

# 植物对盐碱胁迫的响应

鲁松<sup>1,3</sup> 杨楠<sup>1,2</sup> 熊铁一<sup>2,3</sup>

(1. 四川省自然资源科学研究院, 四川 成都 610015; 2. 峨眉山生物资源实验站, 四川 峨眉山 614201;  
3. 四川省生物资源保护与可持续利用实验室, 四川 成都 610015)

**摘要:** 土地盐碱化是制约农林业生产和生态环境建设的严峻问题。研究盐碱胁迫下植物的抗性效果, 为开发利用盐碱化土地及培育优良抗盐碱的植物品种有很重要的意义。本文简要综述了盐碱胁迫下植物的形态、生理、生化方面的响应, 以期揭示植物的抗性机理。

**关键词:** 盐碱胁迫; 植物响应

中图分类号: S718.3 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2013)06-0093-03

## Responses of Plants to Salt-alkali Stress

LU Song<sup>1,3</sup> YANG Nan<sup>1,2</sup> XIONG Tie-yi<sup>2,3</sup>

(1. Sichuan Nature Resources Science Academy, Chengdu 610015, China;  
2. The Emei Mountain Biotic Experimental Station, The Emei Mountain 614201, China;  
3. Sichuan Provincial Laboratory for Natural Resources Protection and Sustainable Utilization, Chengdu 610015, China)

**Abstract:** Soil salinization has been a severe problem which restricts the production of agro-forestry and the ecological environment improvement. Hence, studying the plant resistance to salt-alkali stress has an important significance upon how to develop and utilize salinized soil and how to produce new varieties which can resist salt-alkali stress. In this article a summary description is given of plant responses to salt-alkali stress in morphology, physiology and biochemistry, aiming to reveal the mechanism of plant resistance to the stress.

**Key words:** Salt-alkali stress, Plant responses

土地盐碱化是制约农林业生产及生态环境建设的严峻问题。全世界陆地面积约三分之一都属于盐碱地, 包括我国在内的 100 多个国家都遭受着不同程度的盐碱侵害, 而且呈不断扩大、加重的趋势<sup>[1]</sup>, 因此如何开发利用这大面积的盐碱地已成为世界性的问题。盐胁迫与碱胁迫常常同时发生, 盐碱胁迫对植物的危害效应远远大于盐胁迫。研究盐碱胁迫下植物的抗性响应, 为发掘、培育优良抗盐碱的植物品种有很重要的实践意义。本文简要综述了盐碱胁迫下植物的形态、生理、生化等方面的响应, 以期揭示植物的抗性机理。

### 1 盐碱胁迫的毒害机理

土壤的碱化经常与盐化同时发生。外部的高浓度盐会导致细胞内部的离子失衡, 从而引起渗透胁迫, 离子毒害进而导致活性氧的产生。碱胁迫在引发上述盐胁迫的基础上还会由于 pH 值升高而导致进一步的毒害。另外, 根系周围的高 pH 值的环境会造成土壤中  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  和  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  的沉淀从而使植物对离子的吸收困难而干扰矿质营养, 比如盐胁迫下植物往往出现 Ca 元素缺乏症, 而补充  $\text{Ca}^{2+}$  常

收稿日期: 2013-09-04

基金项目: 四川省基本科研业务费项目及四川省技术市场及成果交易计划项目资助(2011CZ0034)。

作者简介: 鲁松(1979-), 男, 助理研究员, 博士, 主要从事植物学方向研究, E-mail: lusong@cib.ac.cn。

能够减轻植物的胁迫反应。再比如  $Mg^{2+}$  是合成叶绿素的原料又是多种重要酶的辅因子,盐碱胁迫使  $Mg^{2+}$  活性下降必然影响其正常的生理代谢活动。

## 2 植物对盐碱胁迫的抗性机理

盐碱胁迫下植物的主要表现为生长抑制,光合下降,能耗增加,衰老加速,生物量减少,最终导致植株死亡。从能量代谢的角度分析,生长抑制、生物量减少的原因有 3 个方面:一是光合作用的降低。盐胁迫对整个光合系统的抑制主要是通过对光合作用酶、叶绿素、类胡萝卜素含量及叶绿体结构的影响来实现的<sup>[2]</sup>。在杨树中的研究发现盐碱胁迫下净光合显著下降,净光合的下降主要是由于叶片气孔导度的下降导致了胁迫下叶片叶绿体中  $CO_2$  含量下降。另外,盐碱胁迫还会显著影响植物的光合电子传递。盐胁迫和盐碱胁迫对植物光合色素尤其是叶绿素会有双重影响:刺激和抑制。碱胁迫会导致  $Mg$  离子的沉淀从而抑制叶绿素的合成,因此会使盐碱胁迫下叶绿素的含量低于盐胁迫<sup>[3]</sup>。还有原因表明盐碱导致了叶绿素降解酶活性的升高。二是渗透调节物质的合成与积累的耗能增加;三是维持渗透势耗能。从物质代谢角度看盐碱胁迫会影响植物体内一些大分子物质的代谢如核酸、蛋白质代谢等。植物依靠以下防御机制应对盐碱胁迫。

### 2.1 渗透调节

在渗透调节中,可溶性糖和小分子的氨基酸特别是脯氨酸等有机物的积累起着重要的作用。MDA 和脯氨酸的积累是植物应对环境胁迫的标志之一,如干旱、UVB 等胁迫下两者的含量都有明显增加<sup>[4]</sup>。脯氨酸的积累不仅能调节渗透胁迫还能维持离子平衡<sup>[5]</sup>。脯氨酸对线粒体中电子传递链聚合酶 II 也起保护的作用。另外,由于无机离子吸收消耗的能量远低于合成有机复合物,因此植物常于液泡中积累  $Na^+$  等以维持渗透平衡<sup>[6]</sup>。

### 2.2 离子及 pH 值平衡

植物通常积累正离子如  $Na^+$  和  $K^+$ ,同时积累无机负离子如  $Cl^-$ 、 $NO_3^-$  和  $SO_4^{2-}$  或者合成有机负离子以维持离子平衡。另外,有机酸的积累在维持 pH 平衡上起着重要的作用<sup>[7]</sup>。盐碱胁迫中,盐碱复合物内各离子之间存在相互作用,使盐碱胁迫的作用并不简单等同于单个中性和碱性离子效果的叠

加。许多种植物面临盐碱胁迫时不仅仅随盐浓度上升,也随 pH 值上升而导致  $Na^+$  含量上升, $K^+$  含量下降的现象是很普遍的。这种生理反应的原因是盐胁迫或盐碱胁迫时植物  $Na^+$  和  $K^+$  的吸收发生了竞争抑制,并且随 pH 值升高,能耗增加<sup>[5][7]</sup>。 $K^+$  是非常重要的—种大量元素,是植物体中含量最丰富的正离子,植物的耐盐性与植物保持  $K^+$  的含量在一定范围内有很大的关系。植物维持细胞质高  $K^+/Na^+$  值的能力对植物的抗盐性有很重要的作用。 $K^+$  通过与  $Na^+$  竞争结合位点而在高盐胁迫下抑制蛋白质的合成,因此维持细胞基质中低  $Na^+$  和高  $K^+/Na^+$  比率对应对外界高  $Na$  环境非常重要。在盐胁迫下经常会发现叶片  $K^+$  的含量下降从而导致  $K^+$  供应的不足。而耐盐碱种群常能维持较高  $K^+$  含量,比如 *P. euphratica*。原因有以下几个方面,一是因为其在外部高  $Na$  水平下能维持对  $K^+$  的高吸收,从而使木质导管中保持较高水平,另外  $K^+$  的含量会在细胞内重新区域化,使液泡中的含量虽然下降但是细胞基质中却维持较高水平,比如从液泡中转入细胞基质以补充其损失,这表明与盐敏感型种群不同抗盐种群能依靠与  $Na^+$  的竞争维持重要的营养元素的平衡。另外还有研究表明叶片中  $K^+$  的含量上升与  $Cl^-$  离子含量上升有关<sup>[8]</sup>。也有证据表明盐胁迫导致细胞壁特性的改变,从而导致其对正离子的高绑定能力,使  $Na^+$  不再处于游离状态,而是替代了定位于细胞壁上的正离子,因此并不会如前人研究所说的能作为渗透胁迫物质而导致细胞脱水。在拟南芥中盐胁迫下几个  $K^+$  转运载体基因的表达有的会上调有的会下调<sup>[9]</sup>。另一方面,一些蛋白激酶或蛋白磷酸酶同样调控着  $K^+$  通道的活性并改变  $K^+$  的运输。 $K^+$  转运载体基因的表达水平的差异也与不同海拔种群  $K^+$  含量的变化不同有关<sup>[9]</sup>。还有也许是由于  $K^+$  从根中转移的原因,或者由于从土壤中吸收的  $K^+$  量增加,而导致叶片中  $K^+$  含量的上升。另外,盐碱胁迫干扰了土壤中的矿质元素的存在形式比如  $Mg$ 、 $Ca$  和  $P$  等离子在高盐碱下易沉淀,从而导致植物可吸收利用的矿质离子的量降低<sup>[3]</sup>。

植物根部周围 pH 值的高低严重影响 ABA 的吸收和转运。ABA 被证明能减轻  $NaCl$  对水稻的光合作用、生长和吸收物质重新分配等作用的抑制效果。另外有研究指出 ABA 诱导表达基因在植物的

抗盐机制上起重要作用<sup>[10]</sup>。

### 2.3 抗氧化酶系统

渗透胁迫导致活性氧的产生,活性氧对细胞内的生物大分子如脂类、蛋白质和核酸攻击而严重干扰正常的代谢从而导致丙二醛的产生。为清除活性氧细胞内的抗氧化酶系统被激活,常见的抗氧化酶有 SOD、CAT、APX、POD、GR 和 GST,这些抗氧化酶的活性水平与植物的耐盐性密切相关。盐碱胁迫对植物胞内系统造成的伤害远大于盐胁迫的伤害。在一些盐敏感的植物种群中,当盐胁迫加重时 MDA 的含量先上升但是当高于一定程度后会下降<sup>[11]</sup>。MDA 含量的增加表明随 pH 值的上升两个种群都会受到越来越严重的膜伤害。在清除自由基能力方面不同植物种群抗氧化酶的活性并不相同。如在对不同海拔杨树种群的研究发现<sup>[12]</sup>,高海拔种群中随着盐碱胁迫的上升 GSH-Px 酶活性也上升直到 pH 值达到 10.4,但低海拔种群酶活性最大值为 pH 值 8.8 时。CAT 酶的活性在两个种群达到最大值的盐碱度并不同,高海拔是 9.8,而低海拔为 10.4。这种酶活性的变化差异既是由于各自同工酶表达量的调节也是由于新的同工酶条带的诱导表达。

### 参考文献:

- [1] 陶晶. 东北主要杨树抗盐机理及抗旱品种选育的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学 2000.
- [2] Marshall JD, Zhang J. Altitudinal variation in carbon isotope discrimination by conifers. In: Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (eds) Stable isotopes and plant carbon - water relations [J]. San Diego: Academic Press, 1993, 187 ~ 199.
- [3] Shi D, Zhao K. Effects of NaCl and Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> on growth of *Puccinellia tenuiflora* and on present state of mineral elements in nutrient solution [J]. Acta Pratacu. Sin, 1997, 6: 51 ~ 61.
- [4] Lu Y, Duan B, Li C. Physiological responses to drought and enhanced UV-B radiation in two contrasting *Picea asperata* populations [J]. Can. J. For. Res, 2007, 37: 1253 ~ 1262.
- [5] Shi D, Sheng Y. Effect of various salt-alkaline mixed stress conditions on sunflower seedlings and analysis of their stress factors [J]. Environ. Exp. Bot, 2005, 54: 8 ~ 21.
- [6] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25: 239 ~ 250.
- [7] Shi D, Wang D. Effects of various salt - alkali mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag [J]. Plant Soil, 2005, 271: 15 ~ 26.
- [8] Saurer M, Fuhrer J, Siegenthaler U. Influence of ozone on the stable carbon isotope composition,  $\delta^{13}C$ , of leaves and grain of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Plant Physiol, 1991, 97: 313 ~ 316.
- [9] Zhu J. Regulation of ion homeostasis under salt stress. Curr. Opin. Plant Biol, 2003, 6: 441 ~ 445.
- [10] Parida AK, Das AB. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review [J]. Ecotoxicol. Environ. Safe, 2005, 60: 324 ~ 349.
- [11] Tao J, Chen S, Qin C, et al. Influences of salt-alkali stress on MDA and protective enzyme activity of popular varieties [J]. J. Northeast Forestry Univ, 2005, 33: 13 ~ 15, 37.
- [12] Lu S, Zhang S, Xu X, et al. Effect of salt-alkali stress on Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two different altitude populations of *Populus cathayana* [J]. Biologia Plantarum, 2009, 53(3): 597 ~ 600.