

文章编号:1000-582x(2000)05-0146-03

研究综述

# 逆境胁迫下植物基因的表达与调控\*

赵虎成,王伯初,刘堰,蔡绍哲

(重庆大学 生物工程学院,重庆 400044)

**摘要:** 探讨植物在逆境下的适应机制,综述了植物在逆境下相关基因的表达调控方式,由于植物生活的“不动性”使其不可避免地要受到各种逆境的冲击,经过系统的进化,植物本身能够建立有效的适应乃至抗性机制。大量的研究认为,逆境胁迫下,植物体内脱落酸(ABA)和水杨酸(SA)的含量会发生明显的变化,从而诱导许多新基因表达以及蛋白质合成,来适应环境的变化。植物对环境的适应可能有两种机制。第一种机制是 ABA 与 SA 诱导核糖核酸(mRNA)的合成或使其稳定。第二种机制是 ABA 与 SA 能引起逆境响应蛋白的积累和翻译调控。

**关键词:** 植物生长; 逆境胁迫; 基因表达

**中图分类号:** Q 257

**文献标识码:** A

植物生活的“不动性”使其不可避免地遭受到各种逆境的冲击,就其生活史而言,也会经历一些类似逆境的生理过程。这就要求植物本身建立有效的适应乃至抗性机制。由于植物遭受的逆境常常是多因子的综合作用,因此植物在适应一种逆境的同时对别的逆境也有抵抗力,即交叉适应(Cross-adaption)现象。大量的研究发现,在逆境胁迫下,植物体内脱落酸(ABA)和水杨酸(SA)的含量会发生明显的变化,诱导许多新基因的表达及蛋白质合成。ROB 基因(responsive to ABA)是指对 ABA 响应的一类基因的总称,一般认为这类基因可在外源 ABA 的诱导下表达。根据对 ABA 依赖程度的不同,可分为 ABA 依赖型和 ABA 诱导型<sup>[1]</sup>。

## 1 信号的转导与启动子调控

植物究竟是如何感知逆境胁迫的到来,如何作出应答反应,这其中必然存在一个信号转导系统。通过多年的研究,人们在这方面积累了大量的资料并取得了不少的进展。Yamaguchi-Shino Zalli 等<sup>[2~4]</sup>根据多年对拟南芥的研究认为逆境信号转导是受多条途径调控的,并提出了如下模型(图 1)。

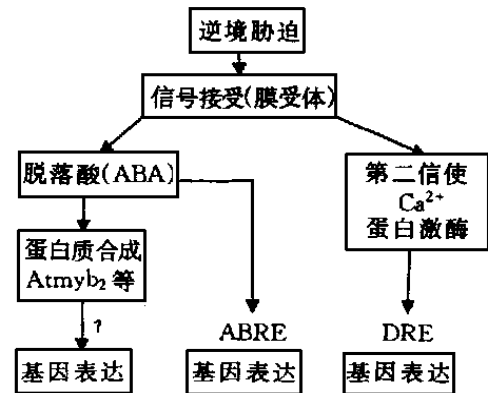


图 1 逆境相关基因的表达方式

从此模型可以看出,至少有 3 条信号转导通路,其中有两是 ABA 依赖型的,另一条是不受 ABA 调控的。

在依赖 ABA 的途径中有一条必须有蛋白质的合成。他们还找到了两个干旱诱导基因 rd29A 和 rd29B 的启动子和 9bp (TACCGACA T) 的顺式元件(dehydration-responsive element DRE)。

植物在逆境下,ABA 的浓度会增加,而 ABA 可能会通过受体发生作用。早在 80 年代就有人分离出一种蛋白质,与 ABA 有很高的结合能力。直到今天 ABA 的受体问题仍未解决。许多实验支持 ABA 的受

\* 收稿日期:1999-12-08

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39770206)

作者简介:赵虎成(1973-),男,内蒙呼和浩特人,重庆大学博士。从事生物力学研究。

体定位于膜上。受体接受到信号后,将信号传递到更下游物质。通过对拟南芥突变体 *ahal* (ABA-null mutant) 及 *abi* (ABA insensitive) 的研究发现<sup>[5,6]</sup>,有一种蛋白质可能参与 ABA 的信号转导过程。此蛋白质 C 端与类型 *Zcse/thr* 蛋白磷酸酯酶同源,N 端有一个  $Ca^{2+}$  结合位点。有些实验证据表明  $Ca^{2+}$  可通过抑制或激活磷酸酶的活性使信号传导至更下游物质。因此可推测植物体内对 ABA 的响应过程中可能通过对磷酸势的调节来传递信号。

许多实验认为 SA 也参与了植物逆境信号转导过程。最近对 SA 作用的分子机制做了一些探索,发现了所谓 AS-1 元件,这是位于花椰菜花叶病毒 35S 启动子上游 -85 区至 -65 区的一段序列,对 SA 有强反应性。以 SA 处理带 AS-1-GUS 融合基因的转基因烟草,GUS-mRNA 被诱导 10~20 倍,诱导快速而且对环己胺不敏感,说明不需要新蛋白质合成。在烟草中发现一个 SA 结合蛋白,是由 4 个 57kD 亚基组成的 240-280 kD 的复合物,这种蛋白质与过氧化物酶高度同源,与 SA 的表观接合常数(Kd)为 14  $\mu$ mol/L。2,6-二羟基苯甲酸和阿斯匹灵(乙酰基水杨酸)与 SA 竞争结合。又发现 SA 可以通过抑制过氧化物酶的活性来提高  $H_2O_2$  水平,而  $H_2O_2$  水平的提高可诱导 PR-1 基因表达。SA 可能就是由此途径使植物获得抗性。

大量的研究认为 ABA 对逆激基因产生正调控作用,现在已经找到了几个 ABA 诱导逆激基因表达的顺式作用元件和反式作用因子。在大豆 RAD16-D 基因和 ABA 调节基因 HVA22 中都有一个保守的感受 ABA 的顺式元件 (ABA-responsive element ABRE),其碱基序列 (PYACGTGGC) 与 LEA 基因的保守序列一致,编码 ABRE 特异蛋白的 cDNA 已被克隆,它们都是 BZIP 结构。最近在玉米发育种子的转基因烟草中也发现了感应 ABA 的顺式元件,这表明激素调节基因上游一致序列的存在,是激素诱导基因表达的基础。目前已得到由农杆菌介导将渗透蛋白 (osmotin OSM) 的启动子和 - 葡萄糖酶 (glucuronidase, GUS) 报告基因嵌合在一起的转基因烟草。在这些植物中,OSM 启动子也受到 ABA 转录水平的活化。人们还克隆到一些顺式作用元件<sup>[7]</sup>。如玉米的 SPH 元件可感受低温诱导的 LTRE (low temperature responsive element) 元件,ARE (anaerobic responsive element) 元件。反式作用因子中还有 ABA 诱导产生的 MYB 因子<sup>[2]</sup>,属于 MYB 家族,推测与 rd22 基因表达有关。以上的顺式作用元件都是受 ABA 诱导的正调控,还有一些顺式作用元

件能够拮抗 ABA 的诱导作用,如一些 GARE (gibberellin-responsive element),这样就形成一个相互影响相互制约的网络系统调控逆境下 DNA 的转录。

## 2 转录(后)调控

Dunn 等<sup>[8]</sup>对大麦的 9 个逆境响应基因作了 run-on 转录实验,发现其中有 6 个基因是在转录水平上调控的,而有 3 个基因是在转录后调控的。在苜蓿以及拟南芥中发现有逆境基因转录后调控现象。另外烟草在渗透胁迫下 OSM-mRNA 大幅度的积累,但并不积累大量的 OSM,说明 OSM 基因表达是受转录后调控的<sup>[9-11]</sup>。对 OSM 表达的转录后调控,在适应盐胁迫的植物细胞中已提出两种机制。第一种机制是 ABA 诱导编码 OSM 的 mRNA 的合成或使其稳定化。第二种机制是,它能引起 OSM 积累的翻译(后)调控。但是这种机制目前还不清楚。因而转录后调控是可能存在的。目前已分离到了两种低温诱导产生的 RNA 结合蛋白基因,即拟南芥中的 *cor1*,*cor2*<sup>[12-15]</sup>。这类基因编码分子质量为 16~17 kD 的蛋白质,具有两个不同的结构域,N 端区域具有两个保守的 RNA 结合 RNA 序列单元,与其他一些保守残基共同构成一个大约 80 个氨基酸残基的 RNA 结合域 (RNA-binding domain RRM)。RRM 在许多生物的 RNA 结合蛋白中存在。

## 3 展望

在过去的 10 年间,人们对逆境响应基因的功能表达进行了深入的研究,取得了很大的进展。但仍需深入探讨两个关键问题,即逆境响应基因表达的信号转导以及在逆境下,植物体内是否存在共同的抗逆机制?若存在,或许就是迅速、经济、高效地产生抗逆性的基础。可以预见,从生理和遗传上弄清楚抗逆性的分子机制,必定会为人们更好地利用和开发新的抗逆性品种提供理论依据。

## 参考文献:

- [1] 瞿大勇. 植物抗脱水蛋白研究进展 [J]. 生物化学与生物物理进展, 1998, 25(3): 216-221.
- [2] YAMAGUCHI S T, URAO T, SHINOZAKI K. Regulation of genes that are induced by drought stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. J Plant Res, 1995, 108 (1): 127-136.
- [3] KIYOSUE T, SHINOZAKI K. Cloning of cDNA for genes that are early-responsive to dehydration stress (ERDs) in *Arabidopsis thaliana*: identification of three ERDs as HSP cognate genes [J]. Plant Moll Biol, 1994, 25(5): 791-798.

- [4] SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water stress response[J]. *Plant Physiol*, 1997, 115(1): 327-334.
- [5] HUGHES M A, DUNN M A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature[J]. *J Exp Bot*, 1996, 47(296): 291-305.
- [6] INGRAM J, BARIELS D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants[J]. *Annu Rev plant Physiol Plant Moll Biol*, 1996, 47: 377-403.
- [7] GIRAUDAT J, PARCY F, BERTAUCHE N, et al. Current advance in abscisic acid action and signaling [J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 26(5): 557-577.
- [8] DUNN M A, GODDARD N J, ZHANG L, et al. Low-temperature responsive barley genes having different control mechanisms[J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 24(6): 879-888.
- [9] HARRY B S. Constructing signal transduction pathways in [J]. *Plant Cell*, 1999, 11(3): 299-303.
- [10] LA R P C, CHEN Z, NELSON D E. Regulation gene expression in poustran scriptionally regulated[J]. *Plant Physiol*, 1992, 100: 409-415.
- [11] HINOZAKI K. Molecular Responses to drought and cold stress[J]. *Curr Opin Biotechol*, 1996, 17(2): 161-167.
- [12] SKRIVE K, MUNDY J. Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress[J]. *Plant Cell*, 1990, 2: 503-521.
- [13] CARPENTER C D, KREBS J, SIMON A E. Genes encoding glycine-rich Arabidopsis thaliana proteins with RNA-binding motifs are influenced by cold treatment and an endogenous circadian rhythm[J]. *Plant Physiol*, 1994, 104(3): 1 015-1 025.
- [14] BRAY E. Plant responses to water deficit[J]. *Trends Plant Sci*, 1997, 2(1): 48-54.
- [15] SONG TIAN. Functional dissection of an abscisic acid inducible gene reveals two independent ABA-responsive complexes each containing a G-box and a novel cis-acting element[J]. *Plant Cell*, 1995, 7(2): 295-307.

## Expression and Regulation of the Plant Gene Under Environment Stress

ZHAO Hu-cheng, WANG Bo-chu, LIU Yan, CAI Shao-xi

(College of Bioengineering, Chongqing University, Chongqing 400044, China)

**Abstract:** To investigate the adaptation mechanisms of plant gene under adversity stress. By looking up the recent literatures dealt with the plant's adaptation and response to adversity stress and reviewing previous works on the plant's adaptation mechanisms under adversity stress. Unavoidably, plant is influenced by all kinds of adversity stresses because of its immobility. But it can adapt and resist effectively to adversity stress by itself. Many researches show that under adversity stress contents of ABA and SA in the plant cells are changed apparently which induced many new genes expression and protein synthesis to adapt environment's change. There may be two kinds of mechanisms of the plant's adaptation to adversity stresses.

1. ABA and SA induce the synthesis of mRNA or stabilization of mRNA.

2. ABA and SA can cause the responsive proteins' accumulation and regulation after translation.

**Key words:** plant growth; stress; gene expression

(责任编辑 李胜春)