picó S, Ortiz-Marchena MI, Merini W, et al (2015). Deciphering the role of POLYCOMB REPRESSIVE COMPLEX1 variants in regulating the acquisition of flowering competence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 168 (4): 1286–1297
- Qiao LF, Yu YC (2017). Effect of W-box on *LEAFY* expression and flowering of *Arabidopsis* in *LEAFY* promoter. *Plant Physiol J*, 53 (4): 713–720 (in Chinese with English abstract) [乔龙飞, 于延冲(2017). *LEAFY*启动子中W-box对*LEAFY*表达及拟南芥开花的影响. *植物生理学报*, 53 (4): 713–720]
- Qin F, Sakuma Y, Tran LSP, et al (2008). *Arabidopsis* DRE-B2A-interacting proteins function as RING E3 ligases and negatively regulate plant drought stress-responsive gene expression. *Plant Cell*, 20 (6): 1693–1707
- Rizzardi K, Landberg K, Nilsson L, et al (2011). *TFL2/LHP1* is involved in auxin biosynthesis through positive regulation of *YUCCA* genes. *Plant J*, 65 (6): 897–906
- Schwartz YB, Kahn TG, Nix DA, et al (2006). Genome-wide analysis of Polycomb targets in *Drosophila melanogaster*. *Nat Genet*, 38 (6): 700–705
- Schwartz YB, Pirrotta V (2013). A new world of Polycombs: unexpected partnerships and emerging functions. *Nat Rev Genet*, 14 (12): 853–864
- Shaver S, Casas-Mollano JA, Cerny RL, et al (2010). Origin of the Polycomb repressive complex 2 and gene silencing

- by an E(z) homolog in the unicellular alga *Chlamydomonas*. *Epigenetics*, 5 (4): 301–312
- Shen L, Thong Z, Gong X, et al (2014). The putative PRC1 RING-finger protein AtRING1A regulates flowering through repressing *MADS AFFECTING FLOWERING* genes in *Arabidopsis*. *Development*, 141 (6): 1303–1312
- Shen WP, Cai Q, Zhou FL, et al (2015). Advance in the molecular mechanism underlying phytohormones function in regulating rice flower development. *Plant Physiol J*, 51 (5): 593–600 (in Chinese with English abstract) [沈卫平, 蔡强, 周锋利等(2015). 植物激素调控水稻花器官发育分子机制的研究进展. *植物生理学报*, 51 (5): 593–600]
- Srikanth A, Schmid M (2011). Regulation of flowering time: all roads lead to Rome. *Cell Mol Life Sci*, 68 (12): 2013–2037
- Turck F, Roudier F, Farrona S, et al (2007). *Arabidopsis* TFL2/LHP1 specifically associates with genes marked by trimethylation of histone H3 lysine 27. *PLoS Genet*, 3 (6): e86
- Veluchamy A, Jégu T, Ariel F, et al (2016). LHP1 regulates H3K27me3 spreading and shapes the three-dimensional conformation of the *Arabidopsis* genome. *PLoS ONE*, 11 (7): e0158936
- Wang H, Wang L, Erdjument-Bromage H, et al (2004). Role of histone H2A ubiquitination in Polycomb silencing. *Nature*, 431 (7010): 873–878
- Wang Y, Gu X, Yuan W, et al (2014). Photoperiodic control of the floral transition through a distinct Polycomb repressive complex. *Dev Cell*, 28 (6): 727–736
- Wei W, Tao JJ, Chen HW, et al (2017). A histone code reader and a transcriptional activator interact to regulate genes for salt tolerance. *Plant Physiol*, 175 (3): 1304–1320
- Xu L, Shen WH (2008). Polycomb silencing of *KNOX* genes confines shoot stem cell niches in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 18 (24): 1966–1971
- Yang C, Bratzel F, Hohmann N, et al (2013). VAL- and AtB-MI1-mediated H2Aub initiate the switch from embryonic to postgerminative growth in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 23 (14): 1324–1329
- Yang X, Tong A, Yan B, et al (2017). Governing the silencing state of chromatin: the roles of Polycomb repressive complex 1 in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 58 (2): 198–206
- Yuan W, Luo X, Li Z, et al (2016). A *cis* cold memory element and a *trans* epigenome reader mediate Polycomb silencing of *FLC* by vernalization in *Arabidopsis*. *Nat Genet*, 48 (12): 1527–1534
- Zhai SB, Su LC, Fang YN, et al (2016). Effect of KClO₃ treatment on the expression of *CONSTANS*, a key gene in flower bud formation of longan. *Plant Physiol J*, 52 (9): 1429–1437 (in Chinese) [翟世博, 苏良辰, 方妍妮等(2016). KClO₃处理对龙眼花芽形成关键基因*CONSTANS*表达的影响. *植物生理学报*, 52 (9): 1429–1437]

Advances in PRC1 protein functions in *Arabidopsis thaliana*

FENG Jing¹, LU Jiang^{1,2,*}

¹Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology Laboratory, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China

²School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200024, China

Abstract: Polycomb group (PcG) is a highly conserved epigenetic regulator that is ubiquitous in plants and animals and plays an important biological role. PcG proteins form multiple protein complexes, e.g. Polycomb repressive complex 1 (PRC1) and PRC2, which repress the expression of thousands of genes. PRC2 components are conserved in plants and have been extensively characterized in *Arabidopsis thaliana*. In contrast, PRC1 composition and function are more diverged between animals and plants. Here we review the aspects of *A. thaliana*-specific and -conserved PRC1 and highlight critical roles of PRC1 components in seed embryonic trait determinacy, seed germination, shoot stem cell fate determinacy and flower development in *A. thaliana*.

Key words: epigenetic regulation; Polycomb group; H3K27me3; PRC2; PRC1

Received 2018-03-12 Accepted 2018-04-23

This work was supported by Guangxi Natural Science Foundation (2016GXNSFC380020), China Postdoctoral Science Foundation (2017M613268XB), and Postdoctoral Foundation of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (GNKB2016025).

*Corresponding author (jiang.lu@sjtu.edu.cn).