

DOI: 10.11686/cyxb2016192

http://cyxb.lzu.edu.cn

伍国强, 冯瑞军, 李善家, 王春梅, 焦琦, 刘海龙. 盐处理对甜菜生长和渗透调节物质积累的影响. 草业学报, 2017, 26(4): 169-177.

WU Guo-Qiang, FENG Rui-Jun, LI Shan-Jia, WANG Chun-Mei, JIAO Qi, LIU Hai-Long. Effects of salt treatments on growth and osmoregulatory substance accumulation in sugar beet (*Beta vulgaris*). Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(4): 169-177.

盐处理对甜菜生长和渗透调节物质积累的影响

伍国强^{1*}, 冯瑞军¹, 李善家¹, 王春梅², 焦琦¹, 刘海龙¹

(1. 兰州理工大学生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730050; 2. 中国农业科学院兰州畜牧与兽药研究所, 甘肃 兰州 730050)

摘要: 采用室内盆栽法, 探究了不同浓度 NaCl (0、50、100 和 150 mmol/L) 对 60 d 龄甜菜植株生长及渗透调节物质积累的影响。结果表明, 添加 50、100 和 150 mmol/L NaCl 明显促进甜菜植株生长, 维持良好水分状况。与对照 (0 mmol/L) 相比, 不同浓度 NaCl 均显著增加甜菜叶片、叶柄和贮藏根的鲜重和干重 ($P < 0.05$)。高盐 (150 mmol/L) 条件下, 甜菜叶片和叶柄 Na^+ 浓度较对照分别增加 4.4 和 4.9 倍 ($P < 0.05$)。贮藏根和侧根 Na^+ 相对分配比例分别降低 44% 和 53% ($P < 0.05$)。叶片和侧根 K^+ 浓度分别降低 39% 和 55% ($P < 0.05$)。叶柄和贮藏根 K^+ 相对分配比例分别增加 35% 和 80% ($P < 0.05$)。盐处理下贮藏根蔗糖含量降低 44% ~ 50% ($P < 0.05$)。果糖含量减少 31% ~ 36% ($P < 0.05$)。而葡萄糖含量维持在稳定水平。另外, 高盐使贮藏根的脯氨酸浓度较对照增加 93% ($P < 0.05$)。由此可见, 甜菜通过叶片和叶柄积累大量 Na^+ 、根部维持 K^+ 的稳态平衡以及提高脯氨酸含量, 以适应盐渍生境。

关键词: 甜菜; 耐盐性; 脯氨酸; 可溶性糖

* Effects of salt treatments on growth and osmoregulatory substance accumulation in sugar beet (*Beta vulgaris*)

WU Guo-Qiang^{1*}, FENG Rui-Jun¹, LI Shan-Jia¹, WANG Chun-Mei², JIAO Qi¹, LIU Hai-Long¹

1. School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China; 2. Lanzhou Institute of Husbandry and Pharmaceutical Science, CAAS, Lanzhou 730050, China

Abstract: In this study, the effects of NaCl at different concentrations (0, 50, 100 and 150 mmol/L) on the growth and osmoregulatory substance accumulation in 60-day-old sugar beet (*Beta vulgaris*) plants were investigated in pot experiments. The addition of 50, 100, and 150 mmol/L NaCl promoted the growth of sugar beet plants and maintained water conditions well. Compared with the control (0 mmol/L), various concentrations of NaCl significantly increased the fresh weights and dry weights of the leaf blade, leaf petiole, and storage root of *B. vulgaris* plants ($P < 0.05$). Compared with the control, the high-salt treatment (150 mmol/L) resulted in marked increases in Na^+ concentrations in the leaf blade and leaf petiole (4.4- and 4.9-fold, respectively; $P < 0.05$), and decreased the relative distribution of Na^+ in storage roots and lateral roots (by 44% and 53%, respectively; $P < 0.05$). The high-salt treatment also reduced the K^+ concentrations in the leaf blade and lateral root by 39% and 55%, respectively ($P < 0.05$), and increased the relative distribution of K^+ in the leaf petiole and storage root by 35% and 80%, respectively ($P < 0.05$). The salt treatments reduced sucrose contents by 44%–50% ($P < 0.05$) and fructose contents in the storage root by 31%–36% ($P < 0.05$), whereas glucose contents were unaffected. The high-salt treatment increased the proline concentration in the

* 收稿日期: 2016-05-09; 改回日期: 2016-06-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31260294 和 31460101), 兰州市人才创新创业专项 (2014-2-6) 和兰州理工大学“红柳杰出人才”培养计划项目 (J201404) 资助。

作者简介: 伍国强 (1976-) 男, 甘肃通渭人, 副教授, 博士。

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wugq08@126.com

storage root by 93% , compared with the control ($P < 0.05$). These results suggested that sugar beet plants can adapt to saline conditions by accumulating the large quantities of Na^+ in the leaf blade and leaf petiole , by maintaining K^+ homeostasis , and by enhancing the accumulation of proline in storage roots.

Key words: sugar beet (*Beta vulgaris*) ; salt tolerance ; proline ; soluble sugars

盐胁迫是限制植物生长和产量的主要环境因子 ,全球超过 20% 的耕地遭受盐分的威胁^[1]。尤其在频繁灌溉地区 ,劣质水源的利用导致土壤次生盐渍化 ,进一步加重土壤盐分对植物的伤害^[1-3]。我国是世界上土壤盐碱化最为严重的国家之一 ,盐碱化和盐渍土地面积约为 3460 万 hm^2 ,其中耕地约为 760 万 hm^2 ,主要分布在北方干旱、半干旱地区和东部滨海地区^[4-5]。土壤盐渍化使大多数农作物幼苗形态难以建立 ,即使幼苗成活 ,其产量也严重下降 ,在高盐地区甚至导致绝产 ,对农业生产造成严重危害^[6-7]。此外 ,土壤盐渍化致使大面积的土地资源难以开发利用 ,威胁着畜牧业生产及生态环境建设^[8]。因此 ,通过培育耐盐性强的植物 ,以利用和改良盐碱地 ,对提高土地利用效率和生产力以及生态环境建设具有重要作用^[9-10]。在对大多数植物、特别是嗜钠植物 (natriophilic plants) 的耐盐机制深入了解的前提下 ,通过生物技术手段和人工措施才能更有效地改良和利用盐碱化土地^[11]。因此 ,研究嗜钠作物的耐盐适应生理机制具有重要的现实意义。

甜菜 (*Beta vulgaris*) 为藜科 (Chenopodiaceae) 甜菜属 (*Beta*) 二年生草本植物 ,是一种重要的糖料作物^[12] ,其糖产量约占世界总糖产量的 35% ,在我国北方干旱、半干旱地区广泛种植^[12-13]。甜菜属于典型的嗜钠作物 ,具有耐盐碱、抗旱、耐贫瘠及适应性广等特点 ,是开发利用盐碱地的先锋作物 ,尤其在粮食作物低产的轻盐碱、半干旱地区种植具有较好的经济效益^[14]。然而 ,甜菜种子萌发和幼苗生长期对盐分较为敏感^[15] ,特别是高盐条件下其幼苗形态难以建成^[16]。另外 ,其他非生物胁迫 (如水分亏缺、高温、寒冷等) 使甜菜叶片的光合速率下降 ,根生长受到抑制 ,糖积累减少 ,从而影响甜菜的产量和品质^[17]。甜菜还是一种最具潜力的能源作物 ,相比于甜高粱 (*Sorghum bicolor*) 和甘蔗 (*Saccharum sinensis*) ,其在开发燃料乙醇方面具有广阔的应用前景^[12]。Wu 等^[18-19] 利用农学和生理学指标通过隶属函数法对甘肃省广泛栽培的 3 个优良甜菜品种的耐盐性和抗旱性分别进行综合评价 ,筛选出具有较强耐盐性和抗旱性的品种“甘糖 7 号”。Wu 等^[20] 进一步研究发现 ,添加 5 ~ 50 mmol/L NaCl 可使幼苗期甜菜通过增加地上部叶 Na^+ 的积累量 ,维持幼苗水分状况、促进生长 ,并显著缓解由渗透胁迫引起的不利影响 ;即使在介质中不添加 NaCl ,渗透胁迫后甜菜叶中 Na^+ 的积累量始终维持在稳定水平。尽管目前对甜菜幼苗期耐盐机制的研究已有大量报道^[16, 18-20] ,然而 ,有关壮苗期甜菜植株、特别是其不同组织 (叶片、叶柄、贮藏根和侧根) 对盐分响应特性的研究报道较少。鉴于此 ,本研究以 60 d 龄甜菜植株为材料 ,分析不同浓度 NaCl 处理对其生长及不同组织 Na^+ 、 K^+ 、可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质积累的影响 ,探究壮苗期甜菜对盐分的响应机理 ,为今后盐渍化地区甜菜的科学化种植提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料及其培养

供试甜菜 (*B. vulgaris*) 品种为“甘糖 7 号” ,属多粒型品种 ,耐盐、抗旱性较强^[18-19] ,种子由武威三农种业科技有限公司提供。试验于 2015 年 7 ~ 12 月在兰州理工大学生命科学与工程学院植物培养室内进行 ,培养室昼夜温度为 $(28 \pm 2)^\circ\text{C} / (23 \pm 2)^\circ\text{C}$,光照 16 h/d ,光强为 500 ~ 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,空气相对湿度为 60% ~ 70%。2015 年 7 月 2 日 ,挑选籽粒饱满、均匀一致的种子 ,播种在装有灭菌蛭石的培养盒 (5 cm \times 5 cm \times 5 cm ,12 孔/培养盒) 中 ,每孔播 1 ~ 2 粒种子 ,浇灌蒸馏水进行萌发。生长 4 d ,待 2 片子叶露出蛭石表面后 ,浇灌等量的 1/2 Hoagland 营养液进行培养 ,三叶期间苗 ,每孔留 2 株幼苗。营养液配方为 :2 mmol/L KNO_3 ,0.5 mmol/L $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$,0.25 mmol/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$,0.1 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$,0.5 mmol/L Fe-citrate ,92 $\mu\text{mol/L}$ H_3BO_3 ,18 $\mu\text{mol/L}$ $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$,1.6 $\mu\text{mol/L}$ $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$,0.6 $\mu\text{mol/L}$ $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$,0.7 $\mu\text{mol/L}$ $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 。培养 15 d 后 ,挑选高度、叶片数量一致的健壮幼苗移栽到装有蛭石的塑料盆 (11 cm \times 10 cm) 中 ,继续浇灌 1/2 Hoagland 营养液进行培养 ,每盆 1 株。

1.2 试验处理

2015 年 9 月 3 日,待甜菜幼苗生长 60 d 后,挑选长势均匀、一致的植株,分别用含 0(对照)、50、100 和 150 mmol/L NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液处理,每个处理设 3 次重复。每 3 d 更换一次处理液,以保持恒定的 NaCl 浓度。处理 30 d 后取样,分别测定相关指标。

1.3 测定指标

干重、鲜重和组织含水量:参考 Wu 等^[18]的方法略有修正,将植物材料用蒸馏水冲洗表面灰尘和残留盐后,吸干其表面水分,将其分成叶片、叶柄、贮藏根和侧根等四部分,称取鲜重;随后将样品装在信封中,杀青后,置于 80 °C 烘干至恒重,称取干重。参考 Yue 等^[21]的方法计算组织含水量:组织含水量(g/g) = (鲜重 - 干重) / 干重。

Na^+ 、 K^+ 浓度和 Na^+/K^+ :参考 Yue 等^[21]的方法略有修正,将恒重的干样品置于研钵中,研磨至粉末状后,转入试管中,加 10 mL 100 mmol/L 冰乙酸,用塑料薄膜密封试管,置于 96 °C 沸水中水浴 2 h。待冷却后,过滤,上清液稀释适当倍数后,在火焰光度计(2655-00, Cole-Parmer Instrument Co., USA)上测定 Na^+ 、 K^+ 浓度。以每 g 样品干重所含的毫摩尔数表示离子浓度(mmol/g)。 Na^+/K^+ 及 Na^+ 、 K^+ 相对分配比例计算参考 Wang 等^[22]的方法。

蔗糖、果糖、葡萄糖和脯氨酸浓度:参考 Liu 等^[13]的方法略有修正,叶片、叶柄、贮藏根和侧根的可溶性糖用 80% 乙醇提取,上清液分别在 480、630 和 480 nm 处测定样品吸光度,分别用蔗糖、葡萄糖和 D-果糖做标准曲线,计算 3 种可溶性糖含量。脯氨酸浓度采用茚三酮比色法^[23]测定。以每 g 样品干重所含的毫克数表示可溶性糖含量(mg/g),脯氨酸浓度则用每 g 样品干重所含的微摩尔数($\mu\text{mol/g}$)表示。

1.4 数据处理

用 SPSS 19.0 软件(SPSS Inc., USA)进行统计分析,采用单因素方差分析不同处理间各项指标的差异,采用 Duncan 检验进行显著性差异分析($P < 0.05$),用 Excel 制图。

2 结果与分析

2.1 盐处理对甜菜鲜重、干重和组织含水量的影响

由图 1 可知,50、100 和 150 mmol/L NaCl 明显促进甜菜植株的生长(图 1)。与对照(0 mmol/L)相比,不同浓度 NaCl 均显著增加甜菜叶片、叶柄和贮藏根的鲜重和干重($P < 0.05$)(图 2)。在 150 mmol/L NaCl 下,甜菜叶片、叶柄和贮藏根鲜重较对照分别增加 94%、109% 和 58% ($P < 0.05$),干重分别增加 75%、89% 和 91% ($P < 0.05$)(图 2)。与对照相比,盐处理并没有改变甜菜植株组织含水量(图 2)。可见 50 ~ 150 mmol/L NaCl 促进甜菜植株的生长,增加其生物量,维持组织内水分状况。



图 1 不同浓度 NaCl 对甜菜形态的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of NaCl on morphology of sugar beet

2.2 盐处理对甜菜 Na^+ 、 K^+ 浓度及其相对分配比例的影响

随着 NaCl 浓度的递增,甜菜叶片、叶柄、贮藏根和侧根中 Na^+ 浓度呈显著性增加趋势($P < 0.05$)(图 3)。150 mmol/L NaCl 下,叶片、叶柄、贮藏根和侧根的 Na^+ 浓度较对照分别增加 4.4、4.9、0.7 和 1.2 倍($P < 0.05$)(图 3)。相比之下,叶片和侧根中 K^+ 浓度均呈下降趋势,尤其侧根中下降的幅度最大(图 3)。在 100 和 150 mmol/L NaCl 下,叶片中 K^+ 浓度较对照分别下降 35% 和 39% ($P < 0.05$),侧根中分别下降 59% 和 55% ($P <$

0.05) ,而叶柄和贮藏根没有显著性变化($P > 0.05$) (图3)。在50、100和150 mmol/L NaCl 下,甜菜叶片、叶柄和侧根的 Na^+/K^+ 均显著高于对照($P < 0.05$) (图3)。100和150 mmol/L NaCl 也使贮藏根 Na^+/K^+ 分别增加64%和81% ($P < 0.05$) (图3)。

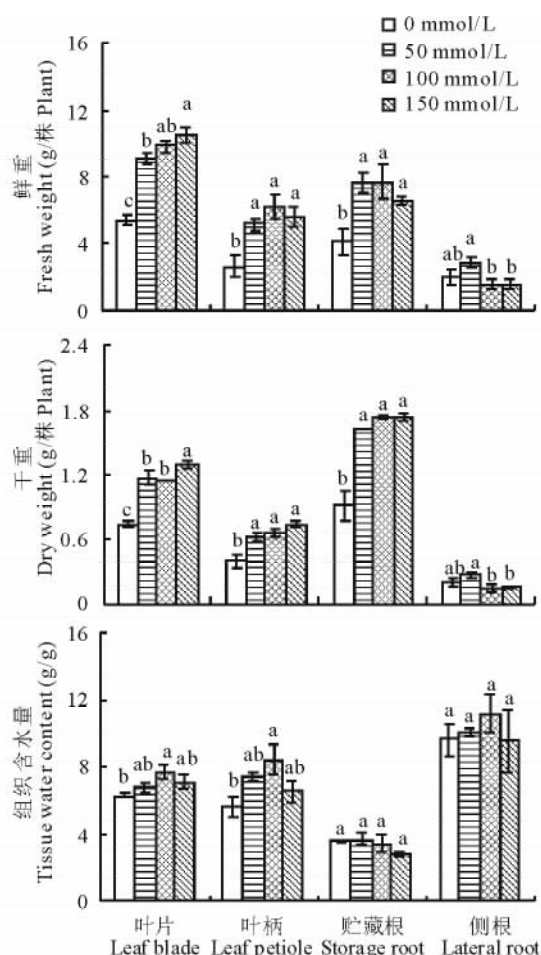


图2 不同浓度 NaCl 对甜菜鲜重、干重和组织含水量的影响

Fig.2 Effects of different concentrations of NaCl on fresh weight , dry weight and tissue water content of sugar beet

图柱上不同小写字母表示不同浓度 NaCl 处理下差异显著($P < 0.05$) ,下同。Different small letters indicate significant differences among different concentrations of NaCl at $P < 0.05$, the same below.

在 NaCl 处理下,叶片和叶柄中 Na^+ 相对分配比例较对照增加40%~60% ($P < 0.05$) ,而贮藏根和侧根中降低40%~60% ($P < 0.05$) (表1)。尽管盐处理使整株 K^+ 含量较对照显著性下降,但叶柄和贮藏根的 K^+ 相对分配比例增加32%~55% ($P < 0.05$) ;叶片中 K^+ 比例没有显著性变化($P > 0.05$) ,而侧根中下降30%~54% ($P < 0.05$) (表2)。由此可见,盐处理下,一方面甜菜植株能将吸收的大量 Na^+ 转运至叶片和叶柄,从而减少贮藏根和侧根中 Na^+ 的比例;另一方面其能维持叶片、叶柄和贮藏根中 K^+ 稳定水平,从而适应盐渍生境。

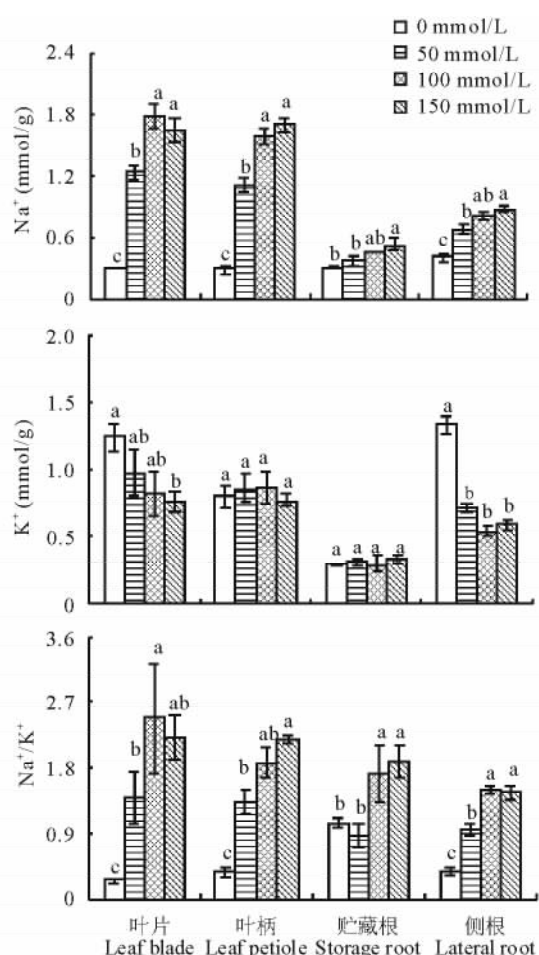


图3 不同浓度 NaCl 对甜菜 Na^+ 、 K^+ 浓度和 Na^+/K^+ 的影响

Fig.3 Effects of different concentrations of NaCl on Na^+ , K^+ concentrations and Na^+/K^+ of sugar beet

表 1 不同浓度 NaCl 对甜菜 Na⁺ 相对分配比例的影响

Table 1 Effects of different concentrations of NaCl on Na⁺ relative distribution of sugar beet

NaCl (mmol/L)	总 Na ⁺ 含量 Total Na ⁺ amount (μmol/株 Plant)	Na ⁺ 相对分配比例 Na ⁺ relative distribution (%)			
		叶片 Leaf blade	叶柄 Leaf petiole	贮藏根 Storage root	侧根 Lateral root
0	67.0 ± 4.4c	26.9 ± 4.0b	24.4 ± 0.6b	24.4 ± 3.6a	24.4 ± 0.6a
50	158.6 ± 20.6b	37.4 ± 5.5a	36.9 ± 4.0a	9.3 ± 1.6c	16.4 ± 2.8b
100	255.9 ± 20.2ab	42.9 ± 1.9a	35.5 ± 3.4a	11.0 ± 1.4bc	10.6 ± 1.7c
150	271.9 ± 36.3a	39.2 ± 4.7a	35.6 ± 2.6a	13.8 ± 1.2b	11.4 ± 2.4c

注: 同列不同小写字母表示不同浓度 NaCl 处理下差异显著 ($P < 0.05$), 下同。
Note: Different small letters within the same column indicate significant differences among different concentrations of NaCl at $P < 0.05$, the same below.

表 2 不同浓度 NaCl 对甜菜 K⁺ 相对分配比例的影响

Table 2 Effects of different concentrations of NaCl on K⁺ relative distribution of sugar beet

NaCl (mmol/L)	总 K ⁺ 含量 Total K ⁺ amount (μmol/株 Plant)	K ⁺ 相对分配比例 K ⁺ relative distribution (%)			
		叶片 Leaf blade	叶柄 Leaf petiole	贮藏根 Storage root	侧根 Lateral root
0	186.4 ± 5.9a	38.6 ± 1.6a	24.5 ± 2.1b	8.3 ± 1.1b	28.6 ± 2.2a
50	131.2 ± 7.1b	33.5 ± 0.9a	33.4 ± 1.6a	13.2 ± 1.8ab	19.9 ± 1.1b
100	139.6 ± 6.7b	37.1 ± 3.2a	36.8 ± 4.4a	13.2 ± 3.7ab	12.9 ± 2.1c
150	132.2 ± 11.0b	36.3 ± 2.1a	32.9 ± 2.4a	14.9 ± 1.4a	15.7 ± 2.9bc

2.3 盐处理对甜菜可溶性糖和脯氨酸积累的影响

在正常条件(0 mmol/L NaCl)下,蔗糖、果糖和葡萄糖主要积累在甜菜贮藏根中,占植株总糖量的63%,且蔗糖含量明显高于果糖和葡萄糖(图4)。与对照相比,50、100和150 mmol/L NaCl处理使甜菜贮藏根蔗糖含量分别降低44%、49%和50% ($P < 0.05$),果糖含量分别降低31%、33%和36% ($P < 0.05$)(图4)。此外,盐处理下叶片、叶柄和侧根中蔗糖、果糖和葡萄糖含量较对照均有所下降(除叶片中蔗糖维持稳定的水平)。在150 mmol/L NaCl下,叶片中果糖和葡萄糖含量较对照分别下降43%和63% ($P < 0.05$),叶柄中果糖和葡萄糖含量分别下降54%和60% ($P < 0.05$),侧根中蔗糖、果糖和葡萄糖含量分别下降34%、72%和44% ($P < 0.05$)(图4)。由此可见,盐处理抑制甜菜贮藏根中可溶性糖的积累,尤其对蔗糖含量的影响最大。

由图5可以看出,50和100 mmol/L NaCl对甜菜植株不同组织中脯氨酸的积累没有显著性影响($P > 0.05$)。在150 mmol/L NaCl下,脯氨酸浓度在贮藏根中较对照增加93% ($P < 0.05$);然而,在叶片、叶柄和侧根中维持在稳定水平(图5)。

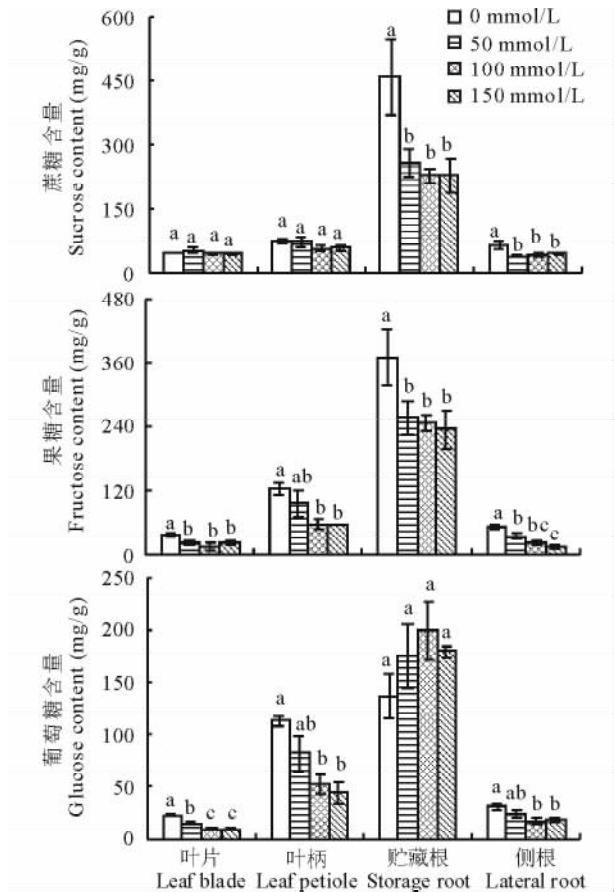


图 4 不同浓度 NaCl 对甜菜蔗糖、果糖和葡萄糖含量的影响
Fig. 4 Effects of different concentrations of NaCl on sucrose , fructose , and glucose contents of sugar beet

3 讨论

甜菜是仅次于甘蔗的第二大糖料作物,主要分布在北温带。我国甜菜种植面积约 26 万 hm^2 ,主要分布在新疆、内蒙古、黑龙江和甘肃等地区^[24]。这些地区由于频繁性季节交替作用,其环境变化常引发土壤干旱和盐碱化,使甜菜种子萌发和幼苗生长受到严重威胁。Wakeel 等^[25]研究发现 4 mmol/L NaCl 处理显著增加甜菜地上部鲜重。Wu 等^[20]研究表明,低浓度 NaCl (5 ~ 50 mmol/L) 能促进 3 周龄甜菜幼苗的生长,高浓度 NaCl (100 和 150 mmol/L) 对其生长没有显著性影响。耿贵等^[26]研究表明,40 mmol/L NaCl 可增加甜菜干物质重量;随着 NaCl 浓度的增加 (80 ~ 380 mmol/L),甜菜幼苗叶面积逐渐变小,生物量降低。本研究结果表明,添加 50 ~ 150 mmol/L NaCl 均促进壮苗期甜菜植株的生长,表现为叶面积大、叶片浓绿 (图 1),其叶片、叶柄和贮藏根的鲜重和干重增加 70% ~ 90% (图 2)。类似的结果在盐生植物,如细叶滨藜 (*Atriplex gmelini*)^[27]、沙芥 (*Pugionium cornutum*)^[28] 和盐地碱蓬 (*Suaeda salsa*)^[29] 以及旱生植物霸王 (*Zygophyllum xanthoxylum*)^[21] 中均有报道。盐处理下,这些植物一方面通过增加叶片的肉质化程度、提高组织含水量,另一方面促进植物新叶的生长、提高植株的生物量,将叶片中的 Na^+ 稀释到毒害水平以下,以适应盐渍环境^[21-22, 27-28]。可见,适量浓度 NaCl 对甜菜正常生长和发育是必需的,其壮苗期植株比幼苗期具有更强的耐盐性。

Subbarao 等^[30]认为 Na^+ 是一种功能性营养元素,有别于必需营养元素,具有 K^+ 的一些生理功能,如:渗透调节作用、调控气孔运动及酶活性等。Wu 等^[20]研究发现,50 mmol/L NaCl 能有效缓解渗透胁迫对甜菜幼苗的伤害,他们认为大量的脯氨酸和 Na^+ 积累是甜菜适应干旱的有效措施。Yue 等^[21]研究表明,NaCl 能提高霸王的抗旱能力,增强光合作用效率。本研究结果表明,盐处理使甜菜植株地上部叶片和叶柄 Na^+ 浓度较对照增加 4 ~ 5 倍 (图 3),占植株总 Na^+ 的 60% ~ 70%,而根中 Na^+ 相对分配比例降低 40% ~ 60% (表 1)。已有研究表明,盐渍环境下,霸王、沙芥和盐地碱蓬能将大量 Na^+ 转运到肉质化的叶片,并将其区域化至液泡中,一方面降低细胞渗透势、增强细胞吸水能力,另一方面使细胞质内的 Na^+ 保持在非毒害水平^[21, 28-29, 31]。因此,尽管植物在盐处理下能积累大量 Na^+ ,但这些 Na^+ 并不一定对植物造成伤害。Wu 等^[32]将霸王液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 *ZxNHX* 和 H^+/PPase *ZxVP1-1* 基因同时转入甜菜,发现转基因甜菜的耐盐性显著增强,生长量明显增加。可见,甜菜属于积盐型作物,其吸收的绝大部分 Na^+ 积累在地上部,而贮藏根中的 Na^+ 保持在正常生长时的含量水平。此外, K^+ 是植物体内必需的一种大量矿质营养元素^[2, 18, 25]。盐胁迫下, Na^+ 会竞争植物根系对 K^+ 的吸收,致使植物体内 K^+ 严重亏缺^[1, 3, 33]。本研究结果表明,盐处理下甜菜植株叶片和侧根中 K^+ 浓度均显著性下降,其中侧根中下降的幅度最大,为 50% ~ 60%,叶柄中没有显著性变化 (图 3)。进一步分析发现,盐处理下甜菜叶柄和贮藏根中 K^+ 相对分配比例显著性增加 ($P < 0.05$) (表 2)。斯琴等^[34]研究发现, K^+ 参与糖运输和代谢,促进光合产物从叶片向贮藏根运输。由此可见,叶柄作为甜菜叶片与根之间水分和养分运输的通道,盐处理下其装载的 K^+ 可能是维持甜菜叶光合作用的关键因子。

可溶性糖和脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,具有降低植物细胞渗透势^[35-36]、稳定亚细胞和清除抗氧化系统的作用^[37]。贮藏根的糖含量是决定甜菜品质的重要因素之一^[13]。逆境胁迫下糖含量的变化可为甜菜育种和改良品质提供可靠的理论依据。本研究结果表明,在 50 ~ 150 mmol/L NaCl 下,甜菜贮藏根中的蔗糖和果糖含量较对照显著性降低,而葡萄糖含量维持在稳定的水平 (图 4)。Liu 等^[13]研究发现,甜菜贮藏根蔗糖含量随 NaCl 浓度增加而呈下降趋势;但在过量表达拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 液泡膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 *AtNHX3*

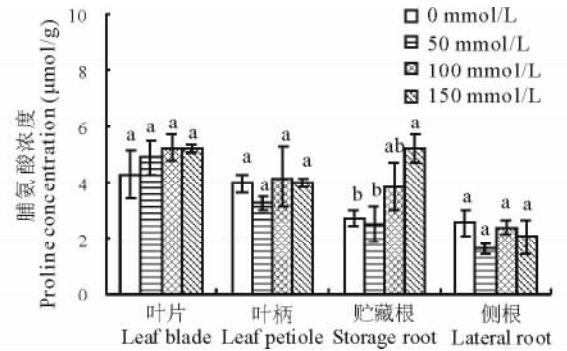


图 5 不同浓度 NaCl 处理对甜菜脯氨酸浓度的影响

Fig. 5 Effects of different concentrations of NaCl on proline concentration of sugar beet

基因的甜菜中其含量并没有下降。Wu 等^[32]的研究进一步表明,过量表达 *ZxNHX* 和 *ZxVP1-1* 基因使甜菜贮藏根的果糖、蔗糖和葡萄糖含量显著性增加。最近研究发现, H^+ -PPase 定位于韧皮部筛管-伴胞(sieve element-companion cell, SE-CC)复合体膜上,其在质膜两侧形成的质子驱动力为韧皮部蔗糖装载具有重要作用^[38-39]。由此可见,盐分可能通过降低甜菜质膜两侧的 H^+ 驱动力,抑制甜菜韧皮部糖的装载,降低贮藏根糖的积累。此外,添加 150 mmol/L NaCl 使贮藏根中的脯氨酸浓度较对照显著性增加(图 5)。类似的结果在海滨雀稗(*Paspalum vaginatum*)^[11]、马铃薯(*Solanum lycopersicum*)^[40]、甜高粱^[41]、扁蓿豆(*Melilotoides ruthenica*)^[42]和橄榄(*Olea europaea*)^[43]等植物中均有报道。Farkhondeh 等^[44]研究表明,盐胁迫下甜菜耐盐性品种“Dorotea”的脯氨酸含量高于盐敏感品种“SBSI004”。Wu 等^[18]研究发现,100 和 200 mmol/L NaCl 使甜菜幼苗的脯氨酸浓度显著性增加,且在耐盐品种“甘糖 7 号”中增加的幅度大于耐盐性弱的品种“ST21916”。由此可见,脯氨酸作为一种渗透调节物质,在甜菜适应盐渍生境中起重要作用。

4 结论

添加 50 ~ 150 mmol/L NaCl 能显著促进壮苗期甜菜植株生长,增加生物量,维持良好水分状况。盐处理下,一方面甜菜能将吸收的大量 Na^+ 转运至叶片和叶柄,减少贮藏根和侧根中 Na^+ 的比例;另一方面其能维持叶片、叶柄和贮藏根中 K^+ 的稳定水平。盐处理也使甜菜贮藏根中的蔗糖和果糖含量减少,而使葡萄糖保持在恒定水平。另外,高盐也显著增加贮藏根脯氨酸浓度。这些结果表明,甜菜通过地上部积累大量 Na^+ 、根部维持 K^+ 的稳态平衡以及提高脯氨酸含量,以适应盐渍生境。

参考文献 References:

- [1] Gupta B, Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*, 2014, 32: 1-18.
- [2] Zhang J L, Shi H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. *Photosynthesis Research*, 2013, 115(1): 1-22.
- [3] Kronzucker H J, Britto D T. Sodium transport in plants: a critical review. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 54-81.
- [4] Zhu J K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.
- [5] Liu F Q, Liu J L, Zhu R F, et al. Physiological responses and tolerance of four oat varieties to salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(1): 183-189.
刘凤歧, 刘杰淋, 朱瑞芬, 等. 4 种燕麦对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性评价. *草业学报*, 2015, 24(1): 183-189.
- [6] Lu Y M, Su C Q, Li H F. Effects of different salts stress on seed germination and seedling growth of *Trifolium repens*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(4): 123-129.
卢艳敏, 苏长青, 李会芬. 不同盐胁迫对白三叶种子萌发及幼苗生长的影响. *草业学报*, 2013, 22(4): 123-129.
- [7] Feng R J, Wu G Q. Progress on physiological and molecular research in sugar beet under salt stress. *Sugar Crops of China*, 2015, 37(6): 60-65.
冯瑞军, 伍国强. 甜菜耐盐性生理及其分子水平研究进展. *中国糖料*, 2015, 37(6): 60-65.
- [8] Galvan-ampudia C S, Testerink C. Salt stress signals shape the plant root. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, 14(3): 296-302.
- [9] Wang L Y, Pan J, Xiao H, et al. Effect of soluble salt on planting salt-tolerant plants of coastal saline soil. *Acta Agriculturae Boreal-Sinica*, 2014, 29(5): 226-231.
- [10] Lu Y, Lei J Q, Zeng F J, et al. Effect of salt treatment on the growth and ecophysiological characteristics of *Haloxylon ammodendron*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(3): 152-159.
卢艳, 雷加强, 曾凡江, 等. NaCl 处理对梭梭生长及生理生态特征的影响. *草业学报*, 2014, 23(3): 152-159.
- [11] Jia X P, Deng Y M, Sun X B, et al. Impacts of salt stress on the growth and physiological characteristics of *Paspalum vaginatum*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 24(12): 204-212.
贾新平, 邓衍明, 孙晓波, 等. 盐胁迫对海滨雀稗生长和生理特性的影响. *草业学报*, 2014, 24(12): 204-212.
- [12] Li C Y, Wang Y F, Huang R, et al. Research progress in stress resistance of sugar beet. *Sugar Crops of China*, 2010, (1): 56-58.
李承业, 王燕飞, 黄润, 等. 我国甜菜抗逆性研究进展. *中国糖料*, 2010, (1): 56-58.
- [13] Liu H L, Wang Q Q, Yu M M, et al. Transgenic salt-tolerant sugar beet (*Beta vulgaris* L.) constitutively expressing an *Arabidopsis*

- thaliana* vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene, *AtNHX3*, accumulates more soluble sugar but less salt in storage roots. *Plant Cell and Environment*, 2008, 31(9): 1325-1334.
- [14] Pan Q, Zhang R. Cultivates of sugar beet for drought-resistance. *China Beet and Sugar*, 2011, (1): 38-43.
潘琦, 张睿. 谈甜菜抗旱栽培. *中国甜菜糖业*, 2011, (1): 38-43.
- [15] Khayamim S, Afshari R T, Sadeghian S Y, *et al.* Seed germination, plant establishment, and yield of sugar beet genotypes under salinity stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2014, 16(4): 779-790.
- [16] Mostafavi K. Effect of salt stress on germination and early seedling growth stage of sugar beet cultivars. *American Eurasian Journal of Sustainable Agriculture*, 2012, 6(2): 120-125.
- [17] Ober E S, Rajabi A. Abiotic stress in sugar beet. *Sugar Tech*, 2010, 12(3/4): 294-298.
- [18] Wu G Q, Liang N, Feng R J, *et al.* Evaluation of salt tolerance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars seedlings using proline, soluble sugars and cation accumulation criteria. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(9): 2665-2674.
- [19] Wu G Q, Wang C M, Su Y Y, *et al.* Assessment of drought tolerance in seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars using inorganic and organic solutes accumulation criteria. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2014, 60(4): 565-576.
- [20] Wu G Q, Feng R J, Liang N, *et al.* Sodium chloride stimulates growth and alleviates sorbitol-induced osmotic stress in sugar beet seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2015, 75(1): 307-316.
- [21] Yue L J, Li S X, Ma Q, *et al.* NaCl stimulates growth and alleviates water stress in the xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum*. *Journal of Arid Environments*, 2012, 87: 153-160.
- [22] Wang S M, Zhang J L, Flowers T J. Low-affinity Na^+ uptake in the halophyte *Suaeda maritima*. *Plant Physiology*, 2007, 145(2): 559-571.
- [23] Bates L S, Waldren R P, Teare I D. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 1973, 39(1): 505-515.
- [24] Liu H J, Wang Y F, Li C F, *et al.* Research progress of drought and salt tolerance of sugar beet in China. *Sugar Crops of China*, 2010, (4): 52-58.
刘华君, 王燕飞, 李翠芳, 等. 我国甜菜抗旱与耐盐性研究进展. *中国糖料*, 2010, (4): 52-58.
- [25] Wakeel A, Faroop M, Qadir M, *et al.* Potassium substitution by sodium in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2011, 30(4): 401-413.
- [26] Geng G, Zhou J Z, Sun L Y, *et al.* The affection of sugar beet growth and nutrient absorptivity in different salt content. *China Beet and Sugar*, 2000, (1): 12-14.
耿贵, 周建朝, 孙立英, 等. 不同盐度对甜菜生长和养分吸收的影响. *中国甜菜糖业*, 2000, (1): 12-14.
- [27] Matoh T, Watanabe J, Takahashi E. Effects of sodium and potassium salts on the growth of a halophyte *Atriplex gmelini*. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1986, 32(3): 451-459.
- [28] Yue L J, Yun K, Li H W, *et al.* Adaptive responses of eremophyte *Pugionium cornutum* to different concentrations of NaCl. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(1): 144-152.
岳利军, 袁坤, 李海伟, 等. 荒漠植物沙芥苗期对不同浓度 NaCl 的适应机制. *草业学报*, 2016, 25(1): 144-152.
- [29] Wang B, Lütge U, Ratajczak R. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 2355-2365.
- [30] Subbarao G V, Ito O, Berry W L, *et al.* Sodium-A functional plant nutrient. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(5): 391-416.
- [31] Bassil E, Blumwald E. The ins and outs of intracellular ion homeostasis: NHX-type cation/ H^+ transporters. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 22: 1-6.
- [32] Wu G Q, Feng R J, Wang S M, *et al.* Co-expression of xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* *ZxNHX* and *ZxVPI-1* confers enhanced salinity tolerance in chimeric sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1-11.
- [33] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2005, 444(2): 139-158.
- [34] Si Q, Wei L, Tian Z H, *et al.* The effects of sodium bisulfite and potassium bicarbonate on the photosynthesis, yield and sugar content of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Acta Agriculturae Borealis-Sinica*, 2010, 25(3): 212-216.
斯琴, 魏磊, 田自华, 等. 亚硫酸氢钠和碳酸氢钾对甜菜光合作用、块根产量及含糖率的影响. *华北农学报*, 2010, 25(3): 212-216.
- [35] Heyer B. Influence of exogenous application of proline and glycinebetaine on growth of salt-stressed tomato plants. *Plant Science*, 2003, 165(4): 693-699.
- [36] Zhang J L, Li H R, Guo S Y, *et al.* Research advances in higher plant adaptation to salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015,

24(12): 220-236.

张金林, 李惠茹, 郭妹媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展. 草业学报, 2015, 24(12): 220-236.

- [37] Ashraf M, Foolad M A. Improving plant abiotic-stress resistance by exogenous application of osmoprotectants glycine betaine and proline. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59: 206-216.
- [38] Paez-Valencia J, Patron-Soberano A, Rodriguez-Leviz A, *et al.* Plasma membrane localization of the type I H^+ -PPase AVP1 in sieve element-companion cell complexes from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 2011, 181(1): 23-30.
- [39] Regmi K C, Zhang S J, Gaxiola R A. Apoplasmic loading in the rice phloem supported by the presence of sucrose synthase and plasma membrane-localized proton pyrophosphatase. *Annals of Botany*, 2016, 117(2): 257-268.
- [40] Juan M, Rivero R M, Romero L, *et al.* Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 54(3): 193-201.
- [41] Bavei V, Shiran B, Arzani A. Evaluation of salinity tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) using ion accumulation, proline and peroxidase criteria. *Plant Growth Regulation*, 2011, 64: 275-283.
- [42] Yao J, Liu X B, Cui X, *et al.* Effects of NaCl stress on substances linked to osmotic adjustment and on photosynthetic physiology of *Melilotoides ruthenica* in the seedling stage. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(5): 91-97.
- 姚佳, 刘信宝, 崔鑫, 等. 不同 NaCl 胁迫对苗期扁蓿豆渗透调节物质及光合生理的影响. 草业学报, 2015, 24(5): 91-97.
- [43] Ahmed C B, Rouina C B, Sensoy S, *et al.* Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(7): 4216-4222.
- [44] Farkhondeh R, Nabizadeh E, Jalilnezhad N. Effect of salinity stress on proline content, membrane stability and water relations in two sugar beet cultivars. *International Journal of AgriScience*, 2012, 2(5): 385-392.