植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2008, **25** (5): 608–615, www.chinbullbotany.com

·专题介绍·

植物SUMO化修饰及其生物学功能

徐庞连, 曾棉炜, 黄丽霞, 阳成伟*

华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州 510631

摘要 SUMO化修饰是细胞内蛋白质功能调节的重要方式之一。植物中的SUMO化修饰途径由SUMO分子和SUMO化酶系组成。SUMO化修饰是一个可逆的动态过程。SUMO前体蛋白在SUMO特异性蛋白酶的作用下成熟, 随后通过SUMO活化酶、SUMO结合酶和SUMO连接酶将靶蛋白SUMO化, 最后SUMO特异性蛋白酶将SUMO与靶蛋白分离, 重新进入SUMO化循环。初步研究表明, 植物SUMO化修饰参与植物花期调控、激素信号转导、抗病防御以及逆境应答等生理过程。

关键词 生长发育, 植物, 胁迫, SUMO化修饰

徐庞连, 曾棉炜, 黄丽霞, 阳成伟 (2008). **植物SUMO化修饰及其生物学功能**. **植物学通报 25**, 608–615.

翻译后修饰是蛋白质发挥生物学功能的重要调节机制, SUMO化修饰是其中一种重要的形式。SUMO (small ubiquitin-like modifier, 小泛素相关修饰物)是一类结构上与泛素相似, 广泛存在于真核生物中的保守蛋白家族。SUMO化修饰通过异肽键与靶蛋白连接, 介导靶蛋白分子定位和功能调节。SUMO化修饰参与广泛的细胞内代谢途径, 在核质运输、信号转导、转录调控、DNA损伤修复、细胞周期调控、离子通道及生物节律等方面均发挥着重要作用(陈泉和施蕴渝, 2004)。目前, 对SUMO化修饰的研究主要集中在哺乳动物和酵母中, 而关于植物SUMO化修饰的生物学功能的研究还处于起步阶段。本文就植物SUMO化修饰的组成、过程及其生物学功能等方面作一全面论述。

1 植物SUMO化修饰途径的组成

1.1 SUMO分子

Matunis等(1996)对动物细胞核孔复合体组分RanGAP1进行氨基酸序列分析时, 发现其具有2个N末端和1个C末端, 这表明RanGAP1含有一个通过异肽键相互作用的多肽。这个多肽与泛素相似, 因而Mahajan等(1997)首次提出了SUMO这一术语。随后植物SUMO也被鉴定。Hanania等(1999)用真菌的木聚糖酶(EIX)处理番茄(*Lycopersicon esculentum*), 能够迅速诱导植物的防御反应, 导致程序性死亡; 利用酵母双杂交从番茄体内分离到一种可以和木聚糖酶特异结合的新颖蛋白, 测序结果表明, 该蛋白和动物的SUMO同源, 因而称之为番茄SUMO。这是首次在植物中分离并鉴定SUMO的存在。

SUMO分子存在于所有的真核生物中, 它们都具有保守的泛素结构域和C端双Gly的断裂/连接位点。与泛素相比, SUMO具有独特的正负电荷区域以及柔性的N端延伸, 延伸区域富含带电荷氨基酸Gly和Pro, 可以为特异的蛋白-蛋白相互作用提供结构基础(Muller et al., 2001)。而且该延伸结构在SUMO家族成员间差异很大, 这可能是SUMO家族成员在功能上具有特异性的结构基础(Saitoh and Hinchey, 2000)。酵母和无脊椎动物只含有1个SUMO基因, 称为*SMT3*; 哺乳动物有4个SUMO家族成员: *SUMO1*、*SUMO2*、*SUMO3*和*SUMO4*(Bohren et al., 2004), 而植物则包含更多的SUMO基因。模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的基因组中含有9种编码SUMO的基因, 其中一个被称为*SUM9*的假基因编码一个不完整的SUMO蛋白。8个簇生的拟南芥SUMO蛋白可分成5个亚族:

收稿日期: 2008-03-17; **接受日期**: 2008-07-06
基金项目: 国家自然科学基金(No.30770201)和广东省科技攻关项目(No.2007B020701005)
*通讯作者。E-mail: yangchw@scnu.edu.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

SUMO1\2、SUMO3、SUMO5、SUMO4\6 和 SUMO7\8。SUMO 基因家族可能是由基因重组得来的, *SUM1**SUM2*、*SUM4**SUM6* 和 *SUM7**SUM8*, 它们各自之间的基因序列都非常相似, 但是 *SUM5* 与其它拟南芥 SUMO 家族成员的区别最为明显(Novatchkova et al., 2004)。此外, 与动物和真菌一样, 多数植物 SUMO 蛋白其 C 端是以双甘氨酸基序结尾的, 但是 SUMO7 的 C 末端是丙氨酸 - 甘氨酸, 而 SUMO4 和 SUMO6 的 C 末端则是丝氨酸 - 甘氨酸(Kurepa et al., 2003)。目前尚不知道这些差异是否影响 SUMO 的活性及其加工过程。

1.2 SUMO化酶系

1.2.1 SUMO 特异性蛋白酶

SUMO 一般以失活前体蛋白的形式被翻译。SUMO 蛋白的羧基端发生裂解, 水解切除几个氨基酸残基以暴露 C 端的双甘氨酸残基才转变为成熟形式, 此过程由一组半胱氨酸蛋白酶催化完成, 称为类泛素蛋白加工酶(ubiquitin-like-protein-processing enzyme, ULPs)或 SUMO 特异性蛋白酶(SUMO-specific proteases) (Schwienhorst et al., 2000)。拟南芥的 SUMO 蛋白酶称为 AtULPs(Kurepa et al., 2003)。SUMO 特异性蛋白酶是一种双功能酶, 除加工 SUMO 前体蛋白之外, 它还参与去 SUMO 化过程(desumoylation), 即将 SUMO 分子从底物上解离出来, 重新进入 SUMO 化循环。由此可见, SUMO 化修饰是一个可逆的动态过程。靶蛋白的动态 SUMO 化调节对于其功能调节是非常重要的, 因此去 SUMO 化与 SUMO 化同等重要。

1.2.2 SUMO 活化酶(SAE/E1)

成熟的SUMO分子需要经过活化才能修饰底物, 这个过程是由SUMO活化酶(SUMO-activating enzyme, SAE)催化完成的。SUMO 活化酶是由 Aos1(SAE1)和 Uba2 (SAE2)形成的异源二聚体, 二者的N端及C端分别与泛素活化酶的相应结构类似。拟南芥含有 2 个编码 SAE 小亚基 SAE1 的基因, 分别是 *SAE1a*(At4g24940)和 *SAE1b*(At5g50580)。*SAE1a* 和 *SAE1b* 包含在被复制的同源染色体 4 和 5 之间的片段中。SAE 的大亚基是SAE2(At2g21470), 它是由拟南芥染色体组中的一个单拷贝基因编码的(Kurepa et al., 2003)。SUMO 活化酶消耗ATP, 通过非共价键形成腺苷酸化的SUMO中间体, 然后有活性的 SUMO 分子被转移到 SUMO 活化酶大亚基的半胱氨酸残基上, 形成硫酯键而完成活化(Novatchkova et al., 2004)。多数生物只含有单一的SUMO活化酶, 这是所有SUMO亚型修饰靶蛋白的必需条件。

1.2.3 SUMO 结合酶(SCE/E2)

活化后的 SUMO 通过转酯反应转移至 SUMO 结合酶(SUMO-conjugating enzyme, SCE, 又名Ubc9)的半胱氨酸残基上, 形成 SUMO-E2 中间体。在 SUMO 与底物结合的反应中, SUMO 结合酶起着最终供体的作用。在拟南芥中只有1个编码SUMO结合酶的基因(*SCE1a*), 而且是不可缺少的。研究发现, 除了粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)的 SUMO 结合酶没有活性之外, 在对所有有机体的研究中, 编码 SCE 的基因都是必需的(Ho and Watts, 2003)。近年来, 酵母双杂交和体外实验的结果表明, Ubc9已具有足够的底物识别能力, 在没有SUMO连接酶的协助下也可以完成SUMO化修饰。其原因可能是 Ubc9 或 Ubc9-SUMO 偶联物提供了对保守位点及保守序列之外的几何结构的特异性识别(Dohmen, 2004)。Sampson 等(2001)则认为 SCE 的C端带有很强的正电荷, 由此SCE的半胱氨酸残基可以直接和底物的靶位点(ψKXE\D 序列)相结合。

1.2.4 SUMO 连接酶(E3)

虽然体外实验表明, 在没有 E3 的参与下, E1和E2 足以使各种底物 SUMO 化, 但是体内实验表明, 绝大多数 SUMO 定位到靶分子的过程还需要 E3 的参与。目前对于 E3 的存在已经非常明确, 而且它在 SUMO 连接到靶蛋白的效率方面起着重要的作用。SUMO 连接酶赋予了SUMO化底物的特异性, 底物的靶位点通常为保守序列 ψKXE\D(ψ 代表疏水氨基酸; K 为赖氨酸; X为任意氨基酸; E 为谷氨酸; D 为天门冬氨酸)。SUMO 连接酶可

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

能通过识别底物的其它特征或者通过激活SUMO-SCE复合体来增强其特异性(Reverter and Lima, 2005)。

目前, 在动物和真菌中发现了多种不同的SUMO连接酶, 其中研究较多的是以下3类: SIZ\PIAS、RanBP2和PC2。SIZ\PIAS蛋白质家族比较保守, 含有环指结构域, 它们能同时与Ubc9和靶蛋白相互作用, 并提高靶蛋白的修饰效率(Johnson and Gupta, 2001)。RanBP2位于核膜孔复合体的胞质丝中, 但这种SUMO连接酶在植物中的作用似乎是比较有限的, 因为它的一个明显的底物RanGAP在植物中并没有发生SUMO化, 推测可能是因为植物的RanGAP缺少SUMO的结合区域(Rose and Meier, 2001)。目前在拟南芥基因组中发现了3个编码SUMO连接酶的基因, 而其中研究较多的是*SIZ1*。*SIZ1*在植物的抗寒性、抗热性、抗旱性、磷酸饥饿反应、抗病防御以及花期调控等生理过程中都发挥着重要作用(Miura et al., 2005, 2007a; Yoo et al., 2006; Catala et al., 2007; Lee et al., 2007)。

2 SUMO化修饰过程

与泛素化修饰相似, SUMO化修饰过程也分为成熟、活化、结合、连接和解离等过程(图1)。首先, SUMO前体蛋白在SUMO特异性蛋白酶(ULPs)的作用下成熟, 暴露出C端Gly; 暴露的C端Gly与SAE(Aos1/Uba2)的一个Cys残基通过硫酯键相连接, 这一反应需要水解ATP提供能量并释放AMP; 随后活化的SUMO经SAE传递到SCE(Ubc9)上, 其C端双Gly与Ubc9的Cys通过硫酯键相连; 然后SUMO在一个或者多个SUMO连接酶的协助下从SCE转移到底物蛋白的赖氨酸残基上, SUMO的Gly与靶蛋白Lys侧链ε-NH_2通过异肽键结合, 这个过程称为SUMO化(sumoylation); 最后是解离阶段, 在ULPs的作用下打断异肽键, SUMO与靶蛋白分离, 恢复到解离状态, 并不断循环(Dohmen, 2004)。

3 SUMO化修饰在植物中的功能

SUMO化修饰具有广泛的功能, 主要体现在被其修饰的底物上。目前的研究表明, 植物的SUMO化修饰在植物生长发育、激素信号转导、抗病防御以及应对非生物胁迫等方面起重要作用。

3.1 SUMO化修饰与植物花期调控

SUMO化修饰参与植物生长发育的调控, 尤其是植物的花期调控。Murtas等(2003)研究发现, *ESD4*编码SUMO特异性蛋白酶ULP家族相关蛋白。拟南芥*ESD4*位点缺失的突变体, *FLC*的表达受到影响, 在短日照条

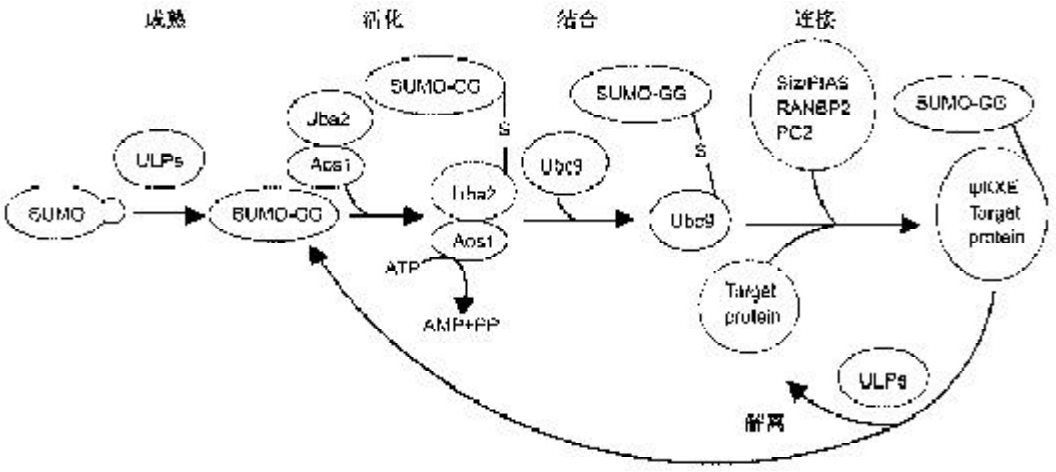


图1 SUMO化修饰过程示意图(Seeler and Dejean, 2003)

Figure 1 Process of SUMO modification (Seeler and Dejean, 2003)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

件下出现早花现象。NUA是植物SUMO化修饰核孔伴随步骤的一个组件, 缺乏NUA则会影响植物的开花周期及相关的发育进程, 其表型与*esd4*突变体相似(Xu et al., 2007)。成花抑制基因*FLC*(*flowering locus c*)的表达对染色体结构十分敏感, 而研究发现染色体的异常高度SUMO化影响*FLC*的表达(Reeves et al., 2002)。这表明, SUMO可能是通过调节染色体的结构使SUMO化修饰与成花诱导系统偶联起来, 这是形成正确的成花周期所必需的。Jin等(2007)发现拟南芥SUMO连接酶SIZ1的功能缺失突变体在短日照条件下也出现早花现象, 他们的研究还表明SIZ1是成花抑制物, 它不仅抑制依赖于水杨酸的成花途径, 而且通过SUMO化修饰抑制FLD(flowering locus d)的活性来影响*FLC*的表达, 从而抑制植物开花。这些研究表明植物SUMO化修饰参与植物的开花调控, 而且靶蛋白的去SUMO化对于成花诱导是相当重要的。

3.2 SUMO化修饰与植物激素信号转导

最近的研究发现植物SUMO化途径参与脱落酸与水杨酸的信号转导。过量表达*SUM1*基因, 提高SUMO化水平, 导致拟南芥的根对ABA介导的生长抑制作用的敏感性降低。相反, 如果通过共抑制SUMO结合酶SCE1来阻碍SUMO化修饰, 则会增强ABA介导的生长抑制作用, 显著地抑制拟南芥根的生长。与此同时, 在*SUM1*或*SUM2*过量表达的植株中胁迫诱导基因*RD29A*和*AtPLC1*表达上调(Kurepa et al., 2003; Lois et al., 2003)。Lee等(2007)研究发现, SUMO化修饰途径中的连接酶SIZ1调节水杨酸介导的信号转导, 通过改变水杨酸的积累量而提高植物的抗病能力, 但目前尚不清楚SUMO化修饰是否调控水杨酸的合成或代谢。

3.3 SUMO化修饰与植物抗病防御

Hanania等(1999)发现真菌的木聚糖酶能够迅速诱导番茄产生防御反应, 木聚糖酶能够和番茄SUMO相互连接, 而且转基因番茄SUMO的表达能抑制EIX诱导的防御反应。这是首次发现SUMO化修饰与植物抗病防御的关系。随着相关研究的深入, SUMO化修饰介导的防御机制逐渐被阐明。植物病原体的毒力效应子YopJ具有SUMO蛋白酶的活性, 其底物是SUMO分子, 可能通过去SUMO化干扰植物防御反应(Orth et al., 2000; Orth, 2002)。同样, YopJ样效应基因也编码一个有活性的SUMO蛋白酶效应物(YopJ-like proteins), 它在病菌感染时调节细菌和宿主的相互作用(Roden et al., 2004)。Hotson等(2003)报道, XopD在病菌感染期间模拟植物内生源的SUMO异构肽, 并通过影响SUMO化修饰的水平干扰宿主蛋白的调节作用。Gurlebeck等(2006)也鉴定出XopD的效应蛋白(如AvrRxv和AvrBs3)在宿主中也充当了SUMO蛋白酶的角色, 其作用是减弱SUMO化修饰物的积累量。

SUMO结合酶和连接酶在植物抗病防御中也发挥重要作用。Castillo等(2004)在从烟草(*Nicotiana benthamiana*)中分离SUMO结合酶Ubc9的同系物时, 发现这种蛋白和菜豆金黄花叶病毒属(*Begomovirus*)的Rep/RepAC1蛋白相互作用。而SUMO连接酶突变体*siz1*中水杨酸的积累量提高, 病程相关(pathogenesis-related, PR)基因的表达量也上升, 植物抗病能力大为增加(Lee et al., 2007)。

3.4 SUMO化修饰与植物抗寒性

在低温条件下, 酵母SUMO连接酶SIZ1/2促进细胞分裂, 这是对SUMO化修饰参与冷胁迫应答的较早证明(Johnson and Gupta, 2001)。最新研究表明, SUMO化修饰也参与植物的冷胁迫响应。Miura等(2007b)研究发现, SUMO连接酶(SIZ1)基因突变的拟南芥植株对冻害和冷害十分敏感。而用*SIZ1*基因互补后的转基因植株, 这一症状即可消失, 恢复至野生型。其调节机制主要是通过调控ICE1蛋白的稳定性和调节*CBF/DREB1*, 特别是*CBF3/DREB1A*基因的表达, 从而提高植物的耐寒、耐冻力。由此可见, SIZ1通过介导ICE1的SUMO化而参与植物的抗寒机制。

3.5 SUMO化修饰与植物抗热性

在热处理后的拟南芥细胞中, SUMO结合物的水平显著提高(Kurepa et al., 2003)。这与在动物中观察到的现

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

象相一致(Saitoh and Hinchey, 2000)。Saracco 等(2007)研究证明, 在热激胁迫条件下SUMO结合物的水平明显增加, 而且SUMO结合物的积累主要发生在细胞核中, 这可能是SUMO1 和 SUMO2 修饰核蛋白的结果。利用 *SUMO1* 和 *SUMO2* 基因的 T-DNA 插入突变体研究发现单突变对拟南芥植株的影响不大, 但是双突变则导致胚致死, 而且将 *SUMO1* 基因转化到双突变的合子中, 胚即可恢复活力。

Nigam 等(2008)在水稻中鉴定出 2 种胁迫蛋白: SUMO 结合酶(SCE)和肽基脯氨酰顺反异构酶(PPIase)。酵母双杂交实验显示, OsSce1 蛋白和 OsFKBP20(PPIase的一类)蛋白相互作用, 并协调介导水稻的热胁迫应答。Yoo 等(2006)采用 T-DNA 插入法得到拟南芥 *siz1* 突变体, 发现该突变体对热十分敏感, 而且体内水杨酸积累量显著增加。推测可能是 SUMO 连接酶 SIZ1 促进 SUMO 与底物靶蛋白的结合, 提高了拟南芥中水杨酸介导的基本抗热性。可见, SUMO结合酶与 SUMO 连接酶也参与植物的热胁迫响应。

3.6 SUMO化修饰与植物抗旱性

将 *siz1* 突变体和野生型拟南芥在相同干旱的条件下种植, 结果发现 *siz1* 突变体的株高比野生型低, 而且 *siz1* 突变体植株在干旱胁迫下具有很低的耐受力。利用基因芯片的研究表明, 大概有1 700个基因受干旱诱导, 其中 300 个基因的表达上调受 SIZ1 的调控(其中包括编码花青素合成途径和茉莉酮合成途径中相关酶类的基因)。植物的抗旱性主要由 3 个独立的信号途径介导(ABA 信号途径、转录因子 DREB2A 以及 ERD1 的基因表达调控途径)。研究发现, 不依赖于 ABA 途径的 ERD1 和 DREB2A 两条途径的调节与 SIZ1 无关, 而在野生型中部分 ABA 依赖基因(如 *MYC2*、*COR15A* 和 *KIN1*)的表达却需要 SIZ1。然而, 研究还发现, *siz1* 突变体中一些依赖 ABA 的基因(如 *CBF4* 和 *RAB18*)受干旱诱导但并不受 ABA 的影响。这表明, SIZ1 通过一个不依赖于 ABA 的过程来调节部分 ABA 依赖型的信号转导途径, 而在缺水胁迫条件下, SIZ1可能通过一个新的独立信号途径来调控干旱的响应(Catala et al., 2007)。由此可见, 干旱胁迫对SUMO结合蛋白积累量的诱导除了依赖于ABA途径之外, SIZ1介导的途径也是其中一个关键的途径, 但是关于 SIZ1 的抗旱机理尚不清楚。

3.7 SUMO化修饰与植物抗氧化性

各种非生物和生物胁迫往往会产生共同的次生胁迫, 如氧化胁迫, 使植物细胞产生大量相同的次生代谢物质, 如活性氧。积累的活性氧会损伤核酸和蛋白质等生物大分子, 对植物造成共同的次生伤害。在过氧化氢的胁迫下, SUMO1 和 SUMO2 结合蛋白的积累量迅速增加(Saitoh and Hinchey, 2000; Kurepa et al., 2003)。SUMO1 和 SUMO2/3 与多种靶蛋白相偶联, 通过 SUMO 化修饰调节靶蛋白的功能以应对氧化胁迫(Manza et al., 2004)。活性氧能影响体内 SUMO 化和去 SUMO 化的平衡, SUMO 结合酶和 SUMO 蛋白酶可能充当氧化还原反应的感受器和效应器参与去SUMO化途径和细胞内氧化胁迫应答(Xu et al., 2008)。以上研究表明, SUMO化修饰在植物氧化胁迫应答中发挥重要作用, 然而关于其参与氧化应激的分子机理尚不清楚。

3.8 SUMO化修饰与磷酸饥饿应答

磷(Pi)是植物必需的大量元素之一, 但是磷酸盐在土壤中分布不均衡, 而且状态相对稳定, 导致植物吸收 Pi 相对困难。因此, 植物感知缺磷信号并产生适应性应答对植物来说是非常必要的(杨辉霞等, 2007)。Miura 等(2005)研究发现, 拟南芥 SUMO 连接酶 AtSIZ1 参与缺磷的信号转导过程。他们采用 T-DNA 插入法致使等位基因*AtSIZ1* (At5g60410)发生突变, 导致拟南芥的磷酸饥饿胁迫应答被放大。*siz1* 突变体表现出比野生型更敏感的表型, 主根更短, 侧根发达, 根毛的数目和长度增加, 花青素的积累量上升。磷酸饥饿应答基因有 *AtPT2*、*AtPS2*、*AtPS3*、*AtIPS1* 和 *AtRNS1*, 这些基因的编码产物有的参与了低磷反应的信号转导过程(Schachtman and Shin, 2007)。PHR1 是目前发现的调控低磷反应的关键转录因子, 体外实验表明, AtSIZ1 参与 PHR1 的SUMO化, 激活一系列低磷反应。在 *siz1*

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

植物中, 蛋白质的SUMO化修饰过程遭到了破坏。这些研究表明, SUMO化修饰是植物缺磷胁迫应答中一个重要的调控机制。

4 研究展望

对SUMO的研究在过去10年的时间里取得了一定的进展, 但是关于SUMO化修饰调控植物生长发育及其在植物逆境胁迫响应中的作用机制的研究尚处于起步阶段, 仍有许多问题有待阐明。如植物SUMO化途径和泛素化途径相似, 但植物泛素化途径中编码E3连接酶的基因超过1 200个, 而到目前为止拟南芥中只发现了3个SUMO E3, 且只对SIZ1的功能有一定的了解。还有更多的SUMO E3需要被鉴定, 它们的底物和功能是什么?以及如何被调控?在动物中发现SUMO化修饰的功能主要通过其修饰的底物来介导, 如与泛素化竞争以提高蛋白稳定性、促进特异的蛋白-蛋白互作和改变靶蛋白构象等, 而在植物中仅报道ICE1和PHR1是SUMO化底物。因此, 更多的植物SUMO化靶蛋白及其参与的生物学功能有待鉴定和阐明。这些问题的解决将有助于我们进一步理解植物SUMO化修饰的调节机制。

参考文献

陈泉, 施蕴渝 (2004). **小泛素相关修饰物SUMO研究进展**. **生命科学 16**, 1-6.

杨辉霞, 童依平, 王道文 (2007). **拟南芥低磷胁迫反应分子机理研究的最新进展**. **植物学通报 24**, 726-734.

Bohren KM, Nadkarni V, Song JH, Gabbay KH, Owerbach D (2004). A M55V polymorphism in a novel SUMO gene (SUMO-4) differentially activates heat shock transcription factors and is associated with susceptibility to type I diabetes mellitus. *J Biol Chem* **279**, 27233-27238.

Castillo AG, Kong LJ, Hanley-bowdoin L, Bejarano ER (2004). Interaction between a geminivirus replication protein and the plant sumoylation system. *J Virol* **78**, 2758-2769.

Catala R, Ouyang J, Abreu IA, Hu Y, Seo H, Zhang X, Chua NH (2007). The Arabidopsis E3 SUMO ligase SIZ1 regulates plant growth and drought responses. *Plant Cell* **19**, 2952-2966.

Dohmen RJ (2004). SUMO protein modification. *Biochim Biophys Acta* **1695**, 113-131.

Gurlebeck D, Thieme F, Bonas U (2006). Type III effector proteins from the plant pathogen *Xanthomonas* and their role in the interaction with the host plant. *J Plant Physiol* **163**, 233-255.

Hanania U, Furman-matarasso N, Ron M, Avni A (1999). Isolation of a novel SUMO protein from tomato that suppresses EIX-induced cell death. *Plant J* **19**, 533-541.

Ho JC, Watts FZ (2003). Characterization of SUMO-conjugating enzyme mutants in *Schizosaccharomyces pombe* identifies a dominant-negative allele that severely reduces SUMO conjugation. *Biochem J* **372**, 97-104.

Hotson A, Chosed R, Shu H, Orth K, Mudgett MB (2003). *Xanthomonas* type III effector XopD targets SUMO-conjugated proteins in planta. *Mol Microbiol* **50**, 377-389.

Jin JB, Jin YH, Lee J, Miura K, Yoo CY, Kim WY, Van OM, Hyun Y, Somers DE, Lee I, Yun DJ, Bressan RA, Hasegawa PM (2007). The SUMO E3 ligase, AtSIZ1, regulates flowering by controlling a salicylic acid-mediated floral promotion pathway and through affects on *FLC* chromatin structure. *Plant J* **53**, 530-540.

Johnson ES, Gupta AA (2001). An E3-like factor that promotes SUMO conjugation to the yeast septins. *Cell* **106**, 735-744.

Kurepa J, Walker JM, Smalle J, Gosink MM, Davis SJ, Durham TL, Sung DY, Vierstra RD (2003). The small ubiquitin-like modifier (SUMO) protein modification system in Arabidopsis. Accumulation of SUMO1 and -2 conjugates is increased by stress. *J Biol Chem* **278**, 6862-6872.

Lee J, Nam J, Park HC, Na G, Miura K, Jin JB, Yoo CY, Baek D, Kim DH, Jeong JC, Kim D, Lee SY, Salt DE, Mengiste T, Gong Q, Ma S, Bohnert HJ, Kwak SS, Bressan RA, Hasegawa PM, Yun DJ (2007). Salicylic acid-mediated innate immunity in Arabidopsis is regulated by SIZ1 SUMO E3 ligase. *Plant J* **49**, 79-90.

Lois LM, Lima CD, Chua NH (2003). Small ubiquitin-like modifier modulates abscisic acid signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **15**, 1347-1359.

Mahajan R, Delphin C, Guan T, Gerace L, Melchior F (1997). A small ubiquitin-related polypeptide involved in targeting RanGAP1 to nuclear pore complex protein RanBP2. *Cell* **88**, 97-107.

Manza LL, Codreanu SG, Stamer SL, Smith DL, Wells KS, Roberts RL, Liebler DC (2004). Global shifts in protein sumoylation in response to electrophile and oxidative stress.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

Chem Res Toxicol **17**, 1706-1715.

Matunis MJ, Coutavas E, Blobel G (1996). A novel ubiquitin-like modification modulates the partitioning of the Ran-GTPase-activating protein RanGAP1 between the cytosol and the nuclear pore complex. *J Cell Biol* **135**, 1457-1470.

Miura K, Jin JB, Hasegawa PM (2007a). Sumoylation, a post-translational regulatory process in plants. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 495-502.

Miura K, Jin JB, Lee J, Yoo CY, Stirm V, Miura T, Ashworth EN, Bressan RA, Yun DJ, Hasegawa PM (2007b). SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls *CBF3/DREB1A* expression and freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell* **19**, 1403-1414.

Miura K, Rus A, Sharkhuu A, Yokoi S, Karthikeyan AS, Raghothama KG, Baek D, Koo YD, Jin JB, Bressan RA, Yun DJ, Hasegawa PM (2005). The Arabidopsis SUMO E3 ligase SIZ1 controls phosphate deficiency responses. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 7760-7765.

Muller S, Hoege C, Pyrowolakis G, Jentsch S (2001). SUMO, ubiquitin's mysterious cousin. *Nat Rev Mol Cell Biol* **2**, 202-210.

Murtas G, Reeves PH, Fu YF, Bancroft I, Dean C, Coupland G (2003). A nuclear protease required for flowering-time regulation in Arabidopsis reduces the abundance of small ubiquitin-related modifier conjugates. *Plant Cell* **15**, 2308-2319.

Nigam N, Singh A, Sahi C, Chandramouli A, Grover A (2008). SUMO-conjugating enzyme (Sce) and FK506-binding protein (FKBP) encoding rice (*Oryza sativa* L.) genes: genome-wide analysis, expression studies and evidence for their involvement in abiotic stress response. *Mol Genet Genomics* **279**, 371-383.

Novatchkova M, Budhiraja R, Coupland G, Eisenhaber F, Bachmair A (2004). SUMO conjugation in plants. *Planta* **220**, 1-8.

Orth K (2002). Function of the *Yersinia* effector YopJ. *Curr Opin Microbiol* **5**, 38-43.

Orth K, Xu Z, Mudgett MB, Bao ZQ, Palmer LE, Bliska JB, Mangel WF, Staskawicz B, Dixon JE (2000). Disruption of signaling by *Yersinia* effector YopJ, a ubiquitin-like protein protease. *Science* **290**, 1594-1597.

Reeves PH, Murtas G, Dash S, Coupland G (2002). Early in short days 4, a mutation in Arabidopsis that causes early flowering and reduces the mRNA abundance of the floral repressor FLC. *Development* **129**, 5349-5361.

Reverter D, Lima CD (2005). Insights into E3 ligase activity revealed by a SUMO-RanGAP1-Ubc9-Nup358 complex. *Nature* **435**, 687-692.

Roden J, Eardley L, Hotson A, Cao Y, Mudgett MB (2004). Characterization of the *Xanthomonas* AvrXv4 effector, a SUMO protease translocated into plant cells. *Mol Plant Microbe Interact* **17**, 633-643.

Rose A, Meier I (2001). A domain unique to plant RanGAP is responsible for its targeting to the plant nuclear rim. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 15377-15382.

Saitoh H, Hinchey J (2000). Functional heterogeneity of small ubiquitin-related protein modifiers SUMO-1 versus SUMO-2/3. *J Biol Chem* **275**, 6252-6258.

Sampson DA, Wang M, Matunis MJ (2001). The small ubiquitin-like modifier-1 (SUMO-1) consensus sequence mediates Ubc9 binding and is essential for SUMO-1 modification. *J Biol Chem* **276**, 21664-21669.

Saracco SA, Miller MJ, Kurepa J, Vierstra RD (2007). Genetic analysis of SUMOylation in Arabidopsis: conjugation of SUMO1 and SUMO2 to nuclear proteins is essential. *Plant Physiol* **145**, 119-134.

Schachtman DP, Shin R (2007). Nutrient sensing and signaling: NPKS. *Annu Rev Plant Biol* **58**, 47-69.

Schwienhorst I, Johnson ES, Dohmen RJ (2000). SUMO conjugation and deconjugation. *Mol Gen Genet* **263**, 771-786.

Seeler JS, Dejean A (2003). Nuclear and unclear functions of SUMO. *Nat Rev Mol Cell Biol* **4**, 690-699.

Xu XM, Rose A, Muthuswamy S, Jeong SY, Venkatakrishnan S, Zhao Q, Meier I (2007). Nuclear pore anchor, the Arabidopsis homolog of Tpr/Mlp1/Mlp2/megator, is involved in mRNA export and SUMO homeostasis and affects diverse aspects of plant development. *Plant Cell* **19**, 1537-1548.

Xu Z, Lam LS, Lam LH, Chau SF, Ng TB, Au SW (2008). Molecular basis of the redox regulation of SUMO proteases: a protective mechanism of intermolecular disulfide linkage against irreversible sulfhydryl oxidation. *FASEB J* **22**, 127-137.

Yoo CY, Miura K, Jin JB, Lee J, Park HC, Salt DE, Yun DJ, Bressan RA, Hasegawa PM (2006). SIZ1 small ubiquitin-like modifier E3 ligase facilitates basal thermotolerance in Arabidopsis independent of salicylic acid. *Plant Physiol* **142**, 1548-1558.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070

SUMOylation and Its Biological Function in Plants

Panglian Xu, Mianwei Zeng, Lixia Huang, Chengwei Yang*

Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Abstract Post-translational modification by small ubiquitin-related modifiers (SUMOs) is an important regulatory process to modulate protein function. This paper summarizes the SUMOylation pathway in plants; the pathway consists of SUMO molecules, a SUMO conjugation enzyme cascade and de-conjugation enzymes. Nascent SUMOs are processed by SUMO-specific proteases, then mature SUMOs are conjugated to substrate proteins by sequential action of three groups of enzymes: SUMO-activating enzymes (E1), SUMO-conjugating enzymes (E2) and SUMO-ligating enzymes (E3). SUMOylation can be reversed by SUMO-specific proteases. SUMO modification in plants is involved in flowering induction, hormone signaling, pathogen defense and stress response.

Keywords growth and development, plant, stress, SUMOylation

Xu PL, Zeng MW, Huang LX, Yang CW (2008). SUMOylation and its biological function in plants. *Chin Bull Bot* **25**, 608–615.

* Author for correspondence. E-mail: yangchw@scnu.edu.cn

(责任编辑: 刘慧君)

新书推介

农业重大外来入侵生物

张国良 付卫东 刘坤 编著

本书介绍了对我国农业生产和生态安全造成严重危害和潜在威胁的85种外来入侵生物, 共分三部分: 第一部分介绍了30种恶性外来入侵植物的起源分布、识别特征、生物学和生态学特性、入侵传播途径、危害特点及防治措施; 第二部分介绍了30种外来入侵动物的起源分布、形态特征、生物学习性、生态学特性、入侵传播规律、主要危害特点及防治措施; 第三部分介绍了25种外来入侵植物病原物的起源分布、病原特征、发病症状、发病规律、危害程度及防治措施。

本书由科学出版社最新出版(定价: 86.00元), 可作为各级农林部门技术人员、高等院校师生及科研院所专业人员的参考用书。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t28-070