

## 研究报告 Original Papers

## 盐芥和拟南芥在不同胁迫下生理及ABA受体基因的响应

宋晓峰<sup>1</sup>, 司晓娇<sup>1</sup>, 沈晓艳<sup>1</sup>, 魏海超<sup>2</sup>, 孙伟<sup>1</sup>, 冯献忠<sup>2</sup>, 张慧<sup>1,\*</sup>, 王增兰<sup>1,\*</sup><sup>1</sup>山东师范大学生命科学学院, 山东省逆境植物研究重点实验室, 济南250014; <sup>2</sup>中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春130102

**摘要:** 本文以盐生植物盐芥和甜土植物拟南芥为实验对象, 利用生物信息学手段分析两者ABA受体的进化关系和保守结构域, 比较和研究了盐芥和拟南芥在400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇、200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl和50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA处理下的根生长, 相对含水量和渗透压等生理指标的差异及ABA受体基因在胁迫条件下的表达变化。结果表明, 在盐和干旱胁迫条件下, 盐芥根的伸长率和侧根数目显著高于拟南芥, 表明前者抗逆性较强。ABA受体基因的表达在两者之间存在差异, *PYL4*、*PYL5*、*PYL6*、*PYL7*和*PYL9*在两者中表达变化趋势一致, *PYR1*、*PYL1*、*PYL10*和*PYL13*在盐芥和拟南芥中表达趋势相反, 结合生理指标推测两者在ABA信号途径中可能存在差异。

**关键词:** 盐芥; 拟南芥; ABA受体; 盐胁迫; 干旱胁迫

Responses of Physiological Mechanism and ABA Receptor Genes in *Thellungiella halophila* and *Arabidopsis thaliana* under Different StressSONG Xiao-Feng<sup>1</sup>, SI Xiao-Jiao<sup>1</sup>, SHEN Xiao-Yan<sup>1</sup>, WEI Hai-Chao<sup>2</sup>, SUN Wei<sup>1</sup>, FENG Xian-Zhong<sup>2</sup>, ZHANG Hui<sup>1,\*</sup>, WANG Zeng-Lan<sup>1,\*</sup><sup>1</sup>Key Lab of Plant Stress Research of Shandong Province, College of Life Sciences, Shandong Normal University, Jinan 250014, China; <sup>2</sup>Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

**Abstract:** *Thellungiella halophila* and *Arabidopsis thaliana* were adopted as materials in this study. The evolutionary relationship and conserved domains of ABA receptors were analyzed by bioinformatics tools. We compared the differences between *T. halophila* and *Arabidopsis* in root growth, RWC, osmotic pressure and the expression of ABA receptor genes under 400 mmol·L<sup>-1</sup> mannitol, 200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl and 50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA stress conditions, respectively. The results showed that *T. halophila* had higher root elongation and more lateral roots under salt and drought stress treatment, which revealed that *T. halophila* was more tolerant to abiotic stresses than *Arabidopsis*. Under the same treatment, the expression pattern of ABA receptors showed the difference between these two species. The expression of *PYL4*, *PYL5*, *PYL6*, *PYL7* and *PYL9* showed the same trend, while the expression of *PYR1*, *PYL1*, *PYL10* and *PYL13* had the opposite trend, which indicated that there may be some differences in ABA signaling pathway between *T. halophila* and *Arabidopsis*.

**Key words:** *Thellungiella halophila*; *Arabidopsis thaliana*; ABA receptors; salt stress; drought stress

盐芥属于盐生植物, 耐盐能力较强, 其可在500 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl条件下生存(Inan等2004)。研究表明, 经过高盐处理后, 盐芥的形态学特征, 如盐腺、囊泡和肉质化叶, 并未发生明显变化(Wang等2004)。它的生活史与拟南芥非常相似, 且具有较小的基因组, 植株小, 较短的生活史, 大量的种子, 自交且对非生物胁迫有较高的耐受性等特点, 故可以作为研究非生物胁迫的模式植物(Taji等2010)。虽然盐芥与拟南芥非常的相似, 但是它们两者之间不能杂交, 且在非生物胁迫抗性方面, 盐芥优势明显高于拟南芥, 它可以适应多种环境条

件, 对冷、干旱和盐胁迫具有较高的耐受性(Inan等2004)。

脱落酸(abscisic acid, ABA)作为一种重要的植物激素参与植物许多生理过程和逆境条件下的适应性反应(Verslues和Zhu 2007; 张瓚等2014; 邓云飞等2015)。干旱、盐等非生物胁迫能诱导植物体

收稿 2015-03-11 修定 2015-06-22

资助 山东省科技计划项目(2012GGB01136)和济南市高校自主创新项目(201303050)。

\* 通讯作者(E-mail: wangzenglan666@aliyun.com, Tel: 0531-86180764; E-mail: laohanzhang@hotmail.com, Tel: 13176681535)。

内ABA含量升高近40倍,且同时引发气孔关闭(Verslues等2006)。ABA作为一种信号分子在植物根系发育过程中调控根的形态建成(李坤2014)。在逆境胁迫或者外源高浓度ABA存在时,ABA能抑制细胞的分裂和增大,从而有效的抑制主根的生长(Kutschera和Schopfer 1986; Wang等1998)。在研究ABA对水稻根生长的抑制作用中发现Ca<sup>2+</sup>依赖的过程(Chen等2006),但转导机制尚未确立。ABA受体调控根生长发育表现为功能冗余性,单突变体的表型不太明显,多突变体表现出主根生长对ABA不敏感(Gonzalez-Guzman等2012)。另外,ABA对侧根原基分生组织的活化起抑制作用,从而影响侧根的生长(De Smet等2003)。作为ABA信号途径的核心组分,ABA受体位于其信号途径的上游,能识别并特异地结合ABA,启动下游信号转导(易文凯等2012)。近期关于ABA受体的研究包括镁离子螯合酶H亚基ABAR/CHLH/GUN5,其能特异地与ABA结合,参与ABA信号的正向调节(Shen等2006); G蛋白偶联受体GCR2,其位于细胞膜上对ABA具有高亲和力,介导ABA引起的气孔运动、种子萌发等生理反应(Liu等2007); G蛋白偶联受体GTG1/GTG2,其双突变体*gtg1/gtg2*在ABA诱导下游基因表达和ABA促进气孔关闭等方面表现为ABA不敏感表型(Pandey等2009); RCAR/PYR1/PYL蛋白和其下游蛋白质磷酸化系统(Ma等2009; Park等2009; Santiago等2009)等。其中对RCAR/PYR1/PYL的研究取得了突破性的进展(Fujii等2009; Nishimura等2009; Umezawa等2009)。ABA能与RCAR/PYR1/PYL结合,使其构象发生变化,它以单体的形式与PP2C (Ser/Thr protein phosphatases type 2C)相互作用,抑制其磷酸酶活性,从而使SnRK2s磷酸化活性得到释放,启动ABA信号途径下游的反应(Raghavendra等2010)。RCAR/PYR1/PYL蛋白家族结构保守,有一个START结构域,在拟南芥中有14个成员,包括PYR1和PYL1-13,它们广泛分布在细胞质和细胞核中。本研究通过BLAST比对,在盐芥中发现13个同源基因,其中缺少了与拟南芥*AtPLY12*基因对应的基因,推测在物种进化过程中盐芥丢失了相应基因。

逆境胁迫下植物基因通常可通过两种方式提高植株抗逆性,一是提高抗逆基因自身表达,二是

通过参与抗逆信号传导(尚铁2010)。研究表明,许多植物在干旱和高盐逆境胁迫下,可引起内源ABA浓度的升高,进而激活ABA信号途径,从而提高植物的抗逆性(尚铁2010)。本实验通过对盐和干旱等非生物胁迫条件下盐芥和拟南芥生理指标以及ABA受体基因表达变化差异的分析,初步揭示了ABA信号通路在两者中的差异性,为了解盐芥耐盐分子机制提供了线索。

## 材料与方法

### 1 试验材料

盐芥[*Thellungiella halophila* (C. A. Mey.) O. E. Schulz]为山东型,采自山东省东营市;拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)为Columbia生态型。生长条件:温度18 °C/22 °C, 16 h光照(22 °C), 8 h黑暗(18 °C),光照强度为110 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

### 2 试验设计

试验中盐芥种子采用0.5%的NaClO溶液灭菌法(司晓娇2014),拟南芥种子采用乙醇灭菌法(沈晓艳2014)。种植在1/2MS培养基上后,盐芥在放入4 °C冰箱7 d,拟南芥为2 d。且鉴于盐芥生长较拟南芥慢,为保证在处理时两者植株大小一致,盐芥较拟南芥提前5 d左右种植。

试验采用的胁迫条件分别是400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇、200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl和50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA。将分别在1/2MS上生长12 d的盐芥和生长7 d的拟南芥转移到1/2MS和3种不同胁迫处理的1/2MS培养基上垂直培养,在每个植株根尖处作好标记,分别在处理3、6和9 d时,测定主根伸长量。在处理3 d时,以侧根长度2 mm为标准,在解剖镜下进行侧根数目的统计。每组处理12株幼苗。

相对含水量是将在1/2MS生长18 d的盐芥和13 d的拟南芥转移到1/2MS和3种胁迫处理的1/2MS培养基上处理2 d后,进行称量测定。

渗透压的测定是采用水培苗的方法,即将在1/2Hoagland中水培12 d的盐芥和水培7 d的拟南芥幼苗,转移到分别含400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇、200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl和50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA的1/2Hoagland的72孔离心管盒中处理24 h。每个盒左右两边分别移入30株盐芥和30株拟南芥。所有试验每个处理均3个重复。

### 3 项目测定与方法

ABA受体生物信息学分析,由TAIR (<http://www.arabidopsis.org/>)网站下载得到拟南芥ABA受体的14条CDS序列和氨基酸序列信息。通过BLAST比对,由Phytozome v9.1 (<http://www.phytozome.net/>)网站下载得到盐芥ABA受体的13条CDS序列和氨基酸序列信息。采用MEGA 5.0软件NJ法构建系统进化树,Clustalx软件进行氨基酸序列比对。

根伸长率的计算公式:根相对伸长率=(胁迫条件下主根伸长量/对照条件下主根伸长量)×100%。

分别取不同胁迫下处理2 d后的盐芥和拟南芥各20株,称量鲜重,65 °C烘箱烘2 d后称干重。相对含水量(RWC)=[鲜重(FW)-干重(DW)]/鲜重(FW)×100%

溶液中的渗透压与溶液中的离子或分子总数成正比,而与离子或分子的大小和性质无关,渗透压可以用质量渗透浓度(osmolality)来表示,单位一般采用毫渗摩尔·千克<sup>-1</sup>(mOsm·kg<sup>-1</sup>) (李竹青等2009)。分别称取不同胁迫下的盐芥和拟南芥约0.06 g,称重后液氮速冻。将速冻材料迅速放到注射器中,等材料融化时迅速挤压,将每份材料的汁液挤入EP管中,11 300×g离心5 min,取上清液于新EP管中。取25 μL上清液加入25 μL去离子水稀释,混匀,用离心机甩去气泡。最后采用冰点渗透压仪测量每个样品的渗透压值。

不同胁迫下ABA受体基因实时定量PCR:提取处理24 h的整株盐芥和拟南芥的RNA,以2 μg RNA反转录成20 μL的cDNA。将cDNA稀释20倍作为模板,PCR采用SuperReal PreMix Plus (SYBR Green) kit试剂盒。反应程序95 °C 15 min;接着95 °C 10 s,60 °C 20 s,72 °C 20 s,40个循环;68 °C最后延伸5 min。用Primer Premier 5.0设计盐芥和拟南芥26对ABA受体及2对内参*actin*的引物,其中拟南芥和盐芥*actin*引物序列分别为AtactinF: 5' TAGCAGCATGAAGATCAAGG 3', AtactinR: 5' AATCCACATCTGTTGGAAGG 3'; ThactinF: 5' AAATACAGTGTCTGGATCGGAGGATCTATC 3', ThactinR: 5' TAACAACTCACCACCACGAA-CAAGAGAAG 3'。所用引物均由上海生工生物技术服务公司合成。

### 4 数据处理

采用Microsoft 2003进行数据处理,采用Sigma-plot 12.0统计软件进行方差分析和差异性显著测验。

## 实验结果

### 1 盐芥和拟南芥中ABA受体PYR1/PYL生物信息学分析

盐芥和拟南芥是生物学的模式材料,都隶属于十字花科。经研究表明拟南芥有14个ABA受体。在Phytozome v9.1中进行BLASTp同源比对,在盐芥中共获得了13个ABA受体基因,其中拟南芥PYL11和PYL12在盐芥中比对到同一个基因。利用MEGA 5.0构建拟南芥与盐芥ABA受体系统发育树(图1)。

通过SMART网站对蛋白质保守结构域进行预测,结果(图2)显示盐芥和拟南芥的ABA受体都含有一个Polyketide\_cyc2保守域。对盐芥和拟南芥ABA受体的氨基酸序列进行了Clustalx比对分析,结果显示ABA受体序列在拟南芥与盐芥的结构域中具有较高的保守性(图2,星号所示)。

### 2 不同胁迫下盐芥和拟南芥的生理反应

#### 2.1 盐芥和拟南芥根相对伸长率与侧根数目的比较

如图3-A和B所示,在400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇和200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl条件下分别处理3、6和9 d,盐芥和拟南芥的根伸长率随着处理时间的延长都逐渐减小,且同一时间段盐芥的根伸长率都比拟南芥的要高,表明相对于拟南芥,在盐和干旱胁迫下盐芥主根生长受抑制程度小。50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA处理条件下盐芥和拟南芥根的生长率也是随着时间的延长而减小,但与前两者处理结果相反,拟南芥根相对伸长率均高于盐芥(图3-C),表明外源高浓度ABA对盐芥根生长的抑制作用大于拟南芥。

侧根数目统计结果显示,在胁迫条件下拟南芥的侧根数目与对照相比显著减少,而盐芥的侧根数目与对照的差异不显著(图4)。

#### 2.2 盐芥和拟南芥相对含水量的比较

在3种胁迫条件下,盐芥和拟南芥的相对含水量都有所下降,特别是在400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇处理的条件下,两者相对含水量明显下降。与对照相比,在盐胁迫条件下,拟南芥的相对含水量下降显著,盐芥与对照差异不明显(图5)。



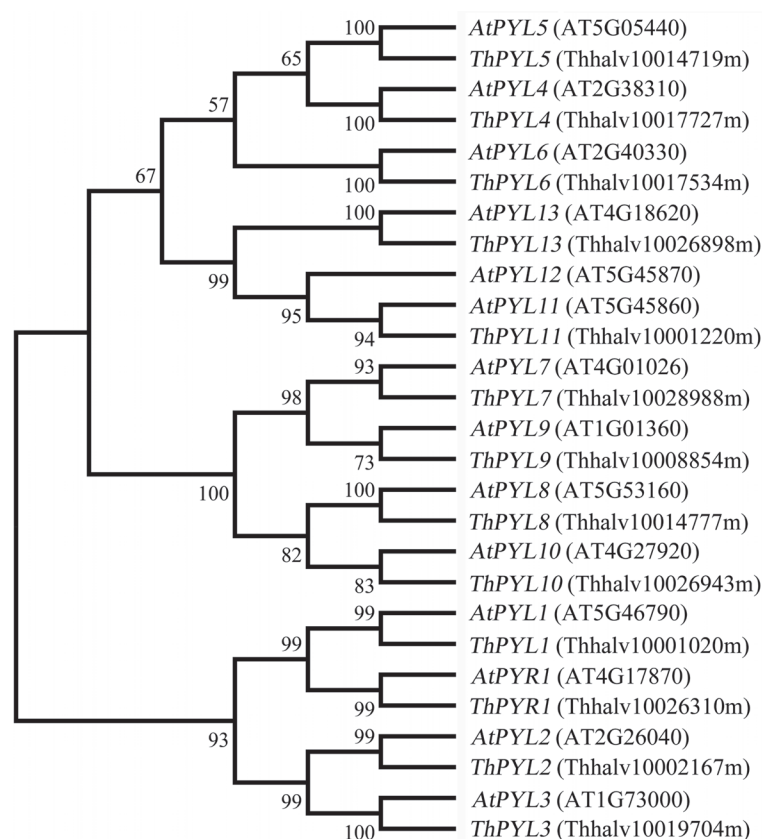


图1 盐芥和拟南芥中ABA受体的系统进化分析

Fig.1 Phylogenetic tree analysis of ABA receptors in *T. halophila* and *Arabidopsis*

### 2.3 盐芥和拟南芥渗透压的比较

植物在受到非生物胁迫时,会通过调控渗透调节物质的生成来增加细胞的渗透压以提高自身的抗逆性。图6为胁迫处理24 h时测定的渗透压。在正常条件下,盐芥的渗透压显著高于拟南芥的渗透压。在400 mmol·L<sup>-1</sup>甘露醇和200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl胁迫下,盐芥和拟南芥的渗透压显著增加,说明在干旱和盐胁迫条件下两者均可通过控制渗透调节物质的积累来增加植株的耐逆性。而在50 μmol·L<sup>-1</sup> ABA处理下,拟南芥渗透压较对照也显著增加,而盐芥无显著差异。该结果表明,对于盐芥来说,在高浓度ABA胁迫条件下,通过渗透调节物质调节渗透压的功能不明显。

### 3 不同胁迫下盐芥和拟南芥ABA受体基因表达量的差异

盐芥和拟南芥在不同胁迫处理下表现出不同的生理响应,这些胁迫条件能够诱导ABA的产生。为了进一步探究ABA信号通路是否在盐芥和

拟南芥中存在差异,对胁迫条件下两者编码ABA受体基因的表达进行了实时定量检测。结果如表1所示,盐芥和拟南芥的PYL4、PYL5、PYL6、PYL7和PYL9在不同胁迫中表达变化趋势一致,其中前三者的表达量下降,后两者的表达量上升。且在系统树进化分析上发现,前三个基因和后两个基因的进化关系分别较近(图1)。PYR1、PYL1、PYL10和PYL13在盐芥和拟南芥中表现差异较大,且表达趋势相反。其中,PYR1与PYL1的亲缘关系较近。

## 讨 论

盐生植物是能生长在盐渍化土壤中的一类天然植物,存在多种耐盐机制。盐芥作为盐生植物,与甜土植物拟南芥虽然有较近的亲缘关系,但在耐逆方面存在差异。盐芥的耐逆性更强,其中具体的耐逆调控机制目前仍不是很清楚。本研究旨在探讨逆境胁迫条件下两者ABA受体基因响应以及两者生理和耐逆性差异。



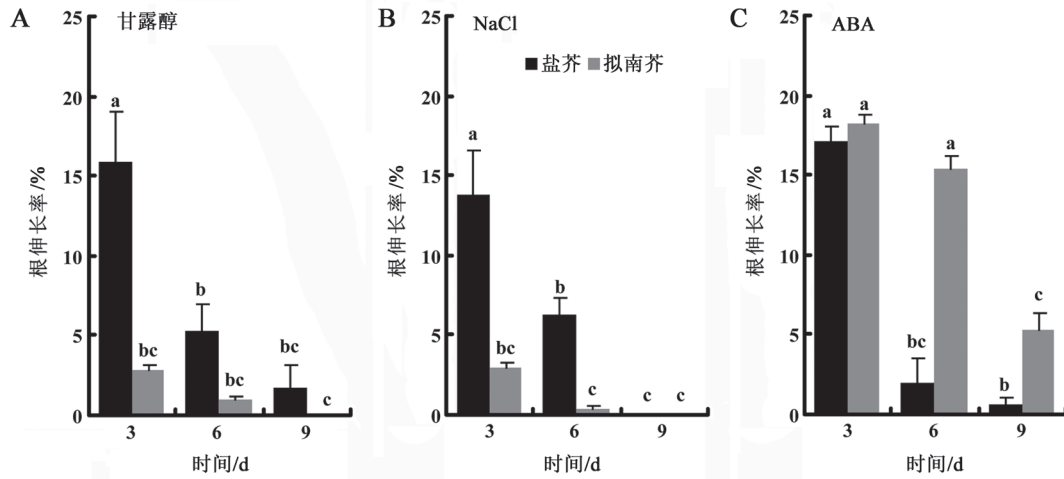


图3 在不同胁迫下盐芥和拟南芥根相对伸长率的比较

Fig.3 Comparison of the ratio of root elongation in *T. halophila* and *Arabidopsis* under different stress 不同的小写英文字母表示数据之间差异显著( $P < 0.05$ )。下图同此。

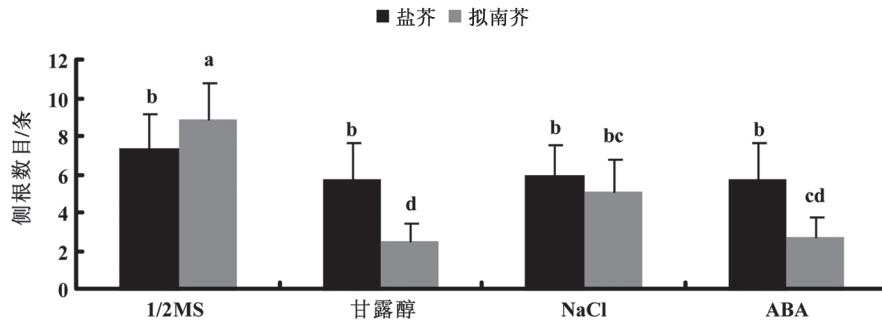


图4 在不同胁迫下盐芥和拟南芥侧根数目的比较

Fig.4 Comparison of the number of lateral roots in *T. halophila* and *Arabidopsis* under different stress

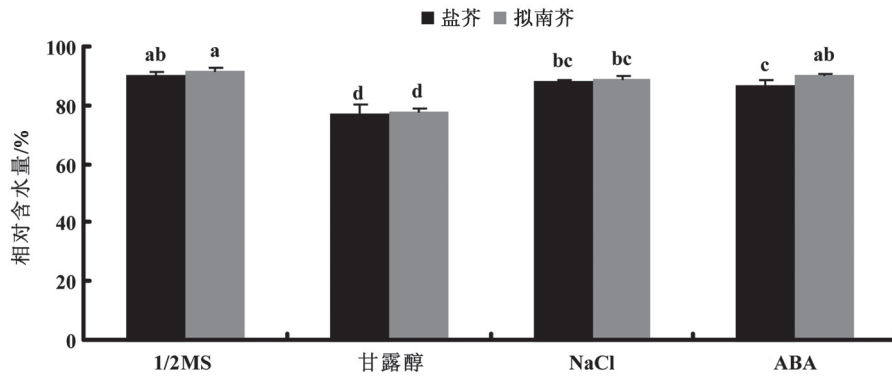


图5 在不同胁迫下盐芥和拟南芥相对含水量的比较

Fig.5 Comparison of the RWC in *T. halophila* and *Arabidopsis* under different stress

通过同源比对及系统发育树的比较,除了拟南芥*PLY12*,其它拟南芥ABA受体基因都可以在盐

芥中找到具有明显直系同源关系的基因,这一结果显示ABA受体基因在拟南芥与盐芥之间是保守



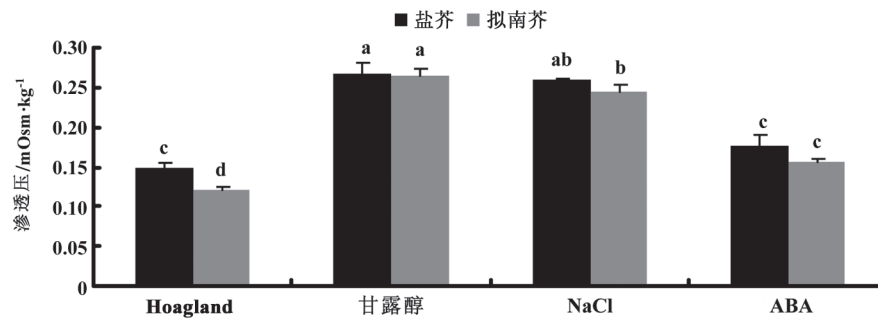


图6 在不同胁迫下盐芥和拟南芥渗透压的比较

Fig.6 Comparison of the osmotic pressure in *T. halophila* and *Arabidopsis* under different stress

表1 在不同胁迫下盐芥和拟南芥ABA受体基因表达量的比较

Table 1 Comparison of the expression level of ABA receptor genes in *T. halophila* and *Arabidopsis* under different stress

基因名	基因相对表达量					
	盐芥			拟南芥		
	甘露醇	NaCl	ABA	甘露醇	NaCl	ABA
<i>PYR1</i>	0.54↓	0.53↓	0.91↓	14.72↑	6.73↑	10.78↑
<i>PYL1</i>	0.23↓	0.38↓	0.15↓	2.19↑	2.07↑	1.37↑
<i>PYL2</i>	0.13↓	0.14↓	0.13↓	1.32↑	0.69↓	0.74↓
<i>PYL3</i>	1.56↑	1.67↑	0.80↓	1.48↑	0.59↓	2.43↑
<i>PYL4</i>	0.37↓	0.24↓	0.07↓	0.86↓	0.59↓	0.19↓
<i>PYL5</i>	0.06↓	0.09↓	0.05↓	0.88↓	0.74↓	0.36↓
<i>PYL6</i>	0.08↓	0.03↓	0.01↓	0.42↓	0.35↓	0.05↓
<i>PYL7</i>	1.87↑	1.91↑	1.50↑	2.05↑	4.36↑	1.37↑
<i>PYL8</i>	0.08↓	0.07↓	0.02↓	1.20↑	1.21↑	0.63↓
<i>PYL9</i>	1.79↑	2.70↑	12.44↑	4.29↑	1.84↑	3.07↑
<i>PYL10</i>	3.56↑	11.96↑	16.45↑	0.09↓	0.80↓	0.06↓
<i>PYL11</i>	1.21↑	2.25↑	0.10↓	4.96↑	3.10↑	2.10↑
<i>PYL13</i>	0.10↓	0.18↓	0.10↓	1.80↑	1.06↑	1.17↑

“↑”表示表达量上升，“↓”表示表达量下降。

的,而盐芥中缺少了与*PYL12*对应的基因,可能在进化过程中盐芥丢失了相应基因,该基因的丢失是否与盐芥较高耐盐性相关,还有待与进一步研究。试验对不同胁迫处理下盐芥和拟南芥的生理指标进行比较,在干旱胁迫和盐胁迫下,盐芥耐逆性优于拟南芥,主要表现在主根相对伸长速率和侧根数目上。土壤中的根系通过进化一些机制来感知盐、干旱胁迫发生的初始阶段,以防胁迫造成的更严重的伤害发生(Jia等2002)。研究发现盐胁迫诱导ABA在玉米的根中显著积累(Jia等2002)。干旱可以诱导ABA的合成,抑制拟南芥侧根的生长(Vartanian等1994)。推测存在渗透胁迫感应机制触发ABA在根部积累,以应对进一步的外界胁迫。研究发现位于ABA信号途径上游首先

感知ABA的受体家族PYR/PYL/RCAR中多个成员参与拟南芥根生长发育的调节,其中单突变体*pyl8*和六突变体*pyr1/pyl1/2/4/5/8*表现出主根生长对ABA不敏感(Gonzalez-Guzman等2012;李坤2014)。试验对盐芥和拟南芥中PYR/PYL受体基因的表达量进行检测,结果发现ABA受体基因表达在两者中存在差异。其中5个基因表达趋势在盐芥和拟南芥中一致,*PYL4*、*PYL5*和*PYL6*表达量下降,*PYL7*和*PYL9*表现为上升,在ABA处理条件下,盐芥中*ThPYL9*基因表达上升幅度高达约12倍,拟南芥上升约3倍。研究发现PYL9能与MYB44相PYR1互作用参与ABA信号途径(Li等2014)。*PYL1*、*PYL10*和*PYL13*在盐芥与拟南芥中的表达变化趋势相反,且*ThPYL10*在盐芥中上升倍数较

大, 在ABA处理下达到约16倍, 但目前还没有关于PYL10在耐逆方面的相关报道。这些ABA受体基因的差异表达在盐芥和拟南芥的主根和侧根生长和不同耐逆机制中具体起到什么作用, 相信随着基因组学、蛋白质组学、生物信息学等技术的发展和运用, 会被逐渐揭示出来。

### 参考文献

- 邓凤飞, 杨双龙, 龚明(2015). 外源ABA对低温胁迫下小桐子幼苗脯氨酸积累及其代谢途径的影响. 植物生理学报, 51 (2): 221~226
- 李坤(2014). 拟南芥MKKK-MKK-MPK级联调控ABA抑制主根生长过程机制分析[学位论文]. 河南开封: 河南大学
- 李竹青, 娄文华, 石步根(2009). 溶液渗透压单位的探讨. 化学分析计量, 18 (5): 69~71
- 尚铁(2010). 拟南芥ABA受体ABAR/CHLH调控的一个ABA信号通路[学位论文]. 北京: 清华大学
- 沈晓艳(2014). 拟南芥盐驯化遗传机制的分析[学位论文]. 济南: 山东师范大学
- 司晓娇(2014). 盐芥突变体库的构建及突变体的筛选[学位论文]. 济南: 山东师范大学
- 易文凯, 王佳, 杨辉, 田云, 卢向阳(2012). 植物ABA受体及其介导的信号转导通路. 植物学报, 47 (5): 515~524
- 张璘, 王萃铂, 房伟民, 陈发棣, 蒋甲福, 管志勇, 陈素梅(2014). ABA喷施提高菊花抗蚜性及其生理机理. 植物生理学报, 50 (12): 1857~1862
- Chen CW, Yang YW, Lur HS, Tsai YG, Chang MC (2006). A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development. *Plant Cell Physiol*, 47: 1~13
- De Smet I, Signora L, Beeckman T, Inzé D, Foyer CH, Zhang H (2003). An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J*, 33 (3): 543~555
- Fujii H, Chinnusamy V, Rodrigues A, Rubio S, Antoni R, Park SY, Cutler SR, Sheen J, Rodriguez PL, Zhu JK (2009). *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signalling pathway. *Nature*, 462 (7273): 660~664
- Gonzalez-Guzman M, Pizzio GA, Antoni R, Vera-Sirera F, Merilo E, Bassel GW, Fernández MA, Holdsworth MJ, Perez-Amador MA, Kollist H et al (2012). *Arabidopsis* PYR/PYL/RCAR receptors play a major role in quantitative regulation of stomatal aperture and transcriptional response to abscisic acid. *Plant Cell*, 24: 2483~2496
- Inan G, Zhang Q, Li P, Wang Z, Cao Z, Zhang H, Zhang C, Quist TM, Goodwin SM, Zhu J et al (2004). Salt cress. A halophyte and cryophyte *Arabidopsis* relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles. *Plant Physiol*, 135 (3): 1718~1737
- Jia W, Wang Y, Zhang S, Zhang J (2002). Salt-stress-induced ABA accumulation is more sensitively triggered in roots than in shoots. *J Exp Bot*, 53 (378): 2201~2206
- Kutschera U, Schopfer P (1986). Effect of auxin and abscisic acid on cell wall extensibility in maize coleoptiles. *Planta*, 167: 527~535
- Li DK, Li Y, Zhang L, Wang XY, Zhao Z, Tao ZW, Wang JM, Wang J, Lin M, Li XF et al (2014). *Arabidopsis* ABA receptor RCAR1/PYL9 interacts with an R2R3-type MYB transcription factor, AtMYB44. *Int J Mol Sci*, 15 (5): 8473~8490
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu WH, Ma L (2007). A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science*, 315 (5819): 1712~1716
- Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, Moes D, Yang Y, Christmann A, Grill E (2009). Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 324 (5930): 1064~1068
- Nishimura N, Hitomi K, Arvai AS, Rambo RP, Hitomi C, Cutler SR, Schroeder JI, Getzoff ED (2009). Structural mechanism of abscisic acid binding and signaling by dimeric PYR1. *Science*, 326 (5958): 1373~1379
- Pandey S, Nelson DC, Assmann SM (2009). Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis*. *Cell*, 136 (1): 136~148
- Park SY, Fung P, Nishimura N, Jensen DR, Fujii H, Zhao Y, Lumba S, Santiago J, Rodrigues A, Chow TF et al (2009). Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*, 324 (5930): 1068~1071
- Raghavendra AS, Gonugunta VK, Christmann A, Grill E (2010). ABA perception and signalling. *Trends Plant Sci*, 15 (7): 395~401
- Santiago J, Rodrigues A, Saez A, Rubio S, Antoni R, Dupeux F, Park SY, Marquez JA, Cutler SR, Rodriguez PL (2009). Modulation of drought resistance by the abscisic acid receptor PYL5 through inhibition of clade A PP2Cs. *Plant J*, 60 (4): 575~588
- Shen YY, Wang XF, Wu FQ, Du SY, Cao Z, Shang Y, Wang XL, Peng CC, Yu XC, Zhu SY et al (2006). The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 443 (7113): 823~826
- Taji T, Komatsu K, Katori T, Kawasaki Y, Sakata Y, Tanaka S, Kobayashi M, Toyoda A, Seki M, Shinozaki K (2010). Comparative genomic analysis of 1047 completely sequenced cDNAs from an *Arabidopsis*-related model halophyte, *Thellungiella halophila*. *BMC Plant Biol*, 10: 261
- Umezawa T, Sugiyama N, Mizoguchi M, Hayashi S, Myouga F, Yamaguchi-Shinozaki K, Ishihama Y, Hirayama T, Shinozaki K (2009). Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (41): 17588~17593
- Vartanian N, Marcotte L, Giraudat J (1994). Drought rhizogenesis in



- Arabidopsis thaliana* (Differential responses of hormonal mutants). *Plant Physiol*, 104 (2): 761~767
- Verslues PE, Agarwal M, Katiyar-Agarwal S, Zhu J, Zhu JK (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant J*, 45 (4): 523~539
- Verslues PE, Zhu JK (2007). New developments in abscisic acid perception and metabolism. *Curr Opin Plant Biol*, 10 (5): 447~452
- Wang H, Qi Q, Schorr P, Cutler AJ, Crosby WL, Fowke LC (1998). ICK1, a cyclin-dependent protein kinase inhibitor from *Arabidopsis thaliana* interacts with both Cdc2a and CycD3, and its expression is induced by abscisic acid. *Plant J*, 15 (4): 501~510
- Wang ZL, Li PH, Fredricksen M, Gong ZZ, Kim CS, Zhang CQ, Bohnert HG, Zhu JK, Bressan RA, Hasegawa PM et al (2004). Expressed sequence tags from *Thellungiella halophila*, a new model to study plant salt-tolerance. *Plant Sci*, 166 (3): 609~616