

脱落酸介导的逆境响应信号传导系统 及在藻类中的分布与功能*

牛建峰^{1,2} 王霞^{1,3} 余斌^{1,3} 王广策^{1,2①}

(1. 中国科学院海洋研究所 实验海洋生物学重点实验室, 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生物与生物技术实验室, 青岛 266071; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 植物激素是一类由植物合成的痕量有机物质, 调控着植物的生长发育及对环境的适应。藻类属低级植物类群, 且具有与高等植物类似的激素类型, 相对而言, 藻类中激素含量更少, 却发挥着更高效的生理活性。无论针对藻类还是高等陆地植物, 胁迫响应研究一直是十分活跃的领域。其中, 脱落酸(abscisic acid, ABA)作为应激激素, 所起的调节作用已得到人们的普遍共识。本文总结了近年来 ABA 在藻类中的分布, ABA 对抗氧化酶系的调控, ABA 信号传导路径在陆地植物中的发现与代谢机制, 以及利用蛋白质分子系统学对 ABA 信号传导途径的起源与进化。在此基础上提出: 未来藻类 ABA 参与的抗逆代谢调控研究应着重以潮间带海藻为材料, 参考陆地植物研究的成果, 应用生物信息学, 结合生物化学等手段, 进行相关机制的探索。

关键词 植物激素; ABA; 活性氧; 逆境响应; 信号传导

中图分类号 S917.3 **doi:** 10.12036/hyxxjk20160721001

植物激素是一类由植物自身合成的痕量有机物质, 具有结构简单、生理效应复杂的特点(Santner et al., 2009)。通常来说, 同一激素可调控多个代谢过程, 而同一特定生理过程往往需要多种不同激素的协同作用。这些激素间的相互作用与外界环境信号一起构成了非常精细和复杂的网络(Wolters and Jürgens, 2009), 调控着植物的生长发育及其对外界环境的适应(康云艳等, 2007)。植物激素研究在信号途径解析及相关基因克隆、功能鉴定等方

面的发展, 使得人们对植物激素的合成、运输、降解和信号转导及激素在植物代谢中的作用有了比较深入的了解(熊国胜等, 2009)。对植物激素功能的研究, 为合理利用植物激素、有目的地进行植物生长发育等过程的调控奠定了基础。目前, 一些生长调节物质, 包括生长素、细胞分裂素及乙烯等类似物已被广泛开发和应用, 其对我国农作物和果蔬农业的化学控制作出了重要贡献(许智宏等, 2006)。例如, 通过对乙烯信号转导途径的调控, 人们培

* 资助项目: 国家自然科学基金面上项目(41476140)。牛建峰, 男, 副研究员, E-mail: jf_niu@qdio.ac.cn

① 通讯作者: 王广策, 男, 研究员, 主要从事藻类生理与分子发育调控研究, E-mail: gcwang@qdio.ac.cn

收稿日期: 2016-7-21, 收修改稿日期: 2016-08-02

育了耐储藏的转基因番茄(温小杰等, 2010)。

藻类属低级植物类群, 虽然其形态简单, 但它们的生长、发育同样受激素的调控。20世纪40年代, Van Overbeek 使用燕麦胚芽鞘弯曲法检测到褐藻中含有植物激素活性, 此后, 一系列具有生长素活性(Featonby-Smith and Van Staden, 1984)、细胞分裂素活性(Zhang et al., 1991)、脱落酸活性(Hussain and Boney, 1973)和赤霉素活性(Jacobs, 1993)的物质相继被检测出来。目前, 已发现的激素大多与高等植物体内的激素类似, 其含量更少, 却发挥着更高效的生理活性作用(刘雪梅, 2012)。

无论是藻类还是高等陆地植物, 胁迫响应机制研究一直是十分活跃的领域之一。在对抗胁迫的各种机制中, 脱落酸(abscisic acid, ABA)所起的调节作用已得到人们的普遍共识。ABA 是以异戊二烯为基本单位的一种倍半萜羧酸类植物激素, 其最典型的功能在于可提高植物对抗干旱、寒冷、高温、失水胁迫的能力, 因而被称为胁迫激素或应激激素(温小杰等, 2010)。ABA 介导的逆境响应过程可简单概括为胁迫因子作用下, 内源 ABA 含量增加, 多种抗逆基因被诱导表达, 植物抗性增强。研究还发现, 这些抗逆相关基因的表达也可以被外源添加的 ABA 所诱导。

1 脱落酸的鉴定

ABA 最初由美国科学家于1963年从棉铃中提取的, 因其能显著促进棉苗外植体叶柄脱落而被称为脱落素 II。英国 Wareing 等也从槭树叶片中提取到一种能控制植物休眠的物质, 被命名为休眠素。1965年证实, 脱落素 II 和休眠素为同一种物质, 统一命名为 ABA。随后证实, ABA 广泛存在于陆地植物中。

ABA 作为一种逆境相关激素, 在藻类中也普遍存在。1973年, Hussain 和 Boney(1973)运用质谱法在节结囊叶藻(*Ascophyllum nodosum*)中检测到了该激素的存在, 此后, 通过酶联免疫

的方法, Hirsch 等(1989)检测了 64 个藻类物种中激素的含量, 这些藻隶属于 9 门 20 纲 36 目, 具有不同的进化地位, 包括了从单细胞原核藻到高度分化的大型藻; 同时, 这些藻采自不同的地区, 既有南半球种类, 也有北半球种类; 它们生长于不同的生态位, 包括淡水藻、海水藻、寄生藻, 及对高盐、低 pH、热和冷具有抗性的抗逆种类。研究发现, 所有这些藻类中均含有 ABA 类物质, 浓度为 0.5 μ g/mol 至 0.22mg/mol, 其中 95%以上是 ABA。如使用鲜重或叶绿素及蛋白浓度表示, ABA 含量为 3~34ng/g(鲜重), 6~330ng/g(叶绿素)及 10~136ng/g(蛋白)。同时发现, 富含类胡萝卜素的藻类 ABA 含量明显低于绿色藻类; 无色藻类 ABA 含量高于相应的含色素的品系; ABA 含量与藻类的分化程度呈正相关, 分化程度越高, 其 ABA 含量越高。因此, ABA 并不仅分布于茎叶植物, 也广泛分布于藻类植物, 包括原核的蓝细菌及无色藻类, 但从细菌中未检测到 ABA。到目前为止, 在约 100 种藻类中鉴定出了 ABA, 其分布于红藻门(Rhodophyta)、褐藻门(Phaeophyta)、隐藻门(Cryptophyta)、硅藻门(Bacillariophyta)、裸藻门(Euglenophyta)及绿藻门(Chlorophyta)等(Hartung, 2010)。

2 ABA 参与的抗逆响应相关研究

2.1 ABA 通过诱导活性氧清除系统活性的增加而提高植物抗氧化防护能力

据报道, 水分胁迫下小麦幼苗中首先产生 ABA 和活性氧(reactive oxygen species, ROS), 随后抗氧化酶活性增加(Jiang and Zhang, 2001)。ABA 抑制剂钨酸盐处理的植株中抗氧化酶活性未增加, 而外加 ABA 可以逆转钨酸盐的抑制效应, 暗示着 ABA 可增强抗氧化酶的活性(Yoshida et al., 2004)。

ROS 是胁迫反应的中间产物, 在植物组织受到环境胁迫时大量生成(Fryer et al., 1998)。ROS 主要包括 $\cdot\text{O}_2^-$ 、 H_2O_2 、 $\cdot\text{OH}$ 和 $^1\text{O}_2$

类型, 植物细胞的叶绿体、线粒体、过氧化物酶体、细胞壁、质膜等部位都可产生 ROS。低浓度的 ROS 可诱导防御基因表达和适应反应, 高浓度的 ROS 则会损害细胞, 造成细胞死亡。因此, 细胞内的 ROS 水平必须被严格控制(Xiong et al., 2001)。正常条件下, ROS 的生成和清除处于一定的平衡状态, 不会对细胞造成损伤。在高等植物中, 过氧化氢产生的酶性来源包括质膜烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)氧化酶、细胞壁过氧化物酶、质外体草酸氧化酶和胺氧化酶(Neill, 2002)。非酶性来源包括叶绿体经梅勒反应(Mehler reaction)生成的 $\cdot\text{O}_2^-$, 过氧化物酶体经乙醇酸循环产生的 H_2O_2 , 线粒体末端氧化系统产生的 H_2O_2 。ABA 能够诱导植物细胞内 $\cdot\text{O}_2^-$ 和 H_2O_2 等 ROS 的大量产生。而用 ABA 抑制剂钨酸盐处理时, 则减少了 $\cdot\text{O}_2^-$ 和 H_2O_2 的生成, 降低了植物抗氧化防护能力(Jiang and Zhang, 2002a)。由此可见, ABA 诱导的 ROS 对于信号转导具有极其重要的意义。

作为细胞内过氧化氢主要来源之一的 NADPH 氧化酶也含有 Ca^{2+} 结合结构域(Keller et al., 1998; Torres et al., 1998)。而且, Ca^{2+} 结合蛋白 CaM 调控激酶活性, 产生 NADPH 氧化酶活性所需的 NADPH, 诱导 ROS 产生(Sagi and Fluhr, 2001), Ca^{2+} /CaM 能结合并且激活连环蛋白(catenin, CAT), 使 H_2O_2 水平下降(Yang and Poovaiah, 2002)。近年来的研究表明, 在 ABA 诱导的玉米叶片抗氧化防护过程中, Ca^{2+} 、NADPH 氧化酶及 ROS 之间的互作起着至关重要的作用(Jiang and Zhang, 2003)。这些结果表明, Ca^{2+} 可能既是 ROS 的上游信号分子, 也可能是 ROS 清除的下游信使。

已有证据显示, ABA 不仅诱导植物抗氧化酶基因的表达, 而且也增强抗氧化防护酶的活性。例如, 总超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、Cu/Zn-SOD、Mn-SOD、

Fe-SOD、CAT、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和糖皮质激素受体(glucocorticoid receptor, GR)的活性(Yoshida et al., 2004)在 ABA 积累的条件下会明显增加。Jiang 等(2001, 2002a, 2002b)的研究结果显示, ABA 不仅能诱导玉米叶片中抗氧化防护酶活性提高, 而且也能使得非酶性的抗氧化剂, 如抗坏血酸、谷胱甘肽、生育酚和类胡萝卜素含量提高, 但与之对应的, 钨酸盐处理的植株在水分胁迫下抗氧化酶活性并未升高, 而外源的 ABA 则可以逆转钨酸盐的抑制效应。这暗示了内源 ABA 对植物体中水分胁迫诱导的抗氧化防护具有显著的正调节作用, 能诱导包括酶类和非酶类组成的整个抗氧化防护系统能力的提高。

2.2 藻类中 ABA 通过调控多种代谢途径对逆境产生适应

尽管早在 20 世纪 70 年代就已确认藻类中含有内源 ABA(Tillberg, 1970; Tietz et al., 1986, 1989), 而且随后的研究也证明 ABA 广泛分布于藻类植物中, 但是关于藻类 ABA 生理作用的研究进展却相对缓慢, 对 ABA 在藻类中的确切功能仍不明确。研究发现, 盐藻 *Dunaliella parva* 在高渗胁迫 3h 内就可引起细胞质中 ABA 浓度升高, 且 ABA 含量随盐度胁迫程度的增加而增加; 在另一种盐藻 *D. acidophila* 中, ABA 含量随培养基 pH 的升高而增加; 类胡萝卜素合成抑制剂达草灭的使用会引起 *D. acidophila* 内源 ABA 含量的增加; 外源 ABA 的施用, 并不影响 *D. acidophila* 或 *D. parva* 的光合作用与呼吸作用, 也不能影响黑暗下盐藻对高盐胁迫的适应。在小球藻 (*Chlorella vulgaris*)中, 高温、干旱、酸或盐度等多种环境因子均能诱导 ABA 浓度的增加(Cowan and Rose, 1991; Tominaga et al., 1993; Bajguz, 2009)。对用 ABA 处理 24h 后的莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)来说, 短期失水胁迫对其造成的伤害与未经处理的样本无

明显差异; 而用 ABA 处理的样本的细胞内活性氧含量显著下降, 同时过氧化氢酶与抗坏血酸氧化酶表达增加, 这些结果说明 ABA 既可抑制活性氧的产生, 又可诱导抗氧化酶的表达, 最终减缓失水对莱茵衣藻造成的伤害, 与在高等植物中的作用一致, 但不能降低失水或高盐胁迫导致的对藻体的直接损伤(Yoshida et al., 2003, 2004)。在 150mmol/L ABA 的作用下, 低温和强光胁迫使莱茵衣藻光合活性的降低可以适当得到减缓, 但甜菜碱、类胡萝卜素及脂肪酸的合成没有上调, 而在高等植物遭受胁迫时, 这些抗逆物质通常由 ABA 诱导合成。莱茵衣藻中, 铜离子胁迫也会诱导细胞内活性氧的增加。已有研究表明, ABA 可以抑制铜离子诱导的活性氧的产生, 从而明显减缓重金属对生长的抑制作用。ABA 诱导的对重金属离子胁迫的响应机制在高等植物中未见报道, 这种机制很可能是藻类特有的 ABA 抗逆响应作用通路(Yoshida et al., 2003, 2004)。在单细胞绿藻, 如杜氏盐藻(*D. salina*)中, ABA 可能作为一种类胡萝卜素形成调控因子而起作用, 在高盐胁迫下诱导产生类胡萝卜素物质(Cowan and Rose, 1991)。

藻类中 ABA 在胁迫条件下的累积对藻类生理产生影响与调控, 使其对逆境产生适应, 只是 ABA 作为抗逆激素行使功能的一种形式, 更为重要的是, ABA 还可能调控藻类中特异的代谢过程。例如, 微藻中 ABA 可以促进硝酸盐的吸收及呼吸作用的增强(Ullrich and Kunz, 1984)。ABA 还可以刺激雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)不动孢子的形成(Kobayashi et al., 1997), 分别采用细胞质蛋白质合成抑制剂及细胞器蛋白质合成抑制剂研究了 ABA 的调控位点, 发现在 ABA 与细胞器蛋白质合成抑制剂的共同作用下, 提高了不动孢子形成的比例, 而不加 ABA 时, 雨生红球藻从游动孢子向不动孢子的转化被完全抑制。这说明不动孢子的形成需要叶绿体中新的蛋

白质的合成, 在细胞器蛋白合成抑制剂存在的条件下, 外源 ABA 诱导了雨生红球藻不动孢子的形成过程。目前的研究结果也显示, 不动孢子的形成与干旱及活性氧胁迫相关, 因此活性氧诱导的 ABA 调控了雨生红球藻从营养细胞向不动孢子的转化(Kobayashi et al., 1997)。使用单线态氧淬灭剂和超氧阴离子自由基去除剂可以完全抑制雨生红球藻从游动孢子向不动孢子的转化, 而 ABA 加入后则可诱导不动孢子的生成, 因此干旱条件下光合系统生成的活性氧诱导了 ABA 的合成(Kobayashi et al., 1997)。而在从绿色游动孢子向红色不动孢子转化的过程中, ABA 含量最高的时期是兼养生长的营养细胞期, 不动孢子形成时, ABA 的合成显著下降, 即随着细胞的成熟, ABA 的含量降低。

2.3 ABA 介导的胁迫响应机制研究

陆地植物中, 关于 ABA 感知、信号转导及对代谢的调控已经研究得相当透彻。从 ABA 激素刺激到准确的一系列生理响应, 包括以受体为中心的 ABA 信号的细胞识别、以第二信使为中心的胞内信号转换, 以及以蛋白磷酸化为中心的信号放大与传导等过程(Leung and Giraudat, 1998)。目前, 被广泛认可的 ABA 受体蛋白家族为 PYR/PYL/RCARs, 分别由来自美国和德国两个独立的研究组用不同的方法证明, 该蛋白家族由 14 个成员组成(Ma et al., 2009; Park et al., 2009)。PYR/PYL/RCARs 可以与 ABA 发生特异性的结合, 具体作用过程可概括如下: 无 ABA 存在时, 负调控因子 Ser/Thr 磷酸酯酶 2C(PP2C)与 SnRK2 (植物特有的一类 Ser/Thr 类蛋白激酶)结合并抑制了 SnRK2 的激酶活性, ABA 信号通路处于被阻断状态(Ma et al., 2009; Park et al., 2009)。PYR/PYL/RCARs 受体与 ABA 特异结合后, 再与 PP2C 结合, 导致 SnRK2 激酶活性释放。PP2C 蛋白氨基端具有延伸出的 EF 手形钙离子结合位点, 表明 ABI1 蛋白是一种钙

离子调节的磷酸酯酶, 它通过磷酸化反应连接 ABA 到钙离子之间的信号传递(Leung and Giraudat, 1998)。Ca²⁺信号产生后, 被下游的受体识别并传递, 目前已知的受体主要有钙依赖蛋白激酶(Ca²⁺ dependent protein kinase, CDPKs 或 CPKs)、钙调磷酸酶亚基样蛋白(calcinurium B-like, CBLs)、钙调素(calmodulins, CaMs)和钙调素样蛋白(CaM-like, CMLs)。CPK4 和 CPK11 作为蛋白激酶, 通过磷酸化 ABA 信号途径中的转录结合因子 ABF1 和 ABF4 来实现对 ABA 信号途径的调控(Zhu et al., 2007)。ABFs 是一类亮氨酸拉链(leucine zipper)(bZIP)类型的转录因子, 通过结合 ABA 应答元件(ABRE), 参与对 ABA 信号通路的调控。ABRE 是一个保守的顺式元件, 存在于被 ABA 所诱导的基因或转录启动子中。而另外一些负调控因子 AFPs 可以结合到转录因子 ABI5 上, 导致正调控因子分解, ABA 信号传导通路被抑制。

研究报道表明, Ca²⁺信号参与了 ABA 信号转导途径, 当超表达 CPK 时, 拟南芥表现出对 ABA 的超敏感性(Chico et al., 2002)。CPK4 和 CPK11 作为蛋白激酶, 通过磷酸化 ABA 信号途径中的转录因子 ABF1 和 ABF4 来实现对 ABA 信号途径的调控 (Zhu et al., 2007)。ABA 可以诱导 Ca²⁺结合蛋白的表达(Frandsen et al., 1996)。干旱胁迫下小麦叶片的 CaM 含量迅速上升, 随胁迫程度的进一步加重, 含量又有所下降, 这一变化早于 SOD 活性的变化, 且不随可溶性蛋白质的变化而变化(黄国存等, 1995), 因而显示 CaM 在干旱信号转导中发挥重要作用。细胞溶质 Ca²⁺浓度的增加是 ABA 早期信号转导途径中的一个重要成分。最近的研究表明, ABA 和水分胁迫都可以引起 H₂O₂ 的产生, 导致细胞质 Ca²⁺和 CaM 增加。H₂O₂ 产生的酶性来源包括质膜 NADPH 氧化酶、细胞壁过氧化物酶等(Neill et al., 2002), 因此, Ca²⁺、NADPH 氧化酶及 ROS

之间的互作在植物抗氧化防护过程中起着至关重要的作用(Jiang and Zhang, 2003)。

2.4 苔藓植物中 ABA 介导的逆境响应机制

苔藓是最古老的陆地植物, 是从水生向陆生过渡的一个类群, 水生植物登陆后所面临的严重缺水环境使它们慢慢进化出了相应的机制。苔藓类植物对环境胁迫具有很强的耐性, 但对环境变化的敏感性又高于其他高等植物, 其体内较高的 ABA 含量被认为是能耐干旱的原因之一(Robinson et al., 2000)。运用外源 ABA, 郭强和王晓琴(2016)发现, 小立碗藓(*Physcomitrella patens*)中光合作用的快速恢复受 ABA 调控, 这可能是其适应极端环境的主要原因之一。李丽娟(2005)在小立碗藓中克隆了 DREB-like 基因, 发现 DREB-like 基因与高等植物 DREB 类转录因子相似性较高, 在干旱胁迫处理下能快速和强烈表达, 其机制同高等植物类似。

2.5 藻类中 ABA 介导的逆境响应机制

Lo'pez-Cristoffanini 等通过双向电泳结合质谱鉴定的技术, 在褐藻 *Pyropia orbicularis* 中发现了一批与干出相关的蛋白表达上调, 其中包括电压依赖型离子通道蛋白, 此蛋白在陆地植物中被认为在降低渗透压压力方面发挥作用, 由 ABA 诱导的离子释放介导(Geiger et al., 2009)。通过胁迫条件下蛋白组数据的分析, 发现干出引起潮间带海藻 *P. orbicularis* 中 ABA 过表达, 因而推测 ABA 的过表达导致离子通道活化, 离子的流动降低了失水对藻体造成的伤害(Lo'pez-Cristoffanini et al., 2015)。王春阳(2013)通过蛋白质生物信息学的比对分析, 在绿藻或红藻中只能发现部分参与 ABA 信号传导路径的蛋白同源物, 推测 ABA 信号转导途径在藻类中可能存在与陆地植物不完全相同的代谢路径。关于藻类中完整的 ABA 信号传导路径及具体的分子机制仍未见明确报道。

3 ABA 的代谢及其信号传导系统的起源与进化

3.1 ABA 的合成

ABA 是以异戊二烯为基本单位的一种十五碳倍半萜羧酸类植物激素, 可通过两种途径合成, 分别为类萜途径和类胡萝卜素途径。类萜途径中, 十五碳倍半萜烯内酯由甲瓦龙酸(mevalonic acid, MVA)经过焦磷酸法尼酯(farnesyl pyrophosphate, FPP), 再经过一系列未知途径形成脱落酸, 此途径又称为 C15 直接途径。类胡萝卜素途径中, ABA 通过类胡萝卜素途径合成, 首先由类胡萝卜素作为反应的前体在质体中形成玉米黄质, 后经 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)家族的催化形成黄质醛, 黄质醛在细胞质中经短链醇脱氢酶(ABA2)、醛氧化酶(AAO3)催化形成 ABA(Zeevaart and Creelman, 1988; Chernys and Zeevaart, 2000), 该途径也被称为脱落酸的间接合成途径。一般认为, 在高等植物中, 主要以间接途径合成脱落酸。

利用 ^{14}C 标记的方法, Hirsch 等(1989)在盐藻中发现了 ABA 代谢物质菜豆酸及二氢菜豆酸, 确定了 C-甲羟戊酸为前体, 在盐藻细胞中合成 ABA。这说明在微藻中已出现了同高等植物类似的 ABA 代谢途径, 调控着体内 ABA 的水平。但有研究证明, 类胡萝卜素合成抑制剂达草灭在无色藻类中并没有对 ABA 合成起到抑制作用, 反而引起 ABA 含量的增加, 说明微藻中 ABA 的合成可能与类胡萝卜素的合成无关, 存在直接合成的路径(Hirsch et al., 1989)。Sun 等(2015)检测到条斑紫菜中存在焦磷酸法尼酯合成酶, 该酶在 ABA 直接合成中发挥作用, 但未发现间接合成途径中的相关酶, 包括 NCED。由此, 推断条斑紫菜中存在 ABA 直接合成途径, 与盐藻(*Dunaliella*) (Bopp-Buhler et al., 1991)和真菌(*Cercospora cruenta*)(Yamamoto et al., 2000)中合成途径相

似, 而与高等植物中普遍存在的类胡萝卜素裂解的间接合成途径不同(Hirai et al., 2000)。因此, 藻类中可能存在与陆地植物不完全相同的 ABA 代谢途径。

3.2 ABA 信号转导路径的进化

王春阳(2013)通过蛋白比对的方法, 选取 ABA 信号传导途径主要限速酶类, 通过研究这些蛋白在单细胞藻类、多细胞藻类、苔藓植物及陆地植物中的分布情况, 发现参与 ABA 信号传导途径的同源蛋白在陆生植物中均能找到, 而绿藻或红藻中只能发现部分蛋白的同源物, 包括 PP2C、SnRK2 及依赖 ATP 的 ABA 转运蛋白 ABCG25。这说明 ABA 信号通路的起源早于陆生植物的起源。但 ABA 受体蛋白 PYR 和一些转录因子却未被鉴定出来。因而, 本文推测, 藻类中 ABA 信号传导通路可能与陆地植物存在较大区别。

植物激素的起源和进化与植物形态结构的改变及其对环境的适应是同步的, 通过对蛋白结构比对分析发现, ABA 的受体存在一个 START 结构域, 此区域决定了配基的特异性(Iyer et al., 2001)。与 ABA 受体结构最为相近的是一种脂肪氧合酶, 因而推测, 一种古老的脂肪氧合酶同源物发生了结构调整, 形成了 ABA 受体。在 PP2C-SnRK2 复合体中, 磷酸化作用、激酶失活这一机制属于广泛存在的激酶-激酶磷酸酶调控系统(Soon et al., 2012)。因此, ABA 信号通路很可能是在一个古老的激酶-激酶磷酸酶调控系统的基础上, 引入含有 START 结构域的一种酶, 进化出了更加精细和功能完善的通路。不同植物的 ABA 信号传导通路蛋白中, 特有的结构域主要存在于 ABA 受体结合蛋白及转录调控因子中。目前已知植物中参与 ABA 合成及代谢的蛋白种类较多, 且途径多样, 同时植物激素主要是次生代谢物质, 因而在低等藻类中可能存在与陆地植物截然不同的 ABA 受体及转录调控因子, 介导包括抗逆响应的多种分子过程。

4 藻类中 ABA 介导的抗逆代谢研究展望

目前, 人们已基本了解了 ABA 对藻类生长发育的影响及其在藻类中的分布, 但对 ABA 在藻类中的生物合成、运输、信号传导途径及其与其他激素之间的互作研究仍比较缺乏。此外, ABA 作用方式同陆地植物也存在较大差异。综上所述, 开展 ABA 在藻类抗逆代谢过程中的研究, 有助于完善人们对 ABA 信号转导的认识及进化的解析。基因组序列的解读、重要技术平台的建立, 使得科学家有可能在更深层次揭示植物激素的代谢、信号感知和传递, 激素间、激素与其他信号分子, 以及激素与环境间的相互作用机制(许智宏和李家洋, 2006)。结合系统进化的观点, 借鉴陆生植物研究的技术、方法与成果, 应用生物信息学结合生物化学等手段, 研究藻类 ABA 激素作用的分子机制, 是未来研究的一个重要方向。

潮间带是一种周期性水陆交替的特殊环境, 对失水、强光、温度骤变的有效适应是生活于潮间带的藻类所具有的重要代谢过程, 也是开展抗逆响应研究较好的实验材料。因而, 对藻类中 ABA 介导的抗逆机制的研究, 应聚焦于潮间带海藻, 选择遗传背景相对清晰, 有潜力发展成为模式物种的种类开展工作, 为全面阐释 ABA 代谢及其介导的信号传导机制的起源与进化提供信息。

参 考 文 献

郭强, 王晓琴. 2016. ABA 在小立碗藓极端干旱胁迫中的作用机制. 北京农学院学报, 31(1): 1-4
 黄国存, 崔四平, 马春红, 等. 1995. 干旱对小麦幼苗 SOD 活性和 CaM 水平的影响. 华北农学报, 10(1): 40-44
 康云艳, 郭世荣, 段九菊. 2007. 新型植物激素与蔬菜作物抗逆性关系研究进展. 中国蔬菜, (5): 39-42
 李丽娟, 赵奂, 李艳军, 等. 2006. 植物中的 DREB 类转录因子. 首都师范大学学报(自然科学版),

27(5): 61-67
 刘雪梅. 2012. 几种大型海藻中植物激素的研究分析. 宁波: 宁波大学硕士学位论文
 王春阳. 2013. 七种主要植物激素信号通路的起源与进化. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文
 温小杰, 张学勇, 郝晨阳, 等. 2010. 植物激素信号传导途径研究进展. 中国农业科技导报, 12(6): 10-17
 熊国胜, 李家洋, 王永红. 2009. 植物激素调控研究进展. 科学通报, 54(18): 2718-2733
 许智宏, 李家洋. 2006. 中国植物激素研究: 过去、现在和未来. 植物学通报, 23(5): 433-442
 Bajguz A. 2009. Brassinostereoid enhanced the level of abscisic acid in *Chlorella vulgaris* subjected to short-term heat stress. Journal of Plant Physiology, 166: 882-886
 Bopp-Buhler M L, Wabra P, Hartung W, et al. 1991. Evidence for direct ABA synthesis in *Dunaliella* (Volvocales). Cryptogamic Botany, 2(2-3): 192-200
 Chernys J T, Zeevaert J A D. 2000. Characterization of the 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene family and the regulation of abscisic acid biosynthesis in avocado. Plant Physiology, 124(1): 343-354
 Chico J M, Raíces M, Téllez-Iñón M T, et al. 2002. A calcium-dependent protein kinase is systemically induced upon wounding in tomato plants. Plant Physiology, 128(1): 256-270
 Cowan A K, Rose P D. 1991. Abscisic acid metabolism in salt-stressed cells of *Dunaliella salina*: possible interrelationship with β -carotene accumulation. Plant Physiology, 97(2): 798-803
 Featonby-Smith B C, Van Staden J. 1984. Identification and seasonal variation of endogenous cytokinins in *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenf. Botanica Marina, 27(11): 527-531
 Frandsen G, Müller-Urli F, Nielsen M, et al. 1996. Novel plant Ca^{2+} -binding protein expressed in response to abscisic acid and osmotic stress. Journal of Biological Chemistry, 271(1): 343-348
 Fryer M J, Andrews J R, Oxborough K, et al. 1998. Relationship between CO_2 assimilation, photosynthetic electron transport, and active O_2 metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. Plant Physiology, 116(2): 571-580
 Geiger D, Scherzer S, Mumm P, et al. 2009. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106: 21425-21430
 Hartung W. 2010. The evolution of abscisic acid (ABA)

- and ABA function in lower plants, fungi and lichen. *Functional Plant Biology*, 37(9): 806-812
- Hirai N, Yoshida R, Todoroki Y, et al. 2000. Biosynthesis of abscisic acid by the non-mevalonate pathway in plants, and by the mevalonate pathway in fungi. *Biosci Biotechnol Biochem*. 64(7): 1448-1458.
- Hirsch R, Hartung W, Gimmler H. 1989. Abscisic acid content of algae under stress. *Botanica Acta*, 102(4): 326-334
- Hussain A, Boney A. 1973. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum*. *New Phytologist* 72: 403-410.
- Iyer L M, Koonin E V, Aravind L. 2001. Adaptations of the helix-grip fold for ligand binding and catalysis in the START domain superfamily. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 43(2): 134-144
- Jacobs W P. 1993. A search for some angiosperm hormones and their metabolites in *Caulerpa paspaloides* (chlorophyta). *Journal of Phycology*, 29(5): 595-600
- Jiang M Y, Zhang J H. 2001. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 42(11): 1265- 1273
- Jiang M Y, Zhang J H. 2002a. Involvement of plasma-membrane NADPH oxidase in abscisic acid- and water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings. *Planta*, 215(6): 1022- 1030
- Jiang M Y, Zhang J H. 2002b. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *Journal of Experimental Botany*, 53(379): 2401-2410
- Jiang M, Zhang J. 2003. Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings. *Plant, Cell & Environment*, 26(6): 929-939
- Keller T, Damude H G, Werner D, et al. 1998. A plant homolog of the neutrophil NADPH oxidase gp91^{phox} subunit gene encodes a plasma membrane protein with Ca²⁺ binding motifs. *The Plant Cell*, 10(2): 255-266
- Kobayashi M, Hirai N, Kurimura Y, et al. 1997. Abscisic acid-dependent algal morphogenesis in the unicellular green alga *Haematococcus pluvialis*. *Plant Growth Regulation*, 22(2): 79-85
- Leung J, Giraudat J. 1998. Abscisic acid signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49: 199-222
- López-Cristoffanini C, Zapata J, Gaillard F, et al. 2015. Identification of proteins involved in desiccation tolerance in the red seaweed *Pyropia orbicularis* (Rhodophyta, Bangiales). *Proteomics*, 15(23-24): 3954-3968
- Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, et al. 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 324(5930): 1064-1068
- Neill S J, Desikan R, Clarke A, et al. 2002. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology*, 128(1): 13-16
- Park S Y, Fung P, Nishimura N, et al. 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*, 324(5930): 1068-1071
- Robinson S A, Wasley J, Popp M, et al. 2000. Desiccation tolerance of three moss species from continental Antarctica. *Functional Plant Biology*, 27(5): 379-388
- Sagi M, Fluhr R. 2001. Superoxide production by plant homologues of the gp91^{phox} NADPH oxidase. Modulation of activity by calcium and by tobacco mosaic virus infection. *Plant Physiology*, 126(3): 1281-1290
- Santner A, Calderon-Villalobos L I A, Estelle M. 2009. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chemical Biology*, 5(5): 301-307
- Soon F F, Ng L M, Zhou X E, et al. 2012. Molecular mimicry regulates ABA signaling by SnRK2 kinases and PP2C phosphatases. *Science*, 335(6064): 85-88
- Sun P P, Mao Y X, Li G Y, et al. 2015. Comparative transcriptome profiling of *Pyropia yezoensis* (Ueda) M.S. Hwang & H.G. Choi in response to temperature stresses. *BMC Genomics*, 16: 463
- Tietz A, Kasprick W. 1986. Identification of abscisic acid in a green alga. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 181: 269-274
- Tietz A, Ruttkowski U, Köhler R, et al. 1989. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 184(3-4): 259-266
- Tietz A, Ruttkowski U, Köhler R, et al. 1989. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 184(3-4): 259-266
- Tillberg J E. 1970. Effects of abscisic acid, salicylic acid and trans-cinnamic acid on phosphate uptake, ATP-level and oxygen evolution in *Scenedesmus*. *Physiologia Plantarum* 23: 647-653
- Tominaga N, Takahata M, Tominaga H. 1993. Effects of

- NaCl and KNO₃ concentrations on the abscisic acid content of *Dunaliella* sp. (Chlorophyta)/Hurlbert S H. Saline Lakes V. Netherlands: Springer: 163-168
- Torres M A, Onouchi H, Hamada S, et al. 1998. Six *Arabidopsis thaliana* homologues of the human respiratory burst oxidase (gp91^{phox}). The Plant Journal, 14(3): 365-370
- Ullrich W R, Kunz G. 1984. Effect of abscisic acid on nitrate uptake, respiration and photosynthesis in green algae. Plant Science Letters, 37(1-2): 9-14
- Wolters H, Jürgens G. 2009. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development. Nature Reviews Genetics, 10(5): 305-317
- Xiong L M, Ishitani M, Lee H, et al. 2001. The *Arabidopsis* LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold stress-and osmotic stress-responsive gene expression. The Plant Cell, 13(9): 2063-2083
- Yamamoto H, Inomata M, Tsuchiya S, et al. 2000. Early biosynthetic pathway to abscisic acid in *Cercospora cruenta*. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 64(10): 2075-2082
- Yang T, Poovaiah B W. 2002. Hydrogen peroxide homeostasis: activation of plant catalase by calcium/calmodulin. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 99(6): 4097-4102
- Yoshida K, Igarashi E, Mukai M, et al. 2003. Induction of tolerance to oxidative stress in the green alga, *Chlamydomonas reinhardtii*, by abscisic acid. Plant, Cell & Environment, 26(3): 451-457
- Yoshida K, Igarashi E, Wakatsuki E, et al. 2004. Mitigation of osmotic and salt stresses by abscisic acid through reduction of stress-derived oxidative damage in *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant Science, 167(6): 1335-1341
- Zeevaart J A D, Creelman R A. 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 39(1): 439-473
- Zhang W, Chapman D J, Phinney B O, et al. 1991. Identification of cytokinins in *Sargassum muticum* (phaeophyta) and *Porphyra perforata* (Rhodophyta). Journal of Phycology, 27(1): 87-91
- Zhu S Y, Yu X C, Wang X J, et al. 2007. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. The Plant Cell, 19(10): 3019-3036

Signal Transduction Mechanism of Stress Responding Mediated by ABA and Its' Distribution and Function in Algae

NIU Jian-Feng^{1,2}, WANG Xia^{1,3}, YU Bin^{1,3}, WANG Guang-Ce^{1,2*}

(1. Key Laboratory of Experimental Marine Biology, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory of Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

*Corresponding author, E-mail: gcwang@qdio.ac.cn

Abstract Phytohormone is a kind of trace organic substance which is synthesized by plant. The main function of plant hormone lies in regulation to the growth, development and acclimation to the environments. Algae belong to the lower plant group and have similar kinds of phytohormones. Compared to the terrestrial plant, the content of phytohormone in the algae is less than that in higher plant. The investigation regarding to stress responding is always active no matter in higher plant or algae. As a stress responding hormone, the function of abscisic acid has been recognized widely. Here, we summarized the progress in the identification of ABA in algae, signal transduction mechanism of stress responding mediated by ABA, and evolution analysis based on the protein structure and translation patterns. Then, we suggested that the study regarding to the stress responding in algae should focused on the mechanisms in the intertidal algae.

Key words phytohormone; abscisic acid; reactive oxygen species; stress responding; signal transduction