

ABA 在植物 - 病原菌互作中的多重作用

严婷婷¹, 李韬², 朱廷恒^{1*}

(1. 浙江工业大学生物与环境工程学院, 浙江杭州 310014; 2. 扬州大学, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 江苏扬州 225009)

摘要 对 ABA 的生物合成途径、在植物抗/感反应中的作用以及 ABA 与其他激素互作对植物抗病性的调控机制等方面进行了综述。

关键词 脱落酸; 植物 - 病原菌互作; 机制

中图分类号 S476.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)11-03278-02

The Multiple Roles of ABA in Plant-Pathogen Interactions

YAN Ting-ting, ZHU Ting-heng et al (College of Biological and Environmental Engineering, Zhejiang University of Technology, Hangzhou, Zhejiang 310014)

Abstract The recent research progress of ABA in the terms of its biosynthetic pathway, function in plant resistance/susceptibility reactions and interactions with other hormones in plant disease regulation were reviewed.

Key words Abscisic acid; Plant-pathogen interactions; Mechanism

脱落酸(Abscisic acid, ABA)是重要的植物激素,广泛参与了植物的生长发育和多种生物及非生物胁迫反应的调控。近年来研究表明,ABA 在植物与病原菌互作中扮演着重要的角色。由于外界环境条件、植物生理状况、病原菌种类的差异以及 ABA 信号系统的复杂性,ABA 在植物与病原菌的互作反应中表现出多重效应,既可协助植物抵御病原菌,也可协助病原菌侵染植物,其作用机制与规律正逐渐被揭示。笔者对 ABA 的生物合成途径、在植物抗/感反应中的作用以及 ABA 与其他激素互作对植物抗病性的调控机制等方面进行了综述。

1 脱落酸的生物合成途径及生理作用

植物激素脱落酸(ABA)是一类倍半萜类化合物,与赤霉素(Gibberellic acid, GA)、生长素(Auxin)、细胞分裂素(Cytokinin, CTK)、乙烯(Ethylene, ET)及油菜素内酯(Brassinolide, BR)统称为植物六大激素。植物体内 ABA 合成途径主要有 2 种:①C₄₀间接途径:类胡萝卜素经玉米黄质环化酶(Zeaxanthin epoxidase, ZEP)和 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-cis-epoxy-carotenoid, NCED)的催化,形成中间产物——叶黄氧化素,再由醛氧化酶(Aldehyde oxidase, AO)氧化形成脱落酸;②C₁₅直接途径:从甲羟戊酸(Mevalonic acid, MVA)经过异戊烯基焦磷酸(Isopentenyl pyrophosphate, FPP)合成脱落酸^[1](图 1)。

在植物生长发育过程中,ABA 参与了多种生理活动,如胚胎发育、种子休眠、气孔关闭以及多种非生物胁迫反应(如抗旱、抗盐、抗重金属离子等)^[2-3]。随着近期研究的不断深入,人们发现脱落酸不仅可以协助病原菌侵染植物,而且可以提高植物对病原菌的抵抗。在植物-病原物互作系统中

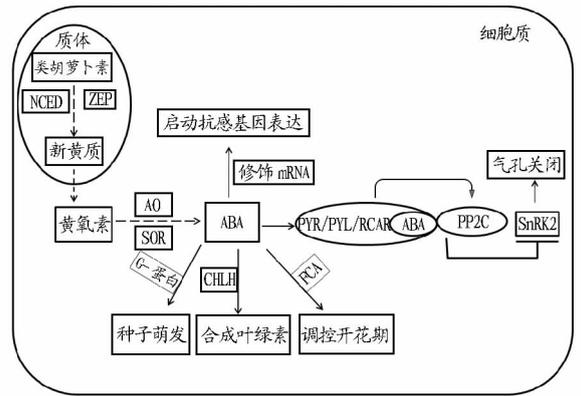


图 1 C₄₀间接合成 ABA 途径及信号传导

ABA 引起植物对病原菌抗/感反应的差异取决于病原菌的种类和入侵方式、作物的种属以及病原菌入侵时作物所处的生长和发育时期^[4]。

2 ABA 的信号传导途径

ABA 必须与受体结合才能启动 ABA 信号传导,即 ABA 与受体结合是其信号传导的第一步^[5],然后才能将其运输到靶作用位点并发挥相应的作用。近年来,ABA 受体鉴定工作已取得了实质性进展。目前研究表明植物中至少存在 3 种 ABA-受体信号:①GTG1 和 GTG2 介导的 ABA 信号途径。ABA 可与保卫细胞中 G-蛋白结合,不仅能抑制种子萌发和幼苗的早期发育,而且能促进气孔关闭并阻止病原侵入^[6]。②ABAR/CHLH 介导的 ABA 信号。West 等^[7]在拟南芥叶绿体中发现 ABA 与受体 CHLH 结合后可参与保卫细胞中叶绿素的合成。③PYR/PYL/RCAR 介导的 ABA 信号途径。对于 PYR/PYL/RCAR (PYLS) 蛋白家族受体研究是比较透彻的^[8]。PYLS 具有特殊的空腔结构,当脱落酸分子中的羰基结合到受体空腔内部时,受体分子空间结构就会发生改变,由受体中脯氨酸残基盖住空腔口^[9], PYLS-ABA 二聚体与 PP2C 结合形成三聚体后抑制 PP2C 的活性,PP2C 对 SnRK2.6 抑制得以解除,植物气孔关闭,以防止病原菌从气孔入侵(图 1)。此外,ABA 还可以介入 mRNA 降解、剪切与转运,以

基金项目 国家自然科学基金项目(31272002);国家科技重大专项子课题(2012ZX08009003004)。

作者简介 严婷婷(1987-),女,江苏淮安人,硕士研究生,研究方向:ABA 与小麦赤霉病抗性关系。*通讯作者,副教授,硕士生导师,从事信号传导相关基因的克隆和功能研究。

收稿日期 2014-03-03

达到调控基因表达的目的。研究表明,ABA 在植物体内有着庞大而复杂的信号网络系统,在这些信号系统中 ABA 起着核心作用,通过与不同类型的受体蛋白结合行使不同的生理功能^[10]。

3 ABA 与植物抗/感病关联

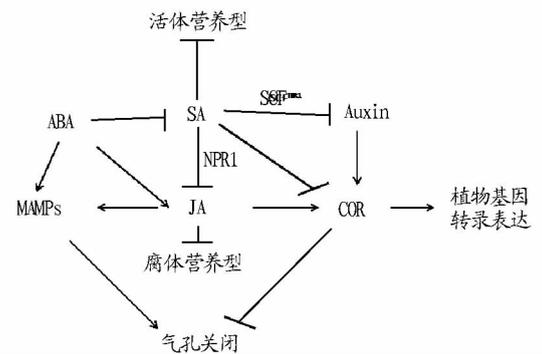
近年来,有关 ABA 参与植物与病原菌的互作越来越受到人们的关注。水杨酸(Salicylic acid, SA)、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)及乙烯(ET)等被认为是传统的与植物抗病相关的激素,由于 ABA 与这些激素存在拮抗作用而被认为是抗病负调节因子,部分试验也证实 ABA 可协助病原菌侵染宿主,降低宿主对病原菌的抵抗力。Audenaert 等^[11]利用灰霉菌侵染番茄 *sitiens* 突变体,比野生型含有更低的内源性 ABA,与野生型相比,突变体表现出对病原菌的抗性,说明 ABA 介入植物与病原菌互作抗性效应。该研究证实 ABA 作为一种抗病负调节因子参与了植物与病原菌的互作。一般情况下,高温可以抑制抗性蛋白的活性及其介导的抗病反应。然而,拟南芥 *bonzai1* 突变体在高温条件下 ABA 缺陷导致细胞核中抗性蛋白 SNC1 (Suppressor of npr1-1 constitutive 1) 和 RPS4 (Resistance to pseudomonas syringae 4) 含量增加,进而提高了植株的抗性^[12]。同样,在低温条件下抑制 ABA 的生物合成也能提高 SNC1 含量并增强植物的抗性。在病原菌胁迫条件下,植物胼胝质合成旺盛形成胼胝体,阻止细菌入侵。与拟南芥突变株 *abi2*(ABA 超敏感)相比,*abi2-1*(ABA 不敏感)含有较多的胼胝体,Vidhyasekaran P 认为 ABA 通过作用于细菌的 PAMP 鞭毛蛋白来抑制拟南芥中胼胝质的积累,有助于菌体侵入^[13]。有些植物体内含倍半萜类天然抗毒素,例如烟草中的椒二醇。烟草 *Npaba2* 和 *Npaba1* 脱落酸合成缺陷株中,椒二醇合成基因的表达量较野生型高,椒二醇含量也是野生型的 2 倍,说明 ABA 抑制椒二醇的合成导致烟草突变体容易被病原菌的感染^[14]。此外,植物体内 ABA 含量影响植物对病原菌的抗性。对拟南芥 *cds2-1D* 喷施外源 ABA 时,植株对 *P. syringae* 的抵抗能力减弱^[15],进一步说明 ABA 是抗病的负调节因子。这些研究表明 ABA 通过抑制抗性蛋白、胼胝体或植物保卫素等抗病相关物质的生物合成进而抑制植物对病原菌的抵抗能力。

然而,最新研究也表明 ABA 可以增加植物对病原菌的抵抗力。ABA 可以迅速介导气孔关闭,以阻止病原菌的侵入^[16],拟南芥脱落酸缺陷株 *aba-3* 气孔无法关闭,表明 ABA 在抗病原菌过程中具有积极作用^[17]。细胞壁是植物防御系统的第一道天然屏障,细胞壁中胼胝质增厚形成的胼胝体可以有效阻止部分真菌入侵。拟南芥 *ocp3* 中高含量 ABA 和 *PMR4* 编码胼胝体合酶对于提高 *OCP3* 植株抗性表型和胼胝体的形成是必不可少的^[18]。ABA 可以提高植物体内抗性基因的表达量,提高植物对病原菌的抵抗力。例如,喷施外援 ABA 可以显著提高番茄 PR1、GLU、PPO、POD 以及 SOD 抗性基因的表达,提高相应酶的活力,以增强番茄植株对茄链格孢的抵抗力^[19]。胡椒中葡糖基转移酶 GRAM 含有 ABA 诱导表达 *ABR1* 结构域,*ABR1* 可以启动细胞程序性死亡,并且

产生活性氧^[20],阻止病原菌侵入。大量研究表明,ABA 并非直接抑制病原菌的生长和繁殖,而是通过介入植物体内复杂的信号通路来增加植物对病原菌的抵抗力。

4 ABA 与其他激素交互作用(Cross talk)对植物抗病性的调控机制

在植物的整个生命周期中,通常遭到各种生物或非生物胁迫,为了正常生长的需要,植物已经进化出一套复杂、高效的免疫防御系统。植物体内多种激素通过协同或拮抗参与植物的防御(图 2)。SA 主要介导抵抗活体营养性病菌,JA/ET 参与抵抗坏死型营养性病原菌。病原菌入侵早期,由水杨酸 SA 主导抗性反应。研究 *Pseudomonas syringae* 侵染 ABA 合成缺陷株时发现,由 SA 介导抗性基因表达量显著增高,以增强拟南芥抵抗病原菌^[21],SA 协同 ABA 信号传导通路参与 MAMPs 介导的气孔关闭以阻止病菌感染^[22]。通常认为茉莉酸(JA)和乙烯(ET)协同联合启动植物的抗病反应。ABA、JA 和 ET 都可以调控基因的表达。Adie 等研究发现拟南芥 *aba2-12* 受到畸雌腐霉(*Pythium irregulare*)感染后,ABA 参与调节 JA 的生物合成,并激活 JA 介导的抗病基因的表达^[21]。番茄和土豆受到创伤后,ABA 协同 JA 调控编码 PR-蛋白酶抑制因子 *II PIN2* 基因的表达^[23]。在水稻中外源 ABA 可以诱导 MAP 激酶基因 *OsMPK5* 表达,从而抑制乙烯(ET)的积累。Yang 等利用 RNAi 抑制 ABA 介导的调控 *OsMPK5* 调控的表达,使 ET 得以积累,增强水稻对病原菌的抵抗力^[24]。



注:COR 为 *P. syringae* 产生的一种冠菌素;MAMPs 表示病原菌相关的分子模式。

图 2 拟南芥受 *Pythium syringae* 侵染后体内激素互作抗病

5 展望

目前大多数学者认为 ABA 作为负调节因子参与植物抗病性,但是随着研究的深入,发现 ABA 在植物-病原菌互作过程也表现出积极的抗病作用。ABA 参与调控植物的抗病性的方式,目前主要有 2 种观点:① ABA 独自参与防御反应的信号转导。例如,在病原体侵入早期 ABA 介导植物气孔关闭,并刺激胼胝体合成以增厚细胞壁,形成防御屏障,阻止病原菌的入侵。② ABA 调节 SA、ET 或 JA 介导的植物抗逆反应,间接参与抗逆胁迫^[25]。总而言之,植物-病原菌互作是一个复杂的信号系统,而 ABA 正是这个信号系统中关键

(下转第 3281 页)

精子顶体完整率 = (顶体完整精子/精子总数) × 100%

2 结果与分析

采用干冰冷冻方法和液氮冷冻方法对民猪精液进行冷冻保存,解冻后采用干冰冷冻方法解冻后活率为 43.5%、顶体完整率为 52.2%;采用液氮冷冻方法解冻后活率为 41.8%、顶体完整率为 51.5% (表 1)。

表 1 不同冷源冷冻精子活率及顶体完整率

冷源	精子活率/%	顶体完整率/%
液氮	41.8 ± 6.6a	51.5 ± 3.8a
干冰	43.5 ± 5.7a	52.2 ± 4.0a

注:同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

解冻后,采用干冰冷冻方法冷冻的民猪精液活率、顶体完整率皆高于采用液氮冷冻方法的民猪精液,但差异不显著。

3 讨论

猪精液冷冻技术大多采用干冰、液氮等作为冻源,将精液特殊处理后冷冻,然后投入超低温液氮中,使精子细胞的

代谢完全停止,达到长期保存的目的^[4],精子的损伤程度最终由降温速率和冷冻的最终温度来决定^[5]。笔者分别采用干冰冷冻方法和液氮冷冻方法对民猪精液进行冷冻研究,在解冻后民猪精液活率、顶体完整率方面,采用干冰作为冻源效果优于液氮,但二者差异并不显著,可能是由于液氮的蒸发速度较快,使冷冻过程中温度变化幅度较大,造成精子的损伤程度高于干冰作为冻源的精子,具体原因仍需进一步试验来验证。

参考文献

- [1] 高飞,岳奎忠,杨增明.猪精液液态保存的研究进展[J].中国畜牧杂志,2004,4(6):46-49.
- [2] 王文涛,何鑫淼,彭福刚,等.中型民猪种公猪选择及采精技术要点[J].黑龙江农业科学,2012(8):164.
- [3] 马红,王文涛,刘娣.民猪精液冷冻技术研究[J].猪业科学,2013(7):124-125.
- [4] 嵇艳书,王坚,刘铁铮.猪精液冷冻保存研究进展[J].江苏农业科学,2006(3):136-140.
- [5] YI Y J,IMD G S,PARK C S.Lactose-egg yolk diluent supplemented with N-acetyl-d-glucosamine affect acrosome morphology and motility of frozen-thawed boar sperm[J].Animal Reproduction Science,2002,74(3/4):187-194.
- [6] [J].The Plant Cell Online,2012,24(3):1271-1284.
- [13] VIDHYASEKARAN P.PAMP Signals in Plant Innate Immunity[J].Signaling and Communication in Plants,2014,21(Online).
- [14] MIALOUNDAMA A S,HEINTZ D,DEBAYLE D,et al.Abscisic acid negatively regulates elicitor-induced synthesis of capsidiol in wild tobacco[J].Plant Physiology,2009,150(3):1556-1566.
- [15] FAN J,HILL L,CROOKS C,et al.Abscisic acid has a key role in modulating diverse plant-pathogen interactions[J].Plant Physiology,2009,150(4):1750-1761.
- [16] CAO F Y,YOSHIOKA K,DESVEAUX D.The roles of ABA in plant-pathogen interactions[J].Journal of Plant Research 2011,124(4):489-499.
- [17] MELOTTO M,UNDERWOOD W,KOCZAN J,et al.Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion[J].Cell,2006,126(5):969-980.
- [18] GARCÍA-ANDRADE J,RAMÍREZ V,FLORS V,et al.Arabidopsis ocp3 mutant reveals a mechanism linking ABA and JA to pathogen-induced callose deposition[J].The Plant Journal,2011,67(5):783-94.
- [19] SONG W,MA X,TAN H,et al.Abscisic acid enhances resistance to *Alternaria solani* in tomato seedlings[J].Plant Physiology and Biochemistry,2011,49(7):693-700.
- [20] CHOI D S,HWANG B K.Proteomics and functional analyses of pepper abscisic acid-responsive 1 (ABR1), which is involved in cell death and defense signaling[J].The Plant Cell Online,2011,23(2):823-842.
- [21] ADIE BA,PÉREZ-PÉREZ J,PÉREZ-PÉREZ M M,et al.ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defenses in *Arabidopsis* [J].The Plant Cell Online,2007,19(5):1665-1681.
- [22] SPOEL SH,DONG X.Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses[J].Cell Host & Microbe 2008,3(6):348-351.
- [23] DERKSEN H,RAMPITSCH C,DAAYF F.Signaling cross-talk in plant disease resistance[J].Plant Science,2013,207:79-87.
- [24] YANG D L,YANG Y,HE Z.Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity[J].Molecular Plant,2013,6(3):675-685.
- [25] THOMMA B P,EGGERMONT K,TIERENS K F J,et al.Requirement of Functional Ethylene-Insensitive 2Gene for Efficient Resistance of *Arabidopsis* to Infection by *Botrytis cinerea* [J].Plant Physiology,1999,121(4):1093-1101.

(上接第 3279 页)

的调控因子,研究ABA调控信号系统的分子机制将有助于在分子水平上解释 ABA 的抗/感病机理。

参考文献

- [1] NAMBARA E,MARION-POLL A.Abscisic acid biosynthesis and catabolism[J].Annu Rev Plant Biol,2005,56:165-185.
- [2] RAGHAVENDRA A S,GONUGUNTA V K,CHRISTMANN A,et al.ABA perception and signalling[J].Trends in Plant Science 2010,15(7):395-401.
- [3] FINKELSTEIN R R,ROCK C D.Abscisic acid biosynthesis and response [M]//SOMERVILLE C R,MEYEROWITZ E M.The Arabidopsis Book. Rockville MD:American Society of Plant Biologists,2002.
- [4] TON J,FLORS V,MAUCH-MANI B.The multifaceted role of ABA in disease resistance[J].Trends in Plant Science 2009,14(6):310-317.
- [5] 杨洪强,接玉玲.高等植物脱落酸生物合成及其信号转导研究进展[J].华中农业大学学报 2001,20(1):92-98.
- [6] VANKOVA R.Abscisic Acid Signaling in Plants[M]//Abiotic Stress Responses in Plants. NY:Springer Verlag,2012:359-368.
- [7] WEST C,SHEN-MILLER J,RAILTON I.Regulation of kaurene synthetase [C]//Plant growth substances,1982;the proceedings of the 11th International Conference on Plant Growth Substances Aberystwyth. PF Wareing, 1982:1982.
- [8] WASILEWSKA A,VLAD F,SIRICHANDRA C,et al.An update on abscisic acid signaling in plants and more...[J].Molecular Plant,2008,1(2):198-217.
- [9] MIYAKAWA T,FUJITA Y,YAMAGUCHI-SHINOZAKI K,et al.Structure and function of abscisic acid receptors[J].Trends in Plant Science 2013,18(5):259-266.
- [10] MCCOURT P,CREELMAN R.The ABA receptors-we report you decide [J].Current Opinion in Plant Biology,2008,11(5):474-478.
- [11] AUDENAERT K,DE MEYER G B,HÖFTE M M.Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato to *Botrytis cinerea* and suppresses salicylic acid-dependent signaling mechanisms [J].Plant Physiology,2002,128(2):491-501.
- [12] MANG H G,QIAN W,ZHU Y,et al.Abscisic acid deficiency antagonizes high-temperature inhibition of disease resistance through enhancing nuclear accumulation of resistance proteins SNC1 and RPS4 in *Arabidopsis*