

钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗 碳水化合物代谢的影响

魏翠果¹, 陈有君², 蒙美莲^{1*}, 宋树慧¹, 肖强¹, 任少勇¹

(1 内蒙古农业大学 农学院, 呼和浩特 010019; 2 内蒙古农业大学 生命科学学院, 呼和浩特 010019)

摘 要:以‘克新一号’马铃薯品种为试验材料, 采用组织培养方法, 研究了 0、5、10、15、20 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 对 0、25、50、75 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗碳水化合物含量及相关酶活性的影响。结果表明, (1) 随着 NaCl 胁迫浓度的增加, 马铃薯脱毒苗叶片淀粉含量、蔗糖含量、葡萄糖含量、果糖含量以及可溶性总糖含量逐渐下降, 蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性明显降低, 中性转化酶(NI)和酸性转化酶(AI)活性先升高后降低。(2) 在 NaCl 胁迫下, 添加适量 CaCl₂ 能显著增加淀粉含量、蔗糖含量、葡萄糖含量和可溶性总糖含量, 显著降低 NI 和 AI 活性, 有效缓解盐胁迫对 SS 和 SPS 的抑制作用。(3) 蔗糖含量与 AI 存在负相关关系、与 NI 存在极显著负相关关系、与 SPS 以及 SS 存在极显著正相关关系。研究表明, 外源施钙可调节马铃薯苗的酶活性变化, 改善盐胁迫下马铃薯脱毒苗碳水化合物代谢方向, 增强植株碳素合成作用和渗透调节能力, 减轻盐害。

关键词: 马铃薯; 钙; NaCl 胁迫; 碳水化合物代谢

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of Calcium on Carbohydrate Metabolism of Potato Virus-Free Seedlings under NaCl Stress

WEI Cuiguo¹, CHEN Youjun², MENG Meilian^{1*}, SONG Shuhui¹, XIAO Qiang¹, REN Shaoyong¹

(1 College of Agricultural, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 2 College of Life Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract: The effects of CaCl₂ of 0, 5, 10, 15 and 20 mmol · L⁻¹ in the culture medium on the carbohydrate metabolism and enzymes of potato variety of ‘Kexin No. 1’ were investigated under 0, 25, 50 and 75 mmol · L⁻¹ NaCl stress. The results showed that: (1) With the increase of NaCl stress concentration, the contents of starch, sucrose, glucose, fructose and total soluble sugar in leaf of potato virus-free seedlings decreased continually. Sucrose synthetase (SS) and sucrose phosphate synthase (SPS) activities were significantly reduced. The activities of neutral invertase (NI) and acid invertase (AI) in leaf elevated in the range of 0~50 mmol · L⁻¹, and then declined. (2) Under NaCl stress, adding proper amount of CaCl₂ significantly increased starch, sucrose, glucose and total soluble sugar contents, significantly reduced the activities of NI and AI, could effectively alleviated the inhibitory effect of the salt stress on SS and SPS. (3) There were a negative correlation between sucrose content and AI activity, there were a significant negative correlation between sucrose content and NI activity, and there were significant positive correlation between sucrose content and activities of SPS and SS. These results indicated that exogenous calcium could regulate enzyme

收稿日期: 2013-11-04; 修改稿收到日期: 2014-03-13

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金资助(CARS-10-P17)

作者简介: 魏翠果(1987—), 女, 硕士研究生, 主要从事马铃薯栽培生理研究。E-mail: weicuiguo0607@sina.cn

* 通信作者: 蒙美莲, 教授, 博士生导师, 主要从事马铃薯栽培生理研究。E-mail: mmeilian@126.com

activity change, ameliorate the potato virus-free seedlings direction of carbohydrate metabolism under salt stress, enhance plant carbon synthesis and osmotic adjustment, and reduce salt damage.

Key words: potato; calcium; NaCl stress; carbohydrate metabolism

据统计,中国盐渍土分布十分广泛,约有 $2.7 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 其中 $7.0 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 为农田^[1]。近年来,随着工业的发展,灌溉用水的质量不断下降,土壤盐渍化有不断加强的趋势^[2],使农业可持续发展受到严重威胁。马铃薯是对盐分较敏感的作物,土壤盐渍化会严重影响马铃薯的生长发育及其产量和品质^[3-4]。据报道,NaCl 胁迫能抑制安第斯马铃薯种的匍匐茎生长^[5]。Levy 等^[6]在以色列一个干旱沙漠地区的沙质土壤上种植 10 个地中海地区普遍栽培马铃薯品种,以淡水($\text{EC}=2.35 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$)、当地含盐井水($\text{EC}=5.1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$)和当地富含 NaCl 井水($\text{EC}=8.5 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$)进行浇灌处理,结果发现,中度盐胁迫下马铃薯‘Mondial’品种鲜薯产量较对照降低 28%,高盐度胁迫下马铃薯‘Charlotte’鲜薯产量较对照降低 41%。内蒙古是中国马铃薯生产的主要省区,其 2011 年马铃薯播种面积达 $7.127 \times 10^5 \text{ hm}^2$,居全国首位。但是,内蒙古自治区盐土面积较大(约为 $1.254 \times 10^6 \text{ hm}^2$),约占全区土地面积的 0.42%^[7],盐渍化土壤给马铃薯生产发展造成一定影响。

应用外源物质被认为是一种有效调控植物耐盐性的重要手段。对植物而言, Ca^{2+} 不仅作为一种必需的营养元素,更重要的是作为耦联胞外信号与胞内生理反应的第二信使。当植物受到外界环境刺激时,细胞中 Ca^{2+} 浓度会出现变化,引起一系列保护性生理反应,从而减轻环境胁迫对植物体的伤害^[8]。外源 Ca^{2+} 可以增强植物的抗盐性,这已在玉米^[9]、水稻^[10]、番茄^[11]等植物上得到证实。本实验室之前已初步研究了 Ca^{2+} 对马铃薯抗盐性的调控作用,结果发现在 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下添加 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 可使马铃薯脱毒苗株高、茎粗、叶片数、茎叶干重及根干重较对照分别增加 43.47%、16.11%、7.27%、76.76%及 14.29%^[12]。本研究在此基础上,进一步开展盐胁迫下钙对马铃薯碳水化合物代谢的影响的研究,探讨 Ca^{2+} 对马铃薯调控的生理生化基础,为马铃薯耐盐品种的筛选和耐盐栽培技术的制定提供理论依据和技术参考。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

供试马铃薯品种为‘克新一号’,脱毒苗由内蒙

古农业大学马铃薯研究室提供。试验设 NaCl 和 CaCl_2 两个因素,NaCl 设 0、25、50、75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 4 个浓度, CaCl_2 设 0、5、10、15、20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 5 个浓度,共组成 20 个处理组合,每处理重复 3 次。按设计的处理浓度把 NaCl 和 CaCl_2 分别添加到 $\text{MS}+2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ B}_9+3\%$ 蔗糖+0.9%琼脂培养基中,制成不同处理组合的培养基。将继代培养的脱毒苗按单节茎段剪切到培养基中进行培养。培养瓶直径 6.5 cm,每瓶装 50 mL 培养基,接入 30 个茎段,每个处理 20 瓶。培养温度为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,光照度为 2 000 lx,每天光照 15 h。培养 30 d 时取叶片测定各项生理指标。

1.2 测定项目与方法

可溶性糖提取液制备采用 Madore^[13]和於新建等^[14]的方法,蔗糖、果糖、淀粉^[15]和可溶性总糖^[16]的测定采用蒽酮法,葡萄糖含量用试剂盒(葡萄糖氧化酶-过氧化物酶法)测定,蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、酸性转化酶(AI)、中性转化酶(NI)活性参照高俊凤^[17]的测定方法。葡萄糖试剂盒购自上海荣盛生物药业有限公司,试验中的尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)及 6-磷酸果糖等生化试剂均购自美国 Sigma 公司。

1.3 数据处理

采用 Excel 2003 进行数据处理。利用 SAS 统计软件进行方差分析,用 Duncan 氏新复极差法对不同处理间进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 外源钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片主要碳水化合物含量的影响

2.1.1 淀粉含量 由表 1 可以看出,相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片淀粉含量随 CaCl_2 浓度的增加呈现先升高后降低的趋势。其中,在 0、25 和 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下, $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的淀粉含量最高,较相同 NaCl 胁迫浓度下的对照(未加 CaCl_2 处理)分别显著增加 36.88%、26.59%和 23.40% ($P < 0.05$);在 $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,在 CaCl_2 浓度为 $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,马铃薯脱毒苗叶片淀粉含量最高,比相应对照显著增加 34.69%。同时,同一 CaCl_2 处理浓度下,随着

NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片淀粉含量逐渐下降;在无 CaCl_2 时,25、50 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫处理分别较对照(无 NaCl 处理)降低 9.36%、21.31% 和 29.56%,且 50 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理达到显著水平;各 CaCl_2 处理浓度下,叶片淀粉含量随 NaCl 胁迫浓度的增加均较对照显著降低。

2.1.2 蔗糖含量 由表 2 可知,同一 NaCl 胁迫浓度下,添加不同浓度的 CaCl_2 后马铃薯脱毒苗叶片中蔗糖含量变化规律与淀粉含量相似,也是随着 CaCl_2 浓度的增加呈现先升高后降低的趋势。其中,0、25 和 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的马铃薯脱毒苗叶片蔗糖含量最高,并显著高于无 CaCl_2 的处理;75 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的蔗糖含量最高,比未加 CaCl_2 的处理显著提高 25.09%。同时,在相同 CaCl_2 处理浓度下,各处理马铃薯脱毒

苗叶片蔗糖含量随 NaCl 胁迫浓度的增加而降低,且均显著低于相应无 NaCl 的对照;0、5、10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理下各 NaCl 胁迫处理间差异达显著水平,而在 15 和 20 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理下,50 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫处理间差异不显著。说明高浓度的外源钙对高浓度盐胁迫下的蔗糖含量降低有缓解作用。

2.1.3 葡萄糖含量 从表 3 可以看出,0、25 和 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度下,随着 CaCl_2 处理浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片葡萄糖含量逐渐升高,且在 15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 及以上浓度时达到显著水平;而在 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度下,随着 CaCl_2 处理浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片葡萄糖含量先升高后略有降低,并以 15 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的葡萄糖含量最高,且各 CaCl_2 处理均显著高于无 CaCl_2 的对照。同时,在各 CaCl_2 处理浓度下,马铃薯脱毒苗叶片葡萄糖含量随 NaCl 胁迫浓度的

表 1 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片淀粉含量的影响

Table 1 The effect of calcium on starch content of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/(mg·g⁻¹)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /(mmol·L ⁻¹)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /(mmol·L ⁻¹)				
	0	5	10	15	20
0	260.52±6.68c(a)	317.07±8.12b(a)	356.59±8.65a(a)	334.22±9.79ab(a)	286.00±10.84c(a)
25	236.14±6.56b(a)	281.66±7.03a(b)	298.94±14.21a(b)	275.69±8.89a(b)	238.24±11.92b(b)
50	205.00±12.23b(b)	220.20±10.88b(c)	252.97±4.76a(c)	219.35±12.17b(c)	208.99±19.88b(bc)
75	183.51±6.58c(b)	210.23±12.80bc(c)	236.65±3.70ab(c)	247.17±4.01a(bc)	188.08±11.36c(c)

注:同行括号外不同字母表示钙处理间差异达 0.05 显著水平,同列括号内不同字母表示 NaCl 处理间差异达 0.05 显著水平;下同。

Note: Different letters in the same line outside the brackets indicate significant difference among Ca treatments at 0.05 level; Different letters in the same column in brackets indicate significant difference among NaCl treatments at 0.05 level; The same as below.

表 2 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片蔗糖含量的影响

Table 2 The effect of calcium on sucrose content of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/(mg·g⁻¹)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /(mmol·L ⁻¹)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /(mmol·L ⁻¹)				
	0	5	10	15	20
0	34.48±0.25c(a)	37.50±0.65b(a)	40.06±0.54a(a)	37.29±0.36b(a)	35.96±0.43bc(a)
25	28.30±1.51b(b)	29.67±1.69b(b)	32.54±0.41a(b)	28.10±1.02b(b)	23.46±0.97c(b)
50	23.30±0.83b(c)	25.00±1.26b(c)	27.93±0.41a(c)	23.74±0.54b(c)	20.16±0.91c(c)
75	19.79±0.65c(d)	21.81±0.35bc(d)	22.54±0.33b(d)	24.76±0.17a(c)	21.92±0.73bc(bc)

表 3 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片葡萄糖含量的影响

Table 3 The effect of calcium on glucose content of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/(mg·g⁻¹)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /(mmol·L ⁻¹)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /(mmol·L ⁻¹)				
	0	5	10	15	20
0	13.21±0.91c(a)	14.45±0.62c(a)	16.51±0.65b(a)	17.84±0.64ab(a)	18.36±0.53a(a)
25	12.26±0.79c(a)	13.73±0.67bc(ab)	15.39±0.71b(ab)	17.31±0.75a(a)	18.25±0.39a(a)
50	11.70±0.09c(a)	12.99±0.71bc(ab)	14.23±0.26b(b)	17.34±0.54a(a)	17.99±0.56a(a)
75	9.05±0.50d(b)	12.04±0.33c(b)	14.12±0.96b(b)	17.11±0.46a(a)	17.07±0.18a(a)

增加而逐渐降低;在未加 CaCl_2 时,25、50 和 75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理分别较对照(0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl)降低 7.16%、11.40% 和 31.46%,但仅 75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理差异达显著水平;加钙处理后,各 NaCl 胁迫处理间叶片葡萄糖含量差异不显著,甚至在 15 和 20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 浓度下它们与无盐对照也无显著差异。说明添加外源钙能够幼苗缓解盐胁迫对葡萄糖合成的抑制,尤其是高浓度的钙处理效果更明显。

2.1.4 果糖含量 表 4 显示,0、25 和 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度下,随着 CaCl_2 处理浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片果糖含量逐渐降低,并分别在 5、10、15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 浓度以上达到显著水平;在 75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片果糖含量随 CaCl_2 处理浓度的增加呈现先增加后减少的趋势,并在 CaCl_2 浓度为 15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时果糖含量最高,且 10~20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理均显著高于未加 CaCl_2 处理。同时,在 0、5、10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理浓度下,各 NaCl 胁迫处理的马铃薯脱毒苗叶片果糖含量均显著低于无 NaCl 对照,且随 NaCl 浓度增加表现出逐渐降低的趋势;而在 15 和 20 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理浓度下,叶片果糖含量随 NaCl 胁迫浓度的增加而变化不显著。说明外源钙具有缓解盐胁迫下果糖含量降低的作用,且较高浓度钙处理的效果更明显。

2.1.5 可溶性总糖含量 从表 5 可知,相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片中可溶性总糖含量

随着 CaCl_2 处理浓度的增加呈现先升高后降低的趋势;在 0、25 和 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,均以 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理马铃薯脱毒苗叶片可溶性总糖含量最高,分别较未加 CaCl_2 处理显著增加 6.37%、11.91% 和 19.59%;而在 75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,以 15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的可溶性总糖含量最高,此时较无 CaCl_2 处理显著增加 13.29%。同时,在同一 CaCl_2 处理浓度下,马铃薯脱毒苗叶片中可溶性总糖含量随着 NaCl 胁迫浓度的增加而逐渐降低,且各 NaCl 胁迫处理均显著低于对照。

2.2 外源钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗糖代谢酶活性的影响

2.2.1 中性转化酶活性 由表 6 可知,同一 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片中性转化酶(NI)活性随着 CaCl_2 处理浓度的增加呈现先减弱后增强的趋势,其中的 0、25 和 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度处理均在 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 浓度时达到最低值,而 75 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度处理则在 15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 浓度时达到最低值,且除 25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理外,其余各最低值均显著低于未加 CaCl_2 对照。同时,相同 CaCl_2 处理浓度下,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,各钙处理马铃薯脱毒苗叶片 NI 活性呈现先升高后降低的趋势,并均在 NaCl 胁迫浓度为 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 NI 活性最强,且均显著高于无 NaCl 胁迫对照。

2.2.2 酸性转化酶活性 从表 7 可以看出,马铃薯

表 4 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片果糖含量的影响

Table 4 The effect of calcium on fructose content of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)				
	0	5	10	15	20
0	26.64±0.79a(a)	22.09±0.97b(a)	19.38±0.89c(a)	15.50±0.45d(a)	13.45±0.83e(ab)
25	21.09±0.36a(b)	20.42±0.58a(b)	17.16±0.33b(b)	15.14±0.41c(a)	12.77±0.58d(b)
50	17.09±0.03a(c)	16.18±0.61ab(c)	14.68±0.13bc(c)	13.96±0.20c(a)	13.29±0.54c(ab)
75	12.51±0.43b(d)	13.16±0.41b(d)	14.95±1.09a(c)	15.62±0.94a(a)	14.95±0.28a(a)

表 5 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片可溶性总糖含量的影响

Table 5 The effect of calcium on total soluble sugar content of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)				
	0	5	10	15	20
0	83.22±0.78b(a)	85.97±0.75ab(a)	88.53±0.42a(a)	86.20±0.44ab(a)	84.99±0.24b(a)
25	72.69±1.44c(b)	76.65±0.18b(b)	81.34±0.90a(b)	78.45±0.38ab(b)	76.39±0.30b(b)
50	63.23±2.37c(c)	69.21±0.96b(c)	75.61±1.31a(c)	70.81±1.50b(c)	65.53±1.33c(c)
75	54.51±0.69b(d)	56.24±1.20b(d)	59.33±0.83a(d)	61.76±1.05a(d)	59.92±0.55a(d)

脱毒苗叶片酸性转化酶(AI)活性变化规律与 NI 相似,相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片 AI 活性随着 CaCl_2 处理浓度的增加呈先减弱后增强的趋势,其中的 0、25 和 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫处理均在 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理达到最低值,并显著低于未加 CaCl_2 处理;而 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫浓度下,各 CaCl_2 处理马铃薯脱毒苗叶片 AI 活性均显著低于无 CaCl_2 处理,但各 CaCl_2 处理间无显著差异。同时,同一 CaCl_2 处理浓度下,马铃薯脱毒苗叶片 AI 活性随着 NaCl 胁迫浓度的增加呈现先升高后降低的趋势,同样是在 NaCl 胁迫浓度为 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时 AI 活性最强,且显著高于 0、25 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaCl 胁迫处理。

2.2.3 蔗糖合成酶活性 表 8 显示,相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片蔗糖合成酶(SS)活性随着 CaCl_2 处理浓度的增加呈先升高后降低的趋势。其中,无 NaCl 胁迫时, $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理 SS 活性最高,并显著高于对照与其它各 CaCl_2 处理;25 和 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,同样是 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理 SS 活性最高,与同一 NaCl

胁迫浓度下的对照差异达显著水平; $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下,各 CaCl_2 处理 SS 活性均显著高于未加 CaCl_2 处理,但其余 CaCl_2 处理之间无显著差异。另外,相同 CaCl_2 处理浓度下,随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片 SS 活性受到强烈抑制。其中,无 CaCl_2 时,25、50 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理分别较对照(无 NaCl)降低 6.33%、15.82% 和 34.81%,50 和 $75\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理差异达显著水平,且二者之间差异也显著;而添加 $5\sim 20\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理后,各 NaCl 胁迫处理叶片 SS 活性大多比对照显著降低,且各处理间差异大多不显著。说明高钙处理能够有效缓解盐胁迫对 SS 活性的抑制作用。

2.2.4 蔗糖磷酸合成酶活性 如表 9 所示,相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性变化规律与 SS 活性相似。即随着 CaCl_2 处理浓度的增加呈先升高后降低的趋势,在 NaCl 胁迫浓度为 0、25、 $50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时以 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理 SPS 活性最高,并显著高于对照,甚至高于其他浓度的 CaCl_2 处理;NaCl 胁迫

表 6 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片 NI 活性的影响

Table 6 The effect of calcium on NI activity of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
	0	5	10	15	20
0	21.66±0.47a(c)	19.67±0.72ab(b)	17.52±0.32b(b)	18.02±1.22b(c)	20.34±1.05ab(b)
25	22.99±1.05a(bc)	21.66±0.98a(b)	20.34±0.94a(a)	21.83±0.42a(b)	22.32±1.46a(b)
50	26.80±0.78a(a)	24.48±1.31ab(a)	21.99±1.22b(a)	24.64±0.43ab(a)	25.80±0.73a(a)
75	24.48±0.99a(ab)	21.83±0.57b(b)	20.01±0.16b(ab)	19.18±0.95b(c)	21.66±1.35b(b)

表 7 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片 AI 活性的影响

Table 7 The effect of calcium on AI activity of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
	0	5	10	15	20
0	94.54±1.75a(c)	91.98±1.33ab(c)	88.25±1.13b(b)	92.47±0.76ab(b)	93.23±1.71ab(b)
25	107.41±0.79a(b)	99.66±1.85b(b)	92.26±1.29c(b)	94.40±1.03bc(b)	98.41±2.29b(b)
50	116.74±1.40a(a)	113.28±3.49ab(a)	100.56±2.05d(a)	104.57±2.22cd(a)	108.03±4.46bc(a)
75	90.81±1.18a(c)	82.16±1.36b(d)	80.02±1.33b(c)	79.74±2.07b(c)	81.75±1.54b(c)

表 8 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片 SS 活性的影响

Table 8 The effect of calcium on SS activity of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)				
	0	5	10	15	20
0	12.78±0.52c(a)	14.66±0.38b(a)	16.82±0.44a(a)	13.85±0.47bc(a)	12.37±0.83c(a)
25	11.97±0.38b(ab)	12.51±0.58ab(b)	13.99±0.51a(b)	12.24±0.71b(b)	11.29±0.74b(ab)
50	10.75±0.26b(b)	11.43±0.49ab(bc)	12.64±0.46a(b)	11.70±0.81ab(b)	10.08±0.35b(b)
75	8.33±0.46b(c)	10.22±0.40a(c)	10.75±0.56a(c)	11.70±0.35a(b)	10.75±0.51a(b)

表 9 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗叶片 SPS 活性的影响

Table 9 The effect of calcium on SPS activity of potato virus-free seedling leaves under NaCl stress/(mg · g⁻¹ · h⁻¹)

NaCl 浓度 Concentration of NaCl /(mmol · L ⁻¹)	CaCl ₂ 浓度 Concentration of CaCl ₂ /(mmol · L ⁻¹)				
	0	5	10	15	20
0	12.78±0.52d(a)	15.61±0.46b(a)	17.90±0.22a(a)	16.14±0.34b(a)	14.12±0.22c(a)
25	11.29±0.26c(b)	13.72±0.40b(b)	15.07±0.26a(b)	13.99±0.26ab(b)	12.10±0.67c(b)
50	11.02±0.26b(b)	11.97±0.70b(c)	13.18±0.60a(c)	11.56±0.40b(c)	9.27±0.49c(c)
75	9.00±0.16c(c)	9.95±0.26bc(d)	10.75±0.26ab(d)	11.83±0.34a(c)	9.68±0.46bc(c)

表 10 马铃薯脱毒苗叶片碳水化合物含量与其糖代谢酶活性的相关性分析

Table 10 Correlation analysis of potato virus-free seedling leaf carbohydrate content and its glucose metabolism enzyme activities

项目 Item	中性转化酶活性 Neutral invertase activity	酸性转化酶活性 Acid invertase activity	蔗糖合成酶活性 Sucrose synthetase activity	蔗糖磷酸合成酶活性 Sucrose phosphate synthase activity
淀粉含量 Starch content	-0.779 **	-0.197	0.925 **	0.972 **
蔗糖含量 Sucrose content	-0.691 **	-0.110	0.906 **	0.925 **
葡萄糖含量 Glucose content	-0.370	-0.162	0.350	0.351
果糖含量 Fructose content	-0.226	0.101	0.532 *	0.404

注：* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平的相关显著性。
Note: * and ** denote significant correlation at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

浓度为 75 mmol · L⁻¹ 时,以 15 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 处理 SPS 活性最高,并显著高于 0、5、20 mmol · L⁻¹ 的 CaCl₂ 处理。同时,在各 CaCl₂ 处理浓度下,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片 SPS 活性逐渐降低,且在 0、5、10 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 处理下,75 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理与其他 NaCl 胁迫浓度间 SPS 活性差异达显著水平;在 15 和 20 mmol · L⁻¹ CaCl₂ 处理浓度下,50 和 75 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理的 SPS 活性显著低于 0、25 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理,但两者间差异不显著。说明高钙处理能够有效缓解高盐胁迫对 SPS 活性的抑制作用。

2.3 马铃薯脱毒苗碳水化合物含量与其糖代谢酶活性的相关性分析

对马铃薯脱毒苗叶片中碳水化合物含量与其糖代谢酶 NI、AI、SPS、SS 所做相关分析表明,淀粉含量、蔗糖含量与 AI 活性间存在负相关关系,与 NI 活性间存在极显著负相关关系,与 SPS、SS 活性间存在极显著正相关关系;葡萄糖含量与 4 种糖代谢酶活性相关性均不显著;果糖含量与 SS 活性间呈显著正相关关系,而与另外 3 种酶活性相关性不显著(表 10)。

3 讨 论

在低温、盐胁迫、干旱胁迫等逆境条件下,植物代谢反应的总趋势是合成作用减弱,分解作用增强。

碳水化合物亦称糖类化合物,在植物的代谢、生长、发育上扮演着一个重要的、多重的角色。糖是光合作用的产物,又是呼吸作用的底物,它为植物的生长发育提供碳骨架和能量,并能增强植物抗逆性^[18]。植物受到盐胁迫时,正常生长所需的钙量变得不足,即植物体内发生 Ca²⁺ 亏缺^[19],导致由 Ca²⁺ 参与的各种生理过程都会受到影响,植物体内一些大分子物质趋向于水解。本研究发现 NaCl 胁迫下马铃薯叶片淀粉含量下降,这与许兴等^[20]报道一致;添加适量钙后,叶片淀粉含量增加,暗示钙对 NaCl 胁迫下马铃薯叶片淀粉的合成具有促进作用,从而减轻了盐的伤害作用。

在许多植物中,盐胁迫增加了还原性糖(葡萄糖、果糖)、蔗糖和果聚糖等可溶性糖的含量^[21-23],不仅提高了细胞渗透调节能力和原生质保护能力^[24-25],更重要的原因可能在于许多可溶性碳水化合物是植物适应环境的信号物质^[26],这是植物耐盐的一种适应能力。本研究中,马铃薯脱毒苗叶片中可溶性总糖、蔗糖、果糖、葡萄糖含量均随着 NaCl 胁迫浓度的增加而降低,说明盐胁迫下马铃薯糖合成作用减弱,对盐胁迫的适应能力降低。而盐胁迫使植物糖含量发生明显变化,其直接原因是相关酶的活性发生了变化。蔗糖是光合作用形成的一种非常重要的碳水化合物,在植物生长发育的生命过程中有着举足轻重的作用。与蔗糖代谢和积累密切相关的酶主要有转化酶、SPS 和 SS^[27]。本试验发现,

NaCl 胁迫提高了马铃薯脱毒苗叶片 NI 和 AI 活性,降低了 SPS 和 SS 活性,使蔗糖含量降低,这与李伟等^[28]研究结果相似;添加适量的外源钙后,叶片蔗糖含量增加,SPS 和 SS 活性增强,转化酶活性减弱,表明钙能通过相关酶活性的调节促进叶片蔗糖合成,增强 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗对碳素的利用。本研究结果表明,在低盐胁迫下,添加 CaCl_2 后马铃薯脱毒苗叶片果糖含量降低,这可能与钙能够增强蔗糖磷酸合成酶活性有关,从而使果糖向蔗糖合成方向转化^[29]。另外,本试验还观察到盐胁迫下添加适量钙后,能使马铃薯脱毒苗叶片中可溶性总糖、葡萄糖含量增加,这与 Wei 等^[30]报道一致。说明外源钙具有提高盐胁迫下马铃薯的渗透调节能

力的作用,从而有效缓解盐胁迫对马铃薯的伤害。

综上所述,在 NaCl 胁迫条件下,马铃薯脱毒苗叶片碳水化合物含量降低以及相关酶活性发生剧烈变化,合成作用减弱,碳水化合物代谢失衡;马铃薯幼苗叶片 SS、SPS、NI 和 AI 等糖代谢活性的变化,与植物碳水化合物含量的变化存在一定的相关性。在 0 、 25 、 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下添加 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 ,以及在 $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下添加 $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 ,均能够有效缓解盐胁迫引起的马铃薯各碳水化合物含量及酶活性的不利变化,使植物形成新的碳水化合物代谢平衡,进而适应盐胁迫环境。

参考文献:

- [1] LIU G H(刘国花). Research progress in mechanism of plant resistance to salt stress[J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.* (安徽农业科学), 2006, **34**(23): 6 111—6 112(in Chinese).
- [2] ZHAO Z G(赵自国), LU J M(陆静梅). Progress or research in plants salt tolerance[J]. *Journal of Changchun Teachers College* (长春师范学院学报), 2002, **21**(1): 51—53(in Chinese).
- [3] SILVA J V B, OTONI W C, MARTINEZ C A, *et al.* Microtuberization of Andean potato species (*Solanum* spp.) as affected by salinity[J]. *Sci. Horti.*, 2001, **89**(2): 91—101.
- [4] PATELL R M, PRASHER S O, DONNELLY D, *et al.* Effect of initial soil salinity and subirrigation water salinity on potato tuber yield and size[J]. *Agricultural Water Management*, 2001, **46**(3): 231—239.
- [5] CARLOS A M, MOACYR M, ELISONETE G L. *In vitro* salt tolerance and praline accumulation in Andean potato (*Solanum* spp.) differing in frost resistance[J]. *Plant Sci.*, 1996, **116**(2): 177—184.
- [6] LEVY D, TAI G C C. Differential response of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) to salinity in an arid environment and field performance of the seed tubers grown with fresh water in the following season[J]. *Agricultural Water Management*, 2013, **116**: 122—127.
- [7] 内蒙古自治区土壤普查办公室, 内蒙古自治区土壤肥料工作站. 内蒙古土壤[M]. 北京: 科学出版社, 1994: 489—499.
- [8] WANG F(王 芳), WAN SH B(万书波), MENG Q W(孟庆伟), *et al.* Regulation of Ca^{2+} in plant response mechanisms under salt stress[J]. *Life Science Research* (生命科学研究), 2012, **16**(4): 362—367(in Chinese).
- [9] LAUHLI A. Calcium, salinity and the plasma membrane[M]//LEONARD R T, HEPLER P K. Calcium in Plant Growth and Development. The American Society of Plant Physiologists Symposium Series, 1990, **4**: 26—35.
- [10] 朱晓军. 钙对盐胁迫下水稻幼苗盐害缓解的效应及机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004.
- [11] YANG F J(杨凤军), LI T L(李天来), ZANG ZH J(臧忠婧), *et al.* Effects of timing of exogenous calcium application on the alleviation of salt stress in the tomato seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2010, **43**(6): 1 181—1 188(in Chinese).
- [12] 王朝霞. 钙、钾营养对 NaCl 胁迫下马铃薯生长和生理特性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [13] MADORE M A. Carbohydrate metabolism in photosynthetic and non-photosynthetic tissues of variegated leaves of *Coleus blumei* Benth[J]. *Plant Physiology*, 1990, **93**: 617—622.
- [14] 於新建, 张振清. 植物材料中可溶性糖的测定[M]//中国科学院上海植物生理研究所, 上海市生理学会. 现代植物生理学试验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 127—128.
- [15] 李 璟. 外源多胺对低氧胁迫下黄瓜幼苗活性氧和呼吸代谢影响的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [16] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导(第 4 版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 103—104.
- [17] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 105—108.
- [18] LUO Y(罗 玉). Sugar metabolism and related enzymes in plants[J]. *Journal of Wenshan Teachers' College* (文山师范高等专科学校学报), 2004, **17**(2): 155—159(in Chinese).

- [19] FRANCOIS L E, DONOVAN T J, MAAS E V. Calcium deficiency of artichoke buds in relation to salinity[J]. *Hortscience*, 1991, 26: 549—553.
- [20] XU X(许 兴), YANG J(杨 涓), ZHENG G Q(郑国琦), *et al.* Sugars and sucrose-metabolizing enzymes in leaves of *Lycium barbarum* L. under salt stress[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2006, 14(2): 46—48(in Chinese).
- [21] KHATKAR D, KUHAD M S. Short-term salinity induced changes in two wheat cultivars at different growth stages[J]. *Biol. Plant*, 2000, 43: 629—632.
- [22] SINGH S K, SHARMA H C, GOSWAMI A M, *et al.* *In vitro* growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride[J]. *Biol. Plant*, 2000, 43: 283—286.
- [23] KEREPEŠ I, GALIBA G. Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings[J]. *Crop. Sci.*, 2000, 40: 482—487.
- [24] CHEN SH Y(陈少裕). Lipid peroxidation and plant stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报), 1989, 6(4): 211—217(in Chinese).
- [25] ZHENG Q S(郑青松), WANG R L(王仁雷), LIU Y L(刘友良). Effects of calcium on ions absorption and distribution of cotton seedlings under salt stress[J]. *Acta Photophysiological Sinica*(植物生理学报), 2001, 27(4): 325—330(in Chinese).
- [26] SCHAFFER A A, PETREIKOV M. Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation[J]. *Plant Physiol.*, 1997, 113: 739—746.
- [27] 陈 洋. 氮素用量对春玉米碳水化合物形成和积累的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006.
- [28] LI W(李 伟), JIANG J(姜 晶), LI T L(李天来). Effect of salt stress on sucrose metabolism of tomato seedlings[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2005, 21(12): 184—186(in Chinese).
- [29] BJARKE V, LUBOMIR M. Changes in carbohydrate composition in wheat and pea seedlings induced by calcium deficiency[J]. *Plant Physiol.*, 1985, 79: 315—317.
- [30] WEI M L, SUNG J M. Carbohydrate metabolism enzymes in developing grains of rice cultured in solution with calcium supplement[J]. *Crop Sci.*, 1993, 33: 174—177.

新版《汉语拼音正词法基本规则》中人名地名的拼写规范

经国家质量监督检验检疫总局、国家标准化管理委员会批准,新修订的《汉语拼音正词法基本规则》于2011年10月1日起实施。如何拼写汉语的人名地名,如何拼写汉语的数词、量词、连接词、形容词等,都有了“法定”规范。

1. 新版的《汉语拼音正词法基本规则》明确规定,姓名必须姓在前、名在后,复姓连写,姓和名首字母大写,双姓两个字的首字母都大写。如:Lǐ Huá(李华)、Dōngfāng Shuò(东方朔)、Zhāng-Wáng Shūfāng(张王淑芳)。但人名与职务合写时,职务不得大写。如:Wáng bùzhǎng(王部长)、Lǐ xiānshēng(李先生)。

2. 地名中的专名和通名要分写,且首字母要大写。如:Běijīng Shì(北京市)。已专名化的地名和不需区分专名和通名的地名都应当连写。如:Heilóngjiāng(黑龙江)、Sāntányìnyuè(三潭印月)。

3. 与原先的《汉语拼音正词法基本规则》相比,新修订的规则增加了在某些场合专有名词的所有字母均可大写且不标声调的规定。如:WANGFUJINGDAJIE(王府井大街)。还比如,补充了“汉字数字用汉语拼音拼写、阿拉伯数字则仍保留阿拉伯数字写法”的规定。如:èr líng líng bā nián(二〇〇八年)、635 fēnjī(635分机)。

(潘新社 供稿)