

·综述·

F-box 蛋白在植物生长发育中的功能研究进展

吴丹, 唐冬英, 李新梅, 李丽, 赵小英*, 刘选明

(湖南大学 生物学院 植物功能基因组学与发育调控湖南省重点实验室, 中国湖南 长沙 410082)

摘要: 在真核生物中, 由泛素介导的蛋白降解途径与植物生长发育密切相关。F-box 蛋白家族是一类含有 F-box 基序(motif), 在泛素介导的蛋白质水解过程中具有底物识别特性的蛋白质家族。目前, 从各种植物中已鉴定出大量的 F-box 蛋白质, 这类蛋白质在植物激素的信号转导、光信号转导、自交不亲和以及花器官发育等许多生理过程中都具有重要功能。研究发现 F-box 蛋白在调控植物生长发育过程中所发挥的功能与其结构及泛素蛋白酶体途径密切相关。

关键词: F-box 蛋白; SKP1-CUL1-F-box (SCF)复合体; 泛素蛋白酶体途径(UPS)

中图分类号: Q946.1

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2015)04-0362-06

Progresses on F-box Protein Function in Plant Growth and Development

WU Dan, TANG Dong-ying, LI Xin-mei, LI Li, ZHAO Xiao-ying*,
LIU Xuan-ming

(Hunan Provincial Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Developmental Regulation, College of Biology, Hunan University, Changsha 410082, Hunan, China)

Abstract: In eukaryotes, the ubiquitin-mediated protein degradation pathway was closely associated with plant growth and development. F-box protein is an expanding family of eukaryotic protein characterized by an F-box motif which has specificity of substrate recognition in the ubiquitin-mediated proteolysis. Currently, many F-box proteins have been identified in plants which play important roles in various biological processes such as hormone signal transduction, light signal transduction, self-incompatibility and floral development. Research indicated that the function of F-box protein in regulating the growth and development of the plant was closely related to its structure and the ubiquitin-proteasome pathway.

Key words: F-box protein; SKP1-CUL1-F-box complex (SCF); ubiquitin proteasome system (UPS)

(Life Science Research, 2015, 19(4): 362~367)

自从在人类中发现了第一个 F-box 蛋白(Cyclin F), 许多含有 F-box 结构域的 F-box 蛋白被陆续发现^[1]。有趣的是 F-box 基因的数目在不同物种间的差异非常大, 在酵母、线虫、果蝇和人类中分别有 14、337、24 和 38 个 F-box 基因被发现, 而在拟南芥和水稻基因组中至少有 694 和 687 个 F-box 基因被鉴定, 使 F-box 家族成为植物中的超大家族之一, F-box 基因序列的差异导致其在

功能上的改变^[2]。植物 F-box 蛋白调控许多关键生理过程, 包括激素调控、光信号转导、自交不亲和、花器官发育、抵抗病原菌侵袭等, 这主要是因为它在蛋白泛素化及降解过程中具有特异识别被降解蛋白的作用^[3]。本文对 F-box 蛋白的结构及其在调控植物生长发育中的功能进行综述, 探讨了与该类蛋白相关的主要生命活动。

收稿日期: 2014-12-25; 修回日期: 2015-03-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31171176); 湖南省自然科学基金资助项目(11JJJA002); 植物分子遗传国家重点实验室开放课题项目(Y109Z711T1)

作者简介: 吴丹(1990-), 女, 安徽滁州人, 硕士研究生, 主要从事植物光形态建成分子生物学研究; *通讯作者: 赵小英(1973-), 女, 湖南慈利人, 湖南大学生物学院教授, 博士, 主要从事植物赤霉素信号转导和植物光形态建成的分子生物学及生理学研究, Tel: 0731-88664048, E-mail: zxy_mm@163.com.

1 F-box蛋白的结构

F-box 蛋白质 N-端是由 40~50 个氨基酸组成的 F-box 结构域, C-端通常含有一些与蛋白质相互作用密切相关的二级结构, 这些结构介导了底物识别的特异性。根据 C 端二级结构的不同, F-box 蛋白质可以分为三类, 即 FBXL、FBXW、FBXO。其中, FBXL 是指 C 端含有亮氨酸重复序列(LRRs)的蛋白质; FBXW 是指 C 端含 WD 重复序列的蛋白质; FBXO 是指 C 端含有其他二级结构如亮氨酸拉链(LRR)、WD、Kelch、锌指结构等或无其他明显结构的蛋白质。除这些区域外, F-box 蛋白的其他区域基本无保守性^[1]。

2 F-box蛋白与泛素蛋白酶体途径

泛素是一种存在于大多数真核细胞中, 由几十个氨基酸组成的高度保守的小蛋白质。它的主要功能是标记需要分解掉的蛋白使其被水解。泛素介导的蛋白质降解途径 UPS (ubiquitin proteasome system) 是真核生物体内最主要的蛋白水解途径^[4]。拟南芥基因组序列分析显示, 约 5% 的编码蛋白在 UPS 通路中起作用, 这表明该途径参与调控植物的大多数生物学过程^[5]。

在 UPS 途径中, 靶蛋白的泛素化需要 3 种酶的参与, 它们分别为泛素活化酶 (ubiquitin-activating enzyme, 简称 E1)、泛素耦联酶 (ubiquitin-conjugating enzyme, Ubc, 简称 E2) 和泛素连接酶 (ubiquitin ligase, 简称 E3)。由于 E3 具有底物特异性, 通过识别特异靶蛋白而介导其通过 UPS 途径降解, 因而是目前研究的热点。在拟南芥基因组中大约有 1 200 个 E3^[6]。这些 E3 可归为几个大的家族, 其中 SCF 复合物是最大的, 也是研究得相对比较清楚的一个家族^[7]。SCF (Skp, Cullin, F-box) 复合体由 4 个亚基组成, 包括 Cullin (CUL1), Suppressor of kinetochore protein 1 (SKP1, 在拟南芥中称为 Arabidopsis SKP1-like [ASK]), RING-BOX1 (RBX1) 和 F-box 蛋白。其中 CUL1、SKP1 和 RBX1 这 3 个亚基组成一个一般性骨架, 通过与不同的 F-box 蛋白结合而识别不同的底物(图 1)^[1]。

3 F-box蛋白在植物生长发育中的功能

在拟南芥中约存在 700 个 F-box 基因, 因而在植物体内可形成大量不同的 SCF 复合物, 通过特异识别不同的靶蛋白而参与调控许多生理现

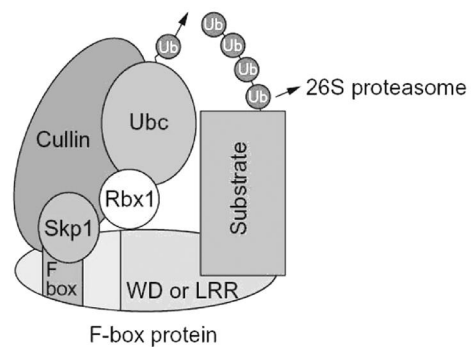


图 1 SCF 复合物

Fig.1 The SCF E3 complex

象, 包括激素信号反应、光信号反应、生物钟、开花时间和抗病反应等^[3, 4, 7]。

3.1 F-box蛋白参与植物激素信号转导

植物激素乙烯是一种气态分子, 控制植物生长的各个方面, 包括幼苗发育、叶片与花的衰老、果实成熟、花器官的性别决定、根毛的发育以及生物与非生物逆境的响应等。位于内质网膜上的乙烯受体家族 ETRs 与类似于 Raf 的蛋白激酶 CTR1 协同负调控乙烯反应^[8]。乙烯信号蛋白 EIN2 和 EIN3/EILs 位于 CTR1 下游, 正调控乙烯反应。乙烯处理能促进 EIN3 蛋白积累, 而一旦去除乙烯, EIN3 蛋白水平迅速下降, 因此乙烯调控 EIN3 蛋白的稳定性^[9, 10]。随后的研究发现, F-box 蛋白 EBF1/EBF2 介导 EIN3 蛋白通过泛素/26S 蛋白酶体途径降解。EBF1/EBF2 任一基因突变均可稳定 EIN3 蛋白, 增强乙烯反应; 过量表达 EBF1 或 EBF2 则表现为乙烯不敏感, 表明 EBF1 和 EBF2 通过促进 EIN3 蛋白降解而负调控乙烯反应^[9, 10, 11]。乙烯信号蛋白 EIN2 的稳定同样也受乙烯的调控。在缺乏乙烯的情况下, F-box 蛋白 ETP1/ETP2 介导 EIN2 通过 26S 蛋白酶体降解^[12]。新的研究表明, EIN2 介导乙烯通促进 EBF1 和 EBF2 被蛋白酶体降解, 维持 EIN3/EIL1 蛋白的稳定, 实现植物对乙烯的反应(图 2)^[13]。

赤霉素(GA)是一种常见的植物激素, 在高等植物生长发育中具有重要调控作用, 如调节种子萌发、茎秆伸长、开花以及胁迫反应等。在植物中有一类称为 DELLA 的核蛋白转录因子, 如 GAI、RGA、RGL1 和 RGL2, 在 GA 信号转导途径中起负调控作用^[15]。在水稻、拟南芥和大麦中, GA 信号均导致 DELLA 蛋白降解, 解除其对下游 GA 响应基因的抑制, 实现植物对 GA 的应答反应^[14, 15]。在水稻中, F-box 蛋白 GID2 介导 DELLA 蛋白降解。

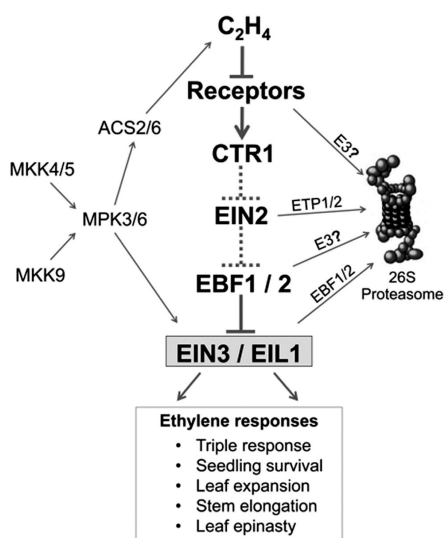


图 2 乙烯信号转导模型
Fig.2 The model of ethylene signaling transduction pathway

当有 GA 信号时, GA 与受体 *GID1* 结合, 促进 *GID1* 与 *DELLA* 蛋白结合形成 *DELLA-GA-GID1* 复合体, 随后 *GID2* 与复合体中的 *DELLA* 蛋白结合导致其被泛素化降解(图 3)^[16]。在拟南芥中, *F-box* 蛋白 *SLY1* 也通过与 *DELLA-GA-GID1* 复合体相互作用来调节 *DELLA* 蛋白的稳定。*SLY1* 突变导致植物对 GA 不敏感, 表现矮杆、育性降低、开花推迟、种子休眠增强。*SLY1* 的同源基因 *SNEEZY (SNE)/SLY2* 与 *SLY1* 的功能相似, 可以恢复 *sly1* 突变体的表型, 在 GA 信号转导途径中起正调控作用^[17]。

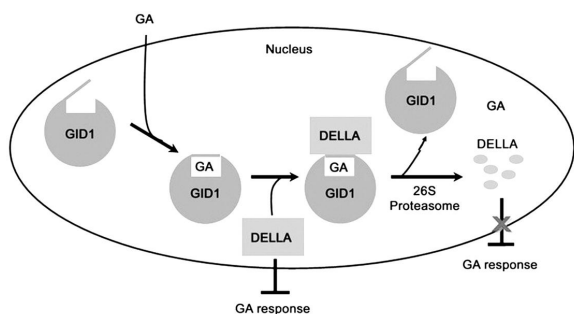


图 3 GA 信号转导模型
Fig.3 The model of GA signaling transduction pathway

生长素调控植物细胞的分化和伸长, 在植物生长发育过程中发挥极其重要的作用。植物生长素反应受 *AUX/IAAs* 和 *ARFs* 两大蛋白家族的调控, 同时泛素介导的蛋白质降解途径也在生长素反应中发挥重要作用^[18]。在拟南芥中, *F-box* 蛋白 *TIR1/AFB* 是生长素的受体, 调节生长素介导的转录调控。生长素存在时, *TIR1/AFB* 复合体与 *AUX/*

IAA 之间相互作用, 并使其被泛素化降解, 释放生长素响应因子(*ARF*), 激活或抑制下游生长素响应基因的表达^[19, 20], 实现生长素对植物生长发育的调控(图 4)。

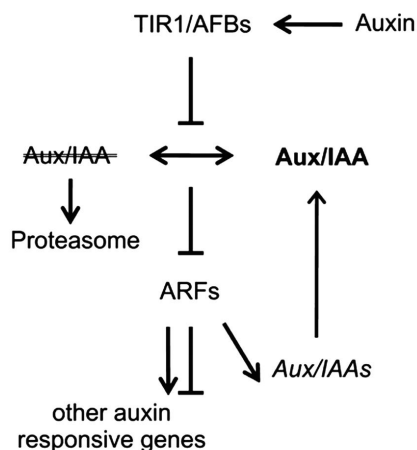


图 4 生长素信号通路模型
Fig.4 Auxin signaling pathways model

茉莉酸及其衍生物茉莉酸甲酯等统称为茉莉酸盐, 是广泛存在于植物的一种生长调节物质。茉莉酸 (*JA*) 作为信号分子参与调节植物花药发育、花器官脱落、花丝伸长、根毛发育、下胚轴伸长等生长发育过程, 以及胁迫响应过程^[22, 23]。*JAZs*(茉莉酸受体 *ZIM* 结构域蛋白) 在茉莉酸信号途径中起抑制作用。*F-box* 蛋白 *COI1* 是 *JA* 的受体, 在植物体内 *COI1* 与 *Skp1*、*Cullin* 和 *Rbx1* 蛋白结合形成 *SCFCOI1* 复合体介导 *JAZ* 蛋白降解。无 *JA* 时, *JAZs* 能稳定地与转录因子 *MYC2/3/4*、*MYB21/24* 和 *WD-repeat/bHLH/MYB* 复合体结合, 从而抑制转录因子的活性。当 *JA* 存在时, *JA* 则与 *COI1* 结合并使其与 *JAZs* 相互作用, 导致 *JAZs* 被泛素化降解, 激活下游的转录因子或者复合体, 使植物对 *JA* 产生响应(图 5)^[21]。

F-box 蛋白还参与植物激素独脚金内酯(*SL*)、

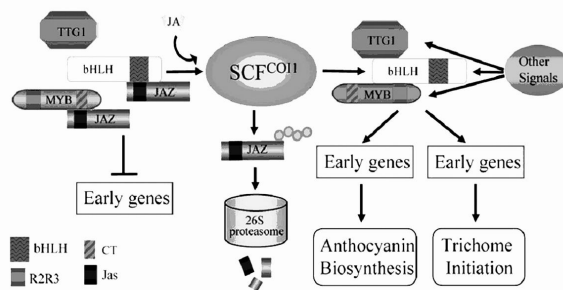


图 5 MeJA 信号通路模型
Fig.5 MeJA signaling pathways model

细胞分裂素和脱落酸(ABA)信号转导。独脚金内酯的主要作用是抑制茎分枝。在拟南芥中, α/β 水解酶 D14 是独脚金内酯的受体, BES1 是 SL 信号途径的负调节子, F-box 蛋白 MAX2 通过降解转录因子 BES1 抑制分枝。SL 存在时, D14 可促进 BES1 降解, 抑制分枝^[24]。此外, MAX2 通过介导 D14 通过蛋白酶体途径降解, 反馈降低 D14 蛋白水平, 削弱植物对 SL 的响应, 促进地上部分的分枝^[25]。在水稻中, D53 是 SL 信号通路的抑制因子。F-box 蛋白 D3 通过与 D14 的相互作用形成 SCFD3 复合体, 促进 D53 蛋白降解, 使水稻产生 SL 反应^[26]。F-box 蛋白 KMD 参与细胞分裂素反应, 调节细胞分裂素信号传递关键转录因子 ARR 蛋白的水平。*kmd* 缺失突变体中 ARR 蛋白稳定, 突变体对细胞分裂素敏感。相反, *KMD* 过量表达导致 ARR 蛋白不稳定, 过量表达植株表现出对细胞分裂素不敏感, 说明 KMD 是细胞分裂素的负调节因子^[27]。在渗透胁迫、高盐以及 ABA 处理下, 编码 F-box 蛋白的 *EDL3* 基因高效表达。通过过量表达以及缺失表达研究发现, *EDL3* 是 ABA 信号通路的正调节因子, 调控种子萌发、根生长、子叶变绿和开花^[29]。F-box 蛋白 DOR 是植物保卫细胞 ABA 信号途径负调节子, *dor* 突变体对 ABA 敏感, 促进气孔关闭, 提高植物的抗旱能力, 相反 *DOR* 过量表达转基因株系对 ABA 不敏感, 植物的抗旱能力减弱^[30]。我们最近发现, 拟南芥 F-box 基因 *FOA1* 是 ABA 信号通路相关基因, 并可能起负调控作用, 参与调节植物种子萌发及根的伸长^[28]。

3.2 F-box 蛋白参与植物光信号转导

光在植物生长发育中具有重要作用, 调节植物光形态建成、开花等生理过程。F-box 蛋白 EID1 定位于细胞核, 作为正调节因子, 参与 phyA 依赖的光信号途径, 调节幼苗光形态建成, 莲座叶发育和开花^[31]。F-box 蛋白 AFR 也参与 phyA 信号途径, *afr* 干扰突变体的表型类似于 *phyA* 突变体, 对低光照强度红光和远红光不敏感, 说明 AFR 可能介导 phyA 光信号途径中某个抑制因子的降解^[32]。MAX2 在红光、远红光、蓝光的信号通路具有重要作用。*max2* 突变体幼苗在红光、远红光或者蓝光下, 下胚轴变长, 子叶变小。*max2* 突变体种子萌发对红光和远红光超敏感, 证明 MAX2 蛋白是拟南芥光形态建成的正调节因子^[33]。

翻译后蛋白水平调节对维持植物的生物钟节律起关键性作用。F-box 蛋白 ZTL、LKP2、FKF1 是

钟调蛋白的重要调节子。遗传与分子方面的证据显示, 拟南芥钟调蛋白 TOC1 和 PRR5 是 ZTL 的靶蛋白, ZTL 通过调节 TOC1 和 PRR5 蛋白水平的变化, 维持植物的生物钟节律。ZTL 家族成员 LKP2 与 ZTL 的功能相似, LKP2 过量表达导致生物钟节律紊乱^[34]。有研究证实, LKP2 与 ASK 和 TOC1 均有相互作用并且可以以 SCF 复合体的形式起作用^[35]。

在拟南芥中, CO 是调控光周期开花的关键因子。GI 通过激活 CO 调控开花。GI 与 F-box 蛋白 FKF1 结合, 促进 CO 的抑制因子 CDF1 蛋白降解。长日照条件下, GI 通过与 CDF1 互作招募 FKF1 形成复合物, 从而使 CDF1 蛋白被泛素化降解, 解除 CDF1 蛋白对 CO、FT 转录的抑制, 促进植物开花^[36]。我们的最新研究发现, F-box 蛋白 FOF2 (FOF2 F-box of flowering) 过量表达延迟开花, 功能缺失导致植物开花提早, 说明 FOF2 在植物开花途径中起负调控作用(结果未发表)。

3.3 F-box 蛋白参与花器官发育

在植物花发育过程中, 花器官的发育由一个 ABC 模型来控制, 即三类基因控制了花器官的分化。A 类基因的突变影响萼片和花瓣, B 类基因的突变影响花瓣和雄蕊, C 类基因的突变则影响雄蕊和心皮。有些 F-box 蛋白与花发育有关。拟南芥中的 *UFO* (unusual floral organs) 是植物中鉴定出的第一个 F-box 基因。*UFO* 是 B 类基因 *AP3* 的正调控因子, *UFO* 突变可导致一系列花发育异常。遗传分析表明, *UFO* 和 *ATCUL1* 有直接相互作用, 揭示了 *UFO* 以 SCF^{UFO} 复合体的形式参与了对植物花器官发育的多方面调控^[37]。在水稻中, *AP01* 编码一个与 *UFO* 同源的 F-box 蛋白, *AP01* 过量表达植株花序分枝和小穗增加。*apo1* 突变体表型分析证明, *AP01* 是 C 类基因的正调节因子^[38]。在水稻中, F-box 蛋白 *DDF1* 定位在细胞核内, 通过调节细胞分裂和细胞扩增来调控花器官大小^[39]。

3.4 F-box 蛋白参与植物自交不亲和

植物自交不亲和是一种普遍的生物现象, 对于避免近亲繁殖, 维持物种多样性具有重要意义。在蔷薇科, 茄科和玄参科中的自交不亲和现象受到 S 位点相关的 F-box 基因 *SLF* 的调控, 这些基因在花粉中特异表达^[40]。在金鱼草中, AhSLF-S2 和 S-RNases 有相互作用, AhSLF-S2 还与金鱼草的 ASK1 以及 CULLIN1 类蛋白相互作用, 可能形成 SCF^{AhSLF-S2} 复合体。在自交亲和反应中, SC-

F^{AI-SLF-S2} 介导 S-RNase 被泛素蛋白酶体途径降解, 导致自交不亲和现象^[41]。在茄科植物中, 异己的 S-RNase 分子也是被 F-box 蛋白 SLF 识别进而被泛素化降解^[42]。

3.5 F-box 蛋白参与植物其他发育过程

有研究表明, microRNA394 和其目的 F-box 基因 *LCR*, 参与调节叶片的卷曲^[43]。在拟南芥中还发现了一个与次生壁加厚相关的 F-box 蛋白 SAF1。SAF1 过表达使花药内壁次生壁不能加厚导致生育能力降低, 并能抑制开花相关基因的表达^[44]。*RMF* 基因编码的 F-box 蛋白在花药发育过程中引起绒毡层的退化和花粉的成熟^[45]。在花粉发育过程中, F-box 蛋白 FBL17 在减数分裂形成配子的过程中发挥重要作用^[46]。最近发现了一种 F-box 蛋白 AUF2, 它可以通过调节生长素转运与细胞分裂素信号传导之间的拮抗作用来抑制根的伸长^[47]。MAX2 蛋白也参与到叶片的衰老、幼苗的向光性和种子萌发等过程^[24]。我们的研究发现, F-box 基因 *At5g22700* 参与调控植物幼苗主根伸长生长, 并且与蓝光信号途径相关^[48], *At3g16740* 基因表达受光调节, 在花和果荚中有较高表达, 并可能参与种子萌发^[49]。

4 展望

F-box 蛋白参与了许多植物生长发育过程和激素的信号转导途径。最近的研究表明, F-box 蛋白在植物的逆境和防御反应中也发挥重要功能^[50]。目前, 已从植物中鉴定出大量 F-box 蛋白, 但已鉴定出的靶蛋白却屈指可数。因此, 继续对 F-box 蛋白及其靶蛋白进行相关研究将有助于我们更加深入的了解植物生长发育及信号转导过程。在植物中, 大量的 F-box 家族序列趋异, 这是为了适应功能改变的结果^[2]。随着研究的深入, 人们对这一领域将会有更清晰的认识。

参考文献(References):

- [1] KIPREOS E T, PAGANO M. The F-box protein family[J]. *Genome Biology*, 2000, 1(5): 1-7.
- [2] XU G, MA H, NEI M, KONG H. Evolution of F-box genes in plants: different modes of sequence divergence and their relationships with functional diversification[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106(3): 835-840.
- [3] LECHNER E, ACHARD P, VANSIRI A, *et al.* F-box proteins everywhere[J]. *Current Opinion Plant Biology*, 2006, 9(6): 631-638.
- [4] GAGNE J M, DOWNES B P, SHIU S H, *et al.* The F-box subunit of the SCF E3 complex is encoded by a diverse superfamily of genes in Arabidopsis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2002, 99(17): 11519-11524.
- [5] DREHER K, CALLIS J. Ubiquitin, hormones and biotic stress in plants[J]. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 787-822.
- [6] SOMERS D E, FUJIWARA S. Thinking outside the F-box: novel ligands for novel receptors[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(4): 206-213.
- [7] SCHWECHHEIMER C, WILLIGE B C, ZOURELIDOU M, *et al.* Examining protein stability and its relevance for plant growth and development[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2009, 479: 147-171.
- [8] GAO Z, CHEN Y F, RANDLETT M D, *et al.* Localization of the Raf-like kinase CTR1 to the endoplasmic reticulum of Arabidopsis through participation in ethylene receptor signaling complexes[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(36): 34725-34732.
- [9] POTUSCHAK T, LECHNER E, PARMENTIER Y, *et al.* EIN3-dependent regulation of plant ethylene hormone signaling by two Arabidopsis F box proteins: EBF1 and EBF2[J]. *Cell*, 2003, 115(6): 679-689.
- [10] YANAGISAWA S, YOO S D, SHEEN J. Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signalling in plants[J]. *Nature*, 2003, 425(6957): 521-525.
- [11] GAGNE J M, SMALLE J, GINGERICH D J, *et al.* Arabidopsis EIN3-binding F-box 1 and 2 form ubiquitin-protein ligases that repress ethylene action and promote growth by directing EIN3 degradation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2004, 101(17): 6803-6808.
- [12] QIAO H, CHANG K N, YAZAKI J, *et al.* Interplay between ethylene, ETP1/ETP2 F-box proteins, and degradation of EIN2 triggers ethylene responses in Arabidopsis[J]. *Genes Development*, 2009, 23(4): 512-521.
- [13] AN F, ZHAO Q, JI Y, *et al.* Ethylene-induced stabilization of ETHYLENE INSENSITIVE3 and EIN3-LIKE1 is mediated by proteasomal degradation of EIN3 binding F-box 1 and 2 that requires EIN2 in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2384-2401.
- [14] FU X, RICHARDS D E, FLECK B, *et al.* The Arabidopsis mutant *sleepy1gar2-1* protein promotes plant growth by increasing the affinity of the SCFSLY1 E3 ubiquitin ligase for DELLA protein substrates[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(6): 1406-1418.
- [15] TYLER L, THOMAS S G, HU J, *et al.* DELLA proteins and gibberellin-regulated seed germination and floral development in Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(2): 1008-1019.
- [16] HIRANO K, ASANO K, TSUJI H, *et al.* Characterization of the molecular mechanism underlying gibberellin perception complex formation in rice[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(8): 2680-2696.
- [17] ARIIZUMI T, LAWRENCE P K, STEBER C M. The role of two f-box proteins, SLEEPY1 and SNEEZY, in Arabidopsis gibberellin signaling[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(2): 765-775.
- [18] CHAPMAN E J, ESTELLE M. Mechanism of auxin-regulated gene expression in plants[J]. *Annual Review Genetics*, 2009, 43: 265-285.
- [19] MARASCHIN F S, MEMELINK J, OFFRINGA R. Auxin-induced, SCF (TIR1)-mediated poly-ubiquitination marks AUX/IAA proteins for degradation[J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(1): 100-109.
- [20] TROMAS A, PAQUE S, STIERLE V, *et al.* Auxin-binding protein 1 is a negative regulator of the SCF (TIR1/AFB) pathway[J]. *Nature Communications*, 2013, 4: 2496.
- [21] PAUWELS L, GOOSSENS A. The JAZ proteins: a crucial interface in the jasmonate signaling cascade[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(9): 3089-3100.
- [22] QI T, SONG S, REN Q, *et al.* The Jasmonate-ZIM-domain proteins interact with the WD-Repeat/bHLH/MYB complexes to regulate Jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in Arabidopsis thaliana[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(5): 1795-1814.
- [23] SCAFIDI A, WATERS M T, GHISALBERTI E L, *et al.* Carlatone-independent seedling morphogenesis in Arabidopsis[J]. *The Plant Journal*, 2013, 10: 1111.

- [24] WANG Y, SUN S, ZHU W, *et al.* Strigolactone/MAX2-induced degradation of brassinosteroid transcriptional effector BES1 regulates shoot branching[J]. *Developmental Cell*, 2013, 27(6): 681–688.
- [25] CHEVALIER F, NIEMINEN K, S NCHEZ-FERRERO J C, *et al.* Strigolactone promotes degradation of DWARF14, an α/β hydrolase essential for strigolactone signaling in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2014, 26(3): 1134–1150.
- [26] ZHAO J, WANG T, WANG M, *et al.* DWARF3 participates in an SCF complex and associates with DWARF14 to suppress rice shoot branching[J]. *Plant Cell Physiology*, 2014, 55(6): 1096–1109.
- [27] KIM H J, CHIANG Y H, KIEBER J J, *et al.* SCF^{KMD} controls cytokinin signaling by regulating the degradation of type-B response regulators[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2013, 110(24): 10028–10033.
- [28] PENG J, YU D, WANG L, *et al.* Arabidopsis F-box gene FOA1 involved in ABA signaling[J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(6): 497–506.
- [29] KOOPS P, PELSERS S, LGNATZ M, *et al.* EDL3 is an F-box protein involved in the regulation of abscisic acid signalling in Arabidopsis thaliana[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15): 5547–5560.
- [30] ZHANG Y, XU W, LI Z, *et al.* F-box protein DOR functions as a novel inhibitory factor for abscisic acid-induced stomatal closure under drought stress in Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(4): 2121–2133.
- [31] MARROCCO K, ZHOU Y, BURY E, *et al.* Functional analysis of EID1, an F-box protein involved in phytochrome A-dependent light signal transduction[J]. *The Plant Journal*, 2006, 45(3): 423–438.
- [32] HARMON F G, KAY S A. The F-box protein AFR is a positive regulator of phytochrome A-mediated light signaling[J]. *Current Biology*, 2003, 13(23): 2091–2096.
- [33] SHEN H, LUONG P, HUG E. The F-box protein MAX2 functions as a positive regulator of photomorphogenesis in Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(5): 1471–1483.
- [34] SOMERS D E, KIM W Y, GENG R, *et al.* The F-box protein ZEITLUPE confers dosage-dependent control on the circadian clock, photomorphogenesis, and flowering time[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(3): 769–782.
- [35] YASUHARA M, MITSUI S, HIRANO H, *et al.* Identification of ASK and clock-associated proteins as molecular partners of LKP2 (LOV kelch protein 2) in Arabidopsis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(405): 2015–2027.
- [36] SONG Y H, SMITH R W, TO B J, *et al.* FKF1 conveys timing information for CONSTANS stabilization in photoperiodic flowering[J]. *Science*, 2012, 336(6084): 1045–1049.
- [37] NI W, XIE D, HOBBIE L, *et al.* Regulation of flower development in Arabidopsis by SCF complexes[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1574–1585.
- [38] LKEDA K, ITO M, NAGASAWA N, *et al.* Rice ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1, encoding an F-box protein, regulates meristem fate[J]. *The Plant Journal*, 2007, 51(6): 1030–1040.
- [39] DUAN Y, LI S, CHEN Z, *et al.* Dwarf and deformed flower 1, encoding an F-box protein, is critical for vegetative and floral development in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *The Plant Journal*, 2012, 72(5): 829–842.
- [40] USHIJIMA K, SASSA H, DANDEKAR A M, *et al.* Structural and transcriptional analysis of the self-incompatibility locus of almond: identification of a pollen-expressed F-box gene with haplotype-specific polymorphism[J]. *Plant Cell*, 2003, 15(3): 771–781.
- [41] QIAO H, WANG H, ZHAO L, *et al.* The F-box protein Ah-SLF-S2 physically interacts with S-RNases that may be inhibited by the ubiquitin/26S proteasome pathway of protein degradation during compatible pollination in Antirrhinum[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(3): 582–595.
- [42] ENTANI T, KUBO K, ISOGAI S, *et al.* Ubiquitin-proteasome-mediated degradation of S-RNase in a solanaceous cross-compatibility reaction[J]. *The Plant Journal*, 2014, 78(6): 1014–1021.
- [43] SONG J B, HUANG S Q, DALMAY T, *et al.* Regulation of leaf morphology by microRNA394 and its target LEAF CURLING RESPONSIVENESS[J]. *Plant Cell Physiology*, 2012, 53(7): 1283–1294.
- [44] KIM Y Y, JUNG K W, JEUNG J U, *et al.* A novel F-box protein represses endothelial secondary wall thickening for anther dehiscence in Arabidopsis thaliana[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(2): 212–216.
- [45] KIM O K, JUNG J H, PARK C M. An Arabidopsis F-box protein regulates tapetum degeneration and pollen maturation during anther development[J]. *Planta*, 2010, 232(2): 353–366.
- [46] GUSTI A, BAUMBERGER N, NOWACK M, *et al.* The Arabidopsis thaliana F-box protein FBL17 is essential for progression through the second mitosis during pollen development[J]. *PLoS One*, 2009, 4(3): e4780.
- [47] ZHENG X, MILLER N D, LEWIS D R, *et al.* AUXIN UP-REGULATED F-BOX PROTEIN1 regulates the cross talk between auxin transport and cytokinin signaling during plant root growth[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(4): 1878–1893.
- [48] 王利群, 唐冬英, 李新梅, 等. 拟南芥 F-box 基因 At5g22700 的功能初步分析[J]. 激光生物学报(WANG Li-qun, TANG Dong-ying, LI Xin-mei, *et al.* A function analysis of F-box gene At5g22700 in Arabidopsis[J]. *Acta Laser Biology Sinica*), 2014, 23(2): 140–146.
- [49] 段桂芳, 王利群, 李新梅, 等. 拟南芥 F-box 基因 At3g16740 的表达分析[J]. 生命科学研究(DUAN Gui-fang, WANG Li-qun, LI Xin-mei, *et al.* Expression analysis of F-box gene At3g16740 in Arabidopsis[J]. *Life Science Research*), 2013, 17(6): 486–492.
- [50] LYZENGA W J, STONE S L. Abiotic stress tolerance mediated by protein ubiquitination[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(2): 599–616.