

林木抗盐性研究进展

教忠意, 王保松, 施士争, 韩杰峰, 汪有良, 张 珏, 隋德宗

(江苏省林业科学研究院, 江苏 南京 211153)

摘 要:土壤盐渍化是威胁生态安全和人类生存的重要环境问题之一,同时,全球耕地面积的减少也促使人们将目光投向大面积盐碱地、海岸带和滩涂地带的开发利用。林木抗盐机理和抗盐林木品种选育日渐成为各国学者研究的热点。本文就近年来国内外学者对林木抗盐性的相关研究进行了概述。

关键词:林木;盐胁迫;研究进展

中图分类号:S718.43

文献标识码:A

文章编号:1001-7461(2008)05-0060-05

Advances in Salt Resistance of Trees

JIAO Zhong-yi, WANG Bao-song, SHI Shi-zheng, HAN Jie-feng, WANG You-liang,
ZHANG Jue, SUI De-zong

(Jiangsu Academy of Forestry, Nanjing, Jiangsu 211153, China)

Abstract: Soil salinization is an important environmental issue threatening the ecological security and human existence. Moreover, the global shrinkage in plowable land has forced people to turn their eyes to the exploitation and utilization of large areas of saline soils sea shores and beaches consequently researches on the mechanisms of salt tolerance in trees and genetic breeding of salt-tolerant trees have become research hotspots in the world. Related researches on salt resistance of trees done by scholars of various countries in recent years were reviewed.

Key words: trees; salt stress; research progress

盐碱土是一种广泛分布的土壤类型,全世界盐碱土地面积约为 $9.55 \times 10^8 \text{ hm}^2$,占地球陆地总面积的 7.26%。目前,世界约 20%的农业用地盐碱化程度在不断加重,预计到 2050 年,将会有超过 50%的耕地盐碱化^[1]。我国盐碱土约有 $9.91 \times 10^7 \text{ hm}^2$,其中,现代盐碱土 $3.69 \times 10^7 \text{ hm}^2$,残余盐碱土 $4.49 \times 10^7 \text{ hm}^2$,潜在盐碱土 $1.73 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[2]。抑制土壤盐渍化,改良利用现有盐渍土地的一条重要途径是恢复植被。因此,了解盐胁迫对林木生长发育的影响,探究林木抗盐机理,掌握耐盐鉴定指标以及耐盐育种技术,对加快林木耐盐选育研究,开发利用盐碱土地资源,缓解盐胁迫生态危机,保证粮食安全和生态安全都具有重要的意义。

1 盐胁迫对植物的伤害

1.1 盐胁迫对植物种子萌发的影响

植物种子在盐胁迫下的萌发情况与植物本身的耐盐性有一定关系^[3]。了解不同盐分及其组成对种子萌发情况的影响,可以为探讨种子耐盐机理、提高种子耐盐能力及选育耐盐树种提供依据。王树凤等^[4]发现低浓度 NaCl 胁迫对毛红椿和水松种子萌发的影响不明显。马翠兰等^[5]对坪山柚和福橘种子在盐胁迫下的萌发试验也表明低浓度 NaCl 胁迫不影响种子萌发率,但种子完成萌发所需时间延长 2~4 d,随盐浓度升高,萌发率显著降低。苑盛华等^[6]认为低盐浓度对种子发芽有一定促进作用,不同树种、同一树种不同种源的种子耐盐能力差异显

收稿日期:2007-12-26 修回日期:2008-03-19

基金项目:国家科技支撑计划项目“耐盐经济植物规模化栽培技术与开发”(2006BAD09A04);江苏省科技成果转化专项资金项目“速生抗逆杨树、柳树新品种选育及产业化”(BA2006018)。

作者简介:教忠意,男,研究实习员,硕士研究生,主要从事园林植物遗传育种和景观生态研究。

著。根据武德等^[7-8]对 20 种混合盐碱胁迫条件下绒毛白蜡和刺槐种子发芽情况的研究,在混合盐碱胁迫下,种子的萌发受到明显抑制,并随盐碱度递增,下降趋势变大,盐度和碱度之间具有明显的协同效应,而盐浓度和 pH 值是影响刺槐种子抗盐碱萌发的主导因素。

1.2 盐胁迫对植物生长的影响

生长量和生物量的变化程度是植物对盐胁迫响应的综合体现及对盐胁迫的综合反应。韩亚琦等^[9]研究认为盐胁迫下榉栎生长量和生物量都受到明显抑制。苗海霞等^[10]发现盐胁迫能显著降低苦楝根系和地上部分的生长,对苗木的含水量和根系活力影响显著,根系活力先增后降。汪贵斌等^[11-12]试验结果表明盐胁迫下落羽杉相对高生长、相对地径生长、生物量和冠根比随土壤盐分浓度的增加而减少,盐分对落羽杉地上部分生长的抑制作用大于对根的影响。根据王树凤的研究,NaCl 浓度为 0.2% 时,毛红椿幼苗就已出现明显的生长抑制现象;水松幼苗能够在 0.2% NaCl 胁迫条件下生长,但生长出现异常,主要表现为根部变粗,并出现烂根现象^[4]。马翠兰等^[5]则认为 NaCl 胁迫下,坪山柚和福橘幼苗生长受抑制是由幼苗吸收过量 Na^+ 和 Cl^- 而造成的离子胁迫所引起的。

1.3 盐胁迫对植物生理生化特性的影响

1.3.1 盐胁迫对细胞膜透性的影响 植物体膜结构和功能的完整性是控制离子运转和分配的主导因素,因此膜系统是植物盐害的主要部位^[13]。Mckay^[14]认为用相对电导率来表示细胞膜透性的大小,可以反映植物细胞膜在逆境条件下透性的变化和受损伤程度。国内对杨树、柳树在盐胁迫下的相对电导率变化研究表明,随盐胁迫强度的增加相对电导率呈上升趋势^[15-16]。Cambel^[17]认为细胞膜透性受盐胁迫后增大。魏海霞^[18]对苦楝的研究表明,高盐胁迫下细胞膜透性增加,增加幅度与胁迫时间呈正相关。马焕成^[19]则认为高盐处理能大幅增加群众杨叶片膜透性,而低盐处理对叶片膜透性没有影响。

1.3.2 盐胁迫对细胞渗透调节物质的影响 植物在盐胁迫下的细胞渗透调节物质基本上分为两类,一是从外界环境进入植物细胞内的 K^+ 、 Cl^- 等无机离子,二是植物细胞自身合成的氨基酸和糖类等^[20]。根据马翠兰等^[21]研究,随 NaCl 浓度增加,坪山柚幼苗地上部及根部 Na^+ 和 Cl^- 含量明显增加。这些无机离子主要在渗透胁迫初期起渗透调节作用,但其含量的增加将对细胞产生毒害作用。而氨基酸等有机溶质不干扰细胞代谢和蛋白质的结构

与功能,为植物解除胁迫后恢复生长提供物质准备。刺槐和沙枣在盐胁迫条件下叶片内脯氨酸含量均增加,且脯氨酸含量与盐度呈正相关,沙枣脯氨酸的增加大于刺槐,说明 2 种植物在盐胁迫条件下均具有一定的渗透调节能力,但沙枣的渗透调节能力明显高于刺槐^[22]。魏海霞^[18]也认为,盐胁迫下苦楝叶片中脯氨酸含量显著上升,其累积对减弱盐胁迫下的膜质过氧化作用具有重要意义。

1.3.3 盐胁迫对活性氧代谢的影响 盐胁迫下植物体内产生大量的活性氧物质,它们能破坏细胞膜透性,导致细胞代谢紊乱,而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶能有效地消除活性氧自由基,防止膜的氧化破坏。根据汪贵斌等^[23]研究,在轻度盐胁迫下,落羽杉叶片 SOD 和 POD 活性上升,当胁迫程度超过一定范围后,落羽杉体内整体代谢过程受到严重破坏,SOD 和 POD 的活性也随着下降。周希琴等^[24]认为随盐浓度的增加,木麻黄幼苗 SOD 活性下降,POD 活性逐渐上升,CAT 活性在低盐时下降,在高盐时则明显上升。王瑞刚等^[25]研究结果显示,SOD、POD 活性的下降是导致群众杨和 I-214 杨膜脂过氧化和电解质外渗率增加的主要原因,而胡杨在盐胁迫初始阶段就能大幅度上调 SOD、POD 活性,以避免活性氧对膜的伤害,因此,在长期不断提高的盐胁迫条件下,胡杨的排盐性强,降低了盐诱导的膜脂过氧化,最终减少了电解质外渗率,从而提高了抗盐性。

1.3.4 盐胁迫对光合作用的影响 光合作用为植物生长发育提供物质和能量,是植物生长发育的基础。盐胁迫破坏叶绿体结构,使叶绿素含量下降,引起植株光合能力减弱。吴永波等^[26]研究表明,随着 NaCl 处理浓度的增加,3 个白蜡树种幼苗的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均呈下降趋势。汪贵斌等^[27]认为盐胁迫下落羽杉叶绿素 a、b 和叶绿素含量均下降,叶绿素 a 下降的幅度高于叶绿素 b。张川红等^[28-29]对盐胁迫下国槐和核桃的研究也证明,作为反应中心的叶绿素 a 受到盐破坏,从而影响植物净光合速率。克热木·伊力等^[30]研究发现,盐胁迫下石头扁桃和桃扁桃叶片净光合速率、气孔导度均下降,但细胞间隙 CO_2 浓度石头扁桃下降,桃扁桃却上升,说明桃扁桃叶片净光合速率下降受非气孔因素影响较大,而石头扁桃主要受气孔因素影响。盐胁迫下植物光合速率降低的因素因试验材料的抗盐性、材料的发育阶段和盐胁迫时间的不同而有差异。植物在短期盐胁迫时,气孔因素可能起较大的作用,而受长期盐胁迫时,非气孔因素逐渐

成为限制光合作用的主要因素。

2 植物抗盐机理研究

2.1 植物避盐机理

2.1.1 稀盐作用 一些盐生植物借助体内的肉质化结构提高含水量,将吸入茎叶的盐分稀释以降低盐离子伤害。马焕成等^[31]研究认为胡杨叶片在盐胁迫下发生肉质化,一方面它通过肉质化稀释胞内盐分浓度;另一方面通过降低单位重量的叶面积,降低叶面的蒸腾速率,从而减少由质流引起的离子积累。张宝泽等^[22]也认为,随盐度增加,沙枣叶片肉质化程度的增加趋势大于刺槐,在盐胁迫条件下植物叶片肉质化程度大小可作为植物耐盐的一个指标。

2.1.2 泌盐作用 植物借助于蒸腾势,通过泌盐腺或吐水等将根系吸收的盐分主动排泄到茎叶表面,这些盐分通过雨水冲刷、风吹、昆虫粘附等方式脱落,从而降低了植物体内的盐分水平,这就是泌盐作用。Ramadan^[32]发现非原质体运输是盐分从韧皮部液流转运到泌盐腺的主要途径。张道远等^[33]认为线粒体为柽柳属植物提供了分泌活动所需的ATP。泌盐腺作为植物体有效的脱盐装置,在调节体内离子平衡,维持渗透压稳定,提高植物的耐盐性等方面发挥了重要作用。

2.1.3 拒盐作用 有些植物能通过细胞质膜的调节降低根细胞对某些离子的透性,从而拒绝一部分离子进入细胞,避免盐分胁迫。此外,一些植物还能够通过根系向土壤分泌有机酸和氨基酸类分泌物,它们与土壤中某些离子起螯合或络合作用,在一定范围内减少对这些离子的吸收。Waisel等^[34]认为植物根系对盐的过滤作用是最重要的拒盐机制,可以阻止80%的盐分通过蒸腾作用从根系表面进入茎内。

2.2 植物耐盐机理

2.2.1 离子区隔化 离子区隔化是指在盐胁迫条件下,盐生植物将主要的盐离子转移至液泡中,而在细胞质中合成代谢可兼容的溶质来补偿液泡与细胞质之间的渗透差异^[35]。非盐生植物则一般在尽量减少对盐离子吸收的同时将部分盐离子输送到衰老组织以保护幼嫩组织^[36]。植物将Na⁺区隔于液泡是由Na⁺/H⁺反向运输体完成的,液泡膜上的2种产H⁺泵(H⁺-ATPase和VPPase)为其提供能量^[37]。Fung等认为胡杨根细胞内大量的小液泡对Cl⁻离子起到了很好的存储和区隔作用,马焕成的试验也证实了这一结果^[38]。

2.2.2 渗透调节 盐胁迫条件下,由于外界渗透压较低,植物为避免发生水分亏缺现象,细胞内会积累一些可溶性物质来降低胞内渗透势,从而保证逆境条件下水分的正常供应。渗透调节分为无机渗透调节和有机渗透调节。参与无机渗透调节的离子主要有Na⁺、K⁺和Cl⁻;参与有机渗透调节的物质主要有脯氨酸和甜菜碱等^[39]。

2.2.3 维护膜系统的完整性 盐胁迫下,细胞质膜首先受到盐离子胁迫的影响而产生胁变,导致质膜受伤,引起质膜透性增大。龚明等^[40]发现高盐分浓度能增加细胞膜透性,加快脂质过氧化作用,最终导致膜系统的破碎。Wu^[41]认为质膜为适应盐胁迫,通过降低双层膜的流动性来减少对NaCl的透性。张川红等^[42]对国槐和中林46杨幼苗膜类脂的研究也证明了这一点。同时,植物体内POD、SOD和CAT等保护酶系统能够相互协调,清除盐胁迫下膜脂过氧化作用产生的MDA,保护膜结构的稳定。

2.2.4 改变代谢途径 盐胁迫下,植物代谢会受到干扰而发生紊乱,一些盐生植物能够通过改变其自身光合碳同化途径来适应高盐分生境,即由C3途径变为景天酸代谢(CAM)途径^[43]。这种改变使植物减少了水分消耗。在长时间盐胁迫条件下,植物会在夜晚张开气孔进行CO₂的吸收和固定,白天关闭气孔以减少蒸腾水损失。也有部分植物将C3途径转变为C4途径以适应盐胁迫生境。

3 植物耐盐性评价指标的研究

植物耐盐性涉及生理生化等多方面因素,是一个多基因控制的极为复杂的反应过程^[44]。植物生理代谢过程不同,表现出的生理指标也不同,因此,植物耐盐性指标也应当是多指标的综合。姜卫兵等^[45]研究认为叶片含水量、膜透性和渗透调节物质等生理指标若配以合适的度量值都可用于评价无花果的耐盐性。苏国兴等^[46]建议用叶产量、新梢伸长量、叶片K⁺/Na⁺和脯氨酸含量作为桑树耐盐品种的筛选指标。肖雯等^[47]对甘蒙柽柳等几种盐生植物的研究表明,质膜透性、MDA含量、渗透调节物质的种类和含量可作为植物抗盐性评价的重要参考指标,而肉质性和叶绿素含量必须结合其他指标和结构特点,才能用来综合评价植物抗盐能力的大小。张兆英等^[48]则认为光合作用、电导率、MDA含量、Na⁺和K⁺、ABA含量、保护酶活性对植物抗盐性有比较明确的指示意义;Cl⁻、脯氨酸和甜菜碱的积累作为植物抗盐性评价指标还需要进一步深入研究。总之,在评价植物耐盐性差异时,必须结合植物的结

构特点,充分考虑抗盐生理指标的相对大小,同时,又要考虑这些指标的增减幅度和变化趋势,这样才有利于得出较为准确的结论。

4 植物耐盐育种研究

据赵可夫等研究,全世界盐生植物种类约 5 000 ~6 000 种,我国有 500 余种^[49]。选育耐盐植物,充分利用盐碱土资源,创造生态效益、经济效益和社会效益是一项利国利民的系统工程。植物耐盐性遗传改良一般有几个途径:引种筛选、杂交育种、诱变育种、基因遗传工程和耐盐突变体筛选^[50]。

4.1 常规选育

植物耐盐能力各有差异,因此,通过常规的引种和杂交育种等方法筛选出具有一定耐盐能力的树种或品种,改善盐碱土壤环境,创造一定经济价值,是国内外研究人员共同关注的问题。近年来,针对意杨、胡杨、落羽杉、绒毛白蜡、国槐、刺槐、桤柳、桑树、红树和苦楝等树种耐盐性评价和筛选的研究正在逐步开展。然而,常规方法以表现性状作为选择标准,不考虑植物遗传物质是如何变化的,选育出的新品种虽表现稳定,但选育周期较长^[51]。目前,耐盐林木常规选育的研究报道较少,通过耐盐突变体筛选和基因工程进行耐盐育种的报道较多,尤其是基因工程育种已成为当今的研究热点。

4.2 利用基因工程选育

分子生物学的迅速发展带动了植物抗盐基因工程的研究。随着一些渗透调节基因和与植物盐胁迫反应相关的基因被分离和克隆出来,利用基因工程技术手段使外源耐盐基因在受体植物中表达,使植物在盐胁迫条件下生长,为人们展示了美好的前景。刘凤华等^[52]对 BADH 基因转入植物体内提高抗盐性的情况进行了研究。Gao 等^[53]认为转入 codA 基因后,柿树的耐盐性得到了有效提高。Gervera 等^[54]也获得了转入 HAL2 基因的耐盐柑橘。国内对胡杨耐盐锌指蛋白基因、Na⁺/H⁺ 反向运输载体蛋白基因、H⁺-ATPase 基因、14-3-3 蛋白基因和 nhx 基因等都进行了相关研究^[55-57]。由于植物耐盐性是一个多基因控制的性状,它受植物种类、品种基因型和内部生理生化反应等影响,耐盐机制较为复杂,转入一个或较少量的其他外源基因有可能达不到预期的耐盐效果,且存在基因沉默问题,成本高,风险大,因此,大范围的应用还比较困难。

4.3 利用突变体选育

植物离体培养过程中存在着广泛的体细胞变异,充分利用这种变异或通过离体诱变、定向筛选可

以培育出耐盐突变体,它们具有稳定的遗传特性,所以植物组织培养技术常常作为筛选植物耐盐突变体的常用技术和方法。对林木进行组织培养和细胞培养筛选耐盐突变体的研究起步较晚。李驹等^[58]通过愈伤组织培养法获得了杨树耐盐细胞系及不定苗,证明了在林木中运用愈伤组织变异来进行耐盐性筛选的可行性。李玲等^[59]采用不同杨树种和品种的嫩叶、幼茎产生的愈伤组织诱导耐盐突变体,筛选出了完整的耐盐植株。张绮纹等^[60]以群众杨 39 为材料,首次在林木上建立了耐盐悬浮细胞系,经愈伤组织成功培育出耐 30%~35% NaCl 的体细胞变异体完整植株。至 1997 年,经过有盐和无盐的 4 代培养,已获得群众杨 39、加拿大杨 2 个杨树品种 12 个无性系的 800 多植株,这是林木细胞工程的一大突破。李周岐、杨秀平等^[61-65]对河北杨体细胞抗盐性突变体抗性稳定性、同工酶、离体筛选、试管苗抗盐性和 Na⁺、K⁺ 积累特性等进行了系列研究。除杨树外,科研人员还对樱桃、柑橘、木槿和杜鹃等进行了耐盐性研究并获得了耐盐再生植株^[66-68]。突变异体以植物耐盐突变体在培养中的表现为选择依据,不考虑遗传物质或结构是如何变异的,因此,选出的植株一般稳定性较高,但突变的发生几率不好掌握。在筛选开始时,应首先建立高频再生体系,逐步改进胁迫培养程序以获得具有较高分化能力的细胞系。同时,构建诱变剂量、细胞损伤程度和细胞再生完整植株能力三者之间的最适平衡关系。此外,林木耐盐体细胞突变体选择还应该与常规育种、染色体工程和基因工程研究相结合,逐步解决耐盐突变体与产量、品质之间的矛盾,培育出优良的耐盐林木品种。

参考文献:

[1] VINOCUR B, ALTMAN A. Recent advances in engineering plant tolerance to a biotic stress: achievements and limitations [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2005, 16(2): 123-132.

[2] 王遵亲, 祝寿泉, 愈仁培, 等. 中国盐渍土 [M]. 北京: 科学出版社, 1993.

[3] GUPTA G N. Salt tolerance in some tree species at seedling stage [J]. Indian Forest, 1987, 12(2): 101-112.

[4] 王树凤, 陈益泰, 徐爱春. 盐胁迫对 2 种珍贵速生树种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2007, 16(1): 49-52.

[5] 马翠兰, 刘星耀, 杜志坚. 盐胁迫对柚、福橘种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2003, 32(3): 320-324.

[6] 苑盛华, 杨传平, 焦喜才, 等. 盐渍条件下种子的萌发特性 [J]. 东北林业大学学报, 1996, 24(6): 41-46.

[7] 武德, 曹帮华, 于志鹏, 等. 盐碱胁迫下绒毛白蜡种子的萌发特性 [J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(1): 85-88.

[8] 武德,曹帮华,刘欣玲,等. 盐胁迫下刺槐种子萌发主导因素的确定[J]. 山东科学,2007,20(1):25-29.

[9] 韩亚琦,唐宇丹,张少英,等. 盐胁迫抑制榉栎 2 变种光合作用的机理研究[J]. 西北植物学报,2007,27(3): 583-587.

[10] 苗海霞,孙明高,夏阳,等. 盐胁迫对苦楝根系活力的影响[J]. 山东农业大学学报,2005,36(1):9-12.

[11] 汪贵斌,曹福亮. 土壤盐分及水分含量对落羽杉幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报,2004,15(12): 2 396-2 400.

[12] 汪贵斌,曹福亮. 盐分和水势胁迫对落羽杉幼苗的生长量及营养元素含量的影响[J]. 林业科学,2004,40(6):56-62.

[13] ESECHIEH A. Partitioning of chloride ion in the germinating seed of two forage legumes under varied salinity and temperature regimes [J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis,1995,26(19): 3 357-3 370.

[14] MCKAY H M,MASON W L. Physiological indicators of tolerance to cold storage in Sitka spruce and Douglas-fir seedlings [J]. Canadian Journal Forest Research,1991,21(6): 890-901.

[15] 陶晶. 东北主要杨树抗盐机理及抗性品种选育的研究[D]. 东北林业大学博士学位论文,2002.

[16] 隋德宗. 盐胁迫对柳树无性系幼苗生长影响的研究[D]. 南京林业大学硕士学位论文,2006.

[17] CAMBELL L C,PITMAN M G. Salinity and plant cells [M]. London:Macmillan,1971.

[18] 魏海霞,孙明高,夏阳,等. NaCl 胁迫对苦楝细胞膜透性和有机渗透调节物质含量的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2005,40(5):599-603.

[19] 马焕成,王沙生. 胡杨膜系统的盐稳定性及盐胁迫下的代谢调节[J]. 西南林学院学报,1998,18(1): 15-23.

[20] 李晓燕,宋占午,董志贤. 植物的盐胁迫生理[J]. 西北师范大学学报,2004,40(3):106-111.

[21] 马翠兰,刘星辉,王湘平. 盐胁迫下 溪蜜柚苗木生理生化特性的变化研究[J]. 中国生态农业学报,2007,15(1):99-101.

[22] 张宝泽,赵可夫. 刺槐和沙枣耐盐性能的研究[J]. 山东科学,1996,9(2):53-55.

[23] 汪贵斌,曹福亮. 土壤盐分和水势胁迫对落羽杉叶片中几种酶活性的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2006,30(6):32-36.

[24] 周希琴,吉前华. 盐胁迫下木麻黄幼苗抗氧化酶活性的变化及Ca²⁺对它的调控[J]. 植物生理学通讯,2004,40(2):184-186.

[25] 王瑞刚,陈少良,刘力源,等. 盐胁迫下 3 种杨树的抗氧化能力与耐盐性研究[J]. 北京林业大学学报,2005,27(3):46-52.

[26] 吴永波,薛建辉. 盐胁迫对 3 种白蜡树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.

[27] 汪贵斌,曹福亮. 土壤盐分及水分含量对落羽杉光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2004,28(3):14-18.

[28] 张川红,沈应柏,尹伟伦. 盐胁迫对国槐和核桃幼苗光合作用的影响[J]. 林业科学研究,2002,15(1): 41-46.

[29] 张川红,尹伟伦,沈应柏. 盐胁迫对国槐与核桃气孔的影响[J]. 北京林业大学学报,2002,24(2):1-5.

[30] 克热木·伊力,侯江涛,买合木提,等. 盐胁迫对扁桃光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. 西北植物学报,2006,26(11): 2220-2226.

[31] 马焕成,王沙生,蒋湘宁. 盐胁迫下胡杨的光合和生长响应[J]. 西南林学院学报,1998,18(1):33-41.

[32] RAMADAN T. Ecophysiology of salt excretion in the xerohalophyte *Reaumuria hirtella* [J]. New Phytologist,1998,139(2):273-281.

[33] 张道远,尹林克,潘柏荣. 柽柳泌盐腺结构、功能及分泌机制研究进展[J]. 西北植物学报,2003,23(1): 190-194.

[34] 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.

[35] POPPET M,POLANIA J,WEIPER M. Physiological adaptation to different salinity levels in mangroves. Toward the rational use of high salinity tolerance plant [J]. Plant and Soil,1993,148(1):217-224.

[36] 曲泽洲,孙云蔚. 果树种类论[M]. 北京:中国农业出版社,1990.

[37] 韩燕燕,鲁艳,吕光辉. 植物耐盐的生理机制及基因工程新进展[J]. 生物技术通报,2007,23(4):10-18.

[38] 马焕成,王沙生. 盐胁迫下胡杨的离子响应[J]. 西南林学院学报,1998,18(1):42-47.

[39] 杨晓慧,蒋卫杰,魏琨,等. 植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展[J]. 山东农业大学学报:自然科学版,2006,37(2): 302-305.

[40] 龚明,丁念诚,贺子义,等. 盐胁迫下大麦和小麦等叶片脂质过氧化伤害与超微结构变化的关系[J]. 植物学报,1989,31(11):841-846.

[41] JINGLAN W,SELISKAR D M,GALLAGHER J L. Stress tolerance in the marsh plant *Spartina patens*:Impact of NaCl on growth and root plasma membrane lipid composition [J]. Physiologia Plantarum,1998,102(2):307-317.

[42] 张川红,尹伟伦,沈漫. 盐胁迫对国槐和中林 46 杨幼苗膜类脂的影响[J]. 北京林业大学学报,2002,24(5/6):89-95.

[43] CUSHMAN J C,MEYER G,MICHALOWSKI C B, et al. Salt stress leads to differential expression of two isogenes of phosphoenolpyruvate carboxylase during Crassulacean acid metabolism induction in the common ice plant [J]. Plant Cell,1989,1(7),715-725.

[44] PAUL M H,RAY A B,JIANKANG Z, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,2000,51(6):463-499.

[45] 姜卫兵,马凯,王业遵. 无花果耐盐性生理指标的探讨[J]. 江苏农业学报,1991,7(3):29-33.

[46] 苏国兴,洪法水. 桑品种耐盐性的隶属函数法之评价[J]. 江苏农业学报,2002,18(1):42-47.

[47] 肖雯,贾恢先,蒲陆梅. 几种盐生植物抗盐生理指标的研究[J]. 西北植物学报,2000,20(5):818-825.

[48] 张兆英,于秀俊. 植物抗盐性评价生理指标的分析[J]. 沧州师范专科学校学报,2006,22(4):51-53.

[49] 赵可夫,范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京:科学出版社,2005.

[50] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京:中国科学技术出版社,1993.

一个由低级向高级进化的中间类型,这一结果与利用 ISSR 分子标记研究的结果相似^[10]。

红霞(2003)应用支序分析法^[11],利用胡枝子 28 个较为稳定可靠的形态形状,对分布在内蒙古的胡枝子属 12 个分类群的起源与演化关系进行了探讨,指出了分布在内蒙古的胡枝子属的系统发育顺序为短梗胡枝子→二色胡枝子→多花胡枝子→阴山胡枝子→尖叶胡枝子→长叶铁扫帚→绒毛胡枝子→达乌里胡枝子→牛枝子。多花胡枝子与二色胡枝子、短梗胡枝子亲缘关系很近,而在本试验中发现多花胡枝子与短梗胡枝子、二色胡枝子的亲缘关系还是较远的。

目前对胡枝子属植物的遗传多样性和亲缘关系的研究还刚刚开始,而且由于各研究者所用的材料和方法不同,所得到的胡枝子属系统发育顺序及种间亲缘关系,也并不一样,同时,研究所涉及的种类较少,研究的方法较单一,也难以较系统全面的评价胡枝子遗传多样性及亲缘关系,因此有必要采用一些新的方法,选取更多的种来对该属植物的遗传多样性及亲缘关系作更深入的研究,为胡枝子属的分类和系统发育研究提供理论依据。

参考文献:

(上接第 64 页)

[51] 张建峰,李吉跃,宋玉民,等.植物耐盐机理与耐盐植物选育研究进展[J].世界林业研究,2003,16(2):16-22.

[52] 刘凤华,郭岩,谷冬梅,等.转甜菜碱醛脱氢酶基因植物的耐盐性研究[J].遗传学报,1997,24(1):54-58.

[53] GAO M, SAKAMOTO A, MIURA K, et al. Transformation of Japanese persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.) with a bacterial gene for choline oxidase [J]. Molecular Breeding, 2000, 6(5):501-510.

[54] GERVERA M, ORTEGA C, NAVARRO A, et al. Generation of transgenic citrus plants with the tolerance to salinity gene HAL2 from yeast [J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2000, 75(1):26-30.

[55] 王俊英,尹伟伦,夏新莉.胡杨锌指蛋白基因克隆及其结构分析[J].遗传,2005,27(2):238-245.

[56] 马丽.胡杨耐盐相关基因克隆及转化群众杨的研究[D].北京林业大学硕士学位论文,2005.

[57] 朱馨蕾,马艳,张富春.盐胁迫下胡杨 cDNA 文库的构建及其 nhx 基因的克隆[J].植物研究,2007,27(1):82-88.

[58] 李驹,陈维明.杨树耐盐细胞系的筛选及不定苗再生的研究[J].林业科技通讯,1984(1):1-3.

[59] 李玲,韩一凡.杨树耐盐突变体筛选的研究[J].林业科学,

[1] 夏亦莽.十种胡枝子的核型研究[J].中国草地,1989(3):17-19.

[2] 张义贤.胡枝子的核型研究[J].山西大学学报:自然科学版,1990,13(1):87-89.

[3] 黄普华.我国东北胡枝子属及其近缘属的花粉形态和分类研究[J].植物分类学报,1987,25(5):366-369.

[4] 孙京田.山东胡枝子属植物花粉形态研究及其在分类上的意义[J].山东师范大学学报:自然科学版,2001(2):190-193.

[5] 张玉兰.我国某些蜜源植物花粉形态研究[J].武汉植物研究,1994,9(4):317-320.

[6] 张吉宇,袁庆华,王彦荣,等.胡枝子属植物野生居群遗传多样性 RAPD 分析[J].草地学报,2006,14(3):214-218.

[7] JANET L, IVANA S. Christian Brochmann Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference[J]. Mol Phylogenet Evol, 2003, 29(3):417-34.

[8] 赵卫国,潘乐,张志芳.桑属植物 ITS 序列研究与系统发育分析[J].蚕业科学,2004:30(1):11-14.

[9] GAO L M, ZHU L D, ZHANG C Q. Infrageneric and sectional relationships in the genus rhododendron (Ericaceae) inferred from ITS sequence data[J]. 植物学报,2002,44(11):1351-1356.

[10] 赵杨,陈晓阳,王秀荣,等.9 种胡枝子亲缘关系的 ISSR 分析[J].吉林林业科技,2006,35(3):1-4.

[11] 红霞.内蒙古胡枝子属 (*Lespedeza* Michx.) 植物的分类学研究[D].内蒙古师范大学硕士论文,2003.

1990,26(4):359-362.

[60] 张绮纹,张望东.群众杨 39 无性系耐盐悬浮细胞系的建立和体细胞变异完整植株的诱导[J].林业科学研究,1995,8(4):395-401.

[61] 李周岐,徐养福,郭军战.河北杨体细胞抗盐性突变体抗性稳定性研究[J].西北林学院学报,1997,12(2):80-84.

[62] 李周岐,郭军战,李建梅,等.河北杨体细胞抗盐性变异系的同工酶鉴定[J].西北林学院学报,1995,10(4):68-71.

[63] 李周岐,郭军战,刘西平,等.河北杨体细胞抗盐性突变体试管苗抗盐性测定[J].西北林学院学报,1996,11(4):94-97.

[64] 李周岐,周志华,郭军战,等.河北杨体细胞抗盐性突变体离体筛选的研究[J].西北林学院学报,1995,10(3):1-7.

[65] 杨秀平,翟梅枝,张凤云,等.河北杨体细胞抗盐性突变体 Na⁺、K⁺ 积累特性[J].西北林学院学报,2003,18(4):26-28.

[66] 王兴军,姚敦义.运用多步选择系统筛选木槿耐盐突变体[J].植物生理学通讯,1994,30(1):22-24.

[67] 王长泉,宋恒.杜鹃抗盐突变体的筛选[J].核农学报,2003,17(3):179-183.

[68] 高玉红,李云.植物离体培养筛选耐盐突变体的研究[J].核农学报,2004,18(6):448-452.