

植物耐盐性机理研究进展

廖 岩¹ 彭友贵² 陈桂珠^{1,*}

(1. 中山大学环境科学与工程学院, 广州 510275 2. 华南师范大学生命科学学院, 广州 510630)

摘要 :在盐胁迫下环境中某些植物会在发生一些变化。从生理学、生物化学、盐胁迫分子学机制的角度对植物对盐胁迫的反应研究进行了回顾,并提供了一些目前知识水平上能增加植物盐耐性的方法。解释了在盐胁迫下植物的离子吸收、相溶性物质、抗氧化酶、植物激素、光合作用等方面的变化规律,其中也有耐盐植物功能调节的研究,这有助于从多学科研究的角度评估盐胁迫的生态重要性。

关键词 :盐胁迫,耐盐机制,离子吸收,相溶性物质,抗氧化酶,植物激素,光合作用

文章编号 :1000-0933 (2007) 05-2077-13 中图分类号 :Q178.1,Q948.8 文献标识码 :A

Research advances in plant salt-tolerance mechanism

LIAO Yan¹, PENG You-Gui², CHEN Gui-Zhu^{1,*}

1 School of Environmental Science and Engineering, SunYat-Sen University, Guangzhou 510275, China
2 College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510630, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 2077 ~ 2089.

Abstract :Plants exposed to salt stress in their environment can be adversely impacted. The responses of plant to salinity stress are reviewed with emphasis on physiological, biochemical, and molecular mechanisms of salt tolerance. Methods within current literature for enhancing salt tolerance of plants are provided. Issues concerning ion accumulation, compatible solutes, antioxidative enzymes, plant hormones, photosynthesis of plants to salt stress are explained. Studies of potential mechanism for halophytes to mediate salt tolerance are also included. This paper provides information for use in interdisciplinary studies for assessment of ecological significance of salt stress to plant communities.

Key Words :salt stress; mechanism of salt tolerance; ion accumulation; compatible solutes; antioxidative enzymes; plant hormones; photosynthesis

盐度是限制植物生长的主要环境因素^[1]。高盐度对植物的毒害可以从植物产量减少和死亡率的升高得到验证。在盐胁迫下,植物体内的主要生理过程都会受到影响,例如光合作用、蛋白质合成、能量和油脂代谢等。总体来说,盐胁迫对植物的破坏作用主要是通过渗透胁迫、离子毒害、营养失衡,以及盐胁迫的次级反应如氧化胁迫等过程来实现^[2]。

(耐盐植物进化出了许多生物化学和分子机制以应付这种外界的盐胁迫^[3],它包括:(I)有选择地积聚或释放离子,(II)控制离子从根部到叶片的运输,(III)把离子划分为细胞级别和整株级别,(IV)相溶性物质的

基金项目 :联合国环境规划署 (UNEP)全球环境基金 (GEF)项目资助 (UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU 2d)
收稿日期 :2006-10-15;修订日期 :2007-03-04
作者简介 :廖岩 (1977 ~),男,河南许昌市人,博士生,主要从事湿地盐生植物生态恢复等研究。E-mail :liaoyan_1019@163.com
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :zhengguizhu@yeah.net

Foundation item :The project was financially supported by UNEP GEF Program (UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU 2d)
Received date 2006-10-15 ;**Accepted date** 2007-03-04
Biography LIAO Yan, Ph. D., mainly engaged in ecology restoration of halophyte in wetland. E-mail :liaoyan_1019@163.com

合成,(V)光合作用途径的改变,(VI)改变膜结构,(VII)诱导抗氧化酶的产生,(VIII)诱导植物激素的产生等。

自从 1989 年发现了耐盐的水生藻类^[4]以来,耐盐植物对高盐分的反应过程和机理研究在过去 20a 里被广泛的进行了研究^[2,5-8]。对植物耐盐性研究的内容涵盖了生物学、生理学和生物化学,揭示了植物受盐胁迫时而引起的体内的复杂变化过程。这为海水农业、盐碱地改良等提供了科学基础,有助于从多学科研究的角度评估盐胁迫的生态重要性。

1 植物耐盐性研究

耐盐性是指植物生长在高盐度的基质上能完成一个生命循环。能在高盐度的基质中存活并生长良好的植物叫做盐生植物。根据盐生植物的生理和形态学特点,Breckle^[9]将盐生植物分为 3 个生理类型:(1)真盐生植物(euhalophyte),又被称作稀盐盐生植物(salt-dilution halophyte);(2)泌盐盐生植物(recretahalophyte);(3)假盐生植物(pseudohalophyte),又被称作拒盐盐生植物。泌盐是通过一种被称作盐腺的特殊细胞来完成的。这些盐腺从植物叶片中分泌盐(主要是 NaCl)并维持内部的离子浓度保持在低浓度的水平^[10]。许多盐生植物通过根部拒盐来调节叶片中的盐浓度^[11]。选择性的吸收盐分离子或溶质也可以促使植物具有渗透适应性,增强植物的水保持力,并排出多余盐分。

植物耐盐机制可以分为简单机制和复杂机制。复杂机制涉及植物在受到盐胁迫时的主要生理变化过程,主要目的是保护光合作用、呼吸作用、水利用效率和维持一些重要的植物特征(如细胞架、细胞壁、质膜-细胞壁间的交互作用)^[12]、染色体和染色质结构的改变(DNA 甲基化、染色体增倍,特定次序的改变或 DNA 消除)^[13]等。也有研究认为,为保证复杂机制过程的顺利进行,植物体内的许多生化反应简单机制也同时被诱导发生^[14]。

1.1 离子吸收

离子吸收对植物正常生长至关重要,对盐胁迫下的植物的生长更为关键。盐分干扰了植物体内的离子动态平衡^[15]。防止或减轻盐胁迫对植物的伤害,主要涉及如何限制盐分进入植物体内、如何有效地将已进入体内的盐分分隔到代谢不活跃部位以及排除到植物体外。

由于质流和非选择性离子通道的存在,盐胁迫下植物体内总会累积或多或少的盐离子。对于已经进入到植物体内的盐离子,植物只有两种措施:一是将其排出,二是将其分隔到代谢不活跃的区域。Na⁺在根部皮层细胞中的净累积就是其进入与排出平衡的结果。据报道,Na⁺的排出很可能是由细胞质膜上的 Na⁺/H⁺反向转运子(SOS1)完成的^[16]。Na⁺从共质体系统排出到外质体系统,从而降低其在代谢活跃部位的累积。

为使代谢活跃的细胞质免受伤害,进入共质体内的 Na⁺的另外一个去向就是被分隔到液泡内。Na⁺进入液泡主要受液泡膜上 Na⁺/H⁺反向转运子所调节,其动力来源于液泡膜共存着的两个 H⁺传输泵,分别是液泡型三磷酸酶 H⁺-ATPase (V-ATPase)和液泡型焦磷酸酶(H⁺-VPPase)^[17,18]。Na⁺和 Cl⁻被分隔到液泡中,不仅解除了对细胞质的危害,还充当了渗透调节物,降低了水势,但也消耗了不少的能量。

在盐、干旱、低温、酸、缺氧、土壤中重金属超量等胁迫情况下,细胞的存活就强烈依靠 V-ATPase 活性的维持^[17]。Otoch 等发现在盐胁迫下,豇豆(*Vigna unguiculata*)胚轴中液泡膜的 V-ATPase 和 VPPase 有协同作用^[19]。盐胁迫诱导了豇豆胚轴中的 V-ATPase,使之活性增加以产生适应性机能来对抗盐胁迫。VPPase 对 V-ATPase 活性的增加起催化作用,并不产生盐适应性机能^[19]。盐生植物碱蓬(*Suaeda salsa*)也是通过 V-ATPase 活性的有规则增强促使离子吸收到液泡内来产生盐适应性^[20]。

在盐胁迫下,有些植物通过调节 H⁺泵的传输驱动力和 K⁺和 Na⁺的表达和活性,使细胞溶质中维持了 K⁺高盐和 Na⁺低盐^[21]。安静等^[22]报道了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在盐胁迫和脱落酸(Abscisic Acid, ABA)作用下,AtNHX1 基因的转录本为上调,也就是说 NaCl, KCl 或 ABA 能促进 AtNHX1 启动因子的转录。在保卫细胞中检测到 AtNHX1 基因启动因子的表达,说明 AtNHX1 可能在维持特定细胞中对 pH 值调节和 K⁺离子平衡起重要作用。在根毛细胞中,通过 Na⁺的强烈作用,AtNHX1 启动因子发生诱导,AtNHX1 根毛液泡中

储存 Na^+ 的能力增强。这一迹象表明,依靠 ABA 生物合成和 ABA 信号传导,盐胁迫上调了 *AtNHX1* 的基因表达。

从盐生植物滨藜 (*Atriplex gmelini*) 也分离出来了相似的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因,并被命名为 *AgNHX1*^[23]。*AgNHX1* 基因氨基酸序列表明该基因与早期从淡土植物拟南芥和水稻 (*Oryza sativa*) 分离出的 *NHX1* 基因有超过 75% 的相同性。在盐胁迫下,从 mRNA 和蛋白质水平上都发现了 *AgNHX1* 基因的诱导作用。

就淡土植物而言,其对盐胁迫的敏感性可能是因为植物不能够防止或忍耐地上部代谢活跃部位高水平的 Na^+ 和 Cl^- ,这可能与淡土植物的细胞不能够有效地将盐分分隔到液泡等代谢不活跃部位的特性有关^[24]。由于地上部代谢活跃部位对高水平 Na^+ 敏感,因此为保持地上部活跃部位的低 Na^+ 水平,植物不仅从细胞水平上,而且还从整株水平上进行调控,减少 Na^+ 往地上部的运输^[25]。首先,根中一些成熟细胞有着发育良好的液泡,可以储存大量的 Na^+ 以减少 Na^+ 往地上部的运输^[26]。其次,增强对木质部的 Na^+ 运输的控制。有研究表明,离子从维管束向木质部的横向运动中,总是 K^+ 优先于 Na^+ ,从而抑制 Na^+ 通过木质部往地上部运输。据报道,存在于植株整个维管束鞘的 HKT1 对于 K^+ 和 Na^+ 具有高度的选择性,对已进入木质部 Na^+ 甚至还有反向运输的能力,从而减少其在地上的累积,提高了植物长期耐盐性^[27]。此外,对于已经运输到地上的 Na^+ 进行不连续分配。据报道, Na^+ 在不同叶位中的分布是不均匀的,植物总是优先将 Na^+ 累积在衰老叶片中。衰老叶片中的 Na^+ 浓度可以随着盐胁迫处理时间的延长而增加,直至死亡,从而保护了光合作用旺盛的新展开叶和幼嫩的部位。研究还发现, Na^+ 这种叶位间的不均匀分布同蒸腾速率没有关系,是植物的固有特性之一。这种不同叶位间 Na^+ 水平分布不均匀的特性在不同植物或不同品种中是不同的,对耐盐性的贡献大小也不一样^[9]。

Cl^- 虽然是植物必需的微量元素之一,但在盐胁迫下其含量远超过植物正常生长所需。因此,盐胁迫所造成的离子毒害也可能包括 Cl^- 毒害。有研究表明,大豆 (*Glycine max*) 在盐胁迫中所受的 Cl^- 毒害甚至大于 Na^+ 毒害^[28]。因此,盐胁迫下植物对 Cl^- 毒害的响应和耐氯性与 Na^+ 毒害一样,也受到了高度重视和深入研究。由于细胞质膜存在内负外正的膜电势 ($-100 \sim -150 \text{ mV}$),因此植物细胞对 Cl^- 的吸收和液泡对 Cl^- 的分隔是逆电势梯度的主动运输过程,需要消耗一定的能量^[29]。一般认为, Cl^- 进入细胞需依赖质膜上运输蛋白 ($\text{Cl}^-/2\text{H}^+$ 共运子) 或借助于阴离子 (Cl^-) 通道才能完成。 Cl^- 进入液泡的过程还常伴随液泡膜上质子泵 H^+-ATPase 和 H^+-VPPase 驱动的 H^+ 跨膜运输^[30]。目前已发现,木质部薄壁细胞质膜上具有 3 种 Cl^- 通道,即 X-SLAC、X-QUAC 和 X-IRAC。这 3 种 Cl^- 通道控制着 Cl^- 从中柱进入木质部或木质部装载过程。Köhler 和 Raschke^[31] 对大麦 (*Hordeum vulgare*) 的研究显示,X-QUAC 在 Cl^- 木质部装载过程中起突出作用。植物根系吸收的 Cl^- 通过木质部向地上部运输,并通过韧皮部在组织间重新分配。对蓖麻 (*Ricinus communis*)、羽扇豆 (*Lupinus albus*)、玉米 (*Zea mays*) 和千金子 (*Leptochloa fusca*) 等植物的研究表明,在低盐 (128 mmol/L NaCl) 胁迫下,植物根和茎中累积近等量的 Cl^- , Cl^- 的运输和分配取决于根/茎比值;在高盐处理 (400 mmol/L NaCl) 下,根中累积的 Cl^- 没有明显增加,但向地上部的运输大大加强^[32]。

Ca^{2+} 离子对植物的盐耐性也有着重要的作用。通过促进 K^+/Na^+ 选择性,从外部吸收的 Ca^{2+} 离子降低了 NaCl 的毒性^[33,34]。通过非原质体细胞内传输,细胞液中 Ca^{2+} 离子在高盐度大量增加^[35]。短暂的 Ca^{2+} 离子增加增强了胁迫信号的转换,以产生了对盐的适应^[36]。长期增强的 Ca^{2+} 也会构成胁迫,所以 Ca^{2+} 最终也必须达到动态平衡。目前植物抗盐传感器问题仍没有解决,但已经能确定出一些中间产物。在盐胁迫下,钙离子可以激发一种蛋白酶混合物。这种蛋白酶混合物磷酸化后激活了各种离子运输系统,如质膜上的 SOS1^[21]。

1.2 相溶性物质的生物合成

为调节液泡中的离子平衡,细胞质累积低分子化合物,因为它们不影响正常的生化反应,这种低分子化合物被称为相溶性物质^[37~41]。这种相溶性物质可以在生化反应中作为溶剂,在特定范围内,与外界同渗透压相

对应在细胞内进行积累,保护细胞结构和水的流通。这种相溶性物质主要包括脯氨酸^[42-43]、氨基乙酸^[44-46]、可溶性糖^[47-49]和多羟基化合物^[14,38,50,51]。

脯氨酸是水溶性最大的氨基酸,盐胁迫条件下,植物体内蛋白质合成受抑制而分解被促进,结果使氨基酸含量上升^[52],其中最突出的就是脯氨酸含量的上升,而且随盐胁迫程度的加重,脯氨酸含量也呈上升趋势。在盐渍条件下的植物特别是真盐生植物,细胞中吸收和积累大量的盐分,其中的大部分盐离子被区隔化在液泡中,所以,液泡本身的水势很低,会造成细胞质脱水。在这种情况下细胞质合成一定数量的脯氨酸和其他可溶性有机物质,增大细胞质浓度,以平衡液泡和细胞质的水势,防止液泡从细胞质中吸水,避免细胞质这个代谢中心受到影响。盐胁迫下细胞内正常氮代谢受到干扰,使之趋向积累渗透质的方向转变,特别是脯氨酸的生物合成被明显激活^[53]。通常认为脯氨酸在植物细胞适应过程中起到了重要作用^[54],脯氨酸积累可以降低干旱期间蛋白质水解产生的游离氨的毒害,贮存氮素和碳架,为逆境解除后恢复生长提供呼吸基质和能源。但也有相反的报道,认为脯氨酸的积累是胁迫对植物伤害的结果^[55]。游离脯氨酸在细胞内的积累对于降低细胞内溶质的渗透势、均衡原生质体内外的渗透强度、维持细胞内酶正常的结构和构象、减少细胞内可溶性蛋白的沉淀等具有重要的作用。在渗透胁迫和氮素缺乏的情况下,谷氨酸途径是合成脯氨酸的主要来源;而在氮素供应充足的情况下,鸟氨酸途径占主导地位^[56]。

多羟基化合物占了吸收二氧化碳相当大的比例,它的功能有:作为相溶性物质具有渗透适应性和渗透保护性,消除由胁迫诱导的活性氧离子^[14,57]。多羟基化合物可划分为脂肪族和芳香族化合物。甘露醇可作为盐胁迫下的相溶性物质,它可以通过芹菜中的甘露糖-6-磷酸盐还原酶(M6PR)来合成^[41]。在正常情况下,芹菜重组株与野生型相同,在NaCl存在下,成熟的基因重组植株物显示了高的耐盐性。在培养土壤中浇灌300mM NaCl营养液,这些基因转化型芹菜可以生长,完成正常的发育,开花,结果。这些结果说明了通过引入使用M6PR生物合成的甘露醇对植物耐盐性的重要作用^[41]。多羟基化合物渗透适应性和渗透保护性是互相协调促进的。它们维持细胞质中的水保持力,促使钠离子吸收到液泡或非原质体里面,并通过与质膜、蛋白质混和物或酶的相互作用来保护细胞结构。多羟基化合物具有氢键结合特征,可以保护由于环境中离子强度的增强而对大分子裂解作用^[58]。通过与蛋白质和膜成分紧密交连,他们可以在胁迫时弥补水的损失^[37],并在环境胁迫的条件下储存碳^[59]。藻青菌(*Synechocystis* sp.) PCC 6803在盐胁迫下积累相溶性物质蔗糖^[60]。某种猕猴桃(*Actidinia* sp.)在盐胁迫下叶片组织中多羟基化合物肌醇产生积累,且累积的量与果糖和葡萄糖含量呈负相关^[61]。

在盐胁迫下,糖类等碳水化合物(葡萄糖、果糖、蔗糖、果聚糖)和淀粉产生积累^[62]。它们的主要功能是渗透保护、渗透适应、碳储存和清除活性氧自由基。在许多植物中,盐胁迫增加了还原性糖(葡萄糖、果糖)、蔗糖和果聚糖的含量^[42,43,47]。有报道发现在小花木榄(*Bruguiera parviflora*)植物的叶片里,淀粉含量减少,而还原性糖和非还原性糖都增加,蔗糖磷酸盐合酶活性也增加,而淀粉磷酸化酶活性降低^[62,63]。在NaCl处理的番茄的叶片中可溶性糖和总糖的含量都明显增加,但淀粉含量没有明显变化^[64]。据报道^[65],盐度增加了番茄(*Lycopersicon esculentum*)叶子中蔗糖浓度和蔗糖磷酸盐合酶的活性。也有报道说,盐胁迫增加了小花木榄叶片中多酚物质的含量^[62]。

植物暴露在盐环境中,一些含氮化合物也会积累。通常积累的含氮化合物包括氨基酸、酰胺、亚氨基酸、蛋白质、季铵化合物和聚胺等。在盐环境中具体积累的含氮化合物随着植物种类的不同而不同。这些化合物的功能有渗透适应、保护细胞内高分子物质、储存氮、维持细胞酸碱平衡、细胞排毒和清除活性自由基。含氮化合物的积累程度通常与植物盐耐性有关^[66]。关于自由氨基酸和其他含氮化合物在植物体内积累的报道也有很多。在盐胁迫时,许多研究人员发现一些植物体内的氨基乙酸甜菜碱含量会增加^[45,46,67-70]。许多植物在盐环境中积累脯氨酸作为无毒的保护性渗透调节剂^[42,43,70-72]。据报道,非泌盐型红树植物小花木榄和泌盐型红树植物桐花树(*Aegiceras corniculatum*)叶片中脯氨酸含量比普通植物要高很多^[62]。用NaCl处理小麦幼苗,发现约占总自由氨基酸含量的55%的氨基酸(半胱氨酸,精氨酸,蛋氨酸)含量减少,而缬氨酸、异亮氨

酸、天(门)冬氨酸、脯氨酸在盐胁迫时浓度增加,并且总自由氨基酸含量为正常条件下的 1.6 倍^[73]。对于玉米(*Zea mays*)随着外部环境盐浓度的增加,氨基酸及季铵化合物在叶片和根部积聚,且叶片中积累的浓度大于根部^[74]。Mattioni 等人^[75]报道说在一种硬质小麦中(*Triticum durum*),大部分的氨基酸会随着盐胁迫的诱导而增加,其中脯氨酸比其他氨基酸增加更为显著。在这个过程中,硬质小麦的重新合成是脯氨酸积累的主要支配机制。对桑树,自由氨基酸含量在低盐度时升高而在高盐度时降低,氨基乙酸甜菜碱的积累程度比脯氨酸要高^[76]。脯氨酸、季铵都是生理 pH 两性离子。虽然它们都是离子,但是他们没有净电荷,他们之所以有渗透的功能是因为他们独特的化学性质。

甜菜碱是生物界广泛存在的细胞相容性物质,也是公认的在微生物和植物细胞中起无毒渗透保护剂作用的主要次生代谢物之一,其积累使许多代谢关键酶在渗透胁迫下能继续保持活性。许多高等植物,尤其是藜科和禾本科植物,在受到盐胁迫时积累大量甜菜碱。甜菜碱作为渗透剂、酶的保护剂,在一定程度上保持盐胁迫下细胞膜的完整性。另外,甜菜碱对类囊体膜也有稳定作用,并显著提高光系统 II 光合放氧的稳定性。由胆碱经由甜菜碱醛合成甘氨酸甜菜碱在甜菜碱生物合成途径中占主导地位,主要由胆碱单加氧酶(CMO)和甜菜碱脱氢酶(BADH)完成。

相溶性物质的共同特征是,这些化合物可以在不扰乱细胞内生化反应的情况下累积到很高的浓度^[48]。相溶性物质有在盐溶解液中保持酶活性的能力。这些化合物对胞液或细胞器官内腔体的 pH 和电荷平衡影响甚微。协调渗透剂的合成通常是由把基本的中间代谢物转换成独特结构物质的生物化学反应,通常也引发了新陈代谢的转换。例如,分别由维生素 B 复合体单加氧酶和甜菜碱醛氧化酶顺序催化促成了两种反应,高等植物通过两种反应由一种维生素 B 复合体合成氨基乙酸甜菜碱^[77]。

1.3 抗氧化酶的诱导

盐胁迫的过程是复杂的,而且由于对各种代谢活动进行渗透调节,造成植物严重水匮乏^[6,78]。这种水匮乏导致活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的形成,如超氧化物、过氧化氢、羟基氢氧基活性氧自由基^[79]和氧气^[80]等。这些对细胞有毒的活性氧能通过对油脂的氧化作用^[81,82]和对蛋白质和核酸的氧化作用^[83],使正常的新陈代谢严重破坏。由于在光合作用时植物叶片内部氧浓度很高^[84],叶绿体特别容易产生活性氧^[85]。活性氧 $O_2^{\cdot-}$ 一旦产生,将迅速歧化,酶化或者非酶化,产生 H_2O_2 和 O_2 。此外, H_2O_2 可以在某些金属离子或金属螯合物存在下相互作用产生高活性 $\cdot OH$ ^[83]。植物在不同程度上具备了一些抗氧化物质,防止对细胞有毒的活性氧的产生。金属酶超氧化物(SOD; EC1.15.1.1)把 $O_2^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 。过氧化氢酶和各种过氧化物酶^[86]催化 H_2O_2 的分解。虽然叶绿体中不含有过氧化氢酶,植物可以依靠在叶绿体中含量很大的抗坏血酸盐过氧化物酶的催化^[87],通过抗坏血酸盐-谷胱甘肽循环对 H_2O_2 进行解毒^[88,89]。据报道,在叶绿体中抗坏血酸盐和谷胱甘肽的含量可以达到毫摩级^[90]。抗坏血酸盐可以作为还原剂被氧化,也可直接与 $O_2^{\cdot-}$ 反应被氧化^[91]。植物类囊体中隔膜含有丰富的维生素 E。维生素 E 可以直接与 $O_2^{\cdot-}$ 反应,也可以清除羟基氢氧基、过氧化氢和烷氧基活性离子,以此来减缓油脂的过氧化反应^[92]。

当植物遭受外界环境胁迫如高光强度,极端温度,干旱,高盐度,除草剂或矿物缺乏时,活性氧离子产生和抗氧化剂淬灭平衡被打破,这就导致了对植物的氧化性破坏^[82,93~95]。无论是结构还是胁迫诱导产生,有高含量抗氧化剂的植物对氧化性破坏有较高的抵抗能力。抗氧化酶的活性,如过氧化氢酶(CAT),抗坏血酸盐过氧化物酶(APX),愈疮木酚过氧化物酶(POD),谷胱甘肽还原酶(GR),和超氧化物歧化酶在盐胁迫时含量增高,并且这些酶的浓度和遭受的盐胁迫的程度有很好的相关性^[96~105]。

在拟南芥和柑橘(*Citrus reticulata*)中,一种磷脂谷胱甘肽过氧化物酶(PHGPX)在盐胁迫条件下时含量增加^[106,107]。而且在柑橘中,Cu/Zn-SOD 酶活性,谷胱甘肽过氧化物酶活性,和胞液 APX 活性都升高^[108]。缺少过氧化氢酶的烟草在光和盐分下对氧化胁迫的敏感性增强^[109]。在盐胁迫下培养的拟南芥缺乏维生素 C,植物体内维生素 C 的浓度只是正常野生型的 30%,并且明显对氧化胁迫有更高的敏感度^[110]。对转基因模型的研究进一步证明了植物在胁迫时抗氧化酶活性的增强,并具有更高的抗氧化防御功能^[111~115]。基因过表

达也说明了抗氧化酶数量的增加,并且线粒体 Mn-SOD、Fe-SOD、叶绿体 Cu/Zn-SOD、细菌过氧化氢酶和谷胱甘肽-S-转移酶 (GST)/ 谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX) 的存在增加了植物在盐胁迫下的抗盐性能^[116~121]。为了分析盐胁迫下红树植物木榄 (*Bruguiera gymnorrhiza*) 叶片中胞液活性氧消除机制, Takemura^[122] 等分离出了一个全长的胞液 Cu/Zn-SOD 编码 153 氨基酸序列的 cDNA 和编码过氧化氢酶的部分 cDNA。Northern blot 分析显示胞液 Cu/Zn-SOD 的浓度在 NaCl 处理 1 到 5d 以后增加了, 但过氧化氢酶基因表达没有明显的变化。胞液 Cu/Zn-SOD 也可以被甘露醇处理所诱导。这显示胞液 Cu/Zn-SOD 在 NaCl 处理 1d 后升高是对渗透胁迫的反应。在 NaCl 处理 5d 以后, 胞液 Cu/Zn-SOD 的浓度在幼芽及成熟的叶片中增加, 而并没有在老叶片中增加。这些研究的结果说明盐胁迫导致了胞液中超氧化物的产生, 木榄本身的耐盐能力可以对这些活性氧自行消除^[122]。

1.4 植物激素的诱导

高盐浓度可以引发植物激素譬如 ABA 和细胞分裂素的增加^[123~125]。ABA 对盐胁迫诱导基因的转变成关键作用^[126]。ABA 也能缓解 NaCl 对光合作用、植物生长和同化作用的抑制^[127]。在盐胁迫下, ABA 能通过迅速改变细胞间的离子流量来促使气孔关闭。结合生物物理学、遗传学和分子学方法, 在更深层基本信号原理的特征描述上也取得了相当的进展。特别是, 目前已经有充足的实验证据显示, 可逆性蛋白质磷酸化、胞液中钙离子浓度的改变和作为 ABA 信号转换媒介环境的酸碱度对植物生理的变化具有非常重要的作用^[128]。在盐胁迫下, Ca^{2+} 吸收的增量同 ABA 的升高量相关, 这对维持细胞隔膜的完整性非常有利。细胞隔膜完整性能使植物在外界高盐浓度下长期的控制吸收和传输功能^[129]。

盐胁迫可以导致柑橘中 ABA 含量升高, 乙烯产量增加^[130]。而通过减少有毒 Cl^- 离子在柑橘叶子中的积累, 柑橘中 ABA 减少了乙烯释放量, 叶离现象也减少了^[131]。分别用渐次加入盐分和一次大量加入盐分的方法对盐生植物西藏野生小麦和普通小麦进行处理, 发现用渐次加入方法处理的植株耐盐性比一次大量加入盐分处理的植株高^[132]。这种对盐胁迫的生理适应是由 ABA 调控, 用 ABA 预处理使植物产生生理适应并增强了植物对盐冲击的耐性。西藏野生小麦比普通小麦更能耐盐冲击, 这主要由西藏野生小麦基因组中的 3E 染色体控制。类似, 小麦同源染色体 3A 和 3D 也对盐冲击有相似的反应。据推测, 两种植物染色体都是通过 ABA 来调控植物对盐冲击的反应^[132]。

茉莉酮酸酯在植物耐盐方面也起着重要的作用。实验证据表示, 培育的耐盐蕃茄比对盐敏感的番茄中的茉莉酮酸酯的含量要高^[133]。茉莉酮酸酯一般被认为起调节信号系统的作用, 譬如防御反应、开花和衰老。然而, 茉莉酮酸酯信号转换路径的一些依然不明确。为了在基因水平上弄清茉莉酮酸酯的功能及信号机制, Sasaki 等人运用了 cDNA 微阵列技术。由 cDNA 微阵列得到的数据分析得知, 许多已知功能和未知功能基因已经能被识别为 MeJA 响应基因, 这种基因表达的轮廓与 Northern blot 分析的结果有高度的一致性^[134]。

1.5 光合作用路径的变化

盐胁迫通过减少水势而抑制光合作用。在短时间盐胁迫下, 大麦 (*Hordeum vulgare*) 叶片的叶绿素和叶绿体膜蛋白含量下降、气孔导度下降; 在较长时间盐胁迫下, 叶肉导度和光合面积也会下降, 从而使植物的生长受到抑制。 Cl^- 浓度与光合抑制的相关关系 $R^2 = 0.926$, 因而减少盐离子特别是 Cl^- 在光合细胞中的积累, 有利于提高植物耐盐性。在较耐盐的大麦中, Cl^- 主要积累在叶鞘中而不是叶片中。同一器官 (叶片或叶鞘) 的不同细胞中的 Cl^- 随着外界盐度和胁迫时间的变化而变化, 通常表皮细胞的 Cl^- 浓度明显高于叶肉细胞。在大麦叶片中, 前者高于后者达 35% ~ 57%, 可见, Cl^- 在不同组织间的分配明显不均一^[135]。

有些植物耐盐的主要途径是在盐胁迫下增加水利用效率。特殊的耐盐植物譬如冰叶日中花 (*Mesembryanthemum crystallinum*) 把它们的光合作用模式从 C3 转换到 CAM 模式^[136]。这种变化使植物减少了水耗。在长期盐分存在的条件下, 植物会在晚上张开气孔, 从而减少了蒸腾水损失。也有耐盐植物例如滨藜, 对盐胁迫的反应是从 C3 路径转换到 C4 路径^[137]。

1.6 耐盐性的分子机制

分子生物学的发展, 使人们能够在基因组成、表达调控及信号传导等分子水平上认识植物的抗盐机理。

经过大量研究,近年来人们已经利用基因组学的方法分离到一些相关的盐诱导基因,并对这些基因的表达做了深入研究。通过基因工程手段,采用重组 DNA 和转基因技术向栽培植物导入抗盐外源目的基因也已发展成为改良植物抗盐性的新途径。

在盐胁迫下,植物在分子水平上的生理和新陈代谢活动也会有改变。通过植物分子学分析,目前已经鉴定出了大量由盐胁迫诱导的基因^[138,139,140]。这些基因可以根据与已知蛋白质序列相似性而预测的它们的生理和新陈代谢功能,并把它们分类为不同的功能组。盐耐性具有多基因支配特征,不同功能组的基因共同参与编码盐胁迫蛋白质:(i)光合作用酶基因,(ii)相溶性物质合成基因,(iii)液泡酶基因和(iv)清除活性离子酶基因。大部分基因在功能组上被划分为盐胁迫下的盐诱导基因。然而,对这些盐胁迫诱导基因的研究还有限,有些突变体能够导致盐毒性的增加,并反过来影响植物的存活。

脯氨酸、甜菜碱、胆碱、多元醇等是盐胁迫下植物体内主动积累的小分子物质,相应地,编码这几种物质的关键基因成了重要的耐盐基因,如 P5CS 基因、BADH 基因、mtID (6-磷酸甘露醇脱氢酶)基因和 gutD (6-磷酸山梨醇脱氢酶)基因。在番茄、拟南芥和苜蓿等核基因组中有两个脯氨酸基因位点,一个为编码合成 L-谷氨酰胺酶(γ -GK)和谷氨酸-5-半醛脱氢酶(GSH)的多顺反子 mRNA,另一个即为 P5CS 基因^[41]。也有研究发现菠菜在盐胁迫条件下,甜菜碱的增加与 BADH 的活性有关,并利用 cDNA 文库分离获得了含 BADH 基因的 cDNA 片断。从甜菜、山菠菜、大麦、水稻等植物中也相继克隆出了 BADH 基因。mtID 基因和 gutD 基因都是从大肠杆菌中克隆出的关键基因,目前已将这两个基因中单价或双价基因在烟草、水稻、玉米等植物中进行了遗传转化,转基因植株的耐盐性得到不同程度的提高。

H^+ -ATPase 基因和 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因是与离子平衡有关的重要基因。已经有研究证明了盐可以诱导滨藜根和叶片质膜上 H^+ -ATPase 基因的表达。编码质膜或液泡膜上 Na^+/H^+ 逆向运输载体的 NHX1 于 1997 年首次从酵母中克隆,两年后从拟南芥中克隆到同源基因 AtNHX1。将 AtNHX1 分别转入拟南芥和番茄,发现耐盐性提高。

高盐度可诱导植物体内产生和积累大分子蛋白,如调渗蛋白(OSM 蛋白)、水通道蛋白和胚胎发生后期富集蛋白(LEA 蛋白)等,编码这些大分子蛋白的基因均是耐盐基因工程潜在的分子工具。在烟草悬浮细胞中分离出 OSM 蛋白以后,又在番茄、马铃薯、甜菜、豌豆等植物中发现 OSM 蛋白,说明 OSM 蛋白的存在具有普遍性。脱落酸诱导编码 OSM 蛋白 mRNA 的合成并使其稳定。水通道蛋白参与逆境条件下水分的吸收、转运和细胞水分平衡的维持。1995 年 Yamada 等从耐旱植物冰草的 cDNA 文库中也分离了 3 个 MIP (Membrane intrinsic protein)同源物,分别称为 MIPA、MIPB 及 MIPC。MipA、MipC 在根和叶中表达,MipB 在根中表达。LEA 蛋白具高度亲水性和热稳定性,并具有高度保守的氨基酸序列,可中和浓度过高的离子、水通道,保护细胞膜。从油菜、大麦、小麦、水稻、棉花、玉米、大豆等作物中都已克隆到相应的 Lea 基因。已经有研究实验证明将大麦的 HVA1 蛋白基因转入水稻中,转基因水稻获得了高的耐盐性^[42]。对耐盐水稻进行研究发现,在盐胁迫早期,蛋白质合成速度加快,蛋白质周转周期减小。接着植物是对盐胁迫的生理感应,再接下来是植物产生与防御功能有关的调节功能。在 1 星期以后,植物体可以恢复到新的生理平衡状态^[43]。

微生物对环境胁迫的生理适应与其本身基因的表达密切相关^[44]。通过 DNA 微阵列分析,可以表明盐胁迫强烈影响核糖体蛋白基因,高盐胁迫强烈影响 3-ketoacyl-acyl 载体蛋白质还原酶和少量的脂蛋白 A 基因。据 Kanasaki 等人报道^[44],每一种胁迫诱导一些基因并产生未知功能的蛋白质,这些对胁迫反应的机制也有助于基因的表达。

2 小结

在世界的许多地方,盐分对农业和环境都是一种严重的威胁。盐生植物与淡土植物相比,具有一种更有效建立新的生化耐性的性能,它具有多基因支配的特征,特别是将盐离子分隔到液泡中且在细胞代谢活跃的部位维持高水平中性可溶性物质以保持较高的渗透势几乎是所有耐盐植物的通性。因此,促进植物生长的生物化学路径和促进植物耐盐的生理过程两者具有互相促进的作用。

植物的耐盐机理,从植株水平到细胞水平、分子水平,是涉及多策略、多层次、多环节、多基因的复杂机制。通过转基因植物,采用单一策略改善植物的某一抗盐特性,如提高植物的渗透物质含量或某个氧化还原酶的活性,可以使植物耐盐性有所提高,但提高程度有限。目前面临的一个重要问题就是在植物耐盐的多种策略中,弄清楚各个策略的重要程度如何排序,他们之间有无内在的联系,这与植物耐胁迫的本质具有一致性。

本文通过对植物盐耐性和生态学表现一些问题的讨论,提供了一些关于基于植物盐耐性的生理学、生物化学和分子学的一些研究进展的信息,并对各种植物对盐的相对敏感性进行了比较,对盐分的吸收和传输,它的生理毒性和与营养成分的相互作用的研究进行了评述。除此之外,还提供了一些目前知识水平上能增加植物盐耐性的方法。这将会为以后植物耐盐性研究及耐盐植物的基因工程的推广打下基础。

Reference :

- [1] Allakhverdiev, S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol*, 2000, 123 :1047 — 1056.
- [2] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Ann Rev Plant Biol*, 2002, 53 :247 — 273.
- [3] Iyengar E R R, Reddy M P. Photosynthesis in highly salttolerant plants. In : Pesserkali, M. Ed. : *Handbook of photosynthesis*. Marshal Dekar, Baten Rose, USA, 1996. 897 — 909.
- [4] Kirst G O. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1989, 40 :21 — 53.
- [5] Flowers T J, Troke P F, Yeo A R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1977, 28 :89 — 121.
- [6] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31 :149 — 190.
- [7] Ehret D L, Plant A L, Salt tolerance in crop plants. In : Dhaliwal, G. S, Arora, R. eds. *Environmental Stress in Crop Plants*. Commonwealth Publishers, New Delhi, India, 1999. 69 — 120.
- [8] Zhao F Y, Guo S L, Wang Z L, *et al.* Recent Advances in Study on Transgenic Plants for Salt Tolerance. *Acta Photophysiolica Sinica*, 2003, 29 (3) :171 — 178.
- [9] Breckle. How do halophytes overcome salinity. In : KhanMA. *Biology of Salt Tolerant Plants*. IAU ngar, 1995. 199 — 203.
- [10] Hogarth PJ. *The Biology of Mangroves*. New York : Oxford University Press, 1999. 923 — 927.
- [11] Levitt J. *Responses of Plant to Environmental Stress Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*, second ed. New York : Academic Press, 1980. 17 — 20.
- [12] Botella M A, Quesada M A, Kononowicz A K, Bressan R A, Pliego F, Hasegawa P M, Valpuesta V. Characterization and in-situ localization of a salt-induced tomato peroxidase messenger-RNA. *Plant Mol. Biol.*, 1994, 25. 105 — 114.
- [13] Walbot V, Cullis C A, Rapid genomic change in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1985, 36 :367 — 396.
- [14] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, 1995, 7 :1099 — 1111.
- [15] Adams P, Thomas J C, Vernon D M, Bohnert H J, Jensen R G. Distinct cellular and organismic responses to salt stress. *Plant Cell Physiol.*, 1992, 33 :1215 — 1223.
- [16] Apse M P, Aharon G S, Snedden W A, Blumwald E. Salt tolerance conferred by over expression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter in *Arabidopsis*. *Science*, 1999, 285 :1256 — 1258.
- [17] Dietz K J, Tavakoli N, Kluge C, Mimura T, Sharma S S, Harris G C, Chardonnens A N, Gollack D. Significance of the V-type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level. *Exp. Bot.*, 2001, 52 :1969 — 1980.
- [18] Maeshima M. Tonoplast transporters organization and function. *Ann Rev Plant Physiol*, 2001, 52 :469 — 497.
- [19] Otoch M D L, Sobreira A C M, deAragao M E F, Orellano E G, Lima M D S, deMelo D F. Salt modulation of vacuolar H⁺-ATPase and H⁺-pyrophosphatase activities in *Vigna unguiculata*. *Plant Physiol.*, 2001, 158 :545 — 551.
- [20] Wang B S, Luttge U, Ratajczak R. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*. *Exp. Bot.*, 2001, 52 :2355 — 2365.
- [21] Mao C L, Liu Y L. The distribution of Na⁺, K⁺ and salt content tolerated by leaf in Barley seedling under salt stress. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1990, 13 (3) :32 — 26.
- [22] An J, Zhang Q. Advances in the studies of *Arabidopsis* thealiana vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2006, 18 (3) :273 — 278.
- [23] Hamada A, Shono M, Xia T, Ohta M, Hayashi Y, Tanaka A, Hayakawa T. Isolation and characterization of a Na⁺/H⁺ antiporter gene from the halophyte *Atriplex gmelini*. *Plant Mol. Biol.*, 2001, 46 :35 — 42.

[24] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils :some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ* ,1993 ,16 :15 —24.

[25] Tester M ,Davenport R. Na^{+} tolerance and Na^{+} transport in higher plants. *Ann. Bot.* ,2003 ,91 :1 —25.

[26] Mansour M F. NaCl alteration of plasma membrane of *A lliumcepa* epidermal cells ,alleviation by calcium. *Plant Physiol.* ,1994 ,145 :726 —730.

[27] Maser P ,Eckelman B ,Vaidyanathan R ,*et al.* Altered shoot/root Na distribution and bifurcating salt sensitivity in *A rabidopsis* by genetic disruption of the Nat transporter *AtHKT1*. *FEBS Letts* ,2002 ,531 :157 —161.

[28] Luo Q Y ,Yu B J ,Liu Y L. Stress of Cl^{-} is stronger than that of Na^{+} on *Glycine max* seedling under NaCl stress. *Agricul. Sci. China* ,2002 ,1 :1404 —1409.

[29] Li P H ,Zhang H ,Wang B S. Ionic homeostasis of plant under salt stress. *Acta Botanica Boriali-Occidentalia Sinica* ,2003 ,23 (10):1810 —1817.

[30] Hasegawa P M. Plant cellular and molecular response to high salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* ,2000 ,51 :463 —499.

[31] Kehler B ,Raschke K. The delivery of salt to the xylem. Three types anion conductance in the plasma membrane of the xylem parenchyma of root of barley. *Plant Physiol.* ,2000 ,122 :243 —254.

[32] White P J ,Broadley M R. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant. *Ann Bot* ,2001 ,88 :967 —988.

[33] Liang J ,Yan C L ,Li Y H ,*et al.* Effect of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on phyecological characteristics in *Casuarina equisetifolia* cutting seedlings under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 (5):1073 —1077.

[34] Lauchli A ,Schubert S. The role of calcium in the regulation of membrane and cellular growth processes under salt stress. *NATO ASI Ser.* ,G19 ,1989 ,131 —137.

[35] Knight H ,Trewavas A J ,Knight M R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *Plant J.* ,1997 ,12 :1067 —1078.

[36] Mendoza I ,Rubio F ,Rodriguez-Navarro A ,Prado J M. The protein phosphatase calcineurin is essential for NaCl tolerance of *Saccharomyces cerevisiae*. *Biol. Chem.* ,1994 ,269 :8792 —8796.

[37] Xu Y L ,Yu S W. Solute Accumulation in the Process of Adaptation of Alfalfa Callus to NaCl . *Acta Photophysiological Sinica* ,1992 ,18 (1) 93 —99.

[38] Ford C W. Accumulation of lowmolecular solutes in water stress tropical legumes. *Phytochemistry* ,1984 ,23 :1007 —1015.

[39] Zheng Q S ,Liu L ,Liu Y L ,*et al.* Effects of Salt and Water Stresses on Osmotic Adjustment and Osmotica Accumulation in *Aloe vera* Seedlings. *Acta Photophysiological Sinica* ,2003 ,29 (6) 585 —588.

[40] Hasegawa P M ,Bressan R A ,Zhu J K ,Bohnert H J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* ,2000 ,51 :463 —499.

[41] Zhifang G ,Loescher W H. Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimmer. *Plant Cell Environ.* ,2003 ,26 :275 —283.

[42] Khatkar D ,Kuhad M S. Short-term salinity induced changes in two wheat cultivars at different growth stages. *Biol. Plant* ,2000 ,43 :629 —632.

[43] Singh S K ,Sharma H C ,Goswami A M ,Datta S P ,Singh S P. In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. *Biol. Plant* ,2000 ,43 :283 —286.

[44] Rhodes D ,Hanson A D. Quaternary ammonium and tertiary sulphonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* ,1993 ,44 :357 —384.

[45] Khan M A ,Ungar I A ,Showalter A M. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* ,2000 ,31 :2763 —2774.

[46] Wang Y ,Nil N. Changes in chlorophyll ,ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase ,glycine betaine content ,photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *Hortic. Sci. Biotechnol.* ,2000 ,75 :623 —627.

[47] Kerepesi I ,Galiba G. Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop. Sci.* ,2000 ,40 :482 —487.

[48] Bohnert H J ,Jensen R G. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* ,1996 ,14 :89 —97.

[49] Pilon-Smits E A H ,Ebskamp M J M ,Paul M J ,Jeuken M J W ,Weisbeek P J ,Smeekens S C M. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.* ,1995 ,107 :125 —130.

[50] Popp M ,Larther F ,Weigel P. Osmotic adaptation in Australian mangroves. *Vegetatio.* ,1985 ,61 :247 —254.

[51] Orthen B ,Popp M ,Smirnov N. Hydroxyl radical scavenging properties of cyclitols. *Proc. R. Soc. Edinburg Sect.* ,1994 ,102 :269 —272.

[52] Wang Y F ,Yu Z W ,Lee S X. The effects of different fertilization Level on grain protein and free amino acid content of organs above ground of different wheat variety. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica* ,2002 ,23 (3) 417 —421.

[53] Friedman R ,Altman A The effect of salt stress on poyamie bioynthesis and content in mung bean plants and in halophytes. *Physiol Plant.* ,1989 ,

76 295 — 3021.

- [54] Yu X W , Tang Z C. Plant Physiology and Molecular Biology. Beijing : Science Publishing Company , 1998. 7652 — 7691.
- [55] Lu Z X , Wang Z G. Pyrroline-5-Carboxylate Reductase Activity and Free Proline Accumulation in Leaves of *Triticum aestivum* Seedlings Under Salt Stress. *Acta Photophysiological Sinica* , 1993 , 19 (2) : 1111 — 1114.
- [56] Delauney AJ , Verma DPS I Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* , 1993 , 4 (2) 215 — 231.
- [57] Smirnoff N , Cumbes Q J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry* , 1989 , 28 : 1057 — 1060.
- [58] Crowe J H , Hoekstra FA , Crowe C M. Anhydrobiosis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* , 1992 , 54 : 579 — 599.
- [59] Vernon D M , Taraczynski M C , Jensen R G , Bohnert H J. Cyclitol production in transgenic tobacco. *Plant J.* , 1993 , 4 : 199 — 205.
- [60] Hagemann M , Murata N. Glucosylglycerol , a compatible solute , sustains cell division under salt stress. *Plant Physiol.* , 2003 , 131 : 1628 — 1637.
- [61] Klages K , Boldingh H , Smith G S. Accumulation of myoinositol in *Actinidia* seedlings subjected to salt stress. *Ann. Bot.* , 1999 , 84 : 521 — 527.
- [62] 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.
- [63] Dubey R S , Singh A K. Salinity induces accumulation of soluble sugars and alters the activity of sugar metabolizing enzymes in rice plants. *Biol. Plant* , 1999 , 42 : 233 — 239.
- [64] Khavarinejad R A , Mostofi Y. Effects of NaCl on photosynthetic pigments , saccharides , and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica* , 1998 , 35 : 151 — 154.
- [65] Gao Z F , Sagi M , Lips S H. Carbohydrate metabolism in leaves and assimilate partitioning in fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) as affected by salinity. *Plant Sci.* , 1998 , 135 : 149 — 159.
- [66] Mansour M M F. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biol. Plant* , 2000 , 43 : 491 — 500.
- [67] Khan M A , Ungar I A , Showalter A M , Dewald H D. NaCl-induced accumulation of glycinebetaine in four subtropical halophytes from Pakistan. *Physiol. Plant* , 1998 , 102 : 487 — 492.
- [68] Khan M A , Ungar I A , Showalter A M. Effects of salinity on growth , ion content , and osmotic relations in *Halopyrum mocoronatum* (L.) Stapf. *Plant Nutr.* , 1999 , 22 : 191 — 204.
- [69] Saneoka H , Shiota K , Kurban H , Chaudhary M I , Premachandra G S , Fujita K. Effect of salinity on growth and solute accumulation in two wheat lines differing in salt tolerance. *Soil Sci. Plant Nutr.* , 1999 , 45 : 873 — 880.
- [70] Muthukumarasamy M , Gupta S D , Pannerselvam R. Enhancement of peroxidase , polyphenol oxidase and superoxide dismutase activities by triadimefon in NaCl stressed *Raphanus sativus* L. *Biol. Plant* , 2000 , 43 : 317 — 320.
- [71] Lee T M , Liu C H. Correlation of decreases calcium contents with proline accumulation in the marine green macroalga *Ulva fasciata* exposed to elevated NaCl contents in seawater. *Exp. Bot.* , 1999 , 50 : 1855 — 1862.
- [72] Jain M , Mathur G , Koul S , Sarin N B. Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Plant Cell Rep.* , 2001 , 20 : 463 — 468.
- [73] Elshintinawy F , Elshourbagy M N. Alleviation of changes in protein metabolism in NaCl-stressed wheat seedlings by thiamine. *Biol. Plant* , 2001 , 44 : 541 — 545.
- [74] AbdElBaki G K , Siefert F , Man H M , Welner H , Kaldenhoff R , Kaiser W M. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity. *Plant Cell Environ.* , 2000 , 23 : 15 — 521.
- [75] Mattioni C , Lacerenze N G , Troccoli A , DeLeonardis A M , DiFonzo N. Water and salt stress-induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiol. Plant* , 1997 , 101 : 787 — 792.
- [76] Agastian P , Kingsley S J , Vivekanandan M. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica* , 2000 , 38 : 287 — 290.
- [77] Rhodes D , Hanson A D. Quaternary ammonium and tertiary sulphonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* , 1993 , 44 : 357 — 384.
- [78] Cheeseman J M. Mechanism of salinity tolerance in plants. *Plant Physiol.* , 1988 , 87 : 547 — 550.
- [79] Halliwell B , Gutteridge J M C. Free Radicals in Biology and Medicine. Clarendon Press , Oxford , 1985. 356 — 364.
- [80] Elstner E F. Metabolism of activated oxygen species. In : Davies , D. D. ed. The Biochemistry of Plants II. Biochemistry of Metabolism. Academic Press , San Diego , CA , 1987 , 252 — 315.
- [81] Peng C L , Lin Z F , Lin G Z , *et al.* Effect of human disturbance on antioxidative ability in leaves of subtropical forest woodyplants. *Acta Ecologica Sinica* , 1998 , 18 (1) 101 — 106.
- [82] Wise R R , Naylor A W. Chilling-enhanced photooxidation : evidence for the role of singlet oxygen and endogenous antioxidants. *Plant Physiol.* , 1987 , 83 : 278 — 282.

[83] Imlay J A , Linn S. DNA damage and oxygen radical toxicity. *Science* ,1988 ,240 :1302 — 1309.

[84] Steiger H M , Beck E , Beck R. Oxygen concentration in isolated chloroplasts during photosynthesis. *Plant Physiol.* ,1977 ,60 :903 — 906.

[85] Asada K , Takahashi M. Production and scavenging of active oxygen radicals in photosynthesis. In : Kyle , D. J , Osmond , C. B , Arntzen , C. J. eds. *Photoinhibition* , vol. 9. Elsevier , Amsterdam , 1987. 227 — 288.

[86] Chang H , Siegel B Z , Siegel S M. Salinity induced changes in isoperoxidase in taro , *Colocasia esculenta*. *Phytochemistry* ,1984 ,23 :233 — 235.

[87] Shi Q H , Zhu Z J , KhalidAl-aghabary , *et al.* Effects of Iso-osmotic Salt Stress on the Activities of Antioxidative Enzymes , H^{+} -ATPase and H^{+} -PPase in Tomato Plants. *Acta Photophysiological Sinica* ,2004 ,30 (3) 311 — 316.

[88] Halliwell B , Gutteridge J M C. *Free Radicals in Biology and Medicine*. Oxford University Press , London , 1986.

[89] Asada K. Ascorbate peroxidase—a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants. *Physiol. Plant* ,1992 ,85 :235 — 241.

[90] Halliwell B. The toxic effects of oxygen on plant tissues. In : Oberly , L. W. ed. *Superoxide Dismutase* I . CRC Press , Boca Raton , FL , 1982. 89 — 123.

[91] Foyer C H , Lelandais M , Edwards E A , Mullineaux P M. The role of ascorbate in plants , interactions with photosynthesis and regulatory significance. In : Pell , E , Steffen , K. eds. , *Active Oxygen/Oxidative Stress and Plant Metabolism*. American Society of Plant Physiology , Rockville , MD , 1991. 131 — 144.

[92] Halliwell B. Oxidative damage , lipid peroxidation , and antioxidant protection in chloroplasts. *Chem. Phys. Lipids* ,1987 ,44 :327 — 340.

[93] Harper D B , Harvey B M R. Mechanisms of paraquat tolerance in perennial ryegrass II. Role of superoxide dismutase , catalase , and peroxidase. *Plant Cell Environ.* ,1978 ,1 :211 — 215.

[94] Dhindsa R S , Matowe W. Drought tolerance in two mosses : correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation *Exp. Bot.* ,1981 ,32 :79 — 91.

[95] Ren H M , Chen X , Sun G J , *et al.* Response of wheat seedlings with different drought resistance to water deficiency and NaCl stresses. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2000 ,11 (5) 718 — 722.

[96] Gossett D R , Millhollon E P , Lucas M C. Antioxidant response to NaCl stress in salt tolerant and salt sensitive cultivars of cotton. *Crop Sci.* ,1994 ,34 :706 — 714.

[97] Hernandez J A , Olmos E , Corpas F J , Sevilla F , del Rio L A. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Sci.* ,1995 ,105 :151 — 167.

[98] Hernandez J , Jimenez A , Mullineaux P , Sevilla F. Tolerance of pea plants (*Pisum sativum*) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell Environ.* ,2000 ,23 :853 — 862.

[99] Sehmer L , Alaoui-Sosse B , Dizengremel P. Effect of salt stress on growth and on the detoxifying pathway of pedunculate oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Plant Physiol.* ,1995 ,147 :144 — 151.

[100] Kennedy B F , De Fillippis L F. Physiological and oxidative response to NaCl of the salt tolerant *Grevillea ilicifolia* and the salt sensitive *Grevillea arenaria*. *Plant Physiol.* ,1999 ,155 :746 — 754.

[101] He X L , Zhao L L , Li Y P. Effects of AM fungi on the growth and protective enzymes of cotton under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (1) 188 — 193.

[102] Benavides M P , Marconi P L , Gallego S M , Comba M E , Tomaro M L. Relationship between antioxidant defence systems and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. *Aust. Plant Physiol.* ,2000 ,27 :273 — 278.

[103] Lee D H , Kim Y S , Lee C B. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* ,2001 ,158 :737 — 745.

[104] Li G Q , An S Q , Zhang J L , *et al.* Impact of salt stress on peroxidase activity in *Populus deltoides* cambium and its consequence. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2003 ,14 (6) 871 — 874.

[105] Mittova V , Tal M , Volokita M , Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Plant Cell Environ.* ,2003 ,26 :845 — 856.

[106] Gueta-Dahan Y , Yaniv Z , Zilinskas B A , Ben-Hayyim G. Salt and oxidative stress : similar and specific responses and their relation to salt tolerance in Citrus. *Planta* ,1997 ,203 :460 — 469.

[107] Sugimoto M , Sakamoto W. Putative phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase gene from *Arabidopsis thaliana* induced by oxidative stress. *Genes Genet. Syst.* ,1997 ,72 :311 — 316.

[108] Holland D , Ben-Hayyim G , Faltin Z , Camoin L , Strosberg A D , Eshdat Y. Molecular characterization of salt-stress-associated protein in citrus : protein and cDNA sequence homology to mammalian glutathione peroxidase. *Plant Mol. Bio.* ,1993 ,21 :923 — 927.

[109] Willkens H , Chamnogopol , S Davey M , Schraudner M , Langebartels C. Catalase is a sink for H_2O_2 and is indispensable for stress defense in C_3 plants. *EMBO J.* ,1997 ,16 :4806 — 4816.

[110] Conklin P L , Williams E H , Last R L. Environmental stress sensitivity of an ascorbic acid-deficient Arabidopsis mutant. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ,1996 ,93 :9970 — 9974.

[111] Orr W C , Sohal R S. The effects of catalase gene overexpression on life span and resistance to oxidative stress in transgenic Drosophila melanogaster. Arch. Biochem. Biophys. ,1992 ,297 :35 — 41.

[112] Creissen G , Broadbent P , Stevens R , Wellburn A R , Mullineaux P. Manipulation of glutathione metabolism in transgenic plants. Biochem. Soc. Trans. ,1996 ,24 :465 — 469.

[113] Allen R D , Webb R P , Schake S A. Use of transgenic plants to study antioxidant defenses. Free Radic. Biol. Med. ,1997 ,23 :473 — 479.

[114] Noctor G , Foyer C H. Ascorbate and glutathione :keeping active oxygen under control. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. ,1998 ,49 :249 — 279.

[115] Smirnov N. Plant resistance to environmental stress. Curr. Opin. Biotechnol. ,1998 ,9 :214 — 219.

[116] Bowler C , Slooten L , Vandenbranden S , De Rycke R , Botterman J , Sybesma C , Van Montague M , Inze D. Manganese superoxide dismutase can induce cellular damage mediated by oxygen radicals in transgenic plants. Embo. J. ,1991 ,10 :1723 — 1732.

[117] Gupta A S , Heinen J L , Holaday A S , Burke J J , Allen R D. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants that overexpress chloroplastic Cu/Zn-superoxide dismutase. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ,1993 ,90 :1629 — 1633.

[118] Gupta A S , Webb R P , Holaday A S , Allen R D. Overexpression of superoxide dismutase protects plants from oxidative stress :induction of ascorbate peroxidase in superoxide dismutase-overexpressing plants. Plant Physiol. ,1993 ,103 :1067 — 1073.

[119] Van Camp W , Capiou K , Van Montagu M , Inze D , Slooten L. Enhancement of oxidative stress tolerance in transgenic tobacco plants overproducing Fe-superoxide dismutase in chloroplasts. Plant Physiol. ,1996 ,112 :1703 — 1714.

[120] Shikanai T , Takeda T , Yamauchi H , Sano S , Tomizawa K I. Inhibition of ascorbate peroxidase under oxidative stress in tobacco having bacterial catalase in chloroplasts. FEBS Lett. ,1998 ,428 :47 — 51.

[121] Roxas V P , Lodhi S A , Garrett D K , Mahan J R , Allen R D. Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase. Plant Cell Physiol. ,2000 ,41 :1229 — 1234.

[122] Takemura T , Hanagata N , Dubinsky Z , Karube I. Molecular characterization and response to salt stress of mRNAs encoding cytosolic Cu/Zn superoxide dismutase and catalase from *Bruguiera gymnorhiza*. Trees-Struct. Funct. ,2002 ,16 :94 — 99.

[123] Thomas J C , McElwain E F , Bohnert H J. Convergent induction of osmotic stress—responses. Plant Physiol. ,1992 ,100 :416 — 423.

[124] Aldesuquy H S. Effect of seawater salinity and gibberellic acid on abscisic acid , amino acids and water-use efficiency of wheat plants. Agrochimica ,1998 ,42 :147 — 157.

[125] Vaidyanathan R , Kuruvilla S , Thomas G. Characterization and expression pattern of an abscisic acid and osmotic stress responsive gene from rice. Plant Sci. ,1999 ,140 :21 — 30.

[126] de Bruxelles G L , Peacock W J , Dennies E S , Dolferus R , Abscisic acid induces the alcohol dehydrogenase gene in Arabidopsis. Plant Physiol. ,1996 ,111 :381 — 391.

[127] Popova L P , Stoinova Z G , Maslenkova L T. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L during salinity stress. Plant Growth Regul. ,1995 ,14 :211 — 218.

[128] Leung J , Giraudat J. Abscisic acid signal transduction. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. ,1998 ,49 :199 — 222.

[129] Chen S , Li J , Wang S , Huttermann A , Altman A. Salt , nutrient uptake and transport , and ABA of *Populus euphratica* ; a hybrid in response to increasing soil NaCl. Trees-Struct. Funct. ,2001 ,15 :186 — 194.

[130] GomezCadenas A , Tadeo F R , PrimoMillo E , Talon M. Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of citrus seedlings to salt shock. Plant Physiol. ,1998 ,103 :475 — 484.

[131] GomezCadenas A , Arbona V , Jacas J , PrimoMillo E , Talon M. Abscisic acid reduces leaf abscission and increases salt tolerance in citrus plants. Plant Growth Regul. ,2002 ,21 :234 — 240.

[132] Noaman M M , Dvorak J , Dong J M. Genes inducing Salt tolerance in wheat , *Lophopyrum elongatum* and amphiploid and their responses to ABA under salt stress. Prospects for Saline Agriculture (Series :Tasks for Vegetation Science) ,2002 ,37 :139 — 144.

[133] Hilda P , Graciela R , Sergio A , Otto M , Ingrid R , Hugo P C , Edith T , Estela M D , Guillermina A. Salt tolerant tomato plants showincreased levels of jasmonic acid. Plant Growth Regul. ,2003 ,41 :149 — 158.

[134] Sasaki Y , Asamizu E , Shibata D , Nakamura Y , Kaneko T , Awai K , Masuda T , Shimada H , Takamiya K , Tabata S , Ohta H. Genome-wide expression-monitoring of jasmonateresponsive genes of Arabidopsis using cDNA arrays. Biochem. Soc. Trans. ,2000 ,28 :863 — 864.

[135] Ye Y , Lu C Y , Hu H Y , Tam Nora-FongYee. Comparisons of tolerances to salt stress among three salt-secreting mangrove species. Acta Ecologica Sinica ,2004 ,24 (11) 2444 — 2450.

[136] Cushman J C , Meyer G , Michalowski C B , Schmitt J M , Bohnert H J. Salt stress leads to differential expression of two isogenes of PEP Case

during CAM induction in the common Ice plant. *Plant Cell* ,1989. 715 — 725.

[137] Zhu J ,Meinzer F C. Efficiency of C-4 photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress. *Aust. Plant Physiol.* ,1999 ,26 :79 — 86.

[138] Ge Q P ,Lin P. Effect of salinity on genetic differentiation of *Kandelia candel* population. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 (4) 730 — 735.

[139] Bray E A. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* ,1997 ,2 :48 — 54.

[140] Shinozaki K ,Yamaguchi-Shinozaki K , Mizoguchi T , Uraro T , Katagiri T , Nakashima K , Abe H , Ichimura K , Liu Q A , Nanjyo T , Uno Y , Luchi S , Srki M , Lto T , Hirayama T , Mikami K. Molecular responses to water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Res.* ,1998 ,111 :345 — 351.

[141] Strizhov N , Abraham E , Oekresz L , *et al.* Differential exp ression of two P5CS genes controlling proline accumulation during salt-stress requires ABA and is regulated by ABA1 , ABA2 and AXR2 in *Arabidopsis*. *Plant Journal.* ,1997 ,33 (5) :557 — 569.

[142] Xu D , Duan X , Wang B , *et al.* Exp ression of a late embryogenesis abundant p rotein gene , HVA1 , from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiology* ,1996 ,110 :249 — 257.

[143] Kawasaki S , Borchert C , Deyholos M , Wang H , Brazille S , Kawai K , Galbraith D , Bohnert H J. Gene expression profiles during the initial phase of salt stress in rice. *Plant Cell* ,2001 ,13 :889 — 905.

[144] Kanesaki Y , Suzuki I , Allahverdiev S I , Mikami K , Murata N. Salt stress and hyperosmotic stress regulate the expression of different sets of genes in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* ,2002 ,290 :339 — 348.

参考文献：

[8] 赵凤云 郭善利 王增兰 等. 耐盐转基因植物研究进展. *植物生理与分子生物学学报* ,2003 ,29 (3) :171 ~ 178.

[21] 毛才良 刘友良. 盐胁迫大麦苗体内的 Na⁺ , K⁺ 分配与叶片耐盐量. *南京农业大学学报* ,1990 ,13 (3) :32 ~ 26.

[22] 安静 张荃. 拟南芥液泡膜 Na⁺ /H⁺ 逆向转运蛋白的研究进展. *生命科学* ,2006 ,18 (3) :273 ~ 278.

[29] 李平华 张慧 王宝山. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制. *西北植物学报* ,2003 ,23 (10) :1810 ~ 1817.

[33] 梁洁 严重玲 李裕红 等. Ca (NO₃)₂ 对 NaCl 胁迫下木麻黄扦插苗生理特征的调控. *生态学报* ,2004 ,24 (5) :1073 ~ 1077.

[37] 徐云岭 余叔文. 苜蓿愈伤组织盐适应过程中的溶质积累. *植物生理与分子生物学学报* ,1992 ,18 (1) :93 ~ 99.

[39] 郑青松 刘玲 刘友良 等. 盐分和水势胁迫对芦荟幼苗渗透调节和渗透物质积累的影响. *植物生理与分子生物学学报* ,2003 ,29 (6) :585 ~ 588.

[52] 王月福 于振文 李尚霞. 不同施肥水平对不同品种小麦籽粒蛋白质和地上器官游离氨基酸含量的影响. *西北植物学报* ,2002 ,23 (3) :417 ~ 421.

[54] 余叔文 汤章城. *植物生理与分子生物学*. 北京 科学出版社 ,1998. 7652 ~ 7691.

[55] 吕芝香 王正刚. 盐胁迫小麦苗吡咯-5-羧酸还原酶活性和游离脯氨酸积累. *植物生理学报* ,1993 ,19 (2) :1111 ~ 1114.

[62] 张海燕 范哲峰. 运城盐湖十种耐盐植物体内无机及有机溶质含量的比较研究. *生态学报* ,2002 ,22 (3) :352 ~ 358.

[81] 彭长连 林植芳 林桂珠 等. 人为干扰对亚热带森林木本植物叶片抗氧化能力的影响. *生态学报* ,1998 ,18 (1) :101 ~ 106.

[87] 史庆华 朱祝军 KhalidAl-aghabary 等. 等渗盐胁迫对番茄抗氧化酶和 ATP 酶及焦磷酸酶活性的影响. *植物生理与分子生物学学报* ,2004 ,30 (3) :311 ~ 316.

[95] 任红旭 陈雄 孙国钧 等. 抗旱性不同的小麦幼苗对水分和 NaCl 胁迫的反应. *应用生态学报* ,2000 ,11 (5) :718 ~ 722.

[101] 贺学礼 赵丽莉 李英鹏. NaCl 胁迫下 AM 真菌对棉花生长和叶片保护酶系统的影响. *生态学报* ,2005 ,25 (1) :188 ~ 193.

[104] 李国旗 安树青 张纪林 等. 盐胁迫对杨树形成层过氧化物酶活性及其效应的影响. *应用生态学报* ,2003 ,14 (6) :871 ~ 874.

[135] 叶勇 卢昌义 胡宏友 谭凤仪. 三种泌盐红树植物对盐胁迫的耐受性比较. *生态学报* ,2004 ,24 (11) :2444 ~ 2450.

[138] 葛菁萍 林鹏. 盐度变化对秋茄种群遗传分化的影响. *生态学报* ,2004 ,24 (4) :730 ~ 735.