

植物小 G 蛋白基因 ROP 生物学功能研究进展

孙佩光¹, 苗红霞², 徐碧玉², 金志强^{1,2}

(1. 中国热带农业科学院 海口实验站, 海南省香蕉遗传育种改良重点实验室, 海南 海口 570102;

2. 中国热带农业科学院 热带生物技术研究所, 农业部热带作物生物技术重点开放实验室, 海南 海口 571101)

摘要:ROP (Rho-related GTPases from plants) 是高等植物中唯一一类分布广泛的信号小 G 蛋白, 在植物生长、发育、抗逆、抗病和激素信号转导过程中起重要调控作用, 被称为“分子开关”。该文综述了近年来植物 ROP 蛋白的生物学功能研究进展, 为其它植物 ROP 蛋白功能研究提供借鉴。

关键词:植物; ROP; 功能; 研究进展

中图分类号:Q 51 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)22-0188-05

ROP (Rho-related GTPases from plants) 是高等植物体内广泛存在的一类信号转导 G 蛋白(又称 GTP 结合蛋白)。依据 G 蛋白分子量大小与亚基组成将其分为异源三聚体 G 蛋白、小 G 蛋白和几种特殊的 GTP 结合蛋白 3 类, 其中小 G 蛋白根据功能不同将其分为 Ras、Rho、Rab、Ran 和 Arf 5 个亚家族^[1]。ROP 属于小 G 蛋白 Rho 亚家族, 是一类非常保守的信号传导分子, 包括 1 个效应因子结合点、5 个 GTP 结合位点、1 个插入序列和 1 个 C 端多变区域, 其中前两者为保守结构域决定了该蛋白的功能, C 端多变区决定了在细胞内的结合位置, 而插入序列的功能目前还不太清楚。根据拟南芥 ROP 蛋白序列的相似性以及 C 端可变区将其分为 4 类: 第 I 类是 AtROP8; 第 II 类是 AtROP9-11, 其 C 端高变区序列差异很大; 第 III 类是 AtROP7; 第 IV 类是 AtROP1-6, 其 C 末端序列均为 CAAL, 其中 C 代表半胱氨酸, A 代表脂肪族氨基酸, L 代表亮氨酸^[2]。

自 1993 年首次从豌豆中发现 ROP 蛋白以来^[3], 目前已从拟南芥^[4]、水稻^[5]、玉米^[6]、烟草^[7]、葡萄^[8]、苜蓿^[9]、辣椒^[10]、沉香^[11]等植物中分离获得了多个 ROP 蛋白, 其中水稻中有 7 个 ROP 基因家族成员, 拟南芥中有 11 个^[4], 棉花中有 7 个, 玉米中有 9 个^[12]。生物学功能研究发现 ROP 参与了细胞分裂与生长分化^[6]、花粉管生长^[7]、根毛发育^[13]、抗盐^[14]、抗旱^[15]、耐低温^[16]、抗

病^[5]、激素应答^[17]等多种生命活动的信号转导, 被称为“分子开关”, 是近年来植物信号转导方面研究热点。

1 ROP 蛋白调节花粉管生长

ROP 定位在花粉管顶端, 通过激活下游途径, 并促进肌动蛋白和 Ca^{2+} 迅速向花粉管顶端聚集, 从而调控了花粉管极性生长^[18]。在拟南芥成熟花粉管中, AtROP1、AtROP2 和 AtROP3 都有一定的表达, 其中 AtROP1 表达量最多, 对花粉管极性伸长起主要作用, AtROP2 和 AtROP3 表达量较少, 对极性伸长起辅助作用^[19]。通过对花粉管胞内 Ca^{2+} 梯度和胞外 Ca^{2+} 流的调控, AtROP1 改变了花粉管顶端生长方向和速度^[19]。显微注射 ROP1 抗体明显抑制了豌豆花粉管的伸长^[20]; 过表达 AtROP1 引起花粉管去极性生长, 反义表达 AtROP1 抑制了花粉管伸长^[7]。Potocký 等^[7]报道 Rac/Rop GTPase 是保证烟草花粉管正常生长所必须的。在烟草花粉管中过表达 AtROP8、AtROP9、AtROP11 其表现型与过表达 AtROP1 相似; 而过表达 AtROP7 则导致花粉管顶端与花粉管生长方向一致的肌动蛋白束变成螺旋状肌动蛋白束^[5]。目前, 大多数研究认为 ROP 作为信号开关调控花粉管极性生长, 这可能是由于 ROP 与 PIPK 及其产物 PIP2 组成钙信号通路调控 Ca^{2+} 浓度梯度以及 F-肌动蛋白合成, 引起细胞骨架重组, 从而调控花粉管极性生长^[21]。

2 ROP 蛋白调节根毛发育

ROP 在调控根毛发育中起重要作用。根毛发育始于细胞基部的膨胀部位, 然后根毛尖端才开始生长。通过对 AtPOR4 抗体和 GFP-ROP2 的定位试验发现, 拟南芥 AtROR4 和 AtROP2 均定位于伸长的根毛尖端, AtROR4 控制根毛的发生和尖端的伸长, AtROP2 增加了根毛的数量和密度^[22]。Jones 等^[13]发现过表达 CA

第一作者简介:孙佩光(1980-), 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为香蕉遗传育种。E-mail: 691331619@qq.com.

责任作者:金志强(1962-), 男, 研究员, 博士生导师, 研究方向为香蕉遗传育种。E-mail: zhiqiangjin2001@yahoo.com.cn.

基金项目:现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目(CARS-32); “十二五”农村领域国家科技计划资助项目(2011AA10020605)。

收稿日期:2013-09-13

(通过对特定氨基酸残基的替换,把 GTPase 锁定在持续活化状态,这种突变体叫组成型活化突变体,Constitutively active mutants,CA) AtROP2、4、6 导致单个细胞基部产生多个膨胀部位,而一个膨胀部位形成多个根毛以及根毛分支,最终导致根毛数量和密度增加,而在 DN (通过对特定氨基酸残基的替换,把 GTPase 锁定在非活化状态,这种突变体叫做功能缺失突变体,Dominant negative mutants,DN)-ROP2 和 DN ROP7 过表达突变体中,根毛生长受到抑制。刘伟等^[23]报道苜蓿 MtROP5 过表达和组成型激活突变均能显著促进根毛的伸长,与对照相比,根毛长度分别增长了 74.6%和 54.8%;而通过 RNAi 干扰 MtROP5 转录水平,根毛的生长发育受到明显抑制,其转化根系的根毛缩短了 47.6%。最近,Potocký 等^[7]报道 ROP 可能通过调控活性氧 (Reactive oxygen species,ROS)影响根毛产生及其正常发育。

3 ROP 蛋白参与多种逆境胁迫

3.1 ROP 蛋白参与低温胁迫

ROP 参与了玉露桃的冷害胁迫,果实经 5℃冷害胁迫处理后 ROP 基因表达量显著增加,而程序降温处理则抑制了 ROP 基因表达^[16]。在 20℃和 0℃处理枇杷果实时,EjROP1、EjROP2 和 EjROP3 3 个基因的表达与果实硬度、木质素含量上升相一致,表明这 3 个 ROP 家族成员与冷害诱导的枇杷果实木质化形成有关,推测可能 EjROP 与 NADPH oxidase 及 CCR 互作,从而参与了枇杷冷害胁迫调节^[16]。黄蓉美^[24]采用 4℃低温处理野生型拟南芥及调控 ROP 蛋白的 GEF8、GEF10 拟南芥突变体,GEF8 转录水平明显增加,在 3 h 时达到最大值,表达量是对照的 25 倍;GEF10 在受到低温胁迫 6 h 时达到最大值,为对照的 21.42 倍;且低温胁迫明显抑制了 GEF8 和 GEF10 的根系生长和干物质积累。

3.2 ROP 蛋白参与高温胁迫

在正常孢子成熟过程中,ROP 通过肌动蛋白调节细胞极性,参与小孢子不对称分裂及花粉细胞形成,而 30℃轻度高温胁迫下,油菜 BnROP5 和 BnROP9 表达发生明显变化,使小孢子由不对称分裂转变为对称分裂,导致小孢子不能发育成花粉细胞^[25]。黄蓉美^[24]采用 35℃高温处理拟南芥幼苗,发现调控 ROP 蛋白的 GEF3 和 GEF11 被显著诱导表达,可能 ROP 蛋白参与调节高温胁迫过程。过表达 OsRACB 的烟草植株在高盐胁迫下除了根系生长较弱外,生长不受影响,而转空载体的植株在高盐胁迫下停止生长,根生长较弱,枯萎现象明显^[26]。牛杰^[27]将野生型拟南芥和转香蕉 MaROP1 基因的拟南芥种子 22℃培养 20 d 后进行 42℃高温胁迫处理 24 h,然后正常条件下恢复 2 d,野生型和各转基因株系存活率差异不大,均在 20%左右;在 42℃处理 36 h 后正常条件恢复 2 d,野生型及转基因株系全部白化死亡,这

一结果说明香蕉 MaROP1 基因可能对高温胁迫不敏感。

3.3 ROP 蛋白参与盐胁迫

植物盐胁迫诱导信号转导途径主要有:盐过敏感 (Salt overly sensitive,SOS)信号转导途径、钙依赖型蛋白激酶 (Calcium-dependent protein kinase,CDPK)级联反应途径、脱落酸 (Abscisic acid,ABA)信号通路、磷脂信号通路和丝裂原活化蛋白激酶 (Mitogen-activated kinase,MAPK)级联反应途径^[28]。植物中约有 10%的激酶参与 MAPK 级联途径^[28],而与这些激酶相关的信号转导途径主要是 MEKK1 (Mitogen-activated protein kinase kinase 1)和 H₂O₂ 介导的磷酸化级联反应。而植物 ROP 蛋白究竟通过哪条信号转导途径来参与盐胁迫应答,目前还不太清楚。过表达 NtROP1 的拟南芥与野生型拟南芥相比,H₂O₂ 含量增高,对盐胁迫更加敏感,表现为根变短,电导率升高^[14]。Wang 等^[29]报道在盐胁迫条件下,与对照相比较,转苜蓿小 G 蛋白 MfARL1 的植株种子萌发率、存活率、H₂O₂ 含量、丙二醛含量、叶绿素含量及过氧化氢酶活性均有不同程度的提高,但转基因植株显示出较低的 Na⁺/K⁺ 比值,由于其减少了 AtHKT1 (编码 Na⁺ 的转运因子)的表达,从而减少了 Na⁺ 的积累。这一研究结果表明,小 G 蛋白 MfARL1 编码了一种新的应激反应从而增强了对盐胁迫的耐受性。

3.4 ROP 蛋白参与干旱胁迫

Li 等^[30]报道拟南芥 CA-ROP11 对干旱很敏感,而将 ROP11 基因敲除或 ROP11 蛋白失活(DN-ROP11)后,植物显示出和过表达 CA-ROP11 相反的表型。黄蓉美^[24]用 300 mM 甘露醇脱水处理野生型拟南芥与 GEF8 和 GEF13 拟南芥突变体幼苗,发现调控 ROP 蛋白的 GEF3 和 GEF11 被显著诱导表达,其可能参与了渗透胁迫过程。牛杰^[27]将香蕉 MaROP1 基因转化拟南芥,与野生型拟南芥相比较,在 400 mM 甘露醇培养基上,野生型发芽率为 23.12%、根长几乎为零、第 240 分钟时失水率为 38.07%、存活率为 16%;而 MaROP1 转基因株系发芽率在 73.83~85.00%、根长在 1.00~1.42 cm 之间、第 240 分钟时失水率为 22.04%~29.43%、存活率在 35%~65%之间。这些结果表明在干旱胁迫条件下,转 MaROP1 植株发芽率、根长及存活率明显增高,显著增强了对干旱胁迫的适应性。

4 ROP 蛋白参与植物抗病反应

ROP 蛋白参与了植物的防卫反应,Akamatsu 等^[31]研究小组发现,水稻 ROP 蛋白 OsRac1 组成型激活后促进了活性氧的产生和细胞程序性死亡,从而增强了对白叶枯和稻瘟病的抗性。将大麦 ROP 蛋白 HvRacB 沉默后对白粉病菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *Hordei*) 的抗性增强^[32]。为明确 ROP 蛋白在拟南芥抗病反应中的作

用,将病原菌 *Pseudomonas syringed* pv. *tomato* DC3000 接种于 AtROP1、AtROP2、AtROP3、AtROP4、AtROP5、AtROP6、AtROP7、AtROP8、AtROP9、AtROP10、AtROP11 的激活和失活突变体后,AtROP2 和 AtROP11 抑制病原菌增殖,而 AtROP10 则促进病原菌的增殖,其它 AtROP 对病原菌增殖没有影响^[33]。Chen 等^[5]报道水稻 ROP 蛋白 OsRac1 增强了对稻瘟病的抗性,OsRac4 和 OsRac5 在稻瘟病侵染过程中呈负调控,OsRac6 在抗病反应中起次要作用,OsRac2、OsRac3 和 OsRac7 可能不涉及抗病反应。苜蓿 Rac1 GTPase MtROP9 基因通过促进活性氧产生,从而在病原菌侵染的早期起到明显的抑制作用^[9]。Huesmann 等^[34]报道黑麦 ROP 结合激酶通过影响表皮细胞微管组织的稳定性,从而增强了黑麦对白粉病的抗性。

5 ROP 蛋白参与植物激素应答

5.1 ROP 参与 ABA 途径的负调控

ABA 是一种能够引起叶片脱落、芽休眠以及抑制植物生长等生理作用的植物激素,在植物体内的生理功能大致分为两类:一类是 ABA 作为植物发育的重要调节物质参与调控植物发育的许多生命过程,如:促进休眠,促进气孔关闭,抑制生长及促进叶柄离层形成;另一类是 ABA 作为触发植物对逆境胁迫应答反应的传递体,ABA 在外界各种逆境胁迫如低温、高盐、干旱等应答途径中起到了重要的调控作用。ROP 是介导 ABA 应答途径的负调控因子,影响了种子休眠、气孔关闭、器官脱落及果实成熟等生理功能。Li 等^[19]报道拟南芥 DN AtROP2 可加强 ABA 抑制种子萌发,而 CA AtROP2 则减弱 ABA 抑制种子萌发;外源 ABA 可激活 AtROP6,干扰保卫细胞中肌动蛋白细胞骨架重组,从而参与气孔关闭负调控;CA AtROP6 抑制由外源 ABA 诱导的气孔关闭,而 DN AtROP6 可在缺乏外源 ABA 的情况下导致气孔关闭^[35]。AtROP10 定位在质膜上,参与 ABA 早期信号,特异地负调控 ABA;DN AtROP10 在 ABA 诱导的基因表达等方面增强了对 ABA 的应答;CA AtROP10 降低了拟南芥对 ABA 的敏感性^[36]。此外,Zheng 等^[36]发现 ROP10 显著增强了 ABA 对根生长的抑制,AtROP10 敲除或 AtROP9 RNAi 均能减弱 ABA 对种子萌发、根长、幼苗变绿的抑制,而 AtROP10 和 AtROP9 双突变体可显著提高 ABA 对种子萌发、根伸长、幼苗变绿的抑制^[36]。Cao 等^[14]报道烟草 *NtROP1* 基因表达受到氯化钠 (NaCl)、甲基紫精 (MV) 和 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 的诱导,但其表达受 ABA 抑制,不受 NAA 处理影响。课题组牛杰^[27]报道转 *MaROP1* 拟南芥与野生型拟南芥相比降低了对 ABA 的敏感性。在不同浓度外源 ABA 处理下,各转基因株系发芽率在 54.62%~70% 之间,野生型萌发率为 38.77%;此外,外源 ABA 对各转基因株系根长和生长速率的影响均比野生型小。

5.2 ROP 调节生长素、油菜内酯素、茉莉酸和乙烯

Li 等^[19]发现 35S::CA-ROP2 转基因株系的表型特征与生长素或油菜素内酯过表达植株的表型相似,而 DN ROP2 植株的表型与缺失生长素或油菜素内酯的突变体相似。在暗培养条件下,CA AtROP2 增强了油菜素内酯素诱导的下胚轴伸长,而 DN AtROP2 抑制了油菜素内酯素诱导的下胚轴伸长。ROP 参与生长素信号传导,调节生长素信号传递到下游反应基因,介导生长素响应基因表达^[37]。Kenmotsu 等^[11]发现沉香 Rac/Rop GTPase 蛋白通过茉莉酸诱导增加了萜类化合物的代谢。目前 ROP 与乙烯的关系还不清楚。AtROP1 受乙烯合成前体 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 的诱导,表达量升高^[14]。AtROP7 在乙烯处理后呈下调表达,AtROP10 缺失突变体 AtROP10-1 在 ACC 处理下根伸长情况与野生型相比未发生变化^[36]。然而,该课题组牛杰^[27]报道野生型拟南芥和各转基因 *MaROP1* 株系种子在不同 ACC 浓度的培养基上垂直培养 20 d 后,种子萌发和叶片生长方面并无差异,但随着 ACC 浓度的提高,*MaROP1* 转基因植株在根系生长方面降低了对 ACC 的敏感性。在低氧胁迫信号反应中,乙烯起到核心作用,而小 G 蛋白在低氧胁迫反应中被认为是关键的信号转导因子。在低氧胁迫条件下,薄壁细胞程序性死亡,缺氧诱导通气组织的形成是对乙烯的一种响应。在玉米中,当 G 蛋白被激活,乙烯诱导通气组织产生。同样,乙烯诱导水稻表皮细胞死亡并抑制茎节不定根的产生,而这些表型变化是严格依赖于异源三聚体 G 蛋白的活性。此外,在拟南芥中,乙醇脱氢酶诱导小 G 蛋白 ROP 和 RopGAP4 的平衡活动^[38]。然而,在低氧胁迫条件下,小 G 蛋白 ROP 与乙烯、乙醇脱氢酶之间存在怎样的信号识别机制,目前还不清楚。

6 ROP 蛋白在香蕉中的研究进展

香蕉生长过程中受到多种生物或非生物胁迫。干旱、低温、盐渍、枯萎病、束顶病、炭疽病等都会对香蕉的生产造成巨大损失。挖掘香蕉本身所具有的抗逆基因资源,研究其抗逆机理,对于从根本上解决香蕉逆境胁迫方面所面临的各种问题至关重要。该课题组从香蕉果实采后抑制差减杂交 cDNA 文库中获得了一个香蕉 ROP 基因,命名为 *MaROP1*^[39]。该基因编码 196 个氨基酸,具有保守的 ROP 结构域,与拟南芥 AtROP2、AtROP4、AtROP6 进化距离较近,与 AtROP1-6 同属于 ROP 四类分类法中的第 IV 类。半定量 RT-PCR 表明该基因在香蕉的根、球茎、叶、花和果实中均有表达,其中在球茎中的表达量最高,亚细胞定位在细胞膜^[27]。将 *MaROP1* 转化哥伦比亚生态型野生拟南芥,在盐、干旱等逆境和 ABA、ACC 处理条件下,与野生型相比较,转

基因植株存活率、根长及抗逆性明显增加,且转基因株系降低了对 ABA、ACC 的敏感性,外源 ABA、ACC 对各转基因株系根长的影响均比野生型小^[27]。但在后续试验中,仍需利用生物化学、分子生物学和遗传学等方法深入研究 MaROP1 是怎样调控下游信号因子来调控特定的生理过程,如抗盐、抗旱及激素应答(ABA、乙烯)等;另外,究竟与那种调控子和效应子相互识别和相互作用使 MaROP1 具有抗逆、抗病等功能。

参考文献

- [1] Bischoff F, Vahlkamp L, Molendijk A, et al. GTP-binding proteins in plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 1999, 55(2): 233-256.
- [2] Berken A, Wittinghofer A. Structure and function of Rho-type molecular switches in plants [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(3): 380-393.
- [3] Yang Z, Watson J C. Molecular cloning and characterization of rho, a ras-related small GTP-binding protein from the garden pea [J]. PNAS, 1993, 90(18): 8732-8736.
- [4] Wu G, Gu Y, Li S, et al. A genome-wide analysis of Arabidopsis Rop-interactive CRIB motif-containing proteins that act as Rop GTPase targets [J]. The Plant Cell, 2001, 13(12): 2841-2856.
- [5] Chen L, Shiotani K, Togashi T, et al. Analysis of the Rac/Rop Small GTPase family in rice: expression, subcellular localization and role in disease resistance [J]. Plant Cell Physiology, 2010, 51(4): 585-595.
- [6] Humphries J A, Vejlupekova Z, Luo A, et al. ROP GTPases act with the receptor-like protein PAN1 to polarize asymmetric cell division in maize [J]. The Plant Cell, 2011, 23(6): 2273-2284.
- [7] Potocký M, Přemysl P, Gutkowska M, et al. NADPH oxidase activity in pollen tubes is affected by calcium ions, signaling phospholipids and Rac/Rop GTPases [J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(16): 1654-1663.
- [8] Conéjéro G, Sauvage F X, Pradal M, et al. Cellular localisation of VvRops and VvRabA5e, small GTPases developmentally regulated in grape berries [J]. Vitis, 2010, 49(4): 193-199.
- [9] Kiiirika L M, Bergmann H F, Schikowsky C, et al. Silencing of the Rac1 GTPase MtROP9 in *Medicago truncatula* stimulates early mycorrhizal and oomycete root colonizations but negatively affects rhizobial infection [J]. Plant Physiology, 2012, 159(1): 501-516.
- [10] 邱爱连, 蔡汉阳, 陈彦生, 等. 一种辣椒 Rop GTPase 激活蛋白基因的分离及其特征分析 [J]. 农业生物技术学报, 2012, 20(11): 1223-1233.
- [11] Kenmotsu Y, Asano K, Yamamura Y, et al. Cloning and expression of putative Rac/Rop GTPase genes, Am-rac1 and Am-rac2, involved in methyl jasmonate-induced transcriptional activation of farnesyl diphosphate synthase in cell cultures of *Aquilaria microcarpa* [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, Doi 10. 1007/s 11105-012-0529-0.
- [12] Winge P, Brembu T, Kristensen R, et al. Genetic structure and evolution of RAC-GTPase in Arabidopsis thaliana [J]. Genetics, 2000, 156(57): 1959-1971.
- [13] Jones M A, Shen J J, Fu Y, et al. The Arabidopsis Rop2 GTPase is a positive regulator of both root hair initiation and tip growth [J]. The Plant Cell, 2002, 14(4): 763-776.
- [14] Cao Y R, Li Z G, Tao C, et al. Overexpression of a tobacco small G protein gene NtRop1 causes salt sensitivity and hydrogen peroxide production in transgenic plants [J]. Science in China Series C: Life Sciences, 2008, 51(5): 383-390.
- [15] Park J, Gu Y, Lee Y, et al. Phosphatidic acid induces leaf cell death in Arabidopsis by activating the Rho-related small G protein GTPase-mediated pathway of reactive oxygen species generation [J]. Plant Physiology, 2004, 134(1): 129-136.
- [16] Jin W, Xu C, Li X, et al. Expression of ROP/RAC GTPase genes in postharvest loquat fruit in association with senescence and cold regulated lignification [J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 54(1): 9-14.
- [17] Moshkov I E, Mur L A J, Novikova G V, et al. Ethylene regulates monomeric GTP-binding protein gene expression and activity in Arabidopsis [J]. Plant Physiology, 2003, 131(4): 1705-1717.
- [18] Gu Y, Vernoud V, Fu Y, et al. ROP GTPase regulation of pollen tube growth through the dynamics of tip-localized F-actin [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(380): 93-101.
- [19] Li H, Wu G, Ware D, et al. Arabidopsis Rho-related GTPases: differential gene expression in pollen and polar localization in fission yeast [J]. Plant Physiology, 1998, 118(2): 407-417.
- [20] Lin Y, Yang Z. Inhibition of pollen tube elongation by microinjected anti-Rop1Ps antibodies suggests a crucial role for Rho-type GTPases in the control of tip growth [J]. The Plant Cell, 1997, 9(9): 1647-1659.
- [21] Sun Y, Thapa N, Hedman A C, et al. Phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate: targeted production and signaling [J]. BioEssays, 2013, 35(6): 513-522.
- [22] Molendijk A J, Bischoff F, Rajendrakumar C S V, et al. Arabidopsis thaliana Rop GTPases are localized to tips of root hairs and control polar growth [J]. The EMBO Journal, 2001(20): 2779-2788.
- [23] 刘伟, 陈爱民, 冯利兴, 等. 蕨藜苜蓿小 G 蛋白 ROP 在共生过程中的作用: 2. MtROP5 调节根毛发育的功能分析 [J]. 中国农业科学, 2010, 43(8): 1-8.
- [24] 黄蓉美. 拟南芥 GEF 家族在各组织中的表达及其对非生物胁迫的反应研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [25] Chan J, Pauls K P. Brassica napus Rop GTPases and their expression in microspore cultures [J]. Planta, 2007, 225(2): 469-484.
- [26] 罗敏, 吴乃虎. 高等植物 Rac 家族的结构与功能 [J]. 自然科学进展, 2003, 13(9): 901-908.
- [27] 牛杰. 香蕉小 G 蛋白基因 MaROP1 转化拟南芥的初步研究 [D]. 海口: 海南大学, 2011.
- [28] Colcombet J, Heribert H. Arabidopsis MAPKs: a complex signaling network involved in multiple biological processes [J]. Biochemical Journal, 2008, 413: 217-226.
- [29] Wang T Z, Xia X Z, Zhao M G, et al. Expression of a Medicago falcate small GTPase gene, MfARL1 enhanced tolerance to salt stress in Arabidopsis thaliana [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 63: 227-235.
- [30] Li Z, Kang J, Sui N, et al. ROP11 GTPase is a negative regulator of multiple ABA response in Arabidopsis [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2012, 54(3): 169-179.
- [31] Akamatsu A, Wong H L, Fujiwara M, et al. An OsCEBiP/OsCERK1-OsRacGEF1-OsRac1 module is an essential early component of chitin-induced rice immunity [J]. Cell Host & Microbe, 2013, 13(4): 465-476.
- [32] Schultheiss H, Preuss J, Pircher T, et al. Barley RIC171 interacts with RACB in planta and supports entry of the powdery mildew fungus [J]. Cellular Microbiology, 2008, 10(9): 1815-1826.
- [33] 王爱荣, 陈新, 张冬梅, 等. 拟南芥不同 ROP 蛋白对病原细菌增殖的影响 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2008, 37(6): 610-613.
- [34] Huesmann C, Reiner T, Hoeffle C, et al. Barley ROP binding kinase1 is involved in microtubule organization and in basal penetration resistance to the barley powdery mildew fungus [J]. Plant Physiology, 2012, 159(1): 311-320.

鹅耳枥属植物种子研究进展

钱燕萍¹, 程龙霞¹, 祝遵凌^{1,2}

(1. 南京林业大学 风景园林学院, 江苏 南京 210037; 2. 南京林业大学 艺术设计学院, 江苏 南京 210037)

摘 要: 鹅耳枥属植物分布广泛, 且适应性强, 具有优良的开发应用前景和较高的研究价值。该文在对当前鹅耳枥属植物种子的生物学特性、种子萌发试验简要概述的基础上, 对其种子收集及贮藏、播种育苗和种子休眠等方面的研究进展进行了综述; 并对鹅耳枥属植物种子今后的研究方向提出了展望, 以期能推进鹅耳枥属植物在园林绿化和荒山造林等方面的研究和应用。

关键词: 鹅耳枥属; 种子生物学特性; 发芽试验; 播种育苗; 休眠

中图分类号: Q 949. 736. 2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001—0009(2013)22—0192—04

桦木科(Betulaceae)鹅耳枥属(*Carpinus* L.)植物共有 50 种, 主要分布于北温带及北亚热带地区, 亚洲东部、中南半岛至尼泊尔、美洲及欧洲均有鹅耳枥属植物的分

布。中国鹅耳枥属植物资源丰富, 有 33 种、8 个变种, 分布于我国大部分省区, 以云南、四川、贵州等西南地区分布最集中, 如贵州鹅耳枥(*C. kweichowensis*)、川黔千金榆(*C. fangiana*)等。其中仅分布于浙江地区的普陀鹅耳枥(*C. putoensis*)是中国特有珍稀植物, 已被列为国家一级濒危保护树种。鹅耳枥属植物为第三纪始新世古老孑遗种, 在植物系统发育、古植物区系、濒危机制和生物多样性等方面有着较高研究价值^[1]。

鹅耳枥属植物适应性强, 较耐寒、喜钙、抗风能力强、少病虫害, 作为一种下层植被, 常生长于营养丰富且较湿润的低海拔及中海拔的山坡及河谷地, 有些耐干旱瘠薄的种类在贫瘠的石质山坡亦能生长。有一些鹅耳

第一作者简介: 钱燕萍(1988-), 女, 江苏丹阳人, 硕士研究生, 研究方向为园林植物应用。E-mail: 492500492@qq. com.

责任作者: 祝遵凌(1968-), 男, 河南固始人, 博士, 副教授, 现主要从事园林植物应用及栽培等研究工作。E-mail: zhuzunling@yahoo. com. cn.

基金项目: 江苏省科技支撑计划资助项目(BE2012345); 国家林业局“948”资助项目(2011-4-44); 江苏省“青蓝工程”资助项目; 江苏省高校优势学科建设工程资助项目。

收稿日期: 2013—07—26

[35] Lemichez E, Wu Y, Sanchez J P, et al. Inactivation of AtRac1 by abscisic acid is essential for stomatal closure [J]. *Genes & Dev*, 2001(15): 1808-1816.
[36] Zheng Z L, Nafisi M, Tam A, et al. Plasma membrane-associated ROP10 small GTPase is a specific negative regulator of abscisic acid responses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(11): 2787-2797.
[37] Mockaitis K, Howel S H. Auxin induces mitogenic activated protein kinase (MAPK) activation in roots of *Arabidopsis* seedlings [J]. *The Plant*

Journal, 2000, 24(6): 785-796.

[38] Steffens B, Sauter M. G proteins as regulators in ethylene-mediated hypoxia signaling [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010(5): 375-378.

[39] Xu B Y, Su W, Liu J H, et al. Differentially expressed cDNAs at the early stage of banana ripening identified by suppression subtractive hybridization and cDNA microarray [J]. *Planta*, 2007, 226(2): 529-539.

Proceedings in Biological Function of Small GTPases Gene ROP of Plant

SUN Pei-guang¹, MIAO Hong-xia², XU Bi-yu², JIN Zhi-qi^{1,2}

(1. Key Laboratory of Genetic Improvement of Bananas, Hainan Province, Haikou Experimental Station, China Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 570102; 2. Key Laboratory of Tropical Crop Biotechnology, Ministry of Agriculture, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, China Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101)

Abstract: ROP (Rho-related GTPases from plants) is only one class small G protein in higher plants, which plays an important role in plant growth, development, stress resistance and defense responses, designed as “molecular switch”. This paper reviewed the proceedings in biological function of small GTPases gene ROP of plant in recent years. These results provide a reference for ROP protein functional studies from other plant.

Key words: plant; ROP; biological function; research progress