

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2022.06.001

脱落酸调控与植物抗病相关次生代谢 产物生物合成的研究进展

崔雯, 白雪松, 王建, 金辉

上海市浦东新区人民医院, 上海 201202

摘 要: 植物次生代谢产物的生物合成与植物激素密切相关, 脱落酸(ABA)激素可以显著增加与植物抗病性相关植物次生代谢产物生物合成。本文概述了 ABA 激素的生物合成, 重点阐述了 ABA 激素调控植物生长和抗逆胁迫以及酚酸、黄酮、萜类等植物抗病性相关次生代谢产物生物合成的研究进展, 并对研究前景进行展望。深入探讨 ABA 激素生物合成以及参与调控下游的分子机制, 可为开发和利用基因工程技术优化次生代谢途径, 提高次生代谢产物含量从而提高植物抗病性, 在新药创制、工农业生产等方面具有广泛的应用前景。

关 键 词: ABA 激素; 次生代谢; 生物合成;
抗病性; 调控机制

中图分类号: S432.2⁺3

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2022)06-0001-11

Research Progress of ABA Hormone Regulating Biosynthesis of Disease Resistance Related Plant Secondary Metabolites

CUI Wen, BAI Xuesong, WANG Jian, JIN Hui

Shanghai Pudong New Area People's Hospital, Shanghai 201202, China

Abstract: The biosynthesis of plant secondary metabolites is closely related to plant hormones. ABA hormones can significantly increase biosynthesis of disease resistance related plant secondary metabolite. This article presents the biosynthesis of ABA hormones, emphasis on the ABA hormone regulating the plant growth and stress resistance, as well as the biosynthesis of secondary metabolites such as phenolic acids, flavonoids, terpenoids, and other plant disease resistance related compounds, also look ahead to research prospects. The article deeply reviews

收稿日期: 2022-08-14

基金项目: 2020 年度浦东新区卫生系统“医学人才培养计划”领先人才项目(PWR12020-08).

作者简介: 崔雯, 主管药师, 主要从事临床药师工作.

通信作者: 金辉, 副主任药师.

the biosynthesis of ABA hormones and the molecular mechanisms of ABA involved in the downstream regulation, which can optimize the secondary metabolic pathway with the development and utilization of genetic engineering technology to improve the production of secondary metabolites and enhance the plant disease resistance, and have broad application prospects in the development of new drugs, industrial and agricultural production.

Key words: ABA hormones; secondary metabolite; biosynthesis; disease resistance; regulatory mechanism

植物次生代谢产物种类繁多, 包括酚酸、黄酮、花青素、萜类等, 次生代谢产物本身具有抵御环境胁迫和参与植物抗病的作用, 其生物合成与植物激素密切相关^[1]. 脱落酸(Absciscic acid, ABA)作为 5 大植物激素之一, 广泛参与植物生长发育(根系发育、种子休眠等), 逆境胁迫(保卫细胞响应、生物应激反应等)和次生代谢等生命活动. 本文主要从 ABA 激素合成、ABA 调控生长和发育、调控次生代谢产物生物合成以及参与植物抗病的研究进展等 3 个方面进行综述, 并对研究前景进行展望.

1 ABA 激素的生物合成

ABA 生物合成的途径主要有萜类、类胡萝卜素两条途径. 萜类途径即 3 个异戊烯单位聚合成 C₁₅ 前体法尼基焦磷酸(Farnesyl, FPP), 由 FPP 经环化和氧化直接形成 15 碳的 ABA. 类胡萝卜素途径即先由甲羟戊酸(MVA) 聚合成 C₄₀ 前体类胡萝卜素(多种类胡萝卜素 up2, up5, up7, up9, up12 等), 再由 C₄₀ 类胡萝卜素(玉米黄质, Zeaxanthin)经过玉米黄质环氧酶(ZEP)形成全反式-紫黄质(C₄₀). 全反式-紫黄质(C₄₀)可以通过 2 种模式形成 C₄₀ 的 9'-顺-新黄质, 其中一种模式是全反式-紫黄质(C₄₀)经过异构化作用形成全反式-新黄质后再双键异构化形成 9'-顺-新黄质, 另外一种模式是反式-紫黄质(C₄₀)先经过双键异构化作用形成经过 9'-顺-紫黄质后再经过异构化作用形成 9'-顺-新黄质^[2]. Huang 等^[3]报道了 9'-顺-新黄质氧化裂解(9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase; NCED)形成 C₁₅ 的化合物, 如黄质醛(xanthoxin, XAN), 拟南芥中的黄质醛经过氧化和异构化(2 和 *aao3*)形成 ABA 醛(C₁₅)^[4], ABA 醛在 *aba1*, *droopy*, *flc*, *sit*, *aba3* 和 *nar2a* 等酶的催化下最终形成 ABA; 同时 ABA 醛也在细胞色素氧化酶 P450 的作用下形成 ABA 醇; 在一定条件下, ABA 醇也可以形成 ABA 激素^[5]. 越来越多的证据表明高等植物中主要以类胡萝卜素途径合成 ABA.

在模式植物拟南芥、烟草、水稻等物种中, 与 ABA 激素合成途径相关酶的功能验证已有很多. 例如 Han 等^[2]发现 ABA 激素是在植物质体和细胞质中合成, 在 *vp14* 拟南芥突变体中, ABA 激素水平下调, 导致植物的叶片失水比野生型叶片更快; Marin 等^[6]报道玉米黄质在绿色组织含量最高; Schwartz 等^[7]发现 NCED 是以家族的形式存在于植物中, 仅发现部分成员参与 ABA 的生物合成; 同时研究发现干旱胁迫和种子成熟均可以诱导 NCED 基因的表达, 且烟草中 NCED 与 ABA 激素水平直接相关^[8].

Okamoto 等^[9]报道由 CYP707A 编码的 ABA-8'-羟化酶可以特异性降解 ABA 激素. 因此, 可以通过化学的方法抑制 8'-羟化酶的功能从而促进植物耐受干旱胁迫^[10]. Kuromori 等^[11]报道了 ABA 可通过糖基化可逆地失活, ABA-葡萄糖基酯(ABA-GE)是一种非活性的储存和转移形式, ABA 的积累和体内平衡受到严格控制. ABA 参与了从根到芽的信号传递, 尤其是与叶片中气孔保卫细胞有关; 同时 ABA 是一种弱酸, 在细胞质中以带电的形式存在(ABA⁻), 而在细

胞壁中以不带电的形式存在. Kuromori 等^[11]也报道了拟南芥转运蛋白 AtABCG25 可以促进 ABA 在膜上的运动, 所以过表达 AtABCG25 株系中水分含量减少. 在大多数植物组织中, NCED 限制了 ABA 的合成, ABA 的合成随着干旱胁迫和种子成熟而增加 ABA 可降解为相酸或可逆地与 ABA-GE 偶联, ABA 可以在植物中从根运输到芽, 也可以从维管组织运输到保卫细胞^[12-13].

2 ABA 激素调控植物生长和抗逆胁迫

2.1 保卫细胞和气孔敏感性

随着叶片的发育和成熟, 植株体内 ABA 浓度下降, 老叶将 ABA 运输到嫩叶中. 同时, 在整个叶片发育过程中, 气孔对 ABA 的敏感性增加. Armstrong 等^[14]研究发现水的渗透运动控制了保卫细胞的膨胀, 离子通道和泵控制保卫室的运动, 如 K^+ 和 Ca^{2+} 通道. ABA 导致液泡和质膜中的离子通道打开, 从细胞释放离子, 并使质子-ATPase(红色)失活^[15], 在此过程中蛋白激酶和磷酸酶对于保卫细胞反应至关重要. Kang 等^[16]报道了 AtABCG40 是 ABA 受体并在保卫细胞中高表达, 同时 Jarzyniak 等^[17]报道了 ABA 激素的运输蛋白还包括 AtABCG25, AtABCC1, AtDTX50, AtAIT1, AtABCG22, AtABCG40 等多个成员. 在此过程中, ABA 激素主要存在 2 种修饰方式, 分别为羟基化和糖基化. ①羟基化中, ABA 分子中环结构的 C-7', C-8' 和 C-9' 的 3 个位点的甲基羟基化产生 3 种不同生物活性的代谢物. 8'-羟基 ABA 经过细胞色素 P450 单氧酶(CYP707As)介导, 发生环化作用后转变成红花菜豆酸(PA), 然后通过进一步的还原反应转变成二氢红花菜豆酸(DPA), 其中 DPA 是 ABA 分解的终产物^[18]. ②糖基化中, ABA 分子中的 C-1 羟基和不同的化学物质结合而形成不同的结合体, 其中由 UDP-葡萄糖基转移酶(UGT)催化产生的 ABA-葡萄糖酯(ABA-GE)是最主要的结合体. ABA-葡萄糖酯也可以通过 β -葡萄糖苷酶的作用快速释放 ABA, 与葡萄糖基结合形成无活性的 ABA-GE, 从而调节有活性 ABA 的含量, 使植物适应生理和环境的变化. 气孔敏感性与 ABA 信号途径多种蛋白有关, 例如 Fujita 等^[19]报道的水稻 OsSAPK2 可以介导 ABA 信号、调控 ABA 敏感性从而提高植物抗旱能力. Dittrich 等^[20]报道了保卫细胞阴离子通道 SLAC1 及其活化蛋白激酶 OST1 可以与 ABA 受体蛋白 ABI1 结合, 最终调控气孔开合.

2.2 发芽、衰老和种子成熟

ABA 激素可以促进种子储存蛋白和脂肪的合成, 促进种子脱水耐性和种子休眠的获得, 抑制种胚萌发. 最近研究结果表明, ABA 诱导种胚细胞内依赖周期蛋白的激酶抑制物(Cyclin-dependent kinase inhibitor, ICK1)的表达, 进而抑制细胞周期从 G1 期进入 S 期^[20]. 江玲等^[18]综述了种胚中 ABA 含量以及 ABA 的敏感性在诱导和维持种子休眠中具有关键作用. Pan 等^[21]报道了拟南芥 VQ18 和 VQ26 作为 ABI5 转录因子(特异性调控 ABA 响应基因如 EM6 和 EM1)的抑制子负调控 ABA 信号转导, 进而促进种子萌发. 乙烯可以促进 ABA 激素的生物合成, 同时高浓度的 ABA 激素抑制乙烯的生物合成从而促进种子形成. 对 ABA 分子机制的解析表明, ABA 受体 PYL9 和经典的下游复合体 PP2C/SnRK2 共同传递 ABA 诱导的衰老信号, 通过 ABFs 和 RAV1 转录因子诱导衰老相关基因的表达, 最终导致老叶衰老^[22]. ABA 激素有助于草莓、苹果、柑橘、葡萄等果实的着色和软化, 提高纤维素酶等活性进而导致细胞壁的结构解体同时促进乙烯的生物合成, 间接调控果实成熟^[23]. 油脂含量是种子成熟的重要指标之一,

脱落酸的作用是储存脂质以及种子中的蛋白质和碳水化合物,符合 ABA 促进种子贮藏产物积累的作用,幼苗 ABA 信号受损如 SnRK2.2/3/6 三重突变体的通常表现为种子产物积累减少,而 SnRK2.6 的过表达总体上增加种子油脂含量^[24]. ABA 激素敏感的 SnRK2.6 失活后会导致种子含油量降低 7%~25%,ABA 合成或信号突变体的种子(如 SnRK2.2/2.3/2.6)不耐干旱且过早发芽^[25].

2.3 抗逆胁迫

ABA 激素信号是响应逆境胁迫(干旱、低温和盐胁迫)的主要通路之一. ABA 信号转导系统由 ABA 激素激活,在体内 ABA 激素升高后导致 ABA, PP2C 和 PYR/RCAR 形成蛋白复合物从而释放出 SnRK2 蛋白(Sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2),SnRK2s 蛋白可以磷酸化下游的结构基因和转录因子从而介导植物适应环境变化^[26-28]. Gonzalez-Guzman 等^[24]对拟南芥的 PYR/RCAR 家族的 14 个成员分析发现,该家族分为 3 个亚组,分别具有不同的表达模式,具有不同功能. 相似的研究也在大豆(23 条)、玉米(20 条)和水稻(11 条)等物种中陆续报道. 在拟南芥中报道了 10 条 *AtSnRK2.1-2.10*,在水稻中报道了 10 条 *OsSAPK1-10*. 其中 SnRK2 家族又分为 3 个亚家族,其中 I 亚族为 ABA 不敏感性,II 亚族为 ABA 敏感性,III 亚族为弱 ABA 敏感性^[19]. SnRK2 下游调控的转录因子种类有很多,例如 *ABI1/2/3/4/5*, *bHLH*, *MYB*, *ERF* 和 *bZIP* 等,在转录水平上介导了植物应对逆境胁迫^[29].

3 ABA 激素调控植物次生代谢产物生物合成及抗病相关研究

在病原菌侵害条件下,植物通过激活 ABA 信号从而影响了包括酚酸、黄酮、花青素、蒽类、类胡萝卜素等次生代谢产物合成从而介导植物产生抗病性. 因此,对 ABA 激素调控不同代谢产物参与抗病进行分类阐述.

3.1 酚酸

植物酚酸类化学成分起源于苯丙氨酸(L-Phenylalanine),在 PAL(苯丙氨酸解氨酶),C4H(肉桂酸-4-羟化酶)和 4CL(对-香豆酸 CoA 连接酶)作用下合成 p-香豆酸(p-coumarin acid),p-香豆酸可以在 HQT(羟基肉桂酰 CoA 奎尼羟基肉桂转移酶)的作用下形成绿原酸,也可以在 C3H(香豆酸-3-羟基化酶)的作用下合成咖啡酸等^[30]. p-香豆酸也可以在 β -AS(β -香树脂醇合成酶)的作用下合成甘草酸,在 RAS(迷迭香酸合成酶)的作用下合成丹酚酸^[31],在 CAS(菊苣酸合成酶)的作用下合成菊苣酸^[32],在 BAHD 酰基转移酶家族的作用下合成绿原酸等^[33].

在药用模式植物丹参中,沈丽红等^[34]以药用模式植物丹参的毛状根为试验材料,结果发现 50 $\mu\text{mol/L}$ 的 ABA 处理后,丹参毛状根中迷迭香酸和丹酚酸 B 的含量分别显著增加了 45% 和 40%. Ma 等^[35]报道了丹参中丹酚酸生物合成受到多种激素的调控,Shi^[31]进一步研究确定 ABA 敏感型转录因子 *SmbZIP2* 能显著负调控 *PAL* 基因的表达从而抑制丹酚酸的生物合成,Deng 等^[36]报道了 ABA 敏感性转录因子 *SmbZIP1* 能显著正调控丹酚酸的生物合成. 另一项研究发现 ABA 处理可以显著促使关键酶基因 *SlPAL5* 和 *Sl4CL1* 的表达,从而提高番茄中的酚酸和木质素含量^[37]. 在甘草中,甘草酸的生物合成关键酶基因 *NCEDs* 受 ABA 激素调控显著增加,从而促进了甘草酸的积累^[38].

SA(水杨酸)参与植物抗病研究最广泛的植物 5 大激素之一,也是苯丙氨酸合成途径中的重要次生代谢产物. ABA 一方面能够抑制 PAL 酶的转录活性进而抑制 SA 的积累,诱导 SA

防御基因的转录表达;另一方面,ABA激素也能通过激活 *C3H* 等基因的表达促进水杨酸的生物合成^[30]. 水杨酸在病原物侵染的植物组织中含量很高,进而诱导许多植物的病程相关蛋白包括 PR, SAR 等蛋白的表达,表明 ABA 激素可以通过促进水杨酸的合成参与植物抗病. ABA 也可以诱导胼胝质积累,而胼胝质能阻断 SA 诱导的防御从而变相抑制 SA 的抗病功能,因此 ABA 和 SA 之间存在拮抗作用^[39].

3.2 黄酮

植物黄酮也是由苯丙氨酸起始(经过 PAL, C4H 和 4CL1)形成香豆酰 CoA, 香豆酰 CoA 再进入黄酮合成途径与 3 分子丙二酰 CoA 在 CHS(查尔酮合成酶)的作用下生成查尔酮,然后经过分子内的环化反应(查尔酮异构酶, CHI)生成二氢黄酮类化合物,此后,在 UFGT(UDPG-flavonoid glucosyl transferase)作用下形成下游多个分支. FNS(黄酮合成酶)存在 2 种类型,分别为 FNSI 和 FNSII. Wu 等^[40]报道了金银花的 FNSI 的 FNSII 能分别将圣草酚、柚皮素、甘草素转化为木犀草素. 罗庆华等^[41]报道了低浓度外源 ABA 激素可以显著提高水芹中黄酮的含量. 在番茄果实和马铃薯块茎中,类胡萝卜素和类黄酮生物合成通路上的关键基因在 ABA 激素诱导下显著增加,从而促进了类黄酮的生物合成^[42-43]. Su 等^[44]报道了苜蓿中 ABA 敏感的转录因子 *MsMYB741* 正调控 *MsPAL* 和 *MsCHI* 的表达,在积累总黄酮的同时促进苜蓿根系黄酮分泌. *FtMYB1* 作为 ABA 激素敏感的转录因子可调控下游 *FLS*(黄酮醇合酶)和 *RT1*(鼠李糖基转移酶)基因的表达从而影响黄酮醇的生物合成^[45].

木质素主要是通过香豆酰辅酶 A 合成查尔酮从而进入黄酮类物质通路,与黄酮类物质合成是相互联系的. 木质素可以充实细胞壁,防治病原物酶对植物组织的分解,是植物防御病原物侵染的物理屏障^[46]. 在红松和樟子松中,晚木的形成与植物激素脱落酸(ABA)浓度的增加有关. Liu 等^[47]报道了在拟南芥中,ABA 激素可以通过磷酸化 NST1 调控次生细胞壁形成和木质素沉积. 因此,ABA 激素通过调控次生细胞壁形成和木质素沉积从而间接参与植物抗病^[48].

3.3 类胡萝卜素

类胡萝卜素主要通过 MEP 途径的 IPP(异戊烯基二磷酸)和 DMAPP(焦磷酸二甲烯丙酯)形成的下游代谢物. MEP 途径使用甘油醛-3-磷酸和丙酮酸作为初始底物,生成 DXP(脱氧-d-木质素糖 5-phosphate)^[49]. 随后,IPP 和 DMAP 分别由 DXS(DXP 合成酶)和 DXR(DXP 还原异构酶)生成,经历一系列的缩合反应作用最后生成 GGPP(香叶酰二磷酸)^[50]. 两个 GGPP 分子由 PSY(植物烯合酶)聚合形成八氢番茄红素,这是速率限制的第一步,而 PSY 是类胡萝卜素中的限速酶^[51]. PDS(八氢番茄红素去饱和酶)和 ζ -胡萝卜素进一步转化形成番茄红素去饱和酶(ZDS)^[52]. 由于类胡萝卜素主要以反式结构存在于自然界,异构化是类胡萝卜素生物合成的关键. 类胡萝卜素异构酶(CRTISO)将四顺式番茄红素转化形成全反式番茄红素^[53]. 类胡萝卜素途径在番茄红素的环化,生成不同的类胡萝卜素,以不同的环化来区分团体. α -胡萝卜素和 β -胡萝卜素是由番茄红素环化酶(ϵ -LCY 和 β -LCY)催化形成全反式番茄红素^[52-53]. 邓昌哲等^[54]发现外源 ABA 激素促进了木薯块根类胡萝卜素合成途径基因 *PSY2* 与 *LCYB* 的表达,并抑制降解相关的 *ZEP* 与 *NCED3* 基因的表达,从而提高了类胡萝卜素的含量,此后在木薯叶片也得到了相似的结果^[55]. 进一步的研究表明,20 mg/L 外源 ABA 激素可通过促进 *PSY1* 和 *PSY2* 基因的表达和抑制 *CCDI* 的表达来促进中 β -胡萝卜素的含量^[55].

所有植物中均可以合成类胡萝卜素,是植物花、果实呈现黄色、橙红色至红色的原因之一,

因此可以保护叶绿素免受强光导致的破坏. 类胡萝卜素是植物抗氧化系统的组成之一, 部分类胡萝卜素是 ABA 激素合成的前体化合物. 植物的抗氧化系统可以有效阻挡病原菌侵害作用, 然而, 关于 ABA 激素类胡萝卜素生物合成参与植物抗病性的研究较少.

3.4 萜类

萜类化合物是自一类异戊二烯衍生物(isoprenoids), 萜类通式是 $(C_5H_8)_n$ (n 是异戊二烯的单元数). 根据 n 的数目, 萜类化合物可分为单萜(C5)、单萜(C10)、倍半萜(C15)、二萜(C20)、二倍半萜(C25)、三萜(C30)、四萜(C40)和多萜($n>8$), 常见的有单萜薄荷醇(menthol)、倍半萜青蒿素(artemisin)、二萜紫杉醇(taxol)和三萜人参皂苷(ginsenoside)等^[52]. 异戊二烯首先需要通过活化转化成 IPP 和 DMAPP, 生物体内 IPP 和 DMAPP 的合成存在两种途径(MVA 和 MEP 途径)^[56]. 其中, MVA 途径主要用于植物细胞质中的倍半萜、三萜及多萜的合成; MEP 途径主要用于植物质体中的单萜、二萜和四萜的合成^[57]. 在各种萜类合酶(terpene synthases, TPS)的作用下 IPP 和 DMAPP 会被合成种类各异的萜类骨架. ①单萜: 一分子 IPP 和一分子 DMAPP 能够生成 GPP (牻牛儿基焦磷酸, geranyl diphosphate) 或 NPP (橙花基焦磷酸, neryl diphosphate), GPP 是无环单萜前体而 NPP 是单环单萜前体, 它们在单萜合酶的催化下合成不同的单萜, 如 GPP 在香叶醇合成酶的催化下能够产生无环单萜香叶醇(geraniol); NPP 在 LS(柠檬烯合酶, limonene synthase)的催化下则会合成单环单萜骨架柠檬烯(limonene), 并进一步经过氧化还原作用等反应合成单萜薄荷醇. ②倍半萜: 两分子 IPP 和一分子 DMAPP 生成倍半萜前体 FPP(法呢基焦磷酸, farnesyl diphosphate), 其在倍半萜合酶如 ADS(紫穗槐-4, 11-二烯合酶, amorpha-4, 11-diene synthase)的催化下生成青蒿素的前体紫穗槐二烯(amorphadiene). ③二萜: 三分子 IPP 和一分子 DMAPP 产生二萜的前体 GGPP(牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸 geranylgeranyl diphosphate), 其在二萜合酶如 TXS(紫杉烯合酶, taxadiene synthase)的催化下能够合成紫杉醇的前体紫杉-4(5), 11(12)-二烯(taxadiene). ④三萜: 倍半萜前体 FPP 在 SQS(鲨烯合酶, squalene synthase)的催化下合成鲨烯(squalene), 鲨烯经 SQE(鲨烯环氧化物, squalene epoxidase)催化加氧转变成 2, 3-氧化鲨烯(2, 3-oxidosqualene), 并在不同的鲨烯环化酶 OSCs(oxidosqualene cyclase)的作用下环化形成三萜骨架, 如 β -香树素(β -amyrin)、羽扇豆醇(Lupeol)、葫芦二烯醇(Cucurbitadienol)等. 萜类骨架在细胞色素 P450 单加氧酶(CYP450)、CYP450 辅酶(CYP reductase, CPR)、脱氢酶(dehydrogenases)、糖基转移酶(glycosyltransferase, GT)和酰基转移酶(acyltransferase, ACT)的作用下会进一步进行氧化、糖基化和酰基化等化学修饰, 最终获得不同的萜类化合物, 如膜甾醇、油菜素内酯和人参皂苷等. 施要强等^[58]报道 ABA 激素处理可显著增加柑橘中倍半萜类物质, 如 β -草澄茄油烯的含量. 50 $\mu\text{mol/L}$ ABA 激素对雷公藤内萜类物质合成也存在促进作用, 能显著促进雷公藤红素含量的提高^[59]. 刘欣^[60]研究发现, 100 $\mu\text{mol/L}$ ABA 激素处理可使坛紫菜萜类合成关键酶基因的表达提高约 3~5 倍, 从而促进萜类化合物的合成. 在玉米中, 李圣彦^[61]报道 ABA 激素可诱导 TPS6 等萜类合成酶基因在根中表达量显著性增强. ABA 处理对匍枝筋骨草(*Ajuga lobata* D. Don)萜类合成途径中的多数基因具有促进作用^[62]. ABA 激素干预下, bZIP1 转录因子能促进蒲公英属植物小橡胶粒子蛋白 SRPP 的表达, 从而促进橡胶的生物合成^[63]; 另一方面, ABA 通过其信号受体蛋白(YPL)介导萜类物质的合成, ABA 也可加强 YPL 与 MYC2 等基因的相互作用, 从而参与萜类化合物代谢调控^[64].

萜类化合物作为植物代谢产物中种类最多的一类化合物,在植物与病虫害互作中扮演重要角色,尤其是化感物质广泛参与对病虫害的直接或间接防御反应^[65]。萜类和甾类化合物又被称为化感物质,能杀死为害农作物的各种线虫,并能抑制细菌性、真菌性和各类病毒性的病原体。当植物受到病原菌侵害时,植物能通过激活 ABA 信号通路导致萜类化合物的生物合成如芳樟醇单萜类物质(能使黏虫幼虫中毒死亡),进而产生这类化感物质的合成增加防御能力。例如,ABA 敏感的 SLJIG 通过 *TPS* 基因的表达或参与经典的茉莉酸防御途径,提高番茄对棉铃虫与灰霉病的抗性^[66]。

3.5 花青素

花青素是一类广泛存在于自然界中的水溶性色素,在生理上扮演着重要的角色。花青素生物合成的直接前体也是苯丙氨酸,在经过一系列反应形成查尔酮(PAL, C_4H_4CL 和 CHS),经 CHI 和黄烷酮 3-羟化酶(F_3H),类黄酮 3'-羟化酶($F_3'H$)和类黄酮 3',5'-羟化酶($F_3'5'H$)催化下合成花青素的前体化合物双氢槲皮素和二氢杨梅黄酮,此后经过二氢黄酮醇-4-还原酶(DFR)形成无色的花色素,经过花青素合成酶(ANS)作用形成带有颜色的花青素^[67]。张金容^[68]研究发现 ABA 激素可促进果实中花青素和花色苷的积累。胡冰^[69]研究发现 ABA 激素可荔枝果皮叶绿素降解和花色苷生物合成。陈俊洁等^[70]对果实施加 ABA 激素后发现 ABA 可通过加速单个花色苷(主要是麦维达蛋白,飞燕草苷和矮牵牛苷)的积累促进果实的着色。Luo 等^[71]研究发现,经过外源 ABA 处理后,野生型拟南芥幼苗中花青素显著增加,主要原因是野生型植物进行 ABA 激素处理后可促进 *C4H*, *DFR*, *LDOX* 和 *UF3GT* 等花青素结构基因的表达,从而促进花青素的合成,ABA 激素还能诱导某些与花青素合成相关的转录因子的表达。例如,ABA 诱导花青素合成部分依赖于 MBW 复合体中的核心转录因子,如 TTG1, TT8 及 MYB75 等。最近研究表面揭示 ABA 信号途径中的 bZIP 类转录因子 ABI5 能与 TTG1, TT8 及 MYB75 等相互作用形成蛋白复合物^[72]。

在对转基因烟草品系的研究中,花青素还原酶(Anthocyanidin Reductase, ANR)能在植物遭受胁迫时过量表达来使 ABA 的积累增多,使烟草内总体转录组发生氧化还原反应,激素反应和次级代谢调控,导致植物活性氧(ROS)清除基因上调,提高植物抗氧化性,可以看出,与花青素相关的 ABA 与 ANR 在植物免疫上相互协作^[73]。因此,在植物抗病过程中,ABA 激素可能会通过产生大量的花青素类抗氧化活性成分抑制病原菌的侵害从而达到抵御入侵的目的。

4 展望

植物次生代谢产物在人们生活中具有重要的地位,如黄酮类、萜类、酚酸类、类胡萝卜素等化合物具有抗氧化、抗癌、抗艾滋病、抗菌、抗过敏、抗炎等多种生理活性及药理作用。花青素是花卉类产业发展所关注的主要焦点之一。植物次生代谢产物普遍具有体内含量低、化学合成复杂且成本高等特点,因此如何提高植物次生代谢产物从而提高植物抗病能力成为国内外研究的热点。而植物 ABA 激素一方面促进次生代谢产物积累且长期有效,另一方面 ABA 激素与传统化肥不同,对环境和人本身的影响较小,因此植物激素诱导是生产上比较可行的应用手段。随着 ABA 植物激素调控植物次生代谢产物合成的研究不断深入,植物体内调控网络机制的不断完善,ABA 激素与其他激素之间协调调控机制的机理研究不断加强。国内外专家学者已筛选获得了一系列 ABA 信号的转录调控因子,从而有望在新品种选育和工业生产等多个方面得到

高效应用,尤其是在植物次生代谢产物抗病方向仍处于发展阶段。目前,国内外专家学者借助现阶段的基因组、转录组、代谢组学等多学科理论的指导,应用基因工程技术获得优良的高次生代谢产物的转基因抗病生物材料,将产生巨大的经济效益和社会效益。

参考文献:

- [1] 张瑜,徐志超,季爱加,等. bZIP 转录因子调控植物次生代谢产物生物合成的研究进展[J]. 植物科学学报, 2017, 35(1): 128-137.
- [2] HAN S Y, KITAHATA N, SEKIMATA K, et al. A Novel Inhibitor of 9-Cis-Epoxycarotenoid Dioxygenase in Absciscic Acid Biosynthesis in Higher Plants[J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1574-1582.
- [3] HUANG Y, GUO Y M, LIU Y T, et al. 9-Cis-Epoxycarotenoid Dioxygenase 3 Regulates Plant Growth and Enhances Multi-Abiotic Stress Tolerance in Rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 162.
- [4] SEO M, PEETERS A J, KOIWAI H, et al. The Arabidopsis Aldehyde Oxidase 3 (AAO3) Gene Product Catalyzes the Final Step in Absciscic Acid Biosynthesis in Leaves[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(23): 12908-12913.
- [5] KROCHKO J E, ABRAMS G D, LOEWEN M K, et al. (+)-Absciscic Acid 8'-Hydroxylase is a Cytochrome P450 Monooxygenase[J]. Plant Physiology, 1998, 118(3): 849-860.
- [6] MARIN E, NUSSAUME L, QUESADA A, et al. Molecular Identification of Zeaxanthin Epoxidase of *Nicotiana Plumbaginifolia*, a Gene Involved in Absciscic Acid Biosynthesis and Corresponding to the ABA Locus of *Arabidopsis thaliana*[J]. The EMBO Journal, 1996, 15(10): 2331-2342.
- [7] SCHWARTZ S H, TAN B C, GAGE D A, et al. Specific Oxidative Cleavage of Carotenoids by VP14 of Maize[J]. Science, 1997, 276(5320): 1872-1874.
- [8] TAN B C, SCHWARTZ S H, ZEEVAART J A, et al. Genetic Control of Absciscic Acid Biosynthesis in Maize[J]. PNAS, 1997, 94(22): 12235-12240.
- [9] OKAMOTO M, TANAKA Y, ABRAMS S R, et al. High Humidity Induces Absciscic Acid 8'-Hydroxylase in Stomata and Vasculature to Regulate Local and Systemic Absciscic Acid Responses in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2009, 149(2): 825-834.
- [10] KITAHATA N, SAITO S, MIYAZAWA Y, et al. Chemical Regulation of Absciscic Acid Catabolism in Plants by Cytochrome P450 Inhibitors[J]. Bioorganic & Medicinal Chemistry, 2005, 13(14): 4491-4498.
- [11] KUROMORI T, MIYAJI T, YABUUCHI H, et al. ABC Transporter AtABCG25 is Involved in Absciscic Acid Transport and Responses[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(5): 2361-2366.
- [12] 姚依秀,李玉林,何艳军,等. 西瓜 *NCED* 基因的鉴定及其对枯萎病和脱落酸的表达模式分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(5): 1393-1405.
- [13] LI J, WANG X Q, WATSON M B, et al. Regulation of Absciscic Acid-Induced Stomatal Closure and Anion Channels by Guard Cell AAPK Kinase[J]. Science, 2000, 287(5451): 300-303.
- [14] ARMSTRONG F, LEUNG J, GRABOV A, et al. Sensitivity to Absciscic Acid of Guard-Cell K^+ Channels is Suppressed by *Abi1-1*, a Mutant *Arabidopsis* Gene Encoding a Putative Protein Phosphatase[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(21): 9520-9524.
- [15] FUJII H, CHINNUSAMY V, RODRIGUES A, et al. In Vitro Reconstitution of an Absciscic Acid Signalling Pathway[J]. Nature, 2009, 462(7273): 660-664.
- [16] KANG J, HWANG J U, LEE M, et al. PDR-Type ABC Transporter Mediates Cellular Uptake of the Phytohormone Absciscic Acid[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(5): 2355-2360.
- [17] JARZYNYIAK K M, JASIŃSKI M. Membrane Transporters and Drought Resistance-a Complex Issue[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 687.
- [18] 江玲,万建民. 植物激素 ABA 和 GA 调控种子休眠和萌发的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2007, 23(4): 360-365.

- [19] 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[J]. *Physiologia Plantarum*, 2013, 147(1): 15-27.
- [20] DITTRICH M, MUELLER H M, BAUER H, et al. The Role of Arabidopsis ABA Receptors from the PYR/PYL/RCAR Family in Stomatal Acclimation and Closure Signal Integration[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(9): 1002-1011.
- [21] PAN JJ, WANG H P, HU Y R, et al. *Arabidopsis* VQ18 and VQ26 Proteins Interact with ABI5 Transcription Factor to Negatively Modulate ABA Response during Seed Germination[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2018, 95(3): 529-544.
- [22] CHEN K, LIG J, BRESSAN R A, et al. Absciscic Acid Dynamics, Signaling, and Functions in Plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1): 25-54.
- [23] ARC E, SECHET J, CORBINEAU F, et al. ABA Crosstalk with Ethylene and Nitric Oxide in Seed Dormancy and Germination[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 63.
- [24] GONZALEZ-GUZMAN M, PIZZIO G A, ANTONI R, et al. Arabidopsis PYR/PYL/RCAR Receptors Play a Major Role in Quantitative Regulation of Stomatal Aperture and Transcriptional Response to Absciscic Acid[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(6): 2483-2496.
- [25] NAKASHIMA K, FUJITA Y, KANAMORI N, et al. Three *Arabidopsis* SnRK2 Protein Kinases, SRK2D/SnRK2.2, SRK2E/SnRK2.6/OST1 and SRK2I/SnRK2.3, Involved in ABA Signaling are Essential for the Control of Seed Development and Dormancy[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2009, 50(7): 1345-1363.
- [26] LIN Z, LI Y, WANG Y B, et al. Initiation and Amplification of SnRK2 Activation in Absciscic Acid Signaling[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 2456.
- [27] HRABAK E M, CHAN C W M, GRIBSKOV M, et al. The *Arabidopsis* CDPK-SNRK Superfamily of Protein Kinases[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 666-680.
- [28] SCHWEIGHOFER A. Plant PP2C Phosphatases: Emerging Functions in Stress Signaling[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(5): 236-243.
- [29] MÖNKE G, ALTSCHMIED L, TEWES A, et al. Seed-Specific Transcription Factors ABI3 and FUS3: Molecular Interaction with DNA[J]. *Planta*, 2004, 219(1): 158-166.
- [30] REKHTEK D, LÜDKE D, DING Y L, et al. Isochorismate-Derived Biosynthesis of the Plant Stress Hormone Salicylic Acid[J]. *Science*, 2019, 365(6452): 498-502.
- [31] SHI M, CRISPR/Cas9-Mediated Targeted Mutagenesis of bZIP2 in *Salvia Miltiorrhiza* Leads to Promoted Phenolic Acid Biosynthesis[J]. *Industrial Crops and Products*, 2021, 167: 113560.
- [32] FU R, ZHANG P Y, JIN G, et al. Versatility in Acyltransferase Activity Completes Chicoric Acid Biosynthesis in Purple Coneflower[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 1563.
- [33] MOGLIA A, ACQUADRO A, ELJOUNAIDI K, et al. Genome-Wide Identification of BAHD Acyltransferases and in Vivo Characterization of HQT-Like Enzymes Involved in Caffeoylquinic Acid Synthesis in Globe Artichoke[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1424.
- [34] 沈丽红, 任加惠, 金雯芳, 等. 一氧化氮信号在脱落酸诱导丹参酚酸类成分积累中的作用[J]. *生物工程学报*, 2016, 32(2): 222-230.
- [35] MA P D, LIU J L, ZHANG C L, et al. Regulation of Water-Soluble Phenolic Acid Biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* Bunge[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2013, 170(6): 1253-1262.
- [36] DENG C P, SHI M, FU R, et al. ABA-Responsive Transcription Factor bZIP1 is Involved in Modulating Biosynthesis of Phenolic Acids and Tanshinones in *Salvia miltiorrhiza*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 5948-5962.
- [37] YAMAMOTO Y, KOYAMA R, DE ASSIS A M, et al. Phenolic Compounds in Juice of "Isabel" Grape Treated with Absciscic Acid for Color Improvement[J]. *BIO Web of Conferences*, 2015, 5: 01014.
- [38] 任广喜. 甘草酸合成调控网络中 ABA 关键功能基因 *NCEDs* 变异对甘草酸合成的影响研究[D]. 北京: 北京中医药大学, 2016.

- [39] BEFFA R S, HOFER R M, THOMAS M, et al. Decreased Susceptibility to Viral Disease of [Beta]-1, 3-Glucanase-Deficient Plants Generated by Antisense Transformation[J]. The Plant Cell, 1996, 8(6): 1001-1011.
- [40] WU J, WANGX C, LIU Y, et al. Flavone Synthases from *Lonicera japonica* and *L. macranthoides* Reveal Differential Flavone Accumulation[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 19245.
- [41] 罗庆华, 刘昌敏, 黄凯丰. 水芹内源激素含量及其与产量和黄酮的关系初探[J]. 分子植物育种, 2019, 17(9): 3040-3045.
- [42] 吴琼. ABA-乙烯互作调控樱桃番茄果实成熟的效应与机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [43] 吴觉天. 采后 ABA 和 BTH 处理对马铃薯块茎快速愈伤的作用及部分机理[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
- [44] SU L T, LV A M, WEN W W, et al. MsMYB741 is Involved in Alfalfa Resistance to Aluminum Stress by Regulating Flavonoid Biosynthesis[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2022, 112(3): 756-771.
- [45] 伍小方, 高国应, 左倩, 等. FtMYB1 转录因子调控苦荞毛状根黄酮醇合成的机理研究[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(5): 1270-1278.
- [46] PENG X J, LIU H, CHEN P, et al. A Chromosome-Scale Genome Assembly of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*) Provides New Insights into Its Forage and Papermaking Usage[J]. Molecular Plant, 2019, 12(5): 661-677.
- [47] LIU C, YU H S, RAO X L, et al. Absciscic Acid Regulates Secondary Cell-Wall Formation and Lignin Deposition in *Arabidopsis thaliana* through Phosphorylation of NST1[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(5): e2010911118.
- [48] WODZICKI T J, WODZICKI A B. Seasonal Absciscic Acid Accumulation in Stem Cambial Region of *Pinus sylvestris*, and Its Contribution to the Hypothesis of a Late-Wood Control System in Conifers[J]. Physiologia Plantarum, 1980, 48(3): 443-447.
- [49] RODRÍGUEZ-CONCEPCIÓN M, BORONAT A. Elucidation of the Methylerythritol Phosphate Pathway for Isoprenoid Biosynthesis in Bacteria and Plastids. a Metabolic Milestone Achieved through Genomics[J]. Plant Physiology, 2002, 130(3): 1079-1089.
- [50] AHARONI A, O'CONNELL A P. Gene Expression Analysis of Strawberry Achene and Receptacle Maturation using DNA Microarrays [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 2073-2087.
- [51] WELSCH R, MEDINA J, GIULIANO G, et al. Structural and Functional Characterization of the Phytoene Synthase Promoter from *Arabidopsis thaliana* [J]. Planta, 2003, 216(3): 523-534.
- [52] CUNNINGHAM F X, POGSON B, SUN Z, et al. Functional Analysis of the Beta and Epsilon Lycopene Cyclase Enzymes of Arabidopsis Reveals a Mechanism for Control of Cyclic Carotenoid Formation[J]. The Plant Cell, 1996, 8(9): 1613-1626.
- [53] PARK H, KREUNEN S S, CUTTRISS A J, et al. Identification of the Carotenoid Isomerase Provides Insight into Carotenoid Biosynthesis, Prolamellar Body Formation, and Photomorphogenesis[J]. The Plant Cell, 2002, 14(2): 321-332.
- [54] 邓昌哲, 安飞飞, 李开绵, 等. 外源 ABA 及其抑制剂钨酸钠对木薯块根类胡萝卜素相关基因和蛋白的影响[J]. 生物技术通报, 2017, 33(11): 76-83.
- [55] 邓昌哲, 秦于玲, 李开绵, 等. 外源 ABA 对木薯叶片 β -胡萝卜素合成通路相关基因表达的影响[J]. 热带作物学报, 2017, 38(4): 667-672.
- [56] 代红洋, 柏旭, 李晓岗, 等. 植物激素在三萜类化合物生物合成中的作用及调控机制研究进展[J]. 中草药, 2021, 52(20): 6391-6402.
- [57] 孙丽超, 李淑英, 王凤忠, 等. 萜类化合物的合成生物学研究进展[J]. 生物技术通报, 2017, 33(1): 64-75.
- [58] 施要强, 张海朋, 田静, 等. ABA 处理对不同柑橘种质汁胞中挥发性物质的影响[J]. 华中农业大学学报, 2020, 39(1): 10-17.
- [59] 张睿, 吴晓毅, 马宝伟, 等. 不同浓度脱落酸对雷公藤悬浮细胞萜类次生代谢产物累积的影响[J]. 世界中医药, 2018, 13(2): 264-270.
- [60] 刘欣. 坛紫菜萜类合成途径关键酶基因 GGPS 和 PDS 分子克隆及表达分析[D]. 苏州: 苏州大学, 2018.

- [61] 李圣彦. 玉米萜类合成酶基因 *TPS6* 的功能及表达调控研究[C]//中国农业科学院生物技术研究所. 绿色生态可持续发展与植物保护——中国植物保护学会第十二次全国会员代表大会暨学术年会论文集. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [62] WANGY C, YANGYY, CHID F. Transcriptome Analysis of Absciscic Acid Induced 20E Regulation in Suspension *Ajugalobata* Cells[J]. 3 Biotech, 2018, 8(8): 320.
- [63] FRICKE J, HILLEBRAND A, TWYMAN R M, et al. Absciscic Acid-Dependent Regulation of Small Rubber Particle Protein Gene Expression in *Taraxacum brevicorniculatum* is Mediated by TbbZIP1[J]. Plant & Cell Physiology, 2013, 54(4): 448-464.
- [64] 曾燕燕. ABA 及其受体蛋白 PYL 对姜花萜类花香物质代谢的调控研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2017.
- [65] CAO YY, LIU L, MA K S, et al. The Jasmonate-Induced BHLH Gene *SlJIG* Functions in Terpene Biosynthesis and Resistance to Insects and Fungus[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(5): 1102-1115.
- [66] NAKATA M, MITSUDA N, HERDE M, et al. A BHLH-Type Transcription Factor, ABA-INDUCIBLE BHLH-TYPE TRANSCRIPTION FACTOR/JA-ASSOCIATED MYC2-LIKE1, Acts as a Repressor to Negatively Regulate Jasmonate Signaling in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2013, 25(5): 1641-1656.
- [67] 赵启明, 李范, 李萍. 花青素生物合成关键酶的研究进展[J]. 生物技术通报, 2012(12): 25-32.
- [68] 张金容. 避雨栽培‘红地球’葡萄活性物质变化和 ABA 对其原花青素调控研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- [69] 胡冰. ABA 调控荔枝果皮叶绿素降解和花色苷生物合成的分子机理研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [70] 陈俊洁, 梅松, 胡彦如. 脱落酸激素诱导拟南芥幼苗中花青素的合成[J]. 广西植物, 2020, 40(8): 1169-1180.
- [71] LUO P, SHEN Y X, JIN S X, et al. Overexpression of *Rosa rugosa* Anthocyanidin Reductase Enhances Tobacco Tolerance to Abiotic Stress through Increased ROS Scavenging and Modulation of ABA Signaling[J]. Plant Science, 2016, 245: 35-49.
- [72] OH H D, YU D J, CHUNG S W, et al. Absciscic Acid Stimulates Anthocyanin Accumulation in ‘Jersey’ Highbush Blueberry Fruits during Ripening[J]. Food Chemistry, 2018, 244: 403-407.
- [73] GUTIERREZ N, TORRES A M. Characterization and Diagnostic Marker for TTG1 Regulating Tannin and Anthocyanin Biosynthesis in FabaBean[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 16174.

责任编辑 王新娟