

田间施肥 供图/WZZ01(汇图网)



“绿色”基因 *GRF4*

撰文 傅向东

携带“绿色革命”基因的农作物品种在当代农作物育种中仍然占据着主导地位。它们有着半矮化的“身材”优势，但同时也有着氮素营养吸收利用率低的劣势。那么，是否可以扬长避短，保留这些矮秆高产品种在“身材”上的优势，而通过打开它们的“胃口”，提高氮素营养的吸收利用率，以减少氮肥的供给，进而实现“少投入、多产出”、真正“绿色”的目标呢？最近，我国科学家在水稻中的一项研究发现为我们提供了新线索和新启发。

生长调控因子（growth-regulating factors, GRFs）是一类植物特有的、广泛存在于拟南芥、油菜、马铃薯、水稻、番茄、玉米等多种植物中的转录因子家族。GRFs家族的功能很强大，参与调控植物叶片生长、种子和根的发育、开花、种子重量和含油量、生物和非生物胁迫响

应以及衰老等多个方面。自2000年在水稻中发现了第一个GRFs家族成员，迄今已发现水稻中有12个成员，在玉米中存在14个成员。GRFs的蛋白结构在水稻、玉米等物种中相对保守，N端通常含有一个保守的OLQ（谷氨酸、亮氨酸、谷氨酸）结构域，负责与其他蛋白相互作用。这个结构域可与GIF（GRF-interacting factor）蛋白中的SNH结构域（SYT N-terminal homology domain）相互作用而形成GRF-GIF，从而行使转录激活功能。N端第二个保守区域是一个WRC（色氨酸、精氨酸、半胱氨酸）结构域，其中包括1个功能性核定位信号和1个锌指结构的DNA结合基序，负责DNA的结合。与N端相比，GRFs的C端变异较大，这决定了GRFs在功能上的多样化。

水稻的GRF4是研究比较清楚的一个GRFs

成员，基因位于水稻第2号染色体上。将GRF4基因的表达水平提高，可以产生大粒、长穗及较低落粒性等对农业生产有利的表型。举一个例子，在GRF4基因序列中含有OsmiR396的靶标位点，该位点突变后，OsmiR396便不能切割GRF4的mRNA，这样就提高了GRF4的表达量，使细胞变大、细胞数目增多，进而产生大粒的表型并提高粮食产量。

最近，我国科学家检测了36个携带“绿色革命”基因*sd1*、且都是育种家正在使用的籼稻品种在不同氮肥条件下的氮吸收、同化（植物体内无机态氮转化为有机态氮的过程）方面的差异。结果很有意思，虽然这些品种都带有“绿色革命”基因，但是不同品种的氮吸收和利用的能力却存在着明显的差异。这一发现意味着，现有高产品种的氮肥利用效率存在着比较大的改良空间。

最终，利用氮吸收和利用能力存在明显差异的水稻材料，科学家成功地找到了决定氮肥利用效率的关键基因，即GRF4。GRF4通过与“盟友”GIF1协作结合到参与氮吸收、代谢相关基因的启动子上，并能够激活这些下游基因的表达来增强农作物的氮吸收和代谢；不仅如此，GRF4-GIF1这一“联盟”也可以结合光合作用和碳代谢相关基因

的启动子，激活这些基因的表达来促进植物的光合作用、糖类物质的代谢和转运等过程，最终促进植物的碳-氮代谢过程和生长发育。DELLA蛋白是GRF4-GIF1这一“联盟”的一大障碍。在DELLA蛋白积累水平比较高时，DELLA蛋白成为GIF1的强有力的竞争者，通过与GRF4互作，阻碍GRF4和GIF1之间的结合，从而抑制其转录激活活力，并最终抑制植物碳-氮代谢过程和生长发育。相反，赤霉素能够促进DELLA蛋白降解，这样就能够“守护”GRF4-GIF1“联盟”，进而协同促进植物叶片光合碳固定能力和根系氮吸收能力，维持植物的碳-氮代谢平衡，促进植物生长。

GRF4^{ngt2}是GRF4的一个等位变异基因，突变提高了自身的表达量，使GRF4获得了“超能力”，既可保持水稻半矮化的优良性状，又可提高水稻氮肥利用效率和产量；在小麦高产品种中高表达GRF4^{ngt2}也可提升小麦的氮肥利用效率和产量。总之，GRF4是一个在农业生产上有重要价值的“绿色”基因。利用GRF4基因改良现有高产农作物品种的氮吸收能力，可以获得农作物产量和氮肥利用率的双增长，有助于解决“绿色革命”的弊端和实现“少投入、多产出”的农业可持续发展。

（责编 桑新华）

在希望的稻田里 供图/一品沙田(汇图网)

