

DOI: 10.20103/j.stxb.202209012488

刘群, 彭斌, 田长彦, 赵振勇, 王雷, 王守乐. 8 种盐生植物种子萌发特征与 NaCl 盐度的关系. 生态学报, 2023, 43(17): 7284-7293.

Liu Q, Peng B, Tian C Y, Zhao Z Y, Wang L, Wang S L. Study on the relationship between germination characteristics of 8 halophytes and NaCl salinity. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7284-7293.

8 种盐生植物种子萌发特征与 NaCl 盐度的关系

刘 群^{1,2}, 彭 斌^{1,2}, 田长彦^{1,*}, 赵振勇¹, 王 雷¹, 王守乐^{1,2}

1 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:耐盐植物的选育是盐渍土地生物改良的关键。通过对 13 个 NaCl 盐度梯度下, 真盐生植物囊果碱蓬、盐地碱蓬、高碱蓬、盐角草、盐爪爪, 泌盐植物大叶补血草、耳叶补血草、黄花补血草 8 种盐生植物的萌发试验, 测定其种子发芽率、发芽势、发芽指数和相对盐害率等指标, 研究不同 NaCl 盐度胁迫对其萌发特性的影响。结果表明: 低盐度 (50 mmol/L) 能促进 8 种盐生植物的萌发; 随着盐度的上升, 盐角草、盐地碱蓬、囊果碱蓬、高碱蓬表现出较强的萌发耐盐性, 发芽势和发芽指数优于其他植物; 盐角草的萌发耐盐性最佳, 在 1000 mmol/L 盐度下萌发率仍能达到 54.0%。进一步通过 S 型生长曲线和线性模型分析得出, 8 种植物为对抗逆境大致分为“快速型”和“缓慢型”两种萌发策略; 随盐度的升高, 初始萌发时间和萌发高峰时间均不同程度的向后推迟。盐度 ≤ 200 mmol/L 时, 囊果碱蓬的萌发占据优势, 其萌发速率大于其他植物, 且差异显著; 中盐度 400 mmol/L 左右时, 盐地碱蓬和盐角草萌发最快, 二者无显著差异; 盐度 ≥ 600 mmol/L 时, 盐角草萌发速率较快, 相比其他植物差异显著。泌盐植物的萌发耐盐适宜浓度和耐盐极限浓度均低于真盐生植物。8 种植物均有作为氯化物为主盐渍土地地区生物改良材料的潜力。

关键词:盐胁迫; 盐生植物; 种子萌发; 生态修复

Study on the relationship between germination characteristics of 8 halophytes and NaCl salinity

LIU Qun^{1,2}, PENG Bin^{1,2}, TIAN Changyan^{1,*}, ZHAO Zhenyong¹, WANG Lei¹, WANG Shoule^{1,2}

1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumchi 830011, China

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

Abstract: The breeding of salt tolerant plants is the key to the biological remediation of saline soil. We conducted a germination experiment of euhalophytes and recretohalophytes under 13 NaCl gradients, including the euhalophytes: *Suaeda physophora* Pall., *Suaeda salsa* (L.) Pall., *Suaeda altissima* (L.) Pall., *Salicornia europaea* L., *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq. and recretohalophytes: *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *Limonium otolepis* (Schrenk) Kuntze, *Limonium aureum* (L.) Hill. To investigate the responses of germination characteristics to salinity stress by determining the seed germination rate, germination potential, germination index and relative salt damage rate. The results showed that low salinity (NaCl = 50 mmol/L) could promote the germination of 8 halophytes. With the increase of salinity, *S. europaea*, *S. salsa*, *S. physophora*, *S. altissima* presented stronger salt tolerance in germination, and its germination potential and germination index were higher than others. *S. europaea* had the highest salt tolerance, and its germination rate even reached 54.0% under 1000 mmol/L. The 8 plants could be roughly divided into aggressive and cautious germination strategies based on S-shaped growth curve and linear model. With the increase of salinity, the initial germination time and the peak time of

基金项目:国家重点研发计划项目 (2018YFE0207200); 中国科学院国际合作局国际伙伴计划项目 (131965KYSB20190083); 兵团财政科技计划项目 (2020DB001); 新疆维吾尔自治区重大科技专项 (2020A01003)

收稿日期:2022-09-01; **网络出版日期:**2023-04-28

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

germination were delayed in varying degrees. When salinity ≤ 200 mmol/L, the germination of *S. physophora* was dominant. Its germination rate was higher than that of other plants and the difference was significant. When the medium salinity was about 400 mmol/L, *S. salsa* and *S. europaea* germinate fastest, and there was no significant difference between the two. When the salinity was ≥ 600 mmol/L, the germination rate of *S. europaea* was faster, which was significantly different from other plants. The salt tolerance concentration and salt tolerance limit concentration of recretohalophytes were lower than euhalophytes. Our results indicated that 8 plants had the potential to be used as ecological restoration materials in saline soil areas dominated by chloride.

Key Words: salt stress; halophyte; seed germination; ecological restoration

土地盐渍化是全球共同面临的生态问题。我国是盐碱地大国,盐渍化土地面积约为 3.67×10^7 hm^2 ^[1]。新疆作为我国最严重的盐渍化地区之一,盐渍土地面积达 2.33×10^6 hm^2 占全疆灌区耕地面积的 37.7%。南疆地区盐渍化面积更是占到耕地面积的 49.6%,其中 27.68% 为中度、重度盐渍化^[2-3],土地盐渍化严重制约了当地农业和经济社会的发展。

目前国内外盐渍土地的改良方法主要有化学、生物以及水利工程改良^[4-5],大量研究表明培育和利用盐生植物改良盐渍土地是最经济有效的措施之一^[6-9]。盐生植物是一种天然具有抗逆功能的植物,具有较强的抗盐、抗旱能力^[10]。目前,用于盐碱地改良的盐生植物主要分为真盐生植物和泌盐植物两种类型,前者的叶、同化枝或茎形成肉质化,通过贮存大量水分稀释吸收到体内的盐离子;而后者依赖于叶片或茎部的盐腺或盐囊泡将吸收到体内的盐分排出体外^[11]。种子萌发时期是对逆境最敏感的时期^[12-13],盐生植物种子能否在盐渍土地上健康发芽是决定其能成功种植的关键。不同盐生植物萌发期对盐度的耐受限度不同,同种植物在不同盐度下的萌发率也不同。如尖叶盐爪爪(*K. cuspidatum*)的种子在 200 mmol/L 下萌发率能达到 45%,而 *K. sinicum* 在浓度为 300 mmol/L 下萌发率几乎为零^[14]。*Suaeda maritime* 的种子能在海水(约 595 mmol/L NaCl)中萌发^[15],*Salicornia rubra* 的种子甚至在 1000 mmol/L 的 NaCl 溶液中仍能萌发^[16]。Katembe^[17]对比两种藜科植物种子在 NaCl 和等渗浓度 PEG 溶液中的萌发,发现 NaCl 处理更能抑制萌发。而杨景宁研究表明,轻度的 NaCl 胁迫对萌发具有一定的促进作用,提高了高碱蓬和驼绒藜的发芽速度和整齐度^[18];Glenn 等通过对 800 多种盐生植物的筛选,最终得到 20 余种耐盐性较强的盐生作物,其中盐角草属贝齐罗比(*Salicornia bigelovii* Torr.)耐盐能力最强,但这种植物只适合在沿海滩涂地区种植^[19]。

以往盐渍地生物改良研究主要集中于沿海地区和北疆氯化物—硫酸盐为主的盐渍土地地区^[20-21],而对于南疆部分重度氯化物盐渍土地的生物改良还少有报道^[22],多种盐生植物的萌发适宜阈值还未见有报道。因此,本试验以具有典型生物改良效果的 8 种盐生植物种子为对象,拟探究单盐 NaCl 胁迫对其种子萌发的影响,为新疆地区耐盐种质资源筛选和氯化物盐渍化土地生物改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验以真盐生植物种子:囊果碱蓬、盐地碱蓬、高碱蓬、盐角草、盐爪爪,泌盐植物种子:大叶补血草、耳叶补血草、黄花补血草为试验对象。所需种子于 2019 年 10 月采集自新疆维吾尔自治区克拉玛依农业开发区盐生植物园(东经 $85^{\circ}0'27''$,北纬 $45^{\circ}26'14''$)。取样地点土壤盐分主要为氯化物-硫酸盐(表 1)。种子成熟后用牛皮纸信封取回并置于 4°C 冰箱保存备用。前人报道,部分盐生植物为应对严酷或不可预测环境进化出了多种种子形态,不同形态的种子萌发率不同^[23]。如相同生境下,盐角草有翅状附属物的大种子萌发率是无附属物小种子的 3—4 倍^[24-25];高盐度下,盐地碱蓬棕色种子萌发率是黑色种子的 2—3 倍^[26-27]。本试验中均选择盐生植物耐盐性较强的种子,即盐地碱蓬、高碱蓬选择棕色种子,盐角草选择有翅状附属物的大种子。为避免发霉对试验造成影响,试验前除去杂质,后用 75% 酒精消毒 10 s,用蒸馏水反复冲洗后实验。

表 1 8 种盐生植物取样地点土壤盐分构成

Table 1 Soil salt composition at sampling sites of eight halophytes

土壤深度 Soil depth/cm	总盐 Total salt/ (g/kg)	含水量 water content/%	Na ⁺ / (g/kg)	K ⁺ / (g/kg)	Ca ²⁺ / (g/kg)	Mg ²⁺ / (g/kg)	Cl ⁻ / (g/kg)	SO ₄ ²⁻ / (g/kg)	HCO ₃ ⁻ / (g/kg)
0—20	3.62	13	0.68	0.03	0.28	0.17	0.59	1.56	0.27
20—40	8.77	19.14	1.89	0.04	0.69	0.28	2.28	2.55	0.23
40—60	7.46	21.38	1.49	0.04	0.72	0.21	2.08	2.15	0.24
60—80	5.01	23.63	1.07	0.03	0.35	0.15	1.17	1.69	0.26
80—100	4.96	13.12	0.69	0.03	0.59	0.18	1.20	1.45	0.24

1.2 研究方法

以单盐 NaCl 为盐胁迫条件,设 50、100、150、200、250、300、400、500、600、700、800、900、1000 mmol/L 13 个浓度梯度,以蒸馏水为对照(CK)。选取大小一致、形态相似且饱满的种子,将双层滤纸平铺于内径 90 mm 的培养皿底部。每皿均匀放置种子 25 粒,设置 4 次重复。每皿加入 7 mL NaCl 溶液,盖上培养皿盖后用封口膜(Parafilm)封口以防止水分蒸发。将培养皿置于 25℃ 光照 14 h、10℃ 黑暗 10 h 的人工气候培养箱中培养,相对湿度控制在 60%。于每日 16:00—19:00 统计种子萌发数(以胚根伸出长度不小于种子长度 1/2 为发芽标准),并将已萌发种子移除,连续记录 16 d 后结束。

1.3 测定指标

发芽率=萌发数/供试种子数×100%
发芽势=前 6 天种子发芽总数/供试种子数×100%^[12]
萌发指数=∑(第 *t* 天种子发芽数/相应的萌发天数 *t*)
相对盐害率=(CK 发芽率—处理发芽率)/CK 发芽率×100%
耐盐适宜浓度:发芽率达对照发芽率 75% 时的盐浓度
耐盐半致死浓度:发芽率达对照发芽率 50% 的盐浓度
耐盐极限浓度:发芽率达对照发芽率 10% 的盐浓度^[28]
发芽速率:∑(*G_i*/*T_i*)
(*G_i* 表示第 *i* 天种子发芽率, *T_i* 表示萌发统计的第 *i* 天)^[29]

1.4 数据处理

试验数据用 Excel 2016 软件整理统计,取 4 次重复数据的平均值±标准差,计算相应指标。利用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析和差异显著性检验(α=0.05),Duncan 法多重比较(*P*<0.05);GraphPad Prism 8.0 软件制图。

2 结果与分析

2.1 NaCl 盐度对盐生植物种子发芽率的影响

从表 2 可以看出,不同盐度对 8 种盐生植物萌发大致表现为低浓度促进高浓度抑制,抑制程度随溶液浓度的升高而增大,但不同植物对盐胁迫的响应程度不同。盐度为 50 mmol/L 时,8 种植物萌发率均高于 CK,且囊果碱蓬、高碱蓬、盐爪爪、大叶补血草、耳叶补血草、黄花补血草在此盐度下萌发率达到最高。盐地碱蓬和盐角草分别在 100 mmol/L 和 300 mmol/L 时萌发率达最高,相比 CK 分别高出 14.5% 和 17.1%,差异显著(*P*<0.05,下同)。说明低盐度环境一定程度上能够促进真盐生植物和泌盐植物种子的萌发;盐度升至 500 mmol/L 时,真盐生植物盐地碱蓬、高碱蓬和囊果碱蓬萌发率显著降低,分别为 CK 的 62.3%、52.2% 和 34.2%。而此浓度下 3 种泌盐植物萌发率均已不足其对照的 10%,差异极显著,说明中高盐度胁迫下真盐生植物比泌盐植物表现出更强的萌发耐盐性。盐度大于 250 mmol/L 后,盐角草的萌发率始终高于其他 7 种植物,甚至在

1000 mmol/L 盐度下其萌发率仍能达到 54.0%, 而此盐度下其他植物萌发率已接近零或已为零。

表 2 不同盐度 NaCl 胁迫对盐生植物种子发芽率的影响/%
Table 2 Effect of NaCl stress on germination rate of halophytes

NaCl 浓度 NaCl concentration/ (mmol/L)	囊果碱蓬 <i>S. physophora</i>	盐地碱蓬 <i>S. salsa</i>	高碱蓬 <i>S. altissima</i>	盐角草 <i>S. europaea</i>	盐爪爪 <i>K. foliatum</i>	大叶补血草 <i>L. gmelinii</i>	耳叶补血草 <i>L. otolepis</i>	黄花补血草 <i>L. aureum</i>
对照 CK	79.0±1.1ab	69.0±2.3b	46.0±3.4b	76.0±2.7bc	94.0±3.2a	72.0±2.2b	96.0±3.1a	82.0±4.1ab
50	86.0±2.8a	76.0±1.9a	66.0±1.7a	79.0±2.6b	96.0±1.0a	92.0±3.6a	98.0±2.7a	92.0±3.4a
100	72.0±1.4ab	79.0±1.4a	60.0±4.1a	81.0±3.9ab	94.0±2.3a	58.0±1.5c	68.0±2.9b	70.0±3.9b
150	64.0±2.5b	70.0±2.0ab	59.0±2.7a	81.0±4.1ab	94.0±1.8a	43.0±2.2c	60.0±1.8b	64.0±2.7c
200	59.0±1.7b	70.0±1.3ab	50.0±3.6b	83.0±2.5ab	90.0±1.0ab	42.0±0.6c	38.0±3.3c	40.0±2.7d
250	48.0±1.6bc	67.0±1.4b	47.0±1.8b	84.0±1.8a	76.0±2.7b	36.0±1.2d	30.0±3.4c	36.0±1.7d
300	44.0±1.2bc	62.0±0.9bc	46.0±2.6b	89.0±1.2a	67.0±3.1bc	26.0±0.8d	12.0±0.7d	19.0±2.0e
400	30.0±1.7c	58.0±3.0c	40.0±2.7bc	82.0±1.4ab	47.0±2.0c	10.0±2.5e	7.0±2.4d	8.0±1.1ef
500	27.0±1.4c	43.0±1.3d	24.0±3.3c	76.0±1.6b	8.0±0.6d	0e	1.0±0.8e	4.0±0.6f
600	20.0±1.4cd	34.0±3.0de	20.0±1.6c	72.0±2.0bc	4.0±0.4d	0e	0e	1.0±0.2f
700	12.0±1.3cd	23.0±1.2de	14.0±2.2c	69.0±2.2c	0d	0e	0e	0f
800	10.0±1.4d	18.0±2.1e	6.0±2.3d	64.0±0.9cd	0d	0e	0e	0f
900	7.0±1.2d	10.0±0.9e	0d	62.0±1.1cd	0d	0e	0e	0f
1000	4.0±1.3d	4.0±0.7e	0d	54.0±3.2d	0d	0e	0e	0f

数据为平均值±标准差, 同列数据中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.2 NaCl 盐度对盐生植物种子发芽势的影响

发芽势表示种子的生活力及发芽整齐度情况。由表 3 可知, 盐度在 ≤ 50 mmol/L 时, 泌盐植物耳叶补血草发芽势最高。100 mmol/L 盐度下, 3 种泌盐植物的发芽势较 CK 均显著降低。300 mmol/L 时, 5 种真盐生植物发芽势均在 39% 以上, 盐角草最高, 达 89%, 而 3 种泌盐植物发芽势均已不足 15%。500 mmol/L 时, 真盐生植物囊果碱蓬、盐地碱蓬、高碱蓬和盐角草发芽势高于 20%, 盐爪爪及泌盐植物大叶补血草、耳叶补血草发芽势已降为 0。结果表明, 中高盐度下真盐生植物的种子生活力要大于泌盐植物, 其中盐地碱蓬、盐角草种子的生活力更高, 超高盐度 (>800 mmol/L) 下仅有盐角草耐受性较好, 这一结果与发芽率结果相似。

表 3 不同盐度 NaCl 胁迫对盐生植物种子发芽势的影响/%
Table 3 Effect of NaCl stress on seed germination potential of halophytes

NaCl 浓度 NaCl concentration/ (mmol/L)	囊果碱蓬 <i>S. physophora</i>	盐地碱蓬 <i>S. salsa</i>	高碱蓬 <i>S. altissima</i>	盐角草 <i>S. europaea</i>	盐爪爪 <i>K. foliatum</i>	大叶补血草 <i>L. gmelinii</i>	耳叶补血草 <i>L. otolepis</i>	黄花补血草 <i>L. aureum</i>
对照 CK	79.0±2.0ab	60.0±4.3ab	43.0±4.0b	73.3±2.2bc	79.0±3.2a	59.0±2.0a	96.0±2.2a	82.0±2.3a
50	84.0±2.9a	74.0±2.8a	58.0±0.9a	76.3±1.9b	66.0±3.0b	62.0±3.0a	94.0±1.3a	83.0±3.3a
100	72.0±0.5ab	68.0±2.1a	60.0±2.3a	80.0±1.4ab	75.0±3.2a	42.0±0.9b	66.0±0.7b	71.0±2.1b
150	64.0±2.1b	63.0±1.6a	54.0±4.3a	68.0±1.6bc	52.0±1.0c	23.0±3.1cd	40.0±2.3c	51.0±2.2c
200	58.0±3.3b	63.0±0.9a	47.0±2.3b	82.7±1.7a	62.0±2.9b	30.0±1.3c	24.0±1.1d	35.0±2.0d
250	44.0±1.2c	56.0±4.0ab	43.0±1.6b	78.7±2.1b	31.0±1.8d	8.0±1.6e	3.0±0.9e	15.0±1.7e
300	43.0±2.1c	50.0±2.7b	44.0±2.9b	89.3±2.3a	39.0±2.4d	15.0±1.3d	6.0±0.8e	14.0±0.4e
400	27.0±3.7d	52.0±3.1b	32.0±1.8bc	82.7±2.0a	10.0±1.2e	3.0±1.8e	0e	6.0±1.2e
500	24.0±0.2d	34.0±1.2c	20.0±2.9c	73.3±3.2b	0e	0e	0e	4.0±0.9e
600	18.0±0.7de	27.0±1.6c	16.0±1.3cd	72.0±1.8b	0e	0e	0e	0e
700	10.0±1.1e	18.0±1.6cd	11.0±1.9d	69.3±3.3bc	0e	0e	0e	0e
800	4.0±1.4e	12.0±2.1d	3.0±2.2e	64.0±4.1c	0e	0e	0e	0e
900	7.0±1.7e	10.0±2.3d	0e	58.0±2.3d	0e	0e	0e	0e
1000	4.0±1.2e	4.0±0.8e	0e	48.0±4.0e	0e	0e	0e	0e

2.3 NaCl 盐度对盐生植物种子发芽指数的影响

萌发指数是种子的活力指标。如表 4 所示,随盐度的升高,两种类型种子萌发指数变化相似,但也有所差异。其中耳叶补血草、黄花补血草在盐度为 0 时萌发指数最高,囊果碱蓬、盐地碱蓬、大叶补血草在盐度为 50 mmol/L 时达到最高,高碱蓬、盐角草、盐爪爪在 100 mmol/L 时达到最大值。相比于其他真盐生植物,盐角草种子发芽指数虽较低,但萌发持续而分散,说明其对中高盐度有较好的适应性和耐逆性。

表 4 不同盐度 NaCl 胁迫对盐生植物种子发芽指数的影响/%

Table 4 Effect of NaCl stress on seed germination index of halophytes

NaCl 浓度 NaCl concentration/ (mmol/L)	囊果碱蓬 <i>S. physophora</i>	盐地碱蓬 <i>S. salsa</i>	高碱蓬 <i>S. altissima</i>	盐角草 <i>S. europaea</i>	盐爪爪 <i>K. foliatum</i>	大叶补血草 <i>L. gmelinii</i>	耳叶补血草 <i>L. otolepis</i>	黄花补血草 <i>L. aureum</i>
CK	55.67±2.1a	34.40±2.3ab	28.47±3.6b	21.33±2.3ab	21.43±2.2a	16.73±1.2a	33.56±1.2a	30.44±1.6a
50	58.10±3.3a	39.93±1.9a	37.48±4.3a	14.60±1.4bc	18.73±1.4a	18.30±0.8a	29.02±2.2a	29.38±2.0a
100	55.33±1.7a	39.27±2.3a	40.00±2.5a	26.00±3.2a	21.93±1.3a	11.40±2.3ab	20.00±1.8b	25.56±1.3ab
150	42.56±2.9b	33.88±1.4ab	34.49±1.3ab	13.90±1.7c	14.40±0.7b	6.94±1.6b	10.56±0.9c	17.27±0.9b
200	40.83±0.6b	32.26±2.3ab	32.32±1.9ab	18.17±1.2b	17.69±1.2ab	8.45±2.1b	7.02±1.2c	12.40±1.1c
250	32.36±2.2bc	30.33±1.4b	31.21±3.0ab	13.34±0.9c	10.54±1.0b	4.39±1.0bc	3.14±0.6d	5.72±0.5c
300	41.50±3.4b	28.90±0.9b	31.87±1.4ab	17.61±0.6b	11.63±1.6b	4.32±1.6bc	1.68±0.4d	5.12±1.2c
400	22.87±1.3c	31.00±1.3ab	20.68±1.5c	17.06±1.4b	5.73±0.8c	1.11±0.6c	0.69±0.2d	1.41±0.6d
500	19.38±0.8c	14.18±1.4c	8.90±2.4d	14.77±2.2bc	0.72±0.2c	0c	0.13±0.1d	1.00±0.4d
600	8.05±1.3d	11.97±2.1c	6.32±2.3d	15.06±2.7bc	0.34±0.2c	0c	0.13±0.1d	0d
700	4.08±1.0d	9.60±2.5c	4.74±2.4d	12.61±1.1c	0c	0c	0d	0d
800	1.34±1.4d	6.12±0.3d	0.86±3.3e	13.78±0.8c	0c	0c	0d	0d
900	2.22±0.9d	3.89±0.7d	0e	11.01±1.0c	0c	0c	0d	0d
1000	0.66±0.7d	1.89±0.6d	0e	9.89±1.2c	0c	0c	0d	0d

2.4 NaCl 盐度对盐生植物种子萌发进程和萌发速率的影响

萌发进程和萌发速率可以衡量种子的受胁迫情况。图 1 表明,NaCl 对 8 种盐生植物种子萌发进程影响相似,随盐度的升高,初始萌发时间和萌发高峰时间均不同程度地向后推迟,浓度越高,萌发越困难。由图 2 可知,低盐度≤200 mmol/L 时,囊果碱蓬的萌发占据优势,其萌发速率大于其他植物且差异显著。中盐度 400 mmol/L 左右时,盐地碱蓬和盐角草萌发最快,二者无显著差异。盐度≥600 mmol/L 时,盐角草萌发速率较快,相比其他植物差异显著。同一物种不同盐度下比较结果表明,8 种植物萌发速率大致表现为随盐度增大而下降。盐度≤400 mmol/L 时,盐地碱蓬、盐角草萌发速率与 CK 相比无显著差异,600 mmol/L 时,除盐角草之外的 7 种植物萌发速率均显著降低。

2.5 NaCl 盐度对盐生植物种子相对盐害率的影响

图 3 表明,两种耐盐类型植物种子在不同盐度下受害率不同。200 mmol/L 时,对盐地碱蓬、高碱蓬、盐角草、盐爪爪相对盐害率影响不显著,而此浓度下大叶补血草、耳叶补血草、黄花补血草的相对盐害率分别达到 41.6%、60.42% 和 51.22%,差异显著。400 mmol/L 时,5 种真盐生植物的相对盐害率分别达到 62.03%、13.43%、13.04%、-8.82% 和 50%;而 3 种泌盐植物的盐害率已分别达 86.11%、92.71%、90.24%,差异极显著;盐度 800 mmol/L 时,仅有盐角草表现出了较强的抗逆能力,受害率为 15.79%,其余 4 种真盐生植物受到的盐害率均已大于 70%,3 种泌盐植物已受到完全的胁迫抑制而未能萌发。

2.6 NaCl 盐度与盐生植物发芽率的相关关系

基于 NaCl 浓度和种子发芽率建立的线性回归方程表明:除盐角草外,7 种植物萌发率和 NaCl 浓度均表现出显著负相关关系,即萌发率随 NaCl 浓度的升高而降低(表 5)。两种耐盐类型的植物种子耐盐阈值有所差异,5 种真盐生植物的耐盐适宜浓度、耐盐半致死浓度、耐盐极限浓度均高于 3 种泌盐植物,综合比较得出

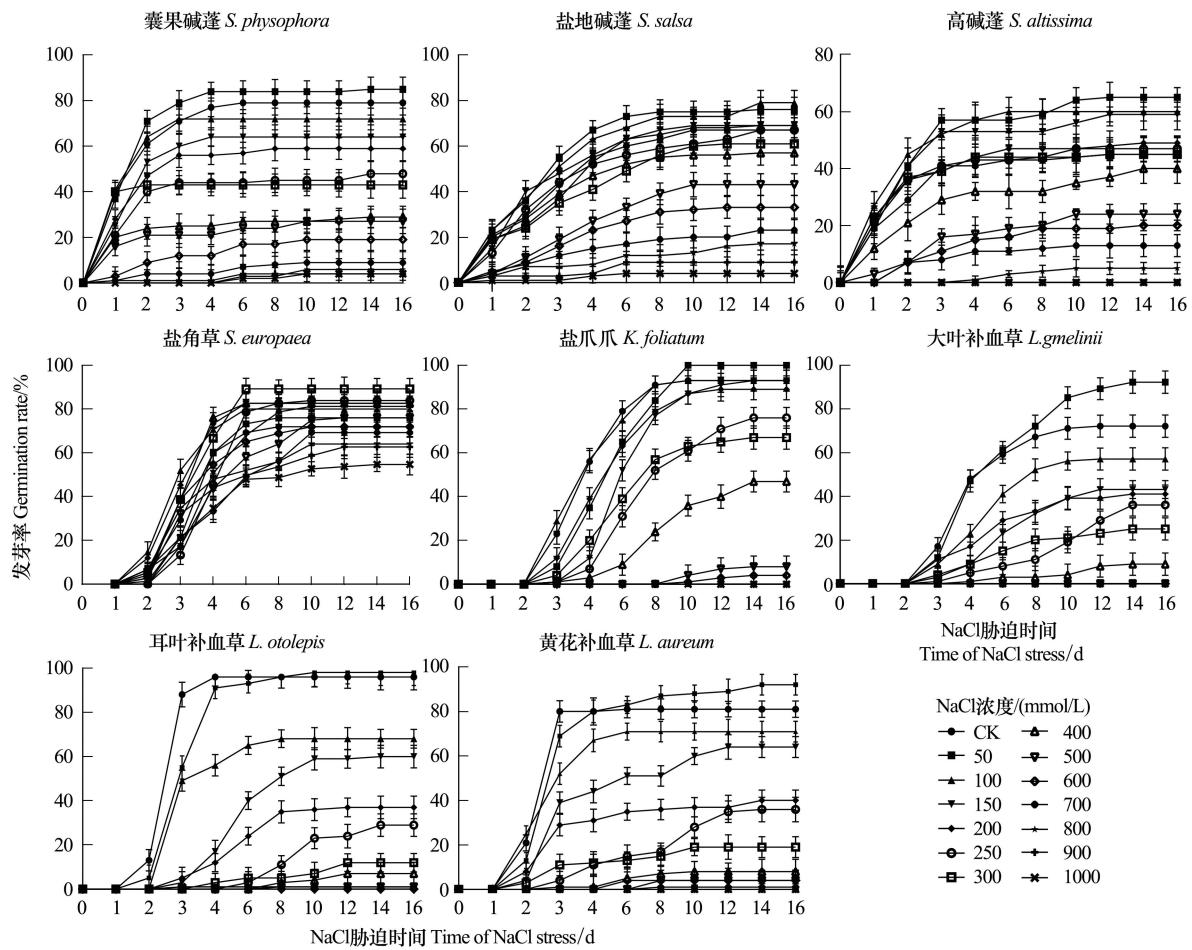


图1 不同盐度 NaCl 胁迫对盐生植物种子萌发进程的影响

Fig.1 Effects of NaCl stress with different salinity on seed germination progress of halophytes

CK: 对照

8 种植物萌发期耐盐能力: 盐角草>盐地碱蓬>高碱蓬>囊果碱蓬>盐爪爪>大叶补血草>黄花补血草>耳叶补血草。

表5 8 种盐生植物种子发芽率与 NaCl 盐度相关性分析

Table 5 Correlation analysis between seed germination rate and NaCl Salinity of 8 Halophytes

植物种类 Species	回归方程 Regression equation	R^2	耐盐适宜浓度 Suitable concentration/ (mmol/L)	耐盐半致死浓度 Half lethal concentration/ (mmol/L)	耐盐极限浓度 Limit concentration/ (mmol/L)
囊果碱蓬 <i>S. physophora</i>	$y = -0.0827x + 75.051$	0.9262	194.09	431.93	812.35
盐地碱蓬 <i>S. salsa</i>	$y = -0.0409x + 40.063$	0.9377	533.32	621.62	927.45
高碱蓬 <i>S. altissima</i>	$y = -0.067x + 62.279$	0.9281	422.07	591.18	861.93
盐角草 <i>S. europaea</i>	$y = -0.00005x^2 + 0.025x + 78.95$	0.9074	982.33	—	—
盐爪爪 <i>K. foliatum</i>	$y = 0.0001x^2 - 0.2241x + 114.22$	0.9280	218.66	358.91	665.94
大叶补血草 <i>L. gmelinii</i>	$y = 0.0002x^2 - 0.2329x + 82.007$	0.9401	136.18	252.13	436.13
耳叶补血草 <i>L. otolepis</i>	$y = 0.0002x^2 - 0.3027x + 97.148$	0.9535	88.22	184.97	389.42
黄花补血草 <i>L. aureum</i>	$y = 0.0002x^2 - 0.2629x + 91.389$	0.9577	128.07	234.90	402.02

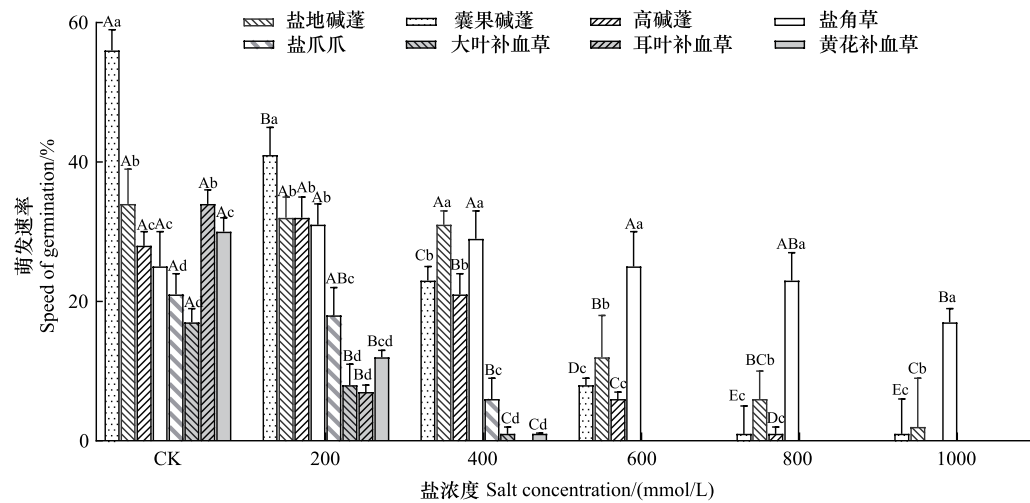


图2 不同盐度 NaCl 胁迫对盐生植物种子萌发速率的影响

Fig.2 Effects of NaCl stress with different salinity on seed germination speed of halophytes

同一物种不同大写字母表示处理间差异显著,同一浓度不同小写字母表示物种间差异显著, $P < 0.05$

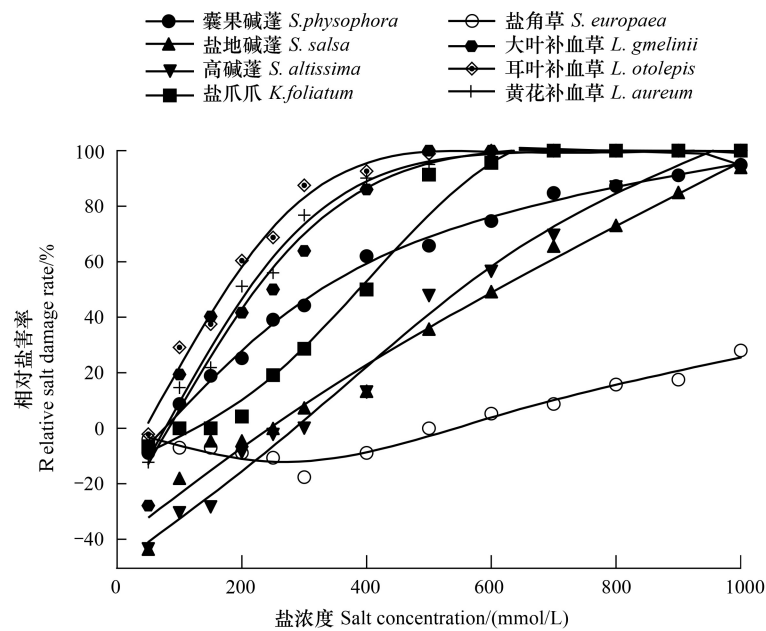


图3 不同浓度 NaCl 对盐生植物种子相对盐害率的影响

Fig.3 Effects of NaCl stress at different concentrations on relative salt damage rate of halophyte seeds

3 讨论

种子萌发是植物生长过程中最重要的阶段,也是植物对逆境反应最敏感的时期,种子能正常萌发是盐生植物完成自身生活史、建立种群的关键^[12,25]。NaCl 作为氯化物盐渍土中的主要盐分,对种子萌发的抑制作用既有离子毒害,又有渗透胁迫效应^[30]。Khalid 和 Huang 等研究发现,高浓度的盐胁迫能够诱导鹰嘴豆、梭梭种子休眠,抑制了种子萌发^[31-32];也有研究发现低浓度的盐处理能促进部分植物种子的萌发^[12]。本研究通过测定两种不同耐盐机制的 8 种盐生植物种子在不同 NaCl 盐度胁迫下的萌发特性,发现低盐度 (NaCl 浓度

≤ 100 mmol/L)下盐生植物萌发差异不大,随着盐度的上升,萌发率表现出真盐生植物高于泌盐植物。通过线性回归分析表明,真盐生植物萌发受抑制的阈值要高于泌盐植物,其耐盐适宜性和耐盐极限程度均大于泌盐植物,这一结果与赵可夫等在盐地碱蓬、滨藜、獐毛等植物的研究结果相似^[33]。推测这是由于两种植物适应逆境的方式不同,泌盐植物萌发阶段未分化出茎、叶等排盐器官,不能将多余盐分有效排出体外。而另 5 种真盐生植物适应胁迫的手段主要是通过液泡吸盐、积累盐分进行渗透调节,无需“排盐”器官,故其耐盐能力表现要大于泌盐植物。另外,Khan 等先前在盐角草和盐穗木的种皮中发现了离子的区隔化^[34]现象,这也是其适应盐渍环境的重要机制,而这种机制在泌盐植物中还尚未有见报道。本研究中,盐角草表现出了极强的耐盐能力,在盐度 1000 mmol/L 时,其发芽率仍能达到 54% 左右,且具有发芽指数低,萌发持续而分散的特点,这是由于其种皮的离子区隔化作用^[34]和液泡特殊的 Na^+ 多区室化机制^[35]使其具有高耐盐性。

当盐度大于 300 mmol/L 时,随盐度的上升,除盐角草外的 7 种盐生植物的发芽率、发芽势和发芽指数均显著降低,说明 7 种植物种子萌发分别受到了不同程度的盐胁迫伤害,推测这是由于过高浓度的 NaCl 溶液导致细胞渗透作用过强,细胞质膜遭到破坏,导致细胞内离子失调、失水过多,进而使得种子萌发受到抑制^[18]。高奔等^[36]以盆栽浇灌的方法研究囊果碱蓬出苗对不同浓度 NaCl 的响应,结果发现在 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时出苗率最高,为 74%,而本研究相同盐度下萌发率仅为 59%,推测认为这是由于单盐条件下 NaCl 加大了离子毒害效应,复合盐或盐渍土壤环境中对种子萌发的危害要小于单盐^[37]。除此之外,试验发现在盐度为 50 mmol/L 时 8 种盐生植物种子萌发率均大于 CK,说明较低浓度的 NaCl 胁迫促进了盐生植物种子的萌发,这一结果与李志萍^[12]、杨景宁^[18]、Orlovsky^[25]等在栓皮栎、碱蓬、盐角草等植物的研究结果相似,这由于植物种子从 NaCl 溶液中吸收 Cl^- 或 Na^+ ,增加了细胞液浓度,降低了细胞水势,使种子吸水能力提升,形成补偿效应^[38]从而促进了种子萌发,亦是微量 Na^+ 对呼吸酶有一定刺激作用,从而加速了种子萌发^[39]。

随着盐度的升高,8 种盐生植物的初始萌发和萌发高峰时间均推迟,其萌发策略大致分为“快速型”和“缓慢型”两种。如囊果碱蓬、高碱蓬、盐角草、黄花补血草仅在 4—6 天就完成了萌发,而盐地碱蓬、盐爪爪、耳叶补血草、大叶补血草在 8—12 天才完成萌发。前者快速的萌发机制使得其在降水量极为有限的荒漠或极端盐碱生境中,种子能够把握住有限时间快速萌发,扎根生存,从而维持种群的繁衍,相似机制在猪毛菜中有过报道,猪毛菜的异型性大种子甚至可以在吸涨后的 0.5 小时内萌发^[40,41];而后者盐爪爪、大叶补血草等植物则是采用均衡且缓慢的“谨慎型”策略,10 天左右完成萌发。此种萌发方式可以防止种子在逆境中一次萌发全部受害,减小种群灭绝的风险,逐渐为种群争取生存的机会,此种策略与异子蓬黑色种子^[42]、角果碱蓬^[43]黑色种子的“低风险萌发策略”相似。萌发策略也与本研究下该物种异型性种子的选择有关^[24,26]。

盐生植物的种植对盐碱地改良有着积极作用,确保改良物种适合盐渍地的环境有利于改良物种潜能的发挥。Wang 等在北疆克拉玛依三年大田实验表明,盐地碱蓬的种植显著降低了盐渍土中 Na^+ 和 Cl^- 含量^[8];另有研究发现盐地碱蓬能有效吸收硫酸盐或氯化物-硫酸盐盐渍土中的 SO_4^{2-} ^[44];通过盐生植物和棉花间作不仅减少了盐碱地中的盐分积累,还能提高土壤理化性质和作物生产力^[45]。目前新疆盐渍化耕地除克拉玛依呈下降趋势外,其余各地区仍呈增长趋势^[2],南疆地区以氯化物为主的中度(含盐 1%—2%)、重度(含盐 2%—3%)盐渍化土地较多^[2,22]。本试验通过对典型盐生植物的萌发耐盐筛选,发现盐角草耐盐适宜浓度大于 900 mmol/L(氯化钠盐 5.26%),具有重度盐渍土种植和改良潜力;盐地碱蓬、高碱蓬耐盐适宜浓度大于 400 mmol/L(氯化钠盐 2.34%),具有中度盐渍土种植和改良潜力;囊果碱蓬、盐爪爪大于 190 mmol/L(氯化钠盐 1.11%),具有轻度盐渍土改良潜力;大叶补血草、耳叶补血草、黄花补血草大于 80 mmol/L(氯化钠盐 0.47%)适合更为轻微的盐渍土地种植。对南疆地区以氯化物为主的盐渍土地生物改良具有一定指导意义,但本研究不能完全代表大田种植实际情况,还有待于进一步进行大田耐盐种植试验。

综上所述,8 种盐生植物对 NaCl 盐均有一定抵抗能力,一定浓度的盐分对萌发有促进作用;真盐生植物萌发阶段的耐盐性强于泌盐植物;逆境下盐生植物大致通过“快速型”和“缓慢型”两种萌发策略延续生存;8 种盐生植物均有作为氯化物为主盐渍土生物改良材料的潜力。

参考文献 (References):

- [1] 杨劲松, 姚荣江, 王相平, 谢文萍, 张新, 朱伟, 张璐, 孙瑞娟. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望. 土壤学报, 2022, 59(01): 10-27.
- [2] 庄庆威, 吴世新, 杨怡, 牛雅萱, 颜瑜严. 近 10 年新疆不同程度盐渍化耕地的时空变化特征. 中国科学院大学学报, 2021, 38(3): 341-349.
- [3] 张龙. 近二十年新疆灌区盐碱地变化情况分析 and 对策研究. 水资源开发与管理, 2020, 18(6): 72-76.
- [4] 田长彦, 买文选, 赵振勇. 新疆干旱区盐碱地生态治理关键技术研究. 生态学报, 2016, 36(22): 7064-7068.
- [5] 袁永, 王胜. 盐碱地治理研究进展及具体措施. 现代农业科技, 2020(3): 260-261.
- [6] Wang L, Zhao Z Y, Zhang K, Tian C Y. Reclamation and utilization of saline soils in arid northwestern China: a promising halophyte drip-irrigation system. Environmental Science & Technology, 2013, 47(11): 5518-5519.
- [7] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M M, Bhowmik P C, Hossain M A, Rahman M M, Prasad M N V, Ozturk M, Fujita M. Potential use of halophytes to remediate saline soils. BioMed Research International, 2014, 2014: 589341.
- [8] Wang L. Reclamation of saline soil by planting annual euhalophyte *Suaeda salsa* with drip irrigation: a three-year field experiment in arid northwestern Chin. Ecological Engineering, 2021, 159: 106090.
- [9] 赵振勇, 李中邵, 张福海, 张科, 王雷, 田长彦. 盐生植物种植对克拉玛依农业开发区盐分平衡的影响. 水土保持通报, 2013, 33(4): 211-215.
- [10] 赵可夫, 李法曾, 张福锁. 中国盐生植物. 2 版. 北京: 科学出版社, 2013: 128-133.
- [11] 张科, 田长彦, 李春俭. 一年生盐生植物耐盐机制研究进展. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1220-1231.
- [12] 李志萍, 张文辉, 崔豫川. NaCl 和 Na₂CO₃ 胁迫对栓皮栎种子萌发及幼苗生长的影响. 生态学报, 2015, 35(3): 742-751.
- [13] Hajhashemi S, Skalicky M, Brestic M. Cross-talk between nitric oxide, hydrogen peroxide and calcium in salt-stressed *Chenopodium quinoa* Willd. At seed germination stage. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 154: 657-664.
- [14] 刘得成. 六种不同盐爪爪属 (*Kalidium*) 植物的抗盐差异性分析[D]. 兰州: 兰州大学, 2018.
- [15] Khan M A, Gul B, Weber D J. Germination responses of *Salicornia rubra* to temperature and salinity. Journal of Arid Environments, 2000, 45(3): 207-214.
- [16] Khan M A, Gul B, Weber D J. Seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. Canadian Journal of Botany, 2001, 79(10): 1189-1194.
- [17] Katembe W J, Ungar I A, John P M. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). Annals of Botany, 1998, 82(2): 167-175.
- [18] 杨景宁, 王彦荣. NaCl 胁迫对四种荒漠植物种子萌发的影响. 草业学报, 2012, 21(5): 32-38.
- [19] Glenn E P, Jed Brown J, O'Leary J W. Irrigating crops with seawater. Scientific American, 1998, 279(2): 76-81.
- [20] 刘星宏, 张青青, 徐海量, 张鹏, 张广鹏, 李宏. 北疆盐碱地植物群落空间分布及物种多样性. 生态学报, 2021, 41(4): 1501-1513.
- [21] 王琳琳, 李素艳, 孙向阳, 张涛, 付颖, 张红蕾. 不同隔盐措施对滨海盐碱地土壤水盐运移及刺槐光合特性的影响. 生态学报, 2015, 35(5): 1388-1398.
- [22] 刘蕾. 新疆土壤盐分的组成和分布特征. 干旱环境监测, 2009, 23(4): 227-229.
- [23] Ameixa O, Marques B, Fernandes S. Dimorphic seeds of *Salicornia ramosissima* display contrasting germination responses under different salinities. Ecological Engineering, 2016, 87: 120-123.
- [24] 魏梦浩, 黄俊华. 艾丁湖盐角草种子异型性及萌发特性. 草业科学, 2015, 32(12): 2064-2070.
- [25] Orlovsky N, Japakova U, Zhang H. Effect of salinity on seed germination, growth and ion content in dimorphic seeds of *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae). Plant Diversity, 2016, 38(4): 183-189.
- [26] Zhang H, Hu M F, Ma H Y, Jiang L, Zhao Z Y, Ma J B, Wang L. Differential responses of dimorphic seeds and seedlings to abiotic stresses in the halophyte *Suaeda salsa*. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 630338.
- [27] 卫晓雅, 合展, 赵瑞华, 高瑞如. 盐地碱蓬二型性种子的萌发和休眠及生态适应特性. 西北植物学报, 2017, 37(4): 758-766.
- [28] 徐宁伟, 路斌, 高慧, 于晓跃, 路丙社, 刘玉艳. 盐胁迫对两种苋科植物种子萌发的影响. 干旱区资源与环境, 2021, 35(8): 138-143.
- [29] 于露, 郭天斗, 孙忠超, 马彦平, 李志丽, 赵亚楠, 王红梅. 荒漠草原向灌丛地转变过程中两种优势植物种子萌发及阈值特征. 生态学报, 2021, 41(10): 4160-4169.
- [30] Song J, Feng G, Tian C Y, Zhang F S. Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed-germination stage. Annals of Botany, 2005, 96(3): 399-405.
- [31] Khalid M N, Iqbal H F, Tahir A, Ahmad A N. Germination potential of chickpeas (*Cicer arietinum* L.) under saline conditions. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2001, 4(4): 395-396.

- [32] Huang Z Y, Zhang X S, Zheng G H. Influence of light, temperature, salinity and storage on seed germination of *Haloxylon ammodendron*. Journal of Arid Environments, 2003, 55(3): 453-464.
- [33] 赵可夫, 范海. 盐胁迫下真盐生植物与泌盐植物的渗透调节物质及其贡献的比较研究. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 99-105.
- [34] Khan M A, Weber D J, Hess W M. Elemental distribution in seeds of the halophytes *Salicornia pacifica* var. *utahensis* and *Atriplex canescens*. American Journal of Botany, 1985, 72(11): 1672-1675.
- [35] Lv S L, Jiang P, Chen X Y. Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea*. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 51: 47-52.
- [36] 高奔, 宋杰, 刘金萍, 史功伟, 范海, 赵可夫, 王宝山. 盐胁迫下囊果碱蓬出苗状况及苗期抗盐性. 生态学报, 2009, 29(11): 6131-6135.
- [37] 郭全恩. 土壤盐分离子迁移及其分异规律对环境因素的响应机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [38] 宗莉, 甘霖, 康玉茹, 王爱勤. 盐分、干旱及其交互胁迫对黑果枸杞发芽的影响. 干旱区研究, 2015, 32(3): 499-503.
- [39] 尤佳, 王文瑞, 卢金, 贾鹏翔, 缪建顺, 杨颖丽. 盐胁迫对盐生植物黄花补血草种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学报, 2012, 32(12): 3825-3833.
- [40] Wallace A, Rhoads W A, Frolich E F. Germination behavior of *Salsola* as influenced by temperature, moisture, depth of planting, and gamma Irradiation¹. Agronomy Journal, 1968, 60(1): 76-78.
- [41] 王凯. 盐分和异型性种子对盐角草植株生长和结实的影响[D]. 临汾: 山西师范大学, 2018.
- [42] Wang L, Baskin J M, Baskin C C, Cornelissen J H C, Dong M, Huang Z Y. Seed dimorphism, nutrients and salinity differentially affect seed traits of the desert halophyte *Suaeda aralocaspica* via multiple maternal effects. BMC Plant Biology, 2012, 12: 170.
- [43] Yang F, Baskin J M, Baskin C C, Yang X J, Cao D C, Huang Z Y. Effects of germination time on seed morph ratio in a seed-dimorphic species and possible ecological significance. Annals of Botany, 2015, 115(1): 137-145.
- [44] 王宁, 赵振勇, 张心怡, 刘四海, 蒋磊, 宫江平, 荆卫民. 几种藜科盐生植物吸盐能力及生态学意义. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(6): 1104-1112.
- [45] Liang J, Shi W. Cotton/halophytes intercropping decreases salt accumulation and improves soil physicochemical properties and crop productivity in saline-alkali soils under mulched drip irrigation: a three-year field experiment. Field Crops Research, 2021, 262: 108027.