

盐胁迫对油菜幼苗生长和光合特征的影响

刘国红¹, 姜超强², 刘兆普¹, 梁明祥¹, 殷祥贞¹, 郑青松^{1①} (1. 南京农业大学资源与环境科学学院江苏省海洋生物学重点实验室, 江苏 南京 210095; 2. 安徽省农业科学院烟草研究所, 安徽 合肥 230031)

摘要: 采用盆栽砂培试验,研究了不同浓度(0、50、100、200、300 mmol · L⁻¹)NaCl胁迫10和30 d对油菜(*Brassica napus*)幼苗干质量、叶绿素(Chl)含量、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间CO₂浓度(x_i)、蒸腾速率(R_t)、水分利用效率($E_{w,u}$)和气孔限制值(L_s)等的影响。结果表明,在NaCl胁迫下,油菜幼苗植株干质量显著降低,长期高盐胁迫下油菜干质量降低更显著;随NaCl浓度的增加,Chl含量、Chl a/Chl b比值均呈先升高后降低的变化趋势,处理10 d,Chl含量、Chl a/Chl b比值在NaCl浓度为200 mmol · L⁻¹条件下达最大值,处理30 d,在NaCl浓度为100 mmol · L⁻¹条件下达最大值。在50~100 mmol · L⁻¹NaCl胁迫下,油菜叶片的 P_n 、 x_i 和 L_s 所受影响均很小;高盐胁迫下,其 P_n 、 G_s 、 x_i 和 R_t 均显著下降,而 $E_{w,u}$ 和 L_s 则显著上升。相关分析显示,植株干质量与Chl含量、Chl a/Chl b比值间无相关性,与Na⁺、Cl⁻含量, $E_{w,u}$ 和 L_s 间呈显著负相关($P < 0.01$),与根冠比,K⁺、Ca²⁺含量,K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺比值,K⁺与Na⁺的选择性比率[S(K⁺,Na⁺)],Ca²⁺与Na⁺的选择性比率[S(Ca²⁺,Na⁺)], P_n 、 G_s 、 x_i 和 R_t 间呈显著正相关($P < 0.01$)。上述结果表明,200 mmol · L⁻¹NaCl胁迫10和30 d,300 mmol · L⁻¹NaCl胁迫10 d,油菜幼苗光合抑制主要来自气孔限制,而300 mmol · L⁻¹NaCl胁迫30 d,气孔限制和非气孔限制在油菜幼苗光合抑制中均具有重要作用。Na⁺、Cl⁻、K⁺、Ca²⁺含量, $E_{w,u}$ 、 L_s 、根冠比,K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺比值,S(K⁺,Na⁺),S(Ca²⁺,Na⁺), P_n 、 G_s 、 x_i 和 R_t 均可作为油菜生长盐适应性的评价指标。

关键词: 油菜; 幼苗; 盐胁迫; 光合特性; 气孔限制

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-4831(2012)02-0157-08

Effects of Salt Stress on Growth and Photosynthetic Traits of Canola Seedlings. LIU Guo-hong¹, JIANG Chao-qiang², LIU Zhao-pu¹, LIANG Ming-xiang¹, YIN Xiang-zhen¹, ZHENG Qing-song¹ (1. Jiangsu Provincial Key Laboratory of Marine Biology, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Tobacco Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China)

Abstract: A pot experiment was carried out using canola in sand culture to explore effects of 10 and 30 days of NaCl stress (0, 50, 100, 200, 300 mmol · L⁻¹) on biomass, chlorophyll (Chl), net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductivity (G_s), intercellular CO₂ concentration (x_i), transpiration rate (R_t), moisture utilization rate ($E_{w,u}$) and stomatal limitation (L_s) of canola seedlings. Results show that NaCl stress decreased significantly plant dry weight, especially when the salt was high in concentration and existed for a long time; with increasing NaCl concentration, chlorophyll (Chl) content and Chl a/Chl b ratio both displayed a variation pattern of ascending first and descending later, and peaked under the stress of 200 mmol · L⁻¹ NaCl, for 10 days and under the stress of 100 mmol · L⁻¹ NaCl for 30 days. P_n , x_i and L_s in canola leaves growing under the stress of 50 and 100 mmol · L⁻¹ NaCl stress were not much affected, but, P_n , G_s , x_i and R_t were markedly decreased when the stress was higher, however, in this case, $E_{w,u}$ and L_s increased significantly. Correlation analysis indicated that biomass (dry weight) of canola was insignificantly related to Chl content and Chl a/Chl b ratio, but significantly and negatively related to Na⁺, Cl⁻ content, $E_{w,u}$ and L_s , and significantly and positively related to root/shoot ratio (R/S), K⁺, Ca²⁺ content, K⁺/Na⁺, Ca²⁺/Na⁺ ratio, K⁺ and Na⁺ selectivity ratio [S(K⁺,Na⁺)], Ca²⁺ and Na⁺ selectivity ratio [S(Ca²⁺,Na⁺)], P_n , G_s , x_i and R_t . The findings indicate that in seedlings under the stress of 200 mmol · L⁻¹ NaCl for 10 or 30 days, or 300 mmol · L⁻¹ NaCl for 10 days, stomatal limitation was the major restraint of photosynthesis. But when the stress was increased to 300 mmol · L⁻¹ NaCl for 30 days, both stomatal and non-stomatal limitations played important roles in restraining photosynthesis. Na⁺, Cl⁻, K⁺ and Ca²⁺ contents, $E_{w,u}$, L_s , R/S,

收稿日期: 2011-10-21

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(200903001-05); 国家科技支撑计划(2009BAD3B04-8); 江苏省科技支撑计划(BE2011368)

① 通信作者 E-mail: qszheng@njau.edu.cn

K^+/Na^+ , Ca^{2+}/Na^+ , $S(K^+, Na^+)$, $S(Ca^{2+}, Na^+)$, P_n , G_s , x_i and R_i can all be regarded as indexes for evaluation of canola in salt adaptability.

Key words: canola; seedling; salt stress; photosynthetic trait; stomatal limitation

土壤盐渍化是一个世界性的资源与生态问题,农业生产往往也深受其害^[1]。全世界大约20%的栽培地和近50%的灌溉地受到盐渍的影响,更严重的是,在2050年之前,估计超过50%的耕地会受到盐渍的危害^[2]。盐渍往往对作物造成渗透胁迫、离子毒害、营养不平衡等危害,从而降低其光合作用,抑制植物生长,导致作物产量下降,甚至死亡^[3]。油菜是世界上仅次于大豆和棕榈的第3大油料作物^[4-5],是中国第一大食用植物油料作物^[6]。诸多研究表明,盐胁迫下油菜的产量和品质显著下降^[7-8]。从以往的研究来看,大多数学者的观点倾向于油菜是中度耐盐的植物,且不同油菜品种之间存在着广泛的耐盐性差异^[6]。盐胁迫下植物的生长发育受到抑制,作为植物生长发育基础的光合作用也受到抑制。研究盐胁迫对植物光合作用的影响机理,可为提高植物耐盐性、改良植物品种提供理论依据。因此,盐胁迫对植物光合作用的影响是近年来植物抗盐生理的一大研究热点^[3,9]。自20世纪80年代初 FARQUHAR 等^[10]提出光合气孔限制的定量分析方法以来,盐渍条件下,关于植物光合速率降低是由气孔因素引起的还是由非气孔因素引起的问题一直尚无定论^[11]。总之,不能简单地将盐胁迫下光合速率降低归因于气孔或非气孔限制因素,这与盐种类、盐浓度、处理时间、植株发育状态以及植株不同部位等因素都有关系。截至目前,虽然人们对不同基因型油菜的耐盐机理以及它们之间的耐盐差异性进行了多方面的研究^[5,9,12-13],但还不够深入。盐渍条件下,有关油菜光合抑制方面的研究鲜有报道^[4,9]。笔者以其所在课题组选育的新品系南盐油1号为材料,探讨了不同浓度NaCl胁迫和不同胁迫时间对油菜幼苗生长、光合色素及光合特性的影响,旨在阐述盐渍对油菜光合抑制的机制,期望进一步揭示油菜的耐盐机理,为油菜的经济利用和盐碱地、滩涂开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

甘蓝型油菜品系:南盐油1号。

1.2 试验设计与处理

挑选大小一致、饱满的种子经 $1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{ HgCl}_2$

消毒3 min,清水冲洗干净后再用清水浸种12 h,放入垫有吸水纸的瓷盘内催芽。挑选露白一致的种子播于装有石英砂(砂砾直径约2 mm)的塑料盆(225 mm × 160 mm)中,每盆6粒。用1/2 Hoagland 培养液砂培至4叶期,间苗以确保齐苗,每盆3株。转入含不同浓度(50、100、200、300 mmol · L⁻¹) NaCl 的1/2 Hoagland 培养液培养,以不加NaCl的1/2 Hoagland 营养液作为对照,每处理3个重复。为避免盐冲击效应,采用每天递增50 mmol · L⁻¹的方式提高盐浓度,到达最终浓度后,每个处理均继续处理10和30 d,再分别进行采样及分析测定。试验过程中,营养液浇灌方式采用砂面浇灌法,为减少砂培介质中NaCl浓度变化幅度,处理液浇灌量为砂子持水量的4倍,每天浇灌1次,约3/4的溶液流出,可将积余的盐分冲洗掉,以保持NaCl浓度恒定。整个培养过程均在 $\theta(\text{昼}) : \theta(\text{夜}) = (25 \pm 2) \text{ }^\circ\text{C} : (20 \pm 2) \text{ }^\circ\text{C}$ 左右的温室中于自然光照条件下进行。

1.3 植株干质量和根冠比的测定

从盆中取植株先用自来水冲洗,再用蒸馏水冲洗,最后用吸水纸吸干,在110 °C条件下杀青5 min后于75 °C下烘干至恒质量,称干质量,计算根冠比。

1.4 叶绿素(Chl)含量的测定

将植株叶片干样磨碎,过1 mm孔径筛。以体积分数为80%的丙酮提取样品叶片色素,用755B型紫外可见分光光度计(上海精密科学仪器有限公司生产)分别在波长663、646和470 nm处测定光密度(D)值,Chl a和Chl b含量计算方法参见文献[14],两者含量总和为Chl含量。

1.5 无机离子含量的测定和叶片 $S(K^+, Na^+)$ 、 $S(Ca^{2+}, Na^+)$ 的计算

取植株叶片干样磨碎,过1 mm孔径筛后称质量。参照 HUNT^[15]的方法,用电感耦合等离子体光谱发生仪(ICP)测定 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量,滴定法测定 Cl^- 含量^[16]。叶片运输的 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 的选择性比率(S)^[16] 计算公式为: $S(K^+, Na^+) = [c_{\text{叶}}(K^+)/c_{\text{叶}}(Na^+)]/[c_{\text{介质}}(K^+)/c_{\text{介质}}(Na^+)]$, $S(Ca^{2+}, Na^+) = [c_{\text{叶}}(Ca^{2+})/c_{\text{叶}}(Na^+)]/[c_{\text{介质}}(Ca^{2+})/c_{\text{介质}}(Na^+)]$ 。

1.6 光合特性的测定

于8:30—11:00选取植株倒3叶(活体叶片),采用Li-6400便携式光合仪(Li-COR, USA)测定

叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间 CO_2 浓度(x_i)、蒸腾速率(R_t)等参数。叶片水分利用效率($E_{w,u}$)计算公式为 $E_{w,u} = P_n/R_t^{[15]}$ 。气孔限制值(L_s)计算公式为 $L_s = 1 - x_i/x_a$,其中, x_a 为空气中 CO_2 浓度, $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ^[10]。测定时使用红蓝光源叶室,光强为 $1\ 000\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,温度为 $25\ ^\circ C$,空气 CO_2 浓度为 $393\ \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。

1.7 数据处理

利用 Microsoft Excel 和 SPSS 13.0 软件对试验数据进行统计和相关性分析,在单因素方差分析基础上,采用 Duncan 检验法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 NaCl 对油菜干质量和根冠比的影响

图 1A 显示,在 NaCl 胁迫下,油菜幼苗植株干质量显著降低,50、100、200、300 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理 10 d,植株干质量分别下降 21%、35%、56% 和 71%;处理 30 d,植株干质量分别下降 16%、36%、75% 和 86%。图 1B 显示,NaCl 处理 10 d,植株根冠

比显著上升,随着 NaCl 浓度的增加,根冠比逐渐上升,但各浓度处理组间差异均不显著;处理 30 d,与对照组相比,50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫组植株根冠比无显著变化,100 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫组植株根冠比显著增加,若 NaCl 浓度进一步增加,植株根冠比则显著下降。

2.2 不同浓度 NaCl 对油菜 Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值的影响

50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫 10 d,油菜幼苗 Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值均显著上升,随着 NaCl 浓度的增加,Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值也均显著上升,200 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫组均达最大值,300 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理组油菜叶片 Chl 含量显著下降,但与对照组持平,而 Chl a/Chl b 比值仍然显著高于对照组(图 2A ~ B)。50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫 30 d,油菜幼苗 Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值均显著上升,随着 NaCl 浓度的增加,Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值也均显著上升,100 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫组均达最大值,若 NaCl 浓度进一步增加,Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值则下降(图 2 A ~ B)。

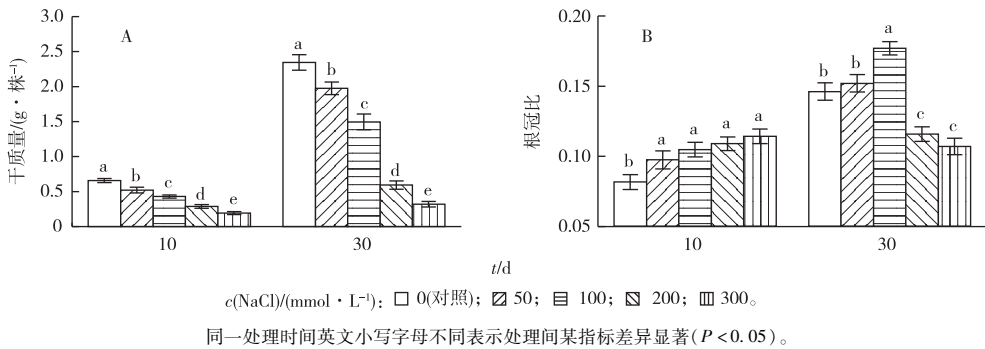


图 1 不同浓度 NaCl 胁迫 10 和 30 d 对油菜幼苗干质量(A)和根冠比(B)的影响

Fig. 1 Effects of NaCl with different concentrations for 10 and 30 d on plant dry weight and root/shoot ratio of canola seedlings

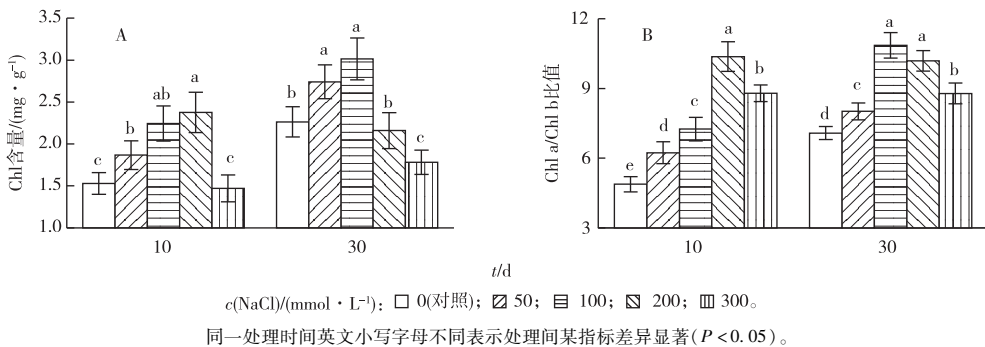


图 2 不同浓度 NaCl 胁迫 10 和 30 d 对油菜叶片 Chl 含量(A)和 Chl a/Chl b 比值(B)的影响

Fig. 2 Effects of NaCl with different concentrations for 10 and 30 d on chlorophyll content and chlorophyll a/chlorophyll b ratio of canola seedlings

2.3 不同浓度 NaCl 对油菜幼苗叶片 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 含量, K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值, $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 的影响

NaCl 胁迫下,油菜幼苗叶片 Na^+ 、 Cl^- 含量显著上升。与对照组相比,50、100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 10 d, Na^+ 含量分别增加 880%、933%、1 167% 和 1 753%, Cl^- 含量分别增加 477%、565%、781% 和 908%; 处理 30 d, Na^+ 含量分别增加 850%、1 187%、2 169% 和 2 281%; Cl^- 含量分别增加 789%、1 167%、1 939% 和 2 000% (表 1)。50、100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 10 d, 油菜幼苗叶片 K^+ 含量分别下降 22%、27%、47% 和 61%, 而

Ca^{2+} 含量分别降低 4%、20%、41% 和 51%; 处理 30 d, 其 K^+ 含量分别下降 26%、46%、78% 和 81%, 而 Ca^{2+} 含量分别降低 18%、26%、65% 和 72% (表 1)。50、100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 10 和 30 d, 油菜幼苗叶片的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值显著降低。由表 1 可知, 随着 NaCl 浓度的增加, 叶片 $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 呈现先增加后减小的趋势, 处理 10 d 时 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理组均达最大值, 处理 30 d 时 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理组均达最大值, 随着 NaCl 浓度的进一步上升, 其 $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 均显著下降。

表 1 不同浓度 NaCl 胁迫 10 和 30 d 对油菜幼苗叶片 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 含量, K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值, $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 的影响

Table 1 Effects of NaCl with different concentrations for 10 and 30 d on Na^+ , K^+ , Ca^{2+} and Cl^- contents, K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ and $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ in leaves of canola seedlings

t/ d	c(NaCl)/ ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	离子含量/($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$)				K^+/Na^+ 比值	$\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值	$S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$	$S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$
		Na^+	K^+	Ca^{2+}	Cl^-				
10	0(对照)	0.15 ^d	0.92 ^a	0.74 ^a	0.26 ^e	6.16 ^a	4.92 ^a	0 ^e	0 ^e
	50	1.47 ^e	0.72 ^b	0.71 ^a	1.50 ^d	0.49 ^b	0.48 ^b	8.21 ^d	9.48 ^d
	100	1.55 ^e	0.67 ^b	0.59 ^b	1.73 ^e	0.43 ^b	0.44 ^b	14.43 ^b	17.58 ^b
	200	1.90 ^b	0.49 ^c	0.44 ^c	2.29 ^b	0.24 ^c	0.23 ^c	15.85 ^a	18.75 ^a
	300	2.78 ^a	0.36 ^d	0.36 ^c	2.62 ^a	0.13 ^d	0.13 ^c	13.05 ^e	15.68 ^c
30	0(对照)	0.16 ^e	1.02 ^a	0.68 ^a	0.18 ^d	6.57 ^a	4.40 ^a	0 ^e	0 ^d
	50	1.52 ^d	0.75 ^b	0.56 ^b	1.60 ^c	0.49 ^b	0.37 ^b	8.03 ^b	7.22 ^b
	100	2.06 ^c	0.55 ^c	0.50 ^b	2.28 ^b	0.27 ^c	0.24 ^c	8.93 ^a	9.63 ^a
	200	3.63 ^b	0.26 ^d	0.24 ^c	3.67 ^a	0.07 ^d	0.07 ^d	4.83 ^c	6.11 ^{bc}
	300	3.81 ^a	0.19 ^d	0.19 ^c	3.78 ^a	0.05 ^d	0.05 ^d	4.92 ^d	5.98 ^c

叶片质量以干质量计。同一列英文小写字母不同表示处理间某指标差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 不同浓度 NaCl 对油菜 P_n 、 G_s 、 x_i 和 R_t 的影响

50、100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 10 和 30 d, 油菜 P_n 与对照组差异均不显著, 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组油菜 P_n 显著下降, 分别下降 16% 和 27%, 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组油菜 P_n 分别下降 47% 和 43% (表 2)。盐胁迫下, 随着 NaCl 浓度的增加, 油菜 G_s 均呈现下降趋势, 50、100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 10 d, 植株 G_s 分别比对照组下降 9%、23%、62% 和 85%, 处理 30 d, 植株 G_s 则分别下降 15%、29%、64% 和 72% (表 2); 50、100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 10 和 30 d, 油菜 x_i 与对照组差异均不显著, 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组油菜 x_i 显著下降, 分别下降 15% 和 18%, 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组油菜 x_i 分别下降 28% 和 19%。50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 10 和 30 d, 油菜 R_t 与对照组差异均不显著, 随着 NaCl 浓度的上升, 其 R_t 均显著下降。100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 10 d, 植株 R_t 分别下降 18%、

38% 和 66%, 处理 30 d, 分别下降 19%、51% 和 57% (表 2)。

2.5 不同浓度 NaCl 对油菜叶片 $E_{w,u}$ 和 L_s 的影响

50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 10 和 30 d, 油菜 $E_{w,u}$ 与对照组差异均不显著, 若 NaCl 浓度进一步上升, 其 $E_{w,u}$ 均显著增加, 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组油菜 $E_{w,u}$ 与 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组差异不显著 (表 2)。50、100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 10 和 30 d, 两个浓度胁迫组油菜叶片 L_s 与对照组相比差异均不显著, 随着 NaCl 浓度的增加, 其 L_s 均显著增加, 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 30 d 的油菜 L_s 与 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫组间差异未达显著水平 (表 2)。

2.6 油菜幼苗干质量和净光合速率分别与其他指标间的相关性分析

由表 3 可知, 植株干质量与 Chl 含量、Chl a/Chl b 比值间无相关性, 与 Na^+ 、 Cl^- 含量, $E_{w,u}$ 和 L_s 间呈显著负相关 ($P < 0.01$), 与根冠比, K^+ 、 Ca^{2+} 含

量, K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 比值, $S(K^+, Na^+)$, $S(Ca^{2+}, Na^+)$, P_n , G_s , x_i , R_t 间呈显著正相关 ($P < 0.01$)。由表 4 可知, P_n 与 $Chl\ a/Chl\ b$ 、 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 比值间无相关性, 与 Cl^- 含量间呈显著负相关 ($P < 0.05$), 与 Na^+ 含量、 $E_{w,u}$ 、 L_s 间呈显著负相关 ($P < 0.01$), 与根冠比, Chl 、 K^+ 、 Ca^{2+} 含量, $S(K^+, Na^+)$, $S(Ca^{2+}, Na^+)$, G_s , x_i , R_t 间呈显著正相关 ($P < 0.01$)。

表 2 不同浓度 NaCl 胁迫 10 和 30 d 对油菜幼苗 P_n 、 G_s 、 x_i 、 R_t 、 $E_{w,u}$ 和 L_s 的影响

Table 2 Effects of NaCl with different concentrations for 10 and 30 d on P_n , G_s , x_i , R_t , $E_{w,u}$ and L_s in leaves of canola seedlings

t/d	$c(NaCl)/(mmol \cdot L^{-1})$	$P_n/(\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$G_s/(mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$x_i/(\mu mol \cdot mol^{-1})$	$R_t/(mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$E_{w,u}/(\mu mol \cdot mmol^{-1})$	$L_s/\%$
10	0(对照)	19.376 ^a	0.836 ^a	298.653 ^a	9.144 ^a	2.119 ^c	24.007 ^c
	50	19.984 ^a	0.763 ^{ab}	289.350 ^a	8.741 ^{ab}	2.286 ^c	26.374 ^c
	100	20.451 ^a	0.646 ^b	286.123 ^{ab}	7.497 ^b	2.728 ^b	27.195 ^c
	200	16.368 ^b	0.315 ^c	255.143 ^b	5.640 ^c	2.902 ^{ab}	35.078 ^b
	300	10.249 ^c	0.126 ^d	216.253 ^c	3.131 ^d	3.274 ^a	44.974 ^a
30	0(对照)	23.058 ^{ab}	0.688 ^a	293.710 ^a	6.367 ^a	3.622 ^c	25.265 ^b
	50	24.457 ^a	0.587 ^b	291.180 ^a	6.101 ^a	4.009 ^{bc}	25.908 ^b
	100	20.769 ^b	0.491 ^c	288.223 ^a	5.157 ^b	4.027 ^b	26.661 ^b
	200	16.773 ^c	0.247 ^d	240.853 ^b	3.103 ^c	5.406 ^a	38.714 ^a
	300	13.139 ^d	0.190 ^d	236.753 ^c	2.752 ^c	4.776 ^a	39.757 ^a

P_n 为净光合速率; G_s 为气孔导度; x_i 为细胞间 CO_2 浓度; R_t 为蒸腾速率; $E_{w,u}$ 为水分利用效率; L_s 为气孔限制值。

表 3 处理 30 d 时油菜幼苗干质量与各指标间的相关性分析

Table 3 Correlation coefficients between each index and dry weight of canola seedlings

指标	相关系数	指标	相关系数	指标	相关系数	指标	相关系数
根冠比	0.754 ^{**}	Ca^{2+} 含量	0.993 ^{**}	$S(K^+, Na^+)$	0.951 ^{**}	x_i	0.915 ^{**}
Chl 含量	0.373	Cl^- 含量	-0.901 ^{**}	$S(Ca^{2+}, Na^+)$	0.970 ^{**}	R_t	0.887 ^{**}
Chl a/Chl b 比值	-0.464	K^+/Na^+ 比值	0.712 ^{**}	P_n	0.807 ^{**}	$E_{w,u}$	-0.867 ^{**}
Na^+ 含量	-0.985 ^{**}	Ca^{2+}/Na^+ 比值	0.718 ^{**}	G_s	0.865 ^{**}	L_s	-0.915 ^{**}
K^+ 含量	0.981 ^{**}						

P_n 为净光合速率; G_s 为气孔导度; x_i 为细胞间 CO_2 浓度; R_t 为蒸腾速率; $E_{w,u}$ 为水分利用效率; L_s 为气孔限制值。* 和 ** 表示在 $\alpha = 0.01$ 水平上显著相关。n = 30。

表 4 处理 30 d 时油菜幼苗 P_n 与各指标间的相关性分析

Table 4 Correlation coefficients between each index and net photosynthetic rate of canola seedlings

指标	相关系数	指标	相关系数	指标	相关系数	指标	相关系数
干质量	0.807 ^{**}	K^+ 含量	0.711 ^{**}	Ca^{2+}/Na^+ 比值	0.405	x_i	0.779 ^{**}
根冠比	0.926 ^{**}	Ca^{2+} 含量	0.848 ^{**}	$S(K^+, Na^+)$	0.650 ^{**}	R_t	0.961 ^{**}
Chl 含量	0.748 ^{**}	Cl^- 含量	-0.591 [*]	$S(Ca^{2+}, Na^+)$	0.784 ^{**}	$E_{w,u}$	-0.726 ^{**}
Chl a/Chl b 比值	-0.046	K^+/Na^+ 比值	0.391	G_s	0.870 ^{**}	L_s	-0.779 ^{**}
Na^+ 含量	-0.749 ^{**}						

P_n 为净光合速率; G_s 为气孔导度; x_i 为细胞间 CO_2 浓度; R_t 为蒸腾速率; $E_{w,u}$ 为水分利用效率; L_s 为气孔限制值。* 和 ** 分别表示在 $\alpha = 0.05$ 和 $\alpha = 0.01$ 水平上显著相关。n = 30。

3 讨论

生长抑制是淡土植物对高盐度最敏感的过程^[1]。当油菜处于 50、100、200 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫下时, 油菜植株生物量显著下降^[2]。与非盐处理相比, 100、150、200、250 和 300 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理 24 h 时, 油菜叶片的相对含水量均显著降低^[17]。

笔者研究中, 与对照组相比, 50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫 10 d, 油菜幼苗植株干质量降低 21%, 而处理 30 d, 干质量降低 16%, 表明随着植株的生长, 油菜对 50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫的抗性在提高, 这很可能是因为植株生物量的快速积累在一定程度上稀释了吸收到体内的盐分^[1]; 100 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 胁迫 10 d, 油菜幼苗植株干质量降低 35%, 处理 30 d, 干质

量降低 36%，表明随着植株的生长，油菜对 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 胁迫的抗性维持在一定的水平； $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 胁迫 10 d，油菜幼苗植株干质量降低 56%，处理 30 d，干质量降低 75%，表明 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 的胁迫严重抑制了油菜植株的生长，油菜抗性减弱；即使经 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理 30 d，油菜植株依然能够存活，表明油菜“南盐油 1 号”具有较强的耐盐性。该试验结果还显示，处理 10 d，油菜植株根冠比随 NaCl 浓度的增加而一直保持增加趋势，尽管不同浓度盐处理间差异并不显著；而处理 30 d，植株根冠比呈先升高后降低的变化趋势。这表明在一定强度的盐渍胁迫下，油菜幼苗能更好地维持根系的生长，这已为某些研究^[1]所验证。

NaCl 能促进 Chl 酶活性，使 Chl 分解^[3]。NaCl 胁迫显著降低小麦植株的生长量和叶片中 Chl 含量^[18]。但笔者研究中，随着 NaCl 浓度的增加，油菜植株叶片明显变小，但其 Chl 含量、Chl a/Chl b 比值却显著增加。处理 10 d 时， $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组油菜叶片 Chl 含量、Chl a/Chl b 比值均达最大值；处理 30 d 时， $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组油菜叶片 Chl 含量、Chl a/Chl b 比值均达最大值。随着 NaCl 浓度的进一步增加，油菜幼苗叶片 Chl 含量、Chl a/Chl b 比值显著下降。笔者认为 NaCl 可以导致油菜叶片叶绿体收缩，基质浓度增大，从而致使 Chl 含量增加。随着 NaCl 浓度的显著增加，Chl 分解加剧，Chl 含量的上升效应明显削弱。统计发现，有关 NaCl 浓度对不同植物 Chl 含量影响的报道各不相同。 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 显著促进盐地碱蓬幼苗的生长，但是对其 Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值均无明显影响^[19]；盐分显著促进盐生植物盐角草幼苗的干物质积累，但其同化枝 Chl 含量显著下降^[20]。而一定浓度范围内的盐处理对盐生植物无瓣海桑的 Chl 含量及光合能力有正刺激效应^[21]。PUSH-PAM 等^[22]报道， $10 \sim 20 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 胁迫明显降低水稻干质量，但水稻叶片 Chl 含量反而上升，表明盐胁迫下植物叶片 Chl 含量的变化较复杂，而且盐渍等逆境对光合作用的影响也是多方面的^[23]。对同一植物而言，Chl a/Chl b 比值的降低反映了类囊体膜垛叠程度的降低，膜垛叠的减少降低了植物对光量子的有效吸收、传递和利用，使激发能无法迅速到达可被利用的位置，从而降低光能转化为生物化学能的效率^[21]。盐胁迫下油菜叶片维持较高的 Chl 含量和 Chl a/Chl b 比值，这无疑对油菜在盐渍条件下的生存和适应具有重要意义。

许多研究表明，与盐土植物不同，淡土植物体内能积累大量盐分，而且作物的干质量往往与体内 Na^+ 、 Cl^- 含量呈现显著负相关^[1]。植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 的选择性吸收、运输和分配的增强是植物耐盐的重要机制^[16,24]。笔者研究表明，油菜幼苗干质量与叶片 Na^+ 、 Cl^- 含量间呈显著负相关 ($P < 0.01$)，与叶片 K^+ 、 Ca^{2+} 含量间呈显著正相关 ($P < 0.01$)，且相关系数明显高于其他指标。 $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 反映了油菜叶片对离子运输的相对选择性，其数值越大，表明油菜对 K^+ 、 Ca^{2+} 的选择性越大^[16]。盐胁迫下，棉花、芦荟等植物对 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收和向地上部运输有较强选择性，从而维持植株体内的离子平衡，表现出较高的耐盐性^[16,24]。笔者研究表明，与上述植物类似，盐胁迫下油菜能维持较高的 $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ ，因而其叶片能够维持较高的离子稳态，随着处理时间的延长， $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 均下降，即对 K^+ 、 Ca^{2+} 的选择性运输能力下降，植株生长受抑制程度加剧。

众多研究表明，盐胁迫显著改变叶面积和光合速率，从而抑制植物的光合作用^[11,25-26]。而光合作用的受抑制主要是因为叶片气孔导度或/和叶肉导度下降^[23]。有关盐胁迫下不同植物的气孔限制和非气孔限制等的研究很多。菜豆对盐渍较为敏感，光合抑制既来源于气孔抑制，也来自非气孔抑制^[27]，但 BRUGNOLI 等^[28]的研究表明，盐渍条件下菜豆的光合抑制主要受气孔抑制的影响。在盐胁迫下向日葵光合抑制是来源于气孔因素还是非气孔因素，其他学者也得出了不同的结论^[11]。笔者研究中，短期和长期盐胁迫下， 50 和 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组油菜幼苗 P_n 与对照组之间差异均不显著； 200 和 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组油菜幼苗 P_n 与对照组相比显著下降。油菜幼苗 x_i 随 P_n 的下降而显著下降， L_s 则相应上升。这些结果显示无论是短期盐胁迫还是长期盐胁迫，油菜光合抑制主要来自气孔限制。笔者还发现，长期盐胁迫下， $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组油菜幼苗 L_s 与 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理组间差异不显著，而 P_n 却进一步降低，这表明经 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理 30 d 的油菜光合作用受到显著抑制涉及气孔因素和非气孔因素 2 个方面。笔者还发现，光合作用与油菜叶片 Na^+ 、 Cl^- 含量间呈显著负相关，尤其是 Na^+ 含量，而与叶片 K^+ 、 Ca^{2+} 含量间呈显著正相关 ($P < 0.01$)，表明植株的离子平衡与油菜的光合作用密切相关。因此，油菜幼苗的 P_n 与 $S(\text{K}^+, \text{Na}^+)$ 和 $S(\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+)$ 间均呈显著正相关 ($P < 0.01$)。

根据气孔最优化理论^[29-30],气孔通过短期行为总是以有限的水分丧失来换取最大的 CO₂ 同化量,导致 R_t 降幅大于 P_n ,即 $E_{w,u}$ 升高,进而提高植物对盐渍的适应性。随着盐胁迫强度的加剧或时间的延长,非盐生植物的叶片水分失衡加剧, P_n 持续下降, $E_{w,u}$ 往往不再呈上升趋势。笔者试验中,随着 NaCl 浓度的增加和时间的延长,油菜 $E_{w,u}$ 均显著上升。但当 NaCl 浓度增至 300 mmol · L⁻¹ 时,无论是短期还是长期盐胁迫下, $E_{w,u}$ 均不再显著变化。由此可见,油菜幼苗能在一定盐浓度条件下保持水分的高效利用,与气孔最优化理论相符,也与廖岩等^[31]对红树属树木、韩志平等^[32]对西瓜的研究结果相一致。

综上所述,对于中度耐盐植物油菜,盐胁迫对油菜光合作用的抑制主要来自于气孔因素,但当 NaCl 浓度很高,即在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 长期胁迫下时,非气孔因素对光合抑制的贡献也很明显。处理 30 d,各指标的相关性分析表明,Na⁺、Cl⁻ 含量, $E_{w,u}$ 、 L_s 、根冠比,K⁺、Ca²⁺ 含量,K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 比值, $S(K^+, Na^+)$ 、 $S(Ca^{2+}, Na^+)$ 、 P_n 、 G_s 、 x_i 、 R_t 等均可以作为油菜生长盐适应性的评价指标,其中,以油菜叶片 Ca²⁺、K⁺、Na⁺ 含量与生长量间的相关性最好;而光合作用与 Cl⁻、Na⁺ 含量, $E_{w,u}$ 、 L_s 、根冠比,Chl、K⁺、Ca²⁺ 含量, $S(K^+, Na^+)$ 、 $S(Ca^{2+}, Na^+)$ 、 G_s 、 x_i 、 R_t 等均显著相关。这一点可为今后油菜的高产优质栽培提供很好的理论依据。笔者还发现,50~100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫 10 和 30 d 对油菜叶片 P_n 、 x_i 和 L_s 的影响均不显著,但植株干质量显著下降;300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理 30 d,油菜光合作用各参数的下降并不比处理 10 d 时明显,但在长期胁迫下油菜生物量受抑制程度更为严重,这表明油菜盐胁迫生理以及光合生理等均是一个复杂的过程。油菜的耐盐性和光合作用机制等生理过程的关系仍需进一步深入探讨。

参考文献:

[1] MUNNS R. Comparative Physiology of Salt and Water Stress[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 239-250.

[2] WANG W, VINOCCUR B, ALTMAN A. Plant Responses to Drought, Salinity and Extreme Temperatures: Towards Genetic Engineering for Stress Tolerance[J]. Planta, 2003, 218(1): 1-14.

[3] PARIDA A K, DAS A B. Salt Tolerance and Salinity Effects on Plants: A Review [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60(3): 324-349.

[4] ASHRAF M, ALI Q. Relative Membrane Permeability and Activities of Some Antioxidant Enzymes as the Key Determinants of Salt

Tolerance in Canola (*Brassica napus* L.) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1/2/3): 266-273.

[5] GUNASEKERA C P, MARTIN L D, SIDDIQUE K H M, et al. Genotype by Environment Interactions of Indian Mustard (*Brassica juncea* L.) and Canola (*B. napus* L.) in Mediterranean-Type Environments: 1. Crop Growth and Seed Yield [J]. European Journal of Agronomy, 2006, 25(1): 1-12.

[6] 李源龙. 油菜耐盐性的基因型差异 [D]. 杭州: 浙江大学, 2007: 15.

[7] LOMONTE C, DORONILA A I, GREGORY D, et al. Phytotoxicity of Biosolids and Screening of Selected Plant Species With Potential for Mercury Phytoextraction [J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 173(1/2/3): 494-501.

[8] RUIZ J M, BLUMWALD E. Salinity-Induced Glutathione Synthesis in *Brassica napus* L. [J]. Planta, 2002, 214(6): 965-969.

[9] ASHRAF M, MCNEILLY T. Salinity Tolerance in *Brassica* Oilseeds [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2004, 23(2): 157-174.

[10] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.

[11] STEDUTO P, ALBRIZIO R, GIORIO P, et al. Gas-Exchange Response and Stomatal and Non-Stomatal Limitations to Carbon Assimilation of Sunflower Under Salinity [J]. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(3): 243-255.

[12] ALI Q, ATHAR H U R, ASHRAF M. Ion Transport in Four Canola Cultivars as Influenced by Salt Stress [J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38(5): 1703-1708.

[13] REZAEI H, KHOSH KHOLGH SIMA N A, MALAKOUTI M J, et al. Salt Tolerance of Canola in Relation to Accumulation and Xylem Transportation of Cations [J]. Journal of Plant Nutrition, 2006, 29(11): 1903-1917.

[14] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 98-99.

[15] HUNT J. Dilute Hydrochloric Acid Extraction of Plant Material for Routine Cation Analysis [J]. Communications in Soil Science and Plant Annual, 1982, 13(1): 49-55.

[16] 邵晶, 郑青松, 刘兆普, 等. 磷对海水胁迫下芦荟幼苗离子分布的影响 [J]. 生态学报, 2005, 25(12): 3167-3171.

[17] GUILLAUME S, XAVIER L R, JACQUES G, et al. Leaf Gas Exchange Characteristics and Water- and Nitrogen-Use Efficiencies of Dominant Grass and Tree Species in a West African Savanna [J]. Plant Ecology, 2004, 173(2): 233-246.

[18] SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C. Changes in Antioxidant Activity in Sub-Cellular Fractions of Tolerant and Susceptible Wheat Genotypes in Response to Long Term Salt Stress [J]. Plant Science, 2002, 162(6): 897-904.

[19] LU C M, QIU N W, LU Q T, et al. Does Salt Stress Lead to Increased Susceptibility of Photosystem II to Photoinhibition and Changes in Photosynthetic Pigment Composition in Halophyte *Suaeda salsa* Grown Outdoors? [J]. Plant Science, 2002, 163(5): 1063-1068.

[20] 郑青松. 芦荟、油菜和盐角草对水分和盐分胁迫的响应及其比较生理 [D]. 南京: 南京农业大学, 2003: 55-65.

- [21] 陈长平,王文卿,林鹏. 盐度对无瓣海桑幼苗的生长和某些生理生态特性的影响[J]. 植物学通报,2000,17(5):457-461.
- [22] PUSHPAM R, RANGASAMY S R S. Variations in Chlorophyll Contents of Rice in Relation to Salinity[J]. Crop Research,2000,20(2):197-200.
- [23] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis Under Drought and Salt Stress: Regulation Mechanisms From Whole Plant to Cell[J]. Annals of Botany,2009,103(4):551-560.
- [24] 郑青松,王仁雷,刘友良. 钙对盐胁迫下棉苗离子吸收分配的影响[J]. 植物生理学报,2001,27(4):325-330.
- [25] LI N, CHEN S, ZHOU X, et al. Effect of NaCl on Photosynthesis, Salt Accumulation and Ion Compartmentation in Two Mangrove Species, *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* [J]. Aquatic Botany,2008,88(4):303-310.
- [26] PRAXEDES S C, DE LACERDA C F, DAMATTA F M, et al. Salt Tolerance Is Associated With Differences in Ion Accumulation, Biomass Allocation and Photosynthesis in Cowpea Cultivars [J]. Journal of Agronomy and Crop Science,2010,196(3):193-204.
- [27] SEEMANN J R, CRITCHLEY C. Effects of Salt Stress on the Growth, Ion Content, Stomatal Behaviour and Photosynthetic Capacity of a Salt-Sensitive Species, *Phaseolus vulgaris* L. [J]. Plant,1985,164(2):151-162.
- [28] BRUGNOLI E, LAUTERI M. Effects of Salinity on Stomatal Conductance, Photosynthetic Capacity, and Carbon Isotope Discrimination of Salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and Salt-Sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C₃ Non-Halophytes [J]. Plant Physiology,1991,95(2):628-635.
- [29] 张娟,姜闯道,平吉成. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展[J]. 农业科学研究,2008,29(3):74-80.
- [30] ASHRAF M. Some Important Physiological Selection Criteria for Salt Tolerance in Plants [J]. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants,2004,199(5):361-376.
- [31] 廖岩,陈桂珠. 三种红树植物对盐胁迫的生理适应[J]. 生态学报,2007,27(6):2208-2214.
- [32] 韩志平,郭世荣,焦彦生,等. NaCl 胁迫对西瓜幼苗生长和光合气体交换参数的影响[J]. 西北植物学报,2008,28(4):745-751.

作者简介: 刘国红(1984—),女,山东临沂人,硕士生,主要从事植物耐盐与分子生物学方面的研究。E-mail: hongguo8888@126.com

敬告读者·作者

根据 2011 年版《中国科技期刊引证报告》(核心版),2010 年本刊被引用计量指标:总被引频次 995 次,影响因子 1.018,引用期刊数 249,扩散因子 25.03,学科扩散指标 6.92,学科影响指标 0.64,即年指标 0.159,他引率 0.91,被引半衰期 5.7,权威因子 514.56。

《中国科技期刊引证报告》(核心版)选用的是中国科技论文统计源期刊,即中国科技核心期刊,这些期刊是在经过严格的定量和定性分析的基础上选取的各个学科的重要科技期刊。2011 年版《中国科技期刊引证报告》(核心版)收录中国科技论文统计源期刊共 1 998 种。中国科技论文统计源期刊的论文构成了中国科技论文与引文数据库(CSTPCD),该数据库的统计结果被编入由国家统计局和科学技术部编制的《中国科技统计年鉴》,CSTPCD 统计结果被科技管理部门和学术界广泛应用。

本刊编辑部
2012 年 3 月 18 日