

植物激素——脱落酸(ABA)的细胞信号转导机制

周杨杨,左圆圆,李小平

(淮北师范大学 生命科学院/安徽省资源植物重点实验室,安徽 淮北 235000)

摘要:植物激素脱落酸(ABA)参与从种子萌发到植物开花、结果和衰老等多个生长发育过程。研究 ABA 细胞信号转导的分子机制对进一步阐明其功能具有重要的意义。通过介绍 FCA(Flowering Control Locus A)、Mg 离子螯合酶 H 亚基(ABAR/CHLH)、G 蛋白偶联受体(GCR2)、GTG1/GTG2(GPCR-type G-Proteins1/2)和 PYR1/PYL/RCAR 在 ABA 信号传导途径中的作用模式,阐述了其能够接受 ABA 信号并激活相关下游组分,从而完成其生理功能。

关键词:ABA 受体;信号转导;PYR1/PYL/RCAR

中图分类号:Q945

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2011)07-0014-04

1963 年 F. T. addincontt 等从棉铃(*Gossypium hirsutum*)中提纯了一种物质能显著促进棉苗外植体叶柄脱落,称为脱落素 II。1965 年证实,该脱落素 II 和休眠素为同一种物质,统一命名为脱落酸(abscisic acid, ABA),是一种具有倍半萜结构的植物激素。天然植物激素脱落酸是顺式结构,系统名是 2-顺式,4-反式-5-(1-羟基-4-氧代-2,6,6-三甲基-2-环己烯-1-基)-3-甲基-2,4-戊二烯酸(见图 1)。

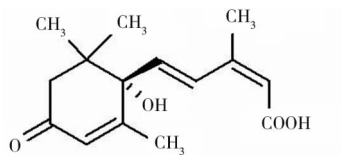


图 1 植物激素脱落酸的分子结构

ABA 作为一种植物激素在植物生长发育过程中起重要作用,如促进果实与叶片脱落、器官衰老和气孔关闭,影响植物开花、调节种子和胚的发育等生理功能^[1-5]。但是,ABA 通过何种机制发挥其生理作用,目前还不得而知。近年来,利用模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和其它相关植物,对 ABA 细胞信号转导进行了广泛研究,

发现 FCA、ABAR(CHLH 或 GUN5)、GCR2、GTG1/GTG2、PYR1/PYL/RCAR 能够感受 ABA 的信号,具有 ABA 受体的功能。ABA 信号转导的研究虽取得了一定的进展,但还有很多 ABA 信号组分没有被阐述清楚,了解 ABA 在植物体内的分子调控机制,对现代分子育种具有重要的应用价值。该文就近年来 ABA 细胞信号转导有关进展进行综述。

1 FCA 在 ABA 信号传导途径中的作用

FCA(Flowering Control Locus A)曾经被认为是 ABA 受体^[6],但进一步的实验发现 FCA-FY 复合体的形成并不受 ABA 影响,FCA 并不能特异结合 ABA^[7-8],表明 FCA 不具备 ABA 受体功能。

2 Mg 离子螯合酶 H 亚基(ABAR/CHLH)参与 ABA 信号传导

研究发现一种调节气孔运动的脱落酸特异性结合蛋白,命名为 ABAR。ABAR 基因编码一个定位于质体内参与催化叶绿素合成和质体-核信号转导的 Mg 离子螯合酶 H 亚基(CHLH)。Mg 离子螯合酶催化 Mg 离子进入原卟啉 IX 中形成 Mg 卟啉,此酶由 CHLH、CHLD 和 CHLI 3 种亚基组成,亚基 CHLH 具有结合卟啉的功能。对 ABAR 基因研究发现,植物体中 ABAR 基因表达量的变化影响 ABA 结合位点的数目,并不影响 ABAR 与 ABA 的亲合性,而且 ABAR 只能与(+)-ABA 结合,表明 ABAR/CHLH 可能是 ABA 的受体。遗传学实验发现 ABAR 基因表达下调的拟南芥植株对 ABA 不敏感,表达上调的

收稿日期:2011-03-12

基金项目:国家自然科学基金资助项目(3095745);安徽省教育厅自然科学基金资助项目(kj2007B110);安徽省优秀青年教师基金资助项目(2007jq1161);安徽省资源植物重点实验室资助项目

第一作者简介:周杨杨(1985-),男,安徽省淮北市人,在读硕士,从事植物分子生物学研究。E-mail:zhouyy_1986@yahoo.cn。

通讯作者:李小平(1972-),男,安徽省巢湖市人,博士,副教授,从事分子生物学研究。E-mail:lixpeyou@yahoo.com.cn。

拟南芥植株对 ABA 超敏感,对生理性失水速率降低。这些结果暗示 ABAR 可能是脱落酸信号通路中的重要组分^[9]。

ABAR 基因的下调,会引起基因 *RD29A*、*MYB2*、*ABI4*、*ABI5* 表达水平的降低,而对 ABA 信号起负调节效应的基因 *ABI1*、*ABI2* 和 *CIPK5* 的表达则增强。随着 *ABAR* 表达水平的降低,叶气孔运动对 ABA 的不敏感程度也逐步增强,而叶片中叶绿素和 Mg 卟啉含量的变化并不影响 ABA 调节的气孔运动,*ABAR* 基因的表达受抑也不影响叶绿素和 Mg 卟啉的含量。这些结果说明 *ABAR* 在 ABA 信号通路中起一定的作用并可能直接接受 ABA 信号^[9]。

3 G 蛋白偶联受体(GCR2)

G 蛋白偶联受体(GPCR)是一类能与 G 蛋白相互作用而形成复合物的蛋白。在真核生物中,GPCR 介导位于质膜上胞内外信号识别,参与生物体内许多重要的生理活动,该过程是一种较为保守的机制。近来发现,在拟南芥基因组中有一种 GPCR 位于细胞膜上并对 ABA 具有很高的亲和力,有一个 ABA 结合位点并具有饱和性,称之为 GCR2。GCR2 对 ABA 不敏感,种子不经过休眠可以正常萌发,外加 ABA 时气孔正常张开且气孔开度比野生型大,ABA 对内向 K 电流没有影响,突变体失水较多;GCR2 过表达体的种子对 ABA 有“超敏”反应,幼苗发育受 ABA 抑制明显,突变体失水较少。

GCR2 由多段跨膜的 α 螺旋组成,与膜脂以疏水作用结合得较为稳定,酸性较强的缓冲液和去垢剂不易将其溶解。ABA 不存在的情况下,GCR2 与 GPA1 结合形成 GCR2-GPA1 复合物;当加入 ABA 后,ABA 与之结合即导致 GCR2-GPA1 复合物的解离,并促使结合了 GTP

的 GPA1(GTP-GPA1)与 G 蛋白的 β 和 γ 亚基的解离,从而启动下游的信号转导(见图 2)^[10-13]。

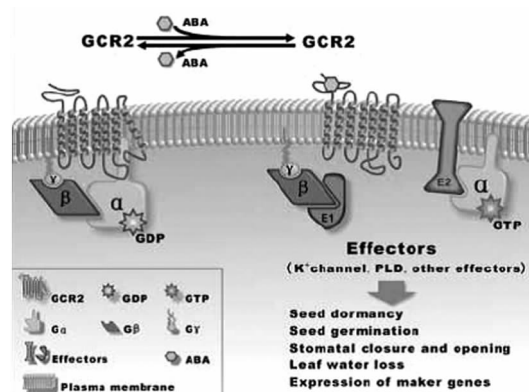


图 2 GCR2 介导的 ABA 信号转导模式

4 GTG1/GTG2 (GPCR-type G-Proteins1/2)参与 ABA 信号转导

GTG1 与 GTG2 是 G-蛋白偶联受体 GPCRs (G-protein-coupled receptors) 的新成员,具有典型的跨膜结构,与 GTP 结合且具有 GTP 酶活性,与 GPA1 结合抑制自身 GTP 酶活性。GTGs-GTP 可以特异结合 ABA,暗示 GTGs 可能是 ABA 信号转导中的重要成员。GTG1/GTG2 双突变体对 ABA 有一定程度的不敏感性,但单突变体对 ABA 的敏感性与野生型没有差异,说明 GTG1 与 GTG2 存在功能冗余。

ABA 不存在的情况下,GPA1-GTP 维持 GTGs 的 GTP 酶活性,以 GTGs-GTP 的形式存在,ABA 信号不会向下游传导;ABA 存在的情况下,GTGs-GDP 与 ABA 结合形成 ABA-GTGs-GDP 复合体,激活 ABA 下游信号分子。GPA1-GTP 与 EDTA 均抑制 GTGs 的 GTP 酶活性,EDTA 还抑制 ABA-GTGs-GDP 复合体的形成(见图 3)^[14-15]。

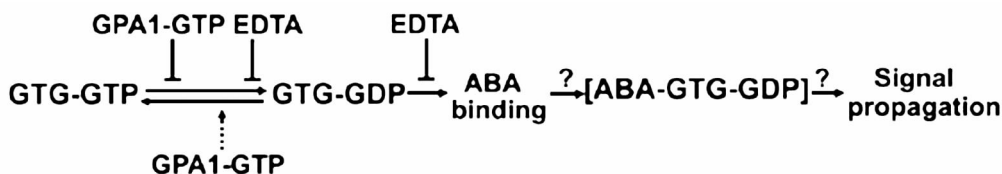


图 3 GTGs 在 ABA 信号途径中的作用

5 ABA 受体家族 PYR1/PYL/RCAR

PYR1/PYL/RCAR 可以特异结合 ABA,并能够结合 (-)-ABA,并对外源无生物活性 (-)-

ABA 也具有生物效应。

PYR1/PYL/RCAR 是具有 14 个成员的 STAT 蛋白家族。四重突变体(*pyr1;pyl1*;

pyl2; pyl4) 表型、比三突变体 (*pyr1; pyl1; pyl4*) 表型明显, 突变体 *pyr1* 在 ABA 存在情况下与野生型相比没有明显差别。四重突变体 (*pyr1; pyl1; pyl2; pyl4*) 在 $0.9 \mu\text{M}$ (+)-ABA 的 1/2MS 培养基上与 *abi1* 表型一致, 对 ABA 极度不敏感。ABA 信号下游基因 *RD29A* 在四突变体 (*pyr1; pyl1; pyl2; pyl4*) 中的表达受 ABA 诱导明显低于野生型^[16]。

在 ABA 存在的情况下, PYR1/PYL/RCAR 结合蛋白磷酸酶 2C 类 (PP2Cs) 形成复合体, 抑制蛋白磷酸酶 2C 类 (PP2Cs) 的功能。PYR1/PYL/

RCAR 抑制蛋白磷酸酶 2C (PP2Cs) 活性从而激活 SnRK2s (SNF1-related kinase2), 具活性的 SnRK2s 进一步激活转录因子 ABFs/AREB1 [basic leucine zipper (bZIP) transcription factors] 从而启动相关下游基因的表达; 当没有 ABA 时, PP2C 不与 PYR1/PYL/RCAR 结合。PP2CA 可以通过结合 OST1 抑制其活性导致 SLAC1 (SLOW ANION CHANNEL 1) 不能够被激活, Cl⁻ 内流气孔张开。同时 PP2CA 也可以直接去磷酸化 SLAC1 从而 Cl⁻ 内流气孔张开 (见图 4)^[16-19]。

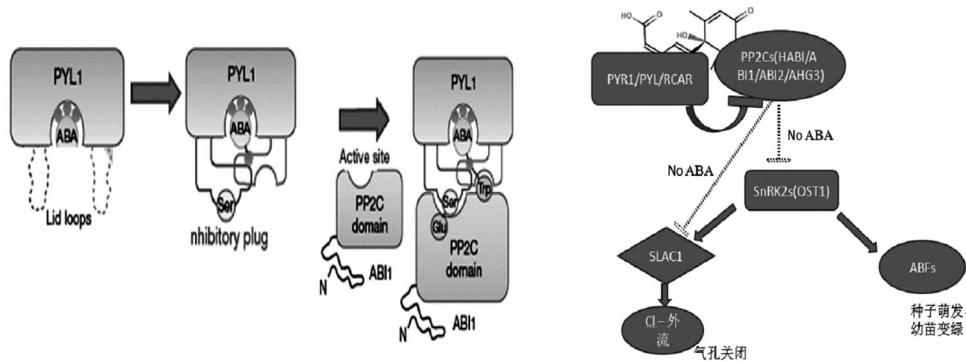


图 4 PYR1/PYL/RCAR 作用模式

PYR1 是有三股螺旋和七股 β 折叠片折叠成 $\beta 1-\alpha 2-\eta 1-\beta 2-\beta 3-\beta 4-\beta 5-\beta 6-\beta 7-\alpha 3$ 。高度弯曲的 β 折叠片包围着三股螺旋, 另一侧是 $\alpha 1$ 螺旋。 $\alpha 2$ 、 $\eta 1$ 和 $\alpha 3$ 与高度弯曲的 β 折叠片形成配体结合位点, (+)-ABA 分子结合在这个位点并引起 PYR1 构象发生改变, 当 (+)-ABA 分子进入这个位点接着被 $\beta 3-\beta 4$ 和 $\beta 5-\beta 6$ 构成的 2 个环覆盖, 构象的改变不仅能够紧紧地抓住 (+)-ABA 分子, 而且 $\beta 3-\beta 4$ 和 $\beta 5-\beta 6$ 构成的 2 个环分别暴露 2 个结合位点, 能够与 PP2Cs 紧密结合, 形成一个复合体从而抑制了 PP2Cs 的磷酸酶活性, 激活 SnRK2s (见图 5)^[20]。

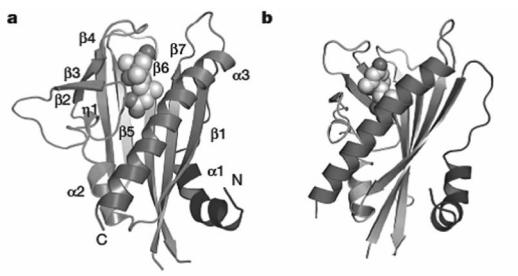


图 5 PYR1 的结构

6 结论与展望

ABAR/CHLH 影响种子萌发、气孔开闭和幼苗生长发育等, 暗示其在 ABA 信号通路中具有重要功能, 但下游的物质目前还没有鉴定出来, ABAR 怎样识别 ABA 信号的过程还没有研究清楚, 仍需进一步研究^[9]。

GCR2 是定位于质膜表面, 参与 ABA 诱导的一系列生理活动。但 GCR2 的表型还需要进一步分析^[21]。

GTG1 与 GTG2 是 G-蛋白偶联受体中的一种, 具有典型的跨膜结构, 而且 GTG1/GTG2 双突变体对 ABA 有一定的不敏感性, 证明 GTGs 能够特异结合 ABA, GTGs 作为 ABA 信号途径中的关键组分备受关注。

PYR1/PYL/RCAR 作为一个 ABA 受体家族得到了一系列证明, 实验证明 PYR1/PYL/RCAR 是通过接受 ABA 分子分别与 PP2Cs 形成复合体抑制了 PP2Cs 磷酸酶的活性从而释放了 SnRK2s (SNF1-related kinase2) 的活性, 使 ABA 信号向下游传递。同时, 在结构上也表明 PYR1/PYL/RCAR 是接受 ABA 后构象发生改变从而能够与 PP2Cs 结合形成复合体。PYR1/PYL/

RCARABA 被证明具备 ABA 受体功能,为进一步理解 ABA 信号转导途径夯实了基础。

ABA 受体的探索过程是非常艰难的,也许与该激素的生理学功能有一定的关系。不难想象,受体的时空性是否存在,不同环境、不同因子(因素)、不同器官或组织或细胞采用不同的受体模式还需要进一步探究。单细胞研究和单分子成像技术将打开植物激素受体真正的大门。

参考文献:

- [1] Bleecker A B, Patterson S E. Last exit: senescence, abscission, and meristem arrest in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 1169-1179.
- [2] Finkelstein R R. Studies of abscisic acid perception finally flower [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18: 786-791.
- [3] Leonardi A S, Heimovaara D, Wang M. Differential involvement of abscisic acid in dehydration and osmotic stress in rice cell suspension [J]. *Plant Physiol.*, 1995, 93: 31-37.
- [4] Mishra G, Zhang W, Deng F, et al. A bifurcating pathway directs abscisic acid effects on stomatal closure and opening in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2006, 312: 264-266.
- [5] Gao Y, Zeng Q, Guo J, et al. Genetic characterization reveals no role for the reported ABA receptor GCR2 in ABA control of seed germination and early seedling development in *Arabidopsis* [J]. *Plant J.*, 2007, 52: 1001-1013.
- [6] Razem F A, El-Kereamy A, Abrams S R, et al. The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor [J]. *Nature*, 2006, 439: 290-294.
- [7] Fawzi A, Razem Ashraf E, Suzanne R, et al. FCA does not bind abscisic acid [J]. *Nature*, 2006, 439: 290-294.
- [8] Yun H J, Jeong H L, Kim J K. Abscisic acid does not disrupt either the *Arabidopsis* FCA - FY interaction or its rice counterpart in *vitro* [J]. *Plant Cell Physiol.*, 2008, 49: 1898-1901.
- [9] Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q, et al. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor [J]. *Nature*, 2006, 443: 823-826.
- [10] Hirayama T, Shinozaki K. Perception and transduction of abscisic acid signal: keys to the function of the versatile plant hormone ABA [J]. *Trends Plant Sci.*, 2007, 12: 343-351.
- [11] Koelle M R. Heterotrimeric G protein signaling: getting inside the cell [J]. *Cell*, 2006, 126: 25-27.
- [12] Lee S C, Wen Z L, Bob B, et al. A protein kinase-phosphatase pair interacts with an ion channel to regulate ABA signaling in plant guard cells [J]. *P. N. A. S.*, 2009, 50: 21419-21424.
- [13] Liu X, Yue Y, Li B, et al. A G-protein coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid [J]. *Science*, 2007b, 315: 1712-1716.
- [14] Pandey S, Chen J G, Assmann S M. G-protein complex mutants are hypersensitive to abscisic acid regulation of germination and postgermination development [J]. *Plant physiology*, 2006, 141: 243-256.
- [15] Pandey S, Nelson D C, Assmann S M. Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2009, 136: 136-148.
- [16] Park S Y, Fung P, Nishimura N, et al. Abscisic acid inhibits its type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins [J]. *Science*, 2009, 324: 1068-1071.
- [17] Fujii H, Chinnusamy V, Americo Rodrigues, et al. In vitro reconstitution of an abscisic acid signaling pathway [J]. *Nature*, 2009, 462: 660-664.
- [18] Ma Y, Izabela S, Korte A, et al. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors [J]. *Science*, 2009, 324: 1064-1068.
- [19] Santiago J, Dupeux F, Round A, et al. The abscisic acid receptor PYR1 in complex with abscisic acid [J]. *Nature*, 2009, 462: 665-668.
- [20] Miyazono K I, Miyakawa T, Sawano Y, et al. Structural basis of abscisic acid signaling [J]. *Nature*, 2009, 462: 609-614.
- [21] Zhang J Z, Creelman R A, Zhu J K. From laboratory to field, using information from *Arabidopsis* to engineer salt, cold, and drought tolerance in crops [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135: 615-621.

Molecular Transduction Mechanism of Plant Hormone Abscisic Acid (ABA)

ZHOU Yang-yang, ZUO Yuan-yuan, LI Xiao-ping

(Life Sciences College of Huaibei Normal University/Key Lab of Resource Plants in Anhui Province, Huaibei, Anhui 235000)

Abstract: Phytohormone abscisic acid (ABA) plays a pivotal role in various processes involved in seeds germination and maturation, plant flowering and organ senescence. Study on how ABA signals are perceived and relayed is necessary for dissecting its molecular functions in higher plant. The functions of accepting ABA signal and activating related downstream component so as to complete physiological function were elaborated through introducing the action modes of FCA, ABAR/CHLH), GCR2, GTG1/GTG2 and PYR1/PYL/RCAR in perceiving ABA's signal.

Key words: ABA receptor; signal transduction; PYR1/PYL/RCAR