

拟南芥*COI1*基因调控蔗糖响应的研究

黄瑞华, 古杰娜, 张盛春*

华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州510631

摘要: 植物激素茉莉酸和糖在植物生长发育中起重要作用, 但两者之间的关系尚不清楚。本文研究了拟南芥茉莉酸受体基因*COI1*在植物响应无蔗糖反应中的功能。蔗糖能够诱导*COI1*基因表达, 与野生型植物相比, *coi1*突变体在无蔗糖培养基中能够正常生长, 主根增长, 蔗糖含量增加, 磷酸蔗糖合成酶基因*SPSA1*和*SPSC*以及生长素合成基因*YACCA6*和*YUCCA8*表达上调。结果表明*COI1*基因能够特异地在植物响应蔗糖中起重要调控作用。

关键词: 拟南芥; *COI1*; 茉莉酸; 蔗糖响应; 生长素

萌发后的植物幼苗必须在消耗完种子中的储存物质之前达到能够进行光合作用的自养状态, 外界营养物质能够帮助植物幼苗顺利完成该过程。最近的研究发现幼苗的子叶光合作用所产生的蔗糖等碳水同化物能够通过韧皮部运输到根尖, 促进根的伸长生长(Kircher和Schopfer 2012)。拟南芥幼苗在光照条件下促进主根的生长发育的过程受到植物激素生长素和赤霉素的调控(Fu和Harberd 2003; Halliday等2009; Salisbury等2007)。

蔗糖是高等植物碳水同化产物运输的主要形式, 其在植物生命周期的各个阶段均起重要作用。植物体内蔗糖来源于光合作用, 其合成的主要限速酶是细胞质中的1,6-二磷酸果糖酶和磷酸蔗糖合成酶(sucrose-phosphate synthase, SPS), 后者催化蔗糖合成的最后一步反应。拟南芥中有5个*SPS*基因, 其中*SPSA1*和*SPSC*在蔗糖的合成中起重要作用(Bahaji等2015), 因此通过调控*SPS*基因的表达量可以影响植物体内蔗糖的含量。植物除了可以依赖光合作用产生的蔗糖作为能量来源进行生长和发育外, 还能够依靠在培养基中添加的蔗糖来生长。内源蔗糖能够通过激活或减慢光合作用速率来自发调节体内的蔗糖水平。低浓度的蔗糖激活光合作用和光合产物的运输, 而高浓度的蔗糖促进光合产物的储藏(Bahaji等2015)。在外加蔗糖的条件下, 植物选择性地激活或者抑制某些基因的表达以更有效和精细的方式进行生长发育和代谢。蔗糖作为一种信号分子来调控细胞的代谢(Wenzler等1989), 能够和各种植物激素进行相互作用。

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是广泛存在于植物体内的一种激素, 能参与植物体的生物和非生物胁迫应答, 以及植物生长发育的调控, 如JA参与气

孔运动的调节、矿质营养和同化物的运输与分配、种子萌发和根系生长的调节等(Weidhase等1987; Ellis和Turner 2002; Berger等1995)。目前已发现JA在蔗糖诱导植物花色苷的合成过程中起作用(Loreti等2008), 但是JA信号能否参与植物的碳水同化物合成以及植物对蔗糖的响应还不清楚。冠菌素不敏感1 (coronatine insensitive 1, COI1) 蛋白是JA的受体蛋白, 其编码一个约66 kD的F-box蛋白, JA的活化形式结合到COI1蛋白后能够促进转录抑制因子jasmonate zim-domain (JAZ)蛋白的降解, 进而激活下游信号组分相关基因的表达(Thines等2007)。因此, COI1蛋白是JA信号途径的信号开关, 广泛地参与几乎所有响应JA的代谢过程。本文以JA受体基因*COI1*的突变体*coi1*为材料, 通过分析其在无蔗糖条件下根的生长情况、蔗糖含量的变化、生长素信号的改变等, 系统研究了*coi1*突变体在植物响应蔗糖缺乏反应中的功能。

材料与方法

1 实验材料

材料为拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.] 哥伦比亚野生型(Col)、*coi1-1*突变体、*aos-4*突变体和*jar1-1*突变体, 购于美国拟南芥生物资源中心(Arabidopsis Biological Resource Center, ABRC)。拟南芥种子先用70%乙醇溶液表面消毒30 s后, 加入10%次氯酸钠消毒10 min, 无菌水冲洗4~5次后均匀铺种于MS平板或者吸水纸上。4°C保湿黑暗

收稿 2017-01-13 修订 2017-02-09

资助 国家自然科学基金(31370350)和广东省自然科学基金(2014A030313443)。

* 通讯作者(E-mail: sczhang@sncu.edu.cn)。

冷藏3 d打破休眠后, 移至拟南芥培养房中培养, 培养温度为(22±2)°C, 光暗周期为16 h光照/8 h黑暗, 光照强度为120~150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。黑暗培养为利用锡箔纸包好后遮光置于培养房。

2 各种植物培养基

正常培养基: MS基本培养基+1.5%蔗糖(*m/V*)+0.8%琼脂(*m/V*), 调pH至5.8, 121°C湿热灭菌。无蔗糖培养基: MS基本培养基+0.8%琼脂, 调pH至5.8, 121°C湿热灭菌。无菌水培养: 修剪已灭菌的滤纸使之能刚好铺在培养皿的底部, 在培养皿中加6 mL无菌水(pH=5.8), 使水刚好淹没滤纸。无糖培养基: MS基本培养基+0.8%琼脂+0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA), 调pH至5.8, 121°C湿热灭菌。

3 种子萌发方法及表型观察

无菌水培养: 修剪已灭菌的滤纸铺在培养皿的底部, 在培养皿中加6 mL无菌水(pH=5.8), 使水刚好淹没滤纸后, 把种子均匀铺在滤纸表面, 4°C春化3 d后, 正常光照下培养。MS培养基正常培养: 种子消毒后用1 mL移液器将种子均匀铺在准备好的MS平板上, 风干后密封, 4°C春化3 d后正常光照培养。无糖胁迫培养: 种子消毒后均匀种在无糖平板培养基上, 4°C春化3 d, 正常光照培养, 用ImageJ软件(<https://imagej.nih.gov/ij/>)统计根长的差异。无糖胁迫培养: 种子消毒后均匀种在无糖(+0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ IAA)平板培养基上, 4°C春化3 d, 正常光照培养, 用ImageJ软件统计根长的差异, 黑暗处理: 4°C下春化3 d后转移到光照条件下萌发2 h, 然后用锡箔纸包裹进行遮光黑暗培养9 d。

4 实时荧光定量PCR检测基因表达

野生型植物和*coil*突变体幼苗在无蔗糖培养基中生长9 d后提取RNA检测*SPSA1* (At5g20280)、*SPSC* (At4g10120)、*YUCCA6* (At5g25620)和*YUCCA8* (At4g28720)基因的表达; 利用不同浓度的蔗糖(0、1.5%、3%和6%)处理10 d大小的野生型拟南芥3 h后提取RNA, 利用实时荧光定量PCR (real-time PCR)检测蔗糖处理后*COII* (At2g39940)基因的表达变化。利用美国Applied Biosystems公司7300 Real Time PCR扩增仪进行定量实验。引物采用Beacon Designer 7.0软件进行设计, 引物序列如下, *SPSA1F*: 5'-TCTTCTCCATCACTTCTTCTTA-3'; *SPSA1R*: 5'-ATCCTCCAACACATATTCTCTA-3';

SPSCF: 5'-TATCACAGAGTATGCGAGTT-3'; *SPSCR*: 5'-TACCTGAGTGCTTGTATTCT-3'; *YUCCA6F*: 5'-AATAGCTGAAGACATACACAAG-3'; *YUCCA6R*: 5'-ACCACAATCACTCTCACTAA-3'; *YUCCA8F*: 5'-CGAGAGAGCAGATTGTATTG-3'; *YUCCA8R*: 5'-TAGCGTAAGACTCAAGGTAG-3'; *COIIF*: 5'-ATTGCCTTCACTGAGATACT-3'; *COIIR*: 5'-CTCCTTGTGATTCACTTCC-3'; *UBQ10F*: 5'-CCGACTACAACATTCAGAAG-3'; *UBQ10R*: 5'-TATCAATGGTGTCAGAACTCT-3'; 利用TRIzol试剂提取RNA后, 用DNaseI处理总RNA以消除基因组DNA的污染, 定量后取相同量的RNA按TaKaRa逆转录试剂盒说明书将RNA反转录成cDNA第一链。将所得第一链稀释100~200倍作为定量PCR反应模板, 利用TaKaRa SYBR Green试剂盒进行实时荧光定量检测。利用7300仪器系统自带软件(SDS v1.3)对数据进行统计分析, 以*UBQ10* (At4g05320)为对照对数据进行计算, 得出目的基因的相对含量。

5 蔗糖含量测定

植物材料在110°C下杀青处理10 min后转为70~80°C烘干至恒重, 研磨, 取50 mg加30 mL 80%乙醇, 在80°C下提取30 min, 离心取上清液。提取3次后合并上清液, 加少许活性炭脱色, 定容至10 mL。取1 mL于试管中沸水浴浓缩至0.1 mL, 加入0.1 mL 30%的氢氧化钾, 在沸水浴中放置10 min, 冷却至室温。加入3 mL蒽酮试剂, 40°C保温15 min, 冷却后利用分光光度计在620 nm测量吸光度。制作不同浓度蔗糖的标准曲线, 根据标准曲线计算植物样品中的蔗糖含量。实验进行3次生物学重复, 每次重复3个不同样品并进行3次重复。取平均值进行方差分析。

6 数据分析

使用统计软件SPSS 10.0对数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 误差棒表示平均值之间的标准差。

实验结果

1 *coil*突变体在无菌水培养条件下正常生长

为了探究JA与蔗糖之间的关系, 首先研究了野生型拟南芥和JA受体突变体*coil*在无菌水培养条件下的生长表型。种子置于无菌水润湿的吸水

纸上在4°C下春化3 d后, 转移到光照条件下萌发, 培养9 d后发现*coil*突变体的主根根长显著长于野生型, 野生型植株的平均根长为0.32 cm, 而*coil*突变体的主根根长达到了0.66 cm, 是野生型植株根长的约2倍, 并且在9 d后野生型植株的主根基本停止伸长, 而*coil*的主根能够继续生长(图1-A和B)。

而JA合成突变体*aos-4*和JA信号突变体*jar-1*同样在正常光照下用无菌水培养9 d, 发现两者的根长与野生型相比均无明显差异(图1-C)。

以上研究结果表明*coil*突变体在无菌水培养条件下的表型与其体内的JA含量及JA信号的改变无关, 可能是由COI1蛋白的功能缺失所特异引起的。

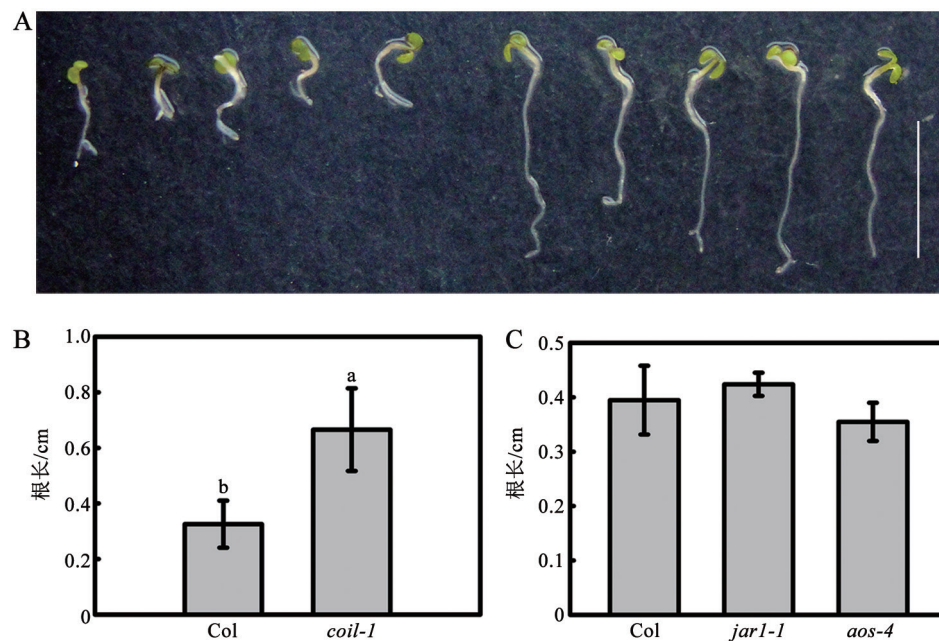


图1 *coil*突变体在无菌水条件下生长9 d的主根表型

Fig.1 The root of *coil* mutant can grow under nutrition-deficiency condition

A: 野生型Col (左边5个)和*coil*突变体(右边5个)在营养缺乏条件下生长9 d的表型, 标尺为5 mm; B: 野生型Col和*coil*突变体在无菌水条件下生长9 d的主根长度, 不同字母表示具有显著差异($P < 0.05$; 图2~7同); C: 野生型Col、*jar1*和*aos-4*突变体在营养缺乏条件下生长9 d的主根长度。

2 COI1突变降低了植物对蔗糖的敏感性

种子播种在MS缺氮源和缺碳源培养基中, 观察幼苗的表型结果表明, 在正常MS培养基中, 野生型和*coil*突变体幼苗的生长没有差异(图2-A和C), 两者的主根长度在缺失氮源培养基中基本一致(图2-B), 但是, 在缺失碳源(没有添加外源蔗糖)时, *coil*突变体主根根长显著长于野生型植株的主根, 并且两者之间根长的表型差异与无菌水培养条件下的表型相似(图2-A)。结果表明*coil*突变体在无营养培养条件下的表型有可能是缺少蔗糖等碳源引起。

在无蔗糖MS培养基中, *coil*突变体在光照条件下的种子萌发率与野生型相比并没有显著差异, 两者的萌发率基本一致(图3-A和B); 野生型与*coil*突变体在缺少蔗糖的MS培养基中培养14 d, 野生

型刚刚长出的真叶开始发黄, 而*coil*突变体变化不大(图3-E); 培养至30 d时, 野生型幼苗均变白并死亡, 而纯合*coil*突变体正常生长真叶并且抽薹开花(图3-F)。

研究了黑暗条件下*coil*突变体在添加或者不添加蔗糖条件下的生长情况, 发现黑暗培养9 d后野生型和*coil*突变体主根和下胚轴的生长在无蔗糖条件下均受到抑制, 但是野生型和*coil*植株之间没有显著差异(图3-C和D)。

以上结果表明, *coil*突变体在没有添加外源蔗糖的条件下能够正常生长可能是由于*coil*突变体能够在光照下合成更多的碳水化合物所导致的。

3 外源蔗糖促进COI1基因的表达

利用不同浓度的蔗糖(0、1.5%、3%和6%)处

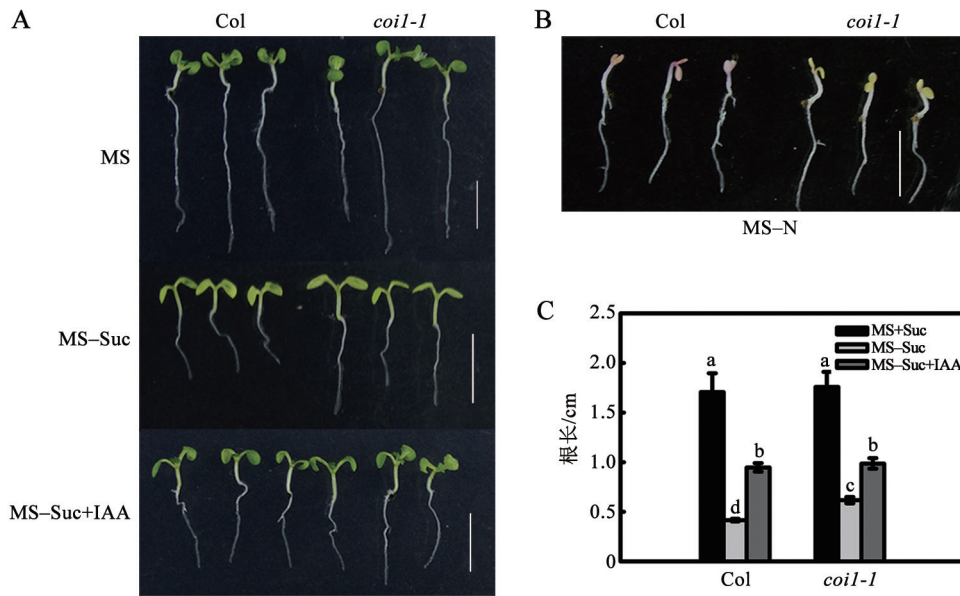


图2 *coil*突变体对蔗糖缺乏不敏感

Fig.2 *coil* mutant is insensitive to the sucrose deficiency

A: *coil*突变体在蔗糖缺乏条件下的根生长表型; 上, 植物在正常MS培养基中根的表现; 中, 植物在不添加蔗糖培养基中根的表现; 下, 外源生长素能够恢复*coil*和野生型植株根在不添加蔗糖条件下的表型; B: *coil*在营养缺乏条件下的表型与氮源无关; C: *coil*突变体在不同培养条件中的根长; 标尺为5 mm。

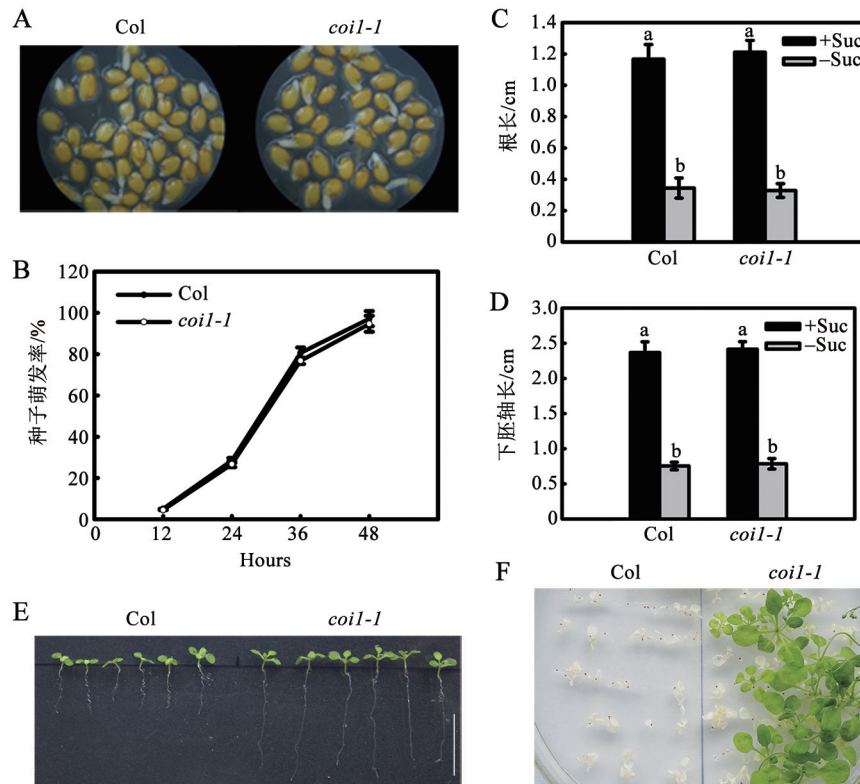


图3 *coil*在无糖条件下的表型依赖光

Fig.3 The phenotype of *coil* under sucrose deficiency condition is dependent on light

A: *coil*突变体和野生型种子在无蔗糖培养条件下的萌发表型; B: *coil*突变体和野生型种子在无蔗糖培养条件下的萌发率; C: 无蔗糖培养条件下*coil*突变体在黑暗中的根长; D: 无蔗糖培养条件下*coil*突变体在黑暗中的下胚轴长; E: *coil*突变体和野生型在无蔗糖培养条件下生长14 d的表型, 标尺为5 mm; F: *coil*突变体和野生型在无蔗糖培养条件下生长30 d的表型。

理10 d大小的野生型拟南芥植株3 h后提取RNA,再用实时荧光定量PCR检测蔗糖处理后 $COII$ 基因的表达变化。结果发现与无菌水处理的对照相比,1.5%、3%和6%蔗糖处理植株后 $COII$ 基因的表达受到显著促进(图4),并且蔗糖浓度越高 $COII$ 基因表达越强。

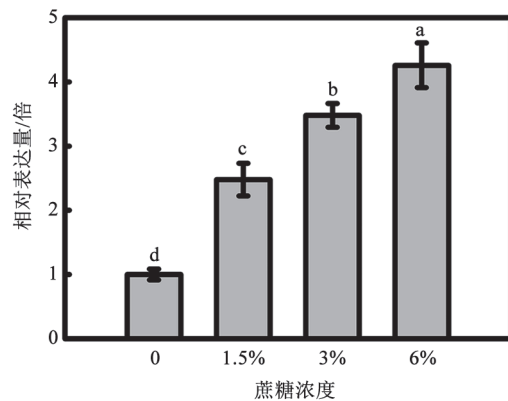


图4 $COII$ 基因的表达受外源蔗糖诱导

Fig.4 The $COII$ gene expression is induced by exogenous sucrose

4 $COII$ 基因突变促进植物蔗糖合成

为了确定在没有蔗糖等碳源条件下 $coil$ 突变体是否能够合成更多的蔗糖来应对营养胁迫,检测了野生型和突变体中的蔗糖含量,结果表明,在正常的MS培养基中培养2个星期后的野生型和突变体幼苗之间的蔗糖含量没有显著差异;但是在无蔗糖培养条件下, $coil$ 突变体中的蔗糖含量显著高于野生型植株(图5-A),表明 $COII$ 基因在无碳源条件下确实参与了蔗糖的生物合成。

为了确定 $coil$ 突变体是否通过SPS来调控蔗糖的合成,分别检测了添加或者不添加蔗糖条件下 $SPSA1$ 和 $SPSC$ 这两个基因在野生型植株和 $coil$ 突变体中的表达,发现有蔗糖条件下SPS基因的表达在两种基因型植株中没有显著差异,而在无蔗糖条件下 $SPSA1$ 和 $SPSC$ 基因在 $coil$ 突变体中的表达量显著增加(图5-B),结果表明在没有外源蔗糖存在的条件下, $coil$ 突变体能够通过提高蔗糖合成相关基因的表达来调高体内蔗糖的含量。

5 $coil$ 突变体通过生长素介导蔗糖对根生长的调控

观察了在无蔗糖条件下 $coil$ 突变体和野生型的主根分生区、伸长区和成熟区的细胞变化,结

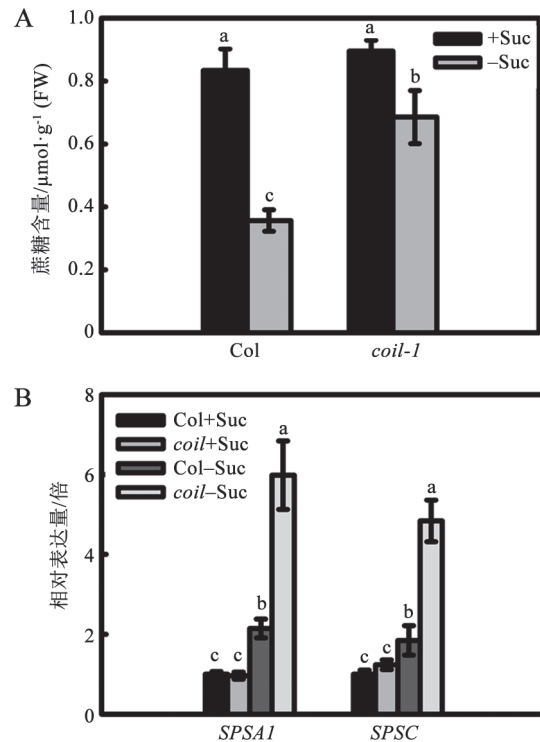


图5 $COII$ 突变促进植物在无外源蔗糖条件下内源蔗糖的合成

Fig.5 $COII$ mutation promotes the endogenous sucrose synthesis at exogenous sucrose deficiency condition

A: $coil$ 突变体和野生型中的蔗糖含量; B: 无蔗糖条件下SPS基因在 $coil$ 突变体中表达增加。

果显示,在无蔗糖条件下, $coil$ 突变体主根根尖分生区和伸长区的细胞长度均大于野生型植株(图6-A、B和C),说明 $coil$ 突变体在无蔗糖条件下主要通过促进细胞的伸长来促进主根的生长。

$coil$ 突变体在无糖胁迫条件下的根尖分生组织细胞分生能力和伸长区细胞伸长能力比野生型强,推测无蔗糖条件下 $coil$ 突变体中生长素含量比野生型高。在无糖MS培养基中加入 $0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的生长素IAA培养 $coil$ 突变体与野生型并观察表型,结果显示,外源生长素能够促进无糖条件下植物根的生长,消除 $coil$ 突变体与野生型植株在无蔗糖条件下主根长度的差异,两者的根长均能恢复到1 cm左右,相互之间没有显著差异(图2-A和C),表明生长素参与了 $coil$ 突变体响应无蔗糖反应。

分析野生型植株和 $coil$ 突变体中生长素合成基因 $YUCCA6$ 和 $YUCCA8$ 的表达水平,发现野生型植株和 $coil$ 突变体幼苗在无蔗糖培养基中生长9 d,

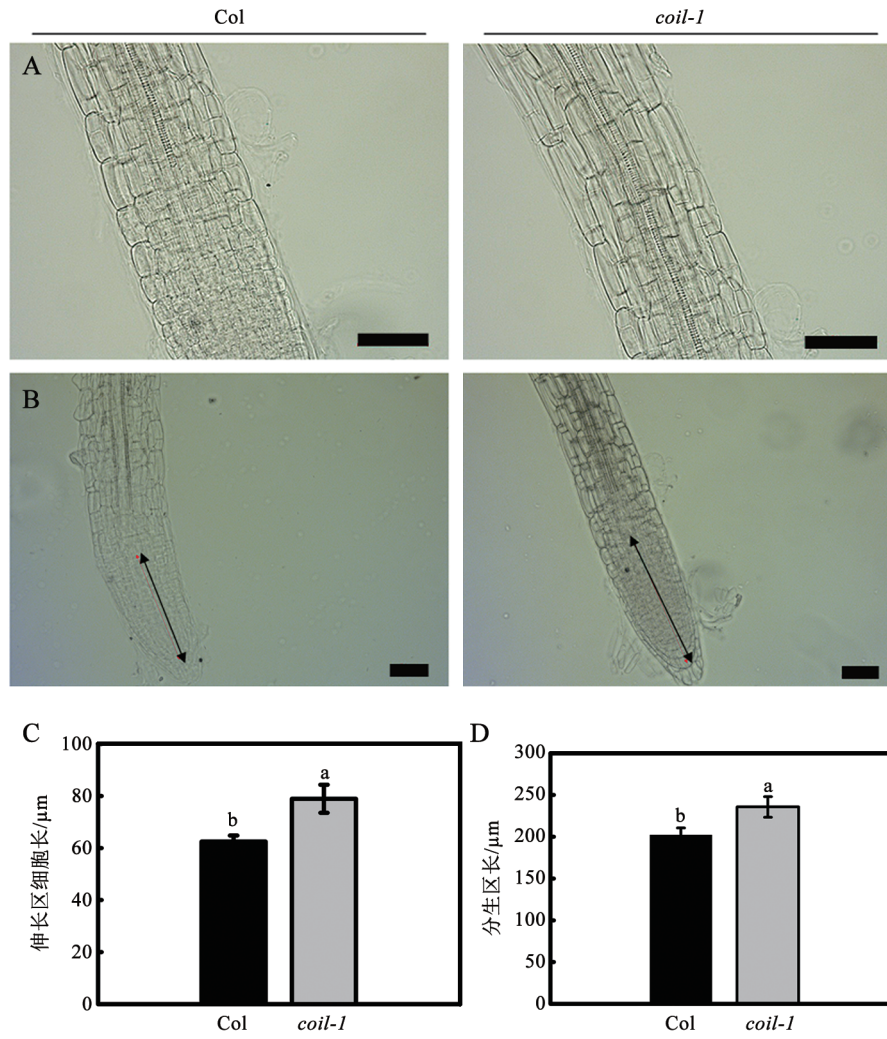


图6 无蔗糖条件下*coil*主根的表现

Fig.6 The *coil* root phenotype under sucrose deficiency condition

A: 无蔗糖条件下*coil*和野生型主根伸长区细胞的表型, 标尺为50 μm; B: 无蔗糖条件下*coil*和野生型主根分生区的表型, 标尺为50 μm, 箭头所示区域为分生区; C: 无蔗糖条件下*coil*和野生型伸长区细胞长度; D: 无蔗糖条件下*coil*和野生型主根分生区的长度统计。

*coil*突变体中生长素合成基因*YUCCA6*和*YUCCA8*基因的表达显著升高, 是野生型的2~3倍(图7)。

结果表明*coil*突变体可能通过促进生长素的合成来促进主根在无蔗糖条件下的生长。

讨论

已有研究报道指出, *COII*基因的无效突变使植物丧失了所有的茉莉素反应, 表现为对茉莉素不敏感, 花粉不育, 延迟衰老以及对病虫害的抗性丧失等(Cohen等1993; Creelman和Mullet 1997; León等2001; Chico等2008; Katsir等2008; Stotz等2011; Raya-González等2012), 但是*COII*在植物糖

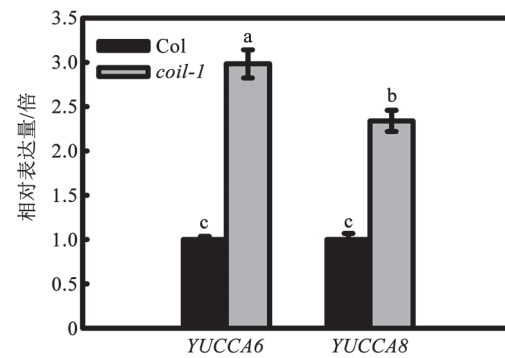


图7 无蔗糖条件下*YUCCA*基因的表达在*coil*突变体中上调
Fig.7 The *YUCCA* gene expressions are induced in *coil* mutant under sucrose deficiency condition

代谢及糖信号中的功能完全不清楚。*coil*突变体的主根能够在无外源蔗糖培养基中正常生长(图1和2),并且该表型只出现在光照条件下(图3),推测*coil*突变体在无蔗糖条件下能够通过合成蔗糖等碳水同化物来促进自身的正常生长。*coil*突变体在无蔗糖条件下确实能够通过促进磷酸蔗糖合成酶*SPSA1*和*SPSC*的表达来提高体内的蔗糖含量(图5),暗示COII介导的JA信号与蔗糖之间可能存在相互作用。JA能够和各种植物激素相互作用调控植物的生长发育(Kazan和Manners 2008),如JA和生长素能够相互作用调控植物的不定根(Gutierrez等2012)和侧根(Sun等2009)发育,并且JA能够促进生长素的合成(Sun等2009)。最近的研究报道JA诱导生长素*YUCCA8*和*YUCCA9*的表达依赖于COII介导的JA信号途径(Hentrich等2013),表明COII在促进生长素的合成中确实起着作用。本研究结果发现JA合成突变体及信号突变体*jar1*在无蔗糖条件下并不能表现出像*coil*突变体那样对无糖胁迫不敏感的表型(图1),推测COII基因介导的无糖响应具有特异性,但是COII基因介导的无糖响应是否真正与JA含量和信号的改变没有关系还需要更多的实验数据来证明。

近年已有报道指出,糖信号能够影响生长素的合成、分布以及信号反应。葡萄糖能够诱导植物体内生长素前体物质的产生,促进生长素的生物合成(Sairanen等2012)。植物体内源碳水化合物能够诱导生长素的产生并且促进植物下胚轴的伸长(Lilley等2012)。有意思的是葡萄糖诱导生长素的合成能够被光敏色素互作因子(phytochrome interacting factors, PIFs)蛋白所抑制(Sairanen等2012),但是PIFs基因的表达又受蔗糖的诱导(Stewart等2011)。这些研究表明在高浓度的蔗糖条件下PIFs蛋白可能是葡萄糖诱导生长素合成的开关。玉米蔗糖转化酶基因*INCW2*突变后导致了种子中生长素吲哚-3-丙酮酸(indole-3-propanoic acid, IPA)合成途径中的玉米*YUCCA*基因表达的下落(LeClere等2010),*YUCCA*基因编码类似于黄素单加氧酶的蛋白,能够以IPA为底物合成生长素IAA,表明蔗糖通过转化成为己糖后再促进生长素的合成。糖除了能够调控生长素的合成外,还能够调节生长素的分布和信号途径。已有的研究表明葡萄糖能够调

控生长素的受体基因*TIR1*和*ABP1*、生长素运输基因*PIN1*、生长素响应因子*ARF4*等基因的表达(Mishra等2009)。也有研究表明糖信号主要通过生长素信号来调控植物的生长发育(Moore等2003)。本研究结果也发现COII基因的表达能够受到高浓度蔗糖的诱导(图4),表明蔗糖信号在调控植物生长发育过程中可能需要通过JA受体基因COII的表达来起作用,植物体内高浓度的蔗糖可能通过提高COII基因的表达来反馈抑制蔗糖的合成,当体内蔗糖浓度低的时候则通过抑制COII基因的表达进而反馈促进蔗糖的合成,以维持植物体内的蔗糖稳态。低浓度蔗糖条件下*coil*突变体中生长素IPA合成途径中的合成基因*YUCCA6*和*YUCCA8*基因表达增加(图7),而*coil*突变体中的蔗糖浓度又受外源蔗糖的影响(图5),表明COII蛋白可能是糖信号诱导生长素信号途径中的一个分子开关,并且其工作与否受到植物体内蔗糖浓度、糖信号强弱或者其他未知的生长发育信号的调控。

糖信号与JA信号相互作用的研究方面,仅有的报道指出蔗糖诱导植物花色苷的合成需要COII基因的参与,但是并不需要JAR1(Loret等2008),与本研究发现植物响应无糖胁迫依赖于COII但不依赖于JAR1(图1)的结果一致,表明COII在植物对蔗糖的响应中确实具有其特殊性。深入研究COII蛋白如何影响植物体内蔗糖的合成和转运,以及COII介导的JA信号如何影响糖信号以及蔗糖信号如何影响生长素信号,将为阐明*coil*突变体在蔗糖响应中的功能及其作用机制提供更多的证据。

参考文献

- Bahaji A, Baroja-Fernández E, Ricarte-Bermejo A, Sánchez-López ÁM, Muñoz FJ, Romero JM, Ruiz MT, Baslam M, Almagro G, Sesma MT, et al (2015). Characterization of multiple *SPS* knockout mutants reveals redundant functions of the four *Arabidopsis* sucrose phosphate synthase isoforms in plant viability, and strongly indicates that enhanced respiration and accelerated starch turnover can alleviate the blockage of sucrose biosynthesis. *Plant Sci*, 238: 135–147
- Berger S, Bell E, Sadka A, Mullet JE (1995). *Arabidopsis thaliana Atvsp* is homologous to soybean *VspA* and *VspB*, genes encoding vegetative storage protein acid phosphatases, and is regulated similarly by methyl jasmonate, wounding, sugars, light and phosphate. *Plant Mol Biol*, 27: 933–942
- Chico JM, Chini A, Fonseca S, Solano R (2008). JAZ repressors set the rhythm in jasmonate signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 11:

- 486–494
- Cohen Y, Gisi U, Niderman T (1993). Local and systemic protection against *Phytophthora infestans* induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester. *Phytopathology*, 83: 1054–1062
- Creelman RA, Mullet JE (1997). Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 355–381
- Ellis C, Turner JG (2002). A conditionally fertile *coi1* allele indicates cross-talk between plant hormone signalling pathways in *Arabidopsis thaliana* seeds and young seedlings. *Planta*, 215: 549–556
- Fu X, Harberd NP (2003). Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 421: 740–743
- Gutierrez L, Mongelard G, Floková K, Păcurar DI, Novák O, Staswick P, Kowalczyk M, Păcurar M, Demailly H, Geiss G, et al (2012). Auxin controls *Arabidopsis* adventitious root initiation by regulating jasmonic acid homeostasis. *Plant cell*, 24: 2515–2527
- Halliday KJ, Martinez-García JF, Josse EM (2009). Integration of light and auxin signaling. *Cold Spring Harbor Perspect Biol*, 1 (6): a001586
- Hentrich M, Böttcher C, Düchting P, Cheng Y, Zhao Y, Berkowitz O, Masle J, Medina J, Pollmann S (2013). The jasmonic acid signaling pathway is linked to auxin homeostasis through the modulation of *YUCCA8* and *YUCCA9* gene expression. *Plant J*, 74: 626–637
- Katsir L, Schilmiller AL, Staswick PE, He SY, Howe GA (2008). COI1 is a critical component of a receptor for jasmonate and the bacterial virulence factor coronatine. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 7100–7105
- Kazan K, Manners JM (2008). Jasmonate signaling: toward an integrated view. *Plant Physiol*, 146: 1459–1468
- Kircher S, Schopfer P (2012). Photosynthetic sucrose acts as cotyledon-derived long-distance signal to control root growth during early seedling development in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 11217–11221
- LeClere S, Schmelz EA, Chourey PS (2010). Sugar levels regulate tryptophan-dependent auxin biosynthesis in developing maize kernels. *Plant Physiol*, 153: 306–318
- León JD, Rojo E, Sánchez-Serrano JJ (2001). Wound signalling in plants. *J Exp Bot*, 52: 1–9
- Lilley JLS, Gee CW, Sairanen I, Ljung K, Nemhauser JL (2012). An endogenous carbon-sensing pathway triggers increased auxin flux and hypocotyl elongation. *Plant Physiol*, 160: 2261–2270
- Loreti E, Povero G, Novi G, Solfanelli C, Alpi A, Perata P (2008). Gibberellins, jasmonate and abscisic acid modulate the sucrose - induced expression of anthocyanin biosynthetic genes in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 179: 1004–1016
- Mishra BS, Singh M, Aggrawal P, Laxmi A. (2009). Glucose and auxin signaling interaction in controlling *Arabidopsis thaliana* seedlings root growth and development. *PLoS ONE*, 4: e4502
- Moore BD, Zhou L, Rolland F, Hall Q, Cheng WH, Liu YX, Hwang I, Jones T, Sheen J (2003). Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science*, 300: 332–336
- Raya-González J, Pelagio-Flores R, López-Bucio J (2012). The jasmonate receptor COI1 plays a role in jasmonate-induced lateral root formation and lateral root positioning in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 169: 1348–1358
- Salisbury FJ, Hall A, Grierson CS, Halliday KJ (2007). Phytochrome coordinates *Arabidopsis* shoot and root development. *Plant J*, 50: 429–438
- Sairanen I, Novák O, Pěnčík A, Ikeda Y, Jones B, Sandberg G, Ljung K (2012). Soluble carbohydrates regulate auxin biosynthesis via PIF proteins in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 4907–4916
- Stewart JL, Maloof JN, Nemhauser JL (2011). *PIF* genes mediate the effect of sucrose on seedling growth dynamics. *PLoS ONE*, 6: e19894
- Stotz HU, Jikumaru Y, Shimada Y, Sasaki E, Stingl N, Mueller MJ, Kamiya Y (2011). Jasmonate-dependent and COI1-independent defense responses against *Sclerotinia sclerotiorum* in *Arabidopsis thaliana*: auxin is part of COI1-independent defense signaling. *Plant Cell Physiol*, 52: 1941–1956
- Sun J, Xu Y, Ye S, Jiang H, Chen Q, Liu F, Zhou W, Chen R, Li X, Tietz O (2009). *Arabidopsis ASA1* is important for jasmonate-mediated regulation of auxin biosynthesis and transport during lateral root formation. *Plant Cell*, 21: 1495–1511
- Thines B, Katsir L, Melotto M, Niu Y, Mandaokar A, Liu G, Nomura K, He SY, Howe GA, Browse J (2007). JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling. *Nature*, 448: 661–665
- Weidhase RA, Kramell HM, Lehmann J, Liebisch HW, Lerbs W, Parthier B (1987). Methyljasmonate-induced changes in the polypeptide pattern of senescing barley leaf segments. *Plant Sci*, 51: 177–186
- Wenzler HC, Mignery GA, Fisher LM, Park WD (1989). Analysis of a chimeric class-I patatin-GUS gene in transgenic potato plants: high-level expression in tubers and sucrose-inducible expression in cultured leaf and stem explants. *Plant Mol Biol*, 12: 41–50

Study on *Arabidopsis thaliana* *COII* gene regulates plant response to sucrose

HUANG Rui-Hua, GU Jie-Na, ZHANG Sheng-Chun*

College of Life Sciences, South China Normal University; Guangdong Provincial Key Lab of Biotechnology for Plant Development, Guangzhou 510631, China

Abstract: Plant phytohormone jasmonic acid (JA) and sugar play important roles in plant growth and development, however, their relationship has not been clearly demonstrated. The present study analyzed the function of *Arabidopsis thaliana* JA receptor gene *COII* on sucrose shortage response. The *COII* gene expression is up-regulated by sucrose. Compared to the wild type plants, *coil* mutant could grow without sucrose, had longer main root length, increased sucrose content, up-regulated expression levels of sucrose phosphate synthase genes *SPSA1* and *SPSC*, as well as auxin biosynthesis genes *YUCCA6* and *YUCCA8*. These results suggest that *COII* may play important roles in regulating plant response to sucrose specifically.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; *COII*; jasmonic acid; sucrose response; auxin

Received 2017-01-13 Accepted 2017-02-09

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31370350), and the Natural Science Foundation of Guangdong Province (Grant No. 2014A030313443).

*Corresponding author (E-mail: sczhang@scnu.edu.cn).