

文章编号: 1004-0374(2010)02-0155-06

## 植物特有的 *SBP-box* 基因家族的研究进展

代法国, 胡宗利\*, 陈国平, 王炳琴, 王 翊

(重庆大学生物工程学院, 重庆 400030)

**摘 要:** *SBP-box* 基因家族是植物特有的一个基因家族, 广泛存在于绿色植物中, 其编码的蛋白被认为是一种转录因子, 该转录因子含有一个非常保守的 SBP 区, 这个区域包括一个新的锌指结构和一个核定位信号。研究表明 SBP 转录因子参与了花的形成及其后期发育, 叶的形态建成和环境信号应答等多个生物学过程, 在植物的生长和发育中起着重要作用。近年来, 已从多种植物中分离出 *SBP-box* 基因, 对于该基因家族结构和功能的研究已成为国内外的研究热点。该文从 *SBP-box* 基因家族的发现、结构、系统进化、生物学功能及其调控等方面的研究现状进行综述, 并对该基因家族的研究前景提出展望。

**关键词:** *SBP-box*; 转录因子; 锌指结构; *SPL*

中图分类号: Q786 文献标识码: A

## Progress in the plant specific *SBP-box* gene family

DAI Fa-guo, HU Zong-li\*, CHEN Guo-ping, WANG Bing-qin, WANG Yi

(Bioengineering College of Chongqing University, Chongqing 400030, China)

**Abstract:** *SBP-box* gene family is a specific gene family of plants, which broadly exists in green plants. The protein, *SBP-box* gene encoding, is considered to be a transcription factor, contains a very conserved SBP domain, which includes a new zinc finger structure and a nuclear localization signal. Research results indicated that SBP transcription factors were involved in a variety of biological processes, such as flower transition and its late development, leaf morphogenesis and response to environmental signals, and so on, and played an important role in plant growth and development. Recently, more and more *SBP-box* genes have been isolated from many plants, and the research work on the structure and function of *SBP-box* gene family has become a hot focus at home and abroad. In this review, we will summarize the research advance on the discovery, structure, evolution, function and regulation of *SBP-box* gene family, and bring forward its study prospects.

**Key words:** *SBP-box*; transcription factor; zinc finger; *SPL*

转录因子是与 DNA 序列(不一定是 5' 端或启动子区)直接或间接结合并参与靶基因转录过程的调控因子, 是一种蛋白质分子, 通常分为通用转录因子(general transcription factor)和特异转录因子(specific transcription factor)<sup>[1]</sup>。它们激活或抑制靶基因转录活性, 从而使目的基因在特定的时间及空间发生转录及表达。在植物中, 转录因子在调控植物防卫病原微生物和响应环境胁迫, 以及形成一些特殊的器官(如花)中发挥了重要作用。到目前为止已经在拟南芥中发现了大约 1 500 个转录因子, 根据其 DNA 结合结构域的特点可以把它们分成若干个家族, 如

WRKY、AP2/EREBP、MYB、NAC、MADS、SBP 等、其中 *SBP-box* 基因家族编码的 SBP 转录因子广泛存在于绿色植物中(从单细胞的衣藻(属) *Chlamydomonas* 到高等植物), 而在其他生物中未见报道, 因此认为它们是植物所特有的一类转录因子。本文综述了 *SBP-box* 基因家族的发现、结构、系统进化、功能及其调控等方面的研究进展, 并对其研究

收稿日期: 2009-07-27; 修回日期: 2009-09-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(30771463; 30871709)

\*通讯作者: E-mail: huzongli@cqu.edu.cn

前景进行了展望,这对进一步深入开展该基因家族的研究具有重要的参考价值。

## 1 *SBP-box*基因家族的发现及发展

1995年,Klein等<sup>[2]</sup>为了研究花形成路径的基因调控网络,决定把花分生组织特征基因 *SQUAMOSA* (*SQUA*)作为研究起点,寻找与它相互作用的转录因子。在金鱼草(*Antirrhinum majus*)里,Huijser等<sup>[3]</sup>通过电泳迁移率变动分析,发现核内蛋白的几个位点能够和金鱼草花分生组织特征基因 *SQUA* 的启动子区域结合。该区域中的一个基序与从花序中分离出来的核内蛋白显示出一个特别明确的反应,但不与没有开花的植物的核内蛋白作用。由此推测,这个基序可能是一个转录激活因子的结合基序。随后他们从金鱼草花序的cDNA表达文库中筛选出了两个基因,它们编码的蛋白含有非常相似的区域,并与DNA结合的时候,这个区域被认为是必需的。这种DNA结合区与已知的蛋白库中的蛋白不具有相似性,而且这两个蛋白在 *SQUA* 基因表达之前产生。这些数据表明这些核内蛋白可能是一种新的转录因子,并且在花的早期发育中起调控作用。由于这些转录因子是在金鱼草中识别并结合 *SQUA* 基因的启动子的实验中被发现的,所以叫做 *SQUA* 启动子结合蛋白(*SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN*, *SBP*)。

Cardon等<sup>[4]</sup>又通过cDNA基因组文库筛选、原位杂交等,在金鱼草、拟南芥 *Columbia* (*Col*)生态型及玉米中分离出了编码类似 *SBP* 蛋白的基因,其中拟南芥里编码类似 *SBP* 蛋白的基因,又被命名为 *SPL*基因(*squa promoter binding protein-like*, *SPL*)。目前已经发现的16个 *SPL* 基因分散在拟南芥5条染色体中的4条上,即除了4号染色体,其他染色体上都有分布。它们经可变剪切可得到27个转录本,Guo等<sup>[5]</sup>通过生物信息学分析发现 *SPL04/SPL05*、*SPL9/SPL15*和 *SPL01/SPL12*很可能是通过基因组水平重复而产生。*SPL04/SPL05*和 *SPL9/SPL15*可能于芸苔属(*Brassica*)植物分化,即拟南芥物种形成之前就已经存在。而 *SPL10/SPL11*具有同样的基因结构,序列高度相似(82.1%),在染色体上彼此相邻,它们可能是通过串联重复机制产生。

此外,在其他植物中,*SBP* 转录因子也先后被发现。玉米中 *LGI*(*Liguleless1*, *LGI*)基因缺失突变体不能形成舌叶和叶耳<sup>[6]</sup>,后来发现其编码的蛋白也是一个 *SBP* 转录因子。Lannenpää等<sup>[7]</sup>在白桦

(*Betula pendula*)中分离出一个 *SPL* 基因 *BpSPL1* (*Betula pendula spl1*),它能特异结合 *BpMADS5*的启动子,这是在树中分离到的第一个 *SPL* 基因。Kropat等<sup>[8]</sup>发现,在非种子植物衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)中的铜应答调控子1(copper response regulator 1, *CRR1*)基因编码的蛋白能够识别GTAC的核心基序,也含典型的 *SBP* 结构域。墨西哥类蜀黍(teosinte)颖苞构造基因 *TGAI*(teosinte glume architecture, *tga1*)中的几个核苷酸序列的改变就可导致野生玉米粒有硬壳包裹,而栽培玉米粒则无外壳包裹<sup>[9]</sup>,该基因也属于 *SBP-box* 基因家族成员。Manning等<sup>[10]</sup>发现,控制番茄果实成熟的关键基因 *CNR*(colorless non-ripening)是一个 *SBP*基因(*LeSPL-CNR*)。Maiké等<sup>[11]</sup>在小立碗藓(*Physcomitrella patens*)中分离出13个 *SBP*基因,并认为藓类更适合转基因植物突变表型的研究,这将有助于解释基因的功能。Yang等<sup>[12]</sup>在水稻中也分离到19个 *SBP*基因,它们主要在花和愈伤组织中表达。Huldquist等<sup>[13]</sup>通过对玉米的基因序列分析,认为其 *SBP*基因至少应该有31个。本实验室根据番茄中的 *LeSPL-CNR*基因与辣椒的基因同源性分析,在辣椒中分离出了一个编码 *SBP*区的基因,并命名为 *Casp1* (GenBank 登录号:EF141196)。通过对 *Casp1*的组织特异性表达分析,发现它主要在果实中表达。目前我们正开展其生物学功能的研究工作。到目前为止,已经在十余种植物中分离出了 *SBP*基因,它们的一个共同特征是都含有一个高度保守的 *SBP*区。

## 2 *SBP-box*基因家族的 *SBP*区

Klein等<sup>[2]</sup>发现 *SBP* 转录因子(*SBP1*, *SBP2*)时,就认为 *SBP*区可能含有锌指结构,但是他们只通过简单地加入EDTA或者邻菲罗啉(1,10 phenanthroline)后,并没有减弱 *SBP*蛋白与 *SQUA*序列的结合能力,因此认为锌指结构不参与 *SBP*蛋白与 *SQUA*序列的结合。Yamasaki等<sup>[14]</sup>利用磁共振方法测定了拟南芥中两个 *SBP*结构域(*SPL4*, *SPL7*)的三维溶液构象,它们均含有2个锌指结构(zinc finger)和一个核定位信号(NLS)。其中2个锌指结构由8个半胱氨酸(Cys)或者组氨酸(His)残基和2个  $Zn^{2+}$ 组成,以  $Cys_3HisCys_2HisCys$ (或者  $Cys_6HisCys$ )的结构由前4个氨基酸残基与一个  $Zn^{2+}$ 结合,后4个氨基酸残基与另一个  $Zn^{2+}$ 结合。这样的结合模式不同于其他锌指结构的交错结合模式,即1、2、5、6个残基与一个  $Zn^{2+}$ 结合,而第3、4、7、8个残基与另一

个  $Zn^{2+}$  结合。因此, SBP 区包含的是一种新的锌指结合基序, 到目前为止, 这种基序只在绿色植物中发现。他们证实了 SBP 区含有锌指结构, 但并没有证明  $Zn^{2+}$  在蛋白与 DNA 结合时是否是必需的, 或者 2 个锌指结构是否都参与了与 DNA 的结合。此后, Birkenbihl 等<sup>[15]</sup>利用 SPL1-SBP 区进行了 EDTA 螯合实验, 经尿素变性, 再复性, 没有 EDTA 时, 蛋白具有先前的结合效率, 而有 EDTA 存在时, 蛋白则不具有与 DNA 结合的能力; 而且复性后的多肽中加入  $Zn^{2+}$  又可恢复 DNA 结合能力, 而加入  $Mg^{2+}$  却无效, 由此证明  $Zn^{2+}$  在蛋白与 DNA 结合时是必需的。

随后, Yamasaki 等<sup>[16]</sup>发现 *SPL12* 的 SBP 区在缺失了一个位于 C 端的锌指结构中的半胱氨酸(Cys)时, 也同样能够保持其结构。因此, 他们认为在 N 端的  $Zn^{2+}$  对于维持蛋白的三级结构是必需的, 而位于 C 端的  $Zn^{2+}$  对于 DNA 的结合是必需的, 其主要作用是引导 C 端的环正确进入 DNA 的大沟。由此可见, SBP 区的 2 个锌指结构各司其职, 从而发挥了转录因子的作用。SBP 区的功能和起源不同, 但是从单细胞的衣藻到苔藓和高等植物, 它们和 DNA 的结合方式非常保守。

此外, 在 SBP 区的 C 端有一个核定位信号(NLS), 它与 SBP 的 DNA 结合区(即锌指结构)部分重叠。通过 *SPL3* 的免疫定位和 sp13-gfp 融合蛋白在植物中的瞬时表达表明, 核定位信号(NLS)是有功能的。SBP 区 C 端的核定位信号在进化中相当保守, K61 和 R62 存在于所有 SBP 蛋白中。通过序列分析发现, 在拟南芥中, 序列较短的 SBP 蛋白一般不具有第二个 NLS; 但是序列较长的 SBP 蛋白, 尤其是超过 1 000 个氨基酸残基的 SBP 蛋白, 则含有一些其它的区域, 这些区域可以促进 SBP 蛋白进入核内。例如, LG1 蛋白在 SBP 区被移去的情况下, 也可以进入核内, 并通过氨基酸替换实验表明, SBP 区的功能仍然可以通过翻译后修饰而被调控, 从而影响它进入核的水平与 DNA 结合的水平。并且, SBP 转录因子在结合 DNA 时, DNA 上一个以 GTAC 为核心的回文结构是非常重要的<sup>[15]</sup>。

综上所述, *SBP* 基因编码了一个高度保守的 SBP 区, 该区域含有约 80 个氨基酸残基, 包括 2 个锌指结构和 1 个核定位信号, 两个锌指结构与  $Zn^{2+}$  的顺序结合模式不同于已发现的其它的锌指结构的交错结合模式,  $Zn^{2+}$  和核定位信号在蛋白与 DNA 结合过程中是必需的。

### 3 *SBP-box* 基因家族的起源与进化

随着绿色植物中分离出的 *SBP-box* 基因的增多, 研究者进行了该基因家族的结构及进化分析, 主要是基于 SBP 区的保守序列构建了一些物种的系统发生树, 如 Riese<sup>[11]</sup>、Yang<sup>[12]</sup>和 Guo<sup>[5]</sup>等。其中 Guo 等<sup>[5]</sup>对 *SBP-box* 基因家族作了较为细致的分析, 通过鉴定多种植物中的 120 个 *SBP-box* 基因, 构建了基于最大似然法的系统发生树, 同时还提出了 *SBP-box* 基因家族的进化模型(图 1)。

研究人员分析认为 *SBP-box* 基因在绿藻和陆生植物的祖先分化之前就已产生。通过陆生植物 *SBP-box* 基因的外显子-内含子结构和系统发育分析表明, 在绿藻和陆生植物的最后一个共同祖先分化之后, 陆生植物的 *SBP-box* 基因就开始分化, 所以绿藻类的 *SBP-box* 基因可以归为一类, 即 CR 组; 随着陆生植物的进化, *SBP-box* 基因也发生了一些改变, 根据其结构又可以分为 2 类, 即组 I 和组 II。他们推测陆生植物的 *SBP-box* 基因的发源基因可能含有一个复杂的基因结构, 拥有很多外显子和 2 个锌指结构(C3H 与 C2HC), 随后它分化成组 I 和组 II 的 2 个发源基因, 其中一个通过改变第一个锌指结构的 C3H 为 C4 发展为组 I, 而组 II 的发源基因可能复制为 3 个拷贝, 分别发展为 IIa、IIb 和 IIc~IIg。

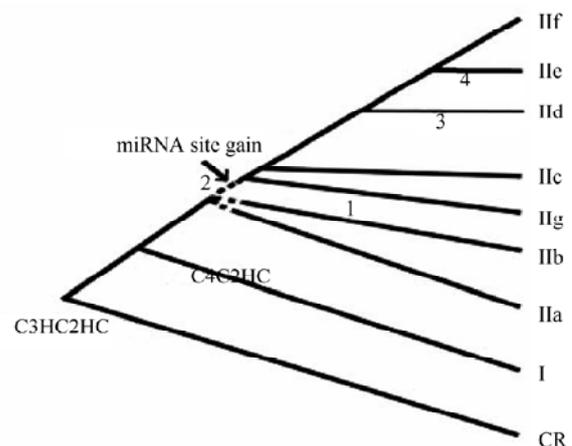


图1 *SBP-box* 基因家族进化模型<sup>[5]</sup>

显示 3 个主要的组别(CR、I 和 II), 绿藻类的 *SBP-box* 基因归为 CR 组, 其余的分支则只包括陆生植物。C4C2HC 和 C3HC2HC 是 2 种不同的锌指结构(组 I 为 C4C2HC, 其余 2 组为 C3HC2HC)。箭头标记出了 miRNA 目标位点的获得(时间), 在 IIc~IIg 的外显子或者 3'-UTR 都含有一个保守的 miRNA 目标位点。虚线表示这些分支之间的关系还不是很明确。

组 I 含有 6 个 *SBP-box* 基因, 它们分别来自于 5 种植物(除了白杨中分离的 2 个基因外, 其余 4 种植物各含有一个 *SBP-box* 基因), 这和其他组中相同植物的 *SBP-box* 基因大都聚集在一组中有所不同。IIa 和 IIb 包含的所有 *SBP-box* 基因均来自于陆生植物, 大约一半的苔藓和松类的 *SBP-box* 基因可以归为 IIb, 同时 IIb 还含有 1 个拟南芥基因和 3 个水稻基因。IIc 只包括维管束植物的 *SBP-box* 基因, 而 IIId 和 IIe 的基因来自于种子植物。IIg 的 3 个基因全部来自于苔藓。此外, IIc~IIg 在它们的外显子或者 3' -UTR 都含有 1 个保守的 miRNA 目标位点, 说明 miRNA 目标位点应该在它们分化之前获得。根据以上进化模型, 我们可以较为清楚地了解到 *SBP-box* 基因家族的进化过程。

#### 4 *SBP-box* 基因家族的生物学功能

到目前为止, 对于 *SBP-box* 基因家族功能的了解相对较少, 现有报道表明 SBP 转录因子主要参与了植物花的形成及其后期发育 (*SPL3*), 叶的形态建成 (*LGI*, *SPL15*) 和环境信号应答 (*PpSBP1*, *Crr1-SBP*), 这些功能几乎都是通过突变体的研究获得的<sup>[11]</sup>。

##### 4.1 SBP 转录因子在花的形成及发育中的作用

在拟南芥中, *SPL3* 编码的蛋白因为能够识别花分生组织特征基因 *API* (*SQUA* 的同源基因), 而被认为和花的发育有关<sup>[17]</sup>。后来证实 *SPL3* 的组成性表达可以引起提前开花, 而 *API* 的组成性表达也可以引起提前开花, 将 *SPL3* 转入 *API* 突变的植株中构建成超表达的转基因植株, 结果同样可以引起提前开花, 这说明 *SPL3* 可能不是直接调控 *API*, 而很有可能调控了与 *API* 序列很相似的其他花分生组织基因(如 *CAL*, 一个 *MADS-box* 基因)的表达。同样在拟南芥中, 由于转座子的插入而导致 *SPL8* 基因的功能缺失, 使得生育力严重下降, 这主要是因为形成花药的过程中不正常的细胞分化所导致的。除此之外, 敲除 *SPL8* 基因对于大孢子和萼片腺毛的形成, 以及雄蕊花丝的延长都有影响<sup>[18]</sup>。为了对 *SPL8* 有更深入的了解, Zhang 等<sup>[19]</sup>分别构建了 *SPL8* 缺失突变体和野生型植株的 *SPL8* 组成性表达的转基因拟南芥 (35S::*SPL8*), 可是这同样导致了生育力降低, 原因是产生了不裂的花药, 同时种子的发芽率也有所降低(只有野生型的 60%)。Lannenpaa 等<sup>[7]</sup>也发现白桦树的 *BpSPL1* 基因能特异结合 *BpMADS5* 启动子, *BpSPL1* 与 *SPL3* 具有很高的同源性, 因此认为其可能参与调节花的发育。

##### 4.2 SBP 转录因子在叶的形态建成中的作用

在玉米中, *LGI* 基因和颖苞构造基因 *TGA1* 的缺失突变体, 分别导致了玉米不能形成舌叶和叶耳<sup>[6]</sup>, 以及野生玉米粒有硬壳包裹, 而栽培玉米粒则无外壳包裹<sup>[9]</sup>。Stone 等<sup>[20]</sup>用烟曲霉毒素 B1 (fumonisin B1, FB1) 筛选拟南芥抗性植株, 选出的 FB1-resistant (fbr) 突变体 fbr6, 不仅具有 FB1 抗性, 而且在 FB1 存在时产生叶柄伸长, 叶边锯齿增大的现象, 造成这一表型的原因是由于一个 T-DNA 插入了 *SBP* 基因 *AtSPL14* 里造成的, 因此认为 *AtSPL14* 可能参与了植物的病原体应答(如由 FB1 引起的)和对植物的形态结构尤其是叶片的形态的生长发育有影响。Schwarz 等<sup>[21]</sup>分析了在拟南芥中受 miR156 调控的 11 个 *SPL* 基因中的 2 个 (*SPL9*, *SPL15*), 它们的功能缺失导致了营养生长期叶原基形成间隔期变短, 以及花序结构改变和分支增强的表型。Usami 等<sup>[22]</sup>发现了在叶片中细胞数增多而细胞体积减小的突变体 (more and smaller cells 1, msc1) 植株, 原因是 *SPL15* 基因的 miR156 的调控位点中一个 C-T 的核苷酸替换, 使得 miR156 对 *SPL15* mRNA 的降解减弱, 但这并没有影响 *SPL15* 编码的氨基酸序列, 从而使得 *SPL15* 在 msc1 突变体中的表达升高所引起的。因此, 他们提出 *SPL* 基因 (*SPL15*, 3, 4, 5) 可能是因为受到 miR156 的调控, 从而影响细胞数和细胞体积。

##### 4.3 SBP 转录因子在环境信号应答中的作用

Riese 等<sup>[23]</sup>研究发现在小立碗藓中, 由于 SBP 基因 *PpSBP1* 和 *PpSBP4* 的功能缺失而导致了侧枝分化增强的表型, 而在蓝光条件下这种表型并不明显, 所以认为 SBP 转录因子受蓝光接受体 (*PpCRY*) 的负调控, 同时也表明 SBP 转录因子也在蓝光信号转导途径中起作用。Kropat 等<sup>[8]</sup>在研究非种子植物衣藻中铜应答调节因子 (*CRR1*) 基因座时, 提出了铜应答调节因子 (*CRR1*) 的调控模型, 他们推测 SBP 转录因子也可能在铜离子信号应答中起作用。在拟南芥中的研究表明, *AtSPL14* 也可能参与了植物的病原体应答<sup>[20]</sup>。

##### 4.4 SBP 转录因子的其他作用

Manning 等<sup>[10]</sup>发现, 控制番茄果实成熟的关键基因 *CNR* (colorless non-ripening locus) 是一个 SBP 基因 (*LeSPL-CNR*), 启动子区域甲基化修饰突变体可抑制果实成熟。Wang 等<sup>[24]</sup>通过对与 *SPL* 基因相关的调控网络分析, 发现 112 个基因与 *SPL* 基因密切相关, 而且这些基因的启动子都含有一个 GATC 的核心基序, 推测 SBP 转录因子可能参与了植物组织

的发育, 生物的和非生物的胁迫应答, 以及其它转录因子和膜蛋白的激活等。同时 *SPL* 基因还可能参与了葡萄糖、无机盐、ATP 的新陈代谢, 以及碳水化合物化合物的运输。

## 5 *SBP-box* 基因家族的调控

MicroRNAs (miRNAs) 是一种重要的转录水平调控因子, 主要是通过降解目的基因的 mRNA 和抑制目的基因转录物的翻译起作用。目前, 对于 *SBP-box* 基因家族的表达调控研究也主要集中在 miRNA 调控方面。

Rhoades 等<sup>[25]</sup> 推测在拟南芥的 *SPL* 基因中有 8 个存在 miR156/157 的调控位点。随后, Schwab 等<sup>[26]</sup> 报道 miR156 调控了 *SPL3* 在营养发育阶段的表达。Arazi 等<sup>[27]</sup> 发现在苔藓的 *PpSBP3* 也有一个 miR156 的调控位点。Wu 和 Poethig<sup>[28]</sup> 发现在 *SPL3*, *SPL4* 和 *SPL5* 的 3' UTR 端存在 miR156 的调控位点, miR156 通过调控 *SPL3* 的表达来实现幼体到成体的转变。他们通过减少 miR156 的含量, 导致了 *SPL3* 的表达增强, 同时引起了植株提前开花。这与 Schwab 等<sup>[26]</sup> 获得了相似的实验结果。随后, Gandikota 等<sup>[29]</sup> 通过分析发现在 *SPL3* 的 3' UTR 端存在 miR156 和 miR157 的调控位点 (miRNA-responsive element, MRE), 在 *SPL3* 组成性表达的转基因植物中, MRE 序列的改变并不影响 *SPL3* 的转录水平, 可是在 MRE 序列没有改变的株系中, 却没有检测到 *SPL3* 蛋白, 这说明 miR156 是通过转录后水平来抑制 *SPL3* 的表达。Xie 等<sup>[30]</sup> 通过对水稻的 19 个 *SPL* 基因 (*OsSPL*) 和 12 个 miR156 (*OsmiR156*) 的前体进行序列对比, 发现 11 个 *OsSPL* 基因有 miR156 的调控位点, 并且在不同的组织中调控模式也不一样。其中 *OsmiR156b* 和 *OsmiR156h* 的过量表达导致了水稻明显变矮, 圆锥花序减小和开花延迟。Wang 等<sup>[31]</sup> 认为 miR156 主要是以一种定量的方式调节 *SPL9* 的表达, 而不是以空间的方式。现有大量研究表明 *SBP-box* 基因家族成员大都存在 miRNA 调控位点, 但是其调控模式不尽相同, 具体调控机制还需要进一步地深入研究。

## 6 展望

*SBP-box* 基因家族为绿色植物所特有, 在拟南芥基因组中有 16 个基因座, 其基因结构差异很大, 经可变剪接可得到 27 个转录本, 编码 16 个 SBP 转录因子, 他们都含有一个约 80 个氨基酸残基的保守序列。此外 SBP 蛋白还含有一个类似于 AHA 的转录

激活区, 这更加支持了 SBP 蛋白是一个转录因子。通过 *SBP-box* 基因的外显子内含子结构对比分析表明, 在陆生植物之间具有很高的保守性, 可是在陆生植物与绿藻之间的保守度却很低<sup>[32]</sup>。通过对 *SBP-box* 基因家族在拟南芥和水稻中的对比研究发现, *SBP-box* 基因家族的主要特性在拟南芥和水稻分化之前就已经存在了, 而且在单子叶植物和双子叶植物分化后, 大多数的 *SBP-box* 基因以一个物种特有的方式扩展<sup>[12]</sup>。*SPL10/SPL11* 和 *SPL09/SPL15* 既有共同表达, 也有不同表达的特征, 可能意味着正在不断分化。而 *SPL12* 的表达覆盖了 *SPL1* 的表达, 也就是说 *SPL1* 表达时, *SPL12* 一定表达, 而 *SPL12* 表达时, *SPL1* 不一定表达。同样, *SPL4* 的表达覆盖了 *SPL5* 的表达。这种表达模式可能意味着其中一个基因的表达已经不占主导地位, 或者是生物界常见的冗余现象。

*SBP* 基因是在研究花形成路径的基因调控网络中发现的, 因此被认为和花的发育密切相关, 在近几年的研究中发现 *SBP* 基因有着广泛的生物学功能。目前, 在很多植物中发现了 *SBP* 基因, 但对其功能的了解还相当少。原因之一是其功能研究几乎都是通过突变体进行的, 例如通过构建有关基因的超表达载体或沉默载体, 再利用转基因技术将其转入相应植物中, 最终通过观察其转基因植物的表型, 解释基因的功能。有些植物的转基因技术比较成熟, 如拟南芥、烟草等, 但很多植物转基因的成功率较低, 需要时间较长, 而且有些转基因植物并不一定能确切地表现出相关基因的功能, 有的甚至不表现或表现出其他新表型。因此, 随着对 *SBP-box* 基因家族研究的不断深入, 我们在通过实验研究基因功能的同时, 还应该通过生物信息学的方法分析 *SBP* 基因及其与其他基因 (如 *MADS-box* 基因) 的关系, 这对于进一步阐明 *SBP* 基因的功能及其调控将会具有重要的意义。

## [参 考 文 献]

- [1] Cawley S, Bekiranov S, Ng HH, et al. Unbiased mapping of transcription factor binding sites along human chromosomes 21 and 22 points to widespread regulation of noncoding RNAs. *Cell*, 2004, 116(4): 499-509
- [2] Klein J, Saedler H, Huijser P. A new family of DNA binding proteins includes putative transcriptional regulators of the *Antirrhinum majus* floral meristem identity gene *SQUAMOSA*. *Mol Gen Genet*, 1996, 250(1): 7-16
- [3] Huijser P, Klein J, Lönnig WE, et al. Bracteomania, an inflorescence anomaly, is caused by the loss of function of the

- MADS-box gene *squamosa* in *Antirrhinum majus*. *EMBO J*, 1992, 11(4): 1239–49
- [4] Cardon G, Klein J, Huijser P, et al. Molecular characterisation of the *Arabidopsis* SBP-box genes. *Gene*, 1999, 237(1): 91–104
- [5] Guo, A. Y, Zhu QH, Luo J, et al. Genome-wide identification and evolutionary analysis of the plant specific SBP-box transcription factor family. *Gene*, 2008, 418(1–2): 1–8
- [6] Moreno MA, Harper LC, Krueger RW, et al. *liguleless1* encodes a nuclear-localized protein required for induction of ligules and auricles during maize leaf organogenesis. *Genes Dev*, 1997, 11(5): 616–28
- [7] Länneppää M, Jänönen I, Hölttä-Vuori M, et al. A new SBP-box gene *BpSPL1* in silver birch (*Betula pendula*). *Physiol Plantarum*, 2004, 120(3): 491–500
- [8] Kropat J, Tottey S, Birkenbihl RP, et al. A regulator of nutritional copper signaling in *Chlamydomonas* is an SBP domain protein that recognizes the GTAC core of copper response element. *Proc Natl Acad Sci*, 2005, 102(51): 18730–5
- [9] Wang H, Nussbaum-Wagler T, Li B, et al. The origin of the naked grains of maize. *Nature*, 2005, 436(7051): 714–9
- [10] Manning K, Tor M, Poole M, et al. A naturally occurring epigenetic mutation in a gene encoding an SBP-box transcription factor inhibits tomato fruit ripening. *Nat Genet*, 2006, 38(8): 948–952
- [11] Maike Riese, Susanne Höhmann, Huijser P, et al. Comparative analysis of the *SBP-box* gene families in *P. patens* and seed plants. *Gene*, 2007, 401(1–2): 28–37
- [12] Yang Z, Wang X, Gu S, et al. Comparative study of SBP-box gene family in *Arabidopsis* and rice. *Gene*, 2008, 407(1–2): 1–11
- [13] Hultquist JF, Dorweiler JE. Feminized tassels of maize *mop1* and *ts1* mutants exhibit altered levels of miR156 and specific *SBP-box* genes. *Planta*, 2008, 229(1): 99–113
- [14] Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, et al. A Novel zinc-binding motif revealed by solution structures of DNA-binding domains of *Arabidopsis* SBP-family transcription factors. *J Mol Biol*, 2004, 337(1): 49–63
- [15] Birkenbihl RP, Jach G, Huijser P, et al. Functional dissection of the plant-specific SBP-domain: Overlap of the DNA-binding and nuclear localization domains. *J Mol Biol*, 2005, 352(3): 585–96
- [16] Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, et al. An *Arabidopsis* SBP-domain fragment with a disrupted C-terminal zinc-binding site retains its tertiary structure. *FEBS Lett*, 2006, 580(8): 2109–16
- [17] Cardon GH, Saedler H, Huijser P, et al. Functional analysis of the *Arabidopsis thaliana* *SBP-box* gene *SPL3*: a novel gene involved in the floral transition. *Plant J*, 1997, 12(2): 367–77
- [18] Unte US, Sorensen AM, Huijser P, et al. *SPL8*, an *SBP-box* gene that affects pollen sac development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2003, 15(4): 1009–19
- [19] Zhang Y, Schwarz S, Saedler H, et al. *SPL8*, a local regulator in a subset of gibberellin-mediated developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(3): 429–439
- [20] Stone JM, Liang X, Neel ER, et al. *Arabidopsis* *AtSPL14*, a plant-specific SBP-domain transcription factor, participates in plant development and sensitivity to fumonisin B1. *Plant J*, 2005, 41(5): 744–754
- [21] Schwarz S, Grande AV, Huijser P, et al. The microRNA regulated *SBP-box* genes *SPL9* and *SPL15* control shoot maturation in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(1–2): 183–95
- [22] Usami T, Horiguchi G, Yano S, et al. The more and smaller cells mutants of *Arabidopsis thaliana* identify novel roles for *squamosa* promoter binding protein-like genes in the control of heteroblasty. *Development*, 2009, 136(6): 955–64
- [23] Riese M, Zobel O, Saedler H, et al. SBP-domain transcription factors as possible effectors of cryptochrome-mediated blue light signalling in the moss *Physcomitrella patens*. *Planta*, 2008, 227(2): 505–15
- [24] Wang Y, Hu Z, Yang Y, et al. Function annotation of an *SBP-box* gene in *Arabidopsis* based on analysis of co-expression networks and promoters. *Int J Mol Sci*, 2009, 10(1): 116–32
- [25] Rhoades MW, Reinhart BJ, Lim LP, et al. Prediction of plant microRNA targets. *Cell*, 2002, 110(4): 513–20
- [26] Schwab R, Palatnik JF, Riester M, et al. Specific effects of microRNAs on the plant transcriptome. *Dev Cell*, 2005, 8(4): 517–27
- [27] Arazi T, Talmor-Neiman M, Stav R, et al. Cloning and characterization of micro-RNAs from moss. *Plant J*, 2005, 43(6): 837–48
- [28] Wu G, Poethig RS. Temporal regulation of shoot development in *Arabidopsis thaliana* by miR156 and its target *SPL3*. *Development*, 2006, 133(18): 3539–47
- [29] Gandikota M, Birkenbihl RP, Susanne Höhmann, et al. The miRNA156/157 recognition element in the 3' UTR of the *Arabidopsis* *SBP box* gene *SPL3* prevents early flowering by translational inhibition in seedlings. *Plant J*, 2007, 49(4): 683–93
- [30] Xie K, Wu C, Xiong L. Genomic organization, differential expression, and interaction of *SQUAMOSA* promoter-binding-like transcription factors and microRNA156 in Rice<sup>[10]</sup>. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 280–93
- [31] Wang JW, Schwab R, Czech B, et al. Dual effects of miR156-targeted *SPL* genes and *CYP78A5/KLUH* on plastochron length and organ size in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 2008, 20(5): 1231–43
- [32] Roy SW, Penny D. Patterns of intron loss and gain in plants: intron loss-dominated evolution and genome-wide comparison of *O. sativa* and *A. Thaliana*. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(1): 171–81