

综述

植物 *GH3* 基因家族研究进展

孙涛¹, 柴团耀¹, 刘戈宇¹, 张玉秀²

1 中国科学院研究生院生命科学学院, 北京 100049

2 中国矿业大学(北京)化学与环境工程学院生物工程系, 北京 100083

摘要: 生长素在植物的整个生长发育过程中都具有重要的作用, 其早期响应基因可归为 3 类: *Aux/IAAs*、*GH3s*、*SAURs*。通过功能基因组学的研究, 特别是对相关突变体的分子遗传学与分子生物学的研究, 使我们对这些基因家族的作用机理的理解更为深入。以下综述了植物 *GH3* 基因的结构、功能及表达调控模式, 重点介绍了由 *GH3* 介导的生长素信号途径与其他信号转导途径之间的互作和 *GH3* 基因与植物逆境胁迫适应的关系。

关键词: 生长素, *GH3* 基因, 早期响应基因, 胁迫适应

Progress in the Plant *GH3* Gene Family

Tao Sun¹, Tuanyao Chai¹, Geyu Liu¹, and Yuxiu Zhang²

1 College of Life Science, Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

2 Department of Biological Engineering, School of Chemical and Environmental Engineering, China University of Mining and Technology (Beijing), Beijing 100083, China

Abstract: Phytohormone auxins play important roles in plant growth and development. The primary auxin-response genes can be classified into three major groups: *Aux/IAAs*, *SAURs* and *GH3s*. Significant progress has been made in understanding these gene families by approaches of the functional genomics, molecular genetics and molecular biology. In this review, we focused on the structures, functions and models of the expressional regulation of plant *GH3* genes. The interactions in the signal transduction pathways between auxins and other signals mediated by the *GH3* genes, the relationship between the *GH3* genes and the stress adaptation responses of plants are emphasized.

Keywords: auxin, *GH3* genes, primary auxin-responsive genes, stress adaptation

生长素作为最先发现的植物激素, 在植物的整个生长发育过程中都发挥着关键性的作用, 它通过调控一些基因的表达参与调控植物根部形成、顶端优势、衰老及逆境胁迫适应等生理过程^[1,2]。生长素早期响应基因(Primary-response genes)是指经生长素处理后能迅速被激活转录且不需要新的蛋白质合

成的一些基因, 生长素早期响应基因大体上可分为 3 类: *Aux/IAAs*、*GH3s*(Gretchen Hagen 3)、*SAURs* (Small auxin up RNAs), 生长素能够诱导这 3 个基因家族中的大部分基因快速、瞬时地表达^[3]。近年来对 *GH3* 基因家族的研究让我们对生长信号转导途径、生长素与其他激素信号之间的互作及生长素与

Received: April 25, 2008; **Accepted:** July 1, 2008

Supported by: the National High Technology Planning Program of China (Nos. 2007AA021404, 2006AA10Z407), and China National Natural Sciences Foundation (No. 30570146).

Corresponding author: Tuanyao Chai. Tel: +86-10-88256343; E-mail: tychai@gucas.ac.cn

国家高技术研究发展计划(“863 计划” Nos. 2007AA021404, 2006AA10Z407)项目, 国家自然科学基金项目(No. 30570146)资助。

植物对胁迫的适应的关系都有了更新的认识。

1 生长素早期响应基因

首次被分离的生长素诱导基因是大豆的 *Aux22* 和 *Aux28* 基因^[4], 这两个基因后来被鉴定为属于 *Aux/IAAs* 家族。Hagen 等^[5]于 1984 年从大豆的 cDNA 文库中筛选出 4 个响应生长素 2,4-二氯苯氧乙酸 (2,4-D)处理的克隆, 并命名为 pGH1、pGH2、pGH3、pGH4, 经分析这 4 个克隆在转录水平上均受到生长素的调控^[6]。1989 年从大豆中发现了生长素调控的 RNAs 家族 *SAURs*^[7], 此后, 一些生长素早期响应基因相继从拟南芥^[8]、水稻^[9]、烟草^[10]及绿豆^[11]中被发现。Abel 把已鉴定的生长素早期响应基因归为 6 类, 这些基因大部分属于 *Aux/IAAs*、*GH3s*、*SAURs* 这 3 个家族, 其他则分属于编码类谷胱甘肽 s-转移酶(Glutathione S-transferase, GST)的基因, 编码 1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylate, ACC)合成酶的基因及其他一些基因^[12]。动物体内响应免疫血清和生长因子的原初响应基因的表达产物主要涉及到以下几种功能: 紧急情况下的拯救、胁迫适应、胞内的信息联通及对后期基因表达的调控^[13], 目前的研究成果显示植物体内的生长素早期响应基因可能也具有这三方面的功能。

2 植物中的 GH3 基因家族成员的克隆

目前许多 *GH3* 基因家族成员或类似基因陆续在植物中被克隆和鉴定。烟草的 *NtGH3* 与大豆不同, 该基因的转录受到蛋白合成抑制剂 CHX 的诱导^[14]。在拟南芥基因组中, *GH3* 基因家族包括 19 个成员及一个不完整基因, 分别称为 *GH3.1*、*GH3.2...GH3.20*。根据这些基因的序列相似性和拼接方式, 可以把他们分为 3 个亚家族^[1](见图 1)。在水稻中, 通过数据库搜索发现了 13 条与 *GH3* 基因相似的编码序列(Open reading frames, ORF), 其中 12 条可能是具有活性的基因。通过构建同源树分析, 可把这些基因归为 2 类, 但在水稻中没有发现与拟南芥第 3 类 *GH3* 基因同源的序列。此外, 还发现在水稻基因组中 *GH3* 基因没有形成基因簇, 而在拟南芥基因组中 *GH3* 基因家族形成 2 个比较明显的基因簇, 在第 1 条染色体上有 3 个 *GH3* 成员, 在第 5 条

染色体上有 5 个 *GH3* 基因, 而且这些基因方向一致地串联排列在一起^[15,16]。Liu 等通过抑制消减杂交分离鉴定到一个辣椒 *GH3* 基因 *CcGH3*, 该基因受生长素及乙烯的双重调控^[17]。在苔藓植物 *P. patens* 中也发现了 3 个 *GH3* 基因, 这表明 *GH3* 基因的出现早于陆地植物出现的 400 万年前^[18], 通过对其中 2 个基因的功能缺失研究没有发现 *GH3* 缺失突变体与野生型在生长发育方面的不同, 可能表示这 2 个基因的功能冗余^[19]。印度芥菜是一种重金属超富集植物, 其地上部分能富集高浓度的重金属离子, 通过筛选 Cd 处理印度芥菜中的差异显示基因, 本实验室发现了 1 条 *GH3* 类似基因能响应重金属 Cd 胁迫^[20], 通过 RACE 技术我们已获得该基因的全长序列, 并命名为 *BjGH3.1* 基因; 同时 Fusco 等利用 cDNA-AFLP 技术也发现了 1 条印度芥菜的 *GH3* 类似基因能响应 Cd 胁迫, 两者均与拟南芥中 *GH3* 基因具有较高的序列相似性^[21]。

3 GH3 基因及 GH3 蛋白的结构、功能

Liu 等认为大豆 *GH3* 基因启动子至少含有 3 个生长素响应元件 AuxREs, 其中 D1(25 bp)和 D4(25 bp)包含在一段 76 bp 的序列中, 两者都含有 TGTCTC 保守序列, 该序列为响应生长素所必需^[22]。通过缺失分析等方法研究 *GH3* 基因及其他生长素响应基因的启动子, 发现在基因的上游区域最小的生长素响应元件是只含有 6 个碱基对的序列, 即 TGTCTC^[23]。Ulmasov 等通过实验发现生长素响应因子 1(ARF1)特异地结合到 TGTCTC 结构上, 并启动生长素响应基因的表达^[24]。但是在辣椒的 *CcGH3* 的上游启动子区没有发现典型的生长素响应元件 TGTCTC, 取而代之的是 TGTCAC, 并且在上游区域还发现了乙烯响应元件 ATTCAAAA^[17]。在拟南芥 *GH3* 基因 *WES1* 的上游启动子区不仅发现了生长素响应元件 TGTCTC, 而且还发现了一些对其他植物激素及生物与非生物胁迫的响应元件^[25]。分析表明大豆 *GH3* 基因由 3 个外显子组成, 编码蛋白大约 70 kD。拟南芥的 *GH3* 基因编码的蛋白预测的分子量大小大约为 65 kD~70 kD, 在一些基因编码的蛋白质的氨基或羧基末端出现 CC 区域(Coiled-coil domains)。通过对 12 种植物的 43 个完整 *GH3* 基因编码的氨基酸序列的分析, 共发现 6 个

高度保守的区域, 这些区域可能代表着这些蛋白的功能保守性^[16]。

近年来, 通过突变体筛选及功能基因组学研究, 一些 GH3 蛋白的功能已被确定。Hsieh 等认为拟南芥的 *FIN219* 即 *AtGH3-11* 基因编码的蛋白是光敏色素 A(phyA)途径的一个组分, 参与了由 phyA 介导的远红光对基因 *COP1* 的抑制, 而 *COP1* 是植物光形态建成的抑制因素, 所以 *FIN219* 编码的蛋白与植物光形态建成有关^[26]。另外, 水稻中与 *FIN219* 同源的 *OsJar1* 基因的表达也受 phyA 的控制, 而且能响应茉莉酸甲酯处理而上调表达, 说明 *OsJar1* 基因在水稻的光形态建成过程中能同时调控光信号和茉莉酸信号途径^[27]。一些增强 *GH3* 基因表达的拟南芥突变体如 *dfl1-D*^[28]、*dfl2-D*^[29]和 *ydk1-D*^[30]显示出明显的生长受阻, 叶片形态也会发生变化, 表明 *GH3* 基因与植物的生长发育有关。Khan 认为 *AtGH3.9* 通过调节生长素的活性从而影响植物初生根的发育^[31]。目前有确凿的证据显示在拟南芥中部分 GH3 蛋白具有催化水杨酸(SA)、IAA 或茉莉酸(JA)腺苷化的功能^[32],

还有一些 GH3 蛋白能催化自由 IAA 与氨基酸的联接反应, 从而形成低分子量的 IAA-Ala、IAA-Asp、IAA-Glu 和 IAA-Leu 等^[33]。根据功能及序列相似性, 拟南芥的 GH3 蛋白可分为 3 类(见图 1), 第 1 类包括 2 个成员: *AtGH3.11* (*JAR1/FIN219*)和 *AtGH3.10* (*DFL2*), *FIN219* 能腺苷化 JA 和催化 JA-Ile 的形成, 值得注意的是 IAA 与氨基酸结合导致 IAA 失活, 但 JA-Ile 的形成却优化了 JA 的活性, 研究结果也显示 *AtJAR1* 能催化 JA 与乙烯合成前体 1-氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)的联接反应, 从而调控 JA 与乙烯的合成^[34]; *AtGH3.1*、*AtGH3.2* (*YDK*)、*AtGH3.3*、*AtGH3.4*、*AtGH3.5* (*AtGH3a*)、*AtGH3.6* (*DFL1*)、*AtGH3.9*、*AtGH3.17* 属于第 2 类, 他们能催化 IAA 腺苷化或与氨基酸的联接, 而且 *AtGH3.5* (*AtGH3a*)还能催化 SA 的腺苷化及与氨基酸的联接^[35]; 拟南芥第 3 类 GH3 蛋白有 10 个成员, 其中 *AtGH3.12*(*PBS3*)被认为可能催化了 SA 与氨基的联接反应^[36], 其他成员还没有确定功能。

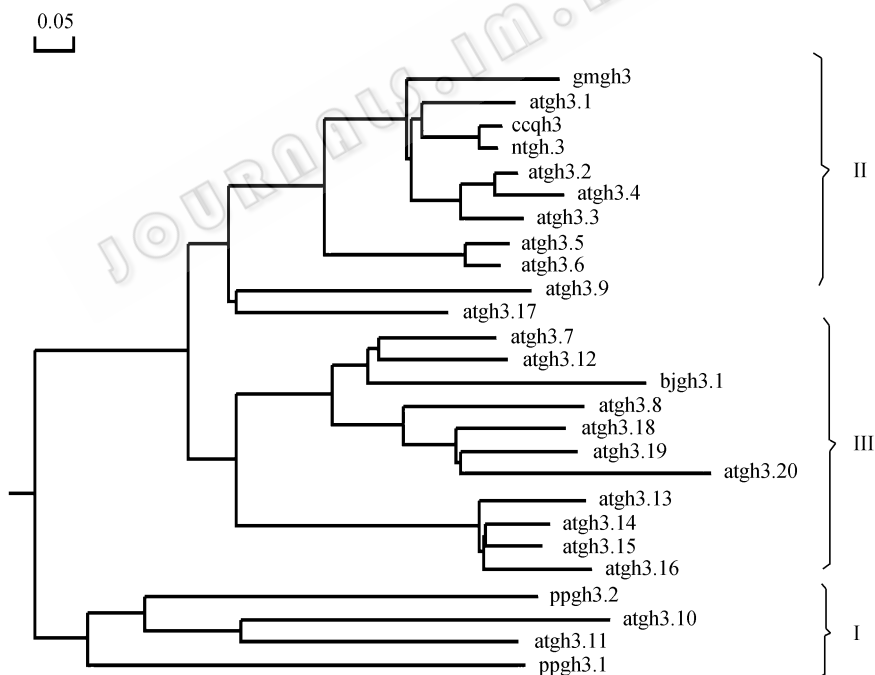


图 1 GH3 蛋白系统发育树分析

Fig. 1 Phylogenetic tree of some plant GH3 proteins, constructed with the neighbor-joining method and a bootstrap test with 1000 iterations

GenBank accession numbers follow the species of origin and gene designation: *Arabidopsis thaliana*, atgh3.1 to atgh3.20: NM_127059, NM_119902, NM_127881, NM_104643, NM_118860, NM_124831, NM_102164, NM_124526, NM_130342, NM_116578, NM_180122, NM_121335, NM_121338, NM_121339, NM_121340, NM_121341, NM_102578, NM_103763, NM_103762, NM_103764; *Brassica juncea*, EU418581; ccqh3: *Capsicum chinense*, AY525089; ntgh3: *Nicotiana tabacum*, AF123503; gmgh3: *Glycine max*, X60033; ppg3.1: *Physcomitrella patens*, AJ428956; ppg3.2: AJ429070

4 GH3 基因的表达调控

多年的研究发现, 在 ARF 基因之间以及在 ARF 与 Aux/IAs 之间必定存在着互作以共同调控生长素早期响应基因的表达。一些 ARF 能激活生长素响应基因的表达, 而另一些却抑制表达; 另外 Aux/IAs 显示出具有抑制生长素早期响应基因表达的功能^[37]。Hagen 等认为在生长素浓度较低时 GH3 等生长素响应基因的转录均受到抑制, 这是由于 ARF 与 Aux/IAs 结合形成二聚体并关闭 AuxREs 所致。生长素浓度较高时, 二聚体分裂, ARF 结合到相应的 AuxREs 并启动生长素早期响应基因的表达, Aux/IAs 被磷酸化并最终通过泛肽途径降解^[1]。Tian 等发现拟南芥过量表达 ARF8 基因表现出减弱的生长素响应表型, 实验结果显示 ARF8 能诱导 AtGH3.6、AtGH3.5、AtGH3.17 这些 GH3 基因的表达^[38], 但有的研究结果也显示 ARF18 能抑制 GH3 基因的表达^[39,40]。拟南芥的 GH3.6 基因在 arf7 突变体内下调表达, 在 arf7 和 arf19 双突变体内下调更多^[41], 这显示 GH3 基因至少能结合 3 个激活的 ARF 和 1 个抑制 ARF, 也说明不同的 ARF 能结合到同一个生长素响应基因^[42]。有证据显示 microRNAs 通过参与 ARF 转录后的剪接从而调控 GH3 基因的表达^[39]。值得注意的是, 并不是所有 GH3 基因都能响应生长素的处理而出现转录上调, 如拟南芥的 AtGH3.9 和 17 经生长素处理并没有出现明显的转录上调, 水稻的 OsGH3.9 和 11 反而出现转录水平降低的现象^[16]。此外也有实验证明 GH3 基因还受到其他一些转录因子、植物激素及环境因素的调节, 如一种 bZIP 转录因子 HY5 能特异地与 GH3 基因启动子中含 TGACGT 核心序列的元件相结合并启动其表达^[43]。Heinekamp 也证实烟草的 bZIP 转录因子(Basic leucine zipper, bZIP) BZI-1 能与 GH3 基因启动子区域的 ACGT 结合, 从而协助 GH3 基因的表达^[44]。此外, 乙烯^[17]、JA^[27]、SA、ABA 处理及病菌侵染^[35]及重金属^[20,21]、干旱^[25]处理都能诱导 GH3 基因表达的上调, 研究显示 IAA 能诱导拟南芥 jar1(AtGH3.11) 基因的表达, 但其编码的蛋白却不能催化 IAA-Amino 的形成^[33]。本实验室的反向 Northern 结果显示 Cd 处理后印度芥菜的 BjGH3.1 基因在叶部和根部的 mRNAs 表达水平分别是对照的 3.2 倍和

4.3 倍(图 2^[20])。以上实验结果说明植物体内的生长素信号途径与其他信号途径存在广泛地交叉对话, 形成基因表达的调控网络。

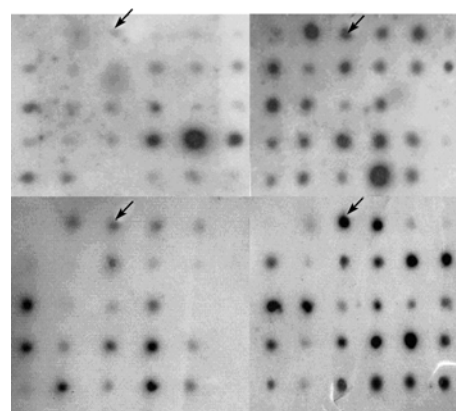


图 2 BjGH3.1 基因反向 Northern 杂交结果

Fig. 2 Result of reverse Northern dot blotting of BjGH3.1 gene
The BjGH3.1 gene is indicated by arrows. The total RNAs applied in the research was prepared from roots (bottom) and leaves (top) of control (left) and 48 h Cd treated *Brassica juncea* L. (right)

5 生长素信号途径与其他信号的交叉互作

Mockaitis 发现用生长素处理拟南芥根部能瞬时提高蛋白激酶 MAPK 的活性, 并且他认为这种诱导不是由于胁迫所导致, 而是由于植物体内的具有生物活性的生长素所致, 这说明 MAPK 信号途径与植物生长素响应能相互影响^[45]。Wang 等发现用 SA 处理能稳定 Aux/IAs 抑制蛋白并全面抑制生长素响应基因的表达, 说明 SA 对生长素信号途径的抑制可能是由 SA 介导的疾病抗性的一方面^[46]。GH3 基因的过量表达能增强植物的系统抗病性也说明 GH3 基因介导了 SA 与生长素信号途径的互作^[35]。杨树中赤霉素 GA 能激活生长素的极性运输从而增加茎干的生长素水平, 同时两者还具有相同的转录谱, 从而显示在植物的生长方面 GA 和生长素具有广泛的交叉对话^[47]。Chung 发现烟草的伤害诱导蛋白激酶 WIPK 下游调控基因中包括转录因子 NtWIF, 该转录因子的 N 末端含有 1 个 DNA 结合域, 该区域序列与 ARF 很相似, 并可以识别和激活那些启动子区域含有生长素响应元件核心序列 TGTCTC 的基因^[48]。稻瘟病菌侵染、机械伤害和生长素处理均能诱导水稻转录因子 OsWRKY31 基因表达, 且过量表达该基因能提高对病菌的抗性, 同时也能导致生长素响应基因 OsIAA4 的持续表达, 从而抑制生长素信号途径^[49]。辣

椒 *CcGH3* 基因受乙烯的调控, 在拟南芥 *WES1* 基因的上游区也发现了乙烯响应元件, 这说明 *GH3* 基因介导了生长素与乙烯的信号转导途径的交叉对话, 也说明在植物体内可能存在不同的转录因子激活 *GH3* 基因的表达^[17]。

6 *GH3* 基因与植物胁迫适应

除了在生理方面具有重要的作用, 生长素还参与植物的胁迫响应, 一些胁迫响应基因在转录水平上受到生长素的调控^[50-52], 同时一些生长素响应基因的转录也受到胁迫条件的调控。如大豆生长素早期响应基因 *GH2/4* 能被一些胁迫信号如重金属、盐、 H_2O_2 所诱导^[53-55]。烟草生长素调控基因 *parA* 的表达受重金属 Cd 的调控, 并从该基因分离了一个可能的 Cd 响应元件^[56]。Bao 等发现盐胁迫能诱导拟南芥中生长素生成相关基因的表达, 外施生长素能抑制一些胁迫相关基因的表达, 在生长素不敏感的突变体 *axr1* 中, 盐胁迫不能诱导一些胁迫基因的表达, 由于 *AXR1* 基因编码一个泛肽激活有关的酶, 因此 Bao 认为生长素信号途径与胁迫响应互作的节点可能位于泛素蛋白酶体通路 (Ubiquitin-proteasome pathway, UPP)^[57]。通过研究非生物胁迫对拟南芥形态的影响, Pasternak 发现胁迫能影响植物幼苗的形态, 这种形态上的变化与施加生长素极性运输抑制剂 TIBA 产生的效应相似, 因此他认为生长素浓度梯度的变化对植物的胁迫响应非常重要^[58]。Pasternak 还发现氧化胁迫也能导致拟南芥幼苗形态上的变化, 如根部、子叶和叶片生长的抑制, 这些变化都与生长素的水平及分配的变化相一致^[59]。植物主要通过 *GH3* 蛋白调控体内生长素的动态平衡, 因此上述的实验结果表明 *GH3* 基因与植物对胁迫的响应有着紧密的联系。

也有直接的证据显示 *GH3* 基因可介导植物对生物及非生物胁迫的防卫反应及适应。如过量表达 *GH3.5* 的拟南芥突变体 *gh3.5-1D* 能响应无毒菌株在体内积累更多的 SA, 并且能增加病原相关蛋白 *PR-1* 的表达。缺失该基因的突变体系统获得性抗性 (Systemic acquired resistance, SAR) 受到破坏, *PR-1* 表达降低。研究表明 *gh3.5-1D* 的 *GH3.5* 基因能诱导 SA 依赖的防卫基因的表达从而放大 SA 信号途径^[35]。Jagadeeswaran 和 Nobuta 都认为 *GH3* 基因能正调控

SA 介导的植物抗病性, 过量表达 *GH3* 基因可提高植物对病原菌的抗病性^[60,36]。Ding 等发现水稻的 *OsGH3.8* 基因可以激活水稻对白叶枯病菌的抗性, 且独立于 SA 和 JA 信号途径, 过量表达该基因能提高对病菌的抗性, 同时也能抑制扩展蛋白 (Expansin) 的表达, 这种抑制一方面与控制病菌侵染相关, 同时也导致了水稻形态的变化和生长发育的延迟^[61]。以上研究都说明 *GH3* 基因在植物-病原菌互作体系中发挥着重要的作用。在非生物胁迫方面, 有两篇文章报道了重金属 Cd 胁迫可上调印度芥菜 *GH3* 基因的表达^[19,20], 说明 *GH3* 基因在重金属超富集植物的重金属耐受性及解毒机制方面可能具有调控作用。Park 等发现 *GH3* 基因增强表达的拟南芥突变体 *wes-1D* 对干旱、冻害、高盐及高温的抗性均有提高, 与非生物胁迫有关的一些基因如 *CBFs* (C-repeat/dehydration responsive element binding factors) 和 *RDs* (Responsive to dehydration) 的转录水平提高。因此 *GH3* 基因被认为能调控植物的生长发育以适应外界变化的环境因素^[24]。

7 展望

生长素是植物体内重要的植物激素, 研究显示生长素不仅与植物的光形态构成、顶端优势、根的生长发育有关, 而且还与植物体内的其他激素形成复杂的信号转导网络, 共同调控基因的表达, 以此控制植物的生长发育, 适应外界环境的变化。目前对生长素早期响应基因研究较为透彻的是 *GH3* 家族, 从上述内容可以看出, 植物 *GH3* 基因家族与植物体内的几大激素都有直接的联系, 这些基因不仅是生长素响应基因, 同时也能响应其他植物激素而增强表达; *GH3* 蛋白能腺苷化 IAA、SA 和 JA, 也能催化这些激素与氨基酸联接, 但值得注意的是其 IAA-amino 的形成使 IAA 失活, 抑制生长素信号途径, 而 SA-amino 和 JA-amino 的形成却可以激活 SA 和 JA 信号途径, 同时也发现 *GH3* 蛋白可能与乙烯的合成相关, SA、JA 及乙烯都与植物抗逆反应相关, 这表明在逆境条件下, *GH3* 蛋白的表达一方面调节植物的生长状态以适应环境, 另一方面可能激活植物对逆境的基本抗性, 但在此过程中 IAA、SA 及 JA 的作用是不同的。虽然目前对 *GH3* 基因家族的研究取得了一定进展, 但仍然有许多问题需要继

续深入研究, 如 GH3 蛋白催化功能特异性的决定机制; 逆境胁迫诱导 GH3 基因表达的上调是由植物激素浓度的变化间接导致, 还是直接通过特定的胁迫顺式作用元件启动表达; GH3 基因的过量表达能导致一些防卫反应基因的上调, 这是由生长素对这些基因的负调控导致, 还是通过其他的信号通路诱导其表达; GH3 蛋白是否还与其他植物激素相关, 如 ABA 及 GA 等, 因为目前我们已知道 ABA 处理也能诱导 GH3 基因的表达。拟南芥和水稻基因组学的研究使我们可以在全基因组的水平上了解 GH3 基因家族的进化、结构及功能。对一些突变体的筛选成为研究 GH3 基因功能的有力手段, 相信随着基因芯片技术越来越多地运用, 将对 GH3 基因介导的信号通路及植物体内的信号调控网络认识得更为深刻。

REFERENCES

- [1] Hagen G, Guilfoyle TJ. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 373–385.
- [2] Sakai T, Takahashi Y, Nagata T. The identification of DNA binding factors specific for as-1-like sequences in auxin-responsive regions of parA, parB and parC. *Plant Cell Physiol*, 1998, **39**(7): 731–739.
- [3] Guilfoyle TJ. Auxin-regulated genes and promoters. In: Hooykaas PJJ, Hall MA, Libbenga KR (eds) *Biochemistry and molecular biology of plant hormones*. Amsterdam: Elsevier, 1999, 423–459.
- [4] Ainley WM, Walker JC, Nagao R, et al. Sequence and characterization of two auxin-regulated genes from soybean. *J Biol Chem*, 1988, **263**: 10658–10666.
- [5] Hagen G, Kleinschmidt A, Guilfoyle TJ. Auxin regulated gene expression in intact soybean hypocotyl and excised hypocotyl sections. *Planta*, 1984, **162**: 147–153.
- [6] Hagen G, Guilfoyle TJ. Rapid induction of selective transcription by auxin. *Mol Cell Biol*, 1985, **5**: 1197–1203.
- [7] McClure BA, Hagen G, Brown CS, et al. Transcription, organization, and sequence of an auxin-regulated gene cluster in soybean. *Plant Cell*, 1989, **1**: 229–239.
- [8] Conner TW, Goekjian VH, LaFayette PR, et al. Structure and expression of two auxin-inducible genes from *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 1990, **9**: 2487–2492.
- [9] Zarembinski TI, Theologis A. Anaerobiosis and plant growth hormones induce two genes encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Biol Cell*, 1993, **4**: 363–373.
- [10] Van der Zaal EJ, Memelink J, Mennes AM, et al. Auxin-induced mRNA species in tobacco cell cultures. *Plant Mol Biol*, 1987, **10**: 145–157.
- [11] Yamamoto KT, Mori H, Imaseki H. cDNA cloning of indole-3-acetic acid-regulated genes: Aux22 and SAUR from mung bean (*Vigna radiata*) hypocotyl tissue. *Plant Cell Physiol*, 1992, **33**: 93–97.
- [12] Abel S, Theologis A. Early genes and auxin action. *Plant Physiol*, 1996, **111**: 9–17.
- [13] Hill CS, Treisman R. Transcriptional regulation by extracellular signals: mechanisms and specificity. *Cell*, 1995, **80**: 199–211.
- [14] Roux C, Perrot-Rechenmann C. Isolation by differential display and characterization of a tobacco auxin-responsive cDNA Nt-gh3, related to GH3. *FEBS Lett*, 1997, **419**: 131–136.
- [15] Jain M, Kaur N, Tyagi AK. The auxin-responsive GH3 gene family in rice (*Oryza sativa*). *Funct Integr Genomics*, 2006, **6**: 36–46.
- [16] Terol J, Domingo C, Talón M. The GH3 family in plants: Genome wide analysis in rice and evolutionary history based on EST analysis. *Gene*, 2006, **371**: 279–290.
- [17] Liu KD, Kang BC, Jiang H. A GH3-like gene, CcGH3, isolated from *Capsicum chinense* L. fruit is regulated by auxin and ethylene. *Plant Mol Biol*, 2005, **58**: 447–464.
- [18] Nishiyama T, Fujita T, Shin-I T, et al. Comparative genomics of *Physcomitrella patens* gametophytic transcriptome and *Arabidopsis thaliana*. Implication for land plant evolution. *PNAS*, 2003, **100**: 8007–8012.
- [19] Bierfreund NM, Tintelnot S, Reski R, Decker EL. Loss of GH3 function does not affect phytochrome-mediated development in a moss, *Physcomitrella patens*. *J Plant Physiol*, 2004, **161**: 823–835.
- [20] Lang ML, Zhang YX, Chai TY. Identification of genes up-regulated in response to Cd exposure in *Brassica juncea* L. *Gene*, 2005, **363**: 151–158.
- [21] Fusco N, Micheletto L, Dal Corso G, et al. Identification of cadmium-regulated genes by cDNA-AFLP in the heavy metal accumulator *Brassica juncea* L. *J Exp Bot*, 2005, **56**(421): 3017–3027.
- [22] Liu ZB, Ulmasov T, Shi X, et al. Soybean GH3 promoter contains multiple auxin-inducible elements. *Plant Cell*, 1994, **6**: 645–657.
- [23] Ulmasov T, Liu ZB, Hagen G, et al. Composite structure of auxin response elements. *Plant Cell*, 1995, **7**: 1611–1623.
- [24] Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle TJ. ARF1, a transcription factor that binds auxin response elements. *Science*, 1997, **276**: 1865–1868.
- [25] Park JE, Park JY, Kim YS. GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2007, **282**(13): 10036–10046.
- [26] Hsieh HL, Okamoto H, Wang M, et al. *FIN219*, an auxin-regulated gene, defines a link between phytochrome A and the downstream regulator COP1 in light control of *Arabidopsis* development. *Genes Devel*, 2000, **14**: 1958–1970.
- [27] Riemann M, Riemann M, Takano M. Rice JASMONATE RESISTANT 1 is involved in phytochrome and jasmonate signaling. *Plant Cell Environ*, 2008, **31**(6): 783–792.
- [28] Nakazawa M, Yabe N, Ichikawa T, et al. DFL1, an auxin-responsive GH3 gene homologue, negatively regulates shoot cell elongation and lateral root formation, and positively regulates the light response of hypocotyl length. *Plant J*, 2001, **25**: 213–221.
- [29] Takase T, Nakazawa M, Ishikawa A, et al. *ydki-D*, an auxin-responsive GH3 mutant that is involved in hypocotyl and root elongation. *Plant J*, 2004, **37**: 471–483.
- [30] Takase T, Nakazawa M, Ishikawa A, et al. DFL2, a new member of the *Arabidopsis* GH3 gene family, is involved in red light-specific hypocotyl elongation. *Plant Cell Physiol*, 2003, **44**: 1071–1080.
- [31] Khan S, Stone JM. *Arabidopsis thaliana* GH3.9 influences

- primary root growth. *Planta*, 2007, **226**: 21–34.
- [32] Staswick PE, Tiryaki I, Rowe ML. Jasmonate response locus JAR1 and several related *Arabidopsis* genes encode enzymes of the firefly luciferase superfamily that show activity on jasmonic, salicylic, and indole-3-acetic acids in an assay for adenylation. *Plant Cell*, 2002, **14**: 1405–1415.
- [33] Staswick PE, Serban B, Rowe M, *et al.* Characterization of an *Arabidopsis* enzyme family that conjugates amino acids to indole-3-acetic acid. *Plant Cell*, 2005, **17**: 616–627.
- [34] Staswick PE, Tiryaki I. The oxylipin signal jasmonic acid is activated by an enzyme that conjugates it to isoleucine in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, **16**(8): 2117–2127.
- [35] Zhang ZQ, Li O, Li ZM, *et al.* Dual regulation role of GH3.5 in salicylic acid and auxin signaling during *Arabidopsis-Pseudomonas syringae* interaction. *Plant Physiol*, 2007, **145**: 450–464.
- [36] Nobuta K, Okrent RA, Stoutemyer M, *et al.* The GH3 acyl adenylase family member PBS3 regulates salicylic acid-dependent defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, **144**: 1144–1456.
- [37] Ulmasov T, Murfett J, Hagen G, *et al.* Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell*, 1997, **9**: 1963–1971.
- [38] Tian CE, Muto H, Higuchi K, *et al.* Disruption and overexpression of auxin response factor 8 gene of *Arabidopsis* affect hypocotyls elongation and root growth habit, indicating its possible involvement in auxin homeostasis in light condition. *Plant J*, 2004, **40**: 333–343.
- [39] Mallory AC, Bartel DP, Bartel B. MicroRNA-directed regulation of *Arabidopsis* AUXIN RESPONSE FACTOR17 is essential for proper development and modulates expression of early auxin response genes. *Plant Cell*, 2005, **17**: 1360–1375.
- [40] Sorin C, Bussell JD, Camus I, *et al.* Auxin and light control of adventitious rooting in *Arabidopsis* require ARGONAUTE1. *Plant Cell*, 2005, **17**: 1343–1359.
- [41] Okushima Y, Overvoorde PJ, Arima K, *et al.* Functional genomic analysis of the auxin response factor gene family members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of ARF7 and ARF19. *Plant Cell*, 2005, **17**: 444–463.
- [42] Guilfoyle TJ, Hagen G. Auxin response factors. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, **10**: 453–460.
- [43] Swarup R, Parry G, Graham N, *et al.* Auxin cross-talk: integration of signaling pathways to control plant development. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**: 411–426.
- [44] Heinekamp T, Strathmann A, Kuhlmann M, *et al.* The tobacco bZIP transcription factor BZI-1 binds the GH3 promoter *in vivo* and modulates auxin-induced transcription. *Plant J*, 2004, **38**(2): 298–309.
- [45] Mockaitis K, Howell SH. Auxin induces mitogenic activated protein kinase (MAPK) activation in roots of *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 2000, **24**: 785–796.
- [46] Wang D, Pajeroska-Mukhtar K, Culler AH, *et al.* Salicylic acid inhibits pathogen growth in plants through repression of the auxin signaling pathway. *Curr Biol*, 2007, **17**(20): 1784–1790.
- [47] Bjorklund S, Antti H, Uddestrand I, *et al.* Cross-talk between gibberellin and auxin in development of *Populus* wood: gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin. *Plant J*, 2007, **52**: 499–511.
- [48] Chung KM, Sano H. Transactivation of wound-responsive genes containing the core sequence of the auxin-responsive element by a wound-induced protein kinase-activated transcription factor in tobacco plants. *Plant Mol Biol*, 2007, **65**(6): 763–773.
- [49] Zhang J, Peng YL, Guo ZJ. Constitutive expression of pathogen-inducible *OsWRKY31* enhances disease resistance and affects root growth and auxin response in transgenic rice plants. *Cell Res*, 2008, **18**: 508–521.
- [50] Strizhov N, Abraham E, Okresz L, *et al.* Differential expression of two *P5CS* genes controlling proline accumulation during salt-stress requires ABA and is regulated by ABA1, ABI1 and AXR2 in *Arabidopsis*. *Plant J*, 1997, **12**: 557–569.
- [51] Kiyosue T, Beetham JK, Pinot F, *et al.* Characterization of an *Arabidopsis* cDNA for a soluble epoxide hydrolase gene that is inducible by auxin and water-stress. *Plant J*, 1994, **6**: 259–269.
- [52] Yamamoto KT. Further characterization of auxin-regulated mRNAs in hypocotyl sections of mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek): sequence homology to genes for fatty-acid desaturases and atypical late-embryogenesis-abundant protein, and the mode of expression of the mRNAs. *Planta*, 1994, **192**: 359–364.
- [53] Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle T. The *ocs* element in the soybean *GH2/4* promoter is activated by both active and inactive auxin and salicylic acid analogues. *Plant Mol Biol*, 1994, **26**: 1055–1064.
- [54] Hagen G, Uhrhammer N, Guilfoyle TJ. Regulation of expression of an auxin-induced soybean sequence by cadmium. *J Biol Chem*, 1988, **263**: 6442–6446.
- [55] Ulmasov T, Ohmiya A, Hagen G, *et al.* The soybean *GH2/4* gene that encodes a glutathione S-transferase has a promoter that is activated by a wide range of chemical agents. *Plant Physiol*, 1995, **108**: 919–927.
- [56] Kusaba M, Takahashi Y, Nagata T. A multiple-stimuli-responsive *as-7*-related element of *parA* gene confers responsiveness to Cadmium but not to Copper. *Plant Physiol*, 1996, **111**: 1161–1167.
- [57] Bao F, LI JY. Evidence That the auxin signaling pathway interacts with plant stress response. *Acta Bot Sin*, 2002, **44** (5): 532–536.
- [58] Pasternak T, Rudas V, Potters G, *et al.* Morphogenic effects of abiotic stress: reorientation of growth in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Environ Exp Bot*, 2005, **53**: 299–314.
- [59] Pasternak T, Potters G, Caubergs R, *et al.* Complementary interactions between oxidative stress and auxins control plant growth responses at plant, organ, and cellular level. *J Exp Bot*, 2005, **56**(418): 1991–2001.
- [60] Jagadeeswaran G, Rainal S, Acharyal BR, *et al.* *Arabidopsis* GH3-LIKE DEFENSE GENE 1 is required for accumulation of salicylic acid, activation of defense responses and resistance to *Pseudomonas syringae*. *Plant J*, 2007, **51**: 234–246.
- [61] Ding XH, Cao YL, Huang LL, *et al.* Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice. *Plant Cell*, 2008, **20**: 228–240.