

盐胁迫下丛枝菌根真菌对番茄吸水及水孔蛋白基因表达的调控

贺忠群¹, 贺超兴^{2,*}, 闫妍², 张志斌², 王怀松², 李焕秀¹, 汤浩茹¹

(¹四川农业大学园艺学院, 四川雅安 625014; ²中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 采用盆栽试验研究不同浓度(0.5%和1.0%)NaCl胁迫下接种丛枝菌根真菌 *Glomus mosseae*-2 对番茄吸水特性的影响, 并用 real-time-PCR 技术分析了根系中 5 个水孔蛋白基因 (*LePIP1*, *LePIP2*, *LeTRAMP*, *LeAQP2*, *LeTIP*) 的表达。结果表明: 盐胁迫下接种丛枝菌根真菌能促进植株生长和对水分的吸收, 显著提高叶片相对含水量、叶片水势及根系水导; 丛枝菌根真菌和盐胁迫共同调控了 5 个水孔蛋白基因的表达; 与未接菌株相比, 接种植株 *LeAQP2* 基因表达上调, 其余 4 个基因表达下调。*LeAQP2* 基因在接菌株根中的过量表达与盐胁迫下丛枝菌根真菌提高番茄根系水导有关。

关键词: 番茄; 盐胁迫; 丛枝菌根真菌; 吸水特性; 水孔蛋白基因

中图分类号: S 641.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 02-0273-08

Regulative Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Water Absorption and Expression of Aquaporin Genes in Tomato Under Salt Stress

HE Zhong-qun¹, HE Chao-xing^{2,*}, YAN Yan², ZHANG Zhi-bin¹, WANG Huai-song², LI Huan-xiu¹, and TANG Hao-ru¹

(¹College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China; ²Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on regulation of water absorption and expression of five aquaporin genes (*LePIP1*, *LePIP2*, *LeTRAMP*, *LeAQP2*, *LeTIP*) of root in arbuscular mycorrhizal tomato by real-time-PCR were studied under different NaCl stress (0.5%, 1.0%). Results showed that the growth of tomato was improved, as while relative water content, water potential and hydraulic conductance of root were increased by AMF inoculation under salt stress. Expression of five genes was induced by AMF and salinity jointly. Up-regulated expression of *LeAQP2* gene and down-regulated of other four genes in root of AMF tomato were detected in contrast to non-AMF one. Accordingly, overexpression of *LeAQP2* gene in root may be relation to enhanced hydraulic conductance induced by AMF.

Key words: tomato; salt stress; arbuscular mycorrhizal fungi; water absorption; aquaporin gene

收稿日期: 2010-06-11; 修回日期: 2011-01-21

基金项目: 国家科技支撑计划项目 (2011BAD12B03); 四川省教育厅重点项目 (072A064); 四川农业大学双支计划项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hechaoxing@126.com)

丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 能促进干旱或半干旱环境中植物吸水, 提高植株水势和根系水力导度 (简称根系水导, L_{pr}), 因而提高其抗旱能力 (Ruiz-Lozano et al., 2001; Porcel et al., 2003)。盐胁迫伴随着干旱胁迫, 因此能改善盐胁迫下植株根系水分吸收及运输的因素均与提高植株的耐盐性相关。水孔蛋白 (Aquaporin, AQP) 是可选择性地高效转运水分子的膜 (包括质膜和液泡膜) 蛋白, 能够介导胞内或胞间的水分跨膜运输, 调节植物体内的水分快速平衡, 对于提高植物抗盐及抗旱性可能发挥着重要作用。当存在环境胁迫时, 某些植物的根可能发生降低导水性的解剖结构改变, 细胞内的水孔蛋白基因表达量可能发生相应变化, 以调整对水分的获取 (Maurel, 1997; Steudle, 2000)。水孔蛋白在 AMF 提高植物耐盐性及抗旱性中是否发生了其基因表达的变化或起到一定的作用目前尚不清楚。

目前, 蔬菜设施栽培由于农药、肥料使用不当, 耕作不合理致使土壤板结, 次生盐渍化日趋严重。番茄是设施栽培的主要种类, 利用 AMF 改良土壤是提高番茄产量和品质的一条新的途径。试验在明确 AMF 对番茄耐盐性影响的基础上, 主要从与水分状况相关的几个指标着手, 分析盐胁迫下 AMF 对番茄吸水的影响, 为 AMF 在番茄生产上的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2009 年 5 月在中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室进行。供试番茄品种为 ‘中杂 9 号’, 供试菌种为球囊霉属摩西球囊霉 *Glomus mosseae*-2 (由匈牙利农业科学院提供)。供试土壤基本理化性状: pH 7.26, 有机质 11%, 速效磷 $150 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效氮 $451 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效钾 $518 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。土壤过 1 mm 筛后于烘箱中 160°C 高温灭菌 2 h, 自然冷却后继续 160°C 烘 2 h 后放凉备用。

1.2 试验设计

供试土壤装入 $13 \text{ cm} \times 13 \text{ cm}$ 的培养钵, 培养钵用 0.3% 的高锰酸钾消毒 3 h。种子用 70% 酒精表面灭菌 5 min 后, 蒸馏水冲洗催芽播种。每钵接种 10 g 菌剂, 对照接种 10 g 灭菌接种物和 10 mL 无灭菌接种物水滤液, 以保持微生物区系一致。每盆播种 3 粒, 出苗后间留 2 株, 钵下放盘, 如有渗漏, 将渗出液反倒回去, 接种 45 d 时测定株高、茎粗, 开始进行盐处理。试验分不接种 AMF (用 NAM 表示), 接种 AMF (用 AM 表示) 两个处理, 每个处理设 3 个 NaCl 水平, 即 0、0.5% 和 1.0%, 每个处理 15 盆, 共 30 株, 无盐处理用自来水浇灌 (EC 为 $0.8 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$)。每隔 2~3 d 浇 1 次盐水, 最后 1 次盐处理后的 EC 值分别达到 0.9、4.2、 $7.1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ 。盐处理后每隔 10 d 测菌根侵染率, 并分期取样测定叶片相对含水量、叶水势、根系水导及提取根系 RNA。播种后 100 d 时测定株高、茎粗并算出与接种 45 d 时相比的增长量, 收获植株分地上、地下部 80°C 烘干称质量。

1.3 相关指标的测定

菌根侵染率测定: 采用根段法 (Kormanik & McGraw, 1982)。

叶片相对含水量 (RWC, %) = (鲜样质量 - 干样质量) / (饱和质量 - 干样质量) $\times 100$ 。

叶水势测定: 选取番茄顶端第 4~5 叶, 用美国生产的 3005 型压力室测定 (Martinez-Balleesta et al., 2000), 每个处理重复 3 次。

根系水导测定: 将 1% 盐处理 28 d 时的植株及对照植株, 洗净泥土, 去除植物主茎的上半部, 留下主茎的基部同根一起放入盛水的容器中, 用橡胶圈密封于压力室, 然后按 Martinez-Balleesta 等 (2000) 的方法测定。

1.4 总 RNA 的提取及 cDNA 的合成

分别提取接菌和未接菌植株经 1.0%浓度 NaCl 水溶液和对照清水处理 30 d 时的根系（多株混合样）总 RNA，RNA 纯化后用于 cDNA 的合成。逆转录试剂盒为 Fermentas 产品。

1.5 水孔蛋白基因的 RT-PCR 分析

对已知番茄水孔蛋白基因 *LePIP1*、*LePIP2*、*LeTRAMP*、*LeAQP2*（质膜水孔蛋白基因）和 *LeTIP*（液泡膜水孔蛋白基因），在接菌和盐胁迫后的诱导表达进行分析。依据已知基因的 mRNA 序列，分别设计用于 RT-PCR 的特异引物（表 1）。

表 1 用于 RT-PCR 的基因特异引物
Table 1 Gene specific primers used for RT-PCR

引物名称 Name of primers	引物序列（5'-3'） Primer sequence	扩增长度/bp Fragment length	基因序列号 Accession number
<i>LeTRAMP</i> F	GGTGCTGGTGTGTGAAG	314	X73848
<i>LeTRAMP</i> R	TGCTCGTCGTTGTAGATG		
<i>LePIP1</i> F	ATGACGCACCCATACAAC	348	AY725511
<i>LePIP1</i> R	TGCTAACAATGCTCCAC		
<i>LePIP2</i> F	AAGGATTACAAAGAGCCACC	201	BT014251
<i>LePIP2</i> R	ACCAAAAGCCCAAGCAAC		
<i>LeAQP2</i> F	ATGGAGGGGAAAGAAGAGG	281	AF218774
<i>LeAQP2</i> R	CCAAAAGCCCAAGCAATG		
<i>LeTIP</i> F	TCATTGGTGGAGGATTGGCT	102	AY731066
<i>LeTIP</i> R	ACACTGTTGAAGACTTGTCTTCTTCTT		

实时荧光定量 PCR 仪为美国应用生物系统公司（Applied Biosystems, ABI）的 7000 型。SYBR Solution 为 TIANGEN 公司产品。

总反应体积 20 μL，反应体系为：9 μL SYBR Solution，上下游引物各 0.5 μL，cDNA 2 μL，无菌 ddH₂O 8 μL。反应条件：95 ℃ 2 min，94 ℃ 30 s，55 ℃ 1 min，68 ℃ 1 min，在 68 ℃ 时收集荧光信号，共进行 39 个循环。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对菌根侵染率的影响

从表 2 可以看出，盐胁迫浓度显著地影响菌根侵染率。随盐浓度增加，丛枝菌根真菌对番茄根系的侵染率降低。在同一盐浓度处理，随着盐胁迫的持续，菌根侵染率逐渐降低，且下降幅度增加。说明高盐及长时间盐胁迫均抑制菌根的形成。

表 2 NaCl 胁迫对菌根侵染率的影响
Table 2 Effect of different NaCl stress on AMF colonization /%

NaCl/%	AMF	盐胁迫天数/d Days after salt stress			
		0	10	20	30
0	AM	48.6 aA	50.3 aA	55.3 aA	56.2 aA
	NAM	0 bB	0 dC	0 dD	0 dD
0.5	AM	47.8 aA	46.4 bB	39.6 bB	33.3 bB
	NAM	0 bB	0 dC	0 dD	0 dD
1.0	AM	48.9 aA	44.8 cB	32.2 cC	26.4 cC
	NAM	0 bB	0 dC	0 dD	0 dD

注：数据经邓肯氏新复极差测验，不同大、小写字母分别表示 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 时的显著水平。下同。
Note: Data were analyzed by Duncan's multiple new range test and the different capital and little letters indicate significant differences at $P < 0.01$ and $P < 0.05$ level respectively. The same below.

2.2 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄的促生效应

从表 3 可以看出, 播种后 100 d 时, NaCl 胁迫显著地抑制了株高和茎粗的生长, 降低了植株地上部和地下部干物质的积累; 相同盐浓度下, 与未接菌处理相比, 接菌处理显著促进了番茄地上部和根系的生长。

表 3 AMF 对盐胁迫下番茄幼苗生长的影响
Table 3 Effect of AMF on growth of tomato under salt stress

NaCl/%	AMF	增长量/cm		干物质量/g	
		Increase		Dry weight	
		株高 Height	茎粗 Stem diameter	地上 Shoot	地下 Root
0	AM	4.80 aA	0.115 aA	6.26 aA	1.37 aA
	NAM	3.84 bB	0.096 bB	5.98 bB	1.10 bB
0.5	AM	2.38 cC	0.086 bB	5.64 cC	0.86 cC
	NAM	2.10 dCD	0.050 cC	5.32 eE	0.67 dD
1.0	AM	2.20 cdC	0.052 cC	5.38 deDE	0.42 eE
	NAM	1.80 eD	0.018 dD	5.08 fF	0.28 fF

2.3 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄叶片相对含水量的影响

由图 1 可知, 无盐处理接菌和未接菌株 RWC 无明显差异。随盐胁迫持续, 各盐处理的叶片 RWC 均下降, 且差异渐明显。盐胁迫 50 d 时, 0.5%盐处理的接菌株和未接菌株, 其叶片的 RWC 分别比清水处理的对照低 13.0%和 19.0%; 1.0%处理的则分别比对照低 20.1%和 35.7%。AMF 接种后具有减缓番茄受盐害而失水的作用, 这种作用在较高盐浓度下表现得更为明显。

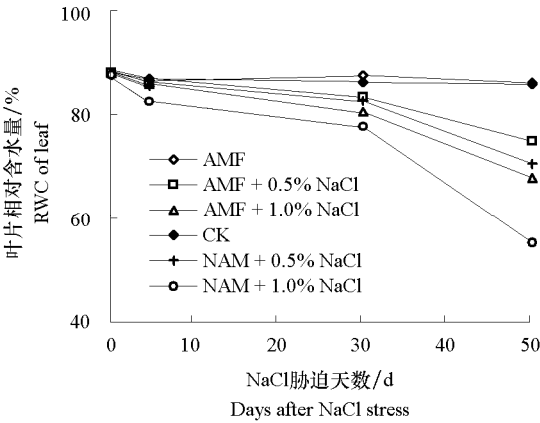


图 1 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄叶片相对含水量的影响

Fig. 1 Effect of AMF on relative water content of leaf in tomato under NaCl stress

2.4 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄叶片水势的影响

图 2 表明, 盐胁迫降低了番茄叶片水势, 而接种 AMF 能显著提高叶片水势 ($P < 0.5$)。在盐胁迫 45 d 时接菌与未接菌株叶片水势均呈大幅度下降, 0.5%和 1%处理的接菌株比盐处理前分别下降 1.03 MPa 和 1.65 MPa; 未接菌株分别下降 1.28 MPa 和 2.28 MPa; 接菌株的叶片水势分别比未接菌株的高 16.2%和 22.6%。

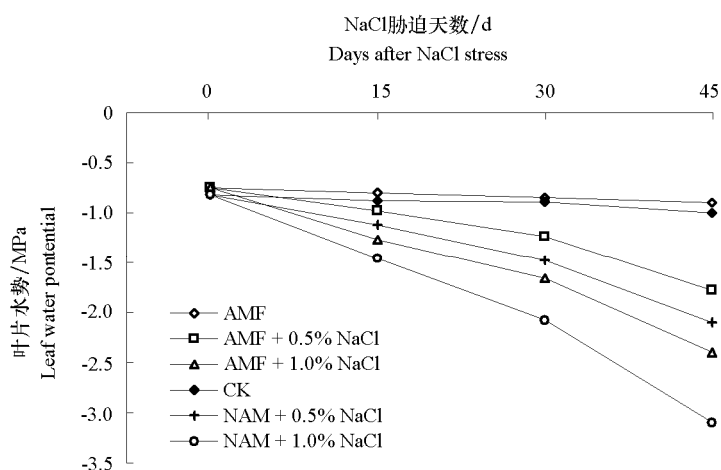


图 2 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄叶片水势的影响

Fig. 2 Effect of AMF on water potential of leaf in tomato under NaCl stress

2.5 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄根系水导的影响

根系的吸水能力主要用根系水导 (L_{pr}) 表示。图 3 表明, 盐胁迫 28 d 时, 盐胁迫处理显著降低接菌及未接菌株的 L_{pr} 。无论在无盐或盐胁迫条件下, 接种 AMF 的番茄根系均比未接种的有较高的 L_{pr} 。这说明 AMF 和盐胁迫均影响 L_{pr} 。

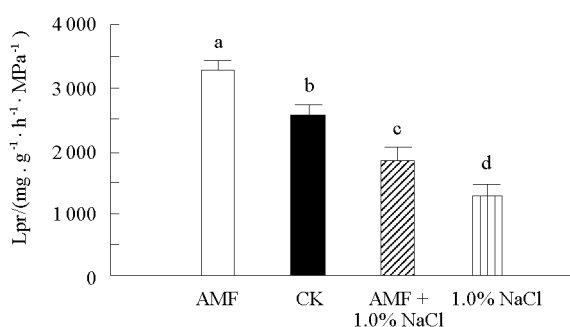
图 3 NaCl 胁迫下 AMF 对番茄根系水导 (L_{pr}) 的影响

Fig. 3 Effect of AMF on hydraulic conductance of root in tomato under NaCl stress

2.6 NaCl 胁迫下水孔蛋白基因的诱导表达

2.6.1 质膜水孔蛋白基因 ($LeTRAMP$ 、 $LeAQP2$ 、 $LePIP1$ 、 $LePIP2$) 的诱导表达

荧光定量结果表明: 盐胁迫 30 d 时, 这 4 个基因的表达均受 AMF 和盐胁迫的共同影响 (图 4)。AMF 及盐胁迫显著上调 $LeTRAMP$ 和 $LePIP2$ 基因的表达。无盐处理时, 接菌株的显著高于未接菌株的, 而盐胁迫下则相反 (图 4, A、D)。

$LeAQP2$ 是番茄质膜上对水专一通透的水通道蛋白。由图 4, B 可见, 无盐处理时, AMF 及盐胁迫均下调番茄根系 $LeAQP2$ 基因表达。盐胁迫下, 接菌株该基因的表达量显著高于未接菌株。

由图 4, C 可以看出, 无盐处理时, AMF 侵染及盐胁迫均下调根系中 $LePIP1$ 基因的表达。盐胁迫下, 接菌株此基因的表达量显著低于未接菌株的。

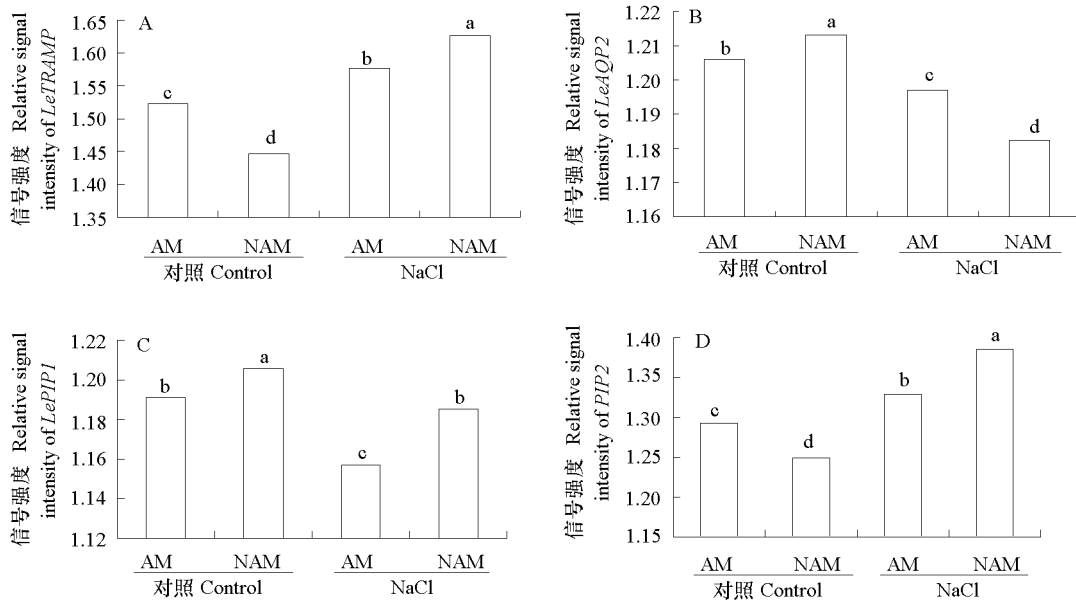


图 4 *LeTRAMP* (A)、*LeAQP2* (B)、*LePIP1* (C) 和 *LePIP2* (D) 基因的 RT-PCR 分析

Fig. 4 RT-PCR analysis of *LeTRAMP* (A), *LeAQP2* (B), *LePIP1* (C) and *LePIP2* (D) genes

2.6.2 液泡膜水孔蛋白基因 *LeTIP* 的诱导表达

图 5 表明, AMF 及盐胁迫均下调 *LeTIP* 基因表达。无论在无盐或盐处理下接菌株根系 *LeTIP* 基因表达均显著低于未接菌株的。

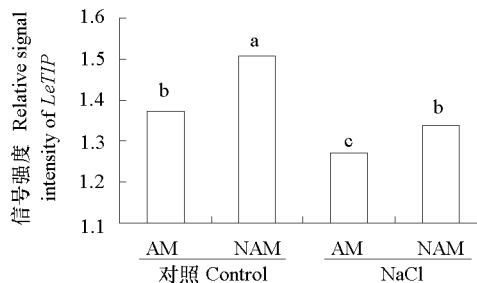


图 5 *LeTIP* 基因的 Realtime-PCR 分析

Fig. 5 Realtime-PCR analysis of *LeTIP*

3 讨论

丛枝菌根真菌在植物逆境(干旱、盐渍)中对植物的促生作用已有报道,盐胁迫下 AMF 能提高黄瓜、莴苣等的耐盐性并促进植株生长,能改变低土壤水势条件下宿主植物的水分平衡,提高叶片蒸腾速率及叶片水势(Ruiz-Lozano et al., 1996; Cho et al., 2005; Hao et al., 2005; Wu & Xia, 2005; 郭绍霞 等, 2010; 黄志 等, 2010)。本试验中也得到类似的结果。

目前对 AMF 改善寄主植物水分状况的解释主要认为 AMF 的菌丝可扩大根系的吸收表面积,把根系与干旱状况下根系难于吸收的土壤水分连接起来,改善水分状况,增强抗旱性(Cho et al., 2005)。盐胁迫伴随着干旱胁迫。盐胁迫下,虽然土壤水分充足但根系吸水功能下降,菌丝就可能吸收转运一部分水分供给植物。盐渍条件下,除了菌丝可能参与水分的运输外,是否还有其它控制水分运输

的机制值得研究。关于植物体内的水分运输, Steudle 和 Frensch (1996) 认为, 根内水流驱动力的性质(渗透压和静水压)影响了质外体途径和细胞—细胞途径对水流贡献的大小。在低蒸腾需要或水分亏缺条件下, 驱动力以渗透压为主, 引起细胞—细胞途径运输水分的比重加大, 且细胞—细胞途径的输水主要通过水通道蛋白(AQP)即水孔蛋白来调节(Steudle, 2000; Javot & Maurel, 2002)。根系水导测定值代表细胞膜上不同水通道蛋白水分运输的总和, 其与水孔蛋白表达密切相关(Li et al., 2009)。在玉米冷胁迫(Aroca et al., 2005)、拟南芥盐胁迫(Martínez-Ballesta et al., 2003)中均发现 *PIP* 表达上调, *Lpr* 增加。试验中, 接种 AMF 能促进番茄生长, 显著提高番茄根系水导。因此, 推测盐胁迫下, 可能某些 *AQP* 基因的表达从细胞—细胞途径调节了水分的跨膜运输。

高等植物的质膜及液泡膜上存在着大量的水通道蛋白, 对水通道蛋白的含量及活性的调控是生物体在水分亏缺条件下调控水分交换的方式之一(Johansson et al., 1998)。许多研究表明, 水通道蛋白的表达受高盐的调节(Quintero et al., 1999; Lopez et al., 2003)。水通道蛋白基因家族的各个成员都有其各自的表达模式, *PIP* 及 *TIP* 共同协调细胞质渗透势来维持植物正常的代谢过程, 但是他们的具体功能还不是很清楚(Peng et al., 2007)。

有关盐胁迫下水孔蛋白的表达较为复杂, 其研究结论不尽一致。有报道盐胁迫下一些水孔蛋白基因表达下调, 如 NaCl 胁迫降低甜瓜(Crvajal et al., 2000)中水孔蛋白表达。也有报道盐胁迫下水孔蛋白基因表达上调, 如拟南芥(Martínez-Ballesta et al., 2003)等。这些研究结果的不同可能与盐胁迫条件、物种或各水孔蛋白的表达模式不同有关(Sarda et al., 1999)。植物在盐胁迫时, 可能在细胞渗透压差变化时, 通过主动关闭或开启水通道来减少细胞失水或增加水分吸收。所以, 植物可能是通过对溶剂(水)和溶质的共同调节来适应盐胁迫所造成水分亏缺的逆境(Wu et al., 2009)。

本研究中对盐胁迫下接菌和未接菌番茄 *LePIP1*、*LeTIP*、*LeAQP2*、*LePIP2*、*LeTRAMP* 基因荧光定量分析结果表明, 这些水孔蛋白基因的表达均受 AMF 和盐胁迫的共同影响。盐胁迫下, 与无盐对照相比, 接菌株与未接菌株间这些基因表达量的高低发生变化, 这些基因中仅 *LeAQP2* 在接菌番茄中的表达显著高于未接菌株的。这些结果说明, 这几个基因对 AMF、盐胁迫以及 AMF 与盐胁迫交互作用的响应程度及各自的调控表达模式不同。

综上所述, 这些基因在盐胁迫下能作出响应, 说明这些基因的表达对水分的移动确实有重要作用, 都通过基因表达的上调或下调参与了渗透调节。*LeAQP2* 是番茄质膜上对水专一通透的水通道蛋白, 既然接菌株 *Lpr* 上升, 该基因过量表达应与盐胁迫下 AMF 提高番茄根系水导有关, 也就相应加强了水分的运输。其它基因以怎样的调控方式参与渗透调节, 其调控机制还不清楚, 还有待深入研究。

References

- Aroca R, Amodeo G, Fernández-Illescas S, Herman E M, Chaumont F, Chrispeels M J. 2005. The role of aquaporins and membrane damage in chilling and hydrogen peroxide induced changes in the hydraulic conductance of maize roots. *Plant Physiol*, 137: 341 - 353.
- Cho K, Toler H, Lee J. 2005. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *Journal of Plant Physiology*, 5: 45 - 49.
- Crvajal M, Cerdad A, Martinez V. 2000. Does calcium ameliorate the negative effect of NaCl on melon root water transport by regulating aquaporin activity. *New Phytol*, 145: 439 - 447.
- Guo Shao-xia, Chen Dan-ming, Liu Run-jin. 2010. Effects of Arbuscular mycorrhizal fungi on antioxidant enzyme activity in peony seedlings under salt stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (11): 1796 - 1802. (in Chinese)
- 郭绍霞, 陈丹明, 刘润进. 2010. 盐胁迫下接种 AM 真菌对牡丹幼苗抗氧化酶活性的影响. *园艺学报*, 37 (11): 1796 - 1802.
- Hao Z P, Christie P, Qin L. 2005. Control of fusarium wilt of cucumber seedlings by inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of*

- Plant Nutrition, 28 (11): 1961 – 1974.
- Huang Zhi, Zou Zhi-rong, Huang Huan-huan, He Chao-xing, Zhang Zhi-bin, Wang Huai-song, Li Jian-ming. 2010. Cloning, analysis and expression of a drought-related gene *MeP5CS* from melon. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (8): 1279 – 1286. (in Chinese)
- 黄 志, 邹志荣, 黄焕焕, 贺超兴, 张志斌, 王怀松, 李建明. 2010. 甜瓜抗旱性相关基因 *MeP5CS* 的克隆、序列分析及表达. *园艺学报*, 37 (8): 1279 – 1286.
- Javot H, Maurel C. 2002. The role of aquaporins in root water uptake. *Ann Bot*, 90: 301 – 313.
- Johansson L, Karlsson M, Shukla V K. 1998. Water transport activity of the plasma membrane aquaporin PM28A is regulated by phosphorylation at two different sites. *Plant Cell*, 10: 451 – 460.
- Kormanik P P, McGraw A C. 1982. Quantification of VA mycorrhizae in plant roots // Schenk N C. *Methods and principles of mycorrhizal research*. American Phytopathological Society: 37 – 45.
- Li D D, Tai F J, Zhang Z T, Li Y, Zheng Y, Wu Y F, Li X B. 2009. A cotton gene encodes a tonoplast aquaporin that is involved in cell tolerance to cold stress. *Gene*, 438 (1 – 2): 26 – 32.
- Lopez F, Bousser A, Sissoeff I. 2003. Diurnal regulation of water transport and aquaporin gene expression in maize roots: Contribution of PIP2 proteins. *Plant Cell Physiol*, 44 (12): 1384 – 1395.
- Martínez-Ballesta M C, Aparicio F, Pallás V, Martínez V, Carvajal M. 2003. Influence of saline stress on root hydraulic conductance and PIP expression in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol*, 160: 689 – 697.
- Martínez-Ballesta C M, Martine V, Carvajal M. 2000. Regulation of water channel activity in whole roots and in protoplasts from roots of melon plants grown under saline conditions. *Aiat J Plant Physiol*, 27: 685 – 691.
- Maurel C. 1997. Aquaporins and water permeability of membranes. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 399 – 429.
- Peng Y, Lin W, Cai W. 2007. Overexpression of a *Panax ginseng* tonoplast aquaporin alters salt tolerance, drought tolerance and cold acclimation ability in transgenic *Arabidopsis* plants. *Planta*, 226: 729 – 740.
- Porcel R, Barea J M, Ruiz-Lozano J M. 2003. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytologist*, 157: 135 – 143.
- Quintero J M, Fournier J M, Benlloch M. 1999. Water transport in sunflower root systems: Effects of ABA, Ca^{2+} status and HgCl_2 . *J Exp Bot*, 50 (339): 1607 – 1612.
- Ruiz-Lozano J M, Azcon R, Góñez M. 1996. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhiza *Glomus* species in *Lactuca saliva* plants. *Physiologia Plantarum*, 98: 767 – 772.
- Ruiz-Lozano J M, Collados C, Barea J M. 2001. Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress. *J Exp Bot*, 52 (364): 2241 – 2242.
- Sarda X, Tousch D, Ferrare K. 1999. Characterization of closely related delta-TIP genes encoding aquaporins which are differentially expressed in sunflower upon water deprivation through exposure to air. *Plant Mol Biol*, 40: 179 – 191.
- Steudle E, Frensch J. 1996. Water transport in plants: Role of the apoplast. *Plant Soil*, 187 (1): 67 – 79.
- Steudle E. 2000. Water uptake by plant roots: Effects of water deficit. *J Exp Bot*, 51 (350): 1531 – 1555.
- Wu S Q, Xia R X. 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, 4: 1 – 15.
- Wu W Z, Peng X L, Wang D. 2009. Isolation of a plasmalemma aquaporin encoding gene *StPIP1* from *Solanum tuberosum* L. and its expression in transgenic tobacco. *Agricultural Sciences in China*, 8 (10): 1174 – 1186.