

# 刚毛柽柳 *TheIF1A* 基因的互作蛋白及其表达模式分析

赵震, 杨桂燕, 张凤娇, 高彩球\*

(东北林业大学 林木遗传育种国家重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:** 翻译起始因子是一类翻译起始所必需的特异蛋白因子, 前期研究表明柽柳翻译起始因子(*TheIF1A*)基因能对外界盐和干旱等非生物胁迫做出响应, 且过表达 *TheIF1A* 基因能提高酵母和烟草的抗旱耐盐能力。为进一步研究 *TheIF1A* 基因的抗逆机制, 本研究通过酵母双杂交对柽柳翻译起始因子(*TheIF1A*)基因的互作蛋白进行了筛选, 共获得 5 个互作蛋白, 分别为 RNA 聚合酶  $\beta$  II 亚基 (RNA polymerase beta II subunit)、ATP 合成酶 CF1 $\alpha$  亚基蛋白 (ATP synthase CF1 alpha subunit protein)、细胞色素 b6/f 复合物亚基 IV (cytochrome b6/f complex subunit IV)、核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基蛋白 (ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit) 和组蛋白乙酰转移酶 (histone acetyltransferase)。利用实时荧光定量 PCR 对这 5 个蛋白基因及 *TheIF1A* 基因在盐和干旱胁迫处理下的表达模式进行分析, 结果表明: 这些蛋白基因在盐和干旱胁迫下的表达模式与 *TheIF1A* 基因基本一致, 表明 *TheIF1A* 可能通过与这些蛋白相互作用来参与逆境胁迫应答。为进一步研究 *TheIF1A* 基因的抗逆机理奠定了基础, 有利于完善林木抗逆机制的研究, 并为通过基因工程手段提高林木抗逆性提供了候选基因。

**关键词:** 刚毛柽柳; 酵母双杂交; 互作蛋白; 翻译起始因子 1A; 植物抗逆性

中图分类号: S718.46

文献标识码: A

## Interacting Proteins of *Tamarix hispida* Translation Initiation Factor 1A and Their Expression Pattern Analysis

ZHAO Zhen, YANG Gui-yan, ZHANG Feng-jiao, GAO Cai-qiu

(State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

**Abstract:** Five different proteins which interacted with *Tamarix hispida* translation initiation factor (*TheIF1A*) gene were obtained by yeast two-hybrid assay. They were RNA polymerase beta II subunit, ATP synthase CF1 alpha subunit protein, cytochrome b6/f complex subunit IV, ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit and histone acetyltransferase. Furthermore, the expression patterns of these proteins and *TheIF1A* under normal and abiotic stresses were analyzed by RT-PCR analysis. The results showed that these interacting proteins were all shared similar expression patterns with *TheIF1A*, suggesting that these proteins may act together to regulate the stress tolerance of *T. hispida*.

**Key words:** *Tamarix hispida*; yeast two-hybrid; interacting protein; translation initiation factor 1A (*eIF1A*); stress tolerance

蛋白合成的过程对盐胁迫非常敏感, 盐胁迫条件下蛋白质翻译的恢复程度对细胞的存亡具有非常

重要的作用<sup>[1]</sup>。真核翻译起始因子 (translation initiation factors, eIF) 是真核细胞中蛋白质翻译所必需

收稿日期: 2014-04-15

基金项目: 新世纪优秀人才支持计划 (编号: NCET-13-0709) 和东北林业大学青年拔尖人才支持计划 (PYTT-1213-09)

作者简介: 赵震 (1990—), 硕士研究生, 主要研究方向: 林木抗逆性育种。0451-82191820, 哈尔滨和兴路 26 号, 150040

\* 通讯作者: 博士, 副教授, 主要研究方向: 林木抗逆性育种。0451-82191820, E-mail: gaocaiqiu@nefu.edu.cn, 哈尔滨和兴路 26 号, 150040

的。eIF 根据功能的不同分为 6 个不同的家族: eIF1、eIF2、eIF3、eIF4、eIF5 和 eIF6<sup>[2-4]</sup>。其中只有 eIF1A 和 eIF5B 具有普遍的保守性。在真核生物器官中大约 52% 的 *eIF1A* 氨基酸是保守的<sup>[5,6]</sup>。*eIF1A* 参与蛋白质合成过程起始的第 1 步,即在 *eIF1A* 等的参与下, eIF2: GTP: tRNA 组成的三元复合体与 40S 核糖体亚基结合而启动翻译<sup>[7]</sup>。*eIF1A* 在肽链的合成起始过程中起着重要作用,是蛋白合成重要的调控因子之一。eIF1A 被认为在蛋白翻译起始过程中具有多效性。在盐胁迫下, eIF1A 决定了酵母和植物的耐盐性<sup>[8]</sup>。Rausell 等证实甜菜 (*Beta vulgaris*) *eIF1A* 基因 (*BveIF1A*) 在酵母中过量表达可显著提高酵母对 Na<sup>+</sup> 和 Li<sup>+</sup> 的耐受性,而且过量表达 *BveIF1A* 的拟南芥同样明显提高了耐盐能力<sup>[8]</sup>。王留强等<sup>[9]</sup>也证实柽柳 *TaeIF5A* 基因能提高植物的抗逆性,进一步利用酵母双杂交技术获得了 *TaeIF5A* 的互作蛋白 *TaeIF4*,其形成异源二聚体参与 *TaeIF5A* 抗逆应答。酵母双杂交实验也表明酵母 eIF3 能有选择地与 126、183 kDa TMV 蛋白共同结构域甲基转移酶发生互作,参与 GCD<sub>10</sub> 的功能调控<sup>[10]</sup>。CPEB 协作蛋白 Maskin 也能与 *eIF4E* 瞬时互作转录激活 CPE 包含型 mRNAs<sup>[11]</sup>。

本研究从刚毛柽柳中克隆获得了一个 *eIF1A* 基因 (*TheIF1A*),研究发现 *TheIF1A* 基因的表达与盐和干旱等逆境胁迫相关,过量表达 *TheIF1A* 基因能明显提高转基因酵母和转基因植物的抗逆能力<sup>[12]</sup>。为了研究 *TheIF1A* 基因的耐盐调控机制,我们利用酵母双杂交系统,将 *TheIF1A* 基因筛选柽柳蛋白文库,获得与 *TheIF1A* 互作的蛋白;并对这些蛋白及 *TheIF1A* 在盐胁迫下的表达模式进行分析,探讨这些互作蛋白在 *TheIF1A* 耐盐调控过程中的作用。

## 1 材料与方 法

### 1.1 植物材料处理

刚毛柽柳生长在温室中,生长基质为 V(泥炭土):V(沙)=2:1 的混合土壤,温室平均温度为 24℃,相对湿度为 70%~75%,光照时间为 14 h/d。长势一致的 3 月龄刚毛柽柳扦插苗用于实验研究。分别进行 0.4 mol/L NaCl 和 0.4 mol/L 甘露醇浇灌处理 6 d、12 d 以及处理 6 d 后进行浇水恢复 6 d(记为 6+6 d),每个处理重复 3 次,每个处理至少 6 个单株。同时以非胁迫处理(浇水)的柽柳为对照。收集处理及对照柽柳的根、茎及叶片,液氮速冻后,

置于 -70℃ 保存用于 RNA 的提取。

### 1.2 酵母双杂 Bait 载体 (pGBKT7-TheIF1A) 的构建

根据 *TheIF1A* 基因序列,设计 Bait 载体 (pGBKT7)引物(表 1)。以 pMD-18-T-TheIF1A 质粒为模板,利用 PCR 法引入线性化了的 pGBKT7 质粒末端的同源互补序列。胶回收纯化后用 *Bam*H I 和 *Eco*R I 进行双酶切,与同样经过双酶切的 pGBKT7 质粒连接。连接液转化 TOP10 大肠杆菌,于含卡那霉素(终浓度 50 mg·L<sup>-1</sup>)的 LB 培养基上筛选阳性克隆,经 PCR 和测序检测,确定获得重组克隆(命名为 pGBKT7-TheIF1A),提取质粒 DNA 备用。

表 1 构建 Bait 载体 pGBKT7-TheIF1A 的引物

引物名称	引物序列
pGBKT7-TheIF1A-F	5'-CATGGAGGCCGAATTCATGCCGAA GAACAAGGGGAAG-3'
pGBKT7-TheIF1A-R	5'-GCAGGTCGACGGATCCAATCTTGT CAATATCCTCGT-3'

### 1.3 Bait 蛋白的自激活及毒性检测

制备 Y<sub>2</sub>H 酵母感受态细胞,使用酵母细胞小量转化法<sup>[13]</sup>,分别将 pGBKT7 和 pGBKT7-TheIF1A 质粒转化至 Y<sub>2</sub>H 酵母菌细胞中。涂布在 SD/-Trp 上筛选,待生长出约直径为 2 mm 菌落,挑点摇菌后将其分别点点于 SD/-Trp, SD/-Trp/X-α-Gal, SD/-Trp/X-α-Gal/AbA 上进行检测。

### 1.4 候选 Prey 质粒的获得及鉴定

将培养好的 Y<sub>2</sub>H (pGBKT7-TheIF1A) 与柽柳 cDNA 文库菌株杂交培养后,均匀涂布于 SD/-Trp-Leu/ X-α-Gal/AbA 培养基上进行筛选培养,待生长 4 d 左右,挑取生长良好的单克隆转移到 SD/-Trp-Leu-His-Ade/X-α-Gal/AbA 固体培养基筛选 2 代,挑取单克隆至 SD/-Trp-Leu-His-Ade/ X-α-Gal/AbA 液体培养基上培养 2 d,提取酵母质粒后使用文库载体引物 MDF (5'-CTATTCGATGATGAAGATACCCACCAAACCC-3') 和 MDR (5'-GTGAACTT-GCGGGGTTTTTCAGTATCTACGATT-3') 进行 PCR 检测。经检测后的候选 Prey 酵母质粒与 Bait 共转化 Y<sub>2</sub>H 在 SD/-Trp-Leu-His/X-α-Gal/AbA 固体培养基上筛选确认。经确认互作的候选 Prey 转化大肠杆菌感受态后送华大测序。

将测序获得的 Prey 蛋白和 *TheIF1A* 进行互换,分别构建到 pGBKT7 和 pGADT7-rec 上,共同转化 Y<sub>2</sub>H 酵母细胞,在 SD/-Trp-Leu-His/X-α-Gal/AbA 固体培养基上筛选,以进一步确认二者之间的互作。

## 1.5 获得的互作蛋白与 *TheIF1A* 基因的表达模式分析

CTAB 法提取各处理时期的 RNA, 分别取 1  $\mu\text{g}$  经 DNase 消化的 RNA, 根据 TaKaRa 公司反转录试剂盒说明反转录成 cDNA。根据获得的互作蛋白基因序列和 *TheIF1A* 基因序列设计实时定量 RT-PCR 引物(表 2), 内参基因选用 alpha tublin、Actin 和 beta tublin。实时定量 RT-PCR 使用的试剂盒为 SYBR

Green Realtime PCR Master mix (Toyobo)。20  $\mu\text{L}$  反应体系含 10  $\mu\text{L}$  2  $\times$  SYBR premix Ex Taq 酶、上下游引物(20  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 各 0.5  $\mu\text{L}$ 、2  $\mu\text{L}$  稀释后的模板 cDNA(相当于 0.02  $\mu\text{g}$  总 RNA)。qRT-PCR 反应程序为: 94  $^{\circ}\text{C}$  预变性 30 s; 94  $^{\circ}\text{C}$  变性 30 s, 60  $^{\circ}\text{C}$  退火 30 s, 72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 30 s, 81  $^{\circ}\text{C}$  孵育 1 s, 读版, 45 个循环。每个样品重复 3 次。基因的相对定量分析用  $2^{-\Delta\Delta C_T}$  法<sup>[14]</sup>。

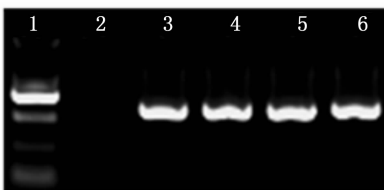
表 2 实时定量 RT-PCR 引物

互作蛋白名称	引物名称	引物序列
TheIF1A	TheIF1A-F	5'-AAGGGAGGCAAGAACAGG-3'
	TheIF1A-R	5'-ACCAGCAGCAATCCAGAC-3'
RNA 聚合酶 $\beta$ II 亚基	RNA-F	5'-AGTAGGTATGAGAGGATT-3'
	RNA-R	5'-CTACGTACAACAATATGT-3'
ATP 合成酶 CF1 $\alpha$ 亚基蛋白	ATP-F	5'-CGTAGCCACAGATACGAT-3'
	ATP-R	5'-GTGTGTCGTTCCAGGATAC-3'
细胞色素 b6/f 复合物亚基 IV	Cy-F	5'-CTAGGTACTATTGCATGT-3'
	Cy-R	5'-CACTGTAAATAATCCTGC-3'
核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基蛋白	Rib-F	5'-CAATGCATGCAGGTATGG-3'
	Rib-R	5'-GTCCAGTAGCGTCCATCG-3'
组蛋白乙酰转移酶	His-F	5'-ATGAGGAGCTTGATGCTG-3'
	His-r	5'-CATATGCCTCTGCAACTG-3'

## 2 结果与分析

### 2.1 Bait 载体的构建

以 pGBKT7-TheIF1A-F 和 pGBKT7-TheIF1A-R 为引物进行 PCR, 对转化重组质粒 pGBKT7-TheIF1A 的大肠杆菌单克隆进行菌液 PCR 检测, 结果如图 1 所示, 结果表明获得的目的片段长度与 *TheIF1A* 基因长度一致, 进一步测序确认, 结果表明该片段序列与 *TheIF1A* 基因序列大小一致, 表明 Bait 载体 (pGBKT7-*TheIF1A*) 构建成功。



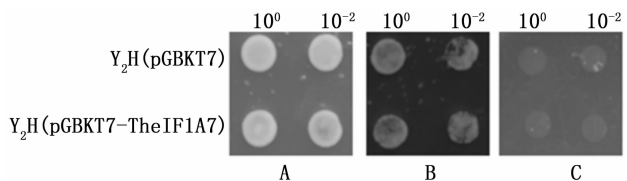
1, DL 2000 Marker; 2, 阴性对照; 3, 阳性对照;  
4~6, pGBKT7-*TheIF1A* 的 3 个单克隆

图 1 转化 pGBKT7-*TheIF1A* 的大肠杆菌菌液 PCR 电泳结果

### 2.2 *TheIF1A* 自激活活性及毒性的确定

挑取 SD/-Trp 固体筛选培养基上生长 3 d 的  $Y_2H$  (pGBKT7) 和  $Y_2H$  (pGBKT7-*TheIF1A*) 单克隆酵母菌落于 SD/-Trp 液体培养基培养至  $OD_{600} = 1.5$  之后稀释至  $OD_{600} = 0.8$ , 分别点点于 SD/-Trp, SD/-

Trp/X- $\alpha$ -Gal, SD/-Trp/X- $\alpha$ -Gal/AbA 上生长约 3 d 后观察发现  $Y_2H$  (pGBKT7) 和  $Y_2H$  (pGBKT7-*TheIF1A*) 在 SD/-Trp, SD/-Trp/X- $\alpha$ -Gal 均能正常生长但不能变为蓝色, 表明 GAL4 报告基因没有表达, 说明 *TheIF1A* 不具有毒性(图 2 A、B)而在 SD/-Trp/X- $\alpha$ -Gal/AbA 均不生长(图 2C), 表明 *TheIF1A* 不具有自激活活性。因此可以利用酵母双杂交分析其互作蛋白。



A: SD/-Trp; B: SD/-Trp/X- $\alpha$ -Gal; C: SD/-Trp/X- $\alpha$ -Gal/AbA

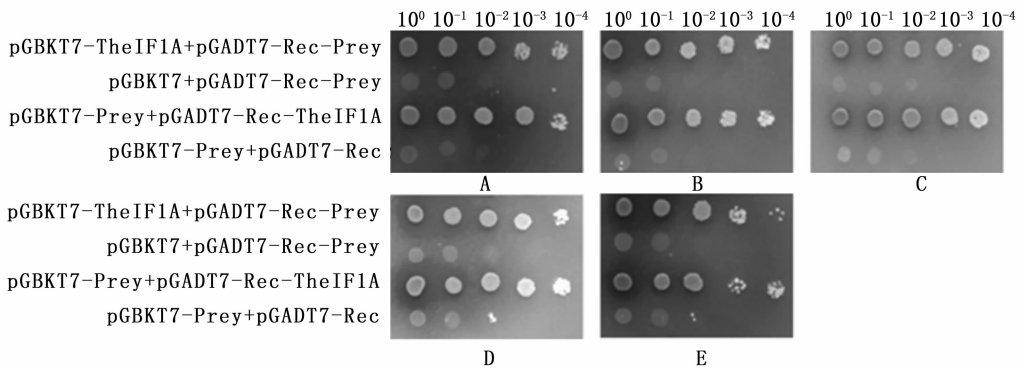
图 2 *TheIF1A* 自激活活性及毒性检测

### 2.3 与 *TheIF1A* 互作蛋白的筛选与鉴定

利用酵母双杂交技术筛选获得了 24 个可能与 *TheIF1A* 互作的蛋白。将这些可能的互作蛋白构建到 Prey 载体上, 和 Bait 载体 (pGBKT7-*TheIF1A*) 在 SD/-Trp-Leu-His/ X- $\alpha$ -Gal/AbA 上进行互作验证, 结果表明有 5 个互作蛋白能正常生长, 且变蓝, 进一步将 Bait 与 Prey 互换后进行互作验证, 结果显示互换后仍能正常生长且变蓝(图 3), 表明这些蛋白能与 *TheIF1A* 发生互作, 可能是 *TheIF1A* 蛋白的互作蛋白。

这5个互作蛋白分别是RNA聚合酶 $\beta$ II亚基(RNA polymerase beta II subunit)、ATP合成酶CF1 $\alpha$ 亚基蛋白(ATP synthase CF1 alpha subunit protein)、细胞色素b6/f复合物亚基IV(cytochrome b6/f complex

subunit IV)、核酮糖1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基蛋白(ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit)、组蛋白乙酰转移酶(histone acetyltransferase)。



A: RNA聚合酶 $\beta$ II亚基; B: ATP合成酶CF1 $\alpha$ 亚基蛋白; C: 细胞色素b6/f复合物亚基IV; D: 核酮糖1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基蛋白; E: 组蛋白乙酰转移酶。

图3 Bait (pGBKT7-*TheIF1A*)互作的蛋白及其验证

## 2.4 5个互作蛋白基因及*TheIF1A*基因表达模式分析

利用实时荧光定量PCR对*TheIF1A*及5个互作蛋白基因表达模式进行分析,以探讨这些互作蛋白在抗逆功能上与*TheIF1A*之间的相关性。结果表明:NaCl胁迫下,在根、茎、叶3个组织中,除蛋白乙酰转移酶外,其他4个蛋白的表达趋势均与*TheIF1A*一致。即,胁迫6d时上调表达,但随着胁迫时间的延长,表达量逐渐降低,6+6d时主要表现为下调表达,12d时各个基因的表达都达到最低值。而蛋白乙酰转移酶基因在6d时表达量较低,6+6d时表达量达到最大,12d时表达量又降低(图4)。而甘露醇胁迫下5个互作蛋白的表达趋势均和*TheIF1A*基因一致。即在根、茎、叶中,这6个基因在6+6d胁迫条件下的表达均下调且达最低表达水平,而胁迫12d时,所有基因的表达都显示为上调表达,且表达量达最大(图5)。

## 3 讨论

*eIF1A*基因在人类和酵母中的研究较多,在植物中的研究目前还处于起始阶段,仅有少数的报道<sup>[15,16]</sup>,*eIF1A*在细胞内的具体功能仍不清楚。本研究在克隆得到怪柳*TheIF1A*基因全长,证实其能提高植物的抗逆能力的基础上,拟通过酵母双杂交系统来研究与*TheIF1A*互作的蛋白,探讨*TheIF1A*在植物细胞内是如何与其他蛋白相互作用来提高植物的抗逆性的。本研究获得了5种不同的互作蛋

白,其中RNA聚合酶有催化转录的作用。在真核生物器官中翻译起始因子*eIF1A*参与蛋白质合成过程起始的第1步,即在*eIF1A*等的参与下,*eIF2*:GTP:tRNA组成的三元复合体与40S核糖体亚基结合而启动翻译<sup>[7]</sup>。*eIF1A*在肽链的合成起始过程中起着重要作用,是蛋白合成重要的调控因子之一。因此我们推测,RNA聚合酶可能与*eIF1A*相互作用来促进前者的转录或者是后者的翻译,进而促进蛋白的表达来参与各种生命活动。此外,RNA聚合酶可以催化植物启动子的转录,*TheIF1A*启动子是否在调控*TheIF1A*基因的表达的同时也会影响RNA聚合酶还有待进一步的分析。qRT-PCR结果表明,在盐和干旱胁迫条件下,RNA聚合酶 $\beta$ II亚基都表现了与*TheIF1A*相一致的表达模式,表明,在抗逆调控过程中,二者可能是协调发挥作用来抵制外界的刺激。

ATP合成酶广泛分布于线粒体内膜,叶绿体类囊体,异养菌和光合菌的质膜上,参与氧化磷酸化和光合磷酸化,在跨膜质子动力势的推动下合成ATP。ATP酶在植物抗逆中发挥作用,比如给植物增加过量的外源ATP合成酶会使植物的含水量减少,从而影响植物的正常代谢,降低抗逆能力<sup>[17]</sup>。在NaCl胁迫下,ATP酶会出现降解现象<sup>[18]</sup>,若某基因能在盐胁迫下减少ATP酶的降解,也能一定程度上起到抗逆作用。而植物响应于干旱、盐、极端温度时也都涉及到ATP酶的调控<sup>[19]</sup>。在本研究中,ATP合成酶CF1 $\alpha$ 亚基在NaCl和甘露醇胁迫下的表达模式与

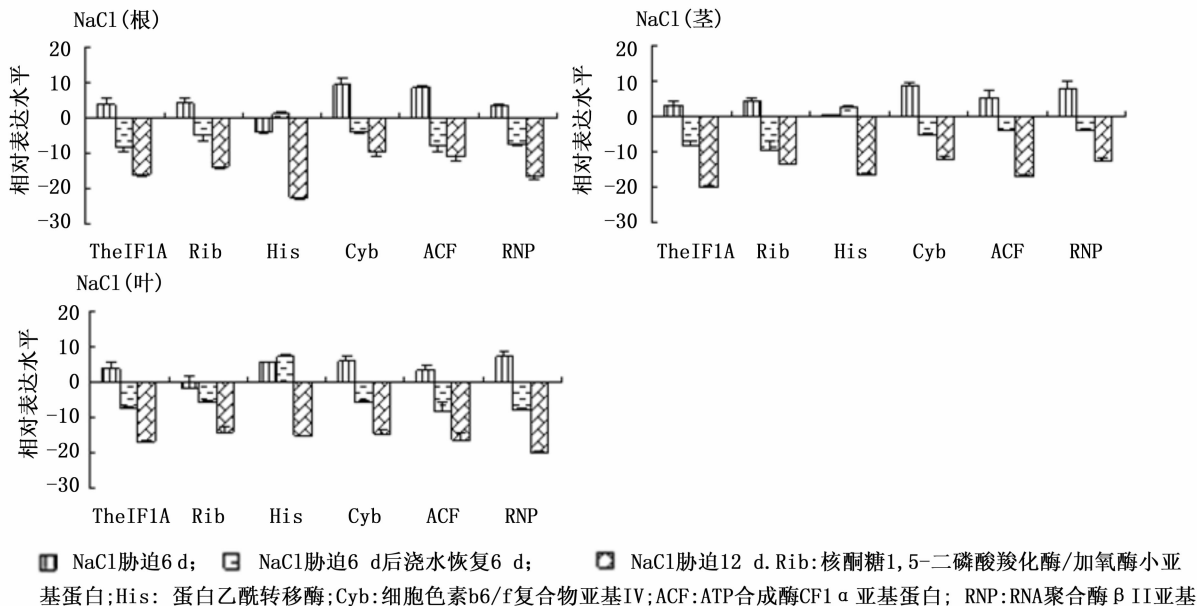


图4 NaCl 胁迫下 *TheIF1A* 及其互作蛋白基因的表达模式

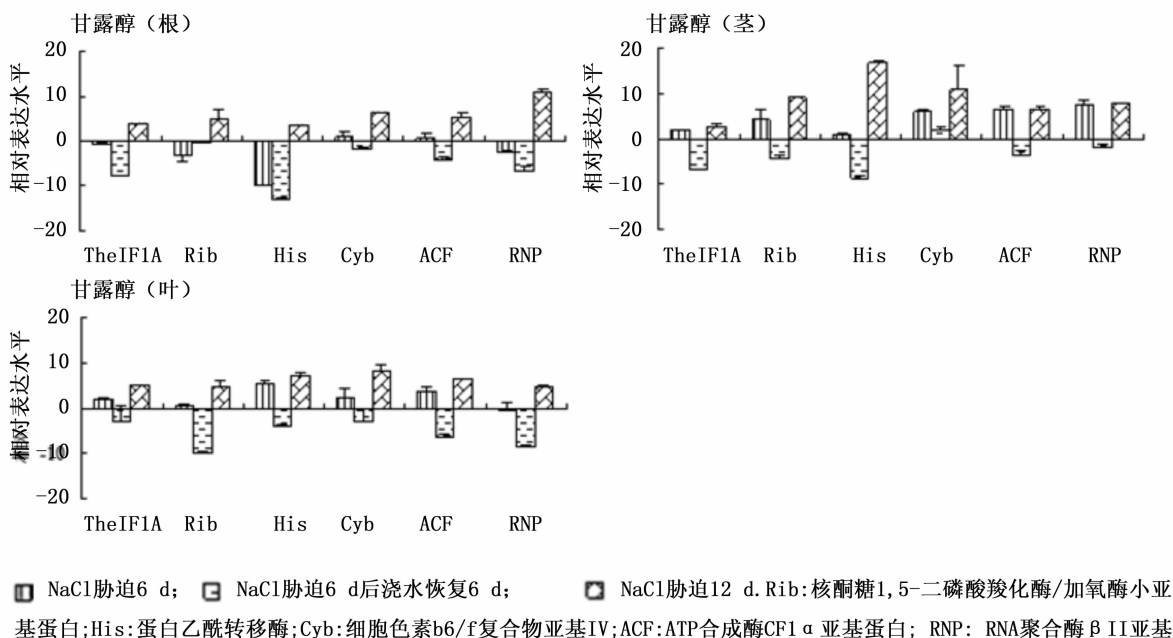


图5 甘露醇胁迫下 *TheIF1A* 及其互作蛋白基因的表达模式

*TheIF1A* 一致,表明二者在盐和干旱过程中的关系是协同作用的。

细胞色素 b6/f 复合物参与电子传递<sup>[20]</sup>。电子传递发生在植物光合作用呼吸作用等重要代谢途径,是植物正常生长发育不可缺少的过程<sup>[21]</sup>。在外界非正常刺激下,植物的代谢也会受到影响,进而电子传递过程会发生异常。本研究中,*TheIF1A* 与细胞色素 b6/f 复合物亚基 IV 在干旱和盐胁迫下表现

出非常相似的表达模式,表明,在这些逆境下,*TheIF1A* 有可能通过调节细胞色素 b6/f 复合物亚基 IV 以保持或者尽快恢复电子传递而实现抗逆。

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶是植物光合作用过程中固定 CO<sub>2</sub> 的关键酶,同时也参与植物的光呼吸代谢途径,消耗植物光合作用合成的有机物<sup>[22]</sup>。该酶也与植物的过氧化氢含量的调节变化有一定的关系<sup>[23]</sup>,这给我们提供了一个研究抗逆基

因在抗氧化系统中的调控功能的方向。作为与 *TheIF1A* 基因在盐、旱条件下具有相一致的表达模式的核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基是否在 *TheIF1A* 抗逆过程中涉及到的活性氧积累和清除中起到了调控作用,为我们的后续研究提供了理论线索。

组蛋白乙酰转移酶主要是调节组蛋白和转录因子的乙酰化水平,从而在控制细胞生命活动中发挥着重要作用,可以通过研究组蛋白乙酰转移酶含量、活性以及利用度等方面来研究其分子机理<sup>[24]</sup>。但该酶是否参与其他功能基因的调控过程有待进一步的研究。在本研究中,NaCl 胁迫下其与 *TheIF1A* 的表达模式不一致,但在甘露醇胁迫下却非常一致,表明,在 *TheIF1A* 抗旱调控中,组蛋白乙酰转移酶参与其中,但在抗盐情况下,它与 *TheIF1A* 的关系则不一定是协同或者拮抗,而可能是通过其他调控方式发挥作用的。

综上所述,酵母双杂交实验钓取的 5 个互作蛋白大多与逆境胁迫相关,且在盐、旱胁迫下与 *TheIF1A* 表达模式基本一致,表明盐和干旱胁迫下, *TheIF1A* 基因可能通过与这些基因的互作共同参与抗逆过程,为我们进一步研究 *TheIF1A* 基因的抗逆机制以及与其他抗逆基因的关系提供了有力的线索和依据。但这些基因在整个抗逆调控网络中的具体功能,调控方式以及与 *TheIF1A* 基因的关系有待进一步研究。

## 参 考 文 献:

- [1] Holcik M, N. Sonenberg. Translational Control in Stress and Apoptosis[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology. 2005, 6 (4): 318 - 327.
- [2] Howarth C. Molecular Responses of Plants to an Increased Incidence of Heat Shock[J]. Plant, Cell & Environment. 1991, 14 (8): 831 - 841.
- [3] Dong Z, Zhang J. Initiation Factor *eIF3* and Regulation of mRNA Translation, Cell Growth, and Cancer[J]. Critical Reviews in Oncology/Hematology. 2006, 59 (3): 169 - 180.
- [4] Pyronnet S, Sonenberg N. Cell-Cycle-Dependent Translational Control[J]. Current Opinion in Genetics & Development. 2001, 11 (1): 13 - 18.
- [5] Kypides N C, Woese C R. Universally Conserved Translation Initiation Factors[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences. 1998, 95 (1): 224 - 228.
- [6] Meca A R, Shin B S, Dever T E, et al. Engaging the Ribosome: Universal IFs of Translation[J]. Trends in Biochemical Sciences. 2001, 26 (12): 705 - 709.
- [7] Olsen D S, Savner E M, Mathew A, et al. Domains of eIF1A That Mediate Binding to eIF2, eIF3 and eIF5b and Promote Ternary Complex Recruitment in Vivo[J]. The EMBO Journal. 2003, 22 (2): 193 - 204.
- [8] Rausell A, Kanhonou R, Yenush L, et al. The Translation Initiation Factor eIF1A Is an Important Determinant in the Tolerance to NaCl Stress in Yeast and Plants[J]. The Plant Journal. 2003, 34 (3): 257 - 267.
- [9] 王留强, 怪柳真核起始因子 5A (eIF5A) 基因的功能研究[D]. 东北林业大学硕士论文. 2011.
- [10] Taylor D N, Carr J P. The Gcd10 Subunit of Yeast eIF-3 Binds the Methyltransferase-Like Domain of the 126 and 183 Kda Replicase Proteins of Tobacco Mosaic Virus in the Yeast Two-Hybrid System [J]. Journal of General Virology. 2000, 81 (6): 1587 - 1591.
- [11] Stebbins-Boaz B, Cao Q, de Moor C H, et al. Maskin Is a CPEB-Associated Factor That Transiently Interacts with eIF-4e [J]. Molecular Cell. 1999, 4 (6): 1017 - 1027.
- [12] 于丽丽. 怪柳 *ThDREB* 和 *TheIF5A* 基因抗逆功能研究[D]. 东北林业大学, 2011.
- [13] 管蕊. 利用酵母双杂交系统筛选与 BMNPVPE38 和 VIF-1 相互作用的蛋白[D]. 江苏科技大学, 2012.
- [14] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  Method [J]. Methods (San Diego, Calif.). 2001, 25 (4): 402 - 408.
- [15] Battiste J L, Pestova T V, Hellen C U, et al. The eIF1A Solution Structure Reveals a Large RNA-Binding Surface Important for Scanning Function[J]. Molecular Cell. 2000, 5 (1): 109 - 119.
- [16] Chaudhuri J, Si K, Maitra U. Function of Eukaryotic Translation Initiation Factor 1A (eIF1A) (Formerly Called eIF-4c) in Initiation of Protein Synthesis [J]. Journal of Biological Chemistry. 1997, 272 (12): 7883 - 7891.
- [17] Tezara W, Mitchell V, Driscoll S, et al. Water Stress Inhibits Plant Photosynthesis by Decreasing Coupling Factor and ATP [J]. Nature. 1999, 401 (6756): 914 - 917.
- [18] Niu X, Bressan RA, Hasegawa P M, et al. Ion Homeostasis in NaCl Stress Environments [J]. Plant Physiology. 1995, 109 (3): 735.
- [19] Wang W, Vinocur B, Altman A. Plant Responses to Drought, Salinity and Extreme Temperatures: Towards Genetic Engineering for stress tolerance[J]. Planta. 2003, 218 (1): 1 - 14.
- [20] 毛海滨, 李国富, 阮翔, 等. 质体库和细胞色素 B6/f 参与调控蓝细菌 (*Synechocystis Sp. Pcc 6803*) 的状态转换 [J]. Acta Biophysica Sinica. 2002, 18 (3).
- [21] 施定基, 张超, 李世明, 等. 蓝藻与植物叶绿体光合系统基因的生物信息学研究[J]. 遗传学报. 2004, 31 (6): 627 - 633.
- [22] 梅杨, 李海蓝, 谢晋, 等. 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) [J]. 植物生理学通讯. 2007, 43 (2): 363 - 368.
- [23] 刘拥海, 彭新湘, 李明启. 水稻叶片中过氧化氢与核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶降解的关系 [J]. 植物生理学报. 2000, 26 (6): 481 - 486.
- [24] 姜绮霞, 袁洪. 组蛋白乙酰转移酶及脱乙酰酶的作用及调节机制 [J]. 生命的化学. 2007, 27 (3): 218 - 220.