

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201307007

张继红,陶能国. 植物 PP2C 蛋白磷酸酶 ABA 信号转导及逆境胁迫调控机制研究进展[J]. 广西植物, 2015, 35(6):935—941

Zhang JH, Tao NG. Research progress of plant PP2C-type protein phosphatase in ABA signal transduction and adversity stress regulation mechanism[J]. *Guihaia*, 2015, 35(6):935—941

# 植物 PP2C 蛋白磷酸酶 ABA 信号转导 及逆境胁迫调控机制研究进展

张继红<sup>\*</sup>, 陶能国

(湘潭大学 化工学院生物工程系, 湖南 湘潭 411105)

**摘要:** 蛋白磷酸酶(protein phosphatase, PP)是蛋白质可逆磷酸化调节机制中的关键酶,而 PP2C 磷酸酶是一类丝氨酸/苏氨酸残基蛋白磷酸酶,是高等植物中最大的蛋白磷酸酶家族,包含 76 个家族成员,广泛存在于生物体中。迄今为止,在植物体内已经发现了 4 种 PP2C 蛋白磷酸酶。蛋白激酶和蛋白磷酸酶协同催化蛋白质可逆磷酸化,在植物体内信号转导和生理代谢中起着重要的调节作用,蛋白质的磷酸化几乎存在于所有的信号转导途径中。大量研究表明,PP2Cs 参与多条信号转导途径,包括 PP2C 参与 ABA 调控,对干旱、低温、高盐等逆境胁迫的响应,参与植物创伤和种子休眠或萌发等信号途径,其调控机制不同,但酶催化活性都依赖于  $Mg^{2+}$  或  $Mn^{2+}$  的浓度。植物 PP2C 蛋白的 C 端催化结构域高度保守,而 N 端功能各异。文中还综述了高等植物 PP2C 的分类、结构、ABA 受体与 PP2Cs 蛋白互作、PP2C 基因参与 ABA 信号途径以及其他逆境信号转导途径的研究进展。

**关键词:** 蛋白磷酸酶; ABA; 信号转导; 逆境胁迫; 研究进展

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)06-0935-07

## Research progress of plant PP2C-type protein phosphatase in ABA signal transduction and adversity stress regulation mechanism

ZHANG Ji-Hong<sup>\*</sup>, TAO Neng-Guo

(College of Chemical Engineering, Department of Biological Engineering, Xiangtan University, Xiangtan 411105, China)

**Abstract:** Protein phosphatase is the most important and pivotal enzymes in reversible protein phosphorylation regulating mechanisms. While the PP2C phosphatase is a kind of serine/ threonine residues of protein phosphatase, is the largest protein phosphatase family in higher plants, there are 76 family members, widely exists in living organisms. So far, four kinds of PP2C protein phosphatases have been found in plants. Protein kinase and protein phosphatase catalyzed reversible protein phosphorylation, play an important role in plant signal transduction and physiological metabolism, protein phosphorylation exist in almost the signal transduction pathway. Numerous academic studies have shown that plant PP2Cs are involved in multiple signal transduction pathways including PP2C involved in ABA signaling pathway, the response to drought, low temperature, salt stress, participated in the plant wound and seed dormancy or germination signal pathway, and exist the different regulation mechanism and the enzyme catalytic activity

收稿日期: 2014-08-08 修回日期: 2014-10-20

基金项目: 湖南省自然科学基金(11JJ6015);湘潭大学博士启动经费(KZ08033)。

作者简介: 张继红(1977-)男,湖南湘乡人,博士,副教授,主要从事分子生物学和生物化学研究,(E-mail)jihongzh01@xtu.edu.cn。

<sup>\*</sup> 通讯作者

were dependent on the concentrations of  $Mg^{2+}$  or  $Mn^{2+}$ . In plant PP2Cs protein C-terminal, there are a highly conserved catalytic domains, as well as in their N-terminal, their function are different. The review would provide a brief overview of classification, structure of PP2Cs, the interaction between ABA receptor and PP2Cs protein, the recent progresses about their roles in ABA and other stress signal transduction pathway in higher plant.

**Key words:** protein phosphatase; ABA; signal transduction; adversity stress; research progress

环境胁迫是限制植物生长和作物产量的重要因素,蛋白质激酶在植物逆境胁迫信号转导中的作用已有较多报道,而关于催化其可逆反应的蛋白磷酸酶与干旱等逆境胁迫的报道却不多,而且不一致(Schweighofer *et al.*, 2004)。Sbeng(2003)的研究表明干旱和高盐等逆境胁迫可诱导多种蛋白质激酶的上调表达。

蛋白激酶和蛋白磷酸酶介导蛋白质的可逆磷酸化是信号转导的重要机制之一,是生物体内普遍存在的调控细胞信号转导过程的重要作用方式。基于底物特异性和对特定抑制剂的敏感性,蛋白磷酸酶(PPs)可被归纳为 PP1, PP2A, PP2B 或 PP2C(Luan, 2003)。在高等植物中,PP2Cs 是最大的蛋白磷酸酶家族,存在 76 个成员,被分为 10 个组(A-J)(Kerk *et al.*, 2002)。PP2C 磷酸酶是一类丝氨酸/苏氨酸残基蛋白磷酸酶,目前,在植物体内已发现 6 种 PP2C 蛋白磷酸酶,包括 ABI1, ABI2, HAB1, HAB2, AHG1 和 PP2CA/AHG3。Shinozaki *et al.* (2000)的研究认为蛋白激酶和蛋白磷酸酶能协同催化蛋白质可逆磷酸化,是植物体内信号转导和生理代谢的重要调节途径。

PP2C 型磷酸酶的共同特征是在蛋白质的催化部分存在 11 个特有的亚结构域(Bork *et al.*, 1996)。在高等植物中,PP2Cs 参与了 ABA、病原、胁迫及发育等各个信号转导途径(Tougane *et al.*, 2010),笔者对植物 PP2C 的结构及参与 ABA 等逆境信号调控网络的研究进展进行了综述。

## 1 PP2C 的结构特征及调控机制

蛋白磷酸酶(Protein phosphatase, PP)在细胞信号转导中的主要生理功能是使磷酸化的蛋白质去磷酸化,而蛋白激酶的作用相反。Kerk *et al.* (2002)的研究表明,蛋白磷酸酶在植物细胞生命活动中起重要作用,蛋白质的磷酸化几乎存在于所有的信号转导途径中。

PP2C 酶的活性非常依赖于  $Mg^{2+}$  或  $Mn^{2+}$ 、

$Ca^{2+}$ 、 $Zn^{2+}$ 、 $Ni^{2+}$  等离子。例如,竞争  $Mn^{2+}$  或  $Mg^{2+}$  离子会导致 PP2C 的活性丧失。如加入螯合剂 EDTA, PP2C 酶就不再具有生物活性,但海绵酸(okadaic acid)、环孢霉素(cyclosporin)等对 PP2C 的活性没有影响(Hunter, 1995)。

植物 PP2C 蛋白 C 端具有保守的催化结构域, N 端具有功能各异的延伸区。N 端延伸区是植物 PP2C 所特有,这些不同长度延伸区赋予 PP2C 不同的功能。如 PP2Cs 的 KAPP(kinase-associated protein phosphatase, 激酶关联的蛋白磷酸酶)的 N 端携有与激酶直接相互作用的激酶(KI)作用结构域(Li *et al.*, 1999)。烟草 PP2C 蛋白的 DBP1(DNA-binding protein phosphatase 1, DNA 结合的蛋白磷酸酶 1)的 N 端具有转录因子的序列特征,能与相关防卫基因的启动子区域相结合(Bray, 1997)。拟南芥 PP2C 成员 ABI1 蛋白的 N 端对 C 端催化结构域对其酶的活性有一定的调控功能。更有甚者,拟南芥 PP2C 成员之一 POL 蛋白的 N 端能抑制其酶的活性(Yu *et al.*, 2000)。植物体内 PSPs(蛋白丝氨酸/苏氨酸磷酸酶)种类繁多且功能多样,当 PP2C 缺乏调控亚基时,则可能需要多样性的 N 端结构域在其蛋白质活性以及底物专化性识别中起重要作用。

## 2 PP2C 基因参与 ABA 信号途径的调控

在拟南芥 ABA 不敏感型突变体中,筛选得到的 ABI1 和 ABI2 两种基因,均编码 PP2Cs 蛋白(Leung *et al.*, 1994)。拟南芥 *abi1-1* 或 *abi2-1* 突变体在不同组织及发育的不同阶段都表现出对 ABA 不敏感,这表明 PP2C 基因是 ABA 信号途径中的调控因子(Gosti *et al.*, 1995)。在高等植物 PP2C 家族成员中,ABI1 和 ABI2 同属一个亚类(A 类),拟南芥的 A 类成员有 9 个(Schweighofer *et al.*, 2004)。HAB1 与 HAB2 等作为 ABA 信号途径的负调节因子被分离是基于与 ABI1 基因序列的相似性很高(Saez *et al.*, 2004)。从拟南芥突变体植

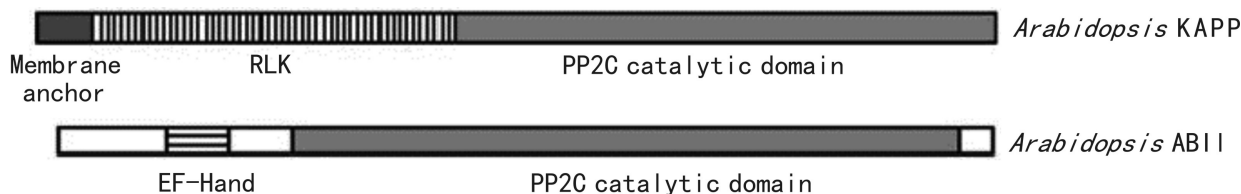


图 1 PP2C 结构与功能示意图

Fig. 1 Schematic diagram of PP2C structure and function

株中筛选得到 *AHG1* 和 *AHG3/AtPP2CA* (Nishimura *et al.*, 2007) 基因。其他植物物种中的 *PP2Cs* 基因在 ABA 信号转导途径的负调控的功能被试验证明,表明 *PP2Cs* 的功能相对保守(Komatsu *et al.*, 2009)。

在拟南芥植物中,Merlot *et al.* (2001) 发现 *ABI1* 和 *ABI2* 占 ABA 诱导 *PP2C* 活性的 50%, 由此推断,还存在其他 *PP2C* 蛋白也参与了 ABA 信号转导途径。研究证明在 ABA 信号途径中,ABA 诱导 *PYL-PP2C* 相互作用。在 *PP2Cs* 的 A 类成员中,种子萌发过程中对 ABA 都高度敏感,但至少有一个(*AHG1*) 不被 *PYLs* 所抑制(Antoni *et al.*, 2012)。

在分子水平上,*PP2C* 的 A 类不同成员之间存在功能上的冗余,在不同组织器官中有不同的表达,显示组织特异性的表达模式。转录水平的动态变化主要发生在种子发育、休眠和萌发等过程(Nakabayashi *et al.*, 2005)。定量 Q-PCR 或半定量 RT-PCR 方法检测,*ABI1* 能在不同组织中表达,包括种子和保卫细胞,而 *AHG1* 和 *AHG3/AtPP2CA* 主要在种子中表达(Nishimura *et al.*, 2007; Umezawa *et al.*, 2009)。*ABI1* 和 *AHG1/3* 蛋白的亚细胞定位显示,其模式明显不同,*ABI1* 蛋白定位于细胞质和细胞核,而 *AHG1* 和 *AHG3* 蛋白特异性定位于细胞核中(Umezawa *et al.*, 2009)。*ABI1* 广泛参与从种子到保卫细胞 ABA 的响应调节(Leung *et al.*, 1994),而 *AHG1* 和 *AHG3* 主要在种子中发挥功能,在核中调节基因表达(Nishimura *et al.*, 2007)。

*PP2Cs* 的 A 类成员具有负调控功能,故突变体 *abi1-1* 和 *abi2-1* 有很强的 ABA 不敏感表型难以被理解。突变体植株 *abi1-1* 和 *abi2-1* 的突变发生在 *PP2C* 的催化结构域上,由相对保守的甘氨酸转变成天冬氨酸。研究结论也表明,植物中 *PP2Cs* 的 A 类成员发生相同的突变也能诱导很强的 ABA 不敏感(Robert *et al.*, 2006)。综上所述,植物中的

A 类 *PP2Cs* 是一类最早被发现的参与 ABA 信号途径的调控因子,在不同的植物器官或组织中,不同的 *PP2C* 蛋白参与调控 ABA 信号转导途径的机制也不同。目前,许多 ABA 信号途径中 ABA 受体或下游作用元件的研究均以 *PP2C* 为基础,通过酵母双杂的方法来筛选或寻找与 *ABI1* 等相结合的蛋白质,对深入研究 A 类 *PP2Cs* 的结构和功能,以及进一步揭示 ABA 信号转导途径中的精细调控机制起着非常重要的作用。

### 3 ABA 受体-PP2C 相互作用

随着 *PYR1/PYLs/RCAR1* 被鉴定为可溶性 ABA 的受体,对 ABA 信号转导途径的分子机制有更深入的了解(Park *et al.*, 2009)。通过对受体蛋白 *PYR/PYL/RCAR*、蛋白磷酸酶 *PP2Cs*、蛋白磷酸激酶 *SnRK2s* 以及相关转录因子的系统和深入研究,初步构建了以 *PYR/PYL/RCAR* 为受体的 ABA 信号转导通路模型(Fujii *et al.*, 2009; Melcher *et al.*, 2009; Vlad *et al.*, 2009)。研究表明,蛋白质直接结合蛋白磷酸酶 2C(*PP2C*),如 *ABI1*,并抑制其在 ABA 依赖途径中的活性(Park *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2009)。研究进一步表明,ABA 通过调节 *PP2C* 活性来调控细胞代谢,成为植物激素信号途径中的独特调节系统(Santner *et al.*, 2009)。*PYR1/PYLs/RCAR1* 型 ABA 受体结合 *PP2C* 并抑制 *PP2C* 磷酸化活性,从而激活了 *SnRK2s*。*SnRK2s* 进一步磷酸化和激活一些 ABA 依赖型转录因子 *AREB/ABF*(图 2)。

G-蛋白偶联受体和 Mg 螯合酶的 H 亚基在 ABA 反应中发挥了重要作用,但与信号因子(如 *PP2C* 和 *SnRK2*) 在生理及分子上的联系仍未清楚。此外,*PYR/PYL/RCAR* 蛋白跟 *PP2C* 的 A 类成员相互作用仍需依赖 ABA(Park *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2009)。

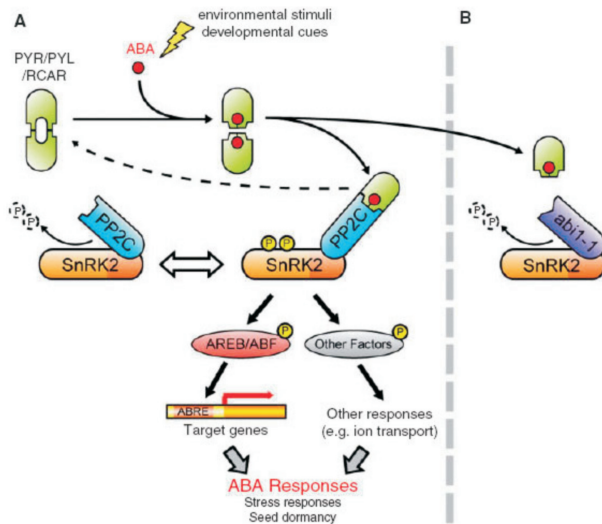


图 2 PP2C 参与 ABA 信号途径的分子模型

Fig. 2 A model of PP2C involved in the major ABA signaling pathway (Umezawa *et al.*, 2010)

SnRK2s (SNF1 相关蛋白激酶 2s), 如 SRK2D/SnRK 2.2 (SRK2D)、SRK2E/SnRK 2.6/OST1 (SRK2E) 和 SRK21/SnRK2.3 (SRK21) 能在体外磷酸化 AREB 的多肽位点 (Furihata *et al.*, 2006; Fujii *et al.*, 2007)。此外, 拟南芥的 SRK2E 在 ABA 响应的气孔反应中起了关键作用 (Yoshida *et al.*, 2002)。SRK2D 和 SRK2E 还可能参与了 ABA 诱导的种子萌发和根尖伸长 (Fujii *et al.*, 2007)。

PP2C 蛋白的磷酸化在 ABA 信号途径中起很重要的作用, 部分 PP2C 的蛋白激酶作为 ABA 信号因子被分离和描述 (Hirayama *et al.*, 2010)。最初, SnRK2 被鉴定为 ABA 激活的蛋白激酶, 高渗透胁迫能激活 SnRK2 基因的表达 (Umezawa *et al.*, 2004)。

在过表达转基因植株中, 渗透胁迫激活 SnRK2, SRK2C/SnRK2.8 等基因的高度表达, 从而正调控植株的干旱耐性 (Umezawa *et al.*, 2004)。因此, 植物中 PYR/PYL/RCAR 蛋白、A 类 PP2C 以及 SnRK2 之间通过某种特定的结合, 形成 ABA 信号转导复合物来作用一些转录因子参与调控植物中特定的 ABA 信号途径。

#### 4 拟南芥 PP2C 对干旱/低温等逆境胁迫的响应特征

逆境胁迫通常指寒冷和高盐, 对高等植物生长

发育产生不利影响, 导致作物产量降低。植物对寒冷和盐胁迫的分子机制已被广泛研究 (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 2006)。许多寒冷和干旱胁迫的响应因子有 DRE/CRT 顺式作用元件, 其启动子序列中均包含有 CCGAC 核心序列 (Yamaguchi-Shinozaki *et al.*, 1994)。AP2/EREBP 家族的转录因子, 被称为 CBFs 或 DREBs, 一旦结合这些转录元件, 就能迅速激活基因的转录 (Liu *et al.*, 1998)。

当植物物种暴露于低温 (非冻结温度) 时, 会形成抗冻性。有关干旱、寒冷和盐胁迫研究证明 ABA 能对植物响应调节 (Seki *et al.*, 2002)。植物激素 ABA 对低温适应至少间接地发挥了作用。植物经低温处理, 会导致 ABA 的积累 (Chen *et al.*, 1983); 抗冻性也能被外源 ABA 诱导 (Mohapatra *et al.*, 1988)。ABI1 在 ABA 介导的干旱胁迫响应中起了负调节因子作用 (Gosti *et al.*, 1999)。

蛋白磷酸酶 2A 抑制了紫花苜蓿和番茄由 ABA 介导的冷害诱导的基因表达和耐冻性 (Monroy *et al.*, 1998)。ZmPP2C 基因在盐和干旱胁迫反应中作为一个负调控因子 (Liu *et al.*, 2009)。

PP2Cs G 组的 3 个基因被证明经盐胁迫处理后上调表达, 但其在盐胁迫响应中的功能还不清楚 (Xue *et al.*, 2008)。PP2Cs 参与盐胁迫响应是通过 ABA、MAPK 通道或直接跟一些离子通道起作用, 如 AtPP2CA, AP2C1 和 ABI2 (Schweighofer *et al.*, 2007)。干旱胁迫下 ABA 主要调节叶片表面气孔的关闭来减少水分散失。在外源 ABA 处理突变体 *abi1*、*abi2* 时, 其脯氨酸的积累量要明显低于野生型的积累量, 从而证实 ABI1、ABI2 是植物耐逆性相关的基因 (Finkelstein *et al.*, 1990)。在玉米中, PP2Cs 的表达受干旱胁迫的调节机制尚不清楚 (Xu *et al.*, 2005)。

Vartanian *et al.* (1994) 证实了 ABI1 和 ABI2 基因高度同源, 但在干旱应答时二者对植物根的生长和胁迫特异基因表达的诱导方式均不同。在 ABA 不敏感突变体 *abi-1* 和 *abi-2* 中, 其气孔关闭的调控机制受损, 因而对水分胁迫非常敏感。植物经历干旱胁迫时, 突变体 *abi1-1* 根的生长及 ABA、冷、干旱和盐诱导的相关基因表达均受到抑制, 而突变体 *abi2-1* 则无 *abi1-1* 中的表型特征。研究还表明, AHG3 参与了低温信号传导, 并调控植物冷胁迫时 ABA 的应答反应; 同时也调控其他冷诱导相关基因的表达 (Yoshida *et al.*, 2002)。

## 5 PP2C 参与植物创伤与种子休眠/萌发信号途径

一般情况下,ABA 是抑制植物种子萌发的。目前,在拟南芥中,已筛选得到了一些 ABA 不敏感型突变体(*abi*),如 *abi1-abi5* 等,并克隆及鉴定了相应的基因,同时发现 *ABI3*、*ABI4*、*ABI5* 编码转录因子,*ABI1* 和 *ABI2* 则编码 PP2C 蛋白(Ma *et al.*, 2009)。*ABI1* 和 *ABI2* 序列的同源性很高,但分别位于拟南芥的不同染色体上。核酸序列分析表明,*abi1* 和 *abi2* 都是由 PP2C 保守结构域内单核苷酸 G-A(*ABI1* Gly-180 Asp;*ABI2* Gly-168 Asp) 的突变引起蛋白质性质改变所致(Ma *et al.*, 2009)。

突变株 *abi1* 和 *abi2* 是隐性的,且在种子休眠与干旱适应性上对 ABA 更为敏感,丧失功能的 *ABI1* 基因则导致植物对 ABA 适应性增强,*ABI1* 被证明是 ABA 信号转导途径的负调控因子(Furihata *et al.*, 2006)。影响休眠的因素有很多,突变体 *abi*(*abi1*, *abi2* 和 *abi3*) 的休眠减少,具体表现为突变体受到光或冷刺激时,萌发所要求的条件都降低了(Koornneef *et al.*, 1984),而突变体 *abi4* 或 *abi5* 没有减少休眠。突变体 *abi4* 和 *abi5* 表现为野生型休眠方式意味着发生突变的两个位点没有一个是休眠所必需的(Finkelstein *et al.*, 1994)。

生物体内往往存在着多个 MAPK 级联系统,在外界不同环境刺激下,如渗透压、UV 辐射及生物因子作用时,则启动相应的 MAPK 系统。而这些信号解除后,则又启动抑制相应的 MAPK 级联。试验证明,拟南芥的 PP2Cs 成员参与或介导了有丝分裂原激活蛋白激酶(MAPK)信号传递、花发育、病原抗性和光敏色素信号途径(Schweighofer *et al.*, 2004;Castello *et al.*, 2010)。

MAPK 的抑制功能主要是通过去磷酸化作用。从苜蓿中,筛选得到了抑制 MAPK 级联系统分支 SAMK(stress-activated MAPK)途径的 MP2C 基因(Meskiene *et al.*, 1998)。苜蓿受到创伤后,其 SAMK 途径能被瞬时激发,MP2C 基因开始表达,进而抑制 SAMK 信号传递。MP2C 基因可作为负调控因子起作用(Meskiene *et al.*, 2003)。盐胁迫、微生物、创伤等都能激发 SIMK 途径,MP2C 如何抑制 SAMK 途径以及 SIMK、SAMK 两条途径中创伤反应中信号如何传递,目前还不清楚。

植株创伤能诱导产生 JA 和乙烯等挥发物,信号分子经传递后激活防御反应分子机制。当植物体内 JA 的组成含量很高时,对食草动物或病原则更有抵抗力(Gfeller *et al.*, 2010)。拟南芥 MAPKs 系统包括压力信号传递和植物防御反应两部分组成,其中一部分是通过 JA、ET 和水杨酸(SA)等调节诱导产生的信号传导途径。突变体 *mpk4* 体内的 JA 浓度虽然维持在较高水平含量,但不 JA 作出相应反应,而是诱导防御标记基因 *PDF1.2* 和 *THI2.1* 的表达(Petersen *et al.*, 2000)。接触刺激能诱导 MAP 激酶的表达(Bogre *et al.*, 1996),以及不同蛋白激酶转录物质的积累,包括 MAP 激酶和 MAPPP 激酶(Mizoguchi *et al.*, 1996)。总之,不同的 PP2C 基因参与种子休眠/萌发的机制也不尽相同,通过对 PP2C 家族相关基因的研究,有助于阐明种子休眠和萌发的分子机制。植株受到创伤后,能诱导产生某种挥发物,进而激活 MAPK 途径,说明 PP2C 能负调控植物对外界损害的响应。

## 6 展望

PP2C 作为一大类重要的蛋白磷酸酶,通过催化底物蛋白的去磷酸化和磷酸化反应,来调控植物的逆境信号途径。植物体内 PP2C 具有特殊的结构特征和理化性质,且种类繁多,故在不同的组织和器官中,其信号转导的机制具有多样性。目前已克隆得到大量 PP2C 基因,并对其在信号转导中的作用进行了初步研究,少数基因如 *ABI1*、*ABI2* 和 *At-PP2CA* 的功能已研究得较清楚。最近发现 PP2C 除了参与 ABA 信号的负调控外,还能和其他家族的成员结合,共同作为 ABA 受体来参与其它调控,使得 PP2C 的作用机制更为复杂。目前,由于缺少专一性 PP2C 抑制剂,致使其底物的研究还很有限,PP2C 作用底物的研究将成为新的热点。

生物学技术的发展为 ABA 信号转导通路的研究提供了重要保障。如在以 PYR/PYL/RCAR 为受体的信号转导通路研究中,结构生物学手段的应用为 PYR/PYL/RCAR 识别 ABA 信号以及 PP2Cs 和 *SnRK2s* 被抑制或激活分子机制的阐明奠定了重要基础。PP2Cs 被假定为通过 *SRK2D/E/I* 在水分胁迫条件下相互作用,来微调 ABA 的信号转导途径。

随着现代科技的发展,酵母双杂技术以及反向

遗传学技术(T-DNA 插入,RNA 干涉)并结合基因芯片技术,PP2C 的底物和作用机理及在植物中的功能将得到更为系统地研究。随着更多的蛋白磷酸酶被发现以及它们的生理底物逐步被确定,由此入手解决一些植物抗逆境的机理将有更广阔的前景。

## 参考文献:

- Antoni R, Gonzalez-Guzman M, Rodriguez L, *et al.* 2012. Selective inhibition of clade A phosphatases type 2C by PYR/PYL/RCAR abscisic acid receptors[J]. *Plant Physiol*, **158**(2):970-980
- Bogre L, Ligterink W, Heberle-Bors E, *et al.* 1996. Mechanosensors in plants[J]. *Nature*, **383**:489-490
- Bork P, Brown NP, Hegyi H, *et al.* 1996. The protein phosphatase 2C (PP2C) superfamily: detection of bacterial homologues[J]. *Prot Sci*, **5**(7):1 421-1 425
- Bray EA. 1997. Plant responses to water deficit[J]. *Trends Plant Sci*, **2**(2):48-54
- Castello MJ, Carrasco JL, Vera P. 2010. DNA-binding protein phosphatase AtDBP1 mediates susceptibility to two potyviruses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, **153**(4):1 521-1 525
- Chen THH, Gusta LV. 1983. Abscisic acid-induced freezing resistance in cultured plant cells[J]. *Plant Physiol*, **173**(1):71-75
- Finkelstein RR, Somerville CR. 1990. Three classes of abscisic acid (ABA)-insensitive mutations of *Arabidopsis* define genes that control overlapping subsets of ABA responses[J]. *Plant Physiol*, **94**(3):1 172-1 179
- Finkelstein RR. 1994. Mutations at two new *Arabidopsis* ABA response loci are similar to the *abi3* mutations[J]. *Plant J*, **5**(6):765-771
- Fujii H, Chinnusamy V, Rodrigues A, *et al.* 2009. In vitro reconstitution of an abscisic acid signaling pathway[J]. *Nature*, **462**(7 273):660-664
- Fujii H, Verslues PE, Zhu J. 2007. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, **19**(2):485-494
- Furihata T, Maruyama K, Fujita Y, *et al.* 2006. Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1[J]. *Proc Nat Acad Sci*, **103**(6):1 988-1 993
- Gfeller A, Dubugnon L, Liechti R, *et al.* 2010. Jasmonate biochemical pathway[J]. *Sci Sign*, **3**(109):1-6
- Gosti F, Beaudoin N, Serizet C, *et al.* 1999. ABI1 protein phosphatase 2C is a negative regulator of abscisic acid signaling[J]. *Plant Cell*, **11**(10):1 897-1 909
- Gosti F, Bertauche N, Vartanian N, *et al.* 1995. Abscisic acid-dependent and-independent regulation of gene expression by progressive drought in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Gen Genet*, **246**(1):10-18
- Hirayama T, Shinozaki K. 2010. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future[J]. *Plant J*, **61**(6):1 041-1 052
- Hunter T. 1995. Protein kinases and phosphatases: the ying and yang of protein phosphorylation and signaling[J]. *Cell*, **80**(2):225-236
- Kerk D, Bulgrien J, Smith DW, *et al.* 2002. The complement of protein phosphatase catalytic subunits encoded in the genome of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, **129**(2):908-925
- Komatsu K, Nishikawa Y, Ohtsuka T, *et al.* 2009. Functional analyses of the ABI1-related protein phosphatase type 2C reveal evolutionarily conserved regulation of abscisic acid signaling between *Arabidopsis* and the moss *Physcomitrella patens* [J]. *Plant Mol Biol*, **70**(3):341-357
- Koornneef M, Reuling G, Karssen CM. 1984. The isolation and characterization of abscisic acid insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiol*, **61**(3):377-383
- Leung J, Bouvier-Durand M, Morris PC, *et al.* 1994. *Arabidopsis* ABA response gene ABI1: features of a calcium-modulated protein phosphatase[J]. *Science*, **264**(5 164):1 448-1 452
- Leung J, Merlot S, Giraudat J. 1997. The *Arabidopsis* Abscisic acid-insensitive2 (*ABI2*) and *ABI1* genes encode homologous protein phosphatases 2C involved in abscisic acid signal transduction[J]. *Plant Cell*, **9**(5):759-771
- Li J, Smith E, Walker JC. 1999. Kinase interaction domain of kinase associated protein phosphatase, a phosphoprotein binding domain[J]. *Proc Natl Acad Sci*, **96**(14):7 821-7 826
- Liu LX, Hu XL, Song J, *et al.* 2009. Over-expression of a *Zea mays* L. protein phosphatase 2C gene (*ZmPP2C*) in *Arabidopsis thaliana* decreases tolerance to salt and drought[J]. *J Plant Physiol*, **166**(5):531-542
- Liu Q, Sakuma Y, Abe H, *et al.* 1998. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain, separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low temperature-responsive gene expression respectively, in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, **10**(8):1 391-1 406
- Luan S. 2003. Protein phosphatases in plants[J]. *Ann Rev Plant Biol*, **54**:63-92
- Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, *et al.* 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors[J]. *Science*, **324**(5 930):1 064-1 068
- Melcher K, Ng LM, Zhou XE, *et al.* 2009. A gate-latch-lock mechanism for hormone signaling by abscisic acid receptors[J]. *Nature*, **462**:602-608
- Merlot S, Gostif F, Guerrier D, *et al.* 2001. The ABI1 and ABI2 protein phosphatases 2C act in a negative feedback regulatory loop of the abscisic acid signaling pathway[J]. *Plant J*, **25**(3):295-303
- Meskiene I, Baudouin E, Schweighofer A, *et al.* 2003. Stress-induced protein phosphatase 2C is a negative regulator of a mitogen-activated protein kinase [J]. *J Biol Chem*, **278**(21):18 945-18 952
- Meskiene I, Bogre I, Glaser W. 1998. MP2C, a plant protein phosphatase 2C, function as a negative regulator of mitogen-activated protein kinase pathways in yeast and plants [J]. *Proc Natl Acad Sci*, **95**(4):1 938-1 943
- Mizoguchi T, Irie K, Hirayama T, *et al.* 1996. A gene encoding a mitogen-activated protein kinase kinase kinase is induced simultaneously with genes for a mitogen-activated protein kinase and S6 ribosomal protein kinase by touch, cold, and water stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Nat Acad Sci*, **93**(2):765-769
- Mohapatra SS, Poole RJ, Dhindsa RS. 1988. Abscisic acid-regulated gene expression in relation to freezing tolerance in *alfalfa* [J]. *Plant Physiol*, **87**(2):468-473
- Monroy AF, Sangwan V, Dhindsa RS. 1998. Low temperature signal transduction during cold acclimation: protein phos-

- phatase 2A as an early target for cold inactivation[J]. *Plant J*, **13**(5):653–660
- Nakabayashi K, Okamoto M, Koshiba T, et al. 2005. Genome-wide profiling of stored mRNA in *Arabidopsis thaliana* seed germination: epigenetic and genetic regulation of transcription in seed[J]. *Plant J*, **41**(5):697–709
- Nishimura N, Yoshida T, Kitahata N, et al. 2007. ABA-Hypersensitive Germination1 encodes a protein phosphatase 2C, an essential component of abscisic acid signaling in *Arabidopsis* seed[J]. *Plant J*, **50**(6):935–949
- Petersen M, Brodersen P, Naested H, et al. 2000. *Arabidopsis* map kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance[J]. *Cell*, **103**(7):1111–1120
- Robert N, Merlot S, N'Guyen V, et al. 2006. A hypermorphic mutation in the protein phosphatase 2C HAB1 strongly affects ABA signaling in *Arabidopsis* [J]. *FEBS Lett*, **580**(19):4691–4696
- Saez A, Apostolova N, Gonzalez-Guzman M, et al. 2004. Gain-of-function and loss-of-function phenotypes of the protein phosphatase 2C HAB1 reveal its role as a negative regulator of abscisic acid signaling[J]. *Plant J*, **37**(3):354–369
- Santner A, Estelle M. 2009. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling[J]. *Nature*, **459**(7250):1071–1078
- Sbeng L. 2003. Protein phosphatases in plants[J]. *Ann Rev Plant Biol*, **54**(6):63–92
- Schweighofer A, Hirt H, Meskiene I. 2004. Plant PP2C phosphatases: emerging functions in stress signaling[J]. *Trends Plant Sci*, **9**(5):236–243
- Schweighofer A, Kazanaviciute V, Scheikl E, et al. 2007. The PP2C-type phosphatase AP2C1, which negatively regulates MPK4 and MPK6, modulates innate immunity, jasmonic acid, and ethylene levels in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, **19**(7):2213–2224
- Seki M, Narusaka M, Ishida J, et al. 2002. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray[J]. *Plant J*, **2**(6):282–291
- Shinozaki K, Yamaguchi SK. 2000. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **3**(3):217–223
- Tougane K, Komatsu K, Bhyan SB, et al. 2010. Evolutionarily conserved regulatory mechanisms of abscisic acid signaling in land plants: characterization of Abscisic acid insensitive-like type 2C protein phosphatase in the liverwort *Marchantia polymorpha* [J]. *Plant Physiol*, **152**(3):1529–1543
- Umazawa T, Nakashima K, Miyakawa T, et al. 2010. Molecular Basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport[J]. *Plant Cell Physiol*, **51**(11):1821–1839
- Umazawa T, Sugiyama N, Mizoguchi M, et al. 2009. Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci*, **106**(41):17588–17593
- Umazawa T, Yoshida R, Maruyama K, et al. 2004. SRK2C, a SNF1-related protein kinase 2, improves drought tolerance by controlling stress-responsive gene expression in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proc Nat Acad Sci*, **101**(49):17306–17311
- Vartanian N, Marcotte I, Giraudat J. 1994. Drought rhizogenesis in *Arabidopsis thaliana* (differential responses of hormonal mutants) [J]. *Plant Physiol*, **104**(2):761–767
- Vlad F, Rubio S, Rodrigues A, et al. 2009. Protein phosphatases 2C regulate the activation of the Snf1-related kinase OST1 by abscisic acid in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, **21**(10):3170–3184
- Xu YF, Li DP, Gu LK, et al. 2005. Cloning and expression characteristics of protein phosphatase gene *ZmPP2C* of *Zea mays* roots [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, **31**(2):183–189
- Xue T, Wang D, Zhang S, et al. 2008. Genome-wide and expression analysis of protein phosphatase 2C in rice and *Arabidopsis* [J]. *BMC Genomics*, **550**(9):1–21
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 1994. A novel cis-acting element in an *Arabidopsis* gene is involved in responsiveness to drought, low-temperature, or high-salt stress [J]. *Plant Cell*, **6**(2):251–264
- Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 2006. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stress [J]. *Ann Rev Plant Biol*, **57**(6):781–803
- Yoshida R, Hobo T, Ichimura K, et al. 2002. ABA-activated SnRK2 protein kinase is required for dehydration stress signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, **43**(12):1473–1483
- Yu LP, Simon EJ, Trotochaud AE, et al. 2000. POLTER GEIST functions to regulate meristem development downstream of the CLAVATA loci [J]. *Development*, **127**(1):1661–1670

( 上接第 874 页 Continue from page 874 )

- Luo YP(骆耀平). 2014. The technologies of famous tea production and processing(名优茶叶生产与加工技术)[M]. 2nd Ed(第2版). Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社):44–62
- Ruan YC(阮宇成), Li MJ(李明君). 1983. Tea Physiological and Biochemical Experiment Manual(茶树生理及茶叶生化实验手册)[M]. Beijing(北京): Agricultural Press(农业出版社)
- Tang H(唐颖), Tang JC(唐劲驰), Li JL(黎健龙), et al. 2012. Effect of selenium-rich, yields and quality by applying selenium fertilizer on Yinghong 9 tea trees(英红九号茶树施用硒肥的富硒及产量品质效应)[J]. *Guangdong Agric Sci*(广东农业科学), **39**(20):52–54
- Wang H(汪洪), Jin JY(金继运). 2009. The physiological and molecular mechanisms of zinc uptake, transport, and hyperaccumulation in plants: A review(植物对锌吸收运输及积累的生理与分子机制)[J]. *Plant Nutr & Fert Sci*(植物营养与肥料学报), **15**(1):225–235
- Wen LX(温立香), Guo YL(郭雅玲). 2013. Research progress of selenium-enriched tea in China(富硒茶的研究进展)[J]. *Chin J Trop Crops*(热带作物学报), **34**(1):201–206
- Xu W(徐文). 2009. Bio-availability of selenium and its absorption for plants(硒的生物有效性及植物对硒的吸收)[J]. *Anhui Agric Sci Bull*(安徽农学通报), **15**(23):45–47
- Zhang WT(张婉婷), Nie SQ(聂水全), Zhang LZ(张灵芝). 2011. Progress of selenium in tea plants(茶树硒元素的研究进展)[J]. *Tea Fujian*(福建茶叶), **33**(3):5–7