

文章编号 :1004-0374(2010)01-0015-09

# 生长素调控植物重力反应的分子机理研究

李 真,熊国胜,王永红\*

(中国科学院遗传与发育生物学研究所 植物基因组学国家重点实验室与国家植物基因研究中心,北京 100101)

**摘 要:**重力反应是植物对环境的一种适应现象。生长素参与植物环境适应与发育调控的过程,重力反应过程的核心之一是在重力反应器官形成生长素的浓度梯度,诱导下游基因的差异表达。生长素的合成、代谢、极性运输及信号转导在此过程中发挥了关键作用。该文以拟南芥和水稻的研究为基础,综述了近几年对生长素调控植株重力反应的分子机理的研究进展,并对该领域未来的研究进行展望。

**关键词:**重力反应;生长素;水稻;拟南芥

中图分类号:Q946.885.1;S511 文献标识码:A

## Auxin actions in regulating plant gravitropism

LI Zhen, XIONG Guo-sheng, WANG Yong-hong\*

(State Key Laboratory of Plant Genomics and National Center for Plant Gene Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract:** Gravitropism of higher plants is one of the fundamental adoptive responses upon environmental stimuli. Auxin, the most important plant hormone that is involved in almost every process of plant growth and development, has been proven to be an indispensable factor that determines the process of gravitropism. Asymmetrical auxin distribution within plant organs might explain the mechanism of tropic growth, which in turn triggers the differential expression of downstream genes. The biosynthesis, catabolism, polar transport and signal transduction of auxin are believed to play critical roles in the regulation of gravitropism as well as other tropism. This review will summarize the current status and draw perspective on the elucidation of the molecular mechanisms that auxin regulate plant gravitropism.

**Key words:** gravitropism; auxin; rice; *Arabidopsis*

植物的重力反应是指植物感受重力刺激重新定位生长以维持各器官与重力方向最适角度(重力设置角度)的现象<sup>[1]</sup>。自1806年Knight提出植物重力反应现象后,这一领域的研究一直是一个热点<sup>[2,3]</sup>。对农作物而言,重力反应保证倒伏的作物恢复向上生长,避免虫害滋生及潮湿腐烂;而对植株形态的改变也会影响作物光合效率、种植密度等<sup>[4]</sup>,从而最终影响产量。

植物种子无论以何种方向栽入土壤,萌发后,其茎秆总是向上生长,使植物能够更好地接收阳光,进行光合作用;根总是向下生长,使植物固定在土壤中,吸收水分、矿质元素和各种营养,这

是植物对环境的一种适应现象<sup>[3]</sup>。植物各器官的生长方向取决于各自的重力设置角度(gravitational set point angle, GSPA),随物种、器官、生理状态、环境因素不同而变化<sup>[5]</sup>。

生长素参与几乎所有植物环境适应与发育调控的过程<sup>[6]</sup>,其在重力反应过程中起着非常重要的作用。一般认为重力反应的过程包括:重力信号的感应、重力信号的转导、生长素梯度的形成、植物

收稿日期:2009-07-16

基金项目:国家自然科学基金项目(90817108)

\*通讯作者:E-mail: yhwang@genetics.ac.cn

重力反应器官的弯曲生长<sup>[7]</sup>。当重力刺激方向改变时,植物需要将其感受的重力信号转换成生长素的非对称分布,并根据重力设置角度重新定位生长<sup>[1,6]</sup>。因此,对生长素调控植株重力反应的分子机理的研究将有助于我们对植物生命现象的认识。本文主要结合拟南芥和水稻中的研究,对生长素在重力反应中的作用进行阐述。

## 1 重力反应过程

### 1.1 重力刺激的感受

双子叶植物(如拟南芥)的重力感受器官包括根、茎、下胚轴,单子叶植物(如水稻)主要通过根、叶枕、胚芽鞘感受重力变化<sup>[5]</sup>。植物地下部分的根顺着重力方向生长,称为正向地性(positive gravitropism),而地上部分的茎秆则逆着重力方向生长,称为负向地性(negative gravitropism)<sup>[8]</sup>。植物地上部分与地下部分向地性的差异可能与植物不同部分重力感受细胞的类型有关。对拟南芥突变体 *sgr1* (*shoot gravitropism*)/*scr* (*scarecrow*)和 *sgr7/shr* (*short-root*)的研究发现,在这些突变体中内皮层缺失且特异地表现为茎和下胚轴重力反应减弱,而根的重力反应不受影响<sup>[9,10]</sup>。因此,推测植物地上部分的重力感受主要通过内皮层细胞介导。植物根系感受重力的组织主要是根冠,切除根冠会导致根的重力反应丧失<sup>[11]</sup>。通过激光消融的方法特异性去除根冠组织中的根尖细胞、外周根冠细胞或中柱细胞,发现只有缺失了中柱细胞的植物根系在重力刺激下不能发生弯曲生长,而去除根尖细胞或外周根冠细胞对重力反应都没有影响,说明植物根系主要通过根冠的中柱细胞感受重力刺激<sup>[12]</sup>。根冠切除后的玉米根在用抑制肌动蛋白的聚合或肌球蛋白活性的药物处理后,对重力刺激仍能做出响应,提示在植物根中除根冠之外还存在其他重力感受部位<sup>[13]</sup>,这一部位有可能在根的伸长区的远端<sup>[14]</sup>。

植物细胞的重力感受方式现在仍不清楚,目前有几种不同的观点,其中淀粉平衡石假说能比较好地解释大多数观察到的现象。淀粉平衡石假说认为重力感受细胞中的淀粉粒随重力方向沉降从而感受重力刺激<sup>[15]</sup>。在淀粉合成能力丧失的突变体 *pgm-1* (*phosphoglucomutase*)中,由于淀粉粒不能随重力方向沉降,导致突变体根、茎、下胚轴重力反应的减弱<sup>[16,17]</sup>。运用高梯度磁场(high gradient magnetic fields, HGMF),人为侧向移动植物细胞中的淀粉

粒,能够诱导根向着淀粉粒沉降方向弯曲而花序轴和下胚轴逆着淀粉粒沉降方向弯曲。这些结果提示淀粉粒沉降参与植物的重力反应<sup>[18-20]</sup>。最近对拟南芥中柱细胞中淀粉粒的沉降动力学的分析,揭示了重力信号通过淀粉粒的沉降转换成细胞内的生化信号的一种可能的机制<sup>[21]</sup>。

Staves 等<sup>[2]</sup>发现随着外部环境渗透压的增加,水稻根系弯曲程度减弱,根系生长不受影响而且整个过程根冠柱细胞中淀粉粒的沉降不受影响。因此,除淀粉粒沉降以外,也可能存在其他重力感受机制。Staves<sup>[22]</sup>提出的原生质假说,认为植物细胞可以通过感受自身在周围介质中的浮力感受重力刺激,并通过质膜对胞外基质的拉力或压力传导。有观察显示,轮藻假根和原丝体等部位通过淀粉粒沉降感受重力<sup>[23]</sup>,而在轮藻节间细胞中的观察更符合原生质假说<sup>[22]</sup>。植物可能存在多种重力感受方式协调作用<sup>[15,24]</sup>。

### 1.2 重力刺激信号转导

对于植物如何将感受到的重力信号转换成生理或生化信号在植物体内进行转导的机制还需要更深入的研究。有研究者认为,重力感受细胞中布满了细胞骨架,淀粉平衡石随重力沉降影响细胞骨架的排布,这种刺激作用于细胞膜或内质网膜上,诱导机械敏感离子通道的开启,通过  $\text{Ca}^{2+}$  浓度变化诱导下游信号转导,引起重力反应<sup>[8]</sup>;或者通过破坏细胞骨架,以某种方式作用于细胞质膜上机械感受体,激活下游信号转导<sup>[25]</sup>。

近年来的研究提示,  $\text{Ca}^{2+}$  离子、磷脂酰肌醇、pH值、细胞骨架和液泡都可能参与了重力刺激的信号转导过程<sup>[4,5]</sup>。通过药物处理抑制钙离子信号可以抑制植物重力反应,这些药物包括钙离子螯合剂、钙离子通道抑制剂以及钙调蛋白或  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性抑制剂<sup>[26]</sup>。对拟南芥 *MSL* 基因家族的研究提示机械敏感的离子通道蛋白可能在重力感受中起作用<sup>[27]</sup>。玉米叶枕中发现重力刺激可以诱导钙调蛋白的 mRNA 不对称分布<sup>[28]</sup>。大量研究提示  $\text{Ca}^{2+}$  离子可能是重力反应第二信使<sup>[29]</sup>。最近通过对拟南芥中钙离子的实时检测发现,重力刺激后确实会出现瞬时的钙离子增加<sup>[30]</sup>。细胞内的其他信号分子有可能共同调控钙信号通路影响植物重力反应。在玉米、燕麦等草本植物中发现重力刺激几分钟后,叶枕处出现磷脂酰肌醇浓度的增加<sup>[31,32]</sup>。在拟南芥中表达人类的多磷酸 5-磷酸酶(polyphosphate 5-phosphatase)改

变内源磷脂酰肌醇的水平,能够影响花序轴的重力反应的程度<sup>[33]</sup>。磷脂酰肌醇可能通过对Ca<sup>2+</sup>离子浓度的调控参与重力反应。

pH值随重力刺激发生变化,改变细胞的pH值可以延缓重力反应的发生,推测pH可能也参与了重力反应信号的转导<sup>[26]</sup>。重力刺激下,独行菜(*Lepidium sativum* L.)根中pH值依次在根冠和根的伸长区出现上侧(upper root flank)细胞pH降低,下侧(lower flank)细胞pH增高的现象,推测pH可能也参与了重力反应信号的转导<sup>[34]</sup>。对拟南芥*AVP1*基因研究表明*AVP1*不仅参与维持液泡的pH,而且参与生长素运输的调控<sup>[35]</sup>。因此,细胞质内pH变化可能与生长素极性运输共同介导重力刺激信号转导过程。

液泡可能通过影响淀粉粒的沉降参与植物茎中的重力反应信号转导。对*sgr2*、*sgr3*、*sgr4/zig*、*sgr5*和*sgr8/grv2*花序轴的重力反应缺陷突变体的研究发现,在这些突变体中,液泡结构异常,淀粉粒不能正常沉降而滞留在内皮层细胞的上部或中部<sup>[36,37]</sup>。其中*SGR2*编码磷脂酶A1<sup>[36]</sup>,而*SGR3*、*SGR4/ZIG*分别编码Qa-SNARE syntaxin AtVAM3/SYP22和Qb-SNARE AtVTI1,*SGR8*编码RME8的同源蛋白<sup>[38-40]</sup>,这些蛋白可能在囊泡运输和分选过程中起作用。推测细胞内吞过程可能参与了茎内皮层细胞对重力信号的感应或转导,但对于其作用机制仍需要更深入的研究。

### 1.3 生长素浓度梯度的形成与植物弯曲生长

植物重力信号的感受和反应发生在重力反应器官的不同部位,植物激素尤其是生长素参与植物重力反应的调控。拟南芥的茎和下胚轴中,重力刺激促进伸长区下层细胞更快地伸长,使得茎或下胚轴向上弯曲生长<sup>[3]</sup>。Firn等<sup>[41]</sup>认为植物重力反应器官的弯曲生长依赖于细胞中生长素浓度梯度的形成。植物根中观察到重力刺激下DR5:GFP/DR5:GUS的不对称积累为Cholodny-Went假说提供有力的证据<sup>[42,43]</sup>。通过对生长素的合成、运输、信号转导过程缺陷突变体的研究发现,生长素的合成、运输、信号转导过程缺陷都可能导致重力反应的异常<sup>[44,45]</sup>。

重力刺激下,植物重力反应器官弯曲生长的部位其两侧细胞的细胞壁pH值不均等,用生长素运输抑制剂处理则同时抑制了细胞壁pH值的不对称分布和植物重力反应器官的弯曲<sup>[46]</sup>。因此,pH值的不均匀分布是重力刺激下生长素调节植物重力反应

器官弯曲生长的一个重要因素。pH可能通过影响细胞壁酸化以及细胞壁延展性引起细胞的膨胀<sup>[35]</sup>。生长素能够通过诱导ROS、NO以及cGMP,促使细胞壁硬化,抑制弯曲生长<sup>[47]</sup>。钾离子通道蛋白、转化酶、磷脂酶等可能在生长素调控的细胞弯曲生长过程中起作用<sup>[7,46]</sup>。

## 2 生长素调控植株重力反应的分子机理

重力刺激后,植物重力反应器官生长素浓度梯度及其不对称分布是重力感受细胞不对称伸长、重力反应器官弯曲生长的要素之一<sup>[48]</sup>。生长素浓度梯度的形成由生长素合成、代谢以及生长素运输共同起作用,目前对重力刺激下生长素浓度梯度形成的研究主要集中于生长素的运输过程。

### 2.1 生长素运输对重力反应的影响

生长素主要在植物茎叶幼嫩组织中合成,可通过韧皮部通过非极性运输方式运送到植物的各个部位,或通过维管形成层和木质部薄壁细胞通过极性运输方式运送到植物基部,经维管组织向顶性运输至植物根冠,之后向基性运输到根伸长区,回到维管组织,形成一个环流<sup>[49]</sup>。生长素的流动方向由生长素输入和输出载体在不同组织细胞上的极性定位所决定。在重力刺激下,茎内皮层以及根冠柱细胞中的生长素发生侧向运输,形成生长素浓度梯度<sup>[49]</sup>。根冠柱细胞中的生长素浓度梯度通过向基性运输传递到根伸长区导致根的弯曲生长,生长素侧向运输或根冠到伸长区的向基性运输的改变都将导致植株重力反应的缺陷<sup>[49]</sup>。

AUX1是最早发现的一类生长素输入载体<sup>[50]</sup>,*aux1*突变体中生长素朝向柱细胞的运输受到破坏,导致根尖生长素浓度明显降低;而且生长素由柱细胞向外周细胞的向基性运输改变,使得根的重力反应减弱<sup>[51]</sup>。根的重力反应依赖于AUX1在侧根冠和表皮细胞的表达及其介导的生长素由侧根冠向伸长区表皮细胞运输过程<sup>[52]</sup>。AUX1在细胞内的循环受内质网定位的AXR4调控。在*axr4*突变体中,AUX1蛋白在根部表皮细胞和原生韧皮部细胞不对称分布丧失,大量积累于细胞内质网中,导致植物根的重力反应减弱<sup>[53]</sup>。

生长素输出载体主要有PIN-FORMED(PIN)家族蛋白以及multidrug-resistance(MDR)/P-glycoprotein(PGP)/ATP-binding cassette family(ABCB)家族蛋白<sup>[54]</sup>。PIN蛋白是重要的生长素输出载体,其家族成员具

有特异的表达模式和亚细胞定位模式,通过调控不同组织中生长素不同方向的运输<sup>[54]</sup>,参与重力反应的调控。PIN 蛋白功能缺陷使得正常生长素浓度梯度无法维持,造成植物重力反应的异常。PIN2和PIN3的突变分别导致根以及下胚轴的重力反应缺陷<sup>[55,56]</sup>。PIN2分布在根分生组织和伸长区的皮层或表皮细胞的顶端,参与生长素的向基性运输<sup>[57]</sup>。重力刺激能够促进PIN2蛋白通过泛素-蛋白酶体介导蛋白降解途径降解,使得PIN2蛋白在根的两侧不对称分布从而影响生长素浓度梯度的形成<sup>[58]</sup>。

MDR/PGP/ABCB家族蛋白是另一类重要的生长素输出载体,可以通过影响PIN蛋白的定位和生长素的运输参与植物向性反应<sup>[54]</sup>。*pgp1*和*pgp19*单突变体及*pgp1 pgp19*双突变体下胚轴的重力反应和向光性增强,推测可能是通过影响下胚轴细胞中PIN1的定位,使得生长素的侧向运输增加,生长素的不对称分布增大,从而增强植物的向性反应敏感性<sup>[59,60]</sup>。

重力感受器官中生长素输出载体的定位与活性的改变,会影响生长素的不对称分布,导致重力反应异常。离子通道蛋白也可能影响生长素的极性运输,*tiny root hair1(trh1)*钾离子通道蛋白突变,导致生长素极性运输改变,表现出根的重力反应异常<sup>[61]</sup>。拟南芥生长素运输抑制剂不敏感突变体*tir3*对生长素运输抑制剂NPA的敏感性降低,重力反应降低<sup>[62]</sup>。

类黄酮对于生长素的运输具有与NPA相似的作用,可能是植物体内天然存在的生长素运输抑制剂<sup>[63]</sup>,类黄酮缺陷突变体*transparent testa4(tt4)*重力反应迟缓<sup>[64]</sup>。类黄酮可能调节PIN2的定位,并因此影响植物的重力反应<sup>[65]</sup>。在*pin2*突变体根的伸长区,类黄酮的数量和分布都不同于野生型,在*pin2*突变体根上外施类黄酮,可以部分恢复侧向生长素浓度梯度及根的重力反应<sup>[66]</sup>。在固醇合成途径缺陷突变体*smt1(orc)*中,生长素的极性运输和报告基因的表达异常,而且PIN1和PIN3的定位也发生改变,提示细胞膜上正确的固醇类物质的比例对于PIN蛋白的极性定位是必需的<sup>[67]</sup>。最近的研究表明,固醇合成途径缺陷突变体*cpi1-1(cyclopropylsterol isomerase1-1)*中固醇类物质的比例异常会影响PIN2的内吞作用,导致根的重力反应异常<sup>[68]</sup>。

磷酸化和去磷酸化是一种重要的转录后修饰,PINOID磷酸激酶可以直接磷酸化PIN蛋白的亲水环,这一效应受PP2A蛋白磷酸酶拮抗<sup>[69]</sup>。在*pid1*

和*rcn1*(PP2A一个调节亚单位)突变体中表现出重力反应异常<sup>[70,71]</sup>,推测可能是PIN蛋白定位变化影响了生长素的正常运输所致<sup>[66,69,72]</sup>。磷脂酶PLD $\delta$ 2及其催化产物磷脂酸(phosphatidic acid)是包含PIN2蛋白的囊泡正常循环所必需的,参与调控生长素的运输和分布以及生长素介导的向性反应<sup>[73]</sup>。*ADK1*基因突变不影响平衡石细胞质的碱化作用,但会改变PIN3蛋白的表达和定位,影响根的重力反应<sup>[74]</sup>。在*d6pk*突变体中侧根发生缺陷,根的重力反应异常。D6PK与PIN1、PIN2及PIN4共定位,而且D6PK可以磷酸化PIN蛋白。因此,D6PK可能通过调控PIN蛋白影响生长素的运输<sup>[75]</sup>。

PIN3定位在茎的内皮层细胞侧壁、根冠外周细胞,以及对称地分布于根冠柱细胞两侧。当受到重力刺激后,茎内皮层以及根冠柱细胞中PIN3快速重新分布,使得生长素运输方向改变<sup>[55]</sup>。用破坏微管的药物处理水稻胚芽鞘,能够抑制其中的淀粉粒沉降和生长素的运输,阻碍其重力反应<sup>[76]</sup>。重力刺激下,PIN3定位发生改变,这一过程依赖肌动蛋白的参与,使得生长素运输重新定向从而影响不对称生长<sup>[55]</sup>。微管结合蛋白突变体,如*altered response to gravity 1 / root and hypocotyl gravitropism (arg1/rhg)*表现出根和下胚轴重力反应减弱<sup>[77,78]</sup>,ARG1/RHG的同源蛋白ARG1-LIKE2(ARL2)对根和下胚轴的重力反应也有影响<sup>[79]</sup>。最近的结果显示,ARL2和ARG1的突变会导致根冠中柱细胞的扩展,而且ARL2和ARG1对重力刺激下PIN3蛋白的重新定位以及生长素的不对称分布是必需的<sup>[80]</sup>。因此,ARL2和ARG1介导了重力感受到根冠中生长素的重新分布过程。

## 2.2 生长素的信号转导与重力反应

在植物重力反应过程的后期,植物重力反应器官的上下两侧形成生长素浓度梯度,通过生长素的信号转导过程组织特异地诱导植物反应器官上下层细胞中的生长素应答基因的差异表达<sup>[81]</sup>,从而引起植物重力反应器官的弯曲生长。对大量重力反应异常突变体的研究表明,它们可能是由生长素信号的感受、转导、下游响应基因表达的缺陷所引起的。

生长素受体TIR1基因突变使得植物对生长素不敏感,根部重力反应减弱<sup>[82]</sup>。*AXR6*基因编码Cullin蛋白参与SCF<sup>TIR1</sup>复合体<sup>[83]</sup>,*AXR1*基因编码Rub蛋白参与调节SCF<sup>TIR1</sup>复合体的活性<sup>[84-86]</sup>,*axr6*和*axr1*突变体均表现出根部重力反应减弱,可能与生长素

的感受敏感度降低有关<sup>[84,86,87]</sup>。

生长素介导 Aux/IAA 家族转录因子的降解是生长素信号转导的关键步骤。Aux/IAA 基因家族中 *SHY2/IAA3*、*AXR/IAA17*、*SLR1/IAA14*、*IAA20*、*IAA30*、*IAA31* 的功能获得性突变导致了拟南芥根和下胚轴的重力反应丧失<sup>[88,89]</sup>。拟南芥 *AXR2/IAA7* 和 *AXR5/IAA1* 的功能获得性突变体分别表现出根、下胚轴和花序轴重力反应丧失或减弱的表型<sup>[88,90]</sup>；*IAA28* 的功能获得性突变表现出部分根的重力反应减弱<sup>[88]</sup>；*MSG2/IAA19* 基因的突变导致了拟南芥下胚轴重力反应的丧失，而不影响根的重力反应<sup>[88]</sup>。ARF 家族转录因子能够与生长素响应元件结合调节下游基因的表达，ARF 基因的突变也会引起生长素应答的异常，导致植物重力反应的变化。*ARF7* 突变会导致拟南芥下胚轴的分化生长缺陷和重力反应的丧失<sup>[91]</sup>。*arf10* 和 *arf16* 单基因突变时均没有表型，但是 *arf10 arf16* 双突变体根部重力反应发生缺陷；过量表达 miRNA160 可以同时抑制 *ARF10* 和 *ARF16* 的表达，可以得到相似的表型<sup>[92]</sup>。不同 Aux/IAA 家族转录因子与 ARF 家族转录因子成员的组合决定生长素信号最后输出的强度<sup>[93]</sup>。在 *MSG2/IAA19* 突变体中下胚轴重力反应丧失，但不影响根的重力反应<sup>[88]</sup>，而在 *arf7-1 arf1-19* 和 *msg2-1 arf19-1* 的双突变体中，下胚轴和根都表现出重力反应的减弱<sup>[94]</sup>。

### 3 水稻中重力反应的研究意义及进展

#### 3.1 水稻重力反应的研究意义

水稻是单子叶模式植物，也是重要的农作物，重力反应通过调控水稻分蘖角度以及叶片与茎秆间的角度而影响水稻株型。株型是决定单株的水稻生长状况以及群体栽培密度进而影响单位面积作物产量的重要因素。研究水稻重力反应及其控制分蘖角度的分子机理具有重要的理论意义和应用价值<sup>[95]</sup>。近年来，随着分子生物学和生物技术的发展，克隆水稻株型控制基因，利用转基因技术创造水稻株型新种质已成为当今水稻育种的重要手段。对于水稻株型重要控制基因的研究日益迫切。*lazy1* 是一个经典的水稻分蘖角度异常的突变体，由植株地上部分的重力反应减弱所导致。目前对重力反应的研究多集中于对拟南芥根的研究，而根与地上部分的重力反应机制存在很多差异，*lazy1* 突变体的独特表型为我们研究植物地上部分重力反应的机理提供了难得的材料，一直以来受到研究者的广泛关注。

#### 3.2 *lazy1* 主要研究历史及现状

*lazy1* 于 1938 年由 Jones 和 Adair<sup>[96]</sup> 报道，当时命名为 2914A2-1。突变体对重力的反应较不敏感，而且植株在发育后期主茎和分蘖平卧生长，即表现出散生的表型<sup>[96]</sup>。通过对含有 *la* 位点的近等基因系的研究，Abe 等<sup>[97]</sup> 提出植株早期重力反应丧失和后期散生表型这两个性状可能受单个隐性基因 *la* 调节，但尚不能完全排除它们也可能受两个紧密连锁的基因控制。通过对 *lazy* 突变体进行生理和细胞学的研究发现，突变体淀粉粒的分布以及生长素的吸收与野生型之间没有明显的差别，而生长素的侧向运输相对于野生型表现出很大缺陷。推测 *LA* 基因所控制的步骤位于平衡石——沉淀淀粉体与生长素分泌之间的信号链上<sup>[95,98]</sup>。

直到 2007 年 *LAI* (即 *LA*) 基因被成功克隆，对于水稻分蘖角度的控制机理的研究才有了突破性进展<sup>[95]</sup>。研究表明，*LAI* 是一个单子叶植物所特有的功能未知蛋白，在水稻地上部分的茎、叶枕、幼嫩的叶鞘和黄化苗的胚芽鞘中表达。前人实验结果提示，*la1* 植株胚芽鞘中淀粉粒能随重力正常沉淀，其分布与野生型植株没有明显差异，说明 *la1* 植株重力感应没有发生缺陷<sup>[98]</sup>。*LAI* 突变可能影响重力感受之后的某个环节。在 *la1* 突变体中生长素的吸收和应答与野生型没有明显差别，IAA 向基性运输能力比野生型植株高出两倍，而且在 *la1* 突变体中 *DR5::GUS* 报告基因的表达模式显示，*la1* 突变体中胚芽鞘和茎基部生长素的分布与野生型相比都发生了明显的变化。因此，*la1* 突变体中由于生长素的极性运输增强，影响了其侧向运输，从而导致生长素的分布发生变化，最终使得突变体植株茎的重力反应减弱<sup>[95]</sup>。

### 4 展望

多年来，关于植物重力反应的研究使得对于植物重力信号感受和信号转导的机制开始有了较清楚的了解，淀粉粒沉降假说受到越来越多实验证据的支持。随着对生长素的合成、运输以及信号转导分子机制研究的逐步深入，不对称生长素分布介导的弯曲生长在包括重力反应在内的各种向性反应中的作用已经比较明确。但是，人们对于从淀粉粒沉降到生长素不对称分布之间的过程还知之甚少。细胞内钙离子的增加是重力反应过程中的重要步骤，但是它与生长素之间的关系如何仍有待于进一步的探讨。

有迹象表明胞浆钙离子的增加可能在重力反应过程中参与 PIN 蛋白的不对称分布<sup>[99]</sup>。钙离子可以调节 PID 的活性, 细胞内钙离子的增加有可能通过影响 PID 在重力介导的生长素不对称分布的上游起作用<sup>[66]</sup>。但是也不能排除细胞内钙离子的增加是生长素不对称分布的结果, 实际上已经观察到抑制生长素运输能够下调重力刺激下的第二波胞浆钙离子的增加<sup>[30]</sup>。因此, 通过实时显微观察 PIN 蛋白的定位以及细胞内钙流的动态变化, 结合对生长素的直接测定有望帮助解析植物重力信号转导的分子机制。

植物在生长发育过程中会接触到包括重力信号在内的各种方向性的环境刺激信号, 目前已经知道不同的向性反应可能通过一些相似的信号转导事件, 如细胞内钙离子的变化以及生长素的不对称分布等, 并且不同的向性反应之间可能存在较复杂的相互作用。了解植物如何区分这些信号并做出适当反应的分子机制将是今后研究的一个重要方面。

植物地上部分和地下部分都利用淀粉粒作为重力感受的平衡石, 而淀粉粒的分布在各自重力反应器官中却存在较大差异<sup>[5]</sup>, 这些差异与植物地上部分和地下部分各自的重力感受和效应部位的空间关系以及重力信号在其中的转导过程的联系是什么; 重力刺激下, 生长素介导的下游基因的差异表达在地上部分和地下部分如何介导植物的弯曲生长过程; 目前已经知道其他植物激素可以通过影响生长素的运输参与重力反应, 除了生长素之外其他植物激素的不对称分布是否参与植物弯曲生长的调节<sup>[100]</sup>, 等等。这些问题都需要进一步的阐明。

生长素是一种重要的植物激素, 广泛地参与植物生长发育以及对环境的应答过程。*la1* 突变体中生长素的运输受到了影响, 由于重力反应减弱而导致突变体植株分蘖角度的增大, 而对于分蘖数等其他农艺性状没有作用。推测 *LAI* 是生长素调控网络中特异性控制分蘖角度一个因素。该材料对于抛开生长素其他的复杂作用, 特异性研究生长素在植株重力反应中的作用及其对分蘖角度的影响具有重要价值。水稻是重要的粮食作物和单子叶模式植物, 对 *la1* 重力反应的研究有助于揭示相关的发育生物学机制。RNAi 转基因研究发现内源 *LAI* 基因的表达量与转基因植株株型的散生程度成负相关, 为通过调节 *LAI* 基因的表达量控制水稻分蘖角度提供了可能, 对于具有理想株型的水稻的开发和培育具有重要意义。

#### [参考文献]

- [1] Firn RD, Digby J. Solving the puzzle of gravitropism—has a lost piece been found? *Planta*, 1997, 203: S159-63
- [2] Staves MP, Wayne R, Leopold AC. The effect of the external medium on the gravitropic curvature of rice (*Oryza sativa*, *Poaceae*) roots. *Am J Bot*, 1997, 84: 1522-9
- [3] Tasaka M, Morita MT, et al. *Arabidopsis thaliana*: a model for the study of root and shoot gravitropism. *The Arabidopsis Book*, 2008: 1-23
- [4] Chen RJ, Rosen E, Masson PH. Gravitropism in higher plants. *Plant Physiol*, 1999, 120: 343-50
- [5] Blancaflor EB, Masson PH. Plant gravitropism. Unraveling the ups and downs of a complex process. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1677-90
- [6] Vanneste S, Friml J. Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell*, 2009, 136: 1005-16
- [7] Philosoph-Hadas S, Friedman H, Meir S. Gravitropic bending and plant hormones [M]// *Plant hormones*. San Diego: Elsevier Academic Press Inc., 2005: 31-78
- [8] Morita MT, Tasaka M. Gravity sensing and signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 712-8
- [9] Fukaki H, Fujisawa H, Tasaka M. *SGR1*, *SGR2*, and *SGR3*: novel genetic loci involved in shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1996, 110: 945-55
- [10] Fukaki H, Wysocka-Diller J, Kato T, et al. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1998, 14: 425-30
- [11] Juniper BE, Groves S, Landaus B, et al. Root cap and the perception of gravity. *Nature*, 1966, 209: 93-4
- [12] Blancaflor EB, Fasano JM, Gilroy S. Mapping the functional roles of cap cells in the response of *Arabidopsis* primary roots to gravity. *Plant Physiol*, 1998, 116: 213-22
- [13] Mancuso S, Barlow PW, Volkmann D, et al. Actin turnover-mediated gravity response in maize root apices: gravitropism of decapped roots implicates gravisensing outside of the root cap. *Plant Signal Behav*, 2006, 1: 52-8
- [14] Wolverton C, Mullen JL, Ishikawa H, et al. Root gravitropism in response to a signal originating outside of the cap. *Planta*, 2002, 215: 153-7
- [15] Sack FD. Plastids and gravitropic sensing. *Planta*, 1997, 203: S63-8
- [16] Kiss JZ, Hertel R, Sack FD. Amyloplasts are necessary for full gravitropic sensitivity in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 1989, 177: 198-206
- [17] Weise SE, Kiss JZ. Gravitropism of inflorescence stems in starch-deficient mutants of *Arabidopsis*. *Int J Plant Sci*, 1999, 160: 521-7
- [18] Kuznetsov OA, Hasenstein KH. Intracellular magnetophoresis of amyloplasts and induction of root curvature. *Planta*, 1996, 198: 87-94
- [19] Kuznetsov OA, Hasenstein KH. Magnetophoretic induction of curvature in coleoptiles and hypocotyls. *J Exp Bot*, 1997, 48: 1951-7
- [20] Weise SE, Kuznetsov OA, Hasenstein KH, et al. Curvature in *Arabidopsis* inflorescence stems is limited to the region of

- amyloplast displacement. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 702-9
- [21] Leitz G, Kang BH, Schoenwaelder ME, et al. Statolith sedimentation kinetics and force transduction to the cortical endoplasmic reticulum in gravity-sensing *Arabidopsis* columella cells. *Plant Cell*, 2009, 21: 843-60
- [22] Staves MP. Cytoplasmic streaming and gravity sensing in *Chara* internodal cells. *Planta*, 1997, 203: S79-84
- [23] Sievers A, Buchen B, Hodick D. Gravity sensing in tip-growing cells. *Trends Plant Sci*, 1996, 1: 273-9
- [24] Barlow PW. Gravity perception in plants - a multiplicity of systems derived by evolution. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 951-62
- [25] Yoder TI, Zheng HQ, Todd P, et al. Amyloplast sedimentation dynamics in maize columella cells support a new model for the gravity-sensing apparatus of roots. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1045-60
- [26] Fasano JM, Massa GD, Gilroy S. Ionic signaling in plant responses to gravity and touch. *J Plant Growth*, 2002, 21: 71-88
- [27] Haswell ES, Meyerowitz EM. MscS-like proteins control plastid size and shape in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Biol*, 2006, 16: 1-11
- [28] Heilmann I, Shin J, Huang J, et al. Transient dissociation of polyribosomes and concurrent recruitment of calreticulin and calmodulin transcripts in gravistimulated maize pulvini. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1193-203
- [29] Massa GD, Fasano JM, Gilroy S. Ionic signaling in plant gravity and touch responses. *Gravit Space Biol Bull*, 2003, 16: 71-82
- [30] Toyota M, Furuichi T, Tatsumi H, et al. Cytoplasmic calcium increases in response to changes in the gravity vector in hypocotyls and petioles of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol*, 2008, 146: 505-14
- [31] Perera IY, Heilmann I, Boss WF. Transient and sustained increases in inositol 1,4,5-hisphosphate precede the differential growth response in gravistimulated maize pulvini. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 5838-43
- [32] Perera IK, Hilmann I, Chang SC, et al. A role for inositol 1,4,5-trisphosphate in gravitropic signaling and the retention of cold-perceived gravistimulation of oat shoot pulvini. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1499-507
- [33] Perera IY, Hung CY, Brady S, et al. A universal role for inositol 1,4,5-trisphosphate-mediated signaling in plant gravitropism. *Plant Physiol*, 2006, 140: 746-60
- [34] Monshausen GB, Sievers A. Basipetal propagation of gravity-induced surface pH changes along primary roots of *Lepidium sativum* L. *Planta*, 2002, 215: 980-8
- [35] Li J, Yang H, Peer WA, et al. *Arabidopsis* H<sup>+</sup>-PPase AVP1 regulates auxin-mediated organ development. *Science*, 2005, 310: 121-5
- [36] Kato T, Morita MT, Fukaki H, et al. SGR2, a phospholipase-like protein, and ZIG/SGR4, a SNARE, are involved in the shoot gravitropism of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14: 33-46
- [37] Tanimoto M, Tremblay R, Colasanti J. Altered gravitropic response, amyloplast sedimentation and circumnutation in the *Arabidopsis* shoot gravitropism 5 mutant are associated with reduced starch levels. *Plant Mol Biol*, 2008, 67: 57-69
- [38] Yano D, Sato M, Saito C, et al. A SNARE complex containing SGR3/AtVAM3 and ZIG/VTI11 in gravity-sensing cells is important for *Arabidopsis* shoot gravitropism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 8589-94
- [39] Tamura K, Takahashi H, Kunieda T, et al. *Arabidopsis* KAM2/GRV2 is required for proper endosome formation and functions in vacuolar sorting and determination of the embryo growth axis. *Plant Cell*, 2007, 19: 320-32
- [40] Morita MT, Kato T, Nagafusa K, et al. Involvement of the vacuoles of the endodermis in the early process of shoot gravitropism in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14: 47-56
- [41] Finn RD, Wagstaff C, Digby J. The use of mutants to probe models of gravitropism. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1323-40
- [42] Ottenschlager I, Wolff P, Wolverton C, et al. Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 2987-91
- [43] Pozhvanov GA, Medvedev SS. Auxin quantification based on histochemical staining of GUS under the control of auxin-responsive promoter. *Rus J Plant Physiol*, 2008, 55: 706-11
- [44] Takahashi H, Miyazawa Y, Fujii N. Hormonal interactions during root tropic growth: hydrotropism versus gravitropism. *Plant Mol Biol*, 2009, 69: 489-502
- [45] Chandler JW. Local auxin production: a small contribution to a big field. *Bioessays*, 2009, 31: 60-70
- [46] Cosgrove DJ. Cellular mechanisms underlying growth asymmetry during stem gravitropism. *Planta*, 1997, 203: S130-5
- [47] Joo JH, Bae YS, Lee JS. Role of auxin-induced reactive oxygen species in root gravitropism. *Plant Physiol*, 2001, 126: 1055-60
- [48] Palme K, Dovzhenko A, Ditengou FA. Auxin transport and gravitational research: perspectives. *Protoplasma*, 2006, 229: 175-81
- [49] Friml J. Auxin transport - shaping the plant. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 7-12
- [50] Marchant A, Kargul J, May ST, et al. AUX1 regulates root gravitropism in *Arabidopsis* by facilitating auxin uptake within root apical tissues. *EMBO J*, 1999, 18: 2066-73
- [51] Swarup R, Friml J, Marchant A, et al. Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex. *Genes Dev*, 2001, 15: 2648-53
- [52] Swarup R, Kramer EM, Perry P, et al. Root gravitropism requires lateral root cap and epidermal cells for transport and response to a mobile auxin signal. *Nat Cell Biol*, 2005, 7: 1057-65
- [53] Dharmasiri S, Swarup R, Mockaitis K, et al. AXR4 is required for localization of the auxin influx facilitator AUX1. *Science*, 2006, 312: 1218-20
- [54] Vieten A, Sauer M, Brewer PB, et al. Molecular and cellular aspects of auxin-transport-mediated development. *Trends Plant Sci*, 2007, 12: 160-8
- [55] Friml J, Wisniewska J, Benkova E, et al. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 2002, 415: 806-9
- [56] Muller A, Guan C, Galweiler L, et al. *AtPIN2* defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control. *EMBO J*, 1998,

- 17: 6903-11
- [57] Leyser O. Plant hormones: ins and outs of auxin transport. *Curr Biol*, 1999, 9: R8-R10
- [58] Kleine-Vehn J, Leitner J, Zwiewka M, et al. Differential degradation of PIN2 auxin efflux carrier by retromer-dependent vacuolar targeting. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 17812-7
- [59] Noh B, Bandyopadhyay A, Peer WA, et al. Enhanced gravitropism and phototropism in plant *mdr* mutants mislocalizing the auxin efflux protein PIN1. *Nature*, 2003, 423: 999-1002
- [60] Titapiwatanakun B, Blakeslee JJ, Bandyopadhyay A, et al. ABCB19/PGP19 stabilises PIN1 in membrane microdomains in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2009, 57: 27-44
- [61] Vicente-Agullo F, Rigas S, Desbrosses G, et al. Potassium carrier TRH1 is required for auxin transport in *Arabidopsis* roots. *Plant J*, 2004, 40: 523-35
- [62] Ruegger M, Dewey E, Hobbie L, et al. Reduced naphthylphthalamic acid binding in the *tir3* mutant of *Arabidopsis* is associated with a reduction in polar auxin transport and diverse morphological defects. *Plant Cell*, 1997, 9: 745-57
- [63] Peer WA, Bandyopadhyay A, Blakeslee JJ, et al. Variation in expression and protein localization of the PIN family of auxin efflux facilitator proteins in flavonoid mutants with altered auxin transport in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2004, 16: 1898-911
- [64] Buer CS, Muday GK. The transparent testa4 mutation prevents flavonoid synthesis and alters auxin transport and the response of *Arabidopsis* roots to gravity and light. *Plant Cell*, 2004, 16: 1191-205
- [65] Santelia D, Henrichs S, Vincenzetti V, et al. Flavonoids redirect PIN-mediated polar auxin fluxes during root gravitropic responses. *J Biol Chem*, 2008, 283: 31218-26
- [66] Sukumar P, Edwards KS, Rahman A, et al. PINOID kinase regulates root gravitropism through modulation of PIN2-dependent basipetal Auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 150: 722-35
- [67] Willemssen V, Friml J, Grebe M, et al. Cell polarity and PIN protein positioning in *Arabidopsis* require STEROL METHYLTRANSFERASE1 function. *Plant Cell*, 2003, 15: 612-25
- [68] Men S, Boutte Y, Ikeda Y, et al. Sterol-dependent endocytosis mediates post-cytokinetic acquisition of PIN2 auxin efflux carrier polarity. *Nat Cell Biol*, 2008, 10: 237-44
- [69] Michniewicz M, Zago MK, Abas L, et al. Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*, 2007, 130: 1044-56
- [70] Bennett SRM, Alvarez J, Bossinger G, et al. Morphogenesis in *pinoid* mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1995, 8: 505-20
- [71] Rashotte AM, DeLong A, Muday GK. Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activity alter auxin transport, gravity response, and lateral root growth. *Plant Cell*, 2001, 13: 1683-97
- [72] Friml J, Yang X, Michniewicz M, et al. A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux. *Science*, 2004, 306: 862-5
- [73] Li G, Xue HW. *Arabidopsis* PLDzeta2 regulates vesicle trafficking and is required for auxin response. *Plant Cell*, 2007, 19: 281-95
- [74] Young LS, Harrison BR, Narayana Murthy UM, et al. Adenosine kinase modulates root gravitropism and cap morphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2006, 142: 564-73
- [75] Zourelidou M, Muller I, Willige BC, et al. The polarly localized D6 protein kinase is required for efficient auxin transport in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 2009, 136: 627-36
- [76] Godbole R, Michalke W, Nick P, et al. Cytoskeletal drugs and gravity-induced lateral auxin transport in rice coleoptiles. *Plant Biol*, 2000, 2: 176-81
- [77] Fukaki H, Fujisawa H, Tasaka M. The *RHG* gene is involved in root and hypocotyl gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 804-10
- [78] Sedbrook JC, Chen RJ, Masson PH. *ARG1* (*altered response to gravity*) encodes a DnaJ-like protein that potentially interacts with the cytoskeleton. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 1140-5
- [79] Guan C, Rosen ES, Boonsirichai K, et al. The *ARG1-LIKE2* gene of *Arabidopsis* functions in a gravity signal transduction pathway that is genetically distinct from the *PGM* pathway. *Plant Physiol*, 2003, 133: 100-12
- [80] Harrison BR, Masson PH. ARL2, ARG1 and PIN3 define a gravity signal transduction pathway in root statocytes. *Plant J*, 2008, 53: 380-92
- [81] del Pozo JC, Estelle M. Function of the ubiquitin-proteasome pathway in auxin response. *Trends Plant Sci*, 1999, 4: 107-12
- [82] Gray WM, del Pozo JC, Walker L, et al. Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 1999, 13: 1678-91
- [83] Hellmann H, Hobbie L, Chapman A, et al. *Arabidopsis* *AXR6* encodes CUL1 implicating SCF E3 ligases in auxin regulation of embryogenesis. *EMBO J*, 2003, 22: 3314-25
- [84] Leyser HM, Lincoln CA, Timpte C, et al. *Arabidopsis* auxin-resistance gene *AXR1* encodes a protein related to ubiquitin-activating enzyme E1. *Nature*, 1993, 364: 161-4
- [85] Pozo JC, Timpte C, Tan S, et al. The ubiquitin-related protein RUB1 and auxin response in *Arabidopsis*. *Science*, 1998, 280: 1760-3
- [86] del Pozo JC, Estelle M. The *Arabidopsis* cullin AtCUL1 is modified by the ubiquitin-related protein RUB1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 15342-7
- [87] Hobbie L, McGovern M, Hurwitz LR, et al. The *axr6* mutants of *Arabidopsis thaliana* define a gene involved in auxin response and early development. *Development*, 2000, 127: 23-32
- [88] Berleth T, Krogan NT, Scarpella E. Auxin signals - turning genes on and turning cells around. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 553-63
- [89] Sato A, Yamamoto KT. Overexpression of the non-canonical *Aux/IAA* genes causes auxin-related aberrant phenotypes in *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 2008, 133: 397-405
- [90] Yang XQ, Lee S, So JH, et al. The IAA1 protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCF<sup>TIR1</sup>. *Plant J*, 2004, 40: 772-82



- [91] Harper RM, Stowe-Evans EL, Luesse DR, et al. The *NPH4* locus encodes the auxin response factor ARF7, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. *Plant Cell*, 2000, 12: 757-70
- [92] Wang JW, Wang LJ, Mao YB, et al. Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 2204-16
- [93] Weijers D, Jurgens G. Funneling auxin action: specificity in signal transduction. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7: 687-93
- [94] Okushima Y, Overvoorde PJ, Arima K, et al. Functional genomic analysis of the *auxin response factor* gene family members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of *ARF7* and *ARF19*. *Plant Cell*, 2005, 17: 444-63
- [95] Li PJ, Wang YH, Qian Q, et al. *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. *Cell Res*, 2007, 17: 402-10
- [96] Jones JW, Adair CR. A "lazy" mutation in rice. *J Heredity*, 1938, 29: 315-8
- [97] Abe K, Takahashi H, Suge H. *Lazy* gene (*la*) responsible for both an agravitropism of seedlings and lazy habit of tiller growth in rice (*Oryza sativa* L.). *J Plant Res*, 1996, 109: 381-6
- [98] Godbole R, Takahashi H, Hertel R. The *lazy* mutation in rice affects a step between statoliths and gravity-induced lateral auxin transport. *Plant Biol*, 1999, 1: 379-81
- [99] Toyota M, Furuichi T, Tatsumi H, et al. Critical consideration on the relationship between auxin transport and calcium transients in gravity perception of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Signal Behav*, 2008, 3: 521-4
- [100] Aloni R, Langhans M, Aloni E, et al. Role of cytokinin in the regulation of root gravitropism. *Planta*, 2004, 220: 177-82