

脱落酸信号转导研究进展

胡 博, 李 玲*

(华南师范大学 生命科学学院, 中国广东 广州 510631)

摘 要: 对脱落酸受体、脱落酸调控基因表达、脱落酸信号调节分子以及保卫细胞中脱落酸信号调控的最新研究进展进行了综述.

关键词: 脱落酸; 受体; 信号转导

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2007)S1-0052-05

Progresses on Abscisic Acid Signaling

HU Bo, LI Ling*

(College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, Guangdong, China)

Abstract: The receptor of ABA, ABA regulate gene expression and signaling regulator of ABA are introduced and the regulation of ABA signaling in guard cell is also summarized.

Key words: abscisic acid; receptor; signaling

(Life Science Research, 2007, 11(4) S1: 052 -056)

脱落酸(ABA, Abscisic acid)是一种重要的植物激素,参与植物胚胎发育、种子休眠、果实成熟以及逆境胁迫等许多方面,对植物生长发育起着调节作用^[1].植物接受胁迫信号,影响基因的表达,引起植物体内 ABA 水平上调,从而增加植物的抗逆性^[2].迄今,已经发现并证实 ABA 信号转导中的多种功能基因,如转录因子 ABI3, ABI4 和 ABI5 等^[3],以及一些 ABA 信号传导下游途径的组成成分^[4,5].2006 年以来,脱落酸信号转导途径的研究又取得了一系列突破性进展. Levchenko 等^[6]认为 ABA 早期信号事件中离子通道的激活独立于 Ca^{2+} 水平的变化,即 Ca^{2+} 水平的变化为下游事件. Yuriko Osakabe 等^[7]鉴定出富含亮氨酸重复序列的类受体激酶 1 (Receptor-like kinase1 (RLK1)) 是一种与膜相关的信号分子,在拟南芥中上调 ABA 的水平. Razem 等^[8]鉴定出控制植物开花的 ABA 结合蛋白受体-FCA.2007 年,控制气孔关闭、种子萌发和植株生长并且与 G 蛋白偶联的 ABA

结合膜蛋白受体-GCR2 也被鉴定出来^[9].并且在根据 ABA 诱导植株气孔关闭的信号转导通路基础上, Song 等^[10]将这一信号转导通路已确定的 40 多个组成元件有机的整合在一起.这些研究对进一步揭示 ABA 的信号传导途径和了解该植物激素如何调控植物生长将是一个推动,ABA 信号转导通路这一谜团正在逐渐被打开.本文介绍近年来脱落酸信号转导途径中早期信号事件、基因水平和蛋白水平上脱落酸的调控机制以及与脱落酸受体相关的重要信号分子的研究进展.

1 脱落酸信号转导调控

1.1 脱落酸受体

20 世纪 70 年代 ABA 受体的研究始于 Horton 和 Bruce^[11],他们最早认为 ABA 在气孔反应上其作用位点可能位于质膜上.进一步关于 ABA 受体的证据来自 Zheng 等^[12]的报导,他用 ABA 结合蛋白的抗抗体筛选玉米 cDNA 表达文库,得到了

收稿日期: 2007-06-14; 修回日期: 2007-10-08

基金项目: 广东省自然科学基金资助项目 (06025049)

作者简介: 胡博(1982-),男,吉林公主岭市人,华南师范大学研究生, Tel: 020-85211378, E-mail: fengyuhao1@sina.com; 李玲(1958-),女,湖南湘潭人,华南师范大学教授,博士生导师,通讯作者,主要从事植物生理和植物激素方面的研究, Tel: 020-85211378, E-mail: liling@scau.edu.cn

一个与核酸结合蛋白 60%同源的克隆. 亲和纯化的 ABA 结合蛋白复合物往往提高这些抗体所含 rRNA 的量, 表明 ABA 对调控转录有直接的作用.

直到 2006 年, Razem 等^[9]从拟南芥中鉴定出脱落酸生理受体-FCA, 它是一种作用于植物开花过程并且对 ABA 具有高亲和力的 RNA 结合蛋白, 对 ABA 具有立体结构专一性, 具有植株特异性, 通过抑制编码 FLC 的 mRNA 的聚合促进开花^[13,14]. FCA 通过促进过早的细胞分裂以及其自身 mRNA 前体中内含子 3 发生多聚腺嘌呤化来自身调节其表达^[15,16]. FCA 的这种自主调节功能需要与 FY 相互作用 (图 1). 结合型 ABA 的含量随着 FCA 蛋白含量的增加而增加. 竞争型实验检测 FCA 与具有生理活性的 ABA 结合的立体结构专一性, 具有活性的 ABA 竞争其位点. 足够量的 ABA 与 FCA 特异结合达到饱和后便不再增加. 而非特异性位点与 ABA 的结合则成极低的水平线性关系. ABA 明显的抑制 FCA 与 FY 的结合, 无活性的 ABA 类似物则对 FCA 与 FY 的结合无影响. 并且 ABA 对 FCA 与 FY 结合的抑制作用与其浓度相关. ABA 只与含有 FCA 氨基端的 C 末端的 WW 区结合. 因此, FCA 是一种调控开花时间的 RNA 结合蛋白, 它以高亲和力与脱落酸结合, 脱落酸对由 FCA 引导的 mRNA 的处理过程施加直接控制.

2007 年, Liu 等^[9]又从拟南芥中鉴定出一种与 G 蛋白偶联的 ABA 结合膜蛋白受体-GCR2. 此蛋白是一种脱落酸生理受体, 其控制气孔关闭、种子萌发和植株生长. GCR2 在脱落酸信号转导途径中起正调节作用, 并且这种作用依赖于与 G 亚基 GPA1 的结合, 当缺失和过表达 GCR2 时, 突变植株分别对 ABA 具有不敏感和超敏感反应. 与 ABA 结合后的 GCR2 引起 G 蛋白的释放, 使此复合体分裂为 G 和 G₂ 二聚物, G 亚基 GPA1 可与磷脂酶 D 1 和蛋白 AtPirin1 结合, 前者是调控植株气孔反应的酶之一, 而蛋白 AtPirin1 则在下游调控种子萌发以及幼芽发育, 因此 GCR2 与 ABA 结合后激活 ABA 下游响应元件, 引发一系列 ABA 应答反应(图 2).

1.2 ABA 调控基因表达

ABA 诱导基因的表达与逆境胁迫存在着重要的交互作用. 当植物受到干旱、低温、高盐等逆境胁迫时, 细胞内 ABA 含量迅速增加, 促使大量 ABA 诱导基因表达^[17]. Seki 等^[19]在拟南芥鉴定了 245 个 ABA 诱导基因, 299 个干旱诱导基因, 54

个冷冻诱导基因, 213 个高盐诱导基因. 结果发现, 在 245 个 ABA 诱导基因中, 有 155 个基因(占 ABA 诱导基因的 63%) 能被干旱诱导, 133 个(占 52%) 能被高盐诱导, 仅 25 个基因(占 10%) 能被低温诱导; 而且发现有 114 个基因(占 46%) 能被干旱和高盐共同诱导, 仅 20 个(占 8%) 都能被干旱和低温诱导. 同样结果也在水稻中得到证实^[19].

Chen 等^[20]发现耐干旱胁迫的拟南芥突变体 leaf wilting 2(lew2) 与突变体相比, lew2 积累更多的 ABA、脯氨酸和可溶性糖, 及相应信号途径的标志基因表达. LEW2 编码纤维素合成酶复合体的一个亚基 AtCESA8/IRX1, 提示细胞壁纤维素合成参与了植物对干旱和渗透压胁迫的反应. 另外, 该小组筛选到增强低温诱导 CBF2 和下游基因强度的拟南芥突变体 cryophyte, 该突变体更抗寒和抗冻, 但对热和 ABA 更敏感, 还表现出高温依赖的生长迟缓和早花现象.

1.3 ABA 信号调节因子

ABA 响应调控因子包括 G 蛋白, 蛋白磷酸酶, 如 PP2Cs, 依赖 Ca²⁺的蛋白激酶(CDPK), 还有与蔗糖发酵有关的 SNF-1^[21]. Coursol 等^[22]研究表明异源 G 蛋白具有调节 ABA 响应的作用. 小 G 蛋白也具有调节 ABA 响应的作用^[23], 其中 ROP10(Rho-like small G protein) 负调控 ABA 介导的气孔关闭、抑制萌芽和生长等效应. ROP10 需要质膜上具有功能性的法呢基结合位点作为先决条件来调控 ABA 响应. 因此, ROP10 在 ABA 响应中所起的调控作用与哺乳动物有丝分裂中小 G 蛋白 RAS 的调控作用相似.

Osakabe 等^[7]研究表明富含亮氨酸重复序列的类受体激酶 1 (Receptor-like kinase1(RPK1), a Leu-rich repeat (LRR) receptor kinase) 是一种与膜相关的 ABA 信号调节分子, 在拟南芥中上调 ABA 的水平. RPK1 包括胞外的 LRR 区域以及 Ser / Thr 激酶区域, 从拟南芥中分离出来的与 LRR-RLK 相关的基因, ABA 诱导 RPK1 基因的表达, 在拟南芥子叶和维管区域 RPK1 表达较高. RPK 突变型植株 rpk1-1 和 rpk1-2 在萌芽阶段表现为 ABA 不敏感型. 无论是否在 ABA 存在下, 反义 RPK1 转基因植株萌芽率高于野生型植株. RPK1 突变植株以及反义 RPK1 转基因植株所表现出对 ABA 不敏感性说明 RPK1 是拟南芥 ABA 信号转导中及其重要的正向调节因子, 植株中大多数 ABA 诱导的基因表达都受到抑制.

APETALA2/EREBP 的家族成员 AtERF7 参与了植物对干旱反应的 ABA 信号途径^[24]. AtERF7 转录因子特异结合应答基因启动子的 GCC box, 作为负调节因子抑制下游基因的表达; AtERF7 本身的活性受蛋白激酶 230 23(3) 酶 PKS3 和转录抑制因子 AtSIN3 的调节. AtSIN3 和组蛋白脱乙酰化酶 HDA19 作用, 增强 AtERF7 的转录抑制活性, 降低植物体内 ABA 反应和对盐胁迫的耐受性. 该研究结果提示了盐胁迫、ABA 信号与染色体表观遗传调控之间的可能关系.

2 保卫细胞中脱落酸的信号转导调控

ABA 的信号感应引发大多数 ABA 反应. ABA 诱导的气孔关闭与阻碍气孔开放是两个可分开的过程, 干扰野生型拟南芥中单一的异源型 Ga 蛋白(GPA1)的表达可抑制后一个过程^[25]. Vicia 保卫细胞质膜胞液中 Ca²⁺含量的增加引起气孔关闭, ABA 介导 Ca²⁺的激活并且此过程依赖于 ATP 的水解^[26]. 此外, Kwak 等^[27]发现蛋白磷酸酶 1(PP1) 和 PP2A 的抑制剂以及 ABA 促进 Ca²⁺通道的开放, 表明 ABA 信号感应以及接收离子通道信号的功能是通过与质膜相偶联的蛋白激酶和蛋白磷酸酶而实现的(图 3). 拟南芥中可渗透性 Ca²⁺通道 AtTPC1 也是液泡中一种 Ca²⁺/K⁺激活通道^[28]. 同时, Levchenko 等^[9]发现完整植株保卫细胞中 ABA 激活离子通道发生在诱导后的 2~5 d, 离子通道的激活独立于 Ca²⁺水平的变化, 即 Ca²⁺水平的变化为下游事件.

随着脱落酸生理受体的发现, ABA 信号通路

调节因子不断被鉴定出, 脱落酸信号通路这一错综复杂的“网络”正逐渐明确, 促进脱落酸作用机制的研究. 这一通路不是“孤立”的, 而是与胁迫反应以及其他植物激素信号途径紧密相连的^[29, 30]. Song 等^[10]提出 ABA 诱导植株气孔关闭的信号转导通路动力学模型, 中断膜去极化、阴离子流出、肌动蛋白细胞骨架重组、细胞质 pH 增加、磷脂酰信号途径、激活质膜 K⁺通道等过程都引起 ABA 应答效应的减弱. 整个 ABA 诱导植株气孔关闭信号转导通路是十分复杂的, 任何一个小的外界刺激都会引起 ABA 应答效应发生变化.

3 结语

虽然许多植物的 ABA 信号转导途径组分已经被分离鉴定出来, 但仍有许多问题有待于探讨, 如仍有一些信号组分以及其调节的组织特异性基因的未鉴定, 如何应用 ABA 诱导植株气孔关闭的信号转导通路动力学模型来阐明 ABA 其他应答反应信号通路的机制. 研究 GCR2 与已提出的 ABA 诱导植株气孔关闭的信号转导通路动力学模型^[10]两者之间关系, 对于研究 GCR2 的作用以及检测和扩充此动力学模型十分重要, 也为今后建立调控植株开花过程的动力学模型提供了很好的研究方法. ABA 与赤霉素, 细胞分裂素, 生长素有拮抗作用, 也与乙烯和芸苔素等在信号转导上互作^[31]. 因此, 鉴定并研究一种能在几类激素间的作用的蛋白, 将有助于了解几大类植物激素是如何协同作用调节植物的生长发育以及对环境的反应.

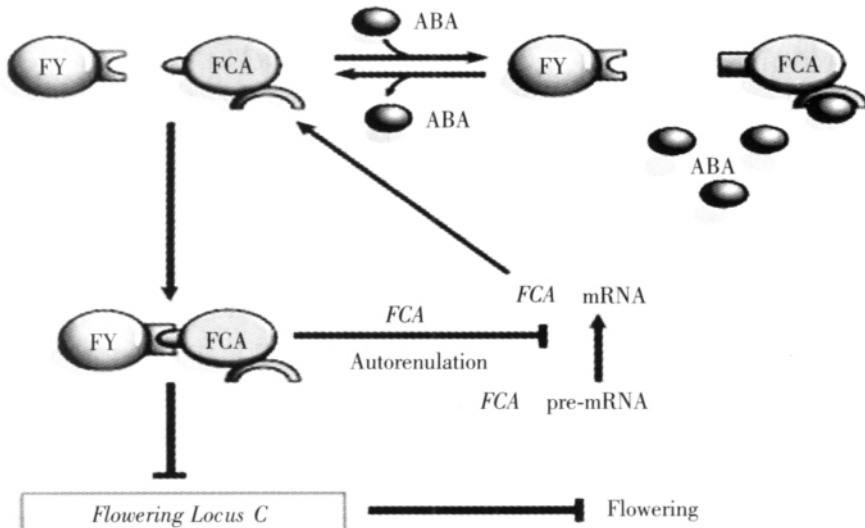


图 1 植物开花过程中脱落酸 RNA 水平上的代谢与调控^[8]

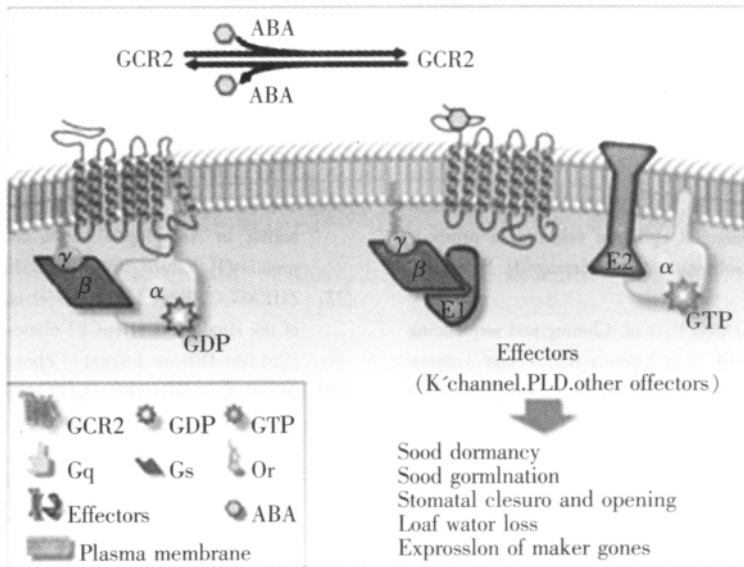


图 2 GCR2 调节 ABA 信号通路模式图^[9]

Fig.2 Schematic model for GCR2 mediated ABA signaling pathway^[9]

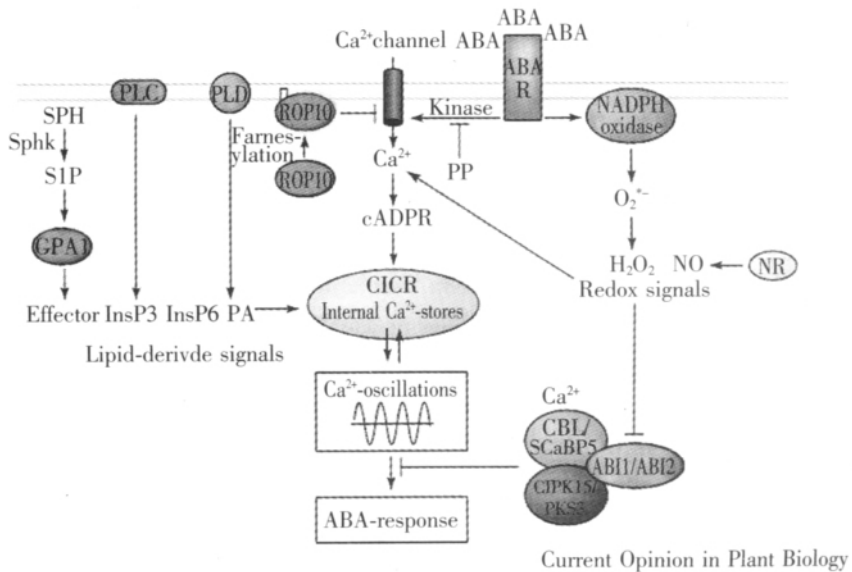


图 3 保卫细胞中 ABA 应答响应信号调控模式图^[27]

Fig.3 A schematic view of signals controlling ABA responses in guard cells^[27]

参考文献 (References):

[1] SONG L, SARAH M, ASSMANN R. Predicting essential components of signal transduction networks; a dynamic model of guard cell abscisic acid signaling[J]. *PLoS Biology*, 2006, 38 (11)-1-17.

[2] FREY A, GODIN B, BONNET M, et al. Maternal synthesis of abscisic acid controls seed development and yield in *Nicotiana plumbaginifolia*[J]. *Planta*, 2004, 218:958-964.

[3] COURSOLO S, FAN L, STUNFF H, et al. Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins [J]. *Science*, 2003, 273:1239-1241.

[4] FINKELSTEIN R, GAMPALA S, ROCK C. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings[J]. *Plant Cell*, 2002, 14:15-45.

[5] HIMMELBACH A, YANG Y, GRILL E. Relay and control of

abscisic acid signaling[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(5): 470-479.

[6] LEVCHENKO E V, ORLOV S V, LISOCHKIN B G, et al. Effect of preoperative chemotherapy, mediastinal lymph node dissection and stump cover on bronchial regeneration following experimental pneumonectomy[J]. *Vopr Onkol*, 2005, 51(5):583-587.

[7] YURIKO O, KYONOSHIN M, MOTOAKI S, et al. Leucine-rich repeat receptor-like kinase1 is a key membrane-bound regulator of abscisic acid early signaling in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17:1105-1119.

[8] RAZEM F, EL A, ABRAMS S, et al. The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor[J]. *Nature*, 2006, 439:290-294.

[9] XI G L, YAN L Y, BIN L, et al. A G Protein-coupled receptor

- is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid[J]. *Science*, 2007, 8:165-173.
- [10] SONG L, SARAH M, ASSMANN R. Predicting essential components of signal transduction networks: A dynamic model of guard cell abscisic acid signaling[J]. *PLoS Biol*, 2006, 4(10): 312-319.
- [11] BRIERLY B, HORTON R W, MELDRUM B S. Physiological observations during prolonged epileptic seizures in primates and their relation to subsequent brain damage[J]. *J Physiol*, 1972, 222(1):69-70.
- [12] ZHENG Y, ROY P J, LIANG P, et al. Cloning and sequencing of an alpha-tubulin cDNA from *Artemia franciscana*: evidence for translational regulation of alpha-tubulin synthesis[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1998, 1442(2-3):419-426.
- [13] HENDERSON I. R, DEAN C. Control of *Arabidopsis* flowering: the chill before the bloom[J]. *Development*, 2004, 131, 3829-3838.
- [14] SIMPSON G. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7:570-574.
- [15] MACKNIGHT R. Functional significance of the alternative transcript processing of the *Arabidopsis* floral promoter FCA [J]. *Plant Cell*, 2002, 14:877-888.
- [16] QUESADA V, MACKNIGHT R, DEAN C, et al. Autoregulation of FCA pre-mRNA processing controls *Arabidopsis* flowering time[J]. *EMBO*, 2003, 22:3142-3152.
- [17] 龙海涛, 李玲, 万小荣. ABA 诱导基因及其与逆境胁迫的关系[J]. *亚热带植物科学* (LONG Hai-tao, LI Ling, WAN Xiao-rong. The connection between gene induce by ABA and stress conditions[J]. *Subtropical Plant Science*), 2004, 33(4):74-77.
- [18] SEKI M. Monitoring the expression pattern of around 7000 *Arabidopsis* genes under ABA treatments using a full length cDNA microarray[J]. *Funct Integr Genomics*, 2002, 2(6):282-291.
- [19] RABBANI M A. Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA Gel-blot analyses[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(4):1755-1767.
- [20] CHEN J G, PANDEY S, HUANG J, et al. GCR1 can act independently of heterotrimeric G-protein in response to brassinosteroids and gibberellins in *Arabidopsis* seed germination[J]. *Plant Physiol*, 2005, 135:907-915.
- [21] FEDOROFF N V. Cross-talk in abscisic acid signaling[J]. *Sci STKE*, 2002, 2002(140):10.
- [22] COURSOLO S, FAN L M, STUNFF H, et al. Sphingolipid signaling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins[J]. *Nature*, 2003, 423:651-654.
- [23] ZHENG C, WAN L, CAO D, et al. The model's establishment of the single cell (HepG2) clones over expressed ARL-1 gene [J]. *Liver Disease Journal of Zhonghua*, 2002, 10(6):465-466.
- [24] SONG Z, SCHROTER D, CRAMER W, et al. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe[J]. *Science*, 2005, 310:1333-1337.
- [25] WANG X Q, ULLAH H, JONES A M, et al. G protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* guard cells[J]. *Science*, 2001, 292:2070-2072.
- [26] KOHLER C, GROSSNIKOLAS U. Epigenetic inheritance of expression states in plant development: the role of Polycomb group proteins[J]. *Curr Opin Cell Biol*, 2002, 14(6):773-779.
- [27] KWAK J M, MOON J H, MURATA Y, et al. Disruption of a guard cell-expressed protein phosphatase 2A regulatory subunit, RCN1, confers abscisic acid insensitivity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2002, 14:2849-2861.
- [28] PEITER E, MAATHUIS F J, MILLS L N, et al. The vacuolar Ca^{2+} -activated channel TPC1 regulates germination and stomatal movement[J]. *Nature*, 2005, 434(7031):404-408.
- [29] ZHU J, GONG Z, ZHANG C, et al. OSM1/SYP61: a syntaxin protein in *Arabidopsis* controls abscisic acid-mediated and non-abscisic acid-mediated responses to abiotic stress[J]. *Plant Cell*, 2002, 14:3009-3028.
- [30] FEDOROFF N V. Cross-talk in abscisic acid signaling[J]. *Sci STKE*, 2002, 10:325-331.
- [31] EIJI N, ANNIE M P. Abscisic acid biosynthesis and catabolism [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 56:165-185.