

温度形态建成信号转导通路研究进展

付祥, 韩俊艳*, 王昕 (沈阳大学生命科学与工程学院, 辽宁沈阳 110044)

摘要 在非逆境高温中, 高等植物会发生一系列的形态变化以适应这种环境条件, 这种变化被称为温度形态建成。研究温度形态建成的分子机制可为抗热育种提供理论依据, 在全球变暖的大背景下该领域的研究就显得尤为重要。高等植物已经进化出一套较为复杂的温度形态建成信号转导通路, 以帮助植物对高温做出正确的响应。综述了温度形态建成上游信号转导通路的分子机制, 并探讨了未来的研究方向。

关键词 温度形态建成; phyB; COP1; PIF4; HY5

中图分类号 Q942 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2020)08-0023-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.08.005

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress of Thermomorphogenesis Signal Transduction Pathway

FU Xiang, HAN Jun-yan, WANG Xin (College of Life Science and Bioengineering, Shenyang University, Shenyang, Liaoning 110044)

Abstract In non-stress high temperature, higher plants will undergo a series of morphological changes to adapt to such environmental conditions, which is called thermomorphogenesis. The study of thermomorphogenesis molecular mechanism can provide theoretical basis for heat-resistant breeding, which is particularly important in the context of global warming. Higher plants have evolved a complex set of signal transduction pathway of thermomorphogenesis for correctly responding to high temperature. In this paper, the molecular mechanism of upstream signal transduction pathway of thermomorphogenesis was reviewed, and the future research direction was also discussed.

Key words Thermomorphogenesis; phyB; COP1; PIF4; HY5

在人类 1 万多年的耕作历史中气温一直相当稳定, 处于当前水平或比现在略微低一些, 植物也非常适应这种气候模式。然而随着全球变暖的持续加剧, 这一气候模式正发生着显著的改变。气候专家表示, 全球平均气温在 21 世纪可能升高 0.8~4.8 °C^[1], 这会使全球农作物面临严重的减产威胁^[2-5]。一项分析总结了 1 700 多项关于气候变化和适应性对农作物产量影响的研究, 结果显示在 21 世纪下半叶, 气候变暖可能会对重要主食作物的产量产生负面影响^[3]。

研究表明, 培育作物水平的热适应性可能逆转这一负面趋势^[2-5]。在许多植物物种中, 已经进化出了适应温度升高的生长发育机制。温度形态建成就是植物的一种适应温度升高的生长发育机制, 是指在温和高温范围内, 植物所发生的全部有利于适应高温环境条件的形态变化。温和高温是指高于正常生长温度且低于胁迫生长温度的温度范围。在幼苗期温度形态建成的主要表现为下胚轴伸长生长和子叶叶柄伸长及偏下性生长。下胚轴伸长使敏感的分生组织和光合活性组织远离吸热的土壤, 同时也使这 2 部分更好地进入空气流动性更强的环境中, 从而实现更好的冷却效果^[6]。对温度形态建成分子机制的研究, 将为农作物抗热育种提供理论指导和育种线索。鉴于此, 笔者分析了前人对温度形态建成上游信号转导通路的研究成果, 并探讨了此领域未来可能的研究方向。

1 phyB 温度受体

1.1 phyB 参与调控温度形态建成 phytochrome B (phyB) 是一种典型的光受体, 以 2 种可以相互转化的形式存在: 一

种是远红光吸收型 Pfr (生理活性状态), 一种是红光吸收型 Pr (钝化状态)。红光或白光照射可使 Pr 转变为 Pfr, 抑制使下胚轴伸长; 远红光照射或黑暗生长条件下 Pfr 转变为 Pr, 促进下胚轴伸长。

目前的研究发现, phyB 不但是一种光受体, 同时还是一种温度受体^[7-8]。phyB 功能缺失型突变体 *phyB-1* 与 *phyabcde* 具有组成型温度形态建成表型, 在 22 °C 条件下下胚轴依然剧烈伸长^[7]。为了检验 *phyB-1* 与 *phyabcde* 的组成型温度形态建成表型是由生长调节紊乱造成的, 还是由温度形态建成信号转导途径影响造成的, 有研究者使用了转录组分析实验来回答这一问题^[7]。试验使用 *phyabcde* 五突变体和 *YHB* 植物(这种植物中 phyB 被组成性激活, phyB 被锁定在 Pfr 活性状态之中), 检测了这 2 种植物在温度形态建成中与野生型的基因表达差异。结果显示, 在高温激活的野生型拟南芥基因中, 有大量基因在常温生长的 *phyabcde* 中被激活; 在常温抑制的野生型拟南芥基因中, 有大量基因在高温生长的 *YHB* 中被抑制^[7], 这说明 *phyB-1* 与 *phyabcde* 的组成型温度形态建成表型是由温度形态建成信号转导通路受到影响造成的。染色质免疫共沉淀试验证明, phyB 能够与温度形态建成调控基因启动子区结合, 并且温度升高会降低结合强度和被结合基因的数目^[7]。phyB 与高温诱导基因 *ATHB2* 的启动子区结合, 并且结合区域与 PIF1/3/4/5 的结合区域重合^[7]。因为 phyB 不具备 DNA 结合序列, 转录因子 PIFs 能够与 phyB 相互作用, 并且 PIFs 中的 PIF4/5 参与温度形态建成, 所以 phyB 与温度调控基因启动子区的结合很可能是通过 PIF4/5 招募来实现的^[7]。结合到靶基因的启动子区后, phyB 可能通过介导 PIF4/5 降解和将某些转录因子的转录激活活性转变为转录抑制活性, 来抑制植物的温度形态建成^[7]。

基金项目 国家自然科学基金项目(31600220)。

作者简介 付祥(1995—), 男, 辽宁沈阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物抗逆分子生物学。*通信作者, 教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物资源开发应用研究。

收稿日期 2019-09-16

1.2 phyB 对温度的应答 与光类似,温度也能够使 phyB 在 Pfr 和 Pr 之间进行可逆转换,这说明 phyB 具有响应温度的能力^[7-8]。温度的提升能够使 phyB 由生理活性状态 Pfr 转变为非生理活性状态 Pr,并且这种转化既可以在黑暗中进行,也可以在光照下进行^[7-8]。虽然温度提升和光照对 phyB 存在状态的影响是相反的,但是在光照条件下温度提升依然能够将 Pfr 转变为 Pr^[8]。

综上所述,温度受体 phyB 执行功能的分子机制可能如下:温度降低时,phyB 由钝化状态 Pr 向活性状态 Pfr 转化,在转录因子 PIF4/5 的招募作用下结合到高温诱导基因的启动子区,并发挥转录抑制作用,植物的温度形态建成受到抑制;温度升高时,phyB 由活性状态 Pfr 向钝化状态 Pr 转化,并从高温诱导基因启动子区脱落,phyB 介导的转录抑制减弱,从而促进植物的温度形态建成。

2 COP1 与温度形态建成

2.1 COP1 参与调控温度形态建成 COP1 是一种非常重要的光形态建成负向调控因子,处于拟南芥光信号转导途径的中心位置,具有诱导光形态建成正向调控因子降解的功能。研究发现 COP1 突变体 *cop1-4* 丧失了高温诱导的下胚轴伸长,这说明 COP1 温度形态建成中的正向调控因子^[9]。为了解析 COP1 在温度形态建成中是如何发挥作用的,应研究 COP1 是如何响应温度变化的,以及响应温度变化以后 COP1 是如何将温度信号向下游传递的。

2.2 COP1 对温度变化的应答 COP1 的基因表达和蛋白质丰度都不受温度变化的影响^[9]。但是前人的研究表明,多种环境条件的变化能够改变 COP1 的核质分布^[10-11]。温度也通过这种方式对 COP1 施加影响,即高温能够促进 COP1 的入核,提高 COP1 在细胞核中的丰度^[9]。转录因子 HY5 是 COP1 的底物,而且也在温度形态建成中发挥着重要作用^[12]。所以在温度形态建成过程中,HY5 很有可能也是 COP1 的底物。研究表明,温度升高加快了 HY5 的降解,并且此过程受到 COP1 的调控^[12]。此外,COP1 入核后还能促进另外一种温度形态建成调控因子 PIF4 的积累,使 PIF4 蛋白质更加稳定^[13],但是精确的分子机制目前尚不清楚。

综上所述,COP1 执行功能的分子机制可能如下:温度升高时细胞质中的 COP1 向细胞核中转移,细胞核中的 COP1 丰度上升,这样 COP1 在核中降解 HY5 蛋白以及促进 PIF4 蛋白积累的能力和强度得到了提升,从而促进了温度形态建成的进行。

3 PIF4 与温度形态建成

3.1 PIF4 参与调控温度形态建成 PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS (PIFs) 是光信号转导途径中的负向调控因子,定位于细胞核,是一种 bHLH 转录因子,在黑暗中抑制光形态建成。目前发现的 PIF 共有 6 个,分别为 PIF1、PIF3、PIF4、PIF5、PIF6、PIF7。在这 6 种 PIFs 转录因子中,PIF4 和 PIF5 参与了温度形态建成,并且互为冗余基因,其中 PIF4 占据优势地位并执行主要功能^[13]。PIF4 是温度形态建成中的正向调控因子,*pi4* 突变体不具备野生型高温诱导的

下胚轴伸长表型^[13]。

3.2 PIF4 通过调控植物激素来发挥功能 PIF4 在温度信号转导途径中的靶标主要是植物激素合成和信号转导基因^[3]。生长素和生长素信号转导途径是 PIF4 介导的下胚轴伸长温度形态建成现象的必要组成部分^[6,14-16]。当环境温度上升时,拟南芥地上部分的自由生长素水平上升^[6,14-15]。研究表明,这种上升可能是温度升高促进了 PIF4 与靶标启动子的结合,从而提高了生长素合成基因的表达量,这些基因包括 *YUCCA 8 (YUC8)*、*CYTOCHROME P450 FAMILY79B (CYP79B)* 和 *TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE OF ARABIDOPSIS 1 (TAA1)*^[14-15]。与此研究结果相对应,*pi4* 突变体的自由生长素水平并未随着环境温度的升高而升高^[6,14-15]。

除了生长素,油菜素内酯(brassinosteroids, BR)和赤霉素(gibberellins, GA)也在高温诱导的下胚轴伸长生长中发挥重要的功能^[6,13,16-21]。例如,BR 信号转导途径中的转录因子 *BZR1 (BRASSINAZOLE RESISTANT 1)* 通过与 PIF4 的直接相互作用参与了高温诱导的下胚轴伸长生长^[17]。而且,BR 生物合成突变体 *det2-1* 展现出了温度形态建成应答缺失的表型^[6],抑制 BR 信号转导途径的药物处理也能够抑制温度形态建成反应^[16]。前人的研究表明,IAA 与 BR 在分子层面协同发挥功能,这一模式在温度形态建成中也有所体现。被高度激活的 BR 信号转导途径,可以使幼苗对高温诱导的生长素水平提升更加敏感^[16],这种现象可能是通过对转录因子活性的调控实现的^[22]。

在光信号转导途径中,GA 的存在导致抑制 PIF 活性的 DELLA 蛋白降解^[23-24]。温度的升高会使拟南芥中主要的 GA 生物合成基因 *AtGA20ox1* 和 *AtGA3ox1* 转录本丰度快速上升,会使主要的 GA 分解基因 *AtGA2ox1* 转录本丰度快速下降^[16]。而且,GA 生物合成途径及 GA 信号转导途径的突变体都出现了温度形态建成反应异常的现象^[16]。这些结果说明,GA 生物合成途径和 GA 信号转导途径都是温度形态建成反应正常进行所必需的。

4 温度形态建成研究领域有待解决的问题

目前,距离完全解析温度形态建成调控机制还有一段距离,这一领域仍有很多悬而未决的问题有待解决。

第一,温度形态建成信号转导途径中很可能还有许多仍未被发现的调控因子。温度形态建成过程中依然有很多尚未被阐明分子机理的生理现象,使用目前已发现的调控因子无法给出满意的解释。这就需要我们去寻找新的调控因子来填补这些空白。

第二,已被鉴定的温度形态建成调控因子之间的关系还有待研究。例如,PIF4 与温度受体 phyB 的关系已被初步阐明^[7],但是温度信号是如何传递到 COP1 的目前还不清楚。在光信号转导途径中多种光受体能够将光信号传递给 COP1,可以根据此思路来寻找这一问题的答案。

第三,与温度形态建成相互冲突的信号转导途径是如何与其整合在一起的。以温度形态建成和光形态建成为例,在

29 ℃光照条件下拟南芥进行温度形态建成,下胚轴伸长被促进;同时,还要进行光形态建成,下胚轴伸长被抑制。这2种形态建成策略就出现了矛盾,会给植物发出完全相反的调控信号。该研究所阐述的 phyB、COP1、PIF4 和 HY5 就都是被温光信号互逆调控的重要因子。在短日照培养条件下,植物一般会避开光照在黑暗中进行下胚轴的生长,以此方式解决这一矛盾。在持续光照培养条件下,如果光强较低拟南芥还能够促进下胚轴伸长;如果光强较高则基本不能促进下胚轴的伸长。虽然科学家们对这一现象已经进行了一定的研究,但是对于植物解决这种矛盾的分子机制目前还不太清楚。

研究温度形态建成的信号转导通路既有重要的理论意义,也有重大的应用潜力。因此,深入解析温度形态建成的分子机制将会得到越来越多科学家的关注,并且其重要性也会稳步上升。

参考文献

- [1] IPCC.Climate change 2013:The physical science basis[C]//STOCKER T F,QIN D,PLATTNER G K,et al.Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge:Cambridge Univ Press,2013.
- [2] BITA C,GERATS T.Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress tolerant crops[J].Frontiers in plant science,2013,4:1-18.
- [3] CHALLINOR A J,WATSON J,LOBELL D B,et al.A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation[J].Nature Clim Change,2014,4:287-291.
- [4] BATTISTI D S,NAYLOR R L.Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat[J].Science,2009,323:240-244.
- [5] LOBELL D B,GOURDJII S M.The influence of climate change on global crop productivity[J].Plant Physiol,2012,160:1686-1697.
- [6] GRAY W M,ÖSTIN A,SANDBERG G,et al.High temperature promotes auxin-mediated hypocotyl elongation in *Arabidopsis* [J].Proc Natl Acad Sci USA,1998,95:7197-7202.
- [7] JUNG J H,DOMIJAN M,BISWAS S,et al.Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J].Science,2016,354(6314):886-889.
- [8] LEGRIS M,KLOSE C,ROJAS C C,et al.Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis* [J].Science,2016,354(6314):897-900.
- [9] PARK Y J,LEE H J,HA J H,et al.COP1 conveys warm temperature information to hypocotyl thermomorphogenesis[J].New phytologist,2017,215(1):269-280.
- [10] CATALÁ R,MEDINA J,SALINAS J.Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis* [J].Proc Natl Acad Sci USA,2011,108:16475-16480.
- [11] YU Y W,WANG J,ZHANG Z J,et al.Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light[J].PLoS Genet,2013,9(12):1-13.
- [12] GANGAPPA S N,VINOD KUMAR S.DET1 and HY5 control PIF4-mediated thermosensory elongation growth through distinct mechanisms[J].Cell reports,2017,18(2):344-351.
- [13] KOINI M A,ALVEY L,ALLEN T,et al.High temperature-mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4 [J].Curr Biol,2009,19(5):408-413.
- [14] FRANKLIN K A,LEE S H,PATEL D,et al.Phytochrome-Interacting Factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature [J].Proc Natl Acad Sci USA,2011,108:20231-20235.
- [15] SUN J Q,QI L L,LI Y N,et al.PIF4-mediated activation of *YUCCA8* expression integrates temperature into the auxin pathway in regulating *Arabidopsis* hypocotyl growth[J].PLoS Genet,2012,8: 20231-20235.
- [16] STAVANG J A,GALLEGO-BARTOLOMÉ J,GÓMEZ M D,et al.Hormonal regulation of temperature-induced growth in *Arabidopsis* [J].Plant J,2009,60(4):589-601.
- [17] OH E,ZHU J Y,WANG Z Y.Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses[J].Nature Cell Biol,2012,14:802-809.
- [18] OH E,ZHU J Y,BAI M Y,et al.Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *Arabidopsis* hypocotyl[J].eLife,2014,3:1-19.
- [19] HAO Y Q,OH E,CHOI G,et al.Interactions between HLH and bHLH factors modulate light-regulated plant development[J].Mol Plant,2012,5:688-697.
- [20] BAI M Y,SHANG J X,OH E,et al.Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis* [J].Nature Cell Biol,2012,14:810-817.
- [21] WANG W F,BAI M Y,WANG Z Y.The brassinosteroid signaling network-a paradigm of signal integration[J].Curr Opin Plant Biol,2014,21:147-153.
- [22] QUINT M,DELKER C,FRANKLIN K A,et al.Molecular and genetic control of plant thermomorphogenesis[J].Nature plants,2016,2:15190.
- [23] DE LUCAS M,DAVIERE J M,RODRÍGUEZ-FALCÓN M,et al.A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation[J].Nature,2008,451:480-484.
- [24] FENG S H,MARTINEZ C,GUSMAROLI G,et al.Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins[J].Nature,2008,451:475-479.