

逆境胁迫下向日葵的耐受机制

都润^{1,2§}, 张思琦^{3§}, 张海文¹, 陈涛^{1,3*}

1.中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081;

2.扬州大学生命科学学院, 江苏 扬州 225000;

3.杭州师范大学生命科学学院, 杭州 311121

摘要: 向日葵作为我国五大油料作物之一, 具有极高的食用价值和油用价值。向日葵在我国的种植分布集中在东北、西北和华北地区, 时常面临着干旱、盐碱、温度和重金属胁迫的问题。主要综述了近年来向日葵面临的几种主要逆境胁迫的最新研究进展, 以及在不同逆境胁迫下向日葵的耐受机制, 并根据不同逆境胁迫筛选出了相应的抗逆向日葵品种, 同时进行了生理差异和基因信息分析。通过阐明向日葵在逆境胁迫下的耐受机制, 以期对向日葵高产育种及耐逆育种提供理论依据和指导方向。

关键词: 向日葵; 干旱胁迫; 盐碱胁迫; 温度胁迫; 重金属胁迫

DOI: 10.19586/j.2095-2341.2021.0154

中图分类号: S565.5

文献标志码: A

The Tolerance Mechanism of Sunflower Under Abiotic Stress

DU Run^{1,2§}, ZHANG Siqi^{3§}, ZHANG Haiwen¹, CHEN Tao^{1,3*}

1. Institute of Biotechnology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

2. College of Life Sciences, Yangzhou University, Jiangsu Yangzhou 225000, China;

3. College of Life Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 311121, China

Abstract: Sunflower, as one of the five oil crops in China, has high edible value and oil value. Sunflower planting distribution in China concentrated in northeast, northwest and North China, which often faced with drought, saline-alkali, temperature and heavy metal stress problems. This paper mainly summarized the newest progress of several kinds stress in sunflower, and the tolerance mechanism of sunflower in different stress response. By elucidating the tolerance mechanism of sunflower under abiotic stress, the paper was expected to provide theoretical basis and direction for high yield breeding and inverse breeding of sunflower.

Key words: sunflower; drought stress; saline-alkali stress; temperature stress; heavy metal stress

向日葵(*Helianthus annuus* L.)为一年生菊科植物, 根据育种目的不同, 有油葵和食葵2个育种方向, 其中油葵是我国五大油料作物之一。葵花籽油中亚油酸含量高达65.0%~73.9%, 素有“21世纪健康营养油”的称号。除此之外, 因为其亚麻酸含量占0.2%, 有良好的干性油特性, 在工业上不仅广泛作为油漆的制作原料, 还是化妆品、人造奶

油、塑料、润滑油、肥皂以及蜡烛的重要原料^[1]。食葵籽仁中蛋白质含量高达21%~30%, 通过特殊的制作工艺制成的葵瓜子, 深受我国广大人民的喜爱。向日葵优良的特性使它具有缩小世界食用油和动物饲料生产与消费差距的潜力。

向日葵具有耐瘠薄、抗盐碱、抗干旱以及对重金属有显著吸收的特点, 因此对土壤要求不高, 在

收稿日期: 2021-09-14; 接受日期: 2021-10-28

基金项目: 中国农业科学院基本科研业务费专项(Y2019XK15-04)。

联系方式: §都润与张思琦为本文共同第一作者。都润 E-mail: during000@163.com; 张思琦 E-mail: 2433005448@qq.com

*通信作者: 陈涛 E-mail: chentao@hznu.edu.cn

盐渍地区有极高的种植价值,油葵更是有“盐碱地先锋作物”的称号。作为全球的油料作物,油葵能很好地适应环境胁迫,在各种逆境胁迫下维持较稳定的产量。

近年来,全球向日葵种植面积约2 500万 hm^2 ,年均增长1.0%左右,我国的种植面积为92万 hm^2 ,种植的向日葵中食葵占70%以上^[2]。我国向日葵种植多集中在北方冷凉地区,如内蒙古、新疆、吉林、甘肃、河北等地区为葵花籽主产区。因为向日葵抗逆性较强,所以在这些瘠薄地区的产量依然可观,能够为当地带来良好的经济效益。

向日葵基因组由17对染色体构成,总长度大约3.6 Gb,其中转座子序列占比超过了3/4。基因组注释的编码蛋白的基因52 232个,长链非编码RNA(lncRNA)5 803个以及归属于43个家族的microRNA 123个^[3]。通过对向日葵进一步的基因分析,将会更准确地定位向日葵基因组中的高产油基因或是抗旱抗盐碱基因,使得向日葵能够成为适应气候变化的模范作物以及大范围种植在干旱盐碱地区的作物,为农民带来良好的经济效益。

我国向日葵集中种植地区大部分都是干旱盐碱地区,向日葵面临的最大问题就是干旱和盐碱胁迫。干旱盐碱胁迫会在向日葵的各个生长阶段造成严重的影响:如苗期影响出芽率、花期影响结实率等,最终都会导致出油率和结实率大大降低,对当地向日葵产业造成损失。本文综述了向日葵在干旱、盐碱、温度和重金属胁迫下的耐受机制,以期对向日葵的耐逆研究提供参考。

1 干旱胁迫

干旱是影响全球范围内所有农作物生长发育和产量的主要非生物因素。我国约有1/2的土地都是干旱、半干旱区域,尤其在向日葵集中种植的北方地区,因为降水较少,土壤相对干旱,油葵在种子萌发初期就面临着缺水的严峻考验,使苗期发育不良导致其含油率和产量大大降低,影响当地农民的经济效益。

1.1 抗干旱生理基础

了解向日葵的抗旱机理,人们就可以进一步提高向日葵在缺水条件下的含油率和产量,这对向日葵的可持续管理具有重要意义,也是保证向日葵可持续生产的前提,能够为干旱、半干旱地区

带来巨大的经济效益、生态效益和社会效益。向日葵优秀的抗旱能力离不开发达的根系、表面布满刚毛的茎、叶脉密布且输导组织发达的叶,这些形态特征为向日葵抗旱提供了坚实的生理基础。

1.1.1 光合作用 抗旱性强的植物一般均有较强的保水能力和吸水能力。向日葵具有很高的光合潜力和光合势(类似于C4植物)。向日葵光合势高是由于叶片两侧均有气孔存在,导致 CO_2 扩散的组织通透性增加,RuBisCO活性高。干旱胁迫下向日葵光合作用过程受2种不同机制的影响:①气孔关闭导致叶片内 CO_2 扩散减少;② CO_2 代谢受到抑制。气孔关闭导致光合速率降低,从而限制 CO_2 在叶片中的扩散,在水分亏缺的条件下,向日葵的生长和生产力受到强烈影响。RuBP在整个光合作用中起重要作用,是暗反应的关键。在严重胁迫的完整叶片中,羧化和RuBP再生能力都会下降,但在耐旱基因型中,其 CO_2 含量随着干旱时间的延长而增加,说明产生的RuBP更多,这是耐旱的标志。Ghobadi等^[4]研究发现,干旱胁迫对向日葵光合作用、保持绿色、光系统II光化学效率、气孔导度有负面影响。Kulundžić等^[5]发现,在干旱胁迫下不同向日葵基因型的光合效率都有所下降。Cechin等^[6]也发现,干旱会降低向日葵气孔导度,最终降低细胞间 CO_2 浓度和光合作用。

以上研究表明,干旱胁迫通过气孔关闭和 CO_2 固定降低使向日葵的光合作用下降。与 CO_2 同化相比,气孔关闭介导的 CO_2 在向日葵叶片中的扩散更为明显。在干旱胁迫下, CO_2 水平升高可以补偿干旱引起的光合损伤。

1.1.2 营养吸收 干旱胁迫降低了向日葵的蒸腾速率,破坏了主动运输和膜的渗透性,这些特性导致作物对营养的吸收能力降低。因此,干旱胁迫下作物根系对茎部养分的吸收能力较弱,限制了根系对茎部养分的输送。氮是植物最需要的元素,其构成多种植物成分,包括氨基酸和核酸。干旱胁迫降低了土壤的非矿化,最终降低了氮素的有效性。干旱胁迫导致蒸腾作用减弱使根向芽氮转运降低的另一个因素^[7]。有数据显示,在水分缺乏的条件下,磷的吸收受到阻碍^[8]。除了磷元素以外,有实验研究了12种不同基因型的向日葵在干旱下对各种元素的吸收,包括钾(K)、硫(S)、钙(Ca)、镁(Mg)、铁(Fe)、铜(Cu)、锌(Zn)、锰(Mn)、氯(Cl)、钼(Mo)、硅(Si)、钠(Na)、钒(V)、铝

(Al)、锶(Sr)、铷(Rb)、钛(Ti)、铬(Cr)、镍(Ni)、溴(Br)和钡(Ba)。结果表明,在干旱胁迫下,12种向日葵对这些元素的吸收都有一定程度上的抑制,说明干旱显著降低了向日葵对矿物质的吸收并打破了营养平衡^[9]。

综上,干旱胁迫抑制了向日葵对矿物质的吸收。低水分导致的矿化减少和低运输导致的矿物质向芽的转移受限是矿物吸收减少的主要机制。在干旱胁迫下,主动转运和膜通透性受损是导致向日葵营养失衡的另一限制因素。营养失衡最终会对各种生长发育过程产生严重影响。

1.2 不同品种间对干旱胁迫的差异

卜晓霞等^[10]试验种植油用型向日葵新品种(系)12个,分别为垦油8号、MGS、F2、S18、TK3303、S-31、TK3307、Q5105、Q5160、PR2301、PR2302、F08-2,对照是油用型向日葵品种法A18。种植实验在半干旱山区进行,根据对其经济产量、主要农艺性状、物候期的观察,参与试验的油用型向日葵品种(系)都能在当地完全成熟,其中垦油8号、PR2302、F2、S-31、Q5160、TK3303等品种(系)生长势强,垦油8号、Q5160、S-31、法A18、F2等品种(系)生长整齐。PR2301的产量最高,达到了3 731.76 kg·hm⁻²,垦油8号、F08-2、F2、TK3303、TK3307、Q5160较对照品种都增产10%以上。

1.3 抗旱的分子机理

向日葵 Hahb-4 转录因子受干旱和脱落酸的调控,过表达该转录因子的转基因拟南芥植株耐旱性显著增强^[11]。向日葵的 HaWRKY76 转录因子使拟南芥表现出更高的产量以及对干旱胁迫更高的耐受性^[12]。有研究显示,DREB 转录因子在向日葵材料根、茎和叶中均受干旱诱导,表达量上调,胁迫超过一定时间,表达逐渐受到抑制^[13]。

2 盐碱胁迫

土地盐碱化已成为全球范围内的环境难题,据联合国教科文组织不完全统计,我国的盐碱地面积为3 600万hm²,约占全球盐碱化耕用地的1/28,耕地盐碱面积为921万hm²,占我国总耕地面积的1/4,严重制约我国农业的发展。近年来,由于向日葵种植面积的持续增长,向日葵种植过程中面临的盐碱问题也开始引起人们的重视。筛选耐盐向日葵品种,是针对耕地盐渍化和耕地农

业高效利用的一种既经济又有效的方法。因此,研究向日葵的耐盐性及其机理具有重要的理论和现实意义。

2.1 抗盐碱生理基础

土壤的盐碱化意味着植物面对高盐渗入时,植物的内部离子平衡会被打破,造成渗透胁迫,产生离子毒害从而对植物造成影响。盐碱胁迫还会造成植物体内的pH升高,进一步加剧毒害。除此之外,植物体内pH的升高还会影响自身从外界环境中吸收离子(如Ca²⁺、Mg²⁺等)的效率,进而导致植物机体的代谢活动紊乱。

向日葵之所以能作为抗盐碱植物,是因为在生长期,向日葵植株叶片宽大浓密,田间郁闭封垄早,覆盖地面上空,遮蔽阳光,减少土壤水分蒸发,从而减少盐分向地面向上和凝结,因此,杂交油葵又被称为“盐碱地先锋作物”。在生理特征方面,向日葵的根系细胞浓度较高,在一定程度的盐碱地上仍然能吸收水分,满足生长发育的需要,因此能够比一般作物更好地适应盐害引起的生理干旱现象。向日葵主根下扎极深,通常深入土壤150~200cm,最深可达300cm,能吸收深层土壤中含盐较少的水分。除此之外,向日葵还能将根系吸收的盐分贮存于茎秆和根系之中。据测定,向日葵茎秆中含盐量高达0.5%,因而比一般作物受盐分干扰的程度低。除了生理特性改变,向日葵在生化反应方面应对抗盐碱的机制主要有渗透调节、离子平衡调节、离子区域化等几个方面。

2.1.1 渗透调节 向日葵在受到盐碱胁迫时,由于外界环境渗透压大于细胞内渗透压,导致细胞内水分流失,细胞失水,从而影响正常的生理代谢。为了应对这种情况,向日葵通过自身渗透调节机制,以保证在面对盐碱胁迫时,细胞不会失水过多死亡。

渗透调节分为无机渗透调节和有机渗透调节。在面对盐碱胁迫时,向日葵从外界吸收无机离子(K⁺、Ca²⁺、Cl⁻等)的能力会大幅提升,通过积累这些离子来提高细胞内的渗透压,从而使向日葵细胞能从外界吸水,缓解盐碱胁迫带来的压力^[14]。除此之外,向日葵还可以合成具有相容性的有机小分子物质,如甜菜碱、脯氨酸及松醇、甘油醇、山梨醇等多元醇,以及一些多糖分子物质。脯氨酸是植物蛋白质的组分之一,并可以游离状态广泛存在于植物体中。在干旱、盐渍等胁迫条

件下,许多植物体内脯氨酸大量积累。积累的脯氨酸除了作为植物细胞质内渗透调节物质外,还在稳定生物大分子结构、降低细胞酸性、解除氨毒以及作为能量库调节细胞氧化还原势等方面起重要作用^[12]。很多研究表明,当向日葵处于盐碱逆境胁迫时,其细胞内的脯氨酸含量会显著升高。因此,盐碱胁迫下植物脯氨酸含量的变化可以衡量其抗盐碱的能力。

2.1.2 离子平衡调节 正常情况下,离子的动态平衡主要依靠在植物细胞内积累的负离子(Cl^-)和正离子(K^+ 、 Na^+)。在盐碱胁迫下, Na^+ 的大量积累会使细胞膜系统遭到破坏。而 K^+ 作为重要的无机溶质,在维持水平衡和降低细胞渗透势方面都发挥着重要作用。因此,植物在细胞质中保持高 K^+/Na^+ 值的能力就代表植物具有耐盐碱的能力。植物体内的离子平衡离不开拒盐机制,拒盐机制主要涉及到4个过程:①作物根细胞不吸收 Na^+ ,即使有 Na^+ 进入细胞也可通过质子泵将其排出胞外,这可能与作物及品种的细胞质膜有关;②作物将吸收的 Na^+ 贮存于根、茎基部、叶鞘等薄壁细胞的中央液泡中,阻止 Na^+ 向叶片运输;③吸收的 Na^+ 在木质部向上运输过程中被木质部或韧皮部传递细胞吸收,随后分泌到韧皮部中运回根部,再排到环境中;④由于作物对无机离子的选择吸收,尤其是 Na^+/K^+ 的选择吸收,作物根吸收的 Na^+ 向地上部特别是叶片和籽粒的运输选择性降低,而 K^+ 的运输选择性增强^[15]。

油用向日葵植株在盐胁迫下, Na^+ 主要集中在根部和茎秆,叶片中较少;叶柄和叶片中的 K^+ 含量显著增加,且叶柄、叶片运输 K^+ 、 Na^+ 的比率($\text{TS}_{\text{K,Na}}$)和根系吸收 Na^+ 、 K^+ 的选择性比率($\text{S}_{\text{K,Na}}$)都显著上升,这表明在离子吸收和向上运输过程中,油用向日葵对 K^+ 具有较强的选择性。另外,在低浓度盐胁迫条件下,向日葵体内 Na^+ 主要集中在茎和根中,叶中较少;向日葵幼苗在海水胁迫下,各个部位始终是叶部的 K^+/Na^+ 最高,根部最低,且根茎叶中的 $\text{S}_{\text{K,Na}}$ 值都大于1,表明向日葵幼苗在低浓度海水胁迫下对 Na^+ 有截流作用,同时幼苗在海水胁迫下,根部 K^+ 具有较强的向地上部选择性运输和较强的选择性吸收作用的能力^[16]。

2.1.3 离子区域化 向日葵作为非盐生植物,其离子区域化一般尽量减少对有害盐离子的吸收,同时将吸收的盐离子输送到老的组织储存起来,

以牺牲老的组织为代价,保护幼嫩组织^[17]。

2.2 不同品种对盐碱胁迫的差异

在应对盐碱胁迫时,向日葵主要通过细胞膜对 Na^+ 、 K^+ 吸收和积累来达到影响膜渗透性的目的,从而改变细胞在盐碱胁迫下吸收离子的不平衡能力,使盐碱胁迫带来的不良生理反应得到降低。不同品种的向日葵对离子吸收的程度也不同。崔云玲等^[18]研究了陇葵杂1号(LK1)、新葵杂6号(XK-6)和法A15 3个品种的抗盐碱胁迫差异,结果表明,3个品种出苗阶段的耐盐性远远高于成苗至成熟期,低盐胁迫对油葵的出苗和后期的生长有一定的促进作用。油葵对盐胁迫最直接的响应是生长受到抑制,且这种作用随着胁迫时间的延长和强度的增加表现得更加明显,上述3个油葵品种对盐胁迫的敏感性都为花期、显蕾期>苗期>成熟期,且陇葵杂1号耐盐性最强,新葵杂6号耐盐性最差,法A15在两者之间。

王桂芹等^[19]研究表明,食用葵与杂交油葵之间的耐盐碱性差异也非常显著。2个品种达到70%发芽率时,食用葵耐受最高盐碱浓度为0.5%,而杂交油葵高达12.0%。同时还发现低浓度的盐分可明显促进杂交油葵种子的萌发,而淡水对种子萌发有一定的抑制作用。

2.3 抗盐碱的分子机理

对盐碱胁迫下的向日葵盐敏感品种P29和耐盐品种P50进行转录组测序和Denovo组装^[20],在向日葵转录组的GO功能分类中,发现属于结合、细胞过程、催化活性、转运活性、代谢过程的terms较多,说明在植物应答非生物胁迫中,这些功能发挥着重要作用。在COG功能分类中,一些功能注释与盐碱胁迫密切相关,如防御机制、能量产生与转导、离子转运、信号转导等。在KEGG注释中,发现向日葵中耐盐性相关的一些重要物质的代谢通路都有转录组中unigenes的参与,说明在受到盐胁迫时,向日葵的应答机制复杂多样,涉及多个复杂的代谢途径和生理机制。

3 温度胁迫

温度对植物的生长发育起着重要作用。如果环境温度超过植物的最适温度范围,就会对植物造成温度胁迫,从而影响植物的细胞膜流动性、光合作用、氧化还原反应、蛋白质和核酸结构等生理

代谢反应以及渗透压力。而由于植物生根发芽的特性导致植物只能被动地应对胁迫,不能主动逃避胁迫,因此在漫长的进化中,植物体内存在着一系列应对温度胁迫的生理反应机制。

3.1 温度胁迫对向日葵的影响

温度胁迫包括高温胁迫和低温胁迫,且由于向日葵在生长发育不同时期的最适温度不同,不同的温度对向日葵造成的影响也不同。

3.1.1 温度与向日葵苗期的关系 向日葵种子发芽出苗对温度要求较低,4℃即可发芽,5℃可以出苗。幼苗能够经受数小时-4℃的低温,低温处理后能够较快地恢复生长,地表温度下降到-9℃,向日葵幼苗受冻后仍然能发出新的枝杈。在这个阶段,向日葵对温度胁迫的响应也是最为明显的。目前我国普遍将5℃作为向日葵苗期的生物学零点温度指标。陈建忠等^[21]实验表明,向日葵的播种出苗发育阶段的生物学零点温度为 $\geq 2.5^{\circ}\text{C}$,在一定温度范围内(6.58~32.20℃),随着温度的升高,向日葵的出苗天数逐渐减少。但目前关于向日葵苗期对温度胁迫生理响应的研究尚不透彻,值得进一步探究。

3.1.2 温度胁迫对向日葵花期的影响 在向日葵的发育过程中,花期对温度的要求最为严格,温度胁迫会造成向日葵花期的提早或推迟,而由于植物花粉和雌蕊相比,花粉对温度更敏感,温度胁迫常会导致花粉和子房发育不同步、花粉败育等结果。因此,了解温度胁迫对向日葵花期花粉发育的影响和花粉对温度胁迫的生理响应,对指导向日葵的作物育种、提升向日葵产量等生产实践方面具有重要的意义。

目前针对植物花粉发育对温度胁迫的敏感时期,学术界主要流行两种观点:第一种是在四分体产生以前对温度胁迫最敏感;另一种是从花粉母细胞减数分裂到受精和种子发育的过程对温度胁迫都非常敏感。尽管向日葵花粉和其他植物花粉对温度的敏感程度不同,但在其花粉的发育过程中,减数分裂时期,特别是减数分裂中胞质分裂形成四分体的时期,仍是发育过程中对温度胁迫最为敏感的时期^[22-23]。

温度变化会影响花粉壁形成。有研究表明,低温胁迫通过影响四分体时期胼胝质的正常降解和绒毡层的程序性细胞死亡过程,最终导致花粉外壁异常发育,致使花粉无正常的生理功能^[24]。

研究表明,绒毡层不能降解是导致花粉不育的重要原因。通过细胞超微结构观察显示,低温胁迫最先影响绒毡层的粗糙型内质网的结构,造成内质网小体的出现以及不正常的内质网排列方式^[25]。除此之外,低温还会破坏花粉壁的结构从而影响花粉的发育。高温胁迫同样也能造成绒毡层的不正常降解,有研究表明,四季豆在经过高温处理后,改变了绒毡层粗糙型内质网结构,与正常的呈堆积状结构相比,呈现不正常的波浪状、环状以及线状等^[26]。在此方面关于向日葵的研究并不多,不过不同物种间的相似性可以作为参考。

温度胁迫对花期的影响还包括:花粉发育过程中的激素水平以及花粉发育过程中的糖代谢^[24]。总之,温度胁迫从多方面对向日葵花期中的花粉发育过程造成影响,从而引起向日葵的结实率下降,影响出油率和产量。

3.2 抗温度胁迫的分子机理

在温度胁迫下,向日葵细胞内会经过多种途径产生活性氧,由此形成氧化胁迫作用。形成的活性氧位于叶绿体中的光合反应中心,所以激活抗氧化系统并对活性氧进行有效处理,可以使植物体具备高效的抗温度胁迫功能,而激活抗氧化系统涉及到一系列的酶促反应,且反应需要的酶离不开相关基因的表达,如高温环境下植物体内的抗氧化水平显著提升,氧化物歧化酶和过氧化氢酶含量的增多,可明显提升清除自由基水平能力。但具体的相关基因尚未明确,值得进一步分析。

4 重金属胁迫

近年来,由于工农业生产的急速发展,导致土壤中重金属含量日益增多,重金属污染日益严重。我国近2 000万 hm^2 耕地面积受到重金属的污染,占耕地面积的1/5,其中最严重的是镉(Cd)污染,其次是铅(Pb)、锌(Zn)、铜(Cu)、汞(Hg)等。重金属污染不仅易累积、范围广,而且毒性和隐蔽性强,严重影响作物的正常生理机能,导致粮食产量下降;此外,重金属还会通过食物链进入人体内,影响人体健康。据调查,我国每年因为土壤重金属污染而造成的粮食减产超过1 000万t,因为重金属污染而浪费的粮食更是多达1 200万t,造

成巨大的经济损失和资源浪费。而向日葵对重金属的富集性和耐受性能都比较强,且能选择性吸收多种放射性物质,如铯等,因此,向日葵在重金属污染土壤的治理方面具有明显的优势^[27]。

4.1 向日葵的抗重金属生理基础

4.1.1 络合重金属离子 向日葵能够降低重金属造成的毒害,其重要机制是通过体内含有的氨基酸、有机酸、金属硫蛋白和植物螯合肽等各种重金属离子络合,从而降低自由离子的活度系数^[28]。有研究表明,向日葵叶和根中的谷氨酸肽和植物螯合肽含量都随着Pb²⁺胁迫时间的延长而增加^[29]。Cd胁迫会降低中性脂质和总脂质在向日葵种子中的含量,而磷脂和糖脂这些极性脂质的含量则完全相反——随着Cd浓度的增加而增加^[30]。还有研究表明,向日葵中的腐胺和脯氨酸含量,在面对高浓度Cu和Cd胁迫时会增加^[31]。向日葵根系土壤中乙醇酸、戊二酸、苹果酸、琥珀酸、乳酸、乙酸等低分子有机酸,在Cd胁迫下的含量会增加。向日葵地上和根系部分分泌的柠檬酸和苹果酸含量也会随着金属离子浓度(Cd²⁺、Zn²⁺、Al³⁺)的增加呈上升趋势^[32]。

4.1.2 激活抗氧化系统 在面对重金属胁迫时,向日葵会通过启动多种防御系统来降低重金属对细胞造成的伤害,其中,抗氧化系统的激活、自由基的清除是向日葵的主要解毒机制。有研究表明,在面对重金属胁迫时,向日葵体内的抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、抗坏血酸还原酶(AR)、谷胱甘肽还原酶(GR)、谷胱甘肽转移酶(GSTs)活性以及过氧化脂质、过氧化氢(H₂O₂)的浓度会显著提高。除此之外,还有研究表明,向日葵可以通过提高抗氧化物酶活性和花青素含量来抵御金属钡(Ba)的毒害。而且不同的向日葵品种、组织器官、重金属类型以及浓度和胁迫的时间都会对向日葵抗氧化系统的激活造成一定的差异^[33-35]。

4.1.3 其他防御机制 除了上述两种防御机制,向日葵还可以通过在细胞和组织水平上对有毒重金属离子进行区隔化作用,或者通过细胞膜选择吸收作用,以及通过细胞壁吸附、沉积作用,从而达到限制重金属离子进入细胞的目的,以降低有毒重金属离子对正常机体生理代谢活动的影响。

有研究表明,Cd的积累主要集中在植株老叶和根系中,而顶端组织的积累较少。伴随着Cd²⁺浓度的增加,叶片吸收Cd的能力不如根和茎。花芽期间,向日葵将Zn、Cu和Cd主要集中在老叶组织和根系中,而成熟期累积的重金属则被迁移到不同组织中。在向日葵的生长阶段,向日葵体内的重金属迁移系数高于后期生长阶段^[32]。此外,在生长过程中,向日葵依靠转移不同的组织器官来富集重金属,重金属在生长前期主要被积累于根系部分,在后期生长阶段逐渐被迁移到地上部分,这可能是向日葵另一种用来增强对重金属抗逆性的防御机制。

4.2 不同品种面对重金属胁迫的差异

对同一重金属来讲,不同品种(系)的向日葵抗性表现有所不同;对不同重金属来讲,同一品种(系)抗性表现也有所不同。因此,选择重金属胁迫抗性优秀的品种是提高向日葵修复重金属污染土壤能力的途径之一。有实验将品种RH118、No.665、QFS14在Cd胁迫下进行培养,结果表明向日葵品种RH118比QFS14和No.665更耐Cd胁迫^[36]。Atta等^[37]将向日葵品种Hysun-33和SF-5009在Cr胁迫下培育,结果表明Hysun-33体内Cr的累积量明显高于SF-5009。国内向日葵品种关于重金属胁迫的差异对比资料较少,未来可以着重选育抗重金属胁迫性能优越的品种。根据已有研究猜测出向日葵体内的相关基因可以提高植物螯合剂含量和关键酶的表达量,并提高对重金属的富集与解毒能力。

5 展望

近几年,随着国家对“一带一路”计划支持力度的加强,沿线国家的农业发展成为一个备受重视的热点。“一带一路”沿线国家,尤其是中亚地区的气候、水文、地形及种植习惯等与我国北方向向日葵产区相似。如乌克兰是向日葵种植面积最大的国家,因此培育高产抗逆的向日葵新品种并推广到中亚等国家,既可以提升我国在向日葵研究领域的科技创新能力,又能增强我国种业的国际竞争力。

向日葵抗逆材料的选育、分子机理研究以及

在分子育种上的应用是推进农产品供给侧改革、调整产业种植结构、推进干旱或半干旱地区特色农业的重要手段。尽管我国目前对向日葵的抗逆研究已有较多报道,但仍存在研究薄弱环节,如向日葵抗高温以及重金属胁迫的分子遗传机制、各种胁迫下品种间差异的分子机理等。未来,应进一步强化向日葵抗逆性筛选,加强逆境胁迫的基础研究,并开展向日葵高产耐逆分子育种,以达到提高向日葵产量和品质的目的。

参 考 文 献

- [1] 赵贵兴,钟鹏,陈霞,等.我国向日葵产业发展现状及对策[J].食品工业,2011,32(10): 76-77.
- [2] 张一宾.近年来全球向日葵种植面积及农药使用市场与品种[J].现代农药,2018,17(1): 16-17.
- [3] BADOIN H, GOUZY J, GRASSA C, *et al.* The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution [J]. Nature, 2017, 546: 148-152.
- [4] GHOBADI M, TAHERABADI S, GHOBADI M E, *et al.* Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.)cultivars in response to drought stress [J]. Ind. Crops Prod., 2013, 50: 29-38.
- [5] KULUNDŽIĆ A M, KOVAČEVIĆ J, VULETIĆ M V, *et al.* Impact of abiotic stress on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower [J]. Poljoprivreda, 2016, 22: 17-22.
- [6] CECHIN I, CARDOSO G S, FUMIS T D F, *et al.* Nitric oxide reduces oxidative damage induced by water stress in sunflower plants [J]. Bragantia, 2015, 74(2): 200-206.
- [7] TANGUILIG V C, YAMBAO E B, O'TOOLE J C, *et al.* Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean[J]. Plant Soil, 1987, 103(2): 155-168.
- [8] PINKERTON A, SIMPSON J R. Interactions of surface drying and subsurface nutrients affecting plant growth on acidic soil promiles from an old pasture [J]. Austr. J. Exp. Agric., 1986, 26(6): 681-689.
- [9] GUNES A, PILBEAM D J, INAL A, *et al.* Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress, I: growth, antioxidant mechanisms, and lipid peroxidation [J]. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 2008, 39: 1885-1903.
- [10] 卜晓霞,徐文强,孙义,等. 12个油用向日葵新品种(系)在半干旱山区引种试验初报[J].甘肃农业科技,2016,12:50-52.
- [11] PABLO A M, AGUSTÍN L A, CARLOS A D, *et al.* Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower Hahb-4 transcription factor[J]. Plant J., 2006, 48(1): 125-137.
- [12] RAINERI J, RIBICHICH K F, CHAN R L. The sunflower transcription factor HaWRKY76 confers drought and flood tolerance to *Arabidopsis thaliana* plants without yield penalty[J]. Plant Cell Rep., 2015, 34(12): 2065-2080.
- [13] 梁春波,黄绪堂,李岑,等.向日葵逆境应答转录因子DREB的克隆与表达分析[J].宁夏农林科技,2015,56(7):31-34,75.
- [14] 郑青松,刘兆普,刘友良,等.盐和水分胁迫对海蓬子、芦荟、向日葵幼苗生长及其离子吸收分配的效应[J].南京农业大学学报,2004,(2):16-20.
- [15] 孔东,史海滨,李延林,等.不同盐分条件下油菜光合日变化特征研究[J].干旱地区农业研究,2005(1):111-115.
- [16] 聂惠,于海峰,刘浩明.向日葵对盐胁迫的反应及其抗盐机理的研究进展[J].内蒙古农业科技,2008(6): 17-19.
- [17] 杨晓慧,蒋卫杰,魏珉,等.植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展[J].山东农业大学学报(自然科学版),2006(2): 302-305.
- [18] 崔云玲,杨思存,吕晓东,等.不同品种油菜对盐胁迫响应研究[J].土壤学报,2011,48(5): 1051-1057.
- [19] 王桂芹,段亚军.向日葵不同品种耐盐碱性解剖结构比较研究[J].昭乌达蒙族师专学报,2002,23(6):34-36.
- [20] 孙瑞芬,张艳芳,郭树春,等.基于RNA-Seq技术的盐胁迫向日葵转录组信息分析[J].分子植物育种,2015,13(12): 2736-2742.
- [21] 陈建忠,孙书蕴,仇玉林.向日葵播种出苗与温度的关系[J].河北农学报,1983,8(2): 40-42.
- [22] TAKEOKA Y, MAMUN A A, WADA T, *et al.* Reproductive adaptation of rice to environmental stress[M]//Reprod adapt Rice Environ Stress. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1992.
- [23] SATAKE T. Determination of the most sensitive stage to sterile-type cool injury in rice plants[J]. Res. Bull. Hokkaido Nat. Agric. Exp. Stat., 1976, 113: 1-43.
- [24] 冯瑶瑶,孙继,俞洋,等.温度胁迫对植物花粉发育的影响[J].中国细胞生物学报,2019,41(1): 1-9.
- [25] GOTHANDAM K M, KIM E S, CHUNG Y Y. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress[J]. Plant Biol., 2007, 50(4): 396-402.
- [26] SUZUKI K, TAKEDA H, TSUKAGUCHI T, *et al.* Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress[J]. Sex Plant Reprod., 2001, 13(6): 293-299.
- [27] 聂惠,安玉麟,李素萍.向日葵对重金属胁迫反应及其植物修复的研究进展[J].黑龙江农业科学,2010(9): 88-91.
- [28] GALLEGOS M, KOGAN M J, AZPILICUETA C E, *et al.* Glutathione-mediated antioxidative mechanisms in sunflower (*Helianthus annuus* L.) cells in response to cadmium stress[J]. Plant Growth Regul., 2005, 46(3): 267-276.
- [29] KRYSTOFOVA O, SHESTIVSKA V, GALIOVA M, *et al.* Sunflower plants as bioindicators of environmental pollution with lead (II) ions[J]. Sensors, 2009, 9(7): 5040-5058.

- [30] AGGARWAL M, LUTHRA Y P, ARORA S K. The effect of Cd^{2+} on lipid components of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds[J]. Plant Foods Human Nutr., 1995, 47(2): 149-155.
- [31] GROPPA M D, ZAWOZNIK M S, TOMARO M L, *et al.* Inhibition of root growth and polyamine metabolism in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seedlings under cadmium and copper stress[J]. Biol. Trace Element Res., 2008, 126(1/2/3): 246-256.
- [32] SABER N E, ABDEL-MONEIM A M, BARAKAT S Y. Role of organic acids in sunflower tolerance to heavy metals[J]. Biol. Plantarum., 1999, 42(1): 65-73.
- [33] GALLEGO S M, BENAVIDES M P, TOMARO M L. Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress[J]. Plant Sci., 1996, 121(2): 151-159.
- [34] GALLEGO S M, BENAVIDES M P, TOMARO M L. Effect of cadmium ions on antioxidant defense system in sunflower cotyledons[J]. Biol. Plant., 1999, 42(1): 49-55.
- [35] NEHNEVAJOVA E, LYUBENOVA L, HERZIG R, *et al.* Metal accumulation and response of antioxidant enzymes in seedlings and adult sunflower mutants with improved metal removal traits on a metal-contaminated soil[J]. Environ. Exp. Bot., 2012, 76(71): 39-48.
- [36] ZOU J, XU P, LU X, *et al.* Accumulation of cadmium in three sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars[J]. Pakistan J. Bot., 2008, 40(2): 759-765.
- [37] ATTA M I, BOKHARI Z, MALIK S A, *et al.* Assessing some emerging effects of hexavalent chromium on leaf physiological performance in sunflower (*Helianthus annuus* L.)[J]. Int. J. Sci. Engin. Res., 2013, 4(8): 945-949.