

植物盐腺泌盐及发育研究进展

马秋雨 袁芳

(山东师范大学生命科学学院, 济南 250358)

摘要: 盐腺是泌盐盐生植物抵御盐胁迫的重要表皮结构, 泌盐盐生植物可以通过盐腺将体内多余的盐离子排出体外, 从而避免盐胁迫。盐腺作为泌盐盐生植物实现高效抗盐的重要结构, 在逆境生理、发育和进化等领域都引起了关注和讨论, 集中在盐腺的超微结构、生理功能、泌盐机制以及发育模式等不同层面已有广泛的研究报道。本文综述了盐腺结构、分泌机制、盐腺发育的研究进展, 总结了盐腺泌盐的可能途径以及盐腺发育的调控方式和关键基因, 对未来盐腺泌盐和发育的研究提出了相关见解, 讨论了盐腺这一独特形态学结构对于植物耐盐性的作用, 并对提高植物耐盐性、培育耐盐品种提出了理论依据和建议, 有利于深入解析植物耐盐适应演化、培育抗盐作物和高效利用盐碱地。

关键词: 盐腺; 盐腺泌盐; 盐腺发育; 抗盐性

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0581

Research Progress in Salt Gland Secretion and Development in Plants

MA Qiu-yu YUAN Fang

(College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250358)

Abstract: Salt gland is one of the important epidermal structures of recreto-halophytes in resistance to salt stress, which secrete excessive salt ions out of the body to prevent the plant from being damaged by salt stress. As an important structure to achieve high salt resistance in halophytes, salt glands deserve extensive attention and discussion in the fields of stress physiology, development and evolutionary biology. A large number of studies have been reported in the ultrastructure, physiological function, mechanism of salt secretion and developmental pattern of salt glands. In this paper, we reviewed the research progress of salt gland structure, secretion mechanism and salt gland development, summarized the feasible pathways of salt gland secretion and the regulation mode and key genes of salt gland development, proposed relevant views for future research on salt gland secretion and development, and discussed the role of this unique morphological structure of salt gland on plant salt tolerance. We also proposed the theoretical basis and suggestions for improving plant salt tolerance and breeding salt-tolerant plant varieties. The related studies will be beneficial for in-depth analysis of plant salt tolerance adaptation evolution, cultivation of salt resistant crops, and efficient utilization of saline land.

Key words: salt gland; salt gland excretion; salt gland development; salt resistance

土壤盐渍化是土壤退化的重要原因, 它降低了土地生产力, 严重制约植物生长^[1]。根据全球范围的研究, 全球受盐影响的土壤面积约 8.31–11.73 亿 hm^2 ^[2]。盐胁迫作为一种非生物胁迫, 直接产生渗透胁迫和离子胁迫, 继而诱导产生氧化胁迫等次生胁迫, 最终对植物体产生负面影响^[3]。

盐生植物能够在 NaCl 浓度大于等于 200 mmol/L 环境中完成生活史^[4], 并且一定浓度的 NaCl 会显著促进其生长发育, 这与易受盐分伤害的甜土植物(非盐生植物)形成了明显差别。无论是盐生植物还是甜土植物, 对盐度的耐受性仍然保守性的依赖于无机离子的受控摄取和区隔化以及有机相容性溶质

收稿日期: 2023-06-16

基金项目: 教育部人文社会科学研究一般项目(21YJAZH108), 国家自然科学基金项目(32370304)

作者简介: 马秋雨, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物抗盐机理; E-mail: honglonglongyu@163.com

通讯作者: 袁芳, 女, 博士, 教授, 研究方向: 植物抗盐机理; E-mail: yuanfang@sdu.edu.cn

的合成和积累^[5]。但是盐生植物往往具有不同于非盐生植物的典型的形态学特征。

盐生植物可依据不同的标准进行分类。根据对不同类型盐渍土的耐受程度,盐生植物可大致分为两类:专性盐生植物和兼性盐生植物。专性盐生植物可以在含盐量与海水相似的高盐生境中维持充分的生长和发育^[4];兼性盐生植物通常存在于低盐度环境,但是它们在无盐环境中表现出非盐生植物特性,例如冰叶日中花(*Mesembryanthemum crystallinum*)^[6]。根据盐生植物离子吸收、运输和分配特点将盐生植物分为三类^[7]:(1)真盐生植物。它们将 Na^+ 和 Cl^- 运输到叶和茎并区隔化到液泡中,典型特征是具有肉质化的叶和茎,如盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)等。(2)假盐生植物或拒盐盐生植物。它们能够在根中沉积木质素和栓质素形成凯氏带和栓质层,两者构成质外体屏障来阻止或降低盐分装载到根木质部导管,表现为地上部分的 Na^+ 含量远低于根部,如芦苇(*Phragmites australis*)等。(3)泌盐盐生植物。它们通过独特的结构避免盐分造成的伤害,包括盐腺和盐囊泡。一些植物利用盐腺将盐离子排出体外,如二色补血草(*Limonium bicolor*);而另一些植物将盐离子运输并存储于盐囊泡中,等盐囊泡破裂后盐离子得到释放,如藜麦(*Chenopodium quinoa*)^[8]。

在三类盐生植物中,泌盐盐生植物因其具有盐腺等特有的表皮结构,从而区别于其他盐生植物或非盐生植物,能够将盐离子直接排出体外从而避免盐胁迫。目前对于盐腺的结构、分泌特征和发育途径已有了较为清晰的认识,本文针对盐腺的结构、泌盐机制、发育模式及相关关键基因进行了论述,并对上述问题的研究现状以及未来的研究方向提出了见解。

1 盐腺的分类及结构

1.1 具有盐腺的植物

据不完全统计,目前已经鉴定出约370种泌盐盐生植物,涉及14科96属^[9-10],其中具有盐腺的有16科(161种),如表1所示。

1.2 盐腺的结构特征

根据盐腺解剖结构或组成细胞的差异可以将其

分为四类:盐囊泡、单细胞盐腺、双细胞盐腺和多细胞盐腺^[49]。盐囊泡由柄细胞和一个大的泡状细胞组成,柄细胞通过丰富的胞间连丝与泡状细胞和相邻的叶肉细胞相连。这类结构仅在番杏科和苋科中发现。目前对于单细胞盐腺的报导较少,其具有大液泡,细胞器较少,这类盐腺有时也被叫作微毛或者分泌毛,盐分在分泌毛中积累至一定程度会导致分泌毛尖端破裂,盐分由此得到释放,如*Porteresia coarctata*^[50],是水稻的野生近亲缘植物,大量生长在沿海地区,具有极强的耐盐能力^[51]。双细胞盐腺一般存在于禾本科植物中。在海滨盐草(*Distichlis spicata*)^[52]中,盐腺都是由1个大的基细胞和1个较小的帽细胞组成,两个细胞通过胞间连丝相连,它们协同作用,将进入叶片的盐溶液积累,浓缩和排泄。除了禾本科,也存在其他的具有双细胞盐腺的植物,如报春花科的报春花(*Primula malacoides*)(叶片盐腺由1个收集细胞和1个单柄细胞组成)等^[53]。

一般来说,双子叶泌盐盐生植物的盐腺均为多细胞盐腺^[54]。多细胞盐腺呈球形或盘状结构,包括两种细胞组分:基底收集细胞和远端分泌细胞,多细胞盐腺常陷入表皮中^[49]。比如在无叶怪柳(*Tamarix aphylla*)中,盐腺由8个细胞组成,分别为6个分泌细胞和2个对称结构的收集细胞,收集细胞具有中央大液泡,分泌细胞具有浓缩的细胞质,盐腺外部被角质层包裹^[55];在二色补血草中,盐腺由16个细胞组成,4个分泌细胞位于中央,4个毗邻细胞分别位于每个分泌细胞外侧,4个内杯状细胞和4个外杯状细胞依次包围毗邻细胞,邻近的细胞称为收集细胞;然而在二色补血草的叶柄处还有一种特殊的盐腺,由超过16个细胞组成^[56]。组成盐腺的细胞具有较大的细胞核,富含线粒体、高尔基体和小囊泡,但缺少中央大液泡和叶绿体,盐腺外也被角质层包裹^[57],由于外附角质层中阿魏酸的存在,盐腺可在330–380 nm紫外激发光照射下产生自发荧光,这极大便利了盐腺的观察和突变体的筛选^[58]。多细胞盐腺还见于马鞭草科的红树类植物,如海榄雌(*Avicennia germinans*)的盐腺组成细胞数超过20个,具有8个分泌细胞^[59]。

尽管不同盐生植物中的盐腺数目存在差异,但是双细胞盐腺和多细胞盐腺存在相同的结构特

表 1 具有盐腺的物种

Table 1 Species with salt glands

Family	Genus	Species	Reference
Acanthaceae	<i>Acanthus</i>	<i>A. ebracteatus</i> , <i>A. ilicifolius</i>	[11]
Acanthaceae	<i>Avicennia</i>	<i>A. germinans</i> , <i>A. marina</i> , <i>A. officinalis</i> , <i>A. schaueriana</i> , <i>A. bicolor</i>	[12]
Aizoaceae	<i>Sesuvium</i>	<i>S. sesuvioides</i> , <i>S. portulacastrum</i>	[13]
Aizoaceae	<i>Mesembryanthemum</i>	<i>M. nodiflorum</i> , <i>M. crystallinum</i>	[14]
Amaranthaceae	<i>Atriplex</i>	<i>A. farinosa</i> , <i>A. centralasiatica</i> , <i>A. confertifolia</i> , <i>A. hortensis</i> , <i>A. hymenelytra</i> , <i>A. laciniata</i> , <i>A. micrantha</i> , <i>A. oestophora</i> , <i>A. patens</i> , <i>A. portulacoides</i> , <i>A. rosea</i> , <i>A. prostrata</i> , <i>A. prostrata</i> , <i>A. tatarica</i> , <i>A. verrucifera</i> , <i>A. littoralis</i> , <i>A. nummularia</i> , <i>A. cristata</i> , <i>A. canescens</i> , <i>A. halimus</i> , <i>A. semibaccata</i> , <i>A. vesicaria</i> , <i>A. spongiosa</i> , <i>A. amnicola</i> , <i>A. lindleyi</i> , <i>A. turcomanica</i>	[15]
Amaranthaceae	<i>Chenopodium</i>	<i>C. album</i>	[16]
Amaranthaceae	<i>Bienertia</i>	<i>B. sinuspersici</i>	[17]
Amaranthaceae	<i>Oxybasis</i>	<i>O. glauca</i>	[18]
Amaranthaceae	<i>Chenopodiastrum</i>	<i>C. murale</i>	[19]
Apiaceae	<i>Glehnia</i>	<i>G. littoralis</i>	[20]
Asteraceae	<i>Pseudobaccharis</i>	<i>P. spartioides</i>	[21]
Convolvulaceae	<i>Cressa</i>	<i>C. cretica</i>	[22]
Convolvulaceae	<i>Calystegia</i>	<i>C. soldanella</i>	[23]
Fabaceae	<i>Glycyrrhiza</i>	<i>G. uralensis</i>	[24]
Frankeniaceae	<i>Frankenia</i>	<i>F. juniperoides</i> , <i>F. pauciflora</i> , <i>F. corymbosa</i> , <i>F. salina</i> , <i>F. hirsuta</i> , <i>F. laevis</i> , <i>F. pulverulenta</i> , <i>F. thymifolia</i>	[21]
Malvaceae	<i>Malva</i>	<i>M. arborea</i>	[25]
Oleaceae	<i>Phillyrea</i>	<i>P. latifolia</i>	[26]
Plumbaginaceae	<i>Limonium</i>	<i>L. otolepis</i> , <i>L. suffruticosum</i> , <i>L. reniforme</i> , <i>L. santapolense</i> , <i>L. girardianum</i> , <i>L. platyphyllum</i> , <i>L. bellidifolium</i> , <i>L. binervosum</i> , <i>L. nudum</i> , <i>L. aureum</i> , <i>L. axillare</i> , <i>L. iranica</i> , <i>L. lobatum</i> , <i>L. oleifolium</i> , <i>L. virgatum</i> , <i>L. pectinatum</i> , <i>L. perezii</i> , <i>L. sinense</i> , <i>L. sinuatum</i> , <i>L. stocksii</i> , <i>L. franchetii</i> , <i>L. bicolor</i> , <i>L. caspium</i> , <i>L. pruinatum</i> , <i>L. gmelinii</i> , <i>L. vulgare</i> , <i>L. brasiliense</i> , <i>L. californicum</i> , <i>L. narbonne</i> , <i>L. delicatulum</i> , <i>L. ovalifolium</i> , <i>L. ovalifolium</i>	[27]
Plumbaginaceae	<i>Goniolimon</i>	<i>G. tataricum</i>	[28]
Plumbaginaceae	<i>Plumbago</i>	<i>P. auriculata</i>	[29]
Plumbaginaceae	<i>Aegialitis</i>	<i>A. annulata</i> , <i>A. rotundifolia</i>	[30]
Plumbaginaceae	<i>Armeria</i>	<i>A. maritima</i>	[31]
Plumbaginaceae	<i>Limoniastrum</i>	<i>L. monopetalum</i> , <i>L. guyonianum</i>	[32]
Plumbaginaceae	<i>Ceratostigma</i>	<i>C. plumbaginoides</i>	[33]
Poaceae	<i>Distichlis</i>	<i>D. humilis</i> , <i>D. spicata</i>	[34]
Poaceae	<i>Oryza</i>	<i>O. coarctata</i>	[35]
Poaceae	<i>Odysea</i>	<i>O. paucinervis</i>	[36]
Poaceae	<i>Spinifex</i>	<i>S. hirsutus</i>	[37]
Poaceae	<i>Sporobolus</i>	<i>S. foliosus</i> , <i>S. montevidensis</i> , <i>S. townsendii</i> , <i>S. helvolus</i> , <i>S. virginicus</i> , <i>S. airoides</i> , <i>S. spicatus</i> , <i>S. michauxianus</i> , <i>S. ioclados</i> , <i>S. alterniflorus</i> , <i>S. anglicus</i> , <i>S. pungens</i> , <i>S. maritimus</i>	[38]
Poaceae	<i>Leptochloa</i>	<i>L. crinita</i>	[39]
Poaceae	<i>Zoysia</i>	<i>Z. macrantha</i> , <i>Z. matrella</i> , <i>Z. macrostachya</i> , <i>Z. japonica</i> , <i>Z. matrella</i>	[37]
Poaceae	<i>Chloris</i>	<i>C. gayana</i>	[37]
Poaceae	<i>Cynodon</i>	<i>C. dactylon</i>	[37]
Poaceae	<i>Dactyloctenium</i>	<i>D. aegyptium</i>	[40]
Poaceae	<i>Diplachne</i>	<i>D. fusca</i>	[37]
Poaceae	<i>Eleusine</i>	<i>E. indica</i>	[37]

续表 1 Table 1 continued

Family	Genus	Species	Reference
Poaceae	<i>Panicum</i>	<i>P. virgatum</i>	[37]
Poaceae	<i>Pappophorum</i>	<i>P. philippianum</i>	[41]
Poaceae	<i>Setaria</i>	<i>S. viridis</i>	[42]
Poaceae	<i>Aeluropus</i>	<i>A. lagopoides</i> , <i>A. littoralis</i>	[43]
22Poaceae	<i>Imperata</i>	<i>I. cylindrica</i>	[37]
Poaceae	<i>Cenchrus</i>	<i>C. clandestinum</i>	[37]
Poaceae	<i>Bouteloua</i>	<i>B. dactyloides</i>	[44]
Primulaceae	<i>Lysimachia</i>	<i>L. maritima</i>	[45]
Primulaceae	<i>Aegiceras</i>	<i>A. floridum</i> , <i>A. corniculatum</i>	[11]
Scrophulariaceae	<i>Myoporum</i>	<i>M. bontioides</i>	[46]
Tamaricaceae	<i>Reaumuria</i>	<i>R. alternifolia</i> , <i>R. hirtella</i> , <i>R. trigyna</i>	[47]
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i>	<i>T. amplexicaulis</i> , <i>T. arborea</i> , <i>T. karelini</i> , <i>T. gansuensis</i> , <i>T. smyrnensis</i> , <i>T. passerinoides</i> , <i>T. laxa</i> , <i>T. hispida</i> , <i>T. elongata</i> , <i>T. austromongolica</i> , <i>T. arceuthoides</i> , <i>T. nilotica</i> , <i>T. africana</i> , <i>T. usneoides</i> , <i>T. chinensis</i> , <i>T. ramosissima</i> , <i>T. aphylla</i> , <i>T. hohenackeri</i> , <i>T. gallica</i>	[48]
Verbenaceae	<i>Phyla</i>	<i>P. nodiflora</i>	[48]

征^[60]：(1) 分泌细胞和收集细胞容易识别；(2) 分泌孔下方有收集室；(3) 盐腺细胞中存在浓缩的细胞质，细胞核大，有高度发达的线粒体和囊泡；(4) 没有叶绿体和中央大液泡。多细胞盐腺被角质层包围，而双细胞盐腺则没有这种结构。

盐腺的相应结构特征使盐腺有利于向植物体外分泌过多的盐分^[10]：(1) 没有叶绿体，盐腺细胞缺乏典型的叶绿体片层结构。叶绿体存在于蕨类植物和水生植物的表皮细胞中，而被子植物的表皮细胞中不存在叶绿体，这表明高等植物中的盐腺可能具有与表皮细胞相同的进化起源。考虑到 ATP 和碳水化合物可以从邻近的细胞中获得，盐腺可能已经“选择”丢失叶绿体以获得进化优势。(2) 具有胞间连丝。高度发达的胞间连丝不仅位于盐腺的组成细胞之间，而且还存在于盐腺和相邻的叶肉细胞之间。胞间连丝连接叶肉细胞和盐腺，允许光合同化物如 ATP 和 NADPH 从叶肉细胞转运到盐腺中。胞间连丝的动态结构允许它们在细胞之间主动和选择性地运输大分子和离子^[61]。Na⁺ 和 Cl⁻ 可以通过胞间连丝单向转运到盐腺中，而盐腺周围的角质层可以防止离子泄漏。因此，胞间连丝可能在盐腺的盐分泌中起关键作用。(3) 囊泡积聚。盐腺中不存在中央大液泡，但是，存在数量较多的囊泡。通过囊泡的离子转运可能代表盐腺中向外离子转运的重要途径。(4) 具

有高度发达的线粒体。在盐腺发育期间，线粒体是第一个开始分化的细胞器，可以清楚的观察到线粒体嵴的一些折叠^[62]。随着盐腺发育的进展，盐腺中存在比叶肉细胞中更大的线粒体，为泌盐提供能量。(5) 多细胞盐腺被角质层包围。这些角质层充当天然屏障，将盐腺与叶肉细胞隔离开来，阻止进入盐腺的盐分倒流。另外，角质层可以帮助维持盐分泌所需的静水压力。

盐腺的上述结构特征有利于盐腺泌盐功能的实现。

2 盐腺泌盐机制研究进展

2.1 盐腺泌盐的研究方法探究

测定盐腺泌盐速率的实验方法还在不断发展完善。传统的毛刷清扫叶片和叶片浸泡法准确性较低，目前较常用的测定盐腺泌盐的方法包括 X 射线微量分析、全反射 X 射线荧光分析 (total-reflection X-ray fluorescence analysis, TXRF)、非损伤微测技术 (non-invasive micro-test technique, NMT)、高压冷冻 (high-pressure-freezing, HPF) 和冷冻替代 (frozen substitution, FS) 相结合的纳米级二次离子质谱技术 (secondary ion mass spectroscopy, SIMS) 和叶圆盘分泌模型等。

X 射线微量分析首先应用于 *Porteresia coarctata*^[63] 和无叶怪柳^[64]，该方法显示盐腺分泌 Ca、

Mg、S、Na 和 Cl 等元素, 后续又在泌盐红树属植物中, 使用 X 射线荧光确定了盐腺分泌 Na、Cl、K、S、Ca、Br 和 Zn 等元素^[65]。

全反射 X 射线荧光分析 (TXRF) 测定盐腺泌盐速率十分精确, 可以定量测量植物分泌的大量的 Cl、S、K、Ca 等元素和微量的 Br 和 Zn 等。通过分析标准参考溶液, 避免了用于量化相应比例的元素的差异稀释。此外, 它可以区分每种处理和每种元素对总分泌量的贡献, 但是其操作复杂且难度较大^[65]。

非损伤微测技术 (NMT) 起源于美国海洋生物学实验室, 由神经科学家 Lionel F. Jaffe 发明。具有灵敏度高、分辨率高、可测量的指标多、测量对象种类多、活体、无创测量、数据实时可视化及应用范围广等优点, 但是检测的样品尺寸必须大于 5 μm , 且仪器昂贵, 操作难度大^[66]。

高压冷冻 (HPF) 和冷冻替代 (FS) 相结合的纳米级二次离子质谱技术 (SIMS)^[67] 可用于原位确定离子的位置、分布和含量。该方法要求生物样品应保存到“接近天然”状态, 以便在样品制备完成时保存其成分。并且该方法复杂且昂贵, 限制了其应用。

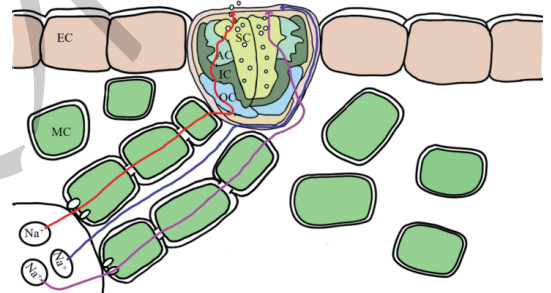
叶圆盘分泌模型, 即将叶片用打孔器取叶圆盘, 将其背面向上置于 200 mmol/L NaCl 溶液上层中并用矿物油覆盖, 在 24 h 后收集叶圆盘背面分泌的液滴 (计数了盐腺), 测定分泌液体中 Na^+ 的浓度, 最终计算单位叶面积的 Na^+ 分泌量或单个盐腺的 Na^+ 分泌率, 是快速测量盐分泌量或各类离子分泌量的良好选择^[58]。

2.2 盐腺泌盐途径

盐腺的超微结构决定了盐腺的泌盐功能。盐腺在叶脉上或其两侧分布更为广泛可以提高其盐分运输效率, 而盐腺复合体周围的角质层有助于防止离子泄漏^[10]。利用上文中提到的研究方法, 对盐腺泌盐机制的研究正在逐步展开, 关于盐腺对离子的摄取和转运的方式已有较深入的研究。

植物体内的离子转运途径主要有三种: 质外体途径、共质体途径和跨膜途径。从叶脉到盐腺分泌细胞以及盐腺细胞间的离子转运可能也是与上述三种途径密切相关 (图 1)。土壤中的 Na^+ 等无机离子

在蒸腾压力的作用下通过导管向上运输, 运输到叶肉细胞后, 可以通过共质体途径或质外体途径转运至叶肉细胞, 但是, 由于盐腺周围包裹的角质层的存在阻断了质外体途径, 离子只能通过高度发达的胞间连丝 (共质体途径) 进入盐腺细胞。盐腺复合体周围的角质层以及高度发达的胞间连丝证明了这一观点。离子进入盐腺复合体后, 可以通过三种途径进行转运: (1) 质外体途径。角质层是不连续的, 因此少量离子可以沿着角质层间隙移动。(2) 共质体途径。离子主要通过胞间连丝从叶肉细胞进入盐腺以及在盐腺细胞间进行转运。(3) 跨膜途径。进入盐腺的离子从质膜的一侧跨过细胞移动到另一侧进行不对称性运输。离子从叶肉细胞依次转运至外杯状细胞、内杯状细胞, 再到分泌细胞, 最终盐分由分泌细胞转移到分泌腔中, 通过分泌孔排出体外^[8]。



Na^+ 通过输导组织运输至叶肉细胞后, 通过胞间连丝进入盐腺细胞。 Na^+ 在盐腺中通过共质体途径 (红色)、质外体途径 (蓝色)、跨膜途径 (紫色) 最终转运至分泌细胞, 通过囊泡运输等排出体外。EC: 表皮细胞; MC: 叶肉细胞; SC: 分泌细胞; AC: 收集细胞; IC: 内杯状细胞; OC: 外杯状细胞

Na^+ is transported to mesophyll cells through conducting tissues and then enters salt gland cells through plasmodesmata. Na^+ is ultimately transported to secretory cells in the salt gland through the symplastic (red), apoplastic (blue), or transmembrane (in purple) pathway, and is excreted outside through vesicle transport. EC: epidermal cell; MC: mesophyll cell; SC: secretory cell; AC: accessory cell; IC: inner cup cell; OC: outer cup cell

图 1 Na^+ 转运至盐腺的可能途径

Fig. 1 Feasible pathways of Na^+ transportation into salt glands

离子转运至盐腺后, 又是怎样从盐腺排出体外的呢? 迄今为止, 已经提出了三个假说来解释盐腺的泌盐机制^[8], 即盐腺分泌的渗透机制假说、盐腺的分泌作用是胞饮的相反过程的假说和盐腺的分泌

作用类似动物液流运输系统假说。(1) 盐腺分泌的渗透机制假说认为离子在盐腺中积累, 使盐腺细胞的渗透势增加, 静水压力增加。当盐腺中的压力增加到一定值时, 离子通过形成周期性的微滴从盐腺细胞中排出^[68]。观察盐草属植物 *Distichlis spicata* 的双细胞盐腺发现, 细胞质的顶层仅由薄的单个膜组成, 这种膜相当于一个阀门结构, 通过压力打开, 这为该假说提供了相应证据^[52]。(2) 盐腺的分泌作用类似动物液流运输系统假说, 认为盐腺的基底细胞存在细胞外通道, 参与盐腺的泌盐过程^[69]。Na⁺-ATPase 抑制剂乌本苷通过占据质膜外表面上的 K⁺ 结合位点来抑制 Na⁺ 流出并增强 K⁺ 流入, 在乌本苷处理盖氏虎尾草 (*Chloris gayana*)^[70] 和桉柳属^[71] 下, 盐分泌显著减少, 表明盐腺中存在液体流动。(3) 盐腺的分泌作用是胞饮的相反过程的假说, 认为离子通过囊泡运输到细胞膜后, 通过胞吐作用排出细胞外^[72]。该假说已经得到不同层面的实验证据证明, 是目前为止比较完善的假说。用放射性同位素 Rb⁺ 处理无叶桉柳后, 在电镜下观察到囊泡中的电子致密泡, 为该假说提供了证据^[73]。在二色补血草的盐腺中也观察到了囊泡与细胞膜融合的现象, 特别是在盐处理下, 该现象更加明显^[62]。沉默编码反式高尔基体定位的可溶性 N- 乙基马来酰亚胺敏感因子附着蛋白受体 (SNARE) 蛋白的基因 *LbSYP61* 后, 二色补血草通过盐腺分泌盐的能力也显著降低, 这为囊泡运输参与盐腺的泌盐途径提供了直接证据^[74]。

2.3 盐腺泌盐关键基因研究

近年来, 随着分子生物学、测序技术及其他技术的发展, 已经在具盐腺的不同植物中筛选并鉴定到盐腺泌盐的基因 (表 2)。盐腺泌盐是一个主动的过程, 涉及到大量离子运输蛋白和囊泡转运蛋白。在盐腺的分泌液中发现除无机离子外, 还有很多小分子有机化合物以及蛋白质, 这暗示盐腺分泌功能的低专一性以及多样性。

除了上文提到的囊泡运输相关蛋白, 植物细胞质膜 H⁺-ATPase 酶以及各类 Na⁺ 转运体都有参与盐腺的泌盐。通过利用 H⁺-ATPase 的抑制剂^[80] 或破坏质膜的质子梯度^[81], 均可以降低盐腺的泌盐能力, 而 NaCl 处理也会使二色补血草^[82]、滨海卡克

表 2 盐腺泌盐相关基因

Table 2 Salt glands secretion related genes

基因	蛋白质	功能	参考文献
Gene	Protein	Function	Reference
<i>NHX1</i>	Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白	将 Na ⁺ 泵出细胞外或储存在液泡	[75]
<i>NHX7</i>	Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白	将 Na ⁺ 泵出细胞外或储存在液泡	[76]
<i>AtCCC、NKCC</i>	Na ⁺ :K ⁺ :Cl ⁻ 共转运体	参与 Cl ⁻ 的长距离运输	[77-78]
<i>AtHKT2;1</i>	高亲和性钾转运蛋白	将 Na ⁺ 泵入细胞	[79]

勒 (*Cakile maritima*)^[83] 和海榄雌^[84] 中 H⁺-ATPase 的表达增强。NO 处理下海榄雌的 Na⁺ 分泌速率增加, 同时其 H⁺-ATPase 基因的表达量也上升^[84]。以上均表明 H⁺-ATPase 参与了盐腺的泌盐活动。

很多离子转运蛋白抑制剂的抑制实验表明了 Na⁺ 转运蛋白参与泌盐过程的事实。例如, Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 (NHX) 在植物将离子运往液泡中和细胞外的过程中发挥着作用^[85], 对二色补血草施加该类转运蛋白的抑制剂阿米咯利 (amiloride) 可降低其 Na⁺ 外泌速率^[82]; 利用脊椎动物 Na⁺/K⁺-ATPase 的抑制物乌本苷来处理不同的具盐腺泌盐盐生植物, 发现这些植物的 Na⁺ 外泌速率均显著下降^[70-71]; 用动物的 Na⁺:K⁺:Cl⁻ 共转运体 (NKCC) 的专一性抑制剂布美他尼处理二色补血草, 也可以显著降低其 Na⁺ 的分泌速率^[8]。上述实验均为 Na⁺ 转运蛋白参与泌盐提供了证据支持。

盐离子装载到盐腺的过程是主动的, 但是转运的方向性是由什么介导的到目前为止还不清楚, 也没有鉴定到特异性的转运蛋白参与盐离子“叶肉-盐腺-外界”的转运。另外盐腺分泌液中物质的复杂性提示盐腺作用的多样性, 盐腺最初被发现的时候被称为铯腺或钙腺, 因其分泌大量钙离子附于叶片表面而得名, 腺体外泌物质的成分与含量取决于植株所生长的环境, 这提示盐腺分泌物质的低选择性, 因此植物最开始进化出盐腺的目的是否集中于避免盐害还有待商榷。盐腺泌盐涉及到的细胞众多, 且受到精细调控, 这是一个多基因参与的过程, 该过程的直接参与成分已有被鉴定到, 但具体调控方式及基因表达还有待深入研究。

3 盐腺发育研究进展

3.1 发育模式

基于对补血草多细胞盐腺中表皮细胞的观察描述了盐腺的发育过程^[62, 86], 即: 一个原始的表皮细胞分裂两次后形成4个细胞, 即盐腺的初始结构, 在第4次分裂后, 形成角质层, 在第5次分裂期间形成内杯状细胞和外杯状细胞。在第5次分裂后, 形成16细胞盐腺复合物。Yuan等^[62]观察并划定了二色补血草叶片分化的5个阶段, 即A时期(未分化时期)、B时期(盐腺分化时期)、C时期(气孔分化时期)、D时期(表皮细胞分化时期)和E时期(成熟时期), 对不同时期的叶片材料取材进行转录组测序, 筛选到一系列可能参与盐腺发育的基因。Leng等^[87]提出了表皮发育示意模型: 表皮发育可分为4个主要阶段: 第一阶段, 所有细胞均为多表皮干细胞; 第二阶段, 多表皮干细胞分化为盐腺; 第三阶段, 多表皮干细胞发育成气孔; 第四阶段, 表皮细胞由多表皮干细胞形成, 表皮成熟。在这4个阶段, 形成3个重要的表皮结构: (1) 盐腺是多表皮干细胞5次分裂后出现的第一个结构。四细胞结构出现在多表皮干细胞的两次分裂之后, 这被认为代表了最初的盐腺。在从多表皮干细胞进行第4次分裂后, 出现12个细胞结构, 并且出现围绕盐腺的角质层。第5次分裂导致成熟盐腺的形成。(2) 气孔分化直到盐腺形成完成后才开始。(3) 表皮细胞是在表皮中形成的最后成熟结构。

3.2 盐腺可能的进化

盐腺是一种典型的表皮结构, 因此盐腺和其他表皮结构之间的进化关系成为一个重要的研究课题。迄今为止, 已经提出了三个假设来解释盐腺的进化。(1) 盐腺从表皮毛演变而来。在缺乏表皮毛的二色补血草中已鉴定出与表皮毛同源的一系列基因, 此外盐腺和表皮毛在分布方式(不存在两个毗邻的盐腺或表皮毛)、分泌功能(表皮毛中具有分泌功能的腺毛)、发育模式(盐腺和表皮毛均是表皮结构中最早发育的结构, 优先于气孔发育)等方面均具有相似性, 这些初步证实盐腺和表皮毛可能具有相似的起源或者具有共同的祖先^[62, 88], 这也为该观点提供了证据。(2) 盐腺可能具有多个独立起源。尽管所

有的盐腺都具有增强植物耐盐性的功能, 但是其结构复杂性和泌盐机制方面存在一定差异, 表明盐腺可能具有多种进化起源^[7]。从结构的角度来看, 盐腺大多起源于表皮细胞, 是一种专门的表皮结构。从功能的角度来看, 有两种类型的盐腺, 一种是直接向叶子表面分泌盐分的盐腺(外泌盐植物), 另一种是在专门的泡状细胞的液泡中收集盐分的盐腺(内泌盐植物)^[60, 89]。(3) 盐腺起源于泌水孔。盐腺从泌水孔进化而来, 在进化过程中, 盐腺的结构越来越复杂, 由此演化出主动分泌离子的功能^[9]。

3.3 盐腺发育的关键基因研究

由于测序技术的进步, 目前已发现一系列与盐腺发育相关的基因, 这些基因异源表达拟南芥后影响了表皮毛和根毛的发育。拟南芥中表皮毛的起始主要由MBW复合物驱动, 该复合物由3种类型的转录因子构成: R2R3型MYB转录因子(GL1和MYB23)、bHLH转录因子(GL3和EGL3)及WD40重复蛋白(TTG1)^[90]。而在二色补血草中, 缺乏与GL3同源的基因, 也就无法形成与拟南芥相同的MBW复合体, 这可能是二色补血草没有形成表皮毛反而产生盐腺的原因。除了上述核心驱动因子以外的其他关键转录因子在二色补血草中也没有找到同源基因, 例如, GL2、TTG2、SIM。这些差异从一定程度解释了盐腺和表皮毛的相似性。但是在盐腺发育中同样鉴定到系列特有基因, 如LbIG04794是从二色补血草中克隆的未知功能基因, 其在盐腺发育期间高度表达并且参与促进盐腺分化^[91], 由此也说明二色补血草中一定存在特异的基因或调控因子调控盐腺的形成(表3)。目前可以通过盐腺的单细胞测序获得关于盐腺分化更准确的信息, 后续研究应旨在发现盐腺发育的命运决定基因。

4 问题与展望

盐腺作为泌盐盐生植物特有的结构, 其相关研究可以追溯到20世纪50年代。本文重点描述了盐腺的结构、泌盐机理及发育过程。无论是盐腺泌盐还是盐腺发育均是多基因调控的复杂性状, 这给发掘和鉴定主效基因带来了困难。在泌盐方面还需要鉴定参与该过程的主要转运途径和转运蛋白, 明确这些过程的调控方式, 以期利用基因工程改造相关

表 3 盐腺发育相关基因

Table 3 Salt glands development related genes

转录因子	基因	功能	参考文献
Transcription factor	Gene	Function	Reference
bHLH	ENHANCER OF GLABRA3 (EGL3), LbHLH	盐腺发育的负调节因子	[88, 92]
MYB	TRIPTYCHON (TRY)	盐腺发育的负调节因子	[88, 93]
MYB	CAPRICE (CPC)	盐腺发育的负调节因子	[88, 94]
WD40 repeat-like superfamily	TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1)	盐腺发育的负调节因子	[88]
ARM repeat superfamily	SENSITIVE TO ABA AND DROUGHT2 (SAD2)	盐腺发育的正调节因子	[88, 95]
NAC	LbNAC4	盐腺发育的正调节因子	[56]

通路使泌盐的过程更高效。同时，解析清楚盐分外排体外的过程后，可与不耐盐的甜土植物离子运输方式进行比较，系统分析离子转运方式在不同植物中的异同以及对耐盐性的意义。

盐腺作为一种特化的结构，其存在对于植物耐盐性的提高价值需要进一步讨论，但明确盐腺的发育过程仍然是一个有趣的发育生物学和进化生物学问题。目前随着测序技术的不断发展，越来越多的物种基因组完成测序，同时单细胞测序技术也在不断更新，对于盐腺这种多细胞结构，分离不同类型的细胞完成单细胞测序显得尤为重要，可能帮我们明确盐腺复合体中不同类型细胞中特有的基因，以便找到调控盐腺发育的关键基因。

研究盐腺发育最重要的是找到盐腺的命运决定基因，这可以通过比较基因组学来进行尝试：比较同一科或属中具盐腺的物种与不具盐腺物种的基因组和转录组数据，筛选并研究差异基因；通过正向遗传学确定基因位点：构建突变体库，对稳定遗传的盐腺发育异常或缺失的突变体进行基因的定位，找到调控基因；对盐腺结构相对简单的植物进行全基因组测序：由于多细胞盐腺复合体的构成复杂，相关研究的开展具有一定难度，因此可对具有单细胞或者双细胞盐腺的植物进行测序，降低研究难度，这更有助于盐腺基因工程改造的推广和应用。

参 考 文 献

[1] Food and Agriculture Organization of the United Nations. The state of the world's land and water resources for food and agriculture: managing systems at risk [M] . Milton Park, Abingdon: Earthscan, 2011.

[2] Amirhossein H, Adisa A, Nima S. Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century [J] . Nature Communications,2021,12 (1) : 6663.

[3] Zhu JK. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J] . Curr Opin Plant Biol, 2003, 6 (5) : 441-445.

[4] Flowers TJ, Colmer TD. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes [J] . Ann Bot, 2015, 115 (3) : 327-331.

[5] Flowers TJ, Colmer TD. Salinity tolerance in halophytes [J] . New Phytol, 2008, 179 (4) : 945-963.

[6] Parida AK, Jha B. Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review [J] . Trees, 2010, 24 (2) : 199-217.

[7] Flowers TJ, Galal HK, Bromham L. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants [J] . Funct Plant Biol, 2010, 37 (7) : 604.

[8] 袁芳, 冷冰莹, 王宝山. 植物盐腺泌盐研究进展 [J] . 植物生理学报, 2015, 51 (10) : 1531-1537.

[9] Yuan F, Leng BY, Wang BS. Research progress in salt secretion of salt glands in plants [J] . Plant Physiol J, 2015, 51 (10) : 1531-1537.

[10] Lüttge U. Elimination of salt by recreation: salt glands and gland-supported bladders in recretohalophytes [M] //Halophytes and climate change: adaptive mechanisms and potential uses. UK: CABI, 2019: 223-239.

[11] Yuan F, Wang BS. Adaptation of recretohalophytes to salinity salt secretion and salt gland development [J] . Handbook of Halophytes: From Molecules to Ecosystems towards Biosaline Agriculture, 2020: 1-21.

[12] Hokputsa S, Harding SE, Inngjerdingen K, et al. Bioactive polysaccharides from the stems of the Thai medicinal plant *Acanthus ebracteatus*: their chemical and physical features [J] . Carbohydr

- Res, 2004, 339 (4) : 753-762.
- [12] Salama FM, El-Naggar SM, Ramadan T. Salt glands of some halophytes in Egypt [J] . *Phyton Annales Rei Botanicae*, 1999, 39 (1) : 91-105.
- [13] Mason HL. A flora of the marshes of California [M] . Berkeley: University of California Press, 1957.
- [14] Sayed OH, Hegazy AK. Growth-specific phytomass allocation in *Mesembryanthemum nodiflorum* as influenced by CAM induction in the field [J] . *J Arid Environ*, 1994, 27 (4) : 325-329.
- [15] Liu X, Khan M, Tsuji W, et al. The effect of light, temperature and bracteoles on germination of polymorphic seeds of *Atriplex centralasiatica* Iljin under saline conditions [J] . *Seed Science and Technology*, 2008, 36 (2) .
- [16] Gadano AB, Gurni AA, Carballo MA. Argentine folk medicine: genotoxic effects of Chenopodiaceae family [J] . *J Ethnopharmacol*, 2006, 103 (2) : 246-251.
- [17] Leisner CP, Cousins AB, Offermann S, et al. The effects of salinity on photosynthesis and growth of the single-cell C_4 species *Bienertia sinuspersici* (Chenopodiaceae) [J] . *Photosynth Res*, 2010, 106 (3) : 201-214.
- [18] Doliner LH, Jolliffe PA. Ecological evidence concerning the adaptive significance of the C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis [J] . *Oecologia*, 1979, 38 (1) : 23-34.
- [19] Inamdar JA. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some centrospermae [J] . *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung*, 1968, 158 (1-2) : 159-166.
- [20] Voronkova NM, Burkovskaya EV, Bezdeleva TA, et al. Morphological and biological features of plants related to their adaptation to coastal habitats [J] . *Russ J Ecol*, 2008, 39: 1-7.
- [21] Cuadra VP, Cambi V. Morphoanatomical functional traits in xerophytic species of a saline environment [J] . *Phyton*, 2014, 83: 389-396.
- [22] Abideen Z, Qasim M, Rizvi RF, et al. Oilseed halophytes: a potential source of biodiesel using saline degraded lands [J] . *Biofuels*, 2015, 6 (5-6) : 241-248.
- [23] Barbour MG, DeJong TM. Response of west coast beach taxa to salt spray, seawater inundation, and soil salinity [J] . *Bull Torrey Bot Club*, 1977, 104 (1) : 29-34.
- [24] Pan Y, Wu LJ, Yu ZL. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch) [J] . *Plant Growth Regul*, 2006, 49: 157-165.
- [25] Okusanya OT, Fawole T. The possible role of phosphate in the salinity tolerance of *Lavatera arborea* [J] . *J Ecol*, 1985, 73 (1) : 317-322.
- [26] Tattini M, Montagni G, Traversi ML. Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in *Phillyrea latifolia* grown at various salinity concentrations [J] . *Tree Physiol*, 2002, 22 (6) : 403-412.
- [27] Mepham RH, Mepham JS. The flora of tidal forests—a rationalization of the use of the term ‘mangrove’ [J] . *S Afr N J Bot*, 1985, 51 (2) : 77-99.
- [28] Duhazé C, Gouzerh G, Gagneul D, et al. The conversion of spermidine to putrescine and 1, 3-diaminopropane in the roots of *Limonium tataricum* [J] . *Plant Sci*, 2002, 163 (3) : 639-646.
- [29] Elgorashi EE, Taylor JLS, Maes A, et al. Screening of medicinal plants used in South African traditional medicine for genotoxic effects [J] . *Toxicol Lett*, 2003, 143 (2) : 195-207.
- [30] Clarke PJ, Kerrigan RA, Westphal CJ. Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? [J] . *J Ecol*, 2001, 89 (4) : 648-659.
- [31] Al-Hawija BN, Partzsch M, Hensen I. Effects of temperature, salinity and cold stratification on seed germination in halophytes [J] . *Nord J Bot*, 2012, 30 (5) : 627-634.
- [32] Al-Sodany YM, Shehata MN, Shaltout KH. Vegetation along an elevation gradient in Al-Jabal Al-Akhdar, Libya [J] . *Ecmec*, 2003, 29 (2) : 125-137.
- [33] Elansary HO, Yessoufou K, Mahmoud EA, et al. *In vitro* antioxidant and antimicrobial effects of *Ceratostigma plumbaginoides* [J] . *Nat Prod Commun*, 2016, 11 (10) : 1455-1458.
- [34] Bustan A, Pasternak D, Pirogova I, et al. Evaluation of saltgrass as a fodder crop for livestock [J] . *J Sci Food Agric*, 2005, 85 (12) : 2077-2084.
- [35] Bal AR, Dutt SK. Mechanism of salt tolerance in wild rice (*Oryza coarctata* Roxb) [J] . *Plant Soil*, 1986, 92: 399-404.
- [36] Atia A, Debez A, Rabhi M, et al. Salt tolerance and potential uses for saline agriculture of halophytes from the Poaceae [M] // *Sabkha Ecosystems*. Cham: Springer International Publishing, 2019: 223-237.

- [37] Amarasinghe V, Watson L. Variation in salt secretory activity of microhairs in grasses [J]. *Funct Plant Biol*, 1989, 16 (2): 219-229.
- [38] Callaway JC, Josselyn MN. The introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in South San Francisco Bay [J]. *Estuaries*, 1992, 15: 218-226.
- [39] Cuadra VP, Cambi VN. Comparative vegetative anatomy between halophytic Chloridoideae (Poaceae) with forage importance [J]. *Phyton*, 2010, 79: 69-76.
- [40] Sathyamoorthy G, Vijay R, Lenin Singaravelu D. Development and characterization of alkali-treated and untreated *Dactyloctenium aegyptium* fibers based epoxy composites [J]. *Mater Today*, 2021, 39: 1215-1220.
- [41] Silva Colomer JH, Guevara JC, Marchi A, et al. Native grasses and the nutrition of the breeding cow in the arid plain of *Mendoza, Argentina* [J]. *J Arid Environ*, 1991, 20 (1): 113-118.
- [42] Amini V, Zafarian F, Rezvani M. Interspecific variations in seed germination and seedling emergence of three *Setaria* species [J]. *Braz J Bot*, 2015, 38: 539-545.
- [43] Abbasi SB, Gul B, Khan N, et al. Effect of humic acid on seed germination of sub-tropical halophytes under salt stress [J]. *Pak J Bot*, 2017, 49 (6): 2079-2088.
- [44] Croce P, De Luca A, Mocioni M, et al. Adaptability of warmseason turfgrass species and cultivars in a Mediterranean climate [J]. *Acta Hortie*, 2004 (661): 365-368.
- [45] Czyż H, Kitzak T, Bury M. The characteristics of coastal grassland in West *Pomerania* [J]. *Plant Diversity and Evolution*, 2013, 130 (3-4): 229-237.
- [46] Deng YC, Yang Z, Yu YZ, et al. Inhibitory activity against plant pathogenic fungi of extracts from *Myoporum bontioides* A. Gray and indentification of active ingredients [J]. *Pest Manag Sci*, 2008, 64 (2): 203-207.
- [47] Bell HL, Columbus TJ. Proposal for an expanded *Distichlis* (poaceae, chloridoideae): support from molecular, morphological, and anatomical characters [J]. *Syst Bot*, 2008, 33 (3): 536-551.
- [48] Wickens GE. Arid lands today and tomorrow. proceedings of an international research and development conference [J]. *J Arid Environ*, 1989, 16 (1): 109-110.
- [49] Dassanayake M, Larkin JC. Making plants break a sweat: the structure, function, and evolution of plant salt glands [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 406.
- [50] 薛琼琼, 赵露露, 王云霞, 等. 盐生植物耐盐性研究进展 [J]. *中国野生植物资源*, 2021, 40 (5): 60-65.
- Xue QQ, Zhao LL, Wang YX, et al. Research progress on salt tolerance of halophytes [J]. *Chin Wild Plant Resour*, 2021, 40 (5): 60-65.
- [51] Garg R, Verma M, Agrawal S, et al. Deep transcriptome sequencing of wild halophyte rice, *Porteresia coarctata*, provides novel insights into the salinity and submergence tolerance factors [J]. *DNA Res*, 2014, 21 (1): 69-84.
- [52] Semenova GA, Fomina IR, Biel KY. Structural features of the salt glands of the leaf of *Distichlis spicata* 'Yensen 4a' (Poaceae) [J]. *Protoplasma*, 2010, 240 (1-4): 75-82.
- [53] Kuster VC, da Silva LC, Meira RMSA. Anatomical and histochemical evidence of leaf salt glands in *Jacquinia armillaris* Jacq. (Primulaceae) [J]. *Flora*, 2020, 262: 151493.
- [54] 韩军丽, 赵可夫. 植物盐腺的结构、功能和泌盐机理的探讨 [J]. *山东师大学报: 自然科学版*, 2001, 16 (2): 194-198.
- Han JL, Zhao KF. The structure, function, and salt-secreted mechanism of salt glands [J]. *J Shandong Norm Univ Nat Sci Ed*, 2001, 16 (2): 194-198.
- [55] Bosabalidis Artemios M. Wall protuberance formation and function in secreting salt glands of *Tamarix aphylla* L [J]. *Acta Bot Croat*, 2010, 69 (2): 229-235.
- [56] Zhao BQ, Zhou YL, Jiao XM, et al. Bracelet salt glands of the recretohalophyte *Limonium bicolor*: distribution, morphology, and induction [J]. *J Integr Plant Biol*, 2023, 65 (4): 950-966.
- [57] Deng YQ, Feng ZT, Yuan F, et al. Identification and functional analysis of the autofluorescent substance in *Limonium bicolor* salt glands [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 97: 20-27.
- [58] Yuan F, Chen M, Leng BY, et al. An efficient autofluorescence method for screening *Limonium bicolor* mutants for abnormal salt gland density and salt secretion [J]. *S Afr J Bot*, 2013, 88: 110-117.
- [59] Balsamo RA, Thomson WW. Ultrastructural features associated with secretion in the salt glands of *Frankenia grandifolia* (Frankeniaceae) and *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) [J]. *Am J Bot*, 1993, 80 (11): 1276-1283.
- [60] Ding F, Yang JC, Yuan F, et al. Progress in mechanism of salt excretion in recretohalophytes [J]. *Front Biol*, 2010, 5: 164-170.

- [61] Overall RL, Blackman LM. A model of the macromolecular structure of plasmodesmata [J] . Trends Plant Sci, 1996, 1 (9) : 307-311.
- [62] Yuan F, Lyu MJA, Leng BY, et al. Comparative transcriptome analysis of developmental stages of the *Limonium bicolor* leaf generates insights into salt gland differentiation [J] . Plant Cell Environ, 2015, 38 (8) : 1637-1657.
- [63] Flowers TJ, Flowers SA, Hajibagheri MA, et al. Salt tolerance in the halophytic wild rice, *Porteresia coarctata* Tateoka [J] . New Phytol, 1990, 114 (4) : 675-684.
- [64] Storey R, Thomson WW. An X-ray microanalysis study of the salt glands and intracellular calcium crystals of *Tamarix* [J] . Ann Bot, 1994, 73 (3) : 307-313.
- [65] Sobrado MA, Greaves ED. Leaf secretion composition of the mangrove species *Avicennia germinans* (L.) in relation to salinity: a case study by using total-reflection X-ray fluorescence analysis [J] . Plant Sci, 2000, 159 (1) : 1-5.
- [66] Han MX, Yang H, Yu G, et al. Application of Non-invasive Micro-test Technology (NMT) in environmental fields: a comprehensive review [J] . Ecotoxicol Environ Saf, 2022, 240: 113706.
- [67] Feng ZT, Deng YQ, Zhang SC, et al. K^+ accumulation in the cytoplasm and nucleus of the salt gland cells of *Limonium bicolor* accompanies increased rates of salt secretion under NaCl treatment using NanoSIMS [J] . Plant Sci, 2015, 238: 286-296.
- [68] Arisz WH, Camphuis IJ, Heikens H, et al. The secretion of the salt glands of *Limonium latifolium* ktze [J] . Acta Bot Neerl, 1955, 4 (3) : 322-338.
- [69] Levering CA, Thomson WW. The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa* [J] . Planta, 1971, 97 (3) : 183-196.
- [70] Kobayashi H, Masaoka Y, Takahashi Y, et al. Ability of salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) to secrete Na^+ and K^+ [J] . Soil Sci Plant Nutr, 2007, 53 (6) : 764-771.
- [71] Ma HY, Tian CY, Feng G, et al. Ability of multicellular salt glands in *Tamarix* species to secrete Na^+ and K^+ selectively [J] . Sci China Life Sci, 2011, 54 (3) : 282-289.
- [72] Shimony C, Fahn A. Light- and electron-microscopical studies on the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L [J] . J Linn Soc Lond Bot, 1968, 60 (383) : 283-288.
- [73] Thomson WW, Berry WL, Liu LL. Localization and secretion of salt by the salt glands of *tamarix aphylla* [J] . Proc Natl Acad Sci U S A, 1969, 63 (2) : 310-317.
- [74] Lu CX, Feng ZT, Yuan F, et al. The SNARE protein LbSYP61 participates in salt secretion in *Limonium bicolor* [J] . Environ Exp Bot, 2020, 176: 104076.
- [75] Zhang WD, Wang P, Bao Z, et al. *SOS1*, *HKT1*;5, and *NHX1* synergistically modulate Na^+ homeostasis in the halophytic grass *Puccinellia tenuiflora* [J] . Front Plant Sci, 2017, 8: 576.
- [76] Ma Q, Li YX, Yuan HJ, et al. ZxSOS1 is essential for long-distance transport and spatial distribution of Na^+ and K^+ in the xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* [J] . Plant Soil, 2014, 374: 661-676.
- [77] Colmenero-Flores JM, Martínez G, Gamba G, et al. Identification and functional characterization of cation-chloride cotransporters in plants [J] . Plant J, 2007, 50 (2) : 278-292.
- [78] 杨剑超, 丁烽, 吴蕊蕊, 等. 不同阴离子对二色补血草盐腺 Na^+ 分泌速率的影响 [J] . 植物生理学报, 2012, 48 (4) : 397-402.
- Yang JC, Ding F, Wu RR, et al. Effects of different anions on Na^+ secretion rate of salt glands in the leaves of *Limonium bicolor* [J] . Plant Physiol J, 2012, 48 (4) : 397-402.
- [79] Sanadhya P, Agarwal P, Khedia J, et al. A low-affinity K^+ transporter AtHKT2;1 from recretohalophyte *Aeluropus lagopoides* confers salt tolerance in yeast [J] . Mol Biotechnol, 2015, 57: 489-498.
- [80] Balsamo RA, Adams ME, Thomson WW. Electrophysiology of the salt glands of *Avicennia germinans* [J] . Int J Plant Sci, 1995, 156 (5) : 658-667.
- [81] Dschida WJ, Platt-Aloia KA, Thomson WW. Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) stearn: a useful system to study the function of salt glands [J] . Ann Bot, 1992, 70 (6) : 501-509.
- [82] 丁烽. 二色补血草叶片盐腺泌盐机理的研究 [D] . 济南: 山东师范大学, 2010.
- Ding F. The salt-secretion mechanism of salt glands in the leaves of *Limonium* [D] . Jinan: Shandong Normal University, 2010.
- [83] Debez A, Saadaoui D, Ramani B, et al. Leaf H^+ -ATPase activity and photosynthetic capacity of *Cakile maritima* under increasing salinity [J] . Environ Exp Bot, 2006, 57 (3) : 285-295.
- [84] Chen J, Xiao Q, Wu FH, et al. Nitric oxide enhances salt secretion and Na^+ sequestration in a mangrove plant, *Avicennia marina*, through increasing the expression of H^+ -ATPase and Na^+ / H^+ antiporter under high salinity [J] . Tree Physiol, 2010, 30 (12) :

- 1570-1585.
- [85] Shi HZ, Zhu JK. Regulation of expression of the vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene *AtNHX1* by salt stress and abscisic acid [J] . *Plant Mol Biol*, 2002, 50 (3) : 543-550.
- [86] Wiehe W, Breckle SW. Die ontogenese der Salzdrüsen von *Limonium* (Plumbaginaceae) ; The ontogenesis of the salt glands of *Limonium* (Plumbaginaceae) [J] . *Botanica Acta*, 1990, 103 (1) : 107-110.
- [87] Leng BY, Yuan F, Dong XX, et al. Distribution pattern and salt excretion rate of salt glands in two recretohalophyte species of *Limonium* (Plumbaginaceae) [J] . *S Afr N J Bot*, 2018, 115: 74-80.
- [88] Yuan F, Wang X, Zhao BQ, et al. The genome of the recretohalophyte *Limonium bicolor* provides insights into salt gland development and salinity adaptation during terrestrial evolution [J] . *Mol Plant*, 2022, 15 (6) : 1024-1044.
- [89] Breckle SW. Salinity tolerance of different halophyte types [M] // *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1990: 167-175.
- [90] Zhao MZ, Morohashi K, Hatlestad G, et al. The TCG1-bHLH-MYB complex controls trichome cell fate and patterning through direct targeting of regulatory loci [J] . *Development*, 2008, 135 (11) : 1991-1999.
- [91] Jiao XM, Zhao BQ, Wang BS, et al. An uncharacterized gene *LbIG04794* from *Limonium bicolor* promotes salt tolerance and trichome development in *Arabidopsis* [J] . *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1079534.
- [92] Wang X, Zhou YL, Xu YY, et al. A novel gene *LbHLH* from the halophyte *Limonium bicolor* enhances salt tolerance via reducing root hair development and enhancing osmotic resistance [J] . *BMC Plant Biol*, 2021, 21 (1) : 284.
- [93] Leng BY, Wang X, Yuan F, et al. Heterologous expression of the *Limonium bicolor* MYB transcription factor *LbTRY* in *Arabidopsis thaliana* increases salt sensitivity by modifying root hair development and osmotic homeostasis [J] . *Plant Sci*, 2021, 302: 110704.
- [94] Zou H, Leng BY, Gao YR, et al. The MYB transcription factor *LbCPC* of *Limonium bicolor* negatively regulates salt gland development and salt tolerance [J] . *Environ Exp Bot*, 2023, 209: 105310.
- [95] Xu YY, Jiao XM, Wang X, et al. Importin- β from the recretohalophyte *Limonium bicolor* enhances salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* by reducing root hair development and abscisic acid sensitivity [J] . *Front Plant Sci*, 2021, 11: 582459.

(责任编辑 朱琳峰)