

· 特邀综述 ·

植物Aux/IAA基因家族生物学功能研究进展

李艳艳¹, 齐艳华^{1,2*}

¹内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 呼和浩特 010022; ²内蒙古大学生命科学学院, 牧草与特色作物生物学教育部重点实验室, 内蒙古自治区牧草与特色作物生物技术重点实验室, 呼和浩特 010000

摘要 生长素是最重要的植物激素之一, 对植物生长发育起着关键调控作用。生长素作用于植物后, 早期生长素响应基因家族Aux/IAA、GH3和SAUR等被迅速诱导, 基因表达上调。其中Aux/IAA基因家族编码的蛋白一般由4个保守结构域组成, 结构域I具有抑制生长素信号下游基因表达的作用, 结构域II在生长素信号转导中主要被TIR1调控进而影响Aux/IAA的稳定性, 结构域III/IV通过与生长素响应因子ARF相互作用调控生长素信号。Aux/IAA基因家族在双子叶植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的器官发育、根形成、茎伸长和叶扩张等方面发挥重要作用; 在单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)和小麦(*Triticum aestivum*)中, 主要影响根系发育和株型, 但大多数Aux/IAA基因的功能尚不清楚。该文主要从Aux/IAA蛋白的结构、功能和生长素信号转导途径方面综述Aux/IAA家族在拟南芥、禾谷类作物及其它植物中的研究进展, 以期为全面揭示Aux/IAA家族基因的生物学功能提供线索。

关键词 Aux/IAA蛋白, 生长素, 拟南芥, 生物学功能, 禾谷类作物

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.

早期生长素响应基因家族在生长素作用于植物后5–30分钟内便表现出明显的上调趋势, 对植物生长发育具有很大影响, 包括对胚胎发生、根系发育和伸长、维管组织分化、花器官形成、果实发育、顶端优势以及向性运动等均发挥调控作用(Hagen and Guilfoyle, 2002; Friml, 2003)。目前, 在双子叶植物大豆(*Glycine max*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)和陆地棉(*Gossypium hirsutum*), 及禾本科植物小麦(*Triticum aestivum*)和水稻(*Oryza sativa*)中均发现了Aux/IAA基因, 而在细菌、动物和真菌基因组中尚未发现, 即Aux/IAA是植物特有的一类基因家族(Reed et al., 2001)。在拟南芥、水稻、玉米(*Zea mays*)和高粱(*Sorghum bicolor*)中分别发现了29、31、40和26个Aux/IAA基因。在番茄和陆地棉以及马铃薯(*Solanum tuberosum*)中分别发现了36、10和26个Aux/IAA基因(Jain et al., 2006; Wang et al., 2010a, 2010b; Audran-Delalande et al., 2012; Gao et al., 2016)。拟南芥和水稻中部分Aux/IAA基因的生物学功能已相继被报道, 但对于玉

米、高粱和马铃薯等作物中的Aux/IAA基因功能尚知之甚少。本文主要综述了Aux/IAA蛋白在双子叶植物拟南芥、番茄和棉花以及单子叶植物水稻、小麦、玉米和高粱中的研究进展, 旨在为解析Aux/IAA基因家族的生物学功能提供信息。

1 Aux/IAA蛋白的结构及功能

Aux/IAA作为植物早期生长素响应基因家族成员, 最初从大豆中分离出来。Aux/IAA为分子量18–36 kDa的短命核蛋白(Walker and Key, 1982; Nagpal et al., 2005), 一般通过26S蛋白酶体途径降解。Aux/IAA蛋白包括4个保守结构域: 结构域I、II、III和IV (Tiwari et al., 2004)。结构域I和II位于氨基端(N端), 结构域III和IV位于羧基端(C端) (图1)。结构域II和IV含有功能性核定位信号(Abel and Theologis, 1995)。在Aux/IAA蛋白的N端, 结构域I和II之间有1个光敏色素A的磷酸化位点, 暗示Aux/IAA蛋白依赖光敏色素信号通路的磷酸化反应, 为植物发育中生长素和光信号整合

收稿日期: 2021-09-24; 接受日期: 2021-12-28

基金项目: 国家自然科学基金地区项目(No.32060451)和浙江省自然科学基金重点项目(No.LZ19C020001)

* 通讯作者。E-mail: qyhjp@zju.edu.cn

提供一种分子机制(Colón-Carmona et al., 2000)。若 *Aux/IAA* 蛋白与酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) Gal4 DNA结合域(Gal4 DBD)融合可直接靶向启动子,并可抑制含Gal4 DNA结合位点的GUS报告基因转录(Ulmasov et al., 1997; Tiwari et al., 2001)。为研究*Aux/IAA*蛋白结构域的功能, Tiwari等(2004)将IAA17蛋白分区融合到Gal4 DBD效应基因中,分别构成具有I、II、III和IV结构域的IAA17效应基因(GD-IAA17wt)、I和II结构域的IAA17效应基因(GD-IAA17[I/II])以及III和IV结构域的IAA17效应基因(GD-IAA17[III/IV])等。原生质体转染实验表明, GD-IAA17[II/III/IV]和GD-IAA17[III/IV]均未抑制报告基因的表达,而GD-IAA17[I]、GD-IAA17[I/II]与GD-IAA17wt同样以生长素依赖的方式抑制报告基因的表达,充分表明*Aux/IAA*蛋白的结构域I为抑制作用所必需;且结构域I发挥抑制作用需要与启动子区的激活子相邻,如两区域相距太远,则不能发挥作用。Szemenyei等(2008)研究发现, *Aux/IAA*蛋白的结构域I包含1个保守的EAR (ERF-associated amphiphilic repression), *Aux/IAAs*通过该结构域招募共抑制子TPL (TOPTLESS)等调节ARF的转录活性。此外, *Aux/IAA*蛋白结构域II在生长素信号转导中必不可少,含有13个氨基酸的特异性核心序列“VGWPP”并构成1个降解单元。当高度保守的结构域II核心序列发生突变, *Aux/IAAs*则无法被SCF^{TIR1}靶向,进而影响蛋白的稳定性(Dharmasiri et al., 2003)。此外, *Aux/IAA*蛋白结构域III和IV是与生长素响应因子ARF相结合的部位(Worley et al., 2000)。结构域III可在体外被折叠和二聚化

(Morgan et al., 1999), 其二级结构为转角-螺旋-螺旋($\beta\alpha\alpha$), 类似原核生物中某些寡聚转录因子的DNA结合域(Abel et al., 1994)。这2个结构域与ARF的CTD结构域(carboxy-terminal domain)同源, 可以使*Aux/IAA*自身二聚化、多聚化及与ARF特异性结合, 从而抑制生长素响应基因的表达(Woodward and Bartel, 2005)。

2 生长素信号转导机制

生长素在植物生长发育中发挥重要作用, 主要通过其浓度变化调节多个过程。吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)是植物天然生长素的主要形式(Zhao et al., 2010)。在生长素信号转导中, 有3类重要的调节因子参与, 分别是IAA受体TIR1/AFB (transport inhibitor response 1/auxin signaling F-box)、转录抑制因子*Aux/IAA*和转录因子ARF (Mockaitis and Estelle, 2008; Weijers and Wagner, 2016)。TIR1/AFB家族的发现对解释生长素信号转导有重要意义, 其含有生长素结合域的亮氨酸重复序列, 生长素在此区域可稳定结合*Aux/IAA*蛋白, 构成TIR1/AFB-*Aux/IAA*生长素的共受体(Tan et al., 2007)。SCF是泛素蛋白连接酶复合体, 包括3个亚基Skp1、Cullin和F-box蛋白(Smale and Vierstra, 2004)。高浓度生长素水平下, 除F-box蛋白通过其N端序列与Skp1互作, Cullin和Rbx1的二聚体也可与Skp1相互作用, 从泛素活化酶E1转移活化的泛素(Ub), 并结合目标蛋白(图2A)。靶蛋白通过与F-box蛋白C端结构域互作进入SCF, 形成SCF^{TIR1}-生长素-*Aux/IAA*复合体, 使*Aux/IAA*蛋白

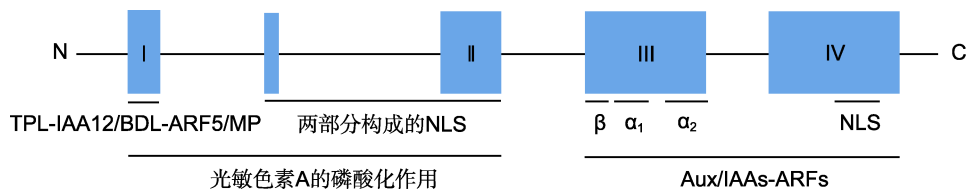


图1 *Aux/IAA*蛋白的结构和功能域(Colón-Carmona et al., 2000; Szemenyei et al., 2008)

TPL-IAA12/BDL-ARF5/MP: 转录共抑制因子TPL (TOPTLESS)与受IAA12/BDL调控的生长素响应因子ARF5/MP相互作用; NLS: 核定位序列; *Aux/IAAs-ARFs*: *Aux/IAA*蛋白与ARF蛋白互作

Figure 1 Structure and functional domains of *Aux/IAA* protein (Colón-Carmona et al., 2000; Szemenyei et al., 2008)

TPL-IAA12/BDL-ARF5/MP: Transcription co-inhibitor TOPTLESS (TPL) interacts with ARF5/MONOPTEROS (ARF5/MP) regulated by IAA12/BODENLOS (IAA12/BDL); NLS: Nuclear localization sequence; *Aux/IAAs-ARFs*: *Aux/IAA* protein interacts with ARF protein

泛素化后降解, 进而使激活的ARF蛋白通过N端DNA结合域(DBD)与外源启动子元件结合, 促进基因正常表达。低浓度生长素水平下, ARF蛋白通过与Aux/IAA结构域III和IV互作使其被招募到含有生长素响应元件(AuxRE, TGTCTC)基因的启动子上, 由于Aux/IAA蛋白的结构域I中包含EAR结构域, 通过该结构域Aux/IAAs可以招募共抑制子TPL并形成高级复合物, 促进转录的抑制。然而, 在无这种高级复合物形成的情况下, 转录也会受到抑制从而调控生长素信号途径(Guilfoyle and Hagen, 2007; Szemenyei et al., 2008; Guilfoyle, 2015) (图2B)。

此外, Aux/IAA家族中也存在一类非经典Aux/IAA蛋白, 由于缺失结构域II无法被TIR1/AFB受体识别, 因此其调控和作用机制有别于经典Aux/IAA蛋白。Cao等(2019)研究发现生长素TMK1-IAA32/34-ARFs

信号途径(图3A)。例如, IAA32和IAA34被TMK1 (transmembrane kinase 1)调控。高浓度生长素能够诱导定位于质膜的跨膜激酶TMK1 (transmembrane kinase 1)羧基端(C-)发生剪切, 导致其羧基端部分转入细胞核并磷酸化修饰细胞核内的IAA32/34, 后者通过与ARFs互作, 调控下游基因的表达(马军和徐通达, 2020)。Lv等(2020)研究发现IAA33可被MPK14 (MITOGEN-ACTIVATED PROTEIN KINASE 14)调控(图3B), 高浓度生长素可通过MPK14激酶磷酸化修饰并稳定非经典IAA33蛋白, 同时与经典IAA5蛋白竞争性结合下游抑制因子ARF10和ARF16, 而IAA5可被TIR1调控, 最终被泛素化降解, 此过程激活因子ARFs被释放, 并调控生长素信号和下游基因的表达(Lv et al., 2020)。上述研究表明, MPK14-IAA33-ARFs信号通路与Aux/IAA-TIR1-ARFs信号转导途径

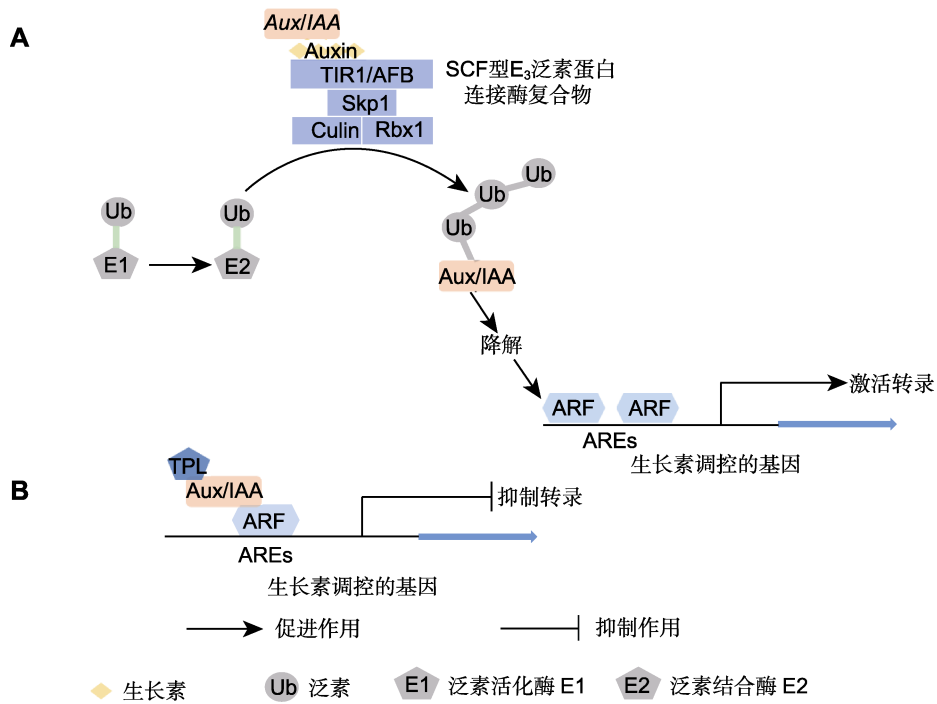


图2 经典的生长素信号转导途径(Woodward and Bartel, 2005; Leyser, 2018)
(A) 高浓度生长素水平下TIR1介导的信号转导途径; **(B)** 低浓度生长素水平下TIR1介导的信号转导途径。TIR1/AFB: 转运抑制剂反应1/生长素信号F-box; Skp1、Culin和Rbx1: SCF型E3泛素蛋白连接酶复合物; Ub: 泛素; E1: 泛素活化酶; E2: 泛素结合酶; Aux/IAA: 早期生长素响应基因; ARF: 生长素响应因子; AREs: 生长素响应元件; TPL: TOPLESS

Figure 2 Canonical auxin signaling pathway (Woodward and Bartel, 2005; Leyser, 2018)
(A) TIR1-mediated signaling pathway under high auxin concentration; **(B)** TIR1-mediated signaling pathway under low auxin concentration. TIR1/AFB: Transport inhibitor response 1/Auxin signaling F-box; Skp1, Culin and Rbx1: SCF-type ubiquitin protein ligase E3; Ub: Ubiquitin; E1: Ubiquitin activating enzyme; E2: Ubiquitin conjugating enzyme; Aux/IAA: Auxin/indole acetic acid repressors; ARF: Auxin response factor; AREs: Auxin response element; TPL: TOPLESS

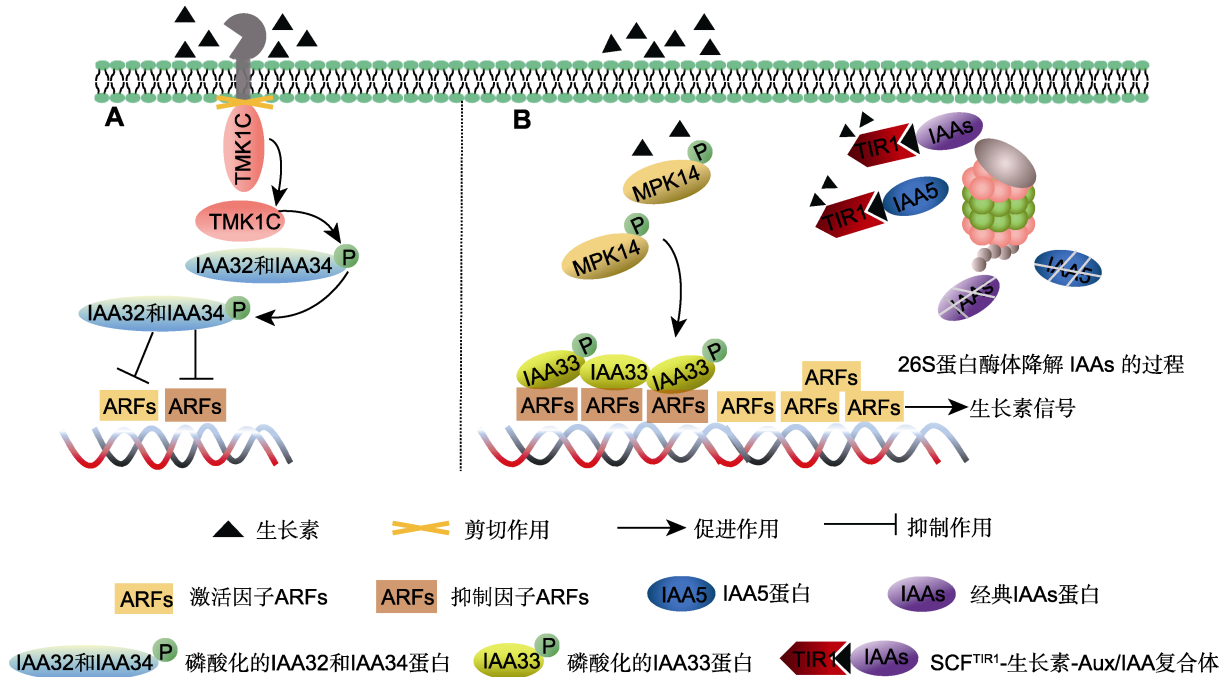


图3 非经典生长素信号转导途径(Cao et al., 2019; Lv et al., 2020)

(A) 生长素介导的TMK1-IAA32/34-ARFs信号转导途径; (B) 生长素介导的MPK14-IAA33-ARFs信号转导途径。TMK1C: 跨膜激酶1的羧基端; MPK14: 促有丝分裂活化蛋白激酶14

Figure 3 Non-canonical auxin signaling pathway (Cao et al., 2019; Lv et al., 2020)

(A) Auxin mediates the TMK1-IAA32/34-ARFs signaling pathway; (B) Auxin mediates the MPK14-IAA33-ARFs signaling pathway. TMK1C: C-terminal of transmembrane kinase 1; MPK14: MITOGEN-ACTIVATED PROTEIN KINASE 14

并行, 而且典型的IAAs和激活因子ARFs在此通路中仍发挥主要作用。低浓度生长素响应下, 主要依赖经典IAAs蛋白参与Aux/IAA-TIR1-ARFs信号途径。

3 拟南芥*Aux/IAA*家族的研究进展

*Aux/IAA*属于多基因家族, 目前在拟南芥中发现了29个*Aux/IAA*成员, 命名为*AtIAA1-AtIAA29* (Liscum and Reed, 2002)。研究发现, *Aux/IAA*在拟南芥根或茎的向地性缺失、器官发育、根形成、顶端优势、茎伸长和叶扩张中均发挥作用。

3.1 *Aux/IAA*家族参与调节拟南芥的生长发育

*Aux/IAA*家族在拟南芥生长发育中发挥重要作用(表1)。拟南芥中*Aux/IAA*家族成员*AXR3*的突变体*axr3* (*iaa17*)具有下胚轴明显变短, 叶向上卷曲且呈黑色及无根毛等表型, 说明*Aux/IAA*在拟南芥生长发育中起重要作用(Rouse et al., 1998)。Tian和Reed (1999)

研究发现, *shy2/iaa3*在幼苗期出现子叶变大, 下胚轴变短, 根部向重力性缺陷, 侧根数量减少但长度增加及成熟期叶严重卷曲表型, 暗示*SHY2/IAA3*在调节植物生长发育中发挥重要作用。Ishiguro等(2001)研究发现, *ARF6*和*ARF8*在萼片、花瓣、花丝及柱头等花器官中均有表达, 通过影响茉莉酸(JA)含量的改变来调节花药开裂, 影响授粉, 最终影响花器官的发育(Nagpal et al., 2005)。此外, 王婧(2012)利用酵母双杂交实验证明*AtIAA8*与*ARF6*和*ARF8*互作, 影响下游生长素诱导基因的表达, 表明*Aux/IAA*参与调节花器官的发育。

3.2 *Aux/IAA*家族参与侧根形成

*AtIAA28*主要在根和花序中表达, *atiaa28*在侧根形成中存在严重缺陷, 株高及顶端优势度降低, 说明*AtIAA28*通过抑制转录使侧根初始基因功能受到抑制, 进而导致侧根缺陷(Rogg et al., 2001)。Tatematsu等

表1 拟南芥Aux/IAA基因的生物学功能

Table 1 Biofunctions of Aux/IAA genes in *Arabidopsis thaliana*

基因名称	功能	参考文献
<i>AtIAA3</i>	调控侧根数目与长度, 及下胚轴长度和子叶大小	Tian and Reed, 1999
<i>AtIAA5/AtIAA6/AtIAA19</i>	调控拟南芥的耐旱性	Salehin et al., 2019
<i>AtIAA7</i>	参与植物的向地性生长	Wilson et al., 1990; Timpte et al., 1994
<i>AtIAA8</i>	调节花器官发育	王婧, 2012
<i>AtIAA14</i>	调控植物侧根和根毛的数量	López-Bucio et al., 2015
<i>AtIAA17</i>	调控植物下胚轴长度、根毛数量及叶形态	Rouse et al., 1998
<i>AtIAA18</i>	调控侧根的形成	Uehara et al., 2008; López-Bucio et al., 2015
<i>AtIAA19</i>	调控下胚轴和侧根的形成	Harper et al., 2000
<i>AtIAA28</i>	参与侧根的形成	Rogg et al., 2001
<i>AtIAA32/34</i>	调控顶端弯钩发育	Cao et al., 2019
<i>AtIAA33</i>	维持根尖干细胞活性	Lv et al., 2020

(2004)研究发现, *msg2* (*iaa19*)下胚轴既不表现向地性也不表现向光性, 且侧根形成存在缺陷; 而 *nph4* (*arf7*)也出现类似的表型和转导途径(Harper et al., 2000), 暗示MSG2/IAA19和NPH4/ARF7构成一个负反馈通路调控下胚轴和侧根的形成。此外, Uehara等(2008)发现 *crane-1*和 *crane-2* (*iaa18*)的侧根形成缺陷, 且叶向上卷曲、育性下降和光下下胚轴伸长。*AtIAA18*在所有器官中均有表达, 在根中表达量最高, 酵母双杂交实验表明IAA18与ARF7和ARF19相互作用。综上所述, CRANE/IAA18参与拟南芥侧根的形成, 并负调控侧根形成过程中ARF7和ARF19的活性。随后, López-Bucio等(2015)研究发现, 高铬(Cr)水平下IAA14/SLR1 (SOLITARY-ROOT)抑制主根和侧根生长, 促进不定根生长, 表明铬酸盐通过生长素信号转导诱导拟南芥不定根的形成。

3.3 Aux/IAA家族参与向性运动

Wilson等(1990)和Timpte等(1994)发现 *axr2-17/iaa7* 明显矮化, 向地性缺失且无根毛, 表明Aux/IAA参与调控植物的向地性。Yang等(2004)在拟南芥中发现 *axr5-1*的根和茎无向地性, 对AXR5进行分子克隆, 发现该基因编码AtIAA1蛋白, 而IAA1/AXR5与SCF^{TR1}以生长素依赖的方式相互作用, 但其突变会抑制这种(如SHY2/IAA3、AXR2/IAA7和AXR3/IAA17)互作, 导致 *axr5-1*的根和茎向性缺失。另外, Belin等(2009)在拟南芥中发现 *axr2-17/iaa7*的茎秆无向地性响应, 下胚轴向地性缺陷且在黑暗处下胚轴长度变短。

3.4 Aux/IAA家族参与耐旱调节

在日益严峻的气候条件下, 植物对非生物胁迫的耐受性至关重要。拟南芥中脂肪族的硫代葡萄糖苷(gluco-sinolates, GLS)水平受到生长素Aux/IAA蛋白家族中IAA5、IAA6和IAA19的调控(Salehin et al., 2019)。当植物暴露在干旱环境时, 这些蛋白以转录级联的方式维持GLS水平, 而 *AtIAA5/6/19*缺失导致GLS水平降低, 耐旱性下降, 说明Aux/IAA蛋白通过调节硫代葡萄糖苷水平来调控拟南芥的耐旱性。

4 禾谷类作物中Aux/IAA家族的研究进展

单子叶植物中的禾谷类作物, 包括水稻、小麦、玉米和高粱等, 均为重要的粮食作物, 对人类生存至关重要。Aux/IAA家族的功能已在双子叶模式植物拟南芥中得到广泛研究, 尽管大部分单子叶植物Aux/IAA的结构与拟南芥类似, 但在单子叶植物中却研究较少。

4.1 水稻Aux/IAA家族研究进展

生物信息学预测单子叶模式植物水稻拥有31个Aux/IAA, 分为6个亚家族A1、A2、A3、B1、B2和B3 (Jain et al., 2006), 部分Aux/IAA的生物学功能已相继揭示(表2), 显示出水稻Aux/IAA家族在根系生长发育、向地性、非生物胁迫和产量性状等方面发挥作用。

4.1.1 水稻Aux/IAA家族参与根系的生长发育

*OsIAA31*过表达株系叶片变短, 不定根减少, 且对生

表2 水稻*Aux/IAA*基因的生物学功能Table 2 Biofunctions of *Aux/IAA* genes in rice

基因名称	功能	参考文献
<i>OslAA1</i>	调控株高和叶夹角	Song et al., 2009
<i>OslAA3/OslAA17</i>	参与调控籽粒长度和叶夹角	张战营, 2015
<i>OslAA4</i>	调控株高、叶夹角、分蘖角和向重力性	Song and Xu, 2013
<i>OslAA6</i>	调控分蘖数和参与干旱胁迫响应	Jung et al., 2015
<i>OslAA11</i>	参与侧根的形成	Zhu et al., 2012
<i>OslAA12</i>	调控叶夹角	Chen et al., 2018
<i>OslAA13</i>	调控侧根数目	Kitomi et al., 2012
<i>OslAA16</i>	调控独脚金内酯水平从而影响水稻分蘖	王闵霞, 2016
<i>OslAA20</i>	参与干旱和盐胁迫响应	Zhang et al., 2021
<i>OslAA23</i>	调控根冠生长状态, 使根终止生长	Ni et al., 2011
<i>OslAA31</i>	调控叶和根冠生长	Nakamura et al., 2006

长素和向地性刺激不敏感(Nakamura et al., 2006)。*osiaa23*的侧根和不定根原基形成受阻, 导致根冠解体和根生长终止, 表明静止中心(quiescent center, QC)的维持依赖*OslAA23*介导的生长素信号通路, 并在侧根和不定根发育中具有重要调控作用(Ni et al., 2011)。*OslAA11*在根尖、侧根、中柱和侧根原基中均有表达。*osiaa11*中侧根原基的形成被严重阻断, 但是不定根的发育未受影响, 其根尖中*OsPIN1b*以及*OsPIN10a*的转录丰度均减少, 且*OsPIN1b*参与根和茎的发育(Zhu et al., 2012; 林雨晴和齐艳华, 2021)。此外, *osiaa13*的侧根数量显著减少, 根向地性缺失, 而*osiaa11*和*osiaa30*也具有类似的调控方式, 说明*OslAA13*、*OslAA11*和*OslAA30*通过生长素信号转导调控水稻侧根起始基因的表达, 并在侧根形成中发挥重要作用(Kitomi et al., 2012)。

4.1.2 水稻*Aux/IAA*家族参与非生物胁迫

水稻中一些*Aux/IAA*受干旱、盐和低温等非生物胁迫调控。高盐条件下, *OslAA9*和*OslAA20*明显上调(Jain and Khurana, 2009)。*OslAA6*一方面在茎基的叶腋分生组织中特异表达并影响分蘖, *osiaa6*中*OsPIN1*降低影响了生长素在水稻分蘖节处的分布, 导致分蘖抑制因子*OsTB1*受到抑制, 最终造成*osiaa6*分蘖数明显增加(Jung et al., 2015)。另一方面, *OslAA6*受干旱胁迫高度诱导, 且*OslAA6*过表达株系抗旱能力明显增强, 表明*OslAA6*参与干旱胁迫反应。在干旱和盐胁迫下, 水稻*osiaa20*株系中脯氨酸和叶绿素含量显著

降低, 丙二醛含量和 Na^+/K^+ 值显著升高。此外, 脱落酸(abscisic acid, ABA)响应基因*OsRab21*在*osiaa20*中下调, 在*OslAA20*过表达株系中上调, 说明*OslAA20*通过ABA信号转导途径在植物干旱和盐胁迫响应中发挥重要作用(Zhang et al., 2021)。

4.1.3 水稻*Aux/IAA*家族参与产量性状的调控

株型是决定作物产量的关键因素, 理想的水稻株型为株高适中、株型紧凑、分蘖少、无无效分蘖、穗大粒多和茎秆粗壮。Song等(2009)研究发现, *OslAA1*在根和叶中表达且*OslAA1*过表达植株的株高明显降低, 说明*OslAA1*负调控水稻的株高。过表达*OslAA1*、*OslAA4*、*OslAA12*和*OsARF19*会使叶夹角增大(Song et al., 2009; Song and Xu, 2013; Zhang et al., 2015; Chen et al., 2018), 缺失*OsARF11*则会导致叶夹角减小(Sakamoto et al., 2013), 但具体调控机制尚不清楚。另外, 在水稻生长周期内, *OslAA4*的表达保持较低水平, 过表达*OslAA4*表现矮化、分蘖角增大、重力响应减弱和对2,4-D不敏感(Song and Xu, 2013)。独脚金内酯(strigolactones)是近年来发现调控植物分蘖的主要植物激素。酵母双杂交实验证实, *OslAA16*与*AFB2*、*ARF6*和*ARF17*相互作用, *OslAA16*影响*DWARF3*和*DWARF14*的表达, 说明*OslAA16*参与独脚金内酯介导的信号转导途径(王闵霞, 2016)。

穗粒数、有效穗数和粒重是影响水稻产量的主要因素。张战营(2015)研究发现, 过表达*OslAA31/17*和*Gnp4*均呈现出水稻粒长和叶夹角增大, 证明*Gnp4*和

*OsIAA3/17*通过与生长素信号转导蛋白*OsREL2*相互作用,共同调控*OsARF25*对下游基因的转录,从而影响粒长和叶夹角。Qiao等(2021)研究发现*OsARF6*与*OsIAA8*或*OsIAA20*互作,负调控水稻的粒长。

4.2 小麦中*Aux/IAA*家族研究进展

小麦中共有84个*Aux/IAA*基因,非随机分布于3个小麦亚基因组(A、B和D)中(Qiao et al., 2015)。由于小麦*Aux/IAA*功能域和表达模式的多样性,致使*TaIAAs*也存在功能差异。*TaIAA1*在光下生长的叶和胚芽中无积累,在黑暗下生长的根和茎中则积累较丰富,说明*TaIAA1*的表达具有光敏性(Singla et al., 2006)。在小麦根系中*TaSHY2*和*TaIAA7*的表达受干旱胁迫下调,受细胞分裂素处理上调,从而抑制根系的生长(Chen et al., 2016)。*TaIAA8*定位于细胞核,通过与*TaARF21*互作响应生长素信号并调控侧根的生长。*TaIAA8*在拟南芥中异源表达,其过表达株系侧根数目减少,但是主根差异不大,说明*TaIAA8*主要参与植物侧根的生长发育(刘艳娜, 2020)。研究发现*TaARF25*可与*TaIAA21*互作,小麦*taarf25*的籽粒大小和重量明显降低,而*taiaa21*与野生型相比,粒长、粒宽和粒重显著增加。其中,乙烯响应因子*ERF3* (ethylene response factor)在*taiaa21*中表达上调,在四倍体小麦(*T. turgidum*)中*ttarf25*表达下调,*TaARF-25*促进*ERF3*的转录,而*TtERF3*突变导致四倍体小麦籽粒大小和粒重减少,表明*TaIAA21*通过*ARF25-ERFs*模式对小麦籽粒大小和粒重起负调控作用,从而提高小麦产量(Jia et al., 2021)。

4.3 玉米和高粱中*Aux/IAA*家族研究进展

目前,在玉米中共发现40个*Aux/IAA*基因,分别为*ZmIAA1–ZmIAA40* (Jiang et al., 2021)。Von Behrens等(2011)在玉米中发现了*RUM1* (*ROOTLESS WITH UNDETECTABLE MERISTEM 1*),该基因编码位于细胞核的特异性*Aux/IAA10*蛋白(Von Behrens et al., 2011)。此外,Galli等(2015)报道了通过介导生长素运输调控玉米器官发育的2个基因*BIF1* (*BARREN INFLORESCENCE1*)和*BIF4* (*BARREN INFLORESCENCE4*),它们分别编码生长素信号通路中的关键组分*ZmIAA27*与*ZmIAA20*。

在高粱中共发现26个*Aux/IAA*基因并将其命名为

SbIAA1–SbIAA26 (Wang et al., 2010a)。IAA处理下,*SbIAAs*在叶中轻度上调,而在根中显著上调,其中*SbIAA2*、*SbIAA4*、*SbIAA6*、*SbIAA7*和*SbIAA18*在IAA处理下呈高倍上调,说明外源生长素刺激下高粱的根比叶表现更为敏感(Wang et al., 2010a)。油菜素甾醇(BR)处理下,*SbIAA2*、*SbIAA16*、*SbIAA18*和*SbIAA19*在根中表达上调。盐处理下*SbIAA2*和*SbIAA24*在根中微量表达。而*SbIAA24*和*OsIAA20*位于系统发育树的同一分支,暗示某些*Aux/IAA*在盐胁迫中发挥作用。干旱胁迫下,大部分*SbIAAs*的表达下调,但是*SbIAA8*、*SbIAA11*、*SbIAA22*、*SbIAA23*和*SbIAA26*在叶及根中表达上调(Wang et al., 2010a)。

5 其它植物*Aux/IAA*家族的研究进展

目前,我国主要经济作物番茄和棉花,粮食作物马铃薯中*Aux/IAA*的生物学功能研究有了新进展(表3)。番茄是重要的经济作物,也是研究被子植物花器官发育的重要模式作物(Liu et al., 2020)。番茄中有36个*Aux/IAA*基因,分别命名为*SIIAA1–SIIAA36* (Audran-Delalande et al., 2012)。*SIIAA9*参与番茄果实发育和叶形态发生,其下调表达会使番茄复叶向单叶转化;抑制*SIIAA9*表达的转基因株系萼片不对称,且叶、花和果的形成受影响(Zhang et al., 2007),表明*SIIAA9*参与座果和叶形态发生。Chaaboun等(2009)研究发现,抑制*SIIAA3*表达会产生顶端优势减弱、生长素敏感性降低及黑暗中顶端钩弯曲增大等发育缺陷,说明*SIIAA3*主要参与番茄的生长发育。而Bassa等(2012)研究发现敲除*SIIAA27*会提高生长素的敏感性,影响根系发育,降低叶中的叶绿素含量;*SIIAA27*下调表达后胚珠和花粉的育性均显著下降,表明*SIIAA27*参与番茄的营养和生殖生长。Deng等(2012)研究发现下调*SIIAA15*会降低番茄的顶端优势,影响腋芽发育,促进侧根形成及增加叶厚度,说明*SIIAA15*在叶和侧根发育中起重要作用。生长素具有调节细胞分裂和伸长,控制植物生长发育的作用,*SIIAA17*通过调控细胞扩张进而控制果实的大小(Su et al., 2014, 2015)。

陆地棉是当今世界上最主要的经济作物之一,棉纤维在日常生活中应用广泛。生长素在纤维发育中起主要作用(John and Keller, 1996)。在陆地棉中共发现10个*Aux/IAA*基因,*GhAux1–GhAux9*和*GhIAA16*

表3 其它植物*Aux/IAA*基因的生物学功能Table 3 Biofunctions of *Aux/IAA* genes in other plants

物种	基因名称	功能	参考文献
小麦(<i>Triticum aestivum</i>)	<i>TaIAA1</i>	参与调控光敏性	Singla et al., 2006
	<i>TaIAA7</i>	参与调控根系生长	Chen et al., 2016
	<i>TaIAA8</i>	调控侧根数目	刘艳娜, 2020
	<i>TaIAA21</i>	调控小麦籽粒大小和粒重	Jia et al., 2021
番茄(<i>Lycopersicon esculentum</i>)	<i>SlIAA3</i>	主要参与番茄的生长发育	Chaaboun et al., 2009
	<i>SlIAA9</i>	参与果实发育和叶形态建成	Zhang et al., 2007
	<i>SlIAA15</i>	参与叶和侧根的生长发育	Deng et al., 2012
	<i>SlIAA17</i>	调控番茄肉质果实的大小	Su et al., 2014, 2015
	<i>SlIAA27</i>	参与番茄根、叶、花和器官的生长发育	Bassa et al., 2012
陆地棉(<i>Gossypium hirsutum</i>)	<i>GhIAA4/GhIAA5</i>	参与棉纤维的起始	Han et al., 2012; 王曦烨, 2016
	<i>GhIAA8</i>	参与早期纤维的伸长, 与次生壁合成有关	Han et al., 2012
马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>StIAA2</i>	调控株高、叶柄和茎的生长发育	Kloosterman et al., 2006
	<i>StIAA9</i>	参与马铃薯块茎的形成和发育	Gao et al., 2016

(Han et al., 2012)。 *GhAux1*、 *GhAux2*、 *GhAux3*、 *GhAux6*和 *GhAux7*主要在棉花的营养器官中表达, 参与棉花的营养生长。而 *GhAux4*和 *GhAux5*在棉花开花当天的胚珠中优先表达, 主要参与棉纤维的起始; *GhAux8*和 *GhIAA16*在棉花纤维发育阶段优先表达, 但 *GhAux8*在纤维早期伸长阶段表达, 而 *GhIAA16*在纤维起始和次生细胞壁增厚阶段表达; *GhAux9*在纤维中特异表达(Han et al., 2012), 表明 *Aux/IAA*在棉花各组织器官中的表达具有相似性和特异性, 但其基因功能及作用机理有待阐明。

马铃薯具有成为中国最主要经济作物的潜力, 但其根系结构狭窄且深入土壤的能力较弱, 是一种干旱敏感作物。 *OsIAA6*可调控水稻根系向地性生长从而提高耐旱性, 但其同源基因在马铃薯根系发育研究中并未见报道(韩悌倩, 2020)。在马铃薯中共发现26个 *Aux/IAA*基因, 分别命名为 *StIAA1–StIAA26* (Gao et al., 2016)。 *StIAA2*下调导致植株变高、叶柄下垂及茎尖的叶原基弯曲生长(Kloosterman et al., 2006), 表明 *StIAA2*在马铃薯茎和叶的生长发育过程中发挥重要作用。 *StIAA9*在块茎起始阶段高度表达并参与马铃薯块茎的形成和发育(Gao et al., 2016)。 *StIAAs*在马铃薯各组织和器官中大量表达。例如, *StIAA4*、 *StIAA7*、 *StIAA11*、 *StIAA17*、 *StIAA24*和 *StIAA25*在匍匐茎中高度表达; *StIAA1*、 *StIAA9*和 *StIAA18*在块茎起始阶段高度表达; *StIAA6*、 *StIAA15*和 *StIAA22*在块茎膨大阶段表达较为强烈; 此外, 在分化初期的匍

匍茎和块茎中发现 *StIAA8*、 *StIAA19*和 *StIAA21*大量表达(Gao et al., 2016), 表明 *StIAAs*参与马铃薯块茎的生长发育。

6 展望

早期生长素响应3大基因家族中, *Aux/IAA*家族研究得较为深入。其系统发育、蛋白结构、表达模式以及在植物生长发育等各个过程中的重要生理功能被逐渐揭示。 *Aux/IAA*家族在植物生长发育, 包括根、茎、叶、花、器官和果实形成中均起重要作用。研究发现 *ARF-Aux/IAA-CoRep*互作模式普遍存在。 *ARF-Aux/IAA*相互作用(如 *IAA28-ARFs*、 *SHY2/IAA3-ARF*和 *SLR/IAA14-ARF7-ARF19*)能调控侧根的形成, 为研究其它 *Aux/IAA-ARF*生长素信号通路调控植物根形成机制奠定了基础(Goh et al., 2012)。而且 *ARF-Aux/IAA*间的相互作用对果实发育也有调控作用(胡晓等, 2017), 为理解不同植物组织和器官形态发生及发育中的生物学意义提供了新思路。此外, 由于单子叶植物中有与拟南芥非同源的 *Aux/IAA*蛋白, 说明单子叶植物的 *Aux/IAA*蛋白具有一些特殊的功能与调控方式, 尚待后续研究证实。另外, 小麦、玉米、高粱、棉花和马铃薯 *Aux/IAA*家族的功能研究比较匮乏, 未来这些作物 *Aux/IAA*生物学功能的揭示, 将为通过分子设计育种获得优质高产作物提供基因资源。目前, *CRISPR/Cas9*定向敲除基因技术在水稻中获得广泛

应用,尤其是同时对多种靶基因进行定向敲除,简单便捷,且能更好地处理*Aux/IAA*功能冗余问题,为加快解析*Aux/IAA*功能奠定基础。进一步通过CRISPR/Cas9介导*Aux/IAA*基因的单碱基替换可创制优良农艺性状或抗逆的新种质资源,为快速改良农作物重要农艺性状和加快育种进程提供保障。

参考文献

- 韩梯倩 (2020). 干旱胁迫下马铃薯根系*Aux/IAA*转录因子的挖掘. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学. pp. 3–4.
- 胡晓, 侯旭, 袁雪, 管丹, 刘悦萍 (2017). ARF和*Aux/IAA*调控果实发育成熟机制研究进展. 生物技术通报 33(12), 37–44.
- 林雨晴, 齐艳华 (2021). 生长素输出载体PIN家族研究进展. 植物学报 56, 151–165.
- 刘艳娜 (2020). 小麦*TaIAA8-1B*基因的克隆与功能分析. 硕士学位论文. 青岛: 青岛大学. pp. 12–19.
- 马军, 徐通达 (2020). 植物非经典生长素信号转导通路解析. 生物技术通报 36(7), 15–22.
- 王婧 (2012). 拟南芥*Aux/IAA*家族基因*IAA8*参与花器官发育的研究. 博士学位论文. 武汉: 武汉大学. pp. 102–118.
- 王闵霞 (2016). 水稻分蘖调控基因*OsIAA16*的功能研究和*d14*突变体遗传修饰因子的创制. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. pp. 115–121.
- 王曦烨 (2016). 棉花*Aux/IAA*家族基因功能的初步探究. 硕士学位论文. 河南: 河南师范大学. pp. 15–17.
- 张战营 (2015). 水稻产量基因*Gnp4*的克隆与功能机理分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学. pp. 97–109.
- Abel S, Oeller PW, Theologis A (1994). Early auxin-induced genes encode short-lived nuclear proteins. *Proc Natl Acad Sci USA* 91, 326–330.
- Abel S, Theologis A (1995). A polymorphic bipartite motif signals nuclear targeting of early auxin-inducible proteins related to PS-IAA4 from pea (*Pisum sativum*). *Plant J* 8, 87–96.
- Audran-Delalande C, Bassa C, Mila I, Regad F, Zouine M, Bouzayen M (2012). Genome-wide identification, functional analysis and expression profiling of the *Aux/IAA* gene family in tomato. *Plant Cell Physiol* 53, 659–672.
- Bassa C, Mila I, Bouzayen M, Audran-Delalande C (2012). Phenotypes associated with down-regulation of *SI-IAA27* support functional diversity among *Aux/IAA* family members in tomato. *Plant Cell Physiol* 53, 1583–1595.
- Belin C, Megies C, Hauserová E, Lopez-Molina L (2009). Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell* 21, 2253–2268.
- 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.
- Chaaboun IS, Jones B, Delalande C, Wang H, Li ZG, Mila I, Frasse P, Latché A, Pech JC, Bouzayen M (2009). *SI-IAA3*, a tomato *Aux/IAA* at the crossroads of auxin and ethylene signaling involved in differential growth. *J Exp Bot* 60, 1349–1362.
- Chen DD, Richardson T, Chai SC, McIntyre CL, Rae AL, Xue GP (2016). Drought-up-regulated *TaNAC69-1* is a transcriptional repressor of *TaSHY2* and *TaIAA7*, and enhances root length and biomass in wheat. *Plant Cell Physiol* 57, 2076–2090.
- Chen SH, Zhou LJ, Xu P, Xue HW (2018). SPOC domain-containing protein Leaf inclination3 interacts with LIP1 to regulate rice leaf inclination through auxin signaling. *PLoS Genet* 14, e1007829.
- Colón-Carmona A, Chen DL, Yeh KC, Abel S (2000). *Aux/IAA* proteins are phosphorylated by phytochrome *in vitro*. *Plant Physiol* 124, 1728–1738.
- Deng W, Yan F, Liu MC, Wang XY, Li ZG (2012). Down-regulation of *SI-IAA15* in tomato altered stem xylem development and production of volatile compounds in leaf exudates. *Plant Signal Behav* 7, 911–913.
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Jones AM, Estelle M (2003). Auxin action in a cell-free system. *Curr Biol* 13, 1418–1422.
- Friml J (2003). Auxin transport—shaping the plant. *Curr Opin Plant Biol* 6, 7–12.
- Galli M, Liu QJ, Moss BL, Malcomber S, Li W, Gaines C, Federici S, Roshkovan J, Meeley R, Nemhauser JL, Gallavotti A (2015). Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture. *Proc Natl Acad Sci USA* 112, 13372–13377.
- Gao JP, Cao XL, Shi SD, Ma YL, Wang K, Liu SJ, Chen D, Chen Q, Ma HL (2016). Genome-wide survey of *Aux/IAA* gene family members in potato (*Solanum tuberosum*): identification, expression analysis, and evaluation of their roles in tuber development. *Biochem Biophys Res Commun* 471, 320–327.
- Goh T, Kasahara H, Mimura T, Kamiya Y, Fukaki H (2012). Multiple *AUX/IAA-ARF* modules regulate lateral root formation: the role of *Arabidopsis* *SHY2/IAA3*-mediated auxin signaling. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 367, 1461–1468.

- 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.
- Guilfoyle TJ, Hagen G** (2007). Auxin response factors. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 453–460.
- Hagen G, Guilfoyle T** (2002). Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol* **49**, 373–385.
- Han XY, Xu XY, Fang DD, Zhang TZ, Guo WZ** (2012). Cloning and expression analysis of novel *Aux/IAA* family genes in *Gossypium hirsutum*. *Gene* **503**, 83–91.
- Harper RM, Stowe-Evans EL, Luesse DR, Muto H, Tatematsu K, Watahiki MK, Yamamoto K, Liscum E** (2000). The *NPH4* locus encodes the auxin response factor ARF7, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. *Plant Cell* **12**, 757–770.
- Ishiguro S, Kawai-Oda A, Ueda J, Nishida I, Okada K** (2001). The *DEFECTIVE IN ANTHHER DEHISCENCE1* gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **13**, 2191–2209.
- 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.
- Jain M, Khurana JP** (2009). Transcript profiling reveals diverse roles of auxin-responsive genes during reproductive development and abiotic stress in rice. *FEBS J* **276**, 3148–3162.
- Jia ML, Li YN, Wang ZY, Tao S, Sun GL, Kong XC, Wang K, Ye XG, Liu SS, Geng SF, Mao L, Li AL** (2021). TaIAA21 represses TaARF25-mediated expression of *TaERFs* required for grain size and weight development in wheat. *Plant J* **108**, 1754–1767.
- Jiang L, Li ZN, Yu XM, Liu CB** (2021). Bioinformatics analysis of *Aux/IAA* gene family in maize. *Agron J* **113**, 932–942.
- John ME, Keller G** (1996). Metabolic pathway engineering in cotton: biosynthesis of polyhydroxybutyrate in fiber cells. *Proc Natl Acad Sci USA* **93**, 12768–12773.
- Jung H, Lee DK, Choi YD, Kim JK** (2015). *OsIAA6*, a member of the rice *Aux/IAA* gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth. *Plant Sci* **236**, 304–312.
- Kitomi Y, Inahashi H, Takehisa H, Sato Y, Inukai Y** (2012). *OsIAA13*-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci* **190**, 116–122.
- Kloosterman B, Visser RGF, Bachem CWB** (2006). Isolation and characterization of a novel potato *Auxin/Indole-3-Acetic Acid* family member (*StIAA2*) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis. *Plant Physiol Biochem* **44**, 766–775.
- Leyser O** (2018). Auxin signaling. *Plant Physiol* **176**, 465–479.
- Liscum E, Reed JW** (2002). Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol Biol* **49**, 387–400.
- Liu JY, Shi MJ, Wang J, Zhang B, Li YS, Wang J, El-Sappah AH, Liang Y** (2020). Comparative transcriptomic analysis of the development of sepal morphology in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Int J Mol Sci* **21**, 5914.
- López-Bucio J, Ortiz-Castro R, Ruíz-Herrera LF, Juárez CV, Hernández-Madrigal F, Carreón-Abud Y, Martínez-Trujillo M** (2015). Chomate induces adventitious root formation via auxin signaling and SOLITARY-ROOT/IAA-14 gene function in *Arabidopsis thaliana*. *BioMetals* **28**, 353–365.
- 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.
- Morgan KE, Zarembinski TI, Theologis A, Abel S** (1999). Biochemical characterization of recombinant polypeptides corresponding to the predicted $\beta\alpha\alpha$ fold in Aux/IAA proteins. *FEBS Lett* **454**, 283–287.
- Nagpal P, Ellis CM, Weber H, Ploense SE, Barkawi LS, Guilfoyle TJ, Hagen G, Alonso JM, Cohen JD, Farmer EE, Ecker JR, Reed JW** (2005). Auxin response factors ARF6 and ARF8 promote jasmonic acid production and flower maturation. *Development* **132**, 4107–4118.
- Nakamura A, Umemura I, Gomi K, Hasegawa Y, Kitano H, Sazuka T, Matsuoka M** (2006). Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein. *Plant J* **46**, 297–306.
- Ni J, Wang GH, Zhu ZX, Zhang HH, Wu YR, Wu P** (2011). *OsIAA23*-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J* **68**, 433–442.
- Qiao JY, Jiang HZ, Lin YQ, Shang LG, Wang M, Li DM, Fu XD, Geisler M, Qi YH, Gao ZY, Qian Q** (2021). A novel *miR167a-OsARF6-OsAUX3* module regulates grain length and weight in rice. *Mol Plant* **14**, 1683–1698.

- Qiao LY, Zhang XJ, Han X, Zhang L, Li X, Zhan HX, Ma J, Luo PG, Zhang WP, Cui L, Li XY, Chang ZJ** (2015). A genome-wide analysis of the *auxin/indole-3-acetic acid* gene family in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front Plant Sci* **6**, 770.
- Reed JW** (2001). Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci* **6**, 420–425.
- Rogg LE, Lasswell J, Bartel B** (2001). A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. *Plant Cell* **13**, 465–480.
- 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.
- Sakamoto T, Morinaka Y, Inukai Y, Kitano H, Fujioka S** (2013). Auxin signal transcription factor regulates expression of the brassinosteroid receptor gene in rice. *Plant J* **73**, 676–688.
- Salehin M, Li BH, Tang M, Katz E, Song L, Ecker JR, Kliebenstein DJ, Estelle M** (2019). Auxin-sensitive Aux/IAA proteins mediate drought tolerance in *Arabidopsis* by regulating glucosinolate levels. *Nat Commun* **10**, 4021.
- Singla B, Chugh A, Khurana JP, Khurana P** (2006). An early auxin-responsive *Aux/IAA* gene from wheat (*Triticum aestivum*) is induced by epibrassinolide and differentially regulated by light and calcium. *J Exp Bot* **57**, 4059–4070.
- Smalle J, Vierstra RD** (2004). The ubiquitin 26S proteasome proteolytic pathway. *Annu Rev Plant Biol* **55**, 555–590.
- 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.
- Song YL, You J, Xiong LZ** (2009). Characterization of *OsIAA1* gene, a member of rice *Aux/IAA* family involved in auxin and brassinosteroid hormone responses and plant morphogenesis. *Plant Mol Biol* **70**, 297–309.
- Su LY, Audran C, Bouzayen M, Roustan JP, Chervin C** (2015). The *Aux/IAA*, *SI-IAA17* regulates quality parameters over tomato fruit development. *Plant Signal Behav* **10**, e1071001.
- Su LY, Bassa C, Audran C, Mila I, Cheniclet C, Chevalier C, Bouzayen M, Roustan JP, Chervin C** (2014). The auxin *SI-IAA17* transcriptional repressor controls fruit size via the regulation of endoreduplication-related cell expansion. *Plant Cell Physiol* **55**, 1969–1976.
- 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.
- Tatematsu K, Kumagai S, Muto H, Sato A, Watahiki MK, Harper RM, Liscum E, Yamamoto KT** (2004). *MASSU-GU2* encodes *Aux/IAA19*, an auxin-regulated protein that functions together with the transcriptional activator NPH4/ARF7 to regulate differential growth responses of hypocotyl and formation of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **16**, 379–393.
- Tian Q, Reed JW** (1999). Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* *SHY2/IAA3* gene. *Development* **126**, 711–721.
- Timpte C, Wilson AK, Estelle M** (1994). The *axr2-1* mutation of *Arabidopsis thaliana* is a gain-of-function mutation that disrupts an early step in auxin response. *Genetics* **138**, 1239–1249.
- Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle TJ** (2004). *Aux/IAA* proteins contain a potent transcriptional repression domain. *Plant Cell* **16**, 533–543.
- Tiwari SB, Wang XJ, Hagen G, Guilfoyle TJ** (2001). *AUX/IAA* proteins are active repressors, and their stability and activity are modulated by auxin. *Plant Cell* **13**, 2809–2822.
- Uehara T, Okushima Y, Mimura T, Tasaka M, Fukaki H** (2008). Domain II mutations in *CRANE/IAA18* suppress lateral root formation and affect shoot development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* **49**, 1025–1038.
- 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.
- Von Behrens I, Komatsu M, Zhang YX, Berendzen KW, Niu XM, Sakai H, Taramino G, Hochholdinger F** (2011). *Rootless with undetectable meristem 1* encodes a monocot-specific *AUX/IAA* protein that controls embryonic seminal and post-embryonic lateral root initiation in maize. *Plant J* **66**, 341–353.
- Walker JC, Key JL** (1982). Isolation of cloned cDNAs to auxin-responsive poly(A)⁺RNAs of elongating soybean hypocotyl. *Proc Natl Acad Sci USA* **79**, 7185–7189.
- Wang SK, Bai YH, Shen CJ, Wu YR, Zhang SN, Jiang DA, Guilfoyle TJ, Chen M, Qi YH** (2010a). Auxin-related gene families in abiotic stress response in *Sorghum bico-*

- lor. *Funct Integr Genomics* **10**, 533–546.
- Wang YJ, Deng DX, Bian YL, Lv YP, Xie Q** (2010b). Genome-wide analysis of primary auxin-responsive *Aux/IAA* gene family in maize (*Zea mays* L.). *Mol Biol Rep* **37**, 3991–4001.
- Weijers D, Wagner D** (2016). Transcriptional responses to the auxin hormone. *Annu Rev Plant Biol* **67**, 539–574.
- Wilson AK, Pickett FB, Turner JC, Estelle M** (1990). A dominant mutation in *Arabidopsis* confers resistance to auxin, ethylene and abscisic acid. *Mol Gen Genet* **222**, 377–383.
- Woodward AW, Bartel B** (2005). Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot* **95**, 707–735.
- Worley CK, Zenser N, Ramos J, Rouse D, Leyser O, Theologis A, Callis J** (2000). Degradation of *Aux/IAA* proteins is essential for normal auxin signaling. *Plant J* **21**, 553–562.
- Yang XQ, Lee S, So JH, Dharmasiri S, Dharmasiri N, Ge L, Jensen C, Hangarter R, Hobbie L, Estelle M** (2004). The *IAA1* protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCF^{TIR1}. *Plant J* **40**, 772–782.
- Zhang AY, Yang X, Lu J, Song FY, Sun JH, Wang C, Lian J, Zhao LL, Zhao BC** (2021). *OsIAA20*, an *Aux/IAA* protein, mediates abiotic stress tolerance in rice through an ABA pathway. *Plant Sci* **308**, 110903.
- Zhang JH, Chen RG, Xiao JH, Qian CJ, Wang TT, Li HX, Ouyang B, Ye ZB** (2007). A single-base deletion mutation in *SIIAA9* gene causes tomato (*Solanum lycopersicum*) entire mutant. *J Plant Res* **120**, 671–678.
- Zhang SN, Wang SK, Xu YX, Yu CL, Shen CJ, Qian Q, Geisler M, Jiang DA, Qi YH** (2015). The auxin response factor, *OsARF19*, controls rice leaf angles through positively regulating *OsGH3-5* and *OsBRI1*. *Plant Cell Environ* **38**, 638–654.
- Zhao Z, Andersen SU, Ljung K, Dolezal K, Miotk A, Schultheiss SJ, Lohmann JU** (2010). Hormonal control of the shoot stem-cell niche. *Nature* **465**, 1089–1092.
- Zhu ZX, Liu Y, Liu SJ, Mao CZ, Wu YR, Wu P** (2012). A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Mol Plant* **5**, 154–161.

Advances in Biological Functions of *Aux/IAA* Gene Family in Plants

Yanyan Li¹, Yanhua Qi^{1,2*}

¹College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010022, China; ²Inner Mongolia Key Laboratory of Herbage & Endemic Crop Biotechnology, Key Laboratory of Herbage & Endemic Crop Biology of Ministry of Education, School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010000, China

Abstract Auxin is one of the most important plant hormones and plays a key role in regulating plant growth and development. In plants, early auxin responsive gene families, such as *Aux/IAA* (*Auxin/Indole acetic acid repressors*), *GH3* (*Gretchen Hagen3*) and *SAUR* (*Small Auxin up RNA*), are rapidly induced and up-regulated by auxin treatment. *Aux/IAA* gene family is generally composed of four conserved domains. Domain I inhibits the expression of downstream genes in the auxin signaling pathway, and domain II is mainly regulated by Transport Inhibitor Response 1 (TIR1) in auxin signal transduction, thus affecting the stability of *Aux/IAA*. Domain III/IV regulates auxin signaling by interacting with Auxin Response Factor (ARF). *Aux/IAA* gene family has been reported to play an important role in organ development, root formation, stem elongation and leaf expansion in dicotyledonous *Arabidopsis thaliana* while in monocotyledonous rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticum aestivum*), *Aux/IAA* mainly affects root development and plant architecture. However, the functions of most *Aux/IAA* genes remain unclear and need to further study. In this article, we reviewed the structure and function of *Aux/IAA* protein, and the auxin signal transduction pathway in *Arabidopsis*, cereal crops and other plants to provide clues for fully revealing the biofunction of the *Aux/IAA* gene family.

Key words *Aux/IAA* protein, auxin, *Arabidopsis thaliana*, biofunctions, cereal crops

Li YY, Qi YH (2022). Advances in biological functions of *Aux/IAA* gene family in plants. *Chin Bull Bot* **57**, 30–41.

* Author for correspondence. E-mail: qyhjp@zju.edu.cn