

植物生长素原初响应基因 Aux/IAA 研究进展

司马晓娇, 郑炳松

(浙江农林大学 亚热带森林培育省部共建国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300)

摘要: Aux/IAA基因家族能够在生长素诱导的早期做出响应, 是生长素早期应答的3类基因家族之一。ARF则是一类调控生长素响应基因表达的转录因子, Aux/IAA就是通过其响应元件与ARF特异性结合, 从而调节生长素早期应答基因的转录功能。介绍了Aux/IAA的结构特征、调控机制以及生物学功能。植物Aux/IAA基因是由4个保守结构域组成的: 结构域I, II, III和IV。结构域I主要负责Aux/IAA蛋白的阻遏作用, 结构域II因为含有一段亮氨酸基序, 负责Aux/IAA蛋白的快速降解, 而结构域III和IV则介导Aux/IAA蛋白与ARF蛋白形成同源或异源二聚体。在生长素信号转导过程中, Aux/IAA主要通过其生长素响应因子ARF结合, 促进早期基因转录, 从而调节下游基因的表达。Aux/IAA基因因其种类不同在不同的组织和器官中的表达是有特异性的, 同时通过Aux/IAA突变体的研究表明: 不同的Aux/IAA还具有各自独特的功能。不论是由于时间和空间表达上的不同, 还是由于其基因的启动子对生长素响应因子的亲合性差异都能产生这些功能特异性。而植物激素和外界环境因子对发挥Aux/IAA功能也具有重要的调控作用。参 43

关键词: 生物化学与分子生物学; 生长素原初响应基因 Aux/IAA; 基因功能; 调控机制; 综述

中图分类号: S718.3; Q946.885

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2015)02-0313-06

Advances in primary auxin-responsive Aux/IAA gene family: a review

SIMA Xiaojiao, ZHENG Bingsong

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: Members of Aux/IAA gene family are responsive to primary auxin induction. ARF is a kind of regulating auxin response gene expression to regulate auxin primary function of gene transcription. By combining its response elements with the specificity of ARF, Aux/IAA is a transcription function to regulate primary auxin-responsive gene. This paper reviewed the recent advances in the structural characteristics, regulation mechanism and biological functions of Aux/IAAs. Aux/IAAs consisted of four conserved domains: Domains I, II, III and IV. Domain I was responsible for the protein inhibition of Aux/IAAs. With a leucine motif, Domain II was capable of rapid protein stability. Domains III and IV were responsible for protein dimerization (homo- and hetero-dimerization). Aux/IAAs promoted the transcription of early genes by combining auxin response factors, and they regulated the expression of downstream genes in the process of auxin signal transduction. Different Aux/IAAs were expressed in different tissues and organisms. Also, the study of Aux/IAA mutants indicated that different Aux/IAAs had different functions due to differences in temporal and spatial expression and affinities with promoters of Aux/IAA genes to the ARF gene. Plant hormones and environmental factors also had important roles in regulating Aux/IAAs. [Ch, 43 ref.]

Key words: biochemistry molecular biology; primary auxin-responsive gene (Aux/IAA); gene function; regula-

收稿日期: 2014-09-01; 修回日期: 2014-10-13

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31470683, 31270716, 31070604); 浙江省自然科学基金资助项目(LR13C160001)

作者简介: 司马晓娇, 从事山核桃生化与分子研究。E-mail: 080907044@163.com。通信作者: 郑炳松, 教授, 博士, 从事植物分子生理生化研究。E-mail: bszheng@zafu.edu.cn

tion mechanism; review

生长素参加植物生长发育的许多过程,调控很多生理反应,在植物的整个生命周期中都发挥着调控作用,比如根和茎的发育以及生长、维管束组织的形成和分化发育、器官的衰老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^[1-2]。植物对生长素的响应是比较复杂的。研究生长素的反应机制,对深入认识植物生长发育的生理过程有着至关重要的意义。生长素信号转导途径并不是单一的,先通过信号识别,然后调控下游生长素相关基因的表达,最后植物表现出生理反应^[3]。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/indole-acetic acids proteins, Aux/IAAs),生长素响应因子(auxin response factors, ARFs)和 SCF 复合体(SKPI-CUL1-F-box)^[4-6]。郑炳松等^[7-9]也对山核桃 *Carya cathayensis* 生长素响应因子(ARFs)以及 PIP 水通道蛋白做过详实的研究,并取得一定进展。而关于 Aux/IAAs 的研究最近也都是比较热门的,由于近几年的资料比较新,不能完全检索到,本文根据 2012 年以前的研究进展对植物生长素原初响应基因的结构特征,在生长素信号传导过程中的功能以及调控机制等方面的研究进展进行介绍。

1 植物生长素原初响应基因的结构特征

Aux/IAA 蛋白是调节生长素基因表达的转录因子,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。Aux/IAA 的启动子元件能和生长素响应因子 ARF 特异结合形成二聚体,然后激活或者抑制基因的表达。Aux/IAA 在植物体中存在一大类复杂的基因家族,许多科学家在拟南芥 *Arabidopsis thaliana*, 水稻 *Oryza sativa*, 番茄 *Solanum lycopersicum*, 黄瓜 *Cucumis sativus*, 杨树 *Populus trichocarpa*, 高粱 *Sorghum vulgare* 和玉米 *Zea mays* 等植物中分别发现了 34, 31, 26, 29, 35, 25 和 31 个 Aux/IAA 基因家族成员^[10-14],并分别对 Aux/IAA 基因家族成员的结构特征进行了对比和进化树分析,如拟南芥 *AtIAAs* 和杨树 *PoptrIAAs*^[10],番茄 *SlIAAs* 和玉米 *ZmIAAs*,玉米 *ZmIAAs* 和水稻 *OsIAAs*,拟南芥 *AtIAAs* 和玉米 *ZmIAAs*^[12],水稻 *OsIAAs* 和杨树 *PoptrIAAs*^[13-14]以及拟南芥 *AtIAAs* 和番茄 *SlIAAs*^[11]。

这一大类蛋白是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:结构域 I, II, III 和 IV^[4]。其中结构域 I 能起到阻遏作用,如果该区域要发挥该作用就需要和激活子的启动子区相邻,如果这 2 个区域相距太远,则不能发挥其作用;结构域 II 有一个特异序列,该序列含有 13 个氨基酸,能构成 1 个降解单元,是 Aux/IAA 蛋白家族中的保守序列,对生长素的信号转导是必需的,如果该区域发生突变,然后 Aux/IAA 基因被超表达,那么可以观察到这些都恢复了显性或半显性的发育特性^[15];结构域 III 和 IV 是与生长素响应因子(auxin response factor, ARF)相结合的部位^[5]。这 2 个结构域具有 ARFs 蛋白的 CTDs 的同源结构域,主要负责 Aux/IAA 蛋白自身的二聚化和多聚化以及 Aux/IAA 蛋白与 ARFs 形成二聚体,从而抑制生长素反应基因的转录^[16]。

通过 Aux/IAA 蛋白质的结构特征分析,发现在 34 个拟南芥 *AtIAAs* 家族中, *AtIAA15*, *AtIAA20* 和 *AtIAA30* 缺失结构域 II,而 *AtIAA29*, *AtIAA33* 和 *AtIAA34* 只含有结构域 III 和 IV,并且 *AtIAA32* 只有结构域 III,剩余的 *AtIAA* 都有 4 个完整的结构域^[12]。26 个番茄 *SlIAAs* 中, *SlIAA13*, *SlIAA16* 和 *SlIAA20* 缺少结构域 I 和 II,其余 *SlIAA* 都含有典型的 4 个结构域^[11]。而在水稻中,只有 *OsIAA9*, *OsIAA20*, *OsIAA28* 和 *OsIAA29* 含有 2 个结构域,大部分含有 4 个完整的保守结构域^[13]。玉米的 31 个 *ZmIAAs* 基本上都有 4 个结构域,但是 *ZmIAA3*, *ZmIAA22* 和 *ZmIAA31* 不含有结构域 IV^[12]。除了 *CsIAA7* 缺少结构域 I, *CsIAA22* 和 *CsIAA24* 不含有结构域 III,黄瓜的其他 26 个 *CsIAAs* 都有完整的 4 个保守结构域^[17]。

通过进化树分析结果表明:拟南芥和水稻 65 个 IAA 蛋白分为 2 组,并且每组有 3 个亚类^[14]。拟南芥、水稻、玉米和番茄的 122 个 IAA 蛋白序列分为 3 组,即 A, B, C 等 3 组。分别有 65, 46 和 6 个 IAA 蛋白。并且 A 组又分为 6 个亚类, B 组分为 3 个亚类,总共有 21 个姊妹对,并且 A2, A5, A6, B1, B2 和 B3 都存在于这 4 种 IAA 基因^[11-13]。这些研究表明不论是同一物种还是不同物种的 Aux/IAA 成员都具有一定的同源性。

2 植物生长素原初响应基因的生物学功能

生长素是一种重要的植物激素, 在植物的整个生长发育过程中有着十分重要的作用, 主要包括向地性和向光性的形成, 细胞伸长、分裂, 根毛发育, 维管组织的发育等^[2]。作为一类转录抑制因子, Aux/IAA 基因所编码的蛋白在植物生长发育过程中也是至关重要的。

有研究表明: Aux/IAA 基因所编码的蛋白主要作用于生长素信号转导途径。当生长素与其受体结合之后, 会激活一些转录因子进入细胞核, 来促进基因表达^[6]。该基因编码的蛋白质半衰期一般很短, 但有些蛋白的半衰期则较长, 如 *IAA17* 的半衰期长达 80 min^[15]。Aux/IAA 基因可分为 2 类: 一类属于早期生长素反应基因, 其转录能受生长素快速诱导上调; 而另一类被称为后期响应基因, 根据 *IAA1* 和 *IAA14* 的转录分析我们可以知道, 生长素诱导的基因表达具有不同的空间表达模式和特征, 一些基因能在几分钟内诱导表达, 2 h 后便回到基态水平, 但是 *IAA7* 和 *IAA8* 等基因需要依赖新蛋白质的合成, 诱导表达的速度较慢^[18-19]。目前研究表明: 生长素信号传导过程与 Aux/IAA 蛋白降解和 ARF 蛋白的激活是有关联的。当生长素浓度较低时, ARF 与 AuxREs 元件结合并能被未结合靶 DNA 的转录抑制子联合而起抑制作用。Aux/IAA 蛋白或者非激活子 ARF 蛋白则可能影响这种抑制作用, 因为它们都含有 CTDs 并且容易互相产生作用。而当生长素水平升高时, Aux/IAA 蛋白通过泛素/蛋白酶体途径而被降解, 抑制子被分裂, 使与靶 DNA 结合的 ARF 来激活转录, 从而调节下游基因的表达, 引起一系列与生长素相关的应答反应, 继而表现出生理功能。并且这种激活作用可以通过和未结合 DNA 的 ARF 或者 Aux/IAA 激活子结合而加强^[20-22, 4]。

植物中 Aux/IAA 家族成员较多, 因此, Aux/IAA 的表达特征也比较复杂。Aux/IAA 家族在拟南芥中已分离的成员大多与侧根的生长发育有关, 如 *AtIAA3*, *AtIAA14*, *AtIAA28*, *AtIAA19* 等^[23-25]; 在玉米中, *ZmIAA2*, *ZmIAA5*, *ZmIAA7*, *ZmIAA21*, *ZmIAA22*, *ZmIAA28* 和 *ZmIAA29* 在根系, 叶芽及种子中都有表达; 而 *ZmIAA17* 和 *ZmIAA19* 仅在根系中有表达; *ZmIAA3*, *ZmIAA13* 和 *ZmIAA31* 仅在叶芽中有表达; *ZmIAA24* 和 *ZmIAA26* 仅在种子中有表达; 并且在幼苗中也检测到 *ZmIAA5*, *ZmIAA7*, *ZmIAA27* 和 *ZmIAA28*^[26, 12]。

在番茄中, *SlIAA2*, *SlIAA12*, *SlIAA13*, *SlIAA15*, *SlIAA16*, *SlIAA20* 和 *SlIAA25* 的功能相似, 在根的发育过程中都有明显表达, 其中 *SlIAA16* 和 *SlIAA20* 在根系发育中表达最高; 在茎中明显表达的主要有 *SlIAA4*, *SlIAA5*, *SlIAA6*, *SlIAA17*, *SlIAA21* 以及 *SlIAA26*; 而 *SlIAA1*, *SlIAA7*, *SlIAA19* 和 *SlIAA24* 在叶发育中有明显表达; 另外, *SlIAA19* 仅在叶片和根系中表达, 而 *SlIAA24* 仅在叶片和茎中表达^[11]。

在杨树中, *PoptrIAA3.1-3.6* 是与 *AtIAA1-4* 相似的 *PoptrIAA3* 的 6 个子群, *PoptrIAA3.2* 在茎中的表达要比在根中的表达水平高, 并且 *PoptrIAA3.2* 在发展中木质部的表达水平最高; *PoptrIAA3.1* 和 *PoptrIAA3.2* 在形成层和木质部中有显著表达, 并且在新发芽的幼苗中也有较高表达; *PoptrIAA3.6* 在休眠芽和叶中有明显表达; 而 *PoptrIAA3.4* 与其他 *PoptrIAA3* 不同, 它在雌雄花序中明显表达, 尤其是在花芽中表达最高; *AtIAA16* 的同源基因 *PoptrIAA16.1* 在木质部中表达; 而 *PoptrIAA16.3* 和 *PoptrIAA16.4* 只在幼叶中表达; *AtIAA26* 同源基因 *PoptrIAA26.1* 和 *PoptrIAA26.2* 在顶端分生组织、幼叶、成熟叶、雄花序以及花芽中都有显著表达, 但在幼叶中有最高表达^[27, 10]。

尽管 Aux/IAA 家族成员众多, 但其中成员的突变也是能够造成明显的表型变化的。比如在拟南芥中 *AtIAA12* 的突变特异的影响胚的发育, *iaa12/bdl-1* 突变体的胚胎缺少根系^[28], 而 *iaa7/axr2-1* 和 *iaa17/axr3-1* 突变体能够在分生组织改变基因的表达形式^[29], 同样的, Aux/IAA 蛋白能够控制叶序的表型, 如 *iaa18-1* 突变体的种子经常会出现子叶融合。有一些突变体只有较短的下胚轴, 并且有一些还能引起叶片卷曲, 这说明 Aux/IAA 蛋白能够调节许多正在生长组织里的细胞增大^[30]; *iaa7/axr2-1*, *iaa14/slr1-1* 和 *iaa17/axr3-1* 这些突变体的根毛比较短, 包含 *iaa19/msg2* 突变体在内的这些突变体的根和嫩枝向地性都更加明显, 并且 *iaa19/msg2* 突变体在向光性方面有缺陷^[31-32, 29]。而多突变也能一起互相作用, 改变侧根和花絮分支数量, 说明 Aux/IAA 能够在中柱鞘中对侧根最初形成和侧根分生组织的细胞分裂进行调控。不同的 Aux/IAA 基因突变对同样的生长素响应是不同的, 如 *iaa3/shy2-2*, *iaa6/shy1-1*, *iaa7/axr2-1* 和 *iaa17/*

axr3-1 突变体的种子和野生型相比有较短的下胚轴, 而 *iaa18-1* 突变体的下胚轴却比野生型长^[28,33-34]; *iaa17/axr3-1* 突变体更够增强顶端优势, 而 *iaa14/slr1-1* 和 *iaa28-1* 突变体却减弱花芽枝条的顶端优势^[35]; 另外, *iaa3/shy2-2*, *iaa14/slr1-1* 和 *iaa28-1* 突变体和野生型相比有较少的侧根, 但是 *iaa17/axr3-1* 却有更多的侧根^[32]。*AtIAA12* 的一个突变体(*bd1*)和拟南芥 *ARF5* 的一个突变株的表型相似, 都是在胚胎发育期间不能够形成根分生组织, *iaa12/bd1* 突变株中, 导致 *IAA12* 蛋白稳定性上升, 是一种功能获得性突变, 而在 *arf5/mp* 突变株中, *ARF5* 蛋白丧失了功能, 表明 *AtIAA12/ARF5* 之间特异性结合影响根部的发育^[36]。这些研究都表明: 不同的 Aux/IAA 基因具有各自独特的功能。这些功能各不相同, 说明这些既可以是因该基因的启动子与生长素响应因子的亲合性差异, 也可以来自在时间和空间表达上的不同。

3 植物生长素原初响应基因的调控机制

目前的研究表明, 人们对于 Aux/IAA 调控机制的了解主要是对拟南芥、杨树等模式植物突变体进行研究。有研究表明: 植物生长激素和外界环境因子对 Aux/IAA 功能的发挥具有重要的调节作用^[37]。Liscum 等^[37]研究表明, 黑暗环境下生长的拟南芥幼苗有比较长的下胚轴, 未生长开的子叶以及有一个顶钩, 而在光照条件下, 幼苗的下胚轴较短, 顶钩开放, 子叶膨胀并开始有真正的叶子形成。Kim 等研究表明, 在光照条件下, *AtIAA3* 突变体幼苗有较短的下胚轴, 而在黑暗条件下, 突变体幼苗有更加明显的特性, 包括较短的下胚轴, 膨胀的子叶等, 这说明该基因是一种光诱导基因。而玉米的 31 个 Aux/IAA 基因能受光信号传导和非生物胁迫的诱导^[38-40]。高粱的 *SbIAA1* 在盐胁迫和干旱条件下受到诱导, 在叶和根部组织表达是不一样的^[41]。

植物激素诱导许多 Aux/IAA 基因产生快速并且特定的表达。如拟南芥中 *AtIAA3* 能够被细胞分裂素诱导^[38]; 水稻中 *OsIAA1* 能在所有的组织和器官中被各种生长激素如 IAA, 2,4-D 等诱导^[42]; *SbIAA1*, 高粱中的 1 个 Aux/IAA 基因, 能够受 IAA 和油菜素类固醇的高度诱导^[41]。黄瓜 *CsIAA2*, *CsIAA5*, *CsIAA7*, *CsIAA12*, *CsIAA15*, *CsIAA16*, *CsIAA18*, *CsIAA20*, *CsIAA21*, *CsIAA22* 和 *CsIAA27* 等受到植物生长激素的诱导, 而 *CsIAA1*, *CsIAA3*, *CsIAA6*, *CsIAA8*, *CsIAA10*, *CsIAA11*, *CsIAA24*, *CsIAA25*, *CsIAA26*, *CsIAA28* 和 *CsIAA29* 等则受到植物生长激素的抑制^[43]。

4 展望

植物生长素原初响应基因(Aux/IAA)在植物整个生长发育过程中, 例如根、茎、叶到花、果实的生长发育, 不管是在双子叶植物还是单子叶植物中都起着重要的作用。截至目前, 人们对 Aux/IAA 家族的研究在一步步深入发展, 但是它们每个成员之间的相互关系、功能是不是存在交互作用以及它们的调控机制我们都还不太清楚, 还需要进一步的探讨。因此, 了解 Aux/IAA 家族基因的表达调控, 并且和他们在植物生长发育过程中的生物学功能相互联系起来是揭示 Aux/IAA 家族的必然途径。只有完全了解 Aux/IAA 家族基因的调控机制我们才能更好地研究其生物学功能。

5 参考文献

- [1] GUILFOYLE T J, HAGEN G. Auxin response factors [J]. *J Plant Growth Regul*, 2001, **20**(3): 281 - 291.
- [2] GUILFOYLE T J. Aux/IAA proteins and auxin signal transduction [J]. *Trends Plant Sci*, 1998, **3**(6): 205 - 207.
- [3] KIM J, HARTER K, THEOLOGIS A. Protein-protein interactions among the Aux/IAA proteins [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1997, **94**(22): 11786 - 11791.
- [4] TIWARI S B, HAGEN G, GUILFOYLE T J. Aux/IAA proteins contain a potent transcriptional repression domain [J]. *Plant Cell Online*, 2004, **16**(2): 533 - 543.
- [5] WORLEY C K, ZENSER N, RAMOS J, et al. Degradation of Aux/IAA protein is essential for normal auxin signaling [J]. *Plant J*, 2000, **21**(6): 553 - 562.
- [6] COOKE T J, POLI D B, SZTEIN A E, et al. Evolutionary patterns in auxin action [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, **49**(3/4): 319 - 338.
- [7] 郑炳松, 陈苗, 褚怀亮, 等. 用 cDMA-AFLP 技术分析山核桃嫁接过程中的 *CcARF* 基因表达[J]. 浙江林学院学报, 2009, **26**(4): 467 - 472.

- ZHENG Bongsong, CHEN Miao, CHU Huailiang, *et al.* Auxin response factor fragments cloned by cDNA-AFLP during *Carya cathayensis* grafting process [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2009, **26**(4): 467 – 472.
- [8] 王正加, 黄有军, 夏国华, 等. 山核桃 *APETALA1* 同源基因的克隆与序列分析[J]. 浙江林学院学报, 2008, **25**(4): 427 – 430.
- WANG Zhengjia, HUANG Youjun, XIA Guohua, *et al.* Cloning and analysis of the *APETALA1* (*AP1*) homolog gene from *Carya cathayensis* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2008, **25**(4): 427 – 430.
- [9] 何勇清, 方佳, 余敏芬, 等. 植物质膜内在水通道蛋白 PIPs 的分子生物学研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2012, **29**(3): 446 – 452.
- HE Yongqing, FANG Jia, YU Minfen, *et al.* Advances in molecular biology for plasma membrane intrinsic proteins (PIPs): a review [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2012, **29**(3): 446 – 452.
- [10] KALLURI U C, DIFAZIO S P, BRUNNER A M, *et al.* Genome-wide analysis of Aux/IAA and ARF gene families in *Populus trichocarpa* [J]. *BMC Plant Biol*, 2007, **7**(1): 59.
- [11] WU Jian, PENG Zhen, LIU Songyu, *et al.* Genome-wide analysis of Aux/IAA gene family in Solanaceae species using tomato as a model [J]. *Mol Genet Genomics*, 2012, **287**(4): 295 – 311.
- [12] WANG Yijun, DENG Dexiang, BIAN Yunlong, *et al.* Genome-wide analysis of primary auxin-responsive Aux/IAA gene family in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Mol Biol Rep*, 2010, **37**(8): 3991 – 4001.
- [13] 张俊红, 孟成生, 张彩英, 等. 小麦和水稻 auxin 基因家族的生物信息学比较分析[J]. 华北农业学报, 2009, **24**(6): 15 – 19.
- ZHANG Junhong, MENG Chengsheng, ZHANG Caiying, *et al.* Bioinformatic analysis of auxin gene family in wheat and rice [J]. *J North China Agric*, 2009, **24**(6): 15 – 19.
- [14] JAIN M, KAUR N, GARG R, *et al.* Structure and expression analysis of early auxin-responsive Aux/IAA gene family in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Funct Integr Genomics*, 2006, **6**(1): 47 – 59.
- [15] RAMOS J A, ZENSER N, LEYSER O, *et al.* Rapid degradation of auxin/indoleacetic acid proteins requires conserved amino acids of domain II and is proteasome dependent [J]. *Plant Cell*, 2001, **13**(10): 2349 – 2360.
- [16] SANTOS M F, MEMELINK J. Auxin-induced, SCF (TIR1)-mediated poly-ubiquitination marks Aux/IAA proteins for degradation [J]. *Plant J*, 2009, **59**(1): 100 – 109.
- [17] FUJII N, KAMADA M, YAMASAKI S, *et al.* Differential accumulation of Aux/IAA mRNA during seedling development and gravity response in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Plant Mol Biol*, 2000, **42**(5): 731 – 740.
- [18] REED J W. Roles and activities of Aux/IAA proteins in *Arabidopsis* [J]. *Trends Plant Sci*, 2001, **6**(9): 420 – 425.
- [19] POUTRAIN P, GUIRIMAND G, GLÉVAREC G, *et al.* Molecular characterization of an Aux/IAA of *Catharanthus roseus* [J]. *Plant Growth Regul*, 2011, **30**(2): 235 – 241.
- [20] POZO J C, ESTELLE M. Function of the ubiquitin-proteasome pathway in auxin responses [J]. *Trends Plant Sci*, 1999, **4**(3): 107 – 112.
- [21] REMINGTON D L, VISION T J, GUILFOYLE T J, *et al.* Contrasting modes of diversification in the Aux/IAA and ARF gene families [J]. *Plant Physiol*, 2004, **135**(3): 1738 – 1752.
- [22] DHARMASIRI N, DHARMASIRI S, ESTELLA M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor [J]. *Nature*, 2005, **435**(7041): 441 – 445.
- [23] SATO A, YAMAMOTO K T. Over-expression of the noncanonical Aux/IAA genes causes auxin-related aberrant phenotypes in *Arabidopsis* [J]. *Physiol Plant*, 2008, **133**(2): 397 – 405.
- [24] 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.
- [25] MIDDLETON A M, KING J R, BENNETT M J, *et al.* Mathematical modeling of the Aux/IAA negative feedback loop [J]. *Bull Math Biol*, 2010, **72**(6): 1383 – 1407.
- [26] THAKUR J K, TYAGI A K, KHURANA J P. *OsIAA1*, an Aux/IAA cDNA from rice, and changes in its expression as influenced by auxin and light [J]. *DNA Res*, 2001, **8**(5): 193 – 203.
- [27] 董秀春, 樊金会, 于学宁, 等. Aux/IAA 基因家族的毛白杨 *PtIAA1* 的克隆和序列分析[J]. 分子植物育种, 2007, **5**(4): 565 – 571.
- DONG Xiuchun, FAN Jinhui, YU Xuening, *et al.* Cloning and Sequencing of *PtIAA1* from *Populus tomentosa*, a

- member of the Aux/IAA gene family [J]. *Molecular Plant Bred*, 2007, **5**(4): 565 – 571.
- [28] BLANC G, WOLFE K H. Functional divergence of duplicated genes formed by polyploidy during *Arabidopsis evolution* [J]. *Plant Cell*, 2004, **16**(7): 1679 – 1691.
- [29] TANIMOTO M, JOWETT J, STIMBERG P, *et al.* pax1-1 partially suppresses gain-of-function mutations in *Arabidopsis* AXR3/IAA17 [J]. *BMC Plant Biol*, 2007, **7**(1): 1 – 13.
- [30] WANG Jing, YAN Dawei, YUAN Tingting, *et al.* A gain-of-function mutation in IAA8 alters *Arabidopsis* floral organ development by change of jasmonic acid level [J]. *Plant Mol Biol*, 2013, **82**(1/2): 71 – 83.
- [31] 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.
- [32] KEIKO F, HARUKA H, HARUKA T, *et al.* Auxin-responsive grape Aux/IAA9 regulates transgenic *Arabidopsis* plant growth [J]. *Mol Biol Rep*, 2012, **39**(7): 7823 – 7829.
- [33] MOON S S, SUNG H H, KIM B C, *et al.* Regulation of both light- and auxin-mediated development by the *Arabidopsis* IAA3/SHY2 gene [J]. *J Plant Biol*, 1999, **42**(3): 239 – 246.
- [34] TIAN Qing, REED J W. Control of auxin-regulated root development by *Arabidopsis thaliana* SHY/IAA3 gene [J]. *Development*, 1999, **126**(4): 711 – 721.
- [35] 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.
- [36] RINALDI M A, LIU J, ENDERS T A, *et al.* A gain-of-function mutation in IAA16 confers reduced responses to auxin and abscisic acid and impedes plant growth and fertility [J]. *Plant Mol Biol*, 2012, **79**(4/5): 359 – 373.
- [37] 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.
- [38] KLOOSTERMAN B, VISSER R G F, BACHEM C W B. Isolation and characterization of a novel potato Auxin/Indole-3-Acetic Acid family member (*StIAA2*) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2006, **44**(11/12): 766 – 775.
- [39] ROUSE D, MACKAY P, STIMBERG P, *et al.* Changes in auxin response from mutations in an Aux/IAA gene [J]. *Science*, 1998, **279**(5355): 1371 – 1373.
- [40] LISCUM E, BRIGGS W R. Mutations of *Arabidopsis* in potential transduction and response components of phototropic signaling pathway [J]. *Plant Physiol*, 1996, **112**(1): 291 – 296.
- [41] BIRSEN C, KILICKAYA O, AHMET C O, *et al.* Genome-wide analysis of Aux/IAA genes in *Vitis vinifera*: cloning and expression profiling of a grape Aux/IAA gene in response to phytohormone and abiotic stresses [J]. *Acta Physiol Plant*, 2013, **35**(2): 365 – 377.
- [42] TERRILLE M C, FIOL D F, CASALONGUE C F. *Solanum tuberosum* Aux/IAA family: new members and characterization of *StIAA1* interacting proteins [J]. *Plant Growth Regul*, 2010, **62**(2): 93 – 99.
- [43] GAN Defang, ZHUANG Dan, DING Fei, *et al.* Identification and expression analysis of primary auxin-responsive Aux/IAA gene family in cucumber (*Cucumis sativus*) [J]. *J Genet*, 2013, **92**(3): 513 – 521.