

# 植物脱水素对多种逆境的响应

夏 惠<sup>1</sup>, 林 玲<sup>2</sup>, 高 帆<sup>2</sup>, 吕秀兰<sup>1</sup>

(1. 四川农业大学果蔬研究所, 四川 成都 611130; 2. 四川农业大学园艺学院, 四川 成都 611130)

**摘 要:** 综述了目前关于脱水素(Dehydrin, DHN)的研究进展, 包括脱水素的蛋白结构特征、细胞定位及作用机制, 脱水素在生物及非生物逆境下的转基因研究, 脱水素的磷酸化修饰, 脱水素的结合金属离子、清除活性氧、作为分子伴侣保护酶活性等特性。展望了利用现代生物技术将脱水素用于提高植物对逆境的耐受力的应用前景, 提出今后还需在脱水素作用机制、基因家族功能与生物胁迫相关性等几个方面进行深入研究。

**关键词:** 植物脱水素; 结构; 定位; 基因表达; 基因功能

**中图分类号:** S946.1; S945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2014)04-0047-06

## Responses of plant dehydrin to various stresses

XIA Hui<sup>1</sup>, LIN Ling<sup>2</sup>, GAO Fan<sup>2</sup>, LU Xiu-lan<sup>1</sup>

(1. Institute of Pomology and Olericulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China;

2. College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** The research advances about plant dehydrin, including its protein structure, its cellular localization and mechanism of action, the transgenic research of dehydrin under biotic or abiotic stresses, the phosphorylation modifications of dehydrin, and the biological roles of dehydrin (metal ions binding, reactive oxygen species scavenging and protection of chill sensitive enzymatic activity as molecular chaperones), were reviewed. Meanwhile, the prospect of applying dehydrin to improve the tolerance of plants against stresses by biotechnology was expected. The research tendencies about dehydrin in the future, such as its mechanism of action, its function of gene family, and its correlation with biotic stresses were proposed.

**Keywords:** plant dehydrin; structure; localization; gene expression; gene function

在面临干旱、低温和盐渍等非生物胁迫时, 植物体内会发生一系列的生理生化反应来保护自身细胞代谢。积累亲水性蛋白是植物应对细胞脱水的一条主要途径。脱水素(Dehydrin, DHN)是一种植物中广泛存在的亲水性蛋白, 属于胚胎发育晚期丰富蛋白(Late embryogenesis abundant, LEA)第二家族成员<sup>[1]</sup>。几乎在所有的种子植物、苔藓植物和石松属植物中都发现了脱水素的存在<sup>[2]</sup>。近年来, 许多研究已经证实, 在非生物胁迫下, 植物脱水素的表达与积累与植物抗逆性之间存在正相关关系。脱水素基因及其在逆境胁迫下对植物的保护作用引起了人们的广泛兴趣。

## 1 脱水素的结构特征及细胞定位

脱水素的分子量为 9 ~ 200 kDa, 由约 82 ~ 575

个氨基酸组成。脱水素含有大量的极性氨基酸, 缺乏非极性疏水氨基酸, 因而具有高度的亲水性<sup>[3]</sup>。脱水素的一个重要结构特征是具有 3 个保守区域: K、S 和 Y 片段。K 片段由 15 个氨基酸(EKKGIMDKIKEKLP)组成, 富含赖氨酸。K 片段一般位于蛋白序列的 C 端, 可以形成双亲水  $\alpha$ -螺旋, 这是其亲水性的重要结构基础<sup>[4]</sup>。S 片段是由一系列丝氨酸残基组成, 有证据表明 S 片段的磷酸化可以使脱水素在信号肽的引导下进入细胞核<sup>[5]</sup>。Y 片段保守序列为(T/V)D(E/Q)YGNP, 位于脱水蛋白的 N 末端, Y 片段与一些细菌和植物分子伴侣的核酸结合位点有同源性。另外, 脱水素还有一些保守性稍差的富含极性氨基酸的  $\Phi$  片段和一个类似核定位(NLS)信号的序列<sup>[6]</sup>。根据 K、S 和 Y 片段的有无及数量, 可将植物脱水素基因家族分为 5 个亚族: Kn、SKn、Yn-

SKn、YnKn 和 KnS。

大多数的植物脱水素蛋白遍布于植物的多种组织中,如种子、芽、根、根尖、茎、花、叶、维管组织和胞间连丝等<sup>[7]</sup>。还发现了一些脱水素蛋白具有组织特异定位的特性,如只在保卫细胞、胞间连丝或花粉囊中表达<sup>[8]</sup>。在亚细胞水平,由于脱水素是高度可溶性蛋白,可以在细胞质中大量积累。另外,脱水素也可定位于质膜、细胞核、液泡或线粒体<sup>[9]</sup>。还有一些脱水素蛋白被预测定位于叶绿体和过氧化物体<sup>[2]</sup>。

## 2 脱水素的作用机制

在水溶液中,脱水素内部与邻近的水分子形成大量的氢键,而外部氢键比例非常低,不会形成折叠蛋白所需的疏水内芯,因而脱水素蛋白呈现出一种非结构的无序蛋白形态,没有固定的三维结构。然而,当脱水素蛋白周围的微环境发生变化,脱水素蛋白的构象也随之变化。在脱水状态下,K 片段会形成  $\alpha$ -螺旋类型的构象,带负电荷的氨基酸就会靠在螺旋的一边,疏水性氨基酸则靠在另一边,而带正电荷的氨基酸则位于极性-非极性的交界面。同时具有亲水性和疏水性的  $\alpha$ -螺旋能够和其他蛋白的脱水表面或生物膜表面发生互作。这种互作也能加固脱水素分子中  $\alpha$ -螺旋的构象,并保护其他蛋白水分的丢失<sup>[10]</sup>。

脱水素的作用具体表现在酶保护、低温保护和分子伴侣等作用上。玉米的 DHN1、拟南芥的 ERD10 和 ERD14 可以抑制柠檬酸盐合成酶和萤火虫荧光素酶的热凝结现象,减弱乙醇脱氢酶的热钝化现象<sup>[11]</sup>。菠菜<sup>[12]</sup>、小麦 WCS120<sup>[13]</sup>和桃 PCA60<sup>[14]</sup>脱水素蛋白具有低温保护作用。小麦脱水素 DHN-5 能够在离体状态下提高真菌的  $\beta$ -葡糖苷酶 (bglG) 和葡萄糖氧化酶 (GOD/POD) 的酶活性,说明脱水素具有和分子伴侣一样的功能,可以协助其他蛋白在高温和低温胁迫下更好地折叠或抑制聚合,从而起到保护其他蛋白的作用<sup>[15]</sup>。

## 3 脱水素对非生物胁迫的表达与调控

脱水素在植物胚胎发育晚期(主要是胚成熟和脱水阶段)大量积累,而在生成组织特别是那些处于发育早期的器官和处于分裂或延伸阶段的细胞(如根尖、正在延伸的茎和叶柄等部位的细胞)是很难被检测到的。但是,一旦植物处于细胞脱水状态,如干旱、渗透胁迫、盐和温度胁迫,脱水素就会在各种生长组织中大量积累。此外,植物中脱水素往往都是以基因家族的形式存在的,如拟南芥、水稻、大麦、杨

树和苹果中的家族成员分别为 10、8、13、3 和 9 个。不同成员会响应不同的胁迫,但也存在同时响应多种逆境胁迫的脱水素<sup>[16]</sup>。同一家族成员在具有不同抗逆性的种间或者品种间的表达也明显不同,如香蕉中的脱水素基因 *MusaDHN-1*<sup>[17]</sup>、小麦和大麦中的 *WCS120* 基因和 *DHN5* 基因<sup>[18]</sup>等。因此,越来越多的学者认为可以将脱水素作为评价植物抗逆性的一种分子标记。

在胁迫诱导的脱水素基因的启动子区一般都会含有 ABA 响应原件 (ABA-responsive elements, ABRE)、C-repeat/干旱响应/低温响应原件 (CRT/DRE/LTRE)、MYB 和 MYC 等调控原件。脱水素基因的表达受两种信号途径的调控: ABA-dependent 和 ABA-independent 途径。ABA-dependent 信号途径既包括 bZIP 转录激活子(可绑定于启动子区的 ABRE 原件)和 CBF4/DREB1D 转录激活子(可绑定于启动子区的 CRT/DRE/LTRE 原件),又包括可以绑定于启动子区的 MYB 和 MYC 原件上的 MYBFs 和 MYCFs<sup>[19-20]</sup>。

研究表明一些脱水素基因的表达还受翻译后修饰调控,特别是受到磷酸化的调控。磷酸化一般发生在脱水素基因的 S 片段,主要是受酪蛋白激酶 II 的调控,可能和脱水素蛋白从胞质向细胞核的转移有关。但是,也有一些相反的例子表明没有 S 片段的脱水素也能定位于细胞核<sup>[5]</sup>。磷酸化的另一个作用位点是 LXRXXS 序列,该序列能够被 SnRK2-10 激酶磷酸化<sup>[21]</sup>。磷酸化的作用主要有两个方面:一是和胁迫下的抗性有关。在干旱和盐胁迫下,受胁迫诱导的小麦 DHN-5 在两种不同抗性小麦品种中的磷酸化模式不同<sup>[22]</sup>。二是和脱水素绑定阳离子的特性密切相关。拟南芥的酸性脱水素 COR47、ERD10、ERD14V 和芹菜的液泡定位的脱水素 CaB45 在磷酸化状态下比在脱磷酸化状态下有更有效的  $Ca^{2+}$  绑定能力<sup>[23]</sup>。

## 4 脱水素基因的遗传转化

大量的遗传转化研究证实,在植物中过量表达脱水素基因可以提高植物的抗逆性。例如,过量表达杜鹃花脱水素基因可以提高拟南芥的抗低温能力<sup>[24]</sup>,在黄瓜中过量表达野生马铃薯的脱水素基因可以提高其耐低温的能力<sup>[25]</sup>。Brini 等<sup>[26]</sup>观察到在拟南芥中过量表达小麦 *DHN-5* 基因能够增强其耐盐和抗渗透胁迫的能力。还有很多研究也发现过量表达脱水素基因可以提高植物抗逆性,部分研究结果见表 1。

表1 过量表达脱水素基因对转基因植物的影响

Table 1 The effects of overexpressing dehydrin genes in transgenic plants

转基因植物 Transgenic plant	基因来源 Gene origin	对转基因植物的影响 Effect in transgenic plants	参考文献 Reference
烟草 Tobacco	甘蓝 <i>BjDHN2</i> / <i>BjDHN3</i> <i>BjDHN2</i> / <i>BjDHN3</i> in cabbage	减少电解液渗出 Decreased electrolyte leakage	[27]
草莓 Strawberry	小麦 <i>Wcor410</i> <i>Wcor410</i> in wheat	改善叶片抗冻性 Improved frost tolerance of leaves	[28]
黄瓜 Cucumber	马铃薯 <i>DHN24</i> <i>DHN24</i> in potato	改善抗冷性 Improved chilling tolerance	[25]
拟南芥 Arabidopsis	小麦 <i>DHN5</i> <i>DHN5</i> in wheat	改善渗透胁迫抗性和抗盐性 Improved tolerance to osmotic stress and salt	[21]
拟南芥 Arabidopsis	大麦 <i>Dhn3</i> / <i>Dhn4</i> <i>Dhn3</i> / <i>Dhn4</i> in barley	改善甘露醇渗透胁迫抗性 Improved tolerance to mannitol osmotic stress	[29]
拟南芥 Arabidopsis	杜鹃花 <i>RcDHN5</i> <i>RcDHN5</i> in <i>Rhododendron catawbiense</i>	增强抗冻性 Enhanced frost tolerance	[24]
烟草 Tobacco	水稻 <i>Rab16A</i> <i>Rab16A</i> in rice	增强抗旱和抗盐性 Enhanced tolerance to drought and salt stress	[30]
拟南芥 Arabidopsis	沙冬青 <i>AmDHN</i> <i>AmDHN</i> in <i>Ammopiptanthus mongolicus</i>	改善抗盐和抗旱性 Improved tolerance to salt and drought stress	[31]
拟南芥 Arabidopsis	小立碗藓 <i>PpDHNA</i> / <i>PpDHNB</i> <i>PpDHNA</i> / <i>PpDHNB</i> in <i>Physcomitrella patens</i>	改善胁迫抗性,促进开花和根系生长 Improved stress tolerance, blossom and root growth	[32]
拟南芥 Arabidopsis	仙人掌 <i>OpsDHN1</i> <i>OpsDHN1</i> in <i>Opuntia streptacantha</i>	增强抗冻性 Enhanced frost tolerance	[33]
香蕉 Banana	香蕉 <i>DHN-1</i> <i>DHN-1</i> in banana	改善抗旱和抗盐性 Improved tolerance to drought and salt stress	[21]
杨树 Poplar	杨树 <i>Pedhn</i> <i>Pedhn</i> in poplar	增强抗旱性 Enhanced drought tolerance	[34]
拟南芥 Arabidopsis	大豆 <i>SLT166</i> <i>SLT166</i> in Soybean	增强抗旱和抗冻性 Enhanced tolerance to drought and frost stress	[35]
甜薯非胚性愈伤组织 Non-embryogenic callus in sweet potato	甜薯 <i>IbLEA14</i> <i>IbLEA14</i> in sweet potato	增强抗旱和抗盐性 Enhanced tolerance to drought and salt stress	[36]
烟草 Tobacco	玉米 <i>ZmDHN2b</i> <i>ZmDHN2b</i> in maize	降低低温胁迫下的丙二醛含量和电解液渗出 Reduced malondialdehyde and electrolyte leakage under cold stress	[37]
拟南芥 Arabidopsis	苜蓿 <i>MtCAS31</i> <i>MtCAS31</i> in <i>Medicago truncatula</i>	减少气孔密度、增强抗旱性 Reduced stomatal density and enhanced drought tolerance	[38]
烟草 Arabidopsis	杜鹃花 <i>RcDhn5</i> <i>RcDhn5</i> in <i>Rhododendron catawbiense</i>	改善抗冻性 Improved frost tolerance	[39]
番茄 Tomato	番茄 <i>tas14</i> <i>tas14</i> in tomato	改善长期的抗旱和抗盐性 Improved tolerance to long-term drought and salt stress	[40]

利用基因敲除或基因沉默突变体可以从另外一个角度证明脱水素基因的作用。Saavedra 等<sup>[2]</sup>利用基因敲除技术获得一个苔藓突变体,并发现在盐处理或者渗透胁迫处理之后突变体的恢复能力明显减弱。这一结果也表明了脱水素基因的抗逆功能。

虽然大多数情况下过量表达脱水素基因可以提高植物的抗逆性,但也有一些研究发现转入脱水素基因后并没有作用,如将还魂草的几个包括脱水素在内的 LEA 蛋白转入烟草后并不能提高烟草的抗旱和抗寒能力<sup>[41]</sup>。在拟南芥中过量表达脱水素基因 *Rab18* 不能提高转基因植物的抗旱和抗冻能

力<sup>[42]</sup>,但是当把 *Rab18* 和另外一个脱水素基因 *Cor47* 共表达后却能提高转基因植物的抗冻性,而转基因植物的抗旱性依然没有改变。研究也发现,共转化脱水素基因 *Lti29* 和 *Lti30* 的转基因植株的抗冻性要远远强于单独转化这两个基因的转基因植物<sup>[26]</sup>。这些结果表明在某些条件下,一些脱水素可以通过协调作用来提高植物的抗逆性。

## 5 脱水素对生物胁迫的响应

目前对脱水素的生物胁迫响应的研究还比较少。对厚叶旋蒴苣苔的脱水素基因 *BcDh2* 的研究

表明,创伤可以诱导一些特异脱水素基因的表达<sup>[43]</sup>。可能的机理是由昆虫或者食草动物引起的创伤导致脱水,从而诱导了脱水素基因的表达。Rouse 等<sup>[44]</sup>还发现拟南芥中一个 Kn 类型的脱水素基因 *Lti30* 的启动子也受到创伤的诱导。另外,一些脱水素基因的表达也受茉莉酸和茉莉酸甲酯的诱导。Sun 等<sup>[45]</sup>发现外源低浓度水杨酸可以提高受干旱胁迫的大麦脱水素基因的表达,但是高浓度水杨酸会降低同样条件下脱水素基因的表达。Turco 等<sup>[46]</sup>还报道疫霉病可以诱导栎树中几个脱水素类似蛋白基因的表达。

通过对转化 *DHN-5* 基因的拟南芥进行转录组分析后发现,转入 *DHN-5* 基因后不仅可以提高一些与抵御非生物逆境相关的基因的表达,还能提高与植物抗病相关基因的表达。同时发现,过量表达 *DHN-5* 基因会使 3 个编码 JAZ (jasmonate-ZIM domain) 蛋白的基因表达下调,而这些蛋白是茉莉酮酸酯信号途径的反向调控因子。但是,这些转基因植物对茉莉酮酸酯的诱导响应却不如野生型<sup>[47]</sup>。这些研究结果表明,脱水素可以通过调控植物体内的抗病信号途径来影响植物抗病性。

另外,还有几个研究发现脱水素有抑制细菌生长的作用。将拟南芥 SK3 型脱水素基因 *ERD10* 在大肠杆菌中过量表达,导致细菌生长受抑制<sup>[48]</sup>;水稻 SK3 型脱水素基因也能抑制除大肠杆菌以外的其他革兰氏阳性菌的生长。研究认为这种特性与脱水素 K 片段有关,人工合成的 K 片段也能在一定程度上抑制部分革兰氏阳性菌的生长。目前认为脱水素的抗菌特性是因为 K 片段能在某些情况下形成一种转膜结构,这种转膜结构可以和细菌的细胞膜发生互作而引起细菌生长受抑,这一特性和其他抗菌多肽是一致的<sup>[49]</sup>。

虽然脱水素具有抗菌特性,但总体认为非生物抗性才是脱水素的主要功能。从某种意义上讲,脱水素的抗性功能在进化过程中不断地被选择,可能巧合地进化出一些针对在水分匮乏时期发生的病害的抗性。

## 6 金属离子绑定和清除活性氧功能

当水分从细胞内部流失后,细胞内溶质和离子浓度就会升高。离子浓度升高后会引发细胞伤害,因为高离子浓度会诱发活性氧。脱水素能螯合  $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Mn}^{2+}$  和  $\text{Zn}^{2+}$  等金属离子<sup>[27,50]</sup>,从而降低细胞内离子浓度,使植物免除活性氧的伤害。Hara 等发现柑橘的一个脱水素基因能使脂质体免

受过氧化伤害<sup>[50]</sup>,拟南芥脱水素基因 *AtHIRD11* 能够减少植物体内由  $\text{Cu}^{2+}$  诱发的活性氧<sup>[51]</sup>。脱水素能清除的活性氧种类很多,有超氧阴离子  $\text{O}_2^-$ 、单线态氧<sup>1</sup> $\text{O}_2$ 、羟基自由基  $\text{HO}^\cdot$  和过氧化氢  $\text{H}_2\text{O}_2$  等。因而脱水素也被认为是一种抗氧化物质,可以减少细胞内活性氧的产生。研究认为带电荷氨基酸和组氨酸残基的数量可能与脱水素的金属离子绑定功能有关<sup>[51]</sup>。因为磷酸化能够增加脱水素对  $\text{Ca}^{2+}$  的绑定亲和性,所以磷酸化也被认为与脱水素的金属离子绑定功能密切相关<sup>[22]</sup>。

## 7 总结与展望

脱水素被认为是 LEA 大家族中功能最为丰富的一类,这极有可能和脱水素蛋白固有的非结构特性有关。当植物遭遇不同的胁迫时,包括干旱、高盐、低温、重金属污染和生物胁迫,脱水素蛋白就会表现出分子伴侣、抗冻剂、活性氧清除和金属离子绑定等诸多特性。利用现代基因工程技术,将脱水素用于抗逆品种的筛选和培育,提高植物对逆境的耐受力,减少非生物逆境和生物逆境对农业的影响具有广阔的前景。

虽然大量的试验已经证实了脱水素的功能,但脱水素到底是通过何种分子途径来提高植物的抗性,目前还没有统一的认识。有研究认为脱水素调节抗性的功能是通过其在胞质和细胞核之间的转运来实现的,也有研究认为翻译后的磷酸化程度是脱水素抗性功能的重要调控层次。还有的研究认为脱水素序列中多个保守序列的功能不同,能与细胞中不同的靶位点互作,从而实现脱水素的抗性功能。要探明脱水素的作用机理还需要大量的试验结果来进一步证明。

总结有关脱水素的研究,可以发现大多数的试验都是针对某一特定脱水素或是某一种胁迫来开展研究。但由于脱水素在植物体内是以基因家族的形式存在的,因此,在以后的研究中应该开展大量的功能比较研究,也就是说可以在同一逆境下比较不同的脱水素的功能,或者在不同的逆境下比较同一脱水素基因的功能,这将有助于理解脱水素复杂的抗性机理。另外,脱水素与植物生物胁迫抗性之间的关系是一个值得关注的方向,将来可以开展大量工作来研究植物体内是如何通过依赖于脱水素的调控机制来响应病菌的侵袭。

### 参考文献:

[1] Dure L, Crouch M, Harada J, et al. Common amino acid sequence

- domains among the Lea proteins of higher plants[J]. *Plant Molecular Biology*, 1989, 12:475-486.
- [2] Saavedra L, Svensson J, Carballo V, et al. A dehydrin gene in *Physcomitrella patens* is required for salt and osmotic stress tolerance[J]. *Plant Journal*, 2006, 45:237-249.
- [3] Close T J, Kortt A A, Chandler P M. A cDNA-based comparison of dehydration-induced proteins (dehydrins) in barley and corn[J]. *Plant Molecular Biology*, 1989, 13:95-108.
- [4] Close T J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 97:795-803.
- [5] Alsheikh M K, Heyen B J, Randall S K. Ion binding properties of the dehydrin ERD14 are dependent upon phosphorylation[J]. *Journal of Biology Chemistry*, 2003, 278:40882-40889.
- [6] Monroy A F, Castonguay Y, Laberge S, et al. A new cold-induced alfalfa gene is associated with enhanced hardening at subzero temperature[J]. *Plant Physiology*, 1993, 102:873-879.
- [7] Rorat T, Grygorowicz W J, Rzykowski W, et al. Expression of KS-type dehydrins is primarily regulated by factors related to organ type and leaf developmental stage during vegetative growth[J]. *Planta*, 2004, 218:878-885.
- [8] Nylander M, Svensson J, Palva E T, et al. Stress-induced accumulation and tissue specific localization of dehydrins in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 45:263-279.
- [9] Borovskii G B, Stupnikova I V, Antipina A I, et al. Accumulation of dehydrin-like proteins in the mitochondria of cereals in response to cold, freezing, drought and ABA treatment[J]. *BMC Plant Biology*, 2002, 2:5.
- [10] Hara M, Terashima S, Kuboi T. Characterization and cryoprotective activity of cold-responsive dehydrin from *Citrus unshiu*[J].
- [11] Kovacs D, Kalmar E, Torok Z, et al. Chaperone activity of ERD10 and ERD14, two disordered stress related plant proteins[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147:381-390.
- [12] Kazuoka T, Oeda K. Purification and characterization of COR85 - oligomeric complex from cold acclimated spinach [J]. *Plant Cell Physiology*, 1994, 35:601-611.
- [13] Houde M, Daniel C, Lachapelle M, et al. Immunolocalization of freezing-tolerance associated proteins in the cytoplasm and nucleoplasm of wheat crown tissues[J]. *Plant Journal*, 1995, 8:583-593.
- [14] Wisniewski M, Webb R, Balsamo R, et al. Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: A dehydrin from peach (*Prunus persica*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 1999, 105:600-608.
- [15] Brini F, Saibi W, Hanin M, et al. The wheat dehydrin DHN-5 exerts a heat-protective effect on  $\beta$ -glucosidase and glucose oxidase activities[J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2010, 74:1050-1054.
- [16] Choi D W, Zhu B, Close T. The barely (*Hordeum vulgare* L.) dehydrins multigene family: sequences, allele types, chromosome assignments and expression characteristics of 11 Dhn genes of cv Dicktoo [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98:1234-1247.
- [17] Shekhawat U K S, Srinivas L, Ganapathi T R. MusaDHN-1, a novel multiple stress-inducible SK3-type dehydrin gene, contributes affirmatively to drought- and salt-stress tolerance in banana[J]. *Planta*, 2011, 234:915-932.
- [18] Kosová K, Vítámvás P, Prášilová P, et al. Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale[J]. *Biologia Plantarum*, 2013, 57(1):105-112.
- [19] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53:247-273.
- [20] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6:410-417.
- [21] Vlad F, Turk B E, Peynot P, et al. A versatile strategy to define the phosphorylation preferences of plant protein kinases and screen for putative substrates[J]. *Plant Journal*, 2008, 55:104-117.
- [22] Brini F, Hanin M, Lumbreras V, et al. Functional characterization of DHN5, a dehydrin showing a differential phosphorylation pattern in two Tunisian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties with marked differences in salt and drought tolerance[J]. *Plant Science*, 2007, 172:20-28.
- [23] Alsheikh M K, Svensson J T, Randall S K. Phosphorylation regulated ion-binding is a property shared by the acidic subclass dehydrins[J]. *Plant Cell Environment*, 2005, 28:1114-1122.
- [24] Peng Y, Reyes J L, Wei H, et al. RcDhn5, a cold acclimation responsive dehydrin from *Rhododendron catawbiense* rescues enzyme activity from dehydration effects in vitro and enhances freezing tolerance in RcDhn5-overexpressing *Arabidopsis* plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 134:583-597.
- [25] Yin Z, Rorat T, Szabala B, et al. Expression of a solanum soganandinum SK3 - type dehydrin enhances cold tolerance in transgenic cucumber seedlings[J]. *Plant Science*, 2006, 170:1164-1172.
- [26] Puhakainen T, Hess M V, Mäkelä P, et al. Overexpression of multiple dehydrin genes enhances tolerance to freezing stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54:743-753.
- [27] Xu J, Zhang Y X, Wei W, et al. BjDHNs confer heavy-metal tolerance in plants[J]. *Molecular Biotechnology*, 2008, 38:91-98.
- [28] Houde M, Dallaire S, N'Dong D, et al. Overexpression of the acidic dehydrin WCOR410 improves freezing tolerance in transgenic strawberry leaves[J]. *Journal of Plant Biotechnology*, 2004, 2:381-387.
- [29] Park S Y, Noh K J, Yoo J H, et al. Rapid upregulation of dehydrin3 and dehydrin4 in response to dehydration is a characteristic of drought tolerant genotypes in barley[J]. *Journal of Plant Biology*, 2006, 49:455-462.
- [30] RoyChoudhury A, Sengupta D N. Transgenic tobacco plants overexpressing the heterologous lea gene Rab16A from rice during high salt and water deficit display enhanced tolerance to salinity stress[J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26:1839-59.
- [31] Sun J, Nie L Z, Sun G Q, et al. Cloning and characterization of dehydrin gene from *Ammopiptanthus mongolicus* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2013, 40(3):2281-2291.
- [32] Ruibal C, Salamó I, Carballo V, et al. Differential contribution of individual dehydrin genes from *Physcomitrella patens* to salt and osmotic stress tolerance[J]. *Plant Science*, 2012, 190:89-102.

- [33] Ochoa-Alfaro A E, Rodrí'guez-Kessler M, Pe'rez-Morales M B. Functional characterization of an acidic SK3 dehydrin isolated from an *Opuntia streptacantha* cDNA library [J]. *Planta*, 2012, 235: 565-578.
- [34] Wang Y Z, Wang H Z, Li R F, et al. Expression of a SK2-type dehydrin gene from *Populus euphratica* in a *Populus tremula* × *Populus alba* hybrid increased drought tolerance [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10(46): 9225-9232.
- [35] Chung E, Cho C W, Kim K, et al. Ectopic expression of soybean KS-type dehydrin, SLT166 and SLT1629 conferred tolerance against osmotic and metal stresses of *Escherichia coli* and *Arabidopsis* [J]. *Journal of plant biotechnology*, 2009, 36(1): 38-44.
- [36] Park S C, Kim Y H, Jeong J C, et al. Sweet potato late embryogenesis abundant 14 (*lblea14*) gene influences lignification and increases osmotic-and salt stress-tolerance of transgenic calli [J]. *Planta*, 2011, 233(3): 621-634.
- [37] Xing X, Liu Y K, Kong X P, et al. Overexpression of a maize dehydrin gene, *ZmDHN2b*, in tobacco enhances tolerance to low temperature [J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, 65(1): 109-118.
- [38] Xie C, Zhang R X, Qu Y T, et al. Overexpression of MtCAS31 enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* by reducing stomatal density [J]. *New Phytologist*, 2012, 195(1): 124-135.
- [39] Arora R, Peng Y H, Karlson D, et al. Physiology of cold-hardening in *Rhododendron*: Role of a dehydrin protein from *R. catawbiense* (*RcDhn5*) in cryoprotection and improving freezing tolerance [J]. *Journal American Rhododendron Society*, 2008, SUMMER: 153-158.
- [40] Muñoz-Mayor A, Pineda B, Garcia-Abellán JO, et al. Overexpression of dehydrin tas14 gene improves the osmotic stress imposed by drought and salinity in tomato [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169, 5(15): 459-468.
- [41] Iturriaga G, Schneider K, Salamini F, et al. Expression of desiccation-related proteins from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* in transgenic tobacco [J]. *Plant Molecular Biology*, 1992, 20: 555-558.
- [42] Lång V and 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 [J]. *Plant Molecular Biology*, 1992, 20: 951-962.
- [43] Shen Y, Tang M J, Hu Y L, et al. Isolation and characterization of a dehydrin-like gene from drought-tolerant *Boea crassifolia* [J]. *Plant science*, 2004, 166: 1167-1175.
- [44] Rouse D T, Marotta R, Parish R W. Promoter and expression studies on an *Arabidopsis thaliana* dehydrin gene [J]. *FEBS Letters*, 1996, 381: 252-256.
- [45] Sun X, Xi D H, Feng H, et al. The dual effects of salicylic acid on dehydrin accumulation in water-stressed barley seedlings [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, 56: 348-354.
- [46] Turco E, Close T J, Fenton R D, et al. Synthesis of dehydrin-like proteins in *Quercus ilex* L. and *Quercus cerris* L. seedlings subjected to water stress and infection with *Phytophthora cinnamomi* [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2004, 65: 137-144.
- [47] Chini A, Fonseca S, Fernandez G, et al. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling [J]. *Nature*, 2007, 448: 666-671.
- [48] Campos F, Zamudio F, Covarrubias A A. Two different late embryogenesis abundant proteins from *Arabidopsis thaliana* contain specific domains that inhibit *Escherichia coli* growth [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2006, 342: 406-413.
- [49] Zhai C, Lan J, Wang H, et al. Rice dehydrin K-segment have in vitro antibacterial activity [J]. *Biochemistry (Moscow)*, 2011, 76: 645-650.
- [50] Hara M, Fujinaga M, Kuboi T. Radical scavenging activity and oxidative modification of citrus dehydrin [J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2004, 42: 657-662.
- [51] Hara M, Kondo M, Kato T. A KS-type dehydrin and its related domains reduce Cu-promoted radical generation and the histidine residues contribute to the radical-reducing activities [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(6): 1615-1624.

(上接第 23 页)

- [18] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修. 植物中活性氧的产生及清除机制 [J]. *生物工程学报*, 2001, 17(2): 121-124.
- [19] 郭泽建, 李德葆. 活性氧与植物抗病性 [J]. *植物学报*, 2000, 42(9): 881-891.
- [20] Tiffany L Weir, Sang-Wook Park, Jorge M Vivanco. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, (7): 472-479.
- [21] 杨淑慎, 高俊凤. 活性氧、自由基与植物的衰老 [J]. *西北植物学报*, 2001, 21(2): 215-220.
- [22] 姚月俊, 姚延涛. 华北落叶松体内超氧化物歧化酶初探 [J]. *山西农业大学学报*, 2008, 28(1): 40-44.
- [23] 魏梅红. 甲醛对芦荟 POD 酶活性的影响 [J]. *福建师范大学学报* (自然科学版), 2007, 23(4): 133-136.
- [24] 刘文革. 冷锻炼对不同倍性西瓜幼苗 SOD、POD 活性及 MDA 含量的影响 [J]. *西北植物学报*, 2004, 24(4): 578-582.
- [25] 任书杰, 张雷明, 张岁岐, 等. 氮素营养对小麦根冠协调生长的调控 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23(3): 395-400.
- [26] 程建峰, 潘晓云, 刘宜柏. 作物根系研究法最新进展 [J]. *江西农业学*, 1999, 11(4): 55-59.
- [27] 杨长明, 杨林章, 欧阳竹. 不同养分与水分管理对水稻植株根系形态及其活力的影响 [J]. *中国生态农业学报*, 2004, 10(12): 82-85.
- [28] 贺德先, 张均, 杨青华, 等. 作物根毛研究进展 [J]. *河南农业科学*, 2006, (8): 5-8.