

两种基因型菊芋幼苗对盐胁迫的生长及生理响应

段海霞, 邹恭鲁, 杨永鑫, 李颖, 吕世奇, 孙杉, 赵长明

(兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 甘肃兰州 730000)

摘要:采用盆栽方法研究不同浓度(2‰, 4‰, 6‰)中性复合盐对具有不同遗传背景的两种植物基因型菊芋幼苗(LZJ028 有性繁殖能力强且营养品质高; LZJ017 块茎产量高)生长和光合等生理特性的影响, 探究不同遗传背景菊芋幼苗对盐胁迫的响应差异。结果表明: (1) 当盐浓度为 4‰ 和 6‰ 时, 两种植物基因型菊芋幼苗的株高、叶面积、冠幅和地上部分干物质和鲜物质积累(与对照相比)均下降, LZJ028 茎径、叶面积和地上部分干、鲜物质积累下降幅度(4.24% 和 6.26%, 14.82% 和 29.67%, 8.51% 和 19.68%, 7.62% 和 22.38%) 均显著低于 LZJ017 的降幅(9.78% 和 29.75%, 58.33% 和 63.18%, 15.77% 和 26.88%, 40.62% 和 61.82%)。 (2) 随着盐浓度升高, 两种植物基因型菊芋幼苗叶片的 SOD 活性、脯氨酸和可溶性糖含量均显著升高(如盐浓度为 6‰ 时 LZJ017 和 LZJ028 的 SOD 活性比对照组升高了 0.41 倍和 1.87 倍; 脯氨酸升高了 8.26 倍和 42.92 倍; 可溶性糖含量升高了 0.39 倍和 1.18 倍), LZJ028 的各指标升高幅度均较大。 (3) 盐浓度升高, 两种植物基因型菊芋幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和叶绿素含量均降低, LZJ028 净光合速率和气孔导度下降幅度均低于 LZJ017; 盐浓度升高, 两种植物基因型菊芋幼苗 PS II 潜在活性和最大光化学效率也均下降, 而初始荧光升高, 如盐浓度为 6‰ 时与对照相比 LZJ028 最大光化学效率和初始荧光变化幅度(10.53% 和 4.81%) 低于 LZJ017 的变化幅度(43.04% 和 52.73%)。研究表明, 盐胁迫主要抑制两种植物基因型菊芋叶片 PS II 活性和碳水代谢速率进而抑制其生长, 二者均通过提高保护酶 SOD 活性、增加渗透调节物质等策略缓解盐胁迫造成的伤害; LZJ028 较耐盐, LZJ017 对盐较敏感。

关键词: 菊芋; 基因型; 盐胁迫; 生长发育; 生理响应

中图分类号: S632.9 **文献标志码:** A

Growth and physiological responses of two genotypes jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) seedlings under salt stress

DUAN Hai-xia, ZOU Gong-lu, YANG Yong-xin, LI Ying, LÜ Shi-qi, SUN shan, ZHAO Chang-ming

(School of Life Sciences, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou, Gansu 730000, China)

Abstract: In order to identify the differences between two genotypes jerusalem artichoke seedlings under salt stress, effects of different concentrations of neutral salt (2‰, 4‰, 6‰) on physiological characteristics of growth and photosynthetic of two genotypes jerusalem artichoke seedlings (LZJ028 was characterized by strong sexual reproduction and high nutritional quality, LZJ017 was more productive) were investigated by pot cultivating experiment. The results showed that: (1) When the soil salt concentration was more than 2‰, plant height, leaf area, canopy, stem weight and leaf weight of both jerusalem artichoke seedlings decreased, plant height, leaf area and above-ground biomass of LZJ028 (the degree of decreased were 4.24%, 6.26%, 14.82%, 29.67%, 8.51%, 19.68%, 7.62% and 22.38%) decreased lesser than LZJ017 (the degree of decreased were 9.78%, 29.75%, 58.33%, 63.18%, 15.77%, 26.88%, 40.62% and 61.82%). (2) With the increasement of soil salt concentration, SOD activity, the content of free proline and soluble sugar of jerusalem artichoke seedlings leaves were significantly elevated (for example, SOD activity of LZJ017 and LZJ028 was 0.41 and 1.87 times higher than that of the control group when the salt concentration was 6‰), proline increased by 8.26 times and 42.92 times, the soluble

sugar content increased by 0.39 times and 1.18 times, LZJ028's increasing ranges of them were more than LZJ017. (3) With the increasement of soil salt concentration, leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s) and chlorophyll content of both jerusalem artichoke seedlings were reduced, while LZJ028 had a much smaller drop in P_n and G_s than LZJ017. Furthermore, potential activity (F_v/F_o), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS II decreased, but initial fluorescence (F_o) increased, the varied range of F_o and F_v/F_m on LZJ028 (10.53% and 4.81%) were smaller than LZJ017 (43.04% and 52.73%) when the salt concentration was 6‰. These results showed that salt stress main inhibited the plant's growth through destroying the PS II activity and carbohydrate metabolic rate of jerusalem artichoke, on the other hand, jerusalem artichoke would carry out improving activity of superoxide dismutase (SOD), increasing osmotic regulation substances and other strategies to alleviate stress. And more importantly, LZJ028 was more salt tolerance than LZJ017.

Keywords: jerusalem artichoke; genotype; salt stress; growth and development; physiological responses

土壤盐渍化是影响农业生产以及生态环境的一个全球性问题,在全世界干旱和半干旱地区,土壤盐渍化限制作物生产^[1,2]。据统计,我国有 1 亿多公顷各种盐渍土地,主要集中于西部六省区,其面积约占全国盐渍土面积的 66.6%,西部盐渍化耕地约 $344.7 \times 10^4 \text{hm}^2$,占西部地区耕地面积 13.93%,占全国盐渍化耕地 37.4%,其中以典型盐土面积最大且土壤盐分以氯化物和硫酸盐为主要成分^[3,4]。盐胁迫是农业生产中影响植物生产力最主要的非生物胁迫之一,盐胁迫下植物吸收水分和营养物质能力降低,且生产速率迅速降低^[5],也能引起一些和水分胁迫十分相似的新陈代谢变化^[6]。尤其农作物受到盐胁迫时,在盐离子丰富的环境中由于农作物各组织中多种营养物质可以抵抗该胁迫,将会导致植物营养不足,并且产生特殊毒害^[7]。

菊芋 (*Helianthus tuberosus* L.) 为菊科向日葵属草本植物,又名洋姜,起源于北美。菊芋生物量大、管理成本低、易转化,是一种理想的非粮能源植物^[8-11]。此外,菊芋具有极强的无性繁殖能力和抗逆性,特别是抗旱、抗盐碱、耐贫瘠等^[12],在盐碱地种植菊芋可产生明显的经济效益和生态效应^[13]。关于菊芋对单盐、单碱或是盐碱混合的响应机理研究报道较多^[6, 13-17],但是使用氯化钠和硫酸钠中性复合盐模拟西部盐渍土对具有不同遗传背景菊芋种质影响的研究较为鲜见。人们总是有意或无意地改变作物的株型以获得较高的产量,植物为了适应新环境会在产量和抗逆性之间权衡^[18]。为了探究不同遗传背景菊芋种质耐盐性的差异及其耐盐机理,本试验选择具有不同遗传背景的两种植基因型菊芋 LZJ028 和 LZJ017 为研究对象,其中 LZJ028 有性繁殖能力强且营养品质高, LZJ017 块茎产量高^[19],测定这两种基因型菊芋幼苗形态指标、气体交换参数及叶绿素荧光参数等生理指标,探究在盐

胁迫下菊芋生理生态响应机理,为进一步筛选耐盐菊芋和改良西部盐渍土提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选择具有不同遗传背景的两种植基因型菊芋为试验材料, LZJ028 有性繁殖能力强且营养品质高,推测更倾向于野生化, LZJ017 具有较高的块茎产量,推测倾向于经历了较长时间的人工驯化^[19],菊芋来源及编号见表 1。

表 1 试验材料编号和来源

Table 1 Codes and the origins of the tested jerusalem artichoke accessions

序号 No.	材料编号 Accession	采集地 Collection site	块茎颜色 Tuber color	来源 Source of material
1	LZJ017	兰州大学菊芋种质资源圃 Germplasm repository of jerusalem artichoke, Lanzhou University	白色 White	丹麦 Denmark
2	LZJ028	兰州大学菊芋种质资源圃 Germplasm repository of jerusalem artichoke, Lanzhou University	紫色 Purple	青海 Qinghai

1.2 试验设计

2015 年 4 月 1 日~11 月 20 日在兰州大学榆中校区试验站遮雨棚内进行盆栽试验。用规格相同的塑料盆(内径 30cm,深 45cm),分别装风干混匀的沙土 17 kg(土与沙比例为 3:1)。选取 20 g 左右、大小一致的完整新鲜菊芋块茎,用自来水及蒸馏水冲洗干净,经体积分数为 0.05% 的多菌灵进行块茎表面灭菌,然后栽种于塑料盆中。试验处理使用 NaCl 和 Na_2SO_4 (摩尔比为 2:1)中性复合盐按照土壤含盐量的质量分数设置为:低度盐化即土壤含盐量 $2 \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (2‰)、中度盐化即土壤含盐量 $4 \text{g} \cdot$

kg^{-1} (4‰)、重度盐化即土壤含盐量 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (6‰) 三个盐分梯度^[20], 无盐处理为对照(CK), 每个处理种植 8 盆, 共计 64 盆, 每盆定株一颗。每隔两天于 18:00 时, 采用称重法补充水分, 土壤含水量保持在试验用土最大持水量的 70%。待菊芋出苗 25 d 后, 每个处理选取 3 株长势均一的植株取样并测定苗期各指标。

1.3 指标测定

1.3.1 形态指标和生物量的测定 利用卷尺测定菊芋幼苗株高和冠幅, 游标卡尺测定其基径, 用叶面积仪 (Li-3000a, Li-COR USA) 测定其整株叶面积。幼苗地上部分以单株为单位分别称叶和茎鲜重, 并于 115℃ 杀青 30 min, 85℃ 烘干至恒重, 称其生物量干重。

1.3.2 生理生化指标的测定 每个处理采集菊芋幼苗植株上部相同位置 (自植株顶部第 3~5 片) 完全展开叶进行液氮保存, 然后带回实验室采用茚三酮法测定叶片游离脯氨酸含量、NBT 光还原法测定 SOD 活性、蒽酮法测定可溶性糖和丙酮比色法测定叶绿素含量^[21]。

1.3.3 气体交换和叶绿素荧光参数的测定 在形态指标测定前, 利用便携式光合作用测定系统 (Li-6400, Li-COR USA) 于上午 10:00 选取相同位置 (自植株顶部第 3 片) 完全展开叶测定各处理菊芋幼苗的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 和气孔导度 (G_s), 水分利用效率 (WUE) 由 P_n / T_r 计算所得^[22]。利用植物效率分析仪 (Handy PEA, Hansatech, UK) 测定叶绿素荧光参数指标, 包括初始荧光

(F_o)、最大荧光 (F_m)、可变荧光 (F_v)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、潜在光化学效率 (F_v/F_o) 和电子传递量子产量 (φ_{E_o})。

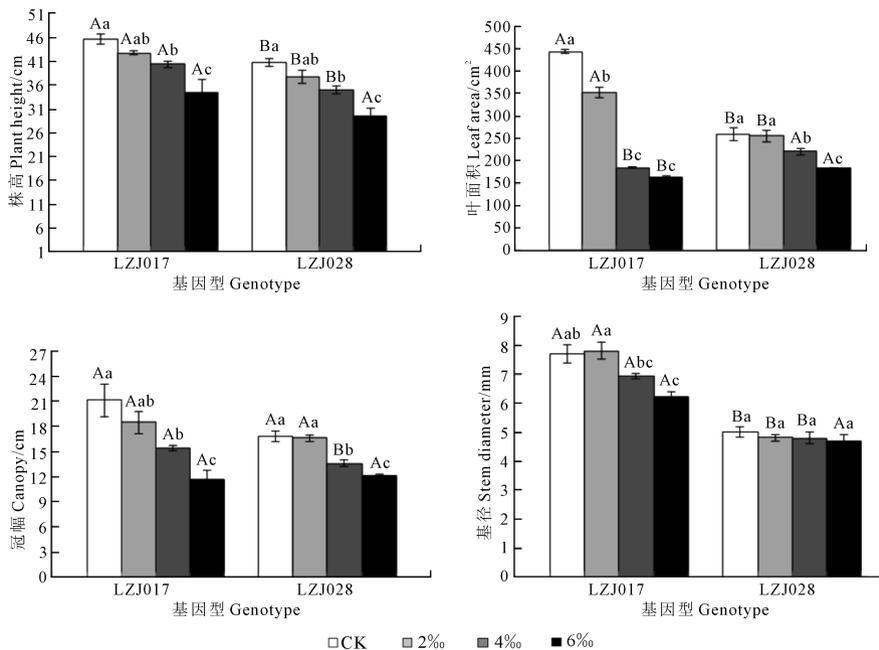
1.4 数据处理

采用 Excel 2013 和 SPSS17.0 进行数据处理和分析, 并用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和最小显著性差异法 (LSD 法) 分析差异显著性, 用 Origin 8.0 作图。数据用平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对两种基因型菊芋幼苗形态特征和地上生物量的影响

随着盐浓度升高, 两种基因型菊芋幼苗株高、叶面积、冠幅和基径均呈下降趋势, 且存在基因型间差异 (图 1)。与对照相比, LZJ028 株高、叶面积和冠幅在低盐 (2‰) 胁迫时无显著差异, 中、高盐 (4‰ 和 6‰) 胁迫时显著降低, 高盐 (6‰) 胁迫下, 分别下降 24.8%, 29.67% 和 27.98%; 而 LZJ017 株高、叶面积和冠幅在各盐度下均显著降低, 如: 高盐胁迫下, 其株高、叶面积和冠幅分别下降 27.56%, 63.18% 和 45.20%。高盐胁迫下, LZJ017 基径与对照相比显著下降, 而 LZJ028 无显著差异。在对照和低盐处理组, LZJ017 的株高、叶面积和基径显著高于 LZJ028, 但是在中、高盐胁迫时, LZJ028 叶面积显著高于 LZJ017, 而高盐胁迫时两基因型菊芋株高、冠幅和基径无显著差异。



注: 同指标数据柱上小写字母不同表示处理间差异显著 ($P < 0.05$); 同指标数据柱上大写字母不同表示基因型间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters show the significant difference between treatments ($P < 0.05$); Different capitals show the significant difference between genotypes ($P < 0.05$). The same as below.

图 1 盐胁迫对菊芋幼苗株高、叶面积、冠幅和基径的影响

Fig. 1 Effects of salt stress on plant height, leaf area, canopy and stem diameter of Jerusalem artichoke seedlings

低盐胁迫下,两种基因型菊芋叶片和茎的干鲜物质积累与其对照相比差异不明显,但中、高盐胁迫下各指标含量呈显著下降趋势(表2)。与对照相比,中、高盐胁迫下 LZJ028 叶鲜物质积累分别减少 10.19% 和 24.75%, 而 LZJ017 分别减少 28.08% 和 59.32%, 表明 LZJ028 叶鲜物质积累减少幅度明显小于 LZJ017。叶干物质和茎干、鲜物质积累均呈现类似规律,即 LZJ028 减少幅度同样小于 LZJ017。盐胁迫 LZJ028 形态指标和地上生物量积累在低盐胁迫时与对照无显著差异,而在高盐胁迫时所测各指标下降幅度均低于 LZJ017。

表2 盐胁迫对菊芋幼苗地上部分鲜物质和干物质含量的影响

Table 2 Effects of salt stress on fresh and dry biomass of aerial part of jerusalem artichoke seedlings

基因型 Genotype	盐浓度 Salt concentrations	茎鲜重 Stem fresh biomass /(g · plant ⁻¹)	叶鲜重 Leaf fresh biomass /(g · plant ⁻¹)	茎干重 Stem dry biomass /(g · plant ⁻¹)	叶干重 Leaf dry biomass /(g · plant ⁻¹)
LZJ017	CK	15.97±0.32Aa	11.11±1.41Aa	1.57±0.02Aa	1.22±0.07Aa
	2‰	16.58±0.42Aa	11.44±0.29Aa	1.58±0.07Aa	1.26±0.06Aa
	4‰	8.09±0.15Ab	7.99±0.24Ab	1.20±0.03Ab	1.15±0.03Aab
	6‰	5.82±0.21Ac	4.52±0.29Bc	1.01±0.02Ac	1.03±0.06Ab
LZJ028	CK	6.13±0.08Bab	6.87±0.49Ba	0.88±0.02Bb	1.00±0.05Ba
	2‰	6.44±0.27Ba	6.84±0.14Ba	0.96±0.03Ba	0.90±0.05Bab
	4‰	5.84±0.03Bb	6.17±0.15Ba	0.86±0.01Bb	0.86±0.00Bb
	6‰	4.92±0.08Bc	5.17±0.08Ab	0.76±0.00Bc	0.75±0.02Bc

注:同列小写字母不同表示处理间差异显著($P<0.05$);同列大写字母不同表示基因型间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: In same column different small letters show the significant difference between treatments ($P<0.05$); In same column different capitals show the significant difference between treatments ($P<0.05$). The same as below.

表3 盐胁迫对菊芋幼苗 SOD 活性、游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Table 3 Effects of salt stress on SOD, the content of free proline and soluble sugar of jerusalem artichoke seedlings

基因型 Genotype	盐浓度 Salt concentrations	SOD 活性 SOD activity/(U · g ⁻¹)	游离脯氨酸含量 Free proline content/(μg · g ⁻¹)	可溶性糖含量 Soluble sugar content/(mg · g ⁻¹)
LZJ017	CK	201.93±2.13Ac	25.37±1.73Ad	10.18±0.08Ac
	2‰	168.77±8.35Ad	75.57±3.56Bc	11.21±0.10Ac
	4‰	261.23±4.43Ab	188.73±4.47Bb	12.65±0.26Bb
	6‰	284.74±4.25Aa	234.98±20.01Ba	14.19±0.68Ba
LZJ028	CK	97.72±5.93Bd	21.51±1.03Ad	9.94±0.04Ac
	2‰	148.25±3.00Ac	101.61±4.87Ac	10.78±0.57Ac
	4‰	186.67±1.15Bb	632.91±32.53Ab	14.90±0.60Ab
	6‰	280.18±6.03Aa	946.04±10.01Aa	21.68±0.59Aa

2.3 盐胁迫对两种基因型菊芋幼苗气体交换参数的影响

两种基因型菊芋叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)随着盐浓度升高均呈下降趋势(图2), LZJ017 的蒸腾速率(Tr)随着盐浓度升高而下降, LZJ028 的蒸腾速率大体呈下降趋势,在盐浓度为 6‰ 时其 Tr 比 4‰ 有所升高。高盐胁迫下, LZJ028 P_n 下降幅度较小,与对照比下降 18.27%; 而 LZJ017 下降 26.29%, 降幅较大。高盐胁迫下 LZJ028 G_s 和

2.2 盐胁迫对两种基因型菊芋幼苗生理特性的影响

随盐浓度升高,两种基因型菊芋 SOD 活性、游离脯氨酸和可溶性糖含量呈上升趋势(表3)。高盐胁迫下, LZJ028 SOD 活性为对照的 2.87 倍, 而 LZJ017 升高幅度较小,为对照的 1.41 倍; LZJ017 脯氨酸含量升高幅度明显低于 LZJ028, 两基因型在高盐度下分别为对照的 9.26 和 43.99 倍。对照和低盐处理时, LZJ028 与 LZJ017 可溶性糖含量无显著差异,但在中、高盐胁迫时 LZJ028 可溶性糖含量显著高于 LZJ017 的含量。

Tr 分别下降 29.00% 和 13.71%, 而 LZJ017 分别下降 47.00% 和 23.16%, 降幅显著大于 LZJ028。两种基因型菊芋叶片瞬时水分利用效率(WUE)随着盐浓度升高呈先上升后下降的趋势(图2)。LZJ028 WUE 最大值出现在盐浓度为 4‰, 而 LZJ017 WUE 最大值出现在 2‰; 且在各处理下 LZJ028 WUE 明显高于 LZJ017。相关性分析表明 P_n 与 G_s 、叶绿素含量变化均呈显著正相关关系(图3)。

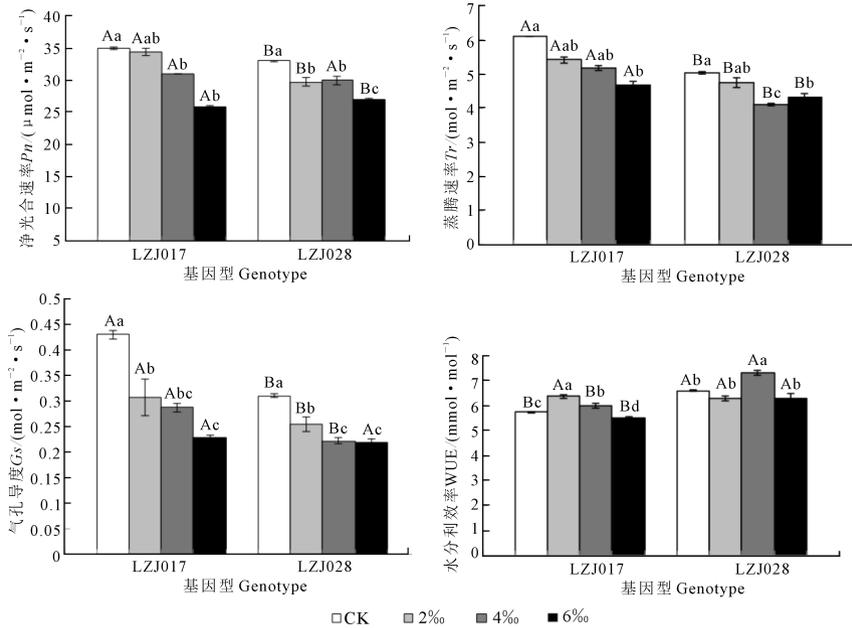
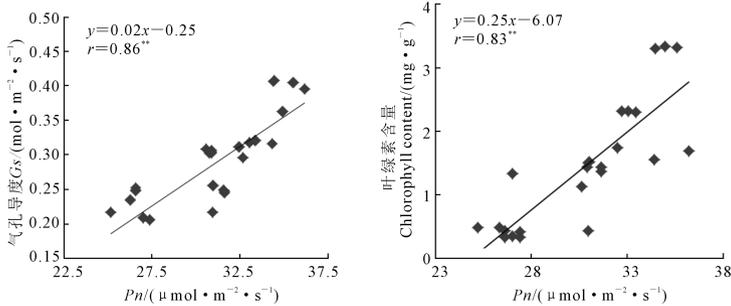


图 2 盐胁迫对菊芋幼苗气体交换参数的影响

Fig. 2 Effects of salt stress on gas exchange parameters of jerusalem artichoke seedlings



注: **表示相关性显著 ($P < 0.01$)。
Note: ** means significant correlation ($P < 0.01$).

图 3 P_n 与 G_s 和 Chl 的相关性分析

Fig. 3 Relationships between P_n and G_s , P_n and Chl

2.4 盐胁迫对两种基因型菊芋幼苗叶绿素荧光参数的影响

两种基因型菊芋叶片叶绿素含量随盐浓度升高而显著下降(图 4)。在对照和低盐处理时, LZJ017 的叶绿素含量显著高于 LZJ028, 但当盐浓度达到 4‰ 和 6‰ 时二者叶绿素含量无显著差异, 可知 LZJ017 的下降幅度明显大于 LZJ028。

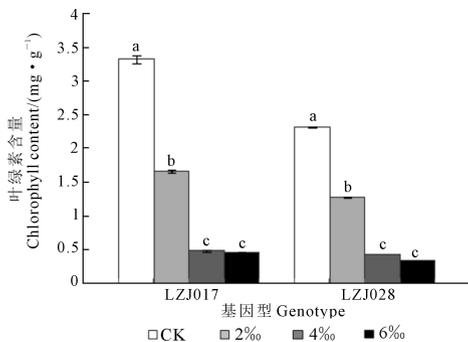


图 4 盐胁迫对菊芋幼苗叶绿素含量的影响

Fig. 4 Effects of salt stress on chlorophyll content of jerusalem artichoke seedlings

随着盐浓度升高, 两种基因型菊芋 F_v/F_o 、 F_v/F_m 和 F_m 均呈下降趋势, 尤其在高盐胁迫时显著下降(表 4)。高盐胁迫下, LZJ028 的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 与对照相比分别下降 47.88% 和 9.81%, 而 LZJ017 下降 78.04% 和 42.59%。在对照和低盐胁迫时, LZJ017 与 LZJ028 的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 无显著差异, 当中、高盐胁迫时, LZJ017 该指标显著低于 LZJ028, 可见 LZJ017 的降幅较大。LZJ028 下降幅度小于 LZJ017, 说明高盐胁迫下 LZJ028 叶片 PS II 的光化学效率稳定性较好。两种基因型菊芋 F_o 随盐胁迫的加剧均呈上升趋势(表 4), LZJ028 上升幅度显著小于 LZJ017, 如: 高盐胁迫下其只比对照升高 0.05 倍, 说明其 PSII 反应中心受损伤程度较小。LZJ028 ϕ_{E_0} 变化不明显, 而 LZJ017 在中、高盐胁迫时显著下降, 也说明 LZJ028 PSII 电子传递受到影响较小。

表4 盐胁迫对菊芋幼苗荧光参数的影响

Table 4 Effects of salt stress on fluorescence parameters of Jerusalem artichoke seedlings

基因型 Genotype	盐浓度 Salt concentrations	初始荧光 F_o	最大荧光 F_m	电子传递量子产量 φ_{E_o}	潜在活性 F_v/F_o	最大光化学效率 F_v/F_m
LZJ017	CK	287.00±12.86Ad	1366.67±39.62Aa	0.45±0.02Aa	3.79±0.35Aa	0.79±0.01Aa
	2‰	297.00±6.03Acd	1515.67±7.06Ab	0.46±0.02Aa	4.11±0.12Aa	0.80±0.00Aa
	4‰	338.00±19.92Ab	1176.67±52.52Ac	0.32±0.04Ab	2.49±0.16bB	0.71±0.01Bb
	6‰	438.33±8.95Aa	803.00±30.62Ad	0.04±0.00Bc	0.83±0.07Bc	0.45±0.02Bc
LZJ028	CK	319.00±12.58Aa	1407.00±58.59Aa	0.18±0.03Bb	3.78±0.02Ab	0.76±0.02Aa
	2‰	303.67±12.39Aa	1562.67±64.41Aa	0.29±0.03Ba	4.15±0.08Aa	0.81±0.00Aa
	4‰	293.00±8.14Aa	1441.00±90.26Aa	0.31±0.02Aa	4.25±0.16Aa	0.79±0.01Aa
	6‰	334.33±16.29Ba	963.00±52.00Ab	0.19±0.03Ab	1.97±0.05Ac	0.68±0.02Ab

3 讨论与结论

植物通过光合作用获得的能量大部分用于维持生命活动,只有一小部分用于生长发育及生物量积累等,当植物受到盐胁迫时,用于生长发育的那部分能量会重新分配用于抵御逆境^[23,24]。本研究结果显示两种基因型菊芋株高、叶面积和冠幅随盐浓度升高呈下降趋势,与对照相比,LZJ028的株高、叶面积和冠幅在低盐胁迫时无显著差异,在高盐胁迫时显著降低,而LZJ017该指标在低盐和高盐胁迫下均显著低于对照,且下降幅度高于LZJ028,说明LZJ028较耐盐。生物量积累是维持植物生物活性和评价各种胁迫对植物影响的最重要指标^[25]。菊芋地上生物量随盐胁迫的加剧而逐渐减少,且LZJ017降幅高于LZJ028,说明其受盐胁迫影响较大。LZJ028的株高、冠幅、叶面积以及生物量积累受到的影响较小可能由于其自身较耐盐,用于抵御盐胁迫的能量比例低于LZJ017,使其可以有更多能量用于自身的生长发育。

盐胁迫下,植物光合作用受到不同程度的抑制^[26],气孔导度是CO₂进入植物体内进行碳同化的关键限制因子^[27]。两种基因型菊芋随着盐浓度升高其净光合速率下降。LZJ017和LZJ028在高盐胁迫时,与对照相比Gs降低,与Win等^[28]对于黑绿豆的研究结果一致,且两种基因型菊芋Pn与Gs变化趋势一致,表明其光合速率的下降受气孔导度影响。叶绿素是反映光合强度的重要指标^[29],本试验显示盐浓度升高,菊芋叶片叶绿素含量下降,且两种基因型菊芋的Pn与Chl具有显著的正相关性,表明菊芋光合速率的下降也与叶绿体的活性下降有关。蒸腾作用是植物对水分吸收和运输的主要动力,可以间接地为光合作用提供所需水分和矿质元

素^[30]。本研究中随着盐浓度升高,两种基因型菊芋Tr逐渐下降,与Win等^[28]研究结果一致,表明高盐胁迫时,菊芋降低蒸腾速率,从而维持各组织水分,在一定程度上抑制了光合作用,但对其在逆境条件下生存有重要意义。在中、高盐胁迫时,LZJ028的水分利用效率较高,而LZJ017较低,表明盐逆境时LZJ028对于水分的利用效率较高,使其保持一定的含水量。

与“表观性”的气体交换参数相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点^[31]。光系统II(PS II)是植物叶片进行有机物合成的光合器官重要组分之一,其功能稳定性决定着植物光能的吸收和电子传递水平,从而限制植物有机物累积能力^[32],且叶绿素荧光与光合作用中各种反应过程密切相关,能够用来验证植物受到胁迫时被伤害的程度^[33,34]。PS II反应中心的破坏或可逆失活则能引起F_o的增加^[35],F_o的变化程度可用来鉴别植物的不同抵抗或耐盐能力^[14], φ_{E_o} 指吸收光能用于Q_A以后的电子传递的能量比例,F_v/F_m是反映PS II光化学效率的稳定指标。本研究结果显示在高盐胁迫下,与对照相比LZJ028 φ_{E_o} 和F_v/F_m下降幅度较小且F_o变化不显著,而LZJ017在中、高盐胁迫时其变化幅度较大,说明LZJ028 PS II电子传递受到的影响较小,PS II的损伤不明显,具有较高的耐盐性,而LZJ017 PS II受到较大损害。

光合系统受到破坏抑制了光合作用的原初反应^[36],在光抑制过程中电子传递受阻导致能量滞留,产生大量活性氧^[37]。SOD是植物体内防御系统的第一道防御,是清除植物体内活性氧的主要抗氧化酶^[38]。本研究表明随着盐浓度升高,两种基因型菊芋SOD活性均增强,与王恩军等人^[39]的研究结果一致。植物利用各种策略对抗土壤中的盐,最重

要的一个策略就是渗透调节,所有细胞调控积累足够的可溶性渗透物质如脯氨酸和可溶性糖用于降低细胞渗透势,保持细胞膨压^[23]。本试验中两种基因型菊芋叶片脯氨酸和可溶性糖含量随盐浓度升高均逐渐增加,与 Muchate 等人^[40]的研究结果一致,且 LZJ028 的增幅大于 LZJ017,表明 LZJ028 具有较高的耐盐性。有研究表明随着盐胁迫程度加深,植物可溶性糖含量增加可能是淀粉含量和总糖含量积累引起的^[38]。

综上,盐胁迫使菊芋叶片叶绿素含量和气孔导度下降,破坏叶绿素合成系统,且通过破坏 PS II 的反应中心以及阻碍电子传递,使能量滞留产生大量活性氧,进而影响最大光化学效率和抑制光合作用,最终抑制菊芋生长。本研究通过对两种基因型菊芋在不同浓度盐胁迫下的形态特征、生理特性和光合特性进行研究和对比,结果表 LZJ028 较耐盐, LZJ017 对盐较敏感,两基因型菊芋在盐胁迫下主要通过提高 SOD 抗氧化酶活性清除体内的活性氧,且积累大量的可溶性渗透物质脯氨酸和可溶性糖降低细胞渗透势维持细胞膨压,进而抵御逆境。

参 考 文 献:

- [1] Athar H U R, Zafar Z U, Ashraf M. Glycinebetaine improved photosynthesis in canola under salt stress; Evaluation of chlorophyll fluorescence parameters as potential indicators [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2015, 201(6):428-442.
- [2] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(2):239-250.
- [3] 顾国安. 新疆盐渍化土壤的形成及其防治 [J]. *干旱区地理*, 1984, 7(4):1-16.
- [4] 樊自立, 马英杰, 马映军. 中国西部地区的盐渍土及其改良利用 [J]. *干旱区研究*, 2001, 18(3):1-6.
- [5] Li Q, Tang Z, Hu Y, et al. Functional analyses of a putative plasma membrane Na^+/H^+ antiporter gene isolated from salt tolerant *Helianthus tuberosus* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2014, 41(8):5097-5108.
- [6] Xue Y F, Liu Z P. Antioxidant enzymes and physiological characteristics in two Jerusalem artichoke cultivars under salt stress [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, 55(6):776-781.
- [7] Tuteja N, Gill S S. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(5):503-527.
- [8] Li X F, Hou S L, Su M, et al. Major energy plants and their potential for bioenergy development in China [J]. *Environmental Management*, 2010, 46(4):579-589.
- [9] 寇一翮, 吕世奇, 刘建全, 等. 寡糖类能源植物菊芋及其综合利用研究进展 [J]. *生命科学*, 2014, 26(5):451-457.
- [10] 吕世奇, 寇一翮, 杨彬, 等. 半干旱地区菊芋品系植株表型与光合特性分析 [J]. *作物学报*, 2014, 40(10):1857-1864.
- [11] 刘祖昕, 谢光辉. 菊芋作为能源植物的研究进展 [J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(6):122-132.
- [12] Zhuang D F, Jiang D, Liu L, et al. Assessment of bioenergy potential on marginal land in China [J]. *Renewable & Sustainable Energy Reviews*, 2011, 15(2):1050-1056.
- [13] Lu Y, Ye H J, Geng S B, et al. Effects of NaCl stress on growth, leaf photosynthetic parameters and ion distribution of *Helianthus tuberosus* seedling [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2010, 19(2):86-91.
- [14] Long X H, Liu Z P, Zheng Q S, et al. Effects of seawater with different concentrations on growth and physiological and biochemical characteristics of *Helianthus tuberosus* seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8):1881-1889.
- [15] 薛延丰, 刘兆普. 不同浓度 NaCl 和 Na_2CO_3 处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(1):161-167.
- [16] 吴成龙, 周春霖, 尹金来, 等. 碱胁迫对不同品种菊芋幼苗生物量分配和可溶性渗透物质含量的影响 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(3):901-909.
- [17] 黄增荣, 隆小华, 刘兆普, 等. KNO_3 对 NaCl 胁迫下两菊芋品种幼苗生长及光合能力的影响 [J]. *草业学报*, 2011, 20(1):82-88.
- [18] 王建永, 李朴芳, 程正国, 等. 旱地小麦理想株型与生长冗余 [J]. *生态学报*, 2015, 35(8):2428-2437.
- [19] 寇一翮. 菊芋种质资源多样性及高产形成机理研究 [D]. 兰州:兰州大学, 2013.
- [20] 陈丽娟, 冯起, 成爱芳. 民勤绿洲土壤水盐空间分布特征及盐渍化成因分析 [J]. *干旱区资源与环境*, 2013, 27(11):99-105.
- [21] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京:高等教育出版社, 2006.
- [22] 曲桂敏, 束怀瑞, 王鸿霞. 钾对苹果树水分利用效率及有关参数的影响 [J]. *土壤学报*, 2000, 37(2):257-262.
- [23] Rana M, Matthew G. Salinity tolerance of crops - what is the cost? [J]. *New Phytologist*, 2015, 208(3):668-73.
- [24] Jacoby R P, Taylor N L, Millar A H. The role of mitochondrial respiration in salinity tolerance [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(11):614-23.
- [25] Gong B, Wen D, Vandenlangenberg K, et al. Comparative effects of NaCl and NaHCO_3 stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157(3):1-12.
- [26] 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):551-60.
- [27] 寇伟锋, 刘兆普, 陈铭达, 等. 不同浓度海水对油菜幼苗光合作用和叶绿素荧光特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2006, 26(1):73-77.
- [28] Win K T, Oo A Z, Ookawa T, et al. Changes in hydraulic conductance cause the difference in growth response to short-term salt stress between salt-tolerant and -sensitive black gram (*Vigna mungo*) varieties [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2016, 193:71-78.
- [29] Lin Z H, Chen L S, Chen R B, et al. CO_2 assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and

- photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply [J]. *Bmc Plant Biology*, 2009, 9(4):43.
- [30] 刘金祥, 陈伟云, 肖生鸿. 黑籽雀稗的光合生理特性研究[J]. *草业学报*, 2009, 18(6):254-258.
- [31] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [32] 马飞, 徐婷婷, 陈立同, 等. 低温胁迫下二倍体杂交种高山松光系统 II 功能稳定性研究[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(6):1174-1179.
- [33] 马清, 楼洁琼, 王锁民. Na⁺对渗透胁迫下霸王幼苗光合特性的影响[J]. *草业学报*, 2010, 19(3):198-203.
- [34] 许耀照, 曾秀存, 郁继华, 等. 水杨酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(2):267-271.
- [35] 李磊, 李向义, 林丽莎, 等. 两种生境条件下 6 种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6):672-680.
- [36] Meloni D A, Oliva M A, Martinez C A, et al. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2003, 49(49):69-76.
- [37] Duarte B, Santos D, Marques J C, et al. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: Photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback-Implications for resilience in climate change [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2013, 67(3):178-188.
- [38] Farhangi-Abri S, Torabian S. Antioxidant enzyme and osmotic adjustment changes in bean seedlings as affected by biochar under salt stress[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2017:64-70.
- [39] 王恩军, 李善家, 韩多红, 等. 中性盐和碱性盐胁迫对黑果枸杞种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(06):64-69.
- [40] Muchate N S, Nikalje G C, Rajurkar N S, et al. Physiological responses of the halophyte *Sesuvium portulacastrum*, to salt stress and their relevance for saline soil bio-reclamation [J]. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2016, 224:96-105.

(上接第 175 页)

- [5] 马晓彤. 苜蓿根瘤菌与苜蓿品种共生匹配优良组合筛选的研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [6] Han L L, Wang E T, Han T X. Unique community structure and biogeography of soybean rhizobia in the saline-alkaline soils of Xinjiang, China [J]. *Plant Soil*, 2009, 324(1):291-305.
- [7] Moran J, Fbecana M, Iturbe-Ormaetzel, et al. Drought induces oxidative stress in pea plants [J]. *Planta*, 1994, 194(3):346-352.
- [8] Sprent J I. Effects of water stress on nitrogen fixation in root nodules[J]. *Plant and Soil*, 1971, 35(1):225-228.
- [9] Swaraj K, Bishnoi N R. Effect of salt stress on nodulation and nitrogen fixation in legumes [J]. *Indian Journal of Experimental Biology*, 1999, 37(9):843-848.
- [10] Ashraf M, Iram A. Drought stress induced changes in some organic substances in nodules and other plant parts of two potential legumes differing in salt tolerance [J]. *Flora*, 2005, 200(6):535-546.
- [11] Clement M, Lambert A, Herouart D, et al. Identification of new up-regulated genes under drought stress in soybean nodules [J]. *Gene*, 2008, 426(1-2):15-22.
- [12] 韩梅, 王卓, 韩晓日. 1株高效花生根瘤菌的筛选与鉴定[J]. *微生物学杂志*, 2013, 33(1):44-47.
- [13] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [14] 王华. 沙冬青与根瘤菌和丛枝菌根真菌共生关系影响因素的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [15] Sprent J I. The effects of water stress on nitrogen-fixing root nodules[J]. *New Phytologist*, 1972, 70(3):9-17.
- [16] Abdel Wabab A M, Shabeb M S A, Younis M A M. Studies on the effect of salinity, drought stress and soil type on nodule activities of *Lablab purpurcus* (L.) sweet (Kasbrangeeg) [J]. *Journal of Arid Environments*, 2002, 51(4):587-602.
- [17] 王智明, 张峰举, 许兴. 植物耐盐生理生化指标研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2014, 53(7):1493-1496.
- [18] 陈爱萍, 王玉祥, 张博. NaCl 胁迫对 6 个苜蓿品种的部分生理指标的影响[J]. *新疆农业大学学报*, 2011, 34(5):403-406.
- [19] 刘晶, 才华, 刘莹, 等. 两种紫花苜蓿苗期耐盐生理特性的初步研究及其耐盐性比较[J]. *草业学报*, 2013, 22(2):250-256.
- [20] 杨培志. 紫花苜蓿根瘤菌共生对干旱及盐胁迫的响应机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [21] 王卫栋, 杨培志, 张攀, 等. 共生根瘤菌对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿抗氧化和渗透调节能力的影响[J]. *草业学报*, 2013, 22(5):120-127.
- [22] 王雪琴, 马晓彤, 韩梅, 等. 青海箭筈豌豆根瘤菌的筛选及其共生体耐盐性研究[J]. *草业学报*, 2016, 25(8):145-153.
- [23] 谢贤健, 兰代萍, 白景文. 三种野生岩生草本植物的抗旱性综合评价[J]. *草业学报*, 2009, 18(4):75-80.