

# 泛素/26S 蛋白酶体途径调节非生物胁迫的研究进展

朱美娇<sup>1</sup>, 张海玲<sup>2</sup>, 徐香玲<sup>1</sup>, 张会新<sup>1</sup>, 姚琳<sup>1</sup>, 王全伟<sup>1</sup>

(1. 哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 黑龙江 哈尔滨 150025; 2. 黑龙江省农业科学院 草业研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086)

**摘要:**随着环境的恶化和资源的匮乏, 非生物胁迫已成为制约植物生长和发育的重要因素, 严重影响农作物的产量和农产品的品质。泛素/26S 蛋白酶体途径(ubiquitin/26S proteasome pathway, UPP)通过特异地降解泛素化修饰的蛋白质, 介导了植物生长发育的诸多方面, 并在植物应对非生物胁迫过程中起关键的调控作用。该文主要概述了泛素/26S 蛋白酶体途径及其调控植物响应非生物胁迫机制的研究进展。

**关键词:**泛素; 26S 蛋白酶体; 非生物胁迫

**中图分类号:**Q 946.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)03-0188-05

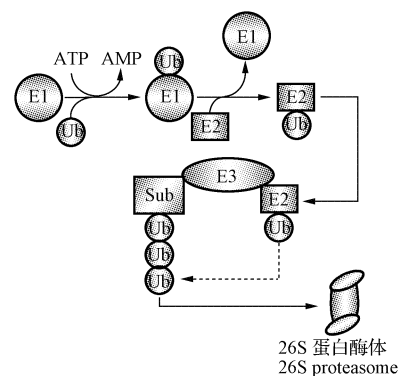
非生物胁迫是威胁农作物生长的重要因素之一, 也是当前植物科学中研究的最活跃的领域之一。泛素/26S 蛋白酶体途径作为一个蛋白质翻译后修饰的重要途径, 介导所有真核生物的生长和发育, 并且对植物应对逆境胁迫具有重要的调控作用。基因组测序在一定程度上表明了植物蛋白依赖泛素/26S 蛋白酶体途径调节的生物过程。例如, 有超过 6% 的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)蛋白质的编码基因与泛素/26S 蛋白酶体系统相关<sup>[1]</sup>。文章综述了泛素/26S 蛋白酶体途径参与非生物胁迫调控的研究进展, 并且对未来的研究方向进行了展望, 以期为进一步研究植物应对非生物胁迫的调控机制提供一个新的线索。

## 1 泛素

泛素最初是在 1975 年被 Goldstein 等<sup>[2]</sup>从小牛的胰脏中分离出来的, 它是一个由 76 个氨基酸所组成的小分子蛋白, 分子量大约为 8.5 kDa, 具有高度的保守性, 并且其氨基酸序列在植物当中是不变的<sup>[3]</sup>。后来科学家们发现泛素广泛的存在于所有的真核生物中, 因此得名泛素。其主要功能是标记需要被分解掉的蛋白质, 使其被水解。当附有泛素的蛋白质移动到桶状的蛋白酶体的时候, 蛋白酶就会将该蛋白质水解。泛素也可以标记跨膜蛋白, 如受体, 将其从细胞膜上除去。

## 2 泛素/26S 蛋白酶体途径的主要成员

泛素/26S 蛋白酶体途径主要由泛素激活酶 E1、泛素结合酶 E2、泛素连接酶 E3 及 26S 蛋白酶体组成。泛素分子主要通过泛素激活酶 E1、泛素结合酶 E2 以及泛素连接酶 E3 将靶蛋白泛素化, 泛素化的蛋白最后被 26S 蛋白酶体特异性的识别和降解<sup>[4]</sup>, 见图 1。



注: E1: 泛素激活酶; E2: 泛素结合酶; E3: 泛素连接酶; Ub: 泛素; ATP: 三磷酸腺苷; AMP: 磷酸腺苷; Sub/Substrate: 底物; 26S proteasome: 26S 蛋白酶体; Sub: 底物。

Note: E1: Ubiquitin-activating enzyme; E2: Ubiquitin-conjugating enzyme; E3: Ubiquitin-protein ligating enzyme; Ub: Ubiquitin; ATP: Adenosine-triphosphate; AMP: Adenosine-monophosphate; Sub: Substrate.

图 1 泛素/26S 蛋白酶体途径循环过程

Fig. 1 The ubiquitin/26S proteasome pathway

### 2.1 泛素激活酶 E1

泛素/26S 蛋白酶体降解途径首先是由泛素激活酶 E1 作用开始的<sup>[5]</sup>, 泛素激活酶 E1 激活了游离的泛素。研究表明, 泛素激活酶 E1 对靶蛋白的识别几乎没有特异性<sup>[6]</sup>。约有 1 100 个氨基酸, 是一个保守的多肽, 并且含有位置固定的并且保守的半胱氨酸残基。E1 通过分

**第一作者简介:**朱美娇(1990-), 女, 硕士研究生, 研究方向为分子遗传学。E-mail: 280737098@qq.com.

**责任作者:**王全伟(1978-), 女, 博士, 副教授, 研究方向为分子遗传学。E-mail: wqw125@126.com.

**基金项目:**黑龙江省教育厅面上资助项目(12511154)。

**收稿日期:**2014-09-17

子内的 ATP 依赖的反应结合泛素,产生一个高能的 E1-硫醇酯~泛素媒介。被激活的泛素分子随后被转移到泛素结合酶 E2 上。

## 2.2 泛素结合酶 E2

在植物的泛素化过程中,泛素结合酶 E2 的作用是非常重要的,泛素从 E1 转移到 E2 保守的 Cys 侧链上是泛素化必不可缺的过程<sup>[7]</sup>,随后 E2 再将泛素传递给相应的泛素连接酶 E3。泛素结合酶 E2 是一个多基因家族,活性部位为半胱氨酸,植物基因组编码的 E2 基因有 37 个以及 8 个 *E2-like* 基因,部分 E2 成员在细胞特定过程中发挥作用<sup>[8]</sup>,但 E2 的全部作用尚不清楚。每个 E2 蛋白都含有一个保守的大约 150 个氨基酸的核心结构域,结构域的中央就是决定 E2 功能的半胱氨酸残基。E2 分为四大类,第一类只含有 UBC 结构域。第二类有 1 个 C-端延伸,起到定位蛋白质的作用,细胞膜上的 UBC6 就属于这类。第三类有 1 个 N-端延伸。其余的归为第四类。还有一些与数据库中的泛素结合酶互相矛盾。

## 2.3 泛素连接酶 E3

泛素连接酶 E3 是催化泛素与底物蛋白结合所需要的第 3 个酶。高度保守的泛素连接酶 E3 识别特定的需要被泛素化的靶蛋白,并催化泛素分子从 E2 转移到靶蛋白上<sup>[9]</sup>,随之在靶蛋白上形成多聚泛素链,即泛素化。E3 是一个庞大的蛋白家族,目前已经发现的 E3 家族主要有 2 类:包括占多数的 RING/U-box 家族<sup>[10]</sup>和 HECT (homologous to E6AP C terminus) 家族<sup>[11]</sup>。其中 RING/U-box 类型的 E3 含有典型的 RING 指结构域(Ring-finger motif),其又可以分为单个亚基的 RING 蛋白和多亚基的 RING 蛋白,其中包括 SCF 复合物 F-box、cullin、skp、后期促进复合物 APC、CUL3-BTB、CUL4-DDB 等<sup>[12]</sup>。HECT 结构域的 E3 广泛存在于植物中,但目前对其功能和底物研究尚鲜见<sup>[13]</sup>。现有的研究表明,

植物的泛素连接酶 E3 涉及对植物生长发育和逆境胁迫响应等过程中关键步骤的控制,如胚胎发生<sup>[14-15]</sup>、开花<sup>[16-17]</sup>、激素信号转导<sup>[18-20]</sup>、细胞周期调节<sup>[21-23]</sup>、光信号调节<sup>[24-25]</sup>、冷胁迫<sup>[26]</sup>、植物细胞程序化死亡<sup>[27-28]</sup>、自交不亲和<sup>[29-31]</sup>以及植物与病原菌相互作用<sup>[32-34]</sup>等过程。

## 2.4 26S 蛋白酶体

26S 蛋白酶体的分子量为 2MD 是一个蛋白酶复合体。泛素化的蛋白通常通过 26S 蛋白酶体进行降解<sup>[35]</sup>。它是一个由 2 个 19S 和 1 个 20S 亚单位组成的桶状的结构<sup>[36]</sup>,19S 为调节亚单位,位于桶状结构的两端,识别多聚泛素化蛋白并使其去折叠。19S 亚单位上还具有一种去泛素化的同功肽酶,使底物去泛素化。20S 为催化亚单位,位于 2 个 19S 亚单位的中间,其活性部位处于桶状结构的内表面,可避免细胞环境的影响。泛素/26S 蛋白酶体系统可以作用于数量巨大的靶蛋白,最后被标记的蛋白质被 26S 蛋白酶体分解为较小的多肽、氨基酸以及可以重复使用的泛素。而多泛素化后的蛋白质是如何被蛋白酶体所识别的,这一机制还没有完全弄清楚。

## 3 泛素/26S 蛋白酶体降解途径与非生物胁迫之间的关系

植物在其生长周期中受到很多非生物因素的胁迫和制约,包括干旱、盐碱、重金属、营养缺乏、高温或者霜冻等。这些因素会造成植物的损伤和各种异常的蛋白质的积累,使细胞的结构和功能破坏,影响细胞的各种代谢功能和生长发育。这些细胞内虽然有许多自我防御系统,以此来清除体内有害的自由基,但是一旦这些异常的限制植物生长发育的蛋白质累计过高,就需要蛋白质降解系统来清除。而泛素/26S 蛋白酶体降解途径对于清除异常蛋白质维护细胞的稳定性具有重要的作用,成为植物应对非生物胁迫的一种重要的调控途径(表 1)。

表 1 参与非生物胁迫反应的泛素/26S 蛋白酶体降解途径相关酶

Table 1 Abiotic stress responses involved in the ubiquitin/26S proteasome degradation pathway enzymes

基因	类型	物种	胁迫方式	胁迫反应	与 ABA 信号关系	参考文献
<i>LeUBC1</i>	E2	番茄	热、金属	正调控	—	[37]
<i>SDIR1</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	依赖	[39]
<i>AtAIRP1</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	依赖	[40]
<i>RHA2a,RHA2b</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	依赖	[41]
<i>AtAIRP3/LOG2</i>	RING-finger	拟南芥	盐、干旱	正调控	依赖	[42]
<i>XERICO</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	依赖	[43]
<i>Ram1 H1</i>	RING-finger	胡椒	干旱	正调控	—	[44]
<i>RGLG2</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	—	[45]
<i>ZmGW2</i>	RING-finger	玉米	盐、干旱、低温	—	—	[46]
<i>DRIP1,DRIP2</i>	RING-finger	拟南芥	干旱	正调控	—	[47-48]
<i>AtPUB18</i>	U-box	拟南芥	干旱	负调控	—	[50]
<i>AtPUB19</i>	U-box	拟南芥	干旱	负调控	—	[49]
<i>PUB22,PUB23</i>	U-box	拟南芥	干旱	正调控	—	[51]
<i>DOR</i>	F-box	拟南芥	干旱	负调控	依赖	[52]
<i>NLA</i>	RING-finger	拟南芥	缺素	正调控	—	[53]

一些非生物胁迫因素,如干旱、重金属、高温等均能够诱导植物泛素结合酶 E2 基因表达,使植物对不良环境的适应能力大大加强。植物 E2 蛋白基因 *LeUBC1*,是首次从番茄(*Lycopersicon esculentum*) cDNA 文库中分离的,在热激和重金属诱导下表达增强<sup>[37]</sup>,这说明在这些非生物胁迫的条件下,E2 蛋白可能参与了异常蛋白的降解过程。徐晨曦等<sup>[38]</sup>从耐盐灌木柽柳(*Tamarix androssowii*)中获得了 E2 基因,异源表达证明了该基因能明显提高烟草的耐旱性。

很多干旱和高盐诱导基因可以被 ABA 诱导,许多 ABA 诱导基因的启动子区包括一个保守的 ABA 应答的顺式作用元件 ABRE,ABRE 转录因子能够结合 ABRE 调控 ABA 诱导基因的表达,从而参与植物的胁迫应答。ABA 可诱导某些酶的重新合成而增加植物的抗冷性、抗涝性和抗盐性。目前已经有许多证明泛素连接酶 E3 参与了 ABA 信号转导途径,而植物通过此途径能够适应环境胁迫。

研究表明,ABA 信号对拟南芥中的 *SDIR1*、*AtAIRP1*、*RHA2a* 和 *RHA2b* 都是起到了正调控的作用,植物如果缺乏了这些 RING-type E3 植物对 ABA 是不敏感的,而过度表达了这些基因的转基因植物对 ABA 都是相当敏感的。过量的表达了 *SDIR1*、*AtAIRP1* 或 *RHA2a* 或 *RHA2b* 的植物通过 ABA 诱导气孔关闭来增强了对外界干旱的抗性<sup>[39-41]</sup>。

在拟南芥中,Kim 等<sup>[42]</sup>分离了一个 RING 型 E3 泛素连接酶 *AtAIRP3/LOG2*,其高盐、和干旱胁迫下均上调表达,并且可被 ABA 所诱导。但在 35S : *AtAIRP3-RNAi* 转基因植株和 *atairp3/log2-2* 突变体中,由于该基因的表达被抑制,导致植株对干旱和高盐高度敏感,由 ABA 介导的气孔关闭也减弱的,这些都表明 *AtAIRP3/LOG2* 调节 ABA 介导的高盐、干旱胁迫的耐受性。

拟南芥 *XERICO* 编码的是 RING 型的 E3 泛素连接酶,在拟南芥中过表达 *XERICO* 使植株对干旱胁迫的耐受性明显增强,ABA 合成的关键基因 *AtNCED3* 的表达相对于野生型也更加快速而强烈,导致植株中 ABA 的含量大大增加,说明 *XERICO* 可能通过正调控 ABA 的生物合成,从而正调控植物的干旱胁迫响应过程<sup>[43]</sup>。

干旱胁迫诱导蛋白 *Ram1H1* 是一个 RING-finger 类型的泛素连接酶,该蛋白定位在内质网膜上。拟南芥中过表达该基因使植株对干旱的耐受性显著增强,且该基因的过表达抑制了水通道蛋白 *PIP2;1* 从内质网到细胞膜的运输,导致原生质体和转基因拟南芥中 *PIP2;1* 的积累水平下降。酵母双杂交试验表明 *PIP2;1* 可以和 *Rma1H1* 互作,*Rma1H1* 介导了 *PIP2;1* 体外泛素化。这些研究结果说明 *Rma1H1* 通过降解水通道蛋白 *PIP2;1*

正调控了植物的干旱胁迫响应过程<sup>[44]</sup>。

在拟南芥中发现了一个具有 RING 结构域的 E3 泛素连接酶 *RGLG2*,体外泛素化试验表明,*RGLG1* 介导了干旱诱导转录因子 *AtERF53* 通过 26S 蛋白酶体途径进行降解。在构建的拟南芥 *rglglrglg2* 双突变体中,*AtERF53*-绿色荧光蛋白稳定表达,植株抗旱性相对于野生型大大增强。可见,*RGLG2* 通过介导 *AtERF53* 转录活性负调控干旱胁迫响应过程<sup>[45]</sup>。

玉米(*Zea mays*) RING 型 E3 泛素连接酶基因 *ZmGW2* 在苗期不同胁迫处理(干旱、高盐、低温、ABA)下,在叶中和根中均被诱导表达。在干旱胁迫下该基因在前期表现出上调表达,而后表达量逐渐下降;在高盐和低温胁迫下,该基因在根中和叶中的表达模式模式明显不同,且也可以被 ABA 诱导表达<sup>[46]</sup>。

在拟南芥中,转录因子 *DREB1A/CBF3* 和 *DREB2A* 与冷和干旱胁迫应答基因的顺式作用元件 *DRE/CRT* 特异性的结合<sup>[47]</sup>。用酵母双杂交方法筛选到与 *DREB2A* 互作的 2 个 RING-finger E3 泛素连接酶 *DRIP1* 和 *DRIP2*。体外泛素化试验表明,*DRIP1* 和 *DRIP2* 都可以介导 *DREB2A* 的泛素化修饰。在拟南芥中过表达 *DRIP1* 基因,*DREB2A* 调控的干旱响应基因的表达受到了明显的抑制,双突变 *drip1;drip2* 则增强了 *DREB2A* 调控的干旱基因的表达,提高了植物的抗旱能力,说明 *DRIP1* 和 *DRIP2* 通过降解干旱正调节因子 *DREB2A* 而对植物的干旱胁迫响应过程起到了负调控的作用<sup>[48]</sup>。

拟南芥中 U-box E3 泛素连接酶 *AtPUB18* 和 *AtPUB19* 是同源的,二者是 ABA 介导的气孔关闭和干旱胁迫诱导的负调节子<sup>[49-50]</sup>。*atpub18-2atpub19-3* 双突变植株相对于其中任何一个单突变植株对 ABA 更加敏感,并且抗旱能力大大增强。双突变体植株气孔关闭,对  $H_2O_2$  敏感,对钙表现不敏感,这说明在 ABA 信号转导通路下游的  $H_2O_2$  和钙的上游 *AtPUB18* 和 *AtPUB19* 产生了负调控作用<sup>[50]</sup>。

U-box E3 泛素连接酶基因 *PUB22* 和 *PUB23* 在拟南芥中的过表达会使拟南芥植株对干旱超敏感,*PUB22* 和 *PUB23* 可以通过泛素化 *RPN12a* 来共同参与控制干旱信号转导的途径<sup>[51]</sup>。

在 SCF 复合体中,F-box 起到负责识别底物的作用。在拟南芥中鉴别到的一个 F-box 蛋白 *DOR* 是 ABA 通路中的一个负调节子。对野生型来说,*dor* 突变体对 ABA 更加敏感,使植物的气孔关闭,从而增强植物对干旱的耐受性。相反,*DOR* 过表达的植物对干旱胁迫更加的敏感,说明 *DOR* 负调控植物的干旱胁迫响应<sup>[52]</sup>。

此外,在一些缺素条件下,蛋白的泛素化也发挥了重要的作用。*NLA* 基因编码了一个 RING-型的泛素连



接酶,该蛋白通过在细胞核内与 AtUBC8 蛋白互作来调控拟南芥适应外界的低氮反应,当 *NLA* 基因的 RING 结构域发生突变时,*NLA* 蛋白由于亚细胞定位发生相应的改变使其不能与 AtUBC8 蛋白互作,*nla* 突变体表现对低氮超敏感,丧失了对低氮环境的基本适应性反应<sup>[53]</sup>。

#### 4 问题与展望

泛素/26S 蛋白酶体介导的蛋白质特异降解途径不但对植物抵御非生物胁迫有着重要的作用,对植物的生长发育的一系列过程也有着重要的影响,包括植物激素信号转导、光形态建成、植物衰老、细胞周期调控、自交不亲和反应、花发育、生物钟节律等<sup>[54]</sup>。这说明研究植物泛素-蛋白酶体降解途径是非常必要而且重要的。就对植物抵御非生物胁迫而言,目前已经证明越来越多的 E2、E3 被发现参与其中,但在植物基因组中,泛素/26S 蛋白酶体降解途径组分的编码基因是一个庞大的基因家族,迄今为止,只有少部分基因的功能被阐明,大量基因的功能还有待开发。另外,泛素化的作用机制、过程如何及与泛素连接酶 E3 作用的靶蛋白的研究尚少,E3 识别靶蛋白是什么机制,阐明这些问题将有助于进一步了解泛素/26S 蛋白酶体降解途径在植物应对非生物胁迫中的调控作用,为植物抗逆遗传育种提供基因资源和理论指导。

(该文作者还有张必弦,单位同第二作者。)

#### 参考文献

- [1] Wendy J L, Sophia L S. Abiotic stress tolerance mediated by protein ubiquitination[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(2): 599-616.
- [2] Goldsterin G, Sxheid M, Hammerling V, et al. Isolation of a polypeptide that has lymphocyte-differentiating properties and is probably represented universally in living cells[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1975, 72(1): 11.
- [3] Callis J T, Carpenter J, Chin W S J, et al. Structure and evolution of genes encoding polyubiquitin and ubiquitin-like proteins in *Arabidopsis thaliana* ecotype Columbia[J]. Genetics, 1995, 139(2): 921-939.
- [4] 刘锴栋,袁长春. 泛素/26S 蛋白酶体途径及其在植物生长发育中的功能[J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(6): 1219-1228.
- [5] Herskho A, Ciechanover A. The ubiquitin system[J]. Annual Review Of Biochemistry, 1998, 67: 425-479.
- [6] Hafield P M, Gosink M M, Carpenter T B, et al. The ubiquitin-activating enzyme (E1) gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Journal, 1997, 11(2): 213-226.
- [7] Attaix D, Combart L, Pouch M N, et al. Cellular control of ubiquitin-proteasome-dependent proteolysis[J]. Indian Journal of Animal Sciences, 2002, (E. Suppl. 2): 56-63.
- [8] Xu L, Menard R, Berr A, et al. The E2 ubiquitin-conjugating enzymes, AtUBC1 and AtUBC2, play redundant roles and are involved in activation of FLC expression and repression of flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Journal, 2009, 57: 279-288.
- [9] 杨娜,侯巧明,南洁,等. 泛素连接酶的结构与功能研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 2008, 35(1): 14-20.
- [10] Petroski M D, Deshaies R J. Function and regulation of culling-RING ubiquitin ligases[J]. Nat Reviews Molecular Cell Biology, 2005, 6(1): 9-20.
- [11] Zheng N A. Closer look of the HECTic ubiquitin ligases[J]. Structure, 2003, 11(1): 5-65.
- [12] Vierstra R D. The ubiquitin-26S proteasome system at the nexus of plant biology[J]. Nat Reviews Molecular Cell Biology, 2009(10): 385-397.
- [13] Bates P W, Vierstra R D. UPL1 and 2, two 405 kDa ubiquitin-protein ligases from *Arabidopsis thaliana* related to the HECT-domain protein family [J]. Plant Journal, 1999, 20(2): 183-195.
- [14] Book A J, Smalle J, Lee K H, et al. The RPN5 subunit of the 26S proteasome is essential for gametogenesis, sporophyte development, and complex assembly in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21(2): 460-478.
- [15] Zhang Y, Feng S, Chen F, et al. *Arabidopsis* DDB1-CUL4 ASSOCIATED FACTOR1 forms a nuclear E3 ubiquitin ligase with DDB1 and CUL4 that is involved in multiple plant developmental processes[J]. Plant Cell, 2008, 20(6): 1437-1455.
- [16] Vega-Sánchez M E, Zeng L R, Chen S B. SPIN1, a K homology domain protein negatively regulated and ubiquitinated by the E3 ubiquitin ligase SPL11, is involved in flowering time control in rice[J]. Plant Cell, 2008, 20(6): 1456-1469.
- [17] Pake B S, Eo H J, Jang I C, et al. Ubiquitination of LHY by SINAT5 regulates flowering time and is inhibited by DET1[J]. Biochemical And Biophysical Research Communications, 2010, 398(2): 242-246.
- [18] 宋素胜, 谢道昕. 泛素蛋白酶体途径及其对植物生长发育的调控[J]. 植物学通报, 2006, 23(5): 564-577.
- [19] Dreher K, Callis J. Ubiquitin, Hormones and biotic stress in plants[J]. Annals of Botany, 2007, 99(5): 787-822.
- [20] Santer A, Estelle M. The ubiquitin-proteasome system regulates plant hormone signaling [J]. Plant Journal, 2010, 61(6): 1029-1040.
- [21] Liu J J, Zhang Y Y, Qin G J, et al. Targeted degradation of the cyclin-dependent kinase inhibitor ICK4/KRP6 by RING-type E3 ligases is essential for mitotic cell cycle progression during *Arabidopsis* gametogenesis[J]. Plant Cell, 2008, 20(6): 1538-1554.
- [22] Ren H, Santner A, Pozo J C, et al. Degradation of the cyclin-dependent kinase inhibitor KRP1 is regulated by two different ubiquitin E3 ligases[J]. Plant Journal, 2008, 53(5): 705-716.
- [23] Lai J B, Chen H, Teng K L, et al. RKP, a RING finger E3 ligase induced by BSCTV C4 protein, affects geminivirus infection by regulation of the plant cell cycle[J]. Plant Journal, 2009, 57(5): 905-917.
- [24] Henriques R, Jang I C, Chua N H. Regulated proteolysis in light-related signaling pathways[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(1): 49-56.
- [25] Hoecker U. Regulated proteolysis in light signaling[J]. Current Opinion In Plant Biology, 2005, 8(5): 469-476.
- [26] Dong C H, Agarwal M, Zhang Y Y, et al. The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1[J]. Proceedings of The National Academy of Sciences United States of America, 2006, 103(21): 8281-8286.
- [27] Lin S S, Martin R, Mongrand S, et al. RING1 E3 ligase localizes to plasma membrane lipid rafts to trigger FBL-induced programmed cell death in *Arabidopsis* [J]. Plant Journal, 2008, 56(4): 550-561.
- [28] Zeng L R, Qu S H, Bordeos A, et al. Spotted leaf11, a negative regulator of plant cell death and defense, encodes a U-box/armadillo repeat protein endowed with E3 ubiquitin ligase activity[J]. Plant Cell, 2004, 16(10): 2795-2808.
- [29] Qiao H, Wang H Y, Zhao L, et al. The F-box protein AhSLF-S2 physically

interacts with SRNases that may be inhibited by the ubiquitin/26S proteasome pathway of protein degradation during compatible pollination in *Antirrhinum* [J]. *Plant Cell*, 2004, 16(3):582-595.

[30] 于晓敏, 蓝兴国, 李玉花. 泛素/26S蛋白酶体途径与显花植物自交不亲和反应[J]. *植物学通报*, 2006, 23(2):197-206.

[31] Zhang Y J, Zhao Z H, Xue Y B. Roles of proteolysis in plant self-incompatibility[J]. *Annual Review of Biology*, 2009, 60:21-42.

[32] Craig A, Ewan R, Mesmar J, et al. E3 ubiquitin ligases and plant innate immunity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(4):123-132.

[33] Trujillo M, Shirasu K. Ubiquitination in plant immunity[J]. *Current Opinion In Plant Biology*, 2010, 13(4):402-408.

[34] Zeng L R, Vega-Sánchez M E, Zhu T, et al. Ubiquitination-mediated protein degradation and modification: an emerging theme in plant-microbe interactions[J]. *Cell Research*, 2006, 16(5):413-426.

[35] Smalle J, Vierstra R D. The ubiquitin 26S proteasome proteolytic pathway[J]. *Annual Review of Biology*, 2004, 55:555-590.

[36] Miller J, Gordon C. The regulation of proteasome degradation by multi-ubiquitin chain binding proteins[J]. *FEBS Lett*, 2005, 579(15):3224-3230.

[37] Feussner K, Feussner I, Leopold I, et al. Isolation of a cDNA coding for an ubiquitin-conjugating enzyme UBC1 of tomato-the first stress-induced UBC of higher plants[J]. *FEBS Lett*, 1997, 409(2):211-215.

[38] 徐晨曦, 姜静, 刘甜甜, 等. 柃柳泛素结合酶基因(E2s)的序列分析及功能验证[J]. *东北林业大学学报*, 2007, 35(11):1-4.

[39] Zhang Y, Yang C H, Li Y Y, et al. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell Online*, 2007, 19(6):1912-1929.

[40] Ryu M Y, Cho S K, Kim W T. The *Arabidopsis* C3H2C3-Type RING E3 Ubiquitin Ligase AtAIRP1 Is a Positive Regulator of an Abscisic Acid-Dependent Response to Drought Stress[J]. *Plant Physiology Preview*, 2010, 154(4):1983-1997.

[41] Li H M, Jiang H L, Bu Q Y, et al. The *Arabidopsis* RING Finger E3 Ligase RHA2b Acts Additively with RHA2a in Regulating Abscisic Acid Signaling and Drought Response1[J]. *Plant Physiology Preview*, 2011, 156(2):550-563.

[42] Kim J H, Kim W T. The *Arabidopsis* RING E3 ubiquitin ligase AtAIRP3/LOG2 participates in positive regulation of high salt and drought stress responses[J]. *Plant Physiology Preview*, 2013(21):3.

[43] Ko J H, Yang S H, Han K H. Upregulation of an *Arabidopsis* RING-H2 gene, XERICO, confers drought tolerance through increased abscisic acid biosynthesis[J]. *Plant Journal*, 2006, 47(3):343-355.

[44] Lee H K, Cho S K, Son O, et al. Drought stress-induced *Rma1H1*, a RING membrane-anchor E3 ubiquitin ligase homolog, regulates aquaporin levels via ubiquitination in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *The Plant Cell Online*, 2009, 21(2):622-641.

[45] Cheng M C, Heseh E J, Chen J H, et al. *Arabidopsis* RGLG2, functioning as a RING E3 ligase, interacts with AtERF53 and negatively regulates the plant drought stress response[J]. *Plant Physiology Preview*, 2012, 158(1):363-375.

[46] 刘方方, 姜涛. 玉米中 RING 型 E3 泛素连接酶基因 ZmGW2 的表达分析[J]. *玉米科学* 2013, 21(2):47-51.

[47] Sakuma Y, Maruyama K, Osakabe Y, et al. Functional analysis of an *Arabidopsis* transcription factor, DREB2A, involved in drought-responsive gene expression[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(5):1292-1309.

[48] Qin F, Sakuma Y, Tran L S P, et al. *Arabidopsis* DREB2A-interacting proteins function as RING E3 ligases and negatively regulate plant drought stress-responsive gene expression[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(6):1693-1707.

[49] Liu Y C, Wu Y R, Huang X H, et al. AtPUB19, a U-Box E3 ubiquitin ligase, negatively regulates abscisic acid and drought responses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2011, 4(6):938-946.

[50] Seo D H, Ryu M Y, Jammes F, et al. Roles of four *Arabidopsis* U-box E3 ubiquitin ligases in negative regulation of ABA-mediated drought stress responses[J]. *Plant Physiology Preview*, 2012, 160:556-568.

[51] Cho S K, Ryu M Y, Song C, et al. *Arabidopsis* PUB22 and PUB23 are homologous U-Box E3 ubiquitin ligases that play combinatory roles in response to drought stress[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(7):1899-914.

[52] Zhang Y, Xu W Y, Li Z H, et al. F-box protein DOR functions as a novel inhibitory factor for abscisic acid-induced stomatal closure under drought stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology Preview*, 2008, 148(4):2121-2133.

[53] Peng M S, Hannam C, Gu H L, et al. A mutation in NLA, which encodes a RING-type ubiquitin ligase, disrupts the adaptability of *Arabidopsis* to nitrogen limitation[J]. *Plant Journal*, 2007, 50(2):320-337.

[54] 宁约瑟, 王国梁, 谢旗. 泛素连接酶 E3 介导的植物干旱胁迫反应[J]. *植物学报*, 2011(6):606-616.

## Research Advance in the Ubiquitin/26S Proteasome Pathway Regulating Abiotic Stress

ZHU Mei-jiao<sup>1</sup>, ZHANG Hai-ling<sup>2</sup>, XU Xiang-ling<sup>1</sup>, ZHANG Hui-xin<sup>1</sup>, YAO Lin<sup>1</sup>, WANG Quan-wei<sup>1</sup>, ZHANG Bi-xian<sup>2</sup>

(1. College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang 150025; 2. Institute of Grassland, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

**Abstract:** With the environmental degradation and resource scarcity, abiotic stress has become an important factor in restricting the plant growth and development, and it has the serious impact on crop yields and the quality of agricultural products. Ubiquitin/26S proteasome pathway (UPP) mediates many aspects of plant growth and development by specifically degrading the ubiquitin-modified proteins, and it plays a pivotal regulatory role in the response to abiotic stress. This paper provided an overview of the ubiquitin/26S proteasome pathway and its research progress on the mechanism of regulating plant responding abiotic stress.

**Keywords:** ubiquitin; 26S proteasome; abiotic stress