

植物耐盐基因工程研究进展

张 恒, 付 畅, 崔继哲

(哈尔滨师范大学生命与环境科学学院, 哈尔滨 150025)

摘要: 随着分子生物学技术的不断发展, 植物耐盐基因工程已经成为当前研究的热点, 植物基因工程为耐盐新品种选育提供新的途径。很多耐盐相关基因相继被克隆和研究, 包括离子调节关键基因、渗透调节物质合成关键基因、氧化胁迫调节关键基因、盐胁迫信号传导途径相关基因以及相关调控元件和因子, 部分成功应用于植物育种研究。

关键词: 植物; 耐盐性; 基因克隆; 基因工程

中图分类号: S184 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2008)02-0011-04

Prospect of Salt-tolerance Genetic Engineering in Plant

ZHANG Heng, FU Chang, CUI Ji-zhe

(College of Life and Environment Sciences, Harbin Normal University, Harbin 150025)

Abstract: With the developing of biomolecular technology, research in salt-tolerance genetic engineering in plants becomes a hotspot, plant genetic engineering provides a way for breeding new salt-stress resistance varieties. Lots of genes have been cloned, such as ion-regulation related genes, osmoregulation related genes, oxidation regulation related genes, salt-stress related signal transduction genes and other transcription factors, and some of them have been used in molecular breeding. This paper highlights and discusses the progress in the study of genetic engineering to salt-tolerance.

Key words: plant; salt-tolerance; gene cloning; genetic engineering

随着全球水资源危机以及土壤盐化问题的加剧, 盐胁迫已经成为影响植物生长、导致粮食和经济作物减产的主要限制因素。目前, 世界盐渍土面积约 10 亿 hm^2 ; 中国盐渍土面积约 3 460 万 hm^2 , 盐碱化耕地 760 万 hm^2 , 其中原生、次生盐化型和各种碱化型分布分别占总面积的 52%、40%和 8%^[1]。

多年来, 植物生理、分子细胞水平的耐盐机制得到了广泛研究, 并通过植物基因工程技术将克隆的耐盐基因应用于植物耐盐性改良。

1 植物耐盐基因工程的工具基因

植物作为固着生物, 为了适应变化的环境就必须对胁迫产生快速应答, 盐胁迫也不例外。植物耐盐应答机制主要包括生理和分子细胞两个水平, 以下根据不同耐盐机制对相关基因进行分类介绍。

收稿日期: 2007-10-17
基金项目: 黑龙江省青年科学技术专项资金项目(QC06C044)
第一作者简介: 张恒(1983-), 女, 哈尔滨市人, 硕士, 从事生化与分子生物学研究。E-mail: hrb-zhang@hotmail.com.
通讯作者: 付畅(1974-), 女, 博士, 讲师, 从事生化与分子生物学研究。Tel: 0451-81071419; E-mail: fuchanghnu@yahoo.com.cn.

1.1 离子调节相关基因

Na^+ 是盐渍土壤中主要的有害离子, 在植物体中过量积累会破坏细胞膜结构、使膜选择性丧失、降低胞质酶活性、阻碍光合作用和代谢过程, 引发离子胁迫。植物要在高盐环境下维持正常生长发育, 降低胞质 Na^+ 浓度是关键, 为此植物细胞采取了限制 Na^+ 内流、增加 Na^+ 外排、 Na^+ 区隔化等策略。

高等植物中 Na^+ 外排主要依赖于质膜 Na^+/H^+ 反向转运蛋白, 而植物囊泡中 Na^+ 区隔化则通过液泡膜 Na^+/H^+ 反向转运蛋白来实现。Gaxiola RA 等人^[2] 首先在拟南芥中克隆了编码液泡膜 Na^+/H^+ 反向转运蛋白的 *AtNHX1* 基因。Apse 等人^[3-4] 在拟南芥中超量表达 *AtNHX1* 基因提高了植株的耐盐性, 并对番茄和油菜进行转化, 得到了可在 200 mM NaCl 条件下正常生长结实的转基因植株, 获得了世界第一批真正意义上的耐盐作物。此后又分离了多种高等植物 *NHX1* 基因。Chen LH 等人^[5] 将 *AtNHX1* 基因导入荞麦, 获得了可在 200 mM NaCl 条件下生长开花且主要营养成分未受影响的转基因植株, 此时野生型植株已无法正常生长。

Na^+ 大量涌入还会破坏细胞内离子平衡, 引发营养胁迫。但是质膜上没有 Na^+ 特异转运蛋白, 认为 Na^+ 吸收是通过高亲和性及低亲和性 K^+ 转运系统完成的, 而 K^+ 又在酶活性调节、蛋白质合成、渗透调节等生理过程中具有重要作用, 可见保持胞质 K^+ 浓度、维持 Na^+/K^+ 比率不仅是植物生长也是抗盐的关键。HKT 类蛋白既可作为高亲和 K^+ 转运体, 又可作为 Na^+ 转运体, 也可能具有双重功能但选择性不同, 认为 HKT 蛋白在植物抗盐过程中发挥作用。Schachtman D P 等人^[6] 率先克隆了小麦 *HK T1* 基因。此后克隆了多个植物 HKT 蛋白同源基因。Ren 等人^[7] 从水稻中分离的编码 HKT 型转运蛋白的 *SK C1* 基因, 具有选择性转运 Na^+ 的功能, 有助于维持高盐条件下枝条中高 K^+ 含量, 促进植物生长。

1.2 渗透调节相关基因

高盐环境下, 外界渗透势较低会导致植物细胞水分亏缺, 即产生渗透胁迫。为了抵御渗透胁迫, 植物将积累小分子(糖醇、氨基酸、胺类化合物等)和大分子(水通道蛋白、保护性蛋白、渗透蛋白等)渗透保护物质, 认为利用合成渗透保护物质的基因转化植物可以提高耐盐性。

甘露糖醇-1-磷酸脱氢酶是甘露糖醇代谢途径中的关键酶, 催化果糖合成甘露糖醇的反应。用大肠杆菌中编码甘露糖醇-1-磷酸脱氢酶的 *mtlD* 基因转化毛白杨得到的转化株可在 75 mM NaCl 条件下生长, 而野生株生长受到抑制^[8]。

甘氨酸甜菜碱在植物细胞中积累可以增强植物耐盐性。其合成过程涉及胆碱单加氧酶(CMO)和甜菜碱醛脱氢酶(BADH)两个关键酶。目前大麦、水稻、菠菜、山菠菜和甜菜中的 *BADH* 基因都已经被克隆。Shirasawa K 等人^[9] 使水稻超量表达菠菜 *CMO* 基因, 转化株甘氨酸甜菜碱含量较野生型提高 9 倍, 可在 150 mM NaCl 条件下生长。Kumar S 等人^[10] 通过质体转化法使 *BADH* 基因在胡萝卜中表达获得了可在 400 mM NaCl 条件下生长的转基因植株, 此时野生型植株已经无法存活, 这是目前已知转基因植物所能耐受的最高盐浓度。

LEA 蛋白能够在种子成熟干燥过程或渗透胁迫条件下保护细胞免受低水势损伤, *LEA* 基因是第一个鉴定到的在种子成熟和发育阶段表达的基因。Han L M 等人^[11] 利用小麦 LEA 蛋白编码基因 *Ta-LEA1* 转化得到的丹参能够在 1% NaCl 胁迫条件下生长。

1.3 氧化调节相关基因

离子胁迫和渗透胁迫是高盐毒害的两个主要方面, 它们还会诱发次级氧化胁迫, 即产生活性氧自由

基、破坏膜和酶系统。过氧化物酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、维生素 E、还原型谷胱甘肽、抗坏血酸还原酶等可作为植物体内保护酶系统协调作用清除膜脂过氧化产生的活性氧类物质, 保护膜及细胞内酶系统不受破坏, 利用相应编码基因对植物进行转化使抗氧化剂高水平积累可以有效提高耐盐性。Gao X 等人^[12] 用 200 mM NaCl 处理超量表达 *SOD2* 基因的转基因和野生型拟南芥, 二者发芽率均下降, 但转化株发芽率下降水平仅为野生株的 1/10 ~ 1/3。表达水稻脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)基因的拟南芥能够在 100 mM NaCl 条件下发芽, 而此时野生株萌发受到抑制, 证实增强植物 DHAR 活性、提高总抗坏血酸盐含量可显著增强植物耐盐性^[13]。

1.4 盐胁迫信号传导途径相关基因

在盐胁迫条件下, 植物体内会发生一系列生理生化变化。在这些过程中, 胁迫信号的感知和传导是所有植物都具有的一种重要生理功能。

1.4.1 *SOS* 信号途径基因 *SOS*(salt overly sensitive)信号传导途径是与植物耐盐性密切相关的信号传导途径之一, 在维持离子稳态中具有重要作用。Zhu J K 等人^[14] 对 *sos* 突变体进行大范围遗传筛选, 得到了 28 个 *sos1* 突变体、9 个 *sos2* 突变体和 1 个 *sos3* 突变体, 并以拟南芥为模式植物建立了有效的植物耐盐机制研究模型。从拟南芥中克隆的 *SOS1*(salt overly sensitive 1)基因与编码真菌的质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因同源性极高, 盐胁迫可以增强 *SOS1* 基因的表达, *sos1* 突变体对盐胁迫敏感, 说明该基因在拟南芥耐盐中起关键作用。

1.4.2 ABA 信号传导途径基因 脱落酸(ABA)在盐、寒冷、干旱等胁迫应答过程中具有重要作用。盐胁迫条件下, 植物中 ABA 积累可诱导胁迫基因表达, 减轻胁迫危害。干旱、高盐等引发的水分胁迫诱导基因活化有四条途径, 其中两条依赖于 ABA(I 和 II)。途径 I 中基因表达不仅依赖于 ABA, 还需要蛋白因子参与, 通过对突变体和蛋白质互作分析发现了多种对 ABA 诱导基因表达具有调控作用的蛋白因子(bZIP、MYC、MYB 等)和次级信号分子。Villalobos M A 等人^[15] 对玄参科植物 *Craterostigma plantagineum* 进行脱水和 ABA 处理, 克隆了 *CpMYB10* 基因, 并在拟南芥中超量表达, 用 200 mM NaCl 处理转化株和野生株 2 d, 转化株和野生株发芽率分别为 60%~70%和 30%, 并且获得了可在 250 mM NaCl 条件下生长的转基因植株, 而此时野生株已经开始死亡。

1.4.3 磷脂酰肌醇信号传导途径基因 磷脂酰肌醇(Phosphoinositide, PI)作为生物膜的重要组成成

分之一, 不仅是细胞质与外界间的屏障, 也是细胞对外界信号刺激做出应答的物质基础。

磷脂酰肌醇-4-磷酸-5-激酶(PIP5K)是植物中催化磷脂酰肌醇-4-磷酸(PI4P)和磷脂酰肌醇-5-磷酸(PI5P)形成 4, 5-二磷酸肌醇(PIP2)的关键酶。拟南芥 *AtPIP5K1* 是植物中第一个已知的 PIPK 蛋白, 拟南芥处于高渗或高盐等逆境时, 细胞内 PIP2 水平急剧提高, 表明 PIPK 蛋白参与外界胁迫应答。宋颖琦等人^[16]通过 T-DNA 插入的方法使 *At-PIP5K2* 基因在拟南芥 *eto* 突变体中超量表达, 用 100 mM NaCl 处理野生型和转化植株后对种子萌发率及生长状况进行比较, 结果野生型植株种子萌发和生长状况均受到严重影响, 其萌发率和子叶黄/白化率分别为 45%和 55%, 而 *eto* 突变株种子萌发率和子叶黄/白化率分别为 82%和 25%, 与野生株相比 *eto* 突变体发育表现为对胁迫不敏感。 *At-PIP5K2* 基因编码产物可能参与拟南芥盐胁迫应答调节反应。

1.4.4 其它信号传导途径相关基因 乙烯信号途径在植物生长发育以及耐盐性等多个方面具有重要作用。Cao W H 等人^[17]对盐胁迫条件下 II 型乙烯受体同源基因 *NTHK1*(烟草组氨酸激酶 1)转化拟南芥的性状变化、电解液泄露以及根生长状况进行分析发现其耐盐性提高, *NHKT1* 基因在功能获得性受体中过量表达可以激活盐应答基因 *AtERF4* 和 *Cor6.6* 的表达。

Yadav S K 等人^[18]认为甲基乙二醛(MG)作为乙二醛酶反应途径底物在盐胁迫诱导下可以高水平积累, 乙二醛酶途径相关酶过量表达的转基因植株体内各种谷胱甘肽抗氧化酶活性增强, 还原型谷胱甘肽含量以及氧化型谷胱甘肽的比例提高, 使植物体免遭氧化损伤, 从而提高植物耐盐性。

1.5 调控耐盐基因表达的转录因子

乙烯应答元件 ERF 是植物中重要的特异转录因子, 可以与乙烯应答 GCC 盒和干旱应答元件 DRE 发生互作。用编码乙烯应答因子型转录因子的大麦根富集因子基因 *HvRAF* 转化拟南芥, 对转化植株进行高盐处理后种子和根仍可正常萌发生长, 表明 *HvRAF* 对植物盐胁迫应答具有调控作用^[19]。

C₂H₂ 型锌指蛋白是真核生物基因组中最丰富的锌指蛋白, 其 EAR 阻遏物结构域在植物非生物胁迫应答调节中具有重要作用。Ciftci-Yilmaz S 等人^[20]用 *Zat7* 转化拟南芥, 得到了可在 150 mM NaCl 条件下生长的转化植株, NaCl 浓度为 100 mM 时, 野生型植株和 EAR 结构域缺失或发生改变的突变植株就已经无法存活。

2 植物耐盐基因工程的主要策略

植物基因工程技术自 1983 年诞生以来, 得到了突飞猛进的发展, 成为植物遗传育种、改良品种体系的重要途径之一, 其研究成果和应用前景倍受重视。

2.1 加强耐盐机制研究

耐盐机制研究是植物基因工程育种的基础, 但是由于耐盐性状是数量性状并且由多基因控制, 其机制研究存在一定的复杂性。分子标记技术、EST 文库构建、图谱构建以及基因组测序等技术的发展为基因组水平上耐盐机制的研究提供了可能。将通过盐胁迫特异性表达序列标签(EST)和 cDNA 微阵列技术筛选得到的耐盐基因在模式植物中超量表达或通过基因敲除等方法对其进行功能鉴定, 再利用酵母双杂交等方法对基因间及基因产物间相互作用进行研究已经取得了一些成果。此外, 蛋白质图谱、反义遗传学等也为植物耐盐机制的研究拓宽了思路。

2.2 遗传学方法和功能性研究工具在作物性状改良方面的应用

目前研究中采用的遗传学方法主要有: 在高盐环境中直接对抗性植物进行选择或者根据数量性状基因座图谱进行标记辅助筛选来发现天然变异, 以及通过遗传转化来获得新基因型或改变现有基因表达水平提高植物体耐盐性。其中应用比较广泛的是效应和调控分子基因的导入与改良, 包括提高植物体内渗透保护物质含量、过量表达维持离子稳态基因、增强抗氧化剂相关基因表达、对逆境条件下转录以及信号传导途径进行调控等。

此外, 分子生物学技术的发展也为植物耐盐机制及基因工程研究提供了推动力, 分子育种与传统种植的有机结合大大促进了农作物种植方法的改进。

3 植物耐盐基因工程的主要问题及解决方法

随着植物耐盐基因工程研究的深入, 在越来越多的耐盐基因和信号途径得到揭示的同时, 也暴露出了一些问题。

3.1 植物耐盐性是一种复杂性状

植物耐盐性是一个由多基因多条信号途径控制的复杂性状, 各个基因及信号途径之间存在交叉, 这就为耐盐单一性状以及单一基因或信号途径作用的研究造成了障碍。共转化、突变体、RNA 干扰以及反义抑制等方法的应用可以在一定程度上解决此问题。Yamamoto A 等人^[22]反义抑制原质体抗坏血酸氧化酶 *AAO* 基因在烟草和拟南芥的表达, 与野生型植株相比反义表达的植株发芽率、光合活性以

及种子产量均较高, 细胞内 H_2O_2 含量减少, 并且可以在 300 mM NaCl 条件下生长, 此时野生型无法正常生长。

3.2 植物改良与经济价值之间的矛盾

多数研究结果表明, 转化植株抗逆性提高的同时, 其生长状况、结实率等却受到了严重影响, 这就大大削弱了植物基因工程研究的意义。Neeti Sanan-Mishra 等人^[23]使豌豆 DNA 解旋酶 45 基因 *PDH45* 在烟草体内超量表达, 野生型植株在 NaCl 浓度为 200 mM 时便会出现缺氯症, 生长受阻最终死亡, 而转化植株在 NaCl 浓度为 200 mM 甚至 300 mM 时仍可生长, 对二者在正常条件下的生长状况进行比较证实除了开花时期稍有差别外, 萼片和种子大小、数量、重量等方面并无显著差异, 即该基因的导入在提高烟草耐盐性的同时并未影响产量。但是具体机制仍需进一步研究。

3.3 植物耐盐基因工程受体开发

近年已经从多种盐生植物中克隆了耐盐相关基因, 并通过模式植物转化等方法进行功能验证。随着基因组学、代谢组学和蛋白质组学研究的不断深入以及植物转化技术的日趋成熟, 研究重点由理论研究向实际应用转移, 植物基因工程受体的开发受到了广泛的关注。目前受体种类已由最初的拟南芥、烟草等少数几种推广到了水稻、大麦、棉花、毛白杨、甜瓜、番茄、马铃薯、菠菜等多种粮食和经济作物, 并且取得了良好的效果。

此外, 在基因工程操作过程中筛选标记基因的选用及其安全性、外源基因位置效应所带来的沉默基因表达或者转基因沉默以及实验室与田间条件差异等问题都需要引起注意。

4 植物耐盐基因工程展望

植物耐盐基因工程在培育集高产、稳产、优质、抗逆于一身的农作物新品种上显示出独特的技术优势和全新的开发前景, 但是由于植物耐盐机制存在复杂性, 目前尚有诸多问题。相信随着分子生物学理论研究的深入以及实验技术的不断发展, 这些问题将会得到解决, 并且将有越来越多的耐盐相关的基因和信号传导途径被揭示, 而新发现的不断积累必将给植物耐盐基因工程带来新的发展契机, 耐盐基因工程与传统农业有机结合将会促进盐碱地及次生盐碱地的开发和利用, 为人类社会造福。

参考文献:

[1] 周和平, 张立新, 禹锋, 等. 我国盐碱地改良技术综述及展望 [J]. 现代农业科技, 2007(11): 159-164.

[2] Gaxiola R A, Rao R, Sherman A, et al. The Arabidopsis thaliana proton transporters AtNhx1 and Avp1 can function in cat-

ion detoxification in yeast[J]. Proc Natl Acad Sci. USA, 1999, 96: 1480-1485.

[3] Apse M P, Aharon G S, Snedden W A, et al. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in Arabidopsis[J]. Science, 1999, 285: 1256-1258.

[4] Zhang H X, Hodson J N, Williams J P, et al. Engineering salt-tolerant Brassica plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation[J]. PNAS, 2001, 98: 12832-12836.

[5] Chen L H, Zhang B, Xu Z Q. Salt tolerance conferred by overexpression of Arabidopsis vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene AtNHX1 in common buckwheat (Fagopyrum esculentum) [J]. Transgenic Res, 2007(5): 31.

[6] Schachtman D P, Schroeder J I. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants[J]. Nature, 1994, 370: 655-658.

[7] Ren Z H, Gao J P, Li L G, et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter[J]. Nature Genet, 2005 37: 1141-1146.

[8] Hu L, Lu H, Liu Q et al. Overexpression of mt1D gene in transgenic Populus tomentosa improves salt tolerance through accumulation of mannitol[J]. Tree Physiol, 2005, 25 (10): 1273-1281.

[9] Shirasawa K, Takabe T, Takabe T, et al. Accumulation of glycinebetaine in rice plants that overexpress choline monoxygenase from spinach and evaluation of their tolerance to abiotic stress[J]. Annals of Botany, 2006, 98(3): 565-571.

[10] Kumar S, Dhingra A, Daniell H. Plastid-expressed betaine aldehyde dehydrogenase gene in carrot cultured cells, roots and leaves confers enhanced salt tolerance[J]. Plant Physiol, 2004, 136(1): 2843-2854.

[11] Han L M, Yu J N, Ju W F. Salt and drought tolerance of transgenic salvia miltiorrhiza Bunge with the TaLEA1 gene[J] Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33 (2): 109-114.

[12] Gao X, Ren Z, Zhao Y, et al. Overexpression of SOD2 increases salt tolerance of Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 2003, 133 (4): 1873-1881.

[13] Ushimaru T, Nakagawa T, Fujioka Y, et al. Transgenic Arabidopsis plants expressing the rice dehydroascorbate reductase gene are resistant to salt stress[J]. Plant Physiol, 2006, 163 (11): 1179-1184.

[14] Zhu Jian-kang, Liu Ji-ping, Xiong Li-ming. Genetic Analysis of Salt Tolerance in Arabidopsis; Evidence for a Critical Role of Potassium Nutrition[J]. The Plant Cell, 1998, 10: 1181-1191.

[15] Villalobos M A, Bartels D, Iturriaga G. Stress tolerance and glucose insensitive phenotypes in Arabidopsis overexpressing the CpMYB10 transcription factor gene[J]. Plant Physiol, 2004, 135(1): 309-324.

[16] 宋颖琦, 杨谦, 秦根基, 等. *AtPIP5K2* 基因参与拟南芥盐胁迫的调节过程[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(5): 78-83.

[17] Cao W H, Liu J, He X J, et al. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses[J]. Plant Physiol, 2007, 143(2): 707-719.

玉米丝黑穗病生防放线菌的筛选及 对冬孢子萌发的抑制作用

刘洪亮¹, 王险峰², 刘 辉³, 沈国生³, 谢丽华³

(1. 黑龙江八一农垦大学植物科技学院, 大庆 163319; 2. 黑龙江省农垦总局植保站, 哈尔滨 150036;
3. 黑龙江省农垦科学院, 佳木斯 154007)

摘要: 从土壤样品分离得到 47 株放线菌, 通过对冬孢子萌发率的测定得到 6 株(S-1、H-21、S-12、H-4、H-13、H-1) 对冬孢子萌发有较好的抑制作用, S-1 菌株及代谢产物对冬孢子萌发抑制率达到 76.56%, 其次为 H-21 和 S-12, 抑制率分别为 70.15% 和 56.87%。

关键词: 放线菌; 冬孢子; 代谢产物

中图分类号: S435.131.4⁺2 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2008)02-0015-03

Screening of Antagonistic Actinomycete Against Head Smut Disease in Maize and Its Inhibitive to Teliospore Germination

LIU Hong-liang¹, WANG Xian-feng², LIU Hui³, SHEN Guo-sheng³, XIE Li-huan³

(1. Plant Sciences and Technology College of Heilongjiang August First Land Reclamation University, Daqing 163319; 2. Plant Protection Station of Heilongjiang General Cultivation Office, Harbin 150036; 3. Heilongjiang Academy of Agricultural Reclamation Sciences, Jiamusi 154007)

Abstract: 47 strains Actinomycete were isolated from soil samples. 6 strains out of them had more inhibitive to teliospore germination. The metabolic products of S-1 was the most inhibitive with inhibition rate 76.56%, H-21 and S-12 came the second with inhibition rate 70.15% and 56.87%, respectively.

Key words: actinomycete; teliospores; metabolic products

玉米丝黑穗病于 1876 年在意大利首次报道, 我

国于 1919 年在东北地区首次发现。目前该病已遍布世界各玉米产区。20 世纪 80 年代, 由于抗病品种的推广和使用, 玉米丝黑穗病曾得到了控制, 但 20 世纪 90 年代后期由于气候、栽培方式和品种更换等原因, 玉米丝黑穗病又大面积发生和流行。重庆、山西、内蒙古、云南、辽宁、吉林和黑龙江等省都相继报道玉米丝黑穗病大面积发生。玉米丝黑穗病

收稿日期: 2007-10-24
基金项目: 黑龙江农垦总局“十一五”重点科技攻关项目 (HNKXIV-03-03-01)
第一作者简介: 刘洪亮(1981-), 男, 黑龙江大庆市人, 在读硕士, 主要从事农药学研究。E-mail: liuhl_2001@yahoo.com.cn.
通讯作者: 刘辉 Tel: 0454-8359195; E-mail: liuhui39@163.com.

[18] Yadav S K, Singla-Pareek S L, Reddy M K, et al. Transgenic tobacco plants overexpressing glyoxalase enzymes resist an increase in methylglyoxal and maintain higher reduced glutathione levels under salinity stress[J]. FEBS Lett, 2005, 579(27): 6265-6271.

[19] Jung J, Won S Y, Suh S G et al. The barley ERF-type transcription factor HvRAF confers enhanced pathogen resistance and salt tolerance in Arabidopsis[J]. Planta, 2007, 225(3): 575-588.

[20] Ciftci-Yilmaz S, Morsy M R, Song L, et al. The EAR-motif of the Cys2/His2-type zinc finger protein Zat7 plays a key role in the defense response of Arabidopsis to salinity stress[J]. Biology Chemistry, 2007, 282(12): 9260-9268.

[21] Toshio Yamaguchi, Eduardo Blumwald. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities[J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(12): 615-620.

[22] Yamamoto A, Bhuiyan MN, Waditee R, et al. Suppressed expression of the apoplastic ascorbate oxidase gene increases salt tolerance in tobacco and Arabidopsis plants[J]. J Exp Bot. 2005, 56(417): 1785-1796.

[23] Neeti Sanan-Mishra, Xuan Hoi Pham, Sudhir K, et al. Pea DNA helicase 45 over expression in tobacco confers high salinity tolerance without affecting yield[J]. PNAS, 2005, 102(2): 509 - 514.