



四翅滨藜生理生化特征对盐胁迫的响应

张震中,张潭,李倩,唐达,李思思,王池宇,贺康宁*

(北京林业大学 水土保持学院,北京 100083)

摘要:采用温室盆栽试验研究四翅滨藜(*Atriplex canescens*)幼苗株高、地径、生物量、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、叶绿素含量、抗氧化酶活性及丙二醛含量对不同浓度NaCl和Na₂SO₄(0、100、200、300和400 mmol·L⁻¹)胁迫的响应,以探讨四翅滨藜对不同种类及不同浓度盐渍环境的适应机制及其耐盐机理。结果显示:(1)随着盐分浓度的升高,四翅滨藜幼苗的株高、地径及生物量增量呈现出先升高后降低的趋势,低盐浓度下2种盐均促进幼苗生长,盐浓度超过400 mmol·L⁻¹时,NaCl对幼苗生长具有明显抑制作用。(2)2种盐处理下,四翅滨藜幼苗净光合速率(P_n)和叶绿素含量(Chl)随盐浓度增大而升高,即2种盐均对幼苗 P_n 和Chl含量具有促进作用,且Na₂SO₄的促进效果大于NaCl;而幼苗蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)随盐浓度升高呈先增大后减小的趋势,且Na₂SO₄的促进作用强于NaCl。(3)与对照相比,四翅滨藜幼苗的丙二醛、SOD、POD酶活性在NaCl和Na₂SO₄2种盐处理下,随着盐浓度的升高均呈现出不同程度的增大,且增大幅度总体表现为NaCl>Na₂SO₄。研究表明,四翅滨藜在NaCl和Na₂SO₄胁迫下,叶绿素的分解速率以及发挥作用的渗透调节物质均有差异,使得幼苗叶片健康程度不同,导致叶片光合能力大小的差异,最终表现为植株的生长差异;四翅滨藜具有较强的耐盐能力,而且对Na₂SO₄的适应能力强于NaCl。

关键词:四翅滨藜;盐胁迫;气体交换参数;抗氧化酶活性;丙二醛含量

中图分类号:Q945.78

文献标志码:A

Physiological and Biochemical Responses of *Atriplex canescens* Seedlings to Salt Stress

ZHANG Zhenzhong, ZHANG Tan, LI Qian, TANG Da,

LI Sisi, WANG Chiyu, HE Kangning*

(College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: The physiological and biochemical characteristics of *Atriplex canescens* seedlings under NaCl and Na₂SO₄ stress(0, 100, 200, 300 and 400 mmol·L⁻¹) was studied. The results shows that: (1) with the increase of salt concentration, the plant height, ground diameter and biomass increment were increased first and then decreased. Low salt concentration of the two kinds of salt promoted the growth of seedlings to some extent, when the concentration of salt reaches 400 mmol·L⁻¹, NaCl treatment inhibited the growth obviously. (2) Under the two kinds of salt treatments, the net photosynthetic rate and chlorophyll content of *A. canescens* seedlings increased with the increase of salt concentration, both of the two salts promoted the P_n rate and Chl content of seedlings, and the promotion degree of Na₂SO₄ was greater than that of NaCl. While the transpiration rate and stomatal conductance of *A. canescens* seedlings increased first and then decreased with the increase of the salt concentration, and the promotion degree of Na₂SO₄ was greater than that of NaCl. (3) Compared with the control, the malondialdehyde, SOD and POD of *A. canescens* seedlings were increased differently with the increase of the concentration of NaCl and Na₂SO₄.

收稿日期:2017-06-27;修改稿收到日期:2017-12-11

基金项目:2014年青海省重大科技专项(2014-NK-A4-4)

作者简介:张震中(1993—),男,在读硕士研究生,主要从事水土保持、林业生态工程研究。E-mail:castortroy@163.com

*通信作者:贺康宁,教授,博士生导师,主要从事水土保持、林业生态工程研究。E-mail:hkn@bjfu.edu.cn

treatments, and the increase of NaCl treatment was greater than that of Na_2SO_4 treatment. The results showed that the resistance of *A. canescens* to Na_2SO_4 was stronger than that of NaCl.

Key words: *Atriplex canescens*; salt stress; gas exchange parameters; antioxidant enzyme activity; malondialdehyde content

土壤盐渍化严重影响着全球农业发展和环境现状。据相关统计,全球盐碱土面积约 $9.54 \times 10^6 \text{ km}^2$ ^[1]。同时世界盐渍化土地仍在以每年 $1.0 \sim 1.5 \times 10^4 \text{ km}^2$ 的速度增加^[2]。中国目前各类盐渍土总面积达到 $34.6 \times 10^4 \text{ km}^2$,主要分布在东北、华北、西北和沿海地区^[3]。土壤盐渍化会造成土壤通气性、透水性下降,植物根系吸水能力下降,严重会造成植物细胞因缺水丧失功能而死亡^[4]。研究表明,与传统的埋设暗管等工程排盐措施相比,选育和种植耐盐碱植物的生物措施已经成为大面积盐渍土改良利用过程中最为经济、有效的措施之一^[5]。因此,培育和筛选适宜的耐盐植物,并对其耐盐机制与生长生理特性进行研究,对于盐碱地的开发与利用具有重要的现实意义。

四翅滨藜(*Atriplex canescens*)是藜科滨藜属的典型植物,又称灰毛滨藜,是多年生半常绿灌木,原产于美国中西部^[6],是一种耐旱、耐寒、耐盐^[7-8],可以防风固沙、改良牧场,以及改良盐碱地的优良饲料灌木^[9-11]。近年来,四翅滨藜在中国的青海、宁夏、内蒙和甘肃地区进行了引种栽培,获得了良好的种植效果,但中国目前对四翅滨藜的研究主要还仅仅是针对其种子的萌发以及引种栽培等方面^[12-14],对其耐盐生理方面的研究报道较少;2015年青海省农林科学院对柴达木盆地的典型盐碱土壤进行了全面调查,结果表明盆地内土壤盐分离子主要以 Cl^- 和 SO_4^{2-} 为主;另外,由于农作物的不合理灌溉,使盐分在土壤内堆积,造成盆地次生盐渍化程度也较严重。从经济和生态的双重角度来看,采用当地耐盐碱树种进行盐碱地修复更有实际意义。为此,本研究以温室盆栽试验的方法,在NaCl和 Na_2SO_4 2种盐分环境下对四翅滨藜幼苗生长、光合特性及抗氧化酶活性进行了深入探讨,以期为四翅滨藜这一优势树种的种植及其在盐碱地治理中的实际应用提供理论基础和科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

本试验于青海省诺木洪农场进行,农场地处柴达木盆地东南缘的海西州都兰县境内,农场南北宽

5 km,东西长30 km,呈扁条状分布;地理坐标为 $96^{\circ}15' \sim 96^{\circ}35' \text{ E}$, $36^{\circ}20' \sim 36^{\circ}30' \text{ N}$;海拔高度2 745~2 790 m。试验区属高原大陆性气候,空气干燥,日照时间长,昼夜温差大,最高气温35.8℃,最低气温-31℃,年降雨量58.51 mm,年蒸发量2 849.7 mm。

1.2 试验材料

供试苗木为1年生四翅滨藜(*Atriplex canescens*)实生苗,由青海省诺木洪农场提供。2016年4月,选用上口径32 cm、下口径28 cm、高30 cm的聚丙烯塑料盆,每个盆侧面底部人工钻孔,并在底部铺垫纱网防止土壤外漏,每盆放入过2 mm筛,质量为 $(11 \pm 0.05) \text{ kg}$ 的经过淋洗和风干的当地土壤(土壤肥力状况:pH 7.15,有机质含量 $41.8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,有效磷含量 $5.31 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有效钾含量 $310 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮含量 $198 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)。每盆定植四翅滨藜3株,以盆栽方式培育幼苗,定期浇水,并施以Hoagland营养液确保苗木的正常生长。

1.3 试验方法

试验于2016年7~8月份在青海省诺木洪农场枸杞科技园区温室进行。盐胁迫试验前,根据田间持水量的测定结果和已有四翅滨藜干旱胁迫试验的研究情况^[15-16],确定栽培四翅滨藜的最适土壤含水量为17%左右。试验开始前,首先,挑选出长势一致的四翅滨藜幼苗,测定得其初始株高、地径分别为 (34.26 ± 0.67) 和 $(1.04 \pm 0.08) \text{ cm}$,其根茎叶生物量分别为 (4.23 ± 0.008) 、 (5.47 ± 0.006) 和 $(3.14 \pm 0.009) \text{ g}$ 。其次,通过查阅相关文献,试验中NaCl和 Na_2SO_4 2种盐分各设置100、200、300和400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 4个浓度梯度,以及1个共同空白对照(0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,CK),共计9个处理,每个处理6次重复。

盐处理溶液为相应质量的分析纯NaCl或 Na_2SO_4 用Hoagland营养液(pH 6.0)配制而成^[17-18]。为了防止一次性加入导致的植物烧苗现象,本试验采用每天增加 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液的方法达到预定盐溶液浓度,采用针管注入的方式将盐溶液均匀打入土壤内。试验期间,每天傍晚采用天平称重和TDR 300土壤水分速测仪^[19]相结合的方法,测定每盆的土壤水分含量,并对水分进行相应补充,保证每盆的土壤水分含量一致,防止因为土壤水

分含量造成的植物生长差异。试验于8月4日结束,共胁迫处理30 d。

1.4 测定指标与方法

1.4.1 株高和地径 盐胁迫试验开始之前对每株苗木的株高、地径进行测量,试验结束后再次测量,每株重复测量3次。株高采用精度为0.01 cm的米尺测量,地径采用精度为0.05 mm的游标卡尺测量。

$$\text{株高生长量} (\Delta H) = \text{胁迫前株高} (H_1) - \text{胁迫后株高} (H_0) \quad (1)$$

$$\text{地径增长量} (\Delta D) = \text{胁迫前地径} (D_1) - \text{胁迫后地径} (D_0) \quad (2)$$

1.4.2 生物量 盐胁迫试验开始前,用蒸馏水冲洗干净植物表面尘土,然后用滤纸吸干表面水分后,用天平分别称取植物根、茎、叶质量^[20],计算初始生物量 W_0 ;试验结束后,用相同方法处理后称取植物根、茎、叶质量,计算处理后生物量 W_1 。

$$\text{生物量增量} (\Delta W) = \text{处理后生物量} (W_1) - \text{初始生物量} (W_0) \quad (3)$$

1.4.3 生理生化指标 使用Li-6400便携式光合测定仪测量四翅滨藜幼苗叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r),测定时间为8:00、10:00、12:00、14:00、16:00和18:00,每株幼苗选择3片生长良好,所处位置相同的功能叶进行测量,每个叶片记录5个数据。采用丙酮乙醇混合提取法和分光光度计测定叶绿素含量^[21];丙二醛(MDA)用硫代巴比妥酸反应法^[22-23]测定;SOD活性采用氮蓝四唑(NBT)显色法^[23-24]测定;POD活性采用愈创木酚法^[23,25]测定。

1.5 数据处理及分析

试验数据采用Excel 2007进行整理,Origin Pro 8.0进行绘图,SPSS 19.0统计软件对数据进行方差分析,Duncan检验法进行多重比较。

2 结果与分析

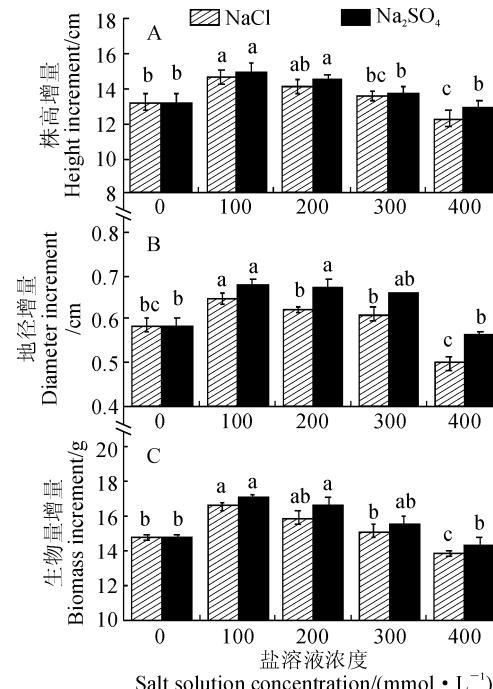
2.1 不同盐胁迫对四翅滨藜幼苗生长的影响

2.1.1 株高 如图1,A所示,在100~300 mmol·L⁻¹NaCl处理下,四翅滨藜幼苗株高增长量分别高出CK(0 mmol·L⁻¹)10.8%、6.9%和2.7%,但仅100 mmol·L⁻¹浓度处理达到显著水平($P < 0.05$);在400 mmol·L⁻¹浓度处理下,株高增长量比CK显著降低了7.1%,表现出一定的抑制作用。同时,幼苗株高增长量在100和200 mmol·L⁻¹Na₂SO₄处理下分别比CK显著高出12.6%和10.3%,而在300和400 mmol·L⁻¹浓度下与对照

无显著差异($P > 0.05$),即100和200 mmol·L⁻¹Na₂SO₄处理对株高增长具有明显促进作用,而其余浓度处理变化不显著。

2.1.2 地径 四翅滨藜幼苗的地径增长量在100 mmol·L⁻¹NaCl处理下显著比CK高出10.1%,在200和300 mmol·L⁻¹浓度处理下比对照略有增加($P > 0.05$),但在400 mmol·L⁻¹浓度处理下比CK显著降低了14%(图1,B)。同时,地径增长量在100~300 mmol·L⁻¹Na₂SO₄处理下分别比CK高出15.2%、14.1%和11.9%,而在400 mmol·L⁻¹处理下较CK降低了3.6%,但与CK无显著差异。

2.1.3 生物量 与株高和地径的表现相似,两种盐处理幼苗生物量的累积在100~300 mmol·L⁻¹范围内均得到一定程度促进,且在100 mmol·L⁻¹浓度下达到显著水平,但在400 mmol·L⁻¹浓度下均受到不同程度抑制,NaCl处理达到显著水平(图1,C)。其中,NaCl处理生物量在100~300 mmol·L⁻¹浓度下高出CK 2.4%~11.9%,Na₂SO₄处理则高出CK 4.7%~15.2%,而当2种盐溶液浓度达到400 mmol·L⁻¹时,幼苗生物量的累积较CK分别



不同字母表示处理浓度间在0.05水平上存在显著差异性,下同

图1 NaCl和Na₂SO₄处理对四翅滨藜株高、

地径和生物量的影响

Different normal letters represent significant difference among different salt concentrations at 0.05 level, the same as below

Fig. 1 Effects of the stem height, ground diameter and biomass growth under NaCl and Na₂SO₄ treatments

降低了 6.9% 和 3.4%。可见, 100~300 mmol·L⁻¹ 的 NaCl 和 Na₂SO₄ 处理均能不同程度促进四翅滨藜的生长, 并以 100 mmol·L⁻¹ 处理效应最为明显, 而 400 mmol·L⁻¹ 则抑制幼苗生长。

2.2 不同盐胁迫对四翅滨藜幼苗光合特性的影响

2.2.1 净光合速率(P_n) 2 种盐处理下四翅滨藜幼苗的 P_n 均表现为双峰型日变化曲线, 且曲线十分相似(图 2,A、B)。其中, 2 种盐处理幼苗的 P_n 在 8:00~10:00 均呈上升趋势, 并在 10:00 达到第 1 个光合高峰; 10:00 以后, P_n 呈急剧下降趋势;直到 14:00, P_n 才呈现出缓慢上升趋势, 但由于盆栽土壤含水量较高, 所以 14:00 时没有出现明显的光合午休现象。第 2 个 P_n 峰值出现在 16:00, 但其明显低于第 1 个光合高峰; 16:00 之后, P_n 开始急剧下降。同时, 由图 2,C、D 可知, 2 种盐处理下四翅滨藜幼苗的 P_n 最大值和日均值均显著高于 CK ($P < 0.05$), 且它们在 100~300 mmol·L⁻¹ 处理下呈现出随盐浓度增大而上升的趋势, 但在 400 mmol·L⁻¹ 处理下均较 300 mmol·L⁻¹ 处理有所下降, 但降幅均未达到显著水平($P > 0.05$)。

2.2.2 蒸腾速率(T_r) 与幼苗净光合速率日变化相似, 2 种盐胁迫处理四翅滨藜幼苗 T_r 的日变化也表现为双峰曲线, 也分别在 10:00 和 16:00 出现 2 个峰值(图 3,A、B)。同时, 随着 2 种盐溶液浓度的

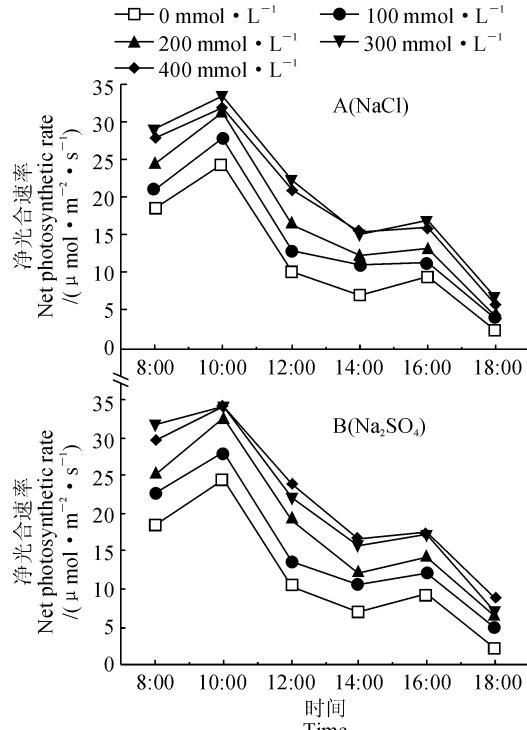
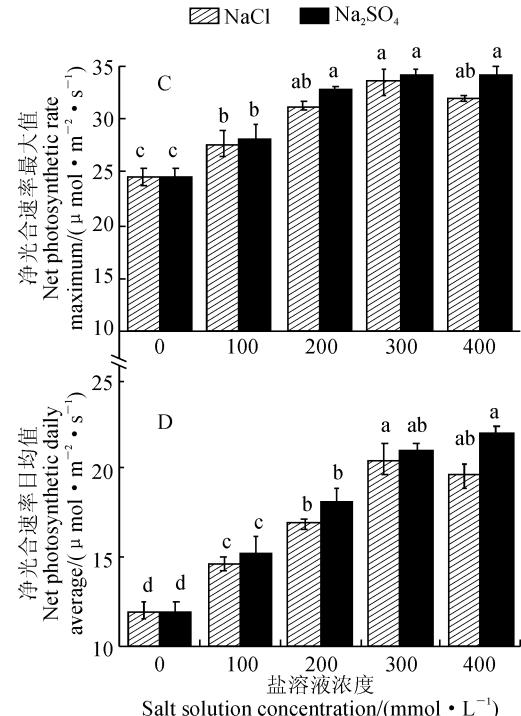


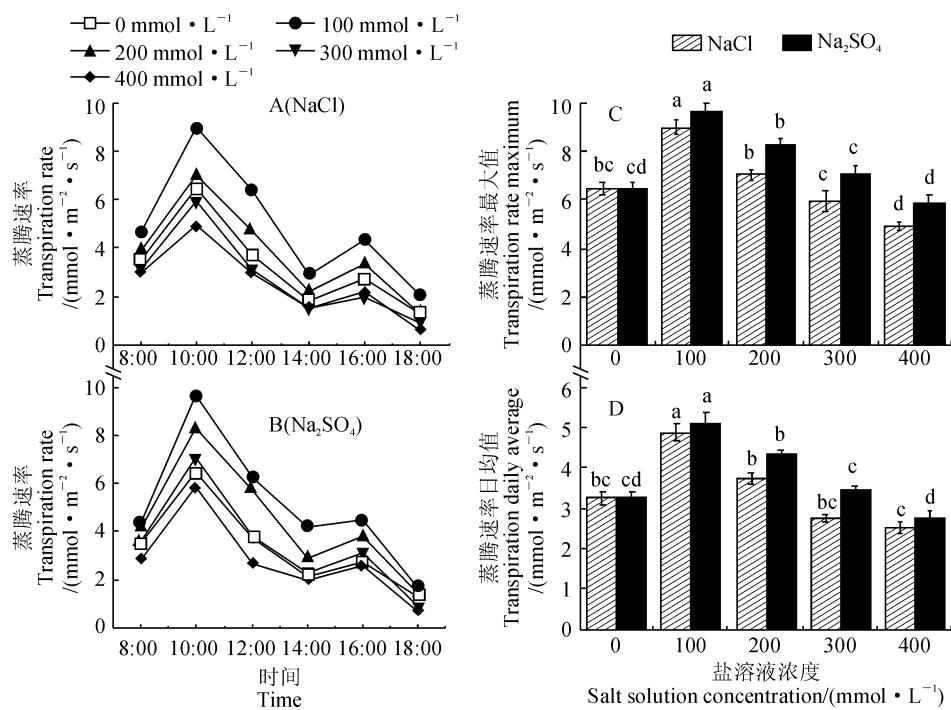
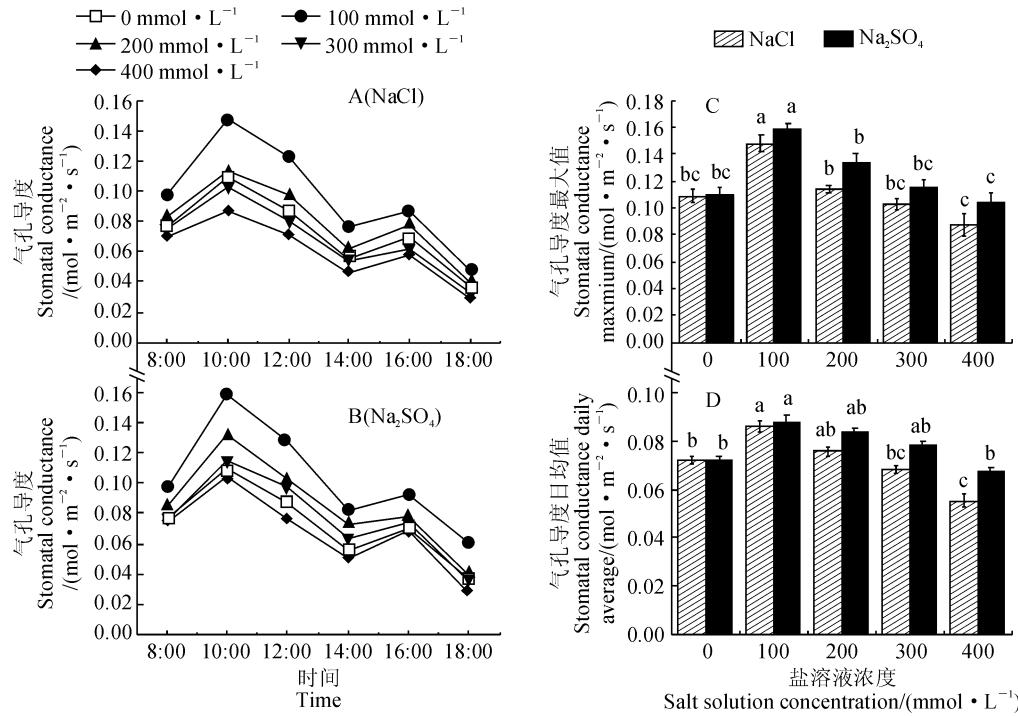
图 2 NaCl 和 Na₂SO₄ 处理对四翅滨藜净光合速率的影响

Fig. 2 Effects of net photosynthetic rate under NaCl and Na₂SO₄ treatments

增大, 幼苗 T_r 的最大值和日均值均表现出先升高后降低的趋势, 并均在 100 mmol·L⁻¹ 处理下达到最大值。图 3,C、D 显示, 在 NaCl 处理下, 幼苗 T_r 的最大值和日均值在 100 mmol·L⁻¹ 浓度下分别比 CK 显著增加 39.8% 和 50.3% ($P < 0.05$), 在 200 和 300 mmol·L⁻¹ 浓度下与 CK 无明显差异($P > 0.05$), 在 400 mmol·L⁻¹ 浓度下分别较 CK 显著降低了 23.3% 和 22.2% ($P = 0.05$); 在 Na₂SO₄ 处理下, 幼苗 T_r 的最大值在 100 和 200 mmol·L⁻¹ 浓度下较 CK 分别显著高出 40.6% 和 28.4% ($P < 0.05$), 此时日均值分别显著高出 CK 54.1% 和 34.9% ($P < 0.05$), 但其最大值和日均值在 300 和 400 mmol·L⁻¹ 浓度下均与 CK 无显著差异。

2.2.3 气孔导度(G_s) 2 种盐处理下四翅滨藜幼苗 G_s 的日变化过程与其 P_n 和 T_r 相类似, 均为双峰曲线, 分别在 10:00 和 16:00 出现 2 个峰值(图 4,A、B); 同时, 2 种盐胁迫下幼苗 G_s 最大值和日均值的变化趋势也与 T_r 极为相似, 均表现出随盐浓度的增大而先上升后降低的趋势, 并均在 100 mmol·L⁻¹ 浓度下达到最大值(图 4,C、D)。其中, 幼苗 G_s 最大值和日均值在 100 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下分别显著高出 CK 35.8% 和 19.1%, 在 100 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 处理下分别显著高出 CK 45.9% 和 21.0% ($P < 0.05$), 而其日均值在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下



图 3 NaCl 和 Na_2SO_4 处理对四翅滨藜蒸腾速率的影响Fig. 3 Effects of transpiration rate under NaCl and Na_2SO_4 treatments图 4 NaCl 和 Na_2SO_4 处理对四翅滨藜气孔导度日过程的影响Fig. 4 Effects of stomatal conductance under NaCl and Na_2SO_4 treatments

显著比 CK 降低 23.6%, 其余 2 种盐各浓度处理均与相对照无显著差异 ($P > 0.05$)。

以上结果说明低浓度的盐分对四翅滨藜光合作用有一定的促进作用, 高浓度的盐分会对四翅滨藜幼苗光合作用产生一定抑制作用; 2 种盐分胁迫下,

四翅滨藜幼苗对 Na_2SO_4 的适应能力强于 NaCl 。

2.2.4 叶绿素(Chl)含量 叶绿素含量的变化反映了环境对植物造成的影响, 是衡量植物光合能力的直接指标^[26]。由图 5,A 可以看出, 四翅滨藜幼苗的 Chla 含量随 2 种盐溶液浓度的增大均表现出先增

大后减小的趋势，并在 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液处理下达到最大值，且各盐胁迫处理均显著高于 CK ($P < 0.05$)； Na_2SO_4 处理幼苗的 Chla 含量的增大幅度均大于相同浓度的 NaCl 处理；与 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 相比， $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理 Chla 含量的降幅表现为 NaCl 处理明显大于 Na_2SO_4 处理。同时，四翅滨藜幼苗 Chlb 含量在 2 种盐处理下的变化规律与 Chla 基本相似，在 Na_2SO_4 处理下随盐浓度的增大而逐渐升高，而在 NaCl 处理下表现出先升高后降低的趋势，且 Na_2SO_4 处理升高幅度大于 NaCl 处理；在 300 和 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液处理下均显著高于对照（图 5, B）。可见，各浓度的 NaCl 和 Na_2SO_4 溶液处理均不同程度地促进了四翅滨藜幼苗叶片中 Chla 和 Chlb 的合成，并均以 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液处理效果较佳；同时， Na_2SO_4 溶液的处理效果又由于 NaCl 溶液，且叶绿素 a 含量受到的促进程度又大于叶绿素 b。

2.3 不同盐胁迫对四翅滨藜叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

2.3.1 超氧化物歧化酶(SOD)活性 随着 NaCl 和 Na_2SO_4 浓度的不断升高，四翅滨藜叶片中 SOD 活性均呈先基本保持稳定后又逐渐增高的趋势（图 6, A），且总体表现为 Na_2SO_4 处理变化幅度大于 NaCl 处理。其中，叶片中 SOD 活性在 100 和 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液处理下均与 CK 无显著差异 ($P > 0.05$)，而在 300 和 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐溶液处理下均比对照显著增强，其增幅在 NaCl 处理下分别为 11.4% 和 19.6% ，在 Na_2SO_4 处理下分别为 23.5% 和 23.9% ($P < 0.05$)。

2.3.2 过氧化物歧化酶(POD)活性 POD 在植物处于逆境时，会协同 SOD 发挥清除活性氧自由基作用，SOD 通过歧化反应将活性氧分解成 O_2 和 H_2O_2 ，然后 POD 将产生的 H_2O_2 分解^[27]，POD 活性可以反映四翅滨藜幼苗对盐分环境的抵抗能力。

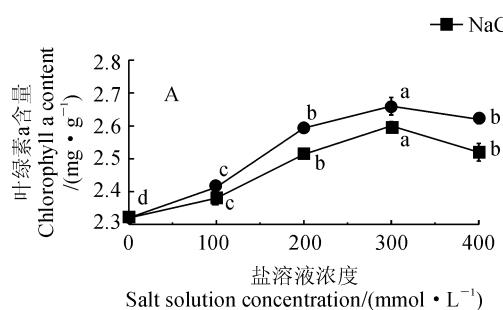


图 5 NaCl 和 Na_2SO_4 处理对四翅滨藜叶绿素 a 和叶绿素 b 的影响

Fig. 5 Effects of chlorophyll a and chlorophyll b under NaCl and Na_2SO_4 treatments

由图 6, B 可知，随着盐溶液浓度的升高，幼苗叶片 POD 活性也呈现出逐渐增大的趋势，且与 CK 差异均达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。与对照相比较，叶片 POD 活性在各浓度 NaCl 处理下显著增加了 $27.4\% \sim 39.9\%$ ，而在各浓度 Na_2SO_4 处理下显著增加了 $5.1\% \sim 45.8\%$ 。

2.3.3 丙二醛(MDA)含量 与叶片 POD 活性变化趋势相似，四翅滨藜幼苗叶片内 MDA 含量也随着 NaCl 和 Na_2SO_4 2 种盐浓度的增大而呈逐渐升高的趋势，且表现为 NaCl 处理的变化幅度大于 Na_2SO_4 处理（图 6, C）。与对照相比较，叶片中的 MDA 含量在 300 和 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 盐溶液处理下均显著升高，增幅分别为 23.2% 和 33.2% ($P < 0.05$)。

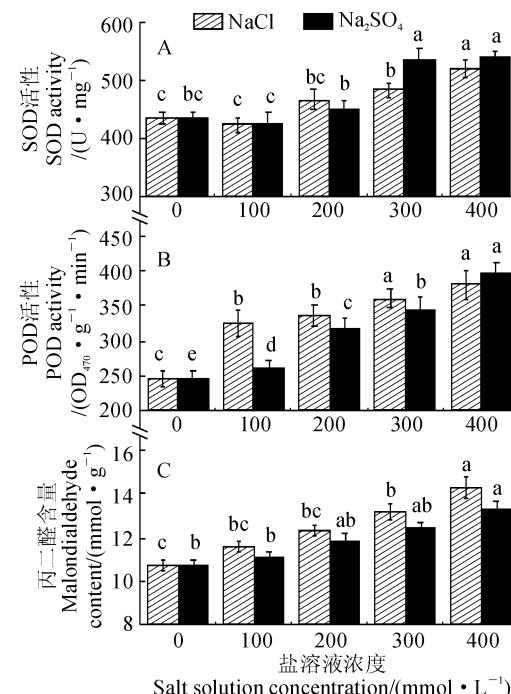


图 6 NaCl 和 Na_2SO_4 处理对四翅滨藜 SOD、POD 活性和丙二醛含量的影响

Fig. 6 Effects of SOD and POD activities and MDA content under NaCl and Na_2SO_4 treatments

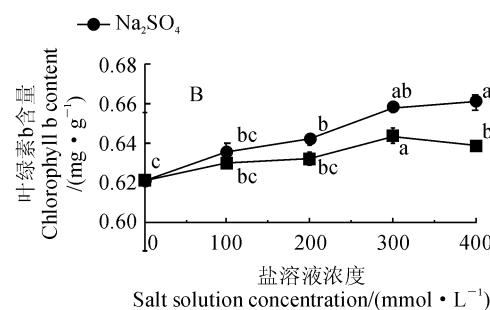


图 7 NaCl 和 Na_2SO_4 处理对四翅滨藜叶绿素 a 和叶绿素 b 的影响

<0.05),而仅在 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$ 处理下才显著升高,增幅为 24.7% ($P<0.05$),其余盐浓度处理增幅均未达到显著水平($P>0.05$)。

以上结果说明四翅滨藜幼苗能够通过合成并积累渗透调节物质来适应外界的不良环境,具有较强的调节能力。

3 讨 论

3.1 四翅滨藜幼苗生长对盐胁迫的响应特征

土壤中盐分含量过高会导致植物体内的盐浓度升高,过高的盐分会对植物自身造成直接的毒害,破坏离子间的平衡,在降低株高、地径、生物量的同时还会影响植物的新陈代谢,最终对植物的正常生长造成伤害^[28]。本研究中,低盐浓度(0~300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下四翅滨藜幼苗株高、地径和生物量均受到一定程度的促进作用,且 SO_4^{2-} 对四翅滨藜生长促进作用比 Cl^- 更强,这与 Bajji 等^[29]对滨藜属其他植物的研究结果相一致。这可能是由于低盐浓度下植物呼吸速率加快,促进了蛋白质的合成,促使植物更适应盐胁迫,但当盐浓度足够高时,植物呼吸速率变慢,植物累积过量的盐分会导致植物代谢和衰老加快,严重的情况下会导致植物死亡。本试验中,当 NaCl 浓度达到 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对植物生长起到一定抑制作用,且发现 NaCl 的抑制作用大于 Na_2SO_4 ,这与对桉树和杨苗木的研究结果一致^[30]。本试验结果表明四翅滨藜是极强的耐盐植物,即便盐浓度达到 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时其生长也没有受到严重的抑制。

3.2 四翅滨藜光合作用对盐胁迫的响应特征

光合作用是决定植物能否正常生长的重要条件,而逆境条件会影响植物光合作用的进行,因此植物生长受阻的主要原因是光合作用效率的降低。植物光合生理指标主要包括净光合速率、蒸腾速率、气孔导度等等。植物光合生理特性与逆境条件密切相关,因此这些生理指标同样也是植物耐盐性判定的一个重要指标。本试验结果显示,在 NaCl 和 Na_2SO_4 处理下,四翅滨藜叶片 P_n 和 Chl 含量均呈现出不同程度的增加且显著高于 CK,而同时的 T_r 和 G_s 则随着盐浓度的升高呈现出先升高后降低的趋势,低浓度的盐分对光合作用产生了明显的促进效果,但当盐浓度达到 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时则对 T_r 和 G_s 产生不同程度的抑制作用,这与潘雅清的研究结果相一致^[20]。由于四翅滨藜具有极强耐盐性,因此本研究中当 2 种盐溶液达到最大浓度($400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)时,其对四翅滨藜光合的影响仍不是很强烈,甚至该浓度盐胁迫对四翅滨藜光合仍起到了一定促进作用。

净光合速率(P_n)是衡量植物光合系统功能正常与否的重要指标^[31],有相关研究认为 P_n 在低浓度盐胁迫环境下会受到气孔因素限制而下降,而在高浓度盐胁迫下则会受到非气孔因素限制而下降^[32]。本试验结果显示,四翅滨藜幼苗的 P_n 在低盐浓度下呈现出随盐浓度增大而逐渐增大的趋势,这可能是由于 G_s 的升高使气孔敞开以及 Chla 含量的增大等因素而导致 P_n 的升高;而 P_n 下降可能是由于根系受到盐分胁迫,引起气孔关闭所致,但随着盐胁迫加剧,植物为了适应环境变化,维持体内水势会产生一些渗透调节物质,从而打开了一些气孔,因此高浓度盐溶液作用下 P_n 没有持续降低^[33],且 Na_2SO_4 处理下植物 P_n 的上升幅度大于 NaCl 处理。因此,认为四翅滨藜对与 Na_2SO_4 的适应能力要强于 NaCl 。另外,四翅滨藜的 P_n 在 2 种盐处理下均呈现显著升高的趋势,这可能是由于 G_s 的升高使气孔敞开以及 Chla 含量的增大等因素而导致 P_n 的升高,因此本研究认为盐处理下四翅滨藜 P_n 的升高是气孔因素和非气孔因素共同作用的结果。

植物叶片叶绿素的含量反映植物光合能力的大小,是衡量植物耐盐性的重要生理指标。一些研究表明,盐胁迫下一些植物叶绿素含量会出现降低,其降低的程度与植物品种耐盐性之间呈现负相关关系^[34],马焕成研究发现 Chla 的含量会随着盐浓度的升高而增加,而 Chlb 的含量会随着盐浓度的升高而减少^[35]。而本试验结果显示,与净光合速率的变化规律一致,2 种盐处理均对四翅滨藜的 Chla 及 Chlb 产生了明显的促进效果,这可能是由于盐胁迫造成了植物体内叶绿素酶活性增强,促进了叶绿素的合成所致,但促进程度不同, NaCl 促进效果弱于 Na_2SO_4 ,这与对木本滨藜^[36]的研究结果一致。

3.3 四翅滨藜抗氧化酶活性对盐胁迫的响应特征

MDA 是植物在逆境条件下过多的活性氧对膜脂进行氧化后的产物,代表着植物细胞膜受损伤的程度和自由基形成程度,可作为反映植物耐盐能力的主要指标之一。唐连顺等的研究曾证明,玉米叶片的质膜透性在盐胁迫下会明显增大,这个过程中 MDA 含量也会显著增加^[37]。本试验结果显示,在 2 种盐分处理后四翅滨藜幼苗的 MDA 含量表现出不同程度的增加,但变化幅度较小,且变化幅度表现为 NaCl 处理大于 Na_2SO_4 处理,这与雷钧杰等^[38]

的研究结论一致,因此认为四翅滨藜幼苗遭受 NaCl 的盐害更重。同时,SOD 和 POD 可以清除细胞内的有害物质 H_2O_2 ,并且能够和其他酶一起抵御活性氧对细胞膜系统的伤害,从而提高植物体抗氧化防御能力^[39]。本试验结果显示,SOD 及 POD 在 2 种盐处理下均表现出随着盐浓度的升高而逐渐增大的趋势,说明其在短期内能够起到保护四翅滨藜细胞膜系统的作用,致使细胞膜系统不遭受较大伤害,帮助四翅滨藜幼苗更好地适应不良环境。比较 2 种盐分处理下叶片总 SOD 和 POD 的变化,认为四翅滨藜对 Na_2SO_4 的抗氧化防御能力大于 NaCl。

本研究结果表明,随着盐分浓度的升高,四翅滨藜幼苗的株高、地径及生物量增量呈现出先升高后降低的趋势,低盐浓度下 2 种盐均促进幼苗生长,盐浓度超过 $400 \text{ mmol} \cdot L^{-1}$ 时,NaCl 对幼苗生长起明显抑制作用;在 2 种盐胁迫处理下,四翅滨藜幼苗净光合速率(P_n)和叶绿素含量(Chl)随盐浓度增大而

升高,即 2 种盐均对幼苗 P_n 和 Chl 含量起促进作用,且 Na_2SO_4 的促进效果大于 NaCl;而同时幼苗蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)随盐浓度升高呈现先增大后减小的趋势,且 Na_2SO_4 的促进作用强于 NaCl;与对照相比,四翅滨藜幼苗的丙二醛含量及 SOD、POD 酶活性在 NaCl 和 Na_2SO_4 2 种盐处理下均随着盐浓度的升高均呈现出不同程度的增加,且增加幅度总体表现为 NaCl 处理大于 Na_2SO_4 处理。可见,四翅滨藜具有较强耐盐性,NaCl 对四翅滨藜幼苗生长生理特性的抑制作用强于 Na_2SO_4 ,相较于 NaCl 胁迫,四翅滨藜幼苗对于 Na_2SO_4 表现出更强的适应能力和抵御能力。但本研究仅从四翅滨藜生长指标、光合作用参数和抗氧化酶等方面进行对盐胁迫的响应探讨,选择的指标可能不够全面,若想全面对四翅滨藜抗盐进行评价,还需要进一步对植物细胞膜过氧化物等方面进行深入的探讨。

参考文献:

- 赵可夫,李法曾,张福锁.中国盐生植物(第 2 版)[M].北京:科学出版社,2013.
- KOVDA V A. Loss of productive land due to salinization[J]. *Ambio*, 1983, **12**(2): 91-93.
- 朱金方,刘京涛,陆兆华,等.盐胁迫对中国柽柳幼苗生理特性的影响[J].生态学报,2015, **35**(15): 1-9.
- ZHU J F, LIU J T, LU Z H, et al. Effects of salt stress on physiological characteristics of *Tamarix chinesis* Lour. seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(15): 1-9.
- 孙秋菊.NaCl 胁迫对榆树幼苗生长及光合特性的影响[D].济南:山东师范大学,2014.
- DJANAGUIRAMAN M, SHEEBA J A, SHANKER A K, et al. Rice can acclimate to lethal level of salinity by pretreatment with sublethal level of salinity through osmotic adjustment[J]. *Plant and Soil*, 2006, **284**(1/2): 363-373.
- 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000.
- 康才周,李毅,赵明,等.干旱沙区土壤水分胁迫下四翅滨藜的水分生理特征[J].安徽农业科学,2006, **34**(22): 5 777-5 780.
- KANG C Z, LI Y, ZHAO M, et al. Water physiological characteristics of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt under soil-water stress in desert areas[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2006, **34**(22): 5 777-5 780.
- SHABALA S. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops[J]. *Annals of Botany*, 2013: mct205.
- GLENN E P, NELSON S G, et al. Comparison of salinity tolerance of three *Atriplex* spp. in well-watered and drying soils[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, **83**: 62-72.
- BENZARTI M, REJEB K B, et al. Environmental and Economic Opportunities for the Valorisation of the Genus *Atriplex*: New Insights[M]//Crop Improvement. Springer US, 2013: 441-457.
- 孔东升.四翅滨藜形态在特征及生理生态适应性[J].生态学杂志,2013, **32**(1): 210-216.
- KONG D S. Morphological characteristics and eco-physiological adaptability of *Atriplex canescens*: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(1): 210-216.
- 王玉珍,侯相山.盐生植物——中亚滨藜的研究及用途[J].中国野生植物资源,2005, **24**(1): 36-37.
- WANG Y Z, HOU X S. The Exploitation and Research on Halophyte *Atriplex centralasiatica*[J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2005, **24**(1): 36-37.
- 王建林,崔国忠.四翅滨藜的引种试验及栽培技术研究[J].防护林科技,2004, (Z1): 27-29.
- WANG J L, CUI G Z. Introduction experiment and cultivation technology of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt[J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2004, (Z1): 27-29.
- 张新华,郭胜安,徐秀梅.四翅滨藜在宁夏地区的适应性研究[J].宁夏农林科技,2003, (4): 4-5.
- ZHANG X H, GUO S A, XU X M. Adaptability of *Atriplex canescens* in Ningxia[J], *Ningxia Journal of Agriculture and Forest Science and Technology* 2003, (4): 4-5.
- 徐秀梅,张新华,王汉杰.四翅滨藜抗旱生理特性研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2004, **28**(5): 54-58.
- XU X M, ZHANG X H, WANG H J. Physiological property in drought resistance of *Atriplex canescens*[J]. *Journal of Nanjing Forestry University(Nat. Sci. Edi.)*, 2004, **28**(5): 54-58.
- 王宇超,王得祥,彭少兵,等.干旱胁迫对木本滨藜生理特性的影响[J].林业科学,2010, **46**(1): 61-67.
- WANG Y C, WANG D X, PENG S B, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics of woody salt-

- bush[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, **46**(1):61-67.
- [17] 代莉慧,蔡 禄,张鲁刚,等. NaCl 和 Na₂CO₃ 胁迫对盐爪爪种子萌发过程中生理生化变化的研究[J]. 种子, 2011, **30**(11):53-55.
- DAI L H, CAI L, ZHANG L G, et al. Study on the effect of NaCl and Na₂CO₃ Stress on the physiological and biochemical changes of seed *Kalidium foliatum* during germination[J]. *Seed*, 2011, **30**(11):53-55.
- [18] 蔺吉祥,李晓宇,等. 盐碱胁迫对小麦种子萌发、早期幼苗生长及 Na⁺、K⁺代谢的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, **31**(6): 1 148-1 152.
- LIN J X, LI X Y, et al. Effects of salt and alkali stresses on seed germination, early seedling growth and the metabolize of Na⁺ and K⁺ in shoots of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, **31**(6): 1 148-1 152.
- [19] 陈海涛,房 川,冀晓娜,等. TDR300 在测量土壤水分中的应用[J]. 生命科学仪器, 2007, **5**(10):51-52.
- CHEN H T, FANG C, JI X N, et al. Application of TDR300 measuring soil moisture[J]. *Life Science Instruments*, 2007, **5**(10):51-52.
- [20] 潘雅清. 四翅滨藜耐盐抗旱的生理机制研究[D]. 兰州:兰州大学, 2016.
- [21] 张宪正. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合提取法[J]. 辽宁农业科学, 1986, **3**:26-27.
- ZHANG X Z. Determination of chlorophyll content in plants-acetone-ethanol mixed extraction method[J]. *Liaoning Agricultural Sciences*, 1986, **3**:26-27.
- [22] 刘 行,张彦广,安军超,等. 金露梅耐盐生理特性的研究[J]. 河北农业大学学报, 2009, **32**(2):34-37.
- LIU X, ZHANG Y G, AN J C, et al. NaCl stress on the physiological characteristics in *Potentilla fruticosa* L [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2009, **32**(2): 34-37.
- [23] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000.
- [24] 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.
- [25] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2006.
- [26] 肖志华,张义贤,张喜文,等. 外源铅、铜胁迫对不同基因型谷子幼苗生理生态特性的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(3): 889-897.
- XIAO Z H, ZHANG Y X, ZHANG X W, et al. Effects of exogenous pb and cu stress on eco-physiological characteristics on foxtail millet seedlings of different genotypes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(3):889-897.
- [27] TIAN G, LI H, QIU W. Advances on research of plant peroxidases[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, **19**(4):332-344.
- [28] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance. [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59** (1): 651-681.
- BAJJI M, KINET J M, LUTTS S. Salt stress effects on roots and leaves of *Atriplex halimus* L. and their corresponding callus cultures[J]. *Plant Science*, 1998, **137**(2): 131-142.
- MORABITO D, JOLIVET Y, et al. Differences in the physiological responses of two clones of *Eucalyptus microtheca*, selected for their salt tolerance[J]. *Plant Science*, 1996, **114**(2):129-139.
- [31] 周 建,杨立峰,郝峰鸽,等. 低温胁迫对广玉兰幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(1): 136-142.
- ZHOU J, YANG L F, HAO F G, et al. Photosynthesis and chlorophyll-fluorescence of *Magnolia grandiflora* seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2009, **29**(1):136-142.
- [32] 孙 璜,周宇飞,李丰先,等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2012, **45**(16):3 265-3 272.
- SUN L, ZHOU Y F, LI F X, et al. Impacts on salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, **45**(16):3 265-3 272.
- [33] 高 雁,娄 恺,李 春. 盐分胁迫下棉花幼苗对外源甜菜碱的生理响应[J]. 农业工程学报, 2011, **27**(s1):244-248.
- GAO Y, LOU K, LI C. Effect of exogenous glycine betaine on the physiological responses of cotton seedlings under salt stress [J]. *Transactions of the CSAE*, 2011, **27** (s1): 244-248.
- [34] 王连君,皇甫淳,王 铭,等. 盐碱胁迫下山葡萄的叶绿素含量与耐盐碱关系的研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 1995, (4): 1-3.
- WANG L J, HUANGFU C, WANG M, et al. Study on the Relationship between chlorophyll content and salt tolerance of mountain grape under salt-alkaline stress[J]. *Chinese and Foreign Grapes and Wine*, 1995, (4):1-3.
- [35] 马焕成,王沙生. 胡杨膜系统的盐稳定性及盐胁迫下的代谢调节[J]. 西南林业大学学报, 1998, (1):15-23.
- MA H C, WANG S S. The stability of the membrane and metabolic response of *P. euphratica* under salt stress[J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 1998, (1):15-23.
- [36] 王宇超,王得祥. 盐胁迫对木本滨藜叶绿素合成及净光合速率的影响[J]. 农业工程学报, 2012, **28**(10): 151-158.
- WANG Y C, WANG D X. Effects of salt stress on chlorophyll content and net photosynthetic rate of woody saltbush [J]. *Transactions of the CSAE*, 2012, **28**(10):151-158.
- [37] 唐连顺,李广敏. 水分胁迫下玉米叶肉细胞超微结构的变化及其与膜脂过氧化伤害的关系[J]. 植物学报, 1994, **36**(1): 43-49.
- TANG L S, LI G M. Correlation between ultrastructural changes of mesophyll cell and lipid peroxidation damage in maize leaves during water stress[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1994, **36**(1):43-49.
- [38] 雷钧杰,聂新辉,尤春源,等. 四翅滨藜耐盐生理指标的测定及分析[J]. 新疆农业科学, 2010, **47**(10):2 112-2 116.
- LEI J J, NIE X H, YOU C Y, et al. Determining and Analyzing physiological indices of *Atriplex canescens* under salt stress[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2010, **47**(10): 2 112-2 116.
- [39] 李 明,王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 生态学报, 2002, **22**(4):503-507.
- LI M, WANG G X. Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4): 503-507.