

· 研究报告 ·

罗布麻对不同浓度盐胁迫的生理响应

宁建凤¹, 郑青松², 邹献中^{1*}, 孙丽丽¹, 姚瑶², 陈勇¹, 巫金龙¹, 魏岚¹

¹广东省农业科学院土壤肥料研究所, 广东省养分资源循环利用与耕地保育重点实验室, 广州 510640

²南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏省海洋生物学重点实验室, 南京 210095

摘要 利用网室盆栽实验, 研究不同浓度的NaCl(100–400 mmol·L⁻¹)胁迫对罗布麻(*Apocynum venetum*)生长及生理特性的影响。结果表明, 100 mmol·L⁻¹NaCl处理显著降低了罗布麻植株的鲜重, 但对其干重影响不大; 随着盐浓度继续增加, 罗布麻鲜重和干重显著下降。在盐胁迫下, 罗布麻叶片内的丙二醛含量、电解质渗漏率、根部和地上部Na⁺的含量明显增加, K⁺的含量随着盐离子浓度的增加而降低。盐胁迫显著降低了地上部Ca²⁺的含量, 而对根部Ca²⁺的含量没有影响。植株K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺比值随着盐胁迫强度的增加而降低。盐胁迫显著促进了罗布麻根部对K⁺和Ca²⁺的选择性吸收及对K⁺的选择性运输。当NaCl浓度小于或等于200 mmol·L⁻¹时, 随着盐离子浓度的增加, 罗布麻叶片内的脯氨酸和可溶性糖积累显著增加, 而当NaCl浓度大于200 mmol·L⁻¹时, 这2种有机溶质含量显著下降。总体上, 罗布麻通过积累无机离子、合成有机溶质及维持较高的K⁺、Ca²⁺选择性吸收和运输来适应一定浓度(≤200 mmol·L⁻¹NaCl)的盐胁迫。

关键词 罗布麻, 生长, 生理响应, 盐胁迫

宁建凤, 郑青松, 邹献中, 孙丽丽, 姚瑶, 陈勇, 巫金龙, 魏岚 (2010). 罗布麻对不同浓度盐胁迫的生理响应. 植物学报 45, 689–697.

罗布麻(*Apocynum venetum*)隶属夹竹桃科(Apocynaceae), 为多年生直立草本或灌木, 又名“红麻”和“茶叶花”, 具有耐旱、耐寒和耐盐碱等特点, 环境适应性强(赵可夫和李法曾, 1999; 张广伦等, 2005)。罗布麻是优良的纤维植物和较贵重的药用植物(朱国丽等, 2008), 广泛分布于我国华东、东北、华北以及西北等10多个省区(彭雪梅等, 2008)。长期以来, 国内外关于罗布麻的研究主要集中于其引种栽培技术(张广伦等, 2005)、资源利用(张卫明等, 2006; Han et al., 2008)和药用价值(Butterweck et al., 2003; Grundmann et al., 2007; 冀宛丽和赵家太, 2008)等方面。罗布麻为假盐生植物(赵可夫和李法曾, 1999), 针对其耐盐生理等方面的研究鲜有报道(赵可夫和范海, 2005; 任辉丽等, 2008)。

盐渍是影响植物生长和产量的一个重要环境因子(陈长平等, 2000; Munns, 2002)。全世界盐渍土壤面积为9.54×10⁸ hm², 我国各类盐渍土总面积约为

0.99×10⁸ hm²(杨帆等, 2009)。盐分对植物的伤害作用主要是离子毒害、渗透胁迫和养分亏缺(刘友良和汪良驹, 1998; Zhu, 2002; Parida and Das, 2005)。在盐渍土中生长的植物通过各自不同的方式适应环境。其中, 高等植物耐盐的重要机制之一是通过调节无机离子的种类、数量和比例来维持细胞内(外)微环境的稳定, 或者通过积累有机小分子物质, 如脯氨酸、甜菜碱、有机酸和可溶性糖等, 来进行渗透调节(赵博生等, 2001; Munns, 2002; Parida and Das, 2005)。通过对植物耐盐机理的研究, 可以筛选、引种和培育新的耐盐植物, 使其适应盐渍环境, 并可改良现有盐渍化土壤的生态环境(贾亚雄等, 2008)。本研究通过盆栽实验, 探讨盐胁迫对罗布麻生长、离子含量、质膜透性及有机渗透调节物质积累的影响, 进而分析罗布麻的耐盐生理机制, 以期充分开发利用野生罗布麻资源和改良盐碱地提供理论依据。

收稿日期: 2009-12-03; 接受日期: 2010-02-27

基金项目: 广东省农业科学院土壤肥料研究所所长基金(No.2007-szj-02)和广东省科技计划项目(No.2010B030800009)

* 通讯作者。E-mail: patroonkiller@sina.com

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料罗布麻(*Apocynum venetum* L.)产于山东省惠民县。

1.2 方法

1.2.1 胁迫处理

本实验在广东省农业科学院土壤肥料研究所网室内进行。2008年3月, 将长为10–15 cm的二年生罗布麻根段栽入土壤中进行培养。同年8月选取长势基本一致(高约40 cm)的罗布麻苗移栽至下部具孔且内装石英砂的塑料盆中, 每盆栽植1棵罗布麻苗。用1/2 Hoaglands营养液培养10天后开始加入不同浓度的NaCl对罗布麻苗进行胁迫处理。实验共设置4个盐处理浓度: 100、200、300、400 mmol·L⁻¹NaCl; 以不加NaCl的1/2 Hoaglands营养液为对照(0 mmol·L⁻¹NaCl)。每处理设17个重复。为避免盐冲击效应, 每天递增100 mmol·L⁻¹NaCl以提高盐浓度, 到达最终浓度后, 每个处理均继续处理30天, 然后采样并进行分析测定。实验过程中, 营养液浇灌方式采用砂面浇灌法, 为降低砂培介质中NaCl的浓度变化幅度, 处理液浇灌量为沙子持水量的4倍, 每天浇灌1次, 约有3/4的溶液流出, 可将积余的盐分冲洗掉, 以保持NaCl的浓度恒定。实验期间, 采用自然光照培养, 最高日温为27–35°C, 最低夜温为24–27°C。

1.2.2 植株干重和鲜重的测定

采样时先用自来水洗去砂粒, 再用蒸馏水冲洗干净, 并用吸水纸擦干植株表面的水分, 称量鲜重。然后将植株分成根、茎和叶三部分, 分别称取鲜重后置于烘箱中105°C杀青15分钟, 70°C烘干至恒重, 称量根、茎和叶的干重。

1.2.3 离子含量的测定

将植株根、茎和叶样品烘干粉碎研磨后, 过30目筛。精确称量约0.500 0 g, 参照Hunt(1982)和郑青松等(2004)的方法, 测定K⁺、Na⁺和Ca²⁺的含量(单位: g·kg⁻¹)。用Z-5000型火焰光度计(HITACHI, 日本)测定K⁺和Na⁺的含量; 用Z-5000型原子吸收仪(HITA-

CHI, 日本)测定Ca²⁺的含量。

1.2.4 离子选择性吸收和运输系数计算

按照下列公式计算离子吸收与运输的K⁺、Na⁺和Ca²⁺选择性吸收与运输系数(Flower and Yeo, 1988; 汪良驹等, 1995):

离子选择性吸收系数AS_{X,Na}=根系{[X⁺]/[Na⁺]} / 介质中{[X⁺]/[Na⁺]}

离子选择性运输系数TS_{X,Na}=地上部器官{[X⁺]/[Na⁺]} / 根器官{[X⁺]/[Na⁺]}

式中, [X]为K⁺或Ca²⁺的含量(mmol·g⁻¹DW)。

1.2.5 丙二醛和电解质渗漏率的测定

选取罗布麻植株相同部位鲜样, 采用比色法(李合生等, 2000)测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量; 参照Masood等(2006)的方法测定电解质渗漏率(electrolyte leakage percentage, ELP)。

1.2.6 脯氨酸和可溶性糖含量的测定

选取罗布麻叶片干样, 采用茚酮比色法(李合生等, 2000)测定可溶性糖(soluble sugar)的含量; 采用比色法(Jaleel et al., 2007)测定脯氨酸(proline)的含量。

1.3 数据处理

使用Excel2003和SAS9.0软件进行数据处理和分析。

2 结果与讨论

2.1 盐胁迫对罗布麻生长的影响

从图1A可以看出, 在100 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 与对照相比, 罗布麻的根、茎和叶鲜重显著下降, 且随着盐浓度的增加, 植株鲜重下降愈显著。当NaCl浓度达到400 mmol·L⁻¹时, 其根、茎和叶鲜重与相应对照处理相比分别降低了53%、47%和64%。图1B显示, 在100 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻的根、茎和叶干重与对照处理相比差异不显著, 随着盐浓度的不断升高, 其根、茎和叶干重均有不同程度的下降; 在400 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 其根、茎和叶干重与对照处理相比分别下降了47%、37%和58%, 但茎部和叶干重在200、300和400 mmol·L⁻¹NaCl处理间差异不显著。

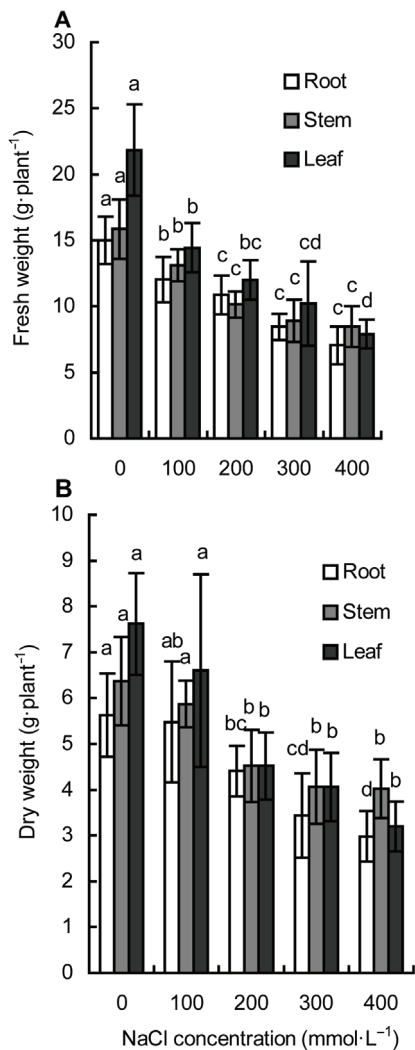


图1 不同浓度NaCl处理对罗布麻植株鲜重(A)和干重(B)的影响
不同字母表示相同部位不同处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 1 Effects of different concentrations of NaCl on fresh weight (A) and dry weight (B) of *Apocynum venetum*
Different letters mean different significantly in the same organ among treatments ($P<0.05$).

2.2 盐胁迫对罗布麻叶片丙二醛含量和电解质渗漏率的影响

在100 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻叶片MDA含量和ELP与对照相比均差异不显著, 但随着盐浓度的增加, MDA含量和ELP均显著增加。在400 mmol·L⁻¹NaCl处理下, MDA含量是对照的3.6倍(图2A), ELP与对照相比提高了65%(图2B)。

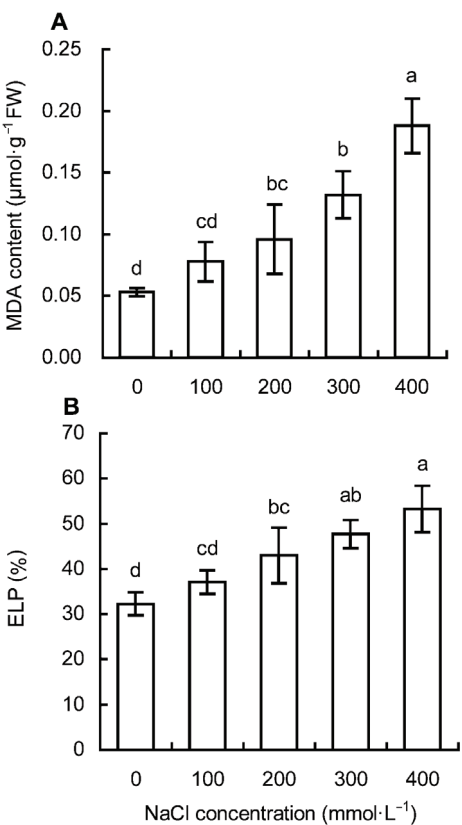


图2 不同浓度NaCl处理对罗布麻叶片丙二醛含量(A)和电解质渗漏率(B)的影响

MDA: 丙二醛; ELP: 电解质渗漏率。不同字母表示相同部位不同处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 2 Effects of different concentrations of NaCl on MDA content (A) and ELP (B) in leaves of *Apocynum venetum*
MDA: Malondialdehyde; ELP: Electrolyte leakage percentage. Different letters mean different significantly in the same organ among treatments ($P<0.05$).

2.3 盐胁迫对罗布麻K⁺、Na⁺、Ca²⁺含量及K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺比的影响

由表1可知, 盐胁迫显著增加了罗布麻植株Na⁺的含量。在NaCl胁迫下, 罗布麻地上部(含茎和叶)和根部Na⁺的含量均显著高于对照, 且随着盐处理浓度的增加Na⁺的含量明显升高。在400 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻根部和地上部Na⁺的含量分别是相应对照的7.2倍和4.8倍。与植株Na⁺含量变化不同, 盐处理后罗布麻地上部和根部K⁺的含量显著低于对照, 且随着盐处理浓度的增加K⁺含量显著降低(表1)。在400

表1 不同浓度NaCl胁迫对罗布麻根部和地上部Na⁺、K⁺和Ca²⁺含量的影响

Table 1 Effects of different concentrations of NaCl on contents of Na⁺, K⁺ and Ca²⁺ in the roots and shoots of *Apocynum venetum*

NaCl concentration (mmol·L ⁻¹)	Ion content (g·kg ⁻¹ DW)					
	Na ⁺		K ⁺		Ca ²⁺	
	Root	Shoot	Root	Shoot	Root	Shoot
0	2.16±0.57 d	5.98±0.49 e	16.00±0.70 a	19.41±1.31 a	0.67±0.09 a	9.17±0.71 a
100	9.18±1.83 c	15.46±0.86 d	13.20±1.75 b	16.52±0.98 b	0.57±0.15 a	6.15±0.29 b
200	11.19±1.23 bc	19.13±1.17 c	11.96±0.79 bc	15.53±0.76 bc	0.60±0.09 a	5.51±0.58 bc
300	12.53±2.30 b	24.43±2.24 b	10.76±0.78 cd	14.38±1.15 cd	0.64±0.10 a	5.21±0.17 c
400	15.61±1.85 a	28.82±3.93 a	9.59±0.36 d	13.00±1.21 d	0.64±0.12 a	4.07±0.60 d

同列数字不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

The different letters within the same column represent significant difference among treatments ($P<0.05$).

mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻根部和地上部K⁺含量与相应对照处理相比分别降低了40%和33%。在盐胁迫下, 罗布麻根部Ca²⁺含量随着盐浓度的增加变化不大, 处理间没有显著差异(表1)。与根部Ca²⁺含量变化不同, 盐胁迫显著降低了地上部Ca²⁺的含量, 且盐处理浓度越高, 其地上部Ca²⁺的含量下降就越明显。在400 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻地上部Ca²⁺的含量与对照处理相比降低了56%。此外, 从表1中还可以看出, 在同一盐浓度处理下, 罗布麻地上部Na⁺、K⁺和Ca²⁺的含量均明显高于根部, 即罗布麻地上部离子累积量高于地下部。

对表1的数据折算后得出K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺(均为物质的量的比率)比值(图3)。从图3A可以看出, 盐胁迫明显降低了罗布麻植株的K⁺/Na⁺比。在100和200 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻根部的K⁺/Na⁺比值均高于1; 当盐浓度(≥200 mmol·L⁻¹)继续增加, 根部的K⁺/Na⁺比值明显降低, 且均小于1。总体上, 罗布麻根部和地上部K⁺/Na⁺比值随着盐浓度的增加呈明显下降趋势, 且在同一盐浓度处理下根部K⁺/Na⁺比值高于地上部, 但随着盐处理强度的加大, 这一差距越来越小。从图3B可以看出, 与K⁺/Na⁺比值变化规律相同, 在盐胁迫下, 罗布麻根部和地上部的Ca²⁺/Na⁺比值也明显降低, 且在相同盐浓度处理下, 罗布麻根部的Ca²⁺/Na⁺比值也明显低于地上部, 并随着盐处理强度的加大, 这一差距也越来越小。

2.4 盐胁迫对罗布麻K⁺、Na⁺和Ca²⁺选择性吸收与运输的影响

盐胁迫下, 罗布麻根部对S_{K, Na}和S_{Ca, Na}的吸收(AS_{K, Na}

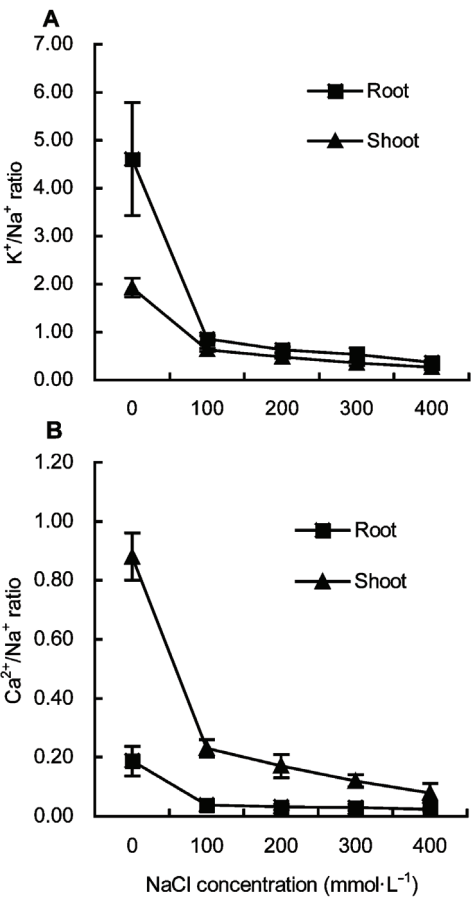


图3 不同浓度NaCl胁迫对罗布麻K⁺/Na⁺(A)和Ca²⁺/Na⁺(B)比的影响

Figure 3 Effects of different concentrations of NaCl on ratios of K⁺/Na⁺ (A) and Ca²⁺/Na⁺ (B) in *Apocynum venetum*

和AS_{Ca, Na})呈显著上升趋势。当NaCl浓度为200、300和400 mmol·L⁻¹时, 罗布麻根部AS_{K, Na}的差异不显

著。随着盐处理浓度的增加, $AS_{Ca, Na}$ 值呈逐渐增加的趋势(图4A)。图4B显示, 在不同浓度的NaCl胁迫下, 罗布麻地上部运输 $S_{K, Na}(TS_{K, Na})$ 随着盐浓度的增加总体上呈缓慢增加趋势。与 $TS_{K, Na}$ 不同, 在盐胁迫下, 罗布麻 $TS_{Ca, Na}$ 随着盐浓度的增加呈先增加后降低的趋势, 其中 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl胁迫下的 $TS_{Ca, Na}$ 值最高。统计分析结果显示, 所有盐浓度处理下的 $TS_{Ca, Na}$ 值均与对照差异不显著。

2.5 盐胁迫对罗布麻叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

从图5A可以看出, 在100和200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl胁迫下, 叶片的脯氨酸含量均显著高于对照, 且在此盐浓度范围内, 随着盐处理浓度的增加而增加; 当NaCl浓度增加到300 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 脯氨酸含量下降, 但与对照相比差异不显著。在400 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理下, 脯氨酸含量与对照处理相比显著下降。盐胁迫下, 罗布

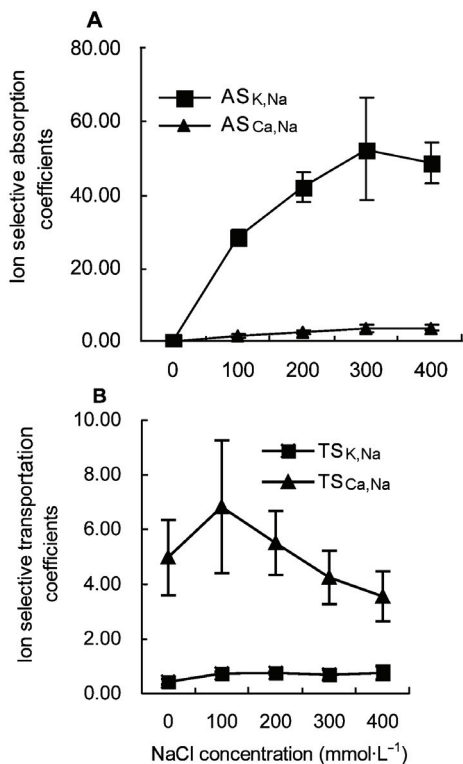


图4 不同浓度NaCl胁迫对罗布麻 $S_{K, Na}$ 、 $S_{Ca, Na}$ 吸收(A)和运输(B)的影响

Figure 4 Effects of different concentrations of NaCl on $AS_{K, Na}$, $AS_{Ca, Na}$ (A) and $TS_{K, Na}$, $TS_{Ca, Na}$ (B) in *Apocynum venetum*

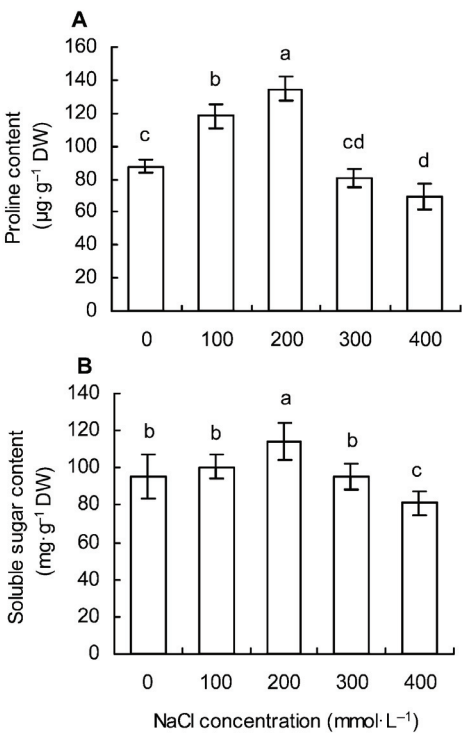


图5 不同浓度NaCl胁迫对罗布麻叶片脯氨酸(A)和可溶性糖(B)含量的影响

不同字母表示相同部位不同处理间差异显著($P<0.05$)。

Figure 5 Effects of different concentrations of NaCl on contents of proline (A) and soluble sugar (B) in leaves of *Apocynum venetum*

Different letters mean different significantly in the same organ among treatments ($P<0.05$).

麻叶片的可溶性糖含量与脯氨酸含量变化相似, 也是随着盐处理浓度的增加呈先升高后降低的变化趋势(图5B)。当NaCl浓度为200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 叶片的可溶性糖含量显著高于对照。而用400 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理时, 叶片的可溶性糖含量显著低于对照, 其它盐浓度处理的可溶性糖含量与对照相比无显著差异。

2.6 讨论

本研究结果表明, 用100–400 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl胁迫30天可明显抑制罗布麻的生长, 且对其植株鲜重的影响大于干重, 可见盐胁迫在降低植株干重的同时, 也显著降低了其含水量。我们发现, 用100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理罗布麻, 其根、茎和叶干重下降均不显著, 且随

着盐处理浓度的急剧增加(用200、300和400 mmol·L⁻¹NaCl处理), 罗布麻茎部和叶干重也没有明显变化。用高浓度NaCl(400 mmol·L⁻¹)(处理渗透势低达-1.8 MPa)处理罗布麻30天, 其根、茎和叶干重与对照相比分别下降了47%、37%和58%, 植株总重为对照的52%, 说明罗布麻具有很强的耐盐能力。真盐生植物海蓬子(*Salicornia europaea*)为专性盐生植物(赵可夫和李法曾, 1999), 用100–1 000 mmol·L⁻¹NaCl处理均可显著刺激其干物质积累, 促进其生长(郑青松等, 2008; Zheng et al., 2009)。因此, 海蓬子具有典型的专性盐生植物特征(赵可夫和李法曾, 1999; 赵可夫和范海, 2005)。假盐生植物的生长不能被盐分促进, 但是与淡土植物相比, 盐分抑制其生长的效应较小(陈长平等, 2000; 费贯清, 2005; 赵可夫和范海, 2005)。本研究表明, 罗布麻生长对盐渍的响应具有典型的假盐生植物的特点。

植物的耐盐性在很大程度上取决于植株体内离子的平衡。双子叶盐生植物主要以无机离子作为渗透调节剂, 液泡中封存的大量Na⁺和Cl⁻对渗透调节贡献最大, 显著高于其它离子贡献的总和(赵可夫和李法曾, 1999; Moghaieb et al., 2004)。本研究结果表明, 盐胁迫下罗布麻植株体内Na⁺含量大幅度增加, 这在一定程度上有助于增强罗布麻盐胁迫下的渗透调节能力。同时, 地上部Na⁺含量明显高于根部, 有利于增大地上部和根部的渗透势差, 促进水分从根部向地上部的运输, 从而改善地上部的水分状况, 促进植株生长(张海燕, 2002)。适量的Na⁺可以维持细胞内、外离子的平衡, 盐胁迫下, 植物体内会累积过量的Na⁺, 从而引起大多数阳离子(特别是K⁺、Ca²⁺等)浓度的改变(Lee et al., 2007)。由于Na⁺和K⁺有相似的离子半径和水合能, 两者通过Na-K共转运蛋白相互竞争吸收位点及活性位点, 因此根部对Na⁺吸收增加的同时会抑制对K⁺的吸收, 进而造成植物体内K⁺的亏缺(朱义等, 2007)。Ca²⁺对于维持植物细胞壁、细胞膜以及膜结合蛋白的稳定性等具有重要作用。盐胁迫会降低植物细胞溶液中Ca²⁺的溶解度(Chinnusamy et al., 2005), 同时大量的Na⁺竞争性地替代质膜上的Ca²⁺, 会破坏质膜的结构, 增强膜的渗透性(刘友良和汪良驹, 1998)。本研究中, 高盐胁迫下, 罗布麻地上部K⁺、Ca²⁺和根部K⁺含量均随着盐浓度的增加而降低。我们发现, 不同盐浓度处理下, 地上部的Na⁺含量显著高

于根部, 地上部的K⁺含量也始终高于根部; 并且随着盐胁迫的加剧, 地上部K⁺含量的降幅均始终低于根部。这些结果表明, Na⁺运输到地上部后, 罗布麻地上部液泡对Na⁺的封存能力显著大于根部, 以维持细胞质中较低浓度的Na⁺和较高的向地上部运输K⁺的能力。

高盐胁迫必然会打破植物细胞内离子的平衡状态, 离子失衡的一个典型表现就是K⁺/Na⁺比值降低(Maathuis and Amtmann, 1999; Parida and Das, 2005)。本研究中, NaCl胁迫可降低罗布麻根部和地上部的K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺比值。在100 mmol·L⁻¹NaCl处理下, 罗布麻根部和地上部的K⁺/Na⁺比值均高于1, 随着盐处理浓度的增加, 根部和地上部的K⁺/Na⁺及Ca²⁺/Na⁺比值平缓下降, 表明低浓度盐胁迫下, 细胞内维持相对稳定的K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺比值有利于植物对盐渍的适应(刘友良和汪良驹, 1998; Parida and Das, 2005)。

植株体内与培养液中K⁺/Na⁺和Ca²⁺/Na⁺比值的差异(以及植株内不同器官间K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺比值的差异)反映了植株对K⁺、Ca²⁺和Na⁺吸收(或向地上部运输)的选择性(王仁雷等, 2002; 郑青松等, 2008)。盐胁迫下, K⁺-Na⁺或Ca²⁺-Na⁺离子选择性吸收(或运输)系数(S_{K,Na}和S_{Ca,Na})越大, 表明植株抑制Na⁺、促进K⁺或Ca²⁺的选择性吸收和运输能力越强。高盐胁迫下, 耐盐植物大麦(*Hordeum vulgare*)和棉花(*Gossypium hirsutum*)等通过调节细胞膜和液泡膜上不同的质子泵、钾运输系统和阳离子通道等活性保持较高的S_{K,Na}和S_{Ca,Na}(刘友良和汪良驹, 1998; Chinnusamy et al., 2005)。耐盐性最强的盐生植物之一海蓬子在盐渍环境下根中K⁺和Ca²⁺含量稳定, 且吸收S_{K,Na}和S_{Ca,Na}显著上升(郑青松等, 2004; Zheng et al., 2009)。本研究的数据显示, 盐胁迫下淡土植物(向日葵(*Helianthus annuus*)、芦荟(*Aloe vera*)(郑青松等, 2004)和大豆(*Glycine max*)(Luo et al., 2005)等)和真盐生植物(海蓬子(Zheng et al., 2009)、碱蓬(*Suaeda glauca*)(Zhao et al., 2003)等)的Na⁺含量均显著高于罗布麻, 表明罗布麻具有假盐生植物的典型特征, 即很强的拒盐能力(赵可夫和李法曾, 1999; 费贯清, 2005)。此外, 本研究结果还进一步表明, 盐胁迫下罗布麻根的AS_{K,Na}和AS_{Ca,Na}均随着盐浓度的增加而显著增加, 说明高盐胁迫下, 耐盐植物罗布麻具有对K⁺

和 Ca^{2+} 很强的选择吸收能力。同时, 盐胁迫下罗布麻地上部保持较强的 K^+ 和 Ca^{2+} 选择性运输能力, 对于在盐渍环境中建立植株地上部细胞内新的离子平衡, 提高植株抗盐性也具有同样重要的作用。

盐胁迫下, 植物除了在细胞液泡中积累无机离子外, 还可合成有机溶质进行渗透调节(赵博生等, 2001; Parida and Das, 2005)。一些双子叶植物以积累高浓度的无机离子为主, 细胞质中的小部分有机溶质可用来平衡液泡中因积累大量无机盐所降低的水势(赵可夫等, 1998; 郑青松等, 2003; Parida and Das, 2005)。脯氨酸(Pro)和可溶性糖是逆境胁迫诱导的小分子溶质。目前, 有很多关于脯氨酸与盐胁迫相关关系的报道(刘友良和汪良驹, 1998; Ashraf and Foolad, 2007)。脯氨酸的作用主要是调节细胞的渗透势、保护蛋白质分子和酶活性, 另外还可作为活性氧的清除剂和抗冷剂等(Suriyan and Chalermopol, 2009)。但也有相反的报道, 认为脯氨酸积累是胁迫对植物伤害的结果(Ashraf and Foolad, 2007)。本研究中, 当 NaCl 浓度小于等于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 罗布麻叶片脯氨酸含量随着盐浓度的增加而增加, 而当盐浓度进一步增加时, 其脯氨酸含量则呈下降趋势, 表明脯氨酸作为一种可迅速被植物利用的碳源和氮源, 其代谢过程是C/N代谢和渗透调节的枢纽, 但是盐胁迫强度过高也必然会影响到其代谢过程。

可溶性糖也是很多非盐生植物的主要渗透调节剂, 同时可溶性糖还是合成其它有机溶质的碳架和能量来源, 对细胞质膜和原生质胶体有稳定作用, 并可在细胞内无机离子浓度高时对酶类起保护作用(Mullet and Whitsitt, 1996)。到目前为止, 人们对盐胁迫下可溶性糖积累(或者下降)的作用观点还很不一致(Parida and Das, 2005)。有研究表明, 当 NaCl 浓度大于 $75 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 水稻(*Oryza sativa*)中的可溶性糖含量急剧下降, 表明水稻幼苗受盐胁迫时可以通过增加糖的降解提供足够的能量, 此外糖合成的减少也是可溶性糖含量下降的重要原因之一(邵红雨等, 2006)。而郑青松等(2003)研究表明, 在 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫和等渗的水分胁迫下, 芦荟叶片的可溶性糖含量均显著上升。本研究中, 当 NaCl 浓度小于等于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 与脯氨酸含量的变化趋势相似, 罗布麻叶片可溶性糖含量随着盐浓度的增加而增加, 说明盐胁迫有助于促进2种有机渗透调节物质的积累,

进而增强渗透调节能力。而当 NaCl 浓度大于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 罗布麻叶片可溶性糖含量下降, 其原因可能类似于对水稻的研究(邵红雨等, 2006)。用 $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫30天, 其可溶性糖含量显著低于对照水平。

综上所述, NaCl 胁迫对罗布麻植株的生长及其体内生理活动过程产生了一系列的影响, 包括: Na^+ 含量的增加和 K^+ 、 Ca^{2+} 含量的降低、有机渗透调节物质的合成、膜脂过氧化作用的加剧及电解质渗漏率的提高等。实验结果表明, 当 NaCl 浓度小于等于 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 罗布麻植株对盐分具有一定的适应性, 植株可正常生长, 体内的 K^+/Na^+ 比值也相对稳定, 并通过吸收无机离子和合成有机小分子溶质进行渗透调节等以适应盐分胁迫。对罗布麻的耐盐机制进行全面阐明尚需进一步深入的研究。

参考文献

- 陈长平, 王文卿, 林鹏 (2000). 盐度对无瓣海桑幼苗的生长和某些生理生态特性的影响. 植物学通报 17, 457-461.
- 费贵清 (2005). 盐生植物抗盐适应特征的研究. 硕士论文. 兰州: 兰州大学. pp. 49-49.
- 冀宛丽, 赵家太 (2008). HPLC法测定复方罗布麻片(II). 中硫酸双胍屈嗪的含量. 海峡药学 20, 41-42.
- 贾亚雄, 李向林, 袁庆华, 万里强, 孟芳 (2008). 披碱草属野生种质资源苗期耐盐性评价及相关生理机制研究. 中国农业科学 41, 2999-3007.
- 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华 (2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. pp.194-197, 260-261.
- 刘友良, 汪良驹 (1998). 植物对盐胁迫的反应和耐盐性. 见: 余叔文, 汤章城主编. 植物生理与分子生物学(第2版). 北京: 科学出版社. pp. 752-769.
- 彭雪梅, 张卫明, 王洋洋, 顾龚平, 陆长梅 (2008). 基于RAPD标记的罗布麻野生居群遗传多样性分析. 南京师范大学学报(自然科学版) 31(4), 92-96.
- 任辉丽, 曹君迈, 陈彦云, 李国旗 (2008). 罗布麻的研究现状及其开发利用. 北方园艺 (7), 87-90.
- 邵红雨, 孔广超, 齐军仓, 任丽彤, 王瑞清, 曹连莆 (2006). 植物耐盐生理生化特性的研究进展. 安徽农学通报 12(9), 51-53.
- 汪良驹, 马凯, 姜卫兵, 凌志奋, 王业遵 (1995). NaCl 胁迫下石榴和桃植株 Na^+ 、 K^+ 含量与耐盐性的研究. 园艺学报 22, 336-340.

- 王仁雷, 华春, 罗庆云, 刘友良 (2002). 盐胁迫下水稻叶绿体中 Na^+ 、 Cl^- 积累导致叶片净光合速率下降. 植物生理与分子生物学报 **28**, 385–390.
- 杨帆, 丁菲, 杜天真 (2009). 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+ 和 Cl^- 含量分布及吸收特征. 应用生态学报 **20**, 767–772.
- 张广伦, 钱学射, 顾龚平 (2005). 晋冀豫鲁罗布麻资源及栽培技术. 中国野生植物资源 **24**(5), 26–27, 50–50.
- 张海燕 (2002). 盐胁迫下盐地碱蓬体内无机离子含量分布特点的研究. 西北植物学报 **22**, 129–135.
- 张卫明, 肖正春, 顾龚平, 张广伦, 钱学射 (2006). 罗布麻资源利用与罗布麻植物分类问题. 中国野生植物资源 **25**(2), 15–19.
- 赵博生, 衣艳君, 刘家尧 (2001). 外源甜菜碱对干旱/盐胁迫下的小麦幼苗生长和光合功能的改善. 植物学通报 **18**, 378–380.
- 赵可夫, 范海 (2005). 盐生植物及其对盐渍生境的适应机理. 北京: 科学出版社. pp. 238–240.
- 赵可夫, 冯立田, 张圣强 (1998). 黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究. I. 渗透调节物质及其贡献. 生态学报 **18**, 463–469.
- 赵可夫, 李法曾 (1999). 中国盐生植物. 北京: 科学出版社. pp. 20–20.
- 郑青松, 华春, 董鲜, 李秀华, 陈刚 (2008). 盐角草幼苗对盐离子胁迫生理响应的特性研究. 草业学报 **17**(6), 164–168.
- 郑青松, 刘玲, 刘友良, 刘兆普 (2003). 盐分和水分胁迫对芦荟幼苗渗透调节和渗透物质积累的影响. 植物生理与分子生物学报 **29**, 585–588.
- 郑青松, 刘兆普, 刘友良, 刘玲 (2004). 盐和水分的胁迫对海蓬子、芦荟、向日葵幼苗生长及其离子吸收分配的效应. 南京农业大学学报 **27**(2), 16–20.
- 郑青松, 刘兆普, 刘友良, 刘玲 (2004). 等渗的盐分和水分胁迫对芦荟幼苗生长和离子分布的效应. 植物生态学报 **28**, 823–827.
- 朱国丽, 计巧灵, 支大英, 姜丽, 贾红丽, 葛春辉, 王雪华, 张丕鸿 (2008). 罗布麻胚性细胞悬浮系的建立. 中国麻业科学 **30**(3), 131–135.
- 朱义, 谭贵娥, 何池全, 崔心红, 张群 (2007). 盐胁迫对高羊茅(*Festuca arundinacea*)幼苗生长和离子分布的影响. 生态学报 **27**, 5447–5454.
- Ashraf M, Foolad MR (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ Exp Bot* **59**, 206–216.
- Butterweck V, Simbrey K, Seo S, Sasaki T, Nishibe S (2003). Long-term effects of an *Apocynum venetum* extract on brain monoamine levels and β -AR density in rats. *Pharmacol Biochem Behav* **75**, 557–564.
- Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu JK (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Sci* **45**, 437–448.
- Flower TJ, Yeo AR (1988). Ion relation of salt tolerance. In: Baker DD, Hall JL, eds. *Solute Transport in Cells and Tissues*. New York: John Wiley and Sons. pp. 392–416.
- Grundmann O, Nakajima JI, Seo S, Butterweck V (2007). Anti-anxiety effects of *Apocynum venetum* L. in the elevated plus maze test. *J Ethnopharmacol* **110**, 406–411.
- Han G, Wang L, Liu M, Zhang Y (2008). Component analysis and microfiber arrangement of *Apocynum venetum* fibers: the MS and AFM study. *Carbohydr Polym* **72**, 652–656.
- Hunt J (1982). Dilute hydrochloric acid extraction of plant material for routine cation analysis. *Commun Soil Sci Plant Annu* **13**, 49–55.
- Jaleel CA, Gopi R, Sankar B, Manivannan P, Kishorekumar A, Sridharan R, Panneerselvam R (2007). Studies on germination, seedling vigour, lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *S Afr J Bot* **73**, 190–195.
- Lee GJ, Duncan RR, Carrow RN (2007). Nutrient uptake responses and inorganic ion contribution to solute potential under salinity stress in halophytic seashore paspalums. *Crop Sci* **47**, 2504–2512.
- Luo Q, Yu B, Liu Y (2005). Differential sensitivity to chloride and sodium ions in seedlings of *Glycine max* and *G. soja* under NaCl stress. *J Plant Physiol* **162**, 1003–1012.
- Maathuis FJM, Amtmann A (1999). K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios. *Ann Bot* **84**, 123–133.
- Masood A, Shah NA, Zeeshan M, Braham GA (2006). Differential response of antioxidant enzymes to salinity stress in two varieties of *Azolla* (*Azolla pinnata* and *Azolla filiculoides*). *Environ Exp Bot* **58**, 216–222.
- Moghaieb REA, Saneoka H, Fujita K (2004). Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. *Plant Sci* **166**, 1345–1349.
- Mullet JE, Whitsitt MS (1996). Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth Regul* **20**, 119–124.
- Munns R (2002). Comparative physiology of salt and water

- stress. *Plant Cell Environ* **25**, 239–250.
- Parida AK, Das AB** (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol Environ Saf* **60**, 324–349.
- Suriyan C, Chalernpol K** (2009). Proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of sugar-cane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and water-deficit stress. *Agric Sci China* **8**, 51–58.
- Zhao KF, Fan H, Zhou S, Song J** (2003). Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe claigremontiana* under iso-osmotic salt and water stress. *Plant Sci* **165**, 837–844.
- Zheng QS, Liu L, Liu ZP, Chen JM, Zhao GM** (2009). Comparison of the response of ion distribution in the tissues and cells of two succulent plants, *Aloe vera* and *Salicornia europaea* to saline stress. *J Plant Nutr Soil Sci* **172**, 875–883.
- Zhu JK** (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol* **53**, 247–273.

Physiological Responses of *Apocynum venetum* to Different Levels of Salt Stress

Jianfeng Ning¹, Qingsong Zheng², Xianzhong Zou^{1*}, Lili Sun¹, Yao Yao², Yong Chen¹, Jinlong Wu¹, Lan Wei¹

¹Guangdong Key Laboratory of Nutrient Cycling and Farmland Conservation, Soil and Fertilizer Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China; ²Jiangsu Provincial Key Laboratory of Marine Biology, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract To understand the responses of *Apocynum venetum* to various levels of salt stress, we conducted the experiment. The pot experiments were in a net room to study the effects of NaCl at different concentrations (100–400 mmol·L⁻¹) on plant growth and several physiological characteristics of *A. venetum*. An amount of 100 mmol·L⁻¹NaCl reduced the plant fresh weight significantly but did not affect plant dry weight. The fresh weight and dry weight of *A. venetum* decreased with increasing NaCl concentrations. Leaf malondialdehyde content, electrolyte leakage percentage and Na⁺ content in root and shoot were all elevated. K⁺ content in root and shoot and Ca²⁺ content in shoot decreased significantly. However, Ca²⁺ content in roots grown under all NaCl stresses was unaffected. Ratios of K⁺/Na⁺ and Ca²⁺/Na⁺ in plant decreased with increasing NaCl concentration. Salt stress markedly promoted the selective absorption of K⁺ and Ca²⁺ in root and selective transportation of K⁺. Contents of proline and soluble sugar increased with increasing NaCl concentration (≤200 mmol·L⁻¹NaCl). Nevertheless, contents of proline and soluble sugar gradually decreased with stresses increasing (>200 mmol·L⁻¹NaCl). In general, adaptation to salinity (≤200 mmol·L⁻¹NaCl) in *A. venetum* was mainly caused by inorganic ion accumulation, organic solute synthesis, strong K⁺, Ca²⁺ selective absorption and transportation.

Key words *Apocynum venetum*, growth, physiological response, salt stress

Ning JF, Zheng QS, Zou XZ, Sun LL, Yao Y, Chen Y, Wu JL, Wei L (2010). Physiological responses of *Apocynum venetum* to different levels of salt stress. *Chin Bull Bot* **45**, 689–697.

* Author for correspondence. E-mail: patroonkiller@sina.com