

3种滨藜属植物幼苗叶片对 NaCl 胁迫的生理响应

党晓宏¹ 高永¹ 蒙仲举¹ 包蕾² 王珊¹ 高君亮³ 余新春³ 王祯仪¹

(1 内蒙古农业大学沙漠学院,中央与地方共建风沙物理重点实验室 2 通辽市城乡规划技术管理中心

3 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心)

摘要:以灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜的1年生实生幼苗为试验材料,采用沙土盆栽试验,对不同质量浓度(0、0.1%、0.3%、0.5%、0.7%和1.0%)NaCl单盐胁迫条件下3种滨藜属植物幼苗叶片盐害指数、耐盐阈值及生理特性等指标进行了测定。结果表明:盐胁迫提高了3种滨藜属植物幼苗各器官Na⁺浓度,降低了K⁺浓度,灰白滨藜变种2较其他2种植物各器官保持了相对较低的Na⁺和较高K⁺浓度,有利于维持较高的K⁺/Na⁺平衡;随着土壤盐浓度的增加,灰白滨藜变种2叶片受盐害起始浓度、耐盐阈值及耐盐极限浓度均高于灰白滨藜变种1和四翅滨藜,最终确定出灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜的耐盐阈值分别为0.59%、0.68%和0.63%;叶片丙二醛含量、细胞膜相对透性随着盐胁迫程度的加剧而增加。经隶属函数综合评价认为3种滨藜属植物耐盐性强弱顺序依次为:灰白滨藜变种2(0.686) > 四翅滨藜(0.532) > 灰白滨藜变种1(0.102);与灰白滨藜变种1相比,灰白滨藜变种2和四翅滨藜各项生理指标特征对盐土环境的适应能力更强。

关键词:耐盐性; NaCl 胁迫; 苗期; 生理响应; 滨藜属植物

中图分类号:S718.43 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2016)10-0038-12

DANG Xiao-hong¹; GAO Yong¹; MENG Zhong-ju¹; BAO Lei²; WANG Shan¹; GAO Jun-liang³; YU Xin-chun³; WANG Zhen-yi¹. **Leaf physiological characteristics of seedlings of three *Atriplex* species under NaCl stress.** *Journal of Beijing Forestry University* (2016)38(10) 38-49 [Ch,47 ref.]

1 Desert Science and Engineering College, Inner Mongolia Agriculture University, Wind Erosion Key Laboratory of Central and Local Government, Hohhot, Inner Mongolia, 010018, P. R. China;

2 Urban and Rural Planning Management Center in Tongliao City, Tongliao, Inner Mongolia, 028000, P. R. China;

3 Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Bayannur, Inner Mongolia, 015200, P. R. China.

Atriplex species, such as *Atriplex canescens* ssp. *aptera*, *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata* and *A. canescens*, as unique quasi-evergreen shrubs in arid and semi-arid desert area, are of high socio-ecological importance in controlling desertification, improving soil quality in saline land, and supporting local ecological balance. Here we measured salt injury index, salt-tolerant thresholds and physiological characteristics of the first-year seedlings by a salt-stress experiment conducted in pots. In the experiment, the pots were filled with sand and the six salt levels were adjusted to 0, 0.1%, 0.3%, 0.5%, 0.7%, and 1.0% NaCl. The results showed that: 1) Na⁺ increased and K⁺ decreased in each part of three *Atriplex* seedlings under salt stress. Compared with *A. canescens* ssp. *aptera* and *A. canescens*, the relatively lower Na⁺ and higher K⁺ contents were retained in each part of *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata*, which was conducive to keeping higher K⁺/Na⁺ balance. 2) The initial NaCl concentration with salt stress, salt-tolerance threshold and salt concentration limit of *A. canescens* ssp.

收稿日期:2015-11-30 修回日期:2016-01-05

基金项目:“948”国家林业局引进项目(2015-4-22)、内蒙古自治区自然基金项目(2015MS0301)。

第一作者:党晓宏,讲师。主要研究方向:荒漠化防治。Email:dangxiaohong1986@126.com 地址:010010 内蒙古呼和浩特市赛罕区鄂尔多斯东街29号内蒙古农业大学沙漠治理学院。

责任作者:高永,教授,博士生导师。主要研究方向:荒漠化防治。Email:13948815709@163.com 地址:同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

canescens var. *laciniata* were higher than the other two plants. 3) The salt-tolerance thresholds of *A. canescens* ssp. *aptera*, *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata* and *A. canescens* were 0.59%, 0.68%, and 0.63%, respectively. 4) With salt stress increasing, MDA content and cytomembrane permeability were consistently increasing. 5) The salt-tolerance thresholds of the three species based on subordinate function comprehensive evaluation were in the order of *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata* (0.686) > *A. canescens* (0.532) > *A. canescens* ssp. *aptera* (0.102). It is suggested that *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata* has a stronger adaptability to saline soil than *A. canescens* and *A. canescens* ssp. *aptera*.

Key words salt tolerance; NaCl stress; seedling stage; physiological response; *Atriplex* species

土壤盐渍化已经成为世界性环境问题。全世界盐渍土地面积约 10 亿 hm^2 , 中国盐渍化土地面积约 3 460 万 hm^2 , 其中盐碱草地面积占草地面积的相当一部分^[1], 而位于我国东北的松嫩草地 60% 以上面积已出现了不同程度的盐碱化^[2]。中国西北荒漠绿洲生态区荒漠化加剧, 盐渍化蔓延, 而盐碱地上的盐度是影响植物生长、繁殖和生存的影响因子^[3], 因此盐渍化已经成为制约畜牧业生产的重要因素。盐胁迫是一种常见的非生物胁迫, 其主要以中性盐 NaCl 为致害盐类^[4], 所以大多数植物一般遭受 Na^+ 毒害^[4], 并抵抗吸收土壤中的 K^+ 、 Ca^{2+} , 使植株发生营养亏缺, 并破坏渗透调节^[5]。如 NaCl 胁迫促进了沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) 幼苗叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和净光合速率 (P_n) 降低^[6], 改变了不同种源沙枣叶片叶绿素含量^[7]; 严重影响多裂骆驼蓬 (*Peganum multisectum*) 幼苗光合作用和叶黄素循环^[8]; 降低了黄瓜 (*Cucumis sativus*) 的叶面积和光合速率^[9]。因此, 恢复与治理荒漠绿洲生态区退化生态系统亟需引进一些不仅具有抵御荒漠地区干旱特性, 同时也兼顾一定耐盐特性的植物, 这对遏制土地退化、促进盐渍化土壤环境良性循环、发展现代盐土农业具有重要意义^[10]。

藜科 (Chenopodiaceae) 滨藜属 (*Atriplex*) 植物为准常绿灌木、1 年或多年生草本^[11]。原产于美国中西部地区的四翅滨藜 (*Atriplex canescens*), 能够适应干旱、贫瘠的土地, 且生长速度快, 被大范围的用于牧场土壤改良和控制水土流失等领域^[12]。四翅滨藜在美国退化牧场适应性试验可追溯到 1976 年, 其试验结果表明, 四翅滨藜可为牲畜提供牧草且对退化草场的恢复具有很好的作用^[13], 也是对各类牲畜和野生动物最有价值的灌木饲草之一^[11,13], 同时在禾本科 (Gramineae) 群落中间种四翅滨藜可增加牧草产量, 提高品质^[14]。滨藜属植物在生长过程中可吸收土壤中的盐分并累积在体内以此增加植物抗寒性^[15], 因此该物种是西北干旱、半干旱荒漠盐碱地带退化生境改良的首选优良造林和木本饲料植物

种^[16-17]。但目前针对滨藜属植物的耐盐碱性及种间差异分析的相关研究报道较少。基于此, 本研究以引进的灰白滨藜变种 1、灰白滨藜变种 2 和四翅滨藜为研究对象, 对其在 NaCl 胁迫下的生理生化变化进行了系统研究, 旨在探究 3 种滨藜牧草苗期对盐胁迫的生态适应机制, 以丰富中国抗旱、耐盐牧草种质资源, 为荒漠绿洲生态区盐碱地治理提供一定的理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

灰白滨藜变种 1 和灰白滨藜变种 2 供试种子为 2011 年国家农业部“948 项目”从美国德克萨斯 Agrilife 研究所引进, 四翅滨藜种子由内蒙古巴彦淖尔市林业研究所提供。2012 年 5 月初将供试种子栽培于内蒙古农业大学特色沙生植物重点实验室的人工智能化温室内, 经过培育获得 1 年生 3 种滨藜属容器苗。为了在文章中方便表述, 灰白滨藜变种 1、灰白滨藜变种 2 和四翅滨藜分别在图表中标识为 A_1 、 A_2 、 A_3 。

1.2 试验设计

滨藜属植物盆栽试验于容器苗完全展叶 (2013 年 6 月 10 日) 后进行, 按照试验设计筛选出长势基本一致的幼苗进行试验。花盆规格为上口径 30 cm、下口径 20 cm、高度 20 cm, 栽培基质为完全风干的风积沙土和黄土按照体积 1:1 配制, 每盆装土 1.80 kg, 盆栽土壤肥力状况为: 有机质 15.9 g/kg、全氮 0.49 g/kg、全磷 1.31 g/kg、全钾 10.64 g/kg、土壤 pH 为 7.52, 土壤密度 1.24 g/cm^3 。为保证植株正常生长, 每盆栽植幼苗 1 株, 于 6 月 12 日移栽至花盆后放入温棚缓苗 (温棚培养条件: 平均光照强度为 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照时间为 12 h, 相对湿度为 50% ~ 65%, 昼夜温度 24 $^\circ\text{C}/18$ $^\circ\text{C}$), 待幼苗长至 15 cm 高度时, 取大小一致的幼苗分 6 组, 以备进行盐分胁迫试验。于第 8 天 (6 月 20 日) 1 次用蒸馏水浇透, 第 11 天 (6 月 23 日)

开始进行盐分胁迫处理。

盐分胁迫共设6个NaCl浓度梯度,依据盐分质量浓度比例分别向花盆中一次性加入相应浓度的盐溶液,使土壤含盐量分别达到土壤干质量的0、0.1%、0.3%、0.5%、0.7%和1.0%,每种处理15个重复(盆)。为避免盐分在土层积累,每天17:00—18:00补充水分(蒸馏水),以保持土壤含水量为田间持水量的70%。为防止盐分渗漏,花盆底下加垫,定期将漏液返回花盆,并在盐分胁迫后第30天(7月22日)取样测定相关指标。

胁迫30d后取样以上5个处理后灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜的根、茎、叶,105℃环境下在干燥箱杀青15min后调至75℃烘干到恒质量,通过便携式高速万能粉碎机磨碎过30目筛备样,用于试样离子含量测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 盐害指数

依据刘炳响等^[18]的方法并稍作改进,将滨藜属植物受到盐胁迫危害程度进行等级划分:0级为无明显盐胁迫危害症状;1级为整株1/8~1/5的叶片叶尖(缘)枯黄;2级为整株约1/2叶片出现叶尖(缘)焦枯;3级为整株约2/3叶片出现叶片外缘枯黄或凋落;4级为嫩枝全部出现枯萎发黄、叶片凋落甚至整株死亡。

盐害指数的计算公式如下:

盐害指数 = \sum (盐害级数 × 相应盐害级数植物数) / (总株数 × 盐害最高级数) × 100%

1.3.2 耐盐系数

将盐胁迫下3种滨藜属植物叶片盐害指数拟合成Logistic曲线方程^[22]:

$$y = k / (1 + ae^{-bt}) \quad (1)$$

式中: y 为叶片的盐害指数; t 为预设盐浓度; k 为常数(极限盐害指数,为100); a 和 b 为待定方程参数。对Logistic方程求导,得到:

$$t_1 = (\ln a) / b; t_2 = [\ln(a/3.7321)] / b; t_3 = [\ln(a/0.2680)] / b \quad (2)$$

式中: t_1 为盐害指数随土壤盐分下降而增加最快的盐分浓度,即为耐盐阈值; t_2 、 t_3 为Logistic曲线的2个拐点,分别代表植物受盐害的起始盐分浓度(LT₁₀)和植物耐盐极限的浓度。

耐盐系数(α)计算方法为^[23]:

$$\alpha = (\text{处理数据值} / \text{对照数据值}) \times 100\% \quad (3)$$

式中:处理数据值表示经过盐浓度分别为0.1%、0.3%、0.5%、0.7%和1.0%的盐胁迫后3种滨藜

植物测试的生理生化指标;对照数据值是指未经过盐胁迫的3种滨藜植物测试的生理生化指标。

1.3.3 叶片生理生化指标

叶片叶绿素(Chl)含量采用分光光度比色法测定(丙酮混合液提取)^[19];采用英国PP Systems公司生产的型号为TF'S-2便携式光合测定系统监测不同处理条件下滨藜属植物功能叶片中部光合特性参数,其测定参数包括光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)^[20],每个处理叶片测试5~8次重复。而测定的生理参数包括可溶性糖含量、质膜相对透性和丙二醛(MDA)含量,其测试方法为传统方法^[21]。

1.3.4 离子含量测定方法^[24]

Ca²⁺和Mg²⁺采用EDTA络合滴定法测定;Cl⁻采用硝酸银滴定法测定;K⁺和Na⁺采用火焰光度法测定。

1.4 耐盐性综合评价

隶属函数计算公式为:

$$U(x_j) = \frac{x_j - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}}, j = 1, 2, \dots, n \quad (4)$$

式中: x_j 表示第 j 个综合指标; x_{\min} 、 x_{\max} 分别表示第 j 个综合指标的最小值和最大值。

指标权重(W_j)的计算公式为^[25-26]:

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j, j = 1, 2, \dots, n \quad (5)$$

式中: W_j 为指标权重, j 表示第 j 个综合指标在所有综合指标中的重要程度; P_j 为各生境第 j 个综合指标的重要程度(本研究以主成分分析的特征值即贡献率表示)。

用综合指标得到的耐盐性综合评价值:

$$D = \sum_{j=1}^n [U(x_j) \cdot W_j], j = 1, 2, \dots, n \quad (6)$$

式中: D 为各滨藜属植物在盐胁迫下用综合指标评价的耐盐性度量值; $U(x_j)$ 为第 j 个综合指标的隶属函数值。

1.5 数据处理

数据采用Excel 2003软件进行整理,运用SAS 8.1对3种滨藜属植物各指标数据组间差异($\alpha = 0.05$)进行方差分析,运用回归曲线拟合Logistics方程,分析3种滨藜属植物的起始盐害浓度、耐盐阈值和耐盐极限浓度,用Pearson相关系数检验上述各耐盐表征因子间的相关关系。因子分析与主成分分析主要在SPSS 17.0软件下完成,标准差系数法赋予权重,隶属函数法求出耐盐性综合评价值。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下植物各器官 Na⁺、Cl⁻、K⁺ 含量

由表 1 可以看出, 3 种滨藜植物幼苗在盐胁迫条件下, 根系和地上部分器官中的 Na⁺ 均呈现增加的趋势(四翅滨藜根系在对照条件下, Na⁺ 含量高于盐胁迫条件下 Na⁺ 含量的情况除外), 而叶片中的 Na⁺ 含量增加速率比较快, 由此可见 3 种滨藜幼苗吸收 Na⁺ 主要储存在叶片中。而随着盐胁迫的增加, 根系和地上部分各器官 K⁺ 含量呈现降低趋势, 其中叶片中的 K⁺ 含量显著降低, 而根系和茎秆中 K⁺ 则出现缓慢降低, 降幅较小。同一盐胁迫条件

下, 3 种滨藜幼苗各器官 K⁺ 含量表现为叶片 > 茎秆 > 根系。同一盐胁迫条件下, 3 种滨藜幼苗各器官 Cl⁻ 含量表现为叶片 > 根系 > 茎秆。盐胁迫条件下 3 种滨藜属植物品种间比较, 灰白滨藜变种 2 根系中 Na⁺ 浓度最低, K⁺ 含量最高; 而灰白滨藜变种 1 地上部分中 Na⁺ 的含量最高。由此认为盐胁迫影响了滨藜属植物幼苗各器官 K⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 的分配, 而不同品种间差异明显。与四翅滨藜和灰白滨藜变种 1 相比, 灰白滨藜变种 2 根系对 Na⁺ 具有较强的截留能力, 对 K⁺ 有较强的运转能力, 从而保持了灰白滨藜变种 2 地上部分各器官低含量 Na⁺ 和高含量 K⁺ 的环境, 减轻了过多 Na⁺ 对地上部分各器官的毒害作用。

表 1 盐胁迫下 3 种滨藜植物幼苗各器官 Na⁺、Cl⁻、K⁺ 含量

Tab. 1 Na⁺, Cl⁻ and K⁺ contents of three *Atriplex* species under salt stress

土壤盐含量 Soil salt concentration/ %	植物种类 Plant species	器官 Organs	离子含量 Ion concentration/ (mmol·g ⁻¹)			土壤盐含量 Soil salt concentration/ %	植物种类 Plant species	器官 Organs	离子含量 Ion concentration/ (mmol·g ⁻¹)		
			Na ⁺	Cl ⁻	K ⁺				Na ⁺	Cl ⁻	K ⁺
CK	A1	茎 Stem	0.052	0.126	0.187	0.5	A1	茎 Stem	0.069	0.227	0.143
		叶片 Leaf	0.063	0.482	0.397			叶片 Leaf	0.158	0.572	0.121
		根系 Root	0.051	0.472	0.137			根系 Root	0.089	0.521	0.057
	A2	茎 Stem	0.053	0.167	0.104		A2	茎 Stem	0.066	0.174	0.081
		叶片 Leaf	0.128	0.492	0.235			叶片 Leaf	0.141	0.315	0.193
		根系 Root	0.044	0.087	0.158			根系 Root	0.053	0.173	0.081
	A3	茎 Stem	0.039	0.188	0.121		A3	茎 Stem	0.059	0.296	0.072
		叶片 Leaf	0.051	1.028	0.293			叶片 Leaf	0.297	0.373	0.102
		根系 Root	0.062	0.089	0.117			根系 Root	0.061	0.151	0.071
0.1	A1	茎 Stem	0.054	0.221	0.159	0.7	A1	茎 Stem	0.058	0.158	0.129
		叶片 Leaf	0.143	1.234	0.328			叶片 Leaf	0.159	0.285	0.105
		根系 Root	0.068	0.493	0.085			根系 Root	0.070	0.560	0.055
	A2	茎 Stem	0.054	0.175	0.160		A2	茎 Stem	0.060	0.195	0.065
		叶片 Leaf	0.133	1.051	0.304			叶片 Leaf	0.150	0.438	0.168
		根系 Root	0.048	0.126	0.105			根系 Root	0.050	0.184	0.072
	A3	茎 Stem	0.055	0.228	0.086		A3	茎 Stem	0.060	0.341	0.054
		叶片 Leaf	0.236	1.035	0.146			叶片 Leaf	0.298	0.359	0.098
		根系 Root	0.050	0.097	0.091			根系 Root	0.055	0.164	0.061
0.3	A1	茎 Stem	0.058	0.167	0.155	1.0	A1	茎 Stem	0.055	0.202	0.722
		叶片 Leaf	0.149	0.349	0.214			叶片 Leaf	0.164	0.223	0.058
		根系 Root	0.082	0.503	0.076			根系 Root	0.074	0.378	0.046
	A2	茎 Stem	0.058	0.162	0.125		A2	茎 Stem	0.052	0.187	0.053
		叶片 Leaf	0.138	0.204	0.273			叶片 Leaf	0.148	0.429	0.142
		根系 Root	0.055	0.150	0.152			根系 Root	0.046	0.168	0.068
	A3	茎 Stem	0.058	0.294	0.075		A3	茎 Stem	0.038	0.335	0.055
		叶片 Leaf	0.238	0.201	0.132			叶片 Leaf	0.199	0.348	0.085
		根系 Root	0.073	0.119	0.089			根系 Root	0.058	0.139	0.067

注: A1. 灰白滨藜变种 1; A2. 灰白滨藜变种 2; A3. 四翅滨藜。下同。Notes: A1. *Atriplex canescens* ssp. *aptera*; A2. *A. canescens* ssp. *canescens* var. *laciniata*; A3. *A. canescens*. The same below.

2.2 盐胁迫对3种滨藜属植物盐害指数的影响

盐害指数是植物在盐胁迫下的综合表现,以此作为植物苗期耐盐性鉴定指标能很好地区分植物种间的耐盐能力。由表2可以看出,3种滨藜属植物叶片盐害指数均随着盐浓度的增加呈不同程度增大。当土壤盐分浓度低于0.1%时,3种滨藜属植物均未受到盐害;当土壤盐分浓度处于0.3%~

0.5%时,3种滨藜属植物叶片盐害指数存在显著性差异($P < 0.05$),它们的受害程度表现为灰白滨藜变种1 > 四翅滨藜 > 灰白滨藜变种2;随着土壤盐分浓度的继续增加,叶片盐害程度逐渐增大,当胁迫的盐浓度超过植物耐盐阈值时,胁迫对植物产生严重损害,三者之间受害程度差异不显著($P > 0.05$)。

表2 盐胁迫下3种滨藜属植物苗期叶片盐害指数及耐盐阈值

Tab.2 Salt injury index and salt-tolerance threshold of three *Atriplex* species under salt stress

植物种类 Species type	土壤盐含量 Salt concentration						盐害起始含量 Initial concentration of salt stress	耐盐阈值 Salt-tolerance threshold	耐盐极限含量 Salt-tolerance concentration limit
	0 (CK)	0.1	0.3	0.5	0.7	1.0			
	盐害指数 Salt injury index								
A1	0	0	15.4a	36.2a	67.4a	83.0a	0.38c	0.59b	0.94b
A2	0	0	4.3c	17.9c	59.3b	75.6b	0.52a	0.68a	1.25a
A3	0	0	8.7b	24.1b	62.2a	79.7a	0.46b	0.63a	1.06b

注:同列不同小写字母表示同一指标不同植物种间差异显著($P < 0.05$)。Note: different lower-case letters in same column mean significant difference among species within the same index ($P < 0.05$).

对3种滨藜属植物盐害指数进行Logistics曲线方程拟合,并对其进行求导的结果表明(表2):灰白滨藜变种2叶片受盐害起始浓度、耐盐阈值及耐盐极限浓度均大于灰白滨藜变种1和四翅滨藜,它较灰白滨藜变种1分别增加36.84%、15.25%、32.98%,而分别比四翅滨藜增加13.04%、7.94%、17.92%;三者盐害起始浓度到耐盐极限浓度差距表现为:灰白滨藜变种2(0.73%) > 四翅滨藜(0.60%) > 灰白滨藜变种1(0.56%)。以上结果说明灰白滨藜变种2的适应盐分浓度范围更广,耐盐性更强。

2.3 盐胁迫对3种滨藜属植物叶片质膜相对透性和丙二醛含量的影响

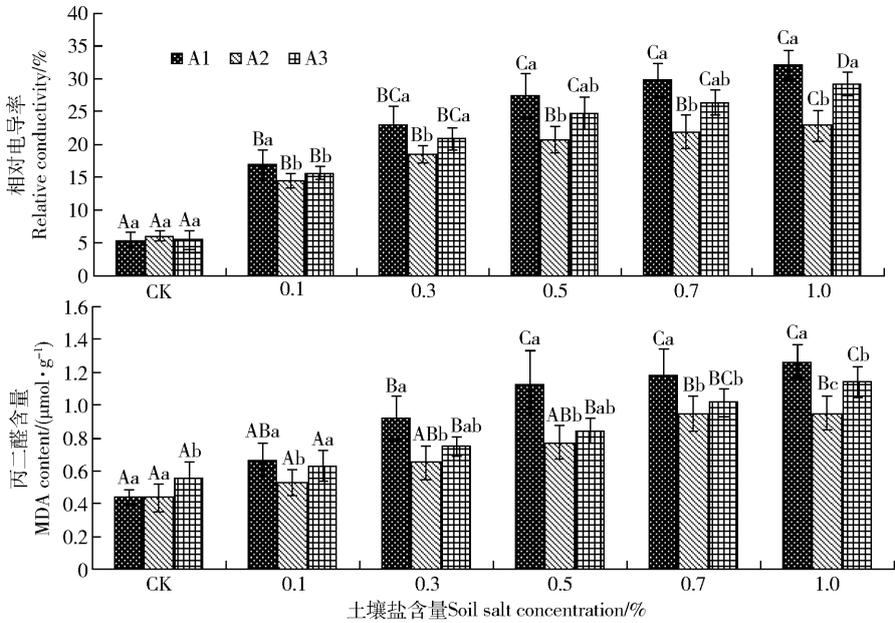
盐胁迫可使植物细胞膜不同程度地遭受破坏,增加细胞膜透性。3种滨藜属植物苗期叶片相对电导率随土壤盐浓度的增加而增加,但植物间存在差异(图1),并且灰白滨藜变种2叶片相对电导率在盐胁迫条件下的变化较灰白滨藜变种1和四翅滨藜缓慢。当土壤盐分浓度在0.3%以下时,灰白滨藜变种1和四翅滨藜叶片相对电导率增加率差异不显著($P > 0.05$);当土壤盐分浓度达到0.3%后,灰白滨藜变种2叶片相对电导率的增加率显著低于灰白滨藜变种1和四翅滨藜($P < 0.05$)。在整个盐胁迫过程中,灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜叶片相对电导率较对照分别增加了4.96、2.75和4.32倍,说明灰白滨藜变种2的抗盐性相对于其他2种滨藜较强。

同时,植物器官在盐胁迫下发生膜脂过氧化作

用,能够产生丙二醛(MDA),其含量的高低能够反映植物膜受损程度。随着土壤盐分浓度的增加,3种滨藜属植物叶片丙二醛含量均呈现增加的现象(图1)。土壤盐分浓度在0.1%时,灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜叶片丙二醛含量较对照分别增加了52.64%、21.15%和14.21%;且土壤盐分浓度在0.3%~0.7%之间,灰白滨藜变种2和四翅滨藜叶片丙二醛含量增加速率较快;而在土壤盐分浓度>0.5%后,灰白滨藜变种1叶片丙二醛含量逐渐趋于平缓,在土壤盐分浓度达到1.0%时,灰白滨藜变种1叶片丙二醛含量显著高于灰白滨藜变种2和四翅滨藜($P < 0.05$),说明灰白滨藜变种1对盐分环境最为敏感。

2.4 盐胁迫对3种滨藜属植物苗期叶片可溶性糖和叶绿素含量的影响

可溶性糖能够有效地降低植物体内的渗透势,维持膨压,在一定盐分胁迫条件下植物能够通过产生可溶性糖而降低细胞渗透势,使得植物从高渗透势的盐水吸收水分来维持正常生命活动。与未受盐胁迫的滨藜属植物比较,本研究中的3种滨藜属植物叶片可溶性糖含量随土壤盐分浓度增加而增加(图2)。其中灰白滨藜变种2较灰白滨藜变种1和四翅滨藜对盐胁迫的反应较为迟缓,灰白滨藜变种2叶片可溶性糖含量在不同梯度盐胁迫下波动较小。其中灰白滨藜变种1和灰白滨藜变种2在土壤盐分浓度0.3%~0.5%间增加最快,分别增加了48.86%和13.24%;而四翅滨藜在土壤盐分浓度0.1%~0.3%间增加最快,增加了34.75%,说明灰



不同大写字母表示同一种植物各盐含量间在 $P < 0.05$ 水平差异显著, 而不同小写字母则表示同一盐含量下植物种间在 $P < 0.05$ 水平差异显著。表 3 同此。Different capital letters mean significant difference among different salt concentrations within the same species at $P < 0.05$ level, while different lower-case letters mean significant difference among species under the same salt concentration at $P < 0.05$ level. Same as Tab. 3.

图 1 盐胁迫对 3 种滨藜属植物苗期叶片相对电导率和丙二醛含量的影响

Fig. 1 Effects of salt stress on relative conductivity and MDA content in leaves of seedlings of three *Atriplex* species (30 d, means \pm SE)

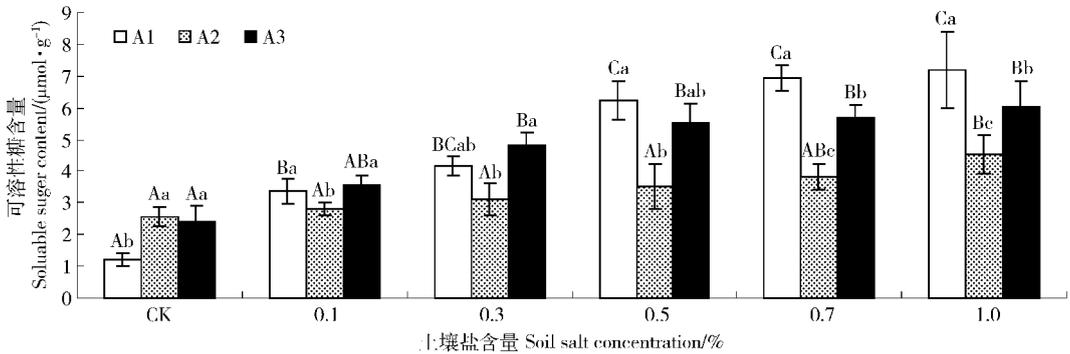


图 2 盐胁迫下 3 种滨藜植物苗期叶片可溶性糖含量变化

Fig. 2 Changes of soluble sugar content and Chl content in leaves of seedlings of three *Atriplex* species

白滨藜变种 1 和灰白滨藜变种 2 对中度盐分胁迫最为敏感, 而四翅滨藜对低度盐分胁迫较为敏感。在整个盐胁迫过程中, 灰白滨藜变种 1、灰白滨藜变种 2 和四翅滨藜叶片提取液可溶性糖含量分别较对照增加了 489.61%、77.33% 和 150.93%。

从表 3 可以看出, 在土壤盐分浓度为 0.1% (轻度盐胁迫) 下, 3 种滨藜属植物叶片提取液的叶绿素含量变化不大; 在土壤盐分浓度 0.3% ~ 0.7% 间, 除了四翅滨藜表现为在 0.5% 盐浓度下叶绿素 a 含量稍高于 0.3% 下除外。随土壤盐分浓度的增加 3 种滨藜属植物叶片提取液的叶绿素含量出现明显下降趋势, 且在 0.3% ~ 0.5% 间降幅最大。在整个盐分胁迫过程中 3 种滨藜属植物叶片提取液的总叶绿素含量降幅表现为: 灰白滨藜变种 1 (89.85%) > 四

翅滨藜 (78.64%) > 灰白滨藜变种 2 (57.23%)。整体上表现为叶绿素 b 含量降幅大于叶绿素 a, 这是由于叶绿素酶对叶绿素 b 的降解程度较高^[27-28]。

2.5 盐胁迫对 3 种滨藜植物苗期叶片光合特性的影响

盐胁迫下 3 种滨藜属植物叶片蒸腾速率(T_r)随土壤盐分浓度的增加而降低。在土壤盐分浓度为 0.1% 条件下, 3 种滨藜属植物叶片蒸腾速率间差异不显著($P > 0.05$); 其他盐分浓度梯度下, 3 种滨藜属植物叶片蒸腾速率表现为灰白滨藜变种 2 > 四翅滨藜 > 灰白滨藜变种 1。在整个盐胁迫过程中, 随着土壤盐分浓度的增加, 灰白滨藜变种 2 叶片蒸腾速率较灰白滨藜变种 1 和四翅滨藜更为相对稳定 (图 3)。

表3 盐胁迫下3种滨藜植物苗期叶片叶绿素含量变化

Tab.3 Changes of Chl content in leaves of seedlings of three *Atriplex* species

土壤盐含量 Soil salt concentration/%	植物种类 Plant species	叶绿素 a Chl a/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 b Chl b/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	总叶绿素 Total Chl/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)
CK	A1	0.83 ± 0.15Ab	0.45 ± 0.07Ac	1.28 ± 0.35Aa
	A2	0.78 ± 0.23ABb	0.46 ± 0.16Ac	1.24 ± 0.22Aa
	A3	0.73 ± 0.17Bab	0.40 ± 0.24Ab	1.14 ± 0.18Ba
0.1	A1	0.96 ± 0.25Aab	0.69 ± 0.15Ab	1.65 ± 0.31Aa
	A2	0.78 ± 0.20Bab	0.49 ± 0.08Bb	1.27 ± 0.16ABa
	A3	0.70 ± 0.13Bab	0.36 ± 0.08Cb	1.07 ± 0.11Ba
0.3	A1	0.67 ± 0.14Ab	0.50 ± 0.10Ab	1.17 ± 0.09As
	A2	0.64 ± 0.10Ab	0.45 ± 0.09ABb	1.09 ± 0.12As
	A3	0.52 ± 0.06Bb	0.29 ± 0.04Bc	0.81 ± 0.13Bs
0.5	A1	0.42 ± 0.08Bsb	0.29 ± 0.04ABb	0.71 ± 0.08Bs
	A2	0.58 ± 0.09Ab	0.33 ± 0.05Ac	0.91 ± 0.06Aa
	A3	0.54 ± 0.04Ab	0.25 ± 0.06Bc	0.78 ± 0.10Ba
0.7	A1	0.24 ± 0.05Bb	0.18 ± 0.03Bb	0.42 ± 0.07Bs
	A2	0.52 ± 0.08Aab	0.22 ± 0.04Ab	0.74 ± 0.12As
	A3	0.35 ± 0.06ABsb	0.17 ± 0.03Bb	0.51 ± 0.06ABs
1.0	A1	0.07 ± 0.01Cb	0.06 ± 0.02Bb	0.13 ± 0.04Cs
	A2	0.43 ± 0.11As	0.10 ± 0.03Ab	0.53 ± 0.14As
	A3	0.17 ± 0.05Bsb	0.07 ± 0.02Bb	0.24 ± 0.05Bs

注:数值 = 均值 ± 标准误差。Note: Data = means ± standard error.

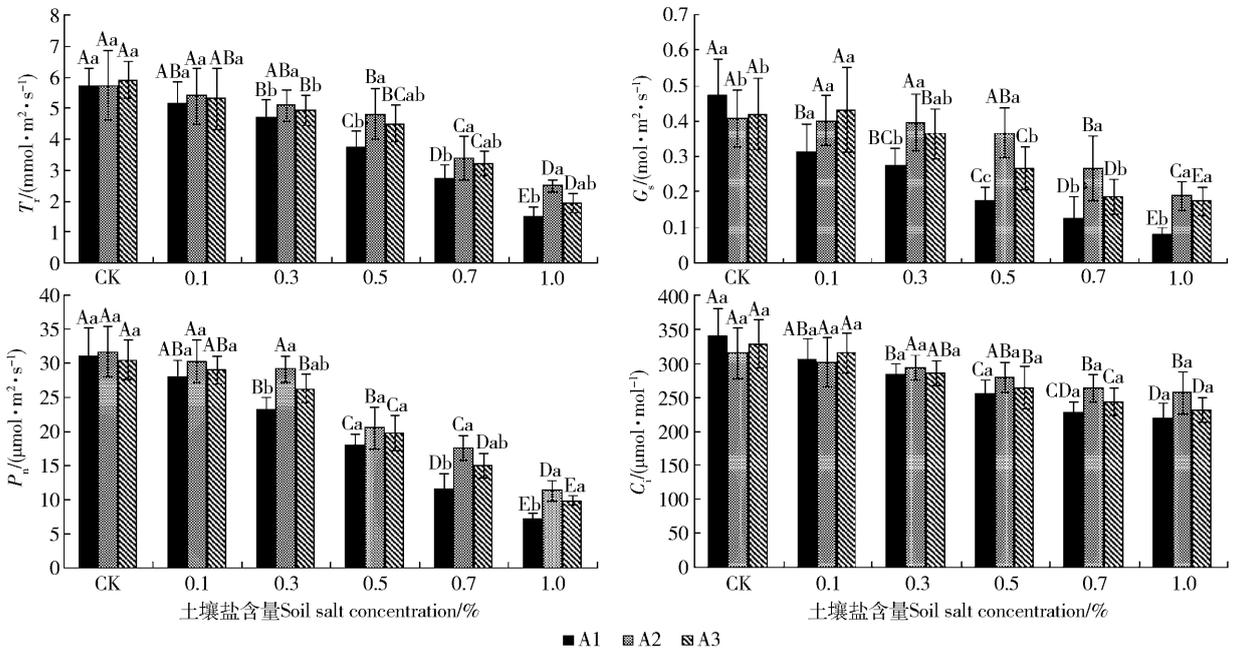


图3 盐胁迫对3种滨藜属植物苗期叶片光合特征的影响

Fig.3 Effects of salt stress on photosynthetic characteristics of seedlings of three *Atriplex* species (30 d, means ± standard error)

与CK相比,盐胁迫下3种滨藜属植物叶片净光合速率(P_n)均呈现下降趋势,土壤盐分浓度在0.1%和0.5%时,3种滨藜属植物叶片净光合速率间差异不显著($P > 0.05$)。当盐分浓度达到0.7%

时,灰白滨藜变种2叶片净光合速率显著高于其他2种滨藜属植物,但当盐分浓度达到1.0%时,表现为灰白滨藜变种2和四翅滨藜叶片净光合速率间差异不显著($P > 0.05$),却显著高于灰白滨藜变种1。

随着土壤盐分浓度的增加,3 种滨藜属植物苗期叶片气孔导度(G_s)逐渐减小的趋势,而灰白滨藜变种 1 气孔导度在整个盐胁迫过程中降低率分别高出灰白滨藜变种 2 和四翅滨藜的 80.16% 和 60.50%,其差异性达到了显著性水平($P < 0.05$)。

盐胁迫加重会导致土壤盐分的水势降低,导致气孔关闭,从而使得胞间 CO_2 浓度降低,盐分胁迫下的 3 种滨藜属植物叶片胞间 CO_2 浓度 C_i 随着土壤盐分浓度的增加均低于未受盐胁迫的样株(CK),说

明盐胁迫对 3 种滨藜属植物叶片胞间 CO_2 浓度的产生有抑制作用,并随着土壤盐分浓度的增加,其抑制作用越强。但显著性 $P = 0.124$, 大于 0.05 显著性水平,表明 3 种滨藜属植物叶片胞间 CO_2 浓度随着盐分浓度的增加其差异不显著($P > 0.05$)。

2.6 3 种滨藜属植物耐盐性综合评价

2.6.1 各项参数的耐盐系数 α 计算

依据耐盐系数公式,计算出 3 种滨藜属植物的各项生理参数的耐盐系数 α (表 4)。

表 4 3 种滨藜属植物各项参数的耐盐系数 α 值

Tab. 4 α value of salt tolerance efficiency of each single parameter of seedlings of three *Atriplex* species

品种 Species	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7	R_8
A1	480.20	237.24	458.46	63.72	62.46	40.78	56.58	85.07
A2	323.67	176.22	139.00	72.97	73.87	79.34	68.67	93.07
A3	424.59	159.20	213.61	59.99	67.37	67.87	65.61	88.44

注: $R_1 \sim R_8$ 分别代表了叶片质膜透性、丙二醛含量、可溶性糖含量、叶绿素含量、蒸腾速率、气孔导度、净光合速率、胞间 CO_2 浓度。下同。
Notes: $R_1 - R_8$ mean cytomembrance permeability, MDA content, soluble sugar concentration, chlorophyll content, transpiration rate, stomatal conductance, net photosynthetic rate, intercellular CO_2 concentration, respectively. The same below.

通过相关性分析得出其各生理参数的相关性矩阵(表 5),从表 5 中可以知道,在 NaCl 胁迫下 3 种滨藜属植物叶片各生理指标间存在一定的相关性。从表 4 中各项生理参数的变幅来看,灰白滨藜变种 1、灰白滨藜变种 2 和四翅滨藜叶片提取液可溶性糖含量分别较对照增加了 489.61%、77.33% 和

150.93%,而总叶绿素含量降幅表现为:灰白滨藜变种 1(89.85%) > 四翅滨藜(78.64%) > 灰白滨藜变种 2(57.23%),这说明滨藜属植物的耐盐性是一个复杂的综合响应机制,因此评价 3 种滨藜属植物的耐盐性不能用单项指标来评判,其评判结果的可信度也存在片面性。

表 5 3 种滨藜属植物叶片各单项参数的相关性分析

Tab. 5 Correlation analysis of each parameter in leaves of seedlings of three *Atriplex* species

	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7	R_8
R_1	1.000							
R_2	0.541	1.000						
R_3	0.305	0.436	1.000					
R_4	-0.612*	-0.822**	-0.214	1.000				
R_5	-0.367	-0.414	-0.169*	0.273	1.000			
R_6	0.372	0.518**	0.424	-0.250	0.430	1.000		
R_7	-0.205	-0.376*	-0.295	0.738**	-0.266**	0.516*	1.000	
R_8	-0.102	-0.313	-0.355	0.285	-0.397**	0.045	0.214	1.000

注:** 表示各参数间相关性达到极显著水平($P < 0.01$), * 表示参数间相关性达到显著水平($P < 0.05$)。Notes: ** and * mean significant correlation at $P < 0.01$ and $P < 0.05$ level, respectively.

2.6.2 各参数的耐盐系数主成分分析

采用 SPSS 17.0 软件对 3 种滨藜属植物的 8 个单项生理参数的耐盐系数进行了主成分分析(表 6)。经主成分分析认为:前 3 个综合指标的累计贡献率达到了 83.80%,也就是说这 3 个综合指标可以反映全部参数 83.80% 的信息。其中第 1 主成分中的 R_1 、 R_2 、 R_3 和 R_4 项系数较大,分别代表了叶片质膜透性、丙二醛含量、可溶性糖浓度和叶绿素含量,

所以第 1 主成分为细胞膜受害程度、渗透调节物质。第 2 主成分系数较大的有 R_3 (可溶性糖含量)、 R_7 (净光合速率)和 R_8 (胞间 CO_2 浓度),所以认为第 2 主成分中可以反映耐盐程度的参数有细胞膜受害程度、光合能力和胞间 CO_2 浓度。第 3 主成分中 R_4 、 R_5 和 R_7 项系数较大,分别代表了叶绿素含量、蒸腾速率和净光合速率,所以第 3 主成分为光合能力和叶片蒸腾。

表6 各综合指标的系数及贡献率

Tab. 6 Coefficients of comprehensive indices [CI(x)] and their contribution

指标 Index	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5	R_6	R_7	R_8	P
1	-0.134	-0.245	-0.442	0.189	0.048	0.038	0.086	-0.270	0.455
2	-0.227	-0.178	-0.351	0.084	-0.121	0.124	-0.411	-0.355	0.201
3	0.150	-0.086	0.034	0.253	-0.305	-0.031	0.543	-0.062	0.182

2.6.3 3种滨藜属植物耐盐性综合评价

首先将各项指标的耐盐系数进行 z-score 标准化,根据各综合指标的指标系数及各单项参数的耐盐系数求出3种滨藜属植物的3个综合指标(即公因子)的得分值 $CI(x)$,再依据隶属函数计算方法分别求出3种滨藜属植物的隶属函数值 $U(x)$,再依据因子

贡献率大小求出各因子权重,经计算得出权重分别为0.531、0.240和0.217。最后计算出3种滨藜属植物的耐盐性综合评价值 D ,依据 D 值对3种滨藜属植物耐盐性进行排序(表7)。结果表明,3种滨藜属植物耐盐性能力表现为:灰白滨藜变种2(0.686) > 四翅滨藜(0.532) > 灰白滨藜变种1(0.102)。

表7 3种滨藜属植物的公因子得分值 $CI(x)$ 、权重、隶属函数值 $u(x)$ 和综合评价值 D Tab. 7 Value of comprehensive index [CI(x)], index weight, subordinate function values $u(x)$ and comprehensive index D

品种 Species	CI(1)	CI(2)	CI(3)	$u(1)$	$u(2)$	$u(3)$	D
A1	-0.913	-0.217	0.315	0.000	0.280	0.160	0.102
A2	0.508	0.429	0.828	0.845	0.086	1.000	0.686
A3	0.856	-0.125	0.717	0.642	0.267	0.587	0.532
P	0.445	0.201	0.182				
权重 Index weight				0.531	0.240	0.217	

3 讨论与结论

3.1 盐胁迫下3种滨藜属植物幼苗各器官离子含量变化

一般情况下,植物在正常的生长发育过程中需要从土壤中吸收 Na^+ ,但 Na^+ 浓度超过临界值会直接影响或抑制细胞膜对 K^+ 的吸收^[27]。因此,植物在耐盐的驯化中需要离子稳态的重建,以保持细胞质内高浓度的 K^+ 和低浓度的 Na^+ 平衡状态是抵御盐害的重要手段^[28-29]。非盐生植物不同营养器官 Na^+ 含量大小顺序是根 > 茎 > 叶^[30],而作为盐生植物的滨藜属植物幼苗胁迫下 Na^+ 含量为叶 > 根 > 茎,且叶片 Na^+ 含量增加率较快,3种滨藜属植物幼苗吸收 Na^+ 主要储存在叶片并通过叶片的肉质化以降低细胞中盐离子浓度进行渗透调节,达到比土壤水势低,促进植物根系吸水从而缓解了盐离子的毒害作用^[31],这也如许多耐盐植物通过在盐碱环境下将 Na^+ 排到细胞质外而维持细胞质较低的 Na^+ 浓度的适应策略^[32]。而随着盐胁迫的增加,3种滨藜植物幼苗各器官 K^+ 含量呈降低趋势和叶片中 Cl^- 增加趋势,其中叶片中 K^+ 含量显著降低,这与刘祖祺等^[33]认为藜科盐生植物对盐碱反应是大量吸收 Na^+ 和 Cl^- 并积累在叶片的结论相一致。盐胁迫条件下3种滨藜属植物品种间比较,不同品种间离子

含量差异明显。与四翅滨藜和灰白滨藜变种1相比,灰白滨藜变种2根系对 Na^+ 具有较强的截留能力,对 K^+ 有较强的运转能力,从而保持了灰白滨藜变种2地上部分各器官低含量 Na^+ 和高含量 K^+ 的环境,有利于更好的协调 K^+/Na^+ 平衡,具有较强的耐盐能力,这与王宁等^[34]对盐胁迫下不同品种棉花 (*Gossypium hirsutum*) 的 K^+ 和 Na^+ 的分配和运移规律结论相一致。

3.2 3种滨藜属植物对盐胁迫的生理响应

滨藜属植物作为一种抗旱、优质的饲料灌木受到了诸多关注,但其品种间的耐盐性差异分析、耐盐方式及耐盐阈值等方面鲜有报道。基于植物苗期对盐胁迫的反应最为敏感^[35],本研究以3种滨藜属植物幼苗为研究对象,对 $NaCl$ 胁迫下其苗期叶片生理特征的变化进行了系统研究,探究其苗期对盐胁迫的生态适应机制,为丰富我国抗旱、耐盐植物种质资源提供一定的理论依据。

本研究发现,随着土壤中 $NaCl$ 浓度的增加,3种滨藜属植物叶片相对电导率、丙二醛含量则呈现增加的趋势,相对电导率增加表明细胞膜系统均不同程度的受损,这与于卓等^[36]、鲁艳等^[37]对苜蓿 (*Medicago* spp.)、大果白刺 (*Nitraria roborovskii*) 幼苗的耐盐性研究结论相一致;陈贵林等^[38]报道了白刺试管苗相对电导率随着 $NaCl$ 浓度的增加持续上

升,丙二醛含量随着 NaCl 浓度的增加先降低后上升。植物为了适应盐胁迫环境通过调节自身渗透压,累积渗透调节物质,维持了正常细胞吸水,产生可溶性糖可以稳定和保护细胞膜和各种酶^[39]。随着盐胁迫加剧,3种滨藜植物叶片可溶性糖含量随之增加,这与鲁艳等^[37]人研究白刺试管苗叶片提取液中可溶性糖含量在盐胁迫作用下的规律相一致。盐胁迫作用下,植物叶片通过叶绿体进行光合作用的能力会发生变化,其光合能力相对增强表明该植物对盐胁迫的抵抗性强。3种滨藜属植物在土壤盐分浓度为0.1%时,叶绿素含量均达到最大值,而毛培春等^[40]对 NaCl 胁迫马蔺 (*Iris lacteal* var. *chinensis*) 幼苗的研究中发现土壤盐分浓度为0.4%时达到最大;张华新等^[41]的研究表明,随着盐胁迫浓度增加,11个树种的叶绿素含量逐渐下降,0.3%处理与CK差异不显著,低浓度盐并未对叶绿素的合成造成显著影响。李学孚等^[42]研究表明,低盐胁迫下(盐浓度<0.4%),“鄞红”葡萄叶片叶绿素含量无显著变化。而在本研究中,高浓度盐处理下3种滨藜属植物叶片叶绿素含量随土壤盐分增加而降低,高含量的叶绿素能够促进光合作用,是对盐胁迫的积极响应。在同一盐分下,灰白滨藜变种2较灰白滨藜变种1的叶绿素含量高。

3.3 3种滨藜属植物的耐盐阈值变化

胁迫强度较小时,品种间变异越小,对植物造成的伤害还尚未表现出来,其耐盐性能差异性不显著;胁迫强度较大时,各指标在种间差异增大,植物种的耐盐能力可以充分表现出来,但有些耐盐特性可能掩盖品种间差异。因此应该根据不同的盐胁迫强度来综合判定植物种的耐盐能力^[43-44]。

本研究对3种滨藜属植物苗期的耐盐性进行了初步研究,并确定了其盐害起始浓度、耐盐阈值、盐害极值浓度,因此在西北荒漠绿洲区生态恢复和盐渍化滩地的治理中不同盐度土地应充分考虑植物的耐盐阈值^[45]。植物叶片健康状况可以有效的反映其耐盐性能,我们以这一指标作为确定3种滨藜属植物耐盐性的方法,利用盐害指数进行 Logistic 曲线方程的拟合,进而确定3种滨藜属植物的耐盐阈值。在 NaCl 胁迫不断增强作用下,3种滨藜属植物表现出叶片不同程度的卷曲、枯萎、脱落及死亡现象^[46]。基于此,最终确定灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅滨藜的耐盐阈值分别为0.59%、0.68%和0.63%。植物在受到盐分胁迫时,通过调节体内代谢途径适应外界的高盐环境,当土壤中的盐分浓度超过其耐盐阈值,就会产生相应的盐害症状^[47]。本研究表明灰白滨藜变种1、灰白滨藜变种2和四翅

滨藜的耐盐极限浓度分别为0.94%、1.25%、1.06%,而于卓等^[36]通过对9种苜蓿幼苗耐盐性研究发现苜蓿所能忍受的极限浓度为0.7%,张华新等^[46]认为欧洲荚蒾 (*Viburnum opulus*)、甜桦 (*Betula lenta*) 和光叶漆 (*Rhus glabra*) 极限浓度为0.8%,沃氏金莲花 (*Labumum watereri*) 的极限浓度为1.0%。

3.4 3种滨藜属植物耐盐性综合评价

不同作物耐盐性不同,同一作物不同品种间耐盐性亦存在基因型差异^[42]。在本研究中,3种滨藜属植物种间的各项指标耐盐系数变幅存在差异,这就造成了应用不同的单项指标的耐盐性来评判其植物种耐盐性的结果会存在一定的局限性,因此需要采用多指标隶属函数法进行综合评价。利用主成分分析法把8个指标的耐盐系数转换成3个新独立彼此不相关的综合指标,根据各指标的贡献率大小求出各指标的权重^[47],在此基础上将3种滨藜属植物耐盐系数数据标准化,计算出每个综合指标值[CI(x)]和相应的隶属函数值[u(x)],再运用隶属函数加权平均法求算出3种滨藜植物耐盐性综合评价值(D)。因为D值为一个无量纲纯数,可以简单、准确、客观的反映3种滨藜属植物的耐盐能力。结果表明:运用标准差系数赋予权重法对3种滨藜属植物耐盐性进行了排序,认为其耐盐性表现为灰白滨藜变种2>四翅滨藜>灰白滨藜变种1。

参 考 文 献

- [1] 谢振宇,杨光穗. 牧草耐盐性研究进展[J]. 草业科学,2003,20(8):11-15.
- [2] XIE Z Y, YANG G S. Advances in salt tolerance of forage plants [J]. Pratacultural Science,2003,20(8):11-15.
- [3] 廖岩,彭友贵,陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展[J]. 生态学报,2007,27(5):2077-2089.
- [4] LIAO Y, PENG Y G, CHEN G Z. Research advances in plant salt-tolerance mechanism [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(5):2077-2089.
- [5] 肖强,郑海雷,陈瑶,等. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. 生态学杂志,2005,24(4):373-376.
- [6] XIAO Q, ZHENG H L, CHEN Y, et al. Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora* [J]. Chinese Journal of Ecology,2005,24(4):373-376.
- [7] [4] 郭慧娟,胡涛,傅金民. 苏打碱胁迫对多年生黑麦草的生理影响[J]. 草业学报,2012,21(1):118-125.
- [8] GUO H J, HU T, FU J M. Effects of saline sodic stress on growth and physiological responses of *Lolium perenn* [J]. Acta Prataculturae Sinica,2012,21(1):118-125.
- [9] [5] 樊瑞苹,周琴,周波,等. 盐胁迫对高羊茅生长及抗氧化系统的影响[J]. 草业学报,2012,21(1):112-117.
- [10] FAN R P, ZHOU Q, ZHOU B, et al. Effects of salinization stress on growth and the antioxidant system of tall fescue [J]. Acta Prataculturae Sinica,2012,21(1):112-117.

- [6] 刘正祥,张华新,杨升,等. NaCl 胁迫对沙枣幼苗生长和光合特性的影响[J]. 林业科学,2014,50(1):32-40.
LIU Z X, ZHANG H X, YANG S, et al. Effects of NaCl stress on growth and photosynthetic characteristics of *Elaeagnus angustifolia* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae,2014,50(1):32-40.
- [7] 王利军,马履一,王爽,等. 水盐胁迫对沙枣幼苗叶绿素荧光参数和色素含量的影响[J]. 西北农业学报, 2010,19(12): 122-127.
WANG L J, MA L Y, WANG S, et al. Effects of water and salt stress on chlorophyll fluorescence parameters and pigment contents of *Elaeagnus angustifolia* L. seedlings [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2010,19(12): 122-127.
- [8] 刘建新,王鑫,李博萍. 外源一氧化氮供体对盐胁迫下多裂骆驼蓬幼苗光合作用和叶黄素循环的影响[J]. 中国沙漠,2011,31(1):137-141.
LIU J X, WANG X, LI B P. Effects of exogenous nitric oxide donor on photosynthesis and xanthophyll cycle of *Peganum multisetum* seedlings under NaCl stress [J]. Journal of Desert Research, 2011,31(1):137-141.
- [9] ZHANG R H, LI J, GUO S R, et al. Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl-stressed cucumber seedlings [J]. Photosynth Res, 2009, 100:155-162.
- [10] 王萍,殷丽娟,李建东. 中性盐和碱性盐对羊草幼苗胁迫的研究[J]. 草业学报,1994,3(2):37-43.
WANG P, YIN L J, LI J D. Studies of stresses of neutral land alkali salts on *Aneurolepidium chinense* seedling [J]. Acta Prataculturae Sinica, 1994,3(2):37-43.
- [11] 李健. 滨藜属4种植物抗旱性生理生化指标研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2006.
LI J. Research on physiological and biochemical indices of drought resistance of four species in *Atriplex* [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University,2006.
- [12] DAYTON W A. Range plant handbook [M]. Washington: Forest Service, U S Gov Printing Office, 1937.
- [13] 李梅. 征服沙尘暴的神奇植物:美国滨藜[J]. 农业环境与发展,2002(4):19.
LI M. The magical plant of coquetting dust storm: American *Atriplex* L[J]. Agroenvirenment and Development, 2002(4):19.
- [14] RUMBAUGH M D. Forage yield and quality in a Great Basin shrub, grass and legume pasture experiment[J]. Range Manage, 1982, 35: 604-609.
- [15] 张树桐. 美国四翅滨藜[J]. 河北农业科技,2003(2):16.
ZHANG S T. American *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt[J]. Hebei Agriculture Science, 2003(2):16.
- [16] 王文颖,王刚. 四翅滨藜的生物:生态学特性及研究进展[J]. 草业科学,2004,21(7):18-20.
WANG W Y, WANG G. Bio-ecological characteristic and research progress for *Atriplex canescens* [J]. Pratacultural Science, 2004,21(7):18-20.
- [17] 王存桂. 四翅滨藜推广现状和发展建议[J]. 甘肃科技, 2002,3(7):97-98.
WANG C G. Extension present situation and developmental advise of *Atriplex canescens* [J]. Gansu Science and Technology, 2002,3(7):97-98.
- [18] 刘炳响,王志刚,梁海永,等. 盐胁迫对不同生境白榆生理特征与耐盐性的影响[J]. 应用生态学报,2012,23(6):1481-1489.
LIU B X, WANG Z G, LIANG H Y, et al. Effects of salt stress on physiological characters and salt-tolerance of *Ulmus pumila* in different habitats [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(6):1481-1489.
- [20] 赵明范,葛成,翟志中. 干旱地区次生盐碱地主要造林树种抗盐指标的确定及耐盐能力排序[J]. 林业科学研究,1997,15(2):256-258.
ZHAO M F, GE C, ZHAI Z Z. Study on the determination of salt-tolerance index of main afforestation tree species and their ordination in arid areas with secondary salinization [J]. Forestry Research, 1997,15(2):256-258.
- [21] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000:3-4.
ZOU Q. Plant physiological experimental guide[M]. Beijing: China Agricultural Press,2000:3-4.
- [22] 李丽霞,梁宗锁,韩蕊莲. 土壤干旱对沙棘苗木生长及水分利用的影响[J]. 西北植物学报,2002,12(5):121-124.
LI L X, LIANG Z S, HAN R L. Effect of soil drought on the growth and water use efficiency of seabuckthorn [J]. Acta Bot Boreal Occident Sin,2002,12(5):121-124.
- [23] 缴丽莉,路丙社,白志英,等. 四种园林树木抗寒性的比较分析[J]. 园艺学报,2006,33(3):667-670.
JIAO L L, LU B S, BAI Z Y, et al. The comparison of cold resistance of four gardening young trees [J]. Acta Horticulturae Sinica,2006,33(3):667-670.
- [24] 全国农业技术推广服务中心. 土壤分析技术规范[M]. 北京:中国农业出版社,2006:93-112.
National Agricultural Technology Extension Service Center. Soil analysis technical specification [M]. Beijing: China Agricultural Press,2006:93-112.
- [25] 周广生,梅方竹,周竹青,等. 小麦不同品种耐湿性生理指标综合评价及其预测[J]. 中国农业科学,2003,36(11):1378-1382.
ZHOU G S, MEI F Z, ZHOU Z Q, et al. Comprehensive evaluation and forecast on physiological indices of waterlogging resistance of different wheat varieties [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003,36(11):1378-1382.
- [26] 张朝阳,许桂芳. 利用隶属函数法对4种地被植物的耐热性综合评价[J]. 草业科学,2009,26(2):57-60.
ZHANG C Y, XU G F. Comprehensive evaluation of heat tolerance of four ground covering plants by subordinate function values analysis [J]. Pratacultural Science, 2009,26(2):57-60.
- [27] WANG R G, CHEN S L, ZHOU X Y, et al. Ionic homeostasis and reactive oxygen species control in leaves and xylem sap of two poplars subjected to NaCl stress[J]. Tree Physiology, 2008, 28: 947-957.
- [28] DING M Q, HOU P C, SHEN X, et al. Salt-induced expression of genes related to Na^+/K^+ and ROS homeostasis in leaves of salt-resistant and salt-sensitive poplar species [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73: 251-269.
- [29] TEAKLEA N L, BAZIHIZINAA N, SHABALAC S, et al. Ion transport in halophytes [J]. Advances in Botanical Research,

- 2011, 57: 151-199.
- [30] YANG X C, LI W J, QU Y, et al. Impact on salt stress on growth and ion uptake of different parts of oil sunflower seedlings [J]. *Agricultural Science and Technology*, 2011, 12(3): 354-358.
- [31] 赵可夫, 范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理 [M]. 北京: 科学出版社, 2005: 14-76, 48-51.
- ZHAO K F, FAN H. Halophytes and its adapt physiology to saline habitat [M]. Beijing: Science Press, 2005: 14-76, 48-51.
- [32] TAKAHASHI R, NISHIO T, ICHIZEN N, et al. Cloning and functional analysis of the K⁺ transporter, PhaHAK2, from salt-sensitive and salt-tolerant reed plants [J]. *Biotechnology Letters*, 2007, 29: 501-506.
- [33] 刘祖祺, 张石城. 植物抗性生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 84-90.
- LIU Z Q, ZHANG S C. Plant resistance physiology [M]. Beijing: China Agricultural Press, 1994: 84-90.
- [34] 王宁, 杨杰, 黄群, 等. 盐胁迫下棉花 K⁺ 和 Na⁺ 离子转运的耐盐性生理机制 [J]. *棉花学报*, 2015, 27(3): 208-215.
- WANG N, YANG J, HUANG Q, et al. Physiological salinity tolerance mechanism for transport of K⁺ and Na⁺ ions in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings under salt stress [J]. *Cotton Science*, 2015, 27(3): 208-215.
- [35] 慈敦伟, 张智猛, 丁红, 等. 花生苗期耐盐性评价及耐盐指标筛选 [J]. *生态学报*, 2015, 35(3): 805-814.
- CI D W, ZHANG Z M, DING H, et al. Evaluation and selection indices of salinity tolerance in peanut seedling [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 805-814.
- [36] 于卓, 孙祥, 张文忠, 等. 苜蓿品种间种子萌发及苗期耐盐性差异的研究 [J]. *干旱区资源与环境*, 1993, 7(2): 106-111.
- YU Z, SUN X, ZHANG W Z, et al. Studies on the differences of salt tolerance between seed germination and seedling of alfalfa cultivars [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 1993, 7(2): 106-111.
- [37] 鲁艳, 雷加强, 曾凡江, 等. NaCl 胁迫对大果白刺幼苗生长和抗逆生理特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 711-717.
- LU Y, LEI J Q, ZENG F J, et al. Effects of salt stress on *Nitraria roborowskii* growth and physiological characteristics of stress resistance [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(3): 711-717.
- [38] 陈贵林, 王晨霞, 陈建英. NaCl 胁迫对白刺试管苗渗透调节物质及离子含量的影响 [J]. *西北植物学报*, 2009, 29(6): 1233-1239.
- CHEN G L, WANG C X, CHEN J Y. Osmosis-regulating substance and cation contents in *Nitraria sibirica* Pall. test-tube plantlets with NaCl stress [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2009, 29(6): 1233-1239.
- [39] 闫先喜, 赵檀方, 胡延吉. 中度盐胁迫对大麦根尖细胞的影响 [J]. *华北农学报*, 1994, 9(增刊): 61-64.
- YAN X X, ZHAO T F, HU Y J. Effect of salt stress on cells in root tips of barley [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1994, 9 (Suppl.): 61-64.
- [40] 毛培春, 田小霞, 孟林. 16份马蔺种质材料苗期耐盐性评价 [J]. *草业科学*, 2013, 30(1): 35-43.
- MAO P C, TIAN X X, MENG L. Evaluation of salt tolerance for 16 *Iris lacteal* var. *chinensis* accessions at seedling stage [J]. *Pratacultural Science*, 2013, 30(1): 35-43.
- [41] 张华新, 宋丹, 刘正祥. 盐胁迫下 11 个树种生理特性及其耐盐性研究 [J]. *林业科学研究*, 2008, 21(2): 168-175.
- ZHANG H X, SONG D, LIU Z X. Study on physiological characteristics and salt tolerance for seedlings of 11 tree species [J]. *Forest Research*, 2008, 21(2): 168-175.
- [42] 李学孚, 倪智敏, 吴月燕, 等. 盐胁迫对“鄞红”葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响 [J]. *生态学报*, 2015, 35(13): 4436-4444.
- LI X F, NI Z M, WU Y Y, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and leaf cell structure of ‘Yinhong’ grape seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(13): 4436-4444.
- [43] 张智猛, 慈敦伟, 丁红, 等. 花生品种耐盐性指标筛选与综合评价 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(12): 3487-3494.
- ZHANG Z M, CI D W, DING H, et al. Indices selection and comprehensive evaluation of salinity tolerance for peanut varieties [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(12): 3487-3494.
- [44] 董志刚, 程智慧. 番茄品种资源芽苗期和幼苗期的耐盐性及耐盐指标评价 [J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1348-1355.
- DONG Z G, CHENG Z H. Salt tolerance and assessment of salt tolerance indices of tomato varieties in sprout stage and seedling stage [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1348-1355.
- [45] 王宝山, 邹绮, 赵可夫. 高粱不同器官生长对 NaCl 胁迫的响应及耐盐阈值 [J]. *西北植物学报*, 1997, 17(3): 279-285.
- WANG B S, ZOU Q, ZHAO K F. Response of different organ growth of sorghum to NaCl stress and the threshold salinity [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 1997, 17(3): 279-285.
- [46] 张华新, 刘正祥, 刘秋芳. 盐胁迫下树种幼苗生长季耐盐性 [J]. *生态学报*, 2009, 29(5): 2263-2271.
- ZHANG H X, LIU Z X, LIU Q F. Seedling growth and salt tolerance of tree species under NaCl stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2263-2271.
- [47] 苏秀红, 强胜, 宋小玲. 不同地理种群紫茎泽兰耐热性差异的比较分析 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(9): 1766-1771.
- SU X H, QIANG S, SONG X L. Comparison of *Eupatorium adenophorum* heat tolerances of different geographical populations [J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2005, 25(9): 1766-1771.

(责任编辑 赵 勃
责任编委 陈少良)