

红树植物耐盐机理研究进展

茹巧美, 郑海雷, 肖强

(厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005)

摘要: 从形态、生理生化和分子水平综述了红树植物的耐盐机理。红树植物具有盐腺、叶片肉质化等形态特征, 通过离子选择性积累、盐分区域化、泌盐和拒盐等机制降低体内的盐分浓度, 积累或合成渗透调节物质(主要是山梨醇和甘露醇)来维持渗透平衡, 增强抗氧化系统以清除活性氧。在分子水平上, 红树植物的耐盐能力与参与合成渗透调节物质关键酶和抗氧化酶等基因的表达相关。

关键词: 红树植物; 耐盐; 进展

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700(2006)01-078-07

Advances in Salt-Tolerance Mechanism of Mangrove*

RU Qiao-Mei, ZHENG Hai-Lei**, XIAO Qiang

(School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: This article summarized some research progresses of salt tolerance in mangrove species at morphology, physiology and biochemistry, and molecular levels. Mangrove species have salt glands and their leaves become succulent. They avoid heavy salt loads through a combination of selective accumulation of ions, ion compartmentalization, salt excretion and salt exclusion, accumulation or synthesis compatible solutes which are mainly pinitol and mannitol for maintaining osmotic balance, and promotion of antioxidative to scavenge reactive oxygen species. At molecular level, salt-tolerance of mangrove plants is involved in gene expression of key enzymes in biosynthesis of osmotic substances and antioxidative enzymes.

Key words: Mangrove; Salt-tolerance; Advance

红树植物是生长在热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落, 是维护海岸生态平衡的重要植被类型。红树植物也是一种盐生植物或耐盐植物, 不但其土壤基质盐度高, 而且还受高盐海水的周期性浸渍。在长期的进化过程中, 红树植物进化出一套有别于陆生植物或淡水生植物的耐盐机制。本文就红树植物在形态、生理生化和分子水平上的耐盐机理研究进展进行综述。

1 形态适应性

红树植物长期生长在高盐环境中, 已进化出一系列形态来适应环境, 如盐腺和叶片肉质化等 (Tomlinson, 1986)。根据有无盐腺, 红树植物可分

为泌盐和非泌盐两类。泌盐红树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, 维持体内盐类低浓度, 从而减轻盐对植物的伤害, 如桐花树属 (*Aegiceras*)、白骨壤属 (*Avicennia*)、老鼠属 (*Acanthus*) 和阿吉木属 (*Aegialitis*) (Lin, 1999)。木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*) 没有盐腺, 但根部具有拒盐作用使木质部中的盐分下降 (Mallery and Teas, 1984), 可拒出 99% 的盐分 (Takemura 等, 2000)。这类非泌盐红树植物的拒盐机制, 一般认为与其根细胞的质膜组成有关。有研究表明红树植物细胞膜的脂类主要是固醇脂 (sterol ester), 占总脂类的 17.6% ~ 33.7%, 其中三萜醇 (tri-terpenoid alcohols) 占主要成分, 盐离子不易通

基金项目: 国家自然科学基金 (30271065, 39970438, 39870630) 和厦门大学优秀人才支持计划 (0000-X07115) 资助项目

通讯作者: Author for correspondence. E-mail: hailei2002@tom.com. Tel: 0592-2181005

收稿日期: 2005-05-09, 2005-08-09 接受发表

作者简介: 茹巧美 (1982-) 女, 硕士生, 主要研究方向为植物生理生化。

过；例如秋茄 (*Kandelia candel*) 的根、叶及木榄的根中三萜醇的含量都随着盐浓度的升高而增加，而磷脂和脂肪酸的组成没有变化 (Oku 等, 2003)。此外，叶片肉质化也是一种盐适应：肉质化的叶片能储存大量的水分，使盐分浓度降低到不致使红树植物受到伤害的水平，如假红树 (*Laguncularia racemosa* (L.)) 就是通过叶和茎的肉质化来实现耐盐 (Cram 等, 2002)。

红树植物最突出的外部特征是发育过程中具有胎生 (viviparity) 现象。胎生是指一些有花植物的种子成熟后不经过休眠或只有短暂休眠直接在母体上萌发的现象 (Elmqvist and Cox, 1996)。有研究表明，胎生是红树植物耐盐的早期调节机制 (Smith and Snedaker, 1995)。物质平衡研究也表明胚轴发育过程是一个盐积累过程，主要是 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- (Wang 等, 2002)。Juncosa 和 Tomlinson (1988) 则提出胎生现象仅仅是胚胎发育过程中胚轴生长的结果。此外，白骨壤属 (*Avicennia*) 植物被认为是红树植物中耐盐能力最高的 (Elster 等, 1999)，但该属所有种类均是隐胎生 (幼苗不突出果皮的现象)。因此，我们认为胎生现象与耐盐没有直接联系。

2 生理生化抗盐性

植物耐盐能力取决于多种生化途径，关键途径包括控制离子平衡和水分摄取平衡及清除活性氧。同样，红树植物盐适应生化机制也包括离子平衡 (主要与盐胁迫密切相关)、渗透压平衡和去毒作用即胁迫损害控制和修复。

2.1 离子平衡机制

2.1.1 离子的选择性积累 红树植物对土壤中的无机离子能进行选择性吸收，特别是对 Na^+ 和 Cl^- 的选择吸收，可能是红树植物耐盐的一个因素。小花木榄 (*Bruguiera parviflora*) 叶片和海莲 (*Bruguiera sexangula*) 愈伤组织 Na^+ 、 Cl^- 含量都随着盐浓度的升高而增加 (Mimura 等, 1997; Parida 等, 2004a)。角果木 (*Ceriops tagal*) 和木榄都是无盐腺红树植物，细胞内积累大量的 Na^+ 和 Cl^- (Aziz and Khan, 2001; Takemura 等, 2000)，从而降低液泡渗透势，促进植物吸水。用 NaCl 处理杯萼海桑 (*Sonneratia alba*) 后，细胞内的 Na^+ 和 Cl^- 含量显著增加， K^+ 的吸收也增加以维持 Na^+ / K^+ 比不变 (Yasumoto 等, 1999)。 K^+ 参与植物许多生理过程，包括生长、发育、气孔运动、酶活性调节、蛋白质

合成及渗透调节等，并且是唯一一种植物所必需的以相对高浓度存在的阳离子。因此，保持胞质 K^+ 浓度，使其高于一特定值，对红树植物的生长和耐盐性都是非常必要的。Cram 等 (2002) 报道柱果木榄 (*Bruguiera cylindrica*)、*Avicennia rumphiana* 和白骨壤有两个盐积累时期：第一个时期是从发芽到成熟，叶子中的盐分急速上升；第二个时期是从成熟到衰老，通过连续改变离子浓度或叶片厚度而改变叶片中的盐离子含量，这一时期盐离子变化缓慢；研究还发现叶片凋落前并没有进行盐积累，因为黄色衰老叶片的 Na^+ 含量没有比绿色成熟叶片高，表明叶片凋落不是盐外排机制，而是停止盐积累。

膜电势和跨膜质子梯度是对所有离子、氨基酸和糖类跨膜运输的初级动力。质膜电势和跨膜质子梯度的建立基于 ATP 酶的功能，因此 ATP 酶活性的升高和降低引起质膜电势和跨膜质子梯度的上升和下降。本实验室研究发现秋茄和白骨壤幼苗在一定盐浓度范围内，随着盐浓度的增加，质膜 ATP 酶活性、电化学势梯度和跨膜质子梯度也增加 (Zhao 等, 2004b)。

2.1.2 盐分区域化 盐分区域化一般认为是通过液泡膜上的 Na^+ / H^+ 反向运输体完成的 (Blumwald, 2000)。对模式植物拟南芥的研究表明：过量表达液泡 Na^+ / H^+ 反向运输体的转基因拟南芥耐盐性显著提高 (Apse 等, 1999)。

在红树植物细胞中， Na^+ 通过液泡 Na^+ / H^+ 反向运输体进入液泡进行区域化，提高了液泡中的 Na^+ 浓度，将细胞质中的有毒 Na^+ 排出去，一方面减少了胞质 Na^+ 浓度，避免胞质过高 Na^+ 对生理代谢的干扰，保持生物酶的活性，维持细胞内的离子平衡，另一方面液泡中高离子浓度会加大吸水，增大液泡体积；与此同时细胞质体积缩小，渗透压提高，以此和液泡渗透压的增加平行，这是对盐适应的主动过程，利于红树植物在盐渍环境中的生存。Binzel 等 (1988) 最先报道了烟草悬浮细胞在盐胁迫下液泡体积发生变化。海莲 (*B. sexangula*) 在盐胁迫初期，液泡体积增大，细胞质体积减小，从而保护细胞质 (Mimura 等, 2003)。海莲经 150 mmol L NaCl 处理后， H^+ -ATP 酶和 Na^+ / H^+ 逆向转运蛋白活性上升，表明海莲在低盐处理下进行 Na^+ 积累 (Kura-Hotta 等, 2001)。Tanaka 等 (2000) 报道海莲液泡 Na^+ / H^+ 反向运输体催化液泡膜 Na^+ 与 H^+ 交换对 NaCl 引起的离子胁迫产生耐性，是盐分

平衡的重要机制。

2.1.3 泌盐与拒盐 离子平衡的其它机制包括泌盐和拒盐。一些红树植物有盐腺，可以通过泌盐将叶片中过多的盐分排出体外。Atkinson 等 (1967) 证实 Cl^- 与木质部汁液一起进入叶片后是通过泌盐来维持平衡的，使叶片中的 Cl^- 处于稳定水平。通常认为泌盐过程先是盐腺底部的收集细胞 (collecting cells) 聚集盐分，然后转运至基础细胞 (basal cells)，接着经由分泌细胞 (secreting cells) 转运到收集室 (collecting chamber)，最后通过收集室表面气孔将盐分排出体外。红树植物分泌物的盐浓度一般比木质部汁液中高 10 ~ 20 倍 (Poljakoff-Mayber and Gale, 1975)。因为温度和代谢抑制剂对泌盐速率有影响，所以认为泌盐是一个主动的耗能过程。Atkinson 等 (1967) 报道环纹阿吉木 (*Aegialitis annulata* R. Br.) 叶片泌盐速率达到 90P-equiv. Cl^- ($\text{cm}^2 \cdot \text{s}$)，被认为是所有泌盐红树植物中泌盐速率最高的 (Jennings, 1968)。也有人报道桐花树白天积盐夜间泌盐，以此调节体内矿物质元素含量 (Mishra and Das, 2003)。不难看出，盐腺在一些红树植物如白骨壤中具有维持盐分平衡的作用。

拒盐是通过根部来调节叶片的盐分含量。所有红树植物中，根部拒盐是控制盐离子到达枝条的关键，木质部液流中的低浓度 Na^+ 和 Cl^- 归因于根部有效的拒盐。一些红树植物根部拒出 80% ~ 95% 的盐分，而且非泌盐植物的拒盐效率明显比泌盐植物高。Paliyavuth 等 (2004) 研究发现泌盐的白海榄雌 (*Avicennia alba*) 和非泌盐的木榄根部的拒盐效率存在明显差异：高于 10‰ 的任何盐度下，白海榄雌木质部中绝对盐分和相对吸收 (与外界盐分的比率) Na^+ 和 Cl^- 的效率明显比木榄高。

2.2 渗透调节机制

植物经过较长时间盐胁迫后，大多数 Na^+ 、 Cl^- 被排出细胞，在这种情况下，细胞需要积累渗透调节物质来维持低水势。赵可夫等 (1999) 报道在秋茄和白骨壤的总渗透调节中，无机渗透调节分别占 87.8% 和 87.4%，最重要的是 Na^+ 和 Cl^- ；有机渗透调节分别占 12.2% 和 12.6%，其中可溶性糖占主要地位，游离氨基酸和有机酸作用不大。虽然无机离子在渗透调节中占主要地位，但是有机渗透调节在维持细胞正常代谢活动中起重要作用，如木榄积累糖类、脯氨酸和多酚等渗透保护物质来调节水分 (Parida 等, 2002)。

和其它多数耐盐植物在盐胁迫下主要积累脯氨酸和甜菜碱为主不一样，多醇是红树植物中最重要的渗透调节物质。多醇可分为非环醇 (如甘露醇) 和环醇 (如松醇) 两类。Popp 等 (1985) 对昆士兰 23 种红树植物研究发现松醇 (pinitol) 和甘露醇 (mannitol) 是最重要的渗透调节物质。在渗透调节中，它们使盐分进入液泡或非原生质体，维持细胞质中的水分。同时，通过蛋白与膜成分的紧密连接，盐胁迫时补充水分的损失。用 NMR-光谱鉴别表明甘露醇是杯萼海桑的渗透调节物质，但是愈伤组织中无甘露醇积累 (Yasumoto 等, 1999)。而卤蕨 (*Acrostichum aureum*) 的配子体在一定的盐胁迫下 ($> 120 \text{ mmol L NaCl}$) 优先积累 D-松醇 (D-pinitol)，孢子体却积累 D-1-O-甲基肌醇 (D-1-O-methyl-muco-inositol)；在 155 和 170 mmol L NaCl 处理下，D-松醇占可溶性碳水化合物 50% 以上，在维持光系统的光化学活性中发挥重要作用 (Sun 等, 1999)。

不同的红树植物积累不同的渗透调节物，如木果楝 (*Xylocarpus*) 积累脯氨酸，白骨壤 (*Avicennia*)、银叶树 (*Heritiera littoralis*) 和黄槿 (*Hibiscus tiliaceus*) 积累甜菜碱 (Popp 等, 1985)。同时，盐处理下一些红树植物的自由氨基酸和脯氨酸含量上升。如小花木榄在 400 mmol L NaCl 处理 45 d 后总氨基酸含量升高，脯氨酸与多酚也发生积累 (Parida 等, 2002)。白骨壤在 500 mmol L NaCl 条件下甜菜碱的含量增加了 2 倍；还含有较高浓度的甘氨酸、天门冬酰胺酸和水苏糖，其中天门冬酰胺酸占根部总自由氨基酸的 96% 以上，叶片中占 84% (Ashihara 等, 1997)。但是 NaCl 处理桐花树总氨基酸含量反而下降 (Parida 等, 2004c)。红树植物中的有机渗透调节剂还有多胺类物质、季胺化合物等，例如白骨壤中就含一定量 (60 mmol L) 的季胺化合物 (Popp and Albert, 1995)。Kato (1994) 发现 NaCl 处理后，红海榄 (*Rhizophora stylosa*) 叶片积累有机酸如苹果酸和柠檬酸，可能具有中和 Na^+ 的作用。

也有研究表明小分子量的碳水化合物是一些红树植物中最主要的渗透调节物质 (Popp 等, 1985)。碳水化合物除了参与渗透调节外，还发挥碳素储存和快速清除氧功效。高盐条件下植物体内通常糖类增加淀粉减少，因为盐胁迫下还原与非还原糖类合成酶 (如蔗糖磷酸合成酶, SPS) 活性增加，淀粉磷酸化酶活性降低。如盐胁迫下小花木榄叶中淀粉减少，还原与非还原糖类增加已有报道 (Parida

等, 2002)。但对此也有不同报道, Parida 等 (2004c) 研究表明桐花树在高盐条件下总糖含量下降, 淀粉含量升高, 表明不同的红树植物通过不同的碳代谢途径在耐盐中发挥作用。即使是同一种红树植物, 不同部位的碳代谢途径也是不一样的, 如盐胁迫下白骨壤根部蔗糖分解代谢的戊糖磷酸途径比在叶中活跃 (Fukushima 等, 1997)。表明碳水化合物在红树植物中的作用机制相当复杂, 有待于进一步研究。

2.3 活性氧的清除

研究证实, 盐分能增加细胞膜透性, 加强膜质过氧化作用, 最终导致膜系统的损伤 (Michelet and Boutry, 1995), 这种损伤在一定范围内可以修复, 膜系统的修复与超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 等抗氧化酶的活性和抗坏血酸 (ASA)、谷胱甘肽 (GSH) 等抗氧化物含量的变化密切相关。

郑海雷和林鹏 (1998) 对海莲和木榄的研究发现, 其叶片中 SOD 活性随盐浓度的升高而增强。表明减轻膜质过氧化作用和 SOD 保护作用是耐盐的重要过程。另外, Parida 等 (2004b) 研究发现盐胁迫引起小花木榄叶片 H_2O_2 含量的增加; 同时抗坏血酸过氧化酶 (APX)、愈创木酚过氧化酶 (GPX)、谷胱甘肽还原酶 (GR) 和 SOD 活性增加, ASA 含量显著下降。然而, 作为膜脂过氧化产物的丙二醛 (MDA) 在不同盐浓度处理下含量没有变化。表明小花木榄通过调节特定抗氧化酶活性和抗氧化物水平来保护植物, 避免在盐渍中膜脂过氧化。

红树植物是一类富含多酚的植物, 这一特性是红树植物在长期的自然选择过程中与其独特生境协同进化的结果, 并成为红树植物在化学成分上的显著特征。除白骨壤外, 红树植物中均含有一定量的多酚, 其中秋茄 (Hsu 等, 1985)、木榄 (Achmadi 等, 1994) 和美国大红树 (Hernes 等, 2001) 这 3 种红树中含量较高。植物多酚具有很强的自由基清除能力, 如可以消除各种氧自由基和活性氧, 此外, 多酚还可以抑制氧化酶, 络合对氧化反应起催化作用的金属离子 Fe^{3+} 和 Cu^{2+} 。Muthukumarasamy 等 (2000) 报道组织中多酚含量的升高能改善 NaCl 引起的离子胁迫。随着盐浓度的升高, 不同组织多酚含量上升在一些植物中已有报道 (Agastian 等, 2000)。Parida 等 (2004b, 2004c) 报道桐花树和小花木榄叶在盐渍下多酚含量均升高, 同时一些盐胁迫症状

也显著减轻。红树植物在盐胁迫下多酚含量升高可能是一主动机制, 其本质有待于进一步研究。

3 分子水平耐盐性

在分子水平上, 盐生植物的耐盐能力来源于耐盐关键基因的表达或调节这些基因表达的能力。木榄在 500 mmol L NaCl 胁迫下 OEE1 蛋白 (oxygen evolving enhancer protein 1) 表达增强 (Sugihara 等, 2000)。OEE1 蛋白由光合系统中的 OEE 亚基和 D1 蛋白组成, 所以 OEE1 蛋白含量上升可能会提高木榄的光合效率。Yamada 等 (2002) 发现转入一种与烟草丙二烯加氧环化酶 (AOC) 同源的酶基因能提高海莲的耐盐能力。该 AOC 同源物命名为“红树素 (mangrin)”, 其生物合成可能是提高红树植物耐盐的有效手段。Waditee 等 (2002) 从积累甜菜碱的白骨壤中分离出两个编码甜菜碱脯氨酸转运蛋白基因和部分转运蛋白基因, 而且两种编码的转运蛋白都能有效吸收甜菜碱与脯氨酸, 表明甜菜碱和脯氨酸在白骨壤的渗透调节中发挥重要作用。此外, Hibino 等 (2001) 在红树植物中分离出两种 BADH cDNAs, 一种是菠菜叶绿体 BADH 的同源物, 另一种是 C 末端具有特殊的 SKL 残基。其编码蛋白都明显催化甜菜碱乙醛 (betainealdehyde) 氧化, 生成甜菜碱。为了分析木榄叶胞质氧化清除系统的能力, Takemura 等 (2002) 分离出一条编码液泡 Cu Zn-SOD 153 个氨基酸的 cDNA 和编码 CAT 的部分 cDNA。Northern 杂交分析表明液泡 Cu Zn-SOD 的转录水平在 NaCl 处理后 1 至 5 天内增加, 但是 CAT 表达水平的变化不明显。表明盐胁迫下, 木榄耐盐能力与 SOD 活性密切相关。Banzai 等 (2002) 对 500 mmol L NaCl 条件下木榄的 mRNA 转录水平进行研究并根据它们的表达时间不同将这些转录体分为 3 组: 组 和组 分别在调节渗透平衡和离子积累中起作用; 组 转录体编码的蛋白质不是对盐胁迫产生反应, 而是主动适应高盐环境的结果。因此, 进一步研究组 基因可能会揭示木榄如何适应高盐环境。总体来说, 在分子水平研究红树的耐盐机理报道不多, 且还未找到关键的耐盐基因。

此外, 人们也试图从红树植物中分离耐盐基因并通过转基因技术来获得耐盐植株。周涵韬等 (2004) 从耐盐性强的红树植物白骨壤中分离出耐盐基因 *CSRG1* 并转入烟草基因组中, 测定证实 *CS-*

RG1 基因的表达产物及形成的生理代谢途径确实可使烟草获得较高的耐盐性, 同时这种耐盐性不仅对 Na^+ 胁迫, 而且对于各种离子的综合盐胁迫都具有耐受性。林栖凤等 (2001) 将红树 DNA 通过花粉管导入茄子, 也获得了耐盐性的后代。但是, 红树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红树植物的耐盐性还需要深入的研究。

4 存在的问题及展望

对红树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。目前对红树植物耐盐机理并不十分清楚, 仍有大量的工作等待人们去完成。笔者认为红树植物耐盐机理的研究主要存在以下几个方面的问题:

1、红树植物胎生现象一般认为是保护幼苗免受高盐胁迫或培育成为强壮的幼苗以适应脱离母体后的海水环境。幼苗发育过程中的盐分含量变化与耐盐的关系仍有待于进一步研究, 目前研究集中于幼苗 (胚轴) 发育过程的变化, 但对胚轴脱离母体后的变化研究很少 (Tomlinson and Cox, 2000), 而且也没有得出合理的解释。

2、富含多酚是红树植物化学成分上的显著特点, 而且在盐渍下多酚含量明显提高。但是, 白骨壤中多酚含量最低, 其耐盐性却最强。总之, 多酚含量与红树植物耐盐的关系及作用机制并没有引起人们的广泛关注。

3、红树植物盐胁迫相关的信号分子报道很少。已报道小花木榄盐胁迫下 H_2O_2 含量升高引起 APX、GPX、GR 和 SOD 活性增加 (Parida 等, 2004b), 表明 H_2O_2 可能是红树植物信号传导链的一个中间环节。另外, 红树植物生境的主要特点是高盐以及水淹缺氧造成的还原性生境, 再加上土壤和植物中的硝酸还原酶 (NR)、亚硝酸还原酶等酶促和非酶促反应, 可将硝酸、亚硝酸、精氨酸等还原成 NO。目前研究发现 NO 也参与盐胁迫信号应答, Ruan 等 (2002) 报道, 0.1 和 1 mmol L NO 供体 SNP 可以显著减轻由 150 和 300 mmol L NaCl 分别处理所诱导小麦叶片的氧化性损伤。他们进一步研究证实, NO 可以显著增强 SOD、CAT 活性。Zhao 等 (2004a) 研究了 NO 在沙生和盐生两种生态型芦苇愈伤组织

耐盐性中的作用, 发现 NO 在它们的抗盐性中起着信号分子的作用。但是 NO 分子在红树植物耐盐中是否发挥作用及可能的作用机理在国内尚未开展。

4、当前耐盐机理的许多研究是以拟南芥为模式植物, 但拟南芥是一种甜土植物而红树植物是一种盐土植物, 这给红树植物耐盐机理的研究带来一定的困难。近几年在我国东部海岸发现一种小盐芥 (*Thellungiella halophila*) 的盐土植物, 符合模式植物的全部标准 (Zhu, 2001)。我们可以用小盐芥作为模式植物, 进一步深入研究红树植物的耐盐机理。

【参 考 文 献】

- Achmadi S, Syahbirin G, Choong ET, et al, 1994. Catechin-3-O-rhamnoside chain extender units in polymeric procyanidins from mangrove bark [J]. *Phytochem*, 35: 217—219
- Agastian P, Kingsley SJ, Vivekanandan M, 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes [J]. *Photosynthetica*, 38 (2): 287—290
- Apse MP, Aharon GS, Snedden WA, et al, 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar $\text{Na}^+ \text{H}^+$ antiport in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 285: 1256—1258
- Ashihara H, Adachi K, Otawa M, et al, 1997. Compatible solutes and inorganic ions in the mangrove plant *Avicennia marina* and their effects on the activities of enzymes [J]. *Z Naturforsch C*, 52 (7-8): 433—440
- Atkinson MR, Findlay CP, Hope AB, et al, 1967. Salt regulation in the mangrove *Rhizophora mucronata* Lamk. and *Aegialitis annulata* R. Br. [J]. *Aust J Biol Sci*, 20: 589—599
- Aziz I, Khan MA, 2001. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta Pakistan [J]. *Aqua Bot*, 70 (3): 259—268
- Banzai T, Hershkovits G, Katcoff DJ, et al, 2002. Identification and characterization of mRNA transcripts differentially expressed in response to high salinity by means of differential display in the mangrove, *Bru-guiera gymnorhiza* [J]. *Plant Sci*, 162: 499—505
- Binzel ML, Hess FD, Bressan RA, et al, 1988. Intracellular compartmentation of ions in salt adapted tobacco cells [J]. *Plant Physiol*, 86: 607—614
- Blumwald E, 2000. Sodium transport and salt tolerance in plant [J]. *Curr Opin Cell Biol*, 12: 431—434
- Cram JW, Torr PG, Rose DA, 2002. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves [J]. *Trees*, 16: 112—119
- Elmqvist T, Cox PA, 1996. The evolution of vicipary in flowering plants [J]. *Oikos*, 77: 3—9
- Elster C, Perdomo L, Schnetter ML, 1999. Impact of ecological factors on the regeneration of mangroves in the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia [J]. *Hydrobiologia*, 413: 35—46

- Fukushima Y, Sasamoto H, Baba S, *et al*, 1997. The effect of salt stress on the catabolism of sugar in leaves and roots of mangrove plant, *Avicennia marina* [J]. *Z Naturforsch C*, 52 (3-4): 187—192
- Henkel PA, 1979. The concept of vivipary in the plant world (in Russian) [J]. *Zh Obshch Biol*, 40: 60—66
- Hernes PJ, Benner R, Cowie GL, *et al*, 2001. Tannin diagenesis in mangrove leaves from a tropical estuary: A novel molecular approach [J]. *Geo Cosmo Acta*, 65 (18): 3109—3122
- Hibino T, Meng YL, Kawamistu Y, *et al*, 2001. Molecular cloning and functional characterization of two kinds of betaine-aldehyde dehydrogenase in betain-accumulating mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh [J]. *Plant Mol Biol*, 45 (3): 353—363
- Hsu FL, Nonaka GI, Nishioka I, 1985. Tannins and related compounds. XXXI. Isolation and characterization of proanthocyanidins in *Kandelia candel* (L.) Druce [J]. *Chem Pharm Bull*, 33: 3142—3152
- Jennings DH, 1968. Halophytes, succulence and sodium in plants—a unified theory [J]. *New Phytol*, 67: 899—911
- Juncosa AM, Tomlinson PB, 1988. A historical and taxonomic synopsis of *Rhizophoraceae* and *Anisophyllaceae* [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 75: 1278—1295
- Kato S, 1994. Mangrove plant, *Rhizophora stylosa* and its NaCl environment for growth (in Japanese, English summary) [J]. *NihonKaisui Gakkai-si*, 48: 15—21
- Kura-Hotta M, Mimura M, Tsujimura T, *et al*, 2001. High salt-treatment-induced Na⁺ extrusion and low salt-treatment-induced Na⁺ accumulation in suspension-cultured cells of the mangrove plant, *Bruguiera sexangula* [J]. *Plant Cell Environ*, 24 (10): 1105—1112
- Lin P, 1999. Mangrove ecosystem in China [M]. Beijing: Science Press
- Lin QF (林栖凤), Deng YC (邓用川), Huang W (黄薇), *et al*, 2001. Introducing total DNA of *Rhizophora apiculata* to *Rhizophora apiculata* to generate Salt-tolerant progenies [J]. *Adv Bio Eng (生物工程进展)*, 21 (5): 40—44
- Mallery CH, Teas HJ, 1984. The mineral ion relations of mangroves: Root cell compartments in a salt excluder and a salt excreter species at low salinities [J]. *Plant Cell Physiol*, 25: 1123—1131
- Michelet B, Boutry M, 1995. The plasma membrane H⁺-ATPase: A highly regulated enzyme with multiple physiological functions [J]. *Plant Physiol*, 108: 1—6
- Mimura M, WashitaniNemoto S, Siripatanadilok S, 1997. NaCl-dependent growth, ion content and regeneration of calluses initiated from the mangrove plant [J]. *Plant Res*, 110 (1097): 31—36
- Mimura T, Kura-Hotta M, Tsujimura T, *et al*, 2003. Rapid increase of vacuolar volume in response to salt stress [J]. *Planta*, 216: 397—402
- Mishra S, Das AB, 2003. Effect of NaCl on leaf salt secretion and antioxidative enzyme level in roots of a mangrove, *Aegiceras corniculatum* [J]. *Exp Biol*, 41: 160—166
- Muthukumarasamy M, Gupta SD, Pannerselvam R, 2000. Enhancement of peroxidase, polyphenol oxidase and superoxide dismutase activity by triadimefon in NaCl stressed *Papuanus sativus* L. [J]. *Biol Plant*, 43: 317—320
- Oku H, Baba S, Koga H, *et al*, 2003. Lipid composition of mangrove and its relevance to salt tolerance [J]. *Plant Res*, 116 (1): 37—45
- Paliyavuth C, Clough B, Patanaponpaiboon P, 2004. Salt uptake and shoot water relation in mangroves [J]. *Aqua Bot*, 78: 349—360
- Parida AK, Das AB, Das P, 2002. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures [J]. *Plant Biol*, 45: 28—36
- Parida AK, Das AB, Mitra B, 2004a. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora* [J]. *Trees-Struct Funct*, 18 (2): 167—174
- Parida AK, Das AB, Mohanty P, 2004b. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes [J]. *Plant Physiol*, 161 (5): 531—542
- Parida AK, Das AB, Sanada Y, *et al*, 2004c. Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum* [J]. *Aqua Bot*, 80: 77—87
- Poljakoff-Mayber A, Gale J (Translated by Zhao KF), 1975. Plants in Saline Environments [M]. Beijing: Science Press
- Popp M, Albert R, 1995. The Role of organic solutes in salinity adaptation of mangroves and herbaceous halophytes [A]. In: Kham MA, Ungan JA (Eds), *Biology of Salt Tolerance Plants* [M]. Michigan, 139—149
- Popp M, Larher F, Weigel P, 1985. Osmotic adaptation in Australian mangroves [J]. *Vegetatio*, 61: 247—254
- Ruan HH (阮海华), Shen WB (沈文飏), Ye MB (叶茂柄), *et al*, 2002. Protective effects of nitric oxide on salt stress-induced oxidative damages to wheat (*Triticum aestivum*) leaves [J]. *Chin Sci Bull (科学通报)*, 46 (23): 1993—1997
- Smith SM, Snedaker SC, 1995. Salinity responses in two populations of viviparous *Rhizophora mangle* L. seedlings [J]. *Biotropica*, 27 (4): 435—440
- Sugihara K, Hanagata N, Dubinsky Z, *et al*, 2000. Molecular characterization of cDNA encoding oxygen evolving enhancer protein 1 increased by salt treatment in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza* [J]. *Plant Cell Physiol*, 41: 1279—1285
- Sun WQ, Li XP, Ong BL, 1999. Preferential accumulation of D-pinitol in *Acrostichum aureum* gametophytes in response to salt stress [J]. *Plant Physiol*, 105: 51—57
- Takemura T, Hanagata N, Dubinsky Z, *et al*, 2002. Molecular characterization and response to salt stress of mRNAs encoding cytosolic Cu Zn-superoxide dismutase and catalase from *Bruguiera gymnorhiza* [J]. *Trees-Struct Funct*, 16: 94—99
- Takemura T, Hanagata N, Sugihara K, *et al*, 2000. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza* [J]. *Aqua Bot*, 68: 15—28
- Tanaka Y, Fukuda A, Nakamura A, *et al*, 2000. Molecular cloning and characterization of mangrove Na⁺ H⁺ antiporter cDNA [J]. *Plant Cell Physiol*, 41 (suppl.): 27
- Tomlinson PB, 1986. *The Botany of Mangroves* [M]. London: Cambridge University Press

- Tomlinson PB, Cox PA, 2000. Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove *Rhizophoraceae*: vivipary explained? [J]. *Bot J Linn Soc*, 134: 215—231
- Waditee R, Hibino T, Tanaka Y, *et al*, 2002. Functional characterization of betaine proline transporters in betaine-accumulating mangrove [J]. *Biol Chem*, 277 (21): 18373—18382
- Wang WQ, Ke L, Tam NFY, *et al*, 2002. Changes in the main osmotica during the development of *Kandelia candel* hypocotyls and after mature hypocotyla were transplanted in solutions with different salinities [J]. *Marine Biol*, 141 (6): 1029—1034
- Yamada A, Saitoh T, Mimura T, *et al*, 2002. Expression of mangrove allene oxide cyclase enhances salt tolerance in *Escherichia coli*, yeast, and tobacco cells [J]. *Plant Cell Physiol*, 43 (8): 903—910
- Yasumoto E, Adachi K, Kato M, *et al*, 1999. Uptake of inorganic ions and compatible solutes in cultured mangrove cells during salt stress [J]. *Cell & Dev Boil-Plant*, 35 (1): 82—85
- Zhao KF (赵可夫), Feng LT (冯立田), Lu YF (卢元芳), *et al*, 1999. The osmotica and their contributions to the osmotic adjustment for *Kandelia candel* (L.) druce and *Avicennia marina* (Forsk) vierh growing in the Jiulongjiang river estuary [J]. *Ocean Limn Sin* (海洋与湖沼), 30: 58—61
- Zhao LQ, Zhang F, Guo JK, *et al*, 2004a. Nitric oxide functions as a signal in salt resistance in the calluses from two ecotypes of reed [J]. *Plant Physiol*, 134 (2): 849—857
- Zhao ZQ, Zheng HL, Zhu YG, 2004b. Changes of plasma membrane ATPase activity, membrane potential and transmembrane proton gradient in *Kandelia candel* and *Avicennia marina* seedlings with various salinities [J]. *Environ Sci-China*, 16 (5): 742—745
- Zheng HL (郑海雷), Lin P (林鹏), 1998. Effect of salinity on membrane protection system for *B. sexangula* and *B. gymnorhiza* seedling [J]. *J Xiamen Univ* (厦门大学学报), 37 (2): 278—282
- Zhou HT (周涵韬), Lin QT (林庆同), Pan W (潘文), *et al*, 2004. Transformation of the salt-tolerant gene of *Avicennia marina* into tobacco plants and cultivation of salt-tolerant lines [J]. *Chin Sci Bull* (科学通报), 49 (2): 167—172
- Zhu JK, 2001. Plant salt tolerance [J]. *Trend Plant Sci*, 6 (2): 66—71

* * * * *

热带生物学与保护协会 (ATBC) 年会将于 2006 年 7 月在昆明召开

经中国科学院报请国务院批准 (科发外审字 [2005] 148 号“关于同意举办热带生物学与保护协会 2006 年年会的批复”)。热带生物学与保护协会 (ATBC) 2006 年年会将于 2006 年 7 月 18—21 日在昆明组织召开。

会议主题: 热带生物学——应对变化的热带生态系统的需要

会议议题包括:

- 1) 热带地区的生物多样性保护
- 2) 入侵物种
- 3) 热带森林与全球变化
- 4) 热带地区的长期生态学研究
- 5) 民族植物学在热带地区生物多样性保护中的应用
- 6) 生物间相互作用的生态进化
- 7) 热带地区退化生态系统恢复

“热带生物学与保护协会 (ATBC)” 成立于 1963 年, 是全球最具影响的热带生物学研究国际性协会, 其宗旨是促进全球范围的热带生物学研究、教育和保护。ATBC 每年在不同的国家举办年会, 2006 年会址选在中国昆明, 由中国科学院西双版纳热带植物园承办。

本次会议的召开, 有利于促进和加强中国与国际热带生物学研究、生物资源利用以及自然保护工作者间的交流与合作, 充分展示中国热带生物学研究与热带、亚热带地区自然保护的工作成果, 进一步巩固中国与东南亚热带国家生态环境保护、生物资源利用的长期科技合作关系, 提高我国在世界热带生物学研究与生态保护工作中的影响力。

本次会议的规模约为 400 人, 其中, 境外代表 300 人, 国内代表 100 人。

会议信息已发布于网站 (atbc.xtbg.ac.cn), 欢迎前往该站在线注册。

会议秘书处联系方式: ATBC2006 秘书处

电话: 0871-5171169; 传真: 0871-5160916; 邮箱: atbc2006@xtbg.ac.cn; 网址: http: atbc.xtbg.ac.cn