

盐胁迫下植物的分子信号传导

刘雨坤¹, 李 聪², 韩建国¹

(1 中国农业大学 草地研究所, 北京 100094; 2 中国农业科学院 畜牧研究所, 北京 100094)

摘要:盐胁迫下,植物体内的离子浓度和渗透压发生变化,诱导其产生第二信使(如 IP_3 和活性氧分子等)。第二信使调控细胞内 Ca^{2+} 的水平,引发蛋白磷酸化级联反应,直接诱导或间接由转录因子诱导盐胁迫相关基因的表达,最终植物体表现耐受胁迫、生长受阻或死亡。

关键词:盐胁迫;信号传导

中图分类号:Q75

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2004)S2-0077-06

Plant signal transduction under salt stress

LIU Yu-kun¹, LI Cong², HAN Jian-guo¹

(1 Institute of Grassland Science, China Agricultural University, Beijing 100094, China;

2 Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: The fluctuation of ion concentration and osmosis is induced by salt stress, followed by the generation of second messengers (e.g., IP_3 and reactive oxygen species). Second messengers can modulate intracellular Ca^{2+} levels, and initiate a protein phosphorylation cascade that finally aims at proteins directly involved in cellular protection or transcription factors controlling specific sets of stress-regulated genes.

Key words: salt stress; signal transduction

盐渍土在世界各大洲均有分布,据联合国教科文组织和粮农组织的不完全统计,全世界盐渍化土壤的面积为 9.5 亿 hm^2 ^[1]。我国约有盐渍土 2 700 万 hm^2 ,其中约有 670 万 hm^2 分布于农田之中,占耕地面积的 7% 左右,主要分布在新疆、甘肃、内蒙古和东部沿海一带^[2]。盐渍化和次生盐渍化造成大面积土地被迫撂荒和植被的第一性生产力下降,限制了农业生产的发展,加剧了生态环境的恶化。

分子生物学的发展和基因工程技术的出现,使人类在增强作物抗性的基础上,提高其品质和产量成为可能。因此,对植物在盐胁迫下分子信号传导的研究就显得尤为重要。只有在对分子信号传导途径有了清楚地认识后,才有可能为提高作物耐盐性在分子水平上的操作提供理论依据。本文综述了近年来该领域研究的最新进展,为加快抗盐基因工程

研究,培育抗逆作物的高新品种,提供理论依据。

1 Na^+ 进入植物体

植物细胞质膜内外的电位差约为 -140 mV ,有利于 Na^+ 被动转运到细胞内。在盐胁迫下,细胞外 Na^+ 的浓度很高。由于浓度差和电位差的双重作用, Na^+ 大量“涌入”细胞质。参与 Na^+ 向膜内运输的蛋白质包括: K^+-Na^+ 共转运蛋白 HKT1^[3,4] 和非选择型的阳离子通道蛋白^[5]等。此外,在一些物种中(如水稻),相当一部分的 Na^+ 可通过蒸腾作用,由质外体途径进入植物体中^[6]。

2 盐胁迫下信号的发生

盐胁迫会破坏细胞的离子和渗透压的动态平衡。过多的 Na^+ 和 Cl^- 会改变蛋白质的构象和质膜

的电位差,而渗透压胁迫会使细胞膨压减小,细胞萎缩^[7].因此,细胞中积累的离子(Na^+ 和 Cl^-)和膨压的变化,都可以作为盐胁迫的信号,使质膜上的离子通道蛋白和离子结合蛋白发生响应.当 Na^+ 浓度很高时, Na^+ 可以通过非特异性离子通道进入细胞内,使质膜发生去极化.质膜极性的变化也可以用来作为盐胁迫的传导信号,同时会激活 Ca^{2+} 通道^[8].膨压的消失导致细胞体积的变化和质壁分离,当质膜从细胞壁收缩时,其上的受体激酶、离子通道蛋白、跨膜蛋白和整合素类蛋白会发生构象上的变化,这种变化也可作为盐胁迫的传导信号.细胞的微管和微丝连接着不同的器官,它们能感应细胞胁迫下细胞体积的变化,并把这种变化作为信号传导到其他的感应部件.此外,盐胁迫下会诱导植物体内产生、积累脱落酸^[9]和活性氧分子^[10].

3 Ca^{2+} 信号及SOS信号传导

胞液中 Ca^{2+} 浓度的变化,是冷、旱和盐胁迫的信号^[8,11].在盐胁迫发生5~10 s后, Ca^{2+} 浓度发生波动,这种波动持续1~10 min,因此, Ca^{2+} 离子的浓度被认为是盐胁迫早期一个传导信号^[11,12].参与 Ca^{2+} 跨膜转运的蛋白质主要有: Ca^{2+} -ATPase、 $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ 反向转运蛋白和 Ca^{2+} 通道蛋白,其中,前面2个参与输出 Ca^{2+} ,而 Ca^{2+} 通道蛋白参与载入 Ca^{2+} ^[8].在液泡膜上,三磷酸肌醇(IP_3)和环腺苷二磷酸核糖(cADPR)调控 Ca^{2+} 转运通道^[13,14];在内质网膜上,cADPR和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸盐(NADP^+)调控 Ca^{2+} 转运通道^[14,15].

Na^+ 的转运作用受 Ca^{2+} 影响. Ca^{2+} 浓度增大可降低 Na^+ 在根和芽中的积累^[5],同时减弱盐胁迫造成的 K^+ 外流现象^[6]. Ca^{2+} 对于 Na^+ 、 K^+ 的作用主要是通过SOS信号传导途径来调控的.盐胁迫下胞液中 Ca^{2+} 的浓度增加,一个由SOS3基因编码的钙结合蛋白感应到这个信号^[16,17].SOS3激活丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶SOS2,并与之结合^[18,19].二者组成的复合物可调控SOS1基因的表达^[20],SOS1是编码质膜上 Na^+/H^+ 反向转运蛋白的基因^[21],它自身可以增强酵母的耐盐性.但当SOS3、SOS2与SOS1共同表达时,能显著地提高酵母的耐盐性.过量表达SOS1的转基因拟南芥与野生型相比,木质部蒸腾流(transpiration stream)和芽中的 Na^+ 含量都降低,这表明 Na^+ 在根细胞中的排出和在植物体中长距离的转

运受SOS1的调控^[20].除了参与正向调控SOS1基因的活性,将 Na^+ 排出体外,SOS3-SOS2激酶复合体还可以负向抑制 K^+/Na^+ 共转运蛋白HKT1的活性,减少 Na^+ 的载入^[7].

此外,SOS信号传导途径还参与 Na^+ 的液泡“仓储”. Na^+ 在液泡中的“仓储”可降低 Na^+ 在胞质中的浓度,调解渗透压,有利于从盐溶液中吸收水分^[22]. Na^+ 泵入液泡“仓储”是由 Na^+/H^+ 反向转运蛋白利用液泡膜上的 H^+ -ATPase和 H^+ -焦磷酸酶(H^+ -PPase)共同作用产生的电化学梯度来实现的^[23].盐胁迫诱导 H^+ -ATPase基因^[24]和液泡上 Na^+/H^+ 反向转运蛋白基因^[25]的表达.在拟南芥中,*AtNHX1*编码液泡膜上 Na^+/H^+ 反向转运蛋白.过量表达*AtNHX1*的转基因拟南芥表现出比对照更强的耐盐性^[23].*AVP1*编码液泡膜上的 H^+ -焦磷酸酶,该基因转化植株液泡中 Na^+ “仓储”能力增强,在叶片中保持相对较高的水分含量,比野生型对照更耐盐^[26].

4 磷脂信号传导系统

作为细胞与周围环境的动态屏障,质膜对于外部信号的感应和传导起着重要的作用.在渗透压逆境下,质膜内磷脂作为前体物在酶的作用下,产生多种次级产物,作为信号传导给其他受体,使植物体发生应答.

参与磷脂信号传导系统的酶主要是磷脂酶C(PLC).PLC催化质膜中的磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸(PIP_2)水解,产生第二信使分子三磷酸肌醇(IP_3)和甘油二酯(DAG). IP_3 激活 Ca^{2+} 通道,使细胞内游离 Ca^{2+} 增加;而DAG激活蛋白激酶,被磷酸为磷脂酸(PA),PA是重要的信号分子. IP_3 的前体物 PIP_2 由磷脂酰肌醇-4-磷酸5激酶催化合成,在拟南芥中,编码该酶的基因*PIP5K*,在高渗或ABA处理下被诱导表达,促进 PIP_2 的合成^[27].同样,拟南芥中编码PLC的基因*AtPLC1*受盐或干旱胁迫的诱导^[28].在保卫细胞中, IP_3 诱导胞质内 Ca^{2+} 的增加,引发气孔的关闭^[8].

许多研究表明,高渗环境中,植物体内 IP_3 浓度迅速增加^[29-31],施用外源ABA也可达到类似的结果^[32,33]. IP_3 瞬时的积累对于盐胁迫的信号传导起着重要的作用.肌醇多磷酸-5-磷脂酶(*Ins5Pase*)参与 IP_3 的降解,产生肌醇-1,4-二磷酸盐^[34].在

拟南芥中过量表达编码 Ins5Pase 的基因 *AtP5P1I*, 降低了 ABA 诱导下 IP_3 的累积水平, 同时一些受 ABA 诱导基因(如 *RD29A*、*KIN1* 和 *RD22*)的表达水平也下降^[35].

5 蛋白激酶传导系统

除了与 Ca^{2+} 相关的蛋白激酶调控途径外, 植物体也使用其他的磷蛋白来传导非生物胁迫的信号. 高渗环境中, 酵母中的 HOG1 MAPK 途径被激活, 产生调渗物质(如甘油), 来维持渗透压的平衡^[36]. 在植物中也存在类似的调控途径.

参与丝裂原活化蛋白激酶调控体系的激酶包括, 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)、MAPK 激酶(MAPKK)和 MAPKK 激酶(MAPKKK). 盐胁迫激活 MAPKKK, 并增强其基因的表达. 通过磷酸化催化核心的苏氨酸或丝氨酸, MAPKKK 激活 MAPKK. 激活的 MAPKK 同时磷酸化 MAPK 的 TXY 的共有序列中的苏氨酸或丝氨酸, 来激活 MAPK.

不同程度的胁迫可能引发不同的 MAPK 信号传导途径. 在苜蓿细胞中, SIMK(46-kD MAPK)对中度渗透胁迫发生应答^[37]. 在高渗下(>750 mM NaCl), SIMK 不再被激活, 而另一个相对较小的激酶被激活, 表明在不同的胁迫水平, 发生不同的激酶应答反应. 在烟草细胞中, 一个与 SIMK 类似的 MAP 激酶水杨酸诱导激酶(SIPK)由高渗胁迫激活^[38]. 此外, 在苜蓿中和烟草中发现有 MAPKK 来激活 SIMK 或 SIPK^[39,40].

MAPK 参与活性氧分子(ROS)的信号传导. 在拟南芥中, H_2O_2 激活 ANP1(MAPKKK), ANP1 引发由包括 2 个 MAPK(*AtMPK3*, *AtMPK6*)在内的磷酸化级联反应. 烟草中组成型表达 ANP1 的类似物 NPK1, 会增强多种非生物胁迫(包括盐胁迫在内)的耐受性^[41].

在拟南芥中, 核苷二磷酸激酶 2(*AtNDPK2*)可正向地调控由 H_2O_2 诱导的 MAPK 级联反应^[42]. 在转基因植物中过量表达 *AtNDPK2*, 可降低活性氧分子水平, 而在 *AtNDPK2* 的突变体中, 活性氧分子水平明显高于野生型对照. *AtNDPK2* 的调控作用是通过与 *ATMPK3* 和 *ATMPK6* 的互作实现的. *ATMPK3* 和 *ATMPK6* 可由 H_2O_2 激活, 但在 *AtNDPK2* 突变体中, 二者对 H_2O_2 的应答减弱; 而过量表达 *AtNDPK2* 的拟南芥, 可以增强由活性氧分子造成的多种非生物胁迫

的耐受性, 表明 *AtNDPK2* 可在植物中正向调控由 H_2O_2 诱导的 MAPK 信号传导.

与 *AtNDPK2* 相反, MAPK 磷酸酯酶 1(MKP1)负向调控由 H_2O_2 诱导 MAPK 级联反应. MKP1 和 3 种参与盐胁迫的信号传导的 MAPK(MPK6, MPK3 和 MPK4)发生互作^[43-45]. MAP1 的缺失或 MAP1 磷酸酶的失活, 都可增强对盐耐受性.

6 盐胁迫与 ABA 的合成与降解

盐胁迫下诱导 ABA 在植物体内积累, 积累的量与组织类型有关: 在根中, 是离子胁迫和渗透胁迫共同作用的结果; 而在叶中主要是渗透作用的结果^[9].

ABA 可通过 Ca^{2+} 来调控气孔的开关和相关基因的表达^[46,47]. ABA 对于气孔的调控作用的认识主要是通过拟南芥 *OSM1* 位点的研究. *OSM1* 编码一个 SNARE 类的蛋白^[48]. SNARE 蛋白的作用是调控 Ca^{2+} 、 Cl^- 通道的活性和保卫细胞的容积^[47]. 在 *OSM1* 突变体中, ABA 对气孔的调解功能受到削弱. 同时在土壤的盐胁迫下, *OSM1* 突变体易发生萎蔫、存活率降低^[48].

在盐胁迫下, ABA 参与调控渗透胁迫应答基因和离子转运蛋白. ABA 可以诱导许多胚胎发生后期富集蛋白(LEA 蛋白)的表达, 这类蛋白包括 RD、ERD、KIN 和 RAB. 这种诱导作用在对 *LOS5* 和 *LOS6* 位点缺失试验中得到证实. 在 *LOS5* 中, 许多胁迫应答基因, 如 *RD29A*、*COR15*、*COR47* 和 *RD22*, 在盐胁迫下的表达受到削弱或完全没有应答^[49]. 而在施用外源 ABA 后, 盐诱导的 *RD29A* 表达恢复到野生型的水平, 证明了 ABA 对 LEA 类蛋白的诱导作用^[49]. 类似的, 在 *LOS6* 中, 渗透胁迫下, *RD29A*、*COR15A*、*KIN1* 和 *COR47* 的诱导水平低于野生型^[50]. 同时发现, *LOS6* 中 ABA 的合成减弱. 研究表明, *LOS6* 编码玉米黄素环氧酶(ZEP)^[50], 后者参与催化 ABA 的生物合成.

7 转录因子

转录因子又称为反作用因子, 是能够与真核基因启动子区域顺式作用元件发生特异性相互作用的 DNA 结合蛋白, 通过它们之间与其他蛋白之间的相互作用, 激活或抑制转录^[51]. 近年来, 先后从高等植物中分离出一系列调控盐胁迫相关基因表达的转录因子, 包括 DREB2B^[52]、OSBZ8^[53]、TRAB1^[54]、

AREB1^[55,56]等. 主要属于 AP2、bZIP 类,调控 *rd29A*、*Em*、*Osem*、*rd29B* 等受 ABA 或盐诱导基因的表达.

8 信号传导途径的协同作用

盐胁迫发生后,植物体的受体发生感应,并产生第二信使(如 IP_3 和活性氧分子等). 二级信号调控细胞内 Ca^{2+} 的水平,引发蛋白磷酸化级联反应,直接诱导盐胁迫相关基因的表达或间接由转录因子诱导,最终植物体表现耐受胁迫、生长受阻或死亡.

9 结束语

盐胁迫下的信号传导是多基因参与的复杂过程,虽然一些信号或胁迫受体仍有待进一步研究鉴定,但许多与盐胁迫相关的基因和信号传导组分已被确认,它们在转基因植物中的过量表达表现出对盐胁迫的耐受性;这使得生物技术提高盐胁迫耐受性的可行性增大. 相信不久的将来,盐害这一世界难题,会随着信号传导研究的深入,最终成为历史.

参考文献:

- [1] 利容千,王建波. 植物逆境细胞及生理学[M]. 武汉: 武汉大学出版社,2002. 191.
- [2] 赵明范. 世界土壤盐渍化现状及研究趋势[J]. 世界林业研究,1997,2:84-86.
- [3] RUS A, YOKOI S, SHARKHUU A, et al. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na^+ entry into plant roots [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98:14 450-14 155.
- [4] MASER P, ECKELMAN B, VAIDYANATHAN R, et al. Altered shoot/root Na^+ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na^+ transporter AtHKT1[J]. FEBS Lett, 2002, 531:157-161.
- [5] AMTMANN A, SANDERS D. Mechanisms of Na^+ uptake by plant cells[J]. Adv Bot Res, 1999, 29:75-112.
- [6] YEO A R, FLOWERS S A, RAO G, et al. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow[J]. Plant Cell Environ, 1999,22:559-565.
- [7] HIRT H, SHINOZAKI K. Plant responses to abiotic stress [M]. Berlin: Springer Verlag, 2003. 243.
- [8] SANDERS D, BROWN L C C, HARPER J F. Communicating with calcium[J]. Plant Cell, 1999, 11: 691-706.
- [9] JIA W, WANG Y, ZHANG J. Salt-stress-induced ABA accumulation is more sensitively triggered in roots than in shoots [J]. J Exp Bot,2002, 53: 2 201-2 206.
- [10] SMIMOFF N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation[J]. New Phytol,1993, 125: 27-58.
- [11] KNIGHT H, TREWAVAS A J, KNIGHT M R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity[J]. Plant J,1997,12:1 067-1 078.
- [12] LYNCH J, POLITO V S, LAUCHLI A. Salinity stress increase cytoplasmic Ca activity in maize root protoplasts[J]. Plant Physiol, 1989, 90:1 271-1 274.
- [13] ALLEN G J, MUIR S R, SANDERS D. Release of Ca^{2+} from individual plant vacuoles by $InsP_3$ and cyclic ADP-ribose[J]. Science,1995,268:735-737.
- [14] WU Y, KAZMA J, MARECHAL E, et al. Absciscic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants [J]. Science, 1997, 278:2 126-2 130.
- [15] NAVAIZO L, BEWELL M A. Siddiqua A, et al. Calcium release from the endoplasmic reticulum of higher plants elicited by the NADP metabolite nicotinic acid adenine dinucleotide phosphate[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000,97: 8 693-8 698.
- [16] APSE M P, AHARON G S, SNEDDEN W S, et al. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in *Arabidopsis* [J]. Science, 1999 ,285:1 256-1 258.
- [17] GOLLDACK D, DICTZ K J. Salt-induced expression of vacuolar H^+ -ATPase in the common ice plant is developmentally controlled and tissue specific[J]. Plant Physiol, 2001, 125: 1 643-1 654.
- [18] SHI H, ZHU J K. Regulation of expression of vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene AtNHX1 by salt stress and ABA [J]. Plant Mol Biol, 2002,50:543-550.
- [19] GAXIOLA R A, LI J, UNDURRAGA S, et al. Drought-and salt-tolerant plants result from overexpression of the AVP1 H^+ -pump[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98:11 444-11 449.
- [20] HIRAYAMA T, OHTO C, MIZOGUCHI T, et al. A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proc Natl Acad Sci USA,1995,92:3 903-3 907.
- [21] MIKAMI K, KATAGIRI T, LUCHI S, et al. A gene encoding phosphatidylinositol 4-phosphate 5-kinase is induced by water stress and absciscic acid in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant J, 1998,15:563-568.
- [22] XIONG L, LEE H, ISHITANI M, et al. Regulation of osmotic stress-responsive gene expression by the *LOS6/ABA1*

- locus in *Arabidopsis* [J]. *J Biol Chem*, 2002, 277: 8 588 – 8 569.
- [23] 刘 强, 张贵友, 陈受宜. 植物转录因子的结构与调控作用[J]. *科学通报*, 2000, 45: 1 465 – 1 474.
- [24] LIU Q, KASUGA M, SAKUMA Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA-binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 1998, 10: 1 391 – 1 406.
- [25] NAKAGAWA H, OHMIYA K, HATTORI T. Arice bZIP protein, designated OSBZ8, is rapidly induced by abscisic acid [J]. *Plant J*, 1996, 9: 217 – 227.
- [26] HOBO T, KOWYAMA Y, HATTORI T. AbZIP factor, TRAB1, interacts with VP1 and mediates abscisic acid-induced transcription [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 15 348 – 15 353.
- [27] LIU J, ISHITANI M, HALFTER U, et al. The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 3 735 – 3 740.
- [28] SHI H, LEE B H, WU S J. Overexpression of a plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long distance Na^+ transport in plants [J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 465 – 477.
- [29] TESTER M, DAVENPORT R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants [J]. *Ann Bot*, 2003, 91: 503 – 527.
- [30] CRAMER G R, LÄUCHLI A, POLITO V S. Displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the plasmalemma of root cells—a primary response to salt stress [J]. *Plant Physiology*, 1985, 79: 207 – 211.
- [31] ISHITANI M, LIU J, HALFTER U, et al. SOS3 function in plant salt tolerance requires myristoylation and calcium-binding [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 1 667 – 1 677.
- [32] LIU J, ZHU J K. A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance [J]. *Science*, 1998, 280: 1 943 – 1 945.
- [33] HALFTER U, ISHITANI M, ZHU J K. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 3 730 – 3 734.
- [34] SHI H, ISHITANI M, KIM C, et al. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na^+/H^+ antiporter [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 6 896 – 6 901.
- [35] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6: 441 – 445.
- [36] DEWALD D B, TORABINEJAD J, JONES C A, et al. Rapid accumulation of phosphatidylinositol 4, 5-bisphosphate and inositol 1, 4, 5-trisphosphate correlates with calcium mobilization in salt-stressed *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2001, 126: 759 – 769.
- [37] SANCHEZ J P, CHUA N H. *Arabidopsis* PLC1 is required for secondary responses to abscisic acid signals [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 1 143 – 1 154.
- [38] XIONG L, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 165 – 183.
- [39] MUNNIK T, LIGTERINK W, MESKIENE I, et al. Distinct osmosensing protein kinase pathways are involved in signaling moderate and severe hyperosmotic stress [J]. *Plant J*, 1999, 20: 381 – 388.
- [40] MIKOLAJCZYK M, OLUBUNMI S A, MUSZYNSKA G, et al. Osmotic stress induces rapid activation of a salicylic acid-induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 165 – 178.
- [41] HEILMANN I, PERERA I Y, GROSS W, et al. Changes in phosphoinositide metabolism with days in culture affect signal transduction pathways in *Galdieria sulphuraria* [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119: 1 331 – 1 339.
- [42] TAKAHASHI S, KATAGIRI T, HIRAYAMA T, et al. Hyperosmotic stress induced a rapid and transient increase in inositol 1, 4, 5-trisphosphate independent of abscisic acid in *Arabidopsis* cell culture [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 214 – 222.
- [43] LEE Y, CHOI Y B, SUH J, et al. Abscisic acid-induced phosphoinositide turnover in guard cell protoplasts of *Vicia faba* [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110: 987 – 996.
- [44] XIONG L, LEE B H, ISHITANI M, et al. FIERY1 encoding an inositol polyphosphate 1-phosphatase is a negative regulator of abscisic acid and stress signaling in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 2001, 15: 1 971 – 1 984.
- [45] MAJERUS P W. Inositol phosphate biochemistry [J]. *Annu Rev Biochem*, 1992, 61: 225 – 250.
- [46] KIEGERL S, CARDINALE F, SILIGAN C, et al. SIMKK, a mitogen-activated protein kinase (MAPK) kinase, is a specific activator of salt stress-induced MAPK, SIMK [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 2 247 – 2 258.
- [47] LIU Y, ZHANG S, KLESSIG D F. Molecular cloning and characterization of a tobacco MAP kinase kinase that interacts

- with SIPK[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2000, 13: 118 – 124.
- [48] KOVTUN Y, CHIU W L, TENA G, et al. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 2 940 – 2 945.
- [49] MOON H, LEE B, CHOI C, et al. NAP kinase 2 interacts with two oxidative stress-activated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 358 – 363.
- [50] ULM R, ICHIMURA K, MIZOGUCHI T, et al. Distinct regulation of salinity and genotoxic stress responses by *Arabidopsis* MAP kinase phosphate 1[J]. *EMBO J*, 2002, 21: 6 483 – 6 493.
- [51] MIZOGUCHI T, IRIE K, HIRAYAMA T, et al. A gene encoding a mitogen-activated protein kinase kinase kinase is induced simultaneously with genes for a mitogen-activated protein kinase and an S6 ribosomal protein kinase by touch, cold, and water stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 765 – 769.
- [52] ICHIMURA K, MIZOGUCHI T, YOSHIDA R, et al. Various abiotic stresses rapidly activate *Arabidopsis* MAP kinases ATMPK4 and ATMPK6[J]. *Plant J*, 2000, 24: 655 – 665.
- [53] LEUNG J, GIRAUDAT J. Absciscic acid signal transduction[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, 49: 199 – 222.
- [54] SCHROEDER J I, ALLEN G J, HUGOUVIEUX V, et al. Guard cell signal transduction[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52: 627 – 658.
- [55] ZHU J K, GONG Z, ZHANG C, et al. OSM1/SYP61: a syntaxin protein in *Arabidopsis* controls abscisic acid-mediated and non-abscisic acid-mediated responses to abiotic stress[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 3 009 – 3 028.
- [56] XIONG L, ISHITANI M, LEE, et al. The *Arabidopsis* *LOS5/ABA3* locus encodes a molybdenum cofactor sulfuryase and modulates cold and osmotic stress responsive gene expression[J]. *Plant Cell*, 2001, 13, 2 063 – 2 083.

【责任编辑 李晓丹】