

盐胁迫对拟南芥 *AtPUB18* 基因的 诱导表达及其启动子分析

张新宇¹, 赵兰杰², 李艳军¹, 孙 杰¹, 刘永昌^{1*}

(1 石河子大学 农学院/新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832000; 2 石河子大学 生命科学学院, 新疆石河子 832000)

摘 要: 用 300 mmol/L NaCl 处理拟南芥幼苗, 分别于处理后 0、1、2、4、8、16、24、48 h 通过 Northern Blot 检测其 *AtPUB18* 基因的表达量。结果显示: 拟南芥 *AtPUB18* 基因的表达量受高盐胁迫的诱导而升高, 于处理后 4 h 表达量达到最高, 处理后 16 h 表达量最低。采用 PCR 技术克隆 *AtPUB18* 的启动子, 序列为 1 974 bp; 序列分析发现启动子内含有大量与非生物胁迫相关的顺式作用元件, 如 HSE、LTR、MBS 及 ABRE; 将启动子克隆到表达载体 pCambia1300-221-GUS 中, 驱动报告基因 *GUS* 表达。组织化学染色结果表明, 未经过高盐处理的幼苗中 *GUS* 基因表达水平很低; 300 mmol/L NaCl 处理后 *GUS* 基因表达量显著升高。研究表明, *AtPUB18* 的表达受高盐胁迫诱导, 且 *AtPUB18* 基因的启动子是一个盐胁迫诱导型启动子。

关键词: 拟南芥; 盐胁迫; *AtPUB18* 基因; 启动子

中图分类号: Q786; Q789 **文献标志码:** A

Expression of *AtPUB18* after Salt Stress Treatment and Analysis of Its Promoter from *Arabidopsis thaliana*

ZHANG Xinyu¹, ZHAO Lanjie², LI Yanjun¹, SUN Jie¹, LIU Yongchang^{1*}

(1 College of Agronomy, Shihezi University/Key Oasis Eco-Agriculture Laboratory of Production and Construction Group, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 2 College of Life Science, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China)

Abstract: Young seedlings were treated by 300 mmol/L NaCl and harvested after being treated for 0, 1, 2, 4, 8, 16, 24 and 48 hours for RNA extraction. Northern Blot was performed to check the expression of *AtPUB18*. The result showed that the expression was induced by high salinity stress and reached the peak after treatment for 4 h followed by decreasing to the lowest level after 16 h treatment. PCR was performed to clone the promoter of *AtPUB18* which is composed of 1 974 bp. Analysis of the sequence of this promoter displayed that many cis-elements associated with abiotic stress localized in promoter, such as HSE, LTR, MBS and ABRE. The promoter were cloned into pCambia1300-221-GUS to drive the expression of *GUS*. Histochemical staining revealed that the expression level of *GUS* without salt treatment was very low, but the expression of *GUS* became much stronger after 4 h of 300 mmol/L NaCl treatment. Our results manifested that the expression of *AtPUB18* can be induced by salt stress and the promoter of *AtPUB18* is a high salinity-induced promoter.

收稿日期: 2013-10-11; 修改稿收到日期: 2013-11-25

基金项目: 兵团博士资金专项(2013BB003); 石河子大学高层次人才启动项目(RCZX201218)

作者简介: 张新宇(1978-), 男, 在读博士研究生, 助理研究员, 主要从事棉花遗传育种及功能基因组学研究。E-mail: zhxy@shzu.edu.cn

* 通信作者: 刘永昌, 博士, 副教授, 主要从事棉花遗传育种及棉花功能基因组学研究。E-mail: liuyongchang2003@126.com

Key words: *Arabidopsis thaliana*; salt stress; *AtPUB18*; promoter

植物生活在外界环境中,时时刻刻都受到周围环境的影响。当环境不适合植物生长发育时就会对植物产生胁迫,例如高盐、干旱、低温、高温或重金属污染等等^[1]。由于不能像动物一样通过移动来趋利避害,所以植物进化出一套完整机制来应对这些胁迫。当植物受到高盐胁迫时大量胁迫相关基因的表达量上调,从而增强离子的运输能力、提高细胞的渗透势或清除活性氧自由基等等,最终提高植物的成活率^[2]。

高盐胁迫是最重要的非生物胁迫之一,严重影响了农作物的产量和品质。统计数据显示大约 20% 的耕地和 50% 的灌溉土地不同程度地受到盐胁迫的影响^[3]。通过传统手段改良农作物耐盐性费时费力,远远不能满足生产需要。随着分子生物学的发展,很多与植物抗盐相关的基因被克隆出来,如 *SOS1*、*SOS2*、*SOS3*、*NHX*、*HKT* 等^[1-2]。这些基因的克隆及功能研究使得通过转基因手段提高作物的耐盐性成为可能。转基因技术主要是从转录水平调控基因的表达,达到改变受体植物性状的目的。启动子是调控基因表达的重要顺式作用元件,在基因表达过程中起着重要作用^[4]。启动子分为组成型启动子和特异型启动子,其中组成型启动子调控的基因表达水平恒定,不同组织间差别不大,也不受外界诱导;特异型启动子包括组织特异性启动子和诱导型启动子。诱导型启动子在正常条件下不启动基因转录,在特定条件刺激下才能大幅度提高基因表达水平^[4-5]。已报道的转基因研究中所用到的启动子主要为花椰菜病毒 35S 启动子,是一个组成型高效强启动子。很多基因过量表达后,植物出现矮化、早衰、不育或败育等生长缺陷,从而限制了众多基因资源的应用^[6]。诱导型启动子仅在特定条件下驱动下游基因进行表达,可以避免持续高表达抗逆基因而引起的植物生长缺陷。拟南芥 U-box 泛素连接酶基因 *AtPUB18* 参与了拟南芥对高盐胁迫的响应,与其同源基因 *AtPUB19* 双突变后降低了植物对高盐胁迫的敏感性^[7]。本研究发现 *AtPUB18* (*At1G10560*) 基因在高盐诱导后表达量明显升高,推测其启动子可能为盐诱导型启动子,进而对该基因的启动子进行了克隆和序列分析。同时利用 *AtPUB18* 的启动子在野生型拟南芥中驱动 *GUS* 报告基因的表达,研究高盐胁迫下该启动子的特异性及启动能力,以期找到一个高盐诱导型启动子,为通过

转基因技术培育耐盐新品种提供有力工具。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 植物材料 实验材料为野生型(生态型为 Columbia-0)拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)。将拟南芥种子用 10% 次氯酸钠进行表面消毒 15~20 min,再用灭菌蒸馏水冲洗种子 3~5 次。灭菌后的种子用含有 0.2% 琼脂粉的培养基重悬,播种在 1/2 MS 固体培养基。4 °C 处理 2~3 d 后,放入标准培养间进行培养。

1.1.2 菌株、质粒及试剂 大肠杆菌 *XL1-blue*、农杆菌 *EHA105*、植物表达载体 pCambia1300-221-GUS 由本实验室保存。实验中所用的限制性内切酶和 T₄ DNA 连接酶购自 TaKaRa 公司; *Taq* 酶购自北京天根公司;凝胶回收试剂盒购自博迈得 (Biomed) 公司;克隆载体 pEASY-Blunt 购自全式金公司,其他化学试剂均为国产或进口分析纯。

1.2 方法

1.2.1 RNA 的提取及杂交 取 300 mmol/L NaCl 处理拟南芥幼苗,分别于处理后 0、1、2、4、8、16、24 和 48 h 采样,采用热酚法提取拟南芥总 RNA^[8]。每个样品取 10 μg RNA 用于杂交分析,通过琼脂糖凝胶电泳分离总 RNA,转移到硝酸纤维素膜上,紫外交联后进行 Northern Blot,用³²P 标记的 *AtPUB18* 探针检测基因表达量。扩增探针所用引物为 P₁ (AGAGATAGATGCAGAACGGTTAGATG) 和 P₂ (TAGTCTCGTCTCTGTTTTAGCTCCTTC)。

1.2.2 *AtPUB18* 基因启动子序列的克隆及测序

从 TAIR (The *Arabidopsis* Information Resource) 中获得了 *AtPUB18* 基因 ATG 前 1 974 bp 的启动子序列。根据 *AtPUB18* 启动子和 pCambia1300-221-GUS 载体的序列,利用 VectorNTI 软件设计带有 *Hind* III 和 *Xba* I 酶切位点的特异引物 P₃ (TGAAGCTTTGTGCTTTGGTTCATGATG) 和 P₄ (ACTCTAGAGCTGCTATGACTTTGTAGAT)。以拟南芥基因组 DNA 为模板进行 PCR 扩增,扩增条件为 94 °C 预变性 5 min,94 °C 变性 30 s,58 °C 退火 30 s,72 °C 延伸 1 min 40 s,30 个循环,72 °C 延伸 10 min。PCR 产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳分离后,切胶。利用凝胶回收试剂盒回收目的片段,连入克隆载体 pEASY-Blunt 进行测序。

1.2.3 *AtPUB18* 基因启动子的序列分析 选取 *AtPUB18* 起始密码子 ATG 前 1 974 bp 的序列在线分析其包含的顺式作用原件 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)。

1.2.4 *AtPUB18* 基因启动子载体构建及拟南芥的转化 用 *Hind*Ⅲ 和 *Xba* I 酶切 pCambia1300-221-GUS 和含有目的片段的 pEASY-Blunt 克隆载体, 回收目的片段与载体片段。利用 T₄ DNA 连接酶 22 °C 连接过夜, 转化大肠杆菌 XL1-Blue, 提取并鉴定重组质粒。酶切鉴定正确的载体转入农杆菌 EHA105, 通过农杆菌介导的拟南芥花序抽真空遗传转化方法转化野生型拟南芥^[9]。

1.2.5 转基因拟南芥筛选及盐胁迫处理 利用潮霉素对转基因拟南芥 T₂ 代种子进行筛选, 鉴定出的纯和转基因株系用于盐胁迫处理和组织化学染色分析。将固体 1/2 MS 培养基中培养 2 周左右的拟南芥移植到液体 1/2 MS 中, 24 h 后更换含有 300 mmol/L NaCl 的新鲜培养基, 处理 4 h 后取样, 用于组织化学染色。同时, 用不含有 NaCl 的培养基处理的幼苗作为对照。将处理后的幼苗浸泡在染色液中 (0.2 mol/L NaH₂PO₄ · H₂O, 3.9 mL; 0.2 mol/L Na₂HPO₄ · 2H₂O, 6.1 mL; 100 mmol/L X-gluc, 200 μL), 放置于 37 °C 30 min (取决于染色情况), 用 75% 乙醇脱色至透明。

2 结果与分析

2.1 *AtPUB18* 高盐胁迫下的表达模式

为了研究 *AtPUB18* 在高盐胁迫下的表达模式, 通过 Northern Blot 检测盐胁迫处理后基因的表达水平。结果 (图 1) 显示, 拟南芥未经过诱导时, *AtPUB18* 转录水平很低。而高盐处理后, *AtPUB18* 表达量明显升高, 而且表达水平随处理时间的延长先增加再降低, 然后又增加。在处理 4 h 达到顶峰, 处理后 16 h 表达量最低。实验结果表明, *AtPUB18* 基因表达量受高盐胁迫的诱导。

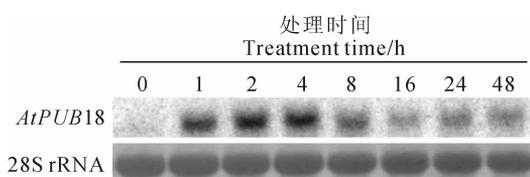


图 1 *AtPUB18* 在 300 mmol/L NaCl 处理不同时间的表达分析

Fig. 1 The expression of *AtPUB18* in response to NaCl under different time periods

2.2 *AtPUB18* 启动子片段的扩增与序列分析

AtPUB18 是一个盐胁迫诱导的基因, 所以推测该基因启动子可能为盐诱导型启动子。利用特异引物进行 PCR 扩增, 克隆 *AtPUB18* 启动子。PCR 产物通过 1% 琼脂糖凝胶电泳分离出一条约 2 kb 的特异条带 (图 2)。回收目的片段, 连接至克隆载体 pEASY-Blunt 中进行测序。

通过 plantcare (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 预测其中包含的顺式作用元件, 结果发现 *AtPUB18* 的启动子内除了含有启动子必需的核心元件 CAAT-box 和 TATA-box 外, 还包含很多与胁迫相关的元件, 部分顺式作用元件与非生物胁迫相关, 部分与生物胁迫相关。非生物胁迫相关调控元件包括调控 ABA 反应的 ABRE; 与低温胁迫相关的 LTR; 干旱胁迫诱导的 MYB 转录因子结合位点、热激反应调控元件 HSE 及参与防护和胁迫的富含 TC 的顺式作用元件。有 2 个与生物胁迫相关的顺式调控元件, 一个是响应真菌刺激的 Box-W1, 另一个是参与水杨酸反应的 TCA 元件。除了与胁迫相关的顺式调控元件外, 还发现了参与光响应的元件, 主要包括 ACE、Box 4、G-Box、GAG-motif、I-box、MNF1、Sp1 及 MYB 结合位点 (表 1)。通过对 *AtPUB18* 启动子的序列分析推测 *AtPUB18* 的启动子可能是一个胁迫诱导型的启动子。

2.3 *AtPUB18* 启动子表达载体的构建与重组子的酶切鉴定

将 *AtPUB18* 的启动子克隆至 pCambia1300-221-GUS 载体中驱动 GUS 基因表达 (图 3)。由于

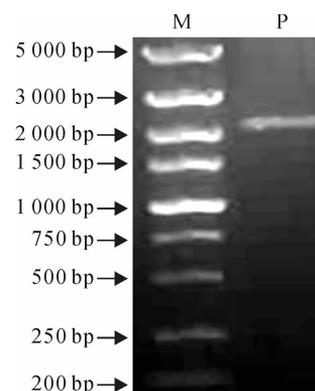


图 2 拟南芥 *AtPUB18* 启动子的扩增
M. Marker DS5000; P. PCR 扩增产物

Fig. 2 Amplification of *AtPUB18* promoter from *Arabidopsis thaliana*

M. Marker DS5000; P. PCR amplification of *AtPUB18* promoter

表 1 拟南芥 *AtPUB18* 的启动子区包含的顺式调控元件Table 1 Cis-acting elements in promoter of *AtPUB18*

元件 Element	位置 Site	功能 Function	数量 Number
ABRE	-184; -254; -1679	脱落酸响应元件 ABA responsiveness	3
ACE	-252	光响应元件 Light responsiveness	1
AuxRR-core	-1136; -1305	生长素响应元件 Auxin responsiveness	2
Box 4	-408; -640; -867; -1132	光响应元件 Light responsiveness	4
Box-W1	-902	真菌激活子响应元件 Fungal elicitor responsiveness	1
G-Box	-186; -270; -254; -304; -672; -1679	光响应元件 Light responsiveness	6
GATA-motif	-1766	光响应元件 Light responsiveness	1
GARE-motif	-691	赤霉素响应元件 Gibberellin-responsiveness	1
HSE	-341; -791	热激元件 Heat stress responsiveness	2
I-box	-1779	光响应元件 Light responsiveness	1
LTR	-386	低温响应元件 Low-temperature responsiveness	1
MBS	-1311; -1665	干旱诱导的 MYB 结合位点 Drought-inducible MYB binding site	2
MNF1	-703	光响应元件 Light responsiveness	1
Sp1	-799; -1795	光响应元件 Light responsiveness	2
TC-rich repeats	-1289; -1446	防御和胁迫响应元件 Defense and stress responsiveness	2
TCT-motif	-1157	光响应元件 Light responsiveness	1
MRE	-1007	光反应的 MYB 结合位点 Light associated MYB binding site	1

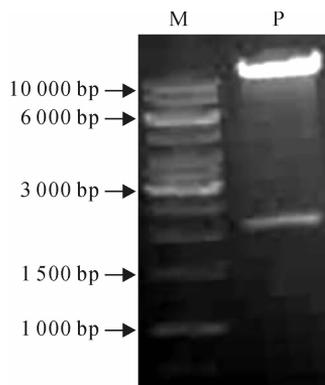


图 3 *AtPUB18* 启动子重组质粒酶切鉴定
M. 1 kb DNA ladder; P. 重组质粒的双酶切产物

Fig. 3 Identification of recombinant plasmid containing *AtPUB18* promoter by digestion
M. 1 kb DNA ladder; P. Recombinant plasmid digested with *Hind* III and *Xba* I

在 PCR 引物中引入了 *Hind* III 和 *Xba* I 酶切位点, 筛选出阳性重组子后, 双酶切检测目的片段是否连入载体。酶切产物通过 1% 琼脂糖凝胶电泳进行分离, 结果出现 2 条带: 一条带大小约为 11 kb, 与载体片段大小相一致; 另一条带大小约为 2 kb, 与启动子片段大小相一致(图 3), 表明 *AtPUB18* 的启动子成功克隆至 pCambia1300-221-GUS 载体中。

2.4 转基因拟南芥在盐胁迫下的组织化学染色分析

为了研究 *AtPUB18* 启动子在高盐胁迫下的特

异性及启动能力, 将构建的 *AtPUB18* 启动子表达载体转化野生型的拟南芥, 得到纯和转基因株系, 高盐处理后观察报告基因表达情况。结果(图 4)表明, 未经高盐处理时, 报告基因在幼苗中表达微弱, 主要在根中表达, 尤其是在根尖中的表达量很高(图 4, a, c)。经过 NaCl 处理后, 无论在幼苗的地上部分还是地下部分, *GUS* 基因的表达量均明显上调。但与根中的表达相比, 报告基因在在地上部位的表达量上调更为明显(图 4, b, d)。以上结果表明, *AtPUB18* 的启动子为高盐诱导的特异型启动子。在正常条件下, *AtPUB18* 的启动子驱动下游基因进行微弱表达, 可以避免持续高表达抗盐基因而引起的植物生长缺陷; 在高盐条件下, 该启动子可以明显增强下游基因的表达量, 从而增强转基因植物耐盐性。

3 讨论

高盐胁迫是一种危害农作物生长发育, 影响作物产量和品质的重要非生物胁迫。转基因技术可以突破传统育种的局限性, 为作物分子育种提供一条更有效的途径。作为基因表达调控的重要组成部分, 启动子决定了基因表达的时间、空间和强度, 也是农作物转基因研究中的重要工具^[10]。虽然以前应用的 35S 启动子能够持续高效表达目的基因, 提高了抗逆性, 但往往阻碍植物生长发育^[11]。研究表明利用组成型启动子 35S 驱动 *DREB* 过表达可以

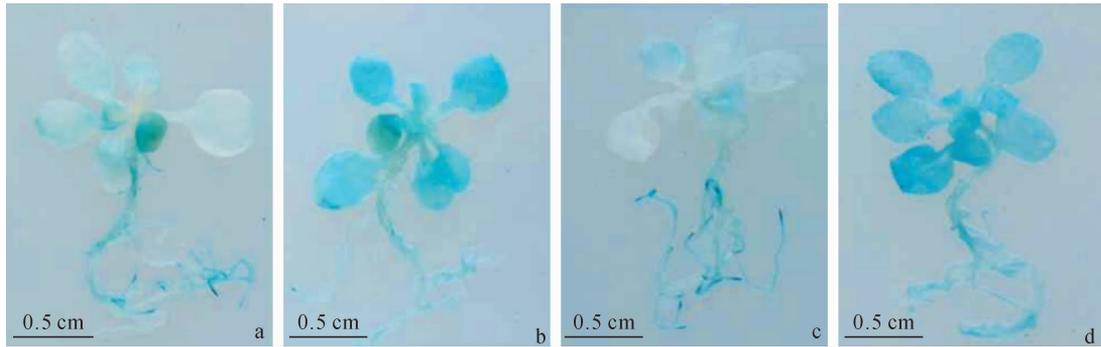


图4 转基因拟南芥高盐胁迫后组织化学染色分析

a、c. 对照, 1/2 MS 培养液处理的幼苗; b、d. 含 300 mmol/L NaCl 的 1/2 MS 培养液处理 4 h 的幼苗

Fig. 4 The histochemical GUS assay of transgenic *Arabidopsis* after high salinity stress

a and c represent plants treated by liquid 1/2 MS without NaCl as control; b and d represent plants treated by liquid 1/2 MS with 300 mmol/L NaCl for 4 h

提高拟南芥的抗逆性,但却影响了拟南芥的生长和育性;改用胁迫诱导基因 *RD29A* 的启动子驱动 *DREB* 表达不但提高了植物的耐逆性也没有对植株造成负面影响^[12]。在水稻中组成型表达 *NAC6* 在提高抗逆性的同时也影响水稻的生长和产量,但用胁迫诱导的 *LTP* 基因的启动子既能够提高水稻耐逆性又不会造成减产^[13]。在农作物的分子育种中,利用盐胁迫诱导型启动子驱动抗逆基因在农作物中表达是改良作物的耐逆性的有效方法,因此挖掘盐胁迫诱导的高效启动子成为目前研究的热点问题之一。

目前已经鉴定的诱导型启动子很多,包括光诱导启动子、激素诱导启动子、非生物胁迫诱导启动子及生物胁迫诱导启动子^[14]。很多研究仅仅局限在启动子在一种或两种条件下的启动能力,如甘薯 *SWPA2* 的启动子受到氧化胁迫的诱导,但对于低温或激素的响应没有报道^[15];水稻 *LEA3-1* 的启动子能够在干旱的条件下驱动基因表达,但在高盐、低温和激素处理条件下的驱动能力也未有报道^[16]。序列分析发现 *AtPUB18* 的启动子中含有多个与非

生物胁迫及 ABA 应答相关的顺式作用原件,如 HSE、LTR、MBS 及 ABRE。为了详细研究 *AtPUB18* 启动子的盐胁迫特异性,利用该启动子在拟南芥中驱动报告基因进行表达。转基因拟南芥组织化学染色分析发现 *GUS* 基因在没有经过高盐处理时表达量较低,而在处理后表达量明显升高。也有研究表明在干旱和 ABA 诱导后, *AtPUB18* 起始密码子 ATG 上游 1 kb 的启动子区就可以驱动 *GUS* 基因表达^[17]。另外,在 *AtPUB18* 启动子内,还有一些与赤霉素、生长素应答相关的顺式作用元件及与微生物诱导相关的调控元件。这些顺式作用元件的存在暗示 *AtPUB18* 的启动子可能不仅响应非生物胁迫,同时也可能是一个生物胁迫诱导的特异型启动子,能够用于作物抗病的分子育种中,这一推测还有待于进一步研究。以上结果显示 *AtPUB18* 是一个可以受多种胁迫诱导的特异型启动子,包括干旱、高盐和低温,具有较强的启动能力。详细研究 *AtPUB18* 启动子的特异性并对启动子中的顺式作用元件的功能进行深入分析可以为转基因技术培育抗逆新品种提供有力工具。

参考文献:

- [1] MAHAJAN S, TUTEJA N. Cold, salinity and drought stresses; an overview[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2005, **444**(2): 139–158.
- [2] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annu Review Plant Biology*, 2008, **59**: 651–681.
- [3] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(2): 66–71.
- [4] ZHU L P(朱丽萍), YU ZH(于 壮), ZOU C X(邹翠霞), et al. Plant stress-inducible promoters and their function[J]. *Hereditas(遗传)*, 2010, **32**(3): 229–234 (in Chinese).
- [5] XIA J D(夏江东), XIA P(夏 平). Recent advances in the study of function and structure of higher plant promoters[J]. *Journal of*

- Chuxiong Normal University*(楚雄师范学院学报),2005,**20**(23):41—52(in Chinese).
- [6] WU M H(吴梅花),ZHANG L(张 丽),NIU Y D(牛一丁),*et al.* Cloning and sequencing of the promoter of stress-inducible gene rd29A from *Arabidopsis thaliana*[J]. *Acta Agriculturae Boreali Sinica*(华北农学报),2005,**20**(2):5—7(in Chinese).
- [7] BERGLER J,HOTH S. Plant U-box armadillo repeat proteins AtPUB18 and AtPUB19 are involved in salt inhibition of germination in *Arabidopsis*[J]. *Plant Biology*(Stuttgart,Germany),2011,**13**(5):725—730.
- [8] XIE Q,SANZ-BURGOS A P,GUO H S,*et al.* GRAB proteins, novel members of the NAC domain family, isolated by their interaction with a geminivirus protein[J]. *Plant Molecular Biology*,1999,**39**(4):647—656.
- [9] BECHTOLD N,PELLETIER G. In planta *Agrobacterium*-mediated transformation of adult *Arabidopsis thaliana* plants by vacuum infiltration[J]. *Methods in Molecular Biology*,1998,82:259—266.
- [10] QIU M X(邱明轩),LI F(李 峰),ZHANG J H(张建宏),*et al.* Bioinformatics analysis of NAP1 and ARHP gene promoter regions[J]. *Journal of Hunan University of Arts and Science*(湖南文理学院学报),2007,**19**(3):37—40(in Chinese).
- [11] YU ZH(于 壮),ZHU L P(朱丽萍),ZOU C X(邹翠霞),*et al.* Application of stress-induced promoter in plant genetic engineering[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯),2009,**45**(11):1 141—1 144(in Chinese).
- [12] KASUGA M,LIU Q,MIURAS S,*et al.* Improving plant drought, salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor[J]. *Nature Biotechnology*,1999,**17**(3):287—291.
- [13] NAKASHIMA K,TRAN L S,VAN N D,*et al.* Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice[J]. *Plant Journal*,2007,**51**(4):617—630.
- [14] WANG ZH X(王志新),ZHAO L(赵 琳),LI W B(李文滨). Recent advances in the study of inducible promoters of plant[J]. *Soybean Bulletin*(大豆科技),2011,3:5—9(in Chinese).
- [15] KIM K Y,KWON S Y,LEE H S,*et al.* A novel oxidative stress- inducible peroxidase promoter from sweetpotato: molecular cloning and characterization in transgenic tobacco plants and cultured cells[J]. *Plant Molecular Biology*,2003,**51**(4):831—838.
- [16] XIAO B Z,HUANG Y M,TANG N,*et al.* Over-expression of a *LEA* gene in rice improves drought resistance under the field conditions [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2007,**115**(1):35—46.
- [17] SEO D H,RYU M Y,JAMMES F,*et al.* Roles of four *Arabidopsis* U-box E3 ubiquitin ligases in negative regulation of abscisic acid-mediated drought stress responses[J]. *Plant Physiology*,2012,**160**(1):556—568.

封面植物介绍——裸茎碎米荠

裸茎碎米荠(*Cardamine scaposa* Franch.)隶属于十字花科(Brassicaceae)碎米荠属。多年生草本,高4~18 cm,花葶状,全株无毛。根状茎纤细,匍匐生长。茎单一直立,无叶。基生叶单一;叶柄长1~12 cm;叶近于圆形或肾状圆形,长0.3~2.0 cm,宽0.5~3.0 cm,基部心形,边缘波状或全缘。无茎生叶。总状花序顶生,具2~10朵花。果期花梗直立或上升,长1~4 cm,基部的最长。萼片卵圆形或椭圆形,长3~4 mm,宽1.5~2.2 mm,边缘膜质,白色透明。花瓣白色,倒卵形,长8~13 mm,宽5~7 mm,顶端圆或微凹,基部渐狭呈短爪。中间一对花丝长4.5~8.0 mm,基部略扩大;外侧一对花丝长2.5~4.5 mm;花药狭长卵形,长1.5~1.8 mm;花柱长3.0~7.5 mm。每室具胚珠8~14个。长角果长2.0~3.5 cm,宽1.2~1.7 mm;光滑无毛。种子淡褐色,长圆形,长2~3 mm,宽1.0~1.5 mm,无翅。花期4~6月,果期6~7月。

裸茎碎米荠是中国特有一种药用植物,生长在海拔1 400~2 900 m的灌木丛和潮湿地带。分布于河北、内蒙古、陕西、山西和四川。

(图文由西北农林科技大学资环学院朱仁斌提供)