

评述与展望

Review and Progress

生物钟的基因调控对植物生长发育的影响

李宗飞^{1,3}, 周味^{1,2}, 刘振鹏^{1,2}, 方宣钧^{1,2,3}

1 浙江农林大学暨阳学院生命科学研究, 诸暨, 311800

2 海南省热带农业资源开发利用研究所, 三亚, 572025

3 广西大学生命科学与技术学院, 南宁, 530005

✉ 通讯作者: jim.xj.fang@hitar.org; 作者

豆科基因组学与遗传学, 2015 年, 第 06 卷, 第 1 篇 doi: 10.5376/lgg.cn.2015.06.0001

收稿日期: 2015 年 01 月 12 日

接受日期: 2015 年 02 月 15 日

发表日期: 2015 年 03 月 10 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

李宗飞等, 2015, 生物钟的基因调控对植物生长发育的影响, 豆科基因组学与遗传学(online), 06(1): 1-4 (doi: 10.5376/lgg.cn.2015.06.0001)

引用格式(英文):

Li et al., 2015, Effects of Gene Regulation of Circadian Clock on Plant Growth and Development, Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), 06(1): 1-4 (doi: 10.5376/lgg.cn.2015.06.0001)

摘要 生物钟参与植物生长调控主要是通过控制基因的表达来实现的, 在外界环境的改变下, 如温度、光照, 引起与生物钟调控的相关基因(*ELF3*, *CO*, *GI* 等)在植物体内的表达量的改变, 参与植物生理变化。本综述主要从基因上分析生物钟调控对胚轴生长的影响、对开花的影响, 以及生物钟与植物抗逆性的关系, 植物中存在着相关的基因分别控制每一部分的生理过程。因而, 了解植物的生物钟, 对于掌握植物的生长规律有着十分重要的意义。

关键词 生物钟; 基因调控; 植物生长

Effects of Gene Regulation of Circadian Clock on Plant Growth and Development

Li Zongfei^{1,3}, Zhuo Wei^{1,2}, Liu Zhenpeng^{1,2}, Fang Xuanjun^{1,2,3}

1 Institute of Life Science, Jiyang College of Zhejiang A&F University, Zhuji, 311800

2 Hainan Institute of Tropical Agricultural Resources, Sanya, 572025

3 College of Life Sciences and Technology, Guangxi University, Nanning, 530005

✉ Corresponding author, jim.xj.fang@hitar.org; Authors

Abstract The circadian clock is involved in the regulation of plant growth by controlling the expression of genes. The environment changes, such as illumination and temperature, can cause the changes of the expression of gene that related with the circadian clock regulation (*ELF3*, *CO*, *GI*, etc.), and participate physiological changes in plants. In this review, we mainly analyzed the effects of circadian clock regulation on the growth of hypocotyl, flowering, and the relationship between circadian clock and plant stress resistance at the level of genes. There are genes related to each part of physiological process in the plant. Therefore, understanding the circadian clock of the plant is very important to master the law of the growth of plants.

Keywords Gene; Circadian Clock; Plant growth

生物钟是生物生理活动的周期性波动的内生节奏, 这种内生节奏的周期实际上并不是准确的 24 小时, 而是在 22~28 小时之间, 因此称为近似昼夜节律(circadian rhythms), 也称为昼夜节律时间钟(circadian clock)或生物钟(biological clock)。受植物生物钟的调节, 植物的许多生理和生化反应都表现出一种内在的近似于 24 小时的昼夜节律现象。

大多数高等植物, 其内在的生物钟机制明显的控制着自身的许多生理生化反应, 如花期转化, 叶

片运动, 气孔闭合, 种子萌发等(李宗飞等, 2015)。它的这些有规律的周期性变化是由体内某些细胞组织和器官内特殊的遗传物质基因控制的。

生物钟参与调控植物体几乎所有的新陈代谢、生长发育过程, 植物体自身的内源节律(基因表达, 营养吸收利用, 激素应答等)与外部环境(光, 温度, 生物, 非生物胁迫信号等)达到空间和时间上的协同。目前植物中存在的调控生物钟的可能核心循环途径基因, 例如: *CCA1*、*LHY*、*TOC1*、*GI*、*ELF3*

等, 都是目前研究比较深入并且得到多数人认可的。正是由于生物钟的调控, 植物在环境变化的时候, 能做出相应的反应以更好地适应环境。

生物钟参与植物生长调控主要是通过控制基因的表达来实现的, 本综述具体阐述了在外界环境的改变下, 如温度、光照, 引起与生物钟调控的相关基因(*ELF3*, *CO*, *GI*等)在植物体内的表达量的改变, 参与植物生理变化。

1 生物钟调控胚轴的生长

生物钟在调控胚轴生长中的作用被认为主要是控制光信号输入的途径, 这种作用类似于控制CAB基因的表达。它就像是一个“大门”一样, 即使在有光的条件下, 当这个大门关上的时候, 光信号输入的途径也就被抑制了, 而这种抑制作用可以促使胚轴的延伸。*ELF3*在控制这个“大门”机制中起着重要的作用, 因此, *elf3*等位基因缺失突变株系就会造成胚轴节律性延伸能力的丧失(Strasser et al., 2009)。*TOC1*和其他一些生物钟相关的成分, 比如*ZTL*, *FKF1*, *ELF3*, *ELF4*, *GI*, *SRR1* (sensitivity to red light reduced 1)的突变株系也会影响生物钟和胚轴的长度。这些突变株系的胚轴长度的改变可能是由于生物钟调控的细胞体积膨胀途径的某种缺陷(Dowson-Day and Millar, 1999)。

PIF4(phytochrome interactingfactor 4) 和 *PIF5*(phytochrome interactingfactor 5) (Niwa et al., 2009), 在生物钟调控光周期控制的胚轴伸长的生理途径中起着重要的作用, *PIF4*和 *PIF5*属于 bHLH 型转录因子, 可以与光敏色素相互作用。在夜晚, *PIF4*和 *PIF5*需要短日照条件来刺激其表达量的增加, 而长日照条件则不足以促进其表达。所以, 光周期控制的胚轴延伸与短日照条件下 *PIF4*与 *PIF5*的积累有关, 这是由内在的生物钟机制和外在的光周期机制一致性决定的。

2 光周期控制的开花时间

开花时间的发生是植物对多种环境信号所作出一系列的复杂的生理反应, 这些信号包括季节性的白天时间长度和温度的改变(Hayama and Coupland, 2004)。许多植物在长期的进化过程中, 在体内形成了能够应对季节性的日照的变化来在最有利的繁殖的时间开花的机制。在拟南芥中, 花期转化过程中一个关键性的基因就是 *CO* (Putterill et al., 1995)。*CO* 是一个生物钟相关的基因(Hayama and Coupland, 2003)。*CO* 的这种表达机制与它在控制 FT 的活性有关。FT 是一个及其重要的催化开花的基因, 并且它的表达与 *CO* 的活性有着紧密的联系(Kardailsky et al., 1999; Kobayashi et al., 1999; Samach et al., 2000)。由 *CO* 调控的 FT 的与光照一致的活性事光周期控制

开花时间生理途径中的一个重要环节(Roden et al., 2002), 并且有 2 个光受体, *PHYA* 和 *CRY2*, 都参与了这个过程。

Sawa 等(2007)的研究提供了一个模型, 在这个模型中, *FKF1* 和 *GI* 蛋白通过相互作用形成了一个蓝光依赖型的复合物。这种相互作用的时间就决定了一天当中 *CO* 基因表达的时间。*FKF1* 的作用依赖于 *GI*, 而 *GI* 可以与 *CO* 的抑制子, *CDF1* 结合并控制 *CDF1* 的稳定性。*GI*, *FKF1* 和 *CDF1* 的蛋白可以与 *CO* 的染色体区域结合, 这样, *FKF1* 和 *GI* 形成的复合体可以在一天的下午时分结合到 *CO* 的启动子区域以调控 *CO* 基因的表达。这个模型在一定程度上解释了光照如何与生物钟精确地调控光周期控制的开花。

GI 是另外一个与生物钟控制开花周期相关的基因。*GI* 编码一个新的, 预测的膜蛋白, 它最初在长日照条件下花期延长非常明显的表型中鉴定出来的(Fowler et al., 1999)。进一步的实验表明 *gi* 突变株系对生物钟调控的叶子运动和转录物振荡有着某种缺陷(Park et al., 1999), 并且 *GI* 转录物的节律性的表达也发生了改变。上述的研究结果表明, *GI* 可能形成了一个反馈调控环来行使正常的生物钟功能(Lin et al., 1998; 唐唯其, 2008)。在 *CCA1/LHY* 过量表达的株系中, *GI* 正常的节律性表达被打断甚至表现为相反的表型, *GI* 的缺失会造成 *CCA1* 和 *LHY* 的表达的下降。对 *GI* 相互作用的基因的鉴定有助于阐述 *GI* 在生物钟调控网络中的作用。从红光条件下子叶下胚轴延长的实验中筛选了 *GI* 的等位基因(Huq et al., 2000)。上述的研究表明, *GI* 与 *PHYB* 的功能有一定的联系, 但是, *GI* 在光调控的开花周期和胚轴延伸生理途径中的作用还有待进一步的研究。

Wu 等(2008)在拟南芥中鉴定了 2 个新的生物钟相关基因。*LWD1* (light-regulated wd1)和 *LWD2*, 它们在光周期控制的开花的生理途径中发挥着作用。*lwd1lwd2* 双突变株系表现为早花表型, 其 *CO* 基因的节律性表达发生了明显地改变, *FT* (flowering locus T)基因在黄昏前的表达增加。在有输入信号条件下, 生物钟调控网络的中央振荡器成分 *TOC1*, *LHY/CCA1* 和 *ELF4*, 以及光周期输出成分中 *GI*, *FKF1*, *CDF* (CELL GROWTH DEFECT FACTOR), *CO* (constans), *FT* 基因的表达模式比野生型的提前了 3 h, 并且它们的周期都缩短了, 这些研究结果表明 *LWD1/LWD2* 蛋白在生物钟中的功能调控光周期控制下的开花。

3 生物钟调控的冰冻胁迫

Nakamichi 等(2009)通过构建 *PRR5*, 7, 9 三突变体(D975)来从分子遗传学水平来研究生物钟与植物抗逆性的关系。当夜晚来临的时候, 野生型中

“夜间基因”的表达量就会增加,同时,“日间基因”的表达量就会下降。而在 D975 突变株系,当夜晚来临的时候,这些基因的表达却保持不变。与野生型相比, D975 突变株系中的“夜间基因”的表达量要低一些,而“日间基因”的表达量却要高一些。Nakamichi 进一步用生物信息学的方法对这些表达量提高的基因进行分析,发现它们与植物应对冰冻胁迫有着明显的关系。与野生型相比, D975 对冰冻,高盐,干旱等逆境有着更高的抗性。与此同时,与植物抗性有着密切关系的 *DREB1* (DRE BINDING PROTEIN 1) 或者 *CBF* (C-REPEAT-BINDING FACTOR) 基因在 D975 中表达量也比野生型的高。这些研究表明, *PRR5*, 7, 9 可能通过调控 *DREB1/CBF* 基因的表达节奏来参与植物抗冰冻胁迫的胜利途径。

Ramos 等(2005)的研究表明冰冻天气可能会扰乱栗子体内的生物钟节奏。Ramos 发现在冬眠期间,生物钟调控核心途径的 *CsLHY* 基因和 *CsTOC1* 基因的表达量要高于正常条件,并且表达缺乏节律性。将正在发芽的种子迅速冷冻到 4°C,也会出现类似的情况。不过在拟南芥中还没有出现类似的情形。

4 展望

生物钟通过精确控制相关基因的表达来调控各种生理发育的节律性,这种节律性是植物乃至整个生物界在长期的自然选择过程中形成的(Green et al., 2002; Michael et al., 2003)。对植物的生存来说是十分重要的。植物的这种内在的生物钟可以在地球的日夜转换中精确地安排植物在各个时间段的生理活动。目前大部分生物钟的研究都是围绕光而展开的,其他与生物钟相关的因素比如温度或者激素的研究还不够深入,同时,对植物生物钟作用的机制虽然建立了一系列的模型,但是这些模型还需要进一步的精确化,生物钟的某些成分还需要进一步的研究来确定其在具体的生理生化功能。

总之,植物的生物钟是植物在长期的进化过程中形成的一种非常重要的生理机制,影响到植物的很多重要的生理途径,对其的研究有助于我们了解植物的体内大多数生理活动的作用机制,目前对植物生物钟的研究已经在拟南芥中达到一定的深度,但是,对整个高等植物界生物钟的了解和认识还需要更多,更深入,更全面的研究。

作者贡献

李宗飞是本研究的执行人,负责文献收集及文章初稿写作;周味、刘振鹏参与文献调研、初稿的形成和修改;方宣钧指导论文的写作及修改。全体作者阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由海南省热带农业资源开发利用研究所开放研究基金项目资助。

参考文献

- Dowson-Day M.J., and Millar A.J., 1999, Circadian dysfunction causes aberrant hypocotyl elongation patterns in *Arabidopsis*, *Plant J.*, 17(1): 63-71
- Fowler S., Lee K., Onouchi H., Samach A., Richardson K., Morris B., Coupland G., and Putterill J., GIGANTEA: a circadian clockcontrolled gene that regulates photoperiodic flowering in *Arabidopsis* and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains, *EMBO J.*, 1999, 18: 4679-4688
- Green R.M., Tingay S., Wang Z.Y., and Tobin E.M., 2002, Circadian rhythms confer a higher level of fitness to *Arabidopsis* plants, *Plant Physiol.*, 129(2): 576-584
- Huq E., Tepperman J.M., and Quail P.H., 2000, GIGANTEA is a nuclear protein involved in hytochrome signaling in *Arabidopsis*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97(17): 9789-9794
- Hayama R and Coupland G, 2003, Shedding light on the circadian clock andthe photoperiodic control of flowering, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 6(1): 13-19
- Hayama R. and Coupland G., 2004, The molecular basis of diversity in thephotoperiodic flowering responses of *Arabidopsis* and rice, *Plant Physiol.*, 135(2): 677-684
- Kardailsky I., Shukla V.K., Ahn J.H., Dagenais N., Christensen S.K., Nguyen J.T., Chory J., Harrison M.J., and Weigel D., 1999, Activation tagging of the floral inducer *FT*, *Science*, 286(5446): 1962-1965
- Kobayashi Y., Kaya H., Goto K., Iwabuchi M., and Araki T., 1999, A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals, *Science*, 286(5446): 1960-1962
- Lin C.T., Yang H.Y., Guo H.W., Mockler T., Chen J., and Cashmore A.R., 1998, Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(5): 2686-2690
- Li Z.F., Zhang J., Liu Z.P., and Fang X.J., 2015, Gene Regulation Network of Biological Clock in Plant, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (online) (Molecular Plant Breeding), 13(1): 1001-1008(李宗飞, 张洁, 刘振鹏, 方宣钧, 2015, 植物生物钟的基因调控网络, *分子植物育种*(online), 13(1): 1001-1008)
- Michael T.P., Salome P.A., Yu H.J., Spencer T.R., Sharp E.L., Mcpeek M.A., Alonso J.M., Ecker J.R., and McClung C.R., 2003, Enhanced fitness conferred by naturally occurring variation in the circadian clock, *Science*, 302(5647): 1049-1053
- Nakamichi N., Kusano M., Fukushima A., Kita M., Ito S., Yamashino T., Saito K., Sakakibara H., and Mizuno T., 2009, Transcript profiling of an *arabidopsis PSEUDO RESPONSE REGULATOR* arrhythmic triple mutant reveals a role for the circadian clock in cold stress response, *Plant Cell Physiol.*, 50(3): 447-462

- Niwa Y., Yamashino T., and Mizuno T., 2009, The circadian clock regulates the photoperiodic response of hypocotyl elongation through a coincidence mechanism in *Arabidopsis thaliana*, *Plant and Cell Physiology*, 50(4): 838-854
- Park D.H., Somers D.E., Kim Y.S., Choy Y.H., Lim H.K., Soh M.S., Kim H.J., Kay S.A., and Nam H.G., 1999, Control of circadian rhythms and photoperiodic flowering by the *Arabidopsis GIGANTEA* gene, *Science*, 285(5433): 1579-1582
- Putterill J., Robson F., Lee K., Simon R., and Coupland G., 1995, The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors, *Cell*, 80(6): 847-857
- Ramos A., Pe´rez-Solı´s E., Iba´nˆez C., Casado R., Collada C., Go´mez L., Aragoncillo C., and Allona I., 2005, Winter disruption of the circadian clock in chestnut, 102(19): 7037-7042
- Roden L.C., Song H.R., Jackson S., Morris K., and Carre I.A., 2002, Floral responses to photoperiod are correlated with the timing of rhythmic expression relative to dawn and dusk in *Arabidopsis*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(20): 13313-13318
- Samach A., Onouchi H., Gold S.E., Ditta G.S., Schwarz-Sommer Z., Yanofsky M.F., and Coupland G., 2000, Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis*, *Science*, 288(5471): 1613-1616
- Strasser B., Alvarez M.J., Califano A., and Cerda P.D., 2009, A complementary role for *ELF3* and *TFL1* in the regulation of flowering time by ambient temperature, *The Plant Journal*, 58(4), 629-640
- Sawa M., Nusinow D.A., Kay S.A., and Imaizumi T., 2007, *FKF1* and *GIGANTEA* complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis*, 318(5848): 261-265
- Tang W.Q., 2008, Bioinformatics analysis of plant light signal transduction pathway, Thesis for M.S., Fujian Agriculture and Forestry University, Supervisor, Wu W.R., PP.1-80 (唐唯其, 2008, 植物光信号传导途径的生物信息学分析, 硕士学位论文, 福建农林大学, 导师: 吴为人, pp.1-80)
- Wu J.F., Wang Y., and Wu S.H., 2008, Two new clock proteins, *LWD₁* and *LWD₂*, regulate *Arabidopsis* photoperiodic flowering, *Plant Physiology*, 148(2): 948-959