

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00666

干旱胁迫条件下马铃薯耐旱品种宁蒗 182 叶片蛋白质组学分析

章玉婷^{1,2,3}, 周德群³, 苏源⁴, 余萍^{1,2}, 周晓罡^{1,2}, 姚春馨^{1,2}

1. 云南省农业科学院生物技术与种质资源研究所, 昆明 650223;
2. 云南省农业生物技术重点实验室, 昆明 650223;
3. 昆明理工大学环境科学与工程学院, 昆明 650093;
4. 昆明学院生命科学与技术系, 昆明 650214

摘要: 开展马铃薯抗旱分子机理的研究对培育马铃薯抗旱品种, 减少干旱造成的损失至关重要。文章利用双向电泳技术对云南地方耐旱马铃薯品种宁蒗 182 在干旱与正常处理条件下叶片表达差异蛋白质组进行对比研究。经电泳图谱分析和 MALDI-TOF-TOF/MS 质谱鉴定获得 12 个表达差异蛋白点, 并进行了功能分类。结果发现, 在差异蛋白中具有保护马铃薯光和系统以及线粒体正常运转的酶类; 调节该植株对环境胁迫响应的信号传导以及调控其组织内 N、C 运输系统的功能蛋白, 这些蛋白在受到干旱胁迫时表达量均升高。这一结果揭示出该类蛋白是马铃薯在干旱条件下产生的耐受相关蛋白。文章为阐释马铃薯抗旱品种通过多种路径和水平的调控提高其抗性的分子机理提供了理论依据。

关键词: 干旱胁迫; 双向电泳; 耐旱品种; 蛋白质组

Proteome analysis of potato drought resistance variety in Ninglang 182 leaves under drought stress

ZHANG Yu-Ting^{1,2,3}, ZHOU De-Qun³, SU Yuan⁴, YU Ping^{1,2}, ZHOU Xiao-Gang^{1,2},
YAO Chun-Xin^{1,2}

1. Biotechnology and Genetic Germplasm Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650223, China;
2. Key Laboratory of Agricultural Biotechnology of Yunnan Province, Kunming 650223, China;
3. Environmental Science and Engineering Faculty, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650093, China;
4. Life Science and Technology Faculty, Kunming University, Kunming 650214, China

Abstract: It is utmost important to cultivate potato variety with drought resistance to reduce arid loss by research progress on potato drought resistance molecular mechanism. A comparative study with differences in protein group analysis of potato drought resistance variety in Ninglang 182 leaves was carried out by using two-dimensional gel electrophoresis during drought and normal processing conditions. There were 12 differentially expressed protein spots identified by Electro-

收稿日期: 2012-09-05; 修回日期: 2013-02-02

基金项目: 云南省高层次人才引进工程(编号: 2010C1120), 国家自然科学基金项目(编号: 31060021)和云南省自然科学基金项目(编号: 2006C0062M, 2008ZC100M)资助

作者简介: 章玉婷, 硕士研究生, 专业方向: 植物蛋白质组学。Tel: 13529150431; E-mail: hetao4455@163.com

通讯作者: 周晓罡, 硕士, 副研究员, 专业方向: 植物病原微生物生物技术。E-mail: zxcg88@163.com

网络出版时间: 2013-2-4 11:39:28

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130204.1139.001.html>

phoresis and MALDI-TOF-TOF/MS analysis. The function classification of these proteins results that the potato varieties to drought tolerance could be improved through the protection of photosynthesis and mitochondria, regulation of the signal transduction induced under environmental stress and regulation of plant tissue N and C transport system, these proteins expression were increased under drought. The results showed that these proteins are the drought resistance associated proteins of potato variety in Ninglang 182. This study provided a theoretical basis of the molecular mechanism of improving drought tolerance in order to expound the potato drought resistance variety through multiple paths and the level regulation.

Keywords: drought stress; two-dimensional gel electrophoresis; drought resistance variety; proteomics

干旱是对世界粮食安全最具威胁性的环境因素之一^[1]。马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是世界及我国重要的粮食作物。在我国及发展中国家,其种植地域多为干旱和半干旱地区。由于可直接导致马铃薯生长和品质的显著下降,干旱使这些地区马铃薯产量的损失超过了其总产量的 30%^[2]。干旱对马铃薯产业的发展具有严重的制约作用^[3]。培育抗旱品种是目前减少马铃薯干旱损失的重要手段^[4]。对这些品种抗旱机制的研究对于持续保证和提高马铃薯在干旱地区的产量及品质具有重要意义。

国内外对马铃薯抗旱机理的研究已在形态学和生理学及基因表达变化学等方面获得进展。焦志丽等^[5]研究表明,干旱可使马铃薯幼苗的株高、茎粗、单株叶面积、地上部鲜重等参数下降而对其生长有明显的抑制作用;在干旱胁迫下,马铃薯幼苗可以通过提高细胞抗氧化酶活性,有效清除活性氧对膜脂损伤而维持膜的稳定性。马铃薯叶片中的光合系统可受到干旱引发的破坏而影响其光合作用,叶片气孔导度的降低也可影响其蒸腾作用^[6]。多酚是抗氧化剂,能够保护植物在受到环境胁迫时避免受到伤害。马铃薯块茎内多酚合成相关基因的表达可通过干旱诱导的蔗糖通量改变而上调^[7]。目前利用蛋白质组学开展马铃薯对干旱响应机制的研究还报道甚少。本研究以具有较强耐旱能力的云南马铃薯地方品种宁蒍 182 为材料,试图通过该品种在干旱与正常培养条件下的比较蛋白质组学研究初步揭示其抗旱的分子机制,为进一步改良马铃薯抗旱品种提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 材料

云南马铃薯地方耐旱品种宁蒍 182,由云南省

农业科学院生物技术与种质资源研究所提供。在温室内进行培养,分别以正常浇水为对照组,及只浇一次出苗水为干旱处理。待马铃薯苗期生长至 4 叶时,截取处理和对照组主茎上第三片叶进行总蛋白质提取。

1.2 方法

1.2.1 马铃薯叶片总蛋白质的提取

参照苏源等^[8]的方法,利用改进的三氯乙酸(TCA)/丙酮沉淀法提取总蛋白。分别取处理和对照组马铃薯叶片 1 g 液氮研磨后将其悬浮于 30 mL 10%TCA/丙酮溶液中过夜。15 000 r/min、4℃离心 20 min,弃上清。沉淀用-20℃预冷的 30 mL 80%丙酮溶液悬浮,-20℃静置 2 h。15 000 r/min、4℃离心 20 min,弃上清,重复上述操作 3 次。沉淀真空抽干后与裂解液按 1 mg:15 μL 的比例混匀,室温溶解 1 h 后离心(12 000 r/min、20℃、15 min)取上清加入 4 倍体积-20℃预冷的丙酮(含 1% DTT 和 1% PMSF),-20℃静置 1 h 后 12 000 r/min、4℃离心 20 min,弃上清。重复上述操作两次。加 ddH₂O(含 1% DTT),12 000 r/min、4℃离心 20 min 弃上清得蛋白质沉淀。将该蛋白质用裂解液(7 mol/L 尿素、2 mol/L 硫脲、4% CHAPS、1% DTT、0.3% Biolyte)溶解后用 Bradford 法进行蛋白质定量^[9]。

1.2.2 双向电泳

IPG 胶条上样量为 600 μg,被动水化 16 h 后,按照设定程序(250 V, 0.5 h; 500 V, 0.5 h; 1 000 V, 0.5 h; 8 000 V, 4 h; 8 000 V, 67 000 Vh; 500 V, 4 h)在 Ettan IPGphor II 等电聚焦电泳系统中进行等电聚焦。电泳结束后,将胶条置于 5 mL 平衡液(6 mol/L 尿素、50 mmol/L Tris-HCl pH8.8、30%甘油、2%SDS、0.002%

溴酚蓝、1% DTT)中平衡 15 min; 然后移至 5 mL 平衡液 (6 mol/L 尿素、50 mmol/L Tris-HCl pH8.8、30%甘油、2%SDS、5% IAA、0.002%溴酚蓝)中平衡 15 min。将胶条转移至 12.0%聚丙烯酰胺凝胶板上, 加 1% 琼脂糖封胶后在 Ettan DALT six 电泳仪上进行电泳。在 16°C 条件下, 用 10 mA/胶电泳 0.5 h 后, 30 mA/胶恒流 12 h 至电泳结束。凝胶采用改进的考马斯亮蓝染色法^[10] 染色。双向电泳实验重复 3 次。

1.2.3 图像分析

染色后的凝胶在 Image Scanner 扫描仪上进行扫描, 图像分辨率为 300 dpi。扫描后图像用 PDQuest 7.4(Bio-rad)软件分析, 通过背景消减、蛋白质点的检测和匹配及差异表达量的比较后将表达量上调或下调 2 倍以上的蛋白质点视为表达量差异点。

1.2.4 质谱鉴定

在该凝胶上将获得的差异蛋白质取出脱色、酶解后, 采用 ABI 公司的串联飞行时间质谱仪(4800 Plus MALDI TOF/TOF Analyzer)分析。将获得的质谱数据通过 Mascot 程序(<http://www.matrix-science.com>) 在 NCBI nr(NCBI-National center for biotechnology information non-redundant database)上进行检索。符合质谱鉴定要求的蛋白质序列在 Gene ontology 数据库中 (<http://amigo.geneontology.org/cgi-bin/amigo/blast.cgi>)中进行功能分类^[11]。

2 结果与分析

2.1 双向电泳图谱分析

蛋白质双向电泳结果示例见图 1, 差异点的局

部放大见图 2。在对照组检测到的平均蛋白质点数为 506 ± 25 个, 干旱处理组为 712 ± 64 个。电泳结果发现有 15 个差异蛋白, 并且这些蛋白与对照相比表达量均上调。从中选出分离效果较好及丰度较高的 12 个蛋白质点进行质谱鉴定。

2.2 质谱鉴定

12 个表达差异的蛋白质经质谱分析后通过 Mascot 检索, 结果见表 1。根据其序列在 Gene ontology 中功能分类分析的结果, 这些蛋白按照其参与的生物学过程又分为应激相关蛋白、代谢相关蛋白以及运输相关蛋白 3 种类型。

3 讨论

已有植物对干旱响应蛋白质组学研究表明, 植物主要通过应激响应、代谢及发育的相关机制调整以适应胁迫因素造成的影响。其中, 对光和作用系统的保护、消除由胁迫产生的氧爆发对细胞膜的破坏等是植物抵抗胁迫影响的主要途径^[12,13]。本研究通过对马铃薯叶片蛋白质的提取方法、不同的蛋白质样品电泳上样量和 IPG 胶条 pI 范围对双向电泳图谱的影响开展研究, 结果表明采用改进的三氯乙酸(TCA)/丙酮法, 上样量为 600 μ g, 采用 pI 4-7、24 cm 的 IPG 胶条可获得高分辨率的电泳图谱。优化后的方法可用于马铃薯叶片总蛋白质双向电泳的试验研究, 目前尚未见报道。

对干旱胁迫处理的马铃薯宁蒗 182 叶片进行初步的蛋白质组学研究, 获得了 12 个差异蛋白。对该差异蛋白进行质谱鉴定, 发现这些蛋白具有应激、代谢以及运输等功能。目前笔者开展的该项研究在

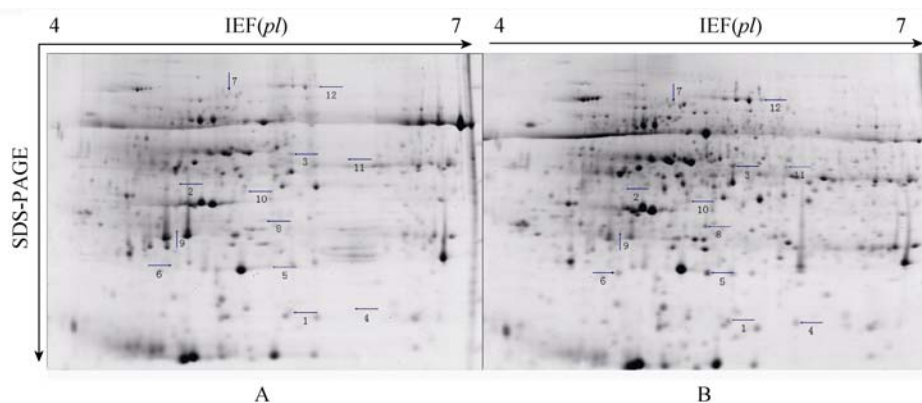


图 1 蛋白质双向电泳结果示例

A: 对照组; B: 干旱处理组。IEF: 等点聚焦电泳; SDS-PAGE: 十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳; pI: 等电点; 4-7: 等电点分离的范围。

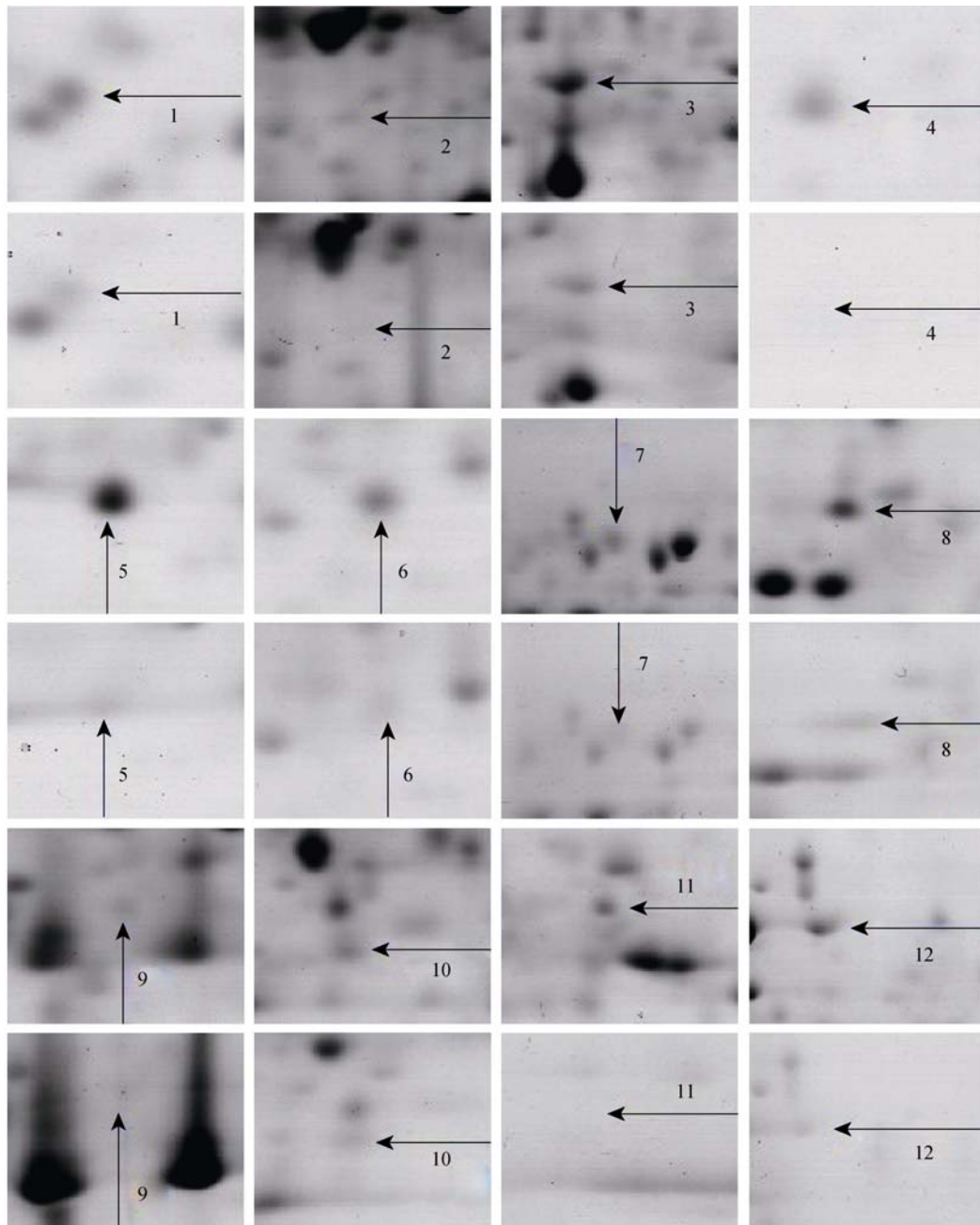


图 2 干旱处理组与对照组表达量差异点局部放大图

1: 核苷二磷酸激酶 2: 类 SGT1 蛋白; 3: Rubisco 活化酶; 4: II 类小热休克蛋白 LE-HSP17.6; 5: 假定 Kunitz 型块茎转化酶抑制剂前体; 6: 线粒体小热休克蛋白; 7: 类 FTSH 蛋白前体; 8: Harpin 结合蛋白 1; 9: 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶小亚基前体; 10: 天冬氨酸蛋白酶; 11: 肉桂醇脱氢酶 9; 12: 转酮醇酶。

国内外尚属首次。通过该项本研究, 建立了马铃薯叶片蛋白质的双向电泳技术体系, 发现了与马铃薯耐旱相关的蛋白, 针对这些蛋白的深入研究, 将为耐旱相关基因的发掘利用奠定基础。

3.1 光和系统及线粒体保护蛋白

Rubisco 活化酶通过改变 1,5-二磷酸核酮糖羧化

酶/加氧酶(Rubisco)活性位点的构象而使其能够快速羧化而避免被酶解^[14]。在甜菜(*Beta vulgaris*)叶片受到干旱胁迫时其表达量提高, 可保护 Rubisco 活性而使光和作用系统避免受到破坏^[15]。

Rubisco 及其小亚基在受到干旱胁迫时其酶活性及再生的速度均会有快速的下降而使羧化作用受

表 1 马铃薯叶片差异蛋白的 MALDI-TOF-TOF/MS 鉴定结果

蛋白点应激	登录号	蛋白质名称	分子量(kDa)/等电点(pI)	分值	匹配的肽段数	覆盖率(%)
1	gi 75298577	核苷二磷酸激酶 2	17.83/6.50	391	11	61.60
2	gi 51989576	类 SGT1 蛋白	32.50/5.04	66	5	32.50
3	gi 312064704	Rubisco 活化酶	36.06/5.72	511	14	66.40
4	gi 350534974	II 类小热休克蛋白 LE-HSP17.6	17.70/6.12	140	8	64.60
5	gi 18140071	假定 Kunitz 型块茎转化酶抑制剂前体	22.20/5.57	113	3	13.00
6	gi 350539261	线粒体小热休克蛋白	22.20/5.02	122	14	80.50
8	gi 38679329	Harpin 结合蛋白 1	27.45/5.55	592	11	50.20
代谢						
7	gi 350535467	类 FTSH 蛋白前体	47.83/5.36	168	15	26.00
9	gi 170504	核酮糖-1,5 -二磷酸羧化酶小亚基前体	26.99/5.03	150	8	52.20
11	gi 225431407	肉桂醇脱氢酶 9	35.83/6.05	100	5	16.40
运输						
10	gi 109675118	天冬氨酸蛋白酶	30.77/5.45	168	6	16.50
12	gi 2501356	转酮醇酶	48.61/5.90	356	24	38.50

限最终导致光和系统功能的下降^[11]。该蛋白质在水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)及燕麦(*Avena sativa* L.)等植物干旱敏感品种在干旱胁迫下表达量均下调^[12]。因此,该蛋白质表达量的提高对于减少干旱对光和系统造成的损伤提高植物的耐旱力有重要作用。

小热休克蛋白(包括 II 类小分子热休克蛋白和线粒体小热休克蛋白)能够与变性蛋白质结合形成聚合体而减少逆境对植物造成的损害。在植物叶片中存在的这些分子伴侣能够保护光和系统和线粒体在干旱和氧胁迫等条件下避免受到破坏^[16,17]。在水稻中过量表达该类蛋白质能够提高其对干旱的耐受性^[18]。

肉桂醇脱氢酶是合成植物细胞壁组分中木质素的关键酶。该酶表达量的上调可促进植物细胞壁的形成而在促进玉米(*Zea mays* L.)和甘薯(*Ipomoea batatas*)等植物发育及提高干旱及致伤等胁迫的耐受性中发挥重要的功能^[19,20]。

3.2 胁迫响应信号传导蛋白

核苷二磷酸激酶 2(NDPKs)能够被环境胁迫产生的细胞内 H₂O₂ 诱导通过 MAPK (Mitogen-activated protein kinase) 级联途径而调节植物对环境胁迫响应的信号传导^[21]。过量表达该酶能够提高甘薯对干旱、高盐和冷害的抗性^[22]。

蛋白酶能够通过与其靶标蛋白酶的结合同步调控其活

性而参与多种生物学反应。Kunitz 型块茎转化酶抑制剂属于丝氨酸蛋白酶抑制剂家族,分别是萝卜和拟南芥盐和干旱胁迫的响应蛋白质^[23]。在马铃薯叶片中能够被干旱及乙烯等影响因子诱导而响应表达^[24]。

Harpin 结合蛋白能够被作为植物病原菌激发子的 Harpin 蛋白质、干旱和 UV 等非生物胁迫因子诱导产生。这可能与它们之间均利用 H₂O₂ 进行信号传导有关^[25]。Tai 等^[26]在利用 PEG 对玉米叶片干旱处理的比较蛋白质组学研究发现 Harpin 结合蛋白 1 在玉米叶片受到干旱胁迫时表达量提高。

FtsH(Filamentation temperature sensitive H)能够编码膜结合的金属蛋白酶而调控热休克蛋白的转录。提高其表达量可促进对环境因子应激反应相关的热休克蛋白形成。该基因在拟南芥对热胁迫的抗性响应中发挥了关键作用^[27]。在干旱胁迫下马铃薯抗旱及干旱敏感品系的叶片和根系里的 FtsH 表达量明显提高,但前者表达量升高的速度超过后者^[28]。

3.3 运输相关蛋白

天冬氨酸蛋白酶通过对细胞内和胞间蛋白质的水解而在植物的胁迫响应、程序化死亡和再生中发挥重要作用^[29]。在干旱处理后的菜豆抗旱及干旱敏感品系叶片中该酶的表达量均上调,这可能与植株内 N 的移动运输相关并且敏感品系表达量提高速度和强度均超过抗旱品系^[30]。

转酮醇酶是植物光和系统中卡尔文循环的关键

酶, 能够可逆地催化乙醇醛在酮糖和醛糖间的转移而在核酸、碳水化合物、氨基酸及脂类的合成中发挥重要作用^[31]。干旱胁迫下其在水稻叶片中表达量下调, 组织内 C 的运输及代谢可能被干旱抑制^[32]。上调其表达量将有助于植物耐旱力的提高。

本实验针对马铃薯抗旱品种进行了干旱处理的比较蛋白质组学实验, 初步揭示了马铃薯抗旱品种通过多种路径和水平的调控提高其抗性的分子机理。后续将系统开展马铃薯耐旱和敏感品种在干旱胁迫下比较蛋白质组学研究, 以便更全面地分析马铃薯的抗旱机制。

参考文献(References):

- [1] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture*, Springer, 2009: 153–188. [DOI](#)
- [2] Schafleitner R. Growing more potatoes with less water. *Tropical Plant Biol*, 2009, 2(3–4): 111–121. [DOI](#)
- [3] Levy D. Tuber yield and tuber quality of several potato cultivars as affected by seasonal high temperatures and by water deficit in a semi-arid environment. *Potato Res*, 1986, 29(1): 95–107. [DOI](#)
- [4] Byun MO, Kwon HB, Park SC. Recent advances in genetic engineering of potato crops for drought and saline stress tolerance. *Advances in Molecular Breeding toward Drought and Salt Tolerant Crops*, Springer, 2007: 713–737. [DOI](#)
- [5] 焦志丽, 李勇, 吕典秋, 王晶英. 不同程度干旱胁迫对马铃薯幼苗生长和生理特性的影响. *中国马铃薯*, 2011, 25(6): 329–333. [DOI](#)
- [6] Cruscio CAC, Pulz AL, Lemos LB, Soratto RP, Lima GPP. Effects of silicon and drought stress on tuber yield and leaf biochemical characteristics in potato. *Crop Sci*, 2009, 49(3): 949–954. [DOI](#)
- [7] André CM, Schafleitner R, Legay S, Lefèvre I, Aliaga CA, Nomberto G, Hoffmann L, Hausman JF, Larondelle Y, Evers D. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. *Phytochemistry*, 2009, 70(9): 1107–1116. [DOI](#)
- [8] 苏源, 余萍, 孔垂思, 蔡翌阳, 杨静, 刘林, 李成云. 小麦幼苗根、茎和叶蛋白质双向电泳的初步研究. *分子植物育种*, 2011, 9(49): 1366–1372. [DOI](#)
- [9] Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem*, 1976, 72(1): 248–254. [DOI](#)
- [10] Angelika G, Andreas K, Carsten L, Florian W, Walter W. Two-dimensional electrophoresis with immobilized pH gradients for proteome analysis. Technical University of Munich, München, Germany, 2007: 51–52. [DOI](#)
- [11] Eilbeck K, Lewis SE, Mungall CJ, Yandell M, Stein L, Durbin R, Ashburner M. The Sequence Ontology: a tool for the unification of genome annotations. *Genome Biol*, 2005, 6(5): R44. [DOI](#)
- [12] Roy A, Rushton PJ, Rohila JS. The potential of proteomics technologies for crop improvement under drought conditions. *Crit Rev Plant Sci*, 2011, 30(5): 471–490. [DOI](#)
- [13] 钱刚, 平军娇, 张珍, 罗素元, 李学英, 杨明镇, 张达. 大麦 *Dhn6* 基因的克隆、蛋白质结构预测与干旱胁迫表达模式. *遗传*, 2011, 33(3): 270–277. [DOI](#)
- [14] Ramachandra Reddy A, Chaitanya KV, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol*, 2004, 161(11): 1189–1202. [DOI](#)
- [15] Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J. Plant proteome changes under abiotic stress-contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *J Proteomics*, 2011, 74(8): 1301–1322. [DOI](#)
- [16] Mahmood T, Safdar W, Abbasi BH, Naqvi SMS. An overview on the small heat shock proteins. *Afr J Biotechnol*, 2009, 9(7): 927–939. [DOI](#)
- [17] Heckathorn SA, Downs CA, Coleman JS. Small heat shock proteins protect electron transport in chloroplasts and mitochondria during stress. *Amer Zool*, 1999, 39(6): 865–876. [DOI](#)
- [18] Sato Y, Yokoya S. Enhanced tolerance to drought stress in transgenic rice plants overexpressing a small heat-shock protein, sHSP17.7. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(2): 329–334. [DOI](#)
- [19] Hu Y, Li WC, Xu YQ, Li GJ, Liao Y, Fu FL. Differential expression of candidate genes for lignin biosynthesis under drought stress in maize leaves. *J Appl Genet*, 2009, 50(3): 213–223. [DOI](#)
- [20] Kim YH, Bae JM, Huh GH. Transcriptional regulation of the cinnamyl alcohol dehydrogenase gene from sweet potato in response to plant developmental stage and environmental stress. *Plant Cell Rep*, 2010, 29(7): 779–791. [DOI](#)
- [21] Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, Takahashi F, Narusaka Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9(4): 436–442. [DOI](#)
- [22] Kim YH, Lim S, Yang KS, Kim CY, Kwon SY, Lee HS, Wang X, Zhou ZL, Ma DF, Yun DJ, Kwak SS. Expression of *Arabidopsis NDPK2* increases antioxidant enzyme ac-

- tivities and enhances tolerance to multiple environmental stresses in transgenic sweet potato plants. *Mol Breeding*, 2009, 24(3): 233–244. [DOI](#)
- [23] Huang YM, Xiao BZ, Xiong LZ. Characterization of a stress responsive proteinase inhibitor gene with positive effect in improving drought resistance in rice. *Planta*, 2007, 226(1): 73–85. [DOI](#)
- [24] Kang SG, Choi JH, Suh SG. A leaf-specific 27 kDa protein of potato Kunitz-type proteinase inhibitor is induced in response to abscisic acid, ethylene, methyl jasmonate, and water deficit. *Mol Cells*, 2002, 13(1): 144–147. [DOI](#)
- [25] Desikan R, Mackerness SAH, Hancock JT, Neill SJ. Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol*, 2001, 127(1): 159–172. [DOI](#)
- [26] Tai FJ, Yuan ZL, Wu XL, Zhao PF, Hu XL, Wang W. Identification of membrane proteins in maize leaves, altered in expression under drought stress through polyethylene glycol treatment. *Plant Omics*, 2011, 4(5): 250–256. [DOI](#)
- [27] Chen JP, Burke JJ, Velten J, Xin ZG. FtsH11 protease plays a critical role in *Arabidopsis* thermotolerance. *Plant J*, 2006, 48(1): 73–84. [DOI](#)
- [28] 范敏, 金黎平, 黄三文, 谢开云, 刘庆昌, 屈冬玉. 马铃薯 SoFtsH 基因全长 cDNA 克隆与在干旱条件下表达研究. *作物学报*, 2007, 33(11): 1748–1754. [DOI](#)
- [29] Simões I, Faro C. Structure and function of plant aspartic proteinases. *Eur J Biochem*, 2004, 271(11): 2067–2075. [DOI](#)
- [30] Contour-Ansel D, Torres-Franklin ML, Zuily-Fodil Y, de Carvalho MH. An aspartic acid protease from common bean is expressed 'on call' during water stress and early recovery. *J Plant Physiol*, 2010, 167(18): 1606–1612. [DOI](#)
- [31] Henkes S, Sonnewald U, Badur R, Flachmann R, Stütt M. A small decrease of plastid transketolase activity in antisense tobacco transformants has dramatic effects on photosynthesis and phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell*, 2001, 13(3): 535–551. [DOI](#)
- [32] Ji KX, Wang YY, Sun WN, Lou QJ, Mei HW, Shen SH, Chen H. Drought-responsive mechanisms in rice genotypes with contrasting drought tolerance during reproductive stage. *J Plant Physiol*, 2012, 169(4): 336–344. [DOI](#)