

Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗生长和光合生理的影响

刘正祥^{1,2}, 张华新^{1,2*}, 杨秀艳^{1,2}, 刘涛^{1,2}, 陈锦沪³

(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. 江西省景德镇市枫树山林场,江西 景德镇 333000)

摘要:采用盆栽控制试验,研究了不同浓度(0、60、120和180 mmol·L⁻¹) Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗生长和光合特性的影响。结果表明:(1)盐胁迫对沙枣幼苗生长具有显著的抑制效应。不同浓度 Na₂SO₄ 胁迫沙枣的株高、侧枝数、总叶面积、单株叶片数、比叶面积以及各组织(除根)生物量均显著低于对照,且均随盐胁迫浓度的升高呈下降趋势,而根冠比值则由对照的0.153 1显著增加到180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫幼苗的0.348 7。(2)盐胁迫显著降低了沙枣幼苗的光合能力。随着 Na₂SO₄ 胁迫的加剧,净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)均呈下降的趋势,而气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)则依次增加,且 P_n 下降主要受气孔限制;180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫沙枣幼苗的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 分别为对照的71.57%、30.85%、67.15%和51.65%,而 L_s 和 WUE 则分别为对照的1.91、1.38倍。(3)盐胁迫强度与幼苗株高、总叶面积、单株叶片数、比叶面积、茎生物量、叶生物量、总生物量等生长指标以及 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 等光合参数呈极显著负相关,叶片的光合参数与总叶面积、单株叶片数呈显著或极显著正相关,而叶片的生长指标、光合参数与幼苗的株高生长和生物量累积也呈显著或极显著正相关。

关键词:沙枣;Na₂SO₄ 胁迫;生长;光合生理

中图分类号:S728.5;S722.3

文献标识码:A

Effects of Na₂SO₄ Stress on Growth and Photosynthetic Physiology of *Elaeagnus angustifolia* Seedlings

LIU Zheng-xiang^{1,2}, ZHANG Hua-xin^{1,2*}, YANG Xiu-yan^{1,2}, LIU Tao^{1,2}, CHEN Jin-hu³

(1. Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry Administration, Beijing 100091, China;
2. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
3. Fengshushan Forestry Center of Jingdezhen City, Jingdezhen 333000, Jiangxi, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to investigate the effects of salt stress (0, 60, 120 and 180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄) on the growth and photosynthetic characteristics of *Elaeagnus angustifolia* seedlings. The results showed that: (1) the plant growth was significantly inhibited by salt treatment. The tree height, number of branches, specific leaf area, total leaf area, leaf number per plant, and the biomass accumulation of stem, leaf, shoot and whole-plant of Na₂SO₄-stressed seedlings were all significantly lower than those of the control (no salt-stressed). With the salt concentration elevated, the above-mentioned growth parameters generally exhibited a decreasing trend, while the root-shoot ratio increased significantly from control's 0.153 1 to 180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄-stressed seedlings' 0.348 7. (2) The photosynthetic capacity decreased by salt stress significantly. The net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ content (C_i) and transpiration rate (T_r) of seedlings treated by 180

收稿日期:2013-03-16

基金项目:国家科技支撑计划项目(2011BAD38B0102);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2011005-5)

作者简介:刘正祥,助理研究员,主要从事耐盐碱植物选育、盐碱地生物治理以及木本油料资源开发与利用方面的研究。

* 通讯作者:研究员,博士生导师,主要从事耐盐碱植物选育、盐碱地生物治理以及木本油料资源开发与利用方面的研究。

mmol · L⁻¹ Na₂SO₄ were only 71.57%, 30.85%, 67.15% and 51.65% of the corresponding control, while the stomatal limitation value (L_s) and water use efficiency (WUE) of 180 mmol · L⁻¹ Na₂SO₄-stressed seedlings were 1.91 and 1.38 times that of the control seedlings, respectively. With the salt stress aggravated, the P_n , G_s , C_i and T_r , and L_s and WUE generally exhibited a decreasing, and increasing trend, respectively. The decreased P_n of stressed seedlings was mainly attributed to stomatal restrictions. (3) The various growth parameters of height, total leaf area, leaf number per plant, specific leaf area, stem biomass, leaf biomass and whole-plant biomass accumulation, and photosynthetic parameters of P_n , G_s , C_i and T_r had all extremely significant and negative correlation with salt stress intensity. The total leaf area and leaf number per plant were significantly or extremely significantly correlated with leaf photosynthetic parameters. There was also significant or extremely significant correlation between parameters of growth and photosynthesis and parameters of seedling height and biomass accumulation.

Key words: *Elaeagnus angustifolia*; Na₂SO₄ stress; seedling growth; photosynthetic physiology

我国盐渍土类型复杂,按土壤中可溶性盐分组成分主要分为氯化物盐土、硫酸盐盐土、苏打盐土和碱土等^[1]。在现有 1 × 10⁶ km² 各类盐渍土中,NaCl 类型最常见、面积最大、研究也最深入^[1-3]。同时,我国西北干旱、半干旱地区(特别是新疆、青海、甘肃、宁夏等省区)和黄淮海半干旱、半湿润地区(如河北、山东、山西等省的部分地区)还分布着面积广大并以 Na₂SO₄ 或 Na₂SO₄-NaCl 或 NaCl-Na₂SO₄ 类型为主的盐渍土,如华北平原交接洼地一带的浅色草甸盐土中 SO₄²⁻ 约占阴离子总量的 80% 以上,新疆天山山脉以南地区盐渍土中盐分组成以硫酸盐为主(1 m 土层含盐量平均为 1%~4%,表土盐结皮含盐量更高,一般约为 15%~40%,最高可达 60%)^[1-2]。随着现代工业 SO₂ 排放的增加、地壳的风化、工厂废液的排放以及化学土壤改良剂(如石膏)的应用,形成的次生污染物(如硫酸盐)呈快速增长的趋势^[4],导致 Na₂SO₄ 成为我国继 NaCl 之后分布面积最大的盐渍土类型^[2]。因此,开展植物对 Na₂SO₄ 胁迫响应的研究对于耐硫酸盐植物选育、Na₂SO₄ 类型盐渍土的生物治理和现代盐土农业发展具有重要的理论和现实意义。

当前,在植物对 Na₂SO₄ 胁迫响应方面,研究主要集中在狗牙根(*Cynodon dactylon* (Linn.) Pers.)^[5]、碱蒿(*Artemisia anethifolia* Weber ex Stechm)^[6]、鞑靼滨藜(*Atriplex tatarica* L.)^[7]等草本以及木本植物紫穗槐(*Amorpha fruticosa* L.)^[8]、大果沙枣(*Elaeagnus moorcroftii* Wall ex Schlecht)^[9]和松杉类^[10]上。研究内容涉及生长与盐胁迫效应^[11-12]、离子的吸收与分配^[5]、氮同化^[7]、抗氧化防御^[8]等;在光合生理方面,李秀霞等^[9]研究指出,大

于或等于 100 mmol · L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫不同程度降低了大果沙枣的光合色素(Chla、Chlb 和 Chla + b)含量,在 50~200 mmol · L⁻¹ 的浓度范围内净光合速率(P_n)下降主要受气孔限制,而在 300 mmol · L⁻¹ 高浓度条件下影响光合能力的气孔限制作用减小、非气孔限制因素增大;但有关植物在 Na₂SO₄ 胁迫下的生长表现以及光合能力与生长表现之间的相关性研究尚未见报道。

沙枣(*E. angustifolia* L.)为胡颓子科胡颓子属落叶灌木或小乔木,在我国主要分布于西北各省和内蒙古西部,少量分布到华北北部、东北西部,并在山东、河北、天津等省市有引种栽培。沙枣生活力很强、耐盐碱,兼具生态、经济和药用价值,已经成为我国北方生态脆弱地区造林绿化的一个先锋树种。迄今,有关沙枣耐盐碱方面的研究主要集中在 NaCl 胁迫^[13-14],Na₂SO₄ 胁迫仅涉及种子萌发和抗氧化生理^[15-16]。鉴于此,本文以盆栽实生苗为材料,研究了沙枣在不同浓度 Na₂SO₄ 胁迫下的生长、生物量累积和光合特性,并分析了生长特性与光合能力之间的相关性,以期沙枣在 Na₂SO₄ 类型盐碱地上推广与利用提供理论依据。

1 采种地自然环境概况

沙枣采集于新疆北部的昌吉市大西渠乡,位于 87°14'26" E、44°6'4" N,海拔为 566 m,属于半干旱大陆性气候类型,年平均气温为 6.6 °C、绝对最高气温为 42 °C、绝对最低气温为 -38 °C,≥10 °C 积温为 3 400~3 584 °C,年降水量为 183~200 mm,年蒸发量为 1 787 mm,无霜期为 166~180 d,年日照时数为 2 833 h。

2 材料与方法

2.1 供试材料

2011年10月采集沙枣成熟果实,脱去果皮,洗净种子,置于4℃冰柜内贮藏备用。沙枣种子的颜色为棕色与黑色带状相间,长轴和短轴分别为(17.25±0.15)、(5.08±0.03)mm,种子的千粒质量为(262.03±3.02)g。当年12月中旬沙藏种子,并于次年3月将萌动露白的种子播种到营养钵中。选用上口径为27cm、下口径为17cm、高为22cm的聚乙烯塑料盆,每盆装入干质量(DW)约为0.9kg、体积约为7.0L混合均匀的由蛭石和珍珠岩组成(1:1,V/V)的复合基质,每盆播种1粒,以盆栽方式培育幼苗。育苗期间,进行常规的水管理,以保证幼苗正常生长,并定期施1/2 Hoagland 营养液。

2.2 试验设计

盐胁迫试验在中国林业科学研究院现代化科研温室内进行。选择生长相对一致的当年生沙枣幼苗进行Na₂SO₄胁迫处理,共设4个盐浓度水平,即0(CK,对照)、60(低浓度)、120(中浓度)、180mmol·L⁻¹(高浓度),每个盐浓度处理幼苗18株。盐处理溶液为相应质量的Na₂SO₄溶入1/2 Hoagland 营养液配制而成,分别在2011年6月26日(记为0d)和7月17日(21d)进行盐处理,每次施盐溶液2L·盆⁻¹。试验于8月上旬结束,共胁迫处理42d。

2.3 测定指标与方法

2.3.1 株高和侧枝生长 试验结束时,测量每株沙枣幼苗的株高生长量,并计数每株幼苗上长度≥1cm的侧枝数量。

2.3.2 叶片生长参数 每个处理随机选择6株幼苗,分单株采集叶片,带回实验室,计数每株幼苗上完全展开的、面积≥1cm²的叶片数量,采用Image-Pro[®] Plus 6.0 (for Windows) + MICROTEK FileScan 300型平面扫描仪测定单株总叶面积,并计算单叶面积(=总叶面积/总叶数)和比叶面积(=单株总叶面积/单株叶干质量)。

2.3.3 生物量累积 采用破坏性收获取样法,将上述每个处理中随机选择的6株幼苗按单株分别采集根、茎和叶,在105℃下杀青15min,然后置于85℃下烘至质量恒定,自然冷却后分别测得各组织的生物量,并计算地上生物量(=茎生物量+叶生物量)、全株总生物量(=根生物量+茎生物量+叶生

物量)以及根冠比值(=根生物量/地上生物量)。

2.3.4 叶片光合生理参数 8月初(试验结束前2d),采用LI-6400便携式光合作用仪(LI-COR, USA)测定叶片的光合生理参数。试验测定前,将沙枣幼苗从温室移到空旷地,在外界自然环境中适应5d。每个盐处理选择3株生长一致的健壮幼苗,每株选取2片位置相同、完全展开的功能叶片,测量时每个叶片记录5次数据。试验于晴朗无风的天气进行,测定时间为上午9:00—11:00,测定指标包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)等气体交换参数,而环境CO₂浓度(C_a)、外界光合作用有效辐射(PAR_o)、气温(T_a)等气象参数则由仪器同步记录。测定中,以大气中CO₂作为气源,其浓度变化范围为380~390μmol·mol⁻¹,叶室内光合作用有效辐射和叶片温度分别设定为1600μmol·m⁻²·s⁻¹和25℃。水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)的计算公式为:

$$WUE = P_n / T_r \quad L_s = 1 - C_i / C_a$$

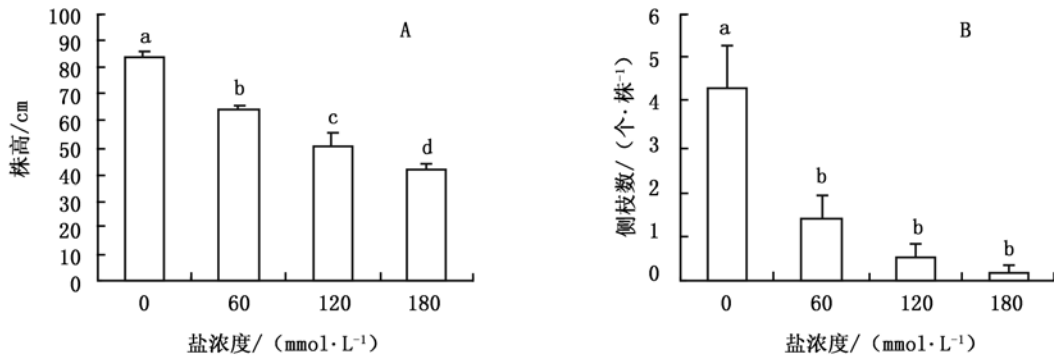
2.4 数据处理与分析

采用Microsoft Excel 2003软件进行数据处理和作图,并采用PASW Statistics 18统计软件对数据进行单因素方差分析、Duncan多重比较以及变量之间的相关性分析。

3 结果与分析

3.1 Na₂SO₄胁迫对沙枣幼苗株高和侧枝生长的影响

由图1可以看出:随着Na₂SO₄浓度的升高,沙枣幼苗的株高和侧枝数均呈现出依次下降的趋势,其中,各浓度Na₂SO₄胁迫幼苗的株高均显著低于对照,且3个Na₂SO₄浓度处理的株高的差异均显著(图1A);盐处理幼苗的侧枝数均显著低于对照,但3个盐浓度之间的差异不显著(图1B),这说明Na₂SO₄胁迫对沙枣幼苗株高和侧枝生长具有显著的抑制效应。试验结束时,对照幼苗的株高为83.56cm,而60、120和180mmol·L⁻¹Na₂SO₄胁迫幼苗的株高仅分别为对照植株的76.59%、60.35%和49.62%;正常生长的沙枣幼苗具有较强的侧枝萌发能力,侧枝数为4.33个·株⁻¹,而60、120和180mmol·L⁻¹Na₂SO₄胁迫植株的侧枝数则分别为1.42、0.50和0.17个·株⁻¹。



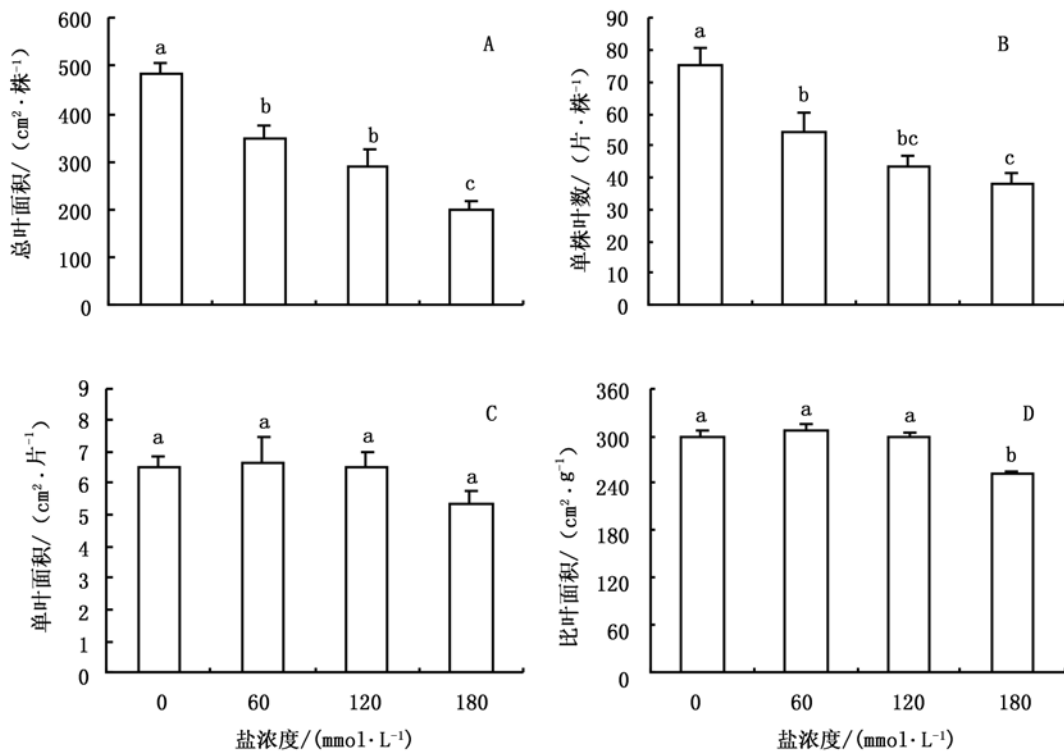
误差棒为平均值的标准误;不同字母表示不同盐浓度之间具有显著差异($P < 0.05$)

图 1 Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗株高和侧枝生长的影响

3.2 Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗叶片生长的影响

随着 Na₂SO₄ 胁迫的加剧,沙枣幼苗的总叶面积和单株总叶片数均呈现依次下降的趋势(图 2A 和图 2B)。60、120 和 180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫幼苗的总叶面积和总叶片数均显著低于对照,说明 Na₂SO₄ 胁迫对幼苗叶片生长(总叶面积和总叶数量)具有显著的抑制效应。60 mmol·L⁻¹ 与 120 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫幼苗的总叶面积和单株叶片数的差异均

不显著,但均显著高于 180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 胁迫幼苗(除 120 与 180 mmol·L⁻¹ 胁迫幼苗的单株叶片数,其在二者间的差异不显著)(图 2A 和图 2B)。对照沙枣幼苗的总叶面积和总叶片数分别为 484.14 cm²·株⁻¹ 和 75.33 片·株⁻¹,而不同浓度 Na₂SO₄ 胁迫幼苗植株的总叶面积和总叶片数分别为对照植株的 71.8% 和 72.6% (60 mmol·L⁻¹)、59.5% 和 57.7% (120 mmol·L⁻¹) 以及 41.5% 和 50.4% (180 mmol·L⁻¹)。



误差棒为平均值的标准误;不同字母表示不同盐浓度之间具有显著差异($P < 0.05$)

图 2 Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗叶片生长参数的影响

由图 2C、D 可以看出:Na₂SO₄ 胁迫对沙枣幼苗单叶面积无显著影响,而对比叶面积则有显著影响。其

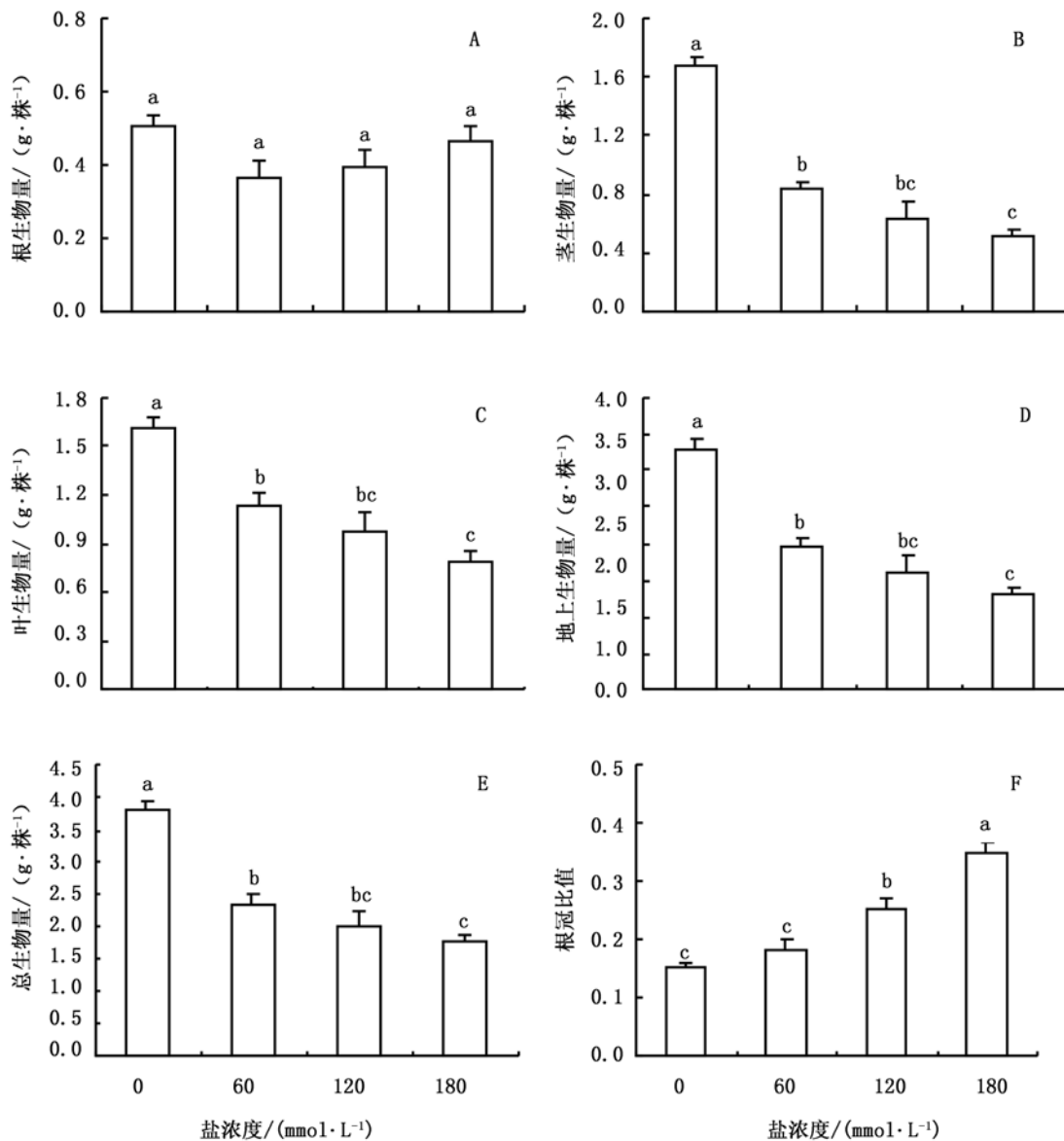
中,60 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 处理沙枣幼苗的单叶面积和比叶面积比对照(分别为 6.53 cm²·片⁻¹ 和 300.12 cm²·

$\text{g}^{-1} \text{DW}$) 略有增加, 分别是对照的 101.8% 和 102.4%。120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$ 胁迫植株的单叶面积和比叶面积基本维持在对照水平, 分别为对照植株的 99.4% 和 99.1%; 而 180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$ 胁迫植株的单叶面积和比叶面积仅分别为对照植株的 82.5% 和 83.6%, 且高浓度盐胁迫幼苗的比叶面积与对照间的差异显著(图 2C 和图 2D)。

3.3 Na_2SO_4 胁迫对沙枣幼苗生物量的影响

Na_2SO_4 胁迫沙枣幼苗的根、茎、叶、地上以及全株总生物量均不同程度的低于对照植株相应组织的生物量, 而根冠比值则高于对照(图 3), 说明盐胁迫抑制了植株各组织生物量的累积, 改变了生物量在

根和冠之间的分配格局。盐胁迫对根生物量累积的抑制效应较弱, 3 个浓度处理与对照的差异均不显著; 而对茎、叶、地上以及总生物量累积的抑制作用则相对较强, 3 个浓度处理植株各参数均显著低于对照植株相应组织的生物量。此外, 除根生物量外, 茎、叶、地上以及总生物量均随盐胁迫浓度的升高呈现依次下降的趋势, 且 60 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 与 180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$ 胁迫幼苗植株茎、叶、地上和全株总生物量的差异均显著, 而 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 与 60、180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的差异均不显著。60 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$ 胁迫的根冠比值与对照的差异不显著, 其他各处理之间的差异均显著。



误差棒为平均值的标准误; 不同字母表示不同盐浓度之间具有显著差异 ($P < 0.05$)

图3 Na_2SO_4 胁迫对沙枣幼苗各组织生物量累积和根冠比值的影响

3.4 Na₂SO₄胁迫对沙枣幼苗气体交换参数的影响

光合测定结果表明:正常生长的沙枣幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)分别为 $17.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.34 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $293.17 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 $6.26 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而经不同浓度的Na₂SO₄胁迫后,沙枣幼苗的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均显著低于对照,且随着盐胁迫浓度的升高,4个参数均呈现出下降的趋势(图4A~D),其中,180 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄胁迫植株的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 分别为对照植株的71.57%、30.85%、67.15%和51.65%。60 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄胁迫植株的 P_n 显著高于120、180 mmol·L⁻¹

胁迫植株,而后二者之间的差异不显著;60 mmol·L⁻¹与120 mmol·L⁻¹浓度处理植株的 G_s 差异不显著,且均显著高于180 mmol·L⁻¹处理植株;3个Na₂SO₄浓度处理幼苗的 T_r 均差异显著(图4A~D)。

经Na₂SO₄胁迫后,沙枣幼苗叶片的气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)显著高于对照,且随着盐胁迫浓度的升高总体上均呈现出增大的趋势(图4E、F)。叶片的 L_s 和 WUE 在3个Na₂SO₄胁迫浓度之间具有相同的规律,即60和120 mmol·L⁻¹浓度处理植株维持在同一水平,二者之间无显著差异,且均显著低于180 mmol·L⁻¹浓度处理。

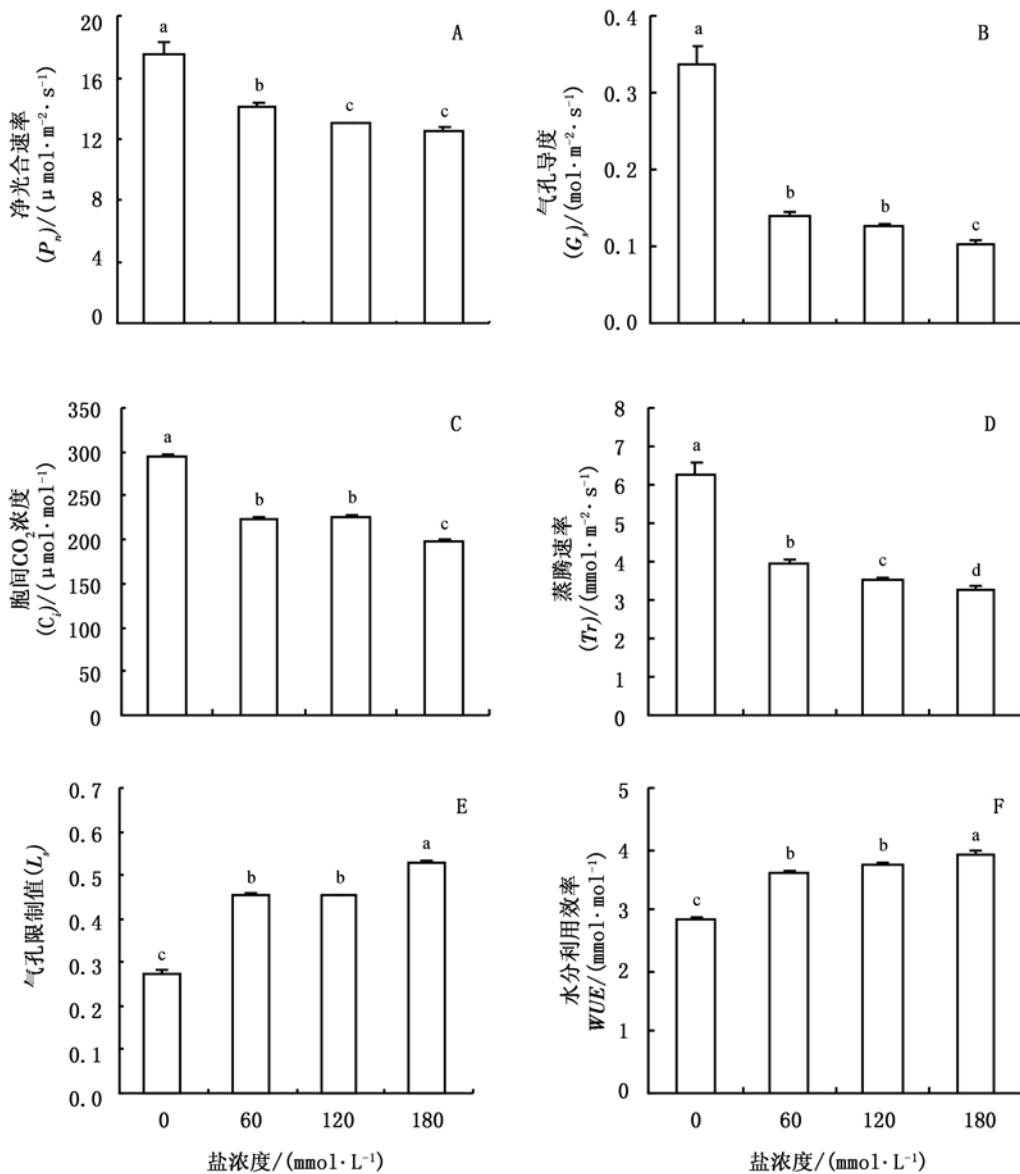


图4 Na₂SO₄胁迫对沙枣幼苗叶片光合气体交换参数的影响

3.5 沙枣幼苗生长和光合参数的相关性分析

由表1可知:(1)沙枣幼苗单株总叶面积和总叶片数量与 G_s 、 C_i 和 T_r 均呈极显著正相关,与 P_n 的相关性也达到显著水平;而单叶面积和比叶面积与 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 的相关性均不显著。(2)茎生物量、叶生物量以及全株总生物量累积与总叶面积、总叶片数、幼苗光合能力(P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r)均呈极显著正相关,而根生物量累积与各个参数的相关性均不显著;

(3)株高生长与总叶面积、总叶片数、各组织生物量累积(除根)、各气体交换参数(除 P_n)呈极显著正相关,与比叶面积和 P_n 呈显著正相关,而与单叶面积和根生物量的相关性不显著;(4)盐胁迫强度与株高、总叶面积、单株叶片数、比叶面积、茎生物量、叶生物量、全株总生物量以及4个气体交换参数(P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r)均呈极显著负相关,但与单叶面积和根生物量无显著相关性。

表1 沙枣幼苗生长与气体交换参数之间的相关系数

指标	株高	叶片生长参数				生物量				光合气体交换参数			
		总叶面积	单株叶数	单叶面积	比叶面积	根	茎	叶	全株	P_n	G_s	C_i	T_r
总叶面积	0.941 **												
单株叶数	0.903 **	0.953 **											
单叶面积	0.523	0.609 *	0.351										
比叶面积	0.619 *	0.713 **	0.606 *	0.718 **									
根生物量	0.334	0.384	0.426	0.020	-0.214								
茎生物量	0.953 **	0.927 **	0.924 **	0.392	0.468	0.490							
叶生物量	0.944 **	0.985 **	0.946 **	0.555	0.590 *	0.496	0.957						
总生物量	0.943 **	0.949 **	0.936 **	0.443	0.477	0.567	0.989	0.982					
P_n	0.701 *	0.669 *	0.643 *	0.356	0.298	0.301	0.720	0.720	0.720				
G_s	0.764 **	0.729 **	0.730 **	0.278	0.266	0.446	0.824	0.795	0.822	0.964			
C_i	0.857 **	0.855 **	0.801 **	0.468	0.470	0.349	0.899	0.891	0.892	0.850	0.918		
T_r	0.777 **	0.735 **	0.721 **	0.324	0.287	0.391	0.822	0.797	0.816	0.975	0.993	0.926	
盐胁迫浓度	-0.951 **	-0.917 **	-0.887 **	-0.520	-0.713 **	-0.133	-0.892 **	-0.892 **	-0.869 **	-0.728 **	-0.755 **	-0.862 **	-0.779 **

注:“**”表示在0.01水平上极显著相关,“*”表示在0.05水平上显著相关。

4 结论与讨论

在盐渍条件下,植物会通过降低生长量和改变形态特征来适应外部环境,通过改变生物量的分配格局来构建和维持逆境下植株的存活和生长^[17]。本研究中,不同浓度 Na_2SO_4 胁迫均显著降低或减小了沙枣幼苗的株高、侧枝数、总叶面积、单株叶片数以及各组织(除根)生物量,且均随着盐胁迫浓度的升高呈现下降的趋势;根生物量也略低于对照,根冠比值则依次增加或显著增加。这表明, Na_2SO_4 胁迫对沙枣生长的抑制效应显著,且盐分对幼苗冠组织生长的抑制作用强于根系,通过维持根系生长、抑制冠生长、扩大根冠比值来适应盐渍逆境,以保持整株幼苗的正常生理活动。

生物量是植物对盐胁迫反应的综合体现,即是对盐胁迫的综合适应,也是植物耐盐性的直接指标。因此,人们基于相对生物量,采用生长临界浓度来量化植物的耐盐性^[18]。本研究中,60、120和180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Na_2SO_4 胁迫沙枣幼苗的相对生物量分别为61.23%、52.59%和46.70%,结合预试验数据,得出沙枣在 Na_2SO_4 胁迫下的生长临界浓度为140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (数据待发表)。

可见,沙枣在 Na_2SO_4 胁迫下具有较高的耐盐性和耐盐阈值。与此相吻合的是,从本试验期间沙枣幼苗形态观察中发现,180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 高浓度 Na_2SO_4 胁迫下,虽然植株出现了下层老叶叶尖或叶缘发黄、焦枯似灼烧状并伴有部分脱落等典型的盐害症状,但幼苗仍能成活并没有出现死亡。

光合生理特性是植物对环境变化最为敏感的适应特征之一,光合作用的强弱对于植物的生长、产量及其抗逆性均具有十分重要的影响,因而,光合作用可作为判断植物对逆境响应的有效生理指标^[19]。本试验中,盐胁迫显著降低了沙枣幼苗的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r ,增加了 L_s 和 WUE ,且2类参数随着盐胁迫的加剧总体上分别呈现出下降或升高的趋势,表明 Na_2SO_4 胁迫对沙枣幼苗光合能力具有显著的抑制作用,这与李秀霞等^[9]对大果沙枣研究得出的结论是一致的。此外,随着 Na_2SO_4 胁迫浓度的升高,沙枣幼苗 P_n 均呈下降趋势,同时伴随着 C_i 下降和 L_s 升高。基于许大全^[20]的研究观点,本研究认为, Na_2SO_4 胁迫沙枣 P_n 下降的决定因素为气孔限制,这与“50~200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Na_2SO_4 胁迫大果沙枣 P_n

下降主要受气孔限制”的结论^[9]是吻合的。

盐胁迫降低了植物的光合能力,而光合作用的下降可能是由多个因素引起的,如单株总叶面积减小^[21]、光合色素含量下降^[22]、高浓度盐离子降低了叶绿体内部 Rubisco 活性^[23]、生长抑制引起的碳代谢反馈抑制^[24],也可能是上述因素中的2个或多个共同作用所致^[25]。分析认为,本研究中 Na₂SO₄ 胁迫沙枣幼苗光合能力下降可能至少有以下2个原因:(1)单株总叶面积减小。不同浓度 Na₂SO₄ 胁迫植株的总叶面积均显著低于对照,如 180 mmol·L⁻¹ 胁迫植株仅为对照的 41.49%;(2)高浓度 Na⁺ 破坏了叶绿体超微结构,破坏并降低了光合机构的结构和功能。笔者在另一项水培试验(数据待发表)中发现,Na₂SO₄ 胁迫沙枣幼苗叶片中的[Na⁺]是对照植株的 8.74 倍,高[Na⁺]可能导致膜结构解体、叶绿体与细胞壁脱离等^[26]。对于沙枣光合能力下降可能存在的其他因素,有待随后的试验进一步探讨。

叶是光合作用的主要器官,比叶面积代表植物单位叶干质量的光截获面积,与植物的同化率密切相关,反映植物获取资源的能力,与植物的生存对策有着密切的联系;比叶面积减小,表明植物的生产力下降^[27]。本研究中,在 180 mmol·L⁻¹ 高浓度 Na₂SO₄ 胁迫下,沙枣幼苗的比叶面积显著低于对照,表明 Na₂SO₄ 胁迫植株获取光能的能力减弱,生产力下降,使得生物量累积值也显著减小。究其原因,分析认为,在高浓度条件下,Na₂SO₄ 胁迫幼苗的叶片厚度比对照植株大,叶片中的水分传导距离增加,减少了其体内水分的散失,从而使得胁迫幼苗的 T_r 显著低于对照,而 WUE 则显著高于对照;另一方面,Na₂SO₄ 胁迫幼苗的叶片厚度增大,阻碍了 CO₂ 从气孔扩散到羧化位点的路径,从而阻碍了气孔与叶肉组织间的联系,使得其 G_s 和 C_i 显著低于对照。由此可见,盐胁迫改变了叶片的功能性状(如比叶面积减小、叶片厚度增大),进而影响到叶片的光合作用(使得 G_s 、 C_i 和 T_r 降低, WUE 增加);而叶片光合能力下降,使得碳同化减少,又反过来影响到叶片的生长(如叶面积和叶片数量减小),这在参数相关性分析中也得到验证。

本研究中,Na₂SO₄ 胁迫直接影响到沙枣幼苗的光合气体交换参数(P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r)和叶片生长参数(总叶面积、单株叶片数和比叶面积),而叶片的光合能力与生长参数之间也相互影响,这些最终均影响到沙枣幼苗的株高生长和生物量(除根生物量

外),但是,不同指标与总生物量的相关系数存在一定差异,这与杨玲等^[28]对新西伯利亚银白杨(*Populus bchofenii* × *P. pyramidalis* ‘ROZ’)的研究结论相似,说明植物的生长是一个整体协调的过程,而与不同参数关系的密切度又存在明显差异。

参考文献:

- [1] 徐恒刚. 中国盐生植被及盐渍化生态治理[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2004
- [2] 郗金标,张福锁,田长彦. 新疆盐生植物[M]. 北京:科学出版社,2006
- [3] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651–681
- [4] 刘 蕾. 新疆土壤盐分的组成和分布特征[J]. 干旱环境监测, 2009, 23(4): 227–229
- [5] 王红玲,阿不来提·阿不都热依木,齐曼. Na₂SO₄ 胁迫下狗牙根 K⁺、Na⁺ 离子分布及其抗盐性的评价[J]. 中国草地, 2004, 26(5): 37–42
- [6] 方志红,董宽虎. Na₂SO₄ 胁迫对碱蒿叶绿素、甜菜红素和 O₂⁻ 产生速率的影响[J]. 安徽农学通报, 2010, 16(9): 40–41
- [7] 朱建雯,杨文英,哈里旦,等. Na₂SO₄ 胁迫对鞑靼滨藜氮同化作用的影响[J]. 干旱区研究, 1997, 14(4): 30–33
- [8] 师爱华. Na₂SO₄ 胁迫对紫穗槐酶活性的影响[J]. 山西林业科技, 2009, 38(2): 16–18
- [9] 李秀霞,齐曼·尤努斯,高桥久光,等. Na₂SO₄ 胁迫对沙枣光合速率及其它生理指标的影响[J]. 新疆农业科学, 2005, 42(2): 102–106
- [10] Nguyen H, Calvo-Polanco M, Zwiazek J J. Gas exchange and growth responses of ectomycorrhizal *Picea mariana*, *Picea glauca*, and *Pinus banksiana* seedlings to NaCl and Na₂SO₄ [J]. Plant Biology, 2006, 8(5): 646–652
- [11] Pagter M, Bragato C, Malagoli M, et al. Osmotic and ionic effects of NaCl and Na₂SO₄ salinity on *Phragmites australis* [J]. Aquatic Botany, 2009, 90(1): 43–51
- [12] Tarchoune I, Degl’Innocenti E, Kaddour R, et al. Effects of NaCl or Na₂SO₄ salinity on plant growth, ion content and photosynthetic activity in *Ocimum basilicum* L. [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(2): 607–615
- [13] 李 利,潘响亮,李 宏. 模拟干旱和盐分胁迫对沙枣 PSII 活性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 3(4): 768–775
- [14] 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
- [15] 王柏青,王耀辉. 混合盐碱胁迫对沙枣种子萌发的影响[J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(12): 11–12
- [16] 齐曼·尤努斯,李 阳,木合塔尔,等. NaCl、Na₂SO₄ 胁迫对新疆大果沙枣种子萌发及生理特性的影响[J]. 新疆农业科学, 2006, 43(2): 136–139
- [17] Grotkopp E, Rejmanek M, Rost T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of

- 29 pine (*Pinus*) species [J]. *The American Naturalist*, 2002, 159(4): 396 – 419
- [18] 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
- [19] 蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特性的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(9): 2430 – 2436
- [20] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241 – 244
- [21] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324 – 349
- [22] Jamil M, Rehman S, Lee K J, *et al.* Salinity reduced growth, PSII photochemistry and chlorophyll content in Radish [J]. *Scientia Agricola*, 2007, 64(2): 111 – 118
- [23] Debez A, Saadaoui D, Ramani B, *et al.* Leaf H^+ -ATPase activity and photosynthetic capacity of *Cakile maritima* under increasing salinity [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(3): 285 – 295
- [24] Al-Sobhi O A, Al-Zahrani H S, Al-Ahmadi S B. Effect of salinity on chlorophyll and carbohydrate contents of *Calotropis procera* seedlings [J]. *Scientific Journal of King Faisal University (Basic and Applied Sciences)*, 2006, 7: 105 – 114
- [25] Ebrahimi R, Bhatla S C. Effect of sodium chloride levels on growth, water status, uptake, transport, and accumulation pattern of sodium and chloride ions on young sunflower plants [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2011, 42(7): 415 – 431
- [26] 孟凡娟, 庞洪影, 王建中, 等. NaCl 和 Na_2SO_4 胁迫下两种刺槐叶肉细胞叶绿体超微结构[J]. *生态学报*, 2011, 31(3): 734 – 741
- [27] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688 – 695
- [28] 杨 玲, 沈海龙, 崔晓涛. $NaHCO_3$ 胁迫下新西伯利亚银白杨幼苗生长和光合能力变化[J]. *林业科学*, 2012, 48(7): 50 – 55