

NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄和番茄幼苗生长、叶片气体交换和离子平衡的影响

葛兆健¹, 姚 瑶^{2,3}, 赵海燕³, 刘伟成⁴, 冯 坤³, 郑青松^{3,①}, 郑春芳^{4,①}, 马兰珍³

(1. 江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏 盐城 224002; 2. 盐城市药品检验所, 江苏 盐城 224008;
3. 南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095; 4. 浙江省海洋水产养殖研究所 浙江永兴水产种业有限公司, 浙江 温州 325005)

摘要: 以醋栗番茄 (*Solanum pimpinellifolium* Linn.)、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’ (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’) 和番茄品种‘浙粉 202’ (*S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’) 幼苗为材料, 研究了 0(对照)、100、200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫对其生长、叶片气体交换参数和离子平衡的影响。结果表明: 在 100 和 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, ‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’ 幼苗单株总干质量的降幅较大, 醋栗番茄的降幅较小。NaCl 胁迫明显增加醋栗番茄幼苗的根冠比, 但不同胁迫条件下 ‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’ 幼苗的根冠比差异不显著。与对照相比, 在 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄幼苗叶片的净光合速率 (Pn)、胞间 CO_2 浓度 (Ci) 和蒸腾速率 (Tr) 的降幅明显低于 ‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’, 而醋栗番茄幼苗叶片气孔导度 (Gs) 的降幅明显高于后二者; 在 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, 三者叶片 Pn、Gs、Ci 和 Tr 值的降幅接近。在 100 和 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’ 幼苗叶片的水分利用效率和气孔限制值均较各自对照显著升高, 其中 ‘秦皇贵妃红’ 的增幅最大。在 100 和 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’ 幼苗根、茎和叶中 Na^+ 含量均较各自对照显著升高, 而 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 比总体上较各自对照显著降低。与对照相比, 经不同浓度 NaCl 处理后醋栗番茄幼苗根、茎和叶的 Na^+ 含量增幅以及 K^+ 含量降幅在供试 3 种植物中均最小, 而其不同部位的 K^+/Na^+ 比总体上较高。上述研究结果表明: 醋栗番茄的耐盐性较强, ‘秦皇贵妃红’ 次之, ‘浙粉 202’ 较弱。NaCl 胁迫显著抑制 ‘秦皇贵妃红’ 和 ‘浙粉 202’ 幼苗根的生长, 但显著促进醋栗番茄幼苗根的生长, 使其维持较强的耐盐性, 且 NaCl 胁迫下醋栗番茄对 Na^+ 的吸收和运输减少, 以维持体内的离子平衡及较强的光合作用。

关键词: 醋栗番茄; 樱桃番茄; 番茄; 耐盐性; 生长; 光合作用; 离子平衡

中图分类号: Q945.78; S641.2 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2016)03-0045-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2016.03.06

Effect of NaCl stress on growth, leaf gas exchange and ion balance of seedlings of *Solanum pimpinellifolium*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* and *S. lycopersicum* GE Zhaojian¹, YAO Yao^{2,3}, ZHAO Haiyan³, LIU Weicheng⁴, FENG Kun³, ZHENG Qingsong^{3,①}, ZHENG Chunfang^{4,①}, MA Lanzen³ (1. Agricultural Sciences Institute of Coastal Area of Jiangsu, Yancheng 224002, China; 2. Drug Inspection Institute of Yancheng City, Yancheng 224008, China; 3. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 4. Zhejiang Yongxing Aquatic Products Industry Co., Ltd., Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou 325005, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2016, 25(3): 45–51

Abstract: Taking seedlings of *Solanum pimpinellifolium* Linn., *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’ and *S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’ as materials, effect of 0 (the control), 100 and 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stresses on their growth, leaf gas exchange parameters and ion balance was studied. The results show that under 100 and 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stresses, decreasing range of total dry

收稿日期: 2015-07-27

基金项目: 江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(15)1044); 浙江省重大科技专项重点农业项目(2012C12017-3); 浙江省远洋项目“基于生态系统水平的中以(中国-以色列)海水养殖技术合作与交流”计划; 南京农业大学 2015 年度 SRT 计划项目(1513A12)

作者简介: 葛兆健(1971—), 男, 江苏建湖人, 本科, 副研究员, 主要从事盐土农业和滩涂资源综合利用研究。

①通信作者 E-mail: qszheng@njau.edu.cn; zcfa66@sina.com

weight per plant of ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ seedlings is bigger, and that of *S. pimpinellifolium* is smaller. NaCl stress can obviously enhance root/shoot ratio of *S. pimpinellifolium* seedling, but difference in root/shoot ratio of ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ seedlings is not significant under different stresses. Compared with the control, under 100 mmol · L⁻¹ NaCl stress, decreasing ranges of net photosynthetic rate (Pn), intercellular CO₂ concentration (Ci) and transpiration rate (Tr) of leaf of *S. pimpinellifolium* seedling are obviously lower than those of ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’, while that of stomatal conductance (Gs) of leaf of *S. pimpinellifolium* seedling is obviously higher than that of the latter two. Under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress, decreasing ranges of Pn, Gs, Ci and Tr values of leaves of *S. pimpinellifolium*, ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ are close. Under 100 and 200 mmol · L⁻¹ NaCl stresses, water use efficiency and stomatal limitation value of leaves of *S. pimpinellifolium*, ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ seedlings are significantly higher than those of their respective control, in which, increasing range of ‘Qinhuangguifeihong’ is the biggest. Under 100 and 200 mmol · L⁻¹ NaCl stresses, Na⁺ content in root, stem and leaf of *S. pimpinellifolium*, ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ seedlings increases significantly than those of their respective control, while K⁺ content and K⁺/Na⁺ ratio totally decrease significantly than those of their respective control. Compared with the control, after treated by different concentrations of NaCl, increasing range of Na⁺ content and decreasing range of K⁺ content in root, stem and leaf of *S. pimpinellifolium* seedling are all the lowest in three plants tested, while, its K⁺/Na⁺ ratio in different parts is higher generally. It is suggested that salt tolerance of *S. pimpinellifolium* is stronger, that of ‘Qinhuangguifeihong’ is the second, and that of ‘Zhefen 202’ is weaker. NaCl stress can significantly inhibit root growth of ‘Qinhuangguifeihong’ and ‘Zhefen 202’ seedlings, while it can significantly promote that of *S. pimpinellifolium* to maintain stronger salt tolerance. Under NaCl stress, Na⁺ uptake and transport of *S. pimpinellifolium* decrease for maintaining ion balance and stronger photosynthesis.

Key words: *Solanum pimpinellifolium* Linn.; *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) A. Gray; *S. lycopersicum* Linn.; salt tolerance; growth; photosynthesis; ion balance

土壤盐渍化是一个世界性的资源与环境问题,也是目前农业生产面临的严峻问题^[1]。随着土壤和水体盐渍化问题的加剧,对植物耐盐生理的研究和阐述日趋重要,并以此指导植物育种,培养耐盐植物品种^[1-2]。目前,被确认为耐盐的农作物栽培品种较少,一些耐盐性的生理性状已从驯化的栽培植物中消失,但依然存在于其野生材料中^[2],因此,通过转基因方法或者传统的杂交育种方法完整分析其野生盐生植物,可有助于筛选和鉴定其耐盐相关基因。盐生植物是一类能够在离子浓度 200 mmol · L⁻¹ 以上的生境中成长和完成生活史的植物^[3],该类植物自然生长在盐渍环境中,利用盐生植物通过生物技术应用可改善对盐敏感的亲缘栽培品种的耐盐性^[4-5]。

番茄 (*Solanum lycopersicum* Linn.) 隶属于茄科 (Solanaceae),为重要的蔬菜作物之一,对盐渍环境比较敏感^[6],土壤盐分可明显抑制其生长,降低其果实产量和品质^[7]。盐胁迫下,番茄不能有效控制盐分随蒸腾流进入叶片,从而在其功能叶中积累有毒离子、改变其水分状况、破坏其激素平衡和活性氧平衡、降低其光合色素含量和光合作用以及诱导植株早衰等;

盐离子和活性氧还可破坏 DNA、蛋白质、叶绿素和膜结构^[2,8]。植物可以通过酶促和非酶促抗氧化系统降低活性氧胁迫^[9-10]。樱桃番茄 [*S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) A. Gray] 为番茄的一个变种,有关其耐盐性的研究较少^[11]。与栽培番茄相关的一些野生亲缘植物可以抵抗高盐胁迫,且其中部分野生种属于盐生植物,如醋栗番茄 (*S. pimpinellifolium* Linn.)、潘那利番茄 (*S. pennelli Correll*)、契斯曼尼番茄 [*S. cheesmaniae* (L. Riley) Fosberg] 和多腺番茄 (*S. galapagense* S. C. Darwin et Peralta) 等^[2]。已有研究者将盐生番茄和栽培番茄成功杂交,但耐盐的杂交后代是否具有高产优质的性状还需要进一步研究^[4]。

醋栗番茄属自交亲和类型,天然分布区主要在靠近太平洋海岸、海拔低于 1 000 m 的秘鲁和厄瓜多尔的温湿地带^[12-13]。醋栗番茄具有较多的优良园艺性状,如果实可溶性固形物和番茄红素含量较高等,但是相关的研究较少^[14]。醋栗番茄在长期的演化过程中还表现出优良的生物抗性和非生物抗性,如良好的耐盐性等^[12,15]。目前,关于番茄耐盐数量性状基因座

(quantitative trait locus, QTL)的研究不断深入,不仅加快了番茄耐盐标记辅助育种 (marker-assisted selection, MAS) 的进程,还为番茄耐盐育种奠定了一定的基础^[13,15],但关于番茄耐盐机制和遗传改良的研究仍十分有限。

鉴于此,作者研究了 NaCl 胁迫对野生醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’(‘Qinhuangguifeihong’) 和栽培番茄品种‘浙粉 202’(‘Zhefen 202’) 幼苗生长、叶片气体交换参数和离子平衡的影响,并进一步探讨其耐盐机制,以期为促进醋栗番茄遗传改良效果的应用及加速对番茄演化过程的深入研究提供科学依据,从而为番茄的进一步遗传改良提供坚实的理论基础。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为野生醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和栽培番茄品种‘浙粉 202’的种子,均由浙江省农业科学院蔬菜研究所提供。

1.2 方法

1.2.1 实验处理 将供试 3 个材料的种子用体积分数 5% NaClO 溶液消毒处理 5 min, 流水冲洗, 然后在清水中浸泡 24 h, 置于湿润滤纸上, 于黑暗的 25 ℃ 培养箱中催芽 2 d, 催芽过程保持培养箱中种子湿润。催芽后选取长势接近的露白种子移栽到塑料盆(上口径 230 mm、下口径 130 mm、高 130 mm) 中, 栽培基质为石英砂。每盆种植 4 株幼苗, 用 Hoagland 营养液浇灌, 保证所有幼苗生长环境一致。待幼苗长至四叶期, 每盆保留长势相对一致的幼苗 2 株, 整个过程在温室中进行。

共设置 3 个处理:1)仅浇灌 Hoagland 营养液(对照);2)浇灌含 100 mmol · L⁻¹ NaCl 的 Hoagland 营养液;3)浇灌含 200 mmol · L⁻¹ NaCl 的 Hoagland 营养液。每个处理设 6 个重复。整个处理过程在温室进行, 昼温(27.0±4.0) ℃, 夜温(22.0±4.0) ℃, 光照条件为自然光。每隔 2 d 换 1 次营养液, 用 1 mol · L⁻¹ HCl 溶液将 Hoagland 营养液的 pH 值调至 pH 6.00。连续处理 20 d 后采样, 并测定分析。

1.2.2 指标测定和计算

1.2.2.1 干质量和根冠比测定 每处理取 6 株幼苗, 用蒸馏水将植株清洗干净, 吸干水分, 将每株植株

分成根、茎和叶(含叶柄)3 部分, 于 110 ℃ 杀青 10 min 后, 置于 75 ℃ 条件下烘干至恒质量, 分别称取各器官的干质量, 并计算单株的总干质量和根冠比。按照公式“根冠比 = 根干质量/(茎干质量+叶干质量)”计算根冠比。

1.2.2.2 气体交换参数测定 处理 18 d 后, 每处理从不同植株上分别选择 3 片完全展开的新叶, 于 9:00 至 11:00 采用 LI-6400 便携式光合仪测定叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci) 和蒸腾速率(Tr) 等参数。水分利用效率(WUE) 和气孔限制值(Ls) 分别按照公式“WUE = Pn/Tr”和“Ls = 1 - (Ci/Ca)”进行计算, 其中, Ca 为空气 CO₂ 浓度^[16]。

1.2.2.3 Na⁺ 和 K⁺ 含量测定 分别将根、茎和叶的干样研磨成粉末状, 然后过 40 目不锈钢筛。取 50 mg 粉末样品, 采用 HNO₃ 和 HClO₄ 的混合溶液(体积比 3:1) 消化, 采用 Agilent 710 ICP-OES 原子发射光谱仪测定并计算样品中 Na⁺ 和 K⁺ 含量, 并计算 K⁺/Na⁺ 比^[17]。每个样品重复测定 3 次。

1.3 数据处理和统计分析

利用 EXCEL 2013 和 SPSS 17.0 统计分析软件对实验数据进行处理和统计分析, 采用 Duncan's 新复极差法进行显著性($P \leq 0.05$)分析。

2 结果和分析

2.1 对幼苗生长的影响

NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗生长的影响见表 1。由表 1 可以看出: 在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗的单株总干质量分别较各自对照下降 27%、53% 和 52%; 而在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 分别较各自对照下降 46%、72% 和 82%, 且均差异显著。随着 NaCl 胁迫浓度提高, 醋栗番茄幼苗单株总干质量的降幅最小, ‘浙粉 202’的降幅最大。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 随着 NaCl 胁迫浓度提高, ‘浙粉 202’幼苗单株根干质量较其对照的降幅高于‘秦皇贵妃红’; 而醋栗番茄幼苗单株根干质量较其对照显著上升。在 NaCl 胁迫下, 醋栗番茄幼苗根冠比显著高于对照, 而不同处理间‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗的根冠比差异不显著。

表1 NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗生长的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Effect of NaCl stress on growth of seedlings of *Solanum pimpinellifolium* Linn., *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’ and *S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’ ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

NaCl 浓度/ $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Conc. of NaCl	单株总干质量/g per plant	单株根干质量/g per plant	根冠比 Root/shoot ratio
醋栗番茄 <i>S. pimpinellifolium</i>			
0	2.44±0.07a	0.31±0.02c	0.14±0.02c
100	1.78±0.09b	0.36±0.01b	0.25±0.02b
200	1.31±0.07c	0.40±0.02a	0.43±0.03a
‘秦皇贵妃红’ ‘Qinhuangguifeihong’			
0	3.94±0.10a	0.41±0.02a	0.16±0.02a
100	1.86±0.12b	0.21±0.02b	0.14±0.02a
200	1.10±0.10c	0.13±0.01c	0.14±0.01a
‘浙粉 202’ ‘Zhefen 202’			
0	1.19±0.05a	0.15±0.01a	0.15±0.02a
100	0.57±0.07b	0.08±0.01b	0.16±0.01a
200	0.21±0.03c	0.03±0.00c	0.17±0.02a

¹⁾ 同一材料同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著($P \leq 0.05$) Different small letters in the same column of the same material indicate the significant difference ($P \leq 0.05$).

2.2 对叶片气体交换参数的影响

NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗叶片气体交换参数的影响见表 2。由表 2 可以看出:随着 NaCl 胁迫浓度提高,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂浓度(Ci)增

和蒸腾速率(Tr)均较各自对照显著降低,水分利用效率(WUE)和气孔限制值(Ls)均较各自对照显著升高。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’叶片 Pn 值分别较对照降低 33% 和 52%、50% 和 60%、51% 和 60%,表明与‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’相比,醋栗番茄在 NaCl 胁迫下能维持较强的光合作用。在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’叶片 Gs 值分别较各自对照降低 75%、53% 和 38%;在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,三者叶片的 Gs 值分别较各自对照降低了 90%、87% 和 90%。在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’叶片 Ci 值分别较各自对照降低了 34%、43% 和 40%;在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,三者叶片的 Ci 值分别较各自对照降低了 70%、83% 和 70%,表明在 NaCl 胁迫条件下,醋栗番茄叶片的气孔开度更大,使其细胞间隙的 CO₂浓度保持在较高水平。在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’叶片 Tr 值分别较各自对照降低了 58%、78% 和 70%;在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,分别较各自对照降低了 80%、83% 和 81%。在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’、‘浙粉 202’叶片 WUE 值分别较各自对照升高了 55%、128% 和 62%;在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,

表2 NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗叶片气体交换参数的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Effect of NaCl stress on gas exchange parameters of leaf of seedlings of *Solanum pimpinellifolium* Linn., *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’ and *S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’ ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

NaCl 浓度/ $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Conc. of NaCl	Pn	Gs	Ci	Tr	WUE	Ls
醋栗番茄 <i>S. pimpinellifolium</i>						
0	21.87±0.76a	0.51±0.06a	280.01±8.54a	4.84±0.76a	4.44±0.21c	24.32±2.43c
100	14.65±1.99b	0.13±0.02b	184.67±5.16b	2.03±1.99b	6.88±0.24b	50.09±3.26b
200	10.51±0.34c	0.05±0.01c	84.05±5.13c	0.97±0.34c	11.19±0.86a	77.28±4.54a
‘秦皇贵妃红’ ‘Qinhuangguifeihong’						
0	19.63±0.15a	0.45±0.04a	276.03±8.03a	7.01±0.15a	2.78±0.14c	25.40±2.22c
100	9.89±0.40b	0.21±0.01b	156.77±9.12b	1.56±0.40b	6.34±0.21b	57.62±5.35b
200	7.86±0.30c	0.06±0.01c	46.91±1.61c	1.19±0.30c	7.20±0.39a	87.32±6.69a
‘浙粉 202’ ‘Zhefen 202’						
0	19.40±1.21a	0.50±0.02a	283.92±3.69a	8.04±1.21a	2.36±0.12c	23.26±3.44c
100	9.52±0.69b	0.31±0.02b	170.67±6.52b	2.41±0.69b	3.82±0.22b	53.87±4.55b
200	7.76±0.40c	0.05±0.01c	85.19±6.78c	1.53±0.40c	4.93±0.38a	76.98±6.43a

¹⁾ Pn: 净光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); Gs: 气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); Ci: 胞间 CO₂浓度 Intercellular CO₂ concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); Tr: 蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); WUE: 水分利用效率 Water use efficiency ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$); Ls: 气孔限制值 Stomatal limitation value (%). 同一材料同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著($P \leq 0.05$). Different small letters in the same column of the same material indicate the significant difference ($P \leq 0.05$).

分别较各自对照升高了 152%、159% 和 109%。在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’、‘浙粉 202’叶片 Ls 值分别较各自对照升高了 106%、127% 和 132%; 在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下, 分别较各自对照升高了 218%、244% 和 231%。

2.3 对幼苗不同器官中 Na⁺和 K⁺含量以及 K⁺/Na⁺比的影响

NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗不同器官中 Na⁺和 K⁺含量的影响见表 3, 对不同器官中 K⁺/Na⁺比的影响见表 4。

2.3.1 对 Na⁺和 K⁺含量的影响 由表 3 可见: 在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根、茎和叶中 Na⁺含量分别较各自对照显著升高。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根中 Na⁺含量分别为各自对照的 4.7 和 5.2 倍、5.2 和 6.6 倍、5.4 和 7.9 倍; 在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗茎中 Na⁺含量分别为各自对照的 7.2 和 7.5 倍、15.4 和 21.2 倍、8.7 和 10.2 倍; 在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗叶中 Na⁺含量分别为各自对照的 8.9 和 11.8 倍、15.2 和 17.9 倍、13.9 和 15.6 倍。

由表 3 还可见: 在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁

迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根、茎和叶中 K⁺含量分别较各自对照显著降低。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根中 K⁺含量分别较各自对照降低了 28% 和 46%、43% 和 49%、37% 和 43%。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根中 K⁺含量分别较各自对照降低了 22% 和 45%、10% 和 28%、42% 和 46%。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根中 K⁺含量分别较各自对照降低了 26% 和 42%、33% 和 69%、15% 和 33%。

2.3.2 对 K⁺/Na⁺比的影响 由表 4 可见: 在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根、茎和叶中 K⁺/Na⁺比总体上分别较各自对照显著降低。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗根中 K⁺/Na⁺比分别较各自对照下降 85% 和 90%、89% 和 92%、90% 和 94%。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗茎中 K⁺/Na⁺比分别较各自对照下降 88% 和 92%、94% 和 96%、94% 和 96%。在 100 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下, 醋栗番茄、‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗叶中 K⁺/Na⁺比分别较各自对照下降 9% 和 40%、95% 和 97%、92% 和 95%。

表 3 NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗不同器官中 Na⁺和 K⁺含量的影响 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 3 Effect of NaCl stress on Na⁺ and K⁺ contents in different organs of seedlings of *Solanum pimpinellifolium* Linn., *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’ and *S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’ ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

NaCl 浓度/mmol · L ⁻¹ Conc. of NaCl	Na ⁺ 含量/mmol · g ⁻¹ Na ⁺ content			K ⁺ 含量/mmol · g ⁻¹ K ⁺ content		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
醋栗番茄 <i>S. pimpinellifolium</i>						
0	0.15±0.01b	0.13±0.02b	0.15±0.02c	0.71±0.06a	1.79±0.04a	1.79±0.05a
100	0.71±0.03a	0.94±0.03a	1.33±0.04b	0.51±0.04b	1.39±0.06b	1.33±0.04b
200	0.78±0.05a	0.97±0.05a	1.77±0.05a	0.38±0.03c	0.98±0.05c	1.04±0.05c
‘秦皇贵妃红’ ‘Qinhuangguifeihong’						
0	0.19±0.03c	0.13±0.01c	0.17±0.03c	0.61±0.03a	1.24±0.05a	1.48±0.08a
100	0.98±0.04b	2.00±0.04b	2.59±0.08b	0.35±0.03b	1.11±0.06b	0.99±0.04b
200	1.25±0.04a	2.76±0.05a	3.05±0.11a	0.31±0.03b	0.89±0.04c	0.46±0.04c
‘浙粉 202’ ‘Zhefen 202’						
0	0.14±0.03c	0.16±0.02c	0.17±0.03c	0.82±0.05a	1.68±0.05a	1.11±0.03a
100	0.76±0.05b	1.39±0.04b	2.36±0.05b	0.52±0.04b	0.97±0.04b	0.94±0.05b
200	1.11±0.04a	1.63±0.07a	2.66±0.04a	0.47±0.03c	0.91±0.03c	0.74±0.04c

¹⁾同一材料同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P \leq 0.05$) Different small letters in the same column of the same material indicate the significant difference ($P \leq 0.05$).

表 4 NaCl 胁迫对醋栗番茄、樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’和番茄品种‘浙粉 202’幼苗不同器官中 K^+/Na^+ 比的影响 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 4 Effect of NaCl stress on K^+/Na^+ ratio in different organs of seedlings of *Solanum pimpinellifolium* Linn., *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ‘Qinhuangguifeihong’ and *S. lycopersicum* ‘Zhefen 202’, ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

NaCl 浓度/ $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Conc. of NaCl	K^+/Na^+ 比			K^+/Na^+ ratio
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	
醋栗番茄 <i>S. pimpinellifolium</i>				
0	4.73±0.11a	12.97±0.19a	1.14±0.08a	
100	0.72±0.08b	1.53±0.12b	1.04±0.09a	
200	0.49±0.07c	1.04±0.08c	0.68±0.05b	
‘秦皇贵妃红’ ‘Qinhuangguifeihong’				
0	3.28±0.12a	9.59±0.12a	8.84±0.08a	
100	0.36±0.04b	0.59±0.06b	0.48±0.05b	
200	0.27±0.03c	0.36±0.04c	0.29±0.03c	
‘浙粉 202’ ‘Zhefen 202’				
0	5.96±0.21a	10.65±0.15a	6.13±0.10a	
100	0.61±0.04b	0.63±0.05b	0.47±0.04b	
200	0.34±0.03c	0.47±0.04c	0.33±0.03c	

¹⁾ 同一材料同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P \leq 0.05$) Different small letters in the same column of the same material indicate the significant difference ($P \leq 0.05$).

3 讨论和结论

茄属 (*Solanum* Linn.) 中的一些植物对逆境有较强的适应性, 尤其是其野生种, 而野生番茄和栽培番茄有很近的亲缘关系^[5], 因此, 迫切需要开展有关茄属植物盐渍和干旱等生理适应方面的研究。与栽培番茄相比, 大多数的野生番茄表现出生长缓慢的特性^[2], 但在本研究中, 在对照 ($0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 条件下, 醋栗番茄的单株总干质量虽然低于樱桃番茄品种‘秦皇贵妃红’, 却明显高于番茄品种‘浙粉 202’。Martínez 等^[2]的研究结果表明: 在盐胁迫下, 与樱桃番茄相比, 智利番茄 [*Solanum chilense* (Dunal) Reiche] 叶片的含水量和叶绿素含量均较高, 显示出一定的耐盐性。本研究中, 在 NaCl 胁迫条件下, 醋栗番茄幼苗的耐盐性明显高于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’, 也显示出野生醋栗番茄较高的盐渍适应性。Rao 等^[15]认为, 醋栗番茄的耐盐生理特征和耐盐产量特征是没有关联的 2 个独立特征, 这与其他野生番茄特征不一致, 反映了野生番茄的遗传多样性和可变性。本研究中, 在低浓度盐 ($100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 胁迫下, ‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’幼苗单株总干质量的降幅相近; 而在高浓度盐 ($200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 胁迫下, ‘秦皇贵妃红’幼苗的耐盐性较‘浙粉 202’强, 表明栽培

番茄品种对不同程度盐胁迫的适应性也有一定差异。

净光合速率 (Pn) 是反映植物对盐胁迫的响应以及鉴定植物抗盐能力的重要生理指标, 直接反映了植株单位叶面积的光合同化能力^[16]。本研究中, NaCl 胁迫下, 醋栗番茄叶片 Pn 值的降幅明显低于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’, 从而使植株能稳定进行干物质积累, 显示出更强的耐盐性。根据植物光合作用气体交换模型观点, 如果胞间 CO_2 浓度 (Ci) 明显下降, 而气孔限制值 (Ls) 升高, 则因气孔导度 (Gs) 降低导致叶肉细胞光合能力降低, 这是典型的气孔限制; 相反, 如果叶肉细胞光合能力显著下降, 即使在 Gs 值降低的情况下, Ci 值升高, 那么光合作用下降的因素为非气孔限制^[8]。本研究中, NaCl 胁迫下供试 3 个材料光合作用下降的主要原因是气孔限制效应, 醋栗番茄的气孔限制程度较轻, 而‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’的气孔限制程度较重。低浓度 NaCl 胁迫下, 醋栗番茄 Gs 值的降幅明显高于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’, 但其 Ci 值和蒸腾速率 (Tr) 的降幅却明显低于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’, 说明醋栗番茄同化 CO_2 的能力较强, 水分利用能力也很强, 因而其 Pn 值和水分利用效率 (WUE) 明显高于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’。随着 NaCl 胁迫浓度提高, 醋栗番茄的 Gs 值急剧下降, 但是依然能够维持较高的 Pn 和 WUE 值, 表明醋栗番茄维持高效的光合作用和水分利用效率对缓解盐害有积极作用, 但是其具体的生理机制还需要进一步探讨。

通过重建体内离子平衡来抵御盐渍伤害是植物耐盐特征之一^[18]。在盐渍环境中, 植物体内的 K^+ 浓度的维持对其生存至关重要^[19]。Rao 等^[15]认为, 醋栗番茄维持较高的地上部分干质量和 K^+/Na^+ 比对其在盐渍条件下生存有关键作用。本研究中, 与‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’相比, NaCl 胁迫下醋栗番茄幼苗根干质量显著升高, 而‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’根干质量显著降低, 盐渍条件下植物根部生长的这种特性是耐盐植物具有强耐盐性的主要原因之一^[20]。NaCl 胁迫下, 醋栗番茄幼苗根、茎和叶的 K^+/Na^+ 比均明显高于‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’, 推测这是醋栗番茄幼苗具有高度耐盐性的主要原因之一。从 Na^+ 的吸收和分配看, 醋栗番茄作为耐盐植物, 其耐盐机制并不是“体内积盐”, 而主要是靠对 Na^+ 的低吸收、低运输以及维持对 K^+ 的吸收来抵御盐害, 据此认为, 醋栗番茄应归入“假盐生植物”^[21]范畴, 与盐生植

物海桑 [*Sonneratia caseolaris* (Linn.) Engl.] 和拟海桑 (*S. × gulngai* N. C. Duke et B. R. Jackes) 的抗盐机制一致^[22]。但是, 从醋栗番茄根、茎和叶中 Na^+ 含量依次升高来看, 醋栗番茄植株中 Na^+ 向上分配, 表明醋栗番茄的地上部分, 尤其是叶片, 具有在(亚)细胞水平上对盐离子进行区隔化的能力, 这又属于“真盐生植物^[23]”的特征。因此, 植物的耐盐机制是多方面的。本研究中, ‘秦皇贵妃红’和‘浙粉 202’根、茎和叶中 Na^+ 含量也呈依次升高的变化趋势, 且明显高于醋栗番茄, 说明二者的拒盐能力明显弱于醋栗番茄, 这也可能是其耐盐性弱于醋栗番茄的主要原因之一。与‘秦皇贵妃红’相比, ‘浙粉 202’的离子平衡能力更强, 然而在苗期的耐盐性上前者却强于后者, 所以, 植物耐盐性具有复杂性和多样性, 与栽培方式和品种以及胁迫处理的方式和时间等均有密切关系。

综上所述, NaCl 胁迫下醋栗番茄能够更好地维持体内的离子平衡, 促进根的生长, 并维持地上部较高的光合作用水平。然而, 要全面衡量和阐述不同番茄的耐盐特征, 还需在离子平衡、光合作用和激素调控等方面进行深入探讨。

参考文献:

- [1] PARIHAR P, SINGH S, SINGH R, et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22: 4056–4075.
- [2] MARTÍNEZ J P, ANTÚNEZ A, ARAYA H, et al. Salt stress differently affects growth, water status and antioxidant enzyme activities in *Solanum lycopersicum* and its wild relative *Solanum chilense* [J]. Australian Journal of Botany, 2014, 62: 359–368.
- [3] FLOWERS T J, COLMER T D. Salinity tolerance in halophytes [J]. The New Phytologist, 2008, 179: 945–963.
- [4] LIU H, YU C Y, LI H X, et al. Overexpression of *ShDHN*, a dehydrin gene from *Solanum habrochaites* enhances tolerance to multiple abiotic stresses in tomato [J]. Plant Science, 2015, 231: 198–211.
- [5] 孙玉燕, 刘磊, 郑峰, 等. 番茄耐旱和耐盐遗传改良的研究进展及展望 [J]. 园艺学报, 2012, 39(10): 2061–2074.
- [6] MARTÍNEZ J-P, ANTÚNEZ A, PERTUZÉR, et al. Effects of saline water on water status, yield and fruit quality of wild (*Solanum chilense*) and domesticated (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) tomatoes [J]. Experimental Agriculture, 2012, 48: 573–586.
- [7] CUARTERO J, BOLARÍN M C, ASÍNS M J, et al. Increasing salt tolerance in the tomato [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 1045–1058.
- [8] 刘冉, 石峰, 刘伟成, 等. 不同形态氮素对盐胁迫下番茄细胞超微结构与光合作用的影响 [J]. 园艺学报, 2015, 42(3): 471–479.
- [9] HORVÁTH E, CSISZÁR J, GALLÉ Á, et al. Hardening with salicylic acid induces concentration-dependent changes in abscisic acid biosynthesis of tomato under salt stress [J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 183: 54–63.
- [10] 周万海, 冯瑞章, 师尚礼, 等. NO 对盐胁迫下苜蓿根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应 [J]. 生态学报, 2015, 35(11): 3606–3614.
- [11] RUIZ M S, YASUORI H, BEN-GAL A, et al. Salinity induced fruit hypodermis thickening alters the texture of tomato (*Solanum lycopersicum* Mill) fruits [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 192: 244–249.
- [12] 李涛, 刘磊, 郑峰, 等. 醋栗番茄的研究与利用现状 [J]. 园艺学报, 2014, 41(1): 178–186.
- [13] ASÍNS M J, RAGA V, ROCA D, et al. Genetic dissection of tomato rootstock effects on scion traits under moderate salinity [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128: 667–679.
- [14] KISSOUDIS C, CHOWDHURY R, VAN HEUSDEN S, et al. Combined biotic and abiotic stress resistance in tomato [J]. Euphytica, 2015, 202: 317–332.
- [15] RAO E S, KADIRVEL P, SYMONDS R C, et al. Relationship between survival and yield related traits in *Solanum pimpinellifolium* under salt stress [J]. Euphytica, 2013, 190: 215–228.
- [16] YANG Y, ZHENG Q S, LIU M, et al. Difference in sodium spatial distribution in the shoot of two canola cultivars under saline stress [J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53: 1083–1092.
- [17] LIU J, GAO H, WANG X, et al. Effects of 24-epibrassinolide on plant growth, osmotic regulation and ion homeostasis of salt-stressed canola [J]. Plant Biology, 2014, 16: 440–450.
- [18] 陈静波, 牛佳伟, 田海燕, 等. NaCl 胁迫对杂交狗牙根品种‘苏植 2 号’和‘Tifgreen’生长及 Na^+ 和 K^+ 积累的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(3): 45–51.
- [19] 马梅, 刘冉, 郑春芳, 等. 油菜素内酯对盐渍下油菜幼苗生长的调控效应及其生理机制 [J]. 生态学报, 2015, 35(6): 1837–1844.
- [20] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 239–250.
- [21] HASEGAWA P M. Sodium (Na^+) homeostasis and salt tolerance of plants [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 92: 19–31.
- [22] 李诗川, 李妮亚, 刘强, 等. 海桑属红树植物离子积累、光合和抗氧化能力及相关性分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(3): 15–23.
- [23] ROZEMA J, SCHAT H. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 92: 83–95.

(责任编辑: 张明霞)