

· 综 述 ·

生长素信号转导途径及参与的生物学功能研究进展

张 娟

(中国农业科学院 农业信息研究所, 中国北京 100081)

摘 要:生长素参与植物生长和发育诸多过程, 调控众多生理反应, 在植物整个生命周期中自始至终发挥着调节作用. 研究生长素的作用机制, 对深入认识植物生长发育的生理过程有着重要的意义. 综述了与生长素信号转导途径相关的 3 类主要蛋白组分: 生长素/吲哚乙酸蛋白 (auxin/indoleacetic acids proteins, Aux/IAAs)、生长素响应因子 (auxin response factors, ARFs) 和 SCF (SKP1-CDC53/CUL1-F-box) 复合体, 及相关的 *SGT1* (suppressor of the *G2* allele of *skp1*) 基因, 并对生长素相关基因表达的模式及其生物学功能进行了总结.

关键词:生长素信号转导途径; 生长素相关基因; 生物学功能; Aux/IAA; ARF; SCF 复合体

中图分类号: Q946

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2009)03-0272-06

Review on Auxin Signal Transduction Pathway and Biological Functions

ZHANG Juan

(Agricultural Information Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Auxin participates in a variety of physiological and development processes and responses in plant, and plays an important role in the life of plant. Study on the action mechanism of auxin is significant to realize the growth and development progress of plant. The related 3 major proteins, auxin/indoleacetic acids proteins (Aux/IAAs), auxin response factors (ARFs) and SCF complexes, and the related *SGT1* gene were introduced and the expression patterns and biological functions of auxin-related genes were reviewed.

Key words: auxin signal transduction pathway; auxin-related gene; biological functions; Aux/IAA; ARF; SCF complexes

(Life Science Research, 2009, 13(3): 272~277)

生长素参与植物生长和发育诸多过程, 调控众多生理反应, 在植物整个生命周期中自始至终发挥着调节作用, 如根和茎的发育和生长、器官的衰老、维管束组织的形成和分化发育, 以及植物的向地和向光反应等. 生长素可以直接作用于细胞膜或胞内组分, 从而影响一些细胞反应 (如细胞扩大和极性形成等), 也可以间接调控基因的表达. 植物对生长素的响应也很复杂. 研究生

长素的作用机制, 对深入认识植物生长发育的生理过程有着重要的意义.

生长素信号转导途径并不是单一的, 它包括信号识别、下游生长素相关基因的表达以及植物最终表现出的生理反应. 目前认为与生长素信号转导相关的 3 类主要蛋白组分是: 生长素/吲哚乙酸蛋白 (auxin/indoleacetic acids proteins, Aux/IAAs)、生长素响应因子 (auxin response factors,

收稿日期: 2008-12-25; 修回日期: 2009-03-26

基金项目: 中国农业科学院农业信息研究所公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2009J-17)

作者简介: 张娟(1978-), 女, 新疆乌鲁木齐人, 助理研究员, 博士, 主要从事植物病理学和农业信息学研究, Tel: 010-80974061, E-mail: zhangj@caas.net.cn, zjiu@caas.net.cn

ARFs)和 SCF 复合体^[1,2]。

1 Aux/IAA 家族结构及其功能

Aux/IAA 蛋白是高等植物中普遍存在的一类蛋白,编码一个典型的生长素诱导表达的、组织或发育阶段特异性的基因家族。拟南芥中有 29 个成员^[3]。该类蛋白属于生长素快速诱导的半衰期很短的核蛋白,有 4 个保守结构域。其中结构域 1 的 13 个氨基酸特异序列(构成一个降解单元)是 Aux/IAA 蛋白家族中共有的保守序列,对生长素的信号转导是必需的;结构域 2 和 3 是与生长素响应因子(auxin response factor, ARF)相结合的部位。但最近的研究也发现,拟南芥蛋白 IAA20 和 IAA30 缺乏结构域 1,拟南芥 IAA31 与 IAA20 和 IAA30 形成了单独的进化枝,只有部分保守的结构域^[4],证明该结构域可以缺失或部分保留。

Aux/IAA 编码的蛋白质半衰期一般很短,拟南芥 AXR2/IAA7 蛋白的半衰期为 6~8 min^[5],一些丰度很低的蛋白半衰期只有 5~10 min^[6]。有些蛋白的半衰期则较长,如 AXR3/IAA17 的半衰期则长达 80 min^[5]。拟南芥 IAA20, IAA30 和 IAA31 的半衰期也要比一般的蛋白长^[4]。大部分 Aux/IAA 基因的转录受生长素快速诱导上调,属于早期的生长素反应基因。IAA1 和 IAA14 的转录分析表明,生长素诱导的基因在表达上具有不同的空间表达模式和表达特征^[7]。一些基因如 IAA3 和 IAA6 能在几分钟内诱导表达,2 h 后便回到基态水平。但 AXR/IAA7 和 IAA8 等基因诱导表达的速度较慢,即须依赖新蛋白质的合成^[8],称为后期响应基因。许多 Aux/IAA 基因不但受生长素快速诱导,还可被翻译抑制物——环己酰亚胺(Cycloheximide)激活^[9]。此外最新研究还表明,外源表油菜素内酯(epi-brassinolide, epiBL)能显著诱导一些 Aux/IAA 基因的表达,如 AXR3/IAA17、AXR2/IAA7、SLR/IAA14 和 IAA28,在 BR 信号的突变体 *bri1* 植株中,AXR3/IAA17 基因的表达显著降低,而在 BR 生物合成突变体 *det2* 植株中,AXR3/IAA17 表达轻微减少^[10];另外,马铃薯 *SI-IAA3* 基因的表达依赖生长素和乙烯的诱导,反义抑制该基因的表达导致生长素和乙烯相关的表型^[11],表明 Aux/IAA 蛋白还参与油菜素内酯(brassinosteroid, BR)信号途径和乙烯信号途径^[10-12]。

Aux/IAA 家族在拟南芥中已分离得到的成员大多与侧根的生长发育有关,如 IAA14^[13]、AXR3^[8]、IAA28^[14]、IAA19^[15]等。该家族在水稻中大约有 24 个成员^[16]。超表达 *OsIAA3* 基因导致对激素和向地性不敏感,影响不定根的形态和叶的形态^[16]。从马铃薯中分离得到的 *SI-IAA3* 除了与根生长发育有关外,还表现出差异生长,如叶弯钩等^[17]。马铃薯 *StIAA2* 下调导致植株高度增加、叶柄偏下性、顶端生长叶原基的弯曲减少等^[3]。参与 BR 信号途径的 AXR3/IAA17 超表达植株表现出根生长的削弱,特别是侧根和根毛的生长,类似于用 epiBL 处理的野生植株的根的表现,AXR2/IAA7、SLR/IAA14 和 IAA28 诱导的基因产物也可能作用于根的生长发育^[10]。

早期生长素应答基因的调控是生长素信号转导通路研究中的重要内容,这些基因表达受 ARFs 转录因子家族的调控^[18]。

2 生长素响应因子 ARFs 结构及其功能

生长素响应因子是 Ulmasov 等^[1,19]发现的能与生长素早期反应基因启动子中的生长素应答元件(AuxRE)TGTCTC 序列特异性结合,调节生长素反应基因表达的转录激活或抑制的一类新的转录因子。

拟南芥中有 23 个编码 ARF 的基因^[2],分子量在 70~130 kDa 之间。该类基因的 N-端有 DNA 结合区 (DBD),可与生长素响应基因启动子中的 TGTCTC 序列特异性结合;中间为不同长度、非保守的中央区(middle region, MR),由氨基酸的组成决定该蛋白具有转录激活还是抑制的功能。研究表明,当富含谷氨酰胺时,起转录激活作用,如 ARF5、ARF6、ARF7、ARF8^[19];富含其它氨基酸,如脯氨酸和丝氨酸时,则起到转录抑制的作用^[20,21];C-末端的寡聚化区,含有结构域 1 和 2 (与 Aux/IAA 蛋白中的结构域 1 和 2 同源),可使 ARF 形成同源二聚体,也可使 ARF 和 Aux/IAA 形成异源二聚体;核定位信号(NLS)通常位于 MR 内。

有关 ARF 生物学功能的主要资料最早来自拟南芥 ARF 基因功能缺失突变体表型的研究,迄今已获得了许多非常有意义的表型。目前研究比较清楚的是拟南芥 ARF3、ARF5 和 ARF7 的功能^[22-24]。缺失 ARF3 会导致蕊基部及顶端发育不良,说明 ARF3 可能与调节花器官的发育有关;

缺失 *ARF5* 使得叶维管大大减少,并影响了胚轴的形成,暗示该基因作为生长素反应的转录激活因子,在维管组织的形成和发育中起作用;缺失 *ARF7* 使上胚轴的向光性和下胚轴的向地性消失,Harper 等^[24] 认为这是由于某一特定的组织中,*ARF7/NPH4* 对生长素浓度梯度有反应,从而可以调节局部的细胞延伸过程。*ARF8* 基因则与侧根的发育有关:*ARF8* 在拟南芥中超表达后,能够抑制拟南芥侧根的形成,而该基因缺失的突变体则表现出侧根的增加^[25]。*ARF* 基因突变体彼此显著的表型差异,说明它们分别调控植物各自的形态和发育过程,很少有功能上的重复^[2]。拟南芥共生同源生长素反应因子 *arf6* 和 *arf8* 双突变体能造成花芽败育、花瓣短、雄蕊细丝短、花药不张裂,导致不释放花粉和雌蕊不成熟。并且发现 JA 含量的减少只阻碍花粉释放,不影响雌蕊发育。双突变体改变了生长素相关基因的表达,但整个生长素水平在开花成熟期并没有改变,暗示生长素可能只在特定的环境条件下或局部花组织和器官中调节花的成熟;*arf6* 和 *arf8* 单突变延迟花药发育和减产,表明 *ARF6* 和 *ARF8* 基因在影响花成熟的时机上具有剂量效应^[26]。

3 SCF 复合体结构及其功能

泛素(Ubiquitin, Ub)是一种由 76 个氨基酸残基组成的非常保守的小蛋白,参与蛋白质降解途径(ubiquitin-dependent proteolytic pathway)。泛素介导的蛋白质降解过程主要由 3 种酶组成:泛素活化酶 E1 的半胱氨酸残基在 ATP 作用下与泛素 C 末端的甘氨酸残基之间形成高能硫酯键,活化的泛素分子可被转移到泛素耦联酶 E2 的丝氨酸残基上。在 E3 泛素连接酶作用下,泛素的甘氨酸残基与底物蛋白的赖氨酸残基间形成异肽键,已结合到底物的泛素分子还可形成多泛素化。多泛素化的蛋白质最终被降解。SCF(SKP1-CDC53/CUL1-F-box)复合体属于其中的锌指类 E3 连接酶家族,是蛋白质降解途径中最为复杂的一类,最早在酵母中被发现。SCF 复合体主要由 4 种蛋白组成:Skp1, Cullin (酵母中是 Cdc53), Roc1/Rbx1/Hrt1 及 F-box 蛋白。SCF-E3 泛素连接酶通过特异性识别靶蛋白,使 Aux/IAA 被泛素化,随即被 26S 蛋白酶体识别而降解,通过这个过程可以调控植物体内生长素的信号转导。

Ub/26S 蛋白酶途径参与许多植物生理过程,如胚胎发育、激素响应、光形态建成、衰老和病原防御等。该途径中许多相关基因的功能已经研究得比较清楚:*TIR1* 基因是从一个生长素反应突变体中克隆得到的,与下胚轴伸长和侧根形成不正常有关,研究表明 *TIR1* 可与拟南芥中 Skp1 蛋白质类似物 ASK1 和 ASK2 及 Cullin(拟南芥中称为 AtCul1)形成 SCF^{TR1} 复合体,参与生长素途径^[27]。此外,*RBX* 参与生长素应答反应^[28,29]; *SGT1*、*SON1* 参与病原反应^[30-32], *son1*(suppressor of nim1-1) 突变体表现出对霜霉病(*Peronospora parasitica*) 的抗性,对两种卵菌霜霉病和番茄细菌性斑点病菌 (*Pseudomonae syringae pv tomato*) 有很强的抗性,是 E3 连接酶复合体^[32];拟南芥中 Skp1 蛋白质类似物 ASK1 还参与减数分裂过程、生长素反应和形态改变(如花及侧根减少等)^[33]等。

4 Aux/IAA、ARF 与 SCF 复合体在调节生长素反应基因表达中可能的机制

Aux/IAA 蛋白与生长素反应因子(ARF)是生长素信号转导中的重要元件。生物化学和分子生物学的试验表明,Aux/IAA 蛋白可能作为转录因子参与生长素诱导基因表达的第二时期^[34,35]。ARFs 能与早期生长素诱导基因的启动子中的生长素反应元件结合^[20],并且可能与 Aux/IAA 蛋白一起参与调控早期生长素诱导基因的转录^[6]。

10 多年来,许多实验证明,*arf* 和 *aux/iaa* 的突变体对外源生长素不敏感,说明 ARF 和 Aux/IAA 蛋白可能是“感受”生长素浓度梯度的中心,并且将这一信息转换成基因表达水平高低的信号,从而引起形态学和发育模式上的变化^[2]。大量的遗传学和分子生物学实验证明,ARF 和 Aux/IAA 蛋白作为生长素早期反应基因的转录调控因子,在 ARF 之间,以及 ARF 和 Aux/IAA 之间可能存在特异的相互作用。Hagen 和 Guilfoyle^[1] 提出了 ARF 和 Aux/IAA 蛋白调控早期生长素反应基因表达的模式,该模式认为,当生长素浓度低时,无论 ARF 蛋白是否已经与其靶序列 TGTCTC 元件结合,Aux/IAA 作为阻抑蛋白质都会与 ARF 蛋白通过它们保守的羧末端形成二聚体而结合,这样就可能阻止作为反式激活蛋白的 ARF 与其目标位点(即生长素反应基因)结合,造成生长素反应基因的表达受抑制;生长素浓度提

高后(生长素处理后 2~5 min),由于光敏素使抑制性的 Aux/IAA 蛋白发生磷酸化,进而使它们随之通过载体蛋白(ubiquitin)/蛋白酶体(proteasome)途径而降解,这样早期生长素反应基因的去抑制或激活就会发生。在该模式中,包含 AuxREs 顺式作用元件的 Aux/IAA 基因会受生长素而激活,导致 mRNA 和蛋白质水平的提高。Aux/IAA 蛋白可能在某一点上对其自身基因起下调作用,但是这个抑制的反馈回路很可能只有在生长素浓度低时才发生,这是因为在持续高浓度生长素存在时,生长素早期反应基因的活性至少可维持数小时。

近年来,由于 SCF 复合体的发现与研究,对该模型又有了进一步的认识,认为生长素信号途径需要 TIR1 的介导。Aux/IAA 蛋白的结构域是与 TIR1 结合的区域^[36],点突变后,受生长素活化的 TIR1 就不能与之结合;结构域和是与生长素响应因子(ARF)相结合的部位。在没有生长素时,Aux/IAA 蛋白通过这两个部位与 ARF 结合,使之处于受阻状态;当生长素信号出现后,SCF^{TIR1} 复合体中的受体 TIR1 即与生长素结合而被活化,从而与结合 ARF(染色体上)的 Aux/IAA 蛋白结合,使之从染色体上脱落下来,形成 SCF^{TIR1}-Aux/IAA 复合体,接着,复合体上的 Aux/IAA 蛋白被泛素化,然后被蛋白酶体(proteasome)降解,脱离阻碍蛋白 Aux/IAA 的 ARF 成为活化的转录因子,与之结合的基因即开始转录。所以,蛋白质的降解和合成是生长与调控的信号转导的中心所在^[37]。

5 SGT1 及其生物学功能

在生长素信号途径中不能不提到 SGT1(suppressor of the G2 allele of *skp1*)。最早在酵母中被鉴定出来的 SGT1 是与泛素蛋白连接酶复合物 SCF 联系在一起的一个基因,通过与 SKP1 互作来调节 SCF 复合体的活性,并证实 SGT1b 基因是 SCF^{TIR1} 介导的生长素 Aux/IAA 蛋白降解所必须的一个组分^[30,31,38]。在植物中也证明大麦和烟草提取物中的 SGT1 能够与 SCF 复合物发生免疫共沉淀作用^[31]。拟南芥中存在两种高度同源的 SGT1,即 AtSGT1a 和 AtSGT1b,均与酵母 SGT1 共有相似的氨基酸序列^[31];而大麦中只有 1 种 SGT1 基因(HvSgt1)。

通过分离拟南芥抗病基因丧失功能的突变

体,以及对烟草和大麦中 R 基因沉默的研究发现,SGT1 在植物防卫反应中参与多个 R 基因介导的抗病性。进一步研究发现,SGT1b 是多个 R 基因介导的抗病信号转导所必需的元件^[39],对各种病原体的早期防御是必需的^[30,39,40]。抗病的作用机理在于,SGT1 通过特定的 SCF 复合物标记靶蛋白,被标记的靶蛋白被 26S 蛋白酶体降解,被降解的靶蛋白可能是植物防卫反应中抗病信号途径传导中的负调节因子,进而参与植物抗病反应信号途径^[30,31,41]。沉默大麦 *Sgt1* 基因,可使大麦抗白粉病基因 *Mla* 对白粉病菌(*B. graminis* f. sp. *hordei*)的抗病性明显降低^[42];RAR1 和 RAR2(required for *Mla*-dependent resistance)是由多种抗性基因触发的抗性信号所需的大麦蛋白^[30,31],是许多 R 基因介导的抗病性所必需的,在许多单子叶和双子叶植物中抵抗不同的病原物^[43],*rar2* 基因的突变能减弱许多 R 基因对不同的白粉病菌株的识别能力^[41]。在酵母和植物中,RAR1 与 SGT1 相互作用。同时突变 *HvSgt1* 和 *HvRar1*,能够使 *Mla* 介导的抗病性基本消失,显示了 SGT1 和 RAR1 在 *Mla* 激发的抗病反应中的协同作用^[31,44,45]。*Sgt1* 基因是 RB 介导的马铃薯晚疫病抗性必需的,而 *Rar1* 基因则不是 RB 介导的抗性所必需的,表明了 *Sgt1* 基因在不同的 R 基因介导的植物防御反应中的一般作用^[46]。在水稻中超表达 *OsRar1* 和 *OsSGT1* 基因能显著提高对白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)致病性菌株 PXO99 的基础抗性,但对致病性菌株 DY89031 无抗性,显示由 *OsRar1* 和 *OsSGT1* 引起的小种特异性抗性,有意思的是,*OsSGT1-GFP*(*OsSGT1*-green fluorescent protein)基因超表达得到了相反的结果,即增强了水稻对 DY89031 的抗性而减弱了对 PXO99 的抗性,原因可能是 *OsSGT1* 是 DY89031 毒性组成部分的一个靶基因,或者是由于 *OsSGT1-GFP* 能使抗性蛋白稳定表达;两种超表达植株增强了对 4 种致病性稻瘟菌(*Magnaporthe oryzae*)小种的抗性^[47]。

拟南芥 *sgt1b* 突变体还可抑制 RPP5 介导的霜霉病抗性,失去 SGT1b 的功能不能被 SGT1a 互补,说明 SGT1b 是 RPP5 介导的抗性中一个必要的并且是非冗余的组分。研究还发现,R 基因对 SGT1b 和 RAR1 的需求是不同的,但 SGT 和 RAR1 对 RPP5 介导的病原物识别有加性效应,表明植物抗病信号途径中,二者在操作上是分

开的,但在功能上是协同的^[30].有关泛素结合蛋白降解负调节因子,在去阻遏生长素信号途径中已有先例^[27],但在植物防卫反应中降解的负调节因子目前还没有鉴定出来.目前唯一得到证实的防卫相关蛋白在激发防卫信号后被降解的是R蛋白RPM1^[48],当有病原体侵入时,拟南芥抗性蛋白(RPM1)的半衰期急剧下降,表明Ub/26S蛋白酶体途径参与了病原体的防御^[48].

除了SGT1,拟南芥突变体*coi1*(coronatine insensitive)能够降低对一些坏死型病原真菌和细菌的抗病性,增加对软腐病(*Erwinia carotovora*)的感病性和对黑斑病(*Alternaria brassicicola*)的感病性^[49].COIL蛋白含有一个F-box和16个富含亮氨酸重复的LRR结构域,也是泛素蛋白识别并降解的目标^[50].由此可见,生长素信号转导途径在调控植物抗病信号转导中也起着重要的作用.

6 小结与展望

生长素作为植物生理过程中重要的激素一直受研究者的关注,是近年来研究的热点,随着利用分子遗传学对生长素信号转导途径参与的生长素诱导基因的表达以及相关蛋白组分的深入研究,生长素信号转导途径的调节因子、与其他信号途径的交叉作用、反馈调节机制以及相关基因的生物学功能将会被认识得更加清楚.

参考文献 (References)

[1] GUILFOYLE T J, HAGEN G. Auxin response factors[J]. *J Plant Growth Regul*, 2001, 20(3):281-291.

[2] LISCUM E, REED J W. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development[J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 49(3-4):387-400.

[3] KLOOSTERMAN B, VISSER R G, BACHEM C W. Isolation and characterization of a novel potato Auxin/Indole-3-Acetic Acid family member(SIAA2) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2006, 44(11-12):766-775.

[4] SATO A, YAMAMOTO K T. Overexpression of the non-canonical Aux/IAA genes causes auxin-related aberrant phenotypes in *Arabidopsis*[J]. *Physiol Plant*, 2008, 133(2):397-405.

[5] DREHER K A, BROWN J, SAW R E, *et al.* The *Arabidopsis* Aux/IAA protein family has diversified in degradation and auxin responsiveness[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(3):699-714.

[6] GUILFOYLE T J. Aux/IAA proteins and auxin signal transduction[J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(6):205-207.

[7] HONMA T, GOTO K. Complexes of MADS-box proteins are

sufficient to convert leaves into floral organs[J]. *Nature*, 2001, 409(6819):525-529.

[8] LEYSER H M O, PICKET F B, DHARMASIRI S, *et al.* Mutations in the *AXR3* gene of *Arabidopsis* result in altered auxin response including ectopic expression from the *SAUR-AC1* promoter[J]. *Plant J*, 1996, 10(3):403-413.

[9] ABEL S, NGUYEN M D, THEOLOGIS A. The *PS-IAA4/5*-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana*[J]. *J Mol Biol*, 1995, 251(4):533-549.

[10] KIM H, PARK P J, HWANG H J, *et al.* Brassinosteroid signals control expression of the *AXR3/IAA17* gene in the cross-talk point with auxin in root development[J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2006, 70(4):768-773.

[11] CHAABOUNI S, JONES B, DELALANDE C, *et al.* *Sl-IAA3*, a tomato Aux/IAA at the crossroads of auxin and ethylene signalling involved in differential growth[J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(4):1349-1362.

[12] NAKAMURA A, NAKAJIMA N, GODA H, *et al.* *Arabidopsis* Aux/IAA genes are involved in brassinosteroid-mediated growth responses in a manner dependent on organ type[J]. *Plant J*, 2006, 45(2):193-205.

[13] FUKAKI H, TAMEDA S, MASUDA H, *et al.* Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2002, 29(2):153-168.

[14] ROGG L E, LASSWELL J, BARTEL B. A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development[J]. *Plant Cell*, 2001, 13(3):465-480.

[15] TATEMATSU K, KUMAGAI H, MUTO H, *et al.* *MASSUGU2* 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*[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(2):379-393.

[16] NAKAMURA A, UMEMURA I, GOMI K, *et al.* Production and characterization of auxin-insensitive rice by overexpression of a mutagenized rice IAA protein[J]. *Plant J*, 2006, 46(2):297-306.

[17] ZHANG J, CHEN R, XIAO J, *et al.* Isolation and characterization of *SlIAA3*, an Aux/IAA gene from tomato[J]. *DNA Seq*, 2007, 18(6):407-414.

[18] ULMASOV T, HAGEN G, GUILFOYLE T J. ARF1, a transcription factor that binds to auxin response elements[J]. *Science*, 1997, 276(5320):1865-1868.

[19] ULMASOV T. Activation and repression of transcription by auxin responsive factors[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(10):5844-5849.

[20] ULMASOV T. Aux/IAA proteins repress repression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response element[J]. *Plant Cell*, 1997, 9(11):1963-1971.

[21] DESHAIES R J. SCF and cullin/RING-H2-based ubiquitin ligases[J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 1999, 15:435-467.

[22] SESSIONS R A. *Arabidopsis* (Brassicaceae) flower development and gynoecium patterning in wild-type and *ettin* mutants [J]. *Am J Bot*, 1997, 84(9):1179-1191.

[23] HARDTKE C S, BERLETH T. The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development[J]. *EMBO J*, 1998, 17(5):1405-1411.

- [24] HARPER R M , STOWE-EVANS E L , LUESSE D R , *et al.* The *NPH4* locus encodes the auxin response factor ARF7 , a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue[J]. *Plant Cell* , 2000 , 12(5) : 757-770.
- [25] TIAN C E , MUTO H , HIGUCHI K , *et al.* Disruption and overexpression of *auxin response factor 8* gene of *Arabidopsis* affect hypocotyl elongation and root growth habit , indicating its possible involvement in auxin homeostasis in light condition[J]. *Plant J* , 2004 , 40(3) : 333-343.
- [26] NAGPAL P , ELLIS C M , WEBER H , *et al.* Auxin response factors ARF6 and ARF8 promote jasmonic acid production and flower maturation[J]. *Development* , 2005 , 132(18) : 4107-4118.
- [27] GRAY W M , KEPINSKI S , ROUSE D , *et al.* Auxin regulates SCF^{trn1}-dependent degradation of AUX/IAA proteins [J]. *Nature* , 2001 , 414(6681) : 271-276.
- [28] GRAY W M , HELLMAN H , DHARMASIRI S , *et al.* Role of the *Arabidopsis* RING-H2 protein RBX1 in RUB modification and SCF function[J]. *Plant Cell* , 2002 , 14(9) : 2137-2144.
- [29] LECHNER E , ME D , GRAVA S , *et al.* The AtRBX1 protein is part of plant SCF complexes and its down-regulation causes severe growth and developmental defects[J]. *J Biol Chem* , 2002 , 277(51) : 50069-50080.
- [30] AUSTIN M J , MUSKETT P , KAHN K , *et al.* Regulatory role of SGT1 in early R gene-mediated plant defenses [J]. *Science* , 2002 , 295(5562) : 2077-2080.
- [31] AZEVEDO C , SADANANDOM A , KITAGAWA K , *et al.* The RAR1 interactor SGT1 , an essential component of R gene-triggered disease resistance[J]. *Science* , 2002 , 295(5562) : 2073-2076.
- [32] KIM H S , DELANEY T P. *Arabidopsis* SON I is an F-box protein that regulates a novel induced defense independent of bot salicylic acquired resistance[J]. *Plant Cell* , 2002 , 14(7) : 1469-1482.
- [33] YANG M , NADEAU J A , ZHAO L , *et al.* The *Arabidopsis* SKP1-LIKE1 gene is essential for male meiosis and may control homologue separation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1999 , 96(20) : 11416-11421.
- [34] ABEL S , OELLER P W. Early auxin-induced genes encode short-lived nuclear proteins[J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1994 , 91(1) : 326-330.
- [35] ABEL S , THEOLOGIS A. Early genes and auxin action[J]. *Plant Physiol* , 1996 , 111(1) : 9-17.
- [36] GRAY W M , del POZO J C , WALKER L , *et al.* Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Genes Dev* , 1999 , 13(13) : 1678-1691.
- [37] ZAZIMALOVA E , NAPIER R M. Points of regulation for auxin action[J]. *Plant Cell Reports* , 2003 , 21(7) : 625-634.
- [38] GRAY W M , MUSKETT P R , CHUANG H W , *et al.* *Arabidopsis* SGT1b is required for SCF^{trn1}-mediated auxin response[J]. *Plant Cell* , 2003 , 15(6) : 1310-1319.
- [39] TÖR M , GORDON P , CUZICK A , *et al.* *Arabidopsis* SGT1b is required for defense signaling conferred by several downy mildew resistance genes[J]. *Plant Cell* , 2002 , 14(5) : 993-1003.
- [40] PEART J R , LU R , SADANANDOM A , *et al.* Ubiquitin ligase-associated protein SGT1 is required for host and nonhost disease resistance in plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , 2002 , 99(16) : 10865-10869.
- [41] MUSKETT P R , KAHN K , AUSTIN M J , *et al.* *Arabidopsis* RAR1 exerts rate-limiting control of R gene-mediated defenses against multiple pathogens[J]. *Plant Cell* , 2002 , 14(5) : 979-992.
- [42] JØRGENSEN J H. Effect of three suppressors on the expression of powdery mildew resistance genes in barley[J]. *Genome* , 1996 , 39(3) : 492-498.
- [43] SHIRASU K , SCHULZE-LEFERT P. Complex formation , promiscuity and multi-functionality : Protein interactions in disease-resistance pathways[J]. *Trends Plant Sci* , 2003 , 8(6) : 252-258.
- [44] SHEN Q H , ZHOU F , BIERI S , *et al.* Recognition specificity and RAR1/SGT1 dependence in barley *Mla* disease resistance genes to the powdery mildew fungus[J]. *Plant Cell* , 2003 , 15(3) : 732-744.
- [45] BIERI S , MAUCH S , SHEN Q H , *et al.* RAR1 positively controls steady state levels of barley MLA resistance proteins and enables sufficient MLA6 accumulation for effective resistance[J]. *Plant Cell* , 2004 , 16(12) : 3480-3495.
- [46] BHASKAR P B , RAASCH J A , KRAMER L C , *et al.* Sgt1 , but not Rar1 , is essential for the RB-mediated broad-spectrum resistance to potato late blight[J]. *BMC Plant Biol* . 2008 , 8(8) : 8.
- [47] WANG Y , GAO M , LI Q , *et al.* OsRAR1 and OsSGT1 physically interact and function in rice basal disease resistance[J]. *Mol Plant Microbe Interact* , 2008 , 21(3) : 294-303.
- [48] BOYES D C , NAM J , DANGL J L. The *Arabidopsis thaliana* RPM1 disease resistance gene product is a peripheral plasma membrane protein that is degraded coincident with the hypersensitive response[J]. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1998 , 95(26) : 15849-15854.
- [49] NORMAN-SETTERBLAD C , VIDAL S , PALVA T E. Interacting signal pathways control defense gene expression in *Arabidopsis* in response to cell wall-degrading enzymes from *Erwinia carotovora*[J]. *Mol Plant Microbe Interact* , 2000 , 13(4) : 430-438.
- [50] FEYS B J , BENEDETTI C S , PENFOLD C N , *et al.* *Arabidopsis* mutants selected for resistance to the phytotoxin coronatine are male sterile , insensitive to methyl jasmonate and resistant to bacterial pathogens[J]. *Plant Cell* , 1994 , 6(5) : 751-759.