



NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗生长及离子平衡的影响

唐晓倩^{1,2}, 李金龙³, 李焕勇^{1,2}, 刘晓威^{1,2}, 武海雯^{1,2}, 张华新^{1,2*}

(1 国家林业局盐碱地研究中心, 北京 100091; 2 林木遗传育种国家重点实验室, 北京 100091; 3 甘肃省金昌市农艺研究院, 甘肃金昌 737100)

摘要: 以 1 年生西伯利亚白刺水培幼苗为材料, 研究了不同浓度 NaCl(0、200、400 mmol·L⁻¹) 处理对幼苗生长及不同器官(根、茎、叶)中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 的吸收、运输与分配的影响, 探讨西伯利亚白刺的盐适应机制。结果表明: (1) 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理促进了西伯利亚白刺幼苗的生长及叶片肉质化程度, 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著抑制其生长。 (2) 随着 NaCl 处理浓度的升高, 西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶中 Na⁺ 含量显著增加, 且叶中 Na⁺ 含量显著高于茎和根中; 根系中 K⁺ 含量显著增加; 根、茎、叶中 Ca²⁺、Mg²⁺ 含量在 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下保持平稳或上升, 而在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下显著下降。 (3) 各器官中 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 和 Mg²⁺/Na⁺ 比值总体随 NaCl 处理浓度的升高呈下降趋势, 且根部离子比值始终高于叶片和茎。 (4) 随着 NaCl 处理浓度的升高, 西伯利亚白刺幼苗根-茎 S_{K,Na} 显著下降, 而根-茎 S_{Ca,Na}、S_{Mg,Na} 及茎-叶 S_{K,Na}、S_{Ca,Na}、S_{Mg,Na} 逐渐提高。研究发现, 西伯利亚白刺的盐适应机制主要是通过植株的补偿生长效应及叶片对 Na⁺ 的聚积作用实现的, 同时也与根系对 K⁺ 的扣留及茎叶对 K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 选择性运输能力增强有关。

关键词: NaCl 处理; 西伯利亚白刺; 幼苗生长; 离子平衡

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of NaCl Treatment on Growth and Ion Homeostasis of *Nitraria sibirica* Seedlings

TANG Xiaoqian^{1,2}, LI Jinlong³, LI Huanyong^{1,2},
LIU Xiaowei^{1,2}, WU Haiwen^{1,2}, ZHANG Huixin^{1,2*}

(1 Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2 State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Beijing 100091, China; 3 Jinchang Agronomic Research Institute, Jinchang, Gansu 737100, China)

Abstract: To understand the salt tolerance mechanism of *Nitraria sibirica* seedlings under NaCl treatment, we investigated the growth of one-year old *N. sibirica* seedlings and cationic absorption and distribution in different organs (such as roots, stems and leaves) under different levels of NaCl (0, 200 and 400 mmol·L⁻¹) treatment through hydroponic experiment in greenhouse. The results showed that: (1) the *N. sibirica* seedlings growth and succulent degree of leaves were significantly increased by 200 mmol·L⁻¹ NaCl treatment compared with control, but that were inhibited by 400 mmol·L⁻¹ NaCl treatment. (2) With the increase of NaCl concentration, the Na⁺ content in the roots, stems and leaves of the *N. sibirica* seed-

收稿日期: 2017-11-06; 修改稿收到日期: 2018-01-23

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0501403); 耐盐碱林果选育及植物修复盐碱地生态评估(2016YFC0501203)

作者简介: 唐晓倩(1986—), 女, 在读博士研究生, 主要从事耐盐碱植物育种研究。E-mail: txqcaf@163.com

* 通信作者: 张华新, 研究员, 博士生导师, 主要从事耐盐碱植物遗传育种方面的研究。E-mail: zhanghx1998@126.com

lings were significantly increased compared with those of the control seedlings, and the Na^+ content in the leaves was significantly higher than that in stems and roots; The content of K^+ in roots was significantly increased with the increase of NaCl concentration; The contents of Ca^{2+} and Mg^{2+} in roots, stems and leaves were stay steady or rise under $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl treatment whereas decreased under $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl treatment. (3) With the increase of NaCl concentration, the K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ ratios in different organs of seedlings were decreased, and the ratio of roots was always higher than that of stems and leaves. (4) The ability of K^+ transporting from roots to stems was significantly decreased whereas the abilities of Ca^{2+} , Mg^{2+} transporting from roots to stems and the abilities of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} transporting from stems to leaves were decreased under NaCl treatment. In conclusion, our findings suggested that the salt-adaptation mechanism of *N. sibirica* seedlings were primarily implemented by plant compensation growth effect, leaf Na^+ accumulation, also correlated with the ability of root arrest K^+ and increased abilities of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} selective transportation in stems and leaves.

Key words: NaCl treatment; *Nitraria sibirica* seedlings; seedlings growth; ion homeostasis

土壤盐渍化是影响植物生长和作物产量最主要的非生物胁迫之一^[1]。据估计全球至少 $1/3$ 的灌溉土地受到土壤盐渍化的影响^[2-3]。中国各类盐渍土面积约为 $1 \times 10^6 \text{ km}^2$ ^[4]，占全国耕地面积的 6.62% ，且主要分布在西北干旱和半干旱等生态脆弱地区^[5]。高浓度的盐离子(特别是 Na^+)改变了土壤水分和离子的热力学平衡,对植物造成渗透胁迫、离子毒害及营养失衡等方面的影响,最终表现为抑制植物生长,甚至导致死亡^[6]。这些伤害都与植物对盐离子的吸收、体内的积累及分配有密切关系。因此,植物的耐盐能力与植物体对盐离子的吸收、运输、积累和分配调控能力有密切关系。

西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica* Pall.)为蒺藜科白刺属(*Nitraria* L.)落叶具刺灌木,为典型的多年生木本稀盐盐生植物,主要分布于中国西北及华北盐碱地区、东北苏打盐碱地区和环渤海滨海盐碱地区及西伯利亚地区,是沙漠和盐碱地区重要的耐盐固沙植物^[7]。西伯利亚白刺具有较强的耐盐性,可在含盐 $8\% \sim 10\%$ 的土壤上正常生长,对重盐碱地、盐渍土壤具有改良作用,可以明显改良土壤物理性状,提高土壤肥力,是一种具有生态保护作用的重要植物资源^[8-9]。目前,关于西伯利亚白刺耐盐方面的研究大多集中在不同白刺品种间的耐盐性、生理指标变化及耐盐形态特性差异等方面^[10-12],而对 NaCl 胁迫处理对西伯利亚白刺体内离子转运、分配及其离子平衡方面的研究较少。因此,本试验以西伯利亚白刺幼苗为材料,采用水培法研究不同浓度 NaCl 胁迫处理对其生长和体内离子转运和分配的影响,以期从离子积累和分配角度探索西伯利亚白刺的耐盐生理机制,并为其在盐碱地开发利用和丰富植物的耐盐机理提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料培养及处理

西伯利亚白刺种子采自青海柴达木盆地可鲁克湖湖边盐碱滩地。种子用温水浸种 24 h 后,与湿沙混合催芽,将萌动露白的种子播种到装有蛭石的营养钵中。于温室内生长 2 个月,选取长势基本一致的幼苗定植于含有 $1/2$ Hoagland 营养液的塑料盆(长住 \times 宽 \times 高: $40 \text{ cm} \times 30 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$)中, 24 h 通气,每 4 d 更换 1 次营养液。

试验采用单因素完全随机设计,根据预实验结果及苗木生长情况,设置 $0(\text{CK})$ 、 200 和 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 3 个处理浓度水平,每个处理 3 盆(即每个重复 1 盆, 3 个重复),每盆 20 株。为避免盐浓度短时间内的快速升高对幼苗造成渗透休克,参考刘正祥等^[13]的方法采取每天增加 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的方式进行施盐,各处理在同一天达到预定浓度,此时计为盐胁迫的第 0 天。 NaCl 胁迫处理 14 d 后取样进行各指标的测定。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 生长指标 (1)株高相对生长量:分别于 NaCl 处理前后测定参试植株的株高 H_1 和 H_2 ,计算株高相对生长量 $[(H_2 - H_1)/H_1 \times 100\%]$ 。

(2)生物量和根冠比:取经不同浓度 NaCl 处理的植株,先用自来水冲洗掉植株表面的杂质,然后用去离子水冲洗 5 遍,吸干水分,分别将根、茎、叶分开,然后编号装入信封放入烘箱中, 105°C 杀青 30 min 后, 70°C 烘至恒重,自然冷却后测定干质量,按下式计算根冠比和叶片肉质化程度^[14]。

$$\text{根冠比} = \text{根生物量} / (\text{茎生物量} + \text{叶生物量})$$

$$\text{叶片肉质化程度} = \text{鲜重} / \text{干重}.$$

1.2.2 组织水平离子含量 离子含量参考刘正祥等^[13]的方法测定。将 1.2.1 中烘干的样品粉碎过筛,准确称取样品约 0.1 g,用 $\text{HNO}_3 : \text{HClO}_4 = 10 : 1$ (V/V)于 100 ℃左右电热板上加热消解,最后用去离子水定容至 10 mL,用电感耦合等离子体光谱仪(ICP-OES)测定样品 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量。

1.2.3 离子选择性运输能力 根据郑青松等^[15]的方法计算不同器官对离子选择性吸收和运输系数($S_{x, \text{Na}}$)。运输能力 $S_{x, \text{Na}} = \text{库器官}[\text{X}/\text{Na}^+]/\text{源器官}[\text{X}/\text{Na}^+]$,式中 X 代表 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 3 种离子中任意一种的含量, $S_{x, \text{Na}}$ 值越大, 表示源器官控制 Na^+ 、促进 X 向库器官的运输能力越强, 即库器官选择性运输能力越强。

1.3 数据分析

所有试验数据均在 Excel 2007 软件中进行整理和作图,采用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析。

2 结果与分析

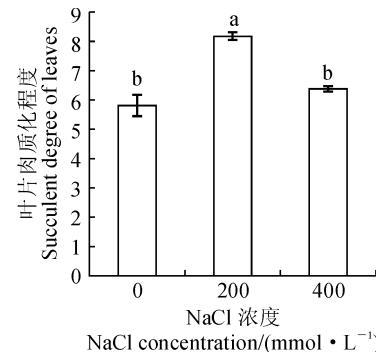
2.1 NaCl 胁迫对西伯利亚白刺幼苗生长的影响

由表 1 可以看出, 西伯利亚白刺幼苗株高相对生长量在 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下比对照(CK)略有增加, 而在 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下则比 CK 显著降低 16.61% ($P < 0.05$), 表明西伯利亚白刺株高生长受到了高盐胁迫的显著抑制。同时, 西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶生物量积累均表现出相同的变化趋势, 即在 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下得到显著促进, 分别较相对对照显著增加了 53.43%、42.98%、36.00%, 而 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下均不同程度降低, 其根和叶生物量较对照分别显著下降了 26.29% 和 27.81%, 茎生物量也下降到对照水平。另外, 西伯利亚白刺幼苗根冠比在 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下略有增加, 但与对照无显著

差异, 而在 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下较对照显著下降 15.41%。总体来看, 西伯利亚白刺幼苗对盐环境表现出较强的生长适应性, 其幼苗生长在 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下得到一定程度促进, 而在 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下受到明显抑制。

2.2 NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗叶片肉质化的影响

图 1 显示, 西伯利亚白刺幼苗叶片肉质化程度在 NaCl 浓度为 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时较对照显著增加, 而当 NaCl 处理浓度达到 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时又降低到对照水平; 但在取样过程中, 发现 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理的幼苗叶片有脱落现象。以上结果说明在一定浓度 NaCl 处理条件下, 西伯利亚白刺幼苗可通过叶片肉质化来稀释进入体内的盐离子, 从而保持体内较低水平的盐离子含量, 但高浓度



不同小写字母代表不同 NaCl 处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

图 1 不同浓度 NaCl 处理下西伯利亚白刺幼苗叶片肉质化程度的变化

Different normal letters represent significant difference among different NaCl concentrations at 0.05 level;
The same as below

Fig. 1 The succulent degree of *Nitraria sibirica* seedling leaves under different NaCl treatments

表 1 NaCl 处理下西伯利亚白刺幼苗生长和生物量积累的变化

Table 1 The growth and biomass accumulation of *N. sibirica* seedlings under NaCl treatment

NaCl 浓度 NaCl concentration ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	株高相对生长量 Relative height growth/%	生物量 Biomass/g			根冠比 Root/shoot ratio
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	
0(CK)	27.68±5.09a	0.350±0.023b	0.456±0.003b	0.525±0.009b	0.357±0.028a
200	29.02±2.23a	0.537±0.005a	0.652±0.005a	0.714±0.006a	0.393±0.003a
400	23.08±3.21b	0.258±0.003c	0.446±0.005b	0.379±0.004c	0.302±0.005b

注:表中数据为重复的平均值±标准误差,同列数据后不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。下同

Note: Data in the table is mean±standard error, different normal letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

The same as follow

盐胁迫处理对西伯利亚白刺幼苗生长具有一定的伤害作用。

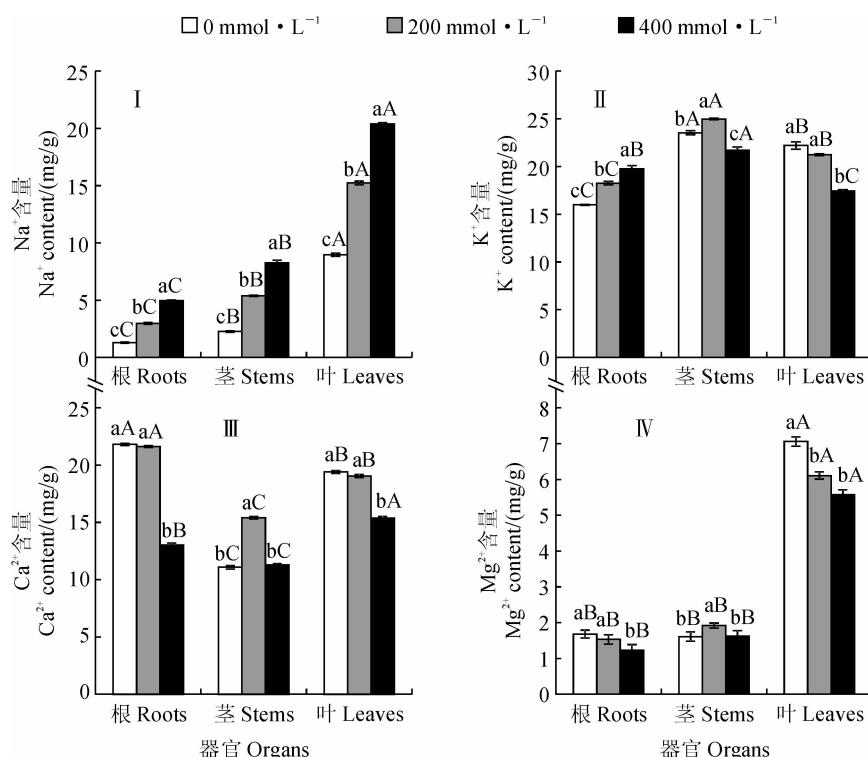
2.3 NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗不同器官离子含量的影响

2.3.1 Na⁺含量 随着 NaCl 处理浓度的增加, 西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶中 Na⁺含量均急剧升高, 同一处理不同器官间以及同一器官不同处理间均具有显著差异(图 2, I)。其中, 各浓度 NaCl 处理下白刺植株各器官中 Na⁺含量均表现为叶>茎>根, 叶中 Na⁺含量在 200 和 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下分别为根的 5.11 和 4.10 倍。以上述结果表明, 中高浓度 NaCl 处理下, 西伯利亚白刺幼苗各器官均吸收了大量 Na⁺, 并将大部分 Na⁺贮藏在叶片中。

2.3.2 K⁺含量 西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶中 K⁺含量随 NaCl 处理浓度增加变化趋势各异(图 2, II)。其中, 根系中 K⁺的含量随着 NaCl 处理浓度的增加而显著增加, 在 200 和 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下分别比对照显著增加了 14.26% 和 23.58%; 茎中 K⁺含量在 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下比对

照显著增加, 在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下迅速下降, 且显著低于对照和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理; 叶片中 K⁺含量随着 NaCl 处理浓度的增加逐渐下降, 但在 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下与对照无明显差异, 而在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下显著低于对照和 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理。另外, 无论是对照还是 200、400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 西伯利亚白刺幼苗植株器官中 K⁺含量均表现为茎>叶>根, 且各器官间的差异均达到显著水平。

2.3.3 Ca²⁺含量 西伯利亚白刺幼苗根和叶中 Ca²⁺含量随 NaCl 处理浓度的升高而降低, 茎中 Ca²⁺含量则呈先上升后下降的趋势(图 2, III)。其中, 在 200 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫处理下, 根和叶中 Ca²⁺含量与对照相比无明显变化, 而茎中 Ca²⁺含量比对照显著增加; 在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下, 根、茎、叶中 Ca²⁺含量均比 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著下降, 并以根中降幅最大, 此时根、叶中 Ca²⁺含量显著低于对照, 而茎中 Ca²⁺含量接近对照。另外, 同一浓度处理下各器官间 Ca²⁺含量差异显著, 并均以茎中最低。

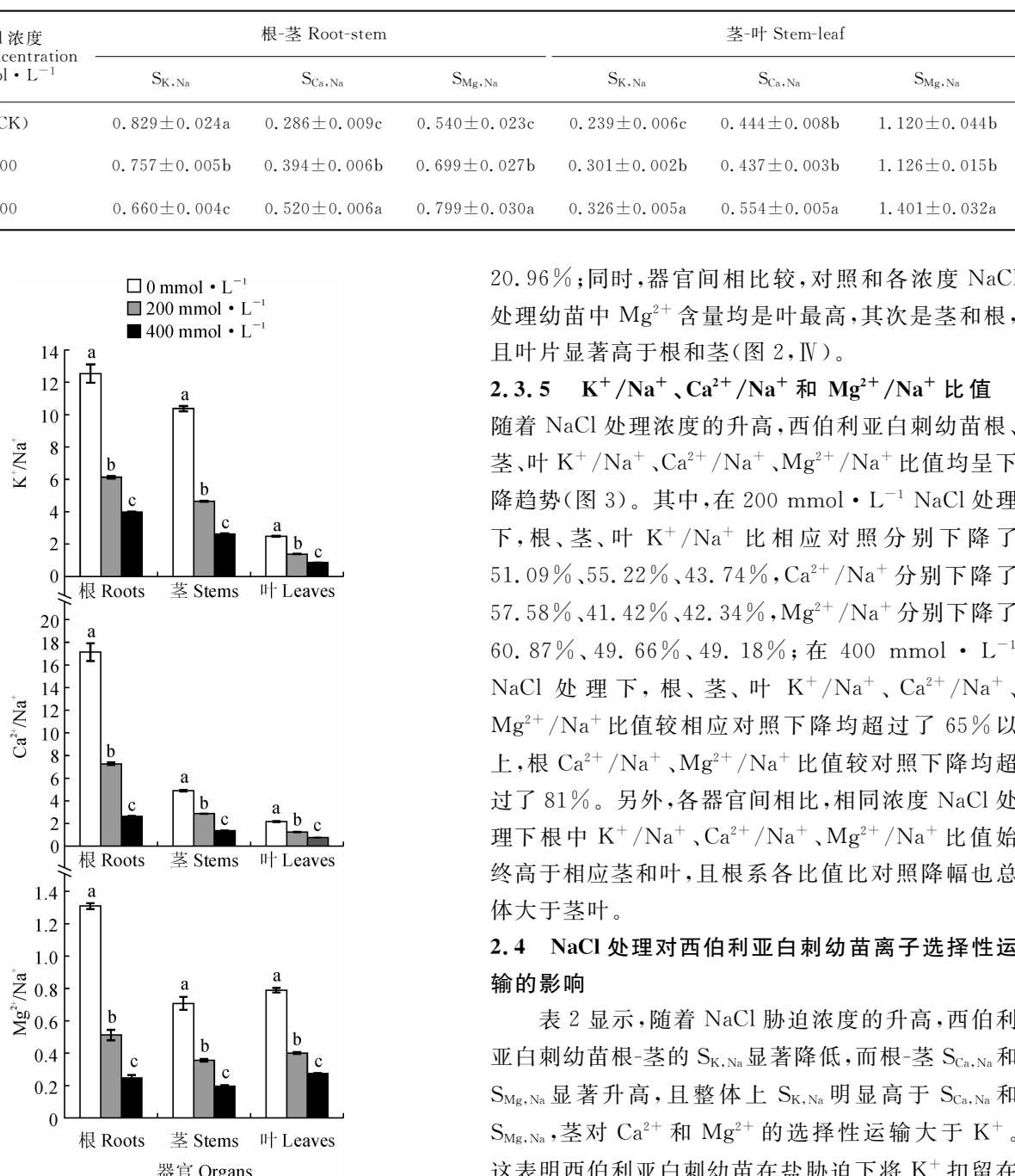


相同浓度下不同大写字母表示器官组织间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$)

图 2 不同浓度 NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗不同器官 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺含量的影响

The different capital letters under same concentrations represent significant difference among plant organs at 0.05 level

Fig. 2 Effects of different NaCl treatments on Na⁺, K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ contents in different organs of *N. sibirica* seedlings

表 2 NaCl 处理下西伯利亚白刺幼苗地上器官对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的选择性运输能力Table 2 Selective transportation of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} in organs of *N. sibirica* seedlings under NaCl treatment图 3 不同浓度 NaCl 处理下西伯利亚白刺幼苗各器官 K^+ /Na⁺、 Ca^{2+} /Na⁺、 Mg^{2+} /Na⁺ 比值的变化Fig. 3 The K^+ /Na⁺, Ca^{2+} /Na⁺ and Mg^{2+} /Na⁺ ration in different organs of *N. sibirica* seedlings under different NaCl concentrations

2.3.4 Mg^{2+} 含量 随着 NaCl 浓度的增加, 西伯利亚白刺幼苗各器官中 Mg^{2+} 含量变化趋势与 Ca^{2+} 相似, 即根叶逐渐降低, 茎中先显著上升后下降到对照水平, 并以叶片中下降幅度最大, 比对照显著降低

20.96%; 同时, 器官间相比较, 对照和各浓度 NaCl 处理幼苗中 Mg^{2+} 含量均是叶最高, 其次是茎和根, 且叶片显著高于根和茎(图 2, IV)。

2.3.5 K^+ /Na⁺、 Ca^{2+} /Na⁺ 和 Mg^{2+} /Na⁺ 比值

随着 NaCl 处理浓度的升高, 西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶 K^+ /Na⁺、 Ca^{2+} /Na⁺、 Mg^{2+} /Na⁺ 比值均呈下降趋势(图 3)。其中, 在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下, 根、茎、叶 K^+ /Na⁺ 比相对对照分别下降了 51.09%、55.22%、43.74%, Ca^{2+} /Na⁺ 分别下降了 57.58%、41.42%、42.34%, Mg^{2+} /Na⁺ 分别下降了 60.87%、49.66%、49.18%; 在 400 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下, 根、茎、叶 K^+ /Na⁺、 Ca^{2+} /Na⁺、 Mg^{2+} /Na⁺ 比值较相对对照下降均超过了 65% 以上, 根 Ca^{2+} /Na⁺、 Mg^{2+} /Na⁺ 比值较对照下降均超过了 81%。另外, 各器官间相比, 相同浓度 NaCl 处理下根中 K^+ /Na⁺、 Ca^{2+} /Na⁺、 Mg^{2+} /Na⁺ 比值始终高于相应茎和叶, 且根系各比值比对照降幅也总体大于茎叶。

2.4 NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗离子选择性运输的影响

表 2 显示, 随着 NaCl 胁迫浓度的升高, 西伯利亚白刺幼苗根-茎的 $S_{K,Na}$ 显著降低, 而根-茎 $S_{Ca,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$ 显著升高, 且整体上 $S_{K,Na}$ 明显高于 $S_{Ca,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$, 茎对 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的选择性运输大于 K^+ 。这表明西伯利亚白刺幼苗在盐胁迫下将 K^+ 抑留在根中, 而提高了对 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的运输能力。同时, 西伯利亚白刺叶片对营养元素的选择性吸收与茎不同, 其幼苗茎向叶片的离子选择性运输能力茎-叶 $S_{K,Na}$ 随着 NaCl 处理浓度的增加显著升高, 而茎-叶 $S_{Ca,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$ 在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异, 在 400 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下显著高于对照和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理。但总体来看, 由茎部到叶片的离子运输能力 $S_{Mg,Na}$ 高于 $S_{Ca,Na}$ 和 $S_{K,Na}$ 。

3 讨 论

3.1 西伯利亚白刺幼苗生长对 NaCl 处理的响应特征

土壤盐渍化对植物的伤害作用包括渗透胁迫、离子毒害和营养失衡等方面,最终体现在植物生长受到抑制,生物量积累下降,根冠比增加,甚至导致植物死亡^[16]。然而对于盐生植物来说,适度的盐分不但不会抑制其生长反而会促进其生长和生物量的积累,如唐古特白刺^[17]、盐地碱蓬^[18]等。本研究发现,低浓度 NaCl(200 mmol·L⁻¹)处理促进了西伯利亚白刺白刺幼苗的生长,株高相对生长量、生物量、根冠比及叶片肉质化程度均不同程度增加,而在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理时受到抑制。这表明西伯利亚白刺通过快速的生长和叶片的肉质化来稀释进入体内的盐分,达到降低体内的盐分浓度的目的,从而降低盐分对植株的伤害作用。

3.2 西伯利亚白刺幼苗离子平衡对 NaCl 处理的响应

离子区域化作用是植物耐盐性的重要方面,同时也是植物维持细胞内离子平衡的重要途径之一。不同的植物根据自身的结构特点表现出不同的离子区域化方式,如二穗短柄草^[19]、弗吉尼亚栎^[20]、杂交狼尾草^[21]、沙枣^[13]等优先将 Na⁺ 积累在根系中,牛叠肚^[22]将 Na⁺ 优先积累在茎中,盐角草^[23]、圆柏^[24]等则将 Na⁺ 优先积累在地上部分。本研究结果显示,NaCl 胁迫显著提高了西伯利亚白刺根、茎、叶中的 Na⁺ 含量,且根系中的 Na⁺ 含量增加比例最大,叶片中的 Na⁺ 增加量最大,且叶片中的 Na⁺ 含量显著高于根中,说明 NaCl 胁迫下,作为最早感受 NaCl 位点的根部大量吸收 Na⁺ 并将其运输并储存到叶片中,这一方面降低了 Na⁺ 对根系的伤害作用,保证了植物对其他营养元素的吸收作用;另一方面,Na⁺ 作为渗透调节物质,在叶片中积累增大了地上部和地下部的渗透势差,促进植物对水分吸收,从而稀释体内的盐离子,降低盐分过量积累对植物造成的伤害。然而,Na⁺ 在叶片中的大量积累,叶片并未出现盐害的症状,因此推测这可能与 Na⁺ 区隔化到液泡中有关,也可能是稀盐盐生植物西伯利亚白刺适应盐胁迫的一个重要途径。

高等植物通过调节矿质离子的种类和数量来维持细胞中微环境的相对稳定,保持较高的 K⁺/Na⁺ 及矿质离子平衡能力来适应盐渍环境^[25]。在适度

盐胁迫下,碱蓬^[26]、海马齿^[27]等盐生植物增加对 Na⁺ 吸收的同时,没有影响甚至增加了对 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 的吸收和运输。本研究中,200 mmol·L⁻¹ 处理白刺根、茎、叶中的 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 保持稳定或升高,特别是根中的 K⁺ 含量显著增加,当 NaCl 浓度达到 400 mmol·L⁻¹ 时,西伯利亚白刺茎、叶中的 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 含量则显著下降,而根中 K⁺ 含量继续显著增加。这可能是由于盐处理下根系细胞膜上的 K⁺ 转运蛋白未受到影响或盐处理诱导其表达上调来加强对 K⁺ 的选择性吸收,从而在一定范围内维持根部离子的相对平衡,降低 Na⁺ 的伤害作用,提高植物的耐盐性。同时,NaCl 胁迫处理西伯利亚白刺幼苗根、茎、叶中 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 降低,尤其是在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下,根、茎、叶 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 比值较对照下降均超过了 65% 以上,其中根 Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 比值较对照下降超过了 81%。这进一步说明 NaCl 胁迫致使西伯利亚白刺植株体内 Na⁺ 含量增加,不同程度破坏了各器官的离子平衡,特别是在 400 mmol·L⁻¹ NaCl 处理严重破坏了西伯利亚白刺幼苗体内离子平衡,抑制了幼苗的生长。然而,本研究还发现,西伯利亚白刺幼苗叶片中 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 的含量显著高于茎和根,这可能是西伯利亚白刺幼苗通过提高叶片中 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 等营养离子的浓度来降低 Na⁺ 的相对浓度,从而降低单盐的毒害作用,以维持叶片正常的光合作用和离子的相对平衡,最终达到提高植株对 NaCl 的耐受性。

离子选择性运输系数表征植物对离子的选择性运输(或吸收)能力,NaCl 胁迫下离子选择性运输系数越大,表明植株促进营养离子的选择性运输和抑制盐离子向上运输的能力越强^[28]。本研究中,随着 NaCl 浓度的升高,西伯利亚白刺幼苗茎-根 S_{K,Na} 显著降低,而茎-叶 S_{K,Na} 以及茎-根 S_{Ca,Na} 和 S_{Mg,Na} 显著升高。这表明 NaCl 胁迫处理西伯利亚白刺幼苗为维持体内正常生理代谢活动,通过限制了 K⁺ 从根系向茎的选择性运输,从而使 K⁺ 更多地保留在根系中,减少 Na⁺ 对根系的伤害作用,同时地上部提高了对 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 选择性运输能力,一方面提高地上部和地下部的渗透势差,促进植物的吸水能力,稀释进入地上部的盐离子;另一方面也降低了地上部营养离子缺乏对植物的不利影响。

3.3 西伯利亚白刺幼苗盐适应机制

西伯利亚白刺为稀盐盐生植物,具有较强的盐适应性;综合本研究结果认为,在 NaCl 胁迫条件下,西伯利亚白刺幼苗通过快速生长来降低盐离子的浓度,并将大量的 Na^+ 储存到叶片中,以维持根系相对较高的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值;

同时,其限制 K^+ 由根向茎的选择运输能力,并提高茎-叶相对稳定的选择性运输 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的能力,从而提高根系的保 K^+ 能力,缓解 Na^+ 对根系的毒害作用,进而保证了地上部对矿质元素的需求,维持植株正常生理活动。

参考文献:

- PÉREZ-ALFOCEA F, BALIBREA M E, SANTA CRUZ A, et al. Agronomical and physiological characterization of salinity tolerance in a commercial tomato hybrid[J]. *Plant and Soil*, 1996, **180**(2): 251-257.
- ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(2): 66-71.
- MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of Salinity tolerance [J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59: 651-681.
- CI, L, YANG X. Desertification and Its Control in China [M]. Springer Berlin Heidelberg. 2010.
- 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, **45**(5): 837-845.
- YANG J S. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, **45**(5): 837-845.
- HASEGAWA P M, BRESSAN R A, ZHU J K, et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2000, **51**(1): 463-499.
- 中科院“中国植物志”编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 2013, 43: 120-121.
- 赵可夫, 冯立田. 中国盐生植物资源[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 198-199.
- 李彬, 王志春, 孙志高, 等. 中国盐碱地资源与可持续利用研究[J]. 干旱地区农业研究, 2005, **23**(2): 154-158.
- LI B, WANG Z C, SUN Z G, et al. Resources and sustainable resource exploitation of salinized land in China[J]. *Agricultural Tural Research in the Arid Areas*, 2005, **23**(2): 154-158.
- 成铁龙, 李换勇, 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.
- CHENG T L, LI H Y, WU H W, et al. Comparison on osmotica accumulation of different salt-tolerant plants under salt stress[J]. *Forest Research*, 2015, **28**(6): 826-832.
- 陈志强, 李庆贱, 时瑞亭, 等. 苏打盐碱胁迫对西伯利亚白刺光合和生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2011, **33**(3): 31-37.
- CHEN Z Q, LI Q J, SHI R T, et al. Effects of soda saline-alkaline stress on photosynthesis and growth of *Nitraria sibirica*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2011, **33**(3): 31-37.
- 萨日娜, 陈贵林. 外源亚精胺对盐胁迫下白刺幼苗叶片抗氧化酶系统的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(2): 352-356.
- SA R N, CHEN G L. Effect of exogenous spermidine on antioxidant enzyme system in leaves of *Nitraria sibirica* Pall. seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(2): 352-356.
- 刘正祥, 张华新, 杨秀艳, 等. NaCl 胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收、运输与分配特性[J]. 生态学报, 2014, **34**(2): 326-336.
- LIU Z X, ZHANG H X, YANG X Y, et al. Growth, and cationic absorption, transportation and allocation of *Elaeagnus angustifolia* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(2): 326-336.
- 闫永庆, 袁晓婷, 刘威, 等. 盐胁迫及外源 Ca^{2+} 对白刺离子吸收、运输的影响[J]. 东北农业大学学报, 2014, **45**(3): 71-78.
- YAN Y Q, YUAN X T, LIU W, et al. Effect of salt stress and exogenous Ca^{2+} on ion absorption and transportation of *Nitraria*[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2014, **45**(3): 71-78.
- 郑青松, 王仁雷, 刘友良. 钙对盐胁迫下棉苗离子吸收分配的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2001, **27**(4): 325-330.
- ZHENG Q S, WANG R L, LIU Y L. Effects of Ca^{2+} on absorption and distribution of ions in salt-treated cotton seedlings[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, **27**(4): 325-330.
- 郑青松, 刘玲, 刘友良. 盐分和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 osmotica accumula-

- tion in *Aloe vera* seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2003, **29**(6): 585-588.
- [17] 杨秀艳, 张华新, 张丽, 等. NaCl 胁迫对唐古特白刺幼苗生长及离子吸收、运输与分配的影响[J]. 林业科学, 2013, **49**(9): 165-171.
- YANG X Y, ZHANG H X, ZHANG L, et al. Effects of NaCl stress on growth and absorption, transportation and distribution of ions in *Nitraria tangutorum*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, **49**(9): 165-171.
- [18] SONG J, CHEN M, FENG G, et al. Effect of salinity on growth, ion accumulation and the roles of ions in osmotic adjustment of two populations of *Suaeda salsa*[J]. *Plant and Soil*, 2009, **314**(1-2): 133-141.
- YANG X J, ZHAO X, YIN H X, et al. *Brachypodium distachyon* seedling growth and ionic homeostasis in its different organs under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, **33**(2): 371-377.
- YANG X J, ZHAO X, YIN H X, et al. *Brachypodium distachyon* seedling growth and ionic homeostasis in its different organs under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, **33**(2): 371-377.
- [20] 王树凤, 胡韵雪, 李志兰, 等. 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长及矿质离子吸收、运输和分配的影响[J]. 生态学报, 2010, **30**(17): 4 609-4 616.
- WANG S F, HU Y X, LI Z L, et al. Effect of NaCl stress on growth and mineral ion uptake, transportation and distribution of *Quercus virginiana*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(17): 4 609-4 616.
- [21] 王殿, 袁芳, 王宝山, 等. 能源植物杂交狼尾草对 NaCl 胁迫的响应及其耐盐阈值[J]. 植物生态学报, 2012, **36**(6): 572-577.
- WANG D, YUAN F, WANG B S, et al. Response of plant biofuel hybrid *Pennisetum* to NaCl stress and its salinity threshold[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, **36**(6): 572-577.
- [22] 李玉梅, 郭修武, 姜云天. 牛叠肚幼苗对盐胁迫的离子响应[J]. 干旱区研究, 2016, **33**(2): 353-361.
- LI Y M, GUO X W, JIANG Y T. Response of ions in *Rubus crataegifolius* seedlings to salt stress [J]. *Arid Zone Research*, 2016, **33**(2): 353-361.
- [23] 张梅茹, 马金彪, 姚银安, 等. 盐角草 (*Salicorniaeuropea*) 对 NaCl 处理的生理响应[J]. 中国沙漠, 2014, **34**(2): 441-447.
- ZHANG M R, MA J B, YAO Y A, et al. Responses of physiological traits of *Salicornia europea* to NaCl treatment [J]. *Journal of Desert Research*, 2014, **34**(2): 441-447.
- [24] 唐晓倩, 刘广全. NaCl 胁迫对圆柏幼苗生长和离子吸收及分配的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(7): 1 372-1 380.
- TANG X Q, LIU G Q. Effects of NaCl stress on the growth, ion absorption and distribution of *Juniperus chinensis* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, **37**(7): 1 372-1 380.
- [25] 李银鹏, 林鹏. 盐度对木榄幼苗某些金属元素累积的影响及钙的效应[J]. 应用生态学报, 2000, **11**(2): 177-180.
- LI Y P, LIN P. Impact of salinity on accumulation of several metal elements in *Bruguiera gymnorhiza* seedlings and Ca effect[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(2): 177-180.
- [26] 张海燕. 盐胁迫下盐地碱蓬体内无机离子含量分布特点的研究[J]. 西北植物学报, 2002, **22**(1): 129-135.
- ZHANG H Y. A study on the characters of content of inorganic ions in salt-stressed *Suaeda salsa*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2002, **22**(1): 129-135.
- [27] 杨成龙, 段瑞军, 李瑞梅, 等. 盐生植物海马齿耐盐的生理特性[J]. 生态学报, 2010, **30**(17): 4 617-4 627.
- YANG C L, DUAN R J, LI R M, et al. The physiological characteristics of salt-tolerance in *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(17): 4 617-4 627.
- [28] TEAKLE N, FLOWERS T J, REAL D, et al. *Lotus tenuis* tolerates the interactive effects of salinity and waterlogging by 'excluding' Na^+ and Cl^- from the xylem[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, **58**(8): 2 169-2 180.

(编辑:裴阿卫)