

菊芋耐盐性的初步研究

黄明月^{1,2}, 阮成江^{2*}, 王金妹^{1,2}, 白鹏莉^{1,2}

(1. 辽宁师范大学 生命科学学院, 辽宁 大连 116029; 2. 大连民族学院 生命科学学院, 辽宁 大连 116600)

摘要: 菊芋为优良耐盐能源植物,但其耐盐程度一直未有定论。为准确探讨菊芋的耐盐性,测定了不同盐胁迫下(电导率(CEC)为 0、10、20、30、40、50、60 dS/m)菊芋的生长、生理指标。结果表明:在 CEC=0~30 dS/m 时,菊芋能够正常发芽、生长;但在 CEC≥40 dS/m 时菊芋不能正常存活;随着 NaCl 处理时间的延长,菊芋株高、鲜质量、光化学猝灭系数(qP)及非光化学猝灭系数(NPQ)在 CEC=10 dS/m 时降低不明显($P>0.05$),当 CEC≥20 dS/m 时显著降低;根、茎含水量和干质量及生物量与对照比变化不大($P>0.05$);叶中含水量、最大光化学量子产量(Fv/Fm)、叶绿素含量呈先升后降的趋势,在 CEC=10 dS/m 时上述各指标与对照相比均略有上升,当 CEC≥20 dS/m 时随 CEC 的升高各指标显著降低($P<0.05$),且 CEC=30 dS/m 时均达到最低点。研究结果说明,株高、鲜质量、叶含水量、Fv/Fm、qP、NPQ 和叶绿素含量可作为菊芋耐盐性鉴定的重要指标,而根、茎含水量和干质量及生物量可作为菊芋耐盐性鉴定的参考指标。这可为筛选和培育优良的菊芋耐盐碱品系在盐碱地的开发利用提供理论依据和参考。

关键词: 菊芋;耐盐性;电导率;盐胁迫;生长生理指标

中图分类号: S632.9 文献标识码: A 文章编号: 1004-3268(2011)05-0137-05

Primary Research on Salt Tolerance of *Jerusalem artichoke*

HUANG Ming-yue^{1,2}, RUAN Cheng-jiang^{2*}, WANG Jin-mei^{1,2}, BAI Peng-li^{1,2}

(1. College of Life Science, Liaoning Normal University, Dalian 116029, China;

2. College of Life Science, Dalian Nationalities University, Dalian 116600, China)

Abstract: In order to study the salt tolerance of *Jerusalem artichoke*, the growth and physiological Indexes of *J. artichoke* were measured at different salt stress (CEC 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60 dS/m). The results showed that: Under CEC=0—30 dS/m, *J. artichoke* could germinate and normally grow, and could not survive under CEC≥40 dS/m, with the treatment time prolonging, the seedling height and fresh weight, qP and NPQ reduced obviously at CEC≥20 dS/m ($P<0.05$), and there are no obviously changes at CEC=10 dS/m ($P>0.05$); The changes of water contents of roots and shoots had no differences compared with control ($P>0.05$), and the water contents, Fv/Fm and chlorophyll of leaves increased first at CEC=10 dS/m and then decreased at CEC≥20 dS/m and reached the lowest at CEC=30 dS/m. So, the seedling height, fresh weight, the water contents of leaf, Fv/Fm, qP, NPQ and chlorophyll content could be used as important indicators to evaluate salt tolerance of *J. artichoke*, and the water contents of root and shoot, dry weight bio-mass only could be used as reference indexes.

Key words: *Jerusalem artichoke*; Salt tolerance; CEC; Salt stress; Growth and physiological indexes

收稿日期: 2010-11-25

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划重大项目子专题(2006BAD09A04); 中国博士后科学基金特别资助项目(200801371); 辽宁省教育厅高等学校科研项目(2009A150); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(DC10020102)

作者简介: 黄明月(1985-), 女, 辽宁鞍山人, 在读硕士研究生, 研究方向: 植物进化适应和遗传育种。

E-mail: huangmingyue420@163.com

*通讯作者: 阮成江(1972-), 男, 河南新县人, 教授, 博士, 主要从事植物进化适应和遗传育种研究。

E-mail: ruan@dlnu.edu.cn

据联合国教科文组织 (UNESCO) 和粮农组织 (FAO) 不完全统计, 全世界盐渍土面积约 10 亿 hm^2 ^[1]; 我国盐碱地面积也正逐年扩大。目前, 土壤盐渍化是限制作物生长, 降低作物产量的一个主要环境因子^[2]。耐盐作物可在盐碱地正常生长结实, 其开发利用具有重要意义。菊芋 (*Jerusalem artichoke*) 又称洋姜、地姜, 是菊科 (Compositae) 向日葵属的多年生草本植物, 原产于北美。菊芋具有很强的生态适应性, 耐寒、耐旱、耐贫瘠、耐盐碱, 繁殖能力强。除了地上茎叶和地下块茎是优良饲料外, 茎秆富含纤维可做成高密度纤维板, 块茎富含菊糖可以酿造工业酒精, 具有很高的推广应用和研究价值^[3]。吴成龙等^[4-5]对盐碱地中菊芋耐盐性进行了相关报道, 其研究主要集中在菊芋不同品种间耐盐程度的比较。隆晓华等^[6]也利用海水浇灌对菊芋耐盐特点进行了相关研究, 但到目前为止, 对菊芋的耐盐特性仍无定论。为探讨菊芋的耐盐特性, 本研究在 NaCl 浇灌处理后测定了不同电导率梯度下菊芋的生长、生理指标, 旨在为能源植物菊芋在盐碱地的开发利用提供科学依据和理论基础。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料菊芋块茎采自辽宁省大连市瓦房店盐碱滩涂菊芋试验地, 选取长出 2~3 个叶片、大小长势相似的菊芋块茎, 采回后将初苗去除, 留下块茎备用。

1.2 盐度处理

在温室中, 选用直径约 25 cm, 深度约 20 cm 底部有孔的塑料盆。每盆中大约装入 8 kg 土 (腐殖质与砂质土按 3:1 的比例混合)。按照 ECe (电导率) 分别为 0、10、20、30、40、50、60 dS/m 的电导率梯度设置 6 个盐度 (0 是指未经过盐处理的土壤, 作为对照), 并用 1/2 倍的 Hoagland 处理盐溶液进行浇灌, 为防止盐度降低, 用土壤电导仪 (EC110) 平均每 2d 测量一次电导率, 进行适当补浇。每个处理 15 个重复。然后将供试菊芋块茎种入塑料盆中深约 6 cm 左右。保证每个塑料盆中至少长出 5 个植株。试验起止时间为 6—9 月。期间测定菊芋各项生长和生理指标。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 苗高、干质量、鲜质量的测定 分别于 6 月 30 日和 8 月 30 日采取长势相当的菊芋植株连根拔起, 用去离子水冲洗干净后晾干称量鲜质量。将组织放入烘箱 105℃杀青 15 min 后, 再调至 80℃烘干

至恒定质量, 称取的质量即为干质量。菊芋的生物量即为地上部分与地下块茎部分的总和。

1.3.2 菊芋根、茎、叶含水量的测定 于 7 月 10 日 (下同) 测定, 含水量 (%) = (鲜质量 - 干质量) / 鲜质量 × 100。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定 用 LI-6400XT 荧光测定仪测定在不同 ECe 条件下的菊芋叶片叶绿素荧光值。每个 ECe 条件下的指标重复测定 6 次。测量前先将待测叶片用铝箔纸进行暗处理, 20 min 后测得初始荧光产量 (F_0)、最大荧光产量 (F_m) 以及最大光化学量子产量 (F_v/F_m)。 F_0 常用来度量色素吸收的能量中以热和荧光形式散失的部分, 可以用来衡量 PS II 的稳定性^[7]。 F_m 可反映通过 PS II 的电子传递情况, F_v/F_m 反映 PS II 反应中心内禀光能转换效率。非胁迫条件下该参数的变化极小, 不受物种和生长条件的影响, 胁迫条件下该参数明显下降^[8]。把叶片放在自然光下活化后测量并直接在仪器上读取光适应下的最大荧光产量 (F_m)、稳态荧光 (F_s)、光化学猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (NPQ) 等参数值并做记录。

1.3.4 叶绿素含量的测定 叶绿素提取参照李合生^[9]的方法, 叶绿素是叶绿体的重要组成部分, 是作物叶片光合作用的主要物质基础^[10]。有研究表明, 盐胁迫会使叶片中的叶绿素含量减少^[11-12]。廖祥儒等^[13]指出, 叶绿素 a 对盐渍最敏感, 叶绿素 b 次之, 类胡萝卜素最不敏感, 因此可用叶绿素 a 的减少率 (RCR) 来衡量盐害程度^[14], $\text{RCR} = (\text{对照叶绿素 a 含量} - \text{盐处理叶绿素 a 含量}) / \text{对照叶绿素 a 含量} \times 100\%$ 。

1.4 数据的统计和处理

用 SPSS (17.0 版本) 进行统计分析, 用 LSD 法对不同处理间数据进行差异显著性比较。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对菊芋幼苗株高的影响

生长抑制、生物量降低是盐胁迫下植物最敏感的生理响应。从图 1 可以看出, 菊芋的幼苗株高随 ECe 的增加而逐渐减小。6 月和 8 月, 在 10 dS/m 处理下菊芋株高变化与对照相比差异不显著 ($P = 0.258 > 0.05$), 其他高电导率处理下的株高变化与对照相比差异极显著 ($P < 0.01$)。由此可见, 在低电导率下菊芋可以维持正常的生长状态。而在 8 月份当 $\text{ECe} > 30 \text{ dS/m}$ 时, 株高迅速下降 ($P < 0.01$), 甚至出现死株现象。说明在 $\text{ECe} > 30 \text{ dS/m}$ 下, 严重的盐胁迫致使幼苗不能存活。

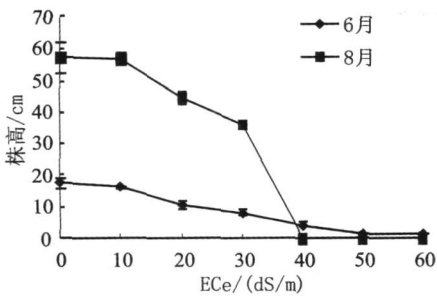


图 1 不同 ECe 下菊芋株高的变化

2.2 盐胁迫对菊芋干质量、鲜质量及生物量的影响

NaCl 处理后, 导致菊芋鲜质量、干质量及生物量均有不同程度的下降(图 2), 干质量和生物量在 $EC_e < 20 \text{ dS/m}$ 时与对照相比下降不明显 ($P > 0.05$), 即低盐胁迫对菊芋干物质和生物量积累的影响不大; 当 $EC_e > 20 \text{ dS/m}$ 时其干质量和生物量明显下降 ($P < 0.05$), 在电导率为 30 dS/m 时达到最低。而鲜质量在 $EC_e < 10 \text{ dS/m}$ 时下降不明显 ($P = 0.688 > 0.05$); 但在 $EC_e \geq 20 \text{ dS/m}$ 条件下, 鲜质量降低幅度达 49%, 与对照相比差异显著 ($P < 0.05$), 说明在 $EC_e \geq 20 \text{ dS/m}$ 条件下, 菊芋生长受到影响。可能是在高盐胁迫下菊芋植株的渗透压增加, 引起植物细胞脱水所致^[15]。

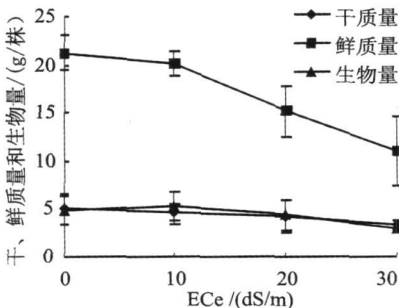


图 2 不同 ECe 下菊芋干、鲜质量及生物量的变化

2.3 盐胁迫对菊芋根、茎、叶含水量的影响

在不同盐度胁迫对菊芋根部的水分吸收和利用的影响不大, 开始呈下降趋势随后在高电导率下略有回升, 当 EC_e 达到 30 dS/m 时根部的含水量与对照相比差异不显著 ($P = 0.07 > 0.05$); 茎含水量随电导率增加呈下降趋势, 在高电导率下分别下降 9% 和 11%, 与对照相比不显著 ($P = 0.178, 0.143 > 0.05$); 而叶含水量随 EC_e 的升高呈现先升后降趋势, 在 EC_e 为 10 dS/m 和 20 dS/m 处理下, 叶含水量略微上升, 幅度分别为 9%、7%; 而在 $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 时, 叶含水量极显著下降 ($P = 0.006 < 0.01$), 幅度达到 28% (图 3)。由此可见, 菊芋在盐胁迫下基本能够维持根部含水量不变, 但可通过降

低蒸腾及水分由根系向茎叶的运输而导致茎叶含水量降低。而功能性叶片在低盐度下能够基本维持其含水量, 但在 $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 时, 叶含水量急剧下降, 证明在该电导率下菊芋受到了较大的盐害而影响植株的正常生理功能。

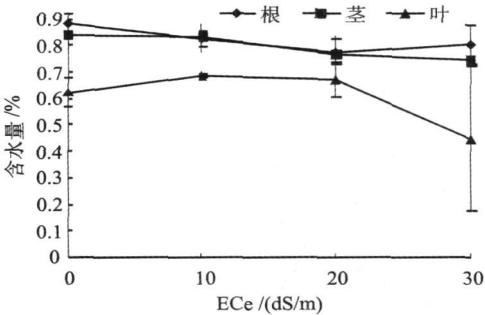


图 3 不同 ECe 下菊芋根、茎、叶含水量的变化

2.4 盐胁迫对菊芋叶绿素荧光参数的影响

2.4.1 盐胁迫对菊芋 F_o 、 F_m 和 F_v/F_m 值的影响

由表 1 可知, 随 EC_e 的增大, F_o 、 F_m 下降趋势明显, 在 $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 时, 都略有回升, 但与对照相比仍有极显著差异 ($P < 0.01$), 说明盐胁迫一定程度影响了菊芋 PS II 的稳定性及其电子传递, 但它仍有维持其 PS II 稳定性和电子传递的能力; F_v/F_m 值有明显的先升后降趋势, 在 $EC_e = 10 \text{ dS/m}$ 时极显著升高 ($P = 0.004 < 0.01$); 当 $EC_e \geq 20 \text{ dS/m}$ 时, F_v/F_m 又显著下降 ($P < 0.05$)。说明菊芋保证了在低盐度胁迫下 PS II 的潜在活性, 而在高盐度下影响了植株 PS II 电子传递效率。

表 1 不同电导率条件下对菊芋叶绿素荧光参数 F_o 、 F_m 和 F_v/F_m 的影响

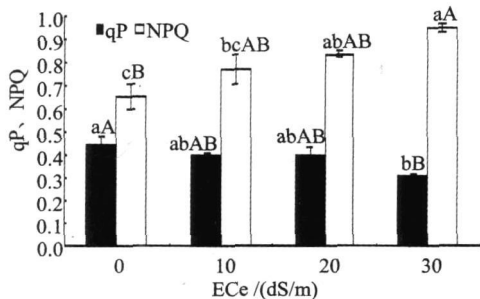
ECe/ (dS/m)	Fo/ nm	Fm/ nm	Fv/ Fm
0	137. 82±1. 04	666. 43±0. 98	0. 81±0. 19
10	112. 38±0. 53**	661. 07±0. 59*	0. 83±0. 09*
20	120. 64±0. 32**	594. 11±0. 85**	0. 79±0. 13*
30	124. 45±0. 88**	608. 65±0. 90*	0. 76±0. 12*

注: *表示在 0.05 水平有显著差异; **表示在 0.01 水平有极显著差异

2.4.2 盐胁迫对菊芋 qP 和 NPQ 的影响

光化学淬灭系数 qP 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分^[19]。 qP 随 EC_e 的增大而减小(图 4), 说明在盐胁迫下 PS II 反应中心的开放程度逐渐降低, 电子传递活性减小。 NPQ 变化与之相反, 但 qP 和 NPQ 的变化幅度随电导率的不同有所差异。 qP 和 NPQ 在低电导率下 ($EC_e = 10 \text{ dS/m}$) 变化与对照相比不显著 ($P > 0.05$), 说明菊芋在低

盐胁迫下能够保证其 PS II 的电子传递活性,防止以热的形式耗散掉。在 $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 处理下, qP 和 NPQ 值与对照相比达到了极显著水平,证明高盐度胁迫明显抑制了 PS II 的活性。

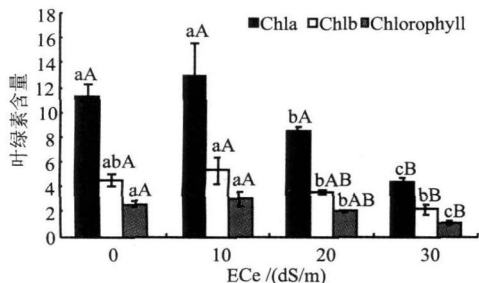


肩标小写字母完全不同者为差异显著 ($P < 0.05$);
肩标大写字母完全不同者为差异极显著 ($P < 0.01$)。下同

图 4 不同 EC_e 下菊芋叶绿素荧光参数 qP 、 NPQ 的变化

2.5 盐胁迫对菊芋叶绿素含量的影响

从图 5 可以看出,菊芋在盐胁迫下的叶绿素 a、b 和叶绿素总含量均呈先升后降趋势,在 $EC_e = 10 \text{ dS/m}$ 时变化幅度不明显 ($P > 0.05$); $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 时与对照相比差异均极显著 ($P < 0.01$),且 EC_e 为 20 dS/m 和 30 dS/m 时的 RCR 分别为 23.7% 、 61.8% ,说明 $EC_e > 20 \text{ dS/m}$ 时,叶片已经受到严重的盐害;而在低电导率条件下菊芋叶绿素含量基本不受盐害影响从而保证光合作用的正常进行。



注: chla、chlb、叶绿素总含量单位分别为 mg/L 、 mg/L 、 mg/g

图 5 不同 EC_e 下菊芋叶绿素含量的变化

3 小结与讨论

1) 盐胁迫对植物最普遍最显著的效应就是生长抑制。在盐胁迫条件下,过多的 Na^+ 对植物是有害的,会影响植物光合产物的积累,从而影响植物的生物产量^[17]。本试验结果表明,盐胁迫明显抑制了菊芋幼苗的生长,但在低盐度处理时下降不明显,而在高盐度处理时显著降低,并且当 $EC_e > 30 \text{ dS/m}$ 时,菊芋生长明显受抑制而逐渐死亡。说明在 $EC_e > 30 \text{ dS/m}$ 的盐碱地中菊芋受胁迫严重而不能成活。同时,在盐胁迫环境下,菊芋干、鲜质量及生

物量也在低盐下有所降低,但不明显,高盐度下显著降低。Storey 等认为,盐胁迫对植物生长发育抑制是由于盐胁迫增加了根系下表皮的木栓化作用,从而抑制对水分和无机离子的吸收^[18]。也有报道称,盐胁迫下生长抑制是由于影响了植物有丝分裂。关于盐胁迫下植株的生长抑制主要原理众说纷纭,目前仍无准确定论。

2) 盐胁迫下植物地下部会向地上部传递一种生长调节类的信号物质,诱导地上部生长的抑制,这种信号物质的诱导依赖于盐胁迫所导致水势的变化^[19]。本试验结果表明,盐胁迫下根部含水量先略有下降,然后有回升趋势,可能是机体应对盐胁迫的一种适应机制。茎部含水量随盐度增加而降低;功能性叶片含水量随盐度的变化呈明显的先升后降趋势。

3) 叶绿素荧光动力学技术与“表观性”的气体交换指标相比较,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点。盐胁迫使叶片中的离子平衡及细胞结构遭到破坏,毒性物质产生,叶绿素活性和光酶活性下降。叶绿素荧光技术应用于作物耐盐品种筛选的原理就是,盐胁迫对光合作用产生影响从而改变叶绿素荧光参数^[20]。本研究结果表明,叶绿素荧光参数 qP 及 NPQ 在低 EC_e 条件下变化不明显,高 EC_e 下变化显著; F_v/F_m 值有明显的先升后降趋势,在 $EC_e = 10 \text{ dS/m}$ 条件下极显著升高;当 $EC_e \geq 20 \text{ dS/m}$ 时 F_v/F_m 又显著下降。说明在低盐条件下,菊芋的自我保护机制能够保证 PS II 系统的正常运行。说明维持 PS II 的稳定性也是菊芋耐盐的重要原因之一,上述叶绿素荧光参数可以作为菊芋的耐盐性指标。

4) 研究表明,盐胁迫下植物叶片中叶绿素含量下降,其主要原因是由于盐能促进叶绿素酶活性,使叶绿素分解^[21]。本研究结果中,随着处理盐度的增加,叶绿素总含量、Chla、Chlb 均呈先升后降趋势,在低盐度下降低不明显,高盐度下降低十分显著。高盐胁迫下叶绿素 a 的减少率 (RCR) 降低显著,说明菊芋具备一定耐盐能力,但在 $EC_e = 30 \text{ dS/m}$ 时其光合作用收到抑制。

通过以上综合研究,初步可以认为,菊芋能在 $EC_e < 30 \text{ dS/m}$ 的盐碱地生长,这与赵耕毛等^[22] 研究以菊芋块茎产量作为基准,其耐盐临界值为 24.65 dS/m 的结果相符合。还可表明,株高、鲜质量、叶含水量、 F_v/F_m 、 qP 、 NPQ 及叶绿素含量均可作为菊芋耐盐性鉴定的重要指标,而根、茎含水量和干质量及生物量可以作为参考指标。在王建绪等^[23] 的研

究中,菊芋株高及生物量在盐胁迫下出现先增后降趋势,而本试验研究表明,株高及生物量呈现整体下降趋势而在低盐度下不显著,这些差异除了由于试验操作误差之外,也可能由于取材时间不同及地域的原因造成了菊芋对盐胁迫适应性的差异而产生的。本试验仅对菊芋耐盐性进行了初步研究,而菊芋的耐盐性系统鉴定还需进一步探讨。

参考文献:

[1] 王遵亲. 中国盐渍土[M] . 北京: 科学出版社, 1993: 325-344.

[2] Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, *et al.* Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photo systems I and II in *Synechococcus* sp.[J] . Plant Physiology, 2000, 12(3): 1047-1056.

[3] 张邦定. 菊芋的开发与栽培[J] . 四川农业科技, 1997, 6(5): 35-37.

[4] 吴成龙, 周春霖, 尹金来, 等. NaCl 胁迫对菊芋幼苗生长及其离子吸收运输的影响[J] . 西北植物学报, 2006, 26(11): 2289-2296.

[5] 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.

[6] 隆小华, 刘兆普, 郑青松. 不同浓度海水对菊芋幼苗生长及生理生化特性的影响[J] . 生态学报, 2005, 25(8): 1881-1889.

[7] Almoguera C, Prieto-dapena P, Jordano J. Dual regulation of a heat shock promoter during embryogenesis: Stage-dependent role of heat shock elements[J] . Plant J, 1998(13): 437-446.

[8] 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制[J] . 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.

[9] 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: 134—137.

[10] 张巨松, 杜涌梦. A nalysis on chlorophyll content of cotton leaves[J] . 新疆农业大学学报, 2002, 25(3): 7-9.

[11] 马文月. 植物抗盐性研究进展[J] . 农业与技术, 2004, 24(4): 95-99.

[12] 张兆英, 于秀俊. 植物耐盐性生理指标的分析[J] . 沧州师范专科学校学报, 2006, 22(4): 15-53.

[13] 廖祥儒, 贺普超, 朱新立. 盐渍对葡萄光合色素含量的影响[J] . 园艺学报, 1996, 23(3): 300-302.

[14] 马翠兰, 刘星辉, 陈中海. 果树对盐胁迫的反应及耐盐性鉴定的研究进展[J] . 福建农业大学学报, 2000, 29(2): 161-166.

[15] 陆艳, 叶慧君, 耿守保. NaCl 胁迫对菊芋幼苗生长和叶片光合作用参数以及体内离子分布的影响[J] . 植物资源与环境学报, 2010, 19(2): 86-91.

[16] Wang D, Luthe D S. Heat sensitivity in abentgrass variant. Failure to accumulate a chloroplast heat shock protein isoform implicated in heat tolerance[J] . Plant Physiol, 2003, 133: 319-327.

[17] MacRobbie E A C. Signalling in guard cells and regulation of ion channel activity[J] . Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 515-528.

[18] Storeyr W. Citrus and salinity[J] . Scientia Horticulturae, 1999, 78: 39-81.

[19] Khan A H, Ashraf M Y, Azma A R. Osmotic adjustment in sorghum under NaCl stress[J] . Physiol Plant, 1992, 14: 159-164.

[20] 黄有总, 张国平. 叶绿素荧光测定技术在麦类作物耐盐性鉴定中的应用[J] . 麦类作物学报, 2004, 24(3): 114-116.

[21] 刘加尧, 衣艳君, 张其德. 盐胁迫对不同抗盐性小麦叶片荧光诱导动力学的影响[J] . 植物学通报, 1998, 15(2): 46-49.

[22] 赵耕毛, 刘兆普, 汪辉, 等. 滨海盐渍区利用异源海水养殖废水灌溉耐盐能源植物(菊芋)研究[J] . 干旱地区农业研究, 2009, 27(3): 108-111.

[23] 王建绪, 刘兆普, 隆小华, 等. 海水浇灌对菊芋生长、光合及耗水特征的影响[J] . 土壤通报, 2009, 40(3): 606-609.