

## 差异蛋白质组学及其在植物盐胁迫响应研究中的应用

马 进, 刘志高, 郑 钢

(浙江农林大学 园林学院, 浙江 临安 311300)

**摘要:** 随着蛋白质组学技术的发展, 差异蛋白质组学的研究已引起国内外学者的广泛关注。介绍了植物差异蛋白质组学的产生背景及在凝胶和非凝胶技术方面的最新技术方法, 植物差异蛋白质组学近年来正从定性向精确量化的方向发展。综述了差异蛋白质组学在植物盐胁迫响应研究中的最新进展, 指出了差异蛋白质组学在植物盐胁迫响应研究中依然存在着过多地依赖于双向电泳-质谱(2DE-MS)技术, 研究对象不多, 不能有效分离相关蛋白质, 差异蛋白质丰度分析不精确等问题。最后, 提出将差异蛋白质组学和基因组学技术相结合来研究植物盐胁迫响应, 从分子水平上系统诠释植物耐盐机制是今后研究的方向。参 33

**关键词:** 植物学; 差异蛋白质组学; 盐胁迫; 植物; 综述

**中图分类号:** Q946.1; S718.5      **文献标志码:** A      **文章编号:** 2095-0756(2011)01-0139-05

## Differential proteomics and its application in plant salt stress

MA Jin, LIU Zhi-gao, ZHENG Gang

(School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

**Abstract:** With the development of the proteomics technology, differential proteomics has drawn more and more attentions of scholars both at home and abroad. Background and the latest development of gel technology and non-gel technology of the differential proteomics are highlighted in this paper. The recent research progresses on the application of differential proteomics in plant salt stress are reviewed. The previous studies have some deficiencies such as too much dependence on the 2DE-MS techniques, limited number of research objects, ineffective separation of related proteins, and inaccuracy in abundance analysis of differential proteomics. The prospects for research on plant salt stress with the combination of differential proteomics and genomics techniques to illuminate the salt-tolerant mechanism at the molecular level are put forward. [Ch, 33 ref.]

**Key words:** botany; differential proteomics; salt stress; plant; review

盐胁迫是影响植物生长, 降低作物产量的重要因素。温室效应引起全球气候变暖, 部分地区环境恶化引起土地沙漠化和盐碱化, 预计到 2050 年全球将会有超过 50% 的耕地被盐碱化<sup>[1]</sup>。探索植物耐盐机制, 提高植物耐盐性, 开展耐盐作物分子育种成为一种有效的应对措施。随着拟南芥 *Arabidopsis thaliana*, 水稻 *Oryza sativa*, 杨树 *Populus trichocarpa* 和葡萄 *Vitis vinifera* 等植物全基因组序列测定的完成和基因组学研究的深入, 植物蛋白质组学研究已成为后基因组时代的热点之一<sup>[2]</sup>。差异蛋白质组学是蛋白质组学研究的一种重要研究策略, 着重于筛选和鉴定不同种类或状态下各样本之间蛋白质组的区别与变化, 具有很强的可实现性。植物耐盐性是一个复杂调控网络, 不仅表现在基因转录水平上, 更会体现在蛋白质组水平变化上, 由于盐碱化自然灾害是未来农林业面临的重大难题, 笔者讨论了差异蛋白质组学研究方法及植物盐胁迫响应蛋白质组研究情况, 有助于理解植物耐盐分子机制, 对我们以后进一步通过分子育种手段来提高植物的耐盐性具有重要的意义。

收稿日期: 2009-11-17; 修回日期: 2010-07-17

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目(Y3090498, Y304072)

作者简介: 马进, 副教授, 博士, 从事园林植物研究和利用。E-mail: majinzjl@hotmail.com

## 1 差异蛋白质组学

### 1.1 差异蛋白质组学的产生背景

蛋白质是生物体生命过程中三大结构与功能分子之一,是执行生命过程各种活动的主要分子,生命中的许多过程都是由蛋白质来实现和完成的。蛋白质组学是了解基因型和表现型之间相关关系等复杂生物学问题的有效策略<sup>[3-4]</sup>,可以深入地揭示生命现象的本质,从蛋白质的相互作用关系与功能上回答生命过程的规律<sup>[5]</sup>。蛋白质组与基因组相比,对蛋白质的识别和鉴定的原则要复杂得多。随着对蛋白质组学的深入理解和具体工作的开展,人们逐渐认识到在短时间内建立人类蛋白质组学“完整的”数据库和实现网络资源共享是难以实现的或者说条件尚未成熟。于是蛋白质组学研究着重于寻找和筛选任何因素引起的若干样本之间的差异蛋白质的表达,这样差异蛋白质组学应运而生。

### 1.2 差异蛋白质组学研究技术

建立可靠的蛋白质表达水平差异分析技术十分重要,是蛋白质组分析的一个核心技术问题。差异蛋白质组学的迅速发展主要得力于大规模高通量分离和分析技术的突破性发展。

**1.2.1 基于凝胶的差异分析技术** 凝胶双向电泳技术(2DE)原理是将蛋白质混合物分别经第一向等电聚焦和第二向十二烷基硫酸钠聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE),根据等电点和分子量不同将各种蛋白质在聚丙烯酰胺胶上分离开,样品制备是凝胶双向电泳技术的核心技术。目前,常用的制备低复杂度样品的手段有去除高丰度蛋白、从蛋白复合物样品中富集目的蛋白、分离细胞器蛋白和选择合适pH值范围的IPG(固相pH梯度)胶条等<sup>[6-7]</sup>。2DE技术是目前所有分离技术中分辨率最高,信息量最多的技术<sup>[8-9]</sup>,但对低丰度和疏水性蛋白质的检测有先天不足等缺陷<sup>[10-11]</sup>,而这些蛋白质往往在生物学功能中发挥着重要的作用。该技术仍然有待改善。双向差异凝胶电泳(2D-DIGE)被广泛应用于植物定量蛋白质组学研究。这种方法将待比较样品分别用不同荧光试剂(cy2, cy3或cy5)标记,等量混合后进行双向电泳分离。由于荧光染料灵敏度高,故所需样品量非常少。而且,一张胶可同时分析3个样品,省去了不同胶图之间的匹配问题,减少了工作量,不仅重复性显著提高,而且提高了分析通量<sup>[12]</sup>。该技术已经被应用于受臭氧胁迫的欧洲山杨 *Populus tremula* 叶片蛋白质组<sup>[13]</sup>、拟南芥突变体油菜素内酯(BR)相关调节蛋白<sup>[14]</sup>,以及蒺藜苜蓿 *Medicago truncatula* 多根瘤突变体、野生型根响应生长素和苜蓿根瘤菌的蛋白质组研究中<sup>[15]</sup>。

**1.2.2 基于非凝胶的差异分析技术** 多维液相色谱(MDLC)技术解决了2DE的很多难以解决的问题,但目前尚无法完全替代2DE,但能弥补2DE的一些缺陷,如蛋白质在分离中的丢失、上样量的限制、较窄的分离范围等,对高、低丰度蛋白质均能进行有效分离而且自动化程度较高,因此,它是对2DE技术的有益补充<sup>[16]</sup>。体外标记技术主要包括同位素亲和标签(ICAT)和同位素标记相对和绝对定量(iTRAQ)技术。ICAT技术是利用一种新的化学试剂——同位素亲和标签试剂,预先选择性地标记某一类蛋白质,经分离纯化后,再用质谱鉴定,这种技术能够直接鉴定和测量低丰度蛋白质。iTRAQ技术则是利用4种(最近已发展为8种)胺活性试剂组成的一组非多聚体的等质量标记试剂,对蛋白质酶解的肽段进行差异标记,再将标记的样本混合,然后采用多维蛋白质鉴定技术(MudPIT)进行分析鉴定。Patterson等<sup>[17]</sup>利用iTRAQ技术比较了抗硼和非抗硼大麦 *Hordeum vulgare* 的蛋白质组,发现抗硼大麦含铁细胞中的离子缺乏敏感蛋白和甲基硫代核糖激酶的表达量明显升高。<sup>15</sup>N体内代谢标记法采用含有<sup>15</sup>N(或<sup>14</sup>N)作为唯一氮源的培养基来培养植物组织(植株),依靠掺入合成蛋白质的<sup>15</sup>N实现定量。该技术已经应用于镉胁迫的差异表达质膜蛋白质组分析中<sup>[18]</sup>。MudPIT是从待研究样品中提取蛋白质,将它们酶解成肽段混合物,直接上样至多维液相色谱中进行分离,然后进入串联质谱进行解析。与普通的2-DE方法独立互补,代表了当前最丰富的蛋白质分离鉴定技术<sup>[19-20]</sup>。

## 2 差异蛋白质组学方法在植物盐响应胁迫应用

### 2.1 差异蛋白质组学方法在草本植物盐响应胁迫应用

Ramani等<sup>[21]</sup>在水稻幼苗中检测到35个受盐胁迫诱导的和17个受其抑制的多肽。Kav等<sup>[22]</sup>研究了盐胁迫下豌豆 *Pisum sativum* 根器官蛋白质的变化。盐胁迫设置2种,一种以正常生长2周的豌豆幼苗用75 mmol·L<sup>-1</sup>或150 mmol·L<sup>-1</sup>氯化钠溶液浇灌6周;另一种是种子在75 mmol·L<sup>-1</sup>或150 mmol·L<sup>-1</sup>氯化钠

溶液中发芽并生长 1 周。利用双向电泳结合电喷雾四极杆飞行时间串联质谱(ESI-Q-TOF MS/MS)分析, 在 2 种胁迫条件下共鉴定了 35 个受盐胁迫调节的蛋白质点。Abbasi 等<sup>[22]</sup>研究了水稻叶鞘在盐胁迫下的蛋白质反应, 发现 54 个蛋白表现出对盐胁迫的上调和下调, 8 个蛋白表现出显著的可重复的丰度变化。研究还发现 7 种蛋白在 50 mmol·L<sup>-1</sup> 氯化钠处理 24 h 之后表达量达到最大, 而在处理 48 h 之后开始下降。Yan 等<sup>[23]</sup>用 150 mmol·L<sup>-1</sup> 氯化钠在 24, 48, 72 h 内处理 3 周苗龄的水稻幼苗, 然后提取水稻根总蛋白, 再用 2DE 分离根总蛋白, 检测到 1 100 多个蛋白点, 其中包括 34 个上调蛋白和 20 个下调蛋白。Parker 等<sup>[24]</sup>分析处理时间长短不同的水稻叶片蛋白质组发现在大约检测到 2 500 个的蛋白中有 32 个在盐胁迫下发生明显变化。对其中 11 个蛋白进行鉴定, 发现包括 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Ru-bisco)活化酶和铁蛋白在内的 8 个蛋白在 24 h 50 mmol·L<sup>-1</sup> 氯化钠处理下表达量增加, 并且在其后的 6 d 时间内维持这种增强表达, 只有一种被推测为磷酸甘油酸激酶的蛋白在 24 h 盐胁迫下表达增加但在其后的时间内没有增加, 也有一些蛋白在 24 h 处理的时候没有表现丰度变化, 但在处理 7 d 以后逐渐表现增强或减弱。Kong-ngern 等<sup>[25]</sup>用 Western blot 分析了 3 个水稻栽培品种, 抗盐品种 ‘Pokkali’, 中度耐盐品种 ‘Leuang Anan’ 和盐敏感品种 ‘KDML 105’ 幼苗的 3 kD 蛋白, 结果表现出不同的表达特性。与对照相比, 抗盐的 ‘Pokkali’ 和 ‘Leuang Anan’ 叶鞘中 31 kD 被盐逆境强烈诱导。与此相反, 在盐敏感品种 ‘KDML 105’ 中则保持不变。而且 ‘Leuang Anan’ 中 31 kD 蛋白的表达要高于 ‘Pokkali’。这些结果说明, 31 kD 蛋白是水稻叶鞘中的一个盐诱导蛋白。

Ndimba 等<sup>[26]</sup>用 2DE 电泳方法分离了拟南芥悬浮培养物的总蛋白, 共检测到 2 949 个蛋白点。其中 266 个蛋白在盐和渗透胁迫条件下表达丰度发生变化。用激光解吸电离飞行时间质谱(LDI-TOF MS)技术鉴定了 75 个响应盐和渗透胁迫的蛋白。这些蛋白分成 10 个功能类型, 包括转运质子三磷酸腺苷(ATP)酶、信号转导相关蛋白、转录和翻译相关蛋白、解毒酶、氨基酸和嘌呤合成相关酶、蛋白降解酶、热休克蛋白、碳水化合物代谢有关蛋白和生物功能未知蛋白。Lee 等<sup>[27]</sup>应用 2DE 结合蛋白质免疫印迹技术全面研究盐胁迫过程中拟南芥发生的信号事件来分析盐胁迫诱导的根细胞微体蛋白质组表达变化, 发现钙离子(Ca<sup>2+</sup>)依赖膜结合蛋白和定向膜联蛋白(designated annexins)是信号中的主要组分。Chinnusamy 等<sup>[28]</sup>的研究表明对盐胁迫下拟南芥的感知导致了细胞内的钙信号激活钙感受蛋白 SOS3, SOS3 又结合并激活 ser/thr 蛋白激酶 SOS2, 活化的蛋白激酶 SOS2 又调节了蛋白激酶 SOS1 (质膜 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>反向协同运输体)和 NHX1(液泡膜 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>反向协同运输体)的活性, 维持了细胞内离子的平衡。研究还发现渗透型组氨酸激酶(AtHK1-MAPK)可能参与了调节渗透的动态平衡和活性氧。

Majoul 等<sup>[29]</sup>在耐盐小麦 *Triticum aestivum* 品种的幼苗中鉴定了 1 个 26 kD 受盐胁迫影响的多肽。霍晨敏等<sup>[30]</sup>首次采用双向电泳的方法分析 10 g·kg<sup>-1</sup> 氯化钠胁迫 72 h 的 1 对小麦耐盐(RH8706249)及敏盐突变体(H8706234)的蛋白质组, 发现了 5 种叶绿体蛋白可能在盐胁迫下对叶绿体及整个细胞的功能起到重要作用。Dani 等<sup>[31]</sup>用烟草 *Nicotiana tabacum* 作为模型考察了盐胁迫下可溶性蛋白的变化, 其中积累增强的包括已知的受生物和非生物逆境胁迫诱导的蛋白, 特别是 2 个几丁质酶和 1 个类发芽素蛋白显著增加, 2 个脂类转移蛋白则完全是体外表达。杨春雪等<sup>[32]</sup>以星星草 *Puccinellia tenuiflora* 为实验材料, 对碳酸氢钠与氯化钠胁迫下星星草根蛋白质的双向电泳图谱进行了初步的比较与分析, 表明大部分蛋白质点在凝胶上的相对位置和丰度变化不明显, 有 7 个蛋白质点与氯化钠胁迫相比为碳酸氢钠胁迫特异诱导表达蛋白, 5 个点在 2 种盐胁迫下丰度均上调, 但在碳酸氢钠胁迫下上调更明显。这些蛋白参与基因表达调控及能量代谢等过程。

## 2.2 差异蛋白质组学方法在木本植物盐响应胁迫应用

红海榄 *Rhizophora stylosa* 是一种典型的红树林盐生植物。范吉星等<sup>[33]</sup>研究利用差异蛋白组学技术对淡栽(R<sub>0</sub>)和 30 g·kg<sup>-1</sup> 氯化钠盐栽(R<sub>3</sub>)处理后的红海榄根部总蛋白进行了比较研究。结果表明: 在盐水栽培上调的蛋白质一般与逆境胁迫有关, 淡水栽培上调的蛋白质一般与基本代谢有关。这些研究结果为进一步研究红海榄的耐盐机制提供了有意义的线索。在高盐胁迫下葡萄芽尖中 191 种蛋白质表达丰度发生变化, 其中约 44%为具有同工型的蛋白质, 且参与光合作用、蛋白质合成和定位的蛋白质的表达丰度明显下调<sup>[1]</sup>。

### 3 小结

差异蛋白质组学主要通过寻找、筛选和鉴定由某些因素引起的样本之间的差异蛋白质谱, 获得对某些关键蛋白的定性和功能分析, 从分子水平上解析更多的生命现象本质, 差异蛋白质组学近年来正从定性向精确定量的方向发展。依靠差异蛋白质组学研究植物盐响应下蛋白质组的区别与变化, 取得了一些新的进展, 拓展了对于植物耐盐分子机制的认识, 但仍不能令人满意, 同其他生物(动物和微生物)蛋白质组学研究相比, 还处于相对落后状态。植物响应盐胁迫代谢途径中的离子运输、信号转导和能量转换等关键事件的分子机制仍不清楚。该研究领域目前仍存在以下突出问题: ①仍然过多地依赖于 2DE-MS 技术, 而第 2 代蛋白质组学技术应用较少。②研究对象仍主要集中在拟南芥、烟草、水稻、小麦等几个有限的物种。③膜整合蛋白和表达丰度很低的逆境相关蛋白质得不到有效分离。④差异表达蛋白质表达丰度进行分析时, 缺乏严格和多样化的统计学分析。⑤尽管许多植物种已有一定数目的表达序列标签(EST), 有些甚至建立了一定规模的 EST 库, 但是还不能满足蛋白质组谱鉴定的要求。

随着蛋白质组学的研究技术方法的不断创新与发展, 差异蛋白质组学和基因组学技术相结合, 从基因组、蛋白质组水平研究基因表达和蛋白质表达特性, 分离筛选耐盐胁迫下特异表达的基因群和蛋白质, 分析特定基因群的转录至翻译与耐盐性之间的相关性, 从分子水平系统诠释植物耐盐分子机制成为可能。

#### 参考文献:

- [1] VINCENT D, ERGUL A, BOHLMAN M C, *et al.* Proteomic analysis reveals differences between *Vitis vinifera* L. 'Chardonnay' and 'Cabernet Sauvignon' and their responses to water deficit and salinity [J]. *J Exp Bot*, 2007, **58**: 1873 - 1892.
- [2] JAILLON O, AURY J M, NOEL B, *et al.* The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla [J]. *Nature*, 2007, **449**: 463 - 467.
- [3] ZIVY M, DE VIENNE D. Proteomics: a link between genomics, genetics and physiology[J]. *Plant Mol Biol*, 2000, **44**: 75-80
- [4] CANOVAS F M, DUMAS-GAUDOT E, RECORBET G, *et al.* Plant proteome analysis [J]. *Proteomics*, 2004, **4**: 285 - 298.
- [5] ROSSIGNOL M, PELTIER J B, MOCK H P, *et al.* Plant proteome analysis: a 2004-2006 update [J]. *Proteomics*, 2006, **6**: 5529 - 5548.
- [6] GRANGER J, SIDDIQUI J, COPELAND S, *et al.* Albumin depletion of human plasma also removes low abundance proteins including the cytokines[J]. *Proteomics*, 2005, **5** (18): 4713 - 4718.
- [7] FOSTER L J, CARMEN L H, ZHANG Y L, *et al.* A mammalian organelle map by protein correlation profiling [J]. *Cell*, 2006, **125**: 187-199.
- [8] 李蕾, 应万涛, 杨何义, 等. 蛋白质组研究中的二维电泳分离技术[J]. 色谱, 2003, **21** (1): 27 - 31.  
LI Lei, YING Wantao, YANG Heyi, *et al.* Two-dimensional electrophoresis separation technique in proteome research[J]. *Chin J Chromatogr*, 2003, **21** (1): 27 - 31.
- [9] 张群业, 陈竺. 差异表达蛋白质组学中的常用技术[J]. 国外医学遗传学分册, 2004, **27** (2): 64 - 71.  
ZHANG Qunzhu. Usual technology in differential proteomics [J]. *Forg Med Sci*, 2004, **27** (2): 64 - 71.
- [10] CORDWELL S J, NOUWENS A S, VERRILLS N M, *et al.* Subproteomics based upon protein cellular location and relative solubilities in conjunction with composite two-dimensional electrophoresis gels [J]. *Electrophoresis*, 2000, **21**: 1094 - 1103.
- [11] LEN A C, CORDWELL S J, HARTY D W, *et al.* Cellular and extracellular proteome analysis of streptococcus mutants grown in a chemostat [J]. *Proteomics*, 2003, **3**: 627 - 646.
- [12] LILLEY K S, FRIEDMAN D B. All about DIGF: quantification technology for differential display 2D-gel proteomics [J]. *Expert Rev Proteomics*, 2004, **1** (4): 401 - 409.
- [13] BOHLER S, BAGARD M, OUFIR M, *et al.* ADIGE analysis of developing poplar leaves subjected to ozone reveals major changes in carbon metabolism [J]. *Proteomics*, 2007, **7**: 1584 - 1599.
- [14] DENG Z, ZHANG X, TANG W, *et al.* A proteomics study of brassinosteroid response in *Arabidopsis* [J]. *Mol Cell*

- Proteomics*, 2007, **6**: 2058 – 2071.
- [15] VAN NOORDEN G E, KERIM T, GOFFARD N, *et al.* Overlap of proteome changes in *Medicago truncatula* in response to auxin and *Sinorhizobium melioli* [J]. *Plant Physiol*, 2007, **144**: 1115 – 1131.
- [16] ROMIJN E P, KRIJGSVELD J, HECK A J. Recent liquid chromatographic-(tandem) mass spectrometric applications in proteomics [J]. *J Chromatogr A*, 2003, **1000** (1–2): 589–608.
- [17] PATTERSON J, FORD K, CASSIN A, *et al.* Increased abundance of proteins involved in phytosiderophore production in boron-tolerant barley [J]. *Plant Physiol*, 2007, **144**: 1612 – 1631.
- [18] LANQUAR V, KUHN L, LELIEVRE F, *et al.* <sup>15</sup>N-metabolic labeling for comparative plasma membrane proteomics in *Arabidopsis cells* [J]. *Proteomics*, 2007, **7**: 750 – 754.
- [19] MAOR R, JONES A, THOMAS S, *et al.* Multidimensional protein identification technology (MudPIT) analysis of ubiquitinated proteins in plants [J]. *Mol Cell Proteomics*, 2007, **6**: 601 – 610
- [20] FLORENS L, VASHBURN M P. Proteomic analysis by multidimensional protein identification technology [J]. *Meth Mol Biol*, 2006, **328**: 159 – 175.
- [21] RAMANI S, APTE S K. Transient expression of multiple genes in salinity-stressed young seedling of rice (*Oryza sativa* L.) ‘Bura Rata’ [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 1997, **233**: 663 – 667
- [22] ABBASI F M, KOMASTU S. A proteomic approach to analyze salt-responsive proteins in rice leaf sheath [J]. *Proteomics*, 2004, **4**: 2072 – 2081.
- [23] YAN Shunping, TANG Zhangcheng, SU Weiai, *et al.* Proteomic analysis of salt stress-responsive proteins in rice root [J]. *Proteomics*, 2005, **5** (1): 235 – 244.
- [24] PARKER R, FLOWERS T J, MOORE A L, *et al.* An accurate and reproducible method for proteome profiling of the effects of salt stress in the rice leaf lamina [J]. *J Exper Bot*, 2006, **57**: 1109 – 1118
- [25] KONG-NGERN K, DADUANG S, WONGKHAM C, *et al.* Protein profiles in response to salt stress in leaf sheaths of rice seedlings [J]. *Sci Asia*, 2005, **31**: 403 – 408.
- [26] NDIMBA B K, CHIVASA S, SIMON W J, *et al.* Identification of Arabidopsis salt and osmotic stress responsive proteins using two-dimensional difference gel electrophoresis and mass spectrometry [J]. *Proteomics*, 2005, **16**: 4185 – 4196.
- [27] LEE S, LEE E J, YANG E J, *et al.* Proteomic identification of annexins, calcium-dependent membrane binding proteins that mediate osmotic stress and abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2004, **16**: 1378 – 1391.
- [28] CHINNUSAMY V, JAGENDORF A, ZHU J K. Understanding and improving salt tolerance in plants [J]. *Crop Sci*, 2005, **45**: 437 – 448.
- [29] MAJOUL T, CHAHED K, ZAMITI E, *et al.* Analysis by two-dimensional electrophoresis of the effect of salt stress on the polypeptide patterns in roots of a salt-tolerant and a salt-sensitive cultivar of wheat [J]. *Electrophoresis*, 2000, **21**: 2562 – 2565.
- [30] 霍晨敏, 赵宝存, 葛荣朝, 等. 小麦耐盐突变体盐胁迫下的蛋白质组分析 [J]. 遗传学报, 2004, **31** (12): 1408 – 1414.
- HUO Chenmin, ZHAO Baocun, GE Rongchao. Proteomic analysis of the salt tolerance mutant of wheat under salt stress [J]. *Acta Genet Sin*, 2004, **31** (12): 1408 – 1414.
- [31] DANI V, SIMON W J, DURANTI M, *et al.* Changes in the tobacco leaf apoplast proteome in response to salt stress [J]. *Proteomics*, 2005, **5**: 737 – 745.
- [32] 杨春雪, 罗秋香, 卓丽环, 等. NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下星星草根特异表达蛋白初步鉴定 [J]. 分子植物育种, 2008, **6** (4): 669 – 674.
- YANG Chunxue, LUO Qiuxiang, ZHUO Lihuan, *et al.* Preliminary identification of root specific-expressed protein in *Puccinellia tenuiflora* under NaHCO<sub>3</sub> stress [J]. *Mol Plant Breed*, 2008, **6** (4): 669 – 674.
- [33] 范吉星, 邓用川, 黄惜, 等. 红海榄根部盐胁迫反应的比较蛋白质组学分析 [J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, **25** (1): 72 – 77.
- FAN Jixing, DENG Yongchuan, HUANG Xi, *et al.* Comparative proteomic analysis of salt-stress response proteins in *Rhizophora stylosan* roots [J]. *Chin J Biochem Mol Biol*, 2009, **25** (1): 72 – 77.