

系统性光信号 HY5 蛋白调控植物碳氮平衡

陈祥彬, 傅向东



陈祥彬博士

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物细胞与染色体工程国家重点实验室, 北京 100101

物竞天择, 适者生存。生物的生存都需要适应环境的变化, 这对于植物来讲尤其如此, 因为扎根于大地的植物并不能像动物那样通过远离或逃避实现趋利避害。在长期的进化过程中, 植物已形成复杂而精细的调控机制以达到整体的协调, 保证植物正常生长发育并适应各种环境的变化。作为地球生态系统的最大贡献者, 地表生机盎然的植被给生态圈的维持提供了最基本的物质保障, 所以植物对生存环境变化的主动适应不仅保证了自身的繁衍, 也保证了整个地球的繁荣。早在两千年前, 我国东汉哲学家王充在其著作《论衡》中就已经指出“有根株于下, 有荣叶于上”, 即深埋在地下的根系作为默默的奉献者与地上的枝繁叶茂有着千丝万缕的联系。历经几个世纪的科学家的研究和探索, 现在人们知道, 植物叶片通过光合作用固定碳源向整株植物的生长提供物质能量, 根系从土壤摄取水和以氮元素为代表的无机盐等养分地上部提供物质基础。植物地上部通过光合作用固定碳源的过程与根系从土壤中摄取水分和养分的过程二者之间既相互促进、相互依赖, 又相互制约, 以达到整体的协调与平衡, 进而维持植物的生长发育, 所以“树大根深, 根深叶茂”。动物可以通过神经系统长距离传递信号实现不同组织器官间的应答响应, 而植物又是通过何种方式协调地上部叶片与地下根系之间的信息交流, 使其在不同环境下相互协调养分吸收和生长发育的呢? 人们对此其中的机制目前还是知之甚少。

光不仅保证植物进行光合作用, 光还通过植物细胞的光受体介导胞内光信号传导网络调控植物的生长生理活动。研究发现, 光能促进植物地上部和地下根系协同生长发育, 而自然生长的植物根系在土壤中无法直接见光, 因此, 根系生长生理活动依赖于从植物地上部长距离转运来的某种系统性信号物质(长距离信号)对地上光信号的介导传递。本研究

团队利用模式植物拟南芥, 建立了模拟植物自然环境根系不见光生长发育的培养体系。研究发现拟南芥叶片见光的情况下, 根系生长和氮元素吸收速率并不受根系见光与否的影响; 而叶片处于黑暗状态时, 不论根系见光还是不见光, 根系生长和氮元素吸收速率都会明显受到抑制。这说明光促进植物根系生长发育和氮吸收利用受控于来自植物地上部长距离转运来的某种信号分子。

那么究竟是什么信号物质将叶片接收到的光照信号传递到地下根系呢? 本研究团队以模式植物野生型拟南芥为材料通过遗传诱变及后期大规模表型筛选, 找到了地上部和根系协调生长失衡的一种突变体, 该突变体的根系生长和氮(硝酸根)吸收速率对地上光照的响应都发生了改变, 进一步利用图位克隆和遗传互补实验证实 *LONG HYPOCOTYL 5 (HY5)* 基因的功能缺失突变导致了该突变体的表型。前人的研究表明, *HY5* 基因编码 bZIP 转录因子蛋白, 该蛋白在叶片细胞见光时处于稳定活性状态, 而一旦叶片细胞处于黑暗时该蛋白就钝化并被降解。我们利用经典的嫁接技术证明了光照状态下叶片中的 *HY5* 蛋白可以从叶肉细胞通过微管系统长距离移动至根部, 并进一步通过激光共聚焦荧光显微观察及染色质免疫共沉淀等技术发现来自地上部的 *HY5* 蛋白通过直接结合自身基因的启动子以激活根系本地 *HY5* 基因的表达, 在地表下实现以 *HY5* 蛋白为代表的地上光照信号的放大。同时, *HY5* 蛋白还能直接结合编码硝酸根高效转运蛋白 *NRT2.1* 基因的启动子, 激活 *NRT2.1* 基因的表达, 进而促进根系对氮素的吸收。同时我们研究还发现, *HY5* 蛋白在植物地上部能够通过增强 *TPS1 (TREHALOSE-6-PHOSPHATE SYNTHASE 1)*、*SWEET3* 等基因的表达, 既促进了光合固碳又促进了光合产物(蔗糖)从叶肉细胞的外运; 而运输到根系的光合产物增强了 *HY5* 蛋白激活根系 *NRT2.1* 表

达和氮吸收的能力，从而维持植物整体碳-氮平衡。

在自然环境中，光照是可变的环境因子，这意味着作为植物地上部光合作用固定的碳源也是动态变化的，那么植物根系生长和氮吸收是否也是动态变化的呢？我们研究发现根系生长和氮吸收受植物地上部可变光照强度的调控，野生型植物在不同光强条件都能协调地上部和根系生长并维持整体碳-氮平衡，*hy5* 突变体则不能维持这种平衡。因此，HY5

蛋白作为系统性信号实现叶片光合作用与根系营养吸收两个过程之间的协调，从而维持整体碳氮平衡 (图 1)。该项研究成果于 2016 年 2 月 11 日在线发表于 *Current Biology* (doi: doi:10.1016/j.cub.2015.12.066)。

该研究在国际上首次从分子水平上揭示了植物地上部和根系之间远程协调生长发育和碳-氮平衡维持机制，对农业生产上如何实现氮肥高效利用具有很重要的理论指导意义。

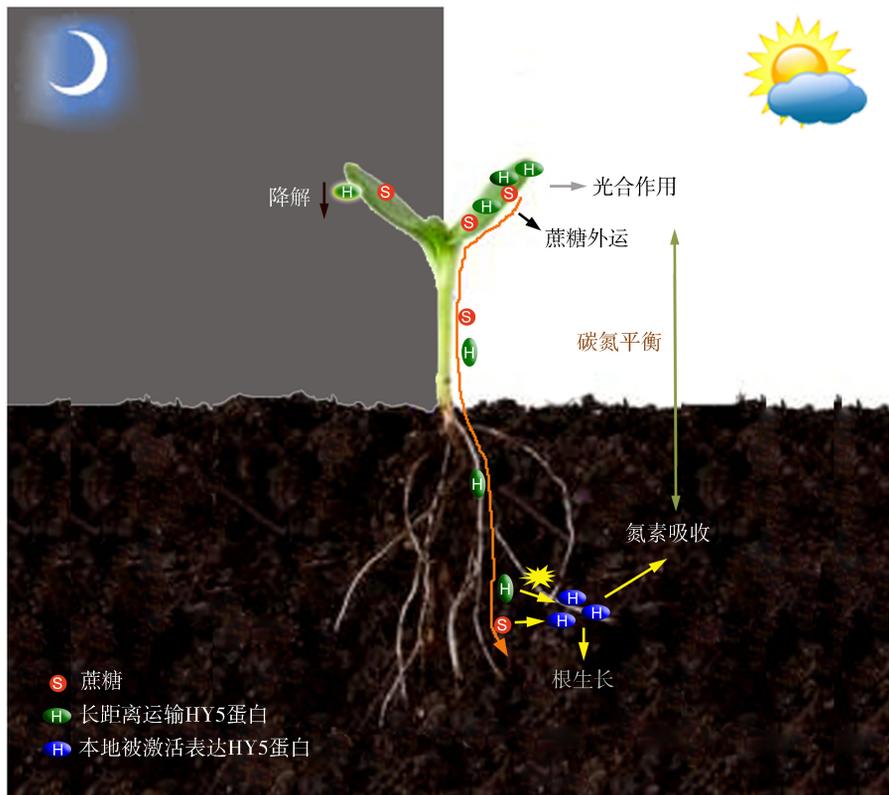


图 1 HY5 蛋白介导植物碳氮平衡模式图

Fig. 1 Maintenance of the whole plant carbon-nitrogen balance by HY5 protein