

拟南芥 CARK11 参与 ABA 介导的生理功能研究

黄亚玲, 李小意, 陈 丽, 杨 毅

(四川大学生命科学学院 生物资源与环境教育部重点实验室, 成都 610065)

摘 要: 为了探究 CARK11 在 ABA 介导的生理进程中的具体作用, 本研究以拟南芥哥伦比亚生态型 (WT)、CARK11 功能缺失突变体 *cark11* 和回补激酶丧失 CARK11^{N203A} (com-CARK11*m*) 以及过表达转基因株系 (OE-CARK11) 为研究对象, 探究 CARK11 在种子萌发、幼苗形态构建、主根生长与干旱响应中发挥的作用。结果显示: 相比 WT, ABA 促进了 *cark11* 和 com-CARK11*m* 的种子萌发、子叶变绿和主根伸长, 而 OE-CARK11 被抑制。qRT-PCR 检测 *RAB18* 和 *RD29a* 的表达量, 发现过表达 CARK11 促进 *RAB18* 和 *RD29a* 表达; ABA 处理后, 这种促进作用更强。干旱实验发现, OE-CARK11 耐旱性增加, 而 *cark11* 和 com-CARK11*m* 耐旱性弱于 WT。这些结果表明: CARK11 作为 ABA 信号通路的正调控因子抑制拟南芥的种子萌发、子叶变绿和主根生长; 同时在干旱胁迫中具有积极作用; 另外 CARK11 在 ABA 信号途径中的功能依赖激酶活性。

关键词: 蛋白激酶 CARK11; 脱落酸; 脱落酸信号通路; 干旱

中图分类号: Q943.2

文献标识码: A

DOI: 10.19907/j.0490-6756.2023.026004

CARK11 involves in ABA-mediated physiological functions in *Arabidopsis*

HUANG Ya-Ling, LI Xiao-Yi, CHEN Li, YANG Yi

(Key Laboratory of Bio-Resources and Eco-Environment of Ministry of Education,
College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China)

Abstract: In this study, the purpose is to explore the specific role of CARK11 in ABA-mediated physiological processes. *Arabidopsis* Columbia ecotype (WT), T-DNA mutant *cark11*, complementation of kinase-dead CARK11^{N203A} in the background of *cark11*, (com-CARK11*m*), and overexpression transgenic lines (OE-CARK11) were used in this study to determine the roles of CARK11 during seed germination, seedling morphogenesis, primary root growth, and drought tolerance. The results showed that compared with the WT, ABA promoted seed germination, cotyledon greening, and primary root elongation in both *cark11* and com-CARK11*m*, while OE-CARK11 was relatively inhibited. In addition, qRT-PCR data showed that overexpression of CARK11 promoted the expression of *RAB18* and *RD29a*, which were ABA-marked genes, and this facilitation was stronger after ABA treatment. In the drought tolerance assay, the results revealed that OE-CARK11 enhanced drought tolerance, while *cark11* and com-CARK11*m* were weaker than WT. Thus, we conclude that CARK11 acts as a positive regulator in the ABA signaling pathway and inhibits seed germination, cotyledon establishment, primary root growth and drought stress in *Arabidopsis*. Notably, the function of CARK11 is dependent on kinase activity in the ABA signaling pathway.

Keywords: CARK11; ABA; ABA signaling; Drought tolerance

收稿日期: 2022-05-25

基金项目: 国家自然科学基金(31671455, 31870240)

作者简介: 黄亚玲(1997—), 女, 四川绵阳人, 硕士研究生, 研究方向为植物遗传和分子生物学。Email: huangyaling@stu.scu.edu.cn

通讯作者: 杨毅。E-mail: yangyi528@scu.edu.cn

1 引 言

面对多变的环境,植物的固着性使得其无法像动物一样通过运动等方式趋利避害,因此植物进化出了特有的应对机制,脱落酸(Absciscic acid, ABA)在其中发挥重要作用. ABA 不仅参与响应生物和非生物胁迫,而且还调控着植物的生长发育. 早在上世纪六十年代即发现了 ABA 的存在,目前 ABA 的研究已经相对广泛而深入,其中 2009 年 ABA 受体(Pyrabactin Resistance 1 / PYR1-Like Receptors / Regulatory Components of ABA Receptors, PYR1 / PYLs / RCARs)的发现是 ABA 研究领域的突破之一^[1, 2]. ABA 受体被明确以后,ABA 核心信号通路被阐明. ABA 受体、蛋白磷酸酶 2C (Type 2C protein phosphatases, PP2Cs)和 SNF1 相关蛋白激酶 2 (SNF1-Related Protein Kinases2, SnRK2s)是 ABA 信号通路的核心组件. 当植物受到胁迫时,ABA 与 RCARs、PP2Cs 结合形成三元复合体,PP2Cs 酶活受到抑制,释放了对 SnRK2s 的抑制作用,SnRK2s 磷酸化调控下游因子,最终介导种子萌发、气孔关闭、根部生长、非生物胁迫以及衰老等过程^[3].

随着 ABA 核心信号通路的阐明,ABA 信号网络的研究逐渐扩大,相关研究还有待于进一步阐明,如核心元件 RCARs 如何被调控的相关研究仍然未知. 最近研究显示,胞质 ABA 受体激酶 11 (Cytosolic ABA Receptor Kinase 11, CARK11)可以结合并磷酸化 RCAR11-14,且 CARK11 第 203 位氨基酸天冬酰胺(Asparagine, N)是关键磷酸化位点^[4]. CARK11 是一种类受体胞质蛋白激酶(Receptor-Like Cytoplasmic Protein Kinases, RLCKs),拟南芥中同家族成员还包括 CARK1-CARK10. 研究表明 CARKs 各个成员普遍参与 RCARs 的调控,并且存在功能冗余^[5]. 拟南芥 ABA 受体分为三个亚家族,第一和第二亚家族都是单体蛋白,分别是 RCAR1-4 和 RCAR5-10,而 RCAR11-14 是 ABA 受体的第三亚家族,以二聚体形式存在. 蛋白水平实验表明,拟南芥 CARK11 可以磷酸化 RCAR11-14 并使其解聚,解聚的 RCAR11-14 才能与 ABA 结合,从而开启 ABA 信号通路^[4]. 因此,CARK11 调控 ABA 信号的分子机理基本明确,但是其在 ABA 相关生长发育过程中的具体作用尚不清楚. 在小麦等作物中,CARKs 家族同源物参与调控 ABA 信号的研究相

对很少,本研究阐明 CARK11 在拟南芥的种子萌发、幼苗形态构建、主根生长以及干旱响应等生理进程中发挥的作用,可为农业生产相关研究提供理论基础.

鉴于 CARK11 在蛋白水平上参与调控 ABA 信号转导,本研究构建并鉴定 CARK11 的功能缺失突变体 *cark11*、过表达转基因株系(OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9)和 CARK11^{N203A} 回补株系(com-CARK11*m* #1 和 com-CARK11*m* #2),通过种子萌发、子叶变绿、主根伸长、干旱胁迫以及 ABA 报告基因实时定量实验,探究 CARK11 在拟南芥生长发育以及胁迫反应中发挥的功能,并进一步分析 CARK11 在 ABA 信号通路中的作用.

2 材料与方法

2.1 材 料

T-DNA 插入突变 *cark11*(SALK_208681*c*)购于拟南芥生物资源中心(Arabidopsis Biological Resource Center). 过表达转基因株系(OE-CARK11)和 CARK11^{N203A} 回补株系(com-CARK11*m*)分别通过浸染拟南芥哥伦比亚生态型和 CARK11 突变株后筛选获得.

2.2 方 法

2.2.1 纯合 T-DNA 插入突变株系的获得 收取 4 周龄 *cark11* 幼叶 1~2 片,使用 250 μ L 基因组提取液研磨并高速离心,收取上清液,加入等量异丙醇,充分震荡后再次高速离心,弃去上清液,并用 70%乙醇洗涤沉淀 2 次,晾干后加入超纯水,获得 *cark11* 突变体的基因组. 以获得的基因组为模板,进行聚合酶链式反应(Polymerase Chain Reaction, PCR),鉴定引物见表 1,根据核酸凝胶电泳成像结果分析鉴定纯合突变体.

表 1 T-DNA 插入突变鉴定引物序列信息
Tab. 1 The information about primer sequence of mutant identification

引物名称	序列(5'→3')
<i>cark11</i> LP	TAGGCTGCATGGGAATAACAG
<i>cark11</i> RP	AGGGTTTCGAATTTTCAGGTTG
LBb1. 3	ATTTTGCCGATTTTCGGAC

2.2.2 转基因株系的构建 将 CARK11 基因编码序列插入双元载体 pBI121,利用 35S 启动子构建过表达载体,提取质粒后转化进入农杆菌 GV3101,然后以拟南芥哥伦比亚生态型野生型为

背景,通过花絮浸染法获得转基因株系 T0 代种子. 在 MS 培养基中加入 50 $\mu\text{g} / \text{mL}$ 卡那霉素 (Kanamycin),将 T0 代种子铺于板中筛选出阳性苗,根系深深扎入培养基中的即为阳性,种入土中,收获 T1 代种子. 观察记录 T1 代种子阳性率,保留阳性率与阴性率比值为 3 : 1 的株系并种植,然后收获 T2 代种子. T2 代种子筛选获得阳性率为 100% 的株系即为纯合的过表达株系,最后还需确定基因表达量,符合预期的株系用于后续实验.

将 CARK11 第 203 位氨基酸天冬酰胺突变为丙氨酸 (Alanine, A) (CARK11^{N203A}, CARK11*m*),获得目的片段后插入 pZH01 载体,利用 35S 启动子构建回补载体,提取质粒转入农杆菌 GV3101,然后以 *cark11* 为背景进行花絮浸染,后续与上述过表达株系构建操作一致.

2.2.3 种子萌发 各个株系种子于 4 $^{\circ}\text{C}$ 黑暗条件下春化 2 d. 配制 ABA 浓度梯度的 MS 培养基,ABA 终浓度依次为 0、0.3、1.0、3.0、10.0 $\mu\text{mol} / \text{L}$,每个浓度培养基各设置三个重复. 在各个培养基中分别点播相同数量的种子,然后于组培室中平置培养,4 d 后统计萌发的种子数量. 种子萌发率 (Germination Rate) 计算方式为:

种子萌发率=萌发种子数量/种子总数

2.2.4 子叶变绿 同于种子萌发实验技术,种子分别在 MS 和加入 0.3 $\mu\text{mol} / \text{L}$ ABA 的 MS 培养基中培养大约 1 w 后观察记录子叶变绿的情况. 子叶绿化率 (Greening) 的计算方式为:

子叶绿化率=长出绿色子叶的种子数/种子总数

2.2.5 主根伸长 先将种子置于 MS 培养基中垂直培养 2~3 d,然后选取根长一致的幼苗分别转移到 ABA 浓度为 0 和 20 $\mu\text{mol} / \text{L}$ 的 1/2 MS 培养基中,未加 ABA 的培养基作为对照组,垂直放置培养大约 1 w 后统计分析主根伸长长度.

2.2.6 干旱胁迫 各个株系撒播于土壤中,设置三个生物学重复,正常生长 2 w,然后停止浇水,干旱 2 w 后复水,2 d 后观察存活率.

2.2.7 RNA 的提取 利用 Trizol 法提取 RNA: 收取于 MS 培养基中平置培养 1 w 的拟南芥幼苗,加入液氮至研钵中充分研磨样本,粉末状样本置入 1 mL Trizol 并立即充分混匀,冰置 10 min. 低温高速离心后收取上清液,加入 200 μL 氯仿混匀,冰置 5 min. 再次低温高速离心后收取上清液,加入 500 μL 异丙醇混匀,冰置 30 min. 低温高速离心,

弃去上清,70%乙醇洗涤沉淀,晾干后加入超纯水溶解沉淀,所获溶液即为 RNA,后续可用于实时定量分析 (Real-Time Quantitative PCR, qRT-PCR).

2.2.8 实时定量分析 以 RNA 为模板,利用 Takara 反转录试剂盒获得 cDNA,根据 CARK11 基因序列设计引物,引物序列委托华大基因公司合成 (表 2),然后利用 Takara 实时荧光定量试剂盒对 CARK11 进行 qRT-PCR. 以 βActin 为内参,反应体系为 20 μL : 10 μL TB Green Premix Ex Taq,上下游引物各 1 μL ,1 μL cDNA 以及 7 μL 无菌水. 反应程序为:95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 2 min,然后 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 10 s,60 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s,95 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 5 s,检测 39 个循环. 每个样本技术重复 3 次,生物学重复 3 次,最终通过 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 的方法计算相对表达量,Graph-Pad Prism 9.0 绘制结果.

表 2 qRT-PCR 引物序列信息
Tab.2 The information about primer sequence of qRT-PCR

引物名称	序列(5'→3')
CARK11-RT-F	TCTCCGTGTTCTTGCTTA
CARK11-RT-R	GACCTCTAAGTGCTCCTT
<i>Actin</i> -F	GGTAACATTGTGCTCAGTGGTGG
<i>Actin</i> -R	AACGACCTTAATCTTCATGCTGC

3 结 果

3.1 CARK11 基因表达量分析

获得突变体与转基因纯合株系后,需要进行 CARK11 基因表达量分析,定量结果呈现为 T-DNA 插入突变体表达量降低、过表达株系升高、回补株系与野生型水平一致才能进行表型分析. 提取野生型以及各个转基因株系的 RNA 后,进行实时荧光定量. 定量结果显示,在野生型 (WT) 中 CARK11 基因相对表达量仅为 11 左右;但是 T-DNA 插入突变的 *cark11* 的表达量更低,基本接近于 0;两个过表达株系 (OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9) 的 CARK11 基因相对表达水平显著高于野生型,OE-CARK11 #1 的 CARK11 基因表达量大约是野生型的 3 倍,OE-CARK11 #9 甚至达到野生型的 6 倍;而关键磷酸化位点突变的回补株系 (com-CARK11*m* #1 和 com-CARK11*m* #2) 表达量较野生型稍高,但是远低于过表达株系 (图 1). 可以确定在 *cark11* 和 OE-CARK11 株系中基因表达量确实如预期降低和升高,而 com-CARK11*m* 恢复了 *cark11* 的基因表达

水平,甚至高于野生型. 因此上述五个株系可以用于后续的功能分析.

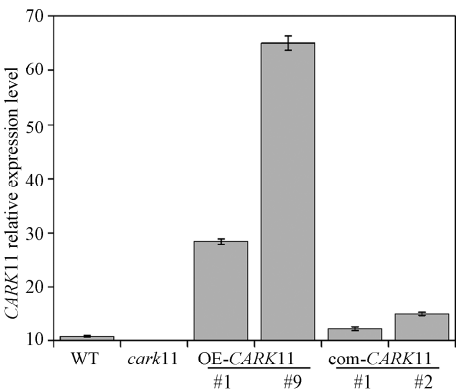


图 1 转基因株系实时荧光定量
Fig. 1 CARK11 relative express levels of transgenic lines by qRT-PCR

3.2 CARK11 参与调控 ABA 介导的种子萌发

种子萌发实验显示,未加 ABA 进行处理时,各个株系的萌发率一致,基本都能够接近 100%,表明种子的生理活性一致. ABA 抑制种子萌发,0.3 μmol/L ABA 处理后,野生型的萌发率明显降低,约为 84%;而 *cark11* 突变体萌发率显著高于野生型,达到 91%;相反,过表达株系 OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9 的种子萌发率分别为 75%和 70%,显著低于野生型;而回补株系 com-CARK11m #1 和 com-CARK11m #2 的萌发率类似 *cark11*,分别为 91%和 95%,说明磷酸化位点突变后的 CARK11^{N203A}不能挽救突变体的功能缺失(图 2). 分别用 1.0、3.0、10.0 μmol/L ABA 处理各个株系,随着浓度的升高,ABA 对各个株系的抑制作用加强,但是在相同浓度下,ABA 对功能缺失突变体 *cark11*、com-CARK11m #1 和 com-CARK11m #2 的抑制率仍旧显著低于野生型;除了高浓度的 10.0 μmol/L ABA 处理外,OE-CARK11 #1

和 OE-CARK11 #9 的抑制率高于野生型. 总之, CARK11 功能突变体 *cark11*、com-CARK11m #1 和 com-CARK11m #2 在 ABA 处理后种子萌发呈现为 ABA 不敏感,而过表达株系对 ABA 敏感,表明 CARK11 作为正调控因子参与调控 ABA 介导的种子萌发.

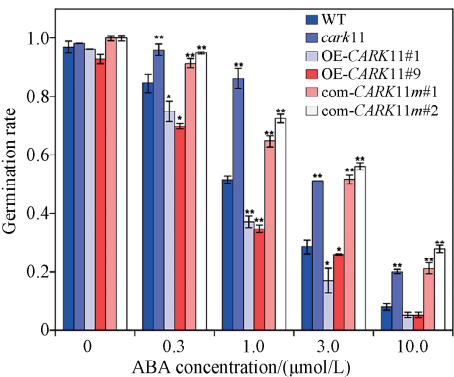


图 2 CARK11 在种子萌发过程中对 ABA 的响应
Fig. 2 CARK11 involves in ABA signaling during seed germination

3.3 CARK11 参与调控 ABA 介导的幼苗形态建成

未经 ABA 处理时,WT、*cark11*、OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9、com-CARK11m #1 和 com-CARK11m #2 的子叶在 MS 培养基中生长情况一致,100%都能长出绿色子叶. 当 0.3 μmol/L ABA 处理时,各株系的子叶绿化率显著减少,野生型减少为 30.8%;功能突变体 *cark11*、com-CARK11m #1 和 com-CARK11m #2 子叶绿化率较野生型更高,分别是 41.7%、46.4%和 45.9%;而 OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9 则显著低于野生型,绿化率仅 17.6%和 18.8%(图 3). 因此,CARK11 功能缺失后对 ABA 处理的子叶变绿过程不敏感,而过表达则超敏感,表明 CARK11 正调控 ABA 介导的子叶形态构建.

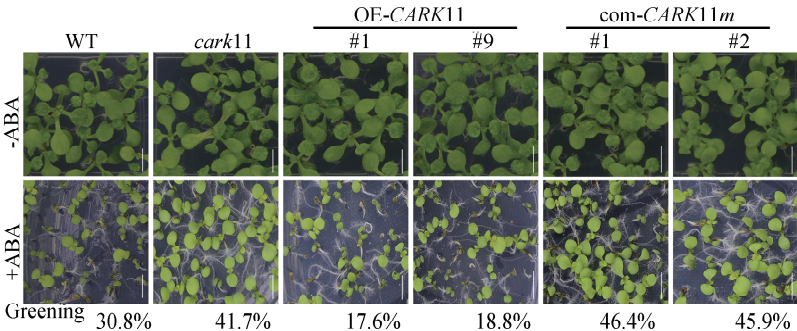


图 3 CARK11 在子叶变绿进程中对 ABA 的响应
Fig. 3 CARK11 involves in ABA-mediated cotyledon establishment

3.4 CARK11 参与调控 ABA 介导的主根生长抑制

在 1/2MS 培养基中,各个株系主根长度一致.当 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理后,过表达株系主根长度明显短于野生型,而功能缺失突变体较长(图 4).统计伸长率后发现,野生型的根长仅为 1/2 MS 培养基的 35%,即主根伸长率为 35%;*cark11*、*com-CARK11m* #1 和 *com-CARK11m* #2 根伸长率

显著高于野生型,分别为 44%、46.8%和 42%,表明突变体对 ABA 不敏感;OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9 的根伸长率为 17.1%和 17.75%,对 ABA 处理呈现敏感状态(图 4). 鉴于 ABA 抑制主根生长,但是 CARK11 功能缺失后,ABA 抑制主根伸长的作用被抑制,而过表达增强了抑制作用,因此,CARK11 正调控 ABA 信号,从而抑制主根生长.

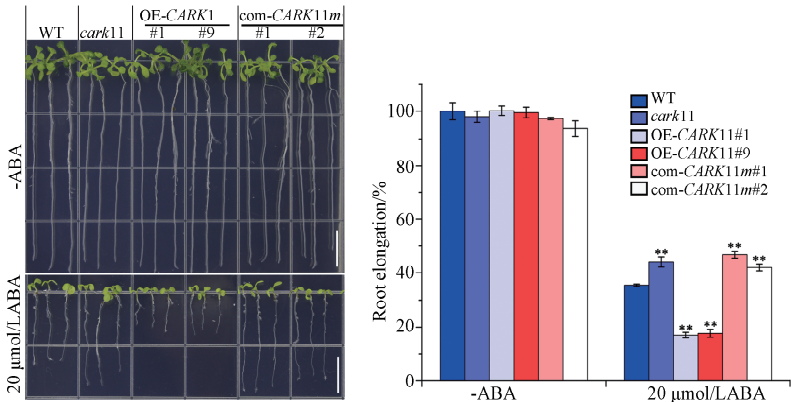


图 4 CARK11 在主根伸长过程中对 ABA 的响应
Fig. 4 CARK11 mediates ABA-dependent primary root elongation

3.5 ABA 信号通路下游基因表达量分析

RAB18 和 *RD29a* 是 ABA 信号通路的下游基因,作为 ABA 信号通路的报告基因. 对 *RAB18* 基因表达量进行分析,结果表明:在正常条件下,野生型与 *cark11* 的表达水平相似;OE-CARK11 #9 和 *com-CARK11m* #1 转基因株系中 *RAB18* 表达量则显著低于野生型. 对幼苗进行 50 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理后,野生型的 *RAB18* 表达水平显著提高,大约为未经处理时的 40 倍;但是突变体 *cark11* 仅提高 8 倍,显著低于野生型;过表达 OE-CARK11 #9 的 *RAB18* 表达提高了接近 100 倍,显著高于野

生型;而回补株系 *com-CARK11m* #1 的 *RAB18* 表达水平介于突变体和过表达之间,提高了大约 20 倍(图 5). 而 *RD29a* 的表达水平分析结果显示:无 ABA 处理时,功能突变体 *cark11* 和 *com-CARK11m* #1 的 *RD29a* 表达量显著低于野生型,而过表达则显著高于野生型,大约是野生型的 7 倍. ABA 处理后 *RD29a* 的表达模式类似于 *RAB18*,功能突变体降低,过表达提高(图 5). 综上所述结果表明,CARK11 通过增强 *RAB18* 和 *RD29a* 的表达促进 ABA 信号通路.

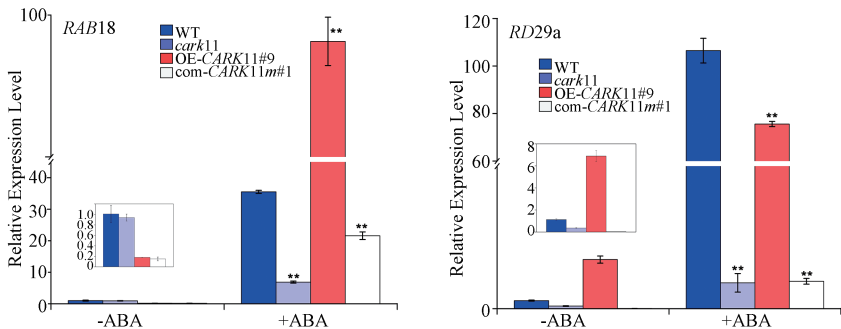


图 5 ABA 信号通路报告基因表达水平
Fig. 5 Expression levels of *RAB18* and *RD29a* by qRT-PCR

3.6 CARK11 正调控拟南芥的干旱胁迫响应

将 2 w 龄的拟南芥幼苗干旱处理 13 d 后,各

个株系都呈萎蔫状态,功能突变体 *cark11*、*com-CARK11m* #1 和 *com-CARK11m* #2 甚至较野

生型失水更严重,但是过表达 OE-CARK11 #1 和 OE-CARK11 #9 较野生型失水更少. 复水 2 d 后观察植株生长状况发现,大多数野生型幼苗能恢复干旱处理前的状态,存活率大约为 75%;突变体植

株整体看来仍旧萎蔫,统计发现存活率仅为 2.5%;而过表达的复水状况较野生型更好,基本 100%都能存活(图 6). 因此,CARK11 正调控拟南芥耐干旱胁迫的过程.

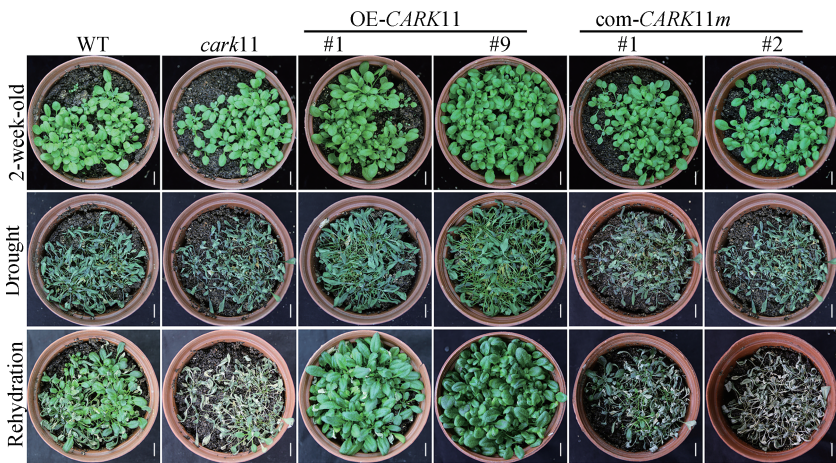


图 6 CARK11 转基因株系对于干旱胁迫的响应
Fig. 6 CARK11 positively involves in drought tolerance in Arabidopsis

4 讨 论

ABA 核心信号通路在被子植物中是相对保守的,RCARs 代表被子植物中的主要 ABA 受体,无论是对于模式植物拟南芥还是重要作物水稻,当 RCARs 功能突变后,其种子萌发、幼苗生长以及气孔运动等生理进程都会受损^[6, 7]. RCARs 通过转录后修饰可精细响应环境变化,其中的修饰即包括磷酸化(Phosphorylation),酪氨酸硝化(Tyrosine Nitration)和泛素化(Ubiquitination). 朱健康研究团队在 2018 年鉴定出 ABA 受体的磷酸激酶 TOR (Target of Rapamycin):在非应激条件下,TOR 磷酸化 RCAR12 第 119 位的苏氨酸,抑制 RCAR12 与 ABA 的结合,从而负调控 ABA 信号途径;在应激条件下,SnRK2s 解离 TOR 复合体,从而解除 TOR 对 ABA 信号的抑制^[8]. 拟南芥类 EL1 蛋白 (EL1-like Protein, AEL) 是一种酪蛋白激酶,AEL 功能突变后种子萌发以及主根生长过程都对 ABA 处理敏感,因为 AEL 可以磷酸化 ABA 受体并促进其泛素化降解,从而抑制 ABA 响应^[9]. 而本实验室鉴定出的拟南芥激酶 CARKs 与 ABA 受体存在普遍的相互作用,其中 CARK2-5 和 CARK11 等都可结合并磷酸化第Ⅲ亚家族 ABA 受体 RCAR11-14,第Ⅲ亚家族 ABA 受体在正常条件下呈二聚体状态,但是 ABA 诱导 CARKs 磷酸

化 RCAR11-14 使其解聚,暴露与 ABA 的结合位点,从而正调控 ABA 信号通路^[4]. 因此,通过对 ABA 受体的磷酸化调节,植物可以优化生长和应激反应的平衡. 本研究显示,CARK11 作为 ABA 信号通路的正调控因子参与 ABA 介导的抑制种子萌发、幼苗形态构建以及主根伸长的生长发育过程,并且这些过程依赖于 CARK11 的磷酸激酶活性.

干旱是影响植物生长和发育的一种主要渗透胁迫,会导致农作物产量的严重损失. ABA 信号转导对于干旱胁迫响应亦十分重要,植物抵御干旱最重要的途径是叶片气孔的关闭,保卫细胞膨压和微丝动态变化是调节气孔开闭的关键参数^[10, 11]. 植物在遭遇干旱时,叶片中的 ABA 迅速增加,ABA-RCARs-PP2Cs 三元复合物的形成破坏了 PP2C 和开放气孔 1 (Open Stomata, OST1) 的结合,从而释放活性 OST1 激酶,OST1 激活阴离子通道蛋白 (Slow Anion Channel Associated 1, SLAC1)使膜去极化,导致气孔膨压降低,最终气孔闭合^[12-14]. 在本文中,干旱实验结果显示 CARK11 功能突变后表现为不耐旱,而过表达则相比野生型更耐旱,可能是突变体中气孔关闭缓慢,水分散失更多,而过表达气孔关闭非常灵敏,从而相对保留更多的水分,表明 CARK11 在干旱胁迫响应中的正调控作用. 结合 ABA 对干旱胁迫的

响应,推测 CARK11 可能通过激活 ABA 受体诱导 ABA 信号通路,从而调控气孔的关闭.

本文结果进一步证明 CARK11 确实参与 ABA 通路,通过磷酸化 ABA 受体的方式介导拟南芥的生长发育和胁迫反应. 在小麦与水稻等应用作物中,CARKs 家族同源物参与调控 ABA 信号的研究相对很少,因此本文阐明拟南芥 CARK11 在 ABA 核心信号通路中发挥的调控作用为水稻等相关研究提供模板,从而为水稻与小麦等重要作物的种子萌发、根系生长以及干旱胁迫等研究奠定理论基础,对于农业生产具有一定的意义.

参考文献:

[1] Park S Y, Fung P, Nishimura N, *et al.* Absciscic acid inhibits PP2Cs via the PYR/PYL family of ABA binding START proteins [J]. *Science*, 2009, 324: 1068.

[2] Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, *et al.* Regulators of PP2C phosphatase activity function as absciscic acid sensors [J]. *Science*, 2009, 324: 1064.

[3] Hauser F, Li Z, Waadt R, *et al.* Snapshot: Absciscic acid signaling [J]. *Cell*, 2017, 171: 1708.

[4] Li X, Xie Y, Zhang Q, *et al.* Monomerization of absciscic acid receptors through CARKs-mediated phosphorylation [J]. *New Phytol*, 2022, 235: 533.

[5] 黄彦菱, 姜雅淇, 李小意, 等. 拟南芥 CARK 家族响应脱落酸信号的研究 [J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2021, 58: 206.

[6] Komatsu K, Takezawa D, and Sakata Y. Decoding ABA and osmostress signalling in plants from an ev-

olutionary point of view [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 43: 2894.

[7] Chen K, Li G J, Bressan R A, *et al.* Absciscic acid dynamics, signaling, and functions in plants [J]. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 25.

[8] Wang P, Zhao Y, Li Z, *et al.* Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response [J]. *Mol Cell*, 2018, 69: 100.

[9] Chen H H, Qu L, Xu Z H, *et al.* EL1-like casein kinases suppress ABA signaling and responses by phosphorylating and destabilizing the ABA receptors PYR/PYLs in Arabidopsis [J]. *Mol Plant*, 2018, 11: 706.

[10] Zhao S, Jiang Y, Zhao Y, *et al.* Casein kinase1-like protein2 regulates actin filament stability and stomatal closure via phosphorylation of actin depolymerizing factor [J]. *Plant Cell*, 2016, 28: 1422.

[11] Lim C W, Baek W, Jung J, *et al.* Function of ABA in stomatal defense against biotic and drought stresses [J]. *Int J Mol Sci*, 2015, 16: 15251.

[12] Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, *et al.* Absciscic acid: emergence of a core signaling network [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 651.

[13] Hubbard K E, Nishimura N, Hitomi K, *et al.* Early absciscic acid signal transduction mechanisms: Newly discovered components and newly emerging questions [J]. *Genes Dev*, 2010, 24: 1695.

[14] Lee S C, Lan W, Buchanan B B, *et al.* A protein kinase-phosphatase pair interacts with an ion channel to regulate ABA signaling in plant guard cells [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 21419.

引用本文格式:

中 文: 黄亚玲, 李小意, 陈丽, 等. 拟南芥 CARK11 参与 ABA 介导的生理功能研究[J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2023, 60: 026004.

英 文: Huang Y L, Li X Y, Chen L, *et al.* CARK11 involves in ABA-mediated physiological functions in *Arabidopsis* [J]. *J Sichuan Univ: Nat Sci Ed*, 2023, 60: 026004.