

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00296

内源 ABA 信号水平动态调控的分子机制

魏开发¹, 陈娟¹, 陈艳峰¹, 吴凌娟¹, 贾文锁²

1. 漳州师范学院生物科学与技术系, 福建漳州 363000;
2. 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193

摘要: 从逆境信号感知、ABA 合成的触发到 ABA 水平的动态调控, 是细胞内重要的逆境信号传导途径, 相对于应答 ABA 的下游信号事件, 该领域研究滞后。研究显示, 根系中 ZEP、限速酶 NCED、AtRGS1 等合成酶基因及 ABA2 基因响应胁迫反应上调 ABA 信号水平。而 7'-, 8'-, 9'-hydroxylase 和糖基转移酶基因受逆境诱导激活, 负调节 ABA 的积累。同时, 提高的内源 ABA 信号水平能激活合成酶基因和代谢酶基因的表达。此外, 基因表达和源库动力学分析显示, 叶片 ABA 动态库的维持依赖根源 ABA 的持续供应。值得一提的是, miRNA 与 ABA 信号起源及动态水平维持有关。进一步的代谢动力学分析揭示, ABA 信号水平受合成酶基因和代谢酶基因表达的协同控制, 多因素共同参与内源 ABA 信号水平的动态调控。

关键词: ABA 信号水平; 合成调节; 代谢调节; 反馈调节; 转运调节; miRNA 途径; 协同控制

Molecular mechanism for dynamic regulation of endogenous ABA signal level

WEI Kai-Fa¹, CHEN Juan¹, CHEN Yan-Feng¹, WU Ling-Juan¹, JIA Wen-Suo²

1. Department of Biological Sciences and Biotechnology, Zhangzhou Normal University, Zhangzhou 363000, China;
2. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: The process from stress signal perception and the trigger of ABA biosynthesis to dynamic regulation of ABA level is an important stress signaling pathway in cells. Compared to the downstream events in ABA signal transduction, the researches in this field are relatively lagged. Expression of synthase genes, such as ZEP in roots and rate-limiting enzyme genes NCED, AtRGS1 and ABA2, can be activated in response to stresses. However, the expression of genes encoding degradative enzymes, including 7'-, 8'-, 9'-hydroxylase and glucosyltransferase, negatively regulates ABA accumulation. Meanwhile, the expressions of the synthases, such as ZEP and NCED3, are induced by increasing endogenous ABA contents. Additionally, the analyses of gene expression and source-sink dynamics indicates that sustained supply from root-sourced ABA is required for the maintenance of leaf ABA dynamic pool. It is notable that miRNAs should be involved in ABA signal origin and ABA level dynamic adjustment. Further dynamic analysis of ABA metabolism revealed that endogenous ABA signal levels are synergistically controlled by the expressions of synthases and degradative enzymes.

收稿日期: 2011-11-05; 修回日期: 2011-12-26

基金项目: 福建省自然科学基金(编号: B0810040), 福建省教育厅 A 类科技项目(编号: JA08154)和 2010 及 2011 年度福建省大学生创新性实验计划项目(编号: 125, No.25)

作者简介: 魏开发, 博士, 副教授, 研究方向: 细胞信号转导。E-mail: kaifa-wei@163.com

网络出版时间: 2012-2-13 16:44:03

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120213.1644.004.html>

Keywords: ABA signal levels; biosynthetic regulation; degradative regulation; feedback regulation; transportation regulation; miRNA pathway; synergistic control

脱落酸(ABA)广泛参与植物一系列重要生理过程,并介导植物对环境胁迫的快速反应,即ABA不仅作为细胞信号同时还是系统逆境信号,在植物抗逆性特别是抗旱中起关键作用,这一过程体现在逆境信号响应和ABA合成联动以启动下游应答基因表达来实现各种抗逆的生理生化反应^[1~5]。ABA生物合成是ABA信号产生的前提,从细胞对水分胁迫原初信号的感知到编码ABA生物合成酶基因表达的启动就成了一条最为关键的细胞逆境信息传递途径^[6],同样,ABA代谢是调控ABA信号强弱的基础,植物特定生理过程ABA信号水平由ABA的合成调节、ABA代谢调节、ABA反馈及转运调节、miRNA途径等诸多因素参与,多因素的系统协同保证了特定生理过程及组织器官中ABA水平的精细调控。作者结合自己的研究就ABA信号水平动态变化的分子机制进行剖析,试图分析ABA信号定向干涉的可能性,为逆境细胞信号转导的分子调控网络研究及抗逆基因工程应用提供资料。

1 胁迫信号感知与 ABA 信号触发

根系特别是根尖,在逆境胁迫如脱水、盐、高热、低温等诱导下ABA大量合成^[7]。拟南芥脱水处理后根尖ABA生物合成关键酶基因*NCED3*表达水平明显高于其他部位^[8],玉米根系经盐胁迫处理后ABA积累提高10倍以上,显示根部ABA积累受渗透感应触发,随后根源ABA通过木质部的蒸腾流快速输送到叶片调节保卫细胞气孔的关闭^[9]。但植物细胞如何感知周围环境的水势变化以启动ABA合成的研究少有进展,起初认为依赖水势阈值,后又主张靠膨压变化,至于质壁关系是否介导ABA合成也存在不同观点^[10,11]。或许某些蛋白质通过其构象改变来感知细胞脱水或细胞质溶质浓度的变化,而将信号传递到细胞内部,触发ABA的积累。此外,变化的pH能否诱导ABA合成,未见报道。拟南芥中发现的与酵母“渗透感应器”有同源性的蛋白,在水分胁迫下可被激活,显示蛋白磷酸化与去磷酸化是

感知环境信号的另一种方式^[12]。对于具体说到胁迫信号感知后原初代谢、ABA合成酶基因表达的启动或转录调节网络却知之甚少。

通过ABA合成缺陷突变体现已弄清了ABA合成途径的基本框架^[13]。ABA合成的间接途径,被认为是高等植物中ABA合成的主要途径。ABA代谢主要有两条途径:一是共价结合途径,即在ABA糖基转移酶作用下形成失活的ABA-GEs^[14],ABA-GEs存贮在液泡或质外体,通过木质部运输。而 β -葡萄糖苷酶基因(*AtBG1*)受脱水诱导上调表达,AtBG1快速聚合使其活性提高4倍左右,并水解ABA-GEs释放ABA^[15,16]。二是由羟化酶对ABA分子的7'-、8'-或9'-碳原子进行氧化,其中ABA 8'-羟化酶对8'-位置羟基化是ABA失活的主要途径,羟基化后产生不稳定的中间产物8'-OH-ABA(图1)^[9,11]。

ABA合成酶基因应答于逆境胁迫的研究较多,近年来,对于代谢酶基因的研究也逐渐重视起来。ABA不同失活途径因植物种类而异,或因同一物种的不同发育阶段而不同,如生菜种子萌发时,ABA糖基化是ABA代谢的主要途径^[17],而羟化酶在种子吸水及干旱胁迫响应中起主要作用。进一步在代谢酶亚细胞定位研究中发现AtBG1存在于内质网中^[16]。水稻ABA 8'-羟基化酶基因家族(*OsABA8ox1*, -2, -3)的*OsABA8ox1*-GFP融合蛋白也定位在洋葱细胞内质网^[18]。作者发现EMBL及GenBank中12个ABA 8'-羟化酶氨基酸序列存在内质网定位信号,提示滑面内质网与ABA代谢的关系密切。

2 ABA 信号水平动态调控

2.1 ABA 合成酶基因的表达调控

ABA生物合成路径中上游ZEP基因受环境因素影响的直接证据来自于烟草。*NpZEP* mRNA基础表达水平较高,转录水平不受干旱影响,ZEP催化产物全反式紫黄质的高含量使得叶黄素前体在逆境条件下不可能成为叶片ABA合成的限制因素,但根部脱水处理4 h和8 h后,*NpZEP* mRNA水平分别提高

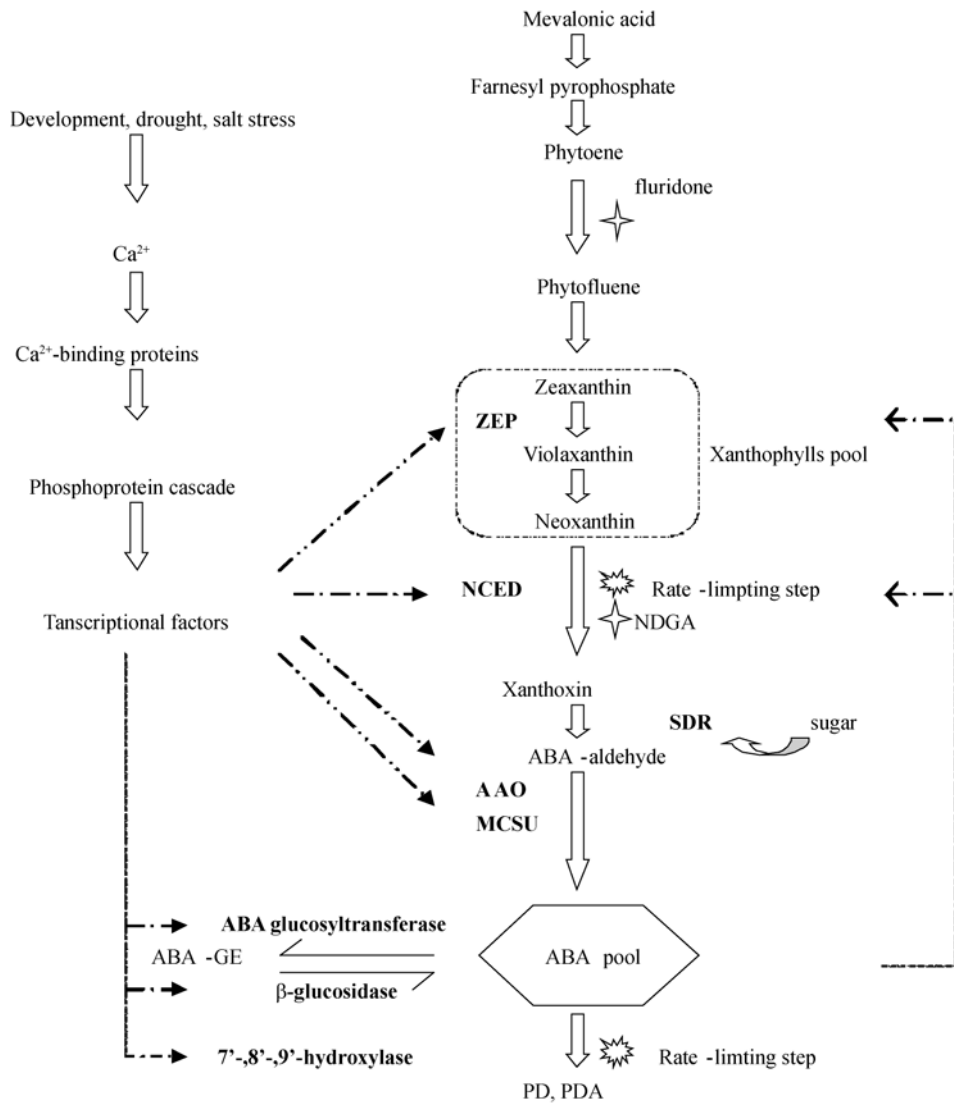


图 1 ABA 生物合成与代谢路径分析^[9,11]

了 2.5~5 倍和 3~7 倍, 诱导的 *NpZEP* mRNA 水平在脱水处理 24 h 后仍能持续保持, 显示 *ZEP* 系根中 ABA 合成的重要调控点。有报道认为, *NpZEP* 基因过量表达并不影响基础 ABA 含量, 但可以提高 ABA 累积对水分胁迫的敏感性^[19]。

胁迫因素触发 ABA 合成酶基因 *NCED* 表达的实验证据较为一致, 拟南芥叶片脱水处理 10 min 后 *AtNCED3* 即开始表达, 15~30 min *AtNCED3* 转录本持续增加; 0.4 mol/L 甘露醇模拟干旱处理, 叶片 ABA 水平可提高 16 倍, 而 50~100 $\mu\text{mol/L}$ *NCED* 竞争性抑制剂 abamine 的应用可使该积累量减少 50%^[20]。本课题组研究发现, 干旱处理触发 *NCED* 基因上调表达, *NCED* 基因表达的启动时间明显早于其他合成

酶基因, 突显 *NCED* 在 ABA 生物合成中的限速酶地位和快速响应模式。

ABA 生物合成酶基因除受环境因素诱导表达外, 还受发育因素的影响^[21]。胚胎成熟及植物发育过程中 ABA 水平动态变化为此提供了最好的证据。种子发育有两个 ABA 积累高峰, 第一个峰值出现在受精后约 10 d 左右, 与胚内贮藏蛋白的积累有关, 第二个峰值的量只相当于第一个峰值的 1/3, 但启动了种子的休眠, 种子发育后期 ABA 快速降解。ABA 含量还与种子所处不同发育部位有关, 雌穗上部籽粒较下部籽粒积累更多的 ABA 以响应水份胁迫^[22, 23]。烟草 *NpZEP* mRNA 在授粉 7~10 d 的种子中含量达到最大值, 随后快速下降; 而番茄 *LeZEP1* 在花成熟期转

录水平维持在最高稳定状态使花冠呈鲜黄色^[24], 这可能是茄科黄色花形成的发育程序。

更深入的ABA合成酶基因表达调控研究, 对于揭示从胁迫信号感知到ABA合成酶基因表达调控非常重要。近年来, 国内学者在这一领域有一些新发现, 包括延长胁迫处理可增强ABA2启动子活性, 显示晚期表达基因ABA2通过对胁迫反应的原初代谢进行精细调节在ABA信号累积中起作用^[25], 以及AtRGS1可能作为ABA生物合成的正调控因子刺激ABA合成关键酶基因NCED3和ABA2的表达^[26]。

2.2 ABA 代谢酶基因的表达调控

研究表明, 稻苗淹水胁迫处理 2~4 h后, 由于OsABA8ox1基因表达水平的升高使得内源ABA下降了 50%; 菜豆PvCYP707As基因超表达致ABA水平快速下降^[27,28]; 而拟南芥CYP707A2基因突变种子ABA含量较野生型提高了 6 倍, 上述实验证据显示ABA8'-羟化酶负调节ABA的积累。

由于ABA 8'-羟化酶活性能被蛋白抑制剂放线菌酮及转录抑制剂虫草素抑制, 说明其活性受转录水平调节。在玉米悬浮细胞中加入ABA 16 h后, ABA 8'-羟化酶活性峰被诱导; 拟南芥及马铃薯培养细胞用外源ABA预处理后, ABA代谢产物PA也随

之增加^[29,30], 实验证据支持外源ABA诱导羟化酶含量增加的结论。更重要的是, 渗透胁迫因素如种子吸水、脱水及脱水恢复、盐胁迫、干旱等也能上调CYP707As基因表达水平^[31]。其中的一个证据是, 菜豆叶片PvCYP707A3受水分胁迫强烈诱导, 而PvCYP707A1和PvCYP707A2在水分胁迫的叶片重吸水后转录本迅速增加。羟化酶基因家族成员在应答逆境胁迫时, 还表现出分工与协作的关系。拟南芥CYP707As家族CYP707A1-CYP707A4中CYP707A1主要在成熟中期表达, 成熟后期表达水平下降, 对于降低成熟中期ABA水平有重要作用; CYP707A2在干种子和浸水种子中高表达, 尤以种子发芽时特别活跃, 负责成熟后期到萌发期间ABA水平的调控^[32], CYP707A3在叶片脱水及脱水恢复时诱导水平最高, 可能成为这一时期决定内源ABA水平的关键因素^[33]。值得一提的是, 在高湿条件下, CYP707A3减少叶片维管束组织中移动ABA的量, CYP707A1则降低保卫细胞ABA的水平, 两者共同参与系统ABA对高湿条件下气孔运动的调节^[34]。此外, 羟化酶基因家族的分子进化分析显示成员之间氨基酸序列差异性较大(图2), 说明在进化上并非基因冗余, 是应对环境和发育因素所采取的进化对策, 这与前述实验结论相符。

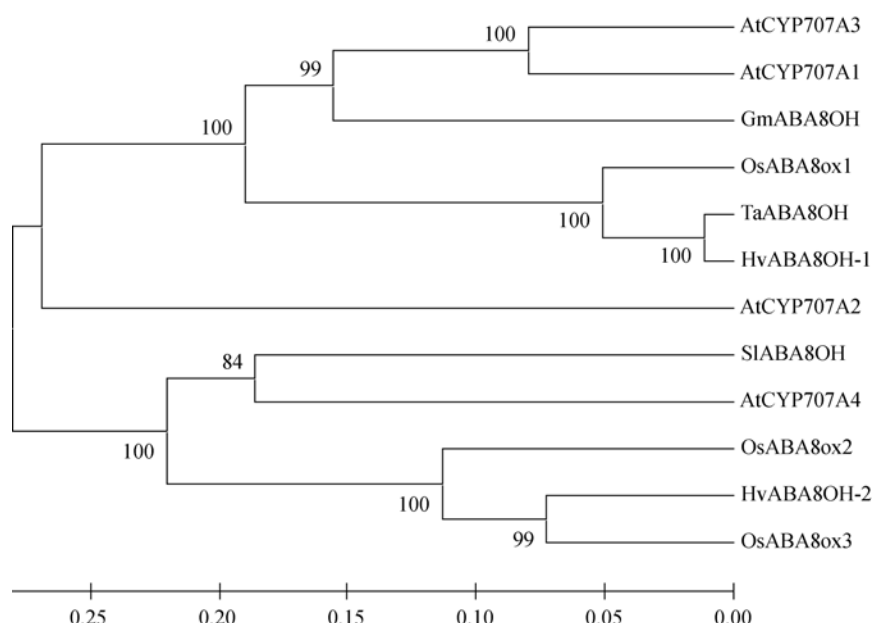


图2 利用 Neighbor-joining 法构建 ABA 8'-羟化酶系统进化树

At: *Arabidopsis thaliana*; Gm: *Glycine max*; Os: *Oryza sativa*; Ta: *Triticum aestivum*; Hv: *Hordeum vulgare*; Sl: *Solanum lycopersicum*.

响应胁迫信号,糖基转移酶基因和羟化酶基因都有可能被激活^[16],显示代谢酶基因与合成酶基因一样受转录调节,两者对于环境应答的联动和协同实现了 ABA 信号水平的动态控制。尽管 *CYP707A*s 基因表达是 ABA 信号水平调控的另一个关键位点,但关于代谢酶基因启动的信号转导网络仍不清楚。今后,共价结合途径的 ABA 糖基转移酶及 β -葡萄糖苷酶活性调节的分子机制研究、*cyp707a* 多个突变体构建的遗传学分析、信号组份的分离及信号转导体系的建立,是 ABA 代谢调控的研究方向。

2.3 ABA 反馈调节

在 ABA 信号动态水平维持中,ABA 负反馈调节 ABA 的积累易于理解,ABA 是否正反馈调节 ABA 的积累一直存在争议。研究者在几种植物中发现外源 ABA 能上调 *ZEP*、*AAO3* 和 *MCSU* 基因表达水平^[35,36],在 Landsberg 生态型中, *AtNCED3* 基因 (包括 *AtZEP* 及 *AtAAO3*) 也能被外源 ABA 诱导。遗憾的是这些研究都没有得到植物内源 ABA 水平改变对合成酶基因和代谢酶基因表达影响的直接证据。

借助于雌二醇诱导的基因表达体系,对 ABA 合成关键基因 *AtNCED3* 超表达,结果发现,由于 *AtNCED3* 的高表达提高了内源 ABA 信号水平,进而上调了 ABA 合成酶基因 *ZEP*、*AAO3* 等的表达水平,也激活了代谢酶基因 *CYP707A3* 的表达。*AtNCED3* 转基因植株测定 ABA 含量的结果,也支持这一结论^[37]。作者的这一研究结果显示,在 ABA 信号系统中,单一基因表达水平的变化可通过自我调节循环推动其他 ABA 合成或代谢酶基因表达水平的改变。这也突出一个逆境适应机制,即 ABA 生物合成的起始诱导通过正向的反馈调节刺激更多的 ABA 的合成,放大内源 ABA 信号的强度,提高的 ABA 合成速率又正反馈调节 ABA 代谢酶基因的表达。由此,内源 ABA 对自身信号积累存在正负两种反馈调节机制。由于根系在胁迫信号感知后最早启动 ABA 合成,作者认为,根源 ABA 可能是维管系统或叶肉细胞 ABA 合成的早期调节信号。

内源 ABA 正反馈调节合成酶基因的表达是存在的,接下来在反馈调节信号通路研究中,关键是要判断哪些信号组份参与了 ABA 生物合成基因的自我调节。*sad1* 突变体对干旱和 ABA 超敏感,削弱了

AAO3 和 *MCSU* 的正反馈调节,使得自我调节线路缺陷,而且 *SAD1* 突变后,逆境诱导的 *ABI1-PP2C* 基因表达也受阻,由此推测, *SAD1* 可能是信号组分之一。由于 *SAD1* 编码类似于 Sm-like snRNP 蛋白,介导了 mRNA 剪切、输出及降解,加上干旱诱导特异 miRNAs 的产生,提示 mRNA 代谢也参与 ABA 信号积累及 ABA 内稳态维持^[38,39]。在拟南芥 *ABI1* 和 *ABI2* (*ABA* *INSENSITIVE*) 编码 ABA 信号负调控的同源 PP2C 类丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶中, *abi1* 突变体用 ABA 处理时,不能激活 *NCED* 基因 (Landsberg 背景) 的表达, *ZEP* 和 *AAO3* 转录水平明显减少, *CYP707A1* mRNA 水平也明显下降,显示 ABA 合成的自我调节线路被部分受阻。事实上, *ABI1* 和 *ABI2* 常在 ABA 信号途径中起不同的作用,比如 ABA 诱导的活性氧 (ROS) 产生在 *abi1* 受阻,但在 *abi2* 不受影响,因为 ROS 介入了 ABA 信号传导,也可能调节了 ABA 的生物合成^[40],因此, ABA 生物合成基因的自我调节可能部分受 ROS 通过蛋白磷酸化级联反应影响。尽管如此,目前有关反馈调节信号组分的研究仍然是初步和零碎的。

2.4 ABA 转运调节

逆境条件下, ABA 信号从触发部位到功能位是一个长距离的信号传导过程,转运调节无疑关联着叶片 ABA 动态库的维持。在我们的研究中, *AAO3 promoter-AAO3::GUS* 在保卫细胞微弱表达,与周围叶肉细胞/维管组织 *GUS* 表达水平形成鲜明对照^[8],进一步的实验证据来自 *AAO3 promoter::AAO3-GFP* 免疫化学分析,显示 *AAO3* 定位在叶片的韧皮部伴胞细胞和木质部薄壁细胞。我们发现 *NCED3 promoter-NCED3::GUS* 在根尖的表达尤为强烈,显示 *NCED3* 在根系胁迫信号起源即根源 ABA 池积累中的作用, *NCED3 promoter-NCED3::GUS* 在保卫细胞的表达水平较维管组织低很多。*NCED3* 及 *AAO3* 在保卫细胞的低水平表达,说明保卫细胞自身也能合成一部分 ABA,但保卫细胞来源的 ABA 水平不足以调节气孔的完全关闭^[41-43]。*AAO3* 及 *NCED3* 都在维管束薄壁细胞表达,显示 ABA 主要在维管系统合成 (图 3)^[8]。由此,干旱条件下根系维管组织是 ABA 的主要合成场所,根源 ABA 随着蒸腾流运输到保卫细胞质外体而重新分布,与质膜上的受体 RCARs/

PYR1/PYLs 结合, 致 PP-2C 类蛋白磷酸酶 ABI1 及 ABI2 失活而启动下游信号转导途径, 调控气孔的关闭^[44]。此外, *AtSDR1* (*ABA2/GIN1*) 启动子活性也主要在维管束组织中发现^[45], 我们借助维管束特异启动子驱动 *AtSDR1* 基因的 RNAi 研究中, 发现干旱处理拟南芥叶片 ABA 水平并没有显著提升, 而超表达 *AtSDR1* 的转基因叶片 ABA 水平明显提高。结合前述 NCED3 与 AAO3 维管组织亚细胞定位分析, 根源 ABA 前体在向叶片转运过程中, 维管束系统的 NCED3、AAO3 及 *AtSDR1* 酶活可以造成被转运物根茎两端的化学势差, 充当了类似“动力泵”的功效。

转运调节的实验证据还来自于源库动力学分析,

在胁迫条件下, 尽管拟南芥根系合成酶基因的表达水平明显高于叶片, 但根系形成 ABA 低池, 叶片形成 ABA 高池, 且根源 ABA 信号沿维管束外输过程中信号逐渐加强^[46], 显示叶片 ABA 动态库的维持依赖于根源 ABA 的持续供应。叶片类胡萝卜素前体含量高 ABA 200 倍左右, 而根中类胡萝卜素前体含量较叶片低得多, 该结果提示, 干旱胁迫将导致根部 ABA 前体库的衰竭而成为根部 ABA 继续积累的限制因素; 从 ABA 代谢角度看, 利用 NDGA 阻断 ABA 合成后, 逆境条件下合成的 ABA 代谢速率较基础 ABA 代谢速率高出 11 倍之多, 再次证明根部叶黄素前体库不能支持持续的 ABA 积累; 而后用氟

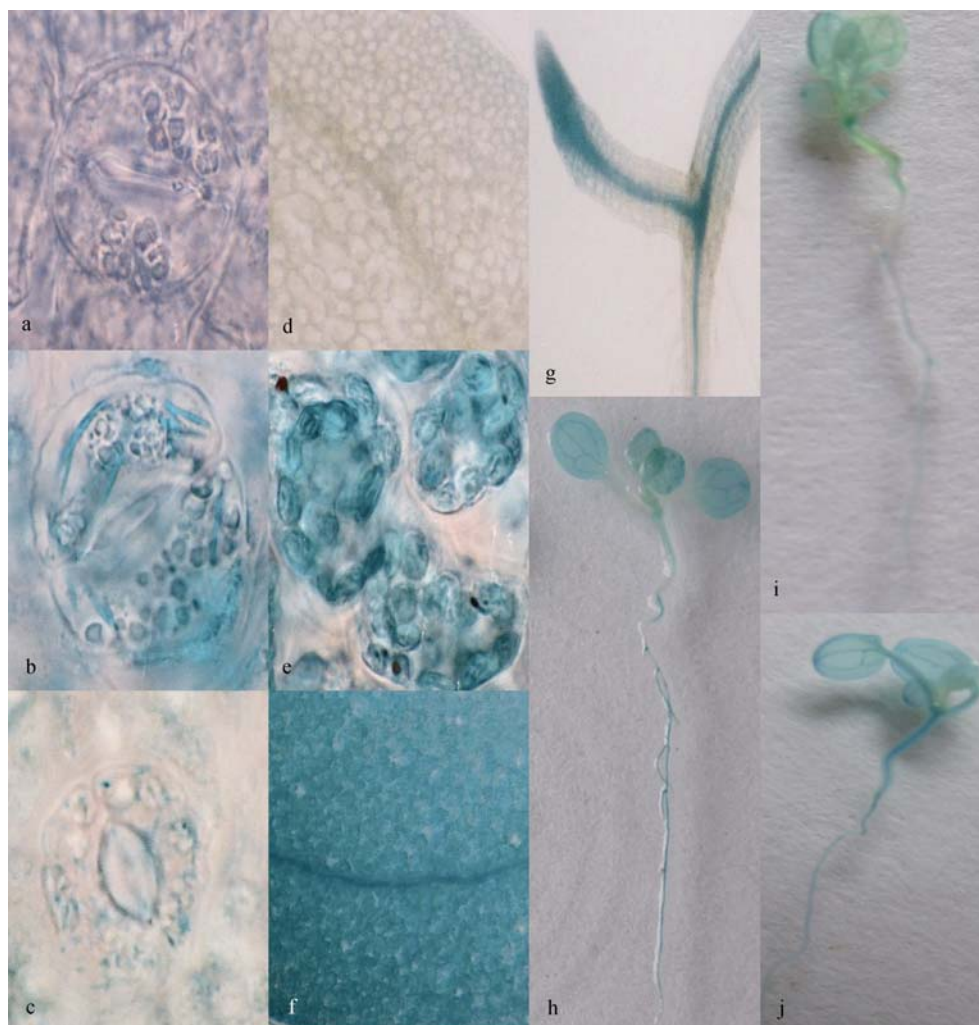


图3 NCED3、AAO3 和SDR1 蛋白亚细胞定位^[8]

a: 非转基因叶片保卫细胞; b: *NCED3* 在保卫细胞中表达; c: *AAO3* 在保卫细胞中表达; d: 非转基因叶片组织; e: *NCED3::GUS* 在叶绿体中表达; f: *AAO3::GUS* 在细胞质中表达; g: *NCED3::GUS* 在根尖表达; h: *NCED3::GUS* 在维管组织中表达; i: *SDR1::GUS* 在维管组织中表达; j: *AAO3::GUS* 在维管组织中表达。

啉酮限制叶黄素的合成, 逆境ABA的积累在叶中持续约 5 h, 根中为 1 h, 而在离体根中, 即使不用氟啉酮, 逆境 ABA 也不能持续积累。上述实验证据均指向根系因水份亏缺产生的由根到茎的持续信号通联需要茎端ABA前体库输出的支持^[47], 或者说, 叶片ABA动态水平受根源ABA前体转运及叶源类胡萝卜素前体转运的双向调节。当然, 根源ABA信号在木质部运输过程中, 质子的游离造成叶片质外体较低的pH及土壤氮素的补充对木质部汁液的碱化^[48,49], 都影响ABA由木质部及叶肉细胞向保卫细胞的转运, pH作为一个辅助信号有助于强化ABA信号效应, 参与ABA对气孔导性的调节^[50,51]。

2.5 miRNA 与胁迫响应

逆境细胞信号转导通路中的基因表达受转录因子和microRNAs(miRNAs)调控。内源性的非编码单链miRNAs通过对靶mRNA的降解、抑制其翻译或影响染色质修饰实现基因转录的负调控。miRNA具有高效、一对多及网络化调控的特点。MYB转录因子受ABA正调控, 在拟南芥种子萌发过程中, ABA诱导miR159 的积累, 致MYB101 及MYB33 转录本降解, 使种子出苗过程中对ABA信号不敏感^[52]。而miRNA396a和miRNA396b过表达, 通过影响叶片生长因子GRF表达而减少细胞数目导致叶片变窄的表型出现。miRNA396 的超表达还减少叶片气孔的密度, 提高野生型拟南芥对干旱的忍耐性^[53]。在拟南芥幼苗响应冷、脱水、高盐及ABA处理的小RNA文库中, 发现miRNA393 受此 4 种胁迫正调控, 而miRNA389a同时受这 4 种胁迫负调控^[54]。基于芯片技术平台的干旱忍耐型水稻经干旱诱导的全生育期分析显示, miR170、miR172、miR397、miR408、miR529、miR896、miR1030、miR1035、miR1050、miR1088 和 miR1126 共 11 个下调表达, miR395、miR474、miR845、miR851、miR854、miR901、miR903 和 miR1125 共 8 个上调表达^[55]。有意思的是, 在干旱敏感型和干旱忍耐型大豆的小RNA文库中发现, 11 个miRNA在敏感型植物中大多数明显上调表达, 而在忍耐型植物中大多数下调表达^[56]。在木本植物杨树中, 经 3~4 h ABA或盐胁迫处理, miR398 被首先检测到^[57]。上述证据显示, miRNA不仅参与生长发育及基因组维护, 而且多种胁迫因素

可诱导逆境miRNA的表达, 参与了植物干旱响应和忍耐性。尽管目前尚无直接的证据将miRNA的调控作用指向ABA起源和ABA信号动态维持的上游事件, 但应答ABA信号的miRNA作用证据已非常明确。由于ABA是多种逆境胁迫响应的共有信号分子, 随着miRNA种类增加、靶基因的阐明及调控网络的明晰, miRNA调控网络与ABA信号起源及动态水平维持的关联研究将进入一个全新的阶段。尽管作者在这方面有一些初步的结果, 但仍需要大量的实验证据支持。

3 ABA 信号水平的协同控制

在水稻苗部分浸水致叶柄延长实验中, 浸水 1 h 后, 因乙烯合成迅速上调*OsABA8ox*基因的表达, 促进ABA代谢^[58], 而合成酶基因*OsZEP*、*OsNCED1*、*OsNCED2* 及 *OsNCED5* 在乙烯处理 180 min后明显下降^[59], 合成酶基因的下调表达及代谢酶基因的上调表达致ABA池迅速下降。类似的, 拟南芥脱水后恢复在 1 h内强烈刺激*CYP707A*基因表达, 同时, 响应脱水恢复的*NCED3* 基因表达水平明显下降, 导致ABA含量突然降低。另外, 在种子吸水过程中, *CYP707A1* 和 *CYP707A3* 于 12 h后才有表达, 巧合的是*NCED*也在 12 h后才诱导表达, 结果显示, 种子萌发前ABA合成与代谢平衡在这期间已经建立。

合成及代谢途径中不同基因的诱导动力学无疑是解释ABA协同控制的关键。饲喂离体玉米和鸭趾草木质部相等浓度的 (H^{-3})-ABA, 发现ABA在两种植物中的半衰期分别是 42 min和 64 min, 极短的半衰期意味着叶片有很强的代谢木质部ABA流的能力。研究中还发现, 代谢是叶片ABA积累的主要因素, 无论是改变饲喂ABA浓度还是叶片蒸腾强度, ABA的绝对代谢速率与ABA供应量成比例关系, 而且鸭趾草表皮细胞中来自木质部输导的ABA和叶肉细胞中的ABA有相似的代谢方式^[60]。采用同位素示踪、免疫分析并结合基因表达分析发现, 基础ABA、逆境条件下的ABA代谢都呈现指数衰减规律, 代谢的半衰期分别是 1.2 h和 1.32 h。相对于离体叶片ABA积累的钟罩形曲线, 非离体叶片长期干旱胁迫ABA的积累呈现一个饱和曲线, 即在某一时刻后, ABA信号的强度维持在一个稳定水平。与此研究相似的是玉米雌穗经长期干旱处理, ABA保持在一个

稳定状态, 第 5d 重新补水又可快速回到正常水平^[61]。显然, ABA 信号的维持必须以 *NCED* 基因的持续诱导为前提, 即 *NCED* 的表达除可启动 ABA 的积累外, ABA 的累积能力还受 *NCED* 基因持续诱导的时间决定。根据 ABA 代谢研究的理论推测, ABA 信号的强度不仅需要 *NCED* 基因的表达调控, 更应受到 *NCED* 上游 *ZEP* 甚至类胡萝卜素合成酶基因的操纵。事实上, qPCR 分析显示, 在所观察的整个干旱处理期间, 除 *NCED* 外, *AAO3* 和 *ABA3* 基因也始终处于诱导表达状态。

基础 ABA 和逆境 ABA 代谢速率的测定直接关系到 ABA 信号协同控制的精确分析。用 ³H-ABA 饲喂玉米后, 获得基础 ABA 代谢方程: $y = 100 \times [0.1245 + 0.9139 \exp(-\ln 2t / 0.8119)]$ (y : 叶片中剩余 ABA 的量, t : 时间。下同), 据此计算出代谢速率为 268 pmol/g(FW) h。玉米干旱处理 6 h 时, 据逆境 ABA 代谢方程 $y = 3564 \times [0.2254 + 0.7746 \exp(-\ln 2t / 1.0087)]$ 计算出, 零时刻代谢速率为 2 952 pmol/g (FW) h, 表明逆境 ABA 的代谢速率是基础 ABA 代谢速率的 11 倍^[47]。而玉米粒籽在水份胁迫下伴随 ABA 含量的相对提高, ABA 代谢速率相应也提高了 3 倍, 显示不同组织器官 ABA 的绝对代谢速率和细胞内 ABA 含量成正比关系, 即随着 ABA 积累其代谢速率将同步增加。从 ABA 合成及代谢动态来看, 当 ABA 含量维持在高水平状态时, ABA 合成与代谢都处于激活态, ABA 代谢水平也持续提高^[62,63]。ABA 积累的动力学特征要求如果 ABA 代谢速率随 ABA 积累成比例上升, 那么 ABA 积累则需要 ABA 合成路径中所有酶促反应步骤的协同加速, 而且一旦 ABA 积累达到最高水平后, ABA 累积水平的维持必须以 ABA 合成关键基因 *NCED3* 的持续诱导为前提^[64]。上述分析表明内源 ABA 水平受 ABA 合成、代谢、反馈及转运等调节。合成与代谢是 ABA 信号调控的主轴, 或者说内源 ABA 含量由合成速率和代谢速率的相对变化实现精细控制。

4 结语与展望

近年来, 在响应 ABA 信号的下游信号转导研究中取得了较大进展, 但 ABA 信号动态调控机制研究相对滞后, 基于 ABA 信号协同控制的基因表达操纵可影响植物生长发育及繁殖^[65~68]。在精确控制 ABA

动态水平的多酶体系中, 合成酶与代谢酶基因表达的特异调节是存在的, 然而, 合成酶基因和代谢酶基因如何被转录调节却知之甚少。更重要的是, ABA 信号操纵机制阐明的关键在于 ABA 合成酶基因和代谢酶基因是如何作为一个整体被转录调控的。显然, ABA 代谢过程中信号组份的发现及信号转导通路的建立是编织逆境信号转导网络的关键。尽管离这一目标相距甚远, 但近年来, 在 ABA 信号上游及下游事件中均有新发现^[44, 69~76], 增强了人们对实现这一目标的信心。

参考文献(References):

- [1] Christmann A, Weiler EW, Steudle E, Grill E. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. *Plant J*, 2007, 52(1): 167–174. DOI
- [2] Wasilewska A, Vlad F, Sirichandra C, Redko Y, Jammes F, Valon C, dit Frey NF, Leung J. An update on abscisic acid signaling in plants and more. *Mol Plant*, 2008, 1(2): 198–217. DOI
- [3] Chinnusamy V, Gong ZZ, Zhu JK. Absciscic acid-mediated epigenetic processes in plant development and stress responses. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50(10): 1187–1195. DOI
- [4] Wilkinson S, Hartung W. Food production: reducing water consumption by manipulating long-distance chemical signalling in plants. *J Exp Bot*, 2009, 60(7): 1885–1891.
- [5] Raghavendra AS, Gonugunta VK, Christmann A, Grill E. ABA perception and signalling. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(7): 395–401. DOI
- [6] Jia WS, Xing Y, Lu CM, Zhang JH. Signal transduction from water stress perception to ABA accumulation. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(10): 1135–1141. DOI
- [7] Bertrand S, Benhamou N, Nadeau P, Dostaler D, Gosselin A. Immunogold localization of free abscisic acid in tomato root cells. *Can J Bot*, 1992, 70(5): 1001–1011. DOI
- [8] 魏开发, 贾文锁. ABA 信号转运调节的基因表达与源库动力学分析. *植物分类与资源学报*, 2009, 31(4): 344–352. DOI
- [9] Jia WS, Wang YQ, Zhang SQ, Zhang JH. Salt-stress-induced ABA accumulation is more sensitively triggered in roots than in shoots. *J Exp Bot*, 2002, 53(378): 2201–2206. DOI
- [10] Weiler EW, Schnabl H, Hornberg C. Stress-related levels of abscisic acid in guard cell protoplasts of *Vicia faba* L. *Planta*, 1982, 154(1): 24–28. DOI
- [11] Ren HB, Wei KF, Jia WS, Davies WJ, Zhang JH. Modulation of root signals in relation to stomatal sensitivity to

- root-sourced abscisic acid in drought-affected plants. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(10): 1410–1420. [DOI](#)
- [12] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol*, 1997, 115(2): 327–334. [DOI](#)
- [13] Schwartz SH, Qin XQ, Zeevaart JAD. Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes. *Plant Physiol*, 2003, 131(4): 1591–1601. [DOI](#)
- [14] Xu ZJ, Nakajima M, Suzuki Y, Yamaguchi I. Cloning and characterization of the abscisic acid-specific glucosyltransferase gene from Adzuki bean seedlings. *Plant Physiol*, 2002, 129(3): 1285–1295. [DOI](#)
- [15] Dietz KJ, Sauter A, Wichert K, Messdaghi D, Hartung W. Extracellular β -glucosidase activity in barley involved in the hydrolysis of ABA glucose conjugate in leaves. *J Exp Bot*, 2000, 51(346): 937–944. [DOI](#)
- [16] Lee KH, Piao HL, Kim HY, Choi SM, Jiang F, Hartung W, Hwang I, Kwak JM, Lee IJ, Hwang I. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid. *Cell*, 2006, 126(6): 1109–1120. [DOI](#)
- [17] Chiwocha SDS, Abrams SR, Ambrose SJ, Cutler AJ, Loewen M, Ross ARS, Kermode AR. A method for profiling classes of plant hormones and their metabolites using liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry: an analysis of hormone regulation of thermodormancy of lettuce (*Lactuca sativa* L.) seeds. *Plant J*, 2003, 35(3): 405–417. [DOI](#)
- [18] Saika H, Okamoto M, Miyoshi K, Kushiro T, Shinoda S, Jikumaru Y, Fujimoto M, Arikawa T, Takahashi H, Ando M, Arimura S, Miyao A, Hirochika H, Kamiya Y, Tsutsumi N, Nambara E, Nakazono M. Ethylene promotes submergence-induced expression of *OsABA8ox1*, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48(2): 287–298. [DOI](#)
- [19] Borel C, Audran C, Frey A, Marion-Poll A, Tardieu F, Simonneau T. *N. plumbaginifolia* zeaxanthin epoxidase transgenic lines have unaltered baseline ABA accumulations in roots and xylem sap, but contrasting sensitivities of ABA accumulation to water deficit. *J Exp Bot*, 2001, 52 (Spec Issue): 427–434. [DOI](#)
- [20] Han SY, Kitahata N, Sekimata K, Saito T, Kobayashi M, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Yoshida S, Asami T. A novel inhibitor of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in abscisic acid biosynthesis in higher plants. *Plant Physiol*, 2004, 135(3): 1574–1582. [DOI](#)
- [21] Seo M, Peeters AJM, Koiwai H, Oritani T, Marion-Poll A, Zeevaart JAD, Koorneef M, Kamiya Y, Koshiba T. The *Arabidopsis* aldehyde oxidase 3 (*AAO3*) gene product catalyzes the final step in abscisic acid biosynthesis in leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(23): 12908–12913. [DOI](#)
- [22] Mambelli S, Setter TL. Inhibition of maize endosperm cell division and endoreduplication by exogenously applied abscisic acid. *Physiol Plantarum*, 1998, 104(2): 266–277. [DOI](#)
- [23] Setter TL, Flannigan BA, Melkonian J. Loss of kernel set due to water deficit and shade in maize. *Crop Sci*, 2001, 41(5): 1530–1540. [DOI](#)
- [24] Audran C, Borel C, Frey A, Sotta B, Meyer C, Simonneau T, Marion-Poll A. Expression studies of the zeaxanthin epoxidase gene in *Nicotiana plumbaginifolia*. *Plant Physiol*, 1998, 118(3): 1021–1028. [DOI](#)
- [25] Lin PC, Hwang SG, Endo A, Okamoto M, Koshiba T, Cheng WH. Ectopic expression of *ABSCISIC ACID 2/GLUCOSE INSENSITIVE 1* in *Arabidopsis* promotes seed dormancy and stress tolerance. *Plant Physiol*, 2007, 143(2): 745–758. [DOI](#)
- [26] Chen Y, Ji FF, Xie H, Liang JS, Zhang JH. The regulator of G-protein signaling proteins involved in sugar and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Physiol*, 2006, 140(1): 302–310. [DOI](#)
- [27] Yang SH, Zeevaart JAD. Expression of ABA 8'-hydroxylases in relation to leaf water relations and seed development in bean. *Plant J*, 2006, 47(5): 675–686. [DOI](#)
- [28] Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, Yamagishi K, Kitamura S, Asami T, Hirai N, Koshiba T, Kamiya Y, Nambara E. The *Arabidopsis* cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. *EMBO J*, 2004, 23(7): 1647–1656. [DOI](#)
- [29] Windsor ML, Zeevaart JAD. Induction of ABA 8'-hydroxylase by (+)-S-, (-)-R- and 8',8'-trifluoro-S-abscisic acid in suspension cultures of potato and *Arabidopsis*. *Phytochemistry*, 1997, 45(5): 931–934. [DOI](#)
- [30] Krochko JE, Abrams GD, Loewen MK, Abrams SR, Cutler AJ. (+)-Abscisic acid 8'-hydroxylase is a cytochrome P450 monooxygenase. *Plant Physiol*, 1998, 118(3): 849–860. [DOI](#)
- [31] Saito S, Hirai N, Matsumoto C, Ohigashi H, Ohta D, Sakata K, Mizutani M. *Arabidopsis* CYP707As encode (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid. *Plant Physiol*, 2004, 134(4): 1439–1449. [DOI](#)
- [32] Okamoto M, Kuwahara A, Seo M, Kushiro T, Asami T, Hirai N, Kamiya Y, Koshiba T, Nambara E. CYP707A1

- and CYP707A2, which encode abscisic acid 8'-hydroxylases, are indispensable for proper control of seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2006, 141(1): 97–107. [DOI](#)
- [33] Umezawa T, Okamoto M, Kushiro T, Nambara E, Oono Y, Seki M, Kobayashi M, Koshiba T, Kamiya Y, Shinozaki K. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2006, 46(2): 171–182. [DOI](#)
- [34] Okamoto M, Tanaka Y, Abrams SR, Kamiya Y, Seki M, Nambara E. High Humidity induces abscisic acid 8'-hydroxylase in stomata and vasculature to regulate local and systemic abscisic acid responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 149(2): 825–834. [DOI](#)
- [35] Xiong LM, Ishitani M, Lee H, Zhu JK. The *Arabidopsis* LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfurase and modulates cold stress- and osmotic stress- responsive gene expression. *Plant Cell*, 2001, 13(9): 2063–2083. [DOI](#)
- [36] Xiong LM, Gong ZZ, Rock CD, Subramanian S, Guo Y, Xu WY, Galbraith D, Zhu JK. Modulation of abscisic acid signal transduction and biosynthesis by an sm-like protein in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 2001, 1(6): 771–781. [DOI](#)
- [37] 魏开发, 贾文锁, 林子英, 蔡月琴. *NCED3* 基因雌二醇诱导表达对ABA合成酶基因和代谢酶基因表达的影响. 湖北民族学院学报 (自然科学版), 2009, 27(1): 70–75, 80. [DOI](#)
- [38] Sunkar R, Chinnusamy V, Zhu JH, Zhu JK. Small RNAs as big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(7): 301–309. [DOI](#)
- [39] Zhao BT, Liang RQ, Ge LF, Li W, Xiao HS, Lin HX, Ruan KC, Jin YX. Identification of drought-induced microRNAs in rice. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 354(2): 585–590. [DOI](#)
- [40] Zhao ZG, Chen GC, Zhang CL. Interaction between reactive oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings. *Aust J Plant Physiol*, 2001, 28(10): 1055–1061. [DOI](#)
- [41] Endo A, Sawada Y, Takahashi H, Okamoto M, Ikegami K, Koiwai H, Seo M, Toyomasu T, Mitsunashi W, Shinozaki K, Nakazono M, Kamiya Y, Koshiba T, Nambara E. Drought induction of *Arabidopsis* 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase occurs in vascular parenchyma cells. *Plant Physiol*, 2008, 147(4): 1984–1993. [DOI](#)
- [42] Koiwai H, Nakaminami K, Seo M, Mitsunashi W, Toyomasu T, Koshiba T. Tissue-specific localization of an abscisic acid biosynthetic enzyme, AAO3, in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2004, 134(4): 1697–1707. [DOI](#)
- [43] Melhorn V, Matsumi K, Koiwai H, Ikegami K, Okamoto M, Nambara E, Bittner F, Koshiba T. Transient expression of *AtNCED3* and *AAO3* genes in guard cells causes stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Res*, 2008, 121(1): 125–131. [DOI](#)
- [44] Shen YY, Wang XF, Wu FQ, Du SY, Cao Z, Shang Y, Wang XL, Peng CC, Yu XC, Zhu SY, Fan RC, Xu YH, Zhang DP. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 2006, 443(7113): 823–826. [DOI](#)
- [45] Christmann A, Hoffmann T, Teplova I, Grill E, Müller A. Generation of active pools of abscisic acid revealed by *in vivo* imaging of water-stressed *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2005, 137(1): 209–219. [DOI](#)
- [46] Li BB, Feng ZG, Xie M, Sun MZ, Zhao YX, Liang LY, Liu GJ, Zhang JH, Jia WS. Modulation of the root-sourced ABA signal along its way to the shoot in *Vitis riparia* × *Vitis labrusca* under water deficit. *J Exp Bot*, 2010, 62(6): 1731–1741. [DOI](#)
- [47] Ren HB, Gao ZH, Chen L, Wei KF, Liu J, Fan YJ, Davies WJ, Jia WS, Zhang JH. Dynamic analysis of ABA accumulation in relation to the rate of ABA catabolism in maize tissues under water deficit. *J Exp Bot*, 2007, 58(2): 211–219. [DOI](#)
- [48] Leydecker MT, Moureaux T, Kraepiel Y, Schnorr K, Caboche M. Molybdenum cofactor mutants, specifically impaired in xanthine dehydrogenase activity and abscisic acid biosynthesis, simultaneously overexpress nitrate reductase. *Plant Physiol*, 1995, 107(4): 1427–1431. [DOI](#)
- [49] 刘静, 魏开发, 高志晖, 李冰冰, 任慧波, 胡建芳, 贾文锁. 干旱胁迫下氮素营养与根信号在气孔运动调控中的协同作用. 植物学报, 2008, 25(1): 34–40. [DOI](#)
- [50] Fan YJ, Liu Q, Wei KF, Li BB, Ren HB, Gao ZH, Jia WS. Modulation of leaf conductance by root to shoot signaling under water stress in *Arabidopsis*. *For Stud China*, 2006, 8(4): 1–5. [DOI](#)
- [51] Jia WS, Davies WJ. Modification of leaf apoplastic pH in relation to stomatal sensitivity to root-sourced abscisic acid signals. *Plant Physiol*, 2007, 143 (1): 68–77. [DOI](#)
- [52] Reyes JL, Chua NH. ABA induction of miR159 controls transcript levels of two MYB factors during *Arabidopsis* seed germination. *Plant J*, 2007, 49(4): 592–606. [DOI](#)
- [53] Liu DM, Song Y, Chen ZX, Yu DQ. Ectopic expression of miR396 suppresses GRF target gene expression and alters leaf growth in *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 2009, 136(2): 223–236. [DOI](#)
- [54] Sunkar R, Zhu JK. Novel and stress-regulated microRNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 2001–2019. [DOI](#)

- [55] Zhou LG, Liu YH, Liu ZC, Kong DY, Duan M, Luo LJ. Genome-wide identification and analysis of drought-responsive microRNAs in *Oryza sativa*. *J Exp Bot*, 2010, 61(15): 4157–4168. [DOI](#)
- [56] Kulcheski FR, de Oliveira LF, Molina LG, Almerão MP, Rodrigues FA, Marcolino J, Barbosa JF, Stolf-Moreira R, Nepomuceno AL, Marcelino-Guimarães FC, Abdelnoor RV, Nascimento LC, Carazzolle MF, Pereira GA, Margis R. Identification of novel soybean microRNAs involved in abiotic and biotic stresses. *BMC Genomics*, 2011, 12(1): 307. [DOI](#)
- [57] Jia XY, Wang WX, Ren LG, Chen QJ, Mendu V, Willcut B, Dinkins R, Tang XQ, Tang GL. Differential and dynamic regulation of miR398 in response to ABA and salt stress in *Populus tremula* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 2009, 71(1–2): 51–59. [DOI](#)
- [58] Yang SH, Choi D. Characterization of genes encoding ABA 8'-hydroxylase in ethylene-induced stem growth of deepwater rice (*Oryza sativa* L.). *Biochem Biophys Res Commun*, 2006, 350(3): 685–690. [DOI](#)
- [59] Choi D. Ethylene-induced stem growth of deepwater rice is correlated with expression of gibberellin- and abscisic acid-biosynthetic genes. *J Plant Biol*, 2007, 50(5): 595–599. [DOI](#)
- [60] Jia WS, Zhang JH, Zhang DP. Metabolism of xylem-delivered ABA in relation to ABA flux and concentration in leaves of maize and *Commelina communis*. *J Exp Bot*, 1996, 47(8): 1085–1091. [DOI](#)
- [61] Wang ZL, Mambelli S, Setter TL. Absciscic acid catabolism in maize kernels in response to water deficit at early endosperm development. *Ann Bot*, 2002, 90(5): 623–630. [DOI](#)
- [62] Pierce M, Raschke K. Synthesis and metabolism of abscisic acid in detached leaves of *Phaseolus vulgaris* L. after loss and recovery of turgor. *Planta*, 1981, 153(2): 156–165. [DOI](#)
- [63] Zeevaart JAD. Changes in the levels of abscisic acid and its metabolites in excised leaf blades of *Xanthium strumarium* during and after water stress. *Plant Physiol*, 1980, 66(4): 672–678. [DOI](#)
- [64] Ren HB, Fan YJ, Gao ZH, Wei KF, Li GF, Liu J, Chen L, Li BB, Hu JF, Jia WS. Roles of a sustained activation of *NCED3* and the synergistic regulation of ABA biosynthesis and catabolism in ABA signal production in *Arabidopsis*. *Chin Sci Bull*, 2007, 52(4): 484–491. [DOI](#)
- [65] 魏开发. *AtNCED3* 及 *AtAAO3* 基因启动子功能分析及其驱动 *CHS* 基因表达. 湖北民族学院学报 (自然科学版), 2009, 27(2): 121–125. [DOI](#)
- [66] 魏开发. 农杆菌介导的高效玉米遗传转化体系的建立. 遗传, 2009, 31(11): 1158–1170. [DOI](#)
- [67] Zhang YM, Yang JF, Lu SY, Cai JL, Guo ZF. Overexpressing *SgNCED1* in tobacco increases ABA level, antioxidant enzyme activities, and stress tolerance. *J Plant Growth Regul*, 2008, 27(2): 151–158. [DOI](#)
- [68] Saito S, Okamoto M, Shinoda S, Kushiro T, Koshiba T, Kamiya Y, Hirai N, Todoroki Y, Sakata K, Nambara E, Mizutani M. A plant growth retardant, uniconazole, is a potent inhibitor of ABA catabolism in *Arabidopsis*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2006, 70(7): 1731–1739. [DOI](#)
- [69] Xing Y, Zhang SQ, Wang YG, Jia WS. Protein tyrosine phosphatase is possibly involved in cellular signal transduction and the regulation of ABA accumulation in response to water deficit in *Maize L.* coleoptile. *Chin Sci Bull*, 2003, 48(5): 460–465. [DOI](#)
- [70] Miao YC, Lv D, Wang PC, Wang XC, Chen J, Miao C, Song CP. An *Arabidopsis* glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell*, 2006, 18(10): 2749–2766. [DOI](#)
- [71] Xing Y, Jia WS, Zhang JH. AtMEK1 mediates stress-induced gene expression of CAT1 catalase by triggering H₂O₂ production in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2007, 58(11): 2969–2981. [DOI](#)
- [72] Zhu SY, Yu XC, Wang XJ, Zhao R, Li Y, Fan RC, Shang Y, Du SY, Wang XF, Wu FQ, Xu YH, Zhang XY, Zhang DP. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(10): 3019–3036. [DOI](#)
- [73] Zhang YY, Yang CW, Li Y, Zheng NY, Chen H, Zhao QZ, Gao T, Guo HS, Xie Q. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(6): 1912–1929. [DOI](#)
- [74] Xing Y, Jia WS, Zhang JH. AtMKK1 mediates ABA-induced CAT1 expression and H₂O₂ production via AtMPK6-coupled signaling in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2008, 54(3): 440–451. [DOI](#)
- [75] Ren XZ, Chen ZZ, Liu Y, Zhang HR, Zhang M, Liu Q, Hong XH, Zhu JK, Gong ZZ. ABO3, a WRKY transcription factor, mediates plant responses to abscisic acid and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2010, 63(3): 417–429. [DOI](#)
- [76] Zou JJ, Wei FJ, Wang C, Wu JJ, Ratnasekera D, Liu WX, Wu WH. *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase CPK10 functions in abscisic acid- and Ca²⁺-mediated stomatal regulation in response to drought stress. *Plant*

Physiol, 2010, 154(3): 1232–1243. [DOI](#)