

SnRK2 在植物响应逆境胁迫和生长发育中的作用

刘子茜, 朱雅欣, 伍国强, 魏明

兰州理工大学 生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730050

刘子茜, 朱雅欣, 伍国强, 魏明. SnRK2 在植物响应逆境胁迫和生长发育中的作用. 生物工程学报, 2022, 38(1): 89-103.

LIU ZX, ZHU YX, WU GQ, WEI M. The role of SnRK2 in the response to stress, the growth and development of plants. Chin J Biotech, 2022, 38(1): 89-103.

摘要: 蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 2 (sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2, SnRK2) 是一类植物特有的 Ser/Thr 蛋白激酶, 其主要通过磷酸化底物来调节下游基因的表达, 实现不同组织部位的抗逆调控, 使植物适应不利环境。该蛋白激酶家族成员数量较少, 分子量约为 40 kDa, 含有保守的 N 端激酶结构域和差异明显的 C 端调节结构域, 对酶的表达起到至关重要的作用。文中综述了 SnRK2 的发现、结构、分类及其响应各种逆境胁迫和调控生长发育的功能等方面的研究成果, 并对未来的研究方向进行了展望, 以期为农作物抗逆性遗传改良提供理论依据。

关键词: 蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 2; 环境胁迫; 生物学功能; 应激信号; 转录因子

The role of SnRK2 in the response to stress, the growth and development of plants

LIU Zixi, ZHU Yaxin, WU Guoqiang, WEI Ming

School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, Gansu, China

Abstract: Sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2 (SnRK2) is a specific Ser/Thr protein kinase in plants. SnRK2 can regulate the expression of downstream genes or transcription factors through phosphorylation of substrates to achieve stress resistance regulation in different tissue parts, and make plants adapt to adverse environment. SnRK2 has a small number of members and a molecular weight of about 40 kDa, and contains a conserved N-terminal kinase domain and a divergent C-terminal regulatory domain,

Received: March 30, 2021; **Accepted:** July 7, 2021

Supported by: National Natural Science Foundation of China (31860404, 32160466); Education Science and Technology Innovation Project of Gansu (2021CXZX-530); Lanzhou Science and Technology Planning Project (2021-1-165)

Corresponding author: WU Guoqiang. Tel: +86-931-2976060; E-mail: wugq08@126.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31860404, 32160466); 甘肃省教育科技创新项目 (2021CXZCX-530); 兰州市科技计划项目 (2021-1-165)

which plays an important role in the expression of enzyme. This review summarized the recent research progresses on the discovery, structure, and classification of SnRK2, and its function in response to various stresses and in regulating growth and development, followed by prospecting the future research direction of SnRK2. This review may provide a reference for genetic improvement of crop stress resistance.

Keywords: sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2 (SnRK2); environmental stress; biological function; stress signaling; transcription factor

干旱、高盐、极端温度等是制约植物生长发育和作物产量的主要环境因素。为了应对这些不利环境,植物在长期的进化中逐渐形成了一系列的生理和分子适应机制。其中,蛋白磷酸化和去磷酸化在植物响应逆境胁迫信号转导中发挥重要作用^[1]。蛋白磷酸化是一个可逆的过程,由蛋白激酶和蛋白磷酸酶两种拮抗酶催化。蛋白激酶通过感知各种环境信号,激活不同蛋白磷酸化途径调控下游靶标基因的表达,以保护植物免受各种逆境胁迫的伤害^[2]。植物蛋白激酶主要有受体蛋白激酶 (receptor-like protein kinases, RLK)、丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase, MAPK)、钙依赖蛋白激酶 (calmodulin-dependent protein kinases, CDPK) 以及蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶 (sucrose non-fermenting-1-related protein kinase, SnRK) 等。

SnRK 是一类 Ser/Thr 蛋白激酶,具有高度的保守性。根据序列相似性、结构及功能不同,可将其分为 3 个亚家族: SnRK1、SnRK2 和 SnRK3。SnRK1 在结构和功能上与酵母蔗糖非发酵 1 (sucrose non-fermenting 1, SNF1) 和哺乳动物 AMPK (AMP-activated protein kinase) 具有较高的相似性,在代谢调节过程中发挥重要作用^[3]。SnRK2 参与渗透胁迫及脱落酸 (abscisic acid, ABA) 应答,在胁迫信号转导中起重要作用^[4]。SnRK3 通过与钙调磷酸酶 B 蛋白 (calcineurin B-like proteins, CBL) 结合,又被称作 CBL 相互作用蛋白激酶 (CBL-interacting

protein kinases, CIPK), 参与各种生物和非生物的逆境胁迫反应,并调节植物的生长和发育。

SnRK2 在生物和非生物逆境胁迫应答中发挥多重功能,已有大量文献对不同物种 SnRK2 的功能进行了探究,但对该蛋白激酶的生物学功能及其调控机制尚未完全解析。为促进 *SnRK2* 家族在作物遗传改良的功能探索和应用,结合笔者所在研究团队对甜菜 (*Beta vulgaris* L.) *BvSnRK2* 家族的研究成果,本文系统总结了植物 SnRK2 的发现、分类及结构,重点对 SnRK2 响应各种逆境胁迫和调控生长发育的研究成果加以综述,并对其未来的研究方向进行了展望。

1 SnRK2 的发现

SnRK2 是一个相对较小的蛋白激酶亚家族。最早发现的 *SnRK2* 成员是从小麦 (*Triticum aestivum* L.) 中克隆到的 *PKAB1* (ABA-induced protein kinase), 该基因受 ABA 和干旱胁迫的诱导^[5]。随后,在许多植物中鉴定到 *SnRK2* 成员 (表 1)。笔者采用生物信息学手段,从基因组水平上鉴定出 6 个甜菜 *SnRK2*, 将其命名为 *BvSnRK2.1–BvSnRK2.6*^[6]。在水稻 (*Oryza sativa* L.)、甜樱桃 (*Prunus avium* L.) 和大豆 (*Glycine max* L.) 中分别发现 10、6 和 22 个成员^[7–9], 水稻由于其家族成员均被高渗透胁迫诱导,因此又称之为 SAPKs (stress-activated protein kinases)^[7]。这些结果表明,不同物种间 SnRK2s 数量存在显著差异。这种数量上的差异可能与其进化过程中基

表 1 不同植物 SnRK2 基因家族

Table 1 The SnRK2 gene families in different plant species

Species	Gene number	Gene member	Ploidy	Class	References
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10	<i>AtSnRK2.1-AtSnRK2.10</i>	2	Dicotyledon	[11]
<i>Zea mays</i> L.	11	<i>ZmSnRK2.1-ZmSnRK2.11</i>	2	Monocotyledon	[12]
<i>Sorghum bicolor</i> L.	10	<i>SbSnRK2.1-SbSnRK2.10</i>	2	Monocotyledon	[13]
<i>Oryza sativa</i> L.	10	<i>OsSAPK1-OsSAPK10</i>	2	Monocotyledon	[7]
<i>Malus prunifolia</i> Borkh.	12	<i>MpSnRK2.1-MpSnRK2.12</i>	2	Dicotyledon	[14]
<i>Brachypodium distachyon</i> L.	10	<i>BdSnRK2.1-BdSnRK2.10</i>	2	Monocotyledon	[15]
<i>Vitis vinifera</i> L.	8	<i>VviSnRK2.1-VviSnRK2.8</i>	2	Dicotyledon	[16]
<i>Brassica napus</i> L.	10	<i>BnSnRK2.1-BnSnRK2.10</i>	4	Dicotyledon	[17]
<i>Triticum aestivum</i> L.	10	<i>TaSnRK2.1-TaSnRK2.10</i>	6	Monocotyledon	[18]
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	20	<i>GhSnRK2.1-GhSnRK2.20</i>	4	Dicotyledon	[19]
<i>Hevea brasiliensis</i> Muell. Arg.	10	<i>HbSnRK2.1-HbSnRK2.10</i>	3	Dicotyledon	[20]
<i>Prunus avium</i> L.	6	<i>PacSnRK2.1-PacSnRK2.6</i>	2	Dicotyledon	[8]
<i>Glycine max</i> L.	22	<i>GmSnRK2.1-GmSnRK2.22</i>	4	Dicotyledon	[9]
<i>Populus trichocarpa</i> Torr. & Gray.	12	<i>PtSnRK2.1-PtSnRK2.12</i>	2	Dicotyledon	[21]
<i>Musa acuminata</i> L.	11	<i>MaSnRK2.1-MaSnRK2.11</i>	3	Monocotyledon	[22]
<i>Saccharum officinarum</i> L.	10	<i>SoSnRK2.1-SoSnRK2.10</i>	4	Monocotyledon	[23]
<i>Camellia sinensis</i> L.	8	<i>CsSnRK2.1-CsSnRK2.8</i>	2	Dicotyledon	[24]
<i>Setaria viridis</i> L.	11	<i>SvSnRK2.1-SvSnRK2.11</i>	2	Monocotyledon	[25]
<i>Eucalyptus grandis</i> H.	8	<i>EgrSnRK2.1-EgrSnRK2.8</i>	4	Dicotyledon	[26]
<i>Pyrus bretschneideri</i> Rehd.	10	<i>PbrSnRK2.1-PbrSnRK2.10</i>	2	Dicotyledon	[27]
<i>Beta vulgaris</i> L.	6	<i>BvSnRK2.1-BvSnRK2.6</i>	2	Dicotyledon	[6]
<i>Fragaria vesca</i> L.	9	<i>FvSnRK2.1-FvSnRK2.9</i>	2	Dicotyledon	[28]
<i>Capsicum annuum</i> L.	9	<i>CaSnRK2.1-CaSnRK2.9</i>	2	Dicotyledon	[29]

因的重复、缺失及基因组多倍体有关，一般来说，二倍体物种中的数量少于四倍体、六倍体和八倍体^[10]。

2 SnRK2 的结构及分类

SnRK2 是一类相对较小的蛋白激酶亚家族,分子量 (MWs) 大约为 40 kDa。所有 SnRK2 的氨基酸序列可分为 2 个区域,一个是与 SNF1 和 AMPK 相关的高度保守的 N 端激酶结构域,另一个是差异明显的 C 端调节结构域。C 端调节结构域在功能上又进一步分为结构域 I 和结构域 II。结构域 I 是由靠近 N 端激酶结构域的约 30 个氨基酸组成,存在于所有 SnRK2 成员

中,主要受逆境胁迫诱导;结构域 II 大约含有 40 个氨基酸,仅在结构域 I 之后,是响应 ABA 应答的必需元件,属于 ABA 依赖型 SnRK2 成员所特有的^[30]。根据 C 端氨基酸的酸性不同,SnRK2 可分为富含天冬氨酸 (Asp) 的 SnRK2a 和富含谷氨酸 (Glu) 的 SnRK2b;又可根据是否受 ABA 诱导,将其分为第 I、II、III 组,其中第 I 组成员不受 ABA 诱导,第 II 组受 ABA 弱诱导,而第 III 组受 ABA 强烈诱导。结构域 I 在所有的 SnRK2 家族成员中存在,而结构域 II 仅存在于第 III 组成员中。笔者对甜菜 *BvSnRK2s* 家族成员分析发现, MWs 从 37.8 kDa 到 41.15 kDa 不等,蛋白序列长度为 335–364 个氨

基酸; N 端序列高度保守, C 端则差异很大。N 端有两个保守的结构域, ATP 结合位点(D/Q/NI/LGS/AGNFGVA)和蛋白激酶激活位点(CHRDLKLENTLLD), 是 BvSnRK2 激活所必需的^[6]。这与 SnRK2 所特有的结构特点相一致。以拟南芥 AtSnRK2 序列为查询序列, 通过 NCBI 数据库搜索单子叶(小麦、玉米)和双子叶植物(陆地棉、甜菜、苹果) SnRK2s 的蛋白序列, 根据 Ser/Thr 蛋白激酶结构域, 剔除冗余序列和不完全序列, 共鉴定出 59 条非冗余 SnRK2 序列。在此基础上, 利用 MEGA X 软件构建 SnRK2 的系统发育树(图 1)。结果表明, 59 个 SnRK2 蛋白可分为 3 大类, 第 I、II、III 组分别含有 19、19、21 个成员。另外, 双子叶植物陆地棉、苹果 SnRK2 成员数量比单子叶植物小麦和玉米多。此外, 处于同一分支的成员具有更高的同源性、基本结构和功能相似性。甜菜 BvSnRK2.2 和 BvSnRK2.3 属于第 I 组; BvSnRK2.1 和 BvSnRK2.4 属于第 II 组; BvSnRK2.5 和 BvSnRK2.6 则属于第 III 组。结构域 I 在所有 6 个成员中均存在, 结构域 II 仅在 BvSnRK2.5 和 BvSnRK2.6 中发现^[6]。在小麦的 10 个 SnRK2s 成员中, TaSnRK2.3、TaSnRK2.4、TaSnRK2.6、TaSnRK2.7 和 TaSnRK2.8 属于第 I 组; TaSnRK2.1、TaSnRK2.2 和 TaSnRK2.5 属于第 II 组; TaSnRK2.9 和 TaSnRK2.10 属于第 III 组^[18]。在 ABA 处理下, 第 III 组 TaSnRK2s 被强烈诱导, 第 II 组被弱诱导, 第 I 组则不被 ABA 处理激活; 而在渗透胁迫下所有 TaSnRK2s 均被激活^[18]。另外, 山茶树中共发现 8 个 SnRK2 基因, ABA 强烈诱导第 III 组成员 CsSnRK2.5、CsSnRK2.6 和 CsSnRK2.7, 弱诱导 CsSnRK2.1 和 CsSnRK2.8, 而 CsSnRK2.3 被 ABA 显著抑制^[24]。Duarte 等分析了狗尾草 (*Setaria viridis* L.) 中 11 个 SnRK2 家族基因, 在干旱和盐胁迫下, 第 I 组 SvSnRK2.10

和 SvSnRK2.11 及第 II 组 SvSnRK2.4 和 SvSnRK2.9 最为敏感, 而第 III 组 SvSnRK2s 成员被 ABA 强烈激活, 作为 ABA 信号正向调节因子^[25]。这些结果表明, 渗透胁迫均可诱导所有 SnRK2 成员, 而 ABA 仅强烈诱导第 III 组成员。渗透胁迫和 ABA 对 SnRK2 的激活可通过不同蛋白的磷酸化来介导, 但以 SnRK2 为蛋白的下游靶标基因报道相对较少, 未来需要进一步研究。

3 SnRK2 的调控机制

3.1 SnRK2 的磷酸化

SnRK2 在植物响应非生物胁迫中发挥着信号转导作用, 并被渗透胁迫所激活。磷酸化对于激活 SnRK2 有促进作用, 激酶激活环的可逆磷酸化是调节 SnRK2 活性的原因^[31]。烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 渗透应激活蛋白激酶 (osmotic stress-activated protein kinase, NtOSAK) 是 SnRK2 亚家族成员之一, 在高渗透胁迫应答中被迅速激活^[32]。Burza 等通过在玉米原生质体中瞬时表达 NtOSAK 并进行突变, 证实 Ser154 和 Ser158 磷酸化位点参与调控 NtOSAK 活性。进一步的研究发现, Ala 或 Glu 替代 Ser154 或 Ser158 后, 激酶活性消失, 说明酸性氨基酸残基不能替代 NtOSAK 磷酸化的 Ser154 或 Ser158, 这两个氨基酸残基在 NtOSAK 激活中起重要作用^[33]。Boudsocq 等采用一种磷酸蛋白专用染料 (pro-Q diamond) 证明, 所有被激活的 SnRK2 都在渗透胁迫下发生了磷酸化反应。此外, ABA 诱导的磷酸化水平明显低于渗透胁迫^[34], 表明渗透胁迫和 ABA 激活 SnRK2 的机制有所不同。目前已鉴定的多个 SnRK2 磷酸化位点, 其中体外激酶检测发现 ZmSAPK8 优先选择 Mn^{2+} 和 Mg^{2+} 作为磷酸化的辅助因子, 激活环中的 Ser182 和 Thr183 可能分别是上游激活和抑制磷酸化的重要靶点^[35]。

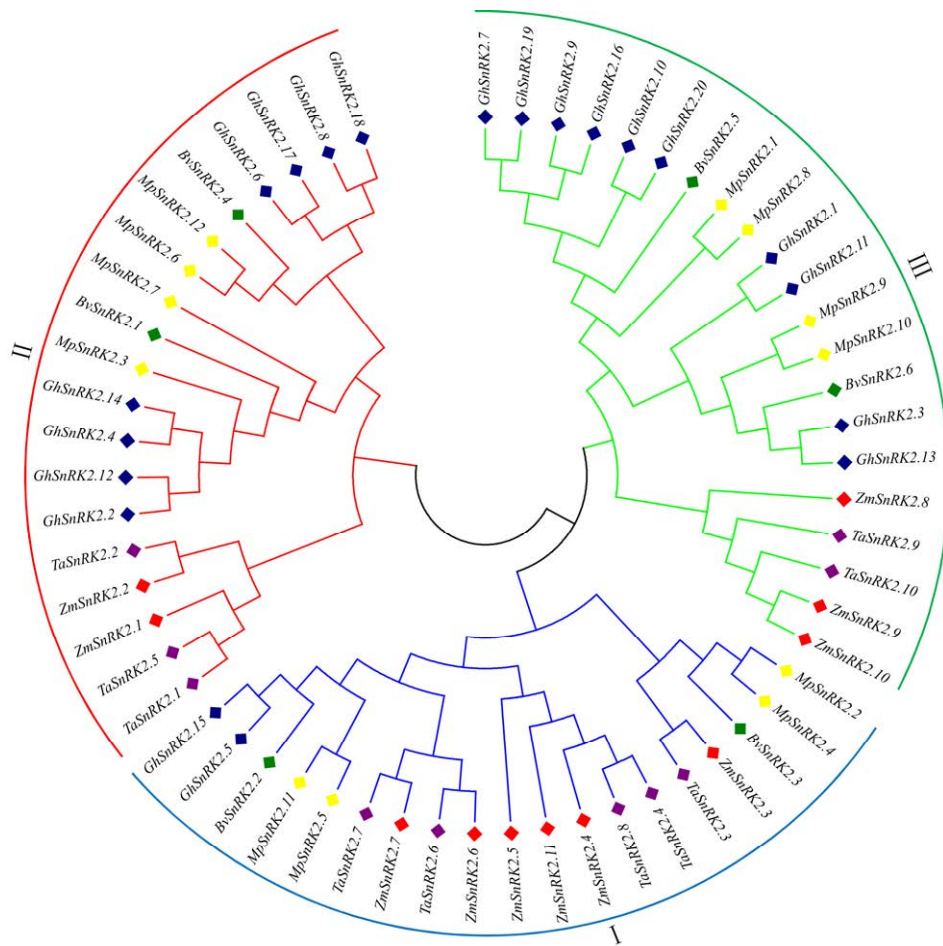


图 1 高等植物 SnRK2s 系统进化树

Figure 1 Phylogenetic tree of the higher plant SnRK2s. Clustal W software was used for multiple alignment of sequences, the phylogenetic tree was constructed using MEGA X software. The source, name and registration number of SnRK2 protein are as follows: *Gossypium hirsutum* GhSnRK2.1 (Gh_A01G0057), GhSnRK2.2 (Gh_A02G0789), GhSnRK2.3 (Gh_A03G1684), GhSnRK2.4 (Gh_A05G1922), GhSnRK2.5 (Gh_A10G1380), GhSnRK2.6 (Gh_A11G0474), GhSnRK2.7 (Gh_A11G1757), GhSnRK2.8 (Gh_A11G1858), GhSnRK2.9 (Gh_A11G3023), GhSnRK2.10 (Gh_A12G0641), GhSnRK2.11 (Gh_D01G0057), GhSnRK2.12 (Gh_D02G0839), GhSnRK2.13 (Gh_D02G2104), GhSnRK2.14 (Gh_D05G2155), GhSnRK2.15 (Gh_D10G1083), GhSnRK2.16 (Gh_D11G0489), GhSnRK2.17 (Gh_D11G0552), GhSnRK2.18 (Gh_D11G2149), GhSnRK2.19 (Gh_D11G3472) and GhSnRK2.20 (Gh_D12G0859); *Beta vulgaris* BvSnRK2.1 (Bv1_008630_pooe), BvSnRK2.2 (Bv4_084120_kqpu), BvSnRK2.3 (Bv5_105400_zmyx), BvSnRK2.4 (Bv6_138530_ywks), BvSnRK2.5 (Bv6_134600_gdoe) and BvSnRK2.6 (Bv9_218570_fxdy); *Triticum aestivum* TaSnRK2.1 (ALL27272.1), TaSnRK2.2 (AIK01699.1), TaSnRK2.3 (ALL27273.1), TaSnRK2.4 (ACU65228.1), TaSnRK2.5 (ABD37622.1), TaSnRK2.6 (QDA34126.1), TaSnRK2.7 (ALL27274.1), TaSnRK2.8 (ACU65228.1), TaSnRK2.9 (QBH75449.1) and TaSnRK2.10 (AIY30425.1); *Zea mays* ZmSnRK2.1 (ACG50005.1), ZmSnRK2.2 (ACG50006.1), ZmSnRK2.3 (ACG50007.1), ZmSnRK2.4 (ACG50008.1), ZmSnRK2.5 (ACG50009.1), ZmSnRK2.6 (ACG50010.1), ZmSnRK2.7 (ACG50011.1), ZmSnRK2.8 (ACG50012.1), ZmSnRK2.9 (NP_001130186.1), ZmSnRK2.10 (ACG50013.1) and ZmSnRK2.11 (ACG50014.1); *Malus prunifolia* MpSnRK2.1 (AIK22403.1), MpSnRK2.2 (AIK22405.1), MpSnRK2.3 (AIK22409.1), MpSnRK2.4 (AIK22404.1), MpSnRK2.5 (AIK22399.1), MpSnRK2.6 (AIK22408.1), MpSnRK2.7 (AIK22406.1), MpSnRK2.8 (AIK22402.1), MpSnRK2.9 (AIK22400.1), MpSnRK2.10 (AIK22401.1), MpSnRK2.11 (AIK22398.1) and MpSnRK2.12 (AIK22407.1).

另外, Ser175 的突变极大地影响了激酶磷酸化底物的能力, 表明 Ser175 对“SnRK2 特异性结构域”的生化活性至关重要, 该机制是 SnRK2 家族激酶所共有的^[36]。类似的磷酸化位点在 AtSnRK2.10 的 Ser158 也被发现, 并参与调节渗透胁迫反应^[37]。这些结果表明, 激酶激活环境中的可逆磷酸化参与 SnRK2 在应对环境胁迫时的激活, 磷酸化对激酶活性至关重要。

3.2 SnRK2 与 ABA 相互作用

ABA 是植物在干旱和高盐等渗透胁迫下积累的一种关键的胁迫信号激素, 能够协调生理和代谢反应, 以使植物适应逆境^[38]。SnRK2 参与 ABA 信号转导从而实现了对非生物胁迫的应答。在 ABA 依赖信号通路中, 第三组 SnRK2 成员是信号转导的枢纽, 组成 ABA-PYR (pyrabactin resistance)-PP2C (protein phosphatases 2C)-SnRK2 偶联的信号通路, 从而启动磷酸化转录因子和离子通道^[39]。在 ABA 缺失情况下, PP2C 通过物理相互作用抵消 SnRK2, 此时 SnRK2 没有活性, 从而抑制介导 ABA 应答基因表达的转录因子激活。在 ABA 存在情况下, PP2C 与 ABA 受体 RCAR (regulatory components of ABA receptor)/PYR/PYL (PYR-like) 结合后, RCAR/PYR/PYL-PP2C 复合物的构象发生变化, 使其与 PP2C 互动, 并激活 SnRK2, 从而磷酸化下游底物以介导应激反应^[40]。可见, PP2C 在 ABA 信号转导中起着交换机制的作用。另外, Raf 类蛋白激酶 (Raf-like protein kinases, RAFs) 参与 ABA 引发的 SnRK2 激活。SnRK2 通过 PP2C 释放后被 RAFs 快速激活, 并且激活的 SnRK2 可对更多未被激活的 SnRK2s 进行磷酸化。可见, 在 ABA 核心信号通路中, RAF-SnRK2 级联反应可以激活并扩大胁迫信号 (图 2)^[41]。在 ABA 非依赖信号通路中, SnRK2 不被 ABA 激活, 而在 ABA 积累之前就被渗透胁迫直接激活^[31]。

3 种 B4 型 Raf 类蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase kinase kinases, MAPKKKs) 可在渗透胁迫下磷酸化并激活第 I 组 SnRK2 成员 (图 2), 表明 MAPKKKs 是 ABA 非依赖的第 I 组成员的上游因子, 可直接被渗透胁迫激活^[42]。磷脂酸 (phosphatidic acid, PA) 参与调节植物生长发育, 与 ABA 非依赖的 SnRK2 互动, 实现 SnRK2 信号通路在不同水平上的调控, 完成植物复杂的信号转导^[43]。特异性 Ca²⁺结合蛋白 (SnRK2-interacting calcium sensor, SCS) 在种子萌发过程中参与对 ABA 的响应, 与 SnRK2 相互作用, 并抑制 SnRK2 活性 (图 2)^[44]。另外, ABA 诱导的 NO 使得 SnRK2 失活, 负向调控 ABA 信号转导途径^[45]。

植物生长在不断变化的环境中, 必须对环境作出迅速感知, 需要对 ABA 信号进行动态调控。尽管 SnRK2 是 ABA 信号通路的主要调控者, 但对于其在 ABA 信号终止后的反馈调控却知之甚少。最新研究发现, ABA 信号终止子 (ABA signaling terminator, ABT) 通过阻断 PYR1-ABI1 (ABA-insensitive1) 相互作用来关闭 ABA 信号, 从而停止对种子萌发和萌发后生长的抑制^[46]。此外, 在 ABA 存在下, PYR1 抑制 ABI1, 释放 ABI1 阻断的 AtSnRK2.6, 导致效应蛋白高表达渗透响应 15 (high expression of osmotically responsive 15, HOS15) 和 AtSnRK2.6 互动减弱, 从而激活 AtSnRK2.6 (图 2)。PYR1 是 ABA 受体家族成员之一, 在生物胁迫过程中转录上调并特异性感知 ABA, 启动 ABA 激活 SnRK2 介导的下游信号通路^[38]。ABA 与水杨酸 (salicylic acid, SA) 和乙烯 (ethylene, ET) 信号通路表现出复杂的拮抗和协同作用^[47]。PYR1 介导 SA 信号通路的激活则会削弱 ET 的感知, 这对于激活真菌坏死生物的抗性至关重要^[47]。此外, ABA 与 PYL 的结合触发构象变化, 使其结合并

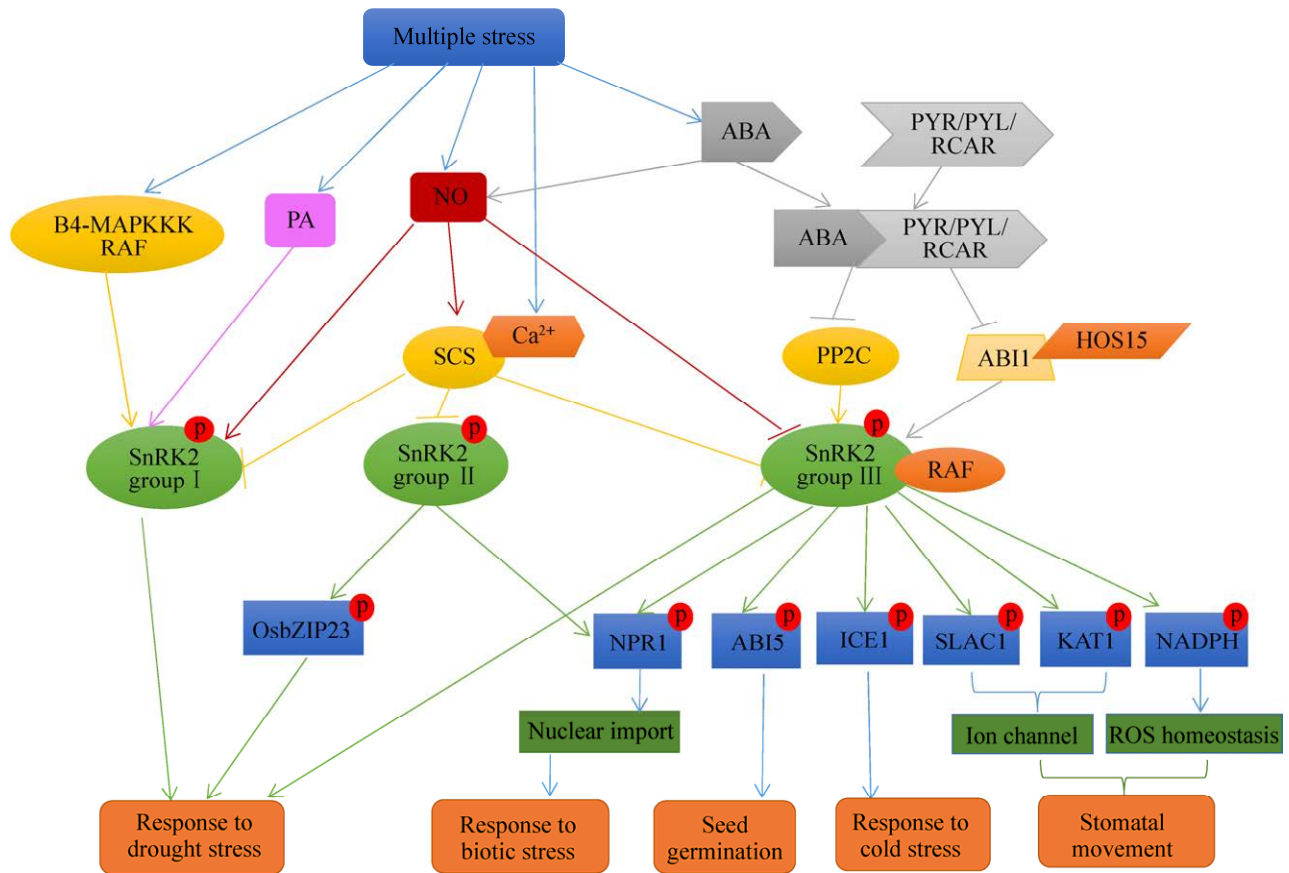


图2 SnRK2 是多功能调控因子

Figure 2 SnRK2 is a multi-functional regulator. ABA (abscisic acid); PYR/PYL/RCAR (ABA receptor); PP2C (protein phosphatases 2C); ABI1/ABI5 (ABA-insensitive); HOS15 (high expression of osmotically responsive 15); RAF (raf-like protein kinases); TFs (transcription factors); SLAC1 (slow anion channel 1); KAT1 (inward-rectifying potassium channel); NADPH (oxidase); NO (nitric oxide); PA (phosphatidic acid); SCS (SnRK2-interacting calcium sensor); MAPKKK (mitogen-activated protein kinase kinase kinases); P (phosphorylation).

抑制 PP2C，而 PP2C 抑制 ABA 信号^[48]。总之，以上结果揭示了 ABA 信号终止的核心机制，这对植物应对不利环境和促进生长发育至关重要。

4 SnRK2 的生物学功能

SnRK2 参与植物体内多种信号转导及生理代谢过程，如非生物胁迫、气孔运动、生长发育和病原体防御等。其通过调节一系列相关基因的表达，从而提高植物的抵抗能力，在植物生长发育和逆境胁迫应答过程中扮演着重要的角色。

4.1 SnRK2 调节植物响应非生物逆境胁迫

4.1.1 SnRK2 与植物耐盐性

在盐渍条件下，植物体内大量积累的 Na^+ 和 Cl^- 会使细胞内离子平衡紊乱，造成离子毒害和渗透胁迫，从而影响植物的生长和发育^[49]。大量研究表明，SnRK2 参与植物响应盐胁迫应答。例如，棉花 *GhSnRK2* 家族的 5 个成员 (*GhSnRK2.3*、*GhSnRK2.7*、*GhSnRK2.8*、*GhSnRK2.9* 和 *GhSnRK2.10*) 在盐处理下表达水平显著上调^[19]；山茶树 *CsSnRK2s* 家族所有成员在盐胁迫下均

有不同程度地被诱导^[24]；大豆 *GmSnRK2.1* 和 *GmSnRK2.2* 被高渗透胁迫诱导^[50]，而 *GmSnRK2.3* 和 *GmSnRK2.4* 被高盐胁迫所诱导^[51]；马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) *StSnRK2.4* 也受盐处理的诱导和上调，并参与对渗透胁迫的响应^[52]。笔者前期对甜菜 *BvSnRK2s* 在响应盐胁迫中的作用进行了深入研究，采用 qRT-PCR 技术对盐处理后的甜菜 *BvSnRK2s* 表达模式分析发现，甜菜叶和根中的 *BvSnRK2s* 不同程度地受盐胁迫的诱导和上调，表明 *BvSnRK2s* 在盐胁迫响应中具有潜在功能^[6]。玉米 *ZmSAPK8* 在不同器官中均有所表达，且受到高盐胁迫的诱导；过量表达 *ZmSAPK8* 的转基因拟南芥植株在盐胁迫下的种子萌发率、脯氨酸含量及存活率显著增加，而电解质渗透率降低，胁迫相关基因 (*RD29A*、*RD29B*、*RAB18*、*ABI1*、*DREB2A* 和 *P5CSI*) 转录水平均有所提高，耐盐性较野生型显著增强^[35]。然而，过量表达 *ZmSnRK2.11* 的拟南芥植株在盐胁迫下的相对含水量 (relative water content, RWC) 降低，气孔关闭延迟，脯氨酸含量减少，丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量增加；进一步发现，转基因植株 *ABI1* 和 *ABI2* 表达量增加，而 *DREB2A* 和 *P5CSI* 表达量降低^[53]。由此可见，*ZmSnRK2.11* 可能是一个参与植物盐胁迫信号转导通路的负调控因子。在拟南芥中过量表达 *CsSnRK2.5* 后，转基因植株的失水率下降，活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 和 MDA 含量减少，从而提高转基因植株的耐盐性^[54]。在 ABA 处理下，毛果杨 *PtSnRK2s* 所有成员的转录丰度增加；而在盐胁迫下，*PtSnRK2* 部分成员被诱导^[21]。进一步研究发现，在拟南芥中过量表达 *PtSnRK2.5* 和 *PtSnRK2.7*，转基因植株在盐胁迫下保持较高的叶绿素和较长的根系，存活率也显著高于野生型植株^[55]，表明过表达 *PtSnRK2s* 能够显著提高转基因植

株的耐盐性。这些结果充分证明，SnRK2 在植物响应盐胁迫中发挥着重要作用。

4.1.2 SnRK2 与植物抗旱性

干旱是制约植物生长和发育的另一个主要环境因素。近年来，SnRK2 在植物抗旱性中的作用机制备受人们的关注。将苹果 *MpSnRK2.10* 转入拟南芥后发现，干旱处理野生型植株表现出严重萎蔫失水症状，而转基因植株仅表现出轻微的萎蔫症状；值得一提的是，在恢复浇水后，转基因植株存活率高达 77%–85%，而野生型植株只存活了 50%。将该基因转入苹果后，转基因植株在干旱处理下的 RWC 高于野生型，ROS、MDA 含量和能量损耗率 (rate of energy loss, REL) 均低于野生型^[56]。由此表明，过量表达 *MpSnRK2.10* 显著增强转基因植株的抗旱性。类似地，过量表达 *BdSnRK2.9*、*NtSnRK2.1* 和 *TaSnRK2.9* 转基因植株的抗旱性显著增强^[15,57-58]。此外，在拟南芥中过量表达 *TaSnRK2.3*，使其在干旱胁迫下的水分保持能力 (water retention ability, WRA)、叶绿素和脯氨酸含量均有所提高，其主根变长、侧根则变多^[59]。可见，*TaSnRK2.3* 是一种多功能调控因子，在作物育种中具有应用潜力。另外，对烟草 *NtSnRK2s* 第 I 组成员进行了分析，发现 *NtSnRK2s* 对于干旱胁迫的反应比对冷胁迫的反应快得多^[57]，表明这些基因对于干旱胁迫更为敏感。水稻 *OsSAPK2* 在干旱处理下表达水平显著上调；与野生型相比，*sapk2* 突变体对于干旱胁迫和 ROS 更为敏感。进一步研究发现，*OsSAPK2* 通过促进气孔关闭和上调胁迫响应及抗氧化酶相关基因的表达，提高 ROS 清除能力，以适应干旱胁迫^[60]。最近研究发现，*OsSAPK2* 可与 *OsbZIP23* (*Oryza sativa* basic leucine zipper 23) 和 *OsbZIP46* 相互作用并磷酸化其转录激活，过表达 *OsbZIP23* 增强了水稻对于干旱胁迫的耐受性 (图 2)^[61-62]。

过量表达 *OsSAPK9* 的转基因植株会引起一系列抗逆生理反应, 如水分保持能力、可溶性糖和脯氨酸含量、膜稳定性和细胞解毒能力有所提高, 从而提高转基因植株的抗旱性^[63]。*AtSnRK2.8* 的过表达也导致杨树对干旱胁迫的耐受性增强^[64]。另外, 过量表达 *SoSnRK2.1* 的转基因烟草在干旱胁迫下, 其离子渗透 (ion leakage, IL)、MDA 和 H_2O_2 含量显著降低, 而超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性显著增加^[65]。最近研究发现, 苦荞 (*Fagopyrum tataricum* L.) 转录因子 FtbZIP5 受到 FtSnRK2.6 调控, 可提高转基因拟南芥植株的抗旱性^[66]。Zhu 等发现周期蛋白依赖激酶 (cyclin-dependent kinase, CDK8) 和 SnRK2.6 都与 ERF/AP2 (ethylene responsive factor/apetala 2) 转录因子 RAP2.6 相互作用, 正向调节干旱胁迫应答^[67]。非生物胁迫反应 RAF 激酶 (abiotic stress response RAF kinase, ARK) 在 SnRK2 介导的渗透胁迫应答中起至关重要的作用, 其与 SnRK2.6 相互作用, SnRK2.6 是干旱条件下气孔关闭的核心因子, 以保护植物免受干旱胁迫伤害^[68]。这些结果充分表明, SnRK2 在调控植物响应干旱胁迫中起着至关重要的作用。

4.1.3 SnRK2 与植物抗寒性

当遭受低温逆境时, 植物从感受低温信号到生理生化变化, 再到基因表达调节, 进而产生抗寒能力。大量研究表明, SnRK2 参与调控植物响应低温胁迫。在低温处理下, 水稻 *ossapk8* 突变体表现出生长缓慢、叶片泛黄及萎蔫等现象; 进一步发现, *OsDREB1A*、*OsDREB1B*、*OsDREB1C* 和 *OsRAB21* 等基因的表达水平显著降低^[69]。过表达 *TaSnRK2.3* 转基因拟南芥植株的存活率显著提高, 抗寒性增强^[59]。当冰叶草

(*Agropyron cristatum* L.) *AcSnRK2.11* 转入烟草后, 转基因植株表现出更强的抗寒性, 其存活率、RWC、叶绿素和可溶性糖含量均显著高于野生型^[70]。此外, 转基因植株的 *NtDREB1*、*NtDREB2*、*NtERD10A*、*NtERD10B*、*NtERD10C*、*NtERD10D*、*NtMnSOD*、*NtCDPK15* 和 *NtMPK9* 等基因转录水平也高于野生型^[70]。这些结果表明, SnRK2 作为低温胁迫响应信号通路相关的调节因子, 可用于作物抗寒性遗传改良。

4.2 SnRK2 调节植物响应生物逆境胁迫

植物经常暴露在多种病原体下, 依赖被动和主动防御机制来避免感染。病原菌通过分泌效应蛋白, 抑制植物免疫反应系统, 影响植物细胞的新陈代谢, 从而促进病原菌感染^[71]。植物免疫应答反应主要有 ROS 产生、胼胝质沉淀、MAPK 激活, 以及针对防御的基因转录重编程^[72]。SnRK2 参与免疫应答调节。Lee 等利用无毒的 *Pst* DC3000/*avrRpt2* (*Pseudo-monas syringae* pv. *tomato* DC3000/*avrRpt2*) 细胞感染拟南芥植株并检测 SnRK2 转录水平, 发现 *SnRK2.8* 在局部叶片中略微升高, 在远端叶片中大幅增加^[73]。这是由于拟南芥系统免疫需要 SnRK2.8 介导的发病机制相关基因非表达 1 (nonexpresser of pathogenesis related genes 1, NPR1) 核输入 (图 2)。由此证明 SnRK2.8 参与植物系统的免疫反应。将白叶枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 菌株分别接种在 *OsSAPK9* 转基因株系和野生型株系, 相比之下, 转基因株系的病变长度 (lesion lengths, LLs) 明显低于野生型, 细菌生长量减少, 表明 *OsSAPK9* 可能正向调控菌株对水稻白叶枯病毒的抗性^[74]。拟南芥 SnRK2.8 与丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) AvrPtoB 相互作用, 从而抑制植株胼胝质沉积, 可见 SnRK2.8 作为一种保守的植物激酶通过病原体效应物促进病害发生^[75]。以上

研究结果证明, SnRK2s 参与调控植物对病原微生物的免疫反应。

4.3 SnRK2 调节植物气孔运动

气孔是植物叶片所特有的结构, 在植物应对各种环境胁迫时, 通过控制水分蒸腾、调节光合作用所需的气体交换发挥重要作用。ABA 可促进气孔关闭、抑制光诱导的气孔开放^[76]。SnRK2 以 ABA 依赖的方式调节气孔运动。拟南芥 *AtSnRK2.6* 也被称为气孔开度 1 (open stomata1, OST1) 或 SRK2E, 在 ABA 诱导的气孔关闭过程中起关键作用^[77]。Yoshida 等采用 T-DNA 插入法使 *SRK2E* 突变后, 特异性地参与 ABA 依赖的气孔关闭; *SRK2E* 能够与 *ABI1* 互作, 在 ABA 诱导的气孔关闭过程中起关键作用 (图 2)^[78]。进一步分析表明, 在气孔关闭过程中, 升高的 CO₂ 和 ABA 信号相互作用, 激发下游的 OST1/SnRK2.6 调控气孔运动^[79]。Zhang 等利用一种生物传感器 SNACS (SnRK2 activity sensor) 观察到植物细胞中 SnRK2 对 ABA 的实时响应, 证明了在气孔关闭过程中, SnRK2/OST1 被 ABA 激活^[80]。这些研究结果表明, 通过激活 SnRK2 的活性来调控气孔运动, 提高作物水分利用率, 限制水分蒸发损失, 以应对各种环境胁迫。

4.4 SnRK2 调节植物生长发育

4.4.1 SnRK2 调控种子萌发

许多研究表明 SnRK2 调节植物种子萌发和休眠^[81]。拟南芥 *AtSnRK2.2* 和 *AtSnRK2.3* 双突变体在种子萌发过程中对 ABA 不敏感, 而单突变体表现出较强的敏感性, 表明 SnRK2.2 和 SnRK2.3 是介导种子萌发过程中 ABA 信号转导的关键蛋白激酶^[81]。类似地, *AtSnRK2.6* 功能缺失致使突变体植株种子的油脂合成能力下降, 而其过量表达则使转基因植株的蔗糖合成和叶片中脂肪酸去饱和能力增强, 表明

AtSnRK2.6 在调控植物种子代谢稳态中具有重要作用^[82]。最新研究发现, 拟南芥 BTB (broad-complex, tramtrack, and bric-a-brac)-A2s 亚家族成员作为 ABA 信号强度平衡的负调控因子, 通过降低 *AtSnRK2.3* 的活性来调控种子萌发过程中 ABA 敏感性^[83]。SnRK2 蛋白激酶在 ABA 介导的种子萌发抑制中发挥重要作用, ABA 对水稻种子萌发的影响部分取决于茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 水平的升高, 究其原因 ABA 通过“SAPK10-bZIP72-AOC (allene oxide cyclase)”途径促进 JA 的生物合成, 协同抑制水稻种子的萌发^[84]。另外, 激酶相关蛋白激酶 (kinase-associated protein phosphatase, KAPP) 与 SnRK2.2、SnRK2.3 和 SnRK2.6 发生相互作用, 且与 ABA 介导的种子萌发和幼苗早期生长呈负相关^[85]。这些研究结果表明, SnRK2 对植物种子的萌发和休眠起着重要的调控作用。

4.4.2 SnRK2 调控根系发育

SnRK2 是植物根系发育的重要调控因子。过量表达 *TaSnRK2s* 使转基因植株的主根变长, 对非生物胁迫的耐受性也显著增强^[86]。在盐渍条件下, *AtSnRK2.4* 和 *AtSnRK2.10* 可以迅速促进根系生长^[87]。进一步研究发现, *AtSnRK2.4* 与 *AtPP2C* 和 *AtABI1* 协同调控根系对盐胁迫的响应^[88]。盐处理 SnRK2 家族第 I 组成员都会促进主根的伸长, 究其原因 SnRK2 能和参与生长素合成的酶 CYP79B 互作, 调控在盐胁迫下根系的生长和发育^[89]。过量表达 *NtSnRK2.2* 使转基因烟草植株的可溶性糖积累增加, 侧根变多、主根变长, 根系发育状况变好^[90]。这些结果表明, SnRK2 参与调控植物根系的生长和发育。

4.4.3 SnRK2 调控生殖生长

SnRK2 除了参与种子萌发和调控根系发育外, 还参与调控其他一些生长发育, 如开花、果实成熟、结籽等。苹果 *MdSnRK2.4* 和 *MdSnRK2.9*

可与调节乙烯合酶的转录因子 *MdHB1* 和 *MdHB2* 相互作用, 通过磷酸化调控其转录活性及稳定性, 从而促进乙烯的合成, 影响果实的成熟^[91]。*TaSnRK2.3* 表达量与小麦植株株高、花序梗和倒数第二节长度以及千粒重显著相关^[92]。水稻开花的关键调控因子 *OsZIP77/OsFD1* (ferredoxins 1), 可被 *OsSAPK10* 磷酸化; 进一步研究发现, *FACC-MADS15* 与 *bZIP77/FD1* 功能类似, *OsSAPK10* 的过表达通过调控 *FACC-MADS15* 途径, 使得植物提前开花^[93]。此外, *atsnrk2.2*、*atsnrk 2.3* 和 *atsnrk 2.6* 三重突变体幼苗表现出对 ABA 不敏感、结籽少、开花早等表型^[94]。大豆 *GmSnRK2.2* 在幼苗、茎和荚果分裂和分生组织中表达丰度较高, 而在种子中表达较低;*GmSnRK2.16* 优先在花芽分化阶段的茎分生组织和叶芽中表达^[9]。这些结果表明, SnRK2 也参与调控植物开花、果实成熟、结籽等生殖生长和发育过程。

5 总结与展望

迄今为止, SnRK 家族已发现 3 个在植物代谢调控网络中起至关重要作用的亚家族 SnRK1、SnRK2 和 SnRK3。SnRK1 主要是糖信号转导过程中的关键因子, 参与新陈代谢的调节, 在激素和发育信号转导途径中起作用。SnRK2 是植物中所特有的, 受渗透胁迫和 ABA 诱导, 对植物耐受环境胁迫方面具有重要作用。SnRK3 也存在于植物中, 可与 CBLs 相互作用, 其作用主要集中在植物抵御逆境胁迫。

SnRK2 激酶在植物响应生物和非生物胁迫以及生长发育中发挥着重要作用。迄今为止, 对 SnRK2 作用机理的研究主要集中在 ABA 依赖的信号通路, 对非 ABA 依赖信号通路研究相对较少, 鉴于该信号通路对植物逆境胁迫有重要作用, 未来还需深入研究。另外, SnRK2 是

信号级联的上游调控因子, 轻微的转录改变可能会导致下游事件的发生, 然而这方面的研究依然十分有限, 仍需深入探究。随着生物信息学、高通量测序、过量表达、基因组编辑、RNA 干扰等技术的发展, SnRK2 激酶响应逆境胁迫的信号转导通路和作用机制将被进一步阐明, 可为农作物抗逆性遗传改良提供基因优异资源与理论支持。

REFERENCES

- [1] 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. 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. Guihaia, 2015, 35(6): 935-941 (in Chinese).
- [2] Hanks SK, Quinn AM, Hunter T. The protein kinase family: conserved features and deduced phylogeny of the catalytic domains. Science, 1988, 241(4861): 42-52.
- [3] Halford NG, Hey SJ. Snf1-related protein kinases (SnRKs) act within an intricate network that links metabolic and stress signalling in plants. Biochem J, 2009, 419(2): 247-259.
- [4] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. Curr Opin Plant Biol, 2014, 21: 133-139.
- [5] Anderberg RJ, Walker-Simmons MK. Isolation of a wheat cDNA clone for an abscisic acid-inducible transcript with homology to protein kinases. PNAS, 1992, 89(21): 10183-10187.
- [6] Wu GQ, Liu ZX, Xie LL, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *BvSnRK2* genes family in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) under salt conditions. J Plant Growth Regul, 2021, 40(2): 519-532.
- [7] Xu MR, Huang LY, Zhang F, et al. Genome-wide phylogenetic analysis of stress-activated protein kinase genes in rice (OsSAPKs) and expression profiling in response to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* infection. Plant Mol Biol Report, 2013, 31(4): 877-885.
- [8] Shen XJ, Guo X, Zhao D, et al. Cloning and expression

- profiling of the PacSnRK2 and PacPP2C gene families during fruit development, ABA treatment, and dehydration stress in sweet cherry. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 119: 275-285.
- [9] Zhao W, Cheng YH, Zhang C, et al. Genome-wide identification and characterization of the GmSnRK2 family in soybean. *Int J Mol Sci*, 2017, 18(9): E1834.
- [10] 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. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(7): 1345-1363.
- [11] Boudsocq M, Barbier-Brygoo H, Laurière C. Identification of nine sucrose nonfermenting 1-related protein kinases 2 activated by hyperosmotic and saline stresses in *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 2004, 279(40): 41758-41766.
- [12] Huai JL, Wang M, He JG, et al. Cloning and characterization of the SnRK2 gene family from *Zea mays*. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(12): 1861-1868.
- [13] Li LB, Zhang YR, Liu KC, et al. Identification and bioinformatics analysis of SnRK2 and CIPK family genes in *Sorghum*. *Agric Sci China*, 2010, 9(1): 19-30.
- [14] Shao Y, Qin Y, Zou YJ, et al. Genome-wide identification and expression profiling of the SnRK2 gene family in *Malus prunifolia*. *Gene*, 2014, 552(1): 87-97.
- [15] Wang LZ, Hu W, Sun JT, et al. Genome-wide analysis of SnRK gene family in *Brachypodium distachyon* and functional characterization of *BdSnRK2.9*. *Plant Sci*, 2015, 237: 33-45.
- [16] Liu JY, Chen NN, Cheng ZM, et al. Genome-wide identification, annotation and expression profile analysis of *SnRK2* gene family in grapevine. *Aust J Grape Wine R*, 2016, 22: 478-488.
- [17] Yoo MJ, Ma TY, Zhu N, et al. Genome-wide identification and homeolog-specific expression analysis of the SnRK2 genes in *Brassica napus* guard cells. *Plant Mol Biol*, 2016, 91(1/2): 211-227.
- [18] Zhang HY, Li WY, Mao XG, et al. Differential activation of the wheat SnRK2 family by abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 420.
- [19] Liu Z, Ge XY, Yang ZR, et al. Genome-wide identification and characterization of SnRK2 gene family in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *BMC Genet*, 2017, 18(1): 54.
- [20] Guo D, Li HL, Zhu JH, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of SnRK2 family in *Hevea brasiliensis*. *Tree Genet Genomes*, 2017, 13(4): 1-12.
- [21] Yu X, Takebayashi A, Demura T, et al. Differential expression of poplar sucrose nonfermenting1-related protein kinase 2 genes in response to abiotic stress and abscisic acid. *J Plant Res*, 2017, 130(5): 929-940.
- [22] Hu W, Yan Y, Shi H, et al. The core regulatory network of the abscisic acid pathway in banana: genome-wide identification and expression analyses during development, ripening, and abiotic stress. *BMC Plant Biol*, 2017, 17(1): 145.
- [23] Li CN, Nong Q, Xie JL, et al. Molecular characterization and co-expression analysis of the SnRK2 gene family in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Sci Rep*, 2017, 7(1): 17659.
- [24] Zhang YH, Wan SQ, Wang WD, et al. Genome-wide identification and characterization of the *CsSnRK2* family in *Camellia sinensis*. *Plant Physiol Biochem*, 2018, 132: 287-296.
- [25] Duarte KE, De Souza WR, Santiago TR, et al. Identification and characterization of core abscisic acid (ABA) signaling components and their gene expression profile in response to abiotic stresses in *Setaria viridis*. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 4028.
- [26] Wang YJ, Yan HF, Qiu ZF, et al. Comprehensive analysis of *SnRK* gene family and their responses to salt stress in *Eucalyptus grandis*. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(11): 2786.
- [27] Chen GD, Wang JZ, Qiao X, et al. Genome-wide survey of sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2 in Rosaceae and expression analysis of *PbrSnRK2* in response to ABA stress. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 781-781.
- [28] Zhang YT, Ye YY, Jiang LY, et al. Genome-wide characterization of Snf1-related protein kinases (SnRKs) and expression analysis of SnRK1.1 in strawberry. *Genes*, 2020, 11(4): 427.
- [29] Wu ZM, Cheng JW, Hu F, et al. The SnRK2 family in pepper (*Capsicum annuum* L.): genome-wide identification and expression analyses during fruit development and under abiotic stress. *Genes Genom*, 2020, 42(10): 1117-1130.
- [30] Yoshida R, Umezawa T, Mizoguchi T, et al. The regulatory domain of SRK2E/OST1/SnRK2.6 interacts with ABI1 and integrates abscisic acid (ABA) and osmotic stress signals controlling stomatal closure in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2006, 281(8): 5310-5318.

- [31] Shukla V, Mattoo AK. Sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2 (SnRK2): a family of protein kinases involved in hyperosmotic stress signaling. *Physiol Mol Biol Plants*, 2008, 14(1/2): 91-100.
- [32] 白戈, 姚恒, 杨大海, 等. 烟草 *NtSnRK2* 基因的鉴定分析. *分子植物育种*, 2016, 14(10): 2596-2600.
Bai G, Yao H, Yang DH, et al. Characterization of *NtSnRK2* gene in tobacco. *Mol Plant Breed*, 2016, 14(10): 2596-2600 (in Chinese).
- [33] Burza AM, Pękala I, Sikora J, et al. *Nicotiana tabacum* osmotic stress-activated kinase is regulated by phosphorylation on *Ser-154* and *Ser-158* in the kinase activation loop. *J Biol Chem*, 2006, 281(45): 34299-34311.
- [34] Boudsocq M, Droillard MJ, Barbier-Brygoo H, et al. Different phosphorylation mechanisms are involved in the activation of sucrose non-fermenting 1 related protein kinases 2 by osmotic stresses and abscisic acid. *Plant Mol Biol*, 2007, 63(4): 491-503.
- [35] Ying S, Zhang DF, Li HY, et al. Cloning and characterization of a maize SnRK2 protein kinase gene confers enhanced salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 2011, 30(9): 1683-1699.
- [36] Belin C, De Franco PO, Bourbousse C, et al. Identification of features regulating OST1 kinase activity and OST1 function in guard cells. *Plant Physiol*, 2006, 141(4): 1316-1327.
- [37] Vlad F, Droillard MJ, Valot B, et al. Phospho-site mapping, genetic and in planta activation studies reveal key aspects of the different phosphorylation mechanisms involved in activation of SnRK2s. *Plant J*, 2010, 63(5): 778-790.
- [38] Ali A, Pardo JM, Yun DJ. Desensitization of ABA-signaling: the swing from activation to degradation. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 379.
- [39] Zhang ZH, Ali S, Zhang TX, et al. Identification, evolutionary and expression analysis of *PYL-PP2C-SnRK2s* gene families in soybean. *Plants*, 2020, 9(10): 1356.
- [40] Jung C, Nguyen NH, Cheong JJ. Transcriptional regulation of protein phosphatase 2C genes to modulate abscisic acid signaling. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(24): 9517.
- [41] Lin Z, Li Y, Wang YB, et al. Initiation and amplification of SnRK2 activation in abscisic acid signaling. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 2456.
- [42] Soma F, Takahashi F, Suzuki T, et al. Plant Raf-like kinases regulate the mRNA population upstream of ABA-unresponsive SnRK2 kinases under drought stress. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 1373.
- [43] Klimecka M, Bucholc M, Maszkowska J, et al. Regulation of ABA-non-activated SNF1-related protein kinase 2 signaling pathways by phosphatidic acid. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(14): 4984.
- [44] Bucholc M, Ciesielski A, Goch G, et al. SNF1-related protein kinases 2 are negatively regulated by a plant-specific calcium sensor. *J Biol Chem*, 2011, 286(5): 3429-3441.
- [45] Wang PC, Du YY, Hou YJ, et al. Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1. *PNAS*, 2015, 112(2): 613-618.
- [46] Wang Z, Ren Z, Cheng C, et al. Counteraction of ABA-mediated inhibition of seed germination and seedling establishment by ABA signaling terminator in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2020, 13(9): 1284-1297.
- [47] García-Andrade J, González B, Gonzalez-Guzman M, et al. The role of ABA in plant immunity is mediated through the PYR1 receptor. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(16): 5852.
- [48] Sun YF, Pri-Tal O, Michaeli D, et al. Evolution of abscisic acid signaling module and its perception. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 934.
- [49] Gupta B, Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int J Genomics*, 2014, 2014: 701596.
- [50] Monks DE, Aghoram K, Courtney PD, et al. Hyperosmotic stress induces the rapid phosphorylation of a soybean phosphatidylinositol transfer protein homolog through activation of the protein kinases SPK1 and SPK2. *Plant Cell*, 2001, 13(5): 1205-1219.
- [51] Yoon HW, Kim MC, Shin PG, et al. Differential expression of two functional serine/threonine protein kinases from soybean that have an unusual acidic domain at the carboxy terminus. *Mol Gen Genet*, 1997, 255(4): 359-371.
- [52] Bai JP, Mao J, Yang HY, et al. Sucrose non-ferment 1 related protein kinase 2 (SnRK2) genes could mediate the stress responses in potato (*Solanum tuberosum* L.). *BMC Genet*, 2017, 18(1): 41.
- [53] Zhang F, Chen XJ, Wang JH, et al. Overexpression of a maize SNF-related protein kinase gene, *ZmSnRK2.11*, reduces salt and drought tolerance in *Arabidopsis*. *J Integr Agric*, 2015, 14(7): 1229-1241.
- [54] Zhang YH, Wan SQ, Liu XH, et al. Overexpression of *CsSnRK2.5* increases tolerance to drought stress in

- transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 150: 162-170.
- [55] Song XQ, Yu X, Hori C, et al. Heterologous overexpression of poplar SnRK2 genes enhanced salt stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 612.
- [56] Shao Y, Zhang XL, Van Nocker S, et al. Overexpression of a protein kinase gene *MpSnRK2.10* from *Malus prunifolia* confers tolerance to drought stress in transgenic *Arabidopsis thaliana* and apple. *Gene*, 2019, 692: 26-34.
- [57] Zhang HY, Jia HF, Liu GS, et al. Cloning and characterization of SnRK2 subfamily II genes from *Nicotiana tabacum*. *Mol Biol Rep*, 2014, 41(9): 5701-5709.
- [58] Feng JL, Wang LZ, Wu YN, et al. *TaSnRK2.9*, a sucrose non-fermenting 1-related protein kinase gene, positively regulates plant response to drought and salt stress in transgenic tobacco. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 2003.
- [59] Tian SJ, Mao XG, Zhang HY, et al. Cloning and characterization of *TaSnRK2.3*, a novel SnRK2 gene in common wheat. *J Exp Bot*, 2013, 64(7): 2063-2080.
- [60] Lou DJ, Wang HP, Liang G, et al. OsSAPK2 confers abscisic acid sensitivity and tolerance to drought stress in rice. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 993.
- [61] Kim N, Moon SJ, Min MK, et al. Functional characterization and reconstitution of ABA signaling components using transient gene expression in rice protoplasts. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 614.
- [62] Zong W, Tang N, Yang J, et al. Feedback regulation of ABA signaling and biosynthesis by a bZIP transcription factor targets drought-resistance-related genes. *Plant Physiol*, 2016, 171(4): 2810-2825.
- [63] Dey A, Samanta MK, Gayen S, et al. The sucrose non-fermenting 1-related kinase 2 gene *SAPK9* improves drought tolerance and grain yield in rice by modulating cellular osmotic potential, stomatal closure and stress-responsive gene expression. *BMC Plant Biol*, 2016, 16(1): 158.
- [64] Wei H, Movahedi A, Xu C, et al. Heterologous overexpression of the *Arabidopsis SnRK2.8* gene enhances drought and salt tolerance in *Populus × euramericana* cv 'Nanlin895'. *Plant Biotechnol Rep*, 2019, 13(3): 245-261.
- [65] Phan TT, Sun B, Niu JQ, et al. Overexpression of sugarcane gene *SoSnRK2.1* confers drought tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Rep*, 2016, 35(9): 1891-1905.
- [66] Li Q, Zhao HX, Wang XL, et al. Tartary buckwheat transcription factor FtbZIP5, regulated by FtSnRK2.6, can improve salt/drought resistance in transgenic *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(3): 1123.
- [67] Zhu YF, Huang PC, Guo PC, et al. CDK8 is associated with RAP2.6 and SnRK2.6 and positively modulates abscisic acid signaling and drought response in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2020, 228(5): 1573-1590.
- [68] Katsuta S, Masuda G, Bak H, et al. *Arabidopsis* Raf-like kinases act as positive regulators of subclass III SnRK2 in osmostress signaling. *Plant J*, 2020, 103(2): 634-644.
- [69] Zhong RL, Wang YX, Gai RN, et al. Rice SnRK protein kinase OsSAPK8 acts as a positive regulator in abiotic stress responses. *Plant Sci*, 2020, 292: 110373.
- [70] Xiang DJ, Man LL, Cao S, et al. Heterologous expression of an *Agropyron cristatum* SnRK2 protein kinase gene (*AcSnRK2.11*) increases freezing tolerance in transgenic yeast and tobacco. *3 Biotech*, 2020, 10(5): 209.
- [71] Toruño TY, Stergiopoulos I, Coaker G. Plant-pathogen effectors: cellular probes interfering with plant defenses in spatial and temporal manners. *Annu Rev Phytopathol*, 2016, 54(1): 419-441.
- [72] Peng YJ, van Wersch R, Zhang YL. Convergent and divergent signaling in PAMP-triggered immunity and effector-triggered immunity. *Mol Plant Microbe Interactions*, 2018, 31(4): 403-409.
- [73] Lee HJ, Park YJ, Seo PJ, et al. Systemic immunity requires SnRK2.8-mediated nuclear import of NPR1 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2015, 27(12): 3425-3438.
- [74] Zhang F, Zeng D, Huang LY, et al. Stress-activated protein kinase OsSAPK9 regulates tolerance to salt stress and resistance to bacterial blight in rice. *Rice (N Y)*, 2019, 12(1): 80.
- [75] Lei L, Stevens DM, Coaker G. Phosphorylation of the *Pseudomonas* effector AvrPtoB by *Arabidopsis* SnRK2.8 is required for bacterial virulence. *Mol Plant*, 2020, 13(10): 1513-1522.
- [76] Chen QB, Bai L, Wang WJ, et al. COP1 promotes ABA-induced stomatal closure by modulating the abundance of ABI/HAB and AHG3 phosphatases. *New Phytol*, 2021, 229(4): 2035-2049.
- [77] Mustilli AC, Merlot S, Vavasseur A, et al. *Arabidopsis* OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. *Plant Cell*, 2002,

- 14(12): 3089-3099.
- [78] Yoshida R, Hobo T, Ichimura K, et al. ABA-activated SnRK2 protein kinase is required for dehydration stress signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(12): 1473-1483.
- [79] Hsu PK, Takahashi Y, Munemasa S, et al. Abscisic acid-independent stomatal CO₂ signal transduction pathway and convergence of CO₂ and ABA signaling downstream of OST1 kinase. *PNAS*, 2018, 115(42): E9971-E9980.
- [80] Zhang L, Takahashi Y, Hsu PK, et al. FRET kinase sensor development reveals SnRK2/OST1 activation by ABA but not by MeJA and high CO₂ during stomatal closure. *Plant Biol*, 2020d, 9: e56351.
- [81] Fujii H, Verslues PE, Zhu JK. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 485-494.
- [82] Zheng ZF, Xu XP, Crosley RA, et al. The protein kinase SnRK2.6 mediates the regulation of sucrose metabolism and plant growth in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2010, 153(1): 99-113.
- [83] Cai GH, Wang Y, Tu GQ, et al. Type A2 BTB members decrease the ABA response during seed germination by affecting the stability of SnRK2.3 in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(9): 3153.
- [84] Wang Y, Hou Y, Qiu J, et al. Abscisic acid promotes jasmonic acid biosynthesis via a 'SAPK10-bZIP72-AOC' pathway to synergistically inhibit seed germination in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol*, 2020, 228(4): 1336-1353.
- [85] Lu KZ, Zhang YD, Zhao CF, et al. The *Arabidopsis* kinase-associated protein phosphatase KAPP, interacting with protein kinases SnRK2.2/2.3/2.6, negatively regulates abscisic acid signaling. *Plant Mol Biol*, 2020, 102(1/2): 199-212.
- [86] Zhang HY, Mao XG, Jing RL, et al. Characterization of a common wheat (*Triticum aestivum* L.) *TaSnRK2.7* gene involved in abiotic stress responses. *J Exp Bot*, 2011, 62(3): 975-988.
- [87] McLoughlin F, Galvan-Ampudia CS, Julkowska MM, et al. The Snf1-related protein kinases SnRK2.4 and SnRK2.10 are involved in maintenance of root system architecture during salt stress. *Plant J*, 2012, 72(3): 436-449.
- [88] Krzywińska E, Kulik A, Bucholc M, et al. Protein phosphatase type 2C PP2CA together with ABI1 inhibits SnRK2.4 activity and regulates plant responses to salinity. *Plant Signal Behav*, 2016, 11(12): e1253647.
- [89] Kawa D, Meyer AJ, Dekker HL, et al. SnRK2 protein kinases and mRNA decapping machinery control root development and response to salt. *Plant Physiol*, 2020, 182(1): 361-377.
- [90] Liu MH, Wang J, Gou JY, et al. Overexpression of *NtSnRK2.2* enhances salt tolerance in *Nicotiana tabacum* by regulating carbohydrate metabolism and lateral root development. *Funct Plant Biol*, 2020, 47(6): 537-543.
- [91] 贾美茹. FERLs/SnRK2s 蛋白激酶参与果实成熟调控的信号转导机理研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- Jia MR. The signal transduction mechanisms of protein kinase FERLs/SnRK2s in the regulation of fruit ripening[D]. Beijing: China Agricultural University, 2017 (in Chinese).
- [92] Miao LL, Mao XG, Wang JY, et al. Elite haplotypes of a protein kinase gene *TaSnRK2.3* associated with important agronomic traits in common wheat. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 368.
- [93] Liu XX, Li ZY, Hou YX, et al. Protein interactomic analysis of SAPKs and ABA-inducible bZIPs revealed key roles of SAPK10 in rice flowering. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(6): E1427.
- [94] Fujii H, Zhu JK. *Arabidopsis* mutant deficient in 3 abscisic acid-activated protein kinases reveals critical roles in growth, reproduction, and stress. *PNAS*, 2009, 106(20): 8380-8385.

(本文责编 陈宏宇)