

文章编号: 1005-0906(2006)02-0096-05

植物响应干旱胁迫的分子机制

康宗利, 杨玉红, 张立军

(沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110161)

摘要: 干旱是影响农业生产最严重的自然灾害。干旱胁迫下, 植物的蛋白激酶(如 MAPK)介导的信号途径活化, 引起相应的干旱胁迫信号转导, 并最终诱导响应干旱基因的表达, 使植物产生抗旱性。植物体内响应干旱的基因主要编码早期表达为转录因子和受转录因子调控的抗旱功能蛋白。

关键词: 干旱胁迫; 信号转导; 蛋白激酶; 基因表达

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

Molecular Mechanism of Responding to Drought Stress in Plants

KANG Zong-li, YANG Yu-hong, ZHANG Li-jun

(Biological Science and Technology Institute, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: Drought stress is the most important abiotic factor that affects plant productivity in the world. Drought stress activates several protein kinases including mitogen-activated kinases(MAPK), which may induce related signal transduction and thus regulate gene expression in response to drought stress. Responsive genes to drought stress include early response transcriptional activators and downstream stress tolerance effector genes.

Key words: Drought stress; Signal transduction; Protein kinase; Gene expression

干旱对农业生产以及对社会生活都有极其严重的影响。干旱对世界作物产量的影响, 在诸多自然逆境中占居首位, 其危害相当于其他自然灾害之和。因此, 对植物抗旱的研究以及探索植物抗旱能力途径一直是人们关注的主要问题之一, 也是当前研究的热点。

植物的抗旱性包括系统抗旱性和细胞抗旱性。系统抗旱性主要是指植物在干旱条件下, 通过形态结构的改变来维持植物的正常生长发育的能力, 如株形变小、根系发达、根冠比高、气孔下陷、气孔关闭、蒸腾面积减少等都具有防止植物脱水的作用。细胞抗旱性主要指植物在干旱条件下, 通过细胞内的生理生化变化而表现出抵御环境干旱胁迫的能力, 如产生渗透调节物质脯氨酸、甜菜碱、渗透素以及增加抗氧化能力等, 都具有提高植物抗旱能力的作用。无论系统抗旱性, 抑或细胞抗旱性, 都是由于植物体内相关基因表达的结果。因此, 关于植物抗旱机理的

分子生物学研究已成为该领域的主流。

胁迫诱导相关基因的表达存在着逆境信号转导、转录以及转录后调节 3 个不同控制水平。植物如何通过细胞感受干旱胁迫信号, 通过信号转导, 调控相关基因表达和生理反应以适应干旱胁迫, 在干旱胁迫中获得抗旱性, 已成为现代植物抗旱分子生物学的重点和热点。近年来这方面的研究已取得许多重要进展, 主要集中在干旱胁迫下植物细胞水平的信号传递和生理反应以及相关基因的表达上。

逆境诱导信号转导途径至少有 3 个: 一是依赖于 ABA 的传导途径, 逆境首先诱导 ABA 产生, 继而实现相关基因应答; 二是 ABA 作为一个独立的因子与逆境胁迫平行诱导基因的表达; 第三个途径如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*rd29A* 基因, 它的启动区内同时存在 ABA 应答组件和应答干旱的脱水响应组件, 前者参与对脱水处理的慢速应答, 而后者在脱水处理 20 min 后即能诱导基因表达。

1 干旱胁迫信号的感受

目前, 在干旱信号研究领域中, 薄弱的环节是对感受器或受体的研究不足。拟南芥中有一种组氨酸激酶 AtHK1(histidine kinase)属于双组分酶, 可能作

收稿日期: 2005-04-25; 修回日期: 2005-05-25

作者简介: 康宗利(1973-), 男, 博士, 沈阳农业大学生物科学技术学院讲师, 主要从事植物抗逆性和植物激素的研究。

Tel: 024-88487768 E-mail: kangzongli@163.com

张立军为本文通讯作者。E-mail: lijzhang@syau.edu.cn

为渗透胁迫信号的接受者和转换者。在酵母菌的渗透胁迫感受缺陷突变体中,转入 *AtHK1* 可弥补这一缺陷。将 *AtHK1* 的启动子连接 *GUS* 报告基因,将转基因植株的 *GUS* 活性受干旱处理和 250 mM NaCl 等渗透胁迫诱导。一般认为, *HK1* 感受干旱胁迫信号后,发生自身磷酸化,并诱导下游信号分子的磷酸化(如 *MAPK* 和 *PLC* 等),从而引起干旱信号的传递。

2 干旱胁迫信号的传递

信号传递途径通常是信号的级联放大过程,蛋白质磷酸化和去磷酸化是一种普遍的环境信号放大的方式,与逆境信号传递关系最密切的蛋白激酶主要有 *MAPK* 和 *CDPK* 等。植物体内已发现多个响应干旱的 *MAPK* 类激酶:如在紫花苜蓿细胞中,发现了 46KD 的 *SIMK*;在烟草细胞中,发现了类似 *SIMK* 的 *SIPK*,也响应干旱胁迫。此外,还发现了与 *SIMK*、*SIPK* 相互作用的 *MAPKK* 类激酶,即 *SIMKK* 和 *SIPKK*。目前,在植物响应干旱的信号转导过程中,位于 *MAPKK* 上游的 *MAPKKK* 尚未确定。

最近, Taishi Umezawa 等报道,在拟南芥中一种蛋白激酶 *SRK2C* (*SNF1*-related protein kinase 2C)响应干旱胁迫的诱导,将 *SRK2C* 基因敲除后的突变体 *srk2c* 对干旱极为敏感,根长和根数显著下降;用花椰菜病毒的 35S 强启动子构建超表达 *SRK2C* 的转基因植株,其抗旱性明显增强。

PLC 是主要的磷酸二酯酶,水解磷酸二酯键,根据水解的磷脂不同,可产生 IP_3 、*DAG*、*PA* 等。在干旱胁迫下,拟南芥 *AtPLC1* 基因表达明显增强。 IP_3 主要作用是提高细胞质溶质中的 Ca^{2+} 浓度,进而诱导抗性相关基因的表达。在干旱胁迫下,植物体内 IP_3 含量会迅速上升,以增强抗旱性。*DAG* 和 *PA* 可以通过诱导活性氧(*ROS*)的产生,引起相关抗性基因的表达,从而增强植物的抗旱性。

Ca^{2+} 离子是最受关注的第二信使。在保卫细胞中,干旱信号导致的 Ca^{2+} 浓度增加会引起气孔关闭。向保卫细胞微注射 Ca^{2+} ,会诱导与渗透胁迫相关的基因表达。 Ca^{2+} 通过钙调素(*Calmodulin*)起作用,钙调素是 Ca^{2+} 的受体蛋白,结合 Ca^{2+} 后发生构象变化,通过 Ca^{2+} /*CaM* 依赖性蛋白质激酶(*CDPK*)起作用,使蛋白质的 Ser 或 Thr 磷酸化,从而引起下游的信号传递,最终引起抗旱相关基因表达,产生抗性反应。

脱落酸(*ABA*)也是渗透胁迫的一种信号分子。渗透胁迫的感知与 *ABA* 合成基因诱导间的信号转导目前尚不明了,可能涉及到 Ca^{2+} 信号及蛋白磷酸化

级联放大系统。在干旱胁迫下,通过 Ca^{2+} 介导的磷酸化信号传递,诱导根系中有关 *ABA* 合成酶(如 *ZEP*、*NCED*、*LOS5/ABA3* 和 *AAO*)的基因表达,同时抑制 *ABA* 的降解,从而迅速提高 *ABA* 的含量,*ABA* 通过木质部蒸腾流输送到地上部分;作为信号分子, *ABA* 通过活化保卫细胞质膜上的 *PLC* 和 Ca^{2+} 离子内流通道,引起保卫细胞质内的 Ca^{2+} 浓度升高,进而激活 K^+ 外流通道和其他阴阳离子外流通道,并抑制 K^+ 内流通道,最终导致保卫细胞水势升高而失水,引起气孔关闭,从而降低蒸腾失水,增强植物对干旱的防御性反应。目前,有关 *ABA* 降解的基因仍未确定。

在植物体中,许多基因的表达受干旱胁迫的调控,其中相当一部分基因响应 *ABA*。通过对 *ABA* 合成缺陷型(*aba1*)和 *ABA* 不敏感型(*abi1*)突变体的研究,发现响应渗透胁迫的基因,对 *ABA* 有完全不依赖型(如 *CBF1*、*CBF2*、*CBF3*、*DREB1a*、*DREB1b*、*DREB1c* 和 *DREB2* 等)、完全依赖型(如 *CBF4*、*MYC/MYB* 和 *bZip* 类转录因子基因等)和部分依赖型(如 *RD29A* 等)3 种类型。

响应干旱的重要标记基因 *RD29A* (responsive to dehydration) 只有一部分转录受 *aba1* 或 *abi1* 突变的阻抑,表明它既有 *ABA* 依赖性又有 *ABA* 不依赖性。*RD29A* 基因启动子中的脱水响应元件 *DRE* (dehydration responsive element) 序列对渗透胁迫诱导是必要的,但 *DRE* 并不响应 *ABA*,因此, *ABA* 对响应渗透胁迫过程中 *DRE* 的活化是否必要,尚难确定。

3 植物抗旱相关基因

植物对干旱的抗性是由多基因控制的。目前,受干旱胁迫诱导的相关基因已陆续发现。这些基因大致分为两类:一类是在干旱胁迫响应中调控抗旱基因表达和信号转导的转录因子基因,如: *DREB1* (dehydration responsive element binding protein) *a*、*DREB1b*、*DREB1c*、*DREB2*、*CBF1*、*CBF2*、*CBF3*、*CBF4* (*C-repeat-bonding factor*)、*AREB* (*ABA-responsive element-binding protein*) 等;另一类是受干旱胁迫诱导表达而增强植物抗旱能力的抗旱功能基因,如: *RD29A*、*RD29B*、*RD22*、*ABA1* (*ABA-deficient*)、*ABA2*、*ABA3*、*ABI* (*ABA-insensitive*)、*COR47* (*cold regulated protein*)、*KIN* (*cold induced protein*)、*LTI* (*low-temperature induced*)、*LEA* (*late embryogenesis-abundant protein*)、*AQPs* (*aquaporins*)、*Osmotin* 等。

3.1 植物抗旱相关的转录因子基因

在干旱条件下,通过 Ca^{2+} 和蛋白质磷酸化信号

传递,植物细胞内的某些组成型转录因子磷酸化,诱导抗旱相关的转录因子基因迅速表达,一般数分钟即可达到较高水平,进而调节抗旱功能基因的表达。由于对干旱胁迫响应迅速,植物抗旱相关的转录因子基因也称为早期响应基因。

CBF1、*CBF2*、*CBF3*、*CBF4* 和 *DREB1a*、*DREB1b*、*DREB1c*、*DREB2* 等与植物抗旱相关的转录因子,通过与顺式作用元件 CRT/DRE 结合,引起一组含顺式作用元件 CRT/DRE 的抗旱功能基因表达。在拟南芥等植物中,通过对受干旱诱导基因的研究,发现 DRE 顺式作用元件普遍存在于干旱胁迫应答基因的启动子中,对在干旱胁迫条件下的基因诱导表达起调控作用。

植物抗旱相关的转录因子 ABF(ABA-binding factor)和 Bzip(basic-region Leu-zipper),可通过与顺式作用元件 ABRE 特异结合;转录因子 MYB 和 MYC 可与顺式作用元件 MYBR、MYCR 特异结合,从而引起相应的抗旱功能基因的表达。

通过超表达植物抗旱相关的转录因子基因(如 *DREB* 和 *CBF4*),以增强植物的抗旱性,近来已多有报道。

3.2 植物抗旱功能基因

植物抗旱功能基因受抗旱相关的转录因子(如 *DREB* 和 *CBF* 等)调控,一般在干旱胁迫的数个小时后表达,属于晚期表达基因。

3.2.1 RD 系列脱水响应基因

RD 系列基因是一类脱水响应基因,主要有 *RD29A*、*RD29B*、*RD22* 等基因。在干旱胁迫下,RD 系列基因诱导表达,引起植物的抗旱性反应。

RD29A 基因的启动子区存在一个与干旱胁迫应答有关的 DRE 顺式作用组件,序列为 TACCGA-CAT,核心序列为 CCGAC。利用 *RD29A* 基因启动子的 DRE 顺式作用组件和酵母单杂交(yeast One-Hybrid)方法,克隆并鉴定出两类与 DRE 组件特异结合、在干旱胁迫条件下调控报道基因表达的拟南芥 *DREB* 转录激活子:*DREB2A*、*DREB2B*。转录激活子 *DREB* 通过与 DRE 结合,诱导 *RD29A* 等许多抗旱相关基因的表达,从而增强植物的抗旱性。

RD29B 基因启动子区存在一个与干旱胁迫应答有关的 ABRE(ABA-responsive element)顺式作用元件,核心序列为 ACGT,已鉴定出与 ABRE 元件特异结合、在干旱胁迫条件下受 ABA 诱导的转录因子:AREB1(ABA-responsive element-binding protein)。

RD22 基因启动子区存在一个与干旱胁迫应答有关的 MYCR 和 MYBR 顺式作用元件,与之特异结

合的转录因子分别为 *RD22BP1* 和 *AtMYb2*。

3.2.2 水通道蛋白基因

水通道蛋白(aquaporins, AQPs)是一类具有选择性的高效转运水分子功能的膜通道蛋白。AQPs 负责水分的快速跨膜转运,也可能参与长距离或短距离的胞间水分子流动,以及液泡与胞质间、胞质与质外体间的渗透调节。干旱胁迫下,AQPs 活性调节的信号转导途径与其他干旱响应信号转导通路间的关系,尽管目前知之甚少,但对植物的抗旱性研究具有十分重要的意义。

3.2.3 参与渗透调节蛋白的基因

渗调蛋白(Osmotin)是干旱胁迫下植物所产生的一种新型的脱水储存蛋白。其基因表达的调控机理主要有两种:一种是转录水平调控,ABA 诱导渗调蛋白 mRNA 的合成,或增加其稳定性;其次是转录后调控,干旱胁迫下渗调蛋白信使比其他信使的翻译占优势。

LEA 蛋白,即晚期胚胎发生丰富蛋白(late embryogenesis abundant proteins),是在种子成熟脱水期开始合成的一系列蛋白质,它是一类保护生物大分子及膜结构的蛋白质,在干旱过程中对植物能起一定的保护作用,使植物能够在水分亏缺时,保持细胞膜系统及生物大分子免受破坏。

另外,一批响应干旱胁迫、参与渗透保护物质(Osmoprotectant)生物合成的关键酶基因已被克隆,主要包括:*mtlD*(1-磷酸甘露醇脱氢酶基因,是甘露醇合成的关键酶编码基因)、*gutD*(6-羧基山梨醇脱氢酶基因)、*P5CS*(Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase,脯氨酸合成的关键酶编码基因)、*betA*(胆碱脱氢酶基因,甜菜碱合成有关的重要基因)、*TPS1*(海藻糖合成酶基因)、*SacB*(合成果聚糖的关键酶编码基因)、*IMT1*(肌醇生物合成相关基因)等。

3.2.4 其他干旱响应基因

COR、*KIN*、*LTI* 是一类受干旱胁迫诱导的晚期响应基因,它们的基因启动子区存在着与干旱胁迫应答有关的 ABRE 顺式作用元件,受与之特异结合的转录因子 AREB 的调控。

干旱胁迫如何影响植物生长以及植物如何对干旱胁迫反应,目前还知之甚少。由于植物对干旱的抗性是由多基因控制的,因而分离并鉴定新的与植物对干旱性相关的基因以及深入研究它们之间的相互作用,对确定植物对干旱胁迫的分子和信号转导的一些关键环节具有重要意义,将成为今后研究的主要目标。

图 1 简要总结了植物体内干旱胁迫信号的转导

过程。

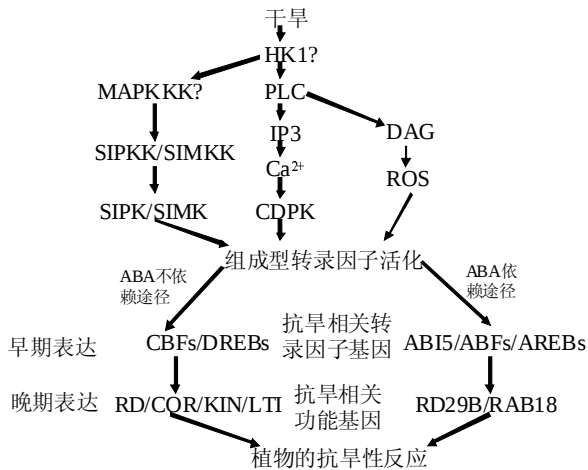


图 1 植物体内干旱胁迫信号的转导

4 结论与展望

综上所述,随着分子生物学技术和基因工程的迅猛发展,人们对植物抗旱的分子机制有了一定程度的了解,并分离了一些抗旱相关基因。今后要分离和确定更多的信号转导组件,研究水分胁迫如何被植物细胞感知,信号受体及逆境响应蛋白基因的分离以及基因表达调控、基因组变异基础上植物抗逆性的获得等。因此,当前植物抗旱分子生物学研究的重点有两大方面:第一,新的干旱胁迫响应基因的分离及其结构功能的分析。第二,干旱胁迫下相关基因表达调控机理以及基因之间相互作用关系和时空表达差异的研究,以建立更完善的干旱胁迫信号转导网络。

由于 DREB 等转录因子中一个可以调控多个与植物干旱耐性有关的功能基因的表达,在提高植物对干旱胁迫抗性的分子育种中,与导入或改良个别功能基因来提高抗旱性的传统方法相比,改良或增强一个关键的转录因子,通过它促使多个功能基因发挥作用,获得综合改良效果,也许是提高植物抗旱性更为有效的方法和途径。

参考文献:

- [1] Zhu Jiankang. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Plant Biol.*, 2002, 53: 247–273.
- [2] Xiong Liming, Zhu Jiankang. Cell signaling during cold, drought and salt stress. *The Plant Cell*, 2002, 165–183.
- [3] Volker Haake, James Z. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2002, 130: 639–648.
- [4] Hiroshi Abe, Kazuko Yamaguchi–Shinozaki. *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *The Plant Cell*, 2003, 15: 63–78.

- [5] Cheng Yong Hua, Kyung–Nam Kim, Pandey Girdhar K, et al. CBL1, a calcium sensor that differentially regulates salt drought and cold responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2003, 15: 1833–1845.
- [6] 杨国虎, 罗湘宁, 王承莲. 不同生育时期干旱对玉米杂交种性状的影响[J]. *玉米科学*, 2004, 12(专刊): 23–26.
- [7] 吴伟, 陈学珍, 谢皓, 等. 干旱胁迫下大豆抗旱性鉴定[J]. *分子植物育种*, 2005, 3(2): 188–194.
- [8] Borowitzka L J. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, Sydney, 1981.
- [9] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998. 739–749.
- [10] Ingram J, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1996, 47: 377–403.
- [11] Bray E A. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.*, 1997, 2: 48–54.
- [12] 万东石, 李红玉, 张立新, 等. 植物体内干旱信号的传递与基因表达[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(1): 151–157.
- [13] 史刚荣. 植物干旱胁迫下气孔关闭的信号转导[J]. *生物学通报*, 2003, 138(11): 25–26.
- [14] Shinozaki K, Yamaguchi–Shinozaki K. Gene expression and signal transduction in water–stress response. *Plant Physiol.*, 1997, 115: 327–334.
- [15] Urao T, Yakubov B, Satoh R, et al. A transmembrane hybrid–type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor. *Plant Cell*, 1999, 11: 1743–1754.
- [16] Munnik T, Ligterink W, Meskiene I, et al. Distinct osmosensing protein kinase pathways are involved in signalling moderate and severe hyperosmotic stress. *Plant J.*, 1999, 20: 381–388.
- [17] Mikolajczyk M, Olubunmi S A, Muszynska G, et al. Osmotic stress induces rapid activation of a salicylic acid–induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells. *Plant Cell*, 2000, 12: 165–178.
- [18] Kiegl S, Cardinale F, Siligan C, et al. SIMKK, a mitogen–activated protein kinase (MAPK) kinase, is a specific activator of the salt stress–induced *MAPK*, *SIMK*. *Plant Cell*, 2000, 12: 2247–2258.
- [19] Liu Y, Zhang S, Klessig D F. Molecular cloning and characterization of a tobacco MAP kinase kinase that interacts with SIPK. *Mol. Plant Microbe Interact*, 2000, 13: 118–124.
- [20] Taishi Umezawa, Riichiro Yoshida, Kyonoshin Maruyama, et al. SRK2C, a SNF1–related protein kinase 2, improves drought tolerance by controlling stress–responsive gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*, 2004, 101: 17306–17311.
- [21] Frank W, Munnik T, Kerkmann K, et al. Water deficit triggers phospholipase D activity in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Cell*, 2000, 12: 111–123.
- [22] Hirayama T, Ohto C, Mizoguchi T, et al. A gene encoding a phosphatidyl inositol–specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 1995, 92: 3903–3907.
- [23] Schroeder J I, Allen G J, Hugouvieux V, et al. Guard cell signal transduction. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2001, 52: 627–658.

- [24] Knight H, Trewavas A J, Knight M R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *Plant J.*, 1997, 12: 1067–1078.
- [25] Bush D S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1995, 46: 95–122.
- [26] Jacob T, Ritchie S, Assmann S M, et al. Absciscic acid signal transduction in guard cells is mediated by phospholipase D activity. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 1999, 96: 12192–12197.
- [27] Koornneef M, Leon-Kloosterziel K M, Schwartz S H, et al. The genetic and molecular dissection of absciscic acid biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Physiol. Biochem.*, 1998, 36: 83–89.
- [28] Liotenberg S, North H, Marion-Poll A. Molecular biology and regulation of absciscic acid biosynthesis in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 1999, 37: 341–350.
- [29] 刘子会, 郭秀林, 王 刚, 等. 干旱胁迫与 ABA 的信号转导[J]. *植物学通报*, 2004, 21(2): 228–234.
- [30] 梁建生, 庞佳音, 陈 云. 渗透胁迫诱导的植物细胞中脱落酸的合成及其调控机制[J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(5): 447–451.
- [31] 杨洪强, 贾文锁, 黄丛林, 等. 蛋白磷酸化参与湖北海棠根系中水分胁迫诱导的 ABA 积累[J]. *科学通报*, 2001, 46(1): 50–53.
- [32] Seki M, Narusaka M, Abe H, et al. Monitoring the expression pattern of 1300 arabidopsis genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. *Plant Cell*, 2001, 13: 61–72.
- [33] Seki M, et al. Monitoring the expression profiles of ca. 7000 Arabidopsis genes under drought, cold, and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant J.*, 2002, 31: 279–292.
- [34] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA-binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1998, 10: 1391–1406.
- [35] Nakashima K, Shinwari Z K, Sakuma Y, et al. Organization and expression of two arabidopsis DREB2 genes encoding DRE-binding proteins involved in dehydration- and high-salinity-responsive gene expression. *Plant Mol. Biol.*, 2000, 42: 657–665.
- [36] Thomashow M F. Arabidopsis *CBF1* overexpression induces *COR* genes and enhances freezing tolerance. *Science*, 1998, 280: 104–106.
- [37] Choi H I, Hong J H, Ha J O, et al. ABFs a family of ABA-responsive element binding factors. *J. Biol. Chem.*, 2000, 275: 1723–1730.
- [38] Kang J, Choi H, Im M, et al. Arabidopsis basic leucine zipper proteins that mediate stress-responsive absciscic acid signaling. *Plant Cell*, 2002, 14: 343–357.
- [39] Uno Y, Furihata T, Abe H, et al. Arabidopsis basic leucine zipper transcription factors involved in an absciscic acid-dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 2000, 97: 11632–11637.
- [40] Mie Kasuga, Liu qiang Improving plant drought, salt, and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor. *Nature Biotechnology*, 1999, 17: 287–291.
- [41] Abe H, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao T, et al. Role of arabidopsis MYC and MYB homologs in drought and absciscic acid-regulated gene expression. *Plant Cell*, 1997, 9: 1859–1868.
- [42] Bressan R A, et al. Drought resistance in plants. physiological and genetic aspects. *Comm Europe Commun Luxemburg*, 1987, 41.
- [43] Clapham D E. Symmetry selectivity, and the 2003 nobel prize. *Cell*, 2003, 115: 641–646.
- [44] 王生毅, 邓西平, 薛 崧, 等. 干旱胁迫对西红柿根系水导的影响研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2003, (2): 105–108.