



王铁聪. 植物中介因子复合体亚基尾部模块研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2019(4):145-150.

植物中介因子复合体亚基尾部模块研究进展

王铁聪

(重庆大学 生物工程学院, 重庆 400030)

摘要: 中介因子复合体是当今分子生物学领域中热门的研究方向。复合体被分为头部、中部、尾部和细胞周期素依赖性激酶 4 个模块部分。其中尾部模块能直接和转录激活因子结合并调控该基因的表达, 是中介因子复合体发挥调控功能的重要模块。本文系统阐述了植物体内尾部模块中各个亚基(主要为 MED16、MED25)的调控作用机制, 并进行了展望, 旨在为亚基新功能的开发提供参考。

关键词: 中介因子复合体; 尾部模块; 茉莉酸; 乙烯; 水杨酸; 交互作用

自 1990 年第一次从酵母中提取并发现中介因子复合体以来, 该蛋白质聚合物被证明广泛存在于真核生物中^[1]。中介因子复合体在转录前起始复合物的形成时起到类似于桥梁的作用^[1]。除了在转录起始时起到调控作用外, 中介因子复合体还与表观遗传、招募后功能、转录的双向调控有关^[2]。自从 2007 年中介因子复合体在植物中被纯化提取之后, 已有许多关于植物中介因子复合体亚基结构和功能的文章发表, 同时过去部分转录因子被证明是中介复合体亚基的成员^[3]。在这些中介复合体亚基的研究中尾部模块亚基的研究相对深入且系统。本文对尾部亚基的研究进行了总结归纳, 试图找到尾部亚基探究其功能的主要思路和方法, 并为今后的研究提供指导。

1 中介因子复合体研究现状

中介因子复合体在发挥功能的时候头中尾 3 个模块会与 CDK8 激酶模块结合, 并与转录因子直接作用, 进而影响 RNA 聚合酶 II 的转录效率达到调控下游基因表达量的目的^[4]。中介因子复合体在植物中参与众多的新陈代谢调节, 如调节植物的生物和非生物胁迫, 控制植物的生长发育, 影响植物的花期和果实发育等^[5]。中介因子复合体也参与植物中其他的新陈代谢, 如 DNA 解旋酶的活性调节; mRNA 和非编码 RNA 的合成以及 miRNA 的水平调节^[6]。

中介因子复合体在发挥各种功能时会调用不同的亚基参与其中^[7]。形成转录前复合体时头部模块与 RNA 聚合酶 II 结合, 是中介因子复合体

中与 DNA 聚合酶 II 结合最为紧密的地方; 中部模块结合 DNA 聚合酶 II 的 C 末端结构(C terminal domain, CTD), 该结构接收细胞调控信号并将信号传导给头部结构从而控制转录前复合体的形成; 尾部模块通过与转录因子结合识别启动子调控序列^[8]。游离在 3 个模块之外的 CDK8 激酶模块的主要功能是阻止中介复合体核心结构与 RNA 聚合酶 II 结合, 进而抑制下游基因的表达。

中介因子复合体中大部分亚基的位置和蛋白质结构在真核细胞生物之间相似并且有很强的保守性。但同一物种内的相同家族的亚基无共有的保守结构域, 蛋白质长度和结构的差异很大^[9]。植物的中介复合体亚基是以 21 个保守的亚基和 6 个植物特有的亚基组成, 其中 6 个植物特有基因的位置目前仍不清楚^[10]。亚基 MED32、MED25、MED14、MED16、MED33、MED15 组合形成植物中介因子复合体的尾部模块^[11]。各个尾部亚基都在植物的生长发育不同阶段和生物以及非生物胁迫中起到十分关键的作用^[12]。逐个研究尾部亚基的功能并探明亚基之间的关系是研究尾部亚基的主要方向。

2 MED16—植物胁迫相应的关键基因

中介因子复合体尾部模块结构直接和中部结构相连。尾部亚基 med16 拟南芥突变体中提取中介因子复合体后发现整个尾部模块缺失, 证明 MED16 是尾部链接中部模块的重要亚基。植物中关于 MED16 亚基的研究以激素调节研究为主。

2.1 MED16 与植物昼夜节律钟调节

med16 拟南芥突变体相比野生型开花时间推迟。对突变体植株中相关基因表达量检测后发现, 植物昼夜节律钟调节的重要基因 Circadian

收稿日期: 2018-11-21

作者简介: 王铁聪(1994-), 男, 在读硕士, 从事植物转基因与突变体非生物胁迫研究。Email: luka-miku@outlook.com.

clock associated1 (CCA1) 和 Timing of cab1(TOC1)突变体中的表达量均发生明显的变化^[13]。并且 MED16 结合转录因子 GI 识别蔗糖浓度并以此调节下游基因 TOC1 的表达。证明 MED16 通过控制植物昼夜节律钟从而导致开花时间的推迟^[14]。

2.2 MED16 与低温胁迫

在植物中介因子复合体在植物体外纯化之前就有文章报道 med16(又名 sensitive to freezing sfr6)的拟南芥突变体会导致植物的低温抗性降低。研究发现导致该表型的原因是突变体中调控拟南芥抗寒能力的 C repeat/dehydration-responsive element (CRT/DRE) 类转录因子受到 MED16 的调控^[15]。后续研究利用染色质免疫共沉淀技术准确的找到中介因子复合体在各个下游基因的主要作用位点,并且证明了尾部亚基 MED16 调控 CRT/DRE 类转录因子进而影响其下游基因 C-repeat binding factor1 (CBF1) 的表达^[16]。

2.3 MED16 与免疫调控

MED16 在植物的免疫调控中起到重要的作用,在 med16 拟南芥突变体中,水杨酸的转录共激活因子受到了抑制^[17]。通过基因芯片技术找到突变体中大量上调和下调的基因,分析其中表达量变化大的基因信息发现 MED16 与系统获得性抗性(Systemic acquired resistance)有关^[18]。后续试验证明 MED16 能调控基础免疫相关基因 none expresser of PR1 (NPR1)从而参与植物系统获得性抗性的调节^[19]。并且 MED16 能参与茉莉酸和乙烯的信号通路^[20]。

2.4 MED16 与植物细胞壁代谢

在细胞壁中纤维素合成降低,未酯化的果胶比例上升的拟南芥 cobra (cob) 突变体中突变 MED16 会导致该双突变体的表型恢复到野生型水平,同时 cob 突变体在植物的抗寒胁迫上表现为与 med16 突变体相反的表型,并且突变体中控制植物抗寒能力的关键基因 CBF1 的表达量明显上升。对 cob 突变体、med16 突变体和双突变体植株进行转录组测序分析发现有 11 个和果胶修饰有关基因的表达量出现变化。这些基因分别属于果胶裂解;果胶甲基酯化和果胶甲基酯化抑制因子相关,充分说明 MED16 调控植物细胞壁的生物合成和修饰。细胞壁的果胶酯化比例和浓度在植物受到低温胁迫后会上升^[21],证明 med16 突

变体在低温胁迫下出现耐寒性变化的原因是 MED16 影响细胞壁的果胶酯的比例^[22]。

3 MED25—植物激素信号通路的关键基因

3.1 MED25 的结构研究

MED25 同样是尾部模块中重要的亚基,近年来 MED25 亚基的结构域已经被探明,该蛋白质含有特定功能的结构域,从 N 端开始分别是 A 型血管假性血友病因子(Von Willebrand factor Type A vWF-A)结构域、中间(middle domain, MD)结构域、激活子相互作用(Activator interaction domain, ACID)结构域、谷氨酰胺富集结构域(Q-rich)结构域^[23]。这些结构域的功能随着 MED25 亚基的深入研究被逐一揭示。vWF-A 结构域的作用是直接结合 MED16 亚基^[24];Q-rich 结构域在 MED25 蛋白经过转录后修饰后决定亚基的功能^[25];ACID 结构域的作用是直接结合转录激活因子或者是转录抑制因子;MD 结构域的功能是辅助 ACID 结构域结合其他转录因子^[26]。

3.2 MED25 与花发育相关的研究

MED25 在植物中的研究要早于中介复合体亚基,在拟南芥突变体库中发现花期推迟的植株命名为 phytochrome and flowering time(pft1)突变体^[27],该试验推测 PFT1 编码的蛋白质在转录中起到重要作用^[28]。植物中介复合体体外纯化试验证明了 MED25 亚基就是 PFT1 基因编码的蛋白^[29]。另外有文献报道称 MED25 的谷氨酰胺富集结构域具有很强的保守性,并且根据该区域的长度不同会有不同的功能。其中剪切片段较长的 MED25 会调节花期的长短,而剪切片段较短的 MED25 调节激素的信号^[30]。

3.3 MED25 与茉莉酸信号通路

茉莉酸是植物受到特定的生物和非生物胁迫时重要的响应激素之一^[31]。在茉莉酸高水平状态下转录因子 Myelocytomatosis protein(MYC2)作为茉莉酸信号通路的转录因子和聚合了共抑制蛋白 TPL 的 JAZ 阻遏蛋白相结合,从而抑制茉莉酸的表达。MYC2 调控茉莉酸的两种途径,其一是调控植物愈伤的下游基因 Vegetative storage protein(VSP1),其二是调控生物胁迫的下游基因 Plant defensin gene(PDF1.2)^[32]。在植物受到胁迫的时候 Coronatine insensitive(COI1)会与 Topless (TPL) 竞争结合 Jasmonate zim domain(JAZ)破坏 TPL-JAZ 共阻遏蛋白结构,释

放 MYC2 转录因子进而调控茉莉酸的表达^[33]。

MED25 在多种植物激素信号传导中起到调节作用,其中最早发现的是 MED25 参与茉莉酸信号通路^[28]。拟南芥 *med25* 突变体对病原体的侵害表现的更加脆弱。并且突变体中检测到茉莉酸信号通路中抑制基因的下调^[34]。MED25 的 ACID 结构域通过直接结合 MYC2 的碱性螺旋环螺旋结构(basic helix-loop-helix)参与茉莉酸信号通路的调控,利用酵母双杂交试验证明该区域是含有 Apetala2/ethylene-responsive factor (AP2/ERF)结构域的部位并能控制茉莉酸信号通路。该结构域与目的基因的启动子相互作用,其 C 端保守结构域识别并结合 MED25 的 ACID 结构域。抑制因子 JAZ9 的保守结构域 JAS(JA Associated)也能和 MED25 的 ACID 结构域相互作用同时竞争抑制 MYC 和 MED25 的结合,因此 MED25 可以通过结合茉莉酸信号通路的激活因子(如 MYC)和抑制因子(如 JAZ9)从而调控茉莉酸信号通路, MED25 与 MYC 结合时的区域是 ACID 结构域和 MD 结构域,并且仅有这两个结构域中的其中一个并不能结合激活因子 MYC^[35]。

3.4 MED25 亚基与生长素信号通路

MED25 亚基在生长素信号通路的调节过程中起到非常重要的作用。*med25* 拟南芥突变体的植株在主根的长度和侧根的数量上都有明显的减少,研究表明 MED25 在侧根原基的发育中调节细胞中生长素的合成,因此突变体在侧根原基上抑制了细胞的伸长和分裂^[36]。后续试验揭示了 MED25 对生长素信号通路的调控机理。

当细胞内生长素浓度过高时 indole-3-acetic acid inducible 14 (IAA14) 转录抑制子会结合 Auxin response factor7 (ARF7), ARF19 形成阻遏复合物从而导致中介因子复合体结构的改变以至于无法结合 RNA 聚合酶 II。当细胞内生长素浓度低时 IAA14 降解,生长素信号通路关键基因 Lateral organ boundaries domain (LBD16) 会与 ARF7、ARF19 结合形成复合体, MED25 与该复合体相互作用顺利形成转录前复合体使该基因表达合成生长素^[37]。

3.5 MED25 亚基与其他激素的信号通路

在小麦中的中介因子复合体研究中发现 MED25 的 ACID 结构域会通过结合转录因子 Ethylene insensitive3-like1 (EIL1) 在 Ethylene

response factor1 (ERF1) 基因的启动子上游形成转录前复合体进而调控植物的乙烯信号通路。同时 *med 25* 突变体中白粉病抗性相关基因的表达均表现明显的下调,表明 MED25 与生物胁迫密切相关^[38]。通过沉默 MED25、EIL1、ERF1 都会导致植物叶片中活性氧的大量积累,说明 MED25-EIL1-ERF1 调控模组参与活性氧和乙烯的信号通路,两者的共同作用使 MED25 具备调控植物抗病的能力^[39]。后续研究表明 MED25-EIL1-ERF1 调控模组不仅与乙烯和活性氧信号通路有关,而且能调节关键基因 Iron-deficiency induced transcription factor (FIT)、Iron-regulated transporter 1 (IRT1)、Ferric reduction oxidase (FRO2) 的表达从而调控植物体内的铁元素的稳态。在这个过程中 MED16 也参与由 EIL1 介导的植物体内铁元素的含量^[40]。

MED25 在脱落酸的合成和调控中起到关键的作用, MED25 在拟南芥的发芽期和早期幼苗生长的过程中通过结合 ABI5 转录因子调节脱落酸的合成。与 MED25 在茉莉酸信号通路里的作用原理不同的是, MED25 与 ABI5 结合的部位并不是 ABI5 与 MYC 共有的 N 端转录激活结构域(TAD)而是结合了该转录因子的 C 端^[41], 这种差异结合方式可能是 MED25 能调控不同激素信号通路的原理。

4 其他尾部模块亚基的研究现状

其他尾部基因参与以 MED25、MED16 亚基为核心的调控路径,在沉默或者敲除后的表型与 MED25、MED16 不同程度的相似性,同时也有部分尾部基因表现出新的表型。

纯合 *med14* 拟南芥突变体表现为叶片细胞数量的急剧减少和非正常的生长状态,并且纯合体的植株不育。突变体植物叶片中细胞数量减少导致突变体叶片小,其表皮细胞比野生型更早的停止分裂,植株矮化。对关键基因的表达量检测后发现顶端分生组织中分生组织的形成和维持的重要基因 Shoot meristemless (STM) 在突变体中不表达,分生组织中的细胞起到调控分化的重要基因 Wuschel (WUS) 的表达量也大量下调^[42]。

纯合 *med15* 拟南芥突变体会导致植物矮化,植物的生长速度受到抑制并且不育。突变体叶片上的护卫细胞缺少野生型的突起和底层细胞,成熟的植株不开花或者是开花非常少,花的结构畸形。MED15 亚基氨基末端包含能控制拟南芥器

官大小的 Kinase-inducible domain interacting domain(KIX)蛋白家族的保守结构域 KIX 结构域。后续的研究发现该结构域是 MED15 在调节植物新陈代谢时直接结合转录因子的区域^[43]。

MED33 在早期研究中被认为是植物特有的中介复合体亚基,后续试验表明 MED33 是酵母中尾部亚基 MED5/24 的同源基因^[44]。med33 的拟南芥突变体表现为类苯基丙烷的积累量减少和植株矮小^[45]。同时,后续研究证明该突变体对真菌病原体的免疫力更加敏感,表明 MED33 也参与植物生物胁迫响应^[46]。

5 尾部模块亚基之间的相互影响

从各个尾部亚基的功能可以看出,不同的亚基能调控相同的信号通路。例如尾部亚基 med32、med14 其拟南芥突变体也表现出在耐寒性的变化上和 med16 相似。并且 MED14 对 CRT/DRE 类连接蛋白的作用方式与 MED16 一致^[47]。MED14、MED15、MED16 均参与水杨酸信号通路。类似还有 MED14、MED15、MED16、MED25 在茉莉酸信号通路中均起到调控作用^[48]。这些现象表明尾部模块亚基之间存在共同调控的信号通路。

植物体内的各个激素之间存在交互作用^[49]。例如水杨酸和茉莉酸的信号通路有相互抑制的部分;在病原菌入侵时乙烯对水杨酸和茉莉酸的免疫反应表达均有促进作用,但同时会抑制茉莉酸介导的愈伤反应^[50]。各个信号通路之间均有重要的标记基因,例如水杨酸信号通路中的 *PR1* 基因,茉莉酸信号通路中介导的愈伤反应的 *VSP1* 基因和免疫反应的 *PDF1.2* 基因,同时 *PDF1.2* 也是乙烯信号通路中的关键基因^[51]。这些激素之间的交互作用使植物面对不同的外部生物胁迫以及非生物胁迫。

从 *PR1*、*VSP1*、*PDF1.2* 在各个拟南芥的尾部亚基突变体的表达量来看,*PR1* 在 *med14*、*med15*、*med16* 突变体中表达量受到非常明显的抑制。而 *VSP1* 只在 *med25* 突变体中受到抑制,*PDF1.2* 在 *med14*、*med15*、*med16*、*med25* 中均受到强烈抑制。MED14、MED15、MED16 同时还参与由水杨酸和乙烯介导的茉莉酸愈伤反应抑制调节。因此 MED14、MED16、MED15 不仅参与水杨酸,乙烯,茉莉酸的信号通路,同时还能调控激素间的交互作用^[52]。

6 讨论与展望

MED25 亚基的 vWF-A 结构作用是 MED16 亚基的结合区域。并且茉莉酸/乙烯免疫信号通路的关键基因 *EIN3*、*EIL1*、*ERF1* 均为 MED25 的下游基因,水杨酸通路关键基因 *PR1* 的表达量也会受到 MED25-EIL1-EFR1 调控模组的影响^[53]。MED25 是否通过和这些基因结合进而在激素间的交互作用中起到关键作用需要进一步的研究。

部分尾部模块基因如 *med15*、*med33*、*med14* 在纯合突变体中均表现为植物生长状态延后,植物组织发育不全,不育等现象。这些基因是否共同调控植物内某些重要的发育相关基因或者是激素,出现类似表型是否有内在联系是未来尾部模块基因研究的重要方向。

在胁迫条件下有部分尾部模块基因出现相同表型,例如 *med16*、*med14*、*med32* 这 3 个基因的拟南芥突变体植株在受到低温胁迫的时候会出现不同程度的耐寒性下降,并且导致突变体抗寒能力下降的原因相似。同时也有亚基突变体表现出相同表型但是作用原理不尽相同的情况,例如 MED14 和 MED16 都调控拟南芥的免疫反应,但是不同于 MED16 对免疫反应重要基因系统获得性抗性相关的激活和抑制因子的调控效果各异,MED14 则对其的大部分激活和抑制因子均表现为抑制下游基因的表达^[54]。因此虽然尾部模块亚基会出现相似的表型并会调节相同的转录因子,但是不同的亚基会以不同的方式调节相同的信号通路,进而出现类似的表型。这对今后尾部亚基的功能研究具有参考价值。

参考文献:

- [1] Jeronimo C,Robert F. The mediator complex:At the nexus of RNA polymerase II transcription. [J]. Trends in Cell Biology,2017,27(10):765-783.
- [2] Schilbach S,Hantsche M,Tegunov D,et al. Structures of transcription pre-initiation complex with TFIID and Mediator[J]. Nature,2017,551:204-209.
- [3] Nozawa K,Schneider T R,Cramer P. Core Mediator structure at 3.4 Å extends model of transcription initiation complex[J]. Nature,2017:248-251.
- [4] Rival P,Press M O,Bale J,et al. The conserved PFT1 tandem repeat is crucial for proper flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. Genetics,2014,198(2):747-754.
- [5] Alonso José M,Stepanova A N,Leisse T J,et al. Genome-wide insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana* [J]. Science,2003,301(5633):653-657.
- [6] Samanta S,Thakur J K. Characterization of mediator com-

- plex and its associated proteins from rice[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2017, 1629:123.
- [7] Yang Y, Li L, Qu, Li Jia. Plant Mediator complex and its critical functions in transcription regulation[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(2):13.
 - [8] Plaschka C, Larivière, L, Wenzek L, et al. Architecture of the RNA polymerase II-Mediator core initiation complex[J]. *Nature*, 2015, 518(7539):376-380.
 - [9] Canet J V, Dobón A, Tornero P. Non-recognition-of-BTH4, an *Arabidopsis* mediator subunit homolog, is necessary for development and response to salicylic acid[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(10):4220-4235.
 - [10] Knight H, Mugford N G S G, Ulker B, et al. Identification of SFR6, a key component in cold acclimation acting post-translationally on CBF function[J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2010, 58(1):97-108.
 - [11] Ansari S A, Morse R H. Mechanisms of Mediator complex action in transcriptional activation[J]. *Cellular & Molecular Life Sciences*, 2013, 70(15):2743-2756.
 - [12] Ansari S A, He Q, Morse R H. Mediator complex association with constitutively transcribed genes in yeast[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(39):16734-16739.
 - [13] Gould P D, Locke J C W, Larue C, et al. The molecular basis of temperature compensation in the *Arabidopsis* circadian clock[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(5):1177-1187.
 - [14] Knight H, Thomson A J, Mcwatters H G. Sensitive to freezing6 integrates cellular and environmental inputs to the plant circadian clock[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1):293-303.
 - [15] Knight H, Knight M R. The *sfr6* mutation in *Arabidopsis* suppresses low-temperature induction of genes dependent on the CRT/DRE sequence motif. [J]. *Plant Cell*, 1999, 11(5):875-86.
 - [16] Kim TW, Kwon Y J, Kim J M, et al. MED16 and MED23 of Mediator are coactivators of lipopolysaccharide and heat-shock-induced transcriptional activators[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(33):12153-12158.
 - [17] Kidd B N, Aitken E A, Schenk P M, et al. Plant mediator: mediating the jasmonate response[J]. *Plant Signal Behav*, 2010, 5(5):718-720.
 - [18] Wang C, Yao J, Du X, et al. The *Arabidopsis* mediator complex subunit16 is a key component of basal resistance against the necrotrophic fungal pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(1):856-72.
 - [19] Ding Z J, Yan J Y, Li G X, et al. WRKY41 controls *Arabidopsis* seed dormancy via direct regulation of ABI3 transcript levels not downstream of ABA[J]. *The Plant Journal*, 2014, 79(5):810-823.
 - [20] Zhang X, Wang C, Zhang Y, et al. The *Arabidopsis* mediator complex subunit16 positively regulates salicylate-mediated acquired resistance and jasmonate/ethylene-induced defense pathways[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(10):4294-4309.
 - [21] Sorek N, Szemenyei H, Sorek H, et al. Identification of MEDIATOR16 as the *Arabidopsis* COBRA suppressor MONGOOSE1[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(52):16048-16053.
 - [22] Bäckström S, Elfving N, Nilsson R, et al. Purification of a plant mediator from *Arabidopsis thaliana* identifies PFT1 as the Med25 subunit[J]. *Molecular Cell*, 2007, 26(5):717-729.
 - [23] Wathugala D L, Richards S A, Knight K M R. OsSFR6 is a functional rice orthologue of SENSITIVE TO FREEZING-6 and can act as a regulator of COR gene expression, osmotic stress and freezing tolerance in *Arabidopsis*[J]. *New Phytologist*, 2011, 191(4):984-995.
 - [24] Cerdán P D, Chory J. Regulation of flowering time by light quality[J]. *Nature*, 2003, 423(6942):881.
 - [25] Kidd B N, Edgar C I, Kumar K K, et al. The mediator complex subunit PFT1 is a key regulator of jasmonate-dependent defense in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(8):2237-2252.
 - [26] Sun J Q, Jiang H L, Li C Y. Systemin/jasmonate-mediated systemic defense signaling in tomato[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(4):607-615.
 - [27] Cevik V, Kidd B N, Zhang P, et al. MEDIATOR25 acts as an integrative hub for the regulation of jasmonate-responsive gene expression in *Arabidopsis*[J]. *PLANT PHYSIOLOGY*, 2012, 160(1):541-555.
 - [28] Kim YJ, Björklund S, Li Y, et al. A multiprotein mediator of transcriptional activation and its interaction with the C-terminal repeat domain of RNA polymerase II[J]. *Cell*, 1994, 77(4):599-608.
 - [29] Inigo S, Alvarez M J, Bárbara Strasser, et al. PFT1, the MED25 subunit of the plant mediator complex, promotes flowering through CONSTANS dependent and independent mechanisms in *Arabidopsis*[J]. *Plant Journal*, 2012, 69(4):601-612.
 - [30] Liu J, Zhang T, Jia J, et al. The wheat mediator subunit TaMED25 interacts with the transcription factor TaEIL1 to negatively regulate disease resistance against powdery mildew[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(3):1799.
 - [31] Chini A, Fonseca S, Fernández G, et al. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling[J]. *Nature*, 2007, 448(7154):666-671.
 - [32] Berger S, Bell E, Mullet J E. Two methyl jasmonate-insensitive mutants show altered expression of AtVsp in response to methyl jasmonate and wounding[J]. *Plant Physiology*, 1996, 111(2):525-531.
 - [33] Robbins C, Kamath Y. The *Arabidopsis* mediator subunit MED25 differentially regulates jasmonate and abscisic acid signaling through interacting with the MYC2 and ABI5 transcription factors [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(7):2898-2916.
 - [34] Adel Z, Paula K A, Parisa Y, et al. Two GCC boxes and AP2/ERF-domain transcription factor ORA59 in jasmonate/ethylene-mediated activation of the PDF1.2 promoter in *Arabidopsis*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2011,

- 75(4-5):321-331.
- [35] Yang L, Li B, Zheng X Y, et al. Salicylic acid biosynthesis is enhanced and contributes to increased biotrophic pathogen resistance in *Arabidopsis* hybrids[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 7309.
- [36] Rayagonzález J, Ortizcastro R, Ruízherrera L F, et al. Phytochrome and flowering *TIME1/MEDIATOR25* Regulates lateral root formation via auxin signaling in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2014, 165(2): 880.
- [37] Ito J, Fukaki H, Onoda M, et al. Auxin-dependent compositional change in mediator in ARF7- and ARF19-mediated transcription. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(23): 6562.
- [38] Yang Y, Ou B, Zhang J, et al. The Arabidopsis Mediator subunit MED16 regulates iron homeostasis by associating with EIN3/EIL1 through subunit MED25[J]. *Plant Journal*, 2014, 77(6): 838-851.
- [39] Nogi Y, Fukasawa T. A novel mutation that affects utilization of galactose in *Saccharomyces cerevisiae* II. A partial aneuploid for chromosome II isolated as a revertant of the mutant[J]. *Current Genetics*, 1981, 3(2): 91.
- [40] Malik S, Roeder R G. The metazoan mediator co-activator complex as an integrative hub for transcriptional regulation[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2010, 11(11): 761.
- [41] Klose C, Buche C, Fernandez A P, et al. The mediator complex subunit PFT1 interferes with COP1 and HY5 in the regulation of *Arabidopsis* light signaling[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(1): 289-307.
- [42] Kumar V, Waseem M, Dwivedi N, et al. KIX domain of At-Med15a, a mediator subunit of *Arabidopsis*, is required for its interaction with different proteins[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2018, 13(2): e1428514.
- [43] Thakur, Kumar J, Agarwal, et al. Sequence and expression analyses of KIX domain proteins suggest their importance in seed development and determination of seed size in rice and genome stability in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Genetics & Genomics*, 2013, 288(7-8): 329-346.
- [44] Stout J, Romero-Severson E, Ruegger M O, et al. Semidominant mutations in reduced epidermal fluorescence 4 reduce phenylpropanoid content in *Arabidopsis*[J]. *Genetics*, 2008, 178(4): 2237-2251.
- [45] Bonawitz N D, Soltau W L, Blatchley M R, et al. REF4 and RFR1, subunits of the transcriptional coregulatory complex mediator, are required for phenylpropanoid homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2012, 287(8): 5434-45.
- [46] Pieterse C M, Leonreyes A, Van d E S, et al. Networking by small-molecule hormones in plant immunity[J]. *Nature Chemical Biology*, 2009, 5(5): 308-316.
- [47] Jane G. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2005, 43(1): 205-227.
- [48] Sundaravelpandian K, Chandrika N N P, Schmidt W. PFT1, a transcriptional mediator complex subunit, controls root hair differentiation through reactive oxygen species(ROS) distribution in *Arabidopsis* [J]. *New Phytologist*, 2012, 197 (1): 151-161.
- [49] Wang C, Du X, Mou Z. The mediator complex subunits MED14, MED15, and MED16 are involved in defense signaling crosstalk in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(ra20): 1947.
- [50] Hemsley P A, Hurst C H, Kaliyadasa E, et al. The *Arabidopsis* mediator complex subunits MED16, MED14, and MED2 regulate mediator and RNA polymerase II recruitment to CBF-responsive cold-regulated genes [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(1): 465-84.
- [51] Shaikhali J, Davoine, Céline, Björklund S, et al. Redox regulation of the MED28 and MED32 mediator subunits is important for development and senescence[J]. *Protoplasma*, 2016, 253(3): 957-963.
- [52] Zhang X, Yao J, Zhang Y, et al. The *Arabidopsis* mediator complex subunits MED14/SWP and MED16/SFR6/IEN1 differentially regulate defense gene expression in plant immune responses[J]. *Plant Journal*, 2013, 75(3): 484-497.
- [53] Elfving N, Céline D, Benlloch R, et al. The *Arabidopsis thaliana* Med25 mediator subunit integrates environmental cues to control plant development[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(20): 8245-8250.
- [54] Autran D, Jonak C, Belcram K, et al. Cell numbers and leaf development in *Arabidopsis*: A functional analysis of the STRUWWELPETER gene [J]. *Embo Journal*, 2014, 21(22): 6036-6049.

Research Progress on Mediator Complex Tail Module in Plant

WANG Yi-cong

(Bioengineering College, Chongqing University, Chongqing 400030, China)

Abstract: Intermediate factor complex is a hot research direction in the field of molecular biology. The complex is divided into four modules: head, middle, tail and cyclin-dependent kinase. The tail module can directly bind to transcription activator and regulate the expression of the gene. It is an important module for the mediator complex to play a regulatory role. In this paper, the regulatory mechanism of each subunit (mainly MED16 and MED25) in the tail module of plant was systematically described, and the prospect was given, in order to provide reference for the development of new functions of the subunit.

Keywords: intermediate factor complex; tail module; jasmonic acid; ethylene; salicylic acid; interaction