

# 植物耐盐性研究进展

孙建昌<sup>1,2</sup>, 王兴盛<sup>2</sup>, 杨生龙<sup>2</sup>

(1. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100; 2. 宁夏农林科学院作物所, 宁夏 永宁 750105)

**摘要:** 概述了盐胁迫下植物的生理生化反应机理, 在此基础上阐述了渗透调节、离子区域化、大分子蛋白、基因表达的调控、保护酶相关基因利用转基因技术转化植物的研究进展, 旨在为开展植物耐盐研究、选育耐盐新品种提供参考。

**关键词:** 耐盐性; 耐盐机理; 转基因

**中图分类号:** Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2008)01-0226-05

盐害是农业生产上重要的逆境危害之一。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 亿  $\text{hm}^2$ 。中国盐渍土面积大, 分布广泛, 类型多样。据最新研究, 现代盐渍化土壤面积约 3 693.3 万  $\text{hm}^2$ , 残余盐渍化土壤约 4 486.7 万  $\text{hm}^2$ , 潜在盐渍化土壤为 1 733.3 万  $\text{hm}^2$ , 各类盐碱地面积总计 9 913.3 万  $\text{hm}^2$ <sup>[1,2]</sup>, 而且每年盐碱化和次生盐碱化都在不断加重, 使农业生产的可持续发展受到威胁, 因此在人口不断增加, 耕地日趋减少和淡水资源不足的情况下, 了解其耐盐机理、开发利用耐盐植物资源、培育耐盐作物、有效控制和利用盐碱土, 对农业发展、粮食安全、生态环境等有重要意义。

现代分子生物学理论和基因工程技术的飞速发展, 为植物抗盐研究提供了新思路和新方法。转基因技术可以打破物种间的生殖隔离障碍, 定向创造更多的特异资源, 拓宽植物资源的遗传背景, 被更多的科学家所青睐。当前植物抗盐转基因研究已取得了很大的发展, 已将抗盐基因整合进目标植物中, 从而开辟了耐盐植物品种选育的新途径<sup>[3,4]</sup>。

## 1 植物耐盐机理

### 1.1 渗透调节物质的积累

较高的渗透调节能力是植物耐盐的特点<sup>[5]</sup>。植物对盐渍适应的同时在细胞中积累一定数量的可溶性有机物质, 作为渗透调节剂共同进行渗透调节, 以适应外界的低水势。可溶性有机物质包括氨基酸、有机酸、可溶性碳水化合物、醇类等平衡渗透物质的积累能力曾被认为是耐盐性的一个指标<sup>[6]</sup>。在盐胁迫下, 植物通过从外界吸收大量的无机离子

降低水势, 并合成和积累一定浓度的脯氨酸等有机溶质来辅助调节, 从而维持植物体内存在一定的水分来调节细胞内外渗透势的平衡。这些有机溶质中, 较重要且研究较多的是脯氨酸、甜菜碱和醇类<sup>[7]</sup>。

### 1.2 离子区域化

许多植物通过调节离子的吸收和区域化来抵抗或减轻盐胁迫。在植物体内积累过多的盐离子就会给细胞内的酶类造成伤害, 干扰细胞的正常代谢。研究表明, 在盐渍条件下, 耐盐植物细胞中积累的大部分  $\text{Na}^+$  被运输并贮藏在液泡中, 使得植物因为渗透势降低而吸收水分, 同时避免了过量的无机离子对代谢造成的伤害, 这就是离子的区域化。盐的区域化作用主要是依赖于膜上的质子泵实现离子跨膜运输完成的<sup>[8,9]</sup>。质子泵通过泵出  $\text{H}^+$ , 造成质子电化学梯度, 驱动钠离子的跨膜运输, 从而实现盐离子的区域化。当植物受到盐胁迫时, 细胞膨压下降, 诱导质子泵活性增加, 从而激活系列渗透调节过程。

### 1.3 维护膜系统的完整性

在盐胁迫条件下, 细胞质膜首先受到盐离子胁迫影响而产生胁迫, 导致质膜受伤。龚明等<sup>[10]</sup>发现, 高盐分浓度能增加细胞膜透性, 加快脂质过氧化作用, 最终导致膜系统的破碎。盐胁迫还会使植物产生活性氧, 启动膜脂过氧化作用, 从而给植物造成伤害。POD、CAT、SOD 是植物体内的保护酶系统, 它们相互协调, 共同协作, 清除膜脂过氧化作用中的活性氧, 最终达到保护膜结构的作用<sup>[11~13]</sup>, 其中 SOD 是生物体内普遍存在的一种酶, 并在保护酶系中处于核心地位。

收稿日期: 2007-03-28

资助项目: 宁夏科技公关项目“粮食增产技术与开发”

作者简介: 孙建昌 (1975—), 男, 宁夏盐池人, 助理研究员, 从事水稻遗传育种工作。E-mail: nxjch@163.com。

通讯作者: 王兴盛 (1954—), 男, 研究员, 从事水稻遗传育种和栽培工作。

## 1.4 大分子蛋白的积累

LEA 是种子发育过程中逐渐形成的一类小分子特异多肽,通常在胚胎发育晚期特定阶段表达,在植物个体发育的其它阶段,该蛋白也能在干旱、低温和盐渍等环境胁迫诱导下在其它组织中高水平表达。植物在干旱、盐分等胁迫时,面临的最主要问题是细胞组成成分的晶体化,这将破坏细胞的有序结构,而 LEA 蛋白有高度亲水性,能把足够的水分捕获到细胞内,从而保护细胞免受干旱胁迫的伤害<sup>[14]</sup>。调渗蛋白(OSM)是在盐胁迫、脱水或低水势条件下,植物在对渗透压力适应的过程中所合成的,它是蛋白质渗透胁迫保护剂。水通道蛋白(Aquaporin)可以形成专一的水运输通道,允许水自由进入,而将离子或其它有机物拒之门外。研究表明,逆境胁迫能诱导水通道蛋白基因表达,从而改变膜的水分通透性,便于水分透过胞质膜或液泡膜进入细胞,使脱水胁迫下的细胞保持一定的膨压,有利于实现渗透调节,维持正常的生命活动。

## 2 利用转基因技术提高植物耐盐性研究

植物耐盐相关基因的研究主要涉及渗透调节物质、离子区域化、大分子蛋白、基因表达的调控、保护酶等。

### 2.1 渗透调节相关基因

这些基因在正常情况下表达量很低,但在盐分胁迫下能大量表达,直接或间接诱导产生一些小分子有机物,包括脯氨酸、甜菜碱、醇等;这些小分子有机物能维持细胞渗透势,提高植物的耐盐性<sup>[15~29]</sup>。

**2.1.1 脯氨酸** 脯氨酸是盐胁迫下易于积累的一种氨基酸,在植物抵御盐胁迫和干旱胁迫中起重要的作用。脯氨酸具有很强的水合能力,其疏水端可与蛋白质结合,亲水端可与水分子结合,从而使蛋白质束缚更多的水分,防止渗透胁迫条件下细胞脱水变性<sup>[15]</sup>。在盐胁迫条件下,脯氨酸可以作为渗透剂来维持渗透平衡和保护细胞结构<sup>[16]</sup>。 $\Delta^1$ -吡咯啉-5-羧酸合成酶基因(*P5CS*)是一个双功能基因,编码 $\gamma$ -谷氨酰激酶( $\gamma$ -GK)和谷氨酸-5-半醛脱氢酶(GSA)两种酶。该基因在积累脯氨酸以降低渗透胁迫起着重要作用。在正常情况下谷氨酰激酶受脯氨酸的反馈抑制,因而始终保持低水平的脯氨酸含量。但一旦遇到干旱或盐渍,其含量可增加数十倍,甚至上百倍,在总游离氨基酸中所占的百分数也由原来的2%左右增加到40%~50%<sup>[17]</sup>。1990年,De-launey等<sup>[18]</sup>在大豆中克隆得到了与渗透调节有关的基因*P5CS*,通过转入*P5CS*基因来增加植物细

胞中脯氨酸的量可能会提高其抗渗透胁迫的能力。1999年,苏金等<sup>[19]</sup>用乌头叶菜豆*P5CS*基因转化水稻,得到的转化水稻幼苗具有一定的抗高盐能力。Sawahel等<sup>[20]</sup>通过花粉管法把*P5CS*基因导入小麦,测定其已经整合到植物染色体组上,证明了脯氨酸具有渗透保护剂的功能,并且有效地提高了小麦的耐盐能力。支立峰等<sup>[21]</sup>用基因枪法将豆科植物mothbean中的*P5CS*基因转化水稻获得转基因植株,用250 mmol NaCl胁迫处理后,发现转基因细胞的脯氨酸含量提高,同时转基因细胞的耐盐性比野生型增强。Hong<sup>[22]</sup>将*P5CS*基因转化到烟草中,可使转基因烟草中该酶的表达量大大提高,脯氨酸的合成量比对照提高8~10倍。

**2.1.2 甜菜碱** 甜菜碱是生物界广泛存在的细胞相容性物质,也是公认的在微生物和植物细胞中起着无毒渗透保护剂作用的主要次生代谢积累物之一,其积累使许多代谢过程中的重要酶类在渗透胁迫下能继续保持活性。植物在盐碱、水分和低温胁迫下,能诱导甜菜碱醛脱氢酶(BADH)基因表达,积累甜菜碱类物质来维持细胞的正常膨压。BADH对植物细胞中甜菜碱的合成和积累有直接的作用。刘凤华等<sup>[23]</sup>将来源于耐盐性很强的藜科植物山菠菜的BADH基因转入水稻、草莓和烟草中,得到的转基因植物提高了甜菜碱的表达量,且分别能在0.5%、0.4%~0.7%和2%的NaCl溶液中正常生长,而对照组则不能。高志民等<sup>[24]</sup>将甜菜碱合成途径中编码三个关键酶(PEAMT、CMO和BADH)的基因构建到同一表达载体中,利用农杆菌介导法转入到拟南芥植株中,抗盐性检测表明,在含NaCl 125 mmol/L的1/2MS培养基上,转基因植株的生长明显优于对照。胆碱脱氢酶基因(*betA*)是甘氨酸甜菜碱合成的关键基因,该基因编码的胆碱脱氢酶可将胆碱一步合成为甜菜碱。白爽等<sup>[25]</sup>将*betA*转入到小黑杨花粉植株基因组中,获得的株系甜菜碱含量均高于对照,其中有两个株系的耐盐性明显优于对照。

**2.1.3 醇类** 糖醇类物质也可作为细胞渗透调节物质,在植物耐盐耐旱中起着重要作用。其中在植物抗盐转基因中研究较多的是6-磷酸山梨醇脱氢酶基因(*gutD*)和甘露醇-1-磷酸脱氢酶基因(*mtlD*)。刘俊君等<sup>[26]</sup>将*mtlD*和*gutD*双基因转入烟草,转基因烟草能在2%NaCl下正常生长。王慧中等<sup>[27]</sup>利用农杆菌介导的基因转化技术把*mtlD/gutD*双价基因导入水稻并获得转基因植株及其后代,转基因植株合成并积累了甘露醇和山梨

醇,耐盐能力得到明显提高;转基因 T1 代植株能够在 0.75% NaCl 胁迫下正常生长、开花和结实,而对照植株在同样条件下全部死亡。王玉祥等<sup>[28]</sup>对转 *mtl-D* 基因八里庄杨进行了大田释放造林试验,调查结果表明转基因杨比对照八里庄杨的造林成活率明显提高,在 0.3%~0.4% 土壤盐化范围内提高 0.7 倍;林木生长量显著增大,树体健壮,耐盐能力增强。Majee 等<sup>[29]</sup>从一种耐盐性的野生稻品种中克隆了一个新的耐盐基因 1-磷酸 L 肌醇合成酶基因 *PINO1*,该酶可催化产生肌醇,从而可使转 *PINO1* 基因的水稻耐盐能力提高。

另外,多胺等小分子有机物在渗透调节中也起到重要作用。Malabike 和 Ray<sup>[30]</sup>用农杆菌介导法将 *SAMDC* 基因导入水稻中,转基因水稻产生的多胺是对照的 3~4 倍,对 NaCl 胁迫也有很好的抗性。Capell 等<sup>[31]</sup>将多胺合成酶基因转入水稻提高了水稻的耐逆性。

## 2.2 调节离子的吸收和区域化的相关基因

耐盐植物调节离子的吸收和区域化主要通过细胞质膜和液泡膜上的各种离子泵来完成。液泡膜上的  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反转运蛋白直接参与了  $\text{Na}^+$  在液泡中的积累。王子宁等<sup>[32]</sup>克隆了 2 个  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反转录基因 *TaNHx1* 和 *TaNHx2*。分析表明小麦苗经 400 mmol/L NaCl 处理 1 h, *TaNHx1* 基因的转录水平有所提高。Shi 等<sup>[33]</sup>从拟南芥中克隆了 1 个  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反转录蛋白基因 *SOS1*,并证明 *SOS1* 基因是  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  在液泡中富集所必须的。研究发现超量表达 *HAL* 基因可以降低  $\text{Na}^+$  的毒害,调节细胞  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比率,维持其高  $\text{K}^+$  低  $\text{Na}^+$  的离子均衡,提高植物耐盐性<sup>[34]</sup>。李荣田等<sup>[35]</sup>把 *RHL* 基因导入粳稻中,R1 代阳性植株在苗期耐盐性有所改善,在孕穗期盐胁迫时细胞膜损伤小、叶组织活力强、耐盐性增强。

## 2.3 保护酶基因

SOD 是人们研究较早与盐胁迫有关的物质之一。在 1989 年就已经克隆了一系列 SOD 基因,包括 *Fe-SOD*、*Cu/Zn-SOD*、*Mn-SOD* 等。赵风云等<sup>[36]</sup>的研究表明,水稻的 *Mn-SOD* 基因可由 ABA、干旱、盐胁迫诱导,*Fe-SOD* 则由 ABA 诱导。SAMIS K 等<sup>[37]</sup>将 *Mn-SOD* 基因转入紫花苜蓿中,其抗逆能力和生物产量皆有提高。

## 2.4 大分子蛋白相关基因

Xu 等<sup>[38]</sup>将来源于大麦的 LEA 基因 *HAV1* 用基因枪法导入水稻悬浮细胞系,获得了大量的转基因植株,*HAV1* 基因在水稻 *Actin21* 启动子的驱动

下在水稻根和叶片细胞中大量表达;第二代转基因植株表现出明显抵抗干旱和盐渍的能力,并据此认为可以通过使转基因植株积累 LEA 来提高非盐生植物的抗盐性。张妍等<sup>[39]</sup>对转 *LEA3* 基因水稻植株进行了抗渗透胁迫能力分析,结果显示在相同胁迫条件下,转基因水稻植株的苗高、根长、离体叶片保水率、叶绿素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、SOD 活性均高于未转化的对照植株,表明转 *LEA3* 基因水稻对盐分和干旱胁迫有较强的抗性。

## 2.5 转录因子基因

转录因子,也称反式作用因子,是能够与真核生物基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性作用的 DNA 结合蛋白。DREB 转录因子和 CBF 转录因子能特异结合 DRE/CRT 元件,调控启动子含有 DRE/CRT 元件的逆境应答基因的表达,通过多基因的协同作用来增强植物对多种逆境的抵抗力和适应能力。水稻 DREB 基因受干旱、高盐、低温以及伤害等逆境诱导,从而使逆境应答基因得以表达。Dubouzet 等<sup>[40]</sup>克隆了 *OsDREB1A* 基因,在水稻原生质中 *OsDREB1A* 能特异结合 DRE 并激活 *GUS* 报告基因的转录,在转基因植株中表达,使转基因植株对干旱、高盐和冷冻胁迫环境具有较高的耐性。Tian 等<sup>[41]</sup>从水稻中克隆了 3 个 DREB 转录因子基因 *OsDREB1-1*、*OsDREB4-1*、*OsDREB4-2*。实验表明,在水稻幼苗中,*OsDREB4-1* 基因的表达受干旱和高盐诱导,它可能参与对干旱和高盐的分子应答反应。吴关庭<sup>[42]</sup>等通过农杆菌介导法将拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 耐逆相关 *CBF1* 转录因子基因导入水稻中,试验表明,在高盐与高渗胁迫下,转基因株系较非转化对照具有显著或极显著生长优势。

## 2.6 HAL1 基因

*HAL1* 基因最早是从酿酒酵母中克隆获得的与耐盐相关的基因。克隆后序列分析表明:其开放读码框全长 879 bp,编码一个 294 个氨基酸的多肽(分子量 32 kD)。*HAL1* 是通过调节阳离子转移系统而使得植物获得耐盐性的,过量表达该基因的酵母转化后可耐高达 150 mol/L 的 NaCl 胁迫,而剔除该基因则大大降低酵母的耐盐性;*HAL1* 基因提高酵母的耐盐性是增加细胞内  $\text{K}^+$  含量,降低细胞内  $\text{Na}^+$  含量,从而调节酵母细胞的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比率<sup>[43]</sup>。我国学者将酵母的 *HAL1* 基因转入拟南芥中,比较转基因植株和野生型植株表型无区别,测定  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$  浓度发现转基因植株在盐胁迫下含有更少的  $\text{Na}^+$ <sup>[44]</sup>。张荃<sup>[45]</sup>等通过农杆菌介导,获得 *HAL1*

基因转化番茄,可使转基因植株的耐盐性提高。Rus<sup>[46]</sup>等的实验也证实了转化 *HAL1* 基因可以减轻高盐对番茄的危害。李淑娟<sup>[47]</sup>等研究表明,转基因烟草在生根培养基中的耐盐能力最高达到 1.5% NaCl,而对照植株在生根培养基中的耐盐能力仅为 0.8% NaCl,转基因烟草的耐盐性有了明显提高。

### 3 展望

土壤盐渍化是影响农业生产与生态环境的重要因素之一。生物学家和育种家通过传统的育种方法培育耐盐品种,提高植物的耐盐水平,是盐害防治的途径之一,现已取得一定的进展,但发展缓慢,这是因为高盐胁迫机理和耐盐适应性非常复杂,很多机理尚不清楚。利用外源基因的导入能打破物种之间的生殖隔离障碍,丰富基因资源;转基因技术直接在基因水平上改造植物的遗传物质,定向改造植物的遗传性状或特性,从而有效地提高植物的耐盐性,弥补常规育种方法的不足。

通过研究盐分对植物的伤害和耐盐机理的探讨,已分离和克隆了一些与耐盐相关的基因,并转化获得了一批高耐盐性的转基因植物,展示出诱人的前景。相信,随着人们对植物耐盐机理的深入研究和生物技术的进一步发展,转基因耐盐植物定将会被广泛用于盐碱地的开发和利用。

### 参考文献:

- [1] 李彬,王志春,孙志高,等.中国盐碱地资源与可持续利用研究[J].干旱地区农业研究,2005,23(2):154—158.
- [2] 刘小京,刘孟雨.盐生植物利用与区域农业可持续发展[M].北京:气象出版社,2002.1—9.
- [3] 周宜君,冯金朝,马文文,等.植物抗逆分子机制研究进展[J].中央民族大学学报(自然科学版),2006,15(2):169—176.
- [4] 杨晓慧,蒋卫杰,魏珉,等.提高植物抗盐能力的技术措施综述[J].中国农学通报,2006,22(1):88—91.
- [5] 余叔文,汤章城.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,1998.752—769.
- [6] 陈托兄,张金林,陆妮,等.不同类型抗盐植物整株水平游离脯氨酸的分配[J].草业科学,2006,15(1):36—41.
- [7] 张楠楠,徐香玲.植物抗盐机理的研究[J].哈尔滨师范大学自然科学学报,2005,21(1):65—68.
- [8] Michelet B, Boutry M. The Plasma Membrane H<sup>2</sup>ATPase: A highly regulated enzyme with multiple physiological functions[J]. Plant Physiol, 1995, 108(1): 1—6.
- [9] Voikmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plant salinity[J]. Can J Plant Sci, 1998, 78(1): 19—27.
- [10] 龚明.盐胁迫下大麦和小麦等叶片脂质过氧化伤害与超微结构变化的关系[J].植物学报,1989,31(11):841—846.
- [11] 陈贻竹, B.帕特森.低温对植物叶片中超氧化物歧化酶、过氧化

- 氢酶和过氧化物酶水平的影响[J].植物生理学报,1988,14(4):323—328.
- [12] 马焕成,王沙生.胡杨膜系统的盐稳定性及盐胁迫下的代谢调节[J].西南林学院学报,1998,18(1):15—23.
- [13] 舒卫国,陈受宜.植物在渗透胁迫下基因表达及信号传递[J].生物工程进展,2000,20(3):3—6.
- [14] 杜金友,陈晓阳,李伟.干旱胁迫诱导下植物基因的表达与调控[J].生物技术通讯,2004,2:10—14.
- [15] Hoekstra F A, Golovina E A, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance[J]. Trends Plant Sci, 2001, (6): 431—443.
- [16] Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, et al. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress[J]. Plant Cell Physiol, 1997, 38: 1095—1102.
- [17] 张晓勤.转基因耐盐水稻研究[J].中国稻米,2005,(60):10—12.
- [18] Delauney A J, Verma D. A soybean gene encoding ALPyrroline-5-carboxylate reductase was isolated by functional complementation in E. coli and is found to be osmoregulated[J]. Mol Gen Genet, 1990, 221: 299—305.
- [19] 苏金, Targolli, 吴乃虎, 等.在转基因植物中实现外源基因最佳表达的途径[J].生物工程学报,1999,15(4):3—6.
- [20] Sawahel W A, Hassan A H. Generation of Transgenic Wheat Plants Producing High Levels of the Osmoprotectant Proline[J]. Biotechnology Letters, 2002, 24(9): 721—725.
- [21] 支立峰,陈明清,余涛,等. *p5cs* 转化水稻细胞系的研究[J].湖北师范学院学报(自然科学版),2005,25(4):39—43, 51.
- [22] Hong Z. Removal of feedback inhibition of 1-pyrroline 5-carboxylate synthase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress[J]. Plant Physiology, 2000, 122: 747—756.
- [23] 刘凤华,郭岩,谷冬梅,等.转甜菜碱醛脱氢酶基因植物的耐盐性研究[J].遗传学报,1997,24(1):54—58.
- [24] 高志民,彭镇华.甜菜碱合成调控基因共表达载体的构建与抗盐初步研究[J].林业科学研究,2005,18(3):231—235.
- [25] 白爽,宋其平,刘桂丰,等.转 *betA* 基因的小黑杨花粉植株耐盐性分析[J].分子植物育种,2006,4(1):41—44.
- [26] 刘俊君,黄绍兴,彭学贤.高度耐盐双价转基因烟草的研究[J].生物工程学报,1996,11(4):381—384.
- [27] 王慧中,黄大年,鲁瑞芳,等.转 *mtlD/gulD* 双价基因水稻的耐盐性[J].科学通报,2000,45:724—728.
- [28] 王玉祥,李德生,刘桂军,等.转抗盐碱基因八里庄杨大田释放试验[J].东北林业大学学报,2004,32(3):23—25.
- [29] Majee M, Maitra S, Ghosh K. A novel salt-tolerant 1-myoinositol-1-phosphate synthase from *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka; a halophytic wild rice[J]. Biol Chem, 2004, 279(27): 28539—28552.
- [30] Malabike R, Ray W. Over expression of S-adenosyl-methionine decarboxylase gene in rice increases polyamine level and enhances sodium chloride-stress tolerance[J]. Plant Sci, 2002, 163(5): 987—992.
- [31] Capell T, Bassie L, Christou P. Modulation of the polyamine

- biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress[J]. PNAS, 2004, 101: 9909–9914.
- [32] 王子宁, 张劲松, 郭北海, 等. 小麦  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  反转运蛋白基因的克隆和特性[J]. 植物学报, 2002, 44(10): 1203–1208.
- [33] Shi H, Ishitani M, Kim C, et al. The Arabidopsis Thaliana Salt Tolerance Gene *SOS1* Encodes A Putative  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  Antiporter [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97(12): 6896–6901.
- [34] Gaxiola R. A novel and conserved salt introduced protein is an important determinant of salt tolerance in yeast [J]. Emboj, 1992, 11(6): 3157–3164.
- [35] 李荣田, 张忠明, 张启发. RHL 基因对水稻的遗传转化及转基因植株的耐盐性[J]. 科学通报, 2002, 47(8): 613–617.
- [36] 赵风云, 郭善利, 王增兰, 等. 耐盐转基因植物研究进展[J]. 植物生理与分子生物学报, 2003, 29(3): 171–178.
- [37] Samis K, Bowley S. Pyramiding  $\text{Mn}^+$  superoxide dismutase transgenes to improve persistence and biomass production in alfalfa[J]. J Exp Bot, 2002, 53(372): 1343–1350.
- [38] Xu D P, Duan X L, Wang B Y, et al. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HAV1*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice [J]. Plant Physiology, 1996, 110(1): 249–257.
- [39] 张妍, 王瑛, 梁玉玲, 等. 转 *LEA3* 基因水稻的抗性分析[J]. 河北农业大学学报, 2005, 28(5): 33–36.
- [40] Dubouzet J G, Sakuma Y, et al. *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L, encode transcription activators that function in drought, high-salt and cold responsive gene expression [J]. Plant Journal, 2003, 33(4): 751–763.
- [41] Tian X H, Li X P, Zhou H L, et al. *OsDREB4* Genes in Rice Encode AP2-Containing Proteins that Bind Specifically to the Dehydration-Responsive Element [J]. Acta Botanica Sinica, 2005, 47(4): 467–476.
- [42] 吴关庭, 郎春秀, 胡张华, 等. 转 *CBF1* 基因增强水稻的耐逆性[J]. 核农学报, 2006, 20(3): 169–173.
- [43] Rios G, Ferrando A, Serrano R, et al. Mechanism of Salt Tolerance Conferred by Over-expression of the *HAL1* Gene in *Saccharomyces Cerevisiae* [J]. Yeast, 1997, 13(2): 515–528.
- [44] Yang S X, Zhao Y X, Zhang Q, et al. *HAL1* Mediate Salt Adaptation in Arabidopsis Thaliana [J]. Cell Research, 2001, 11(2): 142–148.
- [45] 张荃, 王淑芳, 赵彦修, 等. *HAL1* 基因转化番茄及耐盐转基因番茄的鉴定[J]. 生物工程学报, 2001, 17(6): 658–662.
- [46] Rus A M, Estan M T, Gisbert C, et al. Expressing the yeast *HAL1* gene in tomato increases fruit yield and enhances  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  selectivity under salt stress [J]. Plant Cell and Environment, 2001, 24(8): 875–880.
- [47] 李淑娟, 杨传平, 刘桂丰, 等. *HAL1* 基因转化烟草及其耐盐性[J]. 东北林业大学学报, 2004, 32(4): 47–49.

## Progress of research on salt-resistance in plants

SUN Jian-chang<sup>1,2</sup>, WANG Xing-sheng<sup>2</sup>, YANG Sheng-long<sup>2</sup>

(1. Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yongning, Ningxia 750105, China)

**Abstract:** This paper gives a brief summary on the mechanism of salt-resistance, then reviews the progress of utilizing transgenic technique to lift salt-resistance in plants using osmotic regulation genes, Ion regionalization genes, macromolecular protein genes, regulation of gene expression, protection of enzyme genes. It also brings up some view points as reference for us to study salt resistance in plants and breed new plants of salt-tolerance.

**Key words:** salt resistance; mechanism of salt resistance; transfer gene