

文章编号:1671-4229(2024)02-0001-12

SnRK1 调控植物碳氮代谢的研究进展

韩超, 白明义

(山东大学 生命科学学院/植物发育与环境适应生物学教育部重点实验室, 山东 青岛 266237)

摘要: 植物无法移动的生活方式决定了其具有很强的环境适应性,因此,植物需要不断调控自身代谢以适应不同的光照环境。植物细胞中保守的蛋白激酶蔗糖非发酵1相关蛋白激酶1(SnRK1)能够响应植物体内的能量胁迫,调控一系列碳氮代谢的生物化学反应来适应能量逆境。文章系统梳理了SnRK1在能量胁迫条件下通过转录调控和翻译后磷酸化修饰调控的代谢通路,分析了SnRK1调控碳氮代谢的一般规律,包括:①SnRK1抑制蔗糖合成和光合速率;②SnRK1抑制氮同化与氮信号转导,协同碳氮平衡;③SnRK1促进糖异生维持糖代谢稳态;④SnRK1促进细胞自噬和氨基酸氧化代谢。研究表明,SnRK1是植物碳氮代谢调控的核心调控元件,对作物中的SnRK1功能解析具有重要借鉴意义。

关键词: SnRK1; 碳氮代谢; 氮同化

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

Research advances on SnRK1 regulating carbon and nitrogen metabolism in plants

HAN Chao, BAI Ming-yi

(The Key Laboratory of Plant Development and Environmental Adaptation Biology, Ministry of Education, School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237, China)

Abstract: The immobile lifestyle of plants determines their strong environmental adaptability. Therefore, plants need to continuously modulate their metabolism to adapt to different light conditions. Sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 1 (SnRK1) in plant cells can be activated by energy stress in plants, regulating a series of biochemical reactions of carbon and nitrogen metabolism to adapt to energy stress. This review systematically summarizes the metabolic pathways regulated by SnRK1 under energy stress conditions through transcriptional regulation and post-translational phosphorylation modification, and concludes the general rules of SnRK1 function for carbon and nitrogen metabolism, including SnRK1 inhibits sucrose synthesis and photosynthetic efficiency; SnRK1 represses nitrogen assimilation and nitrogen signal transduction, coordinating a carbon and nitrogen balance; SnRK1 promotes gluconeogenesis to maintain sugar metabolism homeostasis; as well as, SnRK1 promotes autophagy and amino acid oxidation metabolism. These summarized results indicate that SnRK1 is the core regulatory element of plant carbon and nitrogen metabolism regulation, which will be a useful reference for functional analysis of SnRK1 in crops.

Key words: SnRK1; carbon and nitrogen metabolism; nitrogen assimilation

收稿日期: 2023-11-21; 修回日期: 2024-02-24

作者简介: 韩超(1985—),男,副教授. E-mail: hanchao@sdu.edu.cn

引文格式: 韩超, 白明义. SnRK1 调控植物碳氮代谢的研究进展[J]. 广州大学学报(自然科学版), 2024, 23(2): 1-12.

植物细胞需要不断调整自身的代谢从而适应多变的环境条件,并有效地利用无机营养。真核生物发展了一套复杂的调控系统来感受体内营养的变化。该调控系统的核心元件能够感受低能量水平,在各种类型生命体中高度保守,包括酵母的蔗糖非发酵 1(SNF1)、哺乳动物的 AMP 激活蛋白激酶(AMPK)和植物的蔗糖非发酵 1 相关蛋白激酶 1(SnRK1)^[1]。能量调控的信号元件属于一个保守的蛋白激酶家族,其中,最早被鉴定的是 SNF1。SNF1 是在筛选不能利用蔗糖代谢的酵母突变体的研究中鉴定到的^[2],后来证明该突变体编码的蛋白激酶在葡萄糖缺乏时发酵代谢到氧化代谢的转换中起重要作用^[3]。AMPK 的研究开始于对小鼠肝脏中脂肪和胆固醇代谢酶活性调控的研究^[4]。在葡萄糖饥饿条件下,随着 AMP/ATP 和 ADP/ATP 的升高,AMPK 激酶被激活,AMPK 通过转录调控和直接磷酸化修饰调节蛋白质、脂肪和胆固醇合成相关酶类,从而抑制能量消耗的合成代谢过程^[5-6]。后来,SNF1 和 AMPK 被证明是编码同一个蛋白激酶家族成员的基因,并执行类似的功能^[7]。

在 20 世纪 90 年代,植物科学家通过克隆 SNF1 和 AMPK 的同源基因开始寻找植物细胞中的能量调控元件。第一个植物中的 SNF1 相关序列是从黑麦胚乳的 cDNA 文库中分离出来的,被称为 RKIN1。它能够恢复酵母 *snf1* 突变体在甘油为碳源的培养基上生长缺陷的表型^[8]。随后,使用 1.7 kb 磷 32 同位素标记的 RKIN1 的 cDNA 与拟南芥基因组文库进行杂交,得到了 4 个克隆,被命名为 *pAKin6*、*pAKin10*、*pAKinS.7* 和 *pAKin4.7*,并对 *pAKin10* 克隆进行测序,获得了拟南芥中 SNF1 的同源基因,被命名为 AKIN10 基因^[9]。随后,植物学家又在燕麦^[10]、大麦^[11]、烟草^[12] 和土豆^[13] 中克隆到 SNF1 相关的序列,从而组成了现在的 SnRK1 蛋白激酶亚家族^[14]。这些植物中 SnRK1 的 cDNA 序列都能够恢复酵母 *snf1* 突变体在非发酵碳源培养基上生长缺陷的表型,说明植物 SnRK1 蛋白激酶能够代替 SNF1 在酵母中执行代谢调控的功能。

经过近 30 年的研究,SnRK1 被证明是植物细胞中最重要的能量调控核心元件,参与了植物碳氮代谢的多个方面。此外,SnRK1 还广泛参与了植物的逆境适应、细胞自噬和衰老等多个生物学

过程^[1]。最近的研究也表明,SnRK1 还是植物根系^[15]、气孔^[16] 和茎顶端^[1] 发育的重要调控因子。所以,SnRK1 是植物整合生长发育和代谢调控的核心元件,从而使得植物的生长发育和代谢状态适应多变的环境条件。在本综述中,重新整理了 SnRK1 对植物代谢调控的关键节点,从而全面认识了 SnRK1 对于植物代谢调控的重要作用。

1 SnRK1 复合体及其亚基

SNF1/AMPK/SnRK1 蛋白激酶都是组成异源三聚复合体来执行功能,包括 α 亚基作为催化亚基,而 β 和 γ 亚基作为调节亚基。拟南芥的 SnRK1 复合体具有两个 α 亚基(KIN10 和 KIN11, KIN12 为假基因),3 个 β 亚基(KIN β 1、KIN β 2 和截短的 KIN β 3),一个 γ 亚基(KIN γ) 和一个植物特异的 $\beta\gamma$ 亚基(KIN $\beta\gamma$)^[17]。SnRK1 的 α 亚基由一个高度保守的 N 端丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域和 C 端 β 亚基互作结构域(β -SID)组成。N 端蛋白激酶结构域中含有一个重要的 T 环上的磷酸化位点,这个位点在多个物种中保守并与激酶活性相关^[17]。在 SnRK1 催化亚基 N 端和 C 端之间具有一段泛素相关结构域(UBA),替代了 AMPK 激酶中自抑制结构域(AID)。UBA 结构域被报道促进和维持 SnRK1 激酶活性^[17]。SnRK1 的 β 亚基对于全酶复合物的形成至关重要,包括 N-末端可变区域、糖原结合结构域(GBD)和调节性 α C-末端结构域(α CTD),其中,GBD 和 α CTD 均与 α 亚基发生相互作用^[17-18]。KIN $\beta\gamma$ 而非 KIN γ 亚基可以恢复酵母 *snf4* 突变体的生长缺陷表型,被证明是 SnRK1 复合物中的成员^[18-19]。KIN $\beta\gamma$ 具有一个 KIN β 亚基中的 GBD 结构域,以及 4 个在 KIN γ 亚基中具有半胱氨酸 β 合酶(CBS)结构域,从而产生 4 个潜在的核苷酸结合位点^[17]。最新的 SnRK1 复合体互作网络研究表明,KIN γ 亚基并不包括在 SnRK1 复合物中,但是与 HXK1 发生相互作用,参与调节植物叶片生长^[20-21]。

SNF1/AMPK/SnRK1 激酶活性依赖于其异源三聚体复合物的结构。哺乳动物表达多种 AMPK 亚基的同工型,包括两种 α 亚基同工型、两种 β 亚基同工型和 3 种 γ 亚基。虽然理论上 12 种 AMPK 复合物类型,但 AMPK α 1 β 1 γ 1 在人类细胞中

是最常见的一种^[22-23]。对于拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) SnRK1 来说,在所有类型的植物组织中,催化亚基 KIN10 是比 KIN11 更为主要的同工型。事实上,在根分生组织、发育叶片、侧根原基和发育种子中只有 KIN10 表达,这表明 KIN10 在植物发育中发挥着关键作用^[24]。与表达数据一致,拟南芥叶片上的 SnRK1 激酶活性的 90% 是由 KIN10 贡献的,而不是 KIN11^[25]。KIN10 的表达受蔗糖、葡萄糖和果糖的诱导,而 KIN11 的表达则不受影响^[24]。此外,KIN β γ 在不同组织中,如根、叶和花中表达稳定^[26]。根尖、叶表皮、叶原基以及花粉中 KIN10 和 KIN β γ 的表达模式相似,表明这两个亚基在同一个复合物中共同发挥作用^[27]。

在拟南芥中有 3 种 SnRK1 的 β 亚基同工型,其中,KIN β 1 和 KIN β 2 高度保守,而 KIN β 3 是一种只有 α CTD 结构域的截短同工型^[28]。但是,这 3 种同工型都能回补酵母 SNF1 复合体 β 亚基的 *sip1 sip2 gal83* 三突变体在甘油为基础的培养基上生长缺陷表型,表明它们是具有功能的 β 调控亚基^[29]。对不同植物组织的表达谱分析显示,3 种 KIN β 基因均存在于叶和根组织中。然而,KIN β 1 主要表达于幼芽的萼片和子房壁;KIN β 2 特异地表达于柱头和花器官;KIN β 3 在根尖、叶原基、发育花粉和发育种子中高度表达^[29]。光周期的暗到光转换可以调控 KIN β 1 和 KIN β 3 的表达,而糖或硝酸盐处理可以诱导 KIN β 1 的表达^[29-30]。考虑到 KIN10 和 KIN β γ 高度共表达,似乎拟南芥 KIN β 亚基决定了不同组织和营养条件下 SnRK1 复合物的类型。

2 能量逆境激活 SnRK1

在研究植物对黑暗适应性时,植物学家在拟南芥中克隆了很多黑暗诱导基因 (*DINs*),其中,*DIN6* 是一个植物进入黑暗条件下快速诱导的基因^[31]。在对 *DIN6* 启动子活性调控的研究中发现,KIN10 与一系列 G-box 结合因子的转录因子共同决定了 *DIN6* 的启动子活性。同时,这类 *DINs* 基因不仅在黑暗条件下诱导,也在光合作用抑制剂(3-(3,4-二氯苯基)-1,1-二甲基脲,DCMU)中处理,在厌氧和糖不足条件下诱导^[32]。而全基因组表达分析也证明了这些能量逆境条件下控制的基因表达与 KIN10 诱导的基因表达高度一致,从而

说明 KIN10 是在能量逆境下被激活^[32]。

SnRK1 在能量逆境下被激活与其特殊的沉默激活有关。AMPK 被葡萄糖饥饿激活是 AMP 或者 ADP 与 AMPK γ 的 CBS 结构域结合引起的构象变化的结果^[33]。SnRK1 是一种非典型的 AMPK 类激酶,它并不能响应 AMP 与 ADP 的变化调控激酶活性,但具有沉默激活的功能^[34]。最近的研究表明,SnRK1 异源三聚体复合物对于激活 *DIN6* 基因的表达并非必需。*DIN6* 的转录水平既受全长 KIN10 的诱导,也受缺乏 C 端调控结构域且无法与 β 调控亚单位相互作用的截短 KIN10 的诱导^[18]。更重要的是,单一的 KIN10 或者 KIN11 融合蛋白而非 SNF1 可以在以甘油为基础的培养基上弥补酵母 SNF1 复合体全突变的 *snf1 snf4 sip1 sip2 gal83* 突变体的生长缺陷表型,表明 KIN10 或者 KIN11 激酶在酵母中可以功能性地替代整个 SNF1 复合物^[18]。然而,酵母 SNF1 和哺乳动物 AMPK 都未能在拟南芥叶肉原生质体中触发 *DIN6* 的表达。SnRK1 激酶的默认激活与其细胞核定位相关^[18]。KIN β 2 亚基可以通过阻碍 KIN10 的核定位来限制 KIN10 诱导的 *DIN6* 表达^[18]。KIN β 亚基在其 N 端区域共享一个用于豆蔻酰化的保守基序,该基序与复合物的活性和细胞亚定位有关^[35]。豆蔻酰化修饰将豆蔻酰基(一种含有 14 个碳的饱和脂肪酸)转移到蛋白质序列中第一个蛋氨酸残基后面的甘氨酸残基上^[36]。这种修饰提供了一个脂质锚点,使得 KIN β 亚基具有细胞膜定位,从而限制 KIN10 的细胞核定位。最近的研究表明,逆境胁迫条件下产生的过氧化氢可以干扰 KIN β 2 亚基和 KIN10 的相互作用,从而诱导 KIN10 的细胞核定位^[37]。这种调控机制是否依赖于 SnRK1 复合体的氧化修饰有待进一步研究。

SnRK1 在能量逆境下通过一系列 bZIP 类转录因子调控能量逆境基因表达。S1 类 bZIPs 在转录和/或转录后水平上受到蔗糖的控制,表明它们的功能与细胞的能量状态高度相关^[38]。S1-bZIPs 倾向于与 C 类 bZIPs (bZIP9、bZIP10、bZIP25 和 bZIP63) 形成异源二聚体^[39]。其中,bZIP63 调节在饥饿条件下的基因表达,并被确定为 SnRK1 的首个体内转录因子目标。SnRK1 磷酸化 bZIP63 上第 29 位,第 294 和第 300 位上的丝氨酸磷酸化,促进 C/S1 异源二聚体的形成,从而构成了 SnRK1 基因表达调控的一个重要的调节机制^[40]。而后,

境条件。

SnRK1 可以磷酸化蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 第 158 位的丝氨酸,从而抑制其酶活^[46]。SPS 酶催化 UDP-葡萄糖和果糖-6-磷酸合成蔗糖-6-磷酸的反应,负责细胞质中的蔗糖合成并将光合作用产物外运,保障了叶绿体中暗反应循环的效率^[47]。敲低 SPS 基因表达或者 SPS 基因的突变会造成植物光合速率降低以及光合产物淀粉的积累^[48],这说明 SnRK1 对 SPS 酶的抑制作用可以抑制光合作用产物外运和光合作用碳同化速率。

在转录调控方面,SnRK1 的激活会抑制蔗糖磷酸酶 3b (SPP3b) 的基因表达^[32]。SPP3b 催化蔗糖合成的最后一步反应将蔗糖-6-磷酸催化形成蔗糖和无机磷酸盐。另外,SnRK1 也可以诱导碱性/中性转化酶 1 (CINVI) 的基因表达^[32]。CINVI 酶催化将蔗糖转化成葡萄糖和果糖的反应,可以降低细胞内蔗糖含量并维持糖代谢的稳态。同时,CINVI 也是将碳源分配到 UDP-葡萄糖的重要调节酶,cinv1 inv2 的双突变幼苗中 UDP-葡萄糖含量降低并且纤维素的生物合成被抑制^[49]。最后,SnRK1 的激活还可以抑制蔗糖转运蛋白 1 (SUT1) 的基因表达。该基因在植物根系维管组织和花药组织高表达,对植物花粉萌发和幼苗的花青素积累具有重要调控作用^[50]。同时,最新的蛋白质结构分析也证明 SUT1 是质子驱动的蔗糖运输蛋白,通过主动运输维持了植物维管中约 1.3 mol/L 的蔗糖浓度^[51]。这些转录调控都说明 SnRK1 抑制了叶肉细胞中蔗糖的合成和外运,从而限制了光合作用速率。

3.2 SnRK1 抑制氮同化与氮信号转导

光照不足通过 SnRK1 功能抑制碳同化速率,同时 SnRK1 也能够调控氮代谢来维持植物的碳氮平衡。植物通过光合作用固定二氧化碳,并从土壤中吸收硝酸盐,从而获得碳源 (C) 和氮源 (N) 来构建植物有机体。C 和 N 之间的平衡对植物的生长和发育至关重要。硝酸盐是植物从土壤中吸收的主要形式的氮。在植物中,被吸收到植物体内的硝酸盐会通过氮同化过程转化为氨基酸,用于蛋白质合成。硝酸还原酶 (NR) 将吸收的硝酸根还原为亚硝酸根,亚硝酸根再由亚硝酸还原酶 (NIR) 进一步还原为铵根离子。最后,谷氨酰胺合成酶 (GS) 将铵根离子转化为谷氨酸^[52]。而 NR 是整个氮同化过程的限速酶。NR 的丝氨酸第 543

位点被 SnRK1 磷酸化,并被 14-3-3 蛋白识别,这会抑制 NR 的活性^[46]。NR 在植物的光周期中保持较高的活性,但在黑暗周期中活性下降^[53]。通过蔗糖稳态和基因表达分析的研究表明,SnRK1 活性在光照周期中降低,在黑暗周期中增加^[54]。因此,昼夜循环中 NR 活性与 SnRK1 活性动态高度相关。蛋白相互作用分析表明,SnRK1 复合体通过 KIN β 1 亚基直接与 NR 相互作用,并且硝酸盐信号又可以引起 KIN β 1 的转录激活^[29]。同时,SnRK1 可以在转录水平上抑制 GS 的基因表达,从而协助抑制氮同化过程。

植物中的氮信号传导是植物登陆和维管进化后,在多样的环境条件下优化氮吸收的结果^[55]。硝酸盐通过双亲和性硝酸盐转运蛋白 1.1 (NRT1.1)/肽转运蛋白家族 6.3 (NPF6.3) 被植物感知^[56]。NRT1.1 与细胞膜中的环核苷酸门控通道蛋白 15 (CNGC15) 相互作用,并在引入硝酸盐时触发钙离子的增加^[57]。钙离子流激活钙离子传感蛋白激酶 (CPKs),包括 CPK10、CPK30 和 CPK32,随后诱导根瘤起始蛋白类似蛋白 7 (NLP7) 丝氨酸 205 位点的磷酸化,将 NLP7 转运至细胞核并触发主要的硝酸盐响应基因表达^[58]。最近的一项研究报告指出,在植物中,NLP7 和其他 NLP 蛋白被确认为主要的硝酸盐感应器。NLP 家族蛋白包含一个与金黄色葡萄球菌 NreA 蛋白保守的硝酸盐结合结构域相似的硝酸盐传感结构域。变异的保守残基会影响 NLP7 硝酸盐诱导的转录活性。在拟南芥中突变了 7 个 NLP 蛋白会抑制主要的硝酸盐响应和发育程序^[59]。

研究表明,SnRK1 不仅能抑制硝酸盐诱导的植物生长,还能负向调节硝酸盐响应基因表达。通过在弱光照强度、短光周期或使用光合作用抑制剂 DCMU 处理下减弱植物的光合作用,显著降低了硝酸盐促进的植物生长和硝酸盐响应基因表达。然而,在 kin10 突变体中,这种抑制效应明显减轻。转录组分析揭示,KIN10 的过表达导致 81.1% 受 NLP7 调控的基因不再受 NLP7 调控,34.5% 的硝酸盐调控基因不再受硝酸盐调控。KIN10 与 NLP7 相互作用并磷酸化 NLP7 第 125 位丝氨酸和第 306 位丝氨酸,促进其在细胞质中的定位和降解。这种 SnRK1-NLP7 模块响应光照逆境条件下抑制硝酸盐信号传导,确保了植物的碳氮代谢平衡^[60]。

3.3 SnRK1 促进糖异生维持糖代谢稳态

光照不足或者延长黑暗等能量逆境能够快速消耗植物体内的糖类物质,包括游离糖类和淀粉。在这种能量逆境条件下,SnRK1 激酶通过转录调控促进植物体内的糖异生过程来维持植物体内糖代谢的稳态。

SnRK1 可以诱导细胞质和叶绿体定位的丙酮酸磷酸二激酶(*PPDK*)和磷酸烯醇丙酮酸羧激酶 1(*PCK1*)来促进脂肪代谢和蛋白降解产生的碳骨架生成糖类物质^[32]。转录因子 bZIP63 被 SnRK1 激活,能够结合到细胞质定位的 *PPDK* 启动子上诱导其表达,从而促进对拟南芥种子中贮藏营养的动员,促进种子萌发^[42]。拟南芥在幼苗建成过程中均诱导 *PPDK* 和 *PCK1* 的基因表达。而通过碳 14 同位素标记示踪法证明,乙酰乙酸为原料的脂肪代谢产物主要通过 *PCK1* 途径进行糖异生,而丙氨酸为原料的蛋白质降解代谢产物主要通过 *PPDK* 途径进行糖异生^[61]。这表明能量胁迫条件下,SnRK1 会同时激活蛋白质降解来源和脂肪代谢来源的糖异生反应。此外,SnRK1 还通过转录调控抑制磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 1(*PPCI*)的基因表达,从而抑制磷酸烯醇式丙酮酸催化形成草酰乙酸的反应,进一步保障了有机酸碳骨架向糖类的转化^[32]。

另一种调控糖异生途径的重要代谢反应是细胞质定位的果糖-1,6-二磷酸酶(*cyFBPase*)催化果糖-1,6-二磷酸代谢合成果糖-6-磷酸的反应,该反应酶能够被 SnRK1 激活表达^[32]。而叶绿体定位的 *cFBPase* 是调控光合作用暗反应的重要酶。细胞质和叶绿体定位 *FBPase* 的表达缺失突变体 *cyfbp cfbp1* 表现为较小的莲座叶面积,降低的光合作用速率,低含量的可溶性糖和淀粉含量以及一些发育缺陷的表型^[62]。这表明 SnRK1 促进 *cyFBPase* 的基因表达可以促进能量逆境下糖代谢稳态。另外,*cyFBPase* 也被证明是果糖信号的重要信号元件,促进植物顶端 *WUS* 和根尖 *WOX5* 的基因表达,并且与这些重要的转录调节元件在细胞核互作调控植物生长发育^[63]。

SnRK1 通过在丝氨酸第 303 位点磷酸化果糖 2,6-二磷酸酶(*F2KP*),使其能够被 14-3-3 蛋白识别并抑制其活性^[53]。*F2KP* 催化果糖-6-磷酸和果糖-2,6-二磷酸之间的相互转化^[64]。*F2KP* 既具有果糖-2,6-二磷酸酶的活性,也具有果糖-2,6-二磷

酸激酶的活性。但是在植物组织中,这个双功能酶的果糖-2,6-二磷酸激酶活性比果糖-2,6-二磷酸酶活性大约高出 10 倍^[64-65]。因此,SnRK1 依赖的 *F2KP* 磷酸化决定了果糖-2,6-二磷酸的含量,这是蔗糖合成和光合作用的关键信号分子。果糖-2,6-二磷酸对胞质中的果糖-1,6-二磷酸酶进行负调控。该酶催化果糖-1,6-二磷酸向果糖-6-磷酸的转化,并促进叶片中的蔗糖合成。沉默 *F2KP* 导致果糖-2,6-二磷酸水平一直较低,但在光周期中蔗糖产量较高,淀粉积累较少^[65]。失去功能的 *f2kp* 突变体在光照强度高或光照条件波动的时期产生较少的生物量^[66]。因此,SnRK1 磷酸化 *F2KP* 使其失活而降低细胞内果糖-2,6-二磷酸的含量,从而通过抑制 *FBPase* 的别构抑制作用,促进植物叶肉细胞中的糖异生反应。

为了扩展植物获得糖类的来源,SnRK1 还能够通过转录激活促进淀粉代谢基因 β -淀粉酶 9(*BAM9*)的基因表达^[32]。 β -淀粉酶(*BAMs*)是叶绿体中淀粉降解的关键酶,以维持夜间能量水平和植物生长的稳定。在维管植物进化过程中,*BAMs* 基因家族发生了多样化,产生了具有不同细胞分布和生物学活性的同工酶。在 *BAMs* 中,*BAM9* 与 *BAM4* 最为密切相关,它们共同的特征是在叶绿体中的定位和缺乏可测量的 α -1,4-葡聚糖水解能力^[67]。*BAM4* 是淀粉降解的调节因子,*bam4* 突变体显示出淀粉过剩的表型。尽管 *bam9* 单突变体类似于野生型(WT),遗传实验表明,失去 *BAM9* 显著增强了已经受损于淀粉降解的突变体 *bam1bam3* 的淀粉过剩表型,并且产生更少的麦芽糖产量^[68]。同时,*BAM9* 的基因过表达显著促进了植物细胞中淀粉的降解。

同时,为了节约碳源的消耗,SnRK1 还会通过磷酸化修饰直接控制碳源损耗的生物学过程。植物产生的各种异戊二烯化合物是合成倍半萜烯、三萜烯、固醇和油菜素内酯的前体物质。异戊二烯是通过细胞质甲羟戊酸(*MVA*)途径从乙酰辅酶 A 生物合成的。3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶 A 还原酶(*HMGR*)在高等植物中催化了胞质异戊二烯生物合成途径中的第一步^[69]。SnRK1 磷酸化 *HMGR* 第 577 位丝氨酸并降低其活性^[46]。而 *hmgr* 突变体表现出植株矮小、败育和固醇含量降低的表型,说明 SnRK1 对 *HMGR* 的抑制作用限制了碳源向固醇合成的分配^[70]。苯丙酮代谢是一个

重要的碳源消耗过程。它将约 30% ~ 40% 光合作用产生的有机碳导向下游产物,主要是异质交联形成木质素。木质素是一种具有约 2.27 kJ/g 的能量密度大分子,比纤维素或半纤维素高约 30%。苯丙酮代谢基本上是一个不可逆的过程,其最终产物木质素很少会自然地重新吸收,因此,整个过程被严格控制以平衡细胞内的碳和能量稳态^[71]。苯丙氨酸解氨酶(PAL)催化将芳香族氨基酸苯丙氨酸转化为肉桂酸,是苯丙酮代谢的第一步和限速反应。SnRK1 通过调控 PAL 的泛素化修饰并降解 PAL 酶,从而限制碳源流向木质素合成^[72]。

3.4 SnRK1 促进细胞自噬和氨基酸氧化代谢

光照不足或者延长黑暗等能量逆境,在快速消耗植物体内糖类物质的同时,也会诱导蛋白质的降解和游离氨基酸的产生,特别是支链氨基酸^[73]。这些氨基酸通过代谢反应进入三羧酸循环和呼吸电子传递链,在糖类被消耗的情况下为植物体提供能量,并补充代谢循环的碳骨架。

自噬是真核生物中保守的蛋白质降解和循环利用的重要途径,它甚至参与降解细胞组分,清除植物在逆境胁迫下聚集的蛋白质和受损细胞器,并补充植物体能量来源^[73]。拟南芥具有一套与自噬相关的(ATG)蛋白,包括 ATG1、ATG13、ATG11 和 ATG101,介导了自噬启动的过程^[74]。SnRK1 的催化亚基 KIN10 不仅能够促进组成型自噬,而且能够诱导长时间的碳饥饿引起的不依赖于 ATG1 的自噬反应^[74-75]。KIN10 直接与 ATG6 相互作用并磷酸化 ATG6,从而重塑自噬膜并启动自噬小泡的形成^[76]。碳饥饿诱导的细胞自噬反应是蛋白质大规模降解和游离氨基酸获得的重要生物学过程,是植物应对能量胁迫的重要途径。

自噬途径降解蛋白质形成的氨基酸成为能量胁迫下植物体获取能量的重要来源。SnRK1 通过激活支链氨基酸分解代谢途径,提供了给呼吸电子传递链新的电子传递来源^[77]。支链氨基酸包括亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸,也属于 9 种不能被人体代谢合成的必需氨基酸。支链氨基酸使用了一系列通用的代谢酶类,包括支链氨基酸转氨酶 2 (BCAT2)、支链 α -酮酸脱氢酶复合体 (BCKDH)、异戊酰辅酶 A 脱氢酶 (IVDH),以及甲基巴豆酰辅酶 A 羧化酶 (MCCA/B),最终生成乙酰辅酶 A 或乙酰乙酸,从而进入三羧酸循环^[78]。此外,一些支链氨基酸代谢过程直接为呼吸电子传递链提供电

子。IVDH 催化产生烯酰辅酶 A 并将电子传递给电子转移黄素蛋白(ETF),ETF 再将电子传递给黄素蛋白,即泛醌氧化还原酶(ETFQO),最后,ETFQO 将电子传递给泛醌并入电子传递链^[79-80]。*ivd1-2* 突变体在长时间黑暗条件下比野生型更快衰老,而缺陷的 *etfb* 和 *etfqo* 突变体积更多的游离支链氨基酸和 IVDH 的底物异戊酰辅酶 A,这些都支持 IVDH 反应将电子并入呼吸电子传递链^[78-80]。BCKDH 复合物将支链酮酸转化为酰基辅酶 A 酯,与线粒体和叶绿体丙酮酸脱氢酶复合物以及线粒体 α -酮戊二酸脱氢酶复合物同源,能够通过向电子传递链复合物 I 或内部替代性 NADH 脱氢酶提供 NADH 来促进线粒体电子传递^[81]。SnRK1 可以激活所有支链氨基酸代谢的关键反应步骤的基因表达,包括 *BCAT2*、*BCKDH*、*IVDH* 以及 *MMCA/B*,也激活特殊的电子传递载体 *ETFQO* 的基因表达^[32,77]。SnRK1 通过 C/S1-bZ-IPs 转录因子二聚体直接调控了 *ETFQO* 的基因表达,使得植物在延长黑暗条件下保持线粒体的能量供应,避免过早的能量衰竭和黄化死亡^[77]。同时,这些重要的代谢酶和电子传递载体的突变都造成植物在延长黑暗条件下的过早黄化和枯萎^[78],这说明 SnRK1 控制的分支氨基酸代谢途径是植物应对能量胁迫来补充能量的关键途径。

除了支链氨基酸降解过程,SnRK1 还可以激活多个氨基酸代谢相关基因,促进碳骨架进入三羧酸循环,为能量缺陷条件下提供能量来源。SnRK1 可以诱导丙氨酸-乙醛酸氨基转移酶 (*AGT3*) 的基因表达^[32],该酶催化丙氨酸转化形成丙酮酸,促使丙氨酸通过丙酮酸进入三羧酸循环。SnRK1 可以诱导 α -氨基己二酸半醛合酶 (*LKR*) 的基因表达。该酶催化赖氨酸代谢的前两步反应,其功能缺失造成赖氨酸的大量积累,并抑制拟南芥种子萌发的能量利用,从而抑制萌发和幼苗建成^[82]。SnRK1 对 *LKR* 的转录促进有利于能量胁迫下利用赖氨酸的碳骨架进入三羧酸循环。SnRK1 可以诱导脯氨酸脱氢酶 (*ProDH*) 的基因表达,该酶催化脯氨酸降解形成谷氨酸的反应,ProDH 是线粒体中催化脯氨酸氧化的速率限制步骤,为植物在黑暗应激条件下提供能量^[83];同时,SnRK1 也诱导谷氨酸脱氢酶 (*GDH*) 的基因表达,从而将谷氨酸脱氨形成 α -酮戊二酸,进入三羧酸循环。此外,SnRK1 还可以诱导尿黑酸-1,2-双加

氧酶(*HGO*)的基因表达,该酶催化酪氨酸代谢途径中将尿黑酸转化形成4-马来酰乙酰乙酸的反应,最终催化形成延胡索酸进入三羧酸循环。*HGO*被证明对植物在短日照条件下的存活至关重要,其突变体在8 h日照的短日照条件下生长10 d就会白化致死,这可能与酪氨酸代谢异常引起的延胡索酰乙酰乙酸和马来酰乙酰乙酸的积累有关^[84]。

植物中的SnRK1触发大量下游基因的表达中,*DIN6*基因表达已被设定为SnRK1的重要活性检测指标^[18,32,40]。*DIN6*基因编码天冬酰胺合成酶1(*ASN1*),它控制植物中天冬酰胺的合成,该氨基酸与植物的长距离输送和储存有关^[85]。在拟南芥的授粉开始阶段诱导了一些天冬氨酸代谢相关基因的表达,包括*ASN1*,特别是在胚珠阶段,伴随着*ASN1*蛋白、天冬酰胺和总氨基酸的增加。免疫定位结果表明,*ASN1*局限在角果壁和隔壁的维管细胞中,也出现在外种皮和内种皮,这表明天冬氨酸在这些细胞中通过韧皮部后运输到发育中的胚。*ASN1*的过表达导致种子中蛋白质含量增加并且表现对氮素缺乏的耐受性增强^[86]。这些都表明SnRK1在抑制蔗糖合成与外运的同时可能通过加强对有机氮的运输为库组织提供营养物质。与这种推论相符合的是,SnRK1可以诱导叶绿体阳离子氨基酸转运蛋白6(*CAT6*)的基因表达。*CAT6*在侧根原基、花和种子等器官中表达,介导了蛋白源氨基酸和非蛋白源氨基酸的带电转运,具有中等亲和力。相对于其他氨基酸,*CAT6*更偏向于转运大型、中性和阳离子氨基酸,并且该转运蛋白的敲除突变体在含有L-谷氨酰胺作为唯一氮源的培养基上无法生长^[87]。SnRK1对*CAT6*的诱导表达证明,SnRK1具有促进氨基酸对外运输的能力。

参考文献:

- [1] Li L, Liu K H, Sheen J. Dynamic nutrient signaling networks in plants[J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 2021, 37: 341-367.
- [2] Carlson M, Osmond B C, Botstein D. Mutants of yeast defective in sucrose utilization[J]. Genetics, 1981, 98(1): 25-40.
- [3] Celenza J L, Carlson M. A yeast gene that is essential for release from glucose repression encodes a protein kinase[J]. Science, 1986, 233(4769): 1175-1180.
- [4] Beg Z H, Allmann D W, Gibson D M. Modulation of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase activity with cAMP and with protein fractions of rat liver cytosol[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1973, 54(4): 1362-1369.
- [5] Carling D, Clarke P R, Zammit V A, et al. Purification and characterization of the AMP-activated protein kinase. Copurifi-

4 总结与展望

本文基于SnRK1在拟南芥叶肉细胞原生质体基因表达调控数据和已知SnRK1直接磷酸化的代谢酶,总结了SnRK1在植物面临能量胁迫下调节源组织的代谢途径。当植物面临能量胁迫时,SnRK1磷酸化C类bZIP转录因子促进其与S1类bZIP转录因子形成异源二聚复合体,调控大量代谢基因表达,使得植物适应能量逆境。SnRK1抑制SPS酶活,抑制*SPP3b*、*CINVI*和*SUTI*的基因表达,从而抑制蔗糖合成与外运,限制光合作用暗反应速率;SnRK1抑制NR酶活和NLP7的细胞核定位,从而限制植物的氮同化与初级硝酸盐响应基因表达;SnRK1促进*PPDK*、*PPC1*和*cyFBPase*的基因表达,增强细胞内糖异生反应,维持糖代谢稳态;SnRK1激活细胞自噬信号并促进支链氨基酸代谢一系列酶的基因表达,促进蛋白质降解作为能量胁迫条件下的能量补充。

植物体具有进行光合作用的源组织,也具有消耗营养的库组织。SnRK1作为植物细胞能量代谢枢纽,在各个组织中广泛表达。而在库组织中,SnRK1的活性如何被调控以及其如何调控代谢途径的问题有待进一步研究,特别是一些特殊的组织,如灌浆的种子和分化的花芽,这有利于研究各种农作物的重要农艺性状决定的基础。因此,组织特异驱动的SnRK1敲除突变或者诱导表达植物材料的获得对未来的研究具有重要意义。解析SnRK1在不同组织中的代谢调控特点,以及SnRK1如何协同不同组织间的营养交流,将是对SnRK1功能研究的新突破。

- cation of acetyl-CoA carboxylase kinase and 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase kinase activities[J]. *European Journal of Biochemistry*, 1989, 186(1/2): 129-136.
- [6] Munday M R, Campbell D G, Carling D, et al. Identification by amino acid sequencing of three major regulatory phosphorylation sites on rat acetyl-CoA carboxylase[J]. *European Journal of Biochemistry*, 1988, 175(2): 331-338.
- [7] Woods A, Munday M R, Scott J, et al. Yeast SNF1 is functionally related to mammalian AMP-activated protein kinase and regulates acetyl-CoA carboxylase in vivo[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 1994, 269(30): 19509-19515.
- [8] Alderson A, Sabelli P A, Dickinson J R, et al. Complementation of *snf1*, a mutation affecting global regulation of carbon metabolism in yeast, by a plant protein kinase cDNA[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1991, 88(19): 8602-8605.
- [9] Le Guen L, Thomas M, Bianchi M, et al. Structure and expression of a gene from *Arabidopsis thaliana* encoding a protein related to SNF1 protein kinase[J]. *Gene*, 1992, 120(2): 249-254.
- [10] Huttly A K, Phillips A L. Gibberellin-regulated expression in oat aleurone cells of two kinases that show homology to MAP kinase and a ribosomal protein kinase[J]. *Plant Molecular Biology*, 1995, 27(5): 1043-1052.
- [11] Hannappel U, Vicente-Carbajosa J, Barker J H A, et al. Differential expression of two barley SNF1-related protein kinase genes[J]. *Plant Molecular Biology*, 1995, 27(6): 1235-1240.
- [12] Muranaka T, Banno H, Machida Y. Characterization of tobacco protein kinase NPK5, a homolog of *Saccharomyces cerevisiae* SNF1 that constitutively activates expression of the glucose-repressible SUC2 gene for a secreted invertase of *S. cerevisiae* [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 1994, 14(5): 2958-2965.
- [13] Man A L, Purcell P C, Hannappel U, et al. Potato SNF1-related protein kinase: Molecular cloning, expression analysis and peptide kinase activity measurements[J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 34(1): 31-43.
- [14] Halford N G, Hardie D G. SNF1-related protein kinases: Global regulators of carbon metabolism in plants? [J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 37(5): 735-748.
- [15] Belda-Palazón B, Costa M, Beeckman T, et al. ABA represses TOR and root meristem activity through nuclear exit of the SnRK1 kinase[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(28): e2204862119.
- [16] Han C, Liu Y, Shi W, et al. KIN10 promotes stomatal development through stabilization of the SPEECHLESS transcription factor[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4214.
- [17] Ghillebert R, Swinnen E, Wen J, et al. The AMPK/SNF1/SnRK1 fuel gauge and energy regulator: Structure, function and regulation[J]. *The FEBS Journal*, 2011, 278(21): 3978-3990.
- [18] Ramon M, Dang T V T, Broeckx T, et al. Default activation and nuclear translocation of the plant cellular energy sensor SnRK1 regulate metabolic stress responses and development[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(7): 1614-1632.
- [19] Ramon M, Ruelens P, Li Y, et al. The hybrid four-CBS-domain KIN β γ subunit functions as the canonical γ subunit of the plant energy sensor SnRK1[J]. *The Plant Journal*, 2013, 75(1): 11-25.
- [20] Van Leene J, Eeckhout D, Gadeyne A, et al. Mapping of the plant SnRK1 kinase signalling network reveals a key regulatory role for the class II T6P synthase-like proteins[J]. *Nature Plants*, 2022, 8: 1245-1261.
- [21] Van Dingenen J, Vermeersch M, De Milde L, et al. The role of HEXOKINASE1 in *Arabidopsis* leaf growth[J]. *Plant Molecular Biology*, 2019, 99(1): 79-93.
- [22] Trefts E, Shaw R J. AMPK: Restoring metabolic homeostasis over space and time[J]. *Molecular Cell*, 2021, 81(18): 3677-3690.
- [23] Wu J, Puppala D, Feng X D, et al. Chemoproteomic analysis of intertissue and interspecies isoform diversity of AMP-activated protein kinase (AMPK)[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2013, 288(50): 35904-35912.
- [24] Williams S P, Rangarajan P, Donahue J L, et al. Regulation of sucrose non-fermenting related kinase 1 genes in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 324.
- [25] Jossier M, Bouly J P, Meimoun P, et al. SnRK1 (SNF1-related kinase 1) has a central role in sugar and ABA signalling in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(2): 316-328.
- [26] Gissot L, Polge C, Jossier M, et al. AKINbetagamma contributes to SnRK1 heterotrimeric complexes and interacts with two proteins implicated in plant pathogen resistance through its KIS/GBD sequence[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(3): 931-

944.

- [27] Bitrián M, Roodbarkelari F, Horváth M, et al. BAC-recombineering for studying plant gene regulation: Developmental control and cellular localization of SnRK1 kinase subunits[J]. *The Plant Journal*, 2011, 65(5): 829-842.
- [28] Broeckx T, Hulsmans S, Rolland F. The plant energy sensor: Evolutionary conservation and divergence of SnRK1 structure, regulation, and function[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(22): 6215-6252.
- [29] Polge C, Jossier M, Crozet P, et al. β -subunits of the SnRK1 complexes share a common ancestral function together with expression and function specificities; physical interaction with nitrate reductase specifically occurs via AKIN β 1-subunit[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1570-1582.
- [30] Li X F, Li Y J, An Y H, et al. AKIN β 1 is involved in the regulation of nitrogen metabolism and sugar signaling in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(5): 513-520.
- [31] Fujiki Y, Yoshikawa Y, Sato T, et al. Dark-inducible genes from *Arabidopsis thaliana* are associated with leaf senescence and repressed by sugars[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 111(3): 345-352.
- [32] Baena-González E, Rolland F, Thevelein J M, et al. A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signalling[J]. *Nature*, 2007, 448: 938-942.
- [33] Xiao B, Sanders M J, Underwood E, et al. Structure of mammalian AMPK and its regulation by ADP[J]. *Nature*, 2011, 472: 230-233.
- [34] Emanuelle S, Hossain M I, Moller I E, et al. SnRK1 from *Arabidopsis thaliana* is an atypical AMPK[J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(2):183-192.
- [35] Pierre M, Traverso J A, Boisson B, et al. N-myristoylation regulates the SnRK1 pathway in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(9): 2804-2821.
- [36] Resh M D. Trafficking and signaling by fatty-acylated and prenylated proteins[J]. *Nature Chemical Biology*, 2006, 2: 584-590.
- [37] Shi W, Wang L Y, Yao L M, et al. Spatially patterned hydrogen peroxide orchestrates stomatal development in *Arabidopsis* [J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 5040.
- [38] Wiese A, Elzinga N, Wobbes B, et al. A conserved upstream open reading frame mediates sucrose-induced repression of translation[J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(7): 1717-1729.
- [39] Weltmeier F, Ehlert A, Mayer C S, et al. Combinatorial control of *Arabidopsis* proline dehydrogenase transcription by specific heterodimerisation of bZIP transcription factors[J]. *The EMBO Journal*, 2006, 25(13): 3133-3143.
- [40] Mair A, Pedrotti L, Wurzing B, et al. SnRK1-triggered switch of bZIP63 dimerization mediates the low-energy response in plants[J]. *eLife*, 2015, 4: e05828.
- [41] Pedrotti L, Weiste C, Nägele T, et al. Snf1-related KINASE1-controlled C/S1-bZIP signaling activates alternative mitochondrial metabolic pathways to ensure plant survival in extended darkness[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(2): 495-509.
- [42] Henninger M, Pedrotti L, Krischke M, et al. The evolutionarily conserved kinase SnRK1 orchestrates resource mobilization during *Arabidopsis* seedling establishment[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(1): 616-632.
- [43] Frank A, Mantioli C C, Viana A J C, et al. Circadian entrainment in *Arabidopsis* by the sugar-responsive transcription factor bZIP63[J]. *Current Biology*, 2018, 28(16): 2597-2606. e6.
- [44] Muralidhara P, Weiste C, Collani S, et al. Perturbations in plant energy homeostasis prime lateral root initiation via SnRK1-bZIP63-ARF19 signaling[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(37): e2106961118.
- [45] Taylor S H, Gonzalez-Escobar E, Page R, et al. Faster than expected Rubisco deactivation in shade reduces cowpea photosynthetic potential in variable light conditions[J]. *Nature Plants*, 2022, 8: 118-124.
- [46] Sugden C, Donaghy P G, Halford N G, et al. Two SNF1-related protein kinases from spinach leaf phosphorylate and inactivate 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase, nitrate reductase, and sucrose phosphate synthase in vitro[J]. *Plant Physiology*, 1999, 120(1): 257-274.
- [47] Huber S C, Huber J L. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 431-444.
- [48] Strand Å, Zrenner R, Trevanion S, et al. Decreased expression of two key enzymes in the sucrose biosynthesis pathway, cy-

- tosolic fructose-1,6-bisphosphatase and sucrose phosphate synthase, has remarkably different consequences for photosynthetic carbon metabolism in transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2000, 23(6): 759-770.
- [49] Barnes W J, Anderson C T. Cytosolic invertases contribute to cellulose biosynthesis and influence carbon partitioning in seedlings of *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Journal*, 2018, 94(6): 956-974.
- [50] Sivitz A B, Reinders A, Ward J M. *Arabidopsis* sucrose transporter AtSUC1 is important for pollen germination and sucrose-induced anthocyanin accumulation[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1): 92-100.
- [51] Bavnhoj L, Driller J H, Zuzic L, et al. Structure and sucrose binding mechanism of the plant SUC1 sucrose transporter[J]. *Nature Plants*, 2023, 9: 938-950.
- [52] Lam H M, Coschigano K T, Oliveira I C, et al. The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 569-593.
- [53] Kulma A, Villadsen D, Campbell D G, et al. Phosphorylation and 14-3-3 binding of *Arabidopsis* 6-phosphofructo-2-kinase/fructose-2,6-bisphosphatase[J]. *The Plant Journal*, 2004, 37(5): 654-667.
- [54] Peixoto B, Moraes T A, Mengin V, et al. Impact of the SnRK1 protein kinase on sucrose homeostasis and the transcriptome during the diel cycle[J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(3): 1357-1373.
- [55] Fichtner F, Dissanayake I M, Lacombe B, et al. Sugar and nitrate sensing: A multi-billion-year story[J]. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(4): 352-374.
- [56] Ho C H, Lin S H, Hu H C, et al. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants[J]. *Cell*, 2009, 138(6): 1184-1194.
- [57] Wang X H, Feng C X, Tian L L, et al. A transceptor-channel complex couples nitrate sensing to calcium signaling in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(5): 774-786.
- [58] Liu K H, Niu Y J, Konishi M, et al. Discovery of nitrate-CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks[J]. *Nature*, 2017, 545: 311-316.
- [59] Liu K H, Liu M H, Lin Z W, et al. NIN-like protein 7 transcription factor is a plant nitrate sensor[J]. *Science*, 2022, 377(613): 1419-1425.
- [60] Wang H, Han C, Wang J G, et al. Regulatory functions of cellular energy sensor SnRK1 for nitrate signalling through NLP7 repression[J]. *Nature Plants*, 2022, 8: 1094-1107.
- [61] Eastmond P J, Astley H M, Parsley K, et al. *Arabidopsis* uses two gluconeogenic gateways for organic acids to fuel seedling establishment[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 6659.
- [62] Rojas-González J A, Soto-Suárez M, Garéa-Díaz ú, et al. Disruption of both chloroplastic and cytosolic FBPase genes results in a dwarf phenotype and important starch and metabolite changes in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(9): 2673-2689.
- [63] Li Y Y, Sun W P, Yao Y H, et al. Fructose insensitive regulates stem cell function in *Arabidopsis* in response to fructose signalling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(10): 3060-3073.
- [64] Stitt M. Fructose-2,6-bisphosphate as a regulatory molecule in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1990, 41: 153-185.
- [65] Draborg H, Villadsen D, Nielsen T H. Transgenic *Arabidopsis* plants with decreased activity of fructose-6-phosphate,2-kinase/fructose-2,6-bisphosphatase have altered carbon partitioning[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(2): 750-758.
- [66] McCormick A J, Kruger N J. Lack of fructose 2,6-bisphosphate compromises photosynthesis and growth in *Arabidopsis* in fluctuating environments[J]. *The Plant Journal*, 2015, 81(5): 670-683.
- [67] Thalmann M, Coiro M, Meier T, et al. The evolution of functional complexity within the β -amylase gene family in land plants[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1): 66.
- [68] David L C, Lee S K, Bruderer E, et al. BETA-AMYLASE9 is a plastidial nonenzymatic regulator of leaf starch degradation [J]. *Plant Physiology*, 2022, 188(1): 191-207.
- [69] Lichtenthaler H K. The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 47-65.
- [70] Suzuki M, Kamide Y, Nagata N, et al. Loss of function of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase 1 (HMG1) in *Arabidopsis* leads to dwarfing, early senescence and male sterility, and reduced sterol levels[J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2004, 37(5): 750-761.

- [71] Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(1): 2-20.
- [72] Wang B, Zhao X H, Zhao Y J, et al. *Arabidopsis* SnRK1 negatively regulates phenylpropanoid metabolism via Kelch domain-containing F-box proteins[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(6): 3345-3359.
- [73] Usadel B, Bläsing O E, Gibon Y, et al. Global transcript levels respond to small changes of the carbon status during progressive exhaustion of carbohydrates in *Arabidopsis* rosettes[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(4): 1834-1861.
- [74] Marshall R S, Vierstra R D. Autophagy: The master of bulk and selective recycling[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 173-208.
- [75] Soto-Burgos J, Bassham D C. SnRK1 activates autophagy via the TOR signaling pathway in *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLoS One*, 2017, 12(8): e0182591.
- [76] Huang X, Zheng C Y, Liu F, et al. Genetic analyses of the *Arabidopsis* ATG1 kinase complex reveal both kinase-dependent and independent autophagic routes during fixed-carbon starvation[J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(12): 2973-2995.
- [77] Pedrotti L, Weiste C, Nägele T, et al. Snf1-RELATED KINASE1-controlled C/S1-bZIP signaling activates alternative mitochondrial metabolic pathways to ensure plant survival in extended darkness[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(2): 495-509.
- [78] Peng C, Uygun S, Shiu S H, et al. The impact of the branched-chain ketoacid dehydrogenase complex on amino acid homeostasis in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(3): 1807-1820.
- [79] Ishizaki K, Schauer N, Larson T R, et al. The mitochondrial electron transfer flavoprotein complex is essential for survival of *Arabidopsis* in extended darkness[J]. *The Plant Journal*, 2006, 47(15): 751-760.
- [80] Ishizaki K, Larson T R, Schauer N, et al. The critical role of *Arabidopsis* electron-transfer flavoprotein: Ubiquinone oxidoreductase during dark-induced starvation[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(9): 2587-2600.
- [81] Schertl P, Braun H P. Respiratory electron transfer pathways in plant mitochondria[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 163.
- [82] Angelovici R, Fait A, Fernie A R, et al. A seed high-lysine trait is negatively associated with the TCA cycle and slows down *Arabidopsis* seed germination[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 148-159.
- [83] Launay A, Cabassa-Hourton C, Eubel H, et al. Proline oxidation fuels mitochondrial respiration during dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(21): 6203-6214.
- [84] Han C Y, Ren C M, Zhi T T, et al. Disruption of fumarylacetoacetate hydrolase causes spontaneous cell death under short-day conditions in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1956-1964.
- [85] Lam H M, Wong P, Chan H K, et al. Overexpression of the ASN1 gene enhances nitrogen status in seeds of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 926-935.
- [86] Gaufichon L, Marmagne A, Belcram K, et al. ASN1-encoded asparagine synthetase in floral organs contributes to nitrogen filling in *Arabidopsis* seeds[J]. *The Plant Journal*, 2017, 91(3): 371-393.
- [87] Hammes U Z, Nielsen E, Honaas L A, et al. AtCAT6, a sink-tissue-localized transporter for essential amino acids in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2006, 48(3): 414-426.

【责任编辑：卓祯雨】