

DOI: 10.13376/j.cbls/2015164

文章编号: 1004-0374(2015)09-1193-04

## 脱落酸的生物合成和信号调控进展

胡鹏伟, 黄桃鹏, 李媚娟, 王睿, 李玲\*

(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:** 脱落酸是植物体内多功能激素之一, 是调节植物响应非生物胁迫的重要信号分子。近年来关于脱落酸在生物合成、代谢和信号转导等方面的研究已取得突破性进展。现就脱落酸在上述相关方面的研究进行综述。

**关键词:** 脱落酸; 生物合成; 胁迫; 信号调控

**中图分类号:** Q946.885<sup>+</sup>.6 **文献标志码:** A

### Research progress on abscisic acid biosynthesis and signaling regulation

HU Peng-Wei, HUANG Tao-Peng, LI Mei-Juan, WANG Rui, LI Ling\*

(Guangdong Key Lab of Biotechnology for Plant Development, School of Life Sciences,  
South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

**Abstract:** Abscisic acid (ABA), one of multi-functional phytohormones, is an important signaling molecule that regulates the adaptation to abiotic stresses in plant. Great breakthroughs on functional regulation of ABA biosynthesis, catabolism and signalling transduction have been achieved. This article gives a brief conclusion to the above aspects.

**Key words:** abscisic acid; biosynthesis; stress; signaling regulation

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是 20 世纪 60 年代在植物体内发现的萜类化合物, 在植物生长和响应逆境过程中发挥着重要作用<sup>[1]</sup>。近年来在 ABA 合成代谢和信号转导等方面的研究已取得突破性进展。ABA 生物合成和信号调节与一些关键酶及转录因子关系紧密, 如细胞质内产生的 PYR/PYL/RCAR (PYLs) 蛋白作为 ABA 受体, 有传递 ABA 信号的作用<sup>[2]</sup>; HDG (homeodomain Glabrous 11)、WRKY57 (Wrky DNA-binding protein 57) 等多种转录因子与 ABA 合成过程中关键基因 *NCED* 的启动子区域结合, 调控 ABA 的合成; 拟南芥、水稻、大豆<sup>[3]</sup> 及花生<sup>[4]</sup> 等材料中的研究表明, ABA 代谢过程中的关键基因 *CYP707A* 调控着植物在各种胁迫条件下的 ABA 含量变化; SnRK (SNF1-related kinase) 是脱落酸信号途径中的关键成员。Tsai 和 Gazzarrini<sup>[5]</sup> 发现 SnRK 与糖代谢发生交互作用进而调控种子萌发; Yoshida 等<sup>[6]</sup> 发现转录因子 AREB (*ABRE*-binding factors, AREB/ABFs) 与 SnRK 作用

参与 ABA 气孔关闭的调控; AREB 是 ABA 信号调控中的一类重要转录因子, 能特异识别基因启动子上的 *ABRE* 顺式作用元件, 在 ABA 依赖型胁迫应答途径中发挥调控作用<sup>[7]</sup>。

ABA 在植物发育和响应逆境过程中的调控机制已受到广泛研究, 本文就近年来 ABA 代谢和信号转导等相关研究的进展进行综述。

### 1 脱落酸的生物合成及代谢过程

脱落酸在植物种子成熟及响应外界胁迫过程中发挥着重要作用<sup>[1]</sup>。ABA 在质体、内质网及液泡等部位合成<sup>[8]</sup>。*NCED* (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase) 是其合成的关键酶, 也是 ABA 生物合成整个过程中的关键调控酶。近年研究表明, 多种转录因子与

收稿日期: 2015-04-15; 修回日期: 2015-05-18

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31201151);  
广东省自然科学基金重点项目(10251063101000010)

\*通信作者: E-mail: lililing@sncu.edu.cn; Tel: 020-85211378

NCED 相互作用, 进而介导 ABA 生物合成的调控。

Liang 等<sup>[9]</sup>鉴定了 *AhNCED1* 启动子中的 *ABRE* 顺式元件。本实验室从花生中克隆得到基因 *AREB* (命名为 *AhAREB1*), 其编码蛋白结构具有 AREB/ABF 亚家族特点; 体外 EMSA 实验结果证明 *AhAREB1* 特异结合 *AhNCED1* 启动子。Hong 等<sup>[10]</sup>研究发现, 花生 *AhAREB1* 与大豆 *GmAREB1*、番茄 *SlAREB* 及拟南芥 *ABF2/AREB1* 具有高度同源性, 这些基因的表达均受多种不良环境诱导。本实验室进一步研究发现, *AhAREB1* 过表达株系对 ABA 敏感, 在干旱条件下的存活率比野生型高<sup>[11]</sup>。将 *AhAREB1* 过表达在关键调节因子 ABI5 的突变体 *abi5-1* 中, 可恢复其 ABA 的敏感性, 表明 *AhAREB1* 与 ABI5 具有部分功能冗余。这与 *AREB* 基因相关研究报道的结果一致<sup>[12]</sup>。另外, 过表达 *AhAREB1* 的植株中干旱响应基因 (如 *RD26*、*RD29A* 和 *RD29B*)、ABA 合成与代谢相关基因 (如 *ABA1*、*AtABCG40*、*NCED3* 和 *CYP707A2*) 以及 ROS (reactive oxygen species, ROS) 清除酶基因 (*CAT2*、*CCS*、*SOD1* 和 *CSD3*) 均显著上调; 过表达株系体内的 ROS 累积量减少, ABA 含量增加。花生 *AhAREB1* 基因可能是通过调节上述相关基因来影响植株的 ROS 和 ABA 的含量。转录因子 HDG、WRKY57 直接或间接激活 *NCED3* 基因<sup>[13]</sup>。转录因子 ATAF1 (*Arabidopsis* Nac domain-containing protein 2) 能与 *NCED3* 基因的启动子区域结合, 从而促进 *NCED3* 基因的表达; *CED1/BDG1* (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase defective 1/bodyguard 1) 也可激活 *NCED3* 基因的表达, 进而促进 ABA 的生物合成<sup>[13]</sup>。NFXL2 (nuclear transcription factor X-box binding protein 1-Like 2) 参与 ABA 的合成及 ABA 对气孔的调控<sup>[14]</sup>。

*CYP707A* 催化的 ABA 8'-羟基化途径是高等植物内源 ABA 代谢的主要途径。ABA 可被氧化或与 Glu 和 Asp 等小分子物质结合形成无生理活性的 ABA 形式 (即 ABA-GE), 由 *CYP707A* 催化其 C-8' 羟基化形成红花菜豆酸的氧化途径是 ABA 代谢的主要途径<sup>[8,15]</sup>。植物 *CYP707A* 基因一般在根和叶中表达量高, 但其同源基因在根和叶中表达各异, 如最近本实验室从花生中克隆的 *AhCYP707A1*、*AhCYP707A2* 基因只在花生的根、茎和叶中差异表达, 花生种子浸泡后, 只能检测到 *AhCYP707A1* 的表达<sup>[4]</sup>。Zheng 等<sup>[16]</sup>从大豆中鉴定了 10 个 *CYP707A* 基因, 其中 *GmCYP707A1a*、*GmCYP707A1b* 基因只在大豆根中表达, *GmCYP707A4a*、*GmCYP707A4b* 和 *GmCYP707A5*

基因只在大豆叶中表达, 而 *GmCYP707A3a*、*GmCYP707A2b* 和 *GmCYP707A2c* 基因在根和叶中的表达水平高。此外, *CYP707A* 在植物种子萌发阶段及非生物胁迫响应中也有重要作用。花生中的 *CYP707A* 基因及 ABA 合成过程中的关键基因 *AhNCED1* 的表达均受 PEG-6000 及 NaCl 渗透胁迫诱导而上调, 大豆 *CYP707A* 基因在种子膨胀初期表达量较高, 随后急剧下降, 在植物响应干旱及盐胁迫时, 内源 ABA 含量升高, 复水后 *CYP707A* 基因表达迅速上调<sup>[16]</sup>。因此, *CYP707A* 基因的表达具有组织特异性, 并且在 ABA 调控植物种子萌发过程和干旱及盐害等胁迫响应过程中发挥重要作用。

## 2 SnRK与糖代谢的交互调控

先前研究表明, ABA 信号与糖代谢信号之间存在交互作用, 拟南芥中 *ABI4*、*ABI5* 突变能改变糖类反应。Nambara 和 Marion<sup>[17]</sup>明确 *abi3* 可改变拟南芥对葡萄糖的敏感性, 然而其机制还不清楚。最新研究发现, 种子萌发和成熟阶段产生的赤藓糖-6 磷酸 (T-rehalose-6-phosphate, T6P) 能够抑制 ABA 信号中正调控因子 SnRK 的活性, 从而负调控 ABA 信号途径<sup>[5]</sup>。在植物胚胎发育时期, 糖类增加诱导 ABA 积累, 抑制 PP2C 活性, 从而激活 SnRK 的代谢进程, 促进下游 *FUS3* 基因的表达。*FUS3* 因子一方面与转录因子 *ABI3*、*ABI5* 作用促进种子成熟并抑制种子萌发; 另一方面, *FUS3* 可促进 ABA 的合成, 随后又受到 ABA 的诱导, 故 *FUS3* 与 ABA 参与的调控是一种正反馈机制。体内积累的 ABA 也可直接磷酸化 *FUS3*、*ABI3* 及 *ABI5* 蛋白, 促进种子成熟; 糖类增加可诱导 T6P 积累, 抑制 SnRK 的活性, 负调控 ABA 信号途径<sup>[18]</sup>。SnRK 也可通过影响染色质结构变化来调节种子萌发过程中相关基因的表达<sup>[19]</sup>。总之, T6P 是通过 SnRK、*ABI3* 及 *ABI5* 等调控途径参与到 ABA 信号转导过程中的。

## 3 胁迫下的ABA信号调控

SnRK2 与胁迫相关转录因子 ABFs 等蛋白介导的 ABA 信号途径在植物响应干旱或盐害等胁迫中发挥着重要作用。

ABA 信号转导已取得突破性进展, 胞内信号转导模型也已建立。转录调控途径中包含不依赖 ABA 途径和依赖 ABA 途径。依赖 ABA 途径下, ABA 分子在细胞膜或胞质溶胶中的蛋白受体介导

下进入细胞, 形成 ABA 和受体复合物 (如受体 PYR/PYL/RCAR 与 ABA 的复合物), 复合物促进下游 PP2C 磷酸激酶的活化, 经过磷酸化级联反应活化 SnRK2, 激活下游转录因子 (主要是 AREB 类转录因子), 诱导下游基因表达, 进而调节植物种子萌发进程和对胁迫的适应等。不依赖 ABA 途径中, ABA 的存在和表达对信号途径的发生并不是必需的, 该途径主要还受干旱和渗透胁迫的直接诱导, 并由 CBF 和 DREB 类转录因子介导, 结合下游靶基因启动子上的 DRE 元件, 发挥调控功能<sup>[6,20]</sup>。

AREB/ABFs (ABA responsive element binding factor) 是一类 ABA 信号靶向的 bZIP 转录因子, 是 ABA 信号调节途径中的关键转录因子, 广泛存在于拟南芥、小麦、大豆、水稻和花生等植物细胞中<sup>[21-24]</sup>。该转录因子家族蛋白是由 N 端的 3 个保守结构域 (C1、C2 和 C3) 及 C 端的碱性亮氨酸拉链保守结构域组成, 该蛋白特定区域通过与靶基因启动子上的 ABRE 元件 (*PyCGTGGC*) 结合来调节基因表达, 该蛋白自身则是通过磷酸化修饰被激活<sup>[25]</sup>。已知蔗糖非酵解型蛋白激酶 (sucrose non-fermenting related protein kinase, SnRK) 可激发 AREB 蛋白 N 端部位的磷酸化进而激活它的活性<sup>[10,26]</sup>。拟南芥 AREB/ABFs 转录因子主要包括 ABF1、AREB1/ABF2、ABF3、AREB2/ABF4 和 ABI5, 它们受 *ABI3* 或 *ABI4* 基因的调控<sup>[27]</sup>。*AREB/ABFs* 基因可被干旱、高盐及 ABA 等诱导, 功能不尽冗余, 其表达的蛋白质可形成同源或异源二聚体, 激活下游 *RD29A*、*RD29B*、*AIL1* 和 *RAB18* 等基因的表达<sup>[21,26]</sup>。

拟南芥中 9 个 AREB/ABFs (属于 bZIP 转录因子家族) 蛋白的空间结构上都有 4 个 Ser/Thr 激酶磷酸化激活位点。在功能上, AREB1/ABF2、AREB2/ABF4 及 ABF3 三个转录因子可被 SnRK2s 磷酸化激活, 并在 ABA 信号转导中发挥正调控作用, 拟南芥 10 个 SnRK2 家族成员中有 3 个定位于细胞核并能与 ABFs 作用, 且 SnRK2s 可被 ABA 激活<sup>[21]</sup>。渗透胁迫下, ABA 通过 PYR/PYL/RCAR 受体招募失活 PP2C, 激活 SnRK2s, 活化的 SnRK2s 激活下游相关底物并引发不同的应答反应, 其中包括 AREB3、EEL (enhanced EM level) 和 TAF5 (TATA binding protein-associated factor5) 等转录因子各自介导的应答反应。拟南芥中调控花发育的 FBH3 (flowering BHLH 3) 因子通过影响细胞膜上钾离子通道的活性来调控气孔关闭, 拟南芥中 SNS1 (SnRK2 substrate 1) 因子通过调节植物对 ABA 信号

的响应及影响 AREB/ABFs 蛋白质家族成员的活性, 进而诱导 *RD29B* 和 *RAB18* 等胁迫相关基因的表达。在保卫细胞中, FBH3 与 AKS1 (ABA-response kinase substrate 1) 蛋白的功能类似, 均受 SnRK2s 的负调控<sup>[29]</sup>。FBH3/AKS1 复合物促进细胞膜上 *KAT1* 基因的转录激活, 而 *KAT1* 蛋白主要负责调节细胞膜上钾离子通道中的离子内流, 进而影响气孔开闭<sup>[21,29]</sup>。DREB2A 特定结构域对于稳定蛋白质有重要作用, 以不依赖 ABA 的方式负调节植物对渗透和热胁迫的应答<sup>[30]</sup>。GRF (growth-regulation factor) 蛋白在拟南芥中有 7 个家族成员, 其中, GRF7 是渗透及热胁迫应答中的负调控因子。正常生长条件下, GRF7 结合 *DREB2A* 基因启动子的一小段序列并抑制其表达; 酵母双杂交实验显示 DREB2A 可通过一种泛素 E3 连接酶 DRIP1/2 (DREB2A-interaction protein 1/2) 介导的 26s 蛋白酶体泛素化途径降解失活<sup>[29-30]</sup>。

#### 4 展望

近几年 ABA 相关代谢研究已取得突破性进展, 但仍有许多问题值得探讨。如高等植物中转录因子参与的合成代谢调控以及其中一些关键基因功能研究仍旧匮乏; 信号转导中相关转录因子与下游基因的关系仍需确定; 糖类、氨基酸及其他化合物调控 ABA 信号稳定性方面的问题也亟待解决; 植物 ABA 响应除干旱和盐害之外的其他非生物胁迫的分子机制也有待完善。另外, 更多转录因子的鉴定及功能研究也为揭示 ABA 在植物生长发育及植物对环境胁迫的响应等方面中的作用提供助力, 将这些理论应用于农业生产也是众多科研人员的夙愿。

#### [参 考 文 献]

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 7版. 北京: 高等教育出版社, 2012: 219
- [2] Zhang XL, Jiang L, Xin Q, et al. Structural basis and functions of abscisic acid receptors PYLs. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 88
- [3] Jiang Y, Liang G, Yu D. Activated expression of *WRKY57* confers drought tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2012, 5: 1375-88
- [4] Liu S, Lv Y, Wan XR, et al. Cloning and expression analysis of cDNAs encoding ABA 8'-hydroxylase in peanut plants in response to osmotic stress. *PLoS One*, 2014, 9: e97025
- [5] Tsai AY, Gazzarrini S. Trehalose-6-phosphate and SnRK1 kinases in plant development and signaling: the emerging picture. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 119
- [6] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-

- dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in and plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 21: 133-9
- [7] Fujita Y, Yoshida T, Yamaguchi-Shinozaki K. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants. *Plant Physiol*, 2013, 147: 15-27
- [8] Ruth F. Abscisic acid synthesis and response. *Plant Biologist*, 2013: e0166
- [9] Liang JH, Yang LX, Chen X, et al. Cloning and characterization of the promoter of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene in *Arachis hypogaea* L. *Biosci Biotech Bioch*, 2009, 73: 2103-6
- [10] Hong L, Hu B, Liu X, et al. Molecular cloning and expression analysis of a new stress-related *AREB* gene from *Arachis hypogaea*. *Biol Plantarum*, 2013, 57: 56-62
- [11] Li XY, Liu X, Yao Y, et al. Overexpression of *Arachis hypogaea AREB1* gene enhances drought tolerance by modulating ROS scavenging and maintaining endogenous ABA content. *Int J Mol Sci*, 2013, 19: 12827-42
- [12] Brocard IM, Lynch TJ, Finkelstein RR. Regulation and role of the *Arabidopsis* abscisic acid-insensitive 5 gene in abscisic acid, sugar, and stress response. *Plant Physiol*, 2002, 129: 1533-43
- [13] Jensen MK, Lindemose S, d Masi F, et al. ATAF1 transcription factor directly regulates abscisic acid biosynthetic gene *NCED3* in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Open Biol*, 2013, 3: 321-7
- [14] Lisso J, Schroder F, Schippers JH, et al. NFXL2 modifies cuticle properties in *Arabidopsis*. *Plant Signal Behav*, 2012, 7: 551-5
- [15] Wang ZY, Xiong L, Li W, et al. The plant cuticle is required for osmotic stress regulation of abscisic acid biosynthesis and osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23: 1971-84
- [16] Zheng Y, Huang Y, Xian W, et al. Identification and expression analysis of the Glycine max *CYP707A* gene family in response to drought and salt stresses. *Ann Bot*, 2012, 110: 743-56
- [17] Nambara E, Marion P. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 56: 165-85
- [18] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, et al. AREB1 is a transcription activator of novel ABRE dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 3470-88
- [19] Radchuk R, Emery RJ, Weier D, et al. Sucrose non-fermenting kinase 1(SnRK1) coordinates metabolic and hormonal signals during pea cotyledon growth and differentiation. *Plant J*, 2010, 61: 324-38
- [20] Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 170-7
- [21] Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, et al. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J*, 2010, 61: 672-85
- [22] Uno Y, Furihata T, Abe H, et al. Arabidopsis basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 11632-7
- [23] Gao SQ, Chen M, Xu ZS, et al. The soybean GmbZIP1 transcription factor enhances multiple abiotic stress tolerances in transgenic plants. *Plant Mol Biol*, 2011, 75: 537-53
- [24] 高世庆. 大豆、小麦抗逆相关*Gm/TaAREB*转录因子基因、启动子克隆及功能鉴定[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007
- [25] Jin XF, Xiong AS, Peng RH, et al. OsAREB1, an ABRE-binding protein responding to ABA and glucose, has multiple functions in *Arabidopsis*. *BMB Rep*, 2010, 43: 34-9
- [26] Furihata T, Maruyama K, Fujita Y, et al. Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 1988-93
- [27] Fujita Y, Fujita M, Satoh R, et al. AREB1 is a transcription activator of novel ABRE dependent ABA signaling that enhances drought stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2005, 17: 3470-88
- [28] Takahashi Y, Ebisu Y, Kinoshita T, et al. bHLH transcription factors that facilitate K<sup>+</sup> uptake during stomatal opening are repressed by abscisic acid through phosphorylation. *Sci Signal*, 2013, 6: 34-48
- [29] Ando E, Ohnishi M, Wang Y, et al. TWIN SISTER OF FT, GIGANTEA, and CONSTANS have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2013, 162: 1529-38
- [30] Sakuma Y, Maruyama K, Qin F, et al. Dual function of an Arabidopsis transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 18822-7