

红树植物的盐适应性及其进化的研究进展

梁山^{*}, 周仁超^{*}, 董穗穗^{*}, 施苏华^{*}

中山大学生物防治国家重点实验室, 基因工程教育部重点实验室, 广州 510275;

华南师范大学生命科学学院, 广州 510631

^{*} 联系人, E-mail: lssssh@mail.sysu.edu.cn

2007-12-20 收稿, 2008-03-17 接受

国家自然科学基金(批准号: 30730008, 30470119, 30500049)资助项目

摘要 植物对环境的适应是进化生物学研究的重要内容。红树植物是生长并适应于高盐的海岸潮间带环境的木本植物类群。不同红树植物物种的耐盐水平不尽相同;即使是同属的近缘物种也可能具有不同耐盐能力而生长于潮间带的不同位置;部分物种具有可以在陆地和潮间带生长的不同的生态型。这些特殊性状使红树植物成为研究植物对高盐环境适应和进化的良好生态模型。本文简述了红树植物在形态结构和生理生态等方面的盐适应性特征,并着重综述了最近几年来在基因和基因组水平上对红树植物的研究成果。这些最新的研究成果不但证实了生理生态方面的研究结论,更重要的是揭示了红树植物一些独特的基因表达模式并暗示了这些模式对红树植物的盐适应性进化的贡献;通过整合以上研究成果,并对不同红树植物和非耐盐植物进行比较,初步揭示了红树植物盐适应性的主要特征,为进一步研究红树植物适应性进化的分子机制提供了新的切入点。

关键词

红树植物

盐胁迫

适应性进化

基因

基因组

红树植物(Mangroves)是生长在海岸潮间带的木本植物类群^[1]。根据树种的分布特征,可将红树植物分为两大类:真红树植物(True mangroves)和半红树植物(Mangrove associates)。前者指专一地生长在海岸潮间带并形成丰富树林的物种,如秋茄(*Kandelia candel*)、角果木(*Ceriops tagal*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)和海桑(*Sonneratia caseolaris*)等;后者则是既能生长在潮间带,也可生长于内陆非盐渍地区的两栖树种,如黄槿(*Hibiscus tiliaceus*)等^[2,3]。这些红树植物具有一个共同的特征——对高盐海水环境的高度适应(以下简称盐适应性),这一共同特征也显示了不同红树物种对海岸潮间带生境的生态趋同性。然而,不同的红树物种抗盐能力不同,它们适应环境的策略也有所不同^[1]。红树植物是如何适应高盐海水环境的?红树植物盐适应性的分子机制是什么?这些系统发育位置差异甚大的不同树种的趋同生态适应是如何进化的?这些问题一直是红树植物生态与进化研究的中心话题。

本文将从生理适应和分子机制等方面综述目前对红树植物盐适应性研究的有关进展,希望有助于整合目前在红树植物生理生态和基因及基因组水平上的研究成果,并探讨红树植物盐适应性的可能进化路径。

1 红树植物盐调控策略与其形态和生理适应的关系

红树植物对盐的吸收和调控管理是实现其对海岸潮间带高盐环境的适应的重要环节^[1]。不同的红树植物的盐调控策略往往不同,一些红树植物可以通过超滤作用控制盐离子的吸收,另一些红树植物则通过泌盐途径将过多的盐离子排出体外;部分红树植物还可以积累一定含量的盐作为调渗物质^[4];吸收进入细胞的盐离子则被隔离到液泡^[5,6]。这些多种多样的适应策略与红树植物的形态结构和生理进化的特征有一定的联系,揭示了红树植物在形态结构和生理方面的盐适应性机制。

1.1 红树植物的形态特征与盐适应性

红树植物具有与其盐适应性相关的形态结构特征。典型的特征如加厚的或蜡质化的叶片。这种加厚的叶片常常含有较多的水分，如高盐处理下的榄李(*Lumnitzera racemosa*)的叶片厚度和含水量均有增加[17]，可以稀释细胞的盐浓度，抵消盐含量增加带来的部分损害。另一方面，红树植物叶片上的蜡质层和无色的叶肉组织有助于降低蒸腾效率，使之具有远低于陆生植物的蒸腾效率。环境盐度的增加可降低叶片蒸腾效率[8]，有利于保持叶片水分。红树植物的另一个典型的特征是通过盐腺将积累的盐离子分泌到体外。桐花树属(*Aegiceras*)、白骨壤属(*Avicennia*)、老鼠簕属(*Acanthus*)和阿吉木属(*Aegialitis*)的植物都具有盐腺。另一些红树植物，如榄李属(*Lumnitzera*)和柱果木属(*Conocarpus*)，虽然没有盐腺的分化，但具有类似盐腺的表皮结构[11]。另外，胎萌也是部分红树植物的一个重要特征。胎萌繁殖体具有低于母树的盐含量[9]，在其发育过程中，盐含量逐渐增加[10,11]。当胎萌繁殖体还附着在母树上时就通过不断的从母树吸收盐而经受“锻炼”形成了幼苗的盐适应能力[9]。这些特征体现了红树植物对高盐环境的高度适应性。

1.2 红树植物的生理特征与盐适应性

近年来对红树植物的研究表明，红树植物可能并不仅仅通过超滤作用(ultrafiltration)来进行盐吸收的管理和调控[9,10,12~14]，还联合使用其他的方式，包括聚盐和区域隔离等，以降低盐的伤害[5,6]。这些盐调控方式与非耐盐植物类似，但推测红树植物可能具有较高效率的排盐和隔离能力。

积累在红树植物体内的无机盐离子同时可以作为渗透调节物质(如秋茄、白骨壤等[4,15])，有利于在海水环境中维持适当的渗透势和水势，防止失水。因此，无机离子尤其是Na⁺和Cl⁻的积累在一定程度上是红树植物适应高盐环境的一个显著优势[11]。但是，过多的离子积累必然形成毒害，因此，在将过多的离子隔离至液泡等部位的同时，红树植物在胞质积累有机渗透调节物质以维持胞质和液泡之间的渗透平衡并保护膜系统和胞质中的物质如酶等[16]。在红树植物中主要的有机渗透调节物质包括多羟基化合物、自由氨基酸尤其是脯氨酸以及多糖如淀粉等碳水化合物等。相关内容在其他文章中[17]已得到很好的总结，本文不再赘述。我们将一些常见的有机渗透调节物

质补充总结于表 1 中。

表 1 红树植物中参与渗透调节的有机物质

红树植物物种	渗透调节物	文献
真红树植物		
秋茄(<i>Kandelia candel</i>)	松醇，甘露醇	[18]
红海榄(<i>Rhizophora stylosa</i>)	松醇，甘露醇	[18]
木榄(<i>Bruguiera gymnorhiza</i>)	松醇，甘露醇	[18]
小花木榄(<i>Bruguiera parviflora</i>)	脯氨酸	[19]
桐花树(<i>Aegiceras corniculatum</i>)	淀粉或多糖	[19]
	脯氨酸	[20]
	天冬氨酸	[21]
海莲(<i>Bruguiera sexangula</i>)	脯氨酸	[21]
老鼠簕(<i>Acanthus ilicifolius</i>)	脯氨酸	[21]
	甾醇等	[15]
	天冬氨酸	[21]
白骨壤(<i>Avicennia mariana</i>)	脯氨酸	[21]
	甜菜碱	[18,22]
角果木(<i>Ceriops tagal</i>)	脯氨酸	[23]
	松醇	[22]
白海榄(<i>Avicennia alba</i>)	脯氨酸	[21]
木果楝(<i>Xylocarpus granatum</i>)	脯氨酸	[21]
杯萼海桑(<i>Sonneratia alba</i>)	甘露醇	[24]
卤蕨(<i>Acrostichum aureum</i>)	松醇	[25]
半红树植物		
水黄皮(<i>Pongamia pinnata</i>)	脯氨酸	[21]
黄槿(<i>Hibiscus tiliaceus</i>)	脯氨酸	[21]
	甜菜碱	[22]

生长在海岸滩涂地域中的红树植物会受到盐害、水淹、紫外辐射、营养缺乏等多种的胁迫因子的影响，引发二级氧化胁迫，导致活性氧(reactive oxidate species, ROS)的积累、膜脂过氧化和蛋白质失活等，并引起抗氧化途径的激活如相关酶类活性增加和基因表达的增强。例如，在白骨壤中，NaCl和H₂O₂胁迫刺激过氧化物酶基因(*Cat1*)和铁蛋白基因(*Fer1*)的表达水平增加[26]；高盐处理的木榄植物体内的超氧化物歧化酶(SOD)活性随盐度而增加[27]，同时SOD和过氧化物酶活性也随处理时间而急剧上升[12]；小花木榄(*Bruguiera parviflora*)在盐胁迫下体内H₂O₂含量增加，同时一些抗氧化酶类，如抗坏血酸过氧化物酶(APX)、SOD、邻甲基苯酚过氧化物酶(GPX)、谷胱甘肽还原酶(GR)含量和活性也增加，另一种酶——过氧化氢酶(CAT)则下降[28]，编码这些酶的基因的表达也发生相应的上调和下调变化[29]；桐花树在NaCl处理下，泌盐增强的同时APX、GPX和CAT酶活性下降[30]。可见，不同的红树树种可以激活不同的抗氧化

途径成分, 清除 H_2O_2 等过氧化物, 减少 ROS 的积累。作为众多初级胁迫的二级交汇点, 红树植物中氧化胁迫与各种初级胁迫之间的信号网络如何协调, 初级胁迫对它的贡献如何等也是很有趣的问题。

2 红树植物盐适应性相关的基因和基因组研究

形态、生理生化上的研究在一定程度上解释了红树植物对高盐的适应性。然而, 从新的分子和基因组水平研究红树植物对盐的适应模式和机制是从本质上探讨这些特殊的非模式木本抗逆植物进化的极有意义尝试。近年来, 从分子水平上对红树植物盐适应机制的研究取得了一些进展。表 2 和表 3 分别列举了已报道和暂未发表的在基因和基因组水平上对红树植物进行研究的部分成果。这些研究表明, 红树植物对高盐环境的适应确实与其基因和基因组表达的调节紧密相关。本文在此列举几例加以说明。

2.1 泌盐的真红树植物

白骨壤作为泌盐型和高耐盐的红树植物获得较多的关注。白骨壤是积累渗透调节物质甜菜碱的红树植物, Hibino 等 [18] 分离了该物种中参与甜菜碱合成的 *BADH* 基因。该基因在盐激下表达增强, 而且增强的趋势与植株体内甜菜碱的积累吻合。另外, 通过转基因突变体分析、基因功能补偿实验、蛋白质活性检测和 mRNA 丰度检测也表明白骨壤的 *AmT1* 或 *AmT2* 基因(编码甜菜碱/脯氨酸运输蛋白)的产物可以弥补盐敏感大肠杆菌菌株的缺陷 [31], 同时, 转基因菌株在 NaCl 或 KCl 处理下可以增强甜菜碱的运输; 高盐刺激的白骨壤叶片中也可以观察到这两个基因的转录上调 [31], 表明白骨壤体内的甜菜碱积累确实与 *AmT1* 或 *AmT2* 基因编码的蛋白质有关。基因组水平的研究上, 通过差异显示技术 [32] 和 cDNA 文库构建 [33] 收集 EST (expressed sequence tag) 等方式, 获得相当

表 2 已报道的与红树植物的耐盐性相关的基因

红树植物物种	基因	描述	文献
桐花树 (<i>Aegiceras corniculatum</i>)	<i>P5CS</i>	脯氨酸合成途径的关键酶; 盐激上调模式且与脯氨酸的积累模式一致	[20]
	<i>PIP1</i>	水通道蛋白; 盐激诱导其转录上调	[20]
	<i>PIP2</i>	水通道蛋白; 盐激诱导其转录上调	[20]
	<i>NHA</i>	Na^+/H^+ 逆向转运子; 盐激上调	[20]
	<i>CPI</i>	半胱氨酸蛋白酶抑制蛋白(Cysteine proteinase inhibitor)	[34]
白骨壤 (<i>Avicennia mariana</i>)	<i>BADH</i>	盐激诱导其转录增加, 与甜菜碱的增加一致; 随着盐度增加, 其蛋白活性降低, 但降低的程度小于大肠杆菌和菠菜的同源基因产物	[18]
	<i>Cat1</i>	过氧化氢酶; 盐激和氧化胁迫诱导转录上调; 渗透胁迫下转录下调	[26]
	<i>Fer1</i>	铁蛋白; 盐激和氧化胁迫诱导转录上调; 渗透胁迫下转录不变	[26]
	<i>Sod1</i>	Cu/Zn 超氧化物歧化酶; 盐激下无转录变化; 渗透胁迫诱导其转录下调; 氧化胁迫下瞬时上调	[26]
	<i>AmT1; AmT2; AmT3[partial]</i>	甜菜碱/脯氨酸运输蛋白(Betaine/Proline transporter); 盐胁迫下的转基因大肠杆菌可以积累甜菜碱和脯氨酸, 但前者更强; 在白骨壤中, 盐激可以提高该基因在根和叶的转录水平, 而后者更甚	[31]
木榄 (<i>Bruguiera gymnorhiza</i>)	<i>OEE1</i>	盐胁迫诱导其蛋白含量增加; 转录随盐激时间而增加; PS 组分之一	[35]
	<i>DLDH</i>	二氢硫辛酰胺脱氢酶; 盐激 1 d 转录上调	[36]
	<i>LAS</i>	硫辛酸合成酶; 盐激 1 d 转录上调	[36]
	未命名	编码双功能酶(F6P, 2-K/F26BPase); 盐激 6 h 转录上调; 可能通过调控 Fru-2,6-P2 含量参与木榄受盐胁迫早期的渗透调节	[36,37]
	胞质 Cu/Zn SOD	Cu/Zn 过氧化物歧化酶; 盐激 1 和 5 d 或甘露醇处理 1 d 后转录增强; 受 ABA 诱导增强转录; 盐激诱导转录产物主要在幼嫩和成熟叶片中富集	[38]
	胞质 CAT (partial)	过氧化氢酶; 在木榄中其表达不受盐激、ABA 和甘露醇处理的影响, 但 CEPA (2-chloroethylphosphonic acid) 诱导其高表达; 其转录本在不同位置的叶片中的富集度有差异, 但盐激前后没有变化	[38]
海莲 (<i>Bruguiera sexangula</i>)	<i>CCTa</i>	CCT 复合体的 α 亚基; 其中一个区域能显著提高转基因大肠杆菌对高盐的抗性	[39]
	<i>Mangrin</i>	部分同源丙二烯加氧环化酶(allene oxide cyclase, AOC)基因; 盐胁迫下转录上调; 提高过表达转基因酵母和烟草培养细胞的抗盐能力	[39]

表 3 红树植物基因组水平的研究

红树植物物种	描述	主要结果和结论	文献
桐花树(<i>Aegiceras corniculatum</i>)	构建了盐激叶片的“正向”SSH 文库	577 个 EST 序列被分为 14 类, 其中蛋白质合成、防卫、运输、离子平衡、蛋白质定位和信号转导占主体	[20]
白骨壤(<i>Avicennia mariana</i>)	运用差异显示技术分离 50%盐度海水处理 50 d 幼苗叶片中差异表达基因	分离到 1 个经 RNA Gel blot 确认盐激上调表达的功能未知 EST	[32]
	取用 500 mmol/L NaCl 处理 48 h 的幼苗叶片构建 cDNA 文库	测序获得 1602 个序列, 根据同源搜索结果归入 13 类, 其中 7% 与已报道的胁迫响应基因同源	[33]
木榄 (<i>Bruguiera gymnorhiza</i>)	5 个来自于叶和根不同的盐激和激素处理的 cDNA 文库的 EST 序列测定	14842 个高质量的序列中拼接获得 6943 个基因, 其中 62.5%匹配到已知蛋白上; 统计学上可靠的 129 个基因根据其 EST 频率分入 4 组, 分别对应于特异的表达模式	[40]
	使用芯片分析 7029 个基因在不同位置的叶片和根部的表达情况	鉴定至少 6 种基因的表达模式; 某些胁迫响应基因具有与其他植物类似的表达模式, 确认木榄与其他植物具有类似的盐响应机制; 但是也发现不同于其他植物的表达模式的基因, 推测木榄可能有其独特的耐盐机制	[41]
	通过差异显示技术从 cDNA 文库中筛选盐激诱导表达基因: 500 mmol/L NaCl 处理 0 h, 6 h, 3 d, 28 d.	筛选 89 个差异表达克隆(BG1~BG89); 其中 9 个经 Northern Blot 确认盐激上调的克隆分为 3 组, 分别在不同的盐激时间上调表达	[36]
角果木(<i>Ceriops tagal</i>)	构建叶片 SSH 文库, 根 cDNA 文库, 并通过芯片技术检测基因表达谱	分离到 98 个在不同盐激时间下相对于非盐激状态的差异表达基因. 与非耐盐植物的比较表明, 该物种在高盐环境中具有相对稳定的总体的基因表达水平; 部分基因表现出特殊的盐激诱导的基因表达模式或紧密的基因间协作	[42]
黄槿 (<i>Hibicus tilisaceus</i>)	构建叶片 cDNA 文库, 并通过芯片技术检测基因表达谱	获得约 8000 个的 EST 序列克隆; 通过芯片分析得到了约 434 个的盐激响应基因或生态型特异的盐激响应基因; 盐激后, 一些转录调控网络上游成分如转录因子的基因在海生生态型黄槿中比陆生黄槿有较快和较大程度的上调	[43]
小花老鼠簕 (<i>Acanthus ebracteatus</i>)	用海水生根幼苗叶片构建 cDNA 文库; 随机挑取文库克隆测序	从 864 个克隆中测序获得 521 个可读序列, 其中 67%匹配到已知功能基因: 包括 18%与胁迫响应相关(其中一半与盐胁迫相关), 23.9%参与代谢, 7.3%参与基因表达调控, 2.7%其他	[44]

数量的白骨壤的EST序列集, 其中某些基因如编码脱水素(dehydrin)和硫肽激素(polypeptide hormone phy-tosulphokine)的基因在盐激 48 h内其转录水平持续上调, 但当盐激延长至 12~24 周时, 这两个基因的转录恢复至非盐激时的水平 [33], 这种变化暗示了白骨壤对盐环境的适应 [33].

另一种被较多关注的泌盐红树植物是桐花树. 从桐花树的盐激叶片 SSH文库中获得约 600 个EST序列, 其中许多已证明与盐胁迫响应相关 [20]. 与渗透调节有关的P5CS基因、与水分管理有关的两个水通道蛋白基因都在盐激下转录增强 [20]. 水通道蛋白已被证明参与细胞内外的水分的运输 [45]. 桐花树中这两个水通道蛋白基因的盐激表达模式提示了桐花树在较长时间盐激下的恢复和适应. 最近, 利用桐花树P5CS基因和半胱氨酸蛋白酶抑制蛋白基因作为目标

基因的转基因研究和利用芯片技术监测桐花树基因表达谱的工作也正在展开 [34].

2.2 非泌盐的真红树植物

木榄是研究得较深入的典型的非泌盐型真红树植物, 与之有关的基因和基因组的研究成果近年来陆续有报道 [35~38,40,41,46]. 例如, 从木榄中通过双向凝胶电泳分离到一个推测参与木榄光系统组成的蛋白质并分离了其cDNA基因OEE1 (oxygen evolving enhancer protein 1) [35]. 该基因编码OEE1 的前体蛋白 (含 322 个氨基酸残基), 其N-端的 84 个氨基酸残基的肽段具有引导前体进入叶绿体并定位于类囊体上的功能; OEE1 成熟蛋白与D1 蛋白一起参与光系统PS 的组成. 当受到高盐刺激时, OEE1 基因的转录在 3~14 d内增强; 但D1 蛋白的基因转录并不受盐胁迫的影响. 因此推测木榄的OEE1 的转录增加可能是与

盐胁迫下的OEE1蛋白的恢复和流通有关,有助于保持PS 的稳定和完整^[35]。最近,木榄的基因组研究也相当的引人注目。Miyama等^[40]首先建立了木榄的EST文库,收集了来自于盐胁迫或激素处理后的叶片和根的14842个EST。对部分基因EST在500和400 mmol/L NaCl处理的幼苗叶片和根部的表达丰度的聚类分析获得具有不同转录模式的基因类别:第一类是在所有的处理(500和400 mmol/L NaCl及各种激素处理)和两个器官(根和叶)中均上调表达的基因,仅占极少数;第二类是可以在叶片的不同处理下或只在盐激的根部特异高表达的基因,占大多数;第三类是在盐激处理后的根和叶片共有的高表达基因,但是这些基因在激素处理的叶片中表达水平则较低,占小部分。这个研究小组后来又通过芯片技术检测了7209个基因在盐激处理下的木榄叶片和根部的表达水平^[41],发现其中228个基因在盐激后表达水平上调至对照的5倍,60个基因则下调至对照的1/5。在这些高度变化的基因中,只有32.5%的上调基因和3.3%的下调基因在上层叶、下层叶和根部有同样的模式表达,其余的则表现为组织特异的表达模式^[41]。对差异表达基因的聚类分析获得随盐激时间和组织而差异的6种主要的基因表达模式。有趣的是,在EST分析中显示为高丰度的Bg70基因在芯片分析中仍表现为盐激诱导上调表达,但是另一个高EST丰度的含BURP域的蛋白质(BURP-domain containing protein)却表现为盐激抑制表达,且与拟南芥中的同源基因RD22的表达模式相反^[41]。

另一种非泌盐的真红树植物角果木在基因组水平的研究相对较少。但是最近以此树种为对象的研究也已获得较大的进展。通过构建角果木cDNA文库和SSH文库中获得了多于5000个的EST序列克隆^[42]。以此为基础,通过芯片技术监测了角果木幼苗根部和叶片的基因表达谱^[42],不但鉴别了部分盐激差异表达基因,还通过与非耐盐物种比较,发现角果木幼根具有相对稳定和动态平衡的转录水平,这种模式可能有助于角果木对高盐环境的适应^[42]。此外,对同源基因在角果木和非耐盐物种之间的表达水平的比较表明,一些基因可能在表达水平上受到自然选择的作用(待发表数据)。这些成果为后续的适应性进化机制的研究提供了新的起点。

2.3 半红树植物

半红树植物由于其生境介乎真红树植物和陆生

植物之间,可能代表了陆生和海生两种生活类型之间的过渡类型,因此备受关注。黄槿是典型的半红树植物^[2],具有海生和陆生两个不同的生态型。杨瑰丽^[43]构建了黄槿叶片的cDNA文库并获得约8000个的EST序列克隆。通过芯片分析黄槿两个生态型在盐激下的基因表达谱,分离得到了约434个的盐激响应基因和生态型特异的盐激响应基因。在海生生态型黄槿中,一些转录因子基因在受到盐激时比陆生黄槿有较早和较大幅度的上调。这种表达调控模式与海生生态型之间的密切相关暗示了上游基因的调节可能与盐适应性进化有关。

大量的EST数据和基因表达数据的获得,使红树植物不同的物种之间以及红树植物与非耐盐植物物种之间的比较成为可能。比较真红树植物角果木、半红树植物黄槿和非耐盐的拟南芥的盐激基因表达谱,结果表明,盐激24 h内,拟南芥叶片的总体基因表达出现持续的偏离非盐激状态的变化,而黄槿虽然有较明显的变化但后期明显恢复,角果木的基因表达变化不明显,即使有变化可能也较早且很快就得到了恢复(梁山,结果未发表),这暗示了红树植物不同树种的适应能力与高盐条件下基因组的总体表达水平的稳定性有关,亦可能为红树植物盐适应的共同模式。进一步的分析表明红树植物既具有与非耐盐物种相似的机制,也可能有其独特的耐盐机制,表现为红树植物某些基因具有不同于非耐盐物种的同源基因的盐激表达模式^[42]。对这些基因的研究将有助于解释自然选择在盐适应性进化上的作用。

3 结束语

作为生长在海岸潮间带的木本植物,红树植物不但是极为宝贵“海岸卫士”,同时也代表了陆生植物和海生植物类群之间的中间的生活类型。这一植物类群包含了不同种属的植物,也各有不同的耐盐能力,还包括了具有不同生态适应型的植物种类,因此成为一个研究植物对高盐环境适应性进化的极好模型。

早期对红树植物的研究在形态结构、生理生化和生态上已经取得了很大的进展;而最近10年,尤其是进入21世纪以来,由于遗传学和基因组学研究策略的应用,在分子水平上对红树的研究也取得了一些重大的进展。但是由于在木本的红树植物上进行高效基因操作仍然困难以及基因组有关数据的缺失

等原因,目前的分子水平的研究仍然存在一定的局限性,较多的研究仅注重验证生理生化水平的研究结论,基因组水平的研究也暂时停留在盐诱导差异表达基因的筛选和表达模式的鉴别等方面。因此,仍有许多尚未解决和值得关注的重要问题,如红树植物对高盐环境的适应机制是否与其他植物不同?哪些基因在红树植物盐适应性进化和物种分化过程中起关键作用?红树植物物种在不同潮间带的分布是否与其适应性和生活型的进化有关?总之,对红

树植物耐盐机制的研究不应该仅仅局限于形态结构、生理生化、生态和分子机制的研究,还应包括群体遗传学、功能基因组学等方面的研究。通过比较的方法从基因组水平(包括基因组和转录组,甚至蛋白质组、代谢组等)、生理生化水平以及形态结构水平研究不同红树植物之间以及红树植物与非红树植物之间的差异,综合探讨和揭示红树植物在海岸潮间带的适应和进化机制将是这一领域近期发展的重要研究方向。

致谢 感谢杨瑰丽、刘晋、李伟晶、邓书林等提供原始实验数以及唐恬博士在本文撰写过程中的非常有益的讨论。感谢钟扬教授(复旦大学)和 Mr. Miles Tracy 在学术和写作上为本文修改提出的有益建议以及陈艳(华东师范大学)在本文撰写过程中给与的无私帮助。

参考文献

- Tomlinson P B. The Botany of Mangrove. New York: Press Syndicate of the University of Cambridge, 1986
- 林鹏. 中国红树林研究进展. 厦门大学学报(自然科学版), 2001, 40(2): 592—603
- Wang B S, Liang S C, Zhang W Y, et al. Mangrove flora of the world. Acta Bot Sin, 2003, 45(6): 644—653
- 赵可夫, 冯立田, 卢元芳, 等. 九龙江口秋茄和白骨壤的渗透调节剂及其贡献. 海洋与湖沼, 1999, 30(1): 57—61
- Mimura T, Kura-Hotta M, Tsujimura T, et al. Rapid increase of vacuolar volume in response to salt stress. Planta, 2003, 216: 397—402
- Kura-Hotta M, Mimura M, Tsujimura T, et al. High salt treatment-induced Na^+ extrusion and low salt treatment-induced Na^+ accumulation in suspension-cultured cells of the mangrove plant, *Bruguiera sexangula*. Plant Cell Environ, 2001, 24: 1105—1112[doi]
- Sobrado M A. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. Photosynthetica, 2005, 43(2): 217—221[doi]
- Ye Y, Tam N F Y, Lu C Y, et al. Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. Aquat Bot, 2005, 83: 193—205[doi]
- Zheng W J, Wang W Q, Lin P. Dynamics of element contents during the development of hypocotyls and leaves of certain mangrove species. J Exp Mar Biol Ecol, 1999, 233: 248—257[doi]
- Wang W Q, Ke L, Tam N F Y, et al. Change in the main osmotica during the development of *Kandelia candel* hypocotyls and after mature hypocotyls were transplanted in solutions with different salinities. Mar Biol, 2002, 141: 1029—1034[doi]
- 赵胡, 郑文教, 孙娟, 等. 红树植物桐花树生长发育过程的元素动态与抗盐适应性. 海洋科学, 2004, 28(9): 1—5
- Takemura T, Hanagata N, Sugihara K, et al. Physiological and biochemical response to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. Aquat Bot, 2000, 68: 15—28 [doi]
- Aziz I, Khan M A. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta, Pakistan. Aquat Bot, 2001, (70): 259—268
- Khan M A, Aziz I. Salinity tolerance in some mangrove species from Pakistan. Wetl Ecol Manag, 2001, 9: 219—223
- Suarez N, Medina E. Influence of salinity on Na^+ and K^+ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. Photosynthetica, 2006, 44(2): 268—274[doi]
- Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. Curr Opin Plant Biol, 2003, 6: 441—445[doi]
- 茹巧美, 郑海雷, 肖强. 红树植物耐盐机理研究进展. 云南植物研究, 2006, 28(1): 78—84
- Hibino T, Meng Y L, Kawamitsu Y, et al. Molecular cloning and functional characterization of two kinds of betaine-2-aldehyde dehydrogenase in betain accumulating mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Plant Mol Biol, 2001, 45(3): 353—363 [doi]
- Parida A K, Das A B, Das P. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. Plant Biol, 2002, 45: 28—36
- Fu X H, Huang Y L, Deng S L, et al. Construction of a SSH library of *Aegiceras corniculatum* under salt stress and expression analysis of four transcripts. Plant Sci, 2005, 169: 147—154[doi]
- Datta P N, Ghose M. Estimation of osmotic potential and free amino acids in some mangroves of the Sundarbans, Indian. Acta Bot

- Croast, 2003, 62(1): 37—45
- 22 Popp M, Larher F, Weigel P. Osmotic adaption in *Australian mangroves*. *Vegetatio*, 1985, 61: 247—253[doi]
 - 23 Parida A K, Das A B, Sanada Y, et al. Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum*. *Aquat Bot*, 2004, 80: 77—87[doi]
 - 24 Yasumoto E, Adachi K, Kato M, et al. Uptake of inorganic ions and compatibles solutes in culture mangrove cells during salt stress. *In Vitro Cell Dev Biol (Plant)*, 1999, 35: 82—85[doi]
 - 25 Sun W Q, Li X P, Ong B L. Preferential accumulation of D-pinitol in *Acrostichum aureum* gametophytes in response to salt stress. *Physiol Plantarum*, 1999, 105: 51—57[doi]
 - 26 Jithesh M N, Prashanth S R, Sivaprakash K R, et al. Monitoring expression profiles of antioxidant genes to salinity, iron, oxidative, light and hyperosmotic stress in the high salt tolerant grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. by mRNA analysis. *Plant Cell Rep*, 2006, 25: 865—876[doi]
 - 27 张宜辉, 王文卿, 林鹏. 短时间和长时间盐度对木兰幼苗生长及叶片膜脂过氧化作用的研究. *水生生物学报*, 2004, 28(2): 186—190
 - 28 Parida A K, Das A, Mohanty P. Investigations on the antioxidative defence responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regul*, 2004, (42): 213—226
 - 29 Parida A K, Das A B, Sanada Y, et al. Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum*. *Aquat Bot*, 2004, 80: 77—87[doi]
 - 30 Mishra S, Das A B. Effect of NaCl on leaf salt secretion and antioxidative enzyme level in roots of a mangrove, *Aegiceras corniculatum*. *Indian J Exp Biol*, 2003, 41: 160—166
 - 31 Waditee R, Hibino T, Tanaka Y, et al. Functional characterization of Betaine/proline transporters in betaine accumulating mangrove. *J Biol Chem*, 2002, 277: 18373—18382[doi]
 - 32 周涵韬, 林鹏. 利用 mRNA 差异显示技术分离盐胁迫下红树植物白骨壤耐盐相关 cDNA. *生物工程学报*, 2002, 18(1): 51—54
 - 33 Mehta P A, Sivaprakash K, Parani M, et al. Generation and analysis of expressed sequence tags from the salt-tolerant mangrove species *Avicennia marina* (Forsh) Vierh. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 416—424[doi]
 - 34 傅新晖. 桐花树耐盐基因的克隆、功能表达及其适应性进化的研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 2006
 - 35 Sugihara K, Hanagata N, Dubinsky Z, et al. Molecular characterization of cDNA encoding oxygen evolving enhancer protein 1 increased by salt treatment in the Mangrove *Bruguiera gymnorhiza*. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 1279—1285[doi]
 - 36 Banzai T, Hershkovits G, Katocoff D J, et al. Identification and characterization of mRNA transcripts differentially expressed in response to high salinity by means of differential display in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Plant Sci*, 2002, 162: 499—505[doi]
 - 37 Banzai T, Hanagata N, Dubinsky Z, et al. Fructose-2, 6-bisphosphate contents were increased in response to salt, water and osmotic stress in leaves of *Bruguiera gymnorhiza* by differential changes in the activity of the bifunctional enzyme 6-phosphofructo-2-kinase/fructose-2,6-bisphosphate 2-phosphatase. *Plant Mol Biol*, 2003, 53: 51—59[doi]
 - 38 Takemura T, Hanagata N, Dubinsky Z, et al. Molecular characterization and response to salt stress of mRNAs encoding cytosolic Cu/Zn superoxide dismutase and catalase from *Bruguiera gymnorhiza*. *Trees*, 2002, 16: 94—99[doi]
 - 39 Yamada A, Saitoh T, Mimura T, et al. Expression of Mangrove allene oxide cyclase enhances salt tolerance in *Escherichia coli*, Yeast, and Tobacco Cells. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43: 903—910 [doi]
 - 40 Miyama M, Shimizu H, Sugiyama M, et al. Sequencing and analysis of 14, 842 expressed sequence tags of burma mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Plant Sci*, 2006, 171: 234—241[doi]
 - 41 Miyama M, Hanagata N. Microarray analysis of 7029 gene expression patterns in burma mangrove under high-salinity stress. *Plant Sci*, 2007, 172(5): 948—957[doi]
 - 42 梁山. 角果木在盐胁迫下的基因表达及其适应性进化意义. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 2007
 - 43 杨瑰丽. 盐胁迫下海生和陆生黄槿基因表达的芯片研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学, 2007
 - 44 Nguyen P D, Ho C L, Harikrishna J A, et al. Generation and analysis of expressed sequence tags from the mangrove plant, *Acanthus ebracteatus* Vahl. *Tree Genetics Genome*, 2006, 2: 196—201[doi]
 - 45 Maurel C, Chrispeels M J. Aquaporins, a molecular entry into plant water relations. *Plant Physiol*, 2001, 125: 135—138 [doi]
 - 46 Banzai T, Sumiya K, Hanagata N, et al. Molecular cloning and characterization of genes encoding BURP domain-containing protein in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Trees*, 2002, 16: 87—93[doi]