

硅酸盐提高番茄抗盐性的效应与生理机制

朱永兴, 李换丽, 胡彦宏, 张田田, 韩卫华, 宫海军*

(西北农林科技大学园艺学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要:研究了盐胁迫下外源硅对盐敏感番茄(*Solanum lycopersicum*)中杂9号和耐盐番茄金鹏朝冠幼苗生长、根系特征、光合作用、渗透调节及抗氧化酶活性的影响,以探讨硅提高番茄抗盐性的生理机制。结果表明,在150 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫下,两个番茄品种的生物量、净光合速率、抗氧化酶(超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化物酶)活性、可溶性蛋白含量及渗透势均显著降低,而H₂O₂和丙二醛含量显著升高;外源硅可显著改善盐胁迫下番茄的生长、提高光合和蒸腾作用及抗氧化酶活性、促进根系生长、降低膜脂过氧化;不同浓度硅对盐胁迫的缓解效果不同,两个品种均在硅酸盐浓度为2.0 mmol·L⁻¹左右时缓解效果最好。硅可通过促进番茄根系的生长和水分吸收、提高叶片的光合作用及降低植株的氧化损伤来提高其抗盐性,而渗透调节与降低蒸腾失水不是本试验条件下硅诱导番茄抗盐的机理。

关键词:番茄;盐胁迫;硅;抗盐机制

中图分类号:X503.23 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2015)02-0213-08 doi:10.11654/jaes.2015.02.002

Effect of Silicate on Salt Resistance in Tomato and Underlying Physiological Mechanisms

ZHU Yong-xing, LI Huan-li, HU Yan-hong, ZHANG Tian-tian, HAN Wei-hua, GONG Hai-jun*

(College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract: Tomato plant is a silicon-excluder and therefore an ideal plant material for studying the physiological and biochemical mechanisms of silicon-mediated resistance to various environmental stresses including salinity. However, there is relatively little research on the effect of silicon on salt resistance in tomato plant and the underlying mechanisms. In this study, the effects of exogenous silicate on plant growth, root characteristics, photosynthesis, osmotic adjustment and activities of antioxidant enzymes in tomato plants were investigated in salt-sensitive cv. Zhongza No.9 and salt-tolerant cv. Jinpengchaoguan under salt stress. Plants were grown in diluted Hoagland solution with or without addition of silicate under salt stress. Under 150 mmol·L⁻¹ NaCl stress, biomass, net photosynthetic rate, activities of antioxidant enzymes (superoxide dismutase, catalase and peroxidase), soluble protein content and osmotic potential of tomato were all significantly decreased; while the contents of H₂O₂ and malonaldehyde were obviously increased. Additions of exogenous silicate significantly improved plant (shoots and roots) growth, increased photosynthesis, transpiration and activities of antioxidant enzymes, but decreased lipid peroxidation. The alleviative effects of silicate on salt resistance were concentration-dependant, with about 2.0 mmol·L⁻¹ of optimum silicate concentration for both cultivars. The present results suggest that silicon could increase salt resistance by enhancing root growth and water uptake, improving photosynthesis and decreasing oxidative damages in tomato seedlings; whereas osmotic adjustment and decrease in transpiration might not be the mechanisms for silicon-mediated salt resistance under the present experimental conditions. Silicon enhancement of salt tolerance in tomato plants suggests a potential application of silicon fertilizer in tomato production.

Keywords: tomato; salt stress; silicon; salt-resistance mechanism

硅是地球表面第二大丰富的元素,尽管关于硅是否为植物生长的必需元素还存在争议,但大量研究表

明,硅对植物的生长发育是有益的^[1],这种有益作用很大程度上体现在硅可提高植物对逆境的抗性,如提高植物的抗病性^[2]、抗旱性^[3]、抗盐性^[4]、抗寒性^[5],减轻重金属毒害^[6]等。硅主要以硅酸[Si(OH)₄]的形式被植物吸收^[1],硅在植物中的含量变化幅度很大(0.1%~10%),并与植物种类密切相关^[7]。根据植物体内的硅含量以及Si/Ca比值,高等植物可被划分为“硅积累植物”和“非硅积累植物”。植物吸收硅的模式可分为:主动吸收型、被动吸收型、排硅型^[1,7]。

收稿日期:2014-08-30

基金项目:国家自然科学基金(31272152, 31471866);教育部“新世纪优秀人才支持计划”(NCET-11-0441);高等学校博士学科点专项科研基金(20120204110020);中央高校基本科研业务费专项资金(QN2011092)

作者简介:朱永兴(1990—),女,山东菏泽人,博士研究生,主要从事蔬菜生理生态方面的研究。E-mail:xbnlzyx@163.com

*通信作者:宫海军 E-mail:gongnavy@163.com

盐胁迫是限制植物生长的主要环境因素之一^[8]。在盐胁迫下,盐离子与其他元素相互竞争造成营养胁迫,使植株生长减缓、产量下降,严重的甚至造成植株死亡^[9]。外源硅可提高植物的抗盐性^[1]。目前,有关硅的抗盐机理研究多集中在硅积累能力较强的植物,尤其是禾本科植物上。例如,硅可降低盐胁迫下水稻和小麦地上部 Na^+ 含量^[10-11]、并可提高大麦根系液泡膜 H^+ -ATPase 和 H^+ -PPase 的活性,从而促进 Na^+ 在液泡中的区隔化分布、降低盐害^[12-13]。盐胁迫还影响植物体内活性氧代谢的平衡,使植物细胞产生大量活性氧(如 $\text{OH}\cdot$ 、 $\text{O}_2\cdot$ 、 $\text{HO}_2\cdot$ 、 $\text{RO}\cdot$ 和 H_2O_2 等),并降低超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶的活性及非酶性抗氧化物质(抗坏血酸、谷胱甘肽等)的含量,从而导致一系列生理生化代谢紊乱,使植物受到伤害^[18,14]。对小麦^[15]和葡萄^[16]的研究发现,硅可降低膜脂过氧化。Zhu 等^[17]的研究表明,外源硅可显著提高盐胁迫下黄瓜的干重,并通过提高抗氧化酶的活性及叶绿素的含量、降低 H_2O_2 和膜脂过氧化来降低盐胁迫对黄瓜的伤害。

番茄是一种重要的蔬菜作物,深受消费者的喜爱,在设施内和露地均有大面积的种植,设施内的次生盐渍化与露地盐渍是番茄生产中亟待解决的问题。与硅积累植物(如禾本科植物水稻、小麦)相比,番茄对硅的吸收属于排斥吸收型,即番茄对硅的吸收能力较弱^[18]。一般来说,硅对植物生化功能的调控由水溶的正硅酸所诱导,而机械屏障作用则是由沉积在植物体内的固态硅胶所引起的^[19-20],以番茄为材料来研究硅的抗逆机理除了在生产中具有潜在应用价值,还可最大程度地降低由其沉积所产生的机械屏障作用的影响,因而番茄是研究硅抗逆生理生化机制的理想材料^[21]。最近,Katz 等^[22]也认为,植物对硅的低积累并不意味着它的低功能。在非禾本科等低硅积累植物中研究硅诱导的生理变化有助于更全面地了解其功能。然而,目前关于硅对番茄盐胁迫缓解作用的研究还较少,相关机理仍不清楚。Al-aghaby 等^[23]研究表明,硅可提高盐胁迫下番茄叶片抗氧化酶的活性及叶绿素的含量、降低膜脂过氧化。Romero-Aranda 等^[24]研究发现,硅可通过改善盐胁迫下番茄地上部的水分状况来降低盐胁迫造成的离子毒害。在干旱^[3]和盐胁迫^[25]下硅可促进渗透调节物质(如可溶性糖)的积累,从而提高水稻、高粱的渗透调节能力,进而缓解胁迫、促进植株生长,但有关外源硅对盐胁迫下番茄渗透调节影响的研究较少。根系特征影响植物对水分和离子的吸

收,硅对盐胁迫下番茄根系特征的影响亦未见报道。另外,由于番茄对硅的吸收属于排斥吸收型^[18],我们推测硅通过降低水稻等硅积累型植物叶片蒸腾失水而提高抗盐性的机理可能并不适用于番茄,有关硅对盐胁迫下番茄的水气交换特点仍待研究。

本研究以抗盐性不同的两个番茄品种为材料,系统地分析了不同浓度外源硅对盐胁迫下番茄幼苗生长、根系特征、光合作用、蒸腾作用及渗透势的影响,探讨不同浓度外源硅对番茄盐胁迫的缓解作用,同时研究了硅对番茄抗氧化防御的影响,为阐明硅缓解番茄盐害的机理提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料和处理

本试验在西北农林科技大学科研温室中进行。番茄(*Solanum lycopersicum*)品种为中杂9号(耐盐性较弱)和金鹏朝冠(耐盐性较强),种子购自陕西杨凌农城种业公司。

选取饱满度较好、大小基本一致的种子于穴盘基质育苗。待长至3~4片真叶时,选取生长一致的番茄苗,移栽至1/2 Hoagland 营养液缓苗一周后进行盐处理。试验设置6个处理:CK(对照)、Na(150 mmol·L⁻¹ NaCl)、Na+1.0Si(Na+1.0 mmol·L⁻¹ Si)、Na+1.5Si(Na+1.5 mmol·L⁻¹ Si)、Na+2.0Si(Na+2.0 mmol·L⁻¹ Si)、Na+2.5Si(Na+2.5 mmol·L⁻¹ Si)。营养液以去离子水配制,盐处理中 Na^+ 浓度为 150 mmol·L⁻¹。Si 由 $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 提供,加 Si 处理引入的 Na^+ 通过调节外源 NaCl 的用量来平衡。番茄生长过程中,用气泵为营养液供氧,每3d调一次pH至6.0左右,每6d天更换一次营养液。

光合气体交换和叶绿素含量于盐胁迫处理15d时测定,其余参数均于盐胁迫27d时测定。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 干、鲜重的测定

取盐胁迫处理27d的番茄幼苗,以去离子水快速洗净后分为根、茎和叶,擦干后称量鲜重;之后于烘箱中105℃下杀青15min、75℃下烘干至恒重,称量干重。每个处理10~13个重复,取平均值。

1.2.2 光合气体交换及叶绿素含量分析

处理15d后,于上午9:00—11:00以LI-6400(LI-COR, USA)便携式光合仪测定上面第一片完全展开功能叶的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)和胞间二氧化碳(C_i)。叶绿素含量采用SPAD-502型

(日本 Minolta Co. Ltd.)叶绿素仪测定,测定部位为上面第一片完全展开功能叶。每个处理 8 个重复。

1.2.3 根系分析

用根系扫描仪(MRS-9600TFU2L,上海中晶科技有限公司)测定番茄幼苗根的长度、实际面积、表面积、体积等。每个处理 3 个重复,取平均值。

1.2.4 渗透势的测定

叶片渗透势的测定参考 Yin 等^[25]的方法:取第一片完全展开叶置于离心管中, -20 ℃ 冷冻过夜,反复冻融后用注射器挤其汁液,取 10 μL 用蒸汽渗透压计(Model 5520, Wescor, Logan, UT, USA)测定渗透势。每个处理 3 个重复。所得的渗透压单位为毫渗量单位(mosm·kg⁻¹),即每千克溶液中所含的溶质分子数目(mmol)。按照以下公式将其转化为帕斯卡(Pa):

$$-\psi = RTiC$$

式中: R 为气体常数,为 8.3 m³·Pa·mol⁻¹·K⁻¹; T 为凯氏温度, $T=273+t$ (t 为摄氏室温); i 为解离系数,蔗糖定义为 1; C 为等渗溶液的浓度, mol·L⁻¹。

1.2.5 抗氧化酶活性及可溶性蛋白含量测定

SOD 活性用氮蓝四唑(NBT)法测定^[17]; CAT 活性用紫外吸收法测定^[17]; POD 活性以愈创木酚法测定^[17]。以考马斯亮蓝 G-250 法测定番茄叶中的可溶性蛋白含量^[26]。每个处理 3 个重复。

1.2.6 丙二醛与 H₂O₂ 含量测定

丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法测定^[26]; H₂O₂ 含量参照 Gong 等^[27]的方法进行。每个处理 3 个重复。

1.3 数据分析

试验数据采用 Microsoft Excel 2003 软件进行处理,用 SPSS 19.0 软件进行统计分析。采用最小显著极差法(LSD)进行差异显著性检验($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 硅对盐胁迫下番茄幼苗生物量的影响

如表 1 所示,与对照相比,盐胁迫下两个品种番茄幼苗根、茎和叶的干重均显著降低,加入硅后使其增加。随着硅浓度的增加,中杂 9 号的根、茎、叶和总重随之增加,在硅浓度为 2.0 mmol·L⁻¹ 和 2.5 mmol·L⁻¹ 时干重增加效果最为明显。结果表明,适宜浓度的硅可促进盐胁迫下番茄的生长、提高其生物量。

2.2 硅对盐胁迫下叶片光合气体交换和叶绿素含量的影响

在盐胁迫下,番茄叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度,细胞间隙二氧化碳浓度均显著下降(表 2)。加硅后,这些指标均有不同程度的上升:金鹏朝冠在硅浓度为 2.0 mmol·L⁻¹ 和 2.5 mmol·L⁻¹ 时的净光合速率和蒸腾速率上升幅度最大,与单独盐胁迫相比,净光合速率分别上升了 165% 和 163%,蒸腾速率分别上升了 283% 和 302%;中杂 9 号在硅浓度为 1.5~2.5 mmol·L⁻¹ 时的净光合速率和蒸腾速率上升幅度大于 1.0 mmol·L⁻¹ 时。盐胁迫下气孔导度的下降限制了 CO₂ 向叶绿体输送,而加硅在一定程度上提高了气孔导度,从而降低了光合作用的气孔限制,有利于维持番茄叶片较高的光合速率。

表 1 硅对盐胁迫下番茄干重的影响(g)

Table 1 Effect of Si on dry weights of tomato plants under salt stress(g)

品种 Cultivar	处理 Treatment	根干重 Root dry weight	茎干重 Stem dry weight	叶干重 Leaf dry weight	总干重 Total dry weight
金鹏朝冠 Jinpengchaoguan	CK	0.458±0.158a	1.467±0.368a	2.448±0.634a	4.373±1.079a
	Na	0.235±0.089d	0.648±0.115d	1.071±0.242d	1.954±0.303d
	Na+1.0Si	0.307±0.076bc	0.771±0.143bc	1.444±0.324bc	2.522±0.411bc
	Na+1.5Si	0.292±0.065cd	0.657±0.164d	1.224±0.269cd	2.173±0.465cd
	Na+2.0Si	0.361±0.077bc	0.772±0.129bc	1.408±0.330bc	2.541±0.498bc
中杂 9 号 Zhongza No.9	Na+2.5Si	0.377±0.082ab	0.983±0.169b	1.642±0.454b	3.003±0.585b
	CK	0.373±0.140a	1.680±0.474a	2.519±0.793a	4.571±1.362a
	Na	0.209±0.056d	0.648±0.167c	1.098±0.289c	1.955±0.467c
	Na+1.0Si	0.275±0.086bcd	0.806±0.201bc	1.399±0.333bc	2.480±0.628bc
	Na+1.5Si	0.246±0.066cd	0.691±0.221c	1.161±0.357c	2.099±0.628c
	Na+2.0Si	0.345±0.095ab	0.958±0.300b	1.626±0.635b	2.929±0.839b
	Na+2.5Si	0.314±0.106abc	0.946±0.237b	1.796±0.297b	3.056±0.373b

注:同列数据后不同字母表示不同处理间差异达 5% 显著水平。下同。

Note: Values followed by different letters in a column are significantly different between treatments at 5% level. The same below.

在盐胁迫下,两个番茄品种叶片的叶绿素含量均显著下降(表2)。盐胁迫下同时加硅处理使两个品种的叶绿素含量均显著升高,并且在硅浓度为 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时升高幅度最大。

2.3 硅对盐胁迫下番茄幼苗根系生长的影响

如表3所示,与对照相比,盐胁迫下两个品种番茄幼苗根的长度、表面积、体积和平均直径都有所降低。加入硅后,随着硅浓度的升高,中杂9号和金鹏朝冠的根系长度、表面积、体积和平均直径基本上均呈增长趋势。

2.4 硅对盐胁迫下番茄叶片渗透势的影响

在正常生长条件下,两个番茄品种叶片的渗透势基本相同(图1)。盐胁迫使两个品种的渗透势均显著

降低,并且抗盐性较弱的中杂9号渗透势下降幅度大于抗盐品种金鹏朝冠。外源加硅处理均显著提高了受胁迫叶片的渗透势(图1)。

2.5 硅对盐胁迫下抗氧化酶活性的影响

如图2所示,金鹏朝冠和中杂9号叶片的SOD活性在盐胁迫下均显著降低,降幅分别为65.5%和74.9%。加硅促进了SOD的活性,并且随着硅浓度的增加,两个品种叶片的SOD均呈升高趋势。与对照相比,两个品种叶片的CAT活性在盐胁迫下也显著降低,随着硅浓度的升高,金鹏朝冠的CAT活性基本呈升高趋势,而中杂9号叶片的CAT活性在施硅量为 $2.0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时有显著升高。在盐胁迫下,两个品种叶片的POD活性均明显下降,1.0

表2 硅对盐胁迫下番茄幼苗光合气体交换和叶绿素含量的影响

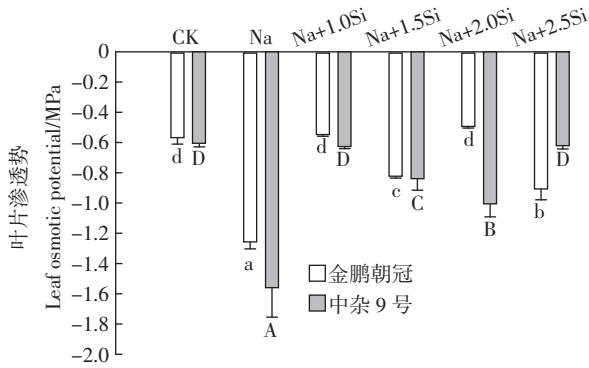
Table 2 Effects of Si on photosynthetic gas exchange and chlorophyll content in tomato seedlings under salt stress

品种 Cultivar	处理 Treatment	净光合速率 Net photosynthetic rate, $P_n/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	蒸腾速率 Transpirational rate, $T_r/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔导度 Stomatal conductance, $G_s/\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞间二氧化碳 Intercellular CO_2 , $C_i/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{ air}$	叶绿素含量 Relative chlorophyll content, SPAD
金鹏朝冠 Jinpengchaoguan	CK	10.192±0.164a	3.725±0.231a	0.212±0.008ab	150.3±4.2b	39.3±2.1a
	Na	3.314±0.301d	0.855±0.144c	0.035±0.004c	58.3±5.0d	23.4±2.0e
	Na+1.0Si	6.398±0.041c	2.767±0.408b	0.168±0.028b	104.9±5.6c	29.5±2.2d
	Na+1.5Si	6.479±0.279c	3.004±0.644ab	0.185±0.042ab	105.8±2.2c	32.4±1.5c
	Na+2.0Si	8.768±0.538b	3.270±0.479ab	0.220±0.063ab	161.2±7.3a	35.5±1.2b
中杂9号 Zhongza No.9	Na+2.5Si	8.705±0.736b	3.426±0.202ab	0.236±0.017a	146.2±7.1b	32.5±1.6c
	CK	9.000±0.3776a	3.771±0.235a	0.263±0.021a	157.2±3.7ab	35.8±1.2a
	Na	3.638±0.160c	1.133±0.289e	0.049±0.018c	54.1±13.3e	18.3±0.9e
	Na+1.0Si	6.566±0.527b	2.616±0.471bc	0.159±0.045b	101.1±9.6d	27.0±1.6d
	Na+1.5Si	8.251±0.226a	2.023±0.088cd	0.117±0.005bc	133.7±9.4bc	31.1±1.8c
	Na+2.0Si	9.169±1.555a	2.781±0.523b	0.187±0.051b	170.1±32.2a	36.4±1.5b
	Na+2.5Si	7.561±1.335ab	1.755±0.367de	0.128±0.063b	120.4±17.4cd	31.7±1.3c

表3 硅对盐胁迫下番茄幼苗根系特征的影响

Table 3 Effects of Si on root characteristics of two tomato cultivars under salt stress

品种 Cultivar	处理 Treatment	根系长度 Root length/cm	根系表面积 Root surface area/cm ²	根系体积 Root volume/cm ³	根系平均直径 Average root diameter/mm
金鹏朝冠 Jinpengchaoguan	CK	3 512.0±332.9ab	747.0±118.5ab	44.6±7.3a	0.829±0.045a
	Na	2 243.6±163.9c	488.6±90.9c	20.6±8.5b	0.677±0.081b
	Na+1.0Si	3 107.4±619.1ab	625.1b±81.5bc	22.3±0.4b	0.707±0.062b
	Na+1.5Si	2 897.4±242.8bc	777.0±207.8ab	39.1±19.6a	0.753±0.088ab
	Na+2.0Si	3 213.6±190.2ab	697.5±128.1abc	28.3±9.5a	0.730±0.091b
中杂9号 Zhongza No.9	Na+2.5Si	3 672.5±270.3a	859.2±115.2a	34.9±8.7a	0.876±0.050a
	CK	3 259.3±137.2a	640.3±109.8ab	30.7±10.6ab	0.892±0.015ab
	Na	2 177.5±305.9c	496.2±79.8b	17.7±2.0b	0.773±0.032c
	Na+1.0Si	2 385.8±689.1bc	600.1±197.7b	29.6±17.1ab	0.842±0.041bc
	Na+1.5Si	2 211.7±179.8c	605.3±94.9b	30.6±10.0ab	0.871±0.065b
	Na+2.0Si	2 348.7±201.3c	660.7±160.2ab	37.2±18.1ab	0.852±0.046b
	Na+2.5Si	2 982.9±199.9ab	842.3±79.6a	44.7±7.6a	0.955±0.028a



同一品种数据后不同字母表示不同处理间差异达 5% 显著水平。下同
Values followed by different letters within a cultivar are significantly different among treatments at 5% level. The same below

图 1 外源硅处理对盐胁迫番茄叶片渗透势的影响

Figure 1 Effect of Si on leaf osmotic potential of tomato plants under salt stress

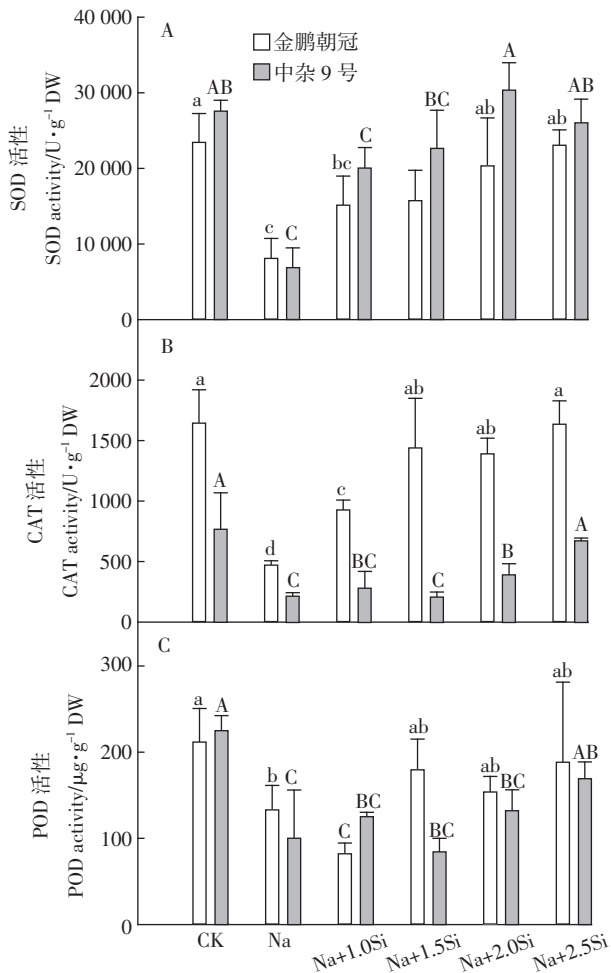


图 2 外源硅对番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

Figure 2 Effects of Si on antioxidant enzyme activities in leaves of two tomato cultivars under salt stress

mmol·L⁻¹ 硅使金鹏朝冠的 POD 活性略有下降, 而其他浓度对 POD 活性没有显著影响, 中杂 9 号的 POD 活性也仅在硅浓度为 2.5 mmol·L⁻¹ 时有明显升高。

2.6 硅对盐胁迫下 H₂O₂ 和丙二醛含量的影响

在盐胁迫下, 两种番茄叶片的 H₂O₂ 含量均显著升高, 而同时加硅处理可明显降低 H₂O₂ 水平(图 3)。丙二醛是反映膜脂过氧化的重要指标。由图 4 可见, 盐胁迫下膜脂过氧化加剧, 而加硅处理可降低膜脂过氧化程度, 硅浓度为 1.5~2.0 mmol·L⁻¹ 时效果最佳。

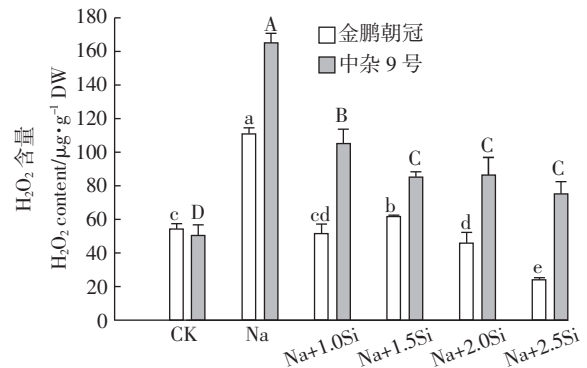


图 3 外源硅处理对番茄 H₂O₂ 含量的影响

Figure 3 Effects of Si on H₂O₂ content in two tomato cultivars under salt stress

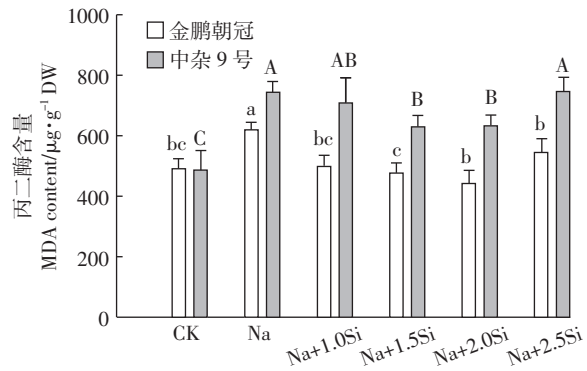


图 4 外源硅处理对番茄 MDA 含量的影响

Figure 4 Effects of Si on H₂O₂ and MDA content in two tomato cultivars under salt stress

2.7 硅对盐胁迫下叶片可溶性蛋白含量的影响

在盐胁迫下, 两个番茄品种叶片的可溶性蛋白含量均显著下降(图 5)。当硅浓度为 1.5 mmol·L⁻¹ 以下时, 加硅对盐胁迫叶片的可溶性蛋白含量没有影响, 而 2.0 mmol·L⁻¹ 和 2.5 mmol·L⁻¹ 硅处理均使番茄叶片可溶性蛋白含量显著升高(图 5)。

3 讨论

3.1 硅与植物的生长

大量研究表明, 外源硅可促进离子吸收平衡、改善植物生长、提高植物抵抗各种逆境的能力^[7,9]。番茄对硅的吸收能力较弱^[18], 是研究硅抗逆生理生化机制

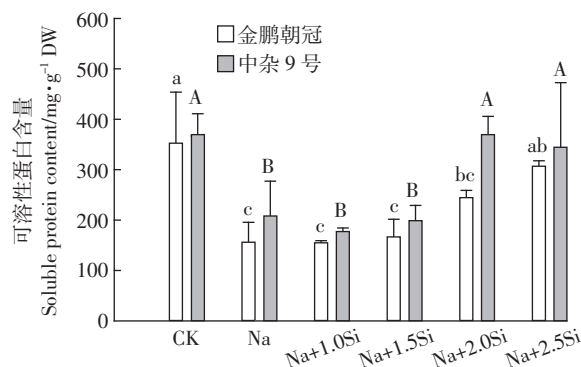


图5 外源硅对番茄幼苗叶片可溶性蛋白含量的影响

Figure 5 Effects of Si on contents of soluble protein in leaves of two tomato cultivars under salt stress

的理想材料。适宜浓度的外源硅对番茄的生长发育具有一定的促进作用, Stamatakis 等^[28]研究证实, 硅可显著提高番茄果实硬度及番茄红素、Vc、 β -胡萝卜素等含量。曹逼力等^[29]研究了不同硅浓度对番茄生长的影响, 结果表明适宜浓度的硅可改善番茄的生长、提高其光合速率和瞬时水分利用效率, 并且随着硅浓度增加, 叶片蒸腾速率降低。在盐胁迫下, Al-aghabary 等^[23]和 Romero-Aranda 等^[24]分别观察到了外源硅对盐胁迫下番茄生长的促进作用。本研究也观察到盐胁迫下硅可改善番茄生长的效果, 综合本研究的各个测定指标发现, 当外源硅浓度为 $2.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对番茄盐胁迫的缓解效果最好。这与人^[23-24]研究结果(硅浓度 $2.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)有所差异, 可能与番茄品种不同有关, 也有可能盐胁迫浓度不同有关。需要指出的是, 本研究所用的硅源为可溶性的硅酸盐, 因此溶液中实际的硅酸浓度要比所用的硅酸盐浓度小得多。

3.2 硅对光合气体交换的调控

光合作用是植物生长的物质基础, 较高的光合速率有利于光合产物的积累, 从而增加作物的产量。在本试验中, 适当浓度的硅显著增加了盐胁迫下番茄的净光合速率, 这可能是硅改善盐胁迫下番茄生长的重要原因。气孔导度的大小同植物的光合速率密切相关, 一般情况下气孔导度的下降会造成 CO_2 供应受到阻碍, 进而造成光合速率的降低^[30]。胞间 CO_2 浓度变化可用来判断植株光合作用的下降是由于气孔因素还是非气孔因素造成的^[31]。在本试验中, 盐胁迫使番茄叶片的气孔导度和胞间 CO_2 浓度均显著降低, 而加硅使盐胁迫植株的气孔导度和胞间 CO_2 浓度显著升高。这些结果表明, 硅改善盐胁迫下番茄的光合作用主要是由于降低了气孔限制的缘故, 本研究结果与前人对西葫芦^[32]和番茄品种 Moneymaker^[24]的研究结果

不同: 在西葫芦中, 硅提高了盐胁迫下植株的气孔导度, 但对盐胁迫下胞间 CO_2 浓度没有影响; 在番茄品种 Moneymaker 中, 无论是单独盐胁迫还是盐胁迫下同时加硅处理均对胞间 CO_2 浓度没有显著影响。这些结果显示, 硅提高盐胁迫下植物的光合作用主要与非气孔因素有关。对小麦的研究^[33]表明, 硅提高干旱条件下植株的光合作用既与气孔因素有关, 也非气孔因素有关, 并且在不同时期两者所起的作用不同。因此, 硅提高盐胁迫等逆境下植物的光合作用的机制可能与植物物种、品种、胁迫强度和植物发育时期等因素有关。另一方面, 硅诱导的光合速率提高也与叶绿素含量的增加有关(图1)。

3.3 硅与植物的水分平衡

硅对干旱、盐渍的抗性作用往往认为与其降低蒸腾作用有关。起初人们普遍认为, 硅在叶表面的沉积可形成角质-双硅层结构、降低角质蒸腾, 从而减轻盐胁迫和干旱胁迫下植物的失水、改善植物的水分状况^[1]。然而, 角质蒸腾只占整个蒸腾作用很小的一部分, 无法解释施硅后蒸腾速率下降较大的现象。Gao 等^[34]对此研究发现, 硅对玉米叶片的角质蒸腾和角质层导度没有影响, 但显著降低了气孔导度和气孔蒸腾。本研究结果显示, 硅处理可显著提高盐胁迫番茄叶片的气孔导度和蒸腾速率(表2), 显然, 在本试验条件下, 降低蒸腾失水并不是硅提高番茄抗盐性的机制, 这与番茄的硅积累能力较低一致。因此, 在本试验条件下, 硅诱导的胁迫植株蒸腾速率的升高可能与植株生长的改善有关。植物为了维持其体内水分平衡, 必须调节其根系水分的吸收和运输以应对蒸腾失水。Hattori 等^[35-36]研究发现, 水分胁迫使高粱的水流阻力显著升高, 硅处理则可显著降低胁迫下高粱的水导阻力、促进根系的水分吸收和运输, 因而维持了植物的水分平衡、提高了植物的抗性。因此, 在本试验条件下, 硅处理可能促进了盐胁迫番茄根系的水分吸收, 从而保证叶片较高的蒸腾作用、维持盐胁迫下整株植物的水分平衡。

根系的特征(如根长、分布、深度、表面积等)直接影响植物的水分和矿质营养吸收。在水分胁迫下, Chen 等^[31]发现外源硅可促进水稻根系的生长, 表现为总根长、根系表面积和体积显著增加; 但在小麦中未观察到类似的现象^[37-38]。在盐胁迫下, Lee 等^[39]报道, 外源硅可显著缓解盐胁迫下大豆根长的下降。Yin 等^[25]也报道硅可提高高粱根的生物量、提高抗盐性。但目前有关硅对盐胁迫下植物根系形态影响方面的研究

较少。本研究发现,与对照相比,盐胁迫下两个品种番茄幼苗根的长度、表面积、体积和平均直径都有所下降,而加硅后这些参数均显著提高,表明适宜浓度的硅对盐胁迫番茄根系的生长有一定的促进作用。硅对根系生长的促进有利于水分和矿质元素的吸收,从而保证植株的生长和水分平衡。另外,水孔蛋白在植物根系水分吸收中起着重要的作用。Liu 等^[40]最近研究发现,硅可通过促进水分胁迫下高粱根系水孔蛋白的表达而促进根系水分的吸收、从而提高高粱抗水分胁迫的能力。Fleck 等^[41]发现,硅可提高水稻根系的木质化和木栓化,并且影响相关基因的表达。然而硅是否调控了盐胁迫条件下番茄根系水孔蛋白基因的表达而促进其水分吸收尚待进一步研究,硅对番茄根系解剖结构的可能影响与相关基因表达的调控及其与水分吸收的关系亦有待探讨。

渗透胁迫是盐胁迫对植物造成伤害的原初因素。在盐、干旱等胁迫条件下,植物细胞渗透势的下降有利于植物保持水分、从而抵御胁迫伤害。渗透势的下降是由渗透调节物质的积累引起的。在本试验中,盐胁迫使番茄叶片的渗透势急剧下降,而加硅后叶片的渗透势显著提高(图1)。这些结果表明,盐胁迫下硅调控的渗透势的变化可能是盐胁迫缓解的结果,即硅并未通过渗透调节来提高番茄的抗盐性。然而, Romero-Aranda^[24]等研究发现,盐胁迫降低了番茄叶片的渗透势,加硅则使叶片的渗透势进一步下降,从而提高盐胁迫下叶片的渗透调节能力,有助于组织吸收和保持水分。这些研究结果的差异可能与所用的番茄品种不同有关,具体原因仍有待进一步探究。

3.4 硅调控植物的抗氧化防御

细胞内的抗氧化防御系统 [包括抗氧化酶 (如 SOD、CAT、POD、APX、GR 等) 和抗氧化物质 (如抗坏血酸、谷胱甘肽)] 对清除活性氧起着重要的作用^[27]。在胁迫条件下,活性氧清除系统受抑,使得活性氧产生和清除间的平衡被破坏,导致活性氧的积累。活性氧会破坏蛋白质、不饱和脂肪酸等大分子的结构,导致蛋白降解、膜脂过氧化,使植物受到伤害^[14]。本研究发现,硅可改善盐胁迫下番茄的生长,并且不同硅浓度均可提高 SOD 活性,但 CAT 和 POD 活性随硅浓度和品种的不同而呈现不同的变化趋势(图2)。盐胁迫对抗氧化酶的影响是一个非常复杂的过程,受到物种、品种及处理时间等因素的影响。Liang 等^[26]研究表明,硅可提高 SOD、CAT、APX 和 GR 的活性,降低盐胁迫下大麦根系膜脂过氧化程度;但 Zhu 等^[17]在盐胁迫黄

瓜中没有观察到硅对 CAT 活性的影响,并且硅对不同抗氧化酶的影响呈现出品种间和处理时间上的差异;Al-aghaby 等^[23]研究表明,硅可提高盐胁迫下番茄抗氧化酶如 SOD 和 CAT 的活性,但降低了 POD 的活性和膜脂过氧化。SOD、CAT 和 POD 活性的升高,有助于减少活性氧(如 H_2O_2) 的积累(图3)。丙二醛是膜脂氧化的主要产物,其含量是判断膜脂过氧化程度的一个重要的指标^[9]。在本试验的盐胁迫条件下,硅处理使丙二醛含量显著下降(图4),同时可溶性蛋白含量也明显升高(图5)。以上结果表明,一定浓度的硅可提高番茄的活性氧清除能力、降低蛋白和脂类等功能分子的氧化损伤,从而缓解盐分对植株的伤害。

4 结论

外源硅对盐胁迫条件下番茄的生长有显著的促进作用,最适的可溶性硅酸盐浓度为 $2\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右。硅可通过促进番茄根系的生长和水分吸收、提高叶片的光合作用及降低植株的氧化损伤来提高其抗盐性。渗透调节与降低蒸腾失水不是本试验条件下硅诱导番茄抗盐的机理。

参考文献:

- [1] Guntzer F, Keller C, Meunier J. Benefits of plant silicon for crops: A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1): 201–213.
- [2] Heine G, Tikum G, Horst W J. The effect of silicon on the infection by and spread of *pythium aphanidermatum* in single roots of tomato and bitter melon[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 58(3): 569–577.
- [3] Ming D F, Pei Z F, Naeem M S, et al. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, 198(1): 14–26.
- [4] Shi Y, Wang Y, Flowers T, et al. Silicon decreases chloride transport in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(9): 847–853.
- [5] Liang Y, Zhu J, Li Z, et al. Role of silicon in enhancing resistance to freezing stress in two contrasting winter wheat cultivars[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 64(3): 286–294.
- [6] Wu J, Shi Y, Zhu Y, et al. Mechanisms of enhanced heavy metal tolerance in plants by silicon: A review[J]. *Pedosphere*, 2013, 23(6): 815–825.
- [7] Liang Y, Sun W, Zhu Y, et al. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2): 422–428.
- [8] Parida A, Das A. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324–349.
- [9] Zhu Y, Gong H. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, 34(2): 455–472.

- [10] Gong H J, Randall D P, Flowers T J. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing by-pass flow[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(10): 1970–1979.
- [11] Tuna A, Kaya C, Higgs D, et al. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(1): 10–16.
- [12] Liang Y, Zhang W, Chen Q, et al. Effects of silicon on H^+ -ATPase and H^+ -PPase activity, fatty acid composition and fluidity of tonoplast vesicles from roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 53(1): 29–37.
- [13] Liang Y, Zhang W, Chen Q, et al. Effect of exogenous silicon (Si) on H^+ -ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(3): 212–219.
- [14] Gill S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909–930.
- [15] Saqib M, Zöhr C, Schubert S. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat[J]. *Functional Plant Biology*, 2008, 35(7): 633.
- [16] Soylemezoglu G, Demir K, Inal A, et al. Effect of silicon on antioxidant and stomatal response of two grapevine (*Vitis vinifera* L.) rootstocks grown in boron toxic, saline and boron toxic-saline soil[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 123(2): 240–246.
- [17] Zhu Z, Wei G, Li J, et al. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. *Plant Science*, 2004, 167(3): 527–533.
- [18] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(8): 392–397.
- [19] Cooke J, Leishman M. Is plant ecology more siliceous than we realise? [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(2): 61–68.
- [20] Zhang G, Cui Y, Ding X, et al. Stimulation of phenolic metabolism by silicon contributes to rice resistance to sheath blight[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2013, 176(1): 118–124.
- [21] Shi Y, Zhang Y, Yao H, et al. Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 78: 27–36.
- [22] Katz O. Beyond grasses: The potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 376.
- [23] Al-Aghabary K, Zhu Z, Shi Q. Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 27(12): 2101–2115.
- [24] Romero-Aranda M, Jurado O, Cuartero J. Silicon alleviates the deleterious salt effect on tomato plant growth by improving plant water status [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163(8): 847–855.
- [25] Yin L, Wang S, Li J, et al. Application of silicon improves salt tolerance through ameliorating osmotic and ionic stresses in the seedling of *Sorghum bicolor*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(11): 3099–3107.
- [26] Liang Y, Chen Q, Liu Q, et al. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(10): 1157–1164.
- [27] Gong H, Zhu X, Chen K, et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought[J]. *Plant Science*, 2005, 169(2): 313–321.
- [28] Stamatakis A, Papadantonakis N, Savvas D, et al. Effects of silicon and salinity on fruit yield and quality of tomato grown hydroponically[J]. *Acta Horticulturae (ISHS)*, 2003, 609: 141–147.
- [29] 曹逼力, 徐 坤, 石 健, 等. 硅对番茄生长及光合作用与蒸腾作用的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(2): 354–360.
- CAO Bi-li, XU Kun, SHI Jian, et al. Effects of silicon on growth, photosynthesis and transpiration of tomato[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2013, 19(2): 354–360.
- [30] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制[J]. *热带农业科学*, 2005, 25(4): 80–85.
- YAO Qing-qun, XIE Gui-shui. The photosynthetic stomatal and non-stomatal limitation under drought stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2005, 25(4): 80–85.
- [31] Chen W, Yao X, Cai K, et al. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption[J]. *Biological Trace Element Research*, 2011, 142(1): 67–76.
- [32] Savvas D, Giotis D, Chatzieustratiou E, et al. Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(1): 11–17.
- [33] Gong H, Chen K. The regulatory role of silicon on water relations, photosynthetic gas exchange, and carboxylation activities of wheat leaves in field drought conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(4): 1589–1594.
- [34] Gao X, Zou C, Wang L, et al. Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, 29(9): 1637–1647.
- [35] Hattori T, Sonobe K, Araki H, et al. Silicon application by sorghum through the alleviation of stress-induced increase in hydraulic resistance[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2008, 31(8): 1482–1495.
- [36] Hattori T, Sonobe K, Inanaga S, et al. Short term stomatal responses to light intensity changes and osmotic stress in sorghum seedlings raised with and without silicon[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(2): 177–182.
- [37] Gong H, Chen K, Chen G, et al. Effects of silicon on growth of wheat under drought[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, 26(5): 1055–1063.
- [38] Pei Z F, Ming D F, Liu D, et al. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2010, 29(1): 106–115.
- [39] Lee S, Sohn E, Hamayun M, et al. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system[J]. *Agroforestry Systems*, 2010, 80(3): 333–340.
- [40] Liu P, Yin L, Deng X, et al. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L.[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(17): 4747–4756.
- [41] Fleck A T, Nye T, Repenning C, et al. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(6): 2001–2011.