

文章编号: 1674-7054(2012)02-0191-06

植物胚胎发育晚期丰富蛋白的结构与功能

周丽, 姬向楠, 何非, 潘秋红, 段长青

(中国农业大学 食品科学与营养工程学院 葡萄与葡萄酒研究中心 北京 100083)

摘 要: 胚胎发育晚期丰富蛋白(LEA蛋白)是植物在逆境条件下生成的一类应激蛋白,它可以通过稳定细胞膜、结合金属离子等机制提高植物的抗逆性。笔者对植物LEA蛋白的分类及其相应的结构,以及LEA蛋白响应干旱、低温及其他胁迫响应中功能的研究进展进行了综述。

关键词: 植物抗逆性; 胚胎发育晚期丰富蛋白; 结构; 功能

中图分类号: Q 816

文献标志码: A

胚胎发育晚期丰富蛋白(Late embryogenesis abundant proteins, LEA蛋白)因在种胚发育晚期的表达量比胚胎发育中期或发芽早期的丰富而得名,是由 Glenn A. Galau 等人在棉花(*Gossypium hirsutum* L.) 子叶中发现的^[1-2]。LEA蛋白广泛存在于各种生物体内,从原核生物到高等植物均有存在^[3]。LEA蛋白表达不仅受干旱诱导,还受低温、盐害、脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯等的影响^[4-5],是一种逆境表达蛋白。不同机体在同种胁迫下产生的LEA蛋白是不同的,体现出其广泛性和功能特异性等特点。植物LEA蛋白是一类小分子量蛋白,大多在 10×10^3 到 30×10^3 之间。目前,研究者们已在小麦、大麦、玉米、大豆、拟南芥、西红柿、萝卜、茭白、甘蔗等植物体内检测到了LEA蛋白的存在^[6-9]。该蛋白不仅存在于高等植物的种子中,还存在于幼苗、根、茎、叶等器官中。LEA蛋白种类繁多,多定位于细胞质和细胞核^[10],也有个别定位于线粒体^[11]。典型的LEA蛋白具有亲水性,在正常情况下,蛋白结构较松散;在干旱等逆境条件下,蛋白折叠并结合水分,以保护植物体内代谢酶基因的正常表达^[12]。随着研究的深入,研究人员还发现有很多LEA蛋白是疏水的,这些蛋白被认为是非典型的LEA蛋白。对于LEA蛋白功能的推测还有很多,比如整合阳离子、稳定细胞膜、抗冷冻、保护酶等^[13]。为了系统地了解LEA蛋白,笔者对植物LEA蛋白的分类及其相应的结构,以及LEA蛋白响应干旱、低温及其他胁迫响应中功能的研究进展进行了综述。

1 LEA蛋白的分类与结构

1.1 LEA蛋白的分类 LEA蛋白命名法最初是由美国学者 Jean Baker 于1988年提出的^[14],采用大写字母“D”作为前缀,表示从cDNA文库中筛选得到,后面用数字表示不同序列的LEA蛋白,如D-11, D-19等;随后,研究者在大麦、水稻、油菜、小麦、萝卜等植物中相继发现LEA蛋白的基因序列,且这些系列蛋白均在种胚发育后期积累。通过点矩阵方法将棉花中发现的LEA蛋白与其他植物的LEA蛋白进行序列分析,发现它们有较高的同源性^[15],于是 Leon Dure III 将LEA蛋白以“族”进行分类,从1族(group 1)到5族(group 5)^[16]。而非典型LEA蛋白的发现使得这一分类方法不再适用, Pfam(Database of Protein Families and HMMs)等数据库将植物LEA蛋白分成6类,分别是 Dehydrin, LEA_1, LEA_2, LEA_3, LEA_4, LEA_5^[17]。这3种分类法的关系见表1。

收稿日期: 2012-02-20

基金项目: 国家自然科学基金资助课题(31071783)

作者简介: 周丽(1988-),女,江苏省淮安人,中国农业大学2010级硕士研究生。

通信作者: 段长青,男,研究方向: 葡萄风味代谢与调控。E-mail: chqduan@yahoo.com.cn

表 1 3 种 LEA 蛋白分类法的比较

Pfam 分类法	Dure 分类法	Baker 分类法
Dehydrin	group 2	D - 11
LEA_1	group 4	D - 113
LEA_2		LEA14; D - 95
LEA_3		LEA5; D - 73
LEA_4	group3; group5	D - 7; D - 29
LEA_5	group1	D - 19

1.2 LEA 蛋白的结构

1.2.1 植物脱水素 植物脱水素(Dehydrins, DHNs)受干旱诱导,也受盐害和低温的诱导,在提高植物耐旱性方面起着重要作用。植物脱水素这类蛋白的主要特点是 C 端含有一段由 15 个氨基酸组成的、富含赖氨酸的序列(EKKGIMDKIKEKLP),该片段被称为 K 片段,被认为可以形成 1 个高度保守兼有疏水和亲水特性的 α -螺旋结构,是脱水素的重要功能域之一。脱水素除含有 K 片段外,还含有富含丝氨酸的 S 片段、位于 N 端保守的 Y 片段(T/VDEYGNP)和富含极性氨基酸的 Φ 片段。根据含有 Y、S、K 片段数目的多少及片段的排列顺序,可将 DHNs 分为 5 个亚型: Y_nSK_n , Y_nK_n , SK_n , K_n , K_nS ^[13]。小麦(*Triticum aestivum*)中的 WCS120(K_6)和桃子(*Prunus persica*)中的 PCA60(YK)不含 S 片段,DHNs 的亚细胞定位于细胞质与细胞核;水稻(*Oryza sativa* L.)中的 RAB21(YSK_2)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)中的 DHN10(KS)和 DHN24(SK_3)都含有 S 片段,DHNs 的亚细胞只定位于细胞质,这说明 S 片段磷酸化程度可能会影响到 DHNs 的亚细胞定位,S 片段在引导蛋白定位于细胞核可能具有重要作用^[18-19]。植物脱水素的作用,如玉米中 YSK_2 类型的脱水素能够结合脂囊泡,从而起到稳定囊泡或其他内膜系统的作用^[20-21];脱水素也可作为分子伴侣和蛋白低温防护剂,阻止细胞内冰晶生长,保护细胞代谢活动的正常进行;也可通过结合和储存水分防止细胞完全脱水^[22]。

1.2.2 LEA_1 蛋白 LEA_1 蛋白含有高浓度的小氨基酸(如甘氨酸或丙氨酸)残基,LEA_1 蛋白的 N 端都含有一段由 70~80 个氨基酸组成的保守区域,光谱分析显示,该区域在水溶液中主要以无序状态存在;该区域在植物受到干旱胁迫时,能够形成兼有疏水和亲水特性的 α -螺旋结构^[23];LEA_1 蛋白的 C 端是长度可变的非保守区域,呈自由螺旋状态。在植物遭受严重的干旱时,其体内 LEA_1 蛋白将进行翻译后修饰或者构象转变和改变蛋白结构,并与细胞体内的其他物质发生互作,从而起到保护植物在干旱胁迫下生长的作用^[24]。

1.2.3 LEA_2 蛋白和 LEA_3 蛋白 LEA_2 蛋白最初是在棉花中发现的,为非典型的 LEA 蛋白,具有疏水性,与其他家族的 LEA 蛋白没有序列同源性^[25]。在拟南芥中发现的 LEA_2 蛋白,经核磁共振光谱研究发现,其不同于其他 LEA 蛋白的结构是含有 1 个 α -螺旋和 7 个反向平行的 β 折叠。拟南芥 LEA_2 蛋白基因的表达受干旱、冷害、盐害、强光的诱导,但不受水杨酸、茉莉酸和乙烯信号分子的诱导,这表明 LEA_2 的表达不涉及植物防御相关的信号转导^[26]。LEA_3 蛋白也是一类非典型 LEA 蛋白,具有疏水特性。LEA_3 首次发现于干旱胁迫棉花的叶子中^[25],之后其基因序列从柑橘中得到克隆,且研究还表明盐害胁迫能够诱导 LEA_3 基因的表达^[27]。

1.2.4 LEA_4 蛋白 LEA_4 包含了 3 族和 5 族的蛋白。3 族蛋白的显著特点是含有由 11 个氨基酸组成的保守结构域,且这个结构域可以重复出现,这个结构域的共同序列被定义为 $\Phi\Phi E/QX\Phi KE/QK\Phi XE/D/Q$ (其中 Φ 代表疏水残基)。3 族序列在原核生物和高等植物中均有发现,具有较高同源性^[28]。3 族蛋白能够弥补干旱给植物带来的伤害,推测其具有水合作用、清除离子等机制。在宽叶香蒲中发现的 LEA 蛋白,在溶液中呈现一种自由螺旋结构,但当植物遇急速干旱后,其蛋白结构变为 α -螺旋;若植物遇缓慢脱水干旱胁迫,该蛋白则会折叠成既有 α -螺旋又有 β -折叠结构的蛋白,这说明干旱速率影响蛋白结构,从而产生不同的保护效应^[29]。5 族蛋白没有明显的保守结构域^[16],其族蛋白之间同源性不高,且蛋白热稳

定性较差^[30]。

1.2.5 LEA₅ 蛋白 LEA₅ 蛋白含有较多的甘氨酸、可电离和羟基化的氨基酸,且在蛋白序列接近中间的部位含有一段由20个氨基酸组成的结构域(GGQTRREQLGEEGYSQMGRK)^[9]。LEA₅ 蛋白在溶液中多以无序的结构存在,当植物遭受干旱胁迫时,LEA₅ 蛋白会发生构象转变,形成 α -螺旋结构,还可直接与细胞质中的其他分子结合,从而提高细胞的干旱耐受性^[23]。有学者^[23]在采用圆二色谱法的研究中发现,LEA₅ 蛋白序列的70%~82.5%是以随机螺旋结构存在,其中 α -螺旋结构占8%~13%, β -折叠结构占5%~17%。有研究者^[23]认为LEA₅ 蛋白含有的这20个氨基酸组成的结构域是LEA₅ 蛋白发挥功能所必需的,但Gilles等^[31]的研究认为,缺少这20个氨基酸的蛋白和原始蛋白在保护乳酸脱氢酶活性方面的作用是一致的,由此表明,这个高度保守的20个氨基酸残基不是LEA₅ 保护蛋白的功能区域,而是在LEA₅ 的N端的螺旋区域对辅助蛋白折叠(当植物遭受干旱胁迫时)有重要作用。

2 LEA 蛋白与抗逆

2.1 LEA 蛋白与耐旱性 LEA 蛋白是一类较常见的当植物遭受干旱胁迫时产生的具有保护功能的蛋白。LEA 蛋白的各个家族均能被干旱诱导表达。有研究表明,LEA 蛋白基因的表达能够提高植物的耐旱性,因为在干旱胁迫下,植物体内的ABA含量增高,而多数编码LEA蛋白的基因在启动子区域都含有ABA响应元件^[17](ABA-responsive element, ABRE)。在正常环境中LEA蛋白多处于无序状态,但在干旱条件下,蛋白会折叠形成具有两亲性的 α -螺旋结构,与细胞膜互作,达到稳定磷脂双分子层的作用,从而稳定细胞膜结构,防止水分流失^[11]。此外,在干旱条件下,LEA蛋白能够防止酶失去活性,如牛耳菜(*Boea hygrometrica*)中克隆得到的LEA1和LEA2基因转入烟草后,叶子的水分含量和光合系统II的活力均比野生型的高,且膜渗透率降低,超氧化物歧化酶和过氧化酶活性增高,蛋白稳定性得到增强^[32]。LEA蛋白不同于其他逆境表达的蛋白,它不具备辅助失活蛋白重新折叠的功能^[33];它在体外阻止蛋白聚集则需要海藻糖的协同作用^[13]。干旱导致长硬皮豆(*Macrotyloma uniflorum*)体内蛋白聚集量增加,但蛋白聚集量伴随LEA蛋白的表达而降低,这表明LEA蛋白可能通过阻止干旱导致的蛋白聚集,从而提高植物的耐旱性^[35]。

2.2 LEA 蛋白与抗寒性 在低温胁迫与干旱胁迫下,植物会在体内合成LEA蛋白,保护生物膜,阻止蛋白聚集,提高植物的抗寒性。Sutton等人^[35]首次在冬麦(*Hordeum vulgare*)秧苗组织中研究LEA基因(HVA1)对低温的反应,发现冬麦在2℃下长时间生长,其体内LEA基因(HVA1)表达量迅速增加,但将冬麦移至常温下2h后就检测不到HVA1;且抗寒冬麦与不抗寒冬麦的HVA1表达量不同,这表明植物在受到冷害时,体内能够快速生成应激蛋白,且不同植物应激蛋白的积累水平不同。也有研究发现体外表达LEA蛋白,具有冷害防护作用,使得易在低温情况下失去活性的乳酸脱氢酶(lactic dehydrogenase, LDH)不会失去活性^[33],但是LEA蛋白具体的作用机制还不是很明确,关于这方面的研究目前还很少。

2.3 LEA 蛋白与其他抗逆性 植物在高渗、高盐下会导致细胞失水和结构被破坏,形成一种类似于干旱的胁迫反应。这种胁迫反应同样能够诱导LEA蛋白基因的表达。LEA蛋白可能是通过稳定细胞膜和隔离或者结合离子的方式,降低渗透压,阻止细胞脱水,从而达到保护植物的作用。如脱水素在磷酸化的作用下能够结合钙离子^[36];在蓖麻的韧皮部LEA蛋白参与铁离子的运输作用^[37]。LEA蛋白与其他具有分子伴侣功能的蛋白不同之处是部分非典型的LEA蛋白基因表达受乙烯调节,经乙烯处理15min后,能够在番茄果实、叶子和根中检测到LEA基因的表达^[6];向辣椒施加外源乙烯时,辣椒中LEA基因转录水平表达量迅速升高,而受到乙烯调控的非典型LEA蛋白受到伤害时也能够诱导LEA蛋白表达,这可能是植物在受到伤害时,刺激体内乙烯合成,使得乙烯含量增加而诱导LEA蛋白表达,可见,对于非典型LEA蛋白,乙烯是一个很重要的环境调控因子^[7]。LEA蛋白不同于其他具有分子伴侣功能蛋白的另一个特点,就是它具有抗氧化剂的作用,能够清除活性氧,防止细胞膜脂过氧化,保护细胞膜的稳定性^[38]。

3 展 望

植物体内LEA蛋白的形成是一个非常复杂的过程,干旱逆境是诱导LEA蛋白基因表达的主要因素,

而其他相关的逆境胁迫和植物激素影响也不能忽视。LEA 蛋白一旦在体内形成,植物抗逆性会快速提高,以应对环境的变化。尽管 LEA 蛋白的发现迄今已近 30 年,但关于 LEA 蛋白与植物抗逆性的研究和认识仍处于初步阶段,大多数仅限于逆境下 LEA 蛋白产生这一生理现象以及不同植物体内 LEA 蛋白基因的克隆和功能鉴定等,且多集中于模式植物(如拟南芥、烟草、番茄)以及谷类(如大麦、水稻)等。对环境因子调控 LEA 产生的分子机制和信号通路仍缺乏深入、系统的研究,对 LEA 蛋白的生物学功能也缺乏清晰的了解。因此,未来的研究可借助酵母双杂交、免疫共沉淀等蛋白互作技术,筛选与 LEA 蛋白互作的靶蛋白,揭示其互作的生物学效应,这必将有助于更清楚地阐明 LEA 蛋白在植物抗逆反应中的作用机理。

参考文献:

- [1] DURE III L, GRENWAY S C, GALAU G A. Developmental biochemistry of cottonseed embryogenesis and germination: changing messenger ribonucleic acid populations as shown by *in vitro* and *in vivo* protein synthesis [J]. *Biochemistry*, 1981, 20: 4162–4168.
- [2] GALAU G A, HUGHES D W, DURE III L. Absciscic acid induction of cloned late embryogenesis-abundant (LEA) mRNAs [J]. *Plant Molecular Biology*, 1986, 7: 155–170.
- [3] WISE M J. LEAping to conclusions: a computational reanalysis of late embryogenesis abundant proteins and their possible roles [J]. *BMC Bioinformatics*, 2003, 4: 52.
- [4] ZEGZOUTI H, JONES B, MARTY C, et al. ER5, a tomato cDNA encoding an ethylene-responsive LEA-like protein: characterization and expression in response to drought, ABA and wounding [J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35: 847–854.
- [5] PARK J A, CHO S K, KIM J E, et al. Isolation of cDNAs differentially expressed in response to drought stress and characterization of the Ca-*LEAL1* gene encoding a new family of atypical LEA-like protein homologue in hot pepper (*Capsicum annuum* L. cv. Pukang) [J]. *Plant Science*, 2003, 165: 471–481.
- [6] RAYNAL M, GAUBIER P, GRELLET F, et al. Nucleotide sequence of a radish cDNA clone coding for a late embryogenesis abundant (LEA) protein [J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18: 20.
- [7] TUNNACLIFFE A, WISE M J. The continuing conundrum of the LEA proteins [J]. *Naturwissenschaften*, 2007, 94: 791–812.
- [8] 于丽霞, 汤晓倩, 武晓璐, 等. 茭白 *LEA3* 基因全长 cDNA 的分离克隆及序列分析 [J]. *中国蔬菜*, 2010(6): 14–18.
- [9] 刘金仙, 阙友雄, 郭晋隆, 等. 甘蔗胚胎晚期丰富蛋白(LEA) cDNA 全长克隆及表达特性 [J]. *农业生物技术学报*, 2009, 17(5): 836–842.
- [10] MAITRA N, CUSHMAN J C. Isolation and characterization of a drought-induced soybean cDNA encoding a D95 family late-embryogenesis-abundant protein [J]. *Plant physiology*, 1994, 106: 805–806.
- [11] TOLLETER D, HINCHA D K, MACHEREL D. A mitochondrial late embryogenesis abundant protein stabilizes model membranes in the dry state [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2010, 1798: 1926–1933.
- [12] GRELET J, BENAMAR A, TEYSSIER E, et al. Identification in pea seed mitochondria of a late-embryogenesis abundant protein able to protect enzymes from drying [J]. *Plant Physiology*, 2005, 137: 157–167.
- [13] GOYAL K, WALTON L J, Tunnaccliffe A. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress [J]. *Journal of Biochemistry*, 2005, 388: 151–157.
- [14] BAKER J, STEELE C, DURE III L. Sequence and characterization of 6 LEA proteins and their genes from cotton [J]. *Plant Molecular Biology*, 1988, 11: 277–291.
- [15] DURE III 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.
- [16] BRAY E A. Molecular responses to water deficit [J]. *Plant Physiology*, 1993, 103(4): 1035–1040.
- [17] HUNDERMARK M, HINCHA D K. LEA (late embryogenesis abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana* [J]. *BMC Genomics*, 2008, 9: 118.
- [18] RORAT T. Plant dehydrins-tissue location, structure and function [J]. *Cellular & Molecular Biology Letters*, 2006, 11: 536–556.

- [19] VASEVA I I , GRIGOROVA B S , SIMOVA-STOILOVA L P , et al. Absciscic acid and late embryogenesis abundant protein profile changes in winter wheat under progressive drought stress [J]. *Plant Biology* , 2010 , 12: 698 – 707.
- [20] KOAG M C , FENTON R D , WILKENS S , et al. The binding of maize DHN1 to lipid vesicles. gain of structure and lipid specificity [J]. *Plant Physiology* , 2003 , 131: 309 – 316.
- [21] ALI-BENALI M A , ALARY R , JOUDRIER P , et al. comparative expression of five *Lea* genes during wheat seed development and in response to abiotic stress by real-time quantitative RT-PCR [J]. *Biochimica et Biophysica Acta* , 2005 , 1730: 56 – 65.
- [22] BRINI F , SAIBI W , AMARA I , et al. Wheat dehydrin DHN-5 exerts a heat-protective effect on β -glucosidase and glucose oxidase activities [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry* , 2010 , 74: 1050 – 1054.
- [23] SHAO H B , LIANG Z S , SHAO M A. LEA proteins in higher plants: Structure , function , gene expression and regulation [J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* , 2005 , 45: 131 – 135.
- [24] OLIVERA-CARRILLO Y , CAMPOS F , REYES J L , et al. Functional analysis of the group 4 late embryogenesis abundant proteins reveals their relevance in the adaptive response during water deficit in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology* , 2010 , 154: 373 – 390.
- [25] GALAU G A , WANG H Y C , HUGHES D W. Cotton *LEA5* and *LEA14* encode atypical late embryogenesis-abundant proteins [J]. *Plant Physiology* , 1993 , 101(2) : 695 – 696.
- [26] SINGH S , CORNILESCU C C , TYLER R C , et al. Solution structure of a late embryogenesis abundant protein (*LEA14*) from *Arabidopsis thaliana* , a cellular stress-related protein [J]. *Plant Science* , 2005 , 14: 2601 – 2609.
- [27] NAOT D , BEN-HAYYIM G , ESHDAT Y , et al. Drought , heat and salt stress induce the expression of a citrus homologue of and atypical late-embryogenesis *LEA5* gene [J]. *Plant Molecular Biology* , 1995 , 27: 619 – 622.
- [28] ZHAO P , LIU F , ZHENG G , et al. Group 3 late embryogenesis abundant protein in *Arabidopsis*: structure , regulation , and function [J]. *Acta Physiologiae Plantarum* , 2011 , 33: 1063 – 1073.
- [29] WOLKERS W F , MCCREADY S , BRANDT W F , et al. Isolation and characterization of a D-7 LEA protein from pollen that stabilizes glasses in vitro [J]. *Biochimica et Biophysica Acta* , 2001 , 1544: 196 – 206.
- [30] BOUCHER V , BUITINK J , LIN X , et al. MtPM25 is an atypical hydrophobic late embryogenesis abundant protein that dissociates cold and desiccation-aggregated proteins [J]. *Plant Cell and Environment* , 2010 , 33: 418 – 430.
- [31] GILLES G J , HINES K M , MANFRE A J , et al. A predicted N-terminal helical domain of a Group 1 *LEA* protein is required for protection of enzyme activity from drying [J]. *Plant Physiology and Biochemistry* , 2007 , 45: 389 – 399.
- [32] LIU X , WANG Z , WANG L , et al. *LEA* 4 group genes from the resurrection plant *Boea hygrometrica* confer dehydration tolerance in transgenic tobacco [J]. *Plant Science* , 2009 , 176: 90 – 98.
- [33] NAKAYAMA K , OKAWA K , KAKIZAKI T , et al. Evaluation of the protective activities of a late embryogenesis abundant (*LEA*) related protein , *cor15a* , during various stresses in vitro [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry* , 2008 , 72: 1642 – 1645.
- [34] VEERANAGAMALLAIAH G , PRASANTHI J , REDDY K E. Group 1 and 2 *LEA* protein expression correlates with a decrease in water stress induced protein aggregation in horsegram during germination and seedling growth [J]. *Journal of Plant Physiology* , 2011 , 168: 671 – 677.
- [35] SUTTON F , DING X , KENEFICK D G. Group 3 *LEA* gene *HVA1* regulation by cold acclimation and deacclimation in two barley cultivars with varying freeze resistance [J]. *Plant Physiology* , 1992 , 99: 338 – 340.
- [36] ALSHEIKH M K , HEYEN B J , RANDALL S K. Ion binding properties of the dehydrin *erd14* are dependent upon phosphorylation [J]. *The Journal of Biological Chemistry* , 2003 , 17: 40882 – 40889.
- [37] KRÜGER C , BERKOWITZ O , STEPHAN U W , et al. A metal-binding member of the late embryogenesis abundant protein family transports iron in the phloem of *Ricinus communis* L. [J]. *The Journal of Biological Chemistry* , 2002 , 12: 25062 – 25069.
- [38] LIU G B , XU H , ZHANG L , et al. Fe binding properties of two soybean (*Glycine max* L.) *LEA4* proteins associated with antioxidant activity [J]. *Plant and Cell Physiology* , 2011 , 56: 994 – 1002.

Structure and Function of LEA Proteins in Higher Plants

ZHOU Li ,JI Xiang-nan ,HE Fei ,PAN Qiu-hong ,DUAN Chang-qing

(Centre for Viticulture and Enology , College of Food Science and Nutritional Engineering , China Agricultural University , Beijing 100083 , China)

Abstract: Late embryogenesis abundant proteins (LEA proteins) are a group of stress-responsive proteins in higher plants that are induced by environmental stress. These proteins can enhance plant tolerance against environmental stress via stabilizing cell membrane and binding ions. The category and structure of LEA proteins are summarized herein. The researches conducted in recent years are reviewed about the roles of LEA proteins in plant response to drought , low temperature and other environmental stresses.

Key words: plant resistance; late embryogenesis abundant protein

(上接第 179 页)

参考文献:

- [1] 许志坚 陈忠文 冯永勤 等. 海南岛贝类原色图鉴[M]. 北京: 科学普及出版社, 1993: 81.
- [2] 谭围 陈傅晓 曾关琼 等. 古蚶生物学特性及与南美白对虾混养技术初探[J]. 渔业现代化 2010 37(5): 31-33.
- [3] 陈傅晓 谭围 曾关琼 等. 古蚶的生物学特性及人工育苗技术[J]. 科学养鱼 2010 12: 38-40.
- [4] 蒲利云 陈傅晓 曾关琼 等. 古蚶亲贝室外水泥池促熟培育与催产技术的研究[J]. 渔业现代化 2011 38(3): 31-34.
- [5] 兰国宝 聂振平 赖彬. 温度对泥蚶胚胎发育、幼体生长发育及变态的影响[J]. 广西科学 1999 6(4): 307-310.
- [6] 刘建勇 卓健辉. 温度和盐度对方斑东风螺胚胎发育的影响[J]. 湛江海洋大学学报 2005 25(1): 2-4.

Effects of Temperature and Salinity on Larval Development of *Anadara antiquate*

PU Li-Yun , CHEN Fu-Xiao , ZENG Guan-Qiong , TAN Wei

(Hainan Fisheries Research Institute , Haikou 570206 , China)

Abstract: Responses of *Anadara antiquate* larval to various ambient water temperatures and salinity levels were measured in terms of hatchability and larval development rate. The results showed that *A. antiquate* developed to D - model larvae from fertilized eggs for about 22 hours and 45 minutes when incubated at the ambient temperature of 28 °C and the salinity level of 28. The optimum ambient temperature for larval development ranged between 25 ~ 29 °C , within which *A. antiquata* had a higher embryonic development rate and a higher hatchability but a low malformation rate. The optimum ambient salinity for larval development was 22 ~ 30 , at which *A. antiquata* gave a higher hatchability and a higher larval development rate , and the larvae hatched from the eggs grew well.

Key words: temperature; salinity; *Anadara antiquate*; larval growth