

盐分和温度对盐节木幼苗早期生长的影响

高瑞如^{1,2}, 赵瑞华¹, 杨学军², 杨慧玲^{2,3}, 黄振英^{2,*}

(1. 山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041004; 2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;
3 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002)

摘要: 盐节木是新疆盐生荒漠中分布的优势植物种, 对盐生环境具有适应性。利用野外调查和实验室控制实验相结合的方法, 研究了温度、不同盐分类型(单盐 NaCl 或者土壤复合盐)和盐分浓度梯度对盐节木早期幼苗根长及鲜重的影响, 探讨盐分和温度对幼苗生长的影响机制。研究结果表明, 与对照相比, 低浓度盐分($EC < 6.25 \text{ dS/m}$)对盐节木幼苗根长具有明显促进作用, 高于这一浓度, 根长生长逐渐被抑制。15/25℃的变温最有利于幼苗根生长, 高于或低于此温度, 根长生长均被抑制, 但这种变化因盐类型不同而变化。15/35℃的变温有利于盐节木幼苗生物量的积累, 5/15℃不利于幼苗生物量的积累; 幼苗生物量积累在盐分浓度为 9.38 dS/m 达到最大。温度、盐分浓度及盐类型对盐节木幼苗早期生长的影响具有明显的交互效应。复合盐对盐节木幼苗生长的抑制作用明显要小于单盐, 可能是复合盐中的不同离子之间发生拮抗作用, 削弱了单盐离子造成的毒害。

关键词: 盐节木; 土壤盐分; 温度; 幼苗鲜重; 根长

文章编号:1000-0933(2009)10-5395-11 中图分类号:Q142, Q948, S718.5 文献标识码:A

Effects of salt and temperature on early growth of *Halocnemum strobilaceum* (Chenopodiaceae) seedlings

GAO Rui-Ru^{1,2}, ZHAO Rui-Hua¹, YANG Xue-Jun², YANG Hui-Ling^{2,3}, HUANG Zhen-Ying^{2,*}

1 School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5395 ~ 5405.

Abstract: *Halocnemum strobilaceum*, with the adaptability to saline habitats, is a dominant species in saline desert in Xinjiang. Effects of temperature and salt on root elongation and fresh weight of *H. strobilaceum* seedlings were studied through both field investigation and controlled experiments in laboratory. Our experiment applied three levels of temperature, two types of salt apply i.e. NaCl or soil multiple salts and six levels of salt concentration to seedling of *H. strobilaceum*. Compared with control, lower salt concentration which characterized as the electric conductance (E.C.) being lower than 6.25 dS/m significantly promoted root elongation, while root elongation was gradually inhibited by higher salt concentration (E.C. > 6.25 dS/m). The diurnal temperature of 15/25 °C was the optimal temperature for root elongation, and growth of root was inhibited when the growing temperature was higher than this range. But the inhibition of root elongation varied with salt type. The seedling fresh weight (biomass) accumulation was favored at 15/35 °C, but was not inhibited until 5/15 °C. It was optimal for seedling biomass accumulation at E.C. being 9.38 dS/m. The interactions of temperature, salt concentration and salt type significantly influenced the seedling growth at early stage. NaCl inhibition to *H. strobilaceum* seedling growth was significantly higher than that of multiple salts at the same concentration, suggesting that antagonism may occur among ions in multiple salts solution and moderate the effects of ionic toxicity of single salt.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30872074, 30970461); 国家科技基础条件平台建设项目(2005DKA21006); 山西师范大学青年人才基金资助项目(YZ06013)

收稿日期:2008-11-21; 修订日期:2009-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenying@ibcas.ac.cn

Key Words: *Halocnemum strobilaceum*; soil salt; temperature; seedling fresh weight; root length

荒漠植物在特定的生境中生存和繁衍,形成了复杂的生存机制^[1]。在植物的生活史中,种子对极端环境具有最大的忍耐力,而由其萌发出的幼苗对环境的忍耐力则最小,因而种子萌发和幼苗生长是植物生活史中的关键阶段,直接关系到幼苗的补充,而幼苗能否得到补充直接决定着植物种群的建立和更新^[1~3]。温带内陆荒漠的生境条件极其严酷,植物早期幼苗的生存可能受到温度^[4, 5]、土壤水分^[6~8]、土壤营养^[9]、土壤盐分^[10~12]和沙埋^[13, 14]及动物^[15, 16]等生物和非生物因子的影响,因而幼苗对这些胁迫因子的适应是温带荒漠植物能否成功定居的关键。

对有些植物而言,盐分和温度可能成为其幼苗生长的主要限制因素。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)和囊果碱蓬(*Suaeda physophora*)幼苗根伸长生长在一定盐度范围内随盐分浓度的增大而减小^[10],而*Aster tripolium* 和 *Sesuvium portulacastrum* 幼苗生长率随 NaCl 浓度的升高而减小^[17],较等渗的 PEP 和 NaCl 对胚根生长的抑制作用更大^[18],NaCl 浓度大于 75 mmol/L,对 *Pisum sativum* 胚根生长有明显的抑制作用,但这种作用可被硼和钙元素所缓解^[19],大于 0.16 mol/L, *Ougeinia dalbergioides* 根长生长明显受到抑制,而幼苗干重并没有明显变化^[20],当 NaCl 浓度大于 2% (0.17 mol/L) 时, *Atriplex portulacoides* 幼苗不能生存^[21]。幼苗生物量也会随盐分浓度的变化而变化。在高盐 (16.1 dS/cm) 处理下, *Leptochloa fusca* 生物量减小,但在 6.1 dS/cm 时不受影响^[22],而 *Glycine max* 幼苗鲜重随盐分浓度升高而下降,0.33 mol/L NaCl 则完全抑制^[23],但生物量随盐分浓度变化因物种而异^[24]。马红媛等^[25]发现随 NaCl 和温度浓度升高,羊草根幼苗根长和苗长均逐渐减小,温度和盐度之间存在交互作用。

盐节木(*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.)是藜科盐节木属矮小半灌木,分布较广,是盐生荒漠群落建群种之一^[26],在我国主要分布于准噶尔盆地、塔里木盆地及河西走廊等地区,在有些地区能够形成盐节木的单优群落^[27]。盐节木具有很强的耐盐能力,甚至能够在土壤表面具有 5~10 cm 厚盐壳的生境中存活^[28]。有关盐节木的研究主要集中在其种子萌发生态学^[26, 29, 30]、群落特征^[31]、类黄酮^[32]、咖啡酸酯^[33]及香豆素^[34]等化学成分提取和资源开发方面。根据对准噶尔盆地南缘盐节木自然分布种群的长期野外调查发现,该地区的盐节木种群呈退化趋势,很少能够看到通过种子萌发产生的实生苗来补充种群。猜想除了温度和盐分对盐节木种子萌发的限制^[26, 30]以外,温度和盐分对幼苗早期生长的影响可能也是重要的原因。另外,当前对盐生植物种子萌发和早期幼苗生长耐盐特性的研究方面,多是以植物对单盐 NaCl 的响应方式开展的^[17~25],而在自然生境中,对植物生长影响的土壤盐分并非单一的盐分,而是复合盐分,猜测单盐和复合盐分对植物生长的影响可能具有一定的差异性。基于以上的科学问题,本文通过野外调查和实验室控制实验相结合的方法,研究了:(1)温度和盐分及其交互作用对盐节木早期幼苗生长的影响规律;(2)对盐节木自然生境的土壤复合盐分的成分进行分析,单盐 NaCl 和复合盐分对盐节木幼苗生长影响的差异性进行比较,试图理解温度和盐分两个主要生态因子对盐节木幼苗生长的影响机制,以期丰富区域性植物的对策理论,为温带盐生荒漠植被重建和盐渍化土地利用的实践提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 种子采集

成熟的盐节木种子于 2003 年 3 月采自新疆古尔班通古特沙漠南缘五家渠市蔡家湖(新疆建设兵团 103 团,87°25' ~ 87°36'E, 44°18' ~ 44°40'N, 海拔 450 ~ 510 m) 盐节木自然分布的群落中,清理干净的种子贮于牛皮纸袋中,在实验室室温(20 ~ 27°C)下通风处保存。

1.2 土壤采集和盐分测定

实验采用两类盐:(1)化学分析纯 NaCl(单盐,ss);(2)复合盐(复合盐,ms),土壤浸提液熬制结晶而成。

土壤样品于 2002 年 10 月采集于新疆古尔班通古特沙漠南缘自然分布的盐节木种群样地。土壤采集采用正方形五点取样法^[35],每点取土壤上层 0 ~ 30 cm 土样 3 份,每份约 5 kg,自然风干,碾碎,各取 3 kg 充分混

合,再从混合土壤中取3 kg代表1个点的标准土样。再将5个点的标准土壤充分混合,于水中浸泡24h,每1h搅拌1次,8h取1次上清液,共浸提3次。加热蒸发浸提液,析出晶体,过氧化氢除去晶体颜色,得到复合盐。最后采用原子吸收法^[36]和滴定方法^[35]测定复合盐的组成成分。

生长季节盐节木生境土壤盐分变化测定从2003年3月底冰雪开始融化、种子开始萌发的时候开始,每周采土壤1次,采集方法同上。采用烘干法测土壤含水量,电导率方法测定土壤可溶性盐含量,原子吸收法测土壤中Na⁺、K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺含量,滴定法测土壤中Cl⁻、SO₄²⁻、CO₃²⁻和HCO₃⁻含量。

1.3 温度和盐分对幼苗生长的影响

根据盐节木早期幼苗生长的土壤盐分及其成分的变化(图1和图2),选定盐分浓度范围。用蒸馏水分别配制0(对照)、0.2%、0.4%、0.6%、0.8%、1.0%和1.2%等不同浓度复合盐溶液,其所对应的电导率分别为0(对照)、3.13、6.25、9.375、12.50、15.63 dS/m和18.75 dS/m,这些电导率所对应的NaCl浓度分别为0(对照)、0.32%、0.64%、0.96%、1.28%、1.60%和1.92%。根据盐节木生境在3月底至6月中旬地表温度变化范围5~35℃,日较差为2.5~26.5℃,平均日较差10℃左右,从而选择3个处理温度范围,即5/15℃、15/25℃和25/35℃,分别代表盐节木幼苗生长的3个不同的时期。

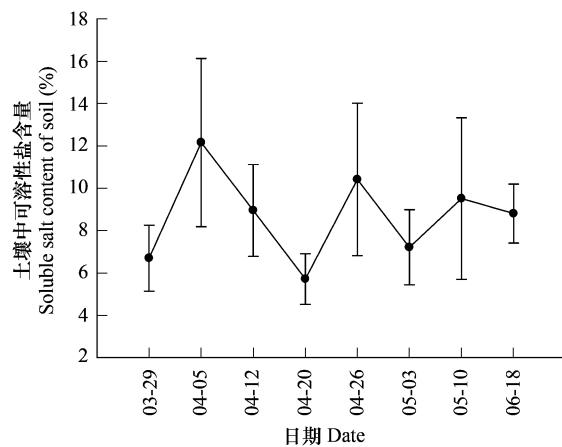


图1 土壤中可溶性盐含量随时间动态变化

Fig. 1 The dynamic changes of soil soluble salt content at different times

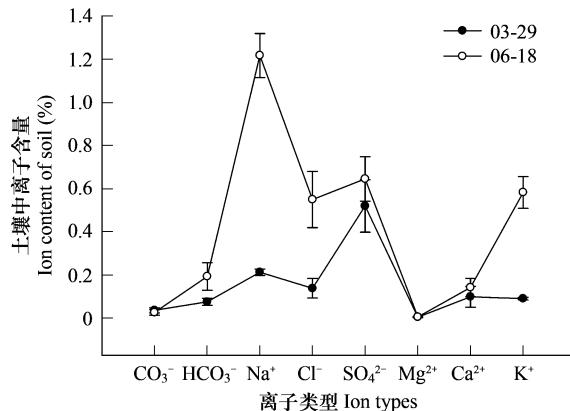


图2 不同时间内土壤中不同离子含量

Fig. 2 The content of ions in soil at different times

将培养皿(直径10cm)清洗干净,烘干,内置单层滤纸(直径10cm),利用加样枪给每个培养皿加蒸馏水5ml,然后均匀地撒200粒种子于滤纸上,共15个重复(以确保幼苗满足后续实验使用),并记下此时培养皿总重。设定光照培养箱(SPX-300B-G型光照培养箱,上海博迅实业有限公司医疗设备厂)温度及光照时间(光照强度,12500 lx,低温/高温(5/15℃、15/25℃、25/35℃)与12h暗/12h光对应)。每天定时称重并补充因蒸发而丧失的水分(FA1004N电子型电子天平,上海精密科学仪器有限公司天平仪器厂)。待种子萌发后,开始萌发种子由于数量少将其从培养皿中移走,种子萌发数最大时间段(2d)的幼苗保留,未萌发的种子移出培养皿,2d(以确保幼苗生长一致性)后,将幼苗用塑料镊子小心移入加有5 ml NaCl或复合盐溶液的培养皿(培养皿与种子萌发实验处理相同),每个处理3个重复,置入已设定好温度的培养箱中,每天仍需补充因蒸发而丧失的水分。待幼苗生长15d后,每个处理任意选取10株幼苗,放置于吸水纸上,主根长用刻度尺(0.01 cm)测定,鲜重用电子天平(0.1 mg)测定。

1.4 数据处理

根长和鲜重的平均值分别以cm±SE和g±SE表示。不同生态因子主效应和交互效应、多因素方差分析及均数计算使用SPSS13.0数据统计软件,多重比较采用最小显著差异法(LSD)。

2 结果与分析

2.1 盐节木生境水、盐动态及复合盐成分分析

盐节木生境中0~30cm土壤平均可溶性盐含量为 $(8.68 \pm 0.85)\%$,随时间变化波动很大(图1),波动的原因为测定时间内有过两次降雨,分别为4月19日和5月9日。3月底至4月中旬,土壤水分含量增加,随后土壤含水量开始下降,至6月中旬,土壤中水分含量减至32%(图3);土壤中各种离子含量随时间变化呈不同的变化趋势,变幅较大的离子有Cl⁻、Na⁺和K⁺(图2)。经测定土壤复合盐中Cl⁻:SO₄²⁻:Mg²⁺:Ca²⁺:Na⁺:K⁺:CO₃²⁻:HCO₃⁻的物质量比为0.120:0.594:0.025:0.105:2.939:0.433:0.044:0.295,由此可见,复合盐中阳离子以Na⁺含量最高,K⁺和Ca²⁺含量次之,而阴离子则以SO₄²⁻为主,其次为HCO₃⁻和Cl⁻,所以土壤可溶性盐的主要成分为Na₂SO₄、NaCl和NaHCO₃。

2.2 幼苗根长(生长)对盐分类型、盐分浓度以及温度的响应

2.2.1 幼苗根长对盐分浓度的响应

由图4a可以看出,单盐和复合盐的浓度均对盐节木幼苗根长有影响,幼苗根长与单盐浓度呈显著负相关($p < 0.05$),但与复合盐浓度负相关不显著($p > 0.05$)(表1)。5/15℃温度处理下,盐节木幼苗根长随单盐浓度增大而减小,但溶液电导率小于6.25 dS/m时,幼苗根长均高于对照($p > 0.05$);大于15.63 dS/m时,明显低于对照($p < 0.05$);浓度为9.375 dS/m时,幼苗根长较其它浓度明显减小($p < 0.05$)。而在此温度下的复合盐溶液,电导率小于12.50 dS/m时,幼苗根长均高于对照($p > 0.05$),在溶液电导率为18.75 dS/m,幼苗根长显著低于对照($p < 0.05$)(图4a);在溶液电导率浓度为15.63 dS/m,根长明显减小($p < 0.05$)。15/25℃处理下,单盐和复合盐溶液电导率小于3.125 dS/m时,幼苗根长均大($p > 0.05$)或等于对照;单盐溶液电导率为6.25 dS/m时,根长明显下降($p < 0.05$),而复合盐则在12.50 dS/m时根长明显下降($p < 0.05$),单盐处理下的幼苗根长随盐分浓度的升高下降速度较复合盐快(图4b)。对于25/35℃下的盐分处理,复合盐浓度升高均对幼苗根长影响不显著($p > 0.05$),和对照相比,单盐对幼苗根长的抑制作用强烈($p < 0.01$),但浓度小于12.50 dS/m时,单盐处理下的幼苗根长随盐分浓度升高而增大(图4c),出现这种现象的可能原因为高温补偿了盐分浓度对幼苗生长的抑制作用;当浓度大于12.50 dS/m时,幼苗根长又开始下降。可见,5/25℃温度范围,盐节木幼苗根长随单盐或复合盐的浓度升高而减小;5/25℃处理,幼苗根长随盐分浓度升高变化不明显。

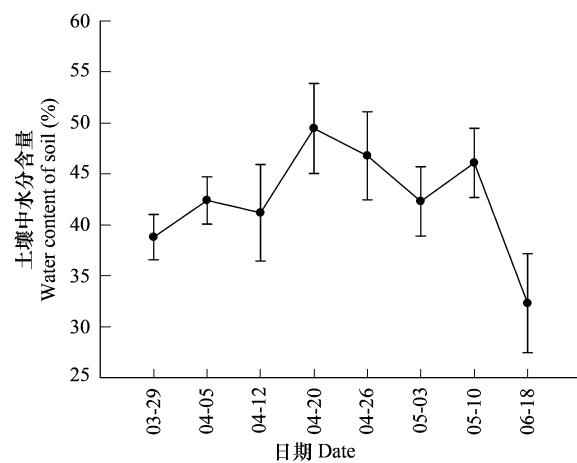


图3 土壤中含水量随时间动态变化

Fig. 3 The dynamic changes of soil water content at different times

表1 盐节木幼苗根长和鲜重与溶液电导率的相关性分析表

Table 1 The relationship between *H. strobilaceum* seedlings fresh weight or root length and the EC

温度范围 Temperature range	指标 Indices	NaCl		复合盐 Multiple salt	
		相关系数 Correlation coefficient	显著度 Sig.	相关系数 Correlation coefficient	显著度 Sig.
5/15℃	根长 Root length	-0.845 **	0.000	-0.373	0.127
	鲜重 Seedling fresh weight	-0.754 **	0.000	-0.410	0.091
15/25℃	根长 Root length	-0.733 **	0.001	-0.543 *	0.020
	鲜重 Seedling fresh weight	-0.305	0.218	-0.234	0.349
25/35℃	根长 Root length	-0.783 **	0.000	-0.080	0.753
	鲜重 Seedling fresh weight	-0.476 *	0.046	-0.035	0.891

* $p < 0.05$, * * $p < 0.01$

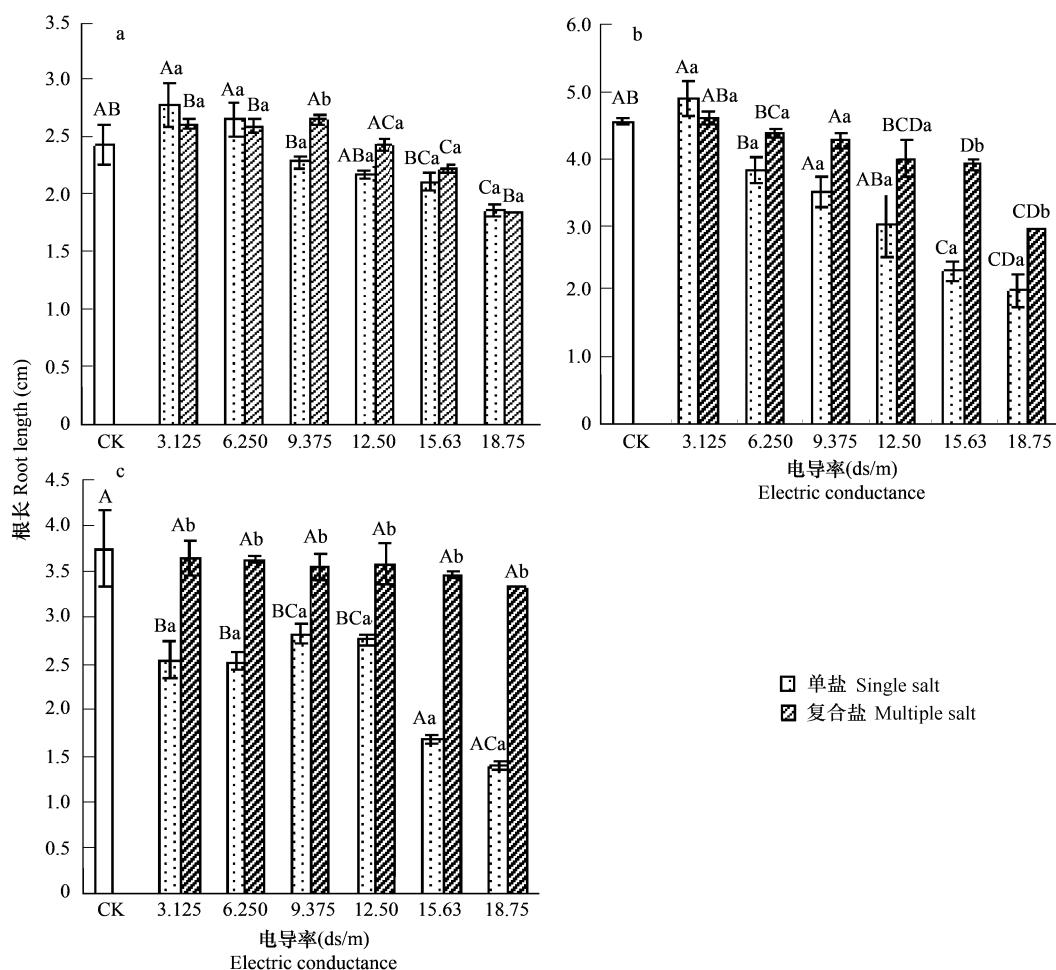


图4 分别在(a) 5/15℃, (b) 15/25℃ 和(c) 25/35℃变温处理条件下,不同浓度盐溶液对盐节木幼苗根长(cm ± s.e.)影响

Fig. 4 Effects of alternating temperatures at (a) 5/15°C, (b) 15/25°C and (c) 25/35°C, and different salt concentrations on *H. strobilaceum* seedlings root length elongation (cm ± s.e.)

图中的字母表示多重比较结果,不同的大写字母表示同一种盐不同浓度处理之间差异显著($p < 0.05$),不同的小写字母表示同一浓度下不同盐分类型处理之间根长差异显著($p < 0.05$)。The letters in the figures indicate the results of multi-comparison; For the same salt type at various concentrations, values with different capital letters indicate significantly different at $p < 0.05$; For the same concentration at different salt types, values with different small letters indicate significantly different at $p < 0.05$

2.2.2 幼苗根长(生长)对温度的响应

分别对同一温度下单盐和复合盐的6个浓度处理下的幼苗根长进行平均后可以看出,两种盐处理下的幼苗平均根长均在15/25℃最大(图5a),其与5/15℃及25/35℃处理下幼苗根长差异显著($p < 0.05$)。不同盐在不同温度下对根长产生不同影响,5/15℃时两种盐处理的幼苗根长差异不明显,而15/25℃和25/35℃时,两种盐处理的幼苗根长均出现明显差异($p < 0.05$)。结果显示,15/25℃的变温有利于盐节木幼苗根的生长,5/15℃和25/35℃不利于幼苗根的生长。

2.2.3 幼苗根长对盐分类型的响应

从图4a、4b和4c中可以看出,同一温度($>15^\circ\text{C}$),在相同电导率的条件下,复合盐和单盐处理对幼苗根长影响存在显著差异($p < 0.05$)。例如,在浓度电导率为15.63 dS/m和15/25℃温度下,单盐处理的根长显著短于复合盐处理的根长。

2.2.4 不同因子对幼苗根长(生长)的交互作用

以盐类型、盐分浓度和温度为固定因子的三因素方差分析表明,温度、盐类型和盐分浓度均对幼苗根长有

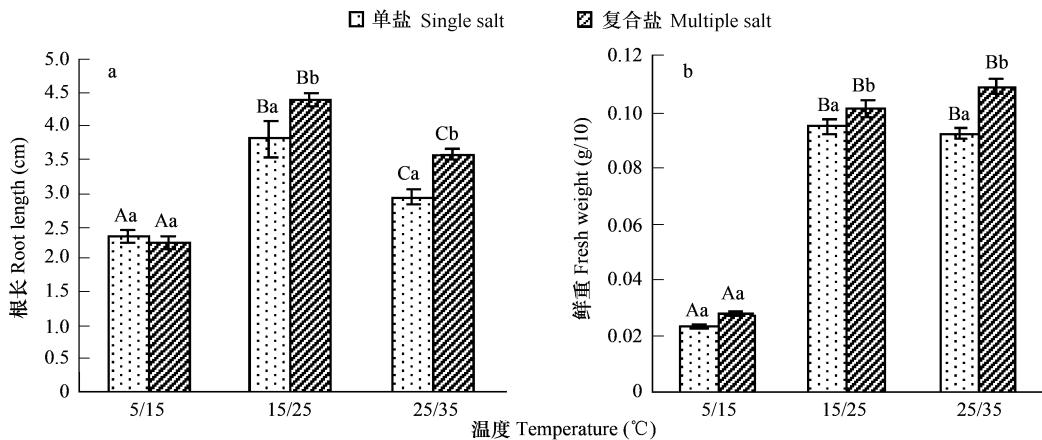


图5 不同温度对盐节木幼苗(a)根长(cm ± s.e.)和(b)鲜重(g ± s.e.)的影响

Fig. 5 Effects of different temperature on *H. strobilaceum* seedlings (a) root length (cm ± s.e.) and (b) fresh weight (g ± s.e.)

图中的字母表示多重比较结果,不同的大写字母表示同一种盐不同温度处理之间差异显著($p < 0.05$),不同的小写字母表示同一温度下不同盐分类型处理之间差异显著($p < 0.05$)。The letters in the figures indicate the results of multi-comparison; For the same salt type at various alternating temperatures, values with different capital letters indicate significantly different at $p < 0.05$; For the same alternating temperatures at different salt types, values with different small letters indicate significantly different at $p < 0.05$

极显著影响($p < 0.01$)。除盐类型和盐浓度之间相互作用不明显外($p > 0.05$),其余各因子之间相互作用显著($p < 0.01$)(表2)。

表2 温度、盐分浓度、盐分类型及其相互作用对盐节木幼苗根长生长的三因子方差分析

Table 2 Three-way ANOVAs to compare the effects of temperature, salt type, salt concentration, and their interactions on *H. strobilaceum* seedlings root length

方差来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F	P
盐类型 Salt type	1	0.032	33.784	0.000
温度 Temperature	2	0.355	375.717	0.000
盐分浓度 Soil concentration	6	0.014	15.292	0.000
盐类型 × 温度 Salt type × temperature	2	0.013	13.602	0.000
盐类型 × 盐浓度 Salt type × concentration	6	0.002	2.158	0.055
温度 × 盐浓度 Temperature × concentration	12	0.011	12.139	0.000
盐类型 × 温度 × 盐浓度 Salt type × temperature × concentration	12	0.007	6.948	0.000

2.3 幼苗鲜重(生物量)对盐分类型、盐分浓度以及温度的响应

2.3.1 幼苗鲜重对盐分浓度的响应

盐节木幼苗鲜重与盐分浓度呈负相关(表1)。当温度变化为5/15°C时,两种盐处理下的幼苗鲜重随盐分浓度增大,均出现先增大后减小的变化趋势,最大鲜重也均出现在盐溶液电导率为9.375 dS/m;单盐处理幼苗鲜重电导率大于9.375 dS/m时出现明显下降($p < 0.05$)(图6a),而复合盐变化趋势不明显($p > 0.05$)。当温度变化为15/25°C时,两种盐溶液电导率为9.375 dS/m时,幼苗鲜重最大,并且复合盐几乎各个浓度处理的幼苗鲜重均明显高于对照($p < 0.05$),并且各个浓度之间差异不显著($p > 0.05$),而单盐在电导率小于9.375 dS/m时,幼苗鲜重高于对照($p < 0.05$)(图6b)。 $p < 0.05$)。当温度变化为25/35°C时,复合盐处理的幼苗鲜重最大值出现在盐溶液电导率为9.375 dS/m,但单盐处理下的幼苗鲜重最大值则出现在电导率15.63 dS/m,复合盐处理下的幼苗鲜重均明显高于对照($p < 0.05$)(图6c)而单盐各浓度处理之间差异不明显($p > 0.05$)。分析结果显示,盐分浓度变化对盐节木幼苗生物量积累有影响,并且在9.375 dS/m时最有利于生物量积累,但这个最适值可能会随温度范围的改变而变化。

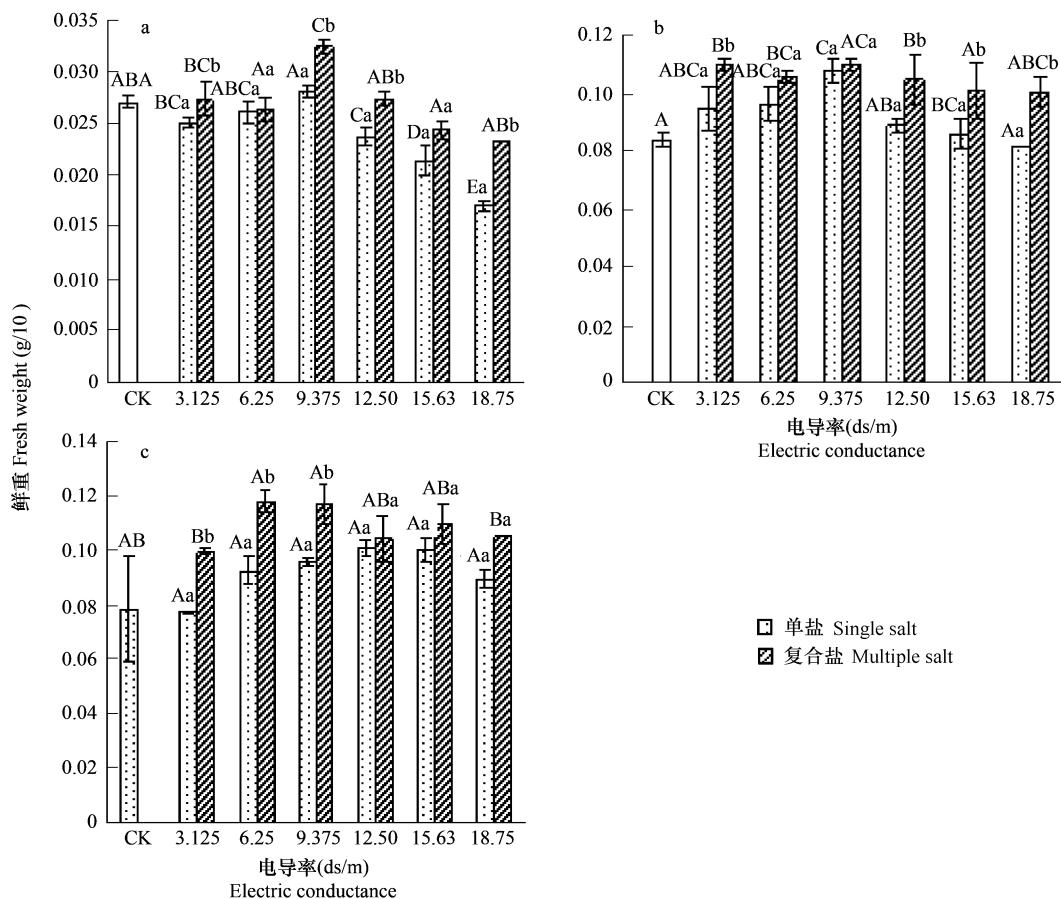


图6 分别在 (a) 5/15°C, (b) 15/25°C 和 (c) 25/35°C 变温处理条件下,不同浓度盐溶液对盐节木幼苗鲜重(g ± s.e.)的影响

Fig. 6 Effects of alternating temperatures at (a) 5/15°C, (b) 15/25°C and (c) 25/35°C, and different salt concentrations on *H. strobilaceum* seedlings fresh weight

图中的字母表示多重比较结果,不同的大写字母表示同一种盐不同浓度处理之间差异显著($p < 0.05$),不同的小写字母表示同一浓度下不同盐分类型处理之间差异显著($p < 0.05$)。The letters in the figures indicate the results of multi-comparison. For the same salt type at various concentrations, values with different capital letters indicate significantly different at $p < 0.05$. For the same concentration at different salt types, values with different small letters indicate significantly different at $p < 0.05$

2.3.2 幼苗鲜重(生物量)对温度的响应

分别对同一温度下单盐和复合盐的6个浓度处理下的幼苗鲜重进行平均后可以看出,5/15°C处理幼苗鲜重与15/25°C及25/35°C处理的差异显著($p < 0.01$),但15/25°C和25/35°C处理幼苗鲜重没有显著差异($p > 0.05$)。不同盐处理下,幼苗鲜重存在差异,5/15°C时两种盐处理的幼苗鲜重差异不明显($p > 0.05$),而15/25°C和25/35°C时,两种盐处理的幼苗平均鲜重均出现明显差异($p < 0.05$)(图5b)。结果显示,15/25°C的变温有利于盐节木幼苗生物量的积累,5/15°C和25/35°C不利于幼苗生物量的积累。

2.3.3 幼苗鲜重(生物量)对盐分类型的响应

5/15°C,两种盐对盐节木幼苗鲜重影响没有明显差异($p > 0.05$),但在15/25°C和25/35°C出现显著差异($p < 0.05$)。结果表明,在温度高于15°C以上时,复合盐处理下的盐节木幼苗生物量明显高于单盐。

2.3.4 不同因子对幼苗鲜重影响的交互作用

综合因子对幼苗鲜重的影响分析显示,温度、盐类型和盐分浓度均对幼苗鲜重有极显著影响($p < 0.01$),盐类型和温度及其与盐浓度互作效应不明显($p > 0.05$),温度和盐浓度及其与盐类型互作效应明显($p < 0.05$)(表3)。

3 讨论

幼苗阶段是植物生活史中最为关键的阶段之一^[37], 幼苗是否能够适应环境而成功存活直接影响植物种群的大小、维持和基因变化^[38], 最终影响到植物群落的物种组成^[39]。由于早期幼苗对环境因子极为敏感, 所以其数量随环境变化波动很大^[40]。在温带内陆盐生荒漠区, 幼苗可能遭受极端土壤盐度、水分胁迫、高浓度(毒害)离子、低营养及剧烈的土壤温度变化, 因而死亡率极高^[41], 能够在此生境下生存的荒漠植物, 具有成功的适应对策^[1]。根据野外观察, 在新疆的古尔班通古特沙漠盐生环境中生长的盐节木, 由种子萌发而来的幼苗是其种群更新的唯一方式。由早春萌发而来的幼苗的生长要适应生长季节的环境胁迫才能够成功定居^[26]。在夏季, 尽管降水较多, 但是由于降水量和降水频率的不可预测性, 以及高温和强烈的蒸发引起的土壤盐分浓度的增大, 幼苗所受到的环境胁迫增大因而其生存机率变小。盐分胁迫直接作用于植物的根系, 因而根系对盐分环境的响应是最敏感最直接的^[42]。幼苗需要借助于根的伸长来逃脱干旱^[41]和土壤表面盐分胁迫, 一旦根系受到伤害植物就很难生存; 同时, 根的生长需生物量提供能量^[41], 生物量的大小可能决定能量分配, 进而影响到植物对逆境的忍耐力^[43], 因而本研究选择了幼苗根长和生物量这两个在盐节木早期生长中的重要指标对盐生生境胁迫的响应机制进行研究。

表3 温度、盐分浓度、盐分类型及其相互作用对盐节木幼苗鲜重的三因子方差分析

Table 3 Three-way ANOVAs to compare the effects of temperature, salt type, salt concentration, and their interactions on *H. strobilaceum* seedlings fresh weight

方差来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F	P
盐类型 Salt type	1	0.002	18.891	0.000
温度 Temperature	2	0.070	689.743	0.000
盐分浓度 Concentration	6	0.000	4.890	0.000
盐类型 × 温度 Salt type × temperature	2	0.000	3.085	0.051
盐类型 × 盐浓度 Salt type × concentration	6	0.000	2.154	0.056
温度 × 盐浓度 Temperature × concentration	12	0.000	2.363	0.011
盐类型 × 温度 × 盐浓度 Salt type × temperature × concentration	12	0.000	1.883	0.048

盐节木根的伸长生长具有一定的适盐性, 在一定的盐分浓度内, 根的生长不受抑制, 因而对于盐生生境具有较强的适应能力。相似的适应性也在其它盐生植物中被发现。例如, Yi 等^[10]报道盐生植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)和囊果碱蓬(*Suaeda physophora*)幼苗根伸长生长在一定盐度范围内不受影响, 超过了这个范围则随盐分浓度的增大而减小。这与对盐节木幼根生长对盐分浓度的响应研究结果一致。而另一些盐生植物则不是如此, 如里海盐爪爪(*Kalidium caspicum*)不存在根长不受盐分影响的浓度范围, 低浓度 NaCl 就抑制幼苗根的生长, 当浓度超过 0.2 mol/L 则完全受到抑制^[44]。由此说明盐生植物幼苗根的伸长生长对盐分浓度具有不同的响应^[45, 46], 盐分抑制根生长的原因可能由于盐浓度变化(尤其是低浓度抑制)引起渗透势变化造成的。盐节木幼根的伸长生长也受环境温度影响。据报道, 在一定的范围内, 一些植物根系的伸长生长随着温度的升高而增加^[47], 与盐节木根长生长对不同温度的响应一致。这是因为当根系周围受到温度胁迫时, 根系有可能合成 ABA, 从而调节根系细胞壁的结构特性和生理功能并可影响植物的吸水特性^[48], 从而影响根的生长。在干旱盐漠区, 温度不仅会直接影响植物幼苗根的生长和发育, 还会通过高温蒸发引起土壤水分减少和盐分浓度增大来影响幼苗根的生长, 所以盐分和温度对盐节木根的影响存在明显的交互效应。研究结果表明盐节木早期幼苗必须在高温来临之前, 土壤表面水分还没有大量蒸散以及土壤盐分浓度还不至于对根造成伤害前及时完成伸长生长, 从而能够吸收到更深土壤水分时, 才能更好地适应逐渐干旱的生境。

和非盐溶液中的对照处理相比, 盐节木幼苗鲜重在盐溶液电导率为 9.38 dS/m(相当于 170 mmol/L)时达到最大, 说明盐节木幼苗生长具有较强的适盐性。这与其它的一些盐生植物幼苗生长的耐盐性具有相似性,

例如,低于200 mmol/L的氯化钠可促进碱蓬(*Suaeda salsa*)幼苗鲜重增加,大于这一浓度,幼苗鲜重开始减少^[49]。*Acacia nilotica* 和 *A. tortilis* 幼苗生长中也出现类似的适盐变化^[50]。相反,一些非盐生植物则没有上述的适盐性,例如落羽杉(*Taxodium distichum*)^[51]和青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)^[52]等的幼苗生物量均随盐分溶液浓度的升高而降低,没有最适浓度值出现。盐节木幼苗早期生长的适盐性说明其对盐生环境具有较强的适应性。另外,温度对盐节木幼苗生物量积累影响显著,可能是由于低温限制了水分吸收^[53]和高温限制了氧气吸收造成的^[54]。

对比实验表明,在相同电导率下,单盐NaCl对盐节木幼苗生长的抑制作用明显大于复合盐,可能是复合盐中的不同离子之间发生拮抗作用,削弱了某些离子的毒害效应。Tobe等^[55]发现钙离子可以减轻钠、镁等离子对黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)和雾冰藜(*Bassia dasypylla*)种子萌发毒害效应的实验结论支持了我们的推测。关于复盐不同离子对盐节木幼苗生长的作用机制,还有待于在今后的工作中做深入研究。用不同浓度的NaCl来研究植物对盐环境适应虽然可以反映出植物对盐分的适应规律,但并不能准确客观地反映植物对盐生环境适应力的大小。因而,有关盐分对植物的影响实验设计不仅要考虑主要的单盐,还应该综合考虑植物所处的具体复合土壤盐分生境,这样的研究结果可能更具有实践价值。

References:

- [1] Guterman Y. Seed Germination in Desert Plants-Adaptations of Desert Organisms. Berlin: Springer-Verlag, 1993.
- [2] Ungar I A. Seed germination and seed-bank ecology of halophytes. In: Kigel J, Galili G. eds. Seed Development and Germination. New York Comment: Marcel Dekker, 1995, 853.
- [3] Kitajima K, Fenner M. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M ed. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI Publishing, Wallingford, UK, 2000. 331—359.
- [4] Qu X X, Baskin J M, Wang L, et al. Effects of cold stratification, temperature, light and salinity on seed germination and radicle growth of the desert halophyte shrub, *Kalidium caspicum* (Chenopodiaceae). Plant Growth Regulation, 2008, 54(3): 241—248.
- [5] Loik M E, Huxman T E, Hamerlynck E P, et al. Low temperature tolerance and cold acclimation for seedlings of three Mojave Desert *Yucca* species exposed to elevated CO₂. Journal of Arid Environments, 2000, 46(1): 43—56.
- [6] Tobe K, Li X M, Omasa K. Effects of irrigation on seedling emergence and seedling survival of a desert shrub *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae). Australian Journal of Botany, 2005, 53: 529—534.
- [7] Capon S. J. Effects of flooding on seedling emergence from the soil seed bank of a large desert floodplain. Wetlands, 2007, 27(4): 904—914.
- [8] Wei J, Zhang X M, Shan L S, et al. Seedling growth dynamic of *Haloxylon ammodendron* and its adaptation strategy to habitat condition in hinterland of desert. Science in China Series D-Earth Sciences, 2007, 50(Suppl. 1): 107—114.
- [9] Breen A N, Richards J H. Seedling growth and nutrient content of two desert shrubs growing in amended soil. Arid Research and Management, 2008, 22(1): 46—61.
- [10] Yi L P, Ma J, Li Y. Impact of salt stress on the features and activities of root system for three desert halophyte species in their seedling stage. Science in China Series D-Earth Sciences, 2007, 50(Suppl. 1): 97—106.
- [11] Liu P, Tian CY, Feng G, et al. Germination and seedling survival after desiccation of three *Salsola L.* from the solonchak salinities. Arid Land Geography, 2008, 31(2): 271—277.
- [12] Dodd G L, Donovan L A. Water potential and ionic effects on germination and seedling growth of two cold desert shrubs. American Journal of Botany, 1999, 86 (8): 1146—1153.
- [13] Zheng Q M, Zheng Y R, Jiang L H. Effects of one-time water supply and sand burial on seed germination and seedling emergence of four popular psammophyte in Mu Us sandy land. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(8): 2474—2484.
- [14] Li Q Y, Zhao W Z. Seedling emergence and growth responses of five desert species to sand burial depth. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(6): 1802—1808.
- [15] Longland W S. Desert rodents reduce seedling recruitment of *Salsola paulsenii*. Western North American Naturalist, 2007, 67 (3): 378—383.
- [16] Gallacher D J, Hill J P. Effects of camel grazing on density and species diversity of seedling emergence in the Dubai (UAE) inland desert. Journal of Arid Environments, 2008, 72 (5): 853—860.
- [17] Ramani B, Reec T, Debez A, Stelzer A, Huchzermeyer B, Schmidt A, Papenbrock J. *Aster tripolium L.* and *Sesuvium portulacastrum L.*: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44:395—408.

- [18] Katembe W, Ungar I A, Mitchill J P. Effect of Salinity on Germination and Seedling Growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). *Annals of Botany*, 1998, 82: 167—175.
- [19] Bonilla I, El-Hamdaoui A, Bolaños L. Boron and calcium increase *Pisum sativum* seed germination and seedling development under salt stress. *Plant and Soil*, 2004, 267: 97—107.
- [20] Uniyal R C, Nautiyal A R. Seed germination and seedling extension growth in *Ougeinia dalbergioides* Benth. under water and salinity stress. *New Forests*, 1998, 16: 265—272.
- [21] Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Wharmby C, Luque C J, et al. Bracteoles affect germination and seedling establishment in a Mediterranean population of *Atriplex portulacoides*. *Aquatic Botany*, 2007, 86: 93—96.
- [22] Mahmood K, Malik K A, Lodhi M A K, Sheikh K H. Competitive interference by some invader species against Kallar grass (*Leptochloa fusca*) under different salinity and watering regimes. *Pakistani Journal of Botany*, 1993, 25: 145—155.
- [23] Hosseini M K, Powell A A, Bingham I J. Comparison of the seed germination and early seedling growth of soybean in saline conditions. *Seed Science Research*, 2002, 12: 165—172.
- [24] Kenkel N C, McIlraith C A, Jones G. Competition and the response of three plant species to a salinity gradient. *Canadian Journal of Botany*, 1991, 69: 2497—2502.
- [25] Ma H Y, Liang Z W, Kong X J, et al. Effects of salinity, temperature and their interaction on the germination percentage and seedling growth of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. (Poaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 4710—4717.
- [26] Qu X X, Huang Z Y, Baskin J M, et al. Effect of temperature, light and salinity on seed germination and radicle growth of the geographically widespread halophyte shrub *Halocnemum strobilaceum*. *Annals of Botany*, 2008, 101: 293—299.
- [27] Liu Y X. A study on origin and formation of the Chinese desert floras. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1995, 33(2): 133—143.
- [28] Wu Z Y. Chinese Vegetation, Beijing: Science Press, 1980.
- [29] Song J, Feng G, Zhang F S. Salinity and temperature effects on germination for three salt-resistant euhalophytes, *Halostachys caspica*, *Kalidium foliatum* and *Halocnemum Strobilaceu*. *Plant and Soil*, 2006, 279: 201—207.
- [30] Gao R R, Zhao R H, Zhang S F, et al. Effects of Salt and Temperature on *Halocnemum strobilaceum* Seed Germination. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2007, 27 (11): 2281—2285.
- [31] Kong L S, Ma M H. The bioecological characteristics of *Halocnemum strobilaceum* and its community on the border of oasis in Hutubi, Xinjiang. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(4): 351—358.
- [32] Miftakhova A F, Burasheva G S, Abilov Z A. Flavonoids OF *Halocnemum strobilaceum*. *Chemistry of Natural Compounds*, 1999, 35(1): 100—103.
- [33] Gibbons S, Mathew K T, Gray A I. A caffeic acid ester from *Halocnemum strobilaceum*. *Phytochemistry*, 1999, 51: 465—467.
- [34] Miftakhova A F, Burasheva G S, Abilov Z A, et al. Coumarins from the aerial part of *Halocnemum strobilaceum*. *Fitoterapia*, 2001, 72: 319—321.
- [35] Li P Q. Xinjiang Soil Analysis. Urumqi: Xinjiang People's Press, 1983.
- [36] Beining Forestry University. The experimental guide book about analysis of physical and chemistry property of soil. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002.
- [37] Hanley M E, Fenner M, Whibley H, Darvill B. Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytologist*, 2004, 163: 61—66.
- [38] de Villalobos AE, DV Peláez. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments*, 2001, 49:321—328.
- [39] Hanley ME. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1: 191—205.
- [40] Fenner M. Seeds: the ecology of regeneration in plant community(2nd edition). UK: CABI Publishing, 2000. 311—331.
- [41] Benard R B, Toft C A. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Science*, 2007, 168 (7): 1027—1033.
- [42] Cramer G. R, Epstein E, Luchli A. Kinetics of root elongation of maize in response to short-term exposure to NaCl and elevated calcium concentration. *Journal of Experimental Botany*, 1988, 39:1513—1522.
- [43] Fenner M, Thompson K. The ecology of seeds. UK: Cambridge University Press, 2005. 1—29.
- [44] Tobe K, Li X, Omasa K. Seed germination and radicle growth of a halophyte, *Kalidium caspicum*. *Annals of Botany*, 2000, 85: 391—396.
- [45] Malcolm C V, Lindley V A, O'Leary J W. Halophyte and glycophyte salt tolerance at germination and the establishment of halophyte shrubs in saline environments. *Plant and Soil*, 2003, 253: 171—185.

- [46] Passos V M, Santana N O, Gama F C, et al. Growth and ion uptake in *Annona muricata* and *A. squamosa* subjected to salt stress. *Biologia Plantarum*, 2005, 49: 285–288.
- [47] Tryon P R, Chapin F S. Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, 13: 827–833.
- [48] Liang J S, Zhang J H, Cao X Z. Effect of changes of temperature around roots in relation to water uptake by roots and leaf transpiration. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40 (12): 1152–1158.
- [49] Li Y Y, Guo J R, Yang M F, et al. Effects of KCl and NaCl Treatment on Growth and Water Metabolism of Halophyte *Suaeda salsa* Seedlings. *Acta Photophysiological Sinica*, 2003, 29 (6): 576–580.
- [50] Mehari A, Ericssonb T, Weiha M. Effects of NaCl on seedling growth, biomass production and water status of *Acacia nilotica* and *A. tortilis*. *Journal of Arid Environments*, 2005, 62: 343–349.
- [51] Wang G B, Cao F L. Effect of Salt Stress on Growth and Uptake of Nutrient of *Taxodium distichum* under Varying Soil Water Content. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40(6): 56–62.
- [52] Yao R L, Fang S Z. Effect of NaCl stress on ion distribution in root and growth of *cyclocarya paliurus* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44 (6): 66–72.
- [53] Orlander G., Gemmel P, Hunt J. Site preparation: a Swedish overview. FRDA Report No. 105. Forestry Canada, Pacific Forestry Centre, Victoria, BC, 1990.
- [54] Garzoli K. Greenhouse. Canberra, Australia: Australian Government Publishing Service, 1988.
- [55] Tobe K, Zhang L P, Omasa K. Alleviatory effects of calcium on the toxicity of sodium, potassium and magnesium chlorides to seed germination in three non-halophytes. *Seed Science Research*, 2003, 13: 47–54.

参考文献:

- [11] 刘鹏,田长彦,冯固,等. 三种猪毛菜种子耐盐性与幼苗干燥存活能力. 干旱区地理,2008,31(2):271~277.
- [13] 郑明清,郑元润,姜联合. 毛乌素沙地4种沙生植物种子萌发及出苗对沙埋及单次供水的响应. 生态学报,2006,26(8):2474~484.
- [14] 李秋艳,赵文智. 五种荒漠植物幼苗出土及生长对沙埋深度的响应. 生态学报,2006,26(6):1802~1808.
- [25] 马红媛,梁正伟,孔祥军,等. 盐分、温度及其互作对羊草种子发芽率和幼苗生长的影响. 生态学报,2008,28(10):4710~4717.
- [27] 刘媖心. 试论我国沙漠地区植物区系的发生和形成. 植物分类学报,1995,33(2):133~143.
- [28] 吴征镒. 中国植被. 北京:科学出版社,1980.
- [30] 高瑞如,赵瑞华,张双风,等. 盐分和温度对盐节木种子萌发的影响. 西北植物学报,2007,27(11):2281~2285.
- [31] 孔令韶,马茂华. 新疆呼图壁绿洲外缘的盐节木及其群落的生物生态学特征. 生态学报,1995,15(4):351~358.
- [35] 李培清,新疆土壤分析. 乌鲁木齐:新疆人民出版社,1983.
- [36] 北京林业大学编. 土壤理化分析实验指导书. 北京:中国林业大学出版社,2002.
- [48] 梁建生,张建华,曹显祖. 根系环境温度变化对根系吸水和叶片蒸腾的影响. 植物学报,1998,40(12):1152~1158.
- [49] 李圆圆,郭建荣,杨明峰,等. KCl 和 NaCl 处理对盐生植物碱蓬幼苗生长和水分代谢的影响. 植物生理与分子生物学学报,2003,29(6):576~580.
- [51] 汪贵斌,曹福亮. 盐分和水分胁迫对落羽杉幼苗的生长量及营养元素含量的影响. 林业科学,2004,40(6):56~62.
- [52] 姚瑞玲,方升佐. 盐胁迫对青钱柳根部离子分布及幼苗生长的影响. 林业科学,2008,44(6):66~72.