

## 综述 Reviews

## 苔藓植物脱落酸研究进展

张一弓<sup>1,2,3</sup>, 刘秀瑾<sup>1,2</sup>, 卓露<sup>1,2</sup>, 杨红兰<sup>1</sup>, 张道远<sup>1,\*</sup>, 管开云<sup>1</sup><sup>1</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所, 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐830011<sup>2</sup>中国科学院大学, 北京100049<sup>3</sup>新疆畜牧科学院草业研究所, 乌鲁木齐830011

**摘要:** 脱落酸(ABA)作为逆境信号, 在植物抗逆特别是抗旱过程中起关键作用。苔藓植物是最早登陆的高等植物, 探究其ABA的作用机理对于理解陆生植物的进化具有重要意义。本文主要描述ABA在苔藓植物中的功能和作用, 并以小立碗藓(*Physcomitrella patens*)为例, 总结了ABA合成和信号转导途径的研究进展, 丰富了对ABA在早期陆生植物生存与进化过程中作用的认识。

**关键词:** ABA; 苔藓; 进化; 胁迫; 小立碗藓

苔藓植物是高等植物中的低等类型, 被认为是植物由水生成功过渡到陆生的最古老类群之一。苔藓具有特殊的生理适应机制, 可以适应高寒、高温、干旱和强光等自然环境, 是许多初生演替阶段的先锋植物和拓荒者, 也是植物进化过程中的关键节点和重要分枝(Aboal等2006)。近年来, 由于发现其在干燥-快速复苏过程中强大的细胞保护及细胞修复机制(许书军2007), 以及重要的生态作用(吴楠等2014), 因而越来越受到关注。其中, 模式植物小立碗藓(*Physcomitrella patens*)的全基因组测序已于2008年完成(Rensing等2008), 随后开展了大量的相关研究, 极大地推动了苔藓植物研究的发展和认识。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是维管束植物在水分胁迫下产生的应对逆境反应以及信号转导过程的一个关键植物激素, 它能调控植物的蒸腾、耐受干旱、种子成熟以及休眠等过程, 还能抑制侧根和花序形成(Cutler等2010; 孙哲等2017)。高等植物中ABA的生物合成主要通过C40间接途径由类胡萝卜素合成, 包括玉米黄素环氧酶(zeaxanthin epoxidase, ZEP)催化玉米黄素(zeaxanthin)转化为黄质素(violaxanthin), 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)再催化9-顺式-新黄素(9-*cis*-neoxanthin)产生黄氧素(xanthoxin), 黄氧素在短链醇脱氢酶(short-chain alcohol dehydrogenase) ABA2的作用下转化为脱落酸醛, 最后, 脱落酸醛在脱落酸醛氧化酶(abscisic al-

dehyde oxidase, AAO)的作用下生成ABA (Dong等2015)。高等植物中ABA信号转导是一个非常复杂的过程。首先, ABA受体蛋白(pyrabactin resistance/pyrabactin resistance-like/regulatory components of ABA receptors, PYR/PYL/RCARs)与ABA结合, 构象发生变化, 随后与蛋白磷酸酶2C (protein phosphatases 2C, PP2C)结合, 从而释放蔗糖非发酵相关蛋白激酶(sucrose non-fermenting 1-related protein kinase, SnRK2), SnRK2磷酸化下游靶蛋白, 调控离子通道和激活转录因子, 最终控制ABA诱导靶基因的表达(Rock等2009; Zhu 2016)。

目前, 关于ABA的研究大多数集中在被子植物中, 但是ABA在其他植物中也发现了相似的作用。有报道称, ABA在蕨类和石松类植物中均有分布(Weiler 1979; Pilate等1989)。蕨类植物中, ABA的作用包括抑制植物生长(Hickok 1983)、控制性别决定(Warne和Hickok 1991)以及异形叶的转变(Lin等2005)。此外, ABA在蕨类和石松类植物的耐受干旱方面也起到关键作用(Liu等2008)。上述研究证明ABA在蕨类植物和被子植物等维管束植物中具有非常保守的功能。相比于维管束植物, 苔藓中ABA的研究开展得较晚。研究发现在苔藓中有类似ABA的存在, 由于苔藓在早期进化过程中与维管束植物相分离, 因此, 人们推测ABA在苔藓中可

收稿 2018-03-02 修定 2018-04-19

资助 新疆维吾尔自治区高技术发展项目(201411104)。

\* 通讯作者(zhangdy@ms.xjb.ac.cn)。

能具有特殊的功能, 并认为ABA在苔藓的脱水和干燥过程中起到了关键作用(Hartung等1987; Werner等1991)。近年来模式植物小立碗藓全基因组的公布以及各种研究方法的建立, 有效促进了对苔藓ABA生物合成与分子反应机理的研究, 为揭示ABA在生物进化过程中的作用提供了新的视野。

## 1 苔藓植物中ABA的功能

苔藓为了适应干旱的生活环境, 采用不同的策略进行水分吸收和利用。苔藓组织中缺少长距离调节水分吸收和释放的传导系统和表皮系统, 因此, 苔藓的水分平衡称为“变水”策略。在缺水的条件下, 苔藓失去组织中的大部分水分, 一旦周围环境水分充足, 它可以在自身不受损害的前提下快速吸收水分, 迅速达到自身水分平衡, 这种“变水”策略使得苔藓能够忍受脱水和干燥胁迫。苔藓的这种水分平衡策略可能是古代植物适应陆生环境的一种古老特性, 而这个特性在后期多数维管束植物的进化中逐渐丢失(Oliver等2005)。研究发现, 外源施加ABA会影响苔藓的生长、分化以及增加耐脱水性(Cove等2006)。因此, 研究苔藓中ABA的功能和信号转导途径会扩展我们对于陆生环境中植物生存与进化的理解。

苔藓植物根据形态和结构的差异, 可分为苔类、藓类和角苔类。其中苔类中是否存在ABA过去一直是一个有争议的问题。主要是因为苔类植物内源ABA的检测是一个难点(Weiler 1979), 而且苔类植物中会积累大量的新月酸(lunularic acid, LNA), 它具有与ABA类似的生物活性(Nakayama等1996), 因此, 认为苔类植物中ABA被LNA替代, 发挥着抑制生长和提高耐干性的作用。直到1987年, Hartung等(1987)利用酶联免疫分析法(enzyme-linked immunosorbant assay, ELISA), 用单克隆抗体成功地检测到鹿角苔(*Riccia fluitans*)的内源ABA; 后来, 又利用相似的方法在*Exormothea holstii*中也检测到了内源ABA, 同时发现它在水合作用下迅速减少, 而在慢干过程中快速增加(Hellwege等1994)。这些发现充分证实了苔类植物中确实有内源ABA的存在。随着检测技术的进步, Li等(1994)又发现地钱(*Marchantia polymorpha*)的叶状体中含有4~16 ng·g<sup>-1</sup> (FW)的ABA。

早期研究证实, 苔藓原丝体对ABA非常敏感,

外源施加ABA会影响苔藓植物的生长和发育(Goode等1993)。例如, ABA会抑制梨蒴立碗藓(*Physcomitrium pyriforme*)和反纽藓(*Timmiella anomala*)的原丝体生长, 导致原丝体形成胞芽状的结构(Chopra和Kapur 1989), 或者生成厚壁的球形细胞(Goode等2011)。ABA还会抑制半月苔(*Lunularia cruciata*)胞芽和叶状体的生长, 葫芦藓(*Funaria hygrometrica*)和反纽藓配子体芽的形成(Chopra和Kapur 1989)。其原因是ABA影响了细胞分裂素的生成, 阻碍了细胞分化(Christianson 2000)。此外, 有报道指出, ABA会抑制*Riccia gangetica*配子囊的分化(Kumra和Chopra 1986); 高浓度的ABA还会抑制真藓(*Bryum argenteum*)和梨蒴小毛藓(*Microdus brasiliensis*)配子囊的形成(Chopra和Mehta 1987)。

相关研究表明, 外源施加ABA能够提高苔藓的耐干性和抗冻性。葫芦藓的原丝体不能忍受快干, 但可以忍受慢干, 因为慢干引起内源ABA的积累; 但是如果外施ABA, 原丝体又可获得性的忍受快干(Werner等1991)。外施ABA还会诱导波叶仙鹤藓(*Atrichum undulatum*)产生耐干性, 同时减少干旱引起的光合效率降低及光损伤, 并增加依赖玉米黄素的光化学淬灭(Mayaba等2001)。小立碗藓中ABA在水分缺失状态下会保护细胞胚胎, 使组织获得耐干性(Khandelwal等2010)。Redella等(2005)比较分析了ABA处理后不同苔类的耐干性, 发现鹿角苔和带叶苔(*Pallavicinia lyellii*)具有耐干性, 地钱不具有耐干性, 而具有耐干性的种类体内会积累可溶性碳水化合物, 这一结果与藓类相同, 进一步验证可溶性糖类的积累是苔藓获得耐干性的关键因素。另有报道称, 外施ABA会提高苔藓的抗冻性。Pence等(1998)发现ABA处理会提高鹿角苔的低温存活率, 但是不影响羽苔属(*Plagiochila*)物种的低温存活率。Christianson (1998)证实用ABA处理不同的苔藓, 其体内都会产生脯氨酸, 从而提高低温存活率。用ABA处理*Ditrichum cornubicum*原丝体也会提高它的低温存活率(Burch和Wilkinson 2002)。Minami等(2003)比较小立碗藓原丝体在ABA和低温处理下的抗冻性, 发现外施ABA能快速提高-10~-2°C范围内的抗冻性, 而低温处理仅能轻微的提高抗冻性, 这说明ABA可以诱导苔藓体内积累可溶性糖或脯氨酸等保护剂来提高抗冻性(Nagao等2005, 2006)。

此外, ABA还会促进地钱的休眠, 增加叶绿体的密度、体积和移动(Eckstein等2016), 并通过增加可溶性糖和胚胎发育晚期丰富蛋白(late embryogenesis abundant protein, LEA)的含量来提高胁迫耐受性(Akter等2014)。Vujičić等(2017)比较分析了小立碗藓、波叶仙鹤藓和地钱, 发现随着外施ABA浓度的增加, 3种苔藓的生长活力、叶绿素和类胡萝卜素含量都呈现降低的趋势, 低浓度的ABA可增加其体内抗氧化酶活性。

## 2 小立碗藓中ABA的分子生物学研究

### 2.1 ABA合成途径

早期研究发现, 小立碗藓容易受到植物激素的调节而改变它的形态结构及基因表达(Decker等2006)。随着小立碗藓全基因组测序完成和各种组学数据的积累, ABA类胡萝卜素生物合成途径中一系列重要的编码酶基因相继被发现(Rensing等2008)。目前研究证实, 小立碗藓中存在着被子植物ABA合成限速酶NCED的同源基因, 该基因在脱水和高盐胁迫下上调表达(Richardt等2010)。Takezawa等(2015)发现小立碗藓ZEP基因的突变体*ppa-ba1*中ABA和LEA蛋白含量明显减少, 同时耐干性降低, 但对冷胁迫没有影响。Shinde等(2012)发现干旱胁迫会诱导小立碗藓LEA蛋白无规律的波动, 同时积累大量的ABA, 并推测LEA蛋白使细胞达到稳定状态, 以适应变化的外界环境。最近, Stevenson等(2016)从小立碗藓中筛选出了一个与ABA不响应的突变体*arn*, 该突变体缺失一个蛋白激酶, 不表达干旱、ABA和渗透胁迫相关的蛋白, 并且无法获得ABA诱导的干旱胁迫。近年来, 随着反向遗传学研究方法的深入, RNA干扰(RNAi)、microRNAs、全基因组测序、基因编辑等技术都应用于小立碗藓的研究, 这使得小立碗藓成为一个热门模式植物。目前一系列的研究表明, 苔藓植物和种子植物中ABA功能和信号途径具有保守性, 但是对其中深层次的分子机理研究才刚刚开始。

### 2.2 ABA信号转导途径

直到21世纪, ABA的各类受体才相继有报道。2009年, Ma和Park同时发现一类ABA受体蛋白PYR/PYL/RCARs, 它们能与蛋白激酶SnRK2和蛋白磷酸激酶PP2Cs结合, 共同形成ABA重要的信号组分(Fujita等2011)。

Komatsu等(2009)在小立碗藓中发现了两个编码PP2Cs A亚组的*ABSCISIC ACID INSENSITIVE 1 (ABI1)*基因(*PpABI1A*和*PpABI1B*), 这两个基因在苔藓整个生命周期中均有表达, 还会被ABA、渗透胁迫和低温胁迫诱导, 当*PpABI1A*基因遭到损坏后会导致小立碗藓对ABA的高度敏感, 同时增加了胁迫耐受性, 提高ABA诱导基因的表达。*PpABI1*在小立碗藓ABA信号转导中是一个负调控因子, 这与拟南芥中报道的基本一致, 说明PP2C A亚组具有进化的保守性。综上所述, 根据已知基因组信息, 可以推测小立碗藓中也有与拟南芥类似的PYR/PYL/RCARs→PP2Cs→SnRKs→转录因子→靶基因的ABA信号转导途径(图1)。

小立碗藓中还存在AP2/EREBP、bZIP、ABI3/VP1、bHLH、C2C2 Dof、NAC、MYB、HD-Zip和HAP3等转录因子, 它们都是拟南芥中应对胁迫和ABA的关键调控因子(Rock等2009)。在小立碗藓的蛋白组分析中也证实了上述转录因子在ABA反应中快速上调(Cuming等2007; Richardt等2010)。Marella等(2006)从小立碗藓中克隆出3

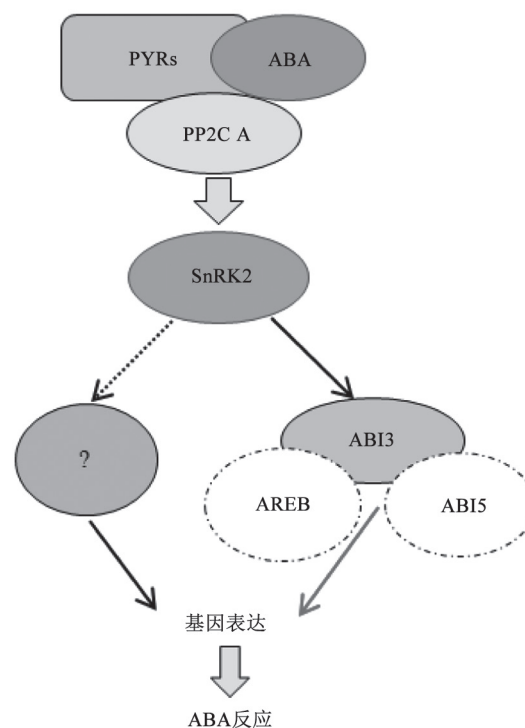


图1 小立碗藓中推测的ABA信号转导途径  
Fig.1 Model of ABA signaling in *P. patens* speculated according to the genome

个 *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3* (*ABI3*) 基因 (*PpABI3A*、*PpABI3B* 和 *PpABI3C*)，它们与被子植物的 *ABI3* 基因同源，编码 B3 家族转录因子，是 ABA 诱导基因表达和种子获得耐干性的关键因子。过量表达 *PpABI3* 基因，导致 *Em-GUS* 和 *PpLea-GUS* 的表达量上升，说明 *ABI3* 在苔藓中也起到调控作用。*PpABI3A* 在拟南芥 *ABI3* 基因启动子的控制下能够部分补偿拟南芥 *abi3-6* 突变体的表型，验证了 *ABI3* 在进化中具有保守的功能。Sakata 等 (2010) 对 *Em* 启动子激活 *PpABI3* 进行分析，发现与 B3 结构域相结合的 RY 基序是 *PpABI3* 被激活的关键。这说明 B3 结构域转录调控区 (RY 基序) 是 *ABI3* 在进化中保留下来的重要区域，而在进化的后期，*ABI3* 的转录调控由 B3 区域的 RY 基序变为 ABA 响应元件 (ABA-responsive element, ABRE)，其原因可能是后期 *ABI3* 开始与 bZIP 转录因子相互作用，开始独立于 RY 基序 (Takezawa 等 2011)。

Khandelwal 等 (2010) 发现小立碗藓 *abi3* 突变体在 ABA 培养基上不能存活，同时突变体中与 ABA 相关的基因不表达或者表达量显著降低，这说明 ABA 及其转录因子 *ABI3* 在苔藓获得耐干性中发挥着作用。后来 Xia 等 (2016) 利用生物信息学分析小立碗藓 *abi3* 突变体和野生型中出现的 22 个非编码小 RNA (sncRNA) 和 6 个反式作用小干扰 RNA (ta-siRNA)，推测 *ABI3* 可能通过调控 miRNAs 和 ta-siRNAs 的表达而获得耐干性。Yotsui 等 (2016) 利用同位素标记相对和绝对定量技术 (isobaric tags for relative and absolute quantification, iTRAQ) 发现小立碗藓 *abi3* 突变体中 LEA 蛋白、短链脱氢酶以及干燥相关的蛋白都明显发生了变化，证实植物中 *ABI3* 诱导获得耐干性可能具有相同的遗传背景。Xiao 等 (2018) 发现小立碗藓配子体和原丝体都对开放环境中的慢干敏感，但是只有配子体在慢干中获得耐干性，同时发现三突变体 *abi3a/b/c* 的配子体也能在慢干下存活，这或许说明苔藓中对耐干特性起决定作用的不仅仅是 ABA。另外，Tan 等 (2017) 还发现小立碗藓 *abi3* 突变体在低温胁迫下与冷相关的基因表达量降低，体内抗氧化物含量减少，光系统 II 的活性也受到抑制，这说明 *ABI3* 在提高苔藓的抗冻性方面也起到关键作用。

ABA 信号途径中的 bZIP 类转录因子包括 *ABSCISIC ACID INSENSITIVE5* (*ABI5*) 和 ABA 响应元

件结合蛋白 (ABA responsive element binding protein, AREB)，在被子植物中与 ABRE 介导的转录调控发生反应 (赵菲佚等 2015)。在小立碗藓基因组中 *ABI5* 的 A 亚组 bZIP 转录因子只出现在种子植物中，推测 *ABI5* 转录因子在苔藓和被子植物进化分离后才出现 (Correa 等 2008)。Richardt 等 (2010) 用微阵列分析了小立碗藓中 ABA 诱导的两个 bZIP 基因，发现它们属于 Group E 和 Group G，这两个基因涉及到 ACGT 核心序列调控的 ABA 诱导基因的激活。后来，随着小立碗藓基因组信息的完善，从中推测出相似的 A 亚组 bZIP 转录因子 (Yoshida 等 2010)。虽然目前尚未克隆得到 *ABI5* 基因的 cDNA 序列，它在 ABA 信号途径中的作用和意义还不清楚，但至少可以说明 A 亚组 bZIP 转录因子的出现或许比现有的认识要早。

Knight 等 (1995) 发现，ABA 诱导型的大麦 *Em* 基因启动子与报告基因 *GUS* 融合可在小立碗藓原丝体表达，ABRE 调控 *Em* 基因启动子的激活，同时确定了苔藓中直接结合 ACGT 核心序列的核因子，这说明 ABRE 元件在苔藓中具有保守性。Kamisugi 和 Cuming (2005) 分析小立碗藓转录组中 25 个易受 ABA 诱导而上调表达的基因启动子，发现含有 ACGT 元件的基因均显著表达，同时证实 *PpLEA1* 启动子中的 ACGT 核心序列参与 ABA 的诱导。Yotsui 等 (2013) 证实 *PpLEA1* 启动子通过识别 ACGT 元件与 *PpABI3* 互作，并且发现了一个新的结合元件 ACTT，*PpABI3* 通过识别该元件与核因子 PpNF-YC1 相结合，随后激活 *PpLEA1* 启动子，调控下游基因表达，获得耐干性。Sakata 等 (2010) 发现 ABA 诱导小立碗藓原丝体表达 *Em-GUS* 还需要与 *ABI3* 转录因子 B3 区域的 RY 基序 (CATGCA) 相结合。综上所述，苔藓植物中存在着一个相对保守的，但是又不完全相同的 ABA 响应元件。

### 3 苔类植物中调控 ABA 反应的研究

相比小立碗藓，苔类植物中 ABA 的分子机理研究报道较少。Hellwege 等 (1996) 最早发现 ABA 诱导鹿角苔叶状体基因和蛋白的特异性表达，同时克隆出了 *Ric1* 基因编码的一个 LEA 蛋白。Tougan 等 (2010) 采用粒子轰击瞬时转化地钱的组培细胞，发现 *Em-GUS* 能被外源 ABA 诱导，这暗示地钱中也具有保守的 ABA 信号途径。与此同时，Tou-

gane等(2010)克隆得到地钱*ABII*基因(*MpABII*), 瞬时转化含有*Em-GUS*的*MpABII*基因, 发现ABA会抑制*GUS*的表达, 而在小立碗藓中稳定表达*MpABII*基因会出现对渗透和冷冻胁迫的低敏感性, 由此证明, *MpABII*是地钱ABA信号途径中的一个负调控因子。随着表达序列标签(expressed sequence tag, EST)的完善以及稳定转化体系的建立, 今后, 地钱会和小立碗藓一样成为苔藓研究的另一个模式物种。

#### 4 小立碗藓ABA合成和信号途径关键因子的进化比较

Takezawa等(2011)总结了从藻类到被子植物ABA合成关键酶基因和信号转导因子的数目, 发现虽然物种之间差别很大, 但是却存在着相似的类胡萝卜素合成途径。系统进化分析显示, 单细胞红藻(*Cyanidioschyzon merolae*)中没有*ZEP*或者*NCED*同源基因, 在莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)中只有一个*ZEP*基因, 但是没有*NCED*基因, 这说明藻类作为低等植物不具有真正的类胡萝卜素合成途径。而在小立碗藓中包含类胡萝卜素合成途径的一系列完整基因(Rensing等2008), 这说明苔藓植物是类胡萝卜素合成途径进化的起点。比较分析小立碗藓和被子植物PP2Cs A亚组, 发现它们具有进化保守性。PP2Cs A亚组又可以分为Aa类和Ab类(Xue等2008), 在小立碗藓中只有Aa类, 它包括同源的ABI1、ABI2、HAB1和HAB2, 这暗示着PP2Cs中Aa类是陆生植物抑制ABA信号的最早成分, 后来随着陆生植物组织和器官的不断进化, 出现了PP2C Ab类。水生藻类基因组中既没有SnRK2, 也没有PYR/PYL/RCAR, 而小立碗藓中出现了SnRK亚家族III(表1)。相比被子植物, 虽然小

立碗藓中SnRK2亚家族III的数量变化不大, 但是被子植物却具有更多的PP2C A亚组和PYR/PYL/RCAR, 如拟南芥中有14个PYR/PYL/RCAR成员, 而小立碗藓中推测有4个; 拟南芥中有9个PP2C A亚组基因, 但在小立碗藓中只有2个(表1)。由此推测, PYR/PYL/RCAR和PP2C A亚组是植物由水生到陆生的进化过程中适应陆地环境的关键调控因子。陆生植物的*ABI3*基因起源于藻类中的B3 DNA结合蛋白(Romanel等2009), 在种子植物中*ABI3*只编码一个单拷贝的基因, 而小立碗藓中有3个*ABI3*基因(表1), 这说明*ABI3*基因数量的减少或许是它作为植物特异转录因子来控制耐干性的一种进化。

#### 5 结论和展望

ABA在整个植物界无处不在, 陆生植物体内形成了一套完整的ABA感知和信号转导机制, 即核心组分共同组成一个复杂调控系统(PYR/PYL/RCAR-PP2C-SnRK2-AREB)。在这个系统中, PP2Cs抑制SnRK2s的活性, 而PYR/PYL/RCAR又抑制PP2Cs的活性。苔藓作为陆生植物早期进化的一个分枝, 利用ABA作为它们耐受胁迫的信号及调节物质, 可能是植物适应陆地环境的关键进化特征。此外, 苔藓ABA合成的类胡萝卜素途径为研究植物内源ABA含量以及它在细胞、组织、器官中的特异性分布提供了一个新的方向。

严格意义上来说, 小立碗藓属于干旱敏感型苔藓(dessication sensitive moss), 而非极端干旱耐受型苔藓(dessication tolerance moss, 又称DT苔藓)。DT型苔藓的模式研究物种为山墙藓(*Syntrichia ruralis*, 又名*Tortula ruralis*)。Bewley等(1993)研究表明, 在山墙藓中没有检测到内源性ABA, 因此认为在DT苔藓中, ABA不是调节耐干性的主要信号转

表1 植物ABA合成途径关键酶和主要信号转录因子数量比较

Table 1 Comparison of the number of genes encoding enzymes for ABA biosynthesis pathway and ABA signaling components among plants

	ZEP	NCED3	PYR/PYL	PP2C A亚组	SnRK亚家族III	ABI3	ABI5
莱茵衣藻( <i>C. reinhardtii</i> )	1	0	0	0	0	0	0
小立碗藓( <i>P. patens</i> )	1	2	4	2	4	3	2
卷柏( <i>Selaginella moellendorffii</i> )	1	1	5	3	2	3	4
拟南芥( <i>A. thaliana</i> )	1	5	14	9	3	1	7
水稻( <i>Oryza sativa</i> )	1	3	11	10	3	1	5

导途径。后来, Oliver等(2009)发现山墙藓在响应干旱胁迫中可能涉及到 $\gamma$ -氨基丁酸( $\gamma$ -aminobutyric acid, GABA)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号介导。然而笔者却在另一种DT苔藓齿肋赤藓(*Syntrichia carnivervis*)中检测到内源ABA含量的显著变化, 以及下游一系列相关基因表达(未发表数据)。这暗示ABA在DT苔藓的耐干胁迫中发挥着重要作用。但是有关DT苔藓中ABA的进化保守性及其在应对干旱胁迫中的功能及作用机制, 尚有待进一步深入研究。

随着功能基因组学的发展以及基因编辑技术的成熟, 各类与ABA有关的突变体相继获得, 这为深入研究ABA在信号转导过程中的作用奠定基础。目前已发现许多ABA信号转导的核心成分在苔藓中都以一个低拷贝的基因家族存在, 信号途径中下游各类转录因子所起的作用还不清楚。比如, 哪些转录因子控制着ACGT介导ABA诱导基因的激活? ABI3在ABA信号网络中如何提高苔藓耐干性? 苔藓ABA信号途径中SnRK2s和PP2Cs所催化的底物是什么? 总而言之, ABA是植物从水生到陆生进化过程中适应缺水环境而演化出的一种古老物质, 深入探究苔藓植物中ABA的合成、代谢以及信号调控将极大促进人们对植物进化机制的理解, 将为研究植物适应环境变化的演化机理提供思路和线索。

### 参考文献(References)

- Aboal JR, Couto JA, Fernández JA, et al (2006). Definition and number of subsamples for using mosses as biomonitors of airborne trace elements. *Arch Environ Contam Toxicol*, 50 (1): 88–96
- Akter K, Kato M, Sato Y, et al (2014). Abscisic acid-induced rearrangement of intracellular structures associated with freezing and desiccation stress tolerance in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *J Plant Physiol*, 171 (15): 1334–1343
- Bewley J (1993). Evolving strategies in the adaptation to desiccation. *Curr Top Plant Physiol*, 10: 193–201
- Burch J, Wilkinson T (2002). Cryopreservation of protonemata of *Ditrichum cornubicum* (Paton) comparing the effectiveness of four cryoprotectant pretreatments. *Cryo-Letters*, 23 (3): 197–208
- Chopra RN, Kapur A (1989). Effect of abscisic acid and kinetin on protonemal differentiation in *Timmiella anomala*. *Plant Sci*, 61 (2): 203–206
- Chopra RN, Mehta P (1987). Effect of some known growth regulators on growth and fertility in male clones of the moss *Microdus brasiliensis* (Dub.) Ther. *J Exp Bot*, 38 (2): 331–339
- Christianson ML (1998). A simple protocol for cryopreservation of mosses. *Bryologist*, 101 (1): 32–35
- Christianson ML (2000). ABA prevents the second cytokinin-mediated event during the induction of shoot buds in the moss *Funaria hygrometrica*. *Am J Bot*, 87 (10): 1540–1545
- Correa LGG, Riano-Pachon DM, Schrago CG, et al (2008). The role of bZIP transcription factors in green plant evolution: adaptive features emerging from four founder genes. *PLoS ONE*, 3 (8): e2944
- Cove D, Bezanilla M, Harries P, et al (2006). Mosses as model systems for the study of metabolism and development. *Annu Rev Plant Biol*, 57: 497–520
- Cuming AC, Cho SH, Kamisugi Y, et al (2007). Microarray analysis of transcriptional responses to abscisic acid and osmotic, salt, and drought stress in the moss, *Physcomitrella patens*. *New Phytol*, 176 (2): 275–287
- Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, et al (2010). Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol*, 61 (1): 651–679
- Decker EL, Frank W, Sarnighausen E, et al (2006). Moss systems biology en route: phytohormones in *Physcomitrella* development. *Plant Biol*, 8 (3): 397–405
- Dong T, Park Y, Hwang I (2015). Abscisic acid: biosynthesis, inactivation, homeostasis and signalling. *Essays Biochem*, 58: 29–48
- Eckstein A, Krzeszowiec W, Banaś AK, et al (2016). Abscisic acid and blue light signaling pathways in chloroplast movements in *Arabidopsis* mesophyll. *Acta Biochim Pol*, 63 (3): 449–458
- Fujita Y, Fujita M, Shinozaki K, et al (2011). ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. *J Plant Res*, 124 (4): 509–525
- Goode JA, Stead AD, Duckett JG (1993). Redifferentiation of moss protonemata: an experimental and immunofluorescence study of brood cell formation. *Can J Bot*, 71 (11): 1510–1519
- Hartung W, Weiler EW, Volk OH (1987). Immunochemical evidence that abscisic acid is produced by several species of Anthocerotae and Marchantiales. *Bryologist*, 90 (4): 393–400
- Hellwege EM, Dietz KJ, Hartung W (1996). Abscisic acid causes changes in gene expression involved in the induction of the landform of the liverwort *Riccia fluitans* L. *Planta*, 198 (3): 423–432
- Hellwege EM, Dietz KJ, Volk OH, et al (1994). Abscisic acid and the induction of desiccation tolerance in the extremely xerophilic liverwort *Exormothesa holstii*. *Planta*, 194 (4):

- 525–531
- Hickok LG (1983). Abscisic acid blocks antheridiogen-induced antheridium formation in gametophytes of the fern *Ceratopteris*. *Can J Bot*, 61 (3): 888–892
- Kamisugi Y, Cuming AC (2005). The evolution of the abscisic acid-response in land plants: comparative analysis of group 1 *LEA* gene expression in moss and cereals. *Plant Mol Biol*, 59 (5): 723–737
- Khandelwal A, Cho SH, Marella H, et al (2010). Role of ABA and ABI3 in desiccation tolerance. *Science*, 327 (5965): 546
- Knight CD, Sehgal A, Atwal K, et al (1995). Molecular responses to abscisic acid and stress are conserved between moss and cereals. *Plant Cell*, 7 (5): 499–506
- 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*. *Plant Mol Biol*, 70 (3): 327–340
- Kumra S, Chopra RN (1986). Combined effect of some growth regulators on growth and gametangial formation in the liverwort *Riccia gangetica* Ahmad. *J Exp Bot*, 37 (10): 1552–1557
- Li X, Wurtele ES, Lamotte CE (1994). Abscisic acid is present in liverworts. *Phytochemistry*, 37 (3): 625–627
- Lin BL, Wang HJ, Wang JS, et al (2005). Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R(-) and S(+) isomers. *J Exp Bot*, 56 (421): 2935–2948
- Liu MS, Chien CT, Lin TP (2008). Constitutive components and induced gene expression are involved in the desiccation tolerance of *Selaginella tamariscina*. *Plant Cell Physiol*, 49 (4): 653–663
- Marella HH, Sakata Y, Quatrano RS (2006). Characterization and functional analysis of *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3*-like genes from *Physcomitrella patens*. *Plant J*, 46 (6): 1032–1044
- Mayaba N, Beckett RP, Csintalan Z, et al (2001). ABA increases the desiccation tolerance of photosynthesis in the Afromontane understory moss *Atrichum androgynum*. *Ann Bot*, 88 (6): 1093–1100
- Minami A, Nagao M, Arakawa K, et al (2003). Abscisic acid-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens* is accompanied by increased expression of stress-related genes. *J Plant Physiol*, 160 (5): 475–483
- Nagao M, Minami A, Arakawa K, et al (2005). Rapid degradation of starch in chloroplasts and concomitant accumulation of soluble sugars associated with ABA-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *J Plant Physiol*, 162 (2): 169–180
- Nagao M, Oku K, Minami A, et al (2006). Accumulation of theandrose in association with development of freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *Phytochemistry*, 67 (7): 702–709
- Nakayama T, Fukushi Y, Mizutani J, et al (1996). Inhibiting effects of lunularic acid analogs on the growth of liverwort, watercress, and timothy grass. *Biosci Biotechnol Biochem*, 60 (5): 862–865
- Oliver MJ, Hudgeons J, Dowd SE, et al (2009). A combined subtractive suppression hybridization and expression profiling strategy to identify novel desiccation response transcripts from *Tortula ruralis* gametophytes. *Physiol Plant*, 136 (4): 437–460
- Oliver MJ, Velten J, Mishler BD (2005). Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integr Comp Biol*, 45 (5): 788–799
- Pence VC (1998). Cryopreservation of bryophytes: the effects of abscisic acid and encapsulation dehydration. *Bryologist*, 101 (2): 278–281
- Pilate G, Sossountzov L, Miginiac E (1989). Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii* A. Br. *Plant Physiol*, 90 (3): 907–912
- Redella S (2005). Differential effects of abscisic acid on desiccation tolerance and carbohydrates in three species of liverworts. *J Plant Physiol*, 162 (12): 1331–1337
- Rensing SA, Lang D, Zimmer AD, et al (2008). The *Physcomitrella* genome reveals evolutionary insights into the conquest of land by plants. *Science*, 319 (5859): 64–69
- Richardt S, Timmerhaus G, Lang D, et al (2010). Microarray analysis of the moss *Physcomitrella patens* reveals evolutionarily conserved transcriptional regulation of salt stress and abscisic acid signalling. *Plant Mol Biol*, 72 (1–2): 27–45
- Rock CD, Sakata Y, Quatrano RS (2009). *Stress Signaling I: The Role of Abscisic Acid (ABA)*. The Netherlands: Springer, 33–73
- Romanel EAC, Schrago CG, Counago RM, et al (2009). Evolution of the B3 DNA binding superfamily: new insights into REM family gene diversification. *PLoS ONE*, 4 (6): e5791
- Sakata Y, Nakamura I, Taji T, et al (2010). Regulation of the ABA-responsive *Em* promoter by ABI3 in the moss *Physcomitrella patens*: role of the ABA response element and the RY element. *Plant Signal Behav*, 5 (9): 1061–1066
- Shinde S, Nurul IM, Ng CK (2012). Dehydration stress-induced oscillations in LEA protein transcripts involves abscisic acid in the moss, *Physcomitrella patens*. *New Phytol*, 195 (2): 321–328
- Stevenson SR, Kamisugi Y, Trinh CH, et al (2016). Genetic analysis of *Physcomitrella patens* identifies *ABSCISIC ACID NON-RESPONSIVE*, a regulator of ABA responses unique to basal land plants and required for desiccation tolerance. *Plant Cell*, 28 (6): 1310–1327
- Sun Z, Fan WJ, Liu GL, et al (2017). Effects of exogenous

- ABA on leaf photosynthetic characteristics and associated physiological indexes of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) seedlings under drought stress. *Plant Physiol J*, 53 (5): 873–880 (in Chinese with English abstract) [孙哲, 范维娟, 刘桂玲等(2017). 干旱胁迫下外源ABA对甘薯苗期叶片光合特性及相关生理指标的影响. *植物生理学报*, 53 (5): 873–880]
- Takezawa D, Komatsu K, Sakata Y (2011). ABA in bryophytes: how a universal growth regulator in life became a plant hormone? *J Plant Res*, 124 (4): 437–453
- Takezawa D, Watanabe N, Ghosh TK, et al (2015). Epoxy-carotenoid-mediated synthesis of abscisic acid in *Physcomitrella patens* implicating conserved mechanisms for acclimation to hyperosmosis in embryophytes. *New Phytol*, 206 (1): 209–219
- Tan T, Sun Y, Peng X, et al (2017). *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3* is involved in cold response and freezing tolerance regulation in *Physcomitrella patens*. *Front Plant Sci*, 8: 1599
- Tougan K, Komatsu K, Bhyan SB, et al (2010). Evolutionarily conserved regulatory mechanisms of abscisic acid signaling in land plants: characterization of *ABSCISIC ACID INSENSITIVE1*-Like type 2C protein phosphatase in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Plant Physiol*, 152 (3): 1529–1543
- Vujičić MM, Milošević SM, Sabovljević MS, et al (2017). Effect of ABA treatment on activities of antioxidative enzymes in selected bryophyte species. *Bot Serb*, 41 (1): 11–15
- Warne TR, Hickok LG (1991). Control of sexual development in gametophytes of *Ceratopteris richardii*: antheridiogen and abscisic acid. *Bot Gaz*, 152 (2): 148–153
- Weiler EW (1979). Radioimmunoassay for the determination of free and conjugated abscisic acid. *Planta*, 144 (3): 255–263
- Werner O, Espin RMR, Bopp M, et al (1991). Abscisic-acid-induced drought tolerance in *Funaria hygrometrica* Hedw. *Planta*, 186 (1): 99–103
- Wu N, Zhang YM, Pan HX, et al (2014). Culture-dependent bacteria diversity of moss crusts in the Gurbantunggut desert. *Arid Land Geography*, 37 (2): 250–258 (in Chinese with English abstract) [吴楠, 张元明, 潘惠霞等 (2014). 古尔班通古特沙漠苔藓结皮中可培养细菌多样性特征. *干旱区地理*, 37 (2): 250–258]
- Xia J, Wang X, Perroud PF, et al (2016). Endogenous small-noncoding RNAs and potential functions in desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*. *Sci Rep*, 6: 30118
- Xiao L, Yobi A, Koster KL, et al (2018). Desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*: rate of dehydration and the involvement of endogenous ABA. *Plant Cell Environ*, 41 (1): 275–284
- Xu SJ (2007). Reproduction characteristics of the typical desert moss and mechanism of physiological and biochemical tolerance to environmental dehydration and thermostress (dissertation). Shanghai: Shanghai Jiao Tong University, 4–10 (in Chinese with English abstract) [许书军(2007). 典型荒漠苔藓人工繁殖特征与抗御干热环境胁迫的生理生化机制研究(学位论文). 上海: 上海交通大学, 4–10]
- Xue TT, Wang D, Zhang SZ, et al (2008). Genome-wide and expression analysis of protein phosphatase 2C in rice and *Arabidopsis*. *BMC Genomics*, 9 (1): 550
- Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, et al (2010). AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J*, 61 (4): 672–685
- Yotsui I, Saruhashi M, Kawato T, et al (2013). *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3* regulates abscisic acid-responsive gene expression with the nuclear factor Y complex through the ACTT-core element in *Physcomitrella patens*. *New Phytol*, 199 (1): 101–109
- Yotsui I, Serada S, Naka T, et al (2016). Large-scale proteome analysis of abscisic acid and *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3*-dependent proteins related to desiccation tolerance in *Physcomitrella patens*. *Biochem Biophys Res Commun*, 471 (4): 589–595
- Zhao FY, Jiao CJ, Chen Q, et al (2015). PKS5 kinase is involved in ABA response through phosphorylating ABI5 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol J*, 51 (10): 1719–1728 (in Chinese with English abstract) [赵菲佚, 焦成瑾, 陈荃等 (2015). 拟南芥PKS5激酶磷酸化ABI5参与植物ABA响应. *植物生理学报*, 51 (10): 1719–1728]
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167 (2): 313–324



## Research advances in abscisic acid in bryophytes

ZHANG Yi-Gong<sup>1,2,3</sup>, LIU Xiu-Jin<sup>1,2</sup>, ZHUO Lu<sup>1,2</sup>, YANG Hong-Lan<sup>1</sup>, ZHANG Dao-Yuan<sup>1,\*</sup>,  
GUAN Kai-Yun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

<sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

<sup>3</sup>Grassland Institute, Xinjiang Academy of Animal Sciences, Urumqi 830011, China

**Abstract:** Abscisic acid (ABA) is a plant hormone that regulates plant growth and development such as seed dormancy and floral induction, and is involved in abiotic stress responses such as drought stress. In the past decades, the synthesis, transport, signal transduction and possible mechanism by which ABA interacts have been clearly studied in vascular plants. Bryophytes, the first landing non-vascular plant group, encounter dehydrated environment and may have been involved in ABA regulatory network. However, the research is relatively weak. The aim of this review was to analyze, summarize and evolve the recent findings on ABA in bryophytes, especially from the model moss *Physcomitrella patens*. Furthermore, the prospect of future research, especially the molecular mechanism research by comparative and functional genomic approaches, is also put forward. This review could extend our understanding of the evolution of ABA.

**Key words:** ABA; bryophytes; evolution; stress; *Physcomitrella patens*

---

Received 2018-03-02 Accepted 2018-04-19

This work was supported by High Technology Research and Development Program of Xinjiang Autonomous Region (201411104).

\*Corresponding author (zhangdy@ms.xjb.ac.cn).