

苏打盐碱胁迫下羊草的生长特性与适应机制*

马红媛^{1,2} 梁正伟^{1,3†} 孔祥军^{1,2} 闫超^{1,2} 黄立华^{1,2}

(1 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012)

(2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

(3 中国大安碱地生态试验站, 吉林大安 131317)

GROWTH CHARACTERISTICS AND ADAPTIVE MECHANISMS OF *LEYMUS CHINENSIS* IN RESPONSE TO SODIC SALINE STRESS VARYING IN DEGREE

Ma Hongyuan^{1,2} Liang Zhengwei^{1,3†} Kong Xiangjun^{1,2} Yan Chao^{1,2} Huang Lihua^{1,2}

(1 Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, CAS, Changchun 130012, China)

(2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

(3 Da'an Sodic Land Experiment Station of China, Da'an, Jilin 131317, China)

关键词 羊草; 幼苗; pH; 苏打; 盐碱胁迫; 适应机制

中图分类号 S156.4 文献标识码 A

土地盐碱化是影响世界农业生产最主要的非生物胁迫之一,已成为阻碍作物高产的一个主要因素^[1-3]。我国松嫩平原是世界三大苏打盐碱土集中分布区之一,也是我国盐碱化程度最严重和对农业影响最大的地区之一^[4]。由于苏打盐碱土中 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 的水解作用,植物在这些土壤中的生长不仅受 Na^+ 的毒害作用,同时也受高pH胁迫的影响。某些植物之所以能够在这种极端不良环境胁迫下得以生存和繁衍,主要是因为它们在胁迫来临时能够及时启动内部防御体系主动适应环境的变化。同样,对于不同种类的盐碱胁迫而言,植物间可能存在类似或不同的适应机制,进而维持自身的正常生长和发育。这种生理适应机制比较复杂,包括渗透保护剂或者晚期胚胎富集蛋白的合成^[5]、 Na^+ 的排出和区室化^[6]、离子平衡调节^[7]以及众多耐盐碱基因的表达和互作^[1]等。

羊草(*Leymus chinensis*)是赖草属优质牧草,具有耐寒、耐旱和耐盐碱的生态特性^[8,9]。以往有关盐碱胁迫对羊草幼苗生长影响的研究,多数是采用

Na_2CO_3 、 NaCl 、 NaHCO_3 和 Na_2SO_4 中的某一种或多种盐配成不同浓度和pH的盐碱溶液对羊草种子和幼苗进行胁迫处理^[10-12],而模拟自然条件下土壤的物理和化学性质的研究方法较少,而这一方法更接近自然状态,具有实际意义。因此,本文利用人工模拟自然条件下不同pH梯度的土壤,研究了不同苏打盐碱胁迫(以下简称盐碱胁迫)下羊草生长和主要离子含量变化对盐碱胁迫的响应,旨在揭示羊草适应不同盐碱胁迫的机理,为盐碱地的生物改良工程提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试羊草种子于2004年7月末采自中国大安碱地生态试验站(N45°36', E123°53')^[13]。供试苏打盐碱土(pH10.24)取自同一试验站区,为0~20 cm土层混合样;非盐碱土(pH7.49)取自吉林省镇赉县境内的嫩江河床。上述两种土壤基本理化

* 国家科技部 973 项目 (2007BC106800) 和吉林省与中国科学院科技合作项目 (2005SYHZ0007) 资助

† 通讯作者, E-mail: liangzw@neigae.ac.cn, Tel: 0431-85542347

作者简介: 马红媛 (1979~), 女, 回族, 山东德州人, 博士研究生, 主要从事种子生物学和植物逆境生理生态研究。

E-mail: mahongyuan@neigae.ac.cn

收稿日期: 2007-04-24; 收到修改稿日期: 2007-06-28

性质与前报^[14]相同。

1.2 试验方法

1.2.1 不同 pH 土壤的制备及羊草移栽试验

将上述苏打盐碱土和非盐碱土分别过 20 目筛,然后按照 0 10、2 8、5 5 和 7 3 的质量比分别配成 pH 为 7.49 (非盐碱土,对照)、8.19、8.62 和 9.14 的 4 种不同 pH 梯度的土壤。将长势一致的 3 叶龄的羊草实生苗,分别移入装满上述 4 种 pH 土壤的育苗钵中 (7 cm × 7 cm)。每钵移栽 1 株,每种处理 20 次重复。移栽约 1 个月后,每 5 d 左右调查一次每钵内母株幼苗的株高、分蘖数、叶片数等。试验地点为中国科学院东北地理与农业生态研究所长春园区的智能化玻璃温室,试验时间为 2005 年 7 月 5 日至 10 月 3 日。

1.2.2 植物样品离子含量的测定

幼苗的地上部和地下部 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 按下述方法进行。称 0.25 g 粉碎的植物干样置于三角瓶中,每瓶加入 5 ml 浓硝酸和 2 ml 高氯酸进行砂浴消解,至溶液澄清,冷却后加入 10% 的硝酸 2 ml,然后用双蒸馏水定容至 50 ml,用原子吸收光谱仪 (GBC-906AA) 测定,每种处理 3 次重复。

2 结果与分析

2.1 不同盐碱胁迫对羊草生长和单株重量的影响

图 1 显示不同盐碱胁迫对羊草幼苗叶片数、分蘖数和株高相对生长速率的影响。其中株高的相对生长速率是指在两次调查时间内,羊草的株高增量与原株高 (第一次的记录值) 的比值 (%)。在生长初期, pH8.19 ~ 9.14 的盐碱土均促进了羊草叶片数量的增加 (图 1), 但从 9 月 17 日 (移栽约 70 d) 之后, pH8.19 ~ 9.14 的盐碱土中幼苗的叶片数增加缓慢, 而 pH7.49 羊草叶片数仍呈现上升的趋势, 10 月 3 日达到 11.7 片株⁻¹, 较其他 3 种 pH 处理多 0.9 ~ 1.4 片株⁻¹。适度的盐碱胁迫在生长前期促进了植株的分蘖, 但生长后期非盐碱土中分蘖逐渐升高, 在 9 月 1 日开始高于盐碱胁迫下的幼苗分蘖数, 至 10 月 3 日 pH7.49 和 pH8.19 中的羊草分蘖数分别为 4.2 和 4.3 个株⁻¹, 而 pH8.62 和 pH9.14 则分别为 3.1 和 3.6 个株⁻¹ (图 1)。此外, 对照的株高相对生长速率在 8 月 17 日之前呈上升趋势, 之后呈下降趋势, 而盐碱胁迫下的均呈下降趋势 (图 1)。pH8.19 土壤中的幼苗在 8 月 5 日至 12 日内的株高相对生长率最高为 40.1%, 8 月 27 日之

后生长率小于 10%, 直至羊草叶片出现枯黄, 最后停止增高。

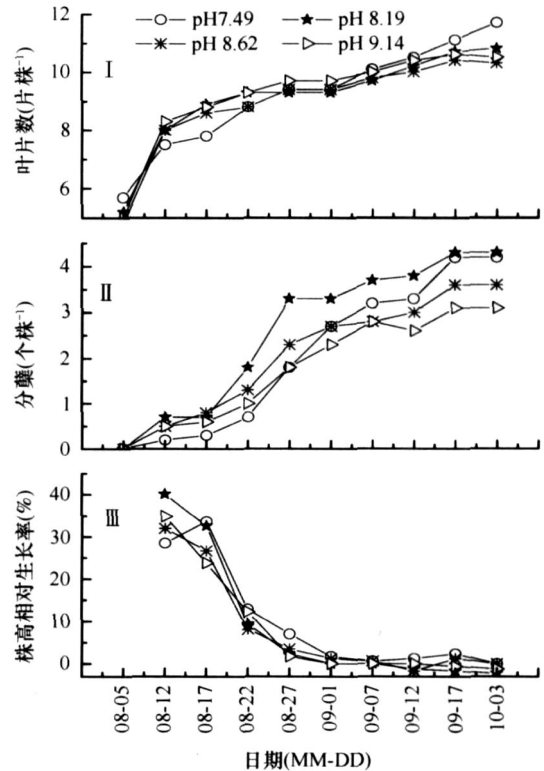


图 1 不同盐碱胁迫下移栽羊草的生长指标动态变化

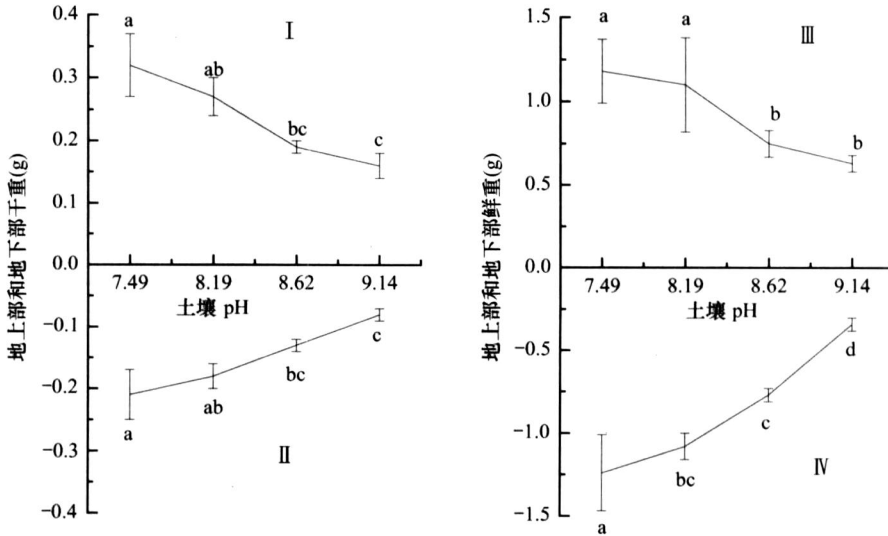
另外, 从图 2 可以看出, 随着土壤 pH 的升高, 羊草的地上部和地下部重量均逐渐降低。pH7.49 中的羊草地上部和地下部的干重和鲜重均显著高于 pH8.62 ~ 9.14 的处理, 但与轻度盐碱 (pH8.19) 的相比, 除了地下部鲜重之外均不存在显著性的差异 ($p > 0.05$)。

2.2 不同盐碱胁迫对羊草体内离子含量的影响

图 3 显示不同盐碱胁迫下羊草地上部和地下部的离子含量。随着土壤 pH 的增加, 羊草地上部和地下部 Na^+ 增加, K^+ 减少, 地上部 Ca^{2+} 下降, 而地下部 Ca^{2+} 则呈先上升后下降趋势。地上部 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 均显著高于地下部。在 pH7.49 的非盐碱胁迫下, 羊草地上部和地下部的 Na^+ 含量较低, 分别为 1.62 和 1.05 $mg g^{-1}$ 干重。当土壤 pH 达 8.19 时, 地上部和地下部 Na^+ 均迅速增大, 且地上部显著高于地下部。在非盐碱环境中地上部 K^+ 含量均较高, 达到 18.41 $mg g^{-1}$ 干重, 极显著高于地下部 (4.75 $mg g^{-1}$ 干重)。在 pH7.49 ~ 8.19 范围内, 羊草幼苗地上部和地下部的 K^+ 含量变化不显著, 在 pH8.19 ~ 8.62 之间地上部 K^+ 含量显著下降, pH8.62 ~ 9.14 时 K^+ 含量下降幅度较小。非盐碱胁迫

胁迫下,羊草地上部和地下部 Ca^{2+} 含量分别为 4.40 和 3.29 $mg\ g^{-1}$ 干重, pH7.49~8.19时,地上部 Ca^{2+} 降低了 0.14 $mg\ g^{-1}$ 干重,而地下部则增加了 0.37

$mg\ g^{-1}$ 干重 ($p < 0.05$)。pH9.14时,羊草地上部和地下部 Ca^{2+} 含量分别较非胁迫下降了 16.9% 和 25.8%。



相同的字母表示在 0.05 水平差异不显著 (下同), 纵坐标负号仅代表地下部

图 2 不同盐碱土壤移栽的羊草地下部和地上部的单株重量

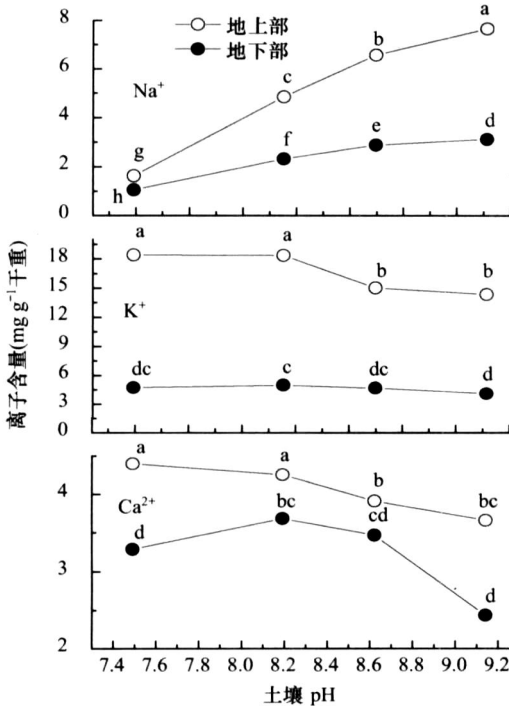


图 3 不同盐碱胁迫对羊草地上部和地下部离子含量的影响

从图 4 可以看出,4 种 pH 梯度下,羊草地上部 K^+ / Na^+ 比值均高于地下部,而 Ca^{2+} / Na^+ 比值低于地下部。在 pH7.49 非盐碱胁迫下,羊草地上部和

地下部 K^+ / Na^+ 比值均较高,地上部 (11.3) 极显著高于地下部 (4.5)。pH7.49~8.19 之间时, K^+ / Na^+ 比值下降迅速,之后随着 pH 的升高呈缓慢下降趋势,且地上部和地下部 K^+ / Na^+ 比值减小;在 pH9.14 时,分别为 1.87 和 1.33,均大于 1,说明羊草在盐碱胁迫下也能保持相对较高的 K^+ 水平,因此具有较强的盐碱适应能力。 Ca^{2+} / Na^+ 比值随着 pH 增加也呈显著下降趋势,与 K^+ / Na^+ 比值不同的是地下部的 Ca^{2+} / Na^+ 比值高于地上部。

3 讨论

盐碱胁迫是最为普遍的环境胁迫之一,对植物或作物产量都有不同程度的危害作用。因此,有关植物适应盐碱胁迫机理的研究始终受到众多学者的关注。一般而言,盐碱胁迫对种子发芽率、幼根和幼芽的长度、干鲜重等均有一定的抑制作用^[15]。重度盐碱胁迫可以完全抑制种子的萌发,而低水平条件诱导种子的休眠^[16]。高盐胁迫在细胞水平和植株个体水平上破坏了水势的动态平衡和离子分布,离子和水势动态平衡的剧烈变化导致了分子破坏,生长抑制甚至死亡^[1]。笔者以往的报道^[17]表明,羊草种子萌发的最适 pH 范围为 8.0~8.5,当 pH 9.53 时,羊草种子的发芽率低于 50%,即使正

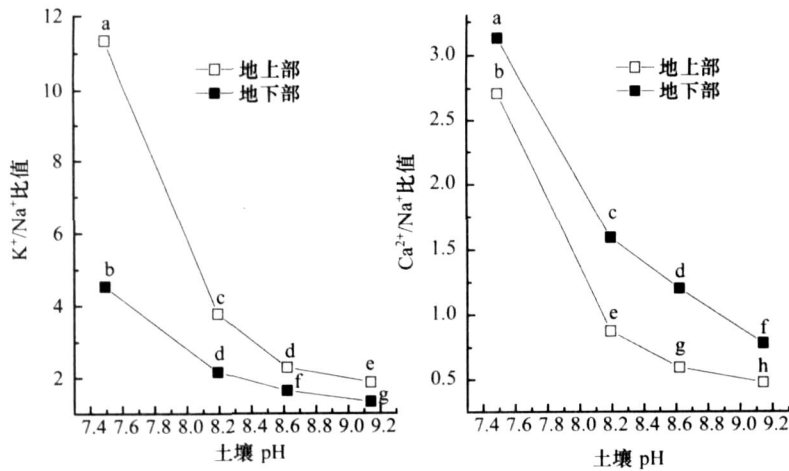


图 4 不同 pH 条件下羊草地上部和地下部 K^+ / Na^+ 和 Ca^{2+} / Na^+ 比值

常发芽的种子最终也仅有部分实生苗个体能够成活;当 $pH > 9.86$ 时,幼苗在萌发后 50 d 左右全部枯死。本实验发现,一定的盐碱胁迫能够促进移栽羊草的分蘖和叶片生长。可能是由于高 pH 抑制了羊草幼苗的顶端生长优势,从而促进了分蘖芽的发育,这与黄立华等^[18]对长穗冰草的研究结果相似,表明具有一定叶龄的移栽羊草较直播实生苗具有更强的盐碱适应能力。

植物具有 K^+ 、 Na^+ 吸收选择性^[19,20], K^+ / Na^+ 和 Ca^{2+} / Na^+ 比值大小是评价不同植物耐盐性的重要标准^[21,22]。高盐胁迫能破坏植物中的离子稳态,从而使细胞质中 Na^+ 大量积累导致离子毒害。其机理目前认为是高浓度的 Na^+ 置换质膜和细胞内膜系统所结合的 Ca^{2+} ,膜结合的离子中 Ca^{2+} / Na^+ 减小,膜结构破坏及功能改变,增加了质膜的透性,致使细胞内 K^+ 外渗。本试验中,羊草地下部 Na^+ 含量显著低于地上部,且当 $pH > 8.19$ 时,羊草地下部的 Na^+ 含量增加幅度也小于地上部。因此可以推测,羊草根系能够在 Na^+ 含量较高的土壤环境下保持较低的 Na^+ 浓度,而使根系维持相对正常的生长状态,可能是羊草耐盐碱的重要生理适应机制。其原理一方面可能由于根系拒绝吸收较多 Na^+ ,另一方面可能是地上部吸收了较多 Na^+ 的缘故,羊草根系将吸收的大量 Na^+ 主要向顶运输,用于维持根系的正常生理活动,这一点有必要进一步研究与探讨。正常细胞质中比值在 1 左右^[23],在 $pH 7.49 \sim 9.14$ 范围内,羊草地上部和地下部的 K^+ / Na^+ 均大于 1 (图 4),且地上部高于地下部,说明羊草地上部维持较高的 K^+ 水平也是羊草耐盐碱的重要原因之一。

松嫩平原苏打盐碱土中除了含有大量的 Na^+ 之外, CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 的含量非常高,水解之后会产生高 pH 胁迫,因此对植物的生长危害高于以 SO_4^{2-} 、 Cl^- 等为主的中性盐胁迫^[10,12]。Bie 等^[24]认为, $NaHCO_3$ 对莠苣的生长抑制较 Na_2SO_4 更严重,因为前者受到 HCO_3^- 的毒害和高 pH 影响,如果细胞胞浆的 pH 升高,就会严重影响细胞胞浆酶的活性,特别是与能量代谢有关的酶^[25]。因此,今后应针对松嫩平原特有的土壤环境和有害离子成分研究羊草对苏打盐碱胁迫的适应机制,为该区优质羊草植被的快速恢复提供科学依据。

4 结 论

1) 轻度盐碱胁迫能够促进移栽羊草幼苗的生长和分蘖数量的增加。在 $pH 7.49 \sim 10.24$ 范围内,羊草地上部和地下部干鲜重随 pH 增加呈不同程度的下降趋势。

2) 羊草体内地上部和地下部 Na^+ 含量随盐碱胁迫的增强而显著增加, K^+ 和 Ca^{2+} 含量相对减少, K^+ / Na^+ 和 Ca^{2+} / Na^+ 比值下降,地上部 K^+ / Na^+ 比值均高于地下部,且在 $pH 9.14$ 的盐碱胁迫下 K^+ / Na^+ 比值均高于 1。但地上部 Ca^{2+} / Na^+ 比值低于地下部。

3) 羊草根系能够在 Na^+ 含量较高的土壤环境下保持较低的 Na^+ 浓度,而使根系维持相对正常的生长状态,可能是羊草耐盐碱的重要生理适应机制。此外,羊草在高 pH 胁迫下能够维持较高的 K^+ / Na^+ 和 Ca^{2+} / Na^+ 比值,且地上部能够维持较高

的 K^+ 水平,也是羊草耐盐碱的重要原因之一,有待深入研究。

参考文献

- [1] Zhu J K. Plant salt tolerance. Trends in Plant Science, 2001, 6 (2): 66 ~ 71
- [2] Wei W, Bilsborrow P E, Hooley P, *et al*. Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley between the cultivar Maythorpe and its derived mutant Golden Promise. Plant and Soil, 2003, 250: 183 ~ 191
- [3] Yang J S, Zhao Q G, Zhu S Q, *et al*. Features of salt-affected soils and salinization hazard in East Asia and its neighboring regions. Pedosphere, 1995, 5 (1): 21 ~ 34
- [4] 刘兴土. 松嫩平原退化土地整治与农业发展. 北京: 科学出版社, 2001
- [5] Moons A, Bauw G, Prinsen E, *et al*. Molecular and physiological responses to abscisic acid and salts in roots of salt-sensitive and salt-tolerant Indica rice varieties. Plant Physiology, 1995, 107: 177 ~ 186
- [6] Maoh T, Watanabe J, Takahashi E. Sodium, potassium, chloride, and betaine concentrations in isolated vacuoles from salt-grown *Atriplex gmelini* leaves. Plant Physiology, 1987, 84: 173 ~ 177
- [7] Durand M, Lacan D. Sodium partitioning within the shoot of soybean. Physiologia Plantarum, 1994, 91: 65 ~ 71
- [8] 李建东, 郑慧莹. 松嫩平原盐碱化草地治理及其生物生态机理. 北京: 科学出版社, 1997
- [9] 马红媛, 梁正伟, 陈渊. 提高羊草种子发芽率方法研究进展. 中国草地, 2005, 27: 64 ~ 68
- [10] 石德成, 李玉明, 杨国会, 等. 盐碱混合生态条件的人工模拟及其对羊草胁迫作用因素分析. 生态学报, 2002, 22 (8): 1 323 ~ 1 331
- [11] 周婵, 杨允菲. 盐碱胁迫下羊草种子的萌发特性. 草业科学, 2004, 21 (7): 34 ~ 36
- [12] 颜宏, 赵伟, 盛艳敏, 等. 盐碱胁迫对羊草和向日葵的影响. 应用生态学报, 2005, 16 (8): 1 497 ~ 1 501
- [13] 邓伟, 裘善文, 梁正伟. 中国大安碱地生态试验站区域生态环境背景. 北京: 科学出版社, 2006
- [14] 马红媛, 梁正伟. 不同储藏条件和发芽方法对羊草种子萌发的影响. 应用生态学报, 2007, 18 (5): 997 ~ 1 002
- [15] Khalid M N, Iqbal H F, Tahir A, *et al*. Germination potential of chickpeas under saline conditions. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2001, 4: 395 ~ 396
- [16] Khan M A, Gulzar S. Light, salinity and temperature effects on the seed germination of perennial grasses. American Journal of Botany, 2003, 90: 131 ~ 134
- [17] 马红媛, 梁正伟. 不同 pH 土壤及其浸提液对羊草种子萌发和幼苗生长的影响. 植物学通报, 2007, 24 (2): 181 ~ 188
- [18] 黄立华, 梁正伟, 王志春, 等. 苏打盐碱胁迫对长穗冰草幼苗生长和 K^+ 、 Na^+ 含量的影响. 中国草地学报, 2006, 28: 60 ~ 64
- [19] Mahmood K. Effects of salinity, external K^+ / Na^+ ratio and soil moisture on growth and ion content of *Sesbania rostrata*. Biologia Plantarum, 1998, 41: 297 ~ 302
- [20] 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
- [21] Ashraf M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. Fibra, 2004, 199: 361 ~ 376
- [22] 白文波, 李品芳. 盐胁迫对马蔺生长及 K^+ 、 Na^+ 吸收与运输的影响. 土壤, 2005, 34 (4): 415 ~ 420
- [23] 高永生, 王锁民, 张承烈. 植物盐适应性调节机制的研究进展. 草业学报, 2003, 12: 1 ~ 6
- [24] Bie Z, Ito T, Shinohara Y. Effects of sodium sulfate and sodium bicarbonate on the growth, gas exchange and mineral composition of lettuce. Scientia Horticulturae, 2004, 99: 215 ~ 224
- [25] Katsuhara M, Yazaki Y, Sakano K, *et al*. Intracellular pH and proton-transport in barley root cells under salt stress: in vivo ^{31}P -NMR study. Plant Cell Physiology, 1997, 38: 155 ~ 160