

# NaCl 和 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下马蔺生长与光合特性的反应\*

白文波 李品芳<sup>†</sup> 李保国

(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 100094)

**摘要** 采用室内水培实验, 以马蔺 (*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.) 为研究对象, 探讨盐 (NaCl)、碱 (NaHCO<sub>3</sub>) 胁迫对植株生长、水分状况、质膜透性、叶片叶绿素含量和光合特性的影响, 初步比较盐碱胁迫效应的差异。结果表明, 在相同 Na<sup>+</sup> 浓度下, NaHCO<sub>3</sub> 胁迫组对马蔺生长的抑制、细胞质膜透性的破坏以及叶绿素含量的减少程度均明显大于 NaCl 胁迫组, 这可能是因为碱性盐胁迫下特有的高盐和高 pH 的共同作用。同时, 盐碱胁迫对茎叶生长的抑制作用大于根系, 对鲜重的影响大于干重。随着胁迫浓度的增加和胁迫时间的延长, 马蔺叶片叶绿素含量显著降低。同时, 叶片的电解质外渗率与植株含水量呈显著负相关。碱性盐胁迫下马蔺光合速率下降主要受非气孔限制, 而中性盐胁迫下既有气孔限制, 又有非气孔限制。

**关键词** 马蔺; 盐碱胁迫; 质膜透性; 叶绿素; 光合特性

**中图分类号** S682.19 **文献标识码** A

土壤盐渍化是制约农业生产以及生态环境的一个世界性问题, 全世界约有  $5 \times 10^8$  hm<sup>2</sup> 土地受到盐渍化的影响<sup>[1]</sup>, 我国现有各种盐渍土资源总面积约为 9 913 万 hm<sup>2</sup><sup>[2]</sup>。在当今人口膨胀, 土地退化, 可利用淡水资源匮乏的形势下, 盐碱地植被的恢复, 盐渍土地资源和咸水的利用已成为人们关注的热点。采用生物技术, 种植耐盐植物是解决这一热点问题最为经济、快捷、有效的途径之一。

马蔺 (*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.) 又名马莲、紫蓝草、马兰、箭秆风、山必博、旱蒲等, 属于鸢尾科 (Iridaceae) 鸢尾属 (*Iris* L.) 多年生丛生草本宿根植物; 它分布范围广<sup>[3]</sup>, 耐寒、耐旱、耐践踏、耐贫瘠, 尤其是耐盐碱, 是一种极具应用潜力的野生植物资源。植物对盐渍生境的反应是一个复杂的生理过程, 是各种因素综合作用的结果<sup>[4]</sup>。影响植物生长的土壤盐类有以 NaCl 为主的中性盐, 还有以 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 和 NaHCO<sub>3</sub> 为主的碱性盐。盐种类的不同对光合作用的影响机理和影响程度有很大的差别<sup>[5]</sup>。植物的生长和作物的产量从根本上取决于其光合作用强度的大小。本研究通过室内盆栽实验, 研究中性盐 (NaCl) 和碱性盐 (NaHCO<sub>3</sub>) 胁迫下马蔺生长与体内水分状况、光合效率、叶绿素含量等的关系, 探讨马蔺对盐、碱胁迫的适应机制及其差异性,

为人工种植和进一步开发马蔺在盐渍土的资源利用、微咸水利用以及园林绿化中的推广应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料培养

实验于 2004 年 3~6 月在中国农业大学资源与环境学院的培养室中进行。首先将北京绿洲科技发展有限公司延庆生态园艺中心实验地的三年生马蔺移栽到装有细砂的塑料盆 (D 25 cm × H 23 cm) 中进行缓苗, 期间每天早晚浇适量的水。25 d 后挑选长势一致的马蔺转为水培, 所用容器为 2 L 的白瓷盆, 15 d 后 (2004 年 5 月 10 日) 每盆最终定苗至 15 株, 每天光照 14 h, 连续通气。培养室昼夜温度和平均湿度分别为 30 (±3) % / 18 (±2) 和 60 % / 85 %, 每 2 d 更换一次 Hoagland 培养液, 配方如下<sup>[6]</sup>: K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.75 × 10<sup>-3</sup>, MgSO<sub>4</sub> 0.65 × 10<sup>-3</sup>, KCl 0.1 × 10<sup>-3</sup>, Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 2.0 × 10<sup>-3</sup>, KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> 0.25 × 10<sup>-3</sup>, H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 1 × 10<sup>-5</sup>, MnSO<sub>4</sub> 1 × 10<sup>-6</sup>, CuSO<sub>4</sub> 1 × 10<sup>-7</sup>, ZnSO<sub>4</sub> 1 × 10<sup>-6</sup>, (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>Mo<sub>2</sub>O<sub>4</sub> 5 × 10<sup>-9</sup>, Fe-EDTA 1 × 10<sup>-4</sup> mol L<sup>-1</sup>, 并用稀释的 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 或 NaOH 调节溶液 pH 至 5.5 左右。

\*国家自然科学基金项目 (30170671) 资助

<sup>†</sup> 通讯作者, E-mail: pflj @cau.edu.cn, 电话: 010-62732217

作者简介: 白文波 (1980~), 女, 山西人, 博士研究生, 主要从事植物逆境生理生态研究。E-mail: b.w.bo @sohu.com

收稿日期: 2006-12-19; 收到修改稿日期: 2007-05-20

### 1.2 胁迫处理

苗高约 15 cm 时,将苗分为 7 组进行盐碱胁迫处理(2004 年 5 月 25 日)。预定浓度为 CK、S70、S210、S350、A70、A210 和 A350,分别表示对照、NaCl 浓度 70、210、350 mmol L<sup>-1</sup>和 NaHCO<sub>3</sub>浓度 70、210、350 mmol L<sup>-1</sup>,每个处理 4 次重复。盐分逐加,每天

递增 70 mmol L<sup>-1</sup>,各处理同一天达到预定浓度。每 2 d 更换一次培养液,每次更换前后测定其 pH(表 1),以 350 mmol L<sup>-1</sup>的 NaHCO<sub>3</sub>连续胁迫 8 d 后,马蔺叶片坏死现象严重。故以预定胁迫浓度处理 10 d,一次性取样,进行各胁迫指标的测定。

表 1 盐碱胁迫下培养液的浓度和 pH

Table 1 Concentration and pH value of hydroponical solutions in different alkali-saline stress groups

胁迫组 Stress group	Na <sup>+</sup> 浓度 Na <sup>+</sup> concentration (mmol L <sup>-1</sup> )	初始培养液 pH Initial pH	更换培养液时 pH pH of solution before renewal	收获时培养液 pH pH of solution at harvest
CK	0	5.30	7.06	7.02
S70	70	5.31	7.12	7.04
S210	210	5.28	6.84	6.98
S350	350	5.33	7.16	7.22
A70	70	8.30	9.22	9.34
A210	210	8.28	10.13	10.09
A350	350	8.25	11.54	11.44

### 1.3 测定项目和方法

用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(美国 LICOR 公司)测定马蔺的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔限制值( $L_s$ )和水分利用效率( $WUE$ )。测定时温度为 30(±2),光照强度 1 000 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,相对湿度 25%~30%,CO<sub>2</sub> 浓度 380(±10) μmol mol<sup>-1</sup>,其中  $L_s = 1 - C_i/C_a$  ( $C_a$  为空气中 CO<sub>2</sub> 浓度),  $WUE = P_n/T_r$ 。用 SPAD-502 (Minolta 公司生产)叶绿素仪进行活体测定 10 株的叶片 SPAD 值,取其平均值,用于表示马蔺的叶片叶绿素含量<sup>[7]</sup>。

取样时,将马蔺连根一起整株取出,用水洗净后,蒸馏水漂洗,吸水纸吸干水分,随机取出部分植株,将茎叶和根系剪开,分别称其鲜重。105 下杀青 10 min,60 烘干至恒重称干重。同时,胁迫处理前进行取样,以作对照分析。植株含水量  $WC$  (Water content) 和水分亏缺  $WD$  (Water deficit) 采用以下公式<sup>[8]</sup>计算:

$$WC = [(FW - DW) / FW] \times 100 \% \quad (1)$$

$$WD = \left[ \frac{FW_{CK} - DW_{CK}}{FW_{CK}} - \frac{FW_T - DW_T}{FW_T} \right] \times 100 \% \quad (2)$$

式中,  $FW$  (Fresh weight) 为鲜重 (mg 株<sup>-1</sup>);  $DW$  (Dry weight) 为干重 (mg 株<sup>-1</sup>);  $CK$  (Control) 为对照处理;  $T$  (Treatment) 为胁迫处理。

取样时,称取 0.2 g 左右新鲜叶片用电导法测

定电解质外渗率<sup>[9]</sup>。用伤害率  $H_R$  (Hurt rate) 表示细胞膜相对透性,并按下式计算:

$$H_R = \left[ \frac{EC_{BT}}{EC_{AT}} - \frac{EC_{BCK}}{EC_{ACK}} \right] \times 100 \% \quad (3)$$

式中,  $EC$  (Electric conductivity) 为电导率 (mS cm<sup>-1</sup>);  $B$  (Before) 为恒温水浴煮前;  $A$  (After) 为恒温水浴煮后;  $T$  和  $CK$  的含义同上。

### 1.4 数据处理

采用 SPSS 10.0 软件进行单因素方差分析,并进行 Duncan 多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 马蔺的生长状况

盐胁迫往往造成作物生长受阻,生物量、产量降低,严重影响作物的经济效益。盐胁迫对作物生长的伤害往往是衡量作物耐盐性强弱的重要尺度<sup>[10]</sup>。在低浓度 NaCl (70 mmol L<sup>-1</sup>) 胁迫下,马蔺生长良好,长势与对照基本相同;随着盐胁迫浓度的增加,生长受抑,植株明显变矮,鲜重和干重降低(图 1),当 NaCl 浓度大于 210 mmol L<sup>-1</sup>时,植株叶片发生萎黄病。在 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下,马蔺的生长状况远不及对照,不仅随碱浓度的升高,植株变矮,叶片坏死,根逐渐变黑;而且鲜重也大幅度减小,其受害程度远大于相同 Na<sup>+</sup> 浓度下的 NaCl 胁迫组,但干重的下降程度二者相差不

大(图 1)。所有胁迫处理均为茎叶鲜重和干重下降

的幅度大于根系,说明茎叶对盐碱危害的反应敏感。

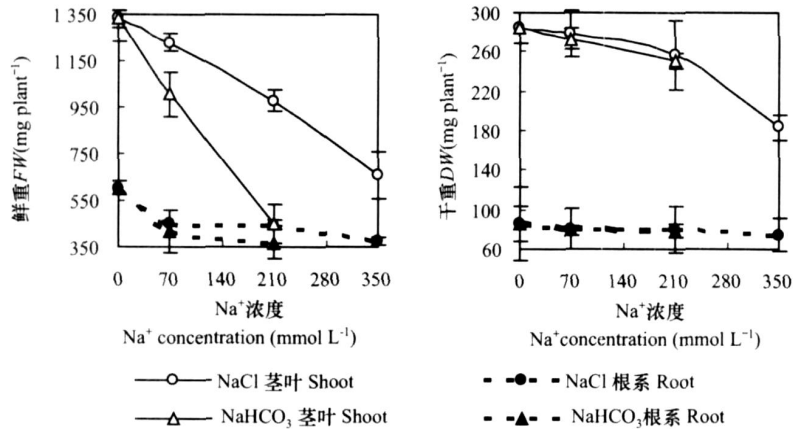


图 1 NaCl 和 NaHCO<sub>3</sub>胁迫下马蔺的鲜重和干重

Fig. 1 Fresh weight (FW) and dry weight (DW) of *Iris lactea* as affected by NaCl and NaHCO<sub>3</sub> stress

表 2 盐碱胁迫 10 d 后马蔺体内的含水量和水分亏缺

Table 2 Plant water content (WC) and water deficit (WD) after 10 days alkali-saline stress

Na <sup>+</sup> 浓度 Na <sup>+</sup> concentration (mmol L <sup>-1</sup> )	植株含水量 WC (%)				水分亏缺 WD (%)			
	NaCl 胁迫		NaHCO <sub>3</sub> 胁迫		NaCl 胁迫		NaHCO <sub>3</sub> 胁迫	
	茎叶 Shoot	根系 Root	茎叶 Shoot	根系 Root	茎叶 Shoot	根系 Root	茎叶 Shoot	根系 Root
0	78.6 a	86.2 a	78.6 a	86.2 a	0 b	0 a	0 b	0 a
70	77.3 a	82.5 a	72.8 a	82.4 a	1.25 b	3.79 a	5.79 b	3.80 a
210	73.6 b	82.2 a	48.0 b	78.3 a	4.99 a	4.02 a	30.6 a	7.99 a
350	72.2 b	80.2 a			6.43 a	6.06 a		

注:同一列中平均数后面的不同字母表示在  $p = 0.05$  水平差异显著 Note: Means in a column that are suffixed with different letters are significantly different at  $p = 0.05$

由表 2 可见,所有胁迫组的马蔺植株含水量均小于对照,且根系含水量大于茎叶的含水量。同时,茎叶含水量随胁迫浓度增大而减小的程度明显大于根系,表现为各处理间的根系含水量差异不显著;而茎叶含水量在盐碱胁迫浓度大于 210 mmol L<sup>-1</sup>时,与对照差异显著( $p < 0.05$ )。同样对于水分亏缺,基本上也是茎叶的亏缺大于根系的(70 mmol L<sup>-1</sup>的 NaCl 胁迫除外),这说明盐碱胁迫可能并不影响根系对水分的吸收和利用,但胁迫会抑制水分从根系向茎叶的运输,因而茎叶含水量显著下降,这可能与根的吸收功能和植物体内水分运输机制有关。同时,植株鲜重下降的程度明显大于干重(图 1),由此认为,马蔺生物量和鲜重下降的原因与植株的水分运输状况有关。这正是赵可夫等提出的盐分胁迫对植物的原初直接效应的具体表现,即认为在盐分胁迫初期,原初的生长降低是由于水分供应受到限制造成的<sup>[11]</sup>。

## 2.2 马蔺的细胞质膜透性

胁迫对植物的原初直接伤害就是对质膜透性、组成及生理生化特性的影响<sup>[11]</sup>。伤害率是反应植物受胁迫伤害程度的一个很好的胁迫指标。如图 2

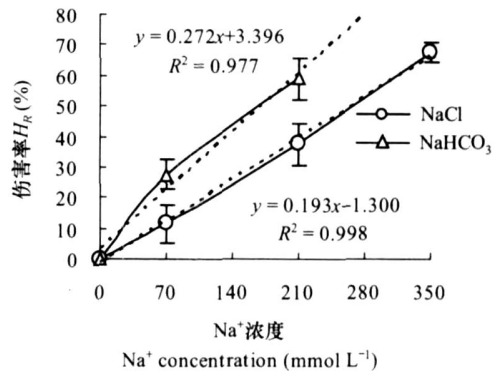


图 2 盐碱胁迫 10 d 后马蔺叶片的伤害率

Fig. 2 Hurl rate ( $H_r$ ) of *Iris lactea* leaves after 10 days alkali-saline stress

所示,马蔺叶片伤害率( $y$ )始终随着胁迫的加强而显著增大,且与溶液中Na<sup>+</sup>含量( $x$ )呈显著正相关,NaCl和NaHCO<sub>3</sub>胁迫下, $r$ 分别为0.99( $n=16$ )和0.98( $n=12$ ), $p<0.01$ 。同时,叶片的电解质外渗率( $y$ )也

随着茎叶含水量( $x$ )的减少而显著增大,NaCl和NaHCO<sub>3</sub>胁迫下, $r$ 分别为0.91( $n=16$ )和0.87( $n=12$ ), $p<0.01$ (图3)。在相同Na<sup>+</sup>浓度下,碱性盐对马蔺细胞质膜的伤害程度较中性盐要大16%~21%。

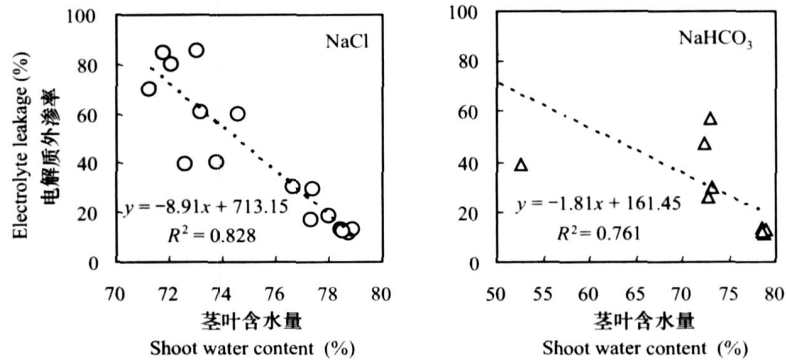


图3 盐碱胁迫下马蔺茎叶含水量与电解质外渗率的关系

Fig. 3 Relationships between shoot water content and electrolyte leakage of *Iris lactea* under alkali-saline stress

### 2.3 马蔺叶片的叶绿素含量

叶绿体是植物光合作用的器官,叶绿素含量的多少直接影响光合产物。可以通过SPAD-502叶绿素仪进行快速测定叶绿素含量,Wang等指出SPAD值与植株体内叶绿素含量有很好的相关性,高SPAD值表示单位叶面积的叶绿素含量较高<sup>[7]</sup>。盐碱胁迫处理下,

如图4所示,马蔺叶片的叶绿素含量随胁迫浓度的增加和胁迫时间的延长而减少,以350 mmol L<sup>-1</sup>的NaCl连续胁迫5 d和10 d后,叶绿素含量分别较对照组减小9.60%和18.4%;对于NaHCO<sub>3</sub>胁迫组,则分别减少20.5%和31.7%。与此相对,对照组的叶绿素含量始终随着时间进程呈缓慢增加的趋势。

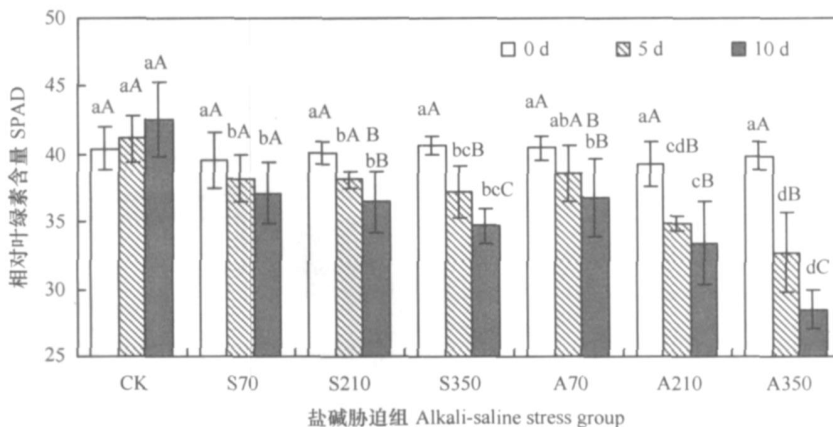


图4 盐碱胁迫0,5,10 d后马蔺的叶绿素含量

Fig. 4 Chlorophyll content of *Iris lactea* at D0, D5 and D10 of alkali-saline stress

注:同一胁迫时间内,不同柱子上的小写字母表示不同处理间平均值在 $p=0.05$ 水平差异显著;同一处理下,不同柱子上的大写字母表示不同胁迫时间内平均值在 $p=0.05$ 水平差异显著 Note: On top of columns of treatments the same in stress duration, different lower-case letters represent significant difference at  $p<0.05$ , and of treatments different in stress duration, capital letters do significant difference at  $p<0.05$

### 2.4 马蔺的光合特性

胁迫严重影响植物的生物量,而生物量又与光合作用密切相关。表3反映的是盐碱胁迫下,马蔺

光合特性的变化。在NaCl胁迫下,马蔺 $P_n$ 、 $G_s$ 和 $T_r$ 均随着胁迫浓度的增加而显著减小( $p<0.05$ ),当胁迫浓度达到预定最大350 mmol L<sup>-1</sup>时, $P_n$ 、 $G_s$ 和 $T_r$

分别为对照的 37.2%、7.21% 和 8.01%；在小于 210 mmol L<sup>-1</sup> 的 NaCl 胁迫下,  $C_i$  随胁迫的增强而降低,  $L_s$  则增大, 但是大于此浓度时呈现相反的变化趋势, 前者增加, 后者降低。对于植株的水分利用效率, 在低浓度 (70 mmol L<sup>-1</sup>) NaCl 胁迫时,  $WUE$  较对照减少了 11.2%；在 NaCl 浓度为 210~350 mmol L<sup>-1</sup> 时,  $WUE$  随盐度水平的提高而提高, 约为对照的 3.13~5.44 倍。即使在 70 mmol L<sup>-1</sup> 的低浓度

NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下,  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  就显著低于对照,  $WUE$  则明显高于对照, 约为对照的 1.50~1.65 倍, 但随着碱浓度的进一步增加, 各胁迫组间差异并不显著。另一方面, 随着 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫浓度的增加,  $C_i$  显著增大,  $L_s$  则减小。盐碱胁迫下, 马蔺叶片  $P_n$  和  $G_s$  之间存在极显著的正相关关系, NaCl 和 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下,  $r$  分别为 0.95 ( $n = 16$ ) 和 0.99 ( $n = 12$ ),  $p < 0.01$  (图 5)。

表 3 盐碱胁迫 10 d 后马蔺的光合特性

Table 3 Photosynthetic characteristics of *Iris lactea* after 10 days alkali-saline stress

胁迫组 Stress group	净光合速率 Net photosynthetic rate $P_n$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 Stomatal conductance $G_s$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	细胞间隙 CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration $C_i$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	蒸腾速率 Transpiration rate $T_r$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	气孔限制值 Stomatal limitation $L_s$	水分利用效率 Water use efficiency $WUE$ ( $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ )
CK	29.40 ±4.72 a	0.384 ±0.052 a	229 ±4 d	7.64 ±1.21 a	0.38 ±0.01 b	3.84 ±0.03 c
S70	22.40 ±1.47 b	0.254 ±0.036 b	226 ±11 d	6.58 ±0.67 b	0.42 ±0.03 b	3.41 ±0.18 c
S210	17.00 ±0.58 c	0.046 ±0.003 c	208 ±17 e	1.41 ±0.08 c	0.48 ±0.04 a	12.00 ±0.76 b
S350	10.90 ±0.99 d	0.028 ±0.005 c	254 ±12 c	0.61 ±0.26 d	0.34 ±0.03 c	20.90 ±9.71 a
A70	9.38 ±0.19 d	0.041 ±0.001 c	264 ±9 c	1.50 ±0.16 c	0.29 ±0.02 d	6.32 ±0.59 c
A210	8.41 ±0.98 d	0.039 ±0.005 c	291 ±4 b	1.46 ±0.12 c	0.22 ±0.01 e	5.77 ±0.32 c
A350	8.28 ±0.90 d	0.035 ±0.005 c	328 ±10 a	1.37 ±0.20 cd	0.12 ±0.03 f	6.24 ±1.55 c

注: 同一列中平均数后面的不同字母表示在  $p = 0.05$  水平差异显著 Note: Means in a column that have different letters are significantly different at  $p = 0.05$

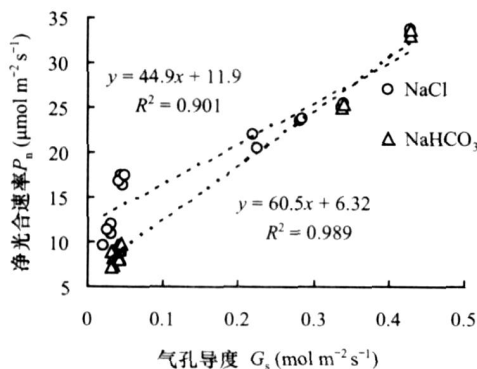


图 5 马蔺叶片气孔导度与净光合速率的关系

Fig. 5 Relationships between stomatal conductance ( $G_s$ ) and net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of *Iris lactea*

### 3 讨论

盐分对植物生长的抑制机理是一个相当复杂的问题。一般而言, 盐胁迫引起的植株生长受抑是一系列生理反应综合作用的结果, 其中包括水分状况、

离子平衡、气孔运动、光合效率以及碳分配和利用等的改变<sup>[12]</sup>。

在 NaCl 和 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下, 马蔺生长受到严重抑制。随着胁迫浓度的增加, 鲜重和干重降低幅度增大, 且茎叶降低的程度更大 (图 1), 表明盐分对马蔺茎叶生长的抑制作用大于根系。Marcelis 等也指出在盐胁迫下, 植物叶片所受到的抑制一般较根系严重<sup>[13]</sup>。同时, 盐碱胁迫下, 鲜重降低的幅度明显大于干重, 又说明胁迫引起了水分亏缺。另一方面, 在大于 210 mmol L<sup>-1</sup> 的盐碱胁迫下, 不仅马蔺茎叶干重随胁迫浓度增大而减小, 而且相应的含水量以及水分亏缺与对照相比均达到显著差异 ( $p < 0.05$ ) (图 1 和表 2), 这说明高盐胁迫下, 引起茎叶产量下降的原因之一是盐胁迫造成的植物缺水。对于根系产量, 虽然根系干重随着胁迫浓度的增加而减小, 但是根系含水量及水分亏缺与对照相比均未达到显著差异, 说明其下降的原因主要是根区盐胁迫造成的盐分中毒而不是植物缺水。

光合作用是植物生长发育的基础, 它为植物提

供丰富的物质和能量,植物的生长往往依赖于光合速率的大小。盐胁迫既可以直接影响植物生长,又可以通过抑制为生长提供物质基础的光合作用而间接影响生长,且浓度越大,作用时间越长越明显,但对盐胁迫下植物光合速率下降的原因至今还未形成统一认识<sup>[14]</sup>。逆境胁迫下,引起植物叶片光合速率降低的植物自身因素主要有气孔的部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类。Farquhar 等认为可用  $C_i$  和  $L_s$  这两个指标来判断气孔导度是否是引起植株光合速率下降的主要因素。只有当  $C_i$  和  $P_n$  两者均减小,且  $L_s$  增大时,才可认为光合速率的下降主要是由于气孔导度的降低;否则,如果  $P_n$  下降, $C_i$  升高, $L_s$  减少,便可以肯定光合速率下降的决定因素是叶肉细胞光合活性的降低<sup>[15]</sup>。本研究中,在小于  $210 \text{ mmol L}^{-1}$  的 NaCl 胁迫下,随着胁迫浓度的增加, $P_n$  和  $C_i$  始终呈现下降的趋势, $L_s$  则增加(表 3),这说明,此时气孔的部分关闭是引起马蔺光合速率下降的主要原因。而大于此浓度时, $C_i$  的显著增大和  $L_s$  的显著减小则说明光合速率下降主要受非气孔因素限制。由于气孔控制着植株与外界环境的水气交换,一般植物通过气孔的水分损失量占植物体水分总损失量的 80%~90%,因此,气孔调节对控制水分损失以及气体交换起着重要作用<sup>[16]</sup>。在小于  $210 \text{ mmol L}^{-1}$  的 NaCl 胁迫下, $G_s$  降低,一方面减少了叶片对外界  $\text{CO}_2$  的吸收,致使  $C_i$  下降;另一方面也使水分通过气孔的扩散受阻,从而降低叶片的  $T_r$ ,一定程度上减缓了水分的过度散失。同时,由于盐胁迫下植物生长量小,所以水分消耗也较非胁迫条件下少;且由于盐胁迫降低了植物叶片  $G_s$ ,这就进一步提高了植株的  $WUE$ (表 3)。NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下, $P_n$  和  $G_s$  随着碱浓度的增加而减小, $C_i$  显著增加, $L_s$  则显著减小,这说明即使在低浓度( $70 \text{ mmol L}^{-1}$ )的碱性盐胁迫下,光合作用暗反应等非气孔运动就受到明显抑制,非气孔限制成为植株叶片光合速率降低的主要因素。有研究认为,在非气孔因素中活性氧的增加是主导因素,它不仅漂白叶绿素,使光抑制加强;而且破坏质膜透性、抑制细胞生长,对光合作用产生反馈性抑制;同时还能促进酶的降解,使与光合作用有关的酶含量降低,进而抑制光合作用<sup>[14]</sup>。NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下非气孔限制的主导因素是否也是源于活性氧增加?这有待进一步深入研究。

盐胁迫引起  $G_s$  下降所导致的气孔限制的可能原因包括水分亏缺引起的保卫细胞膨压  $p$  下降和

保卫细胞失水<sup>[17]</sup>,这两项生理指标又均与植物组织的水分状况有关,从测定的马蔺植株含水量和水分亏缺不难看出,随着胁迫的增强,马蔺茎叶含水量减少,水分亏缺加剧(表 2),说明水分因子在导致胁迫下叶片气孔导度下降方面起到了一定的作用。但也有证据表明:盐胁迫下气孔开度的降低并非由水分关系决定,而是由盐刺激根系所形成的物理或化学信号物质诱导,即在植物根系产生的一种或一些化学信息物质影响植物叶片的  $G_s$ ,有人认为这些化学信号就是脱落酸(ABA)或其他一些未知的抑制物<sup>[11]</sup>。对于盐碱胁迫下,马蔺叶片  $G_s$  的降低是否也与盐刺激根系产生的某些化学信号通过木质部运输到叶片有关,这些化学信号是否就是 ABA?是否有物理信号参与?这些均有待于今后深入研究。

植株的叶片叶绿素含量是衡量植物在盐渍生境中耐盐性的重要生理指标之一,盐胁迫会引起植株叶绿素含量的变化。大多数研究表明盐胁迫会降低植株体内叶绿素含量<sup>[18,19]</sup>,但也有研究发现黄瓜<sup>[20]</sup>和番茄<sup>[21]</sup>在盐胁迫下叶片中叶绿素含量会增加,这可能与试验材料、盐胁迫的浓度和时间等因素有关。盐胁迫引起植株叶绿素含量降低的主要原因包括:叶绿素酶活性逐渐增强,加速叶绿素分解;叶片中 5-氨基酮戊酸的合成前体谷氨酸含量下降,限制了以其为合成前体的叶绿素的合成<sup>[22]</sup>。本研究中,胁迫不仅使马蔺叶片叶绿素含量显著降低,而且叶绿素含量的变化与植株的净光合速率正相关,这可能是因为胁迫加速了植株叶绿素的降解,使更多的叶绿素遭到破坏,影响了类囊体膜的稳定性<sup>[23]</sup>,从而降低了叶绿体对光能的吸收,抑制了光能在光系统之间合理分配,使得光合速率下降。此外,盐胁迫下植物体内叶绿素含量的减少还会导致叶片衰老,进而影响到细胞质膜透性<sup>[22]</sup>。本实验中,盐碱胁迫使得马蔺叶片电解质外渗率远远高于对照组(图 2),根据实验所得数据分析,认为电解质外渗率的增加至少与胁迫引起的水分吸收受阻以及叶绿素含量的降低有关。

综上所述,在盐(NaCl)碱(NaHCO<sub>3</sub>)胁迫下,马蔺体内不可避免地发生了一系列代谢紊乱。在 NaCl 胁迫下,对植株含水量( $WC$ )、叶绿素含量( $Chl$ )以及净光合速率( $P_n$ )与生物量,即茎叶干物质重( $DW$ )形成的相关性,进行多元回归分析的结果是, $DW = 0.106WC - 2.887Chl + 7.154P_n + 149.3$ ,复相关系数  $r = 0.904$ , $p < 0.01$ ( $n = 16$ ),通过进一步计算标准化回归系数得出,NaCl 胁迫下,影响马蔺生物量最主

要的因素是净光合速率,其次为植株水分状况,叶绿素的作用最小。但是在  $\text{NaHCO}_3$  胁迫下,我们没能得到类似的结论。

本研究中,培养液 pH 随  $\text{NaHCO}_3$  胁迫的增强而增大,当浓度达到预定最大 ( $350 \text{ mmol L}^{-1}$ ) 时,pH 约为对照的 1.63 倍,为  $\text{NaCl}$  胁迫组的 1.58 倍,但在  $\text{NaCl}$  胁迫下,pH 并未随着盐浓度的增加而增大(表 1)。在分析了碱性盐胁迫下,收获时培养液中 pH 与其他胁迫指标之间的关系,发现 pH 与植株叶片电解质外渗率 ( $r = 0.931, p < 0.01, n = 12$ ) 和  $C_i$  ( $r = 0.972, p < 0.01, n = 12$ ) 呈极显著正相关,与叶绿素含量 ( $r = 0.953, p < 0.01, n = 12$ ) 呈极显著负相关(数据未列出)。这说明,在碱胁迫下,随着  $\text{NaHCO}_3$  浓度和 pH 的显著增加,叶片电解质外渗率和  $C_i$  增大,而叶绿素含量则减少。结合盐碱胁迫下引起马蔺光合速率下降的不同原因,即碱性盐胁迫下植株光合速率下降主要受非气孔限制,而中性盐胁迫下既有气孔限制,又有非气孔限制。我们认为这可能是由于碱性盐特有的高 pH 以及高 pH 导致植株体内色素蛋白体破坏、质膜透性损伤以及活性氧增加等生理代谢功能紊乱,以及矿质元素的可利用性降低、相关酶活性降低等,进而影响植株的光合能力。同时也使得在相同  $\text{Na}^+$  浓度下,碱性盐对马蔺的危害远远大于中性盐,即碱性盐较中性盐表现出更明显的抑制特征。

## 参考文献

- [ 1 ] Marcum KB. Salinity tolerance mechanisms of grasses in the subfamily chloridoideae. *Crop Science*, 1999, 39: 1153 ~ 1160
- [ 2 ] 张士功, 邱建军, 张华. 中国盐渍土资源及其综合治理. *中国农业资源与区划*, 2000, 21(1): 52 ~ 56. Zhang S G, Qiu J J, Zhang H. Salinized soil resources in China and their comprehensive harnessing (In Chinese). *Journal of China Agricultural Resources and Regional Planning*, 2000, 21(1): 52 ~ 56
- [ 3 ] 王伏雄. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1985. 131 ~ 157. Wang F X. *China Flora* (In Chinese). Beijing: Science Press, 1985. 131 ~ 157
- [ 4 ] Hussain N, Ali A, Sarwar G, et al. Mechanism of salt tolerance in rice. *Pedosphere*, 2003, 13(3): 233 ~ 238
- [ 5 ] 史庆华, 朱祝军, Khalida A, 等. 等渗  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和  $\text{NaCl}$  胁迫对番茄光合作用的影响. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(2): 188 ~ 191. Shi Q H, Zhu Z J, Khalida A, et al. Effects of iso-osmotic  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  and  $\text{NaCl}$  treatment on photosynthesis in leaves of tomato (In Chinese). *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(2): 188 ~ 191
- [ 6 ] 夏阳, 林杉, 张福锁, 等. 淋洗对盐胁迫下大豆生长和矿质营养基因型差异的研究. *土壤学报*, 2003, 40(1): 155 ~ 159. Xia Y, Lin S, Zhang F S, et al. Effect of foliar leaching on growth and mineral nutrient contents of soybean under  $\text{NaCl}$  stress (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(1): 155 ~ 159
- [ 7 ] Wang D, Boss J A, Donovan T J, et al. Biological properties and biomass production of elephant grass under saline conditions. *Journal of Arid Environments*, 2002, 52: 447 ~ 456
- [ 8 ] Song J Q, Fujiyama H. Importance of Na content and water status for growth in Na-salinized rice and tomato plants. *Soil Science Plant Nutrient*, 1998, 44(2): 197 ~ 208
- [ 9 ] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000. 159 ~ 162. Zou Q. *Handbook of Plant Physiological Experiment* (In Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2000. 159 ~ 162
- [ 10 ] 刘春卿, 杨劲松, 陈德明, 等. 不同耐盐性作物对盐胁迫的响应研究. *土壤学报*, 2005, 42(6): 993 ~ 998. Liu C Q, Yang J S, Chen D M, et al. Response to salt stress of crops different in salt tolerance (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2005, 42(6): 993 ~ 998
- [ 11 ] 赵可夫. 植物抗盐生理. 北京: 中国科学技术出版社, 1993. 9 ~ 10, 25 ~ 26, 104 ~ 111, 222 ~ 223. Zhao K F. *Plant Salt Resistance Physiology* (In Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1993. 9 ~ 10, 25 ~ 26, 104 ~ 111, 222 ~ 223
- [ 12 ] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiology*, 1980, 31: 149 ~ 190
- [ 13 ] Marcelis L F M, van Hooijdonk J. Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant and Soil*, 1999, 215: 57 ~ 64
- [ 14 ] 郭书奎, 赵可夫.  $\text{NaCl}$  胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理. *植物生理学报*, 2001, 27(6): 461 ~ 466. Guo S K, Zhao K F. The possible mechanisms of  $\text{NaCl}$  inhibit photosynthesis of maize seedlings (In Chinese). *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27(6): 461 ~ 466
- [ 15 ] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317 ~ 345
- [ 16 ] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241 ~ 244. Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis (In Chinese). *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241 ~ 244
- [ 17 ] Chen C T, Li C C, Kao C H. Senescence of rice leaves. XXXI. Changes of chlorophyll, protein and polyamine contents and ethylene production during senescence of a chlorophyll-deficient mutant. *J. Plant Growth Reg.*, 1991, 10: 201 ~ 205
- [ 18 ] Kaya C, Kirnak H, Higgs D. Enhancement of growth and normal growth parameters by foliar application of potassium and phosphorus in tomato cultivars growth at high ( $\text{NaCl}$ ) salinity. *J. Plant Nutr.*, 2001, 24(2): 357 ~ 367
- [ 19 ] 张艳艳, 刘俊, 刘友良. 一氧化氮缓解盐胁迫对玉米生长的抑制作用. *植物生理与分子生物学报*, 2004, 30(4): 455 ~ 459. Zhang Y Y, Liu J, Liu Y L. Nitric oxide alleviates growth inhibition of maize seedling under  $\text{NaCl}$  stress (In Chinese). *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(4): 455 ~ 459
- [ 20 ] 郁继华, 杨秀玲, 许耀照, 等.  $\text{NaCl}$  胁迫对黄瓜自生苗和嫁接苗光合速率的影响. *植物营养与肥料科学*, 2004, 10(5): 554 ~ 556. Yu J H, Yang X L, Xu Y Z, et al. Effect of salt stress

- on photosynthesis characteristics in grafted and own-rooted cucumber seedlings (In Chinese). *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(5): 554 ~ 556
- [21] Romero A R, Soria T, Cuartero J. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*, 2001, 160: 265 ~ 272
- [22] Santos C. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Scientia Horticulturae*, 2004, 103: 93 ~ 99
- [23] Eva-Mari A, Mccaffery S, Anderson J M. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiol.*, 1993, 103: 835 ~ 843

## RESPONSE OF IRIS LACTEA VAR. CHINENSIS TO NaCl AND NaHCO<sub>3</sub> STRESS IN GROWTH AND PHOTOSYNTHESIS

Bai Wenbo Li Pinfang<sup>†</sup> Li Baoguo

(College of Resources and Environmental Sciences, Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** A hydroponical culture experiment of *Iris lactea* was conducted to explore responses of the plants to NaCl and NaHCO<sub>3</sub> stress (0, 70, 210, 350 mmol L<sup>-1</sup>) for 10 days in plant growth, water status, cell membrane permeability, chlorophyll content and photosynthetic characteristics. Results indicate that Treatments NaHCO<sub>3</sub> were much higher than Treatments NaCl, the same in Na<sup>+</sup> concentration, in effect inhabiting growth, decreasing water content, damaging cell membrane permeability and reducing chlorophyll content, which may probably be attributed to the combinative effect of high pH and high salinity in the former. Meanwhile, under alkali-saline stress, plant shoots were affected more than roots, and plant fresh biomass decreased more than dry biomass. Plant chlorophyll content decreased with increasing stress concentration and duration of the stress. Plant electrolyte leakage was negatively correlated to water content in leaves. Non-stomatal restriction was the main cause for reduced plant photosynthetic rate under NaHCO<sub>3</sub> stress, while under NaCl stress, both stomatal restriction and non-stomatal restriction occurred.

**Key words** *Iris lactea* var. *chinensis*; Saline-alkali stress; Cell membrane permeability; Chlorophyll; Photosynthetic characteristics