

DOI: 10.5846/stxb201710101805

王利界,周智彬,常青,范敬龙,范文鹏.盐旱交叉胁迫对灰胡杨(*Populus pruinosa*)幼苗生长和生理生化特性的影响.生态学报,2018,38(19):

Zhou Z B, Chang Q, Fan J L, Fan W P. Growth, physiological and biochemical characteristics of *Populus pruinosa* seedlings under salt-drought stress. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19):

盐旱交叉胁迫对灰胡杨(*Populus pruinosa*)幼苗生长和生理生化特性的影响

王利界^{1,3}, 周智彬^{1,*}, 常 青¹, 范敬龙¹, 范文鹏²

1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011

2 四川师范大学 地理与资源科学学院, 成都 610101

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:以一年生灰胡杨幼苗为试验材料,利用田间控盐控水的方法,进行干旱和盐胁迫试验,通过测定生长和生理生化指标探讨幼苗在盐旱交叉胁迫下的生长发育及适应规律,旨在阐明干旱及盐交叉胁迫下植物抗旱抗盐机理。研究表明:在盐、旱及交叉胁迫下,灰胡杨幼苗抗氧化酶活性、MDA 和脯氨酸含量与对照存在显著差异($P<0.05$)。(1)在 8 g/L、11 g/L 和 15 g/L 盐处理下,灰胡杨幼苗相对高生长、相对枝长和冠幅增量均受到抑制,且差异显著($P<0.05$),而干旱胁迫和盐旱交互胁迫下差异不显著。(2)在盐胁迫、盐旱交叉胁迫下,随着胁迫程度的加重,抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性表现出先增加后降低的趋势,三者协调一致;仅干旱胁迫时,抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性显著增加;(3)在盐、旱及其盐旱交叉胁迫下,脯氨酸含量呈上升趋势,MDA 含量则表现出先降低后升高趋势,这与抗氧化酶活性先升高后降低的趋势相对应。因此,抗氧化酶活性对缓解脂膜过氧化的伤害具有一定限度,MDA 含量与抗氧化酶活性呈负相关,灰叶胡杨幼苗在盐旱交叉胁迫下表现出一定的耐性。

关键词:灰胡杨;干旱胁迫;盐胁迫;交叉胁迫;抗氧化酶

Growth, physiological and biochemical characteristics of *Populus pruinosa* seedlings under salt-drought stress

WANG Lijie^{1,3}, ZHOU Zhibin^{1,*}, CHANG Qing¹, FAN Jinglong¹, FAN Wenpeng²

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Using annual *Populus pruinosa* seedlings as the test material, an experiment of drought and salt stress was carried out by using field salt and water control methods. Growth, physiological, and biochemical indices were used to investigate the growth and adaptation of seedlings under combined salt-drought stress. The results showed that compared to the control group, there were significant differences in the antioxidant enzyme activity, and the MDA and proline contents between *Populus pruinosa* seedlings under salt, drought and cross-stress. (1) The relative growth of the *Populus pruinosa* seedlings was significantly inhibited under salt treatments of 8 g/L, 11 g/L and 15 g/L, ($P<0.05$), while there was no significant difference between drought stress and salt stress. (2) Under salt-drought stress, the activities of antioxidant enzymes SOD, POD, and CAT first increased and then decreased with an increase in the degree of stress, and the difference was

基金项目:中科院与地方科技合作项目(2014Y552031001);塔里木油田分公司科技项目(971014060006);新疆重大科技专项(2016A03008-3);塔里木油田公司科技项目(971014060006);水利部公益性行业科研专项(201401049)

收稿日期:2017-10-10; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhouzb@ms.xjb.ac.cn

significant; the activities of SOD, POD, and CAT were significantly increased under drought stress; (3) Under the conditions of salt, drought, and cross-stress, the MDA content first decreased and then increased, which was in accordance with the trend of increasing the activity of antioxidant enzymes and then decreasing. The proline content increased with significant difference ($P<0.05$). Therefore, the activity of antioxidant enzymes has a certain limit on the damage of lipid peroxidation, while the MDA content is negatively correlated with antioxidant enzyme activity, and *Populus pruinosa* showed some tolerance under salt-drought stress.

Key Words: *Populus pruinosa*; drought stress; salt stress; intercross stress; antioxidant enzymes

干旱和盐胁迫不仅影响植物的生长发育,而且也影响植物的各种生理代谢活动^[1-2]。我国大约有 3300 hm^2 的盐渍地面积,干旱、半干旱地区分布在华北、西北内蒙和新疆等地区,其面积约占全国土地面积的 1/2,干旱、沙漠化日益加剧,已经成为我国面临的重大环境问题^[3]。植物在受到干旱及盐胁迫时会产生复杂的逆境响应过程^[4-5],研究干旱及盐胁迫对植物生长和生理特性的影响对理解植物抗旱抗盐机理具有重要意义。

灰胡杨(*Populus pruinosa*)属于杨柳科杨属的高大落叶乔木、稀灌木^[6],主要分布在塔里木河流域,具有防风固沙、稳定河道、保护绿洲和维持荒漠区脆弱环境生态平衡的功能^[7]。目前对灰胡杨的研究多集中在盐分或水分等单一胁迫。如:王海珍在不同干旱胁迫下对灰胡杨幼苗进行试验,认为灰胡杨幼苗通过积累大量游离的脯氨酸(Pro)来提高抗旱性^[8];在土壤水分条件较好时,灰胡杨蒸腾耗水量高,水分利用比较充分^[9];胡利华通过对盐胁迫下灰叶胡杨幼苗的初步研究,得出在 200 mM 的盐分处理下,灰叶胡杨的愈伤组织表现出快速的生长^[10];李志军采用盆栽试验研究在不同干旱胁迫下灰胡杨的光合作用发现,在干旱胁迫进程中轻度和重度干旱胁迫下灰胡杨净光合作用速率经历了急剧下降—缓慢回升—下降 3 个阶段,在干旱胁迫下 PSII 活性下降明显,随着胁迫时间的延长, F_v/F_m 和 F_v/F_o 的下降幅度增加^[11-12]。逆境下植物能够感应外界胁迫,并能通过自身的调节系统,使之在生理和分布上发生适应性反应,以增强在胁迫条件下的生存机会。本文以 1 年生灰胡杨幼苗为研究对象,通过对灰胡杨在盐旱交叉胁迫条件下保护酶系统的研究,旨在揭示其耐盐耐旱机理,为沙漠腹地引种优良植物品种提供理论基础。

1 研究区概况

研究区位于塔克拉玛干沙漠腹地的塔克拉玛干沙漠研究站(塔中沙漠植物园),地理坐标为 39°01'N, 83°36'E,海拔在 1100 m 左右,据塔中气象站资料,该地区年均气温 12.4℃,最热月 7 月平均气温 28.2℃,沙面最高温度可达 75.3℃,最冷月 12 月平均气温 -8.1℃,极端最高气温 45.6℃,极端最低气温 -22.2℃,差为 67.8℃;年平均降水量 24.6 mm,平均相对湿度 29.4%,年潜在蒸发量 3639 mm;年平均风速 2.5 m/s,最大瞬时风速 20 m/s。植物园内从各地引种植了多种能够适应干旱环境的植物,其中以多种属的怪柳、梭梭和沙拐枣为主,塔中植物园利用矿化度为 4.04 g/L 的地下咸水灌溉,灌水量为 30 L,灌溉周期平均为 10 d。

2 材料与方法

2.1 试验材料

本实验供试材料为 1 年生灰胡杨幼苗,2015 年 9 月在新疆阿克苏选取生长状态一致的自然实生幼苗,移栽至试验田中,缓苗至次年 6 月。

2.2 试验方法

试验采用随机区组实验设计(表 1),包括 1 个对照,3 个单一盐分胁迫,2 个干旱胁迫以及 6 个盐旱交互胁迫,其中 3 个盐分胁迫处理为 B(8 g/L),C(11 g/L),D(15 g/L)。2 个干旱胁迫处理的梯度为灌水量 T_1 (25 L)和 T_2 (15 L),使土壤相对含水量符合 Hsiao^[13]提出的植物水梯度划分设计。6 个盐旱交互为 B,C,D 和 T_1 ,

T₂随机组合,每个处理设 5 个重复。试验区四周埋设 3 层防渗土工膜隔离,防渗膜埋深 1.2 m,用以防止小区之间灌溉水分和盐分的相互渗透对实验的影响。2015 年 11 月至 2016 年 5 月缓苗期间,采用矿化度水平约为 4 g/L 的地下水充分灌水。待苗木生长完全恢复正常后,于 2016 年 5 月 30 日开始咸水滴灌控制实验,灌水周期为 12 d,灌水量维持在设定梯度。咸水灌溉处理持续至 2016 年 9 月 15 日结束。

表 1 盐旱胁迫试验设计
Table 1 The experiment designation of salt and drought stress

干旱胁迫 Drought stress	盐胁迫 Salt stress			
	CK(对照)	B	C	D
CK	CK	B	C	D
T ₁	T ₁	T ₁ B	T ₁ C	T ₁ D
T ₂	T ₂	T ₂ B	T ₂ C	T ₂ D

3 个盐分胁迫处理为 B(8 g/L),C(11 g/L),D(15 g/L)。2 个干旱胁迫处理的梯度为灌水量 T₁(25 L)和 T₂(15 L)

2.3 测定方法

2.3.1 生长指标的测定

每个灌水周期结束后的一天,用卷尺测量植株高度、东西最长冠径和南北最长冠径以及标定枝长。

2.3.2 生理生化指标的测定

试验结束取样时,每个处理取样 3 份,分别测定其相关指标。超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氯化硝基四氮唑蓝(NBT)还原法^[14];过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法^[15];过氧化氢酶(CAT)活性采用可见光法^[16];丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法^[17];游离的脯氨酸(Pro)含量的测定采用酸性茚三酮显色法^[18]测定。

2.4 数据处理

用 DPS 7.05 软件进行方差分析,比较处理间的差异显著性,采用 Origin 软件制图。

3 结果分析

3.1 不同灌水量、盐分和交互作用下对灰胡杨幼苗生长的影响

植物的表观生长能够比较直观的反应植物所在环境的优劣,生长抑制是植物对逆境响应最敏感的过程^[19]。如表 2 所示,在单一的干旱或盐胁迫下,随着灌水量的减少或盐浓度的增加,冠幅和枝长的增量受到了明显的抑制,降低的幅度分别为 25.0%、37.0%(干旱胁迫)、71.0%、88.09%(盐胁迫)差异显著($P<0.05$)。干旱胁迫对株高的影响并不大,而株高增长量随着盐胁迫的加重,在 B 处理下先升高,随后在 C、D 下逐渐降低,差异显著($P<0.05$),表明灰胡杨具有一定的耐旱性。说明在单一的干旱和盐胁迫下,灰胡杨受到盐胁迫的影响显著大于干旱。

表 2 不同灌水量、盐浓度及交叉胁迫下对灰胡杨幼苗株高、冠幅和枝长增长量的影响

Table 2 Effects of different irrigation amount and salt concentration and intercross stress on increase of plant height and crown diameter and branch length in *Populus pruinosa*

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	冠幅 Crown width/cm	枝长 Branch length/cm	处理 Treatment	株高 Plant height/cm	冠幅 Crown width/cm	枝长 Branch length/cm
CK	10.76+1.95abc	13.53+1.64a	14.40+0.95a	T ₁ C	6.44+1.13abcd	6.51+0.51bcde	4.73+0.86de
B	11.72+2.65abc	9.19+1.19abc	6.73+1.27cd	T ₁ D	3.50+1.80d	3.54+0.31e	4.53+0.65de
C	8.28+1.91abcd	8.16+0.52abcd	6.70+1.21cd	T ₂	9.94+1.96abc	10.15+1.28abc	9.06+1.18bc
D	3.7+0.46d	3.92+0.51de	4.60+0.78de	T ₂ B	5.3+0.49cd	5.77+0.43cde	5.03+0.28cde
T ₁	10.68+1.12abc	11.78+1.39ab	11.43+1.02ab	T ₂ C	3.98+0.23d	5.1+0.32cde	4.16+0.57de
T ₁ B	11.26+1.91ab	7.88+0.53bcde	7.06+0.75cd	T ₂ D	3.30+0.66d	3.38+0.52de	3.36+0.26de

相同的字母表示各处理之间差异不显著;不同的字母表示差异显著($P<0.05$)

在水盐交互胁迫下,灰胡杨生长较单因子胁迫下要复杂。不同的交叉胁迫处理,随着胁迫程度的增加,灰胡杨冠幅和枝长增长量显著降低。 T_1 和不同盐浓度交互胁迫下与对照相比,株高、冠幅和枝长的最大降幅分别为 67.5%;73.8%和 68.5%。 T_2 和不同盐浓度交互胁迫下与对照相比,株高、冠幅和枝长的最大降幅分别为 69.3%;75%和 76.6%。降幅相互之间并没有差异,说明在盐旱交互胁迫下,盐浓度是影响灰胡杨幼苗生长的主要因子。同样,双因素方差分析表明,在灌水量、盐分以及盐旱交互处理下,只有盐分胁迫对灰胡杨相对高生长($F_{\text{水}}=2.679, F_{\text{盐}}=6.238, F_{\text{水+盐}}=0.722$)、相对枝长($F_{\text{水}}=2.18, F_{\text{盐}}=20.252, F_{\text{水+盐}}=1.389$)以及冠幅增量($F_{\text{水}}=1.912, F_{\text{盐}}=9.779, F_{\text{水+盐}}=0.141$)产生了显著影响($P<0.05$),而不同的灌水量、水盐交互处理均没有显著影响。

3.2 不同灌水量、盐分和交互作用下对灰胡杨幼苗生理生化影响

3.2.1 不同灌水量、盐分和交互作用下对灰胡杨幼苗叶片超氧化物歧化酶活性的影响

在逆境胁迫下,木本植物可动员酶性和非酶性两类防御系统保护细胞免遭氧化伤害,前者包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT);后者包括还原型谷胱甘肽,类胡萝卜素(CAR)等。SOD、POD、CAT 是植物体内重要的活性氧清除酶,其中 SOD 它是氧自由基代谢的第一个酶类,被认为是关键酶。

如图 1 和表 3 可知,在干旱胁迫下,灰胡杨幼苗 SOD 活性随着干旱胁迫程度的增加逐渐增加, T_1 与 CK、 T_2 与 T_1 相比,增幅分别为 7%、2%,差异不显著,但 T_2 与 CK 相比增幅为 9%,差异显著($P<0.05$)。说明灰胡杨对于干旱胁迫具有良好的适应能力。在盐胁迫下灰胡杨幼苗 SOD 活性随着胁迫程度的加重,呈现先上升后下降的趋势,在盐浓度 B 处理下增幅达到最大,为 29.1%,与对照存在显著差异($P<0.05$)。在 D 处理下 SOD 活性相比对照有所下降,说明在较高浓度的盐胁迫下,SOD 活性已经受到抑制,无法维持正常水平。表明在单一的盐、旱胁迫下,灰胡杨抗旱能力要大于抗盐能力。在盐旱交互胁迫下,除了 T_2D 处理,灰胡杨幼苗 SOD 活性均上升,且与对照存在显著差异,各处理间也存在显著差异($P<0.05$)。在 T_1 和不同盐分交互胁迫下,随着胁迫的加重,SOD 活性先增高达到峰值随后降低,与对照相比增幅分别为 43.3%、31.1%、1.5%。在 T_2 处理和不同盐分交互胁迫下,随着胁迫的加重,SOD 活性先增高后降低,在 T_2D 处理下,相比对照 SOD 活性有所下降,降幅为 24.7%。说明灰胡杨在水盐交互胁迫下,干旱胁迫占据主导地位。在适度的盐旱交互胁迫下,可以诱导或激活 SOD,增加灰胡杨幼苗的抗逆性,但是重度的盐旱交互胁迫会严重打破灰胡杨自由基产生和清除之间的平衡,严重破坏了膜透性,从而抑制灰胡杨的生长。

表 3 不同灌水量不同盐含量下灰胡杨生化特征重复测量结果的方差分析

Table 3 Repeated measures ANOVA on the effects of irrigation amount and salt concentration on physiological and biochemical characteristics in *Populus pruinosa*

处理 Treatment	超氧化物歧化酶活性 SOD activity	过氧化物酶活性 POD activity	过氧化氢酶活性 CAT activity	丙二醛含量 MDA content	脯氨酸含量 Pro content
灌水量 Irrigation amount	21.185 **	0.69	33.076 **	58.473 **	12.859 **
盐分 Salt concentration	120.495 **	7.354 **	8.394 **	349.652 **	18.6 *
灌水量×盐分 Irrigation amount ×Salt concentration	5.096 **	2.521 **	3.244 **	4.576 **	4.469 *

SOD, superoxide; POD, peroxidase; CAT, catalase; MDA, malonyldialdehyde; Pro, proline. *, $P<0.05$; **, $P<0.01$

3.2.2 不同灌水量、盐分和交互作用下对灰胡杨幼苗叶片过氧化物酶活性的影响

如图 1 和表 3 可知,干旱胁迫下灰胡杨幼苗 POD 活性随着胁迫程度的加重,呈现先上升的趋势,且与对照有显著差异($P<0.05$),在 T_1 、 T_2 处理下,增幅分别为 29.1%、73.4%。说明灰胡杨幼苗的 POD 对其在干旱胁迫下自由基的清除具有重要作用。在盐胁迫下,叶胡杨幼苗 POD 活性随着胁迫程度的加重,呈现先增加后降低的趋势。在 B 处理下 POD 活性达到最高,与对照的差异达到显著水平($P<0.05$),增幅为 72.8%,说明低浓度的盐胁迫,可以激活灰胡杨幼苗 POD 活性,增强其抗旱能力。随着盐浓度的继续增加,POD 活性显著降

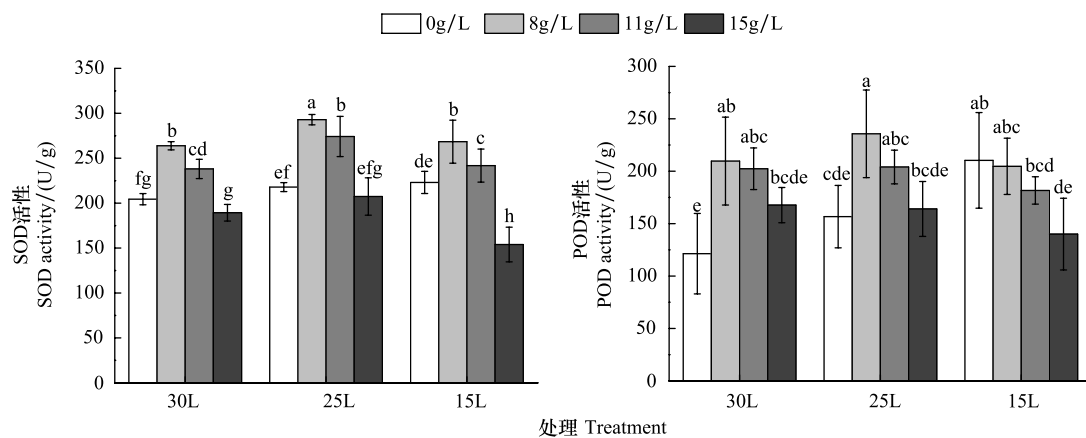


图1 灰胡杨不同盐旱胁迫下 SOD 和 POD 活性的变化

Fig.1 Changes of SOD and POD activities under different irrigation amount and salt concentration in *Populus pruinosa*

SOD: 超氧化物歧化酶, superoxide; POD: 过氧化物酶, peroxidase

低,在 D 处理下,达到最低,但仍高于对照,增幅为 38.2%,表明高浓度的盐会抑制 POD 活性,使其不能维持正常水平,生长受到抑制,这也说明灰胡杨幼苗抗旱性要强于抗盐性。对于盐旱交互胁迫来说,灰胡杨幼苗 POD 活性呈现先增加后下降的趋势,且与对照存在显著差异。在 T_1 与不同浓度盐分交互胁迫下,POD 活性增幅分别为 94.2%、68.1%、35.2%,在 T_2D 处理下,POD 活性增幅达到最小,为 15.4%,与对照相比有显著差异 ($P < 0.05$)。已上分析表明在,盐旱交互胁迫下,灰胡杨幼苗受到刺激,POD 活性升高,抗逆性增强,但随着胁迫程度的加重,POD 活性显著降低,却仍然高于对照,但差异并不显著 ($P > 0.05$),此时,灰胡杨幼苗 POD 仍然发挥着作用,由此我们推断,若盐旱交互胁迫进一步加重,超过试验所设处理程度,则灰胡杨幼苗 POD 活性会受到抑制。

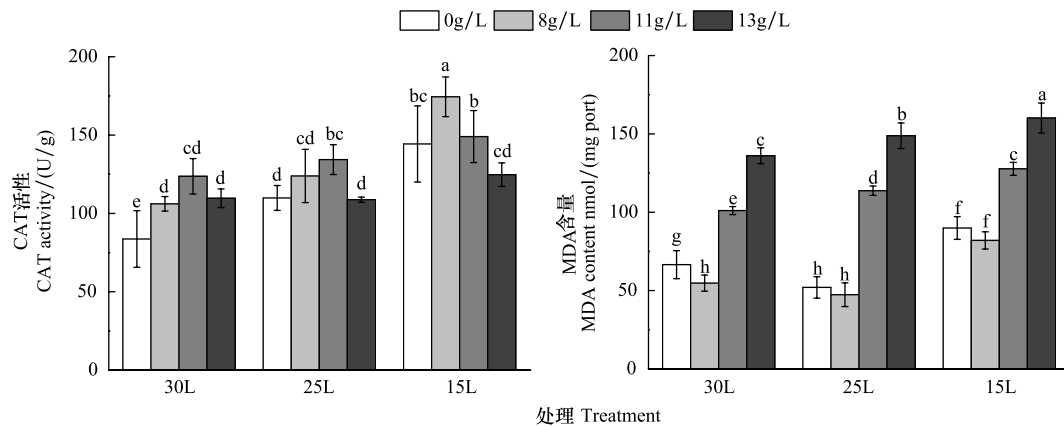


图2 灰胡杨不同盐旱胁迫下 CAT 活性和 MDA 含量的变化

Fig.2 Changes of CAT activities and MDA under different irrigation amount and salt concentration in *Populus pruinosa*

CAT: 过氧化氢酶; catalase; MDA: 丙二醛; malonyldialdehyde

CAT 主要分布于过氧化氢酶体中,将高浓度的 H_2O_2 清除,与 SOD 协同反应,使活性氧维持在较低的水平,减轻有毒物质对生物细胞的毒害,推迟或阻碍细胞结构的破坏,使组织保持活力。

图 2 表明,在干旱胁迫下,灰胡杨幼苗 CAT 活性随着灌水量的减少逐渐升高,在 T_1 、 T_2 处理下与对照相比,增幅分别为 31.3%、72.5%,且差异显著 ($P < 0.05$)。在盐胁迫下,灰胡杨幼苗 CAT 活性随着盐浓度的增加,呈现出先增加后降低的趋势,但仍高于对照并与对照有显著差异 ($P < 0.05$),在 C 处理下达到峰值,增幅为 47.9%。这说明随着胁迫程度的增加,CAT 酶活性增大,从而清除因盐胁迫而产生的自由基,但是当盐胁迫达

到一定程度后,酶活性开始受到抑制,自由基无法快速清除,幼苗受到一定伤害; T_2 处理下的干旱程度并不能抑制灰胡杨 CAT 酶活性,而 D 处理下 CAT 酶活性虽然显著高于对照,但已经有下降的趋势,说明在单一盐或者干旱胁迫下,灰胡杨幼苗 CAT 抗旱能力要高于抗盐能力。

盐旱交互胁迫时,在 T_1 与不同盐分浓度交互胁迫下,灰胡杨叶片 CAT 活性,随着胁迫程度的加重,呈现先增后减的趋势,增幅分别为 48.1%,60.6%,29.1%。在 T_2 与不同盐分浓度交互胁迫下,灰胡杨叶片 CAT 活性同样呈现先增后减的趋势,增幅达到最大,分别为 107.1%,77.4%,48.5%。这说明对于灰胡杨幼苗 CAT 来说,水盐交互胁迫下干旱胁迫占主导地位。

丙二醛(MDA)是脂质过氧化的主要产物之一。它可与细胞膜上的蛋白质、酶等结合、交联使之失活,从而破坏生物膜的结构与功能,对细胞有毒性的物质,对许多生物大分子均有破坏作用,因此 MDA 可以作为判断膜脂过氧化作用的一种主要指标^[20]。MDA 也是膜脂过氧化作用的最终产物,膜系统受伤害的重要标志之一^[21],MDA 积累越多表明组织的保护能力越弱^[22]。

由图 2 可知,在单一的盐分或干旱胁迫下,随着胁迫程度的加重,灰胡杨幼苗 MDA 含量均表现出先降低后增加的趋势,与对照有显著差异($P<0.05$),这与抗氧化酶活性先升高后降低的趋势相对应。

盐旱交互胁迫下,在 T_1 与不同盐分浓度交互胁迫下,随着交互胁迫程度的加重,灰胡杨幼苗 MDA 含量表现出先降低后增加的趋势,但在 T_2 与不同盐分浓度交互胁迫下,灰胡杨幼苗 MDA 含量却持续增加,差异显著($P<0.05$),增幅分别达到 23.3%,96.3%,140.6%。

说明在盐旱交互胁迫过程中,随着胁迫程度的加重,灰胡杨幼苗细胞内抗氧化酶活性下降,自由基的平衡已经无法控制,从而引发了脂膜过氧化作用,对细胞产生毒害作用。

脯氨酸是水溶性较大的氨基酸,具有较强的水合力,当植物受到逆境胁迫时,脯氨酸的增加有助于细胞或组织持水^[23]。由图 3 和表 3 可知,在单一干旱或盐分胁迫下,灰胡杨叶片脯氨酸含量均呈上升趋势,但是盐胁迫下脯氨酸含量增幅显著高于干旱胁迫,且 T_1 与 T_2 相比,脯氨酸含量并无显著差异($P>0.05$)。这说明,灰胡杨幼苗在面对单一盐分或干旱胁迫时,脯氨酸的作用更偏向于缓解盐胁迫所带来的损伤。

在盐旱交互胁迫下,随着胁迫的加重,灰胡杨幼苗叶片脯氨酸含量也显著增加,各盐旱交互胁迫处理下的灰胡杨脯氨酸含量均高于各单一盐胁迫或干旱胁迫下的含量且显著差异($P<0.05$)。与 T_1 相比, T_2 和不同盐浓度交互胁迫下,灰胡杨幼苗叶片脯氨酸含量增幅较大,分别为 155.3%,188.0%,235.9%。说明随着盐旱交互胁迫程度的加重,脯氨酸含量也持续增加,灰胡杨幼苗抗逆性进一步得到增强。

4 讨论与结论

生长量是对胁迫响应的综合表现,也是反映植物抗旱性和耐盐性的基本标准。在水、盐胁迫下,根系首先感应并发出信号,同时根系形态结构、生理化学生物量等也发生相应变化,进而抑制植物生长,甚至导致植物死亡^[24]。有研究表明,落羽杉^[25]和金叶白蜡^[26]株高,基径和生物增量随着土壤盐分浓度的增加和土壤水分含量的减少而减少。本实验中,通过灌水量和盐浓度的改变,模拟塔克拉玛干沙漠环境,结果表明,随着干旱程度的加重和盐浓度的升高,灰胡杨株高,枝长,冠幅均受到不同程度的抑制,差异显著,这与上述研究结果一

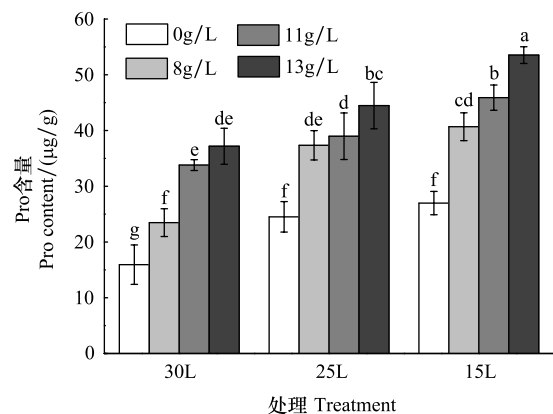


图 3 灰胡杨不同盐旱胁迫下 Pro 含量的变化

Fig.3 Changes of Pro activities under different irrigation amount and salt concentration in *Populus pruinosa*

Pro: 脯氨酸, proline

致。在盐旱胁迫下,由于外界渗透势过低,灰胡杨无法吸取足够水分,从而影响各种生理反应,导致灰胡杨生长受到抑制,但是两者的胁迫损伤程度并不相同,盐胁迫对植物产生的生长抑制效果明显大于干旱胁迫,干旱胁迫对植物的危害主要是通过渗透胁迫,而盐分对植物的危害主要是通过渗透胁迫和离子毒害^[27]。

植物在各种逆境胁迫下,其保护酶活性会发生不一样的变化,在盐旱交互胁迫下,植物叶片内会积累大量的 OH^- 和 H_2O_2 ,同时体内抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性增加,及时清除体内有害的活性氧,防止自由基对细胞的伤害,以提高植物的适应能力^[28-29]。庄伟伟^[30]通过对银沙槐幼苗在水盐交叉胁迫下的研究表明,在轻度干旱、中度干旱和盐分的单一胁迫或交叉胁迫下银沙槐幼苗保护酶(SOD、POD、CAT)活性均上升,但在重度盐旱交叉胁迫下,保护酶的活性不能维持较高的水平。杨国会^[31]通过对甘草的研究表明,随着 NaCl 浓度的增加,POD、SOD 2 种保护酶的活性呈现先上升后下降的趋势。

本研究中灰胡杨幼苗抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性仅受到干旱胁迫时,随着胁迫的加重,其活性表现出持续增加。而在盐分胁迫和盐旱交叉胁迫下则表现出先升高后下降的趋势,表明灰胡杨幼苗的耐胁迫具有一定的范围,在盐分和灌水量的交互胁迫下,灰胡杨幼苗体内的抗氧化酶系统和具有抗性特征的生理活动被诱导加快,抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性在此诱导下逐渐增加,以消除盐分和干旱胁迫所导致的叶片中产生过多的活性氧,但是随着胁迫程度的增加,叶片中活性氧数量也在增加,达到某一数量超出正常范围内酶系统所能承受的能力,导致其不足以清除体内的过多自由基,从而造成了细胞膜及酶系统等的破坏,说明保护酶活性是维持在一定胁迫程度之内发生的,超出这一程度后,保护酶 SOD、POD、CAT 活性会急剧下降。

植物生长环境受到破坏时,膜脂发生过氧化,细胞膜的正常功能受到破坏而使膜与壁分离^[32]。MDA 是膜脂过氧化过程的终产物,在细胞中积累的多少可以判断过氧化的程度,积累量越多,胞膜系统受伤害的程度越大。赵银河^[33]等研究一年生皂角和紫荆实生苗结果表明,随着干旱和盐交互胁迫强度的增加,两树种的抗氧化酶 SOD、CAT 和 POD 活性均呈现先下降再上升的趋势,活性都高于正常水平下的酶的活性,而且丙二醛含量也均高于正常水平下。本研究中,随着盐胁迫的加重,灰胡杨叶片 MDA 含量呈先降低后增加的趋势,与上述结论一致。在 T_1 、 T_2 和较低盐浓度 CK、B 交互胁迫下,灰胡杨叶片 MDA 含量也呈先降低后增加的趋势,但是与较高盐浓度 C、D 交互胁迫下,其含量一直稳定增加,差异显著($P<0.05$)。说明在轻度的盐旱胁迫下,保护酶能够发挥作用,从而有效防止膜脂过氧化对灰胡杨的伤害,但在重度胁迫下,保护酶活性受到抑制,自由基的清除无法达到平衡,导致了膜系统受到破坏,从而抑制了植物的生长甚至导致其死亡。

游离脯氨酸(Pro)是植物体内的一种重要的调节物质,能够有效的保持体内的水分平衡,较低的溶质水势。当植物处于逆境下生长时,脯氨酸的积累,以防止蛋白质的脱水变性,持体内生长环境,保证水合能力。王利军^[34]等研究发现,在水分和盐分胁迫处理下,沙枣脯氨酸含量随着胁迫时间的增加逐渐增加。刘瑞宁^[35]等研究发现,在水盐交互胁迫下,叶底珠幼苗脯氨酸含量呈现逐渐上升趋势。本实验中,无论是单一的盐胁迫、干旱胁迫还是盐旱交互胁迫,灰胡杨脯氨酸含量随着胁迫程度的加重而显著增加,说明水分、盐分及水盐交互胁迫对脯氨酸产生了显著影响。脯氨酸的增加,可以提高细胞渗透调节的能力,降低外界胁迫对灰胡杨叶片细胞造成的伤害,从而增强了灰胡杨的抗逆性。

干旱、盐胁迫及交互胁迫对灰胡杨幼苗的生长和生理特性均有一定影响,灰胡杨幼苗能够在盐分 8 g/L、灌水量 25 L 下良好生长,但在盐浓度为 11 g/L、15 g/L 胁迫和 15 L 灌水量的胁迫以及交互作用下,其生理活动受到显著抑制,体内抗氧化酶活性降低,但仍高于对照。MDA 含量与抗氧化酶活性呈负相关,表现出先降低后升高的趋势。同时,作为渗透调节因子的脯氨酸,在整个胁迫试验过程中表现出持续增加的趋势。灰胡杨幼苗通过调节自身生长、体内生理代谢等活动来适应干旱与盐的胁迫,并对胁迫表现出较强的耐受性,从而减少外界对幼苗的伤害。可见,在灌水量为大于 30 L,盐分浓度平均为 5 g/L 的沙漠腹地,灰胡杨可以健康的成长,因此在沙漠腹地可以引种灰胡杨。

参考文献(References):

- [1] 高凯敏,刘锦春,梁千慧, Temme A A, Cornelissen J H C. 6 种草本植物对干旱胁迫和 CO_2 浓度升高交互作用的生长响应. 生态学报,

- 2015, 35(18): 6110-6119.
- [2] 陈成升, 谢志霞, 刘小京. 旱盐互作对冬小麦幼苗生长及其抗逆生理特性的影响. 应用生态学报, 2009, 20(4): 811-816.
- [3] 张卫红, 刘大林, 苗彦军, 闫天芳, 蔺永和, 徐雅梅. 西藏 3 种野生牧草苗期对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2017, 37(21): 7277-7285.
- [4] 郑国琦, 许兴, 邓西平, 徐兆桢, 刘振荣. 盐分和水分胁迫对枸杞幼苗渗透调节效应的研究. 干旱地区农业研究, 2002, 20(2): 56-59.
- [5] 郑青松, 刘兆普, 刘友良, 刘玲. 盐和水胁迫对海蓬子、芦荟、向日葵幼苗生长及其离子吸收分配的效应. 南京农业大学学报, 2004, 27(2): 16-20.
- [6] 吾尔麦提汗·麦麦提明, 卡依尔·玉素甫, 热孜亚·艾肯, 布阿依夏姆·阿木提, 努丽曼姑·司马义, 买孜拉木·肉扎洪, 麦合甫再木·阿布都热合曼, 马相汝, 艾尔肯·热合曼. 塔里木胡杨林可培养胡杨内生细菌多样性与群落结构的时空演变格局. 生态学报, 2014, 34(22): 6622-6639.
- [7] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙. 不同温度下灰胡杨叶片气孔导度对光强响应的模型分析. 生态环境学报, 2015, 24(5): 741-748.
- [8] 王海珍, 徐雅丽, 张翠丽, 韩路. 干旱胁迫对胡杨和灰胡杨幼苗渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响. 干旱区资源与环境, 2015, 29(12): 125-130.
- [9] 韩路, 王海珍, 徐雅丽, 牛建龙. 灰胡杨蒸腾速率对气孔导度和水汽压差的响应. 干旱区资源与环境, 2016, 30(8): 193-197.
- [10] 胡利华. 胡杨和灰叶胡杨不同耐盐胁迫机制的初步研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [11] 李志军, 罗青红, 伍维模, 韩路. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 干旱区研究, 2009, 26(1): 45-52.
- [12] 张志刚, 李宏, Walther D, 杨婵婵, 郭光华. 塔里木河中游胡杨与灰叶胡杨气体交换特性对比研究. 西北植物学报, 2012, 32(12): 2506-2511.
- [13] Hsiao T C. Plant responses to water stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1973, 24: 519-570.
- [14] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社, 2015.
- [15] 李忠光, 龚明. 愈创木酚法测定植物过氧化物酶活性的改进. 植物生理学通讯, 2008, 44(2): 323-324.
- [16] 廖丹, 杨烨, 李青耘, 谢姗姗, 王静. 测定过氧化氢酶活性的分光光度法的建立及验证. 中国生物制品学杂志, 2015, 28(4): 418-421, 425-425.
- [17] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [19] 陈平, 孟平, 张幼松, 何春霞, 贾长荣, 李建中. 两种药用植物生长和水分利用效率对干旱胁迫的响应. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1300-1306.
- [20] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 周健. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响. 生态学报, 2017, 37(24): 8511-8517.
- [21] 周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 徐茜. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对干旱胁迫的响应. 植物生态学报, 2012, 36(1): 19-29.
- [22] 陈贵林, 王晨霞, 陈建英. NaCl 胁迫对白刺试管苗渗透调节物质及离子含量的影响. 西北植物学报, 2009, 29(6): 1233-1239.
- [23] 秦斐斐, 慈敦伟. 花生幼苗对重复干旱胁迫的生理响应. 生态学报, 2017, 37(24): 8486-8498.
- [24] 张瑞群, 马晓东, 吕豪豪. 多枝怪柳幼苗生长及其根系解剖结构对水盐胁迫的响应. 草业科学, 2016, 33(6): 1164-1173.
- [25] 汪贵斌, 曹福亮, 王媛. 涝渍对 3 个树种生长、组织孔隙度和渗漏氧的影响. 植物生态学报, 2012, 36(9): 982-991.
- [26] 刘旭, 陈芬, 刘博, 谭军. 盐分和水分胁迫对金叶白蜡幼苗生长及生理生化特性的影响. 安徽农业科学, 2015, 43(28): 181-183.
- [27] 周瑞莲, 王进, 杨淑琴, 杨树德. 海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征. 生态学报, 2013, 33(6): 1973-1981.
- [28] Acar O, Türkan I, Özdemir F. Superoxide dismutase and peroxidase activities in drought sensitive and resistant barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. Acta Physiologiae Plantarum, 2001, 23(3): 351-356.
- [29] Bor M, Özdemir F, Türkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. Plant Science, 2003, 164(1): 77-84.
- [30] 庄伟伟, 李进, 曹满航, 冯文娟, 李茵萍. 盐、旱及其交叉胁迫对银沙槐幼苗保护酶活性的影响. 干旱区研究, 2010, 27(5): 760-765.
- [31] 杨国会, 石德成. NaCl 胁迫对甘草叶片相对含水量及保护酶活性的影响. 河南农业科学, 2009, 38(12): 104-106.
- [32] 刘婧, 孙培琪, 周广芳, 史作安, 李宪利. 枣树叶片衰老过程中丙二醛含量和抗氧化酶活性的变化. 落叶果树, 2011, 43(2): 1-3.
- [33] 赵银河, 祝钰, 孙明高, 孙方行, 于振群, 孔红岭. 干旱和盐分交互胁迫对紫荆、皂角幼苗保护酶活性的影响. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2007, 38(2): 173-177.
- [34] 王利军. 不同种源沙枣对水分和盐分胁迫生长的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [35] 刘瑞宁. 水分和盐分胁迫下叶底珠幼苗生理特性研究[D]. 天津: 天津师范大学, 2008.