

## 非生物胁迫下水稻 *OsLRR* 基因的表达分析

张建军<sup>1</sup>, 胥华伟<sup>2</sup>, 谭锦汶<sup>1</sup>, 陈建东<sup>1</sup>, 王玉琪<sup>1,\*</sup>, 彭新湘<sup>1</sup>

<sup>1</sup>华南农业大学生命科学学院分子植物生理研究室, 广州 510642; <sup>2</sup>河南科技大学农学院, 河南洛阳 471003

**摘要:** 植物中含有多种富含亮氨酸重复(leucine-rich repeats, LRRs)的蛋白质, 这类蛋白质在植物生长、发育和抗病反应等方面发挥着重要作用。本研究在水稻中克隆到一个编码LRRs结构的基因 *OsLRR*, 以半定量RT-PCR检测了 *OsLRR* 在水稻不同组织和不同非生物胁迫的表达情况, 并进一步分析了铝毒胁迫下 *OsLRR* 在抗铝和铝敏感水稻品种之间的表达差异。结果表明 *OsLRR* 在水稻根、叶鞘和叶中都有较高表达。铝、砷、PEG6000和ABA可诱导水稻根中 *OsLRR* 的表达, 而镉、硝普钠和铁则抑制其表达。只有盐胁迫能诱导叶片中 *OsLRR* 的表达。铝毒可以诱导抗铝和铝敏感水稻品种根中 *OsLRR* 的表达, 但随着处理时间的延长, 抗铝品种中 *OsLRR* 的表达逐渐加强, 而铝敏感品种中 *OsLRR* 的表达则逐渐减弱。

**关键词:** 水稻; *OsLRR*; 半定量RT-PCR; 非生物胁迫

## Expression Analysis of *OsLRR* in Rice under Abiotic Stresses

ZHANG Jian-Jun<sup>1</sup>, XU Hua-Wei<sup>2</sup>, TAN Jin-Wen<sup>1</sup>, CHEN Jian-Dong<sup>1</sup>, WANG Yu-Qi<sup>1,\*</sup>, PENG Xin-Xiang<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratory of Molecular Plant Physiology, College of Life Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; <sup>2</sup>College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China

**Abstract:** There are many proteins with leucine-rich repeats (LRRs) in plants, which play important roles in plant growth, development and disease resistance. In this study, a gene in rice, *OsLRR*, which encodes a protein with leucine rich repeats, was cloned by PCR. The expression patterns of *OsLRR* in different tissues or under various abiotic stresses were analyzed by semi-quantitative RT-PCR, and the difference between an aluminum (Al)-resistant cultivar and an Al-susceptible cultivar under Al stress was also observed. The results showed that the *OsLRR* was highly expressed in roots, leaf sheaths and leaves. The expression level of *OsLRR* was highly induced by Al, arsenic, PEG6000 and ABA, while inhibited by cadmium, SNP (sodium nitroprusside) and iron toxicity in rice roots. In rice leaves, *OsLRR* could only be induced by salt stress. In addition, its expression in rice roots was gradually enhanced in the Al-resistant cultivar while reduced in the Al-susceptible cultivar under Al stress.

**Key words:** rice; *OsLRR*; semi-quantitative RT-PCR; abiotic stresses

植物在自然环境中经常受到干旱、盐害、重金属等非生物胁迫的威胁。非生物胁迫下植物会产生不同的生理生化反应, 植物体中的特异基因会被诱导表达以适应环境胁迫(de Lorenzo等2007), 如富含亮氨酸重复(leucine-rich repeats, LRRs)结构的蛋白质就在植物抵御逆境过程中发挥着重要作用。

植物中含有多种富含亮氨酸重复结构的蛋白质, 这些蛋白质在LRRs单位重复数目以及氨基酸序列上有所差异。植物LRR蛋白由于具有特异的亮氨酸重复结构, 大多具有相似或相同的功能, 多参与植物逆境防御相关过程, 与抗逆性反应、发育和信号转导相关。近年来, 人们发现植物抗性基因(resistance gene, R基因)编码蛋白中最重要的结构特征之一就是具有LRRs结构。LRRs在R蛋白中

既涉及蛋白质之间的互作, 又参与受体磷酸化等下游信号的转导过程(Martin等2003)。已从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*, Hong等1997)、胡萝卜(*Daucus carota*, Worrall等1998)、烟草(*Nicotiana tabacum*, Xu等2009)、蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*, Merchan等2007; de Lorenzo等2009)和油菜(*Brassica campestris*, Ahsan等2005)等植物中克隆得到了可被低温、高盐和ABA等非生物胁迫诱导表达的基因, 这些基因编码LRR蛋白并参与多

收稿 2010-01-22 修定 2010-03-08

资助 国家自然科学基金(30700052)、广东省自然科学基金博士启动项目(4600-E09022)和河南科技大学博士启动基金(09001271)。

\* 通讯作者(E-mail: wyq@scau.edu.cn; Tel: 020-85280194)。

种胁迫反应。但总体来说, LRR 蛋白在参与非生物胁迫方面的研究相对较少。

水稻是我国最重要的粮食作物之一。近年来, 干旱、盐害和重金属等非生物胁迫严重影响水稻的产量和品质, 研究水稻对非生物胁迫的应答反应具有重要意义。本实验室从抗铝水稻品种‘湘糯1号’中筛选到铝毒诱导基因 *OsLRR* (Zhang等2007), *OsLRR* 蛋白具有LRR结构, 半定量RT-PCR分析表明水稻根、叶鞘和叶中的 *OsLRR* 表达量较高, 铝毒可诱导根 *OsLRR* 的大量表达。为了进一步探讨 *OsLRR* 表达与非生物胁迫的关系, 分析了不同非生物胁迫以及抗铝和铝敏感品种中 *OsLRR* 的表达差异, 以期研究水稻的抗逆分子机理及作物改良提供理论依据。

## 材料与方法

以抗铝水稻(*Oryza sativa* L.)品种‘湘糯1号’(Xiangnuo 1, XN1)和铝敏感水稻品种‘湘中粳2号’(Xiangzhongxian 2, XX2)(Xu等2004)为试验材料。

水稻种子用水冲洗干净后, 浸种 12 h, 取出转入垫有湿滤纸的培养皿中, 置于 28 °C 恒温培养箱中暗培养。发芽后点播于尼龙网, 长至 2~3 片真叶后, 移栽至木村 B 营养液中, 预培养 4 d 后分别进行各种处理。(1)缺磷处理: 将木村 B 营养液中的  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  替换为等摩尔体积的 KCl 作为缺磷处理营养液。(2)铝毒加缺磷处理: 在含终浓度  $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{AlCl}_3$  缺磷处理营养液的基础上, 添加  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  至终浓度 0, 180, 540,  $1620 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  作为 4 个铝毒加磷的处理(pH 4.2)。(3)模拟各种非生物逆境: 木村 B 营养液中分别加入终浓度  $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{AlCl}_3$ 、 $140 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl、 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{CdCl}_2$ 、 $50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{Na}_3\text{AsO}_4$ 、20% PEG6000、 $20 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  百草枯(paraquat)、 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  脱落酸(abscisic acid, ABA)、 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)和  $360 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{FeSO}_4$  (pH 4.2)。处理 2 d 后, 分别取根和叶置于  $-80^\circ\text{C}$  保存备用。(4)木村 B 营养液中分别加入终浓度为  $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{AlCl}_3$  作为抗铝和铝敏感水稻品种的铝毒处理(pH 4.2)。处理 2 d 和 4 d 后, 取根置于  $-80^\circ\text{C}$  保存备用。

取 50~100 mg 材料液氮研磨后, 加入 1.0 mL

Trizol 提取缓冲液, 参照说明书提取总 RNA。总 RNA 用 DNase I (TaKaRa, 大连)  $37^\circ\text{C}$  处理 30 min 以除去微量的基因组 DNA, 然后抽提纯化 RNA。采用紫外分光光度计法检测总 RNA 的浓度和纯度, 1% 的变性琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的完整性。

取  $1 \mu\text{g}$  总 RNA, 以 Oligo(dT)<sub>18</sub> 为引物参照逆转录试剂盒说明合成各个样品的 cDNA 第 1 链。以水稻 Actin 基因 *OsACTIN* 作为 RT-PCR 的内参, 引物为 ACTIN-F: 5' GACTCTGGTGATGGTGTCAGC 3' 和 ACTIN-R: 5' GGCTGGAAGAGGACCTCAGG 3'。 *OsLRR* 基因引物为 *OsLRR*-F: 5' GCAATGCCGAATCTGTTG 3' 和 *OsLRR*-R: 5' GTAAGATCCAATTCCTCCAAGT 3'。反应条件为:  $94^\circ\text{C}$  预变性 3 min;  $94^\circ\text{C}$  变性 30 s,  $56^\circ\text{C}$  退火 40 s,  $72^\circ\text{C}$  延伸 40 s, 25~28 个循环; 最后  $72^\circ\text{C}$  保温 5 min。PCR 产物在 1% 的琼脂糖凝胶上电泳并用凝胶成像系统 (QuantityOne, Bio-Rad) 分析。

## 实验结果

### 1 水稻根、叶鞘和叶片中 *OsLRR* 的表达分析

在正常培养条件下, *OsLRR* 在水稻根、叶鞘和叶片中表达量都较高, 28 个循环就能见到明显条带(图 1)。扩增片段的测序结果表明该 cDNA 片段与已报道的 *OsLRR* (*Os12g0108500*) 的同一性为 100%。

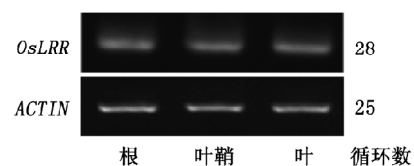


图 1 半定量 RT-PCR 分析 *OsLRR* 在水稻不同组织中的表达  
Fig.1 Expression analysis of *OsLRR* in different tissues from rice by semi-quantitative RT-PCR

### 2 缺磷和铝毒胁迫下 *OsLRR* 的表达分析

我们以前的研究表明在氯化钙系统中 *OsLRR* 能被铝毒诱导, 并且抗铝品种 XN1 中的诱导量较铝敏感品种 XX2 高(Zhang 等 2007)。近年来磷与铝毒胁迫之间的关系倍受关注, 研究表明铝毒胁迫下植物根系中磷的浓度增加, 植物体内却表现出一定的似缺磷症状, 可能原因是铝使磷在根的表面沉积,

降低了根系中磷的转运, 从而影响与磷有关的代谢活动(黄娟等 2005)。因此, 为了证实 *OsLRR* 确实是由铝毒所诱导, 而不是铝毒导致的水稻缺磷而引起, 试验进一步以木村B营养液系统检测了缺磷和铝毒胁迫下抗铝品种 XN1 中 *OsLRR* 的表达。结果显示缺磷处理 3 d 能轻微诱导水稻根中 *OsLRR* 的表达, 而处理 6 d 则无显著差异(图 2)。铝毒处理 3 d 和 6 d 均能显著诱导根 *OsLRR* 的表达; 随着磷浓度

的提高, 水稻根中 *OsLRR* 的表达量逐渐降低, 当加入  $1\ 620\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  磷处理时, *OsLRR* 的表达量显著降低(图 2), 这可能与磷能和铝结合从而降低活性铝的浓度有关(Liao 等 2006), 进一步说明水稻根中 *OsLRR* 主要由铝诱导表达而与缺磷诱导关系不大。缺磷和铝毒胁迫 3 d 叶片 *OsLRR* 的表达模式与根中相似, 但处理 6 d *OsLRR* 的表达则没有显著差异(图 2)。

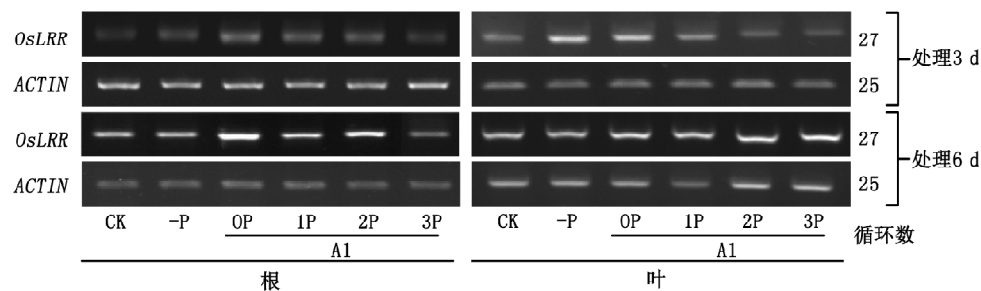


图 2 半定量 RT-PCR 分析 *OsLRR* 在缺磷和铝毒胁迫下的表达

Fig. 2 Expression analysis of *OsLRR* under phosphate deficiency and Al toxicity by semi-quantitative RT-PCR

CK: 对照; -P: 缺磷; A1:  $1\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{AlCl}_3$ ; 0P, 1P, 2P, 3P 分别表示 0, 180, 540 和  $1\ 620\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  磷处理。

### 3 几种非生物胁迫下 *OsLRR* 的表达分析

以上结果表明铝毒能大量诱导水稻根中 *OsLRR* 的表达, 缺磷仅能轻微诱导根中 *OsLRR* 的表达, 推测 *OsLRR* 可能参与水稻对非生物胁迫的反应。为研究不同胁迫下 *OsLRR* 的表达模式, 试验进一步以抗铝水稻品种 XN1 为材料, 分别以不同的环境胁迫因子如盐、金属(砷、镉、铁)、除草剂(百草枯)和渗透胁迫(PEG6000)以及外源信号物质如 ABA、NO 供体 SNP 和  $\text{H}_2\text{O}_2$  处理水稻, 分析 *OsLRR* 在这些非生物胁迫下的表达情况。结果显

示, 除了铝毒能大量诱导根中 *OsLRR* 的表达外, 砷、PEG6000 和 ABA 也能大量诱导该基因的表达, 而镉、SNP 和铁则明显抑制 *OsLRR* 的表达; 叶片 *OsLRR* 只能被盐胁迫显著诱导, 其它胁迫下差异不大(图 3)。不同非生物胁迫下水稻根中 *OsLRR* 的表达有很大差异, 说明根中 *OsLRR* 可能参与介导水稻对多种非生物胁迫的反应。

### 4 铝毒胁迫下抗铝和铝敏感水稻品种中 *OsLRR* 的表达分析

以上结果表明铝毒能大量诱导根中 *OsLRR* 的

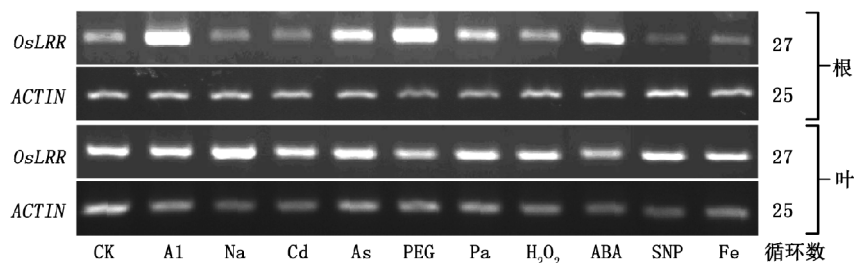


图 3 半定量 RT-PCR 分析 *OsLRR* 在非生物逆境下的表达

Fig. 3 Expression analysis of *OsLRR* under abiotic stress by semi-quantitative RT-PCR

CK: 对照; A1:  $1\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{AlCl}_3$ ; Na:  $140\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{NaCl}$ ; Cd:  $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{CdCl}_2$ ; As:  $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{Na}_3\text{AsO}_4$ ; PEG: 20% PEG6000; Pa:  $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  百草枯; ABA:  $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  ABA; SNP:  $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  SNP; Fe:  $360\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{FeSO}_4$ 。

表达, 我们进一步分析了铝毒胁迫下抗铝水稻品种 XN1 和铝敏感水稻品种 XX2 根中 *OsLRR* 的表达情况(图 4)。结果表明铝毒处理 2 d 均能显著诱导根

中 *OsLRR* 的表达, 但随着铝毒胁迫时间的延长, 抗铝品种 XN1 根中 *OsLRR* 的诱导表达量逐渐增加; 而铝敏感品种 XX2 根中 *OsLRR* 的诱导表达量则逐

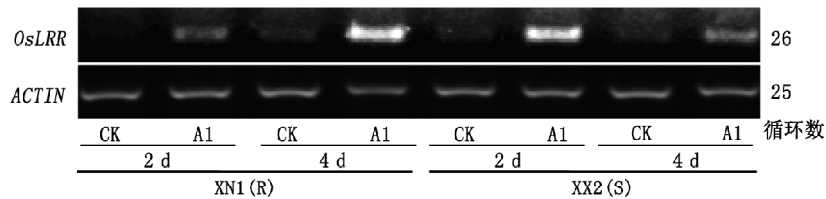


图4 半定量 RT-PCR 分析铝毒胁迫下抗铝和铝敏感水稻根中 *OsLRR* 的表达

Fig.4 Expression analysis of *OsLRR* in rice cultivars with different sensitivities under Al stress by semi-quantitative RT-PCR  
CK: 对照; Al: 1 mmol·L<sup>-1</sup> AlCl<sub>3</sub>; R 和 S 分别代表抗铝品种(XN1)和铝敏感品种(XX2)。

渐减少, 说明 *OsLRR* 可能与水稻的抗铝性密切相关。

## 讨 论

大量研究表明, 有机酸的诱导形成及根际分泌在植物内部解铝毒及拒铝机制中均起关键作用(Ryan等2001; 杨志敏和汪瑾2003; Kochian等2004; 刘强等2004; 尤江峰和杨振明2005; 杨建立等2005), 从小麦(*Triticum aestivum*)、大麦(*Hordeum vulgare*)和高粱(*Sorghum bicolor*)中克隆到的抗铝基因也与苹果酸和柠檬酸的分泌相关(Sasaki 等 2004; Furukawa 等 2007; Magalhaes 等 2007), 但铝毒胁迫下水稻仅能分泌少量的柠檬酸, 检测不到苹果酸和草酸等其它有机酸的分泌, 并且抗铝品种和铝敏感品种中柠檬酸的分泌量没有显著差异(Ma 等 2002; Yang 等 2008), 说明水稻抗铝性与有机酸的分泌关系不大。本研究结果表明铝毒能大量诱导水稻根中 *OsLRR* 的表达, 且随铝毒胁迫时间的延长, 抗铝品种根中 *OsLRR* 的诱导表达逐渐提高, 而铝敏感品种中 *OsLRR* 的诱导表达逐渐降低, 说明 *OsLRR* 可能与水稻的抗铝性密切相关。LRR 蛋白参与蛋白质的互作, 通过与配体结合介导植物的生长、发育和抗病等反应(张盈玉和马荣才 2009; 祝钦泷和李名扬2009), 特别是诱导许多抗病基因的表达(Jones 和 Takemoto 2004; Akira 等 2006), 使植物获得系统抗性。本研究也证实除了铝毒能诱导水稻根中 *OsLRR* 的表达外, 砷、PEG6000 和 ABA 也可诱导根 *OsLRR* 的表达, 而水稻叶中的 *OsLRR* 仅能被盐胁迫诱导。铝和砷胁迫均能使植物根的生长受到

抑制, 从而吸水困难而产生水分胁迫(常思敏等 2005; 杨亚军等 2006); PEG6000、ABA 和盐处理都会造成渗透胁迫(张春梅等 2008; Hong 等 1997), 因此 *OsLRR* 的诱导表达可能与脱水产生的渗透胁迫相关, 胡萝卜中富含亮氨酸重复蛋白能够抑制冰晶的形成从而缓解渗透胁迫的伤害也印证了这一推测(Worrall 等 1998)。镉、SNP 和铁等胁迫主要产生氧化胁迫, 但在这些胁迫下根 *OsLRR* 的表达受到抑制, 说明 *OsLRR* 的抑制表达可能与活性氧产生的氧化胁迫相关。根据以上研究结果, 我们推测水稻根中 *OsLRR* 的表达可能受水分胁迫诱导, 通过 LRRs 结构参与蛋白质之间的相互识别, 从而引起下游蛋白磷酸化和 ABA 诱导相关基因的表达进一步调节水稻的抗逆性。

## 参考文献

- 常思敏, 马新明, 蒋媛媛, 贺德先, 张贵龙(2005). 土壤砷污染及其对作物的毒害研究进展. 河南农业大学学报, 39 (2): 161~166  
黄娟, 孔国辉, 夏汉平(2005). 铝毒与有机酸和磷的关系. 应用与环境生物学报, 11 (4): 498~503  
刘强, 郑绍建, 林咸永(2004). 植物适应铝毒胁迫的生理及分子生物学机理. 应用生态学报, 15 (9): 1641~1649  
杨建立, 何云峰, 郑绍建(2005). 植物耐铝机理研究进展. 植物营养与肥料学报, 11 (6): 836~845  
杨亚军, 郭立泉, 杨春武, 石德成(2006). 植物耐铝的生理机制. 植物生理学通讯, 42 (2): 319~325  
杨志敏, 汪瑾(2003). 植物耐铝的生物化学与分子机理. 植物生理与分子生物学学报, 29 (5): 361~366  
尤江峰, 杨振明(2005). 铝胁迫下植物根系的有机酸分泌及其解毒机理. 植物生理与分子生物学学报, 31 (2): 111~118  
张春梅, 邹志荣, 张志新, 黄志(2008). 聚乙二醇胁迫下的番茄幼苗内 ABA、JA 和多胺含量以及多胺氧化酶活性的变化. 植

- 物生理学通讯, 44 (4): 689~692
- 张盈玉, 马荣才(2009). 参与植物防御反应的LRR型蛋白结构与功能. 中国农业科技导报, 11 (3): 12~18
- 祝钦泷, 李名扬(2009). 彩叶草中一个富含亮氨酸重复相关蛋白基因*SsLRP*的克隆和分析. 植物生理学通讯, 45 (7): 657~662
- Ahsan N, Yoon HS, Jo J (2005). Molecular cloning of a BcPGIP cDNA from *Brassica campestris* and its expression to several stresses. *Plant Sci*, 169: 1081~1089
- Akira S, Uematsu S, Takeuchi O (2006). Pathogen recognition and innate immunity. *Cell*, 124: 783~801
- de Lorenzo L, Merchan F, Blanchet S, Megías M, Frugier F, Crespi M, Sousa C (2007). Differential expression of the TFIIIA regulatory pathway in response to salt stress between *Medicago truncatula* genotypes. *Plant Physiol*, 145: 1521~1532
- de Lorenzo L, Merchan F, Laporte P, Thompson R, Clarke J, Sousa C, Crespi M (2009). A novel plant leucine-rich repeat receptor kinase regulates the response of *Medicago truncatula* roots to salt stress. *Plant Cell*, 21: 668~680
- Furukawa J, Yamaji N, Wang H, Mitani N, Murata Y, Sato K, Katsuhara M, Takeda K, Ma JF (2007). An aluminum-activated citrate transporter in barley. *Plant Cell Physiol*, 48 (8): 1081~1091
- Hong SW, Jon JH, Kwak JM, Nam HG (1997). Identification of a receptor-like protein kinase gene rapidly induced by abscisic acid, dehydration, high salt, and cold treatments in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 113: 1203~1212
- Jones DA, Takemoto D (2004). Plant innate immunity-Direct and indirect recognition of general and specific pathogen-associated molecules. *Curr Opin Immunol*, 16: 48~62
- Kochian LV, Hoekenga OA, Piñeros MA (2004). How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 459~493
- Liao H, Wan H, Shaff J, Wang X, Yan X, Kochian LV (2006). Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. *Plant Physiol*, 141: 674~684
- Ma JF, Shen R, Zhao Z, Wissuwa M, Takeuchi Y, Ebitani T, Yano M (2002). Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance. *Plant Cell Physiol*, 43 (6): 652~659
- Magalhaes JV, Liu J, Guimarães CT, Lana UGP, Alves VMC, Wang YH, Schaffert RE, Hoekenga OA, Piñeros MA, Shaff JE et al (2007). A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nat Genet*, 39 (9): 1156~1161
- Martin GB, Bogdanove AJ, Sessa G (2003). Understanding the functions of plant disease resistance proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 23~61
- Merchan F, de Lorenzo L, Rizzo SG, Niebel A, Manyani H, Frugier F, Sousa C, Crespi M (2007). Identification of regulatory pathways involved in the reacquisition of root growth after salt stress in *Medicago truncatula*. *Plant J*, 51: 1~17
- Ryan PR, Delhaize E, Jones DL (2001). Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 527~560
- Sasaki T, Yamamoto Y, Ezaki B, Katsuhara M, Ahn SJ, Ryan PR, Delhaize E, Matsumoto H (2004). A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter. *Plant J*, 37: 645~653
- Worrall D, Elias L, Ashford D, Smallwood M, Sidebottom C, Lillford P, Telford J, Holt C, Bowles D (1998). A carrot leucine-rich-repeat protein that inhibits ice recrystallization. *Science*, 282: 115~117
- Xu HS, Gu WL, Dong DD, Peng XX (2004). Differential resistance of two subtropical rice cultivars to aluminum toxicity. *J Plant Nutr*, 27 (9): 1601~1609
- Xu ZS, Xiong TF, Ni ZY, Chen XP, Chen M, Li LC, Gao DY, Yu XD, Liu P, Ma YZ (2009). Isolation and identification of two genes encoding leucine-rich repeat (LRR) proteins differentially responsive to pathogen attack and salt stress in tobacco. *Plant Sci*, 176: 38~45
- Yang JL, Li YY, Zhang YJ, Zhang SS, Wu YR, Wu P, Zheng SJ (2008). Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. *Plant Physiol*, 146: 602~611
- Zhang J, He Z, Tian H, Zhu G, Peng X (2007). Identification of aluminium-responsive genes in rice cultivars with different aluminium sensitivities. *J Exp Bot*, 58 (8): 2269~2278