

水稻Rop基因*OsRac5*的表达特性

林群婷, 梁卫红*, 李辉, 张静

河南师范大学生命科学学院, 河南新乡453007

摘要: Rop在植物生长、发育、免疫及环境信号应答等多种生物学过程中具有重要作用。已有研究显示水稻Rop基因*OsRac5*可能与育性控制有关, 但是该基因的表达特性, 以及非生物胁迫和植物生长物质对其表达的影响尚不清楚。本文采用qRT-PCR技术检测了*OsRac5*在水稻生长发育过程中、非生物胁迫以及植物生长物质处理条件下的表达特性, 结果显示*OsRac5*在水稻生长发育过程中在多种组织广泛表达, 尤其在根和雌雄蕊形成期的幼穗中高表达; 干旱、高盐和低温等非生物胁迫均能诱导*OsRac5*的表达; ABA、GAs、6-BA等植物生长物质能上调*OsRac5*基因表达, 提示该基因与水稻幼穗发育、抗逆性及细胞生长等过程相关。

关键词: 水稻; Rop; *OsRac5*; 非生物胁迫; 植物生长物质

Expression Characteristic of Rice Rop Gene *OsRac5*

LIN Qun-Ting, LIANG Wei-Hong*, LI Hui, ZHANG Jing

College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453007, China

Abstract: Rop plays important roles in almost all biological process such as growth and development, immune and stress response. It has been reported that rice Rop gene *OsRac5* may involved in fertility control, but its expression regulation mechanism still unclear. In this study, real-time PCR was applied to detect its expression characteristics in rice growth and development, and also under the treatment of abiotic stress and plant growth substances. The results showed that *OsRac5* was constitutively expressed in rice roots, stems, and leaves at different developmental stages, with highest abundance in young panicle. In rice seedling stage, the abiotic stress drought, salt and cold, plant growth substances ABA, GAs, and 6-BA can significantly change its expression, suggest that *OsRac5* may involved in rice panicle differentiation, stress and phytohormones response.

Key words: *Oryza sativa*; Rop; *OsRac5*; abiotic stress; plant growth substances

Rho蛋白家族属于小GTP结合蛋白Ras超家族, 参与几乎所有的细胞过程, 包括免疫、生长和发育等多种信号过程(Yamaguchi等2012)。小G蛋白作为分子开关, 有2种存在形式, 即有活性的GTP结合型和无活性的GDP结合型。与GTP结合的小G蛋白定位于质膜, 能够与效应分子相互作用, 从而启动下游反应; 而处于GDP结合型时, 则关闭信号向下游的传递(Bourne等1991)。

植物拥有一个独特的Rho家族, 称之为Rop (Rho of plant) (Yang和Watson 1993)。已有研究显示, Rop涉及防御反应(Kawasaki等1999, 2006)、花粉管生长(Lin等1996; Li等1999)、根毛发育(Molendijk等2001; Jones等2002)、ROS (reactive oxygen species)产生(Wong等2004; Fujiwara等2006)、激素应答(Cutler等1996)以及植物的抗病性(Chen等2010a, b; Ono等2001)。在拟南芥*AtRop9*和*AtRop10*突变体中, 植株

对脱落酸(abscisic acid, ABA)应答的水平提高, ABA对种子的萌发和根生长的抑制作用增强(Pei等1998), 说明*AtRop9*和*AtRop10*是ABA信号通路中的负调控因子。此外, 在*AtRop10*突变体中, 还能刺激气孔关闭和上调ABA调控的*MYB2*基因表达(Zheng等2002)。采用定点突变技术构建组成型激活(constitutively active mutants, CA)和显性失活(dominant negative mutants, DN)的*AtRop2*, 并检测其过表达植株的表型, 结果显示CA-*AtRop2*转基因植株的表型与生长素(indole-3-acetic acid, IAA)和

收稿 2013-09-16 修定 2013-10-21

资助 国家自然科学基金(31171182)、河南省科技创新杰出青年计划(104100510012)、河南省基础与前沿技术研究项目(132300410137)和河南省自然科学研究计划项目(2010A180012)。

* 通讯作者(E-mail: liangwh@htu.cn; Tel: 0373-3326340)。

油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)过表达植株表型相似, 且*DN-AtRop2*的植株表型也与缺乏IAA或BRs的突变体植株相似, 表明*AtRop2*可能涉及IAA或BRs的信号途径(Li等1998), 因此Rop与激素信号存在重要联系。还有研究显示, Rop依赖过氧化氢作为第二信使, 诱导缺氧耐受基因的表达(Baxter-Burrell等2002)。尽管已有Rop参与ABA、IAA、BRs及缺氧胁迫的信号转导的报道, 但有关植物生长物质及非生物胁迫对Rop表达的系统研究尚未见报道。

在水稻中已发现7种Rop基因, 分别被命名为*OsRac1~OsRac7*。与拟南芥相比, 有关水稻Rop家族的研究尚不系统。Chen等(2010b)采取半定量RT-PCR (semi-quantitative reverse transcription-PCR)、GFP (green fluorescent protein)融合技术以及RNAi (RNA interference)干扰技术分别检测了*OsRac1~OsRac7*在不同组织器官的表达特性, 亚细胞定位以及在抗稻瘟病中的功能, 结果显示, 7个基因在幼苗、叶鞘、茎和根中均表达, 但表达具有时空特异性; 7个基因大都定位于质膜, 少量定位于细胞核及细胞质; RNA干扰转基因实验表明, *OsRac1*是稻瘟病的正调控因子, *OsRac4*和*OsRac5*属于负调控因子, 而*OsRac6*、*OsRac3*和*OsRac7*对抗病性起微弱作用或不起作用。本实验室的研究也显示, *OsRac2*的表达可能受多种植物生长物质的影响(梁卫红和吴乃虎2006a)。本实验室对*OsRac5*的前期工作显示, *OsRac5*可能与水稻育性控制相关(梁卫红和吴乃虎2006b), 但是*OsRac5*在水稻生长发育过程中的表达特征, 以及与非生物胁迫、植物生长物质应答的关系尚不清楚, 本文通过实时荧光定量PCR (real-time qPCR, qRT-PCR)方法检测*OsRac5*在水稻3个典型发育阶段的表达, 以及非生物胁迫、植物生长物质对该基因在幼苗期表达的影响, 以期为深入研究*OsRac5*在水稻生长发育、非生物胁迫和植物生长物质表达中的作用机制奠定基础。

材料与方 法

1 材料

水稻粳稻栽培品种‘日本晴’(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. Nipponbare)。

2 化学试剂

植物生长物质IAA、赤霉素(gibberellin, GA)、BRs购自Bio Basic Inc公司, ABA、水杨酸(salicylic acid, SA)和6-苄氨基嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)购自Sigma-Aldrich公司。TRIzol总RNA提取试剂、实时荧光定量PCR试剂盒SYBR Prime Script RT-PCR Kit等购自大连宝生物公司。引物委托北京金唯智公司合成。

3 实验方法

3.1 水稻的种植

‘日本晴’水稻于2012年5月2日播种于河南师范大学实验园(北纬35.18, 东经113.52)。水稻生长至30 d (幼苗期)、90 d (雌雄蕊形成期)和120 d (成熟期)时分别取根、茎、叶, 在雌雄蕊形成期取幼穗于-80 °C保存备用。

3.2 水稻的处理

非生物胁迫和植物生长物质处理采用两周龄幼苗, 水稻种子经75%的乙醇消毒3 min, 0.1% HgCl₂消毒10 min, 单蒸水冲洗5遍。采取水培法, 将消毒后的种子在人工气候箱(昼/夜28 °C/25 °C, 光/暗周期为16 h/8 h)培养2周。以2 °C、含有20% PEG4000和200 mmol·L⁻¹ NaCl的1/2MS培养液分别模拟低温、干旱及高盐, 处理两周龄幼苗, 在处理后的不同时间取材, 于-80 °C保存备用。植物生长物质处理两周龄幼苗, 采用含100 μmol·L⁻¹ ABA、IAA、SA、GAs或6-BA以及10 μmol·L⁻¹ BRs的1/2MS培养液培养, 5 h后取材, 于-80 °C保存备用。

3.3 总RNA提取和实时荧光定量PCR

按TRIzol试剂说明书, 分别提取材料总RNA, 经DNA酶消化后, 按SYBR PrimeScript RT-PCR Kit试剂说明书将所提RNA反转录为cDNA, 以水稻*OsAct1*基因作为内参, 进行qRT-PCR反应, 所用引物均采用Primer 5软件设计(表1), 反应体系如下: 2×SYBR Green Mix 10 μL, ROX Reference Dye II

表1 实时定量PCR引物序列
Table 1 Prime sequences for real time PCR

基因	引物	序列(5'→3')	扩增长度/bp
<i>OsRac5</i>	P1-F	CATGCTCATCTCCTACACCTC	93
	P2-R	CTCCCATCGACCACAACA	
<i>OsAct1</i>	P3-F	TCTTCCAGCCTTCCTCA	83
	P4-R	ATCCACGTCGCACTTCAT	

(50×) 0.4 μL, 特异性正向引物和反向引物各0.4 μL, cDNA模板2 μL, 补水至20 μL, PCR扩增参数如下: 95 °C预变性30 s; 95 °C变性5 s; 60 °C退火34 s; 72 °C延伸30 s; 进行40个循环。

3.4 统计学分析

qRT-PCR每组实验设3次重复, 数据分析采用ABI PRISM7500型PCR仪自带的SDS Software v1.4软件, 以 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法分析*OsRac5*基因表达水平, 数据统计采用Microsoft Excel软件, 显著性分析采用Spss v19软件。

实验结果

1 *OsRac5*基因在水稻发育过程中的表达特性

qRT-PCR检测结果显示, 在30、90以及120 d的水稻根、茎、叶、幼穗中, *OsRac5*基因均有表达, 但具有不同的表达特性(图1)。在水稻生长发育的幼苗期以及成熟期, *OsRac5*基因在根的表达明显高于在茎、叶中的表达, 分别为茎、叶中表达量的4.32~5.07倍和3.58~6.05倍。在水稻雌雄蕊形成时期, *OsRac5*基因在幼穗的表达量显著高于其他组织中的表达, 分别是根、茎和叶的58.59、28.21和26.79倍。

2 非生物胁迫对水稻幼苗期*OsRac5*表达的影响

经干旱、低温及高盐胁迫处理, *OsRac5*在幼苗期水稻根和地上部分的表达也呈现不同的表达

变化规律(图2)。由图2-A可见, 干旱和低温对*OsRac5*在幼苗期水稻根和地上部分表达量的影响不同, 变化趋势相反。干旱诱导条件下*OsRac5*在根中表达量随时间呈现逐渐上升, 与对照相比, *OsRac5*的表达量上调2.04~2.30倍; 而干旱处理对该基因在地上部分的表达则呈下降趋势, 与对照相比, 下调幅度在0.15~0.30倍。低温胁迫诱导条件下, *OsRac5*在根中表达呈先上升后下降的趋势, 10 h时与对照相比表达量下调0.65倍; 低温处理对该基因在地上部分的表达则呈先下降后上升的趋势, 10 h时与对照相比表达量上调1.19倍。说明干旱、低温胁迫均能改变*OsRac5*的表达, 但对干旱信号的反应更加灵敏。

水稻幼苗经高盐胁迫处理24 h, *OsRac5*基因的表达呈现有规律的变化。图2-B中显示, 高盐胁迫处理, *OsRac5*在根中的表达呈逐渐上升趋势, 并在处理10 h时, *OsRac5*的表达量出现峰值, 与对照相比表达量上调5.76倍, 随后在24 h则呈下降趋势, 与对照相比表达量下降0.91倍。与根比较, 地上部分随高盐胁迫处理时间的增长, 基因表达变化趋势相反。在处理0.5~10 h时*OsRac5*的表达量呈下降趋势, 但在处理24 h时该基因出现上调, 与对照相比表达量显著上调12.38倍。

3 植物生长物质对水稻幼苗期*OsRac5*表达的影响

水稻幼苗经6种不同的植物生长物质处理, 5 h

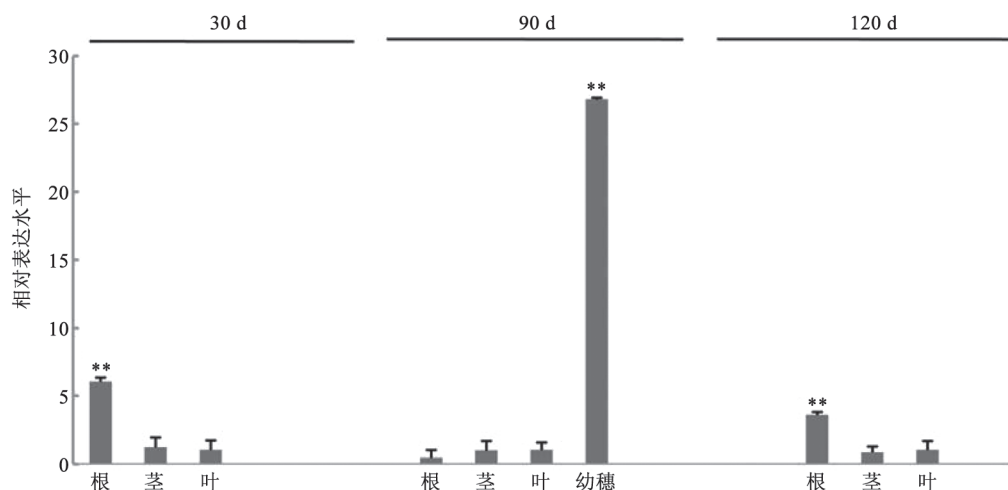
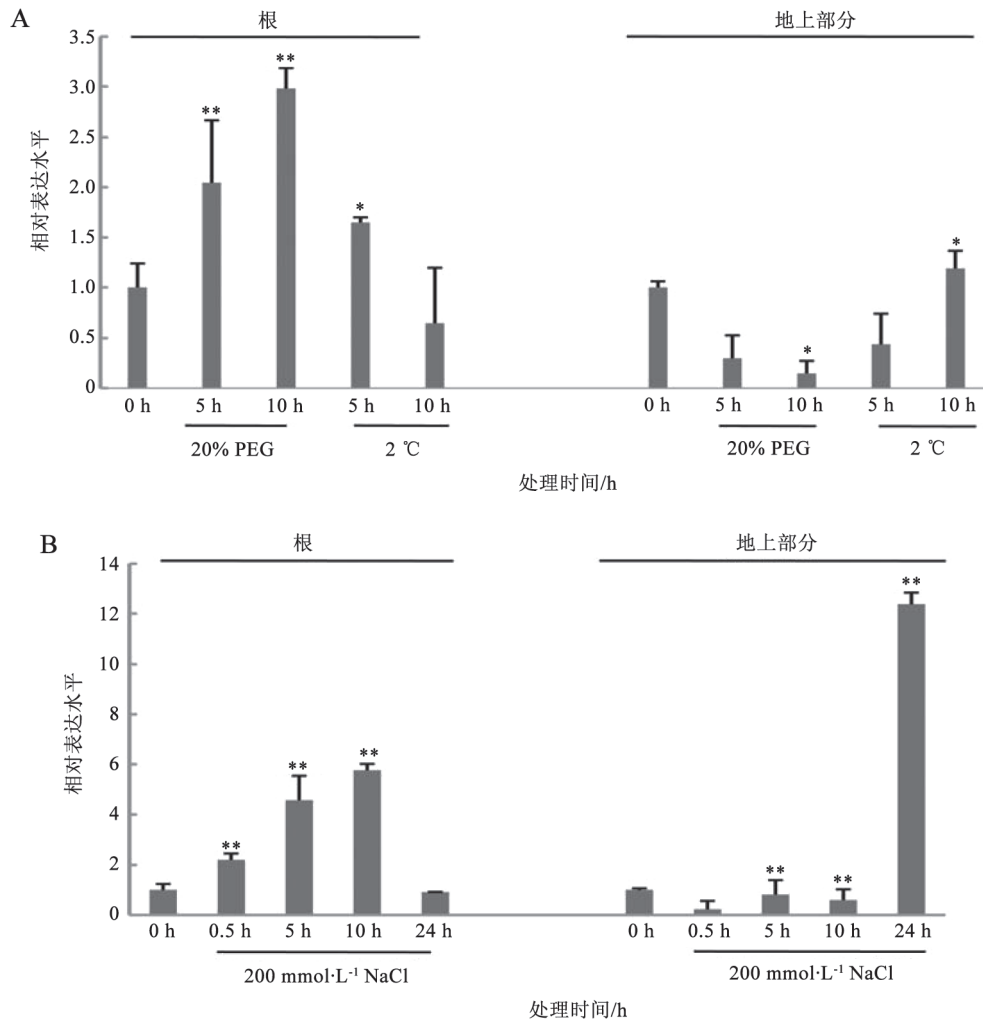
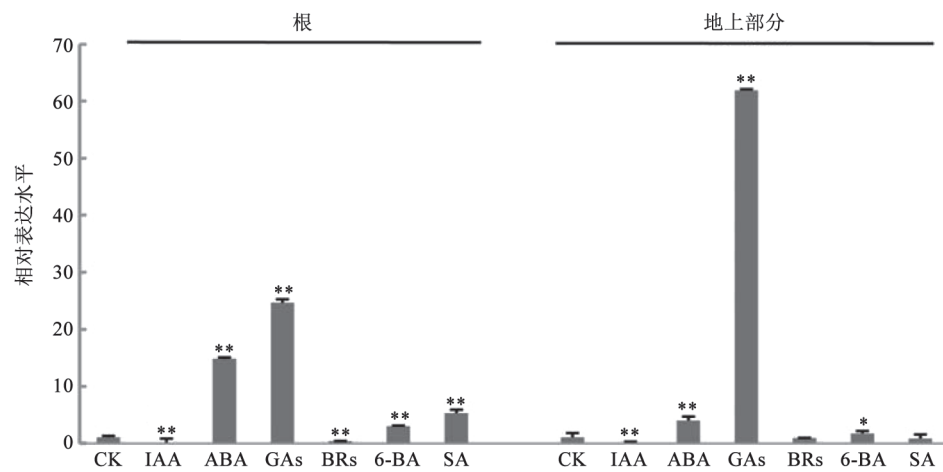


图1 *OsRac5*基因在水稻发育阶段的表达

Fig.1 Expression of *OsRac5* during rice growth and development

qRT-PCR检测*OsRac5*基因的表达水平, 以水稻*OsAct1*作为内参基因, 以每个组的处理前样品作为对照。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, $n = 3$ 。图2、3同。

图2 非生物胁迫对幼苗期水稻*OsRac5*表达的影响Fig.2 Effects of abiotic stresses on expression of *OsRac5* in rice seedlings图3 植物生长物质对水稻幼苗期*OsRac5*的表达影响Fig.3 Effects of plant growth substances on expression of *OsRac5* in rice seedlings

后取材,检测结果显示,*OsRac5*基因在水稻根和地上部分的表达呈波动趋势。ABA、GAs、6-BA及SA对该基因在根中的表达量均呈现上调趋势,分别上调14.82、24.59、2.95及5.28倍;IAA和BRs则下调该基因在根的表达量,分别下调0.02和0.34倍。在地上部分,ABA、GAs、6-BA处理*OsRac5*的表达量高于其他植物生长物质处理之后的*OsRac5*的表达量,分别上调3.96、61.87和1.68倍;IAA、BRs及SA则下调该基因在地上部分的表达量,分别下调0.17、0.88及0.79倍。说明ABA、GAs、6-BA能显著上调*OsRac5*在根及地上部分的表达量,此外SA也能上调该基因在根的表达量;IAA和BRs则下调该基因在根和地上部分的表达量,此外SA也能下调该基因在地上部分的表达量。

讨 论

已有研究发现,Rop家族在调控植物生长和发育、激素、生物和非生物胁迫信号转导通路中具有多种功能(Gu等2004; Xu和Scheres 2005),但对其表达的系统研究尚未见报道,本文对水稻*OsRac5*在水稻发育过程中的表达特征检测显示,*OsRac5*在水稻不同发育阶段不同组织中广泛表达。*OsRac5*在幼苗期与成熟期的表达变化趋势相似,但在根中*OsRac5*的表达量显著高于同时期其他组织的表达量;雌雄蕊形成期不同组织中*OsRac5*表达量变化较大,*OsRac5*在幼穗中表达量显著高于同时期其他组织的表达量,推测*OsRac5*可能与极性生长及幼穗发育分化相关。已有文献显示植物Rop通过调控细胞极性生长,参与花粉管和根毛的顶端分生组织的生长过程(Molendijk等2001)。序列比对分析显示,拟南芥有3个*OsRac5*的同源基因,即*AtRop3*、*AtRop5*和*AtRop1*,现已明确花粉特异表达的*AtRop1*在控制花粉管生长中具有关键作用(Kost等1999; Gu等2003; Hwang等2005, 2008)。以往的研究显示,在*OsRac5*转基因拟南芥中,花粉管萌发后的延伸生长过程受到抑制(叶建荣等2003),且*OsRac5*过表达转基因水稻植株出现明显的不育或败育现象(叶建荣等2004),据此推测*OsRac5*与*AtRop1*的表达特性虽不相同,但功能相似,*OsRac5*可能与调控水稻雌雄蕊的形成、花粉管的延伸生长密切相关。

非生物胁迫,包括干旱、低温、高盐等是导致农作物减产的重要因素。本文对*OsRac5*基因表达受非生物胁迫的研究显示,干旱与低温胁迫均能诱导*OsRac5*的表达。干旱诱导条件下,*OsRac5*在根中表达量显著上调,而在地上部分则表现为下调,说明干旱信号对该基因在根和地上部分表达的影响程度不同;在低温胁迫条件下,该基因在根和地上部分的变化趋势相反,提示植株不同组织对低温的适应机制不同。在高盐胁迫过程中,*OsRac5*基因在根的表达呈现逐步上升的趋势,在地上部分的表达则呈现波动形式的下降趋势,但是在处理后24 h,该基因在地上部分的表达上调12.38倍。本文首次发现,该基因在逆境条件下,在根和地上部分的表达呈现相反的变化规律,与这种表达模式相关的内在生理机制是什么,值得深入的研究。水稻苗期对低温非常敏感,低温会损害水稻正常生长发育,从而导致水稻减产。目前,有关水稻低温损伤研究机制尚不完善,多数研究停留在生理、分子指标方面的检测。如Minorsky (1985)的研究表明,细胞中的Ca²⁺含量提高能促进耐冷相关基因的表达,增强植株的耐冷性。低温胁迫主要造成植株生理损伤,而干旱、高盐胁迫则导致植株细胞内离子和渗透压失衡。研究显示,甲基紫精、高盐、1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropanecarboxylic acid, ACC)能诱导烟草*NtRop1*过表达,通过激活过氧化氢的产生,提高相关的电解质渗漏,增强植株对盐胁迫的灵敏度(Cao等2008)。因此推测,该基因可能通过改变植株的渗透压,从而增强植株对干旱和高盐的耐受,本实验室将在后期工作检测这些Ca²⁺、渗透压等重要的分子指标,为进一步解析水稻低温冷害、干旱及高盐胁迫提供依据。

植物生长发育是一个复杂的过程,其生长发育过程受到多种激素的调控。已有的研究显示,Rop参与多种植物激素信号通路,如IAA信号通路(Xu等2010)、ABA信号通路(Lemichez等2001; Zheng等2002)等,但是与其他激素表达机制之间的关系尚未见报道。本文对6种植物生长物质对*OsRac5*的表达的检测显示,ABA、GAs、6-BA及SA能上调*OsRac5*基因的表达,其中在根中上调3倍以上的有ABA、GAs、6-BA及SA,在地上部分上

调在3倍以上的有ABA、GAs, 尤其以ABA和GAs诱导*OsRac5*基因表达上调幅度最为显著, 在3.96~14.82倍和24.59~61.87倍之间。诱导*OsRac5*基因表达上调的4种植物生长物质有多种生物学功能, 但不同的植物生长物质在植物生长过程中也存在功能交叉和重叠, 如ABA和SA均有增强植物的抗逆性的作用, GAs和6-BA均有加速细胞的生长、抑制不定根的形成、促进抗伤害能力的作用。根据该基因对这4种植物生长物质的表达特点, 我们推测该基因的功能可能与抗逆性和促进细胞生长过程有关。有研究结果也提示, 不同激素信号在传递过程中可以汇聚在同一分子, 例如*AtRop2*转基因植株同时对多种植物生长物质产生不同的应答, ABA介导的种子休眠、IAA依赖的侧芽发育起始以及BRs介导的下胚轴伸长等(Li等2001)。据此推测, 与*AtRop2*等Rop基因类似, *OsRac5*可能与ABA、GAs、6-BA及SA表达有关, 涉及植株的抗逆等过程。

综上所述, *OsRac5*在水稻幼穗和根中高表达, 揭示*OsRac5*可能与水稻幼穗的发育分化、极性生长过程相关, 该基因的表达与低温、干旱、高盐及ABA、GAs、6-BA、SA等植物生长物质信号密切相关, 提示其功能涉及抗逆和生长发育等多种过程。目前, 本实验室正在通过转基因技术对该基因的功能进行鉴定, 为系统解析其作用机制提供依据。

参考文献

- 梁卫红, 吴乃虎(2006a). 水稻Rho家族*OsRac2*启动子的转基因功能鉴定. 河南师范大学学报(自然科学版), 34 (2): 49
- 梁卫红, 吴乃虎(2006b). 光敏核不育水稻*OsRacD*启动子的分离及其育性相关性分析. 中国水稻科学, 20 (2): 216~218
- 叶建荣, 黄美娟, 赵淑慧, 吴乃虎(2004). *osRACD*基因表达与光敏核不育水稻光周期育性转换的相关性. 自然科学进展, 14 (2): 166~172
- 叶建荣, 黄美娟, 吴乃虎(2003). 转水稻*osRACD*反义基因拟南芥植株的育性分析. 自然科学进展, 13 (3): 313~317
- Baxter-Burrell A, Yang Z, Springer PS, Bailey-Serres J (2002). RopGAP4-dependent Rop GTPase rheostat control of *Arabidopsis* oxygen deprivation tolerance. *Science*, 296 (5575): 2026~2028
- Bourne HR, Sanders DA, McCormick F (1991). The GTPase superfamily: conserved structure and molecular mechanism. *Nature*, 349 (6305): 117~127
- Cao Y, Li Z, Chen T, Zhang Z, Zhang J, Chen S (2008). Overexpression of a tobacco small G protein gene *NtRop1* causes salt sensitivity and hydrogen peroxide production in transgenic plants. *Sci China C: Life Sci*, 51 (5): 383~390
- Chen L, Hamada S, Fujiwara M, Zhu T, Thao NP, Wong HL, Krishna P, Ueda T, Kaku H, Shibuya N et al (2010a). The Hop/Sti1-Hsp90 chaperone complex facilitates the maturation and transport of a PAMP receptor in rice innate immunity. *Cell Host Microbe*, 7 (3): 185~196
- Chen L, Shiotani K, Togashi T, Miki D, Aoyama M, Wong HL, Kawasaki T, Shimamoto K (2010b). Analysis of the Rac/Rop small GTPase family in rice: expression, subcellular localization and role in disease resistance. *Plant Cell Physiol*, 51 (4): 585~595
- Cutler S, Ghassemian M, Bonetta D, Cooney S, McCourt P (1996). A protein farnesyl transferase involved in abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *Science*, 273 (5279): 1239~1241
- Fujiwara M, Umemura K, Kawasaki T, Shimamoto K (2006). Proteomics of Rac GTPase signaling reveals its predominant role in elicitor-induced defense response of cultured rice cells. *Plant Physiol*, 140 (2): 734~745
- Gu Y, Vernoud V, Fu Y, Yang Z (2003). ROP GTPase regulation of pollen tube growth through the dynamics of tip-localized F-actin. *J Exp Bot*, 54 (380): 93~101
- Gu Y, Wang Z, Yang Z (2004). ROP/RAC GTPase: an old new master regulator for plant signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (5): 527~536
- Hwang JU, Gu Y, Lee YJ, Yang Z (2005). Oscillatory ROP GTPase activation leads the oscillatory polarized growth of pollen tubes. *Mol Biol Cell*, 16 (11): 5385~5399
- Hwang JU, Vernoud V, Szumlanski A, Nielsen E, Yang Z (2008). A tip-localized RhoGAP controls cell polarity by globally inhibiting Rho GTPase at the cell apex. *Curr Biol*, 18 (24): 1907~1916
- Jones MA, Shen JJ, Fu Y, Li H, Yang Z, Grierson CS (2002). The *Arabidopsis* Rop2 GTPase is a positive regulator of both root hair initiation and tip growth. *Plant Cell*, 14 (4): 763~776
- Kawasaki T, Henmi K, Ono E, Hatakeyama S, Iwano M, Satoh H, Shimamoto K (1999). The small GTP-binding protein Rac is a regulator of cell death in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96 (19): 10922~10926
- Kawasaki T, Koita H, Nakatsubo T, Hasegawa K, Wakabayashi K, Takahashi H, Umemura K, Umezawa T, Shimamoto K (2006). Cinnamoyl-CoA reductase, a key enzyme in lignin biosynthesis, is an effector of small GTPase Rac in defense signaling in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (1): 230~235
- Kost B, Lemichez E, Spielhofer P, Hong Y, Tolias K, Carpenter C, Chua NH (1999). Rac homologues and compartmentalized phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate act in a common pathway to regulate polar pollen tube growth. *J Cell Biol*, 145 (2): 317~330
- Lemichez E, Wu Y, Sanchez JP, Mettouchi A, Mathur J, Chua NH (2001). Inactivation of AtRac1 by abscisic acid is essential for stomatal closure. *Genes Dev*, 15 (14): 1808~1816
- Li H, Lin Y, Heath RM, Zhu MX, Yang Z (1999). Control of pollen tube tip growth by a Rop GTPase-dependent pathway that leads

- to tip-localized calcium influx. *Plant Cell*, 11 (9): 1731~1742
- Li H, Shen JJ, Zheng ZL, Lin Y, Yang Z (2001). The Rop GTPase switch controls multiple developmental processes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 126 (2): 670~684
- Li H, Wu G, Ware D, Davis KR, Yang Z (1998). *Arabidopsis* Rho-related GTPases: differential gene expression in pollen and polar localization in fission yeast. *Plant Physiol*, 118 (2): 407~417
- Lin Y, Wang Y, Zhu JK, Yang Z (1996). Localization of a Rho GTPase implies a role in tip growth and movement of the generative cell in pollen tubes. *Plant Cell*, 8 (2): 293~303
- Lin Y, Yang Z (1997). Inhibition of pollen tube elongation by microinjected anti-Rop1Ps antibodies suggests a crucial role for Rho-type GTPases in the control of tip growth. *Plant Cell*, 9 (9): 1647~1659
- Minorsky PV (1985). An heuristic hypothesis of chilling injury in plants: a role for calcium as the primary physiological transducer of injury. *Plant Cell Environ*, 8 (2): 75~94
- Molendijk AJ, Bischoff F, Rajendrakumar CS, Friml J, Braun M, Gilroy S, Palme K (2001). *Arabidopsis thaliana* Rop GTPases are localized to tips of root hairs and control polar growth. *EMBO J*, 20 (11): 2779~2788
- Ono E, Wong HL, Kawasaki T, Hasegawa M, Kodama O, Shimamoto K (2001). Essential role of the small GTPase Rac in disease resistance of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (2): 759~764
- Pei ZM, Ghassemian M, Kwak CM, McCourt P, Schroeder JI (1998). Role of farnesyltransferase in ABA regulation of guard cell anion channels and plant water loss. *Science*, 282 (5387): 287~290
- Wong HL, Sakamoto T, Kawasaki T, Umemura K, Shimamoto K (2004). Down-regulation of metallothionein, a reactive oxygen scavenger, by the small GTPase OsRac1 in rice. *Plant Physiol*, 135 (3): 1447~1456
- Xu J, Scheres B (2005). Cell polarity: ROPing the ends together. *Curr Opin Plant Biol*, 8 (6): 613~618
- Xu T, Wen M, Nagawa S, Fu Y, Chen JG, Wu MJ, Perrot-Rechenmann C, Friml J, Jones AM, Yang Z (2010). Cell surface- and Rho GTPase-based auxin signaling controls cellular interdigitation in *Arabidopsis*. *Cell*, 143 (1): 99~110
- Yamaguchi K, Imai K, Akamatsu A, Mihashi M, Hayashi N, Shimamoto K, Kawasaki T (2012). SWAP70 functions as a Rac/Rop guanine nucleotide-exchange factor in rice. *Plant J*, 70 (3): 389~397
- Yang Z, Watson JC (1993). Molecular cloning and characterization of rho, a ras-related small GTP-binding protein from the garden pea. *Proc Natl Acad Sci USA*, 90 (18): 8732~8736
- Zheng ZL, Nafisi M, Tam A, Li H, Crowell DN, Chary SN, Schroeder JI, Shen J, Yang Z (2002). Plasma membrane-associated ROP10 small GTPase is a specific negative regulator of abscisic acid responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14 (11): 2787~2797