

胡杨(*Populus euphratica* Oliv)的耐盐性

张霞 曾幼玲 李金耀 张富春*

新疆大学生命科学与技术学院分子生物学重点实验室, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046

Salt Tolerance in *Populus euphratica* Oliv

ZHANG Xia, ZENG You-Ling, LI Jin-Yao, ZHANG Fu-Chun*

Key Laboratory of Molecular Biology, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, Urumqi 830046, China

提要 文章对胡杨耐盐性的研究进展进行了介绍。

关键词 胡杨; 耐盐性

植物耐盐性的研究主要集中在一年生草本植物, 如拟南芥、盐芥和许多农作物等, 而对多年生木本植物的研究甚少。胡杨(*Populus euphratica* Oliv)是我国西北干旱荒漠盐碱地和戈壁地带能形成森林的唯一高大乔木树种, 其适应性极强, 耐盐碱、水湿, 抗干旱、风沙(潘晓玲等2001; 孙雪新和唐向阳1991)。近年来, 胡杨特有的耐盐性引起人们的广泛关注。其研究主要集中在胡杨悬浮细胞或植株对盐胁迫的生理响应(如对不同离子的盐耐受能力的检测, 离子在不同的组织、器官及细胞内的分布研究, 一些渗透物质、可溶性蛋白的含量及盐胁迫下某些激素水平的测定以及其形态学上对盐胁迫的适应等)及从分子生物学角度(如部分盐相关基因或EST序列的克隆)探讨其耐盐机制等, 本文对这方面的研究进展作一介绍。

1 胡杨的耐盐生理

1.1 胡杨细胞的耐盐性 胡杨以其高度抗旱耐盐性, 能在极端环境中生长, 并能自然成林的特性著名。Gu等(2004b)用盐处理胡杨和毛白杨(*Populus tomentosa* Carr)的悬浮细胞的结果表明, 50 mmol·L⁻¹ NaCl处理的胡杨细胞生长率可提高52.9%, 同时胡杨细胞内可溶性蛋白含量也提高16%, 说明低浓度盐加速胡杨细胞的生长; 而经50 mmol·L⁻¹ NaCl处理的毛白杨细胞生长则受到严重抑制。这些表明在细胞水平上, 胡杨细胞比毛白杨具有更高的耐盐能力。

Chen等(2000)用X射线微区分析技术研究盐胁迫下胡杨和毛白杨的悬浮细胞中离子分布的结果

表明, 胡杨细胞壁中的Na⁺/Cl⁻约为1, 而细胞质和液泡中的Na⁺/Cl⁻明显小于1, 这暗示Cl⁻和Na⁺对胡杨细胞的胁迫可能采取了不同的机制: 质膜可能存在限制Na⁺进入细胞或将Na⁺排出胞质的选择特异性高的离子运输载体; 而Cl⁻则可能是通过离子通道进入胞质和区隔化液泡中, 但对此还需要进一步研究确定。另外, 在137 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫下, 胡杨细胞质中Na⁺和Cl⁻的浓度远低于毛白杨, 而且在NaCl浓度低于223 mmol·L⁻¹的胁迫下, 胡杨细胞质中盐离子浓度始终比细胞壁中的低。这表明胡杨的细胞质膜具有较强的限制NaCl离子进入细胞或Na⁺外排能力, 因为根部盐离子进入木质部径向运输之前, 有凯氏带的存在, 其必须穿过内皮层细胞的质膜, 因而质膜可较大程度地限制其的径向运输, 研究还发现, 当溶液中NaCl浓度高于223 mmol·L⁻¹时, 胡杨胞质中的盐离子明显增加, 说明质膜排盐的能力有限。而当NaCl浓度超过309 mmol·L⁻¹时, 胡杨液泡中的盐离子也明显增加; 而浓度低于309 mmol·L⁻¹时, 液泡内盐离子无明显变化, 这一方面表明胡杨细胞中有明显的离子区隔化, 同时也暗示胡杨细胞质膜的排盐与液泡的盐区隔化存在某种协调性。目前, 已在拟南芥中发现位于质膜上的Na⁺/H⁺反

收稿 2006-08-07 修定 2006-11-24

资助 国家自然科学基金(30460015)、教育部科学技术研究重点项目(205178)和新疆高校创新研究群体基金(XJEDU2004G02)。

*通讯作者(E-mail: zfcxju@xju.edu.cn, Tel: 0991-8583517)。

向运输载体 AtSOS1 与位于液泡膜上的 Na^+/H^+ 反向运输载体 AtNHX1 存在协调关系, 而两者在盐胁迫下分别负责将胞内多余的 Na^+ 泵出胞外和区隔化到液泡中 (Qiu 等 2004)。

由于胡杨悬浮细胞毕竟是脱分化的细胞, 所以对于胡杨植株而言, 其体内的不同组织和细胞可能行使不同的生理功能, 但在盐胁迫下, 这些不同组织细胞是如何协调来适应外部逆境胁迫的呢? 这是一个值得研究的课题。

1.2 盐胁迫下离子在胡杨组织细胞中的分布 陈少良等 (2002) 比较盐胁迫下不同杨树的营养状况时观察到, 胡杨比其它杨树细胞能保持较高水平的 K^+ 和 Ca^{2+} 浓度, 这表明胡杨在盐胁迫条件下能吸收营养元素以维持较好的营养状况, 这可能是其抗盐性强的原因之一。

此外, Chen 等 (2002a) 也发现, 胡杨木质部的蒸腾流离子含量比其他杨树较少, 其原因可能是胡杨根部有较强的限制离子进入木质部进行径向运输到茎部的能力。他们用 X 射线微区分析技术和原子吸收光谱进一步比较盐胁迫下不同杨树组织中盐离子分布的结果表明, 胡杨根部细胞可将 Cl^- 区隔化到根皮层细胞的液泡中, 通过限制 Na^+ 进入原生质体而限制其进入木质部, 从而减少盐离子径向运输到茎上部分, 这可能与胡杨根部凯氏带和皮层的细胞膜特异性吸收离子载体有关。Chen 等 (2000) 观察胡杨悬浮细胞中离子分布时, 也曾见到了同样的现象, 这表明胡杨细胞对 Cl^- 和 Na^+ 的不同应答反应具有普遍性。此现象可能与不同离子对胡杨细胞造成的不同危害程度有关。Maas (1993) 报道, 相对于 Na^+ 来说, 木本植物对 Cl^- 更加敏感, 但胡杨悬浮细胞以不同离子的盐作胁迫处理时, 钠盐对其净光合速率和蒸腾速率的抑制作用高于等渗的氯盐 (Chen 等 2003)。这可能是钠盐中的阴离子对胡杨产生的毒害大于 Na^+ 或氯盐中的阳离子, 也可能是 Na^+ 对胡杨的毒害大于 Cl^- , 其间机制还需进一步研究。

1.3 盐胁迫与胡杨体内激素的关系 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 一直被认为与植物抗逆性有关联, 植物在受到各种逆境胁迫 (如干旱、冷、盐胁迫) 时均可诱导 ABA 表达, 并进一步诱导其下游应答因子, 引起植物对逆境产生应答 (Koornneef 等

1998; Leung 和 Giraudat 1998)。在盐胁迫下, ABA 与气孔开闭有关, 许多受盐胁迫诱导的基因也受 ABA 诱导而表达, 目前已发现 ABA 应答元件 (如 ABRE) 的存在 (Narusaka 等 2003)。

Chen 等 (2003) 在检测渗透胁迫和盐胁迫下一年生胡杨幼苗的木质部汁液中 ABA 含量变化时发现, 2 种胁迫均可引起 ABA 含量上调, 但变化形式不同, 木质部汁液中 ABA 的浓度在聚乙二醇 (PEG) 处理后 1 h 达到峰值, 之后开始下降, 降到未受胁迫胡杨的水平后又逐渐回升。盐处理苗木的 ABA 含量也是在处理开始后就迅速升高, 但之后 ABA 水平明显高于 PEG 处理的植株。其原因可能是盐处理开始后 ABA 的迅速升高主要是渗透胁迫的作用, 而此后离子胁迫 (Na^+ 和 Cl^-) 起作用。相对于氯盐来说, 钠盐作用下的木质部中积累的 ABA 和盐离子 (如 K^+ 、 Ca^{2+}) 多一些, 这在某种程度上也表明胡杨耐受钠盐与氯盐的机制不同。此外, 胡杨比其它种杨树更能够迅速上调 ABA 的含量 (Chen 等 2002b)。而王瑞刚等 (2005) 认为胡杨比起其它杨树来说, 在盐胁迫初始阶段就大幅度上调超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性, 以避免活性氧对膜的伤害。这些变化可部分解释胡杨比其它杨树更加耐盐的原因。

茉莉酸类化合物, 如茉莉酸 (jasmonate acid, JA)、茉莉酸甲酯 (methyl-jasmonate, MJ) 及其它衍生物, 被认为也是一种植物激素类物质。自发现以来, 就引起广泛关注, 目前已发现其具有多种生理功能, 如促进花粉发育 (甘立军等 2004), 促进果实成熟和叶片衰老 (Creelman 和 Mullet 1997) 等。此外, 植物在受到生物胁迫 [如昆虫吃咬和真菌侵害 (Creelman 和 Mullet 1997)] 以及非生物胁迫 [如机械伤害 (张可文等 2005)] 和渗透胁迫 (Kramell 等 2000) 时, 植株体内内源的茉莉酸类化合物含量均升高。

袁书艳等 (2002) 以胡杨悬浮培养细胞为材料, 研究 JA 在细胞抗盐性中作用的结果表明, 经 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 3 d 的部分胡杨细胞发生质壁分离; 而在 NaCl 处理的同时加入 $10^{-3} \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ JA, 则鲜有细胞发生质壁分离, 说明 JA 在一定程度上可以缓解 NaCl 对胡杨细胞造成的渗透胁迫。但目前为止, 尚未有盐胁迫下茉莉酸类化合物在胡杨

细胞及组织中变化的报道。

1.4 胡杨对盐胁迫的形态适应 胡杨的一大显著特点是叶呈多种形态变化。幼苗、幼树和成年树下部萌生的叶片常呈线状披针形、狭披针形或披针形；成年树不仅有披针形叶片，而且有卵状菱形、卵圆形、锯齿卵圆形或肾形等形状的叶片，因此胡杨又名异叶杨(苏培玺等2003)。

杨树德等(2004)在比较胡杨宽卵形叶和披针形叶的不同组织和细胞中离子含量时观察到，宽卵形叶的韧皮部薄壁细胞中 Na^+ 含量比披针形的叶低，而 K^+ 则相反，说明宽卵形叶外排 Na^+ 的能力弱于披针形叶。他们比较2种叶片的木质部导管中 Na^+/K^+ 相对含量的结果也表明，运往宽卵形叶的 Na^+ 较多，这暗示宽卵形叶可能具有更强的 Na^+ 区隔化作用。同时，宽卵形叶中对建立跨液泡膜质子电化学势起主要作用的 H^+ -ATP酶活性比披针形叶中的高15.47%，这从酶学角度表明宽卵形液泡似乎有更强的 Na^+ 区隔化能力。而他们观测盐胁迫下天然胡杨宽卵形叶和披针形叶的超微结构时也发现，宽卵形叶比披针形叶的肉质化程度高，角质层厚度大，类囊体结构的有序度降低，结构模糊，叶绿体中淀粉含量低，油滴含量高，液泡中的膜状物质较多。这些结果都说明胡杨宽卵形叶比披针形叶具有更强的抵抗逆境的能力。此外，宽卵形叶还具有耐盐相关的结构，如有较多的粘液细胞，维管束薄壁细胞中有较高含量的泡状物质。粘液细胞是在荒漠植物中广泛分布的一种细胞，对抗旱和抗热有一定作用；维管束薄壁细胞中的泡状物质，可能源自质膜，起连接细胞之间共质体运输的作用，可避免其与细胞质的接触，从而加快盐离子的运输速率(杨树德等2005)。这种泡状结构在盐生植物花花柴(*Karelinia caspica*)根的薄壁细胞(贾磊和安黎哲2004)和高碱蓬(*Suaeda altissima*) (Kurkova等2002)中也观察到。在盐胁迫下，胡杨叶还会出现肉质化现象，通过增加细胞的数目和体积来达到稀释盐分的作用(Ottow等2005a)。这种现象在盐胁迫下的盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)幼苗中也观察到(綦翠华等2005)。

与典型的 C_4 植物玉米和 C_3 植物小麦相比，胡杨的宽卵形和披针形叶片中的Rubisco/PEPC比值、光呼吸速率和 ^{13}C 值均处于 C_3 植物的范围之

内，表明胡杨的2种异形叶的碳同化途径接近 C_3 途径。但与披针形叶相比，胡杨宽卵形叶的Rubisco/PEPC值和光呼吸速率较低，而水分利用效率则较高，且维管束鞘细胞中含有较多的线粒体，部分线粒体分布于细胞壁和叶绿体之间，这些均符合 C_3 - C_4 中间型植物的结构特点。干旱、高温、高光辐射、高盐碱度有利于 C_4 植物的演替。而宽卵形叶和披针形叶除了发育时间不同之外，在同一植株中的微环境也不同。宽卵形叶位于枝的顶端，受到较强盐离子、干旱、高温、高光辐射胁迫(杨树德等2005)。胡杨通过不同结构的叶来适应不同程度的胁迫，也可能是胡杨优于其它树种而能在荒漠地带生存至今的原因之一。

另外，谷瑞升等(1999)观察到，胡杨在组织和结构上与毛白杨有许多差异。胡杨根顶部有发达的表皮、外皮层、内皮层和中柱鞘，根毛较多，且着生部位较靠近根端，茎表皮和表皮下厚壁组织发达，叶中多为栅栏组织，输导组织不发达。这些结构与胡杨组织耐受盐胁迫，包括胁迫条件下水分和营养的吸收、拒吸盐分和减少盐分向叶中运输都密切相关。

2 胡杨耐盐性的分子生物学

迄今为止，从分子生物学角度研究胡杨的耐盐机制较少。但随着分子生物学的迅速发展，为基因的筛选和分离提供了多种有效的手段，如抑制消减杂交技术、转座子示踪法、差异显示PCR技术、全长cDNA文库的构建技术和双向SDS技术等，其中一些技术已用于胡杨盐胁迫相关基因的克隆或蛋白的获得。白根本等(2000)比较盐胁迫时叶蛋白的变化时，发现1% NaCl可诱导分子量为91.0、55.4和46.4 kDa 3条蛋白谱带的产生，同时抑制分子量为52.0、48.5和25.8 kDa 3条蛋白谱带的表达。此外，他们采用差式显示RT-PCR技术筛选获得了9个盐诱导基因片段和2个盐抑制基因片段。而Gu等(2004a)采用盐胁迫处理与盐胁迫后恢复若干小时后的基因芯片杂交，对用抑制消减杂交分离出的315个cDNA作了进一步筛选，并确定了一些受盐胁迫的上调基因，如镁离子运输体类似蛋白(magnesium transporter-like protein)基因、突触融合类似蛋白(syntaxin-like protein)基因、种子吸涨蛋白(seed imbibition

protein)基因和质膜内在蛋白(plasma membrane intrinsic protein)基因; 以及一些代谢调节蛋白基因, 如细胞色素P450 (cytochrome P450)基因、锌指蛋白(zinc finger protein)基因、氨基转移酶(aminotransferase)基因等。同时, 一些受盐胁迫下调的基因也已确定, 如蔗糖合成酶(sucrose synthase)基因、钙调素(calmodulin)基因和Pop3肽基因等, 这些蛋白质基因在植物受盐胁迫后, 恢复若干小时又表现出转录水平上的上升现象; 一些未知基因也已检测出。此外, 一些离子运输载体的基因, 如 Na^+/H^+ 反向运输载体(Na^+/H^+ antiporter) *PeNHX1*和*PeNhaD1* (Ottow等2005b)、*PeNHX2* (张霞等2006)、*PeSOS1* (Genbank 登录号DQ517530)也相继克隆出来, 但这些基因的生理学功能尚待进一步研究。

3 结语

总体来讲, 胡杨的耐盐特性表现在几个方面: (1)对于不同的离子采取不同的措施: 如将氯离子区隔化在液泡内, 而将钠离子积累在非原生质体中; (2)在根中通过皮层细胞将部分盐离子阻滞在木质部外, 从而减少盐离子的径向运输; (3)比起其它杨树, 胡杨更能够灵敏地感受盐胁迫, 并快速地作出相应应答; (4)胡杨的变态叶能通过不同的形态、结构和生理变化来适应不同的微环境以及各发育时期的不同环境, 因而胡杨比其它杨树更能适应环境的变化。

迄今, 胡杨在盐胁迫下所表现出来的种种生理生化和形态的变化尚未从分子生物学角度加以研究, 如使胡杨能快速感受盐胁迫的感应蛋白, 将氯离子区隔化在液泡内的离子运输载体或离子通道蛋白等, 其主要原因是胡杨作为木本植物, 基因背景不清楚, 且个体寿命长, 转向生殖生长之前需要一段较长时间的营养生长, 这使得胡杨的研究周期就比较长。目前虽然胡杨的悬浮细胞体系已建立, 但其体细胞再生体系的建立还未见报道, 但可以通过拟南芥和烟草等生长周期较短的模式植物或是其悬浮培养细胞对胡杨与盐胁迫相关的基因及顺式调控元件进行初步的分子生物学研究, 并对同属而不耐盐的杨树或其它木本的经济树种进行转基因以期提高树木的耐盐性, 这些对有效提高树木绿化面积和经济效益来说, 无疑是

一个值得考虑的途径。此外, 作为木本植物模式植物的毛白杨, 其基因组测序已完成(<http://genome.jgi-psf.org/cgi-bin/runBlast?db=Poptr1>), 这对研究胡杨来说, 无疑是一种很好的分子手段, 建议加以采用。

参考文献

- 白根本, 王沙生, 沈昕, 李金克(2000). 用蛋白电泳分析方法探讨胡杨远缘杂种鉴定及其抗盐性. 北京林业大学学报, 22 (3): 5~7
- 陈少良, 李金克, 尹伟伦, 王沙生, Eberhard F, Andrea P, Aloys H (2002). 盐胁迫条件下杨树组织及细胞中钾、钙、镁的变化. 北京林业大学学报, 24 (5/6): 84~88
- 甘立军, 夏凯, 周燮(2004). 茉莉酸对拟南芥花粉育性的调控. 植物生理学通讯, 40 (3): 269~274
- 谷瑞升, 蒋湘宁, 郭仲琛(1999). 胡杨细胞和组织结构与其耐盐性关系的研究. 植物学报, 41 (6): 576~579
- 贾磊, 安黎哲(2004). 花花柴脱盐能力及脱盐结构研究. 西北植物学报, 24 (3): 510~515
- 潘晓玲, 张远东, 初雨, 韦如意(2001). 塔里木河岸林群落的多元分析与环境解析. 西北植物学报, 21 (2): 247~251
- 綦翠华, 韩宁, 王宝山(2005). 不同盐处理对盐地碱蓬幼苗肉质化的影响. 植物学通报, 22 (2): 175~182
- 苏培玺, 张立新, 杜明武, 毕玉蓉, 赵爱芬, 刘新民(2003). 胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率及其对加富 CO_2 的响应. 植物生态学报, 27 (1): 34~40
- 孙雪新, 唐向阳(1991). 胡杨天然群体过氧化物酶同工酶遗传变异初探. 中国沙漠, 11 (1): 30~35
- 王瑞刚, 陈少良, 刘力源, 郝志勇, 翁海娇, 李鹤, 杨爽, 段杉(2005). 盐胁迫下3种杨树的抗氧化能力与耐盐性研究. 北京林业大学学报, 27 (3): 46~52
- 杨树德, 陈国仓, 张承烈, 陈珈, 王学臣(2004). 胡杨披针形叶与宽卵形叶的渗透调节能力的差异. 西北植物学报, 24 (9): 1583~1588
- 杨树德, 郑文菊, 陈国仓, 张承烈, 陈珈, 王学臣(2005). 胡杨披针形叶与宽卵形叶的超微结构与光合特性的差异. 西北植物学报, 25 (1): 14~21
- 袁书艳, 胡青, 陈雪梅, 李悦, 蒋湘宁(2002). 茉莉酸在胡杨细胞耐盐性中的作用. 北京林业大学学报, 24 (3): 66~69
- 张可文, 安钰, 胡增辉, 杨迪, 沈应柏(2005). 脂氧合酶、脱落酸与茉莉酸在合作杨损伤信号传递中的相互关系. 林业科学研究, 18 (3): 300~304
- 张霞, 曾幼玲, 李金耀, 赵干, 张富春(2006). 胡杨 Na^+/H^+ 反向运输载体(*PeNHX2*)基因的克隆与序列分析. 生物技术, 16 (3): 9~13
- Chen SL, Fritz E, Wang SS, Hüttermann A, Liu QL, Jiang XN (2000). Cellular distribution of ions in salt-stressed cells of *Populus euphratica* and *P. tomentosa*. For Stu China, 2 (2): 8~16
- Chen SL, Li JK, Fritz E, Wang SS, Hüttermann A (2002a). Sodium and chloride distribution in roots and transport in three poplar genotypes under increasing NaCl stress. For Ecol Manag,

- 168: 217~230
- Chen SL, Li JK, Wang TH, Wang SS, Polle A, Hüttermann A (2002b). Osmotic stress and ion-specific effects on xylem abscisic acid and the relevance to salinity tolerance in poplar. *J Plant Growth Regul*, 21: 224~233
- Chen SL, Li JK, Wang TH, Wang SS, Polle A, Hüttermann A (2003). Gas exchange, xylem ions and abscisic acid response to Na⁺-salts and Cl⁻-salts in *Populus euphratica*. *Acta Bot Sin*, 45 (5): 561~566
- Creelman RA, Mullet JE (1997). Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48: 355~381
- Gu RS, Fonseca S, Puskás LG, Jr Hackler LH, Zvara A, Dudits D, Pais MS (2004a). Transcript identification and profiling during salt stress and recovery of *Populus euphratica*. *Tree Physiol*, 24: 265~276
- Gu RS, Liu QL, Pei D, Jiang XN (2004b). Understanding saline and osmotic tolerance of *Populus euphratica* suspended cells. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 78: 261~265
- Koornneef M, Leon-Kloosterziel KM, Schwartz SH, Zeevaart JAD (1998). The genetic and molecular dissection of abscisic acid biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 36: 83~89
- Kramell R, Miersch O, Atzoru R, Parthier B, Wasternack C (2000). Octadecanoid-derived alteration of gene expression and the "oxylipin signature" in stressed barley leaves. Implications for different signaling pathways. *Plant Physiol*, 123: 177~188
- Kurkova EB, Myasoedov NA, Kotov AA, Kotova LM, Lun'kov RV, Shamsutdinov NZ, Balnokin YV (2002). Specific structure of root cells of the salt-accumulating halophyte *Suaeda altissima* L. *Doklady Biol Sci*, 387: 573~576
- Leung J, Giraudat J (1998). Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 49: 199~222
- Mass EV (1993). Salinity and citriculture. *Tree Physiol*, 12: 195~216
- Narusaka Y, Nakashima K, Shinwar ZK, Sakuma Y, Furihata T, Abe H, Narusaka M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2003). Interaction between two *cis*-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of *Arabidopsis rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stress. *Plant J*, 34 (2): 137~148
- Ottow EA, Brinker M, Teichmann T, Fritz E, Kaiser W, Brosché M, Kangasjärvi J, Jiang XN, Polle A (2005a). *Populus euphratica* displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress. *Plant Physiol*, 139: 1762~1772
- Ottow EA, Polle A, Brosché M, Kangasjärvi J, Dibrov P, Zörb C, Teichmann T (2005b). Molecular characterization of *PeNhaD1*: the first member of the NhaD Na⁺/H⁺ antiporter family of plant origin. *Plant Mol Biol*, 58: 75~88
- Qiu QS, Guo Y, Quintero FJ, Pardo JM, Schumaker KS, Zhu JK (2004). Regulation of vacuolar Na⁺/H⁺ exchange in *Arabidopsis thaliana* by the salt-overly-sensitive (SOS) pathway. *J Biol Chem*, 279 (1): 207~215