

植物抗旱的分子机制研究*

沈元月

黄丛林** 张秀海 曹鸣庆

(中国农业大学果树分子发育生物实验室 北京 100094) (北京农业生物技术研究中心 北京 100089)

摘要 干旱是影响植物生长发育最主要的逆境因子。植物在水分胁迫下会引起一系列分子反应和信号传递,干旱胁迫诱导基因表达一些重要的功能蛋白和调节蛋白以保护细胞不受水分胁迫的伤害。目前已研究证实相关蛋白有跨膜运输蛋白(水通道蛋白、ATP酶等)、水分胁迫调节剂(K^+ 、 Na^+ 、蔗糖、脯氨酸、甜菜碱等)、运输或合成相关的酶、Lea蛋白、抗氧化作用相关的酶(SOD、CAT等)、水分胁迫蛋白、调控蛋白(蛋白激酶、转录因子)等。干旱胁迫诱导基因的活化至少涉及4条途径:植物细胞可能通过膨压变化或膜受体的构象变化感知水分胁迫,将胞外信号转为胞内信号,从而触发相应的信号途径,并可导致第二信使(Ca^{2+} 、 IP_3 等)生成,在这原始信号被逐级传递放大的过程中,其中2条传递途径是依赖ABA的,另外2条传递途径是不依赖ABA的。通过基因表达调控已分析鉴定出一些水分胁迫有关的顺式作用元件(ABRE、DRE、Myc等)和转录因子(bzip、DREBP、MYC/MYB等)。

关键词 干旱 水分胁迫 调节蛋白 功能蛋白 信号传递

Plant drought tolerance molecular mechanism. SHEN Yuan-Yue (Lab. of Molecular Developmental Biology of Fruit Trees, China Agricultural University, Beijing 100094), HUANG Cong-Lin, ZHANG Xiu-Hai, CAO Ming-Qing (Beijing Agro-Biotechnology Research Center, Beijing 100089), *CJEA*, 2002, 10(1): 30~34

Abstract Drought affects plant growth most seriously. Molecular response and signal transduction are induced in water stress. Water-stress inducible gene expresses some important function protein and regulatory protein to protect plant cell from injury. The identified protein includes transmembrane channel protein, water regulator, transportor or synthetase, lea protein, antioxidant enzyme, water-stress protein, regulatory protein, etc. At least four independent signal transduction pathways exist among water-stress inducible gene expression. Plant cell perceps water stress by turgor or receptor, than transforms extracellular signal to intracellular signal, and induces second messengers. Among the primary signal cascades, two pathways are ABA dependent and two ABA independent, some cis-acting elements and transcription factor are identified by gene expression and regulation

Key words Drought, Water stress, Function protein, Regulatory Protein, Signal transduction

水资源短缺是目前公认的全球性环境焦点问题之一,我国人均占有水资源量($2300m^3$)仅为世界人均量的1/4,是世界上13个最贫水国家之一,且大部分地区属亚洲季风区,干旱灾害具有普遍性、区域性、季节性和持续性的特点,旱灾十分严重。据1950~1999年统计,全国平均每年受旱面积达2173.33万 hm^2 ,成灾面积893.33万 hm^2 ,直接减收粮食100亿kg以上,约占各种自然灾害造成粮食损失的60%。干旱不仅造成农业的重大损失,还加剧了生态环境的恶化及土地沙漠化和水土流失,因此,干旱缺水已成为制约我国国民经济可持续发展及西部大开发的重要因素,且在一些地区已威胁到人类生存和发展。

随着分子生物学的迅速发展和应用,农业已成为生物技术应用的第二重大领域,基因工程技术将引发一场新的农业技术革命,使作物在干旱和贫瘠的土地上生长出高新品种,使人类在提高作物抗逆能力的基础上改善其品质和提高产量。因此,作物抗旱分子机制的研究具有重大的理论和实践意义,只有对植物抗旱分子机制彻底地了解后,才有可能为提高作物对干旱的抵抗能力提供理论依据。近年来该领域的研究已引起国内外学者广泛的兴趣和重视,在拟南芥、水稻、小麦等许多植物克隆了干旱胁迫应答基因,并对其表达调控和编码蛋白的功能进行了研究。本文简介了近年来该方面研究进展,为加快抗逆基因工程的研究,培育高品质的抗逆作物提供理论依据。

* 北京市科委技术室项目和北京市科委台同项目大部分研究内容

** 通讯作者

收稿日期:2001-11-17

1 干旱应答基因的功能

水分占植物体绝大部分,是植物体重要组成成分。植物体一切生长发育,只有在一定细胞水分含量状况下才能生长,否则植物正常生长发育就会受阻,甚至停止、死亡。植物为适应干旱等逆境环境因子,长期以来进化产生了对环境胁迫的防御机制。干旱胁迫诱导基因表达一些重要的功能蛋白和调节蛋白以保护细胞不受水分胁迫的伤害,使植物在低水势下维持其一定程度的生长发育和忍耐脱水的能力。近年来通过生理生化分析和差异显示(Differential screening)技术,对大批干旱诱导基因编码蛋白功能进行研究,部分功能已经清楚(见表 1),部分功能根据蛋白的顺序同源性进行了推测(见表 2)。这些水分胁迫诱导基因产物不仅通过重要代谢蛋白保护细胞结构,而且起调节信号传导和基因表达作用;即通过水分通道蛋白、ATP 酶、跨膜受体蛋白、离子通道、有机小分子运载体等膜蛋白加强了细胞与环境的信息交流和物质交换;通过代谢蛋白酶合成各种渗透保护剂(主要是低分子量糖、脯氨酸、甜菜碱等多元醇和偶极含氮化合物)提高细胞渗透吸水能力;通过 Lea 蛋白、渗透蛋白、抗冰冻蛋白、分子伴侣、蛋白酶、热激蛋白等逆境诱导蛋白提高细胞抗脱水能力;通过超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APS)等提高细胞排毒、抗氧化防御能力;通过蛋白激酶、转录因子、磷脂酶 C 等调控蛋白提高细胞内信息传递和基因表达能力。

表 1 干旱胁迫诱导基因及其编码多肽的功能

Tab.1 Water-stress inducible genes and encoding polypeptides of function

cDNA	实验材料 Materials	编码多肽的功能 Encoding polypeptides of function	cDNA	实验材料 Materials	编码多肽的功能 Encoding polypeptides of function
GapC-Crat	车前草	甘油醛-3-磷酸脱氢酶 ^[3]	Sod2	豌豆	SOD ^[32]
pSPS1	车前草	蔗糖磷酸合成酶 ^[37]	P31	豌豆	SOD ^[24]
pSSI;pSS2	车前草	蔗糖合成酶 ⁷	Pch228	西红柿	酸性内切几丁质酶 ⁴
pPPC1	花序	磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 ^[32]	Atmyb2	拟南芥	MYB 转录子 ^[40]
pBAD	大麦	甜菜醛脱氢酶 ^[1]	ERD11;ERD13	拟南芥	台肽甘肽转移酶 ^[15]
RG28	拟南芥	水通道 ^[36]	cAtsEH	拟南芥	可溶性还原氧化物酶 ^[14,16,17]
SAM1;SAM3	西红柿	S-腺甘-L-甲硫氨酸合成酶 ^[41]	ERD6	拟南芥	糖运载体 ⁴¹
rd19A;rd21A	拟南芥	半胱氨酸蛋白酶 ⁴²	ERD15	拟南芥	亲水性蛋白 ⁴²
UBQ1	拟南芥	泛素伸展蛋白 ^[14,16,17]	ERD5	拟南芥	脯氨酸脱氢酶 ^[43]
pMBM1	小麦	L-异天冬氨酸-甲基转移酶 ³⁵	Hads10	向日葵	D19-Lea ^[4-1]
SC514	大豆	脂肪氧化酶 ³	Hads11	向日葵	D113-Lea ^[4-1]
cATUDPK1;cATCDPK2	拟南芥	依赖 Ca ²⁺ 的蛋白激酶 ⁴⁰	pRABAT1	拟南芥	D11-Lea ^[20]
PKABA1	大麦	蛋白激酶 ⁷	pMA2005	大麦	D7-Lea ^[5]
cAtPLC1	拟南芥	磷脂酶 C ^[40]	PcC27-45	车前草	19S-Cea ^[25]
Apx1	豌豆	过氧化物酶 ^[2-1]			

表 2 干旱胁迫诱导基因及其编码多肽的可能功能

Tab.2 Water-stress inducible genes and encoding polypeptides of probable function

cDNA	实验材料 Materials	编码多肽的可能功能 Encoding polypeptides of probable function	cDNA	实验材料 Materials	编码多肽的可能功能 Encoding polypeptides of probable function
26g	豌豆	醛脱氢酶 ^[44]	pA1494	拟南芥	蛋白水解酶 ³⁴
7a	豌豆	水通道蛋白 ^[41]	ERD1	拟南芥	蛋白水解酶亚单位 ^[14,16,17]
Km2	拟南芥	抗冰冻蛋白 ^[19]	Atgs70-1	拟南芥	Hsp70 热激蛋白家族 ^[4,16,17]
peU37-31	车前草	早期光诱导蛋白 ²	Atgs81-2	拟南芥	Hsp81 热激蛋白家族 ^[14,16,17]
TSW12	西红柿	脂质转移蛋白 ^[45]	BLT4	大麦	蛋白酶抑制剂 ⁴
pLEI6	西红柿	脂质转移蛋白 ^[26]	pMAH9	玉米	RNA 结合蛋白 ^[1-9]
15a	豌豆	蛋白水解酶 ^[41]	RG22	拟南芥	种子内蛋白 ^[12]

2 干旱胁迫诱导基因表达调控

植物的生长发育是基因和环境相互作用的结果,在分子水平上基因的表达调控和外界环境信号如何建立联系,即刺激和反应之间存在哪些环节?其作用机制如何?尽管人们目前还无法完全阐明这些问题,但植

物逆境信号传导研究近几年进展非常迅速。一些研究发现,从环境刺激到植物作出反应实际是一系列复杂的信息传递过程,植物细胞可能通过膨压变化或膜受体的活性变化感知水分胁迫,将胞外信号转为胞内信号,从而触发相应的信号途径,并可导致第二信使(Ca^{2+} 、 IP_3 等)生成,在这原始信号普遍通过蛋白质的磷酸化和去磷酸化被逐级传递放大的过程中,其中 2 条传递途径是依赖 ABA 的,另外 2 条传递途径是不依赖 ABA 的。通过基因表达调控已分析鉴定出一些水分胁迫有关的顺式作用元件(ABRE、DRE、Myc 等)和转录因子(bzip、DREBP、MYC/MYB 等)。人们逐渐认识到植物适应水分胁迫的能力不仅受到基因的调控,而且更重要的是基因表达调控。植物适应水分胁迫的能力主要是由以下几方面决定的:即该植物具有水分胁迫基因;干旱情况下水分胁迫基因能够被启动;水分胁迫基因转录后调控,包括表达产物的功能修饰;水分胁迫信号接受与传递途径的畅通。其中最关键的是细胞如何感知、转导水分胁迫信号,并诱导水分胁迫基因表达的变化。

2.1 植物细胞水分胁迫信号的感知

目前关于植物细胞如何感知周围环境水分胁迫变化的生理生化机制认识还十分有限,一种观点认为细胞失水会引起膨压的变化,膨压的变化是细胞感知水分胁迫的原因;另一种观点认为水分胁迫会作用于跨膜受体蛋白,受体蛋白的活性发生变化,从而将信号传递到细胞内部。Logger(1996)在测定拟南芥细胞膨压与生理反应的关系时,并未发现细胞内存在“膨压感应器”,而可能存在“渗透感应器”。“双组分系统”是细胞中广泛存在的“渗透感应器”,由 EnvZ 和 OmpR 2 种蛋白组成,前者是一个组氨酸激酶,在高渗环境下能发生自身磷酸化,起感应器的作用;后者是反应调节器,含有天冬氨酸残基,能接受来自 EnvZ 的磷而被磷酸化,磷酸化的 OmpR 可作为转录因子而将来自 EnvZ 的信号输出^[35]。酵母中也有类似的“双组分系统”,磷酸化的反应调节器可激活 MAPK 级联系统而诱导渗透保护物质的合成^[37]。拟南芥中有 1 种蛋白能被水分胁迫激活,这种蛋白与酵母“渗透感应器”有同源性^[38];乙烯受体 ETR1 类似细菌双组分系统的组氨酸激酶,位于 ETR1 下游的 CTR1 则是 MAPK 级联环节的一部分。最近 Imamura 等(1998)在拟南芥中又找到了“双组分系统”的另一部分——“反应调节器”,因此植物中也有起“感应器”或“受体作用”的双组分系统。此外, Maeda^[33]曾报道另 1 种跨膜感受器 Sholp 蛋白,该蛋白含有 4 个堆在一起的疏水跨膜多肽,其碳端在胞外,高渗条件下它能激活 MAPK 级联系统,Sholp 也有可能成为植物的另 1 种类型的“渗透感应器”。

2.2 水分胁迫信号传导与基因的表达调控

依赖 ABA 的途径(I、II)、植物在干旱脱水等条件下的一种主要生理变化是内源 ABA 水平的显著增加,这是由于胁迫信号首先激发 ABA 合成酶的作用,从而使 ABA 在细胞内迅速发生积累,然后内源 ABA 通过 ABA 受体被细胞感知,从而触发了第二信号传递系统,即 ABA 通过 cADPR/ IP_3 使胞内 $[Ca^{2+}]$ 升高,引发 MAPK 磷酸化/去磷酸化反应而传递信息,最终激活了特定的转录因子,转录因子与相应的顺式作用元件结合后,特定的基因被诱导表达。目前一些 ABA 应答基因有关的转录因子与顺式作用元件已被鉴定(见图 1); I 途径是 ABA 通过一种具有亮氨酸拉链结构域的调节蛋白 bZIP(Leu-zip motif)和具有 ACGT 或 G 盒的 ABA 反应元件 ABRE(ABA responsive element)结合(见表 3)。在小麦和水稻中发现 ABRE 的作用与该元件

表 3 几种 ABA 应答基因 5' 端上游启动子中 ABRE 序列

基因	ABRE 顺序
Gene	ABRE sequence
Em	CACGTGGC ^[47]
rat ₂	tACGTCC ^[48]
rab ₂	cACGTGGG ^[1]
rab-1bA	PyACGTGGC ^[47]
LecS	tACGTGtC ^[33]
HVA ₁ pABRE ₁	TACGTGCA ^[61]
rABRE ₂	TACGTGGC
pABRE ₁	AACGTGTC

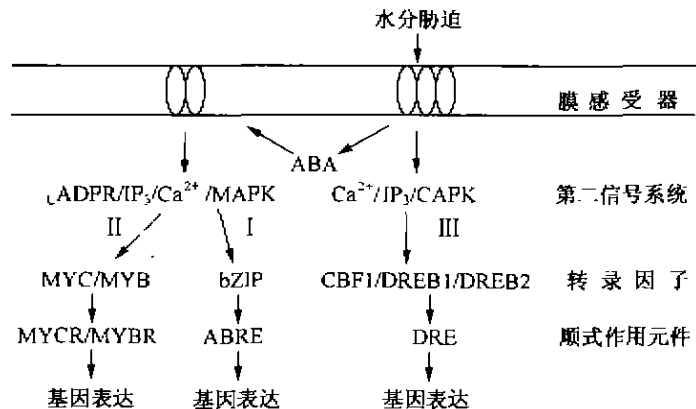


图 1 水分胁迫信号传导和基因的表达调控

Fig. 1 Signal transduction and gene expression and regulation in water stress

的方向性无关,推测 ABRE 在原基因中可能起到增强子的作用。II 途径是 ABA 通过逆境诱导合成的蛋白转

录因子 MYC/MYB 和相应的顺式作用元件结合,一些 MYB 蛋白的结合位点已经被鉴定^[30]。

不依赖 ABA 的途径(Ⅲ)。由图 1 所示,水分胁迫被细胞膜上“渗透感应器”感知,不需 ABA 介导直接触发了第二信号传递系统(Ca^{2+} /IP₃/CDPK 磷酸化和去磷酸化反应)传递信息,最终激活了相应的转录因子而导致特定的基因被诱导表达。目前通过 RD29A、KIN1、KIN2、RD17、DREB1、DREB2 等脱水诱导基因已鉴定出参与转录调节的顺式作用元件和反式作用因子(转录因子),即含有 1 个 9bp 的同向重复序列 TACCGACAT 的顺式作用元件 DRE(dehydration responsive element),其核心序列为 CCGAC,并相继分离了含有 AP2/EREBP 结构域的 DRE 转录因子 CBF1、DREB1、DREB2^[21,29]。

3 小 结

随着全球性生态环境破坏不断加剧,提高植物抗逆性已成为农业增产、解决粮食危机重要途径。在过去十几年里植物逆境应答基因的功能及表达调控受到广泛重视并得到深入地研究,许多干旱胁迫相关基因和信号传导组分被鉴定。但仍有许多重要问题需亟待解决:植物水分胁迫信号感受器的知识主要来自微生物渗透感应器研究启发,这一方面有待于进一步加强研究;鉴于 ABA 在植物抗逆反应中起共同调解因子作用,ABA 受体鉴定工作更具有紧迫性;植物抗渗透胁迫信号传递途径尚处于相互隔裂无联系状态,整个信号传递网络系统有待于完善;在阐明植物逆境胁迫分子机制的基础上,应加快抗逆基因工程的研究,以培育出高品质的抗逆农作物。

参 考 文 献

1. Anderberg R.J., Walker-Simmons M.K. Isolation of a wheat cDNA clone for an abscisic acid-inducible transcript with homology to protein kinases. *Proc Natl Acad Sci USA* 1992,89:10183-10187
2. Bartels D., Hanke C., Schneider K. A desiccation-related E1p-like gene from the resurrection plant *Crateogeomys plantagineum* is regulated by light and ABA. *EMBO J.* 1992,11(8):2771-2778
3. Bell E., Mullet J.E. Lipoxygenase gene expression is modulated in plants by water deficit, wounding, and methyl jasmonate. *Mol Gen Genet* 1991,230:456-462
4. Chen R-J., Yu L-X., Greer A.F. Isolation of an osmotic stress and abscisic acid-induced gene encoding an acidic endochitinase from *Lycopersicon chulense*. *Mol. Gen. Genet* 1994,245:195-202
5. Curry J., Morris C.F., Walker-Simmons M.K. Sequence analysis of a cDNA encoding a Group 3 LEA mRNA inducible by ABA of dehydration stress in wheat. *Plant Mol. Biol.* 1991,16:1073-1076
6. Dunn M.A., Hughes M.A., Zhang L., Pearce R.S., Quigley A.S. Nucleotide sequence and molecular analysis of the low temperature induced cereal gene, BLT4. *Mol. Gen. Genet* 1991,229:389-394
7. Elster K. Physiologische and molekulare Charakterisierung des Saccharosestoffwechsels der tockentoleranten wiederaufstehungspflanze *Crateogeomys plantagineum* Hochst. PhD thesis. Univ. Koln. 1994
8. Espartero J., Pintor-Toro J.A., Pardo J.M. Differential accumulation of S-adenosylmethionine synthetase transcripts in response to salt stress. *Plant Mol Biol* 1994,25:217-227
9. Guerrero F.D., Jones J.T., Mullet J.E. Turgor-responsive gene transcription and RNA levels increase rapidly when pea shoots are wilted: sequence and expression of three inducible genes. *Plant Mol Biol* 1990,15:11-26
10. Hirayama T., Ohto C., Mizoguchi T. A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1995,92:3903-3907
11. Ishitani M., Nakamura T., Han S.Y., Takabe T. Expression of the betaine aldehyde dehydrogenase gene in barley in response to osmotic stress and abscisic acid. *Plant Mol Biol* 1995,27:307-315
12. Iwasaki T., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Identification of a cis-regulatory region of a gene in *Arabidopsis thaliana* whose induction by dehydration is mediated by abscisic acid and requires protein synthesis. *Mol. Gen. Genet.* 1995,247(4):391-398
13. Pla M., Gomez J., Goday A. Regulation of the abscisic acid responsive gene rab 28 in maize viviparous mutants. *Mol Gene Genet* 1991,230:394-400
14. Kiyosue T., Beetham J.K., Pinot F. Characterization of an *Arabidopsis* cDNA for a soluble epoxide hydrolase gene that is inducible by auxin and water stress. *Plant J.* 1994,6(2):259-269
15. Kiyosue T., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Characterization of two cDNAs (ERD11 and ERD13) for dehydration-inducible genes that encode putative glutathione S-transferases in *Arabidopsis thaliana* L. *FEBS Lett.* 1993,335(2):189-192
16. Kiyosue T., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Characterization of cDNA for a dehydration-inducible gene that encodes a CLPA, β -like protein in *Arabidopsis thaliana* L. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 1994,196(3):1214-1220
17. Kiyosue T., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Cloning of cDNAs for genes that are early-responsive to dehydration stress (ERDs) in *Arabidopsis thaliana* L. identification of three ERDs as HSP cognate genes. *Plant Mol Biol* 1994,25:791-798
18. Kitazumi M., Yamaguchi-Shinozaki K., Tsuji H. Structure and expression of two genes that encode distinct drought-inducible cysteine proteases in *Arabidopsis thaliana*. *Gene* 1993,129:175-182
19. Kurkela S., Borg-Franck M. Structure and expression of kin2, one of two cold and ABA-induced genes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Bi-*

- OL 1992, 19: 689 ~ 692
- 20 Lang V, Palva E T. The expression of a rab-related gene, Rab18, is induced by abscisic acid during the cold acclimation process of *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. *Plant Mol Biol* 1992, 120: 951 ~ 962
 - 21 Liu Q, Sakuma Yake H, Kasuga M, Miura S. 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
 - 22 Mittler R, Zilinskas B A. Regulation of pea cytosolic ascorbate peroxidase and other antioxidant enzymes during the progression of drought stress and following recovery from drought. *Plant J* 1994, 5(3): 397 ~ 405
 - 23 Maeda T, Takehara M, Saito H. Activation of yeast PBS2 MAPKs by MAPKKs or by binding of an SH3-containing osmosensor. *Science* 1995, 269: 554 ~ 558
 - 24 Perl-Treves R, Galun E. The tomato Cu, Zn superoxide dismutase genes are developmentally regulated and respond to light and stress. *Plant Mol Biol* 1991, 17: 745 ~ 760
 - 25 Plalkowski D, Schneider K, Salanini F. Characterization of five abscisic acid responsive cDNA clones isolated from the desiccation tolerant plant *Cratogeomys plantagineum* and their relationship to other water stress genes. *plant physiol* 1990, 94: 1682 ~ 1688
 - 26 Plant S L, Cohen A, Mosey M S. Nucleotide sequence and spatial expression pattern of a drought and abscisic acid induced gene of tomato. *plant physiol* 1991, 97: 900 ~ 906
 - 27 Prasad R, Wurgler-Murphy S M, Maeda T. Yeast HOG1 MAP kinase cascade is regulated by a multistep phosphorylation mechanism in SLN1-YPD1-SSK1 two component osmosensor. *Cell*, 1996, 86: 865 ~ 875
 - 28 Shinozaki K, Shinozaki K Y. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol*, 1997, 115: 327 ~ 334
 - 29 Stockinger E J, Gilmour S J, Thomashow M F. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcription activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis-acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 1035 ~ 1040
 - 30 Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao S. An *Arabidopsis* myb homolog is induced by dehydration stress and its gene product binds to the conserved MYB recognition sequence. *Plant Cell*, 1993, 5: 1528 ~ 1539
 - 31 Velasco R, Salamini F, Bartels D. Dehydration and ABA increase mRNA levels and enzyme activity of cytosolic GAPDH in the resurrection plant *Cratogeomys plantagineum*. *Plant Mol Biol* 1994, 26: 541 ~ 546
 - 32 Vernon D M, Ostrem J A, Bohnert H J. Stress perception and response in a facultative halophyte; the regulation of salinity induced genes in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Cell Environ* 1993, 16: 37 ~ 44
 - 33 Galau G A, Wang H Y-C, Hughes D W. Cotton *Lea5* and *Lea14* encode atypical late embryogenesis-abundant proteins. *Plant Physiol* 1993, 101: 695 ~ 696
 - 34 Williams J, Bulme M, Huttly A. Characterization of cDNA from *Arabidopsis thaliana* encoding a potential thiol protease whose expression is induced independently by wounding and abscisic acid. *Plant Mol Biol* 1994, 25: 259 ~ 270
 - 35 Wurgler-Murphy S M, Saito H. Two-component signal transducers and MAPK cascades. *Trends Biochem Sci* 1997, 22: 172 ~ 176
 - 36 Straub P F, Shen Q, Ho T D. Structure and promoter analysis of an ABA- and stress-regulated barley gene, HVA1. *Plant Mol Biol* 1994, 26: 617 ~ 630
 - 37 Baker J, Steele C. Sequence and characterization of 6 *Lea* proteins and their genes from cotton. *Plant Mol Biol* 1988, 11: 277 ~ 291
 - 38 Yamaguchi-Shinozaki K, Koizumi M. Molecular cloning and characterization of 9 cDNAs for genes that are responsive to desiccation in *Arabidopsis thaliana*: sequence analysis of one cDNA clone that encodes a putative transmembrane channel protein. *Plant Cell Physiol* 1992, 33: 31: 217 ~ 224
 - 39 Mudgett M B, Clarke S. Hormonal and environmental responsive of a developmentally regulated protein repair L-isoadipyl methyltransferase in wheat. *J Biol Chem* 1994, 269(41): 25605 ~ 25612
 - 40 Urao T, Katagiri T. Two genes that encode Ca^{2+} -dependent protein kinases are induced by drought and high salt stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genet* 1994, 244: 331 ~ 401
 - 41 Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. ERD6, a cDNA clone for an early dehydration-induced gene of *Arabidopsis*, encodes a putative sugar transporter. *Biochem Biophys Acta* 1998, 1370: 187 ~ 191
 - 42 Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. ERD15, a cDNA for a dehydration-inducible gene from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* 1994c, 106: 1707
 - 43 Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. A nuclear gene encoding mitochondrial proline dehydrogenase, an enzyme involved in proline metabolism is upregulated by proline but downregulated by dehydration in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1998 13: 1323 ~ 1335
 - 44 Almoquea C, Jordano J. Developmental and environmental concurrent expression of sunflower dry-seed-stored low-molecular-weight heat-shock protein and *Lea* mRNAs. *Plant Mol Biol* 1992, 19: 781 ~ 792
 - 45 Torres-Schunmann S, Godoy J A. A probable lipid transfer protein gene is induced by NaCl in stems of tomato plants. *Plant Mol Biol* 1992, 18: 749 ~ 757
 - 46 Gomez J, Sanchez-Martinez D, Siefel V. A gene induced by the plant hormone abscisic acid in response to water stress encodes a glycine-rich protein. *Nature*, 1988, 334: 262 ~ 264
 - 47 Marcotte W R Jr, Russell S H. Regulation of a wheat promoter by abscisic acid in rice protoplasts. *Nature*, 1988, 335: 454 ~ 457
 - 48 Mundy J, Yamaguchi-Shinozaki K, Chua N-H. Nuclear proteins bind conserved elements in the abscisic acid responsive promoters of a rice *rab* gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 1406 ~ 1410