

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.10144

李洪有, 陈庆富. 异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的作用[J]. 植物科学学报, 2018, 36(1): 144-151

Li HY, Chen QF. Advances on the role of heterotrimeric G proteins in plant abiotic stress responses[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(1): 144-151

异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的作用

李洪有, 陈庆富*

(贵州师范大学荞麦产业技术研究中心, 贵阳 550001)

摘要: 异三聚体 G 蛋白 (Heterotrimeric GTP-binding proteins) 是真核生物中一类重要的信号传导分子, 由 $G\alpha$ 、 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 3 个亚基组成。异三聚体 G 蛋白不仅参与了植物的生长发育调控, 而且还在多种非生物胁迫应答中起着重要的调控作用。本文着重介绍异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的作用及可能的调控机制, 并结合当前研究现状对未来研究方向提出展望, 以期今后深入研究异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的调控机制提供参考。

关键词: 异三聚体 G 蛋白; 非生物胁迫; 信号传导; 拟南芥; 水稻

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)01-0144-08

Advances on the role of heterotrimeric G proteins in plant abiotic stress responses

Li Hong-You, Chen Qing-Fu*

(Research Center of Buckwheat Industry Technology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: Heterotrimeric GTP-binding proteins, which are comprised of $G\alpha$, $G\beta$, and $G\gamma$ subunits, are evolutionarily conserved signal transduction molecules in eukaryotes. In plants, heterotrimeric G not only plays an important regulatory role in growth and development, but also participates in the regulation of multiple abiotic stress responses. This review focuses on the roles and possible regulation mechanisms of heterotrimeric G in the abiotic stress responses of plants, and puts forward prospects for future research. This paper will provide reference for further studies on the detailed regulation mechanism of heterotrimeric G proteins in the abiotic stress responses of plants.

Key words: Heterotrimeric G proteins; Abiotic stress; Signal transduction; *Arabidopsis thaliana*; *Oryza sativa* L.

异三聚体 G 蛋白是真核生物中一类高度保守的具有重要调控作用的信号传导分子, 它们接收由细胞表面受体传来的各种胞外刺激信号并将这些信号传递给下游效应蛋白, 进而启动不同的细胞响应^[1,2]。在动物中, 异三聚体 G 蛋白由 $G\alpha$ 、 $G\beta$

和 $G\gamma$ 3 个亚基组成。在没有胞外刺激信号时(失活状态), $G\alpha$ 与 GDP 嵌合并与 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 互作形成异源三聚体, 结合在位于细胞膜表面的 G 蛋白偶联受体 (G protein-coupled receptor, GPCR) 上; 而当胞外刺激信号存在时, GPCR 发生构像改

收稿日期: 2017-07-24, 退修日期: 2017-08-30。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471562, 31701494); 国家现代农业产业技术体系荞麦育种岗位科学家专项(CARS-08-A4); 贵州师范大学博士基金项目(11904/0517051)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31471562, 31701494), Earmarked Fund for China Agriculture Research System (CARS-08-A4), and Scientific Research Foundation for Doctor of Guizhou Normal University (11904/0517051)。

作者简介: 李洪有(1987-), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为植物分子生物技术(E-mail: lihongyouluod@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: cqf1966@163.com)。

变, 使得 $G\alpha$ 释放 GDP 并与 GTP 嵌合, 导致异源三聚体分离为 $G\alpha$ 和 $G\beta\gamma$ 2 种类型的激活体, 激活后的 $G\alpha$ 和 $G\beta\gamma$ 分别与各自的靶蛋白(离子通道、酶和其它效应蛋白)相互作用, 进而影响下游一系列的生物学过程和细胞行为^[3]。

大量研究表明, 异三聚体 G 蛋白同样存在于植物中, 它们不仅在植物生长发育中具有重要的调控作用, 而且还参与了植物对于旱、盐、高温、冷害等多种非生物胁迫的应答调控^[4]。有关异三聚体 G 蛋白在植物生长发育中的作用, 许多研究者已经作了很好的综述^[5-7]。因此, 本文着重介绍异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的作用及可能的调控机制, 并结合当前研究现状对未来研究方向提出了展望, 以期今后深入研究异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的详细调控机制提供参考。

1 植物异三聚体 G 蛋白的组成及结构

研究表明, 植物异三聚体 G 蛋白同动物异三聚体 G 蛋白一样, 也由 $G\alpha$ 、 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 3 个亚基组成, 但每个亚基的数目明显少于动物。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) 基因组中有 1 个 $G\alpha$ 亚基 (*GPA1*)、1 个 $G\beta$ 亚基 (*AGB1*) 和 3 个 $G\gamma$ 亚基 (*AGG1*、*AGG2* 和 *AGG3*)^[6]。水稻 (*Oryza sativa* L.) 基因组中有 1 个 $G\alpha$ 亚基 (*RGA1*)、1 个 $G\beta$ 亚基 (*RGB1*) 和 5 个 $G\gamma$ 亚基 (*RGG1*、*RGG2*、*OsGGC2*、*DEP1/qPE9-1* 和 *GS3*)^[5,8]。此外, 大豆 (*Glycine max* (L.) Merrill.) 中由于存在基因组复制事件, 共有 4 个 $G\alpha$ 亚基、4 个 $G\beta$ 亚基和 12 个 $G\gamma$ 亚基^[9,10]。由于植物中 $G\gamma$ 亚基的数目明显多于 $G\alpha$ 和 $G\beta$, 因此 $G\gamma$ 亚基最可能决定了植物中异三聚体 G 蛋白功能的多样性^[11-13]。

同动物相比, 植物异三聚体 G 蛋白在结构上十分保守。植物 $G\alpha$ 亚基含有 1 个保守的 $G\alpha$ 区, 该区包含 5 个 GTP 结合/水解位点 ($G1 \sim G5$), 1 个 N-端螺旋区 (helical) 和 1 个含 3 个具有感应核酸结合的开关区 (SW) 的 C-端 Ras 区 (图 1: A)^[5,14]。植物 $G\beta$ 亚基和动物一样, 包含 1 个能与 $G\gamma$ 亚基互作的 N-端 Coil-Coil 区以及 1 个与 $G\alpha$ 亚基和下游效应蛋白互作界面的 C-端 WD40 重复区 (图 1: B)^[14]。植物同动物的 $G\gamma$ 亚基相比, 除了蛋白结构相同, 都具有典型的 $G\gamma$ 亚基 (A 类) 外, 还含有另外 2 种类型的 $G\gamma$ 亚基 (B 类和 C

类) (图 1: C)。植物典型的 $G\gamma$ 亚基具有 1 个保守的 $G\gamma$ 区和 C-端 CaaX 基序, 而 B 类 $G\gamma$ 亚基则丢失了 C-端 CaaX 基序^[15]。相比较, 植物 C 类 $G\gamma$ 亚基在结构上发生了很大的变化, 其除了包含 1 个保守的 N-端 $G\gamma$ 区外, 还包含 1 个中间跨膜区 (TM) 和 1 个半胱氨酸 (Cys) 富集区^[16]。

2 植物异三聚体 G 蛋白信号循环的保守性及差异性

同动物相比, 植物异三聚体 G 蛋白信号循环既有一定的保守性, 也有其独特的性质。其保守性主要表现为失活态下, $G\alpha$ 、 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 3 个亚基以异源三聚体形式存在, 当胞外刺激信号存在时, 异三聚体被激活, 形成 $G\alpha$ 和 $G\beta\gamma$ 2 个激活体, 二者随后与各自的效应蛋白结合进而调控下游一系列细胞反应^[5]。此外, 当信号级联反应结束后, 植物 (拟南芥) 同动物一样通过 GTPase 加速蛋白 (GAPs) 促进 $G\alpha$ 上结合的 GTP 水解为 GDP, 使得 3 个亚基又重新恢复为异三聚体失活态^[17]。而植物 G 蛋白信号循环的差异性主要表现为植物中没有典型的 GCPR 来调节 $G\alpha$ 上结合的 GDP 与胞质中的 GTP 进行交换, 使得 $G\alpha$ 和 $G\beta\gamma$ 2 种激活体形成^[5]; 相反, 植物 $G\alpha$ 能自发地进行 GDP 与 GTP 间的交换, 使得异三聚体 G 蛋白能够完成自我激活^[18]。此外, 除拟南芥外, 在水稻等植物中没有发现 GAP 的同源基因^[6], 表明不同植物可能存在不同的 G 蛋白信号循环机制。

3 异三聚体 G 蛋白在植物非生物胁迫应答中的作用

干旱、盐害、高温、冷害等是植物面临的主要逆境因素, 它们影响植物的正常生长发育, 严重时将会导致作物大量减产。当植物处于逆境条件下时, 会通过一系列复杂的信号传导途径, 激活下游众多胁迫应答基因表达, 从而减少逆境胁迫对植物的伤害, 增强植物对逆境胁迫的抵抗。研究发现, 异三聚体 G 蛋白在植物干旱、盐害、高温、冷害等非生物逆境胁迫应答中起重要的调控作用。

3.1 异三聚体 G 蛋白在干旱胁迫应答中的作用

干旱是世界农业生产面临的最主要的非生物胁迫因素。干旱胁迫下, 植物会发生一系列形态和生理上的改变来抵抗干旱胁迫, 其中通过关闭保卫细

胞气孔来减少水分丢失是植物普遍采用的干旱胁迫抵抗机制^[19]。在拟南芥中的研究表明，异三聚体 G 蛋白调控了干旱胁迫下保卫细胞气孔的关闭，

该调控过程其主要涉及到脱落酸 (ABA)、胞外钙 (ExtCaM)、油菜素内酯 (BR)-乙烯 (ER) 3 条信号途径 (图 2)。

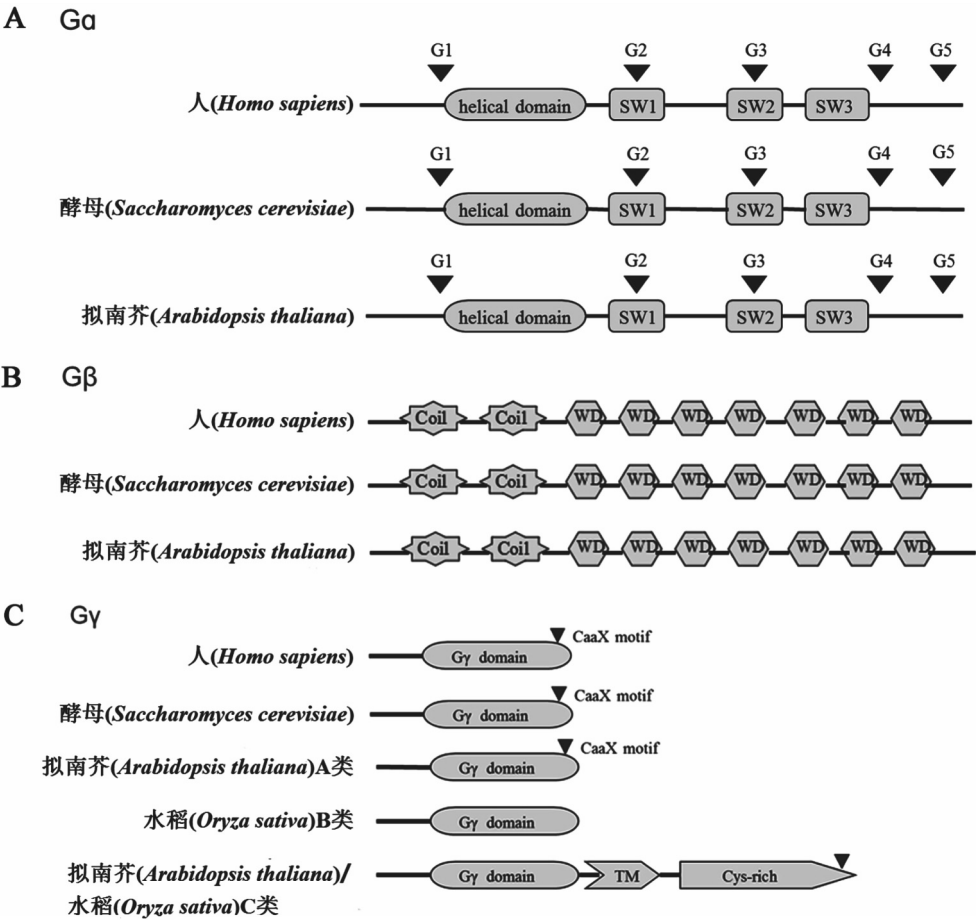


图 1 不同物种 G 蛋白 Gα (A)、Gβ (B) 和 Gγ (C) 的蛋白结构
Fig. 1 Protein structure of Gα (A), Gβ (B), and Gγ (C) subunits of G proteins from different species

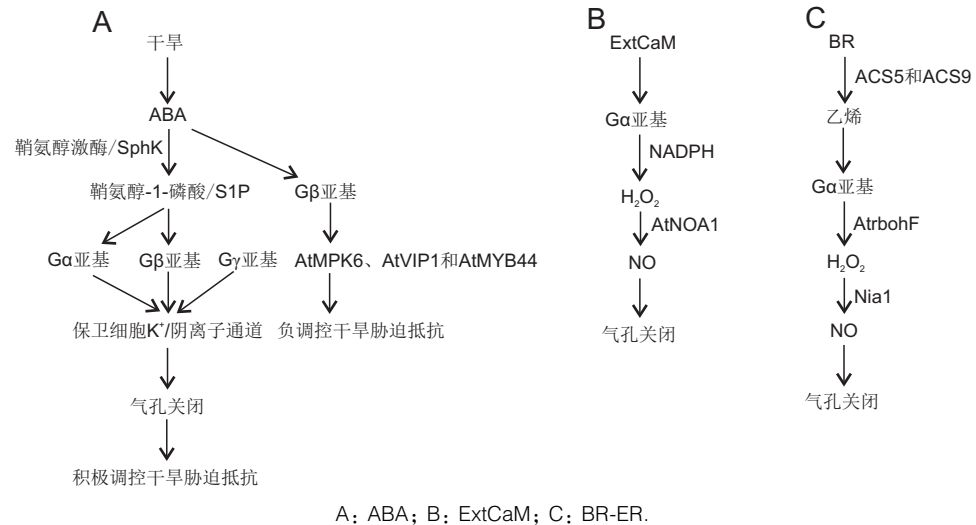


图 2 异三聚体 G 蛋白参与的气孔关闭信号途径
Fig. 2 Heterotrimeric G proteins involved in signaling pathways of stomatal closure

3.1.1 ABA 信号途径

干旱胁迫会诱导植物叶片大量合成 ABA, 积累的 ABA 会进一步激活鞘氨醇激酶 (SphK) 启动鞘氨醇-1-磷酸 (S1P) 的合成, 合成的 S1P 作为信号分子通过调控保卫细胞钾离子通道 (Inward K^+ channels) 和慢阴离子通道 (Slow anion channels) 活性来启动气孔关闭, 进而减少植物叶片水分丢失^[20,21]。对拟南芥 $G\alpha$ 亚基突变体 *gpa1* 的研究发现, 在突变植株中, ABA 失去了调控钾离子通道和阴离子通道活性的能力, 不能启动保卫细胞气孔关闭, 造成突变植株比野生型植株丢失更多的水分^[22]。此外, 在 *gpa1* 突变体中, S1P 也同样完全失去了调控保卫细胞离子通道活性和气孔关闭的能力^[23]。这些结果表明, 在干旱胁迫下, 异源三聚体 G 蛋白 $G\alpha$ 亚基 *GPA1* 作用于 ABA 激活的 S1P 下游, 通过调控下游保卫细胞离子通道活性来启动气孔关闭, 进而增强植物对干旱胁迫的抵抗。相似地, 拟南芥 $G\beta$ 亚基 *agb1* 突变体对 ABA 诱导的气孔关闭的敏感性明显弱于野生型植株, 表明 $G\beta$ 亚基同样参与了 ABA 介导的保卫细胞气孔关闭^[24]。进一步对 *gpa1*、*agb1* 和 *gpa1-agb1* 突变体的研究发现, 3 种突变体植株对 ABA 诱导的气孔关闭的敏感性均明显弱于野生型植株, 但三者间无明显差异, 考虑到 *GPA1* 能与 *AGB1* 生理互作^[24], 表明 $G\beta$ 亚基 *AGB1* 与 $G\alpha$ 亚基 *GPA1* 处在 ABA 介导的保卫细胞气孔关闭的相同信号途径上, 正调控了拟南芥对干旱胁迫的抵抗。然而, 值得注意, Xu 等^[25]的研究发现, *AGB1* 通过下调 3 个 ABA 响应基因 *AtMPK6*、*AtVIP1* 和 *AtMYB44* 的表达负调控拟南芥对干旱胁迫的抵抗。这些截然相反的结果表明, *AGB1* 在植物干旱胁迫响应中具有不同的效应蛋白, 其通过不同的下游信号途径对干旱胁迫起着正调控或负调控作用, 且不同的调控作用可能与特定细胞类型有关。此外, Chakravorty 等^[26]对拟南芥中一个非典型的 $G\gamma$ 亚基 *AGG3* 的功能分析发现, *AGG3* 同样参与了 ABA 介导的保卫细胞气孔关闭, 积极调控了拟南芥对干旱胁迫的抵抗, 这可能与 $G\gamma$ 亚基和 $G\beta$ 亚基以二聚体的形式以行使它们的功能有关。

3.1.2 ExtCaM 信号途径

ExtCaM 通过诱导保卫细胞内一系列的信号级联反应来调控植物气孔的运动。Li 等^[27]的研究表

明, ExtCaM 调控气孔关闭依赖于 AtNOA1 介导的一氧化氮 (NO) 合成, 因为在 *Atnoa1* 突变体中, ExtCaM 失去了诱导 NO 积累和气孔关闭的能力。此外, 还发现拟南芥 *gpa1* 突变株中, ExtCaM 同样不能诱导 NO 积累, 而组成型过表达 *GPA1* (*cGa*) 明显增加了转基因植株叶片中 NO 的积累量。同样, *cGaAtnoa1*、*Atnoa1* 和 *gpa1-2Atnoa1* 突变体均失去了 ExtCaM 诱导的 NO 合成能力, 而在 *gpa1* 突变体中过表达 *AtNOA1* 可以很好的弥补这种缺陷。这些结果表明 $G\alpha$ 亚基通过调控 NO 合成来参与 ExtCaM 诱导的保卫细胞气孔关闭。进一步的研究结果显示, G 蛋白调控 NO 的合成依赖于由 NADPH 氧化酶产生的 H_2O_2 ^[27]。

3.1.3 BR-ER 信号途径

BR 在植物干旱胁迫抵抗中发挥着重要作用, 但其作用机制是不清楚的。在拟南芥中的研究表明, BR 通过诱导 ER 合成酶基因 *ACS5* 和 *ACS9* 的表达来启动 ER 合成, 合成的 ER 将信号传递给 G 蛋白 $G\alpha$ 亚基 *GPA1*, *GAP1* 进一步将信号传递给 *AtNOA1* 启动 H_2O_2 合成, 合成的 H_2O_2 通过硝酸还原酶 *Nia1* 诱导 NO 合成, NO 进一步激活下游未知效应蛋白启动气孔关闭, 减少植株水分丢失, 增强植株对干旱胁迫的抵抗^[28,29]。值得注意的是, 调控干旱胁迫下气孔关闭的 ExtCaM 信号传导途径和 BR-ER 信号传导途径从 $G\alpha$ 亚基开始是完全重叠的, 因此处在 $G\alpha$ 亚基上游的 ExtCaM、BR 和 ER 间是怎样一种作用关系值得进一步深入研究。

除调控干旱胁迫下叶片保卫细胞气孔开闭外, Nilson 等^[30]研究发现拟南芥 $G\alpha$ 亚基通过调控叶片水分蒸腾效率来增强对干旱胁迫的抵抗; 拟南芥 $G\beta$ 亚基通过调控干旱胁迫下拟南芥生殖性状的可塑性来提高植株对有限水分的充分利用, 进而增强植株对干旱胁迫的抵抗^[31]。

水稻基因表达的分析结果显示, *RGA1*、*RGB1* 和 *RGG1* 的表达强烈受干旱胁迫诱导, 表明它们可能参与了水稻对干旱胁迫的抵抗^[32-34]。最近, Zhang 等^[35]的研究结果表明, ABA 处理明显上调了 *RGB1* 的表达而抑制了 *qEP9-1* 的表达。对 *qEP9-1* 突变植株分析发现, 突变植株中 6 个 ABA 和胁迫诱导相关的基因 *OsABI5*、*OsRAB16A*、*OsLEA3*、*OsLIP9*、*OsNAC5* 和 *Os-*

NAC6 的表达量明显增加, 增强了突变体植株对于干旱胁迫的抵抗力, 表明 *qEP9-1* 通过负调控 ABA 和胁迫诱导相关基因的表达来调控水稻对于干旱胁迫的抵抗^[35]。对 *RGB1* 的 RNAi 植株分析发现, 上述基因的表达量明显低于野生型植株, 其抗旱能力也明显弱于野生型植株, 表明 *RGB1* 通过积极调控 ABA 和胁迫诱导相关基因的表达来调控水稻对于干旱胁迫的抵抗^[35]。研究表明, *RGB1* 通过调控干旱胁迫下水稻 ABA 的合成来调控水稻对于干旱胁迫的抵抗^[35]。Ferrero-Serrano 等^[36] 的研究表明, 干旱胁迫下水稻 $G\alpha$ 亚基突变体 *d1* 植株比野生型具有更低的叶温, 进而有更强的干旱胁迫抵抗能力。进一步研究发现, *d1* 植株比野生型植株叶温低是与它笔直的株型有关, 表明水稻 $G\alpha$ 亚基可以通过调控株型来调控水稻对于干旱胁迫的抵抗^[36]。

3.2 异三聚体 G 蛋白在盐胁迫应答中的作用

盐胁迫是影响植物生长、发育并最终造成作物减产的重要环境因子。研究表明, 异三聚体 G 蛋白在植物盐胁迫抵抗中具有正调控或负调控作用。在豌豆 (*Pisum sativum* Linn.) 中, $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基的表达受盐胁迫强烈诱导, 组成型过表达 $G\alpha$ 亚基增强了转基因烟草对盐胁迫的抵抗力, 表明 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 在豌豆盐胁迫抵抗中可能具有积极的调控作用^[37]。相反, 拟南芥、玉米 (*Zea mays* L.) 和水稻中, $G\alpha$ 亚基突变植株对盐胁迫不敏感, 且由盐胁迫对突变植株造成的细胞衰老和生长抑制明显弱于野生型植株, 表明在这 3 种植物中, $G\alpha$ 亚基通过抑制植物生长和加速细胞衰老对盐胁迫起负调控作用^[38,39]。与拟南芥 $G\alpha$ 亚基在盐胁迫中起的负调控作用不同, $G\beta$ 亚基 *AGB1* 通过阻止 Na^+ 进入根细胞和 Na^+ 由根向地上部分转运积极调控了拟南芥对盐胁迫的抵抗^[40]。 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基在盐胁迫中具有相反的调控作用可能与它们有不同的效应蛋白有关。

在水稻中, 2 个 $G\gamma$ 亚基 (*RGG1* 和 *RGG2*) 的表达受盐胁迫强烈诱导, 由于 $G\gamma$ 和 $G\beta$ 亚基通常以二聚体形式发挥功能, 因此暗示了水稻 *RGG1* 和 *RGG2* 可能与拟南芥 *AGB1* 一样在盐胁迫中具有积极的调控作用^[33,34]。Swain 等^[41] 研究表明, 组成型过表达 *RGG1* 增强了转基因水稻对高盐胁迫的抵抗, 但不同于拟南芥 *AGB1*, 水稻 *RGG1* 是通过诱导活性氧清除酶对活性氧 (ROS) 的清除来

增强水稻对盐胁迫的抵抗。

3.3 异三聚体 G 蛋白在温度胁迫应答中的作用

温度胁迫主要包括高温热害和低温冷害 2 种, 二者都会影响植物的正常生长发育, 严重时会造成作物大量减产。Chakraborty 等^[42,43] 分析拟南芥 $G\alpha$ 亚基突变体转录组时发现, 包括热胁迫和冷胁迫在内的许多非生物胁迫相关基因的表达量发生了明显改变, 表明 *GAP1* 可能参与了拟南芥对热、冷胁迫的应答。在水稻中, *RGA1* 的表达受热胁迫显著下调, 而 *RGG1* 和 *RGG2* 的表达受热胁迫强烈上调, 表明 2 种亚基都可能参与了水稻对热胁迫的应答, 但二者具有相反的调控作用^[32,34]。在豌豆中, 编码 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基的基因的表达均明显受热胁迫诱导, 在烟草 (*Nicotiana benthamiana* Domin) 中组成型过表达 $G\alpha$ 或 $G\beta$ 明显增强了转基因烟草植株对热胁迫的耐受性^[37], 表明豌豆 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基在热胁迫抵抗中可能具有积极的调控作用。最近, Lee 等^[44] 在莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 中的研究发现, $G\alpha$ 亚基通过调控 MAP 信号级联反应激活 HSP70A 蛋白, 进而增强其对热胁迫的耐受性。在水稻中, Jangam 等^[45] 对 *rga1* 突变体进行转录组分析发现, 几个 MAP 和 HSP70 基因的表达发生了明显改变, 暗示热胁迫下异三聚体 G 蛋白通过 MAP 激酶信号级联途径激活 HSP70 家族蛋白可能是植物中一个保守的热胁迫抵抗机制。此外, 水稻 $G\alpha$ 、 $G\beta$ 和 $G\gamma$ 亚基基因的表达同样受冷胁迫强烈诱导, 表明它们可能在水稻冷胁迫抵抗中具有积极的调控作用^[32-34]。Ma 等^[46] 的研究表明, 冷胁迫下水稻 *RGA1* 通过与一个质膜和内质网定位的 COLD1 互作, 激活 Ca^{2+} 通道, 进而增强了水稻对低温胁迫的抵抗。

3.4 异三聚体 G 蛋白在营养胁迫应答中的作用

土壤营养缺乏会严重影响作物的产量和品质。Chakraborty 等^[42] 对拟南芥 *gap1-5* 突变体转录组分析发现, 突变体中的磷转运蛋白 (*PHT1.1*)、硝酸盐转运蛋白 (*NRT2.1*)、N 同化相关的异柠檬酸脱氢酶 (*ICDH*) 和天冬酰胺合成酶 (*ASN1*) 基因的表达均发生明显下调; 此外, 一个在磷饥饿胁迫中具有重要调控作用的转录因子 *WRKY75* 的表达也发生了明显下调, 表明拟南芥 *GAP1* 可能在 N 和 P 缺乏胁迫中具有积极的调控作用。最近, Sun 等^[47] 图位克隆了一个水稻氮肥使用效率主效 QTL

位点 *qNGR9*, 研究发现 *qNGR9* 与水稻 $G\gamma$ 亚基 *DEP1* 是同一个基因。进一步研究表明, *DEP1* 通过与 $G\alpha$ 亚基 *RGA1* 互作抑制 *RGA1* 的活性和通过与 $G\beta$ 亚基 *RGB1* 互作增强 *RGB1* 的活性来抑制水稻对 N 缺乏的响应, 增强水稻 N 代谢, 最终增强水稻对 N 的使用效率。此外, 该研究还表明 *DEP1* 可通过调控硝酸盐转运蛋白基因的表达来调控水稻对 N 的吸收。

3.5 异三聚体 G 蛋白在其他非生物胁迫应答中的作用

异三聚体 G 蛋白除参与上述非生物胁迫外, 还参与了其它多种非生物胁迫, 如 UV-B 辐射、氧化胁迫、重金属胁迫和铝毒胁迫等。在拟南芥中, 臭氧(O_3)胁迫诱导叶绿体产生 2 次 ROS, 第一次产生的用于胞间信号传导的 ROS 依赖于 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基将臭氧胁迫信号传递给 NADPH 氧化酶 *AtrbohD* 和 *AtrbohF*; 第二次产生的用于诱导细胞死亡的 ROS 只依赖于 $G\alpha$ 亚基将信号传递给 *AtrbohD* 和 *AtrbohF*, 表明拟南芥 $G\alpha$ 和 $G\beta$ 亚基参与了 O_3 胁迫诱导的活性氧爆发, 但二者在该过程中具有不同的作用^[48]。马鲜歌等^[49]研究发现, UV-B 可以诱导野生型拟南芥保卫细胞气孔关闭, 但在 $G\alpha$ 亚基突变体中这种诱导能力是被废除的, 表明 $G\alpha$ 亚基参与了 UV-B 诱导的拟南芥保卫细胞气孔关闭信号的传导过程。He 等^[50]进一步研究发现, UV-B 诱导的气孔关闭依赖于 $G\alpha$ 亚基 *GPA1* 激活 *AtrbohD* 和 *AtrbohF* 产生 H_2O_2 , 积累的 H_2O_2 进一步激活 *Nia1* 产生 NO, 最终 NO 启动气孔关闭, 增强拟南芥对 UV-B 的抵抗。在水稻中, $G\alpha$ 亚基的表达强烈受重金属 Cd、Mn 和 Pb 诱导, 表明其可能在水稻重金属胁迫抵抗中具有积极的调控作用^[43]。Kunihiro 等^[51]通过对水稻 Cd 抗性 cDNA 酵母文库进行筛选, 鉴定到 $G\gamma$ 亚基 *OsDEP1* 为一个 Cd 抗性候选基因, 在酵母和拟南芥中过表达 *OsDEP1* 增强了转基因酵母和拟南芥对 Cd 胁迫的抵抗, 但其具体的作用机制尚不清楚, 还有待进一步研究。Li 等^[52]在拟南芥和黑麦 (*Secale cereal* L.) 中的研究发现, 异三聚体 G 蛋白可能通过间接调控 Al 诱导的有机酸分泌来增强拟南芥和黑麦对 Al 胁迫的抵抗。

4 展望

虽然一些研究已经表明, 植物异三聚体 G 蛋

白在多种非生物胁迫响应中具有重要调控作用, 但其涉及到多条信号途径以及不同信号途径间存在着相互交叉, 因此了解其详细的作用机理仍然面临着巨大的挑战。目前对于植物 G 蛋白的研究主要集中在利用突变体对功能进行研究, 对其详细作用途径的认识仍然极为缺乏。利用酵母双杂交技术同时结合转录组数据鉴定某种非生物胁迫下 G 蛋白的上游调控蛋白和下游效应蛋白并对它们的功能进行估评是建立非生物胁迫下 G 蛋白详细信号作用途径迫切需要的。此外, 不同亚基或同种亚基在不同胁迫下的作用是截然相反的, 造成这些作用差异的原因需要进一步调查。最后, 目前有关 G 蛋白的研究主要集中在模式植物拟南芥和水稻中, 因此 G 蛋白在其它植物尤其是作物中的功能也值得进行深入研究。

参考文献:

- [1] Gilman AG. G proteins: transducers of receptor-generated signals[J]. *Annu Rev Biochem*, 1987, 56(56): 615–649.
- [2] Temple BR, Jones AM. The plant heterotrimeric G-protein complex[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58(1): 249–266.
- [3] Wettschureck N, Offermanns S. Mammalian G proteins and their cell type specific functions[J]. *Physiol Rev*, 2005, 85(4): 1159–1204.
- [4] 肖振, 赵琪, 张川芳, 王小丽, 王全华, 等. 蛋白质组学研究揭示的甘蓝型油菜非生物胁迫应答机制[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(6): 949–961.
Xiao Z, Zhao Q, Zhang CF, Wang XL, Wang QH, et al. Abiotic stress response mechanism of oilseed rape (*Brassica napus* L.) revealed from proteomics[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(6): 949–961.
- [5] Urano D, Chen JG, Botella JR, Jones AM. Heterotrimeric G protein signaling in the plant kingdom[J]. *Open Biol*, 2013, 3(3): 120–186.
- [6] 费澄, 徐正进, 徐铨. 植物异三聚体 G 蛋白调控系统研究进展[J]. *科学通报*, 2016, 61(34): 3661–3671.
Fei C, Xu ZJ, Xu Q. Heterotrimeric G protein signaling in plant[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(34): 3661–3671.
- [7] 朱莺, 黄继荣. 植物异三聚体 G 蛋白研究进展[J]. *植物生理学通讯*, 2010, 46(4): 309–316.
Zhu Y, Huang JR. Recent progresses in plant heterotrimeric G-proteins[J]. *Plant Physiology Journal*, 2010, 46(4): 309–316.
- [8] 崔永涛, 吴立文, 郭龙彪, 胡兴明. 水稻异源三聚体 G 蛋白生理功能的研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2015, 29(5):

- 546–558.
- Cui YT, Wu LW, Guo LB, Hu XM. Research progress in physiologic functions of heterotrimeric G protein in rice[J]. *China Journal Rice Science*, 2015, 29(5): 546–558.
- [9] Choudhury SR, Bisht NC, Thompson R, Todorov O, Pandey S. Conventional and novel G γ protein families constitute the heterotrimeric G-protein signaling network in soybean[J]. *PLoS One*, 2011, 6(8): e23361.
- [10] Bisht NC, Jez JM, Pandey S. An elaborate heterotrimeric G-protein family from soybean expands the diversity of plant G-protein networks[J]. *New Phytol*, 2011, 190(1): 35–48.
- [11] Trusov Y, Rookes JE, Tilbrook K, Chakravorty D, Mason MG, *et al.* Heterotrimeric G protein gamma subunits provide functional selectivity in Gbetagamma dimer signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(4): 1235–1250.
- [12] Thung L, Chakravorty D, Trusov Y, Jones AM, Botella JR. Signaling specificity provided by the *Arabidopsis thaliana* heterotrimeric G-protein γ subunits AGG1 and AGG2 is partially but not exclusively provided through transcriptional regulation[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58503.
- [13] Trusov Y, Zhang W, Assmann SM, Botella JR. Ggamma1 + Ggamma2 not equal to Gbeta; heterotrimeric G protein Ggamma-deficient mutants do not recapitulate all phenotypes of Gbeta-deficient mutants[J]. *Plant Physiol*, 2008, 147(2): 636–649.
- [14] Li JH, Liu YQ, Lü P, Lin HF, Bai Y, *et al.* A signaling pathway linking nitric oxide production to heterotrimeric G protein and hydrogen peroxide regulates extracellular calmodulin induction of stomatal closure in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(1): 114–124.
- [15] Wei Q, Zhou W, Hu G, Wei J, Yang H, Huang J. Heterotrimeric G-protein is involved in phytochrome A-mediated cell death of *Arabidopsis* hypocotyls[J]. *Cell Res*, 2008, 18(9): 949–960.
- [16] Mao H, Sun S, Yao J, Wang C, Yu S, *et al.* Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(45): 19579–19584.
- [17] Chen JG, Willard FS, Huang J, Liang J, Chasse SA, *et al.* A seven-transmembrane RGS protein that modulates plant cell proliferation[J]. *Science*, 2003, 301(5640): 1728–1731.
- [18] Jones JC, Duffy JW, Machius M, Temple BR, Dohlman HG, Jones AM. The crystal structure of a self-activating G protein alpha subunit reveals its distinct mechanism of signal initiation[J]. *Sci Signal*, 2011, 4(159): RA8.
- [19] Murata Y, Mori IC, Munemasa S. Diverse stomatal signaling and the signal integration mechanism[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 369–392.
- [20] Ng CK, Carr K, McAinsh MR, Powell B, Hetherington AM. Drought-induced guard cell signal transduction involves sphingosine-1-phosphate[J]. *Nature*, 2001, 410(6828): 596–599.
- [21] Wilkinson S, Davies WJ. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants[J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(2): 195–210.
- [22] Wang XQ, Ullah H, Jones AM, Assmann SM. G protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* guard cells[J]. *Science*, 2001, 292(5524): 2070–2072.
- [23] Coursol S, Fan LM, Le Stunff H, Spiegel S, Gilroy S, Assmann SM. Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins[J]. *Nature*, 2003, 423(6940): 651–654.
- [24] Fan LM, Zhang W, Chen JG, Taylor JP, Jones AM, Assmann SM. Abscisic acid regulation of guard-cell K⁺ and anion channels in Gbeta- and RGS-deficient *Arabidopsis* lines[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(24): 8476–8481.
- [25] Xu DB, Chen M, Ma YN, Xu ZS, Li LC, *et al.* A G-protein β subunit, AGB1, negatively regulates the ABA response and drought tolerance by down-regulating AtMPK6-related pathway in *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(1): e0116385.
- [26] Chakravorty D, Trusov Y, Zhang W, Acharya BR, Sheahan MB, *et al.* An atypical heterotrimeric G-protein γ -subunit is involved in guard cell K-channel regulation and morphological development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2011, 67(5): 840–851.
- [27] Li JH, Liu YQ, Lü P, Lin HF, Bai Y, *et al.* A signaling pathway linking nitric oxide production to heterotrimeric G protein and hydrogen peroxide regulates extracellular calmodulin induction of stomatal closure in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(1): 114–124.
- [28] Ge XM, Cai HL, Lei X, Zhou X, Yue M, He JM. Heterotrimeric G protein mediates ethylene-induced stomatal closure via hydrogen peroxide synthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2015, 82(1): 138–150.
- [29] Shi C, Qi C, Ren H, Huang A, Hei S, She X. Ethylene mediates brassinosteroid-induced stomatal closure via G α protein-activated hydrogen peroxide and nitric oxide production in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2015, 82(2): 280–301.
- [30] Nilson SE, Assmann SM. The alpha-subunit of the *Arabidopsis* heterotrimeric G protein, GPA1, is a regulator of transpiration efficiency[J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(4): 2067–2077.
- [31] Nilson SE, Assmann SM. Heterotrimeric G proteins regu-

- late reproductive trait plasticity in response to water availability[J]. *New Phytol*, 2010, 185(3): 734–746.
- [32] Yadav DK, Shukla D, Tuteja N. Rice heterotrimeric G-protein alpha subunit (RGA1): in silico analysis of the gene and promoter and its upregulation under abiotic stress[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 63: 262–271.
- [33] Yadav DK, Islam SM, Tuteja N. Rice heterotrimeric G-protein gamma subunits (RGG1 and RGG2) are differentially regulated under abiotic stress[J]. *Plant Signal Behav*, 2012, 7(7): 733–740.
- [34] Yadav DK, Shukla D, Tuteja N. Isolation, in silico characterization, localization and expression analysis of abiotic stress-responsive rice G-protein β subunit (RGB1) [J]. *Plant Signal Behav*, 2014, 9(5): e28890.
- [35] Zhang DP, Zhou Y, Yin JF, Yan XJ, Lin S, *et al.* Rice G-protein subunits qPE9-1 and RGB1 play distinct roles in abscisic acid responses and drought adaptation[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(20): 6371–6384.
- [36] Ferrero-Serrano Á, Assmann SM. The α -subunit of the rice heterotrimeric G protein, RGA1, regulates drought tolerance during the vegetative phase in the dwarf rice mutant *d1*[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(11): 3433–3443.
- [37] Misra S, Wu Y, Venkataraman G, Sopory SK, Tuteja N. Heterotrimeric G-protein complex and G-protein-coupled receptor from a legume (*Pisum sativum*): role in salinity and heat stress and cross-talk with phospholipase C[J]. *Plant J*, 2007, 51(4): 656–69.
- [38] Colaneri AC, Tunc-Ozdemir M, Huang JP, Jones AM. Growth attenuation under saline stress is mediated by the heterotrimeric G protein complex[J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 129.
- [39] Urano D, Colaneri A, Jones AM. $G\alpha$ modulates salt-induced cellular senescence and cell division in rice and maize[J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(22): 6553–6561.
- [40] Yu Y, Assmann SM. The heterotrimeric G-protein β subunit, AGB1, plays multiple roles in the *Arabidopsis* salinity response[J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(10): 2143–2156.
- [41] Swain DM, Sahoo RK, Srivastava VK, Tripathy BC, Tuteja R, Tuteja N. Function of heterotrimeric G-protein γ subunit RGG1 in providing salinity stress tolerance in rice by elevating detoxification of ROS[J]. *Planta*, 2017, 245(2): 367–383.
- [42] Chakraborty N, Sharma P, Kanyuka K, Pathak RR, Choudhury D, *et al.* G-protein α -subunit (GPA1) regulates stress, nitrate and phosphate response, flavonoid biosynthesis, fruit/seed development and substantially shares GCR1 regulation in *A. thaliana*[J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 89(6): 559–576.
- [43] Chakraborty N, Singh N, Kaur K, Raghuram N. G-protein signaling components GCR1 and GPA1 mediate responses to multiple abiotic stresses in *Arabidopsis*[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 1000.
- [44] Lee CS, Ahn W, Choi YE. The G-protein alpha-subunit gene CGA1 is involved in regulation of resistance to heat and osmotic stress in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Cell Mol Biol (Noisy-le-grand)*, 2017, 63(2): 29–39.
- [45] Jangam AP, Pathak RR, Raghuram N. Microarray analysis of rice *d1* (RGA1) mutant reveals the potential role of G-protein alpha subunit in regulating multiple abiotic stresses such as drought, salinity, heat, and cold[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 11.
- [46] Ma Y, Dai X, Xu Y, Luo W, Zheng X, *et al.* COLD1 confers chilling tolerance in rice[J]. *Cell*, 2015, 160(6): 1209–1221.
- [47] Sun H, Qian Q, Wu K, Luo J, Wang S, *et al.* Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice[J]. *Nat Genet*, 2014, 46(6): 652–656.
- [48] Joo JH, Wang S, Chen JG, Jones AM, Fedoroff NV. Different signaling and cell death roles of heterotrimeric G protein alpha and beta subunits in the *Arabidopsis* oxidative stress response to ozone[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 957–970.
- [49] 马鲜歌, 贺军民. 异三聚体 G 蛋白在 UV-B 诱导拟南芥气孔关闭中的作用[J]. 中国农业科学, 2012, 45(5): 848–853.
- Ma XG, He JM. Role of heterotrimeric G protein in UV-B-induced *Arabidopsis* stomatal closure[J]. *China Agriculture Science*, 2012, 45(5): 848–853.
- [50] He JM, Ma XG, Zhang Y, Sun TF, Xu FF, *et al.* Role and interrelationship of $G\alpha$ protein, hydrogen peroxide, and nitric oxide in ultraviolet B-induced stomatal closure in *Arabidopsis* leaves[J]. *Plant Physiol*, 2013, 161(3): 1570–1583.
- [51] Kunihiro S, Saito T, Matsuda T, Inoue M, Kuramata M, *et al.* Rice DEP1, encoding a highly cysteine-rich G protein γ subunit, confers cadmium tolerance on yeast cells and plants[J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(14): 4517–4527.
- [52] Li YY, Tang XL, Yang LG, Yu YX, Li XF. Possible involvement of heterotrimeric G-protein signaling in Al-induced secretion of organic acid anions in *Arabidopsis* and rye[J]. *Plant Soil*, 2015, 388: 55–63.