



综述 Reviews

植物中PP2A功能研究进展

丘韶鑫^{1,2}, 杨发恒³, 何经纬³, 邵秀红¹, 冯发强², 黄振瑞¹, 潘晓英^{1,*}¹广东省农业科学院作物研究所, 广东省农作物遗传改良重点实验室, 广东省烟草育种与综合利用工程技术研究中心, 广州510640²华南农业大学农学院, 广州510642³广东省烟草公司梅州市公司, 广东梅州514028

*通信作者(panxiaoying0707@126.com)

摘要: 蛋白质的可逆磷酸化修饰由蛋白激酶和蛋白磷酸酶互相协调进行, 在生命活动中发挥着重要作用。其中, 2A型蛋白磷酸酶(protein phosphatase 2A, PP2A)是一类丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶, 属于磷酸酶中的重要成员, 催化蛋白的去磷酸化过程。PP2A催化亚基(C亚基, PP2Ac)和结构亚基(A亚基, PP2Aa)组成二聚体, 构成核心结构, 再与高度变异的调节亚基(B亚基, PP2Ab)形成三聚体(即全酶复合体)发挥作用。本文主要阐述了植物中PP2A的结构特点和亚细胞定位, 总结了其参与植物发育、激素信号转导和逆境胁迫响应的研究进展。探究PP2A的结构特点和功能有助于理解该蛋白磷酸酶参与植物生长发育及环境适应的精细调控过程, 也为揭示PP2A在调节不同生理过程中的作用提供参考。

关键词: PP2A; 植物发育; 激素信号转导; 逆境胁迫

Research advances on function of PP2A in plants

QIU Shaoxin^{1,2}, YANG Faheng³, HE Jingwei³, SHAO Xiuhong¹, FENG Faqiang², HUANG Zhenrui¹, PAN Xiaoying^{1,*}¹Guangdong Key Laboratory for Crops Genetic Improvement, Crops Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences (GAAS); Guangdong Provincial Engineering & Technology Research Center for Tobacco Breeding and Comprehensive Utilization, Guangzhou 510640, China²College of Agronomy, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China³Meizhou Tobacco Company Ltd., Guangdong, Meizhou, Guangdong 514028, China

*Corresponding author (panxiaoying0707@126.com)

Abstract: The reversible phosphorylation of proteins, orchestrated by protein kinases and phosphatases, plays a pivotal role in various life processes. Among these, protein phosphatase 2A (PP2A) is a crucial class of serine/threonine protein phosphatases within the phosphatase family and catalyzes the dephosphorylation of proteins. The catalytic subunit (C subunit, PP2Ac) and the structural subunit (A subunit, PP2Aa) of PP2A form a dimer, constituting the core complex, which further interacts with a diverse array of regulatory subunits (B subunits, PP2Ab) to form a trimeric holoenzyme complex that exerts its func-

收稿 2023-10-19 修定 2024-02-04

资助 国家自然科学基金(32000214)、广东省农业科学院人才培养项目(R2022PY-QY003)、广东省农业科学院作物研究所所长基金/广东省农作物遗传改良重点实验室开放研究基金(202303)和梅州市烟草公司科技项目(梅烟科项202301)。

tions. This paper primarily discusses the structural characteristics and subcellular localization of PP2A in plants, summarizing recent research progress in its involvement in plant development, hormone signal transduction, and responses to abiotic stress. Investigating the structural features and functions of PP2A contributes to an enhanced understanding of the fine-tuning involved in plant growth, development, and environmental adaptation mediated by this phosphatase. Additionally, it provides a reference for elucidating the role of PP2A in regulating various physiological processes.

Key words: PP2A; plant development; hormone signaling; abiotic stress

植物在自然环境中面临多种不利环境因素的挑战,包括极端温度、干旱、土壤盐碱化、营养胁迫、重金属毒害等非生物胁迫,以及虫害、病原菌等生物胁迫。由于条件限制,植物无法躲避灾害,因此进化出一系列高效的信号转导机制来应对生物与非生物胁迫。在这些信号转导机制中,蛋白质可逆磷酸化是重要的调节手段之一。植物细胞中蛋白的可逆磷酸化(包括蛋白的磷酸化与去磷酸化)受蛋白激酶和蛋白磷酸酶协同调控,通过改变蛋白的结构或活性发挥作用(Smith和Walker 1996)。可逆磷酸化还能够影响蛋白之间的互作,改变蛋白的细胞内定位。植物细胞的大部分生命活动,如新陈代谢、细胞周期、发育调控及逆境胁迫响应等都有可逆磷酸化的参与。

长期以来,针对蛋白激酶参与磷酸化的研究较多,而去磷酸化的研究相对偏少。近年的研究揭示蛋白磷酸酶参与的去磷酸化在植物的生命活动中有重要作用。2A型蛋白磷酸酶(protein phosphatase 2A, PP2A)是蛋白磷酸酶的重要成员,属于丝氨酸/苏氨酸(Ser/Thr)蛋白磷酸酶,调控多种细胞生化过程,如基因转录、蛋白翻译及激素信号的转

导等。本文综述了植物中PP2A的结构特点、亚细胞定位,以及PP2A参与的细胞发育、激素信号转导及逆境胁迫的研究进展,期望能为PP2A蛋白的功能解析提供参考。

1 植物中PP2A的结构特点和亚细胞定位

1.1 PP2A的结构特点

依据催化底物氨基酸的特异性,蛋白磷酸酶(protein phosphatase, PP)分为酪氨酸蛋白磷酸酶(protein tyrosine phosphatase, PTPase)和丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶(serine/threonine protein phosphatase, PSP) (薛娴靖和刘晓晴2009)。PSP包括蛋白磷酸酶1 (PP1)和蛋白磷酸酶2 (PP2)。其中, PP2的催化活性受特定金属离子调控,可以进一步分为PP2A、PP2B和PP2C三个亚型(陈耘蕊等2021)。PP2A的催化活性与二价阳离子无关; PP2B是迄今发现的唯一依赖 Ca^{2+} /calmodulin (CaM)的蛋白磷酸酶,由一个催化亚基和一个调节亚基构成; PP2C是一种缺乏调节亚基的蛋白磷酸酶,其催化活性依赖于 Mg^{2+} 或 Mn^{2+} (胡学博等2005) (图1)。

PP2A在真核细胞中是主要的丝/苏氨酸蛋白

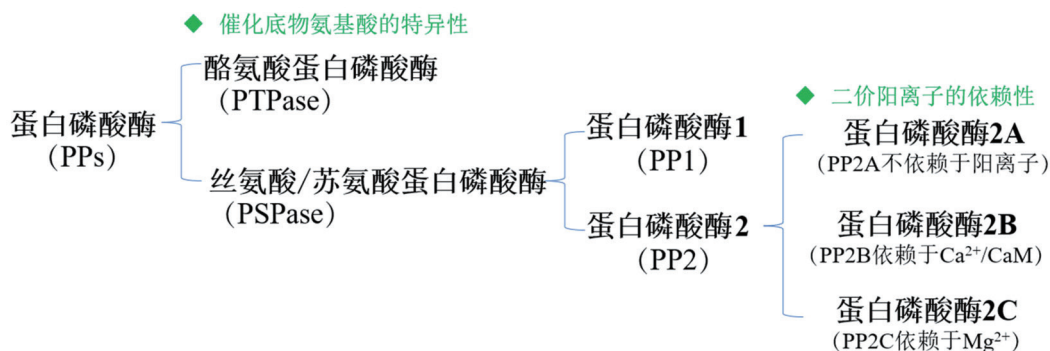


图1 植物蛋白磷酸酶分类

Fig. 1 Classification of protein phosphatases in plants

磷酸酶(Cohen等1990)。PP2A在进化过程中高度保守并且广泛表达,多以三聚体的形式存在(Kami-bayashi等1994)。首先,由分子质量36~38 kDa的催化亚基C (PP2Ac)和65 kDa的结构亚基A (PR65/A)组成的二聚体,形成核心酶部分。然后,核心酶部分与分子质量为50~130 kDa的高度变异的调节亚基B (PP2Ab)结合,形成三聚体的全酶复合体(刘卫军等2003; 韩琦和潘超颖2021) (图2)。

在哺乳动物已知的酶类中, PP2Ac属于保守性最高的金属酶之一,其特点是含有 Zn^{2+} 和 Fe^{2+} ,并在进化过程中显示出高度的保守性(刘卫军等2003)。根据序列分析可知, PP2Ac有两种同工型,分别是 α 和 β ,一致性高达97%; PR65/A亚基是B亚基和PP2Ac结合的支架,也有 α 和 β 两种同工型,但其同工型的一致性较PP2Ac偏低,仅有86%; B亚基具有多样性,编码的基因几乎没有同源性,但所有B亚基都包含一个序列相似度高达80%的中心保守结构,并与催化亚基和结构亚基形成一个稳定的三聚体结构,使它们在调节PP2A全酶活性和细胞内定位方面具有专一性(刘卫军等2003)。

1.2 PP2A的亚细胞定位

研究发现PP2A主要定位于细胞核和细胞质,结合在细胞中的多种膜系统及不溶组分中,例如,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的PP2A-4C就定位于细胞质和细胞核(陈杰2019)。在植物体内, PP2A的底物主要为蛋白激酶和转录因子,广泛参与细胞活动,发挥重要作用。

2 植物中PP2A的生物学功能

PP2A复合物之所以能够执行广泛的功能,基础在于其结构的高度复杂性。因亚基类型丰富, PP2A全酶复合物能够以多种具有不同功能和活性的形式存在,因此不同的PP2A亚基组合可能导致该酶在不同物种中发挥特异的生物学功能(Ariño等1993)。PP2A影响植物的发育过程,并在多种激素信号途径以及对生物和非生物胁迫的响应中扮演关键角色,这得益于其广泛的底物范围(Luan 2003)。随着植物中陆续鉴定的PP2A增多,以及深入研究基因特性和生物化学性质,其复杂的功能也陆续被解析。PP2A不仅调控植物细胞的发育,也在植物应对逆境胁迫中具有重要的调控作用(Máthé等2021)。

2.1 PP2A在植物发育过程中的作用

2.1.1 PP2A参与调控植物细胞发育过程

细胞是植物生命活动的结构与功能的基本单位,现已发现多个PP2A家族成员对于植物细胞的发育存在直接或间接的调控。研究发现拟南芥TONNEAU2编码PP2A中的一个调节亚基,参与控制植物皮层细胞骨架的形成(Camilleri等2002)。进一步研究发现由TONNEAU1和FASS为调节亚基的PP2A异源三聚体全酶组成的复合物,调节细胞从间期到有丝分裂前微管阵列的转变,证明PP2A的复合物参与植物细胞分裂的时空调控(Spinner等2013)。随后,拟南芥中鉴定到一个新的PP2A催化

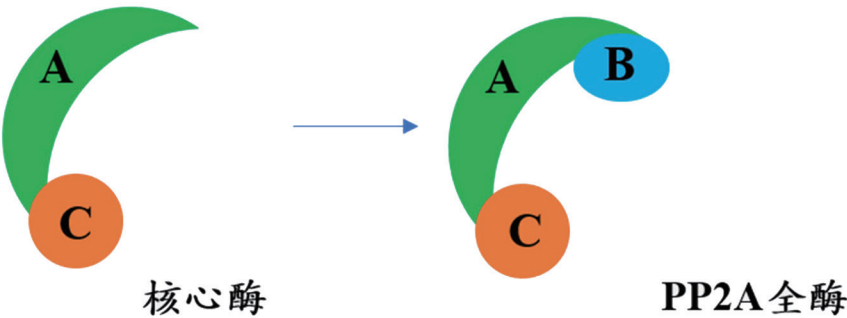


图2 PP2A的构成

Fig. 2 Composition of PP2A

A为结构亚基, B为调节亚基, C为催化亚基。

亚基PP2A-3, 通过与质膜上的受体激酶ARABI-DOPSIS CRINKLY 4 (ACR4)互作, 调控根部形成性细胞分裂(Yue等2016)。微囊藻毒素(microcystin, MC)是PP2A的有效抑制剂, MC胁迫下会诱导水稻(*Oryza sativa*)根细胞的细胞骨架改变, 间接说明PP2A调控水稻根细胞的细胞骨架形成(Pappas等2020)。2022年有研究发现拟南芥中蛋白磷酸酶PP2A亚基(A亚基和C亚基)与KTN1 (KATANIN 1)互作, PP2A复合体能使KTN1去磷酸化而参与微管骨架排列和锥形细胞(花瓣中特有的一类细胞)形态建成(Ren等2022)。

2.1.2 PP2A参与调控植物的生长与发育

相比于其他植物, 拟南芥中关于PP2A调控植物生长发育的研究相对深入。首先, 拟南芥中PP2A由3个A亚基(结构亚基)、17个B亚基(调节亚基)和5个C亚基(催化亚基)组成。A亚基分别为PP2Aa1/RCN1(ROOTS CURL INNAPHTHYL-PHTHALAMIC ACID1)、PP2Aa2和PP2Aa3。催化亚基C在拟南芥中包括I和II两个亚家族: I家族中包含PP2A-1C、PP2A-2C和PP2A-5C, II家族包含PP2A-3C和PP2A-4C。17个B亚基分别属于B、B'和B''家族。理论上这些亚基可组合成近255种类型的蛋白酶(Lillo等2014)。虽然255种蛋白酶只是理论上的存在, 但是目前有研究已经证实其中的部分蛋白酶分别在植物根系、叶片、开花以及气孔发育等过程中发挥重要作用。

拟南芥中PP2Aa1/RCN1对磷酸酶的活性具有重要作用, 并参与调控幼苗根系发育(Deruère等1999; Zhou等2004)。后续研究也陆续证明PP2A调控拟南芥根部发育(Yue等2016; Li等2020)。早期蚕豆(*Vicia faba*)的研究中发现PP2A复合物参与调控叶肉细胞和保卫细胞中K⁺通道的活性, 从而影响叶片的某些生理过程(Li等1994)。在大麦(*Hordeum vulgare*)的研究中发现PP2A复合体调控叶绿体发育(Christopher等1997), 说明PP2A参与叶片的发育过程。拟南芥突变体*pp2a-3c pp2a-4c*在根系发育方面存在异常, 同时子叶出现畸形, 从而导致苗期死亡; *pp2a-1c pp2a-2c pp2a-5c*三突变体幼苗则呈现出明显的矮小生长状态, 但其根系和叶片仍能正常发育, 表明PP2A中催化亚基C参与调控

根系及其叶片发育过程(Ballesteros等2013)。PP2A-B(调节亚基)通过负调控水杨酸(SA)相关防御基因的表达而参与叶片衰老过程(Durian等2020)。此外, 也有一些关于PP2A参与气孔发育和调节的报道。拟南芥中PP2A催化亚基可以调节H₂O₂在保卫细胞中的信号转导, 从而实现对气孔的调节(An等2019)。PP2A作为拟南芥气孔发育的正向调控因子, 通过影响SPCH蛋白的磷酸化状态参与气孔发育(Bian等2020)。近期苹果(*Malus pumila*)中的研究深入揭示ALA负调节*MdDGK3-like*表达进而促进*proMdPP2Ac*活性导致*MdPP2Ac*表达上调, 最终提升PP2A活性, 诱导保卫细胞Ca²⁺和H₂O₂含量降低, 类黄酮积累增加, 促进气孔开放, 增强作物光合作用(Chen等2023a, b, c; Chen和Wang 2023)。有趣的是, 也有研究报道拟南芥中PP2A调节亚基的不同类型可通过调控*FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)基因表达水平, 参与调控开花过程(Heidari等2013; Kataya等2015)。

2.2 PP2A在激素途径中的功能

PP2A在多种激素途径中发挥作用, 包括生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)、赤霉素(GA)、油菜素内酯(BR)和水杨酸等途径, 主要参与植物发育及其应对胁迫过程。

2.2.1 PP2A调控生长素通路中的蛋白去磷酸化机制

拟南芥中PP2A参与生长素途径的研究首先源于*rcn1*突变体(生长素极性运输突变体)的发现。研究发现*RCN1*编码的PP2A结构亚基A调控生长素的极性运输(Garbers等1996; Rashotte等2001); 后续研究进一步证明PP2Aa1/PP2Aa2(参与去磷酸化修饰)和PINOID (PID, 丝氨酸-苏氨酸蛋白激酶, 参与磷酸化修饰)协同调控根系中PIN蛋白的磷酸化水平, 影响生长素运往根尖的过程, 最终导致根系形态发生变化(Michniewicz等2007)。Gao等(2013)发现磷酸酯酶D (PLD)衍生的磷脂酸(PA)与PP2Aa2互作, 并根据遗传学和药理学研究证明, PA可调节拟南芥中PP2A介导的PIN1蛋白去磷酸化, 参与生长素分布的调节。同年, Ballesteros等(2013)发现PP2A的催化亚基PP2A-C3和PP2A-C4可催化PIN蛋白的去磷酸化, 从而在植物体内形成合理的生长素浓度梯度, 促进植物发育。后续研究也发现拟

南芥中RON3是PP2A磷酸酶活性的调节因子,也参与转运蛋白的转运,该研究结果证明RON3通过调控PP2A活性,介导生长素转运体PIN循环调节生长素分布,在植物发育中发挥重要作用(Karampelias等2016)。值得关注的是,研究发现PP2A参与生长素途径,并与ABA和SA通路存在交叉,协同发挥作用。与传统的ABA-PYLs-PP2C途径并存的是ABA-PYLs-PP2A信号转导通路:正常生长条件下,PYLs蛋白直接与PP2A催化亚基C3和C4互作,并促进PP2Ac的磷酸酶活性。但植物遭遇逆境胁迫时,ABA含量显著升高,并与其受体PYLs结合,抑制PP2Ac的磷酸酶活性,因此,磷酸化水平的增加会影响PIN蛋白的分布,并改变生长素的极性运输,调控植物根系发育过程(Li等2020)。2020年的相关研究也表明,PP2A的A亚基直接与SA结合,参与SA对PIN磷酸化状态的调控,影响生长素的运输,参与根系生长发育(Tan等2020a, b)。

2.2.2 PP2A调控脱落酸通路中的蛋白去磷酸化机制

早期研究阐明了*rcn1*突变体为生长素极性运输突变体,*RCN1*调控生长素的极性运输(Garbers等1996; Rashotte等2001)。后续研究发现拟南芥中*rcn1*突变体(*RCN1*的T-DNA突变体)对ABA处理不敏感,研究结果证明拟南芥中的RCN1(PP2A结构亚基A)也是早期响应ABA信号途径的正向调控因子(June等2002)。研究也发现了PP2A的催化亚基C,从突变体表型、遗传学证据和基因表达水平说明PP2Ac-2是ABA通路的负调控因子。研究结果同时显示ABA会拮抗PP2Ac-2的表达水平而抑制其磷酸酶活性。因此,综合表明PP2A的磷酸酶活性在ABA通路中起到关键的调控作用(Pernas等2007)。有研究指出拟南芥PP2A能结合TAP46(雷帕霉素的受体TOR),使TAP46蛋白去磷酸化,在细胞生长、生存、自噬以及蛋白质合成等方面发挥重要作用(Ahn等2011, 2015; Uhrig等2013)。值得关注的是,调节性蛋白TAP46与PP2A协同调控转录因子ABI5(ABA INSENSITIVE5),通过降低PP2A的磷酸酶活性,可以改变ABI5的磷酸化状态,从而促进ABI5参与调控基因的表达,再次证实在拟南芥中PP2A调控ABA信号途径(Hu等2014)。此外,TIP41蛋白(TAP42 INTERACTING PROTEIN OF 41 kDa, TOR信号途

径)可与PP2A的催化亚基互作从而参与ABA途径调控植物生长以及耐受逆境胁迫过程(Punzo等2018)。在正常条件下,PP2C与SnRK2结合,抑制ABA信号下游的生物学响应。研究报道,在植物遭受逆境胁迫时,体内ABA与其受体PYR/PYL/RCAR结合后,再与PP2C结合,解离SnRK2,激活ABA途径下游信号分子如ABFs、ABI5等,从而引起生物学响应。有趣的是,研究发现ABA激活的SnRK2型蛋白激酶与几种PP2A的调节亚基之间存在直接的相互作用,PP2A亚基的双突变体表现出对ABA敏感性降低(Waadt等2015)。这些研究结果为进一步解析PP2A复合物及其各亚基参与调控ABA信号通路的机制奠定了基础。

2.2.3 PP2A调控乙烯通路中的蛋白去磷酸化机制

CTR1 (Constitutive Triple Response 1)是拟南芥乙烯信号途径的负调控因子。Larsen和Cancel(2003)发现PP2A复合物的活性降低可能会抑制CTR1的活化过程,从而导致植物响应乙烯的敏感性增强。后续研究也发现在植物发育过程中,PP2A复合体可以通过去磷酸化ACS酶(乙烯合成途径的关键限速酶),影响ACS蛋白的稳定性,从而介导对乙烯合成的精细调控(Skottke等2011)。在2021年的研究中发现PP2A的B亚基(调节亚基)PP2A-B ζ 正向调控种子萌发和植物发育过程,其pp2a-b ζ 突变体对乙烯敏感。进一步研究发现PP2A-B ζ 通过与CTR1互作,协同负调控乙烯信号途径(Zhu等2021)。在正常生长条件下,PP2A的B β 亚基磷酸化会抑制PP2A的磷酸酶活性,使其作用底物EIR1(ETHYLENE INSENSITIVE ROOT 1,根特异的生长素转运蛋白)保持磷酸化状态,从而抑制EIR1介导的生长素在表皮层的转运,根系发育正常;在外源乙烯处理时,PP2A的磷酸酶活性显著升高,进而引发EIR1的脱磷酸化,促进EIR1介导的生长素在根系伸长区表皮层的转运,从而抑制了根系伸长(Shao等2022)。这些研究结果综合表明,PP2A参与调控乙烯信号通路,调控植物发育过程。

2.2.4 PP2A调控赤霉素通路中的蛋白去磷酸化机制

对山毛榉(*Fagus sylvatica*)的研究中发现,*FsP-PP2A1*为种子特异表达基因,赤霉素处理会促进*Fs-PP2A1*表达量显著上升,打破种子休眠;同时,磷酸

酶活性抑制剂OKA (okadaic acid)会显著降低*FsP-P2A1*的表达量,抑制种子萌发。这些研究结果说明PP2A复合物可能通过GA途径,调控打破其种子休眠过程(González-García等2006)。在马铃薯(*Solanum tuberosum*)的栽培品种中,至少存在6个PP2Ac (PP2A的催化亚基C)亚型,分别是StPP2Ac1、2a、2b、3、4和5。进一步研究显示过量表达催化亚基2b (StPP2Ac2b-OE)会提高*GA2ox1* (赤霉素氧化酶1基因)的表达量,改变马铃薯对赤霉素的敏感性(Muñiz García等2017),打破激素平衡,表现为增加块茎的源容量和新芽的库强度,从而促进芽的生长。研究结果说明StPP2Ac2b通过赤霉素途径参与调控马铃薯块茎的源库平衡,影响块茎的发芽(Muñiz García等2022a),该研究为延长马铃薯货架期及提高商品性提供一定的理论依据。上述研究结果证明PP2A参与赤霉素通路发挥作用,但具体的工作机制还有待于进一步阐明。

2.2.5 PP2A调控油菜素内酯通路中的蛋白去磷酸化机制

在拟南芥中研究发现, BR信号被质膜上受体BRI1 (BR激素受体)感知,随后诱导磷酸化的BZR1 (BR信号转导的核心成员,启动下游靶基因表达)从细胞质进入细胞核。随后, PP2A在细胞核中去磷酸化BZR1,并使其在细胞核中积累, BZR1接着与BR响应元件结合,调控下游基因的表达(Di Rubbo等2011; Tang等2011; Wang等2021)。不同亚细胞定位的PP2A通过不同的底物选择会对BR信号调节途径产生不同的影响,例如,定位在细胞质的PP2A通过去磷酸化BRI1抑制BR反应,而定位在细胞核的PP2A通过去磷酸化BZR1激活BR反应(Wang等2016)。小麦(*Triticum aestivum*)中也有报道PP2A通过参与BR信号通路实现抵御盐胁迫的应答过程(Liu等2019)。这些研究结果综合表明PP2A复合体调控BR信号转导过程,从而参与调节植物的生长、发育以及胁迫响应等多个生物学过程。

2.3 PP2A参与植物应对逆境胁迫过程中的功能

2.3.1 PP2A参与植物应对生物胁迫过程

在强光条件下,拟南芥中PP2A调节亚基PP2A-B'γ和PP2A-B'ζ为限制蚜虫定殖叶片的正向调控因

子(Rasool等2014)。也有研究证实拟南芥中PP2A的调节亚基B'η可在其亚家族的联合作用下影响植物的先天免疫、能量代谢等(Kataya等2015)。此外,发现拟南芥中PP2A-B'γ (调节亚基)通过SA通路参与抗灰霉病免疫途径(Durian等2020)。

番茄(*Solanum lycopersicum*)中*LePP2Ac1*编码PP2A的催化亚基C,其VIGS (病毒诱导的基因沉默)沉默株系会增加*PR* (pathogenesis-related)基因表达,促进茎和叶片中的局部细胞死亡,表明*LePP2Ac1*为植物防御反应的负调控因子(He等2004)。研究发现,在拟南芥中,PP2A的催化亚基PP2A-4可能发挥磷酸酶作用,调控MKK5的磷酸化状态,抑制MKK5的激酶活性,从而负向参与拟南芥中flag22诱导的免疫响应(卞红2016)。小麦PP2A催化亚基TaPP2Ac负调控寄主对麦丝核菌的抗性(Zhu等2018)。PP2A催化亚基PP2A-1增强水稻对纹枯病的抗性(Lin等2021)。最近研究发现*StPP2Ac2b*编码PP2A催化亚基,过表达*StPP2Ac2b*可加剧马铃薯晚疫病的敏感性,并促使植物衰老(Muñiz-García等2022b),表明StPP2Ac2b可能为马铃薯晚疫病抗性的负调控因子。以上结果综合表明PP2A复合体和各亚基在植物应对各种生物胁迫过程中发挥重要的调控作用。

2.3.2 PP2A参与植物应对非生物胁迫过程

相关报道也发现PP2A是植物抗逆性相关的重要蛋白,直接参与非生物胁迫应答,如对盐胁迫、光照、低温以及其他非生物胁迫存在明显的调控作用。

首先,研究发现PP2A的调节亚基家族成员参与植物应对盐胁迫过程。HMGR (enzyme 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase)是萜类甲羟戊酸途径(MVA)中的关键限速酶,位于细胞质中,在萜类代谢途径中扮演着重要的调控角色,参与调控植物发育以及适应环境。拟南芥中PP2A的调节亚基B'α和B'β可与HMGR发生互作,并能动态调控HMGR的转录和蛋白表达水平,缓解植物应对盐胁迫的压力(Leivar等2011)。水稻中PP2A的调节亚基B'κ也能抵抗盐胁迫,通过去磷酸化类受体激酶SIT1 (SALT INTOLERANCE1),抑制其活性,从而提高水稻对盐胁迫的耐受性(Zhao等2019)。

小麦根系中的PP2A调节亚基TaPP2AbB"- α , 盐胁迫下其基因表达量显著升高, 在拟南芥中异源超表达后显著提高植物的耐盐性。进一步研究证明TaPP2AbB"- α 通过与TaBZR1互作, 参与BR信号通路, 正向调控植物对盐胁迫的耐受性(Liu等2019)。此外, PP2A的催化亚基家族成员也参与植物应对盐胁迫过程。拟南芥中PP2A催化亚基PP2A-C末端亮氨酸能被甲基化, 当遭遇缺氧和盐胁迫时, 甲基化的PP2A-C水平会降低(Creighton等2017), 说明PP2A的催化亚基通过甲基化修饰PP2A而参与调控植物缺氧和盐胁迫过程。同时, 研究也发现拟南芥中PP2AC-3、PP2AC-4以及PP2A-C5参与正向调控植株对盐胁迫的耐受性(Hu等2017; Sun等2018; Yoon等2018)。

其次, PP2A的结构亚基和催化亚基家族成员参与植物应对光胁迫过程。研究表明PP2A结构亚基A的RCN1参与调控phot2的功能, 从而调控植物的向光性和蓝光诱导的气孔开放(Tseng和Briggs 2010)。后续研究也有报道, 拟南芥中PP2A催化亚基PP2Ac通过调节肌动蛋白(actin cytoskeleton)参与调控蓝光诱导下phot2介导的叶绿体避性运动(Feng等2012)。研究发现PP2A的调节亚基家族成员也参与植物应对光胁迫过程。拟南芥中调节亚基PP2A-B' γ 的突变体pp2a-b' γ 表现为去磷酸化, 导致中等光照条件下叶片的防御反应紊乱以及过早变黄, 说明调节亚基PP2A-B' γ 参与植物应对光胁迫过程(Trotta等2011a, b)。后续也有研究报道PP2A调节亚基B' γ 和B' ζ (PP2A-B' γ 和PP2A-B' ζ)通过活性氧(ROS)稳态和信号调节, 参与拟南芥应对光氧化胁迫过程(Konert等2015a, b)。

此外, PP2A在抗冷胁迫应答中, 可能具有重要功能(Monroy等1998)。在1997年发表的研究就发现PP2A是苜蓿(*Medicago sativa*)对抗冷胁迫的反应中发挥作用的主要磷酸酶(Dhindsa等1997)。郁金香(*Tulipa $\times$ gesneriana*)花瓣中的PP2A调节亚基催化质膜水通道蛋白(PM-AQP)的去磷酸化依赖于低温条件(Azad等2004)。在拟南芥中TAP46蛋白与PP2A的催化亚基结合, 可能参与植物应对低温胁迫(Harris等1999)。AtCHIP蛋白(E3泛素连接酶)可能作用于PP2A上游, 响应低温或黑暗逆境(Luo

等2006)。番茄中*LePP2Ac1*在低温胁迫下表达量显著下调, 说明*LePP2Ac1*可能为植物应答低温胁迫的一个负调控因子(País等2009)。

研究发现PP2A各亚基也参与植物应对其他非生物胁迫过程。首先, 调节亚基RCN1 (PP2Aa1)在植物应对离子、渗透和氧化胁迫过程中发挥正向调控作用(Joshua等2008)。玉米(*Zea mays*)中*ZmP-P2Aa1*可通过重塑玉米根系结构提高玉米对低磷的耐受性(Wang等2017)。在低渗透胁迫条件下, 拟南芥根系中PP2A通过催化VIP1 (bZIP型转录因子)蛋白去磷酸化, 促进其在细胞核内累积, 激活下游基因表达以缓解胁迫压力(Tsugama等2019)。研究发现小麦中*TaPP2Ac-1*可能参与正向调控植物的耐旱性(Xu等2007)。研究也发现拟南芥中的PP2A-4C编码蛋白磷酸酶PP2A的催化亚基, 通过参与调控乙烯的生物合成途径以减少镉胁迫对拟南芥的生长抑制(陈杰2019; Chen等2020)。PP2A在植物中也可作为ROS信号转导的调控因子(Li等2014; Rahikainen等2016)。最新研究指出PP2A的调节亚基B"和催化亚基C都参与ROS信号的转导(Freytag等2022)。

由此可见, PP2A成员参与植物遭遇逆境胁迫的广泛响应调控, 在植物的生长发育与应对逆境胁迫过程中发挥重要作用。

3 总结与展望

在调控植物细胞生命活动过程中, 蛋白激酶和蛋白磷酸酶之间的相互协调是必不可少的。从20世纪80年代末在植物中检测到具有活性的蛋白磷酸酶以来, 已鉴定到编码多种蛋白磷酸酶的基因, 并分离纯化出相应的蛋白, 发现其在植物细胞的有丝分裂、植株生长和发育调控中都发挥着重要作用。随着研究的深入, 也发现蛋白磷酸酶直接参与植物遭遇逆境胁迫的响应过程。

虽然本文全面总结了关于PP2A的功能进展, 但人们对于PP2A参与的生物学过程并不完全明晰, 需要进一步解析植物中特定蛋白磷酸酶的作用。例如鉴定PP2A的生理底物, 目前的研究报道还不多。所以不难想象, 仍然有大量的植物PP2A成员未被发掘与研究, 也有众多问题值得去探讨:

(1)明确植物中参与调节PP2A活性的具体因子及活性调节的具体位点,从而研究其参与调控发育过程以及植物抗逆境胁迫过程。(2)进一步深入解析PP2A参与逆境胁迫的深层分子机理,如低温胁迫等。结合我们团队在PP2A参与冷胁迫方面的研究,我们正在开展PP2A的结构亚基A参与催化MYB转录因子去磷酸化,调控其蛋白磷酸化状态及其蛋白稳定性从而促进下游靶基因的表达,正向调控植物对低温胁迫的耐受性的研究,为培育广适性农作物新品种提供理论基础和遗传资源。(3)解析PP2A的作用底物的去磷酸化位点以及对应的磷酸化作用的蛋白激酶,以及二者如何协同作用。随着生物技术的发展,更多的PP2A亚基被鉴定以及它们的作用底物被明确,由此解析的植物发育以及抗逆境机理的精细调控过程必将呈现在人们眼前。

参考文献(References)

- Ahn CS, Ahn HK, Pai HS (2015). Overexpression of the PP2A regulatory subunit Tap46 leads to enhanced plant growth through stimulation of the TOR signalling pathway. *J Exp Bot*, 66: 827–840
- Ahn CS, Han JA, Lee HS, et al (2011). The PP2A regulatory subunit Tap46, a component of the TOR signaling pathway, modulates growth and metabolism in plants. *Plant Cell*, 23: 185–209
- An Y, Xiong L, Hu S, et al (2019). PP2A and microtubules function in 5-aminolevulinic acid-mediated H_2O_2 signaling in *Arabidopsis* guard cells. *Plant Physiol*, 168: 709–724
- Ariño J, Pérez-Callejón E, Cunillera N, et al (1993). Protein phosphatases in higher plants: multiplicity of type 2A phosphatases in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 21: 475–485
- Azad AK, Sawa Y, Ishikawa T, et al (2004). Characterization of protein phosphatase 2A acting on phosphorylated plasma membrane aquaporin of tulip petals. *Biosci Biotechnol Biochem*, 68: 1170–1174
- Ballesteros I, Domínguez T, Sauer M, et al (2013). Specialized functions of the PP2A subfamily II catalytic subunits PP2A-C3 and PP2A-C4 in the distribution of auxin fluxes and development in *Arabidopsis*. *Plant J*, 73: 862–872
- Bian C, Guo X, Zhang Y, et al (2020). Protein phosphatase 2A promotes stomatal development by stabilizing speechless in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117: 13127–13137
- Bian H (2016). PP2A-4 negatively regulates innate immune responses by dephosphorylating MKK5 in *Arabidopsis* (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [卞红(2016). 拟南芥PP2A-4通过去磷酸化MKK5负调控植物免疫反应的研究(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Blakeslee JJ, Zhou HW, Heath JT, et al (2008). Specificity of RCN1-mediated protein phosphatase 2A regulation in meristem organization and stress response in roots. *Plant Physiol*, 146: 539–553
- Camilleri C, Azimzadeh J, Pastuglia M, et al (2002). The *Arabidopsis* TONNEAU2 gene encodes a putative novel protein phosphatase 2A regulatory subunit essential for the control of the cortical cytoskeleton. *Plant Cell*, 14: 833–845
- Chen J (2019). Cloning and functional analysis of cadmium tolerance related genes *OsSHM4* in rice and *PP2A-4C* in *Arabidopsis thaliana* (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [陈杰(2019). 水稻和拟南芥镉耐性相关基因*OsSHM4*和*PP2A-4C*的克隆和功能解析(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Chen J, Hu R, Zhu Y, et al (2014). *Arabidopsis* PHOSPHOTYROSYL PHOSPHATASE ACTIVATOR is essential for protein phosphatase 2A holoenzyme assembly and plays important roles in hormone signaling, salt stress response, and plant development. *Plant Physiol*, 166: 1519–1534
- Chen J, Wang X, Zhang W, et al (2020). Protein phosphatase 2A alleviates cadmium toxicity by modulating ethylene production in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 43: 1008–1022
- Chen YR, Mao ZJ, Li ZW, et al (2021). Research status and progress in structure and function of protein phosphatase 2C in plants. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 47: 11–20 (in Chinese with English abstract) [陈耘蕊, 毛志君, 李兆伟等(2021). 植物蛋白磷酸酶2C结构和功能的研究现状与进展. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 47: 11–20]
- Chen Z, An Y, Wang L (2023a). ALA reverses ABA-induced stomatal closure by modulating PP2AC and SnRK2.6 activity in apple leaves. *Hortic Res*, 10 (6): uhad067
- Chen Z, Lou Y, Wang L (2023b). MdDGK3-like as a negative regulator participates in ALA-induced PP2AC to promote stomatal opening in apple leaves. *Hortic Plant J*, 9: 898–908
- Chen Z, Wang L (2023). ALA Upregulates *MdPTPA* expression to increase the PP2A activity and promote stomatal opening in apple leaves. *Plant Sci*, 325: 111490
- Chen Z, Zhang J, Wang L (2023c). ALA induces stomatal

- opening through regulation among PTPA, PP2AC, and SnRK2.6. *Front Plant Sci*, 14: 1206728
- Christopher DA, Li X, Kim M, et al (1997). Involvement of protein kinase and extraplastidic serine/threonine protein phosphatases in signaling pathways regulating plastid transcription and the *psbD* blue light-responsive promoter in barley. *Plant Physiol*, 113: 1273–1282
- Cohen PTW, Brewis ND, Hughes V, et al (1990). Protein serine/threonine phosphatases; an expanding family. *FEBS Lett*, 268: 355–359
- Creighton MT, Kolton A, Kataya ARA, et al (2017). Methylation of protein phosphatase 2A—influence of regulators and environmental stress factors. *Plant Cell Environ*, 40: 2347–2358
- Deruère J, Jackson K, Garbers C, et al (1999). The *RCN1*-encoded A subunit of protein phosphatase 2A increases phosphatase activity *in vivo*. *Plant J*, 20: 389–399
- Dhindsa RS, Monroy AF, Sangwan V, et al (1997). Low temperature signal transduction during cold acclimation of alfalfa. *Plant Cold Hardiness*, 86: 501–514
- Di Rubbo S, Irani NG, Russinova E (2011). PP2A phosphatases: the “on-off” regulatory switches of brassinosteroid signaling. *Sci Signal*, 4: 25
- Durian G, Jeschke V, Rahikainen M, et al (2020). Protein Phosphatase 2A-B' γ controls *Botrytis cinerea* resistance and developmental leaf senescence. *Plant Physiol*, 182: 1161–1181
- Freytag C, Garda T, Kónya Z, et al (2022). B' and C subunits of PP2A regulate the levels of reactive oxygen species and superoxide dismutase activities in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 195: 182–192
- Gao HB, Chu YJ, Xue HW (2013). Phosphatidic acid (PA) binds PP2AA1 to regulate PP2A activity and PIN1 polar localization. *Mol Plant*, 6: 1692–1702
- Garbers C, DeLong A, Deruère J, et al (1996). A mutation in protein phosphatase 2A regulatory subunit A affects auxin transport in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 15: 2115–2124
- González-García, MP, Rodríguez D, Nicolás C, et al (2006). A protein phosphatase 2A from *Fagus sylvatica* is regulated by GA₃ and okadaic acid in seeds and related to the transition from dormancy to germination. *Physiol Plantarum*, 128: 153–162
- Han Q, Pan CY (2021). Research progress of fungal protein phosphatase 2A. *Microbiol China*, 48: 2214–2221 (in Chinese with English abstract) [韩琦, 潘超颖(2021). 蛋白磷酸酶2A在真菌细胞中的研究进展. *微生物学通报*, 48: 2214–2221]
- Harris DM, Myrick TL, Rundle SJ (1999). The *Arabidopsis* homolog of yeast TAP42 and Mammalian $\alpha 4$ binds to the catalytic subunit of protein phosphatase 2A and is induced by chilling. *Plant Physiol*, 121: 609–618
- He X, Anderson JC, del Pozo O, et al (2004). Silencing of subfamily I of protein phosphatase 2A catalytic subunits results in activation of plant defense responses and localized cell death. *Plant J*, 38: 563–577
- Heidari B, Nemie-Feyissa D, Kangasjärvi S, et al (2013). Antagonistic regulation of flowering time through distinct regulatory subunits of protein phosphatase 2A. *PLOS One*, 8: 67987
- Hu R, Zhu Y, Shen G, et al (2014). TAP46 plays a positive role in the ABSCISIC ACID INSENSITIVE5-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 164: 721–734
- Hu R, Zhu Y, Wei J, et al (2017). Overexpression of *PP2A-C5* that encodes the catalytic subunit 5 of protein phosphatase 2A in *Arabidopsis* confers better root and shoot development under salt conditions. *Plant Cell Environ*, 40: 150–164
- Hu XB, Song FM, Zheng Z (2005). The structure and function of protein phosphatase 2Cs in higher plants. *J Cell Biol*, 27 (1): 29–34 (in Chinese) [胡学博, 宋凤鸣, 郑重(2005). 高等植物中蛋白磷酸酶2C的结构与功能. *细胞生物学杂志*, 27 (1): 29–34]
- Kamibayashi C, Estes R, Lickteig RL, et al (1994). Comparison of heterotrimeric protein phosphatase 2A containing different B subunits. *J Biol Chem*, 269: 20139–20148
- Karampelias M, Neyt P, De Groeve S, et al (2016). ROTUNDA3 function in plant development by phosphatase 2A-mediated regulation of auxin transporter recycling. *Proc Natl Acad Sci*, 113: 2768–2773
- Kataya ARA, Heidari B, Lillo C (2015). Protein phosphatase 2A regulatory subunits affecting plant innate immunity, energy metabolism, and flowering time – joint functions among B' η subfamily members. *Plant Signaling Behav*, 10: 1026024
- Konert G, Rahikainen M, Trotta A, et al (2015a). Subunits B' γ and B' ζ of protein phosphatase 2A regulate photo-oxidative stress responses and growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 38: 2641–2651
- Konert G, Trotta A, Kouvonen P, et al (2015b). Protein phosphatase 2A (PP2A) regulatory subunit B' γ interacts with cytoplasmic ACONITASE 3 and modulates the abundance of AOX1A and AOX1D in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 205: 1250–1263
- Kwak JM, Moon JH, Murata Y, et al (2002). Disruption of a guard cell-expressed protein phosphatase 2A regulatory subunit, *RCN1*, confers abscisic acid insensitivity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 2849–2861
- Larsen PB, Cancel JD (2003). Enhanced ethylene responsiveness in the *Arabidopsis eer1* mutant results from a loss-

- of-function mutation in the protein phosphatase 2A A regulatory subunit, *RCN1*. *Plant J*, 34: 709–718
- Leivar P, Antolín-Llovera M, Ferrero S, et al (2011). Multi-level control of *Arabidopsis* 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase by protein phosphatase 2A. *Plant Cell*, 23: 1494–1511
- Li W, Luan S, Schreiber SL, Assmann SM (1994). Evidence for protein phosphatase 1 and 2A regulation of K⁺ channels in two types of leaf cells. *Plant Physiol*, 106: 963–970
- Li Y, Wang Y, Tan S, et al (2020). Root growth adaptation is mediated by PYLs ABA receptor-PP2A protein phosphatase complex. *Adv Sci*, 7: 1901455
- Lillo C, Kataya ARA, Heidari B, et al (2014). Protein phosphatases PP2A, PP4 and PP6: mediators and regulators in development and responses to environmental cues. *Plant Cell Environ*, 37: 2631–2648
- Lin QJ, Chu J, Kumar V, et al (2021). Protein phosphatase 2A catalytic subunit PP2A-1 enhances rice resistance to sheath blight disease. *Front Genome Editing*, 3: 632136
- Liu D, Li B, Feng G, et al (2019). TaPP2AbB^γ, a wheat regulatory subunit of PP2A enhanced abiotic stress tolerance. *Plant Growth Regul*, 89: 345–355
- Liu WJ, Shen Y, Ding J (2003). Protein phosphatase 2A: its structure, function and activity regulation. *Acta Biochim Biophys Sin*, 35 (2): 105–112 (in Chinese) [刘卫军, 沈瑛, 丁健(2003). 蛋白磷酸酶2A的结构、功能和活性调节. *生物化学与生物物理学报*, 35 (2): 105–112]
- Luan S (2003). Protein phosphatases in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 63–92
- Luo J, Shen G, Yan J, et al (2006). AtCHIP functions as an E3 ubiquitin ligase of protein phosphatase 2A subunits and alters plant response to abscisic acid treatment. *Plant J*, 46: 649–657
- Máthé C, M-Hamvas M, Freytag C, et al (2021). The Protein Phosphatase PP2A plays multiple roles in plant development by regulation of vesicle traffic—facts and questions. *Int J Mol Sci*, 22: 975–975
- Michniewicz M, Zago MK, Abas L, et al (2007). Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*, 130: 1044–1056
- Monroy AF, Sangwan V, Dhindsa RS (1998). Low temperature signal transduction during cold acclimation: protein phosphatase 2A as an early target for cold-inactivation. *Plant J*, 13: 653–660
- Muñiz García MN, Cortelezzi JI, Capiati DA (2022a). The protein phosphatase 2A catalytic subunit StPP2Ac2b is involved in the control of potato tuber sprouting and source–sink balance in tubers and sprouts. *J Exp Bot*, 73: 6784–6799
- Muñiz García MN, Grossi C, Ulloa RM, et al (2022b). The protein phosphatase 2A catalytic subunit StPP2Ac2b enhances susceptibility to *Phytophthora infestans* and senescence in potato. *PLOS One*, 17: e0275844
- Muñiz García MN, Muro MC, Mazzocchi LC, et al (2017). The protein phosphatase 2A catalytic subunit StPP2Ac2b acts as a positive regulator of tuberization induction in *Solanum tuberosum* L. *Plant Mol Biol*, 93: 227–245
- País SM, González MA, Téllez-Iñón MT, et al (2009). Characterization of potato (*Solanum tuberosum*) and tomato (*Solanum lycopersicum*) protein phosphatases type 2A catalytic subunits and their involvement in stress responses. *Planta*, 230: 13–25
- Pappas D, Panou M, Adamakis IDS, et al (2020). Beyond microcystins: cyanobacterial extracts induce cytoskeletal alterations in rice root cells. *Int J Mol Sci*, 21: 9649
- Pernas M, García-Casado G, Rojo E, et al (2007). A protein phosphatase 2A catalytic subunit is a negative regulator of abscisic acid signalling. *Plant J*, 51: 763–778
- Punzo P, Ruggiero A, Possenti M, et al (2018). The PP2A-interactor TIP41 modulates ABA responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 94: 991–1009
- Rahikainen M, Pascual J, Alegre S, et al (2016). PP2A phosphatase as a regulator of ROS signaling in plants. *Antioxidants*, 5: 8
- Rashotte AM, DeLong A, Muday GK (2001). Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activity alter auxin transport, gravity response, and lateral root growth. *Plant Cell*, 13: 1683–1697
- Rasool B, Karpinska B, Konert Gz, et al (2014). Effects of light and the regulatory B-subunit composition of protein phosphatase 2A on the susceptibility of *Arabidopsis thaliana* to aphid (*Myzus persicae*) infestation. *Front Plant Sci*, 5: 405
- Ren H, Rao J, Tang M, et al (2022). PP2A interacts with KATANIN to promote microtubule organization and conical cell morphogenesis. *J Integr Plant Biol*, 64: 1514–1530
- Shao Z, Zhao B, Kotla P, et al (2022). Phosphorylation status of Bβ subunit acts as a switch to regulate the function of phosphatase PP2A in ethylene-mediated root growth inhibition. *New Phytol*, 236: 1762–1778
- Skottke KR, Yoon GM, Kieber JJ, et al (2011). Protein phosphatase 2A controls ethylene biosynthesis by differentially regulating the turnover of ACC synthase isoforms. *PLOS Genetics*, 7: 101371
- Smith RD, Walker JC (1996). Plant protein phosphatases. *Annu Rev Plant Biol*, 47: 101–125
- Spinner L, Gadeyne A, Belcram K, et al (2013). A protein phosphatase 2A complex spatially controls plant cell division. *Nat Commun*, 4: 1863

- Sun L, Pehlivan N, Esmacili N, et al (2018). Co-overexpression of *AVP1* and *PP2A-C5* in *Arabidopsis* makes plants tolerant to multiple abiotic stresses. *Plant Sci*, 274: 271–283
- Tan S, Abas M, Verstraeten I, et al (2020a). Salicylic acid targets protein phosphatase 2A to attenuate growth in plants. *Curr Biol*, 30: 381–395
- Tan S, Luschign C, Friml J (2020b). Pho-view of auxin: reversible protein phosphorylation in auxin biosynthesis, transport and signalling. *Mol Plant*, 14: 151–165
- Tang W, Yuan M, Wang R, et al (2011). PP2A activates brassinosteroid-responsive gene expression and plant growth by dephosphorylating BZR1. *Nat Cell Biol*, 13: 124–131
- Trotta A, Konert G, Rahikainen M, et al (2011a). Knock-down of protein phosphatase 2A subunit B'γ promotes phosphorylation of CALRETICULIN 1 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling Behav*, 6: 1665–1668
- Trotta A, Wrzaczek M, Scharte J, et al (2011b). Regulatory subunit B'γ of protein phosphatase 2A prevents unnecessary defense reactions under low light in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 156: 1464–1480
- Tseng TS, Briggs WR (2010). The *Arabidopsis rcn1-1* mutation impairs dephosphorylation of Phot2, resulting in enhanced blue light responses. *Plant Cell*, 22: 392–402
- Tsugama D, Yoon HS, Fujino K, et al (2019). Protein phosphatase 2A regulates the nuclear accumulation of the *Arabidopsis* bZIP protein VIP1 under hypo-osmotic stress. *J Exp Bot*, 70: 6101–6112
- Uhrig RG, Labandera AM, Moorhead GB (2013). *Arabidopsis* PPP family of serine/threonine protein phosphatases: many targets but few engines. *Trends Plant Sci*, 18: 505–513
- Waadt R, Manalansan B, Rauniyar N, et al (2015). Identification of open stomatal-interacting proteins reveals interactions with sucrose non-fermenting1-related protein kinases2 and with type 2A protein phosphatases that function in abscisic acid responses. *Plant Physiol*, 169: 760–779
- Wang J, Pei L, Jin Z, et al (2017). Overexpression of the protein phosphatase 2A regulatory subunit a gene *ZmP-PP2AA1* improves low phosphate tolerance by remodeling the root system architecture of maize. *PLOS One*, 12: e0176538
- Wang R, Liu M, Yuan M, et al (2016). The brassinosteroid-activated BRI1 receptor kinase is switched off by dephosphorylation mediated by cytoplasm-localized PP2A B' subunits. *Mol Plant*, 9: 148–157
- Wang R, Wang R, Liu M, et al (2021). Nucleocytoplasmic trafficking and turnover mechanisms of BRASSINAZOLE RESISTANT1 in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118: e2101838118
- Wen F, Wang J, Xing D (2012). A protein phosphatase 2A catalytic subunit modulates blue light-induced chloroplast avoidance movements through regulating actin cytoskeleton in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 53: 1366–1379
- Xu C, Jing R, Mao X, et al (2007). A wheat (*Triticum aestivum*) protein phosphatase 2A catalytic subunit gene provides enhanced drought tolerance in tobacco. *Ann Bot*, 99: 439–450
- Xue XJ, Liu XQ (2009). Progress of study on the structure and function of protein phosphatase 2A. *Chem Life*, 29: 41–44 (in Chinese) [薛娴靖, 刘晓晴(2009). 蛋白磷酸酶 2A结构与功能. 生命的化学, 29: 41–44]
- Yoon JT, Ahn HK, Pai HS (2018). The subfamily II catalytic subunits of protein phosphatase 2A (PP2A) are involved in cortical microtubule organization. *Planta*, 248: 1551–1567
- Yue K, Sandal P, Williams EL, et al (2016). PP2A-3 interacts with ACR4 and regulates formative cell division in the *Arabidopsis* root. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 1447–1452
- Zhao JL, Zhang LQ, Liu N, et al (2019). Mutual regulation of receptor-like kinase SIT1 and B'κ-PP2A shapes the early response of rice to salt stress. *Plant Cell*, 31: 2131–2151
- Zhou HW, Nussbaumer C, Chao Y, et al (2004). Disparate roles for the regulatory A subunit isoforms in *Arabidopsis* protein phosphatase 2A. *Plant Cell*, 16: 709–722
- Zhu X, Shen G, Wijewardene I, et al (2021). The B'ζ subunit of protein phosphatase 2A negatively regulates ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 169: 81–91
- Zhu X, Wang Y, Su Z, et al (2018). Silencing of the wheat protein phosphatase 2A catalytic subunit TaPP2Ac enhances host resistance to the necrotrophic pathogen *Rhizoctonia cerealis*. *Front Plant Sci*, 9: 1437