

低盐胁迫对坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 离子转运的影响

邢磊, 王文磊, 徐燕, 纪德华, 许凯, 陈昌生, 谢潮添

(集美大学水产学院, 福建 厦门 361021)

[摘要] 从离子实时动态转运的角度出发, 分析坛紫菜应答低盐胁迫的策略。研究表明: 1) 坛紫菜在正常状态下吸收 K^+ 、 Na^+ 以维持自身稳态; 在低盐胁迫下, 坛紫菜藻体的 Na^+ 显著外排, 以积极应对外界低渗环境, 同时, 藻体的 K^+ 虽然有一定流失, 但显著低于高盐胁迫条件下的 K^+ 外排幅度, 使坛紫菜能够维持较高的 K^+/Na^+ , 从而保证坛紫菜可以适应盐度 5 的环境条件。2) 加入 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白抑制剂阿米洛利后, 并不能显著抑制坛紫菜藻体 Na^+ 的外排, 表明低盐胁迫下藻体并不是通过质膜质子泵驱动 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白将 Na^+ 排出藻体, 可能通过非选择性阳离子通道外排 Na^+ 至细胞外。3) 加入质膜质子泵抑制剂钒酸钠后, 藻体 K^+ 的流速并没有受钒酸钠影响, 初步说明低盐胁迫下坛紫菜 K^+ 的流失并不是通过去极化激活的外向通道来完成。这从离子动态的角度证明了低盐胁迫下坛紫菜排钠保钾的方式和应答高盐胁迫时存在明显区别。

[关键词] 坛紫菜; 低盐胁迫; 离子转运; 非损伤微测技术

[中图分类号] S 963

Effects of Low Salt Stress on Ion Transport in *Pyropia haitanensis*

XING Lei, WANG Wenlei, XU Yan, JI Dehua, XU Kai, CHEN Changsheng, XIE Chaotian

(Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China)

Abstract: From the perspective of real-time dynamic transport of ions, this paper analyzed the strategy of *P. haitanensis* in response to low salt stress. The results showed that thallus absorbed K^+ and Na^+ to maintain its own homeostasis under normal condition. However, under the low salt stress, the Na^+ of the thallus was significantly effluxed to actively respond to the external hypotonic environment. At the same time, although there was some loss of K^+ in the thallus, it was significantly lower than the K^+ efflux range under high salt stress, so that *P. haitanensis* could maintain a higher K^+/Na^+ , thus ensuring that *P. haitanensis* could adapt to salinity 5. However, the addition of the Na^+/H^+ antiporter inhibitor amiloride did not significantly inhibit the Na^+ efflux of thallus, indicating that under low salt stress, thallus does not drive Na^+/H^+ antiporter through the plasma membrane proton pump to expel Na^+ out of the thallus, but may expel Na^+ to the outside of the cell through nonselective cation channels. At the same time, the flow rate of K^+ in the thallus was not affected by the plasma membrane proton pump inhibitor sodium vanadate, which indicated that the loss of K^+ in thallus

[收稿日期] 2020-01-08

[基金项目] 国家自然科学基金青年基金项目(41806185); 福建省自然科学基金青年创新基金项目(2018J05069); 现代农业产业技术体系专项资金资助项目(CARS-50)

[作者简介] 邢磊(1994—), 男, 硕士。通信作者: 谢潮添(1977—), 男, 教授, 从事海藻生物技术研究。E-mail: ctxie@jmu.edu.cn

<http://xuebaobangong.jmu.edu.cn/zkb>

under low salt stress was not accomplished by depolarizing activated outward channels. Therefore, from the perspective of ion dynamics, this study proved that there was a significant difference between the way of removing sodium and retaining potassium from *P. haitanensis* under low salt stress and responding to high salt stress.

Keywords: *Pyropia haitanensis*; low salt stress; ion transport; nondestructive micrometer technique

0 引言

坛紫菜 (*Pyropia haitanensis*) 生长于潮间带地区, 随着潮汐变化, 经常会遭受各种生物和非生物胁迫。在干出和复水的过程中, 盐胁迫是一种较为主要的胁迫因素。有研究^[1]表明, 紫菜能够在 26~33 的盐度范围下正常生长。关于紫菜响应高盐机制的研究较多。例如: Wang 等^[2]从转录组学研究入手, 发现坛紫菜藻体叶状体可以通过提高能量代谢, 合成脯氨酸、甜菜碱、海藻糖等物质, 提高胞内渗透压以响应高盐胁迫; 陈天翔等^[3]运用非损伤微测技术 (non-invasive micro-test technology, NMT) 从离子流速的角度出发, 通过阿米洛利 (Amiloride, Na^+/H^+ 逆向转运蛋白抑制剂) 和钒酸钠 (Vanadate, H^+ 质子泵抑制剂) 对坛紫菜响应盐胁迫过程中钾钠平衡机制进行了研究, 表明坛紫菜维持 K^+/Na^+ 稳态的能力是其耐盐性的关键。

然而, 目前关于紫菜等大型海藻应答低盐胁迫的研究主要集中在细胞存活率、光合活性以及离子含量等生理生化指标测定层面。例如: 严兴洪等^[4]的研究发现, 当盐度低于 19.6 时, 条斑紫菜 (*Prophyra yezoensis*) 叶状体的营养细胞存活率显著降低; 而羊栖菜 (*Hizikia fusiforme*)^[5]在低盐浸泡的最初阶段 (15 min 内), Na^+ 离子含量显著下降, 并且灰分干重比显著下降, 可见在低盐浸泡的初期阶段, 无机离子流失较快; 文献 [6] 研究表明, 坛紫菜在遭受淡水胁迫后, 藻体 F_v/F_m 随胁迫时间的增加而显著下降, 同时藻体内 Na^+ 和脯氨酸含量急剧下降以维持细胞内与水环境的渗透压平衡。此外, 与 Na^+ 含量的快速下降相比, 藻体内的 K^+ 含量虽有降低, 但仍能维持在较高水平, 而且与藻体光合作用呈显著正相关。但在低盐胁迫下, 坛紫菜如何维持离子稳态, 与高盐胁迫又有何异同点尚不明确。因此, 本实验利用非损伤微测技术, 通过外源添加阿米洛利和钒酸钠进行 K^+ 、 Na^+ 、 H^+ 离子流速测定, 从离子动态转运角度研究低盐胁迫对离子转运的影响, 以进一步完善对紫菜耐受低盐机制的认识。

1 材料与方法

1.1 实验材料及处理

实验材料: 坛紫菜 Z-61 品系叶状体, 材料取自福建省坛紫菜种质资源库^[7]。

培养条件: 温度 21 °C, 光照强度 $50 \sim 60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 昼夜周期为 12 h, 每隔 1 d 更换新鲜的培养液。选取表面光滑, 披针形, 无破损、卷曲、烂叶的 8~15 cm 的叶状体进行后续实验。

低盐营养液配置: 取实验室正常海水 (对照组, 盐度 30, 记为 S30 组) 加蒸馏水稀释至盐度 5 (记为 S5 组)^[5], 充分搅拌均匀, 高温煮沸消毒后冷却至 21 °C 备用。蒸馏水盐度为 0。

药理学处理: 将坛紫菜叶状体置于添加 100 μmol 阿米洛利或 200 μmol 钒酸钠^[3]的低盐溶液中进行胁迫处理。

1.2 实验方法

采用非损伤微测技术 (NMT, Younger USA LLC, Amherst, MA) 测定净 H^+ 、 Na^+ 、 K^+ 流速。配置标准溶液, 制作微电极, 测定空白组 5 min, 等待机器稳定。样品经过药理学处理后, 测量前取叶状体在平衡液中平衡 1 min。参照文献 [8] 的方法配置标准溶液和测量溶液, 溶液浓度配方见表 1。 H^+ 、 K^+ 、 Na^+ 离子测定方法为: 处理 15 min, 在测试液中平衡 1 min 后进行测定。每株测定 12 min, 每个处理设 6 个重复。

表 1 校正液、测试液配方及浓度
Tab. 1 Correction liquid, test liquid formula and concentration

名称 Name	$c(\text{NaCl})/$ (mmol · L ⁻¹)	$c(\text{NaHCO}_3)/$ (mmol · L ⁻¹)	$c(\text{KCl})/$ (mmol · L ⁻¹)	$c(\text{Na}_2\text{SO}_4)/$ (mmol · L ⁻¹)	$c(\text{CaCl}_2)/$ (mmol · L ⁻¹)	$c(\text{MES})/$ (mmol · L ⁻¹)	pH
Na ⁺ 0.5% 测试液 test fluid	0	2	8	0.1	0.1	0.3	7.5
Na ⁺ 校正液 1 correction fluid 1	0	0.8	8	0.1	0.1	0.3	7.5
Na ⁺ 校正液 2 correction fluid 2	7.8	2	8	0.1	0.1	0.3	7.5
K ⁺ 测试液 test fluid	360	2	8	0.1	0.1	0.3	7.5
K ⁺ 校正液 1 correction fluid 1	360	2	10	0.1	0.1	0.3	7.5
K ⁺ 校正液 2 correction fluid 2	360	2	1	0.1	0.1	0.3	7.5
H ⁺ 测试液 test fluid	360	2	8	0.1	0.1	0.3	7.5
H ⁺ 校正液 1 correction fluid 1	360	2	8	0.1	0.1	0.3	7.1
H ⁺ 校正液 2 correction fluid 2	360	2	8	0.1	0.1	0.3	8.1

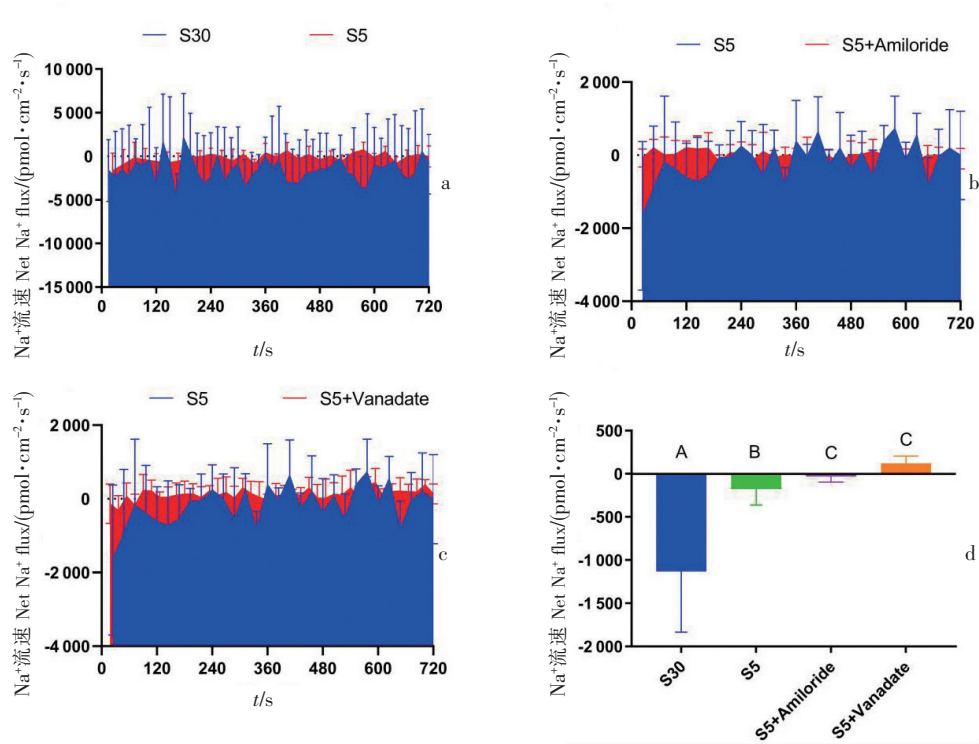
1.3 数据统计分析

采用 Excel、Graphd prism 7.0 以及 SPSS 17.0 对数据进行差异性分析和作图。根据单因素方差分析方法 (one-way ANOVA, LSD) 比较不同处理间数据的差异性, $P < 0.05$ 为显著性差异。

2 实验结果与分析

2.1 低盐胁迫对坛紫菜藻体 Na⁺ 流速和流向的影响

低盐胁迫对坛紫菜藻体 Na⁺ 流速和流向的影响如图 1 所示: 在正常状态下 (S30 组), Na⁺ 呈现内流趋势 (见图 1a); S5 组加入阿米洛利和钒酸钠并不能降低 Na⁺ 的外排 (见图 1b、c); S30 组、S5 组、S5 + Amiloride 组、S5 + Vanadate 组的 Na⁺ 平均流速分别为 -1129.22, -178.11, -32.77, 19.12 pmol · cm⁻² · s⁻¹ (见图 1d)。

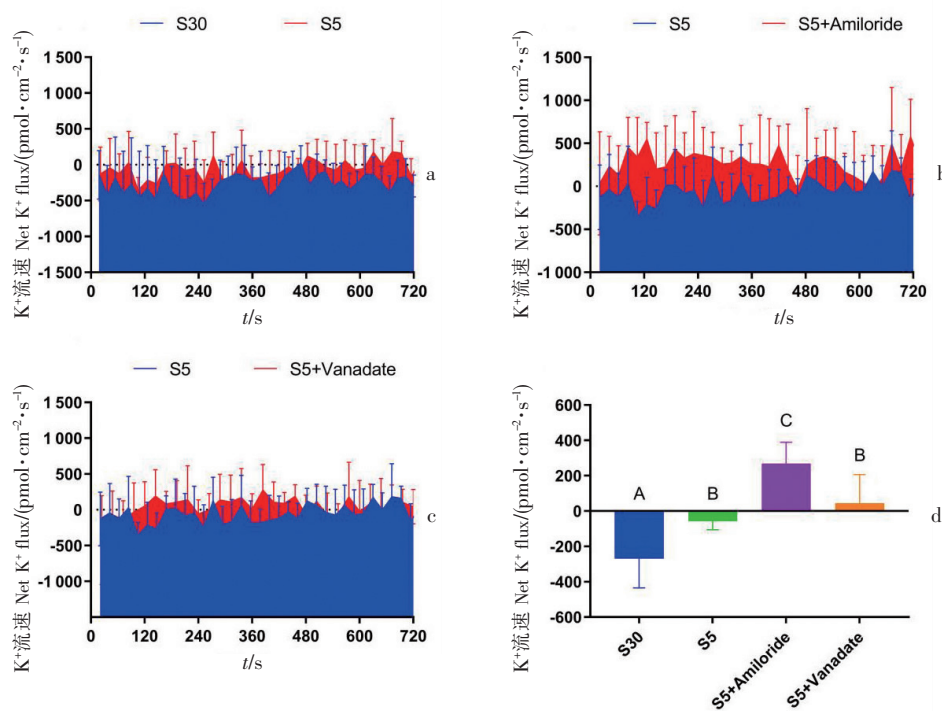


说明: 正值表示离子流出叶状体, 负值表示离子流入叶状体, 组间字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。
Notes: Positive value indicates that ions flow out of thallus, while negative value indicates that ions flow into thallus, the different letters between groups indicates significant differences ($P < 0.05$).

图 1 盐胁迫处理下 Na⁺ 流速变化情况
Fig.1 Changes in the flux rate of Na⁺ ions under low salt stress

2.2 低盐胁迫对坛紫菜藻体 K^+ 流速和流向的影响

低盐胁迫对坛紫菜藻体 K^+ 流速和流向的影响如图 2 所示: 在正常状态下 (S30 组), K^+ 呈现内流趋势, 表明叶状体在正常状态下会吸收 K^+ (见图 2a); 在低盐胁迫下 (S5 组) K^+ 内流受到显著抑制 (见图 2a), 但外排速度显著低于 S30 组, K^+/Na^+ 较高; 在盐度 5 下添加阿米洛利能导致 K^+ 显著外排, 添加钒酸钠对 K^+ 流速无显著影响 (见图 2b、c); S30 组、S5 组、S5 + Amiloride 组、S5 + Vanadate 组的 K^+ 平均流速分别为 -269.77 , -58.54 , 268.02 , 44.36 $\text{pmol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (见图 2d)。



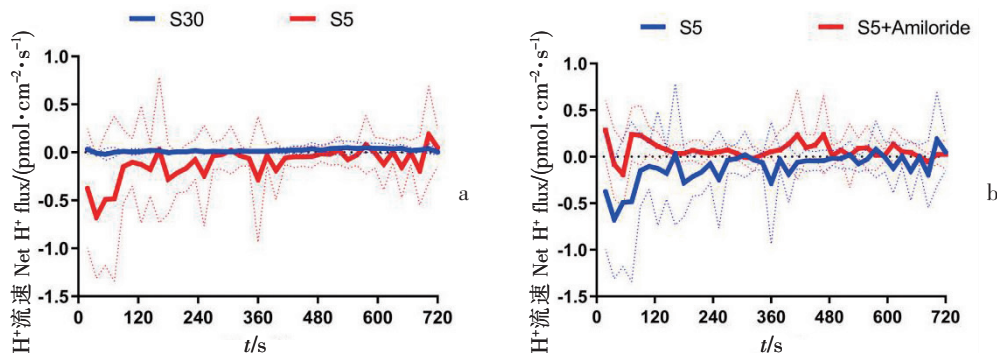
说明: 正值表示离子流出叶状体, 负值表示离子流入叶状体, 组间字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。
Notes: Positive value indicates that ions flow out of thallus, while negative value indicates that ions flow into thallus, the different letters between groups indicates significant differences ($P < 0.05$).

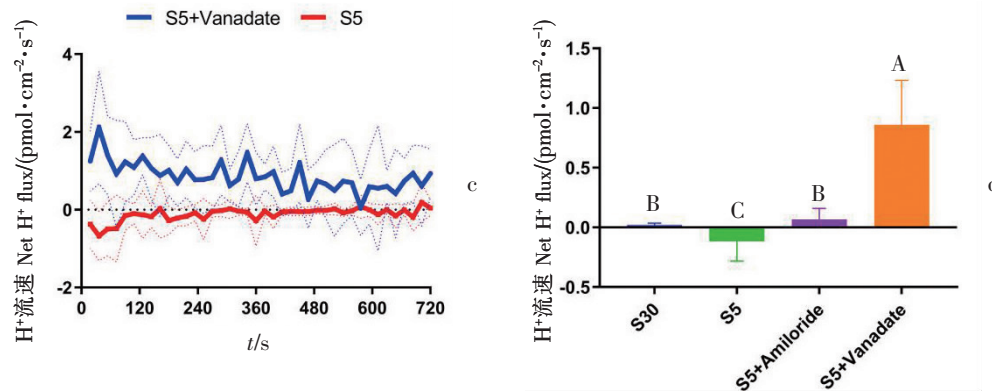
图 2 盐胁迫处理下 K^+ 流速变化情况

Fig.2 Changes in the flux rate of K^+ ions under low salt stress

2.3 低盐胁迫对坛紫菜叶状体 H^+ 流速和流向的影响

如图 3 所示: 在正常状态下, H^+ 在内流和外排之间进行波动, 低盐胁迫会导致 H^+ 内流 (见图 3a); 与 S5 组相比, 添加钒酸钠后会导致 H^+ 显著外排 (见图 3c), 但添加阿米洛利对 H^+ 流速无显著影响 (见图 3b); S30 组、S5 组、S5 + Amiloride 组、S5 + Vanadate 组的 H^+ 平均流速分别为 0.02 , -0.11 , 0.06 , 0.85 $\text{pmol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (见图 3d)。





说明:红蓝色虚点表示各个时间点数值间的误差棒范围,正值表示离子流出叶状体,负值表示离子流入叶状体,组间字母不同表示差异显著($P<0.05$)。

Notes: The red and blue dashed lines represent the error bar range between values at each time point, positive value indicates that ions flow out of thallus, negative value indicates that ions flow into thallus, the different letters between groups indicates significant differences ($P<0.05$).

图3 盐胁迫处理下 H⁺ 流速变化情况

Fig.3 Changes in the flux rate of H⁺ ions under low salt stress

3 讨论

在低盐胁迫下,叶状体遭受严重的低渗胁迫,由于细胞内外存在较高的浓度差,会不可避免地导致离子损失。无机离子作为一种细胞质的重要组成部分,不仅起到维持细胞渗透势的作用,还广泛参与细胞各类生命活动。细胞内离子平衡的稳态是活细胞维持生理作用的基础,K⁺/Na⁺平衡对许多细胞溶质酶的活性、维持膜电位、调节细胞大小以及维持渗透压至关重要^[9]。文献[3]发现:高盐条件下,过多的Na⁺进入坛紫菜细胞,产生Na⁺毒害,并导致质膜去极化,激活质膜H⁺-ATPase驱动Na⁺/H⁺逆向转运蛋白,将多余的Na⁺从细胞质外排到质外体,并且通过抑制去极化激活的外向整流K⁺通道缓解K⁺外泄,从而维持叶状体K⁺/Na⁺平衡;而坛紫菜在遭受低盐胁迫后,短期内会迅速降低Na⁺含量,但会维持较高的K⁺水平,从而导致叶状体维持较高的K⁺/Na⁺。然而,低盐胁迫下叶状体如何维持K⁺、Na⁺稳态,高盐、低盐下坛紫菜维持离子稳态的机制是否相同尚不得知。因此,通过添加阿米洛利和钒酸钠的药理学实验,利用NMT探究离子通道在细胞响应坛紫菜离子平衡中的作用。其中,非损伤微测技术(NMT)可以实时测量进出活体材料的离子或小分子流速,被广泛应用于逆境、营养、发育、植物/微生物互作、光合/呼吸等领域,在盐胁迫中有较高的运用^[10-11]。

盐生植物能利用Na⁺运输来高效调节渗透压。在藜麦(*Chenopodium quinoa* Wild.)的研究^[12]中发现,藜麦会优先将Na⁺作为便捷的渗透压调节剂。本研究也发现,坛紫菜在正常状态下吸收Na⁺以维持自身稳态,但低盐胁迫下坛紫菜叶状体可快速外排Na⁺以应答外部低渗胁迫环境(见图1)。Na⁺在植物细胞中的积累是胞外Na⁺通过离子通道流入与Na⁺/H⁺逆向转运蛋白等通道的流出相平衡的结果。在高盐胁迫下,过表达拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) AtSOS1可以有效降低植株Na⁺含量^[13]。以上结果表明,盐胁迫下植物Na⁺外排主要是Na⁺/H⁺逆向转运蛋白作用的结果。在条斑紫菜的相关研究^[14]中发现,PySOS1和PyNhaD(Na⁺/H⁺逆向转运蛋白)在条斑紫菜的pH调节和Na⁺稳态过程中发挥着重要的作用。在坛紫菜的转录组学研究中同样筛选到编码Na⁺/H⁺逆向转运蛋白的基因^[2],但其功能尚待进一步验证。文献[3]表明,盐度110下,坛紫菜叶状体Na⁺大量外排,且流速基本维持在20 000 pmol·cm⁻²·s⁻¹左右,加入阿米洛利能够显著抑制Na⁺的外排,证实了高盐胁迫下坛紫菜Na⁺/H⁺逆向转运蛋白的排Na⁺功能。而本研究中,在低盐胁迫下,坛紫菜叶状体同样能通过Na⁺的外排来积极适应外界的渗透环境(见图1a);在盐度5的基础上加入阿米洛利后,并不能显著抑制坛紫菜叶状体Na⁺的外排(见图1d)。这表明低盐下叶状体Na⁺的外排方式可能和高盐不一致,可能通过非选择性阳离子通道外排至细胞外^[15-16]。

耐盐植物在盐胁迫条件下可以维持较高的 K^+ 含量以保持酶活性^[9,17], 保证生物代谢活动正常进行。将 *LeNHX2* 基因导入番茄 (*Solanum lycopersicum*) 后, 能够改善盐胁迫下 K^+ 的流失, 进而增强耐盐性^[18]。生长于低盐中的长囊水云 (*Ectocarpus siliculosus*) 能够减少 Na^+ , 维持 K^+ 以应对水中渗透压的变化^[19]。低盐胁迫会导致龙须菜 (*Asparagus schoberioides* Kunth) 细胞间孔状联系受到破坏, 但低盐胁迫对龙须菜细胞内 K^+ 含量影响不大, 表明龙须菜具有较强的耐低盐性^[20]。以上研究均表明, 盐胁迫下维持较高的 K^+ 离子含量对植物耐盐起着至关重要的作用。文献 [3] 发现, 低盐胁迫下坛紫菜叶状体内的 K^+ 含量虽有流失但仍维持在较高水平, 显著高于高盐胁迫下叶状体的 K^+ 含量, 初步说明在低盐条件下坛紫菜叶状体具有更强的保 K^+ 能力。进一步通过转录组分析发现, K^+ 外向通道在低盐胁迫下并未出现差异表达^[2], 同时, 添加 TEA 抑制 K^+ 外向通道以及添加钒酸钠抑制质膜质子泵活性后, 坛紫菜叶状体的 K^+ 含量均为未发生明显变化^[3]。这说明低盐条件下坛紫菜叶状体内的 K^+ 并不是通过去极化激活的外向通道流失的, 与坛紫菜应答高盐胁迫过程中 K^+ 流失方式有所区别, 有可能是通过非选择性阳离子通道流失。但由于缺少特异抑制剂, 本研究并未添加相应离子通道抑制剂测定藻体 K^+ 流速变化。正常状态下, 坛紫菜为了维持自身渗透压和离子平衡, 会吸收 K^+ ; 低盐胁迫下添加质膜 H^+ -ATPase 抑制剂钒酸钠后, 对 K^+ 离子的外排并无显著影响 (见图 2c)。这初步说明质膜 H^+ -ATPase 对 K^+ 在低盐下的运输并无显著作用。S5 组在低盐胁迫下, 坛紫菜 K^+ 虽有微弱流失 (见图 2a), 但显著低于高盐胁迫条件下的 K^+ 外排幅度。这表明坛紫菜具有较强的保 K^+ 能力。低盐胁迫下较强的维持 K^+ 稳定的能力使坛紫菜具有较高的 K^+/Na^+ 比, 保证了坛紫菜较强的耐低盐性。

此外, H^+ -ATPase 是一种广泛存在于植物各个细胞膜中的重要蛋白^[21], 质膜 H^+ -ATPase 能够为跨膜运输提供能量^[22], 从而为 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白提供驱动力。大量研究^[23-24] 表明在不同物种中质膜 H^+ -ATPase 有助于 Na^+ 外排。文献 [3] 发现, 高盐胁迫下, H^+ 呈现外排趋势, 从而驱动 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白外排 Na^+ , 同时, 缓解质膜去极化进而减少 K^+ 通过外向通道流失。但在低盐胁迫下, H^+ 微弱内流 (见图 3), 进一步表明坛紫菜响应低盐胁迫和高盐胁迫之间存在显著差异。

4 结论

坛紫菜叶状体在低盐胁迫下通过快速排出 Na^+ 离子, 以积极应对外界低渗环境; 同时, 低盐胁迫下 K^+ 虽然有一定的流失, 但显著低于高盐胁迫下的 K^+ 外排幅度。这表明坛紫菜叶状体具有较强的保 K^+ 能力, 因此能够维持较高的细胞内 K^+/Na^+ 比, 从而提高坛紫菜叶状体抵抗低盐胁迫的能力。进一步分析发现, 坛紫菜叶状体排 Na^+ 保 K^+ 过程并不是质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白和质膜 H^+ -ATPase 共同作用的结果。因此, 高盐胁迫和低盐胁迫条件下, 坛紫菜叶状体采取不同机制来维持离子平衡。本研究为阐明坛紫菜叶状体的耐低盐机理提供了新的依据和见解。

[参 考 文 献]

- [1] BARTELMUS P. Green accounting for a sustainable economy: policy use and analysis of environmental accounts in the Philippines [J]. 1999, 29(1): 155-170.
- [2] WANG W, XU Y, CHEN T, et al. Regulatory mechanisms underlying the maintenance of homeostasis in *Pyropia haitanensis* under hypersaline stress conditions [J]. Science of the Total Environment, 2019, 662: 168-179.
- [3] 陈天翔. 坛紫菜响应盐胁迫过程中钾钠平衡机制的初步研究 [D]. 厦门: 集美大学, 2019.
- [4] 严兴洪, 江海波. 盐度对条斑紫菜体细胞生长发育的影响及耐低盐度变异体的初步观察 [J]. 上海水产大学学报, 1993, 1(2): 34-40.
- [5] 钱卫国. 低渗胁迫影响羊栖菜生理及蛋白组的研究 [D]. 温州: 温州大学, 2016.
- [6] CHEN T, WANG W, XU K, et al. K^+ and Na^+ transport contribute to K^+/Na^+ homeostasis in *Pyropia haitanensis* under hypersaline stress [J]. Algal Research, 2019, 40: 101526.
- [7] CHEN C S, JI D H, XIE C T, et al. Preliminary study on selecting the high temperature resistance strains and economic

- traits of *Porphyra haitanensis* [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30(5): 100-106.
- [8] CONTRERAS-PORCIA L, L6PEZ-CRISTOFFANINI C, MEYNARD A, et al. Tolerance pathways to desiccation stress in seaweeds [M] //KUMAR M, RALPHP. *Systems Biology of Marine Ecosystems*. Chain: Springer International Publishing, 2017: 1333.
- [9] BRITTO D T, KRONZUCKER H J. Cellular mechanisms of potassium transport in plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(4): 637-650.
- [10] LIU Y, YU Y, SUN J, et al. Root-zone-specific sensitivity of K^+ - and Ca^{2+} -permeable channels to H_2O_2 determines ion homeostasis in salinized diploid and hexaploid *Ipomoea trifida* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(4): 1389-1405.
- [11] NIU M, XIE J, CHEN C, et al. An early ABA-induced stomatal closure, Na^+ sequestration in leaf vein and K^+ retention in mesophyll confer salt tissue tolerance in *Cucurbita* species [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4945-4960.
- [12] HARIADI Y, MARANDON K, TIAN Y, et al. Ionic and osmotic relations in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) plants grown at various salinity levels [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 62(1): 185-193.
- [13] SHI H, LEE B H, WU S J, et al. Overexpression of a plasma membrane Na^+/H^+ antiporter gene improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature Biotechnology*, 2002, 21(1): 81-85.
- [14] UJI T, MONMA R, MIZUTA H, et al. Molecular characterization and expression analysis of two Na^+/H^+ antiporter genes in the marine red alga *Porphyra yezoensis* [J]. *Fisheries Science*, 2012, 78(5): 985-991.
- [15] PERCEY W J, SHABALA L, BREADMORE MC, et al. Ion transport in broad bean leaf mesophyll under saline conditions [J]. *Planta*, 2014, 240(4): 729-743.
- [16] DEMIDCHIK V, DAVENPORT R J, TESTER M. Nonselective cation channels in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53(1): 67-107.
- [17] JAMES R A, MUNNS R, VON C S, et al. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na^+ , K^+ and Cl^- in salt-affected barley and durum wheat [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(12): 2185-2197.
- [18] HUERTAS R, RUBIO L, CAGNAC O, et al. The K^+/H^+ antiporter *LeNHX2* increases salt tolerance by improving K^+ homeostasis in transgenic tomato [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(12): 2135-2149.
- [19] DITTAMI S M, GRAVOT A, GOULITQUER S, et al. Towards deciphering dynamic changes and evolutionary mechanisms involved in the adaptation to low salinities in *Ectocarpus* (brown algae) [J]. *The Plant Journal*, 2012, 71(3): 366-377.
- [20] 蔡西栗. 龙须菜对温度和盐度逆境胁迫的生理响应 [D]. 浙江: 宁波大学, 2012.
- [21] ARANGO M, FRÉDÉRIC GÉVAUDANT, BOUTRY O M. The plasma membrane proton pump ATPase: the significance of gene subfamilies [J]. *Planta*, 2003, 216(3): 355-365.
- [22] PALMGREN M G. Plant plasma membrane H^+ -ATPases: powerhouses for nutrient uptake [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2001, 52(1): 817-845.
- [23] VITART V, BAXTER I, DOERNER P, et al. Evidence for a role in growth and salt resistance of a plasma membrane H^+ -ATPase in the root endodermis [J]. *Plant Journal*, 2001, 27(3): 191-201.
- [24] CHEN Z, POTTOSIN II, CUIN T A, et al. Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in salt-stressed barley [J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(4): 1714-1725.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 黄力行)