

水芹适应湿地环境的解剖和屏障结构组织化学特征研究

张霞 胡露洁 周存宇 杨朝东*

(长江大学园艺园林学院, 湖北荆州 434025)

摘要: 利用普通光学显微镜和荧光显微镜对水芹的根、茎进行解剖结构和屏障结构研究。结果表明: 水芹不定根为初生结构, 具二、三原型维管柱、内皮层、皮层、皮下层和表皮; 茎亦为初生结构, 具髓腔、皮层(皮层内有通气组织、散生维管束、厚角组织)和表皮。水芹体内气腔包括不定根的通气组织、茎内髓腔和皮层的通气组织。水芹的屏障结构包括不定根内侧具凯氏带且栓质化的内皮层, 外侧不同发育时期的表皮栓质层、木质化皮下层和气腔周围细胞壁栓质层; 茎的角质层和木质化厚角组织。水芹的体内气腔和质外体屏障结构是其适应湿地环境并改善湿地通气的重要结构保证。

关键词: 水芹; 解剖结构; 屏障结构; 组织化学; 初生结构

水芹 [*Oenanthe javanica* (Bl.) DC.] 为伞形科多年生湿地植物, 是我国南方地区春夏季重要的蔬菜种类之一(黄凯丰等, 2011)。水芹不仅对斜生栅藻 (*Scenedesmus obliquus*) 具有化感效应(宰学明等, 2011), 而且对污染湿地的生态修复也发挥着重要作用(周元清等, 2011; 辛在军, 2013)。叶元英等(2009)、贾晓玲等(2014)对水芹营养器官的解剖结构进行了初步研究, 但对其适应湿地环境的解剖结构和质外体屏障结构发育过程缺乏深入探讨。

随着研究方法的改进, 近年来在植物细胞壁组织化学、荧光显微镜应用及分子发育机理研究方面取得的主要成就有: 初生壁凯氏带组织化学由凯氏带膜蛋白质、先有木质素或后有木栓质沉积组成, 次生壁组织化学由沉积木质素或木栓质组成(Roppolo et al., 2011; Alassimone et al., 2012; Naseer et al., 2012; Pauluzzi et al., 2012; Geldner, 2013; Lee et al., 2013)。凯氏带不仅存在于根的

内、外皮层, 也存在于胚轴, 茎, 花柄的内、外皮层和叶柄维管束鞘细胞壁 (Vecchia et al., 1999; Mcmanus et al., 2002; Watanabe et al., 2006; Meyer & Peterson, 2011; 杨朝东等, 2013, 2015a)。凯氏带经荧光剂染色呈现生动黄色, 而木质素呈现呆滞黄色; 木栓质在蓝色激发光下呈现棕色 (Brundrett et al., 1988, 1991; Seago et al., 1999; Yang et al., 2011, 2014)。此外, 凯氏带的形态随物种和存在部位的不同而有所差别, 横切面上呈点状或条带状 (Brundrett et al., 1988, 1991; Seago et al., 1999; Vecchia et al., 1999; Mcmanus et al., 2002; Watanabe et al., 2006; Soukup et al., 2007; Meyer & Peterson, 2011; Yang et al., 2011, 2014; 杨朝东和张霞, 2013; 杨朝东等, 2015a, 2015b)。

植物质外体屏障结构是控制植物内部与环境中的水、离子和氧气等进行扩散和交换的重要结构, 由初生壁的凯氏带、次生壁栓质化和木质化、以及植物体表角质层组成 (Vecchia et al., 1999; Mcmanus et al., 2002; Watanabe et al., 2006; Meyer & Peterson, 2011; 杨朝东和张霞, 2013; 杨朝东等, 2013, 2015a, 2015b; 张霞等, 2013)。此外, 花椰菜 (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L.) 的不定根具木质化皮下层, 能忍耐一定程度的水和离子胁迫而适应湿地环境 (López-Pérez et al.,

张霞, 女, 讲师, 专业方向: 茶学和湿地植物生理生态, E-mail: zhang.yang07@aliyun.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 杨朝东, 副教授, 硕士生导师, 专业方向: 湿地植物生理生态, E-mail: chaodongyang@aliyun.com

收稿日期: 2016-03-17; 接受日期: 2016-04-21

基金项目: 湖北省教育厅资助项目 (Q20141310)

2007; Fernandez-Garcia et al., 2009)。湿地植物的地下根、根茎和直立茎等容易受到水渍影响,而水渍缺氧则会严重威胁高等植物的有氧呼吸,可以输导和储藏空气的通气组织是湿地植物适应湿地环境的重要构造(Yang et al., 2011, 2014)。湿地植物根中的通气组织依据其形成过程可以分为7种类型,分别是扩大型蜂窝状、扩大型径向状、裂生辐轮状、裂溶生状、溶生型袋状、溶生型径向状和溶生型切向状(Seago et al., 2005; Jung et al., 2008)。湿地植物体内气腔包括根中通气组织、茎中髓腔和皮层通气组织,在植物遭受涝渍胁迫时可以储藏和输导氧气;同时,外侧屏障结构保护植物在遭受涝渍胁迫时体内氧气不向外扩散(Soukup et al., 2007; Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Yang et al., 2011, 2014)。因此,体内气腔和质外体屏障结构是湿地植物适应湿地缺氧环境必备的两类重要结构。

水芹的根和茎常常受到涝渍胁迫,本试验采用普通光学显微镜、荧光显微镜以及组织化学染色技术,对其根和茎的通气组织和屏障结构的组织化学特征进行研究,旨在明确水芹忍耐和适应湿地环境的解剖结构基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料于2014年4月中旬采集自湖北省荆州市长江大学西校区附近的湿地,用铁锹切取长有野生水芹(生长良好)的淤泥,面积为40 cm×40 cm,深20 cm;用自来水冲洗干净,随机选取10株完整的水芹植株备用。分别截取完整不定根,长200 mm左右;完整根茎,长370 mm左右,具3~5个节;直立茎,长600 mm左右,具4~5个节。不定根采用FAA固定;根茎和直立茎使用新鲜材料。

1.2 试验方法

在可调节放大倍数的立体解剖镜下,用双面刀片距水芹根尖10、30、50、70、90、150 mm,茎第1、第3节间分别切片,采用硫酸氢黄连素-苯胺兰对染和苏丹红7B两种染色方法处理切片(Brundrett et al., 1988, 1991)。硫酸氢黄连素溶液的配制:称取0.1 g硫酸氢黄连素,溶于100 mL

蒸馏水,振荡混匀待用;苯胺兰溶液的配制:称取0.5 g苯胺兰,溶于100 mL蒸馏水,振荡混匀待用;FeCl₃-甘油缓冲液的配制:称取0.05 g FeCl₃,溶于50 mL蒸馏水,搅拌混匀、过滤,与甘油等体积混合,室温保存待用;苏丹红7B溶液的配制:称取50 mg苏丹红7B,溶于25 mL PEG-300,90℃水浴1 h,冷却后加入等体积的90%甘油,室温保存待用。

采用荧光显微镜检测0.1%硫酸氢黄连素-0.5%苯胺兰对染切片的细胞壁凯氏带和木质化(Brundrett et al., 1988)。分别将切片浸于0.1%硫酸氢黄连素溶液中,1 h后用蒸馏水洗净,然后滴加0.5%苯胺兰溶液,0.5 h后用蒸馏水洗净,最后滴加1滴蒸馏水,盖上盖玻片;在荧光显微镜蓝色激发光下进行观察,凯氏带呈现生动黄色,木质化细胞壁呈现呆滞黄色,用数码相机拍照记录。如若不能及时进行观察,则需滴加1滴0.1% FeCl₃-甘油缓冲液;或将染色后的切片置于0.1% FeCl₃-甘油缓冲液中过夜。

采用光学显微镜观察0.1%苏丹红7B染色切片,确定细胞壁栓质化的组织化学定位(Brundrett et al., 1991)。分别将切片浸于0.1%苏丹红7B溶液中1 h或过夜;切片组织细胞内如有后含物,则需先用蒸馏水清洗切片,用吸水纸吸净后再染色;染色后的切片用蒸馏水清洗1~2次,用吸水纸吸净,然后滴加1滴蒸馏水,盖上盖玻片;在光学显微镜下进行观察,木栓质呈现红色,具有很强的组织特异性,用数码相机拍照记录。若采用苏丹Ⅲ或苏丹Ⅳ染色,常常将细胞内的脂肪也染成红色,特异性差,造成栓质化细胞壁不易识别(Brundrett et al., 1991)。

2 结果与分析

2.1 水芹不定根的解剖结构和组织化学特征

由图1可见,距水芹不定根根尖10 mm,内皮层和表皮细胞外侧细胞壁栓质化,呈现微弱棕色,皮层具裂生型通气组织,表皮下具细胞形态分化的皮下层(图1-A、B);内皮层以内为二原型维管柱(图1-A、B、C、D、E、F、G、H、I、J)。距根尖30 mm,内皮层开始出现微弱凯氏带和增厚栓质层;表皮细胞外侧细胞壁栓质化增强,苏丹红7B

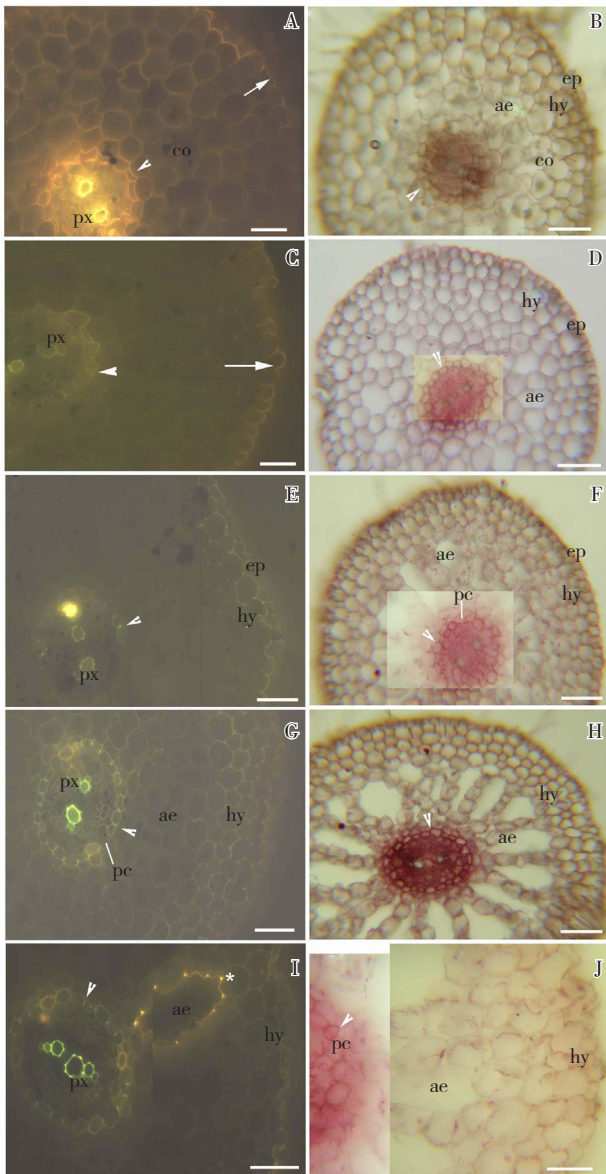


图1 水芹不定根的显微结构 (标尺=50 μm)

A~B, 距根尖 10 mm 横切, A (硫酸氢黄连素-苯胺蓝对染, BAB, 下同): 初生木质部、内皮层 (箭头)、皮层、栓质化表皮细胞 (箭), B (苏丹红 7B 染色, SR7B, 下同): 内皮层 (箭头)、皮层、裂生型通气组织、皮下层、表皮细胞; C~D, 距根尖 30 mm 横切, C (BAB): 初生木质部、内皮层凯氏带 (箭头)、皮层、栓质化表皮细胞 (箭), D (SR7B): 内皮层 (箭头)、通气组织、皮下层、表皮细胞; E~F, 距根尖 50 mm 横切, E (BAB): 初生木质部、内皮层凯氏带 (箭头)、木质化皮下层、表皮细胞; F (SR7B): 内皮层 (箭头)、通道细胞、通气组织、皮下层、表皮细胞; G~H, 距根尖 90 mm 横切, G (BAB): 初生木质部、内皮层凯氏带 (箭头)、通道细胞、通气组织、木质化皮下层, H (SR7B): 内皮层 (箭头)、辐轮状通气组织、皮下层; I~J, 距根尖 150 mm 的老根横切, I (BAB): 初生木质部、内皮层凯氏带 (箭头)、通气组织气腔周围细胞壁栓质化 (*), 皮下层, J (SR7B): 内皮层 (箭头)、通道细胞、通气组织、皮下层; ae—通气组织, co—皮层, ep—表皮细胞, hy—皮下层, pc—通道细胞, px—初生木质部; 彩图见《中国蔬菜》网站: www.cnveg.org; 下图同。

染色呈现红色, 通气组织体积扩大 (图 1-C、D)。距根尖 50 mm, 内皮层凯氏带呈生动明亮点状, 除通道细胞外, 其余细胞壁强烈栓质化, 栓质化表皮细胞下的 2~3 层皮下层细胞壁出现微弱木质化, 通气组织进一步扩大, 部分表皮细胞脱落 (图 1-E、F)。距根尖 90 mm, 内皮层凯氏带呈生动点状并强烈栓质化, 仅极少数通道细胞没有栓质化; 表皮细胞进一步破坏, 皮下层细胞壁木质化增强, 皮层具辐轮状通气组织 (图 1-G、H)。距根尖 150 mm 的老根, 初生木质部有后生木质部发育, 随着表皮细胞的脱落和皮下层细胞的破坏, 部分通气组织气腔细胞壁栓质化, 呈现棕色线性和亮点状 (图 1-G、I、J)。水芹不定根在老化过程中, 内皮层具通道细胞 (图 1-F、G、I); 皮层几乎保留完好, 当表皮细胞和皮下层细胞少部分破坏, 其组织化学特征变化明显 (图 1-A、C、D、E、G、I、J)。不定根皮层通气组织为裂生型, 老根表现为辐轮状通气组织 (图 1-B、D、F、G、H、I、J)。

水芹不定根为初生结构, 具二原型维管柱、内皮层、皮层、辐轮状通气组织, 周围细胞壁间栓质化的气腔, 木质化皮下层和栓质化表皮, 皮层不脱落。不定根在发育过程中, 质外体屏障结构包括两部分, 一是内侧有凯氏带且栓质化的内皮层; 二是外侧先有栓质化表皮细胞层, 随后出现木质化皮下层, 当部分表皮细胞和皮下层细胞破坏时, 部分通气组织气腔周围细胞壁栓质化, 保护其储藏的空气不扩散出去。

2.2 水芹茎的解剖结构和组织化学特征

由图 2 可见, 水芹根茎的解剖结构自外向内依次由表皮、厚角组织、皮层、通气组织、髓腔构成。幼根茎与老根茎结构比较, 主要表现为髓腔扩大, 皮层中通气组织气腔进一步裂生和溶生扩大, 部分表皮下出现木质化厚角组织, 表皮外具角质层。皮层具通气组织和维管束。根茎质外体屏障结构主要由表皮外角质层和表皮下木质化厚角组织构成 (图 2-A、B、C)。水芹直立茎的解剖结构自外向内依次由表皮、厚角组织、皮层、通气组织、髓腔构成。幼直立茎与老直立茎结构比较, 表现为髓腔扩大, 皮层中通气组织气腔通过裂生和溶生明显扩大, 部分表皮下出现木质化厚角组织, 表皮外具角质层。皮层具通气组织和维管束。直立茎质外体屏障结构

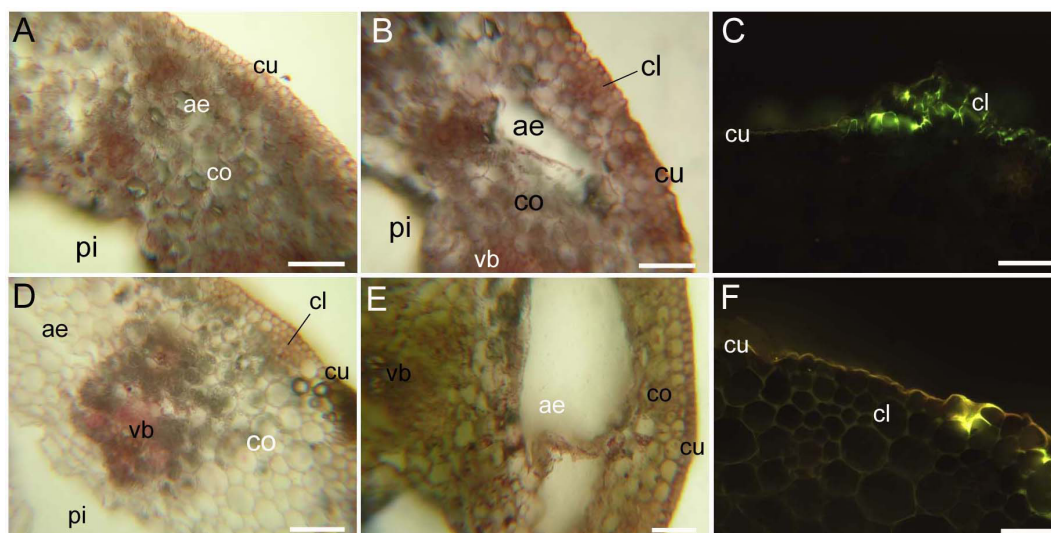


图2 水芹茎的显微结构(标尺=50 μm)

A, 幼根茎横切(SR7B): 髓腔、皮层、通气组织、角质层; B, 老根茎横切(SR7B): 髓腔、皮层、维管束、通气组织、厚角组织、角质层; C, 老根茎横切(BAB): 木质化厚角组织、角质层; D, 幼直立茎横切(SR7B): 髓腔、皮层、维管束、通气组织、厚角组织、角质层; E, 老直立茎横切(SR7B): 皮层、维管束、通气组织、角质层; F, 老直立茎横切(BAB): 木质化厚角组织、角质层; cl—厚角组织, cu—角质层, pi—髓腔, vb—维管束。

主要由表皮外角质层和表皮下木质化厚角组织构成(图2-D、E、F)。水芹幼茎皮层通气组织为裂生型,而老茎为裂溶生型;茎中通气组织包括髓腔和皮层通气组织(图2-A、B、D、E)。苏丹红7B染色茎切片经蒸馏水清洗,表面常常留下无定形的红色小块,这可能是茎内细胞富含脂类物质造成的(图2-A、B、D、E)。水芹茎中气腔为髓腔和皮层通气组织,屏障结构为表皮外角质层和表皮下木质化厚角组织。

3 结论与讨论

3.1 水芹的解剖结构

水芹不定根和茎的解剖结构均为初生结构,具二、三原型维管柱、内皮层、皮层、辐轮状通气组织,老根气腔周围细胞壁栓质化,木质化皮下层和栓质化表皮,皮层几乎不脱落,仅少部分表皮细胞和皮下层细胞脱落(叶元英等,2009;贾晓玲等,2014);水芹茎结构由髓腔、皮层(皮层内具通气组织、散生维管束、表皮下具厚角组织)和表皮构成(贾晓玲等,2014)。本试验中,水芹不定根在解剖镜下切片后染色观察,通气组织表现为裂生辐轮状;而采用石蜡切片法和电镜染色处理,其通气组织表现为溶生型径向状,这可能是由于不定根细胞在脱水后、复水时不易恢复原状造成的(叶

元英等,2009;Deng et al.,2009)。本试验采用的切片、染色方法不需要经过反复脱水,短时间内即可完成切片、染色、观察,能保持切片细胞的原有形态。

通常双子叶植物的根和茎维管柱老化后具次生结构发育,由维管柱鞘细胞发育而来的木栓层代替皮层的保护作用,而水芹的不定根和茎终生只有初生结构。水芹不定根具通气组织,茎具髓腔和皮层通气组织,与常见的湿地植物水稻(*Oryza sativa*)、芦苇(*Phragmites australis*)等相似(Seago et al.,1999,2005;Soukup et al.,2007;Yang et al.,2011,2014;杨朝东和张霞,2013),而天胡荽(*Hydrocotyle sibthorpioides*)茎在水淹胁迫条件下才出现通气组织(杨朝东等,2015b),白茅(*Imperata cylindrica*)茎髓部没有髓腔(杨朝东等,2015a)。

3.2 水芹的屏障结构

水芹不定根在发育过程中,内侧屏障结构为具有凯氏带且栓质化的内皮层,与常见植物相同;而皮层外侧先有表皮细胞栓质层,在距离根尖50~150 mm之间出现木质化皮下层,当老根部位部分表皮细胞和皮下层细胞破坏时,部分通气组织气腔周围细胞壁栓质化。双穗雀稗(*Paspalum distichum*)、玉米(*Zea mays*)、菰(*Zizania*

latifolia)、白茅和天胡荽等耐湿植物的表皮细胞也存在栓质层 (Schreiber & Franke, 2011; Yang et al., 2011, 2014; Abiko et al., 2012; 杨朝东和张霞, 2013; 张霞等, 2013; 杨朝东等, 2015a, 2015b), 但这些植物不定根老化后有外皮层发育, 而水芹仅有皮下层。木质化皮下层也见于花椰菜的不定根、双穗雀稗和牛鞭草 (*Hemarthria altissima*) 茎的皮层和髓部细胞壁、天胡荽茎表皮下厚角组织 (López-Pérez et al., 2007; Fernandez-Garcia et al., 2009; Yang et al., 2011; 杨朝东等, 2015b)。水芹不定根外侧从根尖到基部都有较高的氧气释放量 (ROL), 说明根部通气组织外的屏障结构保护氧气不扩散出去的功能有一定局限性 (Deng et al., 2009); 但是水芹不定根的屏障结构特点有助于提高湿地土壤中的氧气含量, 促进耗氧微生物活动, 分解污染物, 改善湿地环境 (王文林等, 2015)。本试验首次观察到水芹老不定根皮层气腔周围细胞壁具栓质层, 可以防止气腔内的氧气扩散出去。

水芹茎中屏障结构为表皮外角质层和表皮下木质化厚角组织, 与天胡荽茎外侧的屏障结构组成相似, 但天胡荽茎内侧具内皮层 (杨朝东等, 2015b)。能耐长期水淹的双穗雀稗、牛鞭草、狗牙根和菰茎屏障结构具有外侧的角质层、皮下栓质化和木质化的周缘厚壁组织层, 内侧有栓质化和木质化的厚壁组织层, 而且双穗雀稗茎表皮下具凯氏带 (Yang et al., 2011, 2014; 杨朝东和张霞, 2013)。白茅茎外侧屏障结构为角质层和皮下木质化的周缘厚壁层 (杨朝东等, 2015a)。

水芹不定根木质化皮下层和茎木质化厚角组织都发生在初生壁, 而花椰菜不定根木质化皮层具一定程度忍耐水和离子胁迫的能力 (López-Pérez et al., 2007; Fernandez-Garcia et al., 2009), 这可否推测水芹木质化皮下层和厚角组织是其忍耐并适应湿地环境的重要结构, 还需要更多试验证实。水芹和天胡荽茎外侧的屏障结构都为外角质层和木质化厚角组织, 与禾本科的双穗雀稗等差异较大, 特别是缺乏栓质化, 还需要进一步采用生化检测确定这两类植物茎外侧屏障结构的化学组成差别。水芹不定根皮下层和茎厚角组织的木质化过程是否受到凯氏带膜蛋白家族的指导合成与转运, 将明确这些初生壁是否含有该家族蛋白参与植物与环境的物质

交换, 拟南芥根尖内皮层的分子发育机理表明凯氏带膜蛋白家族先参与指导合成与转运木质素到初生壁, 然后初生壁才栓质化 (Lee et al., 2013)。因此, 水芹不定根皮下层和茎厚角组织木质化的分子机理值得进一步研究。

3.3 水芹适应湿地环境的结构特征

水芹不定根和茎的解剖结构均为初生结构, 体内气腔包括不定根的通气组织、茎内髓腔和皮层的通气组织。屏障结构包括不定根内侧具凯氏带且栓质化的内皮层, 外侧的表皮栓质层、木质化皮下层和气腔周围细胞壁栓质层; 茎的外角质层和皮下木质化厚角组织。水芹体内气腔贮藏氧气, 屏障结构隔绝内部与环境中的水、离子和氧气进行扩散和交换, 是其适应湿地环境的重要结构保证。

参考文献

- 黄凯丰, 时政, 欧腾, 宋毓雪. 2011. 水芹的营养保健成分分析. 江苏农业科学, 39 (5): 434-435.
- 贾晓玲, 余徐润, 王枫, 李岩, 蒋倩, 熊爱生. 2014. 水芹和旱芹营养器官结构和叶片光合特性的比较分析. 南京农业大学学报, 37 (2): 21-25.
- 王文林, 韩睿明, 王国祥, 唐晓燕, 梁斌. 2015. 湿地植物根系泌氧及其在自然基质中的扩散效应研究进展. 生态学报, 35 (22): 7286-7297.
- 辛在军. 2013. 水芹生态浮床净化功能影响因素与生态化学计量研究 [博士论文]. 上海: 华东师范大学.
- 杨朝东, 张霞. 2013. 双穗雀稗 (*Paspalum distichum*) 通透性生理和茎解剖结构补充研究. 植物研究, 33 (5): 564-568.
- 杨朝东, 张霞, 刘国锋, 张俊卫, 包满珠, 周志翔. 2013. 植物根中质外体屏障结构和生理功能研究进展. 植物研究, 33 (1): 114-119.
- 杨朝东, 李守峰, 邓仕明, 姚兰, 袁龙义, 张霞. 2015a. 白茅解剖结构和屏障结构特征研究. 草业学报, 24 (3): 213-218.
- 杨朝东, 李守峰, 姚兰, 艾训儒, 蔡小东, 张霞. 2015b. 天胡荽 (*Hydrocotyle sibthorpioides*) 的解剖和屏障结构特征研究. 草业学报, 24 (7): 139-145.
- 叶元英, 柯卫东, 刘义满, 黄新芳. 2009. 水芹营养器官的结构分析. 长江蔬菜, (16): 36-40.
- 宰学明, 朱士农, 钦佩, 袁亚光, 吴向华, 周文宗. 2011. 水芹水浸提液对斜生栅藻的化感效应研究. 植物研究, 31 (6): 735-738.
- 张霞, 杨朝东, 宁国贵. 2013. 狗牙根和双穗雀稗根中质外体屏障结构发育过程的比较研究. 湖北农业科学, 52 (20): 4991-4994.
- 周元清, 李秀珍, 唐莹莹, 辛在军, 贾悦, 李淑英. 2011. 不同处理水芹浮床对城市河道黑臭污水的脱氮效果及其机理研究.

环境科学学报, 31 (10): 2192–2198.

- Abiko T, Kotula L, Shiono K, Malik A I, Colmer T D, Nakazono M. 2012. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Plant Cell Environment*, 35: 1618–1630.
- Alassimone J, Roppolo D, Geldner N, Vermeer J E. 2012. The endodermis—development and differentiation of the plant's inner skin. *Protoplasma*, 249 (3): 433–443.
- Bailey-Serres J, Voeseinek L A C J. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 313–339.
- Brundrett M C, Enstone D E, Peterson C A. 1988. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin and callose in plant tissue. *Protoplasma*, 146: 133–142.
- Brundrett M C, Kendrick B, Peterson C A. 1991. Efficient lipid staining in plant material with Sudan red 7B or Fluorol yellow 088 in polyethylene glycol-glycerol. *Biotechnic and Histochemistry*, 66: 111–116.
- Deng H, Ye Z H, Wong M H. 2009. Lead, zinc and iron (Fe^{2+}) tolerances in wetland plants and relation to root anatomy and spatial pattern of ROL. *Environmental and Experimental Botany*, 65: 353–362.
- Fernandez-Garcia N, Lopez-Perez L, Hernandez M, Olmos E. 2009. Role of phi cells and the endodermis under salt stress in *Brassica oleracea*. *New Phytologist*, 181: 347–360.
- Geldner N. 2013. The endodermis. *Annual Review in Plant Biology*, 64: 531–558.
- Jung J, Lee S C, Choi H. 2008. Anatomical patterns of aerenchyma in aquatic and wetland plants. *Journal of Plant Biology*, 51 (6): 428–439.
- Lee Y, Rubio M C, Alassimone J, Geldner N. 2013. A mechanism for localized lignin deposition in the endodermis. *Cell*, 153: 1–11.
- López-Pérez L, Fernández-García N, Olmos E, Carvajal M. 2007. The phi thickening in roots of broccoli plants an adaptation mechanism to salinity. *International Journal of Plant Sciences*, 168: 1141–1149.
- Mcmanus H A, Seago J L, Marsh L C. 2002. Epifluorescent and histochemical aspects of shoot anatomy of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha glauca* Godr. *Annals of Botany*, 90 (4): 489–493.
- Meyer C J, Peterson C A. 2011. Casparian bands occur in the periderm of *Pelargonium hortorum* stem and root. *Annals of Botany*, 107: 591–598.
- Naseer S, Leea Y, Lapierre C, Franke R, Nawrath C, Geldner N. 2012. Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 109: 10101–10106.
- Pauluzzi G, Divol F, Puig J, Guiderdoni E, Dievart A, Périn C. 2012. Surfing along the root ground tissue gene network. *Developmental Biology*, 365: 14–22.
- Roppolo D, de Rybel B, Tendon V D, Pfister A, Alassimone J, Vermeer J E, Yamazaki M, Stierhof Y D, Beeckman T, Geldner N. 2011. A novel protein family mediates Casparian strip formation in the endodermis. *Nature*, 473: 380–383.
- Schreiber L, Franke R B. 2011. *Endodermis and exodermis in roots eLSM*. Chichester: John Wiley and Sons Ltd.
- Seago J L, Peterson C A, Enstone D E, Scholey C A. 1999. Development of the endodermis and hypodermis of *Typha glauca* Godr. and *T. angustifolia* L. roots. *Canadian Journal of Botany*, 77: 122–134.
- Seago J L, Marsh L C, Stevens K J, Soukup A, Votrubová O, Enstone D E. 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany*, 96: 565–579.
- Soukup A, Armstrong W, Schreiber L, Rochus F, Votrubová O. 2007. Apoplastic barriers to radial oxygen loss and solute penetration: a chemical and functional comparison of the exodermis of two wetland species, *Phragmites australis* and *Glyceria maxima*. *New Phytologist*, 173: 264–278.
- Vecchia F D, Cuccato F, Rocca N L, Larcher W, Rascio N. 1999. Endodermis-like sheaths in the submerged freshwater macrophyte *Ranunculus trichophyllus* Chaix. *Annals of Botany*, 83: 93–97.
- Watanabe H, Saigusa M, Morita S. 2006. Identification of Casparian bands in the mesocotyl and lower internodes of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings using fluorescence microscopy. *Plant Production Science*, 9: 390–394.
- Yang C D, Zhang X, Zhou C Y, Seago J L. 2011. Root and stem anatomy and histochemistry of four grasses from the Jiangnan Floodplain along the Yangtze River, China. *Fuel and Energy Abstracts*, 206 (7): 653–661.
- Yang C D, Zhang X, Li J, Bao M Z, Ni D J, Seago J L. 2014. Anatomy and histochemistry of roots and shoots in wild Rice (*Zizania latifolia* Griseb.). *Journal of Botany*, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/181727>.

Studies on Anatomy and Apoplastic Barrier Histochemistry Characters of *Oenanthe javanica* (Bl.) DC. Adapted to Wetland Environment

ZHANG Xia, HU Lu-jie, ZHOU Cun-yu, YANG Chao-dong*

(College of Gardening and Horticulture, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China)

Abstract: The anatomy and apoplastic barrier of *Oenanthe javanica* (Bl.) DC. roots and stems were studied

腐植酸对 NaCl 胁迫下西瓜幼苗的缓解效应

郭云平¹ 巩彪^{1,2} 王秀峰^{1,2} 魏珉^{1,2} 杨凤娟^{1,2} 李岩^{1,2} 史庆华^{1,2*}

(¹ 山东农业大学园艺科学与工程学院, 农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东泰安 271018;
² 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

摘要: 以京欣 1 号为试材, 采用 Hoagland 营养液水培方式, 研究不同浓度腐植酸 (0、0.1、0.3、0.6、1.0 g·L⁻¹) 对盐胁迫 (100 mmol·L⁻¹ NaCl) 下西瓜幼苗光合特性、叶绿素含量、生物量、电解质渗漏率、抗氧化酶、脯氨酸及 Na⁺、K⁺ 含量的影响。结果表明: 盐胁迫下营养液中添加腐植酸能不同程度改善植株生长状况, 以腐植酸浓度为 0.3 g·L⁻¹ 时缓解效果最佳, 显著提高了盐胁迫下西瓜幼苗的叶绿素含量、光合作用、PS II 最大光化学效率 (Fv/Fm) 和 PS II 实际光化学效率 (ΦPS II), 改善了植株体内 Na⁺、K⁺ 分布, 提高了 SOD、CAT 活性, 降低了植株的电解质渗漏率和 MDA 积累, 促进了西瓜植株的生长。
关键词: 西瓜; 盐胁迫; 腐植酸; 缓解效应

盐胁迫已成为限制作物生长的主要非生物胁迫之一 (Allakhverdiev et al., 2000), 会对植物体造成多方面的不利影响, 包括抑制植株生长 (孙琳琳等, 2015)、降低光合作用、离子代谢失衡、活性氧大量产生和酶活力下降等 (刘梅等, 2015)。近年来, 设施栽培面积不断扩大, 设施栽培的封闭性使得土壤长期得不到雨水淋洗, 导致盐分积累加剧, 严重

制约了设施农业的可持续发展 (颜志明, 2011), 如何有效缓解蔬菜盐胁迫一直是研究的热点。

腐植酸 (即腐殖质, humic substances) 是土壤有机质的主要成分, 作物产量与土壤中有机质的含量直接相关 (Asik et al., 2009)。已有研究表明, 腐植酸能够调节植物对逆境的响应 (Nardi et al., 2002), 提高番茄植株体内渗透调节物质含量, 增强根系吸收营养物质能力 (Yildirim, 2007)。而且腐植酸能够维持干旱胁迫下玉米叶片叶绿素含量, 提高抗氧化酶活性 (Anjum et al., 2011); 有效提高高、低温胁迫下植物细胞内保护酶活性, 降低膜脂过氧化, 减轻叶片伤害, 提高植物光合性能, 延长生长期 (王乾等, 2013; 张彩凤等, 2015); 也能在一定程度上提高 Cr-Pb 胁迫下超氧化物歧化酶

郭云平, 女, 硕士研究生, 专业方向: 设施蔬菜与无土栽培, E-mail: 951996098@qq.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 史庆华, 男, 教授, 博士生导师, 专业方向: 蔬菜逆境生理与分子生物学, E-mail: qhshi@sdau.edu.cn
收稿日期: 2016-01-28; 接受日期: 2016-04-22

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目 (2014BAD05B03), 山东省农业重大应用技术创新课题 (2014), 山东省高等学校科技计划项目 (J13LF05), 山东省现代农业产业技术体系项目 (SDAIT-05-10)

by optical and epifluorescence microscopes. The results showed that the adventitious roots were primary structure of *O. javanica* (Bl.) DC., and had diarch and triarch vascular cylinder, endodermis, cortex, hypodermis and epidermis. Its stems were also of primary structure, and had pith cavity, cortex, and cortex with aerenchyma and scattered vascular bundles, collenchyma and epidermis. The air spaces in vivo included aerenchyma in adventitious roots and pith cavity and cortical aerenchyma in stems. The apoplastic barriers in adventitious roots included the inner layers of endodermis with Casparian bands and suberin, and the outer layers were consisted of suberized epidermis, lignified hypodermis and suberized walls around aerenchyma in different development stages, and cuticle and lignified collenchyma in stems. The in vivo air spaces and apoplastic barriers are important structural assurances for *O. javanica* (Bl.) DC. to adapt to wetland environment and improve wetland aeration.

Key words: *Oenanthe javanica* (Bl.) DC.; Anatomy; Apoplastic barrier; Histochemistry; Primary structure