



拟南芥MAX2蛋白功能研究进展

吕天晓, 刘琼锐, 范甜, 周玉萍, 田长恩

引用本文:

吕天晓,刘琼锐,范甜,周玉萍,田长恩. 拟南芥MAX2蛋白功能研究进展[J]. *热带亚热带植物学报*, 2022, 30(6): 835-010-1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4712>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

PPR蛋白在植物生长发育中的作用

Roles of PPR Proteins in Plant Growth and Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 225-234 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3956>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187-194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

禾本科植物分蘖为茎的分枝研究提供新视角

Grass Tillering Provide New Insights into Regulation of Shoot Branching

热带亚热带植物学报. 2015(2): 218-226 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.015>

铁皮石斛WOX转录因子的鉴定和分析

Identification and Analysis of WOX Transcription Factor in *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 301-310 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4294>

蔗糖转化酶在高等植物生长发育及胁迫响应中的功能研究进展

Advances in Research on Invertase in Plant Development and Response to Abiotic and Biotic Stresses

热带亚热带植物学报. 2016, 24(3): 352-358 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.03.015>

向下翻页, 浏览PDF全文

拟南芥 MAX2 蛋白功能研究进展

吕天晓, 刘琼锐, 范甜, 周玉萍, 田长恩*

(广州大学生命科学学院, 广东省植物适应性与分子设计重点实验室, 广州 510006)

摘要: 独角金内酯(strigolactone, SLs)是一类新型植物激素, 在植物生长发育的进程中发挥多种重要功能, 包括调控植物的分枝, 促进种子的萌发, 以及影响根系建成等。MAX2 (more axillary growth 2)是 SL 信号传导途径的关键调控因子, 位于合成途径基因 MAX1、MAX3 和 MAX4 的下游, 几乎影响独脚金内酯所控制的所有表型。近年来, MAX2 多样化的功能逐步得到揭示, 大量数据表明 MAX2 不仅仅是 SL 信号的重要组成部分, 同时也参与 SL 和多种激素信号间的交叉互作, 在植物生长发育的各个环节, 以及抵御生物和非生物胁迫的反应中都发挥至关重要的作用, 但具体调控机制还有待更加深入的研究。对目前已知的 MAX2 功能进行了总结和阐述, 以期为全面揭示 MAX2 功能及其调控多种激素信号的交叉机制提供理论参考。

关键词: MAX2; 独角金内酯; 植物激素; 激素信号; 基因调控

doi: 10.11926/jtsb.4712

Research Progress on the Function of MAX2 Protein in *Arabidopsis*

LÜ Tianxiao, LIU Qiongrui, FAN Tian, ZHOU Yuping, TIAN Chang'en*

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Adaptation and Molecular Design, School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: Strigolactone (SLs) as a new group of plant hormones, plays a variety of crucial functions in plant growth and development, including regulating plant branching, promoting seed germination, and affecting root system formation. MAX2 (more axillary growth 2) is a key regulator of SL signal transduction pathway. It is located downstream of the synthesis pathway genes MAX1, MAX3 and MAX4, and affects almost all phenotypes controlled by SLs. In recent years, the diversified functions of MAX2 have been gradually revealed. A large number of data show that MAX2 is not only an important component of SL signal, but also involved in the cross interaction between SL and a variety of hormone signals, which plays a vital role in all aspects of plant growth and development, as well as in the response to biotic and abiotic stresses. However, the specific regulation mechanism still needs to be further studied. The current known functions of MAX2 were summarized and elaborated, in order to provide theoretical reference for fully revealing the function of MAX2 and the cross-mechanism of regulating various hormone signals.

Key words: MAX2; Strigolactone; Plant hormone; Hormone signal; Gene control

独角金内酯(strigolactone, SLs)是一种丁烯内酯类化合物, 近年来被确定为一类新型的植物激素^[1-2]。SLs 具有刺激寄生植物种子萌发、促进丛枝菌根真菌与植物共生^[3], 抑制植物的地上分枝, 调控根系发育等多种重要的生物学功能。SL 途径相关基因的

突变, 往往会导致植物株型的矮小, 并同时伴有分枝的表型。利用拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、豌豆(*Pisum sativum*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)等不同植物品种作为研究材料, 从矮小多枝或多分蘖的突变体植物中先后克隆到了

收稿日期: 2022-08-15

接受日期: 2022-09-13

基金项目: 广东省自然科学基金项目(2020A1515011423); 广东省基础与应用基础研究基金项目(2021A1515110522)资助

This work was supported by the Project for Natural Science in Guangdong (Grant No. 2020A1515011423), and the Project for Basic and Applied Basic Research in Guangdong (Grant No. 2021A1515110522).

作者简介: 吕天晓, 讲师, 研究方向为植物分子生物学。E-mail: ljl_vv@gzhu.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: changentian@aliyun.com

20 多个与 SL 途径相关的基因。其中 *MAX1*、*MAX3* 和 *MAX4* 为 SL 合成途径主要成员, 而 *MAX2* (*more axillary growth 2*) 则为信号传导途径的核心因子^[4]。由于 *max2* 突变体表现出多种明显的发育异常表型, 使得 *MAX2* 受到了广泛而深入的研究, 其多样化的功能逐步得到揭示, 大量的研究表明, *MAX2* 在多种植物激素信号交叉互动中扮演着重要的角色。本文对 *MAX2* 的蛋白结构、已知功能及相关机理进行了简单的总结和阐述, 展示了 *MAX2* 研究进展的概况, 以期为进一步揭示 *MAX2* 作用的分子机制及其在不同激素信号途径中的角色和功能提供理论参考, 同时针对作物抵御生物和非生物胁迫的育种改良提供一定的理论指导。

1 *MAX2* 的蛋白结构

MAX2 编码具有 693 个氨基酸的 F-box 蛋白, 其中包含 1 个 F-box 结构域, 一段富含 18 个亮氨酸残基的重复序列 LRR (leucine rich repeat), 以及 1 个锌指结构域^[5]。在拟南芥中 F-box 蛋白是一类拥有 700 多个成员的庞大家族, 与另外 2 个蛋白 Skp1 (*S-phase kinase-associated protein1*) 和 Cullin 构成 SCF (Skp1-cullin- F-box) 泛素复合体, 其中 Skp1 和 Cullin 是复合体的基本骨架, 而 F-box 蛋白则根据其 C 末端不同的二级结构, 如亮氨酸拉链、螺旋-环-螺旋 (helix-loop-helix, HLH)、锌指结构域等来特异地招募不同的蛋白质底物, 通过泛素/26S 蛋白酶体系统 (UPS, ubiquitin-26S proteasome system) 将泛素化修饰的底物蛋白降解^[6]。F-box 蛋白的底物往往是某一信号途径的抑制子, 被降解后则开启信号通路, 因此结合底物的不同, 决定了 F-box 蛋白功能的不同。而同一 F-box 蛋白结合的底物不一定是唯一的, 因此可能在植物生长发育, 以及对生物和非生物胁迫反应等各个方面均发挥重要的功能^[5]。

2 *MAX2* 的生物学功能

2.1 *MAX2* 限制植物的寿命

拟南芥 *MAX2* 最早被发现的功能是延迟叶片衰老。Oh 等^[7]从 3 万多株 EMS 诱变的拟南芥 M2 代幼苗中筛选到 4 株在黑暗诱导下叶片寿命延长的突变体, 分别命名为 *ore1* (*oresara1*)、*ore2* (*oresara2*)、*ore3* (*oresara3*) 和 *ore9* (*oresara9*), “oresara”在韩语

中是长寿的意思, 这里的 *ORE9* 与后来在分枝研究中鉴定的 *MAX2* 为同一蛋白。该课题组对 *ore9* 突变体的进一步研究表明, *ore9* 的叶片在年龄依赖的自然衰老和激素调节 (ABA、MeJA、乙烯) 的衰老过程中都表现出寿命延长的特征。通过图位克隆的方法, *ORE9* 基因编码含有 693 个氨基酸的多肽, 其中包含 1 个 F-box 基序和 1 段富含 18 个亮氨酸的重复序列 LRR, 第 327 个氨基酸突变使编码提前终止, 导致其功能的丧失。*ORE9* 的 F-box 基序与植物 SCF 复合物的组成部分 ASK1 (Skp1-like 1) 相互作用, 这表明 *ORE9* 在拟南芥中通过泛素蛋白酶水解途径降解延缓叶片衰老所需的靶蛋白, 从而限制叶片寿命^[5]。*ore9* 突变体对过氧化氢等氧化胁迫的耐受力增加, 并且这种增强的反应与植物叶片的寿命有关^[8]。Yan 等^[9]首次验证了水稻中的 *D3* 基因 (*MAX2* 同源基因) 在调控水稻叶片衰老中的作用, 与拟南芥 *max2* 相似, *d3* 突变体在黑暗诱导的衰老进程和过氧化氢诱导的细胞凋亡中也出现延迟的表型, 表明水稻中的 *D3* 蛋白与拟南芥中的 *ORE9/MAX2* 具有相同的功能, 可参与调控叶片的衰老和细胞的凋亡。

ORE3/EIN2 (ethylene insensitive 2) 和 *EIN3* 是乙烯信号途径重要的响应因子。2016 年, Zhang 等^[10]报道在 MeJA 诱导下, MPK6 (mitogen-activated protein kinase 6) 通过直接激活 *ORE3/EIN2* 和 *EIN3* 促进乙烯反应信号基因的表达, 同时 MPK6 增强细胞核中 *EIN3* 的积累, *EIN3* 与 *ORE9* 启动子结合, 并增加 *ORE9* 的 mRNA 水平, 这揭示 MeJA 诱导下, 包括 MPK6-*ORE3/EIN2-EIN3-ORE9/MAX2* 在内的信号通路对调节叶片衰老的影响。

2.2 *MAX2* 抑制植物的分枝

Stirnberg 等^[11]通过筛选拟南芥突变体库, 发现了 3 个初级分枝密集的株系 *max1-1*、*max2-1* 和 *max2-2*, 除多分枝表型外, 3 个株系的叶片形状也受影响, 其中 *max2-1* 和 *max2-2* 株系出现下胚轴和叶柄的伸长。图位克隆表明 *MAX1* 和 *MAX2* 为 2 号染色体上 2 个不同的等位基因, 其中 *MAX2* 与 Oh 等^[7]克隆到的能够限制拟南芥叶片寿命的 *ORE9* 为同一基因, 其第 581 和 585 位氨基酸变异分别导致 *max2-1* 和 *max2-2* 的异常表型, *MAX2* 通过控制腋芽分生组织抑制基原细胞的形成, 从而抑制拟南芥的分枝。过量表达缺失 F-box 结构域的 *MAX2* 蛋白不能恢复 *max2* 的突变表型, 证明 *MAX2* 调控植物分枝的过

程涉及泛素化途径, MAX2 可能通过 UPS 系统降解某种能够激活腋芽生成的未知蛋白来抑制分枝的形成^[12]。Ishikawa 等^[13]分析了 5 个植株变矮、分蘖增多的水稻突变体 *d3*、*d10*、*d14*、*d17* 和 *d27* 株系, 认为分蘖矮化突变体在控制分蘖芽休眠以抑制芽活性方面发挥了作用, 基于图位克隆的 *D3* 基因包含 4 个外显子和 3 个内含子, 具有 F-box 结构域和 NRR 序列, 与拟南芥 *MAX2/ORE9* 高度同源, 其第 154 个氨基酸处插入转座子导致氨基酸序列改变并形成终止子, 这表明单子叶和双子叶中控制腋芽活性的机制是保守的。自此之后, *D3* 控制水稻分蘖的功能得到了广泛深入的研究。

BES1 (*br1-EMS-suppressor 1*) 是 BR 信号通路中的正调节因子, 作为下游转录因子直接调节 BR 反应基因的表达, Wang 等^[14]报道 BES1 及其同系物可以与 MAX2 相互作用, 作为 MAX2 的底物被 26S 蛋白酶系统 UPS 降解, 同时 BES1 及其同系物的表达降低可以显著抑制 *max2* 突变体的多分枝表型, 表明 BES1 是 MAX2 的直接靶标并作为 SL 信号通路的负调节因子促进拟南芥地上部分枝。

在水稻中, 利用 1 个对 SL 不敏感的矮秆突变体 *d53* 克隆到 *D53* 基因, 该基因编码 D14-SCF^{D3} 泛素复合体的底物并作为 SL 信号的阻遏物起作用。用人工合成的独脚金内酯类似物 GR24 处理后, *D53* 通过 26S 蛋白酶体降解。同时, *D53* 可以与转录共抑制因子 TPR (*topless-related proteinins*) 相互作用共同调控水稻的分蘖表型^[15-16]。在拟南芥中, 3 个 *D53* 类似蛋白 SMXL6、SMXL7 和 SMXL8 (*suppressor of more axillary growth2-like 6, 7, 8*) 也在控制腋芽分枝方面发挥相似的功能, *smxl6smxl7smxl8* 三突变体抑制 *max2* 和 SL 缺陷突变体 *max3* 的高度分枝表型。外源施用 SL 类似物 *rac-GR24* 导致 SMXL6, SMXL7 和 SMXL8 泛素化降解。该过程同样依赖于 MAX2 与 D14 形成的泛素复合体。同时 SMLXs 通过转录共抑制子 TPR2 抑制分枝相关转录因子 BRANCHED1 的表达, 从而调控侧芽生长^[17]。研究表明^[18], *D3/MAX2* 蛋白的 C 末端螺旋结构(C-terminal helix, CTH) 在 SCF^{D3/MAX2} 泛素复合体招募 D14、泛素化 *D53/SMXLs* 以及后续的蛋白质降解中都发挥着关键的调节作用, 利用 CRISPR-CAS9 基因编辑去除了 CTH 的植物, 其 SL 信号的转导严重受损, 这从蛋白质构象的层面解析了 MAX2 功能, 为科研人员提供了全新的研究思路。

2.3 MAX2 影响幼苗的光形态建成

2007 年, 通过遗传筛选分离到 1 个在连续红光、远红光和蓝光下, 下胚轴变长、子叶变小, 并对红光和远红光诱导的种子萌发不敏感的 T-DNA 突变体 *pps* (*pleiotropic photosignaling*)。基于图位克隆和候选基因相结合的方法, 定位到 *PPS* 与 *MAX2/ORE9* 为同一个基因, 至此已从 3 种不同的遗传筛选中分别定位到了相同的基因, 可见 *PPS/MAX2/ORE9* 功能的多效性, 推测在植物整个生命周期的不同发育阶段, MAX2 可能调控多个靶点, 以优化植物的生长发育^[19]。MAX2 调节 GA 和 ABA 的生物合成, 以优化种子在光照下的萌发, *max2* 种子在萌发反应中对 GA 低敏感, 对 ABA 高敏感。与野生型相比, *max2* 种子中 GA 生物合成基因的表达下调, 而 GA 分解代谢基因的表达上调, *max2* 种子中 ABA 生物合成和分解代谢基因的表达均上调。用生长素运输抑制剂 NPA 处理, *max2* 幼苗中生长素运输的增加有助于下胚轴延长的表型。以上这些表型都仅限于 *max2* 调控, 而 SL 合成途径突变体 *max1*、*max3* 和 *max4* 在种子萌发和幼苗去黄化方面没有任何缺陷。因此, MAX2 调节多种激素途径以影响光形态发生^[20]。

Wang 等^[21]报道, 人工合成的 SL 类似物 GR24 4DO 增强 SL 受体 DWARF14 (*D14*) 和 SMXL2 的互作, 而 KAR 的替代物 GR24ent-5DS 诱导 KAR 受体 KARRIKIN INSENSITIVE2 (*KAI2*) 与 SMAX1 和 SMXL2 的互作, 2 条信号都引发 SMXL2 的泛素化降解。SMXL2 在下胚轴对 GR244DO 的反应中至关重要, 而在对 GR24ent-5DS 的反应中 SMXL2 与 SMAX1 存在功能的冗余。同时, 2 条信号都通过 SMXL2 诱导 *D14-LIKE2* 和 KAR-UP F-BOX1 的反应, 这揭示了 SL 和 KAR 在调控植物下胚轴伸长中重要的信号交汇机制。

2.4 MAX2 促进种子的萌发

Karrikins 是从植物燃烧后产生的烟中分离得到的一种丁烯内酯类化合物, 其结构与 SLs 相似, 能够刺激种子的萌发, 在多个方面影响幼苗的早期发育。Nelson 等^[22]利用 γ 射线辐照拟南芥 *Ler* (*landsberg erecta*), 从 M3 代群体中筛选到 7 株对 KAR1 诱导的种子萌发不敏感的突变体株系, 其中 2 个突变体 *kail-1* 和 *kail-2* 具有多种相同的表型, 包括腋芽分枝增加, 花序高度缩短, 延迟衰老, 叶卷曲和延长的下胚轴, 同时 *kail-1* 和 *kail-2* 对 KAR1、KAR2

及人工合成的独脚金内酯类似物 GR24 诱导的种子萌发没有任何反应。这些表型与拟南芥突变体 *max2/ore9/pps* 完全相同。对 *kai1-1* 和 *kai1-2* 突变体中的 *max2* 基因进行测序, 揭示了 2 个独特的等位基因出现 4 bp 插入和 4 bp 缺失, 导致编码 693 个氨基酸的 MAX2 蛋白在第 248 和 66 个密码子之后发生移码突变, 现在分别将这 2 个突变体称为 *max2-7* 和 *max2-8*。Karrikins 和 GR24 在种子萌发、幼苗的光形态建成和早期发育相关基因的表达上具有相同的表型, 但不同的是 Karrikins 并不能抑制拟南芥和豌豆的分枝, 表明 SLs 和 Karrikins 这 2 条不同化学路径的作用机制不完全相同, 但 2 种信号的传导都需要 F-box 蛋白 MAX2^[22]。Waters 等^[23]进一步揭示, D14 蛋白是植物对 SL 反应所必需的, 而 D14 旁系同源基因 KAI2 (KARIKIN INSENSITIVE 2) 则是 karrikins 信号所必需的, D14 和 KAI2 的表达模式与植物发育不同阶段对 SLs 或 karrikins 的反应能力一致, 2 者同属于 α/β 水解酶家族成员, 结构相似, 但 *d14* 和 *kai2* 突变体却表现出依赖于 *max2* 的不同表型, 表明 MAX2 在 2 种信号中发挥不同作用以提高植物对环境的适应性。

Stanga 等^[24]通过筛选突变抑制子鉴定了 1 个突变体 *smax1-1max2-1*, 其能够恢复拟南芥 *max2* 种子萌发及苗期光形态建成, 但不影响侧根形成、腋芽分枝以及衰老延迟表型, 经图位克隆确定 *smax1* (suppressor of MAX2 1) 抑制 *max2* 突变表型的功能为 5 号染色体 At5g57710 第 292 位氨基酸突变形成终止密码子所致。Zhou 等^[16]证实 SMAX1 为水稻 SL 信号调控分枝表型的底物蛋白 D53 在拟南芥中的同源基因。Struk 等^[25]通过串联亲和纯化的方法筛选到 1 个新的拟南芥 MAX2 互作蛋白 PAPP5 (phytochrome-associated protein phosphatase 5), 其与 KAI2 结合调控 KAR/KL 介导的次优条件下种子萌发和幼苗发育进程, 此外, 磷酸肽富集试验表明, PAPP5 可能在体内以不依赖 rac-GR24 的方式去磷酸化 MAX2, 从而控制 KAR/KL 相关表型^[25]。

2.5 MAX2 介导非生物胁迫反应

max2 突变体对干旱、ABA 抑制的种子萌发、NaCl、葡萄糖和甘露醇等非生物胁迫超敏感^[4,26], 这可能与 *max2* 对干旱和 ABA 诱导的气孔闭合敏感度降低, 以及角质层厚度明显变薄有关。与 *max2* 明显不同, 独脚金内酯合成途径的突变体 *max1*、*max3*

和 *max4* 并不参与这些反应过程, 表明这些反应主要不是由 SL 信号所介导, 而是通过 SL 信号传导途径的关键调节因子 MAX2 参与到 ABA 或其他激素信号的调控中而得以实现的。

水稻 *D53* 基因在拟南芥中的同源基因 *SMXL6/SMXL7/SMXL8* 参与干旱反应, 与野生型相比, *smxl6-smxl7smxl8* 三突变体耐旱性显著增强, 失水量降低, 角质层变厚, 花青素生物合成增加, 而且对 ABA 诱导的气孔闭合及萌发后的 ABA 反应超敏感, 这些表型刚好与 *max2-1* 突变体相反, 进一步证明了 ABA 和 SL 信号通路在调节植物对干旱等非生物胁迫的反应中存在交叉互作, 而 SMXL6, SMXL7 和 SMXL8 作为 SL 介导的植物分枝信号途径中 SCF^{MAX2} 泛素复合体的底物蛋白, 在 ABA 信号传导中同样发挥重要功能^[27]。最新的研究表明, 拟南芥 SMAX1 可以与 D14 相互作用, 在渗透胁迫的触发下, 通过 SL 信号途径被降解, 从而起到在胁迫条件下保护植物的作用^[28]。

2.6 MAX2 增强植物抗病性

Piisilä 等^[29]报道 *max2* 突变体对腐生型细菌—肉食果胶杆菌 (*Pectobacterium carotovorum*) 敏感性增强, 推测这种表型可能与 *max2* 的气孔导度增加, 对活性氧抗性减弱, 以及激素失衡有关。而 *max2*、*d14* 及 SL 合成途径的 *max3* 和 *max4* 突变体对 *Pseudomonas syringae* DC3000 的反应更加敏感, 在应对 *Pst* DC3000 的反应中, *max2* 突变体内积累大量的水杨酸, 表明 SL 并不是防御反应基因表达的主要调节子, MAX2 可能是通过其他未知途径激活 SA 和 ABA 信号共同调控植物的防御反应^[30]。与野生型植物相比, *max2* 突变体的内源水杨酸含量和水杨酸反应基因的表达水平较低。在野生型和独脚金内酯生物合成缺陷突变体中, 独脚金内酯类似物 GR24 能够增强抗病性。在野生型植物接种病原菌之前, GR24 处理并不能诱导防御相关基因的表达; 然而, 在感染病原菌后水杨酸反应相关的防御基因被迅速诱导。这表明 SLs 在水杨酸介导的植物抗病反应中具有重要影响^[31]。

2.7 MAX2 影响根系发育

与野生型 (WT) 相比, *max2-1*、*max3-11* 和 *max4-1* 突变体侧根密度明显增加, 表明内源 SLs 负向控制侧根的形成。外源施用 10^{-8} mol/L 的 GR24, 可以

降低 *max3-11* 和 *max4-1* 的侧根密度, 表现与 WT 相近, 但 GR24 处理并不影响 *max2-1* 的侧根数量; 同时 GR24 能够促进野生型、*max3-11* 和 *max4-1* 根毛的伸长, 而同样对 *max2-1* 没有影响, 这表明 MAX2 在 SL 介导的根系发育调控中发挥关键的信号传导功能^[32]。进一步的研究揭示了 3 种植物激素 SL、Auxin 和 ET 在调控根毛伸长中的相互作用机制, 其中 SLs 和乙烯通过共同的途径调节根毛伸长, 乙烯对 SLs 起上位作用, SL 对根毛的影响依赖于乙烯的合成。生长素反应对于 SL 信号来讲不是必需的, 但生长素增强了根毛对 SL 的反应, 表明 SL 和生长素通过不同的途径调节根毛的伸长, 并且乙烯在 SL 和生长素途径之间形成了交叉互作^[33]。但最近的研究证明^[34], 先前归因于 SL 信号对拟南芥根系发育的大多数影响实际上是由 KAI2 信号通路介导的。由于 KAI2 和 D14 分别被鉴定为 Karrikin 和 SL 信号的受体, 2 条信号途径的功能汇集于 MAX2, 利用 Karrikin 和 SL 合成及信号途径突变体证明, D14 和 KAI2 共同调节侧根密度, 但只有 KAI2, 而非 D14 能够调节根毛的发育, 不仅如此, KAI2 信号还能调节根的倾斜、卷曲以及根的直径, 而这一过程依赖于水稻 D53 在拟南芥中的同源蛋白 SMXL1 和 SMXL2, 而被确定为 SL 介导的拟南芥分枝信号的底物 SMXL6、SMXL7、SMXL8 则可以影响侧根的形成, 这表明 KAI2 信号通路是拟南芥根毛和根发育的一个重要的调节器, 并为研究 SL 和 Karrikin 的激素信号通路如何调节不同表型的分子机理奠定了重要基础。

3 结语

植物的一生只能固定在一个地方, 为了应对生长发育过程中, 来自体内、外环境的各种刺激和挑战, 植物进化出了完善而精密的激素调控网络, 包括 Auxin、GA、SA、JA、ABA、ET、CK、BR、SL、Karrikin 等, 彼此之间相互协调, 相互依赖, 共同作用促使植物适应不断变化的环境条件。因此, 近年来揭示各种激素间的交叉互作机制, 成为植物激素信号调控研究中最重要研究方向^[35]。F-box 蛋白作为泛素-26S 蛋白酶系统 UPS 的重要组成部分, 通过与不同激素信号中的底物蛋白结合, 介导底物的降解, 从而在激素调控的多种反应中发挥重要功能^[36]。

MAX2 属于含有 33 个成员的 F-box-LRR 的亚家族, 该家族的一些成员已被证明是植物激素信号传导中的重要生长调节因子, 包括生长素受体 TIR1^[37-38]、茉莉酸受体 COI1^[39-40]和乙烯信号中的 EBF1 和 EBF2^[41-42]。MAX2 分别在衰老、萌发、分枝、光形态建成 4 种不同表型的遗传筛选中被鉴定^[5,11,19,22], 足以证明 MAX2 功能的多向性。而随着研究的不断深入, MAX2 更多的功能逐步被鉴定, 如影响根系的发育、介导生物和非生物胁迫反应等。与其他 F-box 不同, MAX2 在激素反应中的作用机制更为复杂, 其功能的响应往往涉及多种不同激素调控途径, 如 *max2* 的衰老表型与 ABA、ET 相关^[5,10], 萌发表型与 SL、Karrikin、ABA 和 GA 相关^[4,22-23,43], 分枝表型与 Auxin、SL 和 BR 相关^[14-17,44], 光形态建成与 Auxin、ABA 和 GA 相关^[20], 根的发育与 SL、Karrikin 相关^[32-34], 生物和非生物胁迫与 SA、JA 和 ABA 相关^[4,26,29,31]。MAX2 还能够影响种子的大小及愈伤的形成, 可能与细胞分裂素相关^[45]。可见 MAX2 的重要性在于其对不同激素间交叉互作所发挥的关键作用, 而不仅仅是最初认为是 SL 信号或 Karrikin 信号的调节因子。

当然这些功能的发挥依赖于对不同信号中底物蛋白的水解, 目前的研究仅鉴定了 MAX2 在调控分枝表型中的蛋白底物, 即 SL 信号的 SMXL6、SMXL7、SMXL8^[17]和 BR 途径的 BES1 及其同源基因^[14], 在下胚轴对 GR244DO 的反应中起关键调控作用的 SMXL2^[21], 以及在渗透胁迫的触发下通过 SL 信号被降解的 SMAX1^[28], 而其他功能的底物尚未确定。是已知的这些蛋白同时发挥了不同的功能, 还是有其他未知的组分参与了这些过程还有待进一步的发掘与证实, 因此识别 SCF^{MAX2} 的蛋白质靶标是未来研究的一个关键领域, 将为全面揭示 MAX2 的多种功能及植物激素信号调控网络的作用机理奠定基础, 并为农作物的遗传育种提供可靠的理论指导。

参考文献

- [1] GOMEZ-ROLDAN V, FERMAS S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194. doi: 10.1038/nature07271.
- [2] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. Nature, 2008, 455(7210): 195-200. doi: 10.1038/nature07272.
- [3] YOSHIDA S, KAMEOKA H, TEMPO M, et al. The D3 F-box protein

- is a key component in host strigolactone responses essential for arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *New Phytol*, 2012, 196(4): 1208–1216. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04339.x.
- [4] BU Q Y, LV T X, SHEN H, et al. Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(1): 424–439. doi: 10.1104/pp.113.226837.
- [5] WOO H R, CHUNG K M, PARK J H, et al. ORE9, an F-Box protein that regulates leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2001, 13(8): 1779–1790. doi: 10.1105/TPC.010061.
- [6] ANDRADE M A, PEREZ-IRATXETA C, PONTING C P. Protein repeats: Structures, functions, and evolution [J]. *J Struct Biol*, 2001, 134(2/3): 117–131. doi: 10.1006/j.sbi.2001.4392.
- [7] OH S A, PARK J H, LEE G I, et al. Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 1997, 12(3): 527–535. doi: 10.1111/j.0960-7412.1997.00527.x.
- [8] WOO H R, KIM J H, NAM H G, et al. The delayed leaf senescence mutants of *Arabidopsis*, *ore1*, *ore3*, and *ore9* are tolerant to oxidative stress [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(7): 923–932. doi: 10.1093/pcp/pch110.
- [9] YAN H F, SAIKA H, MAEKAWA M, et al. Rice tillering dwarf mutant *dwarf3* has increased leaf longevity during darkness-induced senescence or hydrogen peroxide-induced cell death [J]. *Genes Genet Syst*, 2007, 82(4): 361–366. doi: 10.1266/ggs.82.361.
- [10] ZHANG Y S, LIU J, CHAI J Y, et al. Mitogen-activated protein kinase 6 mediates nuclear translocation of ORE3 to promote *ORE9* gene expression in methyl jasmonate-induced leaf senescence [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(1): 83–94. doi: 10.1093/jxb/erv438.
- [11] STIRNBERG P, VAN DE SANDE K, LEYSER H M O. *MAX1* and *MAX2* control shoot lateral branching in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2002, 129(5): 1131–1141. doi: 10.1242/DEV.129.5.1131.
- [12] STIRNBERG P, FURNER I J, LEYSER H M O, et al. MAX2 participates in an SCF complex which acts locally at the node to suppress shoot branching [J]. *Plant J*, 2007, 50(1): 80–94. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03032.x.
- [13] ISHIKAWA S, MAEKAWA M, ARITE T, et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(1): 79–86. doi: 10.1093/pcp/pci022.
- [14] WANG Y, SUN S Y, ZHU W J, et al. Strigolactone/MAX2-induced degradation of brassinosteroid transcriptional effector BES1 regulates shoot branching [J]. *Dev Cell*, 2013, 27(6): 681–688. doi: 10.1016/j.devcel.2013.11.010.
- [15] JIANG L, LIU X, XIONG G S, et al. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 401–405. doi: 10.1038/nature12870.
- [16] ZHOU F, LIN Q B, ZHU L H, et al. D14-SCF^{D3}-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling [J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 406–410. doi: 10.1038/nature12878.
- [17] WANG L, WANG B, JIANG L, et al. Strigolactone signaling in *Arabidopsis* regulates shoot development by targeting D53-Like SMXL repressor proteins for ubiquitination and degradation [J]. *Plant Cell*, 2015, 27(11): 3128–3142. doi: 10.1105/tpc.15.00605.
- [18] TAL L, PALAYAM M, RON M, et al. A conformational switch in the SCF-D3/MAX2 ubiquitin ligase facilitates strigolactone signalling [J]. *Nat Plants*, 2022, 8(5): 561–573. doi: 10.1038/S41477-022-01145-7.
- [19] SHEN H, LUONG P, HUQ E. The F-box protein MAX2 functions as a positive regulator of photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145(4): 1471–1483. doi: 10.1104/PP.107.107227.
- [20] SHEN H, ZHU L, BU Q Y, et al. MAX2 affects multiple hormones to promote photomorphogenesis [J]. *Mol Plant*, 2012, 5(3): 750–762. doi: 10.1093/mp/sss029.
- [21] WANG L, XU Q, YU H, et al. Strigolactone and karrikin signaling pathways elicit ubiquitination and proteolysis of SMXL2 to regulate hypocotyl elongation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2020, 32(7): 2251–2270. doi: 10.1105/tpc.20.00140.
- [22] NELSON D C, SCAFFIDI A, DUN E A, et al. F-box protein MAX2 has dual roles in karrikin and strigolactone signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(21): 8897–8902. doi: 10.1073/pnas.1100987108.
- [23] WATERS M T, NELSON D C, SCAFFIDI A, et al. Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2012, 139(7): 1285–1295. doi: 10.1242/dev.074567.
- [24] STANGA J P, SMITH S M, BRIGGS W R, et al. *SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH21* controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(1): 318–330. doi: 10.1104/pp.113.221259.
- [25] STRUK S, DE CUYPER C, JACOBS A, et al. Unraveling the MAX2 protein network in *Arabidopsis thaliana*: Identification of the protein phosphatase PAPP5 as a novel MAX2 interactor [J]. *Mol Cell Proteom*, 2021, 20: 100040. doi: 10.1074/mcp.RA119.001766.
- [26] VAN HA C, LEYVA-GONZÁLEZ M A, OSAKABE Y, et al. Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(2): 851–856. doi: 10.1073/pnas.1322135111.
- [27] YANG T, LIAN Y K, KANG J H, et al. The SUPPRESSOR of MAX2 1 (SMAX1)-like SMXL6, SMXL7 and SMXL8 act as negative

- regulators in response to drought stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2020, 61(8): 1477–1492. doi: 10.1093/pcp/pcaa066.
- [28] LI Q T, MARTÍN-FONTECHA E S, KHOSLA A, et al. The strigolactone receptor D14 targets SMAX1 for degradation in response to GR24 treatment and osmotic stress [J]. *Plant Commun*, 2022, 3(2): 100303. doi: 10.1016/j.xplc.2022.100303.
- [29] PIISILÄ M, KECELI M A, BRADER G, et al. The F-box protein MAX2 contributes to resistance to bacterial phytopathogens in *Arabidopsis thaliana* [J]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 53. doi: 10.1186/s12870-015-0434-4.
- [30] KALLIOLA M, JAKOBSON L, DAVIDSSON P, et al. Differential role of MAX2 and strigolactones in pathogen, ozone, and stomatal responses [J]. *Plant Direct*, 2020, 4(2): e00206. doi: 10.1002/pld3.206.
- [31] KUSAJIMA M, FUJITA M, SOUDTHEDLATH K, et al. Strigolactones modulate salicylic acid-mediated disease resistance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(9): 5246. doi: 10.3390/ijms23095246.
- [32] KAPULNIK Y, DELAUX P M, RESNICK N, et al. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis* [J]. *Planta*, 2011, 233(1): 209–216. doi: 10.1007/s00425-010-1310-y.
- [33] KAPULNIK Y, RESNICK N, MAYZLISH-GATI E, et al. Strigolactones interact with ethylene and auxin in regulating root-hair elongation in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(8): 2915–2924. doi: 10.1093/jxb/erq464.
- [34] VILLAÉCIJA-AGUILAR J A, HAMON-JOSSE M, CARBONNEL S, et al. SMAX1/SMXL2 regulate root and root hair development downstream of KAI2-mediated signalling in *Arabidopsis* [J]. *PLoS Genet*, 2019, 15(8): e1008327. doi: 10.1371/journal.pgen.1008327.
- [35] LI J Y, LI C Y, SMITH S M. *Hormone Metabolism and Signaling in Plants* [M]. London: Elsevier, 2017: 1–38
- [36] YU H C, WU J, XU N F, et al. Roles of F-box proteins in plant hormone responses [J]. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2007, 39(12): 915–922. doi: 10.1111/j.1745-7270.2007.00358.x.
- [37] DHARMASIRI N, DHARMASIRI S, ESTELLE M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor [J]. *Nature*, 2005, 435(7041): 441–445. doi: 10.1038/nature03543.
- [38] KEPINSKI S, LEYSER O. The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor [J]. *Nature*, 2005, 435(7041): 446–451. doi: 10.1038/nature03542.
- [39] YAN J B, ZHANG C, GU M, et al. The *Arabidopsis* CORONATINE INSENSITIVE1 protein is a jasmonate receptor [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(8): 2220–2236. doi: 10.1105/tpc.109.065730.
- [40] SHEARD L B, TAN X, MAO H B, et al. Jasmonate perception by inositol-phosphate-potentiated COI1-JAZ co-receptor [J]. *Nature*, 2010, 468(7322): 400–405. doi: 10.1038/nature09430.
- [41] BINDER B M, WALKER J M, GAGNE J M, et al. The *Arabidopsis* EIN3 binding F-Box proteins EBF1 and EBF2 have distinct but overlapping roles in ethylene signaling [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 509–523. doi: 10.1105/tpc.106.048140.
- [42] GUO H W, ECKER J R. Plant responses to ethylene gas are mediated by SCF^{EBF1/EBF2}-dependent proteolysis of EIN3 transcription factor [J]. *Cell*, 2003, 115(6): 667–677. doi: 10.1016/S0092-8674(03)00969-3.
- [43] BUNSICK M, TOH S, WONG C, et al. *SMAX1*-dependent seed germination bypasses GA signalling in *Arabidopsis* and *Striga* [J]. *Nat Plants*, 2020, 6(6): 646–652. doi: 10.1038/s41477-020-0653-z.
- [44] BENNETT T, SIEBERER T, WILLETT B, et al. The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport [J]. *Curr Biol*, 2006, 16(6): 553–563. doi: 10.1016/j.cub.2006.01.058.
- [45] LI W Q, NGUYEN K H, VAN HA C, et al. Crosstalk between the cytokinin and MAX2 signaling pathways in growth and callus formation of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2019, 511(2): 300–306. doi: 10.1016/j.bbrc.2019.02.038.