

文章编号:1004-0374(2010)01-0007-08

· 专题:植物激素研究 ·

乙烯、超长链脂肪酸、活性氧、油菜素内酯和赤霉素相互作用调控棉纤维伸长发育的分子机制研究

梅文倩, 秦咏梅, 朱玉贤*

(北京大学蛋白质工程与植物基因工程国家重点实验室, 北京 100871)

摘要: 棉纤维细胞的快速极性生长与植物激素的合成、细胞膜和细胞壁的合成、细胞壁的松弛和延展密切相关。其中, 植物激素作为调控因子一直是纤维发育领域研究的热点。该文对植物激素乙烯、油菜素内酯、赤霉素、活性氧以及超长链脂肪酸的生物合成及信号转导途径进行了综述, 并介绍了它们在棉纤维发生发育过程中的作用机理及相互关系的最新研究进展, 为深入阐明纤维细胞伸长的调控规律, 最终提高棉纤维产量和品质提供理论依据。

关键词: 乙烯; 油菜素内酯; 赤霉素; 超长链脂肪酸; 活性氧; 纤维伸长

中图分类号: Q946; Q71 **文献标识码:** A

Cross-talk among ethylene, very long-chain fatty acids, reactive oxygen species, brassinosteroid and gibberellin mediates cotton fiber elongation

MEI Wen-qian, QIN Yong-mei, ZHU Yu-xian*

(The National Laboratory of Protein Engineering and Plant Genetic Engineering,
Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: Fast polarized growth of cotton fiber cell requires biosynthesis of various phytohormones, biosynthesis of plasma membrane and cell wall components, cell wall loosening and expansion. Study on phytohormones, the most important regulators, is always a hot topic of cotton fiber development. Here, we briefly summarized the research progresses in biosynthesis and signaling pathways of ethylene, brassinosteroid, gibberellin, reactive oxygen species and very long-chain fatty acids, and their cross-talk during fiber cell elongation.

Key words: ethylene; brassinosteroid; gibberellin; reactive oxygen species; very long-chain fatty acid; fiber elongation

植物激素是植物体内产生的一系列天然小分子物质, 以极微量的浓度引发生理效应, 影响和控制着植物的生长发育。在植物生长发育的过程中, 任何一种生理活动都不是受单一激素的控制, 而是各种激素相互作用的结果, 即植物的生长发育过程是受多种激素的相互作用所控制的^[1]。植物激素领域的基础研究一直作为植物科学最前沿、最活跃的领域。目前的研究发现植物激素与植物的生长、植株的延伸和细胞的扩展密切相关。一般说来, 赤霉素

(GA)和油菜素内酯(BR)能促进植株整体, 特别是茎秆等地上枝干组织伸长^[2,3], 生长素主要促进侧根的发展和伸长^[4,5]。乙烯除了调控种子萌发、果实成熟、叶片和花的脱落、器官衰老以及外界伤害等生理过程外, 还与植物的根毛伸长有关^[6]。

棉纤维是棉花胚珠被表皮层的单细胞发育而

收稿日期: 2009-05-11

项目基金: 国家自然科学基金项目(90717009)

* 通讯作者: E-mail: zhuyx@water.pku.edu.cn

成,其分化和发育过程可分为纤维细胞的分化与突起(开花前3 d至开花后1~2 d, -3~1-2 DPA)、纤维细胞的伸长或初生壁的加厚(0-25 DPA)、次生壁的加厚(20-45 DPA)和脱水成熟(45-50 DPA)等4个时期,其中纤维伸长和细胞壁加厚两个时期(有部分重叠)与纤维品质的优劣关系密切。在棉纤维发育初期,纤维细胞以极快的速度同步化延伸,而且在伸长过程中不发生细胞分裂,是研究细胞发生发育、激素调控和极性伸长非常好的体系,在基础研究中具有十分重要的意义。

近年来,有关棉花纤维细胞发育的分子基础的研究,逐渐受到重视,一批在棉花纤维中特异表达的基因,如转录因子 GhMYB、蔗糖合成酶、细胞骨架蛋白 GhTUB1 和 GhACT1 等都被证实参与纤维细胞的伸长过程^[7,8]。各种植物激素、活性氧以及超长链脂肪酸对棉纤维发育的影响也得到了较为深入的研究^[9-12]。本文概述了乙烯、油菜素内酯、赤霉素、活性氧以及超长链脂肪酸的合成以及它们之间相互作用所控制的棉纤维细胞发育的最新研究进展及存在的问题,期望对该领域今后的研究提供参考。

1 乙烯

1.1 乙烯的合成

在乙烯合成途径中,ACC合酶(ACS)催化S-腺苷甲硫氨酸(SAM)生成氨基环丙烷羧酸(ACC),ACC在ACC氧化酶(ACO)作用下产生乙烯。长期以来,ACS一直被认为是乙烯生物合成的限速步骤。最新的证据表明,ACO也可能参与调控乙烯生物合成^[12]。本实验室前期研究发现,多个ACO基因在纤维细胞快速伸长期特异性高表达,体外培养的棉花胚珠释放的乙烯含量与ACO基因表达水平以及纤维伸长速度相一致,外源添加乙烯能显著促进纤维细胞的伸长,乙烯合成抑制剂硫代硫酸银(AVG)能特异性抑制纤维伸长,不仅表明乙烯在促进棉花纤维伸长过程中具有主导作用,而且提示ACO基因表达可能是棉花中乙烯生物合成的限速步骤^[11]。

1.2 乙烯的信号转导

植物体内,乙烯只能在特定的生长发育阶段和特定条件下产生,表明乙烯的合成受到其他信号途径的严格调控。过去的十几年中,通过对模式植物拟南芥的分子遗传学研究,建立了从信号感知到转录调控的乙烯信号转导模型^[13]。乙烯在铜离子的辅助下可以与定位在内质网膜上的乙烯受体家族成员

包括ETR1、ETR2、ERS1、ERS2和EIN4结合^[14],这些受体在结构上与细菌和真菌中存在的双元组分系统(two component system)类似,不同受体之间存在功能冗余。乙烯受体下游是一个丝裂原活化的蛋白激酶激酶激酶(MAPKKK)CTR1,CTR1的氨基端可与内质网上的乙烯受体羧基端相互作用,从而间接结合到内质网上形成ETR1/CTR1复合体进而负调控乙烯反应^[15]。当乙烯与受体结合,这种抑制作用被解除,通过CTR1下游的MAPK级联反应激活一个乙烯通路正调控因子EIN2,目前对于EIN2如何接受上游信号并如何将其向下游传递的生化机制尚不清楚^[16]。EIN2的下游信号由转录因子EIN3和EIN3 like蛋白(EIL)介导,EIN3或EIL可以结合到乙烯应答因子(ethylene response factor 1,ERF1)以及其他乙烯应答基因的启动子区^[17],启动这些基因的转录。EIN3在转录水平上不受乙烯调控,属于转录后调控基因。乙烯处理能促进EIN3蛋白积累,而一旦去除乙烯,EIN3蛋白水平迅速下降,因此乙烯调控了EIN3蛋白的稳定性^[18]。进一步研究表明两个F-box蛋白EBF1/EBF2通过泛素-26S蛋白酶体降解途径作用于EIN3蛋白,使其迅速降解。EBF1/EBF2的任一基因缺失突变均可稳定EIN3,增强乙烯反应,而过量表达EBF1或EBF2则表现为乙烯不敏感,表明EBF1和EBF2负调控乙烯反应^[18,19]。目前,我们通过构建棉花纤维cDNA文库已找到CTR1、EBF、ERF1、MAPK等乙烯信号通路中重要因子在棉花中的同源基因,推测乙烯在棉花纤维发育过程中的信号通路与拟南芥有相似之处。此外通过RT-PCR分析,证实了蔗糖合酶基因(*SuSy*)、微管蛋白基因(*TUB1*),以及两个扩展素基因(*EXP1*和*EXP2*)的转录受乙烯诱导,表达升高。用AVG处理则会导致这些基因的表达下降到与无纤维突变体中类似的水平^[11]。

2 油菜素内酯(BR)

2.1 BR的合成

人们在长春花的培养细胞中建立起了BR的生物合成途径。首先,菜油甾醇的生成是合成BR的前提条件。其次,菜油甾醇经过三个中间产物转变为5 α -菜油甾醇。这其中重要的酶是DET2。拟南芥*det2*突变体表现为细胞明显变小而导致的矮化、深绿叶、顶端优势丧失以及育性缺失。之后,5 α -菜油甾醇通过早C-6氧化途径或者晚C-6氧化途径转化为栗甾酮(cathasterone)。CPD和DWF4在此过程

中具有重要作用。它们编码的蛋白属于细胞色素P450氧化酶,并与动物的类固醇羟化酶同源^[20],拟南芥中*cpd*突变体和*det2*突变体的表型相似,*cpd*突变体细胞减小及雄性不育的表型能被外源施加的23-羟化(23-hydroxylated)的BR所恢复,但不能被缺少23-羟化的栗甾酮所恢复。最后,栗甾酮经氧化生成BR。

2.2 BR信号转导

BR信号转导模型的建立也是通过对许多表型为BR缺陷的突变体的鉴定。BRI1(brassinosteroid insensitive 1)属于Leucine-rich repeat(LRR)受体激酶,它是拟南芥中结合BR的主要蛋白,即BR受体。当细胞内没有BR存在时,BRI1形成同源二聚体并且C端与BKI1(BRI1 inhibitor kinase1)结合,抑制BRI1的激酶活性,使BIN2(属于糖原合成激酶3 glycogen synthase kinase3, GSK3 家族)能够磷酸化BR应答转录因子BES1和BRZ1,磷酸化的BES1和BRZ1没有转录活性。BR与受体BRI1结合后,同源二聚体激酶结构域构象发生改变,BRI1的C端以及BKI1被磷酸化,使BKI1与BRI1解离,同时BRI1与另一个Leucine-rich repeat受体激酶BAK1(BRI1 associated receptor kinase1)形成异源二聚体。这种被激活的受体复合物通过某种未知的机制抑制BIN2的活性,使BES1和BRZ1这些转录因子通过BSU1去磷酸化,进而激活或抑制下游基因的转录,促进植物生长^[21]。

BR广泛调节植物的生长发育,对植株生长有明显的促进作用^[22-24]。美国R. Allen实验室首先报道了BR对于棉花纤维细胞发育的促进作用。他们在陆地棉纤维细胞中克隆了*GhBRI1*基因,该基因能够互补拟南芥*AtBRI1*突变体的功能^[25]。他们还发现外源添加的BR可以促进纤维细胞的生长,并且BR合成抑制剂BRZ可以抑制纤维细胞的分化^[26]。GhDET2作为BR合成途径中主要的限速酶,在纤维起始和伸长期表达显著升高。用反义RNA降低GhDET2的表达,得到的转基因棉花纤维细胞起始和伸长均受到抑制^[9]。体外胚珠培养用BR处理野生型陆地棉胚珠24 h后,能诱导棉花*ACS*基因的表达^[11],这与以前在豌豆中报道的结果一致^[27]。

3 赤霉素(GA)

3.1 赤霉素的合成

赤霉素是一类四环二萜羧酸,作用于高等植物的整个生命周期,影响种子的萌发、下胚轴和茎的

伸长、叶片的生长及植物开花时间等。GA的合成根据反应发生的部位不同可以分为二个阶段:第一阶段是在质体中,由牻牛儿牻牛儿基二磷酸经过两步转化为内根-贝壳杉烯,分别由萜类环化酶CPS和KS催化。在拟南芥中这两步酶分别由*GAI*^[28]和*GA2*^[29]编码。*GAI*基因在迅速生长的组织中表达水平最高,如苗顶端、根尖、发育中的花和种子。在一些非生长性的维管组织中该基因也很活跃,如展平的叶片,这意味着叶片可能是合成GA的场所,然后转运到其他器官。第二阶段内根-贝壳杉烯氧化生成GA₁₂-醛,由三步酶催化完成:内根-贝壳杉烯氧化酶(KO)、内根-贝壳杉烯酸羟化酶(KAO)和GA₁₂-醛合酶。利用GFP融合蛋白观察发现KO位于叶绿体被膜(chloroplast envelope)的外表面,而KAO1和KAO2位于内质网膜^[30]。目前已经发现的GA衍生物有135种之多,但在植物中具有生理活性的却很少,主要是GA₄和GA₁^[31]。它们是GA₁₂和GA₅₃经过GA 20-氧化酶(GA20OX)及3β-羟化酶反应产生的。同时,有活性的内源赤霉素也会发生2β-羟化而失活,这是由GA₂氧化酶(GA2OX)催化实现的。这对于有活性的GA的代谢是十分重要的^[32]。

3.2 赤霉素的信号转导

在已发现的植物GA信号传递分子中,有一类N端具有高度保守的DELLA结构域蛋白,被统称为DELLA蛋白,是一类潜在的转录调控因子,包括拟南芥的*GAI*和*RGA*。通常情况下,GA可能是通过诱导DELLA蛋白的降解来调节植物的生长发育^[33],而DELLA蛋白的降解依赖于泛素-26S蛋白酶体降解系统完成。在生长素、茉莉酸和乙烯等植物激素的信号通路中,Skp1/cullin/F-box (SCF)组成的E3泛素连接酶复合体对蛋白的特异性降解起了重要的作用^[13,34]。SCF复合体由Skp1、cullin/Cdc53、Rbx1/Hrt1/Roc1和F-box四种蛋白质组成,其中F-box蛋白决定了SCF复合体底物的特异性,其N端的F-box结构域可以与Skp1相互作用,而C端主要负责底物的泛素化。在拟南芥中发现了一个F-box基因的突变体*sly1*(*SLEEPY1*),正常的*SLY1*编码151个氨基酸,N端有一个F-box结构域。突变的*SLY1*蛋白C端缺失了一段。在*sly1*的突变体中,*RGA*和*GAI*的含量显著升高,而且蛋白的含量在加入GA后也不下降^[35,36],同时*sly1*矮小的表型也完全被*sly1/rga/gai*三突变体所抑制。进一步实验证明*SLY1*能够使DELLA蛋白泛素化并导致其被26S蛋白酶复合体降解,从而GA信号通路的抑制作用被解除^[36]。2005

年, Ueguchi-Tanaka 等^[37]在水稻中首先发现并克隆了 GA 受体 GID-1。它是一个可溶性受体。gid1 突变体对 GA 完全没有感应, 同时在 gid1 突变体中 GA 的含量是野生型的 100 倍。这是由于在野生型中 GA 的信号转导促进 GA 的分解, 抑制它的合成。通过染色体步移的方法, GID-1 基因被克隆出来, 它编码一个对激素敏感的酯酶(HSL)。体外实验也证明 GID-1 可以结合大量的 GA 分子。另外, 在加入 GA 的情况下, GID-1 可以与水稻的 DELLA 蛋白 SLR-1 直接相互作用, 在 gid1 突变体中, DELLA 蛋白 SLR-1 的含量与野生型相比大量增加, 在 GA 的作用下也不被降解^[37]。

赤霉素对棉纤维的起始、分化和发育有很大影响, 它可明显改变生殖发育起止时间, 也影响细胞分裂和伸长。在人工棉纤维的研究中发现赤霉素在诱导单纤维细胞产生和伸长中具有重要作用。Beasley 和 Ting^[38]首先用 GA3 使未受精胚珠产生纤维。Trolinder 和 Goodin^[39]证明在悬浮培养时, 不论培养基中是否有生长素存在, GA3 都能使来源于棉花胚珠的愈伤细胞伸长。另外, GA3 还可使胚珠愈伤组织来源的纤维细胞数量增加。

4 活性氧

活性氧(reactive oxygen species, ROS), 它包括超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、羟自由基($\cdot OH$)等, 可与细胞内的生物大分子反应, 例如 DNA、蛋白质和脂类, 从而引发氧化损伤^[40]。而在 20 世纪 90 年代进一步研究又发现了 ROS 的功能具有双面性, ROS 不仅仅是生物体内需要及时清除的代谢毒副产物, 同时也是动植物许多发育过程的重要信号分子^[41]。

4.1 活性氧与棉花纤维发育

在棉花纤维发育的整个过程中, ROS 的作用不容忽视。通过 2,7-DCFDA 和 XTT 染色观察到纤维伸长初期 ROS 急剧升高并在整个发育过程中维持在较高水平, 抑制 ROS 的产生对纤维伸长具有显著阻遏作用, 说明 ROS 参与棉花纤维细胞的发育, 并且很可能具有重要的调控作用。棉花的第三类过氧化物酶基因 POX1 在纤维快速伸长期(10-15dpa)表达急剧升高, 而在 10dpa fl 突变体中几乎没有表达, 推测可能与 apoplast ROS 产生相关, 从而促进细胞壁的松弛与伸长^[42]。另外, H_2O_2 参与纤维素合成酶亚基的聚合^[43], 在棉花纤维发育中诱导次生细胞壁中纤维素的合成^[44]。同时, 维持 ROS 在纤维细

胞中的动态平衡也至关重要, 清除 ROS 的酶, 如 APX^[45]、Cu/Zn superoxide dismutase^[46]都被证明参与调控纤维伸长。

4.2 活性氧与乙烯的相互作用

在纤维伸长过程中, 乙烯可能直接调控 ROS 的产生, 实验表明在体外胚珠培养时, 外源加入乙烯 6 h 就可以检测到 H_2O_2 产生显著增加, 24 h 时 H_2O_2 含量达到最高。同时在体外胚珠培养时外源加入 H_2O_2 也能够刺激乙烯的产生, 但要在培养 1 d 后才能检测到, 可见 ROS 也对乙烯合成具有反馈的促进作用^[47]。另有文献报道乙烯调控拟南芥保卫细胞闭合也依赖 H_2O_2 的产生, 并且 H_2O_2 信号传递需要通过乙烯受体^[48]。

5 超长链脂肪酸(VLCFA)

5.1 VLCFA 的合成

超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs)是指链长大于 18 个碳原子的脂肪酸, 包括饱和脂肪酸(saturated fatty acids)和不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acids)。超长链脂肪酸是生物体重要的组成成分, 同时也可以作为信号分子在细胞的生长发育中发挥着重要的作用。超长链脂肪酸是通过在脂体(plastid)内由 de novo 脂肪酸合成途径合成的 16/18 碳脂肪酸碳链延长得到的, 碳链的延长依赖于位于内质网膜上的脂肪酸延伸酶(fatty acid elongase, FAE)复合体, 该复合体由催化四步连续反应的酶组成: 3-ketoacyl-CoA synthase(KCS)、3-ketoacyl-CoA reductase(KCR)、3-hydroxacyl-CoA dehydratase(HCD)和 trans-2,3-enoyl-CoA reductase(ECR)。其中 KCS 为限速酶, 决定了反应的链长特异性。

FAE1 基因作为特异性延伸饱和及单不饱和脂肪酸的植物 KCS 基因, 最先在拟南芥中被鉴定^[49], 参与表皮蜡质合成的 CER6 基因也随后被鉴定^[50,51]。其后, 又有 21 个植物特异的 FAE1-like 基因^[52]及 4 个 ELO-like KCS 基因^[53]被鉴定。通过对植物特异的 FAE-like 基因, 如 KCS1、FDH、HIC 等的遗传学研究, 研究者发现这些基因在拟南芥细胞和组织的形态发生, 以及其对环境的适应等方面发挥着重要的作用^[54-56]。除了对缩合酶 KCS 基因的研究外, 植物细胞脂肪酸延伸酶复合体另外三步酶也被鉴定出来, 2002 年 Han 等将拟南芥 At1g67730 基因在酵母 KCR 突变体 ybr159w 中进行异源表达, 发现其可以互补酵母突变体, 随后对拟南芥该基因突变体的研

研究表明,将该基因敲除是致死的,该基因表达下降的突变体表现出严重的发育缺陷表型,而且表型的严重程度依赖于超长链脂肪酸合成受影响的程度。拟南芥中与HCD同源的基因为*PAS2*基因^[57],该基因能够互补酵母*phs1*突变体、拟南芥*pas2*突变体在细胞分化和繁殖方面存在缺陷。拟南芥*At3g55360*基因编码蛋白为第四步酶^[58],表层蜡质、种子储存脂以及鞘脂中的超长链脂肪酸的合成都与该基因有关。拟南芥第四步酶基因突变体*cer10*在茎秆伸长和形态发生方面存在缺陷。在对棉纤维发育机制的研究中发现,与超长链脂肪酸合成相关的基因在棉纤维快速伸长期被显著上调,目前已经报道了几个棉花*KCS*基因^[10,11]、两个棉花*KCR*基因^[59]和两个*ECR*基因^[60]。

5.2 VLCFA与细胞伸长

用外加饱和长链、超长链脂肪酸及VLCFAs合成抑制剂乙草胺(ACE)处理体外培养的胚珠及拟南芥野生型、*cut1*突变体,发现VLCFAs能显著促进纤维伸长,拟南芥主根、侧根、根毛的伸长,特别是24碳饱和脂肪酸(C24:0)作用最明显,而ACE能完全抑制纤维生长,其抑制作用可被C24:0抵消。气相色谱质谱联用技术分析表明纤维材料中的VLCFAs也显著高于胚珠^[10]。

5.3 VLCFA与植物激素

超长链脂肪酸与植物激素的关系的研究目前刚刚起步,目前报道的可能与超长链脂肪酸有关系的植物激素主要是生长素和乙烯。在拟南芥*cer10*突变体中,研究者发现生长素的局部运输出现缺陷,提示超长链脂肪酸可能参与生长素的运输,从而影响细胞的极性生长^[58]。胚珠体外培养实验表明乙烯可以回复ACE的抑制,而VLCFA不能抵消AVG的抑制作用,表明VLCFAs可能在乙烯上游,用24碳饱和脂肪酸处理棉花胚珠,1h内就能使ACO基因显著上调,乙烯产量也相应增加,推测VLCFAs可能直接调控乙烯合成,促进纤维细胞伸长^[10]。

6 棉纤维伸长过程中,乙烯、油菜素内酯、赤霉素和超长链脂肪酸之间的相互作用初探

乙烯、油菜素内酯、赤霉素和超长链脂肪酸对棉花纤维的发育均有促进作用。那么它们之间是否存在相互作用,如何实现相互调控就成为今后需要研究的问题。我们利用棉花胚珠体外培养体系,通过施加多种植物激素、超长链脂肪酸以及它们各自的抑制剂初步判断它们之间从上游到下游作用于

棉纤维伸长发育的顺序:油菜素内酯 超长链脂肪酸 乙烯 赤霉素介导的级联反应(图1)。外源施加GA可以促进纤维细胞的伸长,而施加GA合成抑制剂PAC能够抑制纤维伸长。GA可以解除BRZ(油菜素内酯抑制剂)、ACE(超长链脂肪酸抑制剂)和

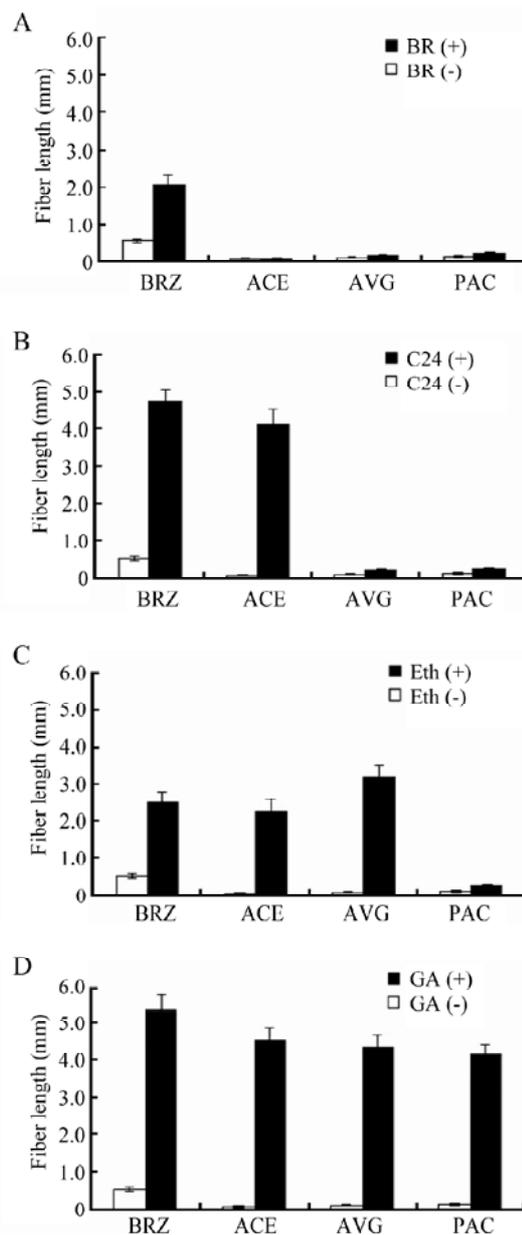


图1 棉纤维细胞伸长发育可能涉及从油菜素内酯 超长链脂肪酸 乙烯 赤霉素一条复杂的信号通路

A: 油菜素内酯(BR)能恢复BRZ对纤维细胞伸长的抑制作用,但不能解除ACE、AVG和PAC的抑制作用;B: 超长链脂肪酸(C24)能恢复BRZ、ACE对纤维细胞伸长的抑制作用,但不能解除AVG和PAC的抑制作用;C: 乙烯(Eth)能恢复BRZ、ACE和AVG对纤维细胞伸长的抑制作用,但不能解除PAC的抑制作用;D: 赤霉素(GA)能恢复上述所有四种抑制剂对纤维细胞伸长的抑制作用

AVG(乙烯抑制剂)对纤维细胞伸长的抑制作用,提示 GA 信号通路可能位于乙烯信号的下游。我们发现乙烯能够解除 ACE 和 BRZ 对纤维细胞伸长的抑制作用,超长链脂肪酸能够解除 BRZ 的抑制作用,但 BRZ 则不能逆转 ACE、AVG 和 PAC 对纤维细胞伸长的抑制。根据上述实验结果,我们初步判断棉纤维细胞中超长链脂肪酸的产生是早期棉纤维伸长和发育所必需,并且可能位于乙烯信号的上游、BR 信号通路的下游。

7 总结与展望

植物激素之间通过相互作用(cross-talk)来调控植物的生长发育,对环境的应答等是近几年来植物领域研究的热点。根据我们目前获得的实验证据,对棉花纤维发育调控研究的认识总结如图 2 所示, BR、VLCFA、乙烯、 H_2O_2 和 GA 可能形成一条指导纤维细胞快速伸长的前后有序、环环相扣的代谢通道,确定它们参与信号转导和转录激活的具体细节将成为今后科学研究的重点。随着分子生物学、生理生化及基因组学研究的不断深入,乙烯、ROS、赤霉素、油菜素内酯以及超长链脂肪酸相互作用参与调控棉纤维细胞发育的作用机制将逐渐被阐明,这不仅是对植物发育基础理论的完善,也对提高棉花产量、改善纤维品质具有重要的指导意义。

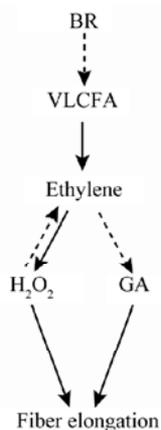


图2 棉花纤维伸长的调控机制模式图

注：实线箭头：已经通过实验验证的现象；虚线箭头：该现象未经验证

[参 考 文 献]

[1] Gray WM. Hormonal regulation of plant growth and development. *PloS Biol*, 2004, 2: E311
 [2] Hartweck LM, Olszewski NE. Rice GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 is a gibberellin receptor that illumi-

nates and raises questions about GA signaling. *Plant Cell*, 2006, 18: 278-82
 [3] Li J, Jin H. Regulation of brassinosteroid signaling. *Trends Plant Sci*, 2007, 12: 37-41
 [4] Fu X, Harberd NP. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 2003, 421: 740-3
 [5] Bennett T, Sieberer T, Willett B, et al. The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport. *Curr Biol*, 2006, 16: 553-63
 [6] Stepanova AN, Hoyt JM, Hamilton AA, et al. A link between ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 2230-42
 [7] Li XB, Fan XP, Wang XL, et al. The cotton *ACTIN1* gene is functionally expressed in fibers and participates in fiber elongation. *Plant Cell*, 2005, 17: 859-75
 [8] Wang S, Wang JW, Yu N, et al. Control of plant trichome development by a cotton fiber *MYB* gene. *Plant Cell*, 2004, 16: 2323-34
 [9] Luo M, Xiao Y, Li X, et al. GhDET2, a steroid 5 α -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation. *Plant J*, 2007, 51: 419-30
 [10] Qin YM, Hu CY, Pang Y, et al. Saturated very-long-chain fatty acids promote cotton fiber and *Arabidopsis* cell elongation by activating ethylene biosynthesis. *Plant Cell*, 2007, 19: 3692-704
 [11] Shi YH, Zhu SW, Mao XZ, et al. Transcriptome profiling, molecular biological, and physiological studies reveal a major role for ethylene in cotton fiber cell elongation. *Plant Cell*, 2006, 18: 651-64
 [12] Czarny JC, Grichko VP, Glick BR. Genetic modulation of ethylene biosynthesis and signaling in plants. *Biotechnol Adv*, 2006, 24: 410-9
 [13] Guo H, Ecker JR. The ethylene signaling pathway: new insights. *Cur Opin Plant Biol*, 2004, 7: 40-9
 [14] Chang C, Stadler R. Ethylene hormone receptor action in *Arabidopsis*. *Bioassays*, 2001, 23: 619-27
 [15] Gao Z, Chen YF, Randlett MD, et al. Localization of the Raf-like kinase CTR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis* through participation in ethylene receptor signaling complexes. *J Biol Chem*, 2003, 278: 34725-32
 [16] An FY, Guo HW. Molecular mechanism of ethylene signal transduction. *Chn Bull Bot*, 2006, 23: 531-42
 [17] Solano R, Stepanova A, Chao Q, et al. Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ethylene insensitive 3 and ethylene-response factor1. *Genes Dev*, 1998, 12: 3703-14
 [18] Potuschak T, Lechner E, Parmentier Y, et al. EIN3-dependent regulation of plant ethylene hormone signaling by two *Arabidopsis* F box proteins: EBF1 and EBF2. *Cell*, 2003, 115: 679-89
 [19] Gagne JM, Smalle J, Gingerich DJ, et al. *Arabidopsis* EIN3-binding F-box 1 and 2 form ubiquitin-protein ligases that repress ethylene action and promote growth by directing EIN3 degradation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 6803-8

- [20] Szekeres M, Nemeth K, Koncz-Kalman Z, et al. Brassinosteroids rescue the deficiency of CYP90, a cytochrome P450, controlling cell elongation and de-etiolation in *Arabidopsis*. *Cell*, 1996, 85: 171-82
- [21] Belkhadir Y, Chory J. Brassinosteroid signaling: a paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface. *Science*, 2006, 314: 1410-1
- [22] Bajguz A. Metabolism of brassinosteroids in plants. *Plant Physiol Biochem*, 2007, 45: 95-107
- [23] Wang X, Chory J. Brassinosteroids regulate dissociation of BKII, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane. *Science*, 2006, 313: 1118-22
- [24] Vert G, Chory J. Downstream nuclear events in brassinosteroid signaling. *Nature*, 2006, 441: 96-100
- [25] Sun Y, Fokar M, Asami T, et al. Characterization of the *Brassinosteroid insensitive 1* genes of cotton. *Plant Mol Biol*, 2004, 54: 221-32
- [26] Sun Y, Veerabomms S, Abdel MHA, et al. Brassinosteroid regulates fiber development on cultured cotton ovules. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 1384-91
- [27] Yi HC, Joo S, Nam KH, et al. Auxin and brassinosteroid differentially regulate the expression of three members of the 1-aminocyclopropane-1- carboxylate synthase gene family in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 443-54
- [28] Sun TP, Kamiya Y. The *Arabidopsis* Ga1 locus encodes the cyclase ent-kaurene synthetase-a of gibberellin biosynthesis. *Plant Cell*, 1994, 6: 1509-18
- [29] Yamaguchi S, Sun TP, Kawaide H, et al. The GA2 locus of *Arabidopsis thaliana* encodes ent-kaurene synthase of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol*, 1998, 116: 1271-8
- [30] Helliwell CA, Sullivan JA, Mould RM, et al. A plastid envelope location of *Arabidopsis* ent-kaurene oxidase links the plastid and endoplasmatic reticulum steps of the gibberellin biosynthesis pathway. *Plant J*, 2001, 28: 201-8
- [31] Olszewski N, Sun TP, Gubler F. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathways. *Plant Cell*, 2002, 14: S61-80
- [32] Zhao XY, Yu XH, Liu XM, et al. Light regulation of gibberellins metabolism in seedling development. *J Integ Plant Biol*, 2007, 49: 21-7
- [33] Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D, et al. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell*, 2003, 15: 2816-25
- [34] Tan X, Calderon-Villalobos LI, Sharon M, et al. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature*, 2007, 446: 640-5
- [35] McGinnis KM, Thomas SG, Soule JD, et al. The *Arabidopsis* SLEEPY1 gene encodes a putative F-box subunit of an SCF E3 ubiquitin ligase. *Plant Cell*, 2003, 15: 1120-30
- [36] Dill A, Thomas SG, Hu J, et al. The *Arabidopsis* F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation. *Plant Cell*, 2004, 16: 1392-405
- [37] Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, et al. Gibberellin insensitive dwarf1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 2005, 437: 693-8
- [38] Beasley CA, Ting IP. Effects of plant growth substances on *in vitro* fiber development from un-fertilized cotton ovules. *Am J Bot*, 1974, 61: 188-98
- [39] Trolinder NT, Goodin JR. Somatic embryogenesis and plant regeneration in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant Cell Rep*, 1987, 6: 231-4
- [40] Fridovich I. Oxygen toxicity: a radical explanation. *J Exp Biol*, 1998, 201: 1203-9
- [41] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, et al. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 490-8
- [42] Mei WQ, Qin YM, Song WQ, et al. Cotton *GhPOX1* encoding plant class III peroxidase may be responsible for the high level of reactive oxygen species production that is related to cotton fiber elongation. *J Genet Genomics*, 2009, 36: 141-50
- [43] Kurek I, Kawagoe Y, Jacob-Wilk D, et al. Dimerization of cotton fiber cellulose synthase catalytic subunits occurs via oxidation of the zinc-binding domains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 11109-14
- [44] Potikha TS, Collins CC, Johnson DI, et al. The involvement of hydrogen peroxide in the differentiation of secondary walls in cotton fibers. *Plant Physiol*, 1999, 119: 849-58
- [45] Li HB, Qin YM, Pang Y, et al. A cotton ascorbate peroxidase is involved in hydrogen peroxide homeostasis during fibre cell development. *New Phytol*, 2007, 175: 462-71
- [46] Kim HJ, Kato N, Kim S, et al. Cu/Zn superoxide dismutases in developing cotton fibers: evidence for an extracellular form. *Planta*, 2008, 228: 281-92
- [47] Qin YM, Hu CY, Zhu YX. The ascorbate peroxidase regulated by H₂O₂ and ethylene is involved in cotton fiber cell elongation by modulating ROS homeostasis. *Plant Sign Behav*, 2008, 3: 194-6
- [48] Desikan R, Last K, Harrett-Williams R, et al. Ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis* occurs via AtrbohF-mediated hydrogen peroxide synthesis. *Plant J*, 2006, 47: 907-16
- [49] Kunst L, Taylor DC, Underhill EW. Fatty acid elongation in developing seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Biochem*, 1992, 30: 425-34
- [50] Millar AA, Clemens S, Zachgo S, et al. *CUT1*, an *Arabidopsis* gene required for cuticular wax biosynthesis and pollen fertility, encodes a very-long-chain fatty acid condensing enzyme. *Plant Cell*, 1999, 11: 825-38
- [51] Fiebig A, Mayfield JA, Miley NL, et al. Alterations in *CER6*, a gene identical to *CUT1*, differentially affect long-chain lipid content on the surface of pollen and stems. *Plant Cell*, 2000, 12: 2001-8
- [52] Costaglioli P, Joubes J, Garcia C, et al. Profiling candidate genes involved in wax biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* by microarray analysis. *Biochem Biophys Acta*, 2005, 1734: 247-58
- [53] Dunn TM, Lynch DV, Michaelson LV, et al. A post-genomic approach to understanding sphingolipid metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Ann Bot Lond*, 2004, 93: 483-97
- [54] Todd J, Post-Beittenmiller D, Jaworski JG. *KCS1* encodes a

- fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase affecting wax biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 1999, 17(2): 119-30
- [55] Yephremov A, Wisman E, Huijser P, et al. Characterization of the *FIDDLEHEAD* gene of *Arabidopsis* reveals a link between adhesion response and cell differentiation in the epidermis. *Plant Cell*, 1999, 11: 2187-201
- [56] Gray JE, van der Lee FM, Bahrami AR, et al. The HIC signalling pathway links CO₂ perception to stomatal development. *Nature*, 2000, 408: 713-6
- [57] Bellec Y, Harrar Y, Bréard C, et al. PASTICCINO2 is a protein tyrosine phosphatase-like involved in cell proliferation and differentiation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2002, 32: 713-22
- [58] Zheng H, Rowland O, Kunst L. Disruptions of the *Arabidopsis* Enoyl-CoA reductase gene reveal an essential role for very-long-chain fatty acid synthesis in cell expansion during plant morphogenesis. *Plant Cell*, 2005, 17: 1467-81
- [59] Qin YM, Pujol FMA, Shi YH, et al. Cloning and functional characterization of two cDNAs encoding NADPH-dependent 3-ketoacyl-CoA reductase from developing cotton fibers. *Cell Res*, 2005, 15: 465-73
- [60] Song WQ, Qin YM, Saito M, et al. Characterization of two cotton cDNAs encoding trans-2-enoyl-CoA reductase reveals a putative novel NADPH binding motif. *J Exp Bot*, 2009,60(6):1839-48

· 会讯 ·

2010 生命系统建模与仿真国际会议和 2010 可持续能源与环境中的智能计算国际会议通知

2010 生命系统建模与仿真国际会议(LSMS 2010)和 2010 可持续能源与环境中的智能计算国际会议(ICSEE 2010)将于 2010 年 9 月 17~20 日在中国无锡举行。LSMS-ICSEE 2010 是面向全世界生命系统建模与仿真、可持续能源与环境智能计算理论、方法和应用等相关研究领域科技人员和学者的国际学术会议。会议将以大会主题发言、分组讨论、专题研讨以及展板等多种形式来促进研究团体和学者之间的学术交流。会议论文将在 Springer 的 Lecture Notes in Computer Science 和 Lecture Notes in Bioinformatics 上出版(EI 和 ISTP 收录), 同时, 部分高质量论文将被推荐到 SCI 期刊发表。

投稿、注册、版面等信息请浏览会议网站 <http://www.LSMS-ICSEE-2010.org>