植物NRP蛋白在逆境胁迫中的作用

吴艳莹¹, 龚清秋^{2*}, 刘新奇^{1*}

1. 南开大学生命科学学院生物化学与分子生物学系, 天津 300071;

2. 南开大学生命科学学院植物生物学和生态学系, 天津 300071

* 联系人, E-mail: gongq@nankai.edu.cn; liu2008@nankai.edu.cn

收稿日期: 2019-07-24; 接受日期: 2019-08-07; 网络版发表日期: 2019-09-09

摘要 植物体由于本身的固着式生长, 当其面临外界的各种环境胁迫时, 不断地进化出完善的应对机制来保持自身正常的生长发育. 随着对植物抗逆胁迫响应机制的深入研究, 许多响应机制被发现, 尤其最近一个在植物中高度保守的新的信号分子NRP(N-rich protein)的发现, 为植物逆境胁迫响应机制的进一步研究提供了分子基础, 从而有助于作物的改良和增产. 本文主要对NRP蛋白的发现过程和序列结构分析、参与植物逆境响应相关的信号转导途径以及已知的分子机制研究等方面做一简要的综述.

关键词 DCD/NRP, 植物细胞凋亡, 逆境胁迫响应, 脱落酸

多变和恶劣的环境条件严重影响着植物的生长, 如温度变化、干旱、洪涝、盐碱等, 从而造成世界范围内相关农作物的大量减产^[1,2]. 然而植物不是被动地接受这些非生物胁迫, 相反, 在长期进化的过程中, 它们不断完善自己的感知能力与响应机制, 通过不断改进自己的基因表达模式来维持细胞稳态, 从而顺利地应对这些环境胁迫. 这一现象即为植物的抗逆反应过程^[3]. NRP蛋白(N-rich protein)是一种在植物体内响应胁迫并引起细胞凋亡的蛋白^[4,5], 它具有很强的亲水性, 没有跨膜区^[6]. 它的N端含有约25%的天冬酰胺, 因此被称为N-Rich Protein. 另外, 它还含有预测的N-糖基化位点和豆蔻酰化位点^[6,7]. 此外, 该蛋白在C端包含一个高度保守的称为DCD(development and cell death)的结构域, 约130个氨基酸长度, 其中包含一些主要的不变区^[5], 如图1所示. DCD结构域最早是由Raimund

Tenhaken对大豆中的NRP蛋白进行序列分析得到并命名. 除大豆外, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)中的NRP也都含有这个结构域, 如图2所示. 在其他植物, 如葡萄柚(*Citrus paradisi*)和胡萝卜(*Daucus carota*)中, 极其相似的同源结构也可以被发现, 但其功能都是未知的^[6,8]. 通过EST(expressed sequence tag)序列分析, 发现在硅藻(*Thalassiosira pseudonana*)中存在一个DCD较远关系的类似结构域, 从而推测DCD结构域存在于植物进化早期, 且随着植物生物体对多变环境的不断适应, DCD结构域被植物体本身不断优化, 成为在高等植物中相对保守且发挥重要作用的分子结构单元^[5]. 对NRP生物学功能的研究表明DCD/NRP在植物激素的响应、胚胎发育以及病原体和臭氧引发的程序性细胞死亡中起到了至关重要的作用^[5]. 已有的组学研究表明, 植物的DCD/NRP参与了

引用格式: 吴艳莹, 龚清秋, 刘新奇. 植物NRP蛋白在逆境胁迫中的作用. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1125–1132

Wu Y Y, Gong Q Q, Liu X Q. Mechanism of NRP-mediated plant stress responses (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1125–1132, doi: 10.1360/SSV-2019-0162

图 1 拟南芥NRP(AT5G42050)的结构分析, N端粉红色区域为保守的片段, C端为DCD结构域

Figure 1 Structural analysis of NRP (AT5G42050) in members of the genus *Arabidopsis*. The N-terminal pink regions are the conserved fragments and the C-terminus is a DCD domain

植物的内质网胁迫、脱落酸信号、G蛋白信号等生物过程^[9-12], 调控植物的生长发育, 并参与植物的抗虫抗病反应^[5].

1 NRP参与内质网胁迫信号

细胞内质网作为内膜系统的一部分, 参与许多蛋

白的合成与转录后修饰, 控制细胞内的钙离子浓度和重要的信号传导途径, 维持细胞稳态^[9]. 当内质网受到胁迫时, 稳态被扰乱, 造成未折叠或错误折叠的蛋白质在内质网腔中聚集, 从而激活细胞内保护性信号UPR (unfolded protein response). 在酵母中, UPR转导只有一种形式, 即通过内质网膜受体蛋白激酶PERK(protein kinase-like endoplasmic reticulum (ER) kinase)^[9]; 在哺乳动物中, UPR转导途径有三种形式, 除了同酵母一样的PERK形式, 还包括肌醇依赖的跨膜激酶和核酸内切酶IRE1(inositol-requiring transmembrane kinase and endonuclease 1)以及转录因子ATF6的激活; 在植物中, 如拟南芥、大米和水稻(*Oryza sativa*), UPR转导途径有两种形式, 即IRE1同源物介导和ATF6相关受体介导^[13].

内质网胁迫响应通过多种互相关联的途径传导,

图 2 NRP蛋白的进化关系分析, 拟南芥里有两个典型的NRP, 分别为AT3G27090和AT5G42050

Figure 2 Evolutionary analyses of NRP were conducted using MEGA7. There are two typical NRPs in the genus *Arabidopsis*: AT3G27090 and AT5G42050

在应对多种环境胁迫时, 植物体同时通过细胞程序性凋亡(programmed cell death, PCD)的启动来保护自身^[14]. 在用四环素和PEG(polyethylene glycol)诱导内质网胁迫和渗透胁迫的条件下, 通过全面的表达谱分析, 发现了一些在这些胁迫诱导下的共调节基因, 其中最重要的有包含DCD结构域、与蛋白泛素化降解相关的NRP以及包含NAC结构域的植物特异性转录因子等^[15]. 这些基因广泛参与植物各种生物胁迫与非生物胁迫, 如盐胁迫、氧化胁迫、机械损伤^[9]. *npr*突变体在多种非生物胁迫条件下, 全部表现出了植物的受胁迫敏感表型^[1].

检测模式植物拟南芥中NRP的不同组织的表达和分布, 发现NRP主要集中在子叶、莲座叶、茎叶、萼片以及衰老的叶片中, 其中衰老的叶片中表达量最高^[1]. 在没有胁迫条件下, NRP主要分布在细胞质中, 当用不同的胁迫条件处理植物时, 植物体内NRP的含量显著增高, 并且由原来的胞质均匀分布转变成在一些细胞内特定部位的聚集^[1,9].

最近的研究发现, NRP在内质网胁迫的信号途径中起着重要的作用^[5]. NRP介导的途径是一条不同于UPR的细胞程序性死亡响应途径, 是在渗透胁迫和内质网胁迫条件下, NRP介导植物加速衰老过程^[9,14]. 在同一烟草叶片上, 用农杆菌注射法瞬时表达NRP, NRP表达处比对照处表现出明显的叶片衰老变黄现象, 同时伴随叶绿素含量降低; 在加了衰老抑制剂zeatin中的NRP表达处, 衰老现象得到了明显好转; 同时, 烟草叶片的NRP表达处, 乙烯含量和衰老标志基因CPI(cysteine protease 1)的表达都远远高于对照^[9]. 这些现象说明大豆中的NRP参与了细胞凋亡过程^[9,15].

与单一的内质网胁迫或渗透胁迫诱导相比, 在内质网胁迫和渗透胁迫共同诱导下, NRP蛋白的表达能力达到最强^[9]. 有研究表明, 当在大豆细胞和西红柿叶子中表达NRP蛋白时, 诱导了衰老相关的表型^[15], 说明在应对胁迫时, NRP整合了内质网胁迫和渗透胁迫途径的相关分子信号, 启动了植物的免疫机制, 介导细胞死亡过程, 使植物更好地抗逆.

植物细胞中普遍存在的水杨酸(salicylic acid, SA)是一种小分子酚类化合物, 作为植物的内源信号分子, 在植物细胞程序性死亡过程中发挥着重要作用^[16]. 在植物受到寒冷、病虫害、盐渍、干旱等胁迫时, 水杨酸的表达水平升高^[3,17]. 水杨酸与其受体蛋白SABP结

合, 抑制过氧化氢酶活性, 从而使植物体内过氧化氢升高、自由基增加^[3], 加速了植物细胞程序性死亡进程^[6,16-19]. 另外, 水杨酸还在基因的转录激活中发挥作用, 从而加速了植物细胞的程序性死亡^[20,21]. 研究发现, NRP基因不能被水杨酸和过氧化氢诱导^[22], 说明NRP参与的细胞程序性死亡是一个十分重要且特异的信号转导途径^[6,23].

虽然已知NRP参与内质网胁迫响应并且介导细胞凋亡, 但其参与内质网胁迫的具体分子机制目前尚不清楚. 推测NRP参与的内质网胁迫是通过PCD免疫介导的, 其对胁迫响应的机制和植物的自噬过程有一定的关系, NRP可能通过促进自噬过程减少植物营养流失, 使植物体在逆境中更好地生存.

2 NRP通过改变植物生物钟介导植物抗病

在大豆中, NRP是植物受微生物病原体侵染时超敏反应(hypersensitive response, HR)的标志蛋白, 在大豆抗感染的早期即被显著上调表达^[5]. 植物抗微生物侵染的超敏反应是细胞程序性死亡的一种形式^[24]. 经过超敏反应、细胞收缩、细胞内容物分区, 从而启动细胞的死亡^[25]. NRP在细胞程序性死亡早期, 即细胞失去对膜整体性控制时即被诱导表达^[5]. 对大豆接种无致病性的病原菌或者接种致病性的疫霉(*Phytophthora*), 大豆NRP基因的响应情况是相同的, 证明NRP基因是响应细胞凋亡信号而非来自病原菌的特定分子^[5]. 在NRP研究的早期, 通过大豆细胞的分级分离技术, 确定大豆中的NRP蛋白定位在细胞壁中, 因而推断大豆中的NRP蛋白的功能是通过与富含羟脯氨酸或脯氨酸的糖蛋白交联来局部加固细胞壁, 但这一推断至今没有得到直接的证实^[26,27]. 随后有研究者将NRP融合了GFP(green fluorescent protein)标签, 用CaMV35S启动子在烟草叶片中瞬时表达, 发现NRP定位于表皮细胞的膜内侧, 在细胞壁中没有定位^[9]; 在拟南芥中表达NRP-GFP, 发现NRP蛋白主要定位在拟南芥的顶端分生组织、叶脉、中柱、根毛区和根尖. 在拟南芥根细胞和原生质体中, 非胁迫条件下NRP-GFP呈现出胞质分布; 胁迫响应条件下, NRP-GFP迁移至线粒体中^[1].

植物和侵染植物的病原微生物是共同进化的: 病原微生物侵染植物时, 释放出两种物质, 病原相关分

子模式(pathogen associated molecular patterns, PAMP)和效应蛋白(effectors)^[28-30]。PAMP是病原赖以生存分子, 能够被植物宿主所识别, 激发宿主的免疫反应。效应蛋白是病原分泌的用于抑制植物免疫反应的分子, 协助病原建立感染。病原不断地使用新的效应蛋白, 而植物不断进化出相应的抗病蛋白, 从而轮流占上风, 共同进化^[28-30]。作为固着式生长生物, 植物时刻面对着自然界的各种病原菌侵害^[29]。为了生存和繁殖, 植物必须及时正确地作出反应, 减少伤害。当活体营养的病菌侵入时, 植物快速地进行超敏响应, 诱导病菌侵入部位局部细胞死亡, 快速限制被入侵部位营养损失和病菌的传播扩散^[30,31]。此外, 除了超敏反应, 为了在逆境下更好的生存, 植物可以改变自身的发育进程, 如生物钟的调节、开花时间的控制等^[2,32]。这些过程与光周期的调控紧密相连^[33,34]。

CRY2是蓝光受体, 它感知蓝光后, 通过激活下游的开花基因, 如CO(CONSTANS), FT(FLORERING LOCUS T)和SOC1(SUPPRESSION OF OVEREXPRESSION OF CO 1), 调控光周期诱导的植物开花^[35-37]。CRY2介导的花期转换目前有两个机制: 一个机制是在蓝光依赖下, CRY2与SPA1(suppressor of phytochrome 1)蛋白相互作用, SPA1作为CRY2的下游, 通过COP1依赖的降解, 调节CO抑制活性^[37]; 另一个机制是在蓝光依赖下, CRY2与CIB(cryptochrome-interacting basic-helix-loop-helix)转录因子通过直接的物理相互作用, 来激活FT转录因子^[38-40]。截至目前, CRY2的一切生理功能都是在细胞核里完成的, 如蓝光依赖的CRY2磷酸化激活和泛素化降解^[35]。

大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)是一种土传真菌, 能侵染数百种双子叶植物, 在我国多次引起棉花黄枯萎病, 造成大面积减产^[41]。从新疆棉花黄枯萎病病株上分离的PevD1蛋白, 是一个大丽轮枝菌的效应蛋白, 通过其高分辨率结构解析, 发现它有一个类似于C2蛋白的结构折叠^[2]。与已发现的多个真菌效应蛋白相似, 在烟草叶片上注射表达纯化的PevD1蛋白, 能造成细胞死亡。拟南芥Col-0株系在感染大丽轮枝菌后, 出现矮化、积累花氰苷(变紫)、叶片死亡并伴随有显著的早花表型^[2]。这显示大丽轮枝菌可能通过一些分泌到宿主的效应蛋白调控了植物的开花进程。本研究组^[2]首次发现, NRP可以与CRY2在细胞质中形成复合体, 从而将CRY2滞留在细胞质中, 造成CRY2的降解。通

过进一步的生化分子实验揭示, 用大丽轮枝菌感染拟南芥时, 其效应蛋白PevD1与NRP(AT5G42050)相互作用, 造成CRY2从NRP复合体上解离, 导致更多的CRY2入核, 促进了植物开花。大丽轮枝菌通过PevD1, 抑制NRP与CRY2的相互作用, 维持CRY2的稳定和入核效应, 造成植物的早花表型。这些发现揭示了一种新的由病菌基因介导、光周期和生物钟信号参与的植物抗病新通路, 即PevD1-NRP-CRY2分子通路(图3)。

3 NRP调节植物激素信号, 是ABA通路的正调控子

早期的研究发现, 豌豆(*Pisum sativum*)中存在一个含有DCD结构域的GDA1蛋白, 在豌豆的营养期阶段表达旺盛, 但在豌豆转变为生殖生长阶段时, 其表达快速消失, 这个过程与光周期的调节有关^[42]。同时, GDA1蛋白可以快速地被植物激素——赤霉素(gibberellic acid, GA)诱导, 说明GDA1蛋白在植物由营养期过渡为生殖期过程中, 植物激素GA发挥着核心作用, 也说明GDA1基因是植物激素的初级响应基因^[5]。含NRP的转基因农杆菌注射烟草叶片后, 施加内质网胁迫和渗透胁迫, 可以检测到叶绿体含量和乙烯含量有所变化, 并伴有叶片衰老现象发生, 说明NRP参与了植物激素乙烯介导的植物衰老过程^[9]。在GEO(Gene Ex-

图3 大丽轮枝菌效应蛋白PevD1侵染拟南芥细胞分子机制图

Figure 3 Molecular mechanisms underlying NRP function. PevD1, the *Verticillium dahliae* effector, is transferred into *Arabidopsis thaliana* following infection and inhibits NRP-CRY2 interaction

pression Omnibus)数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/geoprofiles/6066737>)中也发现, 在拟南芥幼苗中 NRP(AT5G42050)响应生长素。

脱落酸ABA(abscisic acid)是一种与植物抗逆响应相关的植物激素。作为一种主要的非生物胁迫调节激素, ABA激活并整合抗逆信号, 控制下游逆境响应, 减少蒸腾作用与光合作用, 促进种子休眠和衰老, 从而抵抗逆境胁迫, 调节植物的生长发育^[43]。植物在干旱、高盐、低温条件下诱导ABA聚集, 聚集了的ABA快速与其受体PYR1/PYL/RCAR家族蛋白(PYLs)结合^[44]。ABA-PYL复合体抑制其下游PP2C家族(protein phosphatases in clade A, 包括ABI1, ABI2, HAB1, HAB2, PP2CA和AHG1)的蛋白磷酸酶活性, 释放SnRK2s(sucrose non-fermenting-1 (SNF1) related protein kinase-2s)磷酸激酶活性; SnRK2s磷酸化并稳定ABA下游的亮氨酸拉链(bZIP)转录因子ABI5, 促进包含ABRE基因的激活转录, 从而抑制种子萌发, 增强植物抗逆^[45,46]。

FyPP1/FyPP3是植物体内的两个同源基因, 编码Ser/Thr PP6磷酸酶催化亚基, 其突变体在拟南芥中表现出ABA超敏表型。FyPP蛋白直接去磷酸化ABI5, 造成ABI5降解, 不能启动下游包含ABRE的响应信号, 从而促进种子萌发^[12,47]。在ABA信号通路中, FyPP蛋白与SnRK2s激酶相互拮抗, 同时通过ABI5转录因子的调节来调控ABA逆境响应^[48]。在拟南芥中, FyPP突变后, 打破了细胞内PID激酶和PP6型异源三聚体全酶(FyPP1/3, SAL, PP2AA)的平衡, 造成与其互作的磷酸化PIN蛋白大量聚集于细胞顶部, 影响了植物生长素的运输和作用水平, 使植物出现一系列严重的生长素表型缺陷, 如短小的根、很少的侧根、有缺陷的小柱细胞、根分生组织的塌陷、异常的子叶等, 严重影响了植物体的生长发育^[47]。由此, FyPP作为Ser/Thr PP6型磷酸酶, 同时调节生长素通路和ABA通路, 对植物的生长和抗逆起着平衡作用, 对植物体本身的生长发育起着至关重要的作用。

在植物激素ABA及其他化学试剂, 如放线菌酮(cycloheximide, CHX)、TIBA(triisobutylaluminum)等胁迫下, NRP的表达水平与正常的表达水平相比均有2倍以上的增加^[1], 说明NRP作为植物的一类重要保守蛋白, 确实参与植物的抗逆胁迫。生化与生理方面的研究发现, NRP可以与PP6型磷酸酶FyPP3相互作用。NRP结合FyPP3蛋白, 通过EE(early endosome)介导的

胞内运输途径将FyPP3运送至液泡降解; 当有ABA存在时, NRP的表达水平得到极大的提高, 此时NRP将细胞内FyPP3磷酸酶运送进液泡降解的速度加快, 细胞内FyPP3磷酸酶水平降低, 从而维持了ABA通路下游转录因子ABI5的稳定, 抑制种子萌发。由此本课题组发现了一条在细胞质中ABA激素响应的新途径^[12]。NRP作为ABA信号的正调控因子, 为植物抗逆响应的信号通路研究提供了新的线索(图4)。

目前已有研究表明, NRP调控生长素、赤霉素、乙烯、ABA等植物激素信号^[1,9,12,15,47]。由此推测, NRP可能是介导植物生长发育与逆境胁迫的重要开关, 对植物的生长起到关键的调控作用。

4 总结与展望

本文对植物抗逆蛋白NRP的发现与其参与的分子作用机制做了简要综述。NRP在植物中高度保守, 其包含的特征性DCD片段是植物特有的一段功能结构域。NRP在逆境胁迫下的大量表达促进植物细胞程序性死亡, 使植物更快、更好地响应各种逆境胁迫, 有利于植物的生存。

当植物受到胁迫时, 如内质网胁迫和渗透胁迫、病虫害等, ABA含量迅速升高, 植物体内的NRP水平随之升高。当真菌侵染时, 其效应蛋白PevD1通过结合细胞内的NRP, 造成CRY2与NRP解离, CRY2入核, 促进植物开花。另一方面, 植物通过NRP与CRY2的相互作用调节植物光周期和生物钟, 达到植物抗病的目的。ABA存在条件下, NRP被大量诱导表达, 与FyPP3共定位于TGN/EE, 两者相互促进至植物液泡进行降解。由

图4 NRP作为ABA正调控因子的分子信号通路图

Figure 4 Molecular signaling pathway of NRP as a positive regulator of ABA

此, NRP在植物逆境胁迫时, 通过改变细胞内某些蛋白的定位(如CRY2)或降解(如FyPP3), 维持植物体稳态, 进而使植物更好地生长发育. 同时, 在此过程中, NRP可能影响植物激素的相互调节和生物体本身的自噬过程, 保证植物体正常生长.

目前关于NRP分子方面的研究仍存在许多疑问, 如NRP的三维结构是怎样的? NRP在细胞中定位在哪

里? NRP在不同物种间的定位方式有什么不同? 抗性胁迫下的定位和功能与正常条件下的定位和功能又有哪些不一样? NRP在ER胁迫、渗透胁迫、盐胁迫、干旱胁迫、ABA诱导下的具体运行机制是怎样的? 这些问题的揭示不但有助于对NRP蛋白的进一步了解, 而且有助于对植物体抗逆胁迫响应机制的理解, 对进一步改良作物、促进增产, 也有潜在的应用价值.

参考文献

- 1 Hoepfänger M C, Pieslinger A M, Tenhaken R. Investigations on N-rich protein (NRP) of *Arabidopsis thaliana* under different stress conditions. *Plant Physiol Biochem*, 2011, 49: 293–302
- 2 Zhou R, Zhu T, Han L, et al. The asparagine-rich protein NRP interacts with the *Verticillium* effector PevD1 and regulates the subcellular localization of cryptochrome 2. *J Exp Bot*, 2017, 68: 3427–3440
- 3 Hui Z. Role of salicylic acid in plant stress physiology (in Chinese). *Value Eng*, 2013, 32: 313–314 [张会. 水杨酸在植物逆境生理中的作用. 价值工程, 2013, 32: 313–314]
- 4 Reis P A B, Carpinetti P A, Freitas P P J, et al. Functional and regulatory conservation of the soybean ER stress-induced DCD/NRP-mediated cell death signaling in plants. *BMC Plant Biol*, 2016, 16: 156
- 5 Tenhaken R, Doerks T, Bork P. DCD—a novel plant specific domain in proteins involved in development and programmed cell death. *BMC Bioinf*, 2005, 6: 169
- 6 Ludwig A A, Tenhaken R. A new cell wall located N-rich protein is strongly induced during the hypersensitive response in *Glycine max* L. *Eur J Plant Pathol*, 2001, 107: 323–336
- 7 Bairoch A, Bucher P, Hofmann K. The PROSITE database, its status in 1997. *Nucleic Acids Res*, 1997, 25: 217–221
- 8 Altschul S F, Gish W, Miller W, et al. Basic local alignment search tool. *J Mol Biol*, 1990, 215: 403–410
- 9 Costa M D L, Reis P A B, Valente M A S, et al. A new branch of endoplasmic reticulum stress signaling and the osmotic signal converge on plant-specific asparagine-rich proteins to promote cell death. *J Biol Chem*, 2008, 283: 20209–20219
- 10 Ding L, Pandey S, Assmann S M. *Arabidopsis* extra-large G proteins (XLGs) regulate root morphogenesis. *Plant J*, 2008, 53: 248–263
- 11 Liang Y, Gao Y, Jones A M. Extra large G-protein interactome reveals multiple stress response function and partner-dependent XLG subcellular localization. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1015
- 12 Zhu T, Wu Y, Yang X, et al. The asparagine-rich protein NRP facilitates the degradation of the PP6-type phosphatase FyPP3 to promote ABA response in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2018, 11: 257–268
- 13 Walter P, Ron D. The unfolded protein response: From stress pathway to homeostatic regulation. *Science*, 2011, 334: 1081–1086
- 14 Reis P A B, Fontes E P B. N-rich protein (NRP)-mediated cell death signaling. *Plant Signal Behav*, 2012, 7: 628–632
- 15 Faria J A Q A, Reis P A B, Reis M T B, et al. The NAC domain-containing protein, GmNAC6, is a downstream component of the ER stress- and osmotic stress-induced NRP-mediated cell-death signaling pathway. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 129
- 16 Alvarez M E. Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. *Plant Mol Biol*, 2000, 44: 429–442
- 17 Delaney T P, Uknes S, Vernooij B, et al. A central role of salicylic acid in plant disease resistance. *Science*, 1994, 266: 1247–1250
- 18 Ludwig A, Tenhaken R. Defence gene expression in soybean is linked to the status of the cell death program. *Plant Mol Biol*, 2000, 44: 209–218
- 19 Shirasu K, Nakajima H, Rajasekhar V K, et al. Salicylic acid potentiates an agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signals in the activation of defense mechanisms. *Plant Cell*, 1997, 9: 261–270
- 20 Maleck K, Levine A, Eulgem T, et al. The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance. *Nat Genet*, 2000, 26: 403–410
- 21 Tenhaken R, Anstätt C, Ludwig A, et al. WY-14,643 and other agonists of the peroxisome proliferator-activated receptor reveal a new mode of action for salicylic acid in soybean disease resistance. *Planta*, 2001, 212: 888–895
- 22 Wojtaszek P. Oxidative burst: An early plant response to pathogen infection. *Biochem J*, 1997, 322: 681–692

- 23 Williams G T, Smith C A. Molecular regulation of apoptosis: Genetic controls on cell death. *Cell*, 1993, 74: 777–779
- 24 Wang H, Li J, Bostock R M, et al. Apoptosis: A functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host-selective phytotoxin and invoked during development. *Plant Cell*, 1996, 8: 375–391
- 25 Levine A, Pennell R I, Alvarez M E, et al. Calcium-mediated apoptosis in a plant hypersensitive disease resistance response. *Curr Biol*, 1996, 6: 427–437
- 26 Brisson L F, Tenhaken R, Lamb C. Function of oxidative cross-linking of cell wall structural proteins in plant disease resistance. *Plant Cell*, 1994, 6: 1703–1712
- 27 Otte O, Barz W. The elicitor-induced oxidative burst in cultured chickpea cells drives the rapid insolubilization of two cell wall structural proteins. *Planta*, 1996, 200: 238–246
- 28 Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future. *Plant J*, 2010, 61: 1041–1052
- 29 Kissoudis C, van de Wiele C, Visser R G F, et al. Enhancing crop resilience to combined abiotic and biotic stress through the dissection of physiological and molecular crosstalk. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 207
- 30 Spoel S H, Dong X. Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses. *Cell Host Microbe*, 2008, 3: 348–351
- 31 Kachroo A, Robin G P. Systemic signaling during plant defense. *Curr Opin Plant Biol*, 2013, 16: 527–533
- 32 Wei W, Davis R E, Nuss D L, et al. Phytoplasmal infection derails genetically preprogrammed meristem fate and alters plant architecture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 19149–19154
- 33 Genoud T, Buchala A J, Chua N H, et al. Phytochrome signalling modulates the SA-perceptive pathway in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2002, 31: 87–95
- 34 Roden L C, Ingle R A. Lights, rhythms, infection: The role of light and the circadian clock in determining the outcome of plant-pathogen interactions. *Plant Cell*, 2009, 21: 2546–2552
- 35 Jeong R D, Chandra-Shekara A C, Barman S R, et al. Cryptochrome 2 and phototropin 2 regulate resistance protein-mediated viral defense by negatively regulating an E3 ubiquitin ligase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 13538–13543
- 36 Guo H, Yang H, Mockler T C, et al. Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 1998, 279: 1360–1363
- 37 Yoo S K, Chung K S, Kim J, et al. CONSTANS activates suppressor of overexpression of CONSTANS 1 through Flowering Locus T to promote flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2005, 139: 770–778
- 38 Liu B, Yang Z, Gomez A, et al. Signaling mechanisms of plant cryptochromes in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 2016, 129: 137–148
- 39 Liu H, Yu X, Li K, et al. Photoexcited CRY2 interacts with CIB1 to regulate transcription and floral initiation in *Arabidopsis*. *Science*, 2008, 322: 1535–1539
- 40 Liu Y, Li X, Li K, et al. Multiple bHLH proteins form heterodimers to mediate CRY2-dependent regulation of flowering-time in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003861
- 41 Miao W, Wang X, Li M, et al. Genetic transformation of cotton with a harpin-encoding gene *hpa_{Xoo}* confers an enhanced defense response against different pathogens through a priming mechanism. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 67
- 42 Li H Y, Guo Z F, Zhu Y X. Molecular cloning and analysis of a pea cDNA that is expressed in darkness and very rapidly induced by gibberellic acid. *Mol Gen Genet MGG*, 1998, 259: 393–397
- 43 Finkelstein R. Absciscic acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*, 2013, 11: e0166
- 44 Yin H, Zhang X, Liu J, et al. Epigenetic regulation, somatic homologous recombination, and abscisic acid signaling are influenced by DNA Polymerase ϵ mutation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21: 386–402
- 45 Wang P, Zhao Y, Li Z, et al. Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response. *Mol Cell*, 2018, 69: 100–112.e6
- 46 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: 1345–1363
- 47 Dai M, Zhang C, Kania U, et al. A PP6-Type phosphatase holoenzyme directly regulates PIN phosphorylation and auxin efflux in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 2497–2514
- 48 Dai M, Xue Q, Mccray T, et al. The PP6 phosphatase regulates ABI5 phosphorylation and abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 517–534

Mechanism of NRP-mediated plant stress responses

WU YanYing¹, GONG QingQiu² & LIU XinQi¹

1 Department of Biochemistry and Molecular Biology, College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China;

2 Department of Plant Biology and Ecology, College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

As sessile organisms, plants have evolved the complex mechanisms of adapting to changing environments. Appropriate responses in accordance with various stresses facilitate the survival of plants. Following advances in the study of stress responses, numerous signaling pathways have been revealed. Recently, our laboratory, accompanied by other laboratories, has identified a novel molecule, N-rich protein (NRP) that is highly conserved in plants and has a crucial role in controlling plant responses to various stresses. Studying NRP provides a molecular basis for the control of plant stress responses and could facilitate improvements in crop yields. In the present study, we summarized the discovery and analysis of NRP protein sequences as well as the signal transduction pathways of NRP involved in plant stress response and the specific molecular mechanisms underlying NRP functions.

DCD/NRP, programmed cell death (PCD), stress response, abscisic acid (ABA)

doi: [10.1360/SSV-2019-0162](https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2019-0162)