



侯本福,姜树坤,杨传铭,等.禾本科植物盐腺的结构和功能研究进展[J].黑龙江农业科学,2022(8):74-78.

禾本科植物盐腺的结构和功能研究进展

侯本福^{1,2},姜树坤^{3,4},杨传铭^{1,2},杨贤莉^{1,4},王立志^{1,4},刘凯^{4,5}

(1.黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所/黑龙江省作物生理生态重点实验室/黑龙江省农作物低温冷害工程技术研究中心,黑龙江哈尔滨150023;2.黑龙江八一农垦大学农学院,黑龙江大庆163319;3.黑龙江省农业科学院齐齐哈尔分院,黑龙江齐齐哈尔161006;4.国家耐盐碱水稻技术创新中心东北中心,黑龙江哈尔滨150086;5.黑龙江省农业科学院,黑龙江哈尔滨150086)

摘要:利用盐腺将植株地上部分携带的过量盐分排出体外,是耐盐植物适应土壤盐碱化的重要机制之一。大量的国内外研究表明,耐盐禾本科植物中存在典型的盐腺结构。为探明禾本科作物的耐盐碱机制,从而改良其耐盐碱功能,本文概述了禾本科植物盐腺的形态和结构、禾本科植物典型双细胞型盐腺的排盐机制、双细胞型盐腺向体外排出离子的功能特点,以及影响盐腺排盐能力的因素,并对今后深入开展盐腺的研究进行了展望。盐腺的抗逆功能可以提高禾本科植物的抗盐性和抗重金属性,平衡作物体内的离子和重金属含量,最终能够提高作物的产量和品质。禾本科植株盐腺对光合作用和病虫害抵抗作用的机理将成为未来研究的热点。

关键词:禾本科;盐腺;结构;排盐

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



根据全国第二次土壤普查数据,黑龙江省盐碱地总面积为102.4万hm²,其中盐碱耕地面积13.4万hm²,主要分布在齐齐哈尔、大庆和绥化等地^[1],土地盐碱化已成为限制黑龙江省农业发展的严重问题。选育耐盐碱的植物,尤其是禾本科作物是解决盐碱问题的重要技术手段。因此,生产中具有高耐盐性作物的需求日益增加。植物应对盐碱的方式有很多,盐腺排盐是最主要的方式之一。盐腺是一种将植物体内吸收的过量离子排出体外的特殊表皮结构,它既可以改良盐碱土地,又可以缓解盐碱对作物的影响^[2]。植物盐腺多存在于盐生植物中,禾本科植物中也存在少量盐腺。关于禾本科植物中盐腺的来源有趋同进化^[2]和重复进化^[3]两种假说。禾本科植物的盐腺多为双细胞型盐腺,极少数禾本科植物的单细胞型盐毛也有排盐的能力^[4]。然而,关于栽培稻、玉米和小麦等禾本科作物中,是否存在盐腺或者类似结构尚不清楚。这些作物向地上部表面排出盐分的方式也不清晰^[2-4]。早期学者对盐腺的研究几乎都是

关注对NaCl的排出^[5-6]。但是,近年来关于盐腺的研究不仅限于NaCl,还涉及到其他的盐和离子。本文就禾本科植物盐腺的形态和结构、排盐机制和功能、影响排盐能力的因素,以及禾本科植物盐腺在农业上的应用前景进行了综述和讨论,以期对禾本科植物耐盐碱研究提供新思路。

1 盐腺的形态和结构

1.1 植物盐腺的形态和结构

Maheshi等^[6]根据形态和结构将植物盐腺分为4类,第一类是一个大的空泡细胞形成盐囊,由1到2个茎细胞组成(图1A),称为盐囊泡,只在番杏科和苋科植物中存在;第二类是基细胞和帽细胞组成的双细胞分泌毛状结构(图1B),称为双细胞盐腺,存在于虎尾草亚科植物体内;第三类是高度空泡化的分泌毛,称为单细胞盐腺(图1C),存在于极少数禾本科植物体内;第四类是多细胞盐腺(图2),它包含4~40个细胞不等,细胞通常分化为基细胞和分泌细胞,形成被角质层包围的结构,多细胞盐腺在植物系统上分布较广。在怪柳科、爵床科、使君子科、报春花科、木犀科中均有分布,通常由一个或两个茎细胞连接分泌细胞和基细胞,盐腺表面有一层角质层,其结构总体上保持相似性,但在不同的物种中,分泌细胞的数量与基细胞的数量不同。

收稿日期:2022-05-15

基金项目:黑龙江省自然科学基金(LH2020C098);黑龙江省农业科学院院级科研项目(2020JCQN001,2020FJZX049,2021CQIC003)。

第一作者:侯本福(1999-),男,硕士研究生,从事水稻遗传与生理研究。E-mail:484701703@qq.com。

双子叶植物中通常为盐囊泡和多细胞盐腺,单子叶植物中通常为双细胞盐腺和单细胞盐腺。禾本科植物中盐腺通常为双细胞盐腺,从盐腺排

出溶液的浓度比植物组织内的高,是逆离子浓度梯度运输,因此植物通过盐腺排盐的过程是伴随能量消耗的被动运输^[7]。

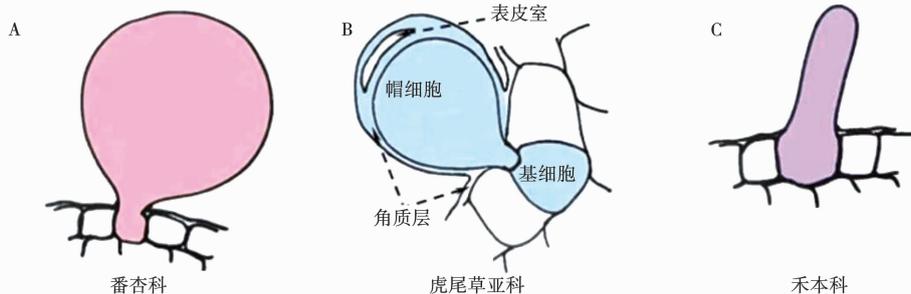


图1 盐囊泡(A)、双细胞盐腺(B)和单细胞盐腺(C)结构^[6]

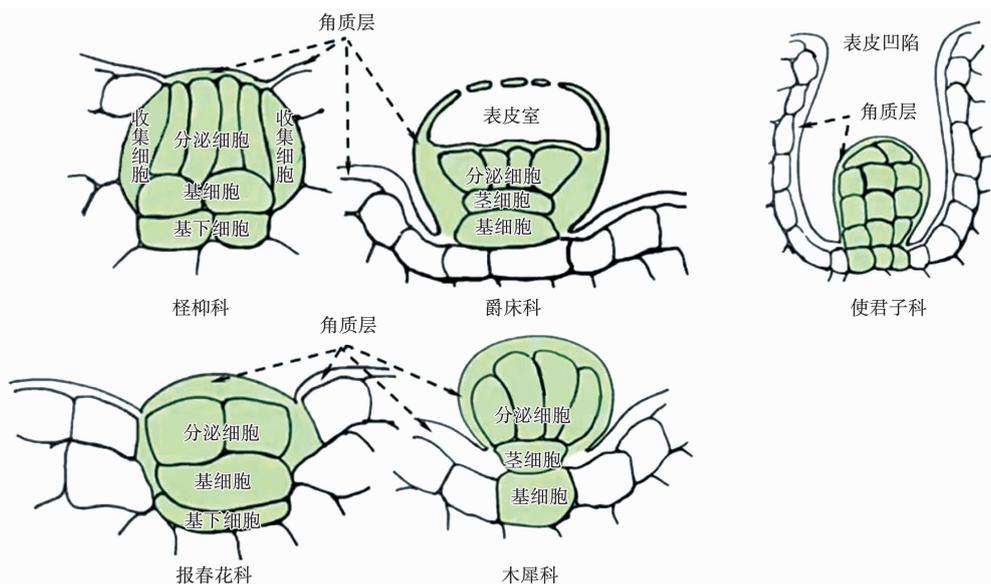


图2 多细胞盐腺结构^[6]

1.2 禾本科植物中盐腺的形态和结构

禾本科植物中的盐腺大多为双细胞型盐腺,部分禾本科植物的单细胞型盐毛也有排盐的能力。

禾本科植物中的单细胞型的盐腺存在于少数的植物中,这类植物在叶片的向轴侧有一种分泌毛即盐毛。其表面覆盖着角质层,内部大部分被液泡占据(图1C),其结构在电子显微镜下可以观察到^[4]。

禾本科植物中双细胞型盐腺一般与其茎叶上部表皮细胞带有的毛状突起有关,可以将其分为3类:可以用肉眼观察到的较长的毛状突起称为大毛;比大毛短,呈扁平状顶端锋利的毛刺;光学显微镜无法看到的双细胞型毛状突起的小毛。这3类毛状突起中,大毛和毛刺都不具有分泌性,小

毛有一定的分泌性。除了稻亚科外,几乎所有禾本科植物中都存在这种小毛^[8]。有研究表明,在虎尾草亚科的一些耐盐物种中,小毛表现出了分泌无机盐即盐腺的功能^[9]。虎尾草亚科中的这种小毛就是植物的双细胞型盐腺。

禾本科植物中双细胞型盐腺一般存在于植物的茎叶表皮细胞中,根据作物种类的不同,其外形、大小和功能有所不同,但基本的结构特征相同,都是由基细胞和帽细胞构成(图1B),基细胞与表皮面垂直排列,底部埋在表皮层中,四面被表皮细胞无缝包围,它们统称为盐腺复合体^[10](图1B)。

基细胞的主要特征是细胞膜内陷,该内陷膜以帽细胞的结合面为起点向外延伸,一直延伸到基细胞的底部^[11-12]。从而扩大了细胞的表面积,

增加了细胞外空间的接触面积,提高了离子的运输效率。帽细胞只与基细胞的突出部位接触,二者通过胞间连丝相连。帽细胞和基细胞的中央液泡不发达,分成多个小液泡,多余的盐分被储存在这些小液泡里^[13]。这两个细胞承担着不同的作用,基细胞负责从周围收集离子,帽细胞负责向外界排出离子。有一层角质层覆盖在腺体外表面,但是基细胞肩部和底部与表皮细胞和叶肉细胞之间没有角质层隔开,帽细胞和角质层之间形成间隙,上部有许多小孔^[14]。基细胞周围的表皮细胞比叶肉细胞密度大、质量高、线粒体多、细胞核发达。推测禾本科植物盐腺复合体周围较多的线粒体能够为禾本科盐腺排盐提供能量。

2 禾本科植物盐腺的排盐机制和功能

2.1 盐腺的排盐机制

禾本科盐腺排出盐分是伴随着能量消耗的主动输送,但其具体排盐机制还不明确,特别是离子通过盐腺内的路径,更是众说纷纭。其运输路径可以分为三步,第一步为向基细胞运输,第二步为基细胞向帽细胞运输,最后在帽细胞的顶端排出。有人提出了向基细胞运输的两种假说。第一种是离子通过质外体运输,基细胞内陷的膜用于质外体吸收离子^[15]。这个假设是基于示踪试验的结果,即叶肉细胞的细胞壁和内陷膜形成的细胞外空间是连通的^[15-16]。另一种是离子通过共质体运输,这一假设是基于在基细胞和叶肉细胞之间存在许多胞间连丝^[17]。更合理的说法是两种运输途径都存在^[18]。对于从基细胞到帽细胞的离子通路,也有两种假说被提出。第一种是它通过胞间连丝运输,在两个细胞之间有大量的胞间连丝,这是基于叶肉组织与质外体不连通^[15-16]。另一种假设是基细胞中收集的离子集中在内陷膜内的质外体空间中,并被送到帽细胞的质外体空间^[19]。在这种情况下,分隔质外体的屏障位于基细胞突出部位的中间,而帽细胞的质外体与基细胞的底侧不连续,但是在基细胞的突出部位,两个细胞的结合位点是连续的。在该假设中,离子集中在质外体中,其优点是避免了细胞内离子积累对生理代谢产生不利影响,但暂无试验结果的支持,需要进一步验证。离子从基细胞被运输至帽细胞的顶端排出。盐腺的外表面从基细胞的突出部分到帽细胞被周围的表皮细胞无缝延续的角质层完全包围,但是基细胞肩部和底部与表皮细胞

和叶肉细胞之间没有角质层隔开^[20-22]。有人认为,从基细胞通过共质体或质外体途径运输的盐溶液会积累在这个角质层间隙中。离子在角质层间隙中继续积累,静水压升高,角质层被拉伸,薄弱部分破裂,形成小孔,从中释放盐溶液^[20]。但是据报道,在出盐的帽细胞的角质层中没有发现裂缝或孔隙^[22],在过去的报道中显示的帽细胞表面的小孔可能是由于样品在准备过程中被损坏。

2.2 盐腺的排盐功能

禾本科植物的盐腺能排出不同类型的离子。根据离子的种类不同,盐腺排出盐分的效率也不同,但在亚科水平上对于离子的选择性、排盐速率和相互作用的趋势相似^[7]。禾本科植物盐腺的离子选择性可以使植物有效地排出有害离子,保留必要的离子。

Na^+ 是最容易从禾本科植物盐腺中排出的阳离子^[23],然而, Na^+ 排放率因植物种类而异。钾是禾本科植物中大量的必需元素,但其排放率低于 Na^+ , KCl 处理会增加 K^+ 的排放,但其量小于相同摩尔浓度的 NaCl 处理时 Na^+ 排放量^[24]。排放的盐中也有二价阳离子,如 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} ,但它们的排放量很小。Kobayashi等^[23]研究表明,从盐腺排出阳离子的速率为 $\text{Na}^+ > \text{K}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+}$ 。排出的盐中离子比例与植物组织中的离子比例不同, Na^+ 比率特别高,由此可以得出禾本科植物盐腺排盐对离子有一定的选择性,但是,这种选择性发生的机制尚不清楚。

禾本科植物盐腺对阴离子的排放和阳离子类似,其中 Cl^- 的排放速率和 Na^+ 相似,禾本科植物盐腺对阴离子的排泄有 $\text{Cl}^- > \text{NO}_3^- > \text{SO}_4^{2-} = \text{PO}_4^{3-}$ 的选择性,但是造成这种现象的原因不一定是禾本科植物盐腺的功能,也有可能是植物其他器官的作用以及体内离子积累和代谢的影响^[25]。也就是说,禾本科植物盐腺分泌无机离子的选择性是不确定的。

禾本科植物盐腺排出的离子物质之间既有抑制也有促进作用。 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 之间存在拮抗作用^[26]。 Na_2SO_4 会抑制 Se 的吸收和排泄^[27], NaCl 处理会增加 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的排放^[28],以及用 NaCl 处理植物时比 Na_2SO_4 处理时 Na^+ 的排放量高,比 KCl 处理或 CaCl_2 处理时 Cl^- 的排放量高^[23],说明阴阳离子之间的相互作用可能还受成对离子的影响。

3 影响禾本科植物盐腺排盐能力的因素

禾本科植物盐腺多为双细胞型盐腺,其排盐能力不仅随盐胁迫的强度而变化,还受其他条件的影响。Gorham^[29]研究表明,从盐腺中排出的离子量受温度、湿度、光照强度和土壤氧化还原状态的影响。随着温度的升高,盐的排放量增加,39℃时盐腺的排盐能力是19℃时的20倍,是32℃时的3倍。当湿度升高时,禾本科植物盐腺的排泄效率会提高,光照增强的时候也会增加盐分的排泄量^[30]。但是,光照增强的同时增加了盐腺的能量供应以及蒸腾速率,进而增加了离子运输速率^[30],也会改变植物的代谢。因此,不能确定这种促进作用是直接与光合作用有关,还是与代谢产物和代谢机制有关。土壤的氧化还原状态会影响金属离子的可溶性,并与 Fe^{3+} 和 Mn^{2+} 的排放量有关。由于受各种环境因素的综合影响,在野外或田间生长的禾本科植物排出的盐量每天都在变化。例如, Na^+ 排放量从9:00时到15:00时最少,从夜间到凌晨逐渐增加, Na^+ 的排放表现出夜间多白天少的昼夜模式^[31]。其原因目前尚不清楚,但有可能是湿度增加导致水压力减少,有利于夜间盐的排出。

4 盐腺功能的应用和研究前景展望

钠是动物的必需元素,如果适当使用吸收盐分的耐盐牧草喂养牲畜,可以为牲畜提供矿物质,而不是岩盐^[22]。如果用作饲料的草中盐浓度过高,则存在降低牲畜生产力的风险。而具有盐腺的牧草在钠过度积累时会选择性地钠排出体外,从而降低牲畜生病的风险^[32]。因此具有盐腺的植物在用作牲畜饲料方面有着巨大的应用价值。即使在 Mg^{2+} 过量的条件下,盐腺也不容易排出 Mg^{2+} ,而是排出 K^+ ^[33]。通过降低 $\text{K}^+/\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+}$ 的浓度比,可以减轻牲畜低镁血症的发病风险。此外,盐腺除了能调节和排出植物中的离子外,还有可能在作物抗病虫害方面发挥作用。Gilbert等^[34]研究中提到双子叶植物盐腺排出的盐可能有助于防止病原菌的入侵。如果盐腺的抗逆功能可以在水稻和玉米等食用作物中发挥作用,通过提高抗盐性和抗重金属性,以及作物可食部分中的离子平衡和重金属含量等,有望提高作物的产量和品质。此外,禾本科植物盐腺的离子排泄不仅有助于植物本身的抵抗力,而且通过充分利用其功能,还能起到土壤改良的作用。未

来,根据离子的选择性和排放量相关的种类间和品种间盐腺表现差异进行深入研究,有望进一步阐明禾本科植物盐腺的离子排出机制。具体禾本科植株盐腺排出的盐类对光合作用和病虫害抵抗性的作用机理将成为未来研究的热点。

参考文献:

- [1] 张妍茹,王亚莉,赵雷. 黑龙江省盐碱地治理技术[J]. 农民致富之友,2020(35):180.
- [2] WAHID A. Review physiological significance of morpho-anatomical features of halophytes with particular reference to Cholistan flora[J]. Proteomics,2003.
- [3] FLOWERS T J, GALAL H K, BROMHAM L, et al. Evolution of halophytes: Multiple origins of salt tolerance in land plants[J]. Functional Plant Biology,2010,37(7):604-612.
- [4] FLOWERS T J, FLOWERS S A, HAJIBAGHERI M A, et al. Salt tolerance in the halophytic wild rice, *Porteresia coarctata* Tateoka [J]. New Phytologist, 1990, 114 (4): 675-684.
- [5] FAHN A. Secretory tissues in vascular plants [J]. New Phytologist, 1988, 108(3): 229-257.
- [6] MAHESHI D, LARKIN J C. Making plants break a sweat: The structure, function, and evolution of plant salt glands [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 406-409.
- [7] POLLAK G, WAISEL Y. Salt Secretion in *Aeluropus litoralis* (Willd) Parl. [J]. Annals of Botany, 1970, 34 (4): 879-888.
- [8] TATEOKA T, INOUE S, KAWANO S. Systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis [J]. The Botanical Gazette, 1959, 121: 80-91.
- [9] AMARASINGHE V, WATSON L. Variation in salt secretory activity of microhairs in grasses [J]. Functional Plant Biology, 1989, 16(16): 219-229.
- [10] 王洋,刘艳. 泌盐盐生植物泌盐腺研究进展[J]. 北方农业学报, 2019, 47(2): 15-19.
- [11] BARHOUMI Z, DJEBALI W, ABDELLY C, et al. Ultrastructure of *aeluopus litoralis* leaf salt glands under NaCl stress [J]. Protoplasma, 2008, 233(3-4): 195-202.
- [12] THOMSON L W W. The ultrastructure of the salt gland of *spartina foliosa* [J]. Planta, 1971, 97(5): 183-196.
- [13] 薛琼琼,赵露露,王云霞,等. 盐生植物耐盐性研究进展 [J]. 中国野生植物资源, 2021, 40(5): 60-65.
- [14] 韩军丽,赵可夫. 植物盐腺的结构、功能和泌盐机理的探讨 [J]. 山东师大学报(自然科学版), 2001(2): 194-198.
- [15] OROSS J W, LEONARD R T, THOMSON W W. Flux rate and a secretion model for salt glands of grasses [J]. Israel Journal of Botany, 1985, 34(2-4): 69-77.
- [16] OROSS J W, THOMSON W W. The Ultrastructure of *cynodon* salt glands: The apoplast [J]. European Journal of Cell Biology, 1982, 28(2): 257-63.
- [17] NAIDOO Y, NAIDOO G. Localization of potential ion transport pathways in the salt glands of the halophyte *sporobolus virginicus* [M]. Springer Netherlands, 1970.
- [18] NAIDOO Y, NAIDOO G. Cytochemical localisation of adenosine triphosphatase activity in salt glands of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth [J]. South African Journal

- of Botany, 1999, 65(5-6): 370-373.
- [19] THOMSON L W W. The ultrastructure of the salt gland of *spartina foliosa*[J]. *Planta*, 1971, 97: 183-196.
- [20] NAIDOO Y, NAIDOO G. *Sporobolus virginicus* leaf salt glands, Morphology and ultrastructure[J]. *South African Journal of Botany*, 1998, 64(3): 198-204.
- [21] SOMARU R, NAIDOO Y, NAIDOO G. Morphology and ultrastructure of the leaf salt glands of *Odysea paucinervis* (Stapf) (Poaceae) [J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2002, 197(1): 67-75.
- [22] OI T, HIRUNAGI K, TANIGUCHI M, et al. Salt excretion from the salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) as evidenced by low-vacuum scanning electron microscopy[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2013, 208(1): 52-57.
- [23] KOBAYASHI H, MASAOKA Y, TAKAHASHI Y, et al. Ability of salt glands in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) to secrete Na⁺ and K⁺ [J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2007, 53(6): 764-771.
- [24] MARCUM K B, MURDOCH C L. Salt tolerance of the coastal salt marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth[J]. *New Phytologist*, 2010, 120(2): 281-288.
- [25] DSCHIDA W J, PLATT-ALOIA K A, THOMSON W W. Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) Stearn; A useful system to study the function of salt glands[J]. *Annals of Botany*(6): 501-509.
- [26] WIENEKE J, SARWAR G, ROEB M. Existence of salt glands on leaves of kallar grass (*Leptochloa fusca* L. Kunth.) [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1987, 10(7): 805-819.
- [27] LIN W, ENBERG A W, XUN G. Effects of elevated selenium and salinity concentrations in root zone on selenium and salt secretion in saltgrass (*Distichlis spicata* L.) [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 1997, 37(3): 251-258.
- [28] HUCHZERMEYER B, KOYRO H W. Ecophysiological needs of the potential biomass crop *Spartina townsendii* (Groves) [J]. *Tropical Ecology*, 2004, 45(1): 123-139.
- [29] GORHAM J. Photosynthesis, transpiration and salt fluxes through leaves of *Leptochloa fusca* L. Kunth [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1987, 10(2): 191-196.
- [30] POLLAK G, WAISEL Y. Ecophysiology of salt excretion in *Aeluropus litoralis* (Graminae) [J]. *Physiologia Plantarum*, 1979, 47(3): 177-184.
- [31] RAMADAN T. Dynamics of salt secretion by *Sporobolus spicatus* (Vahl) Kunth from sites of differing salinity [J]. *Annals of Botany*, 2001(2): 259-266.
- [32] KUMAR, ASHOK. Use of *Leptochloa fusca* for the improvement of salt-affected soils [J]. *Experimental Agriculture*, 1996, 32(2): 143-149.
- [33] KOBAYASHI H, MASAOKA Y. Salt secretion in Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth) under conditions of excess magnesium [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2008, 54(3): 393-399.
- [34] GILBERT G S, MÓNICA MEJÍA-CHANG, ROJAS E. Fungal diversity and plant disease in mangrove forests: Salt excretion as a possible defense mechanism [J]. *Oecologia*, 2002, 132(2): 278-285.

Research Progress on Structure and Function of Salt Glands in Poaceae

HOU Ben-fu^{1,2}, JIANG Shu-kun^{3,4}, YANG Chuan-ming^{1,2}, YANG Xian-li^{1,4}, WANG Li-zhi^{1,4}, LIU Kai^{4,5}

(1. Institute of Crop Cultivation and Tillage, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Crop Physiology and Ecology in Cold Region/Heilongjiang Provincial Engineering Technology Research Center of Crop Cold Damage, Harbin 150023, China; 2. Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; 3. Qiqihar Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihar 161006, China; 4. Northeast Branch of National Center of Technology Innovation for Saline-Alkali Tolerant Rice, Harbin 150086, China; 5. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: The use of salt glands to excrete excess salt carried by the aboveground parts of plants is one of the important mechanisms for salt-tolerant plants to adapt to soil salinization. A large number of domestic and foreign studies have shown that there are typical salt gland structures in salt-tolerant plants of Poaceae. In order to find out the salinity and alkali tolerance mechanisms of gramineous crops and improve their salinity and alkali tolerance function. This article provided an overview of the morphology and structure of the salt glands of the Poaceae, mechanism of salt excretion in typical bicellular salt glands of Poaceae, functional characteristics of two-celled salt glands expelling ions from the body, factors affecting the ability of salt excretion and prospect of further development of salt gland utilization in the future. The stress resistance function of salt glands can improve the salt resistance and heavy metal resistance of gramineous plants, balance the content of ions and heavy metals in crops, and finally improve the yield and quality of crops. The mechanism of salt excreted from the salt glands of gramineous plants on photosynthesis and resistance to pests and diseases will be a research hotspot in the future.

Keywords: Poaceae; salt glands; structure; salt discharge