

钠盐和氯化物对真盐生植物盐地碱蓬营养生长的影响

李艳迪, 郭建荣, 王宝山*

山东师范大学生命科学学院, 逆境植物重点实验室, 济南250014

摘要: 200 mmol·L⁻¹ NaCl显著促进真盐生植物盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)的营养生长, 但具体是Na⁺、Cl⁻还是二者共同起作用尚不清楚。本文分别采用0、200 mmol·L⁻¹ NaCl以及相同浓度的钠盐(由NaNO₃、NaH₂PO₄、Na₂SO₄组成)、氯化物(由MgCl₂、KCl、CaCl₂、NH₄Cl组成)自种子播种开始处理盐地碱蓬, 对植株的生物量、离子含量、光合和荧光等营养生长相关参数进行研究, 结果表明: 200 mmol·L⁻¹ NaCl和钠盐处理显著增加盐地碱蓬的株高、分枝数、干鲜重等, 其中200 mmol·L⁻¹钠盐处理的促进作用最显著; 而200 mmol·L⁻¹氯化物处理显著抑制了盐地碱蓬的营养生长, 植物矮小, 黄化严重。进一步研究发现NaCl和钠盐处理显著增加了盐地碱蓬叶片中叶绿素含量, 提高了植株净光合速率; 而同浓度氯化物处理降低了盐地碱蓬叶片中叶绿素含量, 其净光合速率显著下降。以上结果表明: Na⁺通过促进光合作用促进稀盐型盐生植物盐地碱蓬的营养生长, 而Cl⁻有抑制作用。

关键词: 盐地碱蓬; 盐胁迫; 钠盐; 氯化物; 营养生长

土壤盐渍化是一个世界性问题, 全世界约有9亿多公顷的盐渍化土壤分布。盐对非盐生植物的生长具有明显的抑制作用, 盐渍化土壤降低农作物的产量(Munns和Tester 2008)。NaCl胁迫下, 非盐生植物桑树(*Morus alba*)幼苗的生长受到抑制, 且随着处理盐浓度的增加, 桑树幼苗的生长受抑制的程度也随之增加, 其叶片面积、根系数量和根系的长度都明显降低(张会慧等2012)。而对于盐生植物, 一定浓度的盐分可以促进其生长。采用170~340 mmol·L⁻¹ NaCl处理海滨碱蓬, 其生长量较无盐条件下增加了1.3~2.5倍(Flowers等1977); Wang等(2012)发现200 mmol·L⁻¹ NaCl处理能显著促进盐生植物海马齿苋的生长, 使其叶片肉质化并促进茎的发育。

200 mmol·L⁻¹ NaCl处理显著促进了盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)的营养生长, 其植株鲜重和干重均增加; 同时增加了盐地碱蓬植株的高度、各级分枝数和叶片的肉质化程度, 为盐地碱蓬后期的生殖生长提供了良好的基础(郭建荣2015)。NaCl是由Na⁺和Cl⁻构成的, 那么在此过程中起主要作用的是Na⁺还是Cl⁻亦或者是两者的共同作用呢? 有研究表明, 对于一些盐生植物来说, Na是一种必需的营养元素(Brownell和Crossland 1972; 张海燕和赵可夫1998), 例如滨藜(*Atriplex patens*)和白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)在缺钠的条件下, 其叶片枯黄, 在叶脉和叶柄之间出现坏死斑点, 并且容易染病(李三相2008)。Na⁺是引起盐生植物盐地碱蓬叶片

肉质化的重要因子, 在以积累钠为主时, 植物的叶面积和厚度、单位叶面积储水量和肉质性都有所增加, 呈现出多汁性(贾洪涛和赵可夫1998)。也有研究证明氯能够促进盐生植物的生长, 氯诱导的生长刺激比钠的作用强, 主要是增加光系统II的过程(Mori等2006)。因此, NaCl促进盐生植物营养生长到底Na⁺还是Cl⁻亦或者是两者的共同作用尚无定论。

盐地碱蓬, 又名黄须菜, 藜科(Chenopodiaceae)碱蓬属, 一年生草本真盐生植物, 在盐碱荒地种植盐地碱蓬可明显改善土壤性质, 降低土壤含盐量, 增加土壤有机质, 被称为盐碱地生物改良的先锋物种(赵可夫等2002; 孙宇梅等2005)。盐地碱蓬作为一种典型的盐生植物, 前人采用单钠盐或单氯化物研究了Na⁺、Cl⁻的单独作用, 发现存在单盐毒害问题, 而本文采用复合钠盐和氯化物来研究Na⁺和Cl⁻对盐地碱蓬营养生长的影响, 避免单盐毒害问题。

本文通过测定盐地碱蓬最适生长的200 mmol·L⁻¹ NaCl以及同浓度的复合钠盐、氯化物处理下的盐地碱蓬营养生长相关指标, 探讨Na⁺和Cl⁻对盐地碱蓬生长的影响, 以期进一步了解其生理生态特性, 为盐地碱蓬的进一步开发和利用提供参考。

收稿 2017-10-09 修定 2018-01-10

资助 国家自然科学基金(31570251)、山东省自然科学基金(ZR2017MC003)和山东省高校科技计划项目(J17KA136)。

* 通讯作者(bswang@sdnu.edu.cn)。

1 材料与方法

1.1 实验材料及其培养与处理

1.1.1 实验材料

以真盐生植物盐地碱蓬 [*Suaeda salsa* (L.) Pall.] 为实验材料。

1.1.2 材料培养及处理

取饱满、大小一致的盐地碱蓬种子从播种前开始分别用含有 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl、 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 钠盐、 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氯化物的 Hoagland 溶液浇灌细沙, 以完全 Hoagland 营养液作为对照。完全 Hoagland 营养液含有: $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ KNO_3 、 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgSO_4 、 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ KH_2PO_4 、 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Fe-EDTA、 $46 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_3BO_3 、 $9.1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MnCl_2 、 $0.32 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CuSO_4 、 $0.76 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ZnSO_4 和 $0.11 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Na_2MoO_4 。处理溶液配置参照 Kingsbury 和 Epstein (1986) 及王灵燕 (2012) 的方法并加以修改, 分别为 (1) 对照溶液: Hoagland 溶液; (2) $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 溶液: Hoagland + $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl; (3) $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 钠盐溶液: Hoagland + $9.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaH_2PO_4 + $142.7 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_3 + $24 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Na_2SO_4 ; (4) $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氯化物溶液: Hoagland + $36 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 + $51.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ KCl + $34.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 + $8.6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NH_4Cl 。所有的处理液均用去离子水进行配制 (采用 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ KOH 和 H_2SO_4 将处理液的 pH 调至 6.2 ± 0.1), 每天早晚各浇灌一次。培养温度为 $(30 \pm 2) / (20 \pm 2)^\circ\text{C}$ (昼/夜), 光照强度约为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 相对湿度 $60\% \sim 80\%$ 。

1.2 实验方法

1.2.1 盐地碱蓬植株鲜重、干重、株高、分枝数测定

分别采用不同盐处理约 100 d 的 (视植物生长情况而定) 盐地碱蓬幼苗, 每个处理选取整齐一致的植株测定株高 (离开沙面 1 cm 左右进行测量) 和一级分枝数。同时测定植株鲜重, 于 105°C 杀青 10 min 后于 80°C 烘箱中烘干至恒重后测定干重。

1.2.2 盐地碱蓬地上部分离子含量测定

盐地碱蓬地上部分 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 含量测定参照郭建荣 (2015) 的方法。取盐地碱蓬烘干至恒重的样品 0.1 g, 灰化, 浓硝酸充分溶解灰分, 定容。 Na^+ 、 K^+ 含量采用火焰光度计 (410, Sherwood, UK)

测定。 Cl^- 含量采用离子色谱法 (DIONEX-ICS-1100, Thermo, USA) 测定。

1.2.3 盐地碱蓬叶片中叶绿素含量测定

叶片中叶绿素含量采用丙酮和二甲基亚砜 1:1 (V/V) 混合法进行测定。

1.2.4 盐地碱蓬光合参数的测定

使用便携式光合仪 (TPS-2 型, PPS, 美国) 测定光合参数, 包含盐地碱蓬的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r)。测定光强 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定时间为上午 10:00~11:00, 在室外进行, 选取盐地碱蓬位于植株中间部分的成熟叶, 每个处理 10 个重复。

1.2.5 盐地碱蓬叶绿素荧光参数测定

用便携式荧光仪 (FMS-2 型, Hansatech, 英国) 测定叶绿素荧光参数, 主要测定盐地碱蓬叶片光系统 II (PSII) 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和实际光化学效率 (Φ_{PSII}), 每个处理取 10 个重复。

1.3 统计分析

用 SPSS 17.0 统计软件和 Excel 进行实验数据处理和作图, 平均值之间的比较采用单因素方差 (one-way ANOVA) 方法分析。

2 实验结果

2.1 不同处理对盐地碱蓬生长的影响

由图 1-A 可见, 不同盐处理下盐地碱蓬幼苗的生长状况有很大不同。NaCl、钠盐处理明显促进了盐地碱蓬幼苗的生长, 且二者的促进作用大致相同, 均明显好于对照; 而同浓度氯化物处理在一定程度上抑制了盐地碱蓬的生长, 植株黄化, 矮小。

对不同浓度 NaCl 处理下盐地碱蓬的鲜重 (图 1-B)、干重 (图 1-C) 分析发现, $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl、钠盐处理下的盐地碱蓬生长良好, 植株鲜重、干重均显著高于对照, 其鲜重分别为对照的 1.80 和 2.09 倍, 干重分别为对照的 1.58 和 2.19 倍, 而同浓度氯化物处理组植株的干鲜重与对照无显著性差异, 并显著低于 NaCl 和钠盐处理组。

同时, 我们分析了 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl、钠盐、氯化物处理下盐地碱蓬的株高。由图 1-D 可知, 与对照相比, $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 和钠盐处理下盐地碱蓬株高显著增加, 分别为对照条件下的 1.13

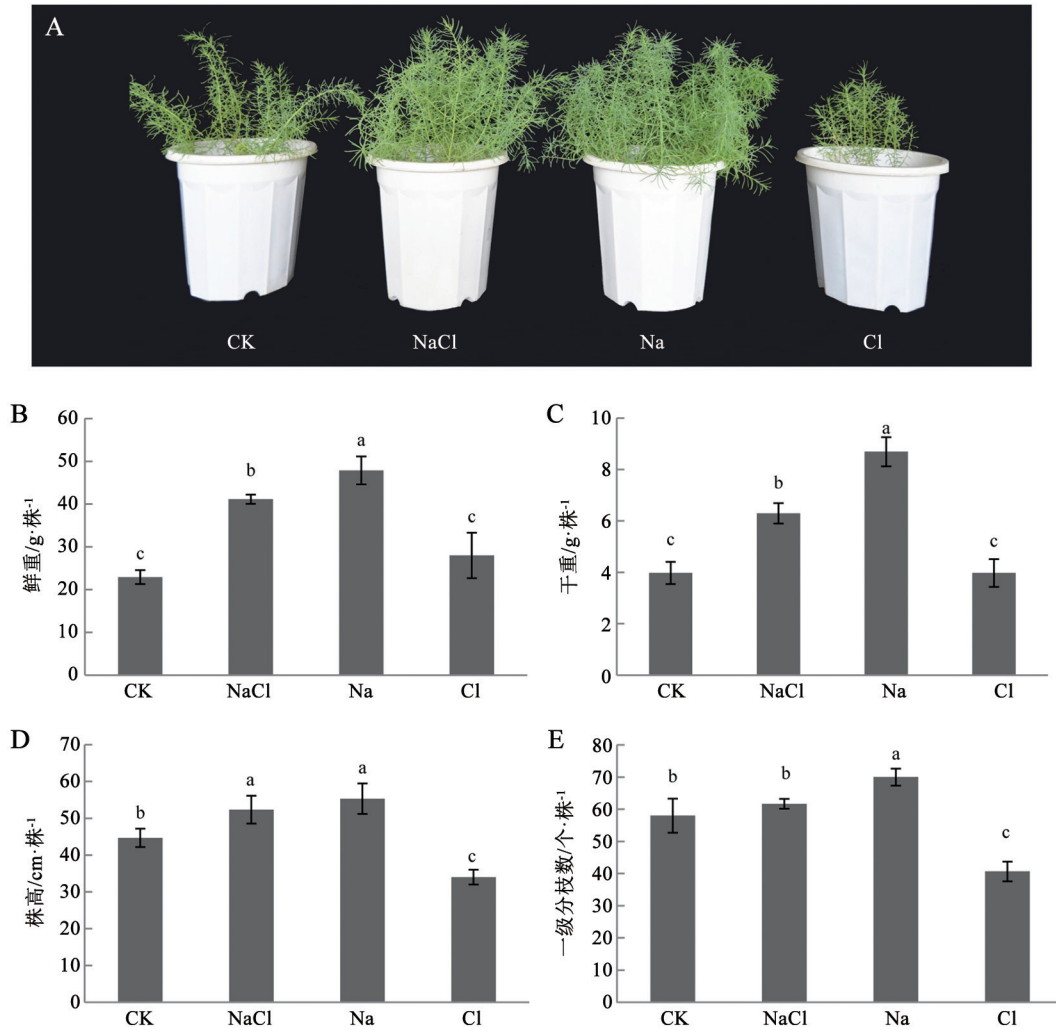


图1 NaCl、钠盐和氯化物处理对盐地碱蓬生长情况(A)、植株鲜重(B)、植株干重(C)、株高(D)和一级分枝数(E)的影响
Fig.1 Effects of NaCl, sodium salt and chloride on plant growth phenotype (A), fresh weight (B), dry weight (C), height (D) and first branch number (E) of *S. salsa*

数据为盐地碱蓬播种后100 d测定; 图中柱形为3个重复数据的平均值±标准差, 各柱形上用不同字母标识代表在邓肯氏分析0.05水平上差异显著($P < 0.05$); Na: 钠盐; Cl: 氯化物; 图2~5同。

和1.19倍, 而氯化物处理组则显著低于对照, 为对照组的80.50%。

植物的营养生长时期生物量除了和株高有关, 与植株的分枝数也有很大的关系。由图1-E可知, 与对照相比, 200 mmol·L⁻¹钠盐处理显著增加了盐地碱蓬的一级分枝数, 为对照组的1.40倍, 而200 mmol·L⁻¹氯化物处理显著减少了盐地碱蓬的一级分枝数, 是对照的76.08%。

2.2 不同处理对盐地碱蓬地上部分离子含量的影响

NaCl是造成盐渍环境的主要因素(Flowers等1977), Na⁺是稀盐型盐生植物体内的主要渗透调节

物质。由图2-A可知, 与对照相比, 200 mmol·L⁻¹ NaCl、钠盐处理组的盐地碱蓬地上部分的Na⁺含量均显著增加, 分别为对照的5.70和8.70倍, 钠盐处理组增加更为显著; 同浓度氯化物处理下盐地碱蓬地上部的Na⁺含量显著低于对照。

K⁺是植物所必需的营养元素, 由图2-B可知, 200 mmol·L⁻¹ NaCl、钠盐处理下盐地碱蓬地上部分中K⁺含量显著低于对照, 分别为对照的32.10%和18.20%; 而氯化物处理下盐地碱蓬地上部分中K⁺含量显著高于对照, 为对照的2.15倍。

NaCl胁迫条件下, Cl⁻是环境中最多的阴离

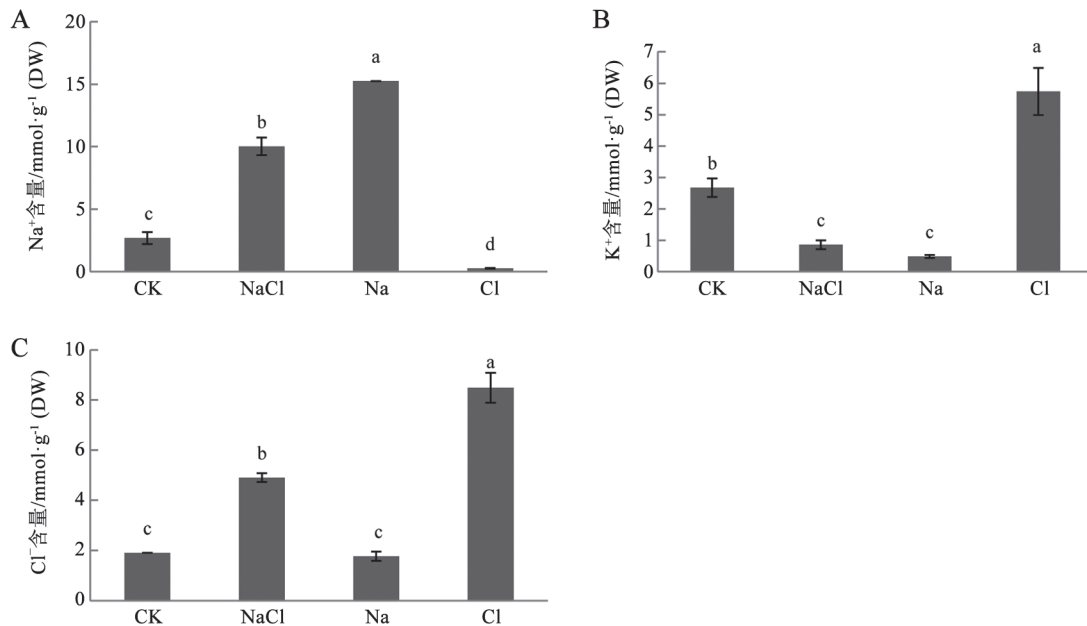


图2 NaCl、钠盐和氯化物处理对盐地碱蓬地上部分Na⁺ (A)、K⁺ (B)和Cl⁻ (C)含量的影响

Fig.2 Effects of NaCl, sodium salt and chloride on Na⁺ (A), K⁺ (B) and Cl⁻ (C) contents in stems and leaves of *S. salsa*

子。在盐渍条件下, 盐生植物的液泡积累部分Cl⁻进行渗透调节, 植物能耐受一定浓度的Cl⁻, 同时Cl⁻还起到调节细胞内电荷平衡的作用。由图2-C可知, 与对照相比, NaCl、氯化物处理显著增加盐地碱蓬地上部分中Cl⁻含量, 分别为对照的2.57和4.45倍。

2.3 不同处理对盐地碱蓬叶片中叶绿素含量的影响

叶绿素(chlorophyll, Chl)是植物进行光合作用的主要色素, 其含量一定程度上反映了植物同化物质的能力。由图3可知, 200 mmol·L⁻¹钠盐处理显著增加了盐地碱蓬叶片中叶绿素的总量, 为对照的1.38倍; 叶绿素a、叶绿素b含量变化与叶绿素总量的规律基本一致; 而氯化物处理组叶绿素总量低于对照, 为对照的82%, 这也与其叶片颜色相符合。

2.4 不同处理对盐地碱蓬光合速率的影响

由图4-A可知, 200 mmol·L⁻¹ NaCl和钠盐处理下, 盐地碱蓬的净光合速率显著高于对照, 分别为对照的1.73倍和2.21倍, 而同浓度氯化物处理下, 盐地碱蓬的净光合速率显著降低, 为对照的59.60%。

通过对气孔导度(图4-B)的分析发现, NaCl处理下, 气孔导度与对照没有显著差异, 钠盐处理组气孔导度要显著高于对照, 然而氯化物处理组显著降低了盐地碱蓬的气孔导度。NaCl和钠盐处理

下的蒸腾速率(图4-C)与对照相比没有显著差异, 而氯化物处理显著降低了其蒸腾速率。由图4-D可知, NaCl和钠盐处理下盐地碱蓬的胞间CO₂浓度显著低于对照, 此时其气孔导度较高, 说明此时叶肉细胞具有较强的光合能力, 光合能力强; 而氯化物处理其胞间CO₂浓度较NaCl和钠盐处理高, 说明氯化物处理组对叶肉细胞的伤害较为严重, 叶肉细胞光合作用利用CO₂的能力较弱, 此时的光合限制以非气孔限制为主。

2.5 不同处理对盐地碱蓬叶绿素荧光参数的影响

由图5-A可知, NaCl和钠盐处理下盐地碱蓬的实际光化学效率(Φ_{PSII})显著高于对照, 均为对照的1.06倍, 而氯化物处理下, Φ_{PSII} 的值显著低于对照, 为对照的86.40%。

最大光化学效率(F_v/F_m)可以反映植物在胁迫条件下光合作用受抑制程度。由图5-B可知, NaCl和钠盐处理下盐地碱蓬的 F_v/F_m 显著高于对照, 分别为对照的1.02倍和1.01倍; 而氯化物处理下, F_v/F_m 显著低于对照, 为对照的94.90%, 说明氯化物处理组受到的胁迫较为严重。

3 讨论

全世界大约分布有9亿多公顷的盐渍化土壤,

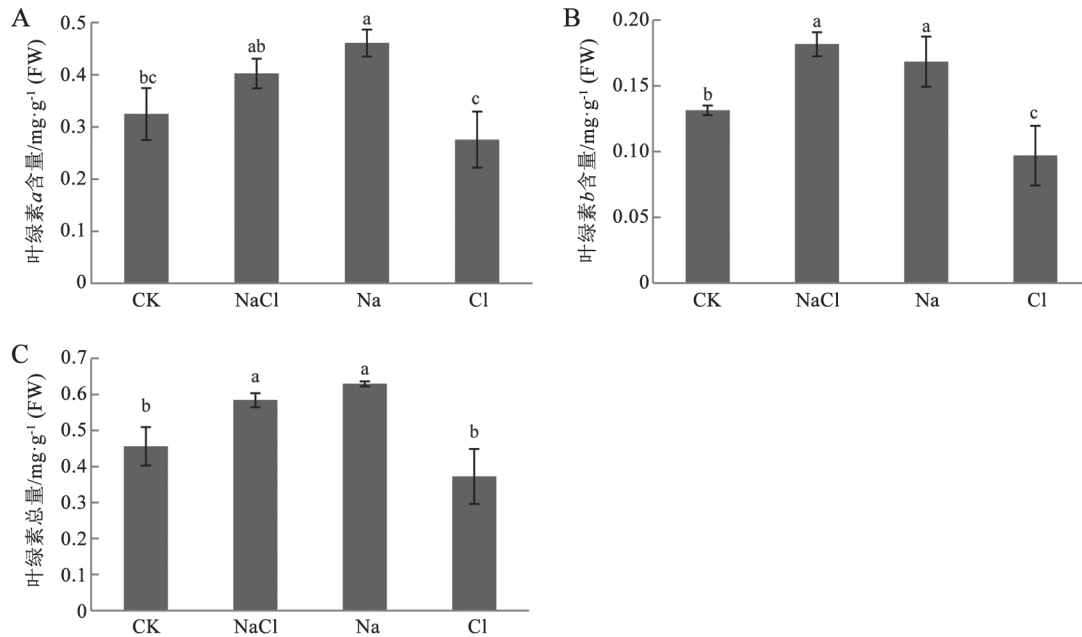


图3 NaCl、钠盐和氯化物处理对盐地碱蓬叶片叶绿素a (A)和叶绿素b (B)含量以及叶绿素总量(C)的影响
Fig.3 Effects of NaCl, sodium salt and chloride on contents of chlorophyll a (A), chlorophyll b (B) and total chlorophyll in leaves of *S. salsa*

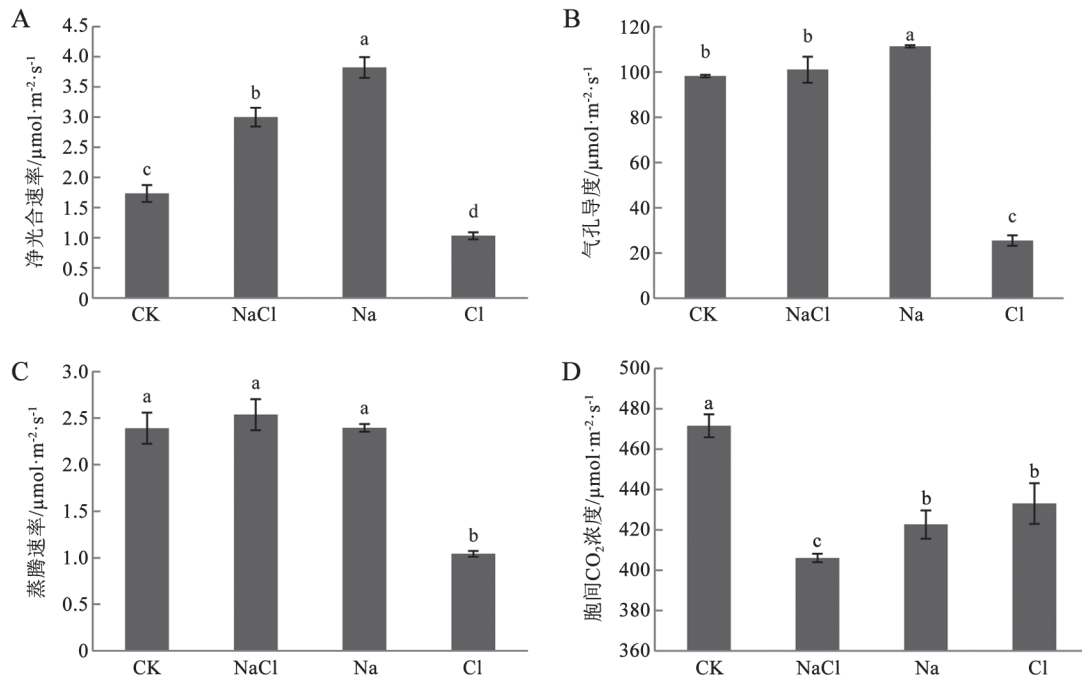


图4 NaCl、钠盐和氯化物处理对盐地碱蓬净光合速率(A)、气孔导度(B)、蒸腾速率(C)和胞间CO₂浓度(D)影响
Fig.4 Effects of NaCl, sodium salt and chloride on net photosynthetic rate (A), stomatal conductance (B), transpiration rate (C) and intercellular CO₂ concentration (D) of *S. salsa*

占世界陆地总面积的6.5%，其中约3.6亿公顷的盐碱地为耕地(Munns和Tester 2008)。NaCl是导致土壤盐渍化的主要因素。NaCl显著抑制多种非盐生

植物的生长, 伤害主要包括渗透胁迫、离子毒害和矿质营养亏缺的综合反应(Munns 2002)。以往的研究多认为, 在盐渍逆境中, Na⁺是主要的有害离

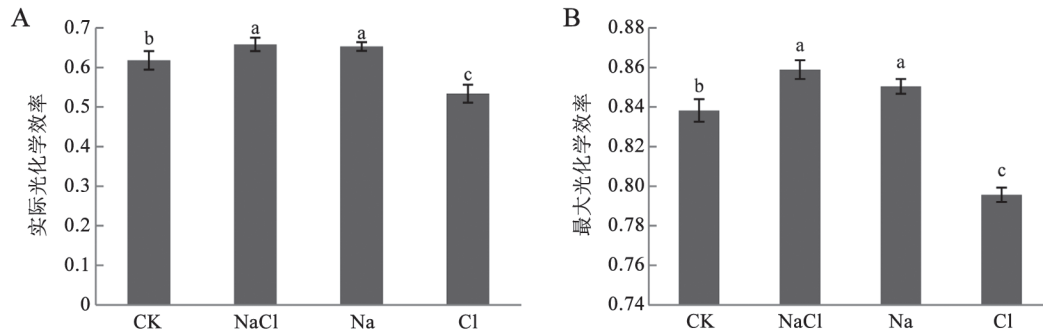


图5 NaCl、钠盐和氯化物处理对盐地碱蓬叶片 Φ_{PSII} (A)和 F_v/F_m (B)的影响

Fig.5 Effects of NaCl, sodium salt and chloride on Φ_{PSII} (A) and F_v/F_m (B) in leaves of *S. salsa*

子。盐生植物能够在盐碱地中正常生长并顺利完成生活史。200 mmol·L⁻¹ NaCl处理显著促进盐地碱蓬的营养生长, NaCl是由Na⁺和Cl⁻构成,但是占主导作用的是Na⁺还是Cl⁻还未可知。以往的研究多采用单Na⁺ (如NaNO₃)和单Cl⁻ (如KCl)来处理盐地碱蓬,无法完全排除Na⁺和Cl⁻之外较高浓度的其他离子(如K⁺)对实验结果的影响。目前一致认为非盐生植物能够耐NaCl胁迫而不能耐受同浓度的KCl胁迫(王宝山等1999, 2000); 高浓度K⁺会产生毒害从而抑制植物的生长(Flowers和Yeo 1986); 赵勐等(2008)的研究表明, 200 mmol·L⁻¹ KCl显著抑制了盐地碱蓬的营养生长。所以本文采用复合钠盐和氯化物配方来弱化除了Na⁺和Cl⁻以外其他离子的作用。同时, 以往的研究鲜有涉及到钠盐和氯化物对盐地碱蓬光合特性的影响, 而光合是植物赖以生存的物质基础, 光合能力的大小直接影响植物的生长状况与最终产量, 对于进一步了解盐地碱蓬的生理生态特性、更好地种植开发和利用具有重要意义。本研究发现, 200 mmol·L⁻¹ NaCl和钠盐显著促进了盐地碱蓬的营养生长, 盐地碱蓬株高、干鲜重显著增加, 而同浓度的氯化物处理抑制了盐地碱蓬植株的生长, 植株黄化、矮小现象严重。稀盐型盐生植物生长在盐渍条件下, 能够将Na⁺区隔化于液泡中, 从而降低植物细胞的渗透势。同时, Na⁺还能够提高原生质的亲水性, 维持细胞膨压。200 mmol·L⁻¹ NaCl和钠盐处理下, 盐地碱蓬地上部高效吸收Na⁺, 有助于其植株更好地适应高渗环境, 而200 mmol·L⁻¹氯化物处理下盐地碱蓬地上部积累了大量的Cl⁻, 危害光合器官, 植株的生长受到抑制。

叶片光合色素作为内囊体膜的重要组成成分, 其含量是反映植物光合能力的一个重要指标, 其中叶绿素含量与植物的光合作用密切相关, 直接影响光合速率与光合产物的形成(尹海龙和田长彦2014)。本研究结果表明, NaCl和钠盐处理下, 盐地碱蓬叶片中叶绿素总量较对照显著增加, 而同浓度氯化物处理与对照并无显著性差异。且有研究表明Na⁺亏缺会导致植物叶肉细胞叶绿体的显微结构变化和PSII活性降低, 外源补充Na⁺可以恢复PSII的活性(Grof等1989); Terry和Ulrich (1973)的研究表明, Na⁺能够与叶绿体紧密结合, 参与光合磷酸化的过程。而氯化物处理下, 叶片中叶绿素含量较低, 主要原因是氯化物造成的高胁迫, 能够提高叶绿素酶的活性, 促进叶绿素降解, 从而引起叶绿素含量减少(Yeo 1998)。

在光合作用方面, 本研究表明, 200 mmol·L⁻¹ NaCl和钠盐处理下, 盐地碱蓬的净光合速率显著高于对照, 而同浓度氯化物处理下盐地碱蓬的净光合速率显著低于对照。植物光合作用受抑制是多种因素共同作用的结果, 除上述叶绿素含量的变化外, 还包括渗透胁迫引起的气孔限制因素和非气孔限制因素(杨凤军等2009), 如果盐胁迫使气孔导度减小而叶肉细胞仍在活跃地进行光合时, 胞间CO₂浓度会有明显下降, 这种情况是典型的气孔限制所致。反之, 如果叶肉细胞本身光合能力显著降低, 即使在气孔导度较低的情况下, 胞间CO₂浓度也有可能升高, 或者不变, 则属于非气孔限制(房玉林等2006)。本研究结果表明, 氯化物处理组显著降低了叶片的气孔导度, 降低了叶片蒸腾速率但是其胞间CO₂浓度较高, 说明氯化物处理

组对叶肉细胞的伤害较为严重, 叶肉细胞光合作用利用CO₂的能力较弱, 此时的光合限制以非气孔限制为主。

叶绿体荧光参数能够有效反映植物叶绿体与外界环境的关系。NaCl和钠盐处理下, 盐地碱蓬的实际光化学效率和最大光化学效率均显著高于对照, 而同浓度氯化物处理显著低于对照; 说明有Na⁺存在的情况下, 盐地碱蓬的PSII保持较高的活性并维持稳定, 而无Na⁺存在情况下, 盐地碱蓬光合系统受到胁迫较为严重。Eshel (1985)认为, 在一定Na⁺浓度范围内, Cl⁻有促进真盐生植物生长的作用, 但无Na⁺或低Na⁺时, Cl⁻则产生抑制作用, 这可能是氯化物显著抑制盐地碱蓬的生长, 而NaCl处理中同样含有Cl⁻, 却表现出显著促进作用的原因。综合以上结果表明, NaCl促进盐地碱蓬营养生长的过程中起主要作用的是Na⁺, 主要通过增加盐地碱蓬叶片中叶绿素含量, 提高光合作用效率来达到促进效果的, 但是具体机制还需要进一步实验探究。

参考文献(References)

- Brownell PF, Crossland CJ (1972). The requirement for sodium as a micronutrient by species having the C₄ dicarboxylic photosynthetic pathway. *Plant Physiol*, 49: 794–797
- Eshel A (1985). Response of *Suaeda aegyptiaca* to KCl, NaCl and Na₂SO₄ treatment. *Plant Physiol*, 64: 308–315
- Fang YL, Hui ZM, Gao BL, et al (2006). Changes of grapevine photosynthetic properties under salt stress. *Chin J Soil Sci*, 37 (5): 881–884 (in Chinese with English abstract) [房玉林, 惠竹梅, 高邦牢等(2006). 盐胁迫下葡萄光合特性的研究. *土壤通报*, 37 (5): 881–884]
- Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR (1977). The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann Rev Plant Physiol*, 28: 89–121
- Flowers TJ, Yeo AR (1986). Ion relations of plants under drought and salinity. *Aust J Plant Physiol*, 13: 75–91
- Grof CPL, Johnston M, Brownell PF (1989). Effect of sodium nutrition on the ultrastructure of chloroplasts of C₄ plants. *Plant Physiol*, 89: 539–543
- Guo J (2015). Effects of NaCl on reproductive growth of halophytes (dissertation). Jinan: Shandong Normal University (in Chinese with English abstract) [郭建荣(2015). NaCl对盐生植物生殖生长的影响(学位论文). 济南: 山东师范大学]
- Jia H, Zhao K (1998). Effects of Na⁺, K⁺, Cl⁻ on the absorption of ions of *Suaeda salsa* under *Zea mays* seedlings under salt stresses. *J Shandong Norm Univ-Nat Sci*, 13 (4): 437–440 (in Chinese with English abstract) [贾洪涛, 赵可夫(1998). 盐胁迫下Na⁺、K⁺、Cl⁻对盐地碱蓬和玉米离子的吸收效应. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 13 (4): 437–440]
- Kingsbury RW, Epstein E (1986). Salt sensitivity in wheat. *Plant Physiol*, 80: 651–654
- Li SX, Zhou XR, Wang SM (2008). Positive functions of sodium in plants. *J Desert Res*, 28 (3): 485–490 (in Chinese with English abstract) [李三相, 周向睿, 王锁民(2008). Na⁺在植物中的有益作用. *中国沙漠*, 28 (3): 485–490]
- Mori S, Yoshida M, Tadano T (2006). Growth response of *Suaeda salsa* (L.) to graded NaCl concentrations and the role of chlorine in growth stimulation. *Soil Sci Plant Nutr*, 52: 610–617
- Munns R (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 25: 239–250
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annu Rev Plant Biol*, 59 (1): 651–681
- Sun YM, Zhao J, Zhou W, et al (2005). Current situation and prospect of *Suaeda* development in China. *J Beijing Technol Bus Univ-Nat Sci*, 23 (1): 1–4 (in Chinese with English abstract) [孙宇梅, 赵进, 周威等(2005). 我国盐生植物碱蓬开发的现状与前景. *北京工商大学学报(自然科学版)*, 23 (1): 1–4]
- Terry N, Ulrich A (1973). Effects of potassium deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet. *Plant Physiol*, 51: 783–786
- Wang BS, Li DQ, Zhao SJ, et al (1999). Effects of iso-osmotic NaCl and KCl stress on growth and gas exchange of sorghum seedlings. *Chin Bull Bot*, 16 (4): 449–453 (in Chinese with English abstract) [王宝山, 李德全, 赵士杰等(1999). 等渗NaCl和KCl胁迫对高粱幼苗生长和气体交换的影响. *植物学通报*, 16 (4): 449–453]
- Wang BS, Zou Q, Zhao KF (2000). Effects of NaCl stress on ionic contents in different organs of sorghum plants. *Acta Agron Sin*, 26 (6): 848–850 (in Chinese with English abstract) [王宝山, 邹琦, 赵可夫(2000). NaCl胁迫对高粱不同器官离子含量的影响. *作物学报*, 26 (6): 848–850]
- Wang D, Wang H, Han B, et al (2012). Sodium instead of potassium and chloride is an important macronutrient to improve leaf succulence and shoot development for halophyte *Sesuvium portulacastrum*. *Plant Physiol Bioch*, 51 (2): 53–62
- Wang L (2012). Effects of sodium and chloride salt stress on the growth and photosynthesis of sweet potato seedlings (dissertation). Jinan: Shandong Normal University (in Chinese with English abstract) [王灵燕(2012). 钠盐和氯盐胁迫对甘薯幼苗生长及光合作用的效应(学位论文). 济南: 山东师范大学]
- Yang FJ, Li TL, Su Y, et al (2009). Effects of NaCl and Na⁺, Cl⁻ stress on photosynthetic characteristics of different genotypes of tomato seedlings. *Acta Agr Boreali-Sin*, 24

- (4): 163–168 (in Chinese with English abstract) [杨凤军, 李天来, 宿越等(2009). NaCl、单Na⁺、Cl⁻胁迫对不同番茄幼苗光合特性的影响. 华北农学报, 24 (4): 163–168]
- Yeo A (1998). Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology. *J Exp Bot*, 49 (323): 915–929
- Yin HL, Tian CY (2014). Photosynthetic characteristics of *Suaeda salsa* seedlings under different salt conditions. *Arid Zone Res*, 31 (5): 850–855 (in Chinese with English abstract) [尹海龙, 田长彦(2014). 不同盐度环境下盐地碱蓬幼苗光合生理生态特征. 干旱区研究, 31 (5): 850–855]
- Zhang HH, Zhang XL, Hu YB, et al (2012). Effects of chlorophyll fluorescence characteristics and energy allocation pathways in leaves of mulberry seedlings under alkali salt stress. *Nonwood For Res*, 30 (1): 12–17 (in Chinese with English abstract) [张会慧, 张秀丽, 胡彦波等(2012). 碱性盐胁迫对桑树幼苗叶片叶绿素荧光和激发能分配的影响. 经济林研究, 30 (1): 12–17]
- Zhang HY, Zhao KF (1998). Effects of salt and water stresses on osmotic adjustment of *Suaeda salsa* seedlings. *Acta Bot Sin*, 40 (1): 56–61 (in Chinese with English abstract) [张海燕, 赵可夫(1998). 盐分和水分胁迫对盐地碱蓬幼苗渗透调节效应的研究. 植物学报, 40 (1): 56–61]
- Zhao K, Fan H, Jiang X, et al (2002). Improvement and utilization of saline soil by planting halophytes. *Chin J Appl Environ Biol*, 8 (1): 31–35 (in Chinese with English abstract) [赵可夫, 范海, 江行玉等(2002). 盐生植物在盐渍土壤改良中的作用. 应用与环境生物学报, 8 (1): 31–35]
- Zhao M, Fan H, Zhao KF (2008). Effects of NaCl, KCl and NaNO₃ on the growth and ion composition in *Suaeda salsa* (L.) Pall. *Plant Physiol Commun*, 44 (2): 263–267 (in Chinese with English abstract) [赵勐, 范海, 赵可夫(2008). NaCl、KCl和NaNO₃对盐地碱蓬生长及植物体内离子组成和分布的效应. 植物生理学通讯, 44 (2): 263–267]

Effects of sodium salt and chloride on vegetative growth of euhalophyte *Suaeda salsa*

LI Yan-Di, GUO Jian-Rong, WANG Bao-Shan*

Key Laboratory of Plant Stress, College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China

Abstract: NaCl (200 mmol·L⁻¹) significantly promotes the vegetative growth of euhalophyte *Suaeda salsa*. However, the single effects of sodium and chloride are still unclear. To investigate the roles of sodium and chloride on the vegetative growth of *S. salsa*, plant biomass, ion content, chlorophyll content, photosynthesis and fluorescence parameters were determined under the conditions of control, 200 mmol·L⁻¹ NaCl, 200 mmol·L⁻¹ sodium salt (composed of NaNO₃, NaH₂PO₄ and Na₂SO₄) and 200 mmol·L⁻¹ chloride (composed of MgCl₂, KCl, CaCl₂ and NH₄Cl), respectively. The results show that the plant height, fresh weight, dry weight and branch number of *S. salsa* were significantly promoted by NaCl and sodium salt treatments, while inhibited by chloride treatment. Further experiments indicate that the content of chlorophyll, net photosynthetic rate, Φ_{PSII} and F_v/F_m of *S. salsa* were also markedly increased when treated by NaCl and sodium salt, and significantly decreased by 200 mmol·L⁻¹ chloride treatment. The results indicate that Na⁺ was the main factor to promote the vegetative growth of *S. salsa* via improving the photosynthesis parameters.

Key words: *Suaeda salsa*; saline stress; sodium salt; chloride; vegetative growth

Received 2017-10-09 Accepted 2018-01-10

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31570251), Natural Science Research Foundation of Shandong Province (ZR2017MC003), and Higher Educational Science and Technology Program of Shandong Province (J17KA136).

*Corresponding author (bswang@sdsu.edu.cn).