

白蜡属树种耐盐生理变化与解剖结构研究进展

潘莉虹¹, 燕丽萍^{2*}, 吴德军², 王因花², 李庆华², 张 钊¹

(1. 中国农业大学烟台研究院, 山东 烟台 264670; 2. 山东省林业科学研究院/山东省林木遗传改良重点实验室, 山东 济南 250014)

摘要:白蜡属(*Fraxinus* L.)树种属于木犀科(Oleaceae),是盐碱地造林、公路绿化、城市街道绿化的重要树种,具有较强的耐盐性。多年来许多研究学者对白蜡属树种进行了大量耐盐相关研究,从白蜡属树种耐盐生理与解剖结构2方面,综述解剖结构、形态指标、光合因子、离子代谢、渗透调节、抗氧化酶系统、细胞膜透性等应对盐胁迫的结构与变化,并提出了展望,旨在为白蜡属树种的后续研究提供参考。

关键词:白蜡;耐盐;盐胁迫;生理变化;解剖结构

中图分类号:Q944.5;Q945.78;S792.41

文献标志码:A

doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2021.01.011

我国白蜡属树种资源丰富,许多品种经过引种之后得到广泛利用。全世界约有70种以上的白蜡树,大多分布在北半球温暖带,少数分布于热带林中。我国现有白蜡属植物30种以上,原产26种^[1],其中包括中国白蜡(*Fraxinus chinensis*)、小叶白蜡(*F. sogdiana* Bunge)、美国白蜡(*F. americana* Linn.)、绒毛白蜡(*F. velutina*)、红桤(*F. pennsylvanica* Marsh.)、绿桤(*F. pennsylvanica* var *sub-integerrima*)、水曲柳(*F. mandshurica* Rupr.)、常绿白蜡(*F. griffithii*)等。其中绒毛白蜡、红桤和绿桤并称为洋白蜡^[2]。小叶白蜡又名欧洲白蜡(*F. excelsior*),被称为“阔叶林活化石”,在我国有很长的栽培历史^[3]。美国白蜡又名大叶白蜡,原产加拿大南部和美国,轻度耐盐碱。而绒毛白蜡是北方地区最耐盐碱的乔木树种之一。水曲柳是我国东北地区重要的造林珍贵阔叶树种,具有较高的经济价值和生态价值。还有一些中国白蜡的自然变种如金叶白蜡(*F. chinensis* ‘Jinguan’)等。

盐胁迫是影响当今各国作物产量的主要非生物胁迫之一^[4],据权威机构对相关资料的不完全统计,我国现有盐碱地面积约为3400万hm²,大面积的盐碱地严重制约着现代农业的发展^[5-6]。马赞留等^[7]对生长在江苏沿海盐碱地的中国白蜡进行研

究发现,90%以上的该种植物能在土壤盐质量分数为0.6%—1%的地方成活,耐盐能力很强。众多研究表明白蜡属植物具有较强的耐盐性,其对于我国盐碱地的开发与利用具有重要的研究价值。多年来,国内外许多学者对白蜡属树种的形态特征、解剖结构与和其耐盐性相关的生理代谢、耐盐基因工程等方面开展了研究^[8]。在查阅了大量相关文献之后,本文综述了白蜡属树种耐盐生理适应性与解剖结构的特征,希望能为该树种耐盐的后续研究提供帮助。

1 白蜡属树种遭受盐胁迫的生理机制

1.1 生长形态变化

盐胁迫环境会导致白蜡属树种的生长和外部形态发生适应性变化。刘萍对绒毛白蜡种子的萌发特性进行研究,发现盐处理条件下的绒毛白蜡的种子萌发和正常生长被明显抑制,同时证明了盐处理后的绒毛白蜡种子的萌发潜力仍然较高^[9]。李国雷^[10]对13个树种的耐盐生理进行研究,发现在质量分数为0.6%的NaCl胁迫下,白蜡叶片干质量变化不大,其根冠比也并未受到显著影响。同样0.6% NaCl胁迫时,美国白蜡叶片开始出现变小、变黄、卷曲的现象,而洋白蜡叶片变黄的面积扩大,脱

收稿日期:2020-11-19;修回日期:2020-12-03

基金项目:山东省重点研发计划项目“盐诱导的钙调素结合转录因子耐盐分子设计研究”(2019GNC106143);山东省良种工程项目“高抗盐绿化树种突破性新品种选育”(2019LZGC009)

作者简介:潘莉虹(1997-),女,湖南岳阳人,硕士研究生。研究方向:农艺与种业。Tel:15675836724。E-mail:2393645459@qq.com。

***通信作者:**燕丽萍(1980-),女,甘肃定西人,高级工程师,博士。研究方向:林木遗传育种。Tel:0531-88557648。E-mail:ylp_982@163.com。

落的数量也增多^[11]。随着盐处理质量分数的不断增加,美国白蜡的相对苗高和地径增长量下降幅度逐渐增大^[12]。

1.2 光合因子

盐胁迫会对植物叶片产生影响,阻碍正常生理活动。杨升对 16 个树种耐盐生理的研究表明,从盐浓度 0—500 mmol/L 的胁迫过程中,美国白蜡的叶绿素含量逐渐下降,且下降幅度增大;对不同盐浓度下 11 个树种进行研究,发现美国白蜡的胞间 CO₂ 浓度随盐胁迫的增强变化不大,其蒸腾速率先升高后下降,净光合速率和气孔导度一直下降^[13]。张川红等^[14]发现盐胁迫时绒毛白蜡的净光合速率无明显变化。武德等^[15]研究发现,在中性盐处理下绒毛白蜡光合色素中的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量逐渐下降,类胡萝卜素含量先上升后下降;而在碱性盐处理后期绒毛白蜡叶绿素 a 含量上升,叶绿素 b 含量呈上下波动。吴永波等^[16]发现盐胁迫下小叶白蜡的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和叶绿素含量都下降。彭方仁等^[17]发现常绿白蜡幼苗在中、低质量浓度的盐胁迫下,叶绿素荧光 *Fv/Fm* 值呈较大幅度减小,表明其对盐胁迫响应较为敏感。

1.3 离子代谢

盐胁迫下植物对盐离子和其他养分的吸收是相互竞争的关系,过高盐离子浓度严重危害树木生长。Na⁺/K⁺值是衡量林木耐盐性的一个重要指标,该值越小,表示植物越抗盐^[18]。研究人员对美国白蜡进行不同梯度盐处理,发现其根中的 Na⁺ 含量大于茎,而茎中 Na⁺ 含量大于叶^[13]。朱振贤^[19]研究发现在 3‰ 盐胁迫条件下,常绿白蜡叶片的 Na⁺ 含量增多,导致其遭受严重盐害。常越霞^[20]发现盐胁迫时白蜡苗木的 K⁺ 和 Ca²⁺ 含量在叶片中最多,其次是茎的韧皮部、根和茎的木质部。蒋海月等^[11]对 8 个树种实生苗进行耐盐研究发现,随着盐质量分数的增加,洋白蜡根中 Ca²⁺ 含量逐渐降低,而美国白蜡根中 Ca²⁺ 含量比茎和叶中的高,且在高盐质量分数下根中 Ca²⁺ 含量激增。段丽君等^[21]发现局部盐胁迫下绒毛白蜡叶片钠离子积累适中,且显著低于均匀盐胁迫条件,但盐胁迫强度增高时,钾离子积累较低。

1.4 细胞膜透性和丙二醛

植物细胞膜在保持生理生化稳定方面有重要作用,丙二醛含量会引起细胞膜透性的改变。研究表明,白蜡在 2‰、4‰ 的盐胁迫水平上,MDA 含量变化较小,而达到 6‰ 水平时其含量迅速上升^[10]。

绒毛白蜡叶片的 MDA 含量会随着中性盐浓度的增加而不断增加,且在胁迫后期变化幅度增大;当碱性盐胁迫不断增强,其 MDA 含量先上升再下降最后上升^[22]。盐胁迫下美国白蜡的 MDA 含量总体上要高于水蜡(*Ligustrum obtusifolium*)、杜梨(*Pyrus betulaefolia Bunge*)等树种^[13]。杨传平等^[23]的研究发现,水曲柳的相对电导率随土壤基质电导率的增加而逐渐增加,但其相对于白桦(*Betula platyphylla*)和红松(*Pinus koraiensis*)来说,变化幅度较小。

1.5 抗氧化酶系统

盐胁迫导致植物细胞自由基的积累,引起膜脂过氧化,其产生与清除的平衡需要依赖抗氧化酶系统。有研究发现,随着 NaCl 质量分数的增加,白蜡和金叶白蜡的 SOD 酶活性都出现“S”型上升的趋势,其 POD 酶活性先升高后降低^[20]。吴丽云等^[24]研究证明,随着盐处理浓度的增加,绒毛白蜡幼苗的 CAT 酶和 SOD 酶活性逐渐增加,且活性都高于同一环境条件下的苦楝幼苗,但 POD 酶活性变化平缓。李常艳^[25]研究证明,美国白蜡的 SOD 活性会随盐浓度的增强而不断增加,美国白蜡 SOD 活性升高较快,而美国红蜡和中国白蜡的 SOD 活性先上升后下降,它们的 POD 酶活性也出现先上升后下降的变化。这说明当盐胁迫达到一定程度时,植物细胞内自我调节能力受到限制,导致抗氧化酶活性降低^[26]。

1.6 渗透调节物质

植物在盐胁迫下,细胞大量失水导致渗透胁迫,为了维持正常的生理代谢,植株体内开始积累用于渗透调节的物质。徐明广等^[27]曾证明绒毛白蜡耐盐的方法之一,便是积累渗透调节物质。武德^[22]研究发现,在盐处理后期,绒毛白蜡的脯氨酸含量迅速增加,而可溶性蛋白含量先降低后升高,盐胁迫使可溶性蛋白加速分解,但后期植物体内可能会产生逆境蛋白,从而使其耐盐能力增强。同时,低浓度 NaCl 会使绒毛白蜡可溶性糖含量降低,高浓度 NaCl 则导致其含量上升。研究人员对白蜡和金叶白蜡进行可溶性蛋白含量的测定,发现随着盐浓度的增加,两者的变化趋势相同,逐渐升高后至 4.5‰ 处理后下降^[20]。刘海曼等^[28]的研究表明,盐处理下的耐盐优株白蜡可溶性糖含量明显高于普通白蜡,并且随着土壤含盐量的增加而上升。在盐处理过程中,美国白蜡的可溶性蛋白含量呈现先下降后上升再下降的曲折变化,其原因之一可能是

逆境使植物体内的蛋白质代谢平衡被打破,从而使其作出调整;随着胁迫时间的延长,美国白蜡的脯氨酸含量不断增加,可溶性糖含量先增加后减少^[12]。

2 白蜡属树种的耐盐性与解剖结构的关系

2.1 根的解剖结构

根是植物与土壤直接相连的重要组成部分,根的解剖结构一定程度上影响植物的耐盐性。绒毛白蜡为深根树种,存在发达且稠密的侧根,具有明显的避盐性。盐碱土上生长的绒毛白蜡对钙、镁、磷等元素具有较强的吸收能力,盐分积累在初生根的外皮层细胞中,对根的正常吸收功能影响不大^[29]。水曲柳主根短,侧根和毛细根发达,其初生根不具有木栓层,存在发达的通道细胞与皮层组织,为根系吸收水分和养分创造了条件;次生根形成完整的木栓层可阻碍物质进出,发达的维管组织使其根系地上与地下部分之间的物质运输更加便捷^[30]。水曲柳的这些结构为其耐盐性提供了基础。王月海等^[31]通过对黄河三角洲盐渍土上包括白蜡在内的5种耐盐植物进行研究,发现中度盐渍土环境下,白蜡的根系发达程度和分生能力最强,根系多,根系序级高,故而对营养物质的吸收较强。

2.2 叶的解剖结构

叶片的解剖结构与其耐盐碱性具有相关性^[32-33]。绒毛白蜡叶片存在栅栏组织和发达的表皮毛,叶表具有大量可泌盐的腺体,可将植物体内吸收的盐分排出^[29]。王友平等^[34]发现绒毛白蜡叶肉细胞存在较大液泡,在盐胁迫条件下可进行渗透调节或以离子区域化作用积累离子。赖久鑫^[35]研究发现,白蜡叶片中的栅栏组织排列紧凑整齐,而海绵组织的分布较为疏松,其部分胞间空隙可聚集而形成通气结构,从而使白蜡具有一定的耐盐能力。

白蜡属树种对盐胁迫环境有一定的适应能力,该树种侧根稠密,具有发达的通气组织和维管组织,可降低盐害的破坏程度;叶片栅栏组织较厚且排列整齐,可提高光合效率,减少水分流失,同时叶片中形成的通气结构和其他特殊结构也为该种植物耐盐提供了基础。

3 白蜡属树种的耐盐性评价方法

不同研究人员对于各树种的耐盐指标研究与

评价方法各有不同。燕丽萍等^[26]用主成分分析和隶属函数法对包括美国白蜡、红栌在内的4种白蜡属乔木进行耐盐分析,证明了耐盐性最强的是绒毛白蜡。马健^[12]通过坐标综合评定法和聚类分析对美国白蜡、美国皂荚(*Gleditsia triacanthos*)、红枝桤木(*Alnus rubra*)、水紫树(*Nyssa aquatica*)、茶条槭(*Acer Ginnala Maxim*)进行耐盐评价,发现美国白蜡最耐盐。姜福成等^[36]通过聚类分析证明了美国红叶白蜡和绒毛白蜡耐盐能力较强。杨洛滨^[37]对白蜡(*F. chinensis* Roxb)、法国梧桐(*Platanus orientalis* L.)、乌桕(*Sapium sebiferum* L. Roxb)等5个树种进行主成分分析、回归分析和相关分析,发现耐盐性最强的是白蜡。根据对不同树种盐胁迫下细胞膜透性的比较,研究人员发现水曲柳比白桦更耐盐^[23]。

4 小结与展望

植物对盐胁迫的反应和调节是一个相当复杂的生理过程^[38],不仅包括酶和激素等生长调节物质的合成与激活,核酸、蛋白质、碳水化合物等物质和能量的代谢,还有内部解剖结构和外部形态的改变^[39-40]。对白蜡属树种耐盐机理的研究是一个复杂而长远的过程,需要研究人员的不断探索与思考。多年来,许多学者对于白蜡属树种的研究都表明其具有较强的耐盐性,且存在一定的生态价值、经济价值和研究利用价值。但目前对于白蜡树种的耐盐研究资料相对较少,主要包括白蜡属不同品种之间或者不同树种与白蜡之间在盐胁迫下的生理变化比较研究,关于其解剖结构、分子、基因等方面的研究还有待深入。

一些对于白蜡属树种的研究并不足以全面、宏观地反映或评价耐盐能力,因此在进行耐盐分析时,应全面考虑白蜡属树种生长的环境和自然生态条件、盐胁迫方式和时长、品种等多种因素的影响,构建该树种耐盐评价的标准体系;可以从多角度进行耐盐研究,例如短期胁迫与长期胁迫、单盐胁迫与复合盐胁迫、局部盐胁迫与均匀盐胁迫、混合盐碱胁迫等的比较;同时,在对白蜡属树种进行盐胁迫时还可以利用遗传学与转基因技术,提取耐盐基因,筛选耐盐品种。研究学者通过对白蜡属树种耐盐性进行多角度、多方面、更深层次的试验与探讨,可以更好地为选育优良耐盐白蜡品种、充分利用土地资源、促进我国现代农业的发展和改善生态环境

做出努力。

参考文献:

- [1] 燕丽萍.白蜡种质资源收集评价与创新利用[D].北京:中国农业大学,2015.
- [2] 杨瑞兴,刘玉贞,王和祥,等.天津城市环境与园林树种规划的研究[J].天津建设科技,1996(2):42-48.
- [3] 李淑娟.绒毛白蜡引种及白蜡属内种间杂交育种研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2009.
- [4] 杨春雪.星星草(*Puccinellia tenuiflora*)解剖结构特征及重要物质组分变化与耐盐性关系研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2008.
- [5] ZHU J K. Plant salt tolerance[J].Trends in Plant Science,2001,6(2):66-71.
- [6] 李子英,丛日春,杨庆山,等.盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J].生态学报,2017,37(24):8511-8517.
- [7] 马赞留,蔡红海,崔成华,等.江苏沿海盐碱地白蜡栽培技术研究[J].南方农业,2017,11(9):48-49.
- [8] RUS A, YOKOI S, SHARKHUU A, et al. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na^+ entry into plant roots[J].Proceedings of the National Academy of Sciences, 2001, 98(24):14150-14155.
- [9] 刘 萍.盐渍土壤盐浸提液处理下绒毛白蜡种子的萌发特性[J].安徽农业科学,2010,38(5):2654-2656.
- [10] 李国雷.盐胁迫下 13 个树种反应特性的研究[D].泰安:山东农业大学,2004.
- [11] 蒋海月,支欢欢,刘伟娜,等.盐胁迫对 8 种乔木实生苗生长和生理指标的影响[J].河北农业大学学报,2010,33(4):27-32.
- [12] 马 健.几种引进树种耐盐性响应及耐盐性评价研究[D].南京:南京林业大学,2009.
- [13] 杨 升.滨海耐盐树种筛选及评价标准研究[D].北京:中国林业科学研究院,2010.
- [14] 张川红,沈应柏,尹伟伦,等.盐胁迫对几种苗木生长及光合作用的影响[J].林业科学,2002,38(2):27-31.
- [15] 武 德,曹帮华,刘欣玲,等.盐碱胁迫对刺槐和绒毛白蜡叶片叶绿素含量的影响[J].西北林学院学报,2007,22(3):51-54.
- [16] 吴永波,薛建辉.盐胁迫对 3 种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2002,26(3):19-22.
- [17] 彭芳仁,朱振贤,谭鹏鹏,等. NaCl 胁迫对 5 个树种幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J].植物资源与环境学报,2010,19(3):42-47.
- [18] 张海燕.盐胁迫下盐地碱蓬体内无机离子含量分布特点的研究[J].西北植物学报,2002,22(1):129-135.
- [19] 朱振贤.几种主要造林树种盐胁迫响应及耐盐机理研究[D].南京:南京林业大学,2007.
- [20] 常越霞.盐胁迫对金叶白蜡生理生化特性的影响[D].保定:河北农业大学,2014.
- [21] 段丽君,李国元,汪殿蓓.绒毛白蜡根区局部盐胁迫对其生长的影响[J].园艺学报,2018,45(10):1989-1998.
- [22] 武 德.绒毛白蜡种苗耐盐碱性研究[D].泰安:山东农业大学,2007.
- [23] 杨传平,焦喜才,刘文祥,等.树木的细胞膜透性与抗盐性[J].东北林业大学学报,1997,25(1):1-4.
- [24] 吴丽云,曹帮华.盐碱地绒毛白蜡和苦楝种子抗盐萌发机理[J].植物学通报,2005,22(6):668-672.
- [25] 李常艳.滨海盐碱地植物耐盐性的研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2011.
- [26] 燕丽萍,吴德军,王因花,等.4 种白蜡的耐盐性响应特征与综合评价[J].西北植物学报,2019,39(7):1270-1278.
- [27] 徐明广,乔永进,田保状.绒毛白蜡对 NaCl 胁迫的反应与调节[J].山东林业科技,1992(3):14-18.
- [28] 刘海曼,封晓辉,刘 毅,等.绒毛白蜡对 NaCl 胁迫的生理响应[J].北方园艺,2016(10):70-75.
- [29] 王 磊.水曲柳×绒毛白蜡杂交与胚培养体系建立及 F_1 耐盐性[D].哈尔滨:东北林业大学,2008.
- [30] 卫 星,李贵雨,张国珍.水曲柳苗木不同根序解剖结构特征[J].安徽农业科学,2014,42(7):2024-2027.
- [31] 王月海,许景伟,韩友吉,等.黄河三角洲 5 个耐盐树种苗木根系形态结构特征[J].水土保持研究,2014,21(1):261-266.
- [32] 杨海燕,孙 明.3 份典型菊属野生种耐盐性及其解剖结构比较[J].东北林业大学学报,2016,44(1):62-66.
- [33] 王桂芹,段亚军.向日葵不同品种耐盐碱性与解剖结构比较研究[J].昭乌达蒙族师专学报(自然科学版),2002,23(6):34-36.
- [34] 王友平,刘德玺,孙明高,等.绒毛白蜡营养器官中 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 的分布[J].石河子大学学报(自然科学版),2009,27(1):27-29.
- [35] 赖玖鑫.北京市区白蜡表型多样性及长绿期特性研究[D].南宁:广西大学,2015.
- [36] 姜福成,王月海,阚兴建,等.黄河三角洲盐碱地不同树种耐盐性形态指标的比较研究[J].水土保持通报,2015,35(6):202-206.
- [37] 杨洛滨.盐胁迫下 5 个树种根系活力及 Na^+ 、 K^+ 含量影响的研究[D].泰安:山东农业大学,2009.
- [38] 蔡智军.林木抗盐机制及耐盐机理研究进展[J].辽宁农业职业技术学院学报,2011,13(6):1-3.
- [39] 沈徐悦,金荷仙,陈蓉蓉,等. NaCl 胁迫对 3 种木兰科植物幼苗叶片部分生理指标的影响[J].植物资源与环境学报,2020,29(4):75-77.
- [40] 郭金博,施 钦,熊豫武,等.盐碱混合胁迫对‘中山杉 406’生长及光合特性的影响[J].南京林业大学学报(自然科学版),2019,43(1):61-68.