

DOI: 10.13376/j.cblls/2014059

文章编号: 1004-0374(2014)04-0407-07

植物生长素响应基因SAUR的研究进展

朱宇斌^{1,2}, 孔莹莹^{1,2}, 王君晖^{2*}

(1 浙江大学医学院附属邵逸夫医院生物医学研究中心, 杭州 310016;

2 浙江大学生命科学学院遗传学研究所, 杭州 310058)

摘要: 植物激素生长素在植物生长和发育过程中起重要的调节作用, 它能够诱导一系列生长素早期响应基因的表达, 包括 *Aux/IAA*、*GH3* 和 *SAUR*。对拟南芥、水稻、高粱和茄科进行生物信息学分析后显示: 大部分 *SAURs* 基因没有内含子, 并且成簇坐落在染色体上; 它们有特定的保守区, 包含生长素响应元件 AuxREs 和促使 mRNA 降解的下游元件 DST 等。近年来, 许多研究人员通过对 SAUR 蛋白功能的研究, 发现它们主要参与调节生长素的合成和运输, 从而影响细胞的膨大, 但相关的机制并不明确, 有待进一步的研究。从生物信息学和功能两方面综述了植物 SAUR 基因家族的研究进展, 并对未来的研究方向做了展望。

关键词: 生长素; SAUR; 生物信息; 基因表达; 细胞膨大

中图分类号: Q37; Q946.885 文献标志码: A

Research advances in auxin-responsive SAUR genes

ZHU Yu-Bin^{1,2}, KONG Ying-Ying^{1,2}, WANG Jun-Hui^{2*}

(1 Biomedical Research Center, Sir Run Run Shaw Hospital, College of Medicine, Zhejiang University, Hangzhou 310016, China; 2 Institute of Genetics, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: The plant hormone auxin, critical for plant growth and development processes, plays its regulatory role mainly by inducing expression of early auxin response genes including *Aux/IAA*, *GH3* and *SAUR*. As is shown by analysis on genomic information of *Arabidopsis*, rice, sorghum and solanaceae species, most of the *SAURs* contain no intron, cluster on the chromosomes, include conserved specific domain in the core region, and contain auxin-responsive elements (AuxREs) as well as mRNA-destabilizing downstream element (DST) in the corresponding regions. Recently, many researchers have devoted to illustrate the functions of SAUR proteins to find that they are capable to modulate auxin synthesis and transport, and that they affect cell expansion by an unknown mechanism. In this review, we summarize recent progresses regarding biological information and the functions, and provide prospective views in the end.

Key words: auxin; SAUR; biological information; gene expression; cell expansion

生长素 (auxin, indole acetic acid, IAA) 是最早发现的一类植物激素, 在植物生长和发育过程中起了重要的调节作用。生长素调节植物细胞的伸长和分裂, 植物向地性和向光性的形成, 主根和侧根的发育, 维管组织的发育和根毛的形成, 以及花的形成等等^[1-4]。生长素能调节数以百计的基因的表达, 而主要的生长素早期响应基因包括 3 大基因家族: *Aux/IAA* (auxin/indole-3-acetic acid)、*GH3* (gretchen hagen3) 和 *SAUR* (small auxin up RNA)。其中, 针对 *Aux/IAA* 和 *GH3* 两大基因家族的研究越来越

深入, 让我们对生长素信号转导途径以及生长素和其他植物激素之间的互作有了更新的认识^[5-13]。

Aux/IAA 是一个转录抑制因子, 包含 4 个保守结构域。生长素浓度较低时, 游离的 *Aux/IAA* 与生长素响应因子 (auxin response factor, ARF) 形成异源

收稿日期: 2013-10-23; 修回日期: 2014-02-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170211)

*通信作者: E-mail: junhuiwang@zju.edu.cn; Tel: 0571-88206495

二聚体,抑制生长素响应基因的表达;当生长素浓度升高时,生长素就会与生长素受体转运抑制因子1 (transport inhibitor response 1/auxin-binding F-box protein, TIR1/AFB) 蛋白结合,引起 Aux/IAA 泛素化而被降解,释放出 ARF,从而促进生长素响应基因的表达^[10,12-13]。

GH3 基因家族编码一类酰胺合成酶,能促使氨基酸与 IAA、茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和水杨酸 (salicylic acid, SA) 结合,改变它们在细胞内的生物活性形式的浓度,从而调控植物的生长、发育和防御反应^[7]。

SAUR 基因家族是植物特有的、生长素响应因子中最大的一个家族。1987年, McClure 和 Guilfoyle 在大豆下胚轴中发现 *SAUR* 基因,认为它是一种由生长素诱导的转录本^[14]。随后, *SAUR* 基因被发现广泛地存在于各种植物中^[14-19]。随着基因组测序及生物信息学的不断发展,发现在拟南芥中共有 78 个 *AtSAURs* 基因,水稻中有 58 个 *OsSAURs* 基因,马铃薯中有 134 个 *StSAURs* 基因,番茄中有 99 个 *SISAURs* 基因,以及在高粱中有 71 个 *SbSAURs* 基因^[20-24]。近些年来,为了更好地理解生长素在植物发育过程中的作用,科学家们开始对拟南芥和水稻等植物 *SAUR* 基因进行研究,并取得了一些进展。

1 SAUR基因家族生物信息学特征

SAUR 基因家族能够在生长素诱导的早期做出响应,是生长素早期应答的 3 大基因家族之一。*SAUR* 基因一般都没有内含子,大部分都是成簇存在的。它们编码的蛋白质的相对分子质量一般比较小,在 $9 \times 10^3 \sim 3 \times 10^4$ 之间,并且能够在生长素处理之后的极短时间内进行合成。由于 *SAUR* 的 3' 非翻译区存在着一个保守的下游元件 (downstream

element, DST), 使得 *SAUR* 编码的 mRNAs 极不稳定,会在几分钟之内被降解^[18,25]。同时,与其他两类生长素早期响应基因一样,多数 *SAUR* 基因在启动子区域都含有一个或多个生长素反应元件 (auxin responsive elements, AuxREs)^[20,26]。此外,绝大多数的 *SAUR* 蛋白都有一个大约 60 个氨基酸残基、保守的 *SAUR* 特别区域 (*SAUR*-specific domain, SSD)^[27]。Wu 等^[23] 对不同来源的 484 个 *SUAR* 基因进行了分析,结果显示其中的 450 个蛋白具有 4 个高度保守的基序 (基序 I~IV), 其余的 34 个则缺少 1~2 个基序;另外也发现其中 100 个 *SAUR* 蛋白具有基序 V。目前,关于植物 *SAUR* 基因的研究不多,主要集中在拟南芥和水稻等物种,已报道的不同物种间 *SAUR* 基因家族的比较见表 1。

AtSAURs 编码的蛋白质由 86~189 个氨基酸残基组成,相对分子质量在 $9 \times 10^3 \sim 12 \times 10^3$ 之间。除了 *AtSAUR11* 基因,其余的 *AtSAURs* 基因都缺乏内含子。绝大多数的 *AtSAURs* 是串联成簇分布在拟南芥的染色体上的,并且在 cDNA 和氨基酸水平上具有高度的序列相似性和同一性。其中,1 号染色体上有 8 个基因;3 号染色体上有 5 个;4 号染色体上有 6 个;5 号染色体上有 7 个^[20]。Kodaira 等^[28] 根据 *AtSAURs* 之间的进化关系,把它们划分为 3 类: clade I、clade II 和 clade III。

OsSAURs 蛋白的相对分子质量在 $10 \times 10^3 \sim 27 \times 10^3$ 之间,并且所有 *OsSAURs* 的编码区都没有内含子,但绝大多数蛋白的 N 端推测含有一个核定位信号^[21]。序列分析表明, *OsSAURs* 同样存在着 AuxRE 和 DST。绝大多数的 *OsSAURs* 基因成簇出现在基因组上,但它们序列的相似性并不高。58 个 *OsSAURs* 基因分布在除了染色体 5 和 11 外的其余 10 条染色体上:9 号染色体上有 19 个 *OsSAURs*,

表1 不同物种SAUR基因家族之间的比较

物种	成员数目 (无内含子+ 有内含子)	DST	AuxREs	基序 I~IV	染色体定位	进化树 分类	参考文献
拟南芥	78(77+1)	有	有	有	大部分成簇出现,主要存在于 1号、3号、4号和5号染色体上	3类	[20, 23-24, 28]
水稻	58(58+0)	有	有	有	大部分成簇出现,主要存在于1号、 2号、3号、9号和12号染色体上	2类	[21, 23]
番茄	99(90+9)	有	有	有	大部分成簇出现,主要存在于 1号、10号和11号染色体上	/	[23]
马铃薯	134(131+3)	有	有	有	/	/	[23]

其中 17 个基因串联成簇地出现在同一个位点上; 2 号染色体上有 9 个; 4、6、8 号染色体上各有 6 个; 3 号染色体上有 5 个; 1 号染色体上有 3 个; 12 号染色体上有 2 个; 7、10 染色体上各有 1 个^[21]。*OsSAURs* 基因家族的进化分析显示, 除了 2 个假基因外, 其他的基因可归纳为两个亚群: 亚群 A 和亚群 B。其中, 亚群 A 包含 18 个基因, 亚群 B 则包含 38 个基因^[21]。

最近, 有研究者使用生物信息学对番茄和马铃薯的基因组进行了分析, 分别确定了 99 个 *SISAURs* 和 134 个 *StSAURs*^[23]。其中, 番茄中 SAUR 蛋白的相对分子质量在 $6 \times 10^3 \sim 22.4 \times 10^3$ 之间, 而马铃薯中 SAUR 蛋白的相对分子质量在 $9.1 \times 10^3 \sim 25.1 \times 10^3$ 之间。这些基因中, 有 9 个 *SISAURs* 和 3 个 *StSAURs* 基因含有 1 或 2 个内含子, 其余的基因都没有内含子。99 个 *SISAURs* 并不是随机分布在 12 条染色体上, 其中 80% 的基因是成簇存在的^[23]。在这些基因中, 31 个 *SISAURs* 定位在 1 号染色体上, 其中的 29 个是在同一个区域使用不同的转录起始点; 11 个基因定位在 11 号染色体的同一区域; 16 个基因分布在 10 号染色体的 3 个不同的区域^[23]。对 *SISAURs* 基因的上游序列分析显示存在 7 种不同类型的顺式元件 (cis-elements): 生长素信号转导相关顺式元件 (auxin signaling transduction related cis-element)、干旱应激相关顺式元件 (drought stress-related cis-element)、盐应激相关顺式元件 (salt stress-related cis-element)、热休克元件 (heat shock element)、光信号转导相关顺式元件 (light signal transduction-related cis-element)、 Ca^{2+} 响应顺式元件 (Ca^{2+} -responsive cis-element) 和钙调素结合 CGCG 框 (calmodulin-binding/CGCG box)。这些顺式元件表明这些基因可能参与植物激素信号和非生物胁迫过程^[23]。

2 SAURs的功能研究

尽管其他两大类生长素早期响应基因家族 *Aux/IAA* 和 *GH3* 的功能已经被广泛地研究, 但是对于 *SAUR* 的研究还比较稀缺。虽然早年间就有研究者通过一些 *SAUR* 基因的功能缺失来获得表型变化的尝试, 但是由于功能的冗余以及 *SAUR* 基因家族保守成员间的互补, 阻止了基因缺失突变体表型的出现。近年来, 研究者开始在拟南芥和水稻中研究 *SAUR* 的基因功能, 并取得了一些进展^[24,28-35], 已报道的植物 *SAUR* 基因的功能研究结果见表 2。

2.1 AtSAURs

AtSAURs 基因的 clade I 和 clade II 有在叶子中高表达, 而在根中低表达的趋势, 但 clade III 的表达模式却与它们完全相反^[28]。另外, clade I 和 clade II 中的许多成员的表达都会受到 ABA 以及渗透压的影响而下调, 但 clade III 却并没有显示出这种趋势^[28]。在 clade I 中有 12 个 *AtSAURs* 基因会响应生长素, 从而表达量上调, 其中包括 *AtSAUR63~68*; 在 clade II 中有 5 个 *AtSAURs* 基因会响应生长素, 从而表达量上调; 而在 clade III 中只有 4 个 *AtSAURs* 基因的表达会响应生长素而上调: *AtSAUR34~35*, *45~46*^[28]。

近期, Chae 等^[29]对 clade I 中的 *AtSAUR63* 研究发现: (1) *AtSAUR63* 定位在细胞质膜上, 主要表达在下胚轴、子叶、叶柄、新生的莲座叶和花序茎中, 但并不在根中表达; (2) 过量表达 *AtSAUR63-GFP* 和 *AtSAUR63-GUS* 的转基因株系, 总是呈现出长的下胚轴、花瓣和雄蕊花丝, 并且在下胚轴中, 由上往下转运的生长素含量升高; (3) 该株系还出现了波浪形的下胚轴和扭曲的花序茎, 而在表达了靶向 *AtSAUR63* 亚家族 (*AtSAUR61~68* 和 75) 的人工 microRNA 的株系中, 植株的下胚轴和雄蕊花丝都变短了。

同时, Spartz 等^[31]对拟南芥中的 *AtSAUR19* 亚家族 (*AtSAUR19~AtSAUR24*, clade II) 研究发现: (1) 该亚家族编码的蛋白质极不稳定, 但是在其 N 端加上一个标签之后, 蛋白的稳定性就得到了很大的提高。 (2) 通过蛋白质的定位显示, *AtSAUR19* 主要定位在细胞质膜上, 在生长的下胚轴和根的延伸区中表达。 (3) 在稳定表达 *AtSAUR19* 融合蛋白的株系中出现了以下的表型: 下胚轴增长、叶片变大、顶钩缺陷 (defective apical hook maintenance)、向性反应改变 (altered tropic responses) 以及生长素转运水平增加; 而在表达靶向 *AtSAUR19* 亚家族的人工 microRNA 的幼苗中, 下胚轴和叶片的表型则正好相反, 生长素的转运量也有所降低。

以上这些结果表明, *AtSAUR63* 和 *AtSAUR19* 亚家族可能通过调节生长素的转运来正向调节细胞的扩增。

Park 等^[27]通过分子遗传和转基因技术对 clade III 中的 *AtSAUR32* 进行了研究发现: (1) *AtSAUR32* 定位于细胞核; (2) 过量表达 *AtSAUR32* 会导致下胚轴变短且无钩, 子叶在夜间呈现出半开式状态; 但是这种下胚轴无钩的表型可用外源生长素回

表2 植物 SAUR基因的功能研究概况

基因	亚细胞定位	表达部位	过表达株系或功能缺失株系的相关表型	功能	参考文献
<i>AtSAUR63</i> (clade I)	细胞质膜	主要表达在下胚轴、子叶、叶柄、新生的莲座叶和花序茎中,但并不在根中表达	过量表型:下胚轴、花瓣和雄蕊花丝变长,下胚轴和花序茎扭曲,生长素转运水平增加 功能缺失:下胚轴和雄蕊花丝变短	<i>AtSAUR63</i> 和 <i>AtSAUR19</i> 可能通过调节生长素的转运来正向调节细胞的扩增	[29]
<i>AtSAUR19</i> (clade II)	细胞质膜	生长的下胚轴和根的延伸区	过量表型:下胚轴增长,叶片变大,顶钩缺陷,热反应的改变以及生长素转运水平增加 功能缺失:下胚轴变短,叶片变小,生长素转运量降低		[31]
<i>AtSAUR32</i> (clade III)	细胞核	主要表达在顶钩的内侧	过量表型:下胚轴变短,无钩,夜间部分子叶开启 功能缺失:下胚轴变长	<i>AtSAUR32</i> 与顶钩的发育相关	[27]
<i>AtSAUR36</i> (clade III)	细胞核	主要在叶片和延伸组织中表达	过量表型:黄化苗中顶钩消失,光培养幼苗中下胚轴变长,产量降低,花序茎扭曲	<i>AtSAUR36</i> 可能在植物生长发育过程中扮演了一个生长素和赤霉素信号整合的交汇点的角色	[34]
<i>AtSAUR41</i> (clade III)	细胞质	表达于静止中心、皮层、侧根原基的干细胞和原基附近膨大的内皮层细胞中	过量表型:下胚轴增长,植物生物量增加,主根变长,侧根发育旺盛,花瓣膨大和花序茎扭曲		[30]
<i>AtSAUR40</i> (clade III)	细胞质	/	/	<i>AtSAUR40</i> 、 <i>AtSAUR41</i> 、 <i>AtSAUR71</i> 和 <i>AtSAUR72</i> 为同一亚家族,可能与静止中心和皮层中细胞的大小以及生长素运输有很大的关系	[32]
<i>AtSAUR71</i> (clade III)	细胞质	表达于幼根和下胚轴的中柱,维管发育过程中也有表达;在气孔的形成过程中也能够特异性的表达	/		[35]
<i>AtSAUR72</i> (clade III)	/	表达于幼根和下胚轴的中柱,维管发育过程中也有表达	/		[24]
<i>OsSAUR39</i>	细胞质	老的叶子中高水平表达	过量表型:茎和根的生长被抑制,茎的形态发生变化,维管组织缩小,产量降低;生长素含量和极性运输减少,叶绿素含量降低,花青素、脱落酸、糖和淀粉含量增高,叶片提前衰老	<i>OsSAUR39</i> 在生长素水平和转运上起了负调控的作用	[33]
<i>ZmSAUR2</i>	细胞核	在胚芽鞘和中胚轴中表达	/	<i>ZmSAUR2</i> 和 <i>ZmSAUR1</i> 可能在生长素调节的细胞伸长过程中起作用;可与钙调蛋白相结合,涉及到钙调蛋白二级信号系统和生长素信号通路之间的联系	[36]
<i>ZmSAUR1</i>	/	/	/		[37]

补; (3) T-DNA 插入失活突变体的下胚轴要比野生型的下胚轴长, 并且顶钩并无变化; (4) 与

DR5::GUS(*DR5* 是人工合成的启动子, 包含多个能和 ARF 结合的 AuxRE, 用以评估生物活性的生长

素浓度)相似的是, *AtSAUR32* 主要表达在顶钩的内侧, 但在光照条件下, 它的转录本则会平均地分布在顶端区域。这些都说明了顶钩的发育与 *AtSAUR32* 基因的表达有很大的关系。

Stamm 和 Kumar 认为 *AtSAUR36* 也是 clade III 中的成员, 主要在叶片和延伸组织的细胞核中表达。他们研究发现: (1) *AtSAUR36* 的表达能被生长素诱导, 但却会被赤霉素抑制; (2) 在基因敲除和异位表达的株系中, 种子萌发对多效唑和外源 ABA 的响应受到了影响; (3) 在低表达 *AtSAUR36* 的株系的生长发育的后期, *AtSAUR36* 的基因表达水平和野生型植株相似, 但是异位表达 *AtSAUR36* 会导致黄化苗中顶钩的消失和光培养幼苗中下胚轴的明显变长; (4) 异位表达 *AtSAUR36* 的成熟株系, 产量降低同时出现了波浪形的花序轴 (inflorescence axes)。这些结果表明, *AtSAUR36* 可能在植物生长发育过程中扮演了一个生长素和赤霉素信号整合的交汇点的角色。在另一个独立实验中, *AtSAUR36* 被证实了能够调节叶片的衰老和大小^[30]。

基因芯片结果显示, *AtSAUR41* 的表达受到昼夜节律、生物胁迫、线粒体功能障碍和活性氧的调节^[28]。*AtSAUR41* 亚家族同样属于 clade III, 包含 4 个基因: *AtSAUR40*、*AtSAUR41*、*AtSAUR71* 和 *AtSAUR72*。近年来, 本实验室针对 *AtSAUR41* 亚家族进行了一定研究, 并取得了一些进展。Qiu 等^[35]发现, *AtSAUR40*、*AtSAUR41* 和 *AtSAUR71* 主要定位于细胞质中。有趣的是, *AtSAUR41* 特异表达于根分生组织干细胞龛 (stem cell niche) 的静止中心细胞和皮层-内皮起始细胞, 在生长素刺激下, 内皮层的表达会激增; 在侧根发育过程中, *AtSAUR41* 表达在侧根原基的干细胞和原基附近膨大的内皮层细胞中^[32], 这是干细胞龛中鉴定的第一个 SAUR 基因, 而干细胞龛在响应发育和环境信号中起重要作用。*AtSAUR40* 和 *AtSAUR71* 的表达受 ABA 信号和叶绿体的功能状态影响。*AtSAUR71* 和 *AtSAUR72* 主要表达在幼根和下胚轴的中柱中, 同时也在维管发育过程中表达。另外, 在气孔的形成过程中 *SAUR71* 也能够特异性地表达^[35]。过量表达 *SAUR41* 会导致下胚轴增长、植物生物量增加、主根变长、侧根发育旺盛、花瓣膨大和花序茎扭曲^[32]。使用 *PIN2*、*WOX5*、*PLT2* 和 *ACR4* 启动子驱动 *AtSAUR41* 组织特异表达, 诱导了新的生长素信号峰在静止中心上的形成; 而 *PIN2* 和 *PLT2* 启动子驱动表达则增加了植株根的向地性生长^[32]。同时, 这

些转基因苗根部干细胞龛中的细胞特异性增强^[32]。*AtSAUR41* 亚家族的这种特殊的表达模式与 *AtSAUR19* 和 *AtSAUR63* 亚族完全不同。尽管只有过量表达和异位表达的研究, 但是不难发现, *AtSAUR41* 可能与静止中心和皮层中细胞的大小以及生长素运输有很大的关系, 并且涉及到响应发育和环境信号过程。

尽管上述的 *AtSAUR* 基因有各自独特的基因表达和蛋白定位模式, 但部分基因的过表达株系在表型上存在着一些相似性: 在 *SAUR63*、*SAUR19* 和 *SAUR41* 的过表达株系的下胚轴中, 都出现了下胚轴变长、轴表皮细胞膨大、IAA 转运水平升高等类似表型; 在 *SAUR19*、*SAUR32* 和 *SAUR36* 的过表达株系中都出现顶钩缺陷的表型; 花瓣膨大和花序茎扭曲同时存在于 *SAUR63* 和 *SAUR41* 的过表达株系的中。有趣的是, 只在 *SAUR32* 的过表达株系中出现了下胚轴变短的表型; 在 *SAUR41* 过表达株系中, 主根长度明显增加, 侧根发育旺盛。因此, 在分子功能上, 拟南芥 SAUR 蛋白之间存在着相似性, 但同时也有特异性。

2.2 OsSAURs

OsSAUR39 主要定位在细胞质中。Kant 等^[24], 以及 Kant 和 Rothstein^[33] 认为, 在不同的环境刺激 (比如生长素、氮、盐、细胞分裂素、缺氧等) 下, *OsSAUR39* 能瞬间改变基因的表达量以适应环境的变化。一般情况下, 生长素主要在分生组织中合成, 但是 *OsSAUR39* 却在老的叶片中高水平表达。与野生型相比, 过量表达 *OsSAUR39* 基因会抑制茎和根的生长, 改变茎的形态, 缩小维管组织, 以及降低产量: 在这些株系中, 生长素含量减少了, 生长素的极性运输减少了, 以及一些可能的生长素生物合成和转运基因的表达也下调了; 转基因株系叶绿素含量较低, 花青素、脱落酸、糖和淀粉含量较高。同时, 叶片也会提前衰老。大部分这些表型都与生长素水平和运输呈负相关, 表明了 *OsSAUR39* 基因在生长素水平和转运上起了负调控的作用。

有趣的是, *OsSAUR39* 与 *AtSAUR63* 高度同源, 但两者对于生长素运输的影响却完全不同: *OsSAUR39* 抑制生长素的运输, 而过表达 *AtSAUR63* 却促进生长素的转运, 相关机理仍有待探究。

2.3 其他

有研究者在大豆和玉米中观察到, SAUR 主要在延伸组织中表达^[14,36], 这就说明了 SAUR 基因在生长素所调节的细胞伸长过程中有着特殊的意义。

另外,对玉米中的 ZmSAUR2 的分析显示它的半衰期很短,只有仅仅 7 min^[36-37],表明 SAUR 有可能介导其对生长素的瞬时响应;玉米、拟南芥中的一部分 SAUR 蛋白,如 ZmSAUR1 等会与钙调蛋白相结合^[36-38],这说明了 Ca²⁺/钙调蛋白二级信号系统和生长素信号通路存在某种联系。

3 前景与展望

生长素是最早被发现的一类植物激素,在高等植物中分布很广,并且在调节植物生长方面起到了关键作用。作为生长素早期响应基因之一,弄清 SAUR 对植物发育的作用有着重要的意义。综合以上的这些 SAUR 基因的功能研究结果,SAUR 的转录本主要存在于干细胞以及根茎的中柱细胞中,可能作为信号分子,通过某种未知的途径在维持生长素水平、调控生长素转运以及细胞扩增方面起到重要的作用,这使得对整个 SAUR 基因家族的研究具有重要意义。虽然对拟南芥和水稻 SAUR 基因的研究取得了一定进展,但对于这个家族的研究还不够,仍然有许多问题需要继续研究,如 SAUR 蛋白如何调控生长素转运,为什么它们有时候促进生长素的转运而有时候又抑制其转运,它们是否还与植物体内的其他激素有关等。这些问题仍有待进一步的研究。目前,我们正针对高粱的 SAUR 进行系统地生物信息学分析,希望对进一步了解 SAUR 家族的进化和功能有所帮助。

[参 考 文 献]

- [1] Woodward AW, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot*, 2005, 95(5): 707-35
- [2] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling. *Nature*, 2009, 459(7250): 1071-8
- [3] Vanneste S, Friml J. Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell*, 2009, 136(6):1005-16
- [4] 李真,熊国胜,王永红. 生长素调控植物重力反应的分子机理研究. *生命科学*, 2010, 22(1): 15-23
- [5] Tiwari SB, Wang XJ, Hagen G, et al. AUX/IAA proteins are active repressors, and their stability and activity are modulated by auxin. *Plant Cell*, 2001, 13(12): 2809-22
- [6] 刘振华,于延冲,向凤宁. 生长素响应因子与植物的生长发育. *遗传*, 2011, 33(12): 1335-46
- [7] Park JE, Park JY, Kim YS, et al. GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2007, 282(13): 10036-46
- [8] Westfall CS, Zubieta C, Herrmann J, et al. Structural basis for prereceptor modulation of plant hormones by GH3 proteins. *Science*, 2012, 336(6089): 1708-11
- [9] Gray WM, Kepinski S, Rouse D, et al. Auxin regulates SCF(TIR1)-dependent degradation of AUX/IAA proteins. *Nature*, 2001, 414(6861): 271-6
- [10] Tan X, Calderon-Villalobos LI, Sharon M, et al. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature*, 2007, 446(7136): 640-5
- [11] Paponov IA, Paponov M, Teale W, et al. Comprehensive transcriptome analysis of auxin responses in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2008, 1(2): 321-37
- [12] Kepinski S, Leyser O. The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 2005, 435(7041): 446-51
- [13] Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 2005, 435(7041): 441-5
- [14] McClur BA, Guilfoyle T. Characterization of a class of small auxin-inducible soybean polyadenylated RNAs. *Plant Mol Biol*, 1987, 9(6): 611-23
- [15] Guilfoyle TJ, Hagen G, Li Y, et al. Auxin-regulated transcription. *Australian J Plant Physiol*, 1993, 20(5): 489-502
- [16] Roux C, Bilang J, Theunissen BH, et al. Identification of new early auxin markers in tobacco by mRNA differential display. *Plant Mol Biol*, 1998, 37(2): 385-9
- [17] Yamamoto KT, Mori H, Imaseji H. cDNA cloning of indole-3-acetic acid-regulated genes: Aux22 and SAUR from mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyl tissue. *Plant Cell Physiol*, 1992, 33(1): 93-7
- [18] Gil P, Liu Y, Orbović V, et al. Characterization of the auxin-inducible SAUR-AC1 gene for use as a molecular genetic tool in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1994, 104(2): 777-84
- [19] Yang T, Poovaiah BW. Molecular and biochemical evidence for the involvement of calcium/calmodulin in auxin action. *J Biol Chem*, 2000, 275(5): 3137-43
- [20] Hagen G, Guilfoyle T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol*, 2002, 49(3-4): 373-85
- [21] Jain M, Tyagi AK, Khurana JP. Genome-wide analysis, evolutionary expansion, and expression of early auxin-responsive SAUR gene family in rice (*Oryza sativa*). *Genomics*, 2006, 88(3): 360-71
- [22] Wang S, Bai Y, Shen C, et al. Auxin-related gene families in abiotic stress response in *Sorghum bicolor*. *Funct Integr Genomics*, 2010, 10(4): 533-46
- [23] Wu J, Liu S, He Y, et al. Genome-wide analysis of SAUR gene family in *Solanaceae* species. *Gene*, 2012, 509(1): 38-50
- [24] Kant S, Bi YM, Zhu T, et al. SAUR39, a small auxin-up RNA gene, acts as a negative regulator of auxin synthesis and transport in rice. *Plant Physiol*, 2009, 151(2): 691-701
- [25] Newman TC, Ohme-Takagi M, Taylor CB, et al. DST sequences, highly conserved among plant SAUR genes, target reporter transcripts for rapid decay in tobacco. *Plant Cell*, 1993, 5(6): 701-14
- [26] Li Y, Liu ZB, Shi X, et al. An Auxin-inducible element in *Soybean* SAUR promoters. *Plant Physiol*, 1994, 106(1):

- 37-43
- [27] Park JE, Kim YS, Yoon HK, et al. Functional characterization of a small auxin-up RNA gene in apical hook development in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 2007, 172(1): 150-7
- [28] Kodaira KS, Qin F, Tran LS, et al. *Arabidopsis* Cys2/His2 zinc-finger proteins AZF1 and AZF2 negatively regulate abscisic acid-repressive and auxin-inducible genes under abiotic stress conditions. *Plant Physiol*, 2011, 157(2): 742-56
- [29] Chae K, Isaacs CG, Reeves PH, et al. *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA63 promotes hypocotyl and stamen filament elongation. *Plant J*, 2012, 71(4): 684-97
- [30] Hou K, Wu W, Gan SS. SAUR36, a small auxin up RNA gene, is involved in the promotion of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 161(2): 1002-9
- [31] Spartz AK, Lee SH, Wenger JP, et al. The SAUR19 subfamily of SMALL AUXIN UP RNA genes promote cell expansion. *Plant J*, 2012, 70(6): 978-90
- [32] Kong Y, Zhu Y, Gao C, et al. Tissue-specific expression of SMALL AUXIN UP RNA41 differentially regulates cell expansion and root meristem patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(4): 609-21
- [33] Kant S, Rothstein S. Auxin-responsive SAUR39 gene modulates auxin level in rice. *Plant Signal Behav*, 2009, 4(12): 1174-5
- [34] Stamm P, Kumar PP. Auxin and gibberellin responsive *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA36 regulates hypocotyl elongation in the light. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(6): 759-69
- [35] Qiu T, Chen Y, Li M, et al. The tissue-specific and developmentally regulated expression patterns of the SAUR41 subfamily of SMALL AUXIN UP RNA genes: potential implications. *Plant Signal Behav*, 2013, 8(8): e25283
- [36] Knauss S, Rohrmeier T, Lehle L. The auxin-induced maize gene ZmSAUR2 encodes a short-lived nuclear protein expressed in elongating tissues. *J Biol Chem*, 2003, 278(26): 23936-43
- [37] Yang T, Poovaiah BW. Molecular and biochemical evidence for the involvement of calcium/calmodulin in auxin action. *J Biol Chem*, 2000, 275(5): 3137-43
- [38] Reddy VS, Ali GS, Reddy AS. Genes encoding calmodulin-binding proteins in the *Arabidopsis* genome. *J Biol Chem*, 2002, 277(12): 9840-52