

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201403028

杨瑞瑞, 曾幼玲. 盐生植物盐爪爪的耐盐生理特性探讨[J]. 广西植物, 2015, 35(3):366—372

Yang RR, Zeng YL. Physiological characteristics of the halophytic plant *Kalidium foliatum* to salt stress[J]. Guihaia, 2015, 35(3):366—372

盐生植物盐爪爪的耐盐生理特性探讨

杨瑞瑞, 曾幼玲*

(新疆大学 生命科学与技术学院 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘要: 当前土壤盐渍化日益严重, 是限制植物生长的一个主要环境因子, 然而在盐碱自然环境中生长着许多耐盐植物, 为更好地了解盐生植物的耐盐机理, 该文从无机离子 Na^+ , K^+ , Ca^{2+} 含量、脯氨酸水平、水势变化、丙二醛含量和盐胁迫的表型等生理参数以及半定量 RT-PCR 检测脯氨酸合成关键酶基因(*P5CS*)的表达规律等方面探讨盐胁迫下盐爪爪的耐盐特性。结果表明: (1) 随着盐浓度的升高, Na^+ 在根和肉质化的叶中显著地富集, 且叶中积累的 Na^+ 比根中更多; (2) 在盐胁迫条件下, 随着盐浓度的增加, 脯氨酸的含量和脯氨酸合成关键酶基因的表达显著地增强; (3) Na^+ 和脯氨酸是植物有效的渗透调节剂, 可使处于低水势的植物细胞仍能从细胞外高浓度的盐溶液中吸收水分; (4) 在 0 和 $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下, 盐爪爪肉质化叶中丙二醛的含量较其它处理高, 这表明植物在这两个处理下可能受到了氧化胁迫; (5) 从盐胁迫 3 个月的生长表型来看, 低盐环境中生长的盐爪爪植株的生物量更多, 肉质化的叶嫩且绿。综上所述, 结合对野外生境的调查和实验室长期的盐胁迫表型结果表明盐爪爪的生长是需盐的, 相对低的盐浓度环境对盐爪爪的生长是顺境, 而无盐或高浓度盐环境对于盐爪爪的生长来说都是逆境。该研究结果为全面深入研究盐爪爪的耐盐特性, 以及更好地利用盐爪爪的生物和基因资源改良土壤和提高作物和林木的耐盐性奠定基础。

关键词: 盐生植物; 盐爪爪; 耐盐生理**中图分类号:** Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)03-0366-07

Physiological characteristics of the halophytic plant *Kalidium foliatum* to salt stress

YANG Rui-Rui, ZENG You-Ling*

(Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life
Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China)

Abstract: At present, more and more serious soil salinization is one of the main environmental factors that limit plant growth and crop yield. Many halophilous plants often grow in the saline-alkaline land. In order to better understand the salt tolerant mechanism of halophytic plants, this paper mainly explored some physiological characteristics of the halophytic plant *Kalidium foliatum* to salt stress according to some physiological indexes. The halophyte *K. foliatum* is a kind of very salt-tolerant shrub belonging to Chenopodiaceae with high succulence and grows commonly in saline and alkaline arid-desert regions in Xinjiang. Some physiological parameters were detected including the contents of Na^+ , K^+ , Ca^{2+} and proline, the water potential of plant leaf tissue, the content of membrane lipid peroxidation (MDA) and phenotype observation; gene expression of *KfP5CS*, encoding protein (pyrroline-5-carboxylate synthetase) as a key enzyme catalyzing to synthesize proline by semi-quantitative RT-PCR were assayed to salt stress. The results were as follows: (1) Na^+ could accumulate significantly in succulent leaves and roots of *K. folia-*

收稿日期: 2014-07-16 修回日期: 2014-09-09

基金项目: 新疆自治区高校科研计划项目(XJEDU2011102); 新疆大学博士启动基金(BS080123)。

作者简介: 杨瑞瑞(1989-), 女, 甘肃武威人, 硕士研究生, 主要从事植物逆境生理和分子机制研究, (E-mail)1668333053@qq.com。

*通讯作者: 曾幼玲, 博士, 副教授, 主要从事植物逆境生理和分子机制研究, (E-mail)zeng_ylxju@126.com。

tum, and even the content of Na^+ in leaves was more than roots; (2) With increasing salt concentration, the content of proline and the gene expression of *KfP5CS* were enhanced significantly under salt stress conditions; (3) Na^+ and proline as plant effective osmotic regulators, could make the plant cells be still able to absorb water at low water potential from the highly concentrated salt solution, extracellularly; (4) Under 0 and $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl treatments, the contents of MDA in the leaves of *K. foliatum* were higher than other salt treatments, suggesting that the plants might be subjected to oxidative stress under the both treatments. This phenomenon indicated that the growth environments with the both treatments might be adverse for the plants; (5) From the growth phenotype to salt stress, the biomass of *K. foliatum* was more under low salt treatments, and the plant growth was better and stronger, indicating the low salt environment seemed to be beneficial to the *K. foliatum* growth. In summary, the results of the investigation of the *K. foliatum* plant growth in wild grown environment and under long-term salt stress in our lab showed that it was necessary for the good growth of *K. foliatum* in a certain salt concentration condition. A relative low salt concentration environment is very optimal for the growth of some very salt-tolerant halophytes like *K. foliatum*. However, we can also speculate neither salt nor high concentration salt conditions is the stressed environment for the *K. foliatum* plant growth. The study could provide primary reference for understanding the salt tolerance of *K. foliatum* and it is also very promising to improve salt tolerance in crops and woods by making use of gene resources of this species and the halophyte *K. foliatum* could be also used to ameliorate saline-alkaline land by reducing the salt content of soil.

Key words: halophyte; *Kalidium foliatum*; salt-tolerant physiology

土壤盐渍化是限制植物生长和作物产量的一个主要环境因子 (Allakhverdiev *et al.*, 2000; Munns *et al.*, 2008)。目前, 全世界约有 20% 的农业用地盐碱化程度在不断加重, 而且由于灌水和排水系统不完善导致此问题日趋严重。预计到 2050 年, 将会有超过 50% 的耕地变得盐碱化 (Vinocur *et al.*, 2005)。高浓度盐分在整个植株水平上对植物造成的伤害, 会引起植物产生水分亏缺或渗透胁迫, 进而影响植物关键的生理生化过程, 表现为植株死亡或抑制其生长 (Apse *et al.*, 1999; Asish *et al.*, 2005)。植物通过多种耐盐调控途径对外界的盐胁迫做出响应, 其中可通过渗透调节来适应盐环境。渗透调节对于维持植物细胞膨压, 进而维持植物的新陈代谢活性和植物的生长和产量起关键作用 (Sharp *et al.*, 1990)。盐生植物之所以很耐盐是因为植物通过积累无机离子维持细胞内高的渗透势而能从外界吸收水分 (赵可夫等, 2002; Messedi *et al.*, 2004)。同时, 植物为了消除盐胁迫造成的伤害, 通常在细胞内主动积累一些小分子有机化合物如多元醇、氨基酸及其衍生物, 如脯氨酸、甘氨酸甜菜碱等和蛋白类保护剂等渗透调节剂 (Osmoprotectant) 来维持渗透平衡和体内水分。渗透调节物质的积累在一定范围内可维持盐胁迫下细胞正常的膨压和代谢 (Reda *et al.*, 2004)。通过改变能量代谢而适应地生长于盐溶液的环境 (Garg *et al.*, 2002; Tajiri *et al.*, 2002)。脯氨酸合成酶 (pyrroline-5-carboxylate synthetase)

(P5CS) 可催化谷氨酸酯还原生成脯氨酸, 是合成脯氨酸的关键酶。在烟草中超量表达豇豆 P5CS 基因, 相比较野生型, 转基因烟草中脯氨酸的含量增高和抗旱、耐盐性有一定程度的提高 (Kishor *et al.*, 1995)。菜豆的 P5CS 基因异源转化拟南芥, $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理, 转基因拟南芥中菜豆的 P5CS 基因显著地表达; 在高盐胁迫下, 转基因植株的生物量高于野生型, 相对电导率低于野生型, 显著地增强了转基因植株的耐盐性 (Chen *et al.*, 2013)。

新疆地域辽阔, 是著名的干旱盐碱地区。高温干燥和强烈的蒸发作用使土壤中的可溶性盐借助毛细管作用上行积聚于表层, 导致土壤普遍积盐, 形成大面积盐碱地。盐爪爪是一种非常耐盐的藜科多年生盐生灌木, 其叶片高度肉质化, 在新疆南北疆盐碱干旱地区分布 (米吉提等, 2000)。其种子经 $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 高盐处理仍能萌发 (曾幼玲等, 2006), 野外生境中盐爪爪植株能从盐碱土壤中吸收大量的 Na^+ (约 $10\,000 \text{ kg Na}^+ \cdot \text{hm}^{-2}$), 该种野生盐生植物可用于降低土壤含盐量, 改良盐碱地 (Zhao *et al.*, 2002; 赵可夫等, 2002)。本文从一些生理指标和分子参数方面探讨盐爪爪耐盐的生理特性。

1 材料与方法

1.1 植物材料的种植和胁迫处理

盐爪爪种子 (*K. foliatum*) 采自新疆五家渠北

沙窝干旱盐碱地。种子播种于蛭石:珍珠盐 3:1 的花盆中,待种子萌发后,用 0.5×Hoagland 营养液浇灌,待长出约 6 片真叶时,用 0、100、300、500、700 mmol·L⁻¹ 的 NaCl 胁迫处理,每 2 d 更换 1 次处理液。盐胁迫 1 个月后的材料用于一些生理指标检测;连续盐胁迫 3 个月后,进行丙二醛含量测定和表型观察;盐胁迫 4 d,收集各处理的盐爪爪肉质化叶样品,于液氮中保存,为 RNA 提取做准备。

1.2 实验方法

1.2.1 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 含量的测定 不同浓度 NaCl 胁迫处理盐爪爪植株 30 d,取根和地上部分,用去离子水洗净,吸干表面水分,放入烘箱烘至恒重(前后 2 次称重,不超过 0.1%,则认为恒重),加入适量 75%硝酸溶解,置于电热板上进行消解。待白烟冒尽,样品蒸至近干,停止加量,冷却至室温,转移至 25 mL 的容量瓶中,用去离子水定容至 25 mL,用原子吸收光谱仪(日立 Z28000)测定盐爪爪各处理叶和根的 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 含量。

1.2.2 脯氨酸含量的测定 采用蒽酮法(郝再彬等, 2004)。首先制作脯氨酸含量的标准曲线,然后进行样品(0.5 g)的测定,在 520 nm 波长下比色,从标准曲线上查出(或用回归方程计算)脯氨酸的含量。

1.2.3 植物叶水势的测量 采用气相平衡法。所用仪器为美国 Wescor 公司生产的 PSYPRO 型露点微伏压计。仪器配套的 C-52 和 L-51 型样品室。每处理 3 个重复。

1.2.4 丙二醛(MDA)含量的测定 丙二醛(MDA)是常用的膜脂过氧化指标,在酸性和高温条件下,可以与硫代巴比妥酸(TBA)反应生成红棕色的三甲川(3,5,5-三甲基恶唑-2,4-二酮),其最大吸收波长在 532 nm。测量参考邹琦等(2000)的方法。计算丙二醛的浓度依据下列公式: $C(\mu\text{mol}\cdot\text{L})=6.45(OD_{532}-OD_{600})-0.56OD_{450}$ 。

1.2.5 脯氨酸合成关键酶 P5CS 基因在盐胁迫下的半定量 RT-PCR 总 RNA 的提取依照 Invitrogen 公司 Trizol 总 RNA 提取试剂盒的操作指南进行。用 RNase-free DNase I 处理用不同 NaCl 浓度胁迫的盐爪爪植株叶片的总 RNA,以除去总 RNA 中的 DNA,酚/氯仿抽提除去 DNase I,乙醇沉淀总 RNA,干燥后用无 RNase 的水溶解。RNA 的浓度用 260 nm 处的吸收值确定,RT-PCR 时用等量的 RNA 合成 cDNA 第一链,同时设置阴性对照,即以反转录时不加反转录酶 AMV 的产物为模板。

用 Primer 5.0 设计脯氨酸合成关键酶基因(P5CS)和 28S 作为参照基因的引物序列(表 1)。

表 1 扩增盐爪爪脯氨酸合成关键酶基因 P5CS 的核心片段和 28S 内参基因所用的引物序列

Table 1 Primers of P5CS core fragment and 28S internal reference gene in *K. foliatum*

引物 Primer	序列 Sequence	扩增片断 Amplified fragment (bp)
脯氨酸合成 关键酶 基因(P5CS)	P1: 5'-TCCTGTTCTTGGCCATGCTGA-3'	500
	P2: 5'-CTTATGCCAACCTCAGCACC-3'	
28S rRNA	P1: 5'-GCCGACCTGATCTTCTGTGA-3'	180
	P2: 5'-TACCCAAGTCAGACGAACGATT-3'	

PCR 反应条件为 94 ℃ 2 min;94 ℃ 30 s,53 ℃ 30 s,72 ℃ 30 s 26 个循环;72 ℃ 10 min,反应产物进行琼脂糖凝胶电泳检测。在线性扩增范围内(28~33 个循环)进行基因表达量的比较。同时用 28S 的扩增亮度作为内参对照。

1.2.6 统计学分析 每处理重复 3 次,结果为平均值±标准差。单因素方差分析和 NaCl 处理组与对照组之间的差异显著性分析用 GraphPad Prism 5.0 统计软件完成, $P<0.05$ 表示差异显著。

1.2.7 盐胁迫盐爪爪植株表型的观察 对盐胁迫 3 个月的盐爪爪植株利用 Olympus 照相机拍照。

2 结果与分析

2.1 盐爪爪叶和根 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 含量的测定

通过用 NaCl 不同浓度(0、100、300、500、700 mmol·L⁻¹)以盐爪爪 6 片真叶期为参照进行胁迫处理 4 星期,取盐爪爪各处理的叶和根部组织测定其 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 的含量。结果为盐爪爪在盐处理过程中地上和地下部分都积累 Na⁺。植株体内 Na⁺ 的积累随着 NaCl 浓度的增加而增加,而且盐爪爪植株肉质化叶比根中积累的 Na⁺ 要多(图 1:A,C)。在 0~700 mmol·L⁻¹ 的盐胁迫处理范围内,盐爪爪的地上部分 K⁺、Ca²⁺ 的积累随着盐浓度的增加而降低(图 1:A),然而在盐爪爪的根部 K⁺ 的变化随着盐浓度的增加有上升的趋势(图 1:C),说明在高盐(500、700 mmol·L⁻¹)胁迫下,植物为了抵抗逆境,维持生长,具有选择吸收 K⁺ 的能力。图 1:B,D 表明盐爪爪叶和根的 Na⁺/K⁺ 比值随着 NaCl 浓度的增加而增加,且 Na⁺/Ca²⁺ 比值在盐爪

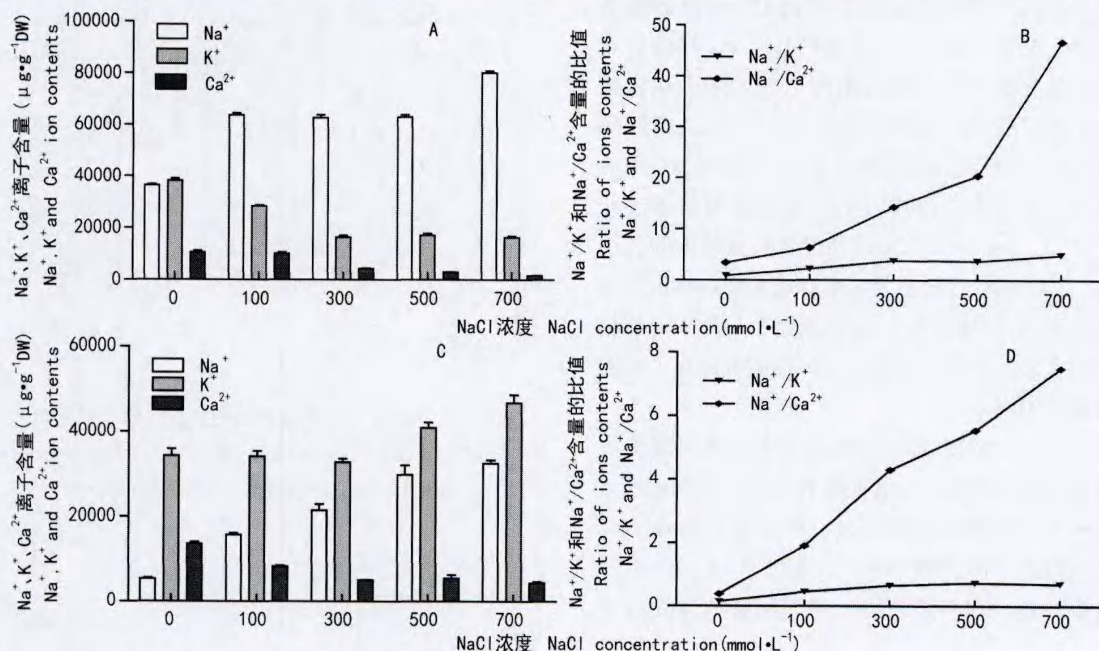


图1 盐胁迫1个月的盐爪爪肉质化叶和根部Na⁺、K⁺、Ca²⁺的含量 A、B. 叶中Na⁺、K⁺、Ca²⁺含量及Na⁺与K⁺、Na⁺与Ca²⁺的比值; C、D. 根中Na⁺、K⁺、Ca²⁺的含量及Na⁺与K⁺、Na⁺与Ca²⁺的比值。

Fig. 1 Na⁺, K⁺ and Ca²⁺ concentrations in the succulent leaves and roots of *K. foliatum* under different NaCl treatments for one month A、B. Na⁺, K⁺ and Ca²⁺ contents and the ratio of Na⁺/K⁺ and Na⁺/Ca²⁺ in the leaves; C、D. Na⁺, K⁺ and Ca²⁺ contents and the ratio of Na⁺/K⁺ and Na⁺/Ca²⁺ in the roots.

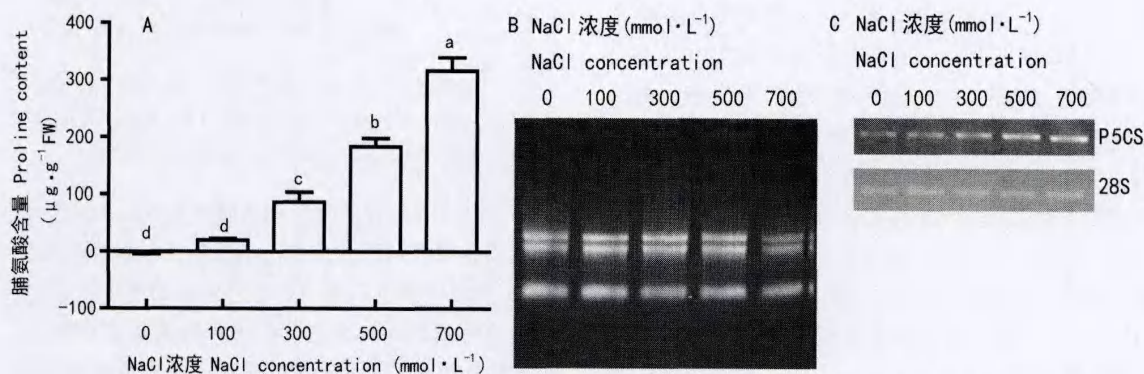


图2 不同NaCl浓度处理下盐爪爪肉质化叶组织中脯氨酸的含量变化(盐胁迫1个月)和P5CS基因的表达(盐胁迫4 d) A. 脯氨酸含量; B. 总RNA提取结果; C. P5CS基因的半定量结果。上层: P5CS基因扩增片段500 bp; 下层: 28S rRNA内参基因片段180 bp。

Fig. 2 Proline contents and P5CS gene expression in the succulent leaves of *K. foliatum* under different NaCl treatments for one month and 4 d individually A. Proline content; B. Total RNA extracted with trizol reagent; C. Semi RT-PCR. Upper layer: the 500 bp fragment was amplified by the specific P5CS primers; Down layer: the 180 bp fragment was amplified by 28S rRNA primers.

爪的叶和根中有着相似的变化趋势,在肉质化叶中的增长幅度比根中更大。

2.2 盐胁迫处理下,盐爪爪肉质化叶组织中脯氨酸的含量及合成关键酶基因的表达和水势的变化

由图2:A可知,在盐胁迫(0~700 mmol·L⁻¹)1个月的条件下,盐爪爪叶不断积累了高水平的脯

氨酸,随着盐浓度的增加,该植物叶组织中脯氨酸含量增加幅度很大,各处理组之间差异显著。

对约有6片真叶的盐爪爪植株进行不同NaCl浓度(0、100、300、500、700 mmol·L⁻¹)的盐胁迫处理4 d后,提取叶片总RNA(图2:B),半定量RT-PCR的方法检测P5CS基因在mRNA水平的表达

差异。图 2:C 结果显示,盐爪爪的 *P5CS* 基因受盐的诱导。没有经过 NaCl 处理的盐爪爪,其肉质叶中合成重要渗透物质脯氨酸的 *P5CS* 基因在转录水平上的表达受到明显抑制或表达不强,而经不同浓度 NaCl 处理的盐爪爪植株叶组织,脯氨酸 *P5CS* 基因的表达随着盐浓度的不断提高其表达依次增强,至 700 mmol · L⁻¹ NaCl 处理时,该基因的表达最高。从脯氨酸含量和脯氨酸合成关键酶基因的表达结果来看,在盐胁迫下,盐爪爪肉质化叶中的脯氨酸作为有效的渗透物质在参与渗透调节过程可能发挥着重要作用。

图 3 可以看出,盐爪爪肉质化叶的水势随着盐浓度的升高而降低。由脯氨酸和水势两项指标的测定结果可以推测脯氨酸作为一种有效的渗透调节剂,使得盐爪爪植物维持在一个低水势的水平,在外界高浓度 Na⁺ 的胁迫环境中仍旧能够从外界吸收水分。

2.3 盐爪爪的膜脂过氧化和胁迫表型的分析

MDA 是常用的膜脂过氧化指标。评价植物盐胁迫的氧化损伤(膜脂过氧化)通常以组织中 MDA 含量的多少为依据。在正常生理条件下,植物体内活性氧处于不断产生和清除的动态平衡之中,一旦遭受盐、干旱、低温等逆境胁迫,这种平衡就会被破坏,活性氧水平上升。活性氧能启动膜脂中不饱和脂肪酸的过氧化,导致膜脂和膜蛋白的损伤。由图 4 可知,在 0、100、300、500、700 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 胁迫 3 个月,盐爪爪肉质化叶组织中的 MDA 的含量普遍是比较高的,尤其在 0 和 700 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理时,该植物叶组织中 MDA 的含量表现更高,盐爪爪在这两个点比较,MDA 的值差异不显著 ($P>0.05$),但与其它盐处理相比,差异显著 ($P<0.05$),即在 100、300、500 mmol · L⁻¹ NaCl 处理,盐爪爪 MDA 的含量都低于 0 和 700 mmol/L NaCl 胁迫处理;对于盐爪爪来说,100、300、500 mmol · L⁻¹ 的处理是一个相对顺境的环境,从盐胁迫 3 个月盐爪爪的生长状况来看,随着盐浓度的升高,植株的生长状况受到一定程度的抑制,肉质化明显,在 100、300 mmol · L⁻¹ NaCl 的处理,植株的生长状况显著的好,生物量高,壮而绿,在受到 0 和 700 mmol · L⁻¹ NaCl 处理时,生物量显著减少,没有盐处理的盐爪爪表现为失水状态,生长瘦弱(从图 5 的植株表型上就可以看出)。说明对于很耐盐的盐生植物盐爪爪来说,它们的生长是需盐的。

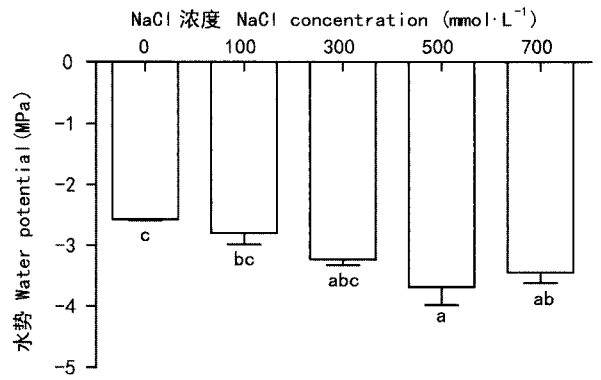


图 3 盐胁迫 1 个月的盐爪爪肉质化叶组织的水势
Fig. 3 Water potentials in the leaves of *K. foliatum* under different NaCl treatments for one month

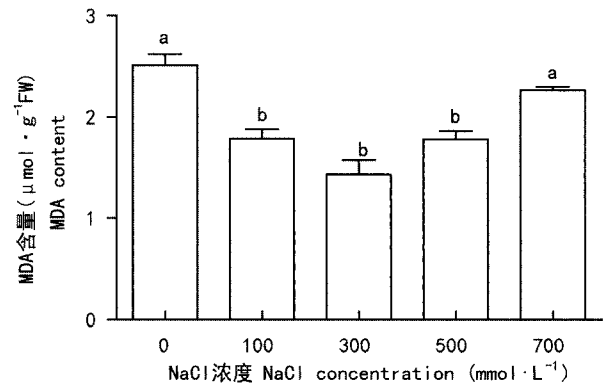


图 4 盐胁迫 3 个月的盐爪爪肉质化叶 MDA 的含量
Fig. 4 MDA contents in the leaves of *K. foliatum* under different NaCl treatments for three months

根据 MDA 含量测定和实验室长期盐胁迫的植株生长表型的观察和结合盐爪爪生长的野外生境调查,结果表明盐爪爪是一种非常耐盐的盐生植物,盐爪爪的生长是需要盐的。在相对低的盐度环境,对盐爪爪的生长是顺境,而在没有盐和高浓度盐胁迫环境,对盐爪爪的生长是逆境。

3 讨论与结论

盐爪爪是能够正常生长在极端干旱盐碱地区的多年生盐生植物。该类植物的耐盐机理一直是国内外科学家们从不同角度研究的热点。对其盐胁迫下的一些生理指标检测,有助于我们更好地理解盐爪爪生理生化方面的耐盐机制。随着盐浓度的升高,盐爪爪的生长受到抑制。在低浓度的 NaCl 处理下如 100、300 mmol · L⁻¹, 盐爪爪的生长状况最好,生

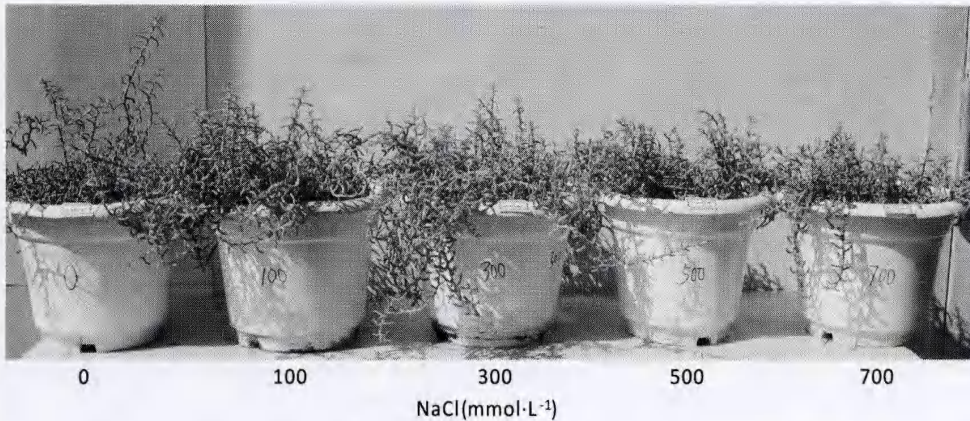


图 5 盐胁迫 3 个月的盐爪爪生长情况

Fig. 5 Growth phenotypes of *K. foliatum* under different NaCl treatments for three months

物量多,植株壮而绿,说明相对低水平的 NaCl 盐处理促进植物生长,与 Reda *et al.* (2004) 和 Kurban *et al.* (1999) 报道的盐角草 (*Salicornia europaea*) 和海滨碱蓬 (*Suaeda maritima*) 相一致。随着 NaCl 浓度的升高,长期的盐胁迫,盐爪爪地上部分的肉质化程度明显,从植株生长表型上看,未经过 NaCl 处理的盐爪爪植株生长状况最差,表现为失水状态,生长瘦弱,这种现象在一些文献中也有报道,Na⁺ 的积累有助于提高植株的肉质化程度 (Messedi *et al.*, 2004; Slama *et al.*, 2008; Moseki *et al.*, 2010)。

植物为了维持一个渗透梯度从外界吸收水分,许多盐生植物积累的无机离子浓度高于或等于那些围绕着植物根部的溶液 (Bradley *et al.*, 1991)。本研究结果表明盐生植物盐爪爪受到盐胁迫,其地上和地下部分都积累 Na⁺,随着 NaCl 浓度的升高,积累 Na⁺ 的程度增强。在此胁迫范围内 (0~700 mmol·L⁻¹ NaCl),盐爪爪地上部分 K⁺、Ca²⁺ 的积累随着盐浓度的增加而降低,然而在盐爪爪根部 K⁺ 的变化随着盐浓度的增加有增加的趋势,说明在高盐 (500、700 mmol·L⁻¹) 胁迫下,植物为了抵抗逆境,维持生长,具有选择吸收 K⁺ 的能力,这种现象已有文献支持 (Gao *et al.*, 2006; Ben Amor *et al.*, 2005)。在盐胁迫下,该物种植物叶和根的 Na⁺/K⁺ 和 Na⁺/Ca²⁺ 比值随着 NaCl 浓度的增加而增加,这些结果表明盐爪爪存在吸收 Na⁺,排斥 K⁺、Ca²⁺ 的机制,这与 Reda *et al.* (2004) 的报道一致。在盐胁迫下,液泡膜上 Na⁺/H⁺ 反向运输载体和液泡膜焦磷酸酶能够将过多的 Na⁺ 泵到液泡中,分别转化这两个基因能够提高转基因植物的耐盐性,转

基因植物会积累更多的 Na⁺ (Guan *et al.*, 2011; Yao *et al.*, 2012)。Na⁺ 可作为无机渗透调节剂在耐盐性方面发挥重要作用 (赵可夫等, 2002)。

大多盐生植物包括藜科的成员在细胞质代谢过程中是高度敏感的,捕获 Na⁺ 进入液泡,保护细胞质中盐敏感的酶不被破坏 (Chinnusamy *et al.*, 2005; 赵可夫等, 2002)。在盐胁迫 (0~700 mmol·L⁻¹) 条件下,盐爪爪叶积累高水平的脯氨酸,脯氨酸合成关键酶基因的表达也随着盐浓度的升高而大幅度的诱导表达,作为渗透小分子物质脯氨酸的积累是对盐和干旱胁迫作出的适应性反应 (Ueda *et al.*, 2007),其关键酶基因在盐、旱和冷的胁迫下显著上调表达,且与脯氨酸的积累相一致 (Su *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2009)。Na⁺ 被积累在液泡中又可以作为无机离子调节渗透势,双重的作用使得在受到外界高浓度的盐胁迫时仍能从外界吸收水分提供一个渗透驱动力,实验数据还表明盐爪爪在盐胁迫下的水势是降低的,而且盐爪爪叶和根组织中各处理的相对含水量都非常高,各处理数值变化不大,这说明盐爪爪非常耐盐,在高浓度的盐胁迫下,植物仍能从外界吸收水分,抵抗逆境,使植物组织的膨压得以维持,渗透调节似乎与 Na⁺ 和脯氨酸含量的积累紧密相关。Munns *et al.* (2002) 认为在盐渍条件下为维持渗透势吸收水分,盐生植物能够在液泡中积累无机离子,Na⁺ 和 Cl⁻ 是有效地渗透调节物质,脯氨酸作为重要的有机渗透调物质在渗透胁迫中发挥着重要的作用 (Tuteja, 2007)。

盐爪爪受到 0、100、300、500、700 mmol·L⁻¹ 浓度的 NaCl 胁迫 3 个月,其叶中的 MDA 含量普遍较

高,尤其在 0 和 700 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理时,MDA 含量更高,从胁迫 3 个月的植株生长状况看,盐爪爪在 0 和 700 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理时的生长最不好,未经 NaCl 处理,植株生长瘦弱,表现失水状态,肉质化程度不强,在高浓度 700 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理或者还可以更高些,植株的生长量显著减少,这极端的两个环境有可能是盐生植物盐爪爪生长的逆境。

综上,笔者认为盐生植物盐爪爪的生长是需要盐的。在相对低的盐度环境,对盐爪爪的生长是顺境,而在没有盐和高浓度盐胁迫环境,对盐爪爪的生长是逆境。

参考文献:

- Allakhverdiev SI, Sakamoto A, Nishiyama Y, *et al.* 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp.[J]. *Plant Physiol*, **123**:1 047—1 056
- Apse MP, Aharon GS, Snedden WA, *et al.* 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter in *Arabidopsis*[J]. *Science*, **285**(5 431):1 256—1 258
- Asish KP, Anath BD. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotox Environ Safe*, **60**:324—349
- Ben Amor N, Ben Hamed K, Debeza A, *et al.* 2005. Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity[J]. *Plant Sci*, **168**:889—899
- Bradley PH, Morris JT. 1991. Relative importance of ion exclusion, secretion and accumulation in *Spartina alterniflora* Loisel[J]. *J Exp Bot*, **42**:1 525—1 532
- Chen JB, Wang SM, Jing RL, *et al.* 2009. Cloning the *PvP5CS* gene from common bean (*Phaseolus vulgaris*) and its expression patterns under abiotic stresses [J]. *J Plant Physiol*, **166**(1):12—19
- Chen JB, Yang JW, Zhang ZY, *et al.* 2013. Two *P5CS* genes from common bean exhibiting different tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis*[J]. *J Genet*, **92**(3):461—469
- Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu JK. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants[J]. *Crop Sci*, **45**:437—448
- Gao F, Gao Q, Duan XG, *et al.* 2006. Cloning of an H⁺-PPase gene from *Thellungiella halophila* and its heterologous expression to improve tobacco salt tolerance[J]. *J Exp Bot*, **57**(12):3 259—3 270
- Garg AK, Kim JK, Owens TG, *et al.* 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses[J]. *Proc Natl Acad Sci*, **99**:15 898—15 903
- Guan B, Hu YZ, Zeng YL, *et al.* 2011. Molecular characterization and functional analysis of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene (*HcNHX1*) from *Halostachys caspica* [J]. *Mol Biol Rep*, **38**:1 889—1 899
- Hao ZB(郝再彬), Cang J(苍晶), Xu Z(徐仲). 2004. Experiment for Plant Physiology(植物生理实验)[M]. Harbin(哈尔滨): Harbin Institute of Technology Press(哈尔滨工业大学出版社): 104—106
- Kishor PBK, Hong Z, Miao GH, *et al.* 1995. Overexpression of [δ]-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants[J]. *Plant Physiol*, **108**:1 387—1 394
- Kurban H, Saneoka H, Nehira K, *et al.* 1999. Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.) [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, **45**:851—862
- Messedi D, Labidi N, Grignon C, *et al.* 2004. Limits imposed by salt to the growth of the halophyte *Sesuvium portulacastrum* [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, **167**:720—725
- Hudaberd M(米吉提·胡达拜尔地), Xu JG(徐建国), Shang J, *et al.* 2000. Claves Plantarum Xinjiangensis(新疆高等植物检索表)[M]. Urumqi(乌鲁木齐): Xinjiang University Press(新疆大学出版社):66—68
- Moseki B, Buru JC. 2010. Ionic and water relations of *Sesuvium portulacastrum* (L)[J]. *Sci Res Essay*, **5**:35—40
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress [J]. *Plant Cell Environ*, **25**(2):239—250
- Munns R, Tester M. 2008. Mechanisms of salt tolerance[J]. *Ann Rev Plant Biol*, **59**:651—681
- Reda EAM, Saneoka H, Fujita K. 2004. Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima* [J]. *Plant Sci*, **166**:1 345—1 349
- Slama I, Ghnaya T, Savoure A, *et al.* 2008. Combined effects of long-term salinity and soil drying on growth, water relations, nutrient status and proline accumulation of *Sesuvium portulacastrum* [J]. *C R Biol*, **331**:442—451
- Su M, Li XF, Ma XY, *et al.* 2011. Cloning two *P5CS* genes from bioenergy sorghum and their expression profiles under abiotic stresses and MeJA treatment[J]. *Plant Sci*, **181**(6):652—659
- Taji T, Oshumi C, Luchi S, *et al.* 2002. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, **29**:417—426
- Tuteja N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants [J]. *Method Enzymol*, **428**:419—438
- Ueda A, Yamamoto-Yamane Y, Takabe T. 2007. Salt stress enhances proline utilization in the apical region of barley roots [J]. *BBRC*, **355**:61—66
- Vinocur B, Altman A. 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to a biotic stress: achievements and limitations [J]. *Curr Opin Biotechnol*, **16**:123—132
- Yao MH, Zeng YL, Liu L, *et al.* 2012. Overexpression of the halophyte *Kalidium foliatum* H⁺-pyrophosphatase gene confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Biol Rep*, **39**:7 989—7 996
- Zhao KF(赵可夫), Fan H(范海), Jiang XY(江行玉), *et al.* 2002. Improvement and utilization of saline soil by planting halophytes(盐生植物在盐渍土壤改良中的作用)[J]. *Chin J Appl Environ Biol*(应用与环境生物学报), **8**(1):31—35
- Zhao KF, Fan H, Ungar IA. 2002. Survey of halophyte species in China[J]. *Plant Sci*, **163**:491—498
- Zeng YL(曾幼玲), Cai ZZ(蔡忠贞), Ma J(马纪), *et al.* 2006. Effects of salt and water stress on seed germination of two halophytes: *Kalidium foliatum* and *Halostachys caspica* (盐分和水胁迫对两种盐生植物盐爪爪和盐穗木种子萌发的影响)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **25**(9):1 014—1 018
- Zou Q(邹琦), Zhao SJ(赵世杰), Wang Z(王忠), *et al.* 2000. Experimental Guide for Plant Physiology(植物生理学实验指导)[M]. Beijing(北京): Chinese Agricultural Press(中国农业出版社): 173—174