

ABA 分解代谢及其代谢关键酶—8'-羟化酶

李茜茜, 汪晓峰*

(北京林业大学 生物科学与技术学院, 北京 100083)

摘要: 脱落酸(ABA)在植物的生长发育和环境胁迫响应等过程中具有重要作用。ABA 合成与分解代谢的动态平衡共同调控植物内源 ABA 水平。ABA 8'位甲基羟化途径是高等植物内源 ABA 代谢的主要途径; 8'-羟化酶是该代谢途径的关键酶,属于 P450 酶系。生物化学和基因组学研究表明,拟南芥 CYP707A 家族基因编码 8'-羟化酶,该基因家族广泛存在于高等植物中,调控植物内源 ABA 代谢,介导 ABA 相关的生理生化过程。本文综述了 ABA 分解代谢的基本途径,详细概述了 ABA 8'位甲基羟化途径及该代谢途径的关键酶 8'-羟化酶。同时介绍了 8'-羟化酶编码基因-CYP707A 家族基因的生物学术特征和功能。

关键词: ABA 分解代谢; 8'-羟化酶; CYP707A 基因家族

中图分类号: Q943 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2009)03-0353-07

Abscisic acid catabolism and 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism

LI Xi-Qian, WANG Xiao-Feng*

(College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Abscisic acid (ABA) plays great roles in normal growth and development as well as in adaptive responses to environmental stresses in higher plants. For correcting and accurate actions, physiologically active ABA level is controlled through fine-tuning of de novo biosynthesis and catabolism. Hydroxylation at the C-8' position of ABA is the predominant ABA catabolic pathway in higher plants, which is catalyzed by ABA 8'-hydroxylase, a member of cytochrome P450 (P450) series. Recently, the CYP707A family of *Arabidopsis* has been identified as ABA 8'-hydroxylase by genomic and biochemical approaches. The CYP707A family is present in a wide range of plant and functions in ABA catabolism in plants. This paper summarizes ABA catabolic pathways in higher plants and briefly concentrates on 8'-hydroxylation pathway. The key enzyme in the pathway and the genes coding for it are also described.

Key words: ABA catabolism; 8'-hydroxylase; CYP707A family

脱落酸(Abscisic acid,简称 ABA)作为一种重要的植物生长调节剂,介导植物的生长发育和环境胁迫响应等多种生理过程。种子发育和休眠过程中,ABA 含量增加,激活多种胚胎特异基因的表达;植物在干旱、寒冷、酷热、盐渍、水涝、缺氧、病原物侵染等环境胁迫下,ABA 含量迅速升高,致使植物叶片气孔关闭以减少水分蒸腾,相关基因表达,编码可溶性渗透保护物质以降低胁迫产生的伤害。ABA

在植物组织细胞中的作用效果由其胞内浓度和细胞敏感度共同决定。在浓度控制方面,内源 ABA 的浓度不仅与合成相关,且受控于自身的分解代谢,二者的动态平衡决定 ABA 的最终作用浓度和效果。传统观念把植物组织对 ABA 敏感性的降低归结为 ABA 受体减少或 ABA 信号转导弱化。越来越多的研究表明,ABA 快速分解,激素浓度和活性降低,也是造成植物组织对 ABA 敏感性降低的重要因素

收稿日期: 2008-11-21 修回日期: 2009-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(30570178)[Supported by the National Natural Science Foundation of China (30570178)]

作者简介: 李茜茜(1983-),女,河北邯郸市人,硕士研究生,主要从事植物生理生化研究,(E-mail)xixihaoyun6@yahoo.com.cn.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: wxf801@sina.com)

(Krochko 等,1998; Mizutain & Todoroki,2006)。

多种 ABA 突变体的发现、同位素示踪技术的应用以及分子生物学理论和技术的发展,对 ABA 的整体研究起了巨大的推动作用,ABA 生物合成途径及其关键酶的研究已经比较透彻,但 ABA 分解代谢的研究起步较晚。近些年的研究表明,ABA 氧化失活是高等植物内源 ABA 分解的主要方式,主要通过 ABA 8'位甲基羟基化途径完成;8'-羟化酶(8'-hydroxylase)是该氧化途径的关键酶,该酶属于细胞色素 P450 单加氧酶(Krochko 等,1998),在调控植物生长发育和环境胁迫耐受性等方面发挥重要作用。本文概述了 ABA 分解代谢的主要途径,主

要介绍了 ABA 氧化失活途径的关键酶-8'-羟化酶及其编码基因的特征和生物学功能。

1 ABA 分解代谢途径及其主要代谢产物

ABA 的分解代谢主要通过氧化失活和结合失活两条途径完成。如图 1 所示,ABA 氧化失活主要有三种方式,即 ABA 的 7'、8'和 9'位甲基发生羟基化反应,分别生成 7'-羟基-ABA(7'-OH-ABA)、8'-羟基-ABA(8'-OH-ABA)和 9'-羟基-ABA(9'-OH-ABA),继而引发进一步失活;其中 8'位甲基羟基化

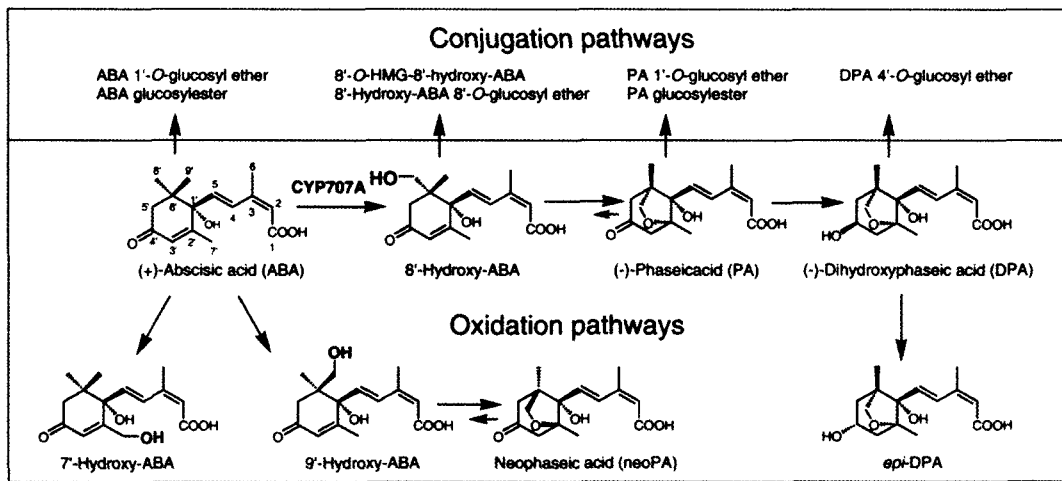


图 1 植物 ABA 氧化和结合失活代谢途径 (Mizutain & Todoroki,2006)

Fig. 1 Oxidation and conjugation pathways of ABA catabolism in plants

途径是高等植物 ABA 分解代谢的主要途径(Cutler & Krochko,1999; Zhou 等,2004; Nambara & Marion-Poll,2005)。另外,在有些植物中检测到 ABA 4'位酮基还原产物——1',4'-反-二醇 ABA 或 1',4'-顺-二醇 ABA 等的少量积累,它们是 ABA 还原途径的代谢产物(Oritani & Kiyota,2003)。

1.1 氧化失活途径

1.1.1 8'-甲基羟基化代谢途径 8'-甲基羟基化途径是高等植物 ABA 分解代谢的主要途径,即 ABA 在 8'-羟化酶催化下生成 8'-OH-ABA,后者自身不稳定,在酶的作用下易发生亲核反应生成红花菜豆酸(Phaseic acid, PA),在有些植物中 PA 的 4'位酮基被还原,生成二氢红花菜豆酸(Dehydrophaseic acid, DPA)或其差位异构体 epi-DPA。

在 8'-甲基羟基化代谢途径中,ABA 激素活性

逐渐减弱。早期 Zou 等(1995)的研究表明,在催化甘蓝型油菜(*Brassica napus* cv. Reston)小孢子胚合成长链单不饱和脂肪酸的实验中,8'-OH-ABA 具有与 ABA 相同的活性。但 Jadhav 等(2008)利用甘蓝型油菜(*Brassica napus* cv. Hero)为试验材料的研究却表明 8'-OH-ABA 的催化活性较 ABA 弱的多。8'-OH-ABA 自身分子结构不稳定,增加了对其研究的难度,其激素活性有待于进一步研究确定。

PA 是 8'-甲基羟基化途径的主要代谢产物,植物体内 98% 的 ABA 8'-羟化产物以 PA 的形式存在。研究表明,在抑制玉米(*Zea mays* cv. Black Mexican Sweet)细胞生长,催化甘蓝型油菜小孢子胚合成长链单不饱和脂肪酸,以及诱导大麦(*Hordeum vulgare*)糊粉层原生质体表达 Em 基因等方面 PA 的活性较 ABA 弱,其抑制小麦(*Triticum*

aestivum) 胚萌芽的活性不足 ABA 的 1/200 (Balsevich 等, 1994; Zou 等, 1995; Hill 等, 1995)。另外, 苹果和大麦糊粉层细胞的 ABA 结合蛋白不能结合 PA (Zhang 等, 2001; Razem 等, 2004)。以上结果说明在植物的某些生理过程中, PA 是没有激素活性的代谢物, ABA 分解代谢至此其激素活性大大降低。但 PA 可以使鸭跖草气孔完全关闭; 在大麦糊粉层中, PA 具有与 ABA 相同的抑制 α -淀粉酶分泌的活性 (Todoroki 等, 2000; Zaharia 等, 2005)。有关 PA 的激素活性还存在异议。

在有些植物中 PA 还原生成 DPA。在大豆 (*Glycine max*)、鳄梨 (*Persea americana*)、菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 等植物中都检测到 DPA 及其差位异构体 *epi*-DPA 的存在 (Zeevaart, 1999)。多种生物活性鉴定表明 DPA 不具激素活性, ABA 代谢至此激素活性完全丧失 (Zaharia 等, 2004)。

1.1.2 9'-甲基羟基化代谢途径和 7'-甲基羟基化代谢途径 9'-甲基羟基化途径发现较晚, 即 ABA 9'位甲基羟基化, 生成 9'-OH-ABA, 后者环化生成新红花菜豆酸 (Neophaseic acid, neoPA)。Zhou 等 (2004) 利用质谱技术检测甘蓝型油菜未成熟果角中 ABA 的代谢物时, 发现了 9'-OH-ABA 及其环化形式 neoPA; 另外在甜橙 (*Citrus sinensis*)、番茄 (*Lycopersicon esculentum*)、拟南芥、鹰嘴豆 (*Cicer arietinum*) 以及干旱诱导的大麦和油菜幼苗中都检测到了 neoPA。9'-甲基羟基化代谢途径在高等植物中广泛存在。

9'-OH-ABA 可以诱导甘蓝型油菜小孢子胚 3-酮脂酰-CoA 合成酶 FAE 基因的表达, 且表现出较 ABA 更强的抑制种子萌发的作用 (Zhou 等, 2004); Jadhav 等 (2008) 研究 ABA 及其代谢物对甘蓝型油菜小孢子胚合成长链不饱和脂肪酸的影响时发现, 9'-OH-ABA 的催化作用最强。

在部分植物中, ABA 7'位甲基发生羟基化反应生成 7'-OH-ABA, 后者进一步形成未知产物。在西部白松 (*Pinus monticola*) 种胚中 7'-OH-ABA 的含量很高 (Feurtado 等, 2004); 另外, 7'-OH-ABA 可抑制大麦种子成熟过程中由 GA3 激活的 α -淀粉酶的活性, 降低大麦种子萌发率 (Hill 等, 1995), 但其在种子发育过程中的作用尚不清楚。7'位甲基羟基化途径并不是 ABA 分解的主要途径 (Zhou 等, 2004; Shimomura 等, 2007)。

催化 ABA 8'位甲基羟基化反应的酶——8'-羟

化酶不能催化 ABA 9'位和 7'位甲基的羟基化反应, 9'位和 7'位的羟基化反应可能由未知的 P450 蛋白酶或者其它加氧酶催化完成 (Mizutani & Todoroki, 2006)。

1.2 结合失活途径

ABA 结合失活途径是指 ABA 或其分解代谢产物与葡萄糖结合的过程。脱落酸葡萄糖酯 (ABA-Glucosylester, ABA-GE) 是结合途径的最主要产物, 广泛存在于高等植物的酸性液泡中, 性质相当稳定; 液泡化程度低的植物组织结合态 ABA 含量低 (Hansen & Dorffling, 1999; Nambara & Marion-Poll, 2005; Zaharia 等, 2005)。环境胁迫条件下, ABA-GE 在 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase) 的作用下快速水解, 释放出游离态 ABA 以增强自身抗逆性 (Hansen & Dorffling, 1999; Lee 等, 2006)。ABA-GE 可能参与植物体内源 ABA 的远距离运输 (Hartung 等, 2002; Wilkinson & Davies, 2002), 但 ABA-GE 不能在细胞间自由扩散, 其转运 ABA 的分子机制尚不清楚。

2 ABA 主要分解代谢途径关键酶—8'-羟化酶

2.1 8'-羟化酶的生物学特征

8'-羟化酶的半衰期很短, 其催化的 (+)-ABA 分解代谢反应迅速。含有放射性同位素的 (+)-ABA 在玉米和鸭跖草的叶片中的半衰期分别为 42 min 和 64 min; 外源 (+)-ABA 进入玉米根尖细胞 1 h 后降解率高于 60% (Jia 等, 1996; Cutler & Krochko, 1997)。可见, 8'-羟化酶在快速降低 ABA 激素浓度和活性方面具有重要作用。

8'-羟化酶具有很强的底物专一性, 催化 (+)-ABA 生成 8'-OH-ABA, 其催化 (-)-ABA 的速率仅为 (+)-ABA 的 10%, 对甲酯化的 (+)-ABA 没有催化活性 (Cutler 等, 1997)。8'-羟化酶的活性可被其底物 (+)-ABA 诱导, 且受色素依赖的信号途径以及多种环境胁迫调控 (Cutler & Krochko, 1997; Krochko 等, 1998; Ren 等, 2007)。

ABA 8'-羟化酶表达量较高的植物组织, 内源 ABA 水平较低, PA, DPA 或它们的结合物累积, 植物组织对外施 ABA 的敏感性降低。8'-羟化酶作为内源 ABA 水平的调控因子, 间接影响植物组织对 ABA 的应答。

2.2 ABA 8'-羟化酶属细胞色素 P450 单加氧酶

细胞色素 P450(以下简称 P450)是广泛存在于动植物及细菌、真菌等细胞内,与内质网、线粒体、质体、高尔基体等细胞器膜结合的一类具有混合功能的血红素氧化酶系。P450 最早是以 CO 结合蛋白形式被发现的,因其在波长 450 nm 有最大光吸收而得名,这类蛋白质是由原卟啉 IX 的血红素基团通过半胱氨酸与底物特异的脱辅基蛋白结合而成,其实质为血红素-硫铁蛋白。P450 酶系参与高等植物的许多代谢反应(Schuler,1996)。

Krochko 等(1998)首次从悬浮培养的玉米细胞微粒体中提取出 ABA 8'-羟化酶,通过试验证明该酶是膜结合蛋白,催化反应需分子氧和 NADPH 的参与,活性可被 CO 抑制,且这种抑制作用可被蓝光解除,这些描述都符合典型 P450 酶的特征,从而体外证实 ABA 8'-羟化酶是一种细胞色素 P450 单加氧酶。

3 编码 ABA8'-羟化酶的基因

3.1 拟南芥中编码 ABA 8'-羟化酶的基因研究

对拟南芥 246 个全长 P450 基因进行系统发生分析发现,拟南芥 P450 基因分布于 45 个家族中,分为 A 型和非 A 型两大类(Schuler & Werck-Reichhart,2003),约 60%的拟南芥 P450 属于 A 型,参与植物体内不同次生代谢物如类萜、植物抗毒素、硫代葡萄糖苷、苯丙素等的合成;而非 A-型 P450 在胆固醇、氧化脂肪酸和植物激素的生物合成中起重要作用。与植物激素合成相关的基因集中在非 A 型 P450 的 CYP85 簇(clan)(图 2 所示);CYP88A 家族基因参与赤霉素(GA)的生物合成(Helliwell 等,2001);CYP85 和 CYP90 家族基因参与油菜素内酯(BR)的生物合成(Choe 等,1998;Shimada 等,2001)。另外,与萜类化合物合成相关的 P450 基因也定位于此簇,推测参与类萜化合物分解代谢途径的相关基因也存在于 CYP85 簇(Jennewein 等,2003;Ro 等,2005)。

Hoth 等(2002)用 ABA 溶液处理拟南芥植株的研究表明,所有受 ABA 诱导表达的 P450 家族基因中,只有存在于 CYP85 簇的 CYP707A 家族的四个基因——CYP707A1, CYP707A2, CYP707A3 和 CYP707A4 均受到 ABA 诱导,可能参与 ABA 的分解代谢。Saito 等(2004)克隆出 CYP707A 基因家

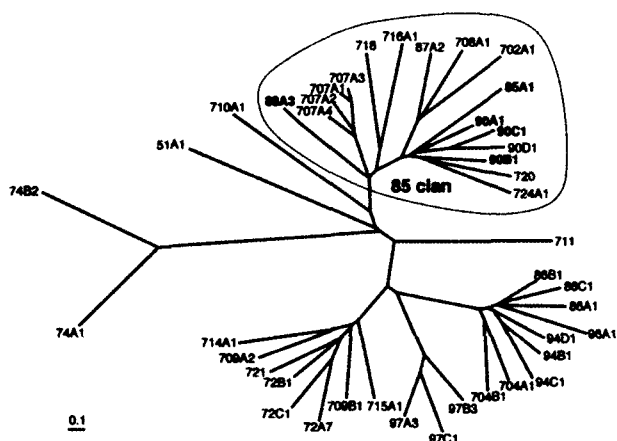


图 2 拟南芥非 A 型 P450 基因系统发生树 (Saito 等,2004)
Fig.2 Phylogenetic tree of the non-A-type P450s from *Arabidopsis*

族的四个全长基因,利用杆状病毒体系在昆虫中表达重组蛋白,结果显示:(1)昆虫细胞表达的 CYP707A3 重组蛋白能催化(+) -ABA 生成(+) -8'-OH-ABA,且表现出很强的亲和力和催化效率(Km=1.3±0.3μM;Kcat=15 nmol min⁻¹nmol⁻¹P450);(2)可溶性 CYP707A3 重组蛋白结合(+) -ABA(结合常数 Ks 为 3.5μM),但不结合(-)-ABA,从而证明 CYP707A3 基因编码 ABA8'-羟化酶。后期研究发现,拟南芥 CYP707A 家族基因均可编码 8'-羟化酶,它们具有不同的组织分布,其功能的交迭和转录模式的差异,使其分别参与植物的不同生理学反应过程,共同调控植物体内源 ABA 的分解代谢(Kushiro 等,2004;Saito 等,2004)。

3.2 CYP707A 家族基因普遍存在于高等植物中

8'-羟化酶催化的氧化失活途径是高等植物 ABA 分解代谢的主要途径,利用拟南芥 CYP707A 家族基因氨基酸序列对植物 EST 序列数据库进行 tBlastn 检索,结果显示多种植物中存在 CYP707A 家族的同源基因。具有同源基因的植物有:棉花(*Gossypium hirsutum*),葡萄(*Vitis vinifera*),莴苣(*Lactuca saliva*),大麦,玉米,洋葱(*Allium cepa*),白杨(*Populus alba*),马铃薯(*Solanum tuberosum*),高粱(*Sorghum bicolor*),大豆,向日葵(*Helianthus annuus*),小麦,菜豆等(Mizutani & Todoroki,2006)。现已从大麦和叶用莴苣中分离得到相应的 CYP707A cDNA,并对其进行了功能鉴定(Chono 等,2005)。Yang & Choi(2006)研究发现,水稻

(*Oryza sativa* Pin Gaew 56) CYP707A5, CYP707A6 基因编码 8'-羟化酶;此外,番茄的两个基因含有 CYP707A 家族基因 cDNA 的全长编码序列,利用昆虫细胞表达重组蛋白证实这两个基因编码 8'-羟化酶,命名为 CYP707A7 和 CYP707A8 (Mizutani & Todoroki, 2006)。综上所述, CYP707A 基因家族普遍存在于高等植物中,编码 8'-羟化酶,参与调控高等植物 ABA 分解代谢。

3.3 CYP707A 家族基因的表达调控

CYP707A 家族基因编码 8'-羟化酶,分解 ABA,在降低植物内源 ABA 含量方面发挥重要作用。研究表明,ABA 在转录水平上正调控 CYP707A 家族基因的表达,启动自身的氧化失活 (Kushiro 等,2004; Saito 等,2004)。另外,植物激素赤霉素和油菜素内脂也可在转录水平上正调控 CYP707A 家族基因的表达,间接影响植物体内源 ABA 分解代谢(Saito 等,2004)。除此以外,环境胁迫(如高盐,干旱等)诱导 ABA 合成相关基因的表达,使内源 ABA 含量升高,随后 CYP707A 家族基因响应环境胁迫,表达增强,拮抗 ABA 水平的升高。Saito 等(2004)发现,在干旱胁迫下,拟南芥 CYP707A1 和 CYP707A3 基因表达上调;复水时,这两个基因转录片段累积,伴随着 ABA 水平的迅速下降。此外,水稻 CYP707A5 基因的表达受到各种环境胁迫的诱导(Yang & Chio,2006);菜豆组织器官中 CYP707s 基因的表达受到环境和植物发育过程的调控(Yang & Zeevaart,2006)。需要说明的是,ABA 和环境胁迫诱导 CYP707A 家族基因表达的机制并不完全相同。虽然在 CYP707A 家族基因启动子区域检测到 ABA 应答元件(ABRE)的存在,但拟南芥 ABA 缺失突变体(*aba*)和 ABA 不敏感突变体(*abi*)在失水和复水条件下,CYP707A 家族基因的表达不依赖于 ABA,它们可能受 ABA 信号传导通路的影响(Umezawa 等,2006)。有关 CYP707A 基因家族应答环境胁迫的机制尚不清楚。

3.4 CYP707A 家族基因的生物学功能

3.4.1 CYP707A 家族基因与种子生理 ABA 在种子的发育、休眠、萌发过程中具有重要的生理作用。种子发育至成熟 1/3~1/2 时期,ABA 合成相关的基因大量表达,ABA 含量出现第一个峰值,抑制种子早萌和促进种子成熟物质的积累;随后 ABA 合成速度相对减慢,编码 ABA 分解代谢关键酶的 CYP707A 家族基因受到正向调控,编码 8'-羟化酶,

降低种子内源 ABA 水平。CYP707A 基因家族在种子发育过程中的表达模式在拟南芥中研究得比较透彻。拟南芥种子发育到中期,CYP707A1 基因表达最先增强以降低内源 ABA 的水平,促进种子继续发育。而 *cyp707a1* 突变体种子 ABA 含量降低缓慢,种子成熟后相对于野生型种子表现出较深度的休眠,表明 CYP707A1 基因的表达调控成熟中期种子 ABA 的含量,间接影响到成熟种子的休眠程度。种子成熟脱水阶段,CYP707A1 基因表达下调,CYP707A2 基因取代 CYP707A1 基因成为主要的编码基因,转录片段大量累积。随后种子吸胀 6 小时时,CYP707A2 基因表达迅速上调,伴随着 ABA 含量的急剧下降和 PA 含量的增加,种子萌发。*cyp707a2* 突变体成熟种子中 ABA 含量是野生型种子的 6 倍,且种子吸胀后,ABA 含量保持在较高水平,种子表现出深度休眠(Kushiro 等,2004; Okamoto 等,2006)。因此,CYP707A2 基因是调控种子休眠和萌发的主要基因。该结论在利用单子叶植物大麦为材料的研究中再次得到证实(Millar 等,2006)。种子吸胀 24 小时后,CYP707A1 和 CYP707A3 基因表达逐渐增强,调控 ABA 分解代谢,促进幼苗伸长生长。而这两个基因的双突变体种子在萌发后 ABA 含量较高,幼苗生长停滞,可见在种子萌发后的生长过程中 CYP707A1 和 CYP707A3 基因的重要作用(Kushiro 等,2004)。CYP707A4 基因在种子发育过程中微弱表达,它可能在植物生长发育的其他阶段起作用(Okamoto 等,2006;Kushiro 等,2004)。

综上所述,CYP707A 家族基因在种子生长发育的不同时期控制 ABA 的分解代谢,参与调控种子的休眠与萌发等生理反应过程。

3.4.2 CYP707A 家族基因与植物的环境胁迫应答

在环境胁迫条件下,CYP707A 家族基因表达量升高,编码 8'-羟化酶,分解 ABA,参与植物对环境胁迫的响应过程。受水分胁迫的拟南芥和玫瑰根叶组织中,CYP707A3 基因的 mRNA 累积量最高,表明 CYP707A3 基因可能是植物组织应答环境胁迫的主要基因(Saito 等,2004)。Umezawa 等(2006)的研究也表明,拟南芥在脱水与复水条件下,CYP707A3 基因是主要的应答基因。*cyp707a3* 突变体植株,内源 ABA 含量较野生型植株高,蒸腾作用减弱,表现出较强的耐旱性;相反,组成性表达 CYP707A3 基因的拟南芥转基因植株,内源 ABA 含量很低,植株

生长停滞。另外,CYP707A 基因家族也参与应答高盐和渗透胁迫(Saito 等,2004)。如水稻在高盐和渗透胁迫等条件下,CYP707As 大量表达,编码 8'-羟化酶,分解 ABA 以利于茎秆的伸长生长(Yang 和 Choi,2006)。

5 结 语

植物体内源 ABA 水平取决于 ABA 合成与分解的动态平衡,另外还受到 ABA 信号传导途径的影响。近几年,ABA 分解代谢在快速降低激素浓度和减弱激素效果方面的作用备受关注;ABA 分解代谢的主要途径及其调节机制的研究日趋深入,主要分解途径的关键酶及其编码基因已鉴定出来。但 ABA 分解代谢的研究起步相对较晚,到目前为止,分解途径的研究仍不够透彻,代谢途径中除关键酶外的许多调控酶尚未确定,且有关代谢途径中的很多问题还存在争议,8'-羟化酶与 ABA 信号转导途径的关系尚未明确,其应答环境胁迫的具体机制尚不清楚。

ABA 分解代谢途径及其关键酶的研究在调控植物体内源 ABA 动态平衡,调节植物组织器官的形成和发育,提高植物的抗逆性等方面具有重要的生物学意义。

参 考 文 献:

Basevich JJ, Cutler AJ, Lamb N, *et al.* 1994. Response of cultured maize cell to (+)-abscisic acid, (-)-abscisic acid, and their metabolites[J]. *Plant Physiol*, **106**:135—142

Choe SW, Dilkes BP, Fujioka S, *et al.* 1998. DWF4 gene of Arabidopsis encodes a cytochrome P450 that mediates multiple 22 alpha-hydroxylation steps in brassinosteroid biosynthesis [J]. *Plant Cell*, **10**:231—243

Chono M, Honda I, Nakamura S, *et al.* 2005. Analysis of the regulation of abscisic acid content in barley lines with the different levels of grain dormancy[J]. *Regulation of Plant Growth & Development, Japanese Society for Chemical Regulation of Plants Tokyo*, **40**:

Cutler AJ, Krochko JE. 1999. Formation and breakdown of ABA [J]. *Trend Plant Sci*, **4**:472—478

Cutler AJ, Squires TM, Loewen MK, *et al.* 1997. Induction of (+)-abscisic acid 8' hydroxylase by (+)-abscisic acid in cultured maize cells[J]. *J Exp Bot*, **315**:1 787—1 795

Feurtado JA, Ambrose SJ, Ross ARS, *et al.* 2004. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* Dougl. Ex. D. Don) seeds is associated with changes in ABA metabolism[J]. *Planta*, **218**:630—639

Hansen H, Dorffling K. 1999. Changes of free and conjugated ab-

scisic acid and phaseic acid in xylem sap of drought-stressed sunflower plants[J]. *J Exp Bot*, **50**:1 599—1 605

Hartung W, Sauter A, Hose E. 2002. Abscisic acid in the xylem; Where does it come from, where does it go to[J]. *J Exp Bot*, **53**:27—32

Helliwell CA, Chandler PM, Poole A, *et al.* 2001. CYP88A cytochrome P450, ent-kaurenoic acid oxidase, catalyzes three steps of the gibberellin biosynthesis pathway[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **98**:2 065—2 070

Hill RD, Liu JH, Durnin D, *et al.* 1995. Abscisic acid structure-activity relationships in barley aleurone layers and protoplasts—Biological activity of optically active, oxygenated abscisic acid analogs [J]. *Plant Physiol*, **108**:573—579

Hoth S, Morgant M, Sanchez JP, *et al.* 2002. Genome-wide gene expression profiling in Arabidopsis thaliana reveals new targets of abscisic acid and largely impaired gene regulation in the abi-1 [J]. *J Cell Sci*, **115**:4 891—4 900

Jadhav AS, Taylor DC, Giblin M, *et al.* 2008. Hormonal regulation of oil accumulation in Brassica seeds; Metabolism and biological activity of ABA, 7'-, 8'- and 9'-hydroxy ABA in microspore derived embryos of *B. napus*[J]. *Phytochemistry*, doi:10. 1016/j. phytochem

Jennewein S, Rithner CD, Williams RM, *et al.* 2003. Taxoid metabolism; Taxoid 14 alpha-hydroxylase is a cytochrome P450-dependent monooxygenase[J]. *Arch Biochem Biophys*, **413**:262—270

Jia W, Zhang J, Zhang DP. 1996. Metabolism of xylem-delivered ABA in relation to ABA flux and concentration in leaves of maize and *Commelina communis*[J]. *J Exp Bot*, **47**:1 085—1 091

Krochko JE, Abrams GD, Loewen MK, *et al.* 1998. (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase is a cytochrome P450 monooxygenase[J]. *Plant Physiol*, **118**:849—860

Kushiro T, Okamoto M, Nakabayashi K, *et al.* 2004. The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8' hydroxylases; key enzymes in ABA catabolism[J]. *EMBO J*, **23**:647—656

Lee KH, Piao HL, Kim HY, *et al.* 2006. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid[J]. *Cell*, **126**:1 109—1 120

Millar AA, Jacobsen JV, Ross JJ, *et al.* 2006. Seed dormancy and ABA metabolism in Arabidopsis and barley; the role of ABA 8'-hydroxylase[J]. *Plant J*, **45**:942—954

Mizutain M, Todoroki Y. 2006. ABA 8'-hydroxylase and its chemical inhibitors[J]. *Phytochem Rev*, **5**:385—404

Nambara E, Marion-Poll A. 2005. Abscisic acid biosynthesis and catabolism[J]. *Annu Rev Plant Biol*, **56**:165—185

Okamoto M, Kuwahara A, Seo M, *et al.* 2006. CYP707A1 and CYP707A2, which encode abscisic acid 8'-hydroxylases, are indispensable for proper control of seed dormancy and germination in Arabidopsis[J]. *Plant Physiol*, **141**:97—107

Oritani T, Kiyota H. 2003. Biosynthesis and metabolism of abscisic acid and related compounds[J]. *Nat Prod Rep*, **20**:414—425

Razem FA, Luo M, Liu JH, *et al.* 2004. Purification and characterization of a barley aleurone abscisic acid-binding protein[J]. *J Biol Chem*, **279**:9 922—9 929

Ren HB, Gao ZH, Chen L, *et al.* 2007. Dynamic analysis of ABA accumulation in relation to the rate of ABA catabolism

- in maize tissues under water deficit[J]. *J Experimental Bot*, **58**:211—219
- Ro DK, Arimura G, Lau SY, et al. 2005. Loblolly pine abietadienol/abietadienal oxidase PtAOCYP720B1 is a multifunctional, multisubstrate cytochrome P450 monooxygenase[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **102**:8 060—8 065
- Saito S, Hirai N, Matsumoto C, et al. 2004. *Arabidopsis* CYP707As Encode (+)-Abscisic Acid 8'-Hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid[J]. *Plant Physiol*, **134**:1 439—1 449
- Schuler MA. 1996. Plant cytochrome P450 monooxygenases[J]. *Crit Rev Plant Sci*, **15**:235—284
- Schuler MA, Werck-Reichhart D. 2003. Functional genomics of P450s[J]. *Annu Rev Plant Biol*, **54**:629—667
- Shimada Y, Fujioka S, Miyauchi N, et al. 2001. Brassinosteroid-6-oxidases from *Arabidopsis* and tomato catalyze multiple C-6 oxidations in brassinosteroid biosynthesis[J]. *Plant Physiol*, **26**:770—779
- Shimomura H, Ettoh H, Mizutani M, et al. 2007. Effect of the minor ABA metabolite 7-hydroxy-ABA on *Arabidopsis* ABA 8-hydroxylase CYP707A3. Bioorg[J]. *Med Chem Lett*, **17**:4 977—4 981
- Todoroki Y, Hirai H, Ohigashi H. 2000. Analysis of isomerization process of 8'-hydroxyabscisic acid and its 3'-fluorinated analog in aqueous solutions[J]. *Tetrahedron*, **56**:1 649—1 653
- Umezawa T, Okamoto M, Kushiro T, et al. 2006. CYP707A3, a major ABA 8'-hydroxylase involved in dehydration and rehydration response in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, **46**:171—182
- Wilkinson S, Davies WJ. 2002. ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants[J]. *Plant Cell Environ*, **25**:195—210
- Yang SH, Choi D. 2006. Characterization of genes encoding ABA 8'-hydroxylase in ethylene-induced stem growth of deepwater rice *Oryza sativa* [J]. *BBRC*, **350**:685—690
- Yang SH, Zeevaart JAD. 2006. Expression of ABA 8'-hydroxylases in relation to leaf water relations and seed development in bean[J]. *Plant J*, **47**:675—686
- Zaharia IL, Gai Y, Nelson K, et al. 2004. Oxidation of 8'-hydroxy abscisic acid in Black Mexican Sweet maize cell suspension cultures[J]. *Phytochemistry*, **65**:3199—3209
- Zaharia IL, Walker-Simmons MK, Rodriguez CN, et al. 2005. Chemistry of abscisic acid, abscisic acid catabolites and analogs [J]. *J Plant Growth Reg*, **24**:274—284
- Zeevaart JAD. 1999. Abscisic acid metabolism and its regulation [M]//Hooikaas PJJ, Hall MAK, Libbenga R(eds). *Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones*. Amsterdam: Elsevier, 189—207
- Zhang DP, Chen SW, Peng YB, et al. 2001. Abscisic acid-specific binding sites in the flesh of developing apple fruit[J]. *J Exp Bot*, **52**:2 097—2 103
- Zhou R, Cultler AJ, Ambrose SJ, et al. 2004. A new abscisic acid catabolic pathway[J]. *Plant Physiol*, **134**:361—369
- Zou J, Abrams GD, Barton DL, et al. 1995. Induction of lipid and oleosin biosynthesis by (+)-abscisic acid and its metabolites in microspore-derived embryos of *Brassica napus* cv. Reston [J]. *Plant Physiol*, **108**:563—571

(上接第 303 页 Continue from page 303)

- Carlquist S, Scheider EL. 2002. The tracheid-vessel element transition in angiosperms involves multiple independent features: cladistic consequences[J]. *Am J Bot*, **89**(2):185—195
- Carlquist S, Scheider EL. 1998. Near-vesselness in *Ephedra* and its significance[J]. *Am J Bot*, **66**:1—8
- Carlquist S, Scheider EL. 2001. Vessels in ferns: structural, ecological and evolutionary significance[J]. *Am J Bot*, **88**:1—13
- Huang WQ(黄文琦), Wang HY(王好友). 2000. SEM study on vessels of two species in *Athyrium*(两种蹄盖蕨导管分子的扫描电镜研究)[J]. *J Harbin Norm Univ(Nat Sci)*(哈尔滨师范大学学报·自然科学版), **16**(5):82—87
- Huang YY(黄玉源), Zhang HD(张宏达). 1999. The brief report on first discovery of vessel in *Cycads*(首次在苏铁类植物中发现导管)[J]. *J Guangxi Agric Bio Sci*(广西农业生物科学), **18**(2):161—162
- Huang YY(黄玉源), Liao WB(廖文波). 2004. Primary report on discovering vessel in plants of Coniferae and Taxinae(在松柏纲、红豆杉纲植物中发现导管初报)[J]. *J Zhongshan Univ(Nat Sci)*(中山大学学报·自然科学), **43**(1):125—128
- Li HF(李红芳), Tian XH(田先华), Ren Y(任毅). 2005. Research progress in vessel and perforation plate of vascular plants and some considerations for future research(维管植物导管及其穿孔板的研究进展)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **22**(2):312—316
- Scheider EL, Carlquist S. 1999. SEM studies on vessels in ferns 11 *Ophioglossum* [J]. *Bot J Linnean Society*, **129**:105—114
- Thompson WP. 1923. The relationships of the different types of angiospermic vessels[J]. *Ann Bot(Lond)*, **37**:183—191
- Wang YH(王彦涵), Gao JP(高建平), Qiao CF(乔春峰), et al. 2003. Comparative anatomical study on the structures of vessel elements in Chinese Schisandraceae(国产五味子科植物导管分子的比较解剖)[J]. *Guihaia*(广西植物), **21**(3):45—48