



盐胁迫诱导植物交叉适应及其信号转导

曲悦, 王姝瑶, 郝鑫, 陈迎迎, 沈应柏*

北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

*通信作者(ybshen@bjfu.edu.cn)

摘要: 目前土壤盐碱化日益严重, 对植物的生长发育产生负面影响。植物在长期与不良环境协同进化过程中, 已形成各种精细的调控机制。植物经历了某种逆境后能提高对另一种逆境的抵抗能力。一定的盐分胁迫有助于诱导对极端温度、干旱、病虫害等胁迫的交叉适应。多种胁迫下植物交叉适应机理为农业生产中合理利用盐碱地提供了理论依据和参考。

关键词: 盐胁迫; 交叉适应; 钙信号; 活性氧; 植物激素; 逆境蛋白

Plant cross-adaptation and signal transduction induced by salt stress

QU Yue, WANG Shuyao, HAO Xin, CHEN Yingying, SHEN Yingbai*

College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

*Corresponding author (ybshen@bjfu.edu.cn)

Abstract: At present, soil salinization is becoming more and more serious, and soil salinization has a negative impact on the growth and development of plants. During the long-term co-evolution process of plants and unfavorable environments, various regulation mechanisms have been formed. After plants have experienced a certain kind of adversity, they can increase their resistance to another kind of adversity. Salt stress can help induce cross-adaptation in response to extreme temperature, drought, pests and diseases. The mechanism of plant cross-adaptation under multiple stresses provides a theoretical basis and reference for the rational use of saline-alkali land in agricultural production.

Key words: salt stress; cross-adaptation; calcium signal; reactive oxygen species; plant hormone; stress protein

植物以自养和固着的方式生活, 经常受到各种生物胁迫(病原菌侵染、食草动物取食等)和非生物胁迫(盐碱、干旱、极端温度等), 这些胁迫会对植物的生长和发育产生不利影响。植物在与环境长期协同进化过程中已形成特有的防御和适应机制, 即使不能移动, 也能通过感知外部信号来产生一系列适应性反应以响应不良环境。植物在经历一种特定的胁迫后, 会利用共同的途径和信号物质产生一系列交叉适应反应, 以免受多种不良环境的胁迫。截至目前的研究, 植物在生理生化层

面上主要通过合成渗透物质、调节离子平衡、清除活性氧(reactive oxygen species, ROS)、响应激素刺激等途径来减轻盐胁迫造成的损害, 而这些途径与干旱、极端温度等逆境引起的植物适应性反应极为相似, 从而能增加对上述胁迫的抗性。交叉适应机制涉及一个复杂的信号网络, 细胞溶质 Ca^{2+} 浓度、ROS、植物激素、渗透调节物质、逆境蛋

收稿 2022-02-14 修定 2022-03-25
资助 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2020SZ002)。

白等被认为是植物抗逆的重要信号。本文重点综述了植物特定胁迫信号转导的共同特征以及信号转导通路间的串扰,对合理利用盐碱地以及提高植物的抗逆性提供理论依据和参考。

1 盐胁迫与极端温度间的交叉适应

1.1 盐胁迫与低温胁迫间的交叉适应

低温胁迫会破坏植物蛋白质复合物稳定性、抑制植物代谢和各种生理过程(如光合作用、呼吸作用、ROS代谢、氮代谢)。同时低温形成的冰晶会对植物细胞造成机械损伤甚至破坏细胞膜结构,细胞膜结构破坏会导致细胞裂解和内容物释放,严重影响植物正常生命活动。目前针对低温胁迫,已提出多个假定的膜传感器,如定位于膜的环核苷酸门控通道(cyclic nucleotide-gated channels, CNGC) OsCNGC9、OsCNGC14、OsCNGC16和AtANN1通道。其中AtANN1还介导NaCl诱导的Ca²⁺流入(Zhang等2021)。细胞膜的骨架成分是磷脂,磷脂酶是代谢磷脂的关键酶,能感受环境刺激,进而引起细胞生理生化信号传导过程。根据其水解位点不同分为磷脂酶A、磷脂酶C、磷脂酶D三种。其中磷脂酶D(phospholipase D, PLD)能迅速被低温、高盐、干旱、伤口和激素刺激等条件激活。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)有12个基因编码6种类型的PLD(PLD α 、PLD β 、PLD γ 、PLD δ 、PLD ϵ 、PLD ζ),不同类型具有不同的生化调节特性。与其他PLDs不同,PLD δ 被十八烯酸激活,是质膜和微管细胞骨架之间的直接桥梁。植物在冻害后的恢复阶段,PLD δ 的激活减缓了质体与非质体中的大量脂质降解,是启动细胞骨架重组的关键步骤,从而提高了抗冻性(吕玮鑫等2019)。

丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)将细胞外信号传导至细胞及其核内,参与植物的多种信号过程。在盐胁迫信号转导过程中,一定盐胁迫刺激可提高PLD的活性,使植物快速积累第二信使磷脂酸,磷脂酸会进一步与靶蛋白激酶MAPK6结合,促进Na⁺/H⁺逆向转运体SOS1的磷酸化水平,增强其排Na⁺活性(王培培等2016)。植物也能通过MAPK3途径上调乙烯信号途径相关基因的表达以及清除ROS,从而增强植物

对盐胁迫的耐受性(Shu等2022)。同样在低温胁迫下,PLD会通过产物磷脂酸参与脱落酸(abscisic acid, ABA)诱导的抗冻性过程,目前该过程的下游产物还有大量发掘空间。盐胁迫还能诱导蔗糖非发酵相关蛋白激酶(SNF1-related protein kinase2.6, SnRK2.6)基因的表达,进而调控位于细胞核中的转录因子bZIP5,从而调节抗氧化系统,降低植物对干旱和高盐水平的敏感性并减少植物的氧化损伤(Li等2020)。质膜蛋白COLD1感受低温后迅速产生胞质Ca²⁺信号,进而激活MAPK激酶级联反应途径,被激活的MAPKs会磷酸化ICE1/2(Guo等2018)。

ICE(inducer of CBF expression)是植物体内的一类转录因子,其活性也受SnRK2.6、MPK3和MPK6等激酶调控,会进一步诱导CBF(C-repeat binding factor)表达。CBF转录因子是一类反式作用因子,其依赖的信号途径能调控基因转录水平、转录后修饰以及蛋白质翻译后修饰等。该信号途径也是低温信号与其他信号交互作用的桥梁。早先对水稻(*Oryza sativa*)进行基因表达分析发现无论在低温下还是盐胁迫下水稻OsCBF2转录产物都会迅速升高。对番茄(*Solanum lycopersicum*)进行NaCl预处理能增加CBF1、CBF2、CBF3及其上游相关基因Solyc02g090390.3、Solyc01g108280.3、ICE1的相对表达量。此外番茄在低温和盐胁迫下诱导的ICE1相关蛋白能通过调节SICBF1和SITPS1表达诱导合成海藻糖,进而获得对低温和盐耐受性方面的潜在作用(邹凤宇2020)。CBF可与启动子中CRT/DRE(C-repeat/dehydration-responsive element)顺式作用元件特异结合,然后激活下游的靶基因COR(cold-regulated genes)。COR是植物冷调节基因,能编码亲水性的多肽,从而缓解低温引起的细胞膜脱水,稳定细胞质膜(Wisniewski等2014)。ICE-CBF-COR的低温反应途径已被证明是对低温胁迫的有效防御机制。

综上所述,在盐胁迫和低温胁迫早期信号转导中,PLD、SnRK2.6、MPK3和MPK6都发挥了重要作用。且经盐胁迫预处理后,还能增加ICE-CBF-COR途径中CBF的表达。以上也表明盐胁迫与低温途径存在一定交叉。

1.2 盐胁迫与高温胁迫间的交叉适应

高温胁迫破坏植物生理过程, 当温度超过植物最佳生长温度1.5~6°C时会抑制植物光合作用, 超过了植物生长极端温度时就会破坏植物细胞膜, 进而抑制植物的生长和发展, 并最终导致植物死亡(李合生2012)。高温和盐胁迫共同作用会共同诱导植物气孔打开, 从而促进二氧化碳扩散到叶片中, 实现更高的二氧化碳同化率, 使植物具有更高的PSII活性, 降低ROS含量, 进而减少对光合作用的损害(Haque等2014)。热转录因子(heat shock transcription factors, HSFs)是植物调节热激反应的主要因素, 在植物调控高温胁迫相关的抗性基因方面发挥了重要作用。现已有多个研究表明HSF家族对植物耐盐性也存在正向调控, HSF4A可以作为MPK3/MPK6的底物, 调节植物对盐和氧化应激的反应, 暗示高温与盐胁迫在此通路可能也存在交叉。HSF家族在盐胁迫下除诱导MAPKs外, 也会诱导转录因子(transcription factors, TFs)的产生, 正向调控一系列耐盐生理变化, 包括维持细胞离子稳态、降低失水率、减少ROS积累和调节渗透势, 最终提高耐盐性(Zang等2019)。

当植物遭遇高温胁迫时, 热激蛋白(heat shock protein, HSP)受HSF调控表达, HSPs作为一种重要的分子伴侣普遍存在植物中, 并在各种细胞过程中发挥着关键作用, 如与其他蛋白结合、激活靶蛋白、所有生物体中蛋白质分子的降解(Olas等2020)。前文已提到PLD和PLD δ 在盐胁迫和低温胁迫中具有重要作用, 而PLD δ 在高温胁迫中也同样发挥重要作用。HSP70-3抑制PLD δ 活性以介导微管重组、磷脂代谢和植物耐热性, HSP70-3和PLD δ 之间的相互作用促进了植物对外部胁迫的反应过程中细胞稳态的重建, 并揭示了膜脂代谢调节机制(Song等2020)。

2 盐胁迫与干旱间的交叉适应

干旱胁迫通过改变代谢途径阻碍植物生长发育, 例如: 导致气孔关闭减少蒸腾、降低了光合作用并减少了光合产物的供应、减少根茎叶生长量等。与单纯蒸馏水浸种相比, 在盐胁迫前通过聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)预处理水稻种子,

会提高种子各项指标, 侧面证明植物在旱害盐害胁迫间存在交叉适应(徐芬芬2013)。NAC (NAM, ATAF1/2, and CUC2)转录因子是植物特有的转录因子, 通过特异性结合顺式作用元件, 进一步调控下游基因转录(王立国等2019)。NAC信号转录途径是植物应对干旱胁迫的主要途径, 该信号途径在发育调控、激素信号转导、生物和非生物胁迫反应等方面也发挥着重要作用(Ma等2021)。在植物中过表达编码NAC的相关基因(如*StNAC1*、*GhSNAC1*、*CaNAC46*等)能提高包括*COR1*在内的一些应激相关基因的表达水平, 增加ROS清除酶活性, 提高转基因株系的单株鲜重并促进根系生长, 通过关闭气孔以降低水分损失速度, 提高盐胁迫和干旱胁迫耐受性(宋奇娉等2021)。大豆*GmNAC06*在盐胁迫下增加了脯氨酸和甜菜碱含量、缓解了ROS带来的负面影响。与此同时*GmNAC06*还调节了根部的Na⁺/K⁺比值, 维持了离子稳态(Li等2021)。冷激蛋白也能通过诱导Ca²⁺信号, 激活下游MYB (myeloblastosis)、NAC等转录因子(邹凤宇2020)。Luo等(2015)发现盐和干旱胁迫反应在Ca²⁺、G蛋白相关蛋白中具有共通的信号转导通路。同时, PLD不仅在盐胁迫和极端温度中发挥重要作用, 在干旱胁迫中也具有重要作用。干旱胁迫下, 植物通过G蛋白参与JA调控PLD活性过程, PLD激活后提高过氧化物酶活性, 从而减少膜脂过氧化损伤, 提高了细胞稳定性, 最终提高抗旱能力(陈璐2020)。

3 盐胁迫与病虫害间的交叉适应

迄今为止, 国内外对于盐胁迫与病虫害间交叉适应的信号转导途径的研究甚少。早先有研究表明, 盐胁迫会导致蛋白酶抑制剂积累以及番茄中其他伤口相关基因的激活。茉莉酸(jasmonic acid, JA)或其前体12-氧植物二烯酸(12-oxo-phytodienoic acid, OPDA)是防御基因表达的重要体内调节剂, 也能诱导创伤基因表达发生明显变化, 有助于组织防御和修复。进一步研究发现用止血钳对番茄叶片进行损伤, 番茄会通过一种涉及信号肽系统和JA合成的机制增加植株耐盐性, 该研究还表明, 钙调素是诱导机械伤害和盐胁迫交叉耐受性之间必要的下游信号事件(Capiati等2006)。盐胁迫可通过诱

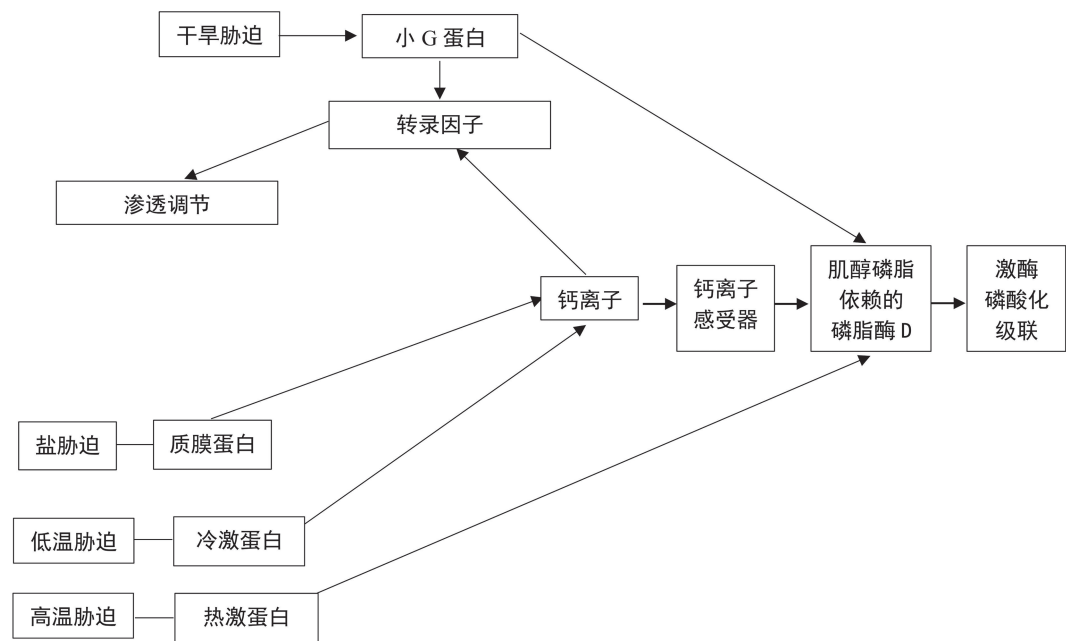


图1 植物非生物胁迫间交叉适应可能机制

Fig. 1 The possible mechanism of cross-adaptation among abiotic stresses in plant

导亚麻酸的增加以及上调LOX家族基因的表达促进JA合成, 进而激活JA信号途径, JA促进昆虫口腔唾液引起的Ca²⁺内流, 同时增强H⁺外排, 增强叶肉细胞对昆虫口腔唾液的响应强度(Chen等2020)。此外, 盐胁迫也会通过降低非盐生植物芥菜(*Brassica juncea*)组织中有利于昆虫生长的含氮化合物含量, 从而提高对粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)的抗性(Renault等2016)。

植物在面对外界致病生物入侵时, 会通过细胞膜表面的模式识别受体(pattern recognition receptor, PRR)对特异性分子进行识别, 该过程包括微生物或病原菌相关分子模式(microbe- or pathogen-associated molecular patterns, MAMPs/PAMPs)以及损伤相关分子模式(damage-associated molecular patterns, DAMPs)。两种模式进而诱导触发固有免疫(PRR-triggered immunity, PTI)。PTI反应不仅包括对微生物病原体的基础抗性, 还能提高非生物胁迫基础抗性。在这一过程中涉及了一系列的信号事件, 比如跨膜离子流、ROS和MAPK级联磷酸化反应、激素调节等(Yang等2021)。Farhangi-Abriz等(2020)将促进植物生长的2种细菌(*Pseudomonas* RS-198和

Azospirillum brasilense RS-SP7)与叶面施加植物激素相结合, 试图利用自然界微生物和植物源信号分子来寻求缓解油菜(*Brassica napus*)盐胁迫的最佳组合, 这也为未来开发耐盐性作物提供了一种新的环境友好方式。

鞘脂是细胞膜的主要成分之一, 在细胞中起着重要的调控作用, 参与调控植物多种防御途径(抗旱、抗冻和抗病等)。拟南芥细胞死亡突变体(*accelerated cell death5, acd5*)会积累神经酰胺并在发育后期表现出自发性细胞死亡(Zeng等2021)。NaCl预处理能增强acd5突变体对生物胁迫的抗性反应, 并且这种抗性的增强不涉及PTI反应触发的免疫反应, 而是通过依赖于水杨酸(salicylic acid, SA)和ABA的相互拮抗作用, 一定程度上抑制acd5突变体的鞘脂积累和细胞死亡, 从而增强抗病能力(Yang等2019b)。

4 信号分子在盐胁迫诱导交叉适应过程中的作用

植物通过快速、系统的信号系统协调整个植物的生理和发育反应, 使它们能够适应快速变

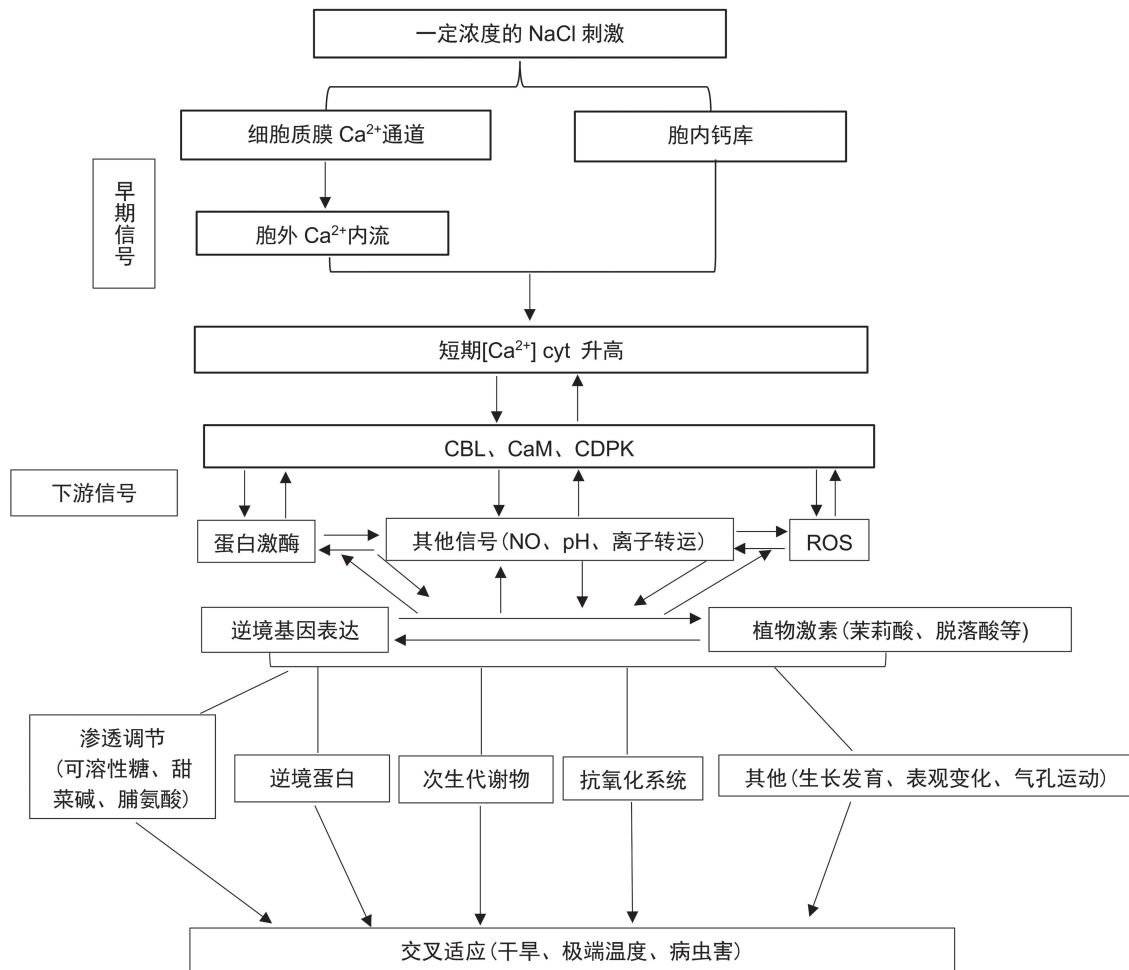


图2 盐胁迫诱导植物交叉适应产生的可能机制

Fig. 2 The possible mechanism of salt stress inducing plant cross-adaptation

CBL: 钙调磷酸酶; CaM: 钙调蛋白; CDPK: Ca^{2+} 依赖性蛋白激酶; NO: 一氧化氮; $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$: 胞质 Ca^{2+} 浓度。

化的环境压力。 Ca^{2+} 、ROS、逆境激素以及逆境蛋白等信号分子在这个过程中起着重要的作用。

4.1 Ca^{2+}

胞质中的 Ca^{2+} 作为第二信使, 在植物细胞信号转导中起核心作用, 是参与胁迫反应和激素信号反应的中枢和关键信号(Zhu 2016)。各种胁迫(渗透胁迫、生物胁迫、机械胁迫、极端温度、氧化应激等)都会导致胞质游离 Ca^{2+} 浓度短暂增加, 进而引发响应胁迫的下游反应。植物具有3个主要的钙传感器家族, 包括钙调蛋白(calmodulins, CaMs)、钙调磷酸酶(calcineurin B-like proteins, CBL)和 Ca^{2+} 依赖性蛋白激酶(Ca^{2+} -dependent protein kinase, CDPK)。

Ca^{2+} /CaM复合体参与水分胁迫、氧化胁迫、ABA途径、热激反应等多种植物胁迫信号途径。CCaMK是 Ca^{2+} 的感受器之一, 其活化依赖于 Ca^{2+} 和CaM的共同调节。 H_2O_2 、ABA能够诱导OsDMI3 (水稻叶片中的一个CCaMK基因)基因表达, 活化的OsDMI3通过调控OsMPK1增加抗氧化防护酶的活性, 进而能增强水稻抵抗水分胁迫和氧化胁迫的能力(倪岚2014)。 Ca^{2+} /CaM还能结合并激活过氧化氢酶(catalase, CAT), 使 H_2O_2 水平下降, 参与ABA诱导植物叶片抗氧化防护。在热应激反应中, Ca^{2+} /CaM复合体能结合蛋白激酶AtCBK3, 参与热休克(heat shock, HS)信号转导(Vafadar等2020)。

CBL/CIPK复合体在调控离子转运蛋白活性的信号转导途径中具有重要作用。盐胁迫下14-3-3和SOS3/SCaBP8蛋白解码钙信号产生,随后激活下游蛋白激酶SOS2。CBL4/CIPK复合体可通过调节质膜上的SOS1 (Na^+/H^+ 逆向转运体)介导 Na^+ 的排出。最新研究表明CBL10/CIPK8复合物也可通过磷酸化SOS1 C端的相同调节位点(S1136和S1138)激活SOS1,进而调控SOS1活性(Yin等2020)。而CBL10/CIPK24复合体可以通过调节未知靶标达到隔离液泡中 Na^+ 的作用(Yang等2019a)。以上结果表明 Ca^{2+} 信号不仅在细胞排出NaCl中起着重要作用,而且对细胞内 Na^+ 的隔离也起着重要作用。盐胁迫过重会导致低钾胁迫,膜感受器感受胁迫,随后通过CBL1和CBL9激活CIPK23, CIPK23能使钾通道AKT1 (K^+ transporter 1)磷酸化后激活,从而打开 K^+ 通道,使 K^+ 离子内流,缓解低钾胁迫(Zhu 2016)。AtCBL2/3和AtCIPK3/9/23/26能构成一个多价的相互作用网络,从而调节液泡 Mg^{2+} 螯合以保护植物免受 Mg^{2+} 毒性(Wang等2020)。

此外,CDPKs也在胁迫中发挥重要作用。例如:AtCPK23参与拟南芥盐胁迫下气孔开放和 K^+ 获取的正向调节作用。在转基因水稻中过表达OsCPK7可提高冷胁迫后的存活率、减少冷损伤,而cpk23缺失型植物则表现出显著的耐旱和耐盐性,CPK23过表达植株则会表现出更高的干旱和耐盐敏感性。 Ca^{2+} 调控基因MtCDPK2表达,进而激活脂氧合酶的活性并且使阻遏物JAV1磷酸化失活,从而促成JA的生物合成,最终诱导植物防御形成。

4.2 ROS

在胁迫下,ROS水平会急剧增加,过量的ROS会对蛋白质、脂类和核酸造成很大的损害,导致细胞损伤甚至死亡。然而,它们作为信号分子在调节植物多种生理过程中起着至关重要的作用,能诱发植物程序性细胞死亡(programmed cell death, PCD),调节激素信号传递、光合作用、气孔运动,诱导植物防御基因有关的细胞信号传导,比如:超敏反应(hyper-sensitive response, HR)、细胞壁蛋白交联、植物抗毒素产生、细胞壁沉积等(李合生2012)。此外,也有研究表明ROS通过激活MAPKs、抗氧化酶和其他相关转录因子,增强了植物应激耐受性。

植物NADPH氧化酶又被称为Rboh (respiratory burst oxidase homologue),是植物ROS的生成系统之一,对维持ROS平衡至关重要。在拟南芥中有10个编码NADPH氧化酶的基因(*AtRbohA*、*AtRbohB*、*AtRbohC*、*AtRbohD*、*AtRbohE*、*AtRbohF*、*AtRbohG*、*AtRbohH*、*AtRbohI*、*AtRbohJ*)。其中,*AtRbohD*和*AtRbohF*产生的ROS,充当盐胁迫下植物调控 Na^+/K^+ 稳态的信号分子,从而改善拟南芥的耐盐性。ROS还能够限制木质部中 Na^+ 的分布,通过蒸腾作用减少 Na^+ 的传递。

ROS诱导激素信号传递。RbohD产生的ROS和JA-异亮氨酸会形成负反馈回路,影响木质素的积累。乙烯也是植物激素的一种,调节植物生长、果实成熟、衰老等生理过程。低温胁迫下苹果发生褐变也是乙烯在起主要作用,乙烯会下调RbohC和RbohF的表达,进而破坏ROS稳态,最终导致褐变发生。ERF74 (ethylene response factor 74)是一类乙烯响应因子,能通过诱导胁迫早期阶段的ROS爆发,与*AtRbohD*启动子的GCC顺式元件结合,正向调控拟南芥对干旱、高温和铝胁迫的耐受性(Sun等2019)。在不同类型的环境胁迫下,植物组织中ROS和ABA的水平会同时增强,同时增强的ROS和ABA是植物在多种胁迫下交叉耐受的一个节点。植物在受到胁迫后ROS类物质和ABA之间会产生正反馈调节,ROS能够通过促进ABA的生物合成以及抑制ABA的降解,使植物内源ABA水平升高。ABA能促进植物保卫细胞产生ROS类物质,介导植物气孔的关闭,气孔关闭作为病原体防御的机制,是生物和非生物胁迫反应之间交叉适应的桥梁,增强植物的防御能力(Farooq等2019)。

4.3 植物激素

植物激素对植物的生长发育以及逆境防御具有重要作用,其中ABA和JA在非生物胁迫和生物胁迫防御反应中作用尤为明显。

4.3.1 ABA

ABA可以调节种子萌发、植物发育。同时它作为一种胁迫激素或应激激素,能通过关闭气孔以减少蒸腾失水,增加渗透调节物质含量,提高根的透性和水的通导性等途径,最终增强植物的抗逆性(Verslues和Zhu 2004)。

植物水分亏缺(干旱、盐胁迫等)会激活ABA信号通路、增加ABA水平。根生长对水分吸收有着至关重要的作用,是渗透胁迫适应的关键环节(林思琪和刘沁松2021)。低浓度的ABA能通过诱导生长相关转录因子和抑制乙烯生物合成基因表达,促进初生根生长(Kudoyarova等2011)。NaCl预处理会显著增加低温下ABA合成相关基因(*AAO*、*ZEPI*、*NCED1*)、分解相关基因(*CYP707A1*、*CYP707A1*)以及信号转导相关基因(*ABRE*、*MYB1*)的相对表达量,从而缓解低温胁迫下的气孔关闭,提高植物低温抗性(邹凤宇2020)。

WRKY家族是一类转录调控因子,在植物的防御和应激反应中发挥着重要作用。在拟南芥中,*AtWRKY18*、*AtWRKY60*和*AtWRKY40*协同调控ABA介导的干旱和盐胁迫响应,与ABI4和ABI5启动子中的W-box结合,进而调控ABA信号通路。大豆(*Glycine max*)中的*GmWRKY16*可被盐、碱、ABA、干旱所诱导。在拟南芥中过表达*GmWRKY16*后,转基因株系复水后成活率超过75%,且能提高逆境环境(较高浓度甘露醇)下,转基因株系的种子发芽率和幼苗的根系生长、提高其脯氨酸含量,降低丙二醛含量。进一步研究表明,*GmWRKY16*通过提高ABA生物合成途径基因(*NCED3*)、反应基因(*RD29A*)和应激相关标记基因(*KINI*)的表达增强了抗旱性和耐盐性(Ma等2019)。以上结果皆表明WRKY家族能通过调控ABA途径,使植物适应渗透胁迫。

4.3.2 JA及其衍生物

植物激素JA及其衍生物茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)在激活植物防御反应中起着重要作用,JA可响应机械性伤害、昆虫袭击和病原体感染造成的伤口反应从而促进植物防御。除此以外,昆虫取食预处理可能激活OPR3活性诱导JA积累,JA信号途径的激活诱导了胞外Ca²⁺积累,增强了质膜H⁺-ATPase活性,促进Na⁺外排,同时抑制K⁺的流失,有助于维持细胞内的K⁺/Na⁺平衡,最终增强植物耐盐性(Chen等2020)。植物的发育和胁迫反应需要激素之间的协调,现已有研究表明ABA和JA途径之间存在交叉。在植物中,JA是由亚麻酸通过氧化途径合成的,组织损伤而导致的ABA水平升高可能进一步活化脂氧合酶,促进亚麻酸的释放,

从而导致JA的快速积累。在拟南芥中,JA诱导编码ABA受体蛋白的基因表达,从而有助于维持生长与防御之间的平衡;与此类似,在烟草中*NTPYL4*基因已被证明编码一种功能性ABA受体,并由JA诱导(Wasternack和Hause 2018)。JA通过诱导全基因组水平上的转录过程来调控植物的免疫和适应性生长,该过程主要受到bHLH转录因子家族的MYC2及其同系物的影响(Wang等2019),MYC2是JA和ABA信号通路的关键成分,作为一种传递JA刺激转录的转录因子,MYC2作用于ABA的下游,从而为相应靶基因的共同调控提供了一种新的可能(李罡等2019)。

4.4 逆境蛋白

逆境蛋白基因的表达是由多种信号诱导的,例如SA、生长素、乙烯、ABA、盐度、干旱条件、紫外光、干燥、寒冷、真菌细菌和病毒等。一种刺激(逆境)可使植物产生多种逆境蛋白,多种刺激(逆境)可使植物产生一种逆境蛋白。

目前已知盐胁迫可诱导渗透调蛋白、脱水素蛋白、水通道蛋白、离子通道蛋白等(李合生2012)。其中与逆境交叉适应最为关联的蛋白为渗透调蛋白和脱水素蛋白。

渗透调蛋白是PR-5家族中244个残基的应激反应细胞毒性多功能蛋白,有抗渗透胁迫能力,增强了植物对各种生物和非生物胁迫的抵抗力。渗透调蛋白是一种丰富的多功能阳离子蛋白,能够使植物适应低渗透势环境(Sharma等2015)。有实验观察到渗透调蛋白的异位表达参与保护不同转基因植物免受各种类型的生物和非生物胁迫。例如,转基因芝麻中*OLP*基因的过度表达通过代谢和结构变化或溶质的分离来维持细胞渗透压,增加了对盐分、干旱和氧化应激等胁迫的抗性(Annon等2014)。

脱水素蛋白是LEA(晚期胚胎发生丰富)高度亲水蛋白中的一类。脱水素蛋白主要在脱水植物组织中积累,如在发育的种子或在遭受干旱、低温和盐度等环境胁迫的营养组织中,是植物适应恶劣环境条件的重要机制之一。脱水素蛋白具有很高的亲水性和热稳定性,可以重新定向细胞内的水分子,结合盐离子,通过清除ROS来阻止脂质体的氧化,保持细胞渗透势。还可通过与细胞膜结合来

防止细胞结构破坏以及通过分子伴侣与错误折叠的蛋白质结合并修复错误组装的蛋白质以恢复其生物活性(Farooq等2019)。此外脱水素蛋白作为自由基清除剂,能与 Fe^{3+} 、 Co^{2+} 、 Ni^{2+} 、 Cu^{2+} 和 Zn^{2+} 等金属离子结合且对 Cu^{2+} 的亲合力最高,降低植物细胞在水分胁迫条件下的金属毒性。 K_nS 型脱水素的抗氧化活性可能在植物产生羟基自由基条件下起关键作用。低温下,一些脱水素还能保护冷冻敏感酶活性,并且比可溶性糖、甘氨酸、甜菜碱和脯氨酸等相容溶质更加有效。低温通过解离亚基降低了冷冻敏感酶活性,脱水素的随机卷曲部分可以与低聚物的表面形成粘聚层,并防止活性形式的解离,从而保护酶活性。目前脱水素蛋白仍有许多需要探索发掘的作用。

5 结语与展望

综上所述,包括盐胁迫在内,极端温度、干旱、病虫害等其他胁迫也都会导致常见的伤害机制,如生物膜损伤、渗透应激、氧化应激和蛋白质变性。在胁迫恢复过程中,植物会采取维持生物膜的完整性、进行渗透调节、加强抗氧化系统、产生应激蛋白等措施来进行修复防御。当植物受到各种胁迫刺激时,被位于细胞壁-质膜-骨架系统中各种传感器所感知,并触发第二信使的产生,如 Ca^{2+} 、ROS和NO等。进而引起CBF、HSF、NAC、PR以及WRKY等转录因子和胁迫基因的表达,诱导合成渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸)、抗氧化酶以及其他应激蛋白(渗透蛋白、脱水素蛋白、水通道蛋白、离子通道蛋白等),并最终触发交叉适应的形成。

但是高等植物的交互抗性机理仍是一个复杂的过程,受多因素控制。如何利用盐胁迫与其他胁迫共同诱导植物交叉适应的可能机制还有待深入研究。利用分子生物学探索抗性基因,结合生理学和蛋白组学研究植物交互抗性,也是目前应做的工作。另外,关于不同逆境蛋白之间的交互作用研究也存在空白,逆境蛋白对于不同逆境间的交互作用仍有大量发掘的空间。对这些问题的深入研究将进一步丰富对植物应对不同逆境的交叉适应领域的认识,为未来农业生产的研究方向和深入

研究盐胁迫诱导交叉适应反应提供参考。

参考文献(References)

- Annon A, Rathore K, Crosby K (2014). Overexpression of a tobacco osmotin gene in carrot (*Daucus carota* L.) enhances drought tolerance. *In Vitro Cell Dev Biol*, 50 (3): 299–306
- Capiati DA, País SM, Téllez-Iñón MT (2006). Wounding increases salt tolerance in tomato plants: evidence on the participation of calmodulin-like activities in cross-tolerance signaling. *J Exp Bot*, 57 (10): 2391–2400
- Chen L (2020). Study on the effects and relationship of jasmonic acid, phospholipase D δ and G protein in *Arabidopsis* under drought stress (dissertation). Lanzhou: Northwest Normal University (in Chinese with English abstract) [陈璐(2020). 茉莉酸、磷脂酶D δ 及G蛋白在拟南芥响应干旱胁迫中的作用及关系(学位论文). 兰州: 西北师范大学]
- Chen YY, Cao C, Guo ZJ, et al (2020). Herbivore exposure alters ion fluxes and improves salt tolerance in a desert shrub. *Plant Cell Environ*, 43 (2): 400–419
- Farhangi-Abriz S, Tavasolee A, Ghassemi-Golezani K, et al (2020). Growth-promoting bacteria and natural regulators mitigate salt toxicity and improve rapeseed plant performance. *Protoplasma*, 257 (4): 1035–1047
- Farooq MA, Niazi AK, Akhtar JU, et al (2019). Acquiring control: the evolution of ROS-induced oxidative stress and redox signaling pathways in plant stress responses. *Plant Physiol Biochem*, 141: 353–369
- Guo XY, Liu DF, Chong K (2018). Cold signaling in plants: insights into mechanisms and regulation. *J Integr Plant Biol*, 60 (9): 745–756
- Haque MS, Kjaer KH, Rosenqvist E, et al (2014). Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environ Exp Bot*, 99: 1–8
- Kudoyarova G, Veselova SV, Hartung W, et al (2011). Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. *Planta*, 233 (1): 87–94
- Li G, Li WL, Xu XM, et al (2019). Research progress of MYC2 transcription factors participating in plant development and regulation. *Plant Physiol J*, 55 (2): 125–132 (in Chinese with English abstract) [李罡, 李文龙, 许雪梅等(2019). MYC2转录因子参与植物发育调控的研究进展. 植物生理学报, 55 (2): 125–132]
- Li HS (2012). *Modern Plant Physiol*. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生(2012). 现代植物生理学. 第3版. 北京: 高等教育出版社]
- Li M, Chen R, Jiang Q, et al (2021). *GmNAC06*, a NAC do-

- main transcription factor enhances salt stress tolerance in soybean. *Plant Mol Biol*, 105 (3): 333–345
- Li Q, Zhao H, Wang X, et al (2020). Tartary buckwheat transcription factor FtbZIP5, regulated by FtSnRK2.6, can improve salt/drought resistance in transgenic *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 21 (3): 1123
- Lin SQ, Liu QS (2021). Role of autophagy in plant responses to heat and drought stress. *Plant Physiol J*, 57 (5): 1031–1038 (in Chinese with English abstract) [林思琪, 刘沁松 (2021). 细胞自噬在植物高温及干旱胁迫响应中的作用机制. *植物生理学报*, 57 (5): 1031–1038]
- Lü WX, Zhou YM, Lei X, et al (2019). Roles of rice phospholipase D ζ 1 in response to salt stress. *Plant Physiol J*, 55 (10): 1516–1522 (in Chinese with English abstract) [吕玮鑫, 周一梦, 雷宵等(2019). 水稻磷脂酶D ζ 1在盐胁迫响应中的作用. *植物生理学报*, 55 (10): 1516–1522]
- Luo J, Tang S, Peng X, et al (2015). Elucidation of cross-talk and specificity of early response mechanisms to salt and PEG-simulated drought stresses in *Brassica napus* using comparative proteomic analysis. *PLOS One*, 10: e0138974
- Ma J, Wang LY, Dai JX, et al (2021). The NAC-type transcription factor CaNAC46 regulates the salt and drought tolerance of transgenic *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 21: 11
- Ma Q, Xia Z, Cai Z, et al (2019). GmWRKY16 enhances drought and salt tolerance through an ABA-mediated pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 9: 1979
- Ni L (2014). The regulatory mechanisms of OsBiPP2C1 and OsDMI3 in ABA-induced antioxidant defense (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [倪岚(2014). OsBiPP2C1和OsDMI3调节ABA诱导的抗氧化防护的机制研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Olas JJ, Apelt F, Annunziata MG, et al (2020). Primary carbohydrate metabolism genes participate in heat-stress memory at the shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 14 (9): 1508–1524
- Renault S, Wolfe S, Markham J, et al (2016). Increased resistance to a generalist herbivore in a salinity-stressed non-halophytic plant. *AoB Plants*, 8: plw028
- Sharma P, Gaur SN, Goel N, et al (2015). Engineered hypoallergenic variants of osmotin demonstrate hypo allergenicity with *in vitro* and *in vivo* methods. *Mol Immunol*, 64 (1): 46–54
- Shu P, Li YJ, Li ZY, et al (2022). *SIMAPK3* enhances tolerance to salt stress in tomato plants by scavenging ROS accumulation and up-regulating the expression of ethylene signaling related genes. *Environ Exp Bot*, 193: 104698
- Song P, Jia Q, Xiao X, et al (2020). Hsp70-3 interacts with phospholipase D δ and participates in heat stress defense. *Plant Physiol*, 185 (3): 1148–1165
- Song QP, Liu Y, Chen TH, et al (2021). Ectopic expression of *StCBF1* and *StCBF4* enhances the salt tolerance of *Arabidopsis*. *Plant Physiol J*, 56 (3): 389–398 (in Chinese with English abstract) [宋奇婷, 刘洋, Chen Tony Huihuang等 (2021). 异源表达马铃薯*StCBF1*与*StCBF4*基因提高拟南芥的耐盐性. *植物生理学报*, 56 (3): 389–398]
- Sun LR, Zhao ZJ, Hao FS (2019). NADPH oxidases, essential players of hormone signaling in plant development and response to stresses. *Plant Signal Behav*, 14 (11): 1657343
- Vafadar F, Amooaghaie R, Ehsanzadeh P, et al (2020). Cross-talk between melatonin and Ca²⁺/CaM evokes systemic salt tolerance in *Dracocephalum kotschy*. *J Plant Physiol*, 252: 153237
- Verslues PE, Zhu JK (2004). Before and beyond ABA: upstream sensing and internal signals that determine ABA accumulation and response under abiotic stress. *Biochem Soc Trans*, 33: 375–379
- Wang H, Li S, Li Y, et al (2019). MED25 connects enhancer-promoter looping and MYC2-dependent activation of jasmonate signaling. *Nat Plants*, 5: 616–625
- Wang L, Feng X, Yao LN, et al (2020). Characterization of CBL-CIPK signaling complexes and their involvement in cold response in tea plant. *Plant Physiol Biochem*, 154: 195–203
- Wang LG, Fu MC, Li H, et al (2019). Cloning of NAC transcription factor gene *GhSNAC1* and its drought and salt resistance in upland cotton (*Gossypium hirsutum*). *J Agric Biotechnol*, 27 (4): 571–580 (in Chinese with English abstract) [王立国, 傅明川, 李浩等(2019). 陆地棉NAC转录因子基因*GhSNAC1*的克隆及其抗旱耐盐分析. *农业生物技术学报*, 27 (4): 571–580]
- Wang PP, Song P, Zhang Q (2016). Plant phospholipase D signaling pathway in response to salt stress. *Biotechnol Bull*, 32 (10): 58–65 (in Chinese with English abstract) [王培培, 宋萍, 张群(2016). 磷脂酶D信号转导与植物耐盐研究进展. *生物技术通报*, 32 (10): 58–65]
- Wasternack C, Hause B (2018). A bypass in jasmonate biosynthesis the OPR3-independent formation. *Trends Plant Sci*, 23 (4): 276–279
- Wisniewski M, Nassuth A, Teulieres C, et al (2014). Genomics of cold hardiness in woody plants. *Crit Rev Plant Sci*, 33 (3): 92–124
- Xu FF (2013). Alleviating effects of PEG pretreatment on rice seed germination under salt stress. *Hybrid Rice*, 28 (3): 72–74 (in Chinese with English abstract) [徐芬芬(2013). PEG预处理对水稻种子萌发期盐胁迫的缓解效应. *杂交水稻*, 28 (3): 72–74]

- Yang CC, Dolatabadian A, Fernando W (2021). The wonderful world of intrinsic and intricate immunity responses in plants against pathogens. *Can J Plant Pathol*, 44: 1
- Yang Y, Zhang C, Tang RJ, et al (2019a). Calcineurin B-like proteins CBL4 and CBL10 mediate two independent salt tolerance pathways in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 20 (10): 2421
- Yang YB, Yin J, Huang LQ, et al (2019b). Salt enhances disease resistance and suppresses cell death in ceramide kinase mutants. *Plant Physiol*, 181 (1): 319–331
- Yin X, Xia Y, Xie Q, et al (2020). The protein kinase complex CBL10-CIPK8-SOS1 functions in *Arabidopsis* to regulate salt tolerance. *J Exp Bot*, 71 (6): 1801–1814
- Zang D, Wang J, Zhang X, et al (2019). *Arabidopsis* heat shock transcription factor HsFA7b positively mediates salt stress tolerance by binding to an E-box-like motif to regulate gene expression. *J Exp Bot*, 70 (19): 5355–5374
- Zeng HY, Liu Y, Chen DK, et al (2021). The immune components ENHANCED DISEASE SUSCEPTIBILITY 1 and PHYTOALEXIN DEFICIENT 4 are required for cell death caused by overaccumulation of ceramides in *Arabidopsis*. *Plant J*, 107 (5): 1447–1465
- Zhang H, Zhu J, Gong Z, et al (2021). Abiotic stress responses in plants. *Nat Rev Genet*, 23: 104–119
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167 (2): 313–324
- Zou FY (2020). Study on cross adaptation of NaCl pretreatment to improve tomato low temperature resistance (dissertation). Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [邹凤宇(2020). NaCl 预处理提高番茄低温抗性的交叉适应途径研究(学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学]