

盐碱与干旱胁迫对碱菀种子萌发和 *TvNHX1* 表达的影响*

魏佳丽 崔继哲** 赵鹤翔 弭晓菊

(哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025)

摘要 通过施加不同浓度 NaCl (40 ~ 400 mmol · L⁻¹)、NaHCO₃ (20 ~ 200 mmol · L⁻¹) 和聚乙二醇 (PEG, 5% ~ 30%), 分析盐碱和干旱胁迫对盐生植物碱菀种子萌发、幼芽生长以及 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因 *TvNHX1* 表达的影响. 结果表明: 40 ~ 160 mmol · L⁻¹ NaCl、20 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 和 5% ~ 10% PEG 处理对碱菀种子的萌发没有不利影响; 但当 NaCl 浓度达到 240 mmol · L⁻¹ 时, 碱菀种子发芽率、根长和芽长均显著降低 ($P < 0.05$); NaHCO₃ ≥ 50 mmol · L⁻¹ 时, 种子发芽率显著降低 ($P < 0.05$), 浓度达到 130 mmol · L⁻¹ 时, 发芽势、根长和芽长显著降低; PEG $\geq 15\%$ 时, 种子的萌发出现显著的滞后效应. 发芽期 *TvNHX1* 呈组成型表达, 但 160 mmol · L⁻¹ NaCl、100 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 和 10% PEG 的胁迫诱导使 *TvNHX1* 的表达明显升高, NaCl 和 PEG 胁迫下 *TvNHX1* 表达的变化与萌芽种子的表型变化同步, *TvNHX1* 在碱菀耐逆境胁迫中可能发挥重要作用.

关键词 碱菀 盐碱和干旱胁迫 种子发芽 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因

文章编号 1001-9332(2010)06-1389-06 **中图分类号** Q945.78 **文献标识码** A

Effects of saline-alkali and drought stress on seed germination and *TvNHX1* expression of *Tripolium vulgare*. WEI Jia-li, CUI Ji-zhe, ZHAO He-xiang, MI Xiao-ju (College of Life Sciences and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(6): 1389–1394.

Abstract: By applying 40–400 mmol · L⁻¹ NaCl, 20–200 mmol · L⁻¹ NaHCO₃, and 5%–30% PEG, this paper studied the effects of saline-alkali and drought stress on the seed germination and Na⁺/H⁺ antiporter gene (*TvNHX1*) expression of *Tripolium vulgare*. 40–160 mmol · L⁻¹ NaCl, 20 mmol · L⁻¹ NaHCO₃, and 5%–10% PEG-6000 had less effects on the seed germination; while ≥ 240 mmol · L⁻¹ NaCl decreased the seed germination rate, root length, and shoot length ($P < 0.05$), ≥ 50 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ decreased the seed germination rate ($P < 0.05$), 130 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ decreased the seed germination potential, root length, and shoot length ($P < 0.05$), and $\geq 15\%$ PEG delayed the seed germination. *TvNHX1* transcripts were basically constitutive at germination stage, but their expression increased distinctly at 160 mmol · L⁻¹ NaCl, 100 mmol · L⁻¹ NaHCO₃, and 10% PEG. Under salt and drought stress, the expression of *TvNHX1* changed in-phase with the phenotype change of germinated seeds, suggesting that *TvNHX1* play important roles in the tolerance of *T. vulgare* against adversity stress.

Key words: *Tripolium vulgare*; saline-alkali and drought stress; seed germination; *TvNHX1*.

土壤干旱盐渍化是一个世界性问题,严重影响着全球农牧业发展和生态环境^[1-2]. 利用盐生植物开发盐渍土资源已成为人类解决资源短缺和环境恶化问题的有效途径^[3-4],因此,开展盐生植物抗盐碱

生理特性及其机制的研究具有重要意义^[5-7].

碱菀(*Tripolium vulgare*)是菊科碱菀属一年生草本植物,多生长在土壤 pH 值在 8.0 ~ 9.5 的低位盐碱斑、盐碱湿地和碱湖边,是强盐碱土和碱土的指示植物,在我国西北、东北和华东地区均有分布.同时,碱菀花期较长,适于在盐碱度较高的地区做观花地被和观赏花卉.目前有关碱菀的研究甚少^[8-9],尚

* 黑龙江省科技攻关计划项目(GA06B103-7)资助.

** 通讯作者. E-mail: shiccl@ yahoo. com. cn

2009-11-27 收稿,2010-04-06 接受.

未见对碱菀在逆境胁迫下种子萌发的研究报道。

种子萌发是植物生活史的关键阶段。盐碱生境下,植物种子萌发期的耐盐碱能力直接影响着植物幼苗的数量,制约着植物种群的大小,并影响着植物种群的分布范围^[10-11]。一年生盐生植物萌发和萌发后出土阶段是耐盐能力最弱的时期^[12],不同盐生植物在种子萌发期对不同胁迫的应答反应是不同的,作用机制也非常复杂^[13-14]。土壤中过多的 Na^+ 是盐碱地上植物生长的主要限制因子之一, Na^+ 跨液泡膜的运输及其在液泡中的积累由液泡膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白(NHX1)完成。编码液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白的基因 *NHX1* 的表达并发挥作用是植物耐盐的重要机制。本研究前期克隆得到了碱菀的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因 *TvNHX1*,其在酵母和拟南芥中的异源表达对 NaCl 和 NaHCO_3 具有抗性^[15-16],但尚不清楚该基因在碱菀耐盐碱胁迫中的作用。

本研究分析了不同浓度 NaCl 、 NaHCO_3 和 PEG-6000(模拟干旱)胁迫条件下碱菀种子萌发的情况,同时检测了不同胁迫条件下,其 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因的表达,分析逆境胁迫下碱菀种子萌发期的形态生理变化及 *TvNHX1* 的作用,以期为干旱盐碱地区盐生植物的栽培及开发利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

碱菀种子于2008年10月采自黑龙江省五里木草原。种子在室温下晾干,4℃冰箱内保存备用。

1.2 研究方法

1.2.1 种子萌发与胁迫处理 试验于2009年3—5月在哈尔滨师范大学生命科学与技术学院分子生物学研究室进行。选取大小均一、颗粒饱满的种子,用10%次氯酸钠消毒10 min,蒸馏水冲洗干净,浸泡催芽。将已露白的上述种子放入9 cm培养皿内,每一培养皿中50粒。分别加入蒸馏水、相应浓度 NaCl 、 NaHCO_3 和 PEG-6000 溶液至滤纸饱和,盖好盖子,封口膜封口。在恒温光照培养箱中25℃/15℃变温条件下发芽与生长。光照 $16 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$,光强 $56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度控制在60%~70%。每24 h将培养皿内的滤纸用相同浓度的 NaCl 、 NaHCO_3 或 PEG-6000 溶液轻轻冲洗3遍,以保持试验期内每个培养皿中溶液的水势基本恒定。试验设 NaCl 、 NaHCO_3 和 PEG-6000 溶液3种处理,每个处理设置6个浓度: NaCl 的浓度为40、80、160、240、320和400

$\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; NaHCO_3 的浓度为20、50、100、130、150和200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; PEG 的浓度为5%、10%、15%、20%、25%和30%;并以蒸馏水为对照,3次重复。每天统计种子萌发数,计算发芽率和发芽势。发芽以碱菀种子展出2片子叶为标准;发芽势为萌发2 d的发芽数。对百分数数据进行平方根转换,以保证方差的匀质性。第7天测定各胁迫下种子的总发芽数、发芽种子根长、芽长、地上部和地下部生物量,同时将幼芽用液氮速冻,-80℃保存用于提取RNA。

1.2.2 *TvNHX1* 表达的半定量 RT-PCR 检测 采用 SDS 法^[17]提取各胁迫处理后碱菀总 RNA。以1 μg 总 RNA 为模板,用 PrimeScript™ Reverse Transcriptase(Takara 产品)进行反转录,反应体系按照说明书进行。将反转录产物稀释10倍,分别用18S *rRNA* 引物(F1:5'-agtatggctgcaaggtgaa-3'; R1:5'-cattcaatcggtaggagcga-3')和碱菀 *TvNHX1* 保守区引物(F2:5'-gctcttccaaccaaataatc-3'; R2:5'-tgccgggttc-cagggttaagaag-3')进行PCR,18S *rRNA* 的PCR体系为:预变性94℃4 min,变性94℃30 s,退火55℃30 s,延伸72℃1 min,36个循环后72℃延伸10 min。碱菀 *TvNHX1* 保守区PCR体系:预变性94℃3 min,变性94℃30 s,退火58℃30 s,延伸72℃1 min,30个循环后72℃延伸10 min。PCR产物用1%的琼脂糖凝胶电泳检测。

1.3 数据处理

利用SPSS软件对数据进行单项分组方差分析,用最小显著差异法(LSD)进行不同胁迫处理间的差异比较。用Excel软件完成数据处理、绘图。

2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对碱菀种子发芽的影响

2.1.1 NaCl 胁迫对碱菀种子发芽的影响 由图1和表1可以看出,高浓度 NaCl 处理对碱菀种子萌发具有抑制作用,且抑制程度随 NaCl 浓度的增加而增大。 NaCl 浓度为40和80 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 条件下,碱菀第1天发芽率均超过70%,第2天达到最大值;当 NaCl 浓度为160 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,发芽势虽然有所降低,但与对照相比差异不显著;当 NaCl 浓度为240 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,发芽率降低达到显著水平($P < 0.05$)。当 NaCl 浓度达到320 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,催芽第1天种子几乎不萌发,第2天萌发率升至70%,第3天达到最大值;而在400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,碱菀种子第5天才达到萌发的高峰期,表现出明显的滞后效应。这两个浓度下碱菀发芽率和发芽势都显著降低($P < 0.05$)。

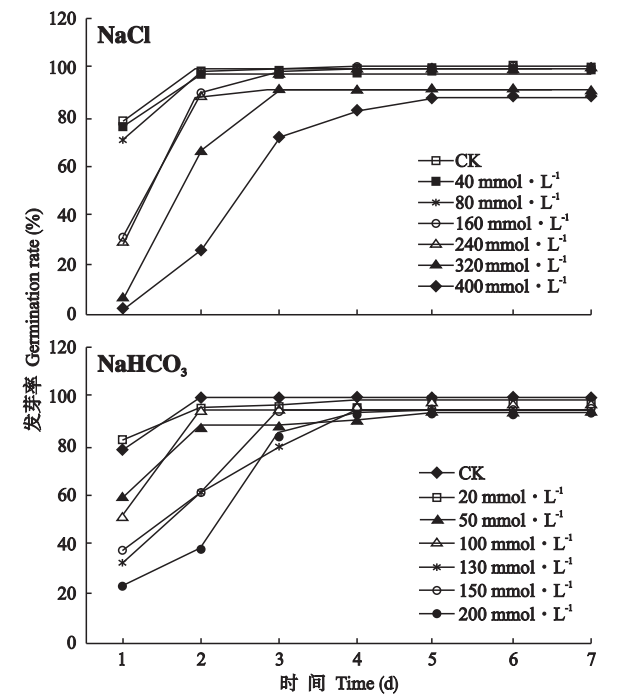


图1 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对碱菀种子萌发的影响
Fig.1 Effects of NaCl and NaHCO₃ stress on seed germination of *Tripodium vulgare*.

随着 NaCl 浓度增加,碱菀的根长和芽长均不同程度地受到影响,当 NaCl 浓度达到 240 mmol · L⁻¹ 时,根长、芽长均显著降低(表 1).

2.1.2 NaHCO₃ 胁迫对碱菀种子发芽的影响 由图 1 和表 1 可以看出,20 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 处理对碱菀种子萌发没有产生不利的影响;当 NaHCO₃ 浓度升至 50 mmol · L⁻¹ 后,种子发芽率显著降低,但在 50 ~ 200 mmol · L⁻¹ 范围内,其发芽率基本一致;

表 1 盐碱胁迫下碱菀种子萌发及根芽生长
Tab.1 Germination and growth of *Tripodium vulgare* under salinity and alkaline stress (mean±SD)

处理 Treatment	浓度 Concentration (mmol · L ⁻¹)	发芽率 Germination rate (%)	发芽势 Germination potential (%)	根长 Root length (cm)	芽长 Shoot length (cm)
NaCl	0	99.3±0.012a	99.3±0.012a	1.22±0.069a	0.88±0.123a
	40	97.3±0.023a	97.3±0.031a	1.61±0.230a	0.82±0.006a
	80	100.0±0a	98.0±0.035a	1.25±0.414a	0.95±0.068a
	160	99.3±0.012a	90.0±0.072a	1.25±0.032a	0.93±0.032a
	240	91.3±0.061b	87.3±0.050a	0.71±0.129b	0.67±0.051b
	320	91.0±0b	66.7±0.175b	0.60±0.214b	0.61±0.056bc
	400	88.7±0.012c	25.3±0.136c	0.41±0.212b	0.53±0.104c
NaHCO ₃	0	99.3±0.012a	99.3±0.012a	1.22±0.069a	0.88±0.123a
	20	98.7±0.012a	96.0±0.023a	1.11±0.300a	0.87±0.059a
	50	93.3±0.031b	88.0±0.040a	0.96±0.410ab	0.94±0.049a
	100	95.3±0.050b	94.7±0.095a	0.69±0.176b	0.95±0.021a
	130	95.3±0.012b	60.7±0.019b	0.13±0.117c	0.70±0.117b
	150	94.7±0.023b	60.7±0.095b	0c	0.74±0.055b
	200	94.0±0.035b	38.0±0.144c	0c	0.76±0.115b

同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level among treatments under different concentrations. 下同 The same below.

当 NaHCO₃ 浓度达到 130 mmol · L⁻¹ 时,其总发芽率达到 95.3%,但发芽势只有 60.7%;当 NaHCO₃ 浓度为 200 mmol · L⁻¹ 时,发芽势仅为 38.0%. 说明较高浓度碱性盐胁迫使种子初始发芽时间明显推后,萌发持续时间延长.

不同浓度 NaHCO₃ 胁迫下,碱菀根长的变化十分显著. 与对照组相比,在 20 ~ 100 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 条件下,根长不断下降,当 NaHCO₃ 浓度为 130 mmol · L⁻¹ 时,幼芽胚根均出现褐化、坏死现象,当 NaHCO₃ 浓度达到 150 mmol · L⁻¹ 时,所有萌发的种子都没有胚根. 这说明当碱性盐浓度超过一定值后严重抑制了根生长.

2.2 PEG 胁迫对碱菀种子发芽的影响

由图 2 和表 2 可以看出,干旱胁迫对碱菀种子发芽率影响不显著,在第 4 天种子萌发到最大值,发芽率接近 100%;但 PEG 胁迫对碱菀发芽势有显著影响. PEG 浓度低于 10% 时,碱菀种子发芽势高于 90%,与对照没有明显差异;但当 PEG 浓度为 15% 时,发芽势急剧降至 54.0%;PEG 浓度超过 20% 时,第 1 天没有种子发芽,在第 4 天萌发才达到高峰. 由此可见,干旱胁迫对碱菀种子发芽势的影响更明显;随着 PEG 浓度升高,初始发芽时间推后,萌发持续时间延长. 干旱胁迫对碱菀种子萌发后根长和芽长的影响基本一致,其中 PEG 浓度在 5% 和 10% 时,根长略有上升,显示轻度干旱促进碱菀幼芽根部生长,可能是植物对于干旱胁迫的一种适应.

2.3 不同盐碱和干旱胁迫下碱菀 *TbNHX1* 的表达
分别提取盐碱和干旱胁迫下萌发碱菀幼芽的总

表 2 干旱胁迫下碱菀种子萌发及根芽生长
Tab.2 Germination and growth of *Tripolium vulgare* under PEG-6000 stress (mean±SD)

浓度 Concentration (%)	发芽率 Germination rate (%)	发芽势 Germination potential (%)	根长 Root length (cm)	芽长 Shoot length (cm)
0	99.3±0.012a	99.3±0.012a	1.22±0.069a	0.88±0.123a
5	98.7±0.015a	94.0±0.040a	1.43±0.055a	0.87±0.154a
10	97.3±0.023a	90.0±0.035a	1.51±0.191a	0.80±0.017a
15	96.7±0.023a	54.0±0.020b	1.21±0.304a	0.69±0.087b
20	98.7±0.012a	48.7±0.117b	1.31±0.175a	0.80±0.060a
25	98.7±0.023a	38.0±0.365c	0.95±0.040b	0.53±0.122b
30	98.7±0.023a	0c	0.62±0.091c	0.51±0.072b

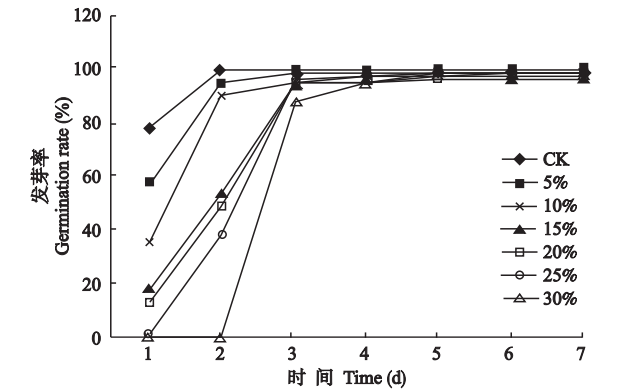


图 2 PEG 胁迫对碱菀种子萌发的影响
Fig.2 Effects of PEG stress on seed germination of *Tripolium vulgare*.

RNA,用半定量 PCR 方法检测 *TvNHX1* 在 mRNA 水平表达的差异.结果显示,NaCl 浓度为 40 和 80 mmol · L⁻¹时,碱菀幼芽 *TvNHX1* 表达量与对照组无明显差异;当 NaCl 浓度达到 160 mmol · L⁻¹时,其 *TvNHX1* 表达量明显升高(图 3),说明碱菀 *TvNHX1* 的表达受一定浓度盐胁迫诱导,而碱菀种子萌发的各项指标都与对照没有明显差异(表 1).在

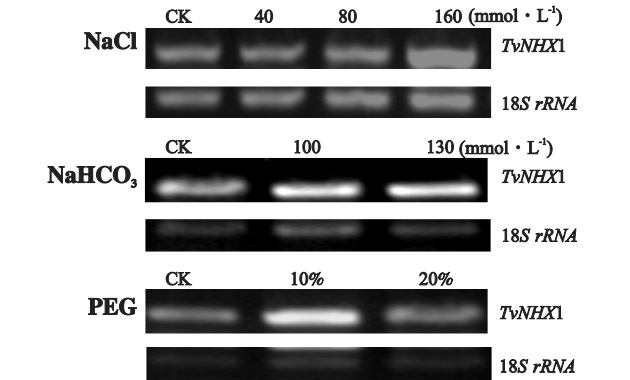


图 3 不同胁迫条件下碱菀 *TvNHX1* 基因的表达
Fig.3 Expression of *TvNHX1* in *Tripolium vulgare* under different stress by RT-PCR.

NaHCO₃ 胁迫下,碱菀 *TvNHX1* 表达上调,100 和 130 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 胁迫下碱菀 *TvNHX1* 的表达都高于对照(图 3),而 130 mmol · L⁻¹ NaHCO₃ 胁迫下碱菀种子发芽势、根长和芽长却显著降低.在 10% PEG 干旱胁迫下,碱菀 *TvNHX1* 表达量达到最大值;而当 PEG 浓度达到 20% 时,其表达量则降低(图 3).

3 讨 论

3.1 盐碱和干旱胁迫对碱菀发芽的影响

不同盐生植物在萌发期的耐盐性不同^[13].当 NaCl 浓度超过 50 mmol · L⁻¹ 时,羊草 (*Leymus chinensis*) 种子发芽率受到显著抑制^[13],而盐穗木 (*Halostachys caspica*) 种子萌发的耐盐临界值高达 540 mmol · L⁻¹^[14].本试验中,低于 160 mmol · L⁻¹ NaCl 对碱菀种子发芽没有明显的影响;当 NaCl 浓度达到 240 mmol · L⁻¹,碱菀发芽率、根长和芽长显著降低($P<0.05$,表 1),显示其具有较强的耐盐性.

分子量在 6000 及以上的 PEG 是模拟土壤干旱理想的水势调节物质^[18].本研究中,随着 PEG 浓度升高,碱菀种子萌发进程受到显著抑制.在低于 10% PEG 浓度下第 2 天就达到了萌发最大值,而在 25% PEG 时第 1 天没有种子萌发,第 4 天才达到发芽高峰期.其原因可能在于 PEG 胁迫导致水分供应不足,难以满足物质代谢的需求,同时,PEG 处理的种子不能通过从溶液中增加无机离子的吸收来进行渗透调节,迫使种子吸水率减慢,吸水量减小,使种子萌发延迟^[19].

碱性盐对植物的胁迫作用及植物对其生理适应机理与中性盐胁迫明显不同^[20],碱胁迫对种子萌发所产生的影响包括渗透胁迫、离子毒害和高 pH 等三重胁迫,其中高 pH 是对羊草生长造成严重危害的主要原因^[21],高 pH 对羊草种子萌发的抑制作

用大于溶液本身盐分的作用^[22]. 本研究中, NaHCO_3 (pH 9.12~9.18) 胁迫对碱菀种子萌发和根芽生长的抑制都明显大于 NaCl 和 PEG 的作用(表 1 和表 2), 与前人的相关报道一致. 碱胁迫作用可能的机制是高 pH 值的环境, 轻者抑制了种子内物质转化, 使呼吸作用、酶活性和可溶性糖含量等降低, 从而导致种子萌发和幼苗生长受到抑制; 重者使萌动胚根的细胞解体导致组织结构破坏; 同时使各种离子的存在状态发生改变^[22-23].

3.2 盐碱和干旱胁迫下 *TvNHX1* 表达与碱菀种子萌芽的关系

在分子水平上, 植物抵御盐碱干旱胁迫有多种可能的机制^[24], 其中, 液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 *NHX* 具有调节细胞内 pH 值和 Na^+ 的浓度及维持细胞内离子稳态等多种功能, 其将 Na^+ 区隔在液泡中是植物耐盐的一个重要策略^[25-26]. Rodriguez-Rosales 等^[27] 研究表明, *NHX* 使液泡中 Na^+ 区域化集中, 比在细胞质中积累有机溶质或渗透保护剂对植物耐受或抵抗高盐胁迫所起的作用具有更高的效率. 碱菀是高度耐盐碱植物, 其 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 *TvNHX1* 在碱菀抗逆性中是否发挥作用? 本研究中, 在非胁迫条件下检测到 *TvNHX1* 转录物, 说明 *TvNHX1* 为组成型表达, 这与拟南芥 *AtNHX1*、水稻 *OsNHX1*、北滨藜 *AgNHX1* 等基因的表达相一致^[28], 显示该基因在植物正常生长发育中具有一定的作用. 同时, *TvNHX1* 表达量受盐碱和干旱胁迫诱导, 并表现出一定的特点.

在 NaCl 和 PEG 胁迫下 *TvNHX1* 表达变化与种子萌发过程中表型变化表现出同步性. $160 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 和 10% PEG 的胁迫对碱菀种子的萌发没有显著影响(表 1 和表 2), *TvNHX1* 表达也都表现明显上调(图 3); 15% 及更高浓度 PEG 处理使碱菀种子发芽势显著降低, 而在 20% PEG 胁迫下 *TvNHX1* 表达量也明显降低; 当 NaCl 浓度达到 $240 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后, 碱菀发芽率、根长和芽长均显著降低, 但由于样品量所限, 本研究没有检测该浓度下 *TvNHX1* 的表达. 是否在 $160 \sim 240 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 浓度范围内也存在着 *TvNHX1* 表达的拐点需要进一步的试验研究.

目前对 *NHX1* 耐盐性分析主要集中在 NaCl 胁迫上, 缺少对 NaHCO_3 等碱性盐胁迫下 *NHX1* 表达的研究, 而东北地区盐碱土多为苏打盐碱化, 含有一定碱性盐, 因此, 评价 *NHX1* 表达对碱性盐胁迫的响应更有意义. 转 *AtNHX1* 番茄提高了对 NaHCO_3 胁迫

的耐性^[29], 100 和 $130 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaHCO}_3$ 胁迫使碱菀 *TvNHX1* 表达明显上调(图 3), 但是在 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaHCO}_3$ 条件下, 碱菀的发芽率和根长与对照相比显著降低; NaHCO_3 为 $130 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时胚根仅略有伸长, 且都出现褐化、坏死现象(表 1). 在 NaHCO_3 作用下, 碱菀的 *TvNHX1* 上调表达, 其机制可能与 NaHCO_3 溶液高 pH 值的复杂作用有关, 尚待深入研究.

对不同逆境胁迫下碱菀生长不同时期生理变化与生态适应还须进行进一步的研究, 并同步分析碱菀 *NHX1* 及其他逆境胁迫应答基因表达, 以揭示碱菀高抗盐碱与干旱的机制, 为开发利用碱菀资源, 并将其抗逆基因用于作物分子育种提供理论依据和基因资源.

参考文献

- [1] Rengasamy P. World salinization with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**: 1017-1023
- [2] Luo J-M (罗金明), Wang Y-J (王永洁), Deng W (邓伟), et al. Micro-scale soil characteristics in salinization area of Songnen Plain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(8): 1912-1917 (in Chinese)
- [3] Qu X-X (渠晓霞), Huang Z-Y (黄振英). The adaptive strategies of halophyte seed germination. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(9): 2389-2398 (in Chinese)
- [4] Ma Y (麻莹), Qu B-B (曲冰冰), Guo L-Q (郭立泉), et al. A characteristic of the growth and solute accumulation in shoots of an alkali-tolerant *Kochia sieversiana* under salt-alkaline mixed stress. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2007, **16**(4): 25-33 (in Chinese)
- [5] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 651-681
- [6] Türkan I, Demiral T. Recent developments in understanding salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **67**: 2-9
- [7] Ning J-F (宁建凤), Zheng Q-S (郑青松), Yang S-H (杨少海), et al. Impact of high salt stress on *Apocynum venetum* growth and ionic homeostasis. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(2): 325-330 (in Chinese)
- [8] Xu B-S (徐炳声), Qiu L-Q (邱莲卿), Lu R-L (陆瑞琳). Population variability of *Aster tripolium* L. of Zhoushan islands as related to habitat. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1982, **24**(1): 68-76 (in Chinese)

- [9] Gong J-N (巩晋楠), Wang K-Y (王开运), Zhang C (张超), *et al.* Invasion and its effects of xerarch halophytes in reclaimed tidal wetlands. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(1): 33–39 (in Chinese)
- [10] Al-Khateeb SA. Effect of salinity and temperature on germination, growth and ion relations of *Panicum turgidum* Forssk. *Bioresource Technology*, 2006, **97**: 292–298
- [11] Qu XX, Huang ZY, Baskin JM, *et al.* Effect of temperature, light and salinity on seed germination and radicle growth of the geographically widespread halophyte shrub *Halocnemum strobilaceum*. *Annals of Botany*, 2008, **101**: 293–299
- [12] Zhang K (张科), Tian C-Y (田长彦), Li C-J (李春俭). Review of progress of studies on salt-tolerance mechanisms of annual halophytes. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(6): 1220–1231 (in Chinese)
- [13] Ma H-Y (马红媛), Liang Z-W (梁正伟), Kong X-J (孔祥军), *et al.* Effects of salinity, temperature and their interaction on the germination percentage and seedling growth of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzve. 1 (Poaceae). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(10): 4710–4717 (in Chinese)
- [14] Zeng Y-L (曾幼玲), Cai Z-Z (蔡忠贞), Ma J (马纪), *et al.* Effects of salt and water stress on seed germination of halophytes *Kalidium foliatum* and *Halostachys caspica*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2006, **25**(9): 1014–1018 (in Chinese)
- [15] Zhao C-M (赵春梅). Molecular Cloning and Functional Analysis of Na⁺/H⁺ Antiporter Gene in *Tripolium vulgare* Nees. Harbin: Harbin Normal University, 2008 (in Chinese)
- [16] Wang N-N (王宁宁). Function Analysis of NHX1 from Different Plants in *Arabidopsis thaliana*. Harbin: Harbin Normal University, 2009 (in Chinese)
- [17] Wang Y-C (王玉成), Zhang G-D (张国栋), Jiang J (姜静). A widely applied total RNA extraction method. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2006, **26**(1): 84–87 (in Chinese)
- [18] Tian M-Y (田梦雨), Li D-D (李丹丹), Dai T-B (戴廷波), *et al.* Morphological and physiological differences of wheat genotypes at seedling stage under water stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(1): 41–47 (in Chinese)
- [19] Kong L-A (孔令安), Song G-H (宋国菡), Lu L-P (卢丽萍), *et al.* The comparative anatomical study on morphology and structure of *Tripolium vulgare* Nees in different habitats. *Journal of Shandong Agricultural University* (Natural Science) (山东农业大学学报·自然科学版), 2002, **33**(3): 331–337 (in Chinese)
- [20] Yan H (颜宏), Zhao W (赵伟), Sheng Y-M (盛艳敏), *et al.* Effects of alkali-stress on *Aneurolepidium chinense* and *Helianthus annuus*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(8): 1497–1501 (in Chinese)
- [21] Huang L-H (黄立华), Liang Z-W (梁正伟), Ma H-Y (马红媛). Effects of saline-sodic stress on the photosynthesis rate, transpiration rate and water use efficiency of *Leymus chinensis*. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2009, **18**(5): 25–30 (in Chinese)
- [22] Huang L-H (黄立华), Liang Z-W (梁正伟), Ma H-Y (马红媛), *et al.* Biological characteristics and physiological responses of *Leymus chinensis* seeded in soil with different pH. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2008, **27**(7): 1084–1088 (in Chinese)
- [23] Jia N-E (贾娜尔), A H (阿汗), Yang C-W (杨春武), *et al.* Physiological response of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* to salt and alkali stresses. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2007, **27**(1): 79–84 (in Chinese)
- [24] Tester M, Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, **91**: 503–527
- [25] Yu JN, Huang J, Wang ZN, *et al.* An Na⁺/H⁺ antiporter gene from wheat plays an important role in stress tolerance. *Journal of Biosciences*, 2007, **32**: 1153–1161
- [26] Qiu N-W (邱念伟), Yang H-B (杨洪兵), Wang B-S (王宝山). The Na⁺/H⁺ antiporter and its relation to salt tolerance in plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2001, **37**(3): 260–264 (in Chinese)
- [27] Rodriguez-Rosales MP, Galvez FJ, Huertas R, *et al.* Plant NHX cation/proton antiporters. *Plant Signaling & Behavior*, 2009, **4**: 265–276
- [28] Sottosanto JB, Gelli A, Blumwald E. DNA array analyses of *Arabidopsis thaliana* lacking a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter: Impact of AtNHX1 on gene expression. *The Plant Journal*, 2004, **40**: 752–771
- [29] Wang D-M (王东明), Cui J-Z (崔继哲), Yang C-L (杨淳淋). Introduction of AtNHX1 gene into tomato and salt and alkali tolerance analysis in transgenic tomato. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2009, **25**(22): 52–56 (in Chinese)

作者简介 魏佳丽,女,1983年生,硕士研究生.主要从事植物生物化学与分子生物学研究. E-mail: weijiali19830320@163.com

责任编辑 李凤琴