

## 盐胁迫下 4 种耐盐植物渗透调节物质积累的比较

成铁龙<sup>1</sup>, 李焕勇<sup>2</sup>, 武海雯<sup>2</sup>, 刘正祥<sup>2</sup>,  
武香<sup>2</sup>, 杨升<sup>2</sup>, 张华新<sup>2</sup>, 杨秀艳<sup>2\*</sup>

(1. 南京林业大学, 江苏 南京 210037; 2. 国家林业局盐碱地研究中心, 北京 100091)

**摘要:**为探索不同类型耐盐植物在盐胁迫下体内渗透调节机制,以沙柳、沙枣、柽柳和西伯利亚白刺为研究材料,研究了不同盐浓度(0、100、200、300 mmol·L<sup>-1</sup>NaCl)处理下 4 种耐盐植物体内无机离子和有机溶质含量的变化,比较了其在植物渗透调节中的作用。结果表明:(1)盐处理后 4 种植物体内 Na<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup> 含量均上升,K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 离子含量呈下降趋势;(2)稀盐型盐生植物白刺与泌盐型盐生植物柽柳以 Na<sup>+</sup> 为主要无机渗透调节物质,拒盐型耐盐植物沙枣与沙柳以 K<sup>+</sup> 为主要无机渗透调节物质;(3)可溶性糖是 4 种植物盐胁迫下共同的有机渗透调节物质,对沙柳和沙枣尤为重要;在高盐浓度(≥200 mmol·L<sup>-1</sup>NaCl)下,脯氨酸是沙枣叶片中重要的有机渗透调节剂;白刺叶片中甜菜碱含量随盐浓度升高明显增加,对提高白刺耐盐能力具有重要作用。4 种不同类型耐盐植物在盐渍环境胁迫下所积累的渗透调节物质种类与数量差异明显,渗透调节方式与耐盐机制不同。

**关键词:**耐盐植物;盐胁迫;渗透调节物质;渗透调节

中图分类号:S722.3

文献标识码:A

## Comparison on Osmotica Accumulation of Different Salt-tolerant Plants under Salt Stress

CHENG Tie-long<sup>1</sup>, LI Huan-yong<sup>2</sup>, WU Hai-wen<sup>2</sup>, LIU Zheng-xiang<sup>2</sup>,  
WU xiang<sup>2</sup>, YANG Sheng<sup>2</sup>, ZHANG Hua-xin<sup>2</sup>, YANG Xiu-yan<sup>2</sup>

(1. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China;

2. Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

**Abstract:** In this study, the osmotic adjustment mechanism of different salt-tolerant plants under salt stress was analyzed. The *Salix psammophila*, *Elaeagnus angustifolia*, *Tamarix chinensis* and *Nitraria sibirica* were treated by different salt concentrations (0, 100, 200, and 300 mmol·L<sup>-1</sup>NaCl), the change of the content of inorganic and organic solutes and their role in osmotic adjustment regulation of the 4 types of salt-tolerant plants were evaluated. The results are as follows. (1) Among the 4 types plants, the content of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> increased and K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> decreased under salt stress. (2) The salt-delution halophytes (*N. sibirica*) and salt-secretion halophytes (*T. chinensis*) took Na<sup>+</sup> as the main inorganic osmotic adjustment, while the salt-exclusion halophytes (*S. psammophila* and *E. angustifolia*) took K<sup>+</sup> as the main inorganic osmotic adjustment. (3) Soluble sugar was the common organic osmotic adjustment for the four types of plants under salt stress, and it was particularly important for *S. psammophila* and *E. angustifolia*; Proline was an important organic osmotic adjustment for *El. angustifolia* under high salt concentration (≥200 mmol·L<sup>-1</sup>NaCl) stress; The content of betaine increased significantly with salt concentration increase of *N. sibirica* leaves, it also has an important role to improve the salt-tolerance of *N. sibirica*. There were significant

收稿日期: 2015-06-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270707); 引进国际先进林业科学技术项目(948 项目, 项目编号 2015-4-12)

作者简介: 成铁龙(1975—), 男, 高级工程师, 博士, 主要从事林木遗传育种研究, E-mail: 836578757@qq.com

\* 通讯作者: 副研究员, 博士, 主要从事林木遗传育种研究, E-mail: sueyxy@126.com

differences in accumulation of osmotic adjustment substances, also the osmotic regulation and mechanisms of salt resistance had differences under saline stress of the 4 types of salt-tolerant plants.

**Key word:** salt-tolerant plant, salt stress, osmotica, osmotic regulation

植物在盐碱土中生长的首要障碍就是盐胁迫,主要包含渗透胁迫、离子毒害的原初胁迫和营养亏缺、氧化胁迫等次生胁迫<sup>[1]</sup>。每年全球农业生产因盐的影响所造成的损失超过12亿美元<sup>[2]</sup>。渗透胁迫是盐胁迫对植物造成伤害的重要原因之一,植物通过对无机离子的选择性吸收和积累对细胞无毒的有机溶质来完成渗透调节<sup>[3]</sup>以减轻盐害。因此,渗透调节是植物抵御盐胁迫的重要生理机制。采取何种物质作为主要的渗透调节物质则主要取决于植物的种类。盐胁迫环境下,植物种类不同其抵御渗透胁迫的机制存在差异。盐生植物是盐渍生境中的天然植物类群,它们通常比甜土植物具有较强的选择性吸收或转运盐分的能力<sup>[4-6]</sup>。盐胁迫下,双子叶盐生植物的无机渗透调节剂以 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 占主导地位,如盐地碱蓬(*Suaeda salsa* Linn.)<sup>[7]</sup>;而单子叶禾本科植物 $\text{K}^+$ 占主导地位,其次才是 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ ,如芦苇(*Phragmites communis* Trin.)在低盐浓度下主要以 $\text{K}^+$ 和可溶性糖为主要渗透调节物质<sup>[8]</sup>。盐渍环境中不同植物种类合成的有机渗透调节物质也存在很大不同。据张海燕等<sup>[9]</sup>对运城盐湖10种耐盐植物的研究发现,碱莞(*Tripolium vulgare* Nees)、盐角草(*Salicornia europaea* L.)体内有机溶质含量大小顺序为可溶性糖>有机酸>氨基酸,其中,脯氨酸占到60%,而芦苇体内脯氨酸仅占总游离氨基酸的约10%;另外,单子叶植物可溶性糖含量虽然高于双子叶植物,但低于氨基酸含量,不是主要的有机渗透调节物质。由此可见,植物在盐胁迫下的渗透调节机制存在复杂性和多样性。

我国三北地区分布广泛的白刺、柽柳、沙枣和沙柳均为耐盐性较强的植物,是沙漠及盐碱地区防风固沙林和农田防护林的主要营造树种,也是内陆盐碱荒漠及半荒漠地区的重要建群种或优势种<sup>[10-12]</sup>。这4种植物分别属于不同类型的耐盐植物,白刺为稀盐型,柽柳为泌盐型,沙枣和沙柳为拒盐型<sup>[13]</sup>。目前,对这4种耐盐植物在盐胁迫下生长及生理变化规律及耐盐性分子机理等已有大量研究<sup>[14-18]</sup>,而且主要是耐盐性能力的比较研究<sup>[19]</sup>,对其耐盐机理差异的研究较少。深入研究不同植物适应盐胁迫的生理、分子及遗传学基础可为有效选育高耐盐植

物种打开新的空间。因此,为了深入探讨不同类型植物耐盐机理,本文比较研究了盐胁迫下不同耐盐能力的(依次增强)沙柳(*Salix psammophila* C. Wang & Chang Y. Yang)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia* L.)、柽柳(*Tamrix chinensis* Lour.)、西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica* Pall.)4种植物体内渗透调节物质,分析不同类型耐盐植物种间耐盐机制的差异,以期今后制定植物抗盐育种策略提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料培养与处理

试验在位于北京昌平的温室大棚中进行。参试植物材料沙柳和柽柳为1年生插扞苗,分别取自山东东营和内蒙古磴口,沙枣和白刺为1年生实生苗,沙枣种子采自新疆昌吉,白刺种子采自内蒙古磴口。于当年4月份将苗木栽植于规格为37 cm×30 cm的底部带托盘的塑料盆中,每盆1株。基质为腐殖质土:草炭:珍珠岩=1:3:1(体积比),混合均匀,用80%的多菌灵进行消毒处理。缓苗2个月后,于6月份选取长势一致的苗木进行盐胁迫处理。共设置4个NaCl盐浓度,分别为0、100、200、300 mmol·L<sup>-1</sup>,以不加NaCl处理(即0 mmol·L<sup>-1</sup>)为对照,每个处理均设置3次重复,每个重复8株植物。采取多次施盐的方式,逐级递增。当达到预期设定的盐浓度后,根据蒸发情况定期定量浇水,漏于花盆托盘中的盐溶液或水倒回盆中,防止盐分流失,同时防治病虫害。盐胁迫处理40 d后,观测记录各树种生长情况,并采集相同部位的根系及功能叶,用自封袋装好放入液氮中速冻,保存在-80℃超低温冰箱中待测。

### 1.2 无机离子含量测定

参照王宝山<sup>[20]</sup>和於丙军<sup>[21]</sup>的方法,样品在105℃下杀青30 min,然后在70~80℃下烘干至恒质量,粉碎后过40目筛,称取1.0 g样品加入30 mL去离子水,摇匀后置于沸水浴中2 h,冷却后定容至50 mL,其中, $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 用原子吸收分光光度计法测定, $\text{Cl}^-$ 用自动滴定仪测定;每个指标测定3次重复。

### 1.3 有机溶质含量测定

脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白测定参照李合

生等<sup>[22]</sup>的方法,采用茚三酮比色法测定脯氨酸,萘酚比色法测定可溶性糖,考马斯亮蓝比色法测定可溶性蛋白含量。甜菜碱测定参照周芹等<sup>[23]</sup>的方法。

#### 1.4 数据处理

数据处理与统计分析利用 EXCEL2003 和统计软件包 SAS9.0 完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫下参试植物体内无机渗透调节物质的变化

2.1.1 盐胁迫下参试植物体内  $\text{Na}^+$  的变化 盐胁迫下,4 种植物体内无机离子含量有明显差异(表 1),在  $100 \sim 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,沙柳根部  $\text{Na}^+$  含量只分别比对照增加了 6.8% 和 9.1%;当 NaCl 浓度增加到  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,沙柳根部的  $\text{Na}^+$  含量增加 76.3%,与对照的差异极显著( $P < 0.01$ )。当 NaCl 胁迫浓度为  $100 \sim 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,沙柳叶部  $\text{Na}^+$  含量并未增加;当浓度达到  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$

时,  $\text{Na}^+$  含量提高了 20.2%。由此认为,相对较低盐浓度( $< 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl)对沙柳生长的影响较小;但当盐浓度不断增加时,对沙柳会造成危害。西伯利亚白刺在较低浓度盐胁迫下,其根部和叶部的  $\text{Na}^+$  含量增幅不大;当盐浓度升到  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,根与叶中的  $\text{Na}^+$  含量均明显升高,分别比对照增加 47.5% 和 34.6%。与沙柳不同,白刺为稀盐型盐生植物,采用将盐离子区隔化的方式抵御盐胁迫,因此,其体内  $\text{Na}^+$  含量明显高于沙柳,白刺叶片(对照)  $\text{Na}^+$  含量约为沙柳的 110 倍,在  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  盐处理时则达到 124 倍。随着盐浓度的增加,沙枣和柽柳根部  $\text{Na}^+$  均逐渐增加,在  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时分别比对照增加 69.3% 和 58.7%;但二者叶片的  $\text{Na}^+$  含量增长则明显不同,沙枣叶片的  $\text{Na}^+$  比对照仅高 3.3%,而柽柳则增加了 112.7%,表明盐胁迫下沙枣通过尽量减少向地上部分运输  $\text{Na}^+$  来调控叶片中  $\text{Na}^+$  含量的增高;而泌盐植物柽柳具有可将盐分泌出体外的盐腺,所以  $\text{Na}^+$  由根向叶的运输不受阻碍。

表 1 盐胁迫下不同植物体内无机离子含量及多重比较

无机离子	盐 NaCl 浓度/ ( $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )	根				叶			
		沙柳	沙枣	柽柳	西伯利亚白刺	沙柳	沙枣	柽柳	西伯利亚白刺
$\text{Na}^+$	0	1.377b	1.009b	2.565b	4.299b	0.347ab	1.580a	13.141d	38.423b
	100	1.471b	1.799a	2.594b	4.622b	0.254b	1.840a	16.275c	41.859b
	200	1.502b	1.486a	3.039b	4.603b	0.247b	1.378a	23.764b	43.030b
	300	2.428a	1.708a	4.071a	6.339a	0.417a	1.632a	27.952a	51.718a
$\text{K}^+$	0	3.284a	9.423a	3.611c	7.382a	15.693a	18.496a	12.643b	25.448a
	100	2.929ab	8.663a	4.303bc	7.137ab	14.170a	18.855a	15.165a	26.448a
	200	2.614bc	7.129b	4.707ab	6.445bc	11.518b	16.802a	17.580a	26.677a
	300	2.252b	6.964b	5.361a	6.252c	10.551b	16.966a	17.117a	28.345a
$\text{Ca}^{2+}$	0	2.250a	2.133a	1.672ab	0.868a	3.739a	3.473a	4.645ab	6.366a
	100	1.036b	1.486b	1.959a	0.742ab	3.448a	2.847ab	4.127b	4.102b
	200	0.711c	1.708ab	1.823a	0.474c	3.424a	2.583b	4.782a	3.728c
	300	0.653c	1.259b	1.457b	0.653bc	1.893b	2.667b	4.736a	3.903bc
$\text{Mg}^{2+}$	0	0.419a	8.096a	1.009a	1.910a	3.353b	10.949a	8.309a	6.993a
	100	0.362a	8.814a	1.232a	1.893a	3.852a	9.082b	8.083a	6.197b
	200	0.361a	7.865ab	1.077a	0.794c	3.888a	7.675b	7.835a	5.663bc
	300	0.380a	6.543b	0.987a	1.425b	4.057a	6.067c	6.957b	5.330c
$\text{Cl}^-$	0	0.541d	0.212c	0.553b	0.777c	0.273c	0.713a	1.177b	2.920d
	100	0.560c	0.280b	0.586b	0.945b	0.327b	0.792a	1.336b	3.972a
	200	0.605b	0.278b	0.689a	1.087ab	0.320b	0.711a	1.492ab	3.561c
	300	0.764a	0.331a	0.718a	1.174a	0.398a	0.725a	1.766a	3.752b

注:同一树种的不同盐浓度处理之间标有相同字母表示差异不显著;不同字母者表示差异显著( $P < 0.05$ ),下同。

2.1.2 盐胁迫下参试植物体内  $\text{K}^+$  的变化 随着盐浓度的增加,参试植物除了柽柳根部  $\text{K}^+$  含量递增,其余 3 种植物均呈逐渐降低的趋势,其中,沙柳在  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 盐胁迫降幅最大,比对照减少

了 31.4%。沙柳叶片中  $\text{K}^+$  变化趋势与根相似,与对照相比减少的比例与根一致,说明  $\text{Na}^+$  的增加造成沙柳对  $\text{K}^+$  的吸收与运输受到抑制。沙枣叶片的  $\text{K}^+$  虽然也减少,但减少的幅度明显比根部小,如

300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 盐胁迫下,沙枣根中的 K<sup>+</sup> 比对照减少 26.1%,但叶片中仅降低了 8.3%。盐生植物柽柳与白刺叶片的 K<sup>+</sup> 含量并未因盐胁迫而降低,反而呈逐渐增加的趋势,说明盐生植物在盐胁迫环境中通过增强对 K<sup>+</sup> 的吸收和向地上部分的运输来维护体内正常的离子平衡。

从参试植物体内的 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> (表 2) 可以看出:随着盐浓度的升高,沙柳和沙枣根中的 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 随之降低,叶中 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 则先出现波动,最终降低;但这 2 种植物根、叶内的 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 大于 1 (在 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度下沙柳根中的 K<sup>+</sup> 迅速降低导致 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 小于 1),表明其体内 K<sup>+</sup> 含量显著高于 Na<sup>+</sup>。在不同盐浓度下,盐生植物柽柳与白刺根中 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 略高于或约等于 1,叶的 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 则均小于 1,且随着盐浓度的升高而下降,表明其体内 Na<sup>+</sup> 含量高于 K<sup>+</sup>,特别是在高盐浓度下 Na<sup>+</sup> 的比重远大于 K<sup>+</sup>。

表 2 盐处理下不同植物根/叶中的 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> 和 Na<sup>+</sup>/Cl<sup>-</sup>

NaCl 浓度/ (mmol · L <sup>-1</sup> )	K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>							
	根				叶			
	沙柳	沙枣	柽柳	西伯利 亚白刺	沙柳	沙枣	柽柳	西伯利 亚白刺
0	2.38	9.33	1.41	1.72	44.83	11.71	0.96	0.66
100	1.99	4.81	1.66	1.55	56.68	10.25	0.93	0.63
200	1.74	4.79	1.55	1.40	46.08	12.17	0.74	0.62
300	0.93	4.07	1.32	0.99	25.12	10.41	0.61	0.55
	Na <sup>+</sup> /Cl <sup>-</sup>							
0	2.55	4.81	4.65	5.51	1.30	2.23	11.14	13.16
100	2.63	6.43	4.39	4.86	0.76	2.33	12.14	10.54
200	2.46	5.32	4.41	4.22	0.78	1.94	15.95	12.09
300	3.20	5.18	5.65	5.42	1.05	2.23	15.79	13.79

### 2.1.3 盐胁迫下参试植物体内 Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 的变化

盐胁迫对参试植物 Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 的吸收和运输均产生了影响。除柽柳外,其他 3 种植物在盐胁迫下根中 Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 含量均下降。沙柳根中 Ca<sup>2+</sup> 含量下降尤为明显,在 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度下,比对照降低达 71.0%。与其他植物不同,柽柳根中 Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 含量随盐浓度增加最初并未下降反而有所升高,仅在 NaCl 达到 300 mmol · L<sup>-1</sup> 时才出现小幅下降。4 种植物叶片中 Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 变化情况与根中类似,只是沙柳叶片中 Mg<sup>2+</sup> 的含量是随盐浓度增加而升高。

2.1.4 盐胁迫下参试植物体内 Cl<sup>-</sup> 的变化 盐胁迫的加剧也增加了植物体内的 Cl<sup>-</sup>。沙柳根和叶片中的 Cl<sup>-</sup> 均随盐处理浓度的升高而升高,300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 处理的最高,分别为 0.764 和

0.398 mg · g<sup>-1</sup>,比对照升高 41.2% 和 45.8%。沙枣根中 Cl<sup>-</sup> 随盐浓度的升高而增加,但叶片中 Cl<sup>-</sup> 含量在各处理间差异不显著 ( $p > 0.05$ )。柽柳和白刺根中 Cl<sup>-</sup> 含量均随盐胁迫程度的升高而增加,NaCl 浓度为 100 mmol · L<sup>-1</sup> 时白刺叶片的 Cl<sup>-</sup> 含量最大;柽柳叶片的 Cl<sup>-</sup> 含量随浓度的增加而增加。从参试植物体内 Na<sup>+</sup>/Cl<sup>-</sup> 值看,4 种植物根中的 Na<sup>+</sup>/Cl<sup>-</sup> 均大于 1,并且沙柳的值小于其他 3 种耐盐性更强的植物。除沙柳外,沙枣、柽柳与白刺叶片中的 Na<sup>+</sup>/Cl<sup>-</sup> 均 > 1,沙枣约为 2,柽柳和白刺则 > 10。

### 2.2 盐胁迫下参试植物体内有机渗透调节物质的变化

盐胁迫处理 40 d 后,与对照相比,参试植物叶片中有机溶质含量的变化均明显 (图 1)。沙柳在 100 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度时脯氨酸质量分数达到最高,比对照升高 11.7%;沙枣和柽柳则在 NaCl 浓度为 300 mmol · L<sup>-1</sup> 时达到最高,比对照分别升高 154.9% 和 67.2%;白刺叶片中脯氨酸也呈现上升趋势,但幅度较小,在 200 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度时含量最高,比对照升高 10.2%。从脯氨酸含量的绝对值看,沙柳鲜叶片中的含量最少且在 NaCl 浓度为 100 mmol · L<sup>-1</sup> 时最高 (29.92 μg · g<sup>-1</sup>);沙枣、柽柳和西伯利亚白刺鲜叶中的脯氨酸含量较高,在 NaCl 浓度 300 mmol · L<sup>-1</sup> 时分别为 377.65、161.30、222.26 μg · g<sup>-1</sup>。

可溶性糖在 4 种植物叶片内的含量均随盐胁迫程度的升高而增加,其中,沙枣与白刺盐胁迫下叶片可溶性糖含量比对照增加的幅度较大,沙柳与柽柳增加幅度较小,在 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度时,沙柳、柽柳、白刺和沙枣鲜叶片中可溶性糖含量分别为 78.02、51.97、46.31、19.96 mg · g<sup>-1</sup>。

4 种植物叶片的甜菜碱含量随盐浓度的升高而上升,当盐浓度达到 300 mmol · L<sup>-1</sup> 时,沙柳、沙枣、柽柳和白刺叶片内甜菜碱的含量比对照分别升高 11.7%、13.1%、17.6% 和 18.4%,其中,白刺干叶片的绝对值最高,为 40.81 μg · g<sup>-1</sup>。

盐胁迫下,4 种植物叶片可溶性蛋白质变化的差别较大。沙柳、沙枣和白刺可溶性蛋白质含量随着盐浓度的升高而增加,沙柳叶片中的增幅最大,沙枣增幅最小,白刺居中,在 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 浓度时比对照分别增加了 85.1%、17.5% 和 35.6%。柽柳的情况则相反,随着盐浓度的升高,其叶片中可溶性蛋白质含量下降,NaCl 浓度为 100、200、300 mmol

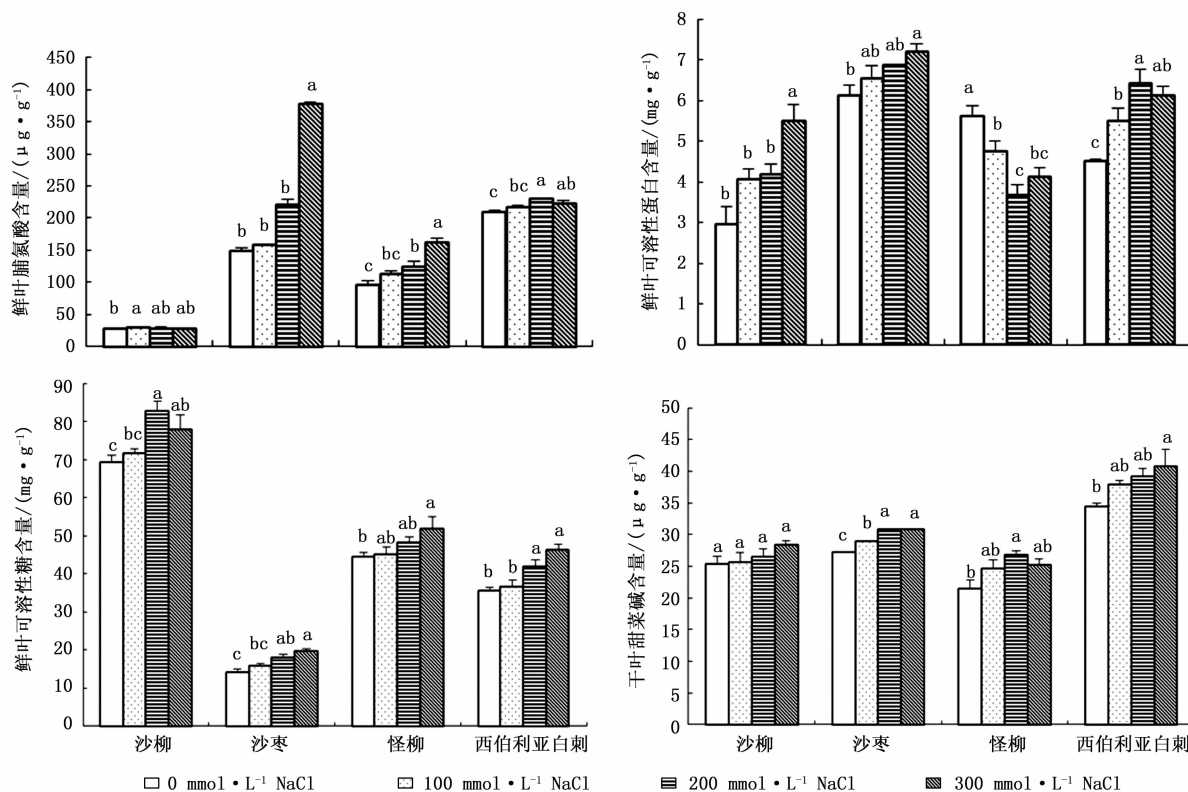


图1 盐胁迫下不同植物叶片内有机渗透调节物质含量

$\cdot \text{L}^{-1}$ 时分别下降 15.7%、34.7% 和 26.5%。

由以上数据可以看出:盐胁迫下 4 种植物体内有机渗透调节物质的变化存在一定差异,沙柳叶片中有机渗透调节物有明显升高的依次为可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸和甜菜碱;沙枣中依次为脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白质和甜菜碱;怪柳中依次为脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖(可溶性蛋白质减少);白刺中依次为可溶性蛋白质、可溶性糖、甜菜碱和脯氨酸。从有机渗透调节物质的绝对含量看,4 种植物叶片中可溶性糖的含量最大,其次为可溶性蛋白质和脯氨酸,甜菜碱最小。

### 3 结论与讨论

一般认为,双子叶盐生植物在盐胁迫环境下吸收大量的  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  作为其主要的渗透调节物质<sup>[7]</sup>。本研究中的怪柳和白刺是典型的泌盐型盐生植物和稀盐型盐生植物,在盐渍环境中,其体内特别是叶片内的  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  明显升高,这与武香等<sup>[24]</sup>对 3 种白刺在盐胁迫下渗透调节物质的变化趋势一致,且  $\text{K}^+/\text{Na}^+ < 1$ ,说明  $\text{Na}^+$  是这 2 种盐生植物最主要的无机渗透调节物质。与怪柳、白刺不同,盐胁迫下保持地上部较低的盐分浓度是拒盐植物耐盐的重要

机理之一。沙枣在盐胁迫中,根系中的  $\text{Na}^+$  显著升高,但其叶片中未显著升高,表明  $\text{Na}^+$  被截留在根中<sup>[25]</sup>,因此,其叶片中的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  远大于 1,表明  $\text{K}^+$  是沙枣叶片中的主要无机渗透调节物质。沙柳也属于拒盐植物,其根与叶中的  $\text{Na}^+$  在低盐环境 ( $< 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ) 下均无明显增加,  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  均大于 1,因此,沙柳叶片中也是以  $\text{K}^+$  为主要的无机渗透调节物质。与沙枣不同的是,沙柳在低盐情况下拒绝盐分进入根系,但当盐浓度升高到一定高度 ( $> 300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ ),其根系中的  $\text{Na}^+$  大量增多。

4 种植物的根和叶中的  $\text{Na}^+/\text{Cl}^-$  都大于 1(只有沙柳叶中在 100、200  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$  胁迫下小于 1),说明通常情况下,植物体内  $\text{Cl}^-$  含量低于  $\text{Na}^+$  含量,这可能与植物体内存在其他未测阴离子(如  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$  等)有关,也可能是过多的  $\text{Cl}^-$  对植物的毒害作用比  $\text{Na}^+$  大而被植物主动拒之体外。目前已知  $\text{Cl}^-$  是植物光合作用光反应中所必需的阴离子,但其在植物渗透调节中的作用研究不多,且研究结果存在差异。Martinez-Ballesta 等<sup>[26]</sup>研究发现,辣椒植物在盐胁迫下将  $\text{Cl}^-$  作为主要的阴离子渗透调节物;Flowers 等<sup>[27]</sup>的研究则表明,耐盐大麦品种叶片中的  $\text{Cl}^-$  含量只有盐敏感品种含量的一半。本研

究中,Cl<sup>-</sup>不是这4种植物的主要阴离子渗透调节物。

耐盐植物主要以无机渗透调节物质进行渗透调节,这种方式可以有效降低植物在盐渍环境下的能耗,但有机物质的合成也是必要的,因为除了平衡泡液渗透势之外,有机物质还具有保护酶等大分子物质的作用<sup>[13]</sup>。如稀盐型盐生植物将盐离子区隔化至液泡内导致泡质的渗透胁迫,会通过细胞质中合成积累有机溶质来进行渗透调节<sup>[5]</sup>。本研究中,4种参试植物在盐胁迫下体内可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱等有机物均呈现增加趋势。

脯氨酸是植物重要的渗透调节物质之一,一方面起到渗透调节作用,另一方面还可以起到贮存氮素的作用。刘爱荣等<sup>[28]</sup>发现,盐胁迫下,盐芥(*Thellungiella halophila* Pall.)根与叶都以脯氨酸为主要有机渗透调节物质。本研究中,盐处理后参试植物叶片内脯氨酸含量也均出现不同程度的升高,这与王秀娟等<sup>[29]</sup>、杨升等<sup>[30]</sup>对白刺、沙枣及沙柳进行盐胁迫处理体内脯氨酸的变化趋势一致。从绝对含量看,沙枣、怪柳和白刺叶片中脯氨酸的含量远高于沙柳,说明其对前3种植物来说是比较重要的有机渗透调节物。可溶性糖也是植物耐盐过程中重要的渗透调节剂,同时可为其他有机物的合成提供碳架和能量,稳定细胞膜和原生质胶体,在细胞内无机离子含量高时还可以保护酶类<sup>[31]</sup>。本研究中,在盐处理前后,参试的4种植物叶片内的可溶性糖含量在几种有机溶质中是最高的,说明可溶性糖在这4种植物生长与应对盐胁迫过程中都起着重要作用,特别是沙柳和沙枣在积累K<sup>+</sup>的同时,叶片内可溶性糖含量增加明显,这与芦苇的情况相似<sup>[32]</sup>。可溶性蛋白可作为植物细胞中的渗透调节物质,帮助植物抵抗胁迫环境的伤害<sup>[33]</sup>。阎艳霞等<sup>[34]</sup>发现,不同枣品种在NaCl胁迫下,叶片中的可溶性蛋白含量均随盐胁迫浓度的升高而增加;但盐胁迫和渗透胁迫也可以抑制植物体内蛋白质的合成和造成蛋白质的降解<sup>[35-36]</sup>。刘兴亮<sup>[37]</sup>对白刺的研究发现,随着胁迫浓度的增加,可溶性糖及可溶性蛋白含量均呈上升趋势。随着盐浓度的升高,沙柳叶片中的可溶性糖与可溶性蛋白含量增加的幅度比脯氨酸含量的增幅高,因此,可能是盐胁迫下沙柳主要的有机渗透调节物质。怪柳体内可溶性蛋白含量随盐浓度的增加呈下降趋势,这与刘克东等<sup>[15]</sup>对甘蒙怪柳(*T. austromongolica* Nakai)的研究结论相似,究其原因是蛋

白合成受到抑制或出现降解还需进一步研究,但初步判断可溶性蛋白不是怪柳的主要有机渗透调节物质。本研究中,甜菜碱在参试植物叶片中的含量随盐胁迫的加重而增加,且耐盐性最高的白刺对甜菜碱的累积量最高。诸多高等植物,尤其是藜科植物等受到盐胁迫时会积累大量甜菜碱<sup>[38]</sup>。已有研究表明,甜菜碱不仅可作为无毒害的渗透调节剂,同时还能稳定酶和细胞膜结构,清除自由基<sup>[39]</sup>,保护光系统II复合物的作用<sup>[40]</sup>,参与植物生物碱的合成<sup>[41]</sup>等,可见其在提高植物渗透调节能力与耐盐性方面有重要作用。

综上所述,在盐渍环境中为避免水分胁迫,植物所采用的渗透调节方式复杂而多样,稀盐型盐生植物白刺与泌盐型盐生植物怪柳以Na<sup>+</sup>为主要无机渗透调节物质,拒盐型耐盐植物沙枣与沙柳以K<sup>+</sup>为主要无机渗透调节物质。与此同时,植物体内合成以可溶性糖等为主的有机溶质来平衡泡液渗透势,并保护酶等大分子物质,维护植物的正常生理活动。深入研究耐盐植物在盐胁迫下渗透调节机理以及不同渗透调节物质的贡献大小,在此基础上可以在选育耐盐植物品种过程中,针对不同类型的植物种类选取适宜的渗透调节物质作为目标性状开展遗传改良,选育出耐盐性更强的新品种。

#### 参考文献:

- [1] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6: 66-71.
- [2] Qadir M, Tubeileh A, Akhtar J, et al. Productivity enhancement of salt-affected environments through crop diversification[J]. Land Degradation and Development, 2008, 19: 429-453.
- [3] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993.
- [4] Asha K, Paromita D, Asish K P, et al. Proteomics, metabolomics, and ionomics perspectives of salinity tolerance in halophytes[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1-20.
- [5] Tester M, Davenport R. Na<sup>+</sup> tolerance and Na<sup>+</sup> transport in higher plants[J]. Annals of Botany, 2003, 91(5): 503-527.
- [6] Ward J M, Hirschli K D, Sze H. Plants pass the salt[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(5): 200-201.
- [7] 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[J]. 环境生物学报, 2000, 6(2): 99-105.
- [8] 赵可夫, 冯田立, 张圣强. 黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究 I. 渗透调节物质及其贡献[J]. 生态学报, 1998, 18(5): 463-469.
- [9] 张海燕, 范哲峰. 运城盐湖十种耐盐植物体内无机及有机溶质含量的比较研究[J]. 生态学报, 2002, 22(3): 352-358.
- [10] 蒋南桦. 大漠“三宝”[J]. 新疆林业, 2010(2): 41-42.

- [11] 王赛宵,李清河. 克隆植物唐古特白刺不同层次的种群结构与生命表分析[J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(1): 72-76, 128.
- [12] 宋 军,谢鑫鑫. 毛乌素沙地防风固沙研究[J]. 内蒙古农业科技, 2014(2): 132, 134.
- [13] 赵可夫,李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 48-177.
- [14] 王伟华,张希明,闫海龙,等. 盐处理对多枝怪柳光合作用和渗透调节物质的影响[J]. 干旱区研究, 2009, 26(4): 561-568.
- [15] 刘克东,郑彩霞,郝建卿. 甘蒙怪柳对 NaCl 胁迫的生理响应[J]. 广东林业科技, 2012(10): 38-42, 55.
- [16] 鲁 艳,雷加强,曾凡江,等. NaCl 胁迫对大果白刺幼苗生长和抗逆生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(3): 711-717.
- [17] 杨 升,刘 涛,张华新,等. 盐胁迫下沙枣幼苗的生长表现和生理特性[J]. 福建林学院学报, 2014, 34(1): 64-70.
- [18] 李慧玉,刘桂丰,刘菲菲,等. 怪柳 cDNA 文库的构建及 *ThAQP* 基因的表达[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2010, 38(7): 161-166.
- [19] 倪建伟,武 香,张华新,等. 3 种白刺耐盐性的对比分析[J]. 林业科学研究, 2012, 25(1): 48-53.
- [20] 王宝山,赵可夫. 小麦叶片中 Na, K 提取方法的比较[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50-52.
- [21] 於丙军,罗庆云,曹爱忠,等. 栽培大豆和野生大豆耐盐性及离子效应的比较[J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(1): 25-29.
- [22] 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: 260-262.
- [23] 周 芹,吴玉梅,胡晓航,等. 比色法测定甜菜碱块根中甜菜碱含量[J]. 中国糖料, 2008(4): 27-28, 30.
- [24] 武 香,倪建伟,张华新,等. 盐胁迫对 3 种白刺渗透调节物质的影响[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(1): 44-47.
- [25] 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.
- [26] Martinez-Ballesta M C, Martinez V, Carvajal M. Osmotic adjustment, water relations and gas exchange in pepper plants grown under NaCl or KCl [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52(2): 161-174.
- [27] Flowers T J Hajibagheri M. Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentrations in root cells of cultivars differing in salt tolerance [J]. Plant and Soil, 2001, 231: 1-9.
- [28] 刘爱荣,赵可夫. 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(4): 389-395.
- [29] 王秀娟,杨会青. 盐碱胁迫下西伯利亚白刺的渗透调节物质的变化[J]. 热带农业科学, 2010, 30(2): 34-36.
- [30] 杨 升,张华新,刘 涛. 盐胁迫对 16 种幼苗渗透调节物质的影响[J]. 林业科学研究, 2012, 25(3): 269-277.
- [31] 邵红雨,孔广超,齐军仓,等. 植物耐盐生理生化特性的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2006, 12(9): 51-53.
- [32] Matoh T, Matsushita N, Takahashi E. Salt tolerance of the reed plant *Phragmites eornmunis* [J]. Physiologia Plantarum, 1988, 72: 8-14.
- [33] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学技术出版社, 1999.
- [34] 闫艳霞,王玉魁,张 东. 不同枣品种对 NaCl 胁迫的适应性研究[J]. 河南农业大学学报, 2008, 42(4): 398-401.
- [35] 史玉炜,王燕凌,李文兵,等. 水分胁迫对刚毛怪柳可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量变化的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2007, 30(2): 5-8.
- [36] 刘兴亮. 盐碱胁迫对白刺生理生化特性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.
- [37] Hanson A D, May A M. Betaine synthesis in chenopods: Localization in chloroplasts [J]. Proceeding of the National Academy of the United States of America, 1985, 82(1): 3678-3695.
- [38] 梁 峥,赵 原,骆爱玲,等. 甜菜碱对呼吸酶的保护效应[J]. 植物学报, 1994, 36(2): 947-951.
- [39] 赵博生,衣艳君,刘家尧. 外源甜菜碱对干旱/盐胁迫下的小麦幼苗生长和光合作用的改善[J]. 植物学通报, 2001, 18(3): 378-380.
- [40] Byerrem R U, Sato C S, Ball C D. Utilization of betaine as a methyl group donor in tobacco [J]. Plant Physiology, 1995, 31: 374-377.