

新疆荒漠盐碱生境柽柳盐分分泌特点及其影响因子

陈 阳^{1,2}, 王 贺², 张福锁^{2,*}, 郝金标³, 何奕昆¹

(1. 首都师范大学生命科学学院, 北京 100048; 2. 中国农业大学资源环境学院, 植物-土壤相互作用教育部重点实验室, 北京 100094
3. 上海建桥学院, 上海 201319)

摘要:通过对生长于新疆盐碱生境下泌盐植物柽柳的泌盐效率,水分盐分含量和蒸腾强度等生理指标的测定,研究内外因子对柽柳盐分分泌作用的影响。结果显示:柽柳蒸腾作用的日变化呈双峰曲线,蒸腾峰谷出现在光照最强、温度最高的中午。柽柳体内含水量和含盐量在日间变化不明显。但盐腺对盐分的分泌效率却显示出明显的变化,表现为:与8:00—10:00对较高的泌盐率相比,在光照较强和温度较高的10:00—20:00其分泌作用有所降低,在20:00—22:00光照和温度降低时泌盐率却有回升的趋势。通过对泌盐量与诸影响因子的关系进行分析发现,柽柳在日间对钠、钾、钙、镁、硫、氯离子的分泌量与大气湿度呈现出很好的正相关性。盐腺在白天对各离子的分泌作用强于夜间。柽柳泌盐量与叶片含盐量的关系则表现出尽管柽柳叶片钠、硫元素的含量高于钙、钾、镁、氯元素,但对钠、氯离子的分泌作用却强于其它离子。与叶含盐量相比,盐腺对氯离子的相对分泌作用最强,对钠离子其次,对钾、硫离子的相对分泌作用较弱,对钙、镁离子的分泌最低。因此,柽柳对盐分的分泌作用受到植物体盐分含量及外界环境条件共同影响,其盐腺对不同离子的分泌作用具有很强的选择性。

关键词: 柽柳; 荒漠盐碱生境; 盐分分泌; 蒸腾作用; 含水量; 含盐量; 大气湿度

The characteristic of salt excretion and its affected factors on *Tamarix ramosissima* Ledeb under desert saline-alkali habitat in Xinjiang Province

CHEN Yang^{1,2}, WANG He², ZHANG Fusuo^{2,*}, XI Jinbiao³, HE Yikun¹

1 College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China

2 Department Of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094, China

3 Shang Hai Jian Qiao College, Shanghai 201319, China

Abstract: The effects of various internal and environmental factors on ion excretion were investigated on *Tamarix ramosissima* Ledeb, a kind of reprotohalophytes which growed naturally under saline habitat in Xin Jiang province. The ion secretion rates, ion concentrations, water contents and transpiration rates of *Tamarix* leaves were determined. The daily variations in the transpiration rates of *Tamarix* exhibited two peaks curves, and the peak-valley was found to occur in the middle part of the day with the strongest photo-radiation and the highest temperature. The water and ion content in leaves appeared to be nearly constant, whereas the rates of excreted ions varied significantly during day. The ionic excretion patterns of fluctuation during day showed that: the rates of ion secretion were higher between 8:00 and 10:00, and then decreased gradually during 10:00 and 20:00 with the higher photo-radiation and temperature. But the rates of ion secretion increased up after 20:00 O'clock with the declining photo-radiation and temperature. By analyzing the factors that affected the ion secretion, there was a general positive correlation between atmosphere humidity and ion secretion during the day. The amount of ion secretion was found to be higher during the day than during the night. When compared the ion secreted amount with the ion concentration on the leaves, It showed the predominant ions secreted were sodium and chloride although the main ions accumulated in leaves were sodium and sulfur, the concentration of which were found to be higher than those of potassium, calcium, magnesium and chloride. If the relative secretion could be defined by the ratio between the ion

基金项目:国家自然科学基金重大科学研究计划资助项目(2007CB948201);北京市属市管高等学校人才强教计划资助项目PHR(IHLB)

收稿日期:2008-10-12; **修订日期:**2009-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenyangocean@163.com

concentration secreted and that in the leaves, the maximal relative excretion was chloride, followed by sodium, and a somewhat lower were potassium and sulfur, the lowest were calcium and magnesium. The results above indicated that both ionic content in leaves and ecophysiological environment conditions had effects on ion excretion. And the secretion of *Tamarix* glands exhibited highly selective character for various ions.

Key Words: *Tamarix ramosissima* Ledeb; desert saline-alkali habitat; salt secretion; transpiration; water content; ion concentration; atmosphere humidity

生长于新疆准噶尔盆地古尔班通沙古特大沙漠南缘的柽柳为耐盐树种,其生长环境具有夏季日间气温高,昼夜温差大,气候干燥的特点。栽种柽柳可以防止土壤水分蒸发,阻止耕作层盐分的积累;同时还有防风固沙,改良小气候的作用。据报道种植柽柳1年后土壤含盐量可由2.67%下降为2.41%,而有机质含量由种前的0.35%升至0.39%^[1-2]。柽柳具有盐腺,属典型的泌盐植物,通过盐分向体外的分泌适应盐渍环境。通常植物根系吸收的盐分会随蒸腾流进入叶片等活性组织并在这些部位积累,盐分若不能及时排出就会对活性组织产生伤害。而柽柳等植物具有盐腺,可通过盐腺排出由蒸腾流带入体内过剩的盐分^[3],降低叶组织含盐量,从而对盐生境产生一定的适应性^[4-5]。

盐腺可分泌多种不同的阴阳离子,其分泌盐分的组成与数量通常受到盐分运输途径、盐腺的结构及生理功能等内部因素及外界环境的影响^[6]。Marcum对结缕草属不同植物盐分分泌情况进行比较发现,植物对盐分的分泌作用受到盐腺密度的影响,对盐分的耐受力与叶片盐腺对钠离子的分泌效率呈现正相关性^[7]。Hagemeyer指出当培养液盐分达到1.5,10,50 mmol/L氯化钠浓度时,柽柳盐腺对Na⁺、Cl⁻离子的分泌作用随盐分浓度的升高而加强。其盐腺也可分泌存在于培养液中镉离子及锂离子^[8]。生长于盐分和含重金属镉环境下的柽柳能通过盐腺分泌盐分和有害离子从而解毒,表现出生物修复重金属污染环境的潜力^[9]。Dshida采用离体剥皮方法研究影响盐腺分泌作用的因子,发现无论是其叶片漂浮于盐溶液中还是在去离子水中盐分分泌都会发生,而且在黑暗中盐分分泌也并未停止,其盐分分泌不直接依赖于光合作用。但盐分分泌作用与温度有关,可被叠氮化物、二硝基苯酚等抑制剂所抑制,说明盐分分泌依赖于ATP的产生^[10]。此外盐分分泌对水分胁迫敏感,需要水分的供应来调节盐分的分泌^[11]。但目前对泌盐植物盐分分泌及其影响因子的研究大多限于离体实验条件,或偏重于根环境中盐分浓度梯度对盐分分泌影响的研究,而对干旱荒漠地区自然生境下影响盐分分泌的内外因素鲜有报道。本文以新疆典型的泌盐植物柽柳为材料,分析环境条件如光照,温度,湿度等因素对叶片盐分分泌,植物体内水盐平衡的影响,旨在寻求盐分分泌与蒸腾作用、植物含水量、含盐量以及与外界条件的关系,为揭示泌盐植物盐分分泌的影响机制提供依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料

供试植物为新疆泌盐性盐生灌木柽柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb),取自中国科学院新疆阜康沙漠生态站。所取柽柳叶及同化枝直接置于显微镜下观察并照相。

1.2 采集地气象数据温度,大气相对湿度与光照强度取阜康荒漠生态系统观测试验站数据采集仪连续采集结果的平均值。

1.3 蒸腾量的测定

参照刘奉党的方法^[12]。考虑到新疆与北京时间有2h时差,分别于7月中旬的8:00,10:00,12:00,14:00,16:00,18:00,20:00,22:00取3株不同的柽柳植株向阳面上层叶及同化枝进行测定,每株植物在3个不同位置分别取样,植株高度为1.55m。蒸腾强度以每克鲜重每小时散失的水分毫克数表示。

1.4 土壤环境状况的测定

分别选取土壤深度0—10、10—30cm的背景土,按照李酉开提供的方法分析土壤阴阳离子含量、

pH 值^[13]。

1.5 植物含水量及盐分含量的测定

分别参见赵可夫及李酉开提供的方法以 1.3 取样方式取样进行测定^[13-14]。

1.6 柽柳日间盐分分泌量和昼夜分泌量的测定

参见 Marilyn C 的方法^[15]。日分泌量于 8:00 选取生长在同一区域的 3 株不同柽柳植株,每株植物在 3 个不同位置分别取样,冲洗柽柳叶片及同化枝。每间隔 2h 以去离子水收集 1 次泌盐液。因当地比北京时间有 2h 时差,采样直至 22:00。昼夜离子分泌量采样分别于 8:00—20:00,20:00—8:00 收集离子分泌液。采用 2655-00 型火焰光度计测定泌盐液中 Na^+ 、 K^+ 离子含量,用 Perkin-Elmer HGA 700 型原子吸收分光光度计测定 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 离子含量。采用离子色谱仪分析阴离子 Cl^- 、 SO_4^{2-} 离子含量。

1.7 离子相对分泌作用的计算

为全天离子分泌量和植物叶片含盐量的比值。

2 结果与分析

2.1 柽柳叶片形态及盐分分泌观察及其采集地环境特点

柽柳叶小退化为鳞片状,互生,无叶柄,无托叶。具有较少的蒸腾面积,由同化枝执行光合功能。具抱茎叶,营养枝上的抱茎叶是适应沙漠或荒漠干旱生境下的旱生器官。叶表可见清晰的盐结晶颗粒,具有泌盐腺体(图 1 和图 2)。



图 1 柽柳叶表面盐结晶 ($\times 20$)

Fig. 1 Salt crystal on the surface of *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves ($\times 20$)



图 2 柽柳叶表面盐分分泌孔 ($\times 20$)

Fig. 2 The secreted hole on the *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves ($\times 20$)

GPS 定位结果显示,该区位于 44°17.58'N、87°56.21'E, 海拔 461m, 属中纬度欧亚大陆腹地, 南部是天山东段最高峰博格达峰。供试植物所在地位于荒漠地带, 该区比北京时间有 2h 时差, 其光照及温度日变化规律见图 3 和图 4。

GPS 定位结果显示,该区位于 44°17.58'N、87°56.21'E, 海拔 461m, 属中纬度欧亚大陆腹地, 南部是天山东段最高峰博格达峰。供试植物所在地位于荒漠地带, 该区比北京时间有 2h 时差, 其光照及温度日变化规律见图 3 和图 4。

气候条件表现为:①温度在早 8:00—14:00 之间明显升高, 至 14:00—20:00 显示逐渐升高趋势;此后温度在 20:00—22:00 后降低(图 3)。②大气相对湿度与温度变化趋势基本相反, 8:00—14:00 有明显降低, 至 14:00—20:00 呈逐渐降低趋势, 在 20:00 后略有升高。大气相对湿度与温度变化呈现较高的负相关性, $y = -4.6746x + 167.27, R^2 = 0.9404$ 。光照强度日变化呈现单峰变化, 14:00—16:00 达到最高峰(图 4)。

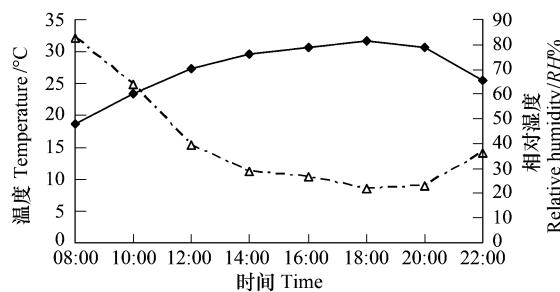


图3 桤柳生活环境气温及大气相对湿度日变化

Fig. 3 Daily variations in air temperature and atmospheric relative humidity

2.2 蒸腾强度的日变化

随着气温、光照强度及湿度的变化,蒸腾强度呈双峰曲线性变化。从8:00开始,蒸腾作用逐渐加强,至12:00形成第1个高峰,此后,随着气温、光照强度达到最高峰时,蒸腾强度在14:00降低至最高峰。由于气孔是蒸腾的主要通道之一,推测该变化与午休时气孔关闭、光合作用下降有关。随后蒸腾作用升高,至16:00达到第2次高峰,在18:00—22:00随着气温、光照强度的下降,蒸腾作用也下降(图5)。

2.3 桤柳生存的土壤环境

土壤环境中阳离子以 Na^+ 为主,阴离子 SO_4^{2-} 含量

居多,这两种盐分离子在土壤中含量明显其它矿质营养离子($\text{Ca}^{2+}, \text{Mg}^{2+}, \text{K}^+$)。土壤环境呈碱性,表面有盐结晶,含盐量达到1.1%—1.3%(表1)。但植物在该土壤上生长状况良好。

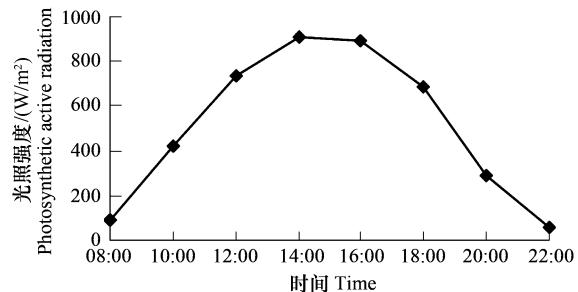


图4 桤柳生活环境光照强度日变化

Fig. 4 Daily variations in photosynthetic active radiation

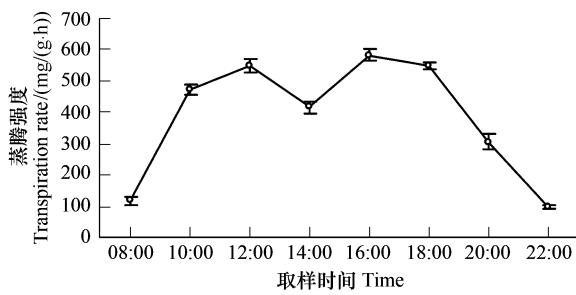


图5 桤柳蒸腾强度日变化

Fig. 5 Daily fluctuations in transpiration rates on *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves

表1 桤柳生长的土壤环境

Table 1 Soil environment of *Tamarix ramosissima* Ledeb biosphere

土壤深度 /cm Soil depth	pH	全盐 /(mg/g) Salt content	Na^+ /(mg/g)	Cl^-	SO_4^{2-} /(mg/g)	Ca^{2+} /(mg/g)	Mg^{2+} /(mg/g)	K^+ /(mg/g)
0—10	9.1 ± 0.2	10.96 ± 0.8	4.29 ± 0.2	0.69 ± 0.03	6.18 ± 0.6	0.05 ± 0.003	0.03 ± 0.002	0.1 ± 0.01
10—30	9.16 ± 0.1	13.36 ± 0.9	5.17 ± 0.2	0.41 ± 0.02	1.36 ± 0.1	0.04 ± 0.001	0.01 ± 0.100	0.03 ± 0.001

数据为6次测定结果的平均值±误差

2.4 桤柳含盐量和含水量的日变化

梆柳叶片含水量在8:00—22:00之间虽然有波动,但基本保持在68%左右,含水量变化不明显(表2)。

从梆柳K、Na、Ca、Mg、Cl、S元素含量的变化趋势看,在8:00—22:00之间梆柳含盐量虽有波动,但基本保持稳定。叶部Na、S元素含量为0.7mmol/g Dw以上,高于K、Mg、Ca、Cl元素,其中含Na量为含K量的2—3倍,这与双子叶植物体内通常Na/K比值大于1的特性具有一致性。

2.5 桤柳盐分分泌效率的日变化

在8:00—10:00时,梆柳对 Na^+ 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 具有较高的分泌效率,此后随着气温的升高及湿度降低,至10:00—12:00时泌盐率明显下降,泌盐率仅为8:00—10:00的42%—70%。此后在12:00—18:00时略有波动,整体呈现降低趋势;而后至18:00—20:00达到最低点,接着在20:00—22:00时,梆柳泌盐

率较18:00—20:00有所回升(图6)。

表2 不同取样时间柽柳叶片含盐量和含水量日变化

Table 2 The daily changes of ion concentration and water content on *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves at different sample time

取样时间 Sampling time	叶片元素含量 Leaf element concentrations/(mmol/kg)						叶片含水量 Leaf water content /%
	K	Na	Ca	Mg	Cl	S	
8:00	466.3 ± 29	1170.6 ± 96	494 ± 36	367.7 ± 21	268 ± 9.8	875 ± 49	68.72 ± 2.01
10:00	427.6 ± 31	906.0 ± 77	390.3 ± 40	329.3 ± 32	257 ± 21	825 ± 24	68.98 ± 2.15
12:00	413.1 ± 36	1121.9 ± 103	361.8 ± 21	404.0 ± 48	222 ± 12	864.4 ± 68	70.19 ± 3.02
14:00	371.6 ± 22	1120.8 ± 84	415.0 ± 42	433.2 ± 31	294 ± 6.1	919 ± 53	66.267 ± 1.99
16:00	374.2 ± 15	1123.1 ± 69	525.0 ± 35	435.8 ± 17	228 ± 31	841.6 ± 80	70.87 ± 1.86
18:00	412.8 ± 51	1136.8 ± 129	537.3 ± 44	403.9 ± 33	216 ± 18	850 ± 12	67.65 ± 3.17
20:00	372.4 ± 26	964.2 ± 63	425.4 ± 23	351.0 ± 49	253 ± 31	790.3 ± 37	63.24 ± 1.53
22:00	338.6 ± 19	899.0 ± 81	255.7 ± 36	306.8 ± 10	231.8 ± 11	760.9 ± 29	67.36 ± 1.66

数据为6次测定结果的平均值±误差

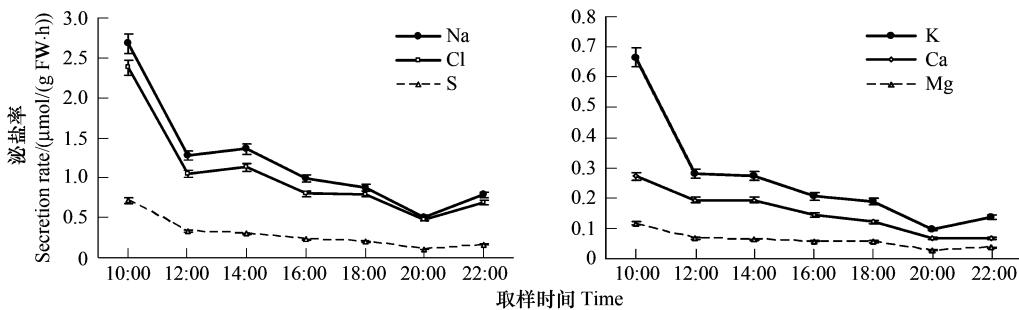


图6 不同取样时间柽柳泌盐率比较

Fig. 6 The comparation on ion secretion rates of *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves during 8:00 and 22:00

2.6 柽柳昼夜盐分分泌比较

白天柽柳对 Na^+ 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 的分泌量分别高出夜间21%、44%和25%。对 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的分泌量分别是夜间的1.28、1.45和1.12倍。表现出白天的离子分泌作用略强于夜间。其中分泌数量以 Na^+ 、 Cl^- 最多, SO_4^{2-} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 其次、 Mg^{2+} 最低(图7、8)。

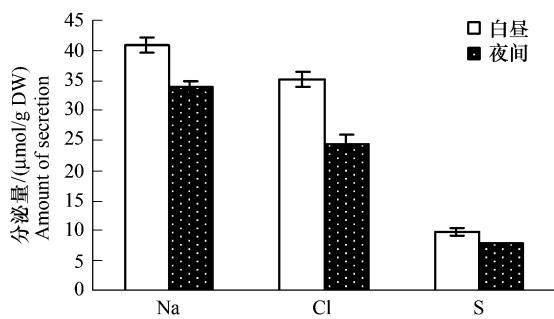


图7 柽柳昼夜分泌盐离子比较

Fig. 7 Comparation on the secretion rates of Na^+ , Cl^- and SO_4^{2-} ions during the day and the night

数据为6次测定结果的平均值±误差

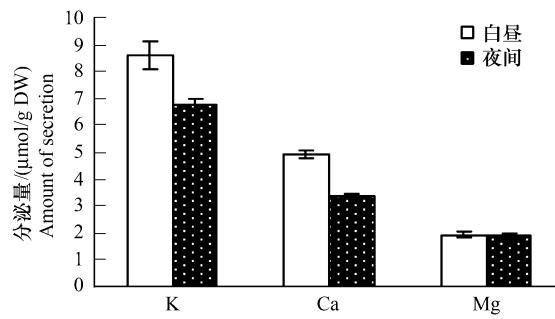


图8 柽柳昼夜分泌钾,钙和镁离子比较

Fig. 8 Comparation on the secretion rates of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} ions between the day and the night

数据为6次测定结果的平均值±误差

2.7 桤柳日间盐分分泌与气象因子相关性分析

对8:00—22:00期间每间隔2h的泌盐量和该阶段的平均湿度与温度进行相关性分析(表3),结果显示:当n=7时,桦柳对Na⁺、Cl⁻、SO₄²⁻、K⁺、Mg²⁺的分泌量与大气湿度的相关性分别表现为|R|=0.9353,0.9329,0.9064,0.9551,0.9278,|R|>r_{0.01}=0.8745,在显著性水平α=0.01下,线性回归方程具有99%的置信度,线性回归效果很显著。桦柳叶片分泌Ca²⁺的量与大气湿度的相关性表现为|R|=0.8664,|R|>r_{0.02}=0.8329,线性回归方程具有98%的置信度,线性回归效果很显著。说明桦柳泌盐量的日变化与大气湿度变化趋势具有很高的正相关性。同时,各离子在白天的分泌量和大气温度也显示出较高的负相关性。对盐分分泌量和植物日蒸腾强度以及光照强度的趋势进行分析,盐分分泌作用与蒸腾作用和光照强度之间未呈现出明显的相关性。

表3 桤柳日间对各离子的分泌量与大气湿度,温度相关性分析

Table 3 The correlation analysis between the amount of secreted ions and atmosphere humidity, air temperature on *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves during 8:00 and 22:00

离子种类 Ions	离子分泌与大气湿度相关性分析 The correlation analysis between the ion secretion and atmosphere relative humidity (n=7)		离子分泌与大气温度相关性分析 The correlation analysis between the ion secretion and air temperature(n=7)	
	方程 y =	R ²	方程 y =	R ²
Na ⁺	y = 0.8236x - 3.0506	R ² = 0.8703	y = -4.0064x + 139.66	R ² = 0.8263
K ⁺	y = 0.3732x - 3.6977	R ² = 0.8748	y = -1.7964x + 60.438	R ² = 0.8133
Ca ²⁺	y = 0.1403x + 0.7797	R ² = 0.7506	y = -0.6541x + 24.3	R ² = 0.6544
Mg ²⁺	y = 0.034x + 0.1741	R ² = 0.8215	y = -0.1604x + 5.9266	R ² = 0.7337
SO ₄ ²⁻	y = 1.0023x - 9.825	R ² = 0.9123	y = -4.8431x + 162.95	R ² = 0.8546
Cl ⁻	y = 1.1128x - 4.7638	R ² = 0.8608	y = -5.4091x + 187.94	R ² = 0.8161

2.8 植物对不同离子的分泌量与叶片含盐量关系

相对于叶片含盐量,植物全天对各离子的相对分泌作用表现为:对微量元素Cl⁻的分泌作用最强,达到其植物含量的31.1%,远高于对其它离子的分泌作用。其次是对Na⁺的分泌,达到植物含盐量的6.5%;对K⁺、SO₄²⁻的分泌较高,对Ca²⁺、Mg²⁺的相对分泌作用最低(表4),表明盐腺对盐离子的分泌具有较强的选择性。

表4 桤柳泌盐量与含盐量比值

Table 4 The ratio between ion excreted amount and ion concentration on *Tamarix ramosissima* Ledeb leaves

泌盐量/叶片元素含量 the amount of ion excretion / ion concentration of leaves/(mmol/mol)					
K	Na	Ca	Mg	Cl	S
20.90 ± 3.21	64.99 ± 5.99	5.50 ± 0.23	5.83 ± 0.4	311.66 ± 24.1	16.01 ± 1.3

6次测定结果平均值±标准误差

3 讨论

泌盐植物对离子的分泌作用受到外界环境因素的制约,如根系环境的盐分浓度,水势,光照,温度等。干旱沙漠区生长的红砂,盐分分泌效率随着根系生长环境盐分浓度的增加而增强。盐分分泌日变化呈现出与大气湿度的正相关性,与日蒸腾强度的负相关性^[16]。光照可以促进獐毛的盐分分泌,而光合作用抑制剂DCMU减少盐分的分泌,说明ATP参与盐分分泌过程^[17]。在白天盐分随蒸腾流到达叶片,而在白天夜间都可以被分泌。由于泌盐作用在昼夜均可发生,表现它不直接受到光及其植物体内部节奏的影响^[18]。本文实验结果显示:(1)在日间,光照及温度最强的12:00—18:00时期,桦柳对盐分的分泌效率却明显低于早晨8:00—10:00时的分泌效率。在傍晚20:00—22:00光照强度降低时其盐分分泌作用却较18:00—20:00有回升趋势,暗示光照不直接促进盐分分泌作用。(2)白昼泌盐量高于夜间。该结果与同属于桦柳科的琵琶柴在盐渍环境下盐分分泌效率上午高于下午,白天高于夜间的现象具有一致性^[19]。暗示光照可能通过控制蒸腾流转运盐分的过程及提供ATP而间接影响盐分的分泌作用。(3)Melissa. A通过X能谱技术证实了泌盐植物盐结

晶不聚集在气孔下腔,即气孔不是盐分泌的主要结构,并指出盐腺是分泌盐分的主要部位^[20]。本文结果显示的日间植物对盐分分泌趋势呈下降趋势,与蒸腾作用的双峰曲线未显示一致性。即排出植物水分的气孔,不承担主要排出盐分的功能。(4) Pollak 研究报道,在潮湿大气环境下獐毛(*Aeluropus*)对盐分的分泌作用比干燥大气环境下要高。盐分分泌的最适环境是较低的外界盐浓度及高的大气湿度^[21]。本文亦呈现出柽柳盐分分泌日变化与大气湿度很好的正相关性。其原因在于:离子需要先溶解于水才能被分泌,而土壤盐分及大气干燥可引起水分胁迫环境,造成盐分分泌效率的降低^[16]。一方面大气水分可稀释盐分分泌液,增加植物体内外盐分浓度梯度,同时减少由于盐分在叶片上沉积对盐腺帽细胞分泌盐分的阻碍作用。此外叶片还可以从潮湿的空气中吸收水分,间接影响与水分一起通过盐腺带出的离子数量。以上证据进一步证实了光照间接影响盐分的分泌过程,而大气湿度和盐分分泌作用的关系密切。由于柽柳生长处于干旱、高温及盐碱环境下,其生存环境的大气湿度便成为调节水分活动的主要信号之一,直接参与并影响了柽柳盐分分泌过程。

盐腺的分泌作用还受到植物种类以及盐腺对不同离子的选择性影响,表现出对盐分不同的耐受能力^[22]。Rozema 报道海乳草,补血草属,大米草属 3 种盐生植物对不同离子的分泌数量有其各自的特点,如海乳草(*Glaux maritima*) Na > K > Ca, 补血草属(*limmonium vulgare*) Na > K >> Ca, 大米草(*Spartina anglica*) Na >> K >> Ca。并指出泌盐植物盐腺可以排出吸收过剩的离子特别是 Na⁺、Cl⁻^[23]。生长于阴离子以 SO₄²⁻ 居多,阳离子以 Na⁺为主的盐土环境的琵琶柴盐腺表现出对于盐分离子 Cl⁻、SO₄²⁻ 与 Na⁺ 的分泌作用强于其它矿质离子的特点^[19]。本文显示柽柳也生活在阳离子以 Na⁺为主,阴离子以 SO₄²⁻ 为主中盐渍土壤环境,对这两种离子的吸收和累积量也高于其它离子。但柽柳对不同离子的分泌率却存在明显的差异,表现为 Na > Cl >> S > K > Ca > Mg, 这种对于 Na⁺ 的分泌率高于其它阳离子的特点,可能与其植物体内含钠量较高有关;但其对 SO₄²⁻ 及 Cl⁻ 的分泌作用与此不同,表现为虽然植物体内含硫量高于含氯量,但对 SO₄²⁻ 分泌量却远低于 Cl⁻。柽柳体内硫的含量高于大量元素如钙,镁,甚至钾元素,含量仅次于钠元素。柽柳这种对硫元素的低分泌和高累积现象暗示,柽柳具有喜硫特性。该实验地区的柽柳适应极度干旱及盐碱环境,这与生长于盐沼湿地的泌盐植物有明显不同。这种对硫积累和分布的特殊性很可能使其具有特殊的对干旱盐碱的适应性。相对叶片含盐量,柽柳对全天对 Cl⁻ 的分泌量达到叶片含盐量的 31.1%,是 Na⁺ 的 5 倍,明显高于其它离子。在盐碱环境下,Cl⁻ 对某些植物的伤害作用比 Na⁺ 严重^[24]。在高盐环境下,海榄雌(*Avicennia germinans*)对 Cl⁻ 的分泌率强于 Na⁺,使得 Cl⁻ 在叶组织聚集量明显低于 Na⁺^[25]。也许正因为柽柳盐腺这种对 Cl⁻ 微量元素较强的分泌作用,才使得它在植物体内维持低浓度,避免由于含量过高对功能组织的伤害。即柽柳对某种离子的分泌量与其在叶片的含量不成绝对的正比例关系,而是呈现出明显的选择性分泌特点。由于非选择性分泌使泌盐植物营养失去平衡,对植物有害。因此柽柳盐腺的这种对不同离子的强选择性分泌特点,在有效排出过量的盐分离子,维持植物体内矿质营养平衡,适应盐渍生境方面具有积极的意义。

尽管盐生植物仅占陆地植物的 2% 左右,但它们存在于约 1/3 的植物科中,具有广泛的多样性。虽然它们的起源各不相同,但均呈现出渗透适应性^[26]。本文结果显示出柽柳蒸腾作用在气温及光照最强时有降低现象。尽管在白天光照和蒸腾强度都呈现出规律的变化,但植物含水量却基本保持恒定。说明暴露在干旱、高温、强光照环境下的柽柳,可以通过减小气孔开度降低蒸腾从而减少体内水分的散失;而高盐环境下植物叶片中较高的钠离子浓度可以降低渗透势,对渗透调节功能有一定的贡献^[27]。这可能是柽柳植物维持相对稳定含水量的主要原因。同时柽柳体内各种元素含量在日间也保持相对稳定,未受到外界环境变化的明显影响。表明柽柳可以从水分、盐分的吸收、运输及排出方面来调节体内的水盐分平衡,以适应干旱盐渍化的环境。

References:

- [1] Liu Y C, Chang H C. Water source utilize and environment in arid area. Lanzhou: Gansu Science Press, 1992; 99-102.
- [2] Zhang L B, Song R R, Wu X. Salt tolerance capability of *Tamarix chinensis* and the effects on the improvement of coastal saline soil. Journal of Anhui Agricultural Sciences. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36(13):5424-5426.

- [3] Marcum K B, Sharon J A and Engelke M C. Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species. *Crop Science*, 1998, 38(3):806-810.
- [4] Naidoo G, Naidoo Y. Salt tolerance in *Sporobolus virginicus*: the importance of ion relations and salt secretion. *Flora*, 1998, 193(5):337-344.
- [5] Barhoumi Z, Djebali W, Smaoui A, Chaibi W and Abdelly C. Contribution of NaCl excretion to salt resistance of *Aeluropus littoralis* (Willd) Parl. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(7):842-850.
- [6] Marcum K B, Pessarakli M. Salinity tolerance and salt gland excretion efficiency of bermudagrass turf cultivars. *Crop Science*, 2006, 46(6):2571-2574.
- [7] Marcum K B, Murdoch C L. Salinity tolerance mechanisms of six C₄ turfgrasses. *American Society for Horticultural Science*, 1994, 119(4):779-784.
- [8] Hagemeyer J, Waisel Y. Excretion of ions (Cd²⁺, Li⁺, Na⁺ and Cl⁻) by *Tamarix aphylla*. *Physiologia Plantarum*, 1988, 73(4):541-546.
- [9] Manousaki E, Kadukova J, Papadantonakis N, Kalogerakis N. Phytoextraction and phytoexcretion of Cd by the leaves of *Tamarix smyrnensis* growing on contaminated non-saline and saline soils. *Environmental Research*, 2008, 106(3):326-332.
- [10] Dschida W J, Platt-Alloia K A, Thomson W W. Epidermal peels of *Avicennia germinans* (L.) Sream: A useful system to study the function of salt glands. *Annals of Botany*, 1992, 70(6):501-509.
- [11] Levitt J. Responses of plants to environmental stress (Vol. II). water radiation, salt and other stress. New York: Academic Press, 1980: 395-405.
- [12] Liu F J. Changes of transpiration rate in poplar leaves in situ and in vitro. *Plant Physiogy Communications*, 1990, 26(1):57-59.
- [13] Li You-Kai. Soil agriculture chemistry analysis. Beijing: China Science Press, 1984: 272-281.
- [14] Zhao K F, Li J. Effect of salinity on the contents of osmotic of monocotyledenous halophytes and their condition to osmotic adjustment. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(12):1287-1292.
- [15] Ball M C. Salinity tolerance in the Mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* I. water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15(5):447-464.
- [16] Ramadan T. Ecophysiology of salt excretion in the xero-halophyte *Reaumuria hirtella*. *New Phytologist*, 1998, 139(2):273-281.
- [17] Hill A E, Hill B S. The limonium salt glands, a biophysical and structural study. *International Review of Cytology*, 1973, 35:299-319.
- [18] Scholander P F, Hammel H T, Hemmins E and W. Garey. Salt balance in mangroves. *Plant Physiology*, 1962, 37(6):722-729.
- [19] Chen Y, Wang H, Zhang F S, Xi J B, Jia H X. Ions secretion in wild *Reaumuria soongorica* under natural saline-alkali conditions. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41(5):774-779.
- [20] Melissa A, Fitzgerald, David A. Evidence that abaxial leaf glands are the sites of salt secretion in leaves of the mangrove *Avicennia Marine* (Forsk.) Vierh. *New Phytologist*, 1992, 120(1):1-7.
- [21] Pollak G, Waisel Y. Ecophysiology of salt excretion in *Aeluropus littoralis* (Gramineae). *Physiologia Plantarum*, 1979, 47(3):177-184.
- [22] Marcum K B, Pessarakli M, Kopec D M. Relative salinity tolerance of 21 turf-type desert saltgrasses compared to bermudagrass. *HortScience*, 2005, 40(3):827-829.
- [23] Rozema J, Gude H. An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. *New Phytologist*, 1981, 89(2):201-217.
- [24] Shi G W, Song J, Gao B, Yang Q, Yang Q, Fan H, Wang B S, Zhao K F. The comparation on seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda salsa* L. from different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1):138-143.
- [25] Suárez N, Medina E. Salinity effects on leaf ion composition and salt secretion rate in *Avicennia germinans* (L.). *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2008, 20(2):131-140.
- [26] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [27] Vasquez E A, Glenn E P, Guntenspergen G R, Brown J J and Nelson S G. Salt tolerance and osmotic adjustment of *Spartina alterniflora* (Poaceae) and the invasive M haplotype of *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient. *American Journal of Botany*, 2006, 93(12):1784-1790.

参考文献:

- [1] 刘亚传,常厚春. 干旱地区水资源利用与环境. 兰州:甘肃科学出版社, 1992: 99-102.
- [2] 张立宾,宋日荣,吴霞. 桤柳的耐盐能力及其对滨海盐渍土的改良效果研究. 安徽农业科学, 2008, 36(13):5424-5426.
- [12] 刘奉觉. 杨树叶片蒸腾速率变化. 植物生理学通讯, 1990, 26(1):57-59.
- [13] 李酉开. 土壤农业化学分析. 北京:中国科学出版社, 1984:272-286.
- [14] 赵可夫,李军. 盐浓度对3种单子叶盐生植物渗透调节剂及其在渗透调节中贡献的影响. 植物学报, 1999, 41(12):1287-1292.
- [19] 陈阳, 王贺, 张福锁, 鄢金标, 贾恢先. 盐渍生境下野生琵琶柴盐分分布及泌盐特点. 土壤学报, 2004, 41(5):774-779.
- [24] 史功伟,宋杰,高奔,杨青,范海,王宝山,赵可夫. 不同生境盐地碱蓬出苗及幼苗抗盐性比较. 生态学报, 2009, 29(1):138-143.