

## 评述与展望

### Reviews and Progress

## 转基因技术在植物耐盐研究中的应用

杨飞<sup>1✉</sup>, 林雁<sup>2✉</sup>, 吴国泉<sup>1✉</sup>, 方巍<sup>1✉</sup>, 吴菊<sup>1✉</sup>, 林林<sup>1✉</sup>, 李元梅<sup>1✉</sup>, 鲍维巨<sup>1✉</sup>

1. 舟山市农业科学研究所, 浙江, 舟山, 316000

2. 温州大学化学与材料工程学院, 浙江, 温州, 325035

✉ 通讯作者: shcheng@mail.hz.zj.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 16 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0016

收稿日期: 2010 年 11 月 25 日

接受日期: 2010 年 12 月 28 日

发表日期: 2011 年 02 月 23 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

杨飞等, 2011, 转基因技术在植物耐盐研究中的应用, 分子植物育种 Vol.9 No.16 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0016)

**摘要** 盐渍化是影响植物生长和发育的主要非生物逆境之一。培养耐盐植物品种是发展盐碱地农业的关键, 而基因工程为耐盐新品种的选育通过了一条新途径, 近几年许多与植物耐盐相关的基因被克隆和分析, 同时通过转基因技术将这些基因转到植物中异源表达, 能显著提高转基因植物的抗旱耐盐能力。本文主要综述了植物耐盐机理和转基因技术在耐盐研究中的应用, 讨论并分析应用中尚待解决的问题, 为发掘更多的抗逆性的基因资源和进一步开展分子育种工作提供参考。

**关键词** 盐胁迫; 耐盐机制; 转基因技术; 应用; 展望

## Application of Transgenic Technology in Higher Plant Salt-Tolerance Research

Yang Fei<sup>1✉</sup>, Lin Yan<sup>2✉</sup>, Wu Guoquan<sup>1✉</sup>, Fang Wei<sup>1✉</sup>, Wu Ju<sup>1✉</sup>, Lin Lin<sup>1✉</sup>, Li Yuanmei<sup>1✉</sup>, Bao Weiju<sup>1✉</sup>

1. Zhoushan Academy of Agricultural Sciences, Zhoushan, 316000, P.R. China

2. College of Chemistry and Materials Engineering, Wenzhou University, Wenzhou, 325035, P.R. China

✉ Corresponding author, baoweiju@126.com; ✉ Authors

**Abstract** High salinity is one of the major abiotic stresses which constraints crop plant growth and development. It is important to breed the plants with salt-tolerance. Genetic engineering provided a new method to improve the tolerance of plants to high salinity. Many genes related to salt resistance have been cloned and analyzed in recent years. The ability of salt resistance in plant can be improved by expression of these genes via transgenic technology. In this paper, we principally review the mechanism and application of transgenic technology in higher plant salt-tolerance research, meanwhile, we also discuss and analyze some unsettled problems involved in utilizing. This article would provide a reference for finding more genes resource of stress tolerance and furthermore carry out molecular breeding.

**Keywords** Salt stress; Salt tolerance mechanism; Transgenic technology; Application; Progress

### 研究背景

盐胁迫是世界农业生产上最重要的非生物逆境危害之一, 逐渐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(周和平等, 2007, 现代农业科技, (11): 159-161, 164)。根据联合国教科文组织(UNESCO)和粮农组织(FAO)不完全统计, 全世界盐碱地面积约 $9.54 \times 10^9 \text{ hm}^2$ 。中国盐渍土壤面积大, 分布广泛, 各类盐碱地面积总计 $9.91 \times 10^9 \text{ hm}^2$  (李彬等, 2005; 刘小京等, 2002, 盐生植物利用与区域农业可持续发展, 1-9), 而且盐碱化和次生盐碱化都在逐年加重, 预计到2050年, 全世界将有超过50%的盐碱化耕地(Vinocur et al.,

2005), 严重威胁农业的可持续发展。

世界人口持续增长, 对粮食的需求量将不断加大, 耕地的减少和淡水资源的不足将迫使人类开发和利用大面积的盐碱地、海岸带和滩涂地带。培育耐盐品种作物成为当务之急, 利用传统育种方法培育耐盐新品种虽已取得一定突破, 但是由于育种周期长、育成品种不稳定等因素的制约, 远远满足不了需求(王均华等, 2008)。现代分子生物学理论和基因工程技术的飞速发展为植物耐盐研究提供了新思路和新方法, 近几年许多与植物耐盐相关的基因相继被克隆和分析, 并通过转基因技术在受体植物中获得异源表达, 使得培育抗耐盐新品种的分子

育种手段受到高度重视(周宜君等, 2006; 杨晓慧等, 2006)。本文主要综述了植物耐盐机理及提高植物耐盐性的传统方法, 阐明了转基因技术在耐盐植物研究中的应用以及对所要解决的问题进行分析与展望。

## 1植物的耐盐机理

植物通过改变生理过程或代谢反应来适应细胞内的高盐环境称为耐盐。耐盐的主要方式是将植物体内吸收的盐分转移到液泡中, 降低原生质中的盐分浓度, 进而降低细胞的渗透势, 增大吸水能力, 克服土壤低水势造成的吸水困难。植物在盐胁迫条件下为了生存, 会采取一定的策略去达到以下目的: 阻止或减轻危害、重新建立动态平衡、保持持续生长。在不断的进化过程中, 植物最终形成了一系列的耐盐机制。

### 1.1 渗透调节

这是耐盐的最常见方式, 在盐胁迫下, 由于外界渗透势较低, 植物细胞会发生水分亏缺现象。为避免伤害, 植物细胞内会吸收和积累大量无机盐离子或者积累一些对原生质无伤害的小分子细胞相溶性渗透物质, 如脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等来降低细胞渗透势, 促进细胞吸收水分, 恢复细胞内的离子浓度, 以保证逆境条件下水分的正常供应, 保持植物在盐渍条件下的正常生理活动。

### 1.2 离子调节

维持离子平衡是细胞内部稳定的一种方式, 对于植物抵抗盐胁迫至关重要。盐分过多会导致植物细胞内离子紊乱, 不仅破坏 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 的均衡, 而且也影响了 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 等在细胞内的分布。过多的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 还会产生诸多毒害作用。因此, 盐胁迫环境中, 植物获得耐盐能力的一个重要方式就是建立新的离子均衡(Blumwald, 2000)。如有些植物在盐渍时能增加对 $\text{K}^+$ 的吸收, 有的蓝绿藻能随 $\text{Na}^+$ 供应的增加而加大对N元素的吸收, 所以它们在盐胁迫下能较好地保持体内离子的平衡, 防止某种离子过多造成危害。

### 1.3 离子区域化

盐生植物和非盐生植物中都存在着离子的区域化现象, 但两者的离子区域化有所不同。盐生植

物的离子区域化主要是将无机离子通过跨膜运输转入液泡中而与细胞质隔开, 这样不但降低了整个细胞的渗透势, 而且使细胞质中的重要器官免受离子的毒害(Volkmar et al., 1998; Michelet et al., 1995; Guo et al., 1999)。

### 1.4 改变代谢途径

盐胁迫对植物的直接效应是离子胁迫和水分亏缺。在盐胁迫下, 植物代谢会受到干扰而发生紊乱, 一些盐生植物能通过改变其自身的代谢途径而适应高盐分的生境。如獐毛和冰叶日中花在盐渍条件下, 其代谢由 $\text{C}_3$ 途径分别改变为 $\text{C}_4$ 途径和CAM途径(赵可夫等, 1999, 中国盐生植物, 北京: 科学出版社, 191-200)。

### 1.5 解毒作用

植物在受到盐胁迫时, 其体内会积累大量的有毒物质, 如氮代谢的中间产物, 它们会转化成具有一定毒性的腐胺和尸胺, 还可被氧化为氨气和过氧化氢, 这些有毒物质都会对植物造成一定的伤害(胡云云, 2010, 医学信息, 5(8): 2289-2291)。耐盐性较强的植物在盐渍环境下可以形成二胺氧化酶分解这类有毒的二胺化合物, 防止其毒害作用。

### 1.6 维护膜系统的完整性

在盐分胁迫下, 细胞质膜首先受到盐离子胁迫影响而受到损伤, 导致膜透性增大, 细胞可溶性内含物质大量外渗, 外界的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 等盐离子大量进入细胞, 造成细胞伤害。耐盐性强的植物细胞膜具有较强的稳定性, 从而减小或完全抵抗盐胁迫对质膜的损伤。

### 1.7 抗氧化保护

植物在盐胁迫条件下, 在植物体内会积累活性氧, 耐盐性强的植物能产生一些具有较强的清除活性氧酶活性和较高含量的抗氧化物质, 如超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)等(刘昀等, 2010; Spychala et al., 1990; Mittova et al., 2003)。

## 2 提高植物耐盐性的常规方法

作物生长在盐渍化土壤中会严重影响其产量

和品质。人们在长期的生产实践中采取了一些措施, 积累了一些经验, 通过耐盐锻炼、使用生长调节剂、选育抗盐性品种和改造盐碱土等措施来提高植物的耐盐性。

## 2.1 耐盐锻炼

植物的耐盐性可通过锻炼而得到提高。将种子浸泡在一定浓度的盐溶液中吸水膨胀, 然后再播种萌发, 可提高作物生育期间的耐盐能力。如棉花和玉米种子用3% NaCl溶液预浸1 h, 可增强其耐盐力。

## 2.2 使用植物激素

一些天然植物激素与植物的抗盐性有一定的关系, 外施激素及植物生长调节剂能够不同程度地缓解盐胁迫的伤害(张文会等, 2007)。如用IAA处理后的小麦种子可以抵消Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>对根系生长的抑制作用; IAA能够降低玉米根系对Na<sup>+</sup>的吸收能力; GA促进盐渍条件下植物的生长, 抵消盐分对菜豆生长、光合及运输的抑制作用; 此外, 用低浓度ABA处理细胞, 能改善细胞对盐的适应能力, 减少蒸腾作用和盐的被动吸收, 提高作物的抗盐能力; JA在调节植物耐盐能力方面也扮演着重要角色, 相对盐敏感的番茄而言, 耐盐的番茄体内含有更高水平的茉莉酸类物质(Hilda et al., 2003)。

## 2.3 改良土壤、合理灌溉

将天然的盐碱土块, 经粉碎、反复浸提, 剔除可溶性的盐类和碱后, 再经清水漂洗便可获得不含盐碱的可耕地; 适时合理地灌溉, 淡水冲洗土壤中盐分或者以水压盐(王春娜等, 2004, 防护林科技, 5: 38-41)。但这种治理技术耗费了大量的资金和水资源, 且收效甚微(朱力平, 2001-1-6, 经济日报)。

## 2.4 化学改良

多施有机肥, 种植绿肥作物, 施用土壤改良剂, 提高土壤的团粒结构和保水性能, 提高土壤中营养物质的有效性。但是长期大量化学改良剂的施入同时也加重了土壤的次生盐碱化(邴雷等, 2008)。

## 2.5 嫁接

植物的耐盐能力主要决定于根系。因此选用抗盐砧木来提高作物的耐盐性也是一项行之有效的措施之一。

## 2.6 选育抗盐性品种

抗盐能力因品种而异, 抗盐性最普遍的生理指标是原生质对盐的透性。可利用生理生化指标鉴定, 通过自交、纯化与单株选育获得抗盐性较强的品种来提高植物抗盐性。但这种传统的育种方法周期长、偶然性大, 所培育的品种不稳定。

## 3 转基因技术在植物耐盐研究中的应用

20世纪80年代产生的转基因技术由于直接在基因水平上改造植物的遗传物质, 可定向改造植物的遗传性状。国内外学者从微生物和植物中分离了许多耐盐相关的基因, 通过遗传转化方法导入目标基因并使之在受体植物中表达, 从而增强植物的耐盐性, 获得新的植物耐盐种质资源(Winicov, 1998)。

外源基因的转入打破了物种之间的生殖隔离障碍, 既丰富了基因资源, 又弥补了常规育种方法的不足, 使作物育种得到了前所未有的发展。目前利用转基因技术获得的耐盐植物已达数十种, 耐盐能力也有了不同程度的提高, 这些被利用的基因按照功能特点可以归纳为两类。

### 3.1 渗透调节基因

这类基因主要通过合成相关的细胞相溶性物质来提高植物的耐盐性, 如渗透调节物质合成基因, *P5cs*、*BADH*、*SacB*等。

#### 3.1.1 脯氨酸合成酶基因(*P5cs*)

脯氨酸是一种水溶性极强的氨基酸, 很多植物在盐胁迫条件下通过积累脯氨酸避免细胞脱水和减少蛋白质变性, 达到渗透调节的目的。脯氨酸合成酶(*P5cs*)基因是合成脯氨酸的关键酶。受体植株导入*P5cs*基因后在高盐胁迫下表现出较高抗盐性, 生理状况明显优于对照组, 同时检测出植株细胞内脯氨酸有较高水平的积累, 说明脯氨酸提高了转基因植株的抗盐能力(王均华等, 2008; Kishor et al., 1995; Hong et al., 2000; Sawahel et al., 2002; Hmida-Sayari et al., 2005)。

#### 3.1.2 甜菜碱脱氢酶基因(*BADH*)

甜菜碱是植物在盐、干旱等其它胁迫下在细胞中迅速积累的一种相容性有机小分子化合物, 可以维持细胞内渗透压(王均华等, 2008)。*BADH*是甜菜碱合成的关键酶。转化*BADH*基因的豆瓣菜、胡萝

卜、拟南芥以及马铃薯的*BADH*酶活性提高明显, 盐胁迫下, 转基因植株长势明显强于对照, 株高和单株产量等生理指标也是优于对照组, 证明转基因植株中的甜菜碱含量的提高, 植物的抗逆性也随之增强(李银心等, 2006; Kumar et al., 2004; 高志民等, 2005; 张宁等, 2009)。

### 3.1.3 多醇脱氢酶基因

多醇类因含有多个羟基而具有较强亲水性, 可以有效调节细胞渗透压, 减少高盐胁迫下的渗透失水, 进而增加植物的耐盐性。多醇类主要包括甘露醇, 山梨醇和肌醇等, 研究较多的多醇脱氢酶基因主要有甘露醇-1-磷酸脱氢酶基因(*mtlD*)和6-磷酸山梨醇脱氢酶基因(*gutD*)。研究证实将这些基因导入籼稻、烟草和小麦后转化植株耐盐能力明显提高, 充分表明多醇类与植物的耐盐能力有关(王慧中等, 2000, 科学通报, 45(7): 724-728; 刘俊君等, 1996; Abebe et al., 2003; Majee et al., 2004)。

### 3.1.4 海藻糖合成酶基因(*Tps*)和果聚糖合成酶基因(*SacB*)

盐胁迫除了诱导一些小分子溶质外, 还可诱导可溶性糖的变化, 如海藻糖、果聚糖等。海藻糖是一种还原性双糖, 一般存在于低等生物中, 具有稳定生物膜和蛋白质结构及抗干旱、抗脱水的作用。海藻糖的积累可以增强生物在逆境中的生存能力, 自然界中的一些极端耐旱的复苏植物能够在干枯后得水而恢复生命活力, 就是因为细胞中含有大量海藻糖的缘故。利用基因工程手段提高植物体内海藻糖的含量, 可以提高植物在盐胁迫下的生存能力(Zentella et al., 1999; Zhao et al., 2007; 戴秀玉等, 2007; 赵恢武等, 2000; Avonce et al., 2005; M.Almeida et al., 2007)。

果聚糖在细胞体内是可溶的, 不仅给植物提供能量, 而且在植物遭遇盐胁迫时能够降低细胞的水势, 调节植物细胞渗透压, 许多研究表明植物体内果聚糖的累积有助于提高植物耐逆境胁迫能力。果聚糖合成酶基因(*SacB*)是合成果聚糖的关键基因, 转*SacB*基因的烟草和小麦植株在盐胁迫下耐受性明显提高, 而且其耐受性强弱与果聚糖积累量呈正比(张慧等, 1998; Konstantinova et al., 2002; 刘伟华等, 2006)。

## 3.2 信号传导基因

这类基因通过快速反馈信息使得植物在逆境中作出反应, 从而抵抗恶劣环境, 如耐盐相关蛋白类基因、蛋白激酶类基因、转录因子相关基因等。遗传转化试验证明这类基因对细胞信号识别与转导有很重要的作用, 植物通过感应和传递逆境信息, 增强对抗逆境的能力(苏金等, 2001; 陈俊等, 2002; 马建华等, 2007)。

### 3.2.1 耐盐相关蛋白基因

LEA蛋白具有很强的亲水性和可溶性, 可作为渗透调节蛋白和脱水保护剂。植物在水分受胁迫时面临的最主要问题是细胞组分的晶体化, LEA利用其高度的亲水性能够摄取大量的水分进入细胞内, 保护细胞结构的稳定性, 避免植物在高盐胁迫下细胞成分发生晶体化(杜金友等, 2004); 另悉LEA与核酸结合后还可调控相关基因的表达(Garay-Arroyo et al., 2000)。转 $LEA$ 蛋白基因的大麦、小麦和烟草植株在盐胁迫条件下生长状况良好, 说明 $LEA$ 基因的成功转入提高了植株对盐胁迫的抗性(Xu et al., 1996; Sivamani et al., 2000; Bahieldin et al., 2005; Park et al., 2005; 刘甜甜等, 2006; 姜静等, 2006; 林士杰等, 2006)。

水通道蛋白在细胞水分转运中起重要作用, 植物的质膜和液泡膜上都有水通道蛋白。逆境胁迫下水通道蛋白通过促进细胞内外的跨膜水分运输、调节细胞内外水分平衡及细胞的胀缩等来维持细胞渗透压(周桂等, 2007; Johansson et al., 1998)。目前对水通道蛋白基因知之尚少, 有待进一步研究。

### 3.2.2 蛋白激酶类基因

蛋白激酶又称蛋白质磷酸化酶, 主要负责生物体内蛋白质的磷酸化。目前研究较为清楚的蛋白激酶类基因是CDPKs激酶和RLKs激酶。蛋白质的磷酸化和去磷酸化过程在细胞的信号识别与转导中起重要作用, 而细胞信号识别与转导直接关系着植物体对环境变化的感应和对逆境信息的传递。蛋白激酶在信号转导中主要作用有两个方面: 其一是通过磷酸化调节蛋白质的活性; 其二是通过蛋白质的逐级磷酸化, 使信号逐级放大, 引起细胞反应(Sheen, 1996; Zhang, 2005; Wan et al., 2007; Ma et al., 2007; 杨洪强等, 2001; An et al., 2008; Wu et al., 2009)。

### 3.2.3 转录因子相关基因

转录因子也称反式作用因子, 它通过与顺式作用元件相互作用调控下游基因表达, 因此一个转录因子可以调控多个与同类型状有关的基因表达。在提高作物对环境胁迫抗性的分子育种中, 增强与抗逆相关的转录因子可以调控多个抗逆基因的同时表达和逆境信号的传递, 与单纯转入单个功能基因相比, 从改良或增强一些关键的转录因子的调控能力着手, 是提高作物抗逆能力的更为有效的方法和途径(李丽芳等, 2004)。目前研究较多的生物抗逆转录因子有DREB (沈义国等, 2003; Nakashima et al., 2005; Oh et al., 2005; Chen et al., 2007)、MYB (陈清等, 2009; Dai et al., 2007; Jung et al., 2007)和NAC类(柳展基等, 2007; Tran et al., 2004; Hu et al., 2006)转录因子, 这些转录因子相关基因的超量表达可显著增强转基因植株的耐盐能力。

## 4 植物耐盐基因工程存在的主要问题

尽管植物的耐盐机制已经进行了大量的研究, 并达到一定的广度和深度, 但目前并没有获得真正意义上的转基因耐盐植物新品种, 这可能是由于植物的耐盐性是一个受多基因控制的数量性状, 受植物种类、品种基因型、形态性状和内部生理生化反应等影响。单基因的导入只能在某种程度上提高其耐盐性, 培育耐盐性强的转基因植物可能需要同时导入多个基因, 这就决定了植物耐盐基因工程的复杂性和艰巨性, 给耐盐植物的转基因育种增加了难度。

### 4.1 植物耐盐性是一种复杂性状

植物的耐盐性是一个由多基因多条信号途径决定的复杂性状, 各个基因及信号途径之间存在交叉(张恒等, 2008)。单个基因提高植物的抗逆性能力有限, 目前比较一致的观点是: 植物的耐盐性是多种生理性状的综合表现, 是由位于不同染色体上的多个基因控制的, 因此培育有实践意义的转基因植物可能需要多个耐盐基因的共同转入(崔润丽等, 2005)。中国科学院植物所通过农杆菌转化法同时将两个耐盐基因导入烟草植物, 进行了提高植物耐盐性的研究(Zhou et al., 2008)。但是多个基因的转移对于载体的启动因子、可携带基因的长度、基因间是否拮抗就有较高的要求(李妍等, 2007, 现代农业科技, 3: 100-101)。许多研究表明: 通过改变转录因

子基因的表达, 同时改变几个目的基因表达水平是可以实现的(Anil et al., 1999)。

### 4.2 植物改良与经济价值之间的矛盾

耐盐基因在受体植物中过量表达可能改变转基因植物经济性状, 这在很多转基因植物后代已经被发现, 如提高转化植株耐盐性的同时, 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 et al., 2005)。因此基因改良手段需要与传统育种技术相结合才能培育更好耐盐作物品种(孙建昌等, 2008)。

### 4.3 转基因作物的环境和食品安全性问题

目前对转基因植物的安全性评价主要集中在两个方面: 一个是环境安全性, 另一个是食品安全性。转基因植物突破了传统的界、门、种、属、科等概念, 实现了在自然条件下无法完成的基因转移, 如果释放到环境中, 极有可能会改变物种间的生存关系, 打破原有的自然生态平衡(王国英, 2001)。转基因研究中导入植物体内的外源基因通常包括两类: 一是目的基因, 用来改良或赋予植物特定性状; 二是标记基因, 提供转基因植株的抗抗生素或抗除草剂等特性, 可大大提高转基因抗性植株的筛选效率。近些年来, 有不少人开始担心转基因食品是否含有有毒物质和过敏源, 是否对人体或其他生物的健康产生危害, 关于转基因安全性的报道屡见报刊杂志。标记基因的使用不但会造成人们对转基因植物生物安全性的担忧, 同时剔除标记基因本身又是一个耗资巨大的工程。有人就想, 如何不使用任何标记基因也可以获得只含有目的基因的转基因植株, 那这种方法必然最安全有效, 势必会前景无限。2003年Vetten等(2003)将这一设想变成了现实。

## 5 展望

盐碱地是巨大的潜在资源, 绿化盐碱地是扩大耕地面积, 进一步发展农业生产、改善生态环境的重要措施。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。通过基因工程手段培育能在盐碱地上种植的林木, 是利用盐碱地的一条经济而有效的途径。尽管研究者已从不同侧面开展了大量研究, 也取得了一定的进展, 但是, 耐盐性是一个十分复杂的数量性状, 其耐盐机制非常繁

杂, 几乎涉及从植株到器官、组织、生理生化直至分子的各个水平, 这就给耐盐基因工程带来很大难度和挑战。相信随着对植物耐盐机理以及耐盐分子生物学研究的不断深入和生物技术的开拓创新, 加上作物遗传转化技术的日臻完善, 将有更多的耐盐转基因作物应用于生产实践, 并最终培育出能用于生产实践的耐盐作物品种, 使开发广袤的盐碱地成为现实, 从而推动我国和世界盐碱地及次生盐碱地的开发利用。

## 作者贡献

杨飞、鲍维巨、吴国泉是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 杨飞、林雁完成数据分析, 论文初稿的写作; 方巍, 吴菊, 林林, 李元梅参与实验设计, 试验结果分析; 鲍维巨、吴国泉是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由浙江省科技计划项目课题(2009C32037)资助。

## 参考文献

- Abebe T., C.Guenzi A., Martin B., and C.Cushman J., 2003, Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity, *Plant Physiol.*, 131(4): 1748-1755
- An S.H., Choi H.W., Hwang I.S., Hong J.K., and Hwang B.K., 2008, A novel pepper membrane-located receptor-like protein gene *CaMRP1* is required for disease susceptibility, methyl jasmonate insensitivity and salt tolerance, *Plant Mol. Biol.*, 67(5): 519-533
- Anil G., Chandan S., Neeti S., and Anita G., 1999, Taming abiotic stresses in plant through genetic engineering: current strategies and perspective, *Plant Sci.*, 143(1): 101-111
- Avonce N., Leyman B., Thevelein J., and Iturriaga G., 2005, Trehalose metabolism and glucose sensing in plants, *Biochem. Soc. Trans.*, 33(1): 276-279
- Bahieldin A., Mahfouz H.T., Eissa H.F., Saleh O.M., Ramadan A.M., Ahmed I.A., Dyer W.E., El-Itriby H.A., and Madkour M.A., 2005, Field evaluation of transgenic wheat plants stably expressing the *HVA1* gene for drought tolerance, *Physiol. Plant.*, 123(4): 421-427
- Bing L., Zhao B.C., Shen Y.Z., Huang Z.J., and Ge R.C., 2008, Progress of study on salt tolerance and salt tolerant related genes in plant, *Hebei Shifan Daxue Xuebao (Journal of Hebei Normal University (Natural Sciences Edition))*, 32(2): 243-248 (邴雷, 赵宝存, 沈银柱, 黄占景, 葛荣朝, 2008, 植物耐盐性及耐盐相关基因的研究进展, 河北师范大学学报(自然科学版), 32(2): 243-248)
- Blumwald E., 2000, Sodium transprot and salt tolerance in plants, *Curr. Opin. Cell Biol.*, 12: 431-434
- Chen J., and Wang Z.Y., 2002, Progess in the study of plant MYB transcription factors, *Zhiwu Shengli Yu Fenzishengwuxue Xuebao (Journal of Plant Physiology and Molecular Biology)*, 28(2): 81-88 (陈俊, 王宗阳, 2002, 植物MYB类转录因子研究进展, 植物生理与分子生物学学报, 28(2): 81-88)
- Chen M., Wang Q.Y., Cheng X.G., Xu Z.S., Li L.S., Ye X.G., Xia L.Q., and Ma Y.Z., 2007, *GmDREB2*, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 353(2): 299-305
- Chen Q., Tang H.R., Dong X.L., Hou Y.X., Luo Y., Jiang Y., and Huang Q.Y., 2009, Progress in the study of plant Myb transcription factors, *Giyinzuxue Yu Yingyongshengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 28(2): 365-372 (陈清, 汤浩茹, 董晓莉, 侯艳霞, 罗娅, 蒋艳, 黄琼瑶, 2009, 植物Myb转录因子的研究进展, 基因组学与应用生物学, 28(2): 365-372)
- Cui R.L., and Diao X.M., 2005, Advances on cloning and translation of the salt tolerance genes in plant, *China Biotechnology*, 25(8): 25-30 (崔润丽, 刁现民, 2005, 植物耐盐相关基因克隆与转化研究进展, 中国生物工程杂志, 25(8): 25-30)
- Dai X.Y., Wu D.P., and Zhou J., 2007, Cloning and expression of trehalose synthase genes in *Escherichia coli*, *Acta Genetica Sinica*, 27(2): 158-164 (戴秀玉, 吴大鹏, 周坚, 2007, 大肠杆菌海藻糖合成酶基因的克隆和表达, 遗传学报, 27(2): 158-164)
- Dai X.Y., Xu Y.Y., Ma Q.B., Xu W.Y., Wang T., Xue Y.B., and Chong K., 2007, Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 143(4): 1739-1751
- Du J.Y., Chen X.Y., Li W., and Gao.Q., 2004, Expression and regulation of genes induced by drought stress in plant, *Shengwu Jishu Tongxun (Biotechnology Bulletin)*, 2: 10-14 (杜金友, 陈晓阳, 李伟, 高琼, 2004, 干旱胁迫诱导下植物基因的表达与调控, 生物技术通讯, 2: 10-14)
- Gao Z.M., and Peng Z.H., 2005, Construction of co-expressing vector for glybet synthesis and salt tolerance, *Linye Kexue Yanjiu (Forest Research)*, 18(3): 231-235 (高志民, 彭镇

- 华, 2005, 甜菜碱合成调控基因共表达载体的构建与抗盐初步研究, 林业科学研究所, 18(3): 231-235
- Garay-Arroyo A., Colmenero-Flores J.M., Garciarrubio A., and A.Covarrubias A., 2000, Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit, Biol. Chem., 275(8): 5668-5674
- Guo F.Q., and Bang Z.C., 1999, Enhanced H<sup>+</sup> transport activity of tonoplast vesicles isolated from roots of salt-tolerant multanto, Chin. Sci. Bull., 4(13): 1198
- Hilda P., Graciela R., Sergio A., Otto M., Ingrid R., Hugo P.C., Edith T., Estela M.D., and Guillermian A., 2003, Salt tolerant tomato plants show increased levels of jasmonic acid, Plant Growth Regul., 41(2): 149-158
- Hmida-Sayari A., Gargouri-Bouzid R., Bidani A., Jaoua L., Savoure A., and Jaoua S., 2005, Overexpression of  $\Delta^1$ -pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants, Plant Sci., 169(4): 746-752
- Hong Z.L., Lakkineni K., Zhang Z.M., and S.Verma D.P, 2000, Removal of feedback inhibition of  $\Delta^1$ -pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress, Plant Physiol., 122: 1129-1136
- Hu H.H., Dai M.Q., Yao J.L., Xiao B.Z., Li X.H., Zhang Q.F., and Xiong L.Z., Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice, PNAS, 103(35): 12987-12992
- Jiang J., Yu Y., Zhao X., Liu H.Z., Wang Y.C., Yang C.P., and Liu G.F., 2006, Analysis of salt tolerance in transgenic tobacco with LEA gene, Shengwu Jishu (Biotechnology), 16(1): 16-20 (姜静, 于影, 赵鑫, 刘焕臻, 王玉成, 杨传平, 刘桂丰, 2006, 转LEA基因烟草的耐盐性分析, 生物技术, 16(1): 16-20)
- Johansson I., Karlsson M., Shukla V.K., Chrispeels M.J., Larsson C., and Kjellbom P., 1998, Water transport activity of the plasma membrane aquaporin PM28A is regulated by phosphorylation, Plant Cell, 10(3): 451-459
- Jung C., Seo J.S., Han S.W., Koo Y.J., Song S.I., Nahm B.H., Choi Y.D., and Cheong J.J., 2007, Overexpression of AtMYB44 enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic Arabidopsis, Plant Physiol., 146: 623-635
- Kishor P.B.K., Hong Z., Miao G.H., Hu C.A.A., and Verma D.P.S., 1995, Overexpression of  $\Delta^1$ -pyrroline-5-carboxylase synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants, Plant Physiol., 108(4): 1387-1394
- Konstantinova T., Parvanova D., Atanassov A., and Djilianov D., 2002, Freezing tolerant tobacco, transformed to accumulate osmoprotectants, Plant Sci., 163(1): 157-164
- Kumar S., Dhingra A., and Daniell H., 2004, Plastid-expressed betaine aldehyde dehydrogenase gene in carrot cultured cells, roots, and leaves confers enhanced salt tolerance, Plant Physiol., 36(1): 2843-2854
- Li B., Wang Z.C., Sun Z.G., Chen Y., and Yang F., 2005, Resources and sustainable resource exploitation of salinized land in China, Ganhan Diqu Nongye Yanjiu (Agricultural Research in the Arid Areas), 23(2): 154-158 (李彬, 王志春, 孙志高, 陈渊, 杨福, 2005, 中国盐碱地资源与可持续利用研究, 干旱地区农业研究, 23(2): 154-158)
- Li L.F., Luo X.F., and Wang H.F., 2004, Advances in the studies of gene engineering on plant drought-resistance, Xibei Linxueyuan Xuebao (Journal of Northwest Forestry University), 19(3): 53-57 (李丽芳, 罗晓芳, 王华芳, 2004, 植物抗旱基因工程研究进展, 西北林学院学报, 19(3): 53-57)
- Li Y.X., Chang F.Q., Du L.Q., Guo B.H., Li H.J., Zhang J.S., Chen S.Y., and Zhu Z.Q., 2000, Genetic transformation of watercress with a gene encoding for Betaine-aldehyde Dehydrogenase (BADH), Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica), 42(5): 480-484 (李银心, 常风启, 杜立群, 郭北海, 李洪杰, 张劲松, 陈受宜, 朱至清, 2000, 转甜菜碱醛脱氢酶基因豆瓣菜的耐盐性, 植物学报, 42(5): 480-484)
- Lin S.J., Li J.T., Jiang J., Bai S., Yu Y., Zhao X., and Wang Y.C., 2006, Low temperature tolerance analysis of transgenic tobacco with late-embryogenesis-abundant protein gene from *Tamatin* sp, Shengwu Jishu Tongxun (Letters in Biotechnology), 17(4): 563-566 (林士杰, 李俊涛, 姜静, 白爽, 于影, 赵鑫, 王玉成, 2006, 转柽柳晚期胚胎富集蛋白基因烟草的耐低温性分析, 生物技术通讯, 17(4): 563-566)
- Liu J.J., Huang S.X., Peng X.X., Liu W.B., and Wang H.Y., 1996, Studies on high salt tolerance of transgenic tobacco, Shengwu Gongcheng Xuebao (Chinese Journal Biotechnology), 11(4): 381-384 (刘俊君, 黄绍兴, 彭学贤, 柳维波, 王海云, 1996, 高度耐盐双价转基因烟草的研究, 生物工程学报, 11(4): 381-384)
- Liu T.T., Yu Y., Zhao X., and Liu GF., 2006, Analysis of NaHCO<sub>3</sub> resistance to transgenic tobacco harboring LEA gene, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 4(2): 216-221 (刘甜甜, 于影, 赵鑫, 刘桂丰, 2006, 转LEA基

- 因烟草的 $\text{NaHCO}_3$ 抗性分析, 分子植物育种, 4(2): 216-221)
- Liu W.H., Zhao X.Z., Liang H., Liu W.X., Hu Z.M., and Li L.H., 2006, Study on transformation of wheat with SacB gene from *bacillus subtilis*, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 39(2): 231-236 (刘伟华, 赵秀振, 梁虹, 刘文献, 胡赞民, 李立会, 2006, 枯草杆菌聚糖蔗糖酶基因转化小麦的研究, 中国农业科学, 39(2): 231-236)
- Liu Y., Deng Y.X., and Zheng Y.Z., 2010, Research advances on the molecular mechanism of plant salt-tolerance, *Anhui Nongye Kexue (Journal of Anhui Agricultural Sciences)*, 38(12): 6087-6089, 6115 (刘昀, 邓银霞, 郑易之, 2010, 植物耐盐的分子机理研究进展, 安徽农业科学, 38(12): 6087-6089, 6115)
- Liu Z.J., Shao F.X., and Tang G.Y., 2007, The research progress of structure, function and regulation of plant NAC transcription factors, *Xibei Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica)*, 27(9): 1915-1920 (柳展基, 邵凤霞, 唐桂英, 2007, 植物NAC转录因子的结构功能及其表达调控研究进展, 西北植物学报, 27(9): 1915-1920)
- M.Almeida A., B.Silva A., S.Araújo S., A.Cardoso L., Santos D.M., M.Torné J., M.Silva J., J.Paul M., and Fevereiro P.S., 2007, Responses to water withdrawal of tobacco plants genetically engineered with the *AtTPS1* gene: a special reference to photosynthetic parameters, *Euphytica*, 154(1-2): 113-126
- Ma J.H., and Zheng H.L., 2007, Molecular biological basis of salt tolerance in plants, *Journal of Biology*, 24(1): 5-8, 4 (马建华, 郑海雷, 2007, 植物耐盐的分子生物学基础, 生物学杂志, 24(1): 5-8, 4)
- Ma S.Y., and Wu W.H., 2007, AtCPK23 functions in *Arabidopsis* responses to drought and salt stresses, *Plant Mol. Biol.*, 65(4): 511-518
- Majee M., Maitra S., and Ghosh K., 2004, A novel salt-tolerant 1-myo-inositol-1-phosphate synthase from *Porteresia coarctata* (Roxb.) tateoka: a halophytic wild rice, *Biol. Chem.*, 279(27): 28539-28552
- Michelet B., and Boutry M., 1995, The plasma membrane  $\text{H}^+$ -ATPase (A highly regulated enzyme with multiple physiological functions), *Plant Physiol.*, 108(1): 1-6
- Mittova V., Tal M., Volokita M., and Guy M., 2003, Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*, *Plant Cell Environ.*, 26(6): 845-856
- Nakashima K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2005, Molecular studies on stress-responsive gene expression in *Arabidopsis* and improvement of stress tolerance in crop plants by regulon biotechnology, *JARQ*, 39(4): 221-229
- Neeti S.M., Xuan H.P., Sudhir K.S., and Narendra T., 2005, Pea DNA helicase 45 overexpression in tobacco confers high salinity tolerance without affecting yield, *PNAS*, 102(2): 509-514
- Oh S.J., Song S.I., Kim Y.S., Jang H.J., Kim S.Y., Kim M., Kim Y.K., Nahm B.H., and Kim J.K., 2005, *Arabidopsis CBF3/DREB1A* and *ABF3* in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth, *Plant Physiol.*, 138: 341-351
- Park B.J., Liu Z.C., Kanno A., and Kameya T., 2005, Increased tolerance to salt- and water-deficit stress in transgenic lettuce (*Lactuca sativa L.*) by constitutive expression of LEA, *Plant Growth Regul.*, 45(2): 165-171
- Sawahel W.A., and Hassan A.H., 2002, Generation of transgenic wheat plants producing high levels of the osmoprotectant proline, *Biotechnol. Lett.*, 24(9): 721-725
- Sheen J., 1996,  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent protein kinases and stress signal transduction in plants, *Science*, 274(5294): 1900-1902
- Shen Y.G., Yan D.Q., Zhang W.K., Du B.X., Zhang J.S., Liu Q., and Chen S.Y., 2003, Novel halophyte EREBP/AP2-type DNA binding protein improves salt tolerance in transgenic tobacco, *Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica)*, 45(1): 82-87 (沈义国, 袁冬青, 张万科, 杜保兴, 张劲松, 刘强, 陈受宜, 2003, 山菠菜EREBP/AP2类DNA结合蛋白基因的克隆及其耐逆性研究, 植物学报, 45(1): 82-87)
- Sivamani E., Bahieldin A., M.Wraith J., Al-Niemi T., E.Dyer W., Ho T.H.D., and Qu R.D., 2000, Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* Gene, *Plant Sci.*, 155(1): 1-9
- Spychalla J.P., and Desborough S.L., 1990, Superoxide dismutase, catalase, and  $\alpha$ -tocopherol content of stored potato tubers, *Plant Physiol.*, 94(3): 1214-1218
- Su J., and Zhu R.C., 2001, Effects of osmotic stress-regulated transgene expression on drought resistance and salt tolerance of plants, *Zhiwuxue Tongbao (Chinese Bulletin of Botany)*, 18(2): 129-136 (苏金, 朱汝财, 2001, 渗透胁迫调节的转基因表达对植物抗旱耐盐性的影响, 植物学通报, 18(2): 129-136)
- Sun J.C., Wang X.S., and Yang S.L., 2008, Progress of research on salt-resistance in plants, *Ganhan Diqu Nongye Yanjiu (Agricultural Research in the Arid Areas)*, 26(1): 226-230

- (孙建昌, 王兴盛, 杨生龙, 2008, 植物耐盐性研究进展, 干旱地区农业研究, 26(1): 226-230)
- Tran L.S.P., Nakashima K., Sakuma Y., Simpson S.D., Fujita Y., Maruyama K., Fujita M., Seki M., Shinozaki K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2004, Isolation and functional analysis of *Arabidopsis* stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter, *Plant Cell.*, 16(9): 2481-2498
- Vetten N.D., Wolters A.M.A., Raemakers K., Meer I.V.D., Stege R.T., Heeres E., Heeres P., and Visser R., 2003, A transformation method for obtaining Marker-free plants of a cross-pollinating and vegetatively propagated crop, *Nat. Biotechnol.*, 21: 439-442
- Vinocur B., and Altman A., 2005, Recent advances in engineering plant tolerance to a biotic stress: achievements and limitations, *Current Opinion Biotechnol.*, 16: 123-132
- Volkmar K.M., Hu Y., and Steppuhn H., 1998, Physiological responses of plants to salinity:a review, *Can. J. Plant Sci.*, 78: 19-27
- Wan B.L., Lin Y.J., and Mou T.M., 2007, Expression of rice Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinases(CDPKs) genes under different environmental stresses, *FEBS Lett.*, 581(6): 1179-1189
- Wang G.Y., 2001, The safety evaluation of transgenic plants, *Journal of Agricultural Biotechnology*, 9(3): 205-207 (王国英, 2001, 转基因植物的安全性评价, 农业生物技术学报, 9(3): 205-207)
- Wang J.H., Su B., Ma C., Wang G.S., and Shen X., 2008, Progress on genetic engineering of drought resistance in plants, *Biotechnology Bulletin*, 1: 20-24 (王均华, 苏波, 马冲, 王国胜, 沈向, 2008, 植物抗旱基因工程研究进展, 生物技术通报, 1: 20-24)
- Winicov I., 1998, New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants, *Ann. Bot.*, 82(6): 703-710
- Wu T., Tian Z.D., Liu J., and Xie C.H., 2009, A novel leucine-rich repeat receptor-like kinase gene in potato, *StLRPK1*, is involved in response to diverse stresses, *Mol. Biol. Rep.*, 36(8): 2365-2374
- Xu D., Duan X., Wang B., Hong B., Ho T.H.D., and Wu R., 1996, Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HAV1*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice, *Plant Physiol.*, 110(1): 249-257
- Yang H.Q., and Liang X.E., 2001, Protein kinases and environmental stress signaling cascades in plants, *Zhiwu Shenglixue Tongxun (Plant Physiology Communications)*, 37(3): 185-191 (杨洪强, 梁小娥, 2001, 蛋白激酶与植物逆境信号传递途径, 植物生理学通讯, 37(3): 185-191)
- Yang X.H., Jiang W.J., Wei M., and Yu H.J., 2006, The technical approaches of improving the plant salt-resistant ability, *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 22(1): 88-91 (杨晓慧, 蒋卫杰, 魏珉, 余宏军, 2006, 提高植物抗盐能力的技术措施综述, 中国农学通报, 22(1): 88-91)
- Zentella R., O.Mascorro-Gallardo J., Van D.P., Folch-Mallol J., Bonini B., Van V.C., Gaxiola R., A.Covarrubias A., Nieto-Sotelo J., M. Thevelein J., and Iturriaga G., 1999, A selaginella lepidophylla trehalose-6-phosphate synthase complements growth and stress-tolerance defects in a yeast *tps1* mutant, *Plant Physiol.*, 119: 1473-1482
- Zhang H., Dong W., Zhou J.M., Du B.X., Guo D.M., and Chen S.Y., 1998, The cloning of levansucrase gene and its engineering of salttolerant tobacco plants, *Chinese Journal Biotechnology*, 14(2): 181-186 (张慧, 董伟, 周骏马, 杜宝兴, 谷冬梅, 陈受宜, 1998, 果聚糖蔗糖转移酶基因的克隆及耐盐转基因烟草的培育, 生物工程学报, 14(2): 181-186)
- Zhang H., Fu C., and Cui J.Z., 2008, Prospect of salt-tolerance genetic engineering in plant, *Hilongjiang Nongye Kexue (Heilongjiang Agricultural Sciences)*, 2: 11-14 (张恒, 付畅, 崔继哲, 2008, 植物耐盐基因工程研究进展, 黑龙江农业科学, 2: 11-14)
- Zhang M., Liang S.P., and Lu Y.T., 2005, Cloning and functional characterization of *NtCPK4*, a new tobacco calcium-dependent protein kinase, *Biochim. Biophys. Acta*, 1729(3): 174-185
- Zhang N., Si H.J., Li L., Yang T., Zhang C.F., and Wang D., 2009, Drought and salinity tolerance in transgenic potato expressing the Betaine Aldehyde Dehydrogenase gene, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 35(6): 1146-1150 (张宁, 司怀军, 栗亮, 杨涛, 张春凤, 王蒂, 2009, 转甜菜碱醛脱氢酶基因马铃薯的抗旱耐盐性, 作物学报, 35(6): 1146-1150)
- Zhang W.H., Guo L., Guo Y., Wei X.J., and Meng P.P., 2007, Effect of phytohormone on wild soybean under salt stress, *Anhui Nongye Kexue (Journal of Anhui Agricultural Sciences)*, 35(5): 1296-1297 (张文会, 郭磊, 郭彦, 魏秀俭, 孟萍萍, 2007, 植物生长激素对野生大豆耐盐性的影响, 安徽农业科学, 35(5): 1296-1297)
- Zhao H.W., Chen Y.J., Hu Y.L., Gao Y., and Lin Z.P., 2000,

Construction of a trehalose-6-phosphate synthase gene driven by drought-responsive promoter and expression of drought-resistance in transgenic tobacco, Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica), 42(6): 616-619 (赵恢武, 陈杨坚, 胡鸾雷, 高音, 林忠平, 2000, 干旱诱导性启动子驱动的海藻糖-6-磷酸合酶基因载体的构建及转基因烟草的耐旱性, 植物学报, 42(6): 616-619)

Zhao J.S., Ren W., Zhi D.Y., Wang L., and Xia G.M., 2007, *Arabidopsis DREB1A/CBF3* bestowed transgenic tall fescue increased tolerance to drought stress, Plant Cell Rep., 26(9): 1521-1528

Zhou G., and Li Y.R., 2007, Advances in drought induced proteins in plants, Guangxi Nongye Kexue (Journal of Guangxi Agricultural Sciences), 38(4): 379-385 (周桂, 李杨瑞, 2007, 植物干旱诱导蛋白研究进展, 广西农业科学, 38(4): 379-385)

Zhou S.F., Chen X.Y., Zhang X.G., and Li Y.X., 2008, Improved salt tolerance in tobacco plants by co-transformation of a betaine synthesis gene *BADH* and a vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene *SeNHX1*, Biotechnol. Lett., 30(2): 369-376

Zhou Y.J., Feng J.C., Ma W.W., Lin D.X., Qian Z.H., and Lu H.J., 2006, Progress of molecular mechanism of stress resistance in plants, Zhongyang Minzhu Daxue Xuebao (Journal of the CUN (Natural Sciences Edition)), 15(2): 169-176 (周宜君, 冯金朝, 马文文, 林冬霞, 钱芝惠, 吕惠娟, 2006, 植物抗逆分子机制研究进展, 中央民族大学学报(自然科学版), 15(2): 169-176)



5<sup>th</sup>Publisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5<sup>th</sup>Publisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>