

# 外源物质缓解盐胁迫下植物幼苗生长的研究进展

尹相博,李 青,王绍武

(中国农业大学 烟台研究院,山东 烟台 264670)

**摘要:**为探讨植物抗盐机理,研究和加强选育耐盐植物新品种,从盐胁迫对植物种子萌发和幼苗生长的影响入手,综述了盐毒害对种子萌发的作用机制、外源物质对盐胁迫下幼苗生长的缓解作用、外源物质对植物盐胁迫下各生理指标的研究等进展情况。

**关键词:**外源物质;盐胁迫;生长

**中图分类号:**S156.4<sup>+</sup>1;Q945.3

**文献标识码:**A

**文章编号:**1002-2767(2013)11-0147-04

盐分是影响植物生长和产量的一个重要作用因子,高盐会造成植物减产甚至死亡,其中以氯化钠对作物生长的影响最大。盐胁迫会降低水势并导致离子失衡,产生毒害,土壤盐害可导致作物产量下降及可耕地减少等现象,极大地制约着我国农业的发展。我国耕地盐碱化面积 760 万  $\text{hm}^2$ ,占总耕地面积近 1/5,盐渍土面积约 3 460 万  $\text{hm}^2$ <sup>[1]</sup>。随着设施农业的发展和普及,温室内土壤次生盐渍化程度不断累积和加重,设施内植物产量不断下降,现已成为温室栽培中亟待解决的问题<sup>[2]</sup>。

盐胁迫条件下,植物细胞线粒体和叶绿体电子传递中的泄露电子累积,活性氧大量产生,使细胞内产生氧化损伤和膜结构损伤,此外还会使叶绿素降解、核酸断裂及蛋白质变性,严重时可导致细胞死亡<sup>[3]</sup>。因此提高植物耐盐性是植物抗逆研究的主要课题之一,施加外源物质缓解盐胁迫是其中一种抗盐方式,也已成为研究的热点。研究表明,盐分能够使种子萌发得到抑制,随着盐浓度的提高抑制作用会越来越严重<sup>[4]</sup>。种子能否在盐胁迫下萌发成苗是植物在盐碱条件下生长发育的前提,因此在盐胁迫下研究种子萌发状况具有重要的意义。该文针对近些年来国内外关于施加外源物质缓解盐胁迫种子萌发方面的研究进行了总结与展望,为今后关于外源物质缓解盐胁迫的研究以及我国盐碱地的农业生产提供理论参考。

## 1 盐毒害对种子萌发的作用机制

盐害对植物的伤害主要有两方面:离子胁迫和水分胁迫<sup>[5]</sup>。目前普遍认为盐胁迫的主要影响是外界较低的渗透势造成的渗透胁迫以及高浓度的  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  造成的离子毒害<sup>[6]</sup>。较低的渗透势会使种子的吸水膨胀受阻,从而抑制种子萌发,而盐离子的进入又会使种子内部吸水量增加促进种子萌发。因此,盐浓度较低时对种子的萌发影响不大,或有轻微促进种子萌发的作用<sup>[5]</sup>,随着盐浓度的不断增大,种子的萌发会受到抑制。

研究表明,对于一些盐生植物,在一定程度上,盐毒害是可以得到解除和恢复的,例如互花米草种子在盐胁迫条件下萌发受到抑制,若再将其放在淡水中,其萌发率仍可得到一定恢复<sup>[7]</sup>,这种抑制作用的解除在一定程度上说明,种子萌发受到抑制是由于渗透效应引起的。另外,西藏南美藜种子的胚乳在盐胁迫下会变小,这可能是抑制种子萌发的另外一个原因<sup>[8]</sup>。Ungar 等认为,抑制种子萌发的现象可能是在高盐分环境下诱导的种子休眠<sup>[9]</sup>。

研究人员从自由基伤害学说观点研究盐胁迫对种子膜系统的影响后指出,在盐胁迫条件下,植物体内活性氧代谢系统失去平衡,自由基大幅增加,可导致脂类尤其是不饱和脂肪酸的过氧化,从而引起种子细胞膜结构和功能的损伤。盐分胁迫造成种子储藏物质的积累,同时也可以破坏活性氧产生和清除系统动态平衡,从而启动膜脂过氧化或脱脂作用,损伤膜脂和膜蛋白,破坏膜结构,抑制种子萌发<sup>[10]</sup>。尽管学者们对盐胁迫影响种子萌发的机制做了大量的研究,但目前观点尚未达成一致,仍有待进一步研究。

收稿日期:2013-07-08

**第一作者简介:**尹相博(1990-),男,山东省日照市人,在读学士,从事设施农业科学与工程研究。E-mail: yxb19900820@126.com。

**通讯作者:**王绍武(1963-),男,山东省烟台市人,学士,副教授,从事农业经济与农业技术推广研究。

## 2 外源物质对盐胁迫下幼苗生长的缓解作用

### 2.1 植物的抗盐机制

在盐胁迫条件下,植物自身可以通过降低根对  $\text{Na}^+$  的吸收,并阻止离子向地上部运输的方式从而减少盐害。一些盐生植物通过进化形成特殊的结构以适应盐胁迫,如泌盐植物的特点是在植株的茎或叶片上形成专门的分泌盐分的盐腺(或

盐囊泡),将进入植物体内的盐分通过盐腺排出体外,从而减少或避免盐分对植物的伤害<sup>[11]</sup>。此外,植物通过活性氧清除机制、合成渗透调节物质和调节离子稳态机制等作用适应盐的毒害作用<sup>[12]</sup>。

### 2.2 外源物质缓解植物盐胁迫的机制

外源物质可以提高盐胁迫下植物的耐盐性,不同外源物质的作用机制有所不同,现将目前部分常用的外源物质及其作用机制进行总结(见表1)。

表1 部分外源物质作用机制

Table 1 Mechanisms of some exogenous substances

| 外源物质名称<br>Exogenous substances | 作用机制<br>Mechanisms of action                                                                                                                |
|--------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 水杨酸 Salicylic acid             | 降低膜透性,增强种子活力,降低盐胁迫对种子细胞膜的伤害,提高种子的发芽率 <sup>[13]</sup> 。                                                                                      |
| $\text{Ca}^{2+}$               | 通过增加膜结合 $\text{Ca}^{2+}$ 量提高逆境下膜的稳定性,作为一种刺激改变某些蛋白质翻译转录过程,诱导新的胁迫蛋白产生,提高植物抗逆性 <sup>[14]</sup> 。                                               |
| $\text{KNO}_3$                 | $\text{KNO}_3$ 中的硝酸根是作物生长的必须营养物质,通过增加营养提高抗盐性 <sup>[15]</sup> 。                                                                              |
| 叶绿酸铁 Chlorophyllin iron        | 通过提高盐胁迫植物的抗氧化能力,如提高过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)等活性来缓解氧化损伤 <sup>[16]</sup> 。                                                           |
| NO                             | 作为信号分子可以广泛参与植物各种生理过程的调节,提高植物耐盐性的机理,与其能提高植株的抗氧化能力有关,与其能调节植物离子平衡相关,并有 $\text{Ca}^{2+}$ 信使的参与 <sup>[17]</sup> 。                                |
| 糖类物质 Carbohydrate              | 调控植物各个生长发育进程的重要信号分子,低浓度的外源葡萄糖、果糖和蔗糖可以解除盐害对种子萌发和幼苗生长的抑制效应 <sup>[18]</sup> 。                                                                  |
| 甜菜碱 Betaine                    | 通过渗透调节和稳定 PSII 放氧复合体、细胞膜和蛋白质的四级结构及酶类等途径保护逆境下的高等植物,减轻盐胁迫对植物及种子的伤害,促进芽苗的生长 <sup>[19-20]</sup> 。                                               |
| 腐植酸 Humic acid                 | 推测用腐植酸浸种可能是通过调控果糖浓度变化,使盐胁迫下植物幼苗的质膜损伤得到缓解 <sup>[21]</sup> 。                                                                                  |
| 硒 Selenium                     | 最主要的生物学功能就是作为 GSH-Px 的组成成分参与体内氧化还原反应消除自由基,减少对生物膜等造成的机体过氧化损伤。在逆境胁迫下,稳定膜结构,调节生物大分子合成,提高抗氧化酶活性,清除活性氧,对提高植物逆境下的抗性起重要作用 <sup>[22]</sup> 。        |
| 赤霉素 Gibberellin                | $\text{GA}_3$ 促进种子萌发及生长,与其提高水解酶的活性有关,诱导种子糊粉层内产生大量 $\alpha$ -淀粉酶,向胚乳分泌。在发芽期间胚乳中的淀粉在淀粉酶的作用下逐步分解为葡萄糖等小分子糖类,并为幼芽和幼根的生长提供所需的能量 <sup>[23]</sup> 。 |

除表1列出的部分外源缓解盐胁迫物质外,目前已经研究的外源物质还有硅、茉莉酸甲酯、腐胺、硫化氢、亚精胺和氯化胆碱等。

## 3 外源物质对植物盐胁迫下各生理指标的研究进展

### 3.1 对发芽率、胚芽和胚根长势的影响

外源  $\text{CaCl}_2$  处理可显著缓解盐胁迫对小麦发芽率的抑制作用,随  $\text{CaCl}_2$  浓度的增加缓解作用逐渐增强,当浓度达到最适浓度(与作物本身有关)时缓解作用达最强,然后随浓度增加缓解作用减弱<sup>[24]</sup>。王玉萍等<sup>[25]</sup>试验表明,水杨酸对盐胁迫下2个花椰菜品种幼苗的生长发育均具有较明

显的促进作用,其中  $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理的效果最佳。与空白相比,茎粗、株高及叶面积分别提高了  $6.1\%$ ,  $11.8\%$  和  $6.2\%$ 。施加外源  $\text{GA}_3$  后,盐角草的根长和茎长都显著增加,其中当盐浓度为  $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时增幅最大,其根长、茎长及根长/茎长分别为单盐处理的  $1.5$ 、 $2.4$  和  $1.9$  倍<sup>[23]</sup>。朱伟等<sup>[26]</sup>以棉花种子为材料向盐胁迫的种子中加入不同浓度的水杨酸后,各处理萌发种子的胚根和胚芽生长受  $\text{NaCl}$  胁迫的抑制得到不同程度的缓解,其中以  $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  水杨酸溶液的缓解效果最为显著。

### 3.2 对幼苗 SOD 和 POD 活性的影响

于翠等<sup>[27]</sup>研究表明,葡萄糖能够提高盐胁迫

下山植幼苗叶片中 SOD 和 POD 的活性,而且以  $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  葡萄糖浓度处理为佳,  $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  外源葡萄糖处理叶片内 SOD 和 POD 活性比单一盐胁迫植株分别高 21.1% 和 15.3%。余小平等<sup>[28]</sup>试验结果表明,在盐胁迫条件下加入 SA 可使 SOD 和 POD 活性进一步提高, SOD 和 POD 活性分别是单纯盐胁迫处理的 1.11 和 1.25 倍,是对照的 2.46 和 1.80 倍。

目前,从国内外相关研究中可以发现,盐胁迫条件下外源缓解物质可显著促进活性氧清除系统中 SOD 和 POD 的活性,降低膜脂过氧化水平,并维持膜系统的完整性,从而改善细胞的代谢功能,缓解盐胁迫对黄瓜幼苗生长的抑制作用。

### 3.3 对脯氨酸含量的影响

脯氨酸不仅可以作为渗透调节物质,还在 ROS 清除、稳定生物大分子结构、提高抗氧化能力、降低细胞酸性以及解除氨毒等方面具有重要作用。因此,通常认为脯氨酸积累是植物抗逆性提高的表现。相关研究结果表明,外源 NO 能够提高盐胁迫下水稻幼苗叶片脯氨酸的含量,并缓解盐胁迫造成的氧化伤害。同时,王志强等<sup>[29]</sup>研究表明,脯氨酸含量在高盐胁迫下才显著增加,  $\text{Ca}^{2+}$  对不同盐胁迫下脯氨酸积累有不同的调节作用。低盐胁迫下  $\text{Ca}^{2+}$  促进了脯氨酸的积累,但不显著,高盐胁迫下加入  $\text{Ca}^{2+}$  后,脯氨酸含量明显降低。目前对于脯氨酸积累是植物抗逆性提高的表现,还是植物遭受逆境损伤的结果仍有待研究。

### 3.4 对幼苗叶绿素含量的影响

叶绿素含量及叶绿素 a/b 值较高有利于改善光合性能,可积累较多的光合产物,从而提高植物的抗逆性。徐芬芬等<sup>[30]</sup>研究表明,外源水杨酸能够提高盐胁迫下水稻幼苗叶绿素含量及叶绿素 a/b 值,当 NaCl 胁迫浓度为 100、200  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时加入 0.3% 水杨酸处理的叶绿素 a/b 值分别比相同盐浓度胁迫下不加水杨酸处理增加 5.5% 和 3.7%。米银法等<sup>[31]</sup>在 0.15  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,施入不同浓度的  $\text{CaCl}_2$  可以显著提高叶绿素 a/b 值,在 5~15  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  浓度范围内呈现逐渐增加的趋势,25  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  处理的叶绿素 a/b 值最高。

### 3.5 对其他指标含量的影响

喷施外源腐胺可明显缓解盐胁迫下黄瓜幼苗根系 MDA 含量的升高幅度,且随着腐胺浓度的

逐步升高,缓解效果逐步增强,当腐胺浓度达到 10.0  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,根系中的 MDA 含量达到最低值<sup>[32]</sup>。杨利艳等<sup>[33]</sup>发现,小麦幼苗根部相对电导率随着 NaCl 胁迫的增强而增大,但施入外源  $\text{Ca}^{2+}$  后,NaCl 诱导的质膜透性均有所降低,且随着盐胁迫的加重,降低幅度逐渐减小。在 150  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理下,与单盐 (NaCl) 处理相比,施入外源  $\text{Ca}^{2+}$  使幼苗根部相对电导率降低了 32.6%。李佐同等<sup>[34]</sup>试验证明,盐胁迫下施硅能够减轻盐胁迫对玉米幼苗膜系统的伤害,适量的硅处理可以维持盐胁迫下细胞膜的完整性,从而保证植物体内各种代谢的正常进行,提高玉米幼苗抵御盐害的能力。

除此之外,外源物质还可以改善盐胁迫下植物幼苗的可溶性糖、 $\alpha$ -淀粉酶活性以及游离氨基酸含量等,这些作用主要通过活性氧清除机制、合成渗透调节物质以及调节离子稳态等方式达到抵抗或减弱盐害的目的。

## 4 结论与展望

目前,植物的抗盐研究越来越受到研究者的关注,有关盐胁迫对植物影响的研究已取得了相当大的进展。植物的耐盐性是植物体内一系列因素综合作用的结果,除受相关的多个基因调控外,还受到外界环境因子的影响和制约,外源物质作为一种成本较低的缓解盐胁迫的方式,对其研究有助于探明植物的抗盐机理和恶劣环境中植物生长情况,也有利于新型肥料的开发。

与此同时,各项生理相关研究必须结合植物自身结构特点和环境因素,才能准确地综合评价外源物质缓解盐害的能力,关于外源物质间对缓解作用的替代关系以及经济效益还有待进一步研究。这些对解决盐胁迫研究步伐的加快不仅有着重要的生物学意义,而且对盐碱地的作物种植具有更强的实践指导意义。

### 参考文献:

- [1] 刘志媛,朱祝军,钱亚榕,等.等渗  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和 NaCl 对番茄幼苗生长的影响[J].园艺学报,2001,28(1):31-35.
- [2] 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,2005:39-40.
- [3] Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutase[J]. Plant Physiol,1993,101(1):7-12.
- [4] Senaratna T, Touchell D, Bum E, et al. Acetyl salicylic acid(aspirin)and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants[J]. Plant Growth Regulation,2000,30(2):157-161.

- [5] 陶晶,李铁,孙长彬,等.植物盐胁迫研究进展[J].吉林林业科学,2003,32(5):1-7.
- [6] 卡恩.种子萌发的生理生化[M].北京:农业出版社,1990:78-82.
- [7] 吴雪霞,朱为民,朱月林,等.NaCl胁迫对不同品种番茄幼苗生长和叶绿素荧光特性的影响[J].西南农业学报,2007,20(3):379-382.
- [8] Koyro H W,Eisa S S. Effect of salinity on composition, viability and germination of seeds of *Chenopodium quinoa* Willd[J]. Plant Soil, 2008, 302: 79-90.
- [9] Ungar I A. Ecophysiology of vascular halophytes[M]. Boca Raton: Chemical Rubber Company Press, 1991: 26-28.
- [10] 王素平,郭世荣,李璟,等.盐胁迫对黄瓜幼苗根系生长和水分利用的影响[J].应用生态学报,2006,17(10):1883-1888.
- [11] 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,2005:39-40.
- [12] 王东明,贾媛,崔继哲,等.盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J].中国农学通报,2009,25(4):124-128.
- [13] 徐芬芬,叶利民,孙海玲,等.水杨酸对水稻种子活力及抗盐性的影响[J].广东农业科学,2009(8):38-39.
- [14] 刘家栋,翟兴礼,王东平.植物抗盐机理的研究[J].农业与技术,2001,21(1):26-29.
- [15] 王亚英,吴霞霞,沈军,等. $\text{KNO}_3$ 和 $\text{CaCl}_2$ 对盐胁迫下小麦发芽的影响[J].山西农业大学学报,2010,30(6):505-508.
- [16] 蒋慧,任勇,王一凡,等.叶绿酸铁对盐胁迫下绿豆幼苗生长和氧化损伤的影响[J].江苏农业科学,2011,39(5):96-99.
- [17] 阮海华,沈文飏,叶茂炳,等.一氧化氮对盐胁迫下小麦叶片氧化损伤的保护效应[J].科学通报,2001,46(23):1993-1997.
- [18] 凌腾芳,宣伟,樊颖瑞,等.外源葡萄糖、果糖和NO供体(SNP)对盐胁迫下水稻种子萌发的影响[J].植物生理与分子生物学报,2005,31(2):205-212.
- [19] Demiral T, Türkan I. Does exogenous glycinebetaine affect antioxidant system of rice seedlings under NaCl treatment? [J]. J Plant Physiol, 2004, 161(10): 1089-1100.
- [20] 罗音,王玉军,谢胜利,等.等渗水分与盐分胁迫对烟草种子萌发的影响及外源GB的保护作用[J].作物学报,2005,31(8):1029-1034.
- [21] 郭伟,于立河.腐植酸浸种对盐胁迫下小麦萌发种子及幼苗生理特性的影响[J].麦类作物学报,2012,32(1):90-96.
- [22] 韩广泉,李俊,宋曼曼,等.硒对盐胁迫下加工番茄种子萌发及抗氧化酶系统的影响[J].石河子大学学报:自然科学版,2010,28(4):422-426.
- [23] 李萍,华春,周泉澄,等.外源赤霉素对盐胁迫下盐角草种子萌发及幼苗生长的影响[J].安徽农业科学,2011,39(9):5119-5121,5237.
- [24] 刘丽云,侯传本,王明友.外源钙离子对盐胁迫下小麦萌发的影响[J].山东农业科学,2007(5):60-62.
- [25] 王玉萍,董雯,张鑫,等.水杨酸对盐胁迫下花椰菜种子萌发及幼苗生理特性的影响[J].草业学报,2012,21(1):213-219.
- [26] 朱伟,袁超,马宗斌,等.水杨酸对盐胁迫下棉花种子萌发和幼苗生长的影响[J].江西农业学报,2009,21(10):17-19.
- [27] 于翠,吕德国,杨磊,等.葡萄糖对盐胁迫下山楂(*Crataegus pinnatifida* Bge.)幼苗光合荧光特性的影响[J].沈阳农业大学学报,2009(4):408-412.
- [28] 余小平,贺军民,张键,等.水杨酸对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J].西北植物学报,2002,22(2):401-405.
- [29] 王志强,王丰峰,林同保.钙离子对盐胁迫小麦幼苗脯氨酸含量及其相关酶活性的影响[J].河南农业大学学报,2009,43(5):475-479.
- [30] 徐芬芬,叶利民,潘维华.外源水杨酸对盐胁迫下水稻幼苗生长的影响[J].广东农业科学,2009(9):22-24.
- [31] 米银法,周米生.外源钙对盐胁迫下紫穗槐种子萌发及叶绿素含量的影响[J].现代农业科技,2010(10):184-186.
- [32] 张润花,郭世荣,段增强.外源腐胺对盐胁迫黄瓜幼苗生长、光合及膜脂过氧化的影响[J].江苏农业学报,2011,27(4):836-841.
- [33] 杨利艳,韩榕. $\text{Ca}^{2+}$ 对小麦萌发及幼苗抗盐性的效应[J].植物学报,2011,46(2):155-161.
- [34] 李佐同,高聚林,王玉凤,等.硅对NaCl胁迫下玉米幼苗生理特性的影响[J].玉米科学,2011,19(2):73-76.

## Research Progress of Exogenous Substances for Alleviate Seed Germination under Salt Stress

YIN Xiang-bo, LI Qing, WANG Shao-wu

(Yantai Institute of China Agricultural University, Yantai, Shandong 264670)

**Abstract:** In order to discuss the mechanism of plant resistance to salt, research and strengthen the breeding of new salt-tolerant plants, from the effects of salt stress on seed germination and seedling growth for start, the mechanism of salt poisoning on seed germination, the alleviation and physiological indicators of exogenous substances on plants under salt stress were summarized.

**Key words:** exogenous substance; salt stress; growth