

低浓度 NaCl 对玉米生长的效应

王宝增^{1,2} 赵可夫^{1,*}

¹ 山东师范大学逆境植物研究所, 济南 250014; ² 廊坊师范学院生物系, 河北廊坊 065000

摘要 用不同浓度 NaCl 溶液处理玉米幼苗, 4 周后测定的结果表明, 5、10 mmol·L⁻¹ NaCl 促进玉米生长, 主要表现在: 光合速率增大, 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶和苹果酸脱氢酶活性增强, 细胞质膜透性降低, 超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性增加, 丙二醛、游离氨基酸和可溶性糖含量降低, 蛋白质含量增加, 最终导致干重增加。

关键词 NaCl; 玉米; 生长; 光合速率; 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase); 苹果酸脱氢酶(MDH); 超氧化物歧化酶(SOD); 过氧化氢酶(CAT)

Effect of Low NaCl Concentration on the Growth of *Zea mays* L.

WANG Bao-Zeng^{1,2}, ZHAO Ke-Fu^{1,*}

¹Institute of Plant Stress, Shandong Normal University, Jinan 250014, China; ²Department of Biology, Langfang Teacher's College, Langfang, Hebei 065000, China

Abstract Seedlings of *Zea mays* L. cultured with Hoagland nutrient solutions were treated with different low concentrations of NaCl. The changes in dry weight, photosynthetic rate, the contents of free amino acid, soluble sugars, protein, malondialdehyde (MDA) and chlorophyll, membrane permeability and the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), malic dehydrogenase (MDH), phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPCase) and nitrate reductase (NR) were determined. The results showed that the growth of *Z. mays* was promoted by 5 and 10 mmol·L⁻¹ NaCl. The photosynthetic rate, activities of PEPCase and MDH of *Z. mays* increased under low NaCl concentration, but the MDA content and membrane permeability decreased under low NaCl concentration treatment, on the contrary, the activities of SOD and CAT were promoted, the free amino acid and soluble sugar content decreased. All the changes led to the increase in dry weight of *Z. mays* under low NaCl concentration.

Key words NaCl; *Zea mays* L.; growth; photosynthetic rate; phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPCase); malic dehydrogenase (MDH); superoxide dismutase (SOD); catalase (CAT)

长期以来, 人们普遍接受这样一个观点, 即认为对植物来说, NaCl 不但是一个胁迫因子, 而且是造成盐害的主要因素。然而, 近来的研究证实, 虽然高浓度 NaCl 对植物有害, 但植物的生长的确也需要一定量的 Na⁺ 和 Cl⁻。低浓度 NaCl 对植物的生长不仅没有危害, 反而还能促进植物的生长(郭鹏程等 1993)。从矿质营养的角度来讲, 氯作为植物必需的微量元素已无争议, 但钠的营养问题依然无结论。Brownell (1979) 曾提出钠是 C₄ 植物的必需元素的想法, Marschner (2001) 曾将钠定为“有益元素”, Subbarao 等(2003) 则将其定义为“功能元素”。目前, 人们对此问题主要集中在 NaCl 胁迫和植物抗盐机制的研究, 而对 NaCl 有益作用, 尤其是对非盐生植物的有益作用报道较少。本文以非盐生植物玉米(*Zea mays* L.)

为材料, 从光合作用、活性氧代谢、蛋白质代谢等方面探讨低浓度 NaCl 对非盐生植物的有益效应。

材料与方法

玉米(*Zea mays* L.) 品种‘农大 108’种子用 0.1% HgCl₂ 消毒后, 用自来水冲洗干净, 播种于装有细沙的塑料盆(直径 20 cm、高 22 cm)内。萌发后, 每天浇灌 Hoagland 培养液(用去离子水配制)。培养室的昼夜温度为(30±2)/(23±2) °C, 光照 15 h·d⁻¹, 光强为 600 μmol·m⁻²·s⁻¹, 相对湿度为 60%~80%。长出第二培养叶时, 每盆保留 5 株

收稿 2005-12-07 修定 2006-05-19

资助 国家重点基础研究规划项目(G1999011700)。

*通讯作者(E-mail: zkf@sdu.edu.cn, Tel: 0531-86187879)。

生长一致的幼苗。幼苗长至三叶一心时, 分别用含不同浓度(5、10、20、30、40、80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) NaCl的Hoagland溶液(用去离子水配制)进行处理, 对照为完全Hoagland培养液。每天以原设计浓度的培养液浇灌, 浇灌量为细沙持水量的2倍, 以保持NaCl浓度的恒定。处理4周后, 测定有关指标, 每个处理重复7个。

测定干重时, 取出完整植株, 用去离子水快速冲洗掉沙粒和灰尘, 放入烘箱中以 105°C 杀青10 min, 80°C 烘干至恒重, 然后称重。

光合速率用Li-6400便携式光合作用测定系统(美国Li-COR公司)测定, 叶绿素含量的测定参照张志良(1990)的方法, 苹果酸脱氢酶(malic dehydrogenase, MDH)活性、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPCase)活性参照文献(上海市植物生理学会1985)的方法测定。

丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量测定参照林植芳等(1984)的硫代巴比妥酸方法, 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性用氮蓝四唑法(李合生2000)测定, 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性参照陈建勋(2002)介绍的方法测定, 细胞质膜透性采用电导法(江华等2000)测定。

硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)活性采用磺胺比色法(陈建勋2002)测定。

游离氨基酸含量用茚三酮比色法(西北农业大学1985)测定, 可溶性糖用蒽酮-硫酸比色法(上海市植物生理学会1985)测定, 蛋白质含量用考马斯亮蓝比色法(陈建勋2002)测定。

结果与讨论

1 低浓度NaCl对玉米生长的影响

在5和10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl下, 玉米长势要好于不作NaCl处理的, 在上述2个NaCl浓度处理下, 其干重分别增加29.1% ($P<0.01$)和15.8% ($P<0.05$); 20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的干重不增加; NaCl浓度超过20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 玉米长势呈下降趋势(图1)。由此可以看出, 低浓度NaCl促进玉米生长。

2 低浓度NaCl对玉米幼苗净光合速率、叶绿素含量、MDH和PEPCase活性的影响

从图2~5可见:

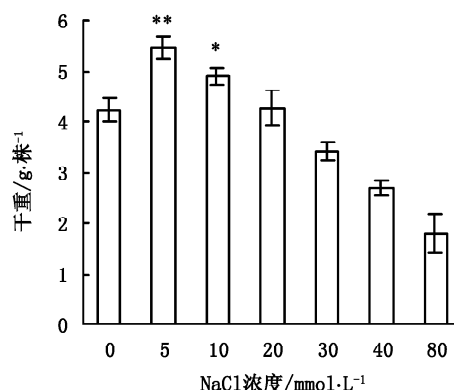


图1 低浓度NaCl对玉米干重的影响
Fig.1 Effect of low NaCl concentration on the dry weight of whole plant of *Z. mays*
平均值 \pm 标准差, $n=7$, * $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。

(1) NaCl处理4周后, 低盐处理的玉米幼苗光合速率明显增加: 5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的玉米, 光合速率增加0.33倍($P<0.05$), 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的增加0.21倍($P<0.05$); 20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的不增加; 30~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的依次下降(图2)。

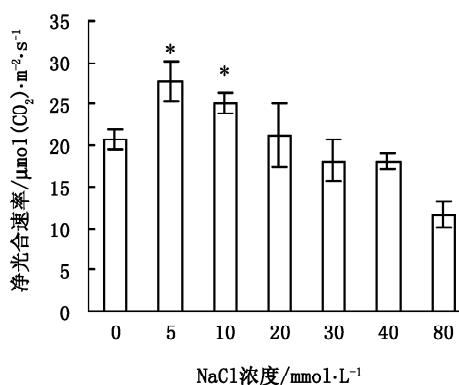


图2 低浓度NaCl对玉米净光合速率的影响
Fig.2 Effect of low NaCl concentration on net photosynthetic rate of *Z. mays*
平均值 \pm 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

(2) NaCl处理浓度在5~10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内的植株叶绿素含量有提高, 20~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内的下降, 且叶绿素含量随着NaCl浓度的增加而降低。从叶绿素的组成而言, 低浓度NaCl主要影响叶绿素a的含量, 5和10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理的叶绿素a含量分别增加17.7%和15.0%(图3)。叶

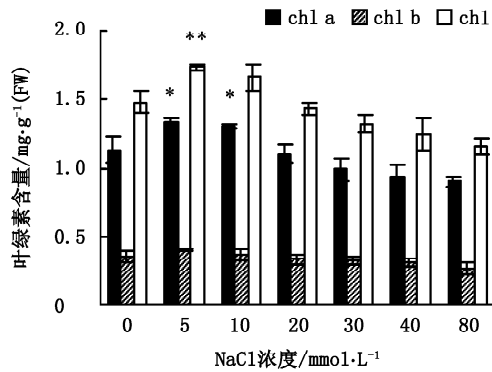


图3 低浓度NaCl对玉米叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effect of low NaCl concentration on chlorophyll content of *Z. mays*

平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。

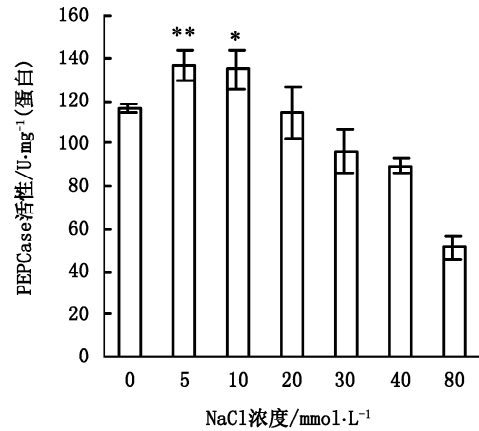


图5 低浓度NaCl对玉米PEPCase活性的影响

Fig. 5 Effect of low NaCl concentration on PEPCase activity of *Z. mays*

平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。

绿素含量增加, 则光能的吸收、传递与转化必然增强, 进一步导致光合产物增加。低浓度 NaCl 导致叶绿素含量的增加原因, 尚有待进一步研究。有资料(Murata和Sekiya 1992)表明, 钠有利于植物叶绿素的合成。

(3) 低盐处理促进玉米幼苗 MDH 活性, 5、10 和 20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的玉米 MDH 活性增加 13.5% ($P<0.05$)、15.8% ($P<0.05$) 和 11.9%; 30 和 40 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的 MDH 活性不增加; 80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 明显抑制玉米 MDH 活性(图 4)。低浓度盐下, 玉米幼苗 PEPCase 活性变化的趋势与 MDH 活性变化趋势基本一致(图 5)。上述 2 种酶活性的增大可以提高 CO_2 的初始固定效率, 为碳

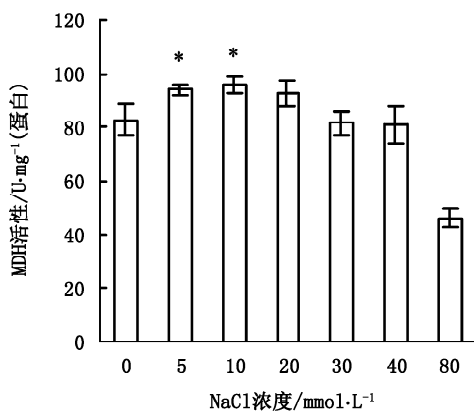


图4 低浓度NaCl对玉米MDH活性的影响

Fig. 4 Effect of low NaCl concentration on MDH activity of *Z. mays*

平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

同化提供充足的原料, 同时也说明低盐下玉米光合速率的增加的确与叶肉细胞的光合活性升高有关。有证据(Brownell和Bielig 1996)表明, 钠参与丙酮酸转化成 PEP 的各个过程, 例如, 将丙酮酸运输到叶肉细胞的叶绿体, 维持光能捕获系统的完整性, 为丙酮酸运输及其转化成 PEP 提供能量等。

3 低浓度 NaCl 对玉米幼苗质膜透性、MDA 含量、SOD 和 CAT 活性的影响

图 6~8 显示:

(1) 在 0~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 下, 玉米幼苗的质膜透性呈现出先降后升的变化趋势, 与 MDA 含量的变化趋势基本一致。5 和 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的玉米幼苗, 其质膜透性分别降低 32.4% ($P<0.05$) 和 18.9% ($P<0.05$); 20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的玉米幼苗, 其质膜透性变化不大; 30~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的玉米幼苗质膜透性增大(图 6)。5 和 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 下的玉米叶中 MDA 含量下降, 而 20~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的 MDA 含量升高(图 7)。

(2) 5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的玉米幼苗 SOD 和 CAT 活性明显增高; 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的虽有增加, 但差异不显著($P>0.05$); 20~80 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的 SOD 和 CAT 活性都下降(图 8)。SOD 和 CAT 作为植物体内的保护酶系统, 其活性的提高必然加速活性氧的清除, 降低植物的氧胁迫。

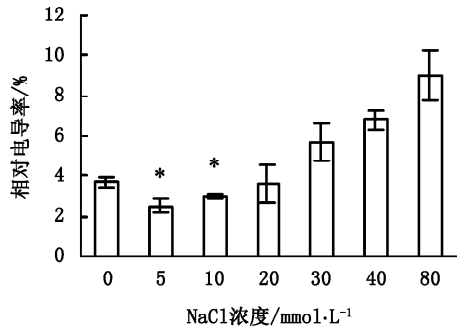


图6 不同NaCl浓度处理下玉米质膜透性的变化
Fig. 6 Changes in membrane permeability of *Z. mays* under different NaCl concentrations
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

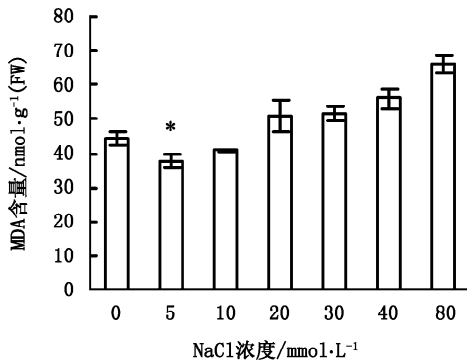


图7 低浓度NaCl对玉米MDA含量的影响
Fig. 7 Effect of low NaCl concentration on MDA content of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

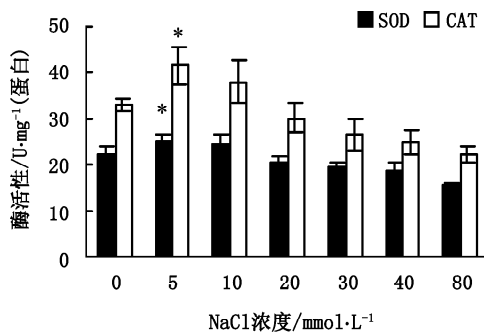


图8 低浓度NaCl对玉米SOD和CAT活性的影响
Fig. 8 Effects of low NaCl concentration on SOD and CAT activities of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

4 低浓度NaCl对玉米叶片NR活性及蛋白质、可溶性糖、游离氨基酸含量的影响

图9~12显示:

(1)低盐处理4周后的玉米叶片NR活性略有上升: 5 mmol·L⁻¹ NaCl处理的NR活性增加0.19倍 ($P<0.05$), 10 mmol·L⁻¹ NaCl处理的NR活性增加0.17倍, 但差异不显著 ($P>0.05$); 40 mmol·L⁻¹ NaCl处理的NR活性下降(图9)。低盐处理的玉米NR活性增加, 这与Ohta等(1987)的实验结果一致。叶片中NR的活性在一定程度上反映了蛋白质的合成和氮代谢活性(邹春琴等1998)。

(2)在5和10 mmol·L⁻¹ NaCl处理的玉米叶中蛋白质含量有所增加, 20 mmol·L⁻¹ NaCl处理的蛋

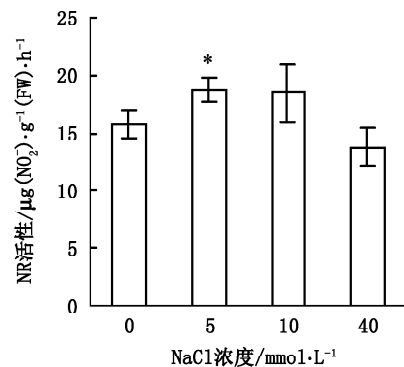


图9 低浓度NaCl对玉米NR活性的影响
Fig. 9 Effect of low NaCl concentration on NR activity of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

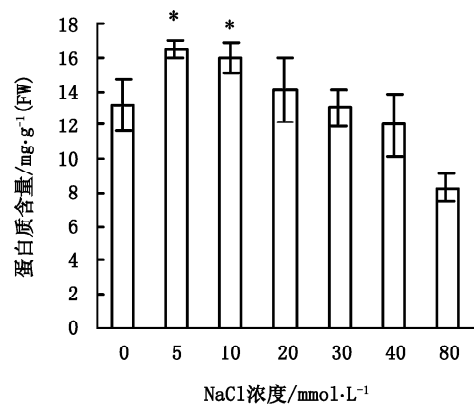


图10 低浓度NaCl对玉米叶片蛋白质含量的影响
Fig. 10 Effect of low NaCl concentration on protein content in leaves of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P<0.05$ 。

低盐下, MDA含量和质膜透性的降低也证实了这一点。

白质含量略有增加, 30 mmol·L⁻¹ NaCl 处理的蛋白质含量不增加, 80 mmol·L⁻¹ NaCl 处理的明显下降(图 10)。在不同盐浓度处理的玉米叶中可溶性糖和游离氨基酸含量都呈现先降低后升高的趋势。5 和 10 mmol·L⁻¹ NaCl 处理的可溶性糖含量降低, 游离氨基酸含量降低 9.5% 和 7.8% ($P < 0.05$)。NaCl 处理浓度在 20~80 mmol·L⁻¹ 范围内, 可溶性糖和游离氨基酸含量均呈现上升的趋势(图 11、12)。NO₃⁻ 高速同化时, 对碳架需求升高, 此时叶片内同化的碳中有部分从合成碳水化合物方向转向蛋白质合成(宋建民等 1998)。在低盐处理下,

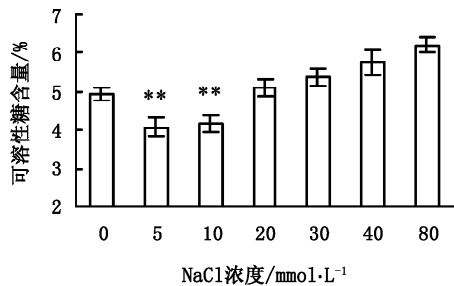


图11 低浓度NaCl对玉米叶片可溶性糖含量的影响

Fig. 11 Effect of low NaCl concentration on soluble sugar content in leaves of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, ** $P < 0.01$ 。

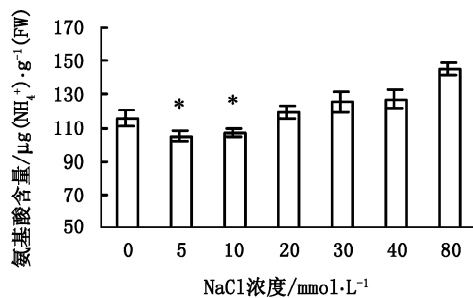


图12 低浓度NaCl对玉米叶片游离氨基酸含量的影响

Fig. 12 Effect of low NaCl concentration on free amino acid content in leaves of *Z. mays*
平均值 ± 标准差, $n=7$, * $P < 0.05$ 。

玉米叶片中可溶性糖和游离氨基酸含量降低, 而蛋白质含量升高, 说明低盐下, 有更多的可溶性糖参与蛋白质的合成, 进而促进了植物的生长。

总之, 低浓度 NaCl 促进玉米生长, 但其中具体机制是什么, 尚有待进一步研究。

参考文献

- 陈建勋(2002). 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社
郭鹏程, 王德清, 董翔云, 金圣爱(1993). 长期施用含氯化肥对土壤性质和作物产量品质的影响. 见: 胡思农主编. 硫、镁和微量元素在作物营养平衡中的作用(国际学术讨论会论文集). 成都: 成都科技大学出版社, 494~499
江华, 师生波, 许大全(2000). 冬季小麦叶片光合作用对温度响应方式变化. 植物生理学报, 26: 69~74
李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 167~169
林植芳, 李双全, 林桂珠, 孙谷畴, 郭俊彦(1984). 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶及脂质过氧化作用的关系. 植物学报, 26(6): 605~615
上海市植物生理学会(1985). 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社
宋建民, 田纪春, 赵世杰(1998). 植物光合碳和氮代谢之间的关系及其调节. 植物生理学通讯, 34(3): 230~238
西北农业大学(1985). 基础生物化学实验手册. 西安: 陕西科技出版社, 51~53
张志良(1990). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 88~91
邹春琴, 张福锁, 毛达如(1998). 铁对玉米内氮代谢的影响. 中国农业大学学报, 3(5): 45~49
Brownell PF (1979). Sodium as an essential micronutrient element for plants and its possible role in metabolism. Adv Bot Res, 7: 117~224
Brownell PF, Bielig LM (1996). The role of sodium in the conversion of pyruvate to phosphoenolpyruvate in mesophyll chloroplasts of C₄ plants. Aust J Plant Physiol, 23: 171~177
Marschner H. 李春俭译(2001). 高等植物的矿质营养. 北京: 中国农业大学出版社, 281~289
Murata S, Sekiya J (1992). Effects of sodium on photosynthesis in *Panicum coloratum*. Plant Cell Physiol, 33: 1239~1242
Ohta D, Matoh T, Takahashi E (1987). Early responses of sodium-deficient *Amaranthus tricolor* L. plants to sodium application. Plant Physiol, 84: 112~117
Subbarao GV, Ito O, Berry WL, Wheeler RM (2003). Sodium—A functional plant nutrient. Crit Rev Plant Sci, 22(5): 391~416