

盐胁迫下囊果碱蓬出苗状况及苗期抗盐性

高 奔, 宋 杰*, 刘金萍, 史功伟, 范 海*, 赵可夫, 王宝山

(山东师范大学生命科学学院, 植物逆境重点实验室, 济南 250014)

摘要:研究了盐胁迫对囊果碱蓬出苗、幼苗生长、离子积累以及光合放氧速率的影响。囊果碱蓬生长的最适盐浓度在 200 mmol/L NaCl 左右。高浓度 NaCl (400 mmol/L 和 600 mmol/L) 没有显著降低其出苗率, 200 mmol/L NaCl 对出苗率具有促进作用。400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 显著降低了光合放氧速率。囊果碱蓬在高浓度 NaCl 处理下能够维持叶片较高的 K^+/Na^+ 及含水量可能是其适应高盐生境的重要机制。

关键词:囊果碱蓬; NaCl; 出苗; 生长; 离子积累; 光合放氧; K^+/Na^+

文章编号: 1000-0933 (2009) 11-6131-05 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda physophora* Pall. under salt stress

GAO Ben, SONG Jie*, LIU Jin-Ping, SHI Gong-Wei, FAN Hai*, ZHAO Ke-Fu, WANG Bao-Shan

Key Laboratory of Plant Stress, College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 6131 ~ 6135.

Abstract: We investigated the effect of salinity on seedling emergence, seedling growth, ion accumulation and the rate of photosynthetic oxygen evolution of *Suaeda physophora* Pall. The optimum salt concentration for growth of *S. physophora* was about 200 mmol/L NaCl. High concentrations of NaCl (400 and 600 mmol/L) did not decrease seedling emergence, while 200 mmol/L NaCl increased it. The rate of leaf photosynthetic oxygen evolution was decreased at 400 and 600 mmol/L NaCl. Maintaining a relatively high K^+/Na^+ ratio and water content in leaves under high concentrations of NaCl may be an important mechanism for the adaptation of *S. physophora* to high salinity.

Key Words: *Suaeda physophora*; NaCl; seedling emergence; growth; ion accumulation; photosynthetic oxygen evolution; K^+/Na^+ ratio

囊果碱蓬 (*Suaeda physophora* Pall.) 系藜科碱蓬属半灌木, 具有肉质条形或半圆柱状的叶和适盐、耐旱的发达根系, 植物体内可积累大量的盐分而不受害, 显示出典型的干旱区强盐超旱生植物特性^[1], 广泛生长于中亚荒漠地区, 是新疆准噶尔盆地的常见种, 对干旱区的绿化、防风固沙起到重要的作用, 而且是贵重中药材盐生肉苁蓉 (*Cistanche salsa*) 的宿主^[2], 目前在新疆广泛种植。

盐碱环境下种子萌发及幼苗阶段对于物种的建成有重要意义, 往往会决定物种的自然分布及状态^[3,4]。囊果碱蓬种子萌发的最适温度为 30°C, 在最适温度下 600 mmol/L NaCl 处理的种子仍具有 38% 的萌发率^[5], 将高盐溶液中未萌发的种子转入清水后仍具有很高的恢复萌发的能力, 表明囊果碱蓬种子在萌发期间拥有较高的抗盐性^[6]。然而, 种子能萌发并不意味着此后就能成功长成幼苗。因此, 对盐渍条件下植物出苗率的研究对理解植物种子萌发及幼苗阶段适应盐渍环境的机理具有重要意义。

基金项目: 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金资助项目 (2006BS06002); 国家高技术研究发展“863”计划资助项目 (2007AA091701)

收稿日期: 2009-03-04; 修订日期: 2009-04-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: songjieever@163.com; zkf@sdu.edu.cn

自然生境下,囊果碱蓬叶片中的 Na^+ 对渗透势的贡献超过 60%,说明囊果碱蓬能通过积累大量的无机离子来进行渗透调节以适应高盐环境^[7]。弋良朋等^[8]研究发现,480 mmol/L NaCl 处理对囊果碱蓬根系生长及活力没有影响。300 mmol/L NaCl 处理,囊果碱蓬地上部分干重并不降低^[9]。韩张雄等^[10]发现,200 mmol/L NaCl 对囊果碱蓬幼苗叶绿素荧光参数(F_v/F_0 、 F_v/F_m 、光合量子产量 *Yield* 和表观光合电子传递速率 *ETR*)没有显著影响。上述结果表明囊果碱蓬幼苗具有较高的抗盐性。然而,盐渍条件下囊果碱蓬的出苗、光合特性及其抗盐阈值等还不清楚。为此,本文对盐胁迫下囊果碱蓬的出苗、生长、离子积累以及光合放氧等进行了研究,试图为理解囊果碱蓬适应盐渍环境的生态生理机制以及开发利用这一盐生植物资源提供参考。

1 材料与方法

1.1 出苗率的测定

选取籽粒饱满的囊果碱蓬种子,播种于盛有洗净细沙的塑料盆中,每盆 25 粒,播种深度为 0.3 cm 左右。每天用 60 ml 的 1、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 溶液进行浇灌(均用 1/5 的 Hoagland 营养液配制,用 KOH 和 H_2SO_4 调节 pH 至 6.6 ± 0.1)。处理时间为 16 d,每天统计出苗率(上胚轴及子叶突出沙子表面即视为出土幼苗)。每个处理 4 个重复。

1.2 植物的培养与处理

选取籽粒饱满的囊果碱蓬种子,播种于盛有洗净细沙的塑料盆中,用 Hoagland 营养液浇灌,待长出 2~3 片真叶时进行间苗,每盆留 6 株。1 个月后进行盐处理,每天以 100 ml 的 NaCl 溶液进行浇灌。NaCl 溶液设 5 个浓度:1、100、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L (均用完全 Hoagland 营养液配制,用 KOH 和 H_2SO_4 调节 pH 至 6.6 ± 0.1),其中 1 mmol/L 作为对照处理。NaCl 溶液每天以 50 mmol/L 递增,达到各最终浓度 20 d 后测定各项生理指标。

1.3 测定方法

1.3.1 植株地上部分鲜重、有机干重和叶片含水量的测定

将植物材料用去离子水快速冲洗干净,吸干表面水分,称鲜重(FW)。然后放入 105°C 的烘箱中杀青 10 min,再以 80°C 烘至恒重,称干重(DW),含水量(WC) = (FW - DW)/DW。

将洗净的坩埚编号,烘至恒重后称重(DW_1)。将已知干重(DW)的植株地上部分放入对应坩埚,置于马伏炉中 550°C 充分灰化,待坩埚稍冷却后,称取带有灰分的坩埚的重量(DW_2),有机干重(ODW) = DW + DW_1 - DW_2 。每个处理 3 个重复。

1.3.2 叶片 Na^+ 、 K^+ 含量的测定

称取一定量相同叶位的新鲜叶片均匀剪碎,分别放入试管中,加入 10 ml 去离子水,封口后置于沸水浴中 30 min 后取出,过滤并定容至 10 ml。用 410 型火焰光度计(英国 Sherwood 公司)测定 Na^+ 和 K^+ 含量。每个处理 3 个重复。

1.3.3 光合放氧速率的测定

采用英国 Hansatech 公司生产的 Oxy-Lab 系统(Chlorolab 2 型液相氧电极)测定^[11,12]。光照由冷光源提供,反应杯内光照强度为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,反应杯温度用恒温水浴控制,温度为 $(22 \pm 0.2)^\circ\text{C}$ 。每个处理 3 个重复。

1.4 数据分析

实验数据均为 3 个重复的平均值。除出苗率外,数据采用统计软件 SPSS 13.0 进行分析。

2 结果

2.1 盐分对囊果碱蓬种子出苗率的影响

处理前 10d,400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 对出苗表现出一定的抑制作用。然而,高浓度 NaCl 并没有显著降低囊果碱蓬的最终出苗率。200 mmol/L NaCl 对出苗具有促进作用,1、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理的种子的最终出苗率分别为 58%、74%、58% 和 49% (图 1)。

2.2 盐分对囊果碱蓬生长的影响

与 1 mmol/L NaCl 处理的相比, 100 ~ 600 mmol/L NaCl 处理对囊果碱蓬地上部分的鲜重没有影响(图 2)。100 mmol/L 和 200 mmol/L NaCl 处理对囊果碱蓬地上部分的有机干重没有影响, 而 400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理降低了囊果碱蓬的有机干重(图 2)。100 ~ 400 mmol/L NaCl 处理增加了叶片含水量, 600 mmol/L NaCl 处理对叶片含水量没有影响(图 2)。

2.3 盐分对囊果碱蓬叶片离子含量的影响

不同处理下囊果碱蓬叶片内 Na^+ 含量随 NaCl 浓度的升高而增加。100、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理的叶片中 Na^+ 含量分别为 1 mmol/L NaCl 处理的 1.5、1.8、1.9 倍和 2.0 倍(图 3)。

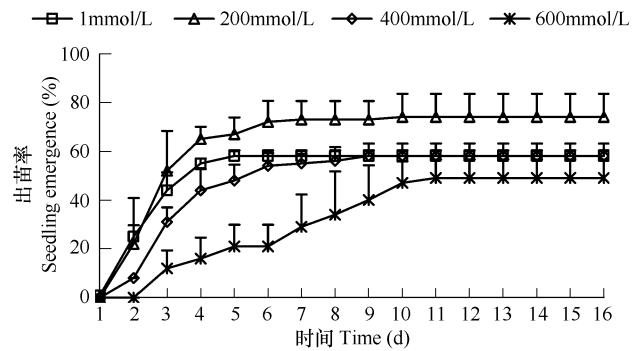


图 1 NaCl 处理对囊果碱蓬种子出苗率的影响(平均值 + SD)

Fig. 1 Effect of NaCl on seedling emergence of *S. physophora* (Means + SD)

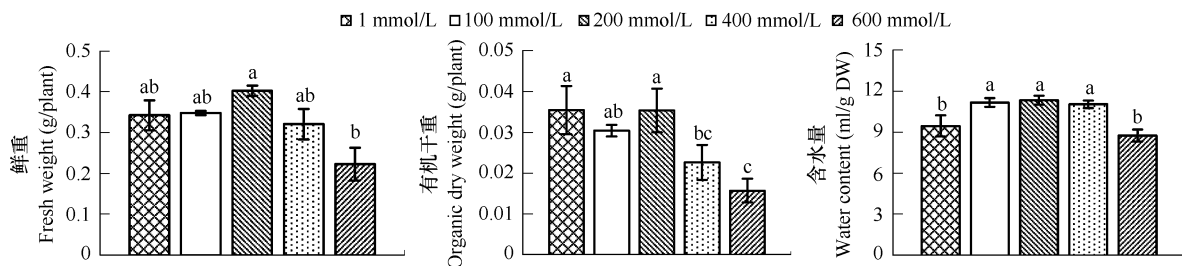


图 2 NaCl 处理对囊果碱蓬地上部分鲜重、有机干重和叶片含水量的影响

Fig. 2 Effect of NaCl on fresh weight, organic dry weight of shoots, and water content in leaves of *S. physophora*

平均值 \pm SD; 同一列中平均值上的字母不同表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著, 以下同 Means \pm SD; means on the same column having different letters are significantly different at $P < 0.05$ and the same below

囊果碱蓬叶片内的 K^+ 含量随 NaCl 浓度的升高而降低。200 ~ 600 mmol/L NaCl 处理的, 叶片中 K^+ 含量差异不显著。1 mmol/L NaCl 处理的叶片中 K^+ 含量分别为 100、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理的 1.5、2.0、2.1 倍和 2.3 倍(图 3B)。

囊果碱蓬叶片内的 K^+/Na^+ 随盐浓度的升高而降低。200 ~ 600 mmol/L NaCl 处理的叶片中 K^+/Na^+ 差异不显著(图 3)。

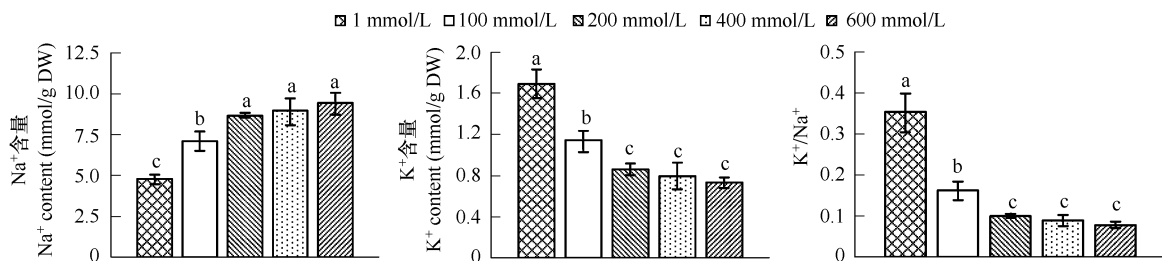


图 3 NaCl 处理对囊果碱蓬叶片 Na^+ 、 K^+ 含量及 K^+/Na^+ 的影响

Fig. 3 Effect of NaCl on the content of Na^+ , K^+ and K^+/Na^+ ratio in leaves of *S. physophora*

2.4 盐分对囊果碱蓬叶片光合放氧速率的影响

从图 4 可以看出, 100 mmol/L 和 200 mmol/L NaCl 处理对囊果碱蓬叶片的光合放氧速率没有不利影响, 而 400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理显著降低了叶片的光合放氧速率。1 mmol/L NaCl 处理的叶片光合

放氧速率分别为 100、200、400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理的 1.2、1.2、1.7 倍和 3.1 倍。

3 讨论

NaCl 对种子萌发的抑制作用既有离子毒害又有渗透胁迫效应^[6]。王雷等^[5]研究表明,囊果碱蓬种子的萌发率随盐浓度的升高而降低。然而,萌发了的种子并不意味着就能长成幼苗。Song 等^[13]研究发现,尽管 600 mmol/L NaCl 处理时潮间带生境和内陆盐碱地生境盐地碱蓬种子的萌发率都超过 96%,但此盐浓度下内陆盐碱地生境盐地碱蓬的出苗率却只有潮间带生境的 50% 左右,相似结果史功伟等^[14]也有报道。实验发现囊果碱蓬种子的出苗率在 200 mmol/L NaCl 处理时最高(图 1),并不像萌发率在 1 mmol/L NaCl 时最高,其原因可能是在低浓度 NaCl(1 mmol/L)处理下,种子吸水快,故萌发率高,但作为真盐生植物,适当的盐分有利于幼苗的生长,比如盐地碱蓬生长的最适盐浓度就在 200 mmol/L NaCl 左右^[15]。本实验中囊果碱蓬幼苗生长对盐分的响应(图 2)与盐地碱蓬幼苗对盐分的响应结果相似^[15]。总之,囊果碱蓬在出苗阶段拥有较高的抗盐性,一定浓度的盐分对其出苗具有促进作用。

土壤中盐分的种类及浓度随环境的不同而变化,植物对多变的盐分环境的适应能力决定了种群的自然分布^[14]。囊果碱蓬自然生境的含盐量通常为 2% ~ 5%^[16],其作为真盐生植物,可在体内积累较高浓度的无机离子来降低渗透势,其中主要是 Na^+ ,以便于能在含盐量很高的土壤中吸收水分^[7]。当环境盐分过高,植物吸收大量 Na^+ 后,会造成离子稳态的破坏,即当植物吸收过多 Na^+ 的同时,会减少对 K^+ 的吸收或增加体内 K^+ 等营养离子的流失。植物体内超过 50 种酶需 K^+ 的激活,而且蛋白质的生物合成也需要 K^+ ^[17]。因此,盐胁迫下植物体内保持较高的 K^+ 浓度(K^+/Na^+)对维持正常的代谢十分重要。本实验发现,在 200 ~ 600 mmol/L NaCl 处理时囊果碱蓬叶片中 K^+ 含量没有明显降低(图 3),说明在高盐浓度下,囊果碱蓬能维持叶片内较高的 K^+/Na^+ (图 3),这可能是囊果碱蓬适应高盐环境的重要机制之一。

韩张雄等^[10]发现,200 mmol/L NaCl 对囊果碱蓬幼苗最大光化学效率 F_v/F_m 影响很小,而对旱生盐生植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和旱生植物白梭梭(*Haloxylon persicum*)则有较明显的降低,说明 200 mmol/L NaCl 对囊果碱蓬幼苗的光能吸收、转化机构几乎没有造成损伤。Lu 等^[18]研究表明,盐胁迫对盐碱地生境盐地碱蓬 PS II 反应中心最大以及实际光化学效率都没有影响,说明 PS II 对高盐胁迫的耐受能力是盐碱地生境盐地碱蓬可以生长在高盐环境中的重要策略。囊果碱蓬的肉质叶片为条形或半圆柱状,很难用常规方法测定其光合特征,本实验通过测定其光合放氧速率来了解不同盐分处理下囊果碱蓬光合速率的变化。发现:100 mmol/L 和 200 mmol/L NaCl 对囊果碱蓬叶片光合放氧速率没有不利影响(图 4),这与地上部分有机干重的变化相一致(图 1B),而 400 mmol/L 和 600 mmol/L NaCl 处理时光合速率的降低可能是囊果碱蓬地上部分有机干重降低的主要原因之一。

高盐环境中维持较高的含水量能够降低植物体内 Na^+ 、 Cl^- 等有害离子的浓度,从而降低盐害^[7,13]。Song 等^[7]发现,500 mmol/L NaCl 处理没有降低囊果碱蓬叶片的含水量。本实验结果表明,600 mmol/L NaCl 对囊果碱蓬叶片含水量也无显著影响。在高盐环境中保持较高的组织含水量,是囊果碱蓬适应盐渍环境的重要机制之一。最近研究发现,水孔蛋白可能与盐渍条件下盐地碱蓬较高的肉质化(高含水量)有关^[19],而水孔蛋白是否与盐分处理下囊果碱蓬较高的叶片含水量有关值得探讨。

综上所述,囊果碱蓬种子在出苗阶段具有较高的抗盐性,一定浓度的盐分对其出苗具有促进作用;高盐条件下囊果碱蓬光合速率的降低可能是其有机干重降低的主要原因之一;囊果碱蓬在高浓度盐分处理下能够维持叶片较高的 K^+/Na^+ 及含水量可能是其适应高盐生境的重要机制。

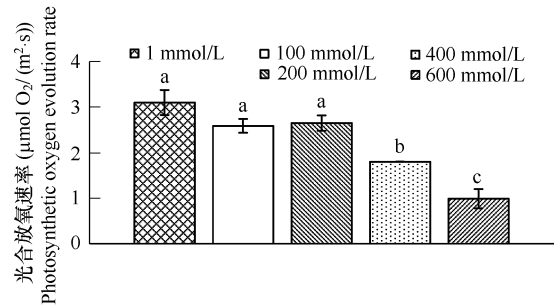


图4 NaCl 处理对囊果碱蓬叶片光合放氧速率的影响

Fig. 4 Effect of NaCl on the rate of leaf photosynthetic oxygen evolution in *S. physophora*

References:

- [1] Zhang L Y. Halophytic vegetation type and component in southeastern Dzungaria Basin of Xinjiang. *Arid Zone Research*, 1985, 3(1): 44—50.
- [2] Zhao G R. A study on the manual planting technology of *Suaeda physophora* Pall. and *Cistanche salsa*. *Xinjiang Agricultural Science*, 2006, 43(S1): 173—176.
- [3] Li W Q, Liu X J, Khan M A, Yamaguchi S. The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrite and light on the germination of dimorphic seeds of *Suaeda salsa* under saline conditions. *Journal of Plant Research*, 2005, 118(3): 207—214.
- [4] Wei Y, Dong M, Huang Z Y, Tan D Y. Factors influencing seed germination of *Salsola affinis*, a dominant annual halophyte inhabiting the deserts of Xinjiang, China. *Flora*, 2008, 203(2): 134—140.
- [5] Wang L, Tian C Y, Zhang D Y, Zhou Z B. Effects of illumination, temperature and salinity on the germination of *Suaeda physophora* Pall. seeds. *Arid Land Geography*, 2005, 28(5): 670—674.
- [6] Song J, Feng G, Tian C Y, Zhang F S. Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to saline environment during seed germination stage. *Annals of Botany*, 2005, 96(3): 399—405.
- [7] Song J, Feng G, Tian C Y, Zhang F S. Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Science*, 2006, 170(1): 113—119.
- [8] Ge L P, Ma J, Li Y. Characteristics and vitality of the roots in the seedling stage in the three desert plants under salt stress. *Science in China Ser. D Earth Sciences*, 2006, 36(S2): 86—94.
- [9] Song J, Ding X D, Feng G, Zhang F S. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and xerophyte in saline conditions. *New Phytologist*, 2006, 171(2): 357—366.
- [10] Han Z X, Li L, Xu X W, Lü X F. Characteristics of chlorophyll fluorescence parameters in three desert plants under NaCl stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(9): 1843—1849.
- [11] Xu D Q. Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Press, 2002. 20—26.
- [12] Hall D O, Scurlock J M O, Bolhar-Norden-kampf H R, Leegood R C, Long S P. Photosynthesis and production in a changing environment, a field and laboratory manual. London: Chapman & Hall, 1993. 268—282.
- [13] Song J, Fan H, Zhao Y Y, Jia Y H, Du X H, Wang B S. Effect of salinity on germination, seedling emergence, seedling growth and ion accumulation of a euhalophyte *Suaeda salsa* in an intertidal zone and on saline inland. *Aquatic Botany*, 2008, 88(4): 331—337.
- [14] Shi G W, Song J, Gao B, Yang Q, Fan H, Zhao K F. The comparison on seedling emergence and salt tolerance of *Suaeda salsa* L. from different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 138—143.
- [15] Song J, Chen M, Feng G, Jia Y H, Wang B S, Zhang F S. Effect of salinity on growth, ion accumulation and the roles of ions in osmotic adjustment of two populations of *Suaeda salsa*. *Plant and Soil*, 2009, 314(1): 133—141.
- [16] Ma M H, Kong L S. Quantitative analysis and characteristics of water-soluble salt contents in 13 dominant plant species in the area of Hutubi cattle farm, Xinjiang. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(5): 509—516.
- [17] Tester M, Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, 91(5): 503—527.
- [18] Lu C M, Qiu N W, Lu Q T, Wang B S, Kuang T Y. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors? *Plant Science*, 2002, 163(5): 1063—1068.
- [19] Qi C H, Chen M, Song J, Wang B S. Increase in aquaporin activity is involved in leaf succulence of the euhalophyte *Suaeda salsa* under salinity. *Plant Science*, 2009, 176(2): 200—205.

参考文献:

- [1] 张立运. 准噶尔盆地南缘盐生植被的类型和组成. *干旱区研究*, 1985, 3(1): 44~50.
- [2] 赵桂荣. 囊果碱蓬和盐生肉苁蓉的人工种植技术研究. *新疆农业科学*, 2006, 43(S1): 173~176.
- [5] 王雷, 田长彦, 张道远, 周智彬. 光照、温度和盐分对囊果碱蓬种子萌发的影响. *干旱区地理*, 2005, 28(5): 670~674.
- [8] 弋良朋, 马健, 李彦. 盐胁迫对 3 种荒漠盐生植物苗期根系特征及活力的影响. *中国科学 D 辑地球科学*, 2006, 36(S2): 86~94.
- [10] 韩张雄, 李利, 徐新文, 吕湘芳. NaCl 胁迫对 3 种荒漠植物幼苗叶绿素荧光参数的影响. *西北植物学报*, 2008, 28(9): 1843~1849.
- [11] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002. 20~26.
- [14] 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.
- [16] 马茂华, 孔令韶. 新疆呼图壁种牛场地区 13 种优势植物水溶性盐分的含量特点及数量分析. *生态学报*, 1996, 16(5): 509~516.