

水稻耐盐性分子遗传研究进展

刘 凯, 朱静雯, 宛柏杰, 代金英, 唐红生, 孙明法

(江苏沿海地区农业科学研究所, 盐城 224002)

摘要: 水稻是全球最重要的粮食作物之一, 而土地盐碱化严重制约着全球水稻的生产发展。水稻对盐胁迫表现出中度敏感, 其耐盐性是受多基因控制的数量性状, 容易受环境的影响。不同的水稻品种在不同的生长阶段涉及的耐盐响应和调控基因都会有所差异。目前大部分学者都将研究重点集中于水稻苗期耐盐性, 而缺乏对水稻生殖生长期耐盐表型的鉴定, 因而选育全生育期耐盐水稻品种是改良盐碱地的重要途径之一。近年来, 利用分子生物学手段已定位大量的水稻耐盐 QTL, 但是可供水稻育种家利用的 QTL 屈指可数。目前只有通过多方法多途径综合解析水稻的耐盐机制, 挖掘耐盐的主效基因或 QTL, 才能有助于为培育水稻耐盐新品种提供理论指导。同时, 经过多年努力, 我国在耐盐水稻新品种选育方面也取得了显著进展。在此基础上, 本文综述了水稻耐盐基因组学、表观遗传学、蛋白质组学和代谢组学等方面的最新研究进展, 为进一步探索水稻耐盐性的分子机理及培育耐盐水稻品种提供参考依据。

关键词: 水稻; 耐盐性; 分子遗传; 研究进展

Research Progress on Molecular Genetics of Rice Salt Tolerance

LIU Kai, ZHU Jing-wen, WAN Bai-jie, DAI Jin-ying, TANG Hong-sheng, SUN Ming-fa

(Coastal Areas of Jiangsu Institute of Agricultural Sciences, Yancheng 224002)

Abstract: Rice is one of the most important food crops in the world. Since this crop is moderately sensitive to salt stress, land salinization is therefore a factor that restricts the increase of global rice production. Its salt tolerance is a quantitative trait controlled by multiple genes and is easily affected by the environment. Different rice varieties have different salt tolerance responses and regulatory genes at different growth stages. At present, most studies focus on the salt tolerance of rice at the seedling stage, whereas identification of salt-tolerant phenotypes during the reproductive growth period of rice is rarely conducted. Breeding for new varieties showing salt-tolerant in lifecycle and its application is one of the optimal ways to improve saline soil. In recent years, a large number of salt-tolerant QTLs for rice have been mapped using molecular biology methods, but there are only a handful of QTLs available to rice breeders. At present, only by comprehensively analyzing the salt-tolerant mechanism of rice through multiple methods and multiple approaches, and mining the major genes or QTLs for salt-tolerance, can it be helpful to provide theoretical guidance for the cultivation of new salt-tolerant varieties of rice. At the same time, after years of hard work, my country has also made significant progress in the selection and breeding of new salt-tolerant rice varieties. On this basis, the article reviews the latest research progress in genomics, epigenetics, proteomics and metabolomics on salt tolerance, and provides a reference for exploring the molecular mechanism of salt tolerance and breeding for salt-tolerant varieties in rice.

Key words: rice; salt tolerance; molecular genetics; research progress

收稿日期: 2020-11-21 修回日期: 2020-12-12 网络出版日期: 2021-02-20

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20201121002>

第一作者研究方向为水稻分子育种, E-mail: liukai11121@163.com。

通信作者: 唐红生, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: ycaasths@163.com

孙明法, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: smf559@163.com

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金项目 (CX(18)2013); 江苏省科技支撑计划 (BE2019375-2)

Foundation projects: Jiangsu Agricultural Science and Technology Innovation Fund (CX(18)2013), Jiangsu Science and Technology Support Program (BE2019375-2)

土壤盐碱化是制约全球水稻生产发展的主要因素之一。中国盐碱土的分布范围广泛、面积大、类型较多,总面积约有1亿 hm^2 ^[1]。随着人口的不断增长,可用耕地面积和淡水资源的日益减少,人类生存的环境压力将持续加大,届时粮食作物的短缺将日益严重。因而,通过选育适宜在盐碱地种植的水稻新品种是进一步提高盐碱地利用效率,增加水稻总产量的有效途径。

目前,耐盐水稻鉴定与评价体系主要集中在水稻幼苗期,而水稻全生育期的耐盐性鉴定的研究相对较少。由于水稻耐盐性是由多基因控制的数量性状,遗传机制较复杂,在不同生长发育阶段其耐盐能力也有巨大差异,相互之间关联性也不强。研究人员已经利用分子标记辅助选择和基因工程等手段将单个或者几个耐盐基因或QTL导入当前水稻主栽品种中,但进展较缓慢,目前还没有培育出可在生产上大面积推广利用的水稻耐盐品种^[2]。随着水稻功能基因组的不断深入研究和基因测序技术的快速发展,针对水稻不同生长发育时期,尤其是进行营养生长期和生殖生长期相结合的耐盐性分析,同时利用全基因组关联分析(GWAS)的方法来鉴定控制水稻全生育期耐盐性的基因或者QTL,将极大推动水稻耐盐机制的阐述和耐盐水稻育种工作的快速进行^[3]。

水稻作为全球人口主要的粮食作物,应对盐胁迫以提高水稻产量需要详细地解析其耐盐遗传机理和调控途径,这将极大地促进高产、稳产、耐盐水稻品种培育的发展^[4]。本文在前人研究的基础上,综述了水稻耐盐基因组学、表观遗传学、蛋白质组学和代谢组学等方面的最新研究内容,为进一步了解水稻耐盐性的分子机理及培育优异耐盐水稻品种提供科学依据。

1 耐盐基因组学

在盐胁迫下,水稻基因组中根据水稻蛋白编码基因的差异可分为两大类,即调控基因和功能基因^[5]。调控基因又可以细分为直接调控基因表达的转录因子和将外部信号转导到细胞内相关的基因,即信号转导基因。

1.1 耐盐调控基因

1.1.1 转录因子 转录因子(TF, transcription factor)是一种具有特殊结构、能够调控基因表达功能的蛋白质分子。在水稻中,通过转录因子的同源或异源过表达是验证水稻基因功能的主要途径之一。研究

表明,转录因子在盐耐受性方面起到正向或者负向的调控作用。例如转录因子*OsCOIN*、*OsDREB2A*、*OsMYB2*、*OsZIP71*、*OsZIP23*能够导致水稻体内不同形式的变化,包括渗透保护剂和抗氧化剂的积累, Na^+ 和 K^+ 的转运蛋白活性增加^[6],以及其他盐响应基因的表达调控^[7-8]、植物鲜重增加、根系生长速率提高、气孔关闭和幼苗存活率提高^[9]等,通过过表达这些盐响应的转录因子使转基因水稻植株具有高效的渗透调节和最小的氧化损伤,从而避免盐胁迫。

在负调控转录因子中,水稻*OsWRKY13*通过抑制对盐响应基因*SNAC1*和*ERD1*的表达,从而延缓转基因植物的生长发育^[10]。而过表达*OsWRKY45-2*会造成盐胁迫下水稻植株存活率明显降低,这是由于*SNAC1*、*DREB1B*、*NCED4*和*Rab16D*等基因表达受到抑制而引起的,这表明*OsWRKY45-2*可能是这些基因的转录抑制因子。同时水稻*OsWRKY13*对*OsWRKY45-2*表达的调控表明^[11],这2个转录因子可能在相同的通路共同协作起作用,共同调控水稻的耐盐性。此外,水稻转基因植株的盐耐受性与转录因子*OsABI5*的表达水平呈负相关,在盐胁迫下*OsABI5*过表达会导致植株明显的萎黄和干枯^[12]。这些研究表明,在盐胁迫响应下,这些转录因子通过不同的途径调控水稻体内大量不同类型基因的表达。

顺式作用元件(cis-acting element)是转录因子的结合位点,它们通过与转录因子相结合,能够调控基因转录的准确起始和转录效率。

目前在水稻中发现了大量顺式作用元件,并与相应的盐响应的转录因子进行了特异性功能验证。例如,水稻大部分ABA诱导基因的启动子中都含有ABA响应元件ABRE(ACGTGGC),它们通过招募锌指蛋白类的转录因子,例如*OsBZ8*和*OsABI5*在盐胁迫下调节其表达^[13]。ABRE最初在水稻*rab16B*启动子中发现,*OsBZ8*和*OsABI5*与ABRE的结合已经分别被凝胶电泳迁移分子技术(EMSA)和酵母单杂交试验所证实。ABA应答基因*OsZIP23*中顺式元件DRE的存在和*OsNAC6*与*ZFP179*基因中ABRE的存在^[14],指出依赖ABA和不依赖ABA的信号通路之间会形成相互的串扰。

此外,研究发现顺式元件AH2(CAAT(C/G)ATTG)与盐胁迫相关的转录因子*Oshox22*相互作用,提高水稻植株的盐耐受性^[15]。除了上述已经鉴定的各种顺式作用元件,在盐响应基因的启动子中

也发现类似的作用元件。例如,在水稻中, C3HC4 型环指基因的启动子中发现含有盐分和其他非生物胁迫诱导的顺式元件^[16]。同时,从不同基因互作网络中也已经鉴定出几个与水稻耐盐性相关的顺式元件^[17]。所有这些顺式元件都可能参与盐响应基因表达的调控。

1.1.2 信号转导基因 在水稻中已分离出许多参与盐胁迫信号感知和转导的基因,并证明了它们在转基因水稻中能够增强水稻的盐耐受性。在高盐条件下,过表达蛋白激酶基因 *SAPK4*,能够提高种子萌发率,维持细胞内离子平衡,提高光合作用和生长参数,这可能由于 H^+ -ATP 酶、*NHX1*、*OsCLC1* 和编码过氧化氢酶等基因的上调表达^[18]所造成,表明 *SAPK4* 是水稻盐胁迫响应的关键调节因子。

在转基因植物中,过表达钙依赖性蛋白激酶基因 *OsCPK12*,由于叶片中 H_2O_2 积累减少和根系生物量增加,从而耐盐性增强^[19]。MAPK 基因 *OsMAPK44* 通过在盐胁迫下维持植株细胞内稳定的离子浓度,降低了盐胁迫诱导下对植株带来的损害^[20]。此外,过表达另一个 MAPK 基因 *OsMAPK33* 的水稻转基因植株,降低了细胞内有害物质的积累和 K^+/Na^+ 比值,这是由于在 MAPK 通路上离子转运相关基因或下游盐响应正向调控因子表达的改变所造成^[21]。

1.2 耐盐功能基因

1.2.1 渗透保护剂基因 研究表明,渗透保护剂的积累对缓解植物在受到盐胁迫时造成的细胞内渗透不平衡至关重要。在水稻中,海藻糖通路上基因 *OsTPP1*、*OsTPSI*^[22],脯氨酸生物合成途径中基因 *OsP5CS* 和甘氨酸甜菜碱生物合成基因 *OsCMO*^[23],通过促进水稻整体生长速率和诱导相应通路表达产物的积累,从而获得高盐耐受性。同样,在盐胁迫下,高光条件和 CO_2 的富集可以增强 *OsBADH1* 基因的表达^[24]。上述 2 个条件能够影响植物的光合效率,推测 *OsBADH1* 可能通过多种作用机制来保护光合反应免受盐胁迫的影响。因此,渗透保护剂相关基因的生物合成和表达在水稻盐胁迫过程中起到至关重要的作用。

1.2.2 离子转运/通道基因 在细胞水平上保持离子动态平衡是决定植物能否克服盐胁迫损伤的一个重要因素。例如某些蛋白质转运受体,作为离子泵或者离子通道,参与盐胁迫下维持水稻体内 K^+/Na^+ 离子平衡。

在水稻中,过表达几个离子平衡相关基因,如 *OsKATI*^[25]、*OsHAK5*^[26] 和 *OsVPI*^[27] 能够增强转基因

水稻的耐盐性,主要是通过提高幼苗生长速率、光合速率、增加根系生物产量以及维持体内离子平衡的方式。此外,氯离子通道编码基因 *OsCLC1* 在盐胁迫下上调表达,并通过部分替代其唯一的氯离子通道基因 *GEF1* 的作用,来维持酵母在盐胁迫下的生长^[28]。不同水稻品种对盐分耐受度的差异,主要是由于耐盐基因表达量不同造成的,如在耐盐水稻品种 FL478 和盐敏感水稻品种 IR29 中,表现为 *OsCHX11* 的上调表达与 *OsCNGC1*、*OsCAX* 和 *OsTPSI* 的下调表达^[29],从而导致 Ca^{2+} 的沉积,限制 Na^+ 进入质外体。因此,水稻中 *OsCNGC1*、*OsCAX* 和 *OsTPSI* 3 个基因可能对水稻耐盐性起到负向调控作用。

综上所述,位于液泡膜或其他细胞膜上的离子转运体或通道,通过将大量积聚的有害离子从细胞质隔离到液泡中,同时还通过提高 K^+ 的吸收活性,将有害的 Na^+ 排除体外,从而提高水稻的耐盐性。

1.2.3 抗氧化基因 抗氧化基因能够起到清除植物体内活性氧的作用,已被证明参与了水稻的耐盐性调控。转基因水稻中过表达基因 *OsECS*、*OsVTE1* 和 *OsMSRA4.1*,表现出较高的耐盐性^[30-32]。在盐胁迫下,水稻脱氢抗坏血酸还原酶基因 *DHAR* 的外源表达,通过积累高水平的抗坏血酸,提高了转基因拟南芥的种子萌发率和幼苗生长速率^[33],表明 *DHAR* 对保护细胞内抗坏血酸含量至关重要。此外,有研究证实,过表达细胞质过氧化物酶基因 *OsAPXa* 和 *OsAPXb* 的转基因拟南芥也具有较好的耐盐性^[34]。且过表达 *OsAPXb* 的转基因株系通过 H_2O_2 代谢平衡比过表达 *OsAPXa* 的植株更耐盐。

1.2.4 热休克蛋白(HSP)和分子伴侣基因 水稻的许多热休克相关基因涉及到蛋白质基本结构的折叠、展开和维持,已经被证实在水稻耐盐性中起作用。通过异位表达热休克蛋白基因 *OsHsp17.0*、*OsHsp23.7*,能够提高水稻萌芽能力、游离脯氨酸含量和幼苗存活率,同时有效防止电解液泄漏和降低 MDA 的含量^[35],通过增加盐胁迫下细胞膜的稳定性来提高耐盐性。此外,亲环蛋白基因 *OsCYP2* 的过表达使水稻在高盐条件下具有更高的光化学效率、降低 MDA 水平和提高抗氧化酶活性,表明该基因可能在信号传递中发挥关键作用。

在高盐条件下 *OsRab16A* 的表达可以导致水稻快速生长,渗透物质的积累,抗氧化能力增强以及微量元素平衡^[36]。在拟南芥中,过表达 *OsLEA3-2* 提高了盐胁迫下的种子萌发率,推测其作为分子伴侣

在脱水过程中维持酶的活性,有效防止蛋白质的破坏性聚集^[37]。在耐盐水稻品种 Pokkali 的茎中瞬时诱导 LEA 表达的基因 *OsAsr1*,能够提高 Pokkali 的耐盐性,表明该基因编码的蛋白可以通过在其表面覆盖具有粘性的水分子来保护重要的细胞结构和蛋白质^[38]。综上可知,热休克蛋白和分子伴侣基因,通过维护蛋白质性质和结构的稳定性,以此来提高水稻的耐盐性。

1.3 非蛋白编码基因

与其他植物一样,miRNA 基因也是水稻中研究最多的非蛋白编码基因^[39]。植物 miRNAs 的发现为阐明水稻耐盐基因调控的新机制开辟了一条新的途径^[40-42]。Gao 等^[43]在水稻中发现并验证了几种盐相关的 miRNAs。过表达 *osa-MIR396c* 和 *osa-MIR393*,转基因植株的耐盐性明显降低,表明这些 miRNAs 与水稻耐盐性相关。与此同时,在高盐胁迫下,水稻种子的发芽率,叶绿素含量及生长速率都受到显著影响,这表明 *osa-MIR393* 参与了水稻生长素信号通路的 2 个生长素受体基因 *OsTIR1* 和 *OsAFB2* 的调控。此外,Zhao 等^[44]还发现 miR169g、miR169n 和 miR169o 在水稻盐胁迫下选择性切割和瞬时抑制 CCAAT 盒结合 TF 基因的现象。在盐胁迫下,Jeong 等^[45]发现水稻穗中 *osa-miR1425* 和 *osa-miR827b* 的上调表达,表明它们可能参与了水稻的耐盐性调控。随着测序技术的进步,miRNA 的发现速度显著提高。下一代测序已被广泛应用于水稻中对盐胁迫的 miRNAs 的大规模发现。

2 耐盐表观遗传学

越来越多的证据表明,非孟德尔遗传学或表观遗传学可能在非生物胁迫中发挥重要作用。

2.1 泛素化基因

在高盐性条件下,水稻关键调控蛋白的转换由泛素化基因控制,其中一些泛素化基因已被克隆并证实具有耐盐性。如 RNAi 产生的 *OsDSGSI* 敲除突变体,由于其幼苗生长速率和发芽率较高,对盐的耐受性也更强,表明 *OsDSGSI* 对水稻耐盐性具有负向调控作用。在分子水平上,*OsDSGSI* 通过 26S 蛋白酶体途径降解 *OsABI3*,导致 *OsABI5* (ABA 信号负调节因子)的合成,从而导致水稻不育^[46]。*OsPUB15* 编码一种胞质 U-box 蛋白,通过降低细胞氧化应激反应和细胞程序性死亡来增强耐盐性^[47]。水稻另一个泛素化基因 *OsSDIR1* 在受到盐胁迫时

表现出上调表达^[48]。这些 E3 泛素连接酶在盐胁迫下的作用表明,泛素化系统对蛋白进行降解,在正常和高盐条件下进行翻译后修饰方面的重要性。

2.2 DNA 甲基化

胞嘧啶碱基的甲基化是植物在不同胁迫条件下表观遗传调控基因表达的重要过程之一。然而,盐胁迫下水稻 DNA 甲基化状态的改变所起的作用尚不清楚。利用甲基化-敏感扩增多态性技术 (MSAP),Gianpiero 等^[49]研究了盐胁迫对 4 个耐盐水平不同的水稻基因型 DNA 甲基化模式的影响,推测 MSAP 基因座的表达模式可能受到该基因座 UTRs 和外显子胞嘧啶改变的影响,说明基因甲基化在盐胁迫下调控基因表达的重要意义。Feng 等^[50]通过甲基化敏感分子标记鉴定了耐盐和盐敏感水稻基因型的 DNA 甲基化情况。研究发现,耐盐水稻的基因型表现为高度甲基化,而敏感基因型表现为去甲基化,进一步表明 DNA 甲基化可能在调节水稻耐盐性中发挥重要调节作用。

在盐胁迫下,耐盐水稻 Pokkali 基因型比盐敏感的 IR29 表现出更快的去甲基化,这可能是在盐胁迫下 Pokkali 的去甲基化酶表达增加所造成的^[51]。推测甲基化和去甲基化的不同变化受水稻基因型和组织型的复杂调控。此外,Ganie 等^[52-53]最近研究发现,2 种对照水稻基因型 (FL478 和 IR29) 的 OSA-miR393a-TIR1 (运输抑制剂响应 1) 模块启动子中的甲基化状态与该模块在盐胁迫下的转录丰度有关。

因此,对比水稻基因型不同组织的表观遗传变化可能是应对盐胁迫的一种重要替代调控机制,需要进一步深入的研究,以确定其在耐盐性中的确切作用。

3 耐盐蛋白质组学

由于蛋白质直接参与了生物过程的实施,从而获得了对环境胁迫的抵抗力,因此在植物受胁迫过程中起着至关重要的作用。植物的蛋白质组成成分可以因盐分的变化而发生实质性的改变。与盐敏感水稻相比,耐盐水稻的几个盐响应基因的组成表达有所增加,能量代谢受到的干扰较小^[54]。在盐胁迫下,对水稻花药蛋白质组分的比较分析发现,18 种蛋白质参与多种生理生化途径,比如水稻花药壁的重构和代谢等方面,这表明花药或花粉壁的移除可能有助于水稻在生殖阶段的耐盐性^[55]。通过对不同盐敏感水稻基因型的 2-DE 分析,我们发现了 34

种不同的蛋白质,它们参与了不同的生理过程,如氧化应激反应、光合作用、蛋白质合成和信号转导等^[56]。Malakshah 等^[57]从耐盐水稻 IR651 的质膜中鉴定了 8 种盐胁迫响应蛋白,这表明许多已鉴定的蛋白质是水稻耐盐性的关键参与者。

此外,在盐胁迫下,通过分析耐盐品种 Pokkali 和盐敏感水稻品种 IR29,结果显示,相比 IR29,ABA 反应蛋白,ASR1 和病原木质素生物合成的蛋白质,咖啡酰辅酶 A-O- 甲基转移酶在 Pokkali 中显著上调表达,证实了 ABA 的重要作用 and 木质素沉积对耐盐水稻的重要调节作用^[58]。同样通过增加木质化,限制 Na⁺ 进入根部可能提高 Pokkali 的耐盐性^[59]。通过质谱分析盐敏感基因型(KDML 105)和耐盐基因型(Pokkali)在高盐条件下叶片中的蛋白体,虽然在 KDML 105 中,一些盐胁迫相关的蛋白质也有所发现,但是其蛋白翻译表达后转录机制不如 Pokkali 有效,揭示了 KDML 105 作为盐敏感水稻的分子基础^[60]。

同样,在分析盐敏感的 Dalseongaengmi-44 和耐盐的东进水稻品种中,结果显示 23 种盐敏感蛋白的上调,包括假定的转录因子和各种其他蛋白质的前体^[61]。在另一项研究中,Song 等^[62]鉴定了 37 种差异表达的抗氧化质外体蛋白,它们参与了水稻幼苗的抗氧化、碳水化合物代谢和蛋白质加工。以上两项研究揭示了细胞外质体在水稻盐胁迫下调节生理代谢过程中起着至关重要的作用。

对盐胁迫下重要蛋白质的鉴定研究可能成为重组克隆的关键靶点,可能揭示调控水稻盐反应生物化学过程的新机制而开辟新的研究领域,也可能成为耐盐水稻新品种的潜在候选蛋白。

4 耐盐代谢组学分析

代谢组学在研究植物应激反应代谢产物、信号转导分子以及其他与植物驯化反应相关的方面发挥着重要作用。通过对盐胁迫下 18 种不同基因型水稻的根和叶的代谢组学分析显示,盐分影响了木质部汁液的代谢,显著降低三羧酸循环(TCA)和香茅酸途径中间产物的浓度^[63]。同时,根部在盐胁迫下表现出比叶片中更丰富的变异,这表明代谢组学分析可用于盐胁迫相关的遗传多样性筛选。Siahpoosh 等^[64]利用代谢组学研究了 *OsSUT1* (水稻转运蛋白基因),结果表明在盐胁迫下,过表达 *OsSUT1* 能够增强水稻光合效率,提高水稻根部糖的含量,从而提高了耐盐性。

在高盐条件下,水稻不同的代谢物水平下可能影响水稻的耐盐性。随着代谢组学分析平台的建立、分析工具的改进以及代谢产物数据库的共享,代谢组学将在揭示水稻耐盐机制、基因功能注释及分子标记辅助育种等方面发挥重要的作用。

5 展望

由于水稻耐盐性是受多基因控制的数量性状,容易受环境的影响。虽然已经从不同的水稻品种中分离并验证了众多耐盐基因或 QTL,但是在不同的水稻品种及不同的生长阶段涉及的耐盐响应和调控基因都会有所差异,多方法多途径综合解析水稻的耐盐机制,挖掘耐盐的主效基因或 QTL (数量性状基因座),将有助于为培育水稻耐盐新品种提供理论指导。海稻 86 是目前我国公认的耐盐水稻种质资源,最新研究显示,在盐土环境条件下,海稻 86 苗期表现出比普通水稻品种更高的耐盐性,利用海稻 86 和云南粳型水稻品种滇粳优 1 号构建 F₂ 群体,在水稻第 1 条染色体上发现了一个主效 QTL,被命名为 *qST1.1*。而且构建了水稻片段替换系和渗入系,通过表型证实 *qST1.1* 确实与海稻 86 的耐盐性有关^[65]。此外,陈启康等^[66]通过远缘杂交的方式将大米草与水稻进行杂交,将父本中有利的耐盐基因导入到水稻当中,也取得了显著的进展。本文综述中研究人员对不同耐盐种质资源进行广泛研究,将加速它们在耐盐水稻改良项目中的预先应用。同时,尽管大多数 QTL,包括 *Saltol*,在幼苗期和营养生长期都表现出较好的耐受性^[67-69],但全生育期的耐盐性对水稻产量的保证同样重要,因此在生殖生长阶段具有较好耐盐性的 QTL 仍需要进一步的加强研究^[70-71]。

本课题组长期从事水稻耐盐种质资源的筛选鉴定、基因或 QTL 定位与克隆及培育适宜在盐碱地上种植的水稻新品种工作,20 世纪 80 年代率先育成耐盐中籼稻品种盐城 156 通过江苏省审定,该品种在土壤盐分约 0.3% 的沿海滩涂种植,具有良好的耐盐性,累计推广面积达 600 多万亩^[72]。随后又相继育成盐稻 10 号、盐稻 12 号等耐盐水稻品种。2018 年盐稻 10 号与盐稻 12 号在江苏省南通市通州湾的滩涂盐碱地实现当年改良当年种植成功,平均产量 554.25 kg/667 m²,实现了重大突破。目前本课题组通过实验室筛选、人工盐池和盐碱地种植鉴定等方法,共筛选耐盐种质 389 份,耐盐核心种质 10 份。在此基础上制定出《水稻全生育期耐盐性

鉴定技术规程》(标准号:DB32/T 1845-2019),建立水稻品种耐盐性评价新的技术体系。该体系的建立解决了长期以来,水稻单一发育时期的耐盐性鉴定评价的不足,能够在水稻发育的萌芽期至苗期、分蘖期至成熟期及全生育期进行全面的耐盐性鉴定和评价,且具有较高的实用性。

因此,除了QTL的挖掘和鉴定,QTL的候选区域内关键基因的克隆对于耐盐分子机理的研究至关重要^[73]。同时通过对盐胁迫下水稻的表观遗传调控、转录组、蛋白质组和代谢组等方面变化的研究,能够进一步阐述水稻耐盐机制。此外,利用新的生物技术,如使用CRISPR/Cas9系统精确编辑基因也是有待进一步探索的领域^[74]。在此基础上,培育农艺性状优良且耐盐性好的水稻品种才有望实现。综上所述,耐盐水稻研究通过表型鉴定挖掘更多的有利变异,利用这些变异来提高水稻的耐盐性,尽量减少水稻因为盐胁迫造成的产量损失,并减少对全球粮食安全的威胁。

参考文献

- [1] 高继平,林鸿宣.水稻耐盐机理研究的重要进展——耐盐数量性状基因 *SKC1* 的研究. 生命科学, 2005, 17(6): 563-565
Gao J P, Lin H X. Important progress in the study of rice salt tolerance mechanism-study on the salt tolerance quantitative trait gene *SKC1*. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2005, 17(6): 563-565
- [2] 井文,章文华.水稻耐盐基因定位与克隆及品种耐盐性分子标记辅助选择改良研究进展. 中国水稻科学, 2017, 31(2): 111-123
Jing W, Zhang W H. Research progress on gene mapping and cloning for salt tolerance and variety improvement for salt tolerance by molecular marker-assisted selection in rice. Chinese Journal of Rice Science, 2017, 31(2): 111-123
- [3] 孙明法,严国红,王爱民,朱国永,唐红生,何冲霄,任仲玲,刘凯,张桂云,施伟,赵绍路,孙一标,朱静雯,宛柏杰,姚立生.水稻耐盐育种研究进展. 大麦与谷类科学, 2017, 34(4): 1-9
Sun M F, Yan G H, Wang A M, Zhu G Y, Tang H S, He C X, Ren Z L, Liu K, Zhang G Y, Shi W, Zhao S L, Sun Y B, Zhu J W, Wan B J, Yao L S. Research progress on the breeding of salt-tolerant rice varieties. Barley and Cereal Sciences, 2017, 34(4): 1-9
- [4] Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort B L. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(50): 20260-20264
- [5] Chowrasia S, Panda A K, Rawal H C, Kaur H, Mondal T K. Identification of jumonjiC domain containing gene family among the *Oryza* species and their expression analysis in FL478, a salt tolerant rice genotype. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 130(130): 43-53
- [6] Gumi A M, Guha P K, Mazumder A, Jayaswal P, Mondal T K. Characterization of *OgIDREB2A* gene from African rice (*Oryza glaberrima*), comparative analysis and its transcriptional regulation under salinity stress. Biotech, 2018, 8(2): 1-16
- [7] Jan A, Maruyama K, Todaka D, Kidokoro S, Abo M, Yoshimura E, Shinozaki K, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K. OsTZF1, a CCCH-tandem zinc finger protein, confers delayed senescence and stress tolerance in rice by regulating stress-related genes. Plant physiology, 2013, 161(3): 1202-1216
- [8] Liu C T, Mao B G, Ou S J, Wang W, Liu L C, Wu Y B, Chu C C, Wang X P. *OsbZIP71*, a bZIP transcription factor, confers salinity and drought tolerance in rice. Plant Molecular Biology, 2014, 84(1/2): 19-36
- [9] Mallikarjuna G, Mallikarjuna K, Reddy M, Kaul T. Expression of *OsDREB2A* transcription factor confers enhanced dehydration and salt stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Biotechnology Letters volume, 2011, (33): 1689-1697
- [10] Qiu D Y, Xiao J, Xie W B, Liu H B, Li X H, Xiong L Z, Wang S P. Rice gene network inferred from expression profiling of plants overexpressing *OsWRKY13*, a positive regulator of disease resistance. Molecular Plant, 2008, 1(3): 538-551
- [11] Qiu D Y, Xiao J, Ding X H, Xiong M, Cai M, Cao Y L, Li X H, Xu C G, Wang S P. *OsWRKY13* mediates rice disease resistance by regulating defense-related genes in salicylate and jasmonate-dependent signaling. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2007, 20(5): 492
- [12] Zou M J, Guan Y C, Ren H B, Zhang F, Chen F. A bZIP transcription factor, *OsABI5*, is involved in rice fertility and stress tolerance. Plant Molecular Biology, 2008, 66(6): 675-683
- [13] Mukherjee K, Choudhury A R, Gupta B, Gupta S, Sengupta D N. An ABRE-binding factor, *OSBZ8*, is highly expressed in salt tolerant cultivars than in salt sensitive cultivars of indica rice. BMC Plant Biology, 2006, 6(1): 18
- [14] Sun S J, Guo S Q, Yang X, Bao Y M, Tang H J, Sun H, Huang J, Zhang H S. Functional analysis of a novel Cys2/His2-type zinc finger protein involved in salt tolerance in rice. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(10): 2807
- [15] Zhang S X, Haider I, Kohlen W, Jiang L, Bouwmeester H, Meijer A, Schluempmann H, Liu C M, Ouwerkerk P. Function of the HD-Zip I gene *Oshox22* in ABA-mediated drought and salt tolerances in rice. Plant Molecular Biology, 2012, 80(6): 571-585
- [16] Ma K, Xiao J H, Li X H, Zhang Q F, Lian X M. Sequence and expression analysis of the C3HC4-type RING finger gene family in rice. Gene, 2009, 444(1-2): 33-45
- [17] Mishra P, Singh N, Jain A, Jain N, Mishra V, Pushplatha G, Sandhya K P, Singh N K, Rai V. Identification of cis-regulatory elements associated with salinity and drought stress tolerance in rice from co-expressed gene interaction networks. Bioinformatics, 2018, 14(3): 123-131
- [18] Diédhiou C J, Popova O V, Dietz K J, Golladack D. The SNF1-type serine-threonine protein kinase *SAPK4* regulates stress-responsive gene expression in rice. BMC Plant Biology, 2008, 8(1): 49
- [19] Asano T, Hayashi N, Kobayashi M, Aoki N, Miyao A, Mitsuhashi I, Ichikawa H, Komatsu S, Hirochika H, Kikuchi S,

- Ohsugi R. A rice calcium - dependent protein kinase *OsCPK12* oppositely modulates salt - stress tolerance and blast disease resistance. *Plant Journal*, 2015, 69 (1): 26-36
- [20] Jeong M J, Lee S K, Kim B G, Kwon T R, Cho W S, Park Y T, Lee J O, Kwon H B, Byun M O, Park S C. A rice (*Oryza sativa* L.) MAP kinase gene, *OsMAPK44*, is involved in response to abiotic stresses. *Plant Cell Tissue & Organ Culture*, 2006, 85 (2): 151-160
- [21] Lee S K, Kim B G, Kwon T R, Jeong M J, Park S R, Lee J W, Byun M O, Kwon H B, Matthews B F, Hong C B, Park S C. Overexpression of the mitogen-activated protein kinase gene *OsMAPK33* enhances sensitivity to salt stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Bioences*, 2011, 36 (1): 139-151
- [22] Ge L F, Chao D Y, Shi M, Zhu M Z, Gao J P, Lin H X. Overexpression of the trehalose-6-phosphate phosphatase gene *OsTPP1* confers stress tolerance in rice and results in the activation of stress responsive genes. *Planta*, 2008, 228: 191-201
- [23] Luo D, Niu X L, Yu J D, Yan J, Gou X J, Lu B R, Liu Y S. Rice choline monoxygenase (*OsCMO*) protein functions in enhancing glycine betaine biosynthesis in transgenic tobacco but does not accumulate in rice (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Plant Cell Reports*, 2012, 31 (9): 1625-1635
- [24] Hasthanasombut S, Ntuni V, Supaibulwatana K, Mii M, Nakamura I. Expression of Indica rice *OsBADHI* gene under salinity stress in transgenic tobacco. *Plant Biotechnology Reports*, 2010, 4 (1): 75-83
- [25] Obata T, Kitamoto H K, Nakamura A, Fukuda A, Tanaka Y. Rice Shaker potassium channel *OsKATI* confers tolerance to salinity stress on yeast and rice cells. *Plant physiology*, 2007, 144 (4): 1978-1985
- [26] Nakayama P K, Horie T. Rice sodium-insensitive potassium transporter, *OsHAK5*, confers increased salt tolerance in tobacco BY2 cells. *Journal of Bioence & Bioengineering*, 2011, 111 (3): 346-356
- [27] Liu S P, Zheng L Q, Xue Y H, Zhang Q, Wang L, Shou H X. Overexpression of *OsVPI* and *OsNHX1* increases tolerance to drought and salinity in rice. *Journal of Plant Biology*, 2010, 53 (6): 444-452
- [28] Nakamura A, Fukuda A, Sakai S, Tanaka Y. Molecular cloning, functional expression and subcellular localization of two putative vacuolar voltage-gated chloride channels in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant & Cell Physiology*, 2006, 47 (1): 32-42
- [29] Senadheera P, Singh R, Maathuis F J. Differentially expressed membrane transporters in rice roots may contribute to cultivar dependent salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60 (9): 2553-2563
- [30] Choe Y H, Kim Y S, Kim I S, Bae M J, Lee E J, Kim Y H, Park H M, Yoon, H S. Homologous expression of γ -glutamylcysteine synthetase increases grain yield and tolerance of transgenic rice plants to environmental stresses. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170 (6): 610-618
- [31] Ouyang S Q, He S J, Liu P, Zhang W K, Zhang J S, Chen S Y. The role of tocopherol cyclase in salt stress tolerance of rice (*Oryza sativa*). *Science China Life Sciences*, 2011, 54 (2): 181-188
- [32] Guo X L, Wu Y R, Wang Y Q, Chen Y M, Chu C C. *OsMSRA4. 1* and *OsMSRBI. 1*, two rice plastidial methionine sulfoxide reductases, are involved in abiotic stress responses. *Planta*, 2009, 230: 227-238
- [33] Ushimaru T, Nakagawa T, Fujioka Y, Daicho K, Naitob M, Yamauchi Y, Nonakad H, Amakoc K, Yamawakib K, Muratad N. Transgenic *Arabidopsis* plants expressing the rice dehydroascorbate reductase gene are resistant to salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163 (11): 1179-1184
- [34] Lu Z Q, Liu D L, Liu S K. Two rice cytosolic ascorbate peroxidases differentially improve salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Reports*, 2007, 26 (10): 1909-1917
- [35] Zou J, Liu C F, Liu A L, Zou D, Chen X B. Overexpression of *OsHsp17. 0* and *OsHsp23.7* enhances drought and salt tolerance in rice. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169 (6): 628-635
- [36] Ganguly M, Datta K, Roychoudhury A, Gayen D, Sengupta D N. Overexpression of *Rab16A* gene in indica rice variety for generating enhanced salt tolerance. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7 (4): 502-509
- [37] Jian L D, Wei M C, Sung H P. *OsLEA3-2*, an abiotic stress induced gene of rice plays a key role in salt and drought tolerance. *PLoS ONE*, 2012, 7 (9): e45117
- [38] Vaidyanathan R, Kuruvilla S, Thomas G. Characterization and expression pattern of an abscisic acid and osmotic stress responsive gene from rice. *Plant Science*, 1999, 140 (1): 21-30
- [39] 黄俊俊, 刘文文, 郭亚如, 蒋天慧, 任晴, 王华华, 梁卫红. microRNA 在植物生长发育中的研究进展. *生物技术通报*, 2019, 35 (11): 141-149
- Huang J J, Liu W W, Guo Y R, Jiang T H, Ren Q, Wang H H, Liang W H. Research progress of microRNA in plant development. *Biotechnology Bulletin*, 2019, 35 (11): 141-149
- [40] Mondal T K, Ganie S A, Debnath A B. Identification of novel and conserved miRNAs from extreme halophyte, *Oryza coarctata*, a wild relative of rice. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0140675
- [41] Mondal T K, Rawal H C, Chowrasia S, Varshney D, Panda A K, Mazumdar A, Kaur H, Gaikwad K, Sharma T R, Singh N K. Draft genome sequence of first monocot-halophytic species *Oryza coarctata* reveals stress-specific genes. *Scientific Reports*, 2018, 8: 13698
- [42] Mondal T K, Panda A K, Rawal H C, Sharma T R. Discovery of microRNA-target modules of African rice (*Oryza glaberrima*) under salinity stress. *Scientific Reports*, 2018, 8: 570
- [43] Gao P, Bai X, Yang L, Lv D, Pan X, Li Y, Cai H. osa-MIR393: a salinity-and alkaline stress-related microRNA gene. *Molecular Biology Reports*, 2011 38 (1): 237-242
- [44] Zhao B, Ge L, Liang R, Li W, Ruan K, Lin H, Jin Y. Members of miR-169 family are induced by high salinity and transiently inhibit the NF-YA transcription factor. *BMC Molecular Biology*, 2009, 10: 29
- [45] Jeong D H, Park S, Zhai J, Gurazada S G R, DePaoli E, Meyers B C, Green P J. Massive analysis of rice small RNAs: mechanistic implications of regulated microRNAs and variants for differential target RNA cleavage. *Plant Cell*, 2011, 23 (12): 4185-4207
- [46] Park G G, Park J J, Yoon J, Yu S N, An G. A RING finger

- E3 ligase gene, *Oryza sativa* Delayed Seed Germination 1 (*OsDSG1*), controls seed germination and stress responses in rice. *Plant Molecular Biology*, 2010, 74(4-5): 467-478
- [47] Park J J, Yi J, Yoon J, Cho L H, Ping J, Jeong H J, Cho S K, Kim W K, An G. *OsPUB15*, an E3 ubiquitin ligase, functions to reduce cellular oxidative stress during seedling establishment. *Plant Journal*, 2011, 65(2): 194-205
- [48] Gao T, Wu Y R, Zhang Y Y, Liu L J, Ning Y S, Wang D J, Tong H N, Chen S Y, Chu C C, Xie Q. *OsSDIR1* overexpression greatly improves drought tolerance in transgenic rice. *Plant Molecular Biology*, 2011, 76(1-2): 145-156
- [49] Gianpiero M, Roberta P, Alessandra T, Lorenzo R, Stanley L, Marialuisa C, Marcello G, Mario F, Paolo B, Emidio A. Use of MSAP markers to analyse the effects of salt stress on DNA methylation in rapeseed (*Brassica napus* var. *oleifera*). *PLoS ONE*, 2013, 8(9): e75597
- [50] Feng Q Z, Yang C W, Lin X Y, Wang J M, Qu X F, Zhang C Y, Chen Y, Liu B. Salt and alkaline stress induced transgenerational alteration in DNA methylation of rice (*Oryza sativa*). *Australian Journal of Crop Science*, 2012, 6(5): 877-883
- [51] Ferreira L J, Azevedo V, Maroco J, Oliveira M M, Santos A P. Salt tolerant and sensitive rice varieties display differential methylome flexibility under salt stress. *PLoS ONE*, 2015, 10(5): e0124060
- [52] Ganie S A, Pani D R, Mondal T K. Genome-wide analysis of DUF221 domain-containing gene family in *Oryza* species and identification of its salinity stress-responsive members in rice. *PLoS ONE*, 2017, 12: e0182469
- [53] Ganie S A, Debnath A B, Gumi A M, Mondal T K. Comprehensive survey and evolutionary analysis of genome-wide miRNA genes from ten diploid *Oryza* species. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 711
- [54] Kosová K, Vítámvás P A, Urban M O, Prášíl I T. Plant proteome responses to salinity stress-comparison of glycophytes and halophytes. *Functional Plant Biology*, 2013, 40(9): 775-786
- [55] Sarhadia E, Bazarganif M M, Sajise A G, Abdolahi S, Vispo N A, Arceta M, Nejad G M, Singh R K, Salekdeh G H. Proteomic analysis of rice anthers under salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 58: 280-287
- [56] Ghaffari A, Gharechahi J, Nakhoda B, Salekdeh G H. Physiology and proteome responses of two contrasting rice mutants and their wild type parent under salt stress conditions at the vegetative stage. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(1): 31-44
- [57] Malakshah S N, Rezaei M H, Heidari M, Salekdeh G H. Proteomics reveals new salt responsive proteins associated with rice plasma membrane. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 2007, 71(9): 2144-2154
- [58] Salekdeh G H, Siopongco J, Wade L, Ghareyazie B, Bennett J. A proteomic approach to analyzing drought and salt responsiveness in rice. *Field Crops Research*, 2002, 76(2-3): 199-219
- [59] Yeo A, Flowers S, Rao G, Welfare K, Senanayake N, Flowers T. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant Cell & Environment*, 2010, 22(5): 559-565
- [60] Jankangram W, Thammasirirak S, Jones M G, Hartwell J, Theerakulpisut P. Proteomic and transcriptomic analysis reveals evidence for the basis of salt sensitivity in Thai jasmine rice (*Oryza sativa* L. cv. KDML 105). *African Journal of Biotechnology*, 2013, 10: 16157-16166
- [61] Lee D G, Park K W, An J Y, Sohn Y G, Ha J K, Kim H Y, Bae D W, Lee K H, Kang N J, Lee B H, Kang K Y, Lee J J. Proteomics analysis of salt-induced leaf proteins in two rice germplasm with different salt sensitivity. *Canadian Journal of Plant Science*, 2017, 91(2): 337-349
- [62] Song Y, Zhang C, Ge W, Zhang Y, Burlingame A L, Guo Y. Identification of NaCl stress-responsive apoplastic proteins in rice shoot stems by 2D-DIGE. *Journal of Proteomics*, 2011, 74(7): 1045-1067
- [63] Zuther E, Koehl K, Kopka J. Comparative metabolome analysis of the salt response in breeding cultivars of rice. *Netherlands: Springer*, 2007: 285-315
- [64] Siahpoosh M R, Sanchez D H, Schlereth A, Scofield G N, Furbank R T, Dongen J T, Kopka J. Modification of *OsSUT1* gene expression modulates the salt response of rice *Oryza sativa* cv. Taipei 309. *Plant Science*, 2012, 182: 101-111
- [65] Wu F L, Yang J, Yu D Q, Xu P. Identification and validation a major QTL from "Sea Rice 86" seedlings conferred salt tolerance. *Agronomy*, 2020, 10(3): 410
- [66] 陈启康, 田曾元, 沙文锋, 顾拥建, 戴晖, 朱娟. 海涂大米草与水稻远缘杂交种质资源发掘与创新(III). *江苏农业科学*, 2012, 40(1): 65-69
- Chen Q K, Tian Z Y, Sha W F, Gu Y J, Dai H, Zhu J. Discovery and innovation of distant hybrid germplasm resources of *Spartina* and rice(III). *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2012, 40(1): 65-69
- [67] 程海涛, 姜华, 薛大伟, 郭龙彪, 曾大力, 张光恒, 钱前. 水稻芽期与幼苗前期耐碱性状 QTL 定位. *作物学报*, 2008, 34(10): 1719-1727
- Cheng H T, Jiang H, Xue D W, Guo L B, Zeng D L, Zhang G H, Qian Q. Mapping of QTLs underlying tolerance to alkali at germination and early seedling stages in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1719-1727
- [68] 马帅国, 田蓉蓉, 胡慧, 吕建东, 田蕾, 罗成科, 张银霞, 李培富. 粳稻种质资源苗期耐盐性综合评价与筛选. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(5): 1089-1101
- Ma S G, Tian R R, Hu H, Lv J D, Tian L, Luo C K, Zhang Y X, Li P F. Comprehensive evaluation and selection of rice (*Oryza sativa japonica*) germplasm for saline tolerance at seedling stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(5): 1089-1101
- [69] 祁栋灵, 张三元, 曹桂兰, 阮仁超, 孙明茂, 张艳蕊, 周庆阳, 韩龙植. 水稻发芽期和幼苗前期耐碱性的鉴定方法研究. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(1): 74-80
- Qi D L, Zhang S Y, Cao G L, Ruan R C, Sun M M, Zhang Y R, Zhou Q Y, Han L Z. Studies on screening methods for alkaline tolerance at germination period and early seedling stage in rice. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2006, 7(1): 74-80
- [70] 孙现军, 姜奇彦, 胡正, 张惠媛, 徐长兵, 邸一桓, 韩龙植, 张

- 辉. 水稻资源全生育期耐盐性鉴定筛选. 作物学报, 2019, 45 (11): 1656-1663
- Sun X J, Jiang Q Y, Hu Z, Zhang H Y, Xu C B, Di Y H, Han L Z, Zhang H. Screening and identification of salt-tolerant rice germplasm in whole growth period. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45 (11): 1656-1663
- [71] 耿雷跃, 张薇, 马小定, 崔迪, 韩冰, 张启星, 韩龙植. 水稻分蘖期耐盐性鉴定评价方法确立及种质筛选. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (3): 588-596
- Geng L Y, Zhang W, Ma X D, Cui D, Han B, Zhang Q X, Han L Z. Establishment of an updated assay for testing salt tolerance at the tillering stage of rice and germplasm screening. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (3): 588-596
- [72] 王才林, 张亚东, 赵凌, 路凯, 朱镇, 陈涛, 赵庆勇, 姚姝, 周丽慧, 赵春芳, 梁文化, 孙明法, 严国红. 耐盐碱水稻研究现状、问题与建议. 中国稻米, 2019, 25 (1): 1-6
- Wang C L, Zhang Y D, Zhao L, Lu K, Zhu Z, Chen T, Zhao Q Y, Yao S, Zhou L H, Zhao C F, Liang W H, Sun M F, Yan G H. Research status, problems and suggestions on salt-alkali tolerant rice. *China Rice*, 2019, 25 (1): 1-6
- [73] 耿雷跃, 马小定, 崔迪, 张启星, 韩冰, 韩龙植. 水稻全生育期耐盐性鉴定评价方法研究. 植物遗传资源学报, 2019, 20 (2): 33-41
- Geng L Y, Ma X D, Cui D, Zhang Q X, Han B, Han L Z. Identification and evaluation method for saline tolerance in rice during the whole growth stage. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (2): 33-41
- [74] 瞿礼嘉, 郭冬姝, 张金喆, 秦根基. CRISPR/Cas 系统在植物基因组编辑中的应用. 生命科学, 2015, 27 (1): 64-70
- Qu L J, Guo D S, Zhang J Z, Qin G J. The application of CRISPR/Cas system in plant genome editing. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2015, 27 (1): 64-70