

NaHCO₃胁迫对两种滨藜叶解剖结构的影响

张新学¹, 毛桂莲², 许兴¹

(1. 宁夏大学 农学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏大学 生命科学学院, 宁夏 银川 750021)

摘要:以四翅滨藜、大洋洲滨藜为试材, 研究不同浓度 NaHCO₃ 胁迫下 2 种滨藜叶解剖结构的变化。结果表明: 随着碱浓度的增大, 2 种滨藜叶片的表皮被覆物厚度、表皮厚度和晶体数目有明显的变化, 2 种滨藜叶片表皮被覆物厚度、表皮厚度和晶体数目在低浓度 150 mmol/L NaHCO₃ 胁迫处理下相对于 CK 有增加趋势, 差异显著, 从 300 mmol/L 的 NaHCO₃ 胁迫处理开始, 2 种滨藜表皮被覆物厚度和晶体数目相对于 150 mmol/L 有了明显减少趋势, 差异显著, 说明 2 种滨藜是通过改变其结构来适应碱胁迫。

关键词: NaHCO₃ 胁迫; 晶体; 结构; 滨藜

中图分类号: Q 945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2012)05-0077-04

盐害是世界上最严重的环境问题之一, 它已经成为未来农业发展和环境治理所要面临的重要课题。全世界可耕地面积的 20% 和灌溉面积的 50% 受到不同程度土壤次生盐渍化的影响。许多干旱、半干旱地区脆弱的、不稳定的农业生产体系由于盐害而面临崩溃^[1]。中国盐碱土约 $3.33 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 。另外, 还有次生盐渍化土壤 $6.60 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ^[2]。它已成为制约我国许多地区农业生产发展的主要因素, 每年造成的损失难以估计。宁夏地区约有 128.5 万 hm^2 盐渍土壤, 它是宁夏作物生产的大害^[3]。宁夏银北地区盐碱化程度高, 生态环境十分脆弱, 以往对盐渍土的治理多采取工程措施, 如淡水压碱、

挖沟排碱、修筑台田等方法^[4]。上述方法不符合盐渍土可持续发展观^[5]。在盐碱地种植耐盐碱植物不但可以使土壤含盐量降低, 还可以使土壤肥力和土壤中微生物的含量增加, 从而改良和利用盐渍土^[6]。采用工程、生物、农耕等治理措施的基础和重点种植材料的选择, 灌木树种属低位芽植物, 较乔木树种具更强的抗逆性, 在改善生态环境方面有特殊的意义^[7]。

滨藜属 (*Atriplex* L.) 隶属藜科 (Chenopodiaceae), 全世界约有 250 种, 中国有 17 种 2 变种^[8]。滨藜是一种生长适应性强的耐盐碱植物, 具有降低生境盐分和改良盐碱地的巨大潜力, 茎叶还是一种高品质的动物饲料。近年来, 滨藜属植物被广泛引种并用于牧草生产和植被恢复。现对大洋洲滨藜、四翅滨藜 2 种从国外引种栽培的典型耐盐碱滨藜属植物进行叶解剖结构的研究, 为研究盐生植物抗盐力的途径, 以及改良和利用盐渍土提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试材为大洋洲滨藜 (*Atriplex nummularia*), 由澳大

第一作者简介: 张新学 (1985-), 男, 宁夏隆德人, 在读硕士, 现主要从事作物栽培与耕作学研究工作。

责任作者: 许兴 (1959-), 男, 博士, 教授, 研究方向为作物耐逆生理。E-mail: xuxingscience@126.com。

基金项目: 宁夏科技攻关资助项目; 宁夏自然科学基金资助项目 (NZ1132)。

收稿日期: 2011-12-20

Abstract: Taking *Selaginella tamariscina* and *Selaginella sanguinolenta* as experimental materials, the photosynthetic characteristics of the leaves under different light intensity (no shading (control CK; light transmittance 100%), single shading (light transmittance 70%), double shading (light transmittance 50%), three layer of shading (light transmittance 20%)) were studied. The results showed that the 2 species of *Selaginella* in no shading and single shading conditions, net photosynthetic rate was higher than the other two treatment of *Selaginella*; *Selaginella tamariscina* diurnal variation of net photosynthetic rate curve for Shuangfeng, had obvious midday depression, but *Selaginella sanguinolenta* midday depression was not obvious. The degree of recovery from midday depression, *Selaginella tamariscina* illumination adaptability was wider than *Selaginella sanguinolenta*. Chlorophyll content and specific leaf weight changed further proved the point.

Key words: *Selaginella tamariscina*; *Selaginella sanguinolenta*; net photosynthetic rate; photosynthetic characteristics

利亚引进;四翅滨藜(*Atriplex canescens*)由美国引种,在宁夏银北地区种植。在宁夏大学后勤集团温室用穴盘育苗,育苗 20 d 后移栽到 10 cm×10 cm 的营养袋中,营养袋土壤中加入 30% 的基质,营养袋中幼苗生长到 10 cm 大小后,选大小均匀的幼苗进行盆栽,待处理。

1.2 试验方法

4 月上旬在花盆(30 cm×20 cm×20 cm)内填装 10 kg 土壤,土样为不受盐碱影响的正常土壤。每盆施入肥料: N_2 :0.1 g/kg 土, P_2O_5 :0.06 g/kg 土, K_2O :0.06 g/kg 土。将营养袋中生长的四翅滨藜、大洋洲滨藜于 4 月 7 日移栽到花盆种,等其在花盆中生长 40 d 后,进行胁迫处理。试验共设 4 个处理:①对照组(CK)、②150 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液、③300 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液、④450 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液,每处理 10 次重复,共计 80 盆。从 5 月 17 日开始,每天早上 9:00 对盆栽材料进行处理。每天递增 50 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液,至基质中达到最高浓度为止,对照组用同等数量的自来水浇灌,胁迫处理 21 d 后取样。

1.3 项目测定

材料用 F. A. A 固定液固定,石蜡切片法制片。切片厚度 8~12 μm ,对材料染色采用番红与固绿色法。分别在 4、10、40 倍物镜下观察并拍照。用 Motic Images Plus 2.0 软件测定表皮细胞厚度、被覆物厚度,在 10 倍物镜下统计晶体数目,并观察叶的结构。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 $NaHCO_3$ 胁迫下四翅滨藜叶解剖结构特征

四翅滨藜叶为条形,近无柄,具短尖,四翅滨藜叶片扁平,为等面叶。长 2.1~7.0 cm,宽 0.40~0.85 cm(主要受生长土壤中碱含量的影响);叶片中部呈微凹,叶脉不明显,只有中脉可见,上下表皮均有白色粉末状覆被物(盐囊泡)。四翅滨藜叶片结构由表皮及附属物、叶肉、叶脉(维管束)组成。叶片厚度 24.83~37.24 μm 。

2.1.1 表皮被覆物的变化 由表 1 和图 1 可知,四翅滨藜叶片表面有较厚的被覆物,对四翅滨藜叶片表皮被覆物厚度数据进行方差分析,当处理为 150 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 时叶片其表皮被覆物与 CK 相比有明显增厚,增厚效果差异显著($P < 0.05$),其上表皮被覆物 6.25 μm ,下表皮被覆物厚度 5.48 μm ,以 1.8 层为主;而当处理达到 300 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液时,其上表皮被覆物 5.69 μm ,下表皮被覆物厚度 5.58 μm ,以 1.6 层为主,说明表皮被覆物厚度的增加与植物生长环境密切相关,四翅滨藜叶片在低浓度 $NaHCO_3$ 胁迫下其表皮被覆物厚度增加,而在高浓度条件下表皮被覆物厚度相对于低浓度处理其表皮被覆物厚度有明显降低趋势。

表 1 不同浓度 $NaHCO_3$ 溶液处理下的四翅滨藜叶结构参数

Table 1 Leaf structure indices of *Atriplex canescens* under different $NaHCO_3$ treatments

处理 Treatment /mmol·L ⁻¹	上表皮覆物厚度 Tectum of upper epidermis thickness / μm	下表皮覆物厚度 Tectum of lower epidermis thickness / μm	上表皮厚度 Upper epidermis thickness / μm	下表皮厚度 Lower epidermis thickness / μm	晶体数 Crystal number /个
CK	3.99b	4.83a	2.02c	1.96bc	5.0b
150	6.25a	5.48a	3.05a	2.67a	6.8a
300	5.69a	5.58a	2.69ab	2.32ab	5.6ab
450	2.95b	3.52b	2.38bc	1.79c	5.5ab

注:同列数据后不同字母分别表示处理之间显著差异($P < 0.05$)。下同。

Note: Different letters mean significant differences between treatments at 0.05 level.

The same below.

2.1.2 表皮厚度的变化 四翅滨藜叶片表皮细胞形状不规则,有的呈圆形,有的呈扁圆形。由表 1 可知,随着土壤中碱浓度的增大,叶片表皮厚度也有明显变化。在 CK 条件下生长的四翅滨藜其叶片上表皮细胞厚度 2.02 μm ,下表皮细胞厚度 1.96 μm ;150 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 胁迫下的叶片其上表皮细胞 3.05 μm ,下表皮细胞厚度 2.67 μm ,与 CK 相比差异显著;但在 300 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 胁迫时其表皮细胞厚度相对 150 mmol/L 有减少趋势,差异显著,450 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 胁迫下叶片其表皮细胞厚度相对 150 mmol/L 减少明显,差异极显著($P < 0.01$),可见在不同浓度 $NaHCO_3$ 溶液处理之间四翅滨藜叶片表皮厚度变化有显著差异。

2.1.3 叶肉及维管束的变化 叶肉主要由栅栏组织和贮水组织组成,厚度 18.04~26.24 μm 。栅栏组织细胞呈短棒状,排列规则且较为紧密,在维管束间间断,在维管束鞘外呈弧形排列,未见与表皮平行的栅栏细胞。贮水组织是由具有中央大液泡的大型薄壁细胞组成,分布于维管束之间的大部分空隙,厚度与叶肉厚度相当。四翅滨藜叶中维管组织发达,维管束鞘由内含大量叶绿体的扇形细胞组成。试验中观察到,维管束排列均匀且紧密。主脉维管束鞘弧形,侧脉维管束鞘为环形维管束鞘细胞呈花环结构排列,为典型的 C_4 植物(图 1)。

2.1.4 晶体数目的变化 四翅滨藜叶内的晶体主要分布于叶的栅栏组织和维管束组织之中。在 CK 条件下生长的四翅滨藜其叶片单位面积结晶 5 个,在 150 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 处理的条件下晶体数目有增加,但与 CK 之间差异不显著。从 300 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液处理开始,叶片在一个视野下的结晶数目与 150 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 处理相比存在显著差异($P < 0.05$),到 450 mmol/L 的 $NaHCO_3$ 溶液处理下的晶体数目达到 5.5 个。

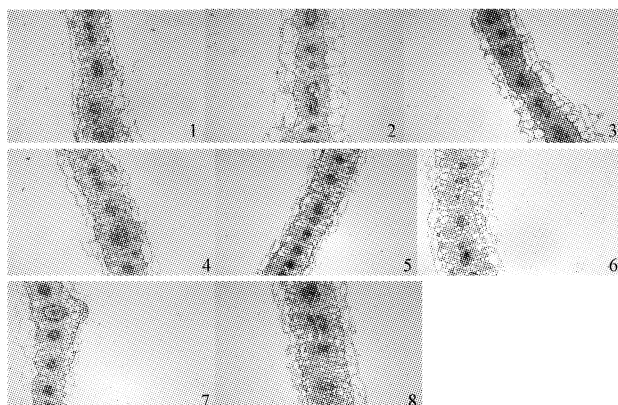


图1 不同浓度 NaHCO_3 溶液处理的四翅滨藜和大洋洲滨藜的叶解剖结构

注:1 四翅滨藜(CK), 2 四翅滨藜(150 mmol/L), 3 四翅滨藜(300 mmol/L), 4 四翅滨藜(450 mmol/L), 5 大洋洲滨藜(CK), 6 大洋洲滨藜(150 mmol/L), 7 大洋洲滨藜(300 mmol/L), 8 大洋洲滨藜(450 mmol/L)。

Fig. 1 Leaves structure indices of *Atriplex canescens* and *Atriplex nummularia* under different NaHCO_3 treatments

Note: 1 *Atriplex canescens* (CK), 2 *Atriplex canescens* (150 mmol/L), 3 *Atriplex canescens* (300 mmol/L), 4 *Atriplex canescens* (450 mmol/L), 5 *Atriplex nummularia* (CK), 6 *Atriplex nummularia* (150 mmol/L), 7 *Atriplex nummularia* (300 mmol/L), 8 *Atriplex nummularia* (450 mmol/L)。

2.2 不同浓度 NaHCO_3 溶液处理大洋洲滨藜叶解剖结构特征

大洋洲滨藜叶为互生叶、蓝灰色、有一层鳞状白色的覆盖层,宽 5~6 cm,略呈广椭圆形;叶缘不规则,有锯齿或全缘。大洋洲滨藜叶片扁平,为等面叶(主要受生长土壤中碱含量影响);从叶片整体性状看出,叶中部微凹,叶脉明显,仅见中脉,表皮有白色粉末状覆被物(盐囊泡)。大洋洲滨藜叶结构由表皮及附属物、叶肉、叶脉(维管束)组成。叶片厚度 25.34~43.26 μm 。

2.2.1 表皮被覆物的变化 大洋洲滨藜叶片表面有较厚的被覆物,表面被覆物厚度的增加,不仅能降低植物叶片水分的蒸腾,减少植物体水分的流失,而且能反映植物泌盐量的多少。由表 2 可知,在 CK 条件下生长的叶片上表皮被覆物厚度 4.82 μm ,下表皮被覆物厚度 5.08 μm ,以 1.4 层为主;150 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下的叶片其上表皮被覆物 5.83 μm ,下表皮被覆物厚度 5.68 μm ,以 1.6 层为主;300 mmol/L 的 NaHCO_3 溶液浇灌下生长的叶片其上表皮被覆物 3.77 μm ,下表皮被覆物厚度 4.54 μm ,以 1.4 层为主;450 mmol/L 的 NaHCO_3 溶液浇灌下生长的叶片其上表皮被覆物 2.57 μm ,下表皮被覆物厚度 2.83 μm ,以 1 层为主。

2.2.2 上表皮细胞厚度的变化 大洋洲滨藜叶片上下表皮各分部 1 层形状不规则细胞,有的呈圆形,有的呈扁圆形。由表 2 可知,在 CK 条件下生长的大洋洲滨藜叶

片上表皮细胞厚度 1.72 μm ,下表皮细胞厚度 1.77 μm ;150 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下叶片上表皮细胞厚度 2.59 μm ,下表皮细胞厚度 2.28 μm ;300 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下的叶片其上表皮细胞厚度 2.41 μm ,下表皮细胞厚度 2.04 μm ;450 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下叶片其上表皮细胞厚度 2.08 μm ,下表皮细胞厚度 1.71 μm 。

2.2.3 叶肉及维管束的变化 大洋洲滨藜叶肉主要由栅栏组织和贮水组织组成,厚度 24.14~46.42 μm 。栅栏组织细胞呈短棒状,与叶片表皮细胞呈垂直方向排列,紧密地排列在维管束鞘外。栅栏组织在叶片中排列的紧密程度受外界环境的影响,在 CK 条件下叶片中的栅栏组织排列较疏松,存在大量空隙,而当 150 mmol/L NaHCO_3 胁迫下的叶片中栅栏组织排列明显紧密,叶肉细胞中空隙减少。当浓度加大时,叶片中栅栏组织排列出现比低浓度胁迫有所疏松,到用 450 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫时,叶片中栅栏组织细胞开始有排列不规则现象。大洋洲滨藜叶片同样中具有发达的维管组织,维管束鞘由内含大量叶绿体的扇形细胞组成。主脉维管束鞘弧形,侧脉维管束鞘为环形维管束鞘细胞呈花环结构排列。由叶片的横切结构可以看出,大洋洲滨藜为 C_4 植物(图 1)。

2.2.4 晶体数目的变化 大洋洲滨藜叶内有晶体存在,主要分布于叶的栅栏组织和维管束组织之中。随着土壤中盐碱量的变化,其晶体数目有明显的变化趋势。由表 2 可知,在 CK 条件下生长的大洋洲滨藜其叶片单位面积结晶 5.4 个;150 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下的叶片单位面积结晶 7.8 个;300 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下的叶片单位面积结晶 6.6 个;450 mmol/L 的 NaHCO_3 胁迫下叶片其单位面积结晶 5.6 个(40 倍物镜下一个视野内)。

表 2 不同浓度 NaHCO_3 溶液处理下的大洋洲滨藜叶结构参数

Table 2 Leaves structure indices of *Atriplex nummularia* under different NaHCO_3 treatments

处理 Treatment /mmol · L ⁻¹	上表皮被覆物厚度 Tectum of upper epidermis thickness / μm	下表皮被覆物厚度 Tectum of lower epidermis thickness / μm	上表皮厚度 Upper epidermis thickness / μm	下表皮厚度 Lower epidermis thickness / μm	晶体数 Crystal number /个
CK	4.82ab	5.08a	1.72b	1.77a	5.4b
150	5.83a	5.68a	2.59a	2.28a	7.8a
300	3.77bc	4.54a	2.41ab	2.04a	6.6ab
450	2.57c	2.83b	2.08ab	1.71a	5.6ab

3 结论与讨论

试验结果表明,2 种滨藜在低浓度(150 mmol/L)碱胁迫下,叶片上下表皮被覆物厚度、叶片的上下表皮细胞厚度与对照相比有增厚趋势,说明 2 种滨藜在低浓度时,通过叶表皮细胞厚度的增大、表皮被覆物的增厚,可导致表皮细胞排列紧密,能有效降低叶片表面水分的散失,将吸收的盐分有效地分泌在盐囊泡,进而排出体外,

随着胁迫浓度的升高,叶片上下表皮被覆物厚度、叶片的上下表皮细胞厚度与对照相比有降低趋势,说明当土壤中盐碱含量超过植物的耐受能力时,将会影响植物的正常泌盐能力,导致植物表皮及被覆物厚度的减少和对逆境耐受能力的降低。

滨藜属的盐生种都属于泌盐盐生植物,植物叶片表面覆被物盐囊泡由活细胞和死细胞组成,植物体内过量的盐分贮存在泡状细胞的大液泡中,积累到一定数量后,泡状细胞破裂将盐分排出^[9]。该研究结果表明,2种滨藜叶片在含低浓度(150 mmol/L)盐碱的土壤中生长期,叶片上下表皮被覆物厚度与正常条件(CK)下生长的叶片相比差异明显,说明2种滨藜在受到盐碱胁迫的条件下,其叶片结构发生了变化以适应逆境条件下植物体内各项生理活动的正常进行。在300 mmol/L的NaHCO₃胁迫下,2种滨藜叶片表皮被覆物厚度与150 mmol/L的NaHCO₃胁迫下相比,厚度减少极显著,说明当土壤中盐碱含量超过植物的耐受能力时,严重影响植物的正常泌盐能力,导致植物表皮被覆物厚度的减少和对逆境耐受能力的降低。可见2种滨藜叶片表面被覆物在植物耐盐碱方面起着重要的作用。在阳光强烈的情况下,叶片表面被覆物的存在可以有效降低强光对植物叶片的直接伤害,从而提高植物在强光条件下的光合作用效率,而且能降低植物叶片表面水分的蒸腾,减少植物体水分的流失,也能反映出盐生的植物泌盐量。2种滨藜叶片的表皮细胞厚度150 mmol/L的NaHCO₃胁迫下生长的叶片相比有增加趋势,差异显著,当处理浓度达到450 mmol/L时,2种滨藜叶片上表皮被覆物厚度与150 mmol/L的NaHCO₃处理叶片相比减少极显著,说明在高浓度的盐碱胁迫下,植物叶片表现出不适应外界环境的伤害,不能表现出对盐碱胁迫的相应生理反应。可见表皮细胞厚度的增大,可导致表皮细胞排列紧密,叶

片气孔下陷,能有效降低叶片表面水分的散失。2种滨藜叶片中叶肉细胞排列紧密,栅栏组织发达,整个叶肉完全由栅栏组织构成,使得叶肉细胞之间的侧向接触面减少,因而影响叶片内物质在水平方向的运输,所以,叶片内的叶脉比较稠密,以解决物质水平方向的运输。栅栏组织在植物适应逆境环境过程中起着重要作用,构成该组织的细胞与表皮细胞呈垂直方向排列,避免了强光的灼射,而利用衍射光进行光合作用。随着NaHCO₃胁迫的增加,上述2种滨藜属植物叶片中晶体数目也有先增加后降低趋势,可见四翅滨藜和大洋洲滨藜在逆境条件下生长,其以增加叶片中晶体数目来增加自生的耐受胁迫能力。叶片含晶体细胞的增多,是植物可以在逆境条件下积累大量渗透调节物质而降低叶片渗透势,来维持叶片的保水和吸水能力。

参考文献

- [1] 乔秉钧,孙启忠. 植物对盐分的吸收和累积[J]. 四川草原,1993(1): 15-19.
- [2] 张学杰,李法曾. 中国盐生植物区系研究[J]. 西北植物学报,2001,21(2):360-367.
- [3] 任显坤,吴雪峰,谢亚军. 植物抗盐性研究进展的综述[J]. 宁夏农学院学报,1995(4):60-66.
- [4] 赵可夫,张万钧,范海,等. 改良和开发利用盐渍化土壤的生物学措施[J]. 土壤通报,2001(32):90-93.
- [5] 王生力,袁平一,冯朝军. 盐渍土资源综合利用的可持续发展观[J]. 北京地质,2001,13(3):21-24.
- [6] 周三,韩军丽,赵可夫. 泌盐盐生植物研究进展[J]. 应用与环境生物学报,2001,7(5):496-501.
- [7] 王芳玲,石磊. 滨藜属植物的生长发育规律研究[J]. 陕西林业科技,2010(2):8-12,15.
- [8] 刘伟鹏. 新疆两种滨藜属植物的种子萌发对策研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2007.
- [9] James A S, Sarah J G, William R G. Resistance to waterstress of *Alnus maritima*: Intraspecific variation and comparisons to other alders[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53: 281-298.

Effect of NaHCO₃ Stress on Structure of Leaves in Two Kinds of *Atriplex*

ZHANG Xin-xue¹, MAO Gui-lian², XU Xing¹

(1. College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021; 2. College of Life Science, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021)

Abstract: The leaf anatomical structure of *Atriplex nummularia* and *Atriplex canescens* were investigated by analyzing tectum of epidermis thickness, thickness of the epidermis and the number of crystals under different concentrations of NaHCO₃ stress. The results showed that the increased epidermis covering thickness, thickness of the epidermis and the number of crystals in both *Atriplex* leaves was observed under 150 mmol/L NaHCO₃ stress, with the NaHCO₃ concentration increasing(300~450 mmol/L), epidermis covering thickness, thickness of the epidermis and the number of crystals decreased compared to CK, respectively. Both *Atriplex nummularia* and *Atriplex canescens* were able to adapt to alkaline stress through its structure change.

Key words: NaHCO₃ stress; crystal; structure; *Atriplex*