

· 专题论坛 ·

植物非典型Aux/IAA蛋白应答生长素研究进展

周玉滢¹, 陈辉^{2*}, 刘斯穆^{1*}

¹深圳大学生命与海洋科学学院, 广东省植物表观遗传学重点实验室, 深圳 518060

²中山火炬职业技术学院健康产业学院, 中山 528436

摘要 植物激素生长素调控植物生长发育及环境适应的多个过程, 包括胚胎发育、器官发生和向性生长等。生长素发挥生物学功能主要依赖于经典的TIR1/AFB-auxin-Aux/IAA-ARF信号转导途径。其中, 由4个保守结构域组成的典型Aux/IAA蛋白作为TIR1/AFB的共受体在生长素信号转导过程中发挥关键作用。然而, 近年来发现缺乏保守结构域的非典型Aux/IAA蛋白也参与生长素的应答与调控作用。该文从蛋白结构、生物学功能及参与生长素信号转导等方面综述了非典型Aux/IAA蛋白的研究进展, 探讨和展望了非典型Aux/IAA蛋白的研究方向。

关键词 生长素, Aux/IAA蛋白, 非典型Aux/IAA蛋白, 结构与功能, 信号转导

周玉滢, 陈辉, 刘斯穆 (2024). 植物非典型Aux/IAA蛋白应答生长素研究进展. 植物学报 59, 651–658.

1880年, 达尔文(Darwin)发现植物中某种物质具有调控植物向光性生长的作用, 后续研究确定该物质是生长素(auxin), 其在植物中的主要存在形式是吲哚乙酸。随后, 研究人员发现生长素在植物生长发育的多个过程(如建立胚胎极性、形成顶端优势和重力响应)中均发挥关键调控作用(Teale et al., 2006; Salehin et al., 2015; Li et al., 2022)。Aux/IAA基因属于早期生长素响应基因, 编码的Aux/IAA蛋白在生长素信号转导途径中具有重要作用(Rouse et al., 1998; Gray et al., 2001; Mockaitis and Estelle, 2008)。Aux/IAA基因在双子叶植物和单子叶禾本科植物中均有发现, 在动物、真菌或细菌基因组中则未见报道。因此, 推测其可能是植物所特有的一类基因(Reed, 2001)。目前, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)中分别发现了29和31个Aux/IAA基因(Dreher et al., 2006; Jain et al., 2006), 这些基因分别编码典型以及非典型Aux/IAA蛋白。其中, 典型Aux/IAA蛋白作为核内生长素信号转导的核心组分, 对其已有深入研究(Jing et al., 2015; Vain et al., 2019; Figueiredo and Strader, 2022; Jing et al., 2023); 非典型Aux/IAA蛋白由于不能与核内生长素

受体形成共受体, 其生物学功能及作用机制直至近年才逐渐被揭示, 但当前仍有许多问题有待回答。李艳艳和齐艳华(2022)详细总结了典型Aux/IAA蛋白在多种植物中的生物学功能。本文主要综述近年来非典型Aux/IAA蛋白应答生长素的研究进展, 便于人们更加清晰地认识非典型Aux/IAA蛋白在植物中的功能机制。

1 植物Aux/IAA蛋白结构

1.1 典型Aux/IAA蛋白结构

典型Aux/IAA蛋白由4个保守的结构域组成, 分别称为结构域I、II、III和IV。结构域I和II靠近氨基端(N端), 结构域III和IV靠近羧基端(C端), 分别行使不同的生物学功能(图1)。结构域I含有1个保守的EAR (ERF-associated amphiphilic repression)结构域, 其中的核心基序是由3个保守的亮氨酸(leucine, L)组成的LxLxL基序(Tiwari et al., 2004)。Aux/IAA蛋白通过其结构域I招募TPL (TOPELESS)蛋白来抑制转录因子ARF的转录活性(Szemenyei et al., 2008)。结构域II由15个氨基酸组成, 其中含有高度保守的VGWPPV

收稿日期: 2023-08-03; 接受日期: 2023-11-14

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金(No.31800213)

* 通讯作者。E-mail: chenhui2@zstp.edu.cn; liusm@szu.edu.cn

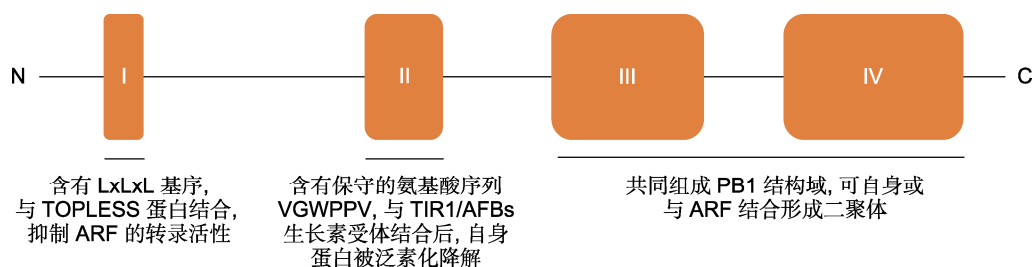


图1 典型Aux/IAA蛋白的功能结构域示意图(Tiwari et al., 2004; Szemenyei et al., 2008; Calderón Villalobos et al., 2012; Guilfoyle, 2015)

Figure 1 Functional domain diagram of canonical Aux/IAA protein (Tiwari et al., 2004; Szemenyei et al., 2008; Calderón Villalobos et al., 2012; Guilfoyle, 2015)

核心序列。生长素存在时, Aux/IAA蛋白通过其结构域II与生长素受体TIR1/AFBs结合, 从而被泛素/26S蛋白酶途径降解(Calderón Villalobos et al., 2012; Shimizu-Mitao and Kakimoto, 2014)。结构域III和IV分别由40和45个氨基酸组成, 二者共同组成PB1 (Phox and Bem1)结构域, PB1结构域与ARF蛋白的CTD (carboxy-terminal domain)同源(Guilfoyle, 2015), 可介导Aux/IAA蛋白自身或者与ARF蛋白形成寡聚体(Han et al., 2014; Nanao et al., 2014)。

1.2 非典型Aux/IAA蛋白结构

在植物Aux/IAA蛋白家族中, 除上述典型Aux/IAA蛋白外, 还存在非典型Aux/IAA蛋白, 如拟南芥AtIAA-20、AtIAA30、AtIAA31、AtIAA32、AtIAA33和AtIAA34蛋白, 水稻OsIAA4、OsIAA8、OsIAA26、OsIAA27、OsIAA28和OsIAA29蛋白。这些蛋白与典型Aux/IAA蛋白的结构不同, 缺乏结构域I保守的LxLxL基序和/或结构域II保守的VGWPPV核心序列(表1)。非典型Aux/IAA蛋白无法被生长素受体TIR1/AFBs识别和结合, 表明其应答生长素的作用机制与典型Aux/IAA蛋白不同。目前已揭示部分非典型Aux/IAA蛋白应答生长素的信号转导途径, 如拟南芥的TMK1-IAA32/34和MPK14-AtIAA33信号转导途径(Cao et al., 2019; Lv et al., 2020)及水稻的SOR1-OsIAA26信号转导途径(Chen et al., 2018)。

2 非典型Aux/IAA蛋白的生物学功能

2.1 拟南芥中非典型Aux/IAA蛋白的功能

Sato和Yamamoto (2008)在观察过表达AtIAA20、

表1 非典型Aux/IAA蛋白缺乏结构域I的LxLxL基序和/或结构域II的VGWPPV核心序列

Table 1 Non-canonical Aux/IAA proteins lack the LxLxL motif of domain I and/or the VGWPPV core amino acid residues of domain II

非典型Aux/IAA蛋白	结构域I	结构域II
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)		
AtIAA20	SSSSSSIES	...SVAAPAVEDAEYV
AtIAA30	SSSSSSIES	...EYDG·VGAAEEM
AtIAA31	REARQDWPPIKSRLRD
AtIAA32	NTPADFFKG	ELIDWSQPSYNSITQL
AtIAA33	SSGAAG-RSFQGFGLN
AtIAA34	PHPLHLVAS	GVIDLG-LSLRTIQHE
水稻 (<i>Oryza sativa</i>)		
OsIAA4
OsIAA8	TDLRLGLTL	VVHIDGNNPSTPRSSL
OsIAA26	TELTGPPG	RGRKNGHPPSSSM·
OsIAA27	DETTAPPPRSAAAATE
OsIAA28	DRNASAGPEVKPAGLS
OsIAA29	DRNASAEPVVKP·GLS

AtIAA30或AtIAA31的转基因植株时, 发现下胚轴和根均表现出向重力反应异常表型, 且根的生长受到明显抑制, 说明这3个非典型IAA基因参与调控植物的向重力反应以及根的生长发育过程。此后, Müller等(2016)研究发现, 与野生型相比, AtIAA20和AtIAA30缺失的拟南芥突变体根部的导管模式发生明显变化, 表现出双原生木质部以及导管形变等表型, 过表达AtIAA30则导致原生木质部不连续甚至丢失。Lv等(2020)研究发现, AtIAA33在根尖表达, Atiaa33突变

体植株根远端干细胞(root distal stem cell, DSC)分化减少, 具有2层DSC的根的比例更高; 相比之下, *AtIAA33*过表达株系根的DSC分化增强, 表现为不含DSC的根比例更高, 表明*AtIAA33*蛋白调控植物根干细胞的分化活性。

除调控根生长外, Park等(2011)研究发现, 盐胁迫下, NAC (NAM-ATAF1-/2-CUC2)转录因子NTM2可结合到*AtIAA30*基因的启动子区调控该基因转录, 该结果提示1个非典型Aux/IAA蛋白*AtIAA30*在种子萌发过程中整合了生长素和盐信号的作用, 以帮助种子尽可能在合适的环境下萌发。形成顶端弯钩结构是双子叶植物保护分生组织免遭土壤摩擦破坏, 以使幼苗顺利出土的重要策略(Zhong et al., 2014)。生长素通过调控下胚轴细胞的非对称性生长, 形成并维持顶端弯钩(Béziat and Kleine-Vehn, 2018)。Cao等(2019)研究发现, 在顶端弯钩内侧, 2个非典型Aux/IAA蛋白*AtIAA32*和*AtIAA34*稳定积累, 并与ARF转录因子结合调控基因转录, 从而抑制内侧细胞伸长, 进而维持顶端弯钩内外两侧细胞的非对称性生长, 最终导致顶端弯钩形成。

2.2 水稻中非典型Aux/IAA蛋白的功能

Song和Xu (2013)通过在水稻中花11中过表达1个非典型Aux/IAA基因*OsIAA4*, 发现与野生型相比过表达植株表现出植株变矮、根变长和地上茎重力反应异常等表型, 表明水稻非典型Aux/IAA蛋白也参与生长素相关的生物学功能。Chen等(2018)发现, *OsIAA26*基因在水稻根尖的表达受乙烯和生长素诱导, 进一步研究发现*OsIAA26*蛋白通过参与核内生长素信号转导调控根特异的乙烯反应。当水稻生长进入灌浆期, 土壤轻度干燥有利于灌浆, Teng等(2022)解释了其中的分子机制, 土壤干燥诱导脱落酸(abscisic acid, ABA)积累, ABA积累一方面促进生长素IAA的合成, 另一方面抑制*OsIAA24*和*OsIAA29*的表达, 正是ABA和IAA加速了淀粉和蛋白质的积累, 从而促进水稻灌浆。由于*OsIAA29*是非典型Aux/IAA蛋白, 说明水稻的灌浆过程也有非典型Aux/IAA蛋白参与。Basunia等(2021)研究发现, 在水稻籽粒早期发育过程中, 调控生长素合成的*OsYUC12*基因以及调控生长素信号的*OsIAA29*基因特异地在籽粒中表达, 并且在授粉5-6天后表达量达到最高值, 暗示*OsIAA29*介导的生

长素信号在水稻籽粒早期发育中发挥重要作用。

3 典型Aux/IAA蛋白介导的生长素信号转导

经典的生长素信号转导途径主要是指由位于细胞核的TIR1/AFBs、Aux/IAA和ARF核心蛋白组分构成的核内生长素信号转导途径(Mutte et al., 2018; Yu et al., 2022)。含有F-box结构域的蛋白TIR1/AFBs是生长素的核内受体(Dharmasiri et al., 2005; Kepinski and Leyser, 2005)。其作为E3泛素连接酶SCF (skp1-cullin1-F-box)复合体的F-box亚基, 负责识别和结合含有保守结构域II的典型Aux/IAA蛋白底物(Tan et al., 2007)。在生长素浓度较低时, Aux/IAA蛋白与转录因子ARF结合, 抑制ARF的转录活性; 在生长素浓度较高时, 生长素与其受体TIR1/AFBs结合, 发挥类似分子粘合剂的作用, 促进TIR1/AFBs与Aux/IAA蛋白结合, 导致后者通过泛素/26S蛋白酶体途径降解, 进而解除其对ARF转录活性的抑制, 使ARF可以调控生长素响应基因的表达(Wang and Estelle, 2014) (图2A)。

4 非典型Aux/IAA蛋白介导的生长素信号转导

非典型Aux/IAA蛋白作为Aux/IAA蛋白家族成员, 由于缺少保守的结构域II, 不能够被生长素受体TIR1/AFBs识别。近年来的研究发现, 这些非典型Aux/IAA蛋白通过其它信号转导途径应答生长素信号, 在植物生长发育过程中同样行使重要功能。

4.1 拟南芥TMK1-AtIAA32/34信号转导途径

近年来, 关于受体样激酶家族TMK (Transmembrane Kinase)蛋白调控植物对生长素信号应答机制的研究有较大进展(Lin et al., 2021; Friml et al., 2022)。这些研究揭示了TMK通过非转录水平介导生长素信号转导。需要说明的是, Cao等(2019)研究发现TMK也可以通过转录水平调控生长素信号过程, 并且这条信号途径需要2个非典型Aux/IAA蛋白*AtIAA32*和*AtIAA34*参与。此外, 他们还发现, 在双子叶植物顶端弯钩形成和维持过程中, 顶端弯钩内侧积累的高浓度生长素诱导细胞膜上TMK1蛋白的C末端片段剪切, 然后, TMK1-C

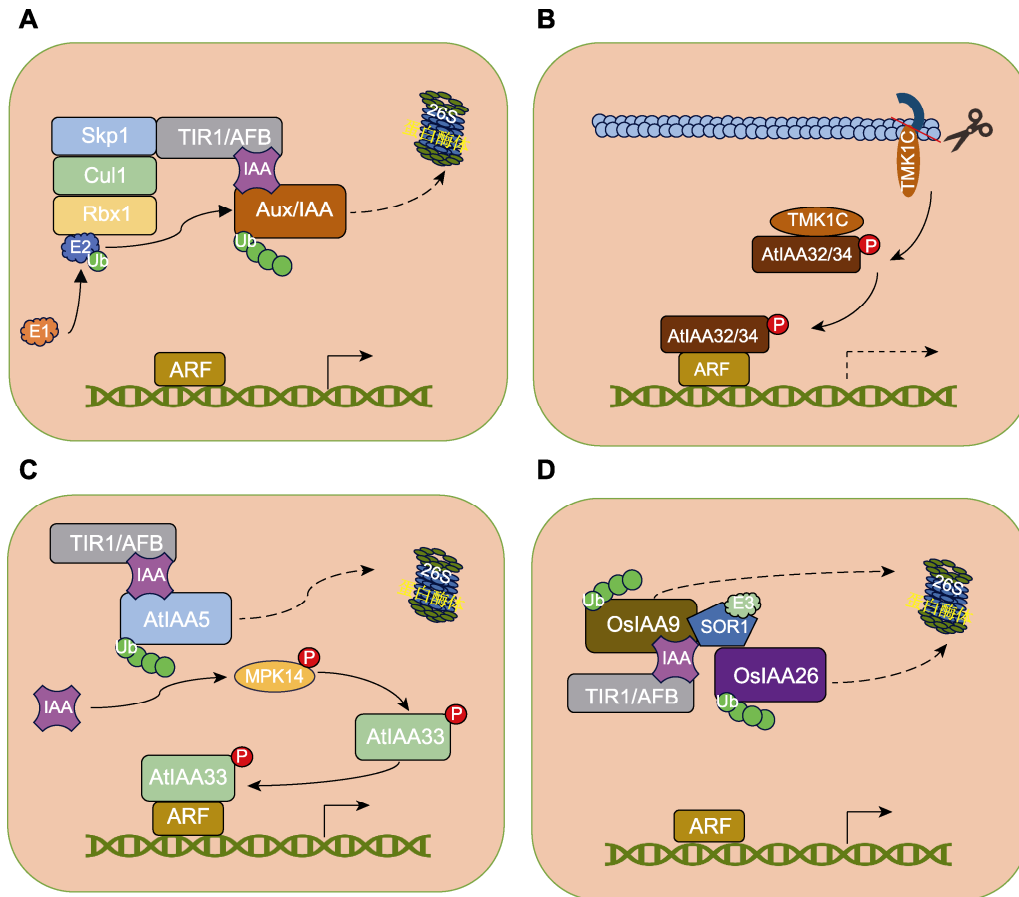


图2 Aux/IAA蛋白介导的生长素信号转导途径(Chen et al., 2018; Mutte et al., 2018; Cao et al., 2019; Lv et al., 2020; Yu et al., 2022)

(A) 典型Aux/IAA蛋白介导的生长素信号转导途径; (B) 拟南芥TMK1-AtIAA32/34介导的生长素信号转导途径; (C) 拟南芥MPK14-AtIAA33介导的生长素信号转导途径; (D) 水稻SOR1-OsIAA26介导的生长素信号转导途径。

Figure 2 Aux/IAA-mediated auxin signaling pathway (Chen et al., 2018; Mutte et al., 2018; Cao et al., 2019; Lv et al., 2020; Yu et al., 2022)

(A) Canonical Aux/IAA-mediated auxin signaling pathway; (B) TMK1-AtIAA32/34-mediated auxin signaling pathway in *Arabidopsis*; (C) MPK14-AtIAA33-mediated auxin signaling pathway in *Arabidopsis*; (D) SOR1-OsIAA26-mediated auxin signaling in rice.

片段被转运至细胞核内，特异地识别、结合并磷酸化AtIAA32和AtIAA34蛋白。磷酸化修饰稳定了这2个蛋白，它们的积累抑制了ARF转录因子的转录活性，从而抑制了弯钩内侧细胞的伸长，并最终造成顶端弯钩内外两侧细胞生长的差异(图2B)。

4.2 拟南芥MPK14-AtIAA33信号转导途径

拟南芥ARF10和ARF16调控生长素信号和根干细胞特性(Ding and Friml, 2010), 并且ARF10/16与非典型Aux/IAA蛋白AtIAA33可以相互作用(Piya et al., 2014), 但是AtIAA33的功能与作用机制仍有待明确。

Lv等(2020)研究发现, 生长素一方面可以促进丝裂原活化蛋白激酶(mitogen activated protein kinase 14, MPK14)活化, 活化的MPK14能够结合并磷酸化AtIAA33蛋白, 使AtIAA33蛋白稳定积累; 另一方面, 可以通过TIR1/AFBs介导的经典核内受体信号转导途径促进典型Aux/IAA蛋白的AtIAA5降解。因此, AtIAA33取代AtIAA5与ARF10/16结合, 从而精细调控植物根尖生长素信号转导过程, 维持根干细胞稳态(图2C)。

4.3 水稻SOR1-OsIAA26信号转导途径

Chen等(2018)从水稻根部特异的乙烯反应不敏感突

变体 *mhz2* 中鉴定到1个E3泛素连接酶SOR1 (soil-surface rooting 1), 并揭示了其通过调控Aux/IAA蛋白的稳定性来调控根部特异的乙烯反应。研究发现, SOR1与典型Aux/IAA蛋白OsIAA9和非典型Aux/IAA蛋白OsIAA26均可直接互作, 但是SOR1只能泛素化OsIAA26蛋白。在低浓度乙烯环境中, OsIAA9与SOR1结合抑制其E3泛素连接酶活性, 从而抑制SOR1对OsIAA26的泛素化修饰; 而在高浓度乙烯环境中, 乙烯诱导合成生长素IAA, 后者通过OsTIR1/AFB2生长素受体介导的经典信号转导途径促进OsIAA9蛋白降解, 从而解除其对SOR1的抑制作用, 使SOR1泛素化降解OsIAA26蛋白, 最终抑制水稻根伸长(图2D)。

5 典型与非典型Aux/IAA蛋白的相互调控

Aux/IAA蛋白尽管根据结构特征可分为典型与非典型两大类, 但二者在发挥生物学功能及作用机制方面并非完全独立, 而是存在相互调控。例如, 拟南芥的AtIAA33与AtIAA5在调控植物根干细胞稳态方面存在竞争关系(Lv et al., 2020)。在生长素缺乏情况下, AtIAA5不易被TIR1/AFBs泛素化降解, 而AtIAA33易被26S蛋白酶体降解, 此时与ARF10/16转录因子结合的主要是抑制其转录活性的AtIAA5, 从而抑制根远端干细胞的分化; 生长素浓度增高时, AtIAA5易被TIR1/AFBs泛素化降解, 而AtIAA33蛋白被MPK14磷酸化后稳定积累, 此时与ARF10/16转录因子结合的主要是不抑制其转录活性的AtIAA33, 从而促进根远端干细胞分化。

与拟南芥AtIAA33对AtIAA5是竞争关系不同, 水稻OsIAA9对OsIAA26则是协同关系(Chen et al., 2018)。在低浓度乙烯下, OsIAA9保持稳定, 与SOR1结合抑制后者的E3泛素连接酶活性, 从而抑制SOR1对OsIAA26蛋白的泛素化降解, 此时典型以及非典型Aux/IAA蛋白OsIAA9和OsIAA26均保持稳定, 促进水稻根伸长; 在高浓度乙烯下, 乙烯诱导生长素的合成, 生长素促进OsTIR1/AFB2结合并降解OsIAA9, 从而解除OsIAA9对SOR1的E3泛素连接酶活性的抑制作用, 释放出的SOR1泛素化降解OsIAA26, 此时OsIAA9和OsIAA26蛋白均被降解, 抑制水稻根伸长。

6 展望

Aux/IAA作为早期生长素响应基因, 广泛存在于双子叶和单子叶植物中, 具有明显的保守性, 其编码的Aux/IAA蛋白参与生长素信号转导过程, 因而得到深入研究。但主要研究了典型Aux/IAA蛋白, 对非典型Aux/IAA蛋白的生物学功能及生长素应答机制直至近年才逐渐被揭示, 未来仍有许多未知值得进一步探索。以下工作将有助于我们深入认识非典型Aux/IAA蛋白的功能与机制。

6.1 非典型Aux/IAA蛋白的生物学功能探究

通过突变体库遗传筛选及表型分析方法, 发现多个典型Aux/IAA基因的生物学功能。随着对生长素共受体TIR1/AFBs-Aux/IAA生化功能的深入研究, 解析了典型Aux/IAA蛋白在生长素信号转导中的作用机制。但对非典型Aux/IAA蛋白, 以上方法均不可行, 一方面是因为非典型Aux/IAA蛋白具有功能冗余性或多是参与精细调控, 突变体植株常不显示明显的表型; 另一方面则是因为非典型Aux/IAA缺乏保守的结构域II, 不能与TIR1/AFBs通过形成生长素共受体起作用。因此, 对非典型Aux/IAA蛋白的生物学功能研究可考虑从以下几方面进行。(1) 利用CRISPR/Cas9基因编辑技术同时敲除所有非典型Aux/IAA基因(如果没有致死的话)后观察表型, 然后再逐个基因进行回补, 分析这些基因的生物学功能。(2) 分析特定条件(如发育的不同阶段)下非典型Aux/IAA基因的转录模式, 然后对可能行使功能的Aux/IAA蛋白在相关调控通路上的作用机制进行研究。(3) 对非典型Aux/IAA基因表达丰度高的植物组织进行取材, 建立酵母双杂交筛选文库, 寻找与非典型Aux/IAA蛋白互作蛋白, 通过研究它们之间的调控关系解析非典型Aux/IAA蛋白的生物学功能。(4) 改变生长环境(如生长素处理), 然后免疫沉淀非典型Aux/IAA蛋白并进行质谱分析, 通过比较环境变化前后蛋白的翻译后修饰变化, 从而为揭示非典型Aux/IAA蛋白的潜在生物学功能提供参考。

6.2 非典型Aux/IAA蛋白应答生长素的可能机制

典型Aux/IAA蛋白应答生长素的机制主要是与生长素受体TIR1/AFBs结合形成共受体感受生长素, 然后TIR1/AFBs介导其通过泛素/26S蛋白酶体途径降解。

与此相比,非典型Aux/IAA蛋白应答生长素的机制更加复杂多样。例如,拟南芥非典型Aux/IAA蛋白AtIAA-32、AtIAA33和AtIAA34在应答生长素时,可以被磷酸化修饰变得更加稳定,水稻的非典型Aux/IAA蛋白OsIAA26则被泛素化修饰变得不稳定。因此,未来的研究中以下几点值得关注。(1) 非典型Aux/IAA蛋白可能不仅在生长素信号通路中发挥作用,而且更主要是在生长素与其它植物激素(或环境因子)相互作用调控植物的生长发育(或环境适应性)方面起重要作用。(2) 非典型Aux/IAA蛋白可能不像典型Aux/IAA蛋白那样直接调控某个具体的生物学功能,而可能是在经典的TIR1/AFBs-Aux/IAA-ARF信号途径中发挥微调控作用,从而实现生长素的精确时空调控功能。(3) 非典型Aux/IAA蛋白的数量远少于典型Aux/IAA蛋白,推测在植物不同的结构(如顶端弯钩和根尖)中,非典型Aux/IAA蛋白存在特定的蛋白质翻译后修饰,正是这些多样的修饰方式使非典型Aux/IAA蛋白能协助生长素在植物特定结构的形成与功能行使中发挥核心作用。

作者贡献声明

周玉滢: 撰写论文初稿; 陈辉: 构思论文选题及写作框架并修改论文; 刘斯穆: 讨论论文框架并修改论文。

参考文献

- Basunia MA, Nonhebel HM, Backhouse D, McMillan M** (2021). Localised expression of OsIAA29 suggests a key role for auxin in regulating development of the dorsal aleurone of early rice grains. *Planta* **254**, 40.
- Béziat C, Kleine-Vehn J** (2018). The road to auxin-dependent growth repression and promotion in apical hooks. *Curr Biol* **28**, R519–R525.
- Calderón Villalobos LIA, Lee S, De Oliveira C, Ivetac A, Brandt W, Armitage L, Sheard LB, Tan X, Parry G, Mao HB, Zheng N, Napier R, Kepinski S, Estelle M** (2012). A combinatorial TIR1/AFB-Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin. *Nat Chem Biol* **8**, 477–485.
- Cao M, Chen R, Li P, Yu YQ, Zheng R, Ge DF, Zheng W, Wang XH, Gu YT, Gelová Z, Friml J, Zhang H, Liu RY, He J, Xu TD** (2019). TMK1-mediated auxin signaling regulates differential growth of the apical hook. *Nature* **568**, 240–243.
- Chen H, Ma B, Zhou Y, He SJ, Tang SY, Lu X, Xie Q, Chen SY, Zhang JS** (2018). E3 ubiquitin ligase SOR1 regulates ethylene response in rice root by modulating stability of Aux/IAA protein. *Proc Natl Acad Sci USA* **115**, 4513–4518.
- 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.
- Dreher KA, Brown J, Saw RE, Callis J** (2006). The *Arabidopsis* Aux/IAA protein family has diversified in degradation and auxin responsiveness. *Plant Cell* **18**, 699–714.
- Figueiredo MRA, Strader LC** (2022). Intrinsic and extrinsic regulators of Aux/IAA protein degradation dynamics. *Trends Biochem Sci* **47**, 865–874.
- Friml J, Gallei M, Gelová Z, Johnson A, Mazur E, Monzer A, Rodriguez L, Roosjen M, Verstraeten I, Živanović BD, Zou MX, Fiedler L, Giannini C, Groner P, Hrtyan M, Kaufmann WA, Kuhn A, Narasimhan M, Randuch M, Rýdza N, Takahashi K, Tan ST, Teplova A, Kinoshita T, Weijers D, Rakusová H** (2022). ABP1-TMK auxin perception for global phosphorylation and auxin canalization. *Nature* **609**, 575–581.
- Gray WM, Kepinski S, Rouse D, Leyser O, Estelle M** (2001). Auxin regulates SCF^{TIR1}-dependent degradation of AUX/IAA proteins. *Nature* **414**, 271–276.
- Guilfoyle TJ** (2015). The PB1 domain in auxin response factor and Aux/IAA proteins: a versatile protein interaction module in the auxin response. *Plant Cell* **27**, 33–43.
- Han M, Park Y, Kim I, Kim EH, Yu TK, Rhee S, Suh JY** (2014). Structural basis for the auxin-induced transcriptional regulation by Aux/IAA17. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 18613–18618.
- Jain M, Kaur N, Garg R, Thakur JK, Tyagi AK, Khurana JP** (2006). Structure and expression analysis of early auxin-responsive Aux/IAA gene family in rice (*Oryza sativa*). *Funct Integr Genomics* **6**, 47–59.
- Jing HW, Yang XL, Emenecker RJ, Feng J, Zhang J, de Figueiredo MRA, Chaisupa P, Wright RC, Holehouse AS, Strader LC, Zuo JR** (2023). Nitric oxide-mediated S-nitrosylation of IAA17 protein in intrinsically disordered region represses auxin signaling. *J Genet Genomics* **50**, 473–485.
- Jing HW, Yang XL, Zhang J, Liu XH, Zheng HK, Dong GJ, Nian JQ, Feng J, Xia B, Qian Q, Li JY, Zuo JR** (2015). Peptidyl-prolyl isomerization targets rice Aux/IAAs for pro-

- teasomal degradation during auxin signaling. *Nat Commun* **6**, 7395.
- Kepinski S, Leyser O** (2005). The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* **435**, 446–451.
- Li LX, Gallei M, Friml J** (2022). Bending to auxin: fast acid growth for tropisms. *Trends Plant Sci* **27**, 440–449.
- Li YY, Qi YH** (2022). Advances in biological functions of Aux/IAA gene family in plants. *Chin Bull Bot* **57**, 30–41. (in Chinese)
- 李艳艳, 齐艳华 (2022). 植物 Aux/IAA 基因家族生物学功能研究进展. *植物学报* **57**, 30–41.
- Lin WW, Zhou X, Tang W, Takahashi K, Pan X, Dai JW, Ren H, Zhu XY, Pan SQ, Zheng HY, Gray WM, Xu TD, Kinoshita T, Yang ZB** (2021). TMK-based cell-surface auxin signaling activates cell-wall acidification. *Nature* **599**, 278–282.
- Lv BS, Yu QQ, Liu JJ, Wen XJ, Yan ZW, Hu KQ, Li HB, Kong XP, Li CL, Tian HY, De Smet I, Zhang XS, Ding ZJ** (2020). Non-canonical AUX/IAA protein IAA33 competes with canonical AUX/IAA repressor IAA5 to negatively regulate auxin signaling. *EMBO J* **39**, e101515.
- Mockaitis K, Estelle M** (2008). Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm. *Annu Rev Cell Dev Biol* **24**, 55–80.
- Müller CJ, Valdés AE, Wang GD, Ramachandran P, Beste L, Uddenberg D, Carlsbecker A** (2016). PHABULOSA mediates an auxin signaling loop to regulate vascular patterning in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **170**, 956–970.
- Mutte SK, Kato H, Rothfels C, Melkonian M, Wong GKS, Weijers D** (2018). Origin and evolution of the nuclear auxin response system. *eLife* **7**, e33399.
- Nanao MH, Vinos-Poyo T, Brunoud G, Thévenon E, Mazzoleni M, Mast D, Lainé S, Wang SC, Hagen G, Li HB, Guilfoyle TJ, Parcy F, Vernoux T, Dumas R** (2014). Structural basis for oligomerization of auxin transcriptional regulators. *Nat Commun* **5**, 3617.
- Park J, Kim YS, Kim SG, Jung JH, Woo JC, Park CM** (2011). Integration of auxin and salt signals by the NAC transcription factor NTM2 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **156**, 537–549.
- Piya S, Shrestha SK, Binder B, Stewart CN Jr, Hewezi T** (2014). Protein-protein interaction and gene co-expression maps of ARFs and Aux/IAAs in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* **5**, 744.
- Reed JW** (2001). Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci* **6**, 420–425.
- Rouse D, Mackay P, Stirnberg P, Estelle M, Leyser O** (1998). Changes in auxin response from mutations in an AUX/IAA gene. *Science* **279**, 1371–1373.
- Salehin M, Bagchi R, Estelle M** (2015). SCF^{TIR1/AFB}-based auxin perception: mechanism and role in plant growth and development. *Plant Cell* **27**, 9–19.
- Sato A, Yamamoto KT** (2008). Overexpression of the non-canonical Aux/IAA genes causes auxin-related aberrant phenotypes in *Arabidopsis*. *Physiol Plant* **133**, 397–405.
- Shimizu-Mitao Y, Kakimoto T** (2014). Auxin sensitivities of all *Arabidopsis* Aux/IAAs for degradation in the presence of every TIR1/AFB. *Plant Cell Physiol* **55**, 1450–1459.
- Song YL, Xu ZF** (2013). Ectopic overexpression of an AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID (Aux/IAA) gene *OsIAA4* in rice induces morphological changes and reduces responsiveness to auxin. *Int J Mol Sci* **14**, 13645–13656.
- Szemenyei H, Hannon M, Long JA** (2008). TOPLESS mediates auxin-dependent transcriptional repression during *Arabidopsis* embryogenesis. *Science* **319**, 1384–1386.
- Tan X, Calderon-Villalobos LIA, Sharon M, Zheng CX, Robinson CV, Estelle M, Zheng N** (2007). Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature* **446**, 640–645.
- Teale WD, Paponov IA, Palme K** (2006). Auxin in action: signaling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol* **7**, 847–859.
- Teng ZN, Yu HH, Wang GQ, Meng S, Liu BH, Yi YK, Chen YK, Zheng Q, Liu L, Yang JC, Duan MJ, Zhang JH, Ye NH** (2022). Synergistic interaction between ABA and IAA due to moderate soil drying promotes grain filling of inferior spikelets in rice. *Plant J* **109**, 1457–1472.
- Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle TJ** (2004). Aux/IAA proteins contain a potent transcriptional repression domain. *Plant Cell* **16**, 533–543.
- Vain T, Raggi S, Ferro N, Barange DK, Kieffer M, Ma Q, Doyle SM, Thelander M, Pařízková B, Novák O, Ismail A, Enquist PA, Rigal A, Łangowska M, Ramans Harborough S, Zhang Y, Ljung K, Callis J, Almqvist F, Kepinski S, Estelle M, Pauwels L, Robert S** (2019). Selective auxin agonists induce specific AUX/IAA protein degradation to modulate plant development. *Proc Natl Acad Sci USA* **116**, 6463–6472.
- Wang RH, Estelle M** (2014). Diversity and specificity: auxin perception and signaling through the TIR1/AFB pathway. *Curr Opin Plant Biol* **21**, 51–58.
- Yu ZP, Zhang F, Friml J, Ding ZJ** (2022). Auxin signaling:

research advances over the past 30 years. *J Integr Plant Biol* **64**, 371–392.
Zhong SW, Shi H, Xue C, Wei N, Guo HW, Deng XW

(2014). Ethylene-orchestrated circuitry coordinates a seedling's response to soil cover and etiolated growth. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 3913–3920.

Research Progress on Auxin Responsive Non-canonical Aux/IAA Proteins in Plants

Yuying Zhou¹, Hui Chen^{2*}, Simu Liu^{1*}

¹Guangdong Provincial Key Laboratory for Plant Epigenetics, College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China; ²Department of Biomedicine, Zhongshan Torch Polytechnic, Zhongshan 528436, China

Abstract The plant hormone auxin regulates many processes of plant growth and development, including embryonic development, organogenesis, and tropism, as well as environmental adaptation. To perform these functions, auxin mainly depends on the typical TIR1/AFB-auxin-Aux/IAA-ARF signaling pathway. In this pathway, the canonical Aux/IAA proteins composed of four conserved domains play a key role in auxin signaling as co-receptor with TIR1/AFB. Recently, some non-canonical Aux/IAA proteins lacking conserved domain(s) were also found to be involved in the auxin response. This review focuses on the research advances of non-canonical Aux/IAA proteins on their structure, biological function and roles in auxin signal transduction, and discusses the future research directions of these proteins.

Key words auxin, Aux/IAA protein, non-canonical Aux/IAA protein, structure and function, signal transduction

Zhou YY, Chen H, Liu SM (2024). Research progress on auxin responsive non-canonical Aux/IAA proteins in plants. *Chin Bull Bot* **59**, 651–658.

* Authors for correspondence. E-mail: chenhui2@zstp.edu.cn; liusm@szu.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)

通讯作者简介

陈辉, 遗传学博士, 中山火炬职业技术学院讲师。主要研究方向为植物生长素信号转导, 具体包括非典型 Aux/IAA 蛋白的生物学功能及其作用机制、典型 Aux/IAA 蛋白的特异性降解机制、生长素调控植物根重力反应的信号转导机制。此外, 还从事酵母染色质环挤出的调控机制以及硒蛋白的生物合成等方面的研究工作。在 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*、*Frontiers in Plant Science*、*ACS Chemical Neuroscience* 和 *Nature Communications* 等期刊发表学术论文 10 篇。

刘斯穆, 遗传学博士, 深圳大学生命与海洋科学学院讲师。主要研究方向为植物逆境响应机制和植物激素信号转导机制。主持国家自然科学基金青年项目, 在 *Frontiers in Plant Science*、*Plant Cell*、*Plant Journal* 和 *ACS Chemical Neuroscience* 等期刊发表学术论文 11 篇。