

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

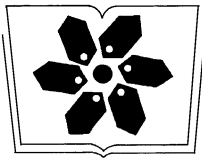
Acta Ecologica Sinica



第32卷 第1期 Vol.32 No.1 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 1 期

2012 年 1 月 (半月刊)

目 次

局域种群的 Allee 效应和集合种群的同步性	刘志广, 赵 雪, 张丰盘, 等 (1)
叶片毛尖对齿肋赤藓结皮凝结水形成及蒸发的影响	陶 冶, 张元明 (7)
长江口锋面附近咸淡水混合对浮游植物生长影响的现场培养	王 奎, 陈建芳, 李宏亮, 等 (17)
河流流量对流域下垫面特性的响应	田 迪, 李叙勇, Donald E. Weller (27)
中国中东部平原亚热带湿润区湖泊营养物生态分区	柯新利, 刘 曼, 邓祥征 (38)
基于氮磷比解析太湖苕溪水体营养现状及应对策略	聂泽宇, 梁新强, 邢 波, 等 (48)
滇池外海蓝藻水华爆发反演及规律探讨	盛 虎, 郭怀成, 刘 慧, 等 (56)
采伐干扰对华北落叶松细根生物量空间异质性的影响	杨秀云, 韩有志, 张芸香, 等 (64)
松嫩草原榆树疏林对不同干扰的响应	刘 利, 王 赫, 林长存, 等 (74)
天山北坡不同海拔梯度山地草原生态系统地上净初级生产力对气候变化及放牧的响应	周德成, 罗格平, 韩其飞, 等 (81)
草原化荒漠草本植物对人工施加磷素的响应	苏洁琼, 李新荣, 冯 丽, 等 (93)
自然和人工管理驱动下盐城海滨湿地景观格局演变特征与空间差异	张华兵, 刘红玉, 郝敬锋, 等 (101)
晋、陕、宁、蒙柠条锦鸡儿群落物种多样性对放牧干扰和气象因子的响应	周 伶, 上官铁梁, 郭东罡, 等 (111)
华南地区 6 种阔叶幼苗叶片形态特征的季节变化	薛 立, 张 柔, 奚如春, 等 (123)
河西走廊不同红砂天然群体种子活性相关性	苏世平, 李 毅, 种培芳 (135)
江西中南部红壤丘陵区主要造林树种碳固定估算	吴 丹, 邵全琴, 李 佳, 等 (142)
酸雨和采食模拟胁迫下克隆整合对空心莲子草生长的影响	郭 伟, 李钧敏, 胡正华 (151)
棉铃虫在 4 个辣椒品种上的寄主适合度	贾月丽, 程晓东, 蔡永萍, 等 (159)
烟草叶面积指数的高光谱估算模型	张正杨, 马新明, 贾方方, 等 (168)
不同作物田烟粉虱发生的时空动态	崔洪莹, 戈 峰 (176)
长期施肥对稻田土壤固碳功能菌群落结构和数量的影响	袁红朝, 秦红灵, 刘守龙, 等 (183)
新银合欢篱对紫色土坡地土壤有机碳固持的作用	郭 甜, 何丙辉, 蒋先军, 等 (190)
一株产漆酶土壤真菌 F-5 的分离及土壤修复潜力	茆 婷, 潘 澄, 徐婷婷, 等 (198)
木论喀斯特自然保护区土壤微生物生物量的空间格局	刘 璐, 宋同清, 彭晚霞, 等 (207)
岷江干旱河谷 25 种植物一年生植株根系功能性状及相互关系	徐 琨, 李芳兰, 苟水燕, 等 (215)
黄土高原草地植被碳密度的空间分布特征	程积民, 程 杰, 杨晓梅, 等 (226)
棉铃发育期棉花源库活性对棉铃对位叶氮浓度的响应	高相彬, 王友华, 陈兵林, 等 (238)
耕作方式对紫色水稻土有机碳和微生物生物量碳的影响	李 辉, 张军科, 江长胜, 等 (247)
外源钙对黑藻抗镉胁迫能力的影响	闵海丽, 蔡三娟, 徐勤松, 等 (256)
强筋与弱筋小麦籽粒蛋白质组分与加工品质对灌浆期弱光的响应	李文阳, 闫素辉, 王振林 (265)
专论与综述	
蛋白质组学研究揭示的植物根盐胁迫响应机制	赵 琪, 戴绍军 (274)
流域生态风险评估研究进展	许 妍, 高俊峰, 赵家虎, 等 (284)
土壤和沉积物中黑碳的环境行为及效应研究进展	汪 青 (293)
研究简报	
青藏高原紫穗槐主要形态特征变异分析	梁坤伦, 姜文清, 周志宇, 等 (311)
菊属与蒿属植物苗期抗蚜虫性鉴定	孙 娅, 管志勇, 陈素梅, 等 (319)
滨海泥质盐碱地衬膜造林技术	景 峰, 朱金兆, 张学培, 等 (326)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 332 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 36 * 2012-01



封面图说: 白鹭展翅为梳妆, 玉树临风巧打扮——这是大白鹭繁殖期时的美丽体态。大白鹭体羽全白, 身长 94—104cm, 寿命 20 多年。是白鹭中体型最大的。繁殖期的大白鹭常常在湿地附近的大树上筑巢, 翩翩飞舞吸引异性, 其繁殖期背部披有蓑羽, 脸颊皮肤从黄色变成兰绿色, 嘴由黄色变成绿黑色。大白鹭是一个全世界都有它踪迹的广布种, 一般单独或成小群, 在湿地觅食, 以小鱼、虾、软体动物、甲壳动物、水生昆虫为主, 也食蛙、蝌蚪等。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201011181639

赵琪,戴绍军. 蛋白质组学研究揭示的植物根盐胁迫响应机制. 生态学报, 2012, 32(1): 0274-0283.

Zhao Q, Dai S J. Salt-responsive mechanisms in the plant root revealed by proteomic analyses. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(1): 0274-0283.

蛋白质组学研究揭示的植物根盐胁迫响应机制

赵 琪, 戴绍军*

(东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要:植物根是感知外界盐胁迫信号的首要器官。近年来,人们利用高通量的差异表达蛋白质组学技术,分析了水稻(*Oryza sativa*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、大豆(*Glycine max*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、小麦(*Triticum aestivum*)、木槵(*Bruguiera gymnorhiza*)和匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)等植物根应答盐胁迫过程中蛋白质组的动态变化特征。通过整合植物根响应盐胁迫蛋白质组学研究结果,揭示了植物根部响应盐胁迫的多种调节机制,包括:利用多种信号通路与蛋白质磷酸化/去磷酸化感知并传递盐胁迫信号;通过膜蛋白与转运蛋白调节离子吸收/外排与区室化;通过抗氧化酶系统活性清除活性氧,并通过合成多种渗透调节物质与防御物质减轻细胞受到的伤害;通过改变参与糖类与能量代谢相关酶的表达调节能量代谢水平;通过细胞骨架动态重塑保持正常的细胞结构、物质运输与信息传递;通过转录、翻译与翻译后调控调节各种蛋白质的动态变化与相互作用;通过调控各种基础代谢与次生代谢水平保持细胞结构与代谢状态正常。

关键词:植物;根;盐胁迫;蛋白质组学

Salt-responsive mechanisms in the plant root revealed by proteomic analyses

ZHAO Qi, DAI Shaojun*

Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University, Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Harbin 150040, China

Abstract: The root is the primary site for sensing salt signals in plants. In recent years, high-throughput proteomic analyses have identified proteins that are differentially expressed under salt treatment in the roots of various plants, including rice (*Oryza sativa*), *Arabidopsis thaliana*, soybean (*Glycine max*), barley (*Hordeum vulgare*), wheat (*Triticum aestivum*), and *Bruguiera gymnorhiza*. These studies have characterized the dynamic changes in the root proteome under salt treatment. This paper gives an overview of the mechanisms of salt adaptation in the root, as determined from recent research on the salt-responsive proteome. These intricate mechanisms consist of multiple biological processes, including (i) perception and transmission of the salt signal by signal transduction pathways, for example, the Ca^{2+} signaling transduction pathway, which includes G proteins, small GTPases, and several kinds of Ca^{2+} -binding proteins; (ii) ion uptake/exclusion and compartmentalization via the actions of membrane proteins such as the vacuolar-type H^{+} -ATPase—the dominant H^{+} pump at the endomembrane of most plant cells; (iii) detoxification of reactive oxygen species by antioxidant enzymes (e. g., superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, catalase, and peroxidase); (iv) alterations in the expressions of key enzymes involved in carbohydrate and energy metabolism (e. g., enzymes in the tricarboxylic acid cycle and glycolysis pathway); (v) remodeling of the cytoskeleton (e. g., actin and tubulin) to maintain cell structure and function; (vi) diverse protein expression and interaction patterns regulated at the transcriptional, translational, and post translational levels; and (vii) maintenance of cellular homeostasis via coordination between primary and secondary metabolism, for example, the

基金项目:国家自然科学基金项目(31071194);黑龙江省杰出青年科学基金项目(JC201011);中央高校基本科研业务费专项资金(DL11EA01)

收稿日期:2010-11-18; **修订日期:**2011-03-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: daishaojun@hotmail.com

assimilation of ammonium.

Key Words: plant; root; salt-responsive; proteomics

土壤盐碱化是影响全球农业生产最主要的因子之一,据推测,到 2050 年全球盐碱化耕地的比例可能达到 50%^[1-3]。因此,研究植物耐盐机制与提高作物耐盐性成为许多研究者关注的焦点问题。盐胁迫通常会对植物造成离子失衡、氧化胁迫与渗透胁迫等伤害,盐浓度过高甚至会导致植物死亡^[4-6]。在适应盐胁迫过程中,植物逐渐进化出离子选择性吸收/外排^[7-8]、Na⁺区室化^[9-11]、利用抗氧化系统解毒^[12-13],以及积累渗透保护物质^[14]等一系列代谢机制和网络调控体系。

植物根部是应对盐胁迫的首要部位,根部对 Na⁺的选择性吸收/外排和区室化对植物响应盐胁迫具有重要作用。已有的植物生理生态学与分子生物学研究表明,部分 Na⁺通过依赖电压的非选择性阳离子通道或 Na⁺转运蛋白进入根部,但多数 Na⁺可能被质膜 Na⁺/H⁺反向转运蛋白或 Na⁺-ATP 酶泵回培养介质中。根部细胞内的部分 Na⁺通过液泡 Na⁺/H⁺反向转运蛋白被分隔在液泡中,其余 Na⁺则通过木质部运送至地上部分^[9-10]。然而,目前人们对植物根部应答盐胁迫的精细调控机制还不清楚。已有的转录组学分析虽然为揭示植物根响应盐胁迫网络调控机制提供了一些重要信息^[15-18],但是由于存在 mRNA 可变剪切与蛋白质翻译后修饰等过程,细胞中 mRNA 的水平并不能全面代表蛋白质的表达水平与状态,因此在蛋白质水平研究植物根响应盐胁迫机制非常必要^[19-21]。近年来,植物根部应对盐胁迫的蛋白质组学研究为我们在整体、动态与网络水平上深入认识植物根部的盐胁迫响应机制提供了重要信息。目前,人们已经得到蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)^[22]、木薯(*Manihot esculenta*)^[23]、水稻(*Oryza sativa*)^[24]、白羽扇豆(*Lupinus albus*)^[25]、甘蓝型油菜(*Brassica napus*)^[26]根,以及大豆(*Glycin max*)根毛^[27]和人参(*Panax ginseng*)毛状根^[28]的蛋白质表达谱,共鉴定得到 2324 种蛋白质。同时,人们还得到了 NaCl 胁迫条件下水稻^[29-34]、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[35]、大豆^[36-37]、大麦(*Hordeum vulgare*)^[38]、小麦(*Triticum aestivum*)^[39]、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)^[40]与匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)^[41]根的差异蛋白质表达谱,共鉴定了 395 种盐胁迫响应差异表达蛋白质。本文通过整合分析上述植物在应对各种处理强度(0—200 mmol/L NaCl, 0—28 d)盐胁迫根部蛋白质表达模式的变化特征,系统总结了根部参与信号转导、膜与转运、胁迫与防御、糖类与能量代谢、细胞骨架、转录与蛋白质代谢等过程的蛋白质表达特征,为全面理解植物应答盐胁迫的代谢调控机制提供了线索。

1 G 蛋白与蛋白质磷酸化参与盐胁迫信号转导

盐胁迫条件下,细胞外 Na⁺通过与 G 蛋白偶联受体结合启动磷脂酰肌醇信号通路^[42],动员细胞内钙库中的 Ca²⁺释放到细胞质中,从而激活/抑制各种钙结合蛋白、酶或转运系统来应对盐胁迫(图 1)。小 G 蛋白具有与 G 蛋白相似的功能,参与多种应答胁迫的信号转导过程^[43]。人们利用蛋白质组学技术发现一些与 Ca²⁺信号途径有关的 G 蛋白、小 G 蛋白、钙结合蛋白(钙调蛋白、钙网蛋白)在盐胁迫条件下表达丰度发生变化。如在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下,小麦根中的 G 蛋白表达上调^[39]。同时,盐胁迫下水稻根中的 Rab5B 与小 GTP 结合蛋白,以及拟南芥根中的小 Ras 类 GTP 结合蛋白表达量上调^[31-32, 35]。然而,盐胁迫下水稻根中的钙调蛋白、钙网蛋白与钙网蛋白前体,以及拟南芥根中的液泡钙结合蛋白相关蛋白表达丰度下调^[30, 34-35]。与之相反,水稻根中的一种钙结合蛋白(gi 78707963)和质膜相关的 DREPP 类蛋白(C 端含有富含谷氨酸的 Ca²⁺结合位点),以及拟南芥根中的钙网蛋白表达量都上调^[30, 34-35]。由此表明,盐胁迫条件下,植物通过 G 蛋白(小 G 蛋白)表达量的变化调节对细胞外 Na⁺信号的接收,从而改变细胞质中 Ca²⁺浓度,并通过钙结合蛋白表达丰度变化,调整 Ca²⁺/钙结合蛋白复合体的表达模式,同时调节特异靶蛋白(如蛋白激酶等)的磷酸化程度,从而调控信号的放大程度或传递路径(图 1)。除 G 蛋白偶联受体外,乙烯受体(如拟南芥中的 ETR1、NTHK1)也可能参与盐胁迫信号的应答^[44],Wang 等^[39]发现小麦盐敏感品种 Jinan177 根中乙烯受体表达量的上调程度高于小麦耐盐品种 Shanrong No. 3,并推测这是 Jinan177 对盐敏感的原因之一。

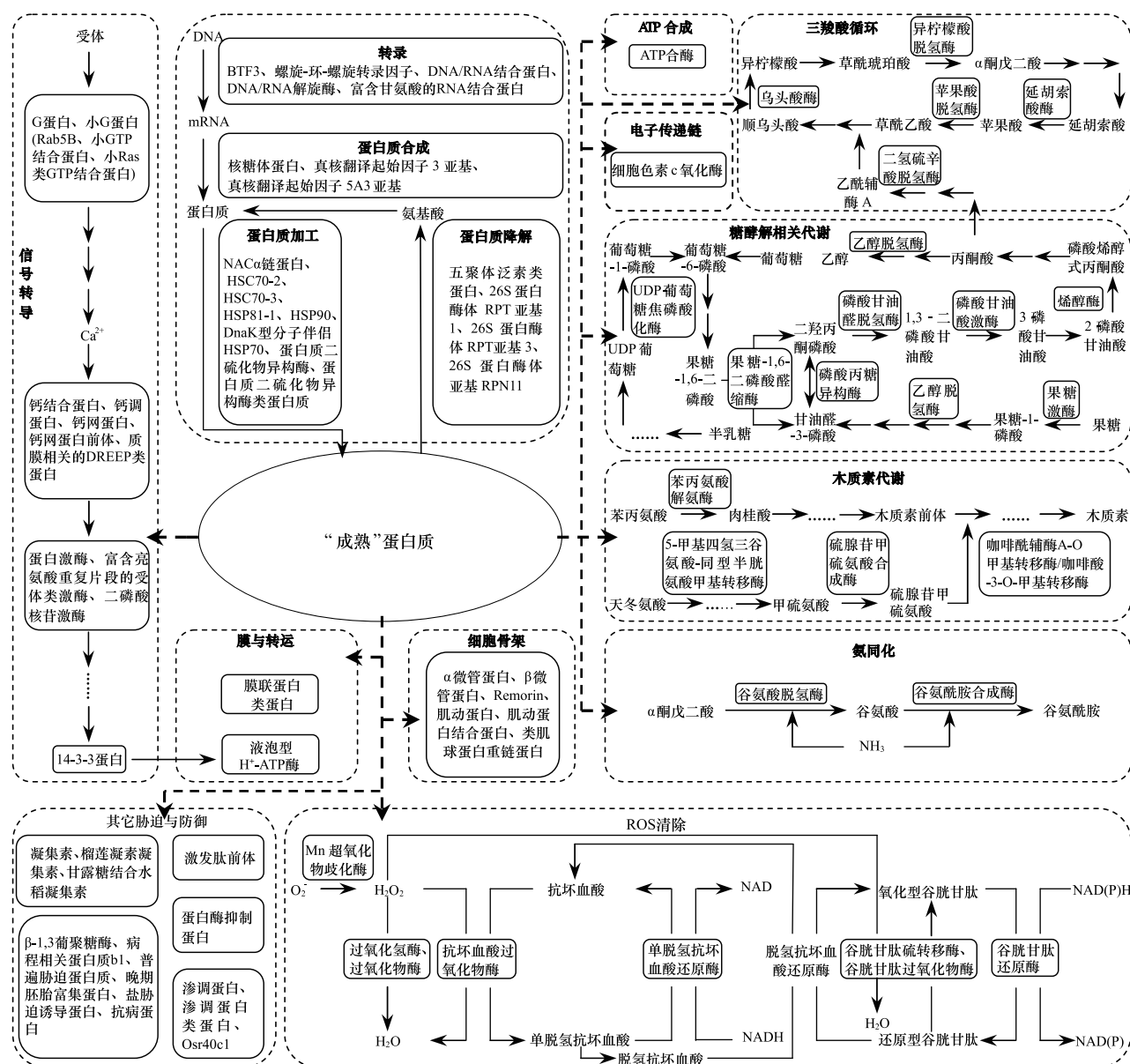


图1 植物根中盐胁迫应答蛋白质参与的代谢途径

Fig. 1 The salt-responsive signaling and metabolic pathway in root of plants revealed by proteomics researches

通过蛋白激酶/蛋白磷酸酶调节的蛋白质磷酸化/去磷酸化过程是细胞内信号放大与传递的主要途径之一,此过程在植物应对盐胁迫过程中具有重要作用^[11](图1)。Cheng等^[30]利用蛋白质组学技术发现,150 mmol/L NaCl处理48 h后的水稻根中一种富含亮氨酸重复片段的受体类激酶(LRR-RLK)表达上调。此酶构成了受体类激酶的最大家族,分子遗传学研究表明,其在植物信号传递过程中起重要作用^[45-46]。同时,200 mmol/L NaCl胁迫下,匍匐剪股颖根中的二磷酸核苷激酶(NDPK)表达量上调^[41]。该酶可以利用ATP来维持细胞内CTP、GTP及UTP的水平,也参与由H₂O₂导的有丝分裂原激活蛋白激酶信号转导途径^[47]。已有研究表明NDPK表达丰度上调与植物响应盐胁迫有关^[48]。此外,Chitteti等^[32]发现盐胁迫条件下水稻根中的一种蛋白激酶(NP921616)发生磷酸化且表达丰度下降,此酶很可能起到了应对盐胁迫信号开关的作用。

此外,14-3-3蛋白也参与了植物响应盐胁迫的信号转导过程。14-3-3蛋白通过与质膜H⁺-ATP酶的C端相互作用,正向调节其活性,从而控制细胞跨膜电化学梯度、离子运输与胞内pH值(图1)。100 mmol/L NaCl胁迫2周的水稻根中两种14-3-3类蛋白(GF14a与GF14b)表达丰度上调^[33]。同样,小麦根中的14-3-3类蛋

白 A 经盐胁迫处理后表达量也上调^[39]。然而,150 mmol/L NaCl 处理 48 h 水稻根中的 14-3-3 蛋白下调^[30]。由此可见,不同植物通过 14-3-3 家族成员表达模式的变化应对不同强度的盐胁迫。

2 液泡型 H⁺-ATP 酶等膜与转运蛋白参与离子区室化

过多的盐离子会造成植物体内的离子失衡。植物的 Na⁺调节机制主要包括在质膜型和液泡型 H⁺-ATP 酶提供的质子驱动力下,利用质膜 Na⁺/H⁺反向转运蛋白将 Na⁺排出细胞外,同时/或者依赖于液泡膜 Na⁺/H⁺反向转运蛋白将 Na⁺泵入液泡来实现离子区室化^[9-11]。对盐胁迫条件下植物根的蛋白质组学分析为此机制提供了证据(图 1)。在 150 mmol/L NaCl 胁迫 48 h 的水稻幼苗根中,液泡型 H⁺-ATP 酶的表达量上升^[30]。同时,人们发现盐胁迫条件下,液泡型 H⁺-ATP 酶在耐盐性强的品种根中表达量更高。例如,具有相对高耐盐性的小麦 Shanrong No. 3 品种和匍匐翦股颖 Penn-A4 品种分别比相对低耐盐性的小麦 Jinan 177 品种和匍匐翦股颖 Penncross 品种根中的液泡型 H⁺-ATP 酶表达量高^[39, 41]。此外,水稻根中的膜联蛋白类蛋白(gi 125541169)表达丰度上调^[34]。膜联蛋白是一类依赖钙的膜结合蛋白质家族成员,在植物细胞适应渗透胁迫过程中可能作为离子通道而发挥作用^[49]。

3 多种防御机制参与抗氧化胁迫与渗透调节

3.1 抗氧化酶系统解除 ROS 毒性

盐胁迫通常伴随着活性氧(ROS)的过量积累^[50-52]。ROS 包括超氧阴离子自由基(O₂⁻)、过氧化氢(H₂O₂)、单线态氧(¹O₂)及羟自由基(·OH),它们的过量积累会对植物体内的蛋白质、DNA 与脂质等造成氧化损伤^[53]。为了在盐胁迫条件下维持体内稳态,植物利用酶与非酶系统来清除这些毒性物质。超氧化物歧化酶(SOD)可以催化超氧阴离子自由基的歧化反应,使其转变为H₂O₂和 H₂O,它构成了植物细胞抵御 ROS 的第一道防线^[54]。用 NaCl 处理拟南芥和匍匐翦股颖后,两者根中的 Mn SOD 表达量都上调^[35, 41](图 1)。此外,150 mmol/L NaCl 胁迫下拟南芥根中具有 SOD 活性的萌发素类蛋白(Germin-like protein)表达也上调^[35]。抗坏血酸过氧化物酶(APX)利用抗坏血酸(AsA)作为电子供体,可以将H₂O₂还原为 H₂O,在此过程中,AsA 被氧化为单脱氢抗坏血酸(MDA)。单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)可催化 MDA 的还原,从而实现 AsA 的再生。此外,MDA 还可自发地转变为脱氢抗坏血酸(DHA),脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)可以利用还原型谷胱甘肽(GSH)作为电子供体将 DHA 还原为 AsA,而氧化后的 GSH 又可通过谷胱甘肽还原酶(GR)的作用发生还原反应,从而完成 AsA-GSH 循环^[13, 55](图 1)。研究发现,50—250 mmol/L NaCl 胁迫(6h—14d)促进了水稻、大麦、小麦及拟南芥根中 APX、MDAR 及 GR 的表达^[34-35, 38-39]。除了 APX 可以清除过量的H₂O₂外,过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)以及谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)在解除H₂O₂毒性过程中也具有重要作用(图 1)。与 APX 不同的是,CAT 不需要底物的参与可直接将H₂O₂还原为 H₂O^[12-13],而 POD 则通过催化酚类化合物、木质素前体及生长素等多种底物来还原 H₂O₂^[56-57],此外,GPX 需要还原型 GSH 的参与才能完成H₂O₂的还原反应^[12-13]。植物体内的谷胱甘肽硫转移酶(GST)是一种多功能酶,在氧化胁迫过程中具有 GPX 活性,可以利用谷胱甘肽作为底物将H₂O₂还原为 H₂O^[58-60](图 1)。在盐胁迫条件下,拟南芥根中的 GPX、GST 和 POD,水稻根中的 CAT、GST 和 POD,大麦根中的 GST 与匍匐翦股颖根中的 POD 表达量都上调^[29, 31-32, 35, 38, 41]。在 100—150 mmol/L NaCl 胁迫下,水稻根中的 1,4-苯醌还原酶表达上调^[30, 33]。这种酶催化醌类物质及其它几种电子受体的双电子还原反应,可以减轻植物受到的氧化胁迫伤害^[61-63]。由此可见,植物可以通过多种抗氧化酶与抗氧化剂的上调来应对盐胁迫造成的氧化损伤。

3.2 渗透蛋白与 Osr40c1 参与渗透调节过程

盐胁迫条件下,植物通过合成渗透调节物质保持体内外渗透平衡和膜系统完整性。拟南芥根中的渗透蛋白类蛋白(gi 21537409),以及木榄根中的渗透蛋白在盐胁迫初期表达量显著上调^[35, 40](图 1)。这表明,渗透蛋白对于应对盐胁迫初期的渗透胁迫具有重要作用。此外,盐胁迫下水稻根质膜上的 Osr40c1 表达也上调^[30, 34]。Osr40c1 是植物体内响应 ABA 与盐胁迫的一种 40 kDa 蛋白质^[64],其上调可能在根适应高渗环境过程中发挥重要作用(图 1)。

3.3 其它防御相关蛋白质

除了上述防御机制外,蛋白质组学研究还发现其它一些重要的防御相关蛋白质,主要包括:(1)植物凝集素(图1)。植物凝集素既可以参与植物防御反应,也可以作为含氮和硫的植物贮藏蛋白。150 mmol/L NaCl 胁迫条件下,拟南芥根中的榴莲凝素凝集素(Jacalin lectin)家族蛋白、水稻根中的甘露糖结合水稻凝集素(Mannose-binding rice lectin)表达都上调^[32, 35]。然而,100 mmol/L NaCl 处理 72 h 后,大豆根中凝集素表达丰度下调^[36]。由此可见,不同物种在不同盐胁迫强度下,利用凝集素应对胁迫的机制存在差异;(2)激发肽(Elicitor peptide)前体(图1)。NaCl 引起的离子损伤诱导了植物体内激发肽的表达,从而促进植物防御(特别是损伤修复)过程。比如,大豆根中激发肽前体在 100 mmol/L NaCl 胁迫时表达上调^[36];(3)蛋白酶抑制蛋白(图1)。蛋白酶抑制蛋白可以抑制从受损伤的液泡中释放出来的蛋白酶的活性,从而减弱它们对胞内蛋白质的降解作用。在 100 mmol/L NaCl 胁迫 72 h 时,大豆根中的蛋白酶抑制蛋白表达丰度下调,表明这种大豆品种对盐胁迫的适应能力较弱^[36];(4)其它胁迫相关蛋白质(图1)。水稻根中 β -1,3 葡聚糖酶、病程相关蛋白质 b1 (gi 33440014)、普遍胁迫蛋白质(Universal stress protein) (gi 115488992)与晚期胚胎富集蛋白(LEA)在盐胁迫下表达丰度上调,这可能有助于提高植物耐盐性^[31, 34]。其中,LEA 的抗盐功能已经被证实,过表达 LEA 基因 *HVA1* 的转基因水稻具有更强的耐盐性^[65]。水稻根中的盐胁迫诱导蛋白(gi 109940164)与抗病蛋白(gi 75331439)在盐胁迫条件下表达丰度也上调,其中,盐胁迫诱导蛋白还发生了磷酸化修饰^[32]。

4 糖类与能量代谢相关酶维持正常代谢水平

植物通过主动或被动地调节参与糖类与能量代谢(三羧酸循环、糖酵解途径等)相关酶的表达来应对盐胁迫^[29, 39]。主要包括:(1)三羧酸循环相关酶类表达量变化(图1)。经 150 mmol/L NaCl 处理 6 h 后,拟南芥根中参与三羧酸循环的异柠檬酸脱氢酶、延胡索酸酶,以及苹果酸脱氢酶的表达量都下调,48 h 后乌头酸酶的表达量也下调^[35]。相反,经 150 mmol/L NaCl 胁迫处理 48 h 后,水稻根中的乌头酸酶表达量却上调^[34]。此外,在同种植物的不同品种中,这些酶应对盐胁迫时的表达水平并不一致。经盐胁迫处理后,小麦盐敏感品种 Jinan177 根中的乌头酸酶表达量上升,而耐盐品种 Shanrong No. 3 根中的乌头酸酶表达量却下降^[39]。另外,虽然异柠檬酸脱氢酶在耐盐性较强的匍匐剪股颖 Penn-A4 品种根中表达量没有变化,但在耐盐性较弱的 Penncross 品种根中却下调^[41]。(2)不同植物根中参与糖酵解的酶在应对盐胁迫时变化趋势各异(图1)。经 200 mmol/L NaCl 处理的小麦根中,多种参与糖酵解途径的酶,如果糖-1,6-二磷酸醛缩酶、磷酸丙糖异构酶、磷酸甘油醛脱氢酶、磷酸甘油酸激酶,以及烯醇酶的表达丰度都上调^[39]。水稻根中的磷酸丙糖异构酶表达丰度也上调^[29, 32],但果糖-1,6-二磷酸醛缩酶、磷酸甘油醛脱氢酶及烯醇酶却下调^[29-30, 32, 34-35]。此外,盐胁迫处理时,匍匐剪股颖 Penncross 根中的磷酸甘油酸激酶与烯醇酶,以及拟南芥根中的烯醇酶表达量都下调^[35, 41]。(3)其它参与糖类与能量代谢的酶也受到盐胁迫的影响(图1)。经 NaCl 胁迫后的拟南芥与小麦根中的 ATP 合酶表达上调^[35, 39]。ATP 合酶是生物体能量转换的核心酶,是合成能源物质 ATP 的关键装置。ATP 合酶的上调表明植物在逆境中可能通过增加产能来抵御盐胁迫对其造成的伤害。小麦与匍匐剪股颖根中的二氢硫辛酸脱氢酶表达丰度也上调,此酶是丙酮酸脱氢酶复合体的成员,能够催化二氢硫辛酰胺氧化为硫辛酰胺^[39, 41]。此外,盐胁迫条件下大豆根中的果糖激酶,小麦根中的乙醇脱氢酶,以及水稻根中的细胞色素 c 氧化酶表达丰度也都上调^[29, 36, 39]。果糖激酶与乙醇脱氢酶都参与果糖进入糖酵解途径之前的转变过程。细胞色素 c 氧化酶则是呼吸链的末端酶,能够氧化细胞色素 c,将电子转移给分子氧,从而形成水,它的上调可能有利于植物在胁迫条件下通过呼吸链产能^[29]。相反,水稻根中的 UDP 葡萄糖焦磷酸化酶与拟南芥根中乙醇脱氢酶的表达量却下调^[29, 35]。UDP 葡萄糖焦磷酸化酶参与半乳糖进入糖酵解途径之前的转变过程。

5 通过细胞骨架动态重塑调整细胞结构

细胞骨架对于维持细胞结构,以及细胞内外物质运输、能量转换、信息传递和细胞运动与分裂等过程具有重要作用。植物通过调节微管和微丝的解聚与再聚合来形成新的细胞骨架网络,这是应对渗透胁迫的重要方式之一^[66-67]。蛋白质组学研究发现在盐胁迫下一系列细胞骨架相关蛋白质表达发生变化,主要包括:(1)微

管蛋白表达呈动态变化(图1)。 α 微管蛋白和 β 微管蛋白是微管装配的亚基,二者具有相似的三维结构,能够紧密地结合形成二聚体。200 mmol/L NaCl 胁迫处理后,盐敏感型小麦 Jinan177 根中的 α 微管蛋白表达上调^[39]。150 mmol/L NaCl 处理下拟南芥根中的 α 微管蛋白表达丰度也上调,而 β 微管蛋白则呈现下调趋势^[35]。(2)肌动蛋白在不同的盐胁迫条件下表达模式也发生变化(图1)。150 mmol/L NaCl 处理 24 h 后的水稻根肌动蛋白表达量上调^[32],但在 150 mmol/L NaCl 处理 6 h 后的拟南芥根中的肌动蛋白表达量却下调^[35]。另外,盐胁迫导致小麦与匍匐翦股颖耐盐品种根中肌动蛋白的表达丰度下调,但对盐敏感品种并没有显著影响^[39, 41]。(3)肌动蛋白结合蛋白(ABP)在肌动蛋白骨架重塑过程中起关键作用(图1)。水稻根中的 ABP 与许多植物中的肌动蛋白解聚因子(ADF)具有很高的同源性^[29]。例如,水稻 ABP 与小麦 ADF 具有 76% 的氨基酸序列相似性。因此,它在水稻中可能代表了一种新的 ADF。ADF 可以通过促进肌动蛋白丝的解聚来调节肌动蛋白骨架的动态组织^[68]。而盐胁迫条件下水稻根中 ADF 水平上升,可能会导致肌动蛋白丝的解聚,同时还能促进钾离子通过内向整流钾离子通道,帮助植物体恢复离子稳态。(4)肌球蛋白家族成员通过将 ATP 转化成机械能来运送细胞内的小泡、线粒体、溶酶体、染色体和其它细胞骨架纤维等多种细胞器(物质)(图1)。水稻根质膜相关的一种肌球蛋白重链蛋白(Myosin heavy chain-like)在 150 mmol/L NaCl 处理 48 h 后表达量上调^[30],这可能会促进质膜对来自细胞壁的胁迫信号的敏感性,并促进盐胁迫下细胞内的物质运输。(5)Remorin 属于植物特异的脂筏相关丝状蛋白质超家族,能够在体内形成寡聚的丝状结构,可能与细胞骨架和/或膜骨架有关(图1)。经 150 mmol/L NaCl 处理 48 h 后,水稻根质膜上 Remorin 1 蛋白质表达量上调^[30]。此外,用 100 mmol/L NaCl 处理 2 周的水稻根质膜上的 Remorin 1 蛋白质表达丰度也上调^[33]。Remorin 的上调可能有助于保持细胞的完整性,或作为胁迫/发育过程中信号传导的脚手架^[69-70]。

6 转录调控是植物应对盐胁迫的重要环节

由于受到现有蛋白质组学技术灵敏度的限制,只能检测到少量应答盐胁迫的转录调控相关蛋白质(图1)。小麦根中的转录因子 BTF3 在 200 mmol/L NaCl 胁迫下表达上调^[39],并且拟南芥根中与 BTF3 同源的两种含新生多肽相关复合体(NAC)结构域的蛋白质(gi 21537065 和 gi 15220876)在盐胁迫下表达量也上调^[35]。BTF3 含有一个 NAC 结构域,可能通过调节 RNA 聚合酶 II 的表达来应答盐胁迫。此外,100 mmol/L NaCl 处理 3 d 后,大豆根中的螺旋-环-螺旋(bHLH)转录因子超家族成员(AC142095)表达丰度上调^[36]。bHLH 蛋白质在转录网络中具有重要的调控作用,控制着从细胞增殖到种系建立等多个过程^[71]。这表明,植物通过上游转录因子表达量的改变来调控多个盐响应基因的表达。此外,盐胁迫也会诱导 DNA/RNA 结合蛋白表达。小麦耐盐品种 Shanrong No. 3 根中的 DNA/RNA 解旋酶在盐胁迫下表达上调^[39],此酶含有 DEAD-box RNA 解旋酶家族类结构域,对植物的胁迫耐受能力具有重要作用^[72]。盐胁迫下拟南芥根中富含甘氨酸的 RNA 结合蛋白(GRP)表达丰度上调^[35]。GRP 通常在维管组织中积累,可在转录后水平上调控基因表达,是植物防御机制的重要部分^[73]。

7 盐胁迫响应的蛋白质翻译与翻译后调控呈多样化

盐胁迫条件下,拟南芥、水稻、小麦与匍匐翦股颖根中参与蛋白质合成、加工与降解的蛋白质表达丰度或磷酸化水平发生改变,且存在物种间多样的变化模式(图1)。在 150 mmol/L NaCl 胁迫下的拟南芥根中,参与蛋白质合成(如核糖体蛋白和真核翻译起始因子 3 亚基)、蛋白质正确折叠或阻止新生/损伤蛋白质降解(如 NAC α 链蛋白、线粒体 HSC70-2 和蛋白质二硫化物异构酶)、蛋白质降解(如 26S 蛋白酶体亚基 RPN11)等过程的蛋白质表达丰度都下调^[35]。这表明,这些蛋白质参与的多肽链合成与延伸、新生蛋白质(多肽)的分选/转运^[74]、多肽正确折叠、受胁迫损伤蛋白质的降解等决定蛋白质合成与命运的关键生物学过程都受到了盐胁迫的影响。与之相反,水稻根在经受短时间(少于 24 h)150 mmol/L NaCl 处理后,核糖体蛋白 S29、DnaK 型分子伴侣 HSP70 表达丰度上调并被磷酸化^[32]。而 100 mmol/L NaCl 处理 2 周后,水稻根中蛋白质二硫化物异构酶类蛋白质表达丰度也上调^[33]。

同一物种具有不同抗性的品种在应对盐胁迫时的蛋白质合成/周转的策略也存在差异。在 200 mmol/L

NaCl 胁迫下, 匍匐翦股颖耐盐品种 Penn-A4 与盐敏感品种 Penncross 相比, 根中参与蛋白质折叠的 HSP90 和 HSP81-1 下调较少, 而且参与蛋白质降解的五聚体泛素类蛋白表达下调^[41]。这表明, 耐盐品种通过调整蛋白质折叠状态、减少蛋白质降解来保护蛋白质分子, 从而应对盐胁迫。此外, 在 200 mmol/L NaCl 处理 24 h 后, 两种小麦 (Jinan177 和 Shanrong No. 3) 根中的细胞质 HSC70-3、26S 蛋白酶体 RPT 亚基 1, 以及 26S 蛋白酶体 RPT 亚基 3 表达丰度都上调^[39]。这表明小麦可能通过提高蛋白质周转速率来应对盐胁迫。盐胁迫下, Jinan177 根中的真核翻译起始因子 5A3 亚基蛋白不表达, 而在 Shanrong No. 3 根中该蛋白质表达下调^[39]。此蛋白质下调或抑制可能是盐胁迫下细胞衰老的标志^[75]。由此可见, Shanrong No. 3 可能比 Jinan177 具有更强的抗衰老能力。

8 氮同化作用与木质素代谢发生变化

8.1 氮同化作用增强

盐胁迫导致植物体内氨的大量积累, 植物可以通过增强氮同化作用来清除体内多余的氨^[34]。谷氨酰胺合成酶 (GS)-谷氨酸合酶 (GOGAT) 循环是高等植物体内氮同化的主要途径^[76]。其中, GS 可以催化谷氨酸与游离的氨合成谷氨酰胺, 为植物体内所有含氮化合物包括渗透保护物脯氨酸的生物合成提供氮源。然而, 当植物体内氨浓度过高时, 谷氨酸脱氢酶 (GDH) 则可催化氨与 α 酮戊二酸合成谷氨酸, 从而完成氨的同化作用^[77-78]。蛋白质组学研究表明, 不同植物根中的氮同化酶在应对盐胁迫时具有不同的表达模式 (图 1)。在 150 mmol/L NaCl 处理 48 h 的水稻幼苗根中 GS 表达丰度下调, 但 GDH2 表达丰度上调^[29, 34]。与之相似, 200 mmol/L NaCl 处理 4 d 的小麦根中 GDH 的表达量也上调^[39]。这表明, 盐胁迫可能抑制植物根中的 GS-GOGAT 循环, 导致植物体内积累过量的氨, 从而启动 GDH 途径, 将过量氨转化为有机含氮物。然而, 拟南芥根中的 GS 与 GDH 在 150 mmol/L NaCl 处理 6 h 后表达丰度下调, 48 h 后上调。这表明, 在盐胁迫初期拟南芥根内的两条氮同化途径都被抑制, 随着胁迫的持续, 植物逐渐适应盐胁迫环境, 并通过上调氮同化酶的表达量来清除体内过多的氨。

8.2 木质素代谢相关酶表达模式改变

盐胁迫条件下, 植物通过增加细胞壁的木质化程度来防止因失水和膨压降低而引起的细胞壁塌陷^[29, 79]。在木质素生物合成的苯丙烷途径中, 苯丙氨酸解氨酶参与苯丙氨酸的脱氨作用。此外, 由硫腺苷甲硫氨酸合成酶催化甲硫氨酸与 ATP 合成的硫腺苷甲硫氨酸, 可以为木质素单体提供甲基^[29], 其中, 5-甲基四氢三谷氨酸-同型半胱氨酸甲基转移酶 (5-methyltetrahydropteroyltriglutamate-homocysteine methyltransferase) 参与甲硫氨酸的合成^[33]。而木质素单体的甲基化过程则由咖啡酰辅酶 AO-甲基转移酶、咖啡酸-3-O-甲基转移酶催化完成。在 100—150 mmol/L NaCl 处理 24 h—2 周的水稻根中, 除 5-甲基四氢三谷氨酸-同型半胱氨酸甲基转移酶的表达量上调以外, 其它参与木质素合成的蛋白质 (苯丙氨酸解氨酶、硫腺苷甲硫氨酸合成酶、咖啡酰辅酶 AO-甲基转移酶与咖啡酸-3-O-甲基转移酶) 表达丰度都下调^[29, 34] (图 1)。同样, 在 150 mmol/L NaCl 处理 6 h 与 48 h 的拟南芥根中硫腺苷甲硫氨酸合成酶表达丰度也下调^[35] (图 1)。这表明, 与 5-甲基四氢三谷氨酸-同型半胱氨酸甲基转移酶相比, 其它几种参与木质素合成的酶对盐胁迫条件下水稻、拟南芥根的木质化程度具有更为关键的调节作用。此外, Witzel 等^[38]用 50、100、150、200、250 mmol/L NaCl 分别处理大麦耐盐品种 Mroex 与盐敏感品种 Steptoe, 发现 Mroex 根中硫腺苷甲硫氨酸合成酶 1 的表达量高于 Steptoe, 表明耐盐型大麦 Mroex 根的细胞壁木质化程度可能高于 Steptoe。

9 结论与展望

植物根是感知盐胁迫信号的重要器官, 研究根对盐胁迫的应对与调控机制具有重要意义。高通量的差异表达蛋白质组学研究结果解析植物根部响应盐胁迫的网络调控机制提供了新的重要线索, 这包括: (1) 利用 G 蛋白/小 G 蛋白介导的多种信号通路与蛋白质磷酸化/去磷酸化过程感知并传递盐胁迫信号; (2) 通过质膜型/液泡型 H^+ -ATP 酶等膜与转运蛋白参与离子吸收/外排与区室化; (3) 通过调节抗氧化酶系统多种酶的表达量与活性清除 ROS, 并通过合成多种渗透调节物质或其它防御物质 (凝集素、激发肽与胁迫相关蛋白质

等)来降低氧化胁迫等对细胞造成的伤害;(4)通过改变参与糖类与能量代谢相关酶的表达量,适时动态调节根部能量代谢水平;(5)通过细胞骨架动态重塑保持细胞结构完整与细胞内外物质运输与信息传递的通畅;(6)通过转录调控、蛋白质翻译调控与翻译后修饰、蛋白质构象变化,以及蛋白质周转等多个水平的调控方式来实现根部结构蛋白、蛋白质信号分子、酶与转录因子等各种蛋白质的动态变化与相互作用;(7)通过调控氮同化作用等各种基础代谢水平,以及木质素合成等次生代谢过程来调节根部细胞的结构与代谢状态。然而,由于受到现有蛋白质组学检测灵敏度和生物信息学资源的限制,植物根盐响应蛋白质组学研究仍存在以下几方面的不足:(1)研究对象局限于水稻、拟南芥、大豆、大麦和小麦等几个有限的物种;(2)只鉴定或分析了植物根部响应盐胁迫的中高丰度表达蛋白质,缺乏对低丰度表达的调节蛋白质(如转录因子、膜蛋白等),以及蛋白质翻译后修饰、蛋白质相互作用、蛋白质氧化还原状态等的分析;(3)由于缺乏进一步的遗传学与分子生物学分析,利用蛋白质组学揭示的重要蛋白质的生物学功能有待明确。

References:

- [1] Tuteja N. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods in Enzymology*, 2007, 428: 419-438.
- [2] Wang W X, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 2003, 218(1): 1-14.
- [3] Vij S, Tyagi A K. Emerging trends in the functional genomics of the abiotic stress response in crop plants. *Plant Biotechnology Journal*, 2007, 5(3): 361-380.
- [4] Munns R, James R A, Läuchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(5): 1025-1043.
- [5] Mittova V, Guy M, Tal M, Volokita M. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(399): 1105-1113.
- [6] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53: 247-273.
- [7] Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*, 2000, 12(4): 431-434.
- [8] Horie T, Schroeder J I. Sodium transporters in plants. Diverse genes and physiological functions. *Plant Physiology*, 2004, 136(1): 2457-2462.
- [9] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [10] Blumwald E, Aharon G S, Apse M P. Sodium transport in plant cells. *Biochim et Biophysica Acta*, 2000, 1465(1/2): 140-151.
- [11] Tester M, Davenport R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, 91(5): 503-527.
- [12] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(10): 490-498.
- [13] Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell and Environment*, 2010, 33(4): 453-467.
- [14] Zhu J K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.
- [15] Cotsaftis O, Plett D, Johnson A A T, Walia H, Wilson C, Ismail A M, Close T J, Tester M, Baumann U. Root-specific transcript profiling of contrasting rice genotypes in response to salinity stress. *Molecular Plant*, 2010. DOI: 10.1093/mp/ssq056.
- [16] Wu Q, Song J Y, Sun Y Q, Suo F M, Li C J, Luo H M, Liu Y, Li Y, Zhang X W, Yao H, Li X W, Hu S N, Sun C. Transcript profiles of *Panax quinquefolius* from flower, leaf and root bring new insights into genes related to ginsenosides biosynthesis and transcriptional regulation. *Physiologia Plantarum*, 2010, 138(2): 134-149.
- [17] Zouari N, Ben Saad R, Legavre T, Azaza J, Sabau X, Jaoua M, Masmoudi K, Hassairi A. Identification and sequencing of ESTs from the halophyte grass *Aeluropus litoralis*. *Gene*, 2007, 404(1/2): 61-69.
- [18] Diédhiou C J, Popova O V, Gollack D. Transcript profiling of the salt-tolerant *Festuca rubra* ssp. *litoralis* reveals a regulatory network controlling salt acclimatization. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(7): 697-711.
- [19] Chen S X, Harmon A C. Advances in plant proteomics. *Proteomics*, 2006, 6(20): 5504-5516.
- [20] Dai S J, Wang T, Yan X F, Chen S X. Proteomics of pollen development and germination. *Journal of Proteome Research*, 2007, 6(12): 4556-4563.
- [21] Yu J J, Dai S J. Research advances in plant proteomics. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009, 44(4): 410-425.
- [22] Mathesius U, Keijzers G, Natera S H A, Weinman J J, Djordjevic M A, Rolfe B G. Establishment of a root proteome reference map for the model legume *Medicago truncatula* using the expressed sequence tag database for peptide mass fingerprinting. *Proteomics*, 2001, 1(11): 1424-1440.
- [23] Sheffield J, Taylor N, Fauquet C, Chen S X. The cassava (*Manihot esculenta* Crantz) root proteome: protein identification and differential expression. *Proteomics*, 2006, 6(5): 1588-1598.
- [24] Nozu Y, Tsugita A, Kamijo K. Proteomic analysis of rice leaf, stem and root tissues during growth course. *Proteomics*, 2006, 6(12): 3665-3670.
- [25] Tian L, Peel G J, Lei Z T, Aziz N, Dai X B, He J, Watson B, Zhao P X, Sumner L W, Dixon R A. Transcript and proteomic analysis of developing white lupin (*Lupinus albus* L.) roots. *BMC Plant Biology*, 2009, 9: 1.
- [26] Albertin W, Langella O, Joets J, Négroni L, Zivy M, Damerval C, Thiellement H. Comparative proteomics of leaf, stem, and root tissues of synthetic *Brassica napus*. *Proteomics*, 2009, 9(3): 793-799.
- [27] Brechenmacher L, Lee J, Sachdev S, Song Z, Nguyen T H N, Joshi T, Oehle N, Libault M, Mooney B, Xu D, Cooper B, Stacey G.

- Establishment of a protein reference map for soybean root hair cells. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 670-682.
- [28] Kim S I, Kim J Y, Kim E A, Kwon K H, Kim K W, Cho K, Lee J H, Nam M H, Yang D C, Yoo J S, Park Y M. Proteome analysis of hairy root from *Panax ginseng* C. A. Meyer using peptide fingerprinting, internal sequencing and expressed sequence tag data. *Proteomics*, 2003, 3(12): 2379-2392.
- [29] Yan S P, Tang Z C, Su W A, Sun W N. Proteomic analysis of salt stress-responsive proteins in rice root. *Proteomics*, 2005, 5(1): 235-244.
- [30] Cheng Y W, Qi Y C, Zhu Q, Chen X, Wang N, Zhao X, Chen H Y, Cui X J, Xu L L, Zhang W. New changes in the plasma-membrane-associated proteome of rice roots under salt stress. *Proteomics*, 2009, 9(11): 3100-3114.
- [31] Zhang L, Tian L H, Zhao J F, Song Y, Zhang C J, Guo Y. Identification of an apoplastic protein involved in the initial phase of salt stress response in rice root by two-dimensional electrophoresis. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 916-928.
- [32] Chitteti B R, Peng Z H. Proteome and phosphoproteome differential expression under salinity stress in rice (*Oryza sativa*) roots. *Journal of Proteome Research*, 2007, 6(5): 1718-1727.
- [33] Nohzadeh Malakshah S, Habibi Rezaei M, Heidari M, Hosseini Salekdeh G. Proteomics reveals new salt responsive proteins associated with rice plasma membrane. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2007, 71(9): 2144-2154.
- [34] Li X J, Yang M F, Chen H, Qu L Q, Chen F, Shen S H. Absciscic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: proteomic evidence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2010, 1804(4): 929-940.
- [35] Jiang Y Q, Yang B, Harris N S, Deyholos M K. Comparative proteomic analysis of NaCl stress-responsive proteins in *Arabidopsis* roots. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(13): 3591-3607.
- [36] Aghaei K, Ehsanpour A A, Shah A H, Komatsu S. Proteome analysis of soybean hypocotyl and root under salt stress. *Amino Acids*, 2009, 36(1): 91-98.
- [37] Sobhanian H, Razavizadeh R, Nanjo Y, Ehsanpour A A, Jazii F R, Motamed N, Komatsu S. Proteome analysis of soybean leaves, hypocotyls and roots under salt stress. *Proteome Science*, 2010, 8: 19.
- [38] Witzel K, Weidner A, Surabhi G K, Börner A, Mock H P. Salt stress-induced alterations in the root proteome of barley genotypes with contrasting response towards salinity. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(12): 3545-3557.
- [39] Wang M C, Peng Z Y, Li C L, Li F, Liu C, Xia G M. Proteomic analysis on a high salt tolerance introgression strain of *Triticum aestivum*/*Thinopyrum ponticum*. *Proteomics*, 2008, 8(7): 1470-1489.
- [40] Tada Y, Kashimura T. Proteomic analysis of salt-responsive proteins in the mangrove plant, *Bruguiera gymnorhiza*. *Plant Cell Physiology*, 2009, 50(3): 439-446.
- [41] Xu C P, Sibicky T, Huang B R. Protein profile analysis of salt-responsive proteins in leaves and roots in two cultivars of creeping bentgrass differing in salinity tolerance. *Plant Cell Reports*, 2010, 29(6): 595-615.
- [42] Mahajan S, Pandey G K, Tuteja N. Calcium- and salt-stress signaling in plants: shedding light on SOS pathway. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2008, 471(2): 146-158.
- [43] Yang Z B. Small GTPases: versatile signaling switches in plants. *The Plant Cell*, 2002, 14(Suppl): S375-S388.
- [44] Zhao X C, Schaller G E. Effect of salt and osmotic stress upon expression of the ethylene receptor ETR1 in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Letters*, 2004, 562(1/3): 189-192.
- [45] Jia G X, Liu X D, Owen H A, Zhao D Z. Signaling of cell fate determination by the TPD1 small protein and EMS1 receptor kinase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(6): 2220-2225.
- [46] Tsuwamoto R, Fukuoka H, Takahata Y. *GASSHO1* and *GASSHO2* encoding a putative leucine-rich repeat transmembrane-type receptor kinase are essential for the normal development of the epidermal surface in *Arabidopsis* embryos. *The Plant Journal*, 2008, 54(1): 30-42.
- [47] Moon H, Lee B, Choi G, Shin D, Prasad D T, Lee O, Kwak S S, Kim D H, Nam J, Bahk J, Hong J C, Lee S Y, Cho M J, Lim C O, Yun D J. NDP kinase 2 interacts with two oxidative stress-activated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(1): 358-363.
- [48] Dooki A D, Mayer-Posner F J, Askari H, Zaiee A A, Salekdeh G H. Proteomic responses of rice young panicles to salinity. *Proteomics*, 2006, 6(24): 6498-6507.
- [49] Lee S, Lee E J, Yang E J, Lee J E, Park A R, Song W H, Park O K. Proteomic identification of annexins, calcium-dependent membrane binding proteins that mediate osmotic stress and abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2004, 16(6): 1378-1391.
- [50] Zhu J H, Fu X M, Koo Y D, Zhu J K, Jenney F E Jr, Adams M W W, Zhu Y M, Shi H Z, Yun D J, Hasegawa P M, Bressan R A. An enhancer mutant of *Arabidopsis salt overly sensitive 3* mediates both ion homeostasis and the oxidative stress response. *Molecular and Cellular Biology*, 2007, 27(14): 5214-5224.
- [51] Hernández J A, Ferrer M A, Jiménez A, Barceló A R, Sevilla F. Antioxidant systems and O₂·-/H₂O₂ production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins. *Plant Physiology*, 2001, 127(3): 817-831.
- [52] Borsani O, Valpuesta V, Botella M A. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiology*, 2001, 126(3): 1024-1030.
- [53] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373-399.
- [54] Alscher R G, Erturk N, Heath L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(372): 1331-1341.
- [55] Shigeoka S, Ishikawa T, Tamoi M, Miyagawa Y, Takeda T, Yabuta Y, Yoshimura K. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(372): 1305-1319.
- [56] Kristensen B K, Bloch H, Rasmussen S K. Barley coleoptile peroxidases. Purification, molecular cloning, and induction by pathogens. *Plant Physiology*, 1999, 120(2): 501-512.

- [57] Passardi F, Penel C, Dunand C. Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(11): 534-540.
- [58] Edwards R, Dixon D P, Walbot V. Plant glutathione S-transferases: enzymes with multiple functions in sickness and in health. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(5): 193-198.
- [59] Marrs K A. The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 127-158.
- [60] Dixon D P, Laphorn A, Edwards R. Plant glutathione transferases. *Genome Biology*, 2002, 3(3): reviews3004.1-reviews3004.10
- [61] Akileswaran L, Brock B J, Cereghino J L, Gold M H. 1,4-benzoquinone reductase from *Phanerochaete chrysosporium*: cDNA cloning and regulation of expression. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(2): 415-421.
- [62] Beyer R E, Segura-Aguilar J, Di Bernardo S, Cavazzoni M, Fato R, Fiorentini D, Galli M C, Setti M, Landi L, Lenaz G. The role of DT-diaphorase in the maintenance of the reduced antioxidant form of coenzyme Q in membrane systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(6): 2528-2532.
- [63] Cadenas E. Antioxidant and prooxidant functions of DT-diaphorase in quinone metabolism. *Biochemical Pharmacology*, 1995, 49(2): 127-140.
- [64] Moons A, Bauw G, Prinsen E, Van Montagu M, Van der Straeten D. Molecular and physiological responses to abscisic acid and salts in roots of salt-sensitive and salt-tolerant Indica rice varieties. *Plant Physiology*, 1995, 107(1): 177-186.
- [65] Xu D, Duan X, Wang B, Hong B, Ho T, Wu R. Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HVA1*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiology*, 1996, 110(1): 249-257.
- [66] Komis G, Apostolakis P, Galatis B. Altered patterns of tubulin polymerization in dividing leaf cells of *Chlorophyton comosum* after a hyperosmotic treatment. *New Phytologist*, 2001, 149(2): 193-207.
- [67] Komis G, Apostolakis P, Galatis B. Hyperosmotic stress-induced actin filament reorganization in leaf cells of *Chlorophyton comosum*. *Journal of Experiment Botany*, 2002, 53(375): 1699-1710.
- [68] Pope B J, Gonsior S M, Yeoh S, McGough A, Weeds A G. Uncoupling actin filament fragmentation by cofilin from increased subunit turnover. *Journal of Molecular Biology*, 2000, 298(4): 649-661.
- [69] Bariola P A, Retelska D, Stasiak A, Kammerer R A, Fleming A, Hijri M, Frank S, Farmer E E. Remorins form a novel family of coiled coil-forming oligomeric and filamentous proteins associated with apical, vascular and embryonic tissues in plants. *Plant Molecular Biology*, 2004, 55(4): 579-594.
- [70] Raffaele S, Mongrand S, Gamas P, Niebel A, Ott T. Genome-wide annotation of remorins, a plant-specific protein family: evolutionary and functional perspectives. *Plant Physiology*, 2007, 145(3): 593-600.
- [71] Toledo-Ortiz G, Huq E, Quail P H. The Arabidopsis basic/helix-loop-helix transcription factor family. *The Plant Cell*, 2003, 15(8): 1749-1770.
- [72] Gong Z H, Dong C H, Lee H, Zhu J H, Xiong L M, Gong D M, Stevenson B, Zhu J K. A DEAD box RNA helicase is essential for mRNA export and important for development and stress responses in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 2005, 17(1): 256-267.
- [73] Mousavi A, Hotta Y. Glycine-rich proteins: a class of novel proteins. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2005, 120(3): 169-174.
- [74] Rospert S, Dubaquié Y, Gautschi M. Nascent-polypeptide-associated complex. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2002, 59(10): 1632-1639.
- [75] Parker R, Flowers T J, Moore A L, Harpham N V J. An accurate and reproducible method for proteome profiling of the effects of salt stress in the rice leaf lamina. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(5): 1109-1118.
- [76] Miflin B J, Habash D Z. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(370): 979-987.
- [77] Rhodes D, Rendon G A, Stewart G R. The regulation of ammonia assimilating enzymes in *Lemna minor*. *Planta*, 1976, 129(3): 203-210.
- [78] Melo-Oliveira R, Oliveira I C, Coruzzi G M. Arabidopsis mutant analysis and gene regulation define a nonredundant role for glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(10): 4718-4723.
- [79] Degenhardt B, Gimmler H. Cell wall adaptations to multiple environmental stresses in maize roots. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(344): 595-603.

参考文献:

- [21] 喻娟娟, 戴绍军. 植物蛋白质组学研究若干重要进展. *植物学报*, 2009, 44(4): 410-425.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.32 ,No.1 January ,2012(Semimonthly)

CONTENTS

Allee effects of local populations and the synchrony of metapopulation	LIU Zhiguang, ZHAO Xue, ZHANG Fengpan, et al (1)
Effects of leaf hair points on dew deposition and rainfall evaporation rates in moss crusts dominated by <i>Syntrichia caninervis</i> , Gurbantunggut Desert, northwestern China	TAO Ye, ZHANG Yuanming (7)
The influence of freshwater-saline water mixing on phytoplankton growth in Changjiang Estuary	WANG Kui, CHEN Jianfang, LI Hongliang, et al (17)
The responses of hydrological indicators to watershed characteristics	TIAN Di, LI Xuyong, Donald E. Weller (27)
Lake nutrient ecosystems in the east-central moist subtropical plain of China	KE Xinli, LIU Man, DENG Xiangzheng (38)
The current water trophic status in Tiaoxi River of Taihu Lake watershed and corresponding coping strategy based on N/P ratio analysis	NIE Zeyu, LIANG Xinqiang, XING Bo, et al (48)
Reversion and analysis on cyanobacteria bloom in Waihai of Lake Dianchi	SHENG Hu, GUO Huaicheng, LIU Hui, et al (56)
Effects of cutting disturbance on spatial heterogeneity of fine root biomass of <i>Larix principis-rupprechtii</i>	YANG Xiuyun, HAN Youzhi, ZHANG Yunxiang, et al (64)
Responses of elm (<i>Ulmus pumila</i>) woodland to different disturbances in northeastern China	LIU Li, WANG He, LIN Changcun, et al (74)
Impacts of grazing and climate change on the aboveground net primary productivity of mountainous grassland ecosystems along altitudinal gradients over the Northern Tianshan Mountains, China	ZHOU Decheng, LUO Geping, HAN Qifei, et al (81)
Response of herbaceous vegetation to phosphorus fertilizer in steppe desert	SU Jieqiong, LI Xinrong, FENG Li, et al (93)
Spatiotemporal characteristics of landscape change in the coastal wetlands of Yancheng caused by natural processes and human activities	ZHANG Huabing, LIU Hongyu, HAO Jingfeng, et al (101)
Response of species diversity in <i>Caragana Korshinskii</i> communities to climate factors and grazing disturbance in Shanxi, Shaanxi, Ningxia and Inner Mongolia	ZHOU Ling, SHANGGUAN Tieliang, GUO Donggang, et al (111)
Seasonal change of leaf morphological traits of six broadleaf seedlings in South China	XUE Li, ZHANG Rou, XI Ruchun, GUO Shuhong, et al (123)
Correlation analysis on <i>Reaumuria soongorica</i> seed traits of different natural populations in Gansu Corridor	SU Shiping, LI Yi, CHONG Peifang (135)
Carbon fixation estimation for the main plantation forest species in the red soil hilly region of southern-central Jiangxi Province, China	WU Dan, SHAO Quanqin, LI Jia, et al (142)
Effects of clonal integration on growth of <i>Alternanthera philoxeroides</i> under simulated acid rain and herbivory	GUO Wei, LI Junmin, HU Zhenghua (151)
Difference of the fitness of <i>Helicoverpa armigera</i> (Hübner) fed with different pepper varieties	JIA Yueli, CHENG Xiaodong, CAI Yongping, et al (159)
Hyperspectral estimating models of tobacco leaf area index	ZHANG Zhengyang, MA Xinming, JIA Fangfang, et al (168)
Temporal and spatial distribution of <i>Bemisia tabaci</i> on different host plants	CUI Hongying, GE Feng (176)
Abundance and composition of CO ₂ fixating bacteria in relation to long-term fertilization of paddy soils	YUAN Hongzhao, QIN Hongling, LIU Shoulong, et al (183)
Effect of <i>Leucaena leucocephala</i> on soil organic carbon conservation on slope in the purple soil area	GUO Tian, HE Binghui, JIANG Xianjun, et al (190)
Isolation and the remediation potential of a Laccase-producing Soil Fungus F-5	MAO Ting, PAN Cheng, XU Tingting, et al (198)
Spatial heterogeneity of soil microbial biomass in Mulun National Nature Reserve in Karst area	LIU Lu, SONG Tongqing, PENG Wanxia, et al (207)
Root functional traits and trade-offs in one-year-old plants of 25 species from the arid valley of Minjiang River	XU Kun, LI Fanglan, GOU Shuiyan, et al (215)
Spatial distribution of carbon density in grassland vegetation of the Loess Plateau of China	CHENG Jimin, CHENG Jie, YANG Xiaomei, et al (226)
Effect of nitrogen concentration in the subtending leaves of cotton bolls on the strength of source and sink during boll development	GAO Xiangbin, WANG Youhua, CHEN Binglin, et al (238)
Long-term tillage effects on soil organic carbon and microbial biomass carbon in a purple paddy soil	LI Hui, ZHANG Junke, JIANG Changsheng, et al (247)
Effects of exogenous calcium on resistance of <i>Hydrilla verticillata</i> (L. f.) Royle to cadmium stress	MIN Haili, CAI Sanjuan, XU Qinsong, et al (256)
Comparison of grain protein components and processing quality in responses to dim light during grain filling between strong and weak gluten wheat cultivars	LI Wenyang, YAN Suhui, WANG Zhenlin (265)
Review and Monograph	
Salt-responsive mechanisms in the plant root revealed by proteomic analyses	ZHAO Qi, DAI Shaojun (274)
The research progress and prospect of watershed ecological risk assessment	XU Yan, GAO Junfeng, ZHAO Jiahu, et al (284)
A review of the environmental behavior and effects of black carbon in soils and sediments	WANG Qing (293)
Scientific Note	
Variation in main morphological characteristics of <i>Amorpha fruticosa</i> plants in the Qinghai-Tibet Plateau	LIANG Kunlun, JIANG Wenqing, ZHOU Zhiyu, et al (311)
Identification of aphid resistance in eleven species from <i>Dendranthema</i> and <i>Artemisia</i> at seedling stage	SUN Ya, GUAN Zhiyong, CHEN Sumei, et al (319)
Research of padded film for afforestation in coastal argillaceous saline-alkali land	JING Feng, ZHU Jinzhao, ZHANG Xuepei, et al (326)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 32 卷 第 1 期 (2012 年 1 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 32 No. 1 2012

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元