

盐生植物海马齿耐盐的生理特性

杨成龙^{1,2}, 段瑞军^{1,2}, 李瑞梅³, 胡新文², 符少萍¹, 郭建春^{1,*}

(1. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 海南海口 571101; 2. 海南大学农学院, 海南海口 570228;

3. 海南大学园林园艺学院, 海南儋州 571737)

摘要:以盐生植物海马齿为研究材料, 分别用淡水、1/4 海水、1/2 海水、全海水浇灌 15 d 和 30 d, 研究盐生植物耐盐的生理特性和机理。海马齿植物在低于 1/2 的海水浇灌时, 植物生长旺盛, 主要表现为叶片增大和变厚, 地上部分生物量增加; 而全海水抑制了植物的生长。在盐胁迫下, 海马齿植物中 Na^+ 的含量叶中最高, 茎中含量次之, 根中含量最低。长时间盐胁迫时, 海马齿植物根、茎、叶中的相对含水量与淡水浇灌相比, 变化不大, 叶中略有增加; 而脯氨酸含量显著增加, 且可溶性糖的含量也比淡水浇灌的高。由此推测: 海马齿植物主要以有机小分子作为渗透调节物质来维持细胞渗透压, 在其耐盐中起着重要的作用。土壤中 Na^+ 的毒害, 并没有减少土壤中可被植物利用的可交换 K^+ , 反而使其增加, 说明海马齿植物根部对 Na^+ 的吸收能力和 Na^+/K^+ 交换能力非常强。海马齿植物耐盐性强, 还表现为能阻止盐胁迫对植物细胞原生质膜的氧化损伤, 不破坏植物叶片内叶绿素的合成, 能基本维持植物茎、叶中 K^+ 和根、茎中 Mg^{2+} 的相对稳定。

关键词: 盐生植物; 海马齿; 耐盐生理

The physiological characteristics of salt-tolerance in *Sesuvium portulacastrum* L.

YANG Chenglong^{1,2}, DUAN Ruijun^{1,2}, LI Ruimei³, HU Xinwen², FU Shaoping¹, GUO Jianchun^{1,*}

1 Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China

2 College of Agriculture, Hainan University, Haikou 570228, China

3 College of Landscape Gardening, Hainan University, Danzhou, 571737, China

Abstract: In this paper, the physiological characteristics of salt-tolerance in *S. portulacastrum* have been researched by watering the plants with tap-water; 1/2 sea-water; 1/4 sea-water; sea-water for 15 d and 30 d. The results showed that the plant vigorously grew with larger and thicker leaves, and an increased shoot weight when they were watered with 1/2 and 1/4 sea-water. However, when plants were watered with high NaCl (sea-water), their growth was inhibited, which mainly reflected in lower FW weights as well as fewer and shorter stem nodes than the controls (watered with tap-water), but, they also had larger and thicker leaves. Under salt-stress, Na^+ concentration in plant leaves was higher than that in stems and roots, which was the lowest in roots. It was showed that under sea-water for 30 d, the Na^+ content in leaves, stems and roots was 31.78 mg/g (dry weight, DW), 14.04 mg/g DW, and 7.53 mg/g DW respectively, but that was 12.92 mg/g DW, 5.89 mg/g DW and 1.25 mg/g DW in leaves, stems and roots of controls. When the plants were under longer time salt-stress, the relative water content in plants was similar as they were watered with tap-water, except slightly higher in leaves, which was in roots as 64.9% (tap-water), 68.5% (1/4 sea-water), 66.9% (1/2 sea-water), 63.6% (sea-water); in stems as 84.4% (tap-water), 84.07% (1/4 sea-water), 84.10% (1/2 sea-water), 83.80% (sea-water); in leaves as 68.83% (tap-water), 78.43% (1/4 sea-water), 79.9% (1/2 sea-water), 80.93% (sea-water). Under longer time salt-stress, the content of praline in salt-stressed plants was obviously higher than that in controls. Also the concentration of soluble carbohydrate in salt-stressed plants was higher than that in the controls. It is deduced that the small organic molecules working as osmotic potentials in cells play a key role in salt tolerance of *S. portulacastrum*. The rich

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目 (973 计划) (2007CB108903); 牧草现代农业产业体系; 中央级公益性科研院所基本科研资助项目 ITBBYB072

收稿日期: 2009-06-15; 修订日期: 2010-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jianchunguo@163.com

Na^+ in soil could increase the exchanging K^+ between plants and soil. It was showed that after the plants were watered sea-water for 30 d, the exchanging K^+ in soil was $41.63 \mu\text{g/g}$ (tap-water), $119.43 \mu\text{g/g}$ (1/4 sea-water), $167.87 \mu\text{g/g}$ (1/2 sea-water), $228.73 \mu\text{g/g}$ (sea-water); the rate of the exchanging Na^+/K^+ in roots ($\text{AS}_{\text{K,Na}}$) was 1.49 (tap-water), 5.21 (1/4 sea-water), 9.71 (1/2 sea-water), 7.67 (sea-water); in stems ($\text{TS}_{\text{K,Na}}$) was 0.43 (tap-water), 0.62 (1/4 sea-water), 0.58 (1/2 sea-water), 0.71 (sea-water); in leaves ($\text{TS}_{\text{K,Na}}$) was 0.12 (tap-water), 0.29 (1/4 sea-water), 0.21 (1/2 sea-water), 0.26 (sea-water). It indicates that the root membrane of *S. portulacastrum* functionally exchange Na^+ and K^+/Na^+ between plant and soil. Under longer time salt-stress, the content of the chlorophylls was not decreased in plants of *S. Portulacastrum*; and the plants could inhibit the cell membrane to be oxidative damaged as the content of the malondialdehyde (MDA) was increased, which is one of the compounds produced from damaged cell membrane oxidation, and the main index reflecting the degree of cell destruction by stress. Under longer time salt stress, the K^+ content was approximately constant in leaves and stems of salt-treated plants at all concentrations of salt stress, and the Mg^{2+} was approximately constant in stems and roots as well.

Key Words: halophytes; *Sesuvium portulacastrum* L.; salt-tolerance physiological

海马齿属于番杏科,海马齿属,世界上共有 8 个种。茎多分枝,匍匐生长,草本,高 20—50 cm,主要分布于热带和亚热带海岸的沙滩上。在中国,海马齿属只有一个种,即 *Sesuvium portulacastrum* L.。多生长于福建、广东、海南、台湾中南部及澎湖列岛海岸^[1]。海马齿具有很强的生命力,逆境生活能力非常强,主要表现为耐盐,耐旱和抗重金属作用,且容易种植,在淡水和海水浇灌下均能完成其生活史。目前国内外对植物耐盐机理的研究很多^[2-4],但关于海马齿逆境行为和抗逆生理、生化的研究处于初始阶段,国内没有报道。Ramani 等报道^[5]在盐胁迫条件下,海马齿同咸淡水交错地带,或沼地上分布的紫菀(*Aster tripolium* L.)比较,紫菀积累的钾离子比钠离子多,而海马齿则主要积累钠离子。在盐胁迫下,海马齿叶绿素含量的减少只有紫菀的一半。Ghnaya 等^[6]比较了重金属镉(Cd^{2+})对两种盐生植物海马齿和冰天日中花(*Mesembryanthemum crystallinum*)的生长和植物体内矿物质成分含量的变化,发现海马齿比冰天日中花具有更高的 Cd^{2+} 离子的耐受性。

目前国内外对植物耐盐机理的研究大多都是单盐(NaCl)的模式^[2-4,7],本研究以淡水和海水浇灌下均能完成其生活史的海马齿为研究材料,以复盐的形式(海水)浇灌植物,研究其受盐胁迫时的形态和生理变化,探索盐生植物的耐盐机理,为提高植物耐盐性,培育耐盐植物提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

海水采自南海琼州海峡,盐度约为 $35.32 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 为 8.3。不同比例的海水用自来水(盐度约 $0.0001 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 为 7.0)稀释而成。

海马齿采自海南省海口市郊区白沙门海滨。将同一株海马齿剪成带有两个节间的茎段,每个茎段上带有叶芽和两片真叶,将这些茎段放入 Hoagland 全营养液中培养 1 周左右,使其根长至 2—3 cm 左右,再将其移栽到带有土(砾质沙土:蛭石 = 1:1)的盆(直径 20 cm,高 15 cm)中,每个处理设 10 盆,共 40 盆。分别以淡水(0,对照)、1/4 海水(25%)、1/2 海水(50%)、全海水(100%)进行浇灌,每天浇 1 次,每次浇 750 mL。15 d 和 30 d 后分别采样,每个处理每次采样取 3 株,进行生理指标分析,每种分析设 3 个重复。

1.2 海马齿形态测定

株高、节间长、叶长、叶宽等用直尺测量;海马齿植物每节有 2 片叶,取叶片依次从左至右分别放置顶端第 1 和 2 节的 4 片叶,节间从左至右是顶部的 1—3 个节间进行照相;被测量的叶片均为从上至下的第 3 节上的两片叶,节间是从上至下的第 3 个节间。地上部分和地下部分的干物质重量用精确度为(1/1000)电子天平测定。

1.3 叶绿素含量的测定

参照郑炳松^[8]的方法。取第3节上的新鲜叶片0.2 g(3个重复),加入少量石英砂和95%乙醇研磨,过滤后乙醇定容至25 mL棕色容量瓶中,在波长665、549 nm下测定吸光度,各3个重复。

1.4 相对含水量的测定

参照曹礼^[9]的方法,略有改动。每次测定取一整株材料,3个重复。用蒸馏水冲洗干净,再用吸水纸把多余的水吸干净,称取材料的鲜重(FW)。将材料放到蒸馏水中6 h,使材料恒重,用吸水纸擦干表面的水,称取材料的饱和重(SFW)。然后,将材料放在105℃烘箱中杀青10 min,再将温度调到80℃数小时,使材料恒重,再称取材料的干重(DW),并计算出相对含水量。

$$\text{组织相对含水量 RWC\%} = (\text{FW} - \text{DW}) / (\text{SFW} - \text{DW}) \times 100\%$$

1.5 丙二醛含量的测定

参照郑炳松、Fryer 和赵世杰等^[8,10-11]的方法,称取叶片1 g,加入10 mL 10% TCA 和少量石英砂研磨至匀浆,在4000 r/min下离心10 min,提取上清液为样品液。吸取2 mL提取液(对照为2 mL去离子水),加2 mL 0.6% TBA 溶液,混匀后于沸水浴上反应15 min,静置冷却后取上层液,测定532、600、440 nm波长下的吸光值,各3个重复。

1.6 脯氨酸含量的测定

参照郑炳松^[8]的方法,称取0.5 g新鲜叶片,用3%磺基水杨酸溶液研磨提取,终体积为5 mL,沸水浴中浸提10 min,冷却后,取上层液2 mL,再加入2 mL水,2 mL冰醋酸,和4 mL 2.5%茚三酮溶液,置沸水浴中显色1 h,冷却后加入4 mL甲苯取红色物质,测定520 nm波长处的吸收值。以甲苯为对照,各3个重复。

1.7 可溶性糖的测定

参照郑炳松^[8]的方法,分别取0.6 g各处理的海马齿叶片,放入试管中,加入10 mL蒸馏水,棉花塞封口,于沸水中提取30 min(提取2次),提取液过滤入50 mL容量瓶中,反复冲洗试管及残渣,定容至刻度。吸取样品提取液1 mL于20 mL刻度试管中,加蒸馏水1.5、0.5 mL蒽酮乙酸乙酯试剂和5 mL浓硫酸,充分振荡,立即将试管放入沸水浴中1 min,取出后自然冷却至室温,以空白作对照,在630 nm波长下测其光密度,各3个重复。

1.8 离子含量分析

植物根、茎、叶中的 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量,于中国热带农业科学院分析检测中心检测。 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量采用干样灰化-稀盐酸溶解方法,取灰化后的样品约0.4 g,用AFS-230原子荧光光度计测定。土壤中交换 K^+ 和交换 Na^+ 的含量分析:取4 g土壤,研碎过筛,采用火焰光度计法测定,并计算出植物根系 Na^+ 、 K^+ 的选择性吸收比率(根 $\text{AS}_{\text{K,Na}}$)和根中 Na^+ 、 K^+ 向叶、茎的选择性运输比率(叶 $\text{TS}_{\text{K,Na}}$,茎 $\text{TS}_{\text{K,Na}}$)。根据以下公式进行计算^[2,4]:

$$\text{根 AS}_{\text{K,Na}} = \text{根}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+]) / \text{土壤}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+])$$

$$\text{叶 TS}_{\text{K,Na}} = \text{叶}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+]) / \text{根}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+])$$

$$\text{茎 TS}_{\text{K,Na}} = \text{茎}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+]) / \text{根}([\text{K}^+]/[\text{Na}^+])$$

1.9 数据统计分析

试验中的数据均为3个重复的平均值,数据采用Excel、SPSS11.0进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 海马齿植物盐胁迫下的形态变化

海马齿植物是一种既能在海水中生长,也能在淡水中完成其生活史的植物。当淡水浇灌的海马齿改用海水浇灌时,其形态发生改变。淡水浇灌的海马齿,其形态表现为株高,节间长,叶长而薄(图1-IV);而以海水浇灌的海马齿,其形态表现为株矮,节间短,叶宽而厚,叶片光亮(图1-I, II, III)。以全量海水浇灌的海马齿处理30 d后与其它各处理相比株高和节间长明显变短;而叶长和叶宽明显增大(表1)。处理30 d后,1/4倍

海水、1/2 倍海水浇灌的海马齿地上部分和地下部分鲜重与对照相比均略有增加;而全海水浇灌的海马齿地上部分和地下部分鲜重显著低于对照,仅有对照的 50%。因此,1/4 倍海水和 1/2 倍海水都不影响海马齿的生长,而全海水浇灌的海马齿植株发育有显著受抑制的表现(表 1)。

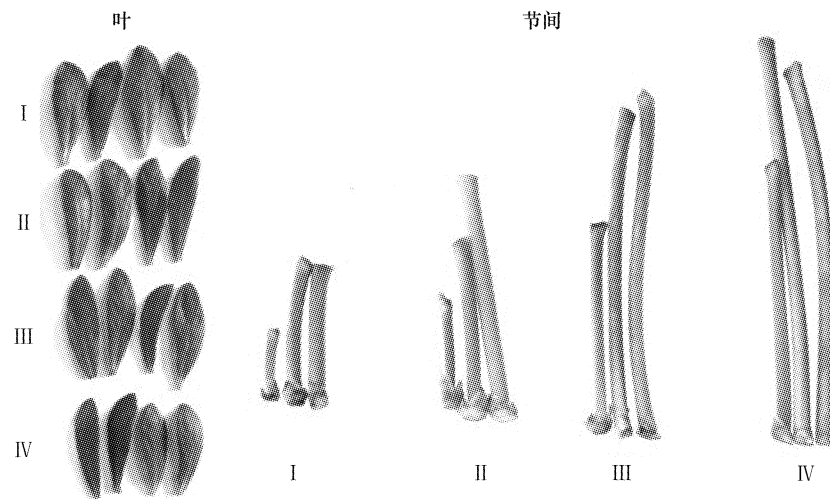


图1 海马齿盐胁迫下的叶和节间

Fig. 1 Leaves and nodes of *S. portulacastrum* under salt stress

I: 全海水浇灌; II: 1/2 倍海水浇灌; III: 1/4 倍海水浇灌; IV: 自来水浇灌

2.2 海马齿植物耐盐的生理分析

2.2.1 叶绿素含量

叶绿素是光合作用的关键色素,它直接反映光合效率及植物同化能力的大小。处理 15 d 后,各盐处理的海马齿叶片内的叶绿素含量都显著低于对照,且 1/2 海水浇灌的最低,其叶绿素含量仅为对照的 50%,可能是初期的盐胁迫抑制了植物体叶绿素的合成或者加速了叶绿素的分解。随着处理时间的延长,在处理 30 d 后,叶绿素含量基本恢复到对照植物叶(淡水浇灌)中的水平,各处理之间没有明显差异,从而说明海马齿适应盐胁迫环境能力很强(表 2)。

表1 盐胁迫下处理 30d 海马齿各形态指标变化

Table 1 Changes of morphologic characters of *S. portulacastrum* after 30 days under salt stress

处理 Treatment	株高/cm Plant height	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width	节间长/cm Node length	地上部分/g Overground parts	地下部分/g underground parts
自来水 Tap water	31.40 ± 3.43 b	2.50 ± 0.01 a	0.50 ± 0.01 a	5.87 ± 0.44 b	2.9 ± 0.35 ab	0.27 ± 0.03 ab
1/4 海水 1/4 seawater	31.63 ± 2.82 b	2.93 ± 0.15 b	0.63 ± 0.03 b	6.07 ± 0.55 b	3.63 ± 0.34 b	0.30 ± 0.01 b
1/2 海水 1/2 seawater	26.23 ± 1.10 b	3.17 ± 0.03 bc	0.77 ± 0.03 c	4.97 ± 0.38 b	3.43 ± 0.29 b	0.30 ± 0.06 b
全海水 Full seawater	15.63 ± 0.55 a	3.23 ± 0.07 c	0.87 ± 0.03 d	2.00 ± 0.21 a	2.13 ± 0.29 a	0.17 ± 0.03 a

注:表中的株高和重量是 10 株植物的平均值;叶片和节间均为 10 个叶片和节间的平均值;表中同列的不同字母代表差异显著($P < 0.05$)

2.2.2 游离性脯氨酸含量

脯氨酸是植物体内的主要渗透调节物质之一。在逆境条件下植物体内脯氨酸的含量显著增加,因此植物体内脯氨酸含量在一定程度上反映了植物抗逆性的大小。如表 2 所示,在处理 15 d 和 30 d 后,各个处理的叶组织中游离性脯氨酸的含量都显著高于对照,其中海水浇灌的游离性脯氨酸的含量是对照的 5 倍。游离性脯氨酸的含量与海水浓度相关,而与处理时间的相关性不明显。所以,游离性脯氨酸含量的变化是海马齿植物耐盐最明显的生理变化。

2.2.3 可溶性糖含量

可溶性糖是植物体内重要的渗透调节物质之一,对于适应逆境,减少伤害起着非常重要作用。如表 2 所

示,15 d 的盐胁迫条件下,各处理海马齿植物叶片中可溶性糖的含量均无显著差异;但是随着处理时间的延长(30 d),各处理可溶性糖含量均高于对照,其中 1/2 海水浇灌的植物中可溶性糖含量显著高于对照,其可溶性糖含量是对照的 1.6 倍,说明海马齿在 1/2 海水浇灌时具有很强的渗透调节作用。

2.2.4 丙二醛含量

丙二醛是生物膜氧化的产物,它的含量可以作为植物受胁迫伤害程度的重要指标。如表 2 所示,处理 15 d 后,1/4 海水处理的海马齿丙二醛含量最低,1/2 海水处理也比对照低,但全海水与对照相比无明显差异。处理 30 d 后,1/4 海水处理与对照丙二醛含量无显著性差异,而和 1/2 海水和全海水处理丙二醛含量明显高于对照,且全海水处理的丙二醛含量是对照 1.2 倍。说明高浓度盐短时间胁迫和低浓度盐长时间胁迫对海马齿均没有造成伤害;在高浓度海水长时间处理时,海马齿的细胞膜将受到严重的破坏(表 2)。

表 2 盐胁迫对海马齿叶中叶绿素、脯氨酸、可溶性糖、丙二醛含量的影响

Table 2 Chlorophyll, proline, soluble sugar, malonaldehyde content in leaves of *S. portulacastrum* under salt-stress

处理 Treatments	叶绿素的含量/(mg·g ⁻¹ FW) Chlorophyll content		游离性脯氨酸的含量/(mg·g ⁻¹ FW) Proline content	
	15 d	30 d	15 d	30 d
自来水 Tap water	4.17 ± 0.15 a	3.67 ± 0.07 a	62.60 ± 14.18 a	69.47 ± 2.24 a
1/4 海水 1/4 seawater	3.13 ± 0.24 b	3.77 ± 0.45 a	103.70 ± 17.74 b	119.64 ± 12.01 b
1/2 海水 1/2 seawater	2.37 ± 0.17 b	3.42 ± 0.15 a	196.63 ± 9.26 b	210.02 ± 6.09 c
全海水 Full seawater	2.97 ± 0.15 b	3.87 ± 0.41 a	300.77 ± 8.24 c	370.45 ± 3.67 d
处理 Treatments	可溶性糖的含量/(mg·g ⁻¹ FW) Soluble carbohydrate content		丙二醛的含量/(μmol·g ⁻¹ FW) MDA content	
	15 d	30 d	15 d	30 d
自来水 Tap water	44.27 ± 5.03 a	76.90 ± 2.10 a	6.47 ± 0.64 a	5.87 ± 0.17 a
1/4 海水 1/4 seawater	29.47 ± 2.57 a	86.03 ± 4.10 a	4.47 ± 0.35 b	5.67 ± 0.32 ab
1/2 海水 1/2 seawater	33.40 ± 1.95 a	121.27 ± 7.75 b	5.50 ± 0.56 ab	6.67 ± 0.50 b
全海水 Full seawater	36.13 ± 7.14 a	98.47 ± 16.23 ab	7.63 ± 0.78 b	7.60 ± 0.51 b

注:表中数据是 3 个重复试验的平均值,表中同列的不同字母代表差异显著($P < 0.05$)

2.2.5 相对含水量

植物组织的相对含水量(RWC)是植物生理状态的指标之一。植物叶和茎中的相对含水量,随着植物的成熟而减少,但根中相对含水量在植物的不同时期基本保持不变。如表 3 所示,处理 15 d 后,全海水浇灌的海马齿根、茎和叶的相对含水量明显低于其他处理,而 1/2 海水的根相对含水量最高。在低浓度的(1/4 和 1/2)短时间的海水胁迫下,海马齿植物中叶的相对含水量与对照相似,而全海水胁迫植物叶中的相对含水量反而减少,这可能是由于盐胁迫使植物失水造成的。处理 30 d 后,海马齿根和茎的相对含水量和对照差异不明显,而全海水浇灌的叶的相对含水量明显高于对照,与其他处理差异不明显。

表 3 盐胁迫下海马齿各部分相对含水量

Table 3 The relative water content of *S. portulacastrum* under salt-stress

处理 Treatments	根的相对含水量/% Root RWC		茎的相对含水量/% Stem RWC		叶的相对含水量/% Leaf RWC	
	15 d	30 d	15 d	30 d	15 d	30 d
自来水 Tap water	61.70 ± 1.99 b	64.9 ± 1.90 a	92.63 ± 0.30 b	84.40 ± 0.66 a	90.40 ± 1.71 b	68.83 ± 1.16 a
1/4 海水 1/4 seawater	63.63 ± 1.73 b	68.5 ± 1.63 a	93.77 ± 0.27 b	84.07 ± 0.69 a	88.23 ± 1.42 b	78.43 ± 1.36 b
1/2 海水 1/2 seawater	73.03 ± 2.78 c	66.9 ± 2.29 a	93.27 ± 0.50 b	84.10 ± 0.55 a	88.53 ± 0.98 b	79.91 ± 0.89 b
全海水 Full seawater	53.80 ± 0.60 a	63.6 ± 1.80 a	85.37 ± 0.59 a	83.80 ± 0.86 a	78.07 ± 0.60 a	80.93 ± 0.64 b

注:表中数据是 3 个重复试验的平均值,表中同列的不同字母代表差异显著($P < 0.05$)

2.2.6 盐胁迫下海马齿植物中 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量的变化

一般认为,盐胁迫下, Na^+ 会对植物体内的其他阳离子的吸收产生拮抗作用,尤其对 K^+ 的吸收抑制更为明显。本试验结果表明,在处理 15 d 时,海马齿根中海水处理的 K^+ 含量无显著差异,比对照仅有微量降低;处理 30 d 后各处理 K^+ 含量基本保持稳定,且与对照相同。处理 15 d 和 30 d 后,根、茎、叶中 Na^+ 的含量均随着海水浇灌的浓度增加而增加,其中,叶中 Na^+ 的增加量最高,其次是茎,根中相对增加最少。如:全海水浇灌处理 30 d 的海马齿, Na^+ 含量显著高于其它各处理,其叶中含量是对照的 5 倍,所以 Na^+ 大量进入植物根中后,被运输到植物的地上部分,并大量积累在叶中。处理 15 d 后,仅根中 Ca^{2+} 在 1/4 海水浇灌时比对照高外,其余各海水浓度在根、茎、叶中都比对照低。处理 30 d 后, Ca^{2+} 的含量在各海水浇灌的根、茎、叶中都比对照低。海水处理 15 d 后,在 1/4 海水浇灌时 Mg^{2+} 在根、茎、叶中的含量最高。海水处理 30 d 后,叶中 Mg^{2+} 的含量明显低于对照,而根和茎中 Mg^{2+} 的含量基本保持稳定,与对照无显著差异。所以,海马齿植物在盐环境中,根能大量摄入 Na^+ ,并能将摄入的 Na^+ 大量向植物的地上部位运输,并积累在叶中。盐胁迫对 K^+ 和 Mg^{2+} 离子的摄入基本上没有影响,但对 Ca^{2+} 离子的摄入有抑制作用(图 2)。

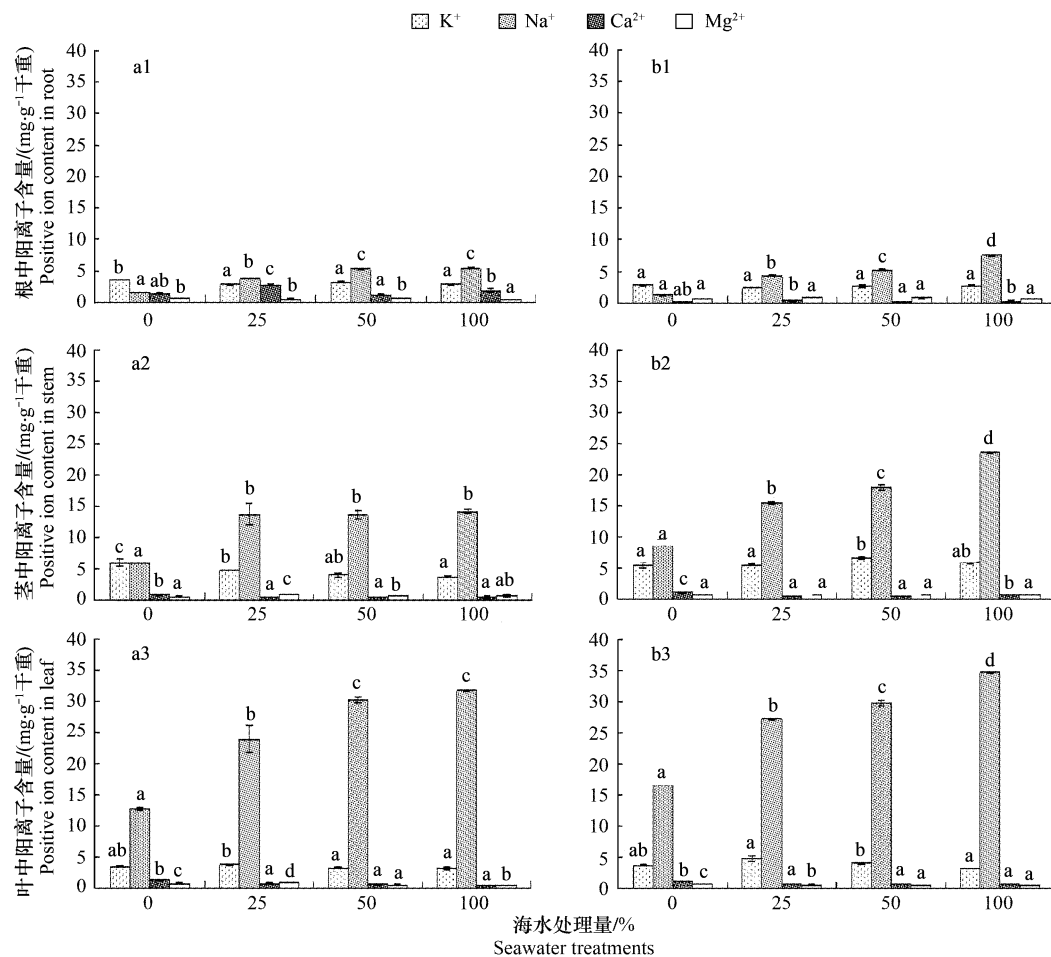


图2 海水对海马齿植物体中阳离子含量的影响

Fig. 2 The effects of the content of positive ion in *S. portulacastrum* under salt-stress

a: 处理 15 d 阳离子含量; b: 处理 30 d 阳离子含量; 1: 根; 2: 茎; 3: 叶; 图中小字母代表差异显著性 ($P < 0.05$)

2.3 盐胁迫对海马齿植物体中 Na^+ 和 K^+ 分布的影响

2.3.1 海水浇灌对土壤中可交换 Na^+ 和交换 K^+ 含量的影响

Na^+ 是造成植物盐害及产生盐渍生境的主要离子, K^+ 是植物生长发育所必需的大量元素和重要的渗透调节的组分。然而由于这两种离子半径大小和结合水的能力相似, 所以 Na^+ 对 K^+ 吸收呈现出明显的竞争性

抑制,因此,盐碱化土壤上的作物往往因为 Na^+ 毒害,而使土壤中植物能利用的 K^+ 严重亏缺。在土壤中只有交换性的 Na^+ 和 K^+ 才能被植物吸收,并转化为植物体内的营养。实验结果表明:土壤中的交换性 Na^+ 和 K^+ 的含量随着海水浓度和处理时间的延长而呈增加的趋势(表 4)。

表 4 海水处理对土壤中交换 K^+ 和交换 Na^+ 含量及海马齿根 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ 、茎 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 和叶 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 的影响

Table 4 The effects of seawater treatments on the content of the exchanging Na^+ and K^+ in the soil and $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ (roots), $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ (shoots) and $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ (leaves) in *S. portulacastrum*

处理 Treatments	交换性 K^+ 的含量/ $(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$ Exchange of K^+ content		交换性 Na^+ 的含量/ $(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$ Exchange of Na^+ content		根 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ Root $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$	
	15 d	30 d	15 d	30 d	15 d	30 d
自来水 Tap water	71.86 $\pm$ 0.01a	41.63 $\pm$ 2.46a	46.60 $\pm$ 0.01a	36.18 $\pm$ 6.54a	1.49 $\pm$ 0.09a	1.99 $\pm$ 0.31a
1/4 海水 1/4 seawater	128.40 $\pm$ 6.39b	119.43 $\pm$ 1.23b	846.53 $\pm$ 6.67b	1156.20 $\pm$ 9.34b	5.21 $\pm$ 1.19b	5.42 $\pm$ 0.04b
1/2 海水 1/2 seawater	135.93 $\pm$ 4.92c	167.87 $\pm$ 19.69c	1678.37 $\pm$ 18.69c	2136.27 $\pm$ 2.14c	9.71 $\pm$ 0.49c	6.53 $\pm$ 0.32d
全海水 Full seawater	209.23 $\pm$ 9.85d	228.73 $\pm$ 17.08d	3169.60 $\pm$ 17.80d	3742.17 $\pm$ 3.50d	7.67 $\pm$ 0.21c	6.17 $\pm$ 0.19c

处理 Treatments	叶 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ Leaf $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$		茎 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ Stem $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$	
	15 d	30 d	15 d	30 d
自来水 Tap water	0.10 $\pm$ 0.01a	0.12 $\pm$ 0.01a	0.26 $\pm$ 0.04a	0.43 $\pm$ 0.06a
1/4 海水 1/4 seawater	0.23 $\pm$ 0.01a	0.29 $\pm$ 0.04b	0.47 $\pm$ 0.05b	0.62 $\pm$ 0.08ab
1/2 海水 1/2 seawater	0.21 $\pm$ 0.02a	0.21 $\pm$ 0.03b	0.61 $\pm$ 0.03b	0.58 $\pm$ 0.09ab
全海水 Full seawater	0.18 $\pm$ 0.01a	0.26 $\pm$ 0.03b	0.47 $\pm$ 0.01b	0.71 $\pm$ 0.11b

注:表中数据是 3 个重复试验的平均值,表中同列的不同字母代表差异显著($P < 0.05$)

2.3.2 海马齿植物对 Na^+ 和 K^+ 的离子选择性运输和吸收能力分析

植物的根主要是从介质中吸收 Na^+ 、 K^+ 和各种物质的器官,茎和叶则是主要负责运输 Na^+ 、 K^+ 和各种物质的器官。 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ 和 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 表示植物不同的器官离子选择性吸收或运输的能力。 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ 值越大,表明植物根部从介质中吸收 K^+ 的能力越强,吸收 Na^+ 的能力越弱; $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 其值越大,表明植物从根部向地上部器官选择性运输 K^+ 的能力越强,运输 Na^+ 的能力越弱。海马齿植物根的 K^+/Na^+ 离子选择性吸收远比茎、叶的 K^+/Na^+ 离子运输大。盐胁迫下,海马齿植物根的 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ 显著高于对照,根 $\text{AS}_{\text{K},\text{Na}}$ 值在 1/2 海水浇灌 30 d 和 15 d 时均达到最高,说明海马齿植物的根能大量吸收 K^+ 离子;而茎和叶运输 K^+ 的能力也增强,茎中 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 在全海水浇灌长时间时达到最高,而短时间在 1/2 海水浇灌时达到最高,叶的 $\text{TS}_{\text{K},\text{Na}}$ 在 1/4 海水浇灌 30 d 和 15 d 时均达到最高值(表 4)。

3 分析与讨论

3.1 海马齿的形态结构特征与耐盐性

Levitt^[12] 在分析植物抗逆性时,提出了逃避胁迫和耐盐胁迫的概念,据此,盐生植物的抗盐性可分为避盐性和耐盐性两类。真盐生植物的茎或叶肉质化,有的甚至叶片退化,具有明显的旱生结构^[13-15]。从海马齿的形态上看,茎和叶片肉质化,使进入体内的盐分被稀释,而海马齿又属于稀盐盐生植物。所以,这类盐生植物稀盐的主要手段是在其生长过程中:一方面其叶片或茎部不断地肉质化;另一方面不断从外界吸收盐离子。盐生植物生长在盐渍条件下是什么因子促使其地上部分器官肉质化? Onal 和其他一些植物生理学工作者认为, Na^+ 和 Cl^- 是促进盐生植物地上部分器官肉质化的主要因子,而相同浓度的其他离子则没有这种作用^[16]。杨明峰^[17] 等研究表明一定浓度的 NaCl 促进碱蓬的生长和地上部分肉质化,而同浓度的 KCl 无此作用。Jenning 认为,ATP 代谢是肉质化的重要因子,提出 Na^+ 能导致 ATP 合成的增加,原因是 Na^+ 能导致作用相当于钠泵的结合在膜上的 ATP 酶的反作用^[16]。Tullin 认为,在盐渍环境条件下,植物器官肉质化与盐离子使细胞壁的一些结合状态络合物分解有关^[16]。在海马齿植物体内 Na^+ 的增加量和海水浓度呈正比而其他阳离子变化不是很明显,从而推测 Na^+ 有可能促使海马齿茎或叶片的肉质化的因子的阳离子。上述这些推测都有一

定的实验证据,但证据都不十分充分,所以引起海马齿肉质化的机理还不是十分清楚,有待进一步研究。

3.2 海马齿的生物量的变化与耐盐性

生物量是植物对盐胁迫反应的综合体现,也是植物耐盐性的直接指标^[12]。海马齿植株叶片的生物量与海水浓度和处理时间呈现正相关,而株高与海水浓度呈现负相关。海马齿在低于 1/2 的海水浇灌时,其生长旺盛,主要表现为叶片增大和变厚,地上部分生物量大,从而说明海马齿在低于 1/2 的海水时其体内矿质营养代谢平衡的调节机制没有受到 Na^+ 的影响。高浓度盐分对植物最普通和显著的效应就是阻止生长,本研究的试验结果(表 1)充分证实了这一结论。这是由于生长于盐渍环境中的植物,为了保持能够支持细胞正常功能的离子浓度和离子平衡,必然要浓缩和平衡这些离子。除了这种增大以外,还必需降低其原生质中 Na^+ 或其它离子的浓度,使其低于周围介质环境,就必然要消耗植物生长过程中的有效能量,故生长被抑制^[14]。试验还表明,地上生物量降低程度要大于地下生物量,说明地下根系仅作为输导组织,盐害程度较轻。所以地上部分总的生物量作为盐环境对海马齿植物生长影响的评价指标,较为合适。

3.3 海马齿的相对含水量的变化与耐盐性

相对含水量是反映渗透胁迫下叶片水分状况的一个相对敏感的指标,渗透胁迫下其下降的快慢与植物抗旱、抗盐、抗酸性密切相关。从海马齿植物中相对含水量也可以看出,长时间盐胁迫时,海马齿植物根、茎、叶中的相对含水量与淡水浇灌的相比变化不大,根、茎的相对含水量基本相同或略微减少,而只有叶的含水量有少量增加的趋势(表 3)。海马齿通过吸水以保持细胞膨压,稀释体内盐分,低浓度的土壤盐分能够刺激其生长,当土壤盐分超过其生态适应的阈值时,生长比较缓慢^[18]。另外,也可以推断,海马齿植物以吸水的方式稀释体内盐分来保持细胞膨压并不是它唯一的机理。

3.4 海马齿的丙二醛和叶绿素含量的变化与耐盐性

膜结构和功能的变化,改变了细胞内环境的平衡,这种平衡的破坏引起氧自由基在膜脂中的积累,直接导致丙二醛含量升高^[19]。本试验表明,海马齿只有在高浓度的海水(全海水)胁迫下丙二醛含量才比淡水浇灌的高,其它浓度的海水浇灌均要比淡水浇灌的低,说明在一定浓度的盐胁迫下,海马齿植物组织内细胞膜系统能保持完整,植物生长正常。

光合作用是植物生长发育的生理基础,叶绿素含量可反映植物光合作用强度。海马齿植物在盐胁迫初期(15 d),海马齿叶片中叶绿素含量下降,可能是由 Chl 酶活性增强,促使 Chl 分解或者由于在海水胁迫下,海马齿叶片细胞中叶绿素与叶绿体蛋白间结合变得松弛,使更多的叶绿素遭到破坏,这与大多数非盐生植物中的结果报道一致^[14,20];但海马齿随着盐胁迫时间的延长(30 d),叶中的叶绿素含量能恢复到淡水浇灌的水平。有资料报道,通过对盐生植物叶绿体超微结构的结果显示,盐生植物当受到高盐胁迫时,其叶绿体中的基粒排列不规则^[21-22],类囊体膨大^[22],但这种叶绿体仍能维持正常的光合作用,叶绿素含量达到正常值。海马齿的叶绿素含量的恢复恰好与所示资料结果一致,是否为这种情况有待进一步研究。

3.4 海马齿体内的小分子渗透调节物质含量的特征与耐盐性

有机小分子的渗透调节作用是植物耐盐的最基本特征之一。目前知道的渗透调节物质大致可以分为 3 类:氨基酸及其衍生物(如甘氨酸甜菜碱,脯氨酸,甘氨酸, β -丙氨酸等);糖类(如山梨醇,甘油,蔗糖等)及其衍生物;叔磺酰化合物(如 β -二甲基硫代丙酸)^[23-24]。本试验发现,随盐胁迫浓度的升高,海马齿叶片内脯氨酸含量呈大幅上升趋势,各不同盐胁迫之间都呈显著差异;通过相关性分析,海马齿叶片脯氨酸含量与盐浓度之间呈正相关。可见,海马齿在受到盐胁迫时,能主动通过大量增加脯氨酸来缓解盐胁迫引起的渗透胁迫,从而对盐碱起到抵抗作用,即海马齿体内脯氨酸含量的积累可能是其耐盐性的生理机制之一。植物在盐胁迫等逆境条件下积累脯氨酸是一种较普遍的现象^[14],但脯氨酸在植物逆境中积累的作用,还未达成一致的看法。目前把脯氨酸积累的作用大致归结为以下 4 个方面:(1)作为细胞的有效渗透调节物质^[25-26];(2)保护酶和膜的结构使之不被 NaCl 破坏,并维持完整的水合范围^[25,27];(3)作为可直接利用的无毒形式的氮源,作为能源和呼吸底物,参与叶绿素的合成等^[28];(4)脯氨酸在逆境条件下积累,可能是细胞结构受损伤的产物,是一

种伤害反应^[28-29]。在盐碱胁迫下,可溶性糖含量的变化因物种而异。早在 1975 年,Shepran 发现盐分使玉米茎中碳水化合物含量降低,而胚轴中碳水化合物含量则升高。近来有人报道,盐胁迫下,碱茅体内碳水化合物特别是可溶性糖含量减少^[30]。海马齿体内的可溶性糖的含量在处理 15 d 时,低浓度的海水胁迫使植物体内可溶性糖含量减少,在这个时期海马齿生长旺盛以作为植物生长的碳源,使其含量减少;但当盐胁迫的时间延长到 30 d 时,海马齿植物叶中可溶性糖的含量比淡水浇灌的高,且与浇灌的海水浓度呈正相关(表 2),在这个时期由于海马齿植株生长受到抑制,大部分的可溶性糖用于渗透调节,以维持海马齿植株正常生长,所以可溶性糖的含量增加。这有可能说明可溶性糖含量的变化不仅因物种而异,而且与胁迫的状态有关。植物在逆境中碳水化合物积累的作用机制尚难肯定,可能与渗透调节有关,也可能是胁迫作用对代谢干扰的结果。

3.5 海马齿体内的无机离子的区域化、吸收、转运和分布的特征与耐盐性

植物耐盐的机理主要表现为无机离子的选择性吸收和运送、离子区隔化和有机小分子渗透调节作用^[13,31-33]。在盐胁迫时,海马齿植物叶中 Na^+ 的含量最高,茎中 Na^+ 含量次之,根中 Na^+ 的含量最低,说明在盐胁迫下海马齿将吸收的大部分 Na^+ 运输到叶片中并将储存在其中。叶片组织内积累的大量 Na^+ 在叶片的各部分是怎样分配的呢?植物要想在盐渍条件下生存,不可能把离子主要积累在质外体,因为质外体(主要是细胞壁)体积仅占组织总体积的 3%—7%,少量的离子就可以在质外体积累到很高的浓度,引起细胞脱水。因此离子只能积累在共质体中或分泌出体外^[34]。海马齿是一种稀盐盐生植物,没有明显的泌盐结构,只能将 Na^+ 区域化储存在共质体中。所以,共质体是海马齿叶片积累 Na^+ 的主要场所。但是 Na^+ 不可能在细胞质中积累到很高的浓度,因为体外实验表明盐生植物和甜土植物细胞质中的酶都不能忍受较高的 Na^+ 浓度^[35],在正常条件下细胞质中 Na^+ 的均衡态浓度为 1—10 mmol/L^[36];液泡是植物成熟细胞中最大的细胞器,约占细胞总体积的 90%,很多实验结果表明液泡是细胞中积累 Na^+ 的主要场所,生长在 340 mmol/L NaCl 中的海滨碱蓬(*Suaeda maritima*)液泡中 Na^+ 浓度可达 600 mmol/L^[37]。所以,推测海马齿共质体中的 Na^+ 也主要积累在液泡中。海马齿植物叶片中 Na^+ 、 K^+ 或总无机离子净积累量高于根部。地上部积累大量离子,有利于增大地上部和根部之间的渗透势差,促进水分从根部向地上部的运输,改善地上部的水分状况,促进生长,海马齿的这种现象与其它盐生植物研究的结果一致^[34,38]。

根系是 Na^+ 、 Cl^- 等离子进入植物体内的主要屏障,而根中质膜 H^+ -ATPase 活性、阳离子通道对不同离子的通透性、耗能 K^+/H^+ 共运输以及 Na^+/H^+ 逆向运输等过程决定着植物根系对离子的选择性^[39-42]。Pitman^[43] 提出, $S_{\text{K},\text{Na}}$ 能够反映盐分胁迫条件下植物体对 K^+ 、 Na^+ 的吸收和向上运输的选择性,认为 $S_{\text{K},\text{Na}}$ 值越大,植物体地上部分对 K^+ 的选择性越大,对 Na^+ 的选择性越小,植物抗盐性越强,所受盐害越小;反之, $S_{\text{K},\text{Na}}$ 值越小,植物体地上部分对 K^+ 的选择性越小,对 Na^+ 的选择性越大,植物抗盐性越小,所受盐害越大。相对海马齿植物根的 $AS_{\text{K},\text{Na}}$ 值,茎和叶的 $TS_{\text{K},\text{Na}}$ 值要大的多(表 4),因此海马齿植物根表现出强的 K^+ 吸收能力,但茎和叶对 K^+ 无机离子的选择性吸收和运送能力低,所以,推断海马齿植物中 K^+ 从根到叶中运输除了通过无机离子选择性吸收或运输外,大量则是通过植物原生质体以及与代谢相关途径的胞质运输。

从植物的矿质营养角度看,生境中的 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 元素,除 Na^+ 为盐生植物所必需外, K^+ 和 Ca^{2+} 均为高等植物普遍需要的金属阳离子。它们在化学性质上具有一定的相似性,在植物体内以离子状态运动等,因而在植物吸收转运过程中这些元素间会产生一定程度的协同或拮抗作用,进而影响到体内的含量水平和器官分布。一般认为,盐胁迫条件下, Na^+ 会对 K^+ 和 Ca^{2+} 产生不同程度的拮抗作用,从而降低 K^+ 和 Ca^{2+} 在植物体内的含量^[44]。本研究结果却表明,海马齿在海水处理后基本上不影响或只轻微影响对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的吸收。同时根部 K^+ 含量、 K^+/Na^+ 比及对 K^+ 的选择性的变化说明根部具有对 K^+ 高效吸收的调控机制。根部维持较高的 K^+ 含量可以随时补偿地上部的缺 K^+ 症状,使植株不致发生 K^+ 营养亏缺。

References:

- [1] Tang C L. Flora of China. Beijing: Science Press, 1996: 30-32.

- [2] Zhao M, Fan H, Zhao K F. Effects of NaCl, KCl and NaNO₃ on the growth and ion composition and distribution in *Suaeda salsa* (L.) Pall. Plant Physiology Communications, 2008, 4(2): 263-267.
- [3] Sun J, Chen S L, Dai S X, Wang R G, Li N Y, Shen X, Zhou X Y, Lu C F, Zheng X J, Hu Z M, Zhang Z K, Song J, Xu Y. NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species. Plant Physiology, 2009, 149: 1141-1153.
- [4] Li W Q, Liu X J, Zhao K F, Liu H L. Growth, development and ions distribution of three halophytes under salt stress. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2006, 4(2): 49-52.
- [5] Ramani B, Reeck T, Debez A, Stelzer R, Huchzermeyer B, Schmidt A, Papenbrock J. *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. Plant Physiology Biochemistry, 2006, 44(5/6): 395-408.
- [6] Ghnaya T, Nouairi I, Slama I, Messedi D, Grignon C, Abdely C, Ghorbel M H. Cadmium effects on growth and mineral nutrition of two halophytes: *Sesuvium portulacastrum* and *Mesembryanthemum crystallinum*. Journal of Plant Physiology, 2005, 162 (10): 1133-1140.
- [7] Tang Q Z, Liu Z P, Chen M D, Lu G X. Effect of seawater on the growth and leaf oxidative metabolism of sunflower seedlings. Chinese Bulletin of Botany, 2004, 21(6): 667-672.
- [8] Zheng B S. Research Techniques in Contemporary Plant Physiology and Biochemistry. Beijing: China Meteorological Press, 2006: 3-120.
- [9] Cao L. The Physiological Responses of Upland Rice to Salt Stress. Lanzhou: Lanzhou University, 2006.
- [10] Fryer M J, Andrews J R, Oxborough K, Blowers D A, Baker N R. Relation between CO₂ assimilation photosynthetic electron transport and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during Periods of low temperature. Plant Physiology, 1998, 116: 571-581.
- [11] Zhao S J, Xu C C, Zou Q. Improvement on the method for MDA content. Plant Physiology Communications, 1994, 30(3): 207-210.
- [12] Levitt J. Response of Plants to Environmental Stress (2nd Ed). New York: Academic Press, 1980: 365-434.
- [13] Li Y, Zhang Y P, Sun M, Gao B M. Research advance in the effects of salt stress on plant and the mechanism of plant resistance. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(1): 258-265.
- [14] Zhao K F. Physiology of Plant Salt Tolerance. Beijing: Science Press, 1993: 1-90.
- [15] Ma W Y. Progress in research of plant tolerance to Saline Stress. Agriculture & Technology, 2004, 24(4): 95-99.
- [16] Lin X F. Research of Plant Salt Tolerance. Beijing: Science Press, 2004: 48-50.
- [17] Yang M F, Yang C, Hou W L, Zhang Q F, Wang B S. Effects of NaCl and KCl stress on the roots and shoots of *Suaeda*. Journal of Shandong Normal University(Natural Science), 2002, 17(1): 68-72.
- [18] Li P F, Yang Z C. Dynamic effect of NaCl on absorption and transportation of K⁺ and Na⁺ in *Festuca arundinacea*. Acta Prataculturae Sinica, 2005, 14(4): 58-64.
- [19] Gao K S, Qiu B S, Xia J R, Yu A J. Light dependency of the photosynthetic recovery of *Nostoc flagelliforme*. Journal of Applied Phycology, 1998, 10: 51-53.
- [20] Farquhar C D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Biology, 1982, 33: 317-345.
- [21] Greenway H, Munns R. Mechanism of salt tolerance in monhalophytes. Annual Review of Plant Biology, 1980, 31: 149-190.
- [22] Jia H X, Zhao M R. A study on the ultrastructure of chloroplasts of typical saline plants. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1990, 10(1): 70-72.
- [23] Shen Y G, Chen S Y. Molecular mechanism of plant responses to salt stress. Hereditas, 2001, 23(4): 365-369.
- [24] Ma J H, Zheng H L. Molecular biological basis of salt tolerance in plants. Journal of Biology, 2007, 24(1): 5-8.
- [25] Zhao K F, Li F Z. Halophyte of China. Beijing: Science Press, 1999: 48-177.
- [26] Stewart C R, Lee J A. The role of proline accumulation in halophytes. Planta, 1974, 120: 279-289.
- [27] Watad A A, Reinhold L, Lerner H R. Comparison between a stable NaCl-selected *Nicotiana* cell line and wild type. Plant Physiology, 1983, 73: 624-629.
- [28] Tang Z C. The proline accumulation in plants and their possible meanings. Plant Physiology Communications, 1984, 1: 15-21.
- [29] Hanson A D, Nelsen C E, Everson E H. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. Crop Science, 1977, 17: 720-726.
- [30] Liu H, Shu X X, Zhao Y, Wang S M. Effect of salt stress on growth and carbohydrate contents in *Puccinellia tenuiflora*. Pratacultural Science, 1997, 14(1): 18-19.
- [31] Zhang K F, Zhao Z F. Effects of salt and water stresses on osmotic adjustment of *Suaeda salsa* seedlings. Acta Botanica Sinica, 1998, 40(1): 56-61.
- [32] Zhang H Y, Fan Z F. Comparative study on the content of inorganic and organic solutes in ten salt-tolerant plants in Yuncheng Saltlake. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(3): 352-358.
- [33] Zhao K F, Fan H, Zhou S, Song J. Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe daigremobiana* under iso-osmotic salt

and water stress. *Plant Science*, 2003, 165(4): 837-844.

- [34] Qiu N W. The Comparison of Na^+ Compartmentalization in The Leaves of Different Type of Halophytes. Jinan: Shandong Normal University, 2001.
- [35] Flowers T J. The effect of sodium chloride on enzyme activities from four halophytes species of *Chenopodiaceae*. *Phytochemistry*, 1972, 11: 1881-1886.
- [36] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M, Pardo J M, Niu X M. Ion homostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiology*, 1995, 109: 735-742.
- [37] Yeo A R. Salt Tolerance in The Halophyte *Suaeda maritima*. Bridlington: The University of Sussex, 1974: 183-184.
- [38] Zhang H Y. A study on the characters of content of inorganic ions in salt-stressed *Suaeda salsa*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22(1): 129-135.
- [39] Volkmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plants to salinity: a review. *Canadian Journal of Plant Science*, 1998, 78: 19-27.
- [40] Wang J Y, Zhang G H, Su Q, An L J, Liu Z P. Research advances about the relation between membrane spanned ion transporter and salt tolerance in plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(3): 635-640.
- [41] Michelet B, Boutry M. The plasma membrane H^+ -ATPase (A highly regulated enzyme with multiple physiological functions). *Plant Physiology*, 1995, 108: 1-6.
- [42] Allakhverdiev S I, Nishiyama Y, Suzuki I, Tasaka Y, Murata N. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(10): 5862-5867.
- [43] Pitman M G. Transpore across the root and shoot/root interaction//Salinity Tolerance in Plant-Strategies for Crop Improvement. New York: John, Wiley and Sons, 1984.
- [44] Greenway H, Munns R. Mechanism of salt tolerance in monhalophytes. *Annual Review of Plant Biology*, 1980, 31: 149-190.

参考文献:

- [1] 唐昌林. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1996: 30-32.
- [2] 赵勐, 范海, 赵可夫. NaCl , KCl 和 NaNO_3 对盐地碱蓬生长以及植物体内离子组成和分布的效应. *植物生理学通讯*, 2008, 4(2): 263-267.
- [4] 李伟强, 刘小京, 赵可夫, 刘海亮. NaCl 胁迫下 3 种盐生植物生长发育及离子在不同器官分布特性研究. *中国生态农业学报*, 2006, 14(2): 49-52.
- [7] 唐奇志, 刘兆普, 陈铭达, 陆国兴. 海水处理对向日葵幼苗生长及叶片一些生理特性的影响. *植物学通报*, 2004, 21(6): 667-672.
- [8] 郑炳松主编. 现代植物生理生化研究技术. 北京: 气象出版社, 2006: 3-120.
- [9] 曹礼. 旱稻对盐胁迫的生理响应. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [11] 赵世杰, 许长城, 邹琦. 植物组织中丙二醛测定方法的改进. *植物生理学通讯*, 1994, 29(3): 209-210.
- [13] 李彦, 张英鹏, 孙明, 高弼模. 盐分胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展. *中国农学通报*, 2008, 24(1): 258-265.
- [14] 赵可夫. 植物抗盐生理. 北京: 科学出版社, 1993: 1-90.
- [15] 马文月. 植物抗盐性研究进展. *农业与技术*, 2004, 24(4): 95-99.
- [16] 林栖凤. 耐盐植物研究. 北京: 科学出版社, 2004: 48-50.
- [17] 杨明锋, 杨超, 侯文莲, 张秋芳, 王宝山. NaCl 和 KCl 胁迫对碱蓬根和地上部分生长的效应. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 2002, 17(1): 68-72.
- [18] 李品芳, 杨志成. NaCl 胁迫下高羊茅生长及 K^+ 、 Na^+ 吸收与运输的动态变化. *草业学报*, 2005, 14(4): 58-64.
- [22] 贾恢先, 赵曼容. 典型盐地植物叶绿体超微结构的研究. *西北植物学报*, 1990, 10(1): 70-72.
- [23] 沈义国, 陈受益. 植物盐胁迫应答的分子机制. *遗传*, 2001, 23(4): 365-369.
- [24] 马建华, 郑海雷. 植物耐盐的分子生物学基础. *生物学杂志*, 2007, 24(1): 5-8.
- [25] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物. 北京: 科学出版社, 1999: 48-177.
- [28] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义. *植物生理学通讯*, 1984, 1: 15-21.
- [30] 刘华, 舒孝喜, 赵银, 王锁民. 盐胁迫对碱茅生长及碳水化合物含量的影响. *草业科学*, 1997, 14(1): 18-19.
- [34] 邱念伟. 不同类型盐生植物叶片 Na^+ 区域化作用机理的比较研究. 济南: 山东师范大学, 2001.
- [38] 张海燕. 盐胁迫下盐地碱蓬体内无机离子含量分布特点的研究. *西北植物学报*, 2002, 22(1): 129-135.
- [40] 王景艳, 张高华, 苏乔, 安利佳, 刘兆普. 植物跨膜离子转运蛋白与其耐盐性关系研究进展. *西北植物学报*, 2006, 26(3): 635-640.