

盐碱胁迫对柳枝稷抗氧化及渗透调节的影响

朱蕊,董爽,常智慧

(北京林业大学草业与草原学院,北京 100083)

摘要:柳枝稷(*Panicum virgatum*)可广泛应用于盐渍化地区的土壤改良。本试验以柳枝稷品种 Alamo(低地型)和 Blackwell-1(高地型)为材料,采用浓度为 60 mmol/L 的 Na_2CO_3 溶液(盐胁迫)和 3 种不同碱度 NaOH 溶液即 pH 值分别为 7.0(CK,无胁迫)、8.0、9.0 组合处理,探究盐碱不同胁迫时间对柳枝稷抗氧化及渗透调节的影响。结果表明:(1)盐碱胁迫下柳枝稷的光合色素含量均随胁迫时间的增加而下降,并在最后一次取样时显著下降($P < 0.05$),柳枝稷光合色素的合成受到了影响。(2)盐碱胁迫下柳枝稷的相对水分含量、电导率和丙二醛(MDA)含量随胁迫时间的增加呈先上升后下降的趋势。(3)盐碱胁迫下柳枝稷的抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)含量均有显著上升($P < 0.05$),对柳枝稷维持正常生长起重要作用。(4)盐碱胁迫下柳枝稷可溶性蛋白含量上升但未见明显差异($P > 0.05$),可溶性糖含量出现显著差异($P < 0.05$)。Alamo 的可溶性蛋白含量低于 Blackwell-1,但可溶性糖增加量高于 Blackwell-1。综上所述,柳枝稷在盐碱胁迫下膜透性、抗氧化酶及渗透物质含量都有所增加;仅在盐胁迫条件下,第 4 次取样时的 Alamo 叶绿素 b 含量、类胡萝卜素含量、相对水分含量、APX、可溶性蛋白含量高于第 1 次取样,Blackwell-1 的变化相反;仅在碱胁迫下,Alamo 更能维持较高的光合色素含量、相对水分含量,抗氧化酶及可溶性糖含量。以上研究表明,柳枝稷具有一定的耐碱能力,Alamo 比 Blackwell-1 更耐盐碱的作用体现在氧化和渗透调节方面。

关键词:柳枝稷;盐碱;抗氧化酶;渗透物质

中图分类号:S543 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2022)04-0062-10

DOI:10.13817/j.cnki.cyycp.2022.04.009



柳枝稷(*Panicum virgatum*)起源于北美落基山脉,隶属于禾本科(Poaceae)黍属(*Panicum*),是暖季型 C_4 多年生草本植物^[1-3]。柳枝稷主要有‘高地型’和‘低地型’两种生态型^[4],高地型柳枝稷大多具有较长的根茎,能适应干燥较冷的环境,常见于美国北部或加拿大南部;低地型柳枝稷具有较粗的根茎,适合潮湿温暖地区,适应性更广。根据不完全统计,我国盐

碱土地面积为 9 913 万 hm^2 ,约占国土面积的 10.33%^[5],大量盐碱地荒滞,用耐盐碱植物改良已经迫在眉睫。

已有研究表明,盐、碱单一胁迫^[6-7]会扰乱植物的生理生化活动,影响新陈代谢途径。朱毅等^[8]研究发现,0、50、100、200、300 mmol/L 不同梯度的 NaCl、 Na_2SO_4 、 $\text{NaCl} + \text{Na}_2\text{SO}_4$ 溶液处理柳枝稷幼苗时, Na_2SO_4 造成的伤害最大,且柳枝稷在低浓度(100 mmol/L)盐胁迫时能正常生长,表现出良好耐盐性。黄高鉴等^[9]发现 NaCl、 Na_2SO_4 和 NaHCO_3 都显著抑制了柳枝稷的生长,且 NaHCO_3 抑制生长程度最大,可能是因为盐和 pH 的共同作用对柳枝稷生长产生了抑制作用。张文娟等^[10]发现土壤干旱和碱胁迫对柳枝稷干物质含量下降具有协同作用。徐开杰等^[11]在 pH 对柳枝稷幼苗生长的研究中发现,与酸胁迫相比,柳枝

收稿日期:2021-05-08; **修回日期:**2021-05-19

基金项目:国家自然科学基金项目(26120208);国家重点研发计划课题“秸秆基料化综合利用技术及标准研究”(2018YFF0213502)

作者简介:朱蕊(1995-),女,安徽桐城人,硕士研究生。

E-mail:Zhurui950527@163.com

常智慧为通信作者。

E-mail:changzh@bjfu.edu.cn

稷能更好适应碱胁迫。刘源等^[12]对3种柳枝稷进行盐碱胁迫,发现二者胁迫远大于单独胁迫,并构建了研究新模型。目前对柳枝稷关于盐碱效应的研究还较少,本试验以低地型 Alamo 和高地型 Blackwell-1 为材料,设置2种盐(Na_2CO_3)胁迫^[12]、3种碱(NaOH)胁迫,探讨盐碱胁迫对柳枝稷叶片的抗氧化和渗透调节的影响,为柳枝稷用于盐碱地改良提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

Alamo 和 Blackwell-1 由北京市农林科学院草业中心赠送,并储存于北京林业大学种子贮藏室(4℃冰箱)。Alamo 是一种耐性低地型品种,生长速度快,适应湿润条件;而 Blackwell-1 对盐碱敏感,生长速度较慢,适应干燥条件。

1.2 试验设计及方法

1.2.1 试验设计 播种之前进行柳枝稷种子发芽率

试验,检测种子成活率。挑选大小一致、饱满的柳枝稷种子播种,采用盆栽方式(直径20 cm、深20 cm),每盆土壤和沙体积比为2:1,花盆底放无纺布,每个花盆播种15粒种子。播种后花盆置于人工培养箱中,日夜温度28℃/24℃,日夜湿度70%/60%,光照14 h,光照强度为400 $\mu\text{mol}/\text{s}$ 。每天用水浇灌幼苗,每周施加两次一半强度的 Hoagland 营养液,待柳枝稷三叶期放入温室培养。柳枝稷长到3~4个分蘖时,选取长势一致的分蘖株,移栽至花盆(土沙体积比2:1)。试验采用完全随机区组设计,当植物生长至五节期(E_5)时进行盐碱胁迫,设计2种盐分(0和60 mmol/L Na_2CO_3)和3种不同碱度 NaOH 溶液,即 pH 值为7.0(CK,无胁迫)、8.0、9.0($\text{Na}_2\text{CO}_3:\text{NaOH}=1:1$)。共两个柳枝稷品种,每个处理4次重复。每个植株生长点每隔一天浇灌200 mL 溶液以维持溶液浓度,即对照组浇灌一半强度的 Hoagland 营养液,其他处理组加入等量的盐碱溶液(表1)。

表1 不同盐碱处理编号

Table 1 Number of different saline alkali treatments

品种	处理编号					
	0 mmol·L ⁻¹	0 mmol·L ⁻¹	0 mmol·L ⁻¹	60 mmol·L ⁻¹	60 mmol·L ⁻¹	60 mmol·L ⁻¹
	pH=7	pH=8	pH=9	pH=7	pH=8	pH=9
Alamo	处理1	处理2	处理3	处理4	处理5	处理6
Blackwell-1	处理1'	处理2'	处理3'	处理4'	处理5'	处理6'

1.2.2 试验方法 分别在胁迫后的第0(第1次取样,对照)、7(第2次取样)、14(第3次取样)和21(第4次取样)天采集样本,于2019年9月20日进行第1次取样,取样时剪取长势良好,顶部以下第2至第3片成熟叶片,用于叶片相对含水量、叶绿素含量等指标测定(每个指标取叶片约0.1 g)。用于测定丙二醛、抗氧化酶、可溶性蛋白、可溶性糖等代谢产物的叶片,取样时用液氮冷冻后,保存在-80℃冰箱待测。

光合色素含量测定参考张志良^[13]的方法;叶片相对含水量测定采用饱和称重法^[14];叶片电导率采用电导仪^[15]测定;丙二醛^[16]含量采用硫代巴比妥酸法;抗氧化酶测定参考李合生^[17]的方法。同时在抗氧化酶的测定体系中利用考马斯亮蓝 G-250 法^[18]测定可溶性蛋白;可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法^[19]。

1.3 数据分析

运用 Excel 2007 进行数据整理,IBM SPSS Statistics 19 进行数据处理分析并作图。

2 结果与分析

2.1 光合色素含量

2.1.1 叶绿素 a 盐碱胁迫条件下,除了处理5和处理6,其他处理柳枝稷的叶绿素 a 含量随胁迫时间增加呈先上升后下降的趋势。与处理4相比,第1次取样时处理5的 Alamo 叶绿素 a 含量为6.791 mg/g,显著高于盐胁迫组($P<0.05$)。第4次与第1次取样时的叶绿素 a 含量差异显著($P<0.05$);同一处理条件下,Blackwell-1 的叶绿素 a 含量在9月27日与对照组出现显著差异($P<0.05$),下降了49.2%。处理6前3次取样的 Alamo 叶绿素 a 含量要高于盐胁迫组,并在前两次取样时其含量低于处理5;而 Blackwell-1 的叶绿素 a 含量仅在第1次取样时高于盐胁迫组,并在前两次取样时其含量与处理4'差异显著($P<0.05$),第1次取样时的含量要显著高于处理3'($P<0.05$)(表2)。

2.1.2 叶绿素 b 处理5的 Alamo 在第1次取样时的

表2 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的叶绿素 a 含量

Table 2 Chlorophyll a content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	叶绿素 a 含量/(mg·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第1次)	2019-9-27 (第2次)	2019-10-4 (第3次)	2019-10-11 (第4次)
Alamo	处理1	2.121±0.58 ^{bc}	4.397±0.88 ^{aAB}	4.651±1.89 ^{aA}	2.546±0.51 ^{aBC}
	处理2	2.399±0.60 ^{ba}	4.215±0.56 ^{aA}	3.978±3.73 ^{aA}	2.573±1.82 ^{aA}
	处理3	3.204±1.43 ^{ba}	5.734±2.37 ^{aA}	3.283±1.26 ^{aA}	2.738±1.73 ^{aA}
	处理4	3.380±2.20 ^{baAB}	4.946±1.46 ^{aA}	1.810±1.20 ^{aB}	2.893±0.25 ^{aAB}
	处理5	6.791±3.40 ^{aA}	5.608±0.62 ^{aAB}	3.371±1.29 ^{aAB}	2.780±0.80 ^{aB}
	处理6	5.161±0.53 ^{abA}	5.566±2.07 ^{aA}	4.142±4.07 ^{aA}	2.815±1.65 ^{aA}
Blackwell-1	处理1'	2.224±0.49 ^{baAB}	4.012±1.88 ^{ba}	0.636±0.11 ^{aB}	1.325±0.97 ^{aB}
	处理2'	2.015±1.20 ^{baAB}	2.501±0.46 ^{ba}	0.736±0.42 ^{aB}	0.948±0.40 ^{aB}
	处理3'	2.609±0.67 ^{bb}	4.785±0.06 ^{ba}	0.359±0.09 ^{aC}	0.966±0.88 ^{aC}
	处理4'	3.034±0.72 ^{bb}	9.096±1.99 ^{aA}	3.022±3.41 ^{aB}	1.579±1.51 ^{aB}
	处理5'	2.983±0.47 ^{baAB}	4.617±3.90 ^{ba}	0.665±0.56 ^{aB}	1.803±0.59 ^{aB}
	处理6'	4.839±1.23 ^{aA}	2.635±1.12 ^{baAB}	1.875±2.12 ^{aB}	1.320±0.31 ^{aB}

注:同行不同大写字母表示不同取样日期间差异显著($P<0.05$),同列不同小写字母表示同一品种不同盐碱处理间差异显著($P<0.05$),下同

叶绿素 b 含量为 3.832 mg/g,显著高于($P<0.05$)盐处理组和处理 2,且第 4 次取样时的叶绿素 b 含量显著低于第 1 次取样时的含量($P<0.05$),其叶绿素 b 含量高于处理 6 但低于盐处理组;同时 Blackwell-1 在第 2

次取样时的叶绿素 b 含量显著低于盐处理组($P<0.05$),下降了 49.3%。处理 6' 的 Blackwell-1 在第 3 次取样的叶绿素 b 含量显著低于第 1 次取的样,下降了 54.6%(表 3)。

表3 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的叶绿素 b 含量

Table 3 Chlorophyll b content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	叶绿素 b 含量/(mg·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第1次)	2019-9-27 (第2次)	2019-10-4 (第3次)	2019-10-11 (第4次)
Alamo	处理1	1.298±0.26 ^{ca}	1.407±0.39 ^{aA}	2.083±0.98 ^{aA}	2.598±0.20 ^{aA}
	处理2	1.295±0.32 ^{ba}	2.296±0.24 ^{aA}	2.793±1.66 ^{aA}	2.958±0.74 ^{aA}
	处理3	1.628±0.66 ^{ba}	2.546±1.26 ^{aA}	2.918±0.53 ^{aA}	3.000±0.76 ^{aA}
	处理4	1.821±1.14 ^{baAB}	2.852±0.69 ^{aA}	3.041±0.62 ^{aB}	3.027±0.13 ^{aAB}
	处理5	3.832±2.05 ^{aA}	3.368±0.28 ^{aAB}	3.136±0.83 ^{aAB}	3.020±0.38 ^{aB}
	处理6	2.904±0.46 ^{abA}	2.904±1.09 ^{aA}	2.904±1.82 ^{aA}	2.904±0.79 ^{aA}
Blackwell-1	处理1'	1.142±0.23 ^{baAB}	2.011±0.92 ^{ba}	0.617±0.09 ^{aB}	1.301±0.94 ^{aAB}
	处理2'	1.045±0.56 ^{baAB}	1.261±0.22 ^{ba}	0.551±0.15 ^{aB}	0.934±0.39 ^{aAB}
	处理3'	1.339±0.35 ^{bb}	2.277±0.08 ^{ba}	0.356±0.08 ^{aC}	0.975±0.89 ^{aBC}
	处理4'	1.582±0.28 ^{bb}	4.376±0.97 ^{aA}	1.725±1.57 ^{aB}	1.254±1.07 ^{aB}
	处理5'	1.543±0.26 ^{ba}	2.220±1.82 ^{ba}	0.522±0.31 ^{aA}	1.090±0.62 ^{aA}
	处理6'	2.457±0.64 ^{aA}	1.362±0.57 ^{baAB}	1.115±1.07 ^{aB}	1.313±0.32 ^{aAB}

2.1.3 类胡萝卜素 盐碱胁迫(60 mmol/LNa₂CO₃+pH=8或pH=9 NaOH)条件下,柳枝稷品种在第 4 次取样的类胡萝卜素含量都低于第 1 次(表 4)。Alamo 的类胡萝卜素含量在 9 月 20 日、9 月 27 日和 10 月 11 日都高于对照组。处理 6 在 2 次取样(9 月 20 日

和 10 月 4 日)的类胡萝卜素含量高于处理 3;Blackwell-1 的类胡萝卜素含量在 9 月 27 日、10 月 4 日和 10 月 11 日均低于同一浓度盐处理组,并在 10 月 11 日取样时与第 1 次取样时差异显著($P<0.05$)。

表4 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的类胡萝卜素含量

Table 4 Carotenoid content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	胡萝卜素含量/(mg·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第1次)	2019-9-27 (第2次)	2019-10-4 (第3次)	2019-10-11 (第4次)
Alamo	处理1	1.851±0.46 ^{bb}	4.072±0.60 ^{aA}	4.440±1.67 ^{aA}	2.696±0.30 ^{aAB}
	处理2	2.146±0.54 ^{ba}	4.076±0.29 ^{aA}	4.105±3.11 ^{aA}	2.669±1.60 ^{aA}
	处理3	2.760±1.11 ^{bb}	5.848±2.42 ^{aA}	3.066±1.11 ^{ab}	2.926±0.93 ^{ab}
	处理4	2.745±1.62 ^{baB}	4.608±1.16 ^{aA}	1.838±1.24 ^{ab}	2.810±0.26 ^{aAB}
	处理5	5.424±2.60 ^{aA}	5.319±0.71 ^{aA}	3.802±1.05 ^{aA}	2.743±0.62 ^{aA}
	处理6	4.390±0.62 ^{abA}	5.273±2.01 ^{aA}	4.390±3.08 ^{aA}	2.702±1.32 ^{aA}
Blackwell-1	处理1'	2.075±0.36 ^{bb}	4.195±1.26 ^{ba}	1.827±0.51 ^{bb}	1.931±0.78 ^{bb}
	处理2'	1.891±0.84 ^{ba}	2.887±0.48 ^{ba}	1.734±0.84 ^{ba}	2.044±0.45 ^{aA}
	处理3'	2.119±0.44 ^{bb}	4.903±0.19 ^{ba}	2.327±0.66 ^{abB}	1.855±0.57 ^{ab}
	处理4'	2.959±0.57 ^{bb}	9.196±2.05 ^{aA}	4.267±2.30 ^{ab}	2.789±1.37 ^{ab}
	处理5'	2.608±0.51 ^{ba}	4.958±3.60 ^{ba}	1.571±0.44 ^{ba}	1.936±0.76 ^{aA}
	处理6'	4.275±1.04 ^{aA}	2.968±1.21 ^{baB}	2.426±1.43 ^{abAB}	1.911±0.20 ^{ab}

2.2 膜透性

2.2.1 相对水分含量 Alamo的相对水分含量都在第3次取样时显著高于碱处理组($P<0.05$),而Blackwell-1的相对水分含量未见明显差异($P>0.05$)。60 mmol·L⁻¹Na₂CO₃+pH=8胁迫下,Alamo

的相对水分含量仍保持上升趋势;同一浓度处理下,Blackwell-1第4次取样的相对水分含量较第3次差异显著($P<0.05$),下降了71.1%。第4次取样Alamo的相对水分含量也远高于Blackwell-1的相对水分含量(图1)。

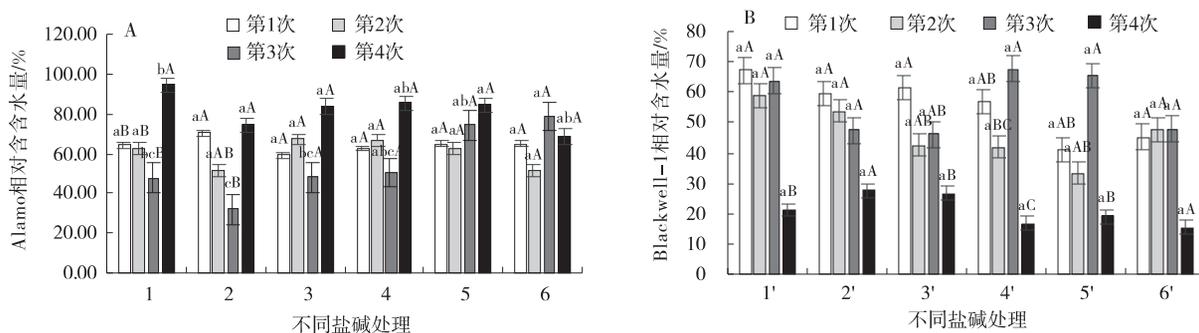


图1 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的相对水分含量

Fig. 1 Relative water content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

注:图中A为柳枝品种Alamo,B为Blackwell-1。下同

2.2.2 电导率 第4次取样时,盐碱胁迫下的电导率都稍低于第1次(图2)。仅在碱胁迫条件下,第3次取样时Alamo的电导率含量显著低于对照组($P<0.05$),下降了12.2%。60 mmol·L⁻¹Na₂CO₃+pH=8胁迫下的Blackwell-1在第3次取样时的电导率与0 mmol·L⁻¹Na₂CO₃+pH=8处理组差异显著($P<0.05$),上升了9.5%。60 mmol/L Na₂CO₃+pH=9处理的Blackwell-1在第2次取样时的电导率显著高于盐处理组和0 mmol/L Na₂CO₃+pH=9处理组($P<0.05$)。

2.2.3 丙二醛 60 mmol/L Na₂CO₃和pH=8胁迫时,柳枝稷2个品种的丙二醛含量变化不一致(图3),Alamo的丙二醛含量在第1次第2次取样时显著高于盐处理组和处理2($P<0.05$),第3次取样的丙二醛含量与第2次取样时的丙二醛含量差异显著($P<0.05$);同时Blackwell-1四次取样时的丙二醛含量均与盐处理组差异显著($P<0.05$),后三次取样时(9月27日、10月4日和10月11日)与处理2'差异显著($P<0.05$),第3次取样时出现显著差异($P<0.05$)。处理6的Alamo丙二醛含量均与盐处理组差异显著($P<$

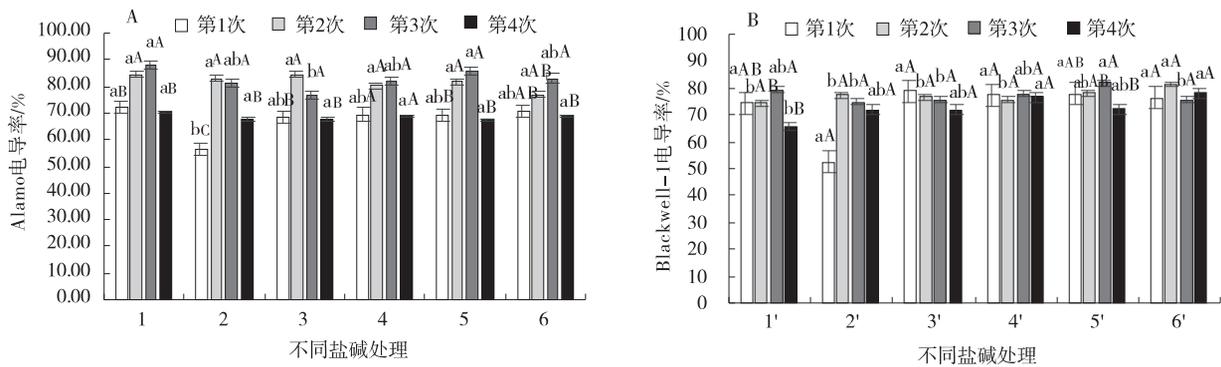


图2 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的电导率

Fig. 2 Electrical conductivity of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

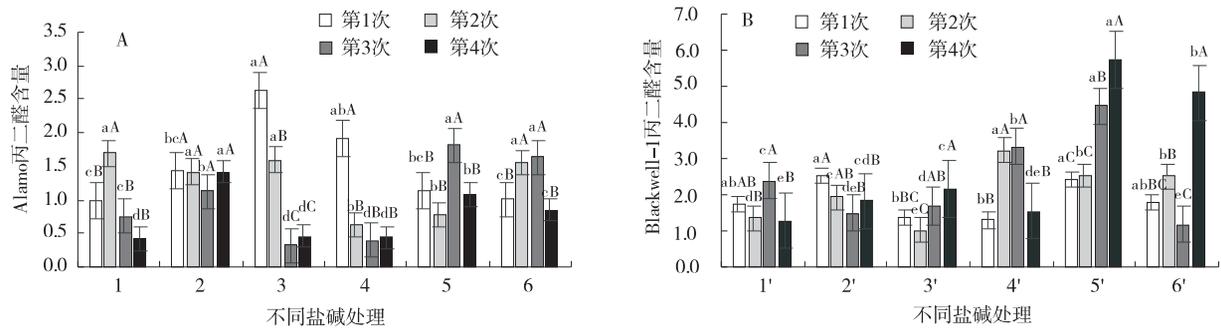


图3 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的丙二醛含量

Fig. 3 Malondialdehyde content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

0.05),在三次取样时(9月20日、10月4日和10月11日)与处理3差异显著($P < 0.05$);Blackwell-1的丙二醛含量在后三次取样时(9月27日、10月4日和10月11日)与盐处理组和处理3'差异显著($P < 0.05$)。

2.3 抗氧化作用

2.3.1 抗坏血酸过氧化物酶(APX) 盐碱胁迫时(表5),柳枝稷品种于第4次取样的APX含量都与第1

次差异显著($P < 0.05$)。相同处理下处理5在第3次取样的APX含量显著高于盐处理组、处理2和处理6($P < 0.05$);第2次取样时Blackwell-1的APX含量显著低于盐处理组($P < 0.05$),下降了38.4%。第3次取样时的含量显著低于处理2($P < 0.05$),下降了45.7%。处理6'的APX含量在9月27日、10月4日和10月11日均与盐处理组差异显著($P < 0.05$),并且10月11日的APX

表5 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的APX含量

Table 5 APX content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	APX含量/(U·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第1次)	2019-9-27 (第1次)	2019-10-4 (第1次)	2019-10-11 (第1次)
Alamo	处理1	0.094±0.05 ^{aC}	0.359±0.07 ^{aA}	0.184±0.03 ^{dB}	0.199±0.01 ^{bB}
	处理2	0.147±0.03 ^{aB}	0.440±0.11 ^{aA}	0.295±0.04 ^{cAB}	0.319±0.23 ^{abAB}
	处理3	0.084±0.03 ^{aB}	0.523±0.16 ^{aA}	0.435±0.04 ^{bA}	0.445±0.09 ^{aA}
	处理4	0.138±0.04 ^{aC}	0.525±0.06 ^{aA}	0.367±0.05 ^{bcB}	0.383±0.04 ^{abB}
	处理5	0.343±0.04 ^{aC}	0.697±0.14 ^{aA}	0.585±0.08 ^{aAB}	0.502±0.05 ^{aB}
	处理6	0.542±0.05 ^{aC}	0.587±0.21 ^{aA}	0.35±0.02 ^{bcBC}	0.473±0.02 ^{aAB}
Blackwell-1	处理1'	0.341±0.18 ^{bB}	0.378±0.29 ^{bB}	1.154±0.35 ^{bcA}	0.609±0.08 ^{dB}
	处理2'	0.111±0.02 ^{aC}	0.795±0.05 ^{bB}	1.783±0.67 ^{aA}	1.256±0.09 ^{bcAB}
	处理3'	0.194±0.14 ^{aC}	0.726±0.09 ^{bB}	1.466±0.20 ^{bcA}	1.445±0.05 ^{bA}
	处理4'	0.670±0.78 ^{aA}	1.139±0.16 ^{aA}	1.038±0.33 ^{cA}	1.274±0.08 ^{bcA}
	处理5'	0.212±0.09 ^{aD}	0.703±0.08 ^{bc}	0.968±0.08 ^{cB}	1.175±0.07 ^{cA}
	处理6'	0.295±0.09 ^{aD}	0.651±0.04 ^{bc}	1.759±0.16 ^{abB}	2.088±0.22 ^{aA}

含量显著高于处理 6' ($P < 0.05$), 上升了 44.5%。

2.3.2 过氧化氢酶(CAT) 盐碱胁迫下, 第 4 次取样的 CAT 含量均高于第 1 次(表 6)。Alamo 的 CAT 含量在 9 月 27 日、10 月 4 日和 10 月 11 日均与盐处理

组、处理 2 差异显著 ($P < 0.05$); 处理 5' 的 CAT 含量在 9 月 27 日和 10 月 11 日显著高于盐处理组 ($P < 0.05$)。处理 6' 的 CAT 含量在 9 月 27 日、10 月 4 日和 10 月 11 日与盐处理组差异显著 ($P < 0.05$)。

表 6 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的 CAT 含量

Table 6 CAT content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	CAT 含量/(U·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第 1 次)	2019-9-27 (第 1 次)	2019-10-4 (第 1 次)	2019-10-11 (第 1 次)
Alamo	处理 1	0.023±0.00 ^{ab}	0.169±0.04 ^{ca}	0.038±0.00 ^{db}	0.164±0.02 ^{ba}
	处理 2	0.036±0.02 ^{ab}	0.252±0.05 ^{ba}	0.071±0.02 ^{cb}	0.200±0.00 ^{aA}
	处理 3	0.048±0.02 ^{ab}	0.223±0.02 ^{bcA}	0.073±0.02 ^{cb}	0.071±0.01 ^{db}
	处理 4	0.062±0.06 ^{aC}	0.172±0.03 ^{cb}	0.242±0.03 ^{aA}	0.036±0.00 ^{ec}
	处理 5	0.023±0.01 ^{aC}	0.439±0.04 ^{aA}	0.203±0.02 ^{bb}	0.060±0.01 ^{dc}
	处理 6	0.066±0.00 ^{bc}	0.373±0.04 ^{aA}	0.031±0.01 ^{dc}	0.102±0.02 ^{cb}
Blackwell-1	处理 1'	0.049±0.03 ^{ba}	0.095±0.08 ^{ca}	0.057±0.01 ^{ca}	0.033±0.01 ^{ba}
	处理 2'	0.050±0.02 ^{bc}	0.254±0.03 ^{abA}	0.123±0.07 ^{abBC}	0.161±0.07 ^{aAB}
	处理 3'	0.063±0.02 ^{bc}	0.158±0.03 ^{bcA}	0.057±0.03 ^{cc}	0.109±0.02 ^{ab}
	处理 4'	0.138±0.04 ^{ab}	0.322±0.06 ^{aA}	0.107±0.02 ^{bcBC}	0.040±0.01 ^{bc}
	处理 5'	0.057±0.02 ^{bb}	0.167±0.08 ^{bcA}	0.068±0.01 ^{bcB}	0.110±0.03 ^{aAB}
	处理 6'	0.091±0.02 ^{bb}	0.090±0.01 ^{cb}	0.176±0.02 ^{aA}	0.153±0.01 ^{aA}

2.3.3 过氧化物酶(POD) 柳枝稷的 POD 含量在盐碱胁迫时下降较为平稳(表 7), 第 4 次取样时, 60 mmol/L Na₂CO₃ 和 pH=8 处理的 POD 含量较第 3 次取样均出现显著差异, 同时 60 mmol/L Na₂CO₃ 和 pH=9 处理下的 Alamo 过氧化物酶含量上升了 3 个百分

点。处理 5 在第 3 次取样时的 POD 含量显著低于对照组且显著高于处理 6 ($P < 0.05$), 比同一盐碱处理下的 Blackwell-1 高了 50.1%。第 3 次取样时, Blackwell-1 处理 5' 的 POD 含量显著高于对照组 ($P < 0.05$), 比处理 6' 高了 9.8%。

表 7 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的 POD 含量

Table 7 POD content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	POD 含量/(U·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第 1 次)	2019-9-27 (第 1 次)	2019-10-4 (第 1 次)	2019-10-11 (第 1 次)
Alamo	处理 1	0.780±0.35 ^{abB}	1.576±0.15 ^{aA}	0.812±0.15 ^{dB}	1.364±0.08 ^{aA}
	处理 2	0.407±0.23 ^{bb}	0.696±0.11 ^{ab}	1.567±0.16 ^{ba}	1.121±0.83 ^{aAB}
	处理 3	0.237±0.33 ^{bc}	1.291±0.24 ^{aAB}	1.811±0.35 ^{abA}	0.902±0.21 ^{abB}
	处理 4	0.681±0.43 ^{bc}	1.055±0.04 ^{ab}	2.026±0.13 ^{aA}	0.381±0.04 ^{bc}
	处理 5	0.310±0.17 ^{bb}	1.589±0.56 ^{aA}	1.196±0.27 ^{ca}	0.395±0.08 ^{bb}
	处理 6	1.309±0.42 ^{aAB}	1.783±1.38 ^{aA}	0.267±0.04 ^{eb}	0.954±0.15 ^{abAB}
Blackwell-1	处理 1'	0.572±0.35 ^{aA}	0.134±0.11 ^{cb}	0.121±0.11 ^{bb}	0.178±0.03 ^{bb}
	处理 2'	0.203±0.10 ^{ab}	0.640±0.20 ^{abAB}	0.880±0.33 ^{aA}	0.808±0.37 ^{aA}
	处理 3'	0.446±0.73 ^{aA}	0.758±0.39 ^{aA}	0.252±0.10 ^{ba}	0.247±0.04 ^{ba}
	处理 4'	0.569±0.18 ^{aAB}	0.626±0.23 ^{abA}	0.091±0.05 ^{bc}	0.281±0.09 ^{bc}
	处理 5'	0.552±0.40 ^{aAB}	0.476±0.18 ^{abcAB}	0.797±0.05 ^{aA}	0.221±0.06 ^{bb}
	处理 6'	0.430±0.19 ^{ab}	0.337±0.01 ^{bcBC}	0.726±0.10 ^{aA}	0.164±0.16 ^{bc}

2.4 渗透调节

2.4.1 可溶性蛋白 盐碱胁迫下, 柳枝稷的可溶性

蛋白含量变化较平稳(图 4)。处理 5 的可溶性蛋白含量在 10 月 4 日和 10 月 11 日显著高于盐处理组 ($P < 0.05$)。

0.05),在10月4日显著高于处理6($P<0.05$);处理6'的可溶性蛋白含量在第4次取样时显著高于盐处理组81.0%($P<0.05$),同一盐碱胁迫下,Alamo第4次取样与第1次取样的可溶性蛋白含量增长量高于Blackwell-1的可溶性蛋白含量增长量。

2.4.2 可溶性糖 柳枝稷的可溶性糖含量在盐碱胁迫下呈现上升趋势(仅处理6'的可溶性糖含量下降)

(表8)。处理5在第4次取样时的可溶性糖含量为1.66 mg/g,显著高于盐处理组32.2%($P<0.05$),Blackwell-1的可溶性糖含量在10月4日和10月11日显著高于处理2'($P<0.05$),10月11日显著高于盐处理组($P<0.05$)。处理6'的可溶性糖含量在第2次取样时显著高于盐处理组、处理2'和处理3'($P<0.05$)。

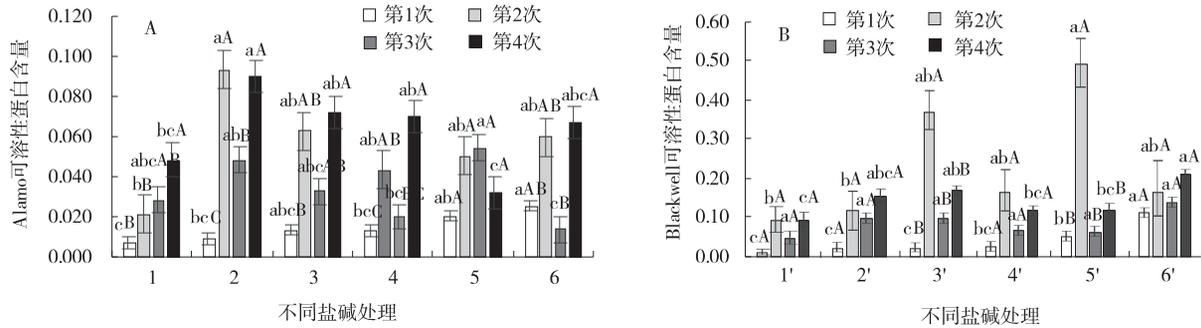


图4 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的可溶性蛋白含量

Fig. 4 Soluble protein content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

表8 两个柳枝稷品种在不同盐碱胁迫下的可溶性糖含量

Table 8 Soluble sugar content of two switchgrass varieties under different saline alkali stress

品种	处理	可溶性糖含量/(mg·g ⁻¹)			
		2019-9-20 (第1次)	2019-9-27 (第1次)	2019-10-4 (第1次)	2019-10-11 (第1次)
Alamo	处理1	1.098±0.08 ^c	0.845±0.08 ^{cd}	2.912±0.08 ^a	1.752±0.19 ^{bc}
	处理2	0.755±0.13 ^{cd}	1.473±0.13 ^{bc}	1.200±0.24 ^b	1.940±0.09 ^{ab}
	处理3	5.063±0.64 ^a	2.297±0.89 ^{ab}	0.716±0.07 ^{dc}	2.159±0.22 ^{ab}
	处理4	1.966±0.17 ^{bb}	1.562±0.10 ^{bc}	2.247±0.16 ^{ba}	1.258±0.05 ^{cd}
	处理5	0.539±0.07 ^{dc}	1.324±0.20 ^{bc}	2.533±0.21 ^{ba}	1.660±0.25 ^{bc}
	处理6	1.209±0.29 ^{eb}	1.445±0.16 ^{bc}	2.421±0.13 ^{ba}	1.532±0.12 ^{cd}
Blackwell-1	处理1'	1.901±0.31 ^{ea}	2.050±0.38 ^{ca}	3.163±1.81 ^{ba}	2.736±0.33 ^{ab}
	处理2'	4.198±0.20 ^{bb}	3.153±1.28 ^{bc}	6.554±1.25 ^a	1.751±0.04 ^{bc}
	处理3'	4.008±1.35 ^{ba}	3.819±0.15 ^{bc}	1.622±0.51 ^{bc}	3.255±0.24 ^{ab}
	处理4'	1.163±0.26 ^{cc}	3.351±0.32 ^{ba}	1.270±0.32 ^{cc}	2.199±0.32 ^{bb}
	处理5'	2.539±0.16 ^{ea}	2.502±0.06 ^{bc}	2.280±0.30 ^{bc}	4.443±2.53 ^a
	处理6'	7.863±1.36 ^a	4.754±0.99 ^{ab}	2.206±0.34 ^{bc}	1.500±0.63 ^{bc}

3 讨论

3.1 盐碱胁迫对柳枝稷光合色素含量的影响

本研究结果表明,仅在盐胁迫条件下,柳枝稷的光合色素含量均随胁迫时间延长呈先上升后下降的趋势,并高于对照组。这可能是因为盐胁迫处理前期,柳枝稷的生长没有受到太大影响。随着胁迫时间的增加,根系生长受到阻碍,进而影响向上运输,植株的光合作用下降,导致了光合色素含量的降低。这和韦祎畅^[20]的研究相似,说明柳枝稷胁迫早期具有较好

的维持高K⁺/Na⁺能力,较能适应盐环境;碱胁迫危害一般大于中性盐对植物的伤害,研究结果显示0 mmol/L和pH=9胁迫下的柳枝稷光合色素含量高于0 mmol/L和pH=8,说明柳枝稷可在高碱环境下,采取离子区隔化降低离子毒害的程度^[21]。柳枝稷在较低碱胁迫时受到伤害,但在较高碱胁迫下叶片生长恢复,这和胡国富等^[22]的研究相似,说明柳枝稷在pH值小于9.5的环境中能维持生长,表现出较好的耐碱性。盐碱胁迫条件下,柳枝稷光合色素含量均下降,但仍高于对照组且和盐、碱胁迫无明显差异,这可能

说明盐碱胁迫与盐、碱单一胁迫对柳枝稷的伤害相差不大。但第 4 次取样的光合色素含量低于第 1 次取样,这和 Etreto G L 等的^[23]研究相似,说明柳枝稷可能在盐碱胁迫下的耐盐碱性降低。研究结果表明,柳枝稷在盐碱胁迫下的生长受到抑制,光合色素含量下降,但 Alamo 比 Blackwell-1 更能维持较高的光合色素含量,具有较好的耐盐碱性。

3.2 盐碱胁迫对柳枝稷膜透性的影响

研究结果表明仅在盐胁迫、碱胁迫和盐碱交互胁迫条件下,柳枝稷的膜透性都有改变,且变化趋势较一致,这和郭晖等^[24]的研究相似,柳枝稷的电导率变化较平稳,Alamo 的相对水分含量上升、MDA 含量下降,Blackwell-1 则相反,这和徐开杰^[11]、李冉等^[25]的研究相似,说明两种柳枝稷具有不同的耐盐性,但变化不显著。盐碱条件下,最后取样的 Alamo 丙二醛含量较第 1 次有所下降,而 Blackwell-1 显著上升,且 Blackwell-1 的叶片明显失水、枯黄。说明 MDA 含量越高,细胞膜的过氧化程度越高,植株受到的伤害越大^[26]。研究表明柳枝稷在盐碱胁迫环境中的相对水分含量和电导率变化较平稳,MDA 含量的变化说明 Alamo 适应较高盐碱环境,Blackwell-1 适应较低盐碱环境,这和孙明茂等^[27]的研究相似。研究表明,柳枝稷在盐碱胁迫下细胞膜发生膜脂过氧化,而 MDA 的积累是植物应对逆境胁迫的标志之一^[28],说明 Alamo 的耐盐碱性高于 Blackwell-1。

3.3 盐碱胁迫对柳枝稷抗氧化作用的影响

仅在盐胁迫下,最后取样的柳枝稷 APX 含量高于第 1 次,而 CAT 和 POD 含量均随胁迫时间的增大呈先上升后下降的趋势,Alamo 在不同时期的 POD 含量均要高于 Blackwell-1,这与多田琦^[29]的研究相似。说明为了维持自身正常生长需要,柳枝稷在受到盐碱胁迫时会提高体内抗氧化酶的活性,进而催化有毒物质的氧化分解;仅在碱胁迫条件下,柳枝稷的 APX、CAT 和 POD 含量有显著上升,这和 Guo M 等^[30]的研究相似,说明抗氧化酶在碱胁迫中发挥了重要作用,促进柳枝稷植物体内形成清除活性氧(ROS)的防御系统,使植物生长达到相对平衡状态;盐碱胁迫下,柳枝稷的 APX 和 CAT 含量都上升,Alamo 的抗氧化酶含量均高于盐处理组,而 Blackwell-1 的 POD 含量有显著下降,这一点和前人研究有所出入,需要进一步研究探讨。抗氧化系统是植物重要的防御系统,APX、

CAT 和 POD 是植物体重要的抗氧化剂,其在降低膜内饱和和脂肪酸的同时还可以维持细胞膜的完整性,促进植物抵抗逆境。抗氧化酶活性越高,表明植物耐盐碱性越好。随着时间增加,当胁迫程度超过柳枝稷可承受的范围,抗氧化酶含量就停止上升,导致植株生长抑制,降低了酶活性^[26]。研究表明,随着盐碱胁迫程度的增大,柳枝稷的抗氧化酶含量上升,活性氧清除剂的表达量改变对柳枝稷的生长具有重要意义。

3.4 盐碱胁迫对柳枝稷渗透调节的影响

可溶性蛋白和可溶性糖是植物重要的渗透调节物质,其含量的变化可以灵敏地反映植物耐盐碱的能力。研究结果显示,柳枝稷在盐胁迫、盐碱胁迫条件下的可溶性蛋白和可溶性糖含量有显著上升,这和 Liu Z X 等^[31]的研究相似,说明渗透调节物质在盐胁迫中发挥了重要作用,维持了柳枝稷的正常生长。前期盐胁迫有利于 Alamo 可溶性糖含量的积累,第 4 次取样时其合成能力减弱,可能是因为胁迫超过了其正常生长的可抵御范围;碱胁迫下,柳枝稷的可溶性蛋白含量均上升,可溶性糖含量也发生改变,但变化规律不一致。Alamo 在 0 mmol/L 和 pH=8 处理下可溶性糖含量上升,而在 0 mmol/L 和 pH=9 胁迫下则相反,Blackwell-1 仅在碱胁迫下可溶性糖含量均下降,这和张艳萍等^[32]的研究有所出入,需要进一步探讨。可溶性糖是一种信号分子^[33],与 Blackwell-1 相比,最后一次取样的 Alamo 可溶性糖积累显著增大,说明 Alamo 的耐盐碱性较强。盐碱胁迫诱导合成可溶性蛋白,维持细胞渗透压平衡。本试验表明盐碱胁迫条件下,柳枝稷的渗透调节能力增强。0 mmol/L 和 pH=9 胁迫下的 Alamo 具有比 Blackwell-1 更好的渗透调节能力,可溶性蛋白和可溶性糖含量对柳枝稷抵抗盐碱胁迫具有重要作用。

4 结论

盐碱胁迫下柳枝稷叶片光合色素含量下降,膜透性增大,抗氧化酶含量升高,渗透物质增加,且抗氧化酶和渗透物质的变化呈现协同关系。Alamo 的光合色素含量和膜透性较 Blackwell-1 变化平缓,抗氧化酶和渗透物质变化有显著提高,均随胁迫时间的增加呈上升趋势;仅在盐胁迫条件下,第 4 次(2019 年 10 月 11 日)取样时的 Alamo 叶绿素 b 含量、类胡萝卜素含量、

相对水分含量、APX、可溶性蛋白含量均高于第1次(2019年9月20日)取样,同时Blackwell-1的变化相反;仅在碱胁迫下,Alamo更能维持较高的光合色素含量、相对水分含量,抗氧化酶及可溶性糖含量。研究表明,柳枝稷具有一定的耐盐碱能力,品种Alamo比Blackwell-1更耐盐碱的作用体现在抗氧化和渗透调节方面,能通过提高自身体内的抗氧化酶活性和渗透物质维持细胞膜结构的稳定,从而抵御盐碱胁迫。

参考文献:

- [1] 李洪超,杨富裕,谢光辉,等.耐盐碱能源草研究进展[A].中国草学会能源草类专业委员会.能源草产业发展战略暨学术研讨会论文集[C]//中国草学会能源草类专业委员会:中国草学会,2014:8.
- [2] 黄瑾,高志娟,丁文利,等.能源牧草柳枝稷栽培管理研究进展[J].中国畜牧兽医文摘,2018,34(5):236-239.
- [3] Barney J N, Di Tomaso J M. Bioclimatic predictions of habitat suitability for the biofuel switchgrass in North America under current and future climate scenarios [J]. Biomass and Bioenergy, 2010, 34: 124-133.
- [4] 何海锋,吴娜,刘吉利,等.盐碱地不同柳枝稷品种生物产量及氮素吸收利用特性研究[J].华北农学报,2019,34(S1):273-280.
- [5] 常雯雯,刘吉利,吴娜,等.西北盐碱地区不同柳枝稷品种光合特性与产量比较[J].浙江农业学报,2019,31(10):1647-1654.
- [6] 刘军,徐金良,邹军,等.盐胁迫对红楠幼苗生长及Na⁺、K⁺吸收和分布的影响[J].林业科学研究,2013,26(6):790-794.
- [7] 蔡雨.能源作物柳枝稷对水肥盐的响应研究[D].银川:宁夏大学,2017.
- [8] 朱毅,范希峰,侯新村,等.中性盐胁迫对柳枝稷苗期生长和生理特性的影响[J].草地学报,2015,23(2):352-357.
- [9] 黄高鉴,王斌,杨治平,等.盐胁迫对柳枝稷生物量及品质的影响[J].天津科技,2019,46(2):26-28.
- [10] 张红娟.土壤含水量和pH胁迫对柳枝稷植物的作用及其优化[D].杨凌:西北农林科技大学,2015.
- [11] 徐开杰,史丽丽,王勇锋,等.水培条件下pH值对柳枝稷幼苗生长发育的影响[J].生态学报,2015,35(23):7690-7698.
- [12] 刘源.盐碱混合胁迫对柳枝稷种子萌发及幼苗生长的协同作用[D].杨凌:西北农林科技大学,2014.
- [13] 张志良,翟伟菁.植物生理学实验指导[M].第3版.北京:高等教育出版社,2002.
- [14] 张净,王锦霞,郭萌萌,等.甜菜幼苗对干旱胁迫的适应机制[J].中国农学通报,2020,36(32):1-7.
- [15] 陈建勋,王晓峰.植物生理学实验指导[M].第2版.广州:华南理工大学出版社,2006:64-66.
- [16] 李仲芳.植物生理学实验指导[M].成都:西南交通大学出版社,2012.
- [17] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:267-268.
- [18] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].第2版.北京:高等教育出版社,2006.
- [19] 张述伟,宗营杰,方春燕,等.蒽酮比色法快速测定大麦叶片中可溶性糖含量的优化[J].食品研究与开发,2020,41(7):196-200.
- [20] 韦祎旸.盐胁迫对几种药用植物生长发育和生理生化特性的影响[D].南京:南京农业大学,2015.
- [21] 陈绕生,薛林宝.园林植物土壤酶活性和微生物活性对盐碱胁迫的响应[J].北方园艺,2021(4):79-86.
- [22] Hu G F, Liu Y M, Duo T Q, et al. Antioxidant metabolism variation associated with alkali-salt tolerance in thirty switchgrass (*Panicum virgatum*) lines. [J]. PLoS ONE, 2018, 13(6).
- [23] Petretto G L, Urgghe P P, Massa D, et al. Effect of salinity (NaCl) on plant growth, nutrient content, and glucosinolate hydrolysis products trends in rocket genotypes. Plant Physiol Biochem, 2019, 141: 30-39.
- [24] 郭晖,冯文君,朱红霞,等.土壤盐胁迫下4种园林植物的生理抗性[J].江苏农业科学,2017,45(14):115-118.
- [25] 李冉,郭鑫,王倩南,等.盐胁迫下三种柳枝稷生理特性及同工酶研究[J].中国草地学报,2019,41(6):43-52.
- [26] 刘树明.盐胁迫对6种园林植物生长的影响[J].现代农业科技,2020(21):168-171.
- [27] 孙明茂,刘丽霞.百合苗期碱胁迫下叶片叶绿素含量、丙二醛含量和碱害指数相关性分析[J].北方园艺,2018(5):93-98.
- [28] 鲁松,杨楠,熊铁一.植物对盐碱胁迫的响应[J].四川林业科技,2013,34(6):93-95.
- [29] 多田琦.感抗柳枝稷根部响应碱胁迫生理生化及转录组学研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [30] Guo M, Li S, Tian S, et al. Transcriptome analysis of genes involved in defense against alkaline stress in roots

- of wild jujube (*Ziziphus acidojujuba*) [J]. PLoS One, 2017, 12 (10) : e0185732. doi: 10.1371/journal.pone.0185732.
- [31] Liu Z X, Zhu J F, Yang X Y, *et al.* Growth performance, organ—level ionic relations and organic osmoregulation of *Elaeagnus angustifolia* in response to salt stress [J]. PLoS ONE, 2018, 13(1) : e0191552.
- [32] 张艳萍,唐小刚. 盐胁迫下白刺试管苗的生长与耐盐响应[J]. 甘肃农业科技, 2020(8):27—31.
- [33] 孙思淼,常伟,宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3589—3596.

Effects of salt alkali coupling stress on antioxidation and osmotic regulation of switchgrass

ZHU Rui, DONG Shuang, CHANG Zhi-hui

(College of Prataculture and Grassland, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Switchgrass (*Panicum virgatum*) can be widely used for vegetation improvement in salinized areas. In this experiment, switchgrass Alamo (lowland type) and Blackwell-1 (upland type) were used as materials to explore the effects of saline alkali stress on the antioxidant and osmotic regulation of switchgrass by using Na_2CO_3 solution (salt stress) with concentration of 60 mmol/L and three different alkalinity NaOH solutions, namely pH 7.0 (CK, no stress), 8.0 and 9.0. The results showed that: (1) Under saline alkali stress, the content of photosynthetic pigment of switchgrass decreased with the increase of stress time, and decreased significantly at the last sampling ($P < 0.05$), and the synthesis of photosynthetic pigment of switchgrass was affected. (2) The relative water content, electrical conductivity and malondialdehyde (MDA) content of switchgrass increased first and then decreased with the increase of stress time under saline alkali stress. (3) The contents of ascorbic acid peroxidase (APX), catalase (CAT) and peroxidase (POD) of switchgrass increased significantly under saline alkali stress ($P < 0.05$), which played an important role in maintaining the normal growth of switchgrass. (4) Under saline alkali stress, the soluble protein content of switchgrass increased, but there was no significant difference ($P > 0.05$), and the soluble sugar content showed significant difference ($P < 0.05$). The soluble protein content of Alamo was lower than that of Blackwell-1, but the increase of soluble sugar content was higher than that of Blackwell-1, which may indicate that the change of soluble sugar content can reflect the salt and alkaline tolerance better. In conclusion, the membrane permeability, antioxidant enzyme and osmotic substance content of switchgrass increased under saline alkali stress. Only under salt stress conditions, the contents of chlorophyll b, carotenoid, relative water content, APX and soluble protein in Alamo at the fourth sampling were higher than those at the first sampling, while the changes of Blackwell-1 were opposite. Only under alkali stress, Alamo could maintain higher photosynthetic pigment content, relative water content, antioxidant enzyme and soluble sugar content. These results indicated that the switchgrass species Alamo and Blackwell-1 had certain saline-alkali tolerance, and Alamo was more salt tolerant than Blackwell-1 in antioxidant and osmotic regulation.

Key words: switchgrass; saline alkali; antioxidant enzyme; osmotic substances