

# 盐胁迫条件下草莓的生理生态表现 及提高草莓耐盐性的途径

曾洪学

(浙江同济科技职业学院, 浙江 杭州 311231)

**摘要:**温室生产是当前草莓栽培的主要生产模式,而温室土壤极易盐碱化,研究盐胁迫条件下草莓的生理生态表现对于草莓设施栽培具有重要的意义。草莓是一种盐碱敏感植物,盐胁迫条件下草莓生长受到抑制,表现为植株萎蔫、叶绿素含量下降,SOD和POD活性发生变化,MDA及脯氨酸含量升高等一系列生理生态反应。提高草莓耐盐性有多种途径,主要为诱变筛选、施用外源生理活性物质以及接种菌根菌等,另外养分调控也是一种切实可行的方法。

**关键词:**草莓;盐胁迫;生理表现;耐盐性

**中图分类号:**S-1 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2015)03-0043-04 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2015.03.0043

草莓(*Fragaria ananassa*, Duch)属于蔷薇科多年生草本、浅根性植物,因其口感清新、营养丰富而在当今世界小浆果生产中居于首位<sup>[1]</sup>,并主要在设施大棚中通过促成栽培进行生产。在高密度、高效益设施栽培条件下,土壤次生盐渍化不容忽视。草莓属盐敏感植物,土壤次生盐渍化是制约设施草莓栽培的重要障碍因子,严重影响草莓的产量和品质<sup>[2-4]</sup>,在现今高度依赖设施条件进行生产的情况下,如何提高草莓的耐盐性能是促进草莓设施栽培生产的重要议题,因而,研究盐胁迫条件下草莓的生理、生态表现对于促进草莓设施栽培生产,提高草莓的耐盐性等方面具有重要的意义。

## 1 盐胁迫条件下草莓的生理生态表现

盐胁迫条件下,不同浓度、不同的处理方法以及不同的处理时间等均可能使草莓产生不同的生理生态表现。

李青云<sup>[5]</sup>以不同浓度NaCl胁迫处理草莓植株,结果表明,随着NaCl胁迫浓度的增加,草莓叶片膜透性较根系的膜透性变化幅度更大,质膜受伤害程度也更大,二者的膜透性均呈上升趋势。150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理的植株叶片萎蔫严重,

植株剧烈失水,受害表现明显。SOD(superoxide dismutase)和POD(peroxidase)活性随着盐胁迫时间的延长先增强,后降低。

Jiang M Y<sup>[6]</sup>等用不同浓度NaCl胁迫处理草莓植株以测定其体内的生理变化,结果表明,草莓在NaCl胁迫下,O<sub>2</sub><sup>-</sup>·(superoxide anion radical)产生速率随NaCl胁迫浓度的增加而升高,同时叶绿体中H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的含量也随之升高,继而造成叶绿体的膜脂过氧化产物MDA(malonic dialdehyde)含量增加。这一研究结果与胡淑明、姜卫兵等<sup>[7-8]</sup>的研究结果相近。

姜卫兵<sup>[8]</sup>的研究还表明,对于不同处理的草莓叶片,盐胁迫初期(加盐后2 d内),其叶片中的电解质渗漏率变化幅度较小,说明膜脂过氧化的终产物MDA的大量生成较之叶片电解质渗漏率的增加要早。

还有学者研究<sup>[8-10]</sup>认为,在盐逆境条件下,植物体内脯氨酸含量将随逆境程度的增加而提高,植物的耐逆性与脯氨酸含量间呈明显正相关。刘艳萌等<sup>[11]</sup>用EMS(Ethyl methyl sulfone)诱变处理草莓叶片后获得再生植株,再以0.8%NaCl对再生植株进行处理后测定,结果发现,游离脯氨酸含量在再生植株叶片中呈明显升高趋势,认为是在盐胁迫条件下植株的生理保护性反应,有利于提高植株的耐盐性,这与上述结论是一致的。

李长军等<sup>[12]</sup>的研究则发现,草莓不同组织的耐盐能力不同,与根系相比,地上部组织对盐更敏感。

收稿日期:2015-11-06

基金项目:浙江省大学生科技创新活动计划(新苗人才计划)2012年资助项目(2012R449002);水利部高职高专院校特色示范专业建设资助项目(SN11B01)

作者简介:曾洪学(1974-),男,江西省临川市人,硕士,讲师,从事植物生理及植物生态方面的教学及研究。E-mail:zhx75629@163.com。

表 1 盐胁迫条件下草莓的生理生态表现汇总

Table 1 The ecological and physiological performance of strawberry under salt stress

序号 No.	生态表现 Ecological performance	生理表现 Physiological performance
1	叶片萎蔫,植株急剧失水	SOD、POD 活性发生变化(随盐胁迫时间的延长先增强后降低)
2	细胞膜透性随胁迫浓度增加而上升	$O_2^{\cdot-}$ 产生速率随 NaCl 胁迫浓度的增加而升高
3	电解质渗漏率增加	MDA 含量增加
4	地上部组织比根系对盐更敏感	脯氨酸含量提高
5	叶绿素含量降低,生长受到抑制	

2 盐胁迫条件下草莓生理生态表现的机理

土壤在设施条件下易产生次生盐渍化,盐分的增加使得土壤溶液中的水势降低,影响根系对水分的吸收,引发生理干旱<sup>[13]</sup>;由此导致草莓叶片萎蔫严重、植株剧烈失水。

在盐胁迫条件下,植物体内活性氧的清除能力小于产生能力,而活性氧损害植物的机理之一在于它能够启动膜脂过氧化或膜脂脱脂作用,导致膜结构破坏<sup>[14]</sup>。一些能清除活性氧的酶系和抗氧化物质如 SOD、POD 等,具有降低 MDA 含量、维持活性氧代谢平衡、保护膜结构的功能<sup>[15]</sup>。草莓经不同浓度 NaCl 胁迫后, $O_2^{\cdot-}$ 产生速率随 NaCl 胁迫浓度的增加而升高,这是植物在逆境条件下细胞受损伤的最早反应<sup>[6]</sup>。以催化  $O_2^{\cdot-}$ 发生歧化作用而清除  $O_2^{\cdot-}$ 的超氧歧化酶被看作是草莓耐盐性鉴定的指标<sup>[16]</sup>。因而 NaCl 胁迫条件下草莓体内 SOD、POD 活性增强、含量升高可以看作是草莓抗盐性能提升的表征。

汤章城<sup>[11]</sup>认为,盐逆境下植物体内脯氨酸的积累是普遍现象,它既可能有生理生态适应性的意义,又可能是细胞结构和功能受损伤的表征。姜卫兵<sup>[8]</sup>则认为,盐逆境下草莓叶片游离脯氨酸的增加可能是受害的一个生理特征而非适应性反应。

MDA 含量高低是膜脂过氧化作用强弱的一个重要指标,而膜脂过氧化均可使植物细胞质膜透性增加<sup>[17]</sup>。试验结果证实,盐胁迫处理第 8 天,不同处理叶片中 MDA 增加值与电解质相对渗漏率的增加值,存在显著的相关性,说明这两者反映膜伤害的程度是一致和平行的<sup>[8]</sup>。

3 提高草莓耐盐性的途径

3.1 诱变处理

许多研究证实<sup>[18-19]</sup>,通过物理或化学因素单

独或复合处理可提高作物的抗逆性能。刘艳萌等<sup>[11]</sup>以  $^{60}\text{Co-}\gamma$  射线与 EMS(Ethyl methane sulfonate)复合处理草莓组培苗,发现经复合诱变处理后筛选出的植株,其盐害率均低于其它处理,生物产量也比其它处理要高,对盐渍环境表现出较强的抗性,说明理化诱变复合因素处理有利于提高草莓的耐盐性能。

3.2 施用外源生理活性物质

3.2.1 多效唑 多效唑能增强植物的抗逆性<sup>[20]</sup>;增加植物叶片内可溶性碳水化合物含量<sup>[21]</sup>;使植物细胞的耐脱水性增强<sup>[22]</sup>;能抑制叶片衰老过程中 SOD 活性和减少 MDA 的积累,对维持膜功能有一定作用<sup>[23]</sup>。姜卫兵等<sup>[8]</sup>通过试验证实,多效唑能减轻盐处理下草莓叶片的盐害,促进盐逆境下草莓叶片可溶性糖的积累,从而提高细胞的保水性能,抑制膜脂过氧化并促进 SOD 活性,提高草莓的耐盐性能。

3.2.2 水杨酸 水杨酸(Salicylic acid,SA)是诱导植物产生系统抗性的信号分子<sup>[24]</sup>,同时在植物抵御非生物逆境中也扮演着重要的角色。草莓是一种对 NaCl 十分敏感的作物,诸多研究<sup>[12,25]</sup>证实水杨酸能够提高其对盐胁迫的抗性。研究<sup>[12]</sup>表明,提高草莓盆栽植株、组培苗和叶圆片耐盐性最明显的水杨酸浓度分别为 0.40、0.04 和 0.10 mmol·L<sup>-1</sup>,表明缓解 3 种草莓材料盐害的有效水杨酸浓度不尽相同。也有研究者认为<sup>[26]</sup>,水杨酸在提高植物抗逆性方面存在正负效应,而且正负效应与其诱导的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>水平有关。高浓度水杨酸或细胞内高水平的水杨酸则可能诱导细胞内 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>过量积累,造成重度氧化胁迫,加剧了逆境伤害;而低浓度水杨酸则可能诱导适度的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>积累,进而诱导防卫反应的产生。

3.2.3 多胺 多胺是广泛存在于植物体内的与植物体对胁迫反应关系密切具有生物活性的低分

子量脂肪族含氮碱<sup>[27-28]</sup>。多胺处理可以增强植物对盐胁迫的抗性<sup>[29]</sup>。胡淑明等<sup>[7]</sup>研究发现,外源腐胺(Put, putrescine)、精胺(Spm, spermine)处理能够提高SOD和POD活性,降低NaCl胁迫下草莓叶片内MDA和 $O_2^{\cdot-}$ 含量,其作用效果与多胺的种类和浓度有关。随浓度升高Put作用效果降低;而Spm反之。Put和Spm能增强草莓对盐胁迫的抗性,以 $1 \times 10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Put处理与 $1 \times 10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spm处理效果最佳。

### 3.3 接种菌根菌

目前,关于菌根苗耐盐的机理多数研究认为,菌根植物耐盐能力与磷素的吸收以及植株整体的营养状况相关;也有研究认为,导致植物耐盐性提高的主要原因是菌根植物的生理代谢发生变化,如改变植株体内激素平衡,降低 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 的含量或相对比例,减轻质膜和酶损伤程度,改变根系形态或增强植物根系活力,促进根系吸水等<sup>[30-31]</sup>。

另有一些研究则认为,内生菌根菌提高植物吸收矿质元素(尤其是磷)的能力是其提高植物耐盐性能的主要原因。如Ojala等<sup>[32]</sup>的研究发现,在盐胁迫下,接种菌根的洋葱体内P、K、Mg、Zn和Fe含量均高于不接种处理的植株。

张美月<sup>[33]</sup>的研究结果表明,接种丛枝状菌根菌(AM, arbuscular mycorrhizal fungi)的盆栽草莓叶绿素含量、净光合速率、气孔导度及气孔限制值等生理指标均显著提高,盐害指数大幅降低。菌根苗的叶片膜透性低,叶片含水量高,水分饱和和亏低, $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 大,表明一系列代谢活动的增强使得菌根苗耐盐性增加。杨瑞红等<sup>[34]</sup>通过试验证实,接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)真菌能显著降低 $\text{Na}^+$ 和丙二醛的含量,增加草莓植株叶片和根内 $\text{K}^+$ 和叶绿素含量,显著提高草莓叶片SOD、POD和CAT酶(catalase)活性,草莓耐盐性能大幅提升,生长状况良好。

### 3.4 养分调控

钙是植物生长发育过程中重要的营养元素之一,在植物抗逆生理中扮演着重要角色。已有研究证实,多种植物的抗逆性与钙存在密切关联,一般认为钙影响植物生物膜的结构与功能并由此发挥其抗逆效能。研究发现,草莓成株在盐胁迫条件下,加钙处理可抑制饱和脂肪酸的增加,促进膜脂不饱和脂肪酸的积累,从而提高了叶片细胞膜的稳定性,而且这种作用被 $\text{Ca}^{2+}$ 活性抑制剂TFP削弱,因此认为钙信使系统参与了草莓盐胁迫引

起的胞膜适应性反应。加钙处理可提高草莓的耐盐性能<sup>[35]</sup>。也有研究<sup>[33]</sup>发现,经中磷处理和丰磷处理的草莓,其叶片内叶绿素含量显著增加,由此提高植株的光合速率,为有机物质的积累奠定了基础。因而可以认为:磷营养的增加可在一定程度上减弱因盐胁迫引起的叶绿素分解代谢,提高草莓的耐盐性能。

## 4 结论

植物的抗盐性状是一个由多基因控制的数量性状<sup>[36]</sup>,因而对于不同的植物和在不同的盐碱土壤背景条件下,其生理生态表现存在差异。

草莓是一种盐碱敏感植物,在盐胁迫条件下,主要表现为生长受阻,植株萎蔫,光合作用减弱,脯氨酸、MDA含量增加,SOD和POD活性发生变化等生理生态表现。提高草莓的耐盐性能,也可以通过多种方法和手段来实现。如通过诱变筛选抗盐植株,或通过分子生物学手段对草莓进行耐盐性的基因改良。常规的栽培管理措施方面,研究较多的主要集中于各类外源生理物质的应用以及菌根菌的应用;另外,营养元素调控方面也是一条切实可行的途径,关键在于施用的浓度、时间和元素的种类。

### 参考文献:

- [1] 邓明琴,雷家军.中国果树志草莓卷[M].北京:中国林业出版社,2005.
- [2] 李青云.草莓对盐胁迫的反应及调控研究[D].保定:河北农业大学,2005.
- [3] 徐锴,金芳.外源激素对盐胁迫下草莓光合性能的影响[J].甘肃农业大学学报,2006,4(2):31-34.
- [4] 马爱军,何任红.设施草莓地土壤盐渍化的形成及防止对策探讨[J].中国南方果树,2002,31(4):71-72.
- [5] 李青云,葛会波,胡淑明,等.NaCl胁迫对草莓生理特性的影响[C]//中国园艺学会.中国园艺学会第十届会员代表大会暨学术讨论会论文集.北京:中国园艺学会,2005:68-73.
- [6] 蒋明义,杨文英,徐江,等.渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿素降解的活性氧损伤作用[J].植物学报,1994,36(4):289-295.
- [7] 胡淑明,杜强,李青云,等.外源腐胺和精胺对NaCl胁迫下草莓叶片膜脂过氧化作用的影响[J].安徽农业科学,2012,40(4):1989-1991.
- [8] 姜卫兵,马凯,朱建华.多效唑提高草莓耐盐性的效应[J].江苏农业学报,1992,8(4):13-17.
- [9] Delauney A J, Verma D P S. proline biosynthesis and osmoregulation in plants[J]. Plant Journal, 1993(4):215-223.
- [10] 汤章城.逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能意义[J].植物生理学通讯,1984(1):15-21.
- [11] 刘艳萌,张学英,葛会波,等.草莓离体诱变及耐盐筛选技

- 术初探[J]. 河北农业大学学报, 2008, 31(6): 26-29.
- [12] 李长军, 李淑平, 杨瑞红, 等. 外源水杨酸对草莓耐盐性的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2008(6): 77-80.
- [13] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses[J]. The Plant Cell, 1995, 7: 1099-1111.
- [14] 王建华, 刘鸿先, 徐同. 超氧化物歧化酶(SOD)在植物逆境和衰老生理中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1989(1): 1-7.
- [15] Takahama, Onikita. Peroxidase, phenolics, ascorbate system can scavenge hydrogen peroxide in cells[J]. Physiol Plant, 1997(101): 845-852.
- [16] 於丙军, 刘友良. 盐胁迫对一年生盐生大豆幼苗活性氧代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2003, 23(1): 18-32.
- [17] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫[J]. 植物学通报, 1989, 6(4): 211-217.
- [18] 张再君, 范树国, 刘林, 等.  $^{60}\text{Co-}\gamma$  射线与 NaN<sub>3</sub> 复合处理对珍珍 97A 的诱变效应[J]. 西北植物学报, 2000, 20(2): 229-233.
- [19] 王桂荣, 张德水, 尹承海.  $\gamma$  射线与咖啡因复合处理对大麦的诱变效应[J]. 西北植物学报, 1996, 16(2): 116-124.
- [20] 黄卫东. PP<sub>331</sub>——一种新的植物生长延缓剂[J]. 园艺学报, 1988, 15(1): 27-31.
- [21] 杨佩芳. 一种新的果树生长抑制剂 PP<sub>331</sub> 及其生物效应[J]. 落叶果树, 1987(4): 22.
- [22] 严远鑫, 刘友良. 油菜抗冻性的季节变化和多效唑处理的效应[J]. 南京农业大学学报, 1990, 13(4): 25-29.
- [23] 严景华, 俞炳果. 多效唑对水稻叶片衰老的延缓效应和膜透性变化的影响[J]. 南京农业大学学报, 1990, 13(4): 21-24.
- [24] Shirasu K, Nakajima H, Rajashekar K, et al. Salicylic acid potentiates an agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signal in the activation of defense mechanisms[J]. Plant Cell, 1997, 9: 261-270.
- [25] 徐锴, 金芳. 外源激素对盐胁迫下草莓光合性能的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2006, 4(2): 31-34.
- [26] 康国章, 孙占畴. 水杨酸在植物抗环境胁迫中的作用[J]. 广西植物, 2004, 24(2): 178-183.
- [27] 段辉国, 袁澍, 刘文娟, 等. 多胺与植物逆境胁迫的关系[J]. 植物生理学通讯, 2005, 41(4): 531-536.
- [28] Kasina Than V, Wingler A. Effect of reduce arginine decarboxylase activity on salt tolerance and on polyamine formation during salt stress in arabidopsis thaliana[J]. Physiol Plant, 2004, 121: 101-107.
- [29] 汪月霞, 袁利刚, 赵一丹. 多胺与盐胁迫及渗透胁迫关系的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(24): 12969-12970.
- [30] Copeman R H, Martin C A, Stutz J C. Tomato growth in response to salinity and mycorrhizal fungi from saline or nonsaline soil[J]. HortScience, 1996, 31: 34-344.
- [31] Ruiz-lozano, J M, Azcon R, Gomez M. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhiza Glomus species in lactuca sativa plants[J]. Physiol Plant, 1996, 98(4): 767-772.
- [32] Ojala J C, Jarrel W M, Menge J A, et al. Influence of mycorrhizal fungion themineral nutrition and yield of Onion in saline soil[J]. Agron Journal, 1983, 75: 255-259.
- [33] 张美月, 陶秀娟, 樊建民, 等. 磷和丛枝菌根真菌对盐胁迫草莓光合作用的影响[J]. 河北农业大学学报, 2009, 32(4): 71-75.
- [34] 杨瑞红, 刘润进, 刘成连, 等. AM 真菌和水杨酸对草莓耐盐性的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1590-1594.
- [35] 李青云, 葛会波, 胡淑明, 等. 盐胁迫下钙对草莓叶片脂肪酸含量及组成的影响[J]. 河北农业大学学报, 2004, 27(6): 56-59.
- [36] Foolad M R, Jones R A. Mapping salt-tolerance genes in tomato using trait-based marker analysis[J]. Theor Appl Genet, 1993, 87: 184-192.

## Physiological and Ecological Performance of Strawberry Under Salt Stress and the Ways to Improve the Salt Tolerance of Strawberry

ZENG Hong-xue

(Zhejiang Tongji Vocational College of Science and Technology, Hangzhou, Zhejiang 311231)

**Abstract:** Greenhouse production is the main production mode of strawberry cultivation in current, and extremely easy to salinization in greenhouse soil. Physiological and ecological performance of strawberry under salt stress had important significance for strawberry cultivation. The results showed that the growth of strawberry had been inhibited by the condition of salt stress, physiological and ecological response were wilting, the content of chlorophyll decreased, activity of SOD and POD changed and the content of MDA and proline increased. There were many ways to improve the salt tolerance of strawberry, the main methods included mutation screening and application of exogenous and physiological active substance and mycorrhizal fungi and so on, and the nutrient regulation was also a feasible method.

**Keywords:** strawberry; salt-stress; physiological performance; salt-tolerance