

· 专题论坛 ·

生长素与乙烯信号途径及其相互关系研究进展

胡一兵¹, 刘炜^{2,3}, 徐国华^{1*}

¹南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095; ²山东省农业科学院高新技术研究中心, 山东省作物与畜禽品种改良生物技术重点实验室, 济南 250100; ³农业部黄淮海作物遗传改良与生物技术重点开放实验室, 济南 250100

摘要 长期的研究表明, 生长素在调节植物生长发育的各种生理活动中起关键作用, 但对它如何调控这些生理活动却缺乏系统和深入的了解。最近, 细胞核内生长素信号途径的发现为揭示其作用机制带来了曙光。乙烯参与果实成熟及植物对逆境反应等生理活动, 其信号途径也已得到部分阐明。越来越多的证据表明, 乙烯的作用与生长素对植物生长发育的调控之间有密切的联系。该文概述了生长素与乙烯信号途径的研究进展及其相互关系, 讨论了生长素在植物三重反应中的作用; 并对生长素与乙烯相互关系研究中存在的问题及研究前景进行了探讨。

关键词 生长素, 乙烯, 信号途径, 三重反应

胡一兵, 刘炜, 徐国华 (2011). 生长素与乙烯信号途径及其相互关系研究进展. *植物学报* 46, 338–349.

1 生长素的生理作用及其极性运输

生长素是最早被发现的植物激素, 其作用主要涉及植物胚胎和果实发育(Sorefan et al., 2009)、器官发生(Benková et al., 2003; Reinhardt et al., 2003)、微管组织分化(Reinhardt, 2003)、根的形成、伸长和向性生长以及顶端优势等(Davies, 2004; Kepinski and Leyser, 2005a)。在细胞水平上, 生长素能引起细胞质膜的去极化和外植体的酸化(Rück et al., 1993; Hager, 2003)。传统观点认为, 生长素主要由茎顶端、幼叶以及萌发的种子等具有分裂能力的细胞产生(Lomax et al., 1995)。然而, 近来的研究显示, 绝大多数植物组织在一些特定的情况下都具有合成生长素的能力(Tomas and Perrot-Rechenmann, 2010)。在植物体内生长素的合成途径有依赖色氨酸和不依赖色氨酸之分, 其中以依赖色氨酸的合成途径为主, 它还可以进一步分为4种类型(Cohen et al., 2003; Woodward and Bartel, 2005)。细胞内生长素的水平由其代谢和运输两个方面的因素共同决定。生长素代谢途径的调节包括生长素的合成和降解以及各种结合态的非活性生长素与游离的活性生长素之间的转换(Woodward and Bartel, 2005; Normanly, 2010)。

与动物中的激素一样, 多数情况下生长素合成以后需要经过运输才能到达效应部位(Davies, 2004)。但与其它激素不同的是, 生长素是唯一具有极性分布及运输的植物激素(倪为民等, 2000; 李俊华和种康, 2006)。植物体内生长素的运输方式有2种, 一种是长距离运输, 即与光合产物一样, 生长素通过韧皮部从“源”(合成生长素的器官)到“库”(如已经存在的器官原基)的运输, 这种运输虽然速度快, 但难以精确调控(Tomas and Perrot-Rechenmann, 2010)。另一种是速度较慢的细胞间运输, 即生长素通过被动扩散或者依赖特异载体完成的跨膜运输。按照化学渗透学说的观点, 细胞质膜上的质子泵不断地将质子排出膜外, 使得质膜外的细胞壁呈酸性(pH5.5左右)。在此环境中有一部分生长素(约占15%)与质子结合, 这种质子化的生长素分子可以通过扩散作用进入细胞。其余的离子态的生长素则需要通过主动运输的方式由载体协助进入细胞(Rubery and Sheldrake, 1974; Raven, 1975)。一旦进入相对中性的细胞质环境, 生长素分子即与质子解离, 形成离子态的生长素, 离子态的生长素就被束缚在细胞质中。在此情况下, 生长素运出细胞也需要在跨膜的输出载体的协助下才能实现。因此, 生长素的主动运输由输入载体和输出载体共同

收稿日期: 2010-08-25; 接受日期: 2011-01-26

基金项目: 国家自然科学基金(No.30870191)和南京农业大学作物遗传与种质创新国家重点实验室开放课题(No.ZW2009001)

* 通讯作者。E-mail: ghxu@njau.edu.cn

完成, 其中输出载体是生长素极性分布的主导因素(Tanaka et al., 2006)。在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中克隆的生长素输入载体属于AUX1(AUXIN RESISTANT 1)/LAX家族, 尽管该家族成员之间的相似性很高并且功能上存在冗余(Ugartechea-Chirino et al., 2010), 但有研究显示, 这个家族中的AUX1和LAX3分别在拟南芥幼苗钩状子叶发育过程的不同阶段发挥作用(Vandenbussche et al., 2010), 因此它们的功能并不完全相同。拟南芥主要的生长素输出载体属于PIN家族, 该家族共有8个成员, 其中5个成员(PIN1、PIN2、PIN3、PIN4和PIN7)定位于细胞质膜(plasma membrane, PM)上(Křeček et al., 2009)。与此不同的是, PIN5定位于内质网膜上, 其功能是将胞质中的生长素运入内质网的内腔(Mravec et al., 2009)。序列相似性和结构分析以及在烟草(*Nicotiana tabacum*)细胞中的异源表达表明, 拟南芥PIN家族另外2个成员(PIN6和PIN8)可能与PIN5一样, 也位于内质网膜上并且具有类似的功能(Křeček et al., 2009; Mravec et al., 2009)。尽管还需要更多的实验支持, PIN蛋白在亚细胞水平上的这2种不同定位可能是生长素水平及代谢调节的重要基础(Friml and Jones, 2010)。目前已在不同植物中分离得到多个PIN家族成员(Ganguly et al., 2010)。

PIN蛋白在细胞中的一个主要特点是它的分布具有不对称性。与此相吻合的是, 此前在解释生长素细胞间运输机制的化学渗透学说中, 设想存在一种细胞质膜上不对称分布的生长素运输载体(Rubery and Sheldrake, 1974)。因此, PIN蛋白的分布特点的阐明及功能的鉴定为化学渗透学说提供了有力的支持。输出载体在细胞质膜上的不对称分布被认为是细胞间生长素极性运输的主要因素(Wiśniewska et al., 2006; Robert and Friml, 2009)。在组织水平上, 不同PIN蛋白成员在植物体内也有不同的定位, 而且它们在植株发育的不同阶段发挥作用(Tanaka et al., 2006; Tromas and Perrot-Rechenmann, 2010)。由于生长素的浓度梯度对器官发育和组织分化有决定性的影响(Liu et al., 1993; Bouté et al., 2007), 而生长素极性运输是导致生长素浓度梯度的主要原因。因此, 生长素的极性分布是影响细胞分化及生长的关键因素(Sabatini et al., 1999; Friml et al., 2002, 2003; Benková et al., 2003; Reinhardt et al., 2003)。除PIN

蛋白外, PGP(一类与人多重抗药性MDR同源的P-糖蛋白)/ABCB转运蛋白(ATP-binding-cassette transporter)的家族成员也具有输入和输出生长素的能力(Geisler et al., 2005)。与PIN蛋白可能依赖质子浓度梯度运输生长素不同, PGP/ABCB转运蛋白运输生长素需要ATP直接提供能量(Friml, 2010)。有证据显示, PGP/ABCB可能是韧皮部中生长素快速运输的载体(Vanneste and Friml, 2009)。

2 乙烯的生理作用

乙烯是一种结构简单的小分子化合物。尽管早在20世纪初(1901年)俄国的植物学家Neljubow就证实了乙烯引起黄化豌豆(*Pisum sativum*)幼苗的三重反应, 但直到1965年, 它才被公认是一种植物激素。乙烯的生理作用包括: 促进休眠; 促进根茎生长和分化(包括三重反应); 促进叶片和果实成熟、脱落; 刺激开花及花和叶片衰老; 诱导雌雄异体植株多开雌花。此外, 乙烯还可能在不定根的形成中发挥作用(Abeles et al., 1992; Davies, 2004)。除了广泛参与植物的生长发育过程, 乙烯还与植物对逆境(特别是生物类逆境)的反应密切相关。植物受到机械损伤后也能产生乙烯(Abeles et al., 1992)。最近的研究还揭示乙烯具有对抗光氧化从而保护黄化幼苗存活的作用(Zhong et al., 2009)。在乙烯对植物生长的诸多影响中, 三重反应研究得较为深入。它在拟南芥中表现为在黑暗中生长的幼苗出现子叶弯曲, 下胚轴缩短变粗, 根生长受到抑制(Ecker, 1995; Roman and Ecker, 1995; Solano et al., 1998)。这种现象可以通过对黑暗中生长的幼苗施加微量的乙烯气体或在培养基中添加乙烯合成前体ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)产生。此外, 三重反应的部分表型也可以通过改变参与乙烯信号途径中不同成员(如*ERF1*)的表达量或敲除*CTR1*产生(Kieber et al., 1993; Solano et al., 1998)。利用三重反应对突变体进行筛选已经成功分离到乙烯信号途径中包括位于内质网膜上的乙烯受体及其下游的转录因子等基因(Guzmán and Ecker, 1990)。对这些突变体的分析成为阐明乙烯信号途径的主要方式。

3 生长素的信号途径

自从生长素被发现以来, 它在植物生长发育中的作用

一直受到广泛关注。长期深入的研究表明,它几乎参与植物生长发育的所有方面(Mockaitis and Estelle, 2008; Weijers and Friml, 2009)。然而,直到2006年生长素的第1个受体蛋白得到鉴定,其信号途径才得以确认并被部分阐明(Dharmasiri et al., 2005; Kepinski and Leyser, 2005b)。由于生长素的作用范围十分广泛,因此它的信号调节也发生在不同的层次上。此前有研究者认为生长素信号的调节大致可分为3个层次:一是基于生长素生物合成的时空模式;二是通过调节生长素的极性运输;三是依靠细胞或组织特异性反应(Lau et al., 2008)。不过,这种区分并不是十分严格的,因为不同层次上的调节存在交叉。最近,亚细胞水平上的生长素区域化(如生长素在胞质、内质网、内质网起源的细胞器和过氧化物体中)分布及代谢调节被认为可能是生长素功能调节的重要基础(Friml and Jones, 2010)。

生长素生物合成的时空模式是通过生长素的原位(local)合成及其在细胞间的极性运输体现的(Robert and Friml, 2009)。生长素原位合成是一个能高效调节发育的系统。研究表明,生长素在特定的器官原基或组织细胞中积累(通过原位合成或极性运输)可以导致器官的发生或组织分化,如微管组织的形成就是通过这种方式实现的。此外,生长素的原位合成还受到外界环境因素的影响。而细胞间通过极性运输产生的生长素浓度梯度则赋予了发育过程中细胞间交流以及植物体复杂行为间协调的能力(Robert and Friml, 2009)。

在植株水平上,生长素的极性运输有向顶运输和向基运输两种方式。向基运输即生长素由植株形态学的上端(如茎尖)向形态学下端(如茎的基部)运输。根中生长素的运输情况则明显不同。一方面,生长素通过中柱由根基向根尖运输,这种运输属于向顶运输;另一方面,当生长素到达根尖以后,又通过皮层和内皮层细胞从根尖向根基(如根伸长区)运输(Friml, 2003),这种运输属于向基运输。两种运输方式同时存在更有利于对根中生长素的浓度进行精确调控。因为根尖分生组织的维持和分化与生长素的浓度密切相关(Ding and Friml, 2010)。而在植株的地上部分,影响生长素的因素相对较多,环境因素(如光照等)也可以调节生长素的合成及运输。

生长素引起的细胞或组织特异反应是其信号途

径研究的重要方面。越来越多的研究显示,生长素的聚集能启动特定细胞中似乎预先设定的程序。因此,生长素的作用类似于一种能激发细胞内不同变化的多功能扳机(Vanneste and Friml, 2009)。生长素的具体作用,一方面可以调节诸如细胞伸长等快速的生理反应,另一方面也能以调节基因表达的方式对细胞内复杂的生命活动产生影响(Guilfoyle and Key, 1986; Abel and Theologis, 1996)。作为确认激素信号途径的关键一步(Chow and McCourt, 2006),目前已在细胞核内分离并证实了生长素的受体蛋白TIR1,它是一个能参与蛋白酶体介导的蛋白降解途径的F-box蛋白(Dharmasiri et al., 2005; Kepinski and Leyser, 2005b)。此外,研究显示生长素调控的转录反应受2大类转录因子控制,一类是Aux/IAA,它们属于转录抑制因子;另一类是ARF,它们能启动或抑制下游响应生长素调控基因的转录(Guilfoyle and Hagen, 2007)。

生化及遗传学分析表明,在生长素浓度较低的情况下,Aux/IAA与ARF形成异源二聚体,它们进一步与TPL等转录抑制因子形成复合物(Szemenyei et al., 2008),从而导致ARF失去活性。在此过程中还可能其它的转录因子如MYB77(Shin et al., 2007)等,以同源或异源二聚体的形式与上述2类转录因子形成的复合物结合。转录因子复合物与生长素响应基因启动子区域的顺式作用元件AuxRE结合,共同抑制生长素响应基因的表达。当生长素浓度升高时,生长素分子进入细胞核后与受体TIR1结合,这种结合增强了TIR1与细胞核内转录抑制因子Aux/IAA蛋白的亲合性。因此,生长素起到“分子胶水”的作用。形成的TIR1与Aux/IAA复合物作为SCF^{TIR}泛素蛋白连接酶E3复合体的一部分。其中的Aux/IAA先经泛素蛋白酶体的磷酸化修饰,然后通过26S蛋白酶体降解(Maraschin et al., 2009)。在此过程中,从Aux/IAA与ARF复合体中释放出的生长素响应因子(ARF)则启动或抑制生长素响应基因的转录(Dharmasiri et al., 2005; Kepinski and Leyser, 2005a),完成生长素对基因表达的调节过程。

这种由TIR1受体介导的细胞核内生长素信号途径看起来十分简单,但生长素如何依靠它来调控各种复杂的生命活动?对参与该途径的各种成分进行分析后发现,在拟南芥中ARF家族有23个成员(Ulma-

sov et al., 1999), Aux/IAA家族则有29个成员(Ulmasov et al., 1997)。由于植物的不同组织中只有部分基因在特定的时间内表达, 所以ARF与Aux/IAA之间的不同组合可能是生长素具有多种复杂调控能力的主要原因(Birnbaum et al., 2003; Wang et al., 2005)。研究显示, ARF也受miRNA (Wang et al., 2005; Gifford et al., 2008)以及独立于SCF^{TIR}复合物的蛋白降解途径调控(Salmon et al., 2008)。这些事实说明, 通过生长素信号途径调节植物的生命活动实际上是非常复杂的。

利用TIR1信号途径能够解释很多生长素影响基因表达的现象。然而, 一些受生长素诱导的细胞快速反应, 如茎切段的伸长和细胞壁的酸化, 以及MAPK活性的瞬间增强等, 则难以用生长素调控基因表达的方式加以解释。通过生化手段分离与生长素高亲和结合的蛋白, 发现除细胞核中的TIR1外, 生长素分子还可与细胞质中的ABP1蛋白高亲和地结合。目前认为, ABP1与生长素结合形成了细胞质中的生长素信号转导途径(Friml and Jones, 2010), 这个过程可能就发生在内质网(endoplasmic reticulum, ER)及质膜外侧的区域, 因为ABP1主要存在于内质网和质膜上。尽管生长素与ABP1结合以后的细节及其下游的成分现在还不清楚, 但已有证据表明细胞膜的去极化以及细胞伸长等过程与此相关(Steffens et al., 2001)。由于伸展素在细胞壁的伸长中有重要作用(Lampart, 1967), 而伸展素基因的转录受生长素调控(Esmon et al., 2006), 因此, 作为细胞质中生长素受体的ABP1可能与这个过程有直接的联系。一个值得关注的问题是ABP1相关的细胞质中生长素信号途径与TIR1介导的细胞核中生长素信号途径之间是否存在联系? 弄清这个问题将有助于全面了解生长素在调控植物生长发育过程中的作用(Shishova and Lindberg, 2010)。

4 乙烯的信号途径

相对于生长素而言, 虽然乙烯信号途径中多个位于不同层次上的成员已经通过突变体的研究得到鉴定, 但人们对乙烯信号途径的了解仍然是不完整的(安丰英和郭红卫, 2006)。同生长素信号转导一样, 乙烯首先要与其受体结合才能激发下游的反应。研究发现, 在

模式植物拟南芥中乙烯受体位于内质网膜上, 包括5个成员: ERS1、ERS2、ETR1、ETR2和EIN4 (Guo and Ecker, 2004)。其中ETR1和ERS1属于亚家族I; ETR2、ERS2和EIN4属于亚家族II。亚家族I的ETR1和ERS1在拟南芥乙烯信号途径中的作用更为重要, 这2个亚家族之间存在协同作用(Gao and Schaller, 2009; Yoo et al., 2009)。

目前认为, 乙烯信号途径的基本过程是: 在没有乙烯结合的情况下, 乙烯受体家族成员与位于其下游的CTR1结合, 它们协同负调控(抑制)下游的乙烯反应。当乙烯与受体结合时, CTR1失活, 从而失去抑制下游乙烯反应的能力。位于CTR1下游的EIN2以某种方式促进其下游的EIN3在细胞核中聚集, EIN3调控其下游乙烯相关基因(如ERF1)的表达, 随后由ERF1进一步调控其下游成员(如PDF1.2)的表达, 最终产生乙烯反应的各种表型(Guo and Ecker, 2004; An et al., 2010)。

因此, CTR1是乙烯信号途径中一个重要的负调节因子。同乙烯受体一样, 它也定位于内质网膜上(Gao et al., 2003)。CTR1下游的EIN2是一个与金属离子膜转运蛋白类似的成员, 其作用是将来自CTR1的信号传递给下游的信号传递体引起乙烯反应(Alonso et al., 1999)。近期的研究表明, EIN2也定位于内质网上, 并且与同样存在于内质网膜上的乙烯受体ETR1之间存在相互作用(Bisson et al., 2009)。据此推测, 在乙烯信号途径中可能存在一个以内质网为依托的、包含EIN2的三相(ETR1-CTR1-EIN2)或两相(ETR1-EIN2)复合体(Bisson et al., 2009)。EIN3则是乙烯信号途径中的一个正调控因子, 它与该家族另一成员EIL1一样, 属于细胞核内的转录因子, 它们的作用是在细胞核内调控下游转录因子基因ERF的表达(Chao et al., 1997; Solano et al., 1998)。EIN2如何接受CTR1的调控以及EIN2又是通过怎样的方式调节下游的转录因子EIN3? 这些问题都需要进一步的研究。

最近, An等(2010)的研究为以上问题的解决提供了线索。通过各种生化及遗传学的方法, 他们证明在拟南芥中EIN3/EIL1受到位于其上流的2个F-box基因编码蛋白EBF1和EBF2的调控; 而且在因乙烯诱导产生的EIN3/EIL1在细胞核中聚集及在EBF1/EBF2降解过程中, EIN2的参与是必需的。而此前一些学者提

出的乙烯信号途径需要MKK9-MPK3/MPK6的参与并且可以绕过EIN2的假设(Yoo et al., 2008)可能并不正确。此外,来自不同实验室的研究结果还显示,MKK9更有可能参与乙烯的合成过程而不是乙烯的信号转导过程(Xu et al., 2008; An et al., 2010)。

尽管以拟南芥和番茄(*Lycopersicon esculentum*)等为材料所获得的乙烯信号传递途径大体上是相同的,但最近一项研究发现,水稻(*Oryza sativa*)中可能存在有别于以上途径的新机制(马彪等, 2010)。这是否意味着单子叶植物与双子叶植物的乙烯信号途径有所不同,还需要更多的实验支持。

一个有趣的现象是,在目前已知的乙烯信号转导环节上都有泛素/26S蛋白酶体介导的蛋白降解途径参与(An et al., 2010)。由于包括生长素与乙烯在内的多种激素的信号途径都与泛素/26S蛋白酶体介导的蛋白降解过程有关(Santner and Estelle, 2010),因此蛋白降解途径可能是激素调控植物生长发育的一种基本方式。

5 生长素和乙烯及其信号途径的关系

早在1935年, Crocker等(1935)就发现生长素与乙烯在生理作用上存在某些相似之处。Holm和Abeles(1968)证实乙烯对大豆(*Glycine max*)幼苗下胚轴生长的抑制与高浓度生长素的作用是类似的。生理生化分析表明,生长素或乙烯处理都能使大豆下胚轴中DNA、RNA和蛋白质浓度升高。在拟南芥中,2种激素都有促进根毛形成的作用(Pitts et al., 1998; Knox et al., 2003)。另一方面,乙烯能促进生长素的合成(Swarp et al., 2007);生长素也能促进乙烯的合成(Burg and Burg, 1966)。对*aux1*突变体的研究显示,*aux1*对生长素和乙烯的诱导都不敏感,提示生长素和乙烯在信号途径上存在整合或是相互作用(Pickett et al., 1990; Stepanova et al., 2005, 2008)。然而,尽管2种激素之间存在密切的联系,Romano等(1993)还是利用传统及分子遗传学相结合的方法证明生长素和乙烯之间的作用是可以分开的,虽然它们之间存在一定程度的协同作用。

比较2种激素的信号转导途径可以发现,生长素和乙烯都是首先与它们各自的受体结合,经过一系列的传递体将信号传递到响应激素诱导的转录因子

(ERF和ARF)这个层面,然后由转录因子调节下游基因的表达。在这2种激素信号传递的过程中,不同的中间传递体不仅受到细胞内或环境中不同因子的影响,而且不同激素信号间还存在密切的联系。这种激素间的联系可能使植物在应对外界环境的变化中更加灵活。目前,乙烯反应途径中已有许多ERF的下游成员(如PDF, Chitinase)得到确认;而生长素响应因子ARF的下游基因还没有得到证实,尽管与侧根发育相关的基因如*BDL*和*MYB*(Shin et al., 2007)及AP2/EREBP家族的基因都有可能受到ARF的调控(De Smet et al., 2007)。

值得注意的是,乙烯信号途径中的5个乙烯受体都位于内质网膜上。生长素的胞质信号途径中的受体ABP1也部分存在于内质网上。目前发现的其它激素,如赤霉素、细胞分裂素、ABA、茉莉酸甲酯和油菜素内酯的受体都位于质膜上,尽管不能排除内质网膜上也存在这些激素受体的可能性,但生长素和乙烯受体同时存在于内质网膜上这一共同特点可能赋予了2种激素信号途径之间的交流更多的含义(Friml and Jones, 2010)。以上事实说明,与动物细胞中通过对内质网与激素的关系研究得到的结论类似,植物细胞中内质网在生长发育的调控过程中所起的作用也是十分重要的。

能体现生长素与乙烯具体联系的例子是DELLA(一类细胞核内的生长抑制因子,是赤霉素反应中关键的负调控因子)同时受到生长素和乙烯的调控(Acchard et al., 2003)。不仅如此,该蛋白还与ABA、JA及逆境因素的诱导有关(Schwechheimer, 2008; Hou et al., 2010)。这些研究结果提示,DELLA可能是包括生长素和乙烯在内的众多激素信号途径的一个关键整合位点。

6 生长素在乙烯反应中的作用

Silk和Erickson(1979)通过仔细分析具有乙烯反应表型的cockbur(*Xanthium penslvanicum*)等植物发现,乙烯导致的叶片生长弯曲实际上是由叶片上、下表面细胞生长速度不一致造成的。Li等(2004)对具有乙烯反应表型的叶片上、下表皮细胞中的生长素含量进行测定,证明两个部位之间浓度存在差别,因此推测生长素可能在乙烯反应中发挥重要作用。另外, Van-

denbussche等(2003a)发现乙烯或ACC能促进光下生长的野生型拟南芥下胚轴过度伸长。而在正常生长条件下,下胚轴过度伸长的*alh1*(ACC-related long hypocotyl 1)突变体与经ACC处理的野生型植株一样,它们的下胚轴过度伸长能够被生长素运输抑制剂所抑制,由此他们推断乙烯反应可能是由生长素介导的,并且这种抑制很可能是发生在生长素运输的层次上。最近他们的研究显示,拟南芥顶钩的发育过程中存在生长素和乙烯的相互作用,在此过程中生长素的合成和高效运输都是必需的;其中生长素输入载体LAX3对钩状子叶的形成必不可少,另一生长素输入载体AUX1则参与乙烯诱导的钩状子叶的过度弯曲过程(Vandenbussche et al., 2010)。

生长素和乙烯的上述关系得到了来自不同方面研究的支持。*ETO1*(ETHYLENE OVERPRODUCTION 1)是拟南芥ACC合成酶(ACS)的一个负调控因子基因,该基因突变导致拟南芥体内乙烯浓度增加(Wang et al., 2004)。最近,在*eto1*突变体幼苗中发现内源乙烯对根细胞伸展的影响由于生长素信号的压制而部分受到阻止。当生长素信号途径被阻断时,内源乙烯的作用被完全消除,提示内源乙烯通过调控生长素控制了根细胞的伸展(Strader et al., 2010)。这项研究进一步说明生长素的参与在乙烯导致的很多生理反应中都是必不可少的。

1973年,Abeles报道三重反应中根细胞的伸长受到抑制。Le等(2001)也证明根细胞的伸长受乙烯或者其前体ACC的负调控。Kieber等(1993)在鉴定*CTR1*的功能时指出,在*CTR1*突变导致的植株组成型的三重反应中,与野生型植株相比,突变体细胞的体积减小。Solano等(1998)在分析过量表达*ERF1*对拟南芥产生的影响时也提出同样的观点,即在发生组成型乙烯反应的植株中细胞较野生型的小。然而,对此过程中细胞数量是否变化一直没有明确的结论。

研究显示,拟南芥下胚轴细胞分裂是在胚胎发育过程中决定的,其数目比较固定,并且种子萌发过程中下胚轴的长度由细胞伸长决定,与细胞分裂无关(Gendreau et al., 1997)。通过统计分析我们发现,转化水稻*OsERF1*并且出现组成型乙烯反应的拟南芥虽然根的伸长受到抑制,但其细胞数目并没有受到明显影响(Hu et al., 2008, 2010)。

此外,我们的研究还显示,当表达*OsERF1*的拟

南芥根系在光照条件下生长时,除了转基因植株根系具有较多的根毛外,它们的主根长度与在同样条件下生长的野生型对照植株的主根长度没有明显区别(Hu et al., 2010)。这个现象暗示光能恢复黑暗中受到抑制的根的伸长,并且提示乙烯反应中根受到抑制以及对抑制的解除可能与生长素的浓度或活性有关。因为光照条件下拟南芥下胚轴的伸长需要生长素运输载体的参与(Jensen et al., 1998)。而且在拟南芥中启动乙烯反应导致根内生长素浓度增加,进一步会抑制根细胞伸长(Stepanova et al., 2005)。不仅如此,相关的研究还表明,对生长素的合成、运输及信号途径的调控都能对植株的根构型产生影响(王冰等, 2006; Swarup et al., 2008)。

正是由于观察到金丝雀藨草(*Phalaris canariensis*)受单侧光照时会产生向光性弯曲,达尔文父子才提出植物能产生某种物质并自上而下传递,引起植株茎下部弯曲。通过对植物向光性的仔细研究,Kögl发现并分离到植物的这种生长调节物质,将其命名为生长素(Went, 1974),从而为阐明生长素的生理作用奠定了基础。对向光性产生的原因,Cholodny-Went假说认为光照引起生长素的侧向运输,使向光的一侧生长素分布较少,背光的一侧生长素分布较多。由于植物的不同器官对生长素的敏感性不同,其中根对生长素较为敏感,而茎的敏感性较低(Kerk et al., 2000)。高浓度的生长素对根的生长会产生抑制作用,但对茎的生长却有促进作用。因此,在背光一侧生长素浓度较高的情况下,茎的细胞生长快,向光的一侧细胞生长慢,所以茎产生向光性弯曲。Bruinsma和Hasegawa(1990)假说则认为向光性是由于生长抑制物质在茎向光一侧和背光一侧分布不均引起的。这两种假说都得到了一些生理实验的支持。然而,分子水平的研究似乎更倾向于支持Cholodny-Went假说。利用生长素突变体为材料结合运输抑制剂处理,实验结果表明,光可能是通过影响生长素运输的载体分布来影响生长素的浓度,最终起到影响生长的作用(Friml et al., 2002)。Laxmi等(2008)发现在黑暗中生长的拟南芥幼苗生长素输出载体PIN2蛋白在根细胞质膜上数量减少,它们主要聚集在液泡中,而在光下生长的拟南芥幼苗根中PIN2蛋白主要分布在质膜上。当幼苗根由光下生长转入黑暗生长时,其PIN2蛋白也逐渐由质膜向液泡中聚集。这些结果为光调控生长素输出载

体分布假说提供了直接的证据。光调控PIN2分布的结果可能是当它们更多地分布于质膜上时有助于生长素运出细胞,从而降低根细胞内生长素的浓度而促进生长;当PIN2聚集于液泡内时,细胞内生长素因不能有效地运输出去致使浓度升高,从而抑制根细胞的生长。最近一项研究显示,红光/远红光的比例下降不仅引起拟南芥下胚轴内生长素输出载体基因PIN3表达增强,而且促使PIN3蛋白由下胚轴侧生细胞层的细胞底端向侧壁聚集,导致下胚轴细胞侧壁生长素的浓度升高,最终促进植物加速向上生长。这种反应有利于植物获取更多的光能,从而在与周围其它个体竞争中处于有利地位(Keuskamp et al., 2010)。这个实验结果说明PIN3在植物避荫反应中也有重要作用。接踵而来的问题是,除了PIN2和PIN3,其它生长素输出载体是否也受光的调控?阐明这一问题将有助于全面了解光对植物生长调控的详细机理。

除了影响生长素输出载体的分布外,Tao等(2008)的研究显示光还影响生长素的合成,植物在遮光或红光/远红光比例下降(红光被顶层叶片吸收,远红光被反射给下层的叶片)的情况下细胞内的生长素合成会显著增加。其生物学意义在于生长素的合成增加能促进植株快速向上生长,这样就能避免被其它植株遮挡光线而处于不利地位(Franklin, 2008; Tao et al., 2008)。这种反应是通过一种新的依赖于色氨酸的生长素合成途径来实现的(Tao et al., 2008)。以上事实说明,光对植物生长的影响可以在生长素的合成和运输两个层面上进行。

一个得到反复验证的事实是,在光照条件下,植物体内生长素的浓度降低。这个结论很好地解释了在过量表达OsERF1的拟南芥中根受抑制能被光照恢复这个现象(Hu et al., 2010)。此外也有证据表明光对植株生长的调控过程中也有乙烯的直接参与。例如,在光照减弱时,拟南芥莲座叶中乙烯的产量增加;同时,一些受生长素诱导的基因表达也得到增强。因此,拟南芥对弱光的反应需要乙烯和生长素信号共同参与(Vandenbussche et al., 2003b)。最近的研究还表明,乙烯信号途径中一个重要的正调控因子EIN3/EIL1的蛋白丰度由于光照而降低(Zhong et al., 2009)。这个结果说明对具有乙烯反应表型的植株,光照既能降低乙烯反应的强度,又能降低生长素的浓度,这两种因素可能在此过程中同时发挥作用。

综上所述,许多独立的研究都表明在乙烯诱导的生理反应中,无论是子叶的过度弯曲,还是下胚轴的横向生长和根伸长受到抑制,生长素都在其中发挥着重要作用。尽管如此,对乙烯如何影响生长素的浓度,目前仍缺乏足够的了解。已有的研究显示生长素能促进乙烯的合成(Burg and Burg, 1966)。同样,乙烯也能引起植物体内生长素含量的升高,而且这种影响是通过增加其生物合成或运输实现的(Růžicka et al., 2007; Swarp et al., 2007)。从这个角度分析,乙烯反应更有可能位于生长素途径的上游。如果事实的确如此,生长素对乙烯的影响可能通过一种反馈调节的方式进行。

7 问题及展望

生长素和乙烯都是对植物的生命活动有重要影响的激素。随着研究的深入,这2种激素相互作用的具体过程将会逐渐得到阐明。尽管目前对生长素和乙烯信号转导途径已经有了初步的了解,但仍有许多细节问题需要澄清。例如,生长素的流动方向或者浓度是如何被细胞感知并转化为PIN蛋白极性的?另外,许多研究已经显示乙烯促进生长素的合成,但这种作用是通过乙烯信号途径中的哪一个(或几个)环节对生长素的合成产生影响?由于乙烯或其前体以及位于乙烯信号途径下游的转录因子ERF都能诱导组成型乙烯反应使植物根中生长素含量增加,因此,可以推测调控生长素合成的因子应该位于ERF的下游,或者说至少存在一条位于ERF下游调控生长素合成或运输的途径。此外,乙烯也可能通过调控生长素降解的过程增加植物体内生长素的净含量。所以,乙烯对生长素的影响应该是发生在生长素的合成或分解过程中,或者是在生长素的极性运输层面上,而不是生长素信号途径的具体效应上。能对上述推测提供支持的是,现在已经发现一些与生长素生物合成有关的基因的转录受乙烯调控(Stepanova et al., 2008; Tao et al., 2008)。另外,生长素又如何影响乙烯的合成及生长素浓度的变化是否会对生长素的信号途径产生影响?这些问题都需要进一步研究。

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.
- 李俊华, 种康 (2006). 植物生长素极性运输调控机理的研究进展. *植物学通报* **23**, 466–477.
- 马彪, 陈受宜, 张劲松 (2010). 水稻乙烯信号转导. *科学通报* **55**, 1438–1445.
- 倪为民, 陈晓亚, 许智宏, 薛红卫 (2000). 生长素极性运输研究进展. *植物学报* **42**, 221–228.
- 王冰, 李家洋, 王永红 (2006). 生长素调控植物株型形成的研究进展. *植物学通报* **23**, 443–458.
- Abel S, Theologis A (1996). Early genes and auxin action. *Plant Physiol* **111**, 9–17.
- Abeles FB, Morgan PW, Saltveit ME (1992). Ethylene in Plant Biology, 2nd edn. San Diego: Academic Press.
- Achard P, Vriezen WH, van der Straeten D, Harberd NP (2003). Ethylene regulates Arabidopsis development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell* **15**, 2816–2825.
- Alonso J, Hirayama T, Roman G, Nourizadeh S, Ecker JR (1999). EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in Arabidopsis. *Science* **284**, 2148–2152.
- An FY, Zhao Q, Ji YS, Li WY, Jiang ZQ, Yu XC, Zhang C, Han Y, He WR, Liu YD, Zhang SQ, Ecker JR, Guo HW (2010). Ethylene-induced stabilization of ETHYLENE INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 is mediated by proteasomal degradation of EIN3 binding F-box 1 and 2 that requires EIN2 in Arabidopsis. *Plant Cell* **22**, 2384–2401.
- Benková E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertová D, Jürgens G, Friml J (2003). Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell* **115**, 591–602.
- Birnbaum K, Shasha DE, Wang JY, Jung JW, Lambert GM, Galbraith DW, Benfey PN (2003). A gene expression map of the Arabidopsis root. *Science* **302**, 1956–1960.
- Bisson MMA, Bleckmann A, Allekotte S, Groth G (2009). EIN2, the central regulator of ethylene signaling, is localized at the ER membrane where it interacts with the ethylene receptor ETR1. *Biochem J* **424**, 1–6.
- Boutté Y, Ikeda Y, Grebe M (2007). Mechanisms of auxin-dependent cell and tissue polarity. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 616–623.
- Bruinsma J, Hasegawa K (1990). A new theory of phototropism—its regulation by a light-induced gradient of auxin-inhibiting substances. *Physiol Plant* **79**, 700–704.
- Burg SP, Burg EA (1966). Auxin-induced ethylene formation: its relation to flowering in the pineapple. *Science* **152**, 1269–1269.
- Chao QM, Rothenberg M, Solano R, Roman G, Terzaghi W, Ecker JR (1997). Activation of the ethylene gas response pathway in Arabidopsis by the nuclear protein ETHYLENE-INSENSITIVE3 and related proteins. *Cell* **89**, 1133–1144.
- Chow B, McCourt P (2006). Plant hormone receptors: perception is everything. *Genes Dev* **20**, 1998–2008.
- Cohen JD, Slovin JP, Hendrickson AM (2003). Two genetically discrete pathways convert tryptophan to auxin: more redundancy in auxin biosynthesis. *Trends Plant Sci* **8**, 197–199.
- Crocker W, Hitchcock AE, Zimmerman PW (1935). Similarities in the effects of ethylene and the plant auxins. *Contrib Boyce Thompson Inst* **7**, 231–248.
- Davies PJ (2004). Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction. In: Davies PJ, ed. *Plant Hormones*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp.16–35.
- De Smet I, Tetsumura T, De Rybel B, Frey NF, Laplaze L, Casimiro I, Swarup R, Naudts M, Vanneste S, Audenaert D, Inzé D, Bennett MJ, Beeckman T (2007). Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of Arabidopsis. *Development* **134**, 681–690.
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M (2005). The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* **435**, 441–445.
- Ding ZJ, Friml J (2010). Auxin regulates distal stem cell differentiation in Arabidopsis roots. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 12046–12051.
- Ecker JR (1995). The ethylene signal transduction pathway in plants. *Science* **268**, 667–675.
- Esmon CA, Tinsley AG, Ljung K, Sandberg G, Hearne LB, Liscum E (2006). A gradient of auxin and auxin-dependent transcription precedes tropic growth responses. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 236–241.
- Franklin KA (2008). Shade avoidance. *New Phytol* **179**, 930–944.
- Friml J (2003). Auxin transport—shaping the plant. *Curr Opin Plant Biol* **6**, 7–12.
- Friml J (2010). Subcellular trafficking of PIN auxin efflux carriers in auxin transport. *Eur J Cell Biol* **89**, 231–235.
- Friml J, Benková E, Blilou I, Wisniewska J, Hamann T, Ljung K, Woody S, Sandberg G, Scheres B, Jürgens G, Palme K (2002). AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in Arabidopsis. *Cell* **108**,

- 661–673.
- Friml J, Jones AR** (2010). Endoplasmic reticulum: the rising compartment in auxin biology. *Plant Physiol* **154**, 458–462.
- Friml J, Vieten A, Sauer M, Weijers D, Schwarz H, Hamann T, Offringa R, Jürgens G** (2003). Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of Arabidopsis. *Nature* **426**, 147–153.
- Ganguly A, Lee SH, Cho M, Lee OR, Yoo H, Cho HT** (2010). Differential auxin-transporting activities of PIN-FORMED proteins in Arabidopsis root hair cells. *Plant Physiol* **153**, 1046–1061.
- Gao ZY, 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.
- Gao ZY, Schaller GE** (2009). The role of receptor interactions in regulating ethylene signal transduction. *Plant Signal Behav* **4**, 1152–1153.
- Geisler M, Blakeslee JJ, Bouchard R, Lee OR, Vincenzetti V, Bandyopadhyay A, Titapiwatanakun B, Peer WA, Bailly A, Richards EL, Ejendal KFK, Smith AP, Baroux C, Grossniklaus U, Müller A, Hrycyna CA, Dudler R, Murphy AS, Martinoia E** (2005). Cellular efflux of auxin catalyzed by the Arabidopsis MDR/PGP transporter AtPGP1. *Plant J* **44**, 179–194.
- Gendreau E, Traas J, Desnos T, Grandjean O, Caboche M, Hofte H** (1997). Cellular basis of hypocotyl growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* **114**, 295–305.
- Gifford ML, Dean A, Gutierrez RA, Coruzzi GM, Birnbaum KD** (2008). Cell-specific nitrogen responses mediate developmental plasticity. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 803–808.
- Guilfoyle TJ, Hagen G** (2007). Auxin response factors. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 453–460.
- Guilfoyle TJ, Key JL** (1986). Auxin-regulated gene expression in higher plants. *CRC Crit Rev Plant Sci* **4**, 247–276.
- Guo HW, Ecker JR** (2004). The ethylene signaling pathway: new insights. *Curr Opin Plant Biol* **7**, 40–49.
- Guzmán P, Ecker JR** (1990). Exploiting the triple response of Arabidopsis to identify ethylene-related mutants. *Plant Cell* **2**, 513–523.
- Hager A** (2003). Role of the plasma membrane H⁺-ATPase in auxin-induced elongation growth: historical and new aspects. *J Plant Res* **116**, 483–505.
- Holm RE, Abeles FB** (1968). The role of ethylene in 2,4-D-induced growth inhibition. *Planta* **78**, 293–304.
- Hou XL, Lee LYC, Xia KF, Yan YY, Yu H** (2010). DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell* **19**, 884–894.
- Hu YB, Chang CR, Xu GH, Wang T** (2010). Light restored root growth of Arabidopsis with constitutive ethylene response. *Acta Physiol Plant*. doi: 10.1007/s11738-010-0587-6.
- Hu YB, Zhao LF, Chong K, Wang T** (2008). Overexpression of *OsERF1*, a novel rice ERF gene, up-regulates ethylene-responsive genes expression besides affects growth and development in Arabidopsis. *J Plant Physiol* **165**, 1717–1725.
- Jensen PJ, Hangarter RP, Estelle M** (1998). Auxin transport is required for hypocotyl elongation in light-grown but not dark-grown Arabidopsis. *Plant Physiol* **116**, 455–462.
- Kepinski S, Leyser O** (2005a). Plant development: auxin in loops. *Curr Biol* **15**, 208–210.
- Kepinski S, Leyser O** (2005b). The Arabidopsis F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* **435**, 446–451.
- Kerk NM, Jiang KN, Feldman LJ** (2000). Auxin metabolism in the root apical meristem. *Plant Physiol* **122**, 925–932.
- Keuskamp DH, Pollmann S, Voesenek LACJ, Peeters AJM, Pierik R** (2010). Auxin transport through PIN-FORMED 3 (PIN3) controls shade avoidance and fitness during competition. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 22740–22744.
- Kieber JJ, Rothenberg M, Roman G, Feldmann KA, Ecker JR** (1993). *CTR1*, a negative regulator of the ethylene response pathway in Arabidopsis, encodes a member of the Raf family of protein kinases. *Cell* **72**, 427–441.
- Knox K, Grierson CS, Leyser O** (2003). AXR3 and SHY2 interact to regulate root hair development. *Development* **130**, 5769–5777.
- Křeček P, Skúpa P, Libus J, Naramoto S, Tejos R, Friml J, Zažímalová E** (2009). The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome Biol* **10**, 249–249.
- Lampart DTA** (1967). Hydroxyproline-O-glycosidic linkage of the plant cell wall glycoprotein extensin. *Nature* **216**, 1322–1324.
- Lau S, Jürgens G, De Smet I** (2008). The evolving complexity of the auxin pathway. *Plant Cell* **20**, 1738–1746.
- Laxmi A, Pan JW, Morsy M, Chen RJ** (2008). Light plays an essential role in intracellular distribution of auxin efflux carrier PIN2 in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One* **3**, e1510.
- Le J, Vandenbussche F, van der Straeten D, Verbelen JP**

- (2001). In the early response of Arabidopsis roots to ethylene, cell elongation is up- and down-regulated and uncoupled from differentiation. *Plant Physiol* **125**, 519–522.
- Li H, Johnson P, Stepanova A, Alonso JM, Ecker JR** (2004). Convergence of signaling pathways in the control of differential cell growth in Arabidopsis. *Dev Cell* **7**, 193–204.
- Liu CM, Xu ZH, Chua NH** (1993). Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis. *Plant Cell* **5**, 621–630.
- Lomax TL, Muday GK, Rubery PH** (1995). Auxin transport. In: Davies PJ, ed. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Dordrecht: Kluwer Press. pp. 509–530.
- Maraschin FDS, Memelink J, Offringa R** (2009). Auxin-induced, SCF^{TIR1}-mediated poly-ubiquitination marks AUX/IAA proteins for degradation. *Plant J* **59**, 100–109.
- Mockaitis K, Estelle M** (2008). Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm. *Annu Rev Cell Dev Biol* **24**, 55–80.
- Mravec J, Skúpa P, Bailly A, Hoyerová K, Křeček P, Bielač A, Petrášek J, Zhang J, Gaykova V, Stierhof YD, Dobrev PI, Schwarzerová K, Rolčík J, Seifertová D, Luschnig C, Benková E, Zažímalová E, Geisler M, Friml J** (2009). Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter. *Nature* **459**, 1136–1140.
- Normanly J** (2010). Approaching cellular and molecular resolution of auxin biosynthesis and metabolism. *Cold Spring Harb Perspec Biol*. doi: 10.1101/cshperspect.a00-1594.
- Pickett FB, Wilson AK, Estelle M** (1990). The *aux1* mutation of Arabidopsis confers both auxin and ethylene resistance. *Plant Physiol* **94**, 1462–1466.
- Pitts RJ, Cernac A, Estelle M** (1998). Auxin and ethylene promote root hair elongation in Arabidopsis. *Plant J* **16**, 553–560.
- Raven JA** (1975). Transport of indoleacetic acid in plant cells in relation to pH and electrical potential gradients, and its significance for polar IAA transport. *New Phytol* **74**, 163–172.
- Reinhardt D** (2003). Vascular patterning: more than just auxin? *Curr Biol* **13**, R485–R487.
- Reinhardt D, Pesce ER, Stieger P, Mandel T, Baltenasperger K, Bennett M, Traas J, Friml J, Kuhlemeier C** (2003). Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature* **426**, 255–260.
- Robert HS, Friml J** (2009). Auxin and other signals on the move in plants. *Nat Chem Biol* **5**, 325–332.
- Roman G, Ecker JR** (1995). Genetic analysis of a seedling stress response to ethylene in Arabidopsis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **350**, 75–81.
- Romano CP, Cooper ML, Klee HJ** (1993). Uncoupling auxin and ethylene effects in transgenic tobacco and Arabidopsis plants. *Plant Cell* **5**, 181–189.
- Rubery PH, Sheldrake AR** (1974). Carrier-mediated auxin transport. *Planta* **118**, 101–121.
- Rück A, Palme K, Venis MA, Napier RM, Felle RH** (1993). Patch-clamp analysis establishes a role for an auxin binding protein in the auxin stimulation of plasma membrane current in *Zea mays* protoplasts. *Plant J* **4**, 41–46.
- Růžička K, Ljung K, Vanneste S, Podhorská R, Beckman T, Friml J, Benková E** (2007). Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell* **19**, 2197–2212.
- Sabatini S, Beis D, Wolkenfelt H, Murfett J, Guilfoyle T, Malamy J, Benfey P, Leyser O, Bechtold N, Weisbeek P, Scheres B** (1999). An auxin-dependent distal organizer of pattern and polarity in the Arabidopsis root. *Cell* **99**, 463–472.
- Salmon J, Ramos J, Callis J** (2008). Degradation of the auxin response factor ARF1. *Plant J* **54**, 118–128.
- Santner A, Estelle M** (2010). The ubiquitin-proteasome system regulates plant hormone signaling. *Plant J* **61**, 1029–1040.
- Schwechheimer C** (2008). Understanding gibberellic acid signaling—are we there yet? *Curr Opin Plant Biol* **11**, 9–15.
- Shin R, Burch AY, Huppert KA, Tiwari SB, Murphy AS, Guilfoyle TJ, Schachtman DP** (2007). The Arabidopsis transcription factor MYB77 modulates auxin signal transduction. *Plant Cell* **19**, 2440–2453.
- Shishova M, Lindberg S** (2010). A new perspective on auxin perception. *J Plant Physiol* **167**, 417–422.
- Silk WK, Erickson RO** (1979). Kinematics of plant growth. *J Theor Biol* **76**, 481–501.
- Solano R, Stepanova A, Chao QM, Ecker JR** (1998). Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ethylene-insensitive3 and ethylene-response-factor1. *Genes Dev* **12**, 3703–3714.
- Sorefan K, Girin T, Liljegren SJ, Ljung K, Robles P, Galván-Ampudia CS, Offringa R, Friml J, Yanofsky**

- MF, Østergaard L** (2009). A regulated auxin minimum is required for seed dispersal in *Arabidopsis*. *Nature* **459**, 583–586.
- Steffens B, Feckler C, Palme K, Christian M, Böttger M, Lüthen H** (2001). The auxin signal for protoplast swelling is perceived by extracellular ABP1. *Plant J* **27**, 591–599.
- Stepanova AN, Hoyt JM, Hamilton AA, Alonso JM** (2005). A link between ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive mutants in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **17**, 2230–2242.
- Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, Benavente LM, Xie DY, Doležal K, Schlereth A, Jürgens G, Alonso JM** (2008). *TAA1*-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell* **133**, 177–191.
- Strader LC, Chen GL, Bartel B** (2010). Ethylene directs auxin to control root cell expansion. *Plant J* **64**, 874–884.
- Swarup K, Benková E, Swarup R, Casimiro I, Péret B, Yang YD, Parry G, Nielsen E, De Smet I, Vanneste S, Levesque MP, Carrier D, James N, Calvo V, Ljung K, Kramer E, Roberts R, Graham N, Marillonnet S, Patel K, Jones JDG, Taylor CG, Schachtman DP, May S, Sandberg G, Benfey P, Friml J, Kerr I, Beeckman T, Laplace L, Bennett MJ** (2008). The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nat Cell Biol* **10**, 946–954.
- Swarup R, Perry P, Hagenbeek D, Van Der Straeten D, Beemster GT, Sandberg G, Bhalerao R, Ljung K, Bennett MJ** (2007). Ethylene upregulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell* **19**, 2186–2196.
- Szemenyei H, Hannon M, Long JA** (2008). TOPLESS mediates auxin-dependent transcriptional repression during *Arabidopsis* embryogenesis. *Science* **319**, 1384–1386.
- Tanaka H, Dhonukshe P, Brewer PB, Friml J** (2006). Spatiotemporal asymmetric auxin distribution: a means to coordinate plant development. *Cell Mol Life Sci* **63**, 2738–2754.
- Tao Y, Ferrer JL, Ljung K, Pojer F, Hong FX, Long JA, Li L, Moreno JE, Bowman ME, Ivans LJ, Cheng YF, Lim J, Zhao YD, Ballaré CL, Sandberg G, Noel JP, Chory J** (2008). Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell* **133**, 164–176.
- Tromas A, Perrot-Rechenmann C** (2010). Recent progress in auxin biology. *C R Biol* **333**, 297–306.
- Ugartechea-Chirino Y, Swarup R, Swarup K, Péret B, Whitworth M, Bennett M, Bougourd S** (2010). The AUX1 LAX family of auxin influx carriers is required for the establishment of embryonic root cell organization in *Arabidopsis thaliana*. *Ann Bot* **105**, 277–289.
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ** (1999). Dimerization and DNA binding of auxin response factors. *Plant J* **19**, 309–319.
- Ulmasov T, Murfett J, Hagen G, Guilfoyle TJ** (1997). Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell* **9**, 1963–1971.
- Vandenbussche F, Petrášek J, Žádníková P, Hoyerová K, Pešek B, Raz V, Swarup R, Bennett M, Zažímalová E, Benková E, van der Straeten D** (2010). The auxin influx carriers AUX1 and LAX3 are involved in auxin-ethylene interactions during apical hook development in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Development* **137**, 597–606.
- Vandenbussche F, Smalle J, Le J, Saibo NJM, De Paepe A, Chaerle L, Tietz O, Smets R, Laarhoven LJJ, Harren FJM, van Onckelen H, Palme K, Verbelen JP, van der Straeten D** (2003a). The *Arabidopsis* mutant *alh1* illustrates a cross talk between ethylene and auxin. *Plant Physiol* **131**, 1228–1238.
- Vandenbussche F, Vriezen WH, Smalle J, Laarhoven LJJ, Harren FJM, van der Straeten D** (2003b). Ethylene and auxin control the *Arabidopsis* response to decreased light intensity. *Plant Physiol* **133**, 517–527.
- Vanneste S, Friml J** (2009). Auxin: a trigger for change in plant development. *Cell* **136**, 1005–1016.
- Wang JW, Wang LJ, Mao YB, Cai WJ, Xue HW, Chen XY** (2005). Control of root cap formation by microRNA-targeted auxin response factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **17**, 2204–2216.
- Wang KLC, Yoshida H, Lurin C, Ecker JR** (2004). Regulation of ethylene gas biosynthesis by the *Arabidopsis* ETO1 protein. *Nature* **428**, 945–950.
- Weijers D, Friml J** (2009). SnapShot: auxin signaling and transport. *Cell* **136**, 1172–1172.
- Went FW** (1974). Reflections and speculations. *Annu Rev Plant Physiol* **25**, 1–26.
- Wiśniewska J, Xu J, Seifertová D, Brewer PB, Růžička K, Blilou I, Rouquié D, Benková E, Scheres B, Friml J** (2006). Polar PIN localization directs auxin flow in plants. *Science* **312**, 883–883.
- Woodward AW, Bartel B** (2005). A receptor for auxin. *Plant*

Cell **17**, 2425–2429.

Xu J, Li Y, Wang Y, Liu HX, Lei L, Yang HL, Liu GQ, Ren DT (2008). Activation of MAPK kinase 9 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in Arabidopsis. *J Biol Chem* **283**, 26996–27006.

Yoo SD, Cho YH, Sheen J (2009). Emerging connections in the ethylene signaling network. *Trends Plant Sci* **14**, 270–

279.

Yoo SD, Cho YH, Tena G, Xiong Y, Sheen J (2008). Dual control of nuclear EIN3 by bifurcate MAPK cascades in C₂H₄ signaling. *Nature* **451**, 789–795.

Zhong SW, Zhao MT, Shi TY, Shi H, An FY, Zhao Q, Guo HW (2009). EIN3/EIL1 cooperate with PIF1 to prevent photo-oxidation and to promote greening of Arabidopsis seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 21431–21436.

Research Advances in Auxin and Ethylene Signaling and Effects of Auxin on Ethylene Response of Plants

Yibing Hu¹, Wei Liu^{2,3}, Guohua Xu^{1*}

¹College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

²Key Laboratory for Genetic Improvement of Crop, Animal and Poultry of Shandong Province, High-tech Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

³Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Huanghuaihai, Ministry of Agriculture, Jinan 250100, China

Abstract Auxin has long been identified to play a critical role in regulating various activities of plant growth and development. However, systematic and in-depth understanding of these regulations is still lacking. Recently, the verification of the nucleic auxin signaling pathway has thrown light on research in this field. The hormone ethylene is involved in fruit ripening and the stress response of plants; its signaling pathway has been partially elucidated. Increasing data show that the effects of ethylene on plants are largely connected to the participation of auxin. In this review, we summarize the research advances in auxin and ethylene signaling and discuss the role of auxin in the triple response of ethylene. Difficulties in unraveling their relationship and possible ways of resolving them are also proposed.

Key words auxin, ethylene, signaling, triple response

Hu YB, Liu W, Xu GH (2011). Research advances in auxin and ethylene signaling and effects of auxin on ethylene response of plants. *Chin Bull Bot* **46**, 338–349.

* Author for correspondence. E-mail: ghxu@njau.edu.cn