

## 植物内吞体分选转运复合物 (ESCRT) 调控逆境胁迫响应的研究进展

李娟, 曹岳英伦, 施林娟, 陈笔慧, 谭雅薇, 高燕丽, 曹文瀚

(浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300)

**摘要:** 逆境胁迫是导致全球农作物产量下降的主要原因之一。当植物受到胁迫时, 细胞内蛋白质运输途径需要迅速调整, 以确保与应激反应相关的货物分子能通过内膜系统被正确递送到效应位点。真核生物的内膜系统由多种细胞器构成, 这些细胞器在有序调控下被准确而高效地生成, 参与细胞内物质运输。内吞体分选转运复合物 (ESCRT) 参与调控液泡前体/多囊泡体的生物学发生过程, 并促使了泛素化蛋白从内吞体到液泡的运输过程。本研究重点概述了 ESCRT 在植物逆境胁迫响应方面的最新研究成果, 包括 ESCRT 的基本组成和功能, 以及 ESCRT 在植物非生物胁迫 (干旱、盐胁迫) 和先天免疫中的调控作用。探究 ESCRT 如何特异性识别并调控逆境胁迫响应蛋白, 将有助于构建更为精准的 ESCRT 介导逆境响应的分子调控网络。图 2 表 1 参 70

**关键词:** 内吞体分选转运复合物 (ESCRT); 逆境胁迫响应; 内膜运输; 液泡前体/多囊泡体; 脱落酸 (ABA); SOS 通路  
**中图分类号:** Q946 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2024)05-1094-11

## Research advances on the plant ESCRT machinery regulation of stress responses

LI Juan, CAO Yueyinglun, SHI Linjuan, CHEN Bihui, TAN Yawei, GAO Yanli, CAO Wenhao

(State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

**Abstract:** Stress is one of the major reasons causing global crop yield decline. Under stress conditions, the intracellular protein trafficking needs to be adjusted rapidly to ensure the correct delivery of the associated cargo molecules via endomembrane system. The endomembrane system in eukaryotic cells contains diverse membrane-bound organelles, which are accurately and efficiently generated in a well-organized way. These organelles play essential roles in protein transport. The endosomal sorting complex required for transport (ESCRT) complex mediates the biogenesis of prevacuolar compartment/multivesicular body (PVC/MVB), facilitating the vacuolar trafficking of the ubiquitinated proteins. This review highlights the recent research on ESCRT machinery in plant stress responses, including the basic composition and function of ESCRT, and the regulatory role of ESCRT in plant abiotic stress (i.e. drought and salt stress) and innate immunity. To explore how ESCRT specifically recognizes and regulates stress response proteins, it will be helpful to construct a more precise ESCRT-mediated molecular regulatory network of stress responses. [Ch, 2 fig. 1 tab. 70 ref.]

**Key words:** endosomal sorting complex required for transport (ESCRT); stress responses; endomembrane trafficking; PVC/MVB; abscisic acid (ABA); SOS pathway

收稿日期: 2024-02-04; 修回日期: 2024-04-02

基金项目: 浙江农林大学人才启动项目 (2023LFR105)

作者简介: 李娟 (ORCID: 0009-0001-4084-3622), 从事植物细胞蛋白运输研究。E-mail: [lijuan@stu.zafu.edu.cn](mailto:lijuan@stu.zafu.edu.cn)。通信作者: 曹文瀚 (ORCID: 0000-0002-9547-9282), 副教授, 博士, 从事细胞器三维成像研究。E-mail: [caowh@zafu.edu.cn](mailto:caowh@zafu.edu.cn)

在植物细胞中, 内膜系统 (endomembrane system) 是一个由多种细胞器组成的精密网络, 负责囊泡运输和细胞内物质的精确分配。这一系统在植物的生长发育以及应对各种环境胁迫 (如高温、干旱等) 起着不可或缺的作用<sup>[1]</sup>。这些细胞器包括内质网 (endoplasmic reticulum, ER), 高尔基体 (golgi), 反式高尔基体网络/早期内吞体 (*trans*-golgi network/early endosome, TGN/EE), 液泡前体/多囊泡体/晚期内吞体 (prevacuolar compartment/multivesicular body/late endosome, PVC/MVB/LE), 自噬体 (autophagosome) 和液泡 (vacuole) 等<sup>[2]</sup>。在液泡转运途径 (vacuolar transport pathway) 中, 蛋白质在内质网中合成, 然后被包装进 COP II (coat protein II) 囊泡中, 运送到高尔基体进行进一步的修饰。经过 TGN/EE 的转运, 这些蛋白质被分选到 MVB/PVC/LE 中, 最终运输至液泡行使功能或降解。内吞体分选转运复合物 (endosomal sorting complex required for transport, ESCRT) 是一类在真核细胞内质膜系统中高度保守的蛋白质复合物<sup>[3]</sup>。ESCRT 特异性调控 PVC/MVB/LE 的生成以及从 PVC/MVB 到液泡/溶酶体的蛋白质分选<sup>[4-5]</sup>。它在细胞质或质膜中的蛋白质修饰和运输中发挥关键作用, 对蛋白质分泌途径、内吞作用以及各种重要的信号通路都有重要贡献<sup>[3, 6-7]</sup>。

作为固着生物, 植物需要不断监测环境变化, 这些变化的环境往往不利于植物的生长发育, 包括非生物胁迫如盐胁迫、干旱胁迫, 生物胁迫如病原体感染。植物为了应对这些不利条件, 已经进化出有效而复杂的响应系统<sup>[8-9]</sup>。在干旱条件下, 植物细胞中的脱落酸 (abscisic acid, ABA) 开始积累, 形成 ABA-PYRABACTIN RESISTANCE (PYR)/PYR-LIKE (PYL)/REGULATORY COMPONENTS OF ABA RECEPTORS (RCAR)-2C 型蛋白磷酸酯酶 (2C-type protein phosphatases, PP2C) 三元复合物和 SnRK2 (SNF1-related protein kinase 2) 结合。这种结合导致 SnRK2 被磷酸化, 激活下游基因, 积极调控 ABA 信号响应基因表达<sup>[10]</sup>。在盐胁迫条件下, 植物感知到过量的 Na<sup>+</sup> 并激活盐过度敏感 (salt over-sensitivity, SOS) 途径, 随后 SOS2 激酶和质膜定位的 Na<sup>+</sup> 抗转运蛋白 SOS1 发挥作用, 将多余的 Na<sup>+</sup> 排出细胞, 促进植物的生存和生长<sup>[8-9, 11]</sup>。植物在与病原体长期的“博弈”中演化出 2 套免疫系统, 即模式诱导免疫 (pattern-triggered immunity, PTI) 和效应诱导免疫 (effector-triggered immunity, ETI)。植物通过细胞膜上的受体蛋白识别病原体携带的一些分子, 激活 PTI 以抵抗病原体入侵。另一类受体, 核苷酸结合亮氨酸重复蛋白 (nucleotide-binding leucine-rich repeat protein, NLR), 感知毒性蛋白, 触发 ETI, 随后激活更强烈的免疫反应<sup>[12-13]</sup>。

植物细胞中, 内膜运输和泛素介导的蛋白质降解途径在胁迫相关货物分子的正确递送中起着重要作用。ESCRT 复合体是调节货物蛋白运输和降解的蛋白复合物之一。本研究总结了近年来 ESCRT 介导的内膜运输系统在植物胁迫响应中的研究进展, 以期构建精准的 ESCRT 介导逆境响应分子调控网络提供参考。

## 1 ESCRT 复合物的组成和生物学功能

在后生动物和真菌中, ESCRT 复合体主要由 5 个亚基组成: ESCRT-0、ESCRT-I、ESCRT-II、ESCRT-III 和 VPS4 (vacuolar protein sorting 4)/SKD1 (suppressor of K<sup>+</sup> transport growth defect 1)<sup>[7, 14]</sup>。然而, 在植物中没有发现 ESCRT-0 亚基的同源蛋白, 但是拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 基因组编码 9 种 TOMs 蛋白 (TOM1-like proteins)<sup>[15-16]</sup>。TOMs 蛋白具有保守的 VHS[VPS27, HRS (hepatocyte growth factor-regulated tyrosine kinase substrate)] 和 STAM (signal transducing adaptor molecule) 结构域, 能有效地与泛素结合并行使与 ESCRT-0 类似的功能<sup>[16-18]</sup>。此外, 在植物中鉴定了其他 ESCRT 相关蛋白, 包括 FREE1 (FYVE domain protein required for endosomal sorting 1)<sup>[2, 4]</sup>、ALIX (apoptosis-linked gene-2 interacting protein X)<sup>[19]</sup>、PROS (SKD1 positive regulatory factor)<sup>[20-21]</sup> 和 BRAF (Bro1-domain protein as FREE1 suppressor)<sup>[22]</sup>。

### 1.1 ESCRT-0

ESCRT-0 复合物是由 2 个异聚亚基 VPS27/HRS 和 Hse1 (Hbp STAM, EAST1)/STAM 按照数量 1:1 构成的多价泛素结合蛋白复合物<sup>[5, 23]</sup>。VPS27 含有 1 个 PSAP 基序, 可与 ESCRT-I 亚基 Vps23 结合, 从而募集异四聚体 ESCRT-I<sup>[24]</sup>。ESCRT-0 含有 GAT (GGA and Tom1) 结构域<sup>[25]</sup> 和多个泛素结合结构域, 包括 UIM (ubiquitin-interacting motif) 结构域和位于氨基末端的 VHS 结构域<sup>[23]</sup>。它的主要功能是识别泛素化蛋白并富集底物<sup>[2]</sup>, 除此以外, 还具有招募网格蛋白 (clathrin)、泛素化连接酶及去泛素化酶的作用<sup>[26]</sup>。

### 1.2 ESCRT-I

ESCRT-I 复合物由亚基 VPS23/TSG101、VPS28、VPS37 和 MVB12 (MVB sorting factor of 12 kDa)

按照 1:1:1:1 的数量比组装而成<sup>[14,27]</sup>。ESCRT-I 与位于复合物两端的 ESCRT-0 和 ESCRT-II 相互作用<sup>[28]</sup>。酵母细胞中,在 VPS23/TSG101 的 N 末端的 UEV (ubiquitin E2 variant) 结构域与 ESCRT-0 的 P[S/T]-AP 基序相互作用<sup>[2]</sup>。VPS28 通过 C 末端四螺旋束与 ESCRT-II 组分 VSP36 中的 GLUE (GRAM-like ubiquitin binding in EAP45) 结构域相互作用<sup>[29]</sup>。VPS37 含有位于 N 端的碱性  $\alpha$  螺旋 (N-terminal basic helix, NTBH), 能结合酸性膜脂, 通过高度柔性区域连接到核心结构<sup>[25]</sup>。ESCRT-I 负责将泛素化的膜货物分子分拣到 MVB<sup>[14,27]</sup>。

### 1.3 ESCRT-II

ESCRT-II 复合物是一种 Y 型异源四聚体, 由亚基 VPS22/EAP30、VPS36/EAP45 和 VPS25/EAP20 以 1:1:2 的数量比例组成的。VPS22 通过 CC (coiled-coil) 结构域与 VPS36 的 C 末端结合形成主干<sup>[30]</sup>。VPS36 通过其 N 端 GLUE 结构域与 ESCRT-I 组分蛋白 VPS28 相互作用, 从而识别泛素化蛋白。VPS25 通过与 VPS20 相互作用, 促进 ESCRT-III 复合物组分的募集和组装<sup>[30]</sup>。ESCRT-II 主要通过 ESCRT-I 协同, 有选择地招募泛素化货物分子。

### 1.4 ESCRT-III

ESCRT-III 复合物由 4 个核心亚基组成, 即 VPS2/CHMP2 (charged multivesicular body protein 2)、VPS20/CHMP6、VPS24/CHMP3 和 SNF7/CHMP4。此外还有 3 种辅助蛋白, 即 Did2 (Doa4-independent degradation2)/CHMP1、VPS60/CHMP5 和 IST1 (increased sodium tolerance 1)。ESCRT-III 的 MIM (MIT interacting motif) 可以与 VPS4 结合, 中间柔性区域包括至少 1 个 CC 结构域<sup>[31-32]</sup>。ESCRT 通路激活后, VPS20 首先被 VPS25 招募并激活, 然后 SNF7 被多聚化<sup>[28]</sup>。随后, VPS24 桥接 SNF7 与 VPS2<sup>[33]</sup>, 进入内吞体后 VPS24 与 VPS2 结合。最后, VPS2 招募 ATP 酶 VPS4, 而 Did2 招募 Vta1 或 IST1 完成组装<sup>[26]</sup>。ESCRT-III 主要驱动 PVC/MVB 腔内囊泡 (intraluminal vesicle, ILV) 的形成<sup>[31-32]</sup>。

### 1.5 VPS4/SKD1

VPS4/SKD1 复合物属于 AAA-ATP 酶蛋白家族。该复合物也被称为 VPS4/SKD1-LIP5 (lyst-interacting protein 5), 通过水解 ATP 促进 ESCRT-III 复合物从 PVC/MVB 上脱落, 分解进入下一个循环<sup>[33]</sup>。SKD1 通过 C 端的富含  $\alpha$  螺旋结构域与 LIP5 相互作用<sup>[34]</sup>。LIP5 丰度的增加可能会增强 SKD1 的活性, 有助于植物在逆境条件下的耐受性<sup>[34]</sup>。VPS4/SKD1 在维持细胞内 ESCRT 复合物的稳定性和参与细胞内物质的降解中起着至关重要的作用。

### 1.6 FREE1

FREE1 是双子叶植物中特有的 ESCRT 蛋白, 在酵母和动物中均未发现其同源蛋白。FREE1 的 N 端区域具有富含脯氨酸和谷氨酰胺的内在无序区 (intrinsically disordered region, IDR)、1 个保守的 FYVE 结构域和 C 端的 CC 结构域<sup>[4,35]</sup>。FREE1 通过 N 端富含脯氨酸的区域 (proline-rich region) 与 ALIX 相互作用<sup>[21]</sup>, 通过 FYVE 结构域, FREE1 选择性地识别并结合磷脂酰肌醇-3-磷酸 (phosphatidyl inositol-3-phosphate, PI3P), 最终定位于 MVB<sup>[36]</sup>。FREE1 在植物的生长发育过程、泛素化蛋白的内吞体分选等细胞活动中都是必不可少的<sup>[36]</sup>。此外, FREE1 能与植物自噬调节蛋白 SH3P2 (SH3 domain-containing protein 2) 发生相互作用, 并与磷脂酰肌醇-3-激酶 (phosphatidyl inositol-3-kinase, PI3K) 复合物结合, 调节植物自噬降解<sup>[37-38]</sup>。

### 1.7 ALIX

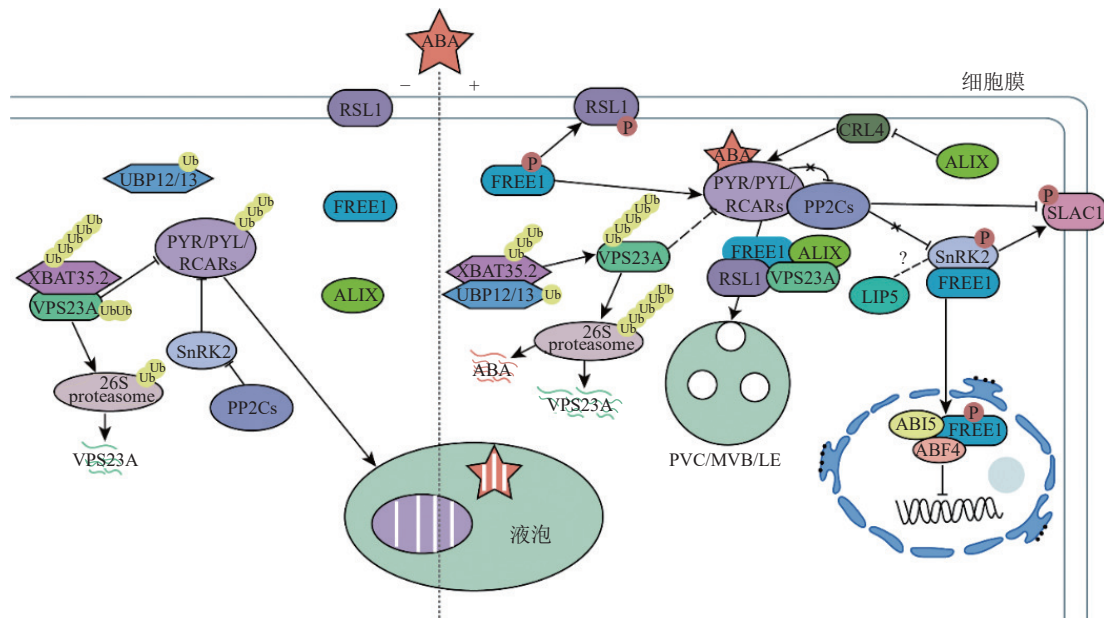
ALIX 代表了一种进化上保守的 ESCRT-III 相关蛋白, 可介导 G 蛋白偶联受体 PAR1 和 P2Y1 的泛素非依赖性分选到 ILV 进行降解<sup>[39]</sup>。在结构上, ALIX 具有 N 端 Bro1 结构域、中央 V 结构域和柔性的 C 端富含脯氨酸的区域<sup>[40]</sup>。Bro1 结构域负责将 SNF7 募集到囊泡膜上<sup>[33]</sup>, V 结构域充当泛素结合结构域, 促进 ALIX 与泛素化蛋白的相互作用<sup>[41]</sup>。在货物蛋白运输过程中, ALIX 严格调节了 ESCRT-I 和 ESCRT-III 复合物的活性, 这在控制 ABA 受体蛋白的丰度和促进其降解等方面起着重要作用<sup>[41]</sup>。最近的研究阐明了 ALIX 的非常规 ESCRT 功能, ALIX 通过与逆转运复合体 (retromer complex) 的核心亚基相互作用来调节可溶性蛋白质的液泡分选<sup>[2,42]</sup>。这项研究进一步揭示了植物中液泡运输和内吞体循环途径之间存在交互关系。



## 2 ESCRT 复合体调节植物干旱胁迫反应

干旱是影响植物正常生长发育的非生物胁迫之一。干旱能破坏渗透调节系统，导致细胞脱水并合成 ABA，进而导致气孔闭合、活性氧 (ROS) 积累和光合作用抑制<sup>[10]</sup>。ABA 信号通路的核心成分包括可溶性 ABA 受体 PYR/PYL/RCAR、PP2C 和 SnRK2。PYR/PYL/RCAR 受体通过 PP2C 依赖性 SnRK2 激活调节 ABA 转录反应<sup>[43-44]</sup>。在干旱条件下，ABA 浓度的升高导致 ABA 与 PYR/PYL/RCAR 受体直接结合，形成 ABA-PYR/PYL/RCAR 复合物。该复合物抑制 PP2C，将 SnRK2 维持在磷酸化的活性状态，随后激活下游转录因子 AREB (ABA responsive element binding protein)/ABF (ABRE binding factor) 和阴离子通道 SLAC1 (Slow anion channel 1)<sup>[45]</sup>，正向调节 ABA 响应基因的表达<sup>[10, 46]</sup>。

PYR/PYL/RCAR 受体 (PYR1、PYL4、PYL8 和 PYL9) 的泛素化发生在质膜上，由 CRL4 (Cullin4-RING E3 ubiquitin ligase) 和 RSL1 (E3 ubiquitin ligase RING finger of seed longevity 1) 触发网格蛋白介导的内吞作用，进而促使了 PYR1 和 PYL4 进入囊泡递送至液泡降解，导致 ABA 信号衰减。ABA 受体从质膜到内吞体的转运依赖于 ESCRT 组分 (FYVE1、VPS23A 和 ALIX)(图 1)。这些 ESCRT 组分直接与未修饰的 PYL 相互作用<sup>[35, 41, 47]</sup>，随后 ABA 受体通过 26S 蛋白酶体或液泡途径降解。



正常情况下，SnRK2 激酶被 PP2Cs 抑制，VPS23A 则与 PYR/PYL/RCAR 受体蛋白相互作用，促使其通过液泡途径降解；而 XBAT 35.2 被泛素化，导致部分 VPS23A 被 26S 蛋白酶体降解。在 ABA 胁迫条件下，XBAT35.2 与 VPS23A 竞争性结合 UBPs12/13，使得 ABA 和 VPS23A 被 26S 蛋白酶体降解，从而解除 VPS23A 对 PYR/PYL/RCAR 受体的抑制作用。ALIX 通过抑制 CRL4 促进 PYR/PYL/RCAR 的积累；PYR/PYL/RCAR 受体感知到 ABA 后与 PP2Cs 互作并抑制 PP2Cs 的磷酸酶活性，从而解除对 SnRK2 激酶的抑制作用；同时 FREE1 被异位磷酸化而激活，并将磷酸化信号转导至 RSL1；FREE1 异位磷酸化后进入细胞核，调控下游基因的表达。根据文献 [48-49] 修改。

图 1 ESCRT 复合体调控植物 ABA 信号通路

Figure 1 ESCRT complex regulates ABA signaling pathway in plant

### 2.1 VPS23A

VPS23A 具有一个泛素偶联酶变体 UEV 结构域，其中缺乏泛素偶联 (ubiquitin-conjugating, UBC) 结构域中保守的半胱氨酸，暗示其具有泛素结合能力<sup>[48]</sup>。作为 ESCRT-I 复合物的组分，VPS23A 主要参与质膜货物分子的运输和降解，负调控 ABA 信号转导<sup>[48]</sup>。敲除 VPS23A 能增强 ABA 信号通路中关键激酶 OST1 (open stomata 1) 的活性。VPS23A 通过调节 OST1 的上游关键调控因子，进而在转录和翻译水平上影响关键转录因子的表达。这一过程中，VPS23A 不仅识别 PYL4，还能识别 K63 连接的泛素链。此外，VPS23A 影响 PYR1 的亚细胞定位和 PYL4 的稳定性。说明 VPS23A 可能识别植物中泛素化和非泛素化的 PYLs，从而促进 PYLs 与 PP2C 的结合并影响 ABA 受体的稳定性，从而调节 ABA 信号转导和抗旱性<sup>[47]</sup>。此外，有研究表明：去泛素化酶 UBPs12/UBPs13 与 E3 泛素连接酶 XBAT35.2 协同调控 VPS23A 的去泛素化<sup>[10]</sup>。然而，*ubp12* 和 *ubp13* 突变体表现出与 *vps23a* 突变体类似的 ABA 敏感和耐旱性的表

型。过表达 VPS23A 能恢复这些表型。但是 VPS23A 蛋白的稳定性随着 ABA 诱导 UBP12/UBP13 蛋白水平的升高而降低。UBP12/UBP13 的积累增强了 VPS23A 的 E3 连接酶 XBAT35.2 的去泛素化。XBAT35.2 微妙地调节了 VPS23A 的蛋白质水平,对 ABA 反应起到了正调节作用<sup>[10,48]</sup>。总而言之,UBP12/UBP13 通过对 VPS23A 进行精确的泛素化修饰,间接调控 ABA 信号转导。这对 ABA 通路和 ESCRT 复合体之间的相互作用提供了新的思路。

## 2.2 FREE1

FREE1 蛋白 N 端(含有 1 个 IDR)以不依赖 ABA 的方式与 ABA 受体相互作用<sup>[35]</sup>,随后 RSL1 蛋白将 PYL4 募集到内吞体表面。在干旱条件下, FREE1 可通过异位磷酸化激活,与 RSL1 形成复合物,并将磷酸化信号转导至 RSL1。从而启动钙信号、ROS 通路等关键胁迫信号通路,激活靶基因,增强抵御外界环境胁迫的能力。有研究表明: *free1* 突变体表现出对 ABA 的超敏反应<sup>[50]</sup>。*free1* 突变体中 ABA 受体的液泡运输受阻,导致 PYL4 积累和对 ABA 的反应性增强。这项研究证明了 FREE1 在 ABA 受体从质膜转运到内吞体/液泡降解中的功能。此外, FREE1 还在细胞核中转录抑制 ABA 信号转导作用<sup>[50-51]</sup>。ABA 处理后, SnRK2 激酶与 FREE1 相互作用,磷酸化 C 端 CC 结构域中的丝氨酸残基。随后 FREE1 向细胞核中迁移。进入细胞核后, FREE1 就会与碱性亮氨酸拉链转录因子(basic leucine zipper transcription factor, bZIP) ABA 反应元件结合因子 4 (ABA-responsive element binding factor 4, ABF4) 和 ABA 不敏感因子 5 (ABA-insensitive 5, ABI5) 相互作用,减弱它们与顺式调节序列下游基因的结合,从而抑制转录活性,削弱 ABA 反应并减轻 ABA 对植物生长的抑制<sup>[11]</sup>。具有 C 端部分缺失或磷酸化丝氨酸位点突变的 *free1-c* 端突变体植物,避免了 *free1* 功能缺失突变体的胚胎致死性,并在正常生长条件下表现出正常的液泡分选和植物发育。这些研究证明了 FREE1 磷酸化的缺失和入核受阻会增强植物对 ABA 的响应,说明了内膜转运和 ABA 信号在转录水平上相互关联。暗示了植物 ESCRT 蛋白 FREE1 在细胞质和细胞核中具有双重功能<sup>[50]</sup>。

## 2.3 ALIX

有研究表明: ALIX 参与调节植物气孔开闭和 ABA 受体的降解。ALIX 能直接与 PYR/PYL/RCAR 受体相互作用,通过抑制 CRL4 和 E3 泛素连接酶来促进 PYL8 的积累<sup>[52-53]</sup>。ALIX 与 PYL 的相互作用可能依赖于 C 端的 IDR 区域。ALIX 的 Bro1 结构域中 260 位的甘氨酸突变为天冬氨酸能破坏其与 PYL 和 VPS23A 的相互作用,暗示了这个在维持货物与受体复合物完整性中的作用,并为 *alix-1* 突变体对 ABA 的超敏反应提供了分子基础<sup>[41,54]</sup>。ALIX 功能受损会导致亚细胞定位发生改变,进而过度积累 PYR/PYL/RCAR 受体,这意味着 ALIX 作为负调节因子参与 ABA 信号通路的调控<sup>[41]</sup>。

## 2.4 LIP5

LIP5 (lyst-interacting protein 5) 作为 SKD1 的正调节因子,激活 SDK1 的 ATP 酶活性<sup>[55]</sup>。LIP5 属于 Vtal 家族,是一种参与各种生物过程的 ESCRT-III 相关蛋白。它在 ABA 介导的信号转导中发挥关键作用来正向调节抗旱性<sup>[56]</sup>。在正常条件下, LIP5 蛋白不稳定,细胞中丰度较低<sup>[57]</sup>。LIP5 的表达受到 ABA 和干旱的诱导,其过表达会导致植物的 ABA 超敏反应,造成气孔过度闭合,减少水分流失,从而提高抗旱性。相反, *lip5* 突变体表现出 ABA 不敏感的表型,这个表型进一步说明了 LIP5 在抗旱中的作用<sup>[56]</sup>。

# 3 ESCRT 复合体调节植物盐胁迫响应

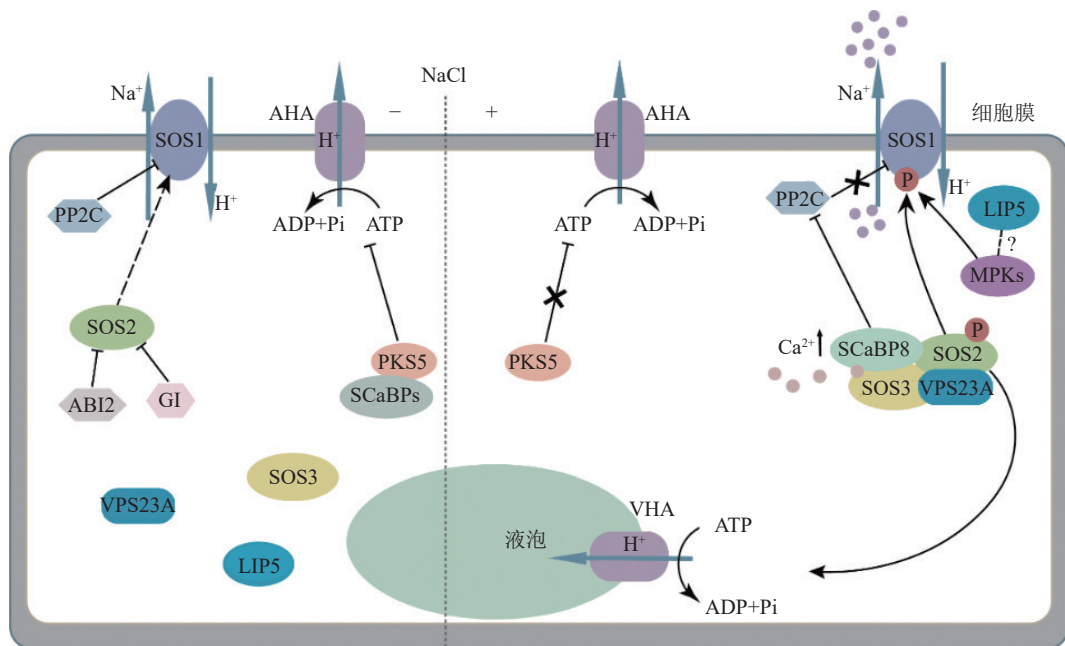
土壤盐碱化是严重影响植物生长发育的非生物胁迫之一,在世界范围内给作物生产造成了巨大损失<sup>[58-59]</sup>。盐胁迫会升高细胞渗透压,导致钠积累。遭受盐胁迫后,植物可通过调节离子稳态、激活渗透胁迫途径、激活激素信号通路,以及调节细胞骨架动力学和细胞壁组成等多种机制进行应对<sup>[60]</sup>。作为保守的盐胁迫响应信号途径, SOS 信号通路由钠转运蛋白 SOS1、调节蛋白 SOS2 和 SOS3,以及 SOS3 钙结合蛋白 8 (SOS3-like calcium-binding protein 8/ calcineurin b-like protein10, SCaBP8/CBL10) 组成。受到盐胁迫后,植物细胞通过 SOS3/SCaBP8-SOS2-SOS1 的顺序激活而将胞内过量  $\text{Na}^+$  排出,以维持  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  平衡,保护植物免受盐胁迫<sup>[9,11]</sup>。

## 3.1 SOS 信号通路的核心组成部分

SOS 途径通过调节盐胁迫下  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白活性来维持离子稳态。SOS1 是植物耐盐能力的关

键  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反向转运蛋白, 能利用  $\text{H}^+$  梯度来驱动  $\text{Na}^+$  排出细胞, 其由定位于质膜的具有 12 个跨膜结构域的 N 端和定位于细胞质 C 端自抑制区域组成<sup>[61]</sup>。过表达 SOS1 能维持较高的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ , 因而增强了植物的耐盐性<sup>[62]</sup>。SOS2 被 NaCl 激活, 随后磷酸化 SOS3/SCaBP8。被招募到质膜后, SOS2 能激活质膜  $\text{H}^+$ -ATP 酶, 为 SOS1 的  $\text{Na}^+$  转运活性提供能量<sup>[63-64]</sup>。SOS3/SCaBP8 可以感知盐胁迫诱导的  $\text{Ca}^{2+}$  升高, 在结合  $\text{Ca}^{2+}$  时与 SOS2 相互作用, 并磷酸化 SOS2。SOS3 蛋白的中间区域能通过肉豆蔻酰化与质膜相连, 并因此将 SOS3/SCaBP8-SOS2 复合物招募到质膜, 最终磷酸化 SOS1 增强其  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运活性<sup>[61]</sup>。

盐胁迫可以刺激植物细胞 ESCRT 复合物的活性和组装, 从而促进质膜定位的转运蛋白的内吞作用和降解。因此, 盐胁迫信号通路 with ESCRT 复合体之间的联系对于理解植物响应盐胁迫的机制尤为重要 (图 2)。



在正常条件下, 蛋白质如 GI、ABI2 通过相互作用抑制 SOS2 激酶活性, 而 PP2C 则抑制 SOS1 的活性, 形成一个调控网络。此外, SCaBPs 与 PKS5 的相互作用会抑制质膜  $\text{H}^+$ -ATP 酶的活性。当植物受到盐胁迫时, 外界高浓度的  $\text{Na}^+$  会导致细胞内的  $\text{Ca}^{2+}$  浓度迅速上升, 激活 SOS 信号途径。SOS3 和 SCaBP8 与  $\text{Ca}^{2+}$  结合后, 与蛋白激酶 SOS2 相互作用, 激活 SOS2 的活性。VPS23A 会促进 SOS2/SOS3 复合体的结合, 使 SOS2 定位到质膜, 磷酸化并激活 SOS1 的  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反向转运活性。PKS5 的激酶活性受到抑制。SOS2 可以激活液泡  $\text{H}^+$ -ATP 酶和  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  交换器的活性, 降低细胞内  $\text{Na}^+$  的毒性, 帮助植物抵抗盐胁迫。根据文献 [65] 修改。

图 2 ESCRT 复合体调控植物盐胁迫响应

Figure 2 ESCRT machineries in plant salt stress response

### 3.2 VPS23A

ESCRT-I 组分 VPS23A 通过增强 SOS 途径调节植物耐盐性<sup>[11]</sup>。VPS23A 与 SOS2、SOS3 之间均存在相互作用, 但不与 SOS1 互作。VPS23A 与 SOS2 互作促进其泛素化, 从而调控 SOS2 蛋白向质膜的循环再利用。而 VPS23A 功能缺失突变体对盐胁迫敏感, 由于 SOS2 细胞膜定位减少, 导致 SOS1 的磷酸化水平降低, SOS1 活性受到抑制, 使得  $\text{Na}^+$  外排能力降低, 从而影响植物对盐胁迫的响应。因此, VPS23A 的功能是促进 SOS2/SOS3 复合体的结合来驱动 SOS2 定位到细胞膜<sup>[11]</sup>。

### 3.3 LIP5

LIP5 调控的内吞体分选途径是植物响应非生物胁迫的关键细胞过程之一<sup>[55]</sup>。LIP5 与 SKD1 相互作用提高植物的盐耐受性。LIP5 是盐诱导的细胞内活性氧增加所必需的, 与盐胁迫反应的信号转导有关。盐胁迫在很大程度上依赖于 LIP5 刺激植物细胞内吞作用和囊泡运输。在缺乏功能性丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase 3/6, MAPK3/6) 的情况下, LIP5 蛋白会被快速降解<sup>[36]</sup>。在盐胁迫下, LIP5 被 MAPK 磷酸化的水平增加, 同时稳定性也增加, 因而蛋白水平升高。然而 LIP5 中 MAPK 磷酸化位点的突变降低了 LIP5 的稳定性, 并破坏了 LIP5 突变体盐敏感表型回补的可能性<sup>[36, 55]</sup>。



## 4 ESCRT 参与调控植物的先天免疫

植物在自然生境中会遭受各种生物胁迫,包括各种微生物、病原菌的侵染和植食性昆虫的取食等。植物免疫系统是植物在自然生态系统中生存和生产的基础。植物为抵抗病原菌的入侵,进化出2层先天免疫系统来检测和应对各种生物攻击,分别由细胞表面定位的模式识别受体(pattern-recognition receptors, PRRs)和细胞内核苷酸结合域富含亮氨酸重复序列的受体(nucleotide-binding leucine-rich repeat proteins, NLRs)启动<sup>[66]</sup>。

### 4.1 植物先天免疫系统

第1层免疫系统通过 PRRs 直接识别病原体相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)或损伤相关分子模式(damage-associated molecular patterns, DAMPs),触发 PTI<sup>[13]</sup>。PTI 具有较低的病原体识别特异性,早期不诱导强烈的免疫反应。PTI 通过细菌鞭毛蛋白等 PAMPs 激活 MAPK 依赖和 MAPK 不依赖的信号通路<sup>[12]</sup>。PTI 在抑制病原体入侵和维持植物叶片微生物群落的动态平衡方面发挥着重要作用。为了抑制 PTI,病原体通常会向植物细胞传递效应物,这些效应物可能被 NLR 受体蛋白直接或间接识别并激活第2层更强的免疫信号 ETI<sup>[13]</sup>,ETI 具有较高的病原体识别特异性,通常表现为与快速程序性细胞死亡相关的超敏反应<sup>[12]</sup>。PRRs 和 NLRs 发起的信号传导导致了大量重叠的下游细胞反应,包括防御基因表达、ROS 产生和胼胝质沉积<sup>[13,67]</sup>。在免疫反应早期,NADPH 氧化酶 RBOHD 介导的 ROS 产生是连接 PRR 和 NLR 介导的免疫反应的关键。此外,受体样细胞质激酶 BIK1 (Botrytis-induced kinase 1) 是 ETI 期间 RBOHD、基因表达和细菌抗性充分激活所必需的<sup>[66-67]</sup>。flg22 是细菌鞭毛蛋白中的一个保守的小肽,它通过识别 PRR 蛋白 FLS2 (flagellin sensing 2) 及其受体 BAK1 引发免疫反应。flg22 是研究最多的 PAMP,其诱导的免疫是研究植物与微生物相互作用的最常用的模式系统之一。

### 4.2 VPS37-1 和 VPS28-2

ESCRT 复合体亚基及其相关蛋白的突变通常会导致严重的发育缺陷,然而, *vps37-1* 和 *vps28-2* 突变体没有明显的发育缺陷,但都对病原菌感染更敏感,可见 VPS37-1 和 VPS28-2 调控了 FLS2 的 MVB 分选,在 flg22 激活的气孔防御和植物免疫中起着至关重要的作用<sup>[68]</sup>。

### 4.3 LIP5

拟南芥 LIP5 是植物基础防御中病原响应 MAPK 级联反应的关键靶点,正向调节 MVB 的生物发生。正常情况下 LIP5 表达水平较低,但病原菌诱导后 LIP5 与 MAPK3/6 相互作用并磷酸化,LIP5 蛋白稳定性和含量得到提升,这对病原体诱导的囊泡运输和植物基础免疫力都非常重要<sup>[36]</sup>。如盐胁迫响应通路一样,LIP5 在植物免疫系统中的关键作用也依赖于其与 SKD1 的相互作用,进而刺激 SKD1 的 ATP 酶活性。虽然 LIP5 蛋白的 MAPK 磷酸化位点突变不会影响其与 SKD1 互作,但会降低其稳定性<sup>[36,55,69]</sup>。

### 4.4 酵母 ESCRT 蛋白 Vps23、Vps24、Snf7 和 Vps4

酵母 ESCRT 蛋白 Vps23、Vps24、Snf7 和 Vps4 的表达抑制了病毒在植物宿主中的复制。对番茄丛状病毒(tomato bushy stunt tobusvirus, TBSV)的全基因组筛选确定了7种参与病毒复制和复制酶复合物组装的 ESCRT 蛋白<sup>[70]</sup>。TBSV p33 复制蛋白可直接与酵母 ESCRT 组分 Vps23 和 Bro1 相互作用,将 Vps23 招募到病毒复制相关的过氧化物酶体上。在缺乏 ESCRT 蛋白的情况下,病毒 RNA 更容易被核糖核酸酶降解,ESCRT 蛋白在复制酶复合体中对病毒 RNA 起到了保护作用。并且复制酶复合体的精确组装可能依赖于 ESCRT 蛋白,这种依赖关系可能帮助病毒逃避宿主防御监视系统的识别,并防止基因沉默机制对其 RNA 的破坏<sup>[70]</sup>。

## 5 总结与展望

随着全球气候变化和生态压力的增加,植物如何应对各种逆境胁迫已经成为植物学和农学领域的重要研究课题。最新研究发现:ESCRT 复合体在调控植物胁迫响应中起着关键作用。例如,在干旱胁迫条件下,ESCRT 通过调节 ABA 的积累和运输来帮助植物适应水分不足的环境。在盐胁迫下,ESCRT 复合体参与 Na<sup>+</sup> 的排出和细胞壁的修复,以减轻盐害对植物的影响。此外,ESCRT 还在生物胁迫中发挥作用,如参与植物与病原菌之间的相互作用。本研究总结了 ESCRT 复合体和相关蛋白参与调控植物非生物和生物胁迫响应分子机制的最新研究(表1)。

表 1 调控逆境胁迫响应的 ESCRT 复合体蛋白

Table 1 ESCRT machineries regulating stress responses			
ESCRT亚基	基因名(基因编号)	调控胁迫响应中发挥的功能	参考文献
ESCRT-I	VPS23A(AT3G12400)	与SOS2/SOS3复合物相互作用进而增强耐盐性	[11]
		与ABA受体相互作用并介导其液泡降解	[10, 11, 47]
	VPS28-2(AT4G05000) VPS37-1(AT3G53120) Vps24(AT5G22950)	调节病毒的基因表达, 参与病毒粒子的组装和释放	[68]
ESCRT-III	Snf7(AT2G19830)	保护病毒RNA不受核糖核酸酶的影响	[70]
	Vps4(AT2G27600)		
VPS4/SKD1	LIP5(AT4G26750)	调节离子平衡、渗透势和应激相关基因的表达	[36, 55]
		促进ABA的合成和信号转导	[56]
		影响植物免疫应答的其他信号转导途径	[36, 55, 69]
ESCRT相关蛋白	FREE1(AT1G20110)	利用内吞体和非内吞体功能反向调节ABA信号	[35, 50–51]
	ALIX(AT1G15130)	控制ABA受体的积累	[41, 52–53]

尽管现有的研究已经揭示了诸如 FREE1、VPS23A 等 ESCRT 蛋白在植物应对逆境胁迫中的重要作用, 但是鉴于 ESCRT 复合体的复杂性和多样性, 其余 ESCRT 蛋白应对逆境胁迫的功能探索尚处于初级阶段。此外, 植物 ESCRT 蛋白有着数量不等的同源基因, 如 ESCRT-I 蛋白 VPS23A 和 VPS23B、ESCRT-III 蛋白 SNF7-1 和 SNF7-2 等, 这些同源基因编码的蛋白在调控逆境胁迫响应过程中是发挥不同的功能还是功能冗余尚不清楚。因此有必要深入发掘 ESCRT 调控植物逆境胁迫响应的分子机制。随着研究技术的更新迭代, 超分辨显微镜、3D 电子断层扫描成像、光电联用显微镜等更高分辨率的成像技术逐渐应用到细胞生物学领域。在纳米级分辨率下解析不同细胞器的形态特征变化, 可以更加透彻地了解 ESCRT 和 PVC/MVB/LE 在植物逆境胁迫响应中的功能。总之, 对 ESCRT 介导的内膜运输在调控植物应对逆境胁迫中的研究为农业生产和环境保护提供更多创新的思路和方法。

## 6 参考文献

- [1] ZENG Yonglun, LIANG Zizhen, LIU Zhiqi, *et al.* Recent advances in plant endomembrane research and new microscopical techniques [J]. *New Phytologist*, 2023, **240**(1): 41 – 60.
- [2] 吴凡, 沈锦波, 胡帅. 植物ESCRT复合体的功能研究进展[J]. *植物学报*, 2022, **57**(5): 697 – 712.  
WU Fan, SHEN Jinbo, HU Shuai. Research advances of the plant ESCRT machinery [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2022, **57**(5): 697 – 712.
- [3] LEUNG K F, DACKS J B, FIELD M C. Evolution of the multivesicular body ESCRT machinery; retention across the the eukaryotic lineage [J]. *Traffic*, 2008, **9**(10): 1698 – 1716.
- [4] GAO Caiji, LUO Ming, ZHAO Qiong, *et al.* A unique plant ESCRT component, FREE1, regulates multivesicular body protein sorting and plant growth [J]. *Current Biology*, 2014, **24**(21): 2556 – 2563.
- [5] GAO Caiji, ZHUANG Xiaohong, SHEN Jinbo, *et al.* Plant ESCRT complexes: moving beyond endosomal sorting [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, **22**(11): 986 – 998.
- [6] RADULOVIC M, STENMARK H. ESCRTs in membrane sealing [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2018, **46**(4): 773 – 778.
- [7] VIETRI M, RADULOVIC M, STENMARK H. The many functions of ESCRTs [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2020, **21**(1): 25 – 42.
- [8] ZHU Jiankang. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, **167**(2): 313 – 324.
- [9] YANG Yongqing, GUO Yan. Unraveling salt stress signaling in plants [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, **60**(9): 796 – 804.
- [10] 陈素梅, 王新慧, 李菲, 等. ABA调控植物盐胁迫应答机制研究进展[J]. *南京农业大学学报*, 2022, **45**(5): 856 – 863.  
CHEN Sumei, WANG Xinhui, LI Fei, *et al.* Advances in ABA regulated responses of plant to salt stress [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2022, **45**(5): 856 – 863.



- [11] WANG Xiangfeng, XU Min, GAO Caiji, *et al.* The roles of endomembrane trafficking in plant abiotic stress responses [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, **62**(1): 55 – 69.
- [12] NGOU B P M, JONES J D G, DING P. Plant immune networks [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, **27**(3): 255 – 273.
- [13] YUAN Minhang, JIANG Zeyu, BI Guozhi, *et al.* Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity [J]. *Nature*, 2021, **592**(7852): 105 – 109.
- [14] 赵雅惠, 吴旻, 林福呈, 等. 内体分拣转运复合体的组成及其功能研究[J]. *中国细胞生物学学报*, 2017, **39**(2): 215 – 222. ZHAO Yahui, WU Min, LIN Fucheng, *et al.* Studies on components and functions of endosomal sorting complex required for transport [J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2017, **39**(2): 215 – 222.
- [15] KORBEI B, MOULINIER-ANZOLA J, DE-ARAUJO L, *et al.* *Arabidopsis* TOL proteins act as gatekeepers for vacuolar sorting of PIN2 plasma membrane protein [J]. *Current Biology*, 2013, **23**(24): 2500 – 2505.
- [16] MOULINIER-ANZOLA J, SCHWIHLA M, DE-ARAUJO L, *et al.* TOLs function as ubiquitin receptors in the early steps of the ESCRT pathway in higher plants [J]. *Molecular Plant*, 2020, **13**(5): 717 – 731.
- [17] KORBEI B, LUSCHNIG C. Plasma membrane protein ubiquitylation and degradation as determinants of positional growth in plants [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, **55**(9): 809 – 823.
- [18] MOSESSO N, NAGEL M K, ISONO E. Ubiquitin recognition in endocytic trafficking - with or without ESCRT-0 [J/OL]. *Journal of Cell Science*, 2019, **132**(16): jcs232868[2024-01-28]. doi: 10.1242/jcs.232868.
- [19] CHATELLARD-CAUSSE C, BLOT B, CRISTINA N, *et al.* Alix (ALG-2-interacting protein X), a protein involved in apoptosis, binds to endophilins and induces cytoplasmic vacuolization [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, **277**(32): 29108 – 29115.
- [20] REYES F C, BUONO R A, ROSCHZTTARDTZ H, *et al.* A novel endosomal sorting complex required for transport (ESCRT) component in *Arabidopsis thaliana* controls cell expansion and development [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2014, **289**(8): 4980 – 4988.
- [21] SHEN Jinbo, GAO Caiji, ZHAO Qiong, *et al.* AtBRO1 functions in ESCRT- I complex to regulate multivesicular body protein [J]. *Molecular Plant*, 2016, **9**(5): 760 – 763.
- [22] SHEN Jinbo, ZHAO Qiong, WANG Xiangfeng, *et al.* A plant Bro1 domain protein BRAF regulates multivesicular body biogenesis and membrane protein homeostasis [J/OL]. *Nature Communications*, 2018, **9**(1): 3784[2024-01-28]. doi: 10.1038/s41467-018-05913-y.
- [23] WOLLERT T, WUNDER C, LIPPINCOTT-SCHWARTZ J, *et al.* Membrane scission by the ESCRT-III complex [J]. *Nature*, 2009, **458**(7235): 172 – 177.
- [24] CHRIST L, RAIBORG C, WENZEL E M, *et al.* Cellular functions and molecular mechanisms of the ESCRT membrane-scission [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2017, **42**(1): 42 – 56.
- [25] 黄欢, 李万杰, 杨冬. ESCRT 系统: 一个多功能的蛋白转运及膜剪切机器[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2013, **29**(2): 99 – 109. HUANG Huan, LI Wanjie, YANG Dong. ESCRT system: a multifunctional machine for protein trafficking and membrane scission [J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, **29**(2): 99 – 109.
- [26] 赵莎莎, 石丽君, 吴迎. ESCRT复合体在细胞质膜损伤修复中的功能[J]. *生物化学与生物物理进展*, 2022, **49**(3): 503 – 513. ZHAO Shasha, SHI Lijun, WU Ying. The function of ESCRT complex in plasma membrane repair [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 2022, **49**(3): 503 – 513.
- [27] KOSTELANSKY M S, SUN J, LEE S, *et al.* Structural and functional organization of the ESCRT-I trafficking complex [J]. *Cell*, 2006, **125**(1): 113 – 126.
- [28] HENNE W M, BUCHKOVICH N J, EMR S D. The ESCRT pathway [J]. *Developmental Cell*, 2011, **21**(1): 77 – 91.
- [29] TEO H, GILL D J, SUN J, *et al.* ESCRT- I core and ESCRT- II GLUE domain structures reveal role for GLUE in linking [J]. *Cell*, 2006, **125**(1): 99 – 111.
- [30] BABST M, KATZMANN D J, ESTEPA-SABAL E J, *et al.* ESCRT-III: an endosome-associated heterooligomeric protein complex required for MVB sorting [J]. *Developmental Cell*, 2002, **3**(2): 271 – 282.
- [31] HIERRO A, SUN J, RUSNAK A S, *et al.* Structure of the ESCRT- II endosomal trafficking complex [J]. *Nature*, 2004,

- 431(7005): 221 – 225.
- [32] SCHLÖSSER L, SACHSE C, LOW H H, *et al.* Conserved structures of ESCRT-III superfamily members across domains of life [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2023, **48**(11): 993 – 1004.
- [33] MORITA E. Differential requirements of mammalian ESCRTs in multivesicular body formation, virus budding and cell ploidy division [J]. *FEBS Journal*, 2012, **279**(8): 1399 – 1406.
- [34] XIA Zongliang, WEI Yangyang, SUN Kaile, *et al.* The maize AAA-type protein SKD1 confers enhanced salt and drought stress tolerance in transgenic tobacco by interacting with Lyst-interacting protein 5 [J/OL]. *PLoS One*, 2013, **8**(7): e69787[2024-01-28]. doi: 10.1371/journal.pone.0069787.
- [35] BELDA-PALAZON B, RODRIGUEZ L, FERNANDEZ M A, *et al.* FYVE1/FREE1 interacts with the PYL4 ABA receptor and mediates its delivery to the vacuolar degradation pathway [J]. *Plant Cell*, 2016, **28**(9): 2291 – 2311.
- [36] WANG Fei, SHANG Yifen, FAN Baofang, *et al.* Arabidopsis LIP5, a positive regulator of multivesicular body biogenesis, is a critical target of pathogen-responsive MAPK cascade in plant basal defense [J/OL]. *PLoS Pathogens*, 2014, **10**(7): e1004243[2024-01-28]. doi: 10.1371/journal.ppat.1004243.
- [37] GAO Caiji, ZHUANG Xiaohong, CUI Yong, *et al.* Dual roles of an Arabidopsis ESCRT component FREE1 in regulating vacuolar protein transport and autophagic degradation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**(6): 1886 – 1891.
- [38] KALINOWSKA K, NAGEL M K, GOODMAN K, *et al.* Arabidopsis ALIX is required for the endosomal localization of the deubiquitinating enzyme AMSH3 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**(40): E5543 – E5551.
- [39] TAKAHASHI Y, ZHANG J, HSU P K, *et al.* MAP3 Kinase-dependent SnRK2-kinase activation is required for abscisic acid signal transduction and rapid osmotic stress response [J/OL]. *Nature Communications*, 2020, **11**(1): 12[2024-01-28]. doi: 10.1038/s41467-019-13875-y.
- [40] ZHAI Qianting, LANDESMAN M B, CHUNG H Y, *et al.* Activation of the retroviral budding factor ALIX [J]. *Journal of Virology*, 2011, **85**(17): 9222 – 9226.
- [41] GARCÍA-LEÓN M, CUYAS L, EL-MONEIM D A, *et al.* Arabidopsis ALIX regulates stomatal aperture and turnover of abscisic acid [J]. *Plant Cell*, 2019, **31**(10): 2411 – 2429.
- [42] HU Shuai, LI Baiying, WU Fan, *et al.* Plant ESCRT protein ALIX coordinates with retromer complex in regulating receptor-mediated sorting of soluble vacuolar proteins [J/OL]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, **119**(20): e2200492119[2024-01-28]. doi: 10.1073/pnas.2200492119.
- [43] FIDLER J, GRASKA J, GIETLER M, *et al.* PYR/PYL/RCAR receptors play a vital role in the abscisic-acid-dependent responses of plants to external or internal stimuli [J/OL]. *Cell*, 2022, **11**(8): 1352[2024-01-28]. doi:10.3390/cells11081352.
- [44] GONZALEZ-GUZMAN M, PIZZIO G A, ANTONI R, *et al.* Arabidopsis PYR/PYL/RCAR receptors play a major role in quantitative regulation of stomatal aperture and transcriptional response to abscisic acid [J]. *Plant Cell*, 2012, **24**(6): 2483 – 2496.
- [45] HSU P K, DUBEAUX G, TAKAHASHI Y, *et al.* Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure [J]. *Plant Journal*, 2021, **105**(2): 307 – 321.
- [46] YU Feifei, WU Yaorong, XIE Qi. Precise protein post-translational modifications modulate ABI5 activity [J]. *Trends in Plant Science*, 2015, **20**(9): 569 – 575.
- [47] YU Feifei, LOU Lijuan, TIAN Miaomiao, *et al.* ESCRT-I component VPS23A affects ABA signaling by recognizing ABA receptors for endosomal degradation [J]. *Molecular Plant*, 2016, **9**(12): 1570 – 1582.
- [48] YU Feifei, CAO Xiaoqiang, LIU Guangchao, *et al.* ESCRT-I component VPS23A is targeted by E3 ubiquitin ligase XBAT35 for proteasome-mediated degradation in modulating ABA signaling [J]. *Molecular Plant*, 2020, **13**(11): 1556 – 1569.
- [49] YU Feifei, XIE Qi. Non-26S proteasome endomembrane trafficking pathways in ABA signaling [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, **22**(11): 976 – 985.
- [50] LI Hongbo, LI Yingzhu, ZHAO Qiong, *et al.* The plant ESCRT component FREE1 shuttles to the nucleus to attenuate abscisic acid signalling [J]. *Nature Plants*, 2019, **5**(5): 512 – 524.

- [51] LIU Chuanliang, SHEN Wenjin, YANG Chao, *et al.* Knowns and unknowns of plasma membrane protein degradation in plants [J]. *Plant Science*, 2018, **272**: 55 – 61.
- [52] BELDA-PALAZON B, GONZALEZ-GARCIA M P, LOZANO-JUSTE J, *et al.* PYL8 mediates ABA perception in the root through non-cell-autonomous and ligand-stabilization-based mechanisms [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **115**(50): E11857 – E11863.
- [53] IRIGOYEN M L, INIESTO E, RODRIGUEZ L, *et al.* Targeted degradation of abscisic acid receptors is mediated by the ubiquitin ligase substrate adaptor DDA1 in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2014, **26**(2): 712 – 728.
- [54] CARDONA-LÓPEZ X, CUYAS L, MARÍN E, *et al.* ESCRT-III-associated protein ALIX mediates high-affinity phosphate transporter [J]. *Plant Cell*, 2015, **27**(9): 2560 – 2581.
- [55] WANG Fei, YANG Yan, WANG Zhe, *et al.* A critical role of Lyst-Interacting Protein 5, a positive regulator of multivesicular body biogenesis, in plant responses to heat and salt stresses [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, **169**(1): 497 – 511.
- [56] XIA Zongliang, HUO Yongjin, WEI Yangyang, *et al.* The *Arabidopsis* LYST INTERACTING PROTEIN 5 acts in regulating abscisic acid signaling and drought response [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 758[2024-01-28]. doi: 10.3389/fpls.2016.00758.
- [57] HO L W, YANG T T, SHIEH S S, *et al.* Reduced expression of a vesicle trafficking-related ATPase SKD1 decreases salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Functional Plant Biology*, 2010, **37**: 962 – 973.
- [58] QADIR M, OSTER J D. Crop and irrigation management strategies for saline-sodic soils and waters aimed at environmentally sustainable agriculture [J]. *Science of the Total Environment*, 2004, **323**(1/3): 1 – 19.
- [59] DEINLEIN U, STEPHAN A B, HORIE T, *et al.* Plant salt-tolerance mechanisms [J]. *Trends in Plant Science*, 2014, **19**(6): 371 – 379.
- [60] ZHAO Shuangshuang, ZHANG Qikun, LIU Mingyue, *et al.* Regulation of plant responses to salt stress [J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, **22**(9): 4609[2024-01-28]. doi: 10.3390/ijms22094609.
- [61] GONG Zhizhong, XIONG Liming, SHI Huazhong, *et al.* Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency [J]. *Science China Life Sciences*, 2020, **63**(5): 635 – 674.
- [62] YUE Yuesen, ZHANG Mingcai, ZHANG Jiachang, *et al.* SOS1 gene overexpression increased salt tolerance in transgenic tobacco by maintaining a higher  $K^+/Na^+$  ratio [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, **169**(3): 255 – 261.
- [63] HUSSAIN S, HUSSAIN S, ALI B, *et al.* Recent progress in understanding salinity tolerance in plants: story of  $Na^+/K^+$  balance and beyond [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, **160**: 239 – 256.
- [64] YANG Yongqing, QIN Yunxia, XIE Changgen, *et al.* The *Arabidopsis* chaperone J3 regulates the plasma membrane  $H^+$ -ATPase through interaction with the PKS5 kinase [J]. *Plant Cell*, 2010, **22**(4): 1313 – 1332.
- [65] YANG Yongqing, GUO Yan. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses [J]. *New Phytologist*, 2018, **217**(2): 523 – 539.
- [66] YUAN Minhang, NGOU B P M, DING Pingtao, *et al.* PTI-ETI crosstalk: an integrative view of plant immunity [J/OL]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, **62**: 102030[2024-01-28]. doi: 10.1016/j.pbi.2021.102030.
- [67] PENG Yujun, WERSCH R V, ZHANG Yuelin. Convergent and divergent signaling in PAMP-triggered immunity and effector-triggered immunity [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2018, **31**(4): 403 – 409.
- [68] SPALLEK T, BECK M, KHALED S B, *et al.* ESCRT-I mediates FLS2 endosomal sorting and plant immunity [J/OL]. *PLoS Genetics*, 2013, **9**(12): e1004035[2024-01-28]. doi: 10.1371/journal.pgen.1004035.
- [69] WANG Mengxue, LUO Shuwei, FAN Baofang, *et al.* LIP5, a MVB biogenesis regulator, is required for rice growth [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, **14**: 1103028[2024-01-28]. doi: 10.3389/fpls.2023.1103028.
- [70] PATHAK K B, NAGY P D. Defective interfering RNAs: foes of viruses and friends of virologists [J]. *Viruses*, 2009, **1**(3): 895 – 919.