

网络出版时间:2014-07-30 16:13

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.09.027

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/doi/10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.09.027.html

# 补血草属植物资源的耐盐性研究进展

王琳珊,马 丽,吴文龙,李维林

(江苏省中国科学院 植物研究所,江苏 南京 210014)

**[摘 要]** 补血草属(*Limonium* Mill.)植物能有效适应高盐环境,广泛分布于典型的草原群落、沙质草原和内陆盐碱地上。文章对近年来研究较多的几种白花丹科补血草属植物(中华补血草、黄花补血草、大叶补血草和二色补血草)在形态、生理特征以及分子机制等方面的耐盐性研究进展进行了综述,同时比较了补血草属植物间的耐盐性研究情况,最后对补血草属植物今后的研究方向进行了展望。

**[关键词]** 补血草属;耐盐性;泌盐盐生植物;盐腺

**[中图分类号]** Q948.113

**[文献标志码]** A

**[文章编号]** 1671-9387(2014)09-0176-08

## Research progress on salt-tolerance of *Limonium* Mill. resources

WANG Lin-shan, MA Li, WU Wen-long, LI Wei-lin

(Institute of Botany, Jiangsu and Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 210014, China)

**Abstract:** *Limonium* Mill., widely distributed in typical steppe communities, sandy grasslands and inland saline lands, can easily adapt to high salt habitats. In this paper, the researches on salt-tolerance of *Limonium sinense*, *Limonium aureum*, *Limonium gmelinii* and *Limonium bicolor* were reviewed from the perspective of morphology, physiological feature and molecular mechanisms. Comparison of salt-tolerances of different species was introduced as well. Finally, the directions for further researches were discussed.

**Key words:** *Limonium* Mill.; salt-tolerance; recretahalophyte; salt gland

盐害影响着植物体光合作用、蛋白质合成、能量和脂肪代谢等生长发育过程,是导致农作物减产的主要原因之一<sup>[1]</sup>。全世界盐渍土地面积约  $10^9 \text{ hm}^2$ ,在我国也存在着大片的盐碱地,仅沿海滩涂就多达  $6.7 \times 10^6 \text{ hm}^2$ <sup>[2-3]</sup>。因此,有关盐生植物耐盐机理的研究以及如何增强植物的抗盐性、提高作物在盐胁迫下的产量成为人们关注的焦点<sup>[3-5]</sup>。补血草属(*Limonium* Mill.)植物为白花丹科(Plumbaginaceae)多年生草本或亚灌木,植物体通过盐腺这一泌盐结构将多余的盐离子排出体外,从而控制体内的离子水平,以适应高盐环境<sup>[6]</sup>,因此其广泛分布于草原和内陆盐碱地上。据中国植物志记载,全世界补血

草属植物资源有 300 种,我国有 17~18 种,主要分布于西北、东北、华北、新疆、甘肃、内蒙古和宁夏等地<sup>[7]</sup>。

补血草属植物是一种优良的野生植物资源,可作为药用植物,具有补血、止血的功效<sup>[8]</sup>;同时,因其花色艳丽、花期长而具有很高的观赏价值。研究此类植物的抗逆机理有利于推动抗逆植物资源的开发和利用。目前,对于该属植物的耐盐性研究多集中于叶片盐腺结构的显微观察、植株在不同盐浓度处理下的生理响应,以及耐盐相关基因的克隆与功能分析等方面。现对该属植物中研究较多的中华补血草(*Limonium sinense*)、黄花补血草(*Limonium au-*

**[收稿日期]** 2013-12-20

**[基金项目]** 江苏省科技基础设施建设计划项目(BM2011117)

**[作者简介]** 王琳珊(1986—),女,河北曲阳县人,在读博士,主要从事药用植物资源研究。E-mail:wanglinshanwls@163.com

**[通信作者]** 李维林(1966—),男,陕西洋县人,研究员,博士,博士生导师,主要从事药用植物资源和天然产物化学研究。  
E-mail:lwlcnb@mail.cnbg.net

reum)、大叶补血草(*Limonium gmelinii*)和二色补血草(*Limonium bicolor*)的耐盐性以及该属植物间的耐盐性比较研究结果进行了综述,以期为今后有关补血草属植物资源耐盐性的研究提供参考,并为该属植物资源的开发利用提供理论依据。

## 1 几种补血草属植物的耐盐性

### 1.1 中华补血草

中华补血草主要分布于我国的东北、华北及陕、甘、宁等地。喜生于沿海盐渍化的低洼湿地上,既可作为盐碱地指示植物,还可用来使盐土脱盐,改善盐地土壤结构,被誉为盐碱地改造的“先锋植物”;此外,其还具有祛湿、清热、止血等药用功效,还可作为插花材料,以供观赏。

2005年,郭善利<sup>[9]</sup>构建了中华补血草叶片的cDNA文库,其中耐胁迫调控基因的EST占EST总数的3.4%,为利用生物信息学分离与鉴定中华补血草中的耐盐基因提供了条件。2007年,丁烽<sup>[10]</sup>发现,适当浓度的NaCl和KCl处理可显著促进中华补血草盐腺的发育及泌盐能力,而过高浓度的NaCl和KCl处理会使盐腺的直径减小,但却显著促进了盐腺的泌盐能力。同年,李妍<sup>[11]</sup>分析了中华补血草K<sup>+</sup>通道基因、FLA基因和NKCC基因表达量随NaCl处理浓度和时间梯度的变化趋势,发现在100 mmol/L NaCl条件下植株生长最好,一些重要的有机渗透调节物质和酶对植株在盐胁迫环境下的生长起到了一定保护作用。2009年,李妍<sup>[12]</sup>研究了不同浓度的NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>及混合溶液对种子萌发的影响,结果表明,低浓度的单盐胁迫有利于补血草种子的萌发,盐胁迫对根长的抑制作用比对叶长明显。2008年,李维焕<sup>[13]</sup>采用RT-PCR和3'-RACE技术,克隆获得了中华补血草液泡膜Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白LsNHXs基因家族3个成员LsNHX1、LsNHX2和LsNHX3的保守区序列以及LsNHX2和LsNHX3的3'端特异序列,构建了植物基因RNAi沉默表达载体,并对中华补血草进行转化,获得了3个单基因和1个双基因的RNAi沉默表达植株,通过分析转基因植株和野生型植株的叶表面分泌物与叶组织内Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>的含量,发现中华补血草液泡膜Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运蛋白LsNHX1、LsNHX2和LsNHX3的作用机制不同。其中LsNHX2可能定位于小囊泡上,沉默表达后,区隔化的Na<sup>+</sup>含量降低,导致通过囊泡运输分泌的Na<sup>+</sup>含量降低;LsNHX1和LsNHX3可能定位于中

央大液泡上,主要负责Na<sup>+</sup>的区隔化,沉默表达后,液泡中区隔化的Na<sup>+</sup>含量降低,胞质中的Na<sup>+</sup>含量增加,刺激盐腺泌盐,导致叶片分泌物中Na<sup>+</sup>含量增加。2009年,王晓玲<sup>[14]</sup>利用显微切割技术(Laser microdissection, LMD),从撕取的下表皮上切取盐腺细胞,从中提取总RNA,经反转录后体外扩增出aRNA,用于构建中华补血草盐腺细胞特异性cDNA文库,并通过扫描电镜技术(Scanning electron microscopes, SEM)研究了盐腺的发育情况,发现经过盐处理的植株叶中盐腺数目比未经盐处理的多,但是二者的盐腺发育开始时间没有明显差别;在同一片叶上存在不同发育阶段的盐腺细胞,其发育时间远比气孔早。2011年,辛莎莎等<sup>[15]</sup>采用叶表皮印痕、扫描电镜以及石蜡切片法对叶片进行解剖,观察其成熟盐腺的结构、盐腺的发育特征及盐腺的密度,发现上表皮的盐腺密度比下表皮略小,成熟的盐腺由20个细胞构成,分别经历了单细胞时期、2细胞时期、4细胞时期、8细胞时期、16细胞时期和20细胞时期的不同发育阶段。2011年,刘瑜等<sup>[16]</sup>克隆得到包含完整开放阅读框的金属硫蛋白基因的cDNA序列,对其进行了序列分析和蛋白质预测,并利用半定量-PCR技术对该基因在盐胁迫下的表达模式进行了分析,结果表明,在30 g/L NaCl溶液处理下,随着盐处理时间的延长该基因的表达量逐渐升高,在盐处理48 h时表达量最高,之后其表达量出现下降。2012年,张莹等<sup>[17]</sup>对中华补血草Syntaxin基因进行了克隆。Syntaxin类蛋白通过广泛参与植物细胞中的膜泡运输过程,影响植物的细胞分裂、抗病、抗盐及植物的向重力性应答等众多生理过程<sup>[18-20]</sup>。同年,张侠等<sup>[21]</sup>用500 mmol/L NaCl对中华补血草进行处理,发现中华补血草在短时间NaCl处理时能依靠抗氧化酶系统及时清除活性氧,减少氧化损伤,维持生长。

### 1.2 黄花补血草

黄花补血草分布于中国呼伦贝尔沙地、浑善达克沙地、毛乌素沙地、乌兰布和沙漠、腾格里沙漠及甘肃河西走廊沙地、华北北部等地。黄花补血草金黄色膜质花萼长时间不落,在干旱的荒漠地区极为醒目。黄花补血草具有止痛、消炎和补血的功效,还可用来制作干花,是中国西北地区重要的野生植物资源。

2010年,岳延峰等<sup>[22]</sup>研究了NaCl、NaHCO<sub>3</sub>胁迫对黄花补血草生理生化特征的影响,认为黄花补血草抗NaCl胁迫的能力强于抗NaHCO<sub>3</sub>的能力。

2012 年,倪细炉等<sup>[23]</sup>利用扫描电镜和石蜡切片法对黄花补血草的叶片进行解剖学研究,发现其叶片上、下表皮有大量的盐腺分布,且下表皮的盐腺密度比上表皮大,盐腺周围有 7~9 个表皮细胞呈辐射状排列;成熟结构的盐腺由 12 个细胞构成,分别经历了单细胞时期、2 细胞时期、4 细胞时期、8 细胞时期和 12 细胞时期的不同发育阶段。同年,尤佳等<sup>[24]</sup>研究了不同浓度 NaCl 胁迫对黄花补血草种子萌发和幼苗生长产生的抑制效应及作用机制,结果表明,黄花补血草对低浓度的 NaCl 具有一定的耐受性,但高浓度 NaCl 降低了种子的萌发率,使幼苗根中  $H_2O_2$  浓度增加,抑制根尖伸长区细胞的伸长生长,对根、叶造成明显氧化损伤,从而抑制黄花补血草幼苗的生长。2013 年,尤佳等<sup>[25]</sup>研究了不同浓度 NaCl 处理下黄花补血草幼苗中渗透调节物、活性氧含量和抗氧化酶活性的变化,结果表明,黄花补血草在盐胁迫下可以通过积累渗透调节物和提高超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,使其具有较强的渗透调节能力和抗氧化能力,从而增强对盐环境的适应性。

### 1.3 大叶补血草

大叶补血草是新疆特有的泌盐盐生植物,其群落生境土壤多为草甸盐土。在长期的自然选择进化过程中,大叶补血草产生了适应特定盐碱条件的结构、基因和生理、生化机制。大叶补血草具有清热祛湿、止血散瘀和消炎等功效;另外因其花朵密集,可做切花观赏用。

2009 年,周玲玲等<sup>[26]</sup>得到了大叶补血草  $Na^+/H^+$  逆向运输蛋白基因 *LgNHX1* 的 cDNA 序列,氨基酸同源性分析表明,大叶补血草 *LgNHX1* 与北滨藜、小麦、盐角草和拟南芥液泡型  $Na^+/H^+$  逆向运输蛋白的一致性分别为 82.62%,82.01%,80.64% 和 75.86%;预测分析表明,*LgNHX1* 具有 11~12 个跨膜结构区域;系统发育分析表明,该蛋白与液泡型  $Na^+/H^+$  逆向转运蛋白的亲缘关系较近,与质膜型  $Na^+/H^+$  逆向转运蛋白亲缘关系较远。同年,宋晓丽<sup>[27]</sup>用 RT-PCR 的方法克隆了大叶补血草 *LgNHX1* 的编码区,并将其转入烟草、番茄,经不定芽诱导、生根培养,获得了转基因烟草和番茄植株,并通过试验证明,在相同浓度 NaCl 胁迫下,转基因烟草的叶绿素含量较未转基因烟草高,而丙二醛含量和细胞膜透性较未转基因烟草低,说明 *LgNHX1* 基因的转入在一定程度上提高了烟草的耐盐性。周玲玲等<sup>[28]</sup>用 RT-PCR 及 RACE 方法分离出大叶补

血草  $Na^+/H^+$  逆向转运蛋白基因 *LgSOS1* 的 cDNA 序列,氨基酸同源性分析表明,大叶补血草 *LgSOS1* 与冰叶午时花、沙拐枣、番茄、盐芥和拟南芥质膜型  $Na^+/H^+$  逆向转运蛋白的一致性分别为 69.02%,64.42%,61.96%,60.12% 和 59.62%。2010 年,马苏勇等<sup>[29]</sup>克隆了大叶补血草质膜型  $Na^+/H^+$  逆向转运蛋白基因 *SOS1*,并将其成功整合至番茄的基因组中。

### 1.4 二色补血草

二色补血草广泛分布于内蒙古、陕西、山西、河北、山东、河南、江苏等多个省份,常见于海拔 500~2 000 m 的海滨碱滩和草地沙丘,可作为干旱、盐碱地区优良的绿化地被植物。二色补血草具补血益气 and 止血散瘀的药用功效,并因其花萼宿存,可以长期保持美丽的花色与花型而适宜作为观赏花卉。

早在 1986 年,赵可夫等<sup>[30]</sup>就用石蜡切片法观察到二色补血草叶片上的盐腺由 16 个细胞组成,呈辐射状排列成 4 层,每层 4 个细胞,由内向外依次是分泌细胞、毗连细胞和 2 层杯状细胞,盐腺基部为 4 个较大的收集细胞。1994 年,陆静梅等<sup>[31]</sup>利用扫描电子显微技术,对二色补血草叶片上的盐腺解剖学特征进行研究,在表皮中发现了由 5~7 个大型基细胞和 2 个分泌细胞组成的花型盐腺,其多分布在下表皮细胞中,形大且排列较密。之后,在 1995 年,陆静梅等<sup>[32]</sup>发现,二色补血草靠盐腺的泌盐孔和基细胞破碎释盐,表明二色补血草具有较高级的双重泌盐结构。2008 年,张伟玉等<sup>[33]</sup>观察发现,二色补血草的大型圆形盐腺是由 4 个大型基细胞和 4 个较小分泌细胞组成的。

2004 年,孙明霞<sup>[34]</sup>对二色补血草渗透调节的特点及机制进行了研究,发现在 100 mmol/L NaCl 处理下二色补血草生长最好,渗透调节物质的积累以无机离子为主;对叶片中各种细胞做 X-ray 微区分析,各种盐腺细胞中的  $Na^+$ 、 $Cl^-$  含量都高于表皮和叶肉细胞,尤其是分泌细胞和收集细胞中的  $Na^+$ 、 $Cl^-$  含量更加突出,在叶肉细胞中  $Na^+$ 、 $Cl^-$  含量最低,由于离子区域化的作用,使得同一细胞内液泡中的  $Na^+$ 、 $Cl^-$  含量明显高于细胞质。2006 年,鲁丽丽等<sup>[35]</sup>发现,外源谷胱甘肽(GSH)可以明显提高二色补血草活性氧清除系统中 SOD、APX、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽还原酶(GR)的活性以及抗坏血酸(ASA)和 GSH 的含量,降低 MDA 和  $O_2^-$  的含量,从而降低了细胞膜脂过氧化水平,缓解盐胁迫对细胞膜的伤害。2009 年,于德花<sup>[36]</sup>通过试验确定了二

色补血草种子萌发时 NaCl 胁迫的适宜值、临界值、极限值分别是 4.9、13.0 和 21.1 g/L;盆栽试验结果表明,植株在质量浓度小于 2.0 g/L NaCl 胁迫下只表现出生长量降低,而当 NaCl 质量浓度达到 24.0 g/L 时,多数植株濒临死亡;不同盐含量土壤的种植试验结果表明,在自然条件下,成株耐盐临界值为 17~18 g/kg。同年,刘玉艳等<sup>[37]</sup>用不同浓度的 NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 及二者质量比为 1:1 的混合盐对二色补血草种子萌发过程进行胁迫,结果发现,3 种盐对种子萌发的抑制作用强度依次为 NaCl>混合盐>Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>;将盐处理后不萌发的种子转入蒸馏水后进行重新萌发试验,结果表明,盐胁迫主要是通过渗透效应,抑制种子中蛋白质和总糖的分解,进而延缓或抑制了种子的萌发。2010 年,丁烽<sup>[38]</sup>首次对二色补血草叶片单个盐腺的泌盐速率进行测定,揭示了 Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> 逆向转运蛋白、Na<sup>+</sup>:K<sup>+</sup>:Cl<sup>-</sup> 共转运体和 Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase 共同参与了盐腺的泌盐过程,并推测在盐腺的泌盐过程中,Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase 可能发挥了重要作用;同时证明了二色补血草叶片盐腺周围的表皮细胞是一类对离子分泌具有极性的特殊表皮细胞而并非盐囊泡;此外还发现,Ca<sup>2+</sup> 在二色补血草叶片盐腺的发育以及泌盐过程中有重要作用。2011 年,林莺等<sup>[39]</sup>在研究盐胁迫对二色补血草根系活力的影响时发现,二色补血草根系对盐胁迫有一定的应激能力,在低浓度盐胁迫下能够保持较高的活力,但随着盐胁迫程度的加剧,根系活力下降。

近年来,有关二色补血草耐盐相关基因的克隆工作也在不断进行中。2008 年,马辉<sup>[40]</sup>建立了 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下二色补血草的 cDNA 文库,并对文库中的克隆进行序列测定,共筛选到 2 358 个高质量的 EST 序列,建立了二色补血草 ESTs 数据库,其中 1 418 条 EST 序列与已知基因序列高度同源;应用 cDNA 芯片技术研究了 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下二色补血草的基因的表达,共获得 146 个差异表达的基因;从文库中克隆出液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase c 亚基 VHA-c 基因全长序列,通过分析 VHA-c 基因在盐胁迫下表达情况变化,确定了该基因为耐盐相关基因,并将此基因转化烟草,获得转基因株系,发现转基因植株的耐盐性较对照明显提高。之后,蒋丽丽等<sup>[41]</sup>进一步研究了 NaCl、NaHCO<sub>3</sub> 和 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫不同时间下二色补血草 *LbVHA-c* 基因的表达模式,结果表明,NaCl 可强烈诱导二色补血草叶片组织中该基因的表达,但该基因在根部的表达变化不

明显;NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下 *LbVHA-c* 基因在根部组织的表达受到了抑制;Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫 24 h 时 *LbVHA-c* 基因在根部和叶片组织中的表达都受到了强烈抑制,随后在根部和叶片组织的表达量逐步升高。2009 年,班巧英<sup>[42]</sup>克隆了二色补血草 *LbDREB* 全长 cDNA 序列,采用 RT-PCR 检测 *LbDREB* 在各种非生物胁迫下的组织表达特异性,结果表明,*LbDREB* 基因能对多种非生物胁迫做出响应,其中 NaCl、KCl、Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>、NaHCO<sub>3</sub>、低温、PEG 能够诱导该基因的表达,而 CuSO<sub>4</sub>、CdCl 等胁迫则抑制了 *LbDREB* 基因的表达;将此基因转入酵母和烟草中,与非转化的对照相比,被转化的酵母和烟草对盐胁迫的抵抗能力均有所提高。2008 年,张大伟等<sup>[43]</sup>从 400 mmol/L NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下的二色补血草叶片 cDNA 文库中分离出 1 个硫氧还蛋白(*Trx*)基因全长 cDNA 序列,NaCl 可诱导 *Trx* 基因在二色补血草叶中表达,而聚乙二醇和低温处理则抑制 *Trx* 在二色补血草根和叶中的表达。之后,张大伟<sup>[44]</sup>克隆了二色补血草 *LbGRP* 基因的全长 cDNA 序列,并利用 RT-PCR 技术对 *LbGRP* 基因在二色补血草中的表达特性进行了研究,结果表明,冷胁迫诱导了 *LbGRP* 基因的表达,NaCl 胁迫抑制了 *LbGRP* 基因的表达;将 *LbGRP* 基因转入烟草基因组中,经盐胁迫后转基因株系的 POD、SOD、CAT 活性、脯氨酸和可溶性蛋白含量均较非转基因植物有所提高。由于 *LbGRP* 基因具有转录后调控作用,从而推测 *LbGRP* 基因可能通过调控增强抗氧化防御系统有关酶及脯氨酸含量,来提高植物对盐胁迫的耐受能力。同时,通过对无机离子含量的分析,表明转基因株系通过调控降低 Na<sup>+</sup> 的毒害,调节细胞的 Na<sup>+</sup> 与 K<sup>+</sup> 比率,维持了高 K<sup>+</sup>、低 Na<sup>+</sup> 的离子均衡,从而提高了植物对盐胁迫的耐受能力。说明 *LbGRP* 基因不同程度地提高了转基因烟草的抗逆能力,证实了调控基因 *LbGRP* 能提高植物抗盐胁迫的能力。潘妍等<sup>[45]</sup>将 *LbGRP* 基因克隆并转化到酿酒酵母 IN-VSc1 菌株中,发现被转化菌株在各种胁迫下的存活能力均有所提高。2010 年,刁桂萍<sup>[46]</sup>从二色补血草中克隆出了 1 条 GST 基因 (*LbGST*),该基因能够对盐、冷、碱、干旱等多种胁迫做出应答反应,亚细胞定位表明,*LbGST* 是一个定位于细胞核的蛋白;将 *LbGST* 基因转入酿酒酵母后,重组酵母对 NaCl、NaHCO<sub>3</sub>、低温、PEG、高温和紫外线均有较高的耐受性;将该基因转入烟草中,盐胁迫下多数转基因烟草的 GST、GPX、SOD、POD、CAT 活性以及脯氨酸

含量均高于非转基因烟草,而 MDA 含量比非转基因烟草低,同时 *LbGST* 基因的过量表达扰乱了转基因烟草对于  $K^+$  的吸收,从而有效地抑制了转基因烟草对  $Na^+$  的吸收,使得转基因烟草  $Na^+$  含量在盐胁迫条件下始终保持较低水平,这些结果说明,*LbGST* 基因的过量表达可能减少了过氧化反应以及膜受损程度,提高了一些与活性氧清除相关酶的活性,从而增强了植物的抗逆能力。2011 年,刁桂萍等<sup>[47]</sup> 在从 400 mmol/L  $NaHCO_3$  胁迫下建立的二色补血草叶片 cDNA 文库中,分离获得了一个编码硫氧还蛋白过氧化物酶的基因,并将其命名为 *LbTPx*;实时定量 PCR 结果表明,在不同的非生物胁迫条件下,*LbTPx* 基因的表达模式不同; $NaCl$  和  $CuSO_4$  胁迫均能诱导 *LbTPx* 基因在根和叶中表达; $ABA$ 、 $ZnCl_2$  和  $CdCl_2$  处理则只能诱导 *LbTPx* 基因在叶中表达,而抑制其在根中的表达。此外,*LbTPx* 基因在叶中的表达量明显高于根,说明该基因的表达具有一定组织特异性。

## 2 补血草属内不同种植物间耐盐性的比较

2006 年,周玲玲等<sup>[48]</sup> 利用扫描电镜技术对大叶补血草(*Limonium gmelinii*)、耳叶补血草(*Limonium otalepis*)、繁枝补血草(*Limonium myrianthum*)和簇枝补血草(*Limonium aureum*) 4 种补血草属植物的叶表面进行了观察,发现这 4 种植物的上、下表皮都分布有盐腺,且上表皮的盐腺密度大于下表皮,盐腺的基本结构相同,但 4 种植物的盐腺密度、大小以及盐腺与周围表皮细胞的位置等方面存在差异。同年,刘萍<sup>[49]</sup> 发现,大叶补血草和耳叶补血草对盐渍环境的忍耐特性有同有异,且这 2 种补血草种子都能在一定浓度盐胁迫条件下萌发;在抵抗盐分胁迫时,这 2 种补血草可发挥多种耐盐方式,从而提高了它们在恶劣的荒漠盐渍环境中的适应性。2007 年,周玲玲等<sup>[50]</sup> 利用叶片离析法和石蜡切片法研究了大叶补血草、耳叶补血草、繁枝补血草和簇枝补血草的叶片形态结构,发现这 4 种补血草的叶片结构适应特征存在异同;同时,对大叶补血草和耳叶补血草的营养器官结构及耐盐生理的适应性进行了研究,发现这 2 种补血草都属于典型的泌盐盐生植物,其盐腺是典型的多细胞盐腺。2007 年,王雁等<sup>[51]</sup> 用不同浓度  $NaCl$  处理二色补血草、大叶补血草和黄花补血草,发现大叶补血草和黄花补血草比二色补血草更耐盐。同年,张超强<sup>[52]</sup> 通过测定  $NaCl$  胁迫下

一些生理指标的变化,发现黄花补血草比大叶补血草更耐盐。

## 3 结 语

补血草属的植物是一类具有重要经济价值的、适应力极强的泌盐盐生植物,可作为药用植物,具有补血、止血的功效,同时还因其花色艳丽,花期长,具有不凋谢的干膜质花萼等而具有很高的观赏价值,并且在盐碱地绿化、改善环境方面有着重要的生态效应。目前,对于该属植物的研究,人们已经探明了其盐腺的形态构造及泌盐的过程和规律,一些耐盐相关基因也已从该属植物中被克隆出来。今后,对盐腺的泌盐机制、泌盐植物的耐盐机理及与泌盐功能有关的关键酶和关键调控因子的研究将会成为重点。

补血草属植物是优良的野生植物资源,研究其抗盐机理有利于推动抗逆植物资源的开发和利用,对保护和改善生态环境提供理论基础。在研究该属植物对盐渍生境适应机制的基础上,应进一步利用分子生物学手段,发掘该属植物作为泌盐盐生植物提供的特殊抗盐基因库,然后将这些基因转移到非抗盐农作物中,培育出抗盐的转基因作物新品种,这对盐碱地的利用意义重大。

## [参考文献]

[1] Vinocur B, Altman A. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: Achievements and limitations [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2005, 16: 123-132.

[2] 胡 忠, 曹 军, 庄东红. 耐盐性植物转基因工程的研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(2): 169-178.

Hu Z, Cao J, Zhuang D H. Advances in the study on transgenic plants for salt resistance [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2006, 14(2): 169-178. (in Chinese)

[3] Ueda A, Shi W M, Nakamura T, et al. Analysis of salt-inducible genes in barley roots by differential display [J]. Journal of Plant Research, 2002, 115: 119-130.

[4] Ward J M, Hirschi K D, Sze H. Plants pass the salt [J]. Trends Plant Sci, 2003, 8(5): 200-201.

[5] Bacilio M, Rodriguez H, Moreno M, et al. Mitigation of salt stress in wheat seedlings by a *gfp*-tagged *Azospirillum lipoferum* [J]. Biology and Fertility of Soils, 2004, 40: 188-193.

[6] Hill A E. Ion and water transport in *Limonium*: III. Time constants of the transport system [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1970, 196: 66-72.

[7] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 60 卷, 第一分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1987.

Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: To-

- mus 60 (1) [M]. Beijing: Science Press, 1987: 28-29. (in Chinese)
- [8] 汤新慧, 沈敏. 补血草属植物化学成分及药理作用研究进展 [J]. 时珍国医国药, 2007, 18(8): 1874-1876.  
Tang X H, Shen M. Research advancement of the chemical components and pharmacological action for the plants of *Limonium* Mill. [J]. Lishizhen Medicine and Materiamed ICA Research, 2007, 18(8): 1874-1876. (in Chinese)
- [9] 郭善利. 盐生植物(补血草与盐地碱蓬)耐盐基因的发掘及应用 [D]. 济南: 山东师范大学, 2005.  
Guo S L. Exploitation and application of salt-tolerant genes of halophyte *Limonium sinense* and *Suaeda salsa* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2005. (in Chinese)
- [10] 丁烽. NaCl 和 KCl 处理对中华补血草叶片盐腺发育及其泌盐速率的影响 [D]. 济南: 山东师范大学, 2007.  
Ding F. Effects of NaCl and KCl treatment on salt glands development and salt-secretion rate of the Leaves of *Limonium sinense* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2007. (in Chinese)
- [11] 李妍. 中华补血草(*Limonium sinense* Kuntze)盐诱导膜蛋白基因的克隆与表达 [D]. 济南: 山东师范大学, 2007.  
Li Y. Clone and expression of salt-induced membrane protein genes of *Limonium sinense* Kuntze [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2007. (in Chinese)
- [12] 李妍. 多种盐胁迫对中华补血草种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 北方园艺, 2009(5): 54-57.  
Li Y. Salt stress on seed germination and seedling growth of *Limonium sinense* (Grard) Kuntze [J]. Northern Horticulture, 2009(5): 54-57. (in Chinese)
- [13] 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 W H. Transformation of tobacco with *MCT* gene and the functional analysis of *LsNHXs* genes from *Limonium sinense* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2008. (in Chinese)
- [14] 王晓玲. 补血草盐腺细胞特异性 cDNA 文库构建 [D]. 济南: 山东师范大学, 2009.  
Wang X L. Construction of a salt gland specific cDNA library from *Limonium* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2009. (in Chinese)
- [15] 辛莎莎, 谭玲玲, 初庆刚. 中华补血草盐腺发育的解剖学研究 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(10): 1995-2000.  
Xin S S, Tan L L, Chu Q G. Developmental and anatomical studies of the salt gland in *Limonium sinense* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2011, 31(10): 1995-2000. (in Chinese)
- [16] 刘瑜, 陈世华, 尹海波, 等. 中华补血草金属硫蛋白基因的克隆及高盐处理下的表达模式分析 [J]. 烟台大学学报: 自然科学与工程版, 2011, 24(2): 121-125.  
Liu Y, Chen S H, Yin H B, et al. Cloning and analysis of metallothionein gene from *Limonium sinense* Kuntze [J]. Journal of Yantai University: Natural Science and Engineering Edition, 2011, 24(2): 121-125. (in Chinese)
- [17] 张莹, 陈世华, 韩会玲, 等. 中华补血草 *Syntaxin* 基因的克隆 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(6): 3245-3247.  
Zhang Y, Chen S H, Han H L, et al. Cloning of *Syntaxin* gene in *Limonium sinense* Kuntze [J]. Journal of Anhui Agri Sci, 2012, 40(6): 3245-3247. (in Chinese)
- [18] Morita M T, Tasaka M. Gravity sensing and signaling [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7: 712-718.
- [19] Leyman B, Geelen D, Quintero F J, et al. A tobacco syntaxin with a role in hormonal control of guard cell ion channels [J]. Science, 1999, 283: 537-540.
- [20] Collins N C, Hans T, Lipka V, et al. SNARE-protein-mediated disease resistance at the plant cell wall [J]. Nature, 2003, 425: 973-977.
- [21] 张侠, 尹海波, 陈世华, 等. NaCl 胁迫对中华补血草活性氧清除能力的影响 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(21): 10837-10839.  
Zhang X, Yin H B, Chen S H, et al. Effects of NaCl stress on the scavenging activity of *Limonium sinense* Kuntze to reactive oxygen species [J]. Journal of Anhui Agri Sci, 2012, 40(21): 10837-10839. (in Chinese)
- [22] 岳延峰, 马辉, 倪细炉, 等. NaCl 和  $\text{NaHCO}_3$  对黄花补血草胁迫的生理生化特征 [J]. 北方园艺, 2010(5): 11-14.  
Yue Y F, Ma H, Ni X L, et al. Comparative studies on growth and physiological reaction of *Limonium aureum* under NaCl and  $\text{NaHCO}_3$  stresses [J]. Northern Horticulture, 2010(5): 11-14. (in Chinese)
- [23] 倪细炉, 谭玲玲, 沈效东. 黄花补血草叶片盐腺的发育解剖学研究 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(8): 1587-1591.  
Ni X L, Tan L L, Shen X D. Developmental and anatomical studies of the salt gland in *Limonium aureum* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2012, 32(8): 1587-1591. (in Chinese)
- [24] 尤佳, 王文瑞, 卢金, 等. 盐胁迫对盐生植物黄花补血草种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 生态学报, 2012(32)12: 3825-3833.  
You J, Wang W R, Lu J, et al. Effects of salinity on seed germination and seedling growth in halophyte *Limonium aureum* (L.) Hill [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(12): 3825-3833. (in Chinese)
- [25] 尤佳, 张菁, 王文瑞, 等. NaCl 处理下黄花补血草幼苗生理特性的变化 [J]. 植物研究, 2013, 33(1): 45-50.  
You J, Zhang J, Wang W R, et al. Changes of physiological properties in *Limonium aureum* (Linn.) Hill seedlings under salt stress [J]. Bulletin of Botanical Research, 2013, 33(1): 45-50. (in Chinese)
- [26] 周玲玲, 缪建银, 祝建波, 等. 大叶补血草  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因的克隆及序列分析 [J]. 草业学报, 2009, 18(5): 176-183.  
Zhou L L, Miao J K, Zhu J B, et al. Cloning and sequence analysis of a  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene in the halophyte *Limonium gmelinii* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(5): 176-183. (in Chinese)
- [27] 宋晓丽. 大叶补血草耐盐基因 *LgNHX1* 的克隆、遗传转化及

- 功能初步研究 [D]. 新疆石河子:石河子大学,2009.
- Song X L. Cloning genetic transformation and function preliminary analysis of *LgNHX1* gene from *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze [D]. Shihezi, Xinjiang: Shihezi University, 2009. (in Chinese)
- [28] 周玲玲,祝建波,曹连莆. 大叶补血草  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因(SOS1)的克隆与序列分析 [J]. 园艺学报,2009,36(9): 1353-1358.
- Zhou L L, Zhu J B, Cao L P. Cloning and sequence analysis of a  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene in halophyte *Limonium gmelinii* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009, 36(9): 1353-1358. (in Chinese)
- [29] 马苏勇,祝建波,王爱英,等. 大叶补血草质膜  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因 SOS1 的克隆及对番茄的遗传转化 [J]. 生物技术通报,2010(9):111-115.
- Ma S Y, Zhu J B, Wang A Y, et al. Cloning and genetic transformation of tomato with SOS1 Gene from *Limonium gmelinii* [J]. Biotechnology Bulletin, 2010(9): 111-115. (in Chinese)
- [30] 赵可夫,刘庆代,赵景和. 几种盐生植物盐腺的结构及其泌盐生理功能的观测 [J]. 曲阜师范大学学报:自然科学版,1986(4):71-76.
- Zhao K F, Liu Q D, Zhao J H. Observation of structure and secretive mechanism of salt gland in some halophytes [J]. Journal of Qufu Normal University: Natural Sciences Edition, 1986(4): 71-76. (in Chinese)
- [31] 陆静梅,李建东. 一种新型的植物盐腺 [J]. 东北师大学报:自然科学版,1994(3):88-91.
- Lu J M, Li J D. A new kind of salt glands in plant [J]. Journal of Northeast Normal University: Natural Science Edition, 1994(3): 88-91. (in Chinese)
- [32] 陆静梅,李建东,胡阿林,等. 二色补血草叶片泌盐结构的扫描电镜观察 [J]. 应用生态学报,1995,6(4):355-358.
- Lu J M, Li J D, Hu A L, et al. ESM observation of secretory salt structure in *Limonium bicolor* leaf [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1995, 6(4): 355-358. (in Chinese)
- [33] 张伟玉, Yuji SAKAI, 杨 扬, 等. 四种野生盐生植物解剖结构与抗旱耐盐性 [J]. 广西植物, 2008, 28(5): 580-584.
- Zhang W Y, Yuji SAKAI, Yang Y, et al. Anatomical structure of four kinds of hapophytes and their drought-resistant and salt-tolerant characteristics [J]. Guibaia, 2008, 28(5): 580-584. (in Chinese)
- [34] 孙明霞. 泌盐植物二色补血草渗透调节的特点及机制 [D]. 济南: 山东师范大学, 2004.
- Sun M X. Characteristic and mechanism of osmotic adjustment in *Limonium bicolor* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2004. (in Chinese)
- [35] 鲁丽丽, 刘 耕, 李 君, 等. 外源 GSH 对 NaCl 胁迫下二色补血草盐害缓冲机理的研究 [J]. 山东师范大学学报: 自然科学版, 2006, 21(2): 108-111.
- Lu L L, Liu G, Li J, et al. Study on the alleviatory effect of exogenous GSH on *Limonium bicolor* under NaCl stress [J]. Journal of Shandong Normal University: Natural Science, 2006, 21(2): 108-111. (in Chinese)
- [36] 于德花. 二色补血草的耐盐性研究 [J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(5): 522-526.
- Yu D H. Study on salt tolerance of *Limonium bicolor* [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2009, 27(5): 522-526. (in Chinese)
- [37] 刘玉艳, 王 辉, 于凤鸣, 等. 盐胁迫对二色补血草种子萌发的影响 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1794-1800.
- Liu Y Y, Wang H, Yu F M, et al. Effects of salt stress on *Limonium bicolor* seed germination [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(9): 1794-1800. (in Chinese)
- [38] 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 bicolor* [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2010. (in Chinese)
- [39] 林 莺, 范 海. 盐胁迫对二色补血草根系活力的影响 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(27): 16598-16600.
- Lin Y, Fan H. Effects of salt stress on root activity of *Limonium bicolor* (Bunge) Kuntze [J]. Journal of Anhui Agri Sci, 2011, 39(27): 16598-16600. (in Chinese)
- [40] 马 辉.  $\text{NaHCO}_3$  胁迫下二色补血草基因的表达研究及 VHA-c 基因的功能验证 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- Ma H. Expression of genes from *Limonium bicolor* under  $\text{NaHCO}_3$  stress and functional identification of the VHA-c [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2008. (in Chinese)
- [41] 蒋丽丽, 杨传平, 徐晨曦, 等. 二色补血草液泡膜  $\text{H}^+$ -ATP 酶 C 亚基 (LbVHA-C) 基因克隆和表达分析 [J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(12): 1155-1159.
- Jiang L L, Yang C P, Xu C X, et al. Cloning and expression analysis of LbVHA-C gene from *Limonium bicolor* (Bunge) Kuntze [J]. Plant Physiology Journal, 2009, 45(12): 1155-1159. (in Chinese)
- [42] 班巧英. 二色补血草 *LbDREB* 基因的克隆及功能分析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- Ban Q Y. Cloning and functional analysis of a *LbDREB* gene from *Limonium bicolor* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2009. (in Chinese)
- [43] 张大伟, 杨传平, 王玉成, 等. 二色补血草硫氧还蛋白 (*Trx*) 的克隆和表达分析 [J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(2): 201-205.
- Zhang D W, Yang C P, Wang Y C, et al. Cloning and expression analysis of thioredoxin gene (*Trx*) from *Limonium bicolor* [J]. Plant Physiology Journal, 2008, 44(2): 201-205. (in Chinese)
- [44] 张大伟. 二色补血草 *LbGRP* 基因的克隆和抗逆性分析 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- Zhang D W. Cloning and functional analysis of a *LbGRP* gene from *Limonium bicolor* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2009. (in Chinese)
- [45] 潘 妍, 王玉成, 张大伟, 等. 二色补血草 *LbGRP* 基因的克隆

- 及抗逆能力分析[J]. 遗传, 2010, 32(3): 278-286.
- Pan Y, Wang Y C, Zhang D W, et al. Cloning and stress tolerance analysis of an *LbGRP* gene in *Limonium bicolor* [J]. Hereditas, 2010, 32(3): 278-286. (in Chinese)
- [46] 刁桂萍. 二色补血草 *LbGST* 基因的克隆与功能分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
- Diao G P. Cloning and functional characterization of an *LbGST* gene from *Limonium bicolor* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2010. (in Chinese)
- [47] 刁桂萍, 杨传平, 王玉成. 二色补血草硫氧还蛋白过氧化物酶基因 *LbTPx* 的克隆及其表达[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(8): 85-87, 115.
- Diao G P, Yang C P, Wang Y C. Cloning and expression of a thioredoxin peroxidase gene *LbTPx* from *Limonium bicolor* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2011, 39(8): 85-87, 115. (in Chinese)
- [48] 周玲玲, 刘 萍, 陆嘉惠. 四种补血草属植物叶片泌盐结构的扫描电镜观察[J]. 植物研究, 2006, 26(6): 667-671.
- Zhou L L, Liu P, Lu J H. A SEM observation of the salt-secreting structure of leaves in four species of *Limonium* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2006, 26(6): 667-671. (in Chinese)
- [49] 刘 萍. 两种补血草的营养器官结构及耐盐生理的适应性研究[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2006.
- Liu P. Study on adaptational anatomical structure of nutritive organs and the salt-tolerance physiology in two species of *Limonium* [D]. Shihezi, Xinjiang: Shihezi University, 2006. (in Chinese)
- [50] 周玲玲, 宋晓丽. 新疆四种补血草属植物叶片的解剖学研究[J]. 广西植物, 2007, 27(4): 537-542.
- Zhou L L, Song X L. Study on the anatomy structure of blades of four *Limonium* species [J]. Guihaia, 27(4): 537-542. (in Chinese)
- [51] 王 雁, 邓旺华, 缪 崑. NaCl 胁迫对 3 种补血草细胞膜透性及渗透调节物质的影响[C]//张启翔. 中国观赏园艺研究进展. 北京: 中国林业出版社, 2007: 463-467.
- Wang Y, Deng W H, Miao K. Effect of NaCl stress on cell-membranes system and osmotic materials of three *Limonium* species [C]//Zhang Q X. Advances in ornamental horticulture of China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2007: 463-467. (in Chinese)
- [52] 张超强. 盐胁迫对两种补血草生理效应影响的比较研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2007.
- Zhang C Q. Comparative study of salinity stress on physiological effect in two *Limonium* Mill. [D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2007. (in Chinese)
- [9] 张超强, 杨颖丽, 王 莱, 等. 2 种补血草属植物幼苗对 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 西北植物学报, 2007, 27(11): 2245-2250.
- Zhang C Q, Yang Y L, Wang L, et al. Physiology responses to NaCl treatment in seedling of two *Limonium* species [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2007, 27(11): 2245-2250. (in Chinese)
- [10] Mohammed A M, Bala R, Karen K. Somatic embryogenesis in perennial statice *Limonium bellidifolium* Plumbaginaceae [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2002, 68: 127-125.
- [11] 苏 婷, 史燕山, 骆建霞. 盐胁迫及贮藏时间对 4 种补血草种子发芽特性的影响[J]. 种子, 2011, 30(12): 90-93.
- Su T, Shi Y S, Luo J X. Effects of salt-stress and storage duration on seed germination of four *Limonium* species [J]. Seed, 2011, 30(12): 90-93. (in Chinese)
- [12] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 130-141.
- Zhang Z A, Zhang M S, Wei R H. The experimental instructor of plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004: 130-141. (in Chinese)
- [13] 骆建霞, 史燕山, 吕 松, 等. 3 种木本地被植物耐盐性的研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2005, 33(12): 121-125.
- Luo J X, Shi Y S, Lü S, et al. Study on the tolerance of three woody ground cover plants [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2005, 33(12): 121-125. (in Chinese)
- [14] 杨 升, 张华新, 张 丽. 植物耐盐生理生化指标及耐盐植物筛选综述[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(3): 59-65.
- Yang S, Zhang H X, Zhang L. Physiological and biochemical indices tolerance and scanning of salt-tolerance plants: A review [J]. Jour of Northwest Forestry University, 2010, 25(3): 59-65. (in Chinese)
- [15] 倪细炉, 岳延峰, 田 英, 等. 4 种盐生植物抗盐能力的综合评价[J]. 中国农学通报, 2010, 26(6): 138-141.
- Ni X L, Yue Y F, Tian Y, et al. Comprehensive evaluation of salt-resistance traits in four halophytes [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(6): 138-141. (in Chinese)
- [16] 薄鹏飞, 孙秀玲, 孙同虎, 等. 盐胁迫对海滨木槿抗氧化系统和渗透调节的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(1): 113-118.
- Bo P F, Sun X L, Sun T H, et al. Antioxidative system and osmotic regulation in seedling of annual *Hibiscus hamabo* Sied. et Zucc. under salt stress [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2008, 28(1): 113-118. (in Chinese)

(上接第 175 页)