

F-box蛋白在植物抗逆境胁迫中的功能

许媛^{1,2}, 李铃仙^{1,2}, 于秀梅^{1,2,3,*}, 刘大群²

¹河北农业大学生命科学学院, ²河北省农作物病虫害生物防治工程技术研究中心, ³河北省植物生理与分子病理学重点实验室, 河北保定071001

摘要: F-box蛋白作为SCF复合体中泛素连接酶E3的关键组分而在植物生长发育、激素信号传导、花器官发育和自交不亲和和反应中发挥重要的调节作用。近年来,越来越多的研究表明F-box蛋白介导的泛素降解途径也参与了植物应对非生物及生物胁迫的响应过程。本文综述了F-box蛋白在植物抗干旱、盐碱、低温和重金属等引起的非生物胁迫及病原菌引起的生物胁迫中的最新研究进展。

关键词: F-box蛋白; 逆境胁迫; 研究进展

The Functions of F-box Protein in Plant Resistance to Stress

XU Yuan^{1,2}, LI Ling-Xian^{1,2}, YU Xiu-Mei^{1,2,3,*}, LIU Da-Qun²

¹College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, ²Biological Control Centre of Plant Diseases and Plant Pests of Hebei Province, ³Key Laboratory of Hebei Province for Molecular Plant-Microbe Interaction, Baoding, Hebei 071001, China

Abstract: F-box protein family is the key component of ubiquitin ligase E3 in SCF [Skp1-Cullin (or Cdc53)-F-box] complex, and involves in several key biological processes, such as plant growth and development, hormone signal transduction, floral development and self-incompatibility. In recent years, more and more researches showed that F-box protein family members also response to plant resistance to abiotic and biotic stresses. Here, we review some latest research progress for F-box protein involving in plant resistant to abiotic stress caused by drought, salt and alkali, low-temperature, heavy metal and biotic stress caused by pathogens.

Key words: F-box protein; stress; research progress

植物逆境是指对植物生长和生存不利的各种环境。在逆境中植物的各种生理表现称为胁迫生理。植物逆境包括干旱胁迫、冷胁迫、热胁迫、冻害胁迫、涝害胁迫、盐胁迫等非生物胁迫和病原菌侵染造成的生物胁迫。在抵抗和适应这些逆境胁迫的过程中,植物形成了一套复杂的防御网络。泛素介导的蛋白降解途径是很重要的生物学调节体系。该降解过程主要有3种酶参与,包括泛素活化酶(E1),泛素结合酶(E2)及泛素连接酶(E3)。在ATP供能的情况下,E1的半胱氨酸残基与泛素C末端的甘氨酸形成高能硫酯键,使泛素激活,活化的泛素分子被转移到E2的丝氨酸残基上,随后E2和E3共同识别底物蛋白,对其进行泛素化修饰。E3在泛素化-蛋白酶体途径的底物特异识别过程中起着关键作用。E3泛素连接酶根据其发挥活性时作用机制和亚基位置不同分为四类:具有HETC结构域的E3连接酶、RING-finger结构域的E3连接酶、U-box结构域的E3连接酶、Skp1-Cullin-F-box E3连接酶复合体(也被称为SCF复合体)(Vierstra 2009)。在SCF复合体结构中,Cull、Skp1-

F-box和Rbx1三个亚基形成复合体基本骨架,通过更换结合底物的F-box蛋白,SCF复合体就可以实现对不同底物的特异性降解(刘相元等2014)。研究表明,植物中有大量的基因编码泛素化过程中的各种元件,以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为例,有>1 300个基因编码泛素化过程中的各种元件,包括16个泛素基因、2个E1泛素活化酶基因、45个E2泛素结合酶基因、23个20S和31个19S蛋白酶基因,其中大部分的基因(>1 200个)编码E3泛素连接酶(Vierstra 2003),说明在植物中E3泛素连接酶在泛素介导的蛋白质降解途径中的重要性。

F-box蛋白在真核生物中广泛存在,最初因发现存在于细胞周期蛋白Cyclin F而得名。F-box蛋白N端有一个由40~50个保守的氨基酸残基组成的F-box基序,C端是与蛋白-蛋白相互作用相关的二级结构,如亮氨酸拉链(LRR)、Kelch、WD40(Trp-

收稿 2015-04-27 修定 2015-05-30

资助 国家自然科学基金(31301649)和高等学校博士学科点专项科研基金(20121302120010)。

* 通讯作者(E-mail: yuxiumeizy@126.com; Tel: 0312-7528500)。

Asp)、Arm、锌指结构、FBD结构域或CRFA结构域、CRFB结构域、CRFC结构域等。这些结构域有些只在特定物种中表达,如新鉴定的CRFA、CRFB、CRFC等结构域只在拟南芥中表达,含有Kelch结构域的F-box蛋白只在拟南芥和水稻中检测到。这种表达的特异性也反应了F-box蛋白在植物进化过程中的演变(Kuroda等2002)。

现已从酵母、果蝇、线虫以及哺乳动物中发现了大量的F-box蛋白,在已测序完成的裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)基因组中发现存在18个F-box蛋白(Hermand 2006);秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)中已经鉴定到520个F-box蛋白(Thomas 2006);果蝇(*Drosophila melanogaster*)中已鉴定33个(Ou等2003);人(*Homo sapiens*)中至少存在38个(Kipreos和Pagano 2000)。拟南芥全基因组测序发现1 000多个F-box蛋白(Kaul等2000);在单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)中鉴定了687个F-box蛋白(Jain等2007);在耐旱耐瘠薄的作物——谷子中发现了525个(霍冬英等2014);鹰嘴豆中发现了285个F-box基因(Gupta等2015)。由此可见,植物中存在的F-box蛋白数量远远多于动物和菌类,也因数量庞大而使其成为植物中最大的一个蛋白质家族。

近年来,随着对F-box蛋白研究的深入,发现植物中该家族蛋白广泛参与植物对各种生物及非生物逆境胁迫的应答过程。本文综述了F-box蛋白参与植物耐受干旱、盐碱、低温、重金属和病原菌等逆境胁迫的研究进展,探讨了F-box蛋白应答各种逆境胁迫的可能机制,以期对深入理解逆境胁迫下F-box蛋白的调控方式提供参考。

1 F-box蛋白与植物的干旱胁迫

干旱缺水是世界范围内限制农业生产最重要的环境胁迫因子之一。在我国,水资源的分布不均导致很多地方常年遭受干旱困扰,尤其在西北地区,几乎成为限制农业发展的瓶颈。干旱会严重影响植物的生长发育,最终造成作物大量减产。研究表明,干旱可导致植物一系列的生理和生化反应,包括气孔关闭、抑制细胞的分裂和伸长、改变细胞壁的弹性、抑制光合作用并激活呼吸作用等,从而影响植物的生长和发育(Shinozaki和Yamaguchi-Shinozaki 2007; Ahuja等2010)。李彦

泽于2011年鉴定出一个受干旱显著诱导表达的F-box基因*AtPP2-B11*,超表达*AtPP2-B11*基因会明显的减弱植株对干旱的抗性,*AtPP2-B11*基因可能通过影响下游干旱响应基因改变了植株的抗旱性;*AtPP2-B11*蛋白可以与LEA14蛋白相互作用,表明了*AtPP2-B11*基因很可能作为一个负调节因子,通过调节LEA14蛋白的含量来影响植株的干旱抗性。Zhang等(2008)在拟南芥中鉴定到一个ABA信号通路上的负调节子DOR (drought resistance),DOR编码F-box蛋白,与ASK14和CUL1存在特异性的相互作用。DOR突变促进气孔关闭,进而增强植物对干旱的耐受性。DOR过表达植物对干旱胁迫更敏感,说明DOR负向调节植物的耐旱性。尹恒等(2014)在高抗旱作物谷子中克隆到一个F-box基因,该基因的表达受干旱、ABA和PEG的诱导而呈上调表达趋势。霍冬英等(2014)在对谷子进行转录组分析时鉴定出525个F-box蛋白,其中19个在干旱胁迫下表达量上调,且*SiF-box18*基因对干旱胁迫的响应远远高于其他F-box成员。Zhou等(2014)报道在小麦上鉴定了一个*TaFBA1*基因,该基因的表达受干旱、高盐及ABA等逆境的胁迫而呈现上调表达趋势。将该基因在烟草中进行超表达,与野生型相比,转基因烟草植株在干旱胁迫下的萌发率、植株相对含水量和净光合速率等指标均提高,而叶绿素损失减少,植株生长抑制程度降低。而且,在干旱胁迫处理条件下的转基因植株中,活性氧累积、丙二醛含量及细胞膜损伤等指标与野生型对照相比也大大降低,抗氧化酶的活性却明显提高。这些结果均表明小麦*TaFBA1*参与了植物对干旱的胁迫响应,且为正调控因子。

综合以上结果,有些F-box蛋白负向调节植物对干旱的响应,如*AtPP2-B11*基因和DOR蛋白,有些则正向调节植物耐干旱过程,如*TaFBA1*。由于植物材料及目标基因的差异,F-box如何调控植物干旱逆境尚未有统一的结论,但可以肯定的是,F-box家族蛋白确实参与了植物应对干旱的胁迫过程。

2 F-box蛋白与植物的盐碱胁迫

盐碱化是植物生长发育过程中常遇到的逆境胁迫之一,在沿海及干旱和半干旱地区尤为严

重。盐碱胁迫严重限制了植物的生长,导致植物枯黄、萎蔫,严重时甚至导致死亡。杨传平等(2004)对紫杆柽柳(简称柽柳)在 NaHCO_3 胁迫下基因的表达情况进行了研究,一个F-box基因受盐诱导表达,并揭示了柽柳中F-box类蛋白抗盐的可能机理,即通过诱导F-box类蛋白的高表达,继而实现对耐盐相关基因的转录调节或启动胁迫信号的转换,增强柽柳的抗胁迫能力。秘彩莉等(2006)对小麦中的耐盐相关基因进行了克隆和分析,获得了一个参与小麦盐耐受性的F-box全长基因*TaUBA*,在小麦的根中,该基因的表达受盐胁迫的抑制,而在叶片中,其表达只在胁迫早期受盐的抑制,在胁迫晚期(24 h后)其表达又逐渐增强。*MiR394a/b*是一类保守的小RNAs,它的靶基因*LCR* (leaf curling responsiveness)是一个编码F-box蛋白的基因。研究发现超表达*MiR394a/b*的植株或*lcr*缺失突变体对盐胁迫高度敏感,但超表达*LCR*的植物则表现出耐盐的表型,表明*LCR*正向调节植物的耐盐性(Song等2013)。*OsMsr9*是一个含有F-box结构域的蛋白,在盐胁迫中,*OsMsr9*被强烈快速的诱导表达,当在水稻和拟南芥中超表达*OsMsr9*时,植株表现出增强的耐盐性,植物中相容性溶质的含量增加,耐盐相关基因的表达也随之增强,表明*OsMsr9*正向调节植物的耐盐性,因而在开发耐盐转基因品系中*OsMsr9*将会是一个十分有意义的基因(Xu等2014)。此外在棉花以及花生中也发现了与耐盐相关的F-box基因(叶武威等2010; Jia等2012)。总之,F-box蛋白参与到植物的耐盐胁迫中,但是具体分子作用机制还需深入开展研究。

3 F-box蛋白与植物的低温胁迫

低温是限制植物生长和分布的一种非生物胁迫因素,低温包括 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上和 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下的低温。 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上的低温造成的植物伤害称为冷害, $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下的低温造成的植物伤害称为冻害。冷害胁迫可以影响植物根的生长,导致根吸收能力下降,细胞膜渗透性增加,大量可溶性物质外渗,致使植物代谢失调,影响植物正常生长;冻害胁迫可引起植物组织内可溶性糖的积累,可溶性糖是植物抵御寒冷的重要物质,能够降低冰点,保护蛋白质胶体不会遇冷聚集,同时植物体内脱落酸的含量会增加,而生长素和赤霉素的分泌则会减少,这种激素的变

化能够促进植物进入休眠状态,以此抵御冻害。多种miRNA可以通过影响生长素或脱落酸信号途径,参与植物的低温胁迫反应。其中miR393的目标基因为编码E3的F-box蛋白,F-box蛋白中TIR1、AFB1、AFB2和AFB3是植物生长素的受体,低温胁迫下miR393表达上调,可以导致TIR1 mRNA的降解,并抑制其翻译过程,降低生长素效应并抑制植物生长,提高植物的低温适应性(谢兆辉2009)。在柑橘中也有冷害诱导F-box基因表达的报道(Zhang等2005)。Gao等(2008)根据*CBF*和*F-box*基因在冷胁迫中起到关键作用的理论,在靶基因cDNA水平上利用关键词检索数据库的方式筛选出了与冷胁迫相关的靶基因,并且对预测的水稻冷胁迫相关miRNA (*osa-miR393*和*osa-miR396c*)进行了表达量分析,验证了miRNA与水稻冷胁迫耐受相关。低温诱导表达的CDM7 (cold-inducing differential methylation),其编码的蛋白具有F-box结构,说明它可能在水稻抵抗低温胁迫中发挥重要作用(华扬等2005)。枳是柑橘的变种,广泛种植在低温环境条件下,研究发现,低温驯化处理的枳中F-box在基因及蛋白表达水平上的表达量均增强(Zhang等2005)。定位在细胞质膜及细胞核中的*MAIF1*编码一个含F-box结构域的蛋白,*MAIF1*基因能够快速强烈的响应冷和ABA等非生物胁迫,且在根尖中该基因的表达还受蔗糖的诱导,但葡萄糖和果糖及生长素和细胞分裂素等不影响该基因的表达水平(Yan等2011)。与上调表达相反,在低温胁迫下,鹰嘴豆中的F-box基因*CarF-box*是显著下调表达的基因(Jia等2012)。上述结果表明,在冷胁迫中,不同的F-box基因具有不同的表达模式,暗示其作用机制可能不同。

4 F-box蛋白与重金属胁迫

植物面临的各种逆境中,重金属毒性是重要的非生物胁迫因子。对植物有害的重金属包括镉(Cd)、铝(Al)和汞(Hg)。由于根尖是植物根系中最敏感的部位,因此,重金属通过影响植物根系生长而对整株植物的发育造成危害。为应对重金属胁迫,植物自身具备应答机制来抵消重金属对细胞的毒性,在植物体内主要通过细胞间或细胞内形成螯合肽和金属硫蛋白来清除敏感部位的金属离子(Emamverdian等2015)。土壤镉很容易被作物

吸收,而导致作物出现一系列中毒症状,如生物量减少,叶片萎黄,根系生长受抑制、形态改变甚至死亡。在研究镉对油菜籽中几个miRNA诱导表达过程中,发现有F-box蛋白6(F-box only protein 6)和生长素信号F-box3蛋白(protein auxin signaling F-box3)在镉处理的根中表达,生长素信号F-box3蛋白表达量尤其高,且在芽中也有表达,而F-box蛋白6在芽中未见表达(Zhou等2012)。另外,在植物叶片中miR393也受镉、汞和铝的诱导表达(Xie等2007; Zhou等2008)。铝是酸性土壤中限制作物产量的最主要因素。微阵列分析铝胁迫和铝耐受性小麦品种的基因表达差异,也发现F-box蛋白的存在,其在铝敏感的小麦品种中表达量更高。由于拟南芥中该基因的类似物可能参与了细胞壁受体类相关激酶(WAK1)信号途径,而在小麦中WAK1无论在铝胁迫处理,还是在铝耐受的品种中都呈现瞬时超表达,据推测,在耐受性品种中,可能通过降低F-box蛋白的表达来刺激WAK1的高表达,从而刺激该途径的进行(Houde和Diallo 2008)。辣椒(*Capsicum annuum*) 'P70'品种中克隆到一个F-box基因*CaF-box*,在重金属处理下,*CaF-box*的表达是下调的,推测它可能在重金属胁迫反应中起负调控的作用(Chen等2014)。目前,关于F-box蛋白参与重金属胁迫的报道主要来自于对基因文库或基因表达谱的研究,其具体参与途径、上下游作用因子及作用机制尚不明确,有待深入研究。

5 F-box蛋白与植物的抗病性

COI1是植物中第一个被证实具有抗病功能的F-box蛋白,在拟南芥中,JA阻遏蛋白(jasmonate ZIM domain protein, JAZ)蛋白家族是SCF^{COI1}E3泛素连接酶的直接靶蛋白,并且与COI1互作(Chini等2007)。JAZ1抑制JA应答基因的转录,SCF^{COI1}通过识别JA的活性形式jasmonoyl-isoleucine (JA-Ile),来促进JAZ的降解,从而激活JA防御途径(Thines等2007)。2008年, Van den Burg等在烟草中克隆了一个*ACRE189/ACIF1*基因,并通过病毒诱导的基因沉默技术证明该基因对于烟草启动*Cf-9*和*Cf-4*介导的过敏性反应是必需的。*ACRE189/ACIF1*编码具有LRR结构域的F-box蛋白,该蛋白的沉默导致HR反应被抑制。这些结果表明,*ACRE189/ACIF1*在植物防御反应中发挥作用。F-box基因*CPR30*在

拟南芥中作为负调控因子参与了拟南芥对丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的防御反应,深入研究发现该基因广泛参与依赖及不依赖于水杨酸的抗性途径(Gou等2009)。在拟南芥中克隆的F-box蛋白SON1通过泛素-蛋白酶体途径负调控拟南芥的抗病性,且该抗性是有别于系统获得抗病性的一种新的防御反应体系(Kim和Delaney 2002)。为寻找参与植物防御反应的新基因, Maldonado-Calderón等(2012)利用菜豆悬浮细胞为材料,从其受病原菌激发子诱导的mRNA中分离了一个F-box基因*PvFBS1*,该基因在菜豆叶片受伤害、渗透胁迫及各种激素如甲基茉莉酸、水杨酸或ABA等处理后表达量呈累积趋势。拟南芥中F-box蛋白MAX2不仅被证实在植物生长发育过程中发挥作用,而且在对新鉴定的植物激素strigolactone的吸收过程中也发挥重要作用。进一步研究发现,MAX2参与了拟南芥对病原细菌的防御过程,如MAX2突变体对胡萝卜软腐果胶杆菌(*Pectobacterium carotovorum*)和丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)等细菌的感病性增强,而对真菌-灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)的感病性不受影响。深入研究发现,MAX2突变体中气孔导度呈现组成型的增加,有利于病原菌的侵染。而且由于病原菌的侵染,突变体的非原生质体对活性氧耐受性降低,还伴随激素平衡的改变(Piisila等2015)。

6 展望

综上所述,F-box蛋白在植物的逆境胁迫反应中发挥着重要的功能。目前获得的研究结果来自不同的逆境条件和多个物种,在不同的物种中存在的F-box家族基因数量和种类不尽相同,且多为文库和表达谱数据分析结果,只能推测出F-box家族参与了相应逆境过程,但具体功能及作用途径尚未见明确报道。在植物中只有少数与逆境相关的F-box蛋白被深入研究。比如与干旱调节相关的*DOR*和*MAX2*基因(Zhang等2008; Bu等2014),拟南芥中与温度逆境相关的F-box蛋白7(Calderon-Villalobos等2006)以及与金属毒性相关的*AT5G15710*基因(Remans等2008),还有与抗病性相关的*Os-DRF1*基因(Cao等2008)。这些基因通过泛素降解途径参与逆境下的一些信号转导途径或者通过促进其他抗逆基因的表达实现对逆境的调控,但

F-box家族成员通过何种信号通路调控抗逆境过程尚不明确, 亟待深入研究。植物中关于F-box家族参与抗逆境的研究主要集中在模式植物拟南芥中, 在重要的农作物如水稻、小麦、玉米和大豆中的研究报道相对较少, 这些农作物在生长发育过程中经常遭遇各种逆境的胁迫, 对F-box家族蛋白参与抗逆过程开展系统研究, 找到关键作用元件, 对于培育抗逆性强的农作物品种, 提高粮食产量意义重大。

参考文献

- 华扬, 陈学峰, 熊建华, 张义平, 朱英国(2005). 水稻冷胁迫诱导的甲基化差异片段 $CDM7$ 的分离和分析. 遗传, 27 (4): 595~600
- 霍冬英, 郑炜君, 李盼松, 徐兆师, 周永斌, 陈明, 马有志, 闵东红, 张小红(2014). 谷子F-box家族基因的鉴定、分类及干旱响应. 作物学报, 40 (9): 1585~1594
- 李彦泽(2011). 拟南芥F-box基因 $AtPP2-B11$ 的功能分析及苹果RING finger型泛素连接酶E3的家族分析[博士论文]. 山东泰安: 山东农业大学
- 刘相元, 胡弘历, 欧阳华芳, 高大明(2014). CRL E3泛素连接酶复合体研究进展. 中国细胞生物学学报, 36 (2): 157~168
- 秘彩莉, 张学勇, 温小杰, 刘旭(2006). 利用cDNA-AFLP技术获得小麦耐盐性相关基因 $TaVHA-C$. 中国农业科学, 39 (9): 1736~1742
- 谢兆辉(2009). 内源小RNAs在植物胁迫反应中的作用. 遗传, 31 (8): 809~817
- 杨传平, 王玉成, 刘桂丰, 姜静(2004). $NaHCO_3$ 胁迫下紫杆怪柳一些基因的表达. 植物生理与分子生物学学报, 30 (2): 229~233
- 叶武威, 王俊娟, 宋丽艳, 樊保香, 王德龙, 张丽娜(2010). 棉花耐盐基因表达谱与耐盐相关基因的克隆研究. 中国棉花学会2010年年会论文汇编, 159~160
- 尹恒, 余琴鸯, 安利佳, 李文利(2014). 一个快速响应干旱的F-box基因的克隆和表达分析. 作物学报, 40 (6): 1027~1034
- Ahuja I, de Vos RCH, Bones AM, Hall RD (2010). Plant molecular stress responses face climate change. Trends Plant Sci, 15 (12): 664~674
- Bu Q, LT, Shen H, Luong P, Wang J, Wang Z, Huang Z, Xiao L, Engineer C, Kim TH et al (2014). Regulation of drought tolerance by the F-box protein MAX2 in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 164: 424~439
- Calderon-Villalobos L, Nill C, Marrocco K, Kretsch T, Schwechheimer C (2006). The evolutionarily conserved *Arabidopsis thaliana* F-box protein AtFBP7 is required for efficient translation during temperature stress. Gene, 392: 106~116
- Cao YF, Yang YY, Zhang HJ, Li DY, Zheng Z, Song FM (2008). Overexpression of a rice defense-related F-box protein gene *OsDRF1* in tobacco improves disease resistance through potentiation of defense gene expression. Physiol Plant, 134: 440~452
- Chen RG, Guo WL, Yin YX, Gong ZH (2014). A novel F-Box protein CaF-box is involved in responses to plant hormones and abiotic stress in pepper (*Capsicum annuum* L.). Int J Mol Sci, 15: 2413~2430
- Chini A, Fonseca S, Fernández G, Adie B, Chico JM, Lorenzo O, García-Casado G, López-Vidriero I, Lozano FM, Ponce MR et al (2007). The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. Nature, 448 (7154): 666~671
- Emamverdian A, Ding YL, Mokhberdoran F, Xie YF (2015). Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. Sci World J, 2015: 756120
- Gao P, Yang L, Bai X, Zhu YM (2008). Roles of microRNAs in plant stress tolerance. J Northeast Agric Univ, 15 (3): 68~74
- Gou MY, Su N, Zheng J, Huai JL, Wu GH, Zhao JF, He JG, Tang DZ, Yang SH, Wang GY (2009). An F-box gene, *CPR30*, functions as a negative regulator of the defense response in *Arabidopsis*. Plant J, 60: 757~770
- Gupta S, Garg V, Kant C, Bhatia S (2015). Genome-wide survey and expression analysis of F-box genes in chickpea. BMC Genomics, 16 (1): 67~81
- Hermard D (2006). F-box proteins: more than baits for the SCF? Cell Div, 1: 30
- Houde M, Diallo AO (2008). Identification of genes and pathways associated with aluminum stress and tolerance using transcriptome profiling of wheat near-isogenic lines. BMC Genomics, 9: 400
- Jain M, Nijhawan A, Arora R, Agarwal P, Ray S, Sharma P, Kapoor S, Tyagi AK, Khurana JP (2007). F-box proteins in rice. Genome-wide analysis, classification, temporal and spatial gene expression during panicle and seed development, and regulation by light and abiotic stress. Plant Physiol, 143: 1467~1483
- Jia YY, Gu HY, Wang XS, Chen QJ, Shi SB, Zhang JS, Ma L, Zhang H, Ma H (2012). Molecular cloning and characterization of an F-box family gene *CarF-box1* from chickpea (*Cicer arietinum* L.). Mol Biol Rep, 39: 2337~2345
- Kaul S, Koo HL, Jenkins J, Rizzo M, Rooney T, Tallon LJ, Feldblyum T, Nierman W, Benito M, Lin X et al (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature, 408: 796~815
- Kim HS, Delaney TP (2002). *Arabidopsis* SON1 is an F-box protein that regulates a novel induced defense response independent of both salicylic acid and systemic acquired resistance. Plant Cell, 14: 1469~1482
- Kipreos ET, Pagano M (2000). The F-box protein family. Genome Biol, 1 (5): 3002.1~3002.7
- Kuroda H, Takahashi N, Shimada H, Seki M, Shinozaki K, Matsui M (2002). Classification and expression analysis of *Arabidopsis* F-box-containing protein genes. Plant Cell Physiol, 43 (10): 1073~1085
- Maldonado-Calderón MT, Sepúlveda-García E, Rocha-Sosa M (2012). Characterization of novel F-box proteins in plants induced by biotic and abiotic stress. Plant Sci, 185-186: 208~217
- Ou CY, Pi H, Chien CT (2003). Control of protein degradation by E3 ubiquitin ligases in *Drosophila* eye development. Trends Genet, 19 (7): 382~389
- Piisilä M, Keceli MA, Brader G, Jakobson L, Jõesaar I, Sipari N, Kollist H, Palva ET, Kariola T (2015). The F-box protein MAX2 contributes to resistance to bacterial phytopathogens in *Arabi-*

- dopsis thaliana*. BMC Plant Biol, 15: 53
- Remans T, Smeets K, Opendakker K, Mathijsen D, Vangronsveld J, Cuyper A (2008). Normalisation of real-time RT-PCR gene expression measurements in *Arabidopsis thaliana* exposed to increased metal concentrations. Planta, 227 (6): 1343~1349
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007). Gene networks involved in drought stress response and tolerance. J Exp Bot, 58 (2): 221~227
- Song JB, Gao S, Sun D, Li H, Shu XX, Yang ZM (2013). miR394 and LCR are involved in *Arabidopsis* salt and drought stress responses in an abscisic acid-dependent manner. BMC Plant Biol, 13: 210
- Thines B, Katsir L, Melotto M, Niu YJ, Mandaokar A, Liu GH, Nomura K, He SY, Howe GA, Browse J (2007). JAZ repressor proteins are targets of the SCF^{COI1} complex during jasmonate signalling. Nature, 448 (7154): 661~665
- Thomas JH (2006). Adaptive evolution in two large families of ubiquitin-ligase adapters in nematodes and plants. Genome Res, 16: 1017~1030
- Van den Burg HA, Tsitsigiannis DI, Rowland O, Lo J, Rallapalli G, MacLean D, Takken FLW, Jones JDG (2008). The F-box protein ACRE189/ACIF1 regulates cell death and defense responses activated during pathogen recognition in tobacco and tomato. Plant Cell, 20: 697~719
- Vierstra RD (2003). The ubiquitin/26S proteasome pathway, the complex last chapter in the life of many plant proteins. Trends Plant Sci, 8 (3): 135~142
- Vierstra RD (2009). The ubiquitin-26S proteasome system at the nexus of plant biology. Nat Rev Mol Cell Biol, 10 (6): 385~397
- Xie FL, Huang SQ, Guo K, Xiang AL, Zhu YY, Nie L, Yang ZM (2007). Computational identification of novel microRNAs and targets in *Brassica napus*. FEBS Lett, 581: 1464~1474
- Xu GY, Cui YC, Wang ML, Li MJ, Yin XM, Xia XJ (2014). OsMsr9, a novel putative rice F-box containing protein, confers enhanced salt tolerance in transgenic rice and *Arabidopsis*. Mol Breeding, 34: 1055~1064
- Yan YS, Chen XY, Yang K, Sun ZX, Fu YP, Zhang YM, Fang RX (2011). Overexpression of an F-box protein gene reduces abiotic stress tolerance and promotes root growth in rice. Mol Plant, 4 (1): 190~197
- Zhang CK, Lang P, Dane F, Ebel RC, Singh NK, Locy RD, Dozier WA (2005). Cold acclimation induced genes of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*). Plant Cell Rep, 23: 764~769
- Zhang Y, Xu WY, Li ZH, Deng XW, Wu WH, Xue YB (2008). F-box protein DOR functions as a novel inhibitory factor for abscisic acid-induced stomatal closure under drought stress in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 148: 2121~2133
- Zhou SM, Sun XD, Yin SH, Kong XZ, Zhou S, Xu Y, Luo Y, Wang W (2014). The role of the F-box gene *TaFBA1* from wheat (*Triticum aestivum* L.) in drought tolerance. Plant Physiol Biochem, 84: 213~223
- Zhou ZS, Huang SQ, Yang ZM (2008). Bioinformatic identification and expression analysis of new microRNAs from *Medicago truncatula*. Biochem Biophys Res Commun, 374: 538~542
- Zhou ZS, Song JB, Yang ZM (2012). Genome-wide identification of *Brassica napus* microRNAs and their targets in response to cadmium. J Exp Bot, 63 (12): 4597~4613