



次生代谢物调控植物抵抗盐碱胁迫的机制

付海奇[#], 刘晓[#], 宋姝[#], 吕婉嘉[#], 杨永青^{*}

中国农业大学生物学院, 北京100193

[#]并列第一作者

^{*}通信作者(201010@cau.edu.cn)

摘要: 盐碱胁迫是限制植物生长发育的主要环境因子, 了解植物响应盐碱胁迫的机制并加以利用可以有效的帮助植物抵御不良环境。植物在其生命活动过程中产生大量的次生代谢物, 这些次生代谢物在植物响应盐碱胁迫的过程中起着十分重要的作用。本文总结了植物次生代谢物, 包括渗透调节物质、植物激素以及植物内源小分子等在调节植物耐盐碱能力方面的研究进展, 以期深入理解植物抵抗盐碱胁迫的机制。

关键词: 盐碱胁迫; 渗透调节物质; 植物激素; 内源小分子

Mechanisms of secondary metabolites regulating plant resistance to salinity and alkali stress

FU Haiqi[#], LIU Xiao[#], SONG Shu[#], LÜ Wanjia[#], YANG Yongqing^{*}

College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

[#]Co-first authors

^{*}Corresponding author (201010@cau.edu.cn)

Abstract: Saline-alkali stress is the main unfavorable environmental factor limiting plant growth and development. Understanding how plants respond to saline-alkali stress and using it can effectively help plants resist the adverse environment. Plants produce a lot of secondary metabolites during their life activities, and these secondary metabolites play a crucial role in the response of plants to saline-alkali stress. This paper summarizes the research progress of plant secondary metabolites, including osmotic regulators, plant hormones and plant endogenous small molecules, in regulating the ability of plants to tolerate salinity and alkali, in order to gain a deeper understanding of the mechanism of plants resisting salinity and alkali stress.

Key words: saline-alkali stress; osmotic regulatory factor; plant hormone; endogenous small molecule

植物在其生命活动过程中产生超过20万种次生代谢物。这些次生代谢物在调节植物生长发育以及逆境胁迫应答中起着十分重要的作用。近些年, 由质谱技术所驱动的各种组学研究为许多领域的科研探索提供了大量的思路。代谢组学同样让盐碱胁迫的研究有了新的方向。研究者们通过组学数据分析发现盐碱胁迫下许多次生代谢物的水平发生变化, 那么针对这些次生代谢物是机械的被动变化还是植物主动调节抗逆的参与者有了

许多的研究。大量的研究发现, 植物会主动利用某些次生代谢物调节自身的耐盐碱能力。盐碱胁迫通常对植物造成离子胁迫、渗透胁迫和氧化胁迫, 以及由此引起的次生伤害(Yang和Guo 2018)。植物体内产生的次生代谢物可以帮助植物抵抗逆境

收稿 2022-07-20 修定 2023-01-09

资助 国家自然科学基金(32070301和31872659)和中国农业大学生命科学实验教学示范中心探索项目(20210102和20210103)。

胁迫,包括渗透调节物减轻渗透胁迫,还原物减轻氧化胁迫,以及一些有机小分子调节关键离子转运蛋白的活性,进而减轻离子胁迫。盐碱胁迫下,另一类十分重要的次生代谢物——植物激素也发生了相应的变化,这些激素的变化对植物生长发育和逆境适应之间的平衡非常重要。总之,次生代谢物在调节植物的耐盐碱能力方面起着至关重要的作用,其作用机制也不尽相同,本文对参与调控植物耐盐碱能力的次生代谢物加以梳理,旨在为深入揭示植物应答盐碱胁迫的机制提供参考。

1 盐碱胁迫对植物的危害

1.1 盐碱胁迫

陆生植物固着于土壤的特性导致其生长发育完全依赖于环境条件,该特性造就了植物对环境变化具有更强的适应能力。不同种类的植物对环境条件的适应能力不同,而环境因素也会随时间变化而变化,植物会根据这些变化调节自身的生长发育状态。在非生物胁迫中,盐碱胁迫作为一种主要的不利环境因素严重限制农作物的产量。土壤中含有碳酸钠(Na_2CO_3)、碳酸氢钠(NaHCO_3)的盐类会使土壤pH升高,这些pH过高的土壤被称为碱土。钠盐是造成土壤中盐分过高的主要因素,钠盐主要以氯化钠(NaCl)和硫酸钠(Na_2SO_4)的形式为主,当土壤中的钠离子浓度达到或高于 $40\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,这样的土壤称为盐土(Munns和Tester 2008)。造成土壤pH升高的 Na_2CO_3 以及 NaHCO_3 同时会让土壤的盐浓度升高,造成了盐土和碱土的伴随出现,这样的土壤被称为盐碱地。土壤中 Na_2CO_3 等盐分含量过高所导致过高的pH值以及过量盐浓度时,会对植物造成盐碱胁迫。不同的植物对于盐胁迫的耐受程度不同,例如大麦是谷物中最耐盐的,而水稻则是对盐胁迫最敏感的谷物,小麦的盐胁迫耐受能力则适中,一般来说双子叶植物的盐胁迫耐受能力要强于单子叶植物(Munns和Tester 2008)。

1.2 盐碱胁迫对植物的危害

土壤盐渍化随着农作物耕种过程中的人工灌溉增加而日趋严重,全球约20%的耕种土地受到盐渍化的影响,有约50%的灌溉土壤受到盐渍化的影响(Zhu 2003)。人们从细胞、组织、器官以及整

个植物体等不同层面,研究了盐碱胁迫对植物的影响(van Zelm等2020)。盐胁迫对植物的危害主要体现在两个层面,当外部环境中的盐离子浓度过高时首先会对植物造成渗透胁迫(osmotic stress),其次是高浓度的盐离子会对植物造成离子毒害(van Zelm等2020),以及由此引发的次级胁迫,如氧化胁迫、营养离子不足(如 K^+ 和 Ca^{2+})、 CO_2 固定以及蛋白合成受阻等。渗透胁迫对植物地上部分生长有明显的抑制作用,植物生物量、叶片面积以及新叶的发生、侧枝的发生都会受到渗透胁迫抑制。同时由于平衡渗透压的需求,渗透胁迫会使植物体内的水分流失造成类似于干旱胁迫的效果(drought stress),破坏植物体内的水平衡,出现各种干旱胁迫的表型,如植物的萎蔫,根、叶片的生长受到抑制等(Munns和Tester 2008)。有研究表明,当植物根系周围 NaCl 的浓度超过 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,植物体自身的水分吸收能力极大降低(Boursiac等2005)。体内过多的 Na^+ 会对植物造成离子毒害,离子毒害主要体现在以下几个方面。首先植物细胞内过高的 Na^+ 会使胞内的正电荷过高,因此破坏了胞内的水环境,进而减弱细胞内某些蛋白的内部疏水相互作用力,使细胞内蛋白质的结构和性质变得不稳定,影响蛋白的功能。其次,过量的 Na^+ 会直接抑制细胞内某些酶的活性,另外 Na^+ 可以直接结合在某些酶的抑制位点上。由于 K^+ 是植物体内的一种重要的辅酶, Na^+ 与 K^+ 性质相似,过量的 Na^+ 使其竞争结合到某些酶的 K^+ 结合位点使酶无法发挥正常功能。盐离子在体内的过量积累会使植物体内的离子平衡被打破,造成植物营养不足、代谢紊乱、植物体内各种大分子的合成以及酶活性受到抑制,表现出植物表型上的生长发育缓慢甚至死亡。最后,离子毒害还体现在 Na^+ 对某些 K^+ 转运通道的影响,进而影响植物的钾吸收能力。人们在盐胁迫研究的过程中逐步认识到,过量摄入 Na^+ 会使植物体内钾这一必须大量元素的吸收受到明显的抑制,适当的钾钠比例才能够维持机体正常的生理生化功能。例如 K^+ 可以影响酶的活性,在膜电势稳态的维持中也发挥着重要功能, Na^+ 虽然与其性质相似,但在这些生命活动的过程中 Na^+ 代替不了 K^+ 的作用。在之前的研究中已经发现小麦中的高亲和钾离子转

运体HKT1可以在酵母和爪蟾卵母细胞中协同转运 Na^+ 和 K^+ 进入细胞。另外有研究证明KUP1作为拟南芥的高低双重亲和 K^+ 转运体, 它的 K^+ 吸收能力被NaCl明显抑制(Fu和Luan 1998)。

碱胁迫对植物的危害同样不容忽视。碱胁迫会影响种子的萌发、农作物的生长以及产量。更重要的是碱胁迫下土壤的高pH对植物造成的危害, 尤其是离子毒害(Xu和Tuyen 2012)。细胞内不稳定的pH环境会对细胞内各种酶的活性产生影响, 对蛋白质的稳定性同样不利, 全方位地影响着植物体的新陈代谢、生长发育等生命活动。相比盐胁迫来说, 碱胁迫下土壤中的高pH会对植物的根造成损伤, 严重制约植物的生长, 同时降低营养物质的可溶性, 造成植物的酸碱失衡, 以及打破细胞内的pH稳态(Li等2018)。

2 渗透调节物对盐碱胁迫的调控

面对盐碱胁迫植物会启动渗透调节机制, 通过合成或积累渗透调节物质降低渗透势, 以维持细胞的吸水率和膨压, 保证植物正常生长(Blumwald 2003)。植物体内的渗透调节物质主要有两类, 一种是植物自身合成的有机渗透调节物质, 如脯氨酸、甜菜碱、多元醇、可溶糖和有机酸等, 可以降低渗透势, 缓解渗透压(Yang和Guo 2018); 另一种是从土壤中吸收的无机离子, 如 K^+ 、 NO_3^- 、 Cl^- 和 Na^+ 等, 可以让细胞快速恢复膨压平衡。这两类渗透调节物质共同作用, 维持细胞和组织间的渗透平衡。

2.1 有机渗透调节物质

面对盐碱胁迫, 植物一种重要的适应策略是合成有机小分子作为渗透调节物质(Mahmood等2020)。这些物质的特点是具有高可溶性, 不干扰正常的代谢反应且生理浓度下对细胞无毒无害, 可以起到保护生物膜及蛋白质, 增大细胞溶质浓度等作用(Munns 2002)。盐生植物通常会同时积累多种渗透物质, 每种渗透物质发挥的作用也不尽相同。最常见的渗透物质是甘氨酸甜菜碱(glycine betaine, GB)和脯氨酸。盐碱胁迫下根中的脯氨酸会出现快速的短期波动, 帮助植物抵抗渗透胁迫; 而甜菜碱更倾向于通过长期的积累来对细胞进行保护(Gagneul等2007; Ozturk等2021)。

2.2 糖类

盐碱胁迫下植物体内会积累可溶糖(如葡萄糖、果糖和蔗糖)和复杂糖(如海藻糖、棉子糖和果聚糖)(Yang和Guo 2018), 研究证明这些糖类有助于植物应对非生物胁迫, 保护膜结构和细胞内的大分子(Ma等2009)。可溶糖还能作为碳源物质和信号分子参与到细胞能量代谢和植物生长发育的调节(Yang和Guo 2018)。蔗糖是从源器官运输到库器官并转化为其他产物的主要糖, 是一种信号分子, 也可以调节植物体内氧化还原平衡(Hanson和Smeekens 2009)。研究发现盐胁迫下马铃薯叶中蔗糖的积累比己糖的积累更加显著(Eggert等2016), 作为一种渗透调节因子, 蔗糖在植物忍耐和适应渗透胁迫的过程中发挥着重要作用, 植物通过调节体内蔗糖的合成以及分布来对不同组织的蔗糖浓度进行调节, 进而调节处在高盐环境下植物细胞的渗透势, 避免盐胁迫下植物失水过多。复杂糖中的海藻糖(trehalose, Tre)是一种非还原性的二糖, 具有高度可溶性, 化学性质不活泼, 可以保护许多植物免受渗透胁迫的伤害(Ali和Ashraf 2011)。与其他还原糖一样, 海藻糖不仅可以保护膜和蛋白质构象, 还充当着信号分子和抗氧化剂(Fernandez等2010)。目前已有相关研究证明外源添加海藻糖可以增强植物对渗透胁迫的耐受性(Yang等2022)。

2.3 多元醇

多元醇有环状(如松醇和肌醇)和线状(如甘露醇、山梨糖醇)两种结构, 通常是水溶性的, 由还原的醛糖或其磷酸酯组成。多元醇可以缓解盐碱胁迫对植物的有害影响, 改善细胞质的渗透势, 并清除非生物胁迫产生的活性氧。研究发现多元醇还可以通过与各种酶和膜蛋白复合体相互作用来保护细胞内的大分子结构(Llanes等2013)。蛋白质-多元醇缔合所产生的保护作用可导致离子、溶质或自由基被排除在蛋白质表面, 消除渗透胁迫带来的负面影响(Smirnoff和Cumbes 1989)。多元醇可以通过其类似水分子的羟基替代水分子, 强化疏水的膜结构(Schobert 1977)。常见的多元醇有甘露醇、甘油葡萄糖苷和山梨醇等。甘露醇由果糖-6-磷酸产生, 是许多高等植物和海洋藻的主要光合产物。除了作为重要的碳水化合物, 甘露醇还作为

渗透保护剂在植物抵抗渗透胁迫的过程中发挥作用。甘露醇是芹菜主要的光合产物之一,研究发现当芹菜面对盐碱胁迫时甘露醇的生物合成也随之增加,这使得芹菜具有很强的耐盐性。芹菜中的甘露糖-6-磷酸还原酶(mannose-6-phosphate, M6PR)可以将甘露糖-6-磷酸转化为甘露醇-1-磷酸,是甘露醇合成途径中最重要的酶。将M6PR基因转入拟南芥后,拟南芥的耐盐性也得到了很大的提升(Zhifang和Loescher 2003),更加印证了甘露醇在植物抵抗盐碱胁迫中的作用。

2.4 氨基酸

在非生物胁迫下高等植物体内会积累许多氨基酸,如脯氨酸、丙氨酸、精氨酸、甘氨酸、谷氨酰胺和天冬氨酸,以及非蛋白质氨基酸 γ -氨基丁酸、吡啶甲酸、瓜氨酸和鸟氨酸等。研究表明,小麦幼苗经NaCl处理后,其游离氨基酸总量增加1.6倍(Parida和Das 2005),说明氨基酸的积累在抵抗盐碱胁迫中发挥了作用。脯氨酸是广泛分布于高等植物中一种游离氨基酸,研究发现在盐碱胁迫下植物体内的脯氨酸相比于其他氨基酸有着更加显著的增加趋势,对植物耐盐性的获得有更大贡献。脯氨酸不但可以调节细胞的渗透势,还具有清除活性氧(reactive oxygen species, ROS)的功能,维持细胞的氧化还原平衡,减少氧化应激所导致的膜脂和蛋白氧化(Mansour等2015),帮助植物适应盐胁迫。植物体内脯氨酸的水平通常被认为是植物耐盐性的判断指标,研究发现,相比于盐敏感植物,耐盐植物中的脯氨酸水平相对较高(Kavi和Sreenivasulu 2014),耐盐水稻品系叶片中脯氨酸的含量受盐胁迫刺激显著增加(Demiral和Türkan 2006),盐敏感水稻品系相比于耐盐水稻品系脯氨酸的积累明显要低很多(Mishra等2016)。

2.5 季铵类化合物

植物中常见的季铵类化合物包括GB、 β -丙氨酸甜菜碱、脯氨酸甜菜碱、胆碱O-硫酸盐、羟脯氨酸甜菜碱和六氢吡啶羧酸甜菜碱。在渗透胁迫下,季铵类化合物的合成和积累均有利于植物调节渗透平衡抵御逆境,这些化合物中GB发挥着主要的调节作用。GB主要由胆碱合成、胆碱单加氧酶和甜菜碱醛脱氢酶在其合成过程中发挥了重要作

用。GB还可以通过磷酸化的磷酸-羟基丙酮酸途径、非磷酸化的甘油酸途径等在渗透胁迫的条件下合成(Igamberdiev和Kleczkowski 2018)。除了作为渗透剂参与植物的渗透调节外,GB还可以清除活性氧,保护蛋白结构。通过在恶劣环境下稳定PSII蛋白色素复合物,保护叶绿体中的类囊体膜,使光合系统可以正常运作,有利于植物抵抗胁迫带来的不良影响。 β -丙氨酸甜菜碱、胆碱O-硫酸盐、羟脯氨酸甜菜碱除了发挥调节渗透平衡的作用外,还可以解除硫酸盐毒害(Hanson等1991, 1994)。脯氨酸甜菜碱主要存在于禾本科、芥菜科、芸香科、唇形科、菊科和豆科植物,是紫花苜蓿(*Medicago sativa*)中重要的渗透调节物质。苜蓿种子在发芽过程中释放的甜菜碱前体是苜蓿中华根瘤菌(*Sinorhizobium meliloti*)中结瘤基因的诱导剂(Phillips等1992),根瘤菌可以使用甜菜碱作为碳源和氮源或作为渗透保护剂(Trinchant等2004)。哌可酸甜菜碱作为脯氨酸甜菜碱的高级同系物,也被称为高水苏碱,广泛存在于紫花苜蓿中,胁迫条件下与脯氨酸甜菜碱同时积累。

2.6 叔硫化合物

叔硫化合物的代表是二甲基巯基丙酸内盐(dimethylsulfoniopropionate, DMSP)。藻类中DMSP的含量较高,而仅在米草属(*Spartina*)、甘蔗属(*Saccharum*)及双花蜆蜞菊(*Wedelia biflora*)等高等植物中存在。DMSP由甲硫氨酸起始合成,在藻类中甲硫氨酸首先被转氨形成4-甲硫基-2-氧丁酸,在高等植物中甲硫氨酸首先被甲基化形成S-甲基甲硫氨酸(Liao和Seebeck 2019)。DMSP的结构与GB相似,因此也具有调节渗透势的能力,可以作为调节藻类细胞渗透势的主要物质。

2.7 多胺

多胺(polyamine, PA)是植物体内另一大渗透调节物质,主要存在于生长旺盛的组织,比如芽和根中。PA在植物的发育、细胞增殖、衰老、信号传递和调节基因表达等过程中发挥了重要作用,有助于植物应对不同的胁迫条件(Kusano等2007; Alcazar等2006)。拟南芥中存在7种与PA合成代谢有关的酶,这些酶由12个基因编码,研究发现非生物胁迫或脱落酸(abscisic acid, ABA)处理都会诱导

AtADC1/2、AtSAMDC1/2、AtSPDS1/2、AtSPMS、AtACL5和AtARGAH1/2的表达, 调节PA的合成与代谢过程(Alcazar等2011)。PA在植物应对盐碱胁迫过程中发挥的作用毋庸置疑, 而且除此之外PA还参与了离子通道活性的调节、抗氧化酶的活化等过程(Yang和Guo 2018)。在盐胁迫下水稻的外质体、质膜、液泡、胞浆、叶绿体和细胞核中都能检测到PAs (Pistocchi等1990)。耐盐水稻品种在盐胁迫期间比敏感水稻品种积累更高水平的Spd和Spm (Rina和Bharati 1991; Krishnamurthy和Bhagwat 1989), 与PAs共同作用可以保护类囊体活性, 抑制盐胁迫带来的膜透性损失和光合机制组分的降解。

3 植物激素对盐碱胁迫的调控

盐碱胁迫作为一种环境胁迫限制植物的生长, 影响作物的产量。而越来越多的证据证明, 植物激素除了在正常情况下控制植物生长发育, 还参与各种逆境胁迫的响应, 比如盐胁迫、干旱胁迫。目前植物体内已经鉴定出9种植物激素: 脱落酸(ABA)、乙烯、水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、生长素、赤霉素(gibberellins, GA)、细胞分裂素(cytokinins, CKs)、油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)和独脚金内酯(strigolactones, SLs) (Verma等2016)。大量的研究表明每一种植物激素都不是单一的发挥作用, 而是在植物不同的生长阶段、不同的组织或不同的环境条件下发挥着复杂而有效的作用(Yang等2019a)。

3.1 脱落酸(ABA)

盐胁迫会造成植物产生渗透胁迫以及离子胁迫进而引发氧化胁迫。气孔是植物蒸腾作用的主要场所, 而且ABA调控的气孔开关对植物对盐胁迫的响应尤为重要(Niu等2018)。研究发现ABA主要在维管组织中合成, 然后被转运到保卫细胞。其中ABA的转运蛋白ABCG25和ABCG40在此过程中协同转运ABA。盐胁迫可以诱导植物体内ABA水平迅速增加, 进一步激活SnRK2s (Umezawa等2009)。SnRK2.2/2.3/2.6磷酸化各种ABA响应元件AREB/ABF, 这些转录因子进一步调控植物在渗透胁迫下的气孔关闭(Cai等2017)。在应对盐胁迫时, ABA激活的SnRK2s也通过调节BAM1和AMY-3依

赖的淀粉分解产生糖以及糖衍生的渗透液来调节渗透稳态(Thalman等2016)。综上, ABA对于气孔的调控是植物应对盐诱导的渗透胁迫的重要策略。

盐胁迫会引起根部细胞内Ca²⁺增加, 然后迅速触发系统性分子响应, 说明Ca²⁺信号在耐盐性中发挥重要作用(Yang等2019b)。盐碱胁迫下, Na⁺引起细胞壁的破坏被FERONIA (FER)和LORELEI like GPI-anchored protein (LLG)复合体感受, 进而激活某些Ca²⁺通道, 引起胞内Ca²⁺浓度升高(Feng等2018)。而ABA会通过调控ABI2对FER的去磷酸化实现对其的调控(Zhao等2018b)。盐胁迫下植物会通过调节自身的离子平衡稳态, 即保证合适的Na⁺/K⁺比。拟南芥中的ABA-SnRK2.6激活的钾通道KAT1和Ca²⁺-CBL1/9-CIPK23信号模块激活的拟南芥K⁺转运体AKT1协同促进K⁺流入, 导致Na⁺/K⁺比值降低(Yang和Guo 2018)。

ROS也是植物响应渗透胁迫的重要信号分子。植物根系感知土壤中水分不足分泌小肽CLE25从根系转移到冠部被受体BAM1和BAM3识别, 从而上调ABA合成基因NCED3的表达(Takahashi等2018)。ABA激活的SnRKs磷酸化NADPH氧化酶增加质外体中H₂O₂的产生(Szymanska等2019)。有研究发现质膜结合的H₂O₂感受器HPCA1介导H₂O₂诱导的保卫细胞中Ca²⁺通道的激活(Wu等2020)。而最近的证据表明, 盐诱导的ABA和Ca²⁺信号通过SnRK2.6和CIPK11/26信号模块激活RBOHF活性, 而ABI1则发挥抑制作用(Han等2019)。综上, ABA通过协同多种信号途径来调控植物对盐胁迫的响应。

3.2 生长素(auxin)

植物通过调控根的生长发育来响应盐胁迫, 而生长素在其中发挥重要的作用。生长素的受体突变体tir1/afb2/afb3的分生组织对NaCl处理非常敏感, 表明根系生长减缓可能是植物在盐环境中生存的一种适应机制(Leyser 2018)。盐抑制的根系生长与生长素积累减少有关, 这是一个独立于生长素合成的过程(Liu等2015)。盐胁迫下, 生长素转运体AUX1和PIN1/2的定位发生改变, 因此生长素的极性转运可能参与了根系中生长素积累的减少(Jiang等2016)。生长素受体TIR1和AFB2的表达在盐胁迫发生下调, 表明生长素积累减少和生长素受体表达的抑制

维持了低水平的生长素信号响应来调控植物生长(Iglesias等2014)。拟南芥中侧根(lateral roots, LRs)的形成也受到盐胁迫的影响,在轻度盐胁迫($\leq 50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下表现出诱导其生长,而在高盐条件下表现出抑制作用。然而,在*aux1-7*突变体中,轻度盐胁迫诱导的LRs形成完全消除,这表明轻度盐胁迫促进的LR原基(LRPs)的起始依赖于生长素的运输和分布(Zolla等2010)。这可能是植物的一种积极的适应机制,轻微的盐胁迫诱导根系可塑性的生长来适应环境,同时植物必须抑制自身生长来提高在高盐环境中的生存能力。

3.3 赤霉素(GA)

植物通过调节自身的GA水平来响应盐胁迫。活性赤霉素与其受体GID1结合,诱导GID1发生构象变化,并与生长抑制因子DELLA蛋白形成GAGID1-DELLA复合物。随后, E3泛素连接酶SLY1与DELLAs相互作用,导致DELLAs被26S蛋白酶体降解(Bao等2020)。DELLA蛋白SLR1是GA信号抑制因子,可以通过抑制植物生长使其在盐胁迫下存活(Achard等2006)。一些与GA代谢相关的基因,如*AtGA2ox7*、*OsGA2ox5*通过延缓生长来提高植物的耐盐性(Magome等2008; Shan等2014)。盐胁迫下水稻*OsDSK2a* (一种参与GA失活酶降解的泛素结合蛋白)其表达降低,降低了活性GA水平,从而减缓了植物生长,表明盐胁迫通过降低活性GA的水平限制植物生长(Wang等2020)。此外,在水稻中过表达GA分解基因*CYP71D8L*,导致GA积累减少,增加可溶性糖和叶绿素的含量,最终提高植物对盐胁迫的耐受性(Zhou等2020)。而且在水稻中异位表达*PtCYP714A3*基因,该基因在毛杨中负责GA失活,可以增强水稻对盐胁迫的耐受性(Wang等2016)。

3.4 细胞分裂素(CK)

抑制细胞分裂素信号途径会提高植物的耐盐性。越来越多的证据表明敲除基因*IPT*或过表达基因CKXs都会减少内源细胞分裂素的水平,从而增强植物的耐盐性(Nishiyama等2011)。细胞分裂素受体AHK2/3/4或下游组分组氨酸磷酸转移因子AHP2/3/5以及B类反应调节因子ARR1/12的突变均提高了植物的耐盐性(Nishiyama等2013),而负调控因子A类ARRs突变体则表现出对盐更为敏感的表现

(Mason等2010)。此外,ARR1/12也被证明可以抑制 K^+ 转运体HKT1的转录(Mason等2010),而HKT1的作用是将 Na^+ 从木质部卸载到木质部薄壁细胞中(Davenport等2007)。这些研究表明细胞分裂素负调控植物的抗盐性。

3.5 油菜素内酯(BRs)

外源添加BR会缓解盐导致的植物生长抑制。例如在菠菜中过表达BR合成基因会提高其抗盐性(Duan等2017),而盐胁迫下拟南芥以及番茄中BR合成基因突变体的生长受到抑制(Zhu等2016a)。BR受体BRI1以及信号途径中BSK5的缺失会使植物对盐更加敏感(Li等2012; Zhu等2016b)。综上所述, BR正调控植物的耐盐性。盐胁迫会短暂抑制根部的BR信号,但在NaCl处理24 h后恢复,促进盐胁迫下的植物生长。同样,被BZR1直接抑制的BR合成基因DWF4的表达在应激阶段增加,但很快恢复到正常水平(Geng等2013)。菠菜中BR合成基因以及拟南芥中BSK5的表达在盐胁迫的早期阶段会增加,随后降低(Li等2012)。然而,盐胁迫下*ZmB-ESI/BZR1-5*在玉米根和地上部中的表达模式不同,在地上部表达增加,但在根中的表达持续被抑制,表明盐可能在不同的植物甚至不同的组织/器官中引起特异的BR信号响应(Sun等2020)。在番茄和黄瓜中,外源添加BR会诱导过氧化氢的生成和乙烯的积累(Zhu等2016a),这两个分子相互正向调节,提高了盐胁迫下的抗氧化酶活性。在玉米中, BRs诱导 Ca^{2+} 和过氧化氢的积累,促进ZmCCaMK介导的抗氧化防御(Yan等2015)。BR诱导的一氧化氮(NO)积累也有助于减轻盐胁迫引起的氧化损伤(Zhu等2016b)。这些研究表明, BR通过诱导ROS清除机制来调节植物响应盐胁迫。

3.6 独脚金内酯(SLs)

SLs最初是从棉花中分离鉴定出的独脚金种子萌发的信号物质,主要在与真菌和植物分枝的共生中发挥关键作用(Gomez-Roldan等2008)。有报道提出了SLs也参与耐盐性。SLs的人工合成类似物racGR24可促进盐胁迫条件下的植物生长,同时提高光合作用效率和抗氧化酶活性(Ma等2017)。当植物感知SLs时,受体D14水解SLs发生构象变化,与D3/MAX2-based SCF复合物相互作用;新形成的

复合物随后介导转录抑制因子D53/SMXL6/7/8的泛素化降解, 实现SL信号转导(Burger和Chory 2020)。研究发现盐胁迫会抑制植物中SLs的产生(Aroca等2013)。NaCl诱导了丛枝菌根-田菁共生体的幼苗中2种与SL生物合成相关的酶(CCD7和CCD8)和MAX2的表达(Ren等2018)。因此, 盐胁迫通过上调SL信号途径组分来激活SL的转导通路。

3.7 水杨酸(SA)

SA在各种非生物胁迫中发挥重要作用。外源添加SA不仅增强了抗氧化物质以及渗透物质的合成, 还提高了盐胁迫下植物的光合作用效率(Ahanger等2019)。在拟南芥中, 过量的SA ($>100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)处理增强了盐介导的种子萌发抑制, 而适度水平的SA ($>50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)处理缓解了盐介导的抑制, 表明SA调控植物盐的耐受性有剂量效应(Lee等2010)。同样, SA高积累突变体*snc1*和SA合成突变体*sid2*都对盐胁迫敏感, 这意味着SA调节的盐响应过程存在剂量效应(Borsani等2001)。NPR1和NPR3/4都是SA受体, 而它们在SA应答基因的表达中发挥相反的作用(Ding等2018)。在烟草中过表达*AtNPR1*或*MhNPR1*分别通过增加SA信号增强了对氧化和盐/渗透胁迫的耐受性(Zhang等2014)。相比之下, *npr1-5*突变体破坏SA信号, 对盐度表现出超敏感的表型(Jayakannan等2015)。然而, 在水稻中过表达*AtNPR1*积累非常高水平的内源SA, 对盐胁迫具有更高的敏感性, 进一步证明了SA调控的植物耐盐性可能发生剂量依赖(Quilis等2008)。SA的添加不仅促进盐胁迫下负责脯氨酸积累的*P5CS*的表达, 而且还降低了过氧化氢的浓度(Zheng等2018)。此外, 研究发现*npr1-5*突变体的冠部积累了较高浓度的 Na^+ 和较低浓度的 K^+ , 所以SA可以调控离子通道的活性来响应盐胁迫(Jayakannan等2015), 这表明SA在抵御盐胁迫的各个方面都积极发挥作用。

3.8 茉莉酸(JA)

作为一种与应激相关的激素, 研究发现JA也参与了盐诱导的生长抑制。盐胁迫下JA水平升高, JA信号通路被激活(Valenzuela等2016)。JA的受体COI1与SKP1形成复合体SCF^{COI1} E3连接酶去介导JAZ的降解, 释放JA响应基因(Wasternack和Song 2017)。盐胁迫下JA信号的激活最终抑制主根生长。

COI1和MYC2/3/4的突变以及突变体*jaz3-1*在盐胁迫下均促进细胞伸长(Valenzuela等2016)。此外, 茉莉酸不敏感突变体*jai3*在盐胁迫下与野生型相比更早恢复生长状态, 且恢复后生长速率更快, 进一步表明JA在盐响应中介导了生长抑制。外源添加JA可通过维持ROS或离子稳态来减轻盐毒性(Farhangi-Abriz和Ghassemi-Golezani 2018)。同样, JA合成或积累的减少导致了番茄和水稻对盐敏感(Abouelsaad和Renault 2018; Kurotani等2015), 而JA合成的提高增强了小麦和拟南芥的耐盐性(Zhao等2014)。综上所述, JA介导的生长抑制可能是盐胁迫中一种重要的适应策略。由JA促进的盐调控基因可以在根部内组织层被诱导表达(Geng等2013), 这意味着JA信号途径存在空间调控。同样, 水稻中的2个JA合成突变体*cpm2*和*hebiba*的冠部 Na^+ 的积累较少, 对盐的敏感性较低, 但在根中没有检测到差异(Hazman等2015)。同样, 玉米JA合成突变体*opr7opr8*在地上部盐响应降低, 但在根系中盐响应增强(Ahmad等2019)。这些观察表明, JA以组织/器官依赖的方式介导植物对盐胁迫的响应。此外, *coi1*突变体在种子萌发初期对盐胁迫更敏感, 但在种子萌发后的生长后期有差异(Ding等2016), 说明JA介导的植物盐响应也可以时间特定的方式调控。

3.9 乙烯

盐胁迫会促进植物体内乙烯的积累。研究表明, 盐胁迫不仅在转录水平上激活ACS7 (Dong等2011), 而且通过激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)级联反应在蛋白水平上磷酸化和稳定ACS2/6 (Xu等2008)。经1-氨基环丙基-1-羧酸(ACC)处理的拟南芥在不同发育阶段均表现出较强的耐盐性(Zhang等2016), 研究发现增加了乙烯合成的突变体*eto1*和*eto2*具有土壤耐盐性(Jiang等2013)。综上所述, 盐胁迫诱导的乙烯积累在植物的盐适应过程中起着重要作用。除此以外, 乙烯信号转导途径在植物的盐响应中也有一定的作用。在没有乙烯的情况下, 乙烯受体ETR1、ETR2以及乙烯感受器ERS1、ERS2和EIN4是活跃的。然而, 乙烯水平的升高导致其受体和CTR1的降解, 最终通过转录因子EIN3和EIL1引起乙烯反应, 抑制植物的生长(Dubois等2018)。乙烯负调控

因子CTR1的缺失导致耐盐性增强(Wilson等2014),而正调控因子EIN2和EIN3/EIL1的功能缺失突变体则表现出更高的盐敏感性(Peng等2014)。进一步的研究表明,盐直接调节乙烯信号传导的关键成分。转录组分析表明,盐诱导了许多EIN3/EIL1依赖的防御相关基因的表达(Peng等2014)。在NaCl处理后,EIN3的直接靶点ESE1和ERF1的表达水平也明显升高(Zhang等2011)。除了转录水平外,盐胁迫还在蛋白水平上调节乙烯信号传导;在盐处理下,EIN3蛋白以EIN2依赖和EIN2不依赖的方式积累。综上所述,乙烯信号转导正向介导拟南芥植物耐受性(Peng等2014)。

4 抗氧化次生代谢物对植物耐盐性的调控

4.1 植物抗氧化机制

活性氧是植物在正常条件下进行有氧代谢条件所产生的必不可少的副产物,同时也是植物在遭受外界胁迫时所产生的有毒副产物。在正常情况下,植物体内的活性氧维持在很低的水平,与其体内的活性氧清除系统处于动态平衡。但是当植物遭受到盐胁迫时,其体内的活性氧动态平衡被打破就会对细胞内蛋白质、DNA以及脂质造成氧化损伤,影响细胞内的生理生化反应,最终导致细胞代谢停滞,直至死亡,影响植物的生长发育。

活性氧一般由超氧自由基、羟基自由基、过氧化氢、单线态氧组成(Nadarajah 2020)。植物体内活性氧防御系统主要有酶促氧化防御系统和非酶促氧化防御系统(Gill和Tuteja 2010)。在酶促氧化系统中发挥主要作用的有超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽还原酶、谷胱甘肽过氧化物酶、单脱氢抗坏血酸还原酶、过氧化氢酶、过氧化物酶(Li等2015; Begara-Morales等2015)。在酶促氧化防御系统中发挥作用的第一步是超氧化物歧化酶,其将超氧自由基还原为过氧化氢之后,生成的过氧化氢再由抗坏血酸过氧化物酶和过氧化氢酶进行解毒。非酶促氧化防御系统中有谷胱甘肽、抗坏血酸、维生素、类胡萝卜素、酚类化合物(Garcia等2020)。非酶促氧化防御物质既可以直接与活性氧反应将其还原,也可以作为酶促反应的底物帮助活性氧的清除。有研究表明,若植物

体内的抗氧化酶的活性升高可以提高植物抗盐胁迫的能力,这说明了植物抗氧化能力对抵抗逆境的重要性(Nouman等2014)。

4.2 抗氧化次生代谢物

植物体存在一些次级代谢物可以对植物体内抗氧化酶活性进行调控,从而增加植物抵抗盐胁迫环境的能力。比如一氧化碳(CO)和NO供体硝普钠SNP,二者具有相同的功能,可以通过增强体内抗氧化酶活性,来防止氧化诱导的损伤,提高植物的耐盐性(Xie等2008)。此外,有研究表明,microRNA是盐胁迫的上游响应元件。在小麦和水稻中,miR172通过靶向一种转录因子INDETERMINATE SPIKELET1 (IDS1,水稻耐盐性的负调控因子),以上调盐胁迫下植物体内抗氧化酶的表达和维持活性氧平衡增加植物耐盐性(Cheng等2021)。在人和动物中褪黑素被认为是一种有效的抗衰老物质,它可以清除体内自由基的积累。随着研究的深入,人们发现褪黑素在植物体内也是一种古老且强大的抗氧化剂,保护植物免受生物胁迫或非生物胁迫的伤害(Yu等2018)。褪黑素可以清除植物体内因为盐胁迫而积累的H₂O₂,增加植物的耐盐性(Liang等2015)。通过转录组分析褪黑素还可以通过上调盐胁迫过程中所抑制的影响氧化还原酶活性的基因的表达,缓解盐胁迫导致关键基因不表达带来的伤害(Wei等2015)。在植物体内维生素是很重要的一类抗氧化剂。维生素B₆(吡哆醇)在植物体内作为很多酶的辅助因子发挥作用。通过对拟南芥中的吡哆醇合成酶基因(PDX1)敲除研究发现,维生素B₆可以帮助清除盐胁迫下产生的氧化自由基(Chen和Xiong 2005)。维生素B₆被证明在植物氧化应激过程中发挥着重要作用(Denslow等2007)。在植物受到盐胁迫时,体内维生素B₁的含量会增加,与此同时有研究表明维生素B₁可以修复因氧化胁迫对蛋白质造成的损伤和减少植物体内ROS的积累,增强植物的抗氧化能力(Tunc-Ozdemir等2009; Rapala-Kozik等2008)。维生素C为水溶性的低分子量抗氧化剂,具有合适的氧化还原电位,作为多种生物合成途径的关键辅助因子,在清除ROS过程中发挥着重要的作用(Foyer和Noctor 2011)。通过在培养植物生长培养基中添加外源维生素C证实,维生素C

可以部分减轻因ROS积累对植物脂质造成的伤害,增加了受盐胁迫植物的成活率(Shalata和Neumann 2001)。生育酚是维生素E的亚类,是一种抗氧化性很强的脂溶性维生素。在植物中生育酚的主要形式为 α -生育酚,其主要存在于植物的叶绿体中,同样具有阻止脂质被ROS氧化的功能,以维持膜的完整性。通过构建富含 α -生育酚的转基因芥菜植物发现,转基因芥菜体内会减少超氧化物歧化物和 H_2O_2 的积累,并且其体内的抗氧化物酶、超氧化物歧化酶以及过氧化氢酶的活性也会较野生型芥菜高(Kumar等2013)。除此之外, β -胡萝卜素是维生素A的前身,在拟南芥中过表达类胡萝卜素合成途径的关键酶番茄红素 ϵ 环化酶基因发现,在盐胁迫下转基因拟南芥体内的超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性增加,提高了转基因拟南芥的耐盐性(Yin等2020)。

5 内源小分子对盐碱胁迫中关键蛋白的调控

5.1 对 Na^+/K^+ 平衡的调节

植物体一些内源性小分子会作为信号分子来调控盐胁迫过程中发挥作用的关键蛋白,使植物对盐胁迫环境做出反应。植物通过保持自身 H^+ -ATPase、 H^+ -PPase和 Na^+/H^+ 逆转运蛋白的活性,使细胞质中维持低 Na^+ 离子浓度、高 K^+ 离子浓度,有利于其抵抗盐胁迫(Zhu 2003)。就像一氧化氮(NO)通过激活 H^+ -ATPase和 H^+ -PPase酶活性发挥作用, H^+ -ATPase和 H^+ -PPase酶活性增加为 Na^+ - H^+ 逆转运蛋白提供动力,使植物细胞质中 K^+ 增多, Na^+ 积累减少。在NaCl胁迫下,植物体内NO浓度会在短时间内增加,使植物更好地应对所面临的盐胁迫(Zhang等2006)。而且在秋茄树中还发现NO是通过激活AKT1钾离子通道蛋白和 Na^+/H^+ 逆转运蛋白来增加植物的耐盐性(Chen等2013)。

5.2 对SOS1活性的调节

SOS1 (salt overly sensitive 1)作为植物中最重要的抗盐信号通路SOS途径中的 Na^+/H^+ 离子转运体,它的活性与植物的盐耐受能力密切相关。当植物遭受非生物胁迫时,丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联在细胞信号转导中发挥着关键作用,它的下游靶点是质膜 Na^+/H^+ 逆向转运体(SOS1)。磷脂酶

D (PHD)水解产生的磷酸酯会刺激MAPK6磷酸化SOS1,提高植物的耐盐性(Yu等2010)。在盐胁迫下,4-磷酸磷脂酰肌醇(phosphatidylinositol 4-phosphate, PI4P)的含量上升,结合到SOS1蛋白C端,激活 Na^+/H^+ 逆转运蛋白的活性。PI和PI4P的动态变化调控植株在盐胁迫下的耐盐性(Yang等2021)。除了对SOS1的活性进行调节外,目前也有研究表明,在转录水平上,SOS1也受到一些小分子的调控,例如番茄中SA可以调控SOS1的转录(Rao等2021)。

5.3 对 H^+ -ATPase活性的调节

磷脂酰肌醇(phosphatidylinositol, PI)是 H^+ -ATPase酶的抑制剂,它结合在 H^+ -ATPase酶的C端,使ANA2失去活性。通过光谱参数鉴定,存在于植物体内的游离不饱和脂肪酸油酸(C18:1)、亚油酸(C18:2)和亚麻酸(C18:3)可以直接与质膜上的 H^+ -ATPase结合,激活它的活性,增加植物的耐盐性(Han等2017)。卵磷脂(phosphatidylcholine, PC)被证明可以激活水稻中的 H^+ -ATPase活性(Kasamo 1990)。同样有研究报道,玉米中不同的甘油磷脂可以对 H^+ -ATPase的活性起到不同的调节作用(Sánchez-Nieto等2011)。Wielandt等(2015)指出,溶血磷脂可以与质膜 H^+ -ATPase AHA2的第919位亮氨酸结合,激活 H^+ -ATPase,并且这种激活独立于AHA2的第947位丝氨酸这一经典的 H^+ -ATPase活性的正调控磷酸化位点。在盐胁迫下, H_2S 激活 H^+ -ATPase和SOS1表达来维持植物体内 Na^+/K^+ 平衡(Zhao等2018a; Liu等2021)(图1)。

6 展望

随着人们对植物响应盐碱胁迫的研究越来越深入,很多盐碱胁迫的体内响应机理得到充分的解释。目前对于植物抵抗盐碱胁迫的主流研究主要集中在对某些信号通路调控的分子机理来进行的。例如很多调节因子针对SOS信号途径的活性调节,以及某些蛋白对于 H^+ -ATPase的活性调节等。植物次生代谢物如激素以及小分子等物质对于植物抵抗并适应盐碱胁迫同样至关重要,但想要将这些激素或者小分子作为工具来服务于农业生产仍然有许多工作要做。次生代谢调控植物对胁迫的响应是各种复杂而庞大的信号通路交叉作用的结果,因此清楚地解析次生代谢对植物响应胁迫

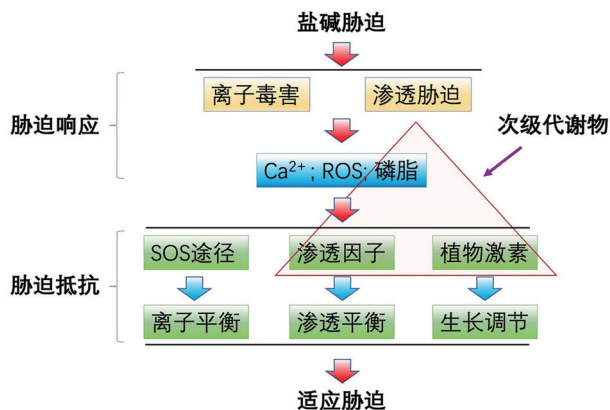


图1 盐碱胁迫响应流程

Fig. 1 Saline-alkali stress response model

的贡献需要各个专业领域的知识相互结合、各领域的同行们通力合作才能完成。相信在未来, 这些研究更加成熟后加以利用, 我们能够找到一条帮助植物应对盐碱胁迫的有效途径。

参考文献(References)

- Abouelsaad I, Renault S (2018). Enhanced oxidative stress in the jasmonic acid-deficient tomato mutant *def-1* exposed to NaCl stress. *J Plant Physiol*, 226: 136–144
- Achard P, Cheng H, De Grauwe L, et al (2006). Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 311 (5757): 91–94
- Ahanger MA, Aziz U, Alsahli AA, et al (2019). Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed *Vigna angularis*. *Biomolecules*, 10 (1): 42
- Ahmad RM, Cheng C, Sheng J, et al (2019). Interruption of jasmonic acid biosynthesis causes differential responses in the roots and shoots of maize seedlings against salt stress. *Int J Mol Sci*, 20 (24): 6202
- Alcazar R, Bitrian M, Bartels D, et al (2011). Polyamine metabolic canalization in response to drought stress in *Arabidopsis* and the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Signal Behav*, 6 (2): 243–250
- Alcazar R, Marco F, Cuevas JC, et al (2006). Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress. *Biotechnol Lett*, 28 (23): 1867–1876
- Ali Q, Ashraf M (2011). Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. *J Agron Crop Sci*, 4 (197): 258–271
- Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Zamarreno AM, et al (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *J Plant Physiol*, 170 (1): 47–55
- Bao S, Hua C, Shen L, et al (2020). New insights into gibberellin signaling in regulating flowering in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 62 (1): 118–131
- Begara-Morales JC, Sanchez-Calvo B, Chaki M, et al (2015). Differential molecular response of monodehydroascorbate reductase and glutathione reductase by nitration and S-nitrosylation. *J Exp Bot*, 66 (19): 5983–5996
- Blumwald E (2003). Engineering salt tolerance in plants. *Biotechnol Genet Eng Rev*, 20: 261–275
- Borsani O, Valpuesta V, Botella MA (2001). Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol*, 126 (3): 1024–1030
- Boursiac Y, Chen S, Luu DT, et al (2005). Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol*, 139: 790–805
- Burger M, Chory J (2020). The many models of strigolactone signaling. *Trends Plant Sci*, 25 (4): 395–405
- Cai S, Chen G, Wang Y, et al (2017). Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure. *Plant Physiol*, 174 (2): 732–747
- Chen H, Xiong L (2005). Pyridoxine is required for post-embryonic root development and tolerance to osmotic and oxidative stresses. *Plant J*, 44 (3): 396–408
- Chen J, Xiong DY, Wang WH, et al (2013). Nitric oxide mediates root K^+/Na^+ balance in a mangrove plant, *Kandelia obovata*, by enhancing the expression of AKT1-type K^+ channel and Na^+/H^+ antiporter under high salinity. *PLOS One*, 8 (8): e71543
- Cheng X, He Q, Tang S, et al (2021). The miR172/IDS1 signaling module confers salt tolerance through maintaining ROS homeostasis in cereal crops. *New Phytol*, 230 (3): 1017–1033
- Davenport RJ, Munoz-Mayor A, Jha D, et al (2007). The Na^+ transporter AtHKT1;1 controls retrieval of Na^+ from the xylem in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 30 (4): 497–507
- Denslow SA, Rueschhoff EE, Daub ME (2007). Regulation of the *Arabidopsis thaliana* vitamin B₆ biosynthesis genes by abiotic stress. *Plant Physiol Biochem*, 45 (2): 152–161
- Demiral T, Türkan I (2006). Exogenous glycinebetaine affects growth and proline accumulation and retards senescence in two rice cultivars under NaCl stress. *Environ Exp Bot*, 56 (1): 72–79
- Ding H, Lai J, Wu Q, et al (2016). Jasmonate complements the function of *Arabidopsis* lipoxygenase3 in salinity stress

- response. *Plant Sci*, 244: 1–7
- Ding Y, Sun T, Ao K, et al (2018). Opposite roles of salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in transcriptional regulation of plant immunity. *Cell*, 173 (6): 1454–1467
- Dong H, Zhen Z, Peng J, et al (2011). Loss of ACS7 confers abiotic stress tolerance by modulating ABA sensitivity and accumulation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 62 (14): 4875–4887
- Duan F, Ding J, Lee D, et al (2017). Overexpression of *SoCY-P85A1*, a spinach cytochrome p450 gene in transgenic tobacco enhances root development and drought stress tolerance. *Front Plant Sci*, 8: 1909
- Dubois M, Van den Broeck L, Inze D (2018). The pivotal role of ethylene in plant growth. *Trends Plant Sci*, 23 (4): 311–323
- Eggert E, Obata T, Gerstenberger A, et al (2016). A sucrose transporter-interacting protein disulphide isomerase affects redox homeostasis and links sucrose partitioning with abiotic stress tolerance. *Plant Cell Environ*, 39 (6): 1366–1380
- Everard JD, Gucci R, Kann SC, et al (1994). Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity. *Plant Physiol*, 106 (1): 281–292
- Farhangi-Abriz S, Ghassemi-Golezani K (2018). How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants? *Ecotoxicol Environ Saf*, 147: 1010–1016
- Feng W, Kita D, Peaucelle A, et al (2018). The FERONIA receptor kinase maintains cell-wall integrity during salt stress through Ca^{2+} signaling. *Curr Biol*, 28 (5): 666–675
- Fernandez O, Bethencourt L, Quero A, et al (2010). Trehalose and plant stress responses: friend or foe? *Trends Plant Sci*, 15 (7): 409–417
- Foyer CH, Noctor G (2011). Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol*, 155 (1): 2–18
- Fu HH, Luan S (1998). AtKUP1: a dual-affinity K^{+} transporter from *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 63–73
- Gagneul D, Ainouche A, Duhaze C, et al (2007). A reassessment of the function of the so-called compatible solutes in the halophytic plumbaginaceae *Limonium latifolium*. *Plant Physiol*, 144 (3): 1598–1611
- Garcia G, Clemente-Moreno MJ, Diaz-Vivancos P, et al (2020). The apoplastic and symplastic antioxidant system in onion: response to long-term salt stress. *Antioxidants (Basel)*, 9 (1): 67
- Geng Y, Wu R, Wee CW, et al (2013). A spatio-temporal understanding of growth regulation during the salt stress response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (6): 2132–2154
- Gill SS, Tuteja N (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*, 48 (12): 909–930
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, et al (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455 (7210): 189–194
- Ha CV, Leyva-Gonzalez MA, Osakabe Y, et al (2014). Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (2): 851–856
- Han JP, Koster P, Drerup MM, et al (2019). Fine-tuning of RBOHF activity is achieved by differential phosphorylation and Ca^{2+} binding. *New Phytol*, 221 (4): 1935–1949
- Han X, Yang Y, Wu Y, et al (2017). A bioassay-guided fractionation system to identify endogenous small molecules that activate plasma membrane H^{+} -ATPase activity in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 68 (11): 2951–2962
- Hanson AD, Rathinasabapathi B, Chamberlin B, et al (1991). Comparative physiological evidence that β -alanine betaine and choline-*O*-sulfate act as compatible osmolytes in halophytic *Limonium* species. *Plant Physiol*, 97 (3): 1199–1205
- Hanson AD, Rathinasabapathi B, Rivoal J, et al (1994). Osmoprotective compounds in the Plumbaginaceae: a natural experiment in metabolic engineering of stress tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91 (1): 306–310
- Hanson J, Smeekens S (2009). Sugar perception and signaling—an update. *Curr Opin Plant Biol*, 12 (5): 562–567
- Hazman M, Hause B, Eiche E, et al (2015). Increased tolerance to salt stress in OPDA-deficient rice ALLENE OXIDE CYCLASE mutants is linked to an increased ROS-scavenging activity. *J Exp Bot*, 66 (11): 3339–3352
- Iglesias MJ, Terrile MC, Windels D, et al (2014). MiR393 regulation of auxin signaling and redox-related components during acclimation to salinity in *Arabidopsis*. *PLOS One*, 9 (9): e107678
- Igamberdiev AU, Kleczkowski LA (2018). The glycerate and phosphorylated pathways of serine synthesis in plants: the branches of plant glycolysis linking carbon and nitrogen metabolism. *Front Plant Sci*, 9: 318
- Jayakannan M, Bose J, Babourina O, et al (2015). The NPR1-dependent salicylic acid signalling pathway is pivotal for enhanced salt and oxidative stress tolerance in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 66 (7): 1865–1875
- Jiang K, Moe-Lange J, Hennen L, et al (2016). Salt stress affects the redox status of *Arabidopsis* root meristems. *Front Plant Sci*, 7: 81
- Kasamo K (1990). Mechanism for the activation of plasma membrane H^{+} -ATPase from rice (*Oryza sativa* L.) culture cells by molecular species of a phospholipid. *Plant Physiol*, 93 (3): 1049–1052
- Kavi KP, Sreenivasulu N (2014). Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? *Plant Cell Environ*, 37 (2): 300–311
- Krishnamurthy R, Bhagwat KA (1989). Polyamines as modulators of salt tolerance in rice cultivars. *Plant Physiol*, 91

- (2): 500–504
- Kumar D, Yusuf MA, Singh P, et al (2013). Modulation of antioxidant machinery in alpha-tocopherol-enriched transgenic *Brassica juncea* plants tolerant to abiotic stress conditions. *Protoplasma*, 250 (5): 1079–1089
- Kurotani K, Hayashi K, Hatanaka S, et al (2015). Elevated levels of CYP94 family gene expression alleviate the jasmonate response and enhance salt tolerance in rice. *Plant Cell Physiol*, 56 (4): 779–789
- Kusano T, Yamaguchi K, Berberich T, et al (2007). Advances in polyamine research in 2007. *J Plant Res*, 120 (3): 345–350
- Lamnai K, Anaya F, Fghire R, et al (2022). Combined Effect of salicylic acid and calcium application on salt-stressed strawberry plants. *Russ J Plant Physiol*, 69: 12
- Lee S, Kim SG, Park CM (2010). Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 188 (2): 626–637
- Leyser O (2018). Auxin signaling. *Plant Physiol*, 176 (1): 465–479
- Li J, Liu J, Wang G, et al (2015). A chaperone function of NO CATALASE ACTIVITY1 is required to maintain catalase activity and for multiple stress responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (3): 908–925
- Li N, Liu H, Sun J, et al (2018). Transcriptome analysis of two contrasting rice cultivars during alkaline stress. *Sci Rep*, 8 (1): 9586
- Li ZY, Xu ZS, He GY, et al (2012). A mutation in *Arabidopsis* BSK5 encoding a brassinosteroid-signaling kinase protein affects responses to salinity and abscisic acid. *Biochem Biophys Res Commun*, 426 (4): 522–527
- Liang C, Zheng G, Li W, et al (2015). Melatonin delays leaf senescence and enhances salt stress tolerance in rice. *J Pineal Res*, 59 (1): 91–101
- Liao C, Seebeck FP (2019). *In vitro* reconstitution of bacterial DMSP biosynthesis. *Angew Chem Int Ed Engl*, 58 (11): 3553–3556
- Liu H, Wang J, Liu J, et al (2021). Hydrogen sulfide (H₂S) signaling in plant development and stress responses. *Abiotech*, 2 (1): 32–63
- Liu W, Li RJ, Han TT, et al (2015). Salt stress reduces root meristem size by nitric oxide-mediated modulation of auxin accumulation and signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 168 (1): 343–356
- Llanes A, Bertazza G, Palacio G, et al (2013). Different sodium salts cause different solute accumulation in the halophyte *Prosopis strombulifera*. *Plant Biol (Stuttg)*, 15 Suppl 1: 118–125
- Ma N, Hu C, Wan L, et al (2017). Strigolactones improve plant growth, photosynthesis, and alleviate oxidative stress under salinity in rapeseed (*Brassica napus* L.) by regulating gene expression. *Front Plant Sci*, 81: 671
- Ma YY, Zhang YL, Lu J, et al (2009). Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress. *Afr J Biotechnol*, 8 (10): 2004–2010
- Magome H, Yamaguchi S, Hanada A, et al (2008). The DDF1 transcriptional activator upregulates expression of a gibberellin-deactivating gene, GA2ox7, under high-salinity stress in *Arabidopsis*. *Plant J*, 56 (4): 613–626
- Mahmood T, Abdullah M, Ahmar S, et al (2020). Incredible Role of osmotic adjustment in grain yield sustainability under water scarcity conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants (Basel)*, 9 (9): 1208
- Mansour MMF, Salama KHA, Allam HYH (2015). Role of the plasma membrane in saline conditions: lipids and proteins. *Bot Rev*, 81 (4): 416–451
- Mason MG, Jha D, Salt DE, et al (2010). Type-B response regulators ARR1 and ARR12 regulate expression of AtHKT1;1 and accumulation of sodium in *Arabidopsis* shoots. *Plant J*, 64 (5): 753–763
- Mishra P, Mishra V, Takabe T, et al (2016). Elucidation of salt-tolerance metabolic pathways in contrasting rice genotypes and their segregating progenies. *Plant Cell Rep*, 35 (6): 1273–1286
- Munne-Bosch S (2005). The role of alpha-tocopherol in plant stress tolerance. *J Plant Physiol*, 162 (7): 743–748
- Munne-Bosch S (2007). Alpha-tocopherol: a multifaceted molecule in plants. *Vitam Horm*, 76: 375–392
- Munns R (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 25 (2): 239–250
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 651–681
- Nadarajah KK (2020). ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *Int J Mol Sci*, 21 (15): 5208
- Nishiyama R, Watanabe Y, Leyva-Gonzalez MA, et al (2013). *Arabidopsis* AHP2, AHP3, and AHP5 histidine phosphotransfer proteins function as redundant negative regulators of drought stress response. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (12): 4840–4845
- Niu M, Xie J, Chen C, et al (2018). An early ABA-induced stomatal closure, Na⁺ sequestration in leaf vein and K⁺ retention in mesophyll confer salt tissue tolerance in *Cucurbita* species. *J Exp Bot*, 69 (20): 4945–4960
- Nouman W, Basra SMA, Yasmeen A, et al (2014). Seed priming improves the emergence potential, growth and antioxidant system of *Moringa oleifera* under saline conditions. *Plant Grow Regul*, 73 (3): 267–278
- Ozturk M, Turkyilmaz UB, Garcia-Caparrós P, et al (2021). Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiol Plant*, 172 (2): 1321–1335
- Parida AK, Das AB (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Saf*, 60 (3): 324–349
- Peng J, Li Z, Wen X, et al (2014). Salt-induced stabilization

- of EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in *Arabidopsis*. PLOS Genet, 10 (10): e1004664
- Phillips DA, Joseph CM, Maxwell CA (1992). Trigonelline and stachydrine released from alfalfa seeds activate NodD2 protein in *Rhizobium meliloti*. Plant Physiol, 99 (4): 1526–1531
- Pistocchi R, Antognoni F, Bagni N, et al (1990). Spermidine uptake by mitochondria of *Helianthus tuberosus*. Plant Physiol, 92 (3): 690–695
- Quilis J, Penas G, Messeguer J, et al (2008). The *Arabidopsis* AtNPR1 inversely modulates defense responses against fungal, bacterial, or viral pathogens while conferring hypersensitivity to abiotic stresses in transgenic rice. Mol Plant Microbe Interact, 21 (9): 1215–1231
- Rao YR, Ansari MW, Sahoo RK, et al (2021). Salicylic acid modulates ACS, NHX1, sos1 and HKT1;2 expression to regulate ethylene overproduction and Na⁺ ions toxicity that leads to improved physiological status and enhanced salinity stress tolerance in tomato plants cv. Pusa Ruby. Plant Signal Behav, 16 (11): 1950888
- Rapala-Kozik M, Kowalska E, Ostrowska K (2008). Modulation of thiamine metabolism in *Zea mays* seedlings under conditions of abiotic stress. J Exp Bot, 59 (15): 4133–4143
- Ren CG, Kong CC, Xie ZH (2018). Role of abscisic acid in strigolactone-induced salt stress tolerance in arbuscular mycorrhizal *Sesbania cannabina* seedlings. BMC Plant Biol, 18 (1): 74
- Rina B, Bharati G (1991). Polyamines in various rice (*Oryza sativa*) genotypes with respect to sodium chloride salinity. Physiol Plant, 4 (82): 575–581
- Sánchez-Nieto S, Enríquez-Arredondo C, et al (2011). Kinetics of the H⁺-ATPase from dry and 5-hours-imbibed maize embryos in its native, solubilized, and reconstituted forms. Mol Plant, 4 (3): 505–515
- Schobert B (1977). Is there an osmotic regulatory mechanism in algae and higher plants? J Theor Biol, 68 (1): 17–26
- Shalata A, Neumann PM (2001). Exogenous ascorbic acid (vitamin C) increases resistance to salt stress and reduces lipid peroxidation. J Exp Bot, 52 (364): 2207–2211
- Shan C, Mei Z, Duan J, et al (2014). OsGA2ox5, a gibberellin metabolism enzyme, is involved in plant growth, the root gravity response and salt stress. PLOS One, 9 (1): e87110
- Smirnoff N, Cumbes QJ (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. Phytochemistry, 28 (4): 1057–1060
- Sun F, Yu H, Qu J, et al (2020). Maize ZmBES1/BZR1-5 decreases ABA sensitivity and confers tolerance to osmotic stress in transgenic *Arabidopsis*. Int J Mol Sci, 21: 996
- Szymanska KP, Polkowska-Kowalczyk L, Lichocka M, et al (2019). SNF1-related protein kinases SnRK2.4 and SnRK2.10 modulate ROS homeostasis in plant response to salt stress. Int J Mol Sci, 20 (1): 143
- Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, et al (2018). A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. Nature, 556 (7700): 235–238
- Thalmann M, Pazmino D, Seung D, et al (2016). Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants. Plant Cell, 28 (8): 1860–1878
- Trinchant JC, Boscari A, Spennato G, et al (2004). Proline betaine accumulation and metabolism in alfalfa plants under sodium chloride stress. Exploring its compartmentalization in nodules. Plant Physiol, 135 (3): 1583–1594
- Tunc-Ozdemir M, Miller G, Song L, et al (2009). Thiamin confers enhanced tolerance to oxidative stress in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 151 (1): 421–432
- Umezawa T, Sugiyama N, Mizoguchi M, et al (2009). Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 106 (41): 17588–17593
- Valenzuela CE, Acevedo-Acevedo O, Miranda GS, et al (2016). Salt stress response triggers activation of the jasmonate signaling pathway leading to inhibition of cell elongation in *Arabidopsis* primary root. J Exp Bot, 67 (14): 4209–4220
- van Zelm E, Zhang Y, and Testerink C (2020). Salt tolerance mechanisms of plants. Annu Rev Plant Biol, 71: 403–433
- Verma V, Ravindran P, Kumar PP (2016). Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol, 16: 86
- Wang C, Yang Y, Wang H, et al (2016). Ectopic expression of a cytochrome P450 monooxygenase gene *PtCYP714A3* from *Populus trichocarpa* reduces shoot growth and improves tolerance to salt stress in transgenic rice. Plant Biotechnol J, 14 (9): 1838–1851
- Wang J, Qin H, Zhou S, et al (2020). The ubiquitin-binding protein OsDSK2a mediates seedling growth and salt responses by regulating gibberellin metabolism in rice. Plant Cell, 32 (2): 414–428
- Wasternack C, Song S (2017). Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription. J Exp Bot, 68 (6): 1303–1321
- Wei LJ, Deng XG, Zhu T, et al (2015). Ethylene is involved in brassinosteroids induced alternative respiratory pathway in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings response to abiotic stress. Front Plant Sci, 6: 982
- Wielandt AG, Pedersen JT, Falhof J, et al (2015). Specific activation of the plant P-type plasma membrane H⁺-ATPase by lysophospholipids depends on the autoinhibitory N- and C-terminal domains. J Biol Chem, 290 (26): 16281–16291
- Wilson RL, Kim H, Bakshi A, et al (2014). The ethylene

- receptors ETHYLENE RESPONSE1 and ETHYLENE RESPONSE2 have contrasting roles in seed germination of *Arabidopsis* during salt stress. *Plant Physiol*, 165 (3): 1353–1366
- Wu F, Chi Y, Jiang Z, et al (2020). Hydrogen peroxide sensor HPCA1 is an LRR receptor kinase in *Arabidopsis*. *Nature*, 578 (7796): 577–581
- Xie Y, Ling T, Han Y, et al (2008). Carbon monoxide enhances salt tolerance by nitric oxide-mediated maintenance of ion homeostasis and up-regulation of antioxidant defence in wheat seedling roots. *Plant Cell Environ*, 31 (12): 1864–1881
- Xu D, Tuyen DD (2012). Genetic studies on saline and sodic tolerances in soybean. *Breed Sci*, 61: 559–565
- Xu J, Li Y, Wang Y, et al (2008). Activation of MAPK kinase 9 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 283 (40): 26996–27006
- Yan J, Guan L, Sun Y, et al (2015). Calcium and ZmCCaMK are involved in brassinosteroid-induced antioxidant defense in maize leaves. *Plant Cell Physiol*, 56 (5): 883–896
- Yang G, Yu Z, Gao L, et al (2019a). SnRK2s at the crossroads of growth and stress responses. *Trends Plant Sci*, 24 (8): 672–676
- Yang Y, Guo Y (2018). Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. *New Phytol*, 217 (2): 523–539
- Yang Y, Han X, Ma L, et al (2021). Dynamic changes of phosphatidylinositol and phosphatidylinositol 4-phosphate levels modulate H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter activities to maintain ion homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress. *Mol Plant*, 14 (12): 2000–2014
- Yang Y, Wu Y, Ma L, et al (2019b). The Ca^{2+} sensor SCaBP3/CBL7 modulates plasma membrane H^+ -ATPase activity and promotes alkali tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 31 (6): 1367–1384
- Yang Y, Yao Y, Li J, et al (2022). Trehalose alleviated salt stress in tomato by regulating ROS metabolism, photosynthesis, osmolyte synthesis, and trehalose metabolic pathways. *Front Plant Sci*, 13: 772948
- Yin L, Liu JX, Tao JP, et al (2020). The gene encoding lycopene epsilon cyclase of celery enhanced lutein and beta-carotene contents and confers increased salt tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 157: 339–347
- Yu L, Nie J, Cao C, et al (2010). Phosphatidic acid mediates salt stress response by regulation of MPK6 in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 188 (3): 762–773
- Yu Y, Lv Y, Shi Y, et al (2018). The role of phyto-melatonin and related metabolites in response to stress. *Molecules*, 23 (8): 1887
- Zhang JY, Qu SC, Qiao YS, et al (2014). Overexpression of the *Malus hupehensis* *MhNPR1* gene increased tolerance to salt and osmotic stress in transgenic tobacco. *Mol Biol Rep*, 41 (3): 1553–1561
- Zhang L, Li Z, Quan R, et al (2011). An AP2 domain-containing gene, ESE1, targeted by the ethylene signaling component EIN3 is important for the salt response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 157 (2): 854–865
- Zhang M, Smith JA, Harberd NP, et al (2016). The regulatory roles of ethylene and reactive oxygen species (ROS) in plant salt stress responses. *Plant Mol Biol*, 91 (6): 651–659
- Zhang Y, Wang L, Liu Y, et al (2006). Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and Na^+/H^+ antiporter in the tonoplast. *Planta*, 224 (3): 545–555
- Zhao C, Zayed O, Yu Z, et al (2018a). Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115 (51): 13123–13128
- Zhao N, Zhu H, Zhang H, et al (2018b). Hydrogen sulfide mediates K^+ and Na^+ homeostasis in the roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species subjected to NaCl stress. *Front Plant Sci*, 91: 366
- Zhao Y, Dong W, Zhang N, et al (2014). A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 164 (2): 1068–1076
- Zheng J, Ma X, Zhang X, et al (2018b). Salicylic acid promotes plant growth and salt-related gene expression in *Dianthus superbus* L. (*Caryophyllaceae*) grown under different salt stress conditions. *Physiol Mol Biol Plants*, 24 (2): 231–238
- Zhifang G, Loescher WH (2003). Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimer. *Plant Cell Environ*, 26: 275–283
- Zhou J, Li Z, Xiao G, et al (2020). CYP71D8L is a key regulator involved in growth and stress responses by mediating gibberellin homeostasis in rice. *J Exp Bot*, 71 (3): 1160–1170
- Zhu JK (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Curr Opin Plant Biol*, 6 (5): 441–445
- Zhu T, Deng X, Zhou X, et al (2016a). Ethylene and hydrogen peroxide are involved in brassinosteroid-induced salt tolerance in tomato. *Sci Rep*, 6: 35392
- Zhu T, Deng XG, Tan WR, et al (2016b). Nitric oxide is involved in brassinosteroid-induced alternative respiratory pathway in *Nicotiana benthamiana* seedlings' response to salt stress. *Physiol Plant*, 156 (2): 150–163
- Zolla G, Heimer YM, Barak S (2010). Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots. *J Exp Bot*, 61 (1): 211–224