

DOI: 10.5846/stxb201310032406

周瑞莲,王相文,左进城,杨润亚,黄清荣,刘怡.海岸不同生态断带植物根叶抗逆生理变化与其 Na⁺含量的关系.生态学报,2015,35(13):4518-4526.

Zhou R L, Wang X W, Zuo J C, Yang R Y, Huang Q R, Liu Y. The relationship between concentrations of Na⁺ and changes of physiological response to salt in the leaves and roots of plants. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(13): 4518-4526.

海岸不同生态断带植物根叶抗逆生理变化与其 Na⁺含量的关系

周瑞莲*, 王相文, 左进城, 杨润亚, 黄清荣, 刘怡

鲁东大学, 生命科学学院, 烟台 264025

摘要:以烟台海岸生态断带滨麦(*Leymus mollis*)和肾叶打碗花(*Calystegia soldanella*)为材料,在远离高潮线不同位置上取土样和植物材料,通过测定土壤 Na⁺和两植物根叶 Na⁺含量、丙二醛(MDA)含量、抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性和渗透调节物含量,以揭示滨麦和肾叶打碗花根叶中 Na⁺在其适应海岸盐环境中的生理调控机制。结果表明,在高潮线土壤 Na⁺含量最高,滨麦根叶 Na⁺含量较高,两植物根叶中 MDA 和水分含量、抗氧化酶活力均较低,但渗透调节物含量均较高。随远离高潮线土壤 Na⁺含量下降,滨麦根叶 Na⁺含量下降,而肾叶打碗花根中 Na⁺含量上升,其根叶 Na⁺含量较滨麦分别高 637%和 319%。同时两植物根叶 MDA 含量、叶片含水量增加;两植物根中 POD 和 SOD 活力增加;两植物根叶可溶性糖和脯氨酸含量下降。但不同生态断带滨麦叶片平均含水量相对较低,MDA 含量、POD 和 CAT 和 SOD 活力、脯氨酸和可溶性糖含量相对较高。在盐土环境中滨麦通过降低 Na⁺的吸收和提高抗氧化酶活力和有机渗透调节物含量维持氧自由基代谢平衡和水分平衡。而肾叶打碗花是泌盐植物,在不同生态断带其叶片 Na⁺含量、平均含水量相对较高,叶 MDA 含量、POD 和 CAT 活力、脯氨酸和可溶性糖含量均相对较低。泌盐植物的肾叶打碗花依赖根叶中积累的 Na⁺作为无机渗透调节剂维护其离子平衡和水分平衡及正常生长。因此,积累在根叶中的 Na⁺离子既作为无机渗透调节剂维护细胞离子平衡和水分平衡,又引发细胞生理干旱促进有机渗透调节物合成;另外还作为氧自由基诱剂促使活性氧自由基(ROS)积累,通过积累的 ROS 激活抗氧化保护酶系统抑制膜脂过氧化、维护氧自由基代谢平衡。海岸沙地土壤中高浓度 Na⁺是海滨滨麦和肾叶打碗花能长期在盐土环境中生存的依靠元素,其对植物的生理调控作用可能是滨麦和肾叶打碗花适应盐土生存的重要生理适应机理。

关键词:海岸,耐盐植物;抗氧化酶;渗透调节物;土壤和植物 Na⁺含量

The relationship between concentrations of Na⁺ and changes of physiological response to salt in the leaves and roots of plants

ZHOU Ruilian*, WANG Xiangwen, ZUO Jincheng, YANG Runya, HUANG Qingrong, LIU Yi

School of Life Science, Ludong University, Yantai 264025, China

Abstract: The dominant species of the halophytes *Leymus mollis* (dune grass) and *Calystegia soldanella* (beach bindweed) grown in the coastal dunes of the coast of Yantai, China were chosen as materials for this study. Soil and plant materials were sampled from the high tide line, and 10, 20, 30, 40, and 50 metres off the high tide line of the coast. Na⁺ concentrations, activities of the antioxidant enzymes superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT), and malondialdehyde (MDA), proline, soluble protein, and sugar contents in the roots and leaves of *L. mollis* and *C. soldanella* were determined to understand the role that Na⁺ accumulation in the roots and leaves played in the

基金项目:国家 973 课题(2009CB421303);烟台市科技局资助(2013-2H351)

收稿日期:2013-10-03; 修订日期:2015-02-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhourl726@163.com

physiological adaption to saline environments. Na⁺ concentration in the soil was highest at high tide line, and declined with distance, with the sharpest decrease between the high tide line and 20 m further inland. *L. mollis* and *C. soldanella* both grew between 10 m and 20 m off the high tide line and further inland. At distances close to the high tide line, the roots and leaves of *L. mollis* had higher Na⁺ concentrations than did those of *C. soldanella*; both species had low contents of MDA and water and lower activities of antioxidant enzymes but higher concentrations of the osmoregulatory substances in leaves and roots. Farther from the high tide line, Na⁺ concentration also increased in the roots of *C. soldanella*; at 50 m, Na⁺ was 637% higher in roots and 319% higher in leaves than in those tissues in *L. mollis*. Far away from the high tide line, the contents of water and MDA increased in the leaves and roots of both plants; the activities of POD and SOD increased in the roots; and the contents of soluble sugar and proline decreased in the roots of both plants. However, at different distances from high tide, *L. mollis* had lower average water content, higher contents of MDA, proline, and soluble sugar, and higher POD, CAT, and SOD activity. At the saline seashore soil, *L. mollis* maintained free radical metabolic balance and water balance by controlling Na⁺ uptake and increasing the activity of antioxidant enzymes and the content of organic osmoregulatory substances. However, *C. soldanella* is a salt-secreting halophyte with higher Na⁺ and average water content in its leaves and roots, lower MDA content, activities of POD and CAT, and lower contents of proline and soluble sugar on different locations away from high tide, which indicated that the Na⁺ accumulated in the leaves and roots of *C. soldanella* played a very important role in maintaining ion balance. Na⁺ accumulated in the roots and leaves of *L. mollis* and *C. soldanella* can induce the accumulation of oxygen free radicals to activate the antioxidant enzyme system which in turn would inhibit lipid peroxidation to maintain the balance of oxygen free radical metabolism. Na⁺ accumulated in the roots and leaves of two plants not only can be an inorganic osmotic adjustment substance to maintain cellular water balance, but plants also can increase organic osmotic adjustment substances such as proline and soluble sugars to maintain water balance. Results imply that Na⁺ in the leaves and roots of both plants plays a very important role in physiological regulation of the balance of oxygen free radical metabolism and water balance, allowing these two plants to survive seashore saline conditions.

Key Words: coast; halophyte; antioxidant enzyme; osmotic adjustment; concentrations of Na⁺ in plants and soil

海岸沙地生长的滨麦 (*Leymus mollis*) 抗盐、抗旱^[1]、耐瘠薄、耐沙埋^[2]、抗盐雾 (salt spray)^[2], 是海岸沙地优势植物^[3]。由于滨麦是小麦野生近缘种, 又携带着抗盐基因, 被认为是小麦抗逆育种最好的种质资源^[3-4]。分布于海岸沙地或海岸岩石缝, 耐旱、耐盐碱、耐贫瘠的肾叶打碗花 (*Calystegia soldanella*), 是海岸另一沙地优势植物^[5]。但目前尚不清楚滨麦和肾叶打碗花耐盐耐旱等生理调控机理^[4, 6]。揭示它们耐盐耐旱生理调控机理, 将有助于促进其耐盐耐旱基因的开发利用、作物抗逆性的改良和耐盐耐旱植物的筛选^[7]。

目前关于盐胁迫对植物生长的抑制机制和植物对盐胁迫适应机理有了较为深刻的认识。研究发现, 盐胁迫主要通过离子胁迫和渗透胁迫作用伤害植物^[8-10]。离子胁迫是植物被迫吸收盐离子并过量积累体内引起的单盐毒害。渗透胁迫是土壤中过量可溶性盐降低了土壤渗透势, 使根系吸水困难, 导致植物生理干旱^[8-9]。盐胁迫引起的单盐毒害和生理干旱均使植物体内活性氧 (ROS) 积累^[11-13]。而细胞内积累的 ROS 可破坏活性氧代谢平衡, 引起细胞膜脂过氧化, 使细胞膜结构和蛋白质核酸受损, 导致细胞生理代谢紊乱并死亡^[14-15]。同时研究还发现在盐和干旱胁迫时植物体内可提高抗氧化酶活力快速清除 ROS^[16-18], 还能快速积累可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物维护细胞水分平衡^[19-20]。研究发现, 盐处理过程中, 植物吸收的 Na⁺ 离子可促进细胞中玉米黄质和甜菜碱含量的增加, 并直接参与细胞内渗透调节而与植物抗盐性有关^[21-22]。随海水浓度增加, 菊芋幼苗的抗氧化酶活性呈上升趋势, 脯氨酸和可溶性糖含量显著增加^[23]。

但是, 目前关于盐胁迫下植物抗盐性的研究大多是在人工模拟条件下进行, 研究对象大多为耐盐力弱^[14, 16-17]或耐盐的作物和牧草^[24-25]; 盐胁迫多是对经盆栽或水培培养的幼苗进行短期不同盐浓度处理。这种人工短时间盐处理所得结果, 难以解释长期在盐渍化土壤生活的植物盐适应生理生化机理。海岸沙地因长

期受海水的侵蚀而形成沙质盐土,严酷的盐渍和干旱生态环境限制着海岸沿海植物生长,造成植被稀少和植物种质资源严重短缺。在这种严酷的环境下也孕育着耐盐耐旱的沙生植物,如肾叶打碗花和滨麦,它们高抗盐耐旱能力使它们能够在海岸高潮线附近生存并形成单一群落^[3,5]。目前尚不清楚,它们长期适应高盐环境,摆脱离子毒害和渗透胁迫的生理调控对策、茎叶中 Na^+ 在其盐适应中的生理调节作用、以及它们防止细胞脱水维护细胞水分平衡、防止细胞膜脂过氧化维护氧自由基代谢平衡的生理防御策略。

本文在烟台海岸生态断带区域明显的地段上,选取肾叶打碗花和滨麦为研究材料。将海岸高潮线定为 0 点,在远离高潮线 10、20、30、40、50m 处设 5 个取样点。通过对不同生态断带各样点土壤 Na^+ 含量,滨麦 (*Leymus mollis*) 和肾叶打碗花 (*Calystegia soldanella*) 根叶 Na^+ 含量、抗氧化酶活性和渗透调节物含量的测定,分析不同生态断带沙质盐土 Na^+ 含量变化和滨麦和肾叶打碗花根叶中 Na^+ 含量关系,以及根叶 Na^+ 含量变化与抗氧化酶活性及渗透调节物含量变化的关系,揭示植物抗氧化酶、渗透调节物在其盐适应中的生理调控机制和海岸沙生植物长期适应沙质盐土的生存机制,为海岸抗盐植物开发利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

试验于 2012 年 7—9 月在烟台市西泊子海岸沙地进行。烟台市地处山东半岛中部,位于东经 $119^{\circ}34'$ — $121^{\circ}57'$,北纬 $36^{\circ}16'$ — $38^{\circ}23'$ 。该地区属于温带季风气候,年平均降水量为 651.9 mm,主要集中在 7—8 月,占年降雨量的 49%;年平均气温 11.8°C ,最热月为 8 月 (24.6°C),历年极端最高气温 38.4°C ,土壤 pH 值为 4.22—6.79。西泊子海岸沙地土壤多为风沙土。年平均风速内陆地区 3—4 m/s,沿海地区 4—6 m/s。西泊子研究区天然群落主要有筛草 (*Carex kobomugi*)、砂引草 (*Messerschmidia sibirica* Linn)、肾叶打碗花 (*Calystegia soldanella* (L.) R. Br) 和滨麦 (*Leymus mollis* (Trin.) Hara) 等。

1.2 试验材料

本研究以长期生活在烟台海岸沙地的滨麦和肾叶打碗花为试验材料。在西泊子海岸选择植物生长健壮、无动物侵袭、无污染物侵染、无人干扰的地段为试验地,并做标记。在该地段将海岸高潮线定位 0 m,在远离高潮线 10、20、30、40、50 m 处设为植物和土壤样品的采集点,在各采集点用土钻法收取不同土层土壤样品用于土壤 Na^+ 含量的测定。同时在各采集点挖取健壮的滨麦和肾叶打碗花,一部分植株立刻将叶片包裹用液氮固定,然后将同株根上沙子清洗后立刻包裹用液氮固定,带回实验室放置在超低温冰箱中,用于抗氧化酶活性和渗透调节物含量的测定。另一部分植株则将地上叶片和地下部分根剪开,带回实验室,称鲜重后在 70°C 下烘干、磨碎、过筛,用于叶片和根含水量和 Na^+ 含量测定。

1.3 试验方法

1.3.1 土壤、植物叶片和根中 Na^+ 浓度的测定

参照王宝山方法^[26]提取叶片和根中 Na^+ 离子;使用水提法提取土壤中 Na^+ 离子;使用原子吸收分光光度计 (GBC-932 型,澳大利亚产) 测定土壤、植物根叶中 Na^+ 含量。

1.3.2 酶液提取

酶液提取是在 4°C 条件下进行的,准确称取 1g 液氮固定的叶片或根于预冷研钵中,加入酶提取液 (pH 值 = 7.8 磷酸缓冲液),冰浴上研磨成匀浆,在 15000 r/min 4°C 条件下离心 15 min,上清液用于抗氧化酶活性和脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白质和 MDA 含量的测定。

1.3.3 抗氧化酶活性的测定

采用愈创木酚法^[27]测定 POD 活性;采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法^[28]测定 SOD 活性;采用过氧化氢-碘量法^[29]测定 CAT 活性。

1.3.4 渗透调节物含量的测定

采用茚三酮比色法^[27]测定游离脯氨酸含量;采用蒽酮法^[27]测可溶性糖含量。

1.3.5 丙二醛(MDA)含量和茎叶含水量的测定

采用硫代巴比妥酸法^[27]测定 MDA 含量;采用称重法测定叶片含水量。

1.4 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值±标准差(mean±SD),用 SPSS 11.5 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 海岸不同生态断带土壤、植物叶片和根 Na⁺含量比较

土壤 Na⁺含量在高潮线最高,随远离高潮线而下降,在 20m 处降到最低。土壤 Na⁺含量在 0—20 m 差异显著($P < 0.05$),20—50 m 差异不显著(图 1)。滨麦和肾叶打碗花分别在距高潮线 10 m 和 20 m 处开始生长。滨麦根叶 Na⁺含量在 10 m 处最高,随远离高潮线而降低,在 10—20 m 降幅最大(根 85%,叶 71%),20—50 m 平缓下降(根 15.7%,叶 28.1%)(图 1)。与滨麦相比,随远离高潮线肾叶打碗花根中 Na⁺含量呈上升趋势,在 50 m 处到达最高,较 20 m 处增加了 96%,叶中 Na⁺缓慢下降。但肾叶打碗花根叶富集的 Na⁺含量远比滨麦高,例如,在 20 m 处,前者叶片和根 Na⁺含量较后者高 60%和 178%,在 50 m 处,分别高 319%和 637%。结果表明,滨麦根叶 Na⁺含量与土壤 Na⁺含量呈正相关,肾叶打碗花对土壤 Na⁺具有较强选择积累能力。

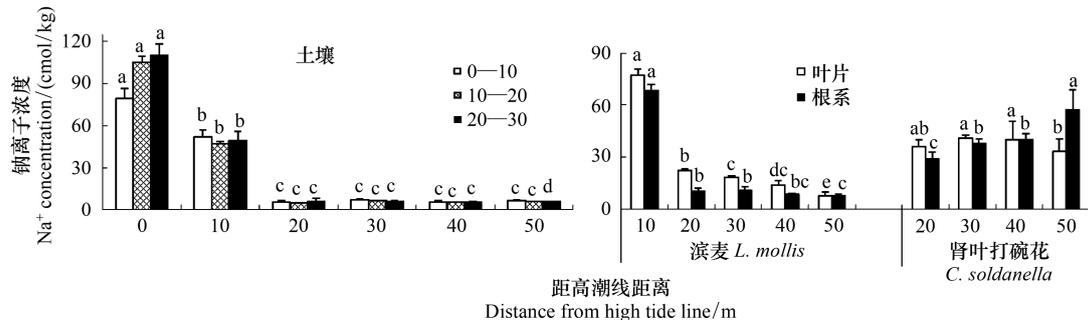


图 1 海岸不同生态断带土壤、滨麦和肾叶打碗花叶片和根系中 Na⁺含量变化

Fig.1 Changes in Na⁺ contents in the soil and the leaves and roots of *L. mollis* and *C. soldanella* taken from different location away from high tide line

2.2 海岸不同生态断带滨麦和肾叶打碗花根叶 MDA 和水分含量变化

MDA 是膜脂氧化的主要产物之一。结果表明,滨麦(10 m)和肾叶打碗花(20 m)根叶 MDA 含量在近高潮线较低,随远离高潮线而增加,在 50 m 处到达最高。在 50 m 处根叶 MDA 含量分别较近高潮线处增加了 40%和 375% (滨麦)、92%和 108% (肾叶打碗花)(图 2)。同时,叶片细胞膜脂过氧化程度高于根系,尤其是滨麦在 10、30、50 m 处叶片 MDA 含量分别较根高 530%、220%和 84%,且叶片和根系 MDA 含量的差异随着远

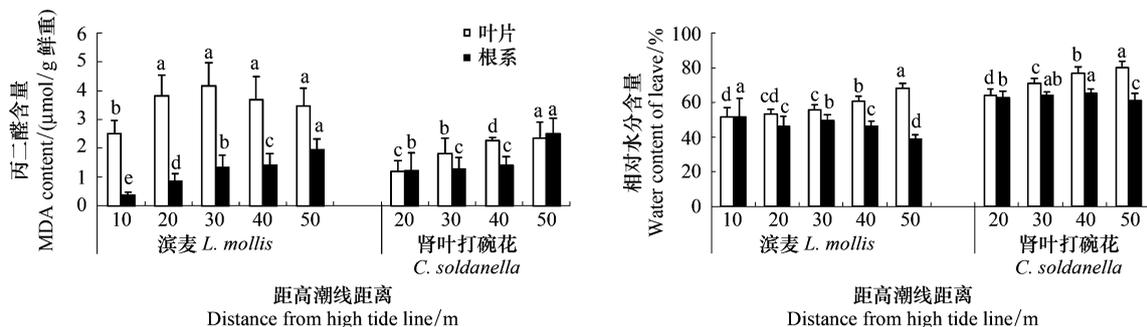


图 2 海岸不同生态断带滨麦和肾叶打碗花叶片和根中丙二醛和含水量变化

Fig.2 Changes in MDA content and water content in the leaves and roots of *L. mollis* and *C. soldanella* grown in different location away from high tide line

离高潮线而逐渐减小。另外,同一生态断带位点,滨麦叶片 MDA 总量高于肾叶打碗花,例如在 30 m 和 50 m 处,滨麦叶片 MDA 含量比肾叶打碗花分别高 133%、52%。沙质盐土环境下,滨麦根叶细胞膜脂过氧化程度与其 Na^+ 含量呈负相关,肾叶打碗花根叶细胞膜脂过氧化程度与其 Na^+ 含量呈正相关。

海岸不同生态断带两植物根叶含水量变化不同(图 2)。随远离高潮线滨麦和肾叶打碗花叶片含水量缓慢增加,在 20—50 m 叶含水量分别增加 28% 和 25%;而两植物根含水量却缓慢下降,但肾叶打碗花根叶含水量均比滨麦的高。两植物叶维护较高的含水量在其适应海岸沙质盐土环境起重要作用。

2.3 海岸不同生态断带优势种植物根叶抗氧化酶活力变化

两植物根中 POD 活力在近高潮线处较低,随着远离高潮线而增强,在 50 m 处达到最高(图 3)。从 20—50 m 滨麦和肾叶打碗花根中 POD 活力分别增加了 95% 和 550%。与根相比,不同生态断带两植物叶片 POD 活力变化不明显,但不同生态断带上滨麦根叶 POD 活力较肾叶打碗花的高。滨麦叶片和根 POD 平均活力比肾叶打碗花高 450% 和 27%。

随远离高潮线滨麦根 CAT 活力呈上升趋势,在 50 m 处达到最高,并与近高潮线差异显著($P < 0.05$),其叶 CAT 活力在 30 m 处最高,然后下降(图 3)。但不同生态断带滨麦叶 CAT 平均活力极高是根的 9.3 倍。不同生态断带肾叶打碗花根和叶 CAT 活力差异均不显著,且活力很低,尤其叶片 CAT 活力明显较滨麦低,滨麦叶 CAT 活力较肾叶打碗花高 5.2 倍。结果表明,不仅两植物叶 CAT 对沙质盐土响应不同,而且滨麦根叶 CAT 的响应也不同。

滨麦和肾叶打碗花根中 SOD 活力均在近高潮线处最低,随远离高潮线升高,在 50 m 处最高,不同生态断带上根 SOD 活力差异显著($P < 0.05$)(图 3)。与根相反,两植物叶片 SOD 活力在近高潮线处最高,随远离高潮线而下降,在 50 m 处最低,不同生态断带上叶 SOD 活力差异显著($P < 0.05$)。但各生态断带上两植物叶中 SOD 活力均高于根部。例如,在 20 m、40 m 处,滨麦和肾叶打碗花叶 SOD 活力分别较根高 200% 和 200%, 98% 和 49%。两植物根叶 SOD 对沙质盐土的响应趋势相同。

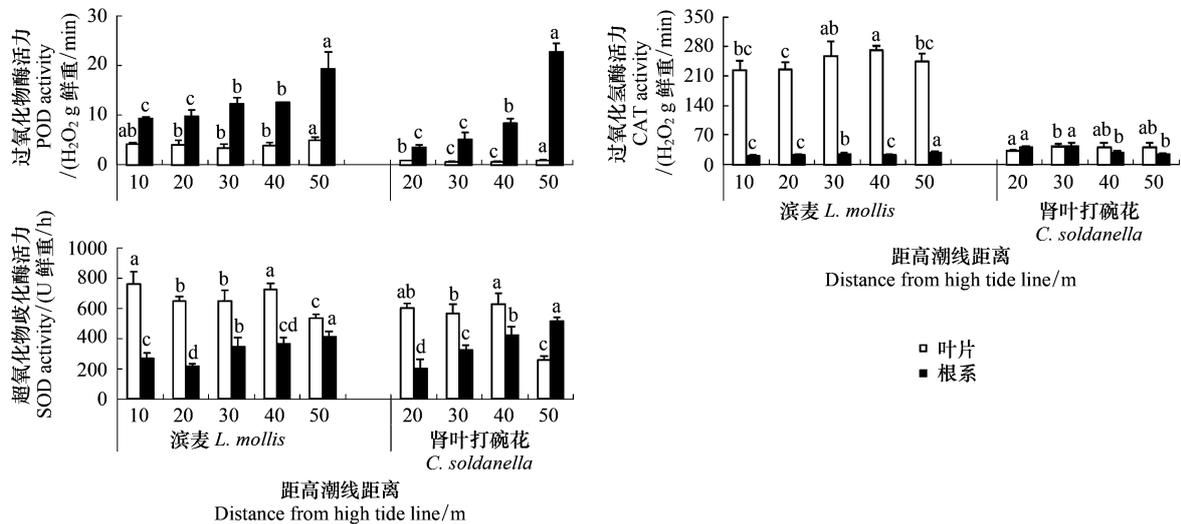


图 3 海岸不同生态断带滨麦和肾叶打碗花叶片和根中 POD、CAT 和 SOD 活力变化

Fig. 3 Changes in the activities of POD, CAT, SOD in the leaves and roots of *L. mollis* and *C. soldanella* grown in different location away from high tide line

2.4 不同生态断带优势种植物根叶渗透调节物含量的变化

在海岸不同生态断带上,两植物根中可溶性蛋白质含量变化较小,且含量低(图 4)。滨麦叶片可溶性蛋白质含量除了在近高潮线处较高外,在 20—50 m 的变化趋势和肾叶打碗花的相同,即随着远离高潮线叶片可溶性蛋白质上升,在 40 m 达到最大,然后在 50 m 又下降,不同生态断带上叶片可溶性蛋白质含量差异显著

($P < 0.05$), 但两植物叶片可溶性蛋白质含量均高于根系。如, 不同生态断带滨麦叶可溶性蛋白质平均含量较根高 500%, 肾叶打碗花叶较根高 60%。而且各生态断带位点上, 滨麦叶可溶性蛋白质含量较肾叶打碗花高, 相反, 肾叶打碗花根中可溶性蛋白质含量却较滨麦高。

不同生态断带上两种植物根叶脯氨酸含量变化趋势不同(图 4)。滨麦根叶脯氨酸含量在近高潮线最高, 随远离高潮线而降低, 在 40 m 处达到最低(总降幅为叶 45%, 根 70%), 在 50 m 处又升高, 在生态断带上根间和叶间脯氨酸含量差异显著($P < 0.05$)。随远离高潮线, 肾叶打碗花叶片脯氨酸含量略呈上升, 而根为下降趋势, 但两植物根叶间脯氨酸含量差异不显著。

不同生态断带上两种植物根叶可溶性糖含量变化趋势相同, 即在近高潮线处最高, 随远离高潮线而下降, 在 50 m 处最低(图 4)。但两植物根叶可溶性糖含量下降幅度不同。在 10—50 m, 滨麦叶片可溶性糖下降了 75%, 根降低了 66%; 在 20—50 m, 肾叶打碗花叶可溶性糖降低了 15%, 根降低了 19%。较明显的是, 不同生态断带各位点上两植物根中可溶性糖含量高于叶的, 其中肾叶打碗花根平均可溶性糖含量较叶片高 160%, 滨麦高 28%。结果显示, 根部是两植物可溶性糖储存的主要器官。

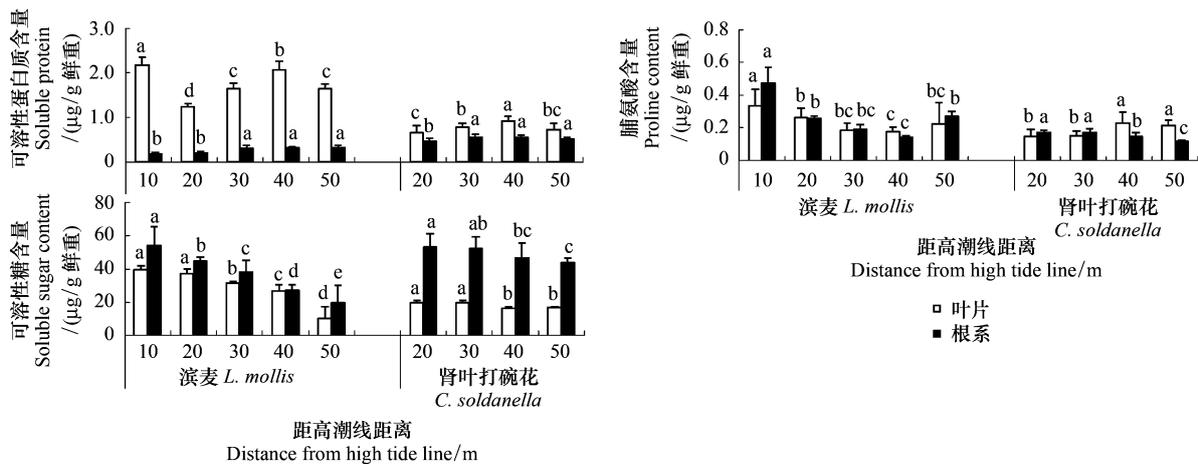


图 4 海岸不同生态断带滨麦和肾叶打碗花叶片和根中可溶性蛋白质、脯氨酸和可溶性糖含量变化

Fig.4 Changes in the contents of soluble protein, proline, and soluble sugar in the leaves and roots of *L. mollis* and *C. soldanella* grown in different location away from high tide line

3 讨论与结论

研究表明, Na⁺ 离子是引起大多数植物离子毒害的主要因子, 控制细胞 Na⁺ 浓度是提高植物耐盐性的关键^[30]。结果表明, 两耐盐的海岸植物在近高潮线土壤 Na⁺ 含量较高时(图 1), 被动吸收并积累较多 Na⁺ 离子(图 1), 但其根叶中 MDA 含量却相对较低(图 2)。根叶中 Na⁺ 含量与其膜脂过氧化程度呈负相关。有研究发现, 在正常和胁迫条件下抗逆性强的野生甜菜均较栽培甜菜具有较低的 MDA^[14]。耐盐的无芒虎尾草(*Rhodes grass*)体内 MDA 含量明显低于敏盐品种^[31]。逆境条件下, 细胞 MDA 含量与植物存活和抗逆性成负相关^[31]。研究表明, 在高浓度 Na⁺ 情况下, 根叶维持较低的膜脂过氧化水平是滨麦和肾叶打碗花适应海岸盐土生存的关键。在近高潮线两植物根叶 Na⁺ 含量较高时(图 1), 其 SOD 和 CAT 活力也较高(图 3)。而且叶中较高的 Na⁺ 含量伴随着较高 MDA 含量和 SOD 和 CAT 活力; 而根部较低的 Na⁺ 含量伴随着较低的 MDA 含量和 SOD 和 CAT 活力。根叶中 Na⁺ 含量与 SOD 和 CAT 活力呈正相关。由于盐胁迫诱导植物体内活性氧(ROS) 积累^[11-13]。在近高潮线根叶细胞中大量积累的 Na⁺ 诱发 ROS 积累导致氧自由基代谢失衡^[11]。同时积累的 ROS 能激活抗氧化酶保护系统抑制 ROS 积累、降低膜脂过氧化作用、维护氧自由基代谢平衡^[32]。可见, 在近高潮线根叶细胞中积累的 Na⁺ 既是导致氧自由基积累的诱发剂, 又是抗氧化保护系统启动的间接诱导剂。通过根叶中积累的 Na⁺ 激活抗氧化酶系统抑制氧自由基积累、维护较低的膜脂过氧化作用和细胞氧自由基代谢平衡

可能是滨麦和肾叶打碗花在近高潮线高浓度 Na^+ 环境下生存的关键。

另外,随远离高潮线,土壤 Na^+ 含量下降,滨麦根叶 Na^+ 离子含量降低而肾叶打碗花根叶 Na^+ 离子含量增加;同时两种植物根叶 MDA 含量呈上升趋势、叶片 CAT(滨麦)活力增加、根中 SOD 和 POD 活力增加。研究表明:(1)随远离高潮线,两种植物根叶中 Na^+ 含量与膜脂过氧化程度和抗氧化酶活力呈负相关,而膜脂过氧化程度加强和抗氧化酶活力增高呈正相关。这表明,在细胞 Na^+ 含量较低时,ROS 积累是引起膜脂过氧化加剧和抗氧化酶活力增高的诱因。由于 ROS 是植物光合呼吸代谢过程产生的副产品,随着土壤 Na^+ 含量降低两植物生长加快、光合和呼吸强度加大导致细胞中 ROS 积累。可见,此时引发根叶细胞膜脂过氧化作用的 ROS 来自植物光合和呼吸代谢,不是 Na^+ 离子。在光辐射下,叶片光合和呼吸强度较高产生的 ROS 较多可能是导致叶片 MDA 含量和抗氧化酶活力高于根部的主要原因。(2)在整个生态断带,两植物根部 POD 活力高于叶片,而其 SOD 和 CAT 活力低于叶片。这表明参与和维护根氧自由基代谢平衡的抗氧化酶种类和叶的不同。Sairam^[17-18] 研究发现,抗逆性强的小麦品种中,一个品种抗坏血酸含量和抗坏血酸过氧化物酶活力高,而另一个品种则 SOD 和 CAT 活力较高,抗坏血酸过氧化物酶活力较低。咖啡幼苗根在冷胁迫下,APX 和 CAT 并没有改变,但 POD 活力大幅度增加。Cavalcanti^[32] 指出,不同植物的抗逆性所需的抗氧化酶不同。对滨麦和肾脏打碗花而言, SOD 和 POD 是根的主要氧自由基清除酶, SOD 和 CAT 是叶片氧自由基清除酶。根和叶片功能、代谢不同可能是参与清除氧自由基的抗氧化酶不同的原因。(3)在远离高潮线土壤 Na^+ 含量下降情况下,两植物对土壤 Na^+ 吸收表现不同,这可能与物种种类不同有关。有研究发现,双子叶植物(肾叶打碗花)通过保持低的 K^+/Na^+ 比来提高其抗盐性,而单子叶植物(滨麦)通过降低 Na^+ 吸收,保持较高的 K^+/Na^+ 比提高其抗盐性^[33-34]。可见,根叶中 Na^+ 含量即与土壤 Na^+ 含量相关,又与植物种类特性相关,土壤 Na^+ 含量下降是滨麦根叶 Na^+ 下降的根本原因,肾叶打碗花特殊的泌盐结构^[35] 以及生长对 Na^+ 的依赖性^[36],可能是其逆土壤 Na^+ 浓度主动选择吸收而富集的原因。

研究表明,盐生植物对盐渍生境 Na^+ 有依赖性和适应性^[36],并认为 Na^+ 是盐生植物重要的渗透调节离子^[33]。本文结果显示,在近高潮线处,两植物根叶中较高的 Na^+ 含量不仅与土壤高 Na^+ 含量成正相关,而且与其根叶中可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白含量成正相关。这表明,在近高潮线土壤 Na^+ 含量高时,两植物能被胁迫从土壤中吸收并积累 Na^+ 。积累在根叶中的 Na^+ 可直接作为无机渗透调节剂在维护细胞离子平衡、增加细胞渗透势和细胞保水力上起渗透调节作用^[36-37]。同时过量的 Na^+ 可引起细胞生理干旱而间接促进有机渗透调节物合成和积累。这些有机渗透调节物可保护根叶细胞结构、维护细胞水分和细胞膜的完整性。可见,根叶细胞中高浓度 Na^+ 通过其渗透调节作用和促使有机渗透调节物合成在维护根叶细胞离子平衡、细胞完整性上起重要作用。这可能是滨麦和肾叶打碗花能在近高潮线高浓度 Na^+ 状况下生存的重要生理调控策略。另外,两植物根和叶可溶性糖和蛋白质、脯氨酸含量差异明显,这可能与两植物为多年生草本植物有关。由于多年生草本植物根是其越冬再生的器官,地上部将合成的部分有机渗透调节物输送到根部存储作为能量供根呼吸代谢消耗和越冬。

随着远离高潮线,土壤 Na^+ 含量减少(图 1),两植物叶含水量呈上升趋势,根略呈下降趋势(图 2), Na^+ 含量较高的叶片同样水分含量也较高(肾叶打碗花)。研究表明,植物 Na^+ 含量与其叶水分含量相关。随远离高潮线土壤 Na^+ 含量下降,引起土壤水势增加而使根吸水效率增大,这可能是叶含水量增加的一个原因。另外,土壤中 Na^+ 在经由根随水进入植物体后输送到叶片,再经蒸腾作用后滞留在叶片中使叶 Na^+ 含量增高,积累在叶中的 Na^+ 增加了细胞渗透势使细胞保水力增加可能是叶含水量较高的另一原因。可见,根叶中积累的 Na^+ 在提高根吸收力、叶细胞渗透势、维护根叶水分平衡和正常生理代谢起重要作用。盐生植物以无机离子为主要渗透调节剂^[38],因此,根叶中 Na^+ 作为渗透调节剂直接参与渗透调节作用维护细胞水分平衡。另外,随远离高潮线,两植物叶含水量增加,叶脯氨酸和可溶性糖含量下降;与叶相比,根中较低的含水量伴随着较高的脯氨酸和可溶性糖含量(图 4)。这表明,根叶细胞中水分状况与有机渗透调节物多少有关。远离高潮线两植物叶片水分状况良好时,植物生长加速,并将更多光合产物用于生长,从而限制了有机渗透调节物的合成使叶

脯氨酸和可溶性糖含量较低。同时也限制了可溶性糖向根中输入,这可能是导致两植物根中有机渗透调节含量减少的原因。另一方面,在细胞缺水时,根则促使有机渗透调节物合成导致其脯氨酸和可溶性糖含量增加。可见,缺水是有机渗透调节物合成的诱因。根叶中 Na⁺通过调节细胞内水分状况而控制着有机渗透调节物的合成。在近高潮线处,被动积累在根叶中的大量无机渗透调节物(Na⁺)可维护根叶细胞离子平衡,并促使有机渗透调节物合成以维护细胞水分平衡和细胞结构的稳定。随着远离高潮线,土壤 Na⁺含量降低,植物通过主动吸收 Na⁺维护离子平衡、增大根系吸水效力、提高叶片含水量、加速生长。这种随土壤盐度和干旱度变化,植物调节根叶中有机渗透调节物和无机渗透物含量和比例可能是海岸滨麦和肾叶打碗花适应沙质盐土环境、调节生存与生长矛盾的生存策略。

研究表明,同为耐盐植物的滨麦和肾叶打碗花对沙质盐土 Na⁺的响应不同。在不同生态断带上,随远离高潮线土壤 Na⁺含量下降(图 1),滨麦根叶 Na⁺含量而趋于降低(图 1);而肾叶打碗花根中 Na⁺含量反而趋于增加,并且根叶中 Na⁺绝对含量很高,其根叶 Na⁺平均含量较滨麦高 43%和 92%。不同生态断带滨麦通过降低根对土壤 Na⁺吸收维护细胞低浓度 Na⁺,而伴随的是叶片平均含水量相对较低,MDA 含量、POD 和 CAT 和 SOD 活力、脯氨酸和可溶性糖含量均较高。在盐土环境中滨麦通过降低 Na⁺的吸收和通过提高抗氧化酶活力和有机渗透调节物含量维持氧自由基代谢平衡和水分平衡并维护其正常生长的。而不同生态断带上的肾叶打碗花能主动从土壤中选择吸收积累 Na⁺使细胞 Na⁺含量较高,伴随着的是叶片平均含水量较高,叶片平均 MDA 含量、POD 和 CAT 活力、脯氨酸和可溶性糖含量均较低。有研究报道,肾叶打碗花叶肉中栅栏组织发达、叶表皮细胞内有泌盐结构,是典型的泌盐植物^[31]。其叶泌盐结构是长期适应盐环境而形成,这种盐适应方式可能需要其吸收足够的 Na⁺以维护其泌盐功能,导致肾叶打碗花主动从土壤中选择吸收并积累较多的 Na⁺。叶中积累的 Na⁺一部分通过盐腺排除以维护泌盐功能和降低细胞 Na⁺含量,另一部分用于维护根叶离子平衡、提高细胞吸水力和持水力、增加其含水量、降低生理干旱。在盐土环境中肾叶打碗花依赖积累在根叶中的 Na⁺作为渗透调节剂维持细胞水分平衡和正常生长。尽管两植物耐盐生理调控机理不同,但通过不同方式降低和维护细胞中一定量的 Na⁺,通过无机(Na⁺)或有机渗透调节物维护细胞水分平衡,通过抗氧化酶抑制膜脂过氧化可能是它们耐盐的共同策略。

综上所述,在近高潮线土壤盐度高时,滨麦和肾叶打碗花被动从土壤中吸收 Na⁺。根叶中积累的 Na⁺既可作为无机渗透调节剂直接参与渗透调节作用维护细胞离子平衡,又可促进有机渗透调节物合成和积累维护细胞水分平衡,还是氧自由基的诱发剂,间接激活抗氧化保护酶系统抑制膜脂过氧化、维护氧自由基代谢平衡。随远离高潮线土壤盐度下降,两耐盐植物对沙质盐土 Na⁺的响应不同,滨麦根叶 Na⁺含量而趋于降低,而肾叶打碗花根中 Na⁺含量趋于增加,并且根叶中 Na⁺绝对含量很高。在盐土环境中滨麦主要通过降低 Na⁺吸收和通过提高抗氧化酶活力和有机渗透调节物含量维持氧自由基代谢平衡和水分平衡并维护其正常生长的。而肾叶打碗花是典型的泌盐植物,在盐土环境中肾叶打碗花依赖积累在根叶中的 Na⁺作为渗透调节剂维持细胞水分平衡和正常生长。尽管两植物耐盐生理调控机理不同,但通过不同方式降低和维护细胞中一定量的 Na⁺,通过无机(Na⁺)或有机渗透调节物维护细胞水分平衡,通过抗氧化酶抑制膜脂过氧化可能是它们耐盐的共同策略。因此海岸沙地环境中高浓度 Na⁺既是许多植物无法生存的限制条件,又是海滨滨麦和肾叶打碗花能长期在盐土环境中生存的依靠元素,其在两植物中的生理调控作用可能是其适应盐土的重要生理机理。

参考文献 (References):

- [1] McGuire P E, Dvorak J. High salt-tolerance potential in wheatgrasses. *Crop Science*, 1981, 21(5): 702-705.
- [2] Gagné J M, Houle G. Factors responsible for *Honckenyaeploides* (*Caryophyllaceae*) and *Leymus mollis* (*Poaceae*) spatial segregating on subarctic coastal dunes. *American Journal of Botany*. 2002, 89(3): 479-485.
- [3] Kishii M, Wang R R, Tsujimoto H. Characteristics and behaviour of the chromosomes of *Leymus mollis* and *L. racemosus* (*Triticeae*, *Poaceae*) during mitosis and meiosis. *Chromosome Research*, 2003, 11(8): 741-748.
- [4] Eltayeb Habor M E, Eltayeb A E, Oka M, Tsujimoto H, Tanaka K. Cloning of allene oxide cyclase gene from *Leymus mollis* and analysis of its expression in wheat-Leymus chromosome addition lines. *Breed Science*, 2013, 63(1): 68-76.

- [5] 邓琳. 黄河三角洲优势盐生饲用植物-风花菜及肾叶打碗花. 安徽农业科学, 2008, 36(16): 6835-6856.
- [6] Hara M, Kumagai K, Kuboi T. Characterization and expression of a water stress responsive gene from a seashore plant. *Calystegia soldanella*. Plant Biotechnology, 2002, 19(4): 277-281.
- [7] Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(11): 1189-1202.
- [8] 杨晓慧, 蒋卫杰, 魏珉, 余宏军. 植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2006, 37(2): 302-305.
- [9] Mudgal V, Madaan N, Muagal A. Biochemical mechanisms of salt tolerance in plants: a review. International Journal of Botany, 2010, 6(2): 136-143.
- [10] Alscher R G, Erturk N, Heath L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. Journal of Experimental Botany. 2002, 53(372): 1331-1341.
- [11] Hernández J A, Ferrer M A, Jiménez A, Ros Barceló A, Sevilla F. Antioxidant systems and O₂/H₂O₂ production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor vins. Plant Physiology, 2001, 127(3): 817-831.
- [12] Pan Y, Wu L J, Yu Z L. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). Plant Growth Regulation, 2006, 49(2/3): 157-165.
- [13] Meloni D A, Oliva M A, Martinez C A, Cambraia J. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. Environmental and Experimental Botany, 2003, 49(1): 69-76.
- [14] Bor M, Ozdemir F, Turkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. Plant Science, 2003, 164(1): 77-84.
- [15] Rout N P, Shaw B P. Salt tolerance in aquatic macrophytes: possible involvement of the antioxidative enzymes. Plant Science, 2001, 160(3): 415-423.
- [16] Xiong L, Zhu J K. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 131-139.
- [17] Sairam R K, Srivastava G C. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long-term salt stress. Plant Science, 2002, 162(6): 897-904.
- [18] Sairam R K, Tyagi A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. Current Science, 2004, 86(3): 407-421.
- [19] Zhang J X, Nguyen H T, Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(332): 291-302.
- [20] Slama I, Messedi D, Ghnaya T, Savoure A, Abdely C. Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(3): 231-238.
- [21] Qiu N W, Lu Q T, Lu C M. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. New Phytologist, 2003, 159(2): 479-486.
- [22] Subbarao G V, Wheeler R M, Levine L H, Stutte G W. Glycine betaine accumulation, ionic and water relations of red-beet at contrasting levels of sodium supply. Journal of Plant Physiology, 2001, 158(6): 767-776.
- [23] 隆小华, 刘兆普, 郑青松, 徐文君. 不同浓度海水对菊芋幼苗生长及生理生化特性的影响. 生态学报, 2005, 25(8): 1881-1889.
- [24] Basal H. Response of cotton (*Gossypium Hirsutum* L.) genotypes to salt stress. Pakistan Journal of Botany, 2010, 42(1): 505-511.
- [25] Noreen S, Ashraf M, Hussain M, Jamil A. Exogenous application of salicylic acid enhances antioxidative capacity in salt stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. Pakistan Journal of Botany, 2009, 41(1): 473-479.
- [26] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na⁺、K⁺ 提取方法的比较. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50-52.
- [27] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导 (第三版). 北京: 高等教育出版社, 2003: 123-276.
- [28] Sundar D, Perianayagay B, Reddy A R. Localization of antioxidant enzymes in the cellular compartments of sorghum leaves. Plant Growth Regulation, 2004, 44(2): 157-163.
- [29] Drazkiewicz M, Skórzyńska-Polit E, Krupa Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*. Biometals, 2004, 17(4): 379-387.
- [30] Tester M, Davenport R A. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. Annals of Botany, 2003, 91(5): 503-527.
- [31] Luna C, Garcia-Seffino L, Atias C, Taleisnik E. Oxidative stress indicators as selection tools for salt tolerance. Plant Breeding, 2000, 119(4): 341-345.
- [32] Cavalcanti F R, Oliveira J T A, Martins-Miranda A S, Virgas R A, Sliveira J A G. Superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities do not confer protection against oxidative damage in salt-stressed cowpea leaves. New Phytologist, 2004, 163(3): 563-571.
- [33] 贾洪涛, 赵可夫. 盐胁迫下 Na⁺、K⁺、Cl⁻ 对碱蓬和玉米离子的吸收效应. 山东师大学报: 自然科学版, 1998, 13(4): 437-440.
- [34] 宁建凤, 郑青松, 邹献中, 孙丽丽, 姚瑶, 陈勇, 巫金龙, 魏岚. 罗布麻对不同浓度盐胁迫的生理响应. 植物学报, 2010, 45(6): 689-697.
- [35] 刘茹, 刘庆华, 王奎玲, 刘庆超. 肾叶打碗花营养器官解剖学研究. 江西农业学报, 2009, 21(3): 64-67.
- [36] Flowers T J, Troke P F, Yeo A R. The mechanisms of salt tolerance in halophytes. Annual Review of Plant Physiology, 1977, 28: 89-121.
- [37] Mansour M M F, Salama K H A. Cellular basis of salinity tolerance in plants. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52(2): 113-122.
- [38] 赵可夫, 范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理. 北京: 科学出版社, 2005: 238-240.