

植物抗盐机理研究进展*

马建华, 郑海雷, 赵中秋, 张春光

(厦门大学 生命科学学院, 中国福建 厦门 361005)

摘要:对近年来植物抗盐机理的研究进展作了概述, 阐明了植物对盐分的反应及盐分对植物的不同伤害, 并从盐生植物的形态、生理和分子水平上综述了盐生植物的抗盐机理, 最后对今后植物抗盐机理的研究可能存在的问题提出了自己的观点。

关键词:盐分胁迫; 渗透调节; 离子区域化

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1007- 7847(2001) S0- 0175- 06

Progress in Mechanisms of Plant Resistance to Salt Stress

MA Jian-hua, ZHENG Hai-lei, ZHAO Zhong-qiu, ZHANG Chun-guang

(College of Life Science, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China)

Abstract: The research of the mechanisms of salt resistance in plants in recent years is summarized. The responses to salinity and different harms in plants are elucidated, and the mechanisms of salt resistance in plants in morphological, physiological and molecular levels are also summarized. The possible problems in research in mechanisms of salt resistance in plants are raised.

Key words: salt stress; osmoregulation; ionic compartmentation

(Life Science Research, 2001, 5(Suppl): 175~ 179)

植物按其对盐分环境的反应可分为盐生植物和非盐生植物, 不同的盐生植物, 虽然它们都生活在同样的高盐分下, 但其耐盐机理却是不一样的^[1], 本文就植物对盐分的反应及盐生植物耐盐机理的研究近况作一综述, 以期能使植物的耐盐机理研究更快地发展。

1 盐分对植物的影响

1.1 盐分对植物外部形态的影响

盐分对植物个体发育的影响非常显著, 总的特征是抑制植物组织和器官的生长和分化, 提早植物的发育进程。小麦长时间处于盐胁迫下, 其叶片的面积缩小, 分蘖数和籽粒数减少, 影响了小麦的产量^[2]。高粱在盐胁迫下, 其叶片的生长区比对

照明显降低, 同时, 生长区细胞的最大生长速率也受到了限制。

陆静梅等^[3]对松嫩平原的4种盐生植物根的结构研究表明, 它们的根中都具发达的通气组织, 可能与盐生植物的耐盐性有关。宁顺斌等^[4]提出, 盐胁迫诱导的植物根尖细胞的凋亡可能是植物抗盐的一种生理机制。华栋等^[5]曾研究了盐分对杜氏藻叶绿体超微结构的影响, 发现叶绿体结构在低浓度下为杯状, 而在高浓度下却离解成多个相连的部分。Grieve等报道了盐分使小麦生殖结构的发生提早进行, 加速了植物的成熟^[6]。此外, 盐分还降低叶原基的发生率, 减少叶片数, 在生长期, 盐分延迟了小麦的分蘖^[7]。

* 收稿日期: 2001- 06- 19; 修回日期: 2001- 08- 23

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39870630)

作者简介: 马建华(1977-), 男, 河南商丘人, 硕士研究生, 主要从事植物生理学研究, Tel: 0592- 2181005.

1.2 盐分对植物光合作用的影响

1.2.1 盐分对类囊体膜结构和功能的影响

研究发现, 叶绿体的类囊体膜的组成有其特殊性, 其中含有大量的糖脂和不饱和脂肪酸, 它们对于类囊体膜进行光化学反应的意义重大. 1978年, Muller 等发现, 细胞中 Na^+ 和 Cl^- 的积累可使类囊体膜糖脂含量明显下降, 光合性能下降. 盐分胁迫可使植物类囊体膜上的叶绿素含量降低^[8], 而叶绿素 a/叶绿素 b 的比例却上升^[9]. 盐分胁迫下, 单细胞绿藻的类囊体膜的饱和脂肪酸含量下降, 多元的不饱和脂肪酸的含量却上升, 而类囊体膜脂不饱和程度的增加有利于类囊体膜光合性能的维持^[10]. 盐分除了影响类囊体膜的膜脂成分以外, 还影响到类囊体膜上的蛋白活性. 盐胁迫初期, 类囊体膜蛋白含量降低, 而 ATPase 活性却上升, 但随着盐胁迫时间的延长, 类囊体膜蛋白含量又有回升, ATPase 又下降. 盐分还影响类囊体膜的垛叠状态, 使垛叠状态的类囊体的比例减少, 光合性能下降. 高盐条件下, 盐分影响了 LCH I 和 LCH II 的功能, 进而影响到两个光系统之间激发能的分配, 从而影响到植物的光合性能.

1.2.2 盐分对光合作用电子传递的影响

张其德的研究结果表明, 随着盐分的提高 PS I 的电子传递速率明显下降, 而 PS II 电子传递速率却略有提高, 这可能与盐胁迫增加 PS I 反应中心和 Cyt_{553} 的含量及提高环式电子传递活性有关. 此外, 盐分还影响了能量在 PS I 和 PS II 之间的合理分配, 进而影响了光合电子传递^[11]. 而 Fry 等^[12]发现, 盐分胁迫下氧气的释放并没有太大的改变, 认为盐胁迫并不影响光合电子传递. 有人认为, 盐分胁迫并不影响光能在两个光系统之间的分配, 但却产生了围绕 PS I 的能量储存途径, 盐胁迫增加 PS I 反应中心 Chla、 Cyt_{553} 、NADH 含量和依赖 NADH 的环式电子传递的活性, 而 PS II 反应中心 $\text{Cyt}_{b_6/f}$ 的含量不变甚至略减^[12]. Takable 等^[13]还认为高甜菜碱浓度可能会降低 Cyt_{553} 的扩散速率, 从而降低电子向 PS I 的传递, 细胞内离子浓度的增加还会引起 Cyt_{553} 与 PS I 及 Cyt_{553} 与 Cyt_{f} 之间不利的电荷相互作用. 此外, 盐胁迫对 PS I 及细胞色素氧化酶的影响对光强有很大的依赖性. 可见, 盐分对植物光合作用的影响比较复杂, 有的还会出现相反的报道, 特别是盐分导致 PS I 含量的增加尚未达到共识, 因此, 对它的研究, 还需进一步探讨.

1.2.3 盐分对光合碳同化的影响

很多实验表明, 盐胁迫降低了 RUBP 羧化酶的活性和含量, 从而降低了 RUBP 及 Pi 的再生等, 而这两种物质再生能力的大小对碳还原循环是至关重要的. 此外, 盐胁迫还会降低磷酸甘油酸、磷酸甘油醛、磷酸三糖、1.5-二磷酸核酮糖的含量, 进一步降低了植物对 CO_2 的利用. 但是, Ziska 等^[14]的研究表明, 盐胁迫可以大幅度地降低 RUBP 羧化酶的羧化效率, 但该酶本身的活性受到的影响却较小. 值得注意的是, Na^+ 会使 C_4 植物光合碳还原循环加强, 其原因可能是 Na^+ 参与了将丙酮酸转化成 PEP 的各个过程. 关于盐分对碳还原循环中其它酶的活性的影响的报道尚不多见, 对此, 还需进行深入的研究.

1.3 盐分对植物内源激素的影响

在盐分胁迫下, 植物体内的 IAA、CTK、GA、ETH、ABA 等均发生不同程度的变化, 但最复杂的变化是 ABA 和 CTK. 目前, 大家公认 ABA 是一种逆境激素, 许多植物的 ABA 水平在逆境条件下都明显升高. 近年来, 人们利用分子生物学技术研究了 ABA 参与的逆境反应. 许多研究发现, 逆境条件诱导的基因表达也能被 ABA 所诱导. 许祥明等^[11]认为, ABA 在植物对外界逆境的感受及其信号传导中起着关键的作用. 盐分条件下, 植物首先诱导合成了 ABA, 而 ABA 又诱导了许多抗盐基因的表达. 而且, ABA 对这些相关基因的调控主要是在转录水平上实现的, 如有人发现了在某些抗盐基因的启动子附近区域都有 ABA 的顺式调控成分, 如 ABA 反应因子等^[15].

2 植物的抗盐机理

2.1 形态上的抗盐

泌盐盐生植物的叶片或茎表皮细胞可分化成盐腺, 以此来排除体内多余的盐分, 从而减轻盐对植物的伤害. 盐腺有单细胞和多细胞两类, 如滨藜属植物的盐腺是由一个囊泡组成, 补血草的盐腺则由 20 个细胞组成^[1], 而红树植物桐花树的盐腺则是由 5 个部分的细胞组成的^[16]. 稀盐的盐生植物, 其叶和茎不断地肉质化, 体内能储存大量的水分, 使盐分浓度降低到不至使植物受到伤害的水平, 如碱蓬属植物就是靠叶和茎的肉质化来实现其抗盐的. 近年的研究发现, 稀盐植物叶和茎的肉质化是由 Na^+ 来启动的, 其原因可能与 Na^+ 诱导 ATP 的合成促进薄壁组织细胞分裂和原生质膨胀

有关^[1]. 拒盐盐生植物抗盐机理, 一般认为与其根细胞的质膜组成有关. Kuiper^[17]发现盐生植物细胞膜脂中单半乳糖二甘油脂(MGDG)含量低, 盐离子不易通过质膜, 提高了抗盐性. 另外, 盐生植物根细胞膜的不饱和度小, 盐离子也不易通过, 可能也与其抗盐有关^[1]. 陆静梅等^[3]发现了松嫩平原的4种盐生植物中, 它们的根都发育出不同程度的通气组织, 提出与盐生植物对盐分的适应性有一定的关系.

2.2 生理性抗盐

2.2.1 渗透调节 高盐分的土壤中由于含有较高的离子, 土壤中的水势大大降低, 降低了植物对水分的吸收, 因此, 植物处在高盐分的土壤中最先受到的是盐分引起的水分胁迫, 其次才是离子胁迫. 但是, 盐生植物体内存在着一套渗透调节机制, 通过无机离子和有机亲和物质的参与, 降低细胞液的渗透势, 从而使水分顺利地进入植物体内, 保证了植物生理活动的进行. 参与渗透调节的无机离子主要是 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Cl^- ^[18], 不同的植物, 它们各占的比例是不一样的. 很多非盐生植物选择 K^+ 而排斥 Na^+ , 而盐生植物却选择 Na^+ 排斥 K^+ . 盐生植物体内含有高浓度的 Na^+ 被认为与它的抗盐性有紧密的关系. 但也有关于 K^+ 作为盐生植物主要渗透剂的报道^[19]. 关于 Cl^- 在渗透调节中的作用还有争议^[11], 有人认为它仅仅是作为平衡 Na^+ 或 K^+ 被动地吸入细胞的, 而Rodríguez等^[20]发现, 玉米在盐胁迫下 Cl^- 的快速吸收促进了根系的渗透调节. 赵可夫等研究发现, 双子叶盐生植物和单子叶盐生植物的无机渗透剂 Na^+ 、 Cl^- 的含量随盐度的增加而增大, 只是双子叶盐生植物的增幅远大于单子叶盐生植物. 因而, 双子叶盐生植物的无机离子渗透剂主要是 Na^+ 和 Cl^- , 而单子叶盐生植物的主要是 K^+ , 其体内的 Na^+ 与 K^+ 比值远低于双子叶盐生植物. 此外, 盐生植物还能利用一些有机小分子物质来平衡细胞内外的渗透势. 目前已发现的有机小分子物质有多种, 如脯氨酸、甜菜碱、四铵化合物、松醇、甘油醇及山梨糖醇等, 这些有机渗透物质除了能调节细胞的渗透势之外, 还能稳定细胞质中酶分子的构象, 使其不受盐离子的直接伤害^[20]. Aubert等^[21]用同位素示踪法发现脯氨酸在细胞质中的含量都比其它部位要高得多. 贺道耀等发现水稻愈伤组织在NaCl胁迫下细胞内脯氨酸含量远大于对照^[22], 沈银柱等利用小麦成熟胚愈伤组织为材料进行类似研究

也得出了同样的结论^[23].

近年来, 人们利用转基因技术也证明了有机渗透物质在渗透调节中的作用. Kishor等^[24]将外源P5CS(脯氨酸合成的关键酶)基因转入烟草中, 发现烟草里的脯氨酸含量大增, 而且主要积累于细胞质中. Sakamoto等也通过转基因方法使水稻中的甜菜碱含量大幅度提高, 水稻的抗盐能力也加强, 但抗盐性只是相对的, 具体脯氨酸和甜菜碱的积累与植物的抗盐性是否为因果关系, 目前尚不清楚^[25]. VanSuaaj^[26]建立的土豆细胞系在无盐条件下也能积累大量的脯氨酸. Mofah等^[27]以大豆为材料发现盐胁迫下脯氨酸的积累与抗渗透胁迫能力没有相关性. 因此, 脯氨酸的积累与植物耐盐性的关系还需进一步探讨.

近年来, 人们发现了一种新的蛋白质称为调渗蛋白(Osmotin), 它在调节细胞的渗透势方面也起着很重要的作用. 1987年, Singh首次报道了烟草中的这种蛋白质, 称为盐胁迫蛋白^[28], 其分子质量为26 ku. 以后, 在番茄、土豆、棉花等植物中也发现了与烟草26 ku调控蛋白抗血清有交叉反应的蛋白, 其分子质量均在26 ku左右^[29]. 韦朝领等^[30]还报道了盐诱导蛋白除了26 ku之外, 还有20 ku和32 ku两种. 王伟等^[31]对铺地黍叶片蛋白质研究发现盐胁迫下30.6 ku的蛋白质被诱导合成, 可能与铺地黍的盐适应过程有关.

2.2.2 离子的区域化 有人认为, 盐分过多对植物的影响主要是由于细胞中过多的 Na^+ 、 Cl^- 干扰了细胞的正常代谢. 研究发现, 盐生植物能大量吸收无机离子并积累在液泡中, 从而降低了细胞的渗透势, 既克服了盐分造成的生理干旱, 又避免了无机离子对细胞质代谢的干扰, 这就是离子的区域化, 非盐生植物一般不具有离子区域化的能力. 离子在液泡中的区域化主要依赖于离子的跨膜运输, 有关这方面的报道, 国内外的文献也很多^[32~34]. 此外, 我们对红树植物白骨壤(*Avicennia marina*)和秋茄(*Kandelia candel*)的质膜进行研究, 发现质膜上各种酶(如 H^+ -ATPase, K^+ -ATPase)的活性都是在接近海水盐度条件下最高, 这也暗示着膜上酶的活性也是与盐生植物的抗盐性密切相关.

2.2.3 改变代谢途径 在盐分胁迫下, 植物的代谢就会受到干扰而发生紊乱, 而一些盐生植物则能够通过改变其自身的代谢途径而适应高盐分的生境. 一些盐生植物如獐毛, 在盐渍条件下, 其

代谢途径可由 C_3 途径改变为 C_4 途径, 增强了光合作用, 日中花也是如此, 在低盐下其代谢是 C_3 途径, 转到高盐条件下其光合途径转向 CAM 途径. 这种转变的机理, 赵可夫认为主要是 Cl^- 活化细胞中 PEP 羧化酶而抑制了 RUBP 羧化酶所导致的^[1].

2.2.4 维持膜结构的完整性 实验表明, 盐分能增加细胞膜透性, 加强脂质过氧化作用, 最终导致膜系统的破碎^[32]. 盐生植物膜系统的变化首先是被破坏, 然后是被修复, 而膜系统的修复与 SOD、POD 及 CAT 酶活性的升高是分不开的^[35]. 郑海雷等^[36]对盐生红树植物海莲和木榄的研究发现, 其叶片中 SOD 活性随盐度的升高而增强. 因此, 减轻脂质过氧化作用和 SOD 保护作用是耐盐的主要过程.

2.2.5 拒盐和对离子的选择吸收 某些盐生植物能通过一些生理机制拒绝或减少对离子的吸收, 从而减轻离子所造成的盐害. 高粱在 100 mmol/L NaCl 中胁迫 7 d, 其根和茎基部木质部液中 Na^+ 比穗轴木质部中 Na^+ 要高十几倍, 小麦、甜菜、玉米等在盐胁迫下其根 Na^+ 也要比地上部分高 3~7 倍^[32]. 但也有相反的报道, Cramer 等报道了玉米的一抗盐品种体内盐分向茎部运输的速率是另一非抗盐品种的 2 倍^[37], 因而, 大多数盐生植物吸收利用盐分作为它们的渗透剂, 拒盐能力的大小与它们的抗盐性基本没有关系^[11], 所以, 拒盐与植物抗盐性的关系还需进一步探究. 此外, 植物对土壤中的无机离子能进行选择吸收, 特别是对 Na^+ 和 K^+ 的选择吸收, 也可能是植物减轻盐害的一个因素. 很多植物的延伸组织中具有较高浓度的 K^+ 与植物的抗盐性也有很大关系^[8]. 在很多盐生植物中, 吸收 Na^+ 与它的耐盐性有关^[38].

2.3 分子水平的抗盐

在分子水平上, 盐胁迫可使植物中一些基因的表达状况发生改变, 合成或抑制某些蛋白质的合成, 提高其抗盐性^[25]. 近年来发现的植物抗盐基因很多, 而且植物的抗盐性状是由多个基因控制的数量性状^[34]. 有人发现了一种专一性吸 K^+ 拒 Na^+ 基因, 它的表达能够使植物在盐渍生境中优先吸收 K^+ 而不吸收 Na^+ , 从而使植物免受 Na^+ 的毒害作用. SOS1 基因被认为是植物耐盐性的一个必需基因, 位于第二条染色体上, Wu 等^[39]认为, SOS1 是一个高亲和性 K^+ 摄取系统的必要基

因. Salt 基因可能参与 Na^+ 积累, 与植物的抗盐密切相关. 舒卫国等^[40]认为, LEA 基因的表达是受盐、干旱等胁迫因素诱导的, 而且大多数 LEA 基因也受 ABA 的诱导. 陈受宜等^[41]对水稻耐盐突变体进行了分子生物学鉴定, 发现其第 7 对染色体上两个连锁位点 RG711 和 RG4 发生了突变, 可能与水稻对盐分的适应性有关. 有人发现 ABA 在植物抗盐基因的表达方面起着很大的作用, ABA 对植物抗盐基因表达的调控主要发生在转录水平上^[30]. 而且, 人们也发现了 ABA 作用的 ABA 顺式作用元件和 ABA 反式作用元件, 它们都含有一定的保守序列^[40]. 同时, 有人用 ABA 处理烟草耐盐突变体 *flacca*, 其调渗蛋白的 mRNA 含量增加了 4 倍.

随着植物抗盐基因的不断发现, 人们也试图想通过转基因技术来获得抗盐植株. Arrillaga 等将酵母 HAL2 基因转化到西红柿中发现其抗盐性大大提高^[42]. Sugino 等将编码 HSP70 的基因 DnaK 转到烟草中其抗盐性也有所提高^[43]. 还有, Tanaka 等利用转基因技术发现, 叶绿体中 SOD 和 POD 的活性是与植物的抗盐性分不开的^[44]. 刘俊君等也克隆了 1-磷酸甘露醇脱氢酶 (mtID) 基因和 6-磷酸山梨醇脱氢酶 (gutD) 基因, 分别转入烟草和玉米中, 获得了一定耐盐能力的植株^[45]. 陈受宜等将山菠菜甜菜碱醛脱氢酶 (BADH) 基因转化草莓和烟草, 获得了一定的抗盐植株^[41]. Ray WU 等获得的转基因水稻对 100-150 mmol/L 的 NaCl 有一定的抗盐性^[46]. 但是, 一致的观点认为, 植物的耐盐性是多种抗盐生理性状的综合表现, 是由位于不同染色体上的多个基因控制的. 利用转基因技术获得的转基因植株虽有一定的抗盐性, 但这只是相对于对照株而言的, 因此, 利用转基因技术研究植物的抗盐性还需要深入的研究.

对盐生植物耐盐机理的研究, 不仅在理论上具有重要的意义, 更具有其现实意义. 今后, 这方面的研究要注意以下几个问题: 1) 以前的研究大都是在细胞或愈伤组织上进行的, 其抗盐性的提高是基因水平上还是属于生理适应要弄清楚, 而且, 在植株水平上研究其抗盐性是新的发展趋势; 2) 要把植物在盐分条件下的各个反应联系起来考虑植物的耐盐机理, 如把离子的吸收、运输及膜蛋白的变化等联系起来; 3) 利用基因工程技术研究植物的抗盐性是今后的热点和难点, 利用此技术时一定要注意到植物抗盐性状的多基因控制

性,这也就决定了利用基因工程获得真正意义上的抗盐植株难度是很大的。

参考文献(References):

- [1] 赵可夫,李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [2] MUNNS R, GARDNER A, TONNET M L, *et al.* Growth and development in NaCl-treated plants. II. Do Na⁺ or Cl⁻ concentrations in dividing or expanding tissues determine growth in barley [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15: 529- 540.
- [3] 陆静梅,朱俊义,李建东,等. 松嫩平原4种盐生植物根的结构研究[J]. *生态学报*, 1998, 18(3): 335- 337.
- [4] 宁顺斌,宋运淳,王玲,等. 胁迫诱导的植物细胞凋亡-植物抗盐的可能生理机制[J]. *实验生物学报*, 2000, 33(3): 245- 251.
- [5] 华栋,耿德贵. 盐度对盐生杜氏藻叶绿体超微结构的影响[J]. *徐州师范大学学报*, 1999, 17(4): 54- 56.
- [6] GRIEVE C M, FRANCOIS L E, MAAS E V. Salinity affects the timing of phasic development in spring wheat[J]. *Crop Sci*, 1994, 34: 1544- 1549.
- [7] GRIEVE C M, LESCH S M, MAAS E V, *et al.* Leaf and spinordia initiation in salt-stressed wheat[J]. *Crop Sci*, 1993, 33: 1286- 1292.
- [8] RAL G G, RAO G R. Pigment composition and chlorophyllase activity in pigment pea and Gingelly under NaCl salinity[J]. *Indian J Exp Biol*, 1986, 19: 768- 770.
- [9] CARTER D R, CHEESEMAN J M. The effect of external NaCl on thylakoid stacking in lettuce plants[J]. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 215- 223.
- [10] AL-HASAN R H. Correlative changes of growth, pigmentation and lipid composition of *Dunaliella salina* in response to halostress[J]. *J Cen Microbiol*, 1987, 133: 2607- 2616.
- [11] 许祥明,叶和春,李国凤. 植物抗盐机理的研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(4): 379- 387.
- [12] CHEN M, FRY I V. Genetic transformation of wheat mediated by *Agrobacterium tumefaciens* [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 971- 980.
- [13] TAKABLE T. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms[J]. *Plant and Cell Physiol*, 1989, 30: 85- 90.
- [14] ZISKA L H. The influence of root zone temperature on photosynthetic acclimation to elevated carbon dioxide concentrations[J]. *Annals of Botany*, 1998, 81: 717- 721.
- [15] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water-stress response[J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 327- 334.
- [16] 叶庆华,章霖,林鹏. 福建九龙江口桐花树叶片的盐腺系统[J]. *台湾海峡*, 1988, 7(3): 264- 267.
- [17] KUIPER P J C. Auctal cytokinin concentration in plant tissue as an indicator for salt resistance in cereal[J]. *Plant and Soil*, 1990, 123: 243- 250.
- [18] PAUL M, HASEGAWA, RAY A. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. *Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2000, 51: 463- 499.
- [19] GLENN E P, WATSON M C, O'LEARY JWET, *et al.* Comparison of salt tolerance and osmotic adjustment of low-sodium and high-sodium subspecies of the C₄ halophyte, *Atriplex canescens*[J]. *Plant Cell Environ*, 1992, 15: 711- 718.
- [20] RODRIGUEZ H G, ROBERTS J K M, JORDAN W R, *et al.* Growth water relations and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress[J]. *Plant Physiol*, 1997, 113: 881- 893.
- [21] AUBERT S, HENNION F, BOUCHEREAU A, *et al.* Subcellular compartmentation of proline in the leaves of the subantarctic *Kerguelen cabbage* *Pringlea antiscorbutica* R. Br. *In vivo*-NMR study[J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 255- 259.
- [22] 贺道耀,余叔文. 水稻高脯氨酸愈伤组织变异体的选择及其耐盐性[J]. *植物生理学报*, 1995, 21(1): 65- 72.
- [23] 沈银柱,刘植义,张召铎,等. 诱发小麦成熟胚愈伤组织及其再生植株抗盐性变异的研究[J]. *遗传学报*, 1993, 20(3): 253- 261.
- [24] KISHOR P B K, HONG Z, MIAO G H, *et al.* Over expression of P5CS increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants[J]. *Plant Physiol*, 1995, 108: 1387- 1394.
- [25] 林栖凤,李冠一. 植物耐盐性研究进展[J]. *生物工程进展*, 2000, 20(2): 20- 25.
- [26] VANSUAAJ. Selection, characterization and regeneration of hydroxyproline resistant cell line of *solanum tuberosum*: Tolerance to NaCl and freezing stress[J]. *Plant physiol*, 1991, 82: 243.
- [27] MOFTAH, A E, MICHEL B E. The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves[J]. *Plant Physiol*, 1997, 83: 238- 240.
- [28] SINGH N K, BRACKER C A, HASEGAWA P M, *et al.* Characterization of osmotin: thaumatinlike protein associated with osmotic adaptation in plant cells[J]. *Plant Physiol*, 1987, 85: 739- 743.
- [29] SMIRNOFF C, THONKE B, POPP M. The compatibility of D-pinitol and 1D-1- α -methyl-D-mucoin- α -D-glucitol with malate dehydrogenase activity[J]. *Bot Acta*, 1990, 103: 270- 273.
- [30] 韦朝领,袁家明. 植物抗逆境的分子生物学研究进展[J]. *安徽农业大学学报*, 2000, 27(2): 204- 208.
- [31] 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*, 2000, 39(3): 417- 420.
- [32] MICHELET B, BOUTRY M. The plasma membrane H⁺-ATPase. A highly regulated enzyme with multiple physiological functions[J]. *Plant Physiol*, 1995, 108: 1- 6.
- [33] VOLKMAR K M, HU Y, STEPPUHN H. Physiological responses of plants to salinity[J]. *Can J Plant Sci*, 1998, 78: 19- 27.
- [34] GUO Fangqing, BANG Zhangcheng. Enhanced H⁺ transport activity of tonoplast vesicles isolated from roots of salt-tolerant mutant [J]. *Chinese Science Bulletin*, 1999, 4(13): 1198.

(下转第226页)

3 讨论

1) 植物精油现已广泛用于香料、食品、饮料、日化、医药等行业,测定结果表明植物精油对供试烟草甲害虫具有很高的毒性,是极有开发利用前景的植物性杀虫剂。

2) 植物精油是一种复杂的混合物,其化学成分多达几十上百种。其杀虫的主要成分以及对昆虫的毒性作用机理均有待进一步研究。

参考文献(References):

- [1] SIGHAMONG S, *et al.* Natural products as repellents for *tribolium castaneum* herbst[J]. *International Pest Control*, 1984, 26(11-12): 156-157.
- [2] AHMED S M, *et al.* Vapour toxicity and repellency of some essential oil to insect pests [J]. *Indian Perfume*, 1986, 30: 273-278.
- [3] 华昌培, 杨德军, 胡仕林, 等. 植物精油对仓库害虫的毒性试验[J]. *四川日化*, 1988, 1: 20-25.
- [4] 方才君, 胡仕林. 植物精油对朱砂叶螨的毒性试验[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 1997, 22(4): 470-472.
- [35] BOLWER C, MONTAGU M C. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. *Plant Physiol*, 1992, 98(1): 83-116.
- [36] 郑海雷, 林鹏. 培养盐度对海蓬和木木榄幼苗膜保护系统的影响[J]. *厦门大学学报*, 1998, 37(2): 278-282.
- [37] CRAMER G R, ALBERICO G J, SCHMIDT C. Salt tolerance is not associated with the sodium accumulation of two maize hybrids[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21: 675-692.
- [38] CLIPSON N J W, FLOWERS T J. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* L. Dum. The effect of salinity on the concentration of sodium in the xylem[J]. *New Phytol*, 1987, 105: 359-366.
- [39] WU S, DING L, ZHU J. SOS1, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition[J]. *Plant Cell*, 1996, 8: 617-627.
- [40] 舒卫国, 陈受宜. 植物在渗透胁迫下的基因表达及信号传递[J]. *生物工程进展*, 2000, 20(3): 3-6.
- [41] 陈受宜, 朱立煌, 洪建, 等. 水稻抗盐突变体的分子生物学鉴定[J]. *植物学报*, 1991, 33(8): 569-573.
- [42] ARRILLAGA, GISBERT Sales, SERRANO, *et al.* Expression of the yeast HAL2 gene in tomato increase the *in vitro* salt tolerance of transgenic progenies[J]. *Plant Science*, 1998, 136(2): 219-226.
- [43] SUGINO M, HIBINO T, TANAKA, Y, *et al.* Overexpression of DnaK from a halotolerant cyanobacterium *Aphanathece halophytica* acquires resistance to salt stress in transgenic tobacco plants[J]. *Plant Science*, 1999, 146(2): 81-88.
- [44] TANAKA Y, HIBINO T, HAYASHI Y, *et al.* Salt tolerance of transgenic rice overexpressing yeast mitochondrial Mn-SOD in chloroplasts[J]. *Plant Science*, 1999, 148(2): 131-138.
- [45] 刘俊君, 彭学贤, 王海云. 转基因植物烟草的甘露醇合成和耐盐性[J]. *生物工程学报*, 1996, 12(2): 206-210.
- [46] WURAY, SU JIN, TARGOLLI Jayapra Kash. How to obtain optimal gene expression in transgenic plants[R]. 福建: 中国第七次基因学术会议, 1999.

(上接第 179 页)