DOI:10.15933/j.cnki.1004-3268.2007.05.002
河南农业科学

植物 WD-repeat 蛋白的研究进展

段红英, 龚生
(河南师范大学 生命科学学院,河南 新乡 453007)

摘要:目前,在原核生物和真核生物中发现了很多 WD-repeat 蛋白,但是对植物中的 WD-repeat 蛋白研究的比较少。为此,总结了植物 WD-repeat 蛋白的相关研究,分析了植物 WD-repeat 蛋白的调控机理、在植物生长发育过程中的作用及其未来的研究方向。

关键词:WD 基元;WD-repeat 蛋白;植物
中图分类号:Q51 文献标识码:A 文章编号:1004-3268(2007)05-0011-03

自从 1986 年 Fong 等在 G 蛋白β亚基中发现了 WD 基元[1]后,迄今在原核生物、真核生物的许多调控蛋白中也发现了 WD 重复基元。每个 WD 基元大约由 40 个氨基酸残基组成,且具有保守的 GH 和 WD 二肽序列,该结构域赋予了 WD-repeat 蛋白家族成员一个共同的特征,即介导蛋白质之间的互作、调整多蛋白复合物的装配[2]。WD-repeat 蛋白家族是一个非常特别的家族,由许多结构相关、功能不同的蛋白组成,它们不但参与信号传导、染色体组装、转录调控、细胞增殖等过程,而且还与人类的几种疾病有关[3]。目前,虽然在哺乳动物、果蝇及酵母等真核生物中发现了很多 WD-repeat 蛋白,但对植物中 WD-repeat 蛋白的研究比较少。

1 植物 WD-repeat 蛋白

自从 1991 年 Deng 等从拟南芥中克隆到编码 WD-repeat 蛋白 *COP*1 基因[4]后,目前,已经在拟南芥、矮牵牛、棉花等中克隆到部分编码 WD-repeat 蛋白的基因,如拟南芥 LEAFY[5],SPA1[6],AGβ1[7],矮牵牛 AN11[8],苹果 TTG1-like[9],棉花 GhWDR[10],玉米 ZmRbAp1[11]等,它们在分生组织形成、幼苗发育、花发育、光信号传递和感知等方面具有重要的作用。

目前,有关植物 WD-repeat 蛋白的研究主要局限于拟南芥 WD-repeat 蛋白家族。Steven 和 Philip 对拟南芥基因组进行分析发现,拟南芥中大约有 237 个 WD-repeat 蛋白,且大部分含有 4 个以上的 WD 基元[12]。拟南芥、酵母、果蝇和哺乳动物中的 WD-repeat 蛋白的比较结果表明,拟南芥中大部分 WD-repeat 蛋白与其他真核生物中的 WD-repeat 蛋白的同源性高,包括在植物特异发育过程中起重要作用的 WD-repeat 蛋白。而且,拟南芥中也含有一些没有预期存在的 WD-repeat 蛋白,如 Notchless(NIe),其与发育信号受体 Notch 的细胞内结构域结合,调控受体的活性[13],而拟南芥中缺少发育信号受体 Notch 及 Notch 途径中的其他成分[14]。此外,还发现了与 TCR(Transcription-coupled, DNA repair)有关的 2 个蛋白 Rad28 和 Csa 蛋白[12],但植物中并不存在 TCR 机制。总之,真核生物中 WD-repeat 蛋白的同源性比较显示,WD-repeat 蛋白在真核生物中是非常保守的,特异地调控不同种类真核生物的发育。

2 WD-repeat 蛋白功能机理

一些研究表明,WD-repeat 蛋白功能的发挥是通过与一些转录因子互作以调控植物的发育,很多研究也揭示与蛋白互作是 WD-repeat 参与调控的一种重要机制[15~17]。拟南芥 WD-repeat 蛋白 TTG1 参与调控一些发育和生化的信号途径,如植株表皮毛的形成和花青素的合成[18]。一些转录因子,如 MYB 类转录因子的 WER,CPC 及 MYC 类转录因子 R 等也参与了植物表皮细胞分化及花青素合成的调控途径,但它们只有被 TTG1 激活时才起作用。因此,TTG1 蛋白或许能够直接或间接地调控转录因子的活性,从而在植物的一些发育过程中起作用[19]。有趣的是,在矮牵牛花青素合成的调控途径中,也发现了这 3 类蛋白互作的现象,*AN*2、*AN*11 和 *JAF*13 基因分别编码 MYB 类转录因子

收稿日期:2006-12-18
作者简介:段红英(1977-),女,河南平舆人,副教授,博士,主要从事植物分子生物学研究。

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

AN2, WD－repeat 类蛋白 AN11, bHLH 类转录因子 JAF13[20]。

此外, COP1 蛋白能与一些特异的转录因子, 如 HY5[15], CIP7 和 CIP4[16] 等相互作用抑制光形态建成, 因此, 在拟南芥发育中起负调节作用[4, 21]。

3 WD－repeat 蛋白在植物中的功能

很多研究证实, WD－repeat 蛋白在植物的生长、发育及生物合成方面具有重要的调控作用[5, 7, 22, 23]。如在植物胚乳发育过程中起重要调控作用的拟南芥 TAN、玉米 ZmRbAp1 等, 拟南芥 TAN 含有 7 个 WD 基元, 和其他的蛋白互作进而控制胚胎的发育, 其在胚乳发育的各个阶段都起作用, 而且 TAN 的突变使得拟南芥幼苗的芽、胚轴和根发育异常[23]。玉米 ZmRbAp1 能够参与各种生物途径, 如染色体装配、转录调控和细胞分裂等, 其可能在玉米胚乳的分化和发育过程中具有重要的作用[11]。另外, 在拟南芥开花过程中具有重要调控作用的 FY, 其完整的 WD repeats 区域和 C－末端除了对于拟南芥植株的正常开花是必需的, 而且在胚乳的发育和分化过程中也具有重要的作用[24]。

拟南芥 TTG1 是一个类似于矮牵牛 AN11 的 WD－repeat 蛋白, 其除了作用于毛状体的形成, 也参与其他几个途径, 包括花青素的合成、种皮黏液的产生和根毛的发育[25, 26]。但 AN11 仅仅控制花器官中花青素的合成, 并不影响毛状体和植物其他器官中花青素的合成[27, 28], 而且矮牵牛 AN11 调控 MYB 转录因子, 而 TTG1 或许调控 MYC 转录因子, 它们目的转录因子的不同可能由于其 N－末端区域的差异[18]。进一步发现, AN11, TTG1 与线虫、酵母、人类中的其他蛋白具有高度的保守性[8], 表明这类 WD－repeat 蛋白在很多生物中具有重要的作用。另外, John 等[29] 从棉花中也克隆到 4 个 TTG1 基因的同源体 *GhTTG*1－4, 且这 4 个 WD－repeat 基因与矮牵牛 AN11、紫苏 PFWD 等也表现了高度的相似性。而且, *GhTTG1* 和 *GhTTG3* 基因除了能够恢复 *ttg1* 拟南芥突变体的毛状体的形成, 也能够弥补开白花的 *ttg1* 突变体中花青素的缺陷, 同时它们在棉花纤维的起始、分化中具有重要的作用, 可能替代 *TTG1* 在植物毛状体起始和花青素途径中作用。因此, 推测 *GhTTG1* 和 *GhTTG3* 在拟南芥毛状体和棉花纤维的发育过程中的作用机制类似。

总之, WD－repeat 蛋白除了介导植物胚乳的发育和分化、毛状体的形成及花青素的合成外, 还在植物的光形态建成、开花时间、花发育和分生组织形成等过程中也具有重要的作用[7, 12]。

4 展望

WD－repeat 蛋白在真核生物中尽管非常保守, 但是其氨基酸序列、共存的结构域及细胞功能方面却存在高度差异。因此, WD－repeat 蛋白的功能具有多样性, 如信号转导、染色体组装、RNA 剪接、囊泡运输以及转录调控等[2]。虽然, 目前对植物中的 WD－repeat 蛋白研究的较少, 但是仅有的研究表明, 这些 WD－repeat 蛋白在植物的生长和发育过程中具有重要作用。而且, 与人类疾病有关的 WD－repeat 蛋白, 如 LYST, TBL1, CSA, ALADIN 及 PEX7 等在拟南芥中高度保守[12], 且拟南芥过氧化物酶输入受体协同蛋白 PEX7 与酵母、人 PEX7 同源体的功能非常相似[30]。因此, 植物 WD－repeat 蛋白的研究或许为人类疾病的病理机制提供了一个特异的见解。另外, 尽管大部分 WD－repeat 蛋白在真核生物中非常保守, 但是它们在功能上也有明显的差别, 所以克隆、鉴定新的 WD－repeat 基因不但对扩大和发展 WD－repeat 蛋白家族具有重要的价值, 而且也有助于深入了解 WD－repeat 蛋白在植物发育过程中的作用机制, 从而更清楚的解析植物的发育过程。

参考文献:

[1] Fong H K, Hurley J B, Hopkins R S, *et al*. Repetitive segmental structure of the transducin β subunit: homology with the CDC4 gene and identification of related mRNAs[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1986, 83: 2162－2166.

[2] Smith T F, Gaitatzes C, Saxena K, *et al*. The WD repeat: a common architecture for diverse functions[J]. Trends Biochem Sci, 1999, 24: 181－185.

[3] Li D, Robert R. WD－repeat proteins: structure characteristics, biological function, and their involvement in human diseases[J]. J Cell Mol Life Sci, 2001, 58: 2085－2097.

[4] Deng X W, Caspar T, Quail P H. *Cop*1: a regulatory locus involved in light-controlled development and gene expression in *Arabidopsis*[J]. Genes Dev, 1991, 5(7): 1172－1178.

[5] Lee I, Wolfe D S, Nilsson O, *et al*. A LEAFY coregulator encoded by *unusual floral organs*[J]. Curr Biol, 1997, 7: 95－104.

[6] Hoecker U, Tepperman J M, Quail P H. SPA1, a WD－repeat protein specific to phytochrome a signal transduction[J]. Science, 1999, 284: 496－499.

[7] Anne E G, Damian R P, Pierre C, *et al*. Identification of new members of fertilisation independent seed poly-

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

comb group pathway involved in the control of seed development in *Arabidopsis* thaliana[J]. Development, 2004, 131: 2971—2981.

[8] De Vetten N, Quattrocchio F, Mol J, *et al*. The an11 locus controlling flower pigmentation in petunia encodes a novel WD-repeat protein conserved in yeast, plants, and animals[J]. Genes Dev, 1997, 11: 1422—1434.

[9] Casas-Mollano A, Destefano-Beltran N. Characterisation of a cDNA encoding a TTG1-like protein (Accession No AF220203) from Malus domestica fruits[J]. Plant Physiol, 2000, 122: 1458.

[10] Duan H Y, Li F G, Wu X D, *et al*. The cloning and sequencing of a cDNA encoding a WD repeat protein in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. DNA SEQUENCE, 2006, 17(1): 49—55.

[11] Rossi V, Varotto S, Locatelli S, *et al*. The maize WD—repeat gene ZmRbAp1 encodes a member of the MSI/RbAp sub-family and is differentially expressed during endosperm development[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2001, 265(4): 576—584.

[12] Steven V N, Philip L. The WD—repeat proteins superfamily in *Arabidopsis*: conservation and divergence in structure and function[J]. BMC Genomics, 2003, 4(50): 1471—2164.

[13] Royet J, Bouwmeester T, Cohen S M. Notchless encods a novel WD40-repeat-containing protein that modulates Notch signaling activity[J]. EMBO J, 1998, 17: 7351—7360.

[14] Wigge P A, Weigel D. *Arabidopsis* genome: life without notch[J]. Curr Biol, 2001, 11: 112—114.

[15] Ang L H, Chattopadhyay S, Wei N, *et al*. Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development[J]. Mol Cell, 1998, 1 (2): 213—222.

[16] Yamamoto Y Y, Deng X W, Matsui M. CIP4, a new COP1 target, is a nucleus-localized positive regulator of *Arabidopsis* photomorphogenesis[J]. Plant Cell, 2001, 13 (2): 399—411.

[17] Liu Z, Sekito T, Epstein C B, *et al*. RTG—dependent mitochondria to nucleus signaling is negatively regulated by the seven WD—repeat protein Lst8p[J]. EMBO J, 2001, 20: 7209—7219.

[18] Amanda R W, Paul A D, Agnese C B, *et al*. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA*1 locus, which regulates trichome differentiation and Anthocyanin Biosynthesis in *Arabidopsis*, Encodes a WD40 repeat protein[J]. The Plant Cell, 1999, 11: 1337—1349.

[19] Wada T, Tachibana T, Shimura Y, *et al*. Epidermal cell differentiation in *Arabidopsis* determined by a *Myb* homolog, *CPC*[J]. Science, 1997, 277: 1113—1116.

[20] Quattrocchio F, Wing J, van der Woude K, *et al*. Molecular analysis of the anthocyanin gene of petunia and its role in the evolution of flower color[J]. Plant Cell, 1999, 11: 1433—1444.

[21] Stacey M G, Hicks S N, Von Arnim A G. Discrete domains mediate the light-responsive nuclear and cytoplasmic localization of *Arabidopsis* COP1[J]. Plant Cell, 1999, 11(3): 349—363.

[22] Ullah H, Chen J G, Temple B, *et al*. The beta-subunit of the *Arabidopsis* G protein negatively regulates auxin-induced cell division and affects multiple developmental processes[J]. Plant Cell, 2003, 15: 393—409.

[23] Yamagishi K, Nagata N, Yee K M, *et al*. TANMEI/EMB2757 encodes a WD repeat protein required for embryo development in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2005, 139(1): 163—173.

[24] Henderson I R, Liu F, Drea S, *et al*. An allelic series reveals essential roles for FY in plant development in addition to flowering-time control[J]. Development, 2005, 132(16): 3597—3607.

[25] Koornneef M. The complex syndrome of ttg mutants. *Arabidopsis* Inform[J]. Serv, 1981, 18: 45—51.

[26] Galway M E, Masucci J D, Lloyd A M, *et al*. The TTG gene is required to specify epidermal cell fate and cell patterning in the *Arabidopsis* root[J]. Dev Biol, 1994, 166: 740—754.

[27] Payne C T, Zhang F, Lloyd A M. GL3 encodes a bHLH protein that regulates trichome development in *Arabidopsis* through interaction with GL1 and TTG1[J]. Genetics, 2000, 156: 1349—1362.

[28] Carey C C, Strahle J T, Selinger D A, *et al*. Mutations in the pale aleurone color1 regulatory gene of the Zea mays anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar transparent testa glabra1 gene in *Arabidopsis* thaliana[J]. Plant Cell, 2004, 16: 450—464.

[29] John A H, Amanda R W, Jeremy N T, *et al*. Two WD—repeat genes from cotton are functional homologues of the *Arabidopsis* thaliana transparent testa glabra1(TTG1) gene[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 57: 67—81.

[30] Nito K, Hayashi M, Nishimura M. Direct interaction and determination of binding domains among peroxisomal import factors in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43: 355—366.

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net