

不同类型盐生植物适应盐胁迫的生理生长机制及 Na⁺ 逆向转运研究进展

刘佳欣 张会龙 邹荣松 杨秀艳 朱建峰 张华新

(1. 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所 国家林业和草原局盐碱地研究中心, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院天津林业科学研究所, 天津 300457; 3. 中国林业科学研究院黄河三角洲综合试验中心, 东营 257500)

摘要: 盐生植物是指能在离子浓度至少 200 mmol/L 以上的生境中生长并完成生活史的植物。盐生植物可分为稀盐盐生植物、泌盐盐生植物、拒盐盐生植物三类。本文从生长形态、生理和分子 3 个方面总结三类盐生植物响应盐胁迫的不同策略及研究进展, 发现盐生植物在分子水平上主要通过 Na⁺ 转运蛋白和为其提供能量的两类基因应对体内过高 Na⁺, 这可能是引起盐生植物生理和生长形态异于非盐生植物的重要因素。其中稀盐盐生植物主要通过液泡离子区隔化应对盐胁迫, 并表现出肉质化生长形态; 泌盐盐生植物通过将体内盐分排出体外应对盐胁迫, 并进化出特有的生理结构——盐腺或盐囊泡; 拒盐盐生植物通过将盐离子积累在皮层细胞液泡和根部木质部薄壁细胞中减少向上运输 Na⁺, 同时根部多栓质化减少 Na⁺ 吸收。本综述旨在为今后研究盐生植物及其耐盐机制提供相关依据, 为植物耐盐分子育种奠定基础。

关键词: 盐生植物; Na⁺ 逆向转运; 耐盐生理机制; 耐盐生长机制

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0342

Research Progress in Na⁺ Antiport and Physiological Growth Mechanisms of Different Halophytes Adapted to Salt Stress

LIU Jia-xin ZHANG Hui-long ZOU Rong-song YANG Xiu-yan ZHU Jian-feng ZHANG Hua-xin

(1. Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry and Grassland Administration, Institute of Ecological Protection and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 2. Tianjin Institute of Forestry Science, Chinese Academy of Forestry, Tianjin 300457; 3. Comprehensive Experimental Center of Chinese Academy of Forestry in Yellow River Delta, Dongying 257500)

Abstract: Halophytes refer to plants that can grow and complete their life cycle in habitats with an ion concentration of at least 200 mmol/L. Halophytes can be classified into three types: euhalophytes, recrotohalophytes and pseudohalophytes. This review summarizes the different strategies and research progress of the three types of halophytes in response to salt stress from the three aspects of growth morphology, physiology and molecule. It is found that halophytes mainly use Na⁺ transporters genes and energy-providing genes to respond to excessive Na⁺ at the molecular level, which may be an important factor that causes halophytes to be different from non-halophytes in physiology and growth morphology. Euhalophytes respond to salt stress mainly through vacuolar ion compartmentalization and have succulent growth morphology. Recrotohalophytes respond to salt through by expelling salt from their bodies and evolve unique physiological structures-salt glands or salt vesicles. Pseudohalophytes reduce the upward transport of Na⁺ by accumulating salt ions in the vacuoles of cortical cells and parenchyma cells of root xylem; meanwhile, root is having suberization to reduce the absorption of Na⁺. The purpose of the review is to provide relevant basis for the study of halophytes and their salt tolerance mechanism and lay a foundation for plant salt tolerance molecular breeding in the future.

Key words: halophytes; Na⁺ antiport; physiological mechanism of salt tolerance; growth mechanism of salt tolerance

收稿日期: 2022-03-22

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2017ZA001-9, CAFYBB2019MB008), 国家自然科学基金项目 (31870663), 黄河三角洲学者专项经费资助项目

作者简介: 刘佳欣, 硕士研究生, 研究方向: 耐盐碱树木分子生物学; E-mail: liujiaxin19980707@163.com

通讯作者: 朱建峰, 博士, 副研究员, 研究方向: 耐盐碱植物遗传改良与盐碱地生物治理; E-mail: jfzhu@caf.ac.cn;

张华新, 博士, 研究员, 博士生导师, 研究方向: 耐盐碱植物选育与盐碱地生物治理; E-mail: zhanghx1998@126.com

盐渍土是一系列受土体中盐碱成分作用的土壤,是各种盐土和碱土以及其他不同程度盐化和碱化的各种类型土壤的统称,也称盐碱土^[1]。据统计,世界盐渍土面积约为 $9.543\ 8 \times 10^9\ \text{hm}^2$, 广泛分布于100多个国家和地区。我国是世界盐渍土面积第三大国,盐渍土面积达 $9.913\ 3 \times 10^8\ \text{hm}^2$, 约占全国土地面积的10%,分布在23个省、市、自治区,其中,西北、华北、东北及沿海地区是我国盐渍土的主要集中分布地区^[2]。在世界范围内,盐渍土带来了人口、资源、环境等诸多问题。盐渍土环境不利于植物的生长,盐渍土中过量矿质元素如 Na^+ 或 Cl^- 对植物产生的不利影响,称为盐胁迫^[3]。盐胁迫通过渗透胁迫和离子胁迫在整个植物和细胞水平上影响植物生理^[4-5],如过量 Na^+ 会干扰 K^+ 的吸收和代谢, K^+ 参与酶的活化、蛋白质的合成、渗透调节、光合作用等生理过程^[6], K^+ 缺乏会引起呼吸速率和离子毒性增加,植物生长变化,矿物分布改变,以及光合作用速率降低^[7],还会引起枯萎病,继而导致植物叶片坏死;此外 Na^+ 取代 Ca^{2+} 造成膜不稳定^[8],膜通透性改变^[9],导致植物减产甚至死亡^[10]。盐渍土中存在一种特有的盐生植物生态系统,系统中的盐生植物不仅能够在盐渍土中生长,还能够改善盐渍土环境^[11]。

大多数植物不能适应盐渍土环境,但盐生植物(halophytes)能在离子浓度至少200 mmol/L以上的生境中生长和完成生活史^[12]。例如唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)、中国柽柳(*Tamarix chinensis*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)和黄花补血草(*Limonium aureum*)^[13]等。Brekke根据盐生植物体内离子运输和积累的特点,将其分成稀盐盐生植物(euhalophytes)、泌盐盐生植物(recretohalophytes)和拒盐盐生植物(pseudohalophytes)3种。

离子区隔化(ion compartmentalization)利用特定转运蛋白对有毒离子进行细胞分隔,是盐生植物维持细胞内适度的 Na^+/K^+ 比的一种关键模式^[5]。盐生植物通过调节离子的吸收和将离子区隔化来抵抗或减轻盐胁迫造成的伤害,主要是通过过量 Na^+ 区隔在植物组织器官的局部或细胞的局部,甚至排出体外,从而避免或降低 Na^+ 对植物正常生长和生理代谢的影响。本文重点讨论了3类盐生植物的生

长形态特征,并按植物体内对 Na^+ 运输和积累特点对3种盐生植物的典型耐盐机制研究进展进行了阐述,旨在为今后盐生植物及其耐盐机制研究提供相关依据,为植物耐盐分子育种奠定基础。

1 稀盐盐生植物耐盐机制

稀盐盐生植物,也叫真盐盐生植物,是将盐离子区隔在肉质化组织和液泡中的一类盐生植物^[14]。稀盐盐生植物是盐生植物中耐盐性最强的一类植物,多能在200–400 mmol/L的盐渍土环境中生长^[1]。稀盐盐生植物绝大部分是藜科植物,例如盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、盐穗木(*Halostachys caspica*)等。

1.1 稀盐盐生植物耐盐形态特征

稀盐盐生植物的内在结构和外观形态在一定程度上适应盐胁迫,其形态上最突出的特征是茎叶肉质化。肉质化组织含水量高,可以将体内盐分稀释,使植物体不受高盐环境的伤害^[15]。茎肉质化稀盐盐生植物,皮层分化为内部皮层和外部皮层两部分,内部皮层发育成贮水组织,细胞呈球形或椭圆形,外部皮层发育成栅栏组织,细胞内含大量叶绿体。盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、盐穗木^[16]等植物都是茎肉质化的稀盐盐生植物,其形态存在以上特点。叶肉质化的稀盐盐生植物,叶肉质且无柄,呈圆柱状或半圆柱状,气孔少,叶表皮细胞排列紧密,几乎全部由贮水细胞组成,表皮外被角质层。Gao等^[17]研究表明假木贼(*Halocnemum strobilaceum*) 在盐溶液浓度为0.9%–5.4%时,叶肉质化程度增加。刘彧等^[18]研究表明盐地碱蓬叶片对 Na^+ 和 Cl^- 的积累是叶片肉质化的主要原因,在盐胁迫下,叶片肉质化,细胞数目增多。另外,碱蓬属(*Suaeda*)、盐爪爪属(*Kalidium*)、假木贼属(*Anabasis*)的植物,也是叶肉质化的稀盐盐生植物。

1.2 稀盐盐生植物耐盐生理机制

稀盐盐生植物除凭茎叶肉质化稀释植物体内盐分外,主要是通过离子区隔化作用,将离子运输到细胞的特定部位,从而降低盐离子对胞质中的细胞器、酶等的毒害,且伴随着细胞浓度的增大,水势降低,细胞吸水及抗渗透胁迫能力增强^[19]。刘彧等^[18]发现盐地碱蓬叶片细胞将 Na^+ 区隔到液泡中,

以减少 Na^+ 对植物造成的渗透胁迫及离子胁迫，有利于盐地碱蓬在高盐条件下生存。西伯利亚白刺 (*Nitraria sibirica*) 通过 Na^+ 液泡区隔化增强叶片组织的耐盐性，保持胞质溶液中较低 Na^+ 含量，提高渗透调节能力，从而在盐胁迫下维持正常生理活动^[20]。

1.3 稀盐盐生植物耐盐分子机制

细胞内 Na^+/K^+ 浓度的平衡是保证植物在盐渍环境下进行正常生理代谢的关键。稀盐盐生植物在盐胁迫条件下，通过盐诱导 Na^+/H^+ 逆向转运体将 Na^+ 从胞质中排出或在液泡中分隔^[21]，其中质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 SOS1 (plasma membrane Na^+/H^+ exchanger 1) 能够将胞质中过量的 Na^+ 排出到胞外；液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 NHX (vacuolar Na^+/H^+ antiporter) 如 NHX1 和 NHX2 能够将胞质中过量的 Na^+ 逆浓度梯度转运至液泡中，SOS1 和 NHX 均可减少胞质内 Na^+ 的累积，维持细胞的离子稳态，抵御盐胁迫^[22]。植物分泌途径的细胞膜上同时存在两类致电 H^+ 泵，液泡膜 H^+ -腺苷三磷酸酶 (vacuolar H^+ -ATPase, 简称液泡膜 H^+ -ATPase)、液泡膜焦磷酸酶 (vacuolar H^+ -pyrophosphatase, 简称液泡膜 H^+ -PPase)^[23] 和质膜 H^+ -腺苷三磷酸酶 (plasma membrane H^+ -ATPase, 简称质膜 H^+ -ATPase)，它们为离子区隔化作用提供能量，并催化 H^+ 由胞质向液泡和胞质向胞外的运输^[24]。盐胁迫下，盐地碱蓬质膜 H^+ -ATP 酶和液泡膜 H^+ -ATP 酶的表达和活性显著升高^[25]。Liu 等^[26] 用不同浓度的 NaCl (100、200、300 和 400 mmol/L) 和 Ca^{2+} (0、5、10、15、20 mmol/L) 处理唐古特白刺幼苗时发现，盐胁迫 (NaCl 浓度为 300 mmol/L) 显著促进液泡膜 H^+ -ATP 酶和 H^+ -PPase 酶活性。一定浓度的外源 Ca^{2+} 有效增强了唐古特白刺液泡膜和质膜的离子泵活性，促进细胞内 Na^+ 区隔化，从而提高唐古特白刺的耐盐性。

Qiu 等^[27] 从拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中分离鉴定了位于质膜的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 SOS1 和位于液泡膜的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 NHX1，认为这 2 个转运蛋白共同作用使胞质中 Na^+ 维持在较低浓度^[28]。 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白依靠跨液泡膜的 H^+ 浓度梯度对 Na^+ 进行转运，因此可以推测通过超表达液泡膜 H^+ -ATPase，使质子梯度增加，能够提高

NHXs 对 Na^+ 的区隔能力。在盐胁迫条件下，西伯利亚白刺 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 NsNHX1 和 NsSOS1 的表达水平显著上调，过表达 NsSOS1 减少了转基因植株 Na^+ 的含量，过表达 NsNHX1 增加了转基因植株 Na^+ 的含量，表明 NsSOS1 介导过量 Na^+ 的外排，NsNHX1 介导过量 Na^+ 的区隔化，它们对提高转基因植物耐盐性有重要作用^[22]。另外，有研究表明，NHX 类蛋白在 K^+ 区隔化进入液泡和维持细胞内的 pH 平衡中也起着重要作用^[29] (表 1)。

2 泌盐盐生植物耐盐机制

泌盐盐生植物是一类通过盐腺或盐囊泡将吸收到体内的盐分分泌到体外的盐生植物。大部分泌盐盐生植物的耐盐性低于稀盐盐生植物^[1]。常见的泌盐盐生植物有中华怪柳 (*Tamarix chinensis*)、二色补血草 (*Limonium bicolor*) 等。

2.1 泌盐盐生植物耐盐形态特征

泌盐盐生植物的主要形态特征是其叶片或茎上形成了专门分泌盐分的盐腺或盐囊泡，盐腺或盐囊泡可以分泌植物体内过量的盐离子，因此盐腺和盐囊泡对泌盐盐生植物适应盐胁迫起重要作用。根据盐离子运输方式的不同，又可将泌盐盐生植物分为向内和向外泌盐植物。向内幕盐植物 (endo-reoretohalophytes) 将体内的盐分分泌到叶表面的囊泡中暂时贮存，而后盐囊泡破裂将体内过量盐离子排出。盐囊泡有 1 个柄和 1 个膨大的泡状细胞，柄细胞通过大量胞间连丝与泡状细胞、叶肉细胞相连。藜 (*Chenopodium album*) 的盐囊泡是从茎尖和腋芽处的茎叶表皮细胞分化而来，部分表皮细胞生长变大，凸起于茎叶表面，形成盐囊泡的原始细胞，原始细胞进一步分裂分化为 1 个柄细胞和 1 个泡状细胞，成熟后的盐囊泡外被角质层^[44]。利用扫描电镜发现四翅滨藜 (*Atriplex canescens*) 盐囊泡与其它藜科植物盐囊泡结构相似，是由体积庞大的肾形囊泡细胞、细长的柄细胞以及基部的表皮细胞共同构成盐囊泡复合体，且随着叶龄增加，盐囊泡逐渐破裂退化^[45]。

向外泌盐植物 (exo-reoretohalophytes) 利用盐腺和分泌细胞将盐离子分泌到体外。盐腺分为单细胞盐腺、双细胞盐腺和多细胞盐腺^[46]。单细胞盐腺

表 1 稀盐盐生植物关键耐盐基因

Table 1 Key salt-tolerant genes in euhalophytes				
基因	基因类型	基因功能	基因来源	参考文献
Gene	Gene type	Gene function	Gene resource	Reference
<i>NsNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	调控 Na ⁺ 液泡区隔化	西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	[20]
<i>SsNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	调控 Na ⁺ 液泡区隔化	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	[30–31]
<i>SbNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	调控 Na ⁺ 液泡区隔化和维持离子稳态的过程	海蓬子 <i>Salicornia brachiata</i>	[32–33]
<i>SeNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	调控 Na ⁺ 液泡区隔化	盐角草 <i>Salicornia europaea</i>	[34]
<i>KfNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	可能增强将 Na ⁺ 区隔化至液泡的能力	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	[35]
<i>HcNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	离子区隔化	盐穗木 <i>Halostachys caspica</i>	[36–37]
<i>NsSOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	将胞质中过量的 Na ⁺ 排出到胞外	西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	[22, 38]
<i>SsHKT1</i>	高亲和性 K ⁺ 转运蛋白基因	减少根木质部 Na ⁺ 回收, 协调 <i>SsSOS1</i> 和 <i>SsNHX1</i> 维持 Na ⁺ 积累	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	[30]
<i>SsHAK2</i>	高亲和性 K ⁺ 转运蛋白基因	参与 K ⁺ 吸收及转运过程	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	[39]
<i>AQP</i>	编码水通道蛋白基因	离子区隔化	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	[40]
<i>HcPIP1</i>	水通道蛋白家族亚类质膜内嵌蛋白基因	在胁迫时能够通过增加根的生长以抵御胁迫的影响	盐穗木 <i>Halostachys caspica</i>	[41]
<i>NsVP1</i>	液泡膜 H ⁺ -PPase 基因	调控 Na ⁺ 液泡区隔化	西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	[20]
<i>KfVP1</i>	液泡膜 H ⁺ -PPase 基因	离子的调控运输中发挥作用	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	[42]
<i>HcVP1</i>	液泡膜 H ⁺ -PPase 基因	增加液泡中 Na ⁺ 的积累来增强转基因拟南芥的耐盐性	盐穗木 <i>Halostachys caspica</i>	[43]
<i>HcVHA-B</i>	液泡膜 H ⁺ -ATPase 亚基 B 基因	增加液泡中 Na ⁺ 的积累来增强转基因拟南芥的耐盐性	盐穗木 <i>Halostachys caspica</i>	[43]

有大液泡和很少的细胞器,具分泌细胞盐腺。目前对单细胞盐腺盐生植物研究较少。双细胞盐腺由1个基细胞和1个帽细胞组成,两个细胞通过胞间连丝相连^[47],细胞质稠密,有一个明显细胞核,没有中央液泡,且腺体细胞壁角质化或栓质化。Kuster等^[48]通过对报春花(*Jacquinia armillaris*)叶片腺状毛的解剖和组织化学研究发现,其叶片盐腺是由一个收集细胞和一个单柄细胞组成,其顶端有多个分泌细胞。非洲虎尾草(*Chloris gayana*)是具有双细胞盐腺的泌盐盐生植物^[49]。另外,禾本科的獐毛属(*Aeluropus*)、鼠尾粟属(*Sporobolus*)、大米草属(*Spartina*)、结缕草属(*Zoysia*)等9个属也存在双细胞盐腺^[50]。双子叶泌盐盐生植物的盐腺均为多细胞盐腺,多细胞盐腺呈球形或盘状结构,由基底收集细胞和远端分泌细胞构成,整个结构常陷入表皮中^[46]。冯中涛^[51]研究发现二色补血草盐腺由16个细胞组成,中央为4个长的分泌细胞,每个分泌细胞外侧均有1个毗邻细胞,再向外依次包围着4个内杯状细胞和4个外杯状细胞,邻近的细胞称为收集细胞;细胞核较大,富含线粒体、高尔基体和

小囊泡,但缺少中央大液泡,也没有叶绿体;细胞之间通过胞间连丝连接,盐腺外被角质层。不同的盐生植物其盐腺呈现不同的形状。

2.2 泌盐盐生植物耐盐生理机制

泌盐盐生植物通过盐腺或盐囊泡向体外分泌植物体内过多的盐分,避免盐分在体内过量积累,从而应对盐胁迫对植物的伤害^[52]。关于泌盐盐生植物分泌盐的机制,前人经过大量研究,从组织化学和超微结构的角度提出了3个假说:(1)1955年 Arisz等^[53]提出渗透机制假说,认为盐腺的泌盐是一个物理过程,盐腺中离子的主动积累使分泌细胞渗透压降低,从而导致静水压力的显著增加。当盐腺内压力达到最高时,分泌细胞通过分泌孔周期性地形成液滴,释放静水压力,将离子排出盐腺外^[54]。盐草(*Distichlis spicata*)的超微结构证实了这一假说,其盐腺只有一层薄膜,类似于一个瓣膜,将细胞质壁层隔开^[55]。渗透机制假说还受到了一些研究结果的挑战,盐腺泌盐存在离子选择性和主动运输的特征,即盐腺泌盐不是简单的物理过程^[56]。(2)1967年 Ziegler 和 Luttgé^[57]提出胞饮反向活动假说,认

为盐腺的分泌作用是通过贮存在小细胞质囊泡中的盐液向细胞外表面排出的过程。通过使用电子显微镜对二色补血草^[58]和柽柳^[59]盐腺进行扫描,观察到电子密度物质主要聚集在囊泡中,特别是在盐处理的植物中,大量的囊泡与质膜融合,从而证明了这一假说。(3) 1971 年 Levering 和 Thomson^[60]提出盐腺的分泌作用类似于动物液流运输系统假说,研究者假设大米草属基底细胞形成了广泛的膜系统,盐腺通过膜上的离子通道分泌离子,类似于动物组织上皮细胞的吸收和分泌^[52]。

盐囊泡的泌盐方式不同于盐腺,盐腺直接将盐分分泌至体外,而盐囊泡则是通过积累大量盐分并膨胀,最终破裂,将盐分释放到植物体外^[61],具体过程主要包括:Na⁺从叶肉细胞排出,经柄细胞转运至盐囊泡,最后被区隔在盐囊泡液泡^[62]。研究表明,四翅滨藜盐囊泡Na⁺积累过程是Na⁺沿表皮细胞-柄细胞-盐囊泡复合体(EC-SC-EBC complex)逆着其浓度梯度的单向极性跨膜转运^[63]。Barkla 等^[64]通过对冰叶日中花(*Mesembryanthemum crystallinum*)盐囊泡中的离子组成分析发现,其中含有大量Na⁺和Cl⁻,并进一步证明离子区隔化提高了该植物的耐盐性。

2.3 泌盐盐生植物耐盐分子机制

泌盐盐生植物盐的分泌是植物活跃的生理过程。在盐胁迫条件下,H⁺-ATPase 的表达随着盐分泌的增加而增加^[65]。张春蕊等^[66]在刚毛柽柳(*Tamarix hispida*)中鉴定获得液泡膜H⁺-PPase 基因*ThVP1*,发现在NaCl胁迫下,刚毛柽柳根和叶中的*ThVP1*基因表达明显上调。在对二色补血草的盐腺结构观察时发现其盐腺中不存在叶绿体,且盐腺中的线粒体比叶肉细胞的线粒体大,证明线粒体能够为盐腺分泌盐分提供能量^[56]。Panda 等^[67]指出通过三羧酸循环的上调来持续提供能量,同时不间断地合成蛋白质和维持光合机制的结构完整性,是柳枝梭梭(*Haloxylon Sal Icornicum*)耐盐的主要机制。

Hamada 等^[68]从盐生植物北滨藜(*Atriplex gmelini*)中分离出一个Na⁺/H⁺逆向转运蛋白基因,并将其命名为*AgNHX1*,发现*AgNHX1*的迁移模式与液泡膜H⁺-ATPase 相关,而与液泡膜H⁺-PPase 无

关,*AgNHX1*定位于液泡膜,盐胁迫下,在mRNA和蛋白水平上均上调表达。通过*AtNHX*转化的盐生植物小獐毛(*Aeluropus litoralis*)表现出较高的耐盐性(400 mmol/L NaCl)^[69],由此可以看出*AgNHX1*产物在耐盐性中具有重要作用^[70]。Dang^[71]和Yuan 等^[56, 72]陆续在红砂(*Reaumuria trigyna*)和补血草属(*Limonium*)植物中进行了转录组测序,获得了参与盐腺分泌的一系列候选基因,为提高植物耐盐性提供可能(表2)。

3 拒盐盐生植物耐盐机制

拒盐盐生植物,又称假盐盐生植物,拒绝或少吸收外界盐分,能够将盐离子积累在皮层细胞液泡和根部木质部的薄壁细胞中,减少向上部茎叶运输盐离子^[14],降低盐分对植物的胁迫作用。沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)^[85]、芦苇(*Phragmites australis*)^[86]、莎草(*Cyperus rotundus*)等是较为常见的拒盐盐生植物。拒盐盐生植物种类较稀盐生植物和泌盐盐生植物少^[1]。

3.1 拒盐盐生植物耐盐形态特征

拒盐盐生植物根部皮层栓质化,栓质化的主要成分是难溶于水的脂肪类物质,具有不透水、不透气性,导致溶解于土壤水分中的盐分难以进入根中;茎的表皮切向壁具有发达的角质层,维管束近于星散分布;叶的上表皮向外延伸的表皮毛较多,气孔下陷;叶肉组织排列疏松,胞间隙较大,叶脉维管束鞘由两层细胞构成^[87]。在高浓度盐胁迫下,拒盐植物小花碱茅(*Puccinellia tenuiflora*)的内皮层显著加厚,根内皮层细胞表面的木栓质沉积受盐胁迫诱导而增强^[88]。经过盐处理的灯芯草属(*Juncus*)植物,根和茎中具有发育良好的通气组织,且根皮脱落,皮质很厚,凯氏带(Casparian strips)木质化^[89],对植物抵抗盐胁迫发挥重要作用。

3.2 拒盐盐生植物耐盐生理和分子机制

拒盐盐生植物的拒盐机理,不同植物不尽相同。有些拒盐盐生植物拒Na⁺或者拒Cl⁻,有些既拒Na⁺又拒Cl⁻^[1]。芦苇在盐胁迫下,Na⁺转运速率从根至芽依次降低,从而避免在芽中积累过量的Na⁺^[90]。陈琳等^[91]对潮滩芦苇和河滩芦苇的耐盐性进行比较发现,因潮滩芦苇的根系有更高的排Na⁺能力而

表 2 泌盐盐生植物关键耐盐基因

Table 2 Key salt-tolerant genes in recretohalophytes				
基因	基因类型	基因功能	基因来源	参考文献
Gene	Gene type	Gene function	Gene resource	Reference
<i>SaNHX2</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	控制液泡膜中活性 K ⁺ 的摄取, 同时调节气孔的关闭	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	[73]
<i>AmNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	将 Na ⁺ 转运到液泡中	海榄雌 <i>Avicennia maritima</i>	[74]
<i>AgNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	保持离子平衡	北滨藜 <i>Atriplex gmelini</i>	[68]
<i>McNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	离子区隔	冰叶日中花 <i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	[75]
<i>LsNHX2</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	Na ⁺ 的囊泡化转运活动	中华补血草 <i>Limonium sinense</i>	[76]
<i>BgNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	Na ⁺ 区隔化作用	木榄 <i>Bruguiera gymnorrhiz</i>	[77]
<i>AmSOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	将多余的 Na ⁺ 泵出细胞	海榄雌 <i>Avicennia maritima</i>	[74]
<i>AcSOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	盐囊泡 Na ⁺ 积累	四翅滨藜 <i>Atriplex canescens</i>	[63]
<i>McSOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	离子区隔	冰叶日中花 <i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	[78]
<i>AcHKT1</i>	高亲和 K ⁺ 转运蛋白基因	盐囊泡 Na ⁺ 积累	四翅滨藜 <i>Atriplex canescens</i>	[63]
<i>McHKT1</i>	高亲和 K ⁺ 转运蛋白基因	将 Na ⁺ 转运到液泡中	冰叶日中花 <i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	[79]
<i>ThVHA1</i>	液泡膜 H ⁺ -ATPase 亚基 c1 基因	具有抗逆性作用	刚毛柽柳 <i>Tamarix hispida</i>	[80]
<i>SaVHA1</i>	液泡膜 H ⁺ -ATPase 亚基 c1 基因	参与能量供应	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	[81]
<i>AhVP</i>	液泡膜 H ⁺ -PPase 基因	对渗透和 / 或离子压力的耐受性	滨藜 <i>Atriplex halimus</i>	[82-83]
<i>ThVP1</i>	液泡膜 H ⁺ -PPase 基因	参与 Na ⁺ 的隔离	刚毛柽柳 <i>Tamarix hispida</i>	[66]
<i>AmHA1</i>	质膜 H ⁺ -ATPase 基因	参与能量供应	海榄雌 <i>Avicennia maritima</i>	[74]
<i>PIP and TIP</i>	水通道蛋白基因	参与盐腺脱盐过程中水的再吸收	海茄冬 <i>Avicennia officinalis</i>	[84]
<i>CLC</i>	质膜 Cl ⁻ 通道基因	将 Cl ⁻ 区域化为囊泡维持电荷平衡	二色补血草 <i>Limonium bicolor</i>	[72]

耐盐性更强。彭彦辉^[92]通过观察小花碱茅根系电镜扫描结果发现,控制 Na⁺/K⁺ 选择性吸收是发生在根内皮层上的。小花碱茅通过较高的 Na⁺/K⁺ 选择性吸收能力,能减少 Na⁺ 在体内的净积累^[93]。Abideen 等^[94]和王树凤等^[95]观察到,根系生长可以补偿其吸收功能的损失,由于盐胁迫引起的干重积累和表面积的增加,这些补偿效应有利于根系对 K⁺ 的吸收和 Na⁺ 的贮存,由此推测根系补偿性生长可能是沙枣增强耐盐性的一种机制^[96]。Liu 等^[96]研究进一步证实了沙枣根 Na⁺ 和 Cl⁻ 贮存的可扩展能力,有效地限制 Na⁺ 从茎到叶的运输,以及根补偿生长是沙枣对盐胁迫的生理适应机制。

Perez-Jimenez 等^[97]通过 γ 辐射获得具有抗盐性的 5 个柑橘 (*Citrus × paradisi*) 砧木突变体,并对突变体抵抗盐度水平的程度进行评估,数据表明柑橘是通过积累较少 Na⁺ 或 Cl⁻ 来提高耐盐性。Zhang 等^[98]发现 PtNHX1、PtSOS1 和 PtHKT1 ; 5 等转运蛋白在小花碱茅的不同组织协同调控,使植物维持 Na⁺ 稳态,增加小花碱茅的耐盐性。李静^[99]采用非

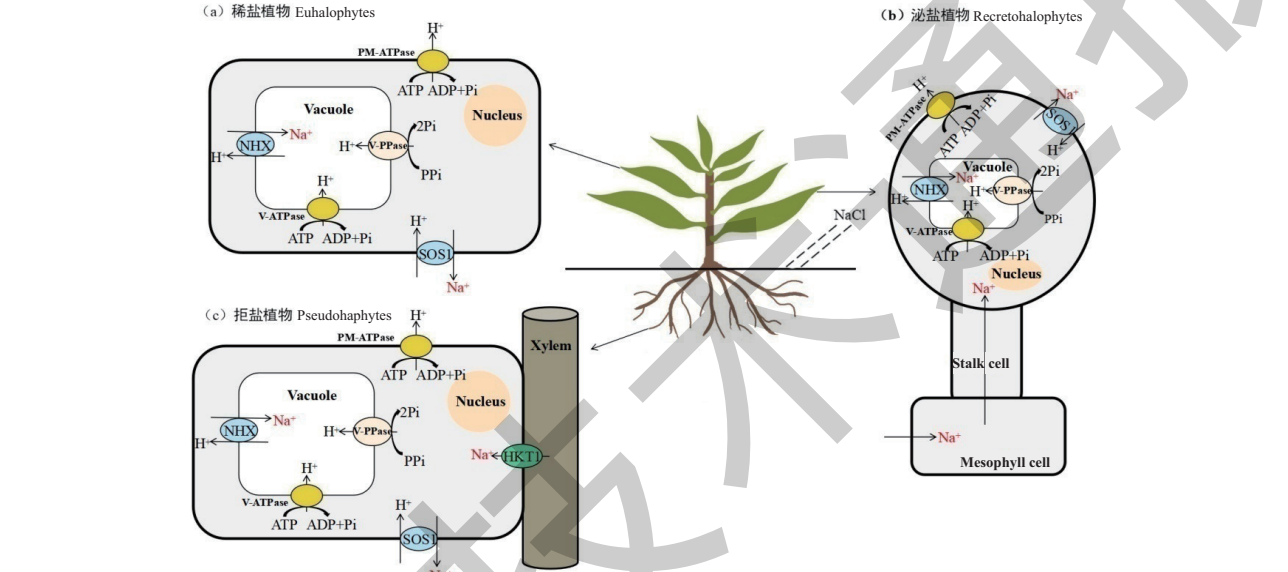
损伤微测技术分析小花碱茅响应盐胁迫的各种离子流动态变化机制,推测小花碱茅在高盐胁迫初期, Ca²⁺ 的大量内流可能在 SOS 系统信号转导过程中发挥了关键作用,从而激活 SOS1 以增强 Na⁺ 外流。杨升等^[100]研究指出,在盐胁迫下,沙枣幼苗根系进行 Na⁺ 积累和 K⁺ 外流,为减少 Na⁺ 积累,通过根系 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白将 Na⁺ 从体内排出 (表 3)。

4 总结与展望

通过对 3 类盐生植物耐盐形态、生理及分子机制的总结发现,大部分盐生植物主要是通过两类基因应对胞质中过高的 Na⁺, 其中一类是离子转运蛋白编码基因,如液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白编码基因 *NHX1* 和质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白编码基因 *SOS1* ; 另一类是提供能量的基因,如液泡膜 H⁺-ATPase 和 H⁺-PPase 基因以及质膜 H⁺-ATPase 基因。液泡膜 H⁺-ATPase 和 H⁺-PPase 及质膜 H⁺-ATPase 产生 H⁺ 梯度并提供能量,液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 *NHX1* 将胞质中过量的 Na⁺ 逆浓度梯度转运至液泡中,质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 *SOS1* 将胞质中过量的 Na⁺ 排出

表 3 拒盐盐生植物关键耐盐基因

Table 3 Key salt-tolerant genes in pseudohalophytes				
基因	基因类型	基因功能	基因来源	参考文献
Gene	Gene type	Gene function	Gene resource	Reference
<i>cNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因		柑橘 <i>Citrus × paradisi</i>	[101]
<i>PtNHX1</i>	液泡膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	将 Na ⁺ 从体内排出	小花碱茅 <i>Puccinellia tenuiflora</i>	[98]
<i>Pt SOS1</i>	质膜 Na ⁺ /H ⁺ 逆向转运蛋白基因	将 Na ⁺ 从体内排出	小花碱茅 <i>P. tenuiflora</i>	[98]
<i>Pt HKT1</i> ; 5	高亲和和 K ⁺ 转运蛋白基因	将 Na ⁺ 从木质部排到木质部薄壁细胞	小花碱茅 <i>P. tenuiflora</i>	[98]



(a)：在稀盐植物中，一部分 Na⁺ 通过质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 SOS1 排出到胞外，并需要质膜 H⁺-ATPase 酶水解提供能量和 H⁺，另一部分 Na⁺ 通过液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 NHX 由胞质进入到液泡 (vacuole) 中，并需要液泡膜 H⁺-ATPase 酶和液泡 H⁺-PPase 酶水解提供能量和 H⁺ [102-103]；(b)：在具有特殊泌盐结构——盐囊泡的泌盐植物中，Na⁺ 由叶肉细胞 (mesophyll cell) 经由柄细胞 (stalk cell) 进入到囊泡细胞，胞质 Na⁺ 在质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 SOS1 的作用下排出，胞质中另一部分 Na⁺ 通过液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 NHX 运输到液泡进行分隔，同时需要质膜 H⁺-ATPase 酶、液泡膜 H⁺-ATPase 酶和液泡 H⁺-PPase 酶水解为此过程提供能量和 H⁺ [104-105]；(c)：在拒盐盐生植物根部 Na⁺ 通过高亲和和 K⁺ 转运蛋白 HKT1 进入到木质部 (xylem) 薄壁细胞中 [29]，胞质 Na⁺ 通过质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 SOS1 排出胞外和液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白 NHX 区隔到液泡中，此过程也需要质膜 H⁺-ATPase 酶、液泡膜 H⁺-ATPase 酶和液泡 H⁺-PPase 酶水解提供能量和 H⁺。HKT1：高亲和和 K⁺ 转运蛋白；SOS1：质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白；NHX：液泡膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白；ATP：三磷酸腺苷；ADP：二磷酸腺苷；PPi：焦磷酸盐；PM-ATPase：质膜 H⁺-ATPase；V-ATPase：液泡膜 H⁺-ATPase；V-PPase：液泡膜 H⁺-ATPase

(a)：In euthalophytes, some Na⁺ are excreted out of the cell through plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1, and require plasma membrane H⁺-ATPase enzymatic hydrolysis to provide energy and H⁺, while the other enter the vacuole from the cytoplasm through vacuolar membrane Na⁺/H⁺ antiporter NHX. vacuolar membrane H⁺-ATPase enzyme and vacuolar H⁺-PPase enzyme hydrolysis to provide energy and H⁺ [104]. (b)：Recretohalophytes have a special salt-secreting structure called salt bladder, Na⁺ enters salt bladder from mesophyll cells via stalk cell, and the cytoplasmic Na⁺ is excreted under the vesicle cell of plasma membrane Na⁺/H⁺ antitransporter SOS1. The other Na⁺ in the cytoplasm is transported to the vacuole through the vacuolar membrane Na⁺/H⁺ antiporter NHX for separation. Meanwhile, plasma membrane H⁺-ATPase, vacuolar membrane H⁺-ATPase and vacuolar H⁺-PPase enzymes are required for hydrolysis to provide energy and H⁺ [105]. (c)：In the roots of pseudohalophytes, Na⁺ enters into xylem parenchyma cells through the highly affinity K⁺ transporter HKT1 [29], and the cytoplasmic Na⁺ is excreted into vacuoles through the plasmic membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1. This process also requires plasma membrane H⁺-ATPase, vacuolar membrane H⁺-ATPase and vacuolar H⁺-PPase enzymes hydrolysis to provide energy and H⁺. HKT1：High-affinity potassium transporter 1；SOS1：plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger 1；NHX：vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter 1；ATP：adenosine triphosphate；ADP：adenosine diphosphate；PPi：pyrophosphoric acid；PM-ATPase：plasma membrane H⁺-ATPase；V-ATPase：vacuolar H⁺-ATPase；V-PPase：vacuolar H⁺-pyrophosphatase

图 1 三类盐生植物 Na⁺ 逆向转运耐盐机制模式图

Fig. 1 Model diagram of Na⁺ antiport mechanisms for salt tolerance in three halophytes

到胞外,这样就可以使植物胞质中的 Na^+ 浓度降低到植物耐受的范围内。

在生理和形态上,3类盐生植物应对盐胁迫的策略各有不同。稀盐盐生植物通过离子区隔化应对盐胁迫,将过量 Na^+ 区隔在液泡中,并通过茎叶肉质化将体内盐分进行稀释,使植物体不受高盐环境的伤害(图1-a)^[102-103];泌盐盐生植物拥有其特有的生理结构——盐腺或盐囊泡,能够利用盐腺和分泌细胞将盐离子分泌到体外,或是把体内盐分分泌到叶表面的盐囊泡中暂时贮存,而后盐囊泡破裂将体内多余盐分释放,从而避免盐分在体内过量积累以维持植物体正常生理活动(图1-b)^[104-105];拒盐盐生植物通常是将盐离子积累在皮层细胞液泡和根部木质部薄壁细胞中,减少向上运输盐离子,且根外皮层栓质化不透水透气性,进一步实现不吸收或很少吸收盐离子以适应盐胁迫(图1-c)^[29]。经前人大量研究,大部分的稀盐盐生植物耐盐性高于泌盐盐生植物,高于拒盐盐生植物,这3种盐生植物耐盐性的不同,可能与其生理生长机制的差异有关,但仍需要进行大量的实验进行验证。

除了以上研究,还有许多问题亟待进一步探究:一是离子转运蛋白和提供能量的两大类基因在各类盐生及非盐生植物中均存在,但不同植物的耐盐性差异巨大,因此,应进一步挖掘盐生和非盐生植物耐盐基因,比较不同种植物间相同基因如 *NHX1*、*SOS1* 的功能差异,研究相同基因在不同植物体内的调控机制,并进行基因功能的验证分析;二是决定及调控盐生植物在盐胁迫下特化出组织结构的基因需要进一步挖掘,如稀盐盐生植物的肉质化茎和叶、泌盐盐生植物的盐腺和盐囊泡、拒盐盐生植物栓质化根;三是植物耐盐是一个由多基因协调控制的复杂生物学过程,以往的研究大多是将单一目的基因转入到植物体内以提高植物的耐盐性,今后可以将离子转运蛋白和提供能量的两类基因同时转化到植物中,与单一基因的转化进行比较,探索更有效的多基因转化组合,为耐盐植物的育种提供依据。

参考文献

- [1] 赵可夫,李法曾,张福锁. 中国盐生植物 [M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2013.
- [2] 王遵亲, 祝寿泉, 俞仁培, 等. 中国盐渍土 [M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [3] Wang ZQ, Zhu SQ, Yu RP, et al. Chinese Saline soil [M]. Beijing: China Science Publishing, 1993.
- [4] Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together [J]. New Phytol, 2005, 167 (3): 645-663.
- [5] Sudhir P, Murthy SDS. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis [J]. Photosynthetica, 2004, 42 (4): 481-486.
- [6] Meng XQ, Zhou J, Sui N. Mechanisms of salt tolerance in halophytes: current understanding and recent advances [J]. Open Life Sci, 2018, 13: 149-154.
- [7] 齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (8): 2741-2746.
- [8] Qi Q, Ma SR, Xu WD. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance [J]. Mol Plant Breed, 2020, 18 (8): 2741-2746.
- [9] Bejaoui F, Salas JJ, Nouairi I, et al. Changes in chloroplast lipid contents and chloroplast ultrastructure in *Sulla carnosa* and *Sulla coronaria* leaves under salt stress [J]. J Plant Physiol, 2016, 198: 32-38.
- [10] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants [M]. 3rd ed. New York: Academic Press, 1986.
- [11] Gupta NK, Meena SK, Gupta S, et al. Gas exchange, membrane permeability, and ion uptake in two species of *Indian jujube* differing in salt tolerance [J]. Photosynthetica, 2002, 40 (4): 535-539.
- [12] 陈银华, 朱红林, 沙爱华, 等. 植物耐盐研究进展 [J]. 海南大学学报: 自然科学版, 2007, 25 (1): 79-82.
- [13] Chen YH, Zhu HL, Sha AH, et al. Research advance in plant tolerance to Salinity stress [J]. Nat Sci J Hainan Univ, 2007, 25 (1): 79-82.
- [14] 张焱梅, 赵晓东, 马梦慈, 等. 混合盐碱胁迫对盐地碱蓬种子萌发的影响 [J]. 农业科技与信息, 2020 (22): 47-53.
- [15] Zhang YM, Zhao XD, Ma MC, et al. Effects of mixed Saline alkali stress on Seed Germination of *Suaeda salsa* [J]. Agric Sci Technol Inf, 2020 (22): 47-53.
- [16] Flowers TJ, Hajibagheri MA, Clipson NJW. Halophytes [J]. Q Rev Biol, 1986, 61 (3): 313-337.
- [17] 倪细炉, 岳延峰, 田英, 等. 4种盐生植物抗盐能力的综合评价

- 价 [J]. 中国农学通报, 2010, 26 (6): 138-141.
- Ni XL, Yue YF, Tian Y, et al. Comprehensive evaluation of salt-resistance traits in four halophytes [J]. Chin Agric Sci Bull, 2010, 26 (6): 138-141.
- [14] Breckle SW. Salinity tolerance of different halophyte types [M] // Bassam N, Dambroth M, Loughman BC. Genetic aspects of plant mineral nutrition. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1990, 167-175.
- [15] Rozema J, Schat H. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of Saline agriculture [J]. Environ Exp Bot, 2013, 92: 83-95.
- [16] 王虹, 齐政, 张富春. 不同浓度盐胁迫下盐穗木叶片结构的比较观察 [J]. 新疆农业科学, 2016, 53 (11): 2098-2105.
- Wang H, Qi Z, Zhang FC. Leaf anatomical structure of *Halostachys caspica* under different concentrations of salt stress [J]. Xinjiang Agric Sci, 2016, 53 (11): 2098-2105.
- [17] Gao TP, Guo R, Fang XW, et al. Effects on antioxidant enzyme activities and osmolytes in *Halocnemum strobilaceum* under salt stress [J]. Sciences in Cold and Arid Regions, 2016, 8 (1): 65-71.
- [18] 刘戡, 丁同楼, 王宝山. 不同自然盐渍生境下盐地碱蓬叶片肉质化研究 [J]. 山东师范大学学报: 自然科学版, 2006, 21 (2): 102-104.
- Liu Y, Ding TL, Wang BS. Study on the leaf succulence of *Suaeda salsa* under differently natural Saline environments [J]. J Shandong Norm Univ Nat Sci, 2006, 21 (2): 102-104.
- [19] 苏丹. 盐节木耐盐的生理生化特性及 BADH 基因克隆研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2012.
- Su D. Studies on physiological and biochemical responses of *Halocnemum strobilaceum* to salt stress and the cloning of its betaine aldehyde dehydrogenase gene [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2012.
- [20] 唐晓倩. 盐胁迫下西伯利亚白刺幼苗 Na⁺ 转运与区隔化生理机制研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
- Tang XQ. The physiological mechanism of Na⁺ transport and compartmentalization in *Nitraria sibirica* Pall. seedlings under salt stress [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2019.
- [21] Apse MP, Aharon GS, Snedden WA, et al. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter in *Arabidopsis* [J]. Science, 1999, 285 (5431): 1256-1258.
- [22] 陈首业. 利用西伯利亚白刺 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因提高转基因杨树耐盐性的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.
- Chen SY. Study on salt-tolerance improvement of poplar by transformation using Na⁺/H⁺ antiporter genes from *Nitraria sibirica* Pall. [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021.
- [23] Dietz KJ, Tavakoli N, Kluge C, et al. Significance of the V-type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level [J]. J Exp Bot, 2001, 52 (363): 1969-1980.
- [24] 张会龙, 赵健宇, 武海雯, 等. 植物液泡膜 H⁺-PPase 在耐盐性调控中的作用 [J]. 植物生理学报, 2022, 58 (2): 247-253.
- Zhang HL, Zhao JY, Wu HW, et al. Role of plant vacuolar H⁺-pyrophosphatase in salt tolerance [J]. Plant Physiol J, 2022, 58 (2): 247-253.
- [25] Chen M, Song J, Wang BS. NaCl increases the activity of the plasma membrane H⁺-ATPase in *C₃* halophyte *Suaeda salsa* callus [J]. Acta Physiol Plant, 2010, 32 (1): 27-36.
- [26] Liu W, Yuan XT, Zhang YY, et al. Effects of salt stress and exogenous Ca²⁺ on Na⁺ compartmentalization, ion pump activities of tonoplast and plasma membrane in *Nitraria tangutorum* Bobr. leaves [J]. Acta Physiol Plant, 2014, 36 (8): 2183-2193.
- [27] Qiu QS, Guo Y, Dietrich MA, et al. Regulation of SOS1, a plasma membrane Na⁺/H⁺ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3 [J]. PNAS, 2002, 99 (12): 8436-8441.
- [28] 罗子敬, 孙宇涵, 卢楠, 等. 杨树耐盐机制及转基因研究进展 [J]. 核农学报, 2017, 31 (3): 482-492.
- Luo ZJ, Sun YH, Lu N, et al. Research advances on salt-tolerance mechanism and genetic transformation of poplar [J]. J Nucl Agric Sci, 2017, 31 (3): 482-492.
- [29] Deinlein U, Stephan AB, Horie T, et al. Plant salt-tolerance mechanisms [J]. Trends Plant Sci, 2014, 19 (6): 371-379.
- [30] Huang Y, Zhang XX, Li YH, et al. Overexpression of the *Suaeda salsa* SsNHX1 gene confers enhanced salt and drought tolerance to transgenic *Zea mays* [J]. J Integr Agric, 2018, 17 (12): 2612-2623.
- [31] Wang WY, Liu YQ, Duan HR, et al. SsHKT1; 1 is coordinated with SsSOS1 and SsNHX1 to regulate Na⁺ homeostasis in *Suaeda salsa* under Saline conditions [J]. Plant Soil, 2020, 449 (1/2): 117-131.
- [32] Jha A, Joshi M, Yadav NS, et al. Cloning and characterization of

- the *Salicornia brachiata* Na⁺/H⁺ antiporter gene *SbNHX1* and its expression by abiotic stress [J]. *Mol Biol Rep*, 2011, 38 (3): 1965-1973.
- [33] Pandey S, Patel MK, Mishra A, et al. In planta transformed cumin (*Cuminum cyminum* L.) plants, overexpressing the *SbNHX1* gene showed enhanced salt endurance [J]. *PLoS One*, 2016, 11 (7): e0159349.
- [34] Yang XL. Over-expressing *Salicornia europaea* (*SeNHX1*) gene in tobacco improves tolerance to salt [J]. *Afr J Biotechnol*, 2011, 10 (73): 16452-16460.
- [35] 银芳柳, 毛晓菲, 曾幼玲. 盐生植物盐爪爪液泡膜钠氢反向运输载体基因 (*KjNHX1*) 遗传转化拟南芥的耐盐性鉴定 [J]. *新疆农业科学*, 2021, 58 (3): 565-572.
- Yin FL, Mao XF, Zeng YL. Salt-tolerant identification of genetic transformation in *Arabidopsis* with the *KjNHX1* gene from the halophyte *Kalidium foliatum* [J]. *Xinjiang Agric Sci*, 2021, 58 (3): 565-572.
- [36] Guan B, Hu YZ, Zeng YL, et al. Molecular characterization and functional analysis of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene (*HcNHX1*) from *Halostachys caspica* [J]. *Mol Biol Rep*, 2011, 38 (3): 1889-1899.
- [37] 关波. 盐穗木液泡膜 Na⁺/H⁺ 反向运输载体基因的克隆和功能分析 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2010.
- Guan B. Molecular cloning and functional analysis of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene (*HcNHX1*) from *Halostachys caspica* [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2010.
- [38] 耿新, 楼静, 鄂一岚, 等. 西伯利亚白刺质膜 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因 *NsSOS1* 的分离及表达分析 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38 (8): 1428-1436.
- Geng X, Lou J, E YL, et al. Isolation and expression analysis of plasmalemma Na⁺/H⁺ antiporter gene from *Nitraria sibirica* [J]. *Acta Bot Boreali Occidentalia Sin*, 2018, 38 (8): 1428-1436.
- [39] 段慧荣, 王锁民. 盐地碱蓬高亲和性 K⁺ 转运蛋白基因 *SsHAK2* 的克隆与表达模式分析 [J]. *草业学报*, 2016, 25 (2): 114-123.
- Duan HR, Wang SM. Cloning and expression analysis of a high-affinity K⁺ transporter gene *SsHAK2* in *Suaeda salsa* [J]. *Acta Prataculturae Sin*, 2016, 25 (2): 114-123.
- [40] Qi CH, Chen M, Song J, et al. Increase in aquaporin activity is involved in leaf succulence of the euhalophyte *Suaeda salsa*, under Salinity [J]. *Plant Sci*, 2009, 176 (2): 200-205.
- [41] 张冀, 彭丹, 张丽丽, 等. 盐穗木水通道蛋白基因的克隆与功能鉴定 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2017, 36 (11): 4793-4801.
- Zhang J, Peng D, Zhang LL, et al. Cloning and function identification of an aquaporin gene from *Halostachys caspica* [J]. *Genom Appl Biol*, 2017, 36 (11): 4793-4801.
- [42] Yao MH, Zeng YL, Liu L, et al. Overexpression of the halophyte *Kalidium foliatum* H⁺-pyrophosphatase gene confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Biol Rep*, 2012, 39 (8): 7989-7996.
- [43] Hu YZ, Zeng YL, Guan B, et al. Overexpression of a vacuolar H⁺-pyrophosphatase and a B subunit of H⁺-ATPase cloned from the halophyte *Halostachys caspica* improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult PCTOC*, 2012, 108 (1): 63-71.
- [44] 巩学蕊, 鉴晔, 杨美娟. 藜盐囊泡形态结构及发育研究 [J]. *科技风*, 2020 (29): 164-165.
- Gong XR, Jian Y, Yang MJ. Study on morphological structure and development of Salt Bladders of *Chenopodium album* L. [J]. *Technol Wind*, 2020 (29): 164-165.
- [45] 张乐. 盐囊泡在四翅滨藜耐盐性中的作用研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- Zhang (L/Y). The study on the role of salt bladders in the salt tolerance of *Atriplex canescens* [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2020.
- [46] 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.
- [47] 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.
- [48] 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.
- [49] Oi T, Miyake H, Taniguchi M. Salt excretion through the cuticle without disintegration of fine structures in the salt glands of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) [J]. *Flora Morphol Distribution*

- Funct Ecol Plants, 2014, 209 (3/4) : 185-190.
- [50] 周三, 韩军丽, 赵可夫. 泌盐盐生植物研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7 (5) : 496-501.
- Zhou S, Han JL, Zhao KF. Advance of study on recretohalophytes [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2001, 7 (5) : 496-501.
- [51] 冯中涛. 囊泡运输在二色补血草盐腺泌盐中的作用研究 [D]. 济南: 山东师范大学, 2015.
- Feng ZT. Study on the role of vesicle trafficking in salt secretion of salt glands of *Limonium bicolor* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2015.
- [52] Lu CX, Yuan F, Guo JR, et al. Current understanding of role of vesicular transport in salt secretion by salt glands in recretohalophytes [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22 (4) : 2203.
- [53] Arisz WH, Camphuys IJ, Heikens H, et al. The secretion of the salt glands of *Limonium latifolium* ktze [J]. Acta Bot Neerlandica, 1955, 4 (3) : 322-338.
- [54] Yuan F, Leng BY, Wang BS. Progress in studying salt secretion from the salt glands in recretohalophytes: how do plants secrete salt? [J]. Front Plant Sci, 2016, 7 : 977.
- [55] 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 : 75-82.
- [56] 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.
- [57] Ziegler H, Lüttge U. The salt-glands of *Limonium Vulgare* : II. The localisation of chloride [J]. Planta, 1967, 74 (1) : 1-17.
- [58] Feng ZT, Sun QJ, Deng YQ, et al. Study on pathway and characteristics of ion secretion of salt glands of *Limonium bicolor* [J]. Acta Physiol Plant, 2014, 36 (10) : 2729-2741.
- [59] Wilson H, Mycock D, Weiersbye IM. The salt glands of *Tamarix usneoides* E. Mey. ex Bunge (South African Salt Cedar) [J]. Int J Phytoremediation, 2017, 19 (6) : 587-595.
- [60] Levering CA, Thomson WW. The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa* [J]. Planta, 1971, 97 (3) : 183-196.
- [61] Shabala S, Bose J, Hedrich R. Salt bladders: do they matter? [J]. Trends Plant Sci, 2014, 19 (11) : 687-691.
- [62] Böhm J, Messerer M, Müller HM, et al. Understanding the molecular basis of salt sequestration in epidermal bladder cells of *Chenopodium quinoa* [J]. Curr Biol, 2018, 28 (19) : 3075-3085. e7.
- [63] 郭欢, 王锁民, 包爱科. 盐生植物四翅滨藜盐囊泡 Na⁺ 积累分子机制初探 [C]. 广州: 中国草学会年会, 2017.
- Guo H, Wang SM, Bao AK. Initial insights into the molecular mechanism of Na⁺ accumulation in halophyte *Atriplex canescens* vesicles [C]. Guangzhou: A-nnual Meeting of Chinese Grass Society, 2017.
- [64] Barkla BJ, Vera-Estrella R, Raymond C. Single-cell-type quantitative proteomic and ionic analysis of epidermal bladder cells from the halophyte model plant *Mesembryanthemum crystallinum* to identify salt-responsive proteins [J]. BMC Plant Biol, 2016, 16 (1) : 110.
- [65] 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 Sal Inity [J]. Tree Physiol, 2010, 30 (12) : 1570-1585.
- [66] 张春蕊, 贾园园, 王艳敏, 等. 刚毛柽柳液泡膜 H⁺-PPase 基因的克隆与胁迫下的表达分析 [J]. 西北植物学报, 2016, 36 (5) : 881-887.
- Zhang CR, Jia YY, Wang YM, et al. Cloning and expression analysis of a vacuolar H⁺-PPase gene from *Tamarix hispida* [J]. Acta Bot Boreali Occidentalia Sin, 2016, 36 (5) : 881-887.
- [67] Panda A, Rangani J, Parida AK. Comprehensive proteomic analysis revealing multifaceted regulatory network of the xero-halophyte *Haloxylon Sal Icornicum* involved in salt tolerance [J]. J Biotechnol, 2020, 324 : 143-161.
- [68] Hamada A, Shono M, Xia T, et al. Isolation and characterization of a Na⁺/H⁺ antiporter gene from the halophyte *Atriplex gmelini* [J]. Plant Mol Biol, 2001, 46 (1) : 35-42.
- [69] Zhang GH, Su Q, An LJ, et al. Characterization and expression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene from the monocot halophyte *Aeluropus litoralis* [J]. Plant Physiol Biochem, 2008, 46 (2) : 117-126.
- [70] Yuan F, Xu YY, Leng BY, et al. Beneficial effects of salt on halophyte growth: morphology, cells, and genes [J]. Open Life Sci, 2019, 14 : 191-200.
- [71] Dang ZH, Zheng LL, Wang J, et al. Transcriptomic profiling of the salt-stress response in the wild recretohalophyte *Reaumuria*

- trigyna* [J]. BMC Genomics, 2013, 14 : 29.
- [72] Yuan F, Lyu MJA, Leng BY, et al. The transcriptome of NaCl-treated *Limonium bicolor* leaves reveals the genes controlling salt secretion of salt gland [J]. Plant Mol Biol, 2016, 91 (3) : 241-256.
- [73] 周梦岩, 王涛涛, 陈冉红, 等. 互花米草 *NHX2* 基因的克隆与功能鉴定 [J]. 西北植物学报, 2019, 39 (12) : 2093-2099.
- Zhou MY, Wang TT, Chen RH, et al. Cloning and function identification of *NHX2* gene from *Spartina alterniflora* [J]. Acta Bot Boreali Occidentalia Sin, 2019, 39 (12) : 2093-2099.
- [74] Chen M, Song J, Wang BS. NaCl increases the activity of the plasma membrane H^+ -ATPase in *C₃* halophyte *Suaeda salsa* callus [J]. Acta Physiol Plant, 2010, 32 (1) : 27-36.
- [75] Tran DQ, Konishi A, Cushman JC, et al. Ion accumulation and expression of ion homeostasis-related genes associated with halophilism, NaCl-promoted growth in a halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L [J]. Plant Prod Sci, 2020, 23 (1) : 91-102.
- [76] 李维焕. 卤代甲烷甲基转移酶基因转化烟草的研究及中华补血草 *LsNHXs* 基因的功能研究 [D]. 济南: 山东师范大学, 2008.
- Li WH. Transformation of tobacco with *MCT* gene and the functional analysis of *LsNHXs* genes from *Limonium sinense* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2008.
- [77] 郭庆水, 徐立新, 袁潜华, 等. 木槲 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因的克隆 [J]. 热带生物学报, 2010, 1 (2) : 105-109.
- Guo QS, Xu LX, Yuan QH, et al. Cloning of Na^+/H^+ antiporter gene from *Bruguiera gymnorhiza* (L.) LAM [J]. J Trop Org, 2010, 1 (2) : 105-109.
- [78] Cosentino C, Fischer-Schliebs E, Bertl A, et al. Na^+/H^+ antiporters are differentially regulated in response to NaCl stress in leaves and roots of *Mesembryanthemum crystallinum* [J]. New Phytol, 2010, 186 (3) : 669-680.
- [79] Su H, Balderas E, Vera-Estrella R, et al. Expression of the cation transporter McHKT1 in a halophyte [J]. Plant Mol Biol, 2003, 52 (5) : 967-980.
- [80] Gao CQ, Wang YC, Jiang B, et al. A novel vacuolar membrane H^+ -ATPase c subunit gene (*ThVHAcl*) from *Tamarix hispida* confers tolerance to several abiotic stresses in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Mol Biol Rep, 2011, 38 (2) : 957-963.
- [81] Baisakh N, RamanaRao MV, Rajasekaran K, et al. Enhanced salt stress tolerance of rice plants expressing a vacuolar H^+ -ATPase subunit c1 (*SaVHAcl*) gene from the halophyte grass *Spartina alterniflora* Löisel [J]. Plant Biotechnol J, 2012, 10 (4) : 453-464.
- [82] Khedr AHA, Serag MS, Nemat-Alla MM, et al. A *DREB* gene from the xero-halophyte *Atriplex halimus* is induced by osmotic but not ionic stress and shows distinct differences from glycophytic homologues [J]. Plant Cell Tissue Organ Cult PCTOC, 2011, 106 (2) : 191-206.
- [83] Khedr AHA, Serag MS, Nemat-Alla MM, et al. Growth stimulation and inhibition by salt in relation to Na^+ manipulating genes in xero-halophyte *Atriplex halimus* L [J]. Acta Physiol Plant, 2011, 33 (5) : 1769-1784.
- [84] Tan WK, Lin QS, Lim TM, et al. Dynamic secretion changes in the salt glands of the mangrove tree species *Avicennia officinalis* in response to a changing Saline environment [J]. Plant Cell Environ, 2013, 36 (8) : 1410-1422.
- [85] 代金玲, 锡林呼, 张胜利, 等. 沙枣耐盐性研究进展 [J]. 世界林业研究, 2019, 32 (2) : 19-23.
- Dai JL, Xi LH, Zhang SL, et al. Research progress on salt tolerance of *Elaeagnus angustifolia* [J]. World For Res, 2019, 32 (2) : 19-23.
- [86] Naidoo G. Salt tolerance of the African haplotype of *Phragmites australis* (Poaceae) [J]. Afr J Ecol, 2021, 59 (3) : 724-734.
- [87] 刘志华, 李建明. 盐生植物的形态解剖结构特征 [J]. 衡水学院学报, 2006, 8 (1) : 86-88.
- Liu ZH, Li JM. The anatomy structure characteristics of halophytes [J]. J Hengshui Univ, 2006, 8 (1) : 86-88.
- [88] 杨海莉. 小花碱茅对渗透胁迫与等渗透势盐胁迫的生理响应 [D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- Yang HL. Physiological response of *Puccinellia tenuiflora* to osmotic and isotonic salt stress [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2019.
- [89] Al Hassan M, Gohari G, Boscaiu M, et al. Anatomical modifications in two juncus species under salt stress conditions [J]. Not Bot Horti Agrobi, 2015, 43 (2) : 501-506.
- [90] 李贵玲. 盐生植物耐盐机制概要及其在改良土壤中的作用 [J]. 生物学通报, 2020, 55 (9) : 7-10.
- Li GL. Research on the anti-salt mechanism and the application of

- the halophytes [J]. Bull Biol, 2020, 55 (9): 7-10.
- [91] 陈琳, 张偲文, 刘子亭, 等. 黄河三角洲河滩与潮滩芦苇对盐胁迫的生理生态响应 [J]. 生态学报, 2020, 40 (6): 2090-2098.
- Chen L, Zhang LW, Liu ZT, et al. Physiological and ecological responses of hetan and chaotan *Phragmites australis* to salt stress [J]. Acta Ecol Sin, 2020, 40 (6): 2090-2098.
- [92] 彭彦辉. 膜通道蛋白与植物对渗透胁迫的响应 [D]. 上海: 中国科学院研究生院 (上海生命科学研究院), 2005.
- Peng YH. Plasma membrane channels and responses to osmotic stress in plant [D]. Shanghai: Graduate School of Chinese Academy of Sciences (Shanghai Institutes for Biological Sciences), 2005.
- [93] Wang CM, Zhang JL, Liu XS, et al. *Puccinellia tenuiflora* maintains a low Na⁺ level under Sal Inity by limiting unidirectional Na⁺ influx resulting in a high selectivity for K⁺ over Na⁺ [J]. Plant Cell Environ, 2009, 32 (5): 486-496.
- [94] Abideen Z, Koyro HW, Huchzermeyer B, et al. Moderate Sal Inity stimulates growth and photosynthesis of *Phragmites karka* by water relations and tissue specific ion regulation [J]. Environ Exp Bot, 2014, 105: 70-76.
- [95] 王树凤, 胡韵雪, 李志兰, 等. 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长及矿物质离子吸收、运输和分配的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4609-4616.
- Wang SF, Hu YX, Li ZL, et al. Effects of NaCl stress on growth and mineral ion uptake, transportation and distribution of *Quercus virginiana* [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30 (17): 4609-4616.
- [96] Liu ZX, Zhu JF, Yang XY, et al. Growth performance, organ-level ionic relations and organic osmoregulation of *Elaeagnus angustifolia* in response to salt stress [J]. PLoS One, 2018, 13 (1): e0191552.
- [97] Pérez-Jiménez M, Pérez-Tornero O. Mutants of *Citrus macrophylla* rootstock obtained by gamma radiation improve salt resistance through toxic ion exclusion [J]. Plant Physiol Biochem, 2020, 155: 494-501.
- [98] 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.
- [99] 李静. 小花碱茅响应土壤有益细菌和不同 K⁺、Na⁺ 生境的生理研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- Li J. Physiological responses of *Puccinellia tenuiflora* to beneficial soil bacteria and various K⁺ and Na⁺ conditions [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2015.
- [100] 杨升, 张华新, 陈秋夏, 等. 沙枣幼苗根尖离子流对 NaCl 胁迫的响应 [J]. 植物生态学报, 2017, 41 (4): 489-496.
- Yang S, Zhang HX, Chen QX, et al. Responses of apical ion fluxes to NaCl stress in *Elaeagnus angustifolia* seedlings [J]. Chin J Plant Ecol, 2017, 41 (4): 489-496.
- [101] Porat R, Pavoncello D, Ben-Hayyim G, et al. A heat treatment induced the expression of a Na⁺/H⁺ antiport gene (*cNHX1*) in *Citrus* fruit [J]. Plant Sci, 2002, 162 (6): 957-963.
- [102] Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology (Fifth Edition) [M]. New York: Oxford University Press. 2010.
- [103] Li JR, Liu M. Biological features and regulatory mechanisms of salt tolerance in plants [J]. J Cell Biochem, 2019, 120 (7): 10914-10920.
- [104] Fan CX. Genetic mechanisms of salt stress responses in halophytes [J]. Plant Signal Behav, 2020, 15 (1): 1704528.
- [105] 张小萌, 刘宇麒, 张海龙, 等. 囊泡运输参与植物盐胁迫应答调控 [J]. 植物生理学报, 2020, 56 (5): 905-912.
- Zhang XM, Liu YQ, Zhang HL, et al. Vesicle trafficking is involved in regulation of plant Sal Inity stress response [J]. Plant Physiol J, 2020, 56 (5): 905-912.

(责任编辑 朱琳峰)