

盐胁迫下不同品种水稻的基因表达

朱长保¹, 徐辰峰², 李均乾², 刘仁梅², 孙高宝³

(1. 金湖县植保植检站, 江苏淮安 211600; 2. 金湖县农业技术推广中心, 江苏淮安 211600; 3. 金湖县耕地质量保护站, 江苏淮安 211600)

摘要 [目的] 初步探索水稻耐盐机制, 筛选关键基因。[方法] 从公共基因芯片数据库 GEO (Gene Expression Omnibus) 搜索有关盐胁迫下水稻基因表达的数据, 利用 TAC (Transcriptome Analysis Console) 筛选表达差异基因, 对差异基因进行 GO (Gene Ontology) 富集分析、信号通路富集分析。[结果] 在盐胁迫下, CSR11、PL177 两种耐受型水稻与 IR64、VSR156 两种敏感型水稻分别有 3 289、1 934、1 806、4 426 个基因表达。耐受型水稻中同时上调或下调的基因有 288 个, 敏感型水稻中同时上调或下调的基因有 330 个。通过生物信息学研究发现, 耐受型水稻盐胁迫主要影响代谢途径、次级代谢产物合成、转录因子等方面。敏感型水稻盐胁迫影响主要影响胁迫响应、激素转导、物质代谢等方面。[结论] 利用生物信息学方法能有效筛选目标基因, 并可为进一步研究提供依据。

关键词 水稻; 盐胁迫; 差异基因表达

中图分类号 S511; Q786 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2018)36-0018-03

Gene Expression of Different Rice Varieties under Salt Stress

ZHU Chang-bao¹, XU Chen-feng², LI Jun-qian² et al (1. Jinhu County Plant Protection Station, Huaian, Jiangsu 211600; 2. Jinhu County Agricultural Technology Extension Center, Huaian, Jiangsu 211600)

Abstract [Objective] To explore the mechanism of the salt tolerance and screen the key genes of salt tolerance gene in rice. [Method] The dates of whole genomic expression profiles got from the salt tolerant rice and salt sensitive rice were obtained from GEO database and identified differential expressed genes by TAC software. The differential gene expression were characterized by gene ontology (GO), KEGG pathway. [Result] For salt tolerant rice (CSR11, PL177), there were 3 289, 1 934 differential expression genes under salt stress. For salt sensitive rice (IR64, VSR156), there were 3 289, 1 934 different expression genes under salt stress. There were 288 genes that were simultaneous up-regulated or down-regulated in tolerant rice. There were 330 genes that were simultaneous up-regulated or down-regulated in sensitive rice. An analysis of differentially expressed gene pathways revealed that metabolic pathways, secondary metabolites synthesis, transcription factors in tolerant rice, but stress response, hormone transduction and material metabolism in sensitive rice. [Conclusion] The key genes could be screened by bioinformatics effectively, which might provide the basis for further experimental study.

Key words Rice; Salt stress; Differential gene expression

水稻是世界上最重要的粮食作物, 世界上半以上的人口以水稻作为主食, 尤其在发展中国家。近年来由于工业污染的加剧, 大量使用农药、化肥以及不合理灌溉等使土壤盐碱化程度日益加重, 盐害已经严重威胁粮食安全^[1-3]。研究显示, 盐对植物组织的伤害主要是离子毒害和渗透胁迫^[4]。随着分子生物学技术的不断发展, 研究人员希望能够掌握盐害下的作物生理响应机制, 以此为基础, 利用基因工程技术提高作物抗盐能力, 从而对合理开发和利用盐碱土地资源, 确保国家粮食安全具有重要意义。基因芯片使研究人员能够快速、高通量地了解植物在特定环境条件下的基因表达水平及变化^[5]。鉴于此, 笔者基于公共基因芯片数据库 GEO 中盐胁迫下水稻基因表达的芯片数据, 通过生物信息学分析对相关基因进行筛选。

1 材料与方法

1.1 数据来源 登录 GEO (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/>) 下载水稻芯片数据 (GSE21651、GSE58603), 两组数据都是选择研究盐胁迫下水稻叶片基因的表达。水稻类型分别为 CSR11、PL177、IR64、VSR156, 其中 CSR11、PL177 为耐受型水稻, IR64、VSR156 为敏感型水稻^[6-7]。

1.2 方法 GEO 数据利用 TAC 进行芯片数据分析, 获得差异表达基因, 选择差异在 2 倍以上的表达基因 ($P < 0.05$)。利

用 PlantReMap GO 富集分析 (<http://plantregmap.cbi.pku.edu.cn/index.php>) ($P < 0.01$, $Q < 0.05$), DAVID 6.8 (<https://david.ncifcrf.gov/>) KEGG 通路分析 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下不同水稻基因的表达 CSR11 水稻在盐胁迫下出现差异表达的基因是 3 289 个, 其中盐胁迫诱导上调的基因有 815 个, 下调的基因有 2 502 个。IR64 水稻在盐胁迫下出现差异表达的基因是 1 806 个, 其中盐胁迫诱导上调的基因有 786 个, 下调的基因有 1 020 个。PL177 水稻在盐胁迫下出现差异表达的基因是 1 934 个, 其中盐胁迫诱导上调的基因有 995 个, 下调的基因有 939 个。VSR156 水稻在盐胁迫下出现差异表达的基因是 4 426 个, 其中盐胁迫诱导上调的基因有 1 400 个, 下调的基因有 3 026 个 (图 1)。在 4 种水稻中, CSR11、PL177 为耐受型水稻。经研究分析发现,

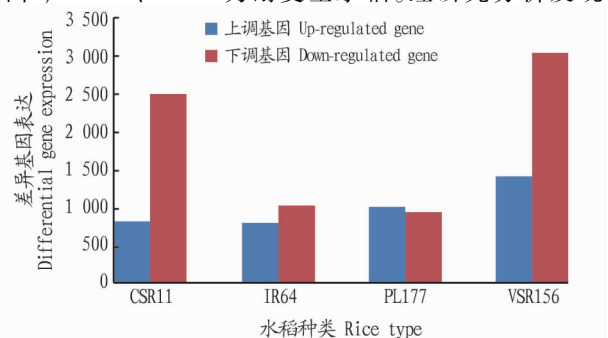


图 1 盐胁迫下 4 种水稻表达差异基因

Fig.1 The number of different gene expression under salt stress

基金项目 江苏现代农业技术体系建设项目 (JATS[2018]125)。

作者简介 朱长保 (1988—), 男, 江苏宿迁人, 助理农艺师, 硕士, 从事植物保护研究。

收稿日期 2018-08-10; 修回日期 2018-09-14

CSR11、PL177 表达重叠的基因有 398 个,但是同时上下调的基因为 288 个,其中上调的基因有 110 个,下调的基因有 178 个。IR64、VSR156 为敏感型水稻。分析发现,IR64、VSR156 表达重叠的基因有 542 个,但是同时上下调的基因为 330 个,其中上调的基因有 249 个,下调的基因有 81 个。

2.2 盐胁迫下 2 种水稻表达一致基因生物信息学分析 在耐受型、敏感型水稻中同时上调的表达基因有 58 个,同时下

调的表达基因有 25 个(图 2)。说明这类基因对于水稻适应盐胁迫至关重要,它们不受基因型的限制、不具有组织特异性。通过生物信息学分析,发现这些表达基因富集以响应温度刺激为主、在信号通路上则主要在光合作用、内质网蛋白质加工上,包括热激转录蛋白 *OsHsfA3*(*LOC_Os02g32590*)、乙醇脱氢酶基因 *Adh1*(*LOC_Os11g10480*)等基因(表 1)。

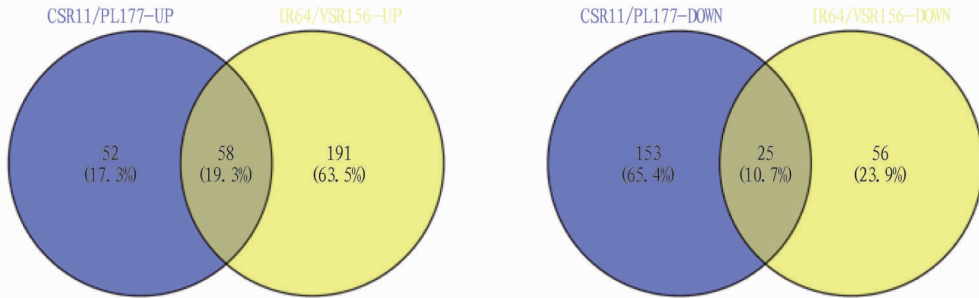


图 2 耐受型、敏感型水稻同时上调或下调基因表达韦恩图

Fig. 2 Venn diagram of the overlap gene in different rice varieties under salt stress

2.3 盐胁迫下 2 种水稻特异性上调表达基因生物信息学分析 耐受型水稻特异性上调基因有 52 个,敏感型水稻特异性上调基因则有 191 个(图 2)。对耐受型水稻上调基因进行生物信息学分析发现,基因富集无统计学意义,这可能是因为特异性上调基因太少导致的。对信号通路分析发现,其主要在代谢途径、次级代谢产物合成过程中,包括乙醛脱氢酶 *OsALDH18B2*(*LOC_Os01g62900*)、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 *OsRBCS4*(*LOC_Os12g19470*)等基因。对敏感型水稻上调基因进行生物信息学分析,发现基因富集以胁迫响应为主,如温度刺激、非生物刺激物质化学反应、渗透压等功能,信号通路则主要参与植物激素信号转导,包括活化蛋白激酶 *OsSAPK1*(*LOC_Os03g27280*)、锌指蛋白 *ZFP179*(*LOC_Os03g27280*)、赖氨酸-酮戊二酸还原酶/酵母氨酸脱氢酶 *OsLKR/SDH*(*LOC_Os02g54254*)等基因(表 1)。

2.4 盐胁迫下 2 种水稻特异性下调表达基因生物信息学分析 耐受型水稻特异性下调基因有 153 个,敏感型水稻特异性下调基因有 56 个(图 2)。对耐受型水稻下调基因进行生物信息学分析,发现基因富集主要在核蛋白结合转录因子、特异 DNA 结合转录因子等功能上,包括 *WRKY* 转录因子(*LOC_Os01g09080*,*LOC_Os07g48260*,*LOC_Os09g25070*)、*bZIP* 转录因子(*LOC_Os03g19370*,*LOC_Os05g49420*,*LOC_Os06g45140*)、*AP2/ERF* 转录因子(*LOC_Os05g41760*,*LOC_Os01g58420*)等基因,而信号通路无统计学意义。对敏感型水稻下调基因进行生物信息学分析,发现基因富集以酶活性为主,如葡萄糖激酶、己糖激酶等,信号通路则主要参与糖代谢途径,包括己糖激酶 *OsHXK*(*LOC_Os01g71320*,*LOC_Os01g53930*)等基因(表 1)。

3 结论与讨论

盐胁迫能够诱发渗透胁迫和离子胁迫从而抑制植物正常的生长发育,在盐胁迫下作物体内的主要生理过程都会受到影响,如光合作用、蛋白质合成、能量和油脂代谢等^[8-9]。

同时,盐胁迫会诱导多个相关基因的表达来提高植物的抗性,这些盐胁迫耐性相关基因包括参与信号传导和转录调控基因、渗透调节物质代谢相关的基因和转运蛋白基因等^[10]。

表 1 差异表达基因生物信息学分析

Table 1 Bioinformatics analysis of differentially expressed genes

类型 Type	GO ($Q < 0.05$)	KEGG 通路 KEGG passageway ($P < 0.05$)
CSR11/PL177	温度刺激响应	光合生物的固碳途径
IR64/VSR156		内质网蛋白加工
CSR11/PL177-UP	无统计学意义	代谢途径
		次生代谢产物的生物合成
IR64/VSR156-UP	热激响应	植物激素信号转导
	压力响应	
	对含氧化合物的响应	
	无机物响应	
	刺激响应	
	化学反应	
	水分剥夺反应	
	水响应	
	活性氧响应	
	冷响应	
	渗透胁迫响应	
	高光响应	
	氧化压力应答	
CSR11/PL177-DOWN	核酸结合	无统计学意义
	转录因子活性	
	转录因子活性-特异性	
	DNA 序列结合	
IR64/VSR156-DOWN	葡萄糖激酶活性	无统计学意义
	葡萄糖结合	
	甘露聚糖激酶活性	
	己糖激酶活性	

该研究中耐受型、敏感型水稻的热激转录蛋白 *OsHsfA*(*LOC_Os02g32590*)、乙醇脱氢酶基因 *Adh1*(*LOC_Os11g10480*)等基因表达一致,这类基因不具有组织特异性。热激转录因子(*Hsf*)通过调控热激蛋白(*HSP*)在植物胁迫响应中起作用。*Hsf* 基因在热和盐胁迫处理后显著上调表达,超量表达 *OsHsfB2b* 转基因植株对盐和干旱敏感,抑制表达

OsHsfB2b 则提高对盐和干旱的抗性^[11]。

在耐受型水稻中乙醛脱氢酶 OsALDH18B2、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 OsRBCS4 等基因显著上调,而 WRKY 转录因子(OsWRKY47、OsWRKY62、OsWRKY97)、AP2/EREBP 家族中转录因子(MFS1、OsERF3/OsAP37)、bZIP 转录因子(OsbZIP27、OsbZIP45、OsbZIP52)等显著下调。研究表明,醛脱氢酶基因 ALDH 与逆境胁迫有关,在干旱和盐胁迫下水稻中的 OsALDH2-4、OsALDH3-4、OsALDH7、OsALDH10-1 和 OsALDH18-2 表达上调^[12-13]。盐胁迫下 OsRBCS4 的表达增加,OsRBCS4 是调节植物光合作用的关键酶,参与植物光合作用和光呼吸过程,其表达量的变化可影响一些关键酶的表达。AP2/EREBP 转录因子与低温、高盐和干旱胁迫应答等密切相关,盐处理下 OsERF3/OsAP37 显著下调表达^[14-15]。在筛选水稻的研究工作中发现转录因子 WRKY 参与逆境耐受的信号转导过程,在高盐、干旱、冷害、高温等逆境因子胁迫中不同程度地被诱导^[16-17]。bZIP 转录因子通过 ABA 信号途径在植物的非生物胁迫响应中起着重要的作用^[18]。在水稻中约有 100 个 bZIP 成员,OsABI5 的表达受 ABA 及高盐胁迫诱导,对该基因过表达发现其能导致转基因水稻对盐胁迫的更为敏感^[19-20]。因此,耐受型水稻可能是通过促进这些酶基因的表达,而抑制转录因子来提高自身的耐盐能力。

该研究发现敏感型水稻中赖氨酸-酮戊二酸还原酶 OsLKR/SDH、抗坏血酸过氧化物酶 OsAPX2、细胞色素 P450 单加氧酶 OsSL、锌指蛋白基因 ZFP179 等显著上调,而已糖激酶 HKX 显著下调。赖氨酸是谷物中最缺乏的必需氨基酸,OsLKR/SDH 是植物中控制游离赖氨酸含量的主要调节子之一^[21]。在受到盐胁迫时植物体内的脯氨酸含量会迅速提高,调节植物细胞内渗透压与外界平衡,降低体细胞水势,维持盐胁迫条件下细胞的正常的渗透压和生理代谢^[22]。OsAPX2 表达受空间和发育时期调节,受干旱、冷害和盐胁迫诱导表达。OsAPX2 通过清除活性氧保护幼苗免受非生物胁迫,在水稻生长和发育上起着重要作用^[23]。锌指蛋白参与植物生长发育和胁迫应答的多种细胞生化过程。通过基因芯片分析鉴定了盐胁迫应答的锌指蛋白基因 ZFP179, ZF179 过量表达能够提高耐盐水平, ZFP179 在植物体内对盐胁迫应答中发挥重要作用,其耐盐能力的增强在当前的转基因作物中非常有用^[24-25]。HKX 能磷酸化葡萄糖、果糖,甘露糖等,是联系植物糖和激素的关键元件,通过对拟南芥进行分析,发现植物可能通过调节葡萄糖水平,参与 ABA 介导并依赖己糖激酶的糖途径,实现从响应逆境到抵御逆境的跨越^[26-27]。因此,敏感型水稻可能是通过促进基因以胁迫响应和信号转导相关酶基因的表达,而抑制己糖激酶途径来提高自身的耐盐能力。

该研究比较盐胁迫下不同水稻品种的基因应答,筛选到相关的耐盐基因,为耐盐研究提供了新的方向。随着水稻耐盐机制的研究不断深入,将会不断发掘出耐盐基因,人们可以利用转基因、分子标记等技术培育出耐盐品种、从而为提

高盐碱地水稻的产量具有重要的指导意义。

参考文献

- [1] 王彩芬,刘冬成,马晓玲,等.水稻耐盐基因 SKC1 特异性 CAPS 标记的开发与验证[J].分子植物育种,2015,13(11):2437-2440.
- [2] KUMAR K, KUMAR M, KIM S R, et al. Insights into genomics of salt stress response in rice[J]. Rice, 2013, 6(1): 1-15.
- [3] ONDRASEK G, RENGEL Z, VERES S. Soil salinisation and salt stress in crop production[M]//SHANKER A. Abiotic stress in plants—mechanisms and adaptations. Rijeka, Croatia: In Tech, 2011: 171-190.
- [4] MUNNIS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual review plant biology, 2008, 59: 651-681.
- [5] 赵宝存,赵芊,葛荣朝,等.利用基因芯片研究小麦耐盐突变体盐胁迫条件下基因的表达图谱[J].中国农业科学,2007,40(10):2355-2360.
- [6] MISHRA P, SINGH N, JAIN A, et al. Identification of cis-regulatory elements associated with salinity and drought stress tolerance in rice from co-expressed gene interaction networks[J]. Bioinformatics, 2018, 14(3): 123-131.
- [7] WANG W S, ZHAO X Q, LI M, et al. Complex molecular mechanisms underlying seedling salt tolerance in rice revealed by comparative transcriptome and metabolomic profiling[J]. Journal of experimental botany, 2015, 67(1): 405-419.
- [8] 孙伟,郑崇珂,解丽霞,等.水稻对盐胁迫的生理和分子反应研究进展[J].山东农业科学,2016,48(4):148-153.
- [9] LIU A L, ZOU J, C F, et al. Over-expression of OsHsfA7 enhanced salt and drought tolerance in transgenic rice[J]. Bmb Reports, 2013, 46(1): 31-36.
- [10] 陈丽萍,何道一.植物抗旱耐盐基因的研究进展[J].基因组学与应用生物学,2010,29(3):542-549.
- [11] XIANG J H, RAN J, ZOU J, et al. Heat shock factor OsHsfB2b negatively regulates drought and salt tolerance in rice[J]. Plant cell reports, 2013, 32(11): 1795-1806.
- [12] PEROZICH J, NICHOLAS H, WANG B C, et al. Relationships within the aldehyde dehydrogenase extended family[J]. Prot Sci, 1999, 8(1): 137-146.
- [13] GAO C X, HAN B. Evolutionary and expression study of the aldehyde dehydrogenase (ALDH) gene superfamily in rice (*Oryza sativa*) [J]. Gene, 2009, 431(1/2): 86-94.
- [14] 靳鹏,黄立钰,王迪,等.水稻 AP2/EREBP 转录因子响应非生物胁迫的表达谱分析[J].中国农业科学,2009,42(11):3765-3773.
- [15] JIN X F, XUE Y, WANG R, et al. Transcription factor OsAP21 gene increases salt/drought tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. Mol Biol Rep, 2013, 40(2): 1743-1752.
- [16] QIU Y P, JING S, JFU J, et al. Cloning and analysis of expression profile of 13 WRKY genes in rice[J]. Chin Sci Bull, 2004, 49(20): 2159-2168.
- [17] 宋钰,荆邵娟,余迪求.水稻 WRKY 转录调控因子基因功能研究进展[J].中国水稻科学,2009,23(5):447-455.
- [18] DEY A, SAMANTA M K, GAYEN S, et al. Enhanced gene expression rather than natural polymorphism in coding sequence of the *OsbZIP23* determines drought tolerance and yield improvement in rice genotypes [J]. PLoS One, 2016, 11(3): 1-26.
- [19] XIANG Y, TANG N, DU H, et al. Characterization of OsbZIP23 as a key player of the basic leucine zipper transcription factor family for conferring abscisic acid sensitivity and salinity and drought tolerance in rice [J]. Plant Physiol, 2008, 148(4): 1938-1952.
- [20] ZOU M J, GUAN Y C, REN H B, et al. A bZIP transcription factor, OsABI5, is involved in rice fertility and stress tolerance [J]. Plant molecular biology, 2008, 66(6): 675-683.
- [21] KAWAKATSU T, TAKAIWA F. Differences in transcriptional regulatory mechanisms functioning for free lysine content and seed storage protein accumulation in rice grain [J]. Plant and cell physiology, 2010, 51(12): 1964-1974.
- [22] 李小兵,黎华寿,张泽民,等.水稻盐分胁迫研究进展[J].广东农业科学,2014,41(12):6-11.
- [23] ZHANG Z G, ZHANG Q A, WU J X, et al. Gene knockout study reveals that cytosolic ascorbate peroxidase 2 (OsAPX2) plays a critical role in growth and reproduction in rice under drought, salt and cold stresses [J]. PLoS One, 2013, 8(2): 1-13.
- [24] SUN S J, GUO S Q, YANG X, et al. Functional analysis of a novel Cys2/His2-type zinc finger protein involved in salt tolerance in rice [J]. Journal of experimental botany, 2010, 61(10): 2807-2818.

表3 不同水稻品种综合抗性的比较

Table 3 Comparison of the comprehensive resistances of different rice varieties

品种名称 Variety name	稻瘟病(浙江、安徽、湖北三点综合) Rice blast(Zhejiang Anhui and Hubei)		条纹叶枯病(江苏) Stripe virus disease(Jiangsu)		白叶枯病(湖南) Rice stripe virus disease(Hunan)
	平均综合抗病指数 Average comprehensive disease resistance index	稻瘟损失率最高级 The highest rate of rice pest damage was found	发病率 Incidence rate//%	抗病等级 Resistance level	抗病等级 Resistance level
WK1	5.9	7	28.00	5	5
WK2	6.6	6	29.03	5	5
WK3	6.4	7	25.71	5	7
WK4	5.0	5	25.71	5	7
WK5	4.1	5	60.60	3	5
WK6	4.9	7	52.78	9	3
WK7	2.1	3	12.50	3	5
WK8	6.8	7	9.38	3	5
WK9	7.2	7	26.67	5	5
WK10(CK)	4.9	5	27.27	5	5

类型试验组间同一对照品种相对于组平均产量的差异应小于10个百分点,试验结果相对准确^[8],试验精确度是品种比较精确度的重要基础。相对于区试而言,品种比较精确度更重要。首先,品种比较精确度是区试精确度的综合体现,适用于任何作物、任何性状的比较试验。其次,品种比较精确度与品种审定对品种的要求(产量优于对照品种的百分之几)相一致,可用具体的区试品种比较精确度与规定要鉴别的差异百分数相比,来判断其精确度是否符合要求。该试验结果显示,对照在各试点的产量与同组试验产量平均值相差均低于10%,区组间的产量平均变异系数小于5%,参试品种组平均产量为8.36 t/hm²,对照为8.47 t/hm²,组平均产量水平比对照低1.2%,说明多点试验比较可靠。此外,参试品系理论产量与实际产量排序基本相同,理论产量前5位的品系实际产量也位居前5位,且前3位品种理论产量和实测产量顺序一致,进一步说明试验实施正常,结果真实可靠。

3.2 参试品系评价 从生育期、株高、产量及抗性 etc 性状综合分析,拟推荐 WK07 参加下一轮试验,该品系产量居第2位,平均产量 8.91 t/hm²,比对照 WK10 增产 5.2%,丰产性和稳定性均较好(20个试点产量均在前3位)。株高 113.07 cm,比对照高 6 cm 左右;全生育期 162.55 d,比对照迟

7 d 左右;该品系穗型较大,结实率、千粒重偏低,穗总粒数 242 粒,结实率 72.03%,千粒重 23.12 g。该品系综合抗性好,对稻瘟病、白叶枯病和黑条矮缩病都具有较好的抗性。产量位居第 1 的 WK04 主要缺点是感白叶枯病,其白叶枯病病级为 7 级。产量位居第 3 的 WK09 稻瘟病抗性水平较差,综合抗病指数达 7.2,稻瘟损失率最高达 7 级。产量位居第 4 的 WK03 稻瘟病和白叶枯病的抗性水平均较差,其他品系产量显著低于对照,均建议淘汰。

参考文献

- [1] 杨仕华,夏俊辉,胡小军,等.我国水稻主栽品种跨省推广分析[J].中国稻米,2011,17(1):1-3.
- [2] 中华人民共和国国务院办公厅.《中国应对气候变化的政策与行动 2011》白皮书[EB/OL].(2011-11-22)[2016-06-03].http://www.gov.cn/jrzq/2011-11/22/content_2000047.html.
- [3] 杨仕华,廖琴,谷铁城,等.南方稻区国家水稻品种区域试验进展及建议[J].中国种业,2009(12):12-14.
- [4] 孔繁玲,张群远,杨付新,等.棉花品种区域试验的精确度探讨[J].作物学报,1998,24(5):602-607.
- [5] 张群远,孔繁玲,廖琴,等.作物品种区域试验的评价体系及评价方法[J].农业系统科学与综合研究,2000,16(2):81-86.
- [6] 张群远,孔繁玲,杨付新.我国作物品种区域试验的精确度研究[J].中国农业大学学报,2001,6(1):43-50.
- [7] 孔繁玲,张群远,葛知男,等.作物品种区域试验的试验精确度和品种比较精确度[J].中国农业科学,2001,34(3):266-271.
- [8] 中华人民共和国农业部.农作物品种区域试验技术规范水稻:NY/T 1300—2007[S].北京:中国标准出版社,2007.

(上接第 20 页)

- [25] DANSANA P K, KOTHARI K S, VIJ S, et al. *OsiSAP1* overexpression improves water-deficit stress tolerance in transgenic rice by affecting expression of endogenous stress-related genes[J]. Plant cell reports, 2014, 33(9):1425-1440.
- [26] CHO J I, RYOO N, EOM J S, et al. Role of the rice hexokinases *OsHXK5*

and *OsHXK6* as glucose sensors[J]. Plant physiology, 2009, 149(2):745-759.

- [27] ALBACETE A A, MARTÍNEZ-AND ÚJAR C, PÉREZ-ALFOCEA F. Hormonal and metabolic regulation of source-sink relations under salinity and drought: From plant survival to crop yield stability[J]. Biotechnology advances, 2014, 32(1):12-30.

本刊提示 参考文献只列主要的、公开发表的文献,序号按文中出现先后编排。著录格式(含标点)如下:(1)期刊——作者(不超过3人者全部写出,超过者只写前3位,后加“等”)。文章题名[J]。期刊名,年份,卷(期):起止页码。(2)图书——编著者.书名[M]。版次(第一版不写)。出版地:出版者,出版年:起止页码。(3)论文集——析出文献作者.题名[C]//主编.论文集名.出版地:出版者,出版年:起止页码。