

不同耐盐性作物对盐胁迫的响应研究*

刘春卿 杨劲松[†] 陈德明 刘广明

(中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘要 通过盆栽试验, 研究了对盐胁迫具不同抗性水平反应的作物大麦和菠菜, 在不同盐分离子种类 Na_2CO_3 和 NaCl 、3 个盐分水平 (2.0, 31.5, 51.0 g kg^{-1}) 条件下的生长、生理指标变化, 揭示其对盐胁迫的不同适应机理。结果表明, 随土壤盐浓度的升高, 大麦的株高、有效分蘖数、产量和生物量均有所下降, 菠菜生长受到的抑制状况更加明显。随土壤盐浓度的升高, 大麦叶片丙二醛 (MDA) 的含量逐渐增加, Na_2CO_3 处理的叶片中 MDA 含量最高。与大麦相比, 菠菜在盐胁迫下, 更多的 Na^+ 通过根部向地上部运输, 使叶中积累了更多的 Na^+ 。大麦有较强的阻止盐分离子向叶片运输、维持叶片正常功能的能力。 Na_2CO_3 更易对植株叶片产生伤害。

关键词 盐渍土; 作物; 离子吸收

中图分类号 S1571.2 **文献标识码** A

土壤盐渍化对作物的生长和产量都有极大影响^[1]。 Na^+ 在植物组织中的积累能够影响膜的选择渗透性, 进而改变离子的吸收^[2], 这种离子吸收的不平衡可以引起营养缺乏或毒性^[3]。国内外许多学者对盐胁迫下作物体内 K^+ 、 Na^+ 离子含量和分布、生理指标的变化已进行了较多的研究^[4~10]。 K^+ 和 Na^+ 是两个互为竞争性的元素, 盐胁迫常导致植物体 K 元素的缺乏^[11], 耐盐作物往往通过选择性吸收 K^+ , 提高 K^+/Na^+ 比来提高作物的耐盐性^[12]。有试验表明, 在低钾条件下, 施钠可以部分起到代替钾的作用, 在钠、钾配合施用, 钠促进了棉铃的发育, 增加了籽棉的产量^[13, 14]。许多学者对进一步提高植物耐盐能力的途径和方法也进行了尝试性研究^[15~18]。

但以往研究大多是对短期胁迫下的作物抗性进

行试验研究, 在长期的土壤栽培条件下研究作物对盐胁迫的生理反应还不多见。本试验通过温室盆栽试验, 研究了具不同抗性水平反应的作物, 在不同盐分离子种类、不同盐分水平条件下的生长、生理指标变化, 揭示了其对盐胁迫的不同的适应机制和耐盐机理。

1 材料与方法

1.1 供试土壤与作物

土壤采自江苏省东台县沿海滩涂垦区, 为滨海潮土, 质地是砂质壤土。其基本理化性质见表 1。供试作物为大麦、菠菜。大麦为耐盐作物; 菠菜为盐中等敏感作物, 不耐盐。

表 1 供试土壤盐分离子组成

Table 1 Ion components of tested soil

pH	电导率 Electric conductivity (dS m^{-1})	全盐量 Total salt (g kg^{-1})	土壤盐分离子组成 Chemical composition of soil (cmol kg^{-1})							
			CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^+	Na^+
8.189	0.13	0.41	0	0.135	0.18	0.05	0.128	0.115	0.102	0.07

* 中国科学院农业科技开发研究 (NK 十五 2A206) 项目、国家重点基础研究发展规划项目 (G1999011803) 和 国家 8630 项目 (2002AA2Z4061) 资助

- 通讯作者, E-mail: jsyang@issas1.acl.cn

作者简介: 刘春卿 (1970~), 女, 博士研究生, 主要从事土壤水盐动态及作物耐盐性研究

收稿日期: 2004-11-26; 收到修改稿日期: 2005-06-30

112 试验设计

本试验在中国科学院南京土壤研究所温室进行。采用内径 15 cm、高 18 cm 的瓷钵, 土壤经自然风干、磨碎过 2 mm 筛, 据试验要求加入盐分和肥料, 混匀装盆。每盆装土 21.5 kg, 加蒸馏水使土壤含水量达田间持水量的 75%, 静置。大麦种子经 25 e 恒温催芽, 待幼苗长至 1 cm 时移苗, 每盆 15 株。菠菜种子在冷水中浸泡 24 h, 捞出后稍晾一下, 置于 15~ 20 e 恒温催芽, 出芽后点播, 每盆 5 棵。

本组试验设低、中、高 3 个盐分含量水平, 设计试验处理如表 2 所示。准确加入所需盐分, 使土壤含盐量分别达到 210 g kg⁻¹、315 g kg⁻¹、510 g kg⁻¹ NaCl 或 Na₂CO₃。每盆加入尿素 0.19 g (相当于施尿素 510 kg hm⁻²)、磷酸二氢铵 0.15 g (相当于施磷酸二氢铵 285 kg hm⁻²)。充分灌水满足作物生长需要。为防止灌溉水所含盐分对试验的影响, 试验所用灌溉水皆为蒸馏水。每个作物品种为 6 个盐胁迫处理, 合计 12 个处理, 3 次重复, 共 36 盆。

表 2 盐分胁迫试验处理

Table 2 Treatments of the salt stress experiment

试验处理编号 Treatment code	盐分种类 Kind of salt	土壤含盐量 Salt content of soil (g kg ⁻¹)	每盆加盐 Increasing salt per pot (g)
N 210	NaCl	210	3197
N 315	NaCl	315	7172
N 510	NaCl	510	11147
ò 210	Na ₂ CO ₃	210	3197
ò 315	Na ₂ CO ₃	315	7172
ò 510	Na ₂ CO ₃	510	11147

113 株高、有效分蘖数和生物量、产量的测定

在大麦成熟期, 用直尺测量多株大麦株高取平均作为该处理的株高; 以有种子形成的植株作为有效分蘖, 3 次重复的有效分蘖数取平均作为该处理的有效分蘖数。作物成熟后, 将大麦和菠菜的地上部分收获, 烘干, 称重测地上部生物量, 取 3 次重复的平均值。将烘干的 3 次重复的种子称重求平均测产量。

114 植株样品分析方法

大麦和菠菜成熟收获后, 将每盆的植株茎和叶分开, 经烘干, 磨碎, 过筛。称取 0.15 g 茎或叶加去离子水 50 ml 于沸水中煮沸 2 h, 冷却后定容, 搅拌, 过滤。用火焰光度计测定 K⁺、Na⁺; 用选择电极电位法测定 Cl⁻。取 3 次重复的平均值。

115 叶片丙二醛含量的测定方法

取拔节期的大麦上部刚伸展的或菠菜苗期上部幼嫩叶片, 洗净擦干, 剪成 0.15 mm 长的小段。称取 0.15 g 加少许石英砂和三氯乙酸研磨, 再用三氯乙酸分 2 次冲洗研钵, 合并提取液, 3000 r min⁻¹ 下离心 10 min, 取上清液与硫代巴比妥酸混合后在 100 e 水浴上煮沸 30 min, 冷却(冷水浴中), 再离心 1 次。取上清液分别测定在 450 nm、532 nm 和 600 nm 处的吸光度值(以硫代巴比妥酸溶液为空白)。

2 结果与讨论

2.1 不同土壤盐分条件下大麦和菠菜的株高、有效分蘖数、地上部生物量和产量

如表 3 所示, 在 NaCl 胁迫下, 随盐分浓度的升高, 大麦的株高降低。在 Na₂CO₃ 胁迫下, 随含盐量增加, 大麦株高呈现更为显著的下降趋势, 并且 315 g kg⁻¹ 处理的大麦和 510 g kg⁻¹ 处理的大麦自移栽后即受到严重的抑制, 40 d 后逐渐死亡。

随盐分浓度的增加, 大麦的有效分蘖数减少, 尤其在高盐胁迫下, 大麦的有效分蘖数显著减少。低浓度的碳酸盐胁迫与较低浓度的氯化物胁迫有效分蘖数差别不大。总之, 大麦的株高增加, 有效分蘖数就多, 两者具有很好的一致性。

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。由表 3 可见, 随 NaCl 含量的增加, 大麦的生长受到严重抑制, 产量明显下降。210 g kg⁻¹ Na₂CO₃ 处理与 210 g kg⁻¹ NaCl 处理相比, 生物量有所增加, 但产量明显下降, 不饱满籽粒明显增多。随 NaCl 含量的增加, 菠菜的生长受到抑制状况更加明显, 生物量和产

量迅速下降。显示菠菜对盐胁迫更加敏感, 大麦对盐胁迫有一定的抗性。

表 3 盐胁迫条件下的株高、有效分蘖数、地上部生物量和产量

Table 3 Height, number of effective tillers, biomass of ground parts and yield of the crops in different salt treatments

试验处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	有效分蘖数 Number of effective tillers per pot	地上部生物量 Biomass of ground parts (g pot ⁻¹)	产量 Yield (g pot ⁻¹)	
大麦 Barley	210	597	1513	20160	7136
	35	557	1510	16154	6117
	50	520	1117	12184	3196
	210	630	1610	22160	6104
菠菜 Spinach	210			13156	6180
	35			6147	3119
	50			5194	2169
	210			15121	6190

2.1.2 膜脂过氧化作用的差异

植物器官衰老时,或在逆境条件下,往往发生膜脂过氧化作用,丙二醛(malondialdehyde, MDA)是其产物之一,通常利用它作为脂质过氧化指标,表示细

胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱。不同盐分和浓度对大麦和菠菜叶片中丙二醛含量的影响如图 1。

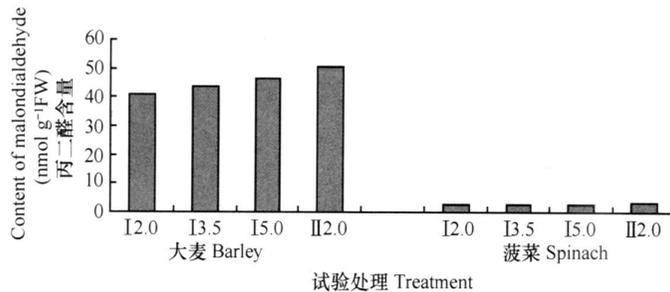


图 1 不同盐分和浓度对大麦和菠菜叶片中丙二醛含量的影响

Fig1 Effect of types and concentrations of salt on content of MDA in barley and spinach

对 3 个浓度的 NaCl 处理和 210 g kg⁻¹ 的 Na₂CO₃ 处理的叶片丙二醛的含量进行方差分析显示,盐分种类和浓度并未对叶片中丙二醛的含量产生显著影响,这可能是正在伸展的幼嫩组织中,由于细胞的分化较快,吸入的盐分会很快被稀释,一般不容易发生盐分的毒害,且大麦和菠菜在长时间的盐分胁迫下,逐渐适应了环境,能够较正常的生长,所以膜脂过氧化程度差别不大。

虽然经方差检验各处理差异并不显著,但我们仍可以看出,随着 NaCl 含量的增加,大麦叶片中 MDA 的含量逐渐增加,显示随着 NaCl 含量的增加,盐分胁迫对作物的伤害增加。而 210 g kg⁻¹ 的 Na₂CO₃ 处理的叶片中 MDA 的含量超过所有的 NaCl

处理,显示 Na₂CO₃ 在较低浓度下即对作物产生较严重的伤害。

从图 1 还可以看出,不同的盐分种类和含量对菠菜叶片中的 MDA 含量并没有影响,并且所有处理中菠菜叶片中的 MDA 含量极低,这可能是菠菜的耐盐机理与大麦不同,在盐胁迫下受到的伤害也不一致的原因,有待进一步探索。

2.1.3 植株体内 K⁺、Na⁺ 的吸收与分布的差异

淡土植物的耐盐性主要取决于根系对离子的选择性吸收和盐分在器官组织和细胞水平上的区域化分布^[19]。作物经常通过选择性吸收 K⁺ 提高 K⁺/Na⁺ 比来提高作物的耐盐性。表 4 结果显示,在同样的盐分种类和浓度下,菠菜茎和叶中的 K⁺

含量低于大麦茎和叶中的 K^+ 含量, 而 Na^+ 含量显著高于大麦茎和叶中的 Na^+ 含量, 显示菠菜在盐胁迫下, 更多的 Na^+ 通过根部向地上部运输。与大麦相比, 相同条件下菠菜叶中积累了更多的 Na^+ , 盐胁迫更易在菠菜的叶片中积累, 这将对菠菜的叶片产生

较大的伤害, 危害作物生产的基础。

随着盐处理浓度的升高, 大麦种子中的 K^+ 含量没有降低, Na^+ 含量有了显著升高, 说明盐分离子在大麦种子中有一定的积累, 但种子中的盐分离子含量远远低于茎和叶中的盐分离子含量。

表 4 植株体内 K^+ 、 Na^+ 的含量与分布¹⁾

Table 4 K^+ and Na^+ contents and distributions in crops in different treatments ($mmol\ g^{-1}$)

试验处理 Treatment		茎 Stem		叶 Leaf		种子 Seed	
		K^+	Na^+	K^+	Na^+	K^+	Na^+
大麦 Barley	$\bar{N} 210$	0153 a	0193 b	0150 a	0187 b	01140 b	01037 c
	$\bar{N} 315$	0160 a	1117 ab	0156 a	0178 b	01152 ab	01058 ab
	$\bar{N} 510$	0152 a	1130 a	0154 a	0183 b	01175 a	01076 a
菠菜 Spinach	$\bar{O} 210$	0114 b	1104 ab	0110 b	1154 a	01155 ab	01046 bc
	$\bar{N} 210$	0146 a	1189 a	0140 a	1182 b		
	$\bar{N} 315$	0154 a	1162 a	0141 a	1177 b		
	$\bar{N} 510$	0150 a	1153 a	0134 a	1178 b		
	$\bar{O} 210$	0131 a	2109 a	0143 a	2168 a		

1) 采用 Duncan's 新复极差多重比较, 不同字母表示差异达 5% 显著水平。仅在同一竖栏内且大麦和菠菜分别进行比较 Compared according to Duncan's multiple comparison a, b, c are significantly different at the 5% level Compared only within same column and same crop

由上表可见, 随 NaCl 处理浓度的升高, 大麦茎中的 Na^+ 含量显著增加, 但在 3 个水平 NaCl 处理下, 植株叶中 Na^+ 含量并无显著差异, 且大麦茎中的 Na^+ 含量均大于叶中的 Na^+ 含量, 显示大麦将较多的 Na^+ 阻留在茎中, 有较强的阻止盐分离子向叶片运输, 维持叶片正常功能的能力。在先前的研究中发现大麦体内盐分明显的区域化, 根系吸收的 Na^+ 向地上部运输较少, 留存在根系多, 而对 K^+ 的选择性强^[20]。

低浓度 Na_2CO_3 处理下, $210\ g\ kg^{-1}\ Na_2CO_3$ 处理的大麦茎和叶中 K^+ 显著低于其他的 3 个水平的 NaCl 处理。茎中的 Na^+ 含量介于 $210\ g\ kg^{-1}\ NaCl$ 和 $315\ g\ kg^{-1}\ NaCl$ 处理之间, 但叶中 Na^+ 显著高于其他的 3 个水平的 NaCl 处理, 且叶中的浓度显著大于茎中的浓度。显示 Na_2CO_3 处理下, Na^+ 更易在植株叶片中产生积累。高浓度的 Na^+ 将影响叶片细胞膜的正常透性, 使大量电解质(主要是 K^+) 向外渗漏; 叶片内过多的 Na^+ 还会破坏类囊体上光合系统组分结构, 从而使光合速率下降; 同时, 叶片中过多的 Na^+ , 或由此而导致的低 K^+ , 会抑制韧皮部中同化产物的运输而使叶片生长受阻^[21]。

与大麦不同, 低浓度 Na_2CO_3 处理下, 菠菜茎中 K^+ 含量低于 NaCl 处理的茎中 K^+ 含量, Na^+ 含量高于 NaCl 处理的 Na^+ 含量, 但差异并不显著; 叶中的

Na^+ 含量显著高于 NaCl 处理的叶中 Na^+ 含量且叶中的 Na^+ 含量大于茎中含量, 显示菠菜并没有将 Na^+ 截留在茎中, 而是较多的运输到了叶片, 这可能是菠菜耐盐性差的一个重要原因。从整体来看, 菠菜茎和叶中 Na^+ 含量都是较高的。

3 结 论

1) 盐胁迫严重抑制了大麦和菠菜的生长, 生物量和产量迅速下降。菠菜对盐胁迫更加敏感, 而大麦有一定的抗性。在盐胁迫下, 与菠菜相比, 大麦具有较强的抑制盐分离子向地上部及叶片的运输的能力, 耐盐性较强。 Na_2CO_3 较 NaCl 更易导致 Na^+ 在植株叶片的积累。菠菜较大麦叶片中积累了更多的 Na^+ , 这大概是菠菜耐盐性差的一个重要原因。

2) 大麦叶片中 MDA 的含量增加表征了盐胁迫的增强。低浓度的 Na_2CO_3 即对作物产生较严重的伤害。菠菜叶中的 MDA 含量不能用来表征盐胁迫对菠菜的伤害。

参 考 文 献

- [1] 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. *Pe&dosphere*, 1995, 5 (1): 21~34

- [2] Khan MS A, Hamid A, Salahuddin A BM, et al. Effect of NaCl on growth, photosynthesis and mineral ions accumulation of different types of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agron. Crop Sci.*, 1997, 179: 149~161
- [3] Zou B J, Mo R C. Distribution of soil zinc, iron, copper and manganese fractions and its relationship with plant availability. *Pedosphere*, 1995, 5 (1): 35~44
- [4] 郭房庆, 汤章城. NaCl 胁迫下抗盐突变体和野生型小麦 Na^+ 、 K^+ 累积的差异分析. *植物学报*, 1999, 41(5): 515~518. Guo F Q, Tang Z C. Difference in Na^+ , K^+ accumulation in the salt-tolerant mutant and the wild type of wheat during exposure to NaCl stress (In Chinese). *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(5): 515~518
- [5] Gorham J. Salt tolerance in the triticeae: Ion distribution in rye and triticale. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 609~614
- [6] 陈德明, 俞仁培. 作物相对耐盐性的研究 I. 大麦和小麦不同生育期的耐盐性. *土壤学报*, 1995, 32(4): 414~422. Chen D M, Yu R P. Studies on relative salt tolerance of crops I. Salt tolerance of barley and wheat at different growth stages (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 1995, 32(4): 414~422
- [7] 王萍, 郭继勋. 野大麦在不同逆境下的生理生态特征. *东北师大学报(自然科学版)*, 1998, 3: 120~123. Wang P, Guo J X. Growth and physiological metabolic changes of *Hordeum brevisublatum* under different abersities (In Chinese). *Journal of Northeast Normal University*, 1998, 3: 120~123
- [8] Hussain N, Ali A, Sarwar G, et al. Mechanism of salt tolerance in rice. *Pedosphere*, 2003, 13 (3): 233~238
- [9] Yan X K, Chang K W, Xu H L. Effects of paper mill sludge on potassium, sodium, calcium, and magnesium concentrations in different soybean cultivars. *Pedosphere*, 2005, 15(1): 84~94
- [10] 陈阳, 王贺, 张福锁, 等. 盐渍生境下野生琵琶柴盐分分布及泌盐特点. *土壤学报*, 2004, 41(5): 774~779. Chen Y, Wang H, Zhang F S, et al. Ions secretion in wild *Reaumuria songrica* under natural saline-alkali conditions (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41 (5): 774~779
- [11] Naidoo G. Growth, water and ion relations in the coastal halophytes *Trilochin bulbosa* and *T. striata*. *Environ. Expl. Bot.* 1994, 34: 419~426
- [12] Catalan L, Balzarini Z, Talesnik E, et al. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis flexuosa* (D. C.). *For. Ecol. Manage.* 1994, 63: 347~357
- [13] 陈国安. 钠对棉花生长和钾的吸收与转移的影响. *土壤*, 2001, 33 (3): 138~141. Chen G A. Effect of sodium on cotton's growth and potassium's uptake and transport (In Chinese). *Soils*, 2001, 33 (3): 138~141
- [14] 陈国安. 钠对棉花生长及钾钠吸收的影响. *土壤*, 1992, 24 (4): 201~204. Chen G A. Effect of sodium on cotton's growth and uptake of potassium and sodium (In Chinese). *Soils*, 1992, 24 (4): 201~204
- [15] Sheng Q R, Liu Z P, Mao Z S. Effect of initial soluble salt composition of saline soil on salinity tolerance of barley plant. *Pedosphere*, 1991, 1(4): 355~362
- [16] 申连英, 毛永民, 鹿金颖, 等. 丛枝菌根对酸枣实生苗耐盐性的影响. *土壤学报*, 2004, 41(3): 426~433. Shen L Y, Mao Y M, Lu J Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizae on salt tolerance of wild jujube (*Zizyphus spinosus* Hu) seedlings (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41 (3): 426~433
- [17] 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 NaCl stress (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(1): 155~159
- [18] Bhatti A U, Khan Q, Gurmani A H, et al. Effect of organic manure and chemical amendments on soil properties and crop yield on a salt affected Entisol. *Pedosphere*, 2005, 15 (1): 46~51
- [19] Greenway H, Munns R. Mechanism of salt tolerance in halophyte. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31: 149~190
- [20] 刘友良, 章文华, 丁念诚, 等. 大麦耐盐机理的研究. 见: 中国作物学会大麦专业委员会主编. 中国大麦文集(第三集). 南昌: 江西科学技术出版社, 1993. 209~214. Liu Y L, Zhang W H, Ding N C, et al. Studies on barley's salt-tolerant mechanics. In: *Barley Specialized Committee, Crop Science Society of China. ed. Chinese Barley Paper Collection (3)* (In Chinese). Nanchang: Jiangxi Science and Technology Press, 1993. 209~214
- [21] 张福锁主编. 植物营养学生态生理学和遗传学. 北京: 中国科学技术出版社, 1993. 208. Zhang F S. ed. *Plant Nutrition: Ecological Physiology and Genetics* (In Chinese). Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1993: 208

RESPONSES TO SALT STRESS OF CROPS DIFFERENT IN SALT TOLERANCE

Liu Chunqing Yang Jingsong Chen Deming Liu Guangming

(Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract Pot experiments were conducted in greenhouse on effects of salts different in type and concentration on growth and physiological indexes of crops to find out mechanisms of their adaptability and tolerance to salt. The results showed that plant height, number of effective tillers, yield and biomass of the ground parts of barley dropped along with the increasing soil salt concentration and the growth of spinach was inhibited even more significantly. The content of malondialdehyde (MDA) in barley leaves increased with the increasing NaCl concentration and reached summit under Na_2CO_3 stress. Compared with barley, more Na^+ was transported through roots to the ground parts and accumulated in spinach leaves under salt stress. Barley has the capability of restraining transportation of salt ions to leaves and sustaining normal function of leaves. Na_2CO_3 is more harmful to leaves of the plants.

Key words Salt-affected soil; Crop; Ionic uptake