

植物激素的受体和诱导基因

苏谦, 安冬*, 王库

中国农业大学信息与电气工程学院, 北京 100083

Phytohormone Receptors and Induced Genes in Plants

SU Qian, AN Dong*, WANG Ku

College of Information and Electrical Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China

摘要: 植物激素在植物生长发育的诸多方面发挥着重要作用。近年来, 随着植物分子遗传学和分子生物学的发展, 有关植物激素信号转导分子机制的研究取得了较大的进展。本文介绍了生长素、赤霉素、脱落酸和乙烯四种植物激素信号转导途径中的受体和诱导基因的研究进展, 并展望了用生物信息学方法研究植物激素诱导基因的前景。

关键词: 植物激素; 信号转导; 受体; 诱导基因; 生物信息学

随着植物分子遗传学和分子生物学的发展, 国际上植物激素的研究逐步向分子水平深入, 其中对植物激素信号转导系统的研究是研究热点之一。植物激素的信号转导系统是以植物激素受体为起点, 经过一系列植物激素诱导基因的积累和表达, 最终以性状产生为终点的细胞内信号转导途径。近年来, 通过对拟南芥、水稻、豌豆和玉米等模式植物和农作物中各类突变体的筛选和鉴定, 四大植物激素(生长素、赤霉素、脱落酸和乙烯)的受体及部分诱导基因均已陆续发现。本文将介绍它们的受体和诱导基因的研究进展。

1 生长素的信号转导及其调控

1.1 生长素受体 生长素(auxin)是第一个被发现的植物激素。近年来, 通过筛选和鉴定等分子遗传学方法, 人们已发现TIR1这个生长素受体(Dharmasiri 等 2005; Kepinski 和 Leuser 2005)。TIR1 可以和拟南芥 Cullin1 蛋白 AtCUL1、RBX1 及拟南芥中类似SKP的ASK1/ASK2一起形成一个有功能的 SCF 复合体(Skp1-Cullin-F-box complex), ASK1/ASK2连接TIR1和AtCUL1, AtCUL1 又与RBX1相互作用形成二聚体, 能够催化激活状态的泛素分子从泛素连接酶 E2 转移到底物分子(Woodward 和 Bartel 2005)。

目前研究得最清楚的生长素反应基因Aux/IAA 是一类核蛋白, 作为转录因子的生长素反应因子(auxin response factor, ARF)家族也是一类核蛋白。研究表明, Aux/IAA、ARF 和 SCF 系统组分协调作

用调控一些基因的表达。但TIR1在什么位点、除了依赖于泛素分子的蛋白降解途径是否存在其它机制参与生长素信号转导以及生长素如何增强TIR1-Aux/IAA的相互作用等生长素信号转导的细节和可能机制还不甚清楚。从目前的研究结果来看, 可能还存在除 TIR1 外的其它生长素受体(Teale 等 2006)。

1.2 生长素诱导基因及其表达的调控

1.2.1 生长素早期反应基因 目前发现的生长素早期反应基因可分为 5 大类: Aux/IAA (auxin/indole-3-acetic acid)基因家族、SAUR (small auxin-up RNA) 基因家族、GH3 基因家族、类 GST 基因家族和 ACC 合成酶基因家族。其中研究最清楚的 3 类基因家族是 Aux/IAA、SAUR 和 GH3。

Aux/IAA 基因以多基因家族的形式存在。最早记录的 Aux/IAA 基因是大豆中的 *GmAUX22*、*GmAUX28*、*GH1* 和豌豆中的 *PS-IAA4/5*、*PS-IAA6*, 拟南芥中已分离出 29 个 Aux/IAA 基因(Lisucm 和 Reed 2002)。烟草中的 *NT-IAA28* (Dargeviciute 等 1998)和番茄中的 *DGT* (Nebenfuhr 等 2000)也已鉴定为 Aux/IAA 基因。另外, 在单子叶和裸子植物中均有 Aux/IAA 基因的发现, 但至今

收稿 2008-07-30 修定 2008-09-22

资助 国家“863”重大项目(2006AA10A213)和国家“863”项目(2006AA10Z201)。

* 通讯作者(E-mail: andong@semi.ac.cn; Tel: 010-62736752)。

尚未在细菌、真菌或动物基因组中发现Aux/IAA基因。因此认为Aux/IAA基因可能只存在于植物中。

SAUR基因最早是由McClure和Guilfoyle(1987)在大豆胚轴区分离出来的。大豆中的3种SAUR基因(如SAUR15A基因)都不包含内含子,拟南芥中发现的70种SAUR基因,除*AtSAUR11*外也都缺乏内含子。目前在绿豆(Yamamoto等1992)、豌豆(Guilfoyle等1993)、萝卜(Ann等1998)和玉米(Yang和Poovaiah 2000)等植物中也已鉴定出部分SAUR基因。有证据表明,SAUR基因可能涉及钙和钙调蛋白的生长素信号转导(Yang和Poovaiah 2000),但由于SAUR基因编码的mRNA很不稳定,因此,其功能尚未确定。

受生长素诱导表达的GH3基因最初是由Hagen等(1984)从大豆苗中分离出来的。随后,人们在拟南芥、烟草等模式植物中陆续发现GH3基因的存在(Staswick等2005),如拟南芥的*AtGH3-11*和烟草的*NT-GH3*。

1.2.2 生长素反应基因的启动子和启动子元件 生长素反应元件(AuxRE)的序列最少由6个碱基对(TGTCTC)组成。该元件在复合的和单一的AuxRE中都起作用。

对拟南芥*TFL1*基因上游调控序列的分析发现,在该基因的启动子序列中存在3个生长素反应元件,该元件可以与生长素反应因子ARF特异结合,调控生长素反应基因的表达(Woodward和Bartel 2005)。

Li等(2006)用基因组DNA步行技术(genomic DNA walking)克隆了*rlpk2*基因5'侧翼ATG上游1801bp启动子序列。序列分析结果表明,它有多响应细胞分裂素、脱落酸、生长素、赤霉素等激素作用的顺式元件,还有一些响应干旱、寒冷等逆境胁迫的元件,推测该启动子具有响应大豆发育过程中的激素信号和一些逆境引起的衰老信号的特性。

1.2.3 生长素反应因子(ARF) ARF蛋白为一类转录因子,能与AuxRE特异性结合,直接调控生长素早期反应基因的表达。迄今为止,拟南芥基因中共发现23个ARF基因(Lisumc和Reed 2002),水稻的*OsARF1*(Waller等2002)、番茄的*DR12*(Jones等2002)和马铃薯的*ARF6*(Faiver-Rampant等2004)也已被鉴定为ARF类基因。其中,水稻的*OsARF1*基因是目前发现的ARF类基因中唯一受生长素调控

的生长素早期反应基因(Waller等2002)。

2 赤霉素的信号转导及其调控

2.1 赤霉素受体 赤霉素(gibberellin, GA)是一种四环萜类植物激素,在植物体内广泛分布。有实验推测植物均有膜结合的和可溶性的GA受体(Lovegrove和Hooley 2000)。Ueguchi-Tanaka等(2005)在水稻中鉴定了一种GA不敏感的矮化突变体GID1(GIBBERLLIN INSENSITIVE DWARF1)。该基因编码一种未知蛋白,是迄今为止发现的唯一一个GA受体。GID1在水稻中作为一种可溶性的受体介导GA信号转导,它在与活性的GAs结合,感知GA信号后,将信号传递到DELLA蛋白,从而诱发一系列下游反应。酵母双杂交实验表明,GID1能直接与水稻的DELLA蛋白SLR1相互作用,并且依赖GA。将GA注射进糊粉层细胞后,发现该细胞对胞内的GA没有反应,因此推测GA与GID1可能在质膜外结合,然后再将GA信号传递到胞内。这一推测有别于Ueguchi-Tanaka等(2005)提出的GID1定位在核内的观点。另外,在胞质和细胞核内都发现有GID1融合蛋白,但尚未发现GID1有跨膜区域(Hartweck和Olszewski 2006)。那么,如果上述推测成立,作为受体的GID1是如何将GA信号从膜外传递到细胞核内是一个将来必须解决的问题。

2.2 赤霉素诱导基因及其表达的调控

2.2.1 DELLA蛋白及其降解机制 DELLA蛋白定位于细胞核,是GA信号转导途径中的一类抑制子。目前已得到克隆的DELLA蛋白包括拟南芥的GAI(Peng等1999)、RGA(Dill等2001)、RGL1、RGL2和RGL3(Wen和Chang 2002; Lee等2002),水稻的SLR1(Ikeda等2001),玉米的D8(Peng等1999),小麦的RHT1(Peng等1999),大麦的SLN1(Fu等2002),白菜的BrRGA以及葡萄的VvGAI(Boss和Thomas 2000)。DELLA蛋白属于GRAS蛋白家族,其C端非常保守,N端存在DELLA和VHYNP两个保守的酸性结构域,用来感知GA信号。蛋白序列结构特征分析和蛋白的核定位表明,DELLA蛋白是一类潜在的转录因子。

在没有GA的情况下,DELLA蛋白阻遏植物生长发育;当DELLA蛋白上的GA信号感知区接收到GA信号后,这种蛋白的阻遏作用被解除,植株表现出正常的GA反应和生长发育。如果DELLA结构

发生改变,使之不能感知GA信号, DELLA蛋白便成为组成性的阻遏蛋白(黄先忠等2006)。近期研究表明, DELLA蛋白和植物的光形态发生有关(Achard等2007)。

SPINDLY (SPY)编码O-连接-N-乙酰氨基葡萄糖转移酶,是第一个发现的GA信号负调控因子,可能在蛋白与蛋白相互作用中起着重要的作用(Shimada等2006)。在对拟南芥进行研究时发现, SPY定位在核内,可能通过激活RGA和GAI来抑制GA信号途径的转导。但SPY与拟南芥中DELLA蛋白的互作以及其修饰反应的遗传调控、分子机制还有待进一步研究。

GA通过泛素/蛋白酶途径诱导DELLA蛋白降解,解除DELLA蛋白对下游因子的抑制。SCF复合体是一种E3泛素连接酶,其中F-box蛋白是SCF复合体的一个亚基,它决定了底物识别的特异性。通过对F-box蛋白SLY1的研究发现,当GA处理或有GA信号时, SCF^{SLY1} E3 Ligase蛋白复合体中的F-box蛋白SLY1,能特异地与DELLA蛋白发生亲和反应,通过26S蛋白酶体降解途径降解DELLA蛋白,从而解除DELLA蛋白的阻遏作用,实现GA的应答反应。但SCF^{SLY1}复合体的成分和组装方式以及GA如何调控这个复合体的活性和进一步介导DELLA蛋白降解的分子机制还有待深入探讨。

2.2.2 赤霉素启动子反应复合体及GA诱导的转录因子 与GA诱导活性密切相关的序列被称为GA反应元件(gibberellin response element, GARE)。α-淀粉酶基因启动子中包含3种GARE: TAACAAA-box、TATCCAC-box和C/TCTTTTC/T-box,这三个短序列盒一起构成GA响应复合体(gibberellin response complex, GARC)。GARC在启动子内的位置、顺序和定向在各种谷类植物中是高度保守的,是实现GA诱导所必需的启动机构。完全的GA感受能力需要这三个GARE的协同作用,任何一个发生突变,GA诱导基因表达的能力都会大大降低。目前已被鉴定的含有GARE的基因有水稻的*REPI*、*RAmy1A*、*Amy8*基因,大麦的*Amy1/6-4*、*Amy32b*、*EPB1*基因等。拟南芥中被认为是生长素反应基因的*NAC1*基因可能也是一个GA反应基因。GA诱导α-淀粉酶基因表达的过程中,有一些特异的转录因子参与。GA诱导的MYB蛋白能与GA反应元件上的TAACAAA序列结合,启动α-

淀粉酶基因的转录,从而促进α-淀粉酶mRNA的合成。

3 脱落酸的信号转导及其调控

3.1 脱落酸受体 脱落酸(abscisic acid, ABA)是以异戊二烯为基本单位的一种倍半萜羧酸,在高等植物中广泛存在,在苔藓和藻类植物中也有少量存在。实验证据表明,在高等植物体内存在着多种类型的ABA受体,受体位点在细胞质膜外和细胞质内均存在,但目前只寻找到3个ABA受体(Wang和Zhang 2008)。继Razem等(2006)报道一种调控植物开花时间的RNA结合蛋白FCA作为ABA受体之后,Shen等(2006)又宣布了一种控制植物气孔运动和种子发育的ABA受体ABAR/CHLH蛋白。最新发现的ABA受体GCR2是一种G蛋白偶联受体,它通过与异三聚体G蛋白α亚基直接相互作用传递ABA信号(Liu等2007)。目前对于ABA受体的研究工作主要围绕这三个受体及其信号转导展开,如进一步鉴定FCA、ABAR/CHLH和GCR2中ABA结合区的保守序列及其同源序列分析、充分挖掘分析FCA、ABAR/CHLH和GCR2同源基因的功能以及寻找受体下游的响应因子等。当然,寻找新型的ABA受体也是研究工作中的一大重点和难点。

3.2 脱落酸诱导基因及其表达的调控 ABA信号首先通过细胞受体被识别,识别后通过一系列细胞内下游信使将信号转导到“靶酶”或细胞核内“靶基因”上,最终直接引起酶活性的变化或基因表达的改变,从而导致生理效应。目前发现的受ABA诱导的基因大多数在种子后熟期或对逆境胁迫做出响应时表达。

ABA诱导基因的启动子存在着许多反应元件(ABA response element, ABRE),均含有一个G-box ACGT核心序列。ABRE是ABA诱导基因的顺式作用元件,水稻*rab16A*基因启动子中的Motif1元件、小麦*Em*基因启动子中的Emla和Emlb元件、大麦*HVA1*基因启动子中的ABRE2元件和大麦*HVA22*基因启动子中的ABRE3元件都是比较典型的ABRE。另外,C1基因启动子中的VP1区为Sph,VP1反式激活只需Sph元件,并且和ABA调节的顺式作用元件可部分分开。水稻*Osem*基因与C1类似,也受ABA和VP1调节,其启动子含有3个类似ABA效应元件的结构和1个Sph1盒。Shen等(1995)研究大麦ABA诱导基因*HVA1*和

HVA22的启动子发现, ABA元件序列中除ABRE序列外, 一个称为偶联元件(coupling element, CE)的序列对ABA诱导基因的表达调控也是必不可少的。

反式作用因子(即转录因子)是结合于ABRE核心元件上的一类蛋白, 在ABA信号转导中起重要作用。至今已发现许多ABA诱导基因的转录因子, 已报道的克隆基因有6个, 编码4类蛋白: 同源转录因子玉米的VP1; 拟南芥的ABI3; 水稻的OSVP1; 拟南芥高度同源的ABI1和ABI2编码蛋白磷酸化酶2C家族成员, 其中编码丝氨酸/苏氨酸磷酸酶(PP2C)的ABI1是ABA应答的负调节因子; 拟南芥的ABI4编码APETALA2区域家族的一个成员; 拟南芥的ERA1(Enhanced Response to ABA1)编码法尼基转移酶。Finkelstein等(2002)发现拟南芥ABI5基因也编码bZIP转录因子家族成员, ABI3、ABI4、ABI5的基因产物都是转录因子。此外, 他还发现在调控种子成熟中与ABI3作用的两个基因FUSCA3(FUS3)和LEAFYCOTYLEDON1(LEC1)也编码转录因子。有证据表明, bZIP蛋白如小麦的EmBP-1、马铃薯的TAF-1、水稻的OSBZ8能与ABREs直接结合, 所以VP1虽无与ABREs直接结合的活性, 但可能是通过与ABREs直接结合的作用因子(如bZIP)而起作用的。然而, ABA如何激活这些转录因子蛋白的分子机制尚未研究清楚(Himmelbach等2003; Narusaka等2003)。

4 乙烯的信号转导及其调控

4.1 乙烯受体 在植物组织中普遍存在的乙烯(ethylene)是一种具有生物活性的简单的气态植物激素。乙烯受体是第一个被鉴定的植物激素受体, 对其功能的研究比较系统。拟南芥中共有5个乙烯受体, 分别为ETR1、ETR2、ERS1、ERS2和EIN4。其中, ETR1、ETR2和ERS1都定位在内质网膜上。根据其结构特征, 可将这5个受体分为两类: 一类包括ETR1和ERS1, 它们的氨基端含有3个疏水跨膜区, 羧基端含有一个保守的组氨酸激酶区; 另一类包括ETR2、ERS2和EIN4, 它们的氨基端含有4个疏水跨膜区, 羧基端含有的组氨酸激酶区不完整, 缺少激酶活性所必需的一个或多个元件。受体ETR1、ETR2和EIN4的羧基端还含有一个信号接受区, 这可能与修饰乙烯信号有关(Binder等2004; Guo和Ecker2004; Voet-van-Vormizeele和Groth

2008)。5个乙烯受体在氨基端的同源性最高, 这与他们具有相似的乙烯结合能力相一致(Wang等2003)。近几年, 在其它植物中也陆续发现乙烯受体的存在, 其中包括番茄的6个乙烯受体、水稻的5个乙烯受体、烟草的4个乙烯受体等(Chen等2005)。

4.2 乙烯的胞质内信号转导 乙烯受体下游是一个乙烯信号转导的负调控因子CTR1。CTR1存在于内质网上并与受体ETR1形成ETR1/CTR1复合体进而负调控乙烯反应(Gao等2003)。CTR1的功能既依赖于其羧基端的丝/苏氨酸激酶活性, 也与其氨基端与内质网上受体的相互作用相关。当没有乙烯存在时, 乙烯受体处于活性有功能的状态, 与CTR1结合, CTR1抑制了下游的乙烯反应; 当乙烯存在时, 受体失活, 不能与CTR1结合, CTR1抑制的下游乙烯反应开启, 表现为乙烯反应(陈涛和张劲松2006)。另有证据表明, 乙烯的信号转导途径并非完全依赖于CTR1(Hass等2004), 但在植物体内, 大部分乙烯反应是通过CTR1转导的。

CTR1作为一个有激酶活性的MAPKKK, 可能通过激活由SIMKK和SIMK(MPK6)组成的MAPK级联信号系统来参与乙烯反应。有证据表明, MAPK级联反应定位于CTR1的下游, 但对于MAPK是否参与乙烯信号途径尚未确定, 因此, CTR1如何向下游传递信号仍不清楚(Liu和Zhang2004)。

定位于受体/CTR1复合体下游的乙烯信号转导途径中的一个关键组分是EIN2, 它是乙烯信号转导的正调控因子。EIN2编码一个膜蛋白, 其蛋白结构与NRAMP蛋白家族有很高的同源性。但EIN2如何接受上游信号并将信号向下游传递的生化机制尚未清楚, 其蛋白定位以及作用机理仍是研究乙烯信号转导途径中的一个重要空白。

4.3 乙烯的核内信号转导 植物所特有的核蛋白EIN3在乙烯信号途径中位于EIN2的下游, 是乙烯反应的一个正调控因子。EIN3属于一个小的转录因子基因家族, 在拟南芥中还包括5个EIN3类似蛋白EILs, 分别为EIL1~EIL5, 其中EIL1与EIN3的同源性最高。水稻中与EIN3同源性最高的OsEIL1也正调控水稻的乙烯反应(安丰英和郭红卫2006)。

乙烯不存在的条件下, 2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,从而迅速降解 EIN3 (Yanagisawa 等 2003)。EBF1 和 EBF2 是乙烯反应的负调控因子,对于 EBF1/EBF2 降解 EIN3 的机制至今尚不清楚。

作为转录因子的 EIN3/EILs 能够结合到 EREBPs 家族成员 ERF1 (ethylene response factor 1) 基因的启动子上,从而调控该基因的转录。ERF1 又可与许多乙烯诱导基因上的乙烯反应元件 (ethylene response element, ERE) 结合,进而调控次级乙烯反应基因的表达。ERE 具有重复的 GCCGCC 特征基序。乙烯诱导的 *PR* 基因启动子以及在果实成熟过程中高效表达的 *E8* 基因启动子上都有 ERE 的存在。另外,一些 ERF 基因的启动子序列中也包含 ERE,表明这些 ERF 基因能被 ERF 家族其它成员调控。

5 用生物信息学方法研究植物激素诱导基因问题

目前,在研究植物激素信号转导途径时,普遍采用遗传突变或反向遗传学的方法,通过筛选各类突变体,分析其表型及生理特性,来确定其是否与植物激素信号转导相关。然后,利用图位克隆或 T-DNA 插入等实验方法克隆相关基因,并结合功能基因组学和蛋白质组学中的一些方法对这些基因的结构和功能进行分析。经过几十年的系统研究,在植物激素信号转导领域已发现了一些植物激素诱导基因。对这些基因进行分析发现,已鉴定出来的各类植物激素诱导基因启动子上的激素反应元件常由多个保守序列组成,部分同类植物激素诱导基因之间存在保守序列或共同的功能结构域。因此,人们用生物信息学方法,通过寻找保守的序列模式,预测了一部分可能与植物激素信号转导相关的基因,再利用生物学实验的方法,对预测基因进行鉴定并分析其结构和功能。

随着植物激素信号转导研究的深入,人们发现各类植物激素诱导基因启动子上的保守序列在不同启动子上的位置、种类及拷贝数存在较大差异。有些植物激素诱导的基因并不含激素反应元件,部分胁迫诱导但不受植物激素诱导的基因却含有激素反应元件。此外,由于生物学实验鉴定周期较长,已鉴定出来的植物激素诱导基因的数量并不很大。根据现有数据推测,部分同类植物激素诱导基因之间有可能并不存在保守序列或共同的功能结构域。因此,单纯应用基于序列相似性或功能结构相似性的传统生物信息学方法寻找新的激素诱导基因

效率很低。如何根据现有的生物学实验数据、生物学结论以及新的数据,综合利用生物实验技术和信息技术,快速、高通量地检测出更多的植物激素诱导基因,并进行结构功能分析,是深入研究植物激素信号转导分子机理的必然要求。Gómez-Porrás 等(2007)曾利用 *in-silico* screening 方法,通过在拟南芥和水稻全基因组上游 1 kb 序列中计算 ABA 顺式作用元件 ABREs 和 CE3s 保守序列的出现频率,推测出 28 个 ABREs 和 10 个 CE3s。但该研究进行大规模预测时的计算速度和预测准确性还有待于进一步提高。

目前,对未知功能基因进行功能预测主要是将其编码的氨基酸序列与功能已知基因编码的氨基酸序列进行对比,或将其编码的蛋白质的三维结构与功能已知基因编码的蛋白质的三维结构进行对比,根据比对的相似程度预测功能。这两种方法具有很大局限性,在实际应用中也远没有达到令人满意的程度。主要原因有:(1)已报道的确切解析出三维结构的蛋白质数量有限,且就目前技术水平而言,不能保证顺利解析所有已知蛋白质三维结构;(2)即使基于已经解析出三维结构的蛋白质进行功能预测,其准确率也还非常低;(3)蛋白质三维结构和功能之间关系复杂,结构相似的蛋白可能功能不同,功能相同的蛋白也可能结构不相似。总之,随着测序技术日益完善,较多生物体基因组、基因测序任务的完成,生物核酸序列较之氨基酸序列、蛋白质三维结构将提供更多的遗传信息。怎样利用生物核酸序列快速、高通量地研究基因功能信息是生物学的切实需要,也是对信息学的一种挑战。

参考文献

- 安丰英,郭红卫(2006). 乙烯信号转导的分子机制. 植物学通报, 23: 531~542
- 陈涛,张劲松(2006). 乙烯的生物合成与信号传递. 植物学通报, 23: 519~530
- 黄先忠,蒋才富,廖立力,傅向东(2006). 赤霉素作用机理的分子基础与调控模式研究进展. 植物学通报, 23: 499~510
- Achard P, Liao L, Jiang C, Desnos T, Bartlett J, Fu X, Harberd NP (2007). DELLAs contribute to plant photomorphogenesis. *Plant Physiol*, 143: 1163~1172
- Ann T, Kono N, Kosemura S, Yamahura S, Hasegawa K (1998). Isolation and characterization of an auxin-inducible *SAUR* gene from radish. *DNA Seq*, 9: 329~333
- Binder BM, Mortimore LA, Stepanova AN, Ecker JR, Bleecker AB(2004). Short-term growth responses to ethylene in *Arabidopsis* seedlings are ELN3/EIL1 independent. *Plant*

- Physiol, 136: 2921~2927
- Boss PK, Thomas MR (2000). Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. *Nature*, 416: 847~850
- Chen YF, Etheridge N, Schaller GE (2005). Ethylene signal transduction. *Ann Bot*, 95: 901~915
- Dargeviciute A, Roux C, Decreux A, Sitbon F, Perrot-Rechenman CP (1998). Molecular cloning and expression of the early auxin-responsive *Aux/IAA* gene family in *Nicotiana tabacum*. *Plant Cell Physiol*, 39: 993~1002
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M (2005). The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435: 441~445
- Dill A, Jung HS, Sun TP (2001). The DELLA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 14162~14167
- Faiver-Rampant O, Cardle L, Marshall D, Viola R, Taylor MA (2004). Changes in gene expression during meristem activation processes in *Solanum tuberosum* with a focus on the regulation of an auxin response factors gene. *J Exp Bot*, 55: 613~622
- Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD (2002). Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14 (Suppl): S15~S45
- Fu X, Richards DE, Ait-Ali T, Hynes LW, Ougham H, Peng J, Harberd NP (2002). Gibberellin-mediated proteasome-dependent degradation of the barley DELLA protein SLN1 repressor. *Plant Cell*, 14: 3191~3200
- Gao Z, Chen YF, Randlett MD, Zhao XC, Findell JL, Kieber JJ, Schaller GE (2003). Localization of the Raf-like kinase CTR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis* through participation in ethylene receptor signaling complexes. *J Biol Chem*, 278: 34725~34732
- Gómez-Porrás JL, Riaño-Pachón DM, Dreyer I, Mayer JE, Mueller-Roeber B (2007). Genome-wide analysis of ABA-responsive elements ABRE and CE3 reveals divergent patterns in *Arabidopsis* and rice. *BMC Genomics*, 8: 260~272
- Guilfoyle TJ, Hagen G, Li Y, Ulmasov T, Liu ZB, Strabala T, Gee M (1993). Auxin-regulated transcription. *Aust J Plant Physiol*, 20: 489~502
- Guo H, Ecker JR (2004). The ethylene signaling pathway: new insights. *Curr Opin Plant Biol*, 7: 40~49
- Hagen G, Kleinschmidt A, Guilfoyle T (1984). Auxin-regulated gene expression in intact soybean hypocotyl and excised hypocotyls sections. *Planta*, 16: 147~153
- Hass C, Lohrmann J, Albrecht V, Sweere U, Hummel F, Yoo SD, Hwang I, Zhu T, Schafer E, Kudla J, Harter K (2004). The response regulator 2 mediates ethylene signalling and hormone signal integration in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 23: 3290~3302
- Hartweck LM, Olszewski NE (2006). Rice GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1 is a gibberellin receptor that illuminates and raises questions about GA signaling. *Plant Cell*, 18: 278~282
- Himmelbach A, Yang Y, Grill E (2003). Relay and control of abscisic acid signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 470~479
- Ikeda A, Ueguchi-Tanaka M, Sonoda Y, Kitano H, Kashioka M, Futsuhara Y, Matsuoka M, Yamaguchi J (2001). *Slender rice*, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the *SLR1* Gene, an ortholog of the height-regulating gene *GAI/RGA/RHT/D8*. *Plant Cell*, 13: 999~1010
- Jones B, Frasse P, Olmos E, Zegzouti H, Li ZG, Latche A, Pech JC, Bouzayen M (2002). Down-regulation of DR12, an auxin-response-factor homolog, in the tomato results in a pleiotropic phenotype including dark green and blotchy ripening fruit. *Plant J*, 32: 603~613
- Kepinski S, Leyser O (2002). Ubiquitination and auxin signaling: a degrading story. *Plant Cell*, 14 (Suppl): S81~S95
- Kepinski S, Leuser O (2005). The Arabidopsis F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435: 446~451
- Lee S, Cheng H, King KE, Wang W, He Y, Hussain A, Lo J, Harberd NP, Peng J (2002). Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via *RGL2*, a *GAI/RGA*-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes Dev*, 16: 646~658
- Li PL, Ma YY, Li XP, Zhang LW, Wang Y, Wang NN (2006). Cloning and preliminary analysis of promoter of soybean receptor-like protein kinase gene rlpk2. *J Plant Physiol Mol Biol*, 32: 315~319
- Lisum E, Reed JW (2002). Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol Biol*, 49: 387~400
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu WH, Ma L (2007). A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science*, 315: 1712~1716
- Liu Y, Zhang S (2004). Phosphorylation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase by MPK6, a stress-responsive mitogen-activated protein kinase, induces ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 3386~3399
- Lovegrove A, Hooley R (2000). Gibberellin and abscisic acid signaling in aleurone. *Trends Plant Sci*, 5: 102~110
- McClure BA, Guilfoyle T (1987). Characterization of a class of small auxin-inducible soybean polyadeny lated RNAs. *Plant Mol Biol*, 9: 611~623
- Narusaka Y, Nakashima K, Shinwari ZK, Sakuma Y, Furihata T, Abe H, Narusaka M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2003). Interaction between two *cis*-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of *Arabidopsis rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stresses. *Plant J*, 34: 137~148
- Nebenfuhr A, White TJ, Lomax TL (2000). The *diageotropica* mutation alters auxin induction of a subset of the *Aux/IAA* gene family in tomato. *Plant Mol Biol*, 44: 73~84
- Peng J, Richards DE, Hartley NM, Murphy GP, Devos KM, Flintham JE, Beales J, Fish LJ, Worland AJ, Pelica F et al (1999). 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 400: 256~261
- Razem FA, El-Kereamy A, Abrams SR, Hill RD (2006). The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature*, 439: 290~294
- Shen YY, Wang XF, Wu FQ, Du SY, Cao Z, Shang Y, Wang XL,

- Peng CC, Yu XC, Zhu SY et al (2006). The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 443: 823~826
- Shimada A, Ueguchi-Tanaka M, Sakamoto T, Fujioka S, Takatsuto S, Yoshida S, Sazuka T, Ashikari M, Matsuoka M (2006). The rice *SPINDLY* gene functions as a negative regulator of gibberellin signaling by controlling the suppressive function of the DELLA protein, SLR1, and modulating brassinosteroid synthesis. *Plant J*, 48: 390~402
- Staswick PE, Serban B, Rowe M, Tiriyaki I, Maldonado MT, Maldonado MC, Suza W (2005). Characterization of an Arabidopsis enzyme family that conjugates amino acids to indole-3-acetic acid. *Plant Cell*, 17: 616~627
- Teale WD, Paponov IA, Palme K (2006). Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 7: 847~859
- Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Nakajima M, Itoh H, Katoh E, Kobayashi M, Chow TY, Hsing YI, Kitano H, Yamaguchi I et al (2005). *GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature*, 437: 693~698
- Voet-van-Vormizeele J, Groth G (2008). Ethylene controls autophosphorylation of the histidine kinase domain in ethylene receptor ETR1. *Mol Plant*, 1: 380~387
- Waller F, Furuya M, Nick P (2002). *OsARF1*, an auxin response factor from rice is auxin-regulated and classifies as a primary auxin responsive gene. *Plant Mol Biol*, 50: 415~425
- Wang W, Hall AE, O'Malley R, Bleecker AB (2003). Canonical histidine kinase activity of the transmitter domain of the ETR1 ethylene receptor from *Arabidopsis* is not required for signal transmission. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 352~357
- Wang XF, Zhang DP (2008). Abscisic acid receptors: multiple signal-perception sites. *Ann Bot*, 101: 311~317
- Wen CK, Chang C (2002). Arabidopsis *RGL1* encodes a negative regulator of gibberellin responses. *Plant Cell*, 14: 87~100
- Woodward AW, Bartel B (2005). Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot*, 95: 707~735
- Yamamoto KT, Mori H, Imaseki H (1992). cDNA cloning of indole-3-acetic acid-regulated gene: *Aux22* and *SAUR* from mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyl tissue. *Plant Cell Physiol*, 33: 93~97
- Yanagisawa S, Yoo SD, Sheen J (2003). Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signalling in plants. *Nature*, 425: 521~525
- Yang T, Poovaiah BW (2000). Molecular and biochemical evidence for the involvement of calcium/calmodulin in auxin action. *J Biol Chem*, 275: 3137~3143