

碱处理对‘中山杉 406’幼苗叶片光合特性和生理的影响

王紫阳, 杨颖, 华建峰, 施钦, 殷云龙, 於朝广^①

(江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园)江苏省落羽杉属树木种质创新与繁育工程研究中心, 江苏南京 210014)

Effect of alkali treatment on photosynthetic characteristics and physiology of leaves of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 406’ seedlings WANG Ziyang, YANG Ying, HUA Jianfeng, SHI Qin, YIN Yunlong, YU Chaoguang^① (Jiangsu Engineering Research Center for *Taxodium* Rich. Germplasm Innovation and Propagation, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(4): 72-74

Abstract: The effects of alkali solution [$n(\text{Na}_2\text{CO}_3) : n(\text{NaHCO}_3) = 1 : 1$] treatments with different concentrations of 0 (CK), 20, 60, 100, 140, and 180 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ on photosynthetic characteristics and physiology of leaves of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 406’ seedlings were studied by pot method. The results show that with enhancing of alkali concentration, chlorophyll content and stomatal conductance of leaves of *T.* ‘Zhongshanshan 406’ seedlings first decrease and then tend to be stable, net photosynthetic rate, transpiration rate, and intercellular CO_2 concentration generally decrease gradually, water use efficiency increases gradually, soluble sugar and soluble protein contents increase in fluctuation, and superoxide dismutase activity first increases and then decreases. In general, compared with CK group, chlorophyll content, net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and intercellular CO_2 concentration decrease significantly, and water use efficiency, soluble sugar and soluble protein contents, and superoxide dismutase activity increase significantly. In summary, alkali treatment can inhibit the photosynthesis of leaves of *T.* ‘Zhongshanshan 406’ seedlings to a certain extent, and under 20–100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ alkali treatment, *T.* ‘Zhongshanshan 406’ can accumulate soluble sugar and soluble protein and improve superoxide dismutase activity to adapt to alkali stress environment.

关键词: ‘中山杉 406’; 碱胁迫; 光合特性; 生理

Key words: *Taxodium* ‘Zhongshanshan 406’; alkali stress; photosynthetic characteristics; physiology

中图分类号: Q945.78; S791.01 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)04-0072-03

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.04.10

中国东部沿海滩涂资源丰富,长江中下游地区有大量的碱性低洼湖滩地,这些地区土壤理化性状较差、植被覆盖率低、生态系统脆弱、生态和环境问题严峻^[1-2],因此,选育耐碱树种具有重要意义。碱胁迫不仅对植物造成生长抑制^[3]、离子毒害^[4]、渗透胁迫^[5]和活性氧伤害^[4],还会产生高 pH 值胁迫^[6]。根际土壤 pH 值高不仅抑制植物根系对 H_2PO_4^- 、 Cl^- 、 K^+ 和 NO_3^- 等无机离子的吸收,还造成植物体内新陈代谢紊乱,甚至损害细胞的结构和功能^[7-8]。植物应对碱胁迫主要包括渗透调节物质和保护酶类合成、细胞内离子平衡及根外 pH 值调节 3 种途径^[9]。江苏省中国科学院植物研究所选择较耐碱(pH 8.5 左右)的墨西哥落羽杉(*Taxodium mucronatum* Tenore)和干形好、生长快的落羽杉[*T. distichum* (Linn.) Rich.]进行杂交,选育得到速生耐盐碱系列优良无性系,总称‘中山杉’(*T.* ‘Zhongshanshan’)^[10-11],该树种在盐碱地生态治理中具有较大的推广应用潜力^[10,12],但目前对‘中山杉’的

碱胁迫响应过程及耐碱机制仍不清楚。

本研究以‘中山杉 406’(*T.* ‘Zhongshanshan 406’)幼苗为研究对象,研究不同浓度 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 混合溶液处理下‘中山杉 406’幼苗叶片的光合和生理响应,以期为‘中山杉’耐碱机制研究及耐碱新品种的选育和推广提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

2018 年 4 月,选取长势基本一致的‘中山杉 406’1 年生扦插苗,栽植于高 25 cm、直径 30 cm 的培养盆,每盆 1 株。每盆装 4 kg 栽培基质[V(泥炭土):V(珍珠岩)]=1:1]。室外培养 2 个月后移入温室缓苗 2 周,正常浇水。

1.2 方法

1.2.1 碱处理方法 2018 年 6 月下旬,分别用浓度 0(CK)、

收稿日期: 2020-02-14

基金项目: 江苏省现代农业重点研发计划(BE2018390); 中国科学院战略生物资源服务网络项目(kfj-brsn-2018-6-003)

作者简介: 王紫阳(1989—),男,陕西白水人,硕士,实验师,主要从事林木遗传育种及植物抗逆方面的研究。

^①通信作者 E-mail: Yucg168@sina.com

20、60、100、140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱溶液 [n(Na₂CO₃):n(NaHCO₃)=1:1] 进行灌根处理,每处理 4 次重复,每重复 3 盆。为避免碱冲击现象,采取逐级递增的方式^[13] 浇灌,即第 1 天 CK 组浇灌自来水,其余碱处理组浇灌 20 mmol · L⁻¹ 碱溶液,第 2 天 CK 组浇灌自来水,20 mmol · L⁻¹ 碱处理组浇灌 20 mmol · L⁻¹ 碱溶液,其余碱处理组浇灌 60 mmol · L⁻¹ 碱溶液,之后每天递增 40 mmol · L⁻¹,以此类推,直至达到设定浓度,之后每隔 2 d 浇灌 1 次相应浓度的碱溶液,持续处理 50 d。浇灌量为盆栽苗持水量的 2 倍,浇灌时约 2/3 的溶液流出,从而将盆中的积余碱冲掉,以保持各碱处理组的碱浓度恒定。

1.2.2 光合指标测定 处理第 50 天,每处理各株选取叶位一致的成熟叶片,采用乙醇提取法^[14] 测定叶绿素含量。参考文献^[15] 的方法,选择叶位、大小、受光方向基本一致的成熟叶片 3~5 枚,于上午 9:00 至 11:00 使用 LI-6400 光合仪(美国 LI-COR 公司)测定净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率。测定时,采用红蓝光源,光照强度 1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹,温度(33±2) °C,空气相对湿度 60%~70%,叶室 CO₂ 浓度 380 μmol · mol⁻¹。所有指标重复测定 4 次。

1.2.3 生理指标测定 处理第 50 天,每处理每重复选取叶位一致的成熟叶片 3~5 枚,用锡箔纸包裹并放入自封袋,迅速

保存于-80 °C 冰箱,用于生理指标测定,其中,可溶性糖含量采用蒽酮比色法^[14] 测定,可溶性蛋白质含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[14] 测定,超氧化物歧化酶活性采用氮蓝四唑法^[14] 测定。所有指标重复测定 4 次。

1.3 数据处理

采用 EXCEL 2007 和 SPSS 21.0 软件进行数据统计分析,采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较。

2 结果和分析

不同浓度碱处理下‘中山杉 406’幼苗叶片光合和生理指标的比较结果见表 1。

2.1 对光合指标的影响

由表 1 可见:随着碱浓度的提高,‘中山杉 406’幼苗叶片叶绿素含量和气孔导度先明显降低后趋于稳定,净光合速率、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度总体上逐渐降低,水分利用效率逐渐升高。与 CK(0 mmol · L⁻¹ 碱溶液)组相比,60、100、140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱处理组的叶绿素含量显著(P<0.05)降低,但不同浓度碱处理组间叶绿素含量无显著差异;5 个碱处理组的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均显著降低;100、140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱处理组的胞间 CO₂ 浓度显著降低;140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱处理组的水分利用效率显著升高。

表 1 不同浓度碱处理下‘中山杉 406’幼苗叶片光合和生理指标的比较($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Comparison on photosynthetic and physiological indexes of leaves of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 406’ seedlings under alkali treatments with different concentrations ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

AC	Chl	Pn	Tr	Gs	Ci	WUE	SSC	SPC	SOD
0(CK)	1.65±0.09a	10.58±0.81a	2.99±0.55a	0.14±0.03a	278.19±28.53a	3.64±0.71bc	2.54±0.20c	1.83±1.53c	155.90±34.77b
20	1.57±0.05ab	5.97±0.86b	2.27±0.78b	0.10±0.04b	274.51±32.87a	2.82±0.79c	1.75±0.25d	6.05±0.97b	215.20±13.08a
60	1.48±0.02b	5.67±1.08b	1.40±0.66c	0.05±0.02c	194.90±57.69ab	4.48±1.31b	3.09±0.35abc	5.29±2.17b	216.35±14.24a
100	1.43±0.09b	3.16±0.71c	0.69±0.12d	0.02±0.00d	180.87±32.45b	4.61±0.73b	2.92±0.26bc	7.07±1.00ab	204.26±10.55a
140	1.43±0.23b	3.73±1.79c	0.59±0.30d	0.02±0.00d	120.04±66.98bc	6.43±1.15a	3.42±0.60ab	7.10±0.83ab	143.81±28.97b
180	1.41±0.05b	2.57±0.55c	0.36±0.07d	0.01±0.00d	49.48±34.55c	7.17±1.15a	3.66±0.60a	8.96±1.10a	128.27±23.56b

¹⁾ AC: 碱浓度 Alkali concentration (mmol · L⁻¹); Chl: 叶绿素含量 Chlorophyll content (mg · g⁻¹); Pn: 净光合速率 Net photosynthetic rate (μmol · m⁻² · s⁻¹); Tr: 蒸腾速率 Transpiration rate (mmol · m⁻² · s⁻¹); Gs: 气孔导度 Stomatal conductance (mol · m⁻² · s⁻¹); Ci: 胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration (μmol · mol⁻¹); WUE: 水分利用效率 Water use efficiency (μmol · mmol⁻¹); SSC: 可溶性糖含量 Soluble sugar content (%); SPC: 可溶性蛋白质含量 Soluble protein content (mg · g⁻¹); SOD: 超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity (U · g⁻¹). 同列中不同小写字母表示不同处理间差异显著(P<0.05) Different lowercases in the same column indicate the significant (P<0.05) difference among different treatments.

2.2 对生理指标的影响

由表 1 还可见:随着碱浓度的提高,‘中山杉 406’幼苗叶片可溶性糖和可溶性蛋白质含量呈波动升高的趋势。与 CK(0 mmol · L⁻¹ 碱溶液)组相比,20 mmol · L⁻¹ 碱处理组的可溶性糖含量显著(P<0.05)降低,60 和 100 mmol · L⁻¹ 碱处理组的可溶性糖含量无显著差异,140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱处理组的可溶性糖含量显著升高,分别增加了 34.65% 和 44.09%;5 个碱处理组的可溶性蛋白质含量均显著升高,分别为 CK 组的 3.31、2.89、3.86、3.88 和 4.90 倍。随着碱浓度的提高,‘中

山杉 406’叶片超氧化物歧化酶活性先升高后降低。与 CK 组相比,20、60 和 100 mmol · L⁻¹ 碱处理组的超氧化物歧化酶活性显著升高,分别增加了 38.04%、38.77% 和 31.02%,140 和 180 mmol · L⁻¹ 碱处理组的超氧化物歧化酶活性无显著差异。

3 讨论和结论

光合作用是植物生长和产量形成的基础,受光照、水分和温度等环境因子的影响,而气孔作为植物叶片与外界联系的

通道,直接影响植物的光合作用^[3]。胁迫条件下叶片气孔开度会减小甚至关闭以降低净光合速率和蒸腾速率,而水分利用效率往往会随着胁迫强度的增加而升高,从而减少胁迫伤害,使植物能够更好地适应逆境环境^[3,15]。杨翼飞等^[16]和 Farquhar 等^[17]认为,逆境胁迫下植物净光合速率降低时,若气孔导度和胞间 CO₂ 浓度降低,表明净光合速率的降低由气孔限制因子引起;反之,若气孔导度和胞间 CO₂ 浓度未同时降低,则表明净光合速率的降低是由非气孔限制因子所致。本研究中,碱处理后‘中山杉 406’幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度均降低,推测气孔限制因子是导致‘中山杉 406’幼苗叶片净光合速率降低的主要原因。60~180 mmol·L⁻¹碱处理组‘中山杉 406’幼苗叶片水分利用效率逐渐升高,说明‘中山杉 406’对于处理自身水分消耗与碳同化之间的关系具有一定的调控能力,这对于其适应逆境具有重要意义。除浓度较低的 20 mmol·L⁻¹碱处理组外,60~180 mmol·L⁻¹碱处理组‘中山杉 406’幼苗叶片叶绿素含量较 CK (0 mmol·L⁻¹碱溶液)组显著降低,说明较高浓度的碱处理对其叶绿素合成具有显著的抑制作用。

可溶性糖和可溶性蛋白质是植物抵御逆境胁迫的重要渗透调节物质,可溶性糖可提高原质体的保护能力和细胞保水能力^[18],可溶性蛋白质对于维持细胞渗透压和生理活动平衡有重要作用^[19],当植物遭受逆境胁迫时,细胞内会大量积累可溶性糖和可溶性蛋白质,保证细胞和外部环境处于正常的渗透平衡状态。随着碱浓度的提高,‘中山杉 406’幼苗叶片可溶性糖和可溶性蛋白质含量波动升高,并在碱浓度最高时达到最大值,说明二者参与碱胁迫的生理响应,其含量升高一定程度上有利于缓解碱胁迫对‘中山杉 406’的伤害。随着碱浓度的提高,‘中山杉 406’幼苗叶片超氧化物歧化酶活性先升高后降低,这可能是由于低浓度碱处理下超氧化物歧化酶可高效清除细胞内的自由基,但随着碱浓度的继续提高,细胞内活性氧积累到一定程度后,细胞膜脂严重受损,细胞功能衰退,超氧化物歧化酶的合成受阻,表达活性开始降低^[5]。

综上所述,碱处理对‘中山杉 406’幼苗叶片的光合作用有明显的抑制作用,20~100 mmol·L⁻¹碱处理下,‘中山杉 406’通过积累大量的可溶性糖和可溶性蛋白质来维持细胞渗透平衡,通过提高超氧化物歧化酶活性减少活性氧对细胞的氧化伤害,进而应对和适应碱胁迫环境。

参考文献:

- [1] 郭金博, 杜丽娟, 范文才, 等. 混合盐胁迫对 3 个乔木树种生理指标及 K⁺ 和 Na⁺ 分布的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(4): 45-53.
- [2] XU G, HUANG T F, ZHANG X L, et al. Significance of mesophyll conductance for photosynthetic capacity and water-use efficiency in response to alkaline stress in *Populus cathayana* seedlings [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(3): 438-444.
- [3] 刘 佳, 刘雅琴, 李 靖, 等. 碱胁迫对山桃叶片形态结构及光合特性的影响[J]. 西南农业学报, 2017, 30(2): 327-332.
- [4] 李雅男, 袁素霞, 徐雷锋, 等. 百合在 NaHCO₃ 胁迫下的生理响应机制[J]. 园艺学报, 2016, 43(6): 1126-1140.
- [5] 郭慧娟, 胡 涛, 傅金民. 苏打碱胁迫对多年生黑麦草的生理影响[J]. 草业学报, 2012, 21(1): 118-125.
- [6] YANG C, SHI D, WANG D. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.) [J]. *Plant Growth Regulation*, 2008, 56(2): 179-190.
- [7] HARTUNG W, LEPORTE L, RATCLIFFE R G, et al. Abscisic acid concentration, root pH and anatomy do not explain growth differences of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and lupin (*Lupinus angustifolius* L.) on acid and alkaline soils [J]. *Plant and Soil*, 2002, 240(1): 191-199.
- [8] SHI D, WANG D. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag. [J]. *Plant and Soil*, 2005, 271(1/2): 15-26.
- [9] 郭 瑞, 李 峰, 周 际, 等. 亚麻麻响应盐、碱胁迫的生理特征 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(1): 69-79.
- [10] 於朝广, 殷云龙. 落羽杉属杂交良种‘落羽杉中山 302’和‘中山杉 118’ [J]. 林业科学, 2010, 46(5): 181-182.
- [11] 於朝广, 李 颖, 谢寅峰, 等. NaCl 胁迫对中山杉幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响 [J]. 植物生理学报, 2016, 52(9): 1379-1388.
- [12] 郭金博, 施 钦, 熊豫武, 等. 盐碱混合胁迫对‘中山杉 406’生长及光合特性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(1): 61-68.
- [13] 崔 峰, 任 磊, 赵夏陆, 等. ‘玉人面’对碱胁迫的形态和生理响应 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2015, 35(2): 162-168.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [15] 施 钦, 殷云龙, 王芝全, 等. 中山杉及其父母本幼苗对于干旱胁迫和复水的响应 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(11): 3435-3443.
- [16] 杨翼飞, 李青萍, 朱世平, 等. 6 份枳种质耐酸碱胁迫能力的比较 [J]. 中国南方果树, 2017, 46(2): 1-6.
- [17] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [18] 刘 佳, 王永清. 碱胁迫对山桃叶片生理活性的影响 [J]. 华北农学报, 31(增刊): 236-241.
- [19] 杨庆山, 赵亚楠, 张 云, 等. 中国柽柳幼苗叶片生理特性对碱胁迫的响应 [J]. 中国农学通报, 2018, 34(7): 48-52.

(责任编辑: 张明霞)