

DOI: 10.5846/stxb201402170269

赵春桥, 李继伟, 范希峰, 侯新村, 武菊英, 胡跃高, 刘吉利. 不同盐胁迫对柳枝稷生物量、品质和光合生理的影响. 生态学报, 2015, 35(19):

Zhao C Q, Li J W, Fan X F, Hou X C, Wu J Y, Hu Y G, Liu J L. Effects of salt stress on biomass, quality, and photosynthetic physiology in switchgrass. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19):

不同盐胁迫对柳枝稷生物量、品质和光合生理的影响

赵春桥^{1,2}, 李继伟², 范希峰², 侯新村², 武菊英², 胡跃高^{1,*}, 刘吉利³

1 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193

2 北京市农林科学院草业与环境研究发展中心, 北京 100097

3 宁夏大学新技术应用研究开发中心, 银川 750021

摘要:为明确不同盐胁迫对柳枝稷生物量、品质及光合生理的影响,本文以无盐胁迫作为对照(CK),选取 0.40% NaCl、0.80% Na₂SO₄ 和 0.80% NaHCO₃进行了土柱试验。结果表明:(1)与 CK 相比,NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃胁迫下柳枝稷地上生物量、地下生物量、总生物量、籽粒产量及根冠比均显著降低($P < 0.05$),总生物量分别降低 49.39%、60.52%、76.45%,NaHCO₃对柳枝稷的生长抑制作用最强,NaCl 最弱;(2)NaCl 胁迫下柳枝稷地上生物量灰分含量显著增高 14.89%,Na₂SO₄胁迫下硫(S)含量显著增高 262.32%,纤维素含量显著降低 13.71%,NaHCO₃胁迫下钾(K)含量显著增高 54.95%,半纤维素含量显著增高 10.87%,灰分和 S 含量的增高不利于柳枝稷地上生物质的燃烧利用,纤维素含量的降低和半纤维素含量的增高不利于其转化利用;(3)NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃胁迫下柳枝稷叶片净光合速率(P_n)分别显著降低 21.89%、29.54% 和 24.59%,气孔限制因素可能是其光合作用受到抑制、生物量下降的关键因素。

关键词:柳枝稷; 盐胁迫; 生物量; 品质; 光合生理; 边际土地

Effects of salt stress on biomass, quality, and photosynthetic physiology in switchgrass

ZHAO Chunqiao^{1,2}, LI Jiwei², FAN Xifeng², HOU Xincun², WU Juying², HU Yuegao^{1,*}, LIU Jili³

1 College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 Research & Development Center for Grass and Environment, Beijing Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Beijing 100097, China

3 Research and Development Center of New Technology Application, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: In order to study the effects of salt stress on biomass, quality, and photosynthetic characteristics in switchgrass, a soil column test was performed with different salt stresses: 0.40% NaCl, 0.80% Na₂SO₄, and 0.80% NaHCO₃ (critical lethal concentration). Switchgrass with no salt stress served as control (CK). The results obtained are as follows: (1) The aboveground biomass, underground biomass, total biomass, seed yield, and root cap ratio of switchgrass decreased significantly ($P < 0.05$) under salt stresses of 0.40% NaCl, 0.80% Na₂SO₄, and 0.80% NaHCO₃ compared to the CK. Aboveground biomass of switchgrass was 56.14%, 61.73%, and 76.90% lower than the CK, respectively; underground biomass was 36.12%, 58.67%, and 77.57% lower than the CK; total biomass was 49.39%, 60.52%, and 76.45% lower than the CK; seed yields were 70.95%, 52.88%, and 33.81% lower than the CK; and the root cap ratios were 25.00%, 31.25%, and 32.50% lower than the CK. The relative seed mass of switchgrass was 0.92%, 1.91%, and 4.50% of the control under 0.40% NaCl, 0.80% Na₂SO₄, and 0.80% NaHCO₃, respectively. Large differences were observed among salt

基金项目:国家自然科学基金(31101103);北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX201201001);北京市农林科学院青年科研基金(QN-JJ201219)

收稿日期:2014-02-17; 网络出版日期:2014-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huyuegao@cau.edu.cn

stresses in the degree to which growth was inhibited, although all were under critical lethal concentrations. Salt stress with 0.80% NaHCO_3 caused the most serious negative impact on switchgrass biomass, and the weakest was with 0.40% NaCl . Biomass distribution between vegetative parts and sexual organs varied greatly with salt stress. (2) Grown with 0.40% NaCl , the ash content of aboveground biomass increased 14.89% compared to the CK. Grown with 0.80% Na_2SO_4 , the sulfur (S) content of aboveground biomass increased 262.32% and cellulose content decreased 13.71%. With 0.80% NaHCO_3 , potassium (K) content increased 54.95% and hemicellulose content increased 10.87%. All five of these differences were statistically significant. Other quality indexes showed no significant differences, either among salt stresses or in comparison to CK values. The increased ash content and S content observed under 0.40% NaCl and 0.80% Na_2SO_4 negatively affected the biomass combustion quality. The reduction in cellulose content and increase in hemicellulose content rendered the transformation and utilization of switchgrass biomass more difficult. (3) Grown with 0.40% NaCl , 0.80% Na_2SO_4 , and 0.80% NaHCO_3 , the net photosynthetic rate (P_n) and the maximum photosynthetic rate ($P_{\max}$) of switchgrass leaves was inhibited significantly compared to the CK. P_n decreased 21.89%, 29.54%, and 24.59%, respectively, and $P_{\max}$ decreased 14.52%, 10.00%, and 4.1%, respectively. Stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), transpiration rate (Tr), light saturation point (LSP), and instantaneous light energy utilization efficiency (SUE) all decreased significantly compared to the CK. The limiting value of stomata (L_s) increased 20.27%, 16.22%, and 16.22%, respectively. The apparent quanta efficiency (AQY), respiration rate (R_d), instantaneous carboxylation efficiency (CUE), light compensation point (LCP), and water use efficiency (WUE) showed different magnitudes of change under different salt stresses. Stoma limitation may be the key factor inhibiting the photosynthesis and growth of switchgrass. This study lays a solid foundation for the large-scale planting of switchgrass in saline marginal land in northern and northwestern China.

Key Words: Switchgrass; Salt stress; Biomass; Quality; Photosynthetic physiology; Marginal land

利用边际土地种植能源植物,是我国获取生物质原材料、发展生物质能产业的一条重要途径^[1]。盐渍化土地是我国典型的边际土地类型,总面积约为 $1.30 \times 10^7 \text{ hm}^2$,且仍不断增加^[2]。在盐渍边际土地种植能源植物,既可有效缓解生物质原材料供应不足问题,又可改善盐渍地区生态环境^[3]。

柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)原产于北美地区,禾本科黍属,系多年生高大丛生 C_4 草本植物,具有抗旱、抗寒、耐盐碱、贫瘠等多种逆境胁迫的能力,适应范围广,生物质产量高,易于管理、收获^[4]。20世纪80年代柳枝稷被引种到中国,适应性强,逐渐受到人们关注^[5]。柳枝稷苗期耐盐性良好,具有较好的研发潜力^[6]。水培条件下柳枝稷幼苗生物量下降50%的盐浓度为 10.44 g/L ^[7]。以生物量为衡量指标,柳枝稷在不同土壤盐胁迫下的适宜浓度范围分别为: $\text{NaHCO}_3 \leq 0.40\%$, $\text{Na}_2\text{SO}_4 \leq 0.60\%$, $\text{NaCl} \leq 0.20\%$ ^[8]。不同土壤盐胁迫显著影响了柳枝稷植株生长与根系垂直分布^[9]。盐胁迫与pH在对柳枝稷生长的影响上存在着协同或拮抗作用^[10]。对柳枝稷盐胁迫下抗氧化指标的模型构建方便了人们对其耐盐性的研究^[11]。由此可见,人们对盐胁迫下柳枝稷幼苗生长、发育、根系分布及耐盐评价模型等进行了研究,而不同盐胁迫对全生育期柳枝稷生物量、品质及光合生理的影响尚不清楚。

本文根据前期研究基础得出保证柳枝稷幼苗成活最大土壤 NaCl 、 Na_2SO_4 和 NaHCO_3 浓度(以下简称临界致死浓度)分别为 0.40%、0.80% 和 0.80%^[12]。基于此,为明确不同盐胁迫对全生育期柳枝稷生物量、品质及光合生理的影响,本文选取 0.40% NaCl 、0.80% Na_2SO_4 、0.80% NaHCO_3 进行了土柱试验。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于2009年在北京草业与环境研究发展中心人工防雨棚内进行,供试柳枝稷品种为 Alamo,其种子于

2008 年 11 月采集于北京草业与环境研究发展中心能源草种植基地(N39°34',E116°28')。土壤基质为潮褐土,有机质含量为 1.72%,速效 N、速效 P、速效 K 含量分别为 84.00 mg/kg,46.35 mg/kg,127.00 mg/kg,土壤 pH 为 7.42。

1.2 试验设计

本文采用配对设计^[13],土柱法^[14]开展试验。土壤盐分类型及质量百分比分别为:0.40% NaCl、0.80% Na₂SO₄和 0.80% NaHCO₃,无盐胁迫作为对照(CK),按质量百分比与过筛后的壤土充分混匀,试验设 3 重复。土柱直径 40 cm、高 120 cm,管壁下部设有 10 个小孔(孔径大小 1 cm),置于 120 cm 深的坑内,保持土柱内土面与地面齐平。每个土柱配有直径 50 cm 的桶(桶内保证有 10 cm 深的水),以防止盐分流失。2009 年 6 月 13 日将 3 叶期柳枝稷幼苗移栽后首次灌足安家水 12.70 L,之后维持桶内水深 10 cm。盐胁迫处理 1 个月后测定各生理指标,至 2009 年 11 月 4 日试验结束,取样,测定柳枝稷生物量、品质指标。

1.3 测定项目和方法

生物量:取样后将柳枝稷地上与地下部分开、洗净后装入纸袋并于 105℃ 杀青 30 min,80℃ 烘干至恒重,称重。柳枝稷籽粒采用人工收获,去除稃和颖后 80℃ 下烘干至恒重,称重。

光合参数:采用便携式光合系统测定仪 LI-6400 (LI-COR Lincoln, USA) 于晴朗的上午 9:00—11:00 选取柳枝稷第 3 片成熟叶片进行连体测定,所测叶片完整无损并使其保持自然取向,每叶片重复记录 3 组数据,结果取其平均值。光合有效辐射(PAR)为 1100—1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。光响应曲线的测定由红蓝光源(Li-6400-02B)提供不同的 PAR: 2000、1800、1500、1000、800、500、200、100、50、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。CO₂浓度设定为 400 $\mu\text{mol/mol}$,流速为 400 $\mu\text{mol/s}$,叶室(2 cm × 3 cm)温度设定为(30 ± 1)℃。采用直角双曲线模型进行响应曲线模拟,并计算光补偿点 LCP 与光饱和点 LSP^[15]。

水分利用效率(WUE):采用 LI-6400 (LI-COR Lincoln, USA) 测定得到 P_n 和 G_i 后计算得到。计算公式为: $WUE = P_n / G_i$ 。

生物质品质:将烘干至恒重的柳枝稷材料粉碎并过 40 目筛,存放于干燥器中待测。采用直接灰化法测定灰分,马弗炉测定挥发分,N、P、K 采用 H₂SO₄-H₂O₂消煮-比色法测定,S 含量采用 H₂NO₄-HClO₄消煮-流动注射分析仪法测定,Cl 含量采用莫尔法测定,Si 含量采用 H₂SO₄-H₂O₂消煮-重量法测定^[16],热值采用 XRY-1C 型氧弹式热量计测定,洗涤法测定纤维素,半纤维素和木质素含量^[17]。

1.4 统计分析

采用 PAIRED T-TEST(SAS 8.2)进行差异显著性检验,Excel 2003 和 Origin7.0 统计软件进行数据分析和曲线拟合。

2 结果与分析

2.1 不同盐胁迫对柳枝稷生物量的影响

NaCl、Na₂SO₄和 NaHCO₃胁迫下,柳枝稷生长受到显著抑制(表 1),就生物量而言,与 CK 相比,柳枝稷地上生物量分别降低 56.14%、61.73%、76.90%,地下生物量分别降低 36.12%、58.67%、77.57%,总生物量分别降低 49.39%、60.52%、76.45%,根冠比分别降低 25.00%、31.25%、32.50%,籽粒产量分别降低 70.95%、52.88%、33.81%。3 种盐胁迫之间比较,柳枝稷生长受抑制程度显著不同,以 NaHCO₃抑制作用最强,而 NaCl 抑制作用最弱。就籽粒产量而言,NaCl 胁迫下籽粒产量最低,质量百分含量为 0.92%,NaHCO₃胁迫下籽粒产量最高,质量百分含量为 4.50%;就根冠比而言,3 种盐胁迫间差异并不显著。

2.2 不同盐胁迫对柳枝稷地上生物质品质的影响

2.2.1 不同盐胁迫对柳枝稷地上生物质燃烧特性的影响

不同盐胁迫下,柳枝稷地上生物质燃烧特性的变化较小(表 2)。NaCl 胁迫下,柳枝稷地上生物质灰分含量显著增高 14.89%。其余两种盐胁迫对柳枝稷地上生物质燃烧特性的影响均不显著。3 种盐胁迫之间比

较,NaCl 胁迫下,柳枝稷地上生物物质灰分含量显著高于其他两种盐胁迫,其他指标则无显著差异。

表 1 不同盐胁迫下柳枝稷生物量
Table 1 Biomass of switchgrass under different salt stresses

处理 Treatment	地上生物量/g Aboveground biomass	地下部生物量/g Underground biomass	籽粒产量/g Seed yield	总生物量/g Total biomass	根冠比 Ratio of root to shoot
CK	357.83±8.22a	196.81±10.02a	9.02±0.97a	563.66±9.22a	0.80±0.08a
NaCl	156.93±5.69b	125.72±4.93b	2.62±0.21d	285.28±6.87b	0.60±0.07b
Na ₂ SO ₄	136.93±6.37c	81.34±3.67c	4.25±0.67c	222.54±8.62c	0.55±0.12b
NaHCO ₃	82.63±8.55d	44.14±7.19d	5.97±0.58b	132.74±9.04d	0.54±0.10b

数据以均值±标准差表示,同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

表 2 不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质燃烧特性
Table 2 Burning characteristics of switchgrass aboveground biomass under different salt stresses

处理 Treatment	挥发分/(g/kg) Volatiles content	灰分/(g/kg) Ash content	固定碳/(g/kg) The fixed carbon content	热值/(MJ/kg) Heat value
CK	7.66±1.88a	0.47±0.02b	1.87±0.27a	18.01±0.91a
NaCl	7.54±1.79a	0.54±0.02a	1.92±0.16a	18.02±1.07a
Na ₂ SO ₄	7.66±1.63a	0.45±0.04b	1.88±0.31a	17.84±1.84a
NaHCO ₃	7.65±1.59a	0.43±0.05b	1.92±0.15a	18.07±1.22a

2.2.2 不同盐胁迫对柳枝稷地上生物物质矿质元素含量的影响

不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质矿质元素含量存在差异(表 3)。与 CK 相比,3 种盐胁迫下柳枝稷地上生物物质 N、P、Cl、Si 含量无显著差异。Na₂SO₄胁迫下,S 含量显著增高 262.32%;NaHCO₃胁迫下,K 含量显著降低 54.95%。3 种盐胁迫间比较,Na₂SO₄胁迫下柳枝稷地上生物物质 S 含量显著高于其他两种盐胁迫,NaHCO₃胁迫下 K 含量显著低于其余两种盐胁迫。

表 3 不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质矿质元素含量
Table 3 Content of mineral element of switchgrass aboveground biomass under different salt stresses % Dry matter

处理 Treatment	N Nitrogen	P Phosphorus	K Potassium	S Sulfur	Cl Chlorine	Si Silicon
CK	0.603±0.054a	0.110±0.037a	0.717±0.204a	0.069±0.017b	2.719±0.86a	1.850±0.50a
NaCl	0.643±0.097a	0.133±0.054a	0.955±0.388a	0.065±0.013b	2.553±0.79a	2.100±0.49a
Na ₂ SO ₄	0.650±0.088a	0.143±0.063a	0.550±0.189a	0.250±0.028a	2.134±0.63a	1.733±0.82a
NaHCO ₃	0.606±0.067a	0.127±0.051a	0.323±0.055b	0.061±0.014b	2.343±0.81a	2.383±0.77a

2.2.3 不同盐胁迫对柳枝稷地上生物物质细胞壁组分含量的影响

与 CK 相比,不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质纤维素和木质素含量都呈现出降低的趋势,半纤维素含量呈现出增高的趋势(表 4),但只有 Na₂SO₄胁迫下纤维素含量显著降低 13.71% NaHCO₃胁迫下,半纤维素含量显著增高 10.87%。3 种盐胁迫间比较,Na₂SO₄胁迫下,纤维素含量显著高于其他两种盐胁迫,NaHCO₃胁迫下,半纤维素含量显著高于其余两种盐胁迫。

表 4 不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质细胞壁组分含量
Table 4 Content of cell wall components of switchgrass aboveground biomass under different salt stresses % Dry matter

处理 Treatment	纤维素 Cellulose	半纤维素 Hemicellulose	木质素 Lignin
CK	32.53±2.96a	26.32±2.12b	6.95±1.52a
NaCl	29.85±0.58a	27.23±1.02b	6.52±1.21a
Na ₂ SO ₄	28.07±0.54b	27.80±0.71b	5.87±1.14a
NaHCO ₃	29.82±0.64a	29.18±0.59a	6.42±1.86a

2.3 不同盐胁迫对柳枝稷叶片光合生理特征的影响

2.3.1 不同盐胁迫对柳枝稷光合参数的影响

不同盐胁迫对柳枝稷光合参数的影响不同(表5),与CK相比,NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃胁迫下柳枝稷 *P_n*、*G_s*、*C_i*、*T_r*、*L_s* 和 SUE 均显著降低,WUE 变化并不显著。NaCl 和 Na₂SO₄胁迫下 CUE 显著增高。3 种盐胁迫间比较,Na₂SO₄胁迫下 WUE 显著高于 NaCl 胁迫,其余指标则无显著差异。

表5 不同盐胁迫下柳枝稷光合参数
Table 5 Photosynthetic parameters of switchgrass under different salt stresses

处理 Treatment	净光合速率 <i>P_n</i> / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i> / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔导度 <i>G_s</i> / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 <i>T_r</i> / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔限制值 <i>L_s</i> /%	水分利用效率 WUE/ ($\mu\text{mol CO}_2$ / mol H ₂ O)	瞬时羧化速率 CUE /%	瞬时光能 利用率 SUE /%
CK	27.45±1.43a	0.19±0.03a	104.90±8.55a	7.82±0.58a	0.74±0.04b	3.53±0.13ab	0.26±0.08b	0.033±0.005a
NaCl	21.44±1.17b	0.11±0.02b	43.06±9.06b	6.25±0.87b	0.89±0.02a	3.43±0.09b	0.52±0.03a	0.020±0.007b
Na ₂ SO ₄	19.34±2.09b	0.10±0.01b	54.04±10.47b	5.11±0.42b	0.86±0.05a	3.75±0.05a	0.48±0.01a	0.017±0.006b
NaHCO ₃	20.70±2.15b	0.11±0.02b	54.60±7.62b	5.79±0.83b	0.86±0.03a	3.58±0.07ab	0.42±0.15ab	0.020±0.005b

P_n: net photosynthetic rate, *C_i*: intercellular carbon dioxide concentration, *G_s*: stomatal conductance, *T_r*: transpiration rate, *L_s*: limiting value of stomata, WUE: water use efficiency, CUE: Instantaneous carboxylation rate, SUE: instantaneous light energy utilization efficiency

2.3.2 不同盐胁迫对柳枝稷光合-光强响应曲线特征参数的影响

不同盐胁迫下,柳枝稷的 *P_n*、*C_i*、*T_r* 和 WUE 随 PAR 的增高呈现出较为一致的变化趋势。均表现为较低 PAR 时各项指标值迅速增高然后增幅逐渐平缓。本文采用直角双曲线模型对光合-光强响应曲线进行模拟,结果显示各方程的决定系数都在 0.99 以上,表明该模型能较好地反应叶片光合对光强的响应过程。

与对照相比,NaCl 胁迫下,柳枝稷叶片 *P_{max}*、*R_d*、LSP 均分别显著降低 14.52%、10.52%、12.59%(表6); Na₂SO₄胁迫下,柳枝稷叶片 AQY 显著增高 22.73%,*P_{max}*、LCP 和 LSP 分别显著降低 10.00%、17.41%、30.43%; NaHCO₃胁迫下柳枝稷叶片 *P_{max}*、*R_d*、LSP 分别显著降低 4.10%、6.38%、20.92%。其余指标变化不显著。3 种盐胁迫之间比较,Na₂SO₄胁迫下 AQY、*R_d* 显著高于其余两种盐胁迫,LCP 显著低于其余两种盐胁迫。

表6 直角双曲线修正模型拟合的不同盐胁迫处理柳枝稷光强响应参数

Table 6 Light intensity response parameters of switchgrass fitting from rectangle hyperbola modified model under different salt stresses

处理 Treatment	表观量子效率 AQY/ ($\mu\text{mol CO}_2$ / umol Photons)	最大净光合速率 <i>P_{max}</i> / ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 <i>R_d</i> / ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/ ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP/ ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	<i>R</i> ²
CK	0.066±0.08b	30.359±0.34a	2.681±0.042a	42.50±2.06a	1961.3±122.44a	0.9997
NaCl	0.060±0.03b	25.951±3.27b	2.399±0.081b	41.66±2.09a	1714.3±124.96b	0.9997
Na ₂ SO ₄	0.081±0.05a	27.323±2.22b	2.694±0.054a	35.10±1.88b	1364.4±481.23b	0.9993
NaHCO ₃	0.063±0.02b	29.114±0.50b	2.510±0.092b	41.61±2.52a	1551.0±229.34b	0.9995

AQY: apparent quantum yield, *P_{max}*: maximum photosynthetic rate, *R_d*: dark respiration rate, LCP: light compensation point, LSP: light saturation point

3 讨论

盐胁迫严重影响了植物的生长发育^[18]。本研究表明,不同盐胁迫显著降低了柳枝稷地上生物量、地下生物量、总生物量、籽粒产量和根冠比,这与前人的研究结果相似^[19]。不同盐胁迫对柳枝稷生长的抑制作用显著不同,以 NaHCO₃胁迫抑制作用最强。有研究表明盐分与 pH 在对柳枝稷的影响方面存在着协同与拮抗关系^[10]。本研究表明,NaHCO₃较其他两种盐对柳枝稷生长的抑制作用最强,这可能是由于 NaHCO₃与 pH 共同抑制了柳枝稷的生长。有报道表明,有些植物可通过生物量分配模式的调整来适应盐胁迫环境^[20, 21]。不同

盐胁迫下,柳枝稷植株营养器官与生殖器官生物量的分配体现出显著差异,这可能是柳枝稷适应盐胁迫环境的一种策略。

植物感知胁迫信号后,其细胞壁组分如多糖,蛋白质等物质含量会发生明显变化^[22]。半纤维素属于细胞壁中“不定型”基质多糖,其间的相互作用的增强是植物响应逆境胁迫的一种机制^[23]。本研究表明,不同盐胁迫下柳枝稷地上生物物质半纤维素含量都有增高的趋势,且 NaHCO_3 胁迫下显著增高 10.87%,柳枝稷的这种响应很有可能是对盐胁迫适应的一种机制。逆境胁迫下,参与纤维素合成及碳源分配的关键酶(蔗糖合酶)活性受到抑制,导致纤维素含量的降低^[24],这可能是导致本研究中柳枝稷地上生物物质纤维素含量降低的原因。半纤维素含量的增高和纤维素含量的降低对柳枝稷的转化利用不利。关于植物盐分含量的研究,有报道表明,盐生植物或耐盐植物能大量吸收无机离子并积累在液泡中,从而降低细胞渗透势,克服吸水困难,避免了过高的无机离子对细胞代谢过程地干扰^[25],这可能是本研究中 NaCl 胁迫下柳枝稷地上生物物质灰分含量增高的主要原因。植物体内 S 含量与其所生长土壤中 S 含量成正相关^[26]。本研究表明,土壤中较高浓度 SO_4^{2-} 是导致柳枝稷地上生物物质 S 含量显著增高的原因。

盐胁迫下,引起植物叶片光合效率降低的因素主要有两种,一种是气孔限制因素,表现为 L_s 显著增高, G_s 下降, CO_2 进入叶片受阻, C_i 降低,导致 P_n 降低^[27]。另一种是非气孔限制因素,盐胁迫导致光合机构受损,电子传递速率下降, P_n 、 Tr 、 G_s 显著降低, C_i 升高,从而影响同化力的形成^[28]。本研究表明,不同盐胁迫下,柳枝稷叶片蒸腾速率显著降低,气孔限制值显著增高, CO_2 进入叶片受阻, SUE 显著下降,从而导致 P_n 和 P_{max} 显著降低。由此可见,盐胁迫造成的气孔限制可能是导致柳枝稷光合速率降低、生物量下降的关键因素。不同盐胁迫间比较,此种抑制作用并未表现出显著性差异。

4 结论

(1) 不同盐胁迫显著抑制了柳枝稷的生长,使其生物量显著降低,生物量分配显著变化。

(2) 不同盐胁迫对柳枝稷地上生物物质品质影响有限, NaCl 胁迫下柳枝稷地上生物物质灰分含量的显著增高和 Na_2SO_4 胁迫下 S 含量的显著增高对其燃烧利用不利, Na_2SO_4 胁迫下纤维素含量的显著降低和 NaHCO_3 胁迫下半纤维素含量的显著增高对其转化利用不利。

(3) 不同盐胁迫导致的气孔限制因素可能是导致柳枝稷生物量降低的关键因素。

参考文献 (References):

- [1] Tang Y, Xie J S, Geng S. Marginal land-based biomass energy production in China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(1): 112-121.
- [2] 王继和, 杨自辉, 胡明贵, 刘虎俊, 纪永福. 干旱区盐渍化土地综合治理技术研究. *中国生态农业学报*, 2001, 9(1): 64-66.
- [3] 侯新村, 范希峰, 武菊英, 左海涛. 纤维素类能源草在京郊地区的经济效益与生态价值评价. *草业学报*, 2011, 20(6): 12-17.
- [4] Sanderson M, Reed R L, McLaughlin S B, Wullschlegel S D, Conger B V, Parrish D J, Wolf D D, Taliaferro C, Hopkins A A, Ocumpaugh W R, Hussey M A, Read J C, Tischler C R. Switchgrass as a sustainable bioenergy crop. *Bioresource Technology*, 1996, 56(1): 83-93.
- [5] 范希峰, 侯新村, 左海涛, 武菊英, 段留生. 边际土地类型及移栽方式对柳枝稷苗期生长的影响. *草业科学*, 2010, 27(1): 97-102.
- [6] 范希峰, 侯新村, 朱毅, 武菊英. 盐胁迫对柳枝稷苗期生长和生理特性的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(6): 1476-1480.
- [7] 于晓丹, 杜菲, 张蕴薇. 盐胁迫对柳枝稷种子萌发和幼苗生长的影响. *草地学报*, 2012, 18(6): 810-815.
- [8] 左海涛, 李继伟, 郭斌, 宋尚有, 高旺盛. 盐分和土壤含水量对营养生长期柳枝稷的影响. *草地学报*, 2009, 17(6): 760-766.
- [9] 李继伟, 左海涛, 李青丰, 范希峰, 侯新村. 柳枝稷根系垂直分布及植株生长对土壤盐分类型的响应. *草地学报*, 2011, 19(4): 644-651.
- [10] Liu Y, Wang Q Z, Zhang Y W, Cui J, Chen G, Xie B, Wu C H, Liu H T. Synergistic and antagonistic effects of salinity and pH on germination in switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *PLoS ONE*, 2014, 9(1): e85282.
- [11] Wang Q Z, Wu C H, Xie B, Liu Y, Cui J, Chen G, Zhang Y W. Model analysing the antioxidant responses of leaves and roots of switchgrass to NaCl -salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 58: 288-296.
- [12] 李继伟. 栽培管理措施和环境胁迫对柳枝稷生长特性和生物物质品质的影响[D]. 内蒙古: 内蒙古农业大学, 2011.
- [13] Mass E V, Poss J A. Salt sensitivity of wheat at various growth stages. *Irrigation Science*, 1989, 10(1): 29-40.
- [14] 黄燕, 吴平. SAS 统计分析及应用. 北京: 机械工业出版社, 2007: 67-98.

- [15] Farquhar G D, Von C S, Berry J A. Models of photosynthesis. *Plant Physiology*, 2001, 125(1): 42-45.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2008: 257-282.
- [17] Van Soest P J, Robertson J B, Lewis B A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science*, 1991, 74(10): 3583-3597.
- [18] Zhu J K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.
- [19] Azevedo Neto A D, Prisco J T, Enéas-Filho J, Lacerda C F D, Silva J V, Costa P H A D, Gomes-Filho E. Effects of salt stress on plant growth, stomatal response and solute accumulation of different maize genotypes. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2004, 16(1): 31-38.
- [20] Mauchamp A, Mésleard F. Salt tolerance in *Phragmites australis* populations from coastal Mediterranean marshes. *Aquatic Botany*, 2001, 70(1): 39-52.
- [21] Van Zandt P A, Tobler M A, Mouton E, Hasenstein K H, Mopper S. Positive and negative consequences of salinity stress for the growth and reproduction of the clonal plant, *Iris hexagona*. *Journal of Ecology*, 2003, 91(5): 837-846.
- [22] Hoson T, Soga K, Mori R, Saiki M, Nakamura Y, Wakabayashi K, Kamisaka S. Stimulation of elongation growth and cell wall loosening in rice coleoptiles under microgravity conditions in space. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(9): 1067-1071.
- [23] Piro G, Leucci M R, Waldron K, Dalessandro G. Exposure to water stress causes changes in the biosynthesis of cell wall polysaccharides in roots of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Plant science*, 2003, 165(3): 559-569.
- [24] 裴惠娟, 张满效, 安黎哲. 非生物胁迫下植物细胞壁组分变化. *生态学杂志*, 2011, 30(6): 1279-1286.
- [25] Cheeseman J M. Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Plant Physiology*, 1988, 87(3): 547-550.
- [26] 林舜华, 黄银晓, 蒋高明, 韩荣庄, 高雷明. 海河流域植物硫素含量特征的研究. *生态学报*, 1994, 14(3): 235-242.
- [27] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [28] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 32-34.