

特约综述 Invited Review

植物异三聚体 G 蛋白研究进展

朱莺, 黄继荣*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 植物分子遗传国家重点实验室, 上海 200032

摘要: 异三聚体鸟嘌呤核苷结合蛋白(简称G蛋白)是真核细胞中保守的信号转导分子, 通常与G蛋白偶联受体一起将细胞外信号传递到胞质中。许多研究表明植物G蛋白介导的信号转导途径在光、激素、糖等响应过程中发挥着精细的调控作用。本文重点介绍近年来植物G蛋白在复合体组成、生化特性及其工作模式等方面的研究进展。

关键词: 异三聚体G蛋白; 鸟嘌呤核苷循环; 信号转导; 拟南芥; 水稻

Recent Progresses in Plant Heterotrimeric G-Proteins

ZHU Ying, HUANG Ji-Rong*

National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Abstract: Heterotrimeric GTP-binding proteins (G-proteins) are signal transduction molecules conserved in eukaryotic cells, and usually function with G-protein-coupled receptors to transduce extracellular signals into the cytoplasm. In plants, G-proteins have been demonstrated to play fine regulatory roles in responses to light, hormones, glucose, etc. This review will focus on the recent progresses in the complex constitution, biochemical properties and working models of plant G-proteins.

Key words: heterotrimeric G-proteins; guanine nucleotide cycling; signal transduction; *Arabidopsis thaliana*; rice

G 蛋白是一类在真核细胞中保守的重要信号转导分子, 由 α 、 β 和 γ 3 个亚基组成。其中 $G\alpha$ 与鸟嘌呤核苷(GDP/GTP)结合并具有 GTP 水解酶活性, $G\alpha\cdot GTP$ 和 $G\alpha\cdot GDP$ 代表了有无活性的 2 种状态; $G\beta$ 和 $G\gamma$ 总是紧密地结合在一起形成二聚体。经典的 G 蛋白信号转导模式(图 1)中, 在细胞外没有信号时, $G\alpha\cdot GDP$ 与 $G\beta\gamma$ 形成三聚体并与质膜上的 G 蛋白偶联受体(G-protein coupled receptor, GPCR)形成复合体, G 蛋白信号通路处于关闭状态。与细胞外信号分子(配体)的结合引起 GPCR 构象变化, 随之获得鸟嘌呤核苷交换因子(guanine nucleotide exchange factor, GEF)活性, 导致 $G\alpha\cdot GDP$ 中的 GDP 被 GTP 所取代。激活态的 $G\alpha\cdot GTP$ 与 $G\beta\gamma$ 解离, 各自可与下游效应分子相互作用, 从而传递和放大信号, 此时信号通路打开。 $G\alpha$ 自身又能够水解 GTP 回到 GDP 结合状态, 并且 $G\alpha\cdot GDP$ 与 $G\beta\gamma$ 的亲和力远高于它们与效应分子的亲和力, 因此 G 蛋白回到三聚体状态, 信号通路关闭。近年来的研究表明 G 蛋白信号通路的关闭受到 G 蛋

白信号转导调节子(regulators of G protein signaling, RGS)的调控, RGS 与 $G\alpha$ 的结合能加速 $G\alpha$ 水解 GTP, 从而快速关闭 G 蛋白信号途径。因此, 总体上 G 蛋白传递信号的强弱程度主要受到 GPCR 和 RGS 的调控。除此之外, G 蛋白本身还受到蛋白质翻译后的修饰调控, 如通过脂质修饰使 α 亚基和 γ 亚基定位于质膜上(Milligan 和 Kostenis 2006)。据报道, 在动物细胞中, G 蛋白的磷酸化修饰能选择性地调节 G 蛋白下游信号通路(Cabrera-Vera 等 2003)。

1 植物 G 蛋白复合体

1.1 G 蛋白简介 $G\alpha$ 亚基分子量一般为 39~46 kDa, 含有 2 个结构域, 1 个是位于 C 端的 GTP 酶结构域(结合并水解 GTP)、另 1 个是 N 端的 α -螺旋结构域(调节鸟嘌呤核苷的交换)。 $G\beta$ 亚基分子量为 36 kDa 左右, 含有 7 个 WD-40 重复序列, 形成稳定的

收稿 2010-03-16 修定 2010-03-22

* 通讯作者(E-mail: huangjr@sibs.ac.cn; Tel: 021-54924145)。

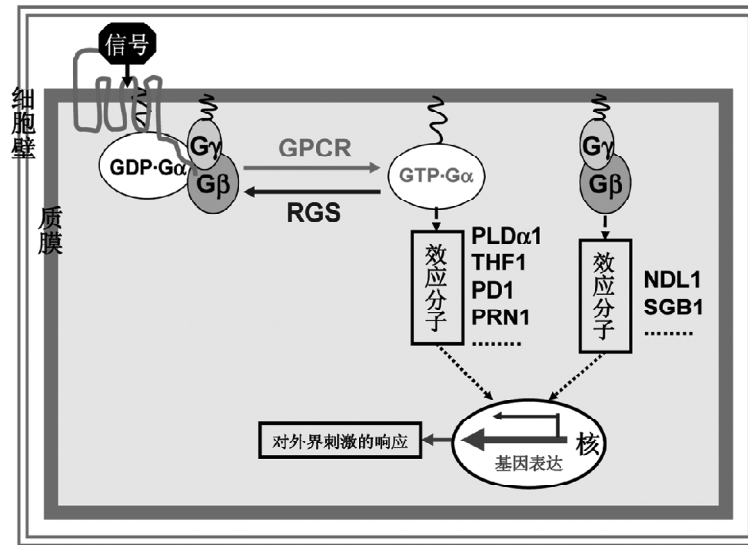


图1 经典的G蛋白信号转导工作模式

Fig.1 Classical model of the G-protein signaling

螺旋桨式结构, N端是与G γ 亚基紧密结合的卷曲螺旋区。G γ 亚基分子量只有7~10 kDa。G蛋白根据G α 亚基的同源性和功能可以分为4类: G $_s$ (stimulating adenylate cyclase, 激活腺苷酸环化酶)、G $_i$ (inhibiting adenylate cyclase, 抑制腺苷酸环化酶)、G $_q$ (调节磷脂酶C)以及G $_{12}$ (调节小G蛋白和PLD活性)。在人类中有16个G α 、5个G β 和14个G γ , 可组合成上千种G蛋白复合体(Milligan和Kostenis 2006)。与之形成鲜明对比的是, 植物中G蛋白数目很少, 任一G蛋白亚基在各种植物中只有1到2个成员。如拟南芥中只有1个G α (AtGPA1), 1个G β (AtAGB1)和2个G γ (AtAGG1和AtAGG2)。序列比对表明拟南芥G α 和G β 分别与动物中的G $_{i1-3}$ 和G β_2 最为相似(Ma等1990; Weiss等1994), 而G γ 与动物中的同源性很低(Mason和Botella 2000; 2001)。截止2009年底, NCBI蛋白质数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>)中有1种藓类和24种高等植物的G α 序列、1种藓类和10种高等植物的G β 序列以及3种高等植物的G γ 序列。

1.2 G蛋白亚细胞定位 细胞质膜定位是G蛋白的一个重要特征。细胞组分分离、免疫定位以及荧光融合蛋白观察等实验都证明了水稻和拟南芥G蛋白定位于质膜上(Weiss等1997; Kato等2004; Chen等2006a; Adjobo-Hermans等2006; Wang等2008)。和动物中相似, 拟南芥G α 和G γ 的质膜定

位需要特定氨基酸的脂质修饰, 包括G α 序列上第2位甘氨酸的肉豆蔻酰化和第5位半胱氨酸的棕榈酰化, 以及位于G γ 序列C末端上保守半胱氨酸的类异戊二烯化和棕榈酰化(Adjobo-Hermans等2006; Zeng等2007)。G β 则是通过与G γ 的相互作用定位于质膜上(Adjobo-Hermans等2006; Wang等2008)。另外, AtGPA1、AtAGB1和AtAGG1还可定位于内质网等内膜系统中(Weiss等1997; Wang等2007; Adjobo-Hermans等2006; Zeng等2007)。更有意思的是AtAGB1被发现在细胞核中(Peskan和Oelmuller 2000; Anderson和Botella 2007), AtAGB1的多重亚细胞定位恰好与2个G γ 相重叠, 暗示G $\beta\gamma$ 功能的多样性。

1.3 G蛋白复合体 酵母双杂交、免疫共沉淀以及荧光共振能量转移(fluorescence resonance energy transfer, FRET)等实验结果证实了在水稻和拟南芥中G β 与G γ 、G α 均能结合(Mason和Botella 2000, 2001; Kato等2004; Adjobo-Hermans等2006; Chen等2006b; Wang等2008; Fan等2008)。而在拟南芥原生质体中, 只有同时过量表达3个亚基时才能检测到G α 与G γ 的相互作用(Wang等2008), 提示植物体内G蛋白三聚体的存在。

G蛋白异三聚体首先在水稻中得到了直接的证实。Kato等(2004)用凝胶过滤方法分离水稻质膜蛋白复合体, 发现 α 、 β 、 γ 亚基同时位于分子

量约为 400 kDa 的大复合体,表明 G 蛋白复合体除本身 3 个亚基以外还含有其它因子。几乎所有的水稻 $G\alpha$ 都在该大复合体中,而大部分的 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 亚基则以二聚体形式存在(60 kDa 复合体)。用不能被水解的 $GTP\gamma S$ 处理引起大复合体的完全解离,表明激活态的 $G\alpha$ 与 $G\beta\gamma$ 分离,符合经典的 G 蛋白信号转导模型。而在拟南芥中,质膜蛋白双向电泳结合 Western 印迹检测结果显示 α 和 β 亚基同时位于分子量为 700 kDa 的大复合体中(Wang 等 2008)。与水稻不同的是,拟南芥中几乎所有的 $G\alpha$ 都在大复合体中,而 $G\alpha$ 仅有 30% 位于该复合体中,大部分以游离单体形式存在。 $GTP\gamma S$ 处理只引起约 30% 的大复合体解离(Wang 等 2008)。豇豆原生质体中的 FRET 实验结果也显示组成性激活态的 $G\alpha$ (AtGPA1^{Q222L})与 $G\beta$ 不分离(Adjobo-Hermans 等 2006)。因此,位于质膜上的 G 蛋白可能有 $GTP\cdot G\alpha\beta\gamma$ 、 $GDP\cdot G\alpha\beta\gamma$ 、 $G\alpha$ 以及 $G\beta\gamma$ 等形式,同时 G 蛋白信号转导机理在双子叶和单子叶植物中可能存在差异。

2 植物 G 蛋白信号转导体系

2.1 $G\alpha$ 的动力学特性 G 蛋白信号转导体系主要由 GPCR、G 蛋白、效应分子和 RGS 组成。在经典的动物 G 蛋白信号转导模型中, $G\alpha$ 亚基与 GDP 的亲和力高于 GTP, 并且其水解 GTP 的过程要快于与 GDP 解离的过程, 因此 GTP 取代 GDP 被认为是打开 G 蛋白信号转导途径的限速步骤(Fields 和 Casey 1997), 而这一过程受配体特异性激活的 GPCR 的调控。而研究发现拟南芥 G 蛋白表现特殊的动力学特性, AtGPA1 与 GTP 的亲和力要比 GDP 的高, 水解 GTP 的过程则相对较慢。例如依据体外实验的结果推算, 平衡状态下, 99% 的 AtGPA1 与 GTP 结合(Johnston 等 2007b), 意味着拟南芥 $G\alpha$ 亚基的默认状态是有活性的。这与质膜蛋白双向电泳结果一致, 即大部分的 AtGPA1 以游离单体形式存在(Wang 等 2008)。因此, 拟南芥 $G\alpha$ 的生化特性与动物的有着鲜明的区别, 拟南芥 G 蛋白鸟嘌呤核苷循环的限速步骤可能是 GTP 的水解, 由此推断拟南芥 G 蛋白信号转导的主要调控因子可能不是起 GEF 功能的 GPCR, 而是起 GAP 作用的 RGS。巧合的是拟南芥 RGS 蛋白 AtRGS1 是 1 个兼有 7 次跨膜(类似于 GPCR)和 RGS 结构域的矛盾体(Chen

等 2003)。但在水稻中的研究结果显示 $G\alpha$ (RGA1) 结合 GTP 的能力与动物 $G\alpha$ 相似(Seo 等 1997; 2003) 或介于动物和拟南芥 $G\alpha$ 之间(Iwasaki 等 1997)。另外, $GTP\gamma S$ 引起 G 蛋白复合体解离的情况在水稻和拟南芥之间也存在差异(Kato 等 2004; Adjobo-Hermans 等 2006; Wang 等 2008), 提示单子叶和双子叶植物 $G\alpha$ 的动力学特性可能有所不同。然而序列分析的结果没有支持这样的差异, 影响 $G\alpha$ 生化特性的一些关键氨基酸位点上水稻和拟南芥之间并不存在明显差异(图 2)(Johnston 等 2008)。因此不能排除实验条件不同导致 $G\alpha$ 动力学特性的差异, 今后需要在相同条件下解析水稻和拟南芥 $G\alpha$ 的生化特性。

2.2 AtRGS1 AtRGS1 是一个受配体调控的 GAP。从 $G\alpha$ 的动力学特性来看, 拟南芥 RGS 蛋白在调控 G 蛋白信号转导途径中的作用可能比 GPCR 更重要。目前, 在植物中仅报道了 1 个 RGS, 即 AtRGS1。除 C 端的 RGS 结构域外, AtRGS1 的 N 端是 1 个类似于 GPCR 的 7 次跨膜结构域(Chen 等 2003), 暗示其可能是受体类型的 GEF 和 / 或 GAP。有趣的是多种植物、真菌和原生动物中都存在 AtRGS1 的同源物(Johnston 等 2007b)。Temple 和 Jones (2007) 通过序列比对发现 AtRGS1 与已知的绝大多数动物的 GPCR 不同, 它的 7 次跨膜结构域中行使 GEF 功能很重要的第 3 胞内环很短, 因而推测 AtRGS1 没有 GEF 的功能。寻找配体对阐明 AtRGS1 的生理生化功能非常重要, 现有的研究结果显示 D-葡萄糖可能是 AtRGS1 的配体。AtRGS1 缺失突变体和过量表达植株对 D-葡萄糖的敏感性都发生改变(Chen 和 Jones 2004; Chen 等 2006), 也发现了一些受 AtRGS1 调控的糖信号下游基因(Grigston 等 2008)。AtRGS1 的 GAP 功能已被证实(Chen 等 2003; Willard 和 Siderovski 2004; Johnston 等 2007b)。AtRGS1 与 AtGPA1 的互作是通过 RGS 结构域而不是 7 次跨膜结构域, 并且仅与转换态的 AtGPA1 亲和力较高(Chen 等 2003; Willard 和 Siderovski 2004), 符合其参与 $G\alpha$ 鸟嘌呤核苷循环的功能。通过 FRET 技术还观察到 AtGPA1 与 AtRGS1 在细胞内的相互作用受到 D-葡萄糖的特异性调控, 进一步研究表明这种经 AtRGS1 介导的糖信号途径在调控细胞增殖方面发挥作用(Johnston 等 2007b)。但迄今还没有直接

应分子结合, 实现信号传递、放大和协调的目的。因此, G蛋白效应分子是对某一条分支通路进行精细调控。目前, 植物中报道的与G蛋白直接相互作用的只有少数几个蛋白, 包括与G α 互作的AtPirin1 (PRN1)、prephenate dehydratase 1 (PD1, 预苯酸脱水酶)、THYLAKOID FORMATION 1 (THF1)和PLD α 1, 以及与G β 互作的N-MYC DOWN-REGULATED 1 (NDL1)。PLD α 1含有1个GPCR中非常保守的DRY基序, 此基序也被证明是与AtGPA1互作的分子基础(Zhao和Wang 2004)。PLD α 1与AtGPA1互作的结果是互为调控, 因此是目前最为明确的植物G蛋白效应分子。当GTP结合状态的AtGPA1与PLD α 1互作时激活PLD α 1的活性, 同时PLD α 1也能促进G α 的GTP酶活性, 使AtGPA1回到GDP结合状态, 而无活性的G α 则起到抑制PLD α 1活性的作用(Zhao和Wang 2004)。与G α 相互作用的其它几个蛋白是否作为效应分子尚需探讨, 因为还不清楚它们与G α 结合是否具有GDP/GTP的选择性。PRN1和PD1可能参与GCR1和AtGPA1共同介导的ABA和蓝光响应过程, PRN1与转录因子NF-Y结合调控*Lhcb*基因表达, 而PD1催化生成苯丙酮酸调控芳香族氨基酸合成(Lapik和Kaufman 2003; Warpeha等2006; 2007)。THF1则是一个定位于质体的蛋白质, 其与G α 的互作可能介导了植物对糖信号的响应以及环境因子调节叶绿体发育和光合作用的过程(Huang等2006; Grigston等2008; Zhang等2009)。NDL1是迄今发现的唯一与AtAGB1互作蛋白质, 在AtAGB1调控的侧根发育过程中起着重要作用, 其作用机理与生长素的极性运输有关(Mudgil等2009)。基于G蛋白参与广泛的信号转导途径, 更多的效应分子有待于鉴定和功能分析。

3 特殊类型的植物G蛋白

3.1 巨大G蛋白(extra-large G-protein) 巨大G蛋白的C端与G α 具有很高的同源性。拟南芥基因组中存在着3个巨大G蛋白基因, 水稻中则有4个, 不同成员之间的序列高度相似。巨大G蛋白的分子量在95 kDa左右, C端和G α 具有较高的同源性, N端还有1个半胱氨酸富含区和1个核定位信号(Lee和Assmann 1999; Ding等2008)。其中AtXLG1含有1个细菌的TonB结构域, 这个结构域与细菌

内外膜之间的能量传递有关。需要指出动物也有巨大G蛋白(Kehlenbach等1994), 但其G α 同源区域以外与植物巨大G蛋白不具有相似性。突变体分析表明拟南芥XLG在功能上既具有冗余性又具有特异性, 比如3个成员都参与了对主根细胞增殖的调控(Ding等2008), 而XLG3和XLG2分别在调控根的卷曲生长和对丁香假单胞菌的抗病性方面发挥主要作用(Pandey等2008; Zhu等2009)。病原菌感染叶片内能够检测到XLG2和AtAGB1的相互作用(Zhu等2009)。XLG1已被证实能够特异性地结合GTP(Lee和Assmann 1999), 目前还没有其GTP水解活性的研究。与典型的G α 不同, XLG定位于细胞核中(Ding等2008), 可能参与转录或转录后水平的调控(Zhu等2009)。

3.2 GPCR类型的G蛋白(GPCR-type G protein, GTG) GTG是通过生物信息学分析拟南芥GPCR成员时发现的一类G蛋白, 具有GPCR和G蛋白的双重功能(Pandey等2009)。支持GTG为G蛋白的证据包括: (1) GTG能够特异地且可逆地结合GTP和GDP; (2) Mg²⁺存在时, GTG能够水解GTP。同时, 一系列证据支持GTG为GPCR类型的ABA受体: (1) GTG预测具有7次跨膜结构, 观察到质膜定位; (2) GTG能够与AtGPA1相互作用; (3)特异地结合ABA, 并具有GDP/GTP状态的选择性; (4) *gtg1 gtg2*双突变体对ABA敏感性降低。下一步的工作需要研究GTG与AtGPA1的三突变表型, 进一步明确它们共同作用在相同的信号通路上。同源物检索发现GTG同源序列存在于多种动植物及单细胞生物中, 但与GTG序列相似的脊椎动物GPR89不具有GTP结合和水解能力, 目前还不清楚类似GTG的双重功能是否为植物所特有。

4 植物G蛋白信号转导调控模式

尽管植物中G蛋白成员较为简单, 但一系列证据表明G蛋白参与了植物对激素、光、生物和非生物胁迫等多种信号的响应(Perfus-Barbeoch等2004)。基于G α 和G β 突变体的表型分析, 可以推测G蛋白传递信号具有多种方式。以研究最多的拟南芥为例总结如下:

(1)当G α 和G β 单突变体表型相似、双突变体表型与单突变相似或比单突变更强时, G α 和G $\beta\gamma$ 可能以平行的方式参与了信号的传递, 也可能

信号仅仅通过G α 传递, 因为G β 缺失会导致G α 无法与受体正常偶联而表现出与G α 缺失相似的表现。例如, 叶片形态变化(Chen等2006a)、对ABA和糖信号的响应(Pandey等2006)以及气孔运动(Fan等2008)等。

(2)当G α 和G β 单突变体表型相反时, 表示信号传递主要通过G $\beta\gamma$, 因为G α 缺失导致游离的G $\beta\gamma$ 增多, 从而使突变体产生组成性反应, G β 突变则失去相应的反应。例如对生长素响应(Ullah等2003)、侧根发生(Chen等2006a)和死体营养型真菌抗病性(Llorente等2005; Trusov等2006)。

(3)当表型仅在G β 突变体中出现, 而G α 突变呈现野生型表型时, 表示信号传递依赖于G $\beta\gamma$ 并且与G α 无关。已知的这类性状包括未折叠蛋白反应(unfolded protein response, UPR)相关的细胞死亡(Wang等2007)以及根的卷曲生长(Pandey等2008)。

(4)拟南芥G α 的生化特性和G蛋白复合体组成的复杂性暗示植物G蛋白作用机制的复杂性, 经典的G蛋白信号转导模型有时不足以给出完满的解释。如对于拟南芥主根的生长, 在野生型中单独过表达G α 或G β 都引起主根变短, 而在单突变体中过表达另一亚基则没有这种作用, 说明这时信号的传递同时需要G α 和G β 。因此, 认为G蛋白异三聚体也可能是信号的传递者(Chen等2006a)。另外, G蛋白对同一信号通路可以具有多个作用位点, 如G α 和G β 突变体对臭氧胁迫的敏感性变化相反, 但研究发现G蛋白三聚体或者G α 与G $\beta\gamma$ 共同介导了第1次氧爆发, 而第2次氧爆发只需要G $\beta\gamma$ (Joo等2005); 另一个例子是G蛋白调控气孔的发生(Zhang等2008)。

5 展望

早期的植物G蛋白研究集中于突变体的遗传表型和生理特性分析, 近几年的研究在阐明G蛋白信号转导的分子机理上取得了很大的进展。今后的研究方向会集中在:(1)鉴定植物G蛋白复合体中的其它成分, 筛选更多的G蛋白相互作用蛋白, 以期得到G蛋白效应分子和调节蛋白;(2)解析植物G蛋白亚基及其复合体的晶体结构, 有助于解释G蛋白的生化特性, 比较G蛋白信号转导机制在动植物

中的异同;(3)研究植物G α 鸟嘌呤核苷循环的调控, 鉴定植物GPCR的配体。对植物G蛋白的深入研究将有助于全面认识真核生物的信号转导机制及其进化过程。

参考文献

- Adjobo-Hermans MJW, Goedart J, Gadella TWJ Jr (2006). Plant G protein heterotrimers require dual lipidation motifs of G α and G γ and do not dissociate upon activation. *J Cell Sci*, 119: 5087~5097
- Anderson DJ, Botella JR (2007). Expression analysis and subcellular localization of the *Arabidopsis thaliana* G-protein β -subunit AGB1. *Plant Cell Rep*, 26: 1469~1480
- Cabrera-Vera TM, Vanhauwe J, Thomas TO, Medkova M, Preininger A, Mazzoni MR, Hamm HE (2003). Insights into G protein structure, function, and regulation. *Endocr Rev*, 24: 765~781
- Chen J-G, Gao Y, Jones AM (2006a). Differential roles of *Arabidopsis* heterotrimeric G protein subunits in modulating cell division in roots. *Plant Physiol*, 141: 887~897
- Chen J-G, Jones AM (2004). AtRGS1 function in *Arabidopsis thaliana*. *Methods Enzymol*, 389: 338~350
- Chen J-G, Pandey S, Huang J, Alonso JM, Ecker JR, Assmann SM, Jones AM (2004). GCR1 can act independently of heterotrimeric G-protein in response to brassinosteroids and gibberellins in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Physiol*, 135: 907~915
- Chen J-G, Ullah H, Temple B, Liang JS, Guo JJ, Alonso JM, Ecker JR, Jones AM (2006b). RACK1 mediates multiple hormone responsiveness and developmental processes in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57: 2697~2708
- Chen J-G, Willard FS, Huang J, Liang J, Chasse SA, Jones AM, Siderovski DP (2003). Seven-transmembrane RGS protein that modulates plant cell proliferation. *Science*, 301: 1728~1731
- Chen Y, Ji F, Xie H, Liang J, Zhang J (2006). The regulator of G-protein signaling proteins involved in sugar and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Physiol*, 140: 302~310
- Ding L, Pandey S, Assmann SM (2008). *Arabidopsis* extra-large G proteins (XLGs) regulate root morphogenesis. *Plant J*, 53: 248~263
- Fan L-M, Zhang W, Chen J-G, Taylor JP, Jones AM, Assmann SM (2008). Abscisic acid regulation of guard-cell K⁺ and anion channels in G β - and RGS-deficient *Arabidopsis* lines. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 8476~8481
- Fields TA, Casey PJ (1997). Signalling functions and biochemical properties of pertussis toxin-resistant G-proteins. *Biochem J*, 321: 561~571
- Gao Y, Zeng Q, Guo J, Cheng J, Ellis BE, Chen J-G (2007). Genetic characterization reveals no role for the reported ABA receptor, GCR2, in ABA control of seed germination and early seedling development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 52:

- 1001~1013
- Gookin TE, Kim J, Assmann SM (2008). Whole proteome identification of plant candidate G-protein coupled receptors in *Arabidopsis*, rice, and poplar: computational prediction and *in-vivo* protein coupling. *Genome Biol*, 9: R120
- Grigston JC, Osuna D, Scheible W-R, Liu C, Stitt M, Jones AM (2008). D-glucose sensing by a plasma membrane regulator of G signaling protein, *AtRGS1*. *FEBS Lett*, 582: 3577~3584
- Guo J, Zeng Q, Emami M, Ellis BE, Chen J-G (2008). The GCR2 gene family is not required for ABA control of seed germination and early seedling development in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 3: e2982
- Huang J, Taylor JP, Chen JG, Uhrig JF, Schnell DJ, Nakagawa T, Korth KL, Jones AM (2006). The plastid protein THYLAKOID FORMATION1 and the plasma membrane G-protein GPA1 interact in a novel sugar-signaling mechanism in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 1226~1238
- Iwasaki Y, Kato T, Kaidoh T, Ishikawa A, Asahi Y (1997). Characterization of the putative α subunit of a heterotrimeric G protein in rice. *Plant Mol Biol*, 34: 563~572
- Johnston CA, Taylor JP, Gao Y, Kimple AJ, Grigston JC, Chen J-G, Siderovski DP, Jones AM, Willard FS (2007b). GTPase acceleration as the rate-limiting step in *Arabidopsis* G protein-coupled sugar signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 17317~17322
- Johnston CA, Temple BR, Chen J-G, Gao Y, Moriyama EN, Jones AM, Siderovski DP, Willard FS (2007a). Comment on "A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid". *Science*, 318: 914c
- Johnston CA, Willard MD, Kimple AJ, Siderovski DP, Willard FS (2008). A sweet cycle for *Arabidopsis* G-proteins. *Plant Signal Behav*, 3: 1067~1076
- Joo JH, Wang S, Chen JG, Jones AM, Fedoroff NV (2005). Different signaling and cell death roles of heterotrimeric G protein α and β subunits in the *Arabidopsis* oxidative stress response to ozone. *Plant Cell*, 17: 957~970
- Kato C, Mizutani T, Tamaki H, Kumagai H, Kamiya T, Hirobe A, Fujisawa Y, Kato H, Iwasaki Y (2004). Characterization of heterotrimeric G protein complexes in rice plasma membrane. *Plant J*, 38: 320~331
- Kehlenbach RH, Matthey J, Huttner WB (1994). *XLas* is a new type of G protein. *Nature*, 372: 804~809
- Lapik VR, Kaufman LS (2003). The *Arabidopsis* cupin domain protein *AtPirin1* interacts with the G protein α subunit GPA1 and regulates seed germination and early seedling development. *Plant Cell*, 15: 1578~1590
- Lee YJ, Assmann SM (1999). *Arabidopsis thaliana* 'extra-large GTP-binding protein' (*AtXLG1*): a new class of G-protein. *Plant Mol Biol*, 40: 55~64
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu W-H, Ma L (2007). A G-protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science*, 315: 1712~1716
- Llorente F, Alonso-Blanco C, Sánchez-Rodríguez C, Jorda L, Molina A (2005). *ERECTA* receptor-like kinase and heterotrimeric G protein from *Arabidopsis* are required for resistance to the necrotrophic fungus *Plectosphaerella cucumerina*. *Plant J*, 43: 165~180
- Ma H, Yanofsky MF, Meyerowitz EM (1990). Molecular cloning and characterization of GPA1, a G protein α subunit gene from *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 3821~3825
- Mason MG, Botella JR (2000). Completing the heterotrimer: Isolation and characterization of an *Arabidopsis thaliana* G protein γ -subunit cDNA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 14784~14788
- Mason MG, Botella JR (2001). Isolation of a novel G-protein γ -subunit from *Arabidopsis thaliana* and its interaction with G β . *Biochim Biophys Acta*, 1520: 147~153
- Milligan G, Kostenis E (2006). Heterotrimeric G-proteins: a short history. *Br J Pharmacol*, 147: S46~S55
- Mudgil Y, Uhrig JF, Zhou J, Temple B, Jiang K, Jones AM (2009). *Arabidopsis* N-MYC DOWNREGULATED-LIKE1, a positive regulator of auxin transport in a G protein-mediated pathway. *Plant Cell*, 21: 3591~3609
- Oliveira L, Paiva AC, Vriend G (1999). A low resolution model for the interaction of G proteins with G protein-coupled receptors. *Protein Eng*, 12: 1087~1095
- Pandey S, Assmann SM (2004). The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCR1 interacts with the G protein α subunit GPA1 and regulates abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 16: 1616~1632
- Pandey S, Chen J-G, Jones AM, Assmann SM (2006). G-protein complex mutants are hypersensitive to abscisic acid regulation of germination and postgermination development. *Plant Physiol*, 141: 243~256
- Pandey S, Monshausen GB, Ding L, Assmann SM (2008). Regulation of root-wave response by extra large and conventional G proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 55: 311~322
- Pandey S, Nelson DC, Assmann SM (2009). Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis*. *Cell*, 136: 136~148
- Perfus-Barbeoch L, Jones AM, Assmann SM (2004). Plant heterotrimeric G protein function: insights from *Arabidopsis* and rice mutants. *Curr Opin Plant Biol*, 7: 719~731
- Peskan T, Oelmüller R (2000). Heterotrimeric G-protein β -subunit is localized in the plasma membrane and nuclei of tobacco leaves. *Plant Mol Biol*, 42: 915~922
- Plakidou-Dymock S, Dymock D, Hooley R (1998). A higher plant seven-transmembrane receptor that influences sensitivity to cytokinins. *Curr Biol*, 8: 315~324
- Seo HS, Choi CH, Lee SY, Cho MJ, Bahk JD (1997). Biochemical characteristics of a rice (*Oryza sativa* L., IR-36) G-protein α -subunit expressed in *Escherichia coli*. *Biochem J*, 324: 273~281
- Seo HS, Jeong JY, Nahm MY, Kim SW, Lee SY, Bahk JD (2003). The effect of pH and various cations on the GTP hydrolysis in rice heterotrimeric G-protein α subunit expressed in *Escherichia coli*. *J Biochem Mol Biol*, 36: 196~200
- Temple BRS, Jones AM (2007). The plant heterotrimeric G-

- protein complex. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 249~266
- Trusov Y, Rookes JE, Chakravorty D, Armour D, Schenk PM, Botella JR (2006). Heterotrimeric G proteins facilitate *Arabidopsis* resistance to necrotrophic pathogens and are involved in jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 140: 210~220
- Ullah H, Chen JG, Temple B, Boyes DC, Alonso JM, Davis KR, Ecker JR, Jones AM (2003). The β subunit of the *Arabidopsis* G protein negatively regulates auxin induced cell division and affects multiple developmental processes. *Plant Cell*, 15: 393~409
- Wang S, Assmann SM, Fedoroff NV (2008). Characterization of the *Arabidopsis* heterotrimeric G protein. *J Biol Chem*, 283: 13913~13922
- Wang S, Narendra S, Fedoroff NV (2007). Heterotrimeric G protein signaling in the *Arabidopsis* unfolded protein response. *Proc Natl Acad Sci UAS*, 104: 3817~3822
- Warpeha KM, Lateef SS, Lapik Y, Anderson M, Lee BS, Kaufman LS (2006). G-protein-coupled receptor 1, G-protein α -subunit 1, and prephenate dehydratase 1 are required for blue light-induced production of phenylalanine in etiolated *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 140: 844~855
- Warpeha KM, Upadhyay S, Yeh J, Adamiak J, Hawkins SI, Lapik YR, Anderson MB, Kaufman LS (2007). The GCR1, GPA1, PRN1, NF-Y signal chain mediates both blue light and abscisic acid responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 1590~1600
- Weiss CA, Garnaat CW, Mukai K, Hu Y, Ma H (1994). Isolation of cDNAs encoding guanine nucleotide-binding protein β -subunit homologues from maize (ZGB1) and *Arabidopsis* (AGB1). *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 9554~9558
- Weiss CA, White E, Huang H, Ma H (1997). The G protein α subunit (GP α 1) is associated with the ER and the plasma membrane in meristematic cells of *Arabidopsis* and cauliflower. *FEBS Lett*, 407: 361~367
- Willard FS, Siderovski DP (2004). Purification and *in vitro* functional analysis of the *Arabidopsis thaliana* regulator of G-protein signaling-1. *Methods Enzymol*, 389: 320~338
- Zeng Q, Wang X, Running MP (2007). Dual lipid modification of *Arabidopsis* G γ -subunits is required for efficient plasma membrane targeting. *Plant Physiol*, 143: 1119~1131
- Zhang L, Hu G, Cheng Y, Huang J (2008). Heterotrimeric G protein α and β subunits antagonistically modulate stomatal density in *Arabidopsis thaliana*. *Dev Biol*, 324: 68~75
- Zhang L, Wei Q, Wu W, Cheng Y, Hu G, Hu F, Sun Y, Zhu Y, Sakamoto W, Huang J (2009). Activation of the heterotrimeric G protein α -subunit GPA1 suppresses the Ftsh-mediated inhibition of chloroplast development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 58: 1041~1053
- Zhao J, Wang X (2004). *Arabidopsis* phospholipase D α 1 interacts with the heterotrimeric G-protein alpha-subunit through a motif analogous to the DRY motif in G-protein-coupled receptors. *J Biol Chem*, 279: 1794~1800
- Zhu H, Li G-J, Ding L, Cui X, Berg H, Assmann SM, Xia Y (2009). *Arabidopsis* extra large G-protein 2 (XLG2) interacts with the G β subunit of heterotrimeric G protein and functions in disease resistance. *Mol Plant*, 2: 513~525