

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 33 卷 第 12 期 Vol.33 No.12 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 12 期 2013 年 6 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 森林低温霜冻灾害干扰研究综述 李秀芬, 朱教君, 王庆礼, 等 (3563)
- 碱蓬属植物耐盐机理研究进展 张爱琴, 庞秋颖, 阎秀峰 (3575)

个体与基础生态

- 中国东部暖温带刺槐花期空间格局的模拟与预测 徐琳, 陈效速, 杜星 (3584)
- 长白山林线树种岳桦幼树叶功能型性状随海拔梯度的变化 胡启鹏, 郭志华, 孙玲玲, 等 (3594)
- 油松天然次生林居群遗传多样性及与产地地理气候因子的关联分析 李明, 王树香, 高宝嘉 (3602)
- 施氮对木荷 3 个种源幼苗根系发育和氮磷效率的影响 张蕊, 王艺, 金国庆, 等 (3611)
- 围封对内蒙古大针茅草地土壤碳矿化及其激发效应的影响 王若梦, 董宽虎, 何念鹏, 等 (3622)
- 干热河谷主要造林树种气体交换特性的坡位效应 段爱国, 张建国, 何彩云, 等 (3630)
- 生物降解对黑碳及土壤上苯酚脱附行为的影响 黄杰勋, 莫建民, 李非里, 等 (3639)
- 3 个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应 吴芹, 张光灿, 裴斌, 等 (3648)
- 冬小麦节水栽培群体“穗叶比”及其与产量和水分利用的关系 张永平, 张英华, 黄琴, 等 (3657)
- 不同秧苗素质和移栽密度条件下臭氧胁迫对水稻光合作用、物质生产和产量的影响 彭斌, 李潘林, 周楠, 等 (3668)
- 根域限制下水氮供应对膜下滴灌棉花叶片光合生理特性的影响 陶先萍, 罗宏海, 张亚黎, 等 (3676)
- 光照和生长阶段对菖蒲根系泌氧的影响 王文林, 王国祥, 万寅婧, 等 (3688)
- 植物病原菌拮抗性野生艾蒿内生菌的分离、筛选和鉴定 徐亚军, 赵龙飞, 陈普, 等 (3697)
- 不同生物型棉蚜对夏寄主葫芦科作物的选择 肖云丽, 印象初, 刘同先 (3706)
- 性别和温度对中华秋沙鸭越冬行为的影响 曾宾宾, 邵明勤, 赖宏清, 等 (3712)

种群、群落和生态系统

- 基于干扰的汪清林区森林生态系统健康评价 袁菲, 张星耀, 梁军 (3722)
- 洞庭湖森林生态系统空间结构均质性评价 李建军, 刘帅, 张会儒, 等 (3732)

景观、区域和全球生态

- 川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉生长对气候变化的响应 徐宁, 王晓春, 张远东, 等 (3742)
- 2001—2010 年内蒙古植被净初级生产力的时空格局及其与气候的关系 穆少杰, 李建龙, 周伟, 等 (3752)
- 地形因子对盐城滨海湿地景观分布与演变的影响 侯明行, 刘红玉, 张华兵, 等 (3765)
- 毛乌素沙地南缘植被景观格局演变与空间分布特征 周淑琴, 荆耀栋, 张青峰, 等 (3774)
- 贵州白鹇湖沉积物中孢粉记录的 5.5 kaB. P. 以来的气候变化 杜荣荣, 陈敬安, 曾艳, 等 (3783)

典型河谷型城市春季温湿场特征及其生态环境效应..... 李国栋,张俊华,王乃昂,等 (3792)

秦岭南北近地面水汽时空变化特征..... 蒋 冲,王 飞,喻小勇,等 (3805)

露天矿区景观生态风险空间分异..... 吴健生,乔 娜,彭 建,等 (3816)

基于 Holdridge 和 CCA 分析的中国生态地理分区的比较 孔 艳,江 洪,张秀英,等 (3825)

资源与产业生态

中国农业生态效率评价方法与实证——基于非期望产出的 SBM 模型分析 潘 丹,应瑞瑶 (3837)

舟山市东极大黄鱼养殖系统能值评估..... 宋 科,赵 晟,蔡慧文,等 (3846)

不同基因型玉米间混作优势带型配置..... 赵亚丽,康 杰,刘天学,等 (3855)

气候与土壤对烤后烟叶类胡萝卜素和表面提取物含量的影响..... 陈 伟,熊 晶,陈 懿,等 (3865)

城乡与社会生态

成都市沙河主要绿化树种固碳释氧和降温增湿效益 张艳丽,费世民,李智勇,等 (3878)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 33 * 2013-06



封面图说: 长白山南坡的岳桦林——长白山岳桦林位于海拔约 1700—2000m 之间的山坡。这种阔叶林分布在针叶林带的上面,成为山地森林的上缘种类,在世界山地森林中实属罕见。岳桦能够顽强地抗御长白山潮湿、寒冷、强风等恶劣气候因素,在严酷的环境条件下形成纯林,是与其独特的生长发育机理密切相关的。岳桦的枝干颇具韧性,在迎风处,由于风吹雪压,树干成片地向背风侧倾斜,这种特性使它能不畏风雪,顽强生存。随着海拔的升高,岳桦林也逐渐矮化,这是岳桦林保护自身生存,适应大自然的结果。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201211291710

张爱琴, 庞秋颖, 阎秀峰. 碱蓬属植物耐盐机理研究进展. 生态学报, 2013, 33(12): 3575-3583.

Zhang A Q, Pang Q Y, Yan X F. Advances in salt-tolerance mechanisms of *Suaeda* plants. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(12): 3575-3583.

碱蓬属植物耐盐机理研究进展

张爱琴, 庞秋颖*, 阎秀峰

(东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要:碱蓬属(*Suaeda*)植物是一类典型的真盐生植物,属于重要的盐生植物资源,全球广泛分布。人们已经对 20 种碱蓬属植物进行了观察和盐胁迫实验,研究了不同器官或组织的生理生化特征及其对盐胁迫的反应,并基于这些研究分析了盐胁迫的应答机制。叶片肉质化、细胞内离子区域化、渗透调节物质增加和抗氧化系统能力增强是碱蓬属植物响应和适应盐胁迫的重要方式和途径。但迄今为止的研究工作尚有一定的局限性,主要包括:研究工作主要集中在植物地上部分,而对植物地下部分的研究较少;多是少数生物学指标或生理学现象的单独观察,而缺乏对生理代谢过程的整体和综合分析;针对某种碱蓬的独立分析较多,而与近缘种的比较研究较少;植物对中性盐胁迫的反应研究较多,而对碱性盐的研究较少。为进一步系统阐明碱蓬属植物的耐盐机制,今后的工作应注重碱蓬属植物响应和适应盐胁迫的信号网络和调控机制研究,基于系统生物学研究思路,采用现代组学技术探索该属植物响应盐胁迫的由复杂信号网络调控的特殊生理特征和特异代谢途径。

关键词:碱蓬属植物;耐盐机理;叶片肉质化;离子区域化;渗透调节;抗氧化系统

Advances in salt-tolerance mechanisms of *Suaeda* plants

ZHANG Aiqin, PANG Qiuying*, YAN Xiufeng

Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University; Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Harbin 150040, China

Abstract: Soil salinity is a major abiotic stress that limits plant growth and agriculture productivity. To cope with salt stress, plants have evolved complex salt-responsive signaling and metabolic processes at the cellular, organ, and whole-plant levels. Halophytes are known for their ability to adapt to living in salinity environments by undergoing a series of adaptive changes. These plants provide viable organisms for studying the mechanisms of how plants respond and acclimate to high salt concentrations. *Suaeda* are typical euhalophytes, which are important halophyte resources and widely distributed throughout the world. More than twenty species of *Suaeda* have been reported for their ability to survive high salt conditions. Several different organs (seed, root, stem, leaf and aerial part) were used to examine the physiological and biochemical responses of halophyte *Suaeda* to NaCl stress. Previous studies have provided invaluable information toward understanding the complex salt-tolerance mechanisms in plants, which include leaf succulence, ion compartmentalization, osmotic modulation and antioxidant activity. The deleterious effects of salt stress are commonly thought to result from low water potential and ion toxicity. Therefore, plant survival under salt stress depends on its ability to cope with water stress and ion toxicity. Although much effort has been invested on the salt tolerance mechanisms in *Suaeda*, the understanding of the underlying mechanisms is far from complete. Previous studies have focused on the aerial part and overlooked the underground part of the plants. The studies have focused on evaluating a part of biological indicator or physiological changes without comprehensive analysis of physiological processes under salt stress. Most of the studies have focused on the neutral

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金项目(DL12CA01);中国博士后科学基金第五批特别资助(2012T50295);东北林业大学学术名师支持计划(PFT-1213-16)

收稿日期:2012-11-29; 修订日期:2013-03-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiuying@nefu.edu.cn

salt effect on *Suaeda*, only a few attempts have been undertaken to study the effect of alkaline conditions. It has become necessary to carry out further research for a better understanding of the complex molecular interactions in plants, which are complementary to the traditional physiological studies that are limited in the number of biological indicators or phenotypes. Future research needs to focus on questions related to regulation and control of the signaling and metabolic networks underlying the response to salt stress in *Suaeda*. In the initial stages of salt stress, the change of environmental conditions is sensed by the plant and activates a network of signaling pathways. In later phases, the signal transduction pathways activated in the first phase trigger the changes of different proteins and compounds to allow a new state of homeostasis. Systems biology research will open new avenues for further studies on the mechanisms of salt tolerance in plants because it enables us to recognize the networks of signal transduction pathways, metabolite profiles and unique metabolic pathways responding to stress conditions. Systems biology approaches allow not only to analyze the topology of the biochemical and signaling networks involved in the stress responses, but also to capture the dynamics of the responses. The power of the systems biology approaches is the ability to determine the responses at a number of different levels, including transcripts, proteins or metabolites. Combination of transcriptomics, proteomics and metabolomics will provide us with a holistic view of how plants respond to abiotic and biotic stress and enable us to develop advanced strategies to enhance the tolerance of different plants and crops to the stress conditions.

Key Words: *Suaeda*; Salt-tolerance mechanisms; Leaf succulence; ion compartmentalization; osmotic modulation; antioxidant system

碱蓬属(*Suaeda*)植物属于重要的盐生植物资源,全球约 100 余种,分布于世界各地的海滨、荒漠、湖边及盐碱土地区^[1]。我国有碱蓬属植物 20 种及 1 个变种,大部分分布于新疆及青海、宁夏、甘肃等西部地区以及内蒙古、河北、山东、黑龙江、吉林等北方省份,比较特殊的南方碱蓬(*S. australis*)分布于广东、广西、福建、台湾、江苏的海滩沙地、红树林边缘等处,而西藏角果碱蓬(*S. corniculata* var. *olufsenii*)作为 1 个变种仅分布于西藏^[2]。近年来的研究表明,碱蓬属植物不仅在盐渍土壤的生物修复方面发挥着重要作用^[3],而且具有多种应用价值。例如,幼嫩茎叶用于蔬菜,种子用于榨取食用油,植株用于生产食用色素、膳食纤维、饲料蛋白、工业钾盐等。另外,碱蓬属植物还具有清热、降糖、降压等保健作用以及抗氧化、抗肿瘤等药用功效^[4]。

碱蓬属植物无泌盐结构,叶片肉质化程度高,通过稀释的方式使吸收到体内的盐分不致发生毒害,从而体现出较高的耐盐性^[5]。对盐分的高度适应性决定了碱蓬属植物的生态分布、在植被和生态系统中的作用以及它们的应用价值,同时也吸引研究者对它们的耐盐性特别是耐盐机理开展了不懈的探究。

1 碱蓬属植物耐盐性研究概述

自 20 世纪 70 年代起,英国著名盐生植物学家 Timothy J. Flowers 开始对碱蓬属植物耐盐性进行研究^[6]。Flowers 实验室以海滨碱蓬(*S. maritima*)为实验材料,研究了 NaCl 胁迫下体内离子分布和运输、蛋白合成、渗透调节物质合成等盐胁迫应答生理机制^[7-10]。同时,国外研究者也陆续对 *S. depressa*^[11]、*S. monoica*^[12]、*S. macrocarpa*^[13]、*S. australis*^[14]、*S. japonica*^[15]、*S. fruticosa*^[16]、*S. nudiflora*^[17]、*S. altissima*^[18-20]、*S. splendens*^[21]、*S. eltonica*^[22]和 *S. aralocaspica*^[22]等其他碱蓬属植物展开了耐盐性研究,内容涉及叶片结构、光合特性、水分和离子平衡、抗氧化系统和渗透调节。近年则有盐诱导基因的分离检测和蛋白质组学研究,以期在分子水平上解析碱蓬属植物的耐盐机制。有研究者构建了 NaCl 诱导下海滨碱蓬^[23]和 *S. asparagoides*^[24]的 cDNA 文库,分别检测出 17 和 80 个盐诱导或与耐盐途径相关的基因。Askari 等则对 *S. aegyptiaca*^[25]叶片进行了差异蛋白质组分析,分离检测出涉及氧化应激和多种代谢途径的 27 个耐盐相关蛋白。

国内学者对碱蓬属植物盐适应性的研究工作始于 20 世纪 90 年代,涉及该属植物中的盐地碱蓬(*S. salsa*, 又名翅碱蓬 *S. heteroptera*)^[26-28]、辽宁碱蓬(*S. liaotungensis*)^[29-30]、灰绿碱蓬(又名碱蓬, *S. glauca*)^[31-32]、囊果碱蓬(*S. physophora*)^[33]、角果碱蓬(又名角碱蓬, *S. corniculata*)^[34]、星花碱蓬(*S. stellatifolia*)^[35]、小叶碱蓬

(*S. microphylla*)^[35]和*S. turkestanica*^[36],但多数工作围绕盐地碱蓬展开。较多的工作观察了盐胁迫处理(室内实验)或盐碱土生长(野外实验)盐地碱蓬的生理反应,如叶片光合放氧速率和PSII反应中心光化学效率^[37-38]、抗氧化酶(APX、CAT、GR、GST、SOD)活性^[26,39]等。对耐盐机理的分析则涉及到甜菜碱、脯氨酸、可溶性糖等的渗透调节作用^[40-41],Na⁺、Cl⁻、K⁺的选择性吸收^[28,42]和离子区域化作用以及Na⁺/H⁺反向运输体和两种产H⁺泵即H⁺-ATPase和H⁺-PPase的作用等^[43-46]。在分子水平上,山东师范大学张慧教授实验室构建了盐地碱蓬高浓度盐诱导的cDNA文库,筛选出28个可能与植物耐盐性相关的基因^[47],在此基础上研究者们已经克隆了*INPS*、*P5CS*、*BADH*、*CMO*、*NHX1*、*TypA1*、*CAX1*、*sAPX*等耐盐相关基因,并导入拟南芥、水稻、番茄等甜土植物中且显著提高了转基因植株的耐盐能力^[48-50]。

综观国内外的研究工作,人们已经对20种碱蓬属植物进行了观察和盐胁迫实验,研究了不同器官或组织的生理生化特征及其对盐胁迫的反应,并基于这些研究分析了盐胁迫的应答机制。这些研究表明,促进叶片肉质化、对细胞内离子进行区域化、合成渗透调节物质和增强抗氧化系统能力是碱蓬属植物响应和适应盐胁迫的重要方式和途径。下面从这几个方面对碱蓬属植物的耐盐机理研究加以介绍。

2 叶片肉质化

叶片肉质化是碱蓬属植物适应盐渍环境的一种重要方式,具体表现为薄壁细胞组织大量增生、细胞数目增多、体积增大,从而可以吸收和贮存大量水分,使单位体积组织内含水量增加,进而稀释植物从环境吸收的盐分,维持植物的正常生理活动。

Shomer-Ilan等人在1975年对*S. monoica*进行了叶片解剖学结构分析,首次观察了*S. monoica*叶片的肉质化结构,数层薄壁细胞构成的储水组织围绕在维管束周围,叶片呈半圆状肉质化^[51]。随后人们在对碱蓬属植物的研究中,发现盐处理可增加叶片的肉质化程度,Story和Wyn Jones^[12]、Eshel^[52]分别以叶片湿重与干重之比和叶片直径为指标描述了盐处理对*S. monoica*和*S. aegyptiaca*肉质化程度的促进作用,后人对*S. fruticosa*^[53]、盐地碱蓬^[54]和囊果碱蓬^[58]等植物的盐胁迫实验,也都证实碱蓬属植物能够通过增强肉质化程度的方式来稀释盐分,从而减少盐离子对自身的毒害作用。綦翠华等^[59]用不同的钠盐及氯化物盐做处理实验,认为NaCl处理促进盐地碱蓬肉质化是Na⁺和Cl⁻两种离子作用的结果,而Na⁺起主导作用。刘或等^[57]对黄河三角洲内地重盐碱地和海边潮间带两种生境下的盐地碱蓬的观察结果表明,叶片中Na⁺、Cl⁻的积累也是自然生境下盐地碱蓬肉质化的主要诱导因素,同样也是Na⁺起主导作用。至于Na⁺和Cl⁻如何促进碱蓬属植物的肉质化目前并不清楚,有学者推断Na⁺通过膜上与钠泵有关的ATP酶,促进ATP合成,从而促使细胞伸长,而氯化物引起碱蓬属植物叶片肉质化的原因可能与氯离子造成植物细胞原生质膨胀有关^[58-59]。

迄今为止,人们还不清楚盐胁迫诱导碱蓬属植物叶片肉质化的分子机制。Askari等^[25]基于对NaCl处理的*S. aegyptiaca*的叶片差异蛋白质组分析认为,一种肌动蛋白结合蛋白Profilin可能与*S. aegyptiaca*的叶片肉质化有关,推测Profilin与同时上调表达的脯氨酸丰富蛋白共同参与*S. aegyptiaca*在盐胁迫下细胞内微丝的活动,配合细胞吸水膨胀进而增加叶片肉质化。另外,水通道蛋白(AQPs)也可能参与调控叶片肉质化。AQPs通过介导根吸水量的增加参与植物响应逆境胁迫过程,AQPs表达量的上调增加了膜的通透性,介导盐地碱蓬根部水吸收量增加,形态表现为细胞膨胀,叶片肉质化程度增加,从而在植物通过储存水分度过逆境的过程中起到重要作用^[54]。

3 离子区域化

盐分过多会导致植物细胞内离子紊乱,不仅破坏了Na⁺和Cl⁻的均衡,而且也影响了K⁺、Ca²⁺等其他离子在细胞内的分布和作用,过多的Na⁺和Cl⁻还会产生诸多毒害作用。在盐胁迫下建立新的离子平衡对于植物适应盐胁迫、维持正常生命活动具有重要意义。将进入体内的盐分在器官、组织、细胞水平进行区域化,是盐生植物适应盐胁迫的重要方式,与拒盐、排盐具有相似功效。碱蓬属植物无盐腺等泌盐结构,但能够通过将盐离子运送到液泡中进行区域化的方式应对盐胁迫^[5]。通过这种方式,一方面降低了细胞质中的盐浓度,使胞内正常的代谢活动顺利进行,另一方面增加了液泡内的离子浓度,保证了植物细胞的正常吸水,从而使胁迫得

以缓和。

人们利用 X-衍射显微分析技术对 *S. monoica*^[60]、海滨碱蓬^[61-62]、*S. fruticosa*^[53]、盐地碱蓬^[44,63] 等植物进行了盐胁迫后 Na^+ 的定位分析,发现它们将从环境中吸收的大部分 Na^+ 隔离在液泡中,以维持细胞内正常的离子平衡。深入的分析表明,碱蓬属植物离子区域化是由液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白将 Na^+ 隔离在液泡中产生的^[64-65]。 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白以及与其功能相关的液泡型 H^+ -ATPase、 H^+ -PPase 在一定浓度盐处理后的盐地碱蓬中活性增加,蛋白表达量上调^[43-44,66],表明三者隔离过量 Na^+ 过程中承担着重要的角色。

4 渗透调节

渗透调节能力是植物耐盐的基本特征之一。耐盐植物能够通过积累无机离子和合成有机小分子渗透调节物质来应对高浓度盐引起的渗透胁迫。盐胁迫下,参与植物渗透调节的无机离子主要是 Na^+ 、 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 以及 SO_4^{2-} 、 NO_3^- 等。目前的研究显示 NO_3^- 这一无机阴离子在碱蓬属植物的渗透调节中作用突出。在 NaCl 胁迫下,盐地碱蓬^[28]、囊果碱蓬^[33] 和灰绿碱蓬^[31] 的叶片中均观察到有大量的 NO_3^- 积累, NO_3^- 能够有效降低植物在盐胁迫下的细胞水势,促进细胞吸水。除 NO_3^- 外, K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等阳离子含量及 Na^+/K^+ 在碱蓬属植物受到盐胁迫后也发生了变化,盐地碱蓬^[43]、海滨碱蓬^[67]、*S. fruticosa*^[53] 和 *S. australis*^[14] 等在盐胁迫下体内 K^+ 含量降低, Na^+/K^+ 比例在盐处理后的灰绿碱蓬^[31] 和海滨碱蓬^[67] 中显著升高,这与许多植物通过在体内保持高 K^+ 、低 Na^+ 水平来维持盐胁迫下的渗透平衡不相一致。灰绿碱蓬在盐胁迫下,体内 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量随处理浓度增加而上升^[31],而在 *S. fruticosa*^[53] 中却呈相反趋势。目前这些阳离子参与维持盐胁迫下碱蓬属植物渗透平衡的调节机制还不清楚。

盐胁迫下合成可溶性有机小分子物质充当渗透调节剂也是植物应对渗透胁迫的重要调节方式。碱蓬属植物中受盐胁迫诱导合成的渗透调节物质主要有脯氨酸、甜菜碱、有机酸类和一些可溶性糖。脯氨酸作为一种相容渗透剂不仅可以维持胞质的水分状况,还是一种使胞内大分子物质免受盐离子毒害的保护剂,盐地碱蓬^[28,68]、海滨碱蓬^[67]、囊果碱蓬^[33] 和灰绿碱蓬^[31] 等碱蓬属植物在高盐胁迫下体内的脯氨酸含量均显著升高。甜菜碱在盐胁迫下除参与渗透调节外,对三羧酸循环的主要酶和末端氧化关键酶也有保护作用,已经观察到盐胁迫诱导甜菜碱在海滨碱蓬^[69-70]、盐地碱蓬^[40]、*S. fruticosa*^[71]、灰绿碱蓬^[31]、*S. aralocaspica*^[22] 和 *Suaeda eltonica*^[22] 等碱蓬属植物的叶片中大量积累。甜菜碱的生物合成主要由胆碱单加氧酶 (CMO) 和甜菜碱醛脱氢酶 (BADH) 催化的源自胆碱的两次氧化反应,人们观察到 CMO 基因在 NaCl 胁迫下的盐地碱蓬中表达明显上调^[72],并且在盐处理下 *S. aegyptiaca*^[25]、*S. aralocaspica*^[22] 和 *Suaeda eltonica*^[22] 中 CMO 蛋白表达量也上调。另有实验表明 BADH 基因表达量在盐胁迫下的海滨碱蓬^[67] 和盐地碱蓬^[72] 中显著上调。此外,可溶性糖和有机酸类物质在碱蓬属植物对抗渗透胁迫过程中也发挥了一定的作用,海滨碱蓬^[73]、盐地碱蓬^[41] 和灰绿碱蓬^[31] 中可溶性糖含量表现为受盐胁迫诱导增加,草酸和苹果酸等有机酸类物质的含量在 NaCl 处理下的灰绿碱蓬^[31] 和盐地碱蓬^[72] 中也有显著增加。

5 抗氧化系统

盐胁迫下,植物体内包括光合电子传递和呼吸电子传递等在内的多条代谢途径会在细胞内积累过量的活性氧类物质 (ROS),包括单线态氧、超氧阴离子、过氧化氢、羟自由基等。这些活性氧类物质启动膜脂中不饱和脂肪酸的过氧化,从而对膜脂、膜蛋白及核酸等结构和功能分子造成氧化损伤。植物抗氧化系统通常分为酶促防御系统和非酶促防御系统,前者主要有超氧化物歧化酶 (SOD)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX)、过氧化物还原酶 (PrxR) 和过氧化氢酶 (CAT),而后者主要包括抗坏血酸和谷胱甘肽等。碱蓬属植物也是通过这两类系统对抗由盐胁迫引起的氧化胁迫,主要通过超氧化物歧化作用、过氧化氢酶途径 (CAT pathway)、过氧化物还原酶/硫氧还蛋白途径 (PrxR/TRx pathway) 和谷胱甘肽过氧化物酶途径 (GPX pathway) 及抗坏血酸-谷胱甘肽循环 (GSH-AsA cycle) 使活性氧类物质的产生与清除保持平衡。

5.1 超氧化物歧化作用

SOD 催化部分超氧阴离子发生歧化作用转化为 H_2O_2 , H_2O_2 在 CAT、APX 和 GPX 等抗氧化酶的催化下转

化为 H_2O 。星花碱蓬^[35]、小叶碱蓬^[35]、盐地碱蓬^[39,74]和海滨碱蓬^[75]等碱蓬属植物在 NaCl 处理下均观察到 SOD 活性增加,并且明显表现出随盐处理浓度提高而增加的盐诱导趋势。

5.2 过氧化氢酶途径(CAT pathway)

过氧化氢酶途径是指在过氧化物酶体中 H_2O_2 直接被 CAT 催化还原生成 H_2O 和 O_2 ,该途径能够有效清除细胞内过量的 H_2O_2 。盐地碱蓬^[26,72]和海滨碱蓬^[23,75]在盐处理下其体内的 CAT 活性均被诱导增强。

5.3 过氧化物还原酶/硫氧还蛋白途径(PrxR/TRx pathway)

过氧化物还原酶/硫氧还蛋白途径是植物细胞内抗氧化防御系统的中心环节,可利用硫氧还蛋白可逆的双硫键和硫醇变化的特性将其作为氧化还原的载体,为 PrxR 清除 H_2O_2 提供电子。*S. aegyptiaca* 中 PrxR 蛋白在 150 mmol/L NaCl 处理下表达量显著上调^[25]。

5.4 谷胱甘肽过氧化物酶途径(GPX pathway)

在谷胱甘肽过氧化物酶途径中,GPX 可催化 GSH 与 H_2O_2 结合,生成 H_2O 和 GSSH,随后由 GR 将 GSSH 还原为 GSH,为下一轮 H_2O_2 的清除提供电子供体。盐地碱蓬^[72]和 *S. fruticosa*^[76]在盐处理下叶片内 GPX 活性增加,在 *S. aegyptiaca* 的盐胁迫蛋白质组研究中,叶片 GPX 蛋白表达明显上调^[25]。

5.5 抗坏血酸-谷胱甘肽循环(GSH-AsA cycle)

抗坏血酸-谷胱甘肽循环发生在线粒体、叶绿体基质和细胞质中,循环中的 AsA 和 GSH 可抑制脂质过氧化并且具有清除自由基的作用。GSH 作为抗氧化剂可直接清除 ROS。AsA 是超氧阴离子和羟自由基的有效清除剂,同时也是单线态氧的猝灭剂,它可以清除膜脂过氧化过程中产生的多聚不饱和脂肪酸(PUFA)自由基,进而保护细胞中各酶类不受氧化损伤。盐地碱蓬在 200 mmol/L NaCl 的处理下,叶片中 AsA 和 GSH 的含量增加同时 H_2O_2 含量下降^[26]。

GSH-AsA 循环主要由 GPX 和 APX 两种酶催化,APX 利用 AsA 作为电子供体将 H_2O_2 还原为 H_2O ,同时 AsA 被氧化为单脱氢抗坏血酸(MDA),MDA 由单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)催化还原再生成 AsA。此外,MDA 还能够以 NAD(P)H 为质子供体转变为脱氢抗坏血酸(DHA),DHA 在脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)的催化下与还原型谷胱甘肽(GSH)作用生成 AsA,并伴随着氧化型 GSH 即 GSSH 的产生,GSSH 又可通过谷胱甘肽还原酶(GR)的作用发生还原反应再生成 GSH,完成 GSH-AsA 循环。在 150 mmol/L NaCl 处理的 *S. aegyptiaca* 的叶片蛋白质组中,MDHAR 和 APX 的表达量均表现为明显上调^[25]。盐地碱蓬在 200 mmol/L NaCl 处理 7d 后,伴随着 H_2O_2 含量的减少和膜脂过氧化水平的降低,无论是叶绿体基质中的 APX、GR 还是类囊体结合的 APX、GR,活性均显著增加^[26]。

除上述抗氧化途径外,Wang 等^[49]在 400 mmol/L NaCl 处理的盐地碱蓬中发现了细胞清除 ROS 的新成员,一种叶绿体特异基因 *SsTypA1* 负责编码的 TypA/BipA 型 GTP 酶。这种 GTP 酶随盐处理时间增加表现出明显的盐诱导性,同时观察到 H_2O_2 含量有明显下降趋势。在氧化胁迫下转 *SsTypA1* 基因的烟草伴随着 H_2O_2 含量的下降烟草氧化应激的耐受性明显增强,验证了这种 GTP 酶在清除 ROS 过程中的作用。

6 问题与展望

迄今为止针对碱蓬属植物已经开展了大量研究并积累了众多有益的认知,为揭示碱蓬属植物的耐盐机制奠定了基础,同时也为全面认识真盐生植物的盐耐受性提供了重要线索。但现有的工作仍有一定的局限性,在某些方面有所忽视或重视不够。例如,(1)基本上集中于地上部分而对地下部分的反应关注较少。事实上,根是植物水分与营养吸收、运输的重要器官,也是胁迫应答的首要部位。(2)多是对少数生物学指标或生理学现象的单独观察而少于对生理代谢过程的整体、综合分析。事实上,植物对盐碱环境的响应与适应是生理代谢上的复杂反应,存在着一系列信号途径协同调控下的多种生理机制。(3)多为针对某种碱蓬的独立分析而少于对近缘种的比较研究。事实上,碱蓬属的一些种形态相近而生境趋异,比较它们的盐适应性差异机制具有重要意义。(4)基本上局限于中性盐(NaCl)而对碱性盐(Na_2CO_3 或 $NaHCO_3$)涉及较少。事实上,碱蓬属植物分布的区域也包括以碱性盐为主的东北松嫩盐碱草地。

显然,目前的认识距离系统地阐明碱蓬属植物的耐盐机制尚有较大的差距。借鉴模式植物拟南芥和盐生模式植物盐芥的研究历程和现状,结合现代生物学特别是研究手段的发展趋势,至少应该在以下几个方面加强研究,以利于全面而深入地认知碱蓬属植物的耐盐机理。(1)全面了解碱蓬属植物感知并传递盐胁迫信号的胞内信号转导系统,深入认识碱蓬属植物响应和适应盐胁迫的信号网络和调控机制。目前仅查到一篇文献涉及 G 蛋白偶联受体和 Ca^{2+} /钙调蛋白介导的信号途径^[77],这显然远远不够。(2)深入研究碱蓬属植物中由盐胁迫引起的次生胁迫如渗透胁迫和氧化胁迫,结合分析受胁迫诱导的转录调控和能量代谢途径明确渗透调节机制和抗氧化机制。(3)基于系统生物学研究思路,采用基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学等高通量分析技术研究碱蓬属植物在盐胁迫下多个水平上生物分子的差异表达,探索该属植物由复杂信号网络调控响应盐胁迫的特殊生理特征和特异代谢途径,从整体上揭示其耐盐性机制。

References:

- [1] Zhao K F, Li F Z. Halophytes in China. Beijing: Science Press, 1999: 17-91.
- [2] Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edit. Flora Reipublicae Popularis Sinicae Vol. 25(2). Beijing: Science Press, 1979: 115-135.
- [3] Zhang X J, Fan S J, Li F Z. Development and utilization of *Suaeda salsa* in China. Chinese Wild Plant Resources, 2003, 22(2): 1-3.
- [4] Ding H R, Hong L Z, Yang Z Q, Wang M W, Wang K, Zhu X M. Progress of study on halophyte *Suaeda salsa*. Acta Agriculturae Jiangxi, 2008, 20(8): 35-37.
- [5] Flowers T J, Colmer T D. Salinity tolerance in halophytes. New Phytologist, 2008, 179(4): 945-963.
- [6] Flowers T J. Salt tolerance in *Suaeda maritima* (L.) Dum. The effect of sodium chloride on growth respiration and soluble enzymes in a comparative study with *Pisum sativum* L. Journal of Experimental Botany, 1972, 23(2): 310-321.
- [7] Yeo A R, Flowers T J. Ion transport in *Suaeda maritima*: its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the root. Journal of Experimental Botany, 1986, 37(2): 143-159.
- [8] Maathuis F J M, Flowers T J, Yeo A R. Sodium chloride compartmentation in leaf vacuoles of the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. and its relation to tonoplast permeability. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(9): 1219-1223.
- [9] Wang S M, Zhang J L, Flowers T J. Low-affinity Na^+ uptake in the halophyte *Suaeda maritima*. Plant Physiology, 2007, 145(2): 559-571.
- [10] Wetson A M, Flowers T J. The effect of saline hypoxia on growth and ion uptake in *Suaeda maritima*. Functional Plant Biology, 2010, 37(7): 646-655.
- [11] Williams M D, Ungar I A. The effect of environmental parameters on the germination, growth, and development of *Suaeda depressa* (Pursh) Wats. American Journal of Botany, 1972, 59(9): 912-918.
- [12] Storey R, Wyn Jones R G. Responses of *Atriplex spongiosa* and *Suaeda monoica* to salinity. Plant Physiology, 1979, 63(1): 156-162.
- [13] Larher F, Jolivet Y, Briens M, Goas M. Osmoregulation in higher plant halophytes: Organic nitrogen accumulation in glycine betaine and proline during the growth of *Aster tripolium* and *Suaeda macrocarpa* under saline conditions. Plant Science Letters, 1982, 24(2): 201-210.
- [14] Robinson S P, Downton W J S. Potassium, sodium and chloride ion concentrations in leaves and isolated chloroplasts of the halophyte *Suaeda australis* R. Br. Australian Journal of Plant Physiology, 1985, 12(5): 471-479.
- [15] Yokoishi T, Tanimoto S. Seed germination of the halophyte *Suaeda japonica* under salt stress. Journal of Plant Research, 1994, 107: 385-388.
- [16] Khan M A, Ungar I A. Germination of salt tolerant shrub *Suaeda fruticosa* from Pakistan: Salinity and temperature responses. Seed Science and Technology, 1998, 26(3): 657-667.
- [17] Cherian S, Reddy M P. Evaluation of NaCl tolerance in the callus cultures of *Suaeda nudiflora* Moq. Biologia plantarum, 2003, 46(2): 193-198.
- [18] Kurkova E B, Myasoedov N A, Kotov A A, Kotova L M, Lun'kov R V, Shamsutdinov N Z, Balnokin Y V. Specific structure of root cells of the salt-accumulating halophyte *Suaeda altissima* L. Doklady Biological Sciences, 2002, 387: 573-576.
- [19] Balnokin Y V, Kurkova E B, Myasoedov N A, Lun'kov R V, Shamsutdinov N Z, Egorova E A, Bukhov N G. Structural and functional state of thylakoids in a halophyte *Suaeda altissima* before and after disturbance of salt-water balance by extremely high concentrations of NaCl. Russian Journal of Plant Physiology, 2004, 51(6): 815-821.
- [20] Lun'kov R V, Andreev I M, Myasoedov N A, Khailova G F, Kurkova E B, Balnokin Y V. Functional identification of H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter in the plasma membrane isolated from the root cells of salt-accumulating halophyte *Suaeda altissima*. Russian Journal of Plant Physiology, 2005, 52(5): 635-644.
- [21] Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Cambrollé J, Luque T, Enrique Figueroa M, Davy A J. Carry-over of differential salt tolerance in plants

- grown from dimorphic seeds of *Suaeda splendens*. *Annals of Botany*, 2008, 102(1): 103-112.
- [22] Park J, Okita T W, Edwards G E. Salt tolerant mechanisms in single-cell C4 species *Bienertia sinuspersici* and *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae). *Plant Science*, 2009, 176(5): 616-626.
- [23] Sahu B B, Shaw B P. Isolation, identification and expression analysis of salt-induced genes in *Suaeda maritima*, a natural halophyte, using PCR-based suppression subtractive hybridization. *BMC Plant Biology*, 2009, 9: 69.
- [24] Ayarpadikannan S, Chung E S, Cho C W, So H A, Kim S O, Jeon J M, Kwak M H, Lee S W, Lee J H. Exploration for the salt stress tolerance genes from a salt-treated halophyte, *Suaeda asparagoides*. *Plant Cell Reports*, 2012, 31(1): 35-48.
- [25] Askari H, Edqvist J, Hajheidari M, Kafi M, Salekdeh G H. Effects of salinity levels on proteome of *Suaeda aegyptiaca* leaves. *Proteomics*, 2006, 6(8): 2542-2554.
- [26] Pang C H, Zhang S J, Gong Z Z, Wang B S. NaCl treatment markedly enhances H₂O₂-scavenging system in leaves of halophyte *Suaeda salsa*. *Physiologia Plantarum*, 2005, 125(4): 490-499.
- [27] Han N, Shao Q, Lu C M, Wang B S. The leaf tonoplast V-H⁺-ATPase activity of a C₃ halophyte *Suaeda salsa* is enhanced by salt stress in a Ca-dependent mode. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(3): 267-274.
- [28] Zhang H Y, Zhao K F. Effects of salt and water stresses on osmotic adjustment of *Suaeda salsa* seedlings. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(1): 56-61.
- [29] Zhang Y, Yin H, Li D, Zhu W W, Li Q L. Functional analysis of BADH gene promoter from *Suaeda liaotungensis* K. *Plant Cell Reports*, 2008, 27(3): 585-592.
- [30] Li Q L, Gao X R, Yu X H, Wang X Z, An L J. Molecular cloning and characterization of betaine aldehyde dehydrogenase gene from *Suaeda liaotungensis* and its use in improved tolerance to salinity in transgenic tobacco. *Biotechnology Letters*, 2003, 25(17): 1431-1436.
- [31] Yang C W, Shi D C, Wang D L. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regulation*, 2008, 56(2): 179-190.
- [32] Li W Q, Liu X J, Zhao K F, Liu H L. Growth, development and ions distribution of three halophytes under salt stress. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(2): 49-52.
- [33] Song J, Feng G, Tian C Y, Zhang F S. Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Science*, 2006, 170(1): 113-119.
- [34] Wei L, Pang Q Y, Zhang A Q, Guo J, Yan X F. Effects of salt and alkali stresses on photosynthetic characteristics of *Suaeda corniculata* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, 2012, 40(1): 32-35.
- [35] Sun L, Xiao L, Yan P, Chen J X. Studies on the activity and isozyme of superoxide dismutase in chenopodiacea soline species. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 2004, 22(6): 500-503.
- [36] Wang Y Q, He J Z, Zhao X L, Zhang H Y, Deng F, Jia X Y, Liu C. Comparison of salt-tolerance and drought-tolerance of two desert plants (*Karelinia caspica* and *Suaeda turkestanica* Litw.) in Tarim. *Genomics and Applied Biology*, 2009, 28(6): 1128-1134.
- [37] Lu C M, Qiu N W, Wang B S, Zhang J H. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in halophyte *Suaeda salsa*. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(383): 851-860.
- [38] Shi G W, Song J, Gao B, Yang Q, Fan H, Wang B S, Zhao K F. The comparison on seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda Salsa* L. from different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 138-143.
- [39] Wang B S, Lüttge U, Ratajczak R. Specific regulation of SOD isoforms by NaCl and osmotic stress in leaves of the C₃ halophyte *Suaeda salsa* L. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(3): 285-293.
- [40] Liu J Y, Yi Y J, Zhao K F. Effects of salinity on ion contents, betaine level and betaine-aldehyde dehydrogenase activity in seepweed (*Suaeda Salsa*) seedlings. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(8): 622-626.
- [41] Chen M, Qiu N W, Ding S H, Yang H B, Zhang Q F, Wang B S. Effect of NaCl treatment on growth, solutes accumulation of cellular level and whole level of *Suaeda Salsa* L. *Shandong Science*, 2001, 14(2): 21-27.
- [42] Song J, Chen M, Feng G, Jia Y H, Wang B S, Zhang F S. Effect of salinity on growth, ion accumulation and the roles of ions in osmotic adjustment of two populations of *Suaeda salsa*. *Plant and Soil*, 2009, 314(1/2): 133-141.
- [43] Wang B S, Lüttge U, Ratajczak R. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(365): 2355-2365.
- [44] Qiu N W, Chen M, Guo J R, Bao H Y, Ma X L, Wang B S. Coordinate up-regulation of V-H⁺-ATPase and vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter as a response to NaCl treatment in a C₃ halophyte *Suaeda salsa*. *Plant Science*, 2007, 172(6): 1218-1225.
- [45] Chen M, Song J, Wang B S. NaCl increases the activity of the plasma membrane H⁺-ATPase in C₃ halophyte *Suaeda salsa* callus. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(1): 27-36.

- [46] Yang M F, Song J, Wang B S. Organ-specific responses of vacuolar H^+ -ATPase in the shoots and roots of C_3 halophyte *Suaeda salsa* to NaCl. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(3): 308-314.
- [47] Zhang L, Ma X L, Zhang Q, Ma C L, Wang P P, Sun Y F, Zhao Y X, Zhang H. Expressed sequence tags from a NaCl-treated *Suaeda salsa* cDNA library. *Gene*, 2001, 267(2): 193-200.
- [48] Chen G Q, Wang P. Research on Advancement of salt tolerant genes in *Suaeda salsa*. *Biotechnology Bulletin*, 2008, (5): 18-21.
- [49] Wang F, Zhong N Q, Gao P, Wang G L, Wang H Y, Xia G X. SsTypA1, a chloroplast-specific TypA/BipA-type GTPase from the halophytic plant *Suaeda salsa*, plays a role in oxidative stress tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(7): 982-994.
- [50] Han N, Shao Q, Bao H Y, Wang B S. Cloning and characterization of a Ca^{2+}/H^+ antiporter from halophyte *Suaeda salsa* L. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29(2): 449-457.
- [51] Shomer-Ilan A, Beer S, Waisel Y. *Suaeda monoica*, a C_4 plant without typical bundle sheaths. *Plant Physiology*, 1975, 56(5): 676-679.
- [52] Eshel A. Response of *Suaeda aegyptiaca* to KCl, NaCl and Na_2SO_4 treatments. *Physiologia Plantarum*, 1985, 64(3): 308-315.
- [53] Khan M A, Ungar I A, Showalter A M. The effect of salinity on the growth, water status, and ion content of a leaf succulent perennial halophyte, *Suaeda fruticosa* (L.) Forssk. *Journal of Arid Environments*, 2000, 45(1): 73-84.
- [54] Qi C H, Chen M, Song J, Wang B S. Increase in aquaporin activity is involved in leaf succulence of the euhalophyte *Suaeda salsa*, under salinity. *Plant Science*, 2009, 176(2): 200-205.
- [55] Lu X F. Analysis of Salt-tolerance in *Suaeda physophora* seedlings under NaCl solution [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2009.
- [56] Qi C H, Han N, Wang B S. Effect of different salt treatments on succulence of *Suaeda salsa* seedlings. *Chinese Bulletin of Botany*. 2005, 22(2): 175-182.
- [57] Liu Y, Ding T L, Wang B S. Study on the leaf succulence of *Suaeda Salsa* under differently natural saline environments. *Journal of Shandong Normal University (Natural Science)*, 2006, 21(2): 102-104.
- [58] Jennings D H. Halophytes, succulence and sodium in plants-a uinified theory. *New Phytologist*, 1968, 67(4): 899-911.
- [59] Wang J L, Ding T L, Wang B S. Succulent plant and their adaptations to drought and saline environment. *Journal of Shandong Normal University (Natural Science)*, 2005, 20(4): 74-75.
- [60] Waisel Y, Eshel A. Localization of ions in the mesophyll cells of the succulent halophyte *Suaeda monoica* Forssk. by X-ray microanalysis. *Experientia*, 1971, 27(2): 230-232.
- [61] Harvey D M R, Hall J L, Flowers T J, Kent B. Quantitative ion localization within *Suaeda maritima* leaf mesophyll cells. *Planta*, 1981, 151(6): 555-560.
- [62] Hajibagheri M A, Flowers T J. X-ray microanalysis of ion distribution within root cortical cells of the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. *Planta*, 1989, 177(1): 131-134.
- [63] Zhao K F, Fan H, Zhou S, Song J. Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe daigremontiana* under iso-osmotic salt and water stress. *Plant Science*, 2003, 165(4): 837-844.
- [64] Tester M, Davenport R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, 91(5): 503-527.
- [65] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [66] Li P H, Wang Z L, Zhang H, Wang B S. Cloning and expression analysis of the B subunit of V- H^+ -ATPase in leaves of halophyte *Suaeda salsa* under salt stress. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(1): 93-99.
- [67] Moghaieb R E A, Saneoka H, Fujita K. Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. *Plant Science*, 2004, 166(5): 1345-1349.
- [68] Duan D Y, Liu X J, Li C Z, Qiao H L. The effects of nitrogen on the growth and solutes of halophyte *Suaeda salsa* seedlings under the stress of NaCl. *Acta Pratacul Turae Sinica*, 2005, 14(1): 63-68.
- [69] Hall J L, Harvey D M R, Flowers T J. Evidence for the cytoplasmic localization of betaine in leaf cells of *Suaeda maritima*. *Planta*, 1978, 140(1): 59-62.
- [70] Gorham J, Wyn Jones R G. Solute distribution in *Suaeda maritima*. *Planta*, 1983, 157(4): 344-349.
- [71] Khan M A, Ungar I A, Showalter A M, Dewald H D. NaCl-induced accumulation of glycinebetaine in four subtropical halophytes from Pakistan. *Physiologia Plantarum*, 1998, 102(4): 487-492.
- [72] Wu H F, Liu X L, You L P, Zhang L B, Zhou D, Feng J H, Zhao J M, Yu J B. Effects of salinity on metabolic profiles, gene expressions, and antioxidant enzymes in halophyte *Suaeda salsa*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31(3): 332-341.
- [73] Flowers T J, Hall J L. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum.: the influence of the salinity of the culture solution on the content of various organic compounds. *Annals of Botany*, 1978, 42(5): 1057-1063.
- [74] Guan B, Yu J B, Wang X H, Fu Y Q, Kan X Y, Lin Q X, Han G X, Lu Z H. Physiological responses of halophyte *Suaeda salsa* to water table

and salt stresses in coastal wetland of Yellow River Delta. *Clean-Soil, Air, Water*, 2011, 39(12): 1029-1035.

- [75] Mallik S, Nayak M, Sahu B B, Panigrahi A K, Shaw B P. Response of antioxidant enzymes to high NaCl concentration in different salt-tolerant plants. *Biologia Plantarum*, 2011, 55(1): 191-195.
- [76] Hameed A, Hussain T, Gulzar S, Aziz I, Gul B, Khan M A. Salt tolerance of a cash crop halophyte *Suaeda fruticosa*: biochemical responses to salt and exogenous chemical treatments. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(6): 2331-2340.
- [77] Li W, Zhang C Y, Lu Q T, Wen X G, Lu C M. The combined effect of salt stress and heat shock on proteome profiling in *Suaeda salsa*. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(15): 1743-1752.

参考文献:

- [1] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物. 北京: 科学出版社, 1999: 17-91.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第25卷第二分册). 北京: 科学出版社, 1979: 115-135.
- [3] 张学杰, 樊守金, 李法曾. 中国碱蓬资源的开发利用研究状况. *中国野生植物资源*, 2003, 22(2): 1-3.
- [28] 张海燕, 赵可夫. 盐分和水分胁迫对盐地碱蓬幼苗渗透调节效应的研究. *植物学报*, 1998, 40(1): 56-61.
- [32] 李伟强, 刘小京, 赵可夫, 刘海亮. NaCl 胁迫下 3 种盐生植物生长发育及离子在不同器官分布特性研究. *中国生态农业学报*, 2006, 14(2): 49-52.
- [34] 魏磊, 庞秋颖, 张爱琴, 国静, 阎秀峰. 盐碱胁迫对角果碱蓬幼苗光合特性的影响. *东北林业大学学报*, 2012, 40(1): 32-35.
- [35] 孙黎, 肖璐, 阎平, 陈季恂. 藜科 12 种盐生植物 SOD 活性及其同工酶的初步研究. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2004, 22(6): 500-503.
- [36] 王彦芹, 贺江舟, 赵小亮, 张海燕, 邓芳, 贾晓宇, 刘陈. 塔里木盆地荒漠植物花花柴和碱蓬耐盐、耐旱性比较. *基因组学与应用生物学*, 2009, 28(6): 1128-1134.
- [38] 史功伟, 宋杰, 高奔, 杨青, 范海, 王宝山, 赵可夫. 不同生境盐地碱蓬出苗及幼苗抗盐性比较. *生态学报*, 2009, 29(1): 138-143.
- [40] 刘家尧, 衣艳君, 赵可夫. 盐分对碱蓬幼苗离子含量、甜菜碱水平和 BADH 活性的效应. *植物学报*, 1994, 36(8): 622-626.
- [41] 陈敏, 邱念伟, 丁顺华, 杨洪兵, 张秋芳, 王宝山. NaCl 处理对盐地碱蓬整株及细胞水平的生长、溶质积累的影响. *山东科学*, 2001, 14(2): 21-27.
- [48] 陈国强, 王萍. 盐地碱蓬耐盐相关基因克隆研究进展. *生物技术通报*, 2008, (5): 18-21.
- [55] 吕湘芳. 盐分(NaCl)胁迫下囊果碱蓬幼苗耐盐能力变化研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2009.
- [56] 綦翠华, 韩宁, 王宝山. 不同盐处理对盐地碱蓬幼苗肉质化的影响. *植物学通报*, 2005, 22(2): 175-182.
- [57] 刘彧, 丁同楼, 王宝山. 不同自然盐渍生境下盐地碱蓬叶片肉质化研究. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 21(2): 102-104.
- [59] 王家利, 丁同楼, 王宝山. 肉质植物及其对盐渍和干旱环境的适应. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 20(4): 74-75.
- [66] 李平华, 王增兰, 张慧, 王宝山. 盐地碱蓬叶片液泡膜 H⁺-ATPase B 亚基的克隆及盐胁迫下表达分析. *植物学报*, 2004, 46(1): 93-99.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 12 Jun. ,2013(Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Research on the disturbance of frost damage to forests LI Xiufen, ZHU Jiaojun, WANG Qingli, et al (3563)
- Advances in salt-tolerance mechanisms of *Suaeda* plants ZHANG Aiqin, PANG Qiuying, YAN Xiufeng (3575)

Autecology & Fundamentals

- Simulation and prediction of spatial patterns of *Robinia pseudoacacia* flowering dates in eastern China's warm temperate zone
..... XU Lin, CHEN Xiaoqiu, DU Xing (3584)
- Response of leaf functional traits of *Betula ermanii* saplings to the altitudinal Variation
..... HU Qipeng, GUO Zhihua, SUN Lingling, et al (3594)
- Analysis of genetic diversity of chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) natural secondary forest populations and correlation with theirs
habitat ecological factors LI Ming, WANG Shuxiang, GAO Baojia (3602)
- Nitrogen addition affects root growth, phosphorus and nitrogen efficiency of three provenances of *Schima superba* in barren soil
..... ZHANG Rui, WANG Yi, JIN Guoqing, et al (3611)
- Effect of enclosure on soil C mineralization and priming effect in *Stipa grandis* grassland of Inner Mongolia
..... WANG Ruomeng, DONG Kuanhu, HE Nianpeng, et al (3622)
- Effects of slope position on gas exchange characteristics of main tree species for vegetation restoration in dry-hot valley of Jingsha
River DUAN Aiguo, ZHANG Jianguo, HE Caiyun, et al (3630)
- Impacts of biodegradation on desorption of phenol adsorbed on black carbon and soil
..... HUANG Jiexun, MO Jianmin, LI Feili, et al (3639)
- Physiological and biochemical responses to different soil drought stress in three tree species
..... WU Qin, ZHANG Guangcan, PEI Bin, et al (3648)
- The ear-leaf ratio of population is related to yield and water use efficiency in the water-saving cultivation system of winter wheat
..... ZHANG Yongping, ZHANG Yinghua, HUANG Qin, et al (3657)
- Effects of ozone stress on photosynthesis, dry matter production and yield of rice under different seedling quality and plant density ...
..... PENG Bin, LI Panlin, ZHOU Nan, et al (3668)
- Effects of water and nitrogen under root restriction on photosynthetic characters of cotton plants grown with under-mulch drip
irrigation TAO Xianping, LUO Honghai, ZHANG Yali, et al (3676)
- The influence of light and growth stage on oxygen diffusion capacity of *Acorus calamus* roots
..... WANG Wenlin, WANG Guoxiang, WAN Yinjing, et al (3688)
- Isolation, screening and characterization of phytopathogen antagonistic endophytes from wild *Artemisia argyi*
..... XU Yajun, ZHAO Longfei, CHEN Pu, et al (3697)
- Performance of the two host-biotypes of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) on different cucurbitaceous host plants
..... XIAO Yunli, YIN Xiangchu, LIU Tongxian (3706)
- The effects of gender and temperature on the wintering behavior of Chinese merganser
..... ZENG Binbin, SHAO Mingqin, LAI Hongqing, et al (3712)

Population, Community and Ecosystem

- Assessment indicators system of forest ecosystem health based on the disturbance in Wangqing forestry
..... YUAN Fei, ZHANG Xingyao, LIANG Jun (3722)
- Heterogeneity evaluation of forest ecological system spatial structure in Dongting Lake
..... LI Jianjun, LIU Shuai, ZHANG Huiru, et al (3732)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Climate-growth relationships of *Abies faxoniana* from different elevations at Miyaluo, western Sichuan, China
..... XU Ning, WANG Xiaochun, ZHANG Yuandong, et al (3742)

- Spatial-temporal distribution of net primary productivity and its relationship with climate factors in Inner Mongolia from 2001 to 2010 MU Shaojie, LI Jianlong, ZHOU Wei, et al (3752)
- Influences of topographic features on the distribution and evolution of landscape in the coastal wetland of Yancheng
..... HOU Minghang, LIU Hongyu, ZHANG Huabing, et al (3765)
- Vegetation landscape pattern change and characteristics of spatial distribution in south edge of Mu Us Sandy Land
..... ZHOU Shuqin, JING Yaodong, ZHANG Qingfeng, et al (3774)
- Climate change recorded mainly by pollen from baixian lake during the last 5.5kaB. P.
..... DU Rongrong, CHEN Jing'an, ZENG Yan, et al (3783)
- Characteristics of temperature field, humidity field and their eco-environmental effects in spring in the typical valley-city
..... LI Guodong, ZHANG Junhua, WANG Naiang, et al (3792)
- Spatial and temporal variation of surface water vapor over northern and southern regions of Qinling Mountains
..... JIANG Chong, WANG Fei, YU Xiaoyong, et al (3805)
- Spatial variation of landscape eco-risk in open mine area WU Jiansheng, QIAO Na, PENG Jian, et al (3816)
- The comparison of ecological geographica regionlization in China based on Holdridge and CCA analysis
..... KONG Yan, JIANG Hong, ZHANG Xiuying, et al (3825)
- Resource and Industrial Ecology**
- Agricultural eco-efficiency evaluation in China based on SBM model PAN Dan, YING Ruiyao (3837)
- The emergy analysis of large yellow croaker (*Larimichthys crocea*) aquaculture system around Dongji island in Zhoushan
..... SONG Ke, ZHAO Sheng, CAI Huiwen, et al (3846)
- Optimum stripe arrangement for inter-cropping and mixed-cropping of different maize (*Zea mays* L.) genotypes
..... ZHAO Yali, KANG Jie, LIU Tianxue, et al (3855)
- Effects of climate and soil on the carotenoid and cuticular extract content of cured tobacco leaves
..... CHEN Wei, XIONG Jing, CHEN Yi, et al (3865)
- Urban, Rural and Social Ecology**
- Carbon sequestration and oxygen release as well as cooling and humidification efficiency of the main greening tree species of
Sha River, Chengdu ZHANG Yanli, FEI Shimin, LI Zhiyong, et al (3878)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 吴文良

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 12 期 (2013 年 6 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 12 (June, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元