盐胁迫下囊果碱蓬和陆地棉硝态氮低亲和吸收速率的差异及其生理分析*

原俊凤[1]　田长彦[1†]　马海燕[1, 2]　冯 固[3]

（1 中国科学院绿洲生态与荒漠重点实验室（中国科学院新疆生态与地理研究所），乌鲁木齐 830011）

（2 中国科学院研究生院，北京 100049）

（3 中国农业大学资源与环境学院，北京 100094）

摘　要　采用常规离子耗竭方法，以陆地棉（*Gossypium hirsutum* L.）为对照，在不同 Cl^-和 NO_3^--N 营养状况下，研究了盐生植物囊果碱蓬（*Suaeda physophora* Pall.）NO_3^-低亲和吸收动力学特征，探讨了盐胁迫下囊果碱蓬 NO_3^-高效吸收的调控机制。结果表明：两种植物 NO_3^-的低亲和吸收动力学呈线性吸收，且囊果碱蓬 NO_3^-的净吸收速率和硝酸还原酶的活性显著高于陆地棉，说明囊果碱蓬具有较高的氮需求；10 mmol L^{-1} KNO_3 预处理 2 h 后，囊果碱蓬和陆地棉地上部全氮的含量分别增加 30.6%和 36.8%；NO_3^-的净吸收速率分别降低了 46.6%和 45.5%，说明两种植物氮的吸收受到体内氮营养的负反馈调节；NaCl 长期胁迫 30 d 显著抑制 NO_3^-的吸收，陆地棉 NO_3^-的净吸收速率下降幅度显著高于囊果碱蓬，而根系 Cl^-的含量显著高于囊果碱蓬；NO_3^-的净吸收速率与植物根系 Cl^-的含量呈显著性负相关，说明囊果碱蓬根系拒 Cl^-的能力显著高于陆地棉；NaCl 或 KCl 短期胁迫 2 h 对囊果碱蓬 NO_3^-的净吸收速率没有显著影响，但陆地棉 NO_3^-的净吸收速率分别降低了 43.8%和 37.5%。研究结果证明了盐胁迫下囊果碱蓬 NO_3^-的高效吸收与植物内部的高氮需求和 Cl^-的累积有关，而培养介质中 Cl^-的浓度对 NO_3^-的低亲和转运系统影响较小。

关键词　囊果碱蓬；陆地棉；低亲和转运系统；NaCl；NO_3^-

中图分类号　Q945　**文献标识码**　A

根据NO_3^-亲和力的不同，NO_3^-的吸收系统可分为高亲和转运系统（HATS，high-affinity nitrate transport system）和低亲和转运系统（LATS，low-affinity nitrate transport system）。当生长介质中NO_3^-的浓度较低时，根系吸收NO_3^-主要依赖于HATS；当生长介质中NO_3^-的浓度高于1 mmol L^{-1}时则主要依赖于LATS[1]。植物对NO_3^-的吸收受到诸多因素的影响，其中盐害是影响NO_3^-吸收的最普遍因素[2-3]。

大量研究表明 NaCl 降低许多非盐生植物 NO_3^-的吸收和同化，干扰蛋白质的合成，从而抑制植物的生长[4-5]，但对某些盐生植物而言，NO_3^-的吸收不受 NaCl 的影响，高盐条件下增加氮营养能显著促进盐生植物的生长[6-7]。我们的研究也发现，供应 10 mmol L^{-1} NO_3^--N 时，300 mmol L^{-1} NaCl 处理下囊果碱蓬体内 NO_3^-的含量与 1 mmol L^{-1} NaCl 相比无显著差异，并且地上部的干重显著增加[8]。盐胁迫下盐生植物 NO_3^-的吸收过程中，LATS 较 HATS 起着更为重要的作用，因为盐胁迫下施加氮营养的浓度通常大于 1 mmol L^{-1}，然而，调控植物 LATS

* 新疆维吾尔自治区科学技术攻关项目（200633131）、新疆维吾尔自治区“十一五”重大专项（200733144-1）和公益性行业（农业）科研专项项目（200903001）资助

† 通讯作者，E-mail：tianchy@ms.xjb.ac.cn

作者简介：原俊凤（1977-），女，河南杞县人，博士，主要从事植物生态学研究。E-mail:junfengYuan0812@163.com

收稿日期：2010-02-25；收到修改稿日期：2010-06-04

吸收的内在机制并不清楚。Cerezo 等[9]认为橘属（*Citrus*）植物 NO_3^-吸收的下降是由于 HATS 受到外部吸收溶液中 Cl^-和 NO_3^-的拮抗作用，而 LATS 仅受内部 Cl^-含量的影响。这与大麦（*Hordeum vulgare* L.）的研究结果相反[11]。Britto 等[12]发现 NO_3^-抑制植物根系和细胞质中 Cl^-的内流速率。丁效东[10]研究了 NaCl 对囊果碱蓬（*Suaeda physophora* Pall.）NO_3^-吸收动力学参数的影响，发现囊果碱蓬和大麦（*Hordeum vulgare* L.）的吸收差异主要与根系 NO_3^-的最大吸收速率有关。但对低亲和力系统的研究由于吸收溶液中没有 NaCl，根系吸收 NO_3^-速率的变化不能真实反映盐胁迫下的吸收。

根据盐生植物的抗盐生理机制及其形态结构和生态学特征，可将盐生植物区分为真盐生植物、泌盐盐生植物和假盐生植物 3 种类型[13]，囊果碱蓬（*S. physophora*）属藜科碱蓬属叶肉质化的半灌木，是典型的真盐生植物，在盐渍环境中，吸收大量 Na^+、Cl^-等离子并在液泡中积累[14]。盐胁迫下 NO_3^-促进囊果碱蓬生长提高其抗盐性的本质与植物对 NO_3^-、Cl^-等离子的选择吸收可能存在联系。棉花是较耐盐的作物之一，研究发现与其他陆地棉（*Grossypium hirsutum* L.）品种相比，中棉所 35 号耐盐能力较强[15]，为目前新疆南疆棉区主栽品种。本试验以中棉所 35 号为对照，研究了囊果碱蓬幼苗根系 NO_3^-的低亲和力吸收特征以及 NaCl 的长期、短期胁迫对 NO_3^-净吸收速率的影响，以期探讨真盐生植物囊果碱蓬与非盐生植物 LATS 吸收特征的异同以及盐分下吸收溶液中和植物组织内 Cl^-的含量对囊果碱蓬低亲和 NO_3^-的净吸收速率的影响。为理解盐胁迫下囊果碱蓬 NO_3^-的高效吸收的生理调控机制提供理论依据，研究结果将对干旱区盐生植物的人工种植和荒漠的生态恢复具有明显的指导意义。

1 材料与方法

1.1 材料培养

囊果碱蓬的种子采自新疆盐渍化土壤（N44°09′56″；E87°50′55″），中棉所35号种子由本实验室保存。种子经10%的H_2O_2浸泡10 min灭菌，蒸馏水冲洗后置于25 ℃的培养箱中催芽，挑选发芽一致的种子播于盛有石英砂的塑料盆（直径为15 cm）中，陆地棉每盆5株，囊果碱蓬每盆10株。1 mmol L^{-1} NO_3^--N营养液每2 d浇灌一次，浇灌量为细砂持水量的2倍，约2/3的溶液流出，以防止石英砂中离子的累积和营养液浓度的相对恒定。营养液的组成为：0.5 mmol L^{-1} $Ca(NO_3)_2$，2.5 mmol L^{-1} $CaCl_2$，2 mmol L^{-1} K_2SO_4，2 mmol L^{-1} $MgSO_4$，1 mmol L^{-1} KH_2PO_4，90 μmol L^{-1} Fe-EDTA，46 μmol L^{-1} H_3BO_3，9.1 μmol L^{-1} $MnCl_2$，0.32 μmol L^{-1} $CuSO_4$，0.76 μmol L^{-1} $ZnSO_4$和0.56 μmol L^{-1} Na_2MoO_4。用NaOH和HCl调营养液pH至6.5 ±0.1。植物生长室内昼夜温度（30 ±3）℃/（25 ±3）℃，相对湿度40%～65%，光强为480 μmol m^{-2} s^{-1}，光暗周期14 h /10 h。

1.2 试验处理

1.2.1 KNO_3 系列浓度处理　用 1 mmol L^{-1} NO_3^--N 营养液砂培囊果碱蓬和陆地棉幼苗 60 d 后，采用浓度梯度法测定 NO_3^-的低亲和吸收动力学。吸收溶液中 KNO_3 的浓度系列为 1、3、5、10、15、20、30 和 50 mmol L^{-1}，这一系列溶液中均含有 0.2 mmol L^{-1} $CaSO_4$，溶液 pH

均为 6.5±0.1。测定前植株经氮饥饿水培处理 2 d，处理期间用电动气泵 24 h 持续通气，测定时囊果碱蓬每 10 株为一个测量单位，棉花 1 株为一个测量单位，每种植物共 8 组，每组重复 3 次。

1.2.2 NO_3^-预处理　　1 mmol L^{-1} NO_3^--N 营养液砂培囊果碱蓬和陆地棉幼苗 58 d 后，分别用 0（CK）、3 和 10 mmol L^{-1} NO_3^--N 营养液水培处理 2 d，幼苗再经氮饥饿水培处理 2 d （24 h 持续通气）后分别测定囊果碱蓬和陆地棉根系在 5 和 30 mmol $L^{-1}$$NO_3^-$溶液中 NO_3^-的净吸收速率。

1.2.3 NaCl 长期胁迫 30 d 处理　　预备试验中 300 mmol L^{-1} NaCl 处理下陆地棉幼苗死亡，囊果碱蓬和陆地棉幼苗采用不同的盐分浓度处理。1 mmol L^{-1} NO_3^--N 营养液砂培囊果碱蓬和陆地棉幼苗 30 d 后，分别用 0（CK）、150、200 和 300 mmol L^{-1} NaCl 处理囊果碱蓬幼苗；用 0（CK）、75、100 和 150 mmol L^{-1} NaCl 处理陆地棉幼苗。考虑到幼苗对高浓度盐的适应性，采用浓度逐渐递加的方法，囊果碱蓬和陆地棉分别以 50 和 25 mmol L^{-1} NaCl 作为起始浓度，每天分别递增 50 和 25 mmol L^{-1}，6 d 后达到预定浓度幼苗继续处理 24 d。24 d 后两种植物的幼苗经氮饥饿水培处理 2 d（24 h 持续通气）后分别测定幼苗根系在 5 和 30 mmol L^{-1} NO_3^-溶液中 NO_3^-的净吸收速率。

1.2.4 NaCl 和 KCl 短期胁迫 2 h 处理　　1 mmol L^{-1} NO_3^--N 营养液砂培 60 d 的囊果碱蓬和陆地棉幼苗直接氮饥饿水培处理 2 d （24 h 持续通气）后，囊果碱蓬 NO_3^-吸收溶液的处理为：5/150、5/300、30/150、30/300 mmol L^{-1} NO_3^-/NaCl 或 KCl；陆地棉 NO_3^-吸收溶液的处理为：5/75、5/150、30/75、30/150 mmol L^{-1} NO_3^-/NaCl 或 KCl。分别测定囊果碱蓬和陆地棉根系在 5 和 30 mmol L^{-1} NO_3^-溶液中 NO_3^-的净吸收速率。

1.3 测定方法

1.3.1 根系NO_3^-吸收速率的测定　　将根系全部浸入NO_3^-系列吸收溶液中，溶液体积为50 ml，吸收2 h后取出，冲洗根系，吸干水分后称量根系的鲜重，采用紫外分光光度计法测定吸收前后溶液中NO_3^-浓度的变化（UV-120-02 Spectrophotometer, Shimadzu, Kyoto, Japan），根据吸收前后溶液中NO_3^-浓度的变化量计算出单位鲜根重在单位时间内的NO_3^-净吸收量，即根系对NO_3^-的净吸收速率。

1.3.2 植物总氮含量的测定　　NO_3^-预处理试验中，用蒸馏水将氮饥饿后的植株洗净，用吸水纸吸干植物表面的水分，将地上部和根系分开，放入 105℃烘箱中杀青 30 min，转至 80℃烘干至恒重，称干重，将 0.5 g 干样品粉碎并过 100 目筛，以 H_2SO_4-H_2O_2 法消化，在 KJELTEC AUTO SAMPLER SYSTEM 1035 ANALYZER 全自动定氮仪上测定植物地上部和根系的总氮含量。

1.3.3 根系相对生长速率的测定　　根系的相对生长速率（RGR）按以下公式计算：RGR＝（$\ln W_2$-$\ln W_1$）/（t_2－t_1），式中，W_1和W_2分别表示植物在盐分处理前第30天（t_1）和饥饿处理前第60天（t_2）的干重。

1.3.4 根系硝酸还原酶活性和氯离子含量的测定　　用离体法测定根系硝酸还原酶的活性；根系Cl^-的含量采用0.03 mmol $L^{-1}$$AgNO_3$ 滴定法测定，5% K_2CrO_4做指示剂[16]。所有测定指标重复3次。

1.4 数据分析

利用 SPSS13.0 和 SAS 6.2 软件进行方差和相关性分析，用邓肯检验法对不同处理结果进行显著性比较。

2 结果与分析

2.1 囊果碱蓬和陆地棉根系 NO_3^-的低亲和吸收动力学特征

囊果碱蓬和陆地棉 NO_3^-的低亲和吸收系统均呈线性吸收，其中囊果碱蓬 NO_3^-的净吸收速率显著高于陆地棉（$p<0.01$），NO_3^-吸收曲线的斜率是陆地棉的 4 倍（图 1a），说明囊果碱蓬 NO_3^-的需求较陆地棉高，这可能与囊果碱蓬生长在盐渍环境中对营养需求的长期进化有关。野外调查发现，某些盐生植物体内累积大量的氮营养，即使盐碱地中的氮和有机物质的含量很低[17]。

硝酸还原酶（Nitrate reductase, NR）是植物氮代谢中的一个重要的调节酶和限速酶，NO_3^-是 NR 的最适诱导因子。测定不同 NO_3^-吸收浓度下 NR 的活性，可以了解 NO_3^-的吸收与还原的关系。图 1b 显示，囊果碱蓬和陆地棉 NR 的活性和 NO_3^-的净吸收速率随 NO_3^-浓度增加而变化的趋势表现一致，说明 NR 的活性受到 NO_3^-净吸收速率的调控。

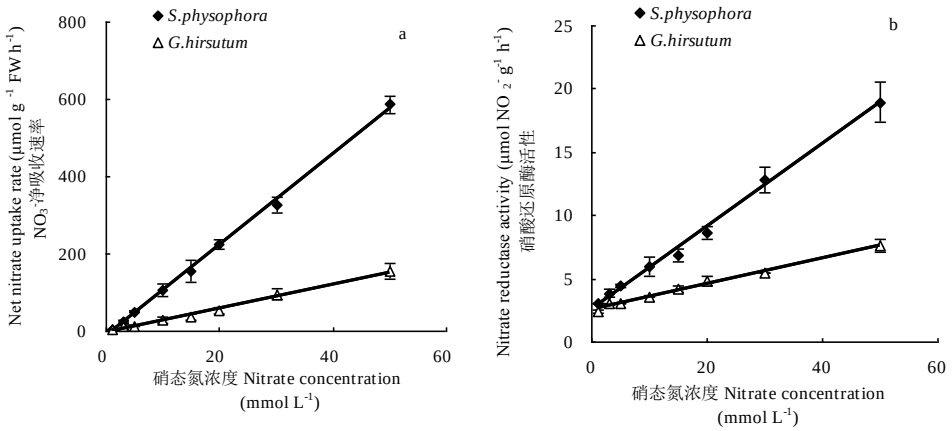

图 1 囊果碱蓬和陆地棉 NO_3^-的低亲和吸收特征（a）和硝酸还原酶的活性（b）

Fig. 1 NO_3^- low affinity absorption (a) and nitrate reductase activity (b) of *S. physophora* and *G. hirsutum*

2.2 NO_3^-预处理对根系 NO_3^-的低亲和净吸收速率的影响

30 mmol L^{-1} NO_3^-吸收溶液中，10 mmol L^{-1} NO_3^-预处理使囊果碱蓬和陆地棉 NO_3^-的净吸收速率分别降低了 46.6%和 45.5%，对其余预处理的影响均未达到显著水平（$p>0.05$）（图 2）。

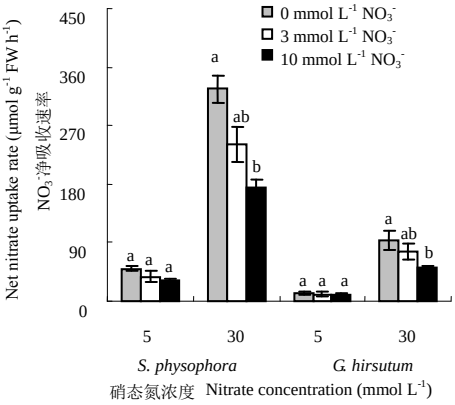

图 2　NO_3^-预处理对囊果碱蓬和陆地棉 NO_3^-的低亲和净吸收速率的影响

Fig. 2 Effect of NO_3^- pre-treatments on NO_3^- low-affinity net uptake rate by *S. physophora* and *G. hirsutum* roots on LATS

注：图中字母不同则差异显著（p＜0.05）Note: Different letters indicate significant difference (p＜0.05 in all cases)

NO_3^-预处理对囊果碱蓬和陆地棉根部全氮含量没有显著影响，但地上部全氮含量随着 NO_3^-浓度的增加显著增加（表 1），例如，10 mmol L^{-1} NO_3^-预处理下囊果碱蓬和陆地棉地上部全氮含量分别增加了 30.6%和 36.8%，说明高 NO_3^-预处理下囊果碱蓬和陆地棉体内的氮源充足，NO_3^-的低亲和吸收系统受到植物体内氮信号的反馈调节。此外，囊果碱蓬地上部全氮含量显著高于陆地棉（p＜0.01），说明囊果碱蓬具有更高的 NO_3^-吸收或利用效率。

表 1 NO_3^-预处理对囊果碱蓬和陆地棉地上部和根部全氮含量的影响

Table 1 Effect of NO_3^- pre-treatments on total nitrogen concentration in the shoots and roots of *S. physophora* and *G. hirsutum* (mg g^{-1} DW)

NO_3^--N 浓度	囊果碱蓬 *S. physophora*		陆地棉 *G. hirsutum*	
NO_3^- concentration（mmol L^{-1}）	地上部 Shoots	根部 Roots	地上部 Shoots	根部 Roots
0	34.22±0.50b	13.83±0.76a	22.62±0.49b	12.45±0.74a
3	41.78±032a	14.52±0.30a	27.39±0.69a	14.42±0.86a
10	44.69±0.23a	15.78±0.64a	30.95±0.58b	13.68±0.40a

注：平均值±标准误差(n=3)；表中同一列中不同字母表示在 p＜0.05 水平差异显著；下同 Note: Means±SE (n=3)；Within the same column, values with different letter are significantly different at p＜0.05 level；The same as in Table 2

2.3　NaCl 长期胁迫对根系 NO_3^-的低亲和净吸收速率、Cl^-含量和相对生长速率的影响

由图 3 可知，NaCl 长期胁迫 30 d 对囊果碱蓬和陆地棉 5 mmol L^{-1} NO_3^-条件下 NO_3^-的净吸收速率影响不大，但 30 mmol L^{-1} NO_3^-条件下囊果碱蓬（p＜0.05）和陆地棉（p＜0.01）NO_3^-的净吸收速率显著降低。相同浓度 NaCl 长期胁迫下陆地棉 NO_3^-的净吸收速率下降幅度显著大于囊果碱蓬（p＜0.01），与 30 mmol L^{-1} NO_3^-条件下的对照相比，150 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下囊果碱蓬 NO_3^-的净吸收速率降低了 13.2%，而陆地棉降低了 62.8%（图 3）。

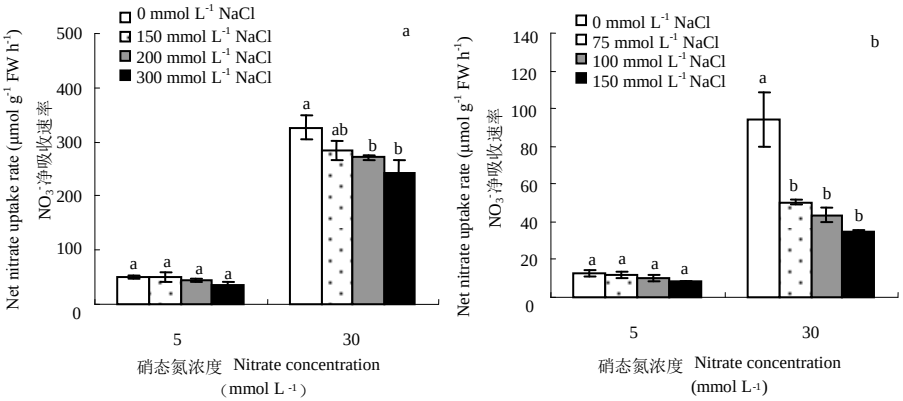

图 3　NaCl 预处理对囊果碱蓬（a）和陆地棉（b）NO_3^-的低亲和净吸收速率的影响

Fig. 3 Effects of NaCl pre-treatments on net nitrate uptake rates by *S. physophora* (a) and *G. hirsutum* (b) roots in LATS

随着 NaCl 浓度的提高，囊果碱蓬和陆地棉根系中 Cl^-的含量也随之增加，但两种植物的相对增加率不同。从表 2 可以看出，相同浓度 NaCl 长期胁迫下陆地棉 Cl^-的相对增加率显著高于囊果碱蓬（$p<0.01$），与对照相比，陆地棉在 150 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下 Cl^-的相对增加率达到 522.2%，是囊果碱蓬的 4.12 倍。说明了 NaCl 长期胁迫下囊果碱蓬根系拒 Cl^-的能力高于陆地棉。

陆地棉根系的相对生长速率随 NaCl 浓度的增加而显著下降（$p<0.05$），150 mmol L^{-1} NaCl 胁迫下较相应对照降低了 49.1%；而在此盐浓度下，囊果碱蓬根系的相对生长速率反高于相应的对照，在 300 mmol L^{-1} 浓度时低于对照，但未达到显著差异水平（$p>0.05$）（表 2）。即在试验条件下，囊果碱蓬根系的生长未受到 NaCl 胁迫的显著影响。

表 2　NaCl 预处理对囊果碱蓬和陆地棉根系 Cl^-含量和相对生长速率的影响

Table 2 Effects of NaCl pre-treatments on Cl^- concentration and relative growth rate (RGR) of the roots of *S. physophora* and *G. hirsutum*

NaCl 浓度 NaCl concentration (mmol L^{-1})	囊果碱蓬 *S. physophora*		NaCl 浓度 NaCl concentration (mmol L^{-1})	陆地棉 *G. hirsutum*	
	Cl^-含量 Cl^-concentration (mol L^{-1} tissue water)	相对生长速率 RGR (mg g^{-1} d^{-1})		Cl^-含量 Cl^-concentration (mol L^{-1} tissue water)	相对生长速率 RGR (mg g^{-1} d^{-1})
0	0.30±0.02c (100%)	27.81±1.15bc	0	0.09±0.00c (100%)	179.5±5.9a
150	0.38±0.05bc (126.7%)	34.13±2.82a	75	0.23±0.02b (255.6%)	124.4±5.1b
200	0.52±0.03b (173.3%)	29.71±1.24ab	100	0.43±0.02a (477.7%)	110.8±2.4c
300	0.56±0.06a (187.7%)	21.90±1.47c	150	0.47±0.04a (522.2%)	91.41±3.92d

注：括号内数字表示根部 Cl^-的相对增加率 Note: Values in brackets indicate relative increase rate of Cl^- concentration in the roots

囊果碱蓬和陆地棉根系中 Cl^-的含量与 30 mmol L^{-1} NO_3^-条件下 NO_3^-的净吸收速率呈显著负相关（$r=-0.868^*$，$p<0.01$；$r=-0.853^*$，$p<0.01$），即随着根系中 Cl^-的累积，NO_3^-的净吸收速率显著下降（图 4a）。陆地棉根系的相对生长速率与 NO_3^-的净吸收速率存在显著正相关（$r=0.881^*$，$p<0.01$），即 NaCl 胁迫下陆地棉 NO_3^-的净吸收速率随着根系相对生长

速率的下降而减少，但囊果碱蓬的相关性不明显（r = 0.316，p＞0.05）（图 4b）。由于囊果碱蓬是真盐生植物，其生长发育需要一定的盐分，当盐的浓度超过了临界值才会抑制植物根系的生长，因此，长期 NaCl 处理下囊果碱蓬根系 NO_3^-的净吸收速率与相对生长速率之间的相关性较小。

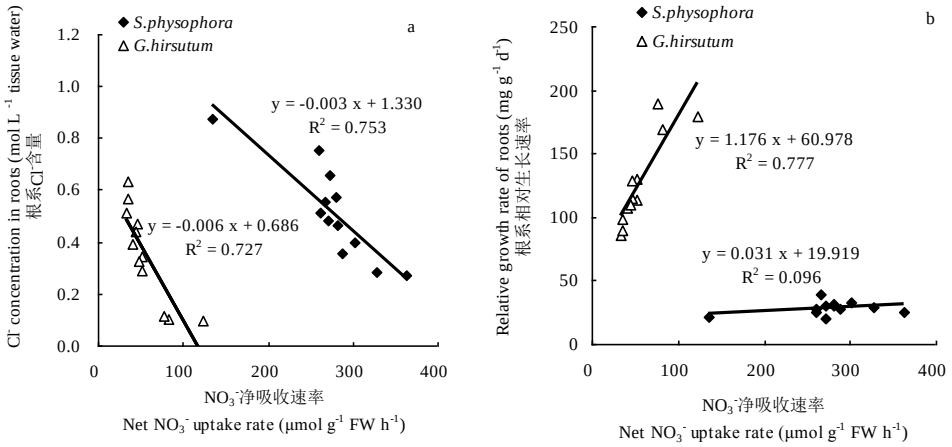

图 4　囊果碱蓬和陆地棉的 NO_3^-净吸收速率与根系 Cl^-含量（a）、相对生长速率（b）的关系

Fig. 4 Relationships of the net nitrate uptake rate with and the root Cl^- concentration (a) and relative growth rate (b) of the roots of *S. physophora* and *G. hirsutum* after pre-treatment with NaCl solution

2.4　NaCl 和 KCl 短期胁迫对根系 NO_3^-的低亲和净吸收速率的影响

不同浓度的 NaCl 和 KCl 短期胁迫 2 h 对 5 mmol L^{-1} NO_3^-条件下陆地棉 NO_3^-的净吸收速率没有显著影响，但显著降低了陆地棉 30 mmol L^{-1} NO_3^-条件下的 NO_3^-净吸收（p＜0.05）（图 5b），与对照相比，150 mmol L^{-1} NaCl 和 KCl 短期胁迫下陆地棉 NO_3^-的净吸收速率分别降低了 43.8%和 37.5%；而不同浓度的 NaCl 和 KCl 短期胁迫对囊果碱蓬 5 和 30 mmol L^{-1} NO_3^-的净吸收速率均没有显著影响（图 5a），这和 NaCl 长期胁迫 30 d 囊果碱蓬 NO_3^-的吸收结果不同（图 3a），说明囊果碱蓬 NO_3^-的吸收受吸收介质中 Cl^-浓度的影响较小。此外，短期盐胁迫下阳离子 Na^+和 K^+处理间对囊果碱蓬和陆地棉根系 NO_3^-的吸收影响不大（p＞0.05），说明盐分下植物根系对 NO_3^-的吸收受阴离子的影响更大。

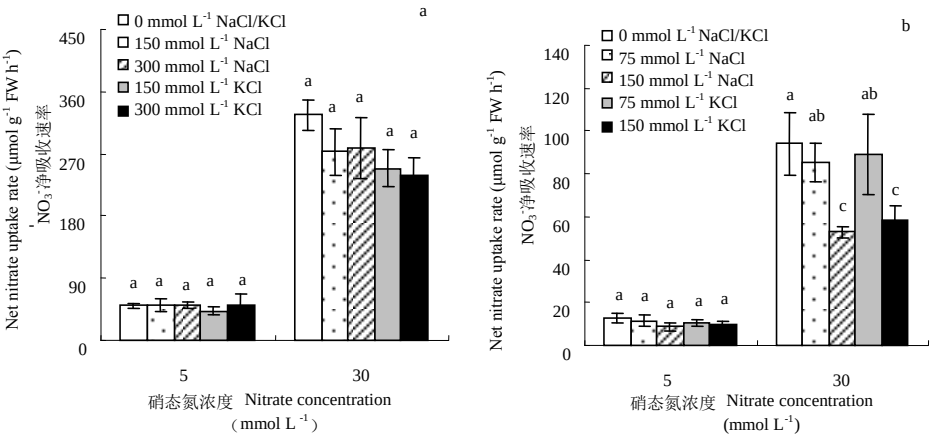

图 5　盐分对囊果碱蓬（a）和陆地棉（b）NO_3^-的低亲和净吸收速率的影响

Fig. 5 Effect of NaCl and KCl on net nitrate uptake rates of *S. physophora* (a) and *G. hirsutum* (b) roots in LATS

3 讨 论

本研究发现，囊果碱蓬和陆地棉 NO_3^-的低亲和吸收系统（LATS）在较广的 NO_3^-浓度范围内（1～50 mmol L^{-1}）呈线性吸收，这与橘属、大麦等植物的 LATS 研究结果一致[9,18]。不同种类的植物对同一养分离子的吸收动力学参数有很大的差异。比如 *Urtica dioica* 根系 NO_3^-的最大吸收速率（V_{max}）分别是 *Hypochaeris radicata* 和 *Plantago major* 的 2 倍和 4 倍[19]。10 mmol L^{-1} KNO_3 吸收溶液中，囊果碱蓬 NO_3^-的净吸收速率是大麦的 4 倍。本试验也发现，囊果碱蓬 NO_3^-的低亲和净吸收速率显著高于陆地棉。不同种植物动力学的差异具有重要的生态学意义：高效率的氮吸收可能更有利于囊果碱蓬在养分贫瘠的环境里生存和竞争[20]；另一方面，氮的需求状况对调控植物 NO_3^-的吸收起着重要的作用，试验结果表明当植物体内氮营养累积较多时，NO_3^-的吸收受到抑制，NO_3^-吸收系统的活性是整个植株对总需氮量的响应[21]。因此，相对陆地棉而言，囊果碱蓬是一种较高氮需求的盐生植物。

研究发现，介质中 NO_3^-＞1 mmol L^{-1}时 HATS 和 LATS 均参与 NO_3^-的吸收，在 5 和 30 mmol L^{-1} NO_3^-吸收溶液中橘属植物 HATS 分别占总吸收速率的 16%和 4%[9]，本试验结果表明，囊果碱蓬 HATS 分别占总吸收速率的 6.9%和 0.98%，陆地棉的分别占 25.2%和 3.4%。陆地棉的 HATS 占总吸收速率的比例远大于囊果碱蓬，证实非盐生植物陆地棉中 HATS 对 NO_3^-的吸收起着重要作用，而在盐生植物囊果碱蓬中 LATS 占总 NO_3^-吸收速率的 90%以上，因此研究 LATS 对 NO_3^-的吸收以及对植物抗盐性的影响更有意义。

研究认为，盐胁迫影响大麦NO_3^-的LATS是由于Cl^-对NO_3^-吸收的抑制为竞争性抑制，即Cl^-和NO_3^-的载体相同，Cl^-与载体结合后就阻碍了NO_3^-与载体的结合，从而抑制了NO_3^-的吸收[11]；但也有研究持相反的观点，即认为Cl^-对NO_3^-吸收的抑制不能简单地归结为竞争或非竞争性[3]。本试验长期盐胁迫处理囊果碱蓬和陆地棉，吸收溶液中没有NaCl，排除了Cl^-和NO_3^-的直接竞争作用，但结果发现囊果碱蓬和陆地棉NO_3^-的净吸收速率均下降；此外，短期盐胁迫试验中，吸收溶液中含有Cl^-和NO_3^-，但囊果碱蓬NO_3^-的净吸收速率并未降低。因此，

对囊果碱蓬的低亲和吸收系统而言，Cl^-与NO_3^-之间不应是简单的竞争性关系，其根系对Cl^-和NO_3^-选择性吸收的分子机理有待进一步研究。

对于NaCl影响植物NO_3^-吸收的原因，Klobus等[22]认为短期处理是由于NaCl阻碍了NO_3^-通过根的质膜，而长期处理却不知是NaCl的直接作用还是由于对生长的抑制从而间接影响NO_3^-的吸收。本试验发现，长期NaCl胁迫下陆地棉根系NO_3^-的净吸收速率与根系的相对生长速率呈显著正相关，但囊果碱蓬的相关性不显著，说明囊果碱蓬根系的生长速率对NO_3^-的吸收所起的间接作用很小。研究表明囊果碱蓬根系NO_3^-的净吸收速率与长期盐胁迫下根系中Cl^-的累积量呈显著性负相关，而与短期胁迫下外部吸收溶液中Cl^-的浓度无关。植物在盐渍环境下试图保持体内环境的稳态，即细胞内离子的平衡，因此，植物内部离子的含量决定外部离子的内流速度[23]。本研究结果将对盐生植物的物种筛选具有一定的指导意义，尤其在短期盐胁迫下盐生植物根系吸收氮的速率的变化可作为一个重要的耐盐指标。植物种内或种间耐盐性的差异对NO_3^-吸收的影响较大，耐盐性较强的植物NO_3^-的吸收不受盐离子的影响或下降幅度低于不耐盐植物。如NaCl显著抑制抗盐性较弱的大麦NO_3^-的吸收，而对抗盐性较强的品种的NO_3^-吸收有促进作用[24]；NaCl胁迫下，黄瓜和菠菜NO_3^-的吸收受到显著抑制，大豆NO_3^-的吸收变化较小，表明大豆有较强的抗盐能力[25]。本试验结果发现，NaCl长期胁迫下囊果碱蓬NO_3^-的净吸收速率的下降幅度显著低于陆地棉，表明了盐胁迫下囊果碱蓬的根系对NO_3^-仍具有较高的亲和性。根系对外界盐分的阻挡在植物抗盐性中具有重要的作用，是植物抗盐性的基础，大多数植物可以将土壤中到达根表面约98%的盐分拒之于根外[26]。Song等[8]研究发现囊果碱蓬根系拒Cl^-的能力显著大于旱生植物白梭梭，本试验也发现高盐胁迫下囊果碱蓬根系拒Cl^-的能力显著大于耐盐作物陆地棉。可见，NaCl胁迫下囊果碱蓬NO_3^-的净吸收速率下降幅度较小与根系拒Cl^-的能力有关。

综上所述，与陆地棉相比，囊果碱蓬在盐分胁迫下外部介质中 Cl^-的浓度对 NO_3^-的低亲和吸收系统的影响较小，植物内部的高氮需求和根系 Cl^-的累积共同调控盐分下囊果碱蓬NO_3^-的高效吸收，这种调控机制有效地保障了盐分下囊果碱蓬的氮素营养平衡和渗透调节作用，从而提高了植物的抗盐性。

参 考 文 献

[1] 童依平, 蔡超, 刘全友, 等. 植物吸收硝态氮的分子生物学进展. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(4): 433-440. Tong Y P, Cai C, Liu Q Y, et al. Recent advances in molecular biology of nitrate transporters in higher plants (In Chinese). Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10(4): 433-440

[2] Aslam M, Huffaker R C, Rains D W. Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings. Plant Physiology, 1984, 76: 321-325

[3] Botella M A, Cerda A, Lips S H. Kinetics of NO_3^- and NH_4^+ uptake by wheat seedlings—Effect of salinity and nitrogen source. Journal of Plant Physiology, 1994, 144: 53-57

[4] Botella M A, Martinez V, Nieves M, et al. Effects of salinity on the growth and nitrogen uptake by wheat seedlings. Journal of Plant Nutrition, 1997, 20: 793-804

[5] Abdelgadir E M, Oka M, Fujiyama H. Nitrogen nutrition of rice plants under salinity. Biologia Plantarum, 2005, 49: 99-104

[6] Tabatabaei S J. Effects of salinity and N on the growth, photosynthesis and N status of olive (*Olea europaea* L.) trees. Scientia Horticulturae, 2006, 108(4):432-438

[7] Liu X J, Yang Y M, Li W Q, et al. Interactive effects of sodium chloride and nitrogen on growth and ion accumulation of a halophyte. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2004, 35(15/16): 2 111-2 123

[8] Song J, Ding X D, Feng G, et al. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and xerophyte in saline conditions. New Phytologist, 2006, 71(1): 357-366

[9] 丁效东. 硝态氮在盐生植物体内的渗透调节作用和吸收动力学的研究, 北京: 中国农业大学资源与环境学院, 2006. Ding X D. Osmoregulation and kinetic characteristics of NO_3^- uptake in halophytes (In Chinese). Beijing: College of Resource and Environmental Sciences, China Agricultural University, 2006

[10] Cerezo M, Flors V, Legaz F, et al. Characterization of the low affinity transport system for NO_3^- uptake by *Citrus* roots. Plant Science, 2000, 160(1): 95-104

[11] Peuke A D, Jeschke W D. The characterization of inhibition of net nitrate uptake by salt in salt-tolerant barley (*Hordeum vulgare* L. cv. California Mariout). Journal of Experimental Botany, 1999, 50(337): 1 365-1 372

[12] Britto D T, Ruth T J, Lapi S. Cellular and whole-plant chloride dynamics in barley: Insights into chloride-nitrogen interactions and salinity response. Planta, 2004, 218: 615-622

[13] Breckle S W. How do halophytes overcome salinity? //Khan M A, Ungar I A. Biology of salt tolerant plants. Book Crafters, Michigan, USA. 1995: 199-213

[14] 弋良朋, 马健, 李彦. 不同土壤条件下荒漠盐生植物根际盐分特征研究. 土壤学报, 2007, 44(6): 1 139-1 143. Yi L P, Ma J, Li Y. Soil salt regime in rhizosphere of desert halophytes in different soils (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(6): 1 139-1 143

[15] 叶武威, 庞念厂, 王俊娟, 等. 盐胁迫下棉花体内 Na^+的累积、分配及耐盐机制研究. 棉花学报, 2006, 18(5): 279-283. Ye W W, Pang N C, Wang J J, et al. Characteristics of absorbing, accumulating and distribution of Na^+ under the salinity stress on cotton (In Chinese). Cotton Science, 2006, 18(5): 279-283

[16] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000. Li H S. Experimental principles and techniques of plant physiology and biological chemistry (In Chinese). Beijing: Higher Education Press, 2000

[17] Malik K A, Bilal R, Rasul G, et al. Associative N_2-fixation in plants growing in saline sodic soils and its relative quantification based on ^{15}N natural abundance. Plant and Soil, 1991,137: 67-74

[18] Siddiqi M Y, Glass A M D, Ruth T J, et al. Studies of the uptake of nitrate in barley. I. Kinetics of $^{13}NO_3^-$ influx. Plant Physiology, 1990, 93: 1 426-1 432

[19] Dijk S J, Lanting L, Lambers H, et al. Kinetics of nitrate uptake by different species from nutrient-rich and nutrient-poor habitats as affected by the nutrient supply. Physiologia Plantarum, 1982, 55(2): 103-110

[20] Pettersson S, Jensen P. Variation among species and varieties in uptake and utilization of potassium. Plant and Soil, 1983, 72(2/3): 231-237

[21] Imsande J, Touraine B. N demand and the regulation of nitrate uptake. Plant Physiology, 1994, 105: 3-7

[22] Klobus G, Ward M R, Huffaler R C. Characteristics of injury and recovery of net NO_3^- transport of barley seedlings from treatment of NaCl. Plant Physiology, 1988, 87: 878-882

[23] Smith F A. The internal control of nitrate uptake into excised barley roots with differing salt contents. New Phytologist,

1973, 72(4): 769-782

[24] 龚明，赵方杰，吴颂如，等. NaCl 胁迫对大麦硝酸盐吸收和有关的酶活性的影响. 植物生理学通讯，1990，26(2): 13-16. Gong M, Zhao F J, Wu S R, et al. Influence of NaCl stress on nitrate uptake and related enzyme activities of barley seedlings (In Chinese). Plant Physiology Communication, 1990, 26(2): 13-16

[25] 田霄鸿，李生秀，刘建利，等. 氯化钠胁迫对大豆、菠菜和黄瓜幼苗氮吸收和积累的影响. 西北农业大学学报，1998，26(1): 26-30. Tian X H, Li S X, Liu J L, et al. Influences of NaCl stress on nitrogen uptake and accumulation of soybeans, spinach and cucumber seedlings (In Chinese). Acta University Agricutural Boreali-occidentalis Sinica. 1998, 26(1): 26-30

[26] Munns R. Genes and salt tolerance: Bring them together. New Phytologist, 2005, 167(3): 645-663

DIFFERENCE BETWEEN *SUAEDA PHYSOPHORA* AND *GOSSYNIUM HIRSUTUM* IN LOW AFFINITY ABSORPTION RATE UNDER SALT STRESS AND ITS PHYSIOLOGICAL ANALYSIS

Yuan Junfeng[1] Tian Changyan[1†] Ma Haiyan[1, 2] Feng Gu[3]

(1 *Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi* 830011, *China*)

(2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

(3 *College of Resource and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing* 100094, *China*)

Abstract NO_3^- low affinity absorption dynamics of *Suaeda physophora* Pall. and mechanism of the high NO_3^- absorption efficiency were studied using the conventional ion depletion method with *Gossypium hirsutum* L. as control in the nutrient solutions different in Cl^- and NO_3^--N concentration. Results show that the NO_3^- uptake rate of *S. physophora* and *G. hirsutum* increased linearly with KNO_3 concentration from 1 to 50 mmol L^{-1} in the solution. But the net NO_3^- uptake rate and nitrate reductase activity were significantly higher in *S. physophora* than in *G. hirsutum*, which implies that *S. physophora* has a higher demand for nitrate than *G. hirsutum* does. After 2 h of pre-treatment with 10 mmol L^{-1} KNO_3, the total nitrogen concentrations increased by 30.6% and 36.8% in the shoots of *G. hirsutum* and *S. physophora*, respectively, meanwhile, the net NO_3^- uptake rates of the two reduced by 46.6% and 45.5%, respectively, which suggests that N uptake of the two species were regulated by negative feedback of the N nutrition of these plants. When *G. hirsutum* and *S. physophora* were put under NaCl stress for 30 days, NO_3^- uptake was significantly inhibited, more in *G. hirsutum* than in *S. physophora*. The net NO_3^- uptake rate exhibited a significant negative correlation with Cl^- concentration in the roots of *G. hirsutum* and *S. physophora*, indicating that the ablility of the root of *S. physophora* to resist Cl^- was higher than that of *G. hirsutum*. Temporary NaCl or KCl stress for 2 hours did not affect much the net NO_3^- uptake of *S. physophora*, but did decrease that of *G. hirsutum* by 43.8% and 37.5%, respectively. The findings indicate that the high-efficiency nitrate uptake by *S. physophora* roots is related to the high N demand and Cl^- accumulation of the plant, and Cl^- concentration in the nutrient solution does not have much impact on NO_3^- low-affinity transport system.

Key words *Gossypium hirsutum*; *Suaeda physophora*; Low affinity uptake rate; NaCl; NO_3^-