

- 8 Gehring CA. Natriuretic peptides — a new class of plant hormone? *Ann Bot*, 1999, **83**: 329~ 334
- 9 汤华松, 臧益民, 朱妙章等. 血管钠尿肽, C型钠尿肽和心房钠尿肽舒血管作用的对比. *生理学报*, 1999, **51**(5): 515~ 520
- 10 裴建明, 臧益民, 朱妙章等. C型利钠利尿肽(CNP)——一种新的心血管活性物质. *生理科学进展*, 1996, **27**(3): 271~ 273
- 11 Vesely DL, Douglass MA, Dietz JR *et al*. Three peptides from the atrial natriuretic factor prohormone amino terminus lower blood pressure and produce diuresis, natriuresis and/or kaliuresis in humans. *Circulation*, 1994, **90**: 1129~ 1140
- 12 Wilcox JN, Augustine A, Goeddel DV *et al*. Differential regional expression of three natriuretic peptide receptor genes within primate tissues. *Mol Cell Biol*, 1991, **11**: 3454~ 3462
- 13 Suga S, Nakao K, Kishimoto I *et al*. Phenotype related alteration in expression of natriuretic peptide receptor in atric smooth muscle cells. *Circ Res*, 1992, **71**: 34~ 39
- 14 Koller H, Goedde DV. Molecular biology of the natriuretic peptides and their receptors. *Circulation*, 1992, **86**: 1081~ 1088
- 15 Chinkar M, Garber DL, Chang MS *et al*. A membrane form of guanylate cydase is an atrial natriuretic peptide receptor. *Nature*, 1989, **338**: 78~ 83
- 16 Vesely DL, Gower WR, Giordano AT. Atrial natriuretic peptides are present throughout the plant kingdom and enhance soite flow in plants. *A J Physiol*, 1993, **265**: E465~ E477
- 17 Billington T, Pharmawati M, Gehring CA. Isolation and immunoaffinity purification of biologically plant natriuretic peptide. *Biochem Biophys Res Commun*, 1997, **235**(3): 722~ 725
- 18 Pharmawati M, Gehring CA, Irving HR. An immunoaffinity purified plant natriuretic peptide analogue modulates cGMP levels in the *Zea mays* root stde. *Plant Sci*, 1998, **137**: 107~ 115
- 19 Dixon HH. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan, 1914. 1~ 216
- 20 Suwastika IN, Gehring CA. Natriuretic peptide hormones increase radical water movements from the xylem of *Tradescantia* shoots. *Cell Mol Life Sci*, 1998, **54**: 1161~ 1167
- 21 Maurel C, Kado RT, Guern J *et al*. Phosphorylation regulates the water channel activity of the seed specific aquaporin alfalfa tip. *EMBO J*, 1995, **14**: 3028~ 3035
- 22 Gehring CA, Md Khalid K, Toop T *et al*. Rat natriuretic peptide binds specifically to plant membranes and induces stomatal opening. *Biochem Biophys Res Commun*, 1996, **228**: 739~ 744
- 23 Pharmawati M, Billington T, Gehring CA. Stomatal guard cell responses to kinetin and natriuretic peptides are cGMP dependent. *Cell Mol Life Sci*, 1998, **54**: 272~ 276
- 24 Petrov V, Amey A, Lijnen P. Role of cyclo GMP in atreal natriuretic peptide stimulation of erythrocyte Na^+/H^+ exchange. *Eur J Biochem*, 1994, **221**: 195~ 199

植物对土壤紧实度的反应¹

刘晚苟 山 仑 邓西平 (中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

Responses of Plant to Soil Compaction

LIU Wan Gou, SHAN Lun, DENG Xi Ping (*Institute of Soil and Water Conservation, The Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100*)

摘要 概述了土壤紧实度对植物生长、水肥吸收、产量和水分利用效率的影响以及植物对紧实度反应机制的研究现状。

关键词 植物 土壤紧实度 反应

土壤紧实度(soil compaction)是衡量土壤紧实程度的指标,一般用容重表示。土壤紧实度提高,土壤硬度也增大。土壤硬度以土壤强度(soil strength)或土壤机械阻力或阻抗(soil mechanical resistance)或soil mechanical impedence)或贯入阻力(penetration resistance)表示。土壤紧实度对植物生长和作物产量的影响是全球关注的问题。重型农业机械和其他耕作措施等人为因素以及土壤干

旱等自然因素都会使土壤紧实度产生变化,从而影响植物赖以生存的土壤环境中水肥气热的状况,影响植物的生长和作物的产量。本文对这一问题的研究状况作一概述。

1 土壤紧实度对植物生长的影响

1.1 对植物地上部分的影响 土壤紧实度对植物地上部分生长影响的研究有不同的结果,多数研究表明,生长在紧实度高土壤中的植物无论是株高还

收稿 2000-02-28 修定 2000-08-08

1 国家重点基础研究发展规划项目资助课题(G1999011708)。

是地上部干物质量都较生长在紧实度低的土壤中的低^[1-3]。这种影响甚至在第一片叶完全展开之前,即幼苗生长仍依靠种子储藏物阶段发生^[4]。高土壤紧实度对植物地上部分生长的影响不仅表现在叶片扩展速度减慢,而且表现在单叶面积减小和叶片厚度变薄,叶片变薄可能是栅栏组织细胞变短的结果^[4]。但 Goodman 和 Ennos^[5]认为高土壤强度对植物地上和地下部都有影响,但不明显。甚至有的研究者认为对地上部没有影响^[6]。造成这些不同结果的原因虽然与植物种类有关,更主要原因可能是土壤水分的差异。许多研究者认为紧实度对植物的影响是间接的,可能是通过改变土壤的水肥气热状况起作用的。如叶片生长的变化往往是由于紧实度引起土壤水分亏缺程度所致^[7]。紧实的干旱土壤通常也有高机械阻力,很难区分是土壤水势的影响还是机械阻力的影响。Young 等^[8]在改变培养介质砂的紧实度而肥、水气充分供应的实验中观察到,小麦和大麦在根系受到机械阻力后 10 min 内叶片伸长速度降到最低值,这充分说明机械阻力对叶片生长有直接影响。

1.2 对根的影响

1.2.1 根生长及伸长速度减慢

土壤紧实度对根生长的影响的研究结果较为一致,即在紧实土壤中根系生长速度减慢。据报道,当土壤容重达 $1.4 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 时,豌豆根的生长速度仅为生长在 $0.85 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 中的 65%^[9]。Bengough 等^[10]报道,增加豌豆根的阻力,根产生胁迫反应,30 min 内根伸长速度减小 50%,当压力解除后,生长速度有轻微增加。Rosolem 等^[11]报道,当土壤强度达 2.5 MPa 时,根的生长完全被抑制。机械阻力使根伸长速度减慢主要原因有二:一是分生组织细胞分裂速度减慢;二是细胞长度缩短(不是体积减小)^[12]。Pasioura^[13]认为土壤机械阻力引发根部产生激素,调节了根部伸长速度也是原因之一。

1.2.2 根形态发生改变

生长在紧实土壤中的根变短变粗^[14]。Bengough 等^[15]报道,豌豆根在距根尖 2 mm 处迅速增大,然后直径保持不变,直到距根尖 10 mm 处再增粗。Atwell^[3]认为这是由于细胞直径增大而长度略为减小造成的。Bengough 等^[15]对细胞体积增大提出两种假想:(1)细胞切向壁松弛而轴向壁紧密促使细胞径向膨胀;(2)由于轴向阻力的影响,根尖细胞的膨压增加到足以克服径向屈服阈值(yield threshold)和外界压力之和。

根直径变粗的可能生理意义是其更能抵御弯曲和增加克服轴向阻力的能力。

De Freitas 等^[16]报道,生长在紧实土壤中的玉米的根,其侧根发生形式也发生变化。这些形态变化包括直径变粗,小侧根和根毛数增加以及改变方向等^[17,18]。这是由于紧实土壤中大孔隙的短缺与孔隙的不连续,致使根不得不改变其形态或结构来穿过硬土层的结果。

2 植物对土壤紧实度反应的机制

2.1 根细胞膨压增大

Clark 等^[19]发现生长在陶瓷片缝隙的豌豆根细胞的膨压比对照的高,这种膨压在解除压力后 90 min 内可继续维持。根受机械阻力后细胞膨压提高是根适应性的积极反应,可为克服土壤阻力提供额外生长力^[20]。Atwell^[3]认为,在外界渗透势不变情况下,膨压提高是由于根伸长区生长缓慢,渗透物质通过韧皮部运送到根尖积累从而使根尖细胞渗透势降低的结果。但有的实验未见到膨压增大的现象^[15,21]。Atwell 和 Newsome^[21]最先采用细胞压力探针测定了从土壤中取出来的根的细胞的膨压,这种技术对人们了解受机械阻力胁迫后细胞膨压和细胞壁特性的变化情况提供了可能。但目前人们还无法用压力探针进行根的原位观测。

Bengough 等^[9]报道,当豌豆幼苗根穿过紧实层进入松软土壤时,根的伸长速度不能立即恢复到生长在松软土壤中整条根的伸长速度,根伸长速度要过数天后才能恢复到正常水平,这说明机械阻力对根生长影响的后续性。后来 Bengough 等^[15]又分别测量紧实和松软土壤中生长一定时间后转移到水培液中豌豆根的伸长速度和液泡的渗透压,发现紧实土壤中的根转移到水培液 10 多个小时,其渗透压能恢复到后者的水平,而前者根的伸长速度则需 70 多个小时才能接近后者的水平。引起这种胁迫后续性的原因可能是机械阻力使根细胞壁的特性[包括细胞壁的伸展性(extensibility)和屈服阈值]发生改变之果,当然也不排除激素的作用。

2.2 根对机械阻力的感知和信号载体

紧实土壤中的植株生长减慢可能是各种信息交换改变的结果,随之是生理生化过程的变化。这些信息可能包括水的和非水的,由于在水分供应充足且叶水势没有变化的情况下,生长在紧实土壤中的植物生长速度也减慢,所以水信号这一因素是不存在的^[22]。非水信号可能有营养的和激素引起的,Andrade

等^[4]在向日葵实验中未见到植株有营养缺乏症状,相反 Bar-Tal 等^[23]见到受阻的番茄根系吸收营养的能力反而会提高,因此营养缺乏这一因素也可以排除。越来越多的研究认为激素是根感知土壤机械阻力信号载体。已报道的激素有生长素和乙烯^[24],细胞分裂素和赤霉素^[22]以及目前受到广泛关注的 ABA。大量文献认为 ABA 参与植物对紧实度的反应^[9, 25, 26]。有的研究者认为根感知土壤阻力的部位在根尖^[18];有的认为根冠根尖都能感知^[17],还有的认为从根尖到伸长区都能感知机械阻力^[27]。

2.3 信号的传递和叶对根信号的反应 目前普遍认为根合成的 ABA 是通过木质部运输到地上部的。有报道指出,向日葵木质部中 ABA 浓度与根系所受到的土壤机械阻力强度成正比例^[25]。木质部中 ABA 的浓度还可能受木质部的 PH 值和液流速度的影响(Hurley, 私人通信)。

许多研究报道,生长在高紧实度土壤中的植株叶水势和叶细胞膨压与生长在低紧实度土壤中的没有差别,而气孔导度下降^[25, 28, 29],即使部分根受到机械阻力的胁迫也是如此^[27]。Passioura 和 Stizaker^[30]指出,生长在太紧或太松土壤中的根在由于根系生长受抑制或根土接触差而影响其吸收水分和养分能力之前就能感知不利的土壤条件,他们称之为前馈反应(feed forward reaction)。前馈反应是根对土壤阻力的直接反应。这种“前馈”可为植物对环境变化的反应事先提供通知(advance warning),这表现为气孔导度降低和生长速度减慢,从而防止将来水肥亏缺对植物带来更大的伤害。Mulholland 等^[31, 32]报道,生长在紧实土壤中的大麦表现出根茎生长速度降低和木质部中 ABA 浓度增高,并且 ABA 浓度伴随气孔导度的下降而提高。Saab 等^[33]认为 ABA 浓度提高是植物对低水势环境的反应。他们在采用一种能够产生 ABA 但可以用类胡萝卜素抑制剂 Fluridone 抑制其 ABA 产生的野生型玉米和由于这种玉米本身不能合成类胡萝卜素因而不能产生 ABA 的野生型玉米突变体 Vp5 为材料的实验中观察到,当水势抑制野生型玉米幼苗地上部生长时,其根继续生长,但 Vp5 植株或用 Fluridone 处理过的野生型玉米植株则相反。Mulholland 等^[31, 32]认为在紧实环境条件下 ABA 也有这种作用。在容重 $1.6 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 的土壤条件下,他们发现能产生 ABA 的野生型大麦 Steptoe

叶片伸长速率明显比 ABA 缺乏型大麦突变体 Az34 的要快,同时发现,无论是从根还是直接从木质部外施以 ABA,突变体 Az34 的叶片伸长速率可以提高到 Steptoe 的速度。他们进一步把野生型大麦木质部液汁注射到 Az34 中也呈现同样的效果。这个实验充分说明 ABA 对大麦抵御土壤机械阻力维持其叶片生长有积极作用。

3 土壤紧实度与根系的水肥吸收

根系吸水能力决定于土壤导水率、根系导水率和单位体积土壤中的根长即根长密度。紧实可以提高土壤的导水率,特别是在土壤干旱条件下紧实可以大大提高土壤的非饱和导水率^[34]。干旱条件下,根土界面阻力通常是限制根对土壤水分吸收的主要阻力。Passioura^[13]认为,在疏松土壤中的根虽然生长很快,但由于根土接触面和根与土壤液相接触不足,根的导水率很小,因而根系吸收水分和养分的能力受到限制。根土界面阻力尤其容易在特别砂性和疏松土壤中发生^[35]。在特别砂性和疏松土壤中,由于根土界面阻力阻止土壤水分向根表面运动,因而根表皮细胞中水分平衡被打破,细胞收缩,根土界面阻力进一步扩大。

土壤紧实度也影响根系对营养的吸收,从已有的报道来看,总的趋势是紧实度高有利于根系对营养的吸收,至少对单根是如此。有报道指出,生长在缺镁土壤中的燕麦可采用压紧土壤的方法提高其根对镁的吸收能力,从而使燕麦的生长速度提高许多倍^[36];生长在低磷土壤中的玉米,如果不扰动土壤,则玉米生长很好,但如果土壤被犁过,则玉米显示出严重的缺磷症^[37]。Atwell^[3]指出,生长在紧实土壤中的小麦根变短变粗,因而其与土壤的接触变得紧密,同时根分泌大量粘性物质使根土紧密相连,这种紧密的接触可以有效地提高根系对土壤中难溶性营养物质的吸收。

土壤容重从两方面影响根系吸收水分和营养元素的能力,一方面容重大,根土接触紧密,使更多水分和营养元素进入根生长区,从而提高单根的吸收能力;另一方面则由于高容重会降低总根量,以至总的吸收量还是有减少。但地上部的生长量也减小,所以吸收的水肥相对可以满足地上部生长的需要。

4 根遇到的土壤阻力

根在土壤中受到的阻力包括两部分:径向阻力和轴向阻力。径向阻力表现为根土摩擦阻力,而轴

向阻力则表现为根破碎土壤的阻力^[38]。根在土壤中受到的阻力主要是轴向阻力, 摩擦阻力相对小得多^[39]。目前有关根在土壤中受到的实际阻力的报道很少, 因为这类实验的困难较大。一般用土壤硬度计 (soil penetrometer) 测量土壤的相对阻力, 之所以称之为相对阻力是因为用硬度计测得的土壤阻力远远大于根系受到的实际土壤阻力, 并且土壤越紧用硬度计测得的阻力与根实际所受到的阻力差距越大^[40]。从已有的资料来看, 前者的数值是后者的 2~8 倍^[41]。这可能是由以下因素造成的: (1) 根有弹性, 能弯曲, 能沿着曲折路径穿过紧实土壤, 即可避实就虚, 而测定用的金属探头只能沿直线前进; (2) 通常采用的金属探头直径比根的大, 插入速度也比根的伸长速度大许多倍; (3) 用硬度计测得的摩擦阻力为总阻力的 80%, 而根由于分泌的粘液和根冠死细胞脱落后的润滑作用, 导致根尖的摩擦阻力大大减小^[42,43]; (4) 根有可塑性, 可以通过径向直径和轴向长度大小的转换 (总体积不变) 来减小阻力, 即当径向阻力比轴向阻力大时, 根通过轴向伸长减小根的直径, 因而径向阻力降低; 反之, 增大直径, 减小长度也可降低轴向阻力; (5) 根在土壤中旋转可以有效地减小阻力。因此在用土壤硬度计估计根受到的土壤阻力时, 如果减去土壤对金属探头的摩擦阻力则更准确些。

5 根穿入土壤的能力

根穿入土壤的能力用最大轴向生长压力表示, 记为 δ_{\max} , 定义为, 根由于受机械阻力的作用而刚刚完全停止伸长时的单位横切面上受到的压力, δ_{\max} 越大, 根穿透土壤的能力也越大。 $\delta_{\max} = P - Y$, 其中 P 为细胞膨压, Y 为细胞轴向壁屈服阈值。土壤的温度、通气状况、营养状况、紧实度和水分状况都可能影响 δ_{\max} 。前两者的影响很小^[44,45]。Clark 等^[19]报道, 充分供应水分的豌豆根被完全阻挡伸长后的细胞膨压增大, 这可能是伸长受阻后溶质在根尖中积累的结果^[3]。Rosolem 等^[11]报道盐基饱和度和对棉花根穿过土壤有明显影响, 施用石灰使土壤溶液盐基饱和度从 40% 提高到 50% 时能有效防止生长在阻力为 1.2 MPa 土壤中棉花根长密度的降低, 他们认为这是由于交换性 Ca^{2+} 有利于根穿透紧实层的结果。Walley 等^[46]报道, 当水势从 0 降到 -0.45 MPa 时, 豌豆根的 δ_{\max} 从 0.66 MPa 降到 0.35 MPa, 这是因为细胞膨压 $P = \pi_a - \pi_i$ (π_a 为细胞质外体渗透势, π_i 为液泡渗透势), 在一般情况

下 π_a 等于土壤溶质势 π_s 。因此土壤水势降低, 也引起 π_s 降低, 继而细胞膨压 P 降低, 最终引起最大根生长压力 δ_{\max} 减小。值得注意的是 δ_{\max} 的减小幅度小于 π_s 的减小幅度, 即 $\Delta\delta_{\max} < \Delta\pi_s$, 其原因可能是: (1) 液泡渗透势 π_i 随土壤溶质势 π_s 的降低而减小, 这是因为根伸长受阻, 以致溶质在根尖中积累的结果, 因此细胞膨压实际减小值小于理论值 ΔP ; (2) 水分胁迫改变细胞壁的机械特性, 使根尖细胞壁松弛, 以致细胞壁的屈服阈值 Y 降低, 根的生长压力增加。Frensch 和 Hsiao^[47]报道, -0.60 MPa 的渗透势可以使玉米根细胞壁屈服阈值 Y 在 15 min 内从 0.65 MPa 降到 0.3 MPa。由此可见根对水分胁迫有一定的抵抗能力。

许多研究表明, 不同植物对土壤紧实度的反应不同, 特别是表现在根穿透土壤的能力上。Materchera 等^[14]列出了 22 种植物幼苗根穿透土壤能力差异的结果, 指出直径较大的双子叶植物 [如羽扇豆 (*Lupinus angustifolius*) 等] 根的穿透能力比直径较小的禾本科单子叶植物 (如小麦等) 的根强。Yu 等^[48]在以 11 个水稻品种为材料的实验中观察到它们之间根系穿透土壤的能力不相同。不仅植物种类之间根系穿透土壤的能力不同, 即使是同一植物不同类型根也有差异。Keisling 等^[49]报道, 大豆的主根不易穿透底土层, 而侧根则能。Bushamuka 和 Zobel^[50]在玉米和大豆中观察到, 有的品种的主根能穿透紧实层而侧根不能, 有的品种则是侧根能穿透紧实层而主根不能, 有的品种的主根和侧根都能穿透紧实层, 有的大豆品种如 Perry 的主根和侧根都不能穿透紧实层。因此在研究紧实度对植物生长的影响时, 应考虑植物种类和根型之间的差异。这种差异的机制虽然还不清楚, 但这种现象为培育根系耐紧实土壤的作物品种提供了依据, 也为少耕甚至全免耕提供了应该考虑的因素。

6 土壤紧实度与植物水分利用效率和作物产量

从叶面积的降低和气孔导度的降低, 人们可以预料到生长在紧实度高的土壤中的植物耗水量会减少。Zhang 等^[51]观察到生长在部分板结土壤中的植物水分亏缺速度比完全生长在疏松土壤中的慢, 并且黎明前的叶水势下降也慢。Laboski 等^[52]认为紧实层有利于储存更多的水分供植物利用。Malse 和 Passioura^[2]指出, 在干旱环境条件下, 植物由于早期生长受到土壤高紧实度的限制而耗水

量减少,从而为后期生长留下更多的有效土壤水分,以缓解后期特别是水分临界期的水分亏缺,提高水分利用效率。如果生殖生长期降雨稀少,又没有补充灌溉,则在营养生长期土壤水分消耗过多势必引起作物大幅度减产。Passioura 和 Stirzaker^[30]指出,如果植物在土壤水势降到土壤导水率开始限制土壤供给根系水分速率之前不降低其生长速度,则生长速度以指数增加的植物向大灾难发展的速度将加快。

有人通过计算机模拟实验认为,容重每增加 $0.3 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,小麦产量将减少一倍^[53]。但 Ludlow 等^[54]认为,生长在紧实土壤中的高粱由于根信号的影响,虽然早期营养生长减小,但最终籽粒产量与生长在适宜土壤中的没有差别。Stirzaker 等^[29]观察到,尽管大量灌水和施肥,生长在板结土壤中的马铃薯,其营养生长仍急剧减小,但块茎产量并不受影响。叶菜类蔬菜如茼蒿则不同。由此可以看出,紧实土壤对经济产量的影响似乎小于对生物量的影响,并且随着土壤干旱程度的加重,这种现象愈加明显。所以在研究土壤紧实度对植物的影响时必需考虑土壤的水分状况。

7 展望

近年来,作物抗旱性的研究已由孤立地研究植物地上部生理机能对水分胁迫的反应转向结合根系反应对地上部的影响,即研究土壤干旱-根信号-气孔运动之间的关系。根系激素不但对根系而且对整个植株的生长发育都很重要。目前对根系激素水平有两种调控手段,一种是改变土壤微环境,另一种是直接外施激素。对前者主要是通过调节土壤水分状况(如干湿交替、隔行灌溉等)。土壤干旱与土壤紧实度和土壤强度密切相关,能不能通过改变土壤紧实度来调节根系激素水平?土壤紧实度-土壤机械阻力-根信号-气孔运动之间的关系如何?很值得研究。

人所共知,太松或太紧的土壤对植物生长都不利,但以往人们在研究土壤紧实度对植物的影响时往往只注意高紧实度对植物的不利影响,而忽视了低紧实度对植物带来的危害,后者在土质结构疏松的干旱半干旱地区显得尤为重要。因此加强干旱条件下低紧实度土壤对植物生长影响的研究也是值得注意的。

以往研究土壤紧实度对植物生长的影响多数是用人工压实的土壤进行的,这与自然土壤特性

有很大差别:此种土壤的整体紧实度空间差异性很小,而田间土壤各处之间的紧实度不均匀一致,孔隙大小不一样,即使是分层试验^[27],与根在自然土壤紧实度中的感受差别较大,在自然土壤中,当一部分根系处在较高紧实度土壤中时,另一部分根可能正处在紧实度较低的土壤中。因此用人工压紧的土壤作实验,其后果是,不是掩盖植物对土壤的某些反应,就是夸张了某些反应。由此看来,加强植物对自然紧实土壤反应机制的研究十分必要。

另外,迄今尚未见到植物抗机械阻力遗传学基础的研究报道。根系在土壤紧实条件下产生 ABA 的机制也需进一步研究,这些问题的解决对培育抗土壤机械阻力的品种无疑有重要的理论意义。

参考文献

- 1 Buttery BR, Tan CC, Drury CF *et al.* The effects of soil compaction, soil moisture and soil type on growth and nodulation of soybean and common bean. *Can J Plant Sci*, 1998, **78**: 571~ 576
- 2 Masle J, Passioura JB. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Aust J Plant Physiol*, 1987, **14**: 643~ 656
- 3 Atwell BJ. The effect of soil compaction on wheat during early tillering. I. Growth, development and root structure. *New Phytol*, 1990, **115**: 29~ 35
- 4 Andrade A, Wolf DW, Fereres E. Leaf expansion, photosynthesis and water relations of sunflower plants growth on compacted soil. *Plant and Soil*, 1993, **149**: 175~ 184
- 5 Goodman AM, Ennos AR. The effects of soil bulk density on the morphology and anchorage mechanics of the root systems of sunflower and maize. *Ann Bot*, 1999, **83**: 293~ 302
- 6 Oussible M, Crookston RK, Larson WE. Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat. *Agron J*, 1992, **84**: 34~ 38
- 7 Hartung W, Zhang J, Davies WJ. Does abscisic acid play a stress physiological role in maize plants growing in heavily compacted soil? *J Exp Bot*, 1994, **45**: 221~ 226
- 8 Young IM, Montagu K, Conboy J *et al.* Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals. *New Phytol*, 1997, **135**: 613~ 619
- 9 Bengough AG, Young IM. Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances. *Plant and Soil*, 1993, **149**: 129~ 139
- 10 Bengough AG, Mackenzie CJ, Eklangwe HE. Biophysics of the growth responses of pea roots to changes in penetration resistance. *Plant and Soil*, 1994, **167**: 135~ 141
- 11 Rosolem CA, Schiochet MA, Souza LS *et al.* Root growth and cotton nutrition as affected by liming and soil compaction. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 1998, **29**(1&2): 169~ 177

- 12 Bengough AG, Mullins CE. The resistance experienced by roots growing in a pressurized cell— a reappraisal. *Plant and Soil*, 1990, **123**: 73~ 82
- 13 Passioura JB. Soil structure and plant growth. *Aust J Soil Res*, 1991, **29**: 717~ 728
- 14 Materechera SA, Dexter AR, Alston AM. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. *Plant and Soil*, 1991, **135**: 31~ 41
- 15 Bengough AG, Croser C, Pritchard J. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant and Soil*, 1997, **189**: 155~ 164
- 16 De Freitas PL, Zobel RW, Snyder VA. Corn root growth in soil columns with artificially constructed aggregates. *Crop Sci*, 1999, **39**: 725~ 730
- 17 Barley KP. The effect of mechanical stress on the growth of roots. *J Exp Bot*, 1962, **13**: 95~ 110
- 18 Goss MJ, Russell RS. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). III. Observations on the mechanism of the response. *J Exp Bot*, 1980, **31**: 577~ 588
- 19 Clark LJ, Whalley WR, Dexter AR *et al.* Complete mechanical impedance increases the turgor of cells in the apex of pea roots. *Plant Cell Environ*, 1996, **19**: 1099~ 1102
- 20 Greacen EL, Oh JS. Physics of root growth. *Nature (Lond.) New Biol*, 1972, **235**: 24~ 25
- 21 Atwell BJ, Newson JC. Turgor pressure in mechanically impeded lupin roots. *Aust J Plant Physiol*, 1990, **17**: 49~ 56
- 22 Carmi A, Heuer B. The role of roots in control of bean shoot growth. *Ann Bot*, 1980, **48**: 519~ 527
- 23 Bar-Tal A, Feigin A, Sheinfeld S *et al.* Root restriction and NO_3 solution concentration effects on nutrient uptake, transpiration and dry matter production of tomato. *Sci Horticult*, 1995, **63**: 195 ~ 208
- 24 Lachno DR, Harrison Murray RS, Audus LJ. The effect of mechanical impedance to root growth on the levels of ABA and IAA in root tips of *Zea mays* L. *J Exp Bot*, 1982, **33**: 943~ 951
- 25 Hurley MB, Rowarth JS. Resistance to root growth and changes in the concentration of ABA within the root and xylem sap during root-restriction stress. *J Exp Bot*, 1999, **335**: 799~ 804
- 26 Braam J, Davis RW. Rain, wind and touch induced expression of Calmodulin and Calmodulin-related genes in *Arabidopsis*. *Cell*, 1990, **60**: 357~ 364
- 27 Masle J. Growth and stomatal responses of wheat seedlings to spatial and temporal variations in soil strength of bi-layered soils. *J Exp Bot*, 1998, **324**: 1245~ 1257
- 28 Tardieu F, Katerji N, Bethenod O *et al.* Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant Cell Environ*, 1991, **4**: 121~ 126
- 29 Stizaker, RJ, Passioura JB, Sutton BG *et al.* Soil management for irrigated vegetable production. II. Possible causes for slow vegetable growth of lettuce associated with zero tillage. *Aust J Agric Res*, 1993, **44**: 831~ 844
- 30 Passioura JB, Stizaker RJ. Feedforward responses of plants to physically inhospitable soil. In: Buxton DR (ed). *International Crop Science I. Crop Science Society of America, Madison, WI, USA. 1994. 715~ 719*
- 31 Mulholland BJ, Black CR, Taylor IB *et al.* Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth I. Possible role for ABA as a root sourced chemical signal. *Exp Bot*, 1996, **297**: 539~ 549
- 32 Mulholland BJ, Black CR, Taylor IB *et al.* Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare* L.) growth II. Are increased xylem sap ABA concentrations involved in maintaining leaf expansion in compacted soil? *J Exp Bot*, 1996, **297**: 551~ 556
- 33 Saab IN, Sharp RE, Pritchard J *et al.* Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol*, 1990, **93**: 1329~ 36
- 34 Arvidsson J. Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil*, 1999, **208**: 9~ 19
- 35 Passioura JB. Water transport in and to roots. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1988, **39**: 245~ 265
- 36 Passioura JB, Leeper GW. Soil compaction and manganese deficiency. *Nature*, 1963, **200**: 29~ 30
- 37 Evans DG, Miller MH. Vesicular arbuscular mycorrhizas and the soil disturbance induced reduction of nutrient absorption in maize. *New Phytol*, 1988, **110**: 67~ 74
- 38 Bengough AG, Mullins CE, Wilson G. Estimating soil frictional to metal probes and its relevance to the penetration of soil by roots. *Eur J Soil Sci*, 1997, **48**: 603~ 612
- 39 Bengough AG, Kirby JM. Tribology of the cap in maize (*Zea mays*) and peas (*Pisum sativum*). *New Phytol*, 1999, **142**: 421 ~ 425
- 40 Dexter AR. Mechanics of root growth. *Plant and Soil*, 1987, **98**: 303~ 312
- 41 Bengough AG, Mullins CE. Use of a low friction penetrometer to estimate soil resistance to root growth. *Proceedings of the 11th Conference of the International Soil Tillage Research Organization*, 1988, **1**: 1~ 6
- 42 Bengough AG, McKenzie BM. Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L.) root growth. *J Exp Bot*, 1997, **48**: 885~ 893
- 43 McCulley, ME. Root in soil: Unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1999, **50**: 695~ 718
- 44 Whalley WR, Clark LJ, Dexter AR. The temperature dependence of the maximum axial growth pressure of the roots of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil*, 1994, **163**: 211~ 215
- 45 Souty N, Stepniewski W. The influence of external oxygen concentration on axial root growth force in maize radicles. *Agromonie*, 1988, **8**: 295~ 300
- 46 Whalley WR, Bengough AG, Dexter AR. Water stress induced

- by PEG decreases the maximum growth pressure of roots of pea seedlings. *J Exp Bot*, 1998, **49**: 1689~ 1694
- 47 Frensch J, Hsiao TC. Rapid response of the yield threshold and turgor regulation during adjustment of root to water stress in *Zea mays*. *Plant Physiol*, 1995, **108**: 303~ 312
- 48 Yu L, Ray JD, O' Toole JC *et al*. Use of wax petrolatum layers for screening rice root penetration. *Crop Sci*, 1995, **35**: 684~ 687
- 49 Keisling TC, Batchelor JT, Porter OA. Soybean root morphology in soils with and without tillage pans in the lower Mississippi River Valley. *J Plant Nutr*, 1995, **18**: 373~ 384
- 50 Bushamuka VN, Zobel RW. Differential genotypic and root type penetration of compacted soil layers. *Crop Sci*, 1998, **38**: 776~ 781
- 51 Zhang JH, Tardieu F, Davies WJ *et al*. Is stomatal conductance of plants in drying soil controlled by abscisic acid in the xylem stream? *Curr Plant Sci Biotechnol Agric (Prog Plant Growth Regul)*, 1992, **13**: 486~ 492
- 52 Laboski CAM, Dowdy RH, Allmaras RR *et al*. Soil strength and content influences on corn root distribution in a sandy soil. *Plant and Soil*, 1998, **203**: 239~ 247
- 53 Jakobson BF, Dexter AR. Effect of soil structure on wheat root growth, water uptake and grain yield. A computer simulation model. *Soil Til Res*, 1987, **10**: 331~ 345
- 54 Ludlow MW, Sommer KJ, Flower DJ *et al*. Influence of root signals resulting from soil dehydration and high strength on the growth of crop plants. *Curr Topics Plant Biochem Physiol*, 1989, **8**: 81~ 99

Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白及其与植物耐盐性的关系¹

邱念伟 杨洪兵 王宝山² (山东师范大学逆境植物研究所, 济南 250014)

The Na⁺ / H⁺ Antiporter and Its Relation to Salt Tolerance in Plants

QIU Nian Wei, YANG Hong-Bing, WANG Bao Shan (Institute of Plant Stress, Shandong Normal University, Jinan 250014)

提要 在概述了 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的分子组成、生化性质、生理功能的基础上, 介绍了此种蛋白对盐胁迫的响应及其与耐盐性的关系, 并对有关 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的植物耐盐基因工程研究的可行性及前景作了分析和展望。

关键词 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白 植物 耐盐性

Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白(Na⁺ / H⁺ antiporter or exchanger, NHA or NHE) 是细菌、酵母、藻类、动物和高等植物的膜系统上普遍存在的一种转运蛋白, 参与细胞质内的 pH、Na⁺ 浓度调节及细胞体积变化等生命活动^[1, 2]。自 1985 年 Blumwald 和 Poole 首先在甜菜根部贮藏组织的液泡膜上发现 Na⁺ / H⁺ 逆向转运活性以来^[3], 人们相继发现在盐生植物如滨藜、兼性 CAM 植物冰叶日中花、甜菜等和较耐盐的甜土植物如大麦、海滨车前、长春花、棉花、向日葵等的液泡膜上普遍存在着 Na⁺ / H⁺ 逆向转运活性。Nass 等^[4] 在酵母的前液泡膜(prevacuole)上也发现了一种 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白。大量实验表明, Na⁺ / H⁺ 逆向转运活性的有无和高低与植物和酵母的耐盐性密切相关, 在高盐浓度下植物和酵母可以分别通过质膜和液泡膜上的 Na⁺ / H⁺ 逆向转运将 Na⁺ 运出细胞和将 Na⁺ 区域化在液

泡内, 维持细胞质内 Na⁺ 稳态和 Na⁺ / K⁺ 比相对稳定, 以适应盐渍环境。因此 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白在植物耐盐性中的作用已越来越受到重视。目前人们已经从细菌、动物、酵母和高等植物中相继获得了编码 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的基因。通过转化 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白基因以提高植物耐盐性的基因工程也已展开, 并在高等植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 中取得了一定进展。^[5] 本文介绍近二十年来关于 Na⁺ / H⁺ 逆向转运及其与植物耐盐性关系的研究进展, 并对有关 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的植物耐盐基因工程的可行性及前景作了分析。

1 分子组成

1.1 蛋白分子的结构和分子量 从不同生物中分离出来的 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的结构和分子量有一定差异。Karpel 等^[6] 从大肠杆菌(*Escherichia coli*) 中分离出编码 Na⁺ / H⁺ 逆向转运蛋白的 *ant* 基

收稿 2000-04-20 修定 2000-09-08

1 国家自然科学基金(39570076)和山东省自然科学基金(Q99D11)资助项目。

2 联系人。