

干旱胁迫下水杨酸对银沙槐子叶表皮气孔开度的影响

徐萍, 李进*, 吕海英, 李永洁, 张侠

新疆师范大学生命科学学院, 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 乌鲁木齐830054

摘要: 以沙生植物银沙槐(*Ammodendron argenteum*)幼苗为实验材料, 采用PEG处理和PEG+SA综合处理两种方式, 其中SA包括不同浓度、不同时间和不同pH值3种处理, 显微观察干旱胁迫处理、干旱胁迫下外源水杨酸处理对子叶表皮气孔开度的影响, 以探讨干旱与气孔运动的关系。结果表明: 干旱胁迫处理后, 气孔运动的趋势是随着PEG浓度的增加, 孔径逐渐减小。在干旱胁迫下, SA不同浓度处理后, 气孔孔径在相同PEG浓度下随着SA浓度的增加而减小; 随SA处理时间的不同, 气孔开度随着时间的延长而变小, 且在不同PEG浓度(0、10%和20%)条件下, 气孔开度的变化与SA处理时间均呈显著($R=-0.998^{**}$ 、 $R=-0.955^{*}$ 和 $R=-0.983^{*}$)负相关; SA溶液pH值越低, 对气孔开度的抑制作用越明显。可见, 干旱胁迫后能减小银沙槐气孔孔径的大小, 在干旱胁迫处理下施加SA处理, SA对银沙槐气孔开度的抑制作用加剧, 说明SA在提高银沙槐的抗旱性方面起到了一定作用。

关键词: 银沙槐; 干旱胁迫; 水杨酸; 表皮; 气孔; 开度

Effect of Salicylic Acid on Stomata Aperture of Epidermis in *Ammodendron argenteum* Cotyled under Drought Stress

XU Ping, LI Jin*, LÜ Hai-Ying, LI Yong-Jie, ZHANG Xia

Key Laboratory of Species Diversity Application and Control in Xinjiang, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China

Abstract: Taking *Ammodendron argenteum* seedlings as experimental materials, methods of PEG and PEG+SA combined treatment were adopted. SA includes three different density, time, and pH treatment. Drought stress and drought stress to exogenous salicylic acid's influences on cotyledon epidermis' stomata aperture were observed by microscope in order to explore the relationship between drought and stomata movement. The results showed that after drought stress stomata movement increased and aperture decreased as the PEG density went up. In the environment of drought stress and same PEG density, stomata aperture decreased as SA density increased after different SA density treatment; stomata aperture decreased as SA treatment time went on and on the condition of different PEG density (0, 10% and 20%), the change of stomata aperture and SA treatment time all showed significant negative correlation ($R=-0.998^{**}$, $R=-0.955^{*}$ and $R=-0.983^{*}$). The lower pH of SA solution was, the more significant inhibitional effect it had on stomata aperture. To conclude, drought stress made stomata aperture decrease. Under drought stress, treatment with SA intensified the inhibitional effect on stomata aperture. It revealed that SA had a certain effect on improving drought resistance of *A. argenteum*.

Key words: *Ammodendron argenteum*; drought stress; salicylic acid; epidermis; stomata; aperture

植物叶片表皮上的特殊结构——气孔由一对保卫细胞及其之间的间隙组成(郑玉龙等2005), 它像一个自动的“安全阀门”, 控制着植物与外界环境间水分和气体的交换, 既能避免水分过多蒸腾, 又能保证吸收二氧化碳。当环境变化时, 气孔通过保卫细胞来改变气孔孔径大小, 调节气孔开度, 进而调节植物的蒸腾、呼吸、光合等重要生理活动, 从而适应变化的环境(Gray和Hetherington 2004)。

气孔开度受多种因素的影响, 如干旱、CO₂浓度、光照、湿度及外源生长物质等。干旱是逆境

胁迫之一, 气孔关闭则是重要的应答反应之一。干旱胁迫会诱导气孔关闭, 减少水分散失, 提高植物抗逆性。在干旱胁迫环境中生长的大多数植物, 会出现气孔密度增大伴随气孔开度减少的现象。如大豆(*Glycine max*)叶片气孔变小(王孝威等2003), 气孔开度减小(Li等2004); 玉米(*Zea mays*)叶

收稿 2014-01-26 修定 2014-03-10

资助 国家自然科学基金(31160094)、青年科学基金(31200300)和新疆师范大学研究生创新基金(20121207)。

* 通讯作者(E-mail: xjcjlj4@xjnu.edu.cn; Tel: 0991-4332353)。

片的气孔在土壤中中度干旱下其密度增大, 但气孔的长度、宽度则明显减小(于海秋等2008); 黄瓜(*Cucumis sativus*)在重度干旱胁迫下气孔大小和开度显著减小(王玉珏等2010)。水杨酸(salicylic acid, SA)是植物体内普遍存在的一种小分子酚类物质, 作为一种内源信号分子, 具有多种生理调节作用, 如改变膜通透性, 影响离子吸收, 增强植物抗病性, 诱导气孔关闭等, 因而Raskin (1992a, b)提出将SA看作一种新的植物激素。目前, 关于SA调节气孔开度的相关报道也有一些, Mori等(2001)利用外源SA处理蚕豆(*Vicia faba*)叶片表皮后发现, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理5、10、30 min使蚕豆气孔开度分别缩小14%、26%、43%; 浓度为1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时可使蚕豆气孔开度降低50%, 10³及10² $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA使气孔完全关闭(Manthe等1992); 王晓黎等(2011)用SA处理黄瓜子叶表皮后, 在浓度为1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时气孔几乎关闭, 随处理时间延长至3 h时, 气孔开度相对缩小了90%, 且随SA浓度增加, 低pH值抑制气孔张开程度越大。由此可看出, 气孔开度的调节随着SA不同的施用浓度、施用时间、施用方式或不同作物之间而产生差异。

银沙槐(*Ammodendron argenteum*)为豆科银沙槐属沙生落叶灌木, 我国仅分布于新疆伊犁塔克尔莫乎尔沙漠, 具有极强的耐干旱和耐沙埋的能力, 现被列为国家级保护植物、新疆二级保护物种(梁凤丽和胡义军2007)。国内外对银沙槐的研究主要集中在种子微形态(马骥等2003)、盐旱胁迫对种子萌发及幼苗的影响(曹满航等2011; 庄伟伟等2010a, b)、植物内生菌(安登第等2010)等方面, 但目前关于银沙槐幼苗气孔开度变化的研究还未见报道。本文研究在聚乙二醇(PEG-6000)模拟的干旱胁迫下及外源水杨酸的作用下, 银沙槐表皮气孔开度变化, 探讨在PEG处理下SA与气孔运动的关系。旨在揭示SA在银沙槐气孔开度调节对干旱逆境响应的过程中是否起作用, 这对研究在新疆特有干旱性气候条件下提高植物水分利用率具有重要意义。

材料与方 法

1 研究区域概况

塔克尔莫乎尔沙漠位于新疆伊犁霍城县, 地处43°50'34"~44°09'00"N, 80°27'00"~80°51'28"E,

东西长30 km, 南北宽10~35 km, 自西向东呈梯形分布, 面积485 km^2 。分布区由抛物线状沙丘组成, 高度3~8 m, 多为固定、半固定沙丘; 具有大陆性温带荒漠气候特点, 冬冷夏热, 夏季干燥, 年降水相对较少, 昼夜温差大; 年均日照时间长, 平均2 900~3 000 h; 年平均气温约10 $^{\circ}\text{C}$, 降水量约160 mm, 冬季降雪与春季降雨成为植物自然生长和繁衍的重要条件; 全年起风沙平均46次, 最多可达55次, 风沙危害为主要自然灾害之一(海鹰等2003; 李进和杨志江2008)。

2 实验材料

2012年7月采自塔克尔莫乎尔沙漠的银沙槐 [*Ammodendron argenteum* (Pall.) Kuntze]种子, 挑选颗粒饱满、大小一致的种子, 浓硫酸120 min浸种处理后蒸馏水洗净, 再用5% NaClO溶液消毒表面5 min, 置于铺有2层滤纸的培养皿(直径9 cm)中, 盖好培养皿上盖, 置于(25±2) $^{\circ}\text{C}$ 人工气候培养箱中催芽萌发, 用称重法补充每天损失的水分以保持滤纸和种子湿润。环境条件为25 $^{\circ}\text{C}$ /16 $^{\circ}\text{C}$ (昼/夜)、光照强度300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、10 h光周期(8:00~18:00为白天)、空气湿度75%~85%。

3 实验处理

3.1 PEG处理

采用PEG溶液的渗透胁迫模拟土壤干旱胁迫, 将PEG-6000配制成质量分数分别为5%、10%、15%、20%、25%的渗透溶液, 对应溶液水势梯度为-0.054、-0.177、-0.393、-0.735和-0.900 MPa (Michel和Kaufmann 1973)。当子叶展开, 下胚轴长至2 cm时, 将幼苗分为6组, 5个处理组, 1个对照组, 每组20个苗。置于垫有8层吸水纸和1层滤纸培养皿(直径9 cm)中, 各加入15 mL不同质量分数的PEG-6000溶液, 至滤纸饱和且表面无明水, 以蒸馏水为对照组, 置于(25±2) $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱中萌发, 试验中根据需要补充相应浓度的PEG溶液。每个处理重复3次。胁迫至第5天, 取样观测气孔开度的变化。

3.2 PEG+SA处理

当子叶展开, 下胚轴长至2 cm时, 对植物连续叶面喷施配好的SA溶液, 进行不同浓度、时间、pH值的处理。SA实验中包括3组处理: (1)不同浓度SA处理: 蒸馏水配制0.001、0.01、0.1、1.0 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA溶液, 处理时间为3 d; (2)不同时间SA

处理: 选择 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA的水溶液, 分别处理0、1、2、3、4 d; (3)不同pH值的SA溶液处理: $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 6.0、7.0或8.0)分别配制 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA溶液, 处理时间为3 d。之后每组处理分别进行对照、10%、20% PEG溶液胁迫处理, 胁迫至第5天, 之后取样观测气孔开度的变化。每个处理重复3次。

4 气孔开度观察

取处理后的表皮组织先用脱脂棉蘸酒精拭去灰尘, 涂一层薄薄的指甲油, 待其干后, 剥取指甲油, 用解剖刀刮掉下表皮及大部分叶肉组织, 留下上表皮。放在载玻片上, 使之自然伸展, 盖上盖玻片, 置于MOTIC BA 300数码显微镜 10×40 倍下观察并测定每气孔开放口的长度和宽度。气孔长度为平行于气孔器的最长值, 气孔宽度为垂直于气孔器的最宽值。每个处理随机选取5个视野, 每视野测定10个气孔, 每组处理共测定50个气孔。

气孔开度的计算公式为, 气孔开度= $\frac{1}{2}lab$, 其中a表示 $\frac{1}{2}$ 气孔开度的长度, b表示 $\frac{1}{2}$ 气孔开度的宽度(Inamullah和Isoda 2005; Wise等1982)。

5 数据分析

所得数据采用Excel 2003进行处理并制图, 并利用SPSS 17.0软件进行各处理组气孔开度的差异

显著性分析($P<0.05$)和相关性分析, 相关性评价采用Pearson相关系数法。实验结果以平均值 \pm 标准误差表示。

实验结果

1 PEG胁迫对气孔开度的影响

从图1、2可以看出PEG胁迫处理后气孔开度的变化情况。随着PEG浓度的增加, 银沙槐子叶表皮气孔孔径均表现出逐渐减小的趋势, 气孔开度逐渐减小。轻度胁迫下(PEG浓度为5%), 气孔开度与对照组相比无显著差异($P>0.05$); 中度胁迫下

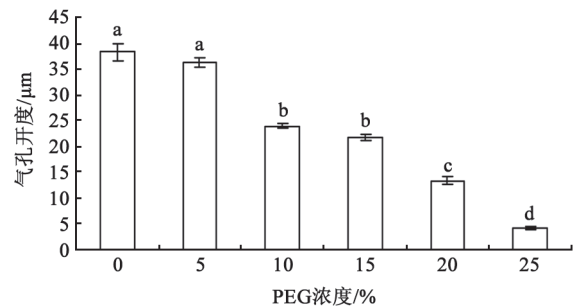


图1 PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化
Fig.1 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon with PEG treatments
各柱形上不同字母表示显著差异($P<0.05$)。

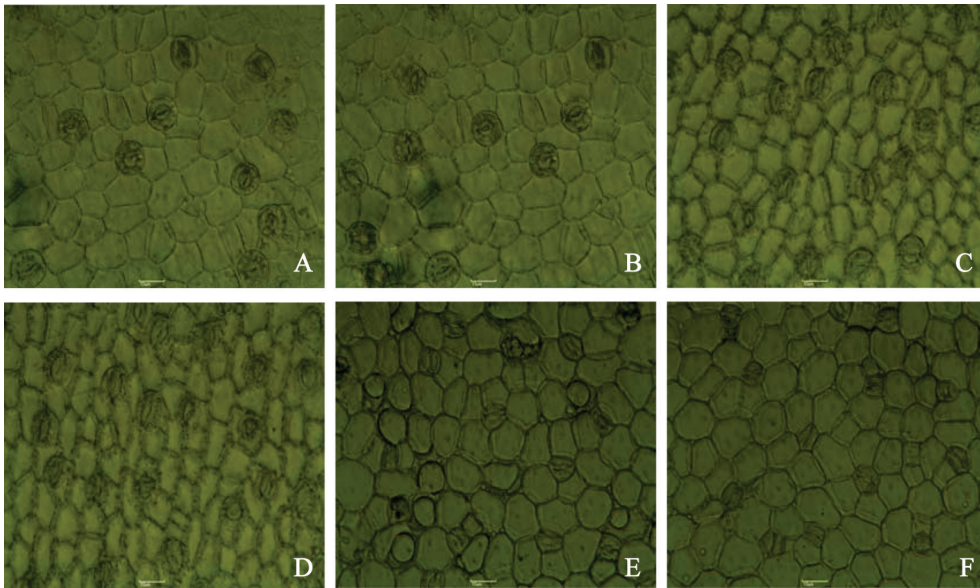


图2 不同浓度PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.2 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon with different PEG concentration

A: 蒸馏水; B: 5% PEG溶液; C: 10% PEG溶液; D: 15% PEG溶液; E: 20% PEG溶液; F: 25% PEG溶液。倍数 10×40 , 图5、8、10同。

(PEG浓度10%和15%)气孔开度相较于对照分别减少37%和43%, 差异性显著($P<0.05$); 重度胁迫下(PEG浓度20%和25%)气孔开度相较于对照分别显著减少65%和89% ($P<0.05$)。当PEG浓度为20%和25%时, 气孔几乎关闭(图2-E、F), 且与对照(图2-A)相比, 气孔明显缩小, 个体形态小于周围表皮细胞, 而在正常及轻度胁迫下, 气孔完全张开, 形态大小与周围表皮细胞等大。从图3看出, 银沙槐叶片气孔开度的变化与PEG浓度呈极显著($R=-0.984^*$)负相关, PEG胁迫对气孔关闭的作用随着浓度的升高而增强。可见干旱胁迫对银沙槐叶片的气孔开度影响较明显。

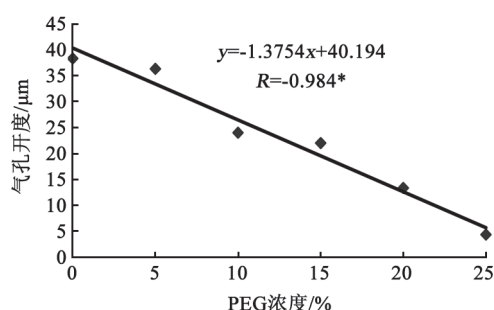


图3 PEG浓度与气孔开度的相关性

Fig.3 The correlation between PEG concentration and stomata aperture

2 SA各浓度处理后PEG胁迫下对气孔开度的影响

图4、5所示不同SA浓度处理后在干旱胁迫条件下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化情况。当PEG浓度相同时, 随着SA浓度的增加, 银沙槐表皮气孔孔径逐渐减小。当PEG浓度为0即单独用不同SA浓度处理时, 0.001 mmol·L⁻¹ SA能使气孔开度相对于正常显著缩小11% ($P<0.05$); 当SA浓度为1 mmol·L⁻¹时, 气孔开度相对于正常显著缩小89%。当PEG浓度为10%条件下用不同SA浓度处理时, 0.001 mmol·L⁻¹ SA的气孔开度相对于正常显著缩小17%; 当SA浓度为1 mmol·L⁻¹时, 气孔开度相对于正常缩小85%。同样, 当PEG浓度为20%条件下用不同SA浓度处理时, 随着SA浓度的增加, 气孔开度急剧减小, 当SA浓度从0.001到1 mmol·L⁻¹, 气孔开度相对于正常显著缩小, 由53%到89%。

同时, 由图5得知, 在SA相同浓度下, 随着PEG浓度的增加, 气孔开度越来越小, 当SA浓度为1

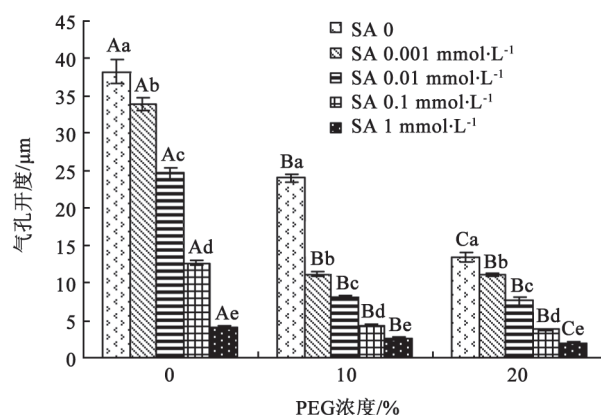


图4 不同SA浓度处理后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.4 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using different concentrations of exogenous SA with PEG treatments

不同小写字母表示测定指标在相同PEG浓度下不同SA浓度间显著差异($P<0.05$), 不同大写字母表示测定指标在相同SA浓度下不同PEG浓度间显著差异($P<0.05$)。

mmol·L⁻¹时, PEG浓度为10%和20%的气孔孔径相比对照分别减少37%和67%, 差异显著。在高浓度PEG (浓度20%)及高浓度SA (1 mmol·L⁻¹)处理下相较于对照蒸馏水处理, 气孔开度显著减小95%。由此得出, 气孔运动对SA很敏感, 随着PEG胁迫的增加, 高浓度的SA溶液对于气孔关闭的调节作用效果更明显。

3 SA处理不同时间后PEG胁迫下对气孔开度的影响

由图6、7可以看出, 在PEG胁迫下, 银沙槐子叶表皮随着喷施SA溶液时间的延长, 气孔开度逐渐减小。当PEG浓度为0即单独用SA不同时间处理, 1 d (图6-A)后气孔孔径开始减小, 比对照显著缩小30% ($P<0.05$), 第4天(图6-D)气孔显著缩小81%, 接近关闭状态; 在PEG浓度为10%用SA不同时间处理后, 处理1 d (图6-E)和2 d (图6-F)后, 子叶表皮气孔开度减小的程度还不是很大, 处理3 d后气孔开度急剧下降, 相较对照显著减小了82%, 而处理3 d (图6-G)到4 d (图6-H)气孔开度变化比较平稳, 无显著差异($P>0.05$); 同样, 在PEG浓度为20%, SA不同时间处理后气孔开度随时间延长而缩小, 到第4天(图6-L)相对处理前显著减小93%, 几乎关闭。SA处理时间相同条件下, PEG高浓度相较于低浓度气孔开度显著减小(图7)。可见, 在PEG胁迫条件下, SA促进气孔关闭作用随着处理时间的延长而增强。

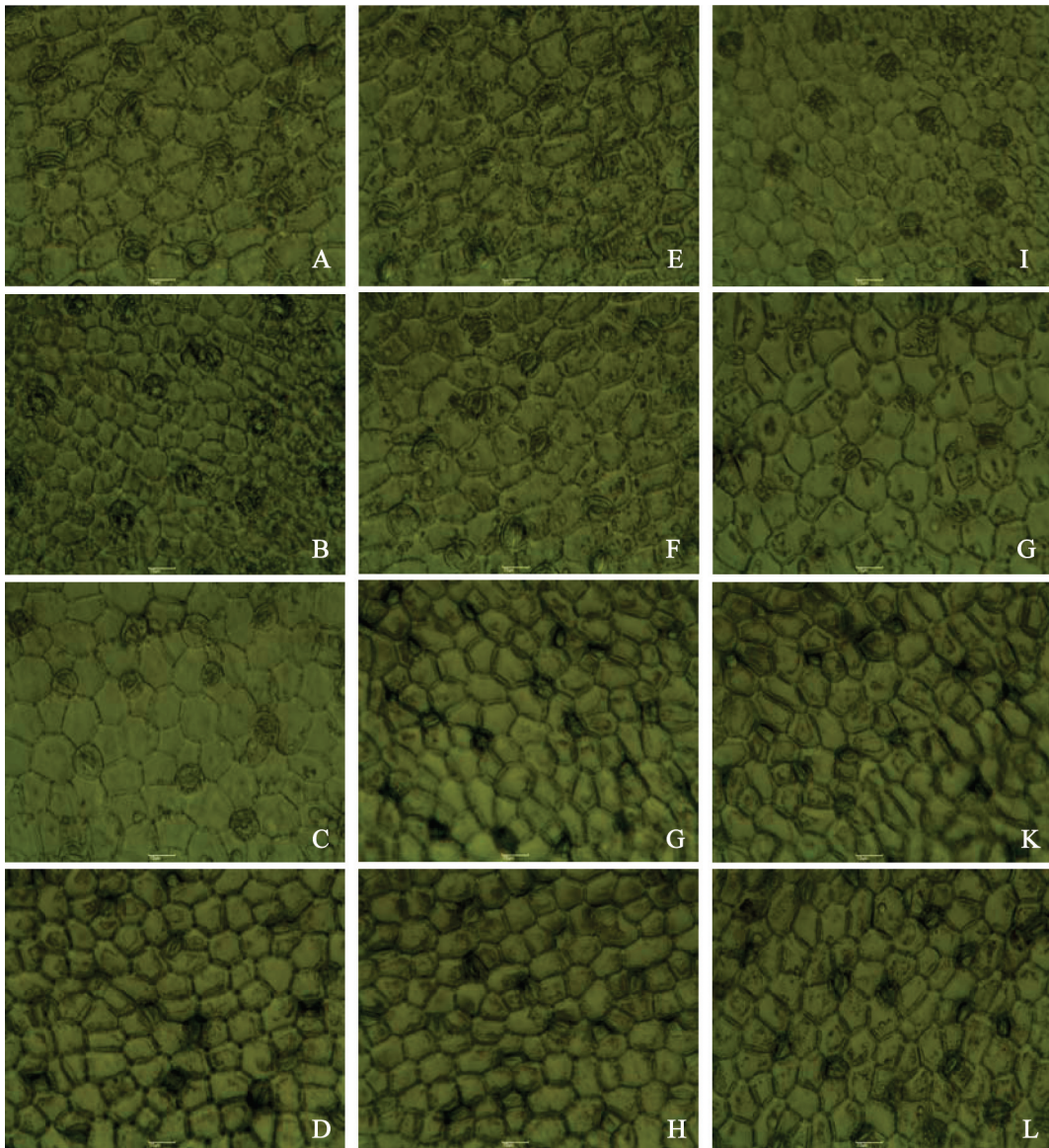


图5 不同SA浓度处理后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.5 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using different concentrations of exogenous SA with PEG treatments

A~D: 蒸馏水+分别处理0.001、0.01、0.1、1 mmol·L⁻¹的SA溶液; E~H: 10% PEG+分别处理0.001、0.01、0.1、1 mmol·L⁻¹的SA溶液; I~L: 20% PEG+分别处理0.001、0.01、0.1、1 mmol·L⁻¹的SA溶液。

从图8看出, 在PEG浓度为0、10%和20%处理下, 银沙槐叶片气孔开度的变化与SA处理时间分别呈极显著($R=-0.998^{**}$)和显著($R=-0.955^{*}$, $R=-0.983^{*}$)负相关, PEG胁迫及SA处理时间对气孔关闭的作用随着浓度的升高、时间的延长而增强。

4 SA溶液不同pH值处理后PEG胁迫下对气孔开度的影响

图9、10所示, 在相同浓度PEG胁迫和不同pH

值SA溶液处理银沙槐叶片后, 随着溶液pH值的降低, 气孔开度逐渐减小。当PEG浓度为0时, pH值为6和7相对于pH值为8的SA溶液使气孔孔径分别缩小了78%和17%, 差异显著($P<0.05$); 当PEG浓度为10%时, 气孔孔径分别显著缩小了84%和19%; 当PEG浓度为20%时, 气孔孔径分别显著缩小了85%和29%, 可见SA溶液的pH值越低, 气孔开度减小的程度越大。同时, 可看出pH值为8、7和6的

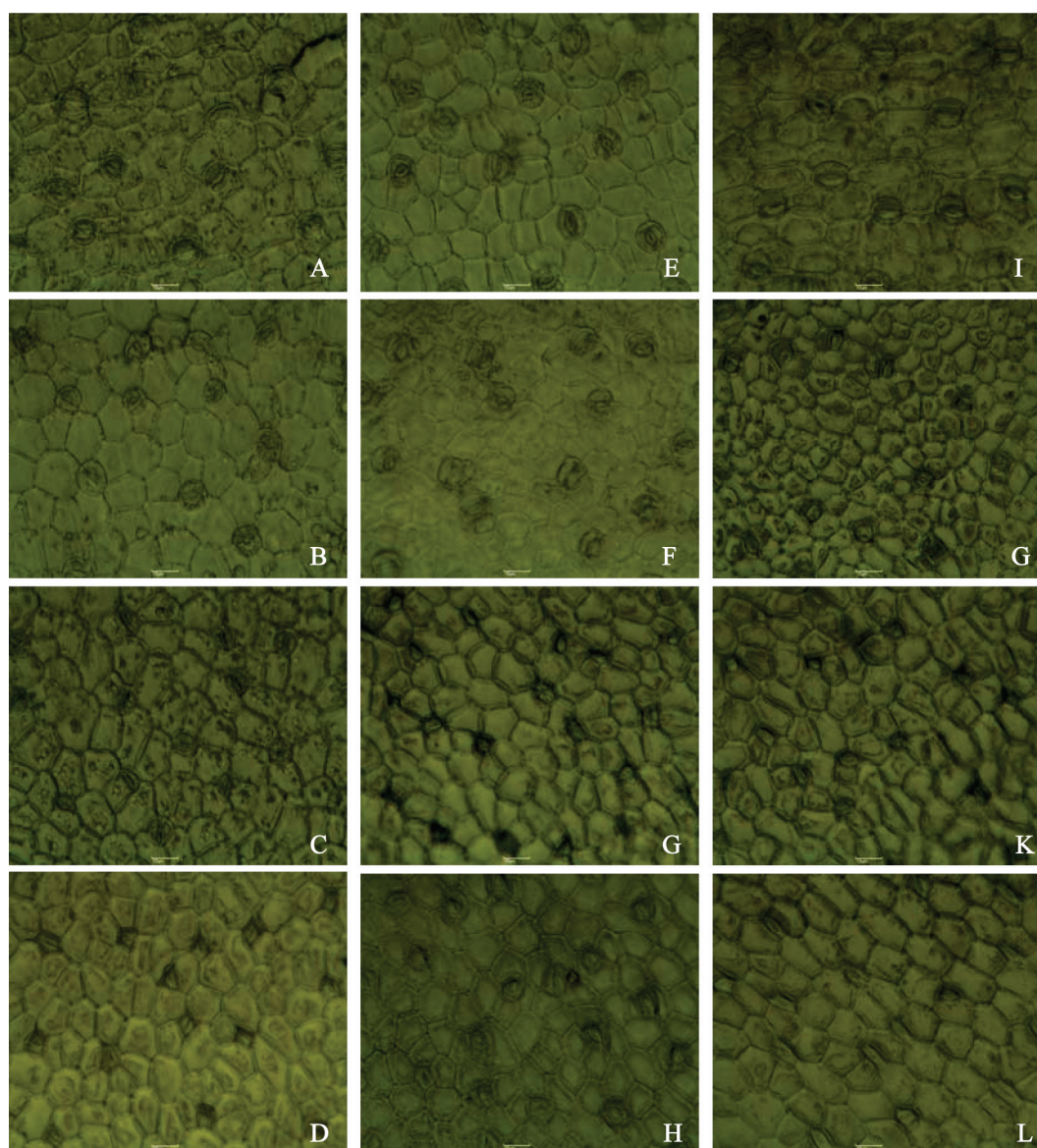


图6 SA处理不同时间后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.6 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using exogenous SA for different application time with PEG treatments

A~D: 蒸馏水+分别处理1、2、3、4 d的SA溶液; E~H: 10% PEG+分别处理1、2、3、4 d的SA溶液; I~L: 20% PEG+分别处理1、2、3、4 d的SA溶液。

SA溶液对气孔开度的抑制作用随着PEG浓度的增加而加强。由此说明SA溶液的pH值与PEG溶液浓度对气孔开度存在互效作用, SA溶液的低pH值能够增强PEG溶液促进气孔关闭的作用。

讨 论

通过调节气孔开放与关闭可控制植物的气体交换和水分蒸腾, 对植物的生活具有重要作用。当

植物周围环境变化时, 植物通过改变气孔孔径的大小来调节自身生理变化, 从而适应变化的环境。因此, 逆境下气孔关闭是植物的一种保护机制。气孔的部分关闭应是提高水分利用效率的一种方法。本研究中, 旱生植物银沙槐通过调节叶片气孔的关闭来减少水分的散失。本研究结果表明银沙槐调节气孔开闭的能力与所受干旱胁迫程度相一致。经历轻度、中度和重度干旱胁迫, 气孔开口逐渐减

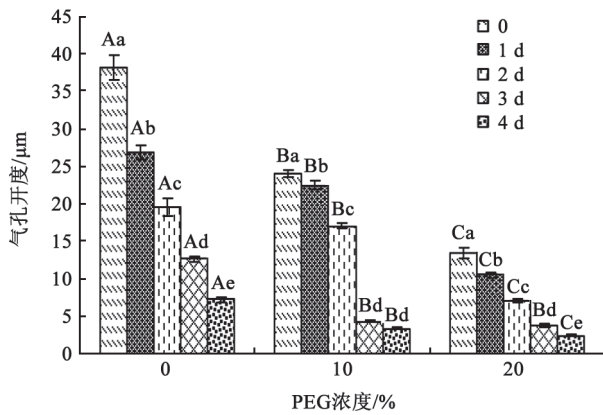


图7 SA处理不同时间后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.7 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using exogenous SA for different application time with PEG treatments

不同小写字母表示测定指标在相同PEG浓度下SA处理不同时间间显著差异($P < 0.05$), 不同大写字母表示测定指标在SA处理相同时间下不同PEG浓度间显著差异($P < 0.05$)。

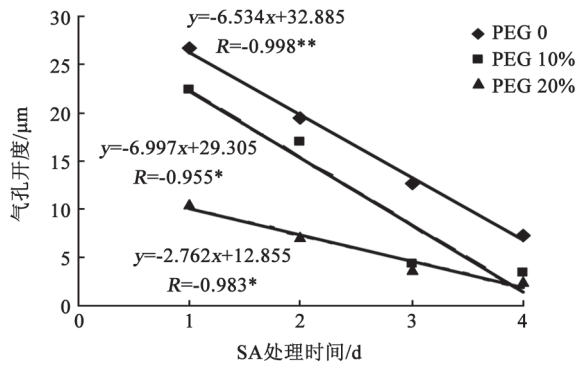


图8 SA处理时间与气孔开度的相关性

Fig.8 The correlation between stomata aperture and application time of SA

小, 其中在重度胁迫下, 气孔几乎关闭, 从而维持生理代谢平衡, 度过干旱逆境。气孔开度减小的现象在梨树(*Pyrus betschneideri*) (高秀萍等2001)、山豆(*Lathyrus sativus*) (杨惠敏等2004)、胡杨(*Populus euphratica*) (司建华等2008)等研究中有报道。干旱下植物气孔的运动受水力学信号和根源化学信号的共同控制(张岁岐等2001)。本研究中采用PEG渗透胁迫模拟土壤水分胁迫, 随着PEG浓度的增加气孔开度逐渐减小, 可能是由于渗透势降低, 膨压减小, 保卫细胞自动萎缩而关闭; 此外, 随着PEG胁迫加强, 推测植物体内ABA含量增加,

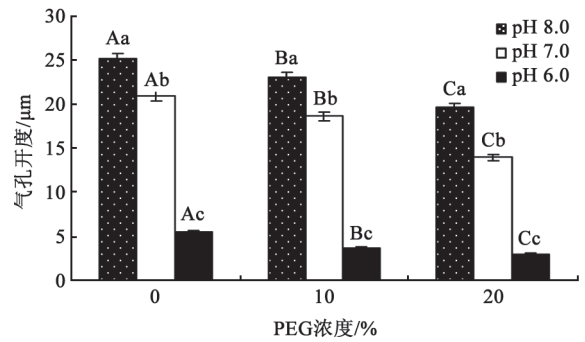


图9 不同pH值SA处理后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.9 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using different pH of exogenous SA with PEG treatments

不同小写字母表示测定指标在相同PEG浓度下SA不同pH间显著差异($P < 0.05$), 不同大写字母表示测定指标在SA相同pH下不同PEG浓度间显著差异($P < 0.05$)。

刺激银沙槐叶片保卫细胞接收信息后引起气孔关闭。通过气孔的运动, 调整光合作用对CO₂吸收以及蒸腾作用对水分散失的平衡, 以气孔的开闭来加以控制, 使植物水分利用率达到最优化, 从而达到对干旱环境的生态适应(王铸豪1986)。

本研究中, 由轻度到重度干旱胁迫下, 施加外源水杨酸, 银沙槐叶表皮气孔随SA浓度的增加而孔径逐渐变小; 随处理时间的延长, 开度逐渐减小; 随SA溶液pH值的降低而对气孔开度的抑制作用越来越强。庄伟伟等(2010b)研究表明银沙槐幼苗在轻度、中度胁迫时植物体内过氧化氢酶(CAT)活性显著上升, 在重度胁迫时CAT活性较低。何金环等(2007)以及李凤玲和何金环(2009)通过研究表明, SA可能通过H₂O₂这个中间成分的介导促使保卫细胞内K⁺外渗导致细胞膨压下降, 细胞失水, 最终气孔关闭。由此我们推测, 在PEG浓度较低水平时, CAT活性高, SA与CAT结合后诱导产生H₂O₂的量明显减少, 抑制保卫细胞膨压下降的能力减弱, 因此在低干旱胁迫下施加外源水杨酸时气孔开度较大; 而在PEG高浓度水平时, CAT活性低, SA与CAT结合后诱导产生H₂O₂的含量增加, 抑制保卫细胞膨压下降的能力增强, 最终导致气孔关闭。一些研究(Munne-Bosch和Penuelas 2003; Cho等2008)也表明SA参与了植物的抗旱进程, 对植物抗旱性具有重要作用。

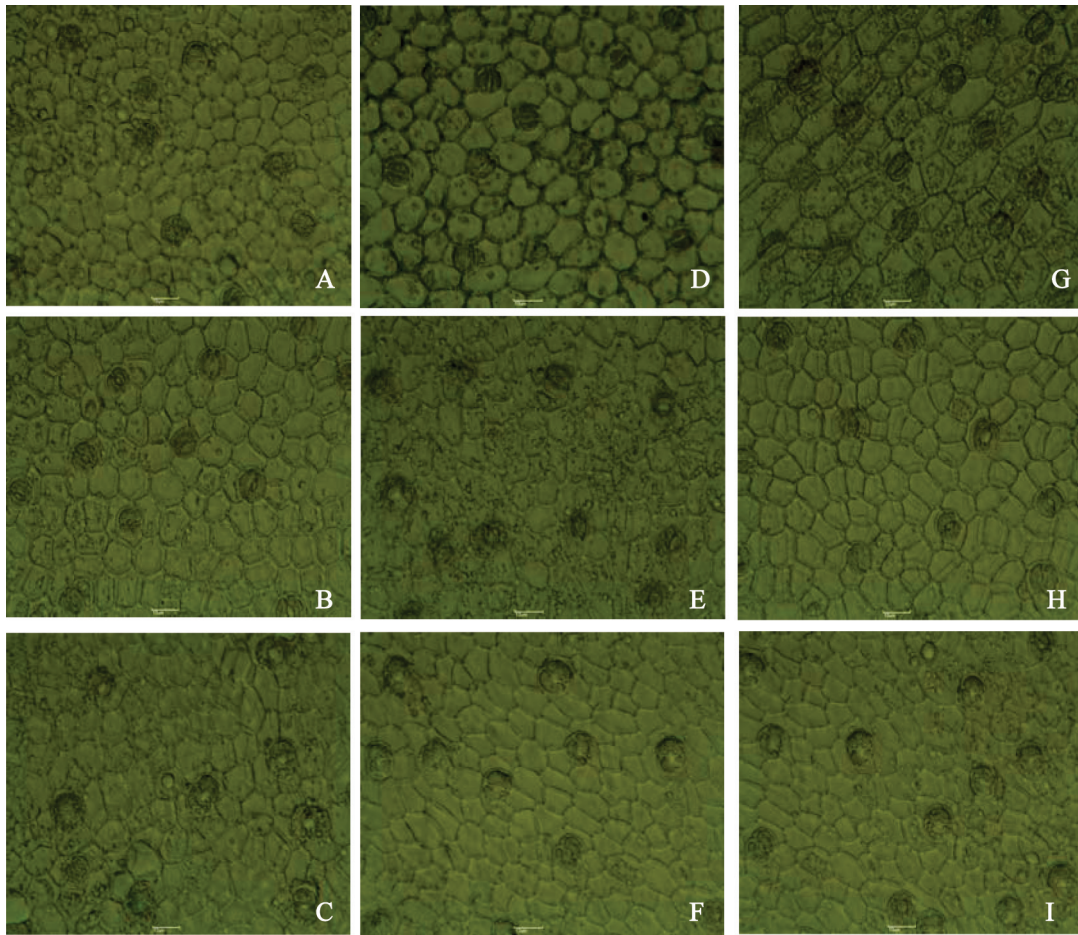


图10 不同pH值SA处理后PEG胁迫下银沙槐子叶表皮气孔开度的变化

Fig.10 Changes of stomata aperture on epidermis of *A. argenteum* cotyledon after using different pH of exogenous SA with PEG treatments

A~C: 蒸馏水+pH值分别为6、7、8的SA溶液; D~F: 10% PEG+pH值分别为6、7、8的SA溶液; G~I: 20% PEG浓度+pH值分别为6、7、8的SA溶液。

外施SA能抑制银沙槐气孔的开度, 随着SA溶液浓度、处理时间和SA溶液pH值的变化而变化。银沙槐子叶表皮气孔开度对SA的响应表现出浓度效应和时间效应, 将子叶表皮SA喷施处理后, 气孔运动的趋势都是随着SA浓度增加而孔径逐渐变小, 到SA浓度为 $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 气孔几乎关闭, 且气孔开度与SA处理时间达到显著负相关。刘新和张玉娜(1999)也报道了SA在较高浓度、较长时间处理后才有明显的诱导蚕豆气孔关闭作用。通过SA的pH值为6、7、8的磷酸缓冲液对气孔开度调节的差异, 表明SA的磷酸缓冲液的低pH值会增大SA诱导气孔关闭的程度, 这与Manthe等(1992)研究结果一致。

我们推测SA影响气孔关闭的机制可能是与它

能够改变细胞膜的一些特性有关。SA可引起膜的去极化, 使细胞膜透性发生变化, 从而改变膜对无机离子的透性。 K^+ 跨膜流动可直接调节保卫细胞的膨压, 调节气孔开度(Li等2006)。本实验中, 由于磷酸缓冲液含有一定量的 Na^+ , 可代替部分 K^+ 调节细胞膨压, 有利于气孔张开。在调节气孔运动方面, SA抑制气孔开放和 Na^+ 促进气孔开放的作用相互抵消一部分, 或是 Na^+ 可能与SA结合后形成水杨酸钠, 但在诱导气孔关闭方面的作用效果却不如SA强。Wilkinson和Davies (1997)认为碱性环境可能是鸭跖草(*Commelina communis*)气孔张开的信号。因此含SA的磷酸缓冲液的pH值越高, 气孔开度越大, 含SA的磷酸缓冲液的pH值越低越增大SA诱导气孔关闭的程度, 由此暗示了低pH值的SA

溶液显著诱导气孔关闭的现象不是由溶液的低pH值引起的,而是溶液低pH值与SA存在互作效应,且SA起决定性作用。

旱生植物银沙槐通过调节叶片气孔的关闭来减少水分的散失。干旱胁迫下银沙槐气孔开度逐渐减小直至几乎关闭,在此基础上施加外源SA,气孔的开放进一步受到抑制,且随着SA浓度增加、处理时间延长和溶液pH值的降低,气孔开度相比对照加剧缩小。这说明在银沙槐气孔开度调节对干旱逆境响应的过程中SA起到积极作用。由此可知,银沙槐叶表皮气孔的运动随着环境而变化可能是植物主动适应环境的策略,气孔对干旱胁迫的这种适应性反应,可提高水分利用率,降低在干旱环境下植物所受的伤害。

参考文献

- 安登第,陈玉梅,李进,朱艳蕾,迪里拜尔·托乎提(2010). 银沙槐内生放线菌抗菌活性及其与内生细菌的拮抗关系. 应用生态学报, 21 (4): 1021~1025
- 曹满航,李进,张婷,庄伟伟,冯文娟,李茵萍(2011). 温度和水分及盐分胁迫对银沙槐种子萌发的影响. 西北植物学报, 31 (4): 746~753
- 高秀萍,张勇强,童兆平,杨家洪,童德中(2001). 梨树在自然干旱条件下叶片解剖学特征. 山西农业科学, 29 (1): 62~64
- 海鹰,张立运,李卫(2003). 《新疆植被及其利用》专著中未曾记载的植物群落类型. 干旱区地理, 26 (4): 413~419
- 何金环,左金淼,王朋涛,宋纯鹏(2007). 共聚焦显微技术研究SA对蚕豆气孔保卫细胞的影响. 西北植物学报, 27 (1): 49~54
- 李凤玲,何金环(2009). 水杨酸对蚕豆保卫细胞气孔运动及质膜内向K⁺电流的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 37 (7): 191~198
- 李进,杨志江(2008). 伊犁塔克尔莫乎尔沙漠植物区系. 新疆农业科学, 45 (S3): 119~122
- 梁凤丽,胡义军(2007). 银沙槐播种育苗技术. 育苗技术, (9): 11~15
- 刘新,张玉娜(1999). 水杨酸及其衍生物对蚕豆气孔开闭的影响. 莱阳农学院学报, 16 (2): 104~106
- 马骥,李俊祯,晁志,张宏伟,刘传明(2003). 64种荒漠植物种子微形态的研究. 浙江师范大学学报(自然科学版), 26 (2): 109~115
- 司建华,常宗强,苏永红,席海洋,冯起(2008). 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应. 西北植物学报, 28 (1): 125~130
- 王晓黎,崔世茂,张志刚,郝敬红,尚庆茂(2011). 水杨酸对黄瓜子叶表皮气孔开度的调节作用. 西北植物学报, 31 (2): 305~314
- 王孝威,段艳红,曹慧,郑王义(2003). 水分胁迫对短枝型果树光合作用非气孔限制. 西北植物学报, 23 (9): 1609~1613
- 王玉珏,付秋实,郑东,温常龙,程琳,赵冰,郭仰东(2010). 干旱胁迫对黄瓜幼苗生长、光合生理及气孔特征的影响. 中国农业大学学报, 15 (5): 12~18
- 王铸豪(1986). 植物与环境. 北京: 科学出版社, 19~22
- 杨惠敏,张晓艳,王根轩,王亚馥,乔立新(2004). 干旱条件下两种山
- 藜豆气孔特性及种子ODAP,粗蛋白和淀粉积累的研究. 兰州大学学报(自然科学版), 40 (1): 64~67
- 于海秋,王晓磊,蒋春姬,王晓光,曹敏建(2008). 土壤干旱下玉米幼苗解剖结构的伤害进程. 干旱地区农业研究, 26 (5): 143~147
- 张岁岐,李金虎,山仑(2001). 干旱下植物气孔运动的调控. 西北植物学报, 21 (6): 1263~1270
- 郑玉龙,姜春玲,冯玉龙(2005). 植物的气孔发生. 植物生理学通讯, 41: 847~850
- 庄伟伟,李进,曹满航,冯文娟,李茵萍(2010a). NaCl与干旱胁迫对银沙槐幼苗渗透调节物质含量的影响. 西北植物学报, 30 (10): 2010~2015
- 庄伟伟,李进,曹满航,冯文娟,李茵萍(2010b). 盐、旱及其交叉胁迫对银沙槐幼苗保护酶活性的影响. 干旱区研究, 27 (5): 760~765
- Cho SM, Kang BR, Han SH, Anderson AJ, Park JY, Lee YH, Cho BH, Yang KY, Ryu CM, Kim YC (2008). 2R, 3R-butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*. Mol Plant Microbe Interact, 21 (8): 1067~1075
- Gray JE, Hetherington AM (2004). Plant development: YODA the stomatal switch. Curr Biol, 14: 488~490
- Inamullah, Isoda A (2005). Adaptive responses of soybean and cotton to water stress I. Transpiration changes in relation to stomatal area and stomatal conductance. Plant Prod Sci, 8 (1): 16~26
- Li F, Kang S, Zhang J (2004). Interactive effects of elevated CO₂, nitrogen and drought on leaf area, stomatal conductance, and evapotranspiration of wheat. Agric Water Manag, 67: 221~233
- Li S, Assmann SM, Albert R (2006). Predicting essential components of signal transduction networks: a dynamic model of guard cell abscisic acid signaling. PLoS Biol, 4: 312~314
- Manthe B, Schulz M, Schnabl H (1992). Effects of salicylic acid on growth and stomatal movements of *Vicia faba* L.: evidence for salicylic acid metabolism. J Chem Ecol, 18: 1525~1539
- Michel BE, Kaufmann MR (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiol, 51 (5): 914~916
- Mori IC, Pinontona R, Kawano T, Muto S (2001). Involvement of superoxide generation in salicylic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. Plant Cell Physiol, 42 (12): 1383~1388
- Munne-Bosch S, Penuelas J (2003). Photo- and antioxidative protection, and a role for salicylic acid during drought and recovery in field-grown *Phillyrea angustifolia* plants. Planta, 217 (5): 758~766
- Raskin I (1992a). Role of salicylic acid in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 43: 439~463
- Raskin I (1992b). Salicylate, a new plant hormone. Plant Physiol, 99: 799~803
- Wilkinson S, Davies WJ (1997). Xylem sap pH increase: a drought signal received at the apoplastic face of the guard cell which involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. Plant Physiol, 11: 559~573
- Wise RR, Sassenrath-Cole GF, Percy RG (2000). A comparison of leaf anatomy in field-grown *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. Ann Bot, 86 (4): 731~738