

植物盐胁迫及耐盐机制研究进展

李娅娜¹, 江可珍², 别之龙³

(1. 扬州商业职业学校, 江苏扬州 225000; 2. 扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏扬州 225009; 3. 华中农业大学, 湖北武汉 430070)

摘要: 盐胁迫是影响农作物产量的主要逆境因素之一, 对近年来植物盐害和耐盐机制的报道进行了综述, 并对目前植物盐胁迫研究存在的问题进行了展望。

关键词: 植物; 盐害机制; 耐盐机制

中图分类号: S601 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2009)03-0153-03

近年来, 植物的耐盐性研究越来越受到国内外学者的重视, 并取得了明显的进展。这些研究包括: (1) 形态特征和解剖构造的变化 (生长效应; 根茎、叶结构; 细胞微结构和超微结构)^[1-2]; (2) 生理代谢 (水分平衡; 盐分的吸收、运输、分配及调节; 光合呼吸作用; 脯氨酸积累; 质膜透性; 激素作用, 酶活性)^[3]; (3) 耐盐遗传工程 (耐盐基因在染色体上的定位; 耐盐基因的分离和转移以及耐盐细胞系的分化)^[4]; (4) 耐盐机理 (渗透调节; 避盐性; 排盐性); (5) 盐害假说 (生理干旱; 离子毒害; 膜伤害)^[5-6]。迄今植物的耐盐机理及盐害假说仍然是众说纷纭。

1 植物的盐害机制

由于植物的抗盐性状涉及生理生化多方面的因素, 是一个多基因控制的极为复杂的反应过程, 而且不同植物甚至同一种类不同品种的植物, 对盐胁迫的反应及其适应机制也不尽相同^[7-8]。

1.1 盐胁迫对植物形态发育的影响

盐分对个体形态发育上具有显著的影响, 具体表现就是盐胁迫抑制了植物组织和器官的生长, 长时间处于盐胁迫下, 植物叶的面积缩小, 这可能是由于盐分影响了细胞分裂和细胞延伸的速率或是减少了细胞延伸的时间。细胞分裂受盐胁迫抑制在悬浮培养细胞中表现得最为明显, Bernstein 等^[9]观测到盐胁迫 (100 mmol·L⁻¹ NaCl) 缩短了高粱叶片的生长区, 同时降低了该区细胞的最大生长速率。盐胁迫还加速了个体发育的进程。Grieve 等^[10]报道了盐胁迫使小麦的主茎的发育缩短了 18 d, 提早了生殖结构的发生, 而且小麦的开花时间也缩短了, 即盐胁迫加速了植物的成熟。

Grieve 还发现盐胁迫降低了叶原基的发生率, 减少了叶片数。

Ramaly A L^[11] 研究指出, 盐胁迫会降低作物体内干物质生产。郑光华^[12] 也强调, 盐分的积累使土壤溶液浓度增大, 根际渗透压加大, 水分外流, 影响作物对水分、养分的吸收, 使作物生长发育受阻。过高的含盐量, 会阻碍植物对氮素的吸收, 降低植物体内氨基酸和蛋白质的合成, 使植物生长受抑。蔬菜秧苗定植后常出现苗老而不发, 根系生长受阻, 发育迟缓, 植株矮化, 叶片变小, 叶色浓绿, 提前开花, 早衰甚至死亡等现象, 这些都是盐害的典型症状^[13]。

1.2 生理干旱

土壤盐分过多使植物根际土壤溶液渗透势降低, 根据水从高水势向低水势流动的原理, 这就给植物造成一种水逆境, 植物吸收水分困难, 此时植物要吸收水分, 必须形成一个比土壤溶液更低的水势, 否则植物将受到与水分胁迫相类似的危害, 处于生理干旱状态。如一般植物在土壤盐分超过 0.2%~0.5% 时出现吸水困难, 盐分高于 0.4% 时植物体内水分易外渗, 生长速率显著下降, 甚至导致植物死亡。在含盐量为 0.35% 以上时, 盐渍土中大量的可溶性盐可导致土壤水势及水分有效性降低, 植物体内含水量也逐渐下降, 渗透势降低。这时, 调整细胞的渗透压而使其不萎蔫, 是植物对环境盐分过多时一种常见适应方式^[14]。

1.3 特殊离子毒害

一般植物不能在高度盐渍化土壤上正常生长的原因之一, 是高浓度的 Na⁺ 对植物的毒害作用^[15]。盐胁迫下, 作物被迫吸收盐离子, 由于盐离子的毒害作用, 造成活性氧等自由基产生和修复系统的动态平衡被破坏, 启动了膜脂过氧化或膜蛋白过氧化作用, 造成膜脂或膜蛋白损伤, 从而破坏膜结构, 使质膜的透性增加, 胞内水溶性物质外渗, 作物表现出盐害特征^[16]。并且植物体内的 Na⁺ 可取代质膜上的 Ca²⁺ 导致细胞膜透性增加, 从而使细胞内 Na⁺ 增加和 K⁺ 外渗, Na⁺/K⁺ 比值增大, 打破原有的离子平衡。由于膜的透性变化

收稿日期: 2008-07-08

第一作者简介: 李娅娜 (1978-), 吉林省白山市人, 硕士, 助教, 从事蔬菜的抗逆性研究。Tel: 0514-874318686 13880496636; E-mail: liy-ana818@sohu.com

通讯作者: 江可珍 (1982-), 在读硕士, 从事生态系统模型研究。Tel: 0514-87995893; E-mail: jiangkezhen@126.com

致使植物吸收某种盐类过多而排斥了对另一些营养元素的吸收。从而,植物细胞内部的离子种类和浓度也就发生变化,这种不平衡吸收,不仅造成营养失调,抑制了生长,同时还产生单盐毒害作用,即当溶液中只有一种金属离子(对盐碱土而言主要为 Na^+)时,对植物起较强的毒害作用。如 Na^+ 浓度过高时,植物会受到 Na^+ 的毒害,减少对 K^+ 的吸收,同时也易发生 PO_4^{3-} 和 Ca^{2+} 的缺乏症。除 Na^+ 外,还有其它离子的积累也是植物发生盐害的主要因子^[17]。

1.4 破坏正常代谢

由于盐胁迫影响膜的正常透性和改变了一些膜结合酶类活性,引起一系列的代谢失调:(1)光合作用:光合作用是植物体内极为重要的代谢过程,而盐分状况是影响光合作用的重要因素。盐胁迫下植物叶绿体酶活性增加,促进叶绿素分解。盐分过多使PEP羧化酶和RuBP羧化酶活性降低,叶绿体趋于分解,叶绿素被破坏。叶绿素和类胡萝卜素的生物合成受阻,气孔关闭,使光合速率下降,影响作物产量。Munns^[18]指出长期盐胁迫将导致叶片中盐分积累以及光合作用下降。(2)呼吸作用:一般来说,低盐时植物吸收受到促进,而高盐时受到抑制。盐分过多时总的趋势是呼吸消耗量多,净光合生产率低,不利于植物生长。(3)蛋白质合成:盐分过多对蛋白质合成造成的直接原因可能是由于破坏了氨基酸的合成,如蚕豆在盐胁迫下叶内半胱氨酸和蛋氨酸合成减少,从而使蛋白质含量减少。(4)有毒物质:盐胁迫使植物体内积累有毒的代谢产物,如大量氮代谢的中间产物,包括 NH_3 和某些游离氨基酸(异亮氨酸、鸟氨酸和精氨酸)转化成具有一定毒性的腐胺;还有蛋白质分解的产物游离的氨基酸、胺、氨等的积累^[19]。所有这些有毒物质都会对植物细胞造成一定的伤害,致使植物叶片生长不良,抑制根系生长,组织变黑坏死等,毒素积累是盐害的重要原因。

2 植物的耐盐机制

耐盐是指通过生理或代谢过程来适应细胞内的高盐环境的现象。在盐胁迫下,植物的外部形态和内部的生理生化特性都发生了一系列的变化,有些变化是盐胁迫伤害的结果,是植物对逆境条件的消极反应,有些变化则是植物对逆境的积极反应,有利于对不利环境条件的适应。这对盐生植物与非盐生植物的抗盐能力都有特别重要的意义。

2.1 耐渗透胁迫机制

在盐胁迫下,由于细胞外的水势低于胞内,细胞不仅不能吸收到水分,而且内部水分会向外倒流,引起细胞的失水,从而造成生理干旱。为保持胞内的水分,维持细胞的正常生理代谢,细胞通过渗透调节,降低胞内水势,使水分的跨膜运输朝着有利于细胞生长的方向流动。

所谓渗透调节(Osmotic adjustment),是指植物生长在渗透胁迫下,其细胞中在渗透上有活性的无毒害作用的溶质的主动净增长过程。这种主动净增长的结果,使细胞质浓度增加,渗透势降低,便于植物在低渗透势生境中吸收水分,进而维持膨压。渗透调节从理论上讲可以通过三个途径来达到:(1)水分减少;(2)细胞体积变小;(3)溶质增加。实际上这三个途径是共存的。当然在一定的条件下,对某种植物而言,可能以某一种方式为主。

一般而言,在盐分胁迫下植物进行渗透调节的方式通常有两种:一是吸收和积累无机盐离子许多盐生植物在盐分胁迫下,主要依靠从外界介质中吸收和积累大量的无机盐离子进行渗透调节,从而避免脱水,防止盐害^[20]。植物吸收和积累的离子多种多样,主要有 Na^+ 、 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 NO_3^- 等。植物主要以主动吸收的方式从周围的介质中吸收无机离子。盐离子进入细胞后,大部分积累在液泡中,在那里降低细胞水势,进行渗透调节。这些途径普遍存在于盐生植物和一些栽培植物中。二是合成和积累有机小分子物质,盐胁迫下,植物细胞中常积累一些小分子有机物质以维持高的细胞质渗透压,便于植物在高盐条件下对水分的吸收,以保证细胞正常的生理功能。如脯氨酸、可溶性糖、游离有机酸、游离氨基酸、甜菜碱、多胺、山梨醇、甘露醇等,它们可以降低细胞内的水势,提高作物的吸水能力,但它们本身不会对作物细胞造成伤害,是植物耐盐的重要原因。这些小分子物质在正常情况下含量往往很低,只有在盐胁迫等逆境条件下合成反应才会被激活,在植物体内逐渐积累,以调节细胞内的渗透势、维持水分平衡,还可以保护细胞内许多重要代谢活动所需的酶类活性,与植物的抗逆性关系密切。如脯氨酸、可溶性糖、游离有机酸、游离氨基酸等通常这两种途径同时存在,总是因不同的植物、器官和组织而各占的比例不同。

从细胞学和生理学观点看渗透调节的益处是显而易见的,而且是多方面的。(1)渗透调节作用能在渗透胁迫发生时完全或部分的维持细胞膨压,因而可维持细胞的伸长和扩展。如土壤水势为0.1~0.8 MPa时,小麦根伸长是相似的,大豆的根也有类似现象^[21]。另外,细胞内存在决定与膨压的过程和对膨压敏感的机制,如膨压直接控制着膜运输和细胞膜的电性质等,而膨压的维持使这些过程和机制是有益的。(2)其次渗透调节对光合器官具有保护作用,在渗透调节下,光合作用受到的影响除有气孔因素外,还有非气孔因素,即关闭气孔时,外界二氧化碳不能进入叶片内部所造成的光合器官的光抑制作用。通过渗透调节能维持部分气孔开放和一定的光合作用,从而避免或减少光合器官可能受到的光抑制作用,因此渗透调节被认为是一

些植物有效的抗渗透胁迫机制^[22]。

2.2 耐离子胁迫机制

植物对离子毒害抵抗方式有 2 种: 一种是避盐, 在盐胁迫环境和植物之间存在某种障碍(如对盐离子不吸收或很少吸收, 即使吸收后也尽可能不向代谢活性部位运输), 从而使植物具有全部或部分抵抗盐胁迫能力; 另一种方式是耐盐, 是指植物体可全部或部分承受盐胁迫而不引起伤害或伤害轻微的能力。在组织中盐分浓度相等的情况下, 具有耐盐能力的植物比其它植物生长要好, 作物可以通过选择性吸收不同的离子来减轻毒害, 主要是通过吸收土壤中 Ca^{2+} 或释放液泡中储藏的 Ca^{2+} 来减少对 Na^{+} 的吸收。 Ca^{2+} 能维持细胞壁、细胞膜及膜结合蛋白的稳定性, 参与胞内稳定和生长发育的调节过程, 起第二信使的作用。它有效地改变了植物对有毒害作用的 Na^{+} 的吸收, 限制 Na^{+} 进入细胞, 提高 Na^{+} 的流出速度, 从而抑制了 Na^{+} 在细胞内的积累, 减少了过氧化物自由基的产生。但是随 Ca^{2+} 的吸收或 NaCl 浓度的增加, 高 Ca^{2+} 浓度和高 NaCl 浓度都会对植物造成盐胁迫伤害, 使膜透性增加, 细胞质外渗, 活性氧化物质产生, 对作物造成胁迫伤害。作物为了防止盐伤害往往启动一套保护酶系统。盐胁迫条件下, 作物的保护酶系统(SOD、POD、CAT)被激活。它们作为自由基净化剂能够消除盐胁迫下产生的活性氧和过氧化物自由基, 避免这些物质对细胞质膜和脂肪酸的氧化作用, 从而保证质膜的完整性。

植物耐盐另一主要方式是离子区域化作用。所谓离子区域化作用, 即将吸收到植物细胞中的大部分离子运输并贮存在液泡中, 从而降低细胞中的盐浓度。离子区域化作用与细胞的渗透调节有直接的关系。耐盐细胞对盐胁迫所做出的渗透调节的迅速反应, 一般是通过在细胞中积累大量的 Na^{+} , Cl^{-} 来完成的。这些离子在细胞中的积累往往高于介质中的数倍以上, 并聚集在液泡中, 避免对细胞质的毒害作用, 同时起到渗透调节作用。离子区域化作用还取决于植物对盐分的吸收、运输和分配。

2.3 盐胁迫下植物叶绿体酶活性增加

盐胁迫促进了叶绿素 b 分解, 捕光色素蛋白复合体的结构与功能受到损害甚至发生降解和破坏, RuBP-Case 活性和含量降低, 削弱叶绿素吸收能力且抑制其碳同化。同时盐胁迫还会降低 C 循环的中间产物磷酸甘油酸和磷酸三糖磷酸甘油醛含量, 不利于 C 同化的正常运转。Aro EM 等^[23]认为盐胁迫可改善 PSII 的功能。Everavrd 等^[24]则认为盐胁迫抑制 PSII 的功能。朱新广等^[25]从荧光动力学角度研究了盐胁迫对 PSII 光能利用和耗散的影响结果表明, 较低光强下经高浓度 ($300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) NaCl 处理的小麦, 其荧光光化学淬灭效率 (q_P) 较低, 荧光非光化学淬灭

效率(NPQ)较高, F_0 淬灭系数大, Q 非还原性 PSII 反应中心含量较大; 而较高光强下其荧光非光化学淬灭效率和 F_0 淬灭系数则相对较低。由此推断较高 NaCl 浓度下 PSII 反应中心光能利用效率受到极大损害, PSII 潜在热耗散能力较低, 功能受到抑制。但低浓度 NaCl ($0 \sim 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 下 NPQ 和 F_0 增幅较大, PSII 潜在热耗散能力较强, 较高光强下能有效避免或减轻 PSII 发生光氧化伤害, 从而起到保护 PSII 作用。

2.4 保持细胞膜结构的稳定性并且消除产生的毒害

盐逆境中, 植物细胞的质膜透性增加。耐盐性较强植物细胞膜稳定性较强, 在盐胁迫环境中, 质膜透性增加较少, 伤害率较低; 而耐盐性弱的植物则质膜透性增加较多, 伤害率较高。植物在盐逆境中质膜透性的增加与组织中自由基含量增加有关。研究表明, 盐胁迫对植物体 SOD 活性有明显抑制作用, 也影响 CAT 和 POD 活性, 导致细胞内活性氧和自由基含量上升, 损伤脂质和其它大分子物质, 使质膜透性增大。

很多抗盐植物的某些酶活性要求有高盐的环境, 如玉米幼苗用 NaCl 处理时可提高过氧化物酶活性, 大麦幼苗在盐渍条件下仍保持丙酮酸激酶的活性, 但不耐盐的植物则缺乏这种特性。抗盐植物在代谢上的特点就是高盐胁迫下保持一些酶的活性, 维持正常的代谢^[26]。通过代谢产物与盐类结合, 减少游离离子对原生质的破坏作用。如细胞内广泛存在的清蛋白, 它能提高亲水胶体对盐凝固作用的抵抗力, 从而避免了原生质受电解质影响而凝固。同时当细胞内氢离子浓度与含水量发生变化, 以及盐类进入细胞时, 它可对原生质起到一定的稳定作用。

3 展望

植物抗盐胁迫的分子机制已得到深入研究, 目前已有至少三条信号途径得到阐明。正是通过这些途径, 植物有效地抵抗盐胁迫。对于抗胁迫能力低的植物, 亦可通过基因工程手段转入相应抗盐胁迫基因以增强抗盐能力。随着对植物抗盐胁迫分子机制研究的深入, 人们将有望获得更多抗盐能力强的植物。

参考文献:

- [1] 赵可夫, 马瑞点, 蹇家利. 作物抗性生理[M]. 北京: 农业出版社, 1990: 296-309.
- [2] 瞿凤林. 植物耐盐性及其改良[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- [3] Erez A. Improving the rooting of peach hardwood cuttings under field conditions[J]. HortScience 1984, 19(2): 245-247.
- [4] Levitt J. Salt and ion stress[M] // Response of plant to environmental stresses, 2nd ed. Vbl. II, New York: Academic Press, 1980: 365-453.
- [5] 李艳华, 杨敏生, 王海英等. 树木抗盐生理研究进展[J]. 河北林果研究, 2000, 15(2): 189-196.
- [6] 张新春, 庄炳昌, 李自超. 植物耐盐性进展[J]. 玉米科学, 2004, 10(1): 50-56.
- [7] 周桂莲. 麦类作物耐盐性机制研究进展[J]. 西北农业学报, 1998, 7(4): 97-101.

中图分类号: S540

文献标识码: B

文章编号: 1002-2767(2009)03-0156-02

优质牧草龙引扁豆 1 号的特征特性及栽培技术

王树林

(黑龙江省农业科学院大豆研究所, 黑龙江哈尔滨 150086)

龙引扁豆 1 号属豆科小扁豆属中的栽培种(*Lablab purpureus*), 扁豆原产于印度南部, 1973 年由澳大利亚基础产业研究所 (Primary Industries Research Station) 杂交选育, 原名 Highworth。是优质的豆科牧草和良好的地被及绿肥植物。在世界各地广泛种植, 国外多为放牧利用。2001 年由美国百绿公司引入中国, 并由黑龙江省农业科学院大豆研究所进行引种试验, 结果表明: 具有喜温、喜肥水、产量高、适口性好、抗病性强、品质优良的特点, 可以与青贮玉米及饲用高粱等高秆饲草混种。2008 年在黑龙江省登记推广 (黑登记 2008011)。

收稿日期: 2009-02-04
基金项目: 黑龙江省科技攻关项目 (GB06B109-4)
作者简介: 王树林 (1965-), 男, 黑龙江哈尔滨人, 高级农艺师, 主要从事饲草筛选及栽培技术研究。E-mail: wangshulin1965@sohu.com。

1 特征特性

1.1 生物学特征

一年生或越年生藤本缠绕植物。具白色绒毛, 缠绕茎长达 5~7 m, 生长前期直立, 株高 40~50 cm 以后开始匍匐缠绕, 呈绿色, 六棱形。羽状三出复叶, 托叶基生, 披针形, 长 0.3~0.4 cm, 小叶宽三角状阔卵形, 长 6~15 cm, 宽约与长相等, 侧生小叶两边不等大, 偏斜, 先端急尖, 基部近截平, 掌状脉, 叶柄长 10~20 cm。总状花序腋生直立, 长 15~25 cm, 花序轴粗壮, 总花梗长 8~14 cm; 小苞片, 近圆形, 长 0.3 cm, 脱落; 花 2 至多朵簇生于每一节上; 花萼钟状, 长约 0.6 cm, 上方 2 裂齿几完全合生, 下方的 3 枚近相等; 花冠淡紫色, 旗瓣圆形, 基部两侧具 2 枚长而直立的小附属体, 附属体下有 2 耳, 翼瓣宽倒卵形, 具截平的耳, 龙骨瓣呈直角弯曲, 基部渐狭成瓣柄; 子房线形, 无毛, 花柱比子房长, 弯曲不逾 90°, 一侧扁平, 近顶部内缘被毛。荚果长

[8] Gzik A. Accumulation of praline and pattern of amino acids in sugar beet plants in response to osmotic water and salt stress[J]. Environ. Exp. Bot. 1996, 36(1): 29-38.

[9] Bernstein N, Silk W K, Lauchli A. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress[J]. Planta 1993, 191: 433-439.

[10] Grieve C M, François L E, Maas E V. Salinity affects the timing of phasic development in spring wheat[J]. Crop Sci., 1994, 34: 1544-1549.

[11] Ramaly A L, Stroehlein J L, Pessarakli M. Effect of salt stress on dry matter production and nitrogen uptake by tomatoes[J]. Journal of Plant Nutrition 1990 13(5): 573-577.

[12] 郑光华. 蔬菜大棚蔬菜栽培生理障碍[M]. 上海: 上海科学出版社, 1984.

[13] 刁西成, 刁西文. 保护地黄瓜形态诊断技术[J]. 北方园艺 1995 (4): 6-10.

[14] 张士功, 刘国栋, 刘更另. 渗透胁迫和缺磷对小麦幼苗生长的影响[J]. 植物生理学通讯, 2004, 37(2): 103-105.

[15] 杨月红, 孙庆艳, 沈浩. 植物的盐害和抗盐性[J]. 生物学教学, 2002, 27(11): 1-2.

[16] 王慧英, 孙建设, 张建光. NaCl 胁迫对苹果砧木 K⁺ 和 Na⁺ 吸收的影响及其与耐盐性的关系[J]. 河北农业大学学报, 2002, 25(增刊): 104-107.

[17] Curtin D, Steppuhn H. Plant responses to sulfate and chloride Salini-ty: growth and ionic relations. Soil [J]. Sci. Soc. Am. J., 1993, 57: 1304-1310.

[18] Munns R, Gradner A, Tonnet M L, et al. Growth and development in NaCl-treated plant for Na⁺ or Cl⁻ concentrations in dividing or expanding tissues determine growth in barley[J]. Aust J Plant Physiol, 1988, 15: 529-540.

[19] McCord J M. Superoxide dismutase: An enzymic function for erythrocyte[J]. J. Biol. 1969, 244: 6049-6055.

[20] 郑世英, 陈吉美. 植物的抗盐生理[J]. 德州高专学报, 2000, 16(4): 9-40.

[21] Maas E V, Grieve C M. Spike and Leaf development in salt stressed wheat[J]. Crop Sci., 1990, 30: 1309-1313.

[22] 吴永波, 薛建辉. 盐胁迫对 3 种白蜡幼苗生长与光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2002, 26(3): 19-22.

[23] Aro E M, Virgin I, Anderson B. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances[J]. Plant physiol 1993 103: 835-843.

[24] Everard J D, Gucci R, Kann S C, et al. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (Aptium Graveolens L.) at various leaves of root zone salinity[J]. Plant physiol 1994 106: 281-292.

[25] 朱新广, 张其德, 匡延云. NaCl 胁迫下对 PSII 光能利用和耗散的影响[J]. 生物物理学报, 1999, 15(4): 787-790.

[26] 王伟, 崔红, 陈亮, 等. 盐胁迫对不同生境铺地黍叶片蛋白质合成的影响[J]. 厦门大学学报 (自然科学版), 2000, 39(3): 417-420.