

盐胁迫对裸果木幼苗生长和 叶片抗逆生理指标的影响

周晓瑾, 黄海霞*, 张 婷, 齐建伟, 罗永忠

(甘肃农业大学 林学院, 兰州 730070)

摘 要: 裸果木起源于古地中海, 为亚洲中部荒漠区分布的第三纪孑遗植物种, 对研究旱生植物演化过程具有重要的科学价值。以一年生裸果木 (*Gymnocarpus przewalskii*) 实生苗为材料, 在盆栽条件下用质量浓度为 0.4%、0.8%、1.2% 和 1.6% 的 NaCl 溶液进行盐胁迫处理, 测定各 NaCl 处理下裸果木幼苗叶片的抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、叶绿素含量、相对电导率 (REC)、丙二醛 (MDA) 含量以及株高、基径、根、茎、叶、总干重, 根冠比变化, 探讨裸果木幼苗对盐胁迫的生理耐受性。结果显示, (1) 随着盐胁迫程度的加重, 裸果木幼苗株高、基径, 以及根、茎、叶干重和总干重整体呈下降趋势, 而根冠比呈上升趋势; 裸果木幼苗株高、基径和根干重在 0.4% NaCl 处理下较对照变化不显著, 但其茎干重、叶干重和总干重在 各 NaCl 处理下均显著低于对照。(2) 随着盐胁迫程度的加重, 裸果木幼苗叶片的可溶性糖 (SS) 含量、可溶性蛋白 (SP) 含量、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性、过氧化物酶 (POD) 活性均先升高后降低, 而脯氨酸 (Pro) 含量、过氧化氢酶 (CAT) 活性、REC、MDA 含量均呈持续升高趋势; 在 0.8% NaCl 处理下, 叶片 SS、SP 含量下降, SOD、POD 活性减弱, REC、MDA 含量显著升高, 严重抑制了干物质的合成与积累。(3) 随着盐胁迫程度的加重, 裸果木幼苗叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量和类胡萝卜素含量均明显降低。研究发现, 在盐胁迫条件下, 裸果木幼苗的生长受到了不同程度的抑制, 其叶片可以通过提高渗透调节物质含量和增强抗氧化酶系统活性来适应盐胁迫环境, 从而具备一定的耐盐能力; 当 NaCl 浓度超过 0.4% 时, 裸果木生长显著受抑, 渗透调节和抗氧化能力有所减弱, 膜系统受到明显的损伤。

关键词: 裸果木; NaCl 胁迫; 生长指标; 抗逆生理指标

中图分类号: Q945

文献标志码: A

Response of Seedling Growth and Leaf Resistance Physiological Indexes of *Gymnocarpus przewalskii* to NaCl Stress

ZHOU Xiaojin, HUANG Haixia*, ZHANG Ting, QI Jianwei, LUO Yongzhong

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Gymnocarpus przewalskii* is a tertiary relict plant species distributed in the desert area of central Asia, which originated from the ancient Mediterranean Sea. Using one-year-old *Gymnocarpus przewalskii* seedlings as materials, we treated the leaves of *G. przewalskii* seedlings with 0.4%, 0.8%, 1.2% and 1.6% NaCl solution under potted conditions, and measured the activities of antioxidant enzymes and contents of osmotic regulatory substances, Chlorophyll content, relative electrical conductivity (REC), malondialdehyde (MDA) content, plant height, base diameter, root, stem, leaf, total dry weight, root-

收稿日期: 2022-10-21; 修改稿收到日期: 2023-06-18

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32160409); 甘肃农业大学学科建设专项基金项目 (GSAU-XKJS-2018-100)

作者简介: 周晓瑾 (1996-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事林木逆境生理生态研究。E-mail: 1446625188@qq.com

* 通信作者: 黄海霞, 副教授, 博士, 主要从事林木逆境生理生态研究。E-mail: 1057821914@qq.com

shoot ratio under NaCl treatment, to investigate the physiological tolerance to salt stress of *G. przewalskii* seedlings. The results showed as follows, (1) with the increase of salt stress, plant height, base diameter, root dry weight, stem dry weight, leaf dry weight and total dry weight showed a decreasing trend, while the root-shoot ratio showed an increasing trend. The seedling height, base diameter and root dry weight did not change significantly under 0.4% NaCl treatment, but the stem dry weight, leaf dry weight and total dry weight were significantly lower than the control under each NaCl treatment. (2) With the aggravation of salt stress, the contents of soluble sugar (SS), soluble protein (SP), activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) in leaves of *G. przewalskii* seedlings firstly increased and then decreased, while proline (Pro) content, catalase (CAT) activity, REC and MDA contents all showed an increasing trend. Under 0.8% NaCl treatment, SS and SP contents decreased, SOD and POD activities weakened, REC and MDA contents increased significantly, which severely inhibited the synthesis and accumulation of dry matter. (3) With the aggravation of salt stress, the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a+b and carotenoid in the leaves of *G. przewalskii* seedlings decreased significantly. The comprehensive analysis showed that the growth of *G. przewalskii* seedlings was inhibited to different degrees under salt stress. The leaves of *G. przewalskii* could adapt to the salt stress environment by regulating osmotic regulatory substances and antioxidant enzymes system, and thus had a certain ability of salt tolerance. When NaCl concentration exceeds 0.4%, the growth was significantly inhibited, osmotic regulation and antioxidant capacity were weakened, and the membrane system was obviously damaged.

Key words: *Gymnocarpus przewalskii*; NaCl stress; growth characteristics; resistance physiological parameters

盐渍化是引起土地荒漠化和土地退化的主要原因,由于全球气候变暖和环境恶化,以及不合理灌溉、耕作活动,盐渍土地面积呈逐年扩大的趋势,土壤盐渍化已成为全球性的生态和资源问题^[1]。据联合国粮农组织(FAO)统计,目前全球盐渍化土地面积约有10亿hm²,中国现有各类盐渍土面积约9913万hm²,占全国可耕地面积的25%,特别是西北地区盐渍土所占比例较大,其中甘肃盐渍化土壤面积约有141.3万hm²,约占盐渍化耕地面积的22.81%^[2]。因此,改良并利用盐渍土及修复农业生态环境在目前农业生产中显得尤为重要。推广和选育耐盐植物是改良和利用盐渍土壤有效措施之一^[3]。研究发现,当土壤发生盐渍化后,首先会引起植物遭受渗透胁迫,然后造成离子失衡,继而导致离子毒害,损害植株的叶绿体色素系统,抑制Rubisco酶活性,使叶绿素含量降低,进而抑制植物的光合作用^[4-5]。盐胁迫还会造成活性氧(ROS)大量积累,导致膜脂过氧化,改变细胞膜透性,引起生理代谢紊乱及有毒物质积累,从而影响植物的正常生长及形态建成^[6]。研究表明,盐胁迫下可溶性小分子物质与植株的渗透调节密切相关,渗透调节是植物适应盐胁迫的主要生理机制^[7,8]。植物还可通过调节抗氧化系统清除ROS积累的方式减轻或抵御盐胁迫对细胞的伤害^[9]。

裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)为石竹科裸果木属亚灌木状植物,主要分布在干旱灰棕色荒

漠土或棕色荒漠土的砾石戈壁或低矮的剥蚀残丘下部^[10],为古地中海区旱生植物区系成分,是盐生环境中最古老的类群,对研究中国西北、内蒙古荒漠的发生、发展、气候的变化以及旱生植物区系成分的起源有重要的科学价值^[11]。由于生存条件恶劣,繁殖困难,又常遭樵采和骆驼啃食,导致其分布区已日益缩小。因此,其日益受到越来越多的学者关注。目前,国内外学者对裸果木种子萌发^[12]、种群结构^[13-14]、形态解剖学^[15]、气候变化与系统地理结构^[16]及抗旱生理特性^[17-18]等方面的研究较多,而盐胁迫对裸果木生理特性影响方面的系统研究报道较少。研究表明,100mmol/L以下的NaCl处理对裸果木种子萌发率的影响不显著,萌发率可达到85%以上^[12];在低浓度盐胁迫(NaCl≤0.4%)下,裸果木幼苗叶片净光合速率下降不明显,瞬时水分利用效率有所提高^[19]。这些研究结果说明裸果木幼苗具有一定的耐盐性,也存在耐盐阈值,但在NaCl胁迫下,裸果木幼苗的渗透调节和抗氧化响应能力如何,迄今尚不清楚。因此,本研究以一年生裸果木为研究对象,设置不同NaCl浓度梯度模拟不同程度盐胁迫,通过控制性实验分析裸果木幼苗的生长指标及叶片渗透调节物质、抗氧化指标及光合色素含量的变化规律及差异性,探究裸果木对盐胁迫的生理响应机制及其耐盐性,以期为进一步研究裸果木耐盐性及人工种植地选择提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2021 年 4—8 月在甘肃农业大学实验室和甘肃农业大学试验基地大棚内进行,裸果木种子采集于甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区植物园(E95°44'12",N40°29'53")。

1.2 材料培养与处理

于 2021 年 4 月采用花盆进行播种育苗,播种前先对种子和基质进行处理,种子先用 10% 的次氯酸钠溶液浸泡 3 min,再用蒸馏水冲洗干净,最后用滤纸吸干水分。育苗基质由泥炭土和蛭石按照 3:1 比例配制而成,经自然风干后装入花盆(直径 17.8 cm,高度 15 cm),每盆装入等量的基质(360.0 g),并按照设置的基质盐分处理和盆土干重,计算每个处理需要加入 NaCl 的量,分别配制成 1 L 的溶液,缓慢加入到基质中;每盆播种 3 穴,每穴 4 粒,深度为 1 cm,待成活稳定后,每盆保留 3 株,于 2021 年 5 月中旬移至甘肃农业大学试验基地的塑料大棚内进行日常管护。试验共设 5 个处理:以蒸馏水灌溉为对照(CK),并设质量分数分别为 0.4%、0.8%、1.2% 和 1.6% NaCl 处理,每个处理 3 次重复(每重复 4 盆),每 3~5 d 浇等量水,若底部托盘中有渗液则浇回盆中,以避免土壤盐分的流失。8 月中旬结束控制实验,在各处理每个重复中随机取 6 株,测定完株高、基径后采集完整植株用于测定各器官干重,并采集其余植株的完全展开叶片,立即进行液氮速冻,放入-80℃超低温冰箱,用于测定生理指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标 测量植株基部到生长点的长度为株高;测量地面根颈处的植株直径为基径。然后将每个处理植株各部分器官分开,用烘箱先调节至 105℃杀青 30 min,然后 75℃下烘干至恒重,自然冷却后,用天平(精度 0.001 g)称其根、茎、叶干重,并计算根冠比。[根生物量/(茎生物量+叶生物量)]。

1.3.2 叶片叶绿素含量

取各处理的裸果木鲜叶 0.3 g,采用乙醇提取法^[14]测定叶片叶绿素含量,每处理测定 3 个重复。

1.3.3 叶片渗透调节物质含量

叶片渗透调节物质含量参照高俊凤^[20]方法测定。取不同处理的裸果木鲜叶 0.3 g 分别放入 3 支具塞试管中,加入 10 mL 蒸馏水,在 100℃水浴下煮沸提取 2 次各 30 min,定容至 25 mL 刻度容量瓶

中,采用蒽酮法测定可溶性糖含量。取不同处理的裸果木鲜叶 0.3 g,加入少许石英砂和蒸馏水在预冷的研钵中研磨成匀浆后倒入 10 mL 容量瓶中,在 10 000 r/min 离心 10 min,上清液即为可溶性蛋白提取液,其含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定。取不同处理的裸果木鲜叶 0.5 g,剪碎混匀置于具塞试管中,加入 10 mL 3% 的磺基水杨酸溶液,在沸水浴中提取 10 min(提取过程中要经常摇动),上清液即为脯氨酸的提取液,其含量采用磺基水杨酸提取法测定。

1.3.4 叶片相对电导率

采用电导仪法测定^[21]。取各处理的裸果木鲜叶 0.3 g,加 10 mL 纯水,用真空泵抽气 15 min 左右,抽出间隙中的空气后,再重新缓缓放入空气,在室温保持 30 min,用 DDS-11A 型电导仪测定各处理电导率,然后在沸水浴中保持 5 min,自然冷却后再用电导仪测定煮沸后电导率,各处理重复 3 次。

1.3.5 叶片丙二醛含量

取不同处理裸果木鲜叶 0.3 g 样品于研钵,加 5%三氯乙酸 2 mL,研磨后,将匀浆倒入离心管,用三氯乙酸定容至 5 mL,在 3 000 r/min 下离心 10 min,取上清液即为丙二醛提取液,采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量^[20]。

1.3.6 叶片抗氧化酶活性

叶片抗氧化酶活性参照高俊凤^[20]方法测定。取不同处理裸果木鲜叶 0.2 g,置于预冷的研钵中,加入 50 mmol/L pH 为 7.8 的磷酸缓冲液,研磨成匀浆定容,在 4℃条件下 10 000 r/min 离心 20 min,上清液即为酶粗测定液。分别采用氮蓝四唑光还原法、愈创木酚法、紫外吸收法测定超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 整理数据;采用 SPSS 26.1 软件进行方差分析(ANOVA),采用 Duncan 法检验处理间差异的显著性;采用 Origin 2018 作图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对裸果木幼苗生长的影响

表 1 显示,随着盐胁迫浓度的增加,裸果木幼苗株高、基径和干重均逐渐降低,而其根冠比逐渐增加。其中,裸果木幼苗株高、基径和根干重在 0.4% NaCl 处理下比对照略有降低,而在 0.8% NaCl 处理下则比对照分别显著降低 45.8%、53.3%和 33.3%,

表明裸果木幼苗生长受到了高盐胁迫(0.8%、1.2%和1.6%)的显著抑制;同时,裸果木幼苗茎干重、叶干重和总干重均表现出相同的变化趋势,即在各浓度 NaCl 胁迫处理下均显著低于对照,且 1.6% NaCl 处理下比对照分别显著降低 80.9%、90.9%和 76.3%;另外,裸果木幼苗根冠比则在各浓度

NaCl 处理下均比对照显著升高,在 1.6% 盐胁迫下达到对照的 2.5 倍。

总体来看,盐胁迫严重抑制了裸果木幼苗的形态生长,且 NaCl 处理浓度越高抑制程度越大;盐胁迫显著限制了裸果木幼苗总生物量的积累,且对叶、茎生长的限制作用大于根系。

表 1 盐胁迫下裸果木幼苗形态生长指标的变化

Table 1 The growth indexes of *G. przewalskii* seedlings under salt stress

生长指标 Growth character	NaCl 处理浓度 NaCl concentration/%				
	0(CK)	0.4	0.8	1.2	1.6
株高 Height/cm	12.90±0.94a	11.85±0.73a	6.99±0.21b	5.64±0.75bc	4.11±0.17c
基径 Basal diameter/mm	2.29±0.26a	2.07±0.11a	1.07±0.02b	0.93±0.02b	0.52±0.01c
根干重 Dry weight of root/g	0.18±0.02a	0.16±0.02a	0.12±0.01b	0.09±0.00c	0.08±0.00c
茎干重 Dry weight of culm/g	0.47±0.06a	0.29±0.01b	0.19±0.01c	0.12±0.02d	0.09±0.01d
叶干重 Dry weight of leaf/g	0.11±0.04a	0.07±0.01b	0.02±0.00c	0.01±0.00c	0.01±0.00c
总干重 Total dry weight/g	0.76±0.02a	0.52±0.01b	0.33±0.00c	0.22±0.01d	0.18±0.01d
根冠比 Root-shoot ratio	0.31±0.01c	0.46±0.04b	0.57±0.02b	0.71±0.07a	0.79±0.04a

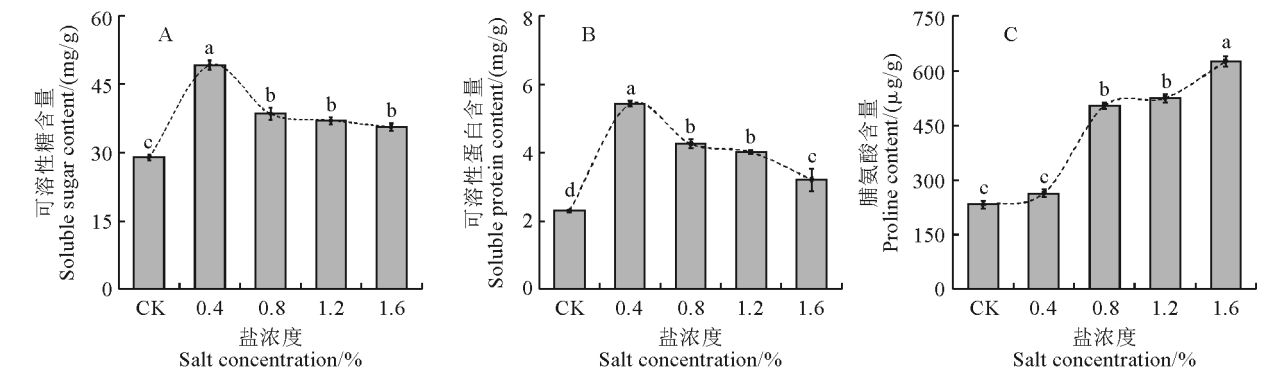
注:表中数值为平均值±标准差;同行不同小写字母表示不同盐分处理间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。

Note: The values in the table are the mean ± standard deviation; Different normal letters in the same row indicate significant difference among different stress levels at 0.05 level. The same as below.

2.2 盐胁迫对裸果木幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

从图 1 可知,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,裸果木幼苗叶片可溶性糖(SS)和可溶性蛋白(SP)含量均呈现先上升后下降趋势,并均在 0.4% NaCl 处理下达到最大值,且各胁迫处理均显著高于对照水平;同时相应的叶片脯氨酸(Pro)含量则表现出逐渐大幅度增加的趋势,且除 0.4% NaCl 处理外也均与对照差异显著。其中,裸果木幼苗叶片 SS 和 SP 含量在 0.4% NaCl 处理下均达到最大值,较对照分别显著增加了 70.2%和 136.8%;当盐浓度超过 0.4%时,叶片 SS 和 SP 含量则逐渐下降,但仍均显著高于对

照,增幅分别为 23.0%~33.2%和 32.0%~75.1%,0.8%和 1.2% NaCl 处理之间差异均不显著;裸果木幼苗叶片 Pro 含量在 0.8%、1.2%和 1.6% NaCl 处理下较对照分别显著提高 116.9%、126.0%和 169.3%,而 0.8%与 1.2% NaCl 处理间无显著差异。以上结果说明,裸果木幼苗在 0.4% NaCl 处理(低盐胁迫)下主要积累可溶性糖和可溶性蛋白,在 0.8%和 1.2% NaCl 处理(中高盐胁迫)下主动显著增加脯氨酸积累来弥补可溶性糖和可溶性蛋白积累的不足,而在 1.6% NaCl 处理时(高盐胁迫),进一步主动大幅增加脯氨酸积累,三者相互协作来共同发挥渗透调节作用,表现出一定的补偿效应。



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。

图 1 盐胁迫下裸果木幼苗叶片渗透调节物质含量的变化

Different normal letters indicate significant difference among salt treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig. 1 The contents of osmotic adjustment substances in the leaves of *G. przewalskii* seedlings under salt stress

2.3 盐胁迫对裸果木幼苗叶片丙二醛含量和相对电导率的影响

由图 2 可知,裸果木幼苗叶片丙二醛(MDA)含量和相对电导率(REC)均随着 NaCl 处理浓度的增加呈逐渐升高趋势。其中,裸果木幼苗叶片 MDA 含量在 0.4% NaCl 处理下仅比对照稍高,而在 0.8%~1.6% NaCl 处理下比对照显著升高了

56.8%~122.1%,且 0.8%和 1.2%两个 NaCl 处理之间差异不显著;在 0.4%~1.6% NaCl 处理下,裸果木幼苗叶片 REC 比对照显著上升了 24.1%~59.9%,而 1.2%和 1.6% NaCl 处理之间差异不显著性。以上结果表明,当 NaCl 处理浓度超过 0.4%时,裸果木叶片膜系统受到了明显的过氧化损伤,造成电解质大量外渗。

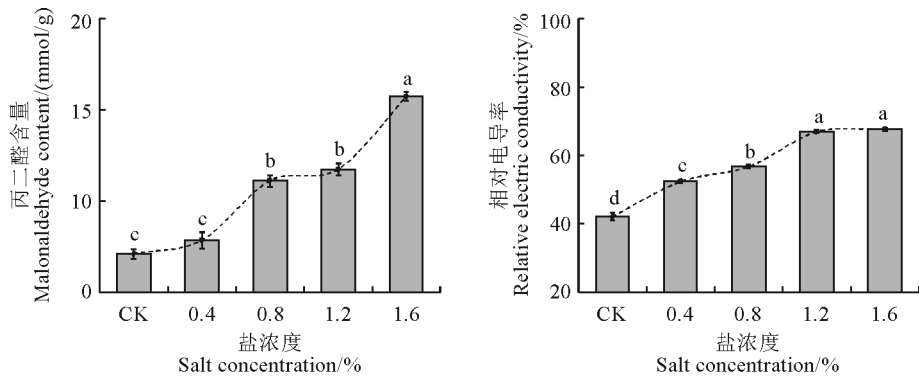


图 2 盐胁迫下裸果木幼苗叶片丙二醛含量及相对电导率的变化

Fig. 2 The MDA content and relative electrical conductivity in the leaves of *G. przewalskii* seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫对裸果木幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

裸果木幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性在各浓度 NaCl 胁迫下均比对照不同程度提高,且增幅大多达到显著水平(图 3)。其中,随着 NaCl 处理浓度的增加,叶片 SOD 和 POD 活性均呈先升高后下降的变化趋势,它们分别在 0.8%和 0.4% NaCl 处理下达到最大值,分别较对照显著升高了 43.4%和 45.9%

(图 3, A、B);而叶片 CAT 活性则随着 NaCl 处理浓度的增大而逐渐升高,且都与对照差异达到显著水平,增幅在 57.6%~195.1%之间(图 3, C)。以上结果表明,裸果木幼苗叶片 POD 和 CAT 活性在各浓度盐胁迫下均显著增强,而其 SOD 活性在盐浓度超过 0.4%时也显著增强,均对清除 ROS 发挥了显著作用,有效缓解自由基对膜系统的损伤,且 CAT 活性增强的幅度更大。

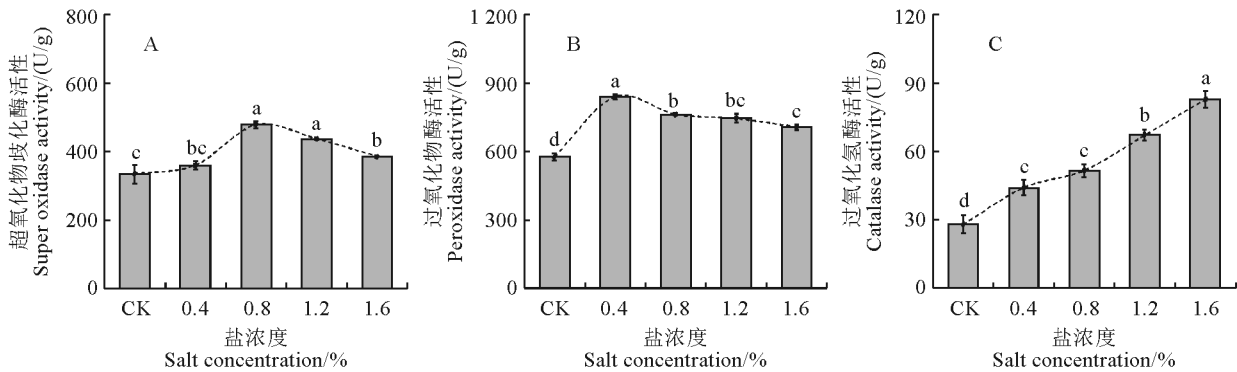


图 3 盐胁迫下裸果木幼苗叶片抗氧化酶系统活性的变化

Fig. 3 The antioxidant enzyme activities in the leaves of *G. przewalskii* seedlings under salt stress

2.5 盐胁迫对裸果木幼苗叶片叶绿素含量的影响

随着 NaCl 处理浓度的增加,裸果木幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量均逐渐降低,但在 0.4% NaCl 处理下比对照降低均不显著,在 0.8%~1.6% NaCl 处理下均比对照显著

降低,降幅分别为 45.8%~54.2%、67.1%~94.9%、74.3%~82.6%和 54.0%~70.0%(表 2)。由此可见,各浓度 NaCl 处理均抑制了裸果木幼苗叶片光合色素的合成,导致光合色素含量均不同程度降低,且 NaCl 处理浓度越高下降幅度越大。

表 2 盐胁迫下裸果木幼苗叶片叶绿素含量的变化

NaCl 浓度 NaCl concentration/%	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotenoids	总叶绿素 Chlorophyll (a+b)
0(CK)	0.611±0.025a	0.389±0.022a	0.144±0.020a	1.001±0.024a
0.4	0.591±0.007a	0.378±0.022a	0.109±0.015a	0.969±0.017a
0.8	0.331±0.012b	0.128±0.016b	0.037±0.003b	0.460±0.024b
1.2	0.310±0.007bc	0.076±0.007c	0.029±0.003b	0.386±0.004c
1.6	0.280±0.008c	0.020±0.006d	0.025±0.001b	0.300±0.014d

3 讨 论

盐胁迫对植物的伤害作用主要包括渗透胁迫、离子毒害和营养失衡等方面,但最终体现在植物生长抑制,根冠比增加,甚至导致死亡^[22]。生长量和植株形态作为评估盐胁迫程度和植物抗性的最直接指标^[23],相关研究表明,在盐胁迫条件下,藜麦幼苗根部和茎部生长均受到抑制,且 NaCl 处理浓度越高,受抑制现象越明显^[24]。本试验中低盐胁迫对裸果木生长影响较小,但当 NaCl 处理超过 0.4%时,根、茎、叶干重以及株高、基径均显著降低,同时植株矮小、叶色变淡。这表明裸果木具有一定的耐盐性。

叶绿素是植物进行光合作用的主要化学物质,其含量多少能够直接反映植物叶片光合代谢能力的强弱^[25]。盐胁迫环境下,植物叶绿体结构受损,叶绿素合成与降解失衡,从而使其光合作用受到抑制。本研究结果发现,裸果木幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量在盐胁迫下均明显下降,且随着盐胁迫程度的加重,其含量下降幅度越大,这可能是由于较高浓度的盐胁迫破坏了土壤中的离子稳态,使得与叶绿素合成有关的离子(Mg²⁺、Cu²⁺、Fe²⁺)沉淀,进而减缓了叶绿体对光能的吸收能力,降低了色素与色素蛋白之间的亲合能力,使类囊体膜破坏,最终导致叶绿素含量降低^[26-28]。类胡萝卜素既是光合色素又是细胞内源抗氧化剂,既可以吸收部分光能,又能吸收 PS II 的过剩能量,在一定程度上可以保护叶绿体^[29],本研究中类胡萝卜素含量下降可能是盐胁迫下产生的活性氧消耗了类胡萝卜素^[5],具体的机理有待进一步研究。

盐胁迫环境条件下,植物细胞会主动积累一些渗透调节物质,维持高的细胞质渗透压,以保障植物细胞能抵御盐胁迫^[30],可溶性糖、可溶性蛋白和脯

氨酸是植物体内主要渗透调节物质,这些物质的积累便于植物在盐分环境下对水分的吸收,从而保证植物的正常生理活动^[31-33]。在本研究中,NaCl 浓度低于 0.4%时,裸果木幼苗叶片 SS 和 SP 含量显著高于对照,说明叶片通过积累大量的 SS 和 SP 来抵御 NaCl 胁迫对裸果木的伤害;但随着 NaCl 胁迫的加重,SS 和 SP 含量有所下降,这可能是由于细胞内叶绿素含量下降,光合速率减弱,合成物减少而导致 SS 含量下降和 SP 合成受限,本研究与罗达等^[34]的研究结果相似。本研究中 NaCl 处理浓度超过 0.4%时,裸果木幼苗叶片 Pro 含量显著提高,且在 1.6% NaCl 处理下达到最大值,表明高盐环境能显著诱导 Pro 的渗透调节作用,曹齐卫等^[35]的研究也得出了类似的结论。从盐胁迫下 3 种渗透调节物质的变化规律来看,Pro 与 SS 和 SP 的积累进程存在补偿作用。

植物细胞膜主要起着调节和控制细胞内外物质交换和运输的作用,主要有磷脂和蛋白质组成,具有选择通透性^[36]。盐胁迫导致细胞膜结构受损,膜透性增大,细胞内的电解质外渗,继而导致电导率升高。因此,相对电导率可表征植物遭受盐胁迫伤害的程度,即相对电导率越大,细胞膜透性越大^[37]。此外,盐胁迫还会引起植物的脂质过氧化作用,其中 MDA 作为膜脂过氧化反应的主要产物之一,其含量的多少在一定程度上能够反映出膜损伤程度的大小^[38-39]。本研究中,裸果木幼苗 MDA 含量随着 NaCl 胁迫的加重而逐渐上升,但其在 0.4% NaCl 处理下与对照相比增加较少且含量较低;而当 NaCl 处理高于 0.8%时,MDA 含量增加显著,这说明当盐浓度较低时,裸果木叶片细胞膜伤害的程度小,随着盐浓度的增加,膜结构严重受损。

同时,盐胁迫环境下植物叶片细胞代谢紊乱,细胞内产生大量的活性氧,从而发生氧化胁迫,造成膜系统的损害以及活性氧代谢失衡^[40-41],为了应对氧

化胁迫的伤害,植物体通过清除活性氧来减缓其对植物造成的伤害,其中,SOD、POD 和 CAT 被认为是抗氧化防御系统中重要的保护类酶类^[42]。SOD 可将 O_2^- 歧化为 H_2O_2 和 O_2 ,控制脂质氧化,减少膜系统的伤害,而 H_2O_2 对植物也具有毒害作用,POD 和 CAT 则是 H_2O_2 的主要清除剂。本研究中,随着盐浓度的增加,各浓度 NaCl 处理下裸果木叶片 SOD 和 POD 活性均呈先上升后下降趋势,CAT 活性呈持续上升的趋势。这说明裸果木可以通过提高抗氧化酶活性来响应盐胁迫,而高盐胁迫下 SOD 和 POD 活性降低又说明此时盐胁迫产生的自由基数量已超出这两种抗氧化酶清除能力范围,盐胁迫对植株造成的伤害也随之加重。

参考文献:

[1] GUPTA B, HUANG B R. Mechanism of salinity tolerance in plants: Physiological, biochemical, and molecular characterization[J]. *International Journal of Genomics*, 2014, **2014**: 1-18.

[2] 郭世乾,崔增团,傅亲民. 甘肃省盐碱地现状及治理思路与建议[J]. *中国农业资源与区划*, 2013, **34**(4): 75-79.

GUO S Q, CUI Z T, FU Q M. Idea and suggestions on saline-alkali soil status quo and managements in Gansu Province[J]. *Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning*, 2013, **34**(4): 75-79.

[3] 王树凤,陈益泰,孙海菁,等. 盐胁迫下弗吉尼亚栎生长和生理生化变化[J]. *生态环境*, 2008, **17**(2): 747-750.

WANG S F, CHEN Y T, SUN H J, *et al.* Growth and physiological changes of *Quercus virginiana* under salt stress[J]. *Ecology and Environment*, 2008, **17**(2): 747-750.

[4] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 651-681.

[5] 刘 兵,贾旭梅,朱祖雷,等. 盐碱胁迫对垂丝海棠光合作用及渗透调节物质的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, **39**(9): 1 618-1 626.

LIU B, JIA X M, ZHU Z L, *et al.* Effect of saline-alkali on photosynthesis and osmotic regulation substances of *Malus halliana* Koehne[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(9): 1 618-1 626.

[6] ZHANG J L, SHI H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance [J]. *Photosynthesis Research*, 2013, **115**(1): 1-22.

[7] 成铁龙,李焕勇,武海雯,等. 盐胁迫下 4 种耐盐植物渗透调节物质积累的比较 [J]. *林业科学研究*, 2015, **28**(6): 826-832.

4 结 论

本研究通过对裸果木在 NaCl 胁迫下的生长状况、渗透调节物质、膜系统的稳定性、抗氧化酶系统和叶绿素含量的分析可知,在 0.4% NaCl 处理下,裸果木幼苗的株高、基径、根干重、膜脂过氧化程度和光合色素含量变化不明显,可溶性糖和可溶性蛋白显著积累,POD 和 CAT 活性显著增强,对盐胁迫表现出一定的耐受能力。当 NaCl 处理浓度 $\geq 0.8\%$ 时,裸果木幼苗叶片叶绿素含量显著下降,膜脂过氧化作用明显加剧,膜透性显著增大,可溶性糖和可溶性蛋白含量降低,抗氧化酶活性减弱,干物质的合成与积累受到显著抑制。

CHENG T L, LI H Y, WU H W, *et al.* Comparison on osmotic accumulation of different salt-tolerant plants under salt stress[J]. *Forest Research*, 2015, **28**(6): 826-832.

[8] 李子英,丛日春,杨庆山,等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. *生态学报*, 2017, **37**(24): 8 511-8 517.

LI Z Y, CONG R C, YANG Q S, *et al.* Effects of saline-alkali stress on growth and osmotic adjustment substances in willow seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(24): 8 511-8 517.

[9] 樊瑞苹,周 琴,周 波,等. 盐胁迫对高羊茅生长及抗氧化系统的影响[J]. *草业学报*, 2012, **21**(1): 112-117.

FAN R P, ZHOU Q, ZHOU B, *et al.* Effects of salinization stress on growth and the antioxidant system of tall fescue[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(1): 112-117.

[10] 傅立国. 中国植物红皮书[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 368.

[11] 王 亮,黄海霞,杨增武,等. 安西极旱荒漠国家级自然保护区裸果木种群结构和空间分布格局研究[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2015, **51**(5): 690-693.

WANG L, HUANG H X, YANG Z W, *et al.* Population structure and spatial distribution pattern of *Gymnocarpus przewalskii* in Anxi Extra-Arid Desert National Nature Reserve[J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2015, **51**(5): 690-693.

[12] 杨琦琦,蒋志荣,黄海霞,等. NaCl 和 Na_2SO_4 胁迫对裸果木种子萌发的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2019, **33**(3): 171-176.

YANG Q Q, JIANG Z R, HUANG H X, *et al.* Effect of NaCl and Na_2SO_4 stress on seed germination of *Gymnocarpus przewalskii*[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2019, **33**(3): 171-176.

[13] 柴永青, 曹致中, 蔡卓山, 等. 肃北地区稀有植物裸果木种群的空间分布格局[J]. 草业学报, 2010, **19**(5): 239-249.
CHAI Y Q, CAO Z Z, CAI Z S, *et al.* The spatial distribution patterns of rare plant *Gymnocarpus przewalskii* communities in Subei[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, **19**(5): 239-249.

[14] ZHANG H X, WANG Q A, JIA S W. Genomic phylogeography of *Gymnocarpus przewalskii* (Caryophyllaceae): Insights into habitat fragmentation in arid northwestern China[J]. *Diversity*, 2020, **12**(9): 335.

[15] 李 娟. 珍稀濒危植物裸果木群落物种多样性及其形态解剖学研究[D]. 山西临汾: 山西师范大学, 2012.

[16] JIA S W, ZHANG M L. Pleistocene climate change and phylogeographic structure of the *Gymnocarpus przewalskii* (Caryophyllaceae) in the northwest China: Evidence from plastid DNA, ITS sequences, and microsatellite[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, **9**(9): 5 219-5 235.

[17] 崔 鹏, 黄海霞, 杨琦琦. 裸果木幼苗生物量和抗氧化酶活性对土壤干旱胁迫的响应[J]. 中国水土保持科学, 2020, **18**(5): 112-118.
CUI P, HUANG H X, YANG Q Q. Response of biomass and antioxidant enzyme activities of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings to drought stress[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2020, **18**(5): 112-118.

[18] 马步东, 黄海霞, 陆 刚, 等. 土壤干旱过程对裸果木荧光特性及渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报, 2022, **37**(3): 30-36.
MA B D, HUANG H X, LU G, *et al.* Effects of soil drought on fluorescence characteristics and osmotic regulatory substances of *Gymnocarpus przewalskii*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2022, **37**(3): 30-36.

[19] 周晓瑾, 黄海霞, 张君霞, 等. 盐胁迫对裸果木幼苗光合特性的影响[J]. 草业学报, 2023, **32**(2): 75-83.
ZHOU X J, HUANG H X, ZHANG J X, *et al.* Effects of salt stress on photosynthetic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, **32**(2): 75-83.

[20] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 210-217.

[21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164-261.

[22] 郑青松, 刘 玲, 刘友良, 等. 盐分 and 水分胁迫对芦荟幼苗渗透调节和渗透物质积累的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, **29**(6): 585-588.
ZHENG Q S, LIU L, LIU Y L, *et al.* Effects of salt and water stresses on osmotic adjustment and osmotic accumulation in *Aloe vera* seedlings[J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2003, **29**(6): 585-588.

[23] 王素平, 李 娟, 郭世荣, 等. NaCl 胁迫对黄瓜幼苗植株生长和光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2006, **26**(3): 455-461.
WANG S P, LI J, GUO S R, *et al.* Effects of NaCl stress on growth and photosynthetic characteristics of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(3): 455-461.

[24] 刘文瑜, 杨发荣, 黄 杰, 等. NaCl 胁迫对藜麦幼苗生长和抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(9): 1 797-1 804.
LIU W Y, YANG F R, HUANG J, *et al.* Response of seedling growth and the activities of antioxidant enzymes of *Chenopodium quinoa* to salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(9): 1 797-1 804.

[25] 卢 刚, 李贺鹏, 张晓勉, 等. 盐胁迫对海滨木槿幼苗生长及光合特性的影响[J]. 浙江林业科技, 2015, **35**(3): 16-25.
LU G, LI H P, ZHANG X M, *et al.* Effect of salt stress on growth and photosynthetic characteristics of *Hibiscus hamabo* seedlings[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2015, **35**(3): 16-25.

[26] 张利霞, 常青山, 侯小改, 等. NaCl 胁迫对夏枯草幼苗抗氧化能力及光合特性的影响[J]. 草业学报, 2017, **26**(11): 167-175.
ZHANG L X, CHANG Q S, HOU X G, *et al.* Effects of NaCl stress on antioxidant capacity and photosynthetic characteristics of *Prunella vulgaris* seedlings[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, **26**(11): 167-175.

[27] PARDO J M. Biotechnology of water and salinity stress tolerance[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2010, **21**(2): 185-196.

[28] 巩志勇, 辛建华, 商小雨, 等. 盐碱胁迫下香椿幼苗光合及抗逆生理特性[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.
GONG Z Y, XIN J H, SHANG X Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and stress tolerance physiology of *Toona sinensis* seedlings under saline-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.

[29] 曹 刚, 张国斌, 郁继华, 等. 不同光质 LED 光源对黄瓜苗期生长及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国农业科学, 2013, **46**(6): 1 297-1 304.
CAO G, ZHANG G B, YU J H, *et al.* Effects of different LED light qualities on cucumber seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, **46**(6): 1 297-1 304.

[30] YANG Y Q, GUO Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses[J]. *New Phytologist*, 2018, **217**(2): 523-539.

[31] 薄鹏飞, 孙秀玲, 孙同虎, 等. NaCl 胁迫对海滨木槿抗氧化系统和渗透调节的影响[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(1): 113-118.
BO P F, SUN X L, SUN T H, *et al.* Antioxidative system and osmotic regulation in seedlings of annual *Hibiscus hamabo* Sieb. et Zucc. under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(1): 113-118.

[32] 郝峰鸽,周俊国,周秀梅. NaCl 胁迫对喜树幼苗生长和叶片生理特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2010, **38**(1): 18-19.
HAO F G, ZHOU J G, ZHOU X M. Effects of NaCl stress on leaf physiological characteristics and growth of *Camptotheca acuminata* seedlings[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2010, **38**(1): 18-19.

[33] 杨 涓,许 兴. 盐胁迫下植物有机渗透调节物质积累的研究进展[J]. 宁夏农学院学报, 2003, **24**(4): 86-91.
YANG J, XU X. Progress of research on accumulation of osmotic substance under salt-stress in plants[J]. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 2003, **24**(4): 86-91.

[34] 罗 达,吴正保,史彦江,等. 盐胁迫对 3 种平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构及离子吸收、运输与分配的影响[J]. 生态学报, 2022, **42**(5): 1 876-1 888.
LUO D, WU Z B, SHI Y J, *et al.* Effects of salt stress on leaf anatomical structure and ion absorption, transportation and distribution of three Ping'ou hybrid hazelnut seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(5): 1 876-1 888.

[35] 曹齐卫,李利斌,孔素萍,等. 不同黄瓜品种幼苗对等渗 $Mg(NO_3)_2$ 和 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(4): 1 171-1 178.
CAO Q W, LI L B, KONG S P, *et al.* Physiological responses of different cucumber cultivars seedlings to iso-osmotic $Mg(NO_3)_2$ and NaCl stress[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(4): 1 171-1 178.

[36] 蒋 英,姜晓君. 铜胁迫对黄瓜幼苗光合色素、保护酶及膜透性的影响[J]. 天津农业科学, 2019, **25**(8): 8-10.
JIANG Y, JIANG X J. Effects of copper stress on photosynthetic pigment, protective enzyme and membrane permeability of cucumber seedlings[J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2019, **25**(8): 8-10.

[37] 刘璎辉,王玉珏,张延琦,等. 苏打盐碱胁迫对紫花苜蓿叶片渗透调节和膜透性的影响[J]. 高师理科学刊, 2019, **39**(3): 66-69.
LIU Y H, WANG Y Y, ZHANG Y Q, *et al.* Effects of soda saline-alkali stress on osmotic regulation and membrane permeability of *Medicago sativa* leaves[J]. *Journal of Science of Teacher College and University*, 2019, **39**(3): 66-69.

[38] 周 琦,祝遵凌. NaCl 胁迫对 2 种鹅耳枥幼苗生长及离子吸收、分配与运输的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37**(12): 7-16.
ZHOU Q, ZHU Z L. Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ions uptake, distribution and transportation of two varieties of *Carpinus* L. [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(12): 7-16.

[39] 彭立新,周黎君,冯 涛,等. 盐胁迫对沙枣幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化的影响[J]. 天津农学院学报, 2009, **16**(4): 1-4.
PENG L X, ZHOU L J, FENG T, *et al.* Effects of salt stress on activities of antioxidant enzymes and membrane lipid peroxidation of *Elaeagnus angustifolia* L. seedlings[J]. *Journal of Tianjin Agricultural University*, 2009, **16**(4): 1-4.

[40] SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress[J]. *Plant Science*, 2002, **162**(6): 897-904.

[41] 陆安桥,张峰举,许 兴,等. 盐胁迫对湖南稷子苗期生长及生理特性的影响[J]. 草业学报, 2021, **30**(5): 84-93.
LU A Q, ZHANG F J, XU X, *et al.* Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of *Echinochloa frumentacea* seedlings[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, **30**(5): 84-93.

[42] 苏 丹,李红丽,董 智,等. 盐胁迫对白榆无性系抗氧化酶活性及丙二醛的影响[J]. 中国水土保持科学, 2016, **14**(2): 9-16.
SU D, LI H L, DONG Z, *et al.* Effects of salt stress on activities of antioxidant enzymes and MDA of elm clones[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2016, **14**(2): 9-16.

(编辑:裴阿卫)