

盐胁迫对甘草愈伤组织渗透调节的影响

柳福智*, 羊健麟

甘肃农业大学农学院, 兰州730070

摘要: 研究了盐胁迫对甘草不同外植体叶和下胚轴愈伤组织生长速率及几种渗透调节物质累积量的影响。结果表明: 在盐胁迫条件下, 甘草叶子和下胚轴愈伤组织的相对生长率都随着盐浓度的增加先升高后降低。甘草愈伤组织具有很强的耐盐能力, 低于 $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl处理可明显促进愈伤组织的生长, 高于 $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl处理, 促进作用减弱, 愈伤组织生长呈下降趋势。当NaCl浓度高于 $136.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 甘草愈伤组织中无机盐离子 Cl^{-} 和 Na^{+} 大量积累, 使 K^{+} 外渗, 从而使 $\text{K}^{+}/\text{Na}^{+}$ 大幅度下降。同时, 甘草愈伤组织中脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱等在盐胁迫下也大量累积。这些结果表明一定程度盐胁迫下甘草通过积累无机离子和可溶性小分子物质进行渗透调节, 是甘草耐盐性强的重要原因之一。

关键词: 甘草; 愈伤组织; 盐胁迫; 渗透调节

Effects of Salt Stress on Osmotic Regulation of *Glycyrrhiza uralensis* Callus

LIU Fu-Zhi*, YANG Jian-Lin

College of Agriculture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: An experiment was conducted to study the effects of salt stress on callus induced by leaf and hypocotyl of licorice growth rate and several cumulative amount of osmotic adjustment under the salt stress. The results of this study showed that under the conditions of salt stress, the relative growth rates of callus induced by leaf and hypocotyl of licorice were reduced after the first increased with the increasing of salt concentration. Licorice callus has a strong salt tolerance, lower than $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl treatment may promote the growth of callus; higher than $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl treatment, it will inhibit the growth of callus; When the concentration of NaCl was higher than $136.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, the inorganic particles of Cl^{-} and Na^{+} accumulated heavily in licorice callus, this made the K^{+} extravasate, the ratio of K^{+} and Na^{+} was significant decreased. At the same time, the proline, soluble sugars and betaine in licorice callus also accumulated under salt stress. These results showed that licorice conducted the osmotic adjustment by accumulating the soluble inorganic ions and small molecule substances under certain degree of salt stress, which was one of the important reasons for licorice of strong salt tolerance.

Key words: *Glycyrrhiza uralensis*; callus; salt stress; osmotic regulation

甘草为豆科植物甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、胀果甘草(*G. inflate*)或光果甘草(*G. glabra*)的干燥根和根茎(国家药典委员会2010), 为常用中药, 具补脾益气、清热解毒和化痰止咳等功效。广泛分布于我国西北干旱温带荒漠和温带草原区域。甘草根系发达, 生命力强, 是半干旱荒漠地区优良的药用和防风固沙植物(张萍和祝希娴1997; 张继等2000); 具有抗寒、耐旱、抗盐碱、固沙和改良土壤等作用, 对防止水土流失和改善生态环境具有重要意义。

随着经济的发展和工业污染的加剧, 土壤盐渍化面积日益扩大, 加之对天然药物的不合理的采挖和开发利用, 致使野生甘草资源遭到毁灭性的破坏, 已远不能满足人们对市场的需求, 发展甘

草种植已迫在眉睫。甘草从播种到结实周期较长, 最快也需4~5年, 种子繁育缓慢已成为制约甘草产业发展的瓶颈, 因此, 利用组织培养快速繁殖技术, 对缓解甘草种子紧缺及良种选育具有实用价值(赵晶等2011)。在组织培养过程中, 探索甘草外植体愈伤组织快速诱导及盐胁迫对愈伤组织的渗透调节机制的影响具有重要意义。目前, 有关外界因素对甘草及干旱胁迫对甘草愈伤组织的研究较多, 万春阳等(2011)通过分析盐胁迫对甘草不同组分的影响, 得出适当的盐胁迫可以刺激甘草内的糖代谢, 加速物质的分解, 促进甘草的次生代谢, 使

收稿 2015-02-26 修定 2015-05-14

资助 甘肃农业大学盛彤笙科技创新基金(GSAU-STS-1429)。

* 通讯作者(E-mail: lfz_1976@126.com; Tel: 0931-7631145)。

甘草酸形成并积累; 杨国会等(2009)采用砂基培养法培养甘草幼苗, 以含有不同浓度的NaCl或Na₂CO₃的营养液对其分别进行不同强度的盐胁迫或碱胁迫处理, 结果表明: 随盐浓度的增加, 甘草渗透及pH调节物质积累, Na⁺、脯氨酸、柠檬酸含量增加, K⁺含量下降; 程焕欣等(2010)对胀果甘草愈伤组织进行干旱胁迫处理, 探讨干旱胁迫对愈伤组织的生长、生理指标和甘草黄酮含量的影响。但对甘草愈伤组织适应盐胁迫的渗透调节机制方面的研究, 国内未见报道。

本研究以甘草无菌苗的叶片、下胚轴为外植体材料, 研究不同盐浓度胁迫下甘草愈伤组织的生长状况, 通过研究盐胁迫下甘草愈伤组织内主要渗透调节物质脯氨酸(Pro)、可溶性糖、甜菜碱、过氧化物酶(POD)的合成累积以及Na⁺、K⁺、Cl⁻等无机盐离子含量, 旨在揭示甘草在繁殖过程中的抗盐机理, 加速甘草优质种苗的快速繁殖进程, 对保护甘草自然资源和提高了甘草在干旱、半干旱区耐盐性及生态恢复建设提供科学借鉴。另外, 通过愈伤组织研究甘草, 为今后在细胞及分子水平上研究其抗逆机制奠定理论基础。

材料与方法

1 实验材料与盐胁迫处理

1.1 材料

以甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)无菌苗的叶片、下胚轴为供试材料。

1.2 甘草无菌苗的培养

选取数粒饱满、整齐一致的种子置于烧杯中, 滴入适量浓硫酸后用玻璃棒搅拌均匀, 静置4~6 h, 待种皮被浓硫酸侵蚀出细小痕迹时, 用清水冲洗干净, 再将处理过的种子用75%的乙醇杀菌8~10 s后, 用1%升汞消毒50 s。为除去甘草种子表面的有毒物质, 又不污染种子, 用无菌水冲洗3~5遍, 以除去残余的升汞。于超净工作台上将处理过的甘草种子接种到装有MS培养基的固体培养基的三角瓶中, 每瓶接入4~6粒种子, 然后放置培养架上, 在28℃恒温的条件下, 先进行2 d黑暗处理后开始光照, 在光照时间为12~16 h·d⁻¹、温度为28℃、湿度为50%~60%的培养室中使其萌发、生长, 经过30 d左右即可育出甘草无菌苗。

1.3 愈伤组织的诱导

将甘草无菌苗的叶和下胚轴接种于前期优选的MS+6-BA 0.5 mg·L⁻¹+2,4-D 0.5 mg·L⁻¹+NAA 0.5 mg·L⁻¹+KT 0.4 mg·L⁻¹+琼脂8 g·L⁻¹+蔗糖30 g·L⁻¹的培养基上(pH 5.8)。在28℃恒温的条件下, 先进行2 d黑暗处理后开始光照, 培育25 d左右, 可诱导出甘草愈伤组织。

1.4 盐胁迫处理

NaCl浓度梯度设置为0、42.7、85.5、136.8、170.9和200.0 mmol·L⁻¹, 将准确称量的NaCl加到继代培养基中, 分别装入锥形瓶, 封口后高压灭菌。在超净工作台上将生长良好的甘草愈伤组织2~3 g接入到不同盐浓度培养基上, 在组织培养实验室中进行继代生长和NaCl胁迫处理22 d (万世杰和梁玉玲2011), 生长条件与无菌苗的培育条件相似。

2 方法

2.1 相对生长速率的测定

相对生长速率=(盐胁迫22 d后重量-未处理前重量)/未处理前重量×100% (Kingsbury等1984)。

2.2 阳离子Na⁺、K⁺和阴离子Cl⁻含量的测定

Na⁺和K⁺含量用火焰光度计进行测定, 用直接电位法测定Cl⁻含量(刘爱荣和赵可夫2005)。称取干样0.05 g, 加入10 mL超纯水, 于沸水浴中提取2 h, 冷却后离心收集上清液待测。分别用NaCl和KCl配制10 mmol·L⁻¹的Na⁺、K⁺标准液各100 mL。用蒸馏水调零, 根据样品的Na⁺、K⁺含量, 以K⁺=1.2 mmol·L⁻¹、Na⁺=2.1 mmol·L⁻¹的标准液调为100%。0.8 mL提取液定容到20 mL, 记录样品溶液的测定值。公式如下:

Na⁺、K⁺含量[mmol·g⁻¹ (DW)]=测定值×稀释倍数×提取液总体积/取样量

2.3 可溶性糖提取及测定

利用苯酚法测定可溶性糖含量(赵海泉2008)。精密称取0.2 g甘草愈伤组织粉末, 共3份, 分别装入3支刻度试管中, 加入5~10 mL蒸馏水, 加盖, 于沸水中提取30 min (提取2次)。提取液过滤入25 mL容量瓶中, 反复冲洗试管及残渣, 定容至刻度。吸取0.5 mL样品于试管中(重复2次), 加蒸馏水1.5 mL, 同制作标准曲线的步骤, 按顺序分别加入1 mL 9%苯酚溶液, 再迅速加入5 mL浓硫酸溶液, 摇匀, 在室温下放置30 min, 显色并于485 nm测定光密度。

2.4 甜菜碱含量的测定

甜菜碱含量按Grieve和Grattan (1992)方法测定。取NaCl处理22 d的甘草愈伤组织干样, 3.5 mL重蒸水冰浴研磨, 13 000×g离心15 min。取上清液, 加入3.5 mL 2 mol H₂SO₄混匀, 13 000×g离心15 min。取1 mL上清液于试管中冰浴10 min, 加入0.4 mL KI-I₂ (15.7 g碘加20 g KI溶于100 mL H₂O)。试管冰浴16 h后, 13 000×g离心20 min。吸去上清液, 向沉淀(季胺化合物在低pH值与KI-I₂试剂反应生成高碘酸结晶)中加入4 mL 1,2-二氯甲烷, 试管加盖于25 °C震动温浴2.5 h。再用1,2-二氯甲烷1:5稀释后测定365 nm的光吸收值。用50~200 μg·mL⁻¹溶解在1 mol H₂SO₄中的甜菜碱作标准曲线。

2.5 过氧化物酶(POD)活性的测定

精密称0.4 g甘草愈伤组织, 然后加入5 mL预冷的0.1 mol·L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.5)缓冲液, 冰浴研磨, 以10 000×g离心15 min, 取上清液, 残渣再用5 mL缓冲液提取一次, 合并2次上清液, 置于冰箱内贮存备用。过氧化物酶(POD)活性的测定按愈创木酚氧化法, 反应液于波长470 nm比色测定, 酶活力以U·g⁻¹ (FW)表示(高文远等1998)。

2.6 脯氨酸(Pro)含量测定

脯氨酸(Pro)含量按张殿忠(1990)的方法测定。分别取0、42.7、85.5、136.8、170.9和200 mmol·L⁻¹ NaCl处理22 d的甘草愈伤组织干样0.2 g, 用5 mL 3%磺基水杨酸, 沸水浴10 min后, 取1 mL上清液, 加入1 mL蒸馏水、1 mL冰乙酸、1 mL 3%酸性茚三酮(以3:2的冰乙酸和6 mol·L⁻¹磷酸配制), 沸水浴60 min, 加入4 mL甲苯萃取, 30 min后, 取3 mL在520 nm比色测定吸光值, 脯氨酸含量以mg·g⁻¹ (DW)表示。

2.7 数据统计与处理

所有处理每次测定重复3次, 数据为3次测定的平均值。采用Microsoft Excel 2003对数据进行处理, 用SPSS19.0统计软件对数据进行方差分析。

实验结果

1 盐胁迫下甘草愈伤组织相对生长速率的变化

由图1可知, 在85.5和136.8 mmol·L⁻¹ NaCl培养基上, 甘草愈伤组织的生长受到促进, 说明甘草对盐的依赖性很高, 低浓度的盐不但不会造成伤害,

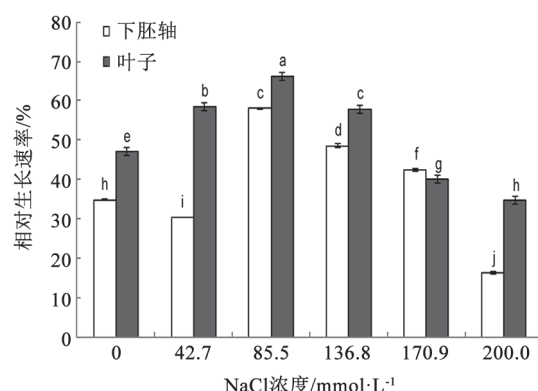


图1 NaCl胁迫对甘草愈伤组织相对生长率的影响
Fig.1 Effects of NaCl stress on relative growth rates of *G. uralensis* callus

不同小写字母代表差异显著($P < 0.05$); 以下各图同。

反而是生长所需的营养; 当NaCl浓度达到200.0 mmol·L⁻¹时, 愈伤组织出现褐化现象, 生长受到抑制, 此时下胚轴和叶子愈伤组织的相对生长率分别为16.5%、38.0%。这表明, 甘草愈伤组织具有很强的耐盐能力, NaCl处理可促进愈伤组织的生长, 且在85.5 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫时达到最大值, 在高浓度下却减少, 这与万世杰和梁玉玲(2011)的结果一致。同时, 我们从图1可以明显的看出, 叶子愈伤组织的相对生长率普遍高于下胚轴愈伤组织的相对生长率。

2 盐胁迫下甘草愈伤组织Na⁺、K⁺、Cl⁻含量的变化

由图2可知, 在无胁迫处理时愈伤组织细胞中保持较高的K⁺浓度和较低的Na⁺浓度, 一旦受到盐胁迫, 这种平衡就会被立刻打破; 无盐胁迫处理的愈伤组织中K⁺/Na⁺虽不是很高, 但受到胁迫, K⁺/Na⁺也快速下降, 且下降幅度均高达20%以上, 主要是因为盐胁迫使植物细胞内Na⁺增加、K⁺外渗、K⁺/Na⁺降低, 因此K⁺/Na⁺的比值可作为植物耐盐碱的鉴定指标。由图3可知, Cl⁻含量随着盐浓度的增加而逐渐升高, 并且, 甘草叶子愈伤组织中Cl⁻含量明显高于下胚轴愈伤组织中Cl⁻含量。

3 盐胁迫下甘草愈伤组织可溶性糖含量的变化

如图4所示, 在盐浓度为42.7 mmol·L⁻¹时, 甘草叶片和下胚轴愈伤组织中可溶性糖含量与对照差异很小; 当盐浓度达到85.5 mmol·L⁻¹以上时, 甘草叶片和下胚轴愈伤组织中可溶性糖含量都出现上升的趋势, 并且叶片愈伤组织中可溶性糖含量明显高于下胚轴愈伤组织。

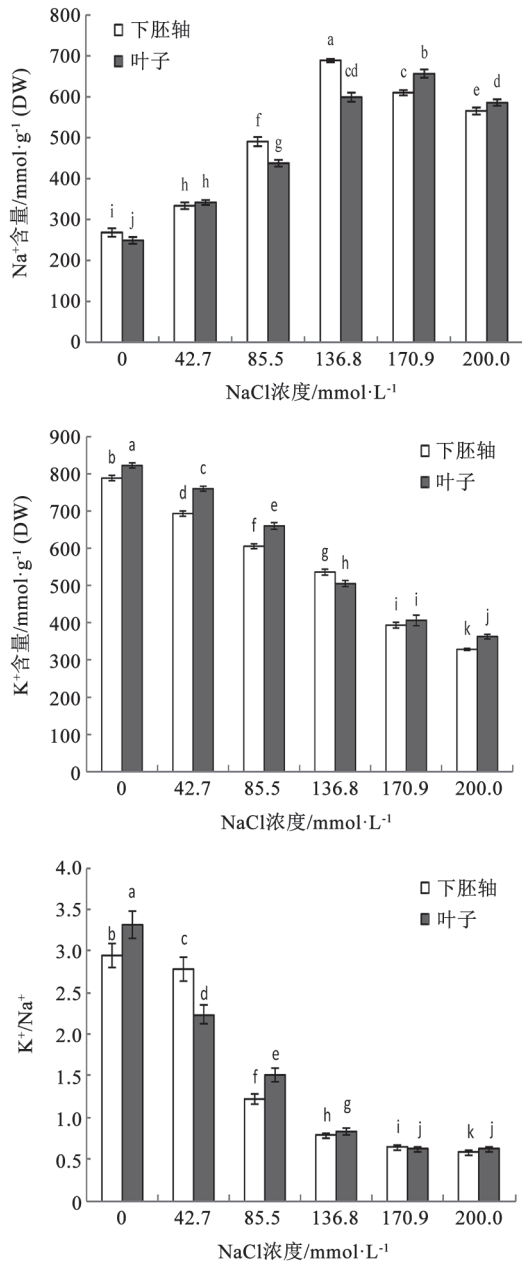


图2 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中K⁺、Na⁺和K⁺/Na⁺含量的影响
Fig.2 Effects of NaCl stress on K⁺, Na⁺ and K⁺/Na⁺ content of *G. uralensis* callus

4 盐胁迫下甘草愈伤组织甜菜碱含量的变化

由图5可知, 盐胁迫促进了甘草组织中甜菜碱的累积。盐处理22 d后, 甘草叶子愈伤组织中甜菜碱的含量比下胚轴愈伤组织中甜菜碱的含量高。

5 盐胁迫下甘草愈伤组织过氧化物酶(POD)活性的变化

从图6可见, 盐胁迫的甘草叶片和下胚轴愈伤

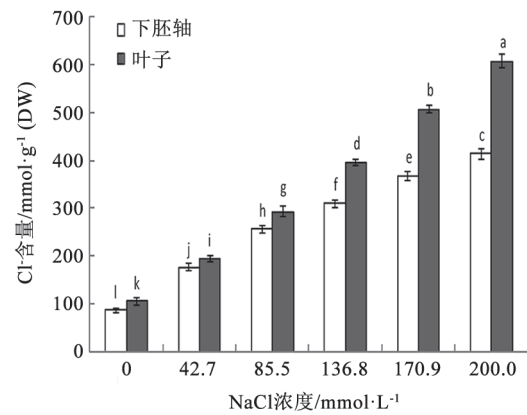


图3 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中Cl⁻含量的影响
Fig.3 Effects of NaCl stress on Cl⁻ content of *G. uralensis* callus

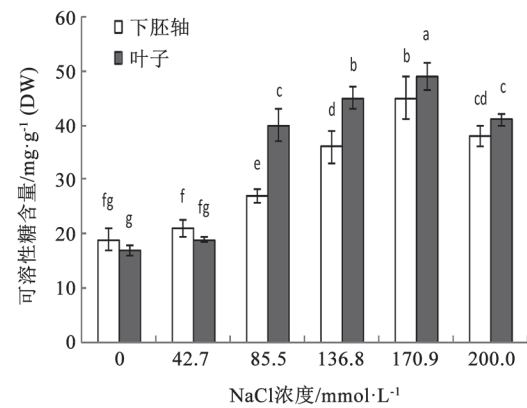


图4 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中可溶性糖含量的影响
Fig.4 Effects of NaCl stress on soluble sugar content of *G. uralensis* callus

组织中POD活性都随盐胁迫强度增大而呈现先上升后下降的趋势, 盐胁迫处理后甘草叶片和下胚轴愈伤组织POD活性均高于对照。当NaCl浓度达170.9 mmol·L⁻¹时, 甘草叶片和下胚轴愈伤组织POD活性达最大值, 分别为130.2和85.9 U·g⁻¹ (FW), 但随盐胁迫强度继续增大, 愈伤组织中POD活性开始下降, 当NaCl浓度达200.0 mmol·L⁻¹时, 愈伤组织POD活性下降至92.4和50.2 U·g⁻¹ (FW)。

6 盐胁迫下甘草愈伤组织中脯氨酸(Pro)含量的变化

如图7所示, 植物在逆境条件下会积累较多的脯氨酸, 在盐胁迫下, 甘草叶子和下胚轴愈伤组织中脯氨酸的积累均逐渐增多, 而且各浓度梯度之间脯氨酸含量差异显著。

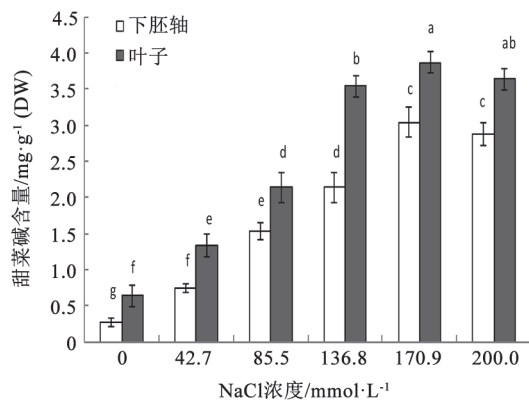


图5 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中甜菜碱含量的影响
Fig.5 Effects of NaCl stress on betaine content of *G. uralensis* callus

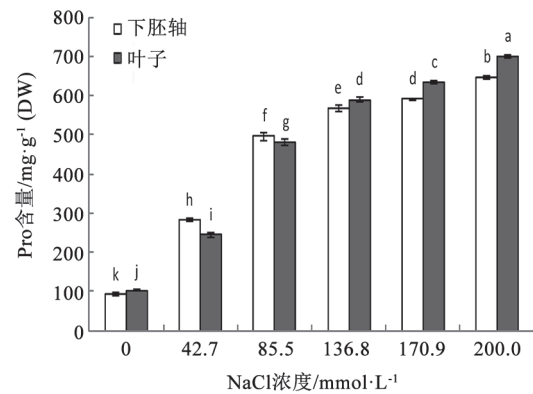


图7 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中脯氨酸含量的影响
Fig.7 Effects of NaCl stress on Pro content of *G. uralensis* callus

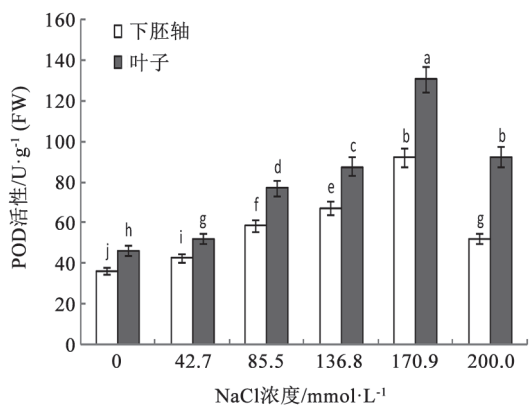


图6 NaCl胁迫对甘草愈伤组织中POD活性的影响
Fig.6 Effects of NaCl stress on POD activity of *G. uralensis* callus

讨 论

相对生长率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之一。它消除了盐处理前的个体差异。甘草愈伤组织在不同NaCl浓度培养基上的生长情况可以反映其对盐渍环境的适应性(谭会娟等2011)。在盐胁迫下,甘草愈伤组织的相对生长率随着盐浓度的增加先升高后降低。这表明,甘草愈伤组织具有很强的耐盐能力,低于85.5 mmol·L⁻¹ NaCl处理可明显促进甘草愈伤组织的生长,高于85.5 mmol·L⁻¹ NaCl处理,则促进作用减弱,愈伤组织生长呈下降趋势。盐浓度过大,甘草的生长明显受到抑制,其主要原因是盐分影响培养基的渗透势,造成甘草吸水困难,从而导致其

生长缓慢(葛淑俊等2008)。过氧化物酶作为植物细胞内的一种保护性酶,其主要生理功能是清除逆境下细胞内活性氧自由基,抑制膜内不饱和脂肪酸的过氧化作用,提高植物抗逆性(刘宁等2000;梁新华和刘凤梅2006)。同时,也是广泛存在于植物体中活性较强的一种酶。研究表明,它不仅参与活性氧自由基的清除,还与植物的呼吸作用、光合作用等有关。过氧化物酶活性在植物生长发育过程中不断变化(葛淑俊等2008;董相军和张彩霞2007)。本研究发现,过氧化物酶活性过高不利于愈伤组织生长。所以适宜的盐浓度才能使甘草积累更多的有效成分。

在NaCl胁迫下,通过质膜进入细胞质的Na⁺是一个顺电化学势梯度被动运输的过程,而Na⁺由细胞质再进入液泡则是一个逆电化学势梯度的主动运输的过程。所以Na⁺积累于液泡中维持细胞质中较低的Na⁺/K⁺比例,减少对细胞质中代谢过程的影响,通过无机离子的参与,降低了细胞液的渗透势,从而使水分顺利地进入植物体内,保证了植物正常进行生理活动。盐胁迫下,盐土中的最主要致害离子是Na⁺和Cl⁻。大量的Na⁺和Cl⁻在液泡中积累作为渗透调节物质,可以避免离子对细胞质中酶和膜系统的毒害作用,并增加植物的吸水能力,同时对细胞质造成渗透胁迫。植物通常在细胞质中积累甜菜碱、脯氨酸、可溶性糖等可溶性物质作为渗透调节物质平衡来自液泡的渗透压,同时这些可溶性小分子物质也有保护生物大分子结构

的功能, 而使其免受离子毒害的作用(高战武2011)。高等植物通过调节无机离子的比例、数量和细胞积累的无毒有机物(脯氨酸、可溶性糖等)来进行渗透调节。本研究发现, 在低于 $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl处理可明显促进甘草愈伤组织的生长, 随着浓度升高, 愈伤组织中 Na^+ 、 Cl^- 含量显著增加, 而 K^+ 含量降低, 说明 Na^+ 、 Cl^- 可能主要区域化到液泡中起渗透调节作用。然而高于 $85.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl处理时, Na^+ 、 Cl^- 吸收过多, 造成单盐毒害, 也对其他离子(如 K^+)的吸收产生拮抗作用, 使植株发生营养亏缺, 生长抑制(肖雯等2000; 张海燕2002)。 Na^+ 既可作为渗透调节剂来提高植株抗性, 又可抑制有机渗透调节物质的合成、节约能量, 而过多的 Na^+ 则对植株生长是不利的。一般认为, 盐胁迫下植物体内离子失衡主要是由 Na^+ 大量流入造成的(Niu等1995)。将细胞中 Na^+ 进行区域化积累至液泡中, 是为了避免在细胞质积累高浓度的 Na^+ 而对原生质产生毒害效应。

可溶性糖是植物体内重要的渗透调节物质(杨秀红等2005)。在植物对盐胁迫的适应性调节中, 是增加渗透性溶质的重要组成成分(Yokoi等2002)。盐胁迫下, 可溶性糖即可以作为渗透调节剂, 降低细胞水势, 增强细胞的吸水功能, 也可以作为合成其他有机溶质的碳架和能量来源, 还可以在细胞内保护其他物质(徐彩平2012)。本研究表明, 在盐胁迫下甘草愈伤组织可通过促进可溶性糖的积累维持细胞内较低的渗透势, 保持胞内的水分, 维持细胞正常生理代谢。

甜菜碱是生物界广泛存在的一种调节水分胁迫下渗透势的非毒性渗透调节物质, 在其生理范围内不带净电荷, 通过与蛋白质的相互作用, 保护生物大分子在高电解质浓度下不致变性, 并作为渗透调节剂维持细胞的膨压(张雪芹和欧阳海波2009; Muñoz-Clare 2007)。在盐胁迫下, 甜菜碱在植物体内迅速积累维持细胞内外的渗透平衡, 进而维持细胞正常的生理功能。甘草愈伤组织在盐胁迫下产生了甜菜碱的累积现象, 因为甜菜碱能促进 Na^+ 从细胞质向液泡的流动, 实现 Na^+ 的“区域化”(Bohnert等1995; 王淑莉等2008)。另外, 甜菜碱还能够诱导植物体内游离脯氨酸、可溶性糖和

可溶性蛋白等渗透调节物质含量的增加, 提高细胞渗透调节能力, 从而降低渗透失水对细胞内大分子蛋白(包括酶类)结构和功能的伤害(McCue和Hanson 1990; Flowers等1986)。可见甜菜碱是甘草在盐胁迫时大量累积的一种渗透调节物质, 也是甘草适应盐渍化环境的表现。

脯氨酸(Pro)是水溶性最大的氨基酸, 被认为是一种渗透保护剂(Wang等2003)。脯氨酸和可溶性糖在植物盐胁迫中作为重要的渗透调节物质, 用来保持原生质与环境的渗透平衡(杨秀红等2006; 汤章城1984; 张玉鑫等2007)。盐胁迫下脯氨酸的增加有助于细胞和组织保持水分, 同时还作为碳水化合物来源以及酶和细胞结构的保护剂(唐晓敏等2008)。从试验结果可以看出, 脯氨酸含量与盐胁迫程度呈正相关, 无论是下胚轴还是叶子愈伤组织中, 脯氨酸的含量都随着盐胁迫程度加大而逐渐增加, 表明脯氨酸可能在帮助甘草抵御逆境以及增强耐盐性方面起到重要作用, 这与胡杨愈伤组织在盐胁迫下积累脯氨酸的研究结果一致。盐胁迫、干旱和病害等不良环境都会使得植物体内的脯氨酸积累量明显增加。逆境条件下, 通过脯氨酸积累量的增加来提高细胞质浓度, 保持渗透平衡, 防止细胞过度失水。脯氨酸保护蛋白质分子, 增加蛋白质分子的水合度, 维持光合活性以及作为活性氧的清除剂(Sivakumar等2000)。

渗透调节作为一种盐胁迫适应机制, 主要作用是降低植物的致死水势而延缓失水。盐胁迫条件下, 植物体内积累的大量离子大部分被区域化到液泡中, 液泡的渗透势必然低于细胞质的渗透势, 会对细胞质产生渗透胁迫。为了平衡液泡水势或发挥其他功能, 会合成或积累一些有机溶剂, 进而维持细胞质和液泡之间的渗透平衡(徐颖2000)。植物通过吸收积累一些有机物质(如可溶性蛋白、可溶性糖等)来进行渗透调节, 并由酶系的彼此协调清除活性氧自由基, 从而避免机体损伤, 维持自身正常生长(唐晓敏等2008; 杨春武等2007; Basnayake等1993; 张有福等2007)。植物也可以吸收积累无机盐离子, 如钠离子、氯离子、钾离子等, 上述途径普遍存在于盐生植物和一些栽培植物中。本研究表明, 在盐胁迫下甘草愈伤

组织中脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱、过氧化物酶以及无机盐离子(K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 等)可以改善甘草渗透调节能力, 渗透调节物质和无机盐离子的积累是甘草耐盐性强的体现和重要原因。

参考文献

- 程焕欣, 梁玉玲, 姚红宝(2010). 干旱胁迫对甘草愈伤组织总黄酮含量的影响. 安徽农业科学, 38 (11): 5633~5635
- 董相军, 张彩霞(2007). 抗生素在调控甘草脱分化过程中过氧化物酶活性的变化. 安徽农业科学, 35 (29): 9169~9170
- 高文远, 李志亮, 肖培根(1998). 甘草种子萌发初期过氧化物酶的研究. 中国中药杂志, 23 (4): 212~213
- 高战武(2011). 紫花苜蓿和燕麦抗盐碱机制研究[博士论文]. 长春: 东北师范大学, 11~12
- 葛淑俊, 李秀凤, 谭冰海, 孙银亮, 孟庆荣, 孟义江(2008). 不同处理对乌拉尔甘草种子发芽率及过氧化物酶活性的影响. 种子, 27 (9): 42~45
- 国家药典委员会(2010). 中华人民共和国药典(一部). 北京: 中国医药科技出版社, 80~81
- 梁新华, 刘凤敏(2006). $NaCl$ 和 Na_2CO_3 胁迫对甘草幼苗渗透调节物质含量的影响. 农业科学研究, 27 (2): 96~98
- 刘爱荣, 赵可夫(2005). 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用. 植物生理与分子生物学学报, 31 (4): 389~395
- 刘宁, 高玉葆, 贾彩霞, 任安芝(2000). 渗透胁迫下多花黑麦草叶内过氧化物酶活性和脯氨酸含量以及质膜相对透性的变化. 植物生理学通讯, 36 (1): 11~14
- 谭会娟, 李新荣, 赵昕, 刘玉冰(2011). 红纱愈伤组织适应盐胁迫的渗透调节机制研究. 中国沙漠, 31 (5): 1119~1123
- 汤章城(1984). 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, (1): 15~21
- 唐晓敏, 王文全, 杨全, 刘长利(2008). $NaCl$ 处理对甘草生长、生理指标及药效成分含量的影响. 吉林农业大学学报, 30 (2): 172~175
- 唐晓敏, 王文全, 张红瑞, 李卫东(2008). 不同浓度 $NaCl$ 处理对甘草叶片生理特性的影响. 中国农学通报, 24 (1): 229~232
- 万春阳, 王丹, 侯俊玲, 王文全, 陈慧杰, 刘凤波(2011). 盐胁迫对甘草不同组分的影响. 中草药, 42 (11): 2312~2316
- 万世杰, 梁玉玲(2011). $NaCl$ 胁迫对胀果甘草子叶愈伤组织总黄酮合成的影响. 科技创新导报, (4): 151~152
- 王淑莉, 赵昕, 谭会娟, 刘玉冰(2008). 荒漠植物花棒耐盐性的傅立叶红外光谱法研究. 中国沙漠, 28 (5): 874~878
- 肖雯, 贾恢先, 蒲陆梅(2000). 几种盐生植物抗盐生理指标研究. 西北植物学报, 20 (5): 818~825
- 徐彩平(2012). 南林895杨组培苗耐盐性及耐盐机制的研究[硕士论文]. 南京: 南京林业大学, 25~27
- 徐颖(2000). 盐分胁迫下植物的渗透调节. 山东电大学报, (3): 34~36
- 杨春武, 李长有, 尹红娟, 鞠森, 石德成(2007). 小冰麦(*Triticum aestivum*-*Agropyron intermedium*)对盐胁迫和碱胁迫的生理响应. 作物学报, 33 (8): 1255~1261
- 杨国会, 石德成, 田文志, 袁茂森(2009). $NaCl$ 和 Na_2CO_3 胁迫对甘草叶片SOD、POD活性的影响. 江苏农业科学, (3): 168~169
- 杨秀红, 李建民, 董学会, 段留生, 李召虎(2005). 盐胁迫对甘草种子发芽与子叶抗氧化指标的影响. 种子, 24 (9): 30~32
- 杨秀红, 李建民, 董学会, 段留生, 李召虎(2006). 盐胁迫对甘草幼苗生长及其生理指标的影响. 华北农学报, 21 (4): 39~42
- 张殿忠, 王沛洪, 赵会贤(1990). 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法. 植物生理学通讯, (4): 62~65
- 张海燕(2002). 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, 22 (1): 129~135
- 张继, 姚健, 丁兰, 郭守军, 杨永(2000). 甘草的利用研究进展. 草原与草坪, (2): 12~17
- 张萍, 祝希娴(1997). 甘草及其制剂药理与临床应用研究新进展. 中草药, 28 (9): 568~570
- 张雪芹, 欧阳海波(2009). 盐胁迫下甜菜碱的生物合成及植物耐盐的分子机制. 亚热带植物科学, 38 (3): 73~78
- 张有福, 陈拓, 费贯清, 张满效, 安黎哲(2007). 盐度对三种荒漠植物渗透调节物质积累影响的研究. 中国沙漠, 27 (5): 787~790
- 张玉鑫, 康恩祥, 马凌之, 陈年来(2007). $NaCl$ 胁迫对甜瓜幼苗叶片膜脂过氧化和渗透调节物质的影响. 果树学报, 24 (2): 194~198
- 赵海泉主编(2008). 基础生物学实验指导: 植物生理学分册. 北京: 中国农业大学出版社, 85~87
- 赵晶, 柳福智, 蔺海明(2011). 不同外植体对甘草愈伤组织诱导的影响. 广东农业科学, (19): 36~38
- Basnayake J, Ludlow MM, Cooper M, Hensell RG (1993). Genotypic variation of osmotic adjustment and desiccation tolerance in contrasting sorghum inbred lines. Field Crops Res, 35: 51~62
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RG (1995). Adaptations to environmental stresses. Plant Cell, 7: 1099~1111
- Flowers TJ, Hajibagheri MA, Clipson NJW (1986). Halophytes. Quart Rev Biol, 61: 313~337
- Grattan SR, Grieve CM (1992). Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline environments. Agric Ecosyst Environ, 38: 275~300
- Kingsbury RW, Epstein E, Pearay RW (1984). Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. Plant Physiol, 74: 417~423
- McCue KF, Hanson AD (1990). Drought and salt tolerance: towards understanding and application. Trends Biotechnol, 8: 358~362
- Muñoz-Clares RA (2007). Substrate-induced inactivation of the chloroplastic betaine aldehyde dehydrogenase. FASEB J, 21: LB26~LB27
- Niu X, Bressan RA, Hasegawa PM, Pardo JM (1995). Ion homeostasis in $NaCl$ stress environments. Plant Physiol, 109: 735~742
- Sivakumar P, Sharmila P, Saradhi P (2000). Proline alleviates salt-stress-induced enhancement in ribulose-1,5-bisphosphate oxygenase activity. Biochem Biophys Res Commun, 279: 512~515
- Wang WX, Vinocur B, Altman A (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. Planta, 218: 1~14
- Yokoi SJ, Bressan RA, Hasegawa PM (2002). Salt stress tolerance of plants. JIRCAS Working Report, 25~33