

植物盐胁迫抗性的分子机制研究进展

蔡晓锋 胡体旭 叶杰 张余洋 李汉霞 叶志彪

华中农业大学园艺植物生物学教育部重点实验室/华中农业大学园艺林学学院, 武汉 430070

摘要 土壤盐渍化是目前影响农作物产量和质量的主要环境因子之一。植物对盐胁迫的适应非常复杂, 提高作物的耐盐性仍然面临着极大的挑战。本文对 SOS 信号 (salt overly sensitive) 转导途径、microRNA 和转录因子在盐胁迫中的调控作用进行了综述, 旨在为后期抗盐性研究与耐盐育种提供基础支持。

关键词 盐胁迫; 耐盐; microRNA; 转录因子

中图分类号 Q 945.78 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2015)03-0134-08

土壤盐渍化是一个全球性的生态问题, 是导致土地荒漠化和耕地退化的主要因素之一, 也是人类面临的重大危机之一。土壤盐渍化也是自然界中主要的非生物胁迫之一, 给农业生产和生态环境带来了巨大的负面影响, 土壤中高浓度的 Na^+ 对许多高等植物都可造成很大的伤害, 严重影响植物的生长和发育。目前世界上的陆地大约有 10 亿 hm^2 受到盐渍化的影响, 约占陆地总面积的 7%^[1], 其中 58% 发生在灌溉农业区, 接近 20% 的灌溉土壤受到盐渍化的威胁, 而且这个比例还在增加。我国约有 3 000 万 hm^2 以上的土地属于盐碱地, 还有超过 600 万 hm^2 的土地属于次生盐碱地, 约占全国可耕地面积的 25%。同时, 随着最近几年我国蔬菜设施保护地栽培面积的不断扩大, 由于在保护地栽培中不能进行合理轮作、盲目过量地使用肥料及保护地栽培过程中高温高湿的特殊环境, 使保护地土壤中积累了大量的盐分, 加剧了保护地土壤的次生盐渍化^[2]。土壤的盐渍化是我国农作物栽培中面临的重要问题, 并且随着我国经济的持续快速发展、人口的逐渐膨胀, 对粮食、蔬菜作物的生产提出了严峻的挑战。因此, 研究植物对于盐胁迫的反应, 解决生产中的盐害问题是包括蔬菜作物在内的农作物可持续发展的一个重要课题。本文对目前有关盐胁迫抗性的机制进行了综述, 旨在为后期抗盐性研究与耐盐育种提供理论基础。

1 盐胁迫对植物的危害

高浓度的 Na^+/Cl^- 引起盐胁迫, 进而打破植物体内的离子和水势平衡, 引起植物毒害, 导致植物生长停止, 最终导致死亡, 因而限制了作物的产量^[3]。盐胁迫对植物的直接损害主要体现在两个方面: 离子毒害和渗透胁迫^[1]。其中离子毒害主要为大量的 Na^+ 竞争取代植物生长所必需的 K^+ , 而 K^+ 是植物体内 50 多种酶活性所必需的, 植物体内蛋白质的合成也需要 K^+ 的参与。同时植物体内过量积累 Na^+ 还会阻碍对其他营养成分的吸收, 引起营养失衡。离子毒害会抑制细胞内酶的活性、蛋白质的合成等, 干扰正常的代谢过程, 从而引发生理生化紊乱; 而渗透胁迫主要表现为高浓度的 Na^+ 引起土壤水势下降, 使植物根系很难吸收到水分。同时根系吸收的 Na^+ 随水分蒸腾到达地上部在叶中积累, 导致叶片产生坏死斑, 缩短叶的寿命, 影响光合作用, 降低产量^[4]。盐胁迫引起的代谢、营养不平衡以及渗透胁迫会进一步引起氧化胁迫, 使光合作用和呼吸作用的电子链断裂, 进而导致植株死亡^[1,5]。因此, 植物对盐胁迫的抗性分子机制也主要表现为降低离子毒害, 维持/调控体内的渗透平衡。

2 高等植物耐盐分子机制

2.1 维持植物体内的钠钾平衡/SOS 信号转导途径

植物细胞质中维持较高的 K^+/Na^+ 比率是细

收稿日期: 2014-03-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(31171974); 国家“863”计划项目(2012AA100104)

蔡晓锋, 博士研究生, 研究方向: 蔬菜分子生物学与遗传育种. E-mail: cxf0012@163.com

通信作者: 叶志彪, 博士, 教授. 研究方向: 蔬菜分子生物学与遗传育种. E-mail: zbye@mail.hzau.edu.cn

胞行使功能的必要条件。高 Na^+ 浓度可以竞争抑制根中 K^+ 特异性吸收。在盐胁迫下, Na^+ 可以通过阳离子运输体进入根中的细胞质, 或进入根中的韧皮部。因而, 植物维持细胞质中 K^+/Na^+ 离子平衡的策略为: Na^+ 的外排、降低/阻止 Na^+ 进入细胞以及 Na^+ 在液泡中的区室化^[6]。

SOS 信号 (salt overly sensitive) 传导途径负责植物根系细胞中的 Na^+ 外排, 是与植物耐盐性密切相关的途径之一, 也是研究得比较清楚的途径之一,

在维持植物离子稳态中发挥非常重要的作用 (图 1)。Zhu 等^[7] 通过对拟南芥突变体进行筛选, 获得了 28 个 *sos1* 突变体、9 个 *sos2* 突变体和 1 个 *sos3* 突变体, 这些突变体属于 5 个基因位点的突变: SOS1-SOS5, 其中 SOS1、SOS2、SOS3 三个基因参与介导了细胞内离子平衡的信号传导途径; 并以拟南芥为模式植物建立了植物耐盐机制的研究系统; Ye 等^[8] 对 *sos3* 突变体的研究发现 SOS3 通过对细胞骨架微丝重组调控植物盐胁迫响应。

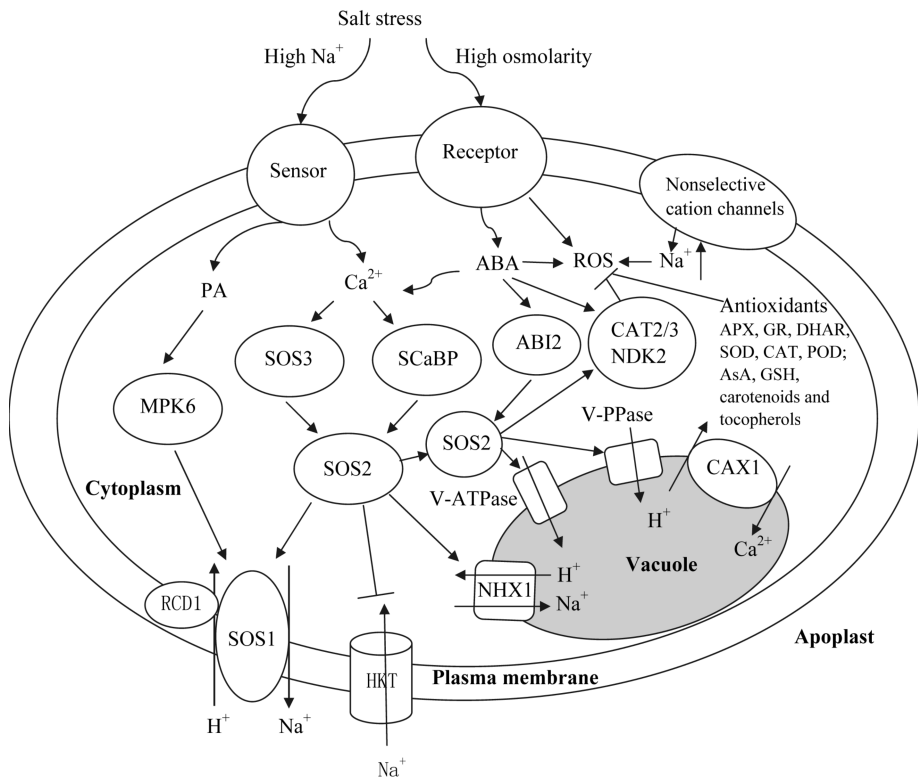


图 1 植物盐胁迫抗性机制简图(根据文献[5]修改)

Fig. 1 The mechanisms of plant response to salinity tolerance

SOS1 基因编码细胞膜上 Na^+/H^+ 逆向转运因子, 含有 12 个跨膜结构域, N 端具有高度疏水的特性, C 端在胞质侧有一个长的亲水性的尾巴, 为其结合调控蛋白提供了多个结合位点。拟南芥 *sos1* 突变体对盐表现为超敏性, 这表明 SOS1 在植物耐盐机制中起重要作用。对 *sos1* 突变体的大量等位基因进行序列分析发现: SOS1 的跨膜区和 C 端的亲水尾巴对于植物耐盐性非常重要。SOS1 在组织器官中一般为组成型表达, 但在根尖和韧皮部细胞中表达最高; 在盐胁迫中正调控 SOS1 基因的表达^[9-11]。

SOS2 基因编码一个丝氨酸/苏氨酸类蛋白激酶, 在其 N 端有一个 267 个氨基酸形成的催化结构域, C 端含有一个独特的 FISL 结构域, 它能与钙传感器 SOS3 相互结合使 SOS1 激活; 并且 SOS2 具有自我磷酸化的特性, 但依赖于 SOS3 和 Ca^{2+} 的存在。SOS2 在植物的根和幼苗中均有表达, SOS2 基因的表达受昼夜节律影响^[11-13]。

SOS3 基因编码一个 N 端豆蔻酰化的含有 3 个 EF-臂的钙结合蛋白, 属于 Ca^{2+} 结合蛋白家族 (SCaBPs) 新的亚家族, 其 Ca^{2+} 的结合以及 N 端豆蔻酰化的序列是 SOS3 功能所必需的。豆蔻酰化受阻的突变体 *sos3-1* (Gly2 突变为 Ala) 使 SOS3 的钙结合能力降低, 且 SOS3 和 SOS2 之间不能相互作用。

SOS2 基因编码一个丝氨酸/苏氨酸类蛋白激

用, SOS3 活化 SOS2 激酶活性的能力显著减弱。SOS3 主要在植物的根系中表达, SOS3 基因的表达受昼夜节律影响^[13-15]。

SOS 信号传导途径直接参与植物盐胁迫的调控, 其作用机制为: 依赖于 Ca^{2+} 的 SOS3 蛋白是该信号途径中最上游的成员, 当植物处于高 Na^+ 胁迫时, Ca^{2+} 的浓度升高, SOS3 感知 Ca 信号并与之结合, 豆蔻酰化和与 Ca^{2+} 结合的 SOS3 是 Ca^{2+} 感受器的类似物, 同时其特异性地与 SOS2 C 端调控区域中 FISL 结构域结合, 发挥 SOS2 蛋白激酶活性。在此过程中的蛋白质磷酸化过程在植物抗盐胁迫中起作用。在盐胁迫下, SOS3 和 SOS2 是 SOS1 mRNA 转录和蛋白合成所必需的, 它们共同参与并调控 SOS1 蛋白的含量和磷酸化过程。在 V-ATPase 的催化调节作用下, SOS3-SOS2 蛋白激酶复合体调控质膜上 SOS1 的表达, SOS1 将 Na^+ 排出体内, 维持着细胞内 Na^+/K^+ 的浓度, 因此, 植物能够忍耐较高浓度的盐胁迫^[9,16-17] (图 1); 另外, 在盐胁迫下可以导致细胞骨架微丝重排, 维持微丝的稳定性的提高对盐胁迫的抗性, 而 *sos3* 突变体可以引起微丝的无序重排导致对盐胁迫敏感, 因此, SOS3 还可以通过影响细胞骨架微丝的重排调控盐胁迫响应^[8]。

SCaBPs 家族的其他同源基因 *SCaBP8* (calcium binding protein 8 or calcineurin B-like CBL10)、*PtCBL10A* 和 *PtCBL10B* 等与 SOS3 具有相似的功能, 也可以识别 Ca^{2+} 信号并活化 SOS2 蛋白激酶活性, 是 SOS2 调控的支路途径, 但不同于 SOS3 的是 *SCaBP8* 主要在茎秆中起作用, 而 SOS3 主要在根质膜中发挥作用; *PtCBL10A* 和 *PtCBL10B* 则是在液泡膜上起作用^[18-20]。

在许多物种中的研究表明: SOS1 在单子叶和双子叶植物中都是高度保守的^[21-23]。在盐生植物盐芥中, SOS1 是其植物生存所必需的, 50% 或更低的表达量使盐芥中积累大量的 Na^+ , 并导致盐芥不能在盐碱地上生长^[24]。Shabala 等^[25] 研究发现, 在盐胁迫下 Na^+ 诱导的 SOS1 活性并不仅仅依赖于 SOS3/SCaBP8-SOS2 复合体的激活。这说明 SOS3/SCaBP8-SOS2-SOS1 信号转导途径在盐胁迫响应途径中起主导作用, 植物体内还可能存在其他的盐胁迫响应信号转导途径或 SOS 途径的支路途径。随后的发现证明了这一猜想, 在盐胁迫下 SOS1 还是 PLD (phospholipase D) 信号途径的目标基因。在拟南芥中, 盐胁迫下可以提高 PLD α 1 的酶

活性, 引起拟南芥体内短暂、迅速地积累第二信使磷脂酸 PA (phosphatidic acid), 进而激活能够直接磷酸化 SOS1 的 MPK6 (mitogen-activated protein kinase 6) 的活性, 且在盐胁迫下, PLD α 1 和 MPK6 的功能缺失突变体均对盐敏感^[26]。因此, 植物在盐胁迫下对 Na^+ 的排阻和维持离子的平衡过程是一个复杂的调控网络, 除了已发现的 SOS3/SCaBP8-SOS2-SOS1 和 PA-MPK6-SOS1 信号途径直接参与 Na^+ 外排之外, 可能还存在其他的信号转导途径或未知的中间调控基因。

在盐胁迫较严重的情况或极端持久的盐胁迫下, SOS1 介导的盐外排过程可能会逐渐减弱甚至丧失其功能, 在这种情况下植物体内的 Na^+ 会最终隔离在液泡中并会在植物地上部积累。干涉盐芥 SOS1 基因引起中柱鞘中 Na^+ 积累并增加根中木质部薄壁细胞中 Na^+/K^+ 的比率^[24]; 在番茄中也证明 SOS1 可以将 Na^+ 排到木质部。和许多淡土植物一样, 番茄通过叶片中光合组织将盐离子移出根系而在茎中积累。干涉番茄 SOS1 基因引起叶片和根系中积累大量的 Na^+ , 降低茎中的 Na^+ 浓度, 进一步明确了 SOS1 可以将根系中的 Na^+ 外排到植物不同的器官中避免受到盐胁迫的伤害^[22]。

还有研究表明, SOS3-SOS2 蛋白激酶复合体不仅调节 Na^+ 进出胞外过程, 也能够调控体内 Na^+ 的内流及液泡的区隔化过程^[16]。Rus 等^[27] 研究证明, 拟南芥 *AtHKT1* 是控制 Na^+ 进入细胞内的运输蛋白; *AtHKT1* 基因的突变可以抑制 *sos3* 突变体表型, 且 *sos3* 和 *hkt1* 双突变体植株较 *sos3* 单突变体植株对 Na^+ 的超敏性明显下降。说明 SOS3-SOS2 系统可能负调节 *AtHKT1* 的活性^[27]。同时, SOS3-SOS2 复合体还可能调节位于液泡膜上的 H^+ -ATPase、 H^+ -PPase 以及 Na^+/H^+ 逆向运输体的活性^[16,28]。另外, 在不依赖 SOS3 的情况下, SOS2 蛋白激活位于液泡的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 (NHX)、液泡质子 ATP 酶 (V-ATPase) 和 $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ 转运蛋白体 (CAX), 阻断 Na^+ 进入, 促进 H^+ 或 Ca^{2+} 吸收, 调节植物体内的渗透平衡, 增强植物的耐盐性^[29-32]。

Verslues 等^[33] 发现 SOS2 能够与 CAT2/3 和 NDK2 (nucleoside diphosphate kinase 2) 互作; Katiyar-Agarwal 等^[34] 证明在盐胁迫下, SOS1 能够与 RCD1 (RADICAL-INDUCED CELL DEATH1) 互作, 将盐胁迫和 ROS 信号途径连接起来。此外, SOS2 还可以与 ABI2 互作, 而 ABI4 还能与

HKT1;1 基因的启动子结合调控 *HKT1;1* 基因的表达^[35],同时 ABI 还可以调控液泡上 *NHX1* 的活性,将 ABA 途径和 SOS 途径联系起来,构成复杂的盐胁迫调控网络^[36]。最新的报道还表明,以拟南芥盐敏感突变体 *sos3* 为背景筛选出的花青素损害响应突变体 *air1* (anthocyanin-impaired-response-1, *air1*) 在盐胁迫下不能正常积累花青素,而在其他胁迫情况下没有影响;*air1* 突变体只影响花青素合成途径基因 *F3H*, *F3H* 和 *LDOX* 在盐胁迫下的表达进而影响花青素的合成,将抗氧化剂花青素与盐胁迫响应联系起来^[37]。

2.2 MicroRNAs 在盐胁迫中的作用

MicroRNAs(miRNAs)是生物体内普遍存在的一种内源的非编码的小分子质量的单链 RNA 分子。典型的 miRNAs 长度为 21 nt,通过与靶 mRNA 结合,在转录后水平介导靶 mRNA 降解或抑制靶 mRNA 的翻译来负调控基因表达。

近几年来通过对植物盐胁迫响应 miRNA 的研究,利用 miRNA 芯片技术或深度测序技术或 qRT-PCR 方法,已在拟南芥、水稻^[38-39]、大麦^[40]、玉米、大豆^[41]、棉花^[42]、洋蓟^[43]、杨树和旱柳^[44-46] 等物种中鉴定出与盐胁迫响应有关的 miRNA,并预测这些 miRNA 调控的靶基因及靶基因在盐胁迫中的表达。这些靶基因中多数属于转录因子,也包括受体类蛋白、生长素信号因子、蛋白质降解等类型。

Wang 等^[47]通过对 12 个棉花 miRNA 和其目标基因的表达模式研究表明, *miR156*、*miR157*、*miR159*、*miR172* 和 *miR397* 在叶片和根中的表达水平均高于参考基因, *miR169*、*miR369* 和 *miR399* 在叶片和根中的表达水平均低于参考基因,而 *miR162*、*miR167*、*miR397* 和 *miR398* 的表达模式为在根中低于参考基因的表达,在叶片中高于参考基因的表达;检测的 10 个目标基因的表达水平在叶片和根中均低于参考基因的表达;所有的 miRNA 在叶片中的表达水平均高于在根中的表达水平,而有 9 个目标基因的表达水平在根中高于叶片。在高盐胁迫下(5% NaCl),12 个 miRNA 在叶片中的表达水平均下调,而在根中的表达则表现为不同的表达模式;10 个目标基因在盐胁迫下的表达呈现为不同的表达丰度和表达水平,其中有 5 对(*miR156-SPL2*、*miR162-DCL1*、*miR159-TCP3*、*miR395-APS1* 和 *miR396-GRF1*) 在盐胁迫下的表达水平上存在显著的相关性,说明这些 miRNA 通过调节目

标基因的表达调控植物的盐胁迫响应。

miRNA 在植物盐胁迫中的作用已得到转基因验证。在拟南芥和水稻中,超量表达 *miR393* 使 2 个生长素受体蛋白基因 *TIR1* 和 *AFB2* 的表达量下降,导致转基因植株对盐胁迫敏感^[48-49]。而在烟草中,超量表达拟南芥 *AtmiR393a* 使转基因烟草提高对盐胁迫的抗性,推测可能是 *miR393a* 通过抑制 *NtTIR1* mRNA 剪切抑制烟草生长素信号正调控烟草盐胁迫响应^[50]。在匍匐剪股颖中超量表达水稻 *OsmiR319* 可以提高转基因匍匐剪股颖叶片的厚度、蜡含量和保水性,降低对 Na⁺ 的吸收,增强对盐和干旱的抵御能力。在水稻中超量表达 *OsmiR319* 可以调控 Na⁺ 转运基因 *OsHKT2* 的表达调节水稻对盐胁迫的抗性,而在匍匐剪股颖中 *OsmiR319* 通过负调控一个与胁迫有关的基因 *AsNAC60* 的表达,间接调控匍匐剪股颖对盐胁迫的抗性^[51]。

2.3 转录因子在盐胁迫中的调控

尽管关于 SOS 信号途径的研究已经比较清晰,但仍存在许多未知的调控蛋白接受上游的盐胁迫信号、调控下游基因的表达。对拟南芥 *sos2* 和 *sos3* 突变体进行芯片分析发现,在盐胁迫下, *sos2* 突变体改变了与植物防御反应、生长素和乙烯信号途径有关的基因表达,而在 *sos3* 突变体中变化不明显。这说明 SOS2 可能是一个多功能性蛋白,在植物的生长发育以及胁迫响应中起作用^[52]。通过对拟南芥 SOS 途径中的 SOS2 和 SOS3 基因 ATG 前 2 000 bp 的序列进行分析发现,这 2 个基因的启动子中,存在许多的顺式作用元件,并且 SOS2 和 SOS3 的启动子中分享有共同的元件,但 SOS2 的启动子中存在最多的顺式作用元件,这说明 SOS2 可能受上游其他蛋白的调控,或 SOS2 行使盐外排的功能并不仅仅通过 SOS 途径^[53]。另外,通过对拟南芥 *sos1* 突变体和野生型的比较,发现在盐胁迫下, *sos1* 突变体表现为异常的液泡功能:液泡内外不同的 pH 值和改变细胞的外吞作用。这些都说明负责盐外排 SOS1 基因还可能存在其他盐胁迫调控功能。对 SOS1 启动子分析发现,在 SOS1 启动子中存在 bZIP、NAC、WARY 和 Dof 转录因子的结合位点,这表明, SOS1 还可以接受其他未知的蛋白调控或信号途径行使功能^[53]。除此之外,还存在其他的盐胁迫响应因子共同调节植物对盐胁迫的抗性。

目前,已有关于转录因子参与植物盐胁迫调控的报道,如 *bZIP*^[54]、*NAC*^[55]、*WARY*^[56]、*CBF*/

DREB1^[57]和ZFP^[58]等,这些转录因子激活与胁迫有关的基因表达,调控植物对盐胁迫的抗性,如在拟南芥中超量表达受盐胁迫诱导表达的基因 *Ss-CBF1*,可以改变与胁迫响应有关的基因 *COR15A*、*RD29A*、*KIN2*和*AtCBF1*等的表达水平,调节转基因拟南芥对盐胁迫的抗性^[57]; *AtbZIP1*突变体中抑制 *COR15A*、*RD17*和*RD29A*基因的表达,降低对盐胁迫的抗性^[54]。

热激转录因子(*Hsf*)通过调控热激蛋白(HSP)在植物胁迫响应中起作用。*Hsf*基因在热和盐胁迫处理后显著上调表达,超量表达 *OsHsfA7*转基因水稻显著增强对盐胁迫的抗性,并且明显提高下游热激蛋白基因 *OsHsp24.1*的表达水平^[59];但超量表达 *OsHsfB2b*转基因植株对盐和干旱敏感,抑制表达 *OsHsfB2b*则提高对盐和干旱的抗性^[60],有报道称番茄 HsfB 蛋白是 HsfA 蛋白的辅激活因子^[61],水稻 *OsHsfB4b*可以和 *OsHsfA2c*蛋白互作激活 HSP 蛋白的活性^[62]。

拟南芥 *AtMYB20*通过调控 ABA 信号途径影响植物对盐胁迫的抗性。*AtMYB20*基因的表达受盐和 ABA 胁迫诱导,超量表达 *AtMYB20*基因可以提高转基因拟南芥对盐胁迫的抗性,并且降低 *ABI1*、*ABI2*和*AtPP2CA*(ABA信号的负调控因子)基因在盐胁迫下的表达水平;EMSA分析表明 *AtMYB20*蛋白可以与 *AtPP2CA*基因启动子上的 MYB 识别序列(TAAGT)结合,负调控 *AtPP2CA*基因的表达,正调控 ABA 信号途径增强拟南芥对盐胁迫的抗性^[63]。

马铃薯 *StDREB1*、水稻 *OsMYB2*和羊草 *LcMYB1*基因则是提高积累渗透保护剂增强植物对盐胁迫的抗性。*StDREB1*和*LcMYB1*基因的表达均受盐和 ABA 诱导,超量表达 *StDREB1*和*LcMYB1*基因可以提高 *P5CS*基因表达水平,超量表达 *OsMYB2*基因可以提高脯氨酸合成酶基因表达水平,使转基因植株积累更多的脯氨酸,增强对盐胁迫的抗性^[64-66]。

3 结语及展望

目前,土壤盐渍化是影响农作物产量和质量的主要环境因子之一,也是限制农业发展的重要因素之一。植物的耐盐性是一个受多基因、多途径调控的复杂网络,解析植物耐盐性的分子和生理机制有助于通过分子手段改良和创造耐盐植物新品种,从

根本上解决植物对盐胁迫的适应能力,并对扩大植物在盐碱化和次生盐碱化土地上的栽培面积有重大意义。近几十年来,与植物盐胁迫抗性有关的基因相继被克隆并用于转基因研究中,对盐胁迫抗性的机制也有了初步认知,但是否还存在其他的抗性机制和调控途径,仍需要更多的研究来揭示。转录因子在植物抗性中起重要作用,发现更多的新的耐盐转录因子,对提高植物耐盐甚至是多重抗性有很好的指导意义;并且由于测序技术的不断发展与成熟,通过 miRNAs 的全基因组测序为筛选与盐胁迫有关的 miRNAs 提供了新的研究手段,也为筛选和培育耐盐植物提供新的基因来源。

大量证据表明 SOS 信号转导途径直接参与植物盐胁迫的抗性,但 SOS 信号转导途径中 3 个蛋白的相互作用属于转录后调控,而对 SOS 途径基因的转录调控研究尚少,因此,可以通过酵母单杂交或 EMSA 等技术筛选鉴定 SOS 途径基因的调控蛋白,发现新的植物盐胁迫抗性调控基因。另一方面,也可以通过对大量植物群体进行耐盐性评价,结合全基因组关联分析技术发掘植物耐盐性状相关的遗传位点;也可以利用比较基因组学分析盐土植物和普通植物之间的差异,筛选鉴定新的抗盐基因和抗盐机制。随着分子生物学研究技术和手段的飞速发展,将有更多的研究技术和手段被运用到植物盐胁迫抗性研究中,将发现更多新的耐盐基因和抗性机制。

参 考 文 献

- [1] TESTER M, DAVENPORT R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants[J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(5): 503-527.
- [2] 李建国, 濮励杰, 朱明, 等. 土壤盐渍化研究现状及未来研究热点[J]. *地理学报*, 2012, 67(9): 1233-1245.
- [3] ZHU J K. Cell signaling under salt, water and cold stresses[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(5): 401-406.
- [4] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [5] MAHAJAN S, PANDEY G K, TUTEJA N. Calcium- and salt-stress signaling in plants: shedding light on SOS pathway[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2008, 471(2): 146-158.
- [6] CONDE A, CHAVES M M, GEROS H. Membrane transport, sensing and signaling in plant adaptation to environmental stress[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(9): 1583-1602.
- [7] ZHU J K, LIU J, XIONG L. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*: evidence for a critical role of potassium nutrition[J]. *Plant Cell*, 1998, 10(7): 1181-1191.

- [8] YE J, ZHANG W, GUO Y. *Arabidopsis* SOS3 plays an important role in salt tolerance by mediating calcium-dependent microfilament reorganization [J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(1):139-148.
- [9] YUE Y, ZHANG M, ZHANG J, et al. SOS1 gene overexpression increased salt tolerance in transgenic tobacco by maintaining a higher K^+/Na^+ ratio [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(3):255-261.
- [10] SHI H, ISHITANI M, KIM C, et al. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na^+/H^+ antiporter [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(12):6896-6901.
- [11] SHI H, QUINTERO F J, PARDO J M, et al. The putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 controls long-distance Na^+ transport in plants [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(2):465-477.
- [12] GONG D, GUO Y, JAGENDORF A T, et al. Biochemical characterization of the *Arabidopsis* protein kinase SOS2 that functions in salt tolerance [J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(1):256-264.
- [13] SONI P, KUMAR G, SODA N, et al. Salt overly sensitive pathway members are influenced by diurnal rhythm in rice [J]. *Plant Signaling and Behavior*, 2013, 8(7):e24738.
- [14] GUO Y, HALFTER U, ISHITANI M, et al. Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance [J]. *Plant Cell*, 2001, 13(6):1383-1400.
- [15] ISHITANI M, LIU J, HALFTER U, et al. SOS3 function in plant salt tolerance requires N-myristoylation and calcium binding [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(9):1667-1678.
- [16] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53:247-273.
- [17] QIU Q S, GUO Y, DIETRICH M A, et al. Regulation of SOS1, a plasma membrane Na^+/H^+ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(12):8436-8441.
- [18] LIN H, YANG Y, QUAN R, et al. Phosphorylation of SOS3-like calcium binding protein8 by SOS2 protein kinase stabilizes their protein complex and regulates salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(5):1607-1619.
- [19] QUAN R, LIN H, MENDOZA I, et al. SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(4):1415-1431.
- [20] TANG R J, YANG Y, YANG L, et al. Poplar calcineurin B-like proteins PtCBL10A and PtCBL10B regulate shoot salt tolerance through interaction with PtSOS2 in the vacuolar membrane [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(3):573-588.
- [21] TANG R J, LIU H, BAO Y, et al. The woody plant poplar has a functionally conserved salt overly sensitive pathway in response to salinity stress [J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 74(4/5):367-380.
- [22] OLIAS R, ELJAKAOUI Z, LI J, et al. The plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 is essential for salt tolerance in tomato and affects the partitioning of Na^+ between plant organs [J]. *Plant Cell and Environment*, 2009, 32(7):904-916.
- [23] MARTINEZ-ATIENZA J, JIANG X, GARCIADIBLAS B, et al. Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(2):1001-1012.
- [24] OH D H, LEIDI E, ZHANG Q, et al. Loss of halophytism by interference with SOS1 expression [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(1):210-222.
- [25] SHABALA L, CUIN T A, NEWMAN I A, et al. Salinity-induced ion flux patterns from the excised roots of *Arabidopsis* sos mutants [J]. *Planta*, 2005, 222(6):1041-1050.
- [26] YU L, NIE J, CAO C, et al. Phosphatidic acid mediates salt stress response by regulation of MPK6 in *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytologist*, 2010, 188(3):762-773.
- [27] RUS A, YOKOI S, SHARKHUU A, et al. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na^+ entry into plant roots [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(24):14150-14155.
- [28] UNDURRAGA S F, SANTOS M P, PAEZ-VALENCIA J, et al. *Arabidopsis* sodium dependent and independent phenotypes triggered by H^+ -PPase up-regulation are SOS1 dependent [J]. *Plant Science*, 2012, 183:96-105.
- [29] BATELLI G, VERSLUES P E, AGIUS F, et al. SOS2 promotes salt tolerance in part by interacting with the vacuolar H^+ -ATPase and upregulating its transport activity [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2007, 27(22):7781-7790.
- [30] CHENG N H, PITTMAN J K, ZHU J K, et al. The protein kinase SOS2 activates the *Arabidopsis* H^+/Ca^{2+} antiporter CAX1 to integrate calcium transport and salt tolerance [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279(4):2922-2926.
- [31] HUERTAS R, OLIAS R, ELJAKAOUI Z, et al. Overexpression of *SISOS2* (*SICIPK24*) confers salt tolerance to transgenic tomato [J]. *Plant Cell and Environment*, 2012, 35(8):1467-1482.
- [32] BOSE J, XIE Y, SHEN W, et al. Haem oxygenase modifies salinity tolerance in *Arabidopsis* by controlling K^+ retention via regulation of the plasma membrane H^+ -ATPase and by altering SOS1 transcript levels in roots [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2):471-481.
- [33] VERSLUES P E, BATELLI G, GRILLO S, et al. Interaction of SOS2 with nucleoside diphosphate kinase 2 and catalases reveals a point of connection between salt stress and H_2O_2 signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2007, 27(22):7771-7780.
- [34] KATIYAR-AGARWAL S, ZHU J, KIM K, et al. The plasma membrane Na^+/H^+ antiporter SOS1 interacts with RCD1 and functions in oxidative stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. Pro-

- ceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(49):18816-18821.
- [35] SHKOLNIK-INBAR D, ADLER G, BAR-ZVI D. *ABI4* down-regulates expression of the sodium transporter *HKT1; 1* in *Arabidopsis* roots and affects salt tolerance[J]. *Plant Journal*, 2013, 73(6):993-1005.
- [36] OHTA M, GUO Y, HALFTER U, et al. A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(20):11771-11776.
- [37] VAN OOSTEN M J, SHARKHUU A, BATELLI G, et al. The *Arabidopsis thaliana* mutant *air1* implicates SOS3 in the regulation of anthocyanins under salt stress[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 83(4/5):405-415.
- [38] MACOVEI A, TUTEJA N. MicroRNAs targeting DEAD-box helicases are involved in salinity stress response in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12:183.
- [39] BARRERA-FIGUEROA B E, GAO L, WU Z, et al. High throughput sequencing reveals novel and abiotic stress-regulated microRNAs in the inflorescences of rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12:132.
- [40] LV S, NIE X, WANG L, et al. Identification and characterization of microRNAs from barley (*Hordeum vulgare* L.) by high-throughput sequencing[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(3):2973-2984.
- [41] DONG Z, SHI L, WANG Y, et al. Identification and dynamic regulation of microRNAs involved in salt stress responses in functionally soybean nodules by high-throughput sequencing[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(2):2717-2738.
- [42] YIN Z, LI Y, YU J, et al. Difference in miRNA expression profiles between two cotton cultivars with distinct salt sensitivity[J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39(4):4961-4970.
- [43] DE PAOLA D, CATTONARO F, PIGNONE D, et al. The miRNAome of globe artichoke: conserved and novel microRNAs and target analysis[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13:41.
- [44] LI B, DUAN H, LI J, et al. Global identification of miRNAs and targets in *Populus euphratica* under salt stress[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 81(6):525-539.
- [45] ZHOU J, LIU M, JIANG J, et al. Expression profile of miRNAs in *Populus cathayana* L. and *Salix matsudana* Koidz under salt stress[J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39(9):8645-8654.
- [46] REN Y, CHEN L, ZHANG Y, et al. Identification and characterization of salt-responsive microRNAs in *Populus tomentosa* by high-throughput sequencing[J]. *Biochimie*, 2012, 95(4):743-750.
- [47] WANG M, WANG Q, ZHANG B. Response of miRNAs and their targets to salt and drought stresses in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. *Gene*, 2013, 530(1):26-32.
- [48] GAO P, BAI X, YANG L, et al. *osa-MIR393*: a salinity- and alkaline stress-related microRNA gene[J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(1):237-242.
- [49] XIA K, WANG R, OU X, et al. *OstIR1* and *OstAFB2* downregulation via *OsmiR393* overexpression leads to more tillers, early flowering and less tolerance to salt and drought in rice[J]. *PLoS One*, 2012, 7(1):e30039.
- [50] FENG X M, YOU C X, QIAO Y, et al. Ectopic overexpression of *Arabidopsis AtmiR393a* gene changes auxin sensitivity and enhances salt resistance in tobacco[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(5):997-1003.
- [51] ZHOU M, LI D, LI Z, et al. Constitutive expression of *amiR319* gene alters plant development and enhances salt and drought tolerance in transgenic creeping bentgrass[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(3):1375-1391.
- [52] KAMEI A, SEKI M, UMEZAWA T, et al. Analysis of gene expression profiles in *Arabidopsis* salt overly sensitive mutants *sos2-1* and *sos3-1*[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(10):1267-1275.
- [53] JI H, PARDO J M, BATELLI G, et al. The salt overly sensitive (SOS) pathway: established and emerging roles[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(2):275-286.
- [54] SUN X, LI Y, CAI H, et al. The *Arabidopsis AtbZIP1* transcription factor is a positive regulator of plant tolerance to salt, osmotic and drought stresses[J]. *Journal of Plant Research*, 2012, 125(3):429-438.
- [55] ZHENG X, CHEN B, LU G, et al. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 379(4):985-989.
- [56] JIANG Y, DEYHOLOS M K. Functional characterization of *Arabidopsis* NaCl-inducible *WRKY25* and *WRKY33* transcription factors in abiotic stresses[J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 69(1/2):91-105.
- [57] ZHANG L, LI Z, LI J, et al. Ectopic overexpression of *SsCBF1*, a CRT/DRE-binding factor from the nightshade plant *Solanum lycopersicoides*, confers freezing and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6):e61810.
- [58] TANG L, CAI H, JI W, et al. Overexpression of *GsZFP1* enhances salt and drought tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2013, 71:22-30.
- [59] LIU A L, ZOU J, LIU C F, et al. Over-expression of *OsHsfA7* enhanced salt and drought tolerance in transgenic rice[J]. *BMB Reports*, 2013, 46(1):31-36.
- [60] XIANG J, RAN J, ZOU J, et al. Heat shock factor OsHsfB2b negatively regulates drought and salt tolerance in rice[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(11):1795.
- [61] HAHN A, BUBLAK D, SCHLEIFF E, et al. Crosstalk between Hsp90 and Hsp70 chaperones and heat stress transcription factors in tomato[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(2):741-755.

- [62] SINGH A, MITTAL D, LAVANIA D, et al. OsHsfA2c and OsHsfB4b are involved in the transcriptional regulation of cytoplasmic *OsClpB* (*Hsp100*) gene in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2012, 17(2): 243-254.
- [63] CUI M H, YOO K S, HYOUNG S, et al. An *Arabidopsis* R2R3-MYB transcription factor, AtMYB20, negatively regulates type 2C serine/threonine protein phosphatases to enhance salt tolerance[J]. *FEBS Letters*, 2013, 587(12): 1773-1778.
- [64] BOUAZIZ D, PIRRELLO J, CHARFEDDINE M, et al. Overexpression of *StDREB1* transcription factor increases tolerance to salt in transgenic potato plants[J]. *Molecular Biotechnology*, 2013, 54(3): 803-817.
- [65] CHENG L, LI X, HUANG X, et al. Overexpression of sheepgrass R1-MYB transcription factor *LcMYB1* confers salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2013, 70: 252-260.
- [66] YANG A, DAI X, ZHANG W H. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(7): 2541-2556.

Molecular mechanisms of salinity tolerance in plants

CAI Xiao-feng HU Ti-xu YE Jie ZHANG Yu-yang LI Han-xia YE Zhi-biao

*Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education/
College of Horticulture & Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University,
Wuhan 430070, China*

Abstract Soil salinity is a major environmental constraint to agricultural productivity. It is a complex network for plant adaptation to salt stress, and it is still a great challenge to improve crop salt tolerance. Mechanisms of SOS signal transduction pathway on Na^+ exclusion and compartmentation, the regulation of microRNA and transcription factors involved in salt stress were reviewed. It will provide a fundamental understanding and knowledge for studying salt resistance and breeding salt tolerance in plants.

Key words salt stress; salt tolerance; microRNA; transporter factor

(责任编辑:张志钰)