

# 盐胁迫对沙拐枣光合生理特性的影响

王文银<sup>1</sup>, 高小刚<sup>1</sup>, 牟 静<sup>1</sup>, 高天鹏<sup>2</sup>, 徐当会<sup>1\*</sup>

(1 兰州大学 生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; 2 兰州城市学院 城市生态与环境生物技术中心, 兰州 730070)

**摘 要:**以采自甘肃民勤一年生的沙拐枣幼苗为试材, 对不同 NaCl 浓度(0、50、100、200、300 mmol · L<sup>-1</sup>)处理下沙拐枣光合生理特性进行分析, 并对各生理指标与地上生物量进行灰色关联度分析, 以探讨荒漠植物沙拐枣的抗盐机理, 为沙拐枣的保护及其恢复荒漠生态系统稳定提供理论依据。结果显示: 随着 NaCl 浓度的升高, 沙拐枣同化枝内脯氨酸含量逐渐增大, 而其可溶性糖含量逐渐减小; 在低浓度 NaCl(50 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl)处理下, 同化枝光合参数均增加, 且净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )均达到最大值, 比对照分别显著增加了 33.3%、68.0%、60.8%; 与 50 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 相比, 处理浓度超过 50 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 时,  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均降低; 同化枝叶绿素 b 含量随着 NaCl 浓度的增加而降低, 而叶绿素 a 和总叶绿素含量均呈先增加后降低的趋势。灰色关联度分析发现, 同化枝的  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  以及叶绿素 b 与地上生物量的关联度较大。研究表明, 低盐浓度 NaCl 激活了沙拐枣的某些生理机制, 有利于植株的光合作用和生长, 而植物在高盐浓度胁迫时能通过调节脯氨酸和可溶性糖的含量, 减少叶绿素含量、 $P_n$  和  $T_r$  等维持自身的生长。

**关键词:**沙拐枣; 脯氨酸; 可溶性糖; 叶绿素; 灰色关联度分析

**中图分类号:** Q945.79

**文献标志码:** A

## Photosynthetic Characteristics of *Calligonum arborescens* in Salt Stress

WANG Wenyin<sup>1</sup>, GAO Xiaogang<sup>1</sup>, MOU Jing<sup>1</sup>, GAO Tianpeng<sup>2</sup>, XU Danghui<sup>1\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 2 Centre of Urban Ecology and Environmental Biotechnology, Lanzhou City University, Lanzhou 730070, China)

**Abstract:** One year seedlings of *Calligonum arborescens* from Minqin in Gansu province were treated with different concentrations of NaCl (0, 50, 100, 200, 300 mmol · L<sup>-1</sup>). We analyzed the photosynthetic characteristics and made the gray correlation analysis between physiological indexes and aboveground biomass, to explore the salt tolerance mechanism of desert plants, provide a theoretical basis for *C. arborescens* to better adapt to the virtual environment and to protect and restore the stability and sustainability of desert ecosystems. The results showed that, with the increasing of NaCl concentration, proline content gradually increased, in opposition to the change in soluble sugar. the photosynthetic parameters increased obviously under 50 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl, and the net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate reached the maximum, and significantly increased by 33.3%, 68.0% and 60.8% compared with the control, the net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate decreased when the concentration was more than 50 mmol · L<sup>-1</sup> compared with 50 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl. The content of chlorophyll b de-

收稿日期: 2017-04-28; 修改稿收到日期: 2017-09-05

基金项目: 国家自然科学基金(31460162, 314220113); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项基金(Lzujbky-2016-93 和 Lzujbky-2016-k12)

作者简介: 王文银(1993-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: wangwy2015@lzu.edu.cn

\* 通信作者: 徐当会, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: dhxu@lzu.edu.cn

creased with the increasing of NaCl concentration while chlorophyll a and chlorophyll increased first and then decreased. Gray correlation analysis showed that transpiration rate, stomatal conductance, intercellular  $\text{CO}_2$  concentration and chlorophyll b were significantly correlated with aboveground biomass. The research showed, low NaCl concentrations improving the growth of plants by activating certain mechanisms of plants. Through the adjustment of proline and soluble sugar contents, reducing chlorophyll content, net photosynthetic rate and transpiration rate, plants could maintain growth under high salt concentration.

**Key words:** *Calligonum arborescens*; proline; soluble sugar; chlorophyll; gray correlation analysis

荒漠半荒漠作为一种非常脆弱的生态系统,它的稳定程度直接影响着全球的气候变化情况<sup>[1]</sup>。中国是遭受荒漠化严重危害的国家,土地荒漠化不但是一个重大的生态环境问题,而且是中国所面临的一个非常严峻的社会经济可持续发展问题,而土壤盐渍化是导致土壤荒漠化的主要因素之一<sup>[2]</sup>,因此可以通过研究盐胁迫对植物的影响进而改善土壤荒漠化的问题。因荒漠植物可以承受养分匮乏、高光强、极端的环境条件(高温、低温)、干旱、盐胁迫等多种复合环境影响因子的胁迫,对维护荒漠生态系统的稳定性,改善生态环境等起着重要的作用,但同时盐胁迫也是影响荒漠植物生长和发育的主要因子,这主要是由于盐胁迫引起植物体内新陈代谢过程的紊乱。在长期适应极端环境的选择作用下,荒漠植物为了对抗环境胁迫在体内形成一套适合自身生长的抗氧化系统来保护植物细胞免受氧化损伤。沙拐枣(*Calligonum arborescens*)作为藜科沙拐枣属的一种灌木,主要分布在中国西北荒漠地带,是先锋固沙植物之一,在荒漠化地区可通过种植沙拐枣来预防潜在荒漠化的威胁,扭转正在发展中的荒漠化以及恢复荒漠化土地的生产力。

灰色关联度分析法为一个系统的发展动态提供了一种量化的度量,通过对曲线几何形状进行比较来判断关联程度,关联度是反映这种密切程度大小的度量,关联度大说明各影响因素之间的相互关系越密切,反之则说明各影响因素之间的相互关系越不密切<sup>[3]</sup>。近些年来该方法被广泛应用,如王正航等<sup>[4]</sup>采用灰色关联度分析法研究了小麦旗叶叶绿素及其荧光动力学参数与产量的关系,得出了小麦灌浆期  $F_m$ 、 $F_v$  及  $F_0$  与  $F_m$  曲线之间的面积对产量的影响较大,可作为选择抗旱高光效小麦的重要评价指标;曹林等<sup>[5]</sup>利用灰色关联度分析法对铝胁迫菊芋喷施水杨酸后光合特性及其它抗性指标的相关性进行了研究,发现喷施水杨酸对菊芋的叶绿素 b、最大荧光产量和电子转移速率影响最大。盐胁迫对植物的影响最终体现在生物量上,因生物量是其生理生化代谢的最终结果。目前,对沙拐枣的研究在野

外主要涉及生理指标、光合特性指标<sup>[6]</sup>、水分生理特征<sup>[7]</sup>及种子萌发<sup>[8]</sup>等方面,然而在控制实验条件下盐胁迫沙拐枣生理指标与地上生物量的关联度的研究鲜见报道。为此,本试验在遮雨棚内设置不同 NaCl 盐浓度(0、50、100、200、300  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )处理,通过分析沙拐枣同化枝内光合指标与生理指标的变化以及 10 个相关指标与地上生物量的关联度,明确光合特性指标、生理生化指标对沙拐枣地上生物量影响的主次关系,探讨灰色关联度分析在盐胁迫沙拐枣时的应用,进一步理解荒漠植物的抗盐机理,从而为沙拐枣的抗盐性研究提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料处理

参试材料为采自甘肃省武威市民勤县( $104^{\circ}4'E$ 、 $37^{\circ}52'N$ )一年生实生沙拐枣幼苗,试验于 2016 年 3~8 月在兰州大学榆中校区( $103^{\circ}4'E$ 、 $38^{\circ}37'N$ )温室大棚(遮雨棚)里进行。2016 年 3 月中旬选择长势基本一致的幼苗移栽至 180 mm $\times$ 270 mm 的塑料花盆中,每个花盆移栽 1 株,3 月 19 日开始定期浇水使其适应生长,在幼苗发芽后于 6 月 2 日开始 NaCl 处理,每 7 d 处理 1 次。参考 Kawasaki 等<sup>[9]</sup>和 Askim 等<sup>[10]</sup>的相关研究设定浓度分别为 0 (对照)、50、100、200 和 300  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理,每个处理设置 4 次重复。8 月 3 日实验处理结束后,采取植株个体上的同化枝,立即放入冰盒带回实验室置于  $-80^{\circ}\text{C}$  冰箱保存,用于后续指标的测定。

### 1.2 指标测定

**1.2.1 光合气体交换参数** 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )和气孔导度( $G_s$ ) 在晴朗无风天的 9:00~11:30 之间,选择有代表性的同化枝使用便携式光合系统测定仪(Li-6400, Li-COR, USA)进行活体测定。测定时采用内置红蓝光源,恒定光强设为 1 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,避免外界光强变化对实验测定结果的干扰,待读数稳定后记录数据,读数重复 6 次。对光合仪进行日常检测后,测定时确保同化室完全闭合,严格按

照光合仪操作手册进行测定。测定结束后采集测定光合时的同化枝,使用叶面积扫描仪测定同化枝的叶面积,重新计算同化枝的净光合速率。

**1.2.2 叶绿素含量(Chl)** 采摘每株沙拐枣的同化枝,带到实验室称其鲜重,即为地上生物量,之后对其进行液氮处理,用于其它指标的测定。参考张宪政<sup>[11]</sup>的实验方法,对其进行适当的改进。称取剪碎混匀的同化枝 0.5 g 左右,加少量的石英砂、碳酸钙及 2 mL 无水乙醇和 80%丙酮的混合液,于研钵中研磨成匀浆,将提取液过滤至 25 mL 棕色容量瓶,冲洗研钵,并用混合液定容至 25 mL。以无水乙醇和 80%丙酮混合液作为空白对照,测定提取液在 663、645 和 652 nm 处的吸光度值,按照相关公式分别计算叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)及总叶绿素(Chl)的含量。

**1.2.3 可溶性糖(TSS)和脯氨酸(Pro)含量** 同化枝中可溶性糖的含量采用蒽酮比色法测定<sup>[12]</sup>,其中脯氨酸含量采用酸性茚三酮染色法测定<sup>[12]</sup>。

### 1.3 关联度的计算

按灰色系统理论,设地上生物量为参考序列(母序列),记为  $X_0$ ,同化枝净光合速率等 10 个测定指标为比较序列(子序列),分别记为  $X_1 X_2 X_3 \dots X_{10}$ 。5 个不同 NaCl 浓度处理沙拐枣的地上生物量与 10 个性状视为一个整体,即灰色系统。

首先,由于各指标的量纲不统一,因此需要对原始数据进行标准化处理: $X_i = [X_i(k) - \bar{X}_i] / S_i$ ,  $X_i(k)$  为原始数据,  $\bar{X}_i$  为某一指标的平均值,  $S_i$  为同一指标值的标准差。

其次,原始数据经标准化处理后,计算各指标与地上生物量的关联系数:  $\xi_i(k) =$

$$\frac{\min_i \min_k |X_0(k) - X_i(k)| + \rho \max_i \max_k |X_0(k) - X_i(k)|}{|X_0(k) - X_i(k)| + \rho \max_i \max_k |X_0(k) - X_i(k)|},$$

式中,  $\min_i \min_k |X_0(k) - X_i(k)|$  为二级最小差;  $\max_i \max_k |X_0(k) - X_i(k)|$  为二级最大差;  $\rho$  为分辨系数,取值为 0~1,此处取值 0.5。

最后,根据关联系数按照关联度计算公式  $\gamma_i = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \xi_i(k)$  分别求出各指标与地上生物量的关联度,并按关联度大小排序。

### 1.4 数据处理

采用 SPSS 22.0 软件用单因素方差分析的方法对数据进行分析处理,为了改善方差同质性检验,对沙拐枣同化枝中叶绿素 a 含量做倒数处理,采用

Origin 9.0 软件作图。

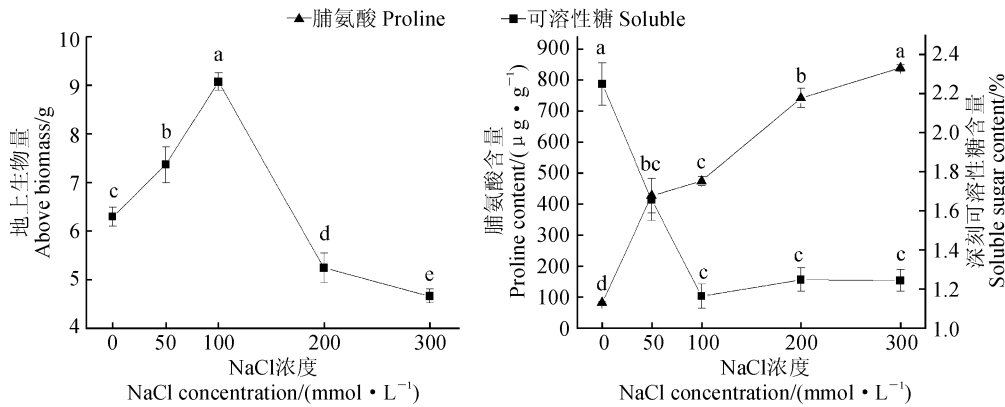
## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫对沙拐枣地上生物量及同化枝中脯氨酸和可溶性糖含量的影响

沙拐枣地上生物量随盐浓度的增加呈先增加后降低的趋势,当浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,其地上生物量增加到最大,与对照相比增加了 44.2%;当处理浓度为 200、300  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,与对照相比分别降低了 16.7%、25.9%,比  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  分别降低了 42.2%和 48.6%。图 1 显示,随着盐胁迫浓度的增加,沙拐枣同化枝内脯氨酸(Pro)和可溶性糖(TSS)含量表现出相反的变化趋势。其中,Pro 含量随着盐浓度的增加而逐渐增加,当 NaCl 浓度为  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时就比对照显著增加了 419.0%;当处理浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,其含量虽继续增加但与  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理无显著性差异;当盐浓度为  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,其 Pro 含量( $843 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ )与对照相比存在极显著的差异( $P < 0.01$ ),含量增加了 9 倍。同时,随着 NaCl 浓度的增加,同化枝内 TSS 含量先大幅度下降后缓慢增加,但在各处理浓度下均显著低于对照;当处理浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,TSS 含量达到最低值,此时比对照显著降低 48.2%;当处理浓度为 200 和 300  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,其含量基本保持在  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  浓度处理水平。这表明沙拐枣可以通过增加脯氨酸含量和降低可溶性蛋白质含量来抵御盐胁迫的伤害。

### 2.2 盐胁迫对沙拐枣同化枝光合气体交换参数的影响

由图 2 可知,随着盐浓度的增加,沙拐枣同化枝光合气体交换参数气孔导度( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )以及蒸腾速率( $T_r$ )的变化趋势基本一致,均呈先增加后降低再增加的趋势,而  $P_n$  的变化则呈“M”型。其中,当 NaCl 浓度为  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  分别比对照显著增加 33.3%、68.0%、78.2%和 60.8%,且  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  均在此时达到最大值,说明低浓度盐处理促进了沙拐枣光合作用效率,有利于沙拐枣生长;而当 NaCl 浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,  $P_n$  比对照显著降低了 25.4%,  $G_s$ 、 $C_i$  和  $T_r$  分别比对照显著增加了 41.3%、195.9%和 30.2%,此时  $C_i$  达到最大值( $219 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ );当 NaCl 浓度为  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,  $P_n$  虽略有增加但仍显著低于对照,  $G_s$ 、 $C_i$  以及  $T_r$  均大幅显著下降,且  $G_s$  和  $T_r$  降低至最小值;而当 NaCl 浓度



不同小写字母分别表示不同处理间在 0.05 水平差异显著( $P<0.05$ );下同

图 1 不同浓度 NaCl 处理下沙拐枣同化枝中脯氨酸和可溶性糖含量的变化

Different normal letters indicate significant differences between treatments at 0.05 level( $P<0.05$ ). The same as follow  
Fig. 1 The contents of proline and soluble sugar in assimilation shoots of *C. arborescens* with different concentrations of NaCl

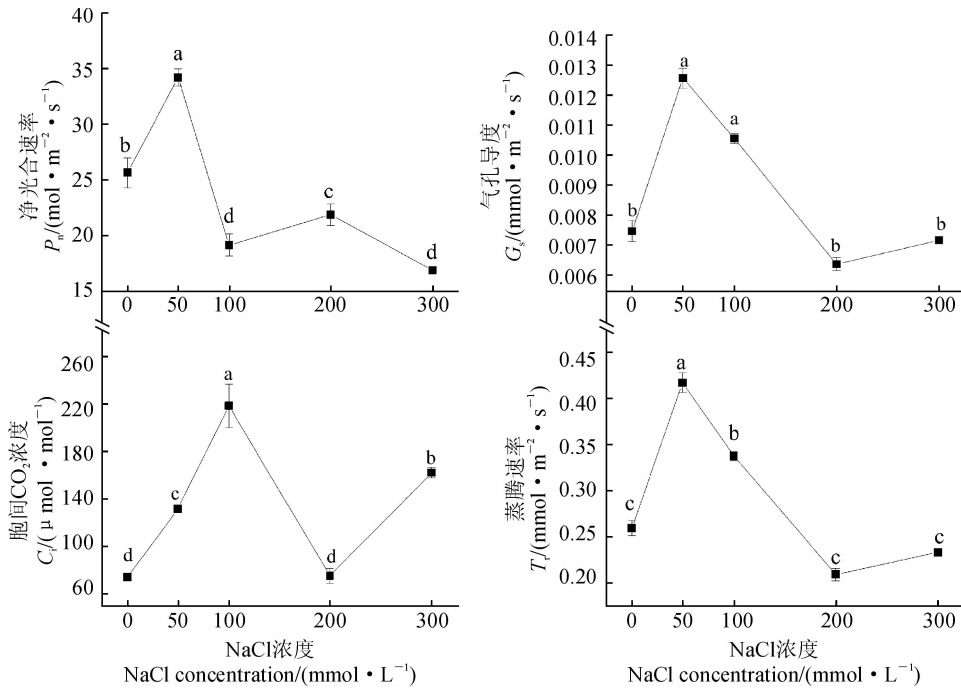


图 2 不同 NaCl 处理对沙拐枣同化枝中光合参数的影响

Fig. 2 Effect of different concentrations of NaCl on photosynthesis parameters in assimilation shoots of *C. arborescens*

为 300 mmol · L<sup>-1</sup>时,  $P_n$  降至最低值,  $G_s$  和  $T_r$  略有回升, 而  $C_i$  显著回升。另外, 由表 1 可以看出,  $P_n$  与  $C_i$  呈极显著负相关性, 而与  $G_s$ 、 $T_r$  呈显著或极显著正相关,  $T_r$  与  $G_s$ 、 $C_i$  均呈极显著正相关性, 与气孔导度的相关性最高( $r=0.997$ )。以上结果表明低浓度的 NaCl 有利于沙拐枣植株的生长; 在 NaCl 胁迫过程中, 沙拐枣气孔结构遭到不同程度的抑制或破坏, 增大了气体的运输阻力, 是影响光合速率的主

要因素之一; 高浓度的盐胁迫使蒸腾速率下降, 降低了植物的吸水动力, 引起养分供应不足或者离子失衡, 进而影响植物的生长。

2.3 盐处理对沙拐枣同化枝中叶绿素含量的影响

由图 3 可知, 随着盐浓度的增加, 沙拐枣同化枝中叶绿素 a(Chl a) 含量、叶绿素总含量(Chl)及 Chl a/b 的变化趋势基本一致, 而 Chl b 的含量逐渐减少, 说明 Chl b 对盐胁迫处理的反应较 Chl a 敏感。

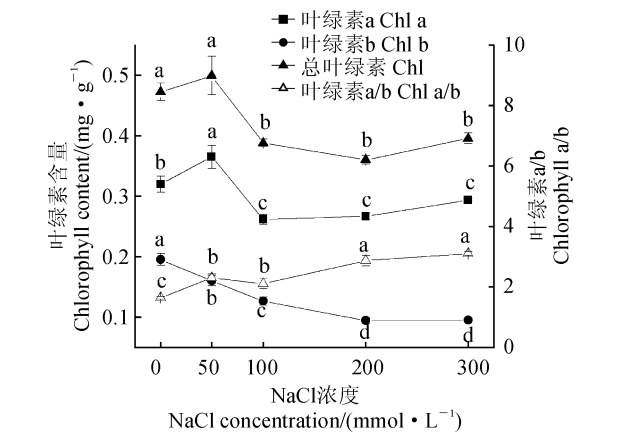


图 3 不同 NaCl 处理下沙拐枣同化枝内叶绿素含量的变化

Fig. 3 The content of chlorophyll in assimilation shoots of *C. arborescens* with different concentrations of NaCl

其中,在 NaCl 处理浓度为 50 mmol · L<sup>-1</sup>时,同化枝中 Chl a 和 Chl 含量均达到最大值,此时 Chl a、Chl 和 Chl a/b 分别比对照升高 14.0%、5.7%和 39.4%(*P* < 0.05);在 300 mmol · L<sup>-1</sup>盐处理下,Chl a、Chl b 和 Chl 含量分别比对照显著降低 8.1%、51.3%和 16.3%,Chl a/b 与对照相比显著增加了 88.4%。这表明 NaCl 胁迫会引起叶绿素分解,不同盐浓度处理对沙拐枣同化枝中叶绿素的破坏则主要表现在抑制叶绿素 b 的合成或促进其降解方面。

**2.4 NaCl 处理沙拐枣地上生物量与各指标的关联系数及关联度分析**

在求得二级最小差 $[\min_{i,k} |X_0(k) - X_i(k)| = 0.002\ 9]$ 和二级最大差 $[\max_{i,k} |X_0(k) - X_i(k)| = 2.340]$ 后,再分别求出参考数列  $X_0$  与比较数列  $X_i$  各

表 1 沙拐枣同化枝内光合气体交换参数间的相关性				
Table 1 The correlation between photosynthetic parameters in assimilation shoots of <i>C. arborescens</i>				
参数 Parameter	净光合速率 $P_n$	气孔导度 $G_s$	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$	蒸腾速率 $T_r$
净光合速率 $P_n$	1			
气孔导度 $G_s$	0.310 *	1		
胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$	-0.420 **	0.588 **	1	
蒸腾速率 $T_r$	0.348 **	0.997 **	0.550 **	1

注: \* 和 \*\* 分别表示显著相关(*P* < 0.05)和极显著相关(*P* < 0.01)

Note: \* and \*\* indicate that correlation is significant at the 0.05 and 0.01, respectively

表 2 不同 NaCl 处理下地上生物量与各光合生理指标的关联系数、关联度及其排序								
Table 2 The correlation coefficient, correlation degree and ordination of aboveground biomass and each index with different NaCl treatments								
代号 Code	指标 Index	关联系数 Correlation coefficient					关联度 Correlation degree	关联度排序 Ordination of correlation degree
		CK	S50	S100	S200	S300		
ξ1	净光合速率 $P_n$	0.727 9	0.526 7	0.361 1	0.708 4	0.927 9	0.650 4	6
ξ2	气孔导度 $G_s$	0.827 6	0.670 5	0.553 5	0.972 7	0.669 8	0.738 8	2
ξ3	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$	0.597 6	0.702 7	0.945 3	0.871 2	0.433 0	0.710 0	3
ξ4	蒸腾速率 $T_r$	0.888 5	0.647 9	0.534 5	0.997 4	0.685 8	0.750 8	1
ξ5	脯氨酸 Pro	0.453 6	0.596 4	0.426 5	0.430 0	0.344 5	0.450 2	10
ξ6	可溶性糖 TSS	0.820 1	0.694 3	0.441 0	0.637 3	0.423 7	0.603 3	8
ξ7	叶绿素 a Chla	0.680 1	0.552 1	0.334 2	0.950 3	0.567 9	0.616 9	7
ξ8	叶绿素 b Chlb	0.408 8	0.832 4	0.436 0	0.907 4	0.800 4	0.677 0	4
ξ9	总叶绿素 Chl	0.602 4	0.668 2	0.391 6	1.000 0	0.719 5	0.676 3	5
ξ10	叶绿素 a/b Chl a/b	0.504 1	0.635 8	0.376 0	0.434 8	0.342 6	0.458 7	9

注: CK、S50、S100、S200、S300 分别代表 0、50、100、200、300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫处理

Note: CK, S50, S100, S200, S300 represent the treatments with 0, 50, 100, 200 and 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl treatment

对应值的关联系数;然后,根据关联度计算公式
$$\left[\gamma_i = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \xi_i(k)\right]$$
求得各指标与地上生物量的关联度(表 2)。从表 2 可知,在盐胁迫条件下,沙拐枣 10 个光合生理指标与地上生物量的关联度从大到小依次为: $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、Chl b、Chl、 $P_n$ 、Chl a、TSS、Chl a/b 和 Pro。根据各性状与地上生物量的关联程度,可将上述指标大致分为两类:第一类是与光合作用相关的性状,包括  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、Chl b 含量、Chl 含量、 $P_n$ 、Chl a 含量,它们与地上生物量的关联程度较为密切;第二类是反映沙拐枣体内代谢活动的性状,包括 TSS 和 Pro 含量在内的生化性状。这一结果表明,与沙拐枣抗盐胁迫关系最为密切的是与光合作用相关的生理性状,它们在沙拐枣受到盐胁迫时所受的影响最大,因而与地上生物量的关联度最大。

### 3 讨 论

从脯氨酸以及可溶性糖的分子结构来看,它们属于不高度带电,但却是具有极性且高度可溶的一类物质,比无机离子具有更广的水合外层;近红外光谱技术指出,这些相容性的渗透调节物质不但能够有效稳定蛋白质的水合外层,而且可以保护分子乃至整个细胞<sup>[13]</sup>。脯氨酸作为一种非酶促抗氧化剂,在保护植物细胞免受氧化破坏方面有重要的作用。在逆境条件下,脯氨酸除了有渗透调节作用外,还可以发挥清除自由基的作用,包括单线态氧的物理淬灭以及与羟基原子团发生化学反应,进而帮助植物细胞克服由于水分缺失引起的氧化破坏作用<sup>[14]</sup>。本研究结果表明,随着 NaCl 盐胁迫浓度的增加,沙拐枣同化枝中脯氨酸含量大量积累,因此增强了沙拐枣耐盐胁迫的抗氧化能力,这一研究结果与 Kusaka 等<sup>[15]</sup>对珍珠粟(*Pennisetum glaucum*)、Gao 等<sup>[16]</sup>对沙冬青(*Ammopi pthanthus mongolicus*)、Sla-ma 等<sup>[17]</sup>对海马齿(*Sesuvium portulacastrum*)的研究结果一致。在盐胁迫逆境条件下,可溶性糖除了是一种渗透调节物质外,还可以为其它有机物提供碳架以及能量来源,同时还可以在细胞内无机离子浓度高时起到保护酶类的作用,也能间接转化为脯氨酸<sup>[18]</sup>。多数研究结果表明可溶性糖含量与植物的抗逆性之间存在密切的相关性,随着盐胁迫浓度的增加,植物体内可溶性糖含量逐渐增加,而在本实验中随着盐浓度的增加,沙拐枣同化枝内可溶性糖含量呈下降趋势,与上述研究结果不相符,但这一结果与李姝睿<sup>[19]</sup>对芸豆的研究结果一致,可能是不同

物种应对盐胁迫时所做出的策略也不同所致。在本研究中,随着盐胁迫浓度的逐渐增加,沙拐枣同化枝内脯氨酸含量呈逐渐增加的趋势,而可溶性含量呈逐渐下降的趋势,两者的变化趋势刚好相反。虽有研究表明,随着盐浓度的升高,在脯氨酸含量积累的同时,可溶性糖的合成也增加<sup>[20]</sup>,但也有研究表明,脯氨酸的合成积累依赖糖的分解代谢和呼吸作用<sup>[21]</sup>,糖等碳水化合物通过氧化磷酸化作用为脯氨酸的合成提供必需的氧化还原能力,本研究与此研究结果一致。在盐浓度增加时,脯氨酸含量显著性增加以及可溶糖含量的下降幅度表明其受到盐胁迫的程度。

同时,本研究中低浓度的盐胁迫( $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )可以增加沙拐枣同化枝净光合速率、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、气孔导度以及蒸腾速率,其中的胞间  $\text{CO}_2$  浓度与净光合速率呈极显著负相关关系,而与蒸腾速率呈极显著正相关性,说明沙拐枣光合作用对胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化反应迟钝,当胞间  $\text{CO}_2$  的浓度过高时,反而抑制光合作用的进行。Farquhar 等<sup>[22]</sup>认为,只有当净光合速率和胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化方向一致,且两者同时减小,且气孔限制值增大时,才能认为净光合速率的下降主要是由气孔导度引起的,否则净光合速率的下降归因于细胞羧化能力的降低。本研究表明,当盐浓度大于  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,沙拐枣同化枝净光合速率与胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化方向并不一致,说明盐胁迫导致沙拐枣同化枝光合速率降低是由于叶肉细胞同化能力降低引起的,并非气孔因素限制所致。这一结果与丁丽娜等<sup>[23]</sup>对杨树的研究以及王素平等<sup>[24]</sup>对黄瓜的研究结果一致。

另外,Xu 等<sup>[25]</sup>在怪柳、Abdelkader<sup>[26]</sup>在小麦中研究表明盐胁迫可以降低植物叶绿素的含量,说明盐胁迫对植物体内叶绿素含量的影响同时受到盐浓度和植物种类的影响。在本研究中,沙拐枣的总叶绿素含量在  $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  浓度处理下最大,且较对照有显著上升,此浓度下的叶绿素 a 含量增加,而叶绿素 b 含量降低,但总叶绿素含量呈上升趋势,说明此盐浓度有利于光合色素的合成,这与此浓度盐处理下植物光合作用增强的测定结果吻合;随着盐浓度的逐渐增加,沙拐枣的光合色素含量逐渐降低,说明随着盐浓度的增大,沙拐枣的光合色素受影响逐渐增大,导致其光合作用降低。随着盐浓度的增加,沙拐枣同化枝中叶绿素 b 的含量呈下降趋势,而叶绿素和叶绿素 a 的含量的变化趋势与张纪涛等<sup>[27]</sup>

对番茄幼苗的研究结果一致,说明沙拐枣同化枝中叶绿素 b 响应盐胁迫较叶绿素 a 敏感,不同盐浓度处理时影响植物体内叶绿素的含量,低盐浓度促进叶绿素 a 的合成,高盐浓度抑制叶绿素 a 的合成或促进其降解。即沙拐枣也可能存在一个盐浓度耐受阈值,在低于该阈值时,不影响或者促进其叶绿素的合成,超过该阈值时则抑制叶绿素的合成或者促进其降解。

在近些年的研究中,灰色系统理论在遗传育种方面应用较为广泛,在产量与农艺性状的关系方面,得到的结果与数理统计结果基本相似<sup>[28]</sup>。本研究中沙拐枣脯氨酸与可溶性糖含量随盐胁迫浓度的增加而变化较大,但通过灰色关联度分析可以看出脯氨酸以及可溶性糖与地上生物量的关联度较小,影响其生长的主要因素还是光合因素含量,而且导致沙拐枣净光合速率降低的原因是叶肉细胞的羧化能

力降低,而在植物体内发生一系列羧化反应需要可溶性糖及脯氨酸这些基础物质提供能源,脯氨酸及可溶性糖间接地影响着沙拐枣的生长。植物抗盐胁迫是一种从形态构造、水分生理生态特征及生理生化反应到组织细胞、光合器官乃至细胞原生质结构特点的综合反应,是受多基因控制的复杂的过程<sup>[29]</sup>,基因的多样性决定了沙拐枣抗盐胁迫的适应的多样性,在评价沙拐枣抗胁迫性的过程中,不能单独依靠某个或某 2 个指标,必须根据一系列生理生化指标的重复测定和综合评估才能提高鉴定结果的准确性。灰色关联度是对一个发展变化的系统进行发展动态量化的分析方法,不同环境、时间和品种都可能造成部分指标结果的改变。因此,只有应用灰色关联度分析法对于不同环境条件、处理条件和不同的品种做具体分析,才能更加准确地建立沙拐枣抗盐指标体系,选育出适合当地的抗盐指标。

参考文献:

[1] MITTLER R, MERQUIOL E, HALLAKHERR E, *et al.* Living under a “dormant” canopy: a molecular acclimation mechanism of the desert plant *Retama raetam* [J]. *Plant Journal*, 2001, **25**(4): 407.

[2] 魏海燕, 胡方彩. 我国荒漠化的现状及防治对策[J]. 贵州科学, 2014, **32**(6): 83-87.

WEI H Y, HU F C. The present situation of desertification and countermeasures in China[J]. *Guizhou Science*, 2014, **32**(6): 83-87.

[3] 邓聚龙. 灰色系统综述[J]. 世界科学, 1983, (7): 3-7.

DENG J L. Gray system overview[J]. *World Science*, 1983, (7): 3-7.

[4] 王正航, 武仙山, 昌小平, 等. 小麦旗叶叶绿素含量及荧光动力学参数与产量的灰色关联度分析[J]. 作物学报, 2010, **36**(2): 217-227.

WANG Z H, WU X S, CHANG X P, *et al.* Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics parameters of flag and their gray relational grade with yield in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, **36**(2): 217-227.

[5] 曹林, 吴玉环, 章艺, 等. 外源水杨酸对铝胁迫下菊芋光合特性及耐铝性的影响[J]. 水土保持学报, 2015, **29**(4): 260-266.

CAO L, WU Y H, ZHANG Y, *et al.* Effect of exogenous salicylic acid on photosynthetic characteristics and aluminum tolerance of *Helianthus tuberosus* under aluminum stress[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2015, **29**(4): 260-266.

[6] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(1): 11-17.

SU P X, ZHAO A F, ZHANG L X, *et al.* Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, **23**(1): 11-17.

[7] 李银芳, 杨戈. 头状沙拐枣的解剖学和水分生理特征[J]. 干旱区研究, 1991, (4): 33-37.

LI Y F, YANG G. A study on the anatomic and hydrological physiological characteristics of a fine binder-*Calligonum caput-medusae*[J]. *Arid Zone Research*, 1991, (4): 33-37.

[8] TAO L, REN J. Effects of different seed pretreatments on germination of ten *Calligonum* species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, **24**(4): 601-609.

[9] KAWASAKI S, BORCHERT C, DEYHOLOS M, *et al.* Gene expression profiles during the initial phase of salt stress in rice[J]. *Plant Cell*, 2001, **13**(4): 889-905.

[10] HEDYIE S A, TURKAN I, OZGECAN T Z, *et al.* Different antioxidant defense responses to salt stress during germination and vegetative stages of endemic halophyte *Gypsophila ob lanceolata* Bark[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2012, **77**(2): 63-76.

[11] 张宪政. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986, (3): 28-30.

ZHANG X Z. Determination of chlorophyll content in plants-acetone ethanol mixture[J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 1986, (3): 28-30.

[12] 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.

[13] GALINSKI E A. Compatible solutes of halophilic eubacteria;

Molecular principles, water- solute interaction, stress protection[J]. *Cellular & Molecular Life Sciences Cmls*,1993,**49** (6):487-496.

[14] ALIA, MOHANTY P, MATYSIK J. Effect of proline on the production of singlet oxygen[J]. *Amino Acids*,2001,**21** (2):195-200.

[15] KUSAKA M, OHTA M, FUJIMURA T. Contribution of inorganic components to osmotic adjustment and leaf folding for drought tolerance in pearl millet[J]. *Physiologia Plantarum* , 2005,**125**(4):474-489.

[16] GAO T P, CHEN T, FENG H Y, *et al.* Seasonal and annual variation of osmotic solute and stable carbon isotope composition in leaves of endangered desert evergreen shrub *Ammodiptanthus mongolicus* (SCI)[J]. *South African Journal of Botany*,2006,**72**(4):570-578.

[17] SLAMA I, GHNAYA T, SAVOURÉ A, *et al.* Combined effects of long-term salinity and soil drying on growth, water relations, nutrient status and proline accumulation of *Sesuvium portulacastrum*[J]. *Comptes Rendus Biologies* ,2008,**331** (6):442-451.

[18] SHI Y W, WANG Y L, WEN-BING L I, *et al.* Effects of water stress on soluble protein,soluble sugar and proline content in *Tamarix hispida*[J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University* ,2007,**30**(2):5-8.

[19] 李姝睿,盐胁迫对芸豆体内可溶性糖含量的影响[J]. 青海师范大学学报(自科版),2003,(2):65-66.

LI S R. The content of the soluble sugar of *Phaseolus vulgaris* in the brine conditions[J]. *Journal of Qinghai Normal University* (Natural Science),2003,(2):65-66.

[20] DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants; a review[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*,2005,**60** (3):324-349.

[21] 肖 强,郑海雷,陈 瑶,等.盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. 生态学杂志,2005,**24**(4):373-376.

XIAO Q, ZHENG H L, CHEN Y, *et al.* Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora* [J]. *Chinese Journal of Ecology* , 2005,**24**(4):373-376.

[22] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Reviews of Plant Physiology* ,1982, **33**(33):317-345.

[23] 丁丽娜,金 华,殷鸣放,等. 盐胁迫对杨树幼苗叶片光合色素及气体交换特征的影响[J]. 西北植物学报,2006, **26**(12):2 523-2 527.

DING L N, JIN H, YIN M F, *et al.* Effects of salt stress on photosynthetic pigment and gas exchange characteristics of the leaves of *Populus* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* ,2006,**26**(12):2 523-2 527.

[24] 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 growth and photosynthetic characteristics of *Cucumer* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* ,2006,**26**(3):455-461.

[25] XU X W, XU H L, WANG Y L, *et al.* The effect of salt stress on the chlorophyll level of the main sand-binding plants in the shelterbelt along the Tarim Desert Highway[J]. *Chinese Science Bulletin* ,2008,**53**(S2):109-111.

[26] ABDELKADER A F, ARONSSON H, SUNDQVIST C. High salt stress in wheat leaves causes retardation of chlorophyll accumulation due to a limited rate of protochlorophyllide formation [J]. *Physiologia Plantarum* , 2007, **130** (1):157-166.

[27] 张纪涛,徐 猛,韩 坤,等. 盐胁迫对番茄幼苗的营养及生理效应[J]. 西北农业学报,2011,**20**(2):128-133.

ZHANG J T, XU M, HAN K, *et al.* Effect of salt stress on plant nutrition physiology of tomato seedlings[J]. *Acta Agricuturae Boreali-occidentalis Sinica* ,2011,**20**(2):128-133.

[28] 张 君,王丕武,杨伟光,等. 大豆主要性状间的灰色关联度分析[J]. 沈阳农业大学学报,2004,**35**(1):1-3.

ZHANG J, WANG P W, YANG W G, *et al.* Analysis of grey correlation grade among characters of soybean [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University* ,2004,**35**(1):1-3.

[29] HALL A J, VILELLA F, TRAPANI N, *et al.* The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize[J]. *Field Crops Research* ,1982,**5** (82):349-363.

(编辑:裴阿卫)