

两不同种源马蔺在 NaCl 胁迫及解胁恢复中的生长及无机离子响应

李品芳¹, 张彪², 郭世文¹, 何梦¹, 樊奋成³

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 植物-土壤相互作用教育部重点实验室, 北京 100193;

2. 河南农业大学资源与环境学院, 郑州 450002;

3. 北京顺鑫绿洲锦绣园林工程有限公司, 北京 101300)

摘要: 实验选择新疆和北京两种源地的马蔺 [*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.] 为研究对象, 采用水培的方法, 设置 NaCl 盐胁迫 (140, 280 mmol·L⁻¹) 及解除后的恢复处理, 交互组合后共 12 个处理区。通过分析 NaCl 胁迫 12 d 及恢复 12 d 后两种源马蔺生长及无机离子含量的胁迫-恢复效应, 探讨两种源马蔺的耐盐性。结果表明, 新疆源马蔺生长受盐分抑制较轻, 盐分胁迫解除后生长恢复迅速。盐分对马蔺地上部含水量的抑制性大于根部, 且北京源马蔺地上部的水分亏缺大于新疆源。新疆源马蔺比北京源的有较强的离子选择性, 主要体现在盐分胁迫期的运移过程中。解除盐分胁迫恢复 12 d 后, 新疆源马蔺地上部 K⁺ 含量回升程度大于北京源的。综合判断新疆源马蔺的耐盐性强于北京源马蔺。

关键词: 植物学; 耐盐性; 马蔺; 种源; NaCl 胁迫和解胁恢复; 无机离子

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1674-2850(2015)19-2040-09

Responses of growth and inorganic ions of two Chinese Irises from different origins in NaCl stress and recovery process

LI Pinfang¹, ZHANG Biao², GUO Shiwen¹, HE Meng¹, FAN Fencheng³

(1. Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. College of Resources and Environment Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

3. Beijing Shunxin Oasis Jinxiu Garden Engineering Co. Ltd., Beijing 101300, China)

Abstract: In this study, seeds of Chinese iris [*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.] were collected in Beijing and Xinjiang. Their seedlings were then put into hydroponic experiments with two concentrations of NaCl stress (140, 280 mmol·L⁻¹) and subsequent recovery treatments i. e. a total of 12 plots after interactive combination. By analyzing the stress-recovery effect of growth and ionic contents to study the salt tolerances of two irises, it is found that the growth inhibition of Xinjiang iris by salt is lighter, thus the growth rate after subsequent recovery treatment is faster. The inhibition of NaCl of the water content of shoots is greater than those of roots, and the water deficit of Beijing iris is greater than that of Xinjiang iris. Xinjiang iris has stronger ion selectivity than that of Beijing iris, which is mainly shown in transportation of ions during salt stress period. After recovery, the level of increment of K⁺ content in the shoots of Xinjiang iris is higher than that of Beijing iris. The salt tolerance of Xinjiang iris is greater than that of Beijing iris.

Key words: botany; salt tolerance; *Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.; provenance; NaCl stress-recovery treatments; inorganic ions

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金 (20110008110035); 国家自然科学基金 (31370351, 30870237)

作者简介: 李品芳 (1963—), 女, 教授, 主要研究方向: 盐土及盐生植物. E-mail: pfli@cau.edu.cn

0 引言

在人口、粮食与耕地日益紧张的形势下,合理开发与利用盐渍土资源已成为重要课题。而植物的耐盐性及其耐盐机理的研究是挖掘盐生植物资源及盐渍土地资源利用的重要前提和科学依据。盐胁迫影响植物的生理和新陈代谢等多个方面的变化,有些变化是适应性反应,有些变化是胁迫伤害引起的结果,也有一些变化可能仅是适应或应对胁迫引起的暂时性的生理或代谢变化,一旦胁迫解除,其生理或代谢变化会逐渐恢复。

盐胁迫下,植物保持体内及细胞内的离子平衡对维持正常生长至关重要,因植物耐盐的一个重要机理是将过量盐分离子限制在液泡中或在不同组织中进行区域化分布,以降低地上部(尤其是叶片)盐分浓度,维持光合功能,保证代谢正常进行^[1]。植株对离子的选择性吸收及对区域化分布的调控能力与其耐盐性密切相关,且不同品种间具有明显差异^[2]。如耐盐基因型高粱在盐胁迫后的恢复时期表现出相对较高的盐分排除能力^[3-4]。

马蔺(*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.)是广泛分布于我国西部、东北及华北等干旱半干旱地区,具有较强耐盐性的鸢尾科鸢尾属多年生草本植物,在各自不同生境中形成的抗逆性可能存在差异,其不同种源地区的耐盐性差异及其机制尚不清楚。本研究小组对北京种源马蔺的研究结果表明,盐胁迫下北京种源的马蔺茎叶 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 均大于根系,叶片 K^+/Na^+ 可作为马蔺耐盐性鉴定的生理指标之一。在 $NaCl$ 浓度 $\leq 280 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,马蔺的吸收系数($AS_{K,Na}$)和转运系数($TS_{K,Na}$)均随着胁迫的增强而显著增加,初步认为马蔺具有一定的拒钠机制^[5]。但不同种源的马蔺是否具有同样的特性?并且在胁迫解除后离子的吸收特征以及生长恢复如何?以及种源间的差异怎样?这些内容尚不明了,有待深入探究。

因此,本研究通过水培实验的方法,对两种不同种源马蔺设置 $NaCl$ 胁迫-恢复处理,探究其在胁迫下和恢复过程中的生长发育、离子的吸收特征及其差异,为深入了解马蔺的耐盐特性及马蔺植物资源的筛选和应用提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试植物材料

实验研究选用北京种源和新疆种源两种马蔺。北京种源马蔺种子采集于北京顺鑫绿洲锦绣园林工程有限公司延庆生态园艺中心园区($E116^{\circ}10'$, $N40^{\circ}34'$, 海拔 540 m),新疆种源马蔺种子采自于新疆维吾尔自治区哈密县($E93^{\circ}30'$, $N42^{\circ}48'$, 海拔 740 m)。其中北京源种子呈褐色,新疆源的则颜色较浅。

1.2 实验方法

实验于 2010 年 4 月至 7 月在中国农业大学资源与环境学院的培养室中进行。选取大小均一并成熟饱满的种子,经浓 H_2SO_4 浸泡去皮后与湿沙拌匀进行冷藏处理 3 周后播于石英砂床进行发芽育苗。马蔺出苗后挑选长势大致相同的幼苗移植至 1/2 hogland 营养液水培箱内进行培养,幼苗置于水培箱中泡沫板上的小孔内,每孔 3 株。培养液配方为: K_2SO_4 $0.75\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $MgSO_4$ $0.65\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, KCl $0.1\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $Ca(NO_3)_2$ $2.0\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, KH_2PO_4 $0.25\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, H_3BO_3 $1\times 10^{-5} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $MnSO_4$ $1\times 10^{-6} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $CuSO_4$ $1\times 10^{-7} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $ZnSO_4$ $1\times 10^{-6} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ $5\times 10^{-9} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, $Fe-EDTA$ $1\times 10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 值调节为 6.4~6.6,每 2 d 更换一次营养液。培养室光照时间 $12 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$,室内昼夜温度分别为 23~26 $^{\circ}C$ /20~22 $^{\circ}C$,相对湿度 60%~80%。

待马蔺苗高大约 7.5 cm 时, 开始施加 NaCl 进行胁迫处理。设置 0.1 mmol·L⁻¹ NaCl 的对照区 (CK, SL) 及 140, 280 mmol·L⁻¹ NaCl 2 个盐胁迫处理区 (SM, SH), NaCl 处理采用每天递增 70 mmol·L⁻¹ 的方式进行添加, 各处理同一天达到预定浓度。每种幼苗分别进行 NaCl 胁迫 (Stress) 和胁迫后恢复 (即转入无盐营养液中, Recovery) 两类处理, 种源、盐度及恢复 3 个因素交互组合后共 12 个处理, 每个处理设置 3 个重复。

胁迫 12 d 后胁迫组采样进行相关指标的测定分析, 另一组在胁迫结束后转入无盐营养液中进行恢复生长 12 d 后再次取样进行相关指标的测定与分析。

1.3 指标测定与计算

1.3.1 生长状况

NaCl 胁迫 12 d 和解除胁迫恢复 12 d 处理结束后, 分别收割马蔺地上部和根部, 并用蒸馏水清洗。吸水纸吸干植物表面水分后, 称其鲜重 (fresh weight, FW), 105℃ 下杀青 25 min, 75℃ 烘干至恒重后, 称取干重 (dry weight, DW)。地上部和根系的含水量 (water content, WC) 及水分亏缺 (water deficit, WD), 采用式 (1) ~ (2) 进行计算^[6]:

$$WC = [(FW - DW)/FW] \times 1000, \quad (1)$$

$$WD = WC_{CK} - WC_T, \quad (2)$$

其中, WC_{CK} 和 WC_T 分别为胁迫和恢复处理结束后对照区含水量和胁迫区含水量。

1.3.2 离子含量

马蔺茎叶和根系中的 Na⁺, K⁺ 和 Ca²⁺ 采用等离子体发射光谱 (inductive coupled plasma emission spectrometer, ICP) 法测定。Cl⁻ 采用莫尔滴定法。

离子选择性吸收比率 (AS_{K,Na}) 和运输选择性比率 (TS_{K,Na}) 基于式 (3) ~ (4)^[7] 计算:

$$AS_{K,Na} = \frac{\text{根部 } K^+/Na^+}{\text{茎部 } K^+/Na^+}, \quad (3)$$

$$TS_{K,Na} = \frac{\text{地上部 } K^+/Na^+}{\text{根部 } K^+/Na^+}. \quad (4)$$

数据采用 Excel 处理, 多因素统计分析采用 SPSS 软件进行。

2 结果与分析

2.1 两种源马蔺的生长和水分吸收

表 1 显示了 NaCl 胁迫和恢复处理对两种源马蔺生长的影响状况。对照区内两种马蔺地上部生物量没有显著差异, 均为 52.0 mg·plant⁻¹。但相比对照, NaCl 胁迫使地上部生物量明显减小, 在 140, 280 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下, 北京源马蔺分别下降了 12% 和 25%, 而新疆种源下降幅度仅分别为 6% 和 16%。盐分胁迫解除后马蔺生长恢复迅速, 新疆种源马蔺解胁恢复生长 12 d 后地上部生物量占对照的 88% (140 mmol·L⁻¹) 和 69% (280 mmol·L⁻¹), 高于北京种源马蔺解胁后地上部生物量占对照的 75% (140 mmol·L⁻¹) 和 62% (280 mmol·L⁻¹)。可见在盐胁迫下, 北京种源马蔺地上部下降幅度较明显。而在解胁恢复中, 新疆种源的恢复较为迅速, 表现出新疆源马蔺地上部生物量高于北京源的, 其地上部生长受盐分的抑制较轻, 恢复能力大于北京源的, 从地上部的生长情况分析, 说明新疆种源马蔺耐盐性高于北京源的。

盐分胁迫使马蔺根部生物量小幅增长, 根部生长变化趋势与地上部略有不同, 虽然两种马蔺之间并无显著差异, 但盐分对北京源马蔺根冠比的影响却表现出显著性差异 (如表 1 所示)。NaCl 胁迫下北京源根冠比为 71% (140 mmol·L⁻¹) 和 78% (280 mmol·L⁻¹), 高出新疆源 7.5% (140 mmol·L⁻¹) 和 8.9% (280 mmol·L⁻¹)。盐分处理区中北京源根冠比占对照 123% (140 mmol·L⁻¹) 和 115% (280 mmol·L⁻¹), 高于新疆源的 102% (140 mmol·L⁻¹) 和 100% (280 mmol·L⁻¹)。两种源相比, 新疆源马蔺根冠比为北京源的 93% (140 mmol·L⁻¹)

表 1 NaCl 胁迫 12 d 及解胁迫恢复 12 d 后两种源马蔺的生长

Tab. 1 Growth of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress and the subsequent 12 d recovery

状态	盐分 (mmol·L ⁻¹)	新疆源马蔺					北京源马蔺				
		地上部分/ (mg/株)	全株/ (mg/株)	根冠比 (R/S)	水亏缺 WD		地上部分/ (mg/株)	全株/ (mg/株)	根冠比 (R/S)	水亏缺 WD	
					地上部分/ (mg·g ⁻¹)	根/ (mg·g ⁻¹)				地上部分/ (mg·g ⁻¹)	根/ (mg·g ⁻¹)
胁迫	0.1	52.1a	82.5a	0.58c	0c	0b	52.0a	81.2a	0.56b	0c	0b
	140	49.2b	81.5ab	0.66b	28.6b	1.3b	45.9b	78.7a	0.71a	45.8b	11.4b
	280	43.7b	75.3b	0.72a	55.7a	10.8a	39.1c	69.6a	0.78a	66.4a	32.7a
恢复	0.1	126.9a	196.2a	0.54a	0a	0b	130.1a	197.8a	0.52a	0b	0b
	140	111.8b	176.7a	0.58a	-0.1a	1.2b	97.9b	156.1b	0.60a	22.3a	9.3a
	280	87.2c	134.2b	0.54a	2.8a	5.7a	81.0c	129.5c	0.60a	27.5a	9.7a

注：所列数据均为三组数据的平均数，数字后面不同字母表示达到 0.05 显著差异水平

和 92% (280 mmol·L⁻¹)，受盐分影响相对较小。在解除盐分胁迫后，140, 280 mmol·L⁻¹ 两处理区马蔺恢复生长后，新疆源的根冠比分别为 0.58 和 0.54，低于北京源对应处理区的根冠比 0.60 和 0.60。根冠比的增长幅度随盐分浓度提高而加大，说明盐分对生长的抑制程度加大。且 NaCl 解除后的一段时间内，盐分仍对根冠比有影响，但新疆源的所受的影响相对较小，并且地上部生长恢复得也较迅速。

由式 (1) 计算结果分析得知，盐分使地上部含水量明显减小 (如表 1 所示)。在 140, 280 mmol·L⁻¹ 盐分胁迫下，北京源的含水量比对照分别下降了 5.4% 和 7.8%，新疆种源下降幅度仅为 3.3% 和 6.5%。新疆马蔺地上部含水量比北京源高 2.7% (140 mmol·L⁻¹) 和 3.4% (280 mmol·L⁻¹)。140 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下，两种源马蔺的根部含水量均无显著下降。而 280 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下马蔺根部含水量下降幅度分别为 1% (新疆) 和 4% (北京)。进一步从水分亏缺值分析可知，北京源马蔺地上部的水分亏缺比新疆源的更为严重，可见，盐分对马蔺地上部含水量的抑制性大于根部，盐胁迫不仅影响了水分的吸收，也影响了水分的运移。

由表 1 结果还可以看出，盐分解除恢复生长 12 d 后，新疆源地上部含水量高出北京源 1.9% (140 mmol·L⁻¹) 和 2.1% (280 mmol·L⁻¹)，根部含水量高出北京源 0.8% (140 mmol·L⁻¹) 和 0.3% (280 mmol·L⁻¹)。北京源地上部含水量占对照 97.5% (140 mmol·L⁻¹) 和 96.9% (280 mmol·L⁻¹)，相同条件下新疆源为 100% (140 mmol·L⁻¹) 和 99.7% (280 mmol·L⁻¹)。盐分胁迫解除后马蔺地上部和根部含水量均有所增加，且地上部含水量的恢复效应大于根部，新疆源恢复更为明显，解胁迫恢复区与对照区的水分亏缺已不存在显著性差异。

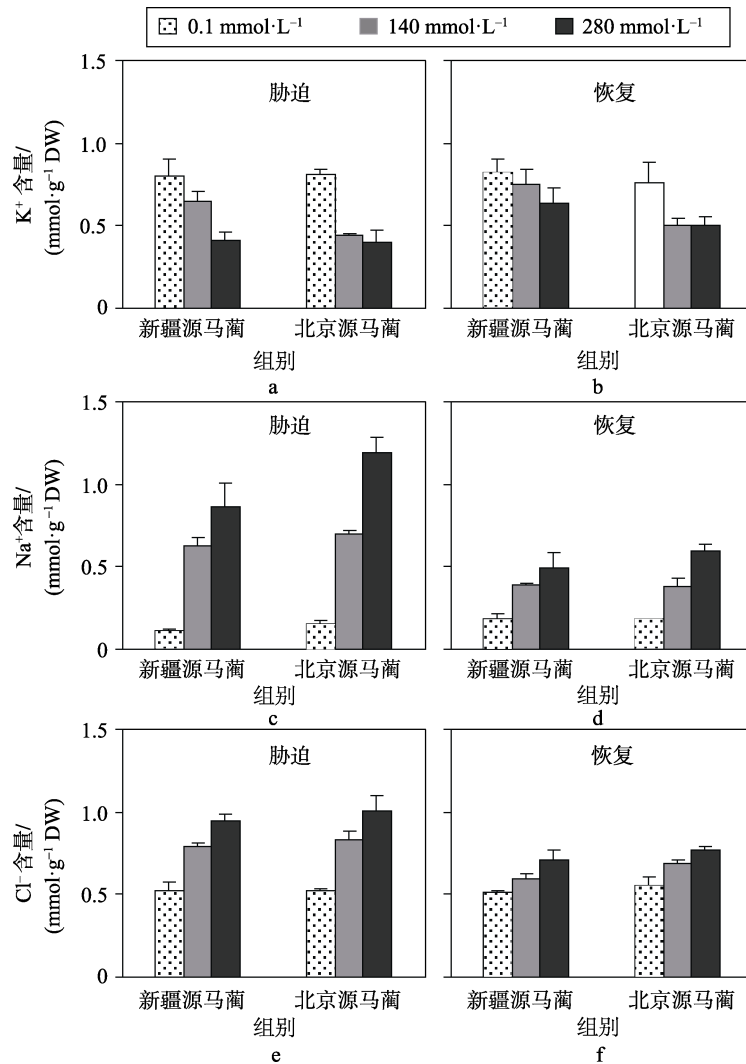
2.2 无机离子 K⁺, Na⁺ 和 Cl⁻ 含量的变化

图 1 为两种源马蔺地上部在不同盐分处理以及解除盐分胁迫后的离子含量。由图 1a 和图 1b 可知，尽管对照区内两种马蔺地上部 K⁺ 含量无明显差异，但随着介质中 NaCl 浓度的不断升高，地上部 K⁺ 含量逐渐降低，且不同种源马蔺的下降幅度不同。140 mmol·L⁻¹ NaCl 下，新疆种源马蔺对 K⁺ 的选择性高于北京种源，该处理区内新疆源马蔺 K⁺ 含量高于北京源 45%。而盐分浓度提高为 280 mmol·L⁻¹ 后，新疆源仅高于北京源 0.9%，在 280 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫区，北京种源马蔺 K⁺ 含量最低 (0.40 mmol·g⁻¹)。解除盐分胁迫恢复 12 d 后，两种源马蔺地上部 K⁺ 含量不同程度地回升，呈现出明显差异。新疆种源的 K⁺ 含量为 0.75 mmol·g⁻¹ (140 mmol·L⁻¹) 和 0.64 mmol·g⁻¹ (280 mmol·L⁻¹)，高出北京源 50% (140 mmol·L⁻¹) 和 28% (280 mmol·L⁻¹)。由此说明，盐分解除后地上部 K⁺ 恢复性吸收和马蔺抗逆性间存在一定的关系。

NaCl 胁迫处理使马蔺地上部 Na⁺ 含量显著增加，两种源间的差异随盐分浓度的增加逐渐加大 (如图 1c~图 1d 所示)。140 mmol·L⁻¹ 和 280 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下，北京源马蔺 Na⁺ 含量分别为 0.70 mmol·g⁻¹ 和 1.19 mmol·g⁻¹，分别高出新疆源 14% 和 38%。解胁迫恢复 12 d 后，地上部 Na⁺ 含量有所回降，新疆种源的

Na⁺含量为 0.39 mmol·g⁻¹ (140 mmol·L⁻¹) 和 0.49 mmol·g⁻¹ (280 mmol·L⁻¹)。

NaCl 胁迫使马蔺地上部 Cl⁻显著增加 (如图 1e~图 1f 所示)。140 mmol·L⁻¹ NaCl 处理区马蔺 Cl⁻含量比对照区增加了 52% (新疆源马蔺) 和 60% (北京源马蔺), 280 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫区这一增幅为 83% (新疆源马蔺) 和 113% (北京源马蔺), 说明两种源的差异随介质 NaCl 浓度的升高逐渐加大。解胁恢复 12 d 后, 新疆种源马蔺的 Cl⁻含量对应 140, 280 mmol·L⁻¹ NaCl 盐胁迫的解胁区分别占对照 118%和 139%, 北京源的则分别恢复为对照的 125%和 140%, 两种源马蔺地上部 Cl⁻含量的回降无显著差异。



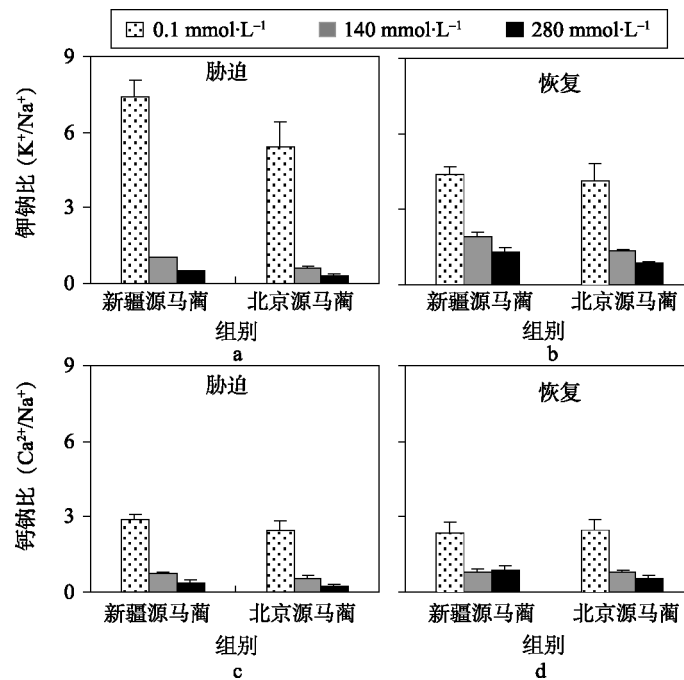
注: 所列数据均为三组数据的平均数

图 1 NaCl 胁迫 12 d 及解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 K⁺, Na⁺和 Cl⁻含量

Fig. 1 K⁺, Na⁺ and Cl⁻ content in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress and the subsequent 12 d recovery

a—NaCl 胁迫 12 d 两种源马蔺地上部 K⁺含量; b—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 K⁺含量;
c—NaCl 胁迫 12 d 两种源马蔺地上部 Na⁺含量; d—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 Na⁺含量;
e—NaCl 胁迫 12 d 两种源马蔺地上部 Cl⁻含量; f—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 Cl⁻含量
a—K⁺ content in shoots of two *Iris lactea* provenances after 12 d NaCl stress; b—K⁺ content in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery; c—Na⁺ content in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress; d—Na⁺ content in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery; e—Cl⁻ content in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress; f—Cl⁻ content in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery

图 2 为各处理区马蔺地上部的离子关系。由图 2 可见, 两种源的 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 存在差异, 尤其是 K^+/Na^+ 的差异较为明显, 不论是对照区还是盐胁迫区, 新疆源的 K^+/Na^+ 均大于北京源, 对照区大于 1.4 倍, 盐胁迫区大于 1.7 倍。在解胁恢复后的结果尽管有所差异, 但差异不明显。为进一步分析离子的吸收和运输选择性, 由式 (3) 和式 (4) 计算所得的离子吸收和转运结果如图 3 所示。由此判断, 新疆源马蔺相比于北京源的有较强的离子选择性。此外, 两种源间吸收选择性系数并无显著差别, 马蔺的离子选择性主要体现在运输过程中, 尤其是在盐分胁迫期 (如图 3 所示)。



注: 所列数据均为 3 组数据的平均数

图 2 NaCl 胁迫 12 d 及解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部离子关系

Fig. 2 Ionic relations in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress and the subsequent 12 d recovery

a—NaCl 胁迫 12 d 后两种源马蔺地上部 K^+/Na^+ ; b—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 K^+/Na^+ ;

c—NaCl 胁迫 12 d 后两种源马蔺地上部 Ca^{2+}/Na^+ ; d—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 Ca^{2+}/Na^+

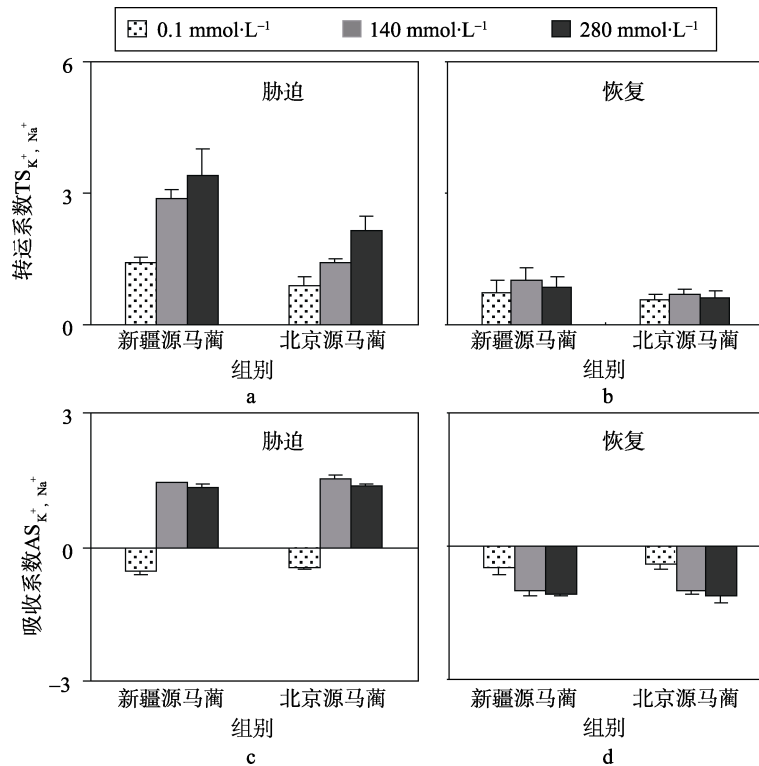
a— K^+/Na^+ in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress; b— K^+/Na^+ in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery; c— Ca^{2+}/Na^+ in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress; d— Ca^{2+}/Na^+ in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery

3 讨论

3.1 两种源马蔺的生长对盐胁迫与解胁的响应

许多盐生植物维持正常生长都需要一个较高的盐离子浓度 ($100\sim 200\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 但马蔺并没有这类特点。研究小组前期的研究表明, 无盐状态下马蔺生长良好^[5]。本实验也进一步证实了在无盐的对照条件下 ($0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 马蔺生物量最高 (如表 1 所示)。由此分析, 就单子叶盐生植物马蔺而言, 尽管其耐盐性较强, 但无盐或者低盐条件更适宜其良好生长。

盐胁迫对马蔺干物质积累的影响结果如表 1 所示, 培养介质中 NaCl 浓度的增加导致两种源马蔺地上部生物量急剧减少。然而, 两种源在盐胁迫及随后恢复生长 12 d 后具有较大差异性, 盐分处理 ($140, 280\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) 下, 新疆源马蔺具有较高的地上部生物量, 而两种源马蔺的根部生物量无明显差异, 说明马蔺的耐盐性和地上部生长有密切关系, 这可能与马蔺的盐适应性有关。NaCl 胁迫处理区新疆源



注: 所列数据均为 3 组数据的平均数

图 3 NaCl 胁迫 12 d 及解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部离子选择性

Fig. 3 Ionic selectivity in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress and the subsequent 12 d recovery
 a—NaCl 胁迫 12 d 后两种源马蔺地上部 Na⁺, K⁺转运系数; b—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 Na⁺, K⁺转运系数; c—NaCl 胁迫 12 d 后两种源马蔺地上部 Na⁺, K⁺吸收系数; d—NaCl 解胁恢复 12 d 后两种源马蔺地上部 Na⁺, K⁺转运系数

a-Na⁺, K⁺ transport coefficient in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress and the subsequent 12 d recovery; b-Na⁺, K⁺ transport coefficient in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery; c-Na⁺, K⁺ absorbance coefficient in shoots of two *I. lactea* provenances after 12 d NaCl stress; d-Na⁺, K⁺ absorbance coefficient in shoots of two *I. lactea* provenances after the subsequent 12 d recovery

根冠比的增加幅度小于北京源, 新疆源马蔺的地上部生物量虽有减小, 但均高于同等条件下的北京源, 且恢复生长 12 d 后, 新疆源也优于北京源。LUTTS 等^[8]研究发现, 虽然盐敏感水稻根部相对生长速率高于耐盐品系, 但不同品系水稻耐盐性与地上部生长之间有很好的正相关性。冠根干物质比值及其在盐胁迫下的变化规律可作为高粱重要的盐胁迫指标^[3-4]。这也说明, 地上部生物量与耐盐或盐胁迫密切相关, 地上部的敏感性远远大于根部^[9]。在本研究中, 新疆源马蔺具有较高的地上部生物量, 根据这一特点, 初步将其归类为耐盐性较强的种源, 即新疆源马蔺耐盐性强于北京源的。

3.2 离子吸收与运移特性与耐盐能力

植物对盐分离子的吸收、运输和体内分布是植物抗盐特性的表征之一。盐胁迫下, 保持植物体内的离子平衡对植株的正常生长至关重要。本研究的对照区中, 两种源马蔺 K⁺, Na⁺吸收均没有显著的种源间差异。盐分胁迫后, 新疆源马蔺地上部的 Na⁺浓度低于北京源的, 具有较强的拒 Na⁺性。

当马蔺幼苗被转移到盐分环境中, 植物的 K⁺含量会随介质中 K⁺/Na⁺的急剧降低而不断减小, 但两种源的表现具有明显差别。在胁迫阶段的 140 mmol·L⁻¹ 以及恢复阶段的 140, 280 mmol·L⁻¹ 处理区, 新疆源马蔺叶片中 K⁺含量高于北京源的 (如图 1 所示), 盐度和种源 2 个因素均对马蔺 K⁺含量产生影响。K⁺

是高等植物体内含量最多的阳离子, 具有离子平衡调控、渗透调节、蛋白质合成、细胞膨压、光合作用等生理功能。当盐生植物 *Halosarcia pergranulata* subsp. *Pergranulata* 和 *Tecticornia pergranulata* 介质中 NaCl 浓度从 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 提高到 $800 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后, 其体内的 K^+ 含量并没有减少^[10-11]。本研究的实验结果进一步证明了 K^+ 含量对马蔺耐盐性的重要作用。

选择性吸收或运输系数 (K^+ 相对于 Na^+) 可以用来反映盐生植物或者甜土植物的吸收和运输选择性强弱。实验中, 新疆源马蔺尽管比北京源马蔺在生长上体现出较强的耐盐性, 但其并没有较强的选择性吸收能力, 新疆源马蔺耐盐性主要受选择性运输能力而非选择性吸收能力的影响 (如图 3 所示)。维持较高 K^+/Na^+ 往往需要通过排除较多的 Na^+ 这一过程来实现, 研究组的前期研究已表明, 马蔺对 Na^+ 的控制是耐盐性的重要因素之一^[5], 新疆源相比北京源维持较高的 K^+/Na^+ , 地上部的 K^+/Na^+ 可用来作为判断耐盐能力的重要指标。ZHU^[1] 认为, 维持较高的 K^+ 同时降低体内的 Na^+ 这个过程是通过提高体内 K^+ , Na^+ 相关转运体表达以及质子泵的效率来实现。马蔺转运多量的 K^+ 到地上部, 同时维持较低的 Na^+ , 这些特点都有助于马蔺在盐渍环境下正常生长。

盐胁迫时期马蔺植株内 Na^+ 和 Cl^- 不断积累, 但是这些离子浓度在盐胁迫解除后逐步降低, Na^+ 和 Cl^- 均低于胁迫期 (如图 1 所示)。推断在盐胁迫时期植物体内通过不断积累无机离子来进行渗透调节, 而在盐胁迫解除后离子浓度可能会逐步降低。本实验在 $140 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $280 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫解除后的恢复阶段, 新疆源的 Cl^- 含量低于北京源, 叶片中 Na^+/Cl^- 在对照区较低, 但随着盐分增加到 $280 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 这一数值分别增加了 4.3 倍 (新疆源) 和 3.9 倍 (北京源)。由此判断, 新疆源马蔺对 Cl^- 的控制强于北京源的。此外, 在 $140 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, 北京源和新疆源马蔺均积累了较多的 Cl^- , 马蔺维持叶片较低含量的 Cl^- 对其耐盐性有重要意义, 这点与柑橘属植物相似^[12]。

实验结果表明, 耐盐性较强的新疆源马蔺具有较强的离子选择性, 其 K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 均高于北京源的, 这可能由于叶片具有较强的离子选择性和拒 Na^+ 能力。也如同耐盐基因型高粱在盐胁迫后的恢复时期表现出相对较高的盐分排除能力^[3-4]。由此判断, NaCl 胁迫下, 马蔺叶片可能通过减少 Na^+ 的积累来改善其生长, K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 以及选择性运输能力可较好地反映马蔺的耐盐性, 这也许就是新疆源马蔺耐盐性强于北京源的内在机制之一。

4 结论

研究通过室内水培的方法, 对新疆和北京种源分别设置 NaCl 胁迫及解除胁迫的恢复处理, 研究探讨了两不同种源马蔺在 NaCl 胁迫及解胁迫恢复中的生长发育及无机离子变化, 所得结论归纳为:

1) NaCl 胁迫处理下两种源马蔺地上部生物量均明显减小, 但新疆源马蔺下降幅度低于北京源的。新疆源和北京源马蔺比对照在 $140 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 胁迫下分别下降了 6% 和 12%; 在 $280 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 胁迫下, 则分别下降了 16% 和 25%。盐分胁迫解除后马蔺生长迅速恢复, 新疆源马蔺的恢复情况优于北京源的。

2) 新疆源马蔺的 K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 均高于北京源的, 且其转运能力较强, 说明新疆源马蔺具有较强的离子选择性。

3) 盐分对马蔺地上部含水量的抑制性大于根部, 且北京源马蔺地上部的水分亏缺大于新疆源的。综合各结果判断新疆源马蔺耐盐性强于北京源的。

参考文献(References)

- [1] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(5): 441-445.

- [2] ASHRAF M, AHMAD S. Influence of sodium chloride on ion accumulation, yield components and fibre characteristics in salt-tolerant and salt-sensitive lines of cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. Field Crops Research, 2000, 66(2): 115-127.
- [3] de LACERDA C F, CAMBRAIA J, OLIVA M A, et al. Plant growth and solute accumulation and distribution in two sorghum genotypes under NaCl stress[J]. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 2001, 13(3): 270-284.
- [4] de LACERDA C F, CAMBRAIA J, OLIVA M A, et al. Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 54(1): 69-76.
- [5] BAI W B, LI P F, LI B G, et al. Some physiological responses of Chinese iris to salt stress[J]. Pedosphere, 2008, 18(4): 454-463.
- [6] BABA T, FUJIYAMA H Y. Short-term response of rice and tomato to NaCl stress in relation to ion transport[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2003, 49(4): 513-519.
- [7] FLOWER T J, YEO A R. Ion relation of salt tolerance[M]//BAKER D D, HALL J L. Solute transport in cells and tissues. New York: John Wiley and Sons, Inc., 1988: 392-416.
- [8] LUTTS S, KINET J M, BOUHARMONT J. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance[J]. Plant Growth Regulation, 1996, 19(3): 207-218.
- [9] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681.
- [10] SHORT D C, COLMER T D. Salt tolerance in the halophyte *Halosarcia pergranulata* subsp. *pergranulata*[J]. Annals of Botany, 1999, 83(3): 207-213.
- [11] COLMER T D, VOS H, PEDERDSEN O. Tolerance of combined submergence and salinity in the halophytic stem-succulent *Tecticornia pergranulata*[J]. Annals of Botany, 2009, 103(2): 303-312.
- [12] SYKES S R. Chloride and sodium excluding capacities of citrus rootstock germplasm introduced to Australia from the People's Republic of China[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 128(4): 443-449.