

一种兼具研究与应用开发价值的 盐生植物——海马齿

范伟¹, 李文静¹, 付桂¹, 张治礼^{1,2*}

(1. 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 农业部热带作物生物技术重点开放实验室, 海口 571101; 2. 海南省农业科学院, 海口 571100)

摘要: 海马齿(*Sesuvium portulacastrum* L.)是一种生长在热带和亚热带滨海地区的多年生兼性草本盐生植物。综述了海马齿在耐干旱、高盐及重金属离子机理等方面的研究进展,探讨了其潜在的开发价值及可能的用途。

关键词: 盐生植物; 海马齿; 耐受性; 机制; 用途

中图分类号: Q948.113

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)06-0689-07

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2010.06.017

Sesuvium portulacastrum L., A Promising Halophyte in Research and Application

FAN Wei¹, LI Wen-jing¹, FU Gui¹, ZHANG Zhi-li^{1,2*}

(1. Key Laboratory of Ministry of Agriculture for Tropical Biotechnology, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agriculture Science, Haikou 571101, China; 2. Hainan Academy of Agriculture Science, Haikou 571100, China)

Abstract: *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae) is a perennial, herbaceous facultative halophyte naturally growing in the tropical and subtropical coastal areas. The advances in mechanism research of *Sesuvium portulacastrum* under drought, high salinity and heavy metal stresses were reviewed. Meanwhile, its potential value and probably application were also discussed.

Key words: Halophyte; *Sesuvium portulacastrum*; Tolerance; Mechanism; Application

海马齿(*Sesuvium portulacastrum* L.)又名滨水菜、蜆蜆菜或猪母菜,番杏科海马齿属植物,是一种多年生肉质喜沙的兼性草本盐生植物。植株全株光滑,匍匐茎,多分枝,节节生根,根长20~50 cm;单叶对生,肉质肥厚呈长椭圆形扁平状,具蜡质层;花小型,单朵,互生于叶腋处,粉紫色花瓣5枚呈星状,花期4~11月,花萼与花瓣合一,难以分辨,是海马齿最特殊的生物学特征;果实为蒴果,亮黑色,卵状长椭圆形;冬季干旱时全株转红^[1-2]。海马齿属有12种,中国仅1种。基于分子和形态学的进化分析表明,受人类活动及地理环境差异的影响,海马齿属植物存在着高度的种间遗传多样性^[3-4]。作为典型的沙滨植物,海马齿广泛分布于世界五大

洲的热带和亚热带滨海地区,如美国的佛罗里达州,印度的东西海岸及地中海沿岸等,在我国主要生长于福建、广东、海南、台湾中南部至澎湖列岛地区,多见于河流入海口泥滩地、滨海沙丘、盐沼地、石灰岩海岸、礁岸、海边珊瑚砂或碎石地以及沿海木麻黄林地等^[1,5-7]。此外,在海南、广东湛江和印度的东西部沿海等一些热带海洋性季风气候区,海马齿还常作为红树林伴生植物生长于红树林沼泽之中,是红树林湿地生态体系的一部分^[1,6,8]。

海马齿的使用可以追溯到几个世纪以前,特别在一些滨海国家,其往往被作为一种偶食蔬菜、饲料或民族药用植物^[7,9-10]。特殊的生境造就了海马齿耐淹又耐旱、耐盐碱也耐强光的自然特性。自二

收稿日期: 2010-01-11

接受日期: 2010-04-25

基金项目: 中国热带农业科学院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(ITBBZD0716)资助

* 通讯作者 Corresponding author, email: zzl_catas@hotmail.com

十世纪八、九十年代以来,零星报道了盐胁迫下海马齿植株内氨基酸和矿物质等组分变化^[11-12],真正的系统研究则始于 21 世纪,对海马齿耐盐、耐旱及耐重金属镉离子(Cd^{2+})的生理机制方面作了较多研究报道^[13-15],并开展分子遗传多样性、抗盐生理与分子机制、生态修复和经济用途等方面的研究,现已取得一些初步研究成果。为此,本文主要对上述研究成果进行综述,提出其可能的应用价值和领域,并对未来研究作了展望。

1 海马齿对盐、干旱及重金属胁迫的耐受性

1.1 盐渍环境下海马齿的生长及形态适应性

海马齿为兼性盐生植物,盐浓度适应范围广,在非盐渍或盐渍环境下均能生长,其耐盐特性属于诱导性状^[8]。实际上,即使在高达 1 mol/L (58.5 g L^{-1}) 的 NaCl 浓度下海马齿仍能生长,虽生长显著减缓,但不会导致盐离子中毒或矿质营养元素缺乏等症状的发生^[13]。为了应对不同强度的选择压力,海马齿在不同盐浓度下的生长和形态适应具有显著差异。在 $100 \sim 400 \text{ mmol/L}$ NaCl 浓度下海马齿一般能保持旺盛的生长势,特别在 200 mmol/L NaCl (或 $1/3$ 海水盐浓度) 下植株具有最大的生物产量、水分含量、根系活力以及茎叶的延伸(展)性,此浓度为海马齿的最佳生长刺激盐浓度,超过 400 mmol/L NaCl (或 $2/3$ 海水盐浓度),植株生长受到明显抑制,表现出生长缓慢,节间变短,茎秆增粗且分支少,叶片肉质化程度加重,根系侧根分生少而根尖粗壮等特征^[13,16]。

1.2 海马齿耐盐生理特性

盐生植物主要是通过控制 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的吸收与区隔化,合成可溶性化合物如脯氨酸、甜菜碱、多糖等方式来实现盐(或脱水)胁迫下的渗透及代谢调节平衡^[17]。当盐胁迫浓度小于 600 mmol/L NaCl (或全海水)时,海马齿植株,尤其是茎叶中 Na^+ 、 Cl^- 、 K^+ 、脯氨酸、甜菜碱及硫脂含量随盐浓度的增加而增加,其中 Na^+ 、 Cl^- 的增加显著大于 K^+ ,过氧化物酶活性则先降低后升高(200 mmol/L NaCl 时最低),丙二醛含量基本保持不变^[12,16,18-19],这时植株的生理代谢与渗透调节总体趋于平稳;当盐胁迫浓度为 $600 \sim 1000 \text{ mmol/L}$ 时,叶片渗透势大幅增加,蒸腾速率及 CO_2 同化速率显著减小, P-ATPase 、 F-ATPase 和 V-ATPase 等 3 种酶的活性

急剧增强^[20],暗示增加的 H^+ -ATP 酶亚基活性可为 Na^+ 、 K^+ 等转运体蛋白进入植物细胞和液泡的跨膜运输提供充足的跨膜质子动力。Messedi 等^[21] 将 21 d 的海马齿单株根系分开,一半根系浸于含有 800 mmol/L NaCl 的完全营养液中,另一半则浸于不含 NaCl 或分别缺少 K^+ 、 Ca^{2+} 及 N 的完全营养液中,生长大约 $40 \sim 50 \text{ d}$,结果植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 N (主要为 NO_3^- 和/或 NH_4^+) 的吸收被严重削弱甚至抑制,而对 Na^+ 、 Cl^- 的吸收则保持增加。这说明高浓度 NaCl 使海马齿生长减缓的原因不仅受组织中高 Na^+ 、 Cl^- 积累的直接影响,而且高盐间接地限制了植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收以及 N 的利用。

1.3 海马齿耐盐分子生物学研究

从分子水平研究海马齿耐受性机制起步较晚,主要集中在耐盐分子机理方面。Zeng 等^[8] 克隆到 1 个与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中编码晚期胚胎发生丰富蛋白基因(*LEA-2*)具有高相似性的 *P152*,并证明其转录受盐的诱导。之后,与钾离子胁迫相关的 3 个同源基因 *SRTG152-I*、*SRTG152-II* 和 *SRTG152-III* 相继被克隆^[22]。本课题组用抑制差减杂交(SSH)技术构建了海水诱导下海马齿差异表达的基因 cDNA 文库,结合反向 Northern 杂交技术鉴定了一批受高盐上调表达的基因 EST 克隆,这些基因主要参与了包括渗透调节(如 *LEA*、*MIP*、*TPS* 等)、离子运输(*SOS1*、 Na^+ / Ca^{2+} 交换等)、转录调控(*NAC*、*MYB*、*AP2/DREB* 等)、活性氧自由基清除(如 *POD*、*APX*、*PHGPx*、*MT* 等)以及碳代谢的调节(*PEPC*、*NADP-MDH*、*FBA* 等)几大途径,对其中 1 个参与糖酵解/糖异生代谢的关键可逆酶基因 I 型细胞质果糖-1,6-二磷酸醛缩酶基因(*SpFBA*)进一步鉴定,结果表明其能被高盐、干旱以及 ABA 上调表达,在大肠杆菌中过表达 *SpFBA* 可以在一定程度上提高宿主菌的耐盐性。I 型 FBA 仅仅在细菌利用 C3 化合物(乳酸和丙酮酸)而不是葡萄糖进行生长时才被合成,暗示 I 型 FBA 在细菌中优先进行糖异生代谢途径,推测该基因可能通过推动蔗糖的生物合成来提高盐胁迫下海马齿的渗透调节能力及对碳源的利用^[23]。

1.4 海马齿耐旱生理特性

利用甘露醇或 PEG6000 模拟干旱胁迫,结果表明,海马齿生长减缓,叶片数量及叶面积减少,且叶片水势、 K^+ 含量降低及脯氨酸含量大幅升高,但

同等干旱程度下,甘露醇处理的脯氨酸增加幅度高于 PEG6000 处理^[14]。海马齿栽培于 25% 饱和含水量的土壤中,除了上述生理变化外,脯氨酸合成关键酶鸟氨酸- δ -氨基转移酶(δ -OAT)活性增强,而降解关键酶 Δ -1-吡咯啉-5-羧酸脱氢酶(P5CDH)活性降低,当恢复浇水后这些参数接近正常值^[24]。这说明,干旱条件下海马齿中 δ -OAT 在鸟氨酸合成脯氨酸途径中扮演着重要的作用,且解除水分胁迫后其生理及营养代谢功能恢复正常。Slama 等^[25]报道,海马齿应对甘露醇诱导水分胁迫的能力可以被 NaCl 提高,培养于含有 100 mmol/L NaCl 和 25 mmol/L 甘露醇营养液的海马齿植株比培养于相同浓度甘露醇营养液的生长毒害作用小,同时植株相对含水量、Na⁺ 含量、脯氨酸含量以及光合能力(CO₂净同化率和气孔导度)均有明显增强,推测这可能是由于 NaCl 的存在刺激植株对 Na⁺ 的吸收的增加及脯氨酸的合成,进而提高了植株的渗透调节能力。

1.5 海马齿的脯氨酸代谢生理

高盐和干旱引起的脱水胁迫能导致脯氨酸在海马齿中大量积累^[14,16,25]。然而,脯氨酸的代谢变化是否还受其他因素影响,以及其除了起渗透调节作用外是否还有其他作用? Messedi 等^[26]指出海马齿遭受高盐或干旱胁迫时,如果增加 N 的补充,植株中的 δ -OAT 的活性大幅度增加,且其活性的提高与脯氨酸的积累是紧密联系的;相反,若在盐或干旱胁迫时植株缺 N,植株中的脯氨酸含量迅速降低,而 δ -OAT 和 P5CDH 的活性却仍然维持较高的水平。因此我们认为, δ -OAT 具有双重作用,不仅参与了脯氨酸的合成也参与其分解代谢,这在动物细胞中已被证实^[27];脯氨酸的代谢与 N 的利用之间存在一个相互依赖和转化的关系,即在脱水胁迫下,充足的 N 除了可以供给植株营养和能量代谢外还可以被用来合成脯氨酸增加渗透势;而若 N 不足,植株则通过降解脯氨酸来补充对重要养分 N 吸收和能量供给的不足。这充分说明 N 的吸收利用对于海马齿通过积累脯氨酸来应答水分和盐分的胁迫是十分必要的,而脯氨酸不仅作为重要的渗透物质,也是其生命活动能量以及 N 源的重要来源。

1.6 重金属耐受性

利用植物对重金属的耐受性和超富集能力来

治理重金属污染已是目前研究的热点问题。目前报道对重金属具有超积累作用的植物有多种,如十字花科 (Brassicaceae) 植物对锌 (Zn²⁺)、蜈蚣草 (*Eremochloa ophiuroides*) 对砷 (As²⁺) 的超富集能力等^[28]。海马齿对重金属离子 also 具有很强的耐受及富集能力。Ghnaya 等^[15]报道多年生海马齿比 1 年生的冰草 (*Mesembryanthemum crystallinum*) 具有更高的 Cd²⁺ 耐受性,50 μ mol/L 的 Cd²⁺ 对冰草的生长严重抑制,而对海马齿的影响不大,当 Cd²⁺ 达 100 μ mol/L 时,海马齿才开始表现出生长减缓并伴随少量变黄和坏疽的症状^[29]。单一 Cd²⁺ 胁迫下,海马齿根对 K⁺ 和 Ca²⁺ 的吸收以及其向茎中的转运被削弱,对 N 的吸收则不受抑制,由于根对 K⁺ 吸收限制可以通过提高植株对 K⁺ 的利用效率来补偿,所以 Cd²⁺ 限制海马齿生长主要是通过限制植株对 Ca²⁺ 的吸收来实现的^[30]。然而,在 NaCl 和 Cd²⁺ 共同处理下,Cd²⁺ 引起的植株生长抑制及毒害反应能得到缓解或改善,这与 NaCl 可以提高水分胁迫下植株的耐旱性相似^[25]。此外,NaCl 还可能增加海马齿茎叶对 Cd²⁺ 的富集量,保护茎中木质部导管不受镉的毒害,而植株自身对 Na⁺ 的积累则不受影响^[29]。可见,Cd²⁺ 胁迫下,通过积累 Na⁺、提高 K⁺ 利用效率以及保证 N 的正常吸收是海马齿有效富集重金属 Cd²⁺ 而其生理代谢不受影响的主要方式之一。

除了具有较强的吸附积累 Cd²⁺ 的能力,海马齿对无机汞离子(Hg²⁺)也具有较强的耐受和吸附能力,但与 Cd²⁺ 在海马齿中的主要积累部位不同,Hg²⁺ 主要在根中积累,用 50 μ mol/L Hg²⁺ 处理,根中 Hg²⁺ 的含量最高可达到 33.9 μ g g⁻¹ DW,是地上部分的 70 倍^[31]。

2 海马齿的开发利用

2.1 生态环境保护与利用

固沙护堤,保持水土 海边沙地高温、干旱,沙粒流动性强,一般植物容易被掩埋或根系暴露。而海马齿具匍匐茎且多节,生长繁殖快,能在很短时间内扩大覆盖范围,且茎节多长有不定根,以增加吸水及对土壤固持力;叶片的肥厚多汁增加了胞质渗透压,叶表蜡质还可反射阳光照射,减少水分蒸散,因此,其作为固沙植物的先锋种或优势种,可用于海边沙地、沙丘、河海沿岸或交汇处等滨海的固沙护岸;也可用于内陆荒漠化土地、沙漠地区以

增加植被覆盖以及水土保持^[6]。台湾沿海地区的泥岩是水土保持最严重的问题土质之一,旱季表土盐分含量高,土壤电导质可达 $466 \text{ mmhos cm}^{-1}$,大多数植物不能很好生长,而海马齿则是这些地区高盐分缓冲带的适生植物,旱季它能耐受高盐分,雨季土壤盐度稀释又可迅速恢复生长,并在短时间内大面积成片铺开,从而有效改善泥岩土质植被裸化^[32]。

盐碱地和重金属污染地修复 植物修复是一种有潜力、成本低、不破坏土壤和生态环境的绿色技术。据联合国环境规划署估计,全世界大约 20% 的农业土地和 50% 的农田受到盐渍化危害^[33]。如何开发和改造这些土地成了当前迫切需要解决的问题。有研究表明,海马齿可以在 170 d 内积累大约 26% 的土壤含盐量,即 $2507 \text{ kg Na hm}^{-2}$,也就是说,海马齿可从含 10% 水分、超过 200 mmol/L NaCl 的 0 ~ 1 m 地表土壤中吸收大约 14% 的盐分^[34]。Kanth 等^[35]用海马齿作为生物累积体,用含 1.5% NaCl 的制革废水灌溉海马齿,结果 Na^+ 和 Cl^- 的吸收率分别达到 34% 和 22%,与根和茎相比, Na^+ 和 Cl^- 在叶中的累积量最大,说明海马齿用于 NaCl 的生物累积是可行的。与其他脱盐植物如红豆草(*Onobrychis viciæfolia*)、苜蓿(*Medicago sativa*)、聚合草(*Symphytum officinale*)、小冠花(*Coronilla varia*)、苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)等^[36]相比,海马齿的土壤脱盐能力更强。因此,海马齿可用于盐碱地及含盐废水污染土地的脱盐淡化,以改善土壤肥力。

重金属不能被生物降解,但能被植物从受污染地区萃取出来。利用海马齿对重金属离子 Cd^{2+} 和 Hg^{2+} 的高耐受性和富集能力^[29-31],可将其作为重金属超积累物(Hyperaccumulator)种植于加工、生产和排放有害重金属离子的工矿企业(如金属冶炼、废旧电池处理)及周边地区,不仅可起到净化和修复重金属离子污染土壤的作用,达到改善土壤生态环境的目的,还可有效减少重金属进入食物链,降低危害人类的健康。此外,它对其它重金属离子的吸附和耐受能力如何还有待进一步研究。

净化水质 水体富营养化引起藻类及其他浮游生物迅速繁殖,导致水体溶解氧量下降,水质恶化,鱼类及其他生物大量死亡。在海湾或近海缓流水体中,富营养化还导致赤潮或红潮的大面积发生。防治水体富营养化除了要从源头上控制外源

性营养物质输入外,化学和生物措施的利用也是重要而有效的办法。目前,用大型水生植物构建的污水处理系统已用于净化富营养化的水体,如凤眼莲(*Eichharnia crassipes*)、芦苇(*Phragmites australis*)、狭叶香蒲(*Typha angustifolia*)等^[37]。黄凌风等^[38]在厦门筴筴湖用浮床种植海马齿,结果表明海马齿不仅对水中悬浮颗粒物有较好的吸附与沉淀的效果外,还将水体中的氮、磷等元素积累于茎叶内,30% 的浮床覆盖率便可有效改善水体的清澈度,大幅降低水体的营养化程度。李色东等^[39]在对虾精养池塘中悬浮培养海马齿,结果表明对养殖废水的净化效果明显,同时消除了对虾食品安全的危害因素,降低了水污染对环境的影响。此外,海马齿的根、茎和叶的干粉水提物还能有效抑制典型赤潮藻——中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)的生长,降低其生长速率和种群密度^[40]。因此,海马齿可广泛应用于内陆湖泊或高污染海洋浅水湿地的生物修复及赤潮的防治,以降低水体富营养化程度和赤潮发生频率。

绿化美化 用盆栽或营养液栽培海马齿,置于室内可供观赏,也可用于滨海庭园绿化或作为水岸植物对住宅区滨水环境(生态水池)进行园林营造。利用其强的悬浮颗粒物吸附能力,还可作为植被覆盖或绿化植物种植于学校操场、水泥厂等周边地区,以净化空气。

2.2 农业利用

蔬菜开发 在印度及东南亚一些国家海马齿被人工驯化栽培作为蔬菜食用。海马齿含有丰富的钙、铁、钾等有益矿质元素,叶片含盐,微酸,多肉多汁,是一种具有潜在保健功能的野生蔬菜,常吃有益于心血管系统和神经系统,具有清除体内毒素,帮助消化,益气润肠的功效,用煮沸的清水漂洗 2 ~ 3 遍,通常可去除多余的盐分^[6-7,9]。海马齿可通过种子和茎条扦插方式进行繁殖,种子萌发要求一定的温度、光周期和盐浓度^[41],但种子繁殖慢,种子少及对环境因子的要求高,因此茎段扦插进行大规模栽培是较佳方法。申龙斌等^[42]报道了海马齿的离体快繁技术,以叶片为最适外植体,经愈伤组织诱导、继代培养、不定芽分化和生根培养及炼苗移栽后,成苗成活率可达到 80%,这为非沿海地区大面积、规模化种植海马齿提供了取材的便利。在栽培措施上,既可利用浮板水培于淡水湖泊或浅海内湾水域,也可在陆地进行种植,以带有两个对生叶,

3 cm 长的茎段种植于土壤中,7~10 d 就可长出枝条和不定根;种植于盐碱地或加灌 200 mmol/L NaCl 溶液(或 1/3 浓度的海水)可有效维持其较高的生长势^[13,16]。

饲草料开发 摄取一定的盐分对促进动物生长是十分必要的,海马齿是一种含盐植物,在沿海地区可作为猪、牛、羊等家畜的饲草料,既增加饲草的适口性,也补充了其新陈代谢所需的盐分。此外,海马齿还可以保护鱼塘堤岸,垂入水中的海马齿不但能为鱼类提供阴蔽环境,其叶片还可供鱼类、螃蟹等食用^[6]。

养蚕业应用 昆虫蜕皮激素是桑蚕养殖中普遍应用的一种催熟激素,可使桑蚕龄期缩短,加快吐丝营茧速度,节约成本,而且在因天气突变、计划不周或蚕病发生时使家蚕提早老熟,减少损失^[43]。海马齿叶片中含有丰富的昆虫蜕皮激素类似物,1 kg 干叶片中约含 3.5 g 蜕皮甾酮,远远高于番杏科或苋科的植物^[44],在中国植物中其含量是非常高的^[6]。因此,海马齿可作为昆虫蜕皮激素类似物开发的重要资源。

2.3 医药及其他用途

海马齿的药用价值很久以前已被利用。在非洲、拉丁美洲以及亚洲的一些国家,如印度、中国、巴基斯坦和日本等,其作为一种传统的民族药用植物用于治疗发烧、肾病和坏血病^[10]。塞内加尔沿海地区,海马齿还被作为止血药,用它煎出的汁是毒鱼刺伤后最有效的解毒剂之一^[6]。最近 Magwa 等^[45]以气质联用方法对海马齿叶中挥发油进行分析,其富含的萜和烯具有一定的药用价值,临床上这些物质对发烧、坏血病以及调节体内胰岛素和血糖含量等均有很好的疗效,对细菌、真菌等微生物具有良好的抗菌活性,而且还有抗氧化活性。海马齿的其他次生代谢物,如黄酮类化合物、科罗素酸等还可作为食品、香料、化妆品、服装等生产中人工合成原料的替代品^[46-47]。实际上,目前市面上一些润肤或抗衰老美容产品中已含有从海马齿中提取的精华液。

3 结语和展望

海马齿在高盐、干旱及重金属离子胁迫下的生理耐受性可归纳为:(1)不同于非盐生植物的吸 K^+ 排 Na^+ 机制,海马齿在盐胁迫下表现为对 Na^+ 的吸收和积累, Na^+ 的积累对海马齿的耐盐性起积极作

用,它不仅作为一种直接的无机渗透物参与渗透调节,而且 Na^+ 含量的升高还可刺激一些可溶性有机物,如脯氨酸、甘氨酸、甜菜碱等含量的增加,从而提高植株对盐、干旱和重金属胁迫的耐受能力;(2)过高的盐或干旱胁迫使海马齿生长减缓,不仅是由于 Na^+ 与 Cl^- 的过量积累,还由于这两种离子过多的吸收干扰或削弱了植株对其他离子如 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收以及 N 的利用,从而影响其正常的生理和营养代谢活动;(3)高盐或干旱胁迫下,脯氨酸的一部分被分解为 N,作为对其胁迫下 N 吸收受限的补偿,这也是海马齿能维持较高耐受性的另一个重要原因。这为揭示海马齿对高非生物胁迫耐受性机理研究提供了科学依据。

植物抗性机制涉及多个方面,有必要借助其他研究手段深入研究,如利用比较生理学并结合基因组学、蛋白组学和代谢组学的方法,从不同的角度和多个层面系统地开展研究。此外,海马齿的高耐盐性也预示着其进化过程中必定形成了一套优良而独特的耐盐碱分子遗传背景,可将其作为一种新型的耐盐模式植物来研究,开展耐盐新基因的大规模挖掘、分离和功能鉴定工作,这不仅能为我们提供更多极端环境下盐生植物耐盐分子机制的信息,还能为高耐盐碱作物新种质的培育及海水农业分子育种的研究提供优良的候选基因和技术支持。海马齿的应用前景虽广阔,但还未真正引起人们的重视,相信随着科技的进步和人类需求的不断扩大,海马齿资源将得到充分开发利用。

参考文献

- [1] Tang C L(唐昌林). Flora of Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 26 [M]. Beijing: Science Press, 1996: 30-32.(in Chinese)
- [2] Hartmann H E K. Illustrated Handbook of Succulent Plants: Aizoaceae A-E [M]. Berlin: Springer-Verlag, 2001: 218-225.
- [3] Hassan N S, Thiede J, Liede-Schumann S. Phylogenetic analysis of Sesuvioideae (Aizoaceae) inferred from *nrDNA* internal transcribed spacer (ITS) sequences and morphological data [J]. Plant Syst Evol, 2005, 255: 121-143.
- [4] Lokhande V H, Nikam T D, Patade V Y, et al. Morphological and molecular diversity analysis among the Indian clones of *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. Gen Res Crop Evol, 2009, 56: 705-717.
- [5] Lonard R I, Judd F W. The biological flora of coastal dunes and wetlands *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. [J]. J Coast Res, 1997, 13(1): 96-104.
- [6] Lokhande V H, Nikam T D, Suprasanna P. *Sesuvium portulacastrum* (L.) L., a promising halophyte: Cultivation, utilization and distribution in India [J]. Gen Res Crop Evol, 2009, 56: 741-747.

- [7] Hammer K. Aizoaceae [M]// Hanelt P. Mansfeld's Encyclopedia on Agricultural and Horticultural Crops Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag, 2001: 223–227.
- [8] Zeng H C, Deng L H, Zhang C F. Cloning of salt tolerance-related cDNAs from the mangrove plant *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. J Integr Plant Biol, 2006, 48(8): 952–957.
- [9] Kathiresan K, Ravishankar G A, Venkataraman L V. *In vitro* multiplication of a coastal plant *Sesuvium portulacastrum* L. by axillary buds [C]// Ravishankar G A, Venkataraman L V. Biotechnological Applications of Plant Tissue and Cell Culture. India: Oxford and IBH Publishing C, 1997: 185–192.
- [10] Rojas A, Hernandez L, Rogeho P M, et al. Screening for antimicrobial activity of crude drug extracts and pure natural products from Mexican medicinal plants [J]. J Ethnopharmacol, 1992, 35(3): 278–283.
- [11] Joshi A J. Amino acids and mineral constituents in *Sesuvium portulacastrum* L., a salt marsh halophyte [J]. Aquat Bot, 1981, 10: 69–74.
- [12] Venkatesalu V, Raj K R, Chellappan K P. Sodium chloride stress on organic constituents of *Sesuvium portulacastrum* L., a salt marsh halophyte [J]. J Plant Nutr, 1994, 17(10): 1635–1645.
- [13] Messeddi D, Sleimi N, Abdely C. Salt tolerance in *Sesuvium portulacastrum* [C]// Horst W J, Schenk M K, Bürkert A, et al. Plant Nutrition — Food Security and Sustainability of Agro-ecosystems. Netherlands: Springer-Verlag, 2001: 406–407.
- [14] Slama I, Ghnaya T, Hessini K, et al. Comparative study of the effects of mannitol and PEG osmotic stress on growth and solute accumulation in *Sesuvium portulacastrum* [J]. Environ Exp Bot, 2007, 61(1): 10–17.
- [15] Ghnaya T, Nouairi I, Slama I, et al. Cadmium effects on growth and mineral nutrition of two halophytes: *Sesuvium portulacastrum* and *Mesembryanthemum crystallinum* [J]. J plant physiol, 2005, 1133–1140.
- [16] Zhang Y L(张艳琳), Fan W(范伟), Cai Y B(蔡元保), et al. Growth and physiological responses of *Sesuvium portulacastrum* to hydroponics of different combinations of fresh and sea water [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 2009, 29(6): 1240–1245.(in Chinese)
- [17] Flowers T J, Colmer T D. Salinity tolerance in halophytes [J]. New Phytol, 2008, 179(4): 945–963.
- [18] Ramani B, Zorn H, Papenbrock J. Quantification and fatty acid profiles of sulfolipids in two halophytes and a glycophyte grown under different salt concentrations [J]. Z Naturforsch C, 2004, 59(11/12): 835–842.
- [19] Nouairi I, Ghnaya T, Youssef N B, et al. Changes in content and fatty acid profiles of total lipids of two halophytes: *Sesuvium portulacastrum* and *Mesembryanthemum crystallinum* under cadmium stress [J]. J Plant Physiol, 2006, 163: 1198–1202.
- [20] Ramani B, Recek T, Debez A, et al. *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: Two halophytes, two strategies to survive in saline habitats [J]. Plant Physiol Biochem, 2006, 44(5/6): 395–408.
- [21] Messedi D, Labidi N, Grignon C, et al. Limits imposed by salt to the growth of the halophyte *Sesuvium portulacastrum* [J]. J Plant Nutr Soil Sci, 2004, 167(6): 720–725.
- [22] Liu G(刘钢), Duan R J(段瑞军), Guo J C(郭建春). The primary function identification of a K⁺ tolerance related gene from a halophyte *S. portulacastrum* L. [J]. Gen Appl Biol(基因组学与应用生物学), 2009, 28(1): 22–26.(in Chinese)
- [23] Fan W, Zhang Y L, Zhang Z L. Cloning and molecular characterization of fructose-1,6-bisphosphate aldolase gene regulated by high-salinity and drought in roots of *Sesuvium portulacastrum* [J]. Plant Cell Rep, 2009, 28(6): 975–984.
- [24] Slama I, Messedi D, Ghnaya T, et al. Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum* [J]. Environ Exp Bot, 2006, 56(3): 231–238.
- [25] Slama I, Ghnaya T, Messedi D, et al. Effect of sodium chloride on the response of the halophyte species *Sesuvium portulacastrum* grown in mannitol-induced water stress [J]. J Plant Res, 2007, 120(2): 291–299.
- [26] Messedi D, Slama I, Laabidi N, et al. Effect of nitrogen deficiency, salinity and drought on proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum* [C]// Öztürk M, Waisel Y, Khan M A, et al. Biosaline Agriculture and Salinity Tolerance in Plants. Switzerland: Birkhäuser Verlag, 2006: 65–72.
- [27] Valle D, Simell O. The hyperornithinemias [M]// Scriver C R, Beaudet A L, Sly W S, et al. The Metabolic and Molecular Bases of Inherited Disease. New York: McGraw-Hill, 1995: 1147–1185.
- [28] Baker A J M, Brooks R R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metal elements — A review of their distribution, ecology, and photochemistry [J]. Biorecover, 1989, 1(2): 81–126.
- [29] Ghnaya T, Slama I, Messedi D, et al. Cd-induced growth reduction in the halophyte *Sesuvium portulacastrum* is significantly improved by NaCl [J]. J Plant Res, 2007, 120(2): 309–316.
- [30] Ghnaya T, Slama I, Laabidi N, et al. Effects of Cd²⁺ on K⁺, Ca²⁺ and N uptake in two halophytes *Sesuvium portulacastrum* and *Mesembryanthemum crystallinum*: Consequences on growth [J]. Chemosphere, 2007, 67(1): 72–79.
- [31] Liang S W(梁胜伟), Hu X W(胡新文), Duan R J(段瑞军), et al. Mercury tolerance and accumulation in the halophyte *Sesuvium portulacastrum* [J]. Chin J Plant Ecol(植物生态学报), 2009, 33(4): 638–645.(in Chinese)
- [32] 林昭远. 泥岩地区植生复育材料之筛选 [C]// 行政院国家科学委员会专题研究计划成果报告. 台北: 行政院国家科学委员会, 1987: 1–5.
- [33] Flowers T J, Yeo A R. Breeding for salinity resistance in crop plants: Where next [J]. Aust J Plant Physiol, 1995, 22(6): 875–884.
- [34] Rabhi M, Talbi O, Atia A, et al. Selection of a halophyte that could be used in the bioreclamation of salt-affected soils in arid and semi-arid regions [C]// Abdely C, Öztürk M, Ashraf M, et al. Biosaline Agriculture and High Salinity Tolerance. Switzerland:

- Birkhäuser Verlag, 2008: 241–246.
- [35] Kanth S V, Kannan P G, Selvi A T, et al. Phytoremediation of soil using *Sesuvium Portulacastrum* Part I: Removal of Na^+ and Cl^- from tannery wastewater treated soil [J]. J Amer Leather Chem Assoc, 2009, 104: 17–27.
- [36] Zhang Y H(张永宏). Desalination effects of salt tolerant plants growing in alkali-saline soil in Ningxia [J]. Gansu Agri Sci Techn (甘肃农业科技), 2005(3): 48–49.(in Chinese)
- [37] Han X Y(韩潇源), Bi J S(毕继胜), Song Z W(宋志文). Application and advance of aquatic plants in water pollution control [J]. J Qingdao Techn Univ(青岛理工大学学报), 2005, 26(6): 88–91.(in Chinese)
- [38] 张志英, 黄凌风, 姜丹, 等. 浮床种植海马齿对富营养化海水氮、磷移除能力的初步研究[C]// 张增堂. 中国环境科学学会学术年会论文集. 北京: 航空航天大学出版社, 2009: 50–55.
- [39] Li S D(李色东), Cao Y C(曹煜成), Li Z J(李卓佳), et al. Preliminary study on growth of root and caudex of *Sesuvium portulacastrum* [J]. J Zhanjiang Ocean Univ(湛江海洋大学学报), 2006, 26(6): 21–25.(in Chinese)
- [40] 李银心. 海马齿及其提取物的新用途 [P]. 中国专利: 881056073, 2009–04–09.
- [41] Martinez M L, Valverde T, Moreno-Casasola P. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species [J]. Oecologia, 1992, 92: 343–353.
- [42] Shen L B(申龙斌), Duan R J(段瑞军), Guo J C(郭建春), et al. The research on tissue's rapid regeneration of *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. Chin Bull Bot(植物学报), 2010, 45: 91–94. (in Chinese)
- [43] Nair K S, Yun-Gen M, Kumar S N. Differential responses of silkworm, *Bombyx mori* L. to phytoecdysteroids depending on the time of administration [J]. J Appl Sci Environ Manag, 2005, 9: 81–86.
- [44] Banerji A, Chintalwar G J, Joshi N K, et al. Isolation of ecdysterone from Indian plants [J]. Phytochemistry, 1971, 10: 2225–2226.
- [45] Magwa M L, Gundidza M, Gweru N, et al. Chemical composition and biological activities of essential oil from the leaves of *Sesuvium portulacastrum* [J]. J Ethnopharm, 2006, 103: 85–89.
- [46] Lis-Balchin M, Deans S G. Bioactivity of selected plant essential oils against *Listeria monocytogenes* [J]. J Appl Bacteriol, 1997, 82: 759–762.
- [47] Yao Z R(姚宗仁). Studies on secondary metabolites of the soft coral *Lobophytum* sp. and mangrove *Sesuvium portulacastrum* L. from South China Sea [D]. Qingdao: Qingdao University of Science & Technology, 2008: 61–70.(in Chinese)