

玉米磷脂酶 A 基因家族鉴定及其在盐胁迫条件下的差异表达分析

李慧欣, 车致远, 王 旭, 解艳萍, 王 璐, 谷心如, 车欣洋,
张海洋, 邓 杰, 魏金鹏, 贺 琳, 魏玉磊, 徐晶宇

(黑龙江八一农垦大学农学院/黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室, 黑龙江 大庆 163319)

摘 要: 磷脂酶 A(phospholipase A, PLA)在植物生长发育、脂信号转导以及胁迫响应方面发挥着重要作用。在玉米全基因组中共鉴定出 38 个编码 PLA 蛋白基因, 并对其进化关系、基因结构、不同组织及盐胁迫下的表达模式等进行综合分析。根据玉米 PLA 家族成员的序列同源性和进化关系可分为 PLA₁(phospholipase A₁)、pPLA(patatin like phospholipase A)和 sPLA₂(secretory Phospholipases A₂)3 个亚家族。基因表达分析发现, 不同成员在不同组织部位的表达模式各不相同, *ZmPA-PLA1 α* 、*ZmPA-PLA1 β* 与 *ZmpPLA-1 α* 、*ZmpPLA-1 β* 在整个生长发育阶段的相对表达量都是较高的。对盐胁迫(150 mmol/L NaCl)处理下玉米幼苗转录组数据进行分析, 发现 *ZmPLA1-1 γ 2* 在根和叶片中均上调表达, *ZmPLA1-1 α 1*、*ZmPLA1-1 α 2*、*ZmPLA1-1 α 3*、*ZmPLA1-1 β 1* 在根中上调表达, 推测 PLA 基因在盐胁迫响应中具有重要作用。

关键词: 玉米; 磷脂酶 A; 生物信息学; 基因表达; 盐胁迫

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Identification of Maize Phospholipase A Gene Family and Analysis of Its Differential Expression under Salt Stress

LI Hui-xin, CHE Zhi-yuan, WANG Xu, XIE Yan-ping, WANG Lu, GU Xin-ru, CHE Xin-yang,

ZHANG Hai-yang, DENG Jie, WEI Jin-peng, HE Lin, WEI Yu-lei, XU Jing-yu

(College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Land Reclamation University,

Heilongjiang Province Key Laboratory of Modern Agricultural Cultivation Technology and

Crop Germplasm Improvement, Daqing 163319, China)

Abstract: Phospholipase A(PLA) plays an important role in plant growth and development, lipid signal transduction, and stress responses. In this study, a total of 38 genes encoding PLA proteins were identified in the maize genome, and their evolutionary relationships, gene structures, expression patterns in different tissues and under salt stress were comprehensively analyzed. Based on the sequence homology and evolutionary relationships, the maize PLA family members were categorized into three subfamilies: PLA₁(phospholipase A₁), pPLA(patatin like phospholipase A), and sPLA₂(secret phospholipases A₂). Gene expression analysis revealed that the expression of different PLA members vary in different tissue. The relative expression level of *ZmPA-PLA1 α* , *ZmPA-PLA1 β* And *ZmpPLA-1 α* , *ZmpPLA-1 β* is relatively high throughout the entire growth and development stage. The transcriptome data of maize seedlings under salt stress(150mmol/L NaCl) treatment was analyzed, it was found that *ZmPLA1-1 γ 2* was up-regulated in both roots and leaves, while *ZmPLA1-1 α 1*, *ZmPLA1-1 α 2*, *ZmPLA1-1 α 3*, and *ZmPLA1-1 β 1* were up-regulated in roots, which suggesting that PLA gene plays an important role in salt stress responses.

Key words: Maize(*Zea mays* L.); Phospholipase A; Bioinformatic; Gene expression; Salt stress

录用日期: 2023-11-24

基金项目: 黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD2020C007)、黑龙江八一农垦大学三横三纵重点专项(ZDZX202101)、黑龙江八一农垦大学研究生创新项目(YJSCX2022-Y08)

作者简介: 李慧欣(1998-), 女, 哈尔滨人, 硕士, 研究方向为寒地作物逆境生理与分子调控。Tel: 13654576008 E-mail: 2247514001@qq.com
魏玉磊和徐晶宇为本文通信作者。

磷脂酶是催化磷脂水解所必需的酶,在脂质信号传导中起着极其重要的作用。根据在甘油磷脂分子上不同的作用位置,磷脂酶可被分为磷脂酶A(phosphipase A, PLA)、磷脂酶C(phosphipase C, PLC)和磷脂酶D(phosphipase D, PLD)^[1]。磷脂酶A是植物中一类重要的脂水解酶,根据其在特定位置的催化活性,PLA基因家族可划分为磷脂酶A₁(phospholipase A₁, PLA₁)、Patatin相关的磷脂酶A(Patatin-related phospholipase A, pPLA)和低分子量分泌磷脂酶A₂(secretory phospholipase A₂, sPLA₂)3类^[2]。PLA₁催化磷脂在SN-1位水解,sPLA₂作用于SN-2位置,pPLA可以同时作用于SN-1和SN-2。PLA水解产物如游离脂肪酸(free fat acid, FFA)和溶血磷脂(lysophospholipid)参与多种细胞信号通路。PLA₁特异性水解磷脂酰胆碱(phosphatidylcholine, PC),PA-PLA的作用于磷脂酸(phosphatidic acid, PA)。根据N端特定的序列和催化区域的相似性,将能够特异性水解PC的PLA₁分为I、II、III组,并预测各组成员分别定位于叶绿体、胞质和线粒体。植物PLA₁家族成员存在一个高度保守的GxSxG基序^[3-4],由Ser、Asp和His 3个氨基酸组成的三元组位于催化中心,分子量为45~50 kDa^[5]。序列分析还表明,PLA₂主要有3种:钙依赖性细胞溶质磷脂酶A₂(calcium-dependent cytosolic phospholipase A₂, cPLA₂)、动物体内的钙非依赖性磷脂酶A₂(calcium-independent phospholipase A₂, iPLA₂)和低分子量分泌磷脂酶A₂(sPLA₂)^[6-9]。在植物中还没有发现cPLA₂s,且多数为sPLA₂。植物sPLA₂分子量为13~18 kDa,具有PA2c结构域,该结构域由高度保守的Ca²⁺结合环(YGKYCGxxxxGC)和His/Asp残基催化位点(DACCxxHDxC)组成^[10-13]。pPLA是植物中液泡非特异性脂酰水解酶,同时具有PLA₁和PLA₂的活性。根据序列分析,植物pPLA主要分为3组(I、II和III)^[14],并由含有酯酶盒(GTSTG)和阴离子结合(DGGGXRG)基序。此外,卵磷脂:胆固醇酰基转移酶(LCAT),同时具有PLA₁和sPLA₂活性,并且优先选择SN-2位的酰基^[15]。在本研究中,将卵磷脂胆固醇酰基转移酶(lecithin:cholesterol acyltransferase phospholipase A, LCAT-PLA)放在PLA₁家族的讨论中,因为它是PLA₁的同系物。在拟南芥基因组^[16]中发现了15个PLA₁成员、4个sPLA₂和10个pPLA成员。在水稻^[17]基因组中也发现了12个PLA₁成员、3个sPLA₂和16个pPLA成员。

随着对PLA基因家族成员的深入研究,发现PLA基因家族成员参与种子萌发、根系发育^[18]以及响应各种生物^[19-20]与非生物胁迫^[21-22]。目前,关于

PLA基因家族的研究多数在拟南芥^[23-24]和水稻^[25],在玉米中鲜有报道。在本研究中,鉴定玉米基因组中PLA基因家族并对其进行生物信息学分析,同时对不同生长发育阶段和盐胁迫条件下PLAs基因家族的基因表达量进行分析。

1 材料与方法

1.1 玉米PLAs基因家族鉴定及理化性质分析

将拟南芥中29个PLAs蛋白序列与水稻的31个PLAs蛋白序列作为种子序列,在NCBI数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)和Phytozome数据库(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz>)中进行Blastp比对,获得同一性>90%且E值<10⁻¹⁰的所有玉米PLAs家族成员的蛋白质序列。利用Smart(<http://smart.embl-heidelberg.de>)在线网站进一步筛选,利用DNAMAN软件进行序列对比,删除冗余序列,确认ZmPLAs家族成员。

在SIB生物信息学资源网站(<http://www.expasy.org>)上确定氨基酸长度、相对分子质量、理论等电点和亲水性。使用WOLFPSORT网站(<https://www.genscript.com/wolf-psort.html>)对玉米PLAs进行亚细胞定位预测。

1.2 玉米PLAs基因家族的系统进化分析

利用软件CLUSTALW和MAGE 7.0对玉米、拟南芥、葡萄和水稻的PLA蛋白序列进行多重比对,基于邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建系统发育化树,抽样次数(Bootstrap)设置为1 000次。

1.3 玉米PLAs基因染色体定位及共线性分析

在NCBI数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)查找ZmPLAs基因染色体位置信息和长度信息,利用Mapinspect绘制染色体定位图谱。从植物基因组倍增数据库Plant Genome Duplication Database(PGDD, <http://chibb.agtec.uga.edu/duplication/>)分别下载玉米、水稻和拟南芥基因组内的共线片段及彼此之间的共线片段,然后鉴定出含有PLAs基因的共线区域,以阐明玉米、水稻及拟南芥PLAs基因家族不同成员的相互关系及演化历程,并用R语言软件(版本3.4.1)将共线性结果进行可视化分析。

1.4 玉米PLAs基因结构分析与保守结构域分析

从Phytozome数据库(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz>)中获取ZmPLAs的全基因组序列和CDS序列,通过在线网站Gene Structure Display Server(GSDS, <http://gsds.cbi.pku.edu.cn>)对ZmPLAs基因结构进行分析,使用TBtools软件将结果可视化。在Phytozome(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)和SMART

(<http://smart.emblheidelberg.de>)数据库对候选基因进行保守结构域的验证,以确定其含有PLA基因家族典型的保守结构域,并利用IBS 2.0软件完成结构域分布图的绘制。

1.5 玉米PLAs基因在生长发育时期及盐胁迫下的表达分析

从玉米 eFP 数据库 (http://bar.utoronto.ca/efp_maize/cgi-bin/efpWeb.cgi)中获得了 *ZmPLAs* 基因在不同组织和不同发育阶段的表达数据,并通过TBtools 版软件生成了显示表达水平的热图。

为探讨盐胁迫下玉米幼苗 *PLA* 基因的表达模式,本研究从课题组前期利用高通量测序技术建立的盐胁迫下转录组数据库中,筛选出盐胁迫下玉米幼苗 *PLA* 基因,并对其表达模式进行分析,结果表明,该基因的相对表达变化率以FC表示,相对表达变化率以Log₂FC表示。高通量测序以玉米自交系合344为实验材料,用二分之一霍格兰用营养液水培至2叶1心,加入含有150 mmol/L NaCl 营养液进行盐处理,分别于0、1、3和7 d进行取样,进行转录组测序。

2 结果与分析

2.1 玉米PLAs基因家族鉴定及理化性质分析

经比对,从玉米基因组中鉴定到38个 *PLA* 基因(表1)。基于 *PLA* 的蛋白质序列和结构域进行分组,其中,*PLA*₁分为优先水解PC的PC-*PLA*₁和优先利

用PA的PA-*PLA*₁。基于特定N-末端序列,PC-*PLA*₁可以分成同时具有8个成员的小亚族I和II。没有在玉米基因组中发现 *ZmpPLA*₁ III 小亚族的成员。PC-*PLA*₁多定位于叶绿体中,PA-*PLA*₁主要定位于细胞核中。*pPLA* 也分为I、II和III 3个小亚族,分别具有2、6和5个成员。*ZmpPLA*-I α 定位于细胞核中,*ZmpPLA*-I β 定位于液泡中,*ZmpPLA*II 亚族多数成员定位于叶绿体中。最后,共鉴定出5个 *sPLA*₂ 亚族的成员,其主要定位于叶绿体。在预测的20个 *ZmPLA*₁ 基因家族成员编码的蛋白序列长度,最长的含有937个氨基酸残基,最短的含有394个氨基酸残基。*ZmPLA*_{1s} 亚族成员的分子量大小范围为40.40~106.07 kD,等电点大小范围为5.28~9.29,其中,*ZmPLA*₁-I α 3为亲水性蛋白,其余为疏水性蛋白。在预测的13个 *ZmpPLA* 亚族成员编码的蛋白序列长度,最长的含有1 252个氨基酸残基,最短的含有391个氨基酸残基。*ZmpPLA*_{1s} 亚族成员的分子量大小范围为43.09~138.28 kD,等电点大小范围为5.58~9.63,其中,*ZmpPLA*₁-III δ 为亲水性蛋白,其余为疏水性蛋白。在5个 *ZmsPLA*₂ 亚族成员编码的蛋白序列长度,最长的含有192个氨基酸残基,最短的含有141个氨基酸残基。*ZmsPLA*₂ 亚族成员的分子量大小范围为20.79~15.35 kD,等电点大小范围为5.16~9.29,其中,*ZmsPLA*₂- γ 、*ZmsP-LA*₂- δ 为疏水性蛋白,其余为亲水性蛋白。

表1 *ZmPLAs*基因理化性质分析
Table 1 Physical and chemical properties of *ZmPLAs* genes

基因名称 Gene name	登录号 Login number	编码蛋白长度(aa) Coding protein length	分子质量 (kDa) Molecular weight	理论等电点 Theoretical isoelectric point	亲水性指数 Hydrophilicity index	定 位 Location
<i>ZmPLA₁-Iα1</i>	GRMZM2G406951	453	48.32	9.20	-0.065	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iα2</i>	GRMZM2G117627	461	50.05	7.90	-0.030	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iα3</i>	GRMZM5G812425	453	47.89	9.17	0.023	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iβ1</i>	GRMZM5G832114	402	43.15	6.77	-0.318	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iβ2</i>	GRMZM2G368610	523	56.08	9.29	-0.339	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iγ1</i>	GRMZM2G353444	505	55.99	6.29	-0.226	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iγ2</i>	GRMZM2G359904	492	54.74	6.18	-0.442	叶绿体
<i>ZmPLA₁-Iγ3</i>	GRMZM2G029756	576	65.55	6.41	-0.680	叶绿体
<i>ZmPLA₁-IIα</i>	GRMZM2G414278	448	47.84	7.77	-0.127	叶绿体
<i>ZmPLA₁-IIβ</i>	GRMZM2G153672	395	43.99	5.95	-0.321	叶绿体
<i>ZmPLA₁-IIγ</i>	GRMZM2G021807	412	45.79	5.89	-0.399	胞 液
<i>ZmPLA₁-IIδ</i>	GRMZM2G331720	469	50.92	5.74	-0.134	叶绿体
<i>ZmPLA₁-IIϵ</i>	GRMZM5G818106	401	43.18	5.45	0.052	叶绿体

续表 1 Continued 1

基因名称 Gene name	登录号 Login number	编码蛋白长度(aa) Coding protein length	分子质量 (kDa) Molecular weight	理论等电点 Theoretical isoelectric point	亲水性指数 Hydrophilicity index	定 位 Location
<i>ZmPLA₁-IIζ</i>	GRMZM2G154687	402	42.75	5.28	-0.002	胞 液
<i>ZmPLA₁-IIη</i>	GRMZM2G124759	394	43.40	6.16	-0.209	胞 液
<i>ZmPLA₁-IIθ</i>	GRMZM2G321290	430	46.05	6.40	-0.214	叶绿体
<i>ZmPA-PLA₁α</i>	GRMZM2G318860	937	106.07	5.67	-0.561	细胞核
<i>ZmPA-PLA₁β</i>	GRMZM2G023335	849	94.72	6.04	-0.490	细胞核
<i>ZmLCAT-PLA₁α</i>	GRMZM2G007157	412	46.17	5.58	-0.233	细胞核
<i>ZmLCAT-PLA₁β</i>	AC234154.1_FG008	443	50.93	8.90	-0.260	线粒体
<i>ZmpPLA₁-Iα</i>	GRMZM2G426556	1 252	138.28	5.64	-0.125	细胞核
<i>ZmpPLA₁-Iβ</i>	GRMZM2G451672	1 132	125.64	6.17	-0.110	胞 液
<i>ZmpPLA₁-IIα</i>	GRMZM2G123764	391	43.09	6.46	-0.104	胞 液
<i>ZmpPLA₁-IIβ</i>	GRMZM2G471240	428	46.58	9.29	-0.173	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIγ</i>	GRMZM2G117378	436	46.85	6.03	-0.131	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIδ</i>	GRMZM2G349749	435	46.55	6.13	-0.181	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIε</i>	GRMZM5G865811	439	48.45	7.63	-0.207	胞 液
<i>ZmpPLA₁-IIζ</i>	GRMZM5G814389	423	46.92	9.27	-0.217	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIIα</i>	GRMZM2G030223	460	48.94	6.29	-0.207	细胞核
<i>ZmpPLA₁-IIIβ</i>	GRMZM2G114036	435	44.77	9.17	0.035	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIIγ</i>	GRMZM2G414047	443	45.97	9.37	-0.020	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIIε</i>	GRMZM2G002993	454	46.57	9.63	-0.043	叶绿体
<i>ZmpPLA₁-IIIδ</i>	GRMZM2G058414	438	44.82	8.84	0.068	叶绿体
<i>ZmsPLA₂-α</i>	GRMZM2G105362	165	17.38	5.16	0.294	叶绿体
<i>ZmsPLA₂-β</i>	GRMZM2G072578	192	20.79	6.95	0.168	叶绿体
<i>ZmsPLA₂-γ</i>	GRMZM2G045294	141	15.35	8.60	-0.174	细胞外空间
<i>ZmsPLA₂-δ</i>	GRMZM2G033820	168	17.82	6.09	-0.016	叶绿体
<i>ZmsPLA₂-ε</i>	GRMZM6G781015	154	16.42	5.23	0.065	细胞外空间

2.2 玉米PLAs基因家族的系统进化分析

为了了解玉米 PLA 基因家族成员基因序列的多样性,利用玉米 PLA 家族基因的蛋白质序列构建系统发育树。玉米 PLA 中同一亚族的成员几乎具有高度的进化相关性,并且与其他亚族的成员有一定的差距。为了探究 PLA 在单子叶与双子叶植物在进化上的关系,分别将玉米、水稻、拟南芥和葡萄的 PLA₁基因家族、pPLA 基因家族、sPLA₂基因家族的氨基酸序列进行了系统发育树的构建(图 1)。系统发育树显示,植物 PLA 基因被划分为 3 个大亚族,玉米 PLA 基因家族成员分别隶属于这 3 个亚族。4 组基因进化研究表明,不同植物物种的各个亚群的成员属于相同的进化枝,且具有高度的相关性,并且用于玉米中基因的分类和命名。此外,系统进化分析结果表明,玉米 PLAs 基因家族与单子叶植物水稻的亲缘关系较近,与双子叶植物拟南芥和葡萄亲缘关

系较远,这个结果符合高等植物的生物起源与进化的关系,且说明在单、双子叶植物分化以前 PLA 基因就已经产生了分化。

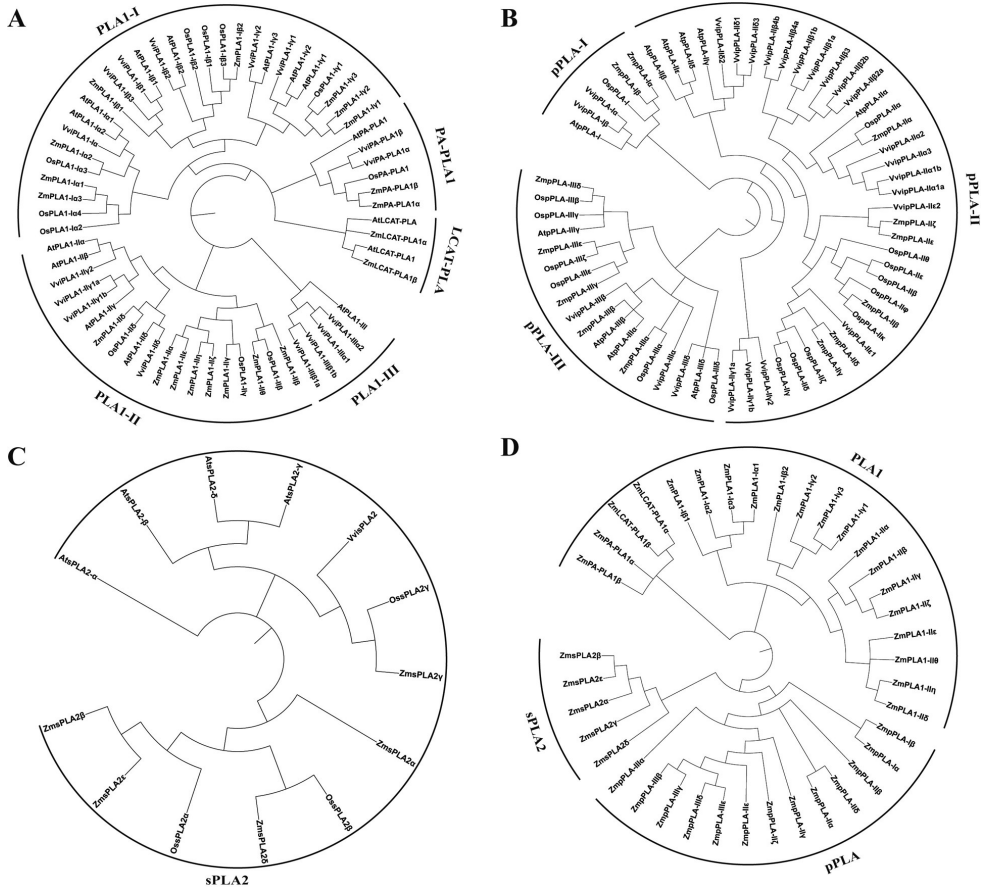
2.3 玉米 PLAs 基因的染色体定位及共线性分析

由图 2 可知,38 个玉米 PLAs 基因分布在 1~8 号染色体上,其中,1 号染色体最多,有 13 个 PLAs 基因;其次是 3 号染色体,有 6 个 PLAs 基因。在 5 号染色体上仅发现 1 个基因 *ZmsPLA₂-ε*。基于不到 5 个插入基因的分离标准,发现 PLAs 基因中有 4 对串联重复的基因。在串联重复的基因中,1 对属于 PLA,3 对属于 pPLA。

不同物种之间的共线性分析表明,玉米、水稻与拟南芥直系同源 PLA 基因之间共存在 23 共线区域。玉米与水稻之间存在 16 个 PLA 基因的共线区域,玉米与拟南芥之间存在 2 个 PLA 基因的共线区。这表明玉米与水稻的 PLA 基因具有共同的祖

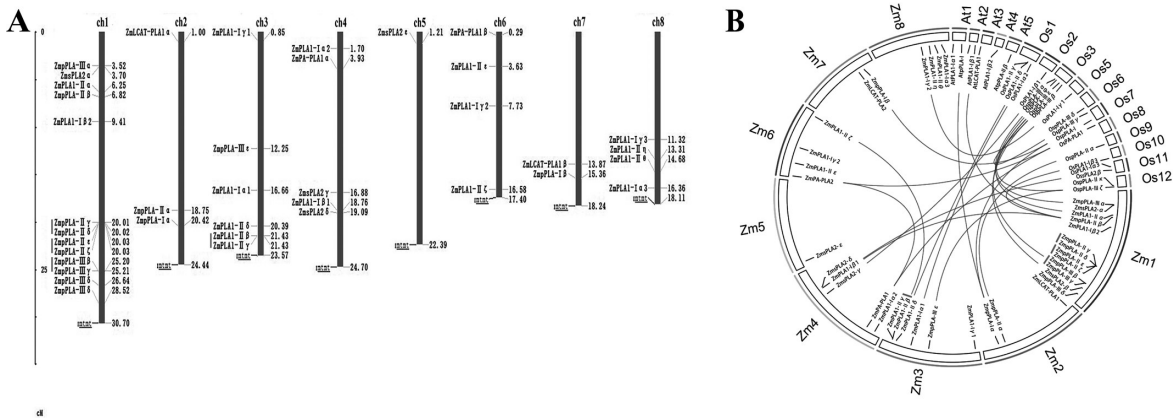
先,且 *PLA* 基因在3个物种分化前就已经存在。此外,同一物种 *PLA* 基因的共线性分析表明,玉米基因组内存在3个 *PLA* 基因的共线区域, *ZmPLA_I-Iβ1* 与 *ZmPLA_I-Iβ2*、*ZmPLA_I-II γ* 与 *ZmPLA_I-II ζ*、*ZmPA-*

PLA_Iα 与 *ZmPA-PLA_Iβ*,这些基因都属于 *PLA_I* 亚家族中的成员,说明这些基因可能是在进化过程中通过大规模基因倍增而产生的,即玉米 *PLA* 基因在玉米基因组多倍化过程中得到了扩增。



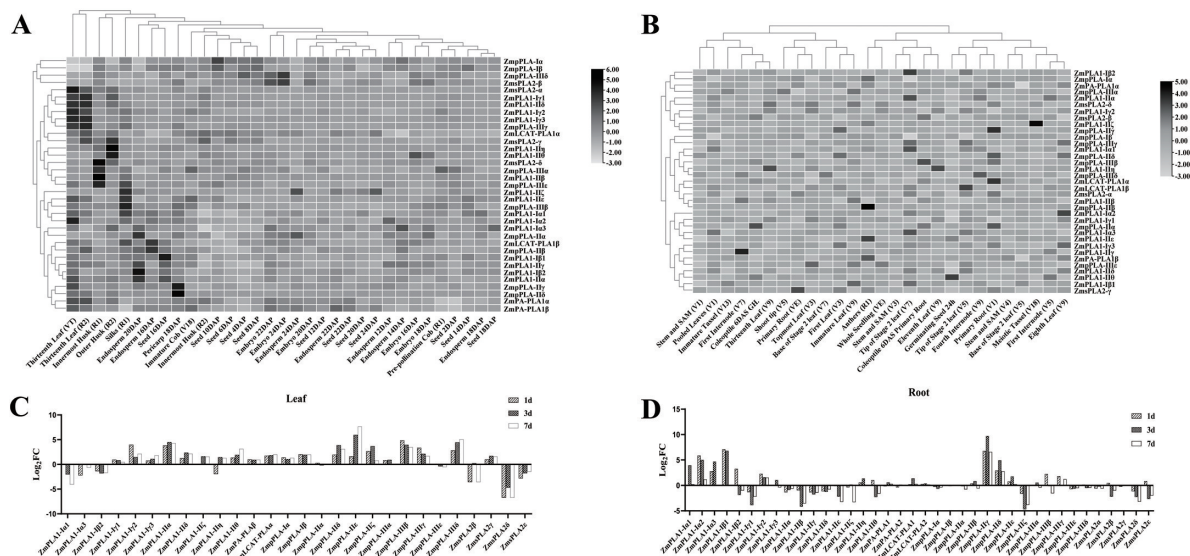
注:A为 *PLA_I* 蛋白进化树;B为 *pPLA* 蛋白进化树;C为 *sPLA₂* 蛋白进化树;D为 *ZmPLAs* 蛋白进化树。
Note: A, *PLA_I* protein evolutionary tree; B, *pPLA* protein evolutionary tree; C, *sPLA₂* protein evolutionary tree; D, *ZmPLAs* protein evolutionary tree.

图1 玉米、水稻、拟南芥和葡萄 *PLAs* 蛋白进化关系
Fig.1 Evolution of *PLAs* proteins in arabidopsis, rice and maize



注:A为染色体定位分析;B为共线性分析。
Note: A, Chromosome localization analysis; B, covariance analysis.

图2 *ZmPLAs* 基因家族在染色体上的分布及共线性分析
Fig.2 Distribution and covariance analysis of the *ZmPLAs* gene family on chromosomes



注: A 为生殖生长; B 为营养生长; C 为叶; D 为根。

Note: A, reproductive growth; B, vegetative growth; C, leaf, D, root.

图4 ZmPLAs基因家族在生长发育时期及盐胁迫下根叶中的表达分析

Fig.4 Expression analysis of ZmPLAs gene family in tissues at different growth and development stages

3 讨论

本研究共鉴定出 38 个 *ZmPLAs* 基因。通过蛋白质序列、结构域和系统发育树分析,将该家族分为三大类,包括 *PLA₁*、*pPLA* 和 *sPLA₂*, 分别有 20、13 和 5 个成员。通过 SMART 和 Pfam 进行结构域分析,发现 *PLA₁* 含有“lipase3”结构域, *PA-PLA₁* 含有“DDHD”结构域, *LCAT-PLA* 含有“LACT”结构域, *pPLA* 含有“Patatin”结构域。对玉米、水稻、拟南芥和葡萄的 *PLA* 的进化研究表明, *PLAs* 基因在单子叶植物和双子叶植物的两个不同物种中有着共同的祖先且具有一定的保守性,因为这些不同植物的不同 *PLA* 群的成员属于同一个系统发育分支。

PLA₁ 不依赖于钙离子就能催化磷脂 SN-1 位置酰基的水解。在开花前 *PLA₁ I α1* 以叶绿体为靶点,在雄蕊中特异表达^[26]。在幼苗中, *PLA₁ III* 局限于在线粒体中高水平表达^[27]。该亚家族一些成员在拟南芥下胚轴、花粉、萼片、种皮、花序茎和木质部中都有较高的表达^[28]。在 *ZmPLA₁* 插入 4 bp 的片段,可以提高玉米在单倍体育种中的效率^[29]。这些发现表明,这些 *PLAs* 在生殖生长中起着重要作用。

pPLA 是主要的酰基水解酶家族,可产生游离脂肪酸(FFA)和相应的溶血甘油酯。*pPLAs* 参与多生物过程,包括脂质代谢、信号转导、细胞生长以及响应非生物胁迫^[30-33]。在病原体侵袭下,会引起 *pPLAI* 活性的增加,从而导致氧脂素的生物合成,以应对病

原菌的侵袭。在盐胁迫条件下, *pPLA* 亚家族在叶片中表达量均上调,在根中 *ZmpPLA-IIγ*、*ZmpPLA-IIδ*、*ZmpPLA-IIε* 表达量上调,这说明 *pPLA* 在玉米响应盐胁迫中起着重要的作用^[34]。

sPLA₂ 催化磷脂在 SN-2 位置水解,并生成脂肪酸(FFAs)和溶血磷脂。FFAs 是多种酶促反应的前体,同时也参与多种信号的传递^[35]。此外, *PLA₂s* 还参与植物的多种生长发育过程,如细胞生长、细胞伸长、气孔开放等。从数据可以看出, *sPLA₂* 在植物防御反应中起着调节脂质信号作用。

参考文献:

- [1] WANG X. Plant phospholipases[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001, 52: 211-231.
- [2] RYU S B. Phospholipid-derived signaling mediated by phospholipase A in plants[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(5): 229-235.
- [3] MATOS A R, PHAM-THI A T. Lipid deacylating enzymes in plants: old activities, new genes[J]. Plant Physiology and Biochemistry: PPB, 2009, 47(6): 491-503.
- [4] MATSUI K, FUKUTOMI S, ISHII M, et al. A tomato lipase homologous to DAD1(LeLID1) is induced in post-germinative growing stage and encodes a triacylglycerol lipase[J]. FEBS Letters, 2004, 569(1-3): 195-200.
- [5] CHEN G, SNYDER C L, GREER M S, et al. Biology and biochemistry of plant phospholipases[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2011, 30(3): 239-258.
- [6] BALSINDE J, BALBOA M A. Cellular regulation and proposed biological functions of group VIA calcium-independent phospholipase A2 in activated cells[J]. Cellular Signalling, 2005, 17(9): 1052-1062.
- [7] DESSEN A. Structure and mechanism of human cytosolic phospholi-

- pase A(2)[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2000, 1488(1–2): 40–47.
- [8] HOLK A, RIETZ S, ZAHN M, et al. Molecular identification of cytosolic, patatin-related phospholipases A from *Arabidopsis* with potential functions in plant signal transduction[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(1): 90–101.
 - [9] MARIANI M E, FIDELIO G D. Secretory phospholipases A(2) in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 861.
 - [10] LEE H Y, BAHN S C, SHIN J S, et al. Multiple forms of secretory phospholipase A2 in plants[J]. *Progress in Lipid Research*, 2005, 44(1): 52–67.
 - [11] MANSFELD J, GEBAUER S, DATHE K, et al. Secretory phospholipase A2 from *Arabidopsis thaliana*: insights into the three-dimensional structure and the amino acids involved in catalysis[J]. *Biochemistry*, 2006, 45(18): 5687–5694.
 - [12] STÄHL U, EK B, STYMNE S. Purification and characterization of a low-molecular-weight phospholipase A2 from developing seeds of elm[J]. *Plant Physiology*, 1998, 117(1): 197–205.
 - [13] STÄHL U, LEE M, SJÖDAHL S, et al. Plant low-molecular-weight phospholipase A2s(PLA2s) are structurally related to the animal secretory PLA2s and are present as a family of isoforms in rice(*Oryza sativa*)[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 41(4): 481–490.
 - [14] SCHERER G F, RYU S B, WANG X, et al. Patatin-related phospholipase A: nomenclature, subfamilies and functions in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12): 693–700.
 - [15] CHEN G, GREER M S, LAGER I, et al. Identification and characterization of an LCAT-like *Arabidopsis thaliana* gene encoding a novel phospholipase A[J]. *FEBS Letters*, 2012, 586(4): 373–377.
 - [16] CHEN G, GREER M S, WESELAKE R J. Plant phospholipase A: advances in molecular biology, biochemistry, and cellular function [J]. *Biomolecular Concepts*, 2013, 4(5): 527–532.
 - [17] SINGH A, BARANWAL V, SHANKAR A, et al. Rice phospholipase A superfamily: organization, phylogenetic and expression analysis during abiotic stresses and development[J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): e30947.
 - [18] MAY C, PREISIG-MÜLLER R, HÖHNE M, et al. A phospholipase A2 is transiently synthesized during seed germination and localized to lipid bodies[J]. *Acta Biochimica et Biophysica*, 1998, 1393(2–3): 267–276.
 - [19] LAUREANO G, FIGUEIREDO J, CAVACO A R, et al. The interplay between membrane lipids and phospholipase A family members in grapevine resistance against *Plasmopara viticola*[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 14538.
 - [20] LAXALT A M, MUNNIK T. Phospholipid signalling in plant defence[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(4): 332–338.
 - [21] MUNNIK T, MEIJER H J. Osmotic stress activates distinct lipid and MAPK signalling pathways in plants[J]. *FEBS Letters*, 2001, 498(2–3): 172–178.
 - [22] NARUSAKA Y, NARUSAKA M, SEKI M, et al. Expression profiles of *Arabidopsis* phospholipase A *I* gene in response to biotic and abiotic stresses[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2003, 44(11): 1246–1252.
 - [23] JANG J H, LEE O R. Patatin-Related phospholipase atplaiii α affects lignification of xylem in *arabidopsis* and hybrid poplars[J]. *Plants* (Basel, Switzerland), 2020, 9(4): 451.
 - [24] YANG W Y, ZHENG Y, BAHN S C, et al. The patatin-containing phospholipase A pPLAII α modulates oxylipin formation and water loss in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(2): 452–460.
 - [25] LIU G, ZHANG K, AI J, et al. Patatin-related phospholipase A, pPLAIII α , modulates the longitudinal growth of vegetative tissues and seeds in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6945–6955.
 - [26] ISHIGURO S, KAWAI-ODA A, UEDA J, et al. The defective in anther dehiscence gene encodes a novel phospholipase A1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2001, 13(10): 2191–2209.
 - [27] SEO Y S, KIM E Y, KIM W T. The *Arabidopsis* sn-1-specific mitochondrial acylhydrolase AtDLAH is positively correlated with seed viability[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15): 5683–5698.
 - [28] TAKÁČ T, NOVÁK D, ŠAMAJ J. Recent advances in the cellular and developmental biology of phospholipases in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 362.
 - [29] LA CAMERA S, GEOFFROY P, SAMAHA H, et al. A pathogen-inducible patatin-like lipid acyl hydrolase facilitates fungal and bacterial host colonization in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal: For Cell And Molecular Biology*, 2005, 44(5): 810–825.
 - [30] LA CAMERA S, BALAGUÉ C, GÖBEL C, et al. The *Arabidopsis* patatin-like protein 2(PLP2) plays an essential role in cell death execution and differentially affects biosynthesis of oxylipins and resistance to pathogens[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI*, 2009, 22(4): 469–481.
 - [31] LI M, BAHN S C, GUO L, et al. Patatin-related phospholipase pPLAIII β -induced changes in lipid metabolism alter cellulose content and cell elongation in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(3): 1107–1123.
 - [32] LIU C, LI X, MENG D, et al. A 4-bp insertion at ZmPLA1 encoding a putative phospholipase A generates haploid induction in maize[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 520–522.
 - [33] YANG W, DEVAIAH S P, PAN X, et al. AtPLAI is an acyl hydrolase involved in basal jasmonic acid production and *Arabidopsis* resistance to *Botrytis cinerea*[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(25): 18116–18128.
 - [34] LI J, LI M, YAO S, et al. Patatin-Related Phospholipase pPLAIII γ involved in osmotic and salt tolerance in *arabidopsis*[J]. *Plants*(Basel, Switzerland), 2020, 9(5): 650.
 - [35] MOSBLECH A, FEUSSNER I, HEILMANN I. Oxylipins: structurally diverse metabolites from fatty acid oxidation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2009, 47(6): 511–517.

(责任编辑:朴红梅)