

植物盐胁迫相关信号转导机制的研究

夏金婵, 张小莉* (河南中医学院基础医学院, 河南郑州 450008)

摘要 植物的抗盐反应是一个复杂的过程, 受许多基因的调控, 外界的高 Na^+ 通过 IP_3 诱导胞内 Ca^{2+} 的升高, SOS3 接收 Ca^{2+} 信号, 激活 SOS2 的酶活性, SOS2 通过调节位于质膜和液泡膜上的 Na^+/H^+ 反向转运体把 Na^+ 运到体外或液泡中, ABA 、 ROS 、 AtHK1 、 MAPK 级联反应和 LEA 也参与盐胁迫造成的渗透胁迫和损伤的反应过程, 但是要通过生物学手段利用盐信号传递过程中一些成分提高作物的抗盐能力, 还需要对植物盐胁迫相关信号转导机制进行更加深入的研究。

关键词 植物; 盐胁迫; SOS ; 转运体

中图分类号 S432.3+1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)34-12023-05

Study on Signal Transduction Mechanism of Plant Salt Tolerance

XIA Jin-chan, ZHANG Xiao-li* (School of Basic Medicine, Henan College of Traditional Chinese Medicine, Zhengzhou, Henan 450008)

Abstract Salt related gene regulation network is a complex process, which includes many genes. Plant cells can sense high Na^+ concentration, then increase cytosolic IP_3 and Ca^{2+} . Ca^{2+} signal was perceived by SOS3 , which in turn activates the SOS2 kinase. The activated SOS2 kinase regulates sodium efflux and sequesters sodium into the vacuole by Na^+/H^+ antiporter, which express in plasma membrane and tonoplast. ABA , ROS , AtHK1 , MAPK cascades and LEA are also involved in osmotic homeostasis and stress damage by salt stress. The signaling pathway component will be required to further understand to use in crop improvement.

Key words Plant; Salt stress; SOS ; Transcripiter

目前, 土壤盐碱化是农业生产面临的一个严重问题, 限制着全球农作物的产量, 其中 20% 的灌溉区域和 30% 的干旱区域都受到土壤盐碱化的威胁^[1], 并且由于不恰当的灌溉和污水的任意排放, 盐碱化面积还在不断的扩大, 临海的耕种土地由于暴雨和风的影响盐碱化速度更快, 因此剖析植物对高盐的应答机制、提高其抗盐能力在农业生产上有重要理论和现实意义。植物的抗盐反应受许多基因的调控, 是一个复杂的过程。在过去 10 年间, 通过各种筛选和克隆的方法已得到一系列与盐胁迫信号途径相关的基因, 例如 SOS1 、 HKT1 或 NHX1 基因等。对这些基因功能的分析研究可为人们绘制出植物盐胁迫信号通路的大致轮廓。

1 第二信使 Ca^{2+} 及其受体

在盐胁迫下, Ca^{2+} 不仅能够通过拮抗作用减少对 Na^+ 的吸收, 改善植物的生长状况^[2], 而且 Ca^{2+} 作为一个胞内第二信使参与植物抗盐的信号传导过程。植物在盐胁迫的情况下通过调控位于质膜、内质网和液泡上的机械感应或配体门控的 Ca^{2+} 通道调控细胞质中的钙振荡。胞外的高钠状态不仅能够通过诱导膜的去极化激活机械感应门控的 Ca^{2+} 通道^[3-5], 而且可通过 IP_3 激活 Ca^{2+} 通道, 从而在胞内产生 Ca^{2+} 信号。在拟南芥中 FRY1 基因编码一个肌醇多磷酸-1-磷酸酶, 能够降解 IP_3 。ABA 不能诱导 fry1 缺失突变体中 IP_3 含量的瞬间升高。 fry1 缺失突变体中不仅 IP_3 含量很高, 而且对 ABA、低温和盐胁迫敏感。因此, 在 ABA、低温和盐胁迫的信号传导过程中 IP_3 对维持胞内钙离子振荡过程中起着重要的作用^[6]。盐胁迫不仅能够使植物中 ABA 含量升

高, 而且诱导 ROS 的产生^[7-9]。 Ca^{2+} 和 H_2O_2 可以作为第二信使启动有非生物胁迫所诱导产生的 ABA 引起的气孔关闭和基因的表达过程^[10]。试验证明, ABA 能够激活 ADPR (活腺苷核糖) 环化酶, 合成 cADPR ^[11], 在非生物胁迫下 IP_3 和 cADPR (环腺苷核糖) 门控的钙通道都参与 ABA 诱导的胞内 Ca^{2+} 振荡^[12]。因为异源三聚体 G (GTP 结合) 蛋白参与保卫细胞中 ABA 的信号传导过程^[13], 植物对高盐的反应可通过 G 蛋白相关受体诱导 Ca^{2+} 信号产生, 因此 ABA 参与植物在高盐条件下胞内 Ca^{2+} 的升高过程。另一方面, 胞内的 Ca^{2+} 信号可被一些钙受体蛋白例如 SOS3 、类似 SOS3 钙结合蛋白 (SCaBPs)、钙依赖的蛋白激酶 (CDPKs) 和钙调蛋白 (CaMs) 感受并向下传递信息。在拟南芥中, 高盐和干旱能够诱导 AtCDPK1 和 AtCDPK2 基因的表达^[14]。在水稻中, 高盐、干旱和冷也能够诱导 OsCDPK7 基因的表达, CDPKs 调控 LEA 类型基因的表达^[15-16]。CaMs 是高盐诱导 Ca^{2+} 信号传导过程中的一个负调控因子。在拟南芥中过表达 CaM3 基因能够抑制 Ca^{2+} 诱导的 COR 基因的表达^[17-18]。Ca-ATP 酶介导 Ca^{2+} 从胞质的外流, 因此能够控制胞质 Ca^{2+} 振荡的幅度。研究证明, CaM 能够激活内质网上的 Ca-ATP 酶 (ACA2), 而 CDPK 抑制其活性^[19]。拟南芥中的一个 CaM 结合蛋白 AtCaMBP25 能够与 CaM 结合, 是植物抗盐过程中的一个负调控因子^[20]。因此, 在盐胁迫下, 这些因子共同调节 LEA/COR 基因的表达。

2 盐胁迫下 SOS 调控的信号通路

研究证明, SOS 信号传递途经参与拟南芥的抗盐反应过程。 SOS1 基因编码一个 Na^+/H^+ 反向转运体, 定位在质膜上, 不仅在细胞水平参与 Na^+ 外排, 而且参与 Na^+ 从根向上部分的转运过程^[21-22], 过表达 SOS1 基因能够增强拟南芥对高盐胁迫的抗性^[23]。 SOS2 基因编码一个 ser/thr 蛋白激酶, 在 N 末端含有一个催化区域, 在 C 末端含有一个调控区

基金项目 河南中医学院博士基金 (BSJJ2010-35); 河南省科技攻关项目 (112102310706)。

作者简介 夏金婵 (1978-), 女, 河南郑州人, 讲师, 博士, 从事分子生物学方面的研究。* 通讯作者, 教授, 博士, 从事遗传学方面的研究。

收稿日期 2014-10-27

域^[24]。SOS3 基因编码一个 Ca^{2+} 结合蛋白,参与盐胁迫反应过程^[25],SOS3 蛋白能与 SOS2 蛋白 C 末端的调控区域相互作用,激活 SOS2 激酶的活性^[26-27]。激活的 SOS2 蛋白磷酸化 SOS1,增强 SOS1 的转运活性^[28]。因此,SOS 信号传导模式为:外界的高 Na^{+} 诱导胞内 Ca^{2+} 的升高, Ca^{2+} 与 SOS3 的结

合,使其能够与 SOS2 结合,并且通过解除 SOS2 的自我抑制激活 SOS2 激酶的活性,SOS3 与 SOS2 的复合物磷酸化位于质膜上的 SOS1 转运体,增强其向胞外转运 Na^{+} 的能力。植物的抗盐能力与植物控制对 Na^{+} 的吸收、 Na^{+} 从木质部和根的外排、 Na^{+} 在液泡的储存等有关。

表 1 盐胁迫相关基因及其他基因的缩写

缩写	全称	缩写	全称
FRY	FIERY, inositol polyphosphate 1-phosphatase	MAPK	Mitogene-activated protein kinase
IP3	Inositol-1,4,5-triphosphate	MKP	MAPK phosphatase
SOS1	Salt overly sensitive 1, $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ antiporter	NDPK	Nucleoside diphosphate kinase
SOS2	Salt overly sensitive 2, the protein kinase	ABI1	Protein phosphatase 1C
SOS3	Salt overly sensitive 3, Ca^{2+} -binding protein	ABI2	Protein phosphatase 2C
SOS4	Salt overly sensitive 4, a pyridoxal kinase	ABA	Absciscic acid
SCaBPs	SOS3-like Ca^{2+} binding protein	CDPK	Ca^{2+} -dependent protein kinase
HKT1	Sodium transporter	LEA	Late-embryogenesis-abundant
NHX1	Tonoplast $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ antiporter		

2.1 植物对 Na^{+} 的吸收 植物抗盐的重要途径是阻止根细胞对 Na^{+} 的吸收,减少高 Na^{+} 对地上部分的毒害。被植物吸收的 97% Na^{+} 都要排出体外。在大多数植物中, Na^{+} 可以通过 Na^{+} 或非特异性的阳离子转运体或通道经共质体途径从根的表皮进入到木质部。维持 $\text{Na}^{+}/\text{K}^{+}$ 平衡对植物正常生长是至关重要的。在盐胁迫条件下,植物会限制 Na^{+} 的吸收,保持 K^{+} 的吸收。目前为止,人们对于吸收 Na^{+} 的转运体或通道了解很少。但是,一些 K^{+} 通道 (HKT、HAK、KUP) 参与根细胞对 Na^{+} 的吸收过程, Na^{+} 能够竞争 K^{+} 的结合位点,抑制对 K^{+} 的吸收过程^[29]。植物中 HKT 转运体包含 2 个家族。拟南芥、水稻和小麦中的大多数 HKT 转运体属于第一大类,对 Na^{+} 的转运表现出高度的专一性;第二类 HKT 转运体可被低 K^{+} 诱导,水稻中的 HKT 转运体,OsHKT2;1,在 K^{+} 缺失的情况下转运 Na^{+} 维持植物的生长过程^[30]。HKT 介导 Na^{+} 的吸收,但在盐胁迫下其表达量下调限制过多 Na^{+} 的吸收进入^[31]。酵母中 HAL1 和 HAL3 调控 P 类型的 ATP 酶、 Na^{+} 的外排和 K^{+} 的吸收过程^[32]。过表达拟南芥的 *HAL3a* 基因能够提高对盐的抗性^[33]。过表达大麦的 *HvHKT2;1* 基因的转基因植株在 50 $\mu\text{mol/L}$ 或 100 $\mu\text{mol/L}$ NaCl 的处理下能够增强植株对 Na^{+} 的吸收,提高木质部汁液中 Na^{+} 的浓度,促进 Na^{+} 向叶片的运输,但是这些过程能够提高大麦的抗盐能力^[34]。试验证明,cAMP 和 cGMP 能够抑制植物在高盐条件下对 Na^{+} 的吸收^[35]。在拟南芥中 SOS4 编码一个吡哆醛激酶,其突变能够增加植物对 Na^{+} 的吸收,并降低 K^{+} 的吸收,因此它可能作为一些离子通道的调控因子而起作用^[36]。

植物还可以通过非质体吸收 Na^{+} ^[37],但该过程受到许多因素的调控,凯氏带在阻止 Na^{+} 进入中柱的过程中起着重要的作用,例如玉米在 200 mmol/L NaCl 处理下,凯氏带的宽度增加 47%^[38]。水稻中 Ca^{2+} 调控 Na^{+} 通过非质体途径进入中柱的过程^[39]。另外,水稻还通过合成木栓素沉淀在非质体途径中抑制 Na^{+} 的进入^[40]。硅的沉积是植物抗盐的另外一个机制。硅在根部的沉积能够抑制 Na^{+} 通过非质体途径的吸

收,降低植物中 $\text{Na}^{+}/\text{K}^{+}$ 的比例,提高植物的抗性^[41]。硅的两个转运体 Lsi1 和 Lsi2 参与硅的吸收和沉积过程^[42]。

2.2 植物对 Na^{+} 的外排 Na^{+} 的外排是植物抗盐的重要手段。在拟南芥中,SOS1 蛋白介导了 Na^{+} 的外排过程,SOS1 基因编码一个 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体。该过程需要消耗 H^{+} 离子梯度所提供的能量,在根尖的表皮细胞和木质部的薄壁细胞中表达量较高,定位在细胞的质膜上^[43]。在拟南芥中 SOS1 属于一个推测的 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体家族,含有 27 个基因。SOS1 蛋白有一个推测环核苷酸结合序列(从 764 氨基酸残基到 849 氨基酸残基)和一个自我抑制区域(从 998 氨基酸残基到 1146 氨基酸残基),对 SOS1 活性至关重要^[21,44],在静息状态这 2 个区域相互结合。SOS2 可使 SOS1 自我抑制区域磷酸化,其转运活性大幅提高^[28]。AtNHX8 是一个推测的 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体,与 SOS1 序列高度同源,但是 AtNHX8 可能参与 Li^{+} 的转运过程而非 Na^{+} ,极有可能是由于 C 末端的不同^[45]。SOS1 蛋白除了参与植物的盐胁迫过程,还参与氧化胁迫反应过程^[46]。水稻的 OsSOS1 能够抑制拟南芥 *sos1* 突变体对盐的敏感表型^[47]。番茄的 S1SOS1 能进行 Na^{+} 的长距离运输^[48]等。这些都证明了在植物中 SOS1 类型的 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体参与植物的抗盐反应过程。在水稻的质膜上鉴定到一个 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体 OsSOS1,与 AtSOS1 的功能类似^[49]。在小麦根的表皮细胞上也鉴定到类似 SOS1 的转运体介导 Na^{+} 的外排过程^[50]。另外,SOS1 在植物中或许参与根对 K^{+} 的吸收和维持胞内 pH 的稳态过程^[51]。尽管人们对 Na^{+} 的外排在植物抗盐过程中的功能还存在争议,但是对 SOS1 类型的 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体的深入研究或许能够解开这个问题。

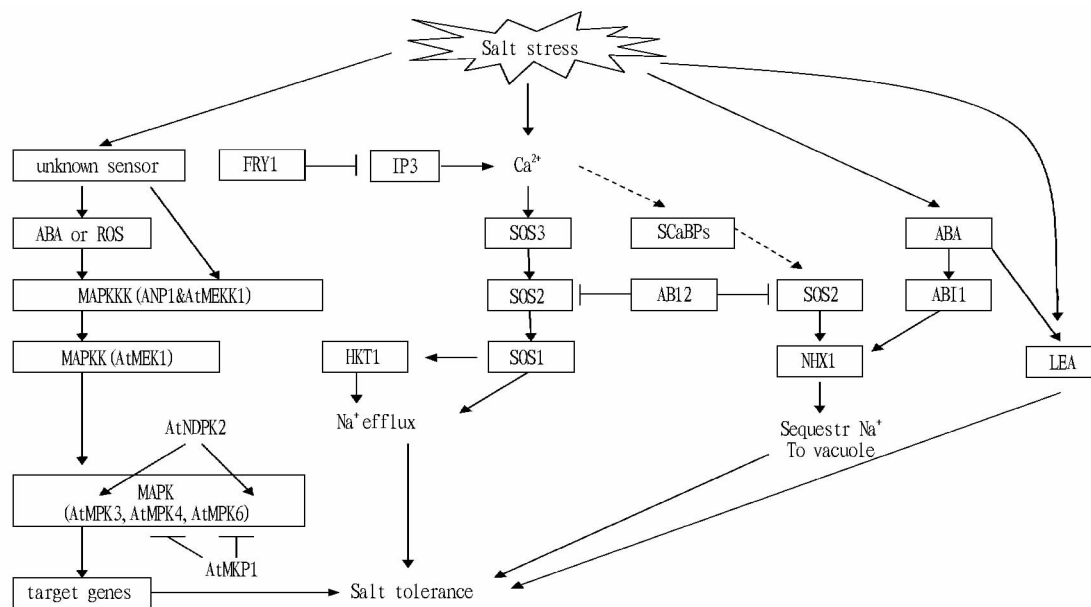
2.3 Na^{+} 向液泡的转运 在植物中把过多的 Na^{+} 储存在液泡中是植物抗盐的重要机制。成熟的植物细胞含有一个大液泡,为胞质中过多的 Na^{+} 储存提供场所。NHX1 是定位在液泡膜上的一个 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 转运体,能够互补酵母液泡膜上 $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ 反向转运体 ScNHX1 的功能^[52-56]。AtNHX1 在拟南

芥中有 6 个同源基因。该家族的转运体利用质子梯度不仅能够把 Na^+ 转运到液泡,也转运 K^+ ,除了参与盐胁迫过程,还调控泡内 pH、细胞 K^+ 浓度、囊泡转运和蛋白定位^[57]。*AtNHX1* 基因能够被 ABA 和渗透胁迫诱导,在盐胁迫下不仅能够把 Na^+ 转运到液泡,而且能够维持细胞的膨压,防止水分的流失^[58],因此在盐胁迫下把过多的 Na^+ 储存在液泡中是植物抵抗 Na^+ 毒害和渗透胁迫的有效手段,当然还需要其他机制的参与,例如减少液泡中 Na^+ 的吸收,增加外排,从而降低胞质中 Na^+ 含量。*AtNHX1* 蛋白上有一个 ABA 反应元件 (ABRE),所以 ABA 能够调节其活性。因为 ABA 的缺失突变体中 *abi1-1* 对盐的反应下调,*ABI1* 可通过 ABA 信号途径调节 *AtNHX1* 基因的表达^[58]。*AtNHX1* 蛋白的 C 末端有一个钙调蛋白的结合位点,能够与 *AtCaM15* 结合抑制 *AtNHX1* 的转运活性^[59]。试验证明,*SOS2* 能够激活液泡膜上 Na^+/H^+ 反向转运体的活性,但是 *sos3* 突变体液泡膜上 Na^+/H^+ 反向转运体的活性并没有受到影响,所以 *SOS2* 激活液泡膜上 Na^+/H^+ 反向转运体的活性是不依赖于 *SOS3* 的,可能是通过 *SCaBPs*^[60]。*VCX1* 是液泡上的一个 $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ 反向转运体,对调节胞质钙振荡有重要作用。*SOS2* 还可以通过不依赖于 *SOS3* 的途径调控 *VCX1* 的活性^[61]。由于 Na^+/H^+ 转运体 *NHX* 在转运 Na^+ 的同时需要 H^+ 梯度提供能量,在液泡膜上过表达 H^+ -ATP 酶和 H^+ -焦磷酸酶能够促进 Na^+ 通过 *NHX* 的回收^[62-67]。由于 H^+ -ATP 酶含有多个亚基,过表达 H^+ -焦磷酸酶更加方便。过表达拟南芥中的 H^+ -焦磷酸酶 *AVP1* 能够提高植物的抗盐能力^[68-69]。研究证明,*AVP1* 参与植物的萌发后生长过程^[70]。

2.4 植物中 Na^+ 从地上部分向根的运输 许多淡土植物把 Na^+ 运输到液泡的能力有限,但是它们可以把从地上部分运输到根部,减少对植物的毒害作用。在拟南芥中 *SOS1* 和

HKT1 参与 Na^+ 的运输过程。在 100 mmol/L NaCl 处理下,*sos1* 突变体的地上部分积累了较多的 Na^+ ,并且 *SOS1* 基因在木质部周围的细胞中表达。这些都暗示 *SOS1* 参与 Na^+ 从地上部分向根的长距离运输过程^[22]。*AtHKT1* 是拟南芥中的一个转运体,其突变能够抑制 *sos1*、*sos2* 和 *sos3* 突变体对盐胁迫的敏感表型^[71]。正向遗传学得到突变位点在 *AtHKT1* 基因的 2 个突变体 *sas2-1* 和 *sas2-2*,都表现出 Na^+ 敏感的表型, Na^+ 在地上部分大量积累^[72]。*AtHKT1* 定位在质膜上,在木质部薄壁细胞中的表达量高,*athkt1* 突变体木质部的汁液中含有高浓度的 Na^+ 。大量的研究证明,*AtHKT1* 参与 Na^+ 在植物中的转运过程^[73-74],*AtHKT1* 把 Na^+ 转运到地上部分的韧皮部,再运送到根部,减少 Na^+ 在地上部分的积累。盐胁迫或许还可以通过 *ABI2* 蛋白磷酸酶 2C 调控 *SOS* 信号通路,*ABI2* 能与 *SOS2* 相互作用,抑制其活性,或抑制其调控的离子通道的活性,例如 *HKT1*、*SOS1* 和 *NHX1* (2-86)。在水稻中 *SKC1* 是一个 *HKT* 类的转运体,即 *OsHKT5;1*,其介导 Na^+ 从木质部向木质部薄壁细胞的转运,进而被运回皮层、表皮,外排到土壤,另外一个 *HKT* 类的转运体 *OsHKT1;4* 把 Na^+ 转运到叶鞘组织^[75]。在小麦中 *Nax1* 和 *Nax2* 是 *HKT* 类的转运体,*Nax1* 能够促进 Na^+ 在叶鞘的积累而降低叶片中 Na^+ 的含量,在根部 *Nax2* 负责 Na^+ 从木质部的外运^[76]。在番茄中,*SOS1* 的同源基因 *S1SOS1* 在盐胁迫下能够把 Na^+ 从木质部运出,降低叶片中 Na^+ 的含量^[48]。

植物盐胁迫信号传递途径见图 1。高盐胁迫诱导胞内 Ca^{2+} 的升高, Ca^{2+} 作为信号分子,通过 *SOS3* 激活 *SOS2* 激酶,*SOS2* 激酶使 *SOS1* 蛋白发生磷酸化而被激活把 Na^+ 从胞内转到胞外,还可激活 Na^+ 的转运体 *HKT1*。*SOS2* 激酶能够激活 *NHX1*。该过程是不依赖 *SOS3* 的,有可能通过 *SCaBPs*。*MAPK* 信号通路也参与植物的抗盐反应过程。



注:虚线表示可能调控;箭头表示诱导;终止线表示抑制。

图 1 植物盐胁迫信号传递途径

3 植物盐胁迫下其他信号通路

盐胁迫能够诱导植物产生 ROS, 提高 ROS 去毒酶的活性。在烟草中过表达拟南芥的抗坏血酸氧化酶 (AtAPX) 能够提高对盐和氧化胁迫的抗性^[77]。拟南芥 *pst1* 突变体中由于高活性的超氧化物歧化酶 (SOD) 和 APX 表现出对高盐胁迫的抗性^[78]。因此, ROS 去毒酶能够提高植物的抗盐能力。盐胁迫能够诱导 ABA 和 H₂O₂ 的产生, 或许作为第二信使诱导抗氧化基因的表达。

分裂原活化蛋白激酶 (MAPK) 信号途径参与胁迫下植物中 ROS 信号的传递过程, 对拟南芥 *mkk2* 突变体的研究发现一条 MAPK 信号通路参与盐胁迫过程 (AtMEKK1, AtMEK1/AtMKK2 和 AtMPK4/AtMPK6), 在拟南芥中过表达 AtMKK2 能够提高 AtMPK4 和 AtMPK6 的活性, 提高对盐的抗性^[79]。H₂O₂ 也能够通过 ANP1 (MAPKKK) 激活 AtMPK3 和 AtMPK6^[80]。过表达 ANP1 的同源基因 NPK1 能够提高烟草对盐的抗性^[81]。拟南芥的 MAPK 磷酸酶 1 (*mkp1*) 的缺失突变体是抗盐胁迫的。试验证明, MKP1 能与 AtMPK3、AtMPK4 和 AtMPK6 相互作用, 负调控一个 Na⁺/H⁺ 反向转运体 AT4G23700^[82]。过表达核苷酸二磷酸激酶 2 (AtNDPK2) 能够提高拟南芥对盐的抗性, 点突变实验证明 AtNDPK2 与 AtMPK3 和 AtMPK6 相互作用。这些暗示 AtNDPK2 作为一个正调控因子通过 MAPK 信号途径参与盐胁迫信号的传递^[83]。拟南芥的 MAPK 级联途径包括 AtMEKK1/ANP1 (MAPKKK)、AtMKK2/AtMEK1 (MAPKK) 和 MAPKs (AtMPK3, AtMPK4, AtMPK6), 能够传递盐的胁迫信号途径。AtMKP1 是一个负调控因子, AtNDPK2 是一个正调控因子。盐胁迫能够诱导渗透保护相关的蛋白的合成。AtHK1 是拟南芥中的一个组氨酸激酶, 一个推测的感受渗透胁迫的受体, 能够被盐胁迫诱导。盐胁迫能够抑制 AtHK1 的活性, 使一些调节子不能发生磷酸化而具有活性, 通过 MAPK 通路诱导与调节渗透相关的物质合成^[84]。

ABA 调节气孔的运动、蒸腾作用影响 Na⁺ 向地上部分的运输, 因此 ABA 在植物的抗逆过程中扮演着重要的角色。盐胁迫能够通过依赖或不依赖 ABA 途径调控 *LEA* 基因的表达。*LEA* (Late-embryogenesis-abundant) 蛋白包括 RD (Responsive to dehydration)、ERD (Early responsive to dehydration)、KIN (Cold inducible)、COR (Cold regulated)、RAB (Responsive to ABA), 具有保护功能。盐和 ABA 能够诱导 *LEA* 基因的表达^[85]。

4 研究展望

目前人们对植物抗盐反应的分子机制越来越清晰, 但是大多数转运蛋白需要与其他分子相互作用或转录后修饰才有活性, 而人们对此了解还很少。这也是限制人们通过过表达转运蛋白提高植物抗盐能力的一个限制因素。这些转运蛋白是否参与其他离子的转运过程也需要进一步的研究。

参考文献

- [1] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(2): 239–250.
- [2] SCHROEDER J I, HAGIWARA S. Cytosolic calcium regulates ion channels

- in the plasma membrane of *Vicia faba* guard cells[J]. *Nature*, 1989, 338: 427–430.
- [3] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247–273.
- [4] TESTER M, DAVENPORT R A. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants[J]. *Ann Bot*, 2003, 91(5): 503–527.
- [5] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 441–445.
- [6] XIONG L, LEE B H, ISHITANI M, et al. FIERY1 encoding an inositol polyphosphate 1-phosphatase is a negative regulator of abscisic acid and stress signaling in *Arabidopsis*[J]. *Genes Dev*, 2001 15(15): 1971–1984.
- [7] XIONG L, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 165–183.
- [8] XIONG L, ZHU J K. Regulation of abscisic acid biosynthesis[J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(1): 29–36.
- [9] HERNANDEZ J A, FERRER M A, JIMENEZ A, et al. Antioxidant systems and O²-/H₂O₂ production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins[J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(3): 817–831.
- [10] SCHROEDER J I, ALLEN G J, HUGOUVIEUX V, et al. Guard cell signal transduction[J]. *Rev Plant Physiol Plant Mol Biol Annu*, 2001, 52: 627–658.
- [11] SANCHEZ J P, DUQUE P, CHUA N H. ABA activates ADPR cyclase and cADPR induces a subset of ABA-responsive genes in *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2004, 38(3): 381–395.
- [12] WU Y, KUZMA J, MARECHAL E, et al. Absciscic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants[J]. *Science*, 1997, 278(5346): 2126–2130.
- [13] WANG X Q, ULLAH H, JONES A, et al. G protein regulation of ion channels and abscisic acid signaling in *Arabidopsis* guard cells[J]. *Science*, 2001, 292(5524): 2070–2072.
- [14] URAO T, KATAGIRI T, MIZOGUCHI T, et al. Two genes that encode Ca²⁺-dependent protein kinases are induced by drought and high-salt stresses in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Mol Gen Genet*, 1994, 244: 331–340.
- [15] SAIJO Y, HATA S, KYOZUKA J, et al. Over-expression of a single Ca²⁺-dependent protein kinase confers both cold and salt/drought tolerance on rice plants[J]. *Plant J*, 2000, 23(3): 319–327.
- [16] SHEEN J. Ca²⁺-Dependent protein kinases and stress signal transduction in plants[J]. *Science*, 1996, 274: 1900–1902.
- [17] TOWNLEY H E, KNIGHT M R. Calmodulin as a potential negative regulator of *Arabidopsis* *cor* gene expression1[J]. *Plant Physiol*, 2002, 128(4): 1169–1172.
- [18] VISWANATHAN C, ZHU J K. Molecular genetic analysis of cold-regulated gene transcription[J]. *Philos Trans R Soc London B*, 2002, 357(1423): 877–886.
- [19] HWANG I, SZE H, HARPER J F. A calcium-dependent protein kinase can inhibit a calmodulin-stimulated Ca²⁺ pump (ACA2) located in the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis*[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(11): 6224–6229.
- [20] PERRUC E, CHARPENTEAU M, RAMIREZ B C, et al. A novel calmodulin-binding protein functions as a negative regulator of osmotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. *Plant J*, 2004, 38(3): 410–420.
- [21] SHI H, ISHITANI M, KIM C, et al. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(12): 6896–6901.
- [22] SHI H, QUINTERO F J, PARDO J M, et al. The putative plasmamembrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(2): 465–477.
- [23] SHI H, LEE B H, WU S J, et al. Overexpression of a plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter gene improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Nat Biotechnol*, 2003, 21(1): 81–85.
- [24] LIU J, ISHITANI M, HALFTER U, et al. The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein kinase that is required for salt tolerance[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2000, 97(7): 3730–3734.
- [25] 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.
- [26] HALFTER U, ISHITANI M, ZHU J K. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2000, 97(7): 3735–3740.
- [27] GUO Y, QIU Q S, QUINTERO F J, et al. Transgenic evaluation of activated mutant alleles of SOS2 reveals a critical requirement for its kinase activity and C-terminal regulatory domain for salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(2): 435–449.
- [28] QUINTERO F J, OHTA M, SHI H, et al. Reconstitution in yeast of the *Arabidopsis* SOS signaling pathway for Na⁺ homeostasis[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2002, 99(13): 9061–9066.
- [29] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(5): 441–445.
- [30] HORIE T, COSTA A, KIM T H, et al. Rice OSHKT2;1 transporter medi-

- ates large Na^+ influx component into K^+ starved roots for growth[J]. *EMBO J*, 2007, 26(12): 3003–3014.
- [31] LAURIE S, FEENEY K A, MAATHUIS F J M, et al. A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots[J]. *Plant J*, 2002, 32(2): 139–149.
- [32] RUS A M, ESTAN M T, GISBERT C, et al. Expressing the yeast HAL1 gene in tomato increases fruit yield and enhances K^+/Na^+ selectivity under salt stress[J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 875–880.
- [33] ESPINOSA-RUIZ A, BELLES J M, SERRANO R. and Culianez-Macla FA. *Arabidopsis thaliana* AtHAL3: a flavoprotein related to salt and osmotic tolerance and plant growth[J]. *Plant J*, 1999, 20(5): 529–539.
- [34] MIAN A, OOMEN R J, ISAYENKOV S, et al. Over-expression of an Na^+ - and K^+ - permeable HKT transporter in barley improves salt tolerance[J]. *Plant J*, 2011, 68(3): 468–479.
- [35] DONALDSON L, LUDIDI N, KNIGHT M R, et al. Salt and osmotic stress cause rapid increases in *Arabidopsis thaliana* cGMP level[J]. *FEBS Lett*, 2004, 569(1): 317–320.
- [36] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 247–273.
- [37] KRISHNAMURTHY P, RANATHUNGE K, NAYAK S, et al. Root apoplastic barriers block Na^+ transport to shoots in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(12): 4215–4228.
- [38] JIA W, WANG Y, ZHANG S, et al. Salt-stress-induced ABA accumulation is more sensitively triggered in roots than in shoots[J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(378): 2201–2206.
- [39] ANIL VS, KRISHNAMURTHY P, KURUVILLA S, et al. Regulation of the uptake and distribution of Na^+ in shoots of rice (*Oryza sativa*) variety Pokkali: role of Ca^{2+} in salt tolerance response[J]. *Physiol Plantarum*, 2005, 124(4): 451–464.
- [40] LUX A, MARTINKA M, VACULIK M, et al. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(1): 21–37.
- [41] MIAO B H, HAN X G, ZHANG W H. The ameliorative effect of silicon on soybean seedlings grown in potassium-deficient medium[J]. *Ann Bot*, 2010, 105: 967–973.
- [42] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. An efflux transporter of silicon in rice[J]. *Nature*, 2007, 448: 209–212.
- [43] QIU Q S, BARKLA B J, VERA-ESTRELLA R, et al. Na^+/H^+ exchange activity in the plasma membrane of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(2): 1041–1052.
- [44] FEKI K, QUINTERO F, PARDO J et al. Regulation of durum wheat Na^+/H^+ exchanger TdSOS1 by phosphorylation[J]. *Plant Mol Biol*, 2011, 76(6): 545–556.
- [45] AN R, CHEN Q J, CHAI M F, et al. AtNHX8, a member of the monovalent cation/proton antiporter-1 family in *Arabidopsis thaliana*, encodes a putative Li^+/H^+ antiporter[J]. *Plant J*, 2007, 49(4): 718–728.
- [46] KATTIYAR-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]. *Proc Natl Acad Sci*, 2006, 103(49): 18816–1882.
- [47] MATSUSHITA N, MATOH T. Function of the shoot base of salt-tolerant reed (*Phragmites communis* Trinius) Plants for Na^+ exclusion from the shoots[J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 1992, 38(3): 565–571.
- [48] 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 Environ*, 2009, 32(7): 904–916.
- [49] MARTINEZ-ATIENZA J, JIANG X, GARCIADEBLAS B, et al. Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice[J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(2): 1001–1012.
- [50] CUIN T A, BOSE J, STEFANO G, et al. Assessing the role of root plasma membrane and tonoplast Na^+/H^+ exchangers in salinity tolerance in wheat: in plant aquantification methods[J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 34(6): 947–961.
- [51] OH D H, LEE S Y, BRESSAN R A, et al. Intracellular consequences of SOS1 deficiency during salt stress[J]. *J Exp Bot*, 2010, 61(4): 1205–1213.
- [52] GAXIOLA R A, RAO R, SHERMAN A, et al. The *Arabidopsis thaliana* proton transporters, AtNhx1 and Avp1, can function in cation detoxification in yeast[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1999, 96(4): 1480–1485.
- [53] BANJARA M, ZHU L, SHEN G, et al. Expression of an *Arabidopsis* *odum*/proton antiporter gene (AtNHX1) in peanut to improve salt tolerance[J]. *Plant Biotechnol Rep*, 2012, 6(1): 59–67.
- [54] KOBAYASHI S, ABE N, YOSHIDA K, et al. Molecular cloning and characterization of plasma membrane and vacuolar type Na^+/H^+ antiporters of an alkaline-salt-tolerant monocot, *Puccinellia tenuiflora* [J]. *J Plant Res*, 2012, 125(4): 587–594.
- [55] LIU L, ZENG Y, PAN X, et al. Isolation, molecular characterization, and functional analysis of the vacuolar Na^+/H^+ antiporter genes from the halophyte *Karelinia caspica* [J]. *Mol Biol Rep*, 2012, 39(6): 7193–7202.
- [56] WU G Q, XI J J, WANG Q, et al. The ZsNHX gene encoding tonoplast Na^+/H^+ antiporter from the xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* plays important roles in response to salt and drought[J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168(8): 758–767.
- [57] SOTTOSANTO J B, GELLI A, BLUMWALD E. DNA array analyses of *Arabidopsis thaliana* lacking a vacuolar Na^+/H^+ antiporter; impact of AtNHX1 on gene expression[J]. *Plant J*, 2004, 40(5): 752–771.
- [58] SHI H, ZHU J K. Regulation of expression of the vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene AtNHX1 by salt stress and abscisic acid[J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 50(3): 543–550.
- [59] YAMAGUCHI T, AHARON G S, SOTTOSANTO J B, et al. Vacuolar Na^+/H^+ antiporter cation selectivity is regulated by calmodulin from within the vacuole in a Ca^{2+} - and pH- dependent manner[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2005, 102(44): 16107–16112.
- [60] QIU Q S, GUO Y, QUINTERO F J, et al. Regulation of vacuolar Na^+/H^+ exchange in *Arabidopsis thaliana* by the salt-overly sensitive (SOS) pathway[J]. *J Biol Chem*, 2004, 279(1): 207–215.
- [61] CHENG N H, PITTMAN J K, ZHU J K, et al. The protein kinase SOS2 activates the *Arabidopsis* $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ antiporter CAX1 to integrate calcium transport and salt tolerance[J]. *J Biol Chem*, 2004, 279(4): 2922–2926.
- [62] GAXIOLA R A, PALMGREN M G, SCHUMACHER K. Plant proton pumps[J]. *FEBS Lett*, 2007, 581(12): 2204–2214.
- [63] BHASKARAN S, SAVITHRAMMA D L. Co-expression of *Pennisetum glaucum* vacuolar Na^+/H^+ antiporter and *Arabidopsis* H^+ -pyrophosphatase enhances salt tolerance in transgenic tomato[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(15): 5561–5570.
- [64] CHEN J, XIAO Q, WU F, et al. Nitric oxide enhances salt secretion and Na^+ sequestration in a mangrove plant, *Avicennia marina*, through increasing the expression of H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter under high salinity[J]. *Tree Physiol*, 2010, 30(12): 1570–1585.
- [65] FERJANI A, SEGAMI S, HORIGUCHI G, et al. Keep an eye on Ppi: the vacuolar-type H^+ -pyrophosphatase regulates postgerminative development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(8): 2895–2908.
- [66] GOUJIA S, KHOUDI H, LEIDI EO, et al. Expression of wheat Na^+/H^+ antiporter TNHXS1 and H^+ -pyrophosphatase TVP1 genes in tobacco from a bicistronic transcriptional unit improves salt tolerance[J]. *Plant Mol Biol*, 2012, 79(1/2): 137–155.
- [67] KHOUDI H, MAATAR Y, GOUJIA S, et al. Transgenic tobacco plants expressing ectopically wheat H^+ -pyrophosphatase (H^+ -PPase) gene TaVPI show enhanced accumulation and tolerance to cadmium [J]. *J Plant Physiol*, 2012, 169(1): 98–103.
- [68] PARK S, LI J, PITTMAN J K, et al. Up-regulation of a H^+ -pyrophosphatase (H^+ -PPase) as a strategy to engineer drought-resistant crop plants[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2005, 102(52): 18830–18835.
- [69] LI Z G, BALDWIN M, HU Q, et al. Heterologous expression of *Arabidopsis* H^+ -pyrophosphatase enhances salt tolerance in transgenic creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.) [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(2): 272–289.
- [70] FERJANI A, SEGAMI S, HORIGUCHI G, et al. Keep an eye on Ppi: the vacuolar-type H^+ -pyrophosphatase regulates postgerminative development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(8): 2895–2908.
- [71] RUS A, LEE B H, MUNOZ-MAYOR A, et al. AtHKT1 facilitates Na^+ homeostasis and K nutrition in plants[J]. *Plant Physiol*, 2004, 136(1): 2500–2511.
- [72] BERTHOMIEU P, CONEJERO G, NUBLAT A, et al. Functional analysis of AtHKT1 in *Arabidopsis* shows that Na^+ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance[J]. *EMBO J*, 2003, 22(9): 2004–2014.
- [73] HORIE T, HAUSER F, SCHROEDER J I. HKT transporter-mediated salinity resistance mechanisms in *Arabidopsis* and monocot crop plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 14(12): 660–668.
- [74] BAEK D, JIANG J, CHUNG J S, et al. Regulated AtHKT1 gene expression by a distal enhancer element and DNA methylation in the promoter plays an important role in salt tolerance[J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(1): 149–161.
- [75] CAO Y, JIN X, HUANG H, et al. Crystal structure of a potassium ion transporter, TrkH [J]. *Nature*, 2011, 471(7338): 336–340.
- [76] JAMES R A, BLAKE C, BYRT C S, et al. Major genes for Na^+ exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1;4 and HKT1;5), decrease Na^+ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(8): 2939–2947.

花属(*Pilea* Lindl.)、凤仙花属(*Impatiens* L.)、卫矛属(*Euonymus* L.)、沟繁缕属(*Elatine* L.)、打碗花属(*Calystegia* R. Br.)、白酒草属(*Conyza* Less.)、鸭跖草属(*Commelina* L.)、狗尾草属(*Setaria* Beauv.)；热带亚洲至热带非洲分布型有 3 属,即瓦韦属(*Lepisorus* (J. Sm.) Ching)、大豆属(*Glycine* L.)和荩草属(*Arthraxon* Beauv.)，占总属数的 1.89%，其余 3 个类型即热带亚洲和热带美洲间断分布、热带亚洲至热带大洋洲分布和热带亚洲(印度-马来西亚)分布各有 1 属,分别为月见草属(*Oenothera* L.)、结缕草属(*Zoysia* Willd.)和苦蕒菜属(*Ixeris* Cass.)，各占 0.63%。

在温带分布型属中,北温带分布类型有 90 属,占总属数的 56.60%，是最占优势的类型,其中种数在 6 种以上的有柳属、紫萁属和蒿属,而且构成当地森林乔木层的主要成分冷杉属(*Abies* Mill.)、落叶松属(*Larix* Mill.)、云杉属(*Picea* Dietr.)、松属、杨属(*Populus* L.)、桦木属(*Betula* L.)、榆属、槭属、椴树属(*Tilia* L.)和白蜡树属(*Fraxinus* L.)均在此列;其次为旧世界温带分布,有 27 属,占 16.98%，其中除沙参属含 3 种,剪秋萝属(*Lychnis* L.)、草木犀属(*Melilotus* Adans.)和丁香属(*Syringa* L.)3 属各含 2 种外,其他 23 属均只含 1 种,如常见的香薷属(*Elsholtzia* Willd.)、鼬瓣花属(*Galeopsis* L.)、野芝麻属(*Lamium* L.)等以及早春植物侧金盏花属(*Adonis* L.)、菟葵属(*Eranthis* Salisb.)和扁果草属(*Isopyrum* L.)等,除丁香属为木本外,其他各属均为草本种类,没有蕨类植物属;东亚分布有 12 属,占总属数的 7.55%，其中有蕨类植物 1 属,即新蹄盖蕨属(*Neathyrium* Ching et Z. R. Wang),还有猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)、溲疏属(*Deutzia* Thunb.)、五加属(*Acanthopanax* Miq.)以及同属当地森林乔木层主要成分的黄槿属(*Phellodendron* Rupr.)4 个木本植物属,余下为香茶菜属(*Plectranthus* L'Her.)、松蒿属(*Phtheospermum* Bunge)、党参属(*Codonopsis* Wall.)、黄瓜菜属(*Paraxeris* Nakai)、蟹甲草属(*Parasenecio* W. W. Smith et J. Small)、裂瓜属(*Schizopepon* Maxim.)和萝藦属(*Metaplexis* R. Br.)等草本植物属;东亚和北美洲间断分布有 9 属,占总属数的 5.66%，其中包含蛾眉蕨属(*Lunathyrium* Koidz.)和球子蕨属(*Onoclea* L.)等 2 个蕨类植物属,五味子属(*Schisandra*

Michx.)、珍珠梅属(*Sorbaria* (Ser.) A. Br. ex Ascherss)和胡枝子属(*Lespedeza* Michx.)3 个木本植物属,其余为拟扁果草属(*Enemion* Rafin.)、落新妇属(*Astilbe* Buch.-Ham.)、藿香属(*Agastache* Clayt. et Gronov)和金光菊属(*Rudbeckia* L.)；温带亚洲分布有 5 属,占总属数的 3.14%，分别为假冷蕨属(*Pseudocystopteris* Ching)、假繁缕属(*Pseudostellaria* Pax)、附地菜属(*Trigonotis* Stev.)、马兰属(*Kalimeris* Cass.)和山牛蒡属(*Synurus* Iljin.)；中国特有分布仅 1 属,即单种属鲜黄连属(*Plagiorhegma* Maxim.)，占总属数的 0.63%。由此可知,雪乡植物种类的特有性不明显。

3 结论

(1)黑龙江省雪乡浅山区有维管植物 68 科、196 属、293 种,其中蕨类植物 9 科、16 属、19 种,裸子植物 1 科、4 属、6 种,被子植物 58 科、176 属、268 种。在所有类别中,被子植物中的双子叶植物处于优势地位,有 51 科、149 属、226 种。菊科、禾本科、蔷薇科和毛茛科为优势科。植物种类组成虽然不算丰富,但科、属组成仍具有一定的复杂性。

(2)从科、属分布区类型来看,雪乡浅山区维管植物科可划分为 7 个分布区类型。区系性质以温带成分占优势,占非世界分布科总数的 56.25%，热带分布科有 14 科,占非世界分布科总数的 43.75%，无中国特有分布科。维管植物属有 12 个分布区类型,其中热带分布型属有 15 属,占非世界分布属总数的 9.43%，温带分布型属有 144 属,占非世界分布属总数的 90.57%，表现出明显的温带区系分布的特性,与热带区系的联系较弱,中国特有分布属仅有 1 属,特有现象不明显。

参考文献

- [1] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [2] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [3] 吴兆洪, 秦仁昌. 中国蕨类植物科属志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [4] 傅沛云. 东北植物检索表[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 1995.
- [5] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245-257.
- [6] 吴征镒. 《世界种子植物科的分布区类型系统》的修订[J]. 云南植物研究, 2003, 25(5): 535-538.
- [7] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. 云南植物研究, 1991, 增刊 IV: 1-139.
- [8] stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants[J]. Proc Nat Acad Sci, 2000, 97(6): 2940-2945.
- [82] ULM R, ICHIMURA K, MIZOGUCHI T, et al. Distinct regulation of salinity and genotoxic stress responses by *Arabidopsis* MAP kinase phosphatase 1[J]. EMBO J, 2002, 21(23): 6483-6493.
- [83] MOON H, LEE B, CHOI G, et al. NDP kinase 2 interacts with two oxidative stress-activated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants[J]. Proc Nat Acad Sci, 2003, 100(1): 358-363.
- [84] URAO T, YAKUBOV B, SATOH R, et al. A transmembrane hybrid-type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor[J]. Plant Cell, 1999, 11(9): 1743-1754.
- [85] WISE M J, TUNNACLIFFE A. POPP the question: what do LEA proteins do[J]. Trends Plant Sci, 2004, 9(1): 13-17.
- [77] BADAWI G H, KAWANO N, YAMAUCHI Y, et al. Over-expression of ascorbate peroxidase in tobacco chloroplasts enhances the tolerance to salt stress and water deficit[J]. Physiol Plant, 2004, 121(2): 231-238.
- [78] TSUGANE K, KOBAYASHI K, NIWA Y, et al. A recessive *Arabidopsis* mutant that grows photoautotrophically under salt stress shows enhanced active oxygen detoxification[J]. Plant Cell, 1999, 11(7): 1195-1206.
- [79] TEIGE M, SCHEIKL E, EULGEM T, et al. The MKK2 pathway mediates cold and salt stress signaling in *Arabidopsis*[J]. Mol Cell, 2004, 15(1): 141-152.
- [80] MOON H, LEE B, CHOI G, et al. NDP kinase 2 interacts with two oxidative stress-activated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants[J]. Proc Nat Acad Sci, 2003, 100(1): 358-363.
- [81] KOVTUN Y, CHIU W L, TENA G, et al. Functional analysis of oxidative

(上接第 12027 页)