

doi:10.7668/hbxb.2014.S1.043

差异 NaCl 处理时间对青稞和大麦生理影响的比较

庞羽彤,来盼,李青雁,李小龙,周飞飞,霍宇鹏,赵宇玮

(西北大学 生命科学学院,陕西 西安 710069)

摘要:为了确定在较长期 NaCl 胁迫条件下,青稞和大麦 2 种抗逆性较强的禾本科作物的耐盐性表型差异,并为应用比较基因组学技术进一步开发利用禾本科作物抗逆遗传资源打下基础。以 1.0% 及 0.5% NaCl 溶液(w/V)处理的大麦和青稞种子苗为材料,检测分析了这 2 种植物在 NaCl 胁迫 1~5 d(4 d)条件下的营养生长状况及其对外界胁迫条件的生理响应表型。结果表明,相同 NaCl 胁迫条件下,青稞种子的萌发率显著高于大麦,而且在较长期的 NaCl 胁迫条件下青稞种子苗根和叶的生长状况均好于同期大麦。种子苗耐盐生理指标测定结果显示,在相同 NaCl 胁迫条件下青稞组织内的丙二醛(Malonyldialdehyde,MDA)含量极显著低于大麦,而脯氨酸、可溶性糖含量以及超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase,SOD)比活力则高于大麦,上述结果显示:青稞幼苗比大麦有更好的耐盐性。

关键词:大麦;青稞;萌发抑制率;相对生长量

中图分类号:S512.01 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-7091(2014)增刊-0223-06

Comparison of Different Physiological Responses Between Hulless Barley and Barley under Different NaCl Stress Periods

PANG Yu-tong, LAI Pan, LI Qing-yan, LI Xiao-long, ZHOU Fei-fei, HUO Yu-peng, ZHAO Yu-wei
(The College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract: To analysis the different phenotypes of hulless barley and barley under NaCl stress, and also to mine the genetic resources of these two traditional cereal crops with strong resistance to abiotic-stresses, the relative growth rate of seedlings, roots and leaves, as well as some key physiological figures closely related to salt stress responses were examined in hulless barley and barley, which were planted under different treating periods of 1.0% or 0.5% NaCl. The result indicated that, the germination rate of hulless barley seeds is significantly higher than that of barley under the same stress condition triggered by NaCl. As well as the relative growth rates of roots and leaves of hulless barley seedlings are higher than those of barley. Subsequence data analysis of physiological phenotypes revealed that the content of MDA in leaves is significant lower in hulless barley, while the content of free proline, soluble saccharides and the SOD activity in leaves are significantly higher in hulless barley under the same stress condition. As a conclusion, we believe that the hulless barley harbors a better intracellular resistance to NaCl-stress than barley.

Key words: Barley; Hulless barley; Rate of germination inhibition; Relative growth rate

土地盐碱化是农业生产中所面临的主要产量制约因素之一。目前,世界上受到盐渍化影响的土地达 $4 \times 10^8 \sim 9 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 其中我国约有 $2.6 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 包括可耕地 $6.6 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ^[1], 约占全国可耕地面积的 10%。由于土地的盐碱化严重限制了作物的种植和收获,人们曾经尝试采取多种工程措施改

良盐碱土壤并取得了一定效果。但因工程措施耗资巨大,且改造成果难以长久保持等原因,人们转而寄希望于通过生物技术手段,发掘耐盐作物的抗逆遗传资源并用其提高传统农作物的耐盐性,以期达到充分改良和利用盐碱地生产潜力的目的。

自然界的植物可根据其对环境盐胁迫的耐受能

收稿日期:2014-10-13

基金项目:国家自然科学基金项目(31200091;J1210063);陕西省重点实验室科研计划项目(2010JS092;12JS104);陕西省教育厅科学研究项目计划(2010JK855);公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203062);陕西省大学生创新计划项目(0804);西北大学大学生创新计划项目(201200E)

作者简介:庞羽彤(1992-),女,陕西渭南人,硕士研究生,主要从事细胞生物学研究。

通讯作者:赵宇玮(1977-),男,北京人,副教授,博士,主要从事植物生物技术研究。

力分为盐生植物和非盐生植物^[2]两大类,常见的禾本科作物,如小麦、水稻、玉米等均属于非盐生植物。而大麦(*Hordeum vulgare* L.)和青稞(*Hordeum vulgare* var. *nudum*)都是禾本科植物中耐盐性较强的农作物^[3]。大麦是世界范围内广泛种植的粮食作物之一,具有较高的经济价值和生态效益;而青稞环境适应力强,抗逆性极高^[4],是我国青藏高原地区最重要的特有粮食作物之一。通过对大麦和青稞的耐盐性进行比较,进一步明确禾本科植物耐盐机制,并对其内源耐盐遗传资源进行合理地开发利用^[5],将以提高禾本科主栽粮食作物和其他经济作物的经济价值及生态效益为目标的相关研究打下基础。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

1.1.1 取大麦与青稞种子各 30 颗,用自来水冲洗干净后分别置于 0, 0.5%, 1.0%, 1.5%, 2.0% 的 NaCl 水溶液(*w/V*)中萌发。

1.1.2 取大麦与青稞种子依次用自来水和蒸馏水冲洗干净后用蒸馏水萌发。将材料分为 2 组并于其萌发后第 3 天(生出新叶的前 1 d),分别用 1.0% 和 0.5% NaCl 溶液(*w/V*)(配制于 1/2 Hoagland 培养液中)处理,每组大麦与青稞各 6 株,每天换一次 NaCl 溶液。

1.2 方法

1.2.1 种子萌发率测定 在种子如 1.1.1 处理 3 d 后,统计各组大麦与青稞的萌发数,并计算不同 NaCl 浓度处理下的种子萌发率;萌发率 = M_{tr}/M_{ck} , M_{ck} 为对照组萌发数; M_{tr} 为其他各处理组萌发数。

1.2.2 叶相对生长量测量 取 1.1.2 中 1.0% NaCl 溶液(*w/V*)处理的大麦和青稞为材料,从第一片新叶开始,每天测量一次选定植株叶长。把各组前后 2 个测量日测得叶长平均值作差,计算每日各组叶片的相对生长量: $\Delta L = \Delta L_{tr}/\Delta L_{ck}$, ΔL_{ck} 为对照组生长量; ΔL_{tr} 为各处理组生长量。

1.2.3 根相对生长量测量 在材料移入 NaCl 溶液前,量取各株大麦和青稞的根长,然后连续 5 d 量取 0.5% NaCl 溶液(*w/V*)处理的大麦和青稞的根长。把各组前后 2 个测量日测得总根长作差,计算每日各组根的相对生长量: $\Delta L = \Delta L_{tr}/\Delta L_{ck}$, ΔL_{ck} 为对照组生长量; ΔL_{tr} 为其他各处理组生长量。

1.2.4 NaCl 胁迫生理指标的测定 MDA 及可溶性糖含量的测定:取如 1.1.2 中 1.0% NaCl 溶液(*w/V*)处理的大麦和青稞的叶片组织 0.2 g 为材料测定样品的 MDA 及可溶性糖含量。MDA 含量的测

定使用硫代巴比妥酸(Thiobarbituric acid, TBA)显色法^[6],可溶性糖含量测定使用蒽酮比色法^[7]。

植物体内游离脯氨酸含量的测定:取如 1.1.2 中 1.0% NaCl 溶液(*w/V*)处理的大麦和青稞的叶片组织 0.2 g 为材料测定脯氨酸含量,测定参照张殿忠等^[8]的方法进行。

超氧化物歧化酶(SOD)活力测定:取如 1.1.2 中 1.0% NaCl 溶液(*w/V*)处理的大麦和青稞叶片组织 0.2 g 为材料测定样本的 SOD 活力。方法采用氮蓝四唑(Nitro-blue tetrazolium, NBT)光化还原法^[9]。

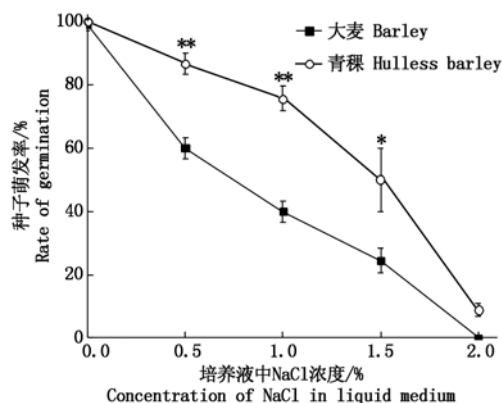
1.3 数据处理

试验数据的统计分析组内数据采用单因子 ANOVA 方法,组间数据采用成对数据 *t*-test 方法进行,由 SPSS 12.0 软件完成,图表绘制采用 Origin 8.0 软件完成。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对大麦和青稞种子萌发的影响

图 1 显示了不同浓度下 2 种试验植物种子萌发情况。可以看出,大麦和青稞种子的萌发率与 NaCl 浓度的增加均呈负相关;但在相同 NaCl 胁迫条件下,大麦种子的萌发率均小于青稞。大麦在 NaCl 浓度 < 0.5% 时萌发率下降较快,之后其萌发率下降减缓;而青稞在 NaCl 浓度 < 1.0% 时萌发率下降较慢,成对数据 *t*-test 统计分析结果显示:当 NaCl 浓度在 0.5% ~ 1.0% 时大麦种子萌发率极其显著小于青稞 ($P \leq 0.01$),但在 NaCl 浓度 > 1.0% 时,大麦种子萌发率与青稞种子萌发率差距逐渐减小,NaCl 浓度为



每组数据为 6 个重复的平均值 \pm 标准差; * . $P \leq 0.05$ 水平下,成对数据 *t*-test 显著性分析差异显著; ** . $P \leq 0.01$ 水平下,成对数据 *t*-test 显著性分析差异显著。图 2 ~ 7 同。

Means of 6 replicates \pm SD. * . Significantly different at $P \leq 0.05$; ** . Significantly different at $P \leq 0.01$, according to the pair samples *t*-test. The same as Fig. 2 ~ 7.

图 1 梯度 NaCl 胁迫条件对大麦与青稞萌发率的影响

Fig. 1 Effects of different concentration of NaCl on the rate of germination of barley and hulless barley

1.5% 时, 大麦种子萌发率显著低于青稞 ($P \leq 0.05$), 当 NaCl 浓度增加到 2.0% 时, 2 种试验植物的种子萌发率无显著性差异。这一结果表明, 盐胁迫条件会抑制大麦和青稞种子的萌发, 但相对而言, 青稞种子在萌发过程中对环境盐胁迫的耐受能力强于大麦种子, 尤其是在较低盐浓度下这一情况更为显著。

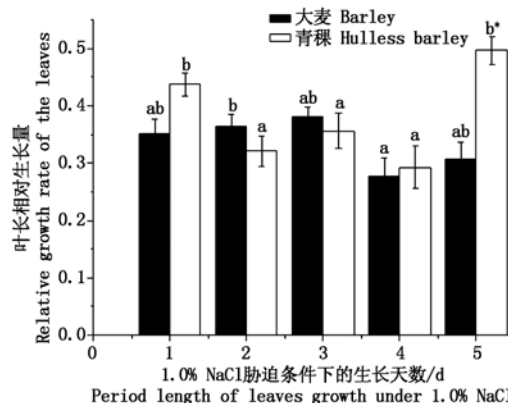
2.2 NaCl 胁迫对大麦和青稞叶长生长量的影响

图 2 显示了 1.0% 的 NaCl 溶液处理条件下, 大麦和青稞种子苗叶长相对生长情况。随着 NaCl 溶液处理天数的增加, 大麦和青稞叶长相对生长量均呈现出先下降后上升的趋势。大麦叶长相对生长率总体呈下降趋势且相邻日间增量绝对值无显著性差异 (单因子 ANOVA 分析, $P \leq 0.05$, DUNCAN 校验), 青稞叶长在前 4 d 内总体呈下降趋势, 但到第 5 天表现出显著上升。就前 4 天的测量数据而言, 2 种植物种间的日增量比较均无显著性差异 (成对数据 t-test), 但 1.0% 盐胁迫第 5 天时青稞叶相对生长量显著高于大麦。上述研究结果表明: 中等程度 NaCl 胁迫 (1.0% w/V) 对 2 种供试植物叶片的相对生长表现出较为一定的抑制作用, 但无论组间还是组内测量数据的绝对值差别不显著这一事实则表明, 青稞和大麦均表现出较强的 NaCl 胁迫耐受能力, 这也与人们关于禾本科大麦属植物具有较强胁迫抗性的传统认识相互契合。与第 4 天的测量数据相比, 青稞叶片相对生长量在第 5 天时出现显著增加则暗示了, 青稞在较长期盐胁迫环境下可能借助于与大麦不同的应激性的内源抗逆机制对光合器官形成保护。由于在 1.0% NaCl 水培条件下第 5 天以后 2 种植物的根系生长均受到极其显著的抑制, 这导致了本研究在其后时间段获取的叶片生长量数据未能找到统计学上有意义的规律 (文中未显示具体的试验数据)。目前尚无法确定盐胁迫处理第 5 天, 导致青稞叶片相对生长量的显著增加的分子机制是什么。至于 NaCl 胁迫条件下叶片相对生长量增加的现象是否能在比 5 d 更长的时间段内保持这一问题的答案则无法由目前设定的水培试验给出, 进一步的盐土试验中获得的试验数据将可能非常关键。对于植物来说, 叶片是主要的光合作用反应区域, 如果叶片停止生长或受损将对植株造成严重影响, 所以明确青稞体内这种内源叶片生长的保护机制可能对下一步提高经济作物耐盐性的尝试具有重要意义。

2.3 NaCl 胁迫对大麦和青稞根长生长量的影响

图 3 显示了 0.5% 的 NaCl 溶液处理的大麦和青稞根相对生长情况。大麦种子苗在盐胁迫条件下

根的相对生长量从第 1 ~ 5 天持续显著降低到 0。而尽管青稞种子苗根相对生长量总体经历了与大麦类似的下降过程, 但具体过程更为“波折”, 表现在前 3 天显著下降, 第 4 d 则出现显著上升, 第 5 天则与大麦相同地降低至零。统计分析显示: 在较低 NaCl 胁迫条件下 (0.5% w/V), 第 1 天大麦根长相对生长量极其显著高于青稞, 第 4 天则恰恰相反, 2 种植物在其他时间节点的试验数据间则未发现显著性差异。上述试验结果显示: 大麦和青稞种子苗的根比其幼苗叶片对盐胁迫更加敏感, 2 种植物根对低盐胁迫的耐受能力整体差异不大, 但青稞比大麦对早期环境胁迫的感知更为敏感, 而随着 NaCl 处理时间的延长, 青稞表现出更强的耐受能力。在处理第 5 天青稞与大麦根相对生长量均为 0 的事实则暗示了, 青稞在第 4 天表现出生长量显著增加的现象并不是因为其体内存在特异性的抗盐生理策略, 而可能是青稞体内通用抗逆途径在其传统生境 (青藏高原) 中积累了比近源种大麦 (传统生境为温带平原地带) 更强的抗逆能力的结果。



不同字母表示, $P \leq 0.05$ 水平单因子 ANOVA 分析存在显著性差异。

Those with the same letters are not significantly different according to One-way ANOVA test at $P \leq 0.05$.

图 2 1.0% NaCl 处理下大麦与青稞叶相对生长量

Fig. 2 Rate of relative growth of the leaves of barley and hulless barley treated with 1.0% salt concentration

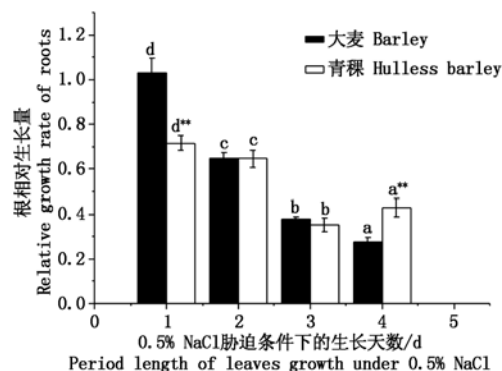


图 3 0.5% NaCl 处理下大麦与青稞根相对生长量

Fig. 3 Rate of relative growth of the roots of barley and hulless barley treated with 0.5% salt concentration

2.4 NaCl 胁迫对大麦和青稞叶中丙二醛 (MDA) 含量的影响

如图 4 所示,1.0% NaCl 胁迫条件下大麦与青稞叶片中的 MDA 含量与胁迫处理时间呈正相关,其中大麦叶片细胞的 MDA 含量总是极其显著地高于青稞,处理时间越长两者相差越大,这说明青稞叶片细胞在 NaCl 胁迫下积累的 MDA 明显低于大麦。由于细胞内过量积累的 MDA 是细胞膜脂过氧化的直接产物,所以上述研究结果也直接反映了在盐胁迫条件下青稞细胞内源总抗氧化能力明显高于大麦细胞。

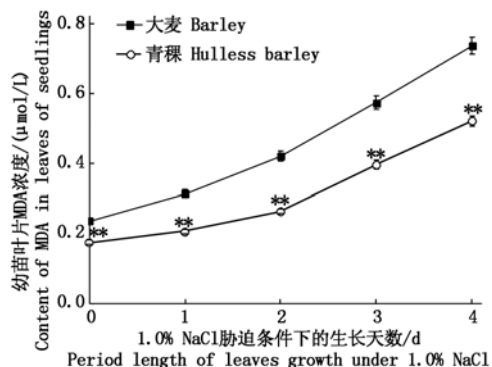


图 4 1.0%NaCl 处理下大麦与青稞 MDA 含量增率

Fig. 4 Rate of MDA increment of barley and hulless barley treated with 1.0% salt concentration

2.5 NaCl 胁迫对大麦和青稞叶中可溶性糖含量的影响

如图 5 所示,在 1.0% NaCl 处理下,大麦中的可溶性糖含量随处理时间延长而缓慢增加,在处理后的第 4 天约为 4.8 mmol/L,而相同条件下,青稞中的可溶性糖含量在处理后的第 1 天便接近 7 mmol/L,随后的 1 d 内可溶性糖含量无显著变化,第 3 天又再次随盐胁迫处理时间增加而升高,在第 4 天时超过 9 mmol/L,其含量几乎是同期大麦的 2 倍。统计分析结果显示,尽管未在 NaCl 胁迫时青稞与大麦叶

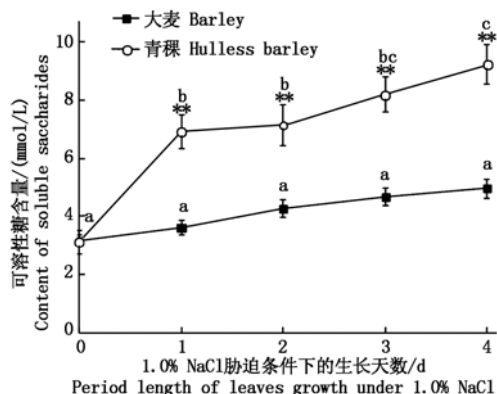


图 5 1.0%NaCl 处理下大麦与青稞可溶性糖含量增率

Fig. 5 Rate of content of soluble sugar increment of barley and hulless barley treated with 1.0% salt concentration

片细胞内可溶性糖含量相差无几,但开始盐胁迫后各个时间段内青稞叶片内的可溶性糖含量均极其显著地高于相同 NaCl 处理时期的大麦。这说明青稞细胞在面对较长时期 NaCl 胁迫时,比大麦更容易应激性地积累大量可溶性糖,且在短时间内就可达到数倍于大麦的可溶性糖含量。换言之,相比于大麦,青稞细胞通过积累细胞内可溶性糖来应答长时间环境 NaCl 胁迫的能力更强。

2.6 NaCl 胁迫对大麦和青稞叶中游离脯氨酸含量的影响

如图 6 所示,1.0% NaCl 浓度处理下大麦和青稞叶片中的游离脯氨酸含量(以鲜质量计)均随处理时间延长而不断增加。第 1 天青稞叶片中的脯氨酸含量显著上升,其含量在之后的 2 d 内变化较为缓慢,在第 4 天又呈现显著的上升趋势。大麦种子苗脯氨酸含量在第 3 天时增长趋势有所减缓外,其余 3 d 上升趋势稳定。统计分析结果显示,在 1.0% NaCl 浓度处理下,尽管大麦与青稞叶片中游离脯氨酸含量无显著性差异,但总体上,青稞中的脯氨酸含量总是高于大麦,这说明在相同 NaCl 胁迫条件下青稞细胞能诱导产生更多的脯氨酸。

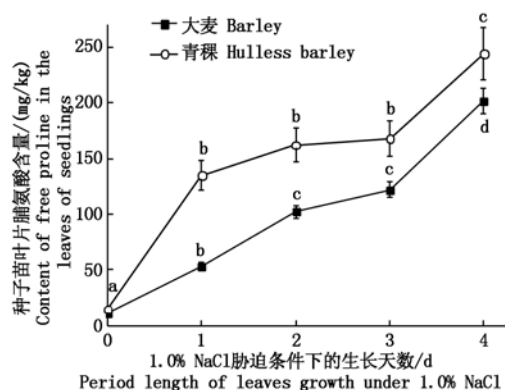


图 6 1.0%NaCl 处理下大麦与青稞脯氨酸含量增率

Fig. 6 Rate of content of Proline increment of barley and hulless barley treated with 1.0% salt concentration

2.7 NaCl 胁迫对大麦和青稞叶中 SOD 比活力变化的影响

如图 7 所示,未施加 NaCl 胁迫之前,大麦叶片中的 SOD 比活力略大于青稞,而 NaCl 胁迫处理 1 d 之后青稞叶片中的 SOD 比活力便超过同期大麦,大麦中的 SOD 比活力在第 2 天后才表现出明显的上升趋势,这揭示了青稞对 NaCl 胁迫的敏感性高于大麦。同时,经过 2~4 d 的盐胁迫处理的青稞幼苗叶片中 SOD 比活力显著高于同期 NaCl 胁迫条件下的大麦。这也再次证明了与大麦相比青稞能够通过更高效率地上调 SOD 等活性氧清除酶系的活力来抵抗较长期 NaCl 胁迫对植物体带来的伤害。

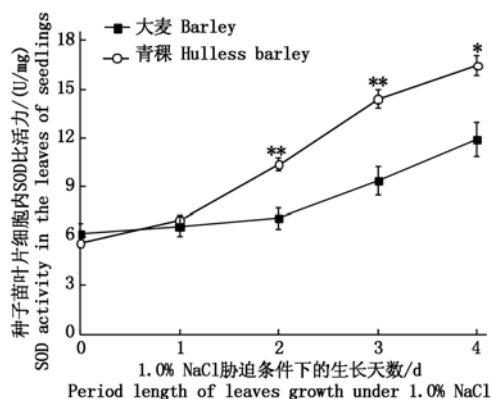


图7 1.0%NaCl处理下大麦与青稞SOD比活力增长率

Fig. 7 Rate of content of SOD activity of barley and hulless barley treated with 1.0% salt concentration

3 讨论

3.1 NaCl胁迫对大麦和青稞生长状况的影响

对大多数植物尤其是普通栽培作物而言,种子萌发时期是生命体对外界环境最为敏感的阶段^[10],本研究发现,环境盐胁迫条件会显著地抑制大麦和青稞种子的萌发,但相比较而言,青稞种子在中等程度NaCl(0.5%~1.5%)胁迫时,表现出显著高于同等胁迫条件下大麦种子的萌发率。青稞和大麦的种子萌发是以胚的生长为基础的,而胚的生长则是种子内部所有生理生化系统协调作用的结果^[11]。NaCl有可能通过影响胚细胞吸收胚乳养分的过程而间接抑制种子的萌发。

植物的根和叶分别是吸收水分、营养元素和进行光合作用的主要器官,外源NaCl胁迫将直接影响到根和叶的正常生长并进而干扰植物正常的生理代谢行为。故而研究者常常通过测量逆境胁迫条件下植物根和叶的相对生长量来判断不利环境条件对试验植物生长所造成影响的严重程度。在本研究大麦和青稞叶片的相对生长量在较长时间1.0%NaCl(w/V)胁迫下均显著受到抑制。这与人们通常认为的高浓度的 Na^+ 会干扰 K^+ 、 Ca^{2+} 的营养,而高浓度的 Cl^- 通过降解叶绿素从而降低光合能力,进而反馈性的抑制植物幼苗期叶长相对生长量的增加^[12]相吻合。与盐胁迫给2种供试植物的种子萌发率带来的抑制效应不同的是,相同NaCl胁迫条件下的大麦和青稞叶长相对生长量组间测量值无显著性差异。2种供试植物材料根系均对较长期NaCl胁迫表现得非常敏感,但在0.5%NaCl胁迫条件下,青稞的根系表现出了相对更强的NaCl胁迫耐受能力,这使得青稞在相同胁迫时长条件下,能够从外界吸收更多的养分以供应植株的生理需求。而长时间的NaCl胁迫会严重抑制青稞和大麦根生长的现象则

表明:根系由于直接受到NaCl胁迫的离子毒害,表现出比叶对外界盐浓度变化的更加敏感性。

3.2 NaCl胁迫对大麦和青稞体内生理生化情况的影响

盐胁迫下,由于植物细胞内 Na^+ 的大量积累使得活性氧产生和清除系统之间的动态平衡被破坏。细胞内过量积累的活性氧分子会主动攻击生物膜中的多不饱和脂肪酸,从而触发脂质过氧化作用,在此过程中形成的脂质过氧化产物丙二醛(MDA)会在细胞内大量积累^[13]。有研究者认为,细胞膜脂过氧化程度的增加与MDA含量的上升之间存在显著正相关性^[14-16]。因此,逆境胁迫条件下,不同植物细胞内MDA的含量(或积累情况)也被许多研究者用来衡量植物抗逆性高低。而SOD则是植物在过氧化胁迫下起关键作用的抗氧化酶之一,是植物内源活性氧清除酶系的核心成员,在发生环境NaCl胁迫时,植物体内SOD等的活性往往应激性地显著增高;并且当环境胁迫状态没有恢复正常时,植物体内源SOD酶活性将持续保持在较高的水平上。以SOD为代表的自由基清除系统对保护膜结构,提高植物耐盐性有一定作用。SOD活性的提高有利于降低膜脂过氧化程度,从而减轻盐胁迫造成的伤害。不同植物在环境胁迫时内源SOD的活性变化情况也往往与该种植物的总体抗氧化胁迫能力呈正相关。本研究发现,相同NaCl处理条件下,青稞叶片中的MDA积累量极显著低于大麦;当NaCl处理2d以后,青稞叶片SOD活性极显著高于大麦。这表明在较长期NaCl胁迫条件下,青稞的内源膜脂抗氧化能力显著高于大麦。

细胞内脯氨酸和可溶性糖是植物在盐胁迫条件下产生的常见渗透调节物质^[17-18],在植物遭受盐胁迫时,会诱导以这两类物质为代表的组织相容性渗透调节物质在细胞内的过量积累,以降低细胞内的水势,保持细胞内的水分。因此,植物中脯氨酸和可溶性糖的含量也可以反映植物的盐胁迫耐受能力。对于青稞来说,短时间的NaCl就会诱导植物细胞内迅速产生大量的可溶性糖,而且相同NaCl处理时段内,大麦细胞内可溶性糖的积累水平均极显著低于青稞,类似的情况也发生在脯氨酸含量的变化中。脯氨酸积累的渗透调节作用已被众多的研究报道所证实^[19-21]。同时还有研究表明,脯氨酸具有生物膜保护功能^[17]和活性氧清除功能^[22]。本研究发现,尽管相同NaCl胁迫的条件下,青稞细胞内的游离脯氨酸积累量均高于大麦,但2种植物细胞内应激性积累的游离脯氨酸绝对值之间并没有统计上有意义

的显著性差异。由于普通栽培大麦本身被认为是禾本科作物中耐盐性较强的品种,所以在逆境胁迫条件下,大麦细胞内某些关键抗逆性生理指标与其特殊生境近缘种青稞不表现出显著性的表型差异也可以理解。

根据对试验结果的分析与讨论,得出如下结论:在不同浓度 NaCl 胁迫条件下,青稞种子的萌发率显著高于大麦;在较长期 NaCl 胁迫条件下,青稞种子叶长相对生长量(1.0% NaCl 胁迫处理组数据)和根长相对生长量(0.5% NaCl 胁迫处理组数据)均高于大麦。细胞内源抗性生理指标分析结果显示:与大麦相比,青稞在相同胁迫条件下能够更加有效地积累较多的脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物维持细胞水势;同时,应激条件下青稞细胞内源活性氧清除关键酶 SOD 活性上调幅度显著高于大麦,而其细胞膜脂过氧化产物 MDA 积累量则显著低于大麦,这 2 组试验结果都证明了青稞比大麦具有更强的内源活性氧清除能力。以上试验事实表明,在较长期 NaCl 胁迫条件下,青稞比大麦耐盐性更强的原因是,与大麦相比,青稞细胞内通用抗逆途径,如:活性氧清除系统和渗透调节物质积累途径等能更为有效率地应答环境 NaCl 胁迫。而这种在胁迫时,通过积极地调高通用抗逆途径工作效率来应答不利环境条件的抗逆策略,则是青稞这一物种在青藏高原低温、低氧、高紫外胁迫特殊生境中长期进化的适应结果。如何保护并开发利用青稞基因组中的特异抗逆基因则是研究者面临的下一个挑战。因为青稞与大麦具有极其相近的亲缘关系,以目前极为丰富的大麦遗传信息资源为基础,应用比较基因组学研究方法将是一条经济而快捷的研究策略。

参考文献:

- [1] 邵桂花,常汝镇,陈一舞. 大豆耐盐性研究进展[J]. 大豆科学,1993,12(3):244-248.
- [2] 赵可夫,李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京:科学出版社,1999.
- [3] 乔海龙,沈会权,陈 和,等. 大麦盐害及耐盐机理的研究进展[J]. 核农学报,2007,21(5):527-531,526.
- [4] 杜俊波,席德慧,王尚英,等. 青稞脱水素基因 *dhn4* 的克隆与原核表达[J]. 四川大学学报:自然科学版,2008,45(2):441-445.
- [5] 赵宇玮,郝建国,步怀宇,等. 青稞 *HbBADH1* 基因的克隆及其转化烟草的初步研究[J]. 作物学报,2008,34(7):1153-1159.
- [6] Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines[J]. Plant Science, 2000, 151(1):59-66.
- [7] 郝建军,康宗利,于 洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京:化学工业出版社,2007:141.
- [8] 张殿忠,汪沛洪,赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法[J]. 植物生理学通讯,1990,26(4):62-65.
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:167.
- [10] 王贻莲,魏艳丽,宋莉璐,等. NaCl 胁迫对大麦种子萌发与幼苗生长的影响[J]. 湖北农业科学,2011,50(17):3494-3497.
- [11] 李尉霞,齐军仓,石国亮. NaCl 胁迫对不同大麦品种种子发芽的影响[J]. 大麦与谷类科学,2007(1):22-25.
- [12] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, et al. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6):2189-2203.
- [13] Benson E E. Special symposium: *In vitro* plant recalcitrance do free radicals have a role in plant tissue culture recalcitrance[J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 2000, 36(3):163-170.
- [14] 李翠香,刘利芬,伊艳杰,等. 外源亚精胺对盐胁迫下小麦幼苗生长的影响[J]. 安徽农业科学,2011,39(4):1978-1979,1999.
- [15] 王学征,韩文灏,于广建. 盐分胁迫对番茄幼苗生理生化指标影响的研究[J]. 北方园艺,2004(3):48-49.
- [16] 王喜艳,张玉龙,张恒明,等. 盐胁迫下硅对黄瓜保护酶活性和膜质过氧化物的影响[J]. 西北农业学报,2009,18(1):221-224,233.
- [17] Sung Z R. Relationship of indole-3-acetic acid and tryptophan concentrations in normal and 5-methyltryptophan-resistant cell lines of wild carrots[J]. Planta, 1979, 145(4):339-345.
- [18] 杜金友,孟宪强,徐兴友,等. 植物耐盐相关基因克隆与基因工程的研究进展(综述)[J]. 河北科技师范学院学报,2006,20(1):68-72,80.
- [19] Delauney A J, Verma D P. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants[J]. Plant Journal, 1993, 4(2):215-223.
- [20] Kishor P, Hong Z, Miao G H, et al. Overexpression of [δ]-Pyrroline-5-Carboxylate synthetase increases Proline production and confers osmotolerance in transgenic plants[J]. Plant Physiology, 1995, 108(4):1387-1394.
- [21] 沈银柱,刘植义,黄占景,等. 两个近似等位基因系小麦叶片游离脯氨酸含量的比较[J]. 河北师范大学学报,1996,20(3):83-85.
- [22] Smirnoff, Nicholas. Tansley review No. 52, the role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation[J]. New Phytologist, 1993, 125(1):27-58.