

植物盐胁迫适应性机制研究进展

黎远东, 江海霞, 谢丽琼

(新疆大学生命科学与技术学院新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘要: 盐胁迫是最重要的非生物胁迫之一, 严重威胁植物的生长发育。了解植物盐胁迫适应性机制有利于科学选育耐盐作物, 进而有效利用盐地滩涂, 减轻日益增加的粮食压力。盐胁迫导致植物体内离子失衡、渗透紊乱以及毒性物质积累, 特别是活性氧(ROS, reactive oxygen species)。为了适应盐胁迫, 植物需要平衡细胞离子、重塑渗透势并维持 ROS 稳态。在过去遗传学和生理生化研究揭示了大量的植物盐胁迫响应和调控因子, 它们通过多重复杂的胁迫信号通路调控植物的耐盐性。本文综述了近年来盐胁迫下植物的感知、信号转导、基因表达调控、激素调控以及适应性响应, 归纳了一套较为完整的植物盐胁迫响应机制。

关键词: 盐胁迫; 信号转导; 激素调控; 适应性响应

Review of Plant Adaptation Mechanism to Salt Stress

LI Yuan-dong, JIANG Hai-xia, XIE Li-qiong

(Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering,
College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046)

Abstract: Salt stress is one of the most important abiotic stresses, which seriously threatens the growth and development of plants. Understanding the adaptive mechanisms of plant to salt stress is beneficial for the breeding of salt tolerant crops and the effective use of saline land to meet the increasing demand of food supply. Salt stress causes ion imbalance, osmotic derangement, and accumulation of toxic substances, especially reactive oxygen species (ROS), in plants. To adapt to salt stress, the plants have to balance cellular ions, remodel osmotic potential and maintain ROS. The former researches on the genetic, physiological and biochemical subjects have revealed a large number of plant regulators responding salt stresses, which might modulate plant salt tolerance through multiple and complex stress signal pathways. This paper reviews the salt sensing, signal transduction, gene expression regulation, phytohormone regulation and adaptive response of plants under salt stress, and provides a relatively complete summary of plant salt stress response mechanisms.

Key words: salt stress; signal transduction; phytohormone regulation; adaptive regulation mechanism

目前全球盐碱地面积约有 1×10^9 hm^2 , 占陆地面积 7%^[1], 中国盐碱地面积达 1×10^8 hm^2 ^[2], 土地盐碱化已成为全球性的问题。土壤中高浓度的盐离子(主要是 Na^+)会对植物造成盐害或盐胁迫,

影响植物的正常生长发育, 造成农业损失和植物生态系统严重恶化^[3]。同时, 由于灌溉措施不当、过度施肥以及工业污染等致使次生土地盐碱化问题加剧^[4], 也对可持续农业系统产生了灾难性

收稿日期: 2022-05-18 修回日期: 2022-05-31 网络出版日期: 2022-07-05

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20220518003>

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: 1343646909@qq.com

通信作者: 谢丽琼, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: picea@xju.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(32060426); 新疆维吾尔自治区资源平台项目(PT1808)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China(32060426); The Resource Platform Project of Xinjiang Uygur Autonomous Region of China(PT1808)

影响^[5-6]。

植物在其漫长的进化中产生了复杂且精密的机制去适应盐胁迫。减少暴露在盐分中的分生组织是植物适应盐胁迫的基本方针,尤其是根分生组织和幼嫩的叶片;而把过多的盐离子转运至老叶或一些特化器官如盐腺、盐囊泡等是植物抵御盐胁迫的另一重要手段^[7-8]。植物根系与土壤环境直接接触,根内皮层的凯氏带和木栓层能有效抵御盐离子危害^[9-10],尤其凯氏带是阳离子从皮层到中柱的主要质外体屏障。根部吸收的盐离子需要通过许多转运体和通道进行运输^[11-12]。Na⁺可以通过非选择性阳离子通道(NSCCs, non-selective cation channels),高亲和性钾离子转运蛋白(HKTs, high affinity K⁺ transporters), Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白(NHXs, Na⁺/H⁺ exchangers), 阳离子质子转运体(CHXs, cation H⁺ exchangers)通道进入木质部和韧皮部, Cl⁻通过 H⁺/Cl⁻ 共转运体, Cl⁻/H⁺ 共转运体和硝酸盐转运体(NRTs, nitrate transporters)向木质部内流^[13]。进入叶片的盐离子会使细胞渗透势变化,引起叶片水势降低,植物通过关闭气孔以及水通道蛋白的调节增强叶片的水分利用率^[14]。当盐离子的过度积累扰乱了细胞内离子平衡,就会导致有毒物质的积累,如活性氧 ROS。植物中,乙烯等多种因子依赖 ROS 代谢调节盐胁迫反应^[11, 15], ROS 是多种逆境胁迫信号传递的重要组成部分。

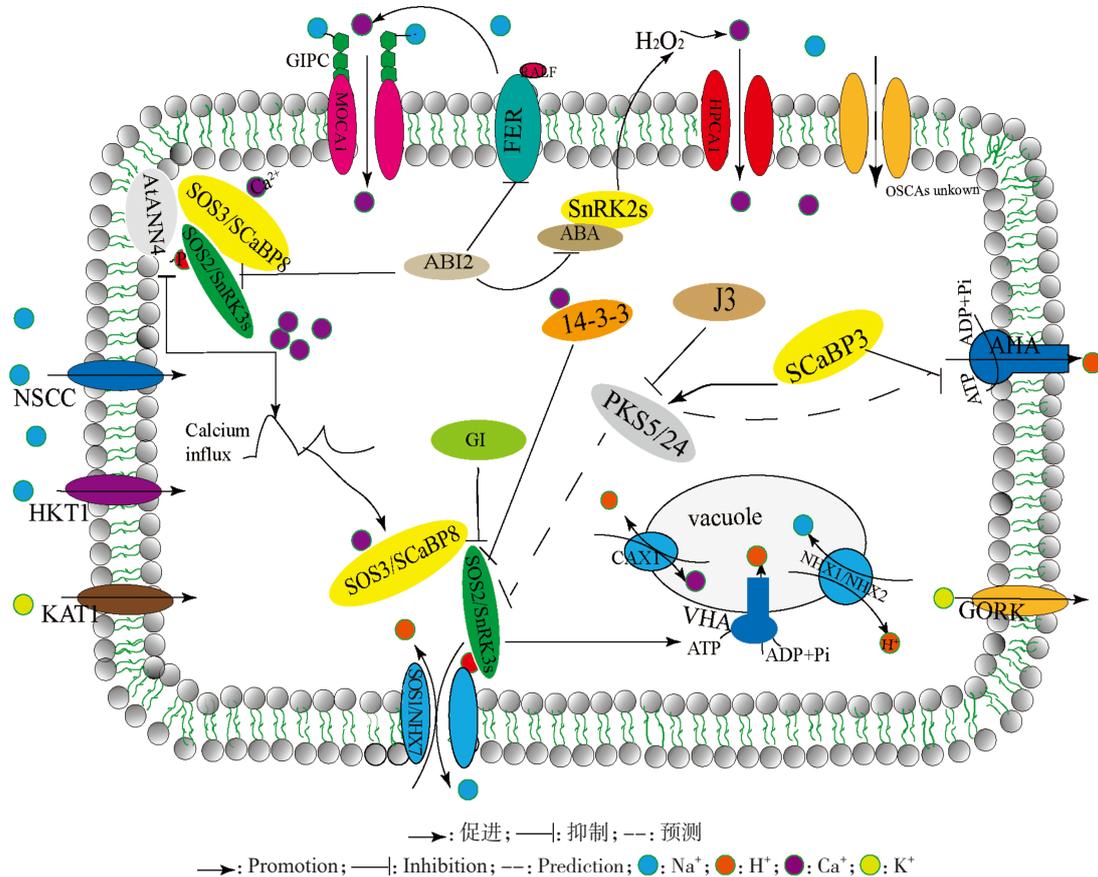
植物耐盐性是一个受遗传、生理和环境等多因素调控的复杂性状,破译不同植物的耐盐性,进一步完善植物盐胁迫响应机制能更有效地指导作物抗逆遗传改良。过去十年,植物学家们在挖掘盐胁迫的早期信号方面开展了大量工作,发现细胞壁的完整性对于植物耐盐性有重要作用并捕获了盐离子受体 GIPC^[16]。此外,利用分子遗传学和基因组学也筛选了大量耐盐应答元件,充实了盐胁迫响应的分子机制。本文综述了近年来植物耐盐机制的最新进展,总结了盐胁迫下的响应措施,并对提高作物耐盐性做出了展望。

1 盐害的感知

感知外界信号是植物面对逆境胁迫的第一步,然而探索植物早期渗透和 Na⁺ 的感知却是艰难的,尤其是植物如何感知过量的 Na⁺ 以及植物是否有 Na⁺ 传感器或受体,仍有待研究^[16]。研究表

明,渗透和离子胁迫都可以诱导细胞内游离钙离子浓度([Ca²⁺]_{cyt})升高^[17],盐诱导的[Ca²⁺]_{cyt}一般积累在根皮层和内皮层细胞,而甘露醇诱导的[Ca²⁺]_{cyt}一般在表皮细胞层。Jiang等^[18]基于正向遗传筛选获得了盐胁迫下[Ca²⁺]_{cyt}表型相关的基因 *MOCA1*, 并发现鞘脂 GIPC (Glycosyl inositol phosphorylceramide) 可能作为 Na⁺ 传感器。质膜蛋白 OSCA1 (Reduced hyperosmolality-induced [Ca²⁺]_i increase channel 1) 推测是高渗透门控 Ca²⁺ 通道^[19], 然而 *osca1* 突变体在渗透胁迫下表现出 Ca²⁺ 信号受损,在盐和干旱胁迫下却没有表现出明显的表型,OSCA1 的生理意义有待进一步研究^[20]。从拟南芥花组织中分离出机械力敏感通道蛋白 MSL8 (MscS-like 8), 渗透压力下 MSL8 会迅速降解以维持细胞的完整性,在花粉萌发过程中,MSL8 保持了驱动萌发所需的最佳渗透势,同时还阻止了新生花粉管的溶解,是一个高渗透膜张力门控离子通道^[21]。在细胞外,盐分感应蛋白 MOCA1 和渗透感应蛋白 OSCA1 以及其他元件协同作用,使盐胁迫下离子效应和渗透压力信号与 Ca²⁺ 信号通路整合^[18]。

盐胁迫会造成细胞壁结构的扰动,植物类受体激酶 (RLK, receptor-like kinase) 是一类细胞壁完整性传感器。受体激酶 FERONIA (FER) 是拟南芥中 CrRLK1L 家族的成员,在植物的生长发育、生殖以及逆境胁迫响应中发挥重要作用^[22]。FER 蛋白的胞外结构域与果胶相互作用,通过增加胞内 [Ca²⁺]_{cyt} 来传送信号,从而诱导细胞壁修复信号途径^[14]。拟南芥细胞壁中,一个 N 端存在 RALF (Rapid alkalization factor) 肽结合的 LRR 结构域和 C 端有延伸蛋白结构域组成的富含亮氨酸重复延伸蛋白 (LRXs, Leucine-rich repeat extensions), 可以感知细胞壁信号,并将此信息传递给下游成分。正常情况下,LRX3/4/5 蛋白与 RALF22/23 肽相互作用,阻断了 RALF22/23 肽与 FER 蛋白的结合,从而抑制 FER 蛋白的内化。在盐胁迫下,LRX3/4/5 蛋白可直接感知盐诱导的细胞壁变化,从 LRXs 中分离出 RALF 肽,将细胞壁信号转导到 FER 蛋白^[23]。这样,细胞壁的扰动被 FER 和 GIPC 感知,随后通过激活 Ca²⁺ 通道增加 [Ca²⁺]_{cyt}, 并且脱落酸 (ABA, abscisic acid) 信号调节蛋白 ABI2 可对 FER 去磷酸化以抑制其活性 (图 1)。

图1 植物盐胁迫信号转导途径^[17, 24-27]Fig.1 Plant salt stress signal transduction pathway^[17, 24-27]

2 信号转导

2.1 离子胁迫信号通路

盐超敏感(SOS, salt overly sensitive)途径是盐胁迫下最重要的信号转导途径之一^[20, 24-25]。在盐胁迫下, AtANN4 辅助增加胞内 $[Ca^{2+}]_{cyt}$, SCaBP8 捕获 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 并与 SOS2 结合。当 Ca^{2+} 达到一定阈值后, 开始绑定 SCaBP8, 并激活 SOS2 磷酸化, 生成一个特定 Ca^{2+} 波^[17]。该信号一方面去抑制 AtANN4 放慢 Ca^{2+} 流入, 另一方面激活 SOS 途径中特定的盐胁迫反应(图1)。SOS 途径已被证明在 Na^{+} 外流中起重要作用, 该途径包括 SOS1、SOS2 和 SOS3, 具有保守性^[8, 25, 27]。SOS3 和 SCaBP8 可以感知盐诱导的 Ca^{2+} 信号, 并与 SOS2 相互作用, 将其招募到质膜上。SOS2 磷酸化 SOS1 上 Ser¹¹³⁸, 缓解 C 端抑制域对 SOS1 的自抑制并激活 SOS1, 将 Na^{+} 从细胞质运输到质外体, 防止 Na^{+} 积累到有毒水平^[25-26]。

丝裂原活化蛋白激酶(MAPK, mitogen-activated protein kinase)级联反应的多个组分参与植物盐胁迫

信号应答^[28]。MEKK1-MKK2-MPK4/MPK6 级联反应参与拟南芥盐胁迫信号响应, MKK9-MPK3/MPK6 级联反应参与调控乙烯和植保素的生物合成, 并在拟南芥盐胁迫反应中发挥作用^[24]。磷脂酸(PA, phosphatidic acid)作为信号分子, 结合并激活蛋白激酶 MPK6, 从而上调 SOS1 蛋白活性, 并调节植物激酶蛋白 PINOID(PID)响应生长素运输载体 PIN2 的活性^[29], 通过生长素浓度改变不同植物器官生长的速率以应对盐胁迫。

2.2 渗透胁迫信号通路

蔗糖非发酵-1 相关蛋白激酶 2(SnRK2, sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2)是渗透胁迫和 ABA 信号通路的核心成分, 在渗透胁迫下被快速激活^[27, 30]。在拟南芥中, 除 SnRK2.9 外, 其他 9 个 SnRK2 均被渗透胁迫激活; B2、B3 和 B4 RAFs 激酶在渗透胁迫下也会迅速被激活, 它们在早期渗透胁迫以及 ABA 信号转导中起重要作用, 是 SnRK2 磷酸化和激活所必需的^[19]。SnRK2 家族中的 SnRK2.2、SnRK2.3 和 SnRK2.6 是 ABA 信号通路的核心成分, 在渗透胁迫下促进 ABA 的累积^[25]。

ABA 和 raf-样激酶(ARK)在渗透胁迫下会激活 SnRK2,通过 snrk2.2/3/6-ABA 响应元件(ABRE)结合蛋白/ABRE 结合因子(AREB/ABF)信号模块以响应渗透胁迫^[20,31]。SnRK2-AREB/ABF-BAM1/AMY3 信号通路参与调节叶片淀粉水解,这对植物抗渗透胁迫具有重要意义^[24]。

2.3 解毒信号通路

植物利用专门的途径来保护自身免受 ROS 毒性,并以 ROS 作为信号分子响应环境刺激^[32-33]。盐胁迫诱导活性氧的积累,植物细胞处于高氧状态,产生毒性效应^[34]。解毒信号通路参与控制各种应激条件下细胞 ROS 水平的稳态,一旦细胞内 ROS 稳态重新建立,能够降低植物的应激损伤^[24]。超氧阴离子自由基($O_2^{\cdot-}$)和单线态氧(1O_2)等活性氧的积累可逆行或顺行启动信号传导调控气孔开闭从而限制 CO_2 水平^[35]。在不同的细胞器(质外体、叶绿体、过氧化物酶体、线粒体、液泡、细胞质和细胞核)中可以根据 ROS 水平发射不同的 ROS 信号,激活相关解毒信号通路^[32]。MAPK 级联途径涉及一个经典的解毒信号通路,MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4 级联反应在 ROS 和水杨酸(SA, salicylic acid)启动的胁迫信号中起重要作用^[14,28]。拟南芥中对 *mek1*、*mkk1/2* 和 *mpk4* 突变体的转录组分析表明,MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4 级联调控 ROS 清除酶的活性,以维持 ROS 稳态^[36]。并且盐胁迫下信号分子 GABA (γ -amino butyric acid)迅速积累,能增强氧化应激信号和生理代谢,从而赋予植物更强的盐耐受性^[13,35]。

3 基因表达调控

植物耐盐性是一个复杂的数量性状^[8,13,37],是由多基因协同控制的。这些基因直接或间接参与离子积累和排斥、氧化还原反应和特定渗透调节物质的积累等^[38-40]。过表达 *PtVPL1* (H^+ 焦磷酸酶基因)的毛果杨根内 Na^+ 减少 H^+ 增多,从而提高了植物耐盐性^[41]。*OsCCD1* 可能影响 *DREB2B* 和它的下游基因,过表达 *OsCCD1* 基因增强了水稻幼苗对外源 ABA 的响应,进而提高对渗透和盐胁迫的耐受性^[42]。此外,某些盐响应基因启动子区域也会受到盐胁迫诱导,如盐生植物亚滨藜 *BADH* (甜菜碱醛脱氢酶基因)启动子具有两个盐应答增强区,可以被盐胁迫强烈诱导^[40]。最近在水稻中发现 *OsBAG4* 与 *OsSUVH7* 和 *OsMYB106* 可能共同调控 *OsHKT1;5* 的转录以响应盐胁迫^[43]。植物盐响应

基因数量庞大^[8,13],表达模式多样化,致使盐功能基因表达网络十分复杂。在不同作物中继续寻找耐盐差异基因,挖掘新基因和相关应答元件是破解植物耐盐基因表达网络的关键步骤。

转录因子结合功能基因启动子上游,激活或抑制基因转录,在盐胁迫基因表达调控中发挥重要作用^[5,8,13]。MYB、NAC、bZIP、WRKY 等转录因子在复杂的盐胁迫基因表达网络中起着中枢调节和分子开关作用。MYB 家族是植物中最大的转录因子家族之一,MYB 转录因子可分为 4 个亚家族:1R、R2R3、3R 和 4R MYB,研究表明 R2R3 型 MYB 是应对寒冷、盐和干旱等非生物胁迫的关键调控因子^[4,44-45]。NAC 转录因子可以结合目标基因的 NACRS 元件,参与调控乙烯、生长素和 ABA 信号转导途径以响应非生物胁迫^[46-47]。bZIP 转录因子含有 1 个高度保守亮氨酸拉链结构域^[48],在拟南芥中参与 ABA 反应的 bZIP 转录因子有 4 个,即 ABF1、AREB1/ABF2、AREB2/ABF4 和 ABF3,其表达可被 SnRK2 激活^[48]。WRKY 转录因子是一类大型的调控蛋白家族,许多蛋白质与 WRKY 转录因子相互作用,如 MAPK、MAPPK、14-3-3 蛋白、钙调素、抗性蛋白等^[49-50]。SPLs 是许多植物响应非生物胁迫的关键调控因子,通过调节信号转导、ROS 清除、POD/SOD 积累、脯氨酸合成和花青素代谢等基因的丰度,参与盐/旱胁迫响应^[16,51-53]。

4 激素调控

植物在盐胁迫下会经历 4 个阶段:早期信号感知,停止生长,沉默以及生长恢复^[16]。植物细胞通过抑制生长以应对逆境胁迫,激素的调节在这个过程中起到重要作用。当植物接收到盐胁迫信号时,胁迫相关激素(ABA、SA、茉莉酸和乙烯)和生长发育相关激素(生长素、赤霉素、细胞分裂素和油菜素甾醇)在权衡生长和胁迫反应中起着重要作用^[54],一些激素正调节植物的耐盐性,而另一些则起着负调控作用。

ABA 作为最重要的应激反应激素之一,在逆境胁迫防御中发挥着重要的作用^[20],特别是渗透调节。盐和渗透胁迫会导致内源 ABA 水平迅速增加,激活 SnRK2 蛋白激酶,磷酸化下游效应蛋白,进一步调节植物气孔关闭以响应渗透胁迫^[55]。当植物根系感知到土壤水分不足会分泌多肽 CLE25 (CLAVATA3/EMBRYO-SURROUNDING REGIONRELATED 25),它能够在水分缺失的信号

通过维管组织转移到地上部分,被受体 BAM1 和 BAM3 识别,从而上调 ABA 生物合成基因 *NCED3* 的表达^[56]。ABA 激活 SnRK2 进而磷酸化 NADPH 氧化酶,增加了质外体中 H_2O_2 的含量。通过刺激质膜结合的 H_2O_2 传感器 HPCA1,从而激活了保卫细胞 Ca^{2+} 通道^[34], $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 增加能有效降低盐胁迫对植物体的伤害(图 1)。此外,ABI2 可以使 FER 去磷酸化^[23],从而控制 FER 的活性,钝化细胞壁扰乱信号。

盐胁迫会导致生长素的重新分布,生长素运输蛋白 AUX1 和 PIN1/2 的定位因盐胁迫而改变,并抑制根系分生组织的活性^[54,57]。在盐胁迫下,磷脂酶 D (PLD, phospholipase D) 功能丧失破坏了生长素再分配,导致主根生长明显减少^[10],而施用外源 PA 根的生长得以恢复。PA 与 PID 激酶互作能增加 PIN2 磷酸化,激活生长素外流,在盐胁迫下促进根的生长^[8]。生长素受体编码基因 *TIR1* 和 *AFB2* 受到盐胁迫后表达下调,也表明生长素在维持生长和盐胁迫中起到权衡作用^[29]。盐胁迫还影响侧根的形成,在轻度盐胁迫 ($NaCl \leq 50 \text{ mmol/L}$) 下表现出诱导侧根的作用,而在高盐条件下表现出抑制作用,这可能是植物的主动适应机制^[9]。

盐胁迫和干旱胁迫下植物体内赤霉素 (GA, gibberellin) 浓度发生了明显变化,表明 GA 可能与非生物胁迫反应密切相关。研究发现,一些与赤霉素代谢相关的基因可以通过延缓生长来增强植物的耐盐性,如 *AtGA2ox7*^[58]。白杨中编码调节赤霉素失活的细胞色素 P450 单加氧酶 PtCYP714A3,通过异源表达可增强水稻对盐胁迫的耐受性^[59]。研究表明,DELLA 蛋白作为一种赤霉素负调控因子可以通过抑制植物生长来抵抗盐胁迫^[60]。种子萌发和植物生长是评价植物对环境适应度的常见指标,盐胁迫下种子萌发率和植物生长都显著受到抑制^[14]。种子萌发期 GA 含量增加,苗期再降低 GA 水平以提高植物对盐胁迫的耐受性^[54]。异养到自养的转变是植物生命开始的关键时期,两个时期 GA 扮演着不同角色。

5 适应性响应

盐胁迫会使植物面对生理干旱、离子失衡以及 ROS 的积累,导致生长抑制、发育改变、代谢紊乱、离子失衡、早衰不育等现象^[12,61]。离子的运输及区室化是维持离子稳态的主要方式^[22],渗透调节通过积累可溶性糖、有机酸、游离氨基酸等渗透

物质来制衡生理干旱^[19],酶和非酶抗氧化剂的诱导是清除 ROS 的有效措施^[61],蛋白泛素化可以精准控制蛋白质的丰度和活性以最佳状态来应对盐胁迫^[62]。

5.1 离子的运输及区室化

盐胁迫下,离子浓度过高会损伤细胞甚至导致细胞死亡,尤其是 Na^+ 含量^[27,43]。限制 Na^+ 流入、增加 Na^+ 外排以及将 Na^+ 分隔在液泡中以减少胞质中的 Na^+ 含量^[12]是植物应对离子毒害的主要策略。离子转运通道在细胞离子运输和 Na^+ 区域化中发挥重要作用^[63-64]。NSCCs 是 Na^+ 进入细胞的主要途径,而 HKT1 可以介导 Na^+ 的摄取^[22]。NHXs 在维持离子稳态过程中发挥着重要作用^[16-17,22,24]。质膜 NHXs 蛋白向胞外排出过多的 Na^+ 保证植物根部吸收 K^+ ,液泡膜上 NHXs 将 Na^+ 运至液泡维持了细胞内离子平衡,内膜体 NHXs 通过增加膜内外的 H^+ 来影响跨膜蛋白的分选^[16]。液泡和质膜 NHXs 是降低 Na^+ 积累的关键调控因子^[13,24]。质膜定位的 NHX7/SOS1 主要向胞外排 Na^+ ,并使膜电位去极化,激活 P 型 H^+ -ATP 酶 (AHA),从而减少 Na^+ 内流和 K^+ 外排。液泡膜定位的 NHX1/NHX2 将 Na^+ 泵入液泡,这个过程需要 V 型 H^+ -ATP 酶 (VHA) 和焦磷酸酶建立的质子势驱动(图 1)。

5.2 渗透调节

渗透胁迫导致细胞脱水和生长抑制^[19,30-31]。植物为了应对渗透胁迫,利用多种渗透调节手段来降低细胞中的渗透势,从而稳定细胞结构,维持植物正常生理代谢^[20,27,65]。渗透调节的手段主要有两类:一是从外界介质中吸收和积累大量无机盐离子(如 K^+ 、 Ca^{2+})从而降低液泡水势;二是植物细胞积累一些小分子有机物质(如脯氨酸、甜菜碱)以平衡细胞质内外的水势。研究发现盐胁迫下不同耐盐性的亚麻品种积累的渗透物质含量存在差异,耐盐材料的根、茎和叶中的脯氨酸含量显著高于敏感材料,而两个品种叶片的 Na^+/K^+ 差异不显著,但根和茎的 Na^+/K^+ 具有显著差异^[66]。不同组织积累的渗透调节物质可能是不同的。在盐胁迫下,许多植物根和叶组织积累脯氨酸、甜菜碱、多胺、甘露醇、葡萄糖、果糖和海藻糖等渗透物质,而茎组织主要积累可溶性糖^[22]。

5.3 活性氧的清除

活性氧特别是过氧化氢 (H_2O_2) 含量和 $O_2^{\cdot-}$ 的过度积累会破坏细胞膜的通透性和完整性以及细胞的区隔化^[67]。酶和非酶类自由基清除剂的表达能

减轻盐胁迫下的氧化损伤。常见的酶类清除剂有超氧化物歧化酶(SOD, superoxide dismutase)、过氧化氢酶(CAT, catalase)、过氧化物酶(POD, peroxidase)、抗坏血酸过氧化物酶(APX, ascorbateperoxidase)等,非酶类清除剂有谷胱甘肽、抗坏血酸、黄酮类化合物等。增强酶类和非酶类自由基清除能力是应对氧化胁迫的有效手段。Ren等^[68]施用 SNP(NO 供体)溶液提高了 SOD、CAT 和 APX 的活性,降低了丙二醛(MDA, malondialdehyde)、H₂O₂ 含量以及 O₂⁻ 的生成速率,从而抑制了盐胁迫对小白菜幼苗的氧化损伤。Wang等^[50]通过转基因 *Th2CysPrx* 提高了 4 种抗氧化基因(*ThGSTZ1*、*ThAPX*、*ThSOD* 和 *ThPOD*) 的表达水平,提高了抗氧化酶的活性,增强了 ROS 的清除能力,从而降低了盐胁迫下细胞的损伤。研究表明,耐盐水稻品种清除活性氧的能力显著高于盐敏感水稻品种,并且水稻体内 SOD 与 POD 活性与盐胁迫程度存在相关性^[69]。

5.4 蛋白泛素化

泛素-蛋白酶体系统(UPS, ubiquitin-proteasomesystem)是真核生物降解胞内蛋白最重要、最具选择性的途径之一,它可以精确地控制许多蛋白质在盐胁迫下的丰度和活性^[70]。在 UPS 中,多个泛素(Ub, ubiquitin)链通过泛素活化酶(E1, ubiquitin activating enzyme)、泛素结合酶(E2, ubiquitin conjugating enzyme)、泛素连接酶(E3, ubiquitin protein ligase)连接到靶蛋白

上,具有 Ub 链的蛋白质可被 26S 蛋白酶体识别并降解^[62]。E3 泛素连接酶能响应干旱和盐等非生物胁迫^[71],其 F-box 蛋白 SLEEPY1(SLY1) 与 DELLA 相互作用,导致 26S 蛋白酶体降解 DELLA 蛋白抑制植物生长使其在胁迫下存活^[54]。E3 泛素连接酶根据亚基类型可分为 E6-AP 羧基末端(HECT)、RING 和 U-box。在拟南芥中,U-box E3 泛素连接酶 AtPUB18 调控 ABA 介导的气孔关闭,而高度同源的 AtPUB19 是 ABA 介导的干旱胁迫的负调控因子^[72]。Zhang等^[71]发现了一种特异的 RING E3 泛素连接酶基因 *-MjSTMIR*,它是盐胁迫反应的 1 个正调控因子,并有可能通过与 MitUBC32 和 MitSec61c 相互作用参与泛素化途径,减轻盐胁迫下内质网的负担。

6 结论与展望

盐胁迫致使植物细胞内离子失衡,渗透压增大,产生的 ROS 的过度积累又对植物造成次级胁迫。植物感知盐害的威胁,产生早期信号分子(Ca²⁺、K⁺、PA 等),打开多个盐胁迫相关信号通路,调控植物激素和盐响应相关基因;通过产生多种渗透调节剂以应对生理干旱,排出或隔离过多离子来维持离子稳态,合成抗氧化剂应对活性氧的毒性,降解某些蛋白去缓解盐带来的压力等,完成植物在盐胁迫下的适应性响应(图 2)。分子遗传学和各种组学方法为破译植物盐胁迫适应性机制做出了巨大贡献,但

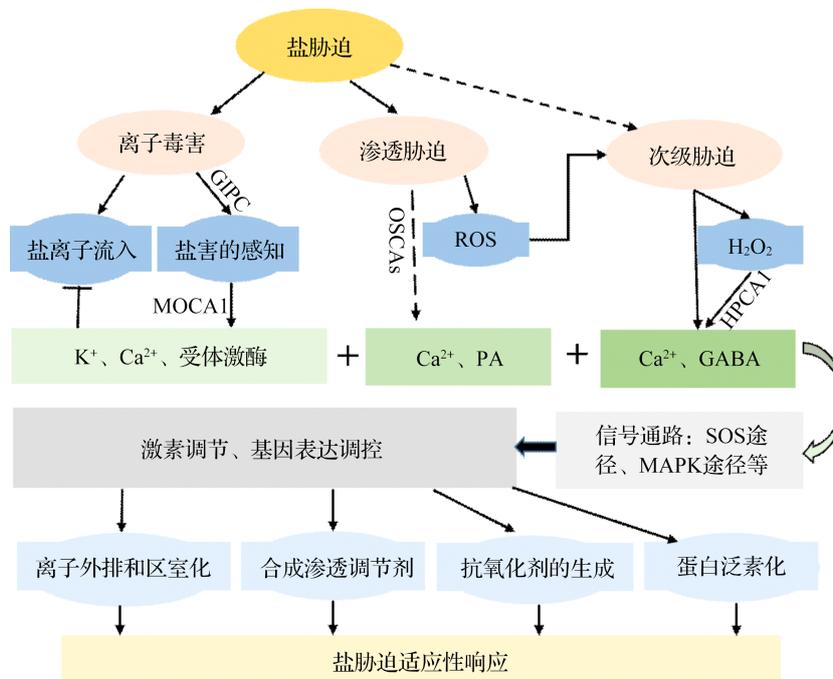


图 2 盐胁迫适应调节机制

Fig.2 The adaptation and regulation mechanism of salt stress

充分阐明植物在胁迫条件下与不同发育过程的相关调控网络仍是具有挑战性的工作^[73-74],特别是生长调控方面。通常植物抗盐性的增加会导致生长受到抑制,如何寻找生长和抗逆之间的最佳平衡,获得兼具抗逆特性和高产性状的作物是今后研究的一个趋势。

近年来植物盐胁迫适应性机制研究取得了重要进展,为提高作物耐盐性开拓了更广泛的应对策略。以基因组学为基础的作物育种方法在应对非生物胁迫时展示了突出优势。一方面利用相关耐盐指标在群体中筛选抗盐材料,另一方面通过正向遗传学手段筛选候选 QTL 区域获得耐盐候选基因。有研究利用 EMS 诱变获得了水稻耐盐突变体 *hst1*,通过 Mutmap 方法快速定位获得目标基因 *OsRR22*,短短两年培育了保留亲本优良性状的耐盐新品种 Kaijing^[75]。高盐环境下正常生长的盐生植物是改造盐碱地最佳的材料。其中藜麦是近年来大力开发的少有的盐生作物,其基因组已被测序^[76],已有多个研究机构开发了高产、盐耐受的品种以改良盐碱化土地。另外来自微生物、动物的功能基因在植物里的异源表达可获得与供体物种完全不同的新功能(如肥胖基因 *FTO*^[77]),这也是作物中开发新的盐耐受机制一个值得探索的方向。

参考文献

- [1] Munns R, Gilliam M. Salinity tolerance of crops-what is the cost?. *New Phytologist*, 2015, 208 (3): 668-673
- [2] Fang S, Tu W, Mu L, Sun Z, Hu Q, Yang Y. Saline alkali water desalination project in Southern Xinjiang of China: A review of desalination planning, desalination schemes and economic analysis. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2019, 113: 109268
- [3] Bailey-Serres J, Parker J E, Ainsworth E A. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575 (7781): 109-118
- [4] Zhao Y, Yang Z, Ding Y, Liu L, Han X, Zhan J, Wei X, Diao Y, Qin W, Wang P, Liu P, Sajjad M, Zhang X, Ge X. Over-expression of an R2R3 MYB Gene, *GhMYB73*, increases tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Science*, 2019, 286: 28-36
- [5] Zhang H X, Zhu W C, Feng X H, Jin J H, Wei A M, Gong Z H. Transcription factor CaSBP12 negatively regulates salt stress tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21 (2): 444
- [6] Xu Z, Zhou J, Ren T, Du H, Liu H, Li Y. Salt stress decreases seedling growth and development but increases quercetin and kaempferol content in *Apocynum venetum*. *Plant Biology*, 2020, 22 (5): 813-821
- [7] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: Some dogmas and hypotheses. *Plant Cell & Environment*, 2010, 16 (1): 15-24
- [8] Liu J G, Han X, Yang T, Cui W H, Liu L J. Genome-wide transcriptional adaptation to salt stress in *Populus*. *BMC Plant Biology*, 2019, 19 (1): 1-14
- [9] Zolla G, Heimer Y M, Barak S. Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61 (1): 211-224
- [10] Dou L, He K, Higaki T, Wang X, Mao T. Ethylene signaling modulates cortical microtubule reassembly in response to salt stress. *Plant Physiology*, 2018, 176 (3): 2071-2081
- [11] Ahmad R M, Cheng C, Sheng J, Wang W, Ren H, Aslam M, Yan Y. Interruption of jasmonic acid biosynthesis causes differential responses in the roots and shoots of maize seedlings against salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (24): 6202
- [12] Chen Z, Pottosin I I, Cuin T A, Fuglsang A T, Tester M, Jha D, Isaac Z, Zhou M, Palmgren M, Newman I, Shabala S. Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in salt-stressed barley. *Plant Physiology*, 2007, 145 (4): 1714-1725
- [13] Arif Y, Singh P, Siddiqui H, Bajguz A, Hayat S. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 156: 64-77
- [14] Luchli A, Grattan S R. *Plant growth and development under salinity stress*. Springer Netherlands, 2007
- [15] Qin H, Wang J, Chen X, Wang F, Peng P, Zhou Y, Miao Y, Zhang Y, Gao Y, Qi Y, Zhou J, Huang R. Rice OsDOF15 contributes to ethylene - inhibited primary root elongation under salt stress. *New Phytologist*, 2019, 223 (2): 798-813
- [16] Zelm E V, Zhang Y, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 403-433
- [17] Ma L, Ye J, Yang Y, Lin H, Yue L, Luo J, Long Y, Fu H, Liu X, Zhang Y, Wang Y, Chen L, Kudla J, Wang Y, Han S, Song C, Guo Y. The SOS2-SCaBP8 complex generates and fine-tunes an AtANN4-dependent calcium signature under salt stress. *Developmental Cell*, 2019, 48 (5): 697-709
- [18] Jiang Z, Zhou X, Tao M, Yuan F, Liu L, Wu F, Wu X, Xiang Y, Niu Y, Liu F, Li C, Ye R, Byeon B, Xue Y, Zhao H, Wang H, Crawford M B, Johnson M B, Hu C, Pei C, Zhou W, Swift B G, Zhang H, Vo-Dinh T, Hu Z, Siedow N J, Pei Z M. Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca^{2+} influx. *Nature*, 2019, 572 (7769): 341-346
- [19] Lin Z, Li Y, Zhang Z, Liu X, Hsu C C, Du Y, Sang T, Zhu C, Wang Y, Satheesh V, Pratibha P, Zhao Y, Song C, Tao W, Zhu J, Wang P. A RAF-SnRK2 kinase cascade mediates early osmotic stress signaling in higher plants. *Nature Communications*, 2020, 11 (1): 1-10
- [20] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 2016, 167 (2): 313-324
- [21] Hamilton E S, Jensen G S, Maskaev G, Katims A, Sherp A M, Haswell E S. Mechanosensitive channel MSL8 regulates osmotic forces during pollen hydration and germination. *Science*, 2015, 350 (6259): 438-441
- [22] Yang Y, Guo Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt - stress responses. *New Phytologist*, 2018,

- 217(2): 523-539
- [23] Zhao C, Zayed O, Yu Z, Jiang W, Zhu P, Hsu C C, Zhu J K. Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2018, 115(51): 13123-13128
- [24] Yang Y, Guo Y. Unraveling salt stress signaling in plants. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(9): 796-804
- [25] Yang Z, Wang C, Xue Y, Liu X, Chen S, Song C, Yang Y, Guo Y. Calcium-activated 14-3-3 proteins as a molecular switch in salt stress tolerance. Nature Communications, 2019, 10(1): 1-12
- [26] Yang Y, Wu Y, Ma L, Yang Z, Dong Q, Li Q, Li Q, Ni X, Kudla J, Song C, Guo Y. The Ca^{2+} sensor ScaBP3/CBL7 modulates plasma membrane H^{+} -ATPase activity and promotes alkali tolerance in *Arabidopsis*. The Plant Cell, 2019, 31(6): 1367-1384
- [27] Gong Z, Xiong L, Shi H, Yang S, Herrera-Estrella L R, Xu G, Chao D, Li J, Wang P, Qin F, Li J, Ding Y, Shi Y, Wang Y, Yang Y, Guo Y, Zhu J K. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. Science China Life Sciences, 2020, 63(5): 635-674
- [28] Mishra N S, Tuteja R, Tuteja N. Signaling through MAP kinase networks in plants. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2006, 452(1): 55-68
- [29] Wang P, Shen L, Guo J, Jing W, Qu Y, Li W, Bi R, Xuan W, Zhang Q, Zhang W. Phosphatidic acid directly regulates PINOID-dependent phosphorylation and activation of the PINFORMED2 auxin efflux transporter in response to salt stress. The Plant Cell, 2019, 31(1): 250-271
- [30] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 21: 133-139
- [31] Tan W, Zhang D, Zhou H, Zheng T, Yin Y, Lin H. Transcription factor HAT1 is a substrate of SnRK2.3 kinase and negatively regulates ABA synthesis and signaling in *Arabidopsis* responding to drought. PLoS Genetics, 2018, 14(4): e1007336
- [32] Choudhury F K, Rivero R M, Blumwald E, Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. The Plant Journal, 2017, 90(5): 856-867
- [33] Luo X, Dai Y, Zheng C, Yang Y, Chen W, Wang Q, Chandrasekaran U, Du J, Liu W, Shu K. The ABI4-RbohD/VTC2 regulatory module promotes reactive oxygen species (ROS) accumulation to decrease seed germination under salinity stress. New Phytologist, 2021, 229(2): 950-962
- [34] Wu F, Chi Y, Jiang Z, Xu Y, Xie L, Huang F, Wan D, Ni J, Yuan F, Wu X, Zhang Y, Wang L, Ye R, Byeon B, Wang W, Zhang S, Sima S, Chen S, Zhu S, Pei J, Johnson M D, Zhu S, Cao X, Pei C, Pei Z M. Hydrogen peroxide sensor HPCA1 is an LRR receptor kinase in *Arabidopsis*. Nature, 2020, 578(7796): 577-581
- [35] Che-Othman M H, Jacoby R P, Millar A H, Taylor N L. Wheat mitochondrial respiration shifts from the tricarboxylic acid cycle to the GABA shunt under salt stress. New Phytologist, 2020, 225(3): 1166-1180
- [36] Li C H, Wang G, Zhao J L, Zhang L Q, Ai L F, Han Y F, Sun D, Zhang S, Sun Y. The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice. The Plant Cell, 2014, 26(6): 2538-2553
- [37] Yu Y, Huang W, Wu C, Yuan H, Song X, Kang Q, Zhao D, Jiang W, Liu Y, Cheng L, Yao Y, Guan F. Identification of differentially expressed genes in flax (*Linum usitatissimum* L.) under saline-alkaline stress by digital gene expression. Gene, 2014, 549(1): 113-122
- [38] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53(1): 247-273
- [39] Saad R B, Zouari N, Ramdhan W B, Azaza J, Meynard D, Guiderdoni E. Improved drought and salt stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing a novel A20/AN1 zinc-finger "ALSAP" gene isolated from the halophyte grass *Aeluropus litoralis*. Plant Molecular Biology, 2010, 72(1): 171-190
- [40] Mishra A, Tanna B. Halophytes: Potential resources for salt stress tolerance genes and promoters. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 829
- [41] Yang Y, Tang R J, Li B, Wang H H, Jin Y L, Jiang C M, Bao Y, Su H Y, Zhao N, Ma X J, Yang L, Chen S L, Cheng X H, Zhang H X. Overexpression of a *Populus trichocarpa* H^{+} -pyrophosphatase gene *PtVPI.1* confers salt tolerance on transgenic poplar. Tree Physiology, 2015, 35(6): 663-677
- [42] Jing P, Zou J, Kong L, Hu S, Wang B, Yang J, Xie G. OsCCD1, a novel small calcium-binding protein with one EF-hand motif, positively regulates osmotic and salt tolerance in rice. Plant Science, 2016, 247: 104-114
- [43] Saima S. A DNA methylation reader with an affinity for salt stress. Plant Cell, 2020(11): 11
- [44] Shen X, Wang Y, Zhang Y, Guo W, Jiao Y, Zhou X. Overexpression of the wild soybean R2R3-MYB transcription factor *GsMYB15* enhances resistance to salt stress and *Helicoverpa armigera* in transgenic *Arabidopsis*. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 3958
- [45] Wang Y M, Wang C, Guo H Y, Wang Y C. BpMYB46 from *Betula platyphylla* can form homodimers and heterodimers and is involved in salt and osmotic stresses. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(5): 1171
- [46] Wang L, Li Z, Lu M, Wang Y. ThNAC13, a NAC transcription factor from *Tamarix hispida*, confers salt and osmotic stress tolerance to transgenic *Tamarix* and *Arabidopsis*. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 635
- [47] Zhang X, Long Y, Huang J, Xia J. OsNAC45 is involved in ABA response and salt tolerance in rice. Rice, 2020, 13(1): 1-13
- [48] Yang Y, Yu T F, Ma J, Chen J, Zhou Y B, Chen M, Ma Y, Wei W, Xu Z S. The soybean *bZIP* transcription factor gene *GmbZIP2* confers drought and salt resistances in transgenic plants. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(2): 670
- [49] Yan H R, Jia H H, Chen X B, Hao L L, An H L, Guo X Q. The cotton WRKY transcription factor GhWRKY17 functions in drought and salt stress in transgenic *Nicotiana benthamiana* through ABA signaling and the modulation of reactive oxygen species production. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(12): 2060-2076
- [50] Wang Y, Liu Z, Wang P, Jiang B, Gao C. A 2-Cys

- peroxiredoxin* gene from *Tamarix hispida* improved salt stress tolerance in plants. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-10
- [51] Ma Y, Xue H, Zhang F, Jiang Q, Yang S, Yue P, Wang F, Zhang Y, Li L, He P, Zhang Z. The miR156/SPL module regulates apple salt stress tolerance by activating MdWRKY100 expression. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(2): 311-323
- [52] Wang J, Ye Y, Xu M, Feng L, Xu L A. Roles of the *SPL* gene family and miR156 in the salt stress responses of tamarisk (*Tamarix chinensis*). *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 1-11
- [53] Hou H, Jia H, Yan Q, Wang X. Overexpression of a SBP-box gene (*VpSBP16*) from Chinese wild *Vitis* species in *Arabidopsis* improves salinity and drought stress tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 940
- [54] Yu Z, Duan X, Luo L, Dai S, Ding Z, Xia G. How plant hormones mediate salt stress responses. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(11): 1117-1130
- [55] Klimecka M, Buchole M, Maszkowska J, Krzywińska E, Goch G, Lichocka M, Szczepielniak J, Dobrowolska G. Regulation of ABA-non-activated SNF1-related protein kinase 2 signaling pathways by phosphatidic acid. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(14): 4984
- [56] Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, Betsuyaku S, Kondo Y, Dohmae N, Fukuda H, Yamaguchi-shinozaki K, Shinozaki K. A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. *Nature*, 2018, 556(7700): 235-238
- [57] Jiang A, Guo Z, Pan J, Yang Y, Zhuang Y, Zuo D, Hao C, Gao Z, Xin P, Chu J, Zhong S, Li L. The PIF1-miR408-PLANTACYANIN repression cascade regulates light-dependent seed germination. *The Plant Cell*, 2021, 33(5): 1506-1529
- [58] Lange M J P, Lange T. Touch-induced changes in *Arabidopsis* morphology dependent on gibberellin breakdown. *Nature Plants*, 2015, 1(3): 1-5
- [59] Wang C, Yang Y, Wang H, Ran X, Li B, Zhang J, Zhang H. 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 Biotechnology Journal*, 2016, 14(9): 1838-1851
- [60] Gao X H, Huang X Z, Xiao S L, Fu X D. Evolutionarily conserved DELLA-mediated gibberellin signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(7): 825-834
- [61] El-Shabrawi H, Kumar B, Kaul T, Reddy M K, Singla-Pareek S L, Sopory S K. Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in Pokkali rice. *Protoplasma*, 2010, 245(1): 85-96
- [62] Xu F Q, Xue H W. The ubiquitin-proteasome system in plant responses to environments. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(10): 2931-2944
- [63] Gobert A, Park G, Amtmann A, Sanders D, Maathuis F J. *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(4): 791-800
- [64] Kugler A, Köhler B, Palme K, Wolff P, Dietrich P. Salt-dependent regulation of a CNG channel subfamily in *Arabidopsis*. *BMC Plant Biology*, 2009, 9(1): 1-11
- [65] Sicilia A, Testa G, Santoro D F, Cosentino S L, Lo Piero A R. RNASeq analysis of giant cane reveals the leaf transcriptome dynamics under long-term salt stress. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 1-24
- [66] Mekawy A M M, Assaha D V M, Ueda A. Differential salt sensitivity of two flax cultivars coincides with differential sodium accumulation, biosynthesis of osmolytes and antioxidant enzyme activities. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(3): 1119-1126
- [67] Su P, Yan J, Li W, Wang L, Zhao J, Ma X, Li A, Wang H, Kong L. A member of wheat class III peroxidase gene family, *TaPRX-2A*, enhanced the tolerance of salt stress. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 1-15
- [68] Ren Y, Wang W, He J, Zhang L, Wei Y, Yang M. Nitric oxide alleviates salt stress in seed germination and early seedling growth of pakchoi (*Brassica chinensis* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 187: 109785
- [69] Goswami K, Mittal D, Gautam B, Sopory S K, Sanan-Mishra N. Mapping the salt stress-induced changes in the root miRNome in Pokkali rice. *Biomolecules*, 2020, 10(4): 498
- [70] Li Y, Guo Q, Liu P, Huang J, Zhang S, Yang G, Wu C, Zheng C, Yan K. Dual roles of the serine/arginine-rich splicing factor SR45a in promoting and interacting with nuclear cap-binding complex to modulate the salt-stress response in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 2021, 230(2): 641-655
- [71] Zhang R, Chen H, Duan M, Zhu F, Wen J, Dong J, Wang T. Medicago falcata MfSTMIR, an E3 ligase of endoplasmic reticulum-associated degradation, is involved in salt stress response. *The Plant Journal*, 2019, 98(4): 680-696
- [72] Wu Y, Wang W, Li Q, Zhang G, Zhao X, Li G, Li Y, Wang Y, Wang W. The wheat E3 ligase TaPUB26 is a negative regulator in response to salt stress in transgenic *Brachypodium distachyon*. *Plant Science*, 2020, 294: 110441
- [73] Bhatt T, Sharma A, Puri S, Minhas A P. Salt tolerance mechanisms and approaches: Future scope of halotolerant genes and rice landraces. *Rice Science*, 2020, 27(5): 368-383
- [74] Zhang H, Zhu J, Gong Z, Zhu J K. Abiotic stress responses in plants. *Nature Reviews Genetics*, 2022, 23(2): 104-119
- [75] Takagi H, Tamiru M, Abe A, Yoshida K, Uemura A, Yaegashi H, Obara T, Oikawa K, Utsushi H, Kanzaki E, Mitsuoka C, Natsume S, Kosugi S, Kanzaki H, Matsumura H, Urasaki N, Kamoun S, Terauchi R. MutMap accelerates breeding of a salt-tolerant rice cultivar. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(5): 445-449
- [76] Zou C, Chen A, Xiao L, Muller H M, Ache P, Haberer G, Zhang M, Jia W, Deng P, Huang R, Lang D, Li F, Zhan D, Wu X, Zhang H, Bohm J, Liu R, Shabala S, Hedrich R, Zhu J, Zhang H. A high-quality genome assembly of quinoa provides insights into the molecular basis of salt bladder-based salinity tolerance and the exceptional nutritional value. *Cell Research*, 2017, 27(11): 1327-1340
- [77] Yu Q, Liu S, Yu L, Xiao Y, Zhang S, Wang X, Xu Y, Yu H, Li Y, Yang J, Tang J, Duan H, Wei L, Zhang H, Wei J, Tang Q, Wang C, Zhang W, Wang Y, Song P, Lu Q, Zhang W, Dong S, Song B, Jia G. RNA demethylation increases the yield and biomass of rice and potato plants in field trials. *Nature Biotechnology*, 2021, 39(12): 1581-1588