

doi: 10.3969/j.issn.0490-6756.2019.02.031

拟南芥 E3 泛素连接酶 AtARRE 与 ABI5 相互作用分析

李褚喆, 王博雅, 李颖, 李旭锋, 刘志斌

(四川大学生命科学学院 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065)

摘要: 为了阐述 AtARRE 与 ABA 信号通路关键转录因子 ABI5 的作用,本研究采用原生质体瞬时表达系统探究了 AtARRE 蛋白的亚细胞定位,证明 AtARRE 蛋白定位于细胞核。随后,采用酵母双杂交和 GST-Pull down 技术分析了 AtARRE 与 ABI5 在体外的相互作用,证明 AtARRE 与 ABI5 在体外存在相互作用。最后,本研究采用双分子荧光互补实验进一步分析 AtARRE 与 ABI5 在体内的相互作用,结果表明共表达 AtARRE 与 ABI5 在植物体内存在相互作用。这些结果共同表明 AtARRE 可能参与了 ABI5 介导的植物对逆境的响应。

关键词: 拟南芥; E3 连接酶; 脱落酸; AtARRE; 脱落酸不敏感蛋白 5

中图分类号: Q78 **文献标识码:** A **文章编号:** 0490-6756(2019)02-0363-06

Analysis of the interaction between E3 ubiquitin ligase AtARRE and ABI5 in *Arabidopsis thaliana*

LI Chu-Zhe, WANG Bo-Ya, LI Ying, LI Xu-Feng, LIU Zhi-Bin

(Key Laboratory of Bio-Resource and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China)

Abstract: Based on the study of AtARRE at the gene and protein levels, this paper describes its role with the key transcription factor ABI5 of the ABA signaling pathway. In this study, a protoplast transient expression system was used to explore the subcellular localization of AtARRE protein, and the result demonstrated that AtARRE localized in the nucleus. Subsequently, the interaction between AtARRE and ABI5 was analyzed by yeast two-hybrid and GST-Pull down techniques. Our analysis demonstrated that AtARRE interacted with ABI5 *in vitro*. At last, analysis by bimolecular fluorescence complementation experiments further demonstrated the interaction between AtARRE and ABI5, indicating that the co-expression of AtARRE and ABI5 had interaction *in vivo*. These results indicate that AtARRE may be involved in ABI5-mediated plant response to stress.

Keywords: *Arabidopsis*; E3 ligase; ABA; AtARRE; ABI5

1 引言

每年由于非生物胁迫的影响导致农作物降低

50%以上的产量,这是世界范围内的作物损失的主要原因之一^[1, 2]。为了应对非生物胁迫,植物进化出了响应非生物胁迫的调控机制,而转录后调控机

收稿日期: 2018-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(31671455); 国家转基因专项(2016ZX08009003-002-001)

作者简介: 李褚喆(1991-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物分子遗传学与基因工程方向研究。E-mail: lichuzhe163@163.com

通讯作者: 刘志斌。E-mail: liuzhibin@scu.edu.cn

制是其中重要的部分^[3]. 泛素化-蛋白酶途径通过转录后水平的调控作用广泛地参与到了植物细胞周期、凋亡等生命活动过程^[4]. 泛素小分子依赖于泛素激活酶 E1, 泛素结合酶 E2 和泛素连接酶 E3 结合到靶蛋白上形成多聚泛素链, 被 26s 蛋白酶识别并降解被泛素化修饰的蛋白. 当植物受到逆境胁迫的时候, 应对胁迫的蛋白质水平迅速增加, 但是蛋白浓度累积到一定程度就会对植物的代谢产生毒害作用. 因此, 当胁迫消失时, 累积的蛋白质需被降解处理, 以保持植物体内蛋白的内稳态平衡. RING 结构 E3 连接酶作为泛素化-蛋白酶途径在响应非生物胁迫具有重要调节作用, 如干旱或盐胁迫^[5-9].

ABA 是中央调控因子在许多植物对环境胁迫的响应过程, 例如, ABA 起到了极其重要的作用在渗透胁迫^[10,11]. ABA 已被证明调节和参与植物发育(如蛋白质和脂类合成)、许多农艺性状(如种子脱水、休眠、发芽)、生殖生长^[12-14]. 此外, ABA 介导植物响应非生物胁迫如干旱胁迫、盐胁迫、冷胁迫、病原生物胁迫^[12-15]. ABA 信号通路中的正调控因子能够被 E3 连接酶泛素化, 从而通过 26s 蛋白酶途径降解. ABI5 是 ABA 信号通路中一个的转录因子, 其对多种胁迫响应的正调控作用主要通过编码 bZIP 家族蛋白来达成^[16]. 此外, 多项研究已经证明 ABI5 参与了依赖于 ABA 的胁迫响应途径, 是 ABA 信号通路中极其重要的转录因子^[17,18]. 本实验室前期通过酵母双杂交实验筛选出了和拟南芥 ABA 信号途径中转录因子 ABI5 相互作用的蛋白 AtARRE, 进一步实验表明, 与野生型拟南芥相比, AtARRE 的 T-DNA 插入拟南芥突变体在根长和萌发等表型实验上表现出对外源 ABA 的敏感性, 并且突变体中响应 ABA 信号通路下游的标志基因较野生型高. 因此, 前期的研究结果显示 AtARRE 参与了 ABA 信号途径, 即负调控 ABA 介导的逆境响应. 本文利用酵母双杂交技术、基于绿色荧光蛋白瞬时表达的植物亚细胞定位方法、GST-Pull down 实验和双分子荧光互补法(BiFC)对 AtARRE 与 ABI5 的相互作用展开了研究. 证实 AtARRE 与 ABI5 在体外和植物体内均存在相互作用.

2 材料与方法

2.1 材料

哥伦比亚野生型拟南芥(Col-0)、本氏烟草

(*Nicotiana benthamiana*), pBI121、pGADT7、pGBKT7-Rec、pGEX-6P-1、pET28a、pSPYNE、pSPYCE 载体, 农杆菌 GV3101、大肠杆菌(*E. coli*)DH5 α 菌株、酵母菌 AH109 菌株、Rosetta 菌株, 均为实验室保存. GST Resin 购于 Trans gene, His Resin 购于 Thermo Fisher. 引物合成和测序由擎科生物和华大基因完成.

2.2 实验方法

2.2.1 目的基因的分离和载体的构建 以实验室保存的 cDNA 为模板, 加入 Primerstar Max DNA 聚合酶和相应的引物, PCR 扩增得到目的基因片段: 全长 ABI5、AtARRE 和截短的 ABI5. 随后, 构建载体: pBI121-AtARRE-GFP、pGADT7-ABI5、pGADT7-ABI5 Δ N、pGADT7-ABI5 Δ C、pGBKT7-AtARRE、pET28a-AtARRE 和 pGEX-6P-1-ABI5、pSPYNE-AtARRE、pSPYCE-ABI5、pSPYCE-ABI5 Δ C、pSPYCE-ABI5 Δ N.

2.2.2 原生质体转化 取拟南芥叶片切成细丝, 放入原生质体酶解液, 22 °C 黑暗酶解约 3 h 后加入 4 mL 预冷的 W5, 并用 4 层纱布过滤. 离心去上清, 并用 4 mL 预冷的 W5 洗涤两次. 弃上清, 加入 1 mL W5, 冰上放置 30 min. 弃上清, 加入 1 mL MMg. 取 10~20 μ L pBI121-AtARRE-GFP 质粒、100 μ L 原生质体和 110 μ L 40% PEG4000, 混匀放置 20 min. 加入 440 μ L W5 终止反应, 然后用 1 mL W5 洗涤原生质体三次, 于 22 °C 黑暗培养 16 h, 用荧光倒置显微镜观察.

2.2.3 酵母双杂交及 X-Gal 染色 分别共转化载体 pGADT7-ABI5、pGADT7-ABI5 Δ N、pGADT7-ABI5 Δ C 和 pGBKT7-AtARRE 至 AH109 酵母感受态, 将酵母细胞涂布于 SD/Leu-Trp-平板上, 30 °C 培养 3~4 d. 取阳性菌落接入液体培养基 SD/Leu-Trp-, 30 °C 培养 2 d, 用 0.9% NaCl 将样品调至 OD₆₀₀=0.5. 将样品稀释 10、100、1000 倍, 分别取 5 μ L 滴定在 SD/Leu-Trp-、SD/His-Trp-Leu-平板上, 30 °C 培养 3~4 d, 观察菌落生长情况. 用滤纸覆盖酵母平板并使滤纸与菌落充分接触, 用液氮冷冻滤纸. 将滤纸和 6 mL 反应液放入平板, 30 °C 放置 8~12 h.

2.2.4 蛋白质纯化及 GST-Pull down 将 pET28a-AtARRE 和 pGEX-6P-1-ABI5 转入 Rosetta 菌株, 按照蛋白纯化的步骤诱导并纯化出 AtARRE、ABI5、GST 蛋白. 向 EP 管加入 40 μ L GST Resin, 再加入 ABI5 及 AtARRE 蛋白各 5

μg , 最后加入 Incubation buffer 至体系总体积为 $500 \mu\text{L}$, 将样品置于 4°C 下 360° 旋转的摇床上旋转 2 h. 用 1mL Washing buffer 清洗 4~5 次, 再进行 Western Blot 检测.

2.2.5 双分子荧光互补 将 pSPYNE-AtARRE、pSPYCE-ABI5、pSPYCE-ABI5 ΔC 、pSPYCE-ABI5 ΔN 载体转入农杆菌, 28°C 培养过夜, 离心 10min 收集菌体, 弃上清, 用等量侵染液清洗 3 次, 再用侵染液重悬使 $\text{OD}_{600} = 1.0 \sim 1.2$. 静置 1 h, 取等量上层液体混合, 用 1mL 注射器以压力注射法共同瞬时转化烟草叶片 2 d, 用激光共聚焦显微镜观察.

3 结果与分析

3.1 AtARRE 的亚细胞定位

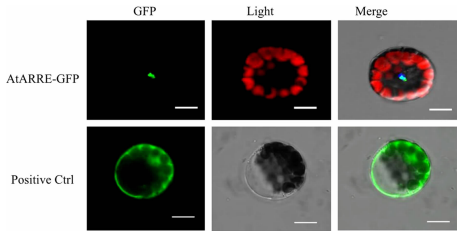


图 1 AtARRE 的亚细胞定位

Fig. 1 Subcellular location of AtARRE

为了确定 AtARRE 的亚细胞定位, 我们克隆了 AtARRE 基因的 cDNA 序列, 并利用 pBI121 载体构建了 AtARRE 与绿色荧光蛋白(GFP)的重组载体 pBI121-AtARRE-GFP. 运用原生质体转化法将重组载体 pBI121-AtARRE-GFP 和 pBI121-GFP 空载体导入拟南芥原生质体, 使之瞬时表达并在荧光倒置显微镜下观察在拟南芥原生质体中的荧光信号, 以确定 AtARRE 蛋白的亚细胞定位. 如图 1 所示, 瞬时表达结果显示有明显的绿色荧光出现在拟南芥原生质体中, 说明 pBI121-AtARRE-GFP 融合蛋白载体和空载体均成功转入了拟南芥原生质体并成功表达, 并且 AtARRE-GFP 融合蛋白的绿色荧光信号存在于拟南芥原生质体的细胞

核, 而对照 GFP 则表达在整个原生质体中. 该实验结果证明 AtARRE 蛋白定位于拟南芥细胞核, 即 AtARRE 的表达位置在细胞核中.

3.2 酵母双杂交验证 AtARRE 与 ABI5 体外的相互作用

为了确定 ABI5 和 AtARRE 的相互作用, 我们克隆了 AtARRE 和 ABI5 基因的全长 cDNA 序列, 并利用 pGADT7 和 pGBKT7-Rec 载体构建了重组载体 pGBKT7-AtARRE 和 pGADT7-ABI5. 运用酵母双杂交技术共转化重组载体 pGBKT7-AtARRE 和 pGADT7-ABI5, 并在 SD/Trp-Leu 与 SD/Trp-Leu-His 平板上培养该酵母细胞, 观察菌落在 SD/Trp-Leu 与 SD/Trp-Leu-His 平板上的生长情况. 如图 2 所示, pGADT7-ABI5 + pGBKT7-AtARRE 转入酵母后, 在 SD/Trp-Leu 和 SD/Trp-Leu-His 平板上长出白色、光滑、丘状的菌落, 说明酵母转化成功, 且 ABI5 和 AtARRE 能够在酵母系统中发生相互作用. 为了进一步确认 ABI5 和 AtARRE 相互作用的位置, 我们从 ABI5 氨基酸序列的第 271 位将 ABI5 蛋白截短为 N 端和 C 端两部分, 并构建了重组载体 pGADT7-ABI5 ΔN 和 pGADT7-ABI5 ΔC . 将 pGADT7-ABI5 ΔN + pGBKT7-AtARRE 和 pGADT7-ABI5 ΔC + pGBKT7-AtARRE 转入酵母后, 观察菌落在 SD/Trp-Leu 与 SD/Trp-Leu-His 平板上的生长情况. 如图 2 所示, pGADT7-ABI5 ΔN + pGBKT7-AtARRE 和 pGADT7-ABI5 ΔC + pGBKT7-AtARRE 转入酵母后, 在 SD/Trp-Leu 平板上长出白色、光滑、丘状的菌落, 说明酵母转化成功. 然而, 只有 pGADT7-ABI5 ΔN + pGBKT7-AtARRE 能够在 SD/Trp-Leu-His 平板上长出菌落, 而 pGADT7-ABI5 ΔC + pGBKT7-AtARRE 则不能, 即 ABI5 ΔN 和 AtARRE 能够在酵母系统中发生相互作用. 综上所述, 酵母双杂交初步表明 ABI5 和 AtARRE 可以在酵母系统中发生相互作用, 且作用的位置在 ABI5 的 C 端.

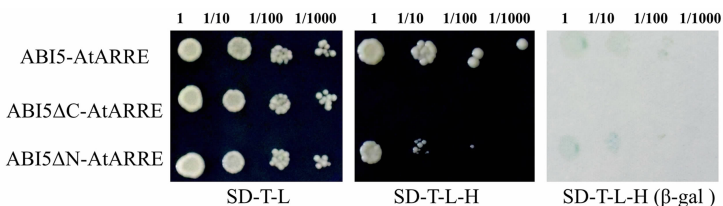


图 2 酵母双杂交检测 AtARRE 与 ABI5 体外的相互作用

Fig. 2 Detection of interaction between AtARRE and ABI5 by yeast two hybrid system *in vitro*

3.3 GST-Pull-Down 验证 AtARRE 与 ABI5 体外的相互作用

为了确定 AtARRE 与 ABI5 体外的相互作用,我们利用载体 pGEX-6P-1、pET28a 构建了 ABI5、AtARRE 的重组载体 pET28a-AtARRE 和 pGEX-6P-1-ABI5,并利用原核表达和亲和纯化得到纯度较高的 His-AtARRE、GST-ABI5、GST 蛋白,然后采用体外 GST-Pull Down 验证 AtARRE 与 ABI5 在体外的相互作用. 实验以 10% His-AtARRE + GST-ABI5 作为实验组,10% His-AtARRE + GST 作为负对照,5% Input 作为阳性对照. 如图 3 所示,His-AtARRE + GST-ABI5 和 Input 均可见一条单一的目的条带,而对照组 His-AtARRE + GST 则不能,说明以 GST 树脂作为亲和材料,GST-ABI5 作为诱饵蛋白,能够吸附 His-AtARRE 蛋白. 实验结果证明 His-AtARRE 和 GST-ABI 在体外存在相互作用.

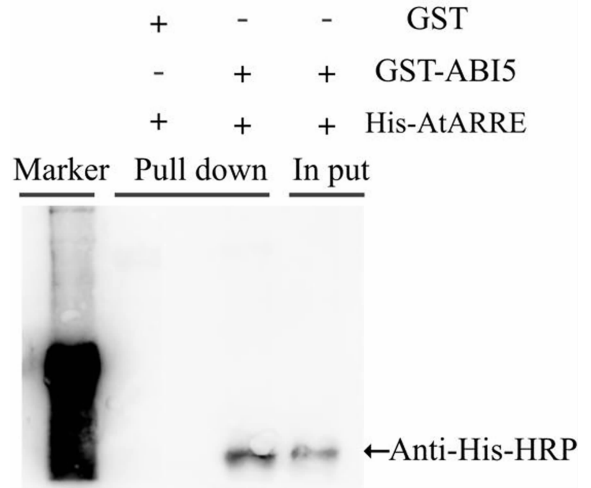


图 3 GST-Pull Down 检测 AtARRE 与 ABI5 体外的相互作用

Fig. 3 Detection of interaction between AtARRE and ABI5 by Pull-Down *in vitro*

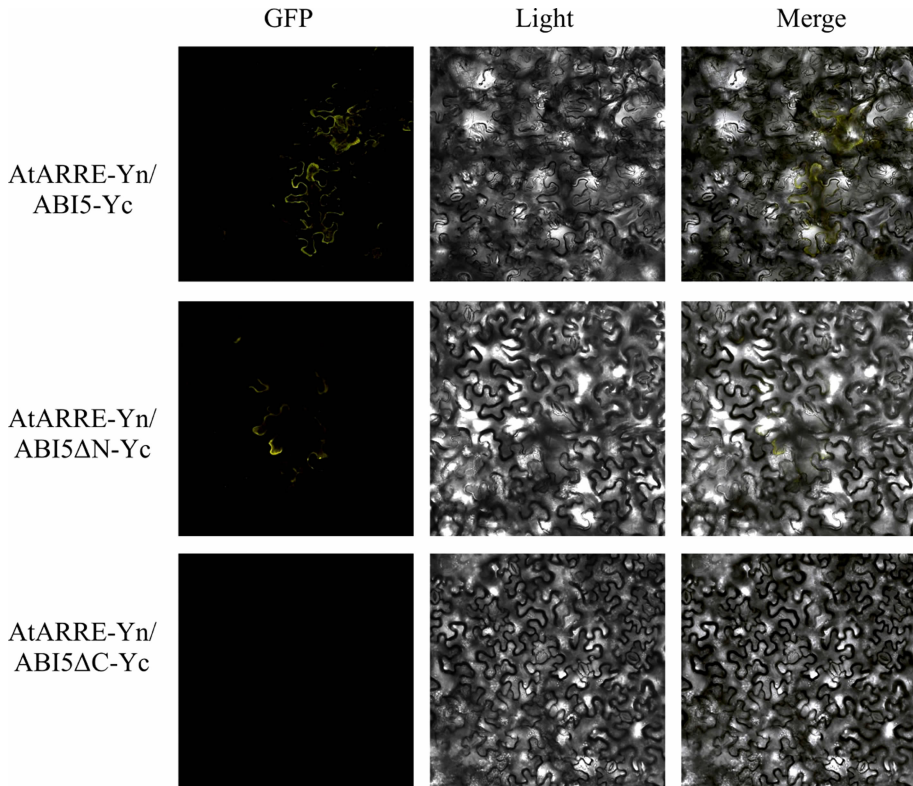


图 4 BiFC 检测 AtARRE 与 ABI5 体内的相互作用

Fig. 4 Detection of interaction between AtARRE and ABI5 by BiFC *in vivo*

3.4 BiFC 验证 AtARRE 与 ABI5 体内的相互作用

为了验证 AtARRE 与 ABI5 在植物体内的相互作用,我们利用双分子表达载体 pSPYNE 和 pSPYCE 构建了 ABI5、AtARRE 的重组表达载体

pSPYNE-AtARRE 和 pSPYCE-ABI5. 利用烟草侵染法将构建好的重组载体 pSPYNE-AtARRE 和 pSPYCE-ABI5 共转化至烟草叶片中,培养 2 d 后用激光共聚焦显微镜观察荧光信号的表达情况. 双分子荧光互补实验 (BiFC) 结果显示共转化

pSPYNE-AtARRE + pSPYCE-ABI5 能够在烟草叶片细胞中观察到荧光信号, 说明 AtARRE 与 ABI5 在体内存在相互作用. 为了进一步验证 AtARRE 与 ABI5 在体内的相互作用的位点, 我们构建了重组载体 pSPYCE-ABI5 Δ C(缺失 C 端)和 pSPYCE-ABI5 Δ N(缺失 N 端)并将之分别和 pSPYNE-AtARRE 共转化至烟草细胞. BiFC 结果显示 pSPYNE-AtARRE + pSPYCE-ABI5 Δ N 能够观察到荧光, 而 pSPYNE-AtARRE + pSPYCE-ABI5 Δ C 则无法观察到荧光, 说明 AtARRE 与 ABI5 在体内存在相互作用的位置在 ABI5 的 C 端. 值得注意的是, AtARRE + pSPYCE-ABI5 Δ N 荧光的强度明显比 pSPYNE-AtARRE + pSPYCE-ABI5 弱, 说明 ABI5 和 AtARRE 发生相互作用的位置在 ABI5 的 C 端, 但是 ABI5 的 N 端也起到了辅佐作用, 这与酵母双杂交的结果是一致的.

4 讨论

植物对非生物胁迫的响应涉及许多分子途径的相互作用^[19]. 在胁迫条件下, 许多基因发生上调使植物能够承受胁迫, 因此形成植物的适应^[20]. 在非生物胁迫的响应中担任信号的是各种化学物质, 如钙(Ca²⁺)、糖、生长素(IAA)、脱落酸(ABA)等, 不同的信号通路既相互独立也相互影响^[21]. 植物激素参与植物对非生物胁迫的耐受性和适应作用, 最重要的两种激素是脱落酸(ABA)和乙烯^[22]. 作为重要的植物激素, ABA 在植物耐受性的形成中起到了重要的调节作用, 信号通路通过 ABA 诱导生产和积累在 ABA 信号转导中起重要作用的第二信使, 如 Ca²⁺、磷脂酸(PA)和活性氧(ROS)等^[23]. 因此, ABA 信号通路和其涉及的各种蛋白是研究植物抗逆的重要课题.

拟南芥有超过 1400 种 E3 连接酶, 这表明 E3 连接酶是底物特异性的主要决定因素, 因此, 作为泛素化-蛋白酶途径的重要组成部分的 E3 连接酶也是目前研究植物抗逆机制的重点. 作为植物抗逆的一个重要的途径, ABA 信号途径中有多个转录因子参与植物与 ABA 相关胁迫的应答过程. 这些转录因子可能被泛素化途径识别靶定, 并通过 26S 蛋白酶体途径降解来调控植物的应答反应. 泛素化系统中 E3 连接酶起着识别与靶定底物的作用, 因而研究 E3 连接酶与底物蛋白的作用对于研究植物的胁迫响应有着重要意义.

经过本实验室前期研究发现 AtARRE 负调控

ABA 信号途径并鉴定了 AtARRE 的 E3 连接酶活性. 基于以上研究成果, 本研究利用酵母双杂交技术、基于绿色荧光蛋白瞬时表达的植物亚细胞定位方法、GST-Pull down 实验和双分子荧光互补法(BiFC)对 AtARRE 与 ABI5 的相互作用展开了研究. 结果显示, AtARRE 与 ABA 信号途径中的转录因子 ABI5 存在相互作用, 且 AtARRE 主要与 ABI5 的 C 端存在相互作用. 因此, 我们的研究结果预示了 AtARRE 可能通过泛素化修饰 ABI5 来负调控 ABA 信号途径, 进而调节拟南芥响应非生物胁迫. 为了进一步揭示 AtARRE 与 ABI5 之间的关系, 清楚 AtARRE 在 ABA 信号途径中的调控作用, 最终达了解植物抗逆分子机制的目的, 后期的研究需要利用体外泛素化和 Co-IP 等研究手段, 从体外和体内两个角度研究 AtARRE 是否能够泛素化修饰 ABI5, 从而探究 AtARRE 在 ABA 信号途径中的功能.

参考文献:

- [1] Bray E A, Bailey-Serres J, Weretilnyk E. Responses to abiotic stresses [C]// Buchanan B B, Gruissem W, Jones R L. Biochemistry and molecular biology of plants. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000.
- [2] 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.
- [3] Reece J, Taylor M R, Simon E J, et al. Campbell biology [M]. Amsterdam: Addison-Wesley Longman, 2011.
- [4] Deshaies R J, Joazeiro C A P. RING Domain E3 Ubiquitin Ligases [J]. Annu Rev Biochem, 2009, 78: 399.
- [5] Zhang X, Garretton V, Chua N H. The AIP2 E3 ligase acts as a novel negative regulator of ABA signaling by promoting ABI3 degradation [J]. Gene Dev, 2005, 19: 1532.
- [6] Stone S L, Williams L A, Farmer L M, et al. KEEP ON GOING, a RING E3 ligase essential for *Arabidopsis* growth and development, is involved in abscisic acid signaling [J]. Plant Cell, 2006, 18: 3415.
- [7] Bu Q, Li H, Zhao Q, et al. The *Arabidopsis* RING finger E3 ligase RHA2a is a novel positive regulator of abscisic acid signaling during seed germination

- and early seedling development [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150: 463.
- [8] Liu H, Stone S L. Abscisic acid increases *Arabidopsis* ABI5 transcription factor levels by promoting KEG E3 ligase self-ubiquitination and proteasomal degradation [J]. *Plant Cell*, 2010, 22: 2630.
- [9] Li H, Jiang H, Bu Q, *et al.* The *Arabidopsis* RING finger E3 ligase RHA2b acts additively with RHA2a in regulating abscisic acid signaling and drought Response [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156: 550.
- [10] Takahashi S, Seki M, Ishida J, *et al.* Monitoring the expression profiles of genes induced by hyperosmotic, high salinity, and oxidative stress and abscisic acid treatment in *Arabidopsis* cell culture using a full-length cDNA microarray [J]. *Plant Mol Biol*, 2004, 56: 29.
- [11] Tuteja N. Cold, salinity, and drought stress [C]// *Plant stress biology: from genomics to systems biology*. Weinheim: WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2009.
- [12] Kaur N, Gupta A K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plants [J]. *Curr Sci*, 2005, 88: 1771.
- [13] Goda H, Sasaki E, Akiyama K, *et al.* The AtGenExpress hormone and chemical treatment data set: experimental design, data evaluation, model data analysis and data access [J]. *Plant J*, 2008, 55: 526.
- [14] Bansal K C, Lenka S K, Tuteja N. Abscisic acid in abiotic stress tolerance: an 'omics' approach [M]. *Omics and plant abiotic stress tolerance*. Sharjah: Bentham Science, 2011.
- [15] Hubbard K E, Nishimura N, Hitomi K, *et al.* Early abscisic acid signal transduction mechanisms: newly discovered components and newly emerging questions [J]. *Gene Dev*, 2010, 24: 1695.
- [16] Finkelstein R R, Lynch T J. The *Arabidopsis* abscisic acid response gene ABI5 encodes a basic leucine zipper transcription factor [J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 599.
- [17] Vidyasagar A, Lutkenhaus J. Sumoylation of ABI5 by the *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 negatively regulates abscisic acid signaling [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5418.
- [18] Seiler C, Harshavardhan V T, Rajesh K, *et al.* ABA biosynthesis and degradation contributing to ABA homeostasis during barley seed development under control and terminal drought-stress conditions [J]. *J Exp Biol*, 2011, 62: 2615.
- [19] Viswanathan, Chinnusamy, Zhizhong, *et al.* Abscisic acid-mediated epigenetic processes in plant development and stress responses [J]. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50: 1187.
- [20] Leung J, Giraudat J. Abscisic acid signal transduction [J]. *Annu Rev Plant Phys*, 1998, 49: 199.
- [21] Rock C D. Pathways to abscisic acid-regulated gene expression [J]. *New Phytol*, 2000, 148: 357.
- [22] Rohde A, Kurup S, Holdsworth M. ABI3 emerges from the seed [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 418.
- [23] Shinozaki K, Yamaguchishinozaki K. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 217.

引用本文格式:

中文: 李褚喆, 王博雅, 李颖, 等. 拟南芥 E3 泛素连接酶 AtARRE 与 ABI5 相互作用分析 [J]. *四川大学学报: 自然科学版*, 2019, 56: 363.

英文: Li C Z, Wang B Y, Li Y, *et al.* Analysis of the Interaction between E3 Ubiquitin Ligase AtARRE and ABI5 in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Sichuan Univ: Nat Sci Ed*, 2019, 56: 363.