亮点

水稻特异羟基肉桂酰酪胺基因簇的功能解析

王国栋*

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 种子创新研究院, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

* 联系人, E-mail: gdwang@genetics.ac.cn

收稿日期: 2021-04-07; 接受日期: 2021-04-21; 网络版发表日期: 2021-04-26

山东省重点研发计划(批准号: 2019JZZY020610)和植物基因组学国家重点实验室(批准号: SKLPG2016A-13, SKLPG2016B-13)资助

生物合成基因簇(biosynthetic gene cluster, BGC)由多个(至少三个)行使不同催化功能酶的编码基因在染色体上相邻或是相近的位置组成。典型的生物合成基因簇负责生成一个或几个结构类似的生物活性特异性代谢物(specialized metabolite)^[1]。与原核生物基因组中常见的操纵子不同, 植物基因组中的生物合成基因簇被认为是一种比较罕见的现象。第一个被功能鉴定的生物合成基因簇是来自玉米(*Zea mays*)的DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one)基因簇, *Bx1*~*Bx9*都成簇排布在4号染色体(*Bx6*和*Bx7*和其他*Bx*基因的物理距离大于2 Mb)。其中, *Bx1*编码色氨酸合成酶 α 亚基的同源蛋白, *Bx2*~*Bx5*编码功能不同的P450酶, *Bx8*~*Bx9*编码糖基转移酶^[2,3]。近十多年来, 随着测序技术和生物信息分析能力的飞速发展, 在植物基因组中也发现了越来越多的参与次生代谢产物合成的基因簇, plantiSMASH分析预测, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组中有45个BGC; 大豆(*Glycine max*)基因组中有76个BGC; 水稻(*Oryza sativa Japonica*)基因组中有46个BGC; 玉米基因组中有34个BGC; 高粱(*Sorghum bicolor*)基因组中有54个BGC; 番茄(*Solanum lycopersicum*)基因组中有45个BGC^[4]。需要指出的是, 这些预测的大多数植物生物合成基因簇的生物学功能都还未被鉴定。因此, 对植物中这些生物合成基因簇的

研究, 特别是生理功能的研究, 已经成为植物代谢生物学领域的热点。近期研究人员发现, 拟南芥根中特异表达的萜类生物合成基因簇(合成三萜和二萜)参与调控植物根际的微生物组的组成^[5,6]。尽管如此, 人们对植物生物合成基因簇的形成过程、生理功能以及进化等方面仍知之甚少。

近日, 海南大学罗杰团队^[7]在*Science Bulletin*杂志发表了题为“An *Oryza* specific hydroxycinnamoyl tyramine gene cluster contributes to enhanced disease resistance”的研究论文, 研究揭示了一个稻属特异的羟基肉桂酰酪胺生物合成基因簇的生化基础及其在水稻广谱抗性方面的作用, 为植物代谢基因簇的形成机制和进化模式提供了新见解, 也为水稻抗病遗传改良提供了新资源(图1)。

与之前的植物生物合成基因簇的研究策略不同(通常起始于植物基因组中生物合成基因簇的信息挖掘), 研究团队的工作首先从水稻群体(533个水稻代表性品种)的代谢组数据和重测序数据的关联分析入手(metabolite genome-wide association study, mGWAS), 发现了与酪胺(tyramine)群体变异关联紧密的候选基因(*OsTyDC1*, *LOC_Os10g23900*), 该基因编码PLP-依赖的酪氨酸脱羧酶。进一步的水稻基因组信息挖掘显示, 该基因与功能注释为酪胺: 羟基肉桂

引用格式: 王国栋. 水稻特异羟基肉桂酰酪胺基因簇的功能解析. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 594-596

Wang G D. Functional elucidation of an *Oryza*-specific hydroxycinnamoyl tyramine gene cluster (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 594-596, doi: 10.1360/SSV-2021-0087

图 1 水稻特异羟基肉桂酰酪胺基因簇参与病原菌抗病(部分信息修改自文献^[7])

Figure 1 An *Oryza*-specific hydroxycinnamoyl tyramine gene cluster is involved in disease resistance (partially modified from Ref. [7])

酰转移酶(tyramine hydroxycinnamoyl transferase, THT)的两个基因(*OsTHT1*, *LOC_Os10g23310*; *OsTHT2*, *LOC_Os10g23820*)和功能注释为5'吡哆胺磷酸氧化酶(pyridoxamine 5'-phosphate oxidases)的基因(*LOC_Os10g23120*, 即*OsPDX3*)^[7]在10号染色体上距离较近,可能形成有功能的生物合成基因簇。随后的体外生化实验确定了这一假说,该生物合成基因簇负责水稻中羟基肉桂酰酪胺的生成。其中,*OsPDX3*生成的PLP(pyridoxal 5'-phosphate)作为辅酶参与*OsTyDC1*负责的从酪氨酸到酪胺的生化反应,而*OsTHT1*和*OsTHT2*负责催化羟基肉桂酰酪胺终产物的生物合成。在明确羟基肉桂酰酪胺生物合成基因簇各组成成员生化功能的基础上,研究团队继续对羟基肉桂酰酪胺的生理功能进行探索。基因表达和代谢物分析结果表明,羟基肉桂酰酪胺生物合成基因簇四个组成基因和终产物都受到病原菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* (*Xoo*)和*Magnaporthe oryzae*)处理的诱导,暗示羟基肉桂酰酪胺生物合成基因簇参与水稻的抗病反应。过量积累羟基肉桂酰酪胺的转基因水稻表现出抗病的表型,而缺失突变体(如*Ostht1/Ostht2*双

突)则表现出感病的表型。体外实验也表明,羟基肉桂酰酪胺会不同程度地抑制病原菌(*Xoo*和*M. oryzae*)的生长。当然,除了羟基肉桂酰酪胺,在转基因植物中其他间接导致的化合物变化也可能会影响水稻的抗病反应。

比较不同水稻基因组(AA, BB和FF基因组)的信息发现,羟基肉桂酰酪胺生物合成基因簇只是完整地存在于AA基因组,而且该基因簇位于富含转座子(transposable elements, TE)的染色体动态区域。这和先前的报道一致,富含转座子的染色体区域是形成和保留植物生物合成基因簇的一个主要特征^[6,8]。最近,Osborn团队^[9]比较了*Arabidopsis* 1001 genome sequence database中拟南芥基因组Thalianol BGC的变化情况,发现染色体倒位(chromosomal inversion)可能是生物合成基因簇招募新基因(离已有的基因簇较远)加入的主要分子机制。但截至目前,为什么会形成物种特异的植物生物合成基因簇(多数植物特异性代谢途径基因并不形成基因簇)依然是一个待解的科学问题,随着更多的植物生物合成基因簇的功能得到明确,人们对这一问题的认识也会越来越深刻。

参考文献

- 1 Medema M H, Kottmann R, Yilmaz P, et al. Minimum information about a biosynthetic gene cluster. *Nat Chem Biol*, 2015, 11: 625–631
- 2 Frey M, Chomet P, Glawischnig E, et al. Analysis of a chemical plant defense mechanism in grasses. *Science*, 1997, 277: 696–699
- 3 Boycheva S, Daviet L, Wolfender J L, et al. The rise of operon-like gene clusters in plants. *Trends Plant Sci*, 2014, 19: 447–459
- 4 Kautsar S A, Suarez Duran H G, Blin K, et al. plantiSMASH: automated identification, annotation and expression analysis of plant biosynthetic gene clusters. *Nucleic Acids Res*, 2017, 45: W55–W63
- 5 Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota. *Science*, 2019, 364: eaau6389
- 6 Chen Q, Jiang T, Liu Y X, et al. Recently duplicated sesterterpene (C25) gene clusters in *Arabidopsis thaliana* modulate root microbiota. *Sci China Life Sci*, 2019, 62: 947–958
- 7 Shen S, Peng M, Fang H, et al. An *Oryza* specific hydroxycinnamoyl tyramine gene cluster contributes to enhanced disease resistance. *Sci Bull*, 2021, doi: 10.1016/j.scib.2021.01.009
- 8 Field B, Fiston-Lavier A S, Kemen A, et al. Formation of plant metabolic gene clusters within dynamic chromosomal regions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 16116–16121
- 9 Liu Z, Cheema J, Vigouroux M, et al. Formation and diversification of a paradigm biosynthetic gene cluster in plants. *Nat Commun*, 2020, 11: 5354

Functional elucidation of an *Oryza*-specific hydroxycinnamoyl tyramine gene cluster

WANG GuoDong

State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, The Innovative Academy of Seed Design,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

doi: 10.1360/SSV-2021-0087