

· 热点评 ·

## 中国科学家在植物应答低温信号研究中取得突破性进展

左建儒<sup>1\*</sup>, 陈凡<sup>2\*</sup>

中国科学院遗传与发育生物学研究所,<sup>1</sup>植物基因组学国家重点实验室,<sup>2</sup>分子发育生物学国家重点实验室, 北京100101

**摘要** 植物具有复杂而精巧的机制以适应各种逆境。最近, 中国科学家在水稻(*Oryza sativa*)感受冷信号的分子机理、冷信号感应分子在水稻驯化过程中的演化及拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中磷酸化调控冷信号转导的分子机理等研究中取得了突破性进展。

**关键词** 冷胁迫, 信号感受与转导, 驯化, 水稻, 拟南芥

左建儒, 陈凡 (2015). 中国科学家在植物应答低温信号研究中取得突破性进展. 植物学报 50, 145–147.

植物对环境的适应, 包括对低温生境的适应, 是在长期演化过程中获得的, 对植物在不同环境条件下的生长发育乃至生存具有重要意义。在农业生产中, 低温危害日趋严重。研究植物耐受低温逆境的分子机制, 对改良农作物耐寒性状具有重要意义。前人的研究表明, 低温能够激活植物细胞中的钙离子信号, 并对下游冷信号和响应因子的转录激活具有重要作用 (Knight et al., 1996), 而钙离子通道蛋白CNGC被认为参与温度的感受和应答 (Finka et al., 2012)。在植物响应低温信号过程中, 目前已知的一个主要途径是通过ICE1-CBF-COR转录级联信号传递。ICE1 (inducer of CBF expression 1) 基因编码一个bHLH类转录因子。在响应低温信号后, ICE1直接结合在CBF (C-repeat-binding factors) 基因的启动子区激活CBF基因的表达。CBF转录因子进一步激活下游一系列称为COR (cold-responsive gene) 基因的表达, 从而介导植物的耐低温能力 (Chinnusamy et al., 2003; Shi et al., 2015)。ICE1基因处于该级联信号通路的上游, 其转录不受低温信号调控, 但ICE1蛋白的稳定性受到E3连接酶HOS1 (high osmotic expression 1) 的负调控; HOS1介导ICE1泛素化并通过26S蛋白酶途径降解ICE1 (Shi et al., 2015)。

尽管我们目前对低温信号通路有一定的了解, 但对若干重要问题的认识还非常局限或知之甚少。例如, 植物如何通过钙离子通路感受环境中的低温信号? 经典的蛋白激酶级联系统是否参与调控低温信号转

导? 植物低温适应性是如何演化选择的? 最近, 我国科学家对相关问题的研究取得了突破性进展 (Ma et al., 2015; Ding et al., 2015)。

亚洲栽培稻(*Oryza sativa*)分为籼稻(*indica*)和粳稻(*japonica*) 2个亚种。籼稻起源于亚热带, 具有不耐低温的特性, 种植于热带和亚热带地区; 粳稻品种相对耐寒, 种植在纬度较高的温带和寒带地区 (Sang and Ge, 2007)。粳稻与籼稻的耐寒性差异为解析其分子机制与演化提供了一个很好的遗传学研究模式。前人的研究表明耐寒性状受到数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL) 的调控 (Saito et al., 2001)。但目前对耐寒相关QTL的研究尚未获得实质性进展。最近, 中国科学院植物研究所种康研究员与中国科学院植物研究所葛颂研究员、中国水稻研究所钱前研究员和中国科学院昆明动物研究所王文研究员合作克隆了1个调控水稻耐冷性的QTL位点CO-LD1 (*chilling-tolerance divergence 1*)。通过对CO-LD1的系统深入研究, 揭示了水稻感受低温信号的重要机制, 并解析了粳稻与籼稻耐寒性差异的分子机理与演化机制 (Ma et al., 2015)。

利用粳稻与籼稻耐寒性差异的特点, 种康研究员 (Ma et al., 2015) 构建了耐冷粳稻品种日本晴 (Nipponbare, NIP) 与冷敏感籼稻品种93-11的重组自交系 (recombinant inbred lines, RILs)。他们通过对151个RILs分析检测到5个与耐寒性相关的QTLs, 其中COLD1是一个主效QTL。同时通过构建近等基因系

收稿日期: 2015-02-25; 接受日期: 2015-02-27

\* 通讯作者。E-mail: jrzuo@genetics.ac.cn; fchen@genetics.ac.cn

和利用QTL精细遗传定位等手段成功克隆*COLD1*基因。*COLD1*编码一个含有9个跨膜域的膜蛋白,定位于质膜和内质网上。*COLD1*与拟南芥G-蛋白 $\alpha$ 亚基的互作蛋白GTG1/2具有很高的同源性。生化实验证明,*COLD1*能够与水稻G-蛋白 $\alpha$ 亚基的RGA1互作,且能增强RGA1的GTPase活性。因此,*COLD1*是一个G-蛋白调控因子。进一步研究发现*COLD1*<sup>NIP</sup>(在NIP中等位变异,详见下述)与RGA1蛋白协同作用,在低温下快速增加根细胞中的钙离子内流并导致膜电信号改变,而*COLD1*<sup>93-11</sup>蛋白(在93-11中等位变异,详见下述)特异地抑制G-蛋白的GTPase活性以及钙离子内流。*COLD1*的生理生化性质表明其可能作为低温感受器,与G-蛋白共同协调低温信号的响应过程。

水稻的诸多重要农艺性状在人工驯化过程中都被强烈选择(Zuo and Li, 2014)。与其它重要农艺性状类似,籼稻与粳稻之间耐寒性的分化可能来源于现代栽培稻驯化过程中的人工选择,但这个猜想一直缺乏遗传学与分子生物学证据的支持。*COLD1*基因的第4个外显子在NIP和93-11之间存在一个单核苷酸多态性(single-nucleotide polymorphism, SNP; 该变异位点被命名为SNP2)。在NIP和93-11中,该位点分别为A和T,其差异导致在NIP和93-11中的第187位氨基酸残基分别为赖氨酸和甲硫氨酸。转基因实验和生化实验证明,*COLD1*<sup>NIP</sup>与G-蛋白协同作用,通过促进低温下钙离子内流,激活钙离子信号通路进而增强耐寒性,*COLD1*<sup>93-11</sup>则抑制G-蛋白的GTPase活性并导致低温敏感。为了进一步探索SNP2变异与耐寒性的相关性,特别是*COLD1*基因在水稻驯化过程中的演化,种康研究组(Ma et al., 2015)通过分析127个分布于不同种植区域与不同耐寒性的栽培品种及野生种的*COLD1*基因,发现具有耐冷能力的粳稻和野生稻品种均为*COLD1*<sup>NIP</sup>基因型,主要在中国、日本、韩国、美国及亚洲东南部的高纬度地区种植。而在低温敏感的籼稻品种中,该SNP2位点均为T(即*COLD1*<sup>93-11</sup>)或C,主要种植于南部以及东南亚地区。系统发生学分析表明,粳稻中*COLD1*基因SNP2的A碱基可能来源于野生稻(*Oryza rufipogon*)在中国的特异群体,并在粳稻的驯化过程中被选择。上述结果证明*COLD1*基因是调控耐寒性的一个主要因子,在水稻驯化过程中受到强烈的人工选择。种康研究组的研究成果为解析冷信号感受的分子机制与分子演化提供了重要证据。

在低温信号转导过程中,中国农业大学杨淑华研究组通过对拟南芥SnRK2.6/OST1 (Snf1-related protein kinase/open stomata 1)蛋白激酶的研究,揭示了ICE1-CBF-COR转录级联信号传递的精细分子调控机制(Ding et al., 2015)。前人的研究发现OST1是脱落酸(abscisic acid, ABA)信号通路中的一个关键正调控因子(Mustilli et al., 2002; Yoshida et al., 2014)。杨淑华研究组(Ding et al., 2015)发现OST1基因突变导致植物对低温敏感,伴随CBF及其下游COR基因表达受冷诱导程度明显降低。生化研究表明低温能够快速激活OST1的蛋白激酶活性。激活状态的OST1直接与ICE1互作并磷酸化ICE1的Ser-278残基,从而增强ICE1的DNA结合能力与转录活性。另一方面,ICE1的磷酸化负调控其与HOS1的互作,从而抑制ICE1的泛素化降解;且OST1通过与HOS1互作也参与负调控HOS1-ICE1的互作,从而增强ICE1蛋白的稳定性。遗传学与转基因实验证明,OST1介导的ICE1在Ser-278残基的磷酸化对其调控冷信号通路的功能是必需的。因此,被低温激活的OST1能够通过多重机制同时促进ICE1蛋白的稳定性和转录活性,使植物迅速响应环境温度的变化。值得一提的是,低温信号快速激活的OST1过程不依赖于ABA,表明ABA在植物响应低温胁迫的早期应答和长期适应过程中存在不同的作用与机制(Ding et al., 2015)。杨淑华研究组的研究成果是近年来低温信号转导机制的突破性进展之一。

上述两项研究回答了植物耐冷机制中两个关键的科学问题。种康研究组发现了水稻感受低温信号的一个重要机制以及*COLD1*在水稻驯化过程中的演化机制;杨淑华研究组则发现了磷酸化调控低温信号转导的分子和生化机制。与此同时,上述发现也引出亟待回答的新问题:*COLD1*与G-蛋白复合体如何参与冷信号的感受和激活下游信号通路? G-蛋白调控钙离子通道的作用机制是什么? OST1蛋白激酶是如何被低温信号激活的?对上述问题的回答将有助于更深入地解析植物应答环境低温信号的分子机制。

## 参考文献

- Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, Lee BH, Hong X, Agarwal M, Zhu JK (2003). ICE1: a regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in

- Arabidopsis. *Genes Dev* **17**, 1043–1054.
- Ding Y, Li H, Zhang X, Xie Q, Gong Z, Yang S** (2015). OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in Arabidopsis. *Dev Cell* **32**, 278–289.
- Finka A, Cuendet AF, Maathuis FJ, Saidi Y, Goloubinoff P** (2012). Plasma membrane cyclic nucleotide gated calcium channels control land plant thermal sensing and acquired thermotolerance. *Plant Cell* **24**, 3333–3348.
- Knight H, Trewavas AJ, Knight MR** (1996). Cold calcium signaling in Arabidopsis involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell* **8**, 489–503.
- Ma Y, Dai X, Xu Y, Luo W, Zheng X, Zeng D, Pan Y, Lin X, Liu H, Zhang D, Xiao J, Guo X, Xu S, Niu Y, Jin J, Zhang H, Xu X, Li L, Wang W, Qian Q, Ge S, Chong K** (2015). COLD1 confers chilling tolerance in rice. *Cell* doi: 10.1016/j.cell.2015.01.046.
- Mustilli AC, Merlot S, Vavasseur A, Fenzi F, Giraudat J** (2002). Arabidopsis OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. *Plant Cell* **14**, 3089–3099.
- Saito K, Miura K, Nagano K, Hayano-Saito Y, Araki H, Kato A** (2001). Identification of two closely linked quantitative trait loci for cold tolerance on chromosome 4 of rice and their association with anther length. *Theor Appl Genet* **103**, 862–868.
- Sang T, Ge S** (2007). Genetics and phylogenetics of rice domestication. *Curr Opin Genet Dev* **17**, 533–538.
- Shi Y, Ding Y, Yang S** (2015). Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation. *Plant Cell Physiol* **56**, 7–15.
- Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K** (2014). ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. *Curr Opin Plant Biol* **21**, 133–139.
- Zuo J, Li J** (2014). Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: a team effort by Chinese scientists in recent years. *Nat Sci Rev* **1**, 253–276.

## Chinese Scientists Made Breakthrough Progresses in Studies on Cold Sensing and Signaling in Plants

Jianru Zuo<sup>1\*</sup>, Fan Chen<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Plant Genomics, <sup>2</sup> State Key Laboratory of Molecular Developmental Biology, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract** Plants have evolved sophisticated and fine-tuned mechanisms in response to various stresses. Recently, Chinese scientists have made breakthrough advances toward our understanding on the molecular mechanisms of sensing cold signals in rice, the artificial selection of the sensor during rice domestication, and the regulatory role of phosphorylation in cold signaling in Arabidopsis.

**Key words** cold stress, signal sense and transduction, domestication, rice, Arabidopsis

**Zuo J, Chen F** (2015). Chinese scientists made breakthrough progresses in studies on cold sensing and signaling in plants. *Chin Bull Bot* **50**, 145–147.

---

\* Author for correspondence. E-mail: jrzuo@genetics.ac.cn; fchen@genetics.ac.cn